

DETERMINATIEGIDS VOOR HET DETERMINEREN VAN PERIOTICA VAN TANDWALVISSEN (ODONTICETI) UIT NEDERLAND

SANDER SCHOUTEN, NATUURHISTORISCH MUSEUM ROTTERDAM;
SANDERSCHOUTEN88@HOTMAIL.COM

Samenvatting

Dit artikel beschrijft welke tandwalvissen (Odonticeti) op basis van los gevonden periotica bekend zijn in Nederland en welke soorten mogelijk aangetroffen kunnen worden. De tandwalvisfamilies die in dit artikel aan de orde komen, zijn de echte potvissen (Physeteridae), de dwergpotvissen (Kogiidae), langsnuitrivierdolfijnen (Pomatodelphininae), Squalodonten (Squalodontidae), langsnuitdolfijnen (Eurhinodelphinidae), spitssnuitdolfijnen (Ziphiidae), archaische dolfijnen (Kentriodontidae), La Plata-dolfijnen (Pontoporiidae), echte dolfijnen (Delphinidae), bruinvissen (Phocoenidae) en de grondeldolfijnen (Monodontidae). Verder worden binnen het artikel de morfologische kenmerken van de tandwalvisperiotica beschreven en de mogelijke uitdagingen die er zijn bij het bestuderen van deze fossielen.

Summary

This article describes the fossil periotic (or petrosal) bones of toothed whales (Odonticeti) that are known and can possibly be found in the Dutch fossil record. The toothed whale families that are being discussed in this article are the sperm whales (Physeteridae), pygmy sperm whales (Kogiidae), Indian river dolphins (Pomatodelphininae), shark-toothed dolphins (Squalodontidae), long-snouted dolphins (Eurhinodelphinidae), beaked whales (Ziphiidae), archaic dolphins (Kentriodontidae), Franciscan dolphins (Pontoporiidae), oceanic dolphins (Delphinidae), porpoises (Phocoenidae) and the beluga whales and narwhals (Monodontidae). This article also sums the diagnostic characteristics of the toothed whale periotics and discusses the challenges they bring when studying these fossils.

INLEIDING

Een belangrijke reden voor mij om verder onderzoek te doen naar de periotica van tandwalvissen was de vondst en publicatie van Post & Lammerse (2017). Het ging om een fossiel perioticum van een primitieve rivierdolfijn (*Platanistoidea* indet.) dat gevonden was op het strand van De Kaloet. Het gevonden perioticum was het eerste bewijs voor het voorkomen van rivierdolfijnen (*Platanistoidea*) in Nederland. Al snel volgde er nog een publicatie waarmee ook een nieuwe subfamilie (*Pomatodelphininae*) kon worden toegevoegd aan de fossiele tandwalvisfauna voor Nederland (Schouten & Post, 2018). Beide vondsten (en publicaties) laten zien dat het bestuderen van losse periotica in Nederland nuttig kan zijn. Ondanks dat eerdergenoemde publicaties belangrijk zijn voor Nederland, behandelen ze maar een klein deel van deze uitgebreide tandwalvisfamilie en de morfologische kenmerken van de bijbehorende periotica. Voordat ik dieper onderzoek wil doen naar de fossiele periotica van tandwalvissen (en hun variaties) in Nederland, vind ik het belangrijk om een goede basiskennis te hebben op dit gebied. In de Nederlandse literatuur ontbreekt helaas een overzichtsartikel waarbij je gevonden periotica op duidelijke en makkelijke wijze kunt determineren. Er is wel wat over dit onderwerp te vinden in de Nederlandse literatuur (zoals Peters, 2013; Foekens, 2008), maar hierbij ontbreekt vaak een uitgebreide beschrijving van alle belangrijke morfologische determinatiekenmerken van de tandwalvisfamilies. Helaas is de (ongepubliceerde) masterscriptie van Foekens (2006) niet (digitaal) beschikbaar voor geïnteresseerden, wat al een groot gemis is. Tevens is het steeds opnieuw afzoeken van websites als Fossiel.net en Paleontica.org naar informatie ook verre van ideaal. Daarbij heeft de walvispaleontologie sinds de publicaties van Foekens (2006; 2008) niet stilgestaan. Het gevolg hiervan is dat sommige bevindingen enigszins gedateerd kunnen zijn en/of aangevuld dienen te worden. Tot slot behandelt Foekens alleen de tandwalvisfamilies die in Mill/Langenboom aangetroffen zijn, terwijl er toentertijd al meer walvisfamilies bekend waren in Nederland (zoals de *Squalodontidae*), wat dus een incompleet beeld geeft bij het determineren. En als laatste is het ook belangrijk om deze kennis te delen met andere verzamelaars en geïnteresseerden, die zich willen verdiepen in tandwalvisperiotica.

Behalve de kenmerken vind ik het belangrijk om de evolutionaire geschiedenis van deze tandwalvisfamilies te kennen, om zo de gelijkenissen en verschillen tussen de periotica te begrijpen; dit zal deels behandeld worden in de discussie. Wel dient nog opgemerkt te worden dat deze publicatie bedoeld is om te helpen bij het determineren van complete periotica. Bij fragmentaire vondsten is het beter om deze te vergelijken in een museale collectie of iemand te raadplegen met ervaring op dit gebied. En als laatste is het belangrijk om te weten dat deze publicatie is bedoeld voor het determineren van periotica die een ouderdom hebben van Mioceen en jonger (Plioceen, Pleistoceen en Holoceen).

HET GEHOORCOMPLEX VAN WALVISSEN

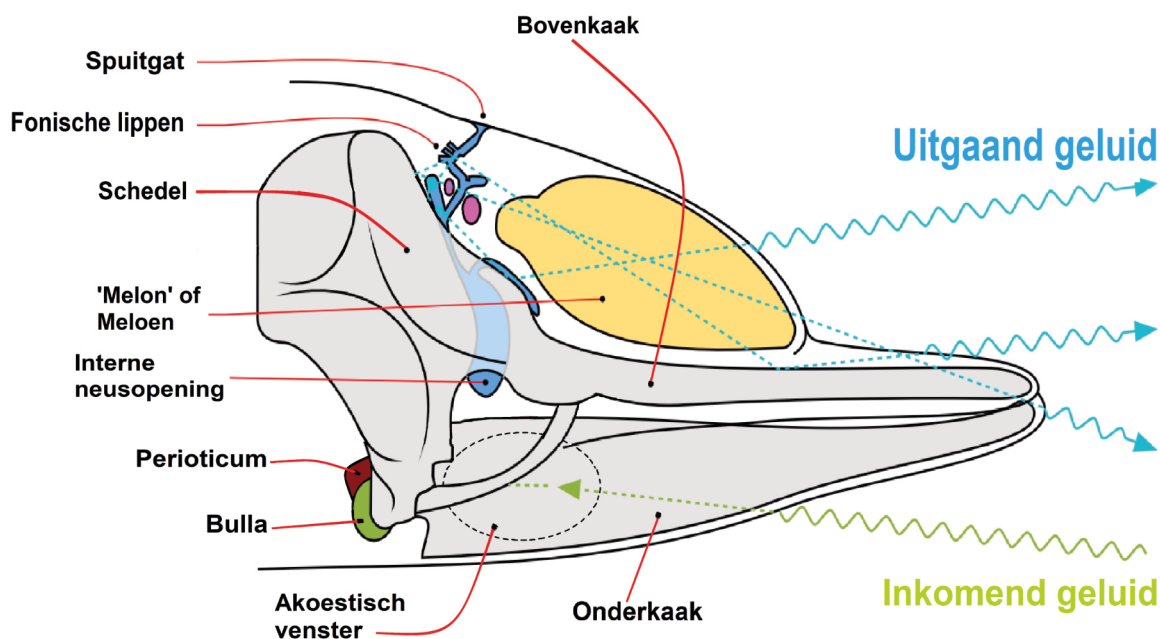
Walvissen leven permanent in het water en dat heeft invloed op hun zintuigen. Zo hebben walvissen geen externe oren meer, is hun ruikvermogen niet goed ontwikkeld en

kunnen ze niet goed zien onder water. Om dit te compenseren speelt het gehoor een zeer belangrijke rol. Het zijn dan ook juist de gehoorbeenderen die de walvis (*Cetacea*) uniek maken, en het meest belangrijke kenmerk zit hem in één van de gehoorbeenderen, namelijk in het gehoorkapsel (tympanic bulla of gewoon bulla). De bulla is het belangrijkste kenmerk waarmee walvissen zich onderscheiden van andere zoogdieren. Ze hebben een verdikte inwendige lip (het involucrum) die erg compact is. Binnen de walvisfamilies treffen we grote morfologische verschillen van dit complex aan. Zo hebben de bulla's van moderne tandwalvissen (*Odontoceti*) een hele dunne wand aan de buitenzijde, de bulla-plaat genaamd (Marx et al., 2016; Berta, 2017).

