



Literatur Review: Kajian Evolusi Paus Balin Secara Filogenetik dan Molekuler

Na'illah Ega Sivana^{1*}, Rahajeng Galuh Tribuana², Rifqi Ilham³, Muhimatul Umami⁴
^{1,2,3,4}Jurusan Biologi, Fakultas Sains dan Teknologi, Universitas Islam Negeri Sunan Gunung
Djati Bandung, Indonesia

E-mail: naillahegasivana23@gmail.com¹, rahajenggt@gmail.com², rifkiilhamfadillah@email.com³,
muhimatul.umami@uinsgd.ac.id⁴

Alamat: Jl. A.H. Nasution No. 105A, Cibiru, Kota Bandung, Jawa Barat, Indonesia

*Korespondensi penulis: naillahegasivana23@gmail.com

Abstract. *The evolution of Mysticeti (baleen whales) shows a unique transition from teeth to baleen, a specialized keratin structure that allows mass filtering methods to utilize zooplankton as a primary food source. This process includes significant anatomical, morphological, and molecular changes in their evolutionary history. This study examines paleontological, ontogenetic, and molecular evidence to understand the evolutionary mechanisms of tooth loss and the emergence of baleen. Genetic analysis shows inactivating mutations in enamel genes such as MMP20, ACP4, and KLK4 that promote the loss of enamel and teeth in Mysticeti. Paleontological findings indicate proto-baleen in Aetiocetidae as an important transitional stage to modern baleen structures. This study highlights the evolution of unique adaptations in Mysticeti that enabled their ecological success as the world's largest filter-feeding predators.*

Keywords: *Mysticeti, Balin, Phylogenetics.*

Abstrak. Evolusi *Mysticeti* (paus balin) menunjukkan transisi unik dari gigi ke balin, struktur keratin khusus yang memungkinkan metode penyaringan massal untuk memanfaatkan zooplankton sebagai sumber makanan utama. Proses ini mencakup perubahan anatomi, morfologi, dan molekuler yang signifikan dalam sejarah evolusi mereka. Studi ini mengkaji bukti paleontologi, ontogenetik, dan molekuler untuk memahami mekanisme evolusi hilangnya gigi dan kemunculan balin. Analisis genetik menunjukkan mutasi inaktivasi gen enamel seperti MMP20, ACP4, dan KLK4 yang mendukung hilangnya enamel dan gigi pada *Mysticeti*. Temuan paleontologi menunjukkan proto-balin pada *Aetiocetidae* sebagai tahap transisi penting menuju struktur balin modern. Studi ini menyoroti evolusi adaptasi unik pada *Mysticeti* yang memungkinkan keberhasilan ekologis mereka sebagai pemangsa penyaring terbesar di dunia.

Kata Kunci: *Mysticeti, Balin, Filogenetik.*

1. PENDAHULUAN

Cetaceans, atau mamalia laut yang sepenuhnya akuatik, adalah kelompok yang sangat beragam dengan berbagai adaptasi morfologis, fisiologis, dan perilaku yang berevolusi seiring dengan transisi mereka dari habitat darat ke habitat air (Gatesy dkk, 2013; Keane dkk, 2015). Kelompok ini mencakup beberapa spesies paling luar biasa di dunia hewan, termasuk paus biru (*Balaenoptera musculus*), vertebrata terbesar yang diketahui, dan paus kepala busur (*Balaena mysticetus*), mamalia dengan usia terpanjang (Gatesy dkk, 2013; Keane dkk, 2015). Selain keanekaragaman fenotip mereka yang mencolok, cetaceans memiliki sejarah makroevolusi yang terdokumentasi dengan baik melalui catatan fosil dan analisis genom (Bajpai dkk, 2009; Thewissen dkk, 2009; Gatesy dkk, 2013; McGowen dkk, 2014, 2020b; Berta dkk, 2016).

Penemuan fosil-fosil baru selama beberapa dekade terakhir telah mengungkap spesies yang sudah punah dan mendokumentasikan transisi dari kehidupan darat ke habitat akuatik (Thewissen dan Bajpai, 2001; Thewissen dkk, 2001, 2009; Gingerich, 2012; Gatesy dkk, 2013). Fosil-fosil ini mencatat evolusi fitur-fitur utama pada cetaceans, termasuk perkembangan sirip berbentuk dayung, "teleskopisasi" tengkorak, dan pengurangan anggota tubuh belakang (Bejder dan Hall, 2002; Gatesy dkk, 2013). Selain itu, pada tingkat genomik, studi evolusi molekuler menunjukkan adanya seleksi positif dan kehilangan gen yang signifikan yang berkaitan dengan transisi dari kehidupan darat ke air. Perubahan ini terkait dengan modifikasi pada berbagai sistem anatomi dan organ, termasuk kulit, anggota tubuh, paru-paru, kelenjar pineal, otak, lemak coklat, mata, telinga, organ vomeronasal, dan hidung (Gatesy dkk, 2013; Nery dkk, 2013; McGowen dkk, 2014, 2020b; Gaudry dkk, 2017; Sharma dkk, 2018; Huelsmann dkk, 2019; Thermudo dkk, 2020; Emerling dkk, 2021; Springer dan Gatesy, 2018; Springer dkk, 2021).

