

## Évolution L'origine et l'histoire évolutive des Cétacés

Christian de Muizon

Département histoire de la Terre, UMR 5143 (CNRS, MNHN, UPMC), CP 38, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, France

Reçu le 7 juillet 2008 ; accepté après révision le 8 juillet 2008

Disponible sur Internet le 10 septembre 2008

Rédigé à l'invitation du comité éditorial

### Résumé

Les cétacés sont les plus modifiés des mammifères. Ils ont leur origine parmi des artiodactyles terrestres au début de l'Éocène. Le premier cétacé connu est *Pakicetus*, une forme terrestre et coureuse de l'Éocène inférieur (50 Ma), qui pouvait sans doute entrer dans l'eau des rivières pour compléter son alimentation ou se protéger du soleil. Quelques millions d'années plus tard *Ambulocetus* est une forme amphibie capable de marcher sur la terre ferme, mais nageant sans doute agilement à l'aide de ses membres postérieurs. *Ambulocetus* était un redoutable prédateur armé de puissantes dents. Les narines de *Pakicetus* et d'*Ambulocetus* étaient situées à l'apex du crâne. À l'Éocène supérieur apparaissent les premiers Cétacés totalement inféodés au milieu aquatique, les Basilosauridés. Leurs membres postérieurs sont totalement atrophiés et ne sont plus fonctionnels. Les narines se situent sur la face dorsale du rostre dans le tiers antérieur du crâne. Dès lors, la voie vers les Cétacés modernes est ouverte ; les premiers mysticètes apparaissent à l'Éocène terminal et les premiers odontocètes à la fin de l'Oligocène inférieur. **Pour citer cet article : C. de Muizon, C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

### Abstract

**Origin and evolutionary history of cetaceans.** Cetaceans are the most highly modified mammals. They originate among terrestrial artiodactyles during the Early Eocene. The oldest known cetacean is *Pakicetus*, a terrestrial and cursorial taxon of the Early Eocene (50 Ma), which entered the water in search for food or, possibly, to protect its skin from the sun. A few million years later, *Ambulocetus* is an amphibious cetacean capable of moving on land but also an agile swimmer using its hind limbs for propulsion. *Ambulocetus* was a formidable predator with powerful teeth. The nares of *Pakicetus* and *Ambulocetus* were anteriorly placed, at the apex of the snout. During the Late Eocene, there appeared the first strictly aquatic cetaceans, the Basilosauridae. Their hind limbs are totally atrophied and are not functional. The nares are on the dorsal face of the rostrum on the anterior third of the skull. From that time, the way toward modern cetaceans was opened; the oldest mysticetes are from the Latest Eocene and the oldest odontocetes from the Early Oligocene. **To cite this article: C. de Muizon, C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

**Mots clés :** Cétacés ; Origine ; Histoire évolutive ; Adaptation ; Nage

**Keywords:** Cetaceans; Origin; Evolutionary history; Adaptations; Swimming

### Abridged English version

Cetaceans are the most highly modified mammals. Until the 18th century, they were classified with fishes to

Adresse e-mail : [muizon@mnhn.fr](mailto:muizon@mnhn.fr).

which they closely resemble externally. Although recognized as mammals since Linnaeus [16], their affinities with other mammals have long been a matter of debate, this being due to their morphology, which does not resemble that of any other mammal [1,24,25,28,34]. It is only recently (1991) that molecular biologists claimed that the closest living relatives to cetaceans were hippos and that cetaceans had their origin within artiodactyls [1,13]. Therefore, early cetaceans [9,14,29], (which still had an astragalus) should have the characteristic double-pulleyed astragalus of artiodactyls (Fig. 1). This relationship of cetaceans was confirmed 10 years later with the discovery of ankle-bones of early cetaceans such as *Pakicetus* and *Rodhocetus*, which are effectively double-pulleyed [12,31].

The oldest known cetacean is *Pakicetus* from the Early Eocene of Pakistan (50 Ma). It is a terrestrial (possibly partly cursorial) and semi-aquatic mammal, which certainly does not resemble a whale or a dolphin (Fig. 2, 3). It has a long rostrum with strong teeth indicating a highly carnivorous diet. As in all cetaceans, the tympanic bulla is pachyosteosclerotic and the incisors are in an anteroposterior line. Furthermore, the orbits of *Pakicetus* face dorsally (Fig. 4), therefore providing a good dorsal binocular vision. This peculiarity could indicate that *Pakicetus* could stand in water, almost totally immersed, without losing visual contact with the air. This could represent a protection against the UV of the sun in case *Pakicetus* had few hairs, like hippos.

The slightly younger *Ambulocetus* is an amphibious cetacean from the early Middle Eocene (48 Ma) of Pakistan [17,30], (Fig. 5). It has long hind limbs (especially the tibiae and fibulae) with extended digits. The hindlimbs of *Ambulocetus* are longer than the tail. The pelvis is well-developed and a distinct sacrum is present. This indicates that *Ambulocetus* was still capable of walking on the ground. The forelimbs have shorter humerus, ulna, and radius than in *Pakicetus*. *Ambulocetus* was probably walking on the ground like sea-otters or sea-lions. In water, swimming was performed by the paddling of the hind limbs and vertical undulations of the vertebral column [11]. The forelimbs probably had a function in stabilization and direction (Fig. 6).

During the Late Eocene (ca. 40 Ma) there appear large highly aquatic cetaceans (Figs. 7–9). The basilosaurids were totally dependant on the aquatic environment [33]. Their hind limbs were very reduced and atrophied and the pelvis was not attached to vertebral column by a sacrum [10]. This indicates that the basilosaurids were certainly incapable of moving on land like modern cetaceans. The forelimbs are transformed into flippers. The tail was the only organ of propulsion as in Recent cetaceans.

Basilosaurids were large cetaceans (4 to 18 meters long); they were highly pelagic and capable of crossing oceans. They had robust carnivorous teeth still differentiated into incisors, canines, premolars and molars. The nostrils have started to migrate posteriorly but are still located on the anterior third of the rostrum (Fig. 10). Genera like *Dorudon*, *Basilosaurus*, and *Cynthiacetus* had reached a level of adaptation to aquatic life close to that of modern cetaceans. They were dangerous single-prey-feeding predators. Modern cetaceans (odontocetes and mysticetes) have their origin within the Basilosauridae.

The first mysticetes (*Llanocetus*) appeared during the Latest Eocene. They still had teeth but had probably already developed small baleens. The telescoping of the cetacean skull is already on its way [18,19]. The bones of the rostrum (nasals, maxillae and premaxillae) extend posteriorly and push the frontals, parietals, and squamosals posteriorly. This transformation of the skull is the consequence of the posterior migration of the nares, which drag, in their movement, the bones related to them. In recent mysticetes, the premaxillae almost contacted the occipital. The external morphology of the first mysticetes was not so different from recent forms. With the development of baleens and loss of teeth, mysticetes have developed an efficient filter feeding adaptation related to a different feeding strategy from that of the basilosaurids.

Toothed mysticetes are well-known in the Late Oligocene: the Aetiocetidae (*Aetiocetus*, *Chonecetus*) in North America and Japan [2,3], *Mammalodon* and *Janjucetus* in Australia, and *Kekenodon* in New-Zealand [4,26]. However, at the same time more derived taxa such as *Eomysticetus* from North Carolina [27] or *Mauicetus* from New-Zealand had totally lost their teeth and, like recent whales, only had baleens. In these taxa the nares are not as posterior as in recent mysticetes. In *Aglaocetus* or *Diorocetus* from the Middle Miocene of Maryland [15] the nares are in a position close to that in recent mysticetes (Fig. 11).

The oldest known odontocetes are from the Early Oligocene and early Late Oligocene [5–7]. They have heterodont dentition and double-rooted teeth and have more anterior nares than recent odontocetes (*Xenorhynchus*, *Simocetus*, *Agorophius*, *Waipatia*) (Fig. 12).