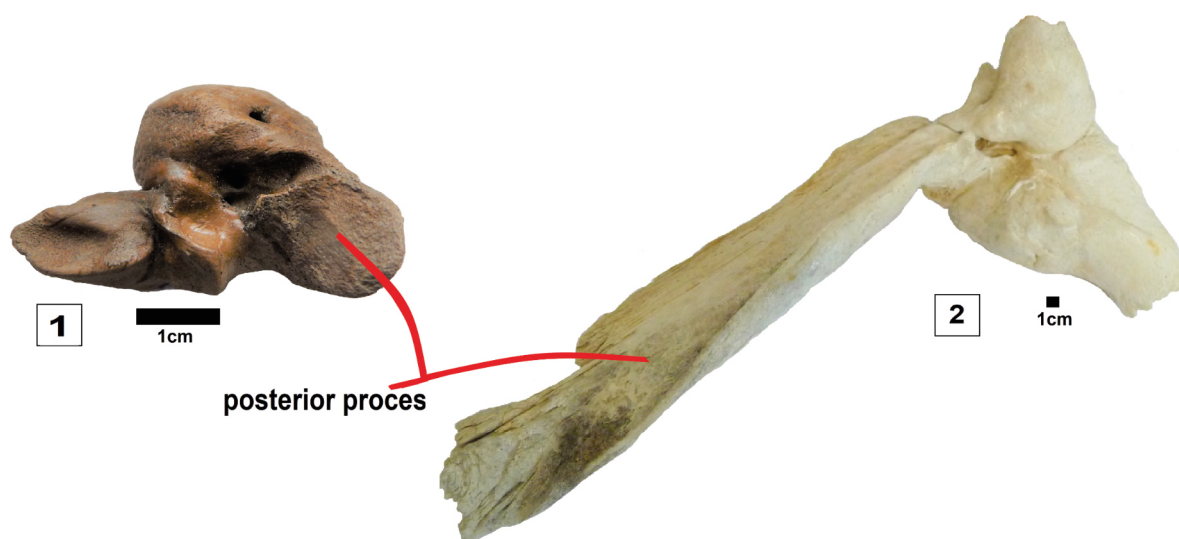
Tandwalvissen hebben een goed ontwikkeld gehoor en zijn in staat om zeer hoge frequenties (zelfs boven de 150 kHz) te creëren en horen. Hun gehoor is er speciaal op gericht om met hoge frequenties te functioneren. Zo gebruiken tandwalvissen het om te kunnen communiceren met soortgenoten en om zich te oriënteren (met echolocatie). Ze zenden deze hoge frequentieklikken uit door middel van de zogeheten melon of meloen (Fig. 1). Deze meloen dient voor echolocatie en werkt als een soort (actieve) sonar. De meloen intensificeert de geluidsstroom die geproduceerd wordt door de fonische lippen, die zich hoog in de luchtpijp bevinden (nabij het neusgat en achter de meloen). Tandwalvissen ontvangen geluid voornamelijk via een holte, een akoestisch venster, (achterin) in de onderkaak en van daar uit wordt het signaal doorgegeven aan het middenoor, dat in het rotsbeen/perioticum ligt (Perrin et al., 2008; Peters, 2013).

Baleinwalvissen (*Mysticeti*) zijn gespecialiseerd in het horen van lage frequenties. Zij hebben een goed gehoor en zijn in staat om zeer lage frequenties van 10 Hz tot boven de 100 kHz te creëren en horen. Het voordeel van het communiceren op deze lage frequenties is dat het geluid van honderden kilometers ver hoorbaar is. Helaas weten we bij baleinwalvissen niet precies hoe de geluidsroute naar het inwendige oor loopt, noch hoe ze deze lage geluiden produceren. Baleinwalvissen hebben bijvoorbeeld geen fonische lippenstructuur zoals de tandwalvissen. In plaats daarvan hebben zij een strottenhoofd dat waarschijnlijk een rol speelt bij de geluidsproductie (Perrin et al., 2008). Maar helemaal in het duister tasten we ook weer niet: Cranford & Krysl (2015) deden onderzoek naar de productie en ontvangst van geluid bij baleinwalvissen. Dit deden ze door een schedel van een gewone vinvis (*Balaenoptera physalus*) te scannen in een CT-scanner. Ze kwamen uit op twee conclusies: de geluids-overdracht gebeurt waarschijnlijk (1) via vibratie van de schedel en (2) via een drukmechanisme dat door zachte weefsels wordt overgedragen. Hiervan is de geluidsoverdracht via de beenstructuren het overheersende mechanisme.

Ondanks dat beide walvisfamilies op verschillende frequenties horen, heeft dit uiteindelijk maar weinig invloed op de bouw van het rotsbeen/perioticum gehad. Zowel de balein- als de tandwalvissen hebben een soortgelijk gebouwd perioticum. Het duidelijkste verschil tussen beide periotica zit in het formaat van het posterieur processus (Fig. 2). Het posterieur processus is bij tandwalvissen over het algemeen kort, terwijl het botstuk bij baleinwalvissen langgerekt is (Perrin et al., 2008).



Figuur 1. Schematische weergave van de geluidsproductie en ontvangst bij tandwalvissen.
Schematic diagram of sound production and reception in a toothed whale.



Figuur 2. Verschil tussen een perioticum van een (1) tandwalvis (Odontoceti) met de spitssnuitdolfijn (Ziphiidae, coll. auteur San 2393) als voorbeeld en een (2) baleinwalvis (Mysticeti) met de dwergvinvis (Balaenoptera acutorostrata NMR 999000003536) als voorbeeld.

The difference between a periotic of a (1) toothed whale (Odontoceti) with the beaked whale (Ziphiidae, coll. author San 2393) as an example and a (2) baleen whale (Mysticeti) with the minke whale (Balaenoptera acutorostrata NMR 999000003536) as an example.

VOORKOMENDE (SUB)FOSSIELE TANDWALVISFAMILIES IN NEDERLAND

In dit deel behandel ik in het kort de (sub)fossiele tandwalvisfamilies die bekend zijn in Nederland en welke soorten mogelijk aangetroffen kunnen worden. In Fig. 3 is de stamboom van de tandwalvissen afgebeeld, die ook de mogelijke verwantschappen laat zien tussen de families. Op die verwantschappen kom ik terug in de discussie.

De oudste voorouders van de walvissen verschenen in het Vroeg-Eoceen (ca. 53 miljoen jaar geleden) en waren toentertijd nog landbewoners. De eerste (primitieve) walvisachtigen (Archaeoceti) leefden van het laat Midden-Eoceen tot het Vroeg-Oligoceen en zijn uiteindelijk geëvolueerd tot de (tand)walvisfamilies die we nu nog kennen (Marx et al., 2016). Ik behandel hier de tandwalvisfamilies die we voornamelijk kennen uit miocene en jongere (pliocene, pleistocene en holocene) afzettingen, omdat oudere (eocene en oligocene) lagen (met walvisresten) veel zeldzamer zijn in Nederland.

De eerste tandwalvissen die ik behandel, zijn de potvisachtigen (Physeteroidea). Hieronder vallen de families van de echte potvissen (Physeteridae) en de dwergpotvissen (Kogiidae). De potvisachtigen zijn waarschijnlijk ontstaan in het Laat-Oligoceen en beide families bestaan tegenwoordig nog steeds (Marx et al., 2016; Berta, 2017). In Nederland kennen we fossielen van potvissen uit de Noordzee, Westerschelde en Mill/Langenboom (Foekens, 2008; Reumer et al., 2017). Fossielen van dwergpotvissen kennen we niet uit Nederland. Er zijn wel fossielen bekend uit België en Italië (Berta, 2017; Collareta et al., 2019). Het is dus goed mogelijk dat er ook dwergpotvissen in Nederland hebben geleefd, vandaar dat ik deze familie toch meeneem in dit artikel.

De volgende superfamilie die ik behandel zijn de rivierdolfijnen (Platanistoidea), waarvan heden ten dage alleen de bedreigde Gangesdolfijn (*Platanista gangetica*) nog over is. De fossielen van deze rivierdolfijnen dateren vaak tussen Laat-Oligoceen en het (Laat-)Mioceen (Marx et al., 2016). Onder deze superfamilie valt ook de familie van de Squalodonten (Squalodontidae), waarvan fossielen bekend zijn in Nederland van onder andere de vindplaats Miste (Hoedemakers & Van Hinsbergh, 2013). De Platanistoidea zijn in Nederland vrij zeldzaam en alleen bekend van één perioticum van een primitieve rivierdolfijn (Platanistoidea) van De Kaloot en één perioticum van de langsnuitrivierdolfijn (Pomatodelphininae) uit Cadzand (Post & Lammerse, 2017; Schouten & Post, 2018).

