

Utviklingen av hvalenes hofter og baklemmer – et lærebokeksempel i evolusjonsbiologi

Til tross for at hvalene har en kroppsform og et levevis som minner sterkt om fisk, finnes det mange trekk ved disse dyrene som viser klart at de hører til blant pattedyrene. Men hvor er da føttene deres blitt av?

Terje Lislevand (f. 1971)

er Dr. Scient. i zoologisk økologi fra Universitetet i Bergen (2003). Han har blant annet jobbet med natur- og miljørådgivning og som forsker i økologi, og har skrevet en rekke artikler om evolusjonsbiologi, økologi og atferd hos fugler. Er for tiden ansatt ved Bergen museum, der han har ansvaret for rehabilitering av utstillingene i hvalsalen.

Hvalene (orden Cetacea) omfatter i alt 83 nålevende arter fordelt på 14 familier. Hvalene deles i to underordener, nemlig tannhvaler (Odontoceti) og bardehvaler (Mysticeti). En iøynefallende forskjell på disse to gruppene er at tannhvalene har kjever med tenner, mens bardehvalene i stedet har spesielle plateformete «børster» i overkjevene – såkalte barder. Bardehvalene kan igjen deles i to grupper, nemlig finnhvaler og retthvaler (i våre farvann representert ved nordkaper og grønlandshval). De er som oftest betydelig større enn tannhvalene. Blåhvalen *Balaenoptera musculus* er det største av alle dyr, og kan bli opp til 30 meter lang og veie hele 130 tonn! Bardehvalene har alltid et dobbelt blåsehull/neseåpning i motsetning til tannhvalenes ene. Næringen består hovedsakelig av fisk hos tannhvalene og plankton som krill og andre krepsdyr hos bardehvalene.

Med sin langstrakte kroppsform, tilstedeværelsen av finner og et svært spesialisert

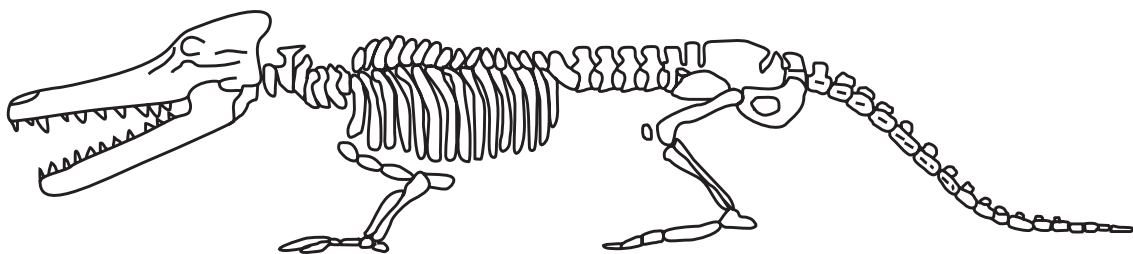
akvatisk levevis var det kanskje ikke så rart at naturforskere for 300–400 år siden klassifiserte hval som fisk. I dag vet vi at hvalene har utviklet seg fra landlevende pattedyr for mange millioner år siden. Typiske pattedyr-trekk hos hvalene er blant annet at de er varmblodige, puster med lunger og at hunnene har melkekjertler og ammer ungene. Hvalene svømmer ved å bevege halefinnen opp og ned ved hjelp av muskler som er festet til bakre del av ryggraden. Hvalene svømmer altså ikke ved hjelp av baklemmene, slik som for eksempel seler og andre sjøpattedyr gjør.

Om man kaster et raskt blick på en hval kan det være vanskelig å se for seg at dette dyret har utviklet seg fra landlevende forfedre. På forkroppen ser vi et par finner som hos hvalene kalles *sveiver* og er dyrenes framføtter. Tegn på at hvalene en gang hadde bakføtter er det vanskelig å se. Når vi i tillegg vet at halefinnen er festet til ryggraden, og altså ikke har noe med baklemmene å gjøre, kan det være lett å konkludere med at hvalene fullstendig mangler bakbein. Men gjør de egentlig det? Før vi går nærmere inn på dette spørsmålet kan det være interessant å ta en titt på hvalenes utviklingshistorie.