Odontocetes have developed an efficient sonar system in order to orientate in the water independently from light. Echolocation is performed by the production of ultrasounds produced by the diverticulae of the nasal tracts; the sounds pass through an acoustic lens, the melon, located on the rostrum. The reflected waves are received by the fatty body of the mandible and transferred to the central nervous system via the middle ear. This

highly specialized adaptation is unknown in mysticetes. It is likely that the oldest odontocetes already had a functional melon, although much smaller than in recent taxa. The telescoping of the odontocetes skull is characterized by the posterior projection of the maxillae, which overlap the frontals posteriorly, contrary to the condition in mysticetes [21].

The first representatives of the modern families of odontocetes appeared during the Miocene [8,20].

During the Oligocene, some odontocetes (*Odobenocetops*) developed an amazing feeding adaptation convergent with walruses [22,23] (Fig. 13, 14).

Recently, the affinities of the raoellid artiodactyles have been revisited on the basis of newly discovered specimens of *Indohyus* [32]. In this study, raoellids are regarded as the sister group of Cetacea. However, *Indohyus* bears several cetacean features (thickened tympanic, incisors placed on an anteroposterior line, pachyosteosclerotic long bones, elongated rostrum), which advocates its placement within the Cetacea (Fig. 15).

The evolutionary history of cetaceans is one of the most eloquent on a major adaptation among mammals. The shift to aquatic life requires drastic modifications of anatomy and physiology. These changes are progressive and several steps are observed. The first step is a terrestrial cetacean with semi-aquatic habits. The second step is an amphibious cetacean, good swimmer but still capable of moving on land, where they probably breed. The third step is that of large basilosaurids exclusively dependent on aquatic environment, and highly pelagic. Then, recent orders, odontocetes and mysticetes developed other major specializations such as echolocation and filter feeding, which are found in the recent cetaceans.

## 1. Introduction

Les Cétacés sont sans doute les mammifères dont la morphologie diffère le plus de celle des autres membres de leur classe, une caractéristique qu'ils partagent avec les siréniens. Comme ces derniers, ils ne ressemblent à aucun autre mammifère. Leur corps est fusiforme, allongé, leurs membres antérieurs sont des palettes nata-toires, leurs membres postérieurs ont disparu et leur queue est un puissant battoir qui leur sert à se propulser dans l'eau, élément auquel ils sont totalement inféodés. Pour ces raisons, ils ont longtemps été classés avec les poissons dont ils semblent présenter de nombreux attributs et dont ils partagent le milieu.

C'est seulement depuis le développement des sciences naturalistes au XVIII<sup>e</sup> siècle, que la nature mammalienne des Cétacés a été reconnue. Ils furent rangés

parmi les mammifères dans la première classification moderne du monde vivant de Linné [16].

Les Cétacés possèdent des poumons ; ils plongent en apnée et doivent remonter respirer à la surface, tandis que les poissons respirent dans l'eau par des branchies. Leurs membres, bien que transformés en palettes, ont conservé la même structure que ceux des mammifères terrestres : ils sont composés d'un bras, d'un avant-bras et d'une main, tandis que ceux des poissons sont des nageoires formées d'une membrane soutenue par des rayons osseux. Leur queue forme une nageoire que supportent, en son axe médian, les dernières vertèbres caudales. C'est une structure rigide composée de tissu fibreux, alors que celle des poissons a la même structure que leurs membres. Les Cétacés se propulsent dans l'eau avec des mouvements de la queue et des ondulations du corps dans un plan vertical, tandis que ceux des poissons se font dans un plan horizontal. Les différences existant entre poissons et Cétacés sont innombrables, et les quelques exemples que nous venons de citer montrent combien les ressemblances sont superficielles ; ce sont de simples convergences de forme qui ne traduisent en rien des relations de parenté étroites.

Les Cétacés sont donc bien des mammifères qui portent et allaitent leurs petits. Mais alors, pourquoi sont-ils si différents des autres ? Certes, leurs ressemblances avec les poissons montrent qu'ils ont acquis cette morphologie, parce qu'elle est la plus efficace dans un milieu aquatique. Il est donc logique de penser que les Cétacés n'ont pas toujours eu leur apparence actuelle et que celle-ci est le résultat d'une adaptation extrêmement poussée au milieu aquatique, de mammifères terrestres, quadrupèdes.

Quel groupe de mammifères terrestres a donc donné naissance aux Cétacés ? À quoi ressemblaient les premiers Cétacés ? Quelles sont les étapes qui ont permis une transformation aussi radicale ? Pour répondre à ces questions, il nous faut remonter au début du Mésozoïque, à l'aube des mammifères.

Apparus il y a près de 180 Ma, les mammifères se sont diversifiés durant le Mésozoïque, mais sont restés en général de petits animaux terrestres (hormis de rares exceptions). Ils ressemblaient plus à de petites souris ou musaraignes qu'aux grands mammifères que nous connaissons actuellement. Ils vivaient en harmonie avec les dinosaures, alors maîtres de la Terre. À la fin du Mésozoïque (il y a 65 Ma), une profonde crise de la biodiversité affecta la planète et fit disparaître 75 % des espèces vivant sur Terre dont la totalité des dinosaures et des grands reptiles marins. De nombreux mammifères disparaissent aussi, mais pas tous. Au début de l'ère tertiaire, la vie reprend ses droits et les nombreuses niches

écologiques libérées par l'extinction des grands reptiles permettent aux mammifères survivants de se développer. Une véritable explosion des mammifères caractérise le début du Cénozoïque. En particulier, la disparition des grands prédateurs marins (Plésiosaures, Ichthyosaures, Mosasaures) de la fin du Crétacé, libéra une niche écologique laissant ainsi aux mammifères un nouveau milieu à coloniser, puisque dépourvus de vertébrés concurrents. Les Cétacés ont donc leur origine parmi des mammifères terrestres qui ont conquis le milieu aquatique au début de l'ère Tertiaire. On ne connaît pas de mammifères marins avant l'apparition des Cétacés.

Pendant longtemps, les relations des Cétacés avec les autres mammifères furent mal comprises. Tantôt rattachés aux Créodontes, ou aux insectivores [28], ils furent pendant longtemps considérés comme le groupe frère des Mesonychidae [24,25,34], un groupe d'ongulés archaïques. Cependant, les Cétacés actuels sont si particuliers que leur morphologie extrêmement modifiée rend très difficile l'identification de liens de parenté étroite avec d'autres mammifères. Cette morphologie ayant été acquise en plus de 50 Ma, on pouvait s'attendre à ce que la paléontologie apporte des solutions à cette énigme. Toutefois, contre toute attente, et bien que de nombreux Cétacés fossiles aient été connus, c'est la biologie moléculaire qui a permis, en 1991, d'éclairer le mystère des liens de parenté des Cétacés, et ce, avant que les découvertes paléontologiques n'apportent des arguments convaincants.

Une comparaison de la séquence d'ADN mitochondrial du gène du cytochrome b des Cétacés à celui des autres mammifères a démontré que leurs plus proches parents au sein des mammifères actuels étaient les Artiodactyles [1], et parmi ces derniers, plus particulièrement les hippopotames [13]. Sur le plan morphologique, les artiodactyles sont, entre autres, caractérisés par une articulation de la cheville très mobile avec un astragale à double poulie. Cette morphologie de l'astragale n'existe chez aucun autre mammifère et constitue une de leurs caractéristiques anatomiques principales, une synapomorphie des Artiodactyles. Elle devrait donc se retrouver chez les Cétacés si cette interprétation de la biologie moléculaire s'avérait exacte.