Andere tandwalvissen die we kennen in Nederland zijn de langsnuitdolfijnen (Eurhinodelphinidae). Deze familie leefde gedurende het Vroeg- tot Midden-Mioceen en is uiteindelijk uitgestorven (Marx et al., 2016; Berta, 2017). De langsnuitdolfijnen zijn in Nederland maar van een paar vindplaatsen bekend, zoals de Zeeuwse kust en spaarzaam uit Mill/Langenboom (Foekens, 2008; Post & Lammerse, 2017).

De spitssnuitdolfijnen (Ziphiidae) hebben hun oorsprong in het Vroeg-Mioceen en zijn heden ten dage de tweede grootste (met de meest levende soorten) walvisfamilie ter wereld (Marx et al., 2016; Berta, 2017). Nu staan ze bekend

als diepzeespecialisten, maar dat was vroeger wel anders. Op deze basale spitssnuitdolfijnen zal ik in de discussie dieper ingaan. In Nederland zijn een aantal vindplaatsen bekend met fossielen van spitssnuitdolfijnen zoals de Noordzee, de Westerschelde en Mill/Langenboom (Post, 1998; Peters, 2013; Post & Bosselaers, 2017).

De archaische dolfinen (Kentriodontidae) leefden van het Laat-Oligoceen tot Laat-Mioceen en zijn uiteindelijk uitgestorven. Mogelijk staat deze primitieve tandwalvisfamilie aan de wieg van de bruinvissen (Phocoenidae), de echte dolfinen (Delphinidae) en de grondeldolfijnen (Monodontidae) (Marx et al., 2016; Berta, 2017). In Nederland zijn fossielen van deze archaische dolfinen onder andere bekend uit Mill/Langenboom en Liessel (Peters, 2009; Peters, 2013).

De familie van rivier/kustdolfijnen, ofwel de La Plata-dolfijnen (Pontoporiidae) ontstond in het Mioceen en kwam in Europa voor tot het Vroeg-Pliocene. Heden ten dage is alleen de La Plata-dolfijn (*Pontoporia blainvillei*) nog overgebleven (Marx et al., 2016; Berta, 2017). Voor Nederland geldt Mill/Langenboom als een van de belangrijkste vindplaatsen. Verder zijn er ook vondsten bekend uit de Ooster- en Westerschelde (Peters, 2013; Post & Bosselaers, 2017).

De echte dolfinen (Delphinidae) ontstonden in het Laat-Mioceen en zijn tegenwoordig de meest uitgebreide en diverse familie van alle walvisachtigen (Marx et al., 2016; Berta, 2017). In Nederland zijn onder andere fossielen bekend uit Mill/Langenboom, naast veel vondsten uit de Noordzee (Mol et al., 2008; Peters, 2013).

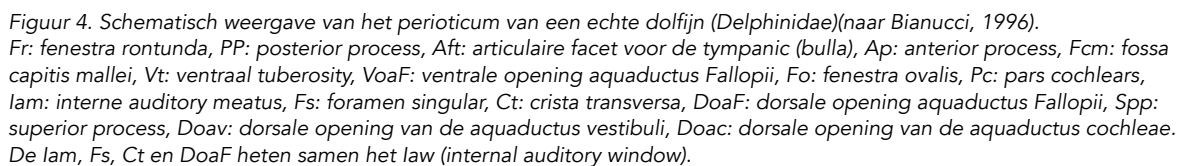
De eerste bruinvissen (Phocoenidae) ontstonden in het Laat-Mioceen en we kennen ze heden ten dage nog steeds (Marx et al., 2016; Berta, 2017). Op basis van nieuwe vondsten en soorten blijken bruinvissen mogelijk nauw verwant te zijn aan de echte dolfinen (Marx et al., 2016; Berta, 2017). Op dit punt kom ik nog terug bij het determineren en in de discussie. In Nederland zijn onder andere fossielen bekend uit Mill/Langenboom en de Noordzee (Mol et al., 2008; Peters, 2013).

Tot slot behandel ik de familie van de grondeldolfijnen (Monodontidae). Deze familie ontstond rond het Laat-Mioceen en tegenwoordig zijn er nog twee overlevende soorten: de witte dolfin of beloega (*Delphinapterus leucas*) en de narwal (*Monodon monoceros*) (Marx et al., 2016; Berta, 2017). In Nederland zijn onder andere fossielen van deze dieren bekend uit Mill/Langenboom, de Noordzee (beloega-resten) en de monding van de Oosterschelde (een narwalachtige) (Mol et al., 2008; Peters, 2013; Post & Bosselaers, 2017).

BESCHRIJVING EN AFBEELDING GEHOORBEENDEREN

Een perioticum van een walvisachtige is onder te verdelen in drie delen: het anterieur processus (met een facet voor verbinding met de bulla), het posterieur processus en de kop (pars cochlearis; het ronde deel waarin de septa zichtbaar zijn en waarin zich doorgaans de hamer en stijgbeugel bevinden) (Post & Lammerse, 2017). In Fig. 4 staat een perioticum schematisch afgebeeld met alle wetenschappelijke benamingen erbij. De bovengenoemde onderdelen van het perioticum

Simplified phylogeny of the Odontoceti (Marx et al., 2016).



WINTER 2021 CRANIUM 38-2 [47]

zijn in onderstaande beschrijvingen genummerd. Het idee bij de nummering is als volgt: 1) gaat over het posterieur proces-sus; 2) over het anterieur processus; 3) over de kop/slakken-huis en 4) is een eventueel extra onderscheidend kenmerk (alleen indien van toepassing). Deze volgorde is bij iedere walvissenfamilie dezelfde.

Potvissen (Physeteridae) (Fig. 5)

De periotica van de echte potvissen kunnen enigszins lijken op die van de nauwverwante dwergpotvissen (Kogiidae). Periotica van de echte potvissen zijn als volgt te herkennen:

- 1) het posterieur processus is groot/lang en enigszins cilindervormig met een ruw/grof oppervlak;
- 2) de periotica hebben een langer en slanker anterieur processus dat een minder steile (laterale) kromming heeft dan bijvoorbeeld die van de Kogiidae. De periotica van Physeteridae hebben één uitsteeksel (het anteroventrale uitsteeksel) op het anterieur processus, wat anders is dan bij de Kogiidae die er drie hebben. Een ander typisch kenmerk voor alle potvis-achtigen (incl. de dwergpotvissen) is de aanwezigheid van de accessory ossicle (een restant van de bulla tympani), dat zich soms op het anterieur processus bevindt. In lateraal aanzicht is te zien dat het anterieur processus een hoge driehoek vormt;
- 3) het laatste kenmerk dat de Physeteridae gemeen hebben met de Kogiidae is dat de kop/slakkenhuis sterk ventraal buigt (Kasuya, 1973; Hirota & Barnes 1994; Montañez-Rivera & Hampe, 2020).

De makkelijkst onderscheidende kenmerken zijn: het accessory ossicle dat bijna altijd aanwezig is en het lange en slanke anterieur processus.

Dwergpotvissen (Kogiidae) (Fig. 6)

De periotica van dwergpotvissen kunnen enigszins lijken op die van de echte potvissen (Physeteridae). Toch kun je het perioticum van de Kogiidae op basis van de volgende punten herkennen:

- 1) het posterieur processus is lang, georiënteerd langs de lengteas van het bot en niet ventraal (naar de buikzijde) teruggebogen. Dit vormt als het ware een soort dunne 'lip' die lateraal goed zichtbaar is (Fig. 6C) en dit kenmerk komt alleen maar bij deze familie voor;
- 2) het anterieur processus is opgeblazen en kort. Verder bevinden zich op het anterieur processus drie uitsteeksels: de dorsale, de anterodorsale en de anteroventrale uitsteeksels (goed te zien bij Fig. 6C). Verder kan de accessory ossicle (een restant van de bulla tympani) zich soms op het anterieur processus bevinden (het accessory ossicle kan ook ontbreken of afgebroken zijn);
- 3) de kop/slakkenhuis buigt sterk ventraal, hetzelfde als bij de Physeteridae;
- 4) als laatste kenmerk hebben de periotica van Kogiidae een verhoogd incudaal process (Vélez-Juarbe et al., 2016; Montañez-Rivera & Hampe, 2020).

Langsnuitrivierdolfijnen (Pomatodelphininae) (Fig. 7)

De periotica van de langsnuitrivierdolfijnen kunnen enigszins lijken op die van Squalodon (Squalodontidae), maar zijn te onderscheiden van andere tandwalvissen door het hebben van:

- 1) een typische 'lateral furrow' (een soort uitstulpinkje) onder het posterieur processus;

2) een anterieur processus dat mediaal (omhoog) gericht is, een anteroexternal sulcus die zich onder het anterieur processus bevindt en een anterieur processus met een tamelijk geprononceerd en hooggeplaatst bullar facet (Barnes, 2002; Bianucci et al., 2013).