Hvalenes landlevende forfedre

De tidligste forgjengerne til hvalene levde i den geologiske tidsperioden Eocen, for omlag 55–34 millioner år siden. Disse dyrene hadde fortsatt både for- og baklemmene intakt og var landlevende. Etter hvert som dyrene tilpasset seg en akvatisk livsform ble imidlertid bekkenparti og baklemmer sterkt redusert. Fossilfunn gjort de siste 20 årene har gitt oss en spesielt god innsikt i denne utviklingen. De fleste av disse fossilene er funnet i India og Pakistan, Egypt og USA.

De tidlige hvalene benevnes Archaeoceti og utgjør seks ulike familier. Den eldste og mest primitive av disse, Pakicetidae, levde for omlag 50 millioner år siden. Dette var dyr på størrelse med en rev, og som trolig levde både på land og i vann. Til tross for at det generelle utseendet skiller seg markert fra nålevende hvaler, kan deres slektskap fastslås ut fra detaljer i oppbygningen av det indre øret som finnes igjen hos nålevende hvaler, men mangler hos andre pattedyr. Dyrene i familien Ambulocetidae fantes for omlag 49 millioner år siden og var større enn Pakicetidene (figur 1). Kroppsfasongen lignet krokodillens, men baklemmene var lengre. I familien Remingtonocetidae hadde dyrene enda mer reduserte



Figur 1. Fossilfunn fra de siste 20 årene har ført til en betydelig forbedret innsikt i hvordan hvalene har utviklet seg. Tegningen viser et skjelett av en av de tidlige hvalene, *Ambulocetus natans*, som kun er kjent fra Pakistan og India. Dette dyret ble rundt 3,5 m langt og beveget seg trolig både på land og i vann. Legg merke til bekkenet, som ligner det en finner hos mange av dagens landlevende pattedyr. Etter Thewissen og Bajpai 2001.

lemmer, samt langt snuteparti og små øyne. Det var stor variasjon i kroppsstørrelse hos disse dyrene, som levde for mellom 43 og 49 millioner år siden. Familien Protocetidae fantes for 36–46 millioner år siden. Disse dyrene var på størrelse med små delfiner, og hadde korte lemmer som indikerer at de var dårlige til å bevege seg på land. Trolig levde de derfor for det meste i vann. Familiene Basilosauridae og Dorudontidae hadde størst mangfold for rundt 35 millioner år siden. Disse dyrene var ganske like nålevende hvaler, med en strømlinjeformet kroppsform, kort nakke, og sterkt reduserte for- og baklemmer. Noen av dem kunne bli opptil 20 meter lange!

Hvalfostre med bakføtter

Studier av hvordan de fossile hvalenes skjelett har utviklet seg viser at baklemmene etter hvert ble mindre og til slutt redusert til rudimenter. En av årsakene til at vi kan være sikre på at hvalene virkelig har rudimenter av både hoftebein og baklemmer har framkommet ved detaljerte studier av disse og andre pattedyrs embryonalutvikling.

På tidlige stadier i utviklingen er dyrefostrenes anatomi lik innen forskjellige dyregrupper, selv om nyfødte unger og eldre dyr ikke ligner hverandre. Dette kan være med på å gi en pekepinn på hvordan ulike arter har utviklet seg i forhold til hverandre. På tidlige utviklingsstadier viser for eksempel hvalfostrene anlegg til baklemmer slik som andre pattedyr, men disse tilbakedannes etter hvert som fosteret vokser. Resultatet er altså at hvalenes baklemmer blir svært små eller fraværende. Dette fenomenet ble detaljert beskrevet av Professor Gustav Guldberg som undersøkte hvalfostrenes anatomi på slutten av 1800-tallet. Han beskrev baklemmene til delfinfostre og kom med følgende utsagn (Guldberg 1894):

«Ved den her givne paavisning af rudimentære baglemmer hos delfinfostre, hvor jeg fra først af forholdt mig yderst skeptisk, maa det imidlertid ansees som fastslaaet, at rudimentære baglemmer anlægges og viser sig paa hver side som et ydre aareformet vedheng i en meget tidlig udviklingsperiode og netop i den, hvor de ydre anlæg til baglemmer generelt viser sig hos de høiere virveldyr.»

Ut fra Guldbergs måte å ordlegge seg på kan vi ane den skepsis som rådet i datidens forskermiljø om hvorvidt hvalene faktisk har bakføtter eller ikke. Men det er ikke bare på embryonalstadiet at hvalenes bakbein viser seg. Selv om alle nålevende hvaler kjennetegnes ved at de helt mangler ytre tegn til bakføtter, finner vi faktisk hos mange arter «rester» etter både bekken og bakbein godt skjult inne i hvalkroppen. Hvalenes bekken er ikke festet til ryggraden slik som hos andre pattedyr, men ligger separat i to deler på undersiden av virvelsøylen og kan altså ikke sees på utsiden av kroppen.