Les premiers Cétacés connus datent de plus de 50 Ma. Au début des années 1990, à l'époque des découvertes de la biologie moléculaire, de nombreux Cétacés fossiles très anciens avaient été découverts. Le plus ancien, *Pakicetus inachus*, provient du Pakistan et lors de sa découverte [9] n'était connu que par une portion postérieure de crâne (avec la base du crâne très bien conservée) et un fragment de mandibule. Aucun reste de squelette postcrânien de *Pakicetus* n'était alors connu.



Fig. 1. Astragales d'un archéocète de l'Éocène moyen, *Rodhocetus* (a), et d'un artiodactyle actuel, *Antilocapra* (b). (Photo P. D. Gingerich) Barre d'échelle = 3 cm.

*Astragali of a Middle Eocene archeocete Rodhocetus (a) and of a recent artiodactyl, Antilocapra (b). (Courtesy of P. D. Gingerich) Scale bar = 3 cm.*

D'autres cétacés fossiles anciens sont connus depuis longtemps [14,29]. Leur morphologie est certes beaucoup moins transformée que celle des Cétacés actuels (voir ci-dessous), mais les restes sont, pour les plus anciens, incomplets ou, pour les plus récents (et donc plus complets), déjà trop modifiés pour renseigner sur les affinités des Cétacés. En particulier, aucun astragale de Cétacé n'était connu.

C'est en 2001 que la découverte de fossiles de Cétacés très anciens (50 et 47 Ma) a apporté une confirmation paléontologique éclatante des interprétations de la biologie moléculaire (qui se fonde presque exclusivement sur les espèces actuelles) : *Pakicetus* et *Rodhocetus* étaient connus depuis longtemps par leurs crânes et leur colonne vertébrale (pour le second). Mais la découverte de membres postérieurs avec un astragale à double poulie démontrait paléontologiquement les affinités étroites des Cétacés avec les artiodactyles [12,31] (Fig. 1).

## 2. Les premiers Cétacés : terrestres et coureurs

*Pakicetus* est l'un des plus anciens Cétacés connu et ne ressemble en rien à l'image que l'on a des Cétacés (Fig. 2). Son allure générale est beaucoup plus proche de celle d'un mammifère terrestre que de nos baleines et

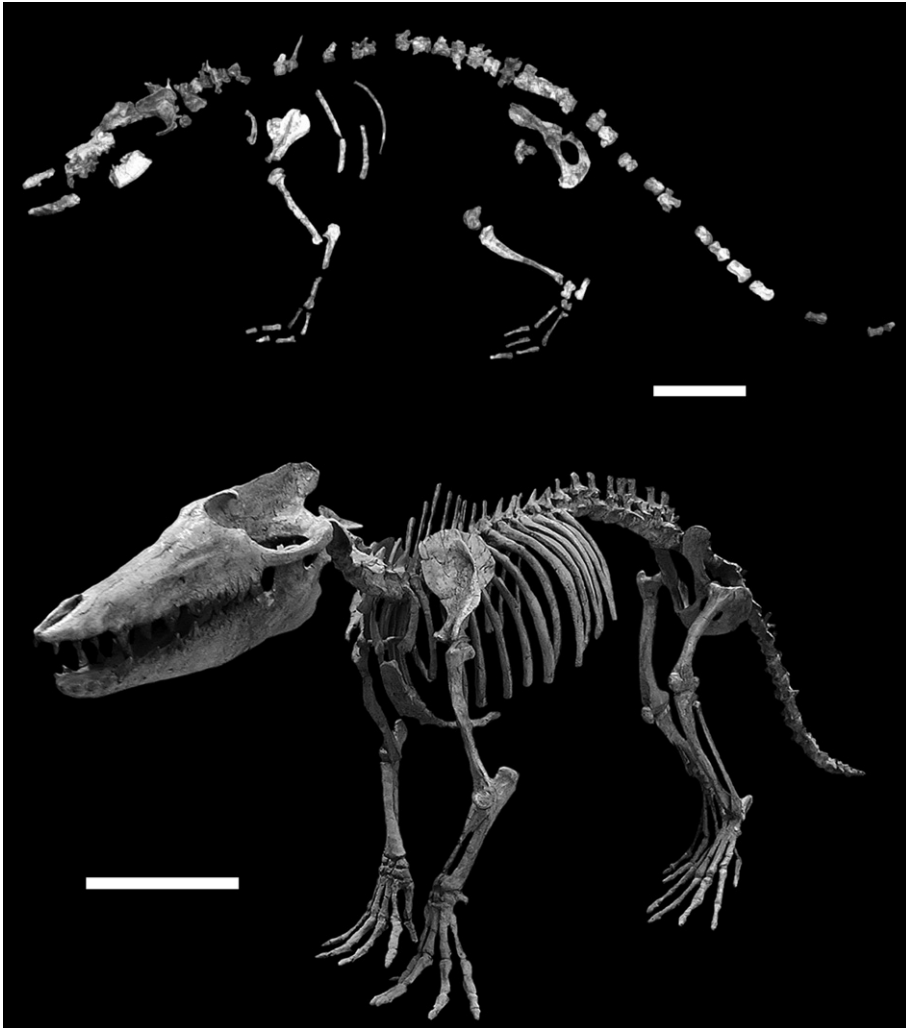


Fig. 2. Squelette partiel de *Pakicetus* (Éocène inférieur, Pakistan) constitué de plusieurs individus, (Photo H.J.G. Thewissen) et reconstitution du squelette (barres d'échelle = 20 cm).

*Partial skeleton of Pakicetus (Early Eocene, Pakistan) made of several individuals (scale bar = 20 cm) (courtesy of H.J.G. Thewissen).*

dauphins (Fig. 3). Il possède quatre membres bien développés qui en font une forme marcheuse, voire coureuse, comme le dit H. Thewissen qui a le premier reconnu le caractère terrestre de *Pakicetus* [31]. Mais alors, pour-

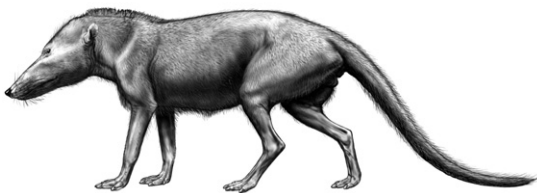


Fig. 3. Reconstitution de *Pakicetus* (par Carl Buell).  
*Reconstruction of Pakicetus (painting by Carl Buell).*

quoi est-il un Cétacé, s'il ne leur ressemble en rien ? C'est la région auditive de cet animal qui nous renseigne sur ses relations avec les Cétacés. Pour vivre dans l'eau, il faut avoir une bonne perception des sons, en particulier une bonne audition directionnelle. Un homme en plongée perçoit bien les sons, mais est incapable de déceler leur provenance car ils parviennent à l'oreille interne par transmission osseuse, et ce, par l'ensemble des os du crâne. Pour acquérir une audition directionnelle, les Cétacés ont profondément modifié leur oreille, en particulier en épaississant les os de cette région du crâne. C'est cet épaississement (pachy-ostéosclérose), déjà présent chez *Pakicetus*, qui permet de le ranger dans cet ordre de mammifères et qui semble indiquer que ce premier Cétacé devait vivre en partie dans l'eau. De plus, son crâne présente des orbites orientées vers le haut qui



Fig. 4. Vue dorsale du crâne de *Pakicetus* montrant les orbites situées sur le sommet du crâne (barre d'échelle = 10 cm).  
Dorsal view of the skull of *Pakicetus* showing the orbit located on top of the skull (scale bar = 10 cm).

leur conféraient une vision binoculaire dorsale, à l'instar des hippopotames ou des crocodiles (Fig. 4). *Pakicetus* présente également des incisives supérieures alignées, ce qui constitue une autre synapomorphie de Cétacé. En revanche, ses membres sont bien développés et graciles, les doigts ne sont pas allongés de façon notable, l'astragale est bien individualisé et possède deux poulies, le bassin est bien développé et s'articule avec un sacrum, autant de caractères qui sont ceux de mammifères terrestres. Toutefois, les os de ses membres, épaissis et denses, indiquent également un premier pas vers une adaptation au milieu aquatique. Le premier Cétacé était donc un animal en partie terrestre, coureur, mais de mœurs semi-aquatiques. Il vivait dans un environnement de fleuves et d'estuaires, mais n'était probablement pas plus amphibie qu'un tapir. Il avait la taille d'un gros chien et son crâne allongé évoque déjà celui des autres Cétacés. Ses dents puissantes indiquent qu'il devait être un redoutable prédateur qui complétait peut-être son alimentation terrestre par des poissons ou des amphibiens. *Pakicetus* représente un remarquable exemple de changement de milieu de vie chez les mammifères et, sur le plan écologique, se situe à une étape adaptative charnière, où un groupe de mammifères « bascule » d'un mode de vie dans l'autre.