De twee beste kenmerken zijn het omhooggerichte anterieur processus en de lateral furrow (Fig. 7B en 7C).

Squalodonten (Squalodontidae) (Fig. 8)

Periotica van Squalodonten lijken sterk op die van de vermoedelijke nauwverwante spitssnuitdolfijnen (Ziphiidae), maar onderscheiden zich van de andere tandwalvisperiotica's op basis van een aantal kenmerken:

- 1) het posterieur processus is langgerekt, vrij slank, en is een beetje rechthoekig van vorm. Onder het posterieur processus bevindt zich de hiatus epitympanicus (Fig. 8A);
- 2) het anterieur processus is enigszins gezwollen en lang. Aan de achterzijde van het perioticum zit op het superieur processus, ongeveer aan de basis van het anterieur processus, een kleine verticale groef (Fig. 8B);
- 3) de kop/slakkenhuis is wat afgeplat, laag en ovaal van vorm (Kasuya, 1973; Tanaka & Fordyce, 2014). De meest onderscheidende kenmerken zijn de kleine verticale groef aan de achterkant van het anterieur processus en de hiatus epitympanicus.

Langsnuitdolfijnen (Eurhinodelphinidae) (Fig. 9)

De periotica van de langsnuitdolfijnen kunnen enigszins lijken op de periotica van de spitssnuitdolfijnen (Ziphiidae) en Indische rivierdolfijnen (Platanistoidea), maar onderscheiden zich van de rest door:

- 1) het posterieur processus dat gebogen, enigszins ovaal van vorm en ventraal gericht is;
- 2) het hebben van een lang, slank en recht(lijnig) anterieur processus. Verder bevindt zich op het anterieur processus het anterieur bullar facet dat langgerekt en concaaf is. Aan de onderzijde van het anterieur processus ligt een diepe en smalle transverse groef (Fig. 9C);
- 3) de kop/slakkenhuis is rond van vorm (Lambert, 2005; Benoit et al., 2011).

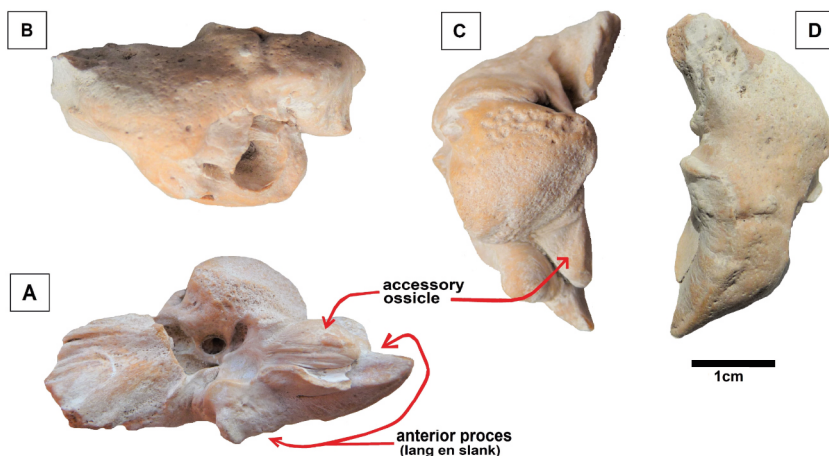
Van bovenstaande kenmerken is het lange, slanke en rechtlijnige anterieur processus het herkenbaarste en onderscheidende kenmerk van deze familie.

Spitssnuitdolfijnen (Ziphiidae) (Fig. 10)

De periotica van spitssnuitdolfijnen kunnen enige gelijk-nis tonen met periotica van de langsnuitdolfijnen (Eurhinodelphinidae) en (primitieve) Indische rivierdolfijnen (Platanistoidea). Toch zijn ook deze periotica op basis van een aantal kenmerken goed te onderscheiden van de rest door het hebben van:

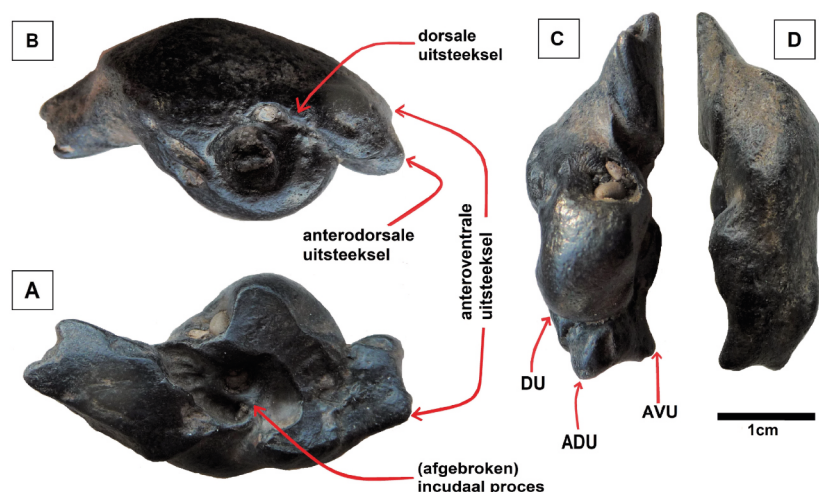
- 1) een robuust en dik anterieur en posterieur processus;
- 2) een glad en enigszins schotelvormig posterieur proces-sus; een breed anterieur bullar facet dat zich op het anterieur processus bevindt;
- 3) een kop/slakkenhuis die vrij strak tegen het anterieur processus aanligt, waardoor vaak een groef ontstaat (Tanaka et al., 2019; Foekens, 2008).

Van bovenstaande kenmerken zijn het robuuste anterieur en posterieur processus de makkelijkste kenmerken om deze familie te onderscheiden.



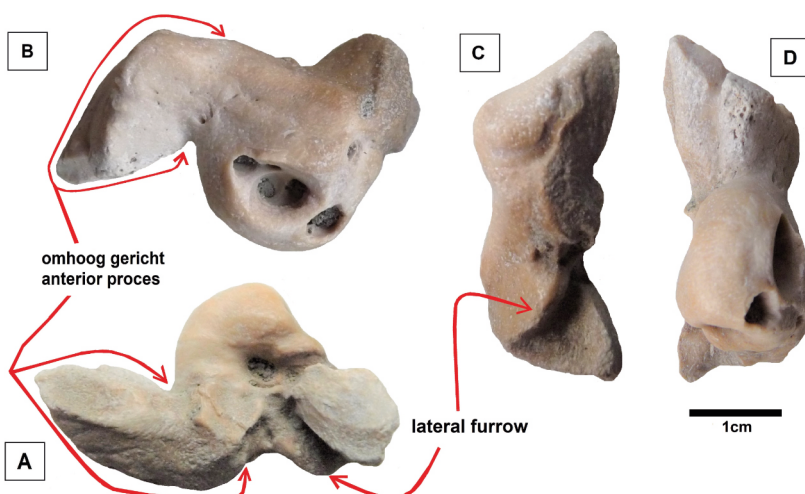
Figuur 5. Perioticum van een potvis (*Physeteroidea*) (coll. auteur San 1786), met twee onderscheidende determinatiekenmerken aangegeven. A) ventraal, B) dorsaal, C) mediaal en D) lateraal aanzicht.

Periotic of a sperm whale (*Physeteroidea*) (coll. author San 1786), with two of its distinctive characteristics shown. A) ventral, B) dorsal, C) medial and D) lateral view.



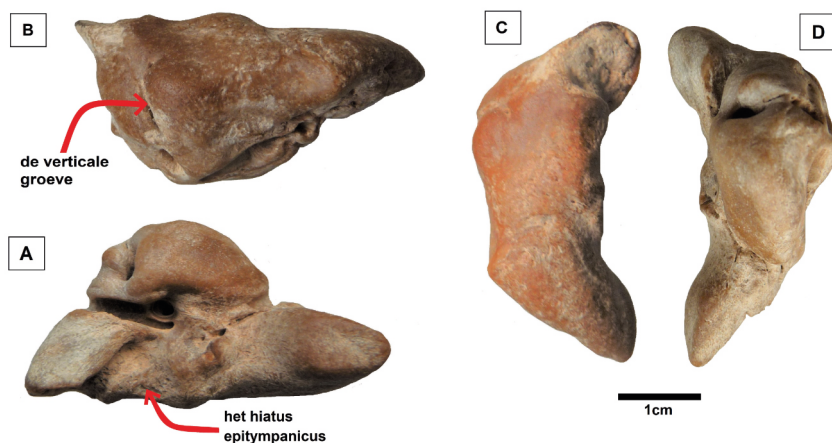
Figuur 6. Perioticum van een dwergpotvis (*Kogiidae*) (coll. auteur San 1789), met onderscheidende determinatiekenmerken aangegeven. A) ventraal, B) dorsaal, C) mediaal en D) lateraal aanzicht.

