

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

EVOLUCIJA KITOVA (red Cetacea)
CETACEAN (Order Cetacea) EVOLUTION
SEMINARSKI RAD

Dušica Divac Brnić
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: Prof. dr. sc. Mirjana Kalafatić

Zagreb, 2009.

SADRŽAJ

1. UVOD	2
2. EVOLUCIJA I SISTEMATIKA.....	3
2.1. POVEZANOST KITOVA I PARNOPRSTAŠA.....	3
2.2. ARCHAEOCETES – RANI CETACEA	5
2.3. ARHAIČNI MYSTICETI.....	10
2.4. ARHAIČNI ODONTOCETI	11
2.5. EVOLUCIJA RIJEČNIH KITOVA	12
3. RASPROSTRANJENOST CETACEA	14
4. GLAVNE MORFOLŠKE PRILAGODBE.....	15
4.1. EVOLUCIJA LOKOMOCIJE KITOVA.....	15
4.2. EVOLUCIJA SLUŠANJA KITOVA.....	17
5. ZAKLJUČCI.....	18
6. LITERATURA	19
7. SAŽETAK	20
8. SUMMARY	21

1. UVOD

Naziv reda Cetacea dolazi od grčke riječi ketos što znači kit. Oko 78 vrsti današnjih kitova podijeljeno je u 13 ili 14 porodica smještenih u podred Mysticeti, tj. kitovi usani, i u podred Odontoceti, tj. kitovi zubani. Ovi, na akvatički život najbolje prilagođeni morski sisavci, prvi puta su se pojavili u eocenu prije otprilike 53-54 milijuna godina. Živuci Cetacea raznolika su grupa sisavaca čija specijalizirana anatomija i ponašanje vješto skrivaju njihovo podrijetlo od kopnenih sisavaca.

Razumijevanje geografske distribuiranosti fosilnih i današnjih svojti kitova zahtjeva znanje njihove ekologije i evolucije. Temperatura vodenog okoliša, primarna produkcija i geomorfološke promjene, odnosno otvaranja i zatvaranja morskih putova i koridora, znatno je utjecala na prošlu i sadašnju geografsku raspodijeljenost morskih sisavaca pa tako i kitova.

Vertikalna kretanja repnih peraja kitova stvaraju pogonsku silu za plivanje. Do razvitka repne peraje, te ovakvog modernog i vrlo efikasnog tipa plivanja došlo je kroz nekoliko koraka tijekom prelaska iz kopnenog u vodeni okoliš.

Produkcija, transmisija i recepcija zvuka znatno se razlikovala među pojedinim porodicama kitova kako se tijekom evolucije mijenjala njihova ekologija. Glasanje i primanje zvuka bili su kod fosilnih tako i kod današnjih svojti bitni za eholokaciju, komunikaciju i lovljenje plijena.

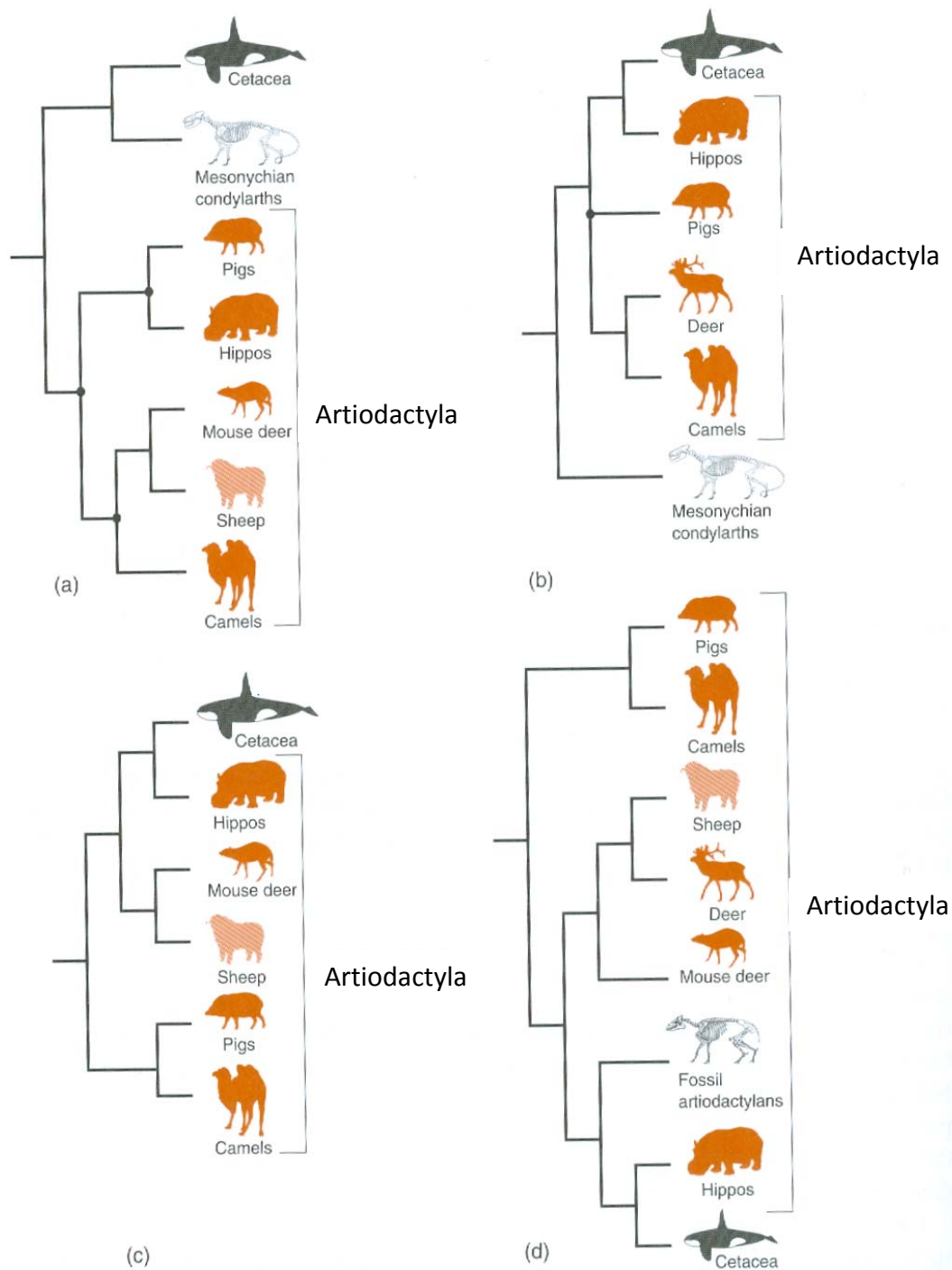
Kroz sljedećih nekoliko poglavlja detaljnije ću obraditi gore spomenute teme, te na temelju tih podataka zaključiti osnovne spoznaje o evoluciji ovih lijepih i fascinantnih životinja.

