



UPPSALA  
UNIVERSITET

# Släktskap inom Cetacea (valar) och deras placering i däggdjursträdet.

En systematisk redogörelse

Mattias Hogvall

---

Independent Project in Biology  
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2009  
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

## Sammandrag

Valarnas systematik, inom och utanför ordningen Cetacea, är fortfarande osäker och omdiskuterad. Ordningen Cetacea (valar) består av tre underordningar; Archaeoceti (en utdöd grupp), Odontoceti (tandvalar) och Mysticeti (bardvalar). Två hypoteser med starka belägg bakom sig har framförts. Den första hypotesen som formulerades var baserad främst på tandstrukturer. Likheten mellan tänderna hos Cetacea och en utdöd ordning var stora. Ordningen heter Mesonychia och innehåller ett antal rovdjursarter med hovar. Mesonychia var landlevande djur och har till utseendet likheter med de tidiga Cetacea, som då också levde på land. Senare morfologiska studier har funnit kraniepartier hos Cetacea som liknar de hos Hippopotamidae (flodhästar). Molekylära studier inom systematiken ledde till en ny hypotes, man fann nämligen att Cetacea var nära släkt med Artiodactylea (partåiga hovdjur). Först placerades Cetacea som systergrupp till Artiodactylea men senare studier har placerat dem inom ordningen och som systergrupp till Hippopotamidae. Flera analyser har gjorts där man sammanväger information om både morfologiska, molekylära och beteendemässiga likheter. Dessa studier stödjer hypotesen att Cetacea ska vara systergrupp till Hippopotamidae. En reviderad totalanalys på senare år har dock satt Mesonychia som systergrupp till Cetacea och denna grupp som systergrupp till Hippopotamidae.

## Inledning

Den taxonomiska hemvisten för ordningen Cetacea (valarna) har diskuterats av forskare i flera decennier, det finns nästan lika många hypoteser kring detta som arter av Cetacea. Många hypoteser har varit dåligt underbyggda, men några av dem har godtagbart faktaunderlag. Den äldsta hypotesen grundas på tidiga morfologiska fynd, som indikerar att Cetacea är systergrupp till det utdöda ordningen Mesonychia. Denna ordning utgjordes av ett antal arter med hovar. Olikt de nu levande hovdjur så var de, liksom Cetacea, rovdjur. Kritikerna anser dock att denna likhet inte nödvändigtvis beror på släktskap, utan snarare är en effekt av en liknande, men parallell, utvecklingshistoria (Valen 1968).

Det som gör valarnas historia så intressant är att de varit ett landlevande släkte som anpassade sig tillbaka till vattnet. Denna anpassning utgör en komplikation för forskarna; Cetacea har förlorat en rad olika strukturer under anpassningen till ett liv i vattnet och deras förfäder som gick på land var väldigt olika de nulevande arterna. Svårigheterna att jämföra dem med nulevande djur från andra släkten blir därmed stora.

Cetaceans taxonomiska hemvist fick en helomvändning när utvecklingen av moderna molekylära metoder möjliggjorde nya studier. Vid sådana studier sattes Cetacea först som systergrupp till Artiodactylea (partåiga hovdjur). Men senare studier placerade Cetacea inne i ordningen Artiodactylea. Detta möttes först med kritik för att ordningen var en monofyletisk grupp utan Cetacea och blev nu en parafyletisk grupp.

Cetaceas hemvist blev mer specifik när de blev placerade som systergrupp till Hippopotamidae (flodhästar). Det finns båda molekylära studier och morfologiska studier som stöder denna hypotes. Dock ger inte alla molekylära studier samma resultat, detta beror på vilken teknik man använder. Beteendestudier mellan ordningarna har också visat stöd för hypotesen.

Cetacea består av tre underordningar: Archaeoceti, Odontoceti och Mysticeti, varav Archaeoceti är helt utdöda. Vissa arter av denna underordning var fortfarande anpassade till ett liv på land. De två andra underordningarna som troligtvis har utvecklats från den utdöda har stora olikheter. Odontoceti, även kallad tandvalar, har tänder och använder sig av ekolod för att spåra föda. Den andra gruppen Mysticeti (bardvalar) som troligen har utvecklats från Odontoceti har bardmunnar som silar i sig föda, mestadels bestående av krill och andra små djur. De tidiga vattenbaserade Archaeoceti såg troligtvis ut som Odontoceti men med tydligare extrimiteter (Thewissen *et al.* 1996a).

Syftet med uppsatsen är att diskutera underordningarnas systematik inom Cetacea och diskutera de olika hypoteserna angående Cetacea systematiska plats bland däggdjuren, både de morfologiska bevisen och de molekylära.

## Systematik inom Cetacea

Inom ordningen Cetacea ingår tre underordningar: Archaeoceti, Odontoceti och Mysticeti. Archaeoceti är utdöda och var förmodligen förfader till de andra två underordningar. Mycket tyder på att ordningen Cetacea är monofyletisk.

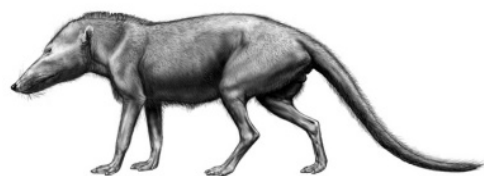
### Archaeoceti

Underordningen Archaeoceti är inte en monofyletisk grupp utan en parafyletisk grupp, i den ingår alla Cetacea som är utdöda och inte har kunnat placeras in i de andra underordningarna. I underordningen ingår det fem familjer. Släktskapet mellan dessa är oklart och det är svårt att fastställa detta på grund av att alla bevis är många miljoner år gamla. De äldsta exemplaret av en Archaeoceti är ca 50 miljoner år alltså från det tidiga Eocene. Hela underordningen dog ut i slutet av Eocene.

De flesta fossila fynd som har hittats har varit vid platser som en gång har varit kustlandskap eller vid sötvattensjöar. Detta visar att de fortfarande var lite landbundna. De tidiga Cetacea hade fortfarande tydliga bakre extremiteter och speciellt i familjen Basilosauroidae (Figur 1) hade de främre extremiteterna dålig rörelseförmåga (Thewissen *et al.* 1996a), detta tyder på att familjen inte var landlevande. De andra familjerna: Pakicetidae (Figur 1) Ambulocetidae, Protocetidae och Remingtonocetidae har större extremiteter och det är mycket troligt att de var landlevande.