### 3. Entre deux mondes : les Cétacés amphibies

Quelques millions d'années plus tard, les Cétacés ont grandement progressé dans leur adaptation au milieu aquatique. *Ambulocetus natans* (le Cétacé marcheur qui nage) a 48 Ma ; c'est un animal de grande taille qui possède toujours quatre membres bien individualisés

[17,30]. Toutefois, le membre postérieur est très développé et, en particulier, le pied présente des métapodes et des phalanges très allongés (Fig. 5). Les proportions des pieds d'*Ambulocetus* sont semblables à celles de la loutre marine (*Enhydra*), un carnivore très bien adapté à la nage. De plus, comme chez les loutres, ses phalanges sont aplaties dorsoventralement. Il est donc clair que les membres postérieurs d'*Ambulocetus* sont des organes de propulsion. La puissante musculature du rachis (tant extenseurs que fléchisseurs) indique qu'il nageait probablement par ondulations de la colonne vertébrale et des membres postérieurs dans un plan vertical, comme les loutres marines. De plus, le canal neural, relativement grand, du sacrum et des premières vertèbres caudales suggère que sa queue était puissante et utilisée dans la nage conjointement aux membres. Toutefois, la morphologie des dernières vertèbres caudales indique que la queue n'avait pas développé la nageoire observée chez les actuels et ne constituait pas à elle seule l'organe propulseur. En fait, elle était plus courte que celle des Cétacés actuels et ne dépassait que de peu les membres postérieurs vers l'arrière [17]. La propulsion était assurée par toute la partie postérieure du corps, queue et membres postérieurs dont les pieds, vraisemblablement palmés, constituaient de larges palettes natatoires. Les membres antérieurs avaient sans doute un rôle stabilisateur et directionnel (Fig. 6).

Les membres postérieurs d'*Ambulocetus* sont toujours reliés à la colonne vertébrale par un bassin articulé au sacrum, comme chez tous les mammifères terrestres. Cela indique qu'il était capable de se déplacer sur le sol. *Ambulocetus* était donc un Cétacé amphibie présentant un degré d'adaptation au milieu aquatique, semblable



Fig. 5. Squelette (Holotype) d'*Ambulocetus natans* de l'Éocène inférieur à moyen du Pakistan (barre d'échelle = 30 cm) ; reconstitution du squelette d'*Ambulocetus* à partir de l'holotype et seul spécimen connu (photos H.J.G. Thewissen).

*Skeleton (Holotype) of Ambulocetus natans from the Early Eocene of Pakistan (scale bar = 30 cm); reconstruction of the skeleton of Ambulocetus from the holotype and only specimen known so far. (Courtesy of H.J.G. Thewissen).*



Fig. 6. Reconstitution d'*Ambulocetus natans* (par Carl Buell).  
*Reconstruction of Ambulocetus natans (painting by Carl Buell).*

à celui des otaries actuelles. À terre, le corps devait être proche du sol, les grandes mains tournées vers l'extérieur. Les fémurs étaient nettement plus longs que ceux des otaries et, lors de la marche, les membres postérieurs devaient être fléchis, les pieds orientés vers l'avant. Il est clair, cependant, que la locomotion au sol devait être assez gauche et que le milieu de prédilection devait être aquatique. *Ambulocetus* constitue la forme intermédiaire par excellence entre les mammifères terrestres et les Cétacés actuels, totalement inféodés au milieu aquatique.

À l'Éocène moyen (vers 47 Ma), on connaît plusieurs autres Cétacés amphibies, d'un âge un peu plus récent qu'*Ambulocetus*. Ils appartiennent à la famille des

Protocetidae, tels que *Rodhocetus* et *Artiocetus* qui proviennent tous deux du Pakistan [11,12]. Leurs membres, bien développés et pourvus de petits sabots, indiquent qu'ils pouvaient se déplacer au sol et l'allongement de leurs doigts particulièrement ceux des pieds, qui devaient être palmés, dénote une bonne adaptation à la nage. *Rodhocetus* et *Artiocetus* possèdent, de plus, une caractéristique de leur crâne qui montre qu'ils sont clairement engagés dans la voie des Cétacés : le recul de leurs narines. Les Cétacés actuels présentent un important télescopage du crâne qui repousse les narines osseuses vers l'arrière et le sommet du crâne où elles constituent l'évent. Chez les mammifères terrestres, les narines sont situées à l'extrémité du museau, même chez des formes aussi aquatiques que les Pinnipèdes. *Pakicetus* et *Ambulocetus* ont également des narines situées à l'apex du museau. Chez les Protocetidés, les narines sont déjà légèrement reculées sans atteindre toutefois, les modifications drastiques observées chez les dauphins ou les baleines actuels.

#### 4. À la conquête des océans

À la fin de l'Éocène, vers 40 Ma, apparaissent des Cétacés de grande taille dont l'adaptation au milieu aquatique est encore plus avancée. *Dorudon* (5 m de long), *Cynthiacetus* (10 m de long) et *Basilosaurus* (15 m de long) ne sont plus amphibies, mais sont totalement dépendants du milieu aquatique [14,33]. Comme les Cétacés actuels, en cas d'échouage, ils ne devaient pas être capables de retourner à la mer (Figs. 7 et 8).

*Dorudon*, *Basilosaurus* et *Cynthiacetus* ont des membres postérieurs atrophiés, considérablement réduits en taille et qui ne peuvent avoir de rôle, ni dans la nage, ni dans la locomotion au sol [10]. De plus, le bassin n'est plus articulé avec la colonne vertébrale et ne



Fig. 7. Squelette de cf. *Cynthiacetus* un Basilosauridé de l'Éocène supérieur du Pérou (barre d'échelle = 50 cm).

*Skeleton of cf. Cynthiacetus, a basilosaurid from the Late Eocene of Peru (scale bar = 50 cm).*

peut, de ce fait, soutenir le reste du corps. Les membres antérieurs sont transformés en palettes natatoires et ressemblent plus à ceux des Cétacés actuels qu'à ceux d'*Ambulocetus* ou, a fortiori, de *Pakicetus*. Ils diffèrent cependant de ceux des Mysticètes et des Odontocètes par la persistance d'un coude articulé. Par ailleurs, les dernières vertèbres caudales sont très arrondies, comme chez les Cétacés actuels. Cette morphologie leur permet une grande amplitude de mouvements et dénote la présence d'une « nageoire » caudale, véritable battoir dont les mouvements verticaux assurent la propulsion de l'animal (Fig. 9).

*Dorudon*, *Cynthiacetus* et *Basilosaurus* ont donc atteint un degré d'adaptation au milieu aquatique proche de celui des Cétacés actuels. Ils en diffèrent toutefois par leurs narines moins reculées et par leurs dents toujours individualisées en incisives canines, prémolaires et molaires (Fig. 10). Chez les Cétacés actuels, les dents, soit ont disparu et sont remplacées par des fanons (baleines), soit sont toutes semblables (homodontes) et se sont multipliées en nombre (cachalots et dauphins).