2. EVOLUCIJA I SISTEMATIKA

2.1. POVEZANOST KITOVA I PARNOPRSTAŠA

U sistematiziranju živih organizama znanstvenici nikada nisu izostavili kitove, međutim njihova specifična biologija, tj. ponajviše činjenica da su to morski organizmi, kroz povijest je otežavala njihovo proučavanje, te tako točnije spoznaje o ovim životinjama. Tako je Linnaeus u ranom izdanju *Systema Naturae* (1735.) svrstao kitove među ribe, a tek se u desetom izdanju *Systema Naturae* izavača J. Ray-a kitovi prepoznaju kao udaljena grupa životinja koje nisu u srodstvu s ribama. U djelu „On Whales, Past and Present, and Their Probable Origin.“ iz 1883. W. Flower izlaže hipotezu o bliskom srodstvenom odnosu kitova i kopitara. Ova ideja je bila vrlo popularna te su je priznavali brojni znanstvenici sve do 20. stoljeća a među kojima su se najviše istaknuli L. Van Valen i F. Szalay. Ovo dvoje znanstvenika 1960.-ih i 1970.-ih sporilo se oko konkretnijih dokaza povezanosti kitova i izumrlih kopitara iz reda Mesonychia (u starijim tekstovima nazvani Acreodi), (Sl. 1. (a)), koji su donedavno bili svrstani unutar reda Condylartha. Danas je poznato da su Mesonychia potomci Condylartha, tj. prvih kopitara. Prema fosilnim nalazima može se zaključiti da su pripadnici reda Mesonychia izgledom nalikovali na današnje vukove: imali su masivne zube za gnječenje koji također daju naslutiti da su Mesonychia bili karnivori, zatim su imali duge noge, držanje tijela poput digitigrada, a pretpostavlja se da su imali i kopita. Povezanost Mesonychia i bazalnih kitova znanstvenici su gotovo donedavno dokazivali lubanjskim i dentalnim sličnostima, a ponajviše u paraksoničnom rasporedu stražnjih udova. Ovo stanje, u kojem os simetrije stopala prolazi između trećeg i četvrtog prsta, odnosno oslonac su treći i četvrti prst, gotovo je identično kod bazalnih kitova i Mesonychia . Međutim isti paraksonični raspored javlja se i kod Artiodactyla – parnoprstaša među koje spadaju antilope, ljame, svinje, žirafe i nilski konji.

Brojne morfološke analize (Sl. 1. (b)), podatci dobiveni molekularnim sekvencioniranjem (Sl. 1. (c)), te podatci dobiveni kombiniranjem morfoloških analiza i molekularnih (Sl. 1.(d)), te odvojeni odnosno isključivo morfološki podatci i isključivo molekularni podatci (dobiveni iz nekodirajućih, protein kodirajućih, nuklearnih i mitohondrijskih DNA, te transpozona) iznjedrili su novu široko prihvaćenu hipotezu o odvajanju Cetacea iz Artiodactyla. Jedna od karakterističnih osobina skeleta parnoprstaša oblik je kosti astragalus iz pete. Upravo je ova kost, koja do sada nije



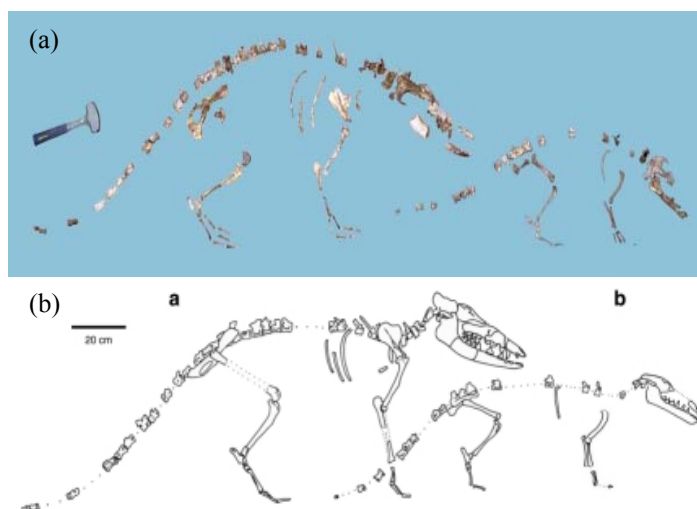
Slika 1. Hipoteze o srodstvenim odnosima Cetacea i Artiodactyla na temelju (a) i (b) morfoloških, (c) molekularnih i (d) kombiniranih morfoloških i molekularnih podataka. Preuzeto iz Berta i sur. 2006.

pronađena kod fosila Mesonychia, pronađena u skeletima dvaju bazalnih kitova. Neke od učinjenih studija dalje pokazuju da su kitovi i Hippopotamidae (porodica u koju spada nilski konj) sestrinske svojte. Imajući u vidu i molekularne i morfološke dokaze znanstvenici ujedinjuju tradicionalno prihvaćene redove Cetacea i Artiodactyla u novi red Cetartiodactyla.

