Konwergencja ewolucyjna między ichtiozaurami i waleniami – teraźniejszość kluczem do przeszłości?

Daniel Tyborowski[1]

Evolutionary convergence between ichthyosaurs and cetaceans – the present is the key to the past? Prz. Geol., 73: 648–658; doi: 10.7306/2025.70

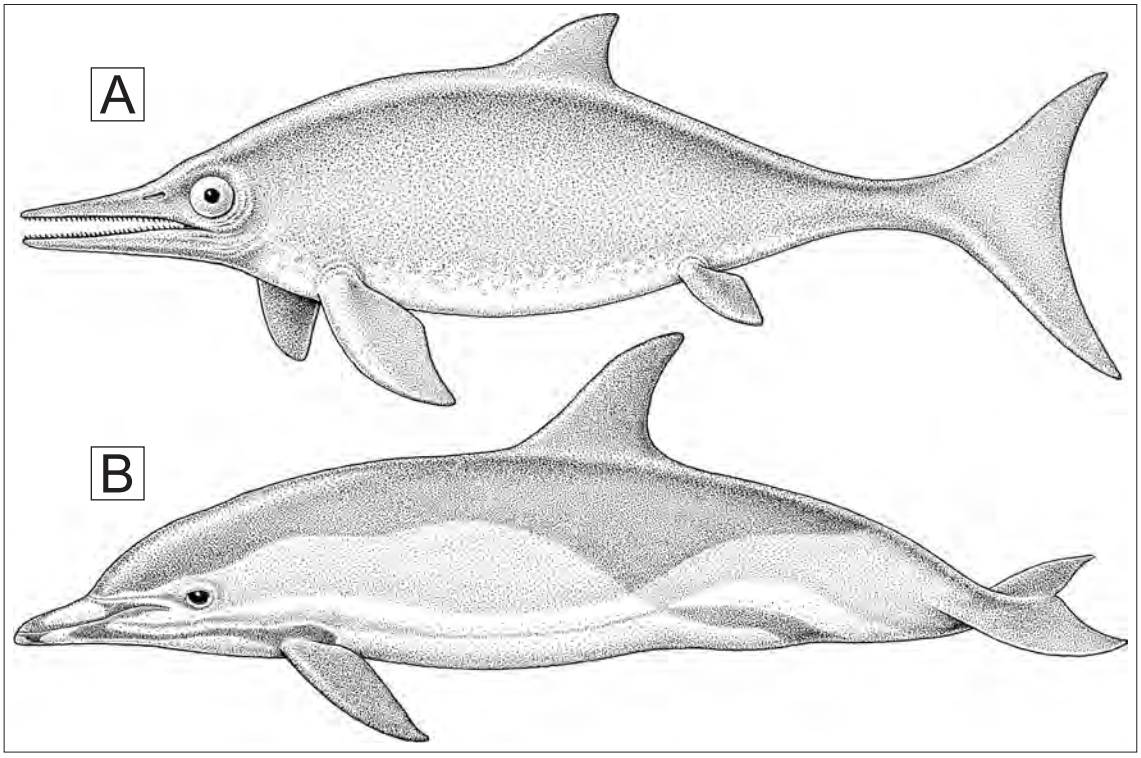
A b s t r a c t. The phenomenon of the return of land vertebrates to the marine environment is one of the best examples of convergent evolution. The most famous and best-known type of such convergence is the evolution of ichthyosaurs (Mesozoic marine reptiles belonging to the lepidosauromorphs) and cetaceans (marine mammals that descend from ungulates). Both groups show a high level of morphological diversity, similar trends in the early stage of the evolution of locomotion in the marine environment, and global distribution in the oceans. In this article, the author presents the most important similarities and differences in ecomorphological adaptations of both groups. Particular emphasis is placed on various functional solutions that have developed during the colonization of similar ecological niches. The author would like to draw attention to the differences in the rate and trajectories of early evolution in both groups, which resulted from slightly different biotic and abiotic conditions that prevailed at the time when these groups adapted to life in the sea. Intensified convergence occurs at later stages of evolutionary development: especially between ophthalmosaurids and toothed whales, which took on almost fish-like body shapes. However, even in these forms, there are still significant differences, especially in the feeding ecology and sensory biology. Paying attention to ecomorphological similarities resulting from living in a similar environment and differences resulting from different phylogenetic origins is a key issue when studying the phenomenon of convergent evolution and requires special emphasis. This introduces a completely new perspective on the use of geological actualism in research on fossil organisms.

Keywords: *convergent evolution, ichthyosaurs, cetaceans, feeding adaptations, geological actualism*

Procesy ewolucyjne są indukowane przez dwa rodzaje czynników: zmiany na poziomie genetycznym (kumulujące się w czasie mutacje) oraz warunki środowiskowe, w których żyją organizmy (Smocovitis, 1992). Ta druga grupa czynników jest szczególnie istotna z punktu widzenia paleobiologii, gdyż to właśnie zapis geologiczny daje wgląd w proces przemiany środowisk i ekosystemów, w których przez miliony lat odbywała się ewolucja. Środowisko (zarówno abiotyczne, jak i biotyczne) wywiera nacisk selekcyjny na bytujące w nim formy życia. Jednym z podstawowych procesów ewolucyjnych, wynikającym z długotrwałego (w skali czasu geologicznego) wpływu środowiska na organizmy żywe, jest ewolucja konwergentna, zwana również ewolucją zbieżną. Konwergencję ewolucyjną można zdefiniować jako grupę podobnych cech o znaczeniu przystosowawczym (morfologicznych, fizjologicznych, ekologicznych lub behawioralnych), które pojawiają się u organizmów bliżej ze sobą niespokrewnionych, a wynikają z adaptacji do życia w podobnym środowisku (Powell, 2012). Ewolucja konwergentna prowadzi zatem do powstawania struktur analogicznych, czyli takich które mimo braku wspólnego pochodzenia ewolucyjnego wypełniają te same funkcje (Losos, 2011). Można zatem stwierdzić, że konwergencja jest głównym procesem ewolucyjnym, który wpływa na wykształcanie się cech o znaczeniu przystosowawczym w danym środowisku (Wake, 1991; Losos, 2011). Doskonałym przykładem tego procesu jest wtórne adaptowanie się kręgowców do życia w morzach. W ciągu 390 mln lat swojej historii ewolucyjnej ponad 60 różnych linii rozwojowych czworonogów (Tetrapoda) niezależnie opanowało ekosystemy wodne (Vermeji, Motani, 2018). Skutkiem tych niezależnych transformacji było konwergentne pojawianie się cech związanych z ekologią odżywiania, biologią zmysłów oraz lokomotoryką szkieletu pozaczaszkowego i powiązanych z nim miękkich części anatomicznych (Kelly, Pyenson, 2015).

W podręcznikach biologii ewolucyjnej klasycznym przykładem konwergencji jest zestawienie obok siebie ryby (zazwyczaj rekina lub tuńczyka), walenia (przeważnie delfina) oraz ichtiozaura (najczęściej przedstawiciela oftalmozauridów). O ile kształt ciała rekina czy tuńczyka wynika z faktu, że ryby są kręgowcami pierwotnie wodnymi, to już zarówno walenie, jak i ichtiozaury reprezentują zwierzęta wtórnie przystosowane do środowiska wodnego (ryc. 1). Przodkowie ssaków morskich, którymi są walenie oraz gady, od których wywodziły się ichtiozaury, były w obu przypadkach formami lądowymi, a podobieństwa w anatomii, morfologii funkcjonalnej, trybie życia i zajmowanych niszach pokarmowych u obu tych grup wodnych czworonogów wykształciły się konwergentnie. Do najważniejszych podobieństw w ewolucji ichtiozaurów i waleni doszło w zakresie wykształcania drapieżnych ekomorfotypów, w tym megadrapieżników oceanicznych, zwłaszcza na wczesnych etapach filogenezy (Voss i in., 2019; Sander i in., 2021; ryc. 2, 3), drastycznych zmianach w anatomii szkieletu pozaczaszkowego: redukcji pasa miednicowego i tylnych kończyn oraz przekształceniu łap w płetwy. Ponadto obie grupy z czasem przeszły z pływania za pomocą ruchów undulacyjnych kręgosłupa na bardziej wydajny fizjologicznie sposób pływania dzięki oscylacyjnym ruchom ogona. Jednak mimo oczywistych podobieństw między żyjącymi w mezozoiku ichtiozaurami i kenozoicznymi

[1] Wydział Geologii, Uniwersytet Warszawski, ul. Żwirki i Wigury 93, 02-089 Warszawa; d.tyborowski@uw.edu.pl; ORCID ID: 0000-0002-7954-0426



Ryc. 1. Porównanie morfologii zaawansowanych ichtiozaurów i delfinów oceanicznych. **A** – oftalmozaurid *Ophthalmosaurus natans*; **B** – delfin długopyski (zwyczajny) *Delphinus delphis*. Na uwagę zwraca odmienne ułożenie płatów płetwy ogonowej – pionowe u ichtiozaurów i poziome u waleni. Autorem wszystkich rekonstrukcji jest Bogusław *Bodi* Waksmundzki

Fig. 1. Comparison of the morphology of advanced ichthyosaurs and oceanic dolphins. **A** – ophthalmosaurid *Ophthalmosaurus natans*; **B** – long-snouted (common) dolphin *Delphinus delphis*. Note the different arrangement of the caudal fin lobes – vertical in ichthyosaurs and horizontal in cetaceans. All reconstructions by Bogusław *Bodi* Waksmundzki

waleniami ciągle występuje szereg różnic. Ponieważ walenie żyją w dzisiejszych oceanach, to stanowią ekomorfologiczne odpowiedniki wymarłych w mezozoiku ichtiozaurów i mogą być potraktowane jako punkt wyjścia dla ciekawych rozważań z zakresu aktualizmu geologicznego. Poznanie szczegółów dotyczących biologii współczesnych waleni pomaga w zrozumieniu wielu aspektów paleobiologii i ewolucji ichtiozaurów. Badania paleontologiczne nad skamieniałościami ichtiozaurów, a szczególnie nad ich bioróżnorodnością, rolą jaką odgrywały w kopalnych ekosystemach morskich oraz potencjalnymi przyczynami ich wyginięcia, stanowią olbrzymi wkład do biologii konserwatorskiej żyjących obecnie waleni i mogą przyczynić się do zwiększenia wiedzy o ochronie środowiska życia ssaków morskich.