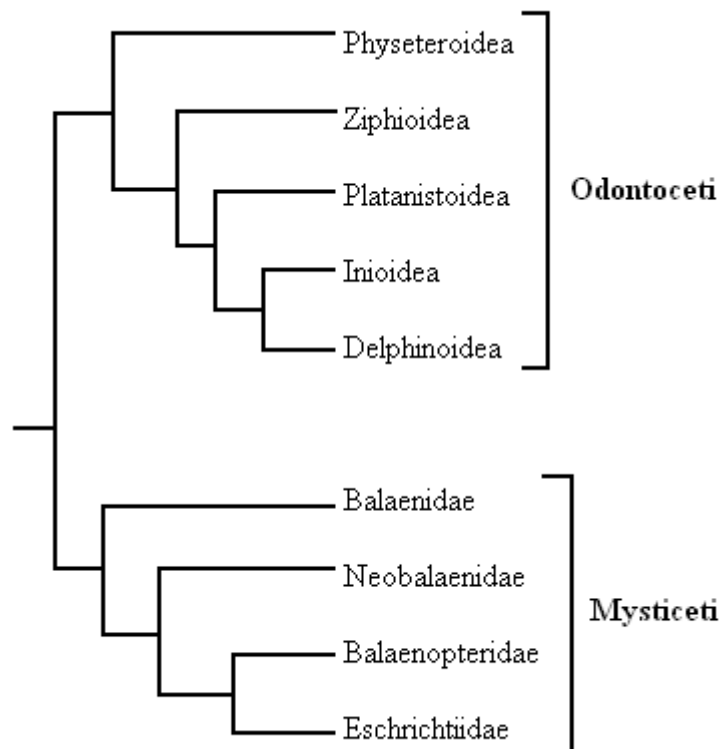
Familjen Basilosauroidae kan vara den familj som de moderna Cetacea har utvecklats från. Inom familjen fanns det två underfamiljer: Dorudontinae och Basilosaurinae. Underfamiljen Dorudontinae liknar Odontoceti och Mysticeti och sannolikheten att de ska vara nära släkt är mycket stor. De delar vissa strukturer, som den komplexa tanduppsättningen, och båda saknar den elongerade ryggkota som Basilosaurinae har. En annan möjlighet är att Odontoceti och Mysticeti är systergrupp till Dorudontinae för att den tredje molaren är saknad och tandraden går ända upp till okbenet. Detta saknas hos de tidiga Odontoceti och Mysticeti (Uhen 1998, 1999).

Den mest fascinerade händelsen är att under några miljoner år har de tidiga Cetacea gått från att vara fyrbenta gående och sötvattendrickande djur till att bli simmande och saltvattendrickande djur (Thewissen *et al.* 1996b). På slutet av Eocene kunde förmodligen många Archaeoceti inte gå på land för deras bakre extremiteter nästan inte gick utanför kroppen och hade få välutvecklade tår och fingrar (Gingerich *et al.* 1990). Med detta som



Figur 1: Längst ner är en Pakicetidea och ovanför den en Basilosauroidae.

bevis kan man säga att vid denna tid så var de nästan helt vattenbundna och födde sina ungar i vattnet.



Figur 2: Systematisk träd av Cetacea. Odontoceti består av fem superfamiljer. Mysticeti består dock bara av fyra familjer.

## Odontoceti

Om man utgår från att Odontoceti och Mysticeti härstammar från samma grupp, så är Odontoceti mest primitiv och har utvecklats minst från förfadern. Hypotesen grundas på att de har riktiga tänder och det har Mysticeti förlorat. Odontoceti har andra specifika egenskaper som placerar dem tillsammans. Deras benstrukturer i kraniet har olika placeringar mot de andra ordningar. Deras överkäkben har tryckts bak över pannbenet och hjässbenet (Miller 1923). Näsborren består bara av ett rör, det är den ingen annan tetrapod som innehar. Den sista unika karaktären är deras stora melon, Mysticeti saknar detta. Den används till att lokalisera ljud. Det är förmodligen alla dessa unika egenskaperna som gör att de kan använda ljudvågor, till exempel för att spåra föda. Inom ordningen så har det dött ut sju stycken familjer och det finns nu kvar fem så kallade superfamiljer.



Figur 3: *Physeter macrocephalus* (kaskelot) och *Tursiops truncatus* (flasknosdelfin) ur underordningen Odontoceti.

Det är Physeteroidea, Ziphoidea, Platanistoidea, Inioidea och Delphinoidea.

### *Physeteroidea*

Superfamiljen består av familjerna Physeteridea (kaskeloter, figur 3) och Kogiidea (dvärg- och pygmé-kaskeloter). Övrekranié-bassäng och spermacetiorgan är unika hos dessa familjer. Spermacetiorganet använder de till att stängas med och som ekolod. Familjen Physeteridea har nu bara en levande art kvar, *Physeter macrocephalus* (kaskelot). Familjen var indelad i två underfamiljer som man skiljde från varandra på grund av att den ena hade tänder både i under- och överkäken medan den andra hade bara tänder i underkäken. *Physeter macrocephalus* har utvecklade tänder i överkäken. *Physeter macrocephalus* lever i alla djupa hav och är specialiserad på att leta föda på djupt vatten. Det diskuteras var *Physeter macrocephalus* ska placeras bland Cetacea. Genom att ha använt sig av mtDNA data har det föreslagits att den ska ingå i underordningen Mysticeti (Milinkovitch 1995). Denna hypotes har mött mycket kritik från andra forskare, de tycker att Milinkovitch inte hade tillräckligt stabil data i sina experiment (Cerchio och Tucker. 1998).

Inom Kogiidea finns det nu kvar två stycken arter, *Kogia breviceps* (pygmékaskelot) och *Kogia simus* (dvärgkaskelot). De lever i de tropiska regionerna där de håller sig nära kusten. De är relativt okända arter och den mesta av datan har man fått baserat på de exemplar som har strandat.

### *Ziphoidea*

Denna superfamilj har vissa strukturer i kraniet som inga andra Odontoceti har. Strukturerna är dels en förlängd pterygoid hamulus, dels en upphöjd vertex och dessutom är apical mandibular-tänderna större än hos de andra familjerna. Alla arter under denna superfamilj har en reducerad tanduppsättning, det är bara en art som har en fullständig fungerande tanduppsättning. Superfamiljen är artrik och det är bara superfamiljen Delphonoidea som innehåller fler arter. Ziphoidea är relativt okänd, det finns inte mycket ekologiska fakta. Det man vet är att de letar föda på djupa bottenar och kan dyka upp till 30 minuter. Detta gör att de kan komma ner på djup upp till 1900 meter. Det kan vara den enda gruppen marina däggdjur som har utvecklat sekundär sexuell karakteristisk, alltså att hanen och honan har olika utseenden.