2.2. ARCHAEOCETES – RANI CETACEA

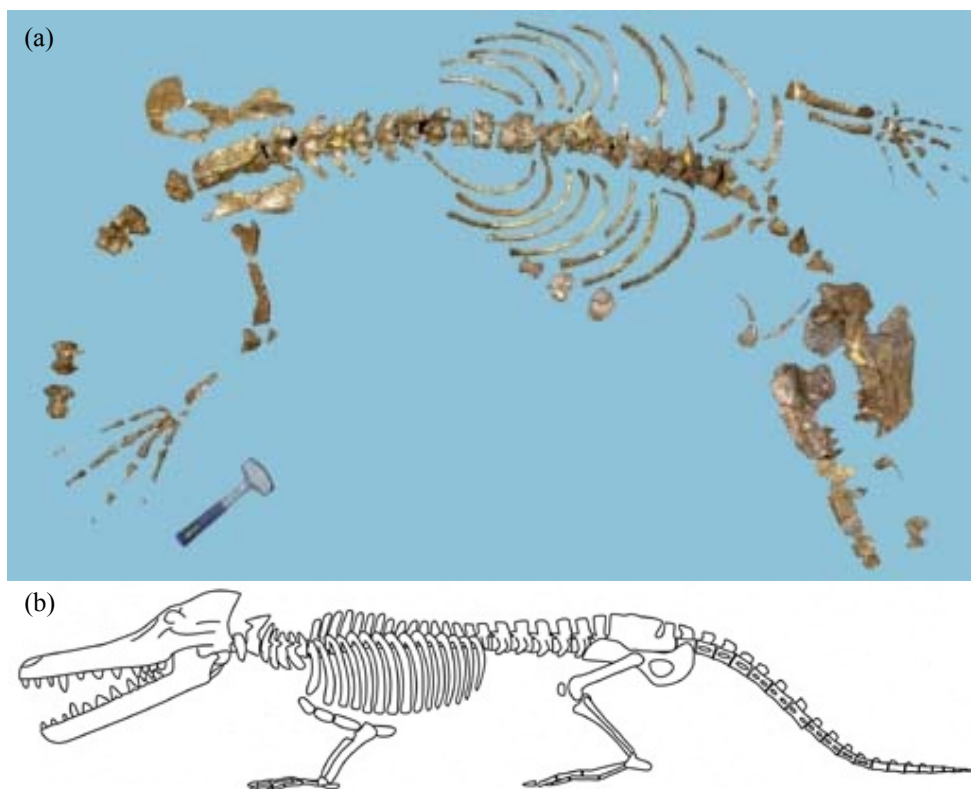
Archaeocetes su parafiletska arhaična grupa kitova u koju su uključeni i najraniji terestički kitovi. Fosilni nalazi Archaeocetes nađeni su na nalazištima u Africi i Sjevernoj Americi, a među najvažnijim fosilima spadaju oni nedavno nađeni u Pakistanu i Indiji. Nalazi ovih najstarijih kitova dolaze u slojevima iz ranog do srednjeg eocena. Ovisno o autoru podijeljeni su na 5 do 6 porodica: Pakicetidae, Protocetidae, Ambulocetidae, Remingtonocetidae i Basilosauridae; neki znanstvenici prepoznaju još i 6 porodicu Dorudontinae.

Pakicetidae su najstariji bazalni kitovi koje trenutno poznajemo i potječu iz kasnijeg razdoblja ranog eocena. Njihove okamine pronađene su u fluvijalnim depozitima u Pakistanu i Indiji. Determinirano je nekoliko redova među kojima su najvažniji: *Pakicetus*, *Nalacetus*, *Himalayacetus* i *Ichtyolestes* (Sl. 2.). Habitusom su nalikovali karnivornima, kopitarima i najvažnije kopnenim životinjama. Svojestvo koje prema nekima povezuje *Pakicetus* (kao najznačajnijeg predstavnika Archaeocetes) s modernim kitovima je građa slušne bulla tympani koja je kod ovih životinja bila djelomično odvojena od os squamosum. Ova osobina upućuje da su uši *Pakicetus* bile prilagođene za slušanje pod vodom. Međutim skelet *Pakicetus*, ponajprije vitke kosti pete s dugom izbočinom upućuju na kursorijalno pokretanje, a analize stabilnih izotopa su pokazale da su sakupljali hranu u slatkovodnim staništima, te pored morfologije uha imali su još svega par osobina akvatičkih životinja.



Slika 2. *Pakicetus* (veća jedinka) i *Ichtyolestes* (manja jedinka). (a) Nalaz fosilnih ostataka. (b) Crtež nalaza fosilnih ostataka. Preuzeto s <http://palaeo.gly.bris.ac.uk/Palaeofiles/whales/archaeoceti.htm>

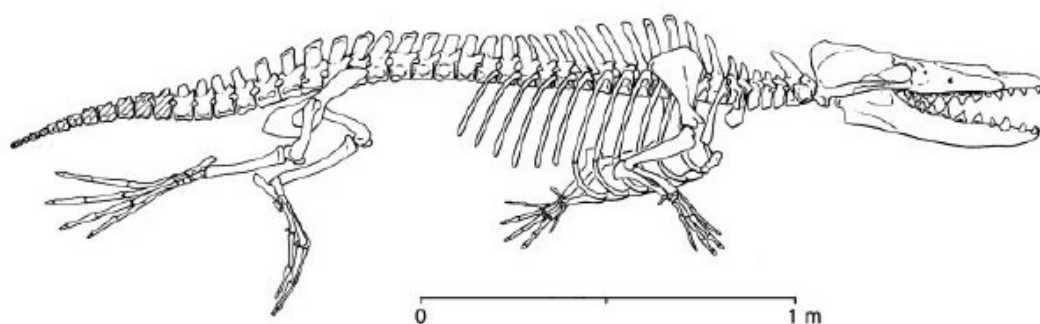
Za monofiletsku porodicu Ambulocetidae važni su rodovi *Ambulocetus* i *Gandakasia*. Iz Pakistana dolazi jedan od najvažnijih fosilnih otkrića uopće, a to je kit sa udovima i stopalima *Ambulocetus natans* (Sl. 3.). Ovi takozvani hodajući kitovi iz ranog eocena imali su dobro razvijene prednje i stražnje udove, vrlo velika stopala primjerena za veslanje i prste koji završavaju kao kopita. Njihovi stražnji udovi bili su dovoljno jaki za podupiranje životinje na kopnu, pa se pretpostavlja da su imali vodozemski (amphibiuous) životni stil. Analize stabilnih izotopa ukazuju da su bili podjednako vezani i uz mora i uz slatkovodna staništa. Smatra se da su se kroz vodu kretali vertikalnim gibanjem kralješnice i veslajući stražnjim nogama, a ne undulirajući repom kako to rade moderni kitovi. Ovakav tip plivanja nije efikasan i za pretpostaviti je da karnivornini *Ambulocetus* nisu bili aktivni lovci već da su se u vodi prikradali plijenu na kopnu, tj. da su se koristili sličnom taktikom za lov kakvu imaju krokodili. Pripadnici roda *Gandakasia* nalikovali su onima roda *Ambulocetus*, a uočljiva razlika je u njihovoj veličini; naime *Ambulocetus* težili su između 140 – 235 kg dok su *Gandakasia* bili mnogo manji.



Slika 3. *Ambulocetus natans*. (a) Nalaz fosilnog ostatka. (b) Rekonstrukcija fosilnog ostatka. Preuzeto s

http://www.neoucom.edu/DEPTS/ANAT/Thewissen/whale_origins/index.html

Protocetidae, najstarija grupa s prvim potpuno morskim kitovima, živjeli su prije oko 39–47 milijuna godina. Ova parafiletska porodica uključuje rodove: *Rodhocetus*, *Artiocetus*, *Indocetus*, *Babiacetus*, *Takracetus* i *Gaviacetus* čiji fosili su pronađeni u Indiji i Pakistanu, a u Egiptu pronađeni su fosilni nalazi rodova *Protocetus* i *Eocetus*, Afrički rod je *Pappocetus* i iz Sjeverne Amerike su rodovi *Georgiacetus* i *Natchitochia*. Navedeni su samo neki od mnogo rodova među kojima ima i vrlo dobro proučenih (pr. rod *Rodhocetus*) (Sl. 4.). Na temelju tih nalaza zaključuje se da su Protocetidae imali kratke i snažne udove s dugim stopalima na prednjim i stražnjim udovima. Ovakvi udovi mogli su podržati tijelo na kopnu ali služili su i za plivanje. Iz Protocetidae najvjerojatnije su se razvile dvije najodvedenije porodice arhaičnih kitova Basilosauridae i Dorudontinae.