Utforming av hvalenes bekken og baklemmer

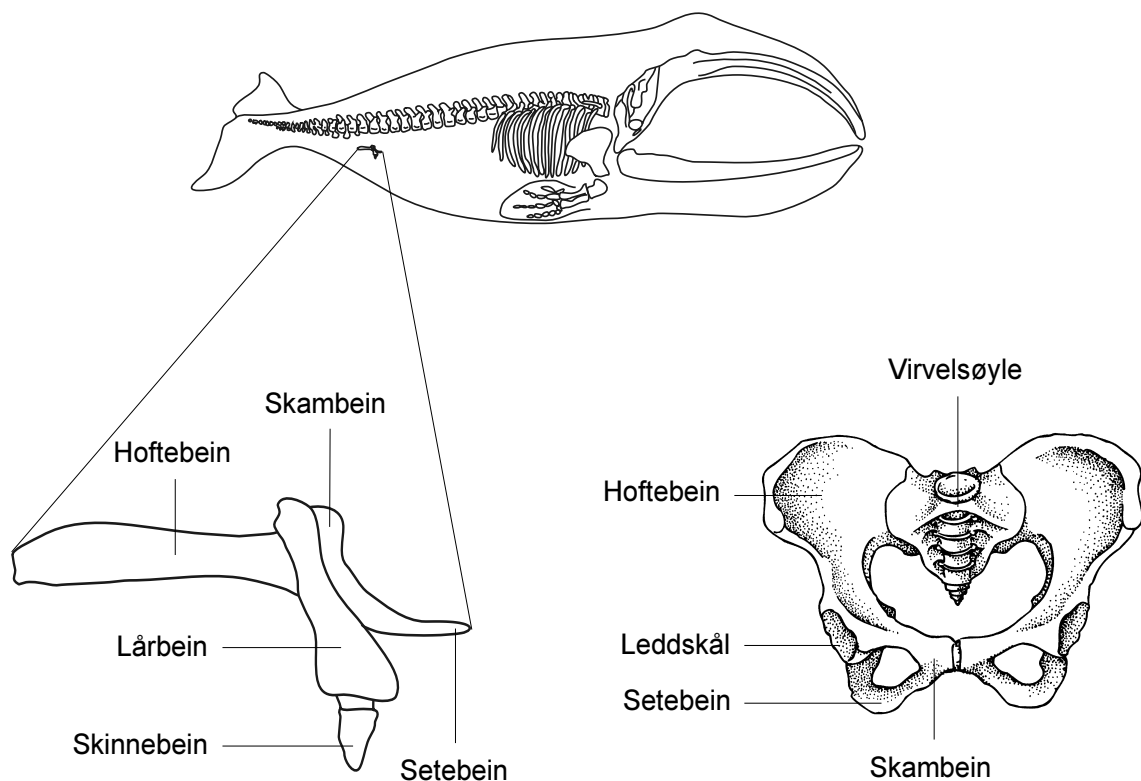
Generelt er bekkenpartiet svært lite utviklet hos hvalene. Det finnes likevel stor variasjon i både utseende og utviklingsgrad mellom arter, og i noen tilfeller også innenfor samme art.

Tannhvaler og bardehvaler har flere markerte forskjeller i skjelettoppbygningen. I tillegg til fravær av tenner, har bardehvalene et relativt stort hode med brede, buete underkjever. Tannhvalenes kjever er smalere og rette. Bardehvalene mangler dessuten brystbein, og de fleste (ikke retthvalene, familie Balaenidae) har kun fire fingre i forlemmene i motsetning til tannhvalenes fem. Når det gjelder bekkenpartiet er dette best utviklet hos bardehvalene, og da spesielt retthvalene.