Periotic of a pygmy sperm whale (*Kogiidae*) (coll. author San 1789), with its distinctive characteristics shown. A) ventral, B) dorsal, C) medial and D) lateral view.



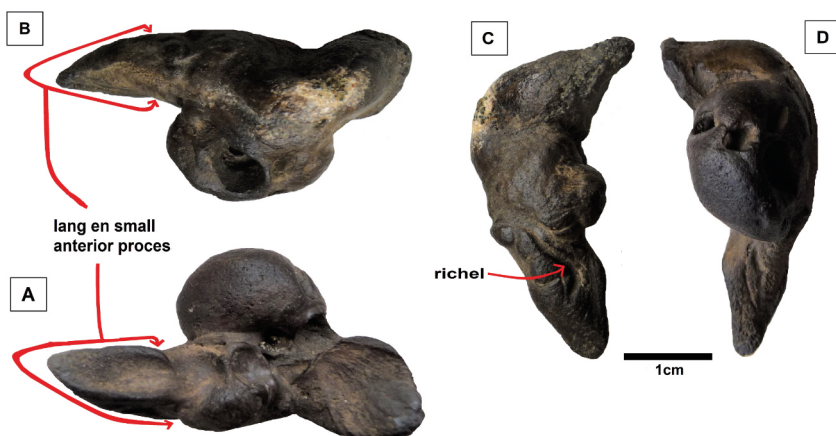
Figuur 7. Perioticum van een Indische rivierdolfijn (*Platanistoidea*) (coll. auteur San 0076), met twee onderscheidende determinatiekenmerken aangegeven. A) ventraal, B) dorsaal, C) lateraal en D) mediaal aanzicht.

Periotic of an Indian river dolphin (*Platanistoidea*) (coll. author San 0076), with two of its distinctive characteristics shown. A) ventral, B) dorsal, C) lateral and D) medial view.



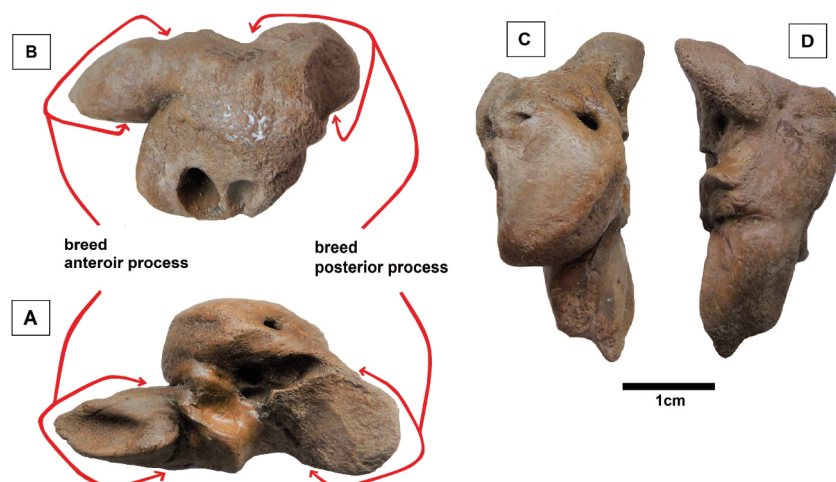
Figuur 8. Perioticum van een *Squalodont* (*Squalodon* sp.) (coll. auteur San 1844), met twee onderscheidende determinatiekenmerken aangegeven. A) Ventraal, B) dorsaal, C) lateraal en D) mediaal aanzicht.

Periotic of a *Squalodont* (*Squalodon* sp.) (coll. author San 1844), with two of its distinctive characteristics shown. A) Ventral, B) dorsal, C) lateral and D) medial view.



Figuur 9. Perioticum van een langsnuitdolfijn (*Eurhinodelphinidae*) (coll. auteur San 0048), met twee onderscheidende determinatiekenmerken aangegeven. A) ventraal, B) dorsaal, C) lateraal en D) mediaal aanzicht.

Periotic of an long-snouted dolphin (*Eurhinodelphinidae*) (coll. author San 0048), with two of its distinctive characteristics shown. A) ventral, B) dorsal, C) lateral and D) medial view.



Figuur 10. Perioticum van een spitssnuitdolfijn (*Ziphiidae*) (coll. auteur San 2393), met twee onderscheidende determinatiekenmerken aangegeven. A) ventraal, B) dorsaal, C) mediaal en D) lateraal aanzicht.

Periotic of a beaked whale (*Ziphiidae*) (coll. author San 2393), with two of its distinctive characteristics shown. A) ventral, B) dorsal, C) medial and D) lateral view.

Archaïsche dolfinen (Kentriodontidae) (Fig. 11)

De periotica van de archaïsche dolfinen kunnen enigszins lijken op die van de bruinvissen (Phocoenidae), maar is op basis van de volgende kenmerken te onderscheiden van dat van de andere tandwalvissen:

1) het posterieur processus is lang, heeft een enigszins vijfhoekige vorm en buigt sterk ventraal. Door deze buiging maakt het posterieur processus een vrijwel rechte hoek met het 'brede' lichaam van het perioticum. Dit is lateraal goed te zien en dan lijkt het op een L-vorm (Fig. 11C);

2) het anterieur processus is relatief kort, enigszins driehoekig van vorm, en maakt een scherpe bocht omhoog, waardoor het samen met het posterieur processus in ventraal aanzicht een soort S-vorm heeft (Fig. 11B);

3) de kop/slakkenhuis is bol van vorm, relatief klein en licht naar voren (anterieur) gekanteld (Bianucci & Varola, 1995; Foekens, 2008; Kazár et al., 2004).

De twee meest onderscheidende kenmerken zijn de 'brede' L-vorm (in lateraal aanzicht) en de S-vorm, in ventraal aanzicht, van de lijn tussen beide processen.

La Plata-dolfinen (Pontoporiidae) (Fig. 12)

De periotica van La Plata-dolfinen zijn te onderscheiden van die van andere tandwalvissen door:

1) het posterieur processus dat posterieur (naar achter) wordt verlengd. Hierdoor ontstaat aan de achterzijde een soort randje (constructie);

2) het anterieur processus dat extreem kort is;

3) de kop/slakkenhuis dat dorsoventraal afgeplat is;

4) een dik en gerond superieur processus (dit kenmerk is niet altijd aanwezig) (Lambert & Post, 2005).

De meest onderscheidende kenmerken zijn het korte anterieur processus en het gezwollen superieur processus.

Echte dolfinen (Delphinidae) Fig. 13

Periotica van echte dolfinen onderscheiden zich van die van andere tandwalvisfamilies op basis van een aantal kenmerken:

1) het posterieur processus is breed, heeft duidelijk zichtbare groeven en maakt een waaivormige indruk;

2) het anterieur processus is kort en dik (vooraan stomp), heeft geen anterieur bullar facet, is enigszins rechthoekig van vorm en (meestal) tweelobbig/lateraal ingedrukt;

3) de kop/slakkenhuis is groot en rond (Fordyce et al., 2002; Bianucci, 2005).

De meest onderscheidende kenmerken zijn toch wel het geribbelde waaivormige posterieur processus en het tweelobbig anterieur processus.

Bruinvissen (Phocoenidae) Fig. 14

De periotica van bruinvissen kunnen lijken op die van de Kentriodontidae, maar zijn te onderscheiden op basis van de volgende kenmerken:

1) het posterieur processus is ovaal van vorm en heeft een glad oppervlak;

2) het anterieur processus is relatief dun en enigszins vingervormig. Verder maakt het anterieur processus ook nog een scherpe bocht naar voren (anterieur) (Fig. 14A en B);

3) de kop/slakkenhuis is enigszins driehoekig van vorm en heeft een lage crista transversa; 4) het posterieur, superieur en anterieur processus zijn redelijk lineair/op een lijn gerangschikt (Kasuya, 1973; Racicot et al., 2014).

Het meest onderscheidende kenmerk is het anterieur processus dat relatief dun is en een scherpe bocht naar voren (anterieur) maakt.

Grondeldolfinen (Monodontidae) Fig. 15

De periotica van grondeldolfinen zijn op zich makkelijk te onderscheiden van die van andere tandwalvissen:

1) het posterieur processus ligt soms iets verhoogd, ongeveer ter hoogte van de kop/slakkenhuis. Verder kan het posterieur processus bij goed bewaarde periotica geribbeld zijn; 2) het anterieur processus is kort (met een stompe/ronde top) en leunt zeer sterk tegen de kop/slakkenhuis;

3) de kop/slakkenhuis is in verhouding tot de andere tandwalvisperiotica vrij groot en in ventraal aanzicht dorsoventraal afgeplat (Lambert & Gigase, 2007).