Slika 4. Rekonstrukcija skeleta fosilnog ostatka *Rodhocetus kasrani*. Preuzeto s http://www.neoucom.edu/DEPTS/ANAT/Thewissen/whale_origins/index.html

Iz ranog razdoblja srednjeg eocena (prije otprilike 42- 47 milijuna godina) poznati su Remingtonocetidae nađeni u morskim obalnim depozitima Indije i Pakistana. Važni rodovi ove porodice su: *Remingtonocetus*, *Dalanistes*, *Andrewsiphius*, *Attockicetus* i *Kutchicetus* (Sl. 5.). Za Remingtonocetidae je karakteristična ravna i uska lubanja s velikim srednjim uhom donekle prilagođenim na podvodno slušanje, te robusni udovi. Prema morfologiji čeljusti može se zaključiti da im se prehrana sastojala od vodenih vrlo pokretnih morskih organizama, a analize stabilnih izotopa pokazuju da su još uvijek morali povremeno ulaziti u vode nižeg saliniteta.



Slika 5. Fosilni skelet jedinke roda *Kutchicetus*. Preuzeto s <http://tolweb.org/Cetacea/15977>

Basilosauridae jest parfiletska porodica u koju je uključena linija Basilosaurinae, arhaičnih kitova s elongiranim trupnim kralješcima, i linija Dorudontinae u koju su svrstane grupe koje nemaju elongirane trupne kralješke. Važnost ove porodice u tome je što se smatra da su moderni kitovi, kitovi usani i zubani, divergirali iz linije Dorudontinae koju neki autori shvaćaju kao zasebnu porodicu. Iz srednjeg i kasnog eocena, i ranog oligocena poznati su gigantski Basilosauridae zmijolikog tijela dugački oko 25 metara. Također iz srednjeg eocena poznat je i nalaz iz centralnog Egipta vrste *Basilosaurus isis* (Sl. 6.) koji je imao vrlo reducirane stražnje udove i stopala sa samo 3 prsta. Ovakvi udovi više nisu mogli podržavati životinju na kopnu, pa su prema nekima služili za prihvaćanje za partnera tijekom kopulacije, dok drugi znanstvenici smatraju da su reducirani stražnji udovi bile samo male preostale strukture bez funkcije.



Slika 6. Crtež fosilnog skeleta *Basilosaurus isis*. Preuzeto s http://www.neoucom.edu/DEPTS/ANAT/Thewissen/whale_origins/index.html

S druge strane među Dorudontinae, koji se pojavljuju u kasnom eocenu, spadaju male, dupinima nalik vrste koje se međusobno znatnije razlikuju nego Basilosaurinae. Fosili Dorudontinae nađeni su u Egiptu, jugoistočnoj Sjevernoj Americi, Europi i na Novom Zelandu. Najvažniji nalaz je onaj iz Egipta vrste *Dorudon atrox* (Sl. 7.), to je jedan od najranijih i najpoznatijih potpuno morskih arhaičnih kitova. *Dorudon atrox* imao je kratke prsne peraje i reducirane stražnje udove, a plivao je pomoću repa poput današnjih kitova. Na istom lokalitetu pronađena je, između ostalih, i vrsta *Ancalocetes simonsi*. Najveća razlika između ove vrste i *D. atrox* u specifičnoj je morfologiji prednjih udova zbog čega su pak *A. simonsi* imali vrlo ograničene mogućnosti plivanja.



(a)



(b)

Slika 7. *Dorudon atrox*. (a) Nalaz fosilnog skeleta. (b) Rekonstrukcija nalaza fosilnog skeleta. Preuzeto s http://www.neoucom.edu/DEPTS/ANAT/Thewissen/whale_origins/index.html

2.3. ARHAIČNI MYSTICETI

Arhaične kitove usane možemo podijeliti u 3 porodice: Aetiocetidae, Llanocetidae i Mammalodontidae. Porodica Aetiocetidae ima 4 roda: *Aetiocetus* (*A. cotylalveus*, *A. polydentatus*, *A. tomitai*, *A. weltoni*), *Chonecetus* (*C. goedertorum*, *C. sookensis*), *Ashrocetus* (*A. eguichii*) i *Morawanocetus* (*M. yabukii*).

Najstariji dosada pronađeni kit usani jedini je predstavnik porodice Llanocetidae, *Llanocetus denticrenatus* su iz kasnog eocena ili ranog oligocena. Holotipska lubanja i skelet i pripadali su jedinki velikoj oko 2 m, a sam nalaz izuzetno je važan jer su u okamini lubanje dobro sačuvani zubi s nekoliko zubnih kvržica za koje se smatra da su mogli služiti i za filtriranje hrane, za razliku od čeljusti i zubala tipičnih za ostale arhaične kitove čija se prehrana sastojala uglavnom od ribe. Drugi arhaični Mysticeti, *Mammalodon colliveri*, nađen je u depozitima iz kasnog oligocena ili ranog miocena u Australiji i karakteriziraju ga kratki rostrum, te plosnati i heterodontni zubi.

Do potpunog gubitka zubala i razvitka usi, rožnatih pločica za filtriranje hrane, došlo je tek u kasnom oligocenu što se zaključuje po, do sada, najstarijem nalazu Mysticeti sa usima, *Eomysticetus whitmorei*, nađenog u Južnoj Karolini. Moderni kitovi usani pak imaju zube samo tijekom embrionalnog razvoja a poslije se potpuno gube.