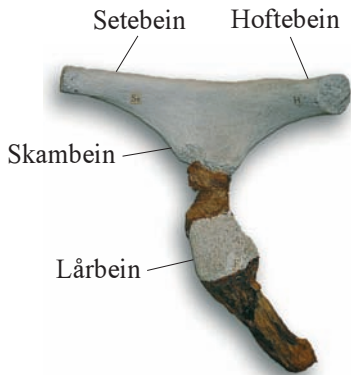
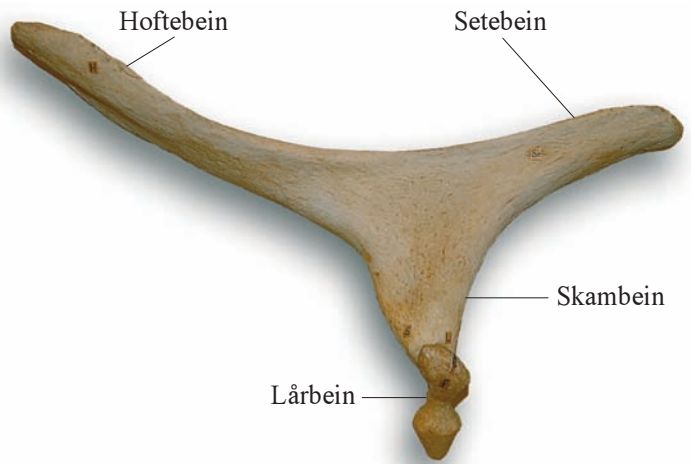
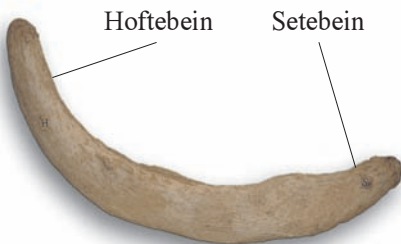
Bekkenet til grønlandshvalen *Balaena mysticetus* fanget tidlig naturforskeres oppmerksomhet på grunn av at det er svært velutviklet sammenlignet med de fleste andre hvalarter. Som vist på figur 2 har grønlandshvalen både setebein (ischium), hoftebein (ilium) og skambein (pubis). Dessuten har den en tydelig leddskål (acetabulum) for feste av det sterkt rudimentære lårbeinet (femur) og skinnebeinet (tibia). Den skotske zoologen J. Struthers skrev i sin tid en artikkel om grønlandshvalens baklemmer (Struthers 1881), der han uttaler følgende om grønlandshvalens baklemmer:

«Nothing can be imagined more useless to the animal than rudiments of hind legs entirely buried beneath the skin of a whale, so that one is inclined to suspect that these structures must admit of some other interpretation. Yet, approaching the inquiry with the most skeptical determination, one cannot help being convinced, as the dissection goes on, that these rudiments really are femur and tibia.»

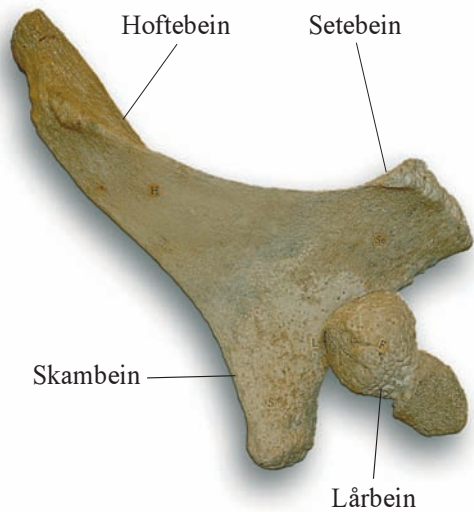
I taket i hvalsalen ved Bergen museum henger det utstilt en rekke hvalskjeletter med intakte rudimentære hofter. Samlingen av hvalskjeletter ved Bergen Museum regnes



Figur 2. En sammenligning av bekkenet til mennesker og hval. Tegningen nederst til høyre viser menneskets hofteparti (etter Kardong 1995. *Vertebrates. Comparative anatomy, function, evolution.* WCB Communications Inc. Dubuque). I motsetning til hvalene er bekkenhalvdelen festet til nederste delen av virvelsøylen (sacrum). Hvalenes bekken ligger imidlertid atskilt fra ryggsoylen, slik som vist på den øverste tegningen av skelettet til en grønlandshval (etter Freeman & Herron, 2004. *Evolutionary analysis.* 3. utgave. Pearson Prentice Hall, NJ). Legg også merke til de ulike hoftebeinene. Hos grønlandshvalen er hver bekkenhalvdel tydelig delt inn i setebein (ischium), hoftebein (ilium) og skambein (pubis). Grønlandshvalens bekken har dessuten en tydelig leddskål (acetabulum) for feste av lårbeinet (femur) og skinnebeinet (tibia) som er spesielt velutviklet hos denne arten (figur etter Abel 1907).