Sekitar 36–37 juta tahun yang lalu, pada akhir periode Eosen, terjadi perpecahan kladogenik pada nenek moyang terakhir Neoceti (Cetacea mahkota), menghasilkan dua klad monofiletik: Odontoceti (paus bergigi) dan Mysticeti (paus balin) (McGowen dkk, 2009, 2020a; Gatesy dkk, 2013). Sementara sebagian besar odontocetes mempertahankan gigi berlapis enamel seperti nenek moyang terestrial mereka, Mysticeti telah kehilangan gigi mereka dan mengembangkan balin, struktur unik yang terbuat dari keratin (Uhen, 2010). Evolusi balin memungkinkan Mysticeti mengalami transformasi diet yang signifikan, memanfaatkan sumber makanan seperti zooplankton dan mangsa kecil lainnya melalui metode penyaringan massal (bulk filter-feeding) yang sangat berbeda dari pola makan raptorial atau pengisapan yang ditemukan pada cetaceans purba dan odontocetes (Uhen, 2010).

Bukti evolusi Mysticeti dari nenek moyang bergigi didukung oleh berbagai sumber. Analisis kladistik dari data fenotipik dan rekonstruksi kondisi leluhur menunjukkan bahwa Mysticeti tanpa gigi berevolusi dari nenek moyang yang memiliki gigi (Fitzgerald, 2006, 2009; Uhen, 2010; Meredith dkk, 2011a; Gatesy dkk, 2013). Selain itu, sisa-sisa molekular gen enamel dan dentin dalam genom paus balin modern menunjukkan bahwa gen ini merupakan peninggalan dari nenek moyang bergigi (Deméré dkk, 2008; Meredith dkk, 2009, 2011a; Kawasaki dkk, 2014; Berta dkk, 2016; Springer dkk, 2016a, 2019; Kawasaki dkk, 2020; Mu dkk, 2021; Gatesy dkk, 2022). Ontogenetik juga menunjukkan bahwa embrio paus balin masih membentuk tunas gigi yang kadang mineralisasi tetapi kemudian diserap sebelum lahir (Dissel-Scherft dan Vervoort, 1954; Thewissen dan Williams, 2002; Deméré dkk, 2008; Thewissen dkk, 2017; Lanzetti, 2019; Lanzetti dkk, 2020).

Namun, bagaimana dan kapan kehilangan gigi pascakelahiran terjadi masih menjadi pertanyaan yang belum terjawab. Hipotesis "koeksistensi" menyatakan bahwa balin berevolusi sebelum kehilangan gigi, sehingga gigi dan balin berfungsi bersama sebelum akhirnya gigi hilang (Deméré dkk, 2008; Boessenecker dan Fordyce, 2015; Ekdale dan Deméré, 2022). Sebaliknya, hipotesis "pengisapan tanpa gigi" berpendapat bahwa Mysticeti purba kehilangan gigi mereka terlebih dahulu dan menjadi pengisap tanpa gigi sebelum balin berevolusi (Peredo dkk, 2017, 2018). Hipotesis lain, seperti "filtrasi dental," menunjukkan bahwa Mysticeti awal menggunakan gigi mereka untuk menyaring makanan sebelum balin berkembang sepenuhnya (Geisler dkk, 2017).

Penelitian genomik terbaru telah memberikan wawasan tentang hilangnya gen enamel dan dentin pada Mysticeti. Misalnya, gen enamel seperti *MMP20* memiliki mutasi inaktivasi yang dibagikan oleh semua Mysticeti modern (Meredith dkk, 2011a). Gen lain, seperti *ACP4* dan *KLK4*, juga menunjukkan mutasi serupa (Mu dkk, 2021; Gatesy dkk, 2022). Namun, tidak semua gen enamel menunjukkan mutasi inaktivasi yang dibagikan oleh seluruh Mysticeti, menunjukkan bahwa hilangnya enamel dan dentin mungkin terjadi secara bertahap (Meredith dkk, 2009).

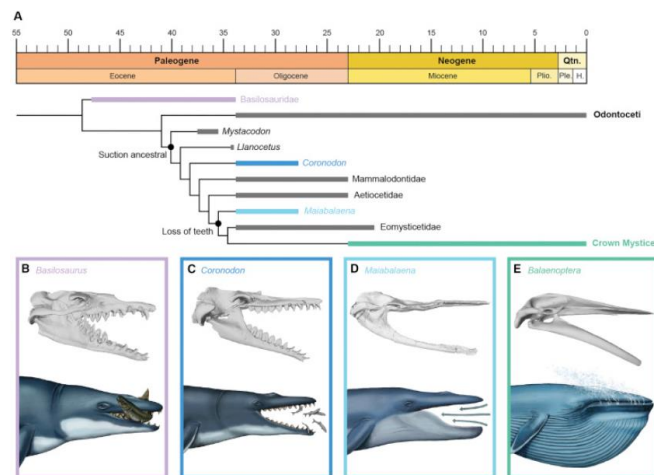
Transformasi gigi menjadi balin pada kelompok Mysticeti merupakan salah satu contoh adaptasi evolusi yang sangat unik. Penelitian ini bertujuan untuk mengungkap mekanisme biologis, genetik, dan faktor lingkungan yang mendasari perubahan tersebut. Analisis filogenetik pada Mysticeti dapat memberikan pemahaman mengenai hubungan evolusi antarspesies, mendukung rekonstruksi pohon kehidupan, serta memahami sejarah evolusi hewan laut. Pengetahuan mengenai evolusi balin juga dapat berkontribusi dalam memprediksi cara Mysticeti beradaptasi terhadap perubahan lingkungan yang sedang berlangsung saat ini.