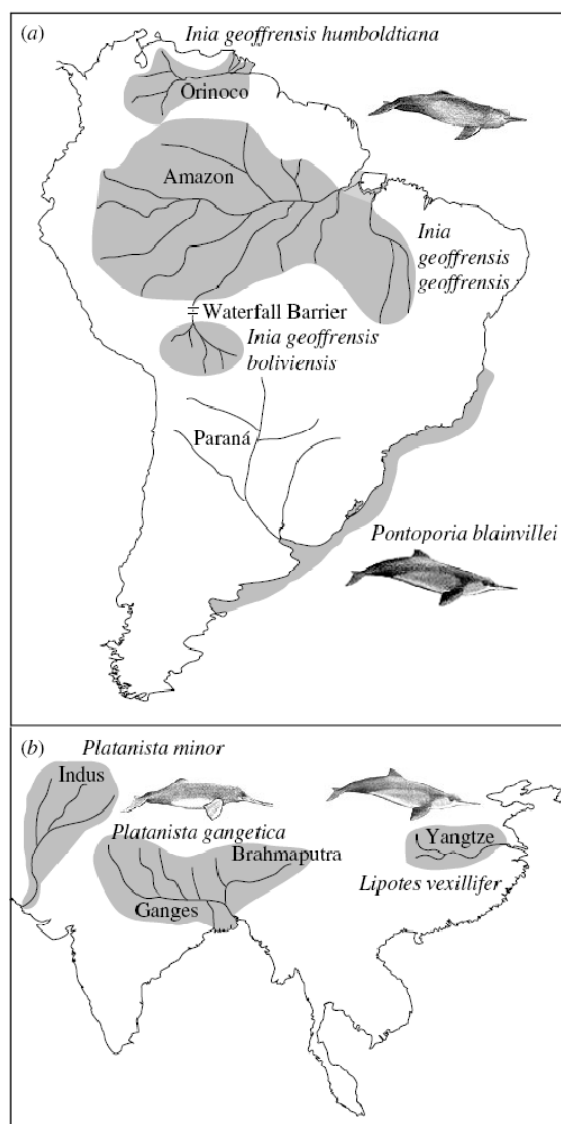
2.4. ARHAIČNI ODONTOCETI

Samo ime ovog podreda, Odontoceti, upućuje na važnu karakteristiku ovih kitova, a to je prisutnost zubala i u odrasloj dobi što ih razlikuje od arhaičnih Mysticeti. Prihvaćeni su kao monofiletska skupina. Svojte *Agorophius*, *Xenorophus* i *Archaeodelphius* bazalni su Odontoceti iz oligocena. Prema Geisler i Sanders *Archaeodelphius* najbazalniji su članovi poligenskog klada koji uključuje *Xenorophus* i srodne svojte. Evolucija bazalnih Odontoceti još nije dobro istražena i razjašnjena. Važan prijelazni fosil je *Agorophius pygmaeus* iz kasnog oligocena. Nađen je u Južnoj Karolini i pokazuje određen stupanj teleskopije lubanje, a njegovi zubi imaju mnogostruke korijene i kvržice na krunama ancestralnog tipa.

Arhaični dupini javljaju se u miocenu i podijeljeni su u 3 porodice: Kentriodontidae, Albeirodontidae i Eurhinodelphidae. Kentriodontidae su najranije divergirali i bile su to približno oko 2 m duge životinje s brojnim zubima i simetričnom lubanjom. Bili su rasprostranjeni od Atlantika do Pacifika, pa mnogi znanstvenici smatraju da nisu monofiletska grupa. Albeirodontidae poznati su po kasno miocenskim vrstama dok su se relativno raznoliki i široko rasprostranjeni Eurhinodelphidae pojavili u srednjem miocenu a već u kasnom miocenu nestaju.

2.5.EVOLUCIJA RIJEČNIH KITOVA

Riječni kitovi danas su jedni od najmanje proučavanih životinja, oni se morfološki i filogenetski znatno razlikuju od morskih dupina i ograničeni su samo na slatkovodne ekosustave. Poznajemo 4 suvremena roda: *Inia* iz rijeke Amazone, *Pontoporia* iz drugih rijeka Južne Amerike, *Lipotes* iz Jangce i *Platanista* iz rijeke Ind i Ganges (Sl. 8.). Stariji radovi o evoluciji riječnih dupina uglavnom se slažu u tome da je svaka od suvremenih linija relativno stara, a zbog vrlo disjunktne geografske rasprostranjenosti smatra se da riječni dupini predstavljaju parafiletsku grupu.



Slika 8. Geografska distribuiranost današnjih riječnih kitova. Preuzeto iz Hamilton i sur. 2001.

Srednji miocen bilo je doba globalno visoke razine mora. Indo – Gangeška ravnica Indijskog potkontinenta, bazeni rijeka Amazone i Parana Južne Amerike, te bazen rijeke Jangce u Kini su ogromni geomorfološki sustavi. Tijekom razdoblja povišene razine mora, daleko uzvodno u delte ovih rijeka dopirala je morska voda, a miješanje slatke i morske vode osiguravalo je visoku produktivnost ovih staništa. Pretpostavlja se da su predci četiriju živućih svojti riječnih dupina bili stanovnici miocenskih epikontinentalnih mora.

Povišena razina mora tijekom srednjeg miocena najvjerojatnije je dovela do poplavljanja ravnice Inda i Gangesa te se tako stvorio plitki morski habitat. *Platanista* su prema svemu sudeći jedini preživjeli potomci arhaičnih kitova zubanih koji su nastanili epikontinentalno more Indo-Gangeškog bazena i koji su ovdje opstali tijekom dugotrajnog prijelaza iz morskog u slatkovodni ekosustav kao posljedice spuštanja razine mora u kasnom neogenu.

Značajno izdizanje mora također je imalo utjecaja na današnju Kinesku rijeku Jangce, te ju je moglo pretvoriti u vodeni koridor miješanog riječnog i morskog podrijetla. Ovo stanište nastanili su predci slabo istraženih *Lipotes*.

Za vrijeme najvišeg miocenskog podizanja razine mora, rijeke Parana i Amazona bile su povezane u Paranensko more (Paranense Sea). Prije uvelike ignoriranu hipoteza o Paranenskom moru podupiru analize sedimenata ali i fosili foraminifera i mekušaca. Postojanje Paranenskog mora također je i u skladu s distribucijom modernih i fosilnih svojti riječnih kitova Južne Amerike. Zaključuje se da su dupini ušli u ovo more sa sjevera, postupno došlo je do prilagođavanja na specifičan riječno-estuarijski-morski habitat i do njihove specijacije i diversifikacije. Spuštanje globalne morske razine i odvajanje riječnih bazena Parane i Amazone izoliralo je svojte. Kako se Amazona transformirala u slatkovodni sustav iz rodova *Ischyrorhynchus* i *Saurocetesevoluirali*, koji nestaju povlačenjem kopnenog mora, evoluirali su *Inia*. Vrste roda *Pontoporia* slijedili su povlačenje mora i nastanili La Plata, estuarij rijeke Parana.

3.RASPROSTRANJENOST CETACEA

Biogeografija kao znanost o geografskoj distribuiranosti izumrlih i recentnih organizama pokušava objasniti i razumjeti putove distribucije vrsta i viših taksonomskih grupa i interpretirati aspekte ekologije i evolucije. Rasprostranjenost kitova tijekom prošlosti ovisila je o dostupnosti hrane kao i o geomorfološkim uvjetima i promjenama.