NORDKAPER *Eubalaena glacialis*FINNHVAL *Balaenoptera physalus*SPEKKHOGGER *Orcinus orca*

20 cm

SPERMHVAL *Physeter macrocephalus*

Figur 3. Eksempler på bekkenuitingen hos nålevende hvalarter. Hos nordkaperen ser vi omtrent samme grad av utvikling som hos grønlandshvalen. Her er imidlertid kun en rest av skinnebeinet synlig i enden av lårbeinet, som for øvrig er forbundet med bekkenet ved hjelp av brusk. Også hos finnhvalen finnes et sterkt redusert lårbein, og noen ganger består dette kun av brusk. Bekkenet til tannhvalene er vanligvis enda mer rudimentært. Spekkhoggeren er et typisk eksempel, der hver bekkenthalvdel er redusert til et stavformet bein som helt mangler leddskål og lårbein. Spermhvalen er et unntak blant tannhvalene, da denne kan ha alle tre bekkendeler intakt, sammen med leddskål og et rudimentært lårbein. Eksemplene er hentet fra utstillingene i De naturhistoriske samlinger ved Bergen Museum. Dyrenes kroppslengde er kun kjent for nordkaperen og spermhvalen, med hhv. 16 og 13 m.

som en av verdens største i sitt slag. De fleste eksemplarene ble samlet inn for over hundre år siden, i en periode da hvalfangst var en næring i vekst. Samlingen er svært verdifull i en vitenskapelig sammenheng, ikke minst fordi det i dag er svært vanskelig å skaffe beinmateriale fra mange av de aktuelle artene. Eksempler på hvalhofter fra utstillingen ved Bergen museum er vist i figur 3. Grønlandshvalen mangler i samlingen, men den nært beslektede nordkaperen *Eubalaena glacialis* er representert.

Bekkenet til nordkaperen viser omtrent samme grad av utvikling som grønlandshvalen, men av selve foten finnes kun rester av lårbeinet (figur 3). Også enkelte av de andre bardehvalene (Familie Balaenopteridae) har tydelig rudimentære hofter og baklemmer. Finnhvalen *Balaenoptera physalus* er et godt eksempel, der den lille knokkelen som utgjør et vedheng på det større hoftebeinet representerer et sterkt redusert lårbein (figur 3). Blant tannhvalene er det vanligst å ha et enda mer rudimentært bekkenparti. Et typisk eksempel finner vi hos spekkhoggeren *Orcinus orca*, der hver bekkenhalvdel er redusert til et stavformet bein (figur 3). Fremre del representerer det sterkt modifiserte hoftebeinet og bakre del setebeinet, uten spor av leddskål og bakfot. Spermhvalen *Physeter macrocephalus* er et unntak blant tannhvalene, da denne kan ha alle tre bekkenbein, en leddskål og et rudimentært lårbein (figur 3).