Tujuan dari kajian ini membahas proses evolusi struktur gigi pada Mysticeti menjadi balin, serta mengidentifikasi faktor-faktor genetik dan molekuler yang berperan dalam transformasi tersebut. Kajian ini memberikan kontribusi dalam strategi konservasi dengan cara memahami sejarah evolusi serta faktor genetik yang berpengaruh terhadap kelangsungan hidup Mysticeti. Selain itu, penelitian ini juga diharapkan dapat menjadi acuan untuk studi lebih lanjut mengenai evolusi morfologi dan genetik mamalia.

2. METODE

Penelitian ini menggunakan metode studi literatur dengan meninjau dua puluh empat utama terkait evolusi Mysticeti. Data dari setiap jurnal dianalisis secara kualitatif untuk mengidentifikasi pola evolusi, mekanisme molekuler, dan bukti paleontologi yang relevan. Analisis dilakukan dengan pendekatan sintesis interdisipliner yang mengintegrasikan data molekuler, ontogenetik, dan paleontologi.

3. HASIL DAN PEMBAHASAN



Gambar 1. Hubungan Filogenetik pada Mysticetes (Peredo *et al.*, 2018)

Peristiwa kepunahan Cretaceous–Paleogene akibat meningkatnya suhu bumi secara drastis, dampak asteroid, dan aktivitas vulkanik yang tinggi mengakibatkan kepunahan 75% spesies yang ada di bumi termasuk hewan akuatik khususnya yang menjadi sumber makanan bagi Basilosauridae, menimbang ukuran organismenya yang besar sehingga kebutuhan akan nutrisi juga besar, sementara peristiwa kepunahan belum pulih dan harus beradaptasi dengan sumber makanan yang tersedia, maka muncul keharusan adaptasi pada *Lianocetus* dengan memanfaatkan metode makan dengan cara hisap dan menyaring makanan yang ukurannya lebih kecil dengan memanfaatkan dentikel pada bagian gigi, seiring berjalannya waktu dengan berbagai peran molekuler, paus balin modern yang masih hidup hingga saat ini menggunakan balin sebagai penyaring makanan dan berfungsi untuk menangkap lebih banyak mangsa sesuai dengan kebutuhan tubuhnya (Boessenecker & Richards, 2024).

Balin adalah struktur keratin neomorfik dengan sifat biomekanik yang unik, sebagian karena kalsifikasi yang meningkatkan kekakuan lempeng keratin yang fleksibel dalam air laut. Tidak seperti gigi yang terdapat pada sebagian besar spesies mamalia, termasuk spesies model yang mudah dipelajari seperti tikus domestik, balin kurang dikarakterisasi dari perspektif

genom. Sejumlah penelitian telah mendokumentasikan degradasi besar-besaran gen gigi yang berkaitan dengan hilangnya evolusi gigi fungsional leluhur pada Mysticeti, tetapi sangat sedikit penelitian molekuler-genetik yang berfokus pada kemunculan filter balin apomorfik (Marx *et al.*, 2016).

Pada mamalia, komponen struktural utama dari struktur keratin seperti bulu, vibrissae (kumis), kuku, kulit, dan papila lidah adalah protein keratin (KRTAP). Pada rambut, filamen keratin dikelilingi oleh matriks yang terdiri dari KRTAP. Gen yang mengkode keratin dan KRTAP terdiri dari dua keluarga gen yang sangat terdegradasi pada cetacea dibandingkan dengan mamalia darat yang kemungkinan berkorelasi dengan hilangnya kuku, bulu, dan penghalang epidermis pada kulit secara evolusioner seiring dengan pergeseran dari habitat terestrial ke habitat air. Meskipun sangat berkurang, beberapa cetacea (termasuk mysticetes) mempertahankan vibrissae yang jarang, sehingga komponen molekuler rambut tetap dipertahankan.

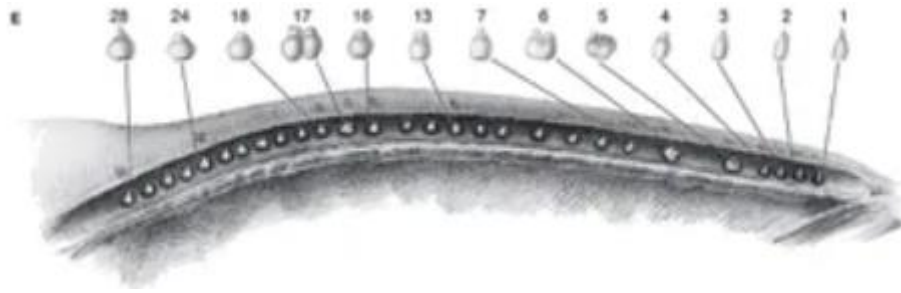
Peptida yang berasal dari sampel lempeng balin memberikan gambaran sekilas tentang 'gen rambut' yang telah digunakan kembali oleh epitel palatal penghasil balin pada mamalia laut. Sekuens peptida telah digunakan sebagai tanda molekuler untuk membedakan balin dari berbagai spesies mysticetes dari artefak arkeologi. Urutan asam amino dicocokkan dengan terjemahan gen dalam rakitan genom yang dipublikasikan, dan identitas beberapa paralog keratin rambut terungkap dalam sampel balin. Sekuens peptida menunjukkan bahwa paus balin sebenarnya makan dengan menggunakan 'rambut' yang telah dimodifikasi untuk menyaring organisme kecil dari air laut. Karakterisasi balin pada tingkat genom masih dalam tahap awal, dan survei proteomik yang lebih komprehensif atau studi pengurutan RNA dari epitel penghasil balin akan diperlukan untuk mendokumentasikan urutan lengkap gen yang diekspresikan untuk pembentukan balin. Mengingat struktur dasar balin yang mencakup bulu seperti rambut yang tertanam dalam matriks keratin meduler amorf yang menghasilkan pinggiran medial khas lempeng, memperkirakan bahwa protein KRTAP akan menjadi komponen balin juga. Lokus spesifik balin yang berevolusi secara serempak dengan kemunculan struktur makan yang baru ini saat ini belum diketahui (Gatesy *et al.*, 2022).