### *Platanistoidea*

Floddelfinerna är en samling av fyra monofyletiska familjer. Släktskapet inom superfamiljen är dock ostabilt, därför att placeringen är baserad på habitat i floder. En av familjerna inom superfamiljen visar inget nära släktskap med de andra när man gör molekylära analyser, det är familjen Platanistidae (de Muizon 1985). Delfiner som har sitt habitat i floder har utvecklat långa trynen och har de längsta tänderna längst fram. Deras tanduppsättning påminner lite om hur krokodilernas tanduppsättning ser ut, detta kan bero på att de lever inom samma habitat.

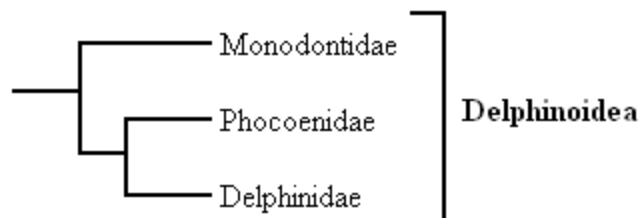
### *Inioidea*

Denna superfamilj och superfamiljen Delphonoidea har med största sannolikhet utvecklats från samma grupp, de ligger längst ut i Odontoceti-trädet. För flera av Inioidea-arterna diskuteras hur de ska placeras inom Inioidea. Den klassiska synen är att de alla förs till samma familj (Iniidae), men några forskare tycker att de borde vara placerade i tre olika familjer för de har tydliga morfologiska skillnader (Rice 1998).

### *Delphonoidea (figur 3)*

Det finns tre familjer i superfamiljen Delphonoidea och den kan vara monofyletisk.

Delphinoidea är den artrikaste bland Cetacea (figur 4). De tre familjerna är Monodontidae, Delphinidae och Phocoenidae. Monodontidae innehåller *Monodon monocerus* (narvalen). *Monodon monocerus* har en framtant som har växt utåt, som liknar ett spjut, den kan bli upp till 3 meter. Denna tand förekommer nästan bara hos hannar, men honor kan ibland utveckla tanden också. De få arter som finns under denna familj är alla disputerade norrut vid det arktiska ishavet. *Orcinus orca* (späckhuggare), som är den största av alla Delphinoidea arter, tillhörde länge denna familj, men ny data har placerat den hos familjen Delphinidae. Delphinidae är den artrikaste familj under hela ordningen Cetacea, den är dock ostabil och det finns många oklarheter vilka som är släkt med vilka. Familjen är Phocoenidae innehåller den ända svenska arten i ordningen Cetacea, *Phocoena phocoena* (vanlig tumlare). *Phocoena phocoena* är en av de minsta Cetacea och kan bli runt 1,5 meter, den har fått sitt svenska namn från sitt tumlande sätt att simma upp till ytan då den ska andas. Det finns sammanlagt sex arter i familjen och det som skiljer de de andra familjerna är att de har tillplattade tänder och en trubbig nos.



Figur 4: Släktskap inom Delphinoidea

## Mysticeti

Det äldsta fyndet av en Mysticeti är från sena Eocen (56-36 miljoner år sedan), fossilerna hade fortfarande tänder (Mitchell 1989). Fossila fynd från Oligocene har börjat utveckla bardliknade strukturer i munnen. Nu har det hittats en stor mängd av fossil Mysticeti som har haft tänder (Barnes 1994). De moderna Mysticeti har inga spår av tänder i vuxen ålder, de har barder som är bildade av kreatin. Barden filtrerar stora mängder vatten, samtidigt får valen i sig små djur, denna födoteknik är mycket effektiv. Underordningen är en riktig monofyletisk grupp, detta baseras på att tänder är en primitiv struktur och att hela underordningen har utvecklats från barder, förmodligen utifrån en och samma grupp. Barden är en struktur som är gjord av kreatin, detta gör att den har svårt att fossiliseras. Till skillnad från Odontoceti som har en näsborre har Mysticeti två (Figur 7). De tidiga Mysticeti hade sina näsborrar långt fram på huvudet, men med tiden har de tryckts bakåt.

Det finns nu fyra familjer inom Mysticeti, den första hypotesen sa att det bara var tre stycken, men på slutet av 1900-talet blev det accepterat att en av familjerna blev uppdelad i två. Den nya familjen var Neobalaenidae, som lämnade familjen Balaenidae (Barnes och McLeod 1984).

Inom underordningen Mysticeti finns det två monofyletiska familjer och två som inte har den stabiliteten. Systematiken är inte lika ostabil som inom underordningen Odontoceti. De fyra familjerna är Eschrichtiidae, Balaenopteridae, Balaenidae och Neobalaenidae.

### *Eschrichtiidae*

Det har bara hittats ett fossil av denna familj, detta kom ifrån sena Pleistocene (Barnes och McLeod 1984). Familjen kan vara en monofyletisk grupp.

Eschrichtiidae kan ha utvecklats ifrån cetotheres (en utdöd Mysticeti), men stabila bevis saknas. Familjen har en mycket låg och smal ryggskena, vilket ingen annan familj har. På grund av den fläckiga gråa färgen har de fått namnet gråvalar. Barden på dessa valar är relativt kort men bred, jämfört med andra Mysticeti, den har också en gulaktig nyans.



Figur 5: En *Megaptera novaeangliae* (knölval) ur familjen Balaenopteridae

### *Balaenopteridae* (figur 5)

Balaenopteridae är proportionellt den smalaste och smidigaste av Mysticeti-familjerna. I familjen finns *Balaenoptera musculus* (blåval)(figur 6), den kan väga upp till 180 ton och bli så lång som 33 meter. Familjen är jämförelsevis artrik inom underordningen Mysticeti, den innehåller nio stycken arter. Karakteristiskt för denna familj är de många fåror på halsen, vissa arter kan ha upp till 100 fåror.

### *Balaenidae*

Balaenidae har en kraftig kroppsbyggnad med stora huvuden och en mun som är full av hålrum. De har också extremt stora filterande ytor som bildas på grund av de långa bardplattorna. De saknar dock halsfårorna som man kan se på andra Mysticeti. De är den enda levande familjen i Mysticeti som har kvar de primitiva strukturerna, som fem fingrar på framfenan. Det finns nu fyra levande arter i familjen, de är de tyngsta av alla Cetacea, förutom *Balaenoptera musculus*, och kan väga upp till 130 ton.



Figur 6: *Balaenoptera musculus* (blåval) ur familjen Balaenopteridae.

### *Neobalaenidae*

Familjen har speciella revben, de är bredare och överlappar varandra mer än de andra Mysticeti. De är också den minsta familjen inom Mysticeti och innehåller bara en art, *Caperea marginata* (dvärgrätvalen). Som många andra valar är den mycket odokumenterad och man vet inte alls mycket om vad den har för livshistoria. Det man vet är att den bara finns på södra delen av jordklotet.