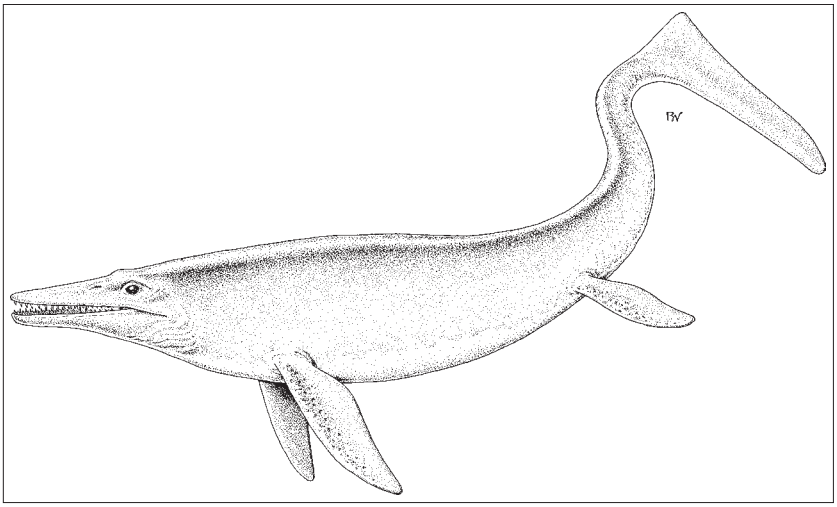
Celem niniejszego artykułu jest przedstawienie najważniejszych podobieństw morfologicznych, funkcjonalnych i ekologicznych, jakie wykształciły się na drodze konwergencji u obu grup, ale także wskazanie pewnych ciągle dzielących je różnic. W zrozumieniu tych podobieństw i różnic kluczowe znaczenie ma porównanie zapisu kopalnego ewolucji ichtiozaurów i waleni, ze szczególnym uwzględnieniem warunków oceanograficznych i klimatycznych, jakie panowały na Ziemi, gdy ewolucja ta się odbywała.

TŁO PALEONTOLOGICZNE

Ewolucja konwergentna jest zjawiskiem powszechnie występującym zarówno w świecie zwierząt, jak i roślin (Losos, 2011). Z punktu widzenia istotności naukowej najciekawsza jest konwergencja zachodząca między organizmami daleko spokrewnionymi, których przodkowie charakteryzowali się dużymi różnicami w planie budowy oraz przystosowaniach fizjologicznych. Takie różnice mogą się wykształcić jedynie podczas milionów lat rozbieżnej ewolucji (dywergencji). Tym ciekawsza wydaje się być późniejsza konwergencja odległych na drzewie rodowym form. Do konwergencji dochodzi podczas długotrwałego (w skali milionów lat) oddziaływania na różne organizmy podobnych lub takich samych czynników środowiskowych (Smocovitis, 1992; Losos, 2011). Warunki, w których ewoluowały ichtiozaury i walenie, były jednak zupełnie różne. Jedyne co łączyło obie grupy to życie w morzach. Szczegóły środowiskowe, takie jak warunki oceanograficzne czy klimatyczne, prezentowały się w czasie ichtiozaurów zupełnie inaczej niż w erze waleni. Przyjrzyjmy się bliżej przebiegowi ewolucji obu grup i cechom samego środowiska morskiego, w którym zwierzęta te funkcjonowały.

Ichtiozaury – ewolucja i bioróżnorodność

Ichtiozaury (Ichthyopterygia: Ichthyosauria) pojawiły się we wczesnym triasie i wymarły na początku późnej kredy (na pograniczu cenomanu i turonu). Zwyczajowo zalicza się je do lepidozauromorfów (Lepidosauromorpha), jednak dokładne pochodzenie ichtiozaurów jest nieznane (McGowan, Motani, 2003; Motani, 2005). Z pewnością



←

Ryc. 2. Pierwotny ichtiozaur *Cymbospondylus youngorum* o wężowatym planie budowy z wczesnego triasu Newady
Fig. 2. The primitive ichthyosaur *Cymbospondylus youngorum* with a serpentine body plan from the Early Triassic of Nevada

lądowi przodkowie ichtiozaurów byli diapsydami (Diapsida), czyli czworonogami mającymi w czaszce po dwie pary okien skroniowych. Jednak u samych ichtiozaurów nastąpiła redukcja jednej z tych par, co czyni je wodnymi diapsydami z wtórnie jedną parą otworów skroniowych w czaszce. Artykułowane szkielety ichtiozaurów świadczą o tym, że większość przedstawicieli tej grupy cechowała się opływowym, „rekinim" kształtem ciała, które przeważnie osiągało 2–6 m długości (McGowan, Motani, 2003). Niekiedy zdarzało się, że pojawiały się w tej grupie formy olbrzymie osiągające nawet ponad 20 m długości (Sander i in., 2021). Najbardziej typowymi cechami ichtiozaurów były długie i smukłe szczęki (tak zwane rostrum), stożkowate zęby, bardzo duże oczy, dwie pary kończyn przekształconych w płetwy, trójkątna płetwa grzbietowa oraz sierpowata pletwa ogonowa (ryc. 1A). Opis ten jest właściwy jedynie dla ichtiozaurów z grupy Parvipelvia, które to pojawiły się u schyłku triasu i przetrwały aż do połowy kredy, kiedy to miało miejsce wymarcie wszystkich ichtiozaurów (Motani, 2005).

Jednak jeszcze w triasie pojawiło się wiele linii ewolucyjnych ichtiozaurów, które nie należały do Parvipelvia. Przedstawiciele tych linii nie byli tak homogeniczni morfologicznie, jak formy należące do Parvipelvia, a ich ewolucja odbywała się w kilku zróżnicowanych kierunkach (McGowan, Motani, 2003). Niektóre z tych prymitywnych form miały tępo zakończone lub owalne uzębienie, służące do zgniatania twardych muszli morskich bezkręgowców, a inne osiągały duże, a nawet gigantyczne rozmiary ciała i były prawdziwymi superdrapieżnikami triasowych ekosystemów (Maisch, 2010). Brak skamieniałości protoichtiozaurów, czyli form będących łącznikiem między w pełni wodnymi taksonami i ich lądowymi przodkami, sprawiał że wiedza o pochodzeniu ichtiozaurów i wczesnym etapie przystosowywania się tych zwierząt do środowiska morskiego była do niedawna niekompletna. Najnowsze odkrycia zmieniają ten stan rzeczy. Kilku przedstawicieli protoichtiozaurów zostało w ostatnich latach opisanych ze skał dolnego triasu. Są to między innymi przedstawiciele takich grup jak hupehzuchy (Hupehsuchia) i nasorostry (Nasorostra). Wszystkie te formy pochodzą z terytorium dzisiejszych Chin, co sugeruje że ichtiozaury wyewoluowały we wschodniej części Oceanu Tetydy (Huang i in., 2019). Wspomniana przynależność ichtiozaurów do diapsydów została niedawno potwierdzona dzięki odkryciu skamieniałości triasowego rodzaju *Utatsusaurus* z Japonii, którego czaszka charakteryzuje się typową dla Diapsida architekturą (Shikama i in., 1977). Obecność wielu grup prymitywnych ichtiozaurów w starszej części triasu świadczy jednoznacznie, że ewolucja i różnicowanie się tych gadów morskich przebiegały w sposób bardzo dynamiczny już zaledwie 5 mln lat po wielkim wymieraniu permskim sprzed 252 mln lat (Sander i in., 2021). Tempo tych przemian ewolucyjnych u wczesnych Ichthyosauria było niezwykle szybkie i doprowadziło do osiągnięcia przez niektóre z nich gigantycznych rozmiarów ciał w stosunkowo krótkim przedziale czasu geologicznego (Sander i in., 2021).

W ewolucji ichtiozaurów można wydzielić trzy główne fazy (Maisch, 2010). Faza pierwsza obejmuje najwcześniejsze formy charakteryzujące się najbardziej archaicznymi cechami anatomicznymi. Plasowaliby się w niej przedstawiciele grupy Grippida wraz z przedstawicielami innych linii ewolucyjnych wczesnego triasu. Były to niewielkie zwierzęta osiągające 1–3 m długości, miały one wydłużone kości kończyn o kształcie i proporcjach świadczących o wywodzeniu się z nieodległych lądowych przodków. Na fazę drugą składał się dynamiczny rozwój dużych drapieżników, takich jak cymbospondyle (Cymbospondylidae) (ryc. 2) i szastazaury (Shastasauridae), których przedstawiciele występowali od wczesnego do późnego triasu. Do obu tych grup należały największe ichtiozaury w dziejach i być może największe gady morskie w ogóle (Sander i in., 2021). U zwierząt tych pojawiły się charakterystyczne, wydłużone szczęki (ryc. 6A), a także powiększone i długie płetwy (ryc. 2). Faza trzecia to radiacja linii Parvipelvia – typowych ichtiozaurów o rybich (rekinich) kształtach (ryc. 1A). Faza ta w głównej mierze miała miejsce w jurze, chociaż same Parvipelvia przetrwały aż do połowy kredy. Były to ichtiozaury o najbardziej hydrodynamicznym kształcie, które najlepiej przystosowały się do pelagicznego trybu życia. Pewna grupa w obrębie Parvipelvia – tunozaury (Thunnosauria), wykształciła dodatkowe palce w szkielecie płetw (hiperdaktylia), a także zwielokrotniła się u nich liczba paliczków, które te palce budowały (hiperfalangia). U tunozaurów doszło również do redukcji pasa miednicowego i tylnej pary płetw, natomiast ogony tych ichtiozaurów stały się krótsze i bardziej sztywne, a ich dystalna część uległa zagięciu ku dołowi, co stanowiło dolny płat sierpowatej płetwy ogonowej (płetwa hipocerkalna; ryc. 1A).

Silnie zredukowana miednica u przedstawicieli tej linii ewolucyjnej dała początek nazwie całej grupy – Parvipelvia oznacza „małą miednicę" (McGowan, Motani, 2003; Maisch, 2010).