Genom mysticete tidak menunjukkan duplikasi gen keratin yang luas yang terkait dengan evolusi balin, tetapi KRTAP dan gen-gen lain yang mungkin diekspresikan dalam jaringan balin perlu diteliti lebih lanjut, khususnya dengan menggunakan rakitan genom yang lebih lengkap untuk mysticete. Dengan adanya bukti genetik awal untuk hubungan antara perkembangan gigi dan balin, akan menarik untuk menguji apakah gen yang sama bertanggung jawab atas mineralisasi gigi dan kalsifikasi balin, atau apakah gen baru berevolusi dengan

elaborasi balin yang menghasilkan sifat biomekanik yang unik. Ketika menelusuri evolusi balin seperti pada eomysticetids, keberadaan balin menjadi lebih mudah dipahami. Eomysticetids memiliki ciri-ciri yang mengindikasikan adanya filter feeding, seperti gigi dewasa yang sangat kecil, foramina palatal lateral, dan mimbar yang memanjang. Namun, untuk mysticetes yang lebih basal yang telah punah, termasuk aetiocetids, keberadaan balin masih menjadi kontroversi. Aetiocetida, kelompok yang memiliki gigi, menunjukkan bukti adanya proto-baleen berdasarkan hubungan filogenetik mereka dengan mahkota mysticetes dan fitur-fitur yang sama seperti foramina palatal lateral. Pencitraan CT resolusi tinggi dari tengkorak holotipe *Aetiocetus weltoni* memberikan bukti adanya hubungan antara kanal alveolar superior dan foramina palatal lateral, sebuah pola yang mencerminkan suplai pembuluh darah ke balin pada paus abu-abu modern. Hal ini menunjukkan bahwa sistem vaskular mysticetes bergigi purba mungkin telah diadaptasi untuk mendukung ikan balin yang menandai langkah penting dalam evolusi pemberian makan melalui saringan (Thewissen *et al.*, 2017).

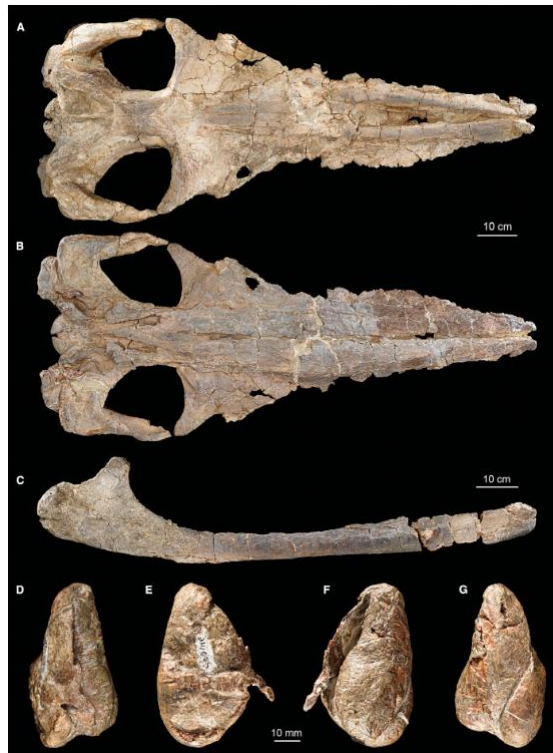
Bukti Palaentologi

Mulanya awal evolusi mysticetes dimulai oleh *Llanocetus denticrenatus* yang menggunakan gerigi daripada giginya untuk menyaring makanan, kemampuan dalam menyaring ini sebelumnya sudah ada pada *M. colliveri* yang memiliki umpan hisap terspesialisasi. Famili Aetiocetid memiliki gigi yang lebih kecil, sederhana dan berjarak lebih lebar dibandingkan dengan mammalodontida, namun terdapat satu spesies yang memiliki gigi yang bersifat oklusi sehingga disimpulkan kegunaan gigi tersebut untuk menghancurkan makanan. Aetiocetid dihipotesiskan menjadi awal mula terbentuknya balin, hal tersebut karena beberapa spesiesnya sudah mulai memiliki balin yang baru terbentuk atau proto-balin, foramen dan medial alveoli gigi pada Aetiocetida dinilai homolog dengan persarafan dan vaskularisasi balin pada mysticetes. Eomysticetida sudah memiliki struktur balin yang hampir lengkap dan hanya mempertahankan alveoli putatif (gigi vestigial) pada bagian ujung rostrum hingga ke mandibula dan tidak memiliki gigi dewasa yang berfungsi, adanya fitur tersebut menjembatani proses evolusi pemakan raptorial menjadi pemakan melalui filter. Hipotesis selanjutnya yaitu karena kondisi makan dengan cara menghisap maka gigi tereduksi terlebih dahulu sebelum terbentuknya balin (Tsai, 2024).