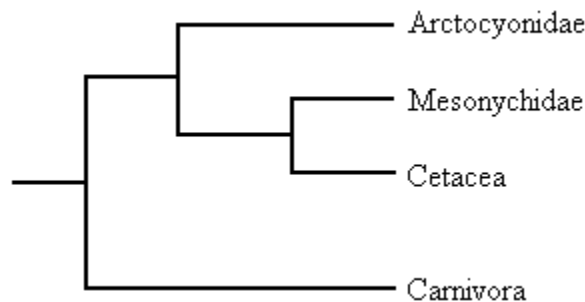
## Cetaceans plats bland däggdjuren

När Linné publicerade ett av sitt första verk så placerade han Cetacea med Pisces (fiskar). Därefter var det Carnivora som var platsen för Cetacea, detta grundades på beteendet hos Cetacea och byggde inte några morfologiska bevis. Mer fossila fynd hittades och morfologiska studier kunde kartlägga Cetaceans väg tillbaka till vattnet. Genom att Cetacea har förlorat många strukturer när de anpassade sig till ett mer marint liv, så blev det också svårare att finna det djur som Cetacea har utvecklats ifrån. På 1960-talet kom hypotesen att de skulle härstamma från den utdöda ordningen Mesonychia (Valen 1966), som var ett rovdjur med hovar. Många morfologiska bevis stödjer denna hypotes, men bevisen är fortfarande mycket ostabil.

En annan hypotes är att Cetacea är systergrupp till Artiodactylea (partåiga hovdjur). Denna hypotes baseras mest på mer nyare molekylära studier. Ännu en annan hypotes placerar Cetacea inne i Artiodactylea och då som systergrupp till Hippopotamidae (flodhästar). Även denna hypotes baseras mest på nya molekylära studier, men det finns både morfologiska och beteende-studier som stödjer den.

## Morfologiska bevis

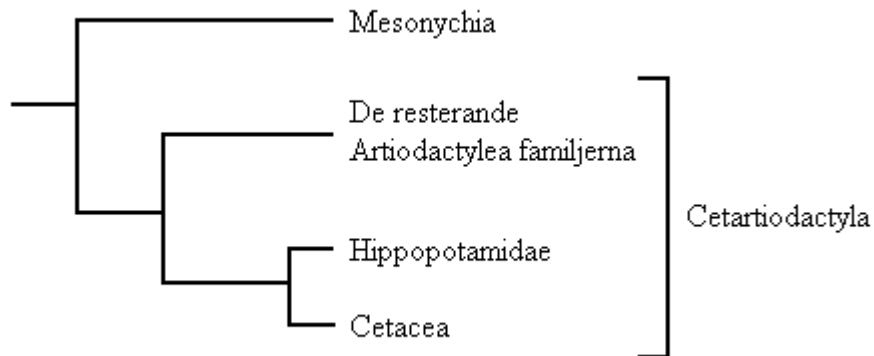
De äldsta fossila fynden man har funnit av Cetacea är runt 50 miljoner år gamla, det var då av underordningen Archaeoceti. Av de moderna Cetacea (Odontoceti och Mysticeti) har man hittat fynd som är ca 35 miljoner år. De arter vi ser idag har dock troligen bara funnits i ca 2 miljoner år.



Figur 5: Van Valen's hypotes som placerar Cetacea som systergrupp till de utdöda Mesonychidae (bytte sedan namn till Mesonychia).

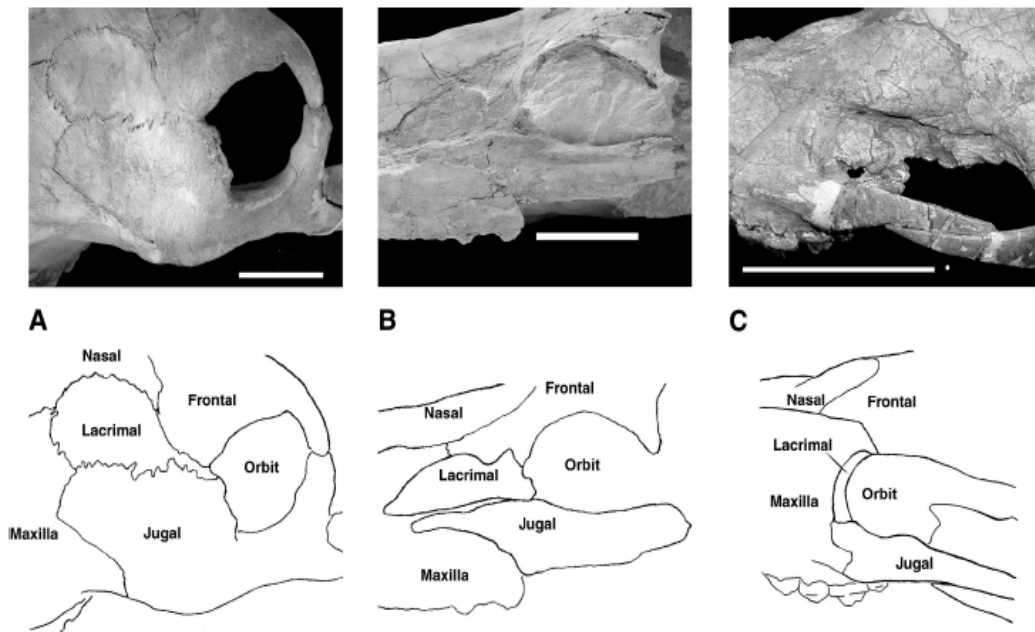
Alla Cetacea är rovdjur, därför blev de placerade som nära släkting till Carnivora. När fossila fynd från en utdöd ordning hittades visade morfologiska studier att denna ordning kunde vara den grupp djur Cetacea har utvecklats från. Denna ordning heter Mesonychia och bestod av vargliknande djur, men till skillnad från vargar hade de hovar. Ordningen dog ut i slutet av Eocen. Mesonychia är nära släkt med Artiodactylea. Detta baseras på att båda har hovar, dock är tanduppsättningen mycket olika, på grund av deras olika levnadssätt. En hypotes som Valen (1966)(figur 7) framförde var att Cetacea och Mesonychia var systergrupper, och denna grupp var i sin tur systergrupp till Artiodactylea. Han byggde hypotesen på att tänderna på tidiga Cetacea och Mesonychia var mycket lika varandra. Det fanns även skallpartier som var

lika varandra, och vissa strukturer delas också med Artiodactylea. Gemensamt för alla de tre grupperna är hur deras fingrar och tår är formade. Första fingret (det fingret som är tummen på en människa) är nästan helt reducerat och kan saknas helt på vissa arter. De har alla även en paraxonisk fot. Detta betyder att foten har utvecklats så att all vikt från djuret koncentreras längs med en linje mellan de mittersta fingrarna. Det finns många mönster som tyder på att Mesonychia har varit nära släkt med Cetacea. Men för att bevisen ska anses tillförlitliga behövs fler liknande strukturer eller belägg från nya molekylära studier. De molekylära metoder som hittills använts kräver mjukvävnad, men nya studier har upptäckt en metod där man kan sekvensera mitokondrie DNA från fossila fynd (Gilbert *et al.* 2005).