W historii ewolucyjnej ichtiozaurów zaznaczyło się kilka wyraźnych trendów. Najważniejszy z nich dotyczy biomechanicznych transformacji w sposobach pływania: od węgorzowatych ruchów undulacyjnych całego kręgosłupa (tułów razem z ogonem; ryc. 2), przez undulacje samego ogona (tak jak u współczesnych ryb promieniopłetwych z rzędu Carangiformes), aż po oscylacyjne ruchy samej płetwy ogonowej, na wzór dzisiejszych tuńczyków (Maisch, 2010). Ten ostatni sposób lokomocji jest z resztą najbardziej wydajny energetycznie dla szybko pływających drapieżników pelagicznych. Do końca swojej ewolucji ichtiozaury zachowały obie pary płetw, jednak tylna para uległa znacznej redukcji u zaawansowanych przedstawicieli Parvipelvia (Motani, 2005). Do innych, ważnych transformacji anatomicznych u ichtiozaurów można zaliczyć redukcję rozmiarów mózgoczaszki oraz zmianę kształtu łopatki z pokroju przypominającego łopatę wiatraka na smukłą i wydłużoną strukturę kostną o szerokiej podstawie.

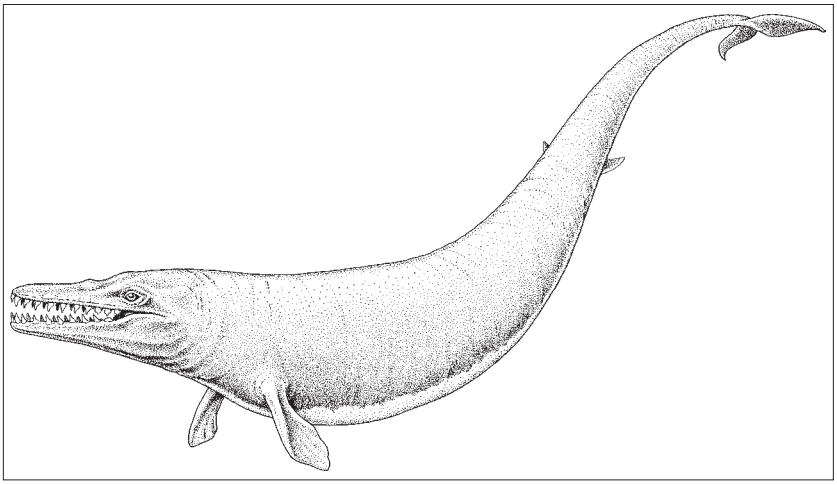
Badania prowadzone w ciągu ostatnich kilkunastu lat ujawniły, że ichtiozaury należące do Parvipelvia wykazywały się bardzo dużą bioróżnorodnością w jurze późnej oraz wczesnej kredzie (Fischer i in., 2016). Stan zróżnicowania taksonomicznego ichtiozaurów utrzymywał się na stosunkowo wysokim poziomie niemal aż do wymarcia ostatnich przedstawicieli grupy pod koniec cenomanu (Fischer i in., 2016). Wszyscy przedstawiciele tych ostatnich, najbardziej zaawansowanych ewolucyjnie ichtiozaurów należeli do jednej linii rozwojowej – oftalmozauridów (Ophthalmosauridae). Prawdą zatem jest, że ostatnie ichtiozaury nie pełniły aż tylu ról w ekosystemach morskich co ich triasowi pobratymcy – formy triasowe należały bowiem do wielu, różnych grup. Jednak najnowsze badania nad późnojurajskimi i wczesnokredowymi oftalmozauridami pokazują, że przynależność do jednej grupy nie oznacza ograniczania się wszystkich jej przedstawicieli do zajmowania zbliżonych nisz ekologicznych (Fischer i in., 2016).

Walenie – historia ewolucyjna i kluczowe adaptacje

Badania porównawcze białek waleni z innymi ssakami, przeprowadzone w połowie XX w. wykazały, że najbliższymi żyjącymi obecnie krewnymi tych ssaków (Cetacea) są parzystokopytne (Artiodactyla). Obecnie walenie włącza się do parzystokopytnych, a konkretnie do grupy Whippomorpha, do której należą również hipopotamowate (Hippopotamidae), które są najbliżej spokrewnionymi z waleniami obecnie żyjącymi ssakami (Montgelard i in., 1997; Waddell i in., 1999). Na gruncie paleontologicznym przynależność waleni do parzystokopytnych została wykazana dzięki podobieństwu morfologicznemu kości skokowej (*os. astragalus*) pierwotnych prawaleni eoceńskich z rodzajów *Ichthyolestes*, *Pakicetus*, *Artiocetus* i *Rodhocetus* do odpowiadającej kości w szkielecie współczesnych przedstawicieli Artiodactyla, takich chociażby jak krowa (Gingerich i in., 2009). Morfologia kości skokowej ssaków parzystokopytnych jest bardzo charakterystyczna i stanowi przystosowanie do szybkiego biegu, a zatem można wykluczyć to, że kość ta u pierwotnych waleni, których tryb życia był częściowo lądowy przybrała podobny kształt na drodze konwergencji. Zatem w przypadku pochodzenia waleni istnieje konsensus między danymi paleontologicznymi i molekularnymi. Jednak jeszcze do niedawna pojawiały się wątpliwości odnośnie tego, gdzie dokładnie umieścić walenie na drzewie rodowym parzystokopytnych.

Przełom nastąpił w momencie, gdy opisano odkrycie pierwotnego przedstawiciela Artiodactyla, którego nazwano *Indohyus*. Należał on do grupy Raoellidae – niewielkich, ziemnowodnych parzystokopytnych o pokroju przypominającym skrzyżowanie myszojelenia z psem (Patel i in., 2024). *Indohyus* współdzielił z waleniami nie tylko morfologię kości skokowej, ale również architekturę pęcherza bębenkowego (*bulla tympanica*) oraz kości skroniowej (*os temporale*). U waleni na kości tej wykształcona jest struktura kostna zwana *involucrum*. Jest to wachlarzowata pokrywa ucha zewnętrznego, zwinięta do postaci małej konchy. To właśnie obecność *involucrum* jest cechą diagnostyczną, po której możemy określić, czy dane zwierzę jest waleniem (Patel i in., 2024). Zbliżona budowa regionu pęcherza bębenkowego u Cetacea i Raoellidae świadczy o tym, że obie te grupy są ze sobą blisko spokrewnione i razem tworzą siostrzaną linię rozwojową względem wszystkich pozostałych parzystokopytnych (Patel i in., 2024). Na obecnym etapie badań nie wiemy, czy specyficzna anatomia *involucrum* była w jakiś sposób korzystna dla najpierwotniejszych prawaleni, które żyły na lądzie, ale z pewnością formy spędzające więcej czasu w środowisku wodnym wykorzystały ją do wyewoluowania zmysłu słyszenia kierunkowego pod wodą. Było to możliwe dzięki połączeniom między kośćmi ucha zewnętrznego i szczęk. Zarówno *involurcum,* jak i wynikająca z niego zdolność „słyszenia" pod wodą występują do dzisiaj u wszystkich gatunków waleni.

Ewolucję waleni można podzielić na dwa główne etapy. Pierwszy z nich to transformacja form lądowych w morskie. Drugi to dywersyfikowanie się w pełni morskich waleni i wykształcanie poszczególnych specjalizacji ekomorfologicznych i funkcjonalnych. Na pierwszy etap składa się ewolucja tak zwanych prawaleni (Archaeoceti). Najstarsi znani przedstawiciele tej grupy byli zwierzętami lądowymi, natomiast ostatni znani jej członkowie to organizmy całkowicie morskie, które przypominały dzisiejsze walenie (Kellogg, 1936). Podrząd Archaeoceti to parafiletyczna grupa, obejmująca pierwotne formy, które charakteryzowały się uzębieniem heterodontycznym (ryc. 6C), obecnością wymiany zębowej oraz widocznymi kończynami tylnymi (Kellogg, 1936; ryc. 3). Najstarsi przedstawiciele tej grupy są znani z wczesnego eocenu (53 mln lat), a ich transformacja ze zwierząt lądowych, przez formy ziemnowodne, w pelagiczne drapieżniki o wielkich rozmiarach, zdolne rozprzestrzenić się po wszystkich oceanach świata, zajęła ok. 12 mln lat (Vermeji, Motani, 2018). Prawalenie dotrwały do późnego oligocenu (25 mln lat temu), a od końca eocenu (ok. 36 mln lat temu) współwystępowały z bardziej nowoczesnymi waleniami (Neoceti). Najpierwotniejsze prawalenie należące do Pakicetidae i Ambulocetidae są znane z wczesnego i środkowego eocenu regionu Indii i Pakistanu. Może to wskazywać, że kolebką waleni były wschodnie rubieże Oceanu Tetydy. O ile przedstawiciele Pakicetidae, tacy jak *Pakicetus*, *Ichthyolestes* czy *Nalacetus* byli zwierzętami, których lokomocja nie odbiegała w znacznym stopniu od innych ssaków lądowych, to



←

Ryc. 3. Prawaleń (Archaeoceti) *Basilosaurus isis* z późnego eocenu Faiyum w Egipcie
Fig. 3. The archaeoceti *Basilosaurus isis* from the late Eocene of Faiyum, Egypt

część swojego życia spędzały one w zbiornikach wody słodkiej, gdzie polowały na ryby (Gingerich i in., 1983; Clementz i in., 2006).

Zupełnie inaczej wyglądała morfologia Ambulocetidae. Typowym i najlepiej poznanym reprezentantem tej grupy jest rodzaj *Ambulocetus*, którego ciało przypominało pokrojem dzisiejsze krokodyle (Thewissen i in., 1996; Madar i in., 2002). Kończyny u *Ambulocetus* były znacznie krótsze niż u Pakicetidae. Ogon również uległ znacznemu skróceniu u *Ambulocetus*, natomiast kończyny przednie uległy powiększeniu i zaczęły przypominać wiosła. Miednica u Ambulocetidae ciągle była przytwierdzona do kręgosłupa, a tylne kończyny wciąż miały podobną długość co kończyny przednie. Oznacza to, że Ambulocetidae mogli nadal podpierać się na lądzie dzięki przednim i tylnym kończynom (Thewissen i in., 1994). Pysk ambulocetidów był znacznie wydłużony, a badania izotopowe zębów *Ambulocetus* świadczą o słodkowodnym środowisku życia (Clementz i in., 2006). Pierwszymi waleniami, które można uznać za formy przynajmniej częściowo morskie były Remingtonocetidae, których przedstawiciele, tacy jak *Remingtonocetus* czy *Dalanistes,* mieli jeszcze bardziej opływowy kształt ciała, przywodzący na myśl dzisiejsze wydry morskie lub ssaki płetwonogie. Czaszki Remingtonocetidae były jeszcze bardziej wydłużone niż u Ambulocetidae, a ich szczęki cechowało silniejsze wysmuklenie. Budowa odcinka krzyżowego kręgosłupa u tej grupy oraz anatomia tylnych kończyn świadczą, że zwierzęta te miały pewne zdolności do poruszania się na lądzie, jednak znacznie sprawniej radziły sobie w wodzie. Prawdopodobnie Remingtonocetidae miały zbliżony tryb życia do dzisiejszych fok i lwów morskich, a ich siedliska koncentrowały się w płytkich zbiornikach przybrzeżnych.