Gambar 2. Tunas gigi embrio janin paus bungkuk (*Megaptera novaeangliae*) (Peredo et al., 2017)

Gambar diatas menjadi bukti bahwa adanya organ vestigial berupa gigi yang tumbuh pada fase embrio namun tereduksi dan tidak melanjutkan perkembangannya sehingga hanya menjadi benih gigi pada bagian dalam tulang alveolar.



Gambar 3. Fosil *Maiabalaena nesbittae* (Peredo et al., 2018)

Fosil *Maiabalaena nesbittae* menjadi bukti terdekat tidak ditemukannya gigi pada mysticetes

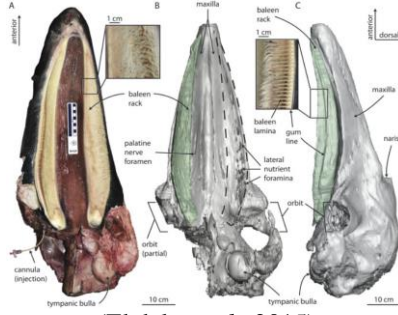
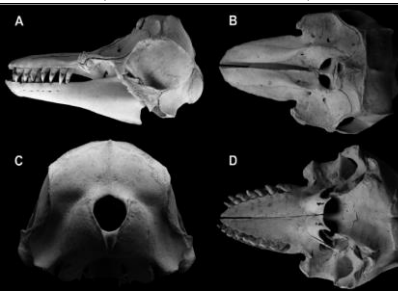
Bukti Molekuler

Terdapat beberapa gen yang memiliki peran penting dalam perkembangan gigi yaitu SCPP, AMBN, dan ENAM. Pada Mysticetes terdapat Gen SCPP namun tidak aktif karena hilangnya gigi fungsional, hal tersebut juga memicu gen email AMBN dan ENAM mengalami

mutasi stop kodon. Sebelum terjadi mutasi pada Gen SCPP, AMBN, dan ENAM, gen metaloproteinase matriks-20 (MMP20) sudah lebih dulu mengalami mutasi, di mana MMP20 mengalami pseudogenisasi, MMP20 berperan dalam membentuk protein struktural untuk yang dibutuhkan dalam konstruksi email gigi, sehingga dengan proses mutasi yang terjadi dihasilkan penurunan produksi protein sehingga email gigi menjadi tipis dan mengalami hipomineralisasi. Inaktivasi gen spesifik email pada cabang Mysticeti batang adalah 34,62 juta tahun lalu, sedangkan waktu inaktivasi rata-rata untuk gen spesifik dentin/gigi pada cabang Mysticeti adalah 19,94 juta tahun lalu. Mutasi inaktivasi lainnya yang dimiliki oleh semua mysticetes *ACP4* memiliki delesi 1-bp pada ekson 4 dan *KLK4* memiliki delesi 1-bp pada ekson (Randall *et al.*, 2022).

Perbandingan morfologi dan Anatomi Paus Kelabu (*Eschrichtius robustus*) dan Paus Pembunuh Palsu (*Pseudorca crassidens*)

Tabel 1. Perbandingan morfologi dan Anatomi Paus Kelabu (*Eschrichtius robustus*) dan Paus Pembunuh Palsu (*Pseudorca crassidens*)

Nama Spesies	Foto	Struktur
<i>Eschrichtius robustus</i>	 <p>(Ekdale <i>et al.</i>, 2015)</p>	Cannula, tympanic bulla, baleen rack, palatine nerve foramen, lateral foramen, naris, maxilla, gum line, dan orbit.
<i>Pseudorca crassidens</i>	 <p>(Pardo <i>et al.</i>, 2009)</p>	Rostrum, preorbital, posorbital, supraorbital, naris, zygomatic, braincase, posttemporal, premaxillaries, ramus.

Paus balin (*Mysticeti*) mencakup paus biru (*Balaenoptera musculus*) yang merupakan hewan terbesar yang pernah ada di Bumi. Bahkan paus balin terkecil yang masih hidup, yaitu paus kanan kerdil (*Caperea marginata*), dapat mencapai panjang lebih dari 6 meter (Tsai, 2023). Paus balin, atau *mysticetes*, merupakan vertebrata terbesar yang pernah berevolusi. Fenomena gigantisme, keberhasilan dalam evolusi, serta keanekaragaman ekologi mereka

sering kali dihubungkan dengan cara mereka menyaring makanan. *Mysticetes* menggunakan lempengan balin yang terbuat dari keratin yang tumbuh dari langit-langit mulut, untuk menyaring mangsa dalam jumlah besar dari air. Meskipun *mysticetes* awal memiliki gigi dewasa yang ter mineralisasi, semua spesies paus baleen yang ada saat ini tidak memiliki gigi, melainkan memiliki balin, yaitu struktur mirip lembaran yang terbuat dari keratin (Peredo, 2017).