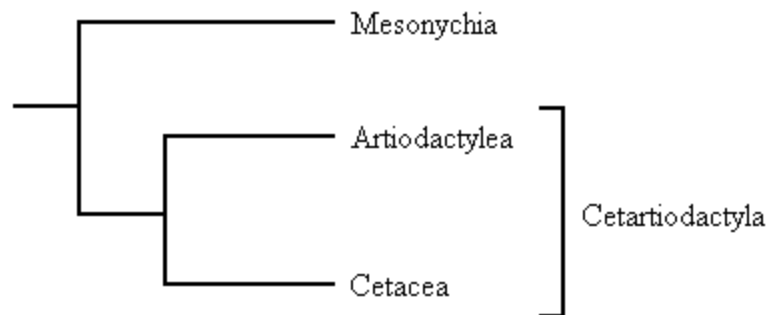
Figur 8: Geisler & Uhen's hypotes där de placerar Cetacea som systergrupp till Hippopotamidae, baserad på morfologiska data (Geisler & Uhen 2003).

Andra morfologiska studier har visat ett nära släktskap mellan Cetacea och Hippopotamidae. Skallpartiet lacrimal (figur 9) jämfördes mellan *Hippopotamus amphibius* (flodhäst), tidig Cetacea och en Mesonychia. På Mesonychia är lacrimalen liten och avlång medan de andra har en mer rund och större struktur. Detta argumenterar emot de tidigare studiernas hypotes om ett nära släktskap mellan Mesonychia och Cetacea. Likheter i strukturen på deras tänder kan bero på att de har en liknande kost och inte att de har utvecklats tillsammans. Denna hypotes placerar Cetacea inne i Artiodactylea och som syster grupp till Hippopotamidae (Geisler & Uhen 2003)(figur 8).



Figur 9: En jämförelse mellan skallstrukturer hos *Hippopotamus amphibius* (A), tidig Cetacea (B) och en Mesonychia (C). Lacrimalens struktur hos *Hippopotamus amphibius* och den tidiga Cetacea är rund, hos Mesonychia är den mer ihoppressad.

En annan studie (Thewissen *et al.* 2001) framförde en alternativ hypotes. Författarna studerade hur kraniet och skelettet såg ut på en art som ingår i den utdöda familjen Pakicetidea och kom fram till att djuret var landlevande. En analys av egna och andras resultat från jämförelser av kraniet och tänderna mellan grupperna Mesonychia, Artiodactylea och Cetacea stödjer hypotesen att Cetacea och Artiodactylea skulle vara systergrupper (figur 10).



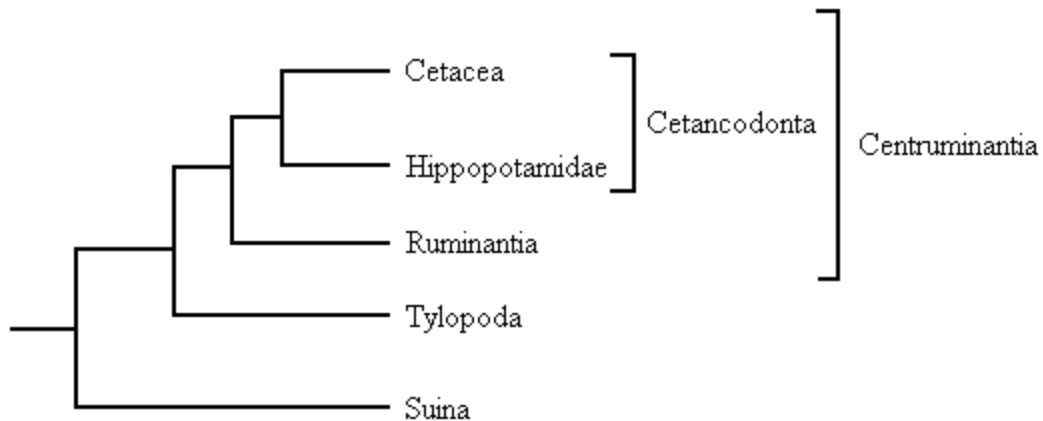
Figur 10 Hypotes enligt Thewissen *et al.* (2001) där de placerar Cetacea som systergrupp med Artiodactylea. Dessa bildar då en egen ordning som kallas Cetartiodactyla.

## Molekylära bevis

Genetisk forskning har både underlättat och ökat farten på forskningen inom släktskap mellan arter och familjer. Stora radikala ändringar i systematiken har förekommit och vissa frågetecken har blivit lösta. När en genetisk analys görs så är det en kontrollregion på mitokondrie-DNA som används. Att använda mtDNA har vissa bra fördelar, den första är att man ärver den och att den inte förändras så lätt. Detta medför att den speglar hur historien går i och utanför en population. Användning av mtDNA gör också att den effektiva populationstorleken kan vara mindre än för andra tekniker. Evolutionens hastighet i mtDNA är också en positiv egenskap, den är mycket hög, detta gör att det blir lättare att hitta

skillnader mellan arter. Förutom att använda sig av en kontrollregion på mtDNA så används också genregionen för cytokrom *b* (ett protein). Det finns ett stort antal databaser med mycket data sparad om denna gen.

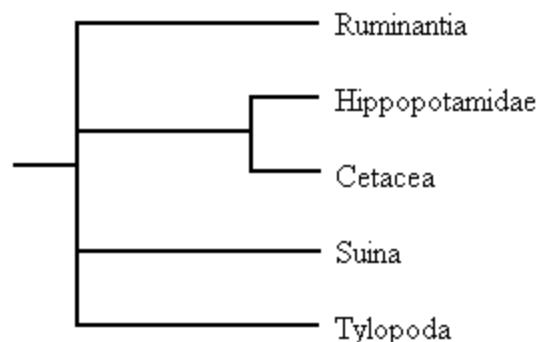
Vid studier av släktskap hos olika djur går det till på följande sätt: Först extraheras mtDNA ur en bit mjukvävnad från djuret i fråga. Efter detta bryts kontrollregionen ut från mtDN genom PCR. Man identifierar sedan den exakta nukleotidsekvensen. När sekvensen registrerats jämförs den med andra troliga närliggande djurs sekvenser från samma region. Om likheter hittas kan man konstruera ett träd som visar släktskapen. Analysen upprepas ett flertal gånger för att säkerställa resultaten.