Van deze kenmerken zijn het erg grote, afgeplatte slakkenhuis en het anterieur processus dat zeer sterk tegen het slakkenhuis aanleunt, de meest herkenbare kenmerken.

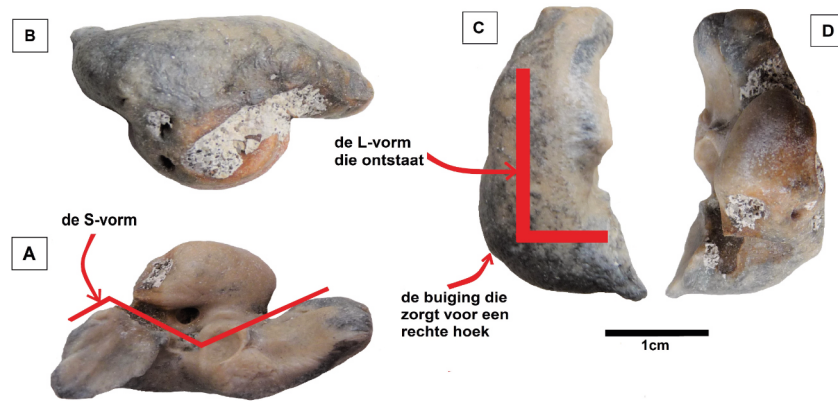
DISCUSSIE

De walvispaleontologie heeft de laatste jaren grote sprongen voorwaarts gemaakt betreffende de evolutie van walvissen. Nieuwe soorten geven inzichten in de evolutie van verschillende tandwalvissen. Dit lijkt op het eerste gezicht niet van belang voor het perioticumonderzoek, maar het tegenovergestelde is waar. Bij een aantal schedels van nieuwe soorten zijn ook de periotica gevonden. Deze nieuwe vondsten kunnen helpen bij het interpreteren (bijv. de morfologie) en het determineren van de los gevonden periotica. Dit zal ik hieronder toelichten aan de hand van twee voorbeelden.

Persoonlijk vind ik de spitsnuitdolfinen (Ziphiidae) hier van het mooiste voorbeeld. Dit komt ook mede door een aantal nieuwe soorten die gevonden zijn, waaronder schedels met periotica. Een drietal interessante nieuwe maar uitgestorven soorten zijn *Ninoziphius platyrostris*, *Messapicetus gregarius* en *Dagonodum mojunum*. Deze primitieve spitsnuitdolfinen verschilden onder andere van hun hedendaagse tegenhangers doordat ze (nog) geen diepzeeduikers waren. Dit is ook goed terug te zien bij hun periotica want het anterieur processus, het posterieur processus en het anterieur bullar facet zijn een stuk slanker dan bij de hedendaagse spitsnuitdolfinen (Lambert et al., 2013; Berta, 2017; Tanaka et al., 2019). Dit kan betekenen dat je door te kijken naar de morfologische ontwikkeling van spitsnuitdolfijnperiotica door de tijd, een inschatting kan maken of het om een basale of meer moderne soort gaat (Fig. 16). Door deze methode te gebruiken zou je bijvoorbeeld bij een ex-situ vondst een eventuele ouderdom kunnen schatten.

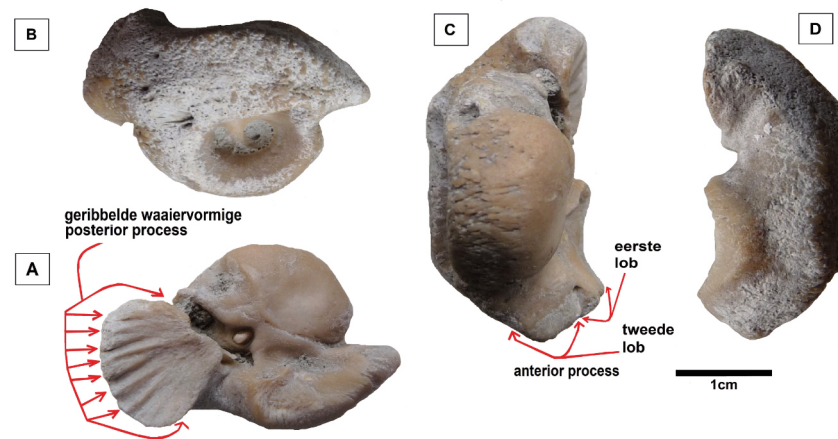
Bovenstaand voorbeeld is een positieve kijk op wat nieuwe vondsten en soorten kunnen bijdragen aan het interpreteren van los gevonden periotica, maar helaas kan deze nieuwe kennis het onderzoek ook bemoeilijken. Ik zal dit beargumenteren aan de hand van een andere tandwalvisfamilie, de bruinvissen (Phocoenidae).

Het lastige is dat periotica van de 'primitieve' (laat-miocene) bruinvissen enigszins kunnen lijken op periotica van de Delphinidae, zoals bijvoorbeeld bij de primitieve bruinvis *Numataphocoena*. Dit zou kunnen komen doordat bruinvis-



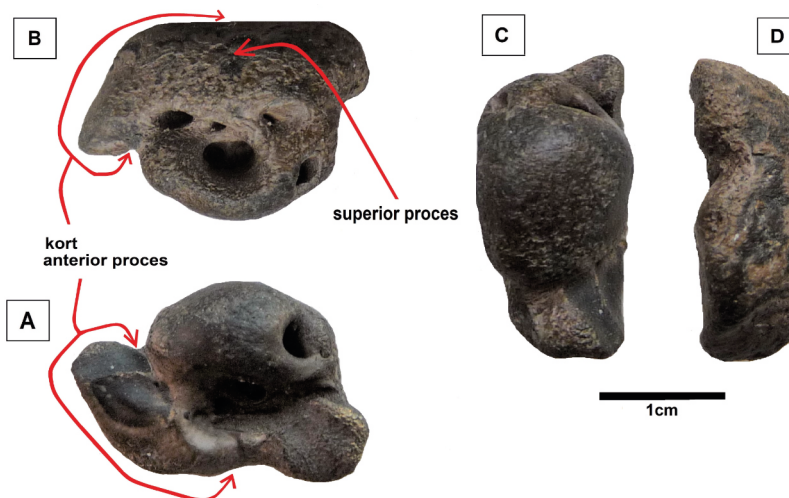
Figuur 11. Perioticum van een Archaische dolfijn (*Kentriodontidae*) (coll. auteur San 0206), met drie onderscheidende determinatiekenmerken aangegeven. A) ventraal, B) dorsaal, C) lateraal en D) mediaal aanzicht.

Periotic of an archaic dolphin (*Kentriodontidae*) (coll. author San 0206), with three of its distinctive characteristics shown. A) ventral, B) dorsal, C) lateral and D) medial view.



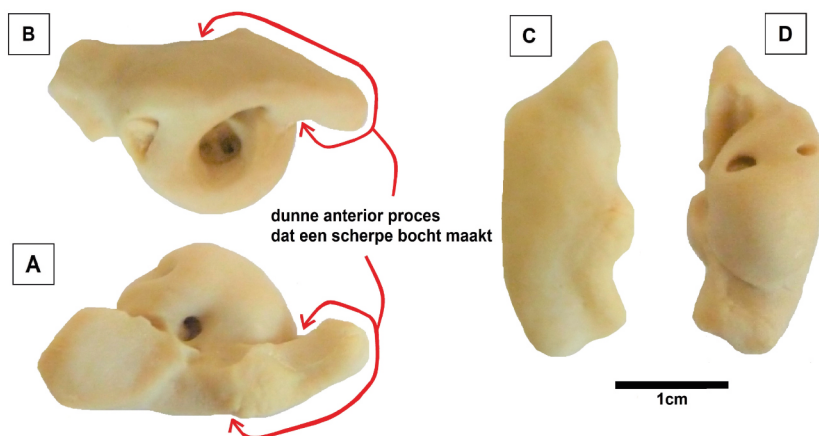
Figuur 12. Perioticum van de La Plata-dolfijnen (*Pontoporiidae*) (coll. auteur San 0001), met onderscheidende determinatiekenmerken aangegeven. A) ventraal, B) dorsaal, C) mediaal en D) lateraal aanzicht.

Periotic of a Franciscan dolphin (*Pontoporiidae*) (coll. author San 0001), with its distinctive characteristics shown. A) ventral, B) dorsal, C) medial and D) lateral view.