Pierwszymi całkowicie morskimi waleniami byli pierwotni przedstawiciele Pelagiceti – grupy, do której należą wszystkie współczesne wieloryby, delfiny i morświny (Neoceti), jak również formy wymarłe. Najlepiej poznaną i najważniejszą z ekologicznego i ewolucyjnego punktu widzenia linią rozwojową pierwotnych Pelagiceti były bazylozauridy (Basilosauridae). Walenie Basilosauridae są znane od środkowego do późnego eocenu, kiedy to rozprzestrzeniły się na wiele regionów świata (Kellogg, 1936). Ich skamieniałości można znaleźć na całym świecie. Istnieje wiele cech w anatomii bazylozauridów, które świadczą o ich całkowitym przystosowaniu do życia w morzu. Do najważniejszych z nich należą: akustycznie izolowane ucho wewnętrzne, krótka szyja (w porównaniu z innymi prawaleniami) oraz spłaszczone kończyny przednie, kształtem przypominające płetwy (Uhen, 1998, 2004). Miednica bazylozauridów uległa znacznej redukcji i oderwaniu od kręgosłupa, a tylne kończyny, choć wciąż widoczne, to stały się znacząco mniejsze względem przednich (Uhen, 1998). Oznacza to, że przedstawiciele Basilosauridae nie byli w stanie utrzymać swojego ciężaru na lądzie i wszystkie czynności fizjologiczne u tych zwierząt zachodziły w wodzie (Gingerich i in., 1990). Kręgosłup bazylozauridów uległ znacznej homogenizacji i większość kręgów u tych waleni miała podobny pokrój (Kellogg, 1936). Całe ciało u większości Basilosauridae było węgorzowato wyciągnięte (ryc. 3). Świadczy to o tym, że ssaki te poruszały się techniką ruchów undulacyjnych kręgosłupa (Uhen, 2008). Najwięksi przedstawiciele bazylozauridów byli szczytowymi drapieżnikami późnoeoceńskich mórz (Voss i in., 2019). Rodzaj *Basilosaurus* obejmuje formy, które dorastały do 17 m długości (Voss i in., 2019; ryc. 3).

Prawdziwa radiacja adaptacyjna waleni nastąpiła w momencie rozwoju dwóch linii ewolucyjnych, które przetrwały do czasów dzisiejszych. Są to fiszbinowce (Mysticeti) oraz zębowce (Odontoceti). Te pierwsze obejmują największe organizmy żywe, jakie kiedykolwiek wyewoluowały na Ziemi – walenie płetwalowate, gładkoskóre oraz grenlandzkie. Te drugie to delfiny oceaniczne (ryc. 1B), rzeczne, wale dziobogłowe (zyfie) oraz kaszaloty spermacetowe. Rozejście się linii rozwojowych biegnących ku tym dwóm, głównym grupom musiało nastąpić gdzieś w eocenie, gdyż najstarsze fiszbinowce znane są z końca eocenu, a pierwsze zębowce występują w zapisie kopalnym od oligocenu. Najważniejszą cechą, jaka wykształciła się w ewolucji fiszbinowców, była strategia odżywiania oparta o odcedzanie pokarmu z wody. Doprowadziło to do powstania specjalnych struktur filtracyjnych na podniebieniu, zwanych fiszbinami (Fitzgerald, 2010). Jednak pierwotne fiszbinowce nie posiadały jeszcze fiszbin, a w ich szczękach znajdowały się zęby (Fitzgerald, 2010). Dokładna historia transformacji aparatów gębowych fiszbinowców z klasycznych paszcz najeżonych ostrymi zębami w przypominające szczotki do czyszczenia butów otwory z wiszącymi fiszbinami pozostaje nieznana. W materiale paleontologicznym fiszbiny nie zachowują się. Jakiekolwiek nie byłoby pochodzenie fiszbin, to wczesne, uzębione

Mysticeti również polowały za pomocą filtracji i to właśnie filtrowanie pokarmu jest diagnostyczną cechą tej grupy, a nie samo posiadanie fiszbin jako takich (Fitzgerald, 2010).

Cechą definiującą zębowce, wbrew temu co sugeruje nazwa, jest umiejętność echolokacji (Boessenecker i in., 2020). Zębowce posiadły tę zdolność dzięki specjalnej strukturze zwanej melonem. Jest to rodzaj poduszki tłuszczowej, która pełni funkcję soczewki skupiającej i nakierowuje sygnał dźwiękowy. Melon u zębowców znajduje się w rejonie czoła, przez co czaszki Odontoceti mają charakterystyczny, asymetryczny kształt (Boessenecket i in., 2020). Czaszka dowolnego zębowca ma z przodu szeroką niszę, w której jest osadzony ów melon. Dlatego w materiale kopalnym stosunkowo łatwo jest zidentyfikować kopalnego zębowca, pod warunkiem, że mamy zachowaną jego czaszkę lub odpowiedni jej fragment. Zębowce posiadają zęby i mają one formę jednakowych, lekko zakrzywionych stożków (w przypadku delfinów i kaszalotów; ryc. 6D) lub niewielkich łopatek (w przypadku morświnów). Charakteryzuje je homodontyzm, czyli ujednolicenie morfologii uzębienia. Ta cecha również jest bardzo pomocna dla paleontologów, gdyż u Archaeoceti występował heterodontyzm i tak jak u ssaków lądowych, prawalenie miały zróżnicowane morfofunkcjonalnie zęby, co odróżnia je od Odontoceti (Kellogg, 1936; ryc. 6C, D).

PORÓWNANIE TRAJEKTORII EWOLUCYJNYCH I EWOLUCJI MORFOLOGICZNEJ

Wczesne ichtiozaury i pierwsze prawalenie najprawdopodobniej zajmowały różne nisze ekologiczne i cechowały się odmienną ekomorfologią, co wynikało z wywodzenia się obu grup z różnych przodków lądowych (ichtiozaury to diapsydy/gady; walenie to synapsydy/ssaki). Niewiele wiadomo o ekologii najpierwotniejszych, ziemnowodnych ichtiozaurów. Jednak były to w przeważającej większości niewielkie zwierzęta, które polowały na niedużą zdobycz. Dla porównania ziemnowodne Archaeoceti, takie jak Ambulocetidae i Remingtonocetidae, były stosunkowo dużymi zwierzętami, które mogły odżywiać się pokarmem różnego typu i o zróżnicowanych rozmiarach, w tym również pochodzenia lądowego, jak miało to miejsce w przypadku *Ambulocetus* (Fahlke i in., 2013). Ekomorfologiczne różnice między wczesnymi waleniami i pierwotnymi ichtiozaurami mogły również wynikać z obecnych w danym czasie nisz ekologicznych. Tuż po wymieraniu na granicy kredy i paleogenu wczesne walenie nie miały większej rywalizacji ze strony innych, dużych drapieżników morskich, oprócz rekinów (Lindberg, Pyenson, 2006). W czasie wczesnej radiacji ichtiozaurów na początku triasu zwierzęta te musiały koegzystować z innymi grupami dużych kręgowców, takich jak: notozaury, plakodonty, rekiny i ryby kostnoszkieletowe. Najprawdopodobniej dopiero zmiany ekosystemowe na początku triasu doprowadziły do wymarcia ważniejszych konkurentów, co skutkowało tym, że ichtiozaury zaczęły zajmować nowe siedliska (Sander i in., 2021). Najlepszym przykładem tego procesu jest pojawienie się już we wczesnym triasie olbrzymich ichtiozaurów z rodzaju *Cymbospondylus* (Sander i in., 2021; ryc. 2). Były to osiągające kilkanaście metrów długości szczytowe drapieżniki o wydłużonym, niemal wężowatym pokroju ciała zbliżonym do prawaleni Basilosauridae (ryc. 2, 3).

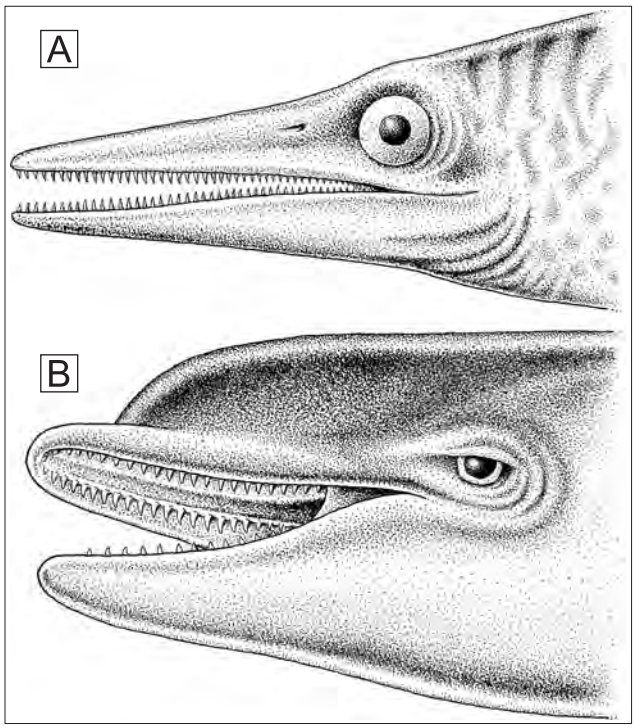
Zarówno ichtiozaury, jak i walenie pojawiły się i zróżnicowały w czasach wysokiej produktywności w ekosystemach morskich – w obu przypadkach były to czasy nieodległe stratygraficznie od poprzedzających je wielkich wymierań (Pyenson i in., 2014). Jednak tempo wykształcenia się wielkich, wężokształtnych drapieżników w obu liniach było różne. Dokładne datowania najstarszych znalezisk Cymbospondylidae pokazują, że tak duże formy pojawiły się już 4 mln lat po wymieraniu permskim (Sander i in., 2021), podczas gdy pierwsze zbliżone rozmiarami Basilosauridae wyewoluowały dopiero między 15 a 20 mln lat po kryzysie biotycznym na przełomie kredy i paleogenu (Coombs i in., 2022). Można zatem stwierdzić, że etap transformacji z form lądowych w morskie przebiegł szybciej u ichtiozaurów i zaowocował ich dywersyfikacją do różnych nisz ekologicznych, w tym do stosunkowo wczesnego objęcia pozycji szczytowej w łańcuchu pokarmowym. Duże drapieżne formy ichtiozaurów miały sprzyjające warunki do szybkiej radiacji, dzięki przystosowaniu się do polowania na bogatą faunę amonitów, konodontów i ryb. Pierwsze całkowicie morskie prawalenie mogły polować niemal wyłącznie na ryby (Pyenson i in., 2014; Coombs i in., 2022). Wolniejsza ewolucja związana z powiększaniem rozmiarów ciała szła u waleni w parze z konserwatywną morfologią czaszki. Wszystkie całkowicie wodne Archaeoceti miały podobne głowy i taki stan rzeczy utrzymywał się aż do pojawienia się Neoceti pod sam koniec eocenu (Boessenecker i in., 2017; ryc. 6C, D), chociaż zarówno pierwotne fiszbinowce, jak i najstarsze zębowce miały czaszki bardzo przypominające pod względem osteologicznym stan znany u Basilosauridae.