Figur 11: Indelning av Artiodactylea enligt förslag från Arnason *et al.* (2004).

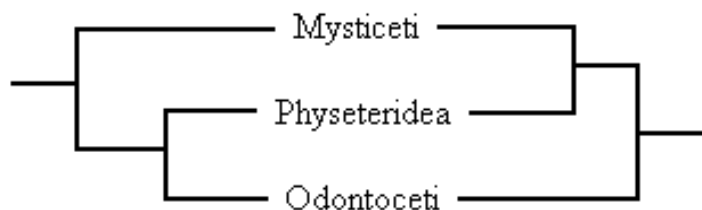
En analys av 14 nya sekvenserade genom inom Cetacea och ett stort antal gamla genom från Cetacea och Artiodactylea identifierade tre basala grupper: Suina, Tylopoda och Centruminantia, varav Centruminantia uppdelas i två grupper: Ruminantia (kor, får och muntjaker) och Cetancodonta (valar och flodhästar)(Figur 11). Analysen visade starka belägg för att valar och flodhästar skulle vara systergrupper och att de splittrades för ungefär 50 miljoner år sedan. Det visades dock inget nära släktskap mellan Cetacea och den utdöda gruppen Mesonychia. Splittringen mellan Odonticeti och Mysticeti uppskattades till att ha hänt för ungefär 30 miljoner år sedan (Arnason *et al.* 2004).

En studie där man använde sig av cytokrom *b* och 12s rRNA mitrokondie-sekvenser gav liknande resultat. Hypotesen att Cetacea och Artiodactylea ska bilda egen grupp stärktes av denna studie, dock var det bara cytokrom *b*-sekvensen som stärkte ett nära släktskap mellan Cetacea och Hippopotamidae (Montgelard *et al.* 1997)(figur 12).

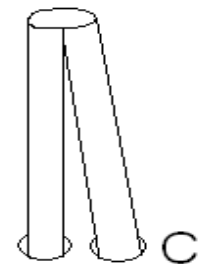
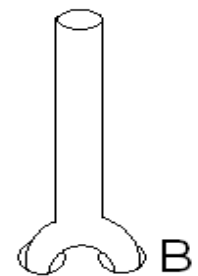
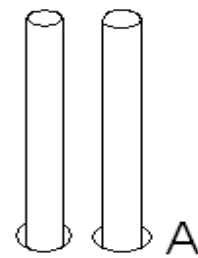


Figur 12: förslag till systematik inom Artiodactylea enligt Montgelard *et al.* (1997). Detta träd är tydligt parafyletiskt.

På *Physeter macrocephalus* (kaskelot) har det gjorts molekylära studier. En av studierna motsäger den klassiska synen där *Physeter macrocephalus* placeras inom underordningen Odontoceti. Man föreslår istället att *Physeter macrocephalus* ska ingå i underordningen Mysticeti (Milinkovitch 1995)(figur 13). Denna hypotes har mött mycket motstånd från andra forskare. Milinkovitch använde sig av mtDNA i sina studier, medan kritikerna av hans hypotes använde sig av cytokrom b (Arnason & Gullberg 1994). Dessa två studier ger inte samma resultat, analyser av mtDNA stärker ett relation mellan *Physeter macrocephalus* och Mysticeti medan studier av cytokrom b stärker motsatsen. Dessa två forskargrupper har argumenterat och försökt motbevisa varandra, men har inte kunnat enas om en stabil hypotes. Milinkovitch menar också att när man studerar näsborren på *Physeter macrocephalus* så liknar den mer Mysticeti än Odontoceti. Mysticeti har två näsborrar medan Odontoceti har en. *Physeter macrocephalus* har en öppning men, själva näsborren löper inte samman för precis vid öppningen. (figur 14). Han menar att *Physeter macrocephalus* näsborre har utvecklats från Mysticetis näsborre.



Figur 13: Milinkovitch menar att Physeterida (kaskeloten) ska höra hemma med Mysticeti, trädet till höger. Den vanliga synen på var Physeterida hör hemma är åt vänster.



Figur 14: Jämförelse mellan näsborrarna hos Odontoceti (A), tandvalar (B) och kaskeloten (C). Milinkovitch (1995) menar att C har utvecklats från A.

## Sociala beteenden

De flesta studier som har gjorts är baserade på antingen morfologiska eller molekylära jämförelser. Studier angående dessa familjers beteende är sällsynta. En beteendestudie jämförde dock Cetacea och Artiodactylea, de studerade var om djuren stångades och under vilka sammanhang. Upptäckten blev att det var bara inom ordningarna Cetacea och Artiodactylea som hanarna stångade varandra vid aggression. Vissa andra Ungulater använder sig inte alls av detta, de bits och sparkas istället (Christensen *et al.* 2002). Arterna som stångas använder sig ibland av detta beteende också. Nästan alla valar har observerats att ha stångats. Vissa arter finns det mycket lite data om, som tex. familjen Eschrichtiidae, det har dock observerats att de stångat båtar som användes vid valjakt (Krupnik 1993). Hippopotamidae använder sig av en annan metod, de stångas med munnarna öppna (Kringel 1990). Beteendet att stångas har med stor sannolikhet utvecklats från beteendet att bitas och sparkas. Hippopotamidae beteende kan ha utvecklats ifrån att stångats till deras mer mun mot mun metod. Deras metod kan utvecklats för att inte skada ögonen som har flyttats uppåt på huvudet när de blev mer vattenbaserade. Resultaten stödjer hypotesen att Cetacea ska ingå i

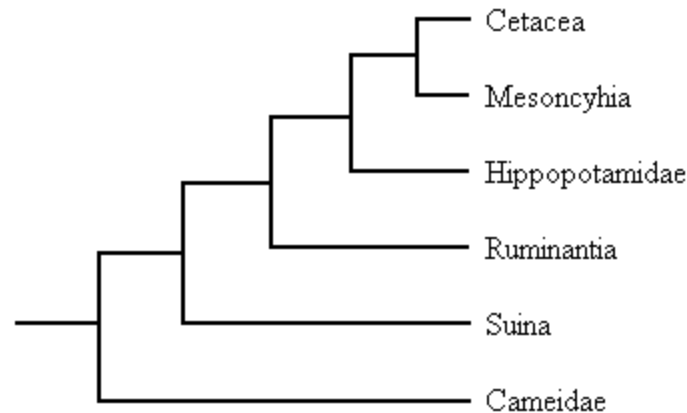
Artiodactylea och som systergrupp med Hippopotamidae (Lusseau 2003). Det är svårt att avgöra hur Mesonychia skulle placerats på grund av att det inte har gjorts några studier på deras beteende.