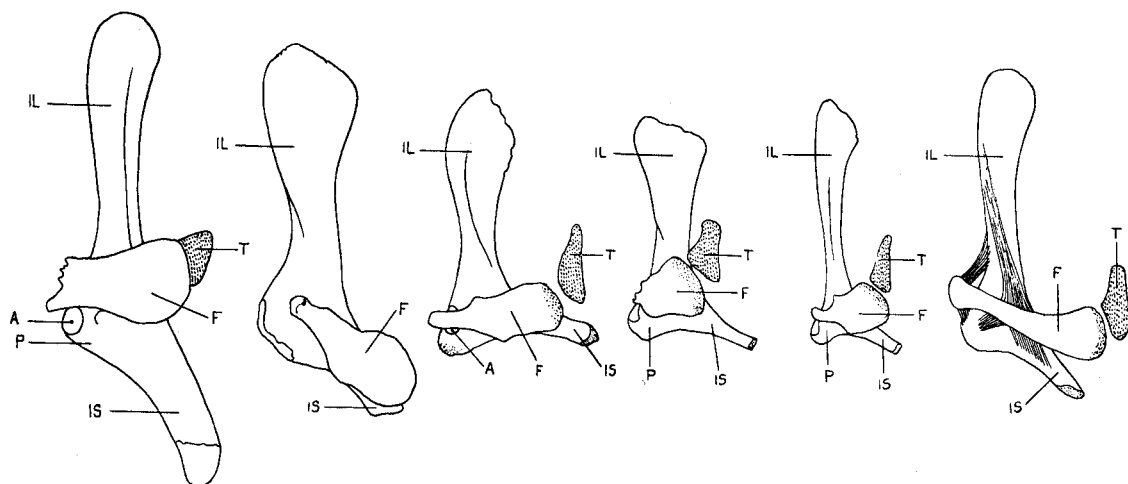
Hoftenes plassering i hvalkroppen

Under en gjennomgang av hvalskjelettene som er utstilt ved Bergen Museum ble jeg oppmerksom på at hvalenes hoftebein var montert i ulike retninger. Jeg kunne derfor slå fast at ikke alle skjelettmontasjene kunne være anatomisk korrekte. Dette fikk meg til å begynne å lete etter informasjon om hvordan

hoftebeinene egentlig er orientert inne i hvalkroppen.

Hvalenes hofter har vært gjenstand for lite fokus ved prepareringen av skjeletter til utstillingsformål. Det er lett å tenke seg at de relativt små beinene mang en gang har blitt oversett under disseksjonen av disse enorme dyrene. Dette er trolig årsaken til at det på enkelte zoologiske museer er utstilt hvalskjeletter som helt mangler hoftebein, eller der disse er erstattet med andre knokler eller treverk. Det kan være flere årsaker til at plasseringen av hvalenes hoftebein ikke har blitt prioritert ved monteringen, for eksempel lite tilgjengelig kunnskap om hvordan de faktisk er orientert inne i dyret. Jeg kan skrive under på at denne kunnskapen ikke er lett å få fatt i. I de tilfeller der illustrasjoner av hvalenes skjelett inkluderer hoftebein og baklemmer er det en viss forvirring om hvordan hoftebeinene faktisk ser ut og deres plassering. Illustrasjoner av grønlandshvalens skjelett går igjen i mange bøker, og i de tilfellene jeg har sett er alltid hoftebeinene orientert som vist i figur 1. For de øvrige bardehvalene er det imidlertid flere misforståelser ute og går, og i noen tilfeller er grønlandshvalens bekken satt inn på et finnhvalskjelett. På grunn av dette tok det meg lang tid å få klarhet i hvordan hoftebeinene faktisk ligger orientert inne i kroppen. Siden jeg ikke hadde mulighet til å dissekere hval selv var jeg avhengig av å finne fram til rett litteratur. Redningen ble en hundre år gammel publikasjon skrevet av professor O. Abel i Wien.

I 1907 skrev Abel om hvalenes rudimentære hoftebein, blant annet basert på fotos av bein fra samlingene til Bergen Museum. Artikkelen kan lastes ned fra nettsidene til Bergen Museum, se adresse under anbefalt lesning nedenfor. Her beskrives i detalj hvordan de ulike beinene ser ut, og hvordan de er plassert inne i dyrekroppen. Publikasjonen til Abel illustrerer den betydelige variasjonen i



Figur 4. Individuell variasjon i bekkenutforming hos grønlandshvalen (etter Abel 1907). Alle seks hoftebein er fra hunndyr og sees fra undersiden. Forkortelser: IL – hoftebein (ilium), IS – setebein (ischium), P – skambein (pubis), F – lårbein (femur), T – skinnebein (tibia).

utformingen av hvalens hoftebein – ikke bare mellom, men også innen arter (figur 4). Han diskuterer også hvordan beinene er plassert i hvalkroppen. Det merkelige er at det er forskjell mellom retthvaler og andre bardehvaler. Mens retthvalene har setebeinet pekende framover, er det hoftebeinet som er fremst hos de andre bardehvalene! I begge tilfellene peker imidlertid skambeinet noe oppover og ut til siden.