Fig. 8. Reconstitution du squelette de *Dorudon*, un Basilosauridae environ deux fois plus petit que *Cynthiacetus* (échelle = 50 cm) (photo P. D. Gingerich).

*Reconstruction of the skeleton of Dorudon, a basilosaurid approximately twice smaller than Cynthiacetus (scale bar = 50 cm) (courtesy of P.D. Gingerich).*





Fig. 9. Reconstitution de *Dorudon* (par Daryl Leja).  
Reconstruction of *Dorudon* (Painting by Daryl Leja).

*Pakicetus*, *Ambulocetus*, *Rodhocetus*, *Dorudon*, *Cynthiacetus* et *Basilosaurus* sont des Archéocètes. Ce taxon constitue un groupe paraphylétique, mais la famille constituée par les trois derniers (les Basilosauridés) est le groupe frère des Cétacés modernes.

### 5. Premières baleines, premiers dauphins

Dès lors, la voie est ouverte pour nos dauphins, cachalots et baleines. Ceux-ci se répartissent en deux grands groupes, les Mysticètes (de mystacos, moustache en grec) ou Cétacés à fanons et les Odontocètes (de odontos, dent en grec) ou Cétacés à dents. Les Cétacés à fanons sont les baleines et les Cétacés à dents sont les dauphins, marsouins, narvals, bélougas et cachalots pour ne citer que les plus connus.

Chez ces Cétacés, un phénomène majeur modifie considérablement la structure crânienne, le télescopage [18]. Ce phénomène tend à « étirer » vers l'arrière les os rostraux (essentiellement maxillaires et prémaxillaires) et à amener vers l'avant l'occipital, les os intermédiaires (frontaux et pariétaux) se trouvant exclus (ou presque) du sommet du crâne. Chez les Cétacés actuels, l'occipital est quasiment en contact avec les maxillaires et les prémaxillaires. Les frontaux n'apparaissent plus sur le



Fig. 10. Vue antérolatérale du crâne de *cf. Cynthiacetus* montrant la position peu reculée des narines (par rapport aux cétacés actuels) et la dentition hétérodonte (barre d'échelle = 20 cm).  
Anterolateral view of the skull of *cf. Cynthiacetus* showing the bony nares less posterior than in recent cetaceans and the heterodont dentition (scale bar = 20 cm).

sommet du crâne que sous la forme d'une petite surface quadrangulaire encoignée entre l'occipital et les maxillaires. Le télescopage du crâne est plus accentué chez les Odontocètes que chez les Mysticètes. Chez les premiers, les maxillaires recouvrent complètement les processus supraorbitaires des frontaux, tandis que ce n'est jamais le cas chez les seconds. Cette particularité est d'ailleurs la synapomorphie principale qui définit les odontocètes.

Le télescopage est en fait la conséquence du recul des narines qui tend à les placer sur le sommet du crâne, pour former l'évent que l'on connaît chez les Cétacés actuels. Cette position des narines permet à l'animal de respirer sans sortir la tête de l'eau, mais en faisant seulement affleurer le sommet du crâne à la surface. Chez les premiers Mysticètes et Odontocètes fossiles, le télescopage du crâne est moins marqué que chez les formes actuelles. Les narines osseuses sont moins reculées, les maxillaires et prémaxillaires ne sont jamais en contact et les pariétaux et les frontaux qui apparaissent sur le sommet du crâne. Le télescopage s'accroît progressivement depuis les formes les plus anciennes pour atteindre son développement le plus poussé chez les formes actuelles ou très récentes.

### 5.1. Les Mysticètes

Les Mysticètes apparaissent très tôt puisque les premières baleines sont connues dans l'Éocène terminal (34 Ma) d'Antarctique. *Llanocetus* est une baleine qui possédait vraisemblablement déjà des fanons, mais dont les dents n'ont pas encore totalement disparu même si elle sont considérablement plus réduites que celles des Archéocètes [19]. Les fanons de *Llanocetus* ne sont bien sûr pas conservés sur le seul spécimen connu de cette baleine, mais des structures de son palais permettent de supposer leur présence. En effet, chez les baleines actuelles, l'épithélium du palais qui produit les fanons (formés de kératine) est fortement vascularisé par de gros vaisseaux sanguins qui impriment de profonds sillons sur le maxillaire. De tels sillons, bien que moins nombreux et plus réduits, semblent être néanmoins présents chez *Llanocetus*.

Plusieurs autres baleines à dents sont, par ailleurs, connues durant le début de l'évolution des baleines (à l'Oligocène, entre 34 et 24 Ma). Des formes telles que *Chonecetus* et *Aetiocetus* sont connues dans l'Oligocène supérieur d'Orégon et du Japon [2,3]. Ces deux genres avaient des dents petites et uniradiculées, contrairement à *Llanocetus* dont les dents étaient plus grandes et possédaient deux racines. Cet état de fait chez *Aetiocetus* et *Chonecetus* dénote une réduction des dents plus avancée que chez la forme éocène. Ces Mysticètes (particulière-

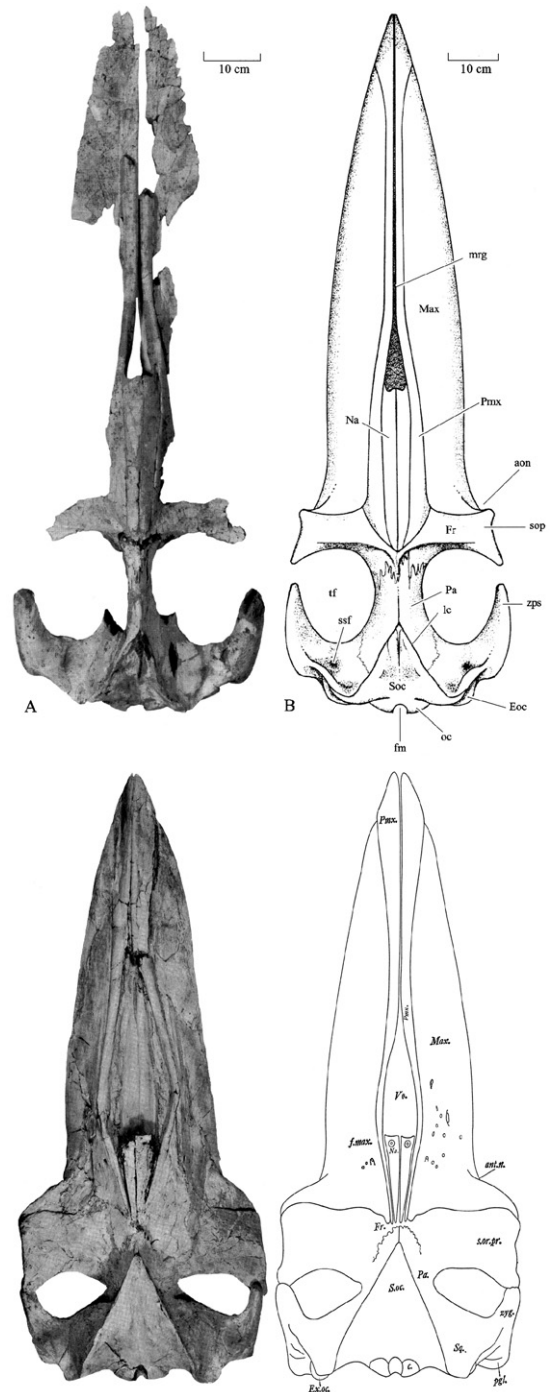


Fig. 11. Vue dorsale (photo et reconstitution) du crâne chez *Eomysticetus* (a) de l'Oligocène supérieur de Caroline du Sud (d'après Sanders et Barnes [27]) et chez *Aglaocetus* (b) du Miocène moyen du Maryland, États-Unis (d'après Kellogg [14]).