## Totalanalyser

Det har gjorts ett antal totalanalyser på vilken placering Cetacea har. En totalanalys är en studie där man använder både morfologiska och molekylära data. Totalanalys-studier liknar varandra, skillnaden är storleken på den data de använder.

Den första totalanalysen utfördes av O'Leary (1999). Han använde sig av 10 levande arter och 27 fossila arter. Det som studerades var skelettstrukturen och molekylära likheter. Resultatet av den morfologiska delen placerade Cetacea med den utdöda ordningen Mesonychia och dessa två som systergrupp till Artiodactylea. Men den molekylära delen placerades Cetacea inne i Artiodactylea och som systergrupp till Hippopotamidae. Denna analys resulterade i en ny hypotes om var Cetacea ska vara placerade.

Den senaste totalanalysen publicerades 2008 och den sammanställde morfologiska och molekylära studier samt även beteendestudier (O'Leary & Gatesy 2008). Analysen resulterade i en ny hypotes där Cetacea placerades inne i Artiodactylea och som systergrupp till Mesonychia, medan denna grupp placerades som systergrupp till Hippopotamidae. Det betyder att även Mesonychia ingår i Artiodactylea (figur 15).



Figur 15: Släktskap mellan Cetacea och närliggande grupper, enligt den senaste totalanalysen av O'Leary & Gatesy (2008).

## Diskussion

Bristen på stabil data har gjort det svårt att skapa en trovärdig hypotes. Morfologiska studier har i åratal visat en hypotes om var Cetacea ska placeras, men den nyare molekylära studierna visar en annan hypotes. De artiklar jag har studerat har alla haft en enskild hypotes om ämnet. Men de går i ett mönster, från de tidiga artiklarna som använde sig bara av morfologiska studier och de nyare som också använder sig av molekylära analyser. Den senaste hypotesen lyder att Cetacea ingår i Artiodactylea och som systergrupp till Hippopotamidae. Den äldre hypotesen placerar den utdöda gruppen Mesonychia som den närmaste släktingen till Cetacea. Att det ännu saknas molekylära studier från denna ordning är ett stort avbräck. (Valen 1968)

De morfologiska studierna blir komplicerad för att vissa likheter tyder inte på gemensamt släktskap, utan att de kan ha levt i liknande miljöer så att strukturerna utvecklats individuellt. Att veta vad som är fallet är svårt men om flera strukturer liknar varandra är det större sannolikhet att de har släktskap. Svårigheten med Cetacea är också att de har förlorat många strukturer när de anpassade sig till ett liv i vatten. En optimal studie skulle vara att jämföra de tidiga Cetacea som gick på land med de andra ordningarna. Studier som jämför tänderna mellan olika grupper kan vara missbedömande, då tänderna utvecklas mot den föda som djuret har. Cetacea har då, som är rovdjur, mest lika tänder med Carnivora ordningen. Denna hypotes stärks inte av några andra strukturer. Att Cetacea och de tänkta närbesläktade Artiodactylea har så pass olika typer av levnadssätt gör det svårt att jämföra dem (Montgelard *et al.* 1997).

När man jämför gener med varandra kan man kringgå vissa svårigheter. Även om generna kodar för strukturer och egenskaper är det lättare att se om de är besläktade med varandra. En liten mutation på en gen kan ha stor verkan på hur slutprodukten ser ut. Därför anser man att de nyare molekylära studierna håller högre trovärdighet än de gamla morfologiska. Men alla bevismetoder har sin svaghet och denna har att det länge inte kunnat göras molekylära studier på fossila fynd. Det har dock nyligen uppkommit en metod som kan använda mitrokondri DNA från fossiler (Gilbert *et al.* 2005). Detta kan leda till nya hypoteser om metoden används på de fossiler som är svårplacerade inom och runt Cetacea. Framför allt borde den utdöda gruppen Mesonychia undersökas med denna metod.

Bilden jag har fått genom detta arbete är att det finns mycket att göra på detta fält, inte minst att sammanställa all data som finns. Men kanske ännu viktigare är att undersöka alla gamla fossila fynd och göra molekylära studier på de.

Den hypotes jag har fått är mycket baserad på de senare totalanalyserna, som har stor variabilitet på data. Jag tror att Cetacea ingår i Artiodactylea. De stora antal molekylära studierna har visat den hypotesen har stor sannolikhet att vara sann. Men studierna som har lett till hypotesen att Hippopotamidae ska vara systergrupp till Cetacea inte lika stabila, då vissa studier utesluter den. Men sedan har Hippopotamidae både morfologiska och beteendebaserade som liknar Cetacea. Den gamla hypotesen om att Mesonychia ska vara systergrupp till och med förfäder till Cetacea har starka morfologiska bevis, men saknar hittills helt molekylära. Men att utesluta deras släktskap kan man inte. En hypotes som jag stödjer är den O'Leary & Gates kom med 2008. De sa att Mesonychia var systergrupp till Cetacea och att båda var systergrupp till Hippopotamidae som är den närmaste släktingen till Cetacea (figur 15).

Det som borde göras i framtiden är fler studier då man sammanställer data av stor variabilitet

som morfologiska, molekylära och beteende studier. Som har nämnts tidigare borde man bearbeta om de gamla morfologiska studierna och göra molekylära studier på de. Då kan man få en så bred bild som möjligt av problemet.

## **Tack**

Anna Brunberg, Tobias Nilsson, Ylva Norén och Camilla Nyberg.