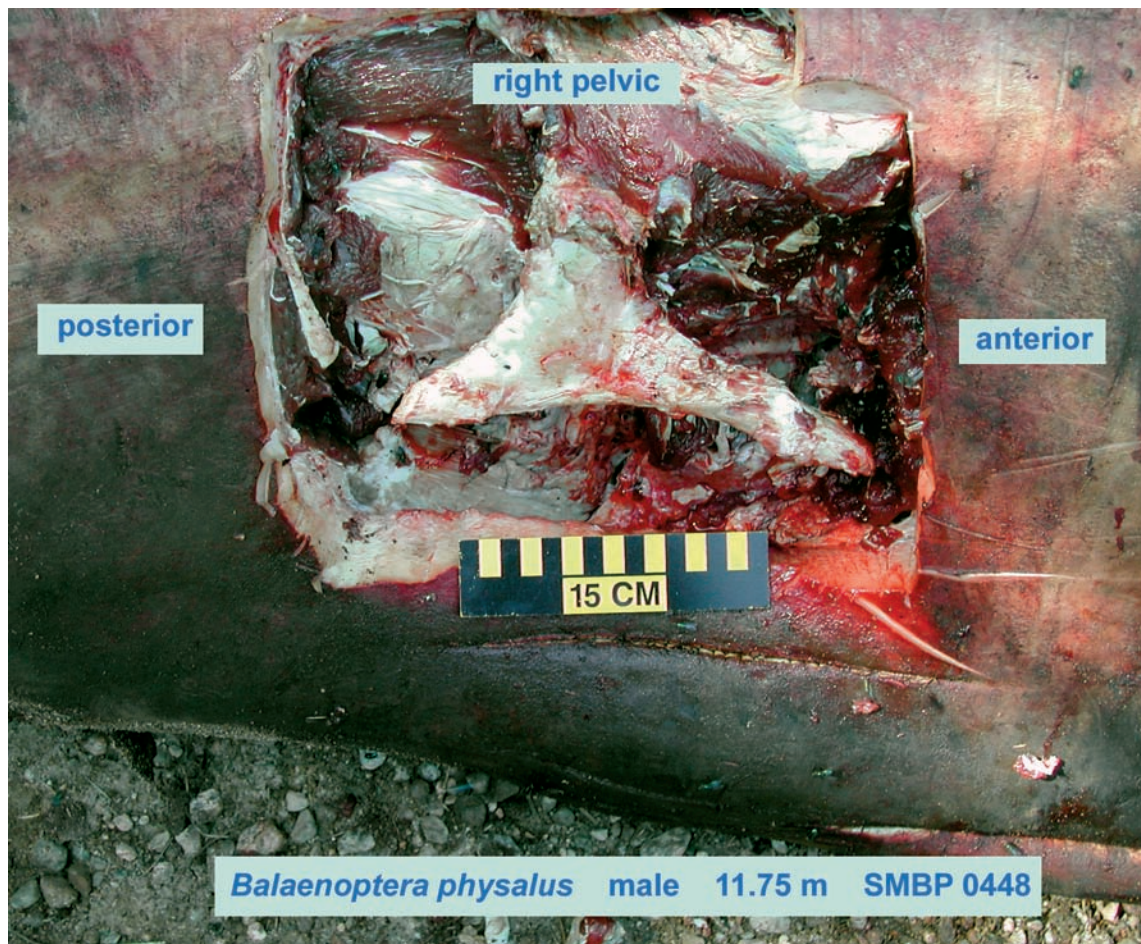
Der rudimenter av bakføttene finnes festet til bekkenet vil disse knoklene gjerne være små, og i mange tilfeller ikke være forbeinet, men kun bestå av brusk. I de fleste slike tilfeller mangler alle bein nedenfor lårbeinet (grønlandshvalen har også en liten tapp av skinnebeinet, tibia). I følge beskrivelsene til Abel, ligger gjerne finnhvalens lårbein (femur) plassert mellom skambeinet og hoftebeinet, og er relativt løst festet til bekkenet.

En meget illustrativ samling fotografier av hvalhofter fra ulike naturhistoriske museer finnes på nettsidene til amerikaneren David Taylor (se anbefalt lesning nedenfor). Som Abels illustrasjoner viser også Taylors bilder

tydelig at det ofte er stor variasjon i utformingen på hvalbekkenet – selv innenfor en og samme art. Taylor har selv hatt anledning til å dissekere ut noen av disse beinene fra hvaler som har strandet langs kysten av USA. For anledningen har jeg fått låne ett av hans fotografier tatt under disseksjon av bekkenet til en finnhval *Balaenoptera physalus* (Figur 5). På dette bildet kan vi tydelig se at skambeinet peker oppover slik som beskrevet av Abel.