Dorsal view (photo and reconstruction) of the skull of *Eomysticetus* (a) from the Late Oligocene of South Carolina (from Sanders and Barnes [27]) and of *Aglaocetus* (b) from the Middle Miocene of Maryland, USA (from Kellogg [14]).

rement *Aetiocetus*) avaient par ailleurs probablement, comme *Llanocetus*, de petits fanons. D'autres formes de Mysticètes à dents sont également connues en Australie (*Mammalodon*, *Janjucetus*) [4,26].

Dès l'Oligocène supérieur (30 Ma) apparaissent des baleines à fanons dont les dents ont totalement disparu. Leur morphologie externe diffère peu de celle de nos rorquals actuels avec, en particulier, des narines repoussées sur le sommet et l'arrière du crâne. *Eomysticetus* de l'Oligocène supérieur de Caroline du Nord, est l'un des genres les plus anciens connus de Mysticètes ne possédant que des fanons [27]. Chez cette baleine, le télescopage du crâne est moins poussé que chez les Mysticètes actuels, puisque cette forme possède encore des pariétaux qui apparaissent sur le sommet du crâne et des narines osseuses situées à mi-longueur du crâne. Chez des formes plus récentes telles que *Aglaocetus* ou *Diorocetus* du Miocène moyen du Maryland, la morphologie du crâne est très proche de celle des baleines actuelles [15] (Fig. 11).

## 5.2. Les Odontocètes

Les Cétacés à dents ou Odontocètes apparaissent il y a un peu plus de 30 Ma avec, entre autres, les premiers cachalots. Les Odontocètes les plus anciens présentent de nombreux caractères primitifs comme la présence de dents hétérodontes et, pour les postérieures biradiculées

(*Xenorophus*, *Simocetus*, *Agorophius*, *Waipatia*, Squalodontidae) ou des narines moins reculées [5–7] (Fig. 12). Ces Odontocètes sont d'âge le plus souvent Oligocène, mais de nombreux Squalodontidae sont d'âge Miocène. Ce sont néanmoins bien des Odontocètes car elles en possèdent la principale synapomorphie : leurs maxillaires recouvrent les processus supraorbitaires des frontaux postérieurement, une condition qui n'existe jamais chez les Mysticètes ou les Archéocètes [21].

Les Odontocètes vont développer une adaptation leur permettant de s'orienter dans l'eau indépendamment de leur vue. La vue des Cétacés est globalement bonne, tant dans l'eau que hors de l'eau. Elle est toutefois diminuée par l'absence très probable de vision binoculaire à cause de la position latérale des yeux. De plus, les conditions de luminosité sous l'eau sont très variables. Celle-ci peut être très réduite, voire à peu près nulle, à cause de la grande turbidité de l'eau ou de la profondeur. Pour compenser ce handicap, les Odontocètes ont développé un système de sonar très performant, l'écholocalisation. Les conduits nasaux reliant les narines osseuses aux narines externes présentent de nombreux diverticules et sacs aériens qui permettent à l'animal d'émettre de sons, des « clics » ou des ultrasons. Ces sons sont amplifiés par une lentille acoustique, le melon situé sur la face dorsale du rostre, lequel est souvent fortement excavé pour recevoir cet organe. La présence d'un melon marque profondément les os du rostre et peu donc aisément se



Fig. 12. Vue antérolatérale du crâne de *Waipatia* (a) de l'Oligocène supérieur de Nouvelle-Zélande (barre d'échelle = 5 cm).  
Anterolateral view of the skull of *Waipatia* (a) from the Late Oligocene of New-Zealand (scale bar = 5 cm).

décèler chez les formes fossiles. Les ondes réfléchies par les objets environnant l'animal sont captées par la mandibule, entre autres, par un organe situé sur la face médiale du dentaire, le corps gras mandibulaire, lequel les transmet, par la région auditive, au système nerveux central qui les analyse. Un dauphin peut donc réaliser de véritables cartographies de son environnement quelle que soit l'obscurité qui l'entoure. Ce système n'existe apparemment pas chez les Mysticètes, ce qui pose le problème de leur orientation puisque la position des yeux des Mysticètes ne permet pas non plus de vision binoculaire. Les plus anciens Odontocètes avaient un melon, certes plus réduit que chez les formes actuelles, mais vraisemblablement fonctionnel.

Il faudra cependant attendre encore une quinzaine de millions d'années pour voir apparaître la plupart des familles actuelles. Les premiers Ziphiidés (baleines à bec) apparaissent au Miocène inférieur [20], tandis que les premiers dauphins (Delphinidés), marsouins (Phocoenidés) et bélougas (Monodontidés) ne sont connus qu'au début du Miocène supérieur [8].

Parmi les Cétacés fossiles récents, un cas d'école doit être mentionné : celui du « dauphin morse », *Odobenocetops*. Ce genre n'est connu que dans le Pliocène de la formation Pisco au Pérou. *Odobenocetops* est un delphinoïde proche des Monodontidés [22,23]. Il possède une longue défense comme le narval, mais son allure en est bien différente, car celle-ci n'est pas située à l'apex du rostre et se projetant vers l'avant, mais est orientée vers le bas et vers l'arrière. À l'inverse du narval où la grande défense est implantée dans le maxillaire gauche, celle d'*Odobenocetops* est implantée dans le prémaxillaire droit. Il s'agit donc d'une incisive tandis que la défense du narval est, soit une canine, soit une prémolaire (probablement une canine). De plus, chez le narval, la défense droite est une petite baguette de 10 à 20 cm de long qui reste dans le maxillaire. Chez *Odobenocetops*, la défense gauche est également petite, mais était fonctionnelle, c'est-à-dire qu'elle dépassait du prémaxillaire et était visible à l'extérieur du crâne (Fig. 13). Chez le narval, les défenses des femelles sont de taille identique à la défense droite du mâle et restent dans le maxillaire. Les défenses des femelles chez *Odobenocetops* sont également de la même taille que la gauche du mâle et, comme celle-ci, sont fonctionnelles.

Outre ces défenses, la morphologie générale du crâne d'*Odobenocetops* est profondément modifiée par rapport à celle des autres Odontocètes. Le rostre n'est pas allongé et pointu comme chez un dauphin ou un bélouga, mais très massif, court, large et arrondi. Les fosses nasales ne sont pas situées sur le sommet du crâne dans la région postérieure de la tête, mais dans sa région anté-

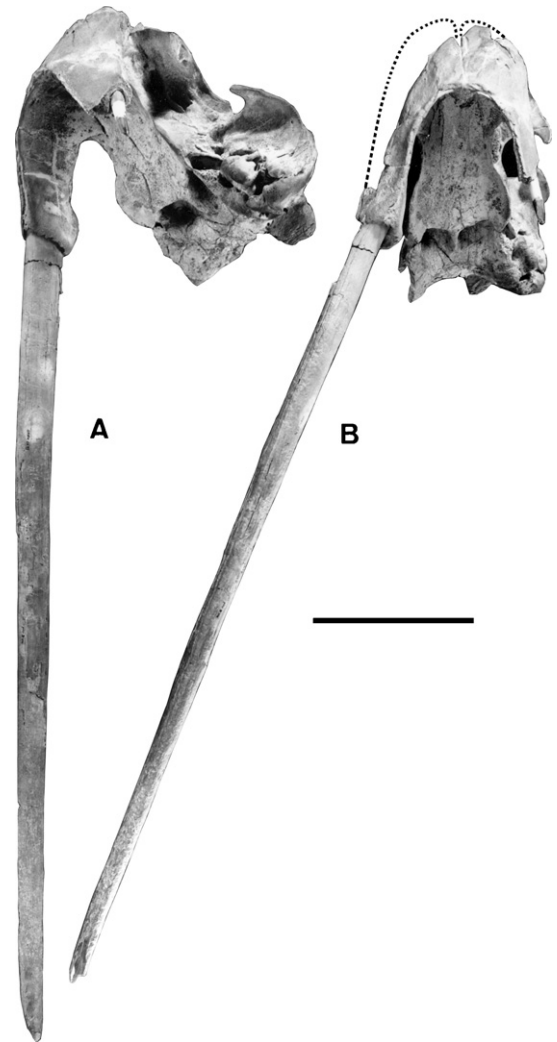


Fig. 13. Crâne d'*Odobenocetops* en vue ventrale et ventro-latérale (d'après Muizon et Domning [22]), barre d'échelle = 20 cm.