Ciekawym punktem w ewolucji ichtiozaurów i waleni jest przejście z morfologii ciała przypominającej węgorza do pokroju rybiego. Z funkcjonalnego punktu widzenia jest to zmiana sposobu poruszania się z undulacyjnego wyginania całego kręgosłupa na oscylacyjne ruchy płetwy ogonowej, przy jednoczesnym usztywnieniu reszty ciała. U ichtiozaurów moment ten wyznacza pojawienie się grupy Parvipelvia, natomiast jego ekwiwalentem u waleni będą narodziny linii Neoceti i rozejście się dróg ewolucyjnych w kierunku Mysticeti oraz Odontoceti (McGowan, Motani, 2003; Pyenson i in., 2014; ryc. 1). Parvipelvia zaczęły się różnicować na przełomie triasu i jury, ze szczególnym uwzględnieniem etapu wczesnojurajskiego, tuż po wymieraniu triasowym (Motani, 2005). U waleni radiacja fiszbinowców i zębowców nastąpiła tuż po zakończeniu eoceńskiego optimum klimatycznego, kiedy to zlodowaceniu uległy morza antarktyczne i poziom oceanu światowego gwałtownie się obniżył (Steeman i in., 2009), co spowodowało globalną zmianę układu prądów morskich i powstaniem tak zwanej konwergencji antarktycznej (*Antarctic Circumpolar Current* – ACC). Ochłodzenie klimatu sprawiło, że dobór naturalny preferował formy o bardziej masywnej morfologii. Dlatego ciała Neoceti stały się znacznie bardziej obłe (rybie w kształcie; ryc. 1B), a pod skórą zaczęły gromadzić grubą warstwę tkanki tłuszczowej, która pełniła funkcję izolatora termicznego w zimnych wodach neogenu i czwartorzędu (Steeman i in., 2009). Zatem w przypadku Ceatacea za rozpowszechnieniem się rybiego kształtu są odpowiedzialne globalne zmiany klimatyczne i wynikające z nich procesy oceanograficzne.

Moment nabierania rybiego kształtu u Ichthyosauria wyznacza wymieranie triasowe. To właśnie w trakcie tego kryzysu biotycznego wymarła większość grup triasowych

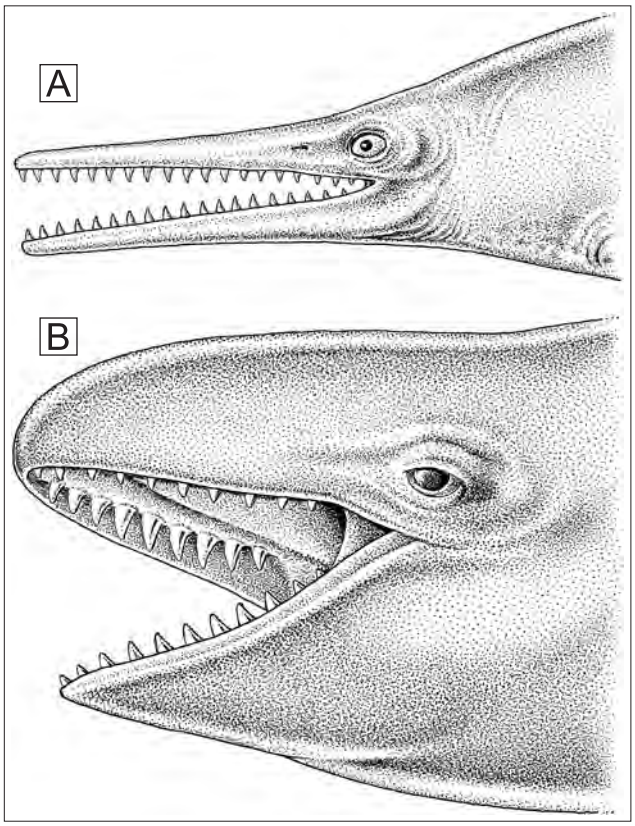
ichtiozaurów (Motani, 2005). Do jury przetrwała linia Parvipelvia, która co prawda nie odbudowała takiej bioróżnorodności, jak miało to miejsce w przypadku form w triasie, ale członkowie Parvipelvia stały się bardzo ważnym komponentem jurajskich i kredowych ekosystemów oceanicznych (McGowan, Motani, 2003; Motani, 2005). W obrębie rybokształtnych Parvipelvia ewolucja konwergentna z późnokenozoicznymi Neoceti jest szczególnie wyraźna (ryc. 1). Już we wczesnej jurze pojawiły się ichtiozaury, które można porównywać pod względem ekomorfologii i różnorodności biologicznej z dzisiejszymi waleniami. Konwergencja ta jest najwyraźniejsza w przypadku ewolucji Parvipelvia i Odontoceti, gdzie jej obecność widać nie tylko w zarysie całego ciała, ale również w subtelnych cechach morfologii czaszki i zębów, a także w wykształcaniu konkretnych przystosowań ekologicznych (Motani, 2005; Pyenson i in., 2014; ryc. 4–6). Fiszbinowce osiągnęły zdolności anatomiczne i żywieniowe, które nie pojawiły się u ichtiozaurów. Dodatkowo cały szkielet czaszkowy fiszbinowców, ze szczególnym uwzględnieniem trzewioczaszki, uległ modyfikacjom, które miały za zadanie wspierać odżywianie się na zasadzie filtracji (Marx, Fordyce, 2015). Co prawda jeszcze w triasie istniała linia rozwojowa olbrzymich ichtiozaurów Shastasauridae, których najwięksi przedstawiciele, jak *Himalayasaurus* czy *Shastasaurus,* mogli osiągać odpowiednio po 15 i 21 m długości, co można porównywać do dzisiejszych waleni płetwalowatych (Balenopteridae), to najprawdopodobniej sposób odżywiania się u tych dwóch grup był różny (Nicholls, Manabe, 2004). Zarówno dzisiejsze fiszbinowce, jak i niektóre triasowe Shastasauridae łączy brak uzębienia, co może sugerować, że największe ichtiozaury były triasowymi filtratorami, jednak brak jest szczegółowych danych o anatomii miękkich części ciała tych zwierząt, a zatem na jednoznaczne potwierdzenie konwergencji między największymi morskimi gadami i największymi ssakami trzeba będzie poczekać. W przypadku ichtiozaurów jurajskich i kredowych sprawy mają się o wiele prościej – istnieje tu wspomniana wyraźna konwergencja z zębowcami. W oceanach jury i kredy nisze ekologiczne, które w kenozoiku zajmują fiszbinowce, były zajmowane przez ogromne ryby kostnoszkieletowe z rzędu Pachycormiformes (Friedman i in., 2010). Rodzaje takie jak *Leedsichthys* i *Bonnerichthys* dorównywały rozmiarami niektórym z dzisiejszych płetwalowatych, a badania z zakresu biomechaniki i kinezjologii ich aparatów gębowych jednoznacznie wskazują na specjalizacje pokarmowe zbliżone do nadymanych worków gardłowych u Balenopteridae (Friedman i in., 2010).

Jednak zanim doszło do rozejścia się w ewolucji morfologicznej fiszbinowców i zębowców na wczesnym etapie



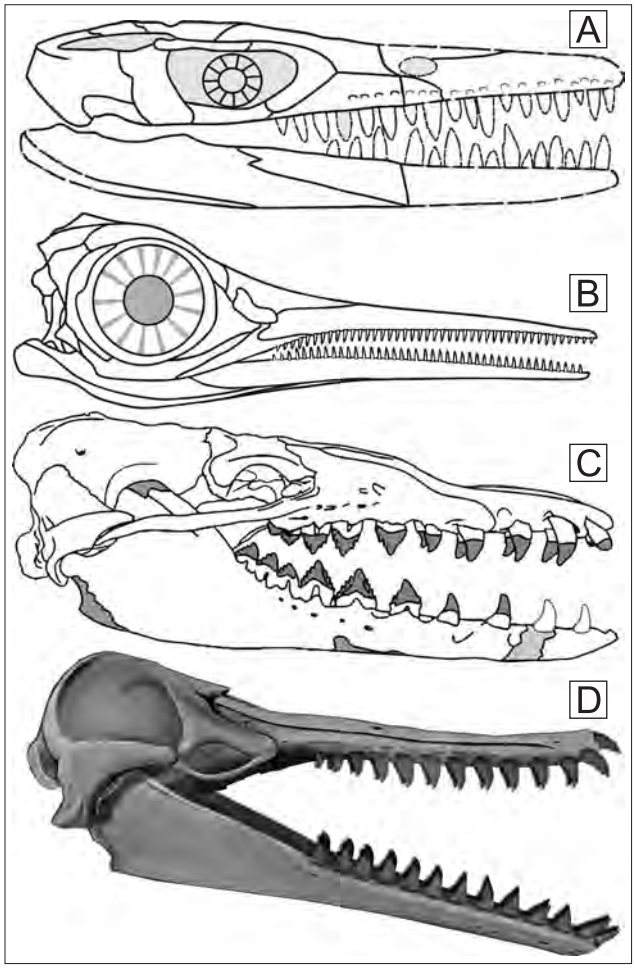
Ryc. 4. Porównanie morfologii głów i uzębienia ichtiozaurów wyspecjalizowanych w polowaniu na miękkociałą zdobycz oraz delfinów oceanicznych z grupy form długoszczękich; **A** – oftalmozaurid *Ophthalmosaurus natans*; **B** – delfin butlonosy (butlonos zwyczajny) *Tursiops truncatus*. Należy zwrócić uwagę na drobne i smukłe zęby, pełniące funkcje chwytne