Hvalføtter og evolusjon

Som vi har sett er hvalenes hofter og bakbein blitt godt beskrevet hos en rekke arter. Kombinert med kunnskapen fra fossilfunn utgjør hvalenes bekkenanatomi et svært illustrativt eksempel på hvordan dyrs bygningstrekk kan endre seg ved evolusjon. Det er imidlertid mange som nekter å godta at alle disse observasjonene gjenspeiler en utvikling, selv om dette er det dominerende synet blant forskere. Om man gjør et enkelt søk på internett vil en fort oppdage at hvalenes bakbein er et yndet debatt-tema blant kreasjonister og for-



Figur 5. Disseksjon av en finnhvals høyre bekenhalvdel. Det er foretatt et snitt gjennom hvalens kroppside for å nå inn til bekkenet. Snittet er sett fra siden, og det døde dyret ligger på buken med hodet mot høyre (merket anterior) og halen mot venstre (merket posterior). Sammenlign med foto av et annet finnhvalbekken i figur 3 (Foto: David Taylor).

svarere av ideen om såkalt «intelligent design». Interesserte vil ikke ha problemer med å søke seg fram til en rekke slike forfattere som uttaler seg i hånlige vendinger om forskning som viser at hvalene har rudimentære hofter, eller som hevder å ha påvist fossile hvaler med baklemmene intakt. Faktum er likevel at det i dag finnes en overveldende dokumentasjon på at hvalene har landlevende forfedre, og at dagens hvaler virkelig har «rester» av bakbein slik vi kjenner dem fra andre pattedyr.

Man skal likevel ikke legge skjul på at det finnes uklarheter rundt evolusjonen av hvalenes bekken og baklemmer. Enkelte vil hevde at de sterkt tilbakedannede hvalhoftene er overflødige og ikke har noen spesiell nytteverdi. Dermed er det kanskje heller ingen sterk seleksjon for en spesiell utforming, noe som kan forklare hvorfor hoftbeinene utviser en slik stor variasjon i utseende. Det er også en mulighet at hoftene vil forvinne med tiden, etter hvert som evolusjonen går sin gang. Alternativt vil forsvarere av denne tan-

kegangen si at hvis de ikke «står i veien», eller medfører større kostnader enn fordeler, vil de heller ikke bli selektert bort. En lignende argumentasjon dukker også opp i mange andre tilfeller der vi ikke ser noen umiddelbar nytteverdi i en arts bygningstrekk eller atferd.

Tenk deg at en kroppsdel har hatt en nytteverdi i tidligere tider, men at denne funksjonen nå er borte på grunn av endringer i den aktuelle artens levevis. En populær betegnelse som av og til blir brukt av biologer om en slik kroppsdel er «ghost of evolutionary past» («gjenferd fra den evolusjonære fortid»). Etter min oppfatning er dette en lettvinnt måte å vri seg bort fra det (ubehagelige) faktum at vi kanskje mangler den nødvendige innsikten for å forklare fenomenet. At mange hvaler fortsatt har hofter kan for eksempel skyldes at disse fungerer som feste- eller støttepunkter for kjønnsorganene, slik vi også ser hos andre pattedyr. Dette kan imidlertid vanskelig forklare hvorfor hoftebeinene varierer så sterkt i utseende både mellom og innen arter.

Takk

Jeg vil rette en stor takk til Trond Andersen og Anne Karin Hufthammer for kommentarer på manuskriptet, og til David Taylor for foto og faglige innspill i forbindelse med skrivingen av denne artikkelen.

Videre lesning

- Gingerich PD, Smith BH & Simons EL (1990) Hind limbs of Eocene *Basilosaurus*: Evidence of feet in whales. *Science* 249: 154-156
- Guldberg G (1894). *Rudimentære baglemmer hos hvaldyrene i fosterlivet*. Christiania videnskabs-selskabs forhandling 6, 7 s.
- Struthers JM (1881) On the bones, articulations, and muscles of the rudimentary hind-limb of the Greenland Right-whale (*Balaena mysticetus*). *Journal of Anatomy and Physiology* 15: 141-321
- Thewissen JGM & Bajpai S (2001) Whale origins as

a poster child for macroevolution. *Bioscience* 51: 1037-1049

Thewissen JGM, Williams EM & Hussain ST (2001) Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature* 413: 277-281

Thewissen JGM & Williams EM (2002) The early radiations of Cetacea (Mammalia): Evolutionary pattern and developmental correlations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 73-90

Nettutstillingen av hval ved Bergen Museum:

<http://bergenmuseum.uib.no/fagsider/osteologi/hvaler/index.htm>

Flere fotos av hoftebein hos hval på D Taylors hjemmeside: <http://www.who.edu/science/B/whale-pelvics/>

JGM Thewissens hjemmeside: http://darla.neo-ucorn.edu/DEPTS/ANAT/Thewissen/whale_origins/index.html