## Referenser

- Arnason, U & Gullberg, A. 1994. Relationship of baleen whales established by cytochrome b gene sequence comparison. *Nature* 367: 726-728.
- Arnason, U, Gullberg, A & Janke, A. 2004. Mitogenomic analyses provide new insights into cetacean origin and evolution. *Gene* 333: 27–34.
- Barnes, L.G., Kimura, M., Furusawa, H. & Sawamura. 1994. Classification and distribution of Oligocene Aetiocetidae (Mammalia; Cetacea; Mysticeti) from the western North America and Japan. *The Island Arc* 3: 392-431.
- Barnes, L.G. & McLeod, S.A. 1984. The fossil record and phyletic relationships of gray whales. In: the Gray Whale *Eschrichtius robustus* (M.L. Jones, S.L. Swartz & S. Leatherwood, eds): 3-32. Academic Press, Cambridge, MA.
- Barnes, L.G. & Mitchell, E.D. 1978. Cetacea. I: Evolution of African Mammals (V.J. Maglio & H.B.S. Cooke, eds): 582-602. Harvard University Press, Cambridge, MA
- Cerchio, S. & Tucker, P. 1998. Influence of alignment on the mtRNA phylogeny of Cetacea: questionable support for a Mysticeti? Physeteriodes clade. *Systematic Biology* 47: 336-344.
- Cerchio, S. & Tucker, P. 1998. Influence of Alignment on the mtDNA Phylogeny of Cetacea: Questionable Support for a Mysticeti/Physeteriodes Clade. *Systematic Biology* 47: 336-344.
- Christensen, J.W., Zherikh, T., Ladewig, J. & Yasinetskaya, N. 2002. Social behaviour in stallion groups (*Equus przewalskii* and *Equus caballus*) kept under natural and domestic conditions. *Appl. Anim. Sci.* 76: 11-20.
- Geisler, J.H & Uhen, M.D. 2003. Morphological Support for a Close Relationship Between Hippos and Whales. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:991–996.
- Gilbert, M.N.T., Bandelt, H.J., Hofreiter, M. & Barnes, I. 2005. Assessing ancient DNA studies. *Trends in Ecology & Evolution*. 20: 541-544.
- Gingerich, P.D., Smith, B.H. & Simons, E.L. 1990. Hindlimbs of Eocene *Basilosaurus*: evidence for feet in whales. *Science* 249: 154-157.
- Gatesy, J. 1998. Molecular evidence for the phylogenetic affinities of Cetacea. I: The Emergence of Whales: Evolutionary Patterns in the Origin of Cetacea. (J.G.M. Thewissen, ed.): 63-111. Plenum Press, New York.
- Heyning, J.E. 1989. Comparative facial anatomy of beaked whales (Ziphiidae) and a systematic revision among the families of extant Odontoceti. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 405: 64.
- Heyning, J.E. 1997. Sperm whale phylogeny revisited: analysis of morphological evidence. *Marine Mammal Science* 13: 596-613.
- Krupnik, I.I. 1993. Prehistoric eskimo whaling in the arctic – slaughter of calves or fortuitous ecology. *Arctic Anthropology*. 30: 1-12.
- Kringel, H. 1990. Hippopotamus. I: Grzimek's Encyclopedia of Mammals (S.P. Parker, ed.), 5: 64-79. McGraw-Hill, New York.
- Price, S.A., Bininda-Emonds, O.R.P. & Gittleman, J.L. 2004. A complete phylogeny of the whales, dolphins and even-toed hoofed mammals (Cetartiodactyla). *Biol. Rev.* (2005), 80: 445–473.
- Lusseau, D. 2003. The emergence of cetaceans: phylogenetic analysis of male social behaviour supports the Cetartiodactyla clade. *J. Evol. Biol.* 16: 531–535.
- Milinkovitch, M.C. 1995. Molecular phylogeny of cetaceans prompts revision of morphological transformations. *TREE* 10: 328-334.
- Miller Jr, G.S. 1923. The telescoping of the cetacean skull. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 76: 1-71.

- Messenger, S.L. & McGuire, J.A. 1998. Morphology, molecules, and the phylogenetics of cetaceans. *Systematic Biology* 47: 90-124.
- Mitchell, E.D. 1989. A new cetacean from the Late Eocene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 2219-2235.
- 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. *Mol. Biol. Evol.* 14: 500-559.
- O’Leary, M.A. & Gatesy, J. 2008. Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): combined analysis including fossils. *Cladistics* 24: 397–442.
- O’Leary, M.A. 1999. Parsimony Analysis of Total Evidence from Extinct and Extant Taxa and the Cetacean–Artiodactyl Question (Mammalia, Ungulata). *Cladistics* 15: 315–330.
- Rice, D.W. 1998. *Marine Mammals of the World: Systematics and Distribution*. Special Publication 4. Society of Marine Mammalogy. Lawrence, KA.
- Thewissen, J.G.M., Williams, E.M., Roe, L.J. & Hussain, S. T. 2001. Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. *Nature* 413: 277-281.
- Thewissen, J.G.M., Madar, S.I. & Hussain, S.T. 1996b. *Amblosetus natans*, an Eocene cetacean (Mammalia) from Pakistan. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 191: 1-86.
- Thewissen, J.G.M., ed. 1998b. *The Emergence of Whales: Evolutionary Patterns in the Origin of Cetacea*. Plenum Press. New York.
- Thewissen, J.G.M. & Fish, F.E. 1997. Locomotor evolution in the earliest cetaceans: functional model, modern analogues, and paleontological evidence. *Paleobiology* 23: 482-490.
- Uhen, M.D. 1998. Middle to Late Eocene Basilosaurines and Dorudontines., In: *The Emergence of Whales: Evolutionary Patterns in the Origin of Cetacea*. (J.G.M. Thewissen, ed.): 29-62. Plenum Press, New York.
- Uhen, M.D. 1999. New species of protocetid archaeocete whale, *Eocetus Wardii*, (Mammalia: Cetacea) from the Middle Eocene of North Carolina. *Journal of Paleontology* 73: 512-528.
- Valen, L.V. 1968. Monophyly or Diphyly in the Origin of Whales. *Evolution* 22: 37-41.
- Valen, L.V. 1969. The Multiple Origins of the Placental Carnivores. *Evolution* 23: 118-130.

## Bilder

- Figur 1: <http://en.wikipedia.org/wiki/File:Basilosaurus1DB.jpg>. 2009-05-20. Bogdanov, Dmitry. & <http://en.wikipedia.org/wiki/File:180px-Pakicetus.jpg> 2009-05-20.
- Figur 3 : [http://sv.wikipedia.org/wiki/Fil:Sperm\\_whale1b.jpg](http://sv.wikipedia.org/wiki/Fil:Sperm_whale1b.jpg) . 2009-05-20. & [http://sv.wikipedia.org/wiki/Fil:Bottlenose\\_Dolphin\\_KSC04pd0178.jpg](http://sv.wikipedia.org/wiki/Fil:Bottlenose_Dolphin_KSC04pd0178.jpg). 2009-05-20.
- Figur 5: [http://en.wikipedia.org/wiki/File:Humpback\\_stellwagen\\_edit.jpg](http://en.wikipedia.org/wiki/File:Humpback_stellwagen_edit.jpg). 2009-05-20.
- Figur 6: <http://en.wikipedia.org/wiki/File:Bluewhale877.jpg>. 2009-05-20.
- Figur 9: Figure 3 från Geisler, J.H & Uhen, M.D. 2003. Morphological Support for a Close Relationship Between Hippos and Whales. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23:991–996.