Skull of *Odobenocetops* in ventral and ventrolateral views (from Muizon and Domning [22]), scale bar = 20 cm.

rieure. Tout se passe comme si les fosses nasales (après avoir été repoussées vers l'arrière et le sommet du crâne au cours de l'évolution des cétacés) avaient entrepris le chemin inverse chez *Odobenocetops*. Le bord antérieur du rostre est très élevé et présente une structure rugueuse qui suggère une très puissante lèvre supérieure. Le palais, en outre, est très profond et ne porte pas de dents maxillaires. Autre particularité d'*Odobenocetops*, les orbites sont largement ouvertes dorsalement, ce qui permet de supposer que l'animal avait une bonne vision binoculaire dorsale. Enfin, l'extrême réduction du rostre, sur lequel repose le melon, suggère que cet organe était absent ou très réduit chez *Odobenocetops* (Fig. 14).



Fig. 14. Reconstitution d'*Odobenocetops* (par Mary Parrish).  
Reconstruction of *Odobenocetops* (Painting by Mary Parrish).

Cette morphologie inattendue pour un cétacé peut s'expliquer si l'on compare *Odobenocetops* aux morses actuels, en particulier concernant leur mode alimentaire. Ces derniers se nourrissent de mollusques à coquille peu épaisse ou de petits crustacés. Ils ne broient pas les coquilles avec leurs dents, mais les immobilisent dans leurs lèvres puissantes et en aspirent le contenu. Dans cette action, la langue fait office d'un piston très puissant, dont le corps est la cavité buccale (au palais fortement voûté), le tout formant une pompe à vide remarquablement efficace. Un mode alimentaire similaire est vraisemblable chez *Odobenocetops*, sans doute même plus efficace en raison de la grande profondeur de son palais. *Odobenocetops* devait donc fouiller le fond de la mer à la recherche de mollusques ou de crustacés, le corps étant dans une position oblique par rapport à la surface du fond. Dans cette position, les orbites (orientées dorsalement) étaient orientées antérieurement permettant à l'animal une bonne vision binoculaire antérieure lors de sa recherche de nourriture (Fig. 14).

Le rôle des défenses, particulièrement la grande, reste inexpliqué. Celle-ci devait probablement constituer un handicap compte tenu de sa taille qui dépassait un mètre de longueur. Elle avait sans doute un rôle social puisque les femelles étaient dépourvues de grande défense.

La découverte d'un Cétacé tel qu'*Odobenocetops* démontre à quel point les surprises que nous réservent les faunes fossiles peuvent parfois dépasser l'imagination.

## 6. Conclusion

L'histoire des Cétacés est l'une des plus démonstratives de l'évolution que l'on puisse observer. Le passage d'un milieu terrestre à un milieu aquatique requiert des modifications drastiques de l'anatomie et de la physiologie. Or, les Cétacés sont les mammifères les plus adaptés au milieu aquatique. En quelques dizaines de millions d'années, un groupe de mammifères, bien défini par plusieurs synapomorphies, s'est transformé pour s'adapter parfaitement à un milieu qui n'était pas le sien au départ. Cette adaptation est progressive et se fait par plusieurs étapes maintenant bien connues. Les premiers Cétacés sont des animaux terrestres, mais de mœurs semi-aquatiques. La deuxième étape est un stade amphibie que l'on pourrait comparer à celui des otaries actuelles : des animaux bons nageurs, mais encore capables de se déplacer facilement sur le sol. Un troisième stade libère complètement du milieu terrestre des cétacés qui deviennent totalement inféodés au milieu aquatique. Toutefois, du chemin reste à faire pour arriver au degré d'adaptation des Cétacés actuels et un quatrième stade vient parfaire le troisième. Entre autres, le télescopage du crâne permet une position des narines sur le sommet de la tête, des spécialisations alimentaires remarquables se développent particulièrement chez les baleines qui acquièrent des fanons permettant une alimentation par filtration ; les Odontocètes, quant à eux, développent un système d'orientation basé sur le principe du sonar avec un melon, véritable lentille acoustique située sur le rostre.

Cela dit, l'extrême modification de la morphologie des Cétacés actuels constituait un sérieux handicap à la compréhension de leur origine et à la mise en évidence de leurs relations de parenté avec les autres mammifères. Pourtant, la conjugaison des efforts de deux communautés de scientifiques a permis de faire des Cétacés un des groupes de mammifères dont l'évolution est désormais la mieux comprise et qui constitue dorénavant un modèle. Cela est également dû à la ténacité de nombreux paléontologues qui ont su découvrir dans des niveaux d'âge géologique crucial des spécimens remarquablement complets et qui constituent des maillons décisifs pour la compréhension de cette histoire évolutive. Des fossiles tels que *Pakicetus*, *Ambulocetus* ou *Rodhocetus* constituent des découvertes clés dans l'histoire de la paléontologie, aussi importante pour comprendre l'histoire de la vie que la découverte du premier oiseau

(*Archaeopteryx*) à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle ou des premiers hominidés (*Australopithecus*) au début du XX<sup>e</sup> siècle.

Mais la cadence des découvertes paléontologiques ne laisse pas répit aux scientifiques. Récemment, notre connaissance de l'histoire évolutive des Cétacés a encore progressé. La découverte en décembre 2007 de restes d'un mammifère très proche phylogénétiquement des Cétacés resserre leurs liens avec les Artiodactyles. *Indohyus*, le fossile en question, appartient à la famille des Raoellidés ; il est décrit par les auteurs de cette découverte [32] comme l'Artiodactyle le plus proche des Cétacés, confirmant ainsi l'enracinement du groupe. Les Raoellidés seraient donc le groupe-frère des Cétacés. Cependant, le crâne d'*Indohyus* présente de nombreux caractères qui permettent de le considérer comme le Cétacé le plus primitif. On remarque, en particulier, un fort épaississement du tympanique (os de l'oreille) qui n'existe que chez les Cétacés et qui est absent des Artiodactyles. Comme les Cétacés, *Indohyus* possède des incisives supérieures alignées de l'avant vers l'arrière et non transversalement comme chez les Artiodactyles. Comme les Cétacés, son rostre est allongé et comme chez *Pakicetus*, ses orbites sont orientées vers le haut, lui permettant une bonne vision binoculaire dorsale. *Indohyus* était un animal semi-aquatique et son régime alimentaire probablement omnivore constitue la première étape du changement d'alimentation qui caractérise les Cétacés carnivores, issus d'Artiodactyles herbivores. *Indohyus* est donc en fait bien un Cétacé, le plus primitif connu (Fig. 15).

*Indohyus* était toutefois à peu près contemporain du plus ancien des Cétacés, *Pakicetus*. Il ne peut donc avoir été son ancêtre, mais il est, en revanche, le descendant de l'ancêtre des Cétacés (au même titre que *Pakicetus*). *Indohyus*, et donc les Raoellidés, constituent le groupe frère de tous les autres Cétacés. Plus primitif que *Paki-*



Fig. 15. Reconstitution d'*Indohyus*, le Cétacé le plus primitif (par Carl Buell).