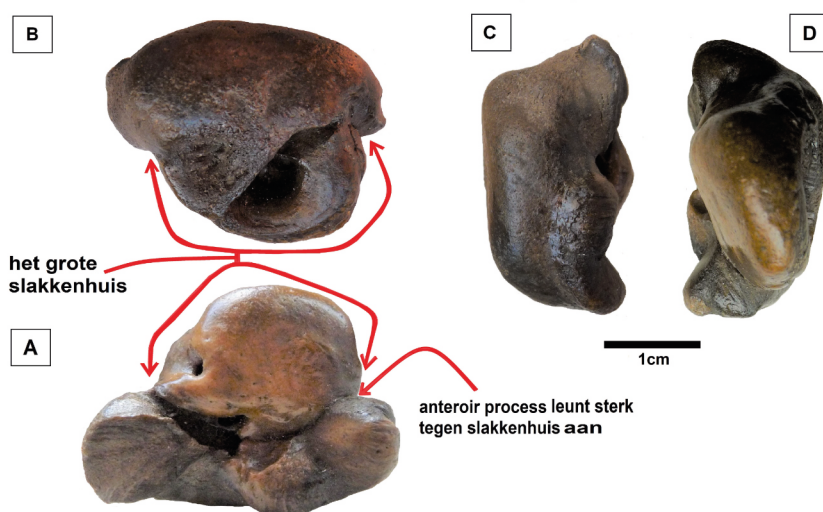
Figuur 13. Perioticum van een echte dolfijn (*Delphinidae*) (coll. auteur San 078), met twee onderscheidende determinatiekenmerken aangegeven. A) ventraal, B) dorsaal, C) mediaal en D) lateraal aanzicht.

Periotic of an oceanic dolphin (*Delphinidae*) (coll. author San 078), with two of its distinctive characteristics shown. A) ventral, B) dorsal, C) medial and D) lateral view.



Figuur 14. Perioticum van een bruinvis (*Phocoena phocoena*, NMR 999000003026) met een onderscheidend determinatiekenmerk aangegeven. A) ventraal, B) dorsaal, C) lateraal en D) mediaal aanzicht.

Periotic of a porpoise (for example the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, NMR 999000003026). With one of its distinctive characteristics shown. A) ventral, B) dorsal, C) lateral and D) medial view.



Figuur 15. Perioticum van een grondeldolfin (Monodontidae) (coll. auteur San 2389), met twee onderscheidende determinatiekenmerken aangegeven. A) ventraal, B) dorsaal, C) lateraal en D) mediaal aanzicht.

Periotic of a monodontid (Monodontidae) (coll. author San 2389), with two of its distinctive characteristics shown. A) ventral, B) dorsal, C) lateral and D) medial view.



Figuur 16. Periotica spitssnuitdolfijnen (Ziphiidae). Dit voorbeeld laat het verschil zien tussen een basaal (1A en 1B; coll. auteur San 2393) en een meer ontwikkeld spitssnuitdolfijnperioticum (2A en 2B; coll. auteur San 1960).

Periotica of beaked whales (Ziphiidae). This example shows the difference between an average basal (1A and 1B; coll. auteur San 2393) and more advanced beaked whale periotic (2A and 2B; coll. author San 1960).

sen mogelijk nauw verwant (zustergroep) zijn aan Delphinidae (Boessenecker, 2013; Tanaka, 2016). Ook bij het determineren van de ‘modernere’ (pliocene) bruinvisperiotica kunnen problemen ontstaan, omdat deze heel veel kunnen lijken op die van moderne soorten. Door geen rekening te houden met deze vergelijkbare morfologie kun je een verkeerde conclusie trekken, zoals helaas is gebeurd in Foekens (2008), die alle bruinvisperiotica uit Mill toeschreef aan de hedendaagse bruinvis (*Phocoena phocoena*). Dit is maar één voorbeeld van de determinatieproblematiek rond een tandwalvisfamilie. Er zijn er zeker meer, maar die zal ik apart behandelen in toekomstige publicaties over de desbetreffende tandwalvisfamilies.

Het volgende punt dat ik wil behandelen gaat over de levensfasen of ontwikkelingsfysiologie. Hier wordt bijvoorbeeld bij Foekens (2008) geen rekening mee gehouden. Zo zien de periotica van babywalvissen (neonaten) er toch net iets anders uit dan die van de volwassenen (Fig. 17). Het mediale oppervlak van het anterieur processus is bij volwassen individuen meer gezwollen, de anterodorsale hoeken zijn meer afgerond, de kop/slakkenhuis is groter en meer afgerond en het posterieur processus is langer (Tanaka, 2016). Wat verder opvalt aan de periotica van jonge dieren is dat het bot dunner is en dat de foramina verhoudingsgewijs groter zijn dan bij de volwassenen. Ik ben er nog niet achter of er verschil is tussen een jong-volwassen individu en een volwassen individu. Hoe dan ook is de ontogenie belangrijk om een deel van de variatie binnen de periotica te verklaren en te begrijpen.

Aansluitend bij het voorgaande, nog iets over de variatie en eventuele soortbepaling. Foekens (2008) behandelt deze variatie ook, maar schrijft deze verschillen toe aan mogelijk seksueel dimorfisme. Recent is hier onderzoek naar gedaan bij potvisgehoorbeenderen uit Patagonië (Paolucci et al., 2021). Dat resultaat leerde ons dat de morfologie van onderzochte periotica niet diagnostisch genoeg zou zijn om te

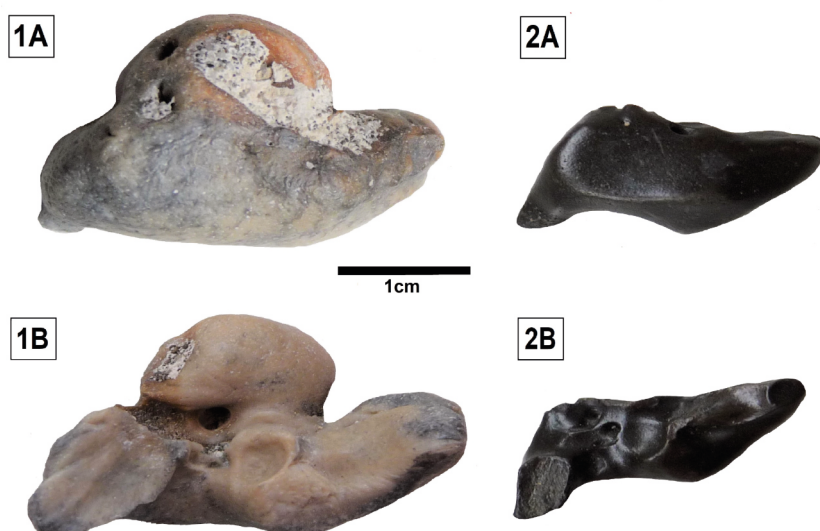
determineren op genusniveau. Men wijdt dit aan ontogenetische (ontwikkelingsfysiologische), intraspecifieke variatie (inclusief seksueel dimorfisme) en tafonomische processen die kunnen bijdragen aan de in het onderzoek waargenomen kleine verschillen. Toch zien we in Nederlandse collecties enorme verschillen tussen periotica van bijvoorbeeld potvissen. Die collecties ga ik bestuderen en het is dan interessant om te kijken of ik tot een soortgelijke conclusie als Paolucci et al. (2021) kom.

CONCLUSIE

Met deze publicatie wil ik laten zien welke tandwalvissen op basis van los gevonden periotica bekend zijn binnen Nederland. De beschrijving van de morfologische kenmerken van de periotica maakt identificatie mogelijk en kan zelfs leiden tot herkenning van, voor Nederland, nieuwe families. De eerste publicaties op het gebied van perioticaonderzoek laten zien dat het zeker van belang kan zijn voor het inventariseren van de tandwalvissen die in Nederland hebben geleefd. Zo leverden eerdere publicaties nieuwe tandwalvisfamilies op voor Nederland (Post & Lammerse, 2017; Schouten & Post, 2018) en daarom wordt dit onderzoek vervolgd.

DANKWOORD

Als eerste zou ik graag Willem Zanderink (Almelo) willen bedanken voor het beschikbaar stellen van zijn collectie voor dit onderzoek en voor het geven van een kopie van de publicatie van Foekens (2006). Daarna zou ik graag Bram Langeveld van het Natuurhistorisch Museum Rotterdam willen bedanken voor het beschikbaar stellen van hun collectie voor dit onderzoek en deze publicatie. Als laatste zou ik heel graag Klaas Post willen bedanken voor het kritisch beoordelen van eerdere versies van dit artikel, en de Craniumredactie voor alle hulp en adviezen in het laatste stadium.



Figuur 17. Periotica van een Archaische dolfijn (Kentriodontidae). Dit verbeeld laat het verschil zien tussen een perioticum van een volwassen individu (1A en 1B; coll. auteur San 0206) en een baby/neonaat (2A en 2B; coll. auteur San 1845).

Periotica of an archaic dolphin (Kentriodontidae). This example shows the difference between periotic an adult (1A and 1B; coll. auteur San 0206) and that of a baby/neonate (2A and 2B; coll. author San 1845).