Najstariji poznati kitovi *Archaeocetes* iz ranog eocena (50+ milijuna godina) brzo su se raširili u istočnom Tethisu (današnja Indija i Pakistan), ekvatorijalnom moru koje je odvajalo sjeverne i južne kontinente. *Protocetidae* bili su prvi kitovi koji su napustili Indiju i koji su se proširili do srednjeg Tethisa, područje današnjeg Egipta i Nigerije, te dalje do Sjeverne Amerike. *Basilosauridae* bili su najrasprostranjeniji u morima oko Tihog oceana. Pretpostavlja se da je zatvaranje morskog puta Tethisa radi spajanja Indije s Azijom prije 40 – 45 milijuna godina popraćeno s globalnim klimatskim zahlađenjem i izmjenama kretanja morskih struja, možda razlog smanjene raznolikosti *Archaeocetes*.

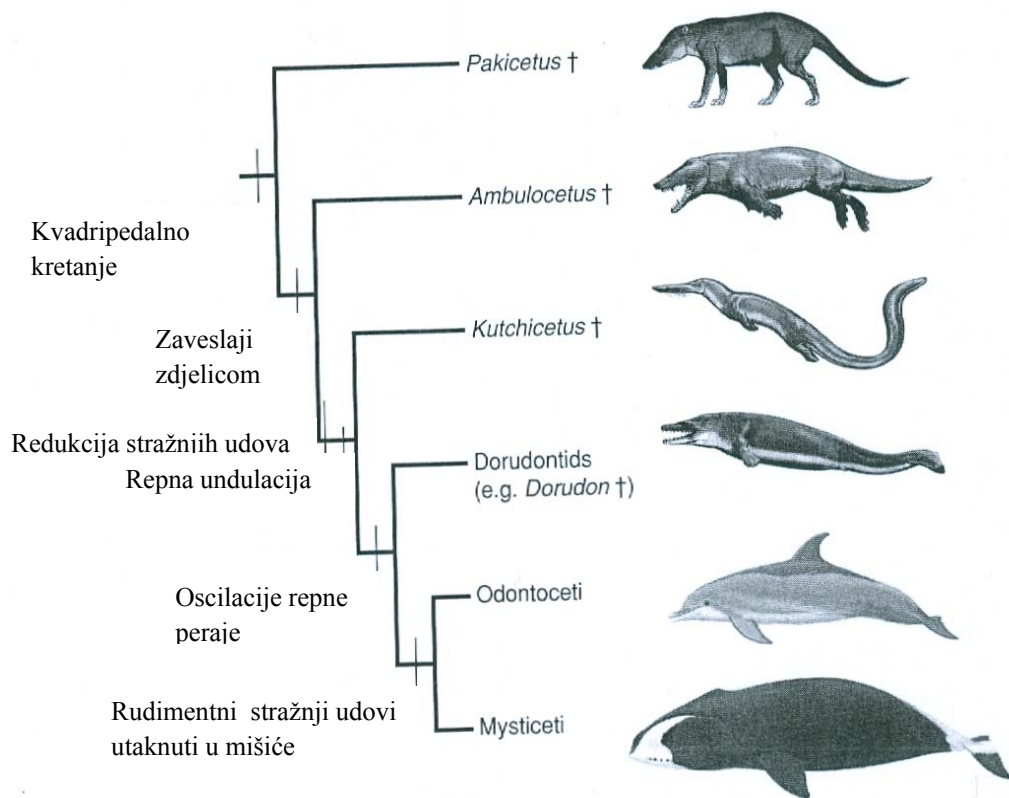
Rekonstruiranje ekosistema Južnog oceana dovelo je do glacijacije Antarktike i stvaranja hladnih morskih struja i imalo je za posljedicu uzdizanje duboke vode prema površini (upwelling), te je tako dovelo do veće cirkulacije nutrijenata, te povećalo produktivnost u epikontinentalnim morima. Povećanje produktivnosti zooplanktona najviše je pogodovalo usanim *Mysticeti* i *Odontoceti*. Najstariji kitovi usani živjeli su na Južnoj hemisferi tijekom oligocena, a male vrste zubanih *Mysticeti* već su se do kasnog oligocena proširile na istočni i zapadni dio sjevernog Tihog oceana.

U ranom se miocenu pojavljuju prvi moderni kitovi usani, *Balaenidae*, koji su nastanjivali južni Pacifik, a kasnije miocenske i pliocenske vrste već nastanjuju sjeverni Atlantik. Najbazalniji kitovi zubani tijekom oligocena obitavali su sjeverni Atlantik. Moderne linije ulješura, poznatih iz kasnog oligocena, bile su vezane uz *Paratethis*. Prvi dupini *Delphinoidea*, javljaju se u ranom miocenu, živjeli su u sjevernom Atlantiku, a vrste iz kasnog miocena već su bile rasprostranjene po sjevernom i južnom Tihom oceanu.

4. GLAVNE MORFOLŠKE PRILAGODBE

4.1. EVOLUCIJA LOKOMOCIJE KITOVA

Fosilna otkrića *Archaeocetes*, iz kojih bismo mogli rekonstruirati tipove kretanja ovih drevnih životinja, rijetka su i najčešće nepotpuna. Eocenske stijene Pakistana, kojeg možemo s pravom nazvati kolijevkom razvitka kitova, otkrile su nekoliko kritičnih evolucijskih koraka u prijelazu s kopnenog u vodeni okoliš (Sl. 9.).



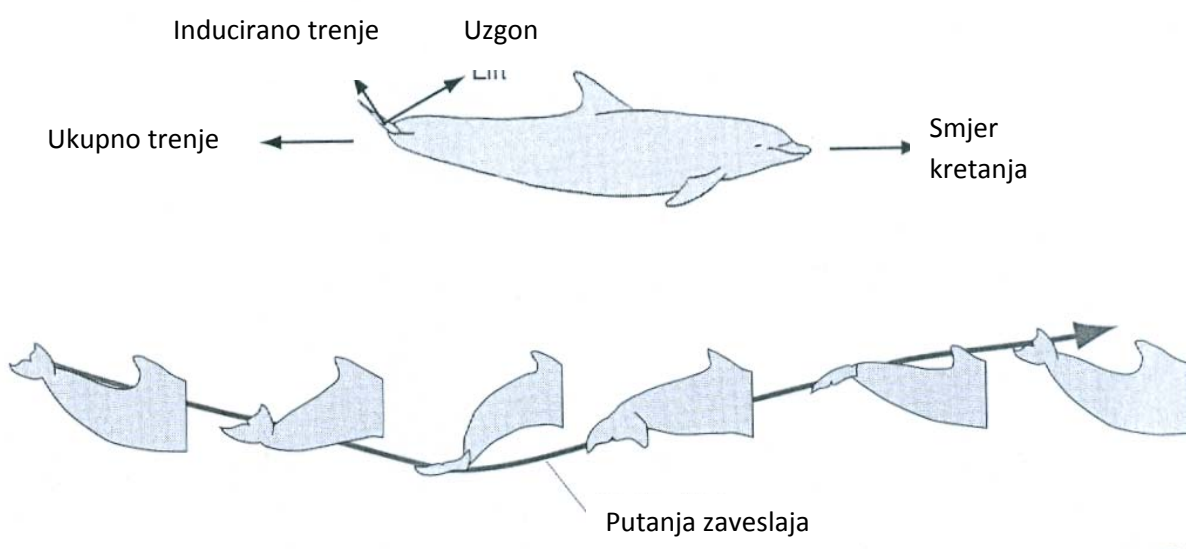
Slika 9. Evolucija lokomocije kitova. Prilagođeno na temelju Berta i sur. 2006.

