
De knobbeltjes op de rug-, staart- en borst-
vinnen van de bruinvis, *Phocoena phocoena*
(Linné, 1758)

Günther Behrmann

Nordseemuseum c/o Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meere-
forschung, Bremerhaven (D)¹

Inleiding

De eerste beschrijvingen en afbeeldingen van de schubachtige knobbeltjes op de voorzijden van de vinnen en staart stammen van Burmeister (1869) en Kükenthal (1890). Hierover bericht Abel (1911, p. 473/474): "Slechts op weinige plaatsen zijn er bij walvissen en icht-hyosauriërs resten van het oorspronkelijk huidpantser overgebleven. Dat is het geval bij enkele tandwalvissen, en ook bij *Neomeris (Neophocoena) phocaenoides* en bij verschillende soorten van het geslacht *Phocoena*, waarvan men er ondertussen 25 heeft gevonden.

Maar ook aan de voorranden van de staartvinvleugels kon Kükenthal (1890) bij een *Phocoena*-embryo aan iedere kant ongeveer 30 knobbeltjes tellen. Ze bevinden zich verder, maar sporadisch, aan de voorrand van de borstvinnen en in de omgeving van de neusopening." Verdere bijzonderheden waren tot nu toe niet bekend, en zo bleven tot op heden de bevindingen van Burmeister en Kükenthal algemeen geldig.

Nadat ik een gestrande bruinvis kreeg die knobbeltjes op de borst-, rug- en staartvinnen had - dichtbij het blaasgat werden geen knobbeltjes gevonden - lag het voor de hand dat met alle nu beschikbare middelen de vroegere bevindingen nagetrokken moesten worden.

¹vertaling L.Nols.

Beslissend waren hier de verschillende meningen over de evolutie van de walvissen. Volgens Steinmann (1909) hebben de walvissen zich uit aquatische thalattosauriërs ontwikkeld. In dit geval konden de knobbeltjes werkelijk resten van een huidpantser zijn. Slijper (1936) en Thenius (1979) nemen aan dat de voorvaderen van de oerwalvissen onder de op het vasteland levende en behaarde zoogdieren (Eutheria, al. Placentalia) te vinden zijn. In dit geval is het onwaarschijnlijk dat de knobbeltjes resten van een sauriërpantser zijn.

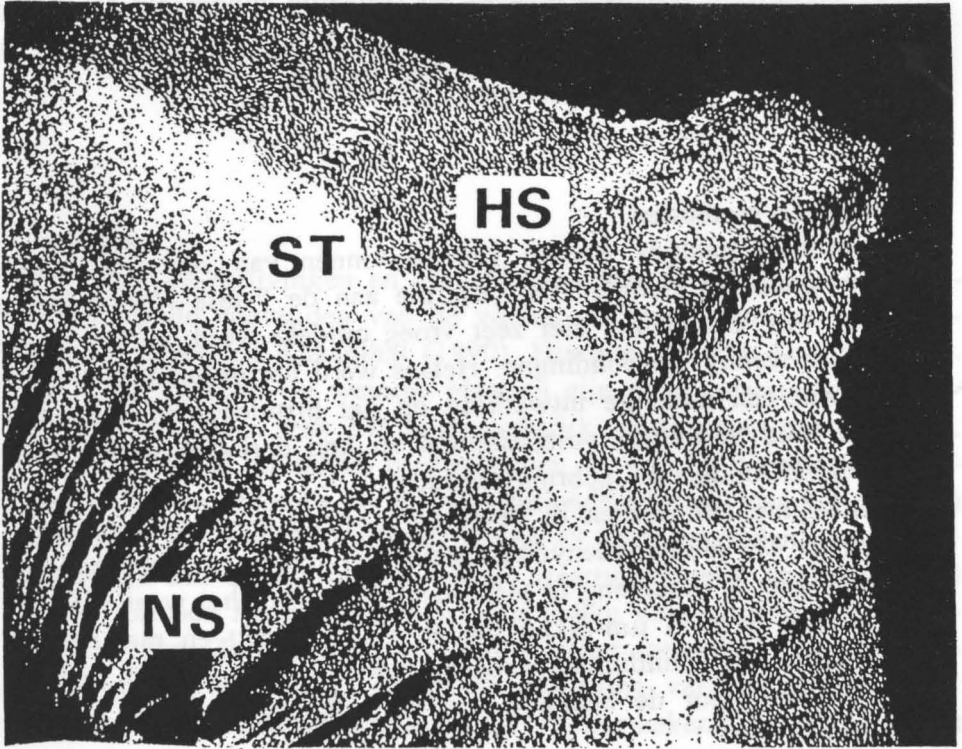
Materiaal en methoden.

De gebruikte staaltjes werden van de vinnen van een vrouwelijke bruinvis genomen (lengte 164 cm), die aan de Friese Noordzeekust gestrand was. Omdat het dier zeer vroeg ontdekt werd, vertoonde de huid maar weinig verwondingen. Helaas werd het onmiddellijk ingevroren wat een nadelige uitwerking op het histologische onderzoek had. De huid vertoonde vorstscheuren en kon derhalve slechts voor morfologisch onderzoek gebruikt worden.