LITERATUURLIJST

- Barnes, L.G. (2002) An Early Miocene long-snouted marine platanistid dolphin (Mammalia, Cetacea, Odontoceti) from the Korneuburg Basin (Austria). *Beiträge Paläontologie* 27, 407-418.
- Berta, A. (2017) *The rise of marine mammals: 50 million years of evolution*. Johns Hopkins University Press, Baltimore (Maryland).
- Benoit, J., S. Adnet, J.L. Welcomme, P.H. Fabre (2011) *New skull of Schizodelphis sulcatus Gervais, 1861 (Mammalia, Odontoceti, Eurhinodelphinidae) from the Lower Miocene of Pignat (Hérault, France) and its implications for systematics of Eurhinodelphinidae*. *Geobios* 44-4, 323-334.
- Bianucci, G. (1996) The odontoceti (Mammalia, Cetacea) from Italian Pliocene. Systematics and phylogenesis of Delphinidae. *Paleontographia Italica* 83, 73-167.
- Bianucci, G. (2005) *Arimidelphis sorbinii* a new small killer whale-like dolphin from the Pliocene of Marecchia river (Central eastern Italy) and a phylogenetic analysis of the Orcininae (Cetacea: Odontoceti). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 111, 329-344.
- Bianucci, G., O. Lambert, R. Salas-Gismondi, J. Tejada, F. Pujos, M. Urbina, P.O. Antoine (2013) A Miocene relative of the Ganges River dolphin (Odontoceti, Platanistidae) from the Amazonian Basin. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33-3, 741-745.
- Bianucci, G., A. Varola (1995) Kentriodontidae (Odontoceti, Cetacea) from Miocene sediments of the Pietra Leccese (Apulia, Italy). *Atti della Società Toscana di Scienze Naturali, Memorie, Serie A* 101, 201-212.
- Boessenecker, R.W. (2013) A new marine vertebrate assemblage from the Late Neogene Purisima Formation in Central California, part II: Pinnipeds and Cetaceans. *Geodiversitas* 35-4, 815-940.
- Collareta, A., F. Cigala Fulgosi, G. Bianucci (2019) A new kogiid sperm whale from northern Italy supports psychrospheric conditions in the early Pliocene Mediterranean Sea. *Acta Palaeontologica Polonica* 64-3, 609-626.
- Cranford, T.W., P. Krysl (2015) Fin whale sound reception mechanisms: skull vibration enables low-frequency hearing. *PLoS ONE* 10-1, e0116222.
- Foekens, R. (2006) *Ancient secrets from Mill disclosed. Determination of the fossil periotics from Mio/Pliocene dolphins (Mammalia, Cetacea, Odontoceti) from the Dutch site Mill on family, genus and species level*. MSc thesis, Leiden University, Leiden.
- Foekens, R. (2008) Fossiele gehoorbeentjes van walvissen uit Mill, Noord-Brabant. *Cranium* 25-2, 5-20.
- Fordyce, R.E., P.G. Quilty, J. Daniels (2002) *Australodelphis mirus, a bizarre new toothless ziphiid-like fossil dolphin (Cetacea: Delphinidae) from the Pliocene of Vestfold Hills, East Antarctica*. *Antarctic Science* 14-1, 37-54.
- Hirota, K., L.G. Barnes (1994) A new species of Middle Miocene sperm whale of the genus *Scaldicetus* (Cetacea; Physeteridae) from Shiga-mura, Japan. *Island Arc* 3-4, 453-472.
- Hoedemakers, K., V. van Hinsbergh (2013) Otolieten uit Miste en Heist-op-den-Berg: een inventaris. *Afzettingen WTKG* 34-4, 188-193.
- Kasuya, T. (1973) Systematic consideration of recent toothed whales based on the morphology of tympano-periotic bone. *Scientific Reports of the Whales Research Institute, Tokyo* 25, 1-103.
- Kazár, E., M. Vremir, V. Codrea (2004) Dolphin remains (Cetacea: Odontoceti) from the middle Miocene of Cluj-Napoca, Romania. *Acta Paleontologica Romaniae* 4, 179-189.
- Lambert, O. (2005) Phylogenetic affinities of the long-snouted dolphin *Eurhinodelphis* (Cetacea, Odontoceti) from the Miocene of Antwerp, Belgium. *Palaeontology* 48-3, 79-653.
- Lambert, O., P. Gigase (2007) A monodontid cetacean from the Early Pliocene of the North Sea. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 11, 197-210.
- Lambert, O., K. Post (2005) First European pontoporiid dolphins (Mammalia: Cetacea, Odontoceti) from the Miocene of Belgium and the Netherlands. *Deinsea* 11, 7-20.
- Lambert, O., C. Muizon, G. Bianucci (2013) The most basal beaked whale *Ninziphius platyrostris* Muizon, 1983: Clues on the evolutionary history of the family Ziphiidae (Cetacea: Odontoceti). *Zoological Journal of the Linnean Society* 167-4, 569-598.
- Marx, F.G., O. Lambert, M.D. Uhen (2016) *Cetacean paleobiology*. John Wiley & Sons, Hoboken (New Jersey).
- Mol, D., J. de Vos, R. Bakker, B. van Geel, J. Glimmerveen, J. van der Plicht, K. Post (2008) *Kleine encyclopedie van het leven in het Pleistoceen. Mammoeten, neushoorns en andere dieren van de Noordzeebodem*. Veen, Diemen.
- Montañez-Rivera, I., O. Hampe (2020) An unfamiliar physeteroid periotic (Cetacea: Odontoceti) from the German middle-late Miocene North Sea basin at Groß Pampau. *Fossil Record* 23, 151-168.
- Paolucci, F., M.R. Buono, M.S. Fernández, J. Cuitiño (2021) Systematic revision of a Miocene sperm whale from Patagonia, Argentina, and the phylogenetic signal of tympano-periotic bones in Physeteroidea. *Acta Palaeontologica Polonica* 66-1, 63-76.
- Peters, N. (2009) *Brabant tussen walvissen en mastodonten. Fossielen uit Liessel*. Oertijdmuseum De Groene Poort, Boxtel.
- Peters, N. (2013) *Van Reuzenhaai tot Chalicotherium: Fossielen uit Mill-Langenboom*. Oertijdmuseum de Groene Poort, Boxtel.
- Perrin, W.F., B. Würsig, H. Thewissen (2008) *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, Elsevier, second edition.
- Post, K. (1998) De Nederlandse fossiele zeezoogdieren. Een overzicht. *Cranium* 15-2, 67-74.
- Post, K., M. Bosselaers (2017) Cetacean fossils from a 1961 expedition at the Schelde estuary, province of Zeeland, The Netherlands. *Cainozoic Research* 17-1, 11-21.
- Post, K., T. Lammerse (2017) NMR 9991-14005, ofwel de vondst van een perioticum van De Kaloet voegt een nieuwe tandwalvis-familie aan onze Nederlandse fossiele zoogdierfauna's toe. *Afzettingen* 38-2, 28-32.
- Racicot, R.A., T.A. Deméré, B.L. Beatty, R.W. Boessenecker (2014) Unique feeding morphology in a new prognathous extinct porpoise from the Pliocene of California. *Current Biology* 24-7, 774-779.
- Reumer, J.W.F., T.H. Mens, K. Post (2017) New finds of giant raptorial sperm whale teeth (Cetacea, Physeteroidea) from the Westerschelde Estuary (province of Zeeland, the Netherlands). *Deinsea* 17, 32-38.
- Schouten, S., K. Post (2018) Wat een oproep kan opleveren! De eerste melding van fossielen van langsnuitruivierdolfijnen (Pomatodelphininae Barnes, 2002) voor Nederland. *Afzettingen* 39-1, 23-26.
- Tanaka, Y. (2016) A new and ontogenetically younger specimen of *Numataphocoena yamashitai* from the upper part of the Horokaoshirika Formation (Lower Pliocene), Numata, Hokkaido, Japan. *Paleontological Research* 20-2, 105-115.
- Tanaka, Y., R.E. Fordyce (2014) Fossil dolphin *Otekaiea marplei* (latest Oligocene, New Zealand) expands the morphological and taxonomic diversity of Oligocene cetaceans. *PLoS ONE* 9-9, e107972. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0107972>
- Tanaka, Y., M. Watanabe, M. Kimura (2019) Crown beaked whale fossils from the Chepotsunai Formation (latest Miocene) of Tomamae Town, Hokkaido, Japan. *Palaeontologia Electronica* 22.2.31A, 1-14.
- Vélez-Juarbe, J., A.R. Wood, C. Pimiento (2016) Pygmy sperm whales (Odontoceti, Kogiidae) from the Pliocene of Florida and North Carolina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36-4, 1-10.