Fig. 4. Comparison of the morphology of the heads and teeth of ichthyosaurs specialized in hunting soft-bodied prey with oceanic dolphins from the longer-beaked group; **A** – ophthalmosaurid *Ophthalmosaurus natans*; **B** – bottlenose dolphin (common bottlenose dolphin) *Tursiops truncatus*. Note the small and slender teeth, which served a grasping function



Ryc. 5. Porównanie morfologii głów i uzębienia makrodrapieżnych ichtiozaurów przystosowanych do polowania na większe i twardsze ofiary oraz delfinów oceanicznych z grupy form krótkoszczękich; **A** – oftalmozaurid *'Platypterygius'* sp.; **B** – szablogrzbiet waleniożerny (orka karłowata) *Pseudorca crassidens*. Należy zwrócić uwagę na stosunkowo masywne zęby o szerokich koronach, pełniące funkcje tnące i rozrywające

Fig. 5. Comparison of the morphology of the heads and teeth of macropredatory ichthyosaurs adapted to hunting larger and harder prey with oceanic dolphins from the group of shorter-beaked forms; **A** – ophthalmosaurid *'Platypterygius'* sp.; **B** – false killer whale *Pseudorca crassidens*. Note the relatively massive teeth with wide crowns, performing cutting and tearing functions



Ryc. 6. Różnorodność morfologiczna czaszek i uzębienia ichtiozaurów i zębowców; **A** – triasowy ichtiozaur *Thalattoarchon saurophagis* o masywnych, trójkątnych zębach umożliwiających makrodrapieżnictwo (na podstawie Fröbisch i in., 2013); **B** – jurajski ichtiozaur *Ophthalmosaurus natans* o smukłych i stożkowatych zębach do chwytania miękkiej i drobnej zdobyczy (na podstawie Tyborowski i in., 2020); **C** – eoceński prawaleń z grupy bazylozauridów *Cynthiacetus peruvianus* o zróżnicowanym uzębieniu umożliwiającym chwytanie zdobyczy i jej wstępne rozdrobnienie w szczękach (na podstawie Martínez-Cáceres, De Muizon, 2011); **D** – mioceński delfin rekinozębny *Squalodon* o charakterystycznym uzębieniu tnącym (na podstawie Nobile i in., 2024)

Fig. 6. Morphological diversity of skulls and dentition of ichthyosaurs and toothed whales; **A** – Triassic ichthyosaur *Thalattoarchon saurophagis* with massive, triangular teeth enabling macropredation (based on Fröbisch et al., 2013); **B** – Jurassic ichthyosaur *Ophthalmosaurus natans* with slender and conical teeth for grasping soft and small prey (based on Tyborowski et al., 2020); **C** – Eocene basilosaurid cetacean *Cynthiacetus peruvianus* with diversified dentition enabling grasping prey and its initial fragmentation in the jaws (based on Martínez-Cáceres and De Muizon, 2011); **D** – Miocene shark-toothed dolphin *Squalodon* with characteristic cutting dentition (based on Nobile et al., 2024)

rozwoju obu grup, to ich trajektorie ewolucyjne były stosunkowo podobne, chociaż nie identyczne (Coombs i in., 2022). W obu liniach istniał początkowo wyraźny trend związany ze spłaszczaniem się czaszek, wydłużaniem szczęk i pomniejszaniem rozmiarów zębów. Najprawdopodobniej opisane transformacje anatomiczne były skutkiem przystosowań do odżywiania się zdobyczą o mniejszych rozmiarach ciała, a dodatkowo uproszczenie morfologii zębów wynikało ze specjalizacji do połykania upolowanej zdobyczy w całości (Peredo i in., 2018). Późniejsze wprowadzanie innowacji w ekologii odżywiania interpretuje się jako główny czynnik w dywersyfikowaniu się zębowców i fiszbinowców (Marx, Fordyce 2015; Boessenecker i in., 2017).

SPECJALIZACJE POKARMOWE I BIOLOGIA ZMYSŁÓW – KONTEKST (PALEO)EKOLOGICZNY

Zazwyczaj, kiedy w podręcznikach przedstawia się zjawisko ewolucji zbieżnej, jako przykład zostaje zaprezentowany jeden z żyjących obecnie gatunków delfinów oraz przedstawiciel ichtiozaurów z linii oftalmozauridów (Ophthalmosauridae), czyli prawdziwych „rybojaszczurów". To właśnie oftalmozauridy wykształciły najbardziej opływowe (rybie) kształty ciała (Motani, 2005). Grupa ta stanowiła jeden z głównych składników wśród faun morskich gadów w jurze późnej i kredzie wczesnej i to właśnie między Ophthalmosauridae i dzisiejszymi grupami zębowców zaszła najgłębsza konwergencja zarówno na poziomie morfologicznym, jak i fizjologicznym oraz ekologicznym (Fischer i in., 2016). Dzisiejsze delfiny oceaniczne (Delphinidae) oraz wale dziobogłowe (Ziphiidae) zajmują nisze ekologiczne, które od początku późnej jury aż do końca cenomanu były zajęte przez oftalmozauridy (Fischer i in., 2016). Z ekomorfologicznego punktu widzenia dzisiejsze delfiny oceaniczne dzielą się na dwie grupy (Galatius i in., 2020). Pierwsza z nich to tzw. delfiny krótkoszczękie (*Shorter-Beaked Oceanic Dolphins*; ryc. 5B). Do tej grupy są zaliczane formy o skróconych trzewioczaszkach (zwanych również rostrami), takie jak: atlantycki delfinowiec białoboki (*Lagenorhynchus acutus*), pacyficzny delfinowiec białoboki (*Lagenorhynchus obliquidens*), delfinowiec białonosy (*Lagenorhynchus albirostris*), orka oceaniczna (*Orcinus orca*), grindwal długopłetwy (*Globicephala melas*), grindwal krótkopłetwy (*Globicephala macrorhynchus*), melonogłów wielozębny (*Peponocephala electra*), szablogrzbiet waleniożerny (*Pseudorca crassidens*) czy fereza mała (*Feresa attenuata*). Drugą grupą ekomorfologiczną w obrębie Delphinidae są delfiny długoszczękie (*Longer-Beaked Oceanic Dolphins*; ryc. 4B), czyli formy o znacznym stopniu wydłużenia trzewioczaszki. Należą do niej takie gatunki jak: Steno długonosy (*Steno bredanensis*), butlonos zwyczajny (*Tursiops truncatus*), delfinek długoszczęki (*Stenella longirostris*) czy delfin długopyski (*Delphinus delphis*).

Wiedza o przystosowaniach pokarmowych współczesnych zębowców stanowi doskonałe źródło danych do badań porównawczych z ich wymarłymi, ekologicznymi odpowiednikami – oftalmozauridami (zgodnie z zasadą aktualizmu geologicznego; ryc. 4, 5). Patrząc w szerszej perspektywie taksonomicznej, można dokonać wśród Parvipelvia analogicznego podziału ekomorfologicznego, ze względu na długość szczęk na formy długoszczękie i krótkoszczękie. W uproszczeniu odpowiadałyby one taksonom wyspecjalizowanym w ichtiofagii i teutofagi (Parvipelvia długoszczękie) oraz tym, które charakteryzowały się szerszym spektrum pokarmowym (Parvipelvia krótkoszczękie). Jednak ostatnie kilkanaście lat badań nad morfologią funkcjonalną i ekomorfologicznymi przystosowaniami ichtiozaurów jurajskich i kredowych oraz analizy paleoekologiczne z wykorzystaniem treści żołądkowych doskonale zachowanych okazów pokazują, że takie proste przeniesienie wiedzy o dzisiejszych zębowcach na mezozoiczne ichtio-