Reconstruction of *Indohyus*, the most primitive cetacean (painting by Carl Buell).

*etus*, il nous renseigne sur la morphologie du premier Cétacé.

## Références

- [1] U. Arnason, A. Gullberg, B. Widegren, The complete nucleotide sequence of the mitochondrial DNA of the fin whale, *Balaenoptera physalus*, *J. Mol. Evol.* 33 (1991) 556–568.
- [2] L.G. Barnes, M. Kimura, H. Furusawa, H. Sawamura, Classification and distribution of the Oligocene Aetiocetidae (Mammalia; Cetacea; Mysticeti) from western North America and Japan, *The Island Arc* 3 (1994) 392–431.
- [3] D.R. Emlong, A new archaic whale from the Oligocene of Northwest Oregon, *Bull. Mus. Nat. Hist. Univ. Oregon* 3 (1966) 1–151.
- [4] E.M.G. Fitzgerald, A bizarre new toothed mysticete (Cetacea) from Australia and the early evolution of baleen whales, *Proc. R. Soc. Biol. Sci.* 273 (2006) 2955–2963.
- [5] R.E. Fordyce, Systematics of the odontocete *Agorophius pygmaeus* and the Family Agorophiidae (Mammalia, Cetacea), *J. Paleont.* 55 (1981) 1028–1045.
- [6] R.E. Fordyce, *Waipatia maerewhenua*, new genus and new species (Waipatiidae, new family), an archaic Late Oligocene dolphin (Cetacea: Odontoceti: Platanistoidea) from New Zealand, *Proc. San Diego Mus. Nat. Hist.* 29 (1994) 147–176.
- [7] R. E. Fordyce, *Simocetus rayi* (Odontoceti: Simocetidae, new family): a bizarre new archaic Oligocene dolphin from the eastern North Pacific, in: R. J. Emry (Ed.), *Cenozoic mammals of land and sea: tribute to the career of Clayton E. Ray Smiths*. *Contrib. to Paleobiology* 93 (2002) 185–222.
- [8] R.E. Fordyce, C. de Muizon, Evolutionary history of cetaceans: a review, in: J.-M. Mazin, V. de Buffrénil (Eds.), *Secondary Adaptation of Tetrapods to Life in Water*, Pfeil Verlag, Munich, 2001, pp. 169–233.
- [9] P.D. Gingerich, D.E. Russell, *Pakicetus inachus*, a new archeocete (Mammalia, Cetacea) from the Early-Middle Eocene Kuldana Formation of Kohat (Pakistan), *Contrib. Mus. Paleont. Univ. Michigan* 25 (1981) 235–246.
- [10] P.D. Gingerich, B.H. Smith, E.L. Simons, Hind limbs of Eocene *Basilosaurus*; evidence of feet in whales, *Science* 249 (1990) 154–156.
- [11] P.D. Gingerich, S.M. Raza, M. Arif, M. Anwar, X. Zhou, New whales from the Eocene of Pakistan and the origin of cetacean swimming, *Nature* 368 (1994) 844–847.
- [12] P.D. Gingerich, M. ul Haq, I.S. Zalmout, I.H. Khan, M.S. Malkani, Origin of whales from early artiodactyls: hands and feet of Eocene Protocetidae from Pakistan, *Science* 293 (2001) 2239–2242.
- [13] D.M. Irwin, U. Arnason, Cytochrome b Gene of marine mammals: phylogeny and evolution, *J. Mam. Evol.* 2 (1994) 37–55.
- [14] R. Kellogg, A review of the Archaeoceti, *Carnegie Inst. Washington*, publ. 482 (1936) (366 p).
- [15] R. Kellogg, Fossil marine mammals from the Miocene Calvert Formation of Maryland and Virginia, *Smiths. Inst., U. S. Natl. Mus.* 247 (1968) 103–201.
- [16] K. Linné, *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, synonymis, locis* Vol 1: regnum animale. Editio decima, reformata. Stockholm: Laurentii salvii. 1758.
- [17] S.I. Madar, J.G.M. Thewissen, S.T. Hussain, Additional holotype remains of *Ambulocetus natans* (Cetacea, Ambulocetidae), and their implications for locomotion in early whales, *J. Vert. Paleont.* 22 (2001) 405–422.

- [18] G.S. Miller, The telescoping of the cetacean skull, *Smiths. Misc. Collns.* 76 (1923) 1–71.
- [19] E.D. Mitchell, A new cetacean from the Late Eocene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula, *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 46 (1989) 2219–2235.
- [20] C. de Muizon, A new Ziphiidae (Cetecea) from the Early Miocene of Washington state and a phylogenetic analysis of the major groups of odontocetes, *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Sér. 4, sect. C* 12 (1991) 279–326.
- [21] C. de Muizon, Are the squalodont related to the platanistoids? *Proc. San Diego Mus. Nat. Hist.* 29 (1994) 135–146.
- [22] C. de Muizon, D.P. Domning, The anatomy of *Odobenocetops* (Delphinoidea, Mammalia), the walrus-like dolphin from the Pliocene of Peru and its palaeobiological implications, *Zool. J. Lin. Soc.* 134 (2002) 423–452.
- [23] C. de Muizon, D.P. Domning, D. Ketten, *Odobenocetops peruvianus*, the walrus-convergent Delphinoid from the Early Pliocene of Peru, in: R. J. Emry (Ed.), *Cenozoic mammals of land and sea: tribute to the career of Clayton E. Ray Smiths. Contrib. to paleobiology* 93 (2002) 223–261.
- [24] M.A. O’Leary, Phylogenetic and morphometric reassessment of the dental evidence for a mesonychian and cetacean clade, in: J.G.M. Thewissen (Ed.), *The emergence of whales, evolutionary patterns in the origin of Cetacea*, Plenum Press, New York, 1998, pp. 133–161.
- [25] M.A. O’Leary, J.H. Geisler, The position of Cetacea within Mammalia: phylogenetic analysis of morphological data from extinct and extant taxa, *Syst. Biol.* 48 (1999) 455–490.
- [26] G.B. Pritchard, On the discovery of a fossil whale in the older Tertiaries of Torquay, Victoria, *Vic. Nat.* 55 (1939) 151–159.
- [27] A. E. Sanders, L. G. Barnes, Paleontology of the Late Oligocene Ashley and Chandler Bridge Formations, a new family of primitive mysticetes (Mammalia, Cetacea), in: R. J. Emry (Ed.), *Cenozoic mammals of land and sea: tribute to the career of Clayton E. Ray Smiths. Contrib. to Paleobiology* 93 (2002) 313–356.
- [28] E.J. Slijper, *Whales*, Hutchinson, London, 1979, 511p.
- [29] E. Stromer, Die Archaeoceti des Ägyptischen Eozäns, *Beiträge Paläont. U. Geol. Österreich-Ungarns u. d. Orients* 21 (1908) 106–177.
- [30] J.G.M. Thewissen, S.I. Madar, S.T. Hussain, *Ambulocetus natans* an Eocene cetacean (Mammalia) from Pakistan, *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 191 (1996) 1–86.
- [31] H.J.G. Thewissen, E.M. Williams, S.T. Hussain, Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationships of whales to artiodactyls, *Nature* 413 (2001) 277–281.
- [32] H.J.G. Thewissen, L.N. Cooper, M.T. Clementz, S. Bajpai, N.B. Tiwari, Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India, *Nature* 450 (2007) 1190–1194.
- [33] M. Uhen, Form, function, and anatomy of *Dorudon atrox* (Mammalia, Cetacea): an archaeocete from the Middle to Late Eocen. of Egypt, *University of Michigan Papers on Paleontology* 34 (2004) 1–222.
- [34] L. Van Valen, Monophyly or diphyly in the origin of whales, *Evolution* 22 (1968) 37–41.