Pakicetus bio je prava kopnena životinja, međutim fosilni nalaz vrste *Ambulocetus natans* iz porodice Ambulocetidae pokazuje da je je *Ambulocetus* također hodao po kopnu ali je mogao i plivati primitivnim načinom pokretanjem zdjelice kao posljedice kretanja stražnjih udova. Stopala prednjih udova kod *Ambulocetus* bila su mala u odnosu na stopala stražnjih udova i vjerojatno nisu

sudjelovale u kretanju odnosno zaveslajima. Pokreti prednjih udova bili su limitirani, a ramena i palac služili su za modificiranje pozicije prednjih udova tijekom plivanja što je možda imalo utjecaja na održavanje stabilnosti tijekom plivanja. Zglobovi ostalih prstiju bili su pokretni i za pretpostaviti je da su se koristili prilikom pokretanja po tlu. Velika stopala s izduženim, spljoštenim prstima, sličnima prstima perajara, pokazuju da je *Ambulocetus* mogao imati plivače kožice između prstiju.

Arhaični kitovi koji su kasnije evoluirali, *Kutchicetus* iz Pakistana, većinu su vremena provodili u vodi. Kitovi vrste *Kutchicetus* bile su male životinje s dugim mišićavim leđima i spljoštenim repom. Pretpostavlja se da su *Kutchicetus* plivali lateralnom undulacijom repa, slično kao gigantska slatkovodna vidra iz Južne Amerike.

Sljedeći stadij u razvoju lokomocije kitova pokazuju nalazi evolucijski mlađih arhaičnih kitova iz jugoistočnog SAD-a. Naime vrsta *Georgiacetus vogtensis* porodice Protocetidae imala je zdjelicu za koju nisu bili uzglobljeni stražnji udovi, što nam pokazuje potpun gubitak bilo kakve značajnije funkcije stražnjih udova u kretanju po tlu. Došlo se do zaključka da se *Georgiacetus* u vodi kretao primarno oscilacijom repa, a sekundarno su pokretanju doprinosili i stražnji udovi. Konačni stadij u evoluciji plivanja kitova vidljiv je kod Dorudontinae, kasno eocenskih kitova koji su imali specijalizirane kralješke što indicira da je njihov rep bio izmijenjen u karakterističnu repnu peraju modernih kitova. Vjerojatno su plivali dorzo-ventralnom oscilacijom repne peraje (Sl. 10.) kao i moderni kitovi.



Slika 10. Dorzo-ventralne oscilacije repne peraje i kretanje *Tursiops truncatus*. Prilagođeno na temelju Berta i sur. 2006.

4.2.EVOLUCIJA SLUŠANJA KITOVA

Najraniji kitovi Pakicetidae imali su isti mehanizam za transmisiju zvuka kakav koriste kopneni sisavci, a sluh pod vodom bio im je slab. Kasnije porodice Protocetidae i Remingtonocetidae zadržali su sistem prenošenja zvuka karakterističan za kopnene sisavce ali su razvili i novi sistem koji je bio sličan načinu prenošenja zvuka kod modernih kitova. Glavna morfološka adaptacija za razvitak novog načina slušanja bila je ispunjavanje velikog mandibularnog foramena mašću, ova struktura usmjeravala je zvuk prema slušnim košćicama. U zraku su Remingtonocetidae čuli poput kopnenih sisavaca ali sa slabijom osjetljivošću, dok su se u vodenom okolišu koristili generaliziranim načinom slušanja u kitova, kod kojeg zvuk dolazi u srednje uho kroz mandibularni „masni jastučić“. Usmjerenost slušanja bilo je ograničeno. Basilosauridae su u potpunosti izgubili karakteristike provođenja zvuka kopnenih sisavaca.

Prisustvo struktura za slušanje zvukova visoke frekvencije i visoko specijalizirani vestibulum u ranih zubanih kitova pokazuju da se sposobnost slušanja visokih frekvencija pojavila prije ranog oligocena. Međutim, kod eocenskih kitova ušni kompleks još nije u potpunosti bio izoliran od lubanje i limitirana teleskopija lubanje ukazuju da vjerojatno još nisu bili sposobni ehlokacirati. Kasniji kitovi zubani razvili su niz anatomskih specijalizacija uha (primjerice razvitak zračnih sinusa, povećanje broja receptorskih stanica s dlačicom) i donje čeljusti (jastučić masti koji djeluje kao dodatni zvučni kanal za provođenje zvuka do srednjeg uha). Ehlokacija se kod kitova najvjerojatnije razvila nakon transformacije uha i čeljusti. Najraniji su kitovi, zajednički predci kitova zubanih i usanih, prema svemu sudeći bili sposobni slušati visoke ali ne i niske frekvencije. Stoga se pretpostavlja da se sposobnost slušanja niskih frekvencija kod kitova usanih javila naknadno. Do sada su vrlo cijenjene dvije hipoteze o razlozima ove specijalizacije. Naime divergencija Mysticeti poklapa se s otvaranjima novih morskih područja na Južnoj hemisferi. To je naknadno dovelo do povećanja primarne produkcije i globalnog trajnog smanjenja površinskih temperatura. U hladnijim regijama povećanje tjelesne mase predstavlja metaboličku prednost, pa se zaključilo da je upravo zbog toga došlo do povećanja tjelesnog volumena kitova usanih. Otkriveno je da se s povećanjem tijela kitova proporcionalno rasla i pužnica što je promijenilo rezonancijske karakteristike uha, te su kitovi počela lakše primati niže frekvencije. Dalje se smatra kako se smanjenjem pritiska za upotrebljavanje ehlokacije za pronalaženje hrane u ondašnjim visoko produktivnim morima dodatno umanjivala potreba za primanjem zvukova visokih frekvencija.