Penelitian mengenai perkembangan awal menunjukkan bahwa paus balin memiliki gigi fungsional pada tahap ontogenetik awal, namun gigi tersebut kemudian digantikan oleh balin yang terbuat dari keratin. Menariknya, penemuan fosil awal paus dengan gigi fungsional tidak dihubungkan dengan paus 'balin' bergigi, melainkan diidentifikasi sebagai *archaeocetes*. Namun, penemuan dan analisis lebih lanjut telah memperjelas keberadaan dan pengakuan paus balin bergigi. Selain itu, ada usulan bahwa paus 'balin' bergigi (*Aetiocetidae*) memiliki gigi proto-balin dan gigi fungsional secara bersamaan. Berbeda dengan penelitian yang berkembang pesat mengenai *mysticetes* bergigi dan *eomysticetidae*, asal-usul serta sejarah evolusi awal *mysticetes* mahkota jarang dibahas. *Mysticetes* mahkota mencakup nenek moyang bersama terkini dari semua paus balin yang masih ada, seperti *Balaenopteridae* (paus biru, paus sirip, dan paus bungkuk) serta *Balaenidae* (paus kanan dan paus kepala busur) beserta keturunannya. *Mysticetes* bergigi, seperti *Aetiocetidae*, *Coronodontidae*, *Mammalodontidae*, dan *Llanocetidae*, sangat penting untuk memahami transisi utama antara paus bergigi dan paus balin (Tsai, 2023).

Gigi dapat berfungsi sebagai pemisah pelindung antara rahang yang memungkinkan paus balin tumbuh di antara atau tepat di bagian medial gigi atas. Namun, gigi yang saling terhubung tetap dapat menyebabkan gangguan signifikan pada rak. Ada kemungkinan bahwa fleksibilitas alami paus balin memungkinkan mereka untuk menahan tekanan, misalnya dengan melipat ke arah posterior seperti yang terlihat pada paus kepala busur yang masih ada. Namun, berbeda dengan paus kepala busur, keberadaan gigi pada aetiocetid – baik yang berdekatan dengan rak maupun yang muncul dari bawah – kemungkinan akan mengganggu proses pelipatan. Evolusi balin kemungkinan besar hanya dapat terjadi setelah munculnya mandibula yang melengkung ke samping yang mampu melewati rak balin saat mulut ditutup, dan kemungkinan besar ini terjadi setelah reduksi atau hilangnya gigi yang muncul (Marx dkk. 2016).

Ketiadaan gigi dan balin diduga berkaitan dengan hipotesis bahwa kehilangan gigi terjadi sebelum munculnya balin, dengan pemberian makanan hisap sebagai metode transisi dalam proses pemberian makanan. Selain itu, meskipun tidak terdapat struktur pemberian

makanan yang khusus, tetap memiliki aparatus hyoid yang besar dan kuat yang telah terbukti berhubungan dengan spesialisasi makan hisap di seluruh mamalia laut. Struktur jaringan lunak ini diketahui memberikan kontribusi signifikan terhadap efektivitas makan dengan cara menghisap pada cetacea yang masih ada. Mulutnya memiliki bentuk seperti pipet yang membulat Eminentia labial ikat lunak pada banyak paus berparuh berfungsi untuk menutup celah lateral, struktur serupa pada *mysticetes* berperan penting dalam mengatur aliran air untuk penyaringan makanan. Struktur orofasial ini mirip dengan tulang rawan labial dari *elasmobranch* pemakan hisap yang telah diketahui, bibir labial ikan bersirip pari yang menghisap makanan, serta lobus labial salamander pemakan hisap. Pada paus berparuh, morfologi orofasial yang khas ini mendukung proses penangkapan mangsa melalui penghisapan yang mungkin tidak diperhatikan hanya berdasarkan morfologi osteologis. Fordyce dan Marx mengelompokkan semua *mysticetes* batang ke dalam dua kategori utama: bentuk bergigi yang memanfaatkan hisapan untuk metode makan raptorial, dan bentuk edentulous yang juga menggunakan hisapan untuk makan raptorial dengan cara menyaring balin. Pada titik pertemuan filogenetik antara kedua kategori ini, posisi dan interpretasi kita mengenai pemakan hisap yang tidak memiliki gigi dan balin mendukung hipotesis yang diajukan oleh Marx. Terdapat tiga tahap utama dalam transisi dari gigi menuju balin: (1) *mysticete* bergigi yang mencakup *Coronadon*, *Ilanocetida*, *mammalodontida*, dan *aetiocetida*, (2) *mysticetes* yang secara fungsional tidak bergigi dan juga tidak memiliki balin, seperti *sitsqwayk* yang mungkin mencakup lebih banyak *mysticetes* batang yang berkembang di bagian atas kepala, seperti *eomysticetids*, (3) *mysticetes edentulous* yang menyaring makanan menggunakan balin yang kemungkinan mencakup semua *mysticetes* mahkota. Dengan membentuk klade bersama *sitsqwayk*, kami secara tentatif menyimpulkan bahwa *sitsqwayk* tidak memiliki gigi dan balin. Meskipun *sitsqwayk* tidak memiliki batas rostral, mandibula nya terjaga dengan baik dan tidak menunjukkan adanya gigi. Dalam kasus *Yamatocetus*, keberadaan gigi hanya dapat disimpulkan dari tepi palatal yang bergerigi. Namun, gerigi tersebut tidak secara jelas homolog dengan alveoli gigi, dan mandibula juga tidak menunjukkan bukti adanya gigi yang secara bersamaan tidak memberikan dasar untuk menafsirkan keberadaan gigi pada *Yamatocetus* dan dua *eomysticetida* lainnya. Keberadaan gigi di ujung distal *eomysticetida* tidak bertentangan dengan hipotesis kami, *eomysticetida* jelas tidak memiliki gigi fungsional yang memperkuat hipotesis bahwa hilangnya gigi fungsional terjadi sebelum asal usul balin. Sebaliknya, keberadaan gigi pada *eomysticetida* mendukung perbandingan dengan paus berparuh. Secara khusus, penyaringan makanan pada paus balin merupakan inovasi yang belum pernah ada di antara kelompok mamalia lain yang masih ada

maupun yang telah punah, menjelaskan asal-usul dari mode makan yang kompleks ini telah menjadi pertanyaan yang lama diperdebatkan sejak zaman Darwin (Peredo dkk. 2018).