zaury nie jest do końca adekwatne (Fischer i in., 2016). Długość szczęk u samych tylko Ophthalmosauridae (będących przecież formami o największym stopniu konwergencji z delfinami) okazuje się nie być dobrym wskaźnikiem specjalizacji pokarmowych. U zaawansowanych ichtiozaurów, które dominowały w ekosystemach morskich późnej jury i wczesnej kredy, najlepszym źródłem wiedzy o zwyczajach żywieniowych jest morfologia i mikrostruktura zębów (Maxwell i in., 2011; Fischer i in., 2016). Używając analizy różnorodności ekologicznej opartej o kształt zębów, udało się określić, że oftalmozauridy dzieliły się na aż trzy wyraźnie odrębne grupy ekomorfologiczne, w których wyróżnia się mniejsze podgrupy (Fischer i in., 2016). Pierwsza grupa charakteryzuje się drobnymi i smukłymi zębami, bez wyraźnych struktur w szkliwie (ryc. 4A). Należą do niej takie taksony jak: *Ophthalmosaurus natans*, *Mollesaurus perialus*, *Sveltonectes insolitus* oraz *Acamptonectes densus*. Są to formy, które cechują stosunkowo wąskie szczęki i bardzo duże oczodoły, a na zawartość ich treści żołądkowych składają się wyłącznie miękkociałe głowonogi (Massare, Young 2005). Ta grupa to ekomorfologiczni specjaliści, przystosowani do odżywiania się niewielkimi ofiarami i niebędący w stanie zjadać większej zdobyczy poprzez jej wcześniejsze rozdrobnienie – delikatne zęby uniemożliwiają taką strategię. Grupa ta nazywana jest specjalistami od miękkiej zdobyczy, którzy odżywiali się poprzez zasysanie jej do paszczy i chwytanie delikatnymi zębami (Fischer i in., 2016). Druga grupa ekomorfologiczna zawiera w sobie wyłącznie przedstawicieli linii Platypterygiine i należą do niej formy o dużych i masywnych zębach zaopatrzonych w wyraźne, pionowe struktury w szkliwie (Fischer i in., 2016; ryc. 5A). Rostrum u przedstawicieli tej grupy jest znacznie bardziej masywne niż w grupie pierwszej, a spojenie żuchwy i odpowiadający mu odcinek górnej szczęki są stosunkowo krótkie, co poprawia właściwości biomechaniczne aparatu gębowego i uodparnia go na naprężenia skręcające (Walmsley i in., 2013). Do grupy tej należą takie taksony jak: *'Platypterygius' australis*, *'P.' americanus*, *'P.' hercynicus*, przedstawiciele *'Platypterygius'* sp. z Europy, *Simbirskiasaurus birjukovi*, *Pervushovisaurus bannovkensis* oraz *Brachypterygius extremus*. W zawartości treści żołądkowych ichtiozaurów z tej grupy stwierdzono duże ryby kostnoszkieletowe, żółwie morskie, a nawet ptaki (Kear i in., 2003; Fischer i in., 2016). Powyższa dieta znajduje również potwierdzenie w analizie składu koprolitów, przypisywanych do wielkich ichtiozaurów pogranicza jury i kredy (Fischer i in., 2016). Przedstawicieli tej grupy ekomorfologicznej uważa się za szczytowe drapieżniki, mogące polować na zróżnicowane ofiary, w tym na inne, duże kręgowce morskie. Wartym uwagi jest fakt, że do grupy tej należą wszyscy przedstawiciele rodzaju *Platypterygius*, który obejmuje wielkie ichtiozaury (6–8 m długości). Trzecią grupę stanowią ichtiozaury średniej wielkości (3–4 m długości), o stosunkowo smukłych rostrach i niewielkich zębach, które były zakończone rozbudowaną koroną o delikatnych, pionowych strukturach w szkliwie. Zakłada się, że przedstawiciele tej grupy to drapieżniki polujące na zróżnicowane ofiary o niewielkich rozmiarach. Ponieważ grupa ta stanowi swego rodzaju zbiór taksonów o cechach pośrednich między dwiema opisanymi wcześniej grupami ekomorfologicznymi, traktuje się ją jako generalistów pokarmowych, którzy mogli się odżywiać różnego typu pokarmem. Przedstawicielami tej grupy są m.in.: *Ophthalmosaurus icenicus*, *Aegirosaurus leptospondylus*, *Sisteronia seeleyi* czy *Kyhytysuka sachicarum*. Rodzaj *Kyhytysuka* stanowi pewnego rodzaju podgrupę w obrębie generalistów – jego uzębienie spełnia ogólne kryteria opisane wyżej dla tej grupy ekomorfologicznej, jednak wykazano, że tego ichtiozaura cechował heterodontyzm (aż 5 typów uzębienia), co jest ewenementem na tle pozostałych przedstawicieli Ophthalmosauridae (Cortés i in., 2021). Najprawdopodobniej *Kyhytysuka sachicarum* jest pierwszym z tej grupy przedstawicielem o węższym i wyspecjalizowanym sposobie odżywiania. W tym wypadku byłaby to specjalizacja do hiperdrapieżnictwa (polowanie na duże ofiary i skrajna żarłoczność), na co wskazują szczegółowe analizy morfologiczne zębów (Cortés i in., 2021).

Przyjęło się, że najistotniejszym zmysłem dla ichtiozaurów był wzrok. Taka konstatacja wynika z rozmiarów oczodołów u tych zwierząt, które (szczególnie u Ophthalmosauridae; ryc. 6B) były bardzo duże (Motani, 2005). Zakłada się, że oftalmozauridy były świetnie przystosowane do widzenia w ciemnościach, a zatem, że mogły polować w warunkach nocnych (McGowan, Motani, 2003). Prawdopodobnie przynajmniej niektóre gatunki mogły również nurkować na znaczne głębokości w celu odżywiania się głowonogami żyjącymi w strefie mezopelagialu, tak jak czynią to dzisiejsze kaszaloty (Maisch, 2010). Obecność dużych i masywnych pierścieni sklerotycznych w oczodołach tych ichtiozaurów potwierdza ich potencjalne głębokomorskie środowisko życia (Maisch, 2010). Pierścienie takie wzmacniały całą konstrukcję oka i zapewniały odporność na wysokie ciśnienie panujące na dużych głębokościach (ryc. 6B). Na niektórych skamieniałościach ichtiozaurów z rodzaju *Platypterygius* doszukiwano się co prawda obecności delikatnych wgłębień na czaszce, które miałyby sugerować obecność struktury podobnej do melona, jednak dane te wydają się być niewystarczające, aby potwierdzić obecność echolokacji u tych zwierząt (Kear, 2005).

Jednak w ostatnich latach pojawiły się doniesienia, które sugerują, że w obrębie Ophthalmosauridae istniały formy o dobrze wykształconych innych narządach zmysłów, niż tylko wzrok. Drugim, równie ważnym zmysłem u tych gadów morskich miałby być zmysł węchu, co zostało wykazane na podstawie obecności rozbudowanej komory węchowej u dużego przedstawiciela oftalmozauridów z oksfordu Morawicy w Polsce (Tyborowski i in., 2020). Okaz ten należał do przedstawiciela grupy ekomorfologicznej szczytowych drapieżników, co zostało określone na podstawie morfologii jego uzębienia (Fischer i in., 2016; Tyborowski i in., 2020). Oznacza to, że dobrze rozwinięty zmysł węchu towarzyszył ewolucji świetnego wzroku, przynajmniej u największych przedstawicieli Ophthalmosauridae. Mogło to być spowodowane zajmowaną przez te formy niszą pokarmową, którą charakteryzowało makrodrapieżnictwo. Polowanie na inne duże kręgowce wymusiło rozwój powonienia w celu dokładnego lokalizowania zdobyczy w skali całych basenów oceanicznych (Tyborowski i in., 2020). Oftalmozauridy zdają się być linią ewolucyjną, w obrębie której doszło do znacznego rozbudowania rozmaitych zmysłów (wzrok i węch), które pełniły te same funkcje co echolokacja u dzisiejszych zębowców. Zatem zupełnie inne zmysły ostatecznie doprowadziły obie grupy morskich czworonogów do zajęcia tych samych nisz ekologicznych.

WNIOSKI

Przedstawione w niniejszym artykule dane paleontologiczne i biologiczne prowadzą do kilku istotnych wniosków. Po pierwsze, przeniesienie jeden do jednego obserwacji opartych o badania morfologiczne czy funkcjonalne współczesnych waleni na ichtiozaury nie jest proste, a co więcej, wydaje się być niewłaściwym sposobem rozumienia zjawiska konwergencji ewolucyjnej. Po drugie, konwergencja jako zjawisko ewolucyjne wynikające z biotycznych i abiotycznych czynników środowiskowych prowadzi co prawda, do zajmowania przez odległe ze sobą spokrewnione formy tych samych nisz ekologicznych, jednak odbywa się to różnymi trajektoriami ewolucyjnymi. Różne epoki geologiczne charakteryzowały się odmiennymi warunkami klimatycznymi i oceanograficznymi, które rzutowały na ostateczny kierunek konwergencji drapieżników morskich. Oznacza to, że opisany proces nie odbywa się w taki sam sposób u wszystkich form, które konwergencji podlegają. Dobrym przykładem jest tutaj ewolucja zmysłów u oftalmozauridów i delfinów – pierwsze rozwinęły zmysły wzroku i węchu, a drugie echolokację. Ostatecznie obie grupy zajęły podobne nisze ekologiczne, ale doszło do tego dzięki ewolucji różnych narządów zmysłów. Przykład ichtiozaurów i waleni świadczy o tym, że konwergencja w obrębie morskich czworonogów jest znacznie bardziej skomplikowanym zjawiskiem niż się powszechnie zakłada i kluczową rolę w poznaniu jej prawideł odgrywają anatomiczne i środowiskowe niuanse.

Autor pragnie serdecznie podziękować dr Iwonie Pawliczce *vel* Pawlik (Wydział Oceanografii i Geografii UG) za dyskusję i cenne uwagi dotyczące biologii współczesnych zębowców oraz ekologii odżywiania delfinów oceanicznych. Bogusławowi *Bodiemu* Waksmundzkiemu (Wydział Geologii UW) należą się stukrotne podziękowania za przygotowanie rysunków ichtiozaurów i waleni, a Weronice Wierny (Państwowy Instytut Geologiczny – PIB) za nieocenioną pomoc przy przygotowaniu plansz do niniejszej publikacji. Recenzentom, Piotrowi Szrekowi oraz Włodzimierzowi Mizerskiemu, dziękuję za wszystkie cenne uwagi.

LITERATURA

BOESSENECKER R.W., CHURCHILL M., BUCHHOLTZ E.A., BEATTY B.L., GEISLER J.H. 2020 – Convergent evolution of swimming adaptations in modern whales revealed by a large macrophagous dolphin from the Oligocene of South Carolina. Current Biology, 30 (16): 3267.

BOESSENECKER R.W., FRASER D., CHURCHILL M., GEISLER J.H. 2017 – A toothless dwarf dolphin (Odontoceti: Xenorophidae) points to explosive feeding diversification of modern whales (Neoceti). Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences, 284, 20170531.

CLEMENTZ M.T., GOSWAMI A., GINGERICH P.D., KOCH P.L. 2006 – Isotopic records from early whales and sea cows: contrasting patterns of ecological transition. Journal of Verterbrate Paleontology, 26 (2): 355–370.

COOMBS E.J., FELICE R.N., CLAVEL J., PARK T., BENNION R.F., CHURCHILL M., GEISLER J.H., BEATTY B., GOSWAMI A. 2022 – The tempo of cetacean cranial evolution. Current Biology, 32: 2233–2247.

CORTÉS D., MAXWELL E.E., LARSSON H.C.E. 2021 – Re-appearance of hypercarnivore ichthyosaurs in the Cretaceous with differentiated dentition: revision of 'Platypterygius' sachicarum (Reptilia: Ichthyosauria, Ophthalmosauridae) from Colombia. Journal of Systematic Palaeontology, 19 (14): 969–1002.

FAHLKE J.M., BASTL K.A., SEMPREBON G.M., GINGERICH P.D. 2013 – Paleoecology of archaeocete whales throughout the Eocene: Dietary adaptations revealed by microwear analysis. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 386: 690–701.

FISCHER V., BARDET N., BENSON R., ARKHANGELSKY M.S., FRIEDMAN M. 2016 – Extinction of fish-shaped marine reptiles associated with reduced evolutionary rates and global environmental volatility. Nature Communications, 7: 10825; https://doi.org/10.1038/ncomms10825

FITZGERALD E.M.G. 2010 – The morphology and systematics of *Mammalodon colliveri* (Cetacea: Mysticeti), a toothed mysticete from the Oligocene of Australia. Zoological Journal Linnean Society, 158 (2): 367–476.