5.ZAKLJUČCI

Većina morfoloških i molekularnih analiza podupiru hipotezu da su Artiodactyla, posebice Hippopotamidae, najbliži srodnici Cetacea, te ova dva reda mnogi znanstvenici svrstavaju u novi red Cetartiodactyla. Najraniji kitovi, Archaeocetes prvi puta su se pojavili prije otprilike 50 milijuna godina na području današnjeg Pakistana. Fosili ove parafiletske grupe pokazuju značajne morfološke razlike između različitih porodica i vrsta. Potrebno je još učiniti opširnije filogenetske analize kako bi se bolje razjasnili odnosi kitova, parnoprstaša i njihovih izumrlih srodnika. Takve kombinirane analize koje uključuju morfološke i molekularne podatke trebale bi se provesti na više vrsta i uključiti više osobina kako fosilnih tako i današnjih svojti.

Fosilni nalazi otkrili su nekoliko kritičnih koraka u prijelazu kitova s kopna u more. Bazalni kitovi imali su dobro razvijene zdjelčne kosti i stražnje udove te su mogli hodati po kopnu. Kod kasnijih kitova došlo je do reduciranja stražnjih udova i do razvitka velikih nastavaka na sakralnim kralješcima što upućuje da je repno plivanje karakteristično za današnje kitove već bilo dobro razvijeno.

Sustav za primanje zvuka prošao je brojne anatomske promjene i specijalizacije uha te donje čeljusti koja je s mašću ispunjenim foramenom služila kao dodatni zvučni kanal za prenošenje zvukova visoke frekvencije u srednje uho. Daljnje transformacije uha i čeljusti kod Odontoceti mogle su voditi k razvitku eholokacije.

6. LITERATURA

1. Berta A., Sumich J. L., Kovacs K. M., 2006. Marine mammals: evolutionary biology. Academic Press, San Diego, Kalifornija.
2. Demédré T., McGowen M., Berta A., Gatesy J., 2008. Morphological and molecular evidence for a stepwise evolutionary transition from teeth to baleen in Mysticete whales. *Systematic biology* **57**, 15 – 37.
3. Gingerich P. D., 2003. Land – to – sea transition in early whales: evolution of Eocene Archaeoceti (Cetacea) in relation to skeletal proportions and locomotion of living semiaquatic mammals. *Paleobiology* v. **29**, no. **3**, 429 – 454.
4. Hamilton H., Caballero S., Collins A.G., Brownell Jr. L., 2001. Evolution of river dolphins. *The Royal Society* **268**, 549 – 556.
5. Perrin W. F., Würsig B., Thewissen J. G. M., 2002. Encyclopedia of marine mammals. Academic Press, San Diego, Kalifornija, pp. 36 – 39, 45 – 47, 61 – 62, 73 – 75, 78 – 81, 204 – 208, 214 – 220, 297 – 299, 314 – 319, 358 – 367, 453 – 482, 495 – 504, 1043 – 1051, 1172 – 1174.
6. Sasaki T., Nikaido M., Hamilton H., Goto M., Kato H., Kanda N., Pastene L.A., Cao Y., Fordyce E., Hasegawa M., Okada N., 2005. Mitochondrial phylogenetics and evolution of Mysticete whales. *Systematic Biology* **54**, 77 – 90.
7. Thewissen J. G. M., Noelle Cooper L., Clementz M. T., Bajpai S., Tiwari B. N., 2007. Whales originated from aquatic artiodactyls in the Eocene epoch of India. *Nature* v.**450** **20/27**, 1190 – 1194.
8. http://www.neoucom.edu/DEPTS/ANAT/Thewissen/whale_origins/index.html
9. <http://palaeo.gly.bris.ac.uk/Palaeofiles/whales/archaeoceti.htm>
10. <http://tolweb.org/Cetacea/15977>

7. SAŽETAK

Cilj ovog rada bio je shvatiti i razraditi morfološke i molekularne podatke dobivene iz brojnih fosilnih nalaza kako bi se zaključilo o podrijetlu današnjih vrsti reda Cetacea. Pri tome je također važno ukratko se upoznati s biotičkim i abiotičkim čimbenicima koji su kroz evoluciju ovog reda utjecali na njihovu rasprostranjenost.

Morfološki i molekularni podatci podupiru teoriju da su parnoprstaši najbliži srodnici kitovima. Prvi kitovi bili su *Archaeocetes*, parafiletska skupina koja se pojavila prije otprilike 50 milijuna godina, a najpoznatiji fosili su iz Pakistana i Indije. Ovi rani kitovi morfološki su se vrlo razlikovali, a mnogi su imali dobro razvijene stražnje udove i stopala. I molekularni i fosilni podaci podupiru teoriju da je odvajanje kitova usanih i zubanih od zajedničkog pretka došlo prije oko 35 milijuna godina.

Dorzoventralna oscilacija repne peraje, odnosno način plivanja suvremenih kitova, razvio se kroz niz tipova kretanja počevši od kvadripedalnog lokomotornog stadija. Iza toga je slijedila takozvana zdjelična faza (*Ambulocetus*), zatim faza valovitog pokretanja repom (*Kutchicetus*) da bi nakraju Dorudontinae razvili tip plivanja karakterističan za današnje kitove.

Najraniji kitovi Pakicetidae imali su isti mehanizam za transmisiju zvuka kakav koriste kopneni sisavci, a sluh pod vodom bio im je slab. Sustav za primanje zvuka prošao je brojne anatomske promjene i specijalizacije uha te donje čeljusti koja je s mašću ispunjenim foramenom služila kao dodatni zvučni kanal za prenošenje zvukova visoke frekvencije u srednje uho. Daljnje transformacije uha i čeljusti kod Odontoceti moglo je voditi k razvitku ehlokacije.

8. SUMMARY

This seminar is about understanding and describing morphological and molecular data gathered from numerous fossil records in order to conclude about the origin of species of the modern Order Cetacea. In this sense, it is important to understand the biotic and the abiotic factors that had influenced distribution of species of this Order through its history.

Morphological and molecular data supports theory that artiodactyls are the closest relatives of cetaceans. The earliest whales were Archaeocetes, a paraphyletic group that had appeared approximately 50 million years ago, and are best known from India and Pakistan. These basal whales were morphologically very diverse; many of them had well developed hind limbs and feet. Molecular data and fossil record are in agreement that baleen and toothed whales diverged from a common ancestor approximately 35 million years ago.

The caudal fin oscillation mode (swimming mode of modern whales) evolved from an initial quadrupedal locomotors stage. This was followed by a pelvic phase (*Ambulocetus*), a caudal undulation phase (*Kutchicetus*), and the final adaptation of caudal oscillation, the way of swimming seen in Dorudontinae and all modern cetaceans.

The earliest cetaceans, Pakicetidae, used the same sound transmission mechanisms as land mammals, their hearing sensitivity in water was poor. The sound reception system had pass through a number of anatomical specializations of the ear and lower jaw which has fat pad that acts as additional sound channel for conducting high – frequency sound to middle ear. Further transformations of ear and jaw of Odontoceti probably led to development of echolocation.