Paus balin (*Mysticeti*) adalah mamalia laut yang tidak memiliki gigi pada fase dewasa dan dilengkapi dengan rak-rak balin yang terbuat dari keratin yang berfungsi untuk menyaring makanan seperti krill, amphipoda, copepoda, dan ikan. Klade mahkota cetacea, Neoceti, muncul dari paus archaeocete basilosaurid yang merupakan nenek moyang mereka pada akhir Eosen, dan sejumlah fosil yang menunjukkan transisi dari archaeocete ke neocete telah ditemukan dalam lapisan batuan dari akhir Eosen hingga Oligosen. Proses evolusi awal mysticetes dapat dijelaskan melalui berbagai bentuk fosil bergigi yang tidak memiliki balin, termasuk kelompok *Mammalodontidae*, *Llanocetidae*, dan *Coronodonidae* (Boessenecke & Richards, 2024).

Hipotesis terakhir yang menekankan jalur morfologi tambahan menyatakan bahwa metode pemberian makan dengan cara menghisap dapat menyebabkan pengurangan dan akhirnya kehilangan gigi sebelum munculnya balin. Dengan kata lain, keberadaan gigi tidak berkaitan langsung dengan adanya balin, melainkan terkait dengan metode pemberian makan yang digunakan. Oleh karena itu, ada kemungkinan bahwa beberapa spesies *Mysticeti* melakukan pemberian makan dengan cara menghisap meskipun tanpa gigi, sebelum munculnya inovasi balin dan metode pemberian makan dengan saringan. Dalam konteks morfologi, pemberian makan dengan cara menghisap tetap menjadi metode yang efektif di antara odontocete, meskipun terdapat variasi dalam tingkat penyederhanaan atau kehilangan gigi. Selain itu, pemisahan peristiwa evolusi ini menjadi hal yang penting untuk dipertimbangkan. Kemungkinan bahwa balin tidak mengembangkan kompleksitas morfologinya. Penemuan gigi pada embrio *mysticete* pertama kali dilaporkan pada awal abad kesembilan belas oleh Gereja St. Hilaire (1807). Eschricht (1846) awalnya menggambarkan gigi embrio *mysticete* sebagai runcing, menyamakannya dengan gigi embrio dari spesies lain. Meskipun kemudian ia mengklasifikasikan gigi tersebut sebagai heterodont. Juli (1880) mengidentifikasi dan mendeskripsikan tiga bentuk gigi pada *mysticetes* runcing di bagian anterior, bercabang di tengah deretan gigi yang baru tumbuh, dan bercabang tiga di bagian posterior. Pouchet dan Chabry (1882) mendukung pandangan ini dengan menggambarkan gigi anterior yang runcing dan gigi posterior yang trikuspid. Namun, Kükenthal tidak sependapat dengan pendahulunya dan menganggap gigi tersebut tidak berpasangan serta sepenuhnya homodont (Kükenthal, 1891, 1893). Kükenthal mengaitkan kemunculan gigi multicusped dengan kerusakan yang disebabkan oleh resorpsi. Ridewood (1923) mencatat adanya tonjolan aksesori pada gigi pipi, tetapi menganggapnya tidak signifikan dan menilai seluruh gigi

tersebut sebagai homodont. Pada tahun 1954, Van Dissel-Scherft dan Vervoort mengikuti skema yang diusulkan oleh Leche (1895) untuk memberikan deskripsi pertama mengenai gigi dengan merujuk pada tahap perkembangan gigi mamalia standar, dan menyimpulkan bahwa deskripsi Kükenthal adalah akurat, meskipun salah ditafsirkan sebagai homodont. Van Dissel-Scherft dan Vervoort (1954a,b) berpendapat sebaliknya bahwa baik Eschricht (1849) maupun Julin (1880) adalah benar, dengan menafsirkan gigi *mysticetes* yang hidup sebagai heterodon. Secara khusus, penelitian terbaru oleh Thewissen (2017) menunjukkan bahwa kondisi ini mungkin tidak konsisten antara gigi atas dan bawah. Thewissen dan rekan-rekannya (2017) menunjukkan bahwa, setidaknya pada paus kepala busur, gigi atasnya bersifat homodont sementara gigi bawahnya heterodont (Peredo, 2017).

4. KESIMPULAN

Evolusi Mysticeti dari nenek moyang bergigi menuju penggunaan balin sebagai struktur penyaring makanan merupakan proses yang melibatkan perubahan bertahap pada tingkat morfologi, genetik, dan ekologi. Bukti paleontologi menunjukkan adanya tahapan transisi seperti proto-balin pada Aetiocetidae, sementara data molekuler mengungkap mutasi pada gen enamel seperti MMP20, ACP4, dan KLK4 yang mendukung hilangnya gigi. Proses ini tidak hanya menunjukkan adaptasi terhadap perubahan sumber makanan tetapi juga mencerminkan seleksi alam yang mengoptimalkan metode makan melalui penyaringan. Pemahaman mengenai mekanisme ini memberikan wawasan penting tentang keberhasilan ekologis Mysticeti sebagai pemangsa penyaring terbesar di dunia.