FRIEDMAN M., SHIMADA K., MARTIN L.D., EVERHART M.J., LISTON J., MALTESE A., TRIEBOLD M. 2010 – 100-million-year dynasty of giant planktivorous bony fishes in the Mesozoic seas. Science, 327 (5968): 990–993.

FRÖBISCH N.B., FRÖBISCH J., SANDER P.M., SCHMITZ L., RIEPPEL O. 2013 – Macropredatory ichthyosaur from the Middle Triassic and the origin of modern trophic networks. Proceedings of the National Academy of Sciences, 110 (4): 1393–1397; doi: 10.1073/pnas.1216750110.

GALATIUS A., RACICOT R., MCGOWEN M., OLSEN M.T. 2020 – Evolution and Diversification of Delphinid Skull Shapes. iScience, 23 (10), 101543.

GINGERICH P.D. 1983 – Rates of evolution: effects of time and temporal scaling. Science, 222 (4620): 159–161; doi: 10.1126/science.222.4620.159.

GINGERICH P.D., SMITH B.H., SIMONS E.L. 1990 – Hind Limbs of Eocene Basilosaurus: Evidence of Feet in Whales. Science, 249: 154–157.

GINGERICH P.D., UL-HAQ M., VON KOENIGSWALD W., SANDERS W.J., SMITH B.H., ZALMOUT I.S. 2009 – New protocetid whale from the middle eocene of pakistan: birth on land, precocial development, and sexual dimorphism. PLoS One, 4 (2): e4366; doi: 10.1371/journal.pone.0004366.

HUANG J., MOTANI R., JIANG D., TINTORI A., RIEPPEL O., ZHOU M., REN X., ZHANG R. 2019 – The new ichthyosauriform *Chaohusaurus brevifemoralis* (Reptilia, Ichthyosauromorpha) from Majiashan, Chaohu, Anhui Province, China. Paleontology and Evolutionary Science, 7, e7561; doi:10.7717/peerj.7561.

KEAR B.P. 2005 – Cranial morphology of *Platypterygius longmani* Wade, 1990 (Reptilia: Ichthyosauria) from the Lower Cretaceous of Australia. Zoological Journal Linnean Society, 145 (4): 583–622.

KEAR B.P., BOLES W.E., SMITH E.T. 2003 – Unusual gut contents in a Cretaceous ichthyosaur. Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences, 270: S206–S208.

KELLEY N.P., PYENSON N.D. 2015 – Evolutionary innovation and ecology in marine tetrapods from the Triassic to the Anthropocene. Science, 348, aaa3716.

KELLOGG R. 1936 – A Review of the Archaeoceti. Carnegie Institution of Washington Publication, Washington, D.C., 482.

LOSOS J.B. 2011 – Convergence, adaptation, and constraint. Evolution, 65: 1827–1840.

LINDBERG D.R., PYENSON N.D. 2006 – Seven evolutionary patterns in Cetacea: Fishing up prey size through deep time. [W:] Estes, J.A. (red.), Whales, whaling, and ocean ecosystems. Oxford University Press: 67–81.

MADAR S.I., THEWISSEN J.G.M., HUSSAIN S.T. 2002 – Additional holotype remains of *Ambulocetus natans* (Cetacea, Ambulocetidae), and their implications for locomotion in early whales. Journal of Vertebrate Paleontology, 22 (2): 405–422.

MAISCH M.W. 2010 – Phylogeny, systematics, and origin of the Ichthyosauria – the state of the art. Palaeodiversity, 3: 151–214.

MARTÍNEZ-CÁCERES M., DE MUIZON C. 2011 – A new basilosaurid (Cetacea, Pelagiceti) from the Late Eocene to Early Oligocene Otuma Formation of Peru. Comptes Rendus Palevol, 10 (7): 517–526; doi: 10.1016/j.crpv.2011.03.006.

MARX F.G., FORDYCE R.E. 2015 – Baleen boom and bust: a synthesis of mysticete phylogeny, diversity and disparity. Royal Society Open Science, 2, 140434.

MASSARE J.A., YOUNG H.A. 2005 – Gastric contents of an ichthyosaur from the Sundance formation (Jurassic) of central Wyoming. Paludicola, 5: 20–27.

MAXWELL E.E., CALDWELL M.W., LAMOUREUX D.O. 2011 – Tooth histology in the cretaceous ichthyosaur *Platypterygius australis*, and its significance for the conservation and divergence of mineralized tooth tissues in amniotes. Journal of Morphology, 272 (2): 129–135.

McGOWAN C., MOTANI R. 2003 – Handbook of Paleoherpetology 8. Ichthyopterygia. München, Ger.: Verlag Dr. Friedrich Pfeil., s. 175.

MONTGELARD C., CATZEFLIS F.M., DOUZERY E. 1997 – Phylogenetic relationships of artiodactyls and cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome b and 12S rRNA mitochondrial sequences. Molecular Biology and Evolution, 14 (5), 5509; doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025792.

MOTANI R. 2005 – Evolution of fish-shaped reptiles (Reptilia: Ichthyopterygia) in their physical environments and constraints. Annual Review Earth Planetary Sciences, 33: 395–420.

NICHOLLS E.L., MANABE M. 2004 – Giant ichthyosaurs of the Triassic – a new species of *Shonisaurus* from the Pardonet Formation (Norian: Late Triassic) of British Columbia. Journal of Verterbrate Paleontology, 24 (3): 838–849.
NOBILE F., COLLARETA A., PERENZIN V., FORNACIARI E., GIUSBERTI L., BIANUCCI G. 2024 – Dawn of the Delphinidans: New Remains of *Kentriodon* from the Lower Miocene of Italy Shed Light on the Early Radiation of the Most Diverse Extant Cetacean Clade. Biology, 13 (2), 114; doi: 10.3390/biology13020114.
PATEL S., NANDA A.C., ORLIAC M., THEWISSEN J.G.M. 2024 – Cranial anatomy of *Indohyus indirae* (Raoellidae), an artiodactyl from the Eocene of India, and its implications for raoellid biology. Palaeontologia Electronica, 27 (1), a21; https://doi.org/10.26879/1307
PEREDO C.M., PEREDO J.S., PYENSON N.D. 2018 – Convergence on dental simplification in the evolution of whales. Paleobiology, 44: 434–443.
POWELL R. 2012 – Convergent evolution and the limits of natural selection. European Journal for Philosophy of Science, 2 (3): 355–373.
PYENSON N.D., KELLEY N.P., PARHAM J.F. 2014 – Marine tetrapod macroevolution: physical and biological drivers on 250 Ma of invasions and evolution in ocean ecosystems. Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology, 400: 1–8.
SANDER M.P., GRIEBELER E.M., KLEIN N., JUARBE J.V., WINTRICH T., REVELL L.J., SCHMITZ L. 2021 – Early giant reveals faster evolution of large body size in ichthyosaurs than in cetaceans. Science, 374, eabf5787; doi: 10.1126/science.abf5787.
SHIKAMA T., KAMEI T., MURATA M. 1977 – Early Triassic ichthyosaurs, *Utatsusaurus hataii* gen. et sp. nov., from the Kitakami Massif, Northwest Japan. Science Reports – Tohoku University, Second Series: Geology, 48 (1): 77–97.
SMOCOVITIS V.B. 1992 – Unifying biology: The evolutionary synthesis and evolutionary biology. Journal of the History of Biology, 25: 1–65; https://doi.org/10.1007/BF01947504.
STEEMAN M.E., HEBSGAARD M.B., FORDYCE R.E., HO S.Y., RABOSKY D.L., NIELSEN R., RAHBEK C., GLENNER H., SØRENSEN M.V., WILLERSLEV E. 2009 – Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans. Systematic Biology, 58 (6): 573–585.
THEWISSEN J.G.M., HUSSAIN S.T., ARIF M. 1994 – Fossil Evidence for the Origin of Aquatic Locomotion in Archaeocete Whales. Science, 263 (5144): 210–212.
THEWISSEN J.G.M., MADAR S.I., HUSSAIN S.T. 1996 – *Ambulocetus natans*, an Eocene cetacean (Mammalia) from Pakistan. CFS Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 191: 1–86.
TYBOROWSKI D., SKRZYCKI P., DEC M. 2020 – Internal structure of ichthyosaur rostrum from the Upper Jurassic of Poland with comments on ecomorphological adaptations of ophthalmosaurid skull. Historical Biology, 32 (7): 966–975.
UHEN M.D. 1998 – Middle to Late Eocene Basilosaurines and Dorudontines. [W:] Thewissen J.G.M. (red.), The Emergence of Whales. Plenum Press, New York: 29–61.
UHEN M.D. 2004 – Form, function, and anatomy of *Dorudon atrox* (Mammalia, Cetacea): An archaeocete from the middle to late Eocene of Egypt. Museum of Paleontology of the University Michigan Papers in Paleontology, 34: 1–222.
UHEN M.D. 2008 – New protocetid whales from Alabama and Mississippi, and a new cetacean clade, Pelagiceti. Journal of Vertebrate Paleontology, 28 (3): 589–593.
WALMSLEY C.W., SMITS P.D., QUAYLE M.R., MCCURRY M.R., RICHARDS H.S., OLDFIELD C.C., WROE S., CLAUSEN P.D., MCHENRY C.R.. 2013 – Why the long face? The mechanics of mandibular symphysis proportions in crocodiles. PLoS ONE, 8, e53873.
WADDELL P.J., OKADA N., HASEGAWA M. 1999 – Towards Resolving the Interordinal Relationships of Placental Mammals. Systematic Biology, 48 (1): 1–5.
WAKE D.B. 1991 – Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations? American Naturalist, 138: 543–567.
VERMEIJ G.J., MOTANI R. 2018 – Land to sea transitions in vertebrates: the dynamics of colonization. Paleobiology, 44: 237–250.
VOSS M., ANTAR M.S.M., ZALMOUT I.S., GINGERICH P.D. 2019 – Stomach contents of the archaeocete *Basilosaurus isis*: Apex predator in oceans of the late Eocene. PLoS ONE, 14 (1), e0209021.

Praca wpłynęła do redakcji 20.01.2025 r.
Akceptowano do druku 16.06.2025 r.