DAFTAR PUSTAKA

- Bajpai, S., & Thewissen, J. G. M. (2009). The evolution of cetaceans: A review of the fossil record and molecular data. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 75-96.
- Bejder, L., & Hall, A. J. (2002). The interaction between cetaceans and fisheries: A review of the literature. *Marine Mammal Science*, 18(4), 781-801.
- Berta, A., & Sumich, J. L. (2016). *Marine mammals: Evolutionary biology*. Academic Press.
- Boessenecker, R. W., & Fordyce, R. E. (2015). Anatomy, feeding ecology, and evolution of the eomysticetid mysticetes. *Palaeontologia Electronica*, 18(2), 1-20.
- Boessenecker, R. W., & Richards, M. D. (2024). A review of New Zealand Eomysticetidae (Mammalia, Cetacea) and implications for the evolution of baleen whales: New specimens, functional anatomy, and phylogeny. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 1-15.

- Deméré, T. A., & Berta, A. (2008). Evolution of the Mysticeti: Evidence from the fossil record and molecular data. *Journal of Mammalogy*, 89(3), 632-646.
- Ekdale, E. G., & Deméré, T. A. (2022). The evolution of baleen in mysticetes: Insights from paleontology and comparative anatomy. *Paleobiology*, 48(3), 455-474.
- Ekdale, E. G., Deméré, T. A., & Berta, A. (2015). Vascularization of the gray whale palate (Cetacea, Mysticeti, *Eschrichtius robustus*): Soft tissue evidence for an alveolar source of blood to baleen. *The Anatomical Record*, 298(4), 691-702.
- Fitzgerald, E. M., & Thewissen, J. G. M. (2006). The evolution of baleen whales: Evidence from the fossil record and molecular data. *Journal of Mammalogy*, 87(5), 1010-1020.
- Gatesy, J., Ekdale, E. G., Deméré, T. A., Lanzetti, A., Randall, J., Berta, A., El Adli, J. J., Springer, M. S., & McGowen, M. R. (2022). Anatomical, ontogenetic, and genomic homologies guide reconstructions of the teeth-to-baleen transition in mysticete whales. *Journal of Mammalian Evolution*, 29(4), 891-930.
- Gatesy, J., et al. (2013). The evolutionary history of cetaceans: Insights from molecular phylogenetics and the fossil record. *Nature Reviews Genetics*, 14(5), 329-342.
- Gingerich, P. D. (2012). New fossils and the evolution of cetaceans: A review of the evidence for terrestrial origins in whales and dolphins. *Nature*, 481(7381), 54-60.
- Huelsmann, K., et al. (2019). Genomic evidence for the evolution of baleen in mysticetes: Insights from comparative genomics and transcriptomics. *BMC Genomics*, 14(1), 1-15.
- Marx, F. G., Hocking, D. P., Park, T., Ziegler, T., Evans, A. R., & Fitzgerald, E. M. G. (2016). Suction feeding preceded filtering in baleen whale evolution. *Memoirs of Museum Victoria*, 75, 71-82.
- McGowen, M. R., et al. (2020). Phylogenomic analysis reveals the evolutionary history of cetaceans: Insights from molecular data and fossils. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 147, 106810.
- Nery, M. F., et al. (2013). Genomic evidence for a complex evolutionary history in mysticetes: Insights from comparative genomics on the evolution of baleen in whales. *BMC Genomics*, 14(1), 1-15.
- Pardo, M. A., Jiménez-Pinedo, C., & Palacios, D. M. (2009). The false killer whale (*Pseudorca crassidens*) in the southwestern Caribbean: First stranding record in Colombian waters. *Latin American Journal of Aquatic Mammals*, 63-67.
- Peredo, C. M., Pyenson, N. D., & Boersma, A. T. (2017). Decoupling tooth loss from the evolution of baleen in whales. *Frontiers in Marine Science*, 4, 67.
- Peredo, C. M., Pyenson, N. D., Marshall, C. D., & Uhen, M. D. (2018). Tooth loss precedes the origin of baleen in whales. *Current Biology*, 28(24), 3992-4000.
- Randall, J. G., Gatesy, J., & Springer, M. S. (2022). Molecular evolutionary analyses of tooth genes support sequential loss of enamel and teeth in baleen whales (Mysticeti). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 171, 107463.

- Thewissen, J. G. M., & Bajpai, S. (2001). The origin of whales: Evidence from the fossil record and molecular data on the evolution of cetaceans from terrestrial ancestors to aquatic mammals. *Nature*, 413(6853), 209-212.
- Thewissen, J. G. M., et al. (2009). Fossil evidence for the origin of whales from terrestrial ancestors: Insights from paleontology and molecular biology on the transition to an aquatic lifestyle in cetaceans. *Nature Reviews Genetics*, 10(7), 494-505.
- Thewissen, J. G. M., Hieronymus, T. L., George, J. C., Suydam, R., Stimmelmayer, R., & McBurney, D. (2017). Evolutionary aspects of the development of teeth and baleen in the bowhead whale. *Journal of Anatomy*, 230(4), 549–566.
- Tsai, C.-H. (2023). In search of the origin of crown Mysticeti. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 54(5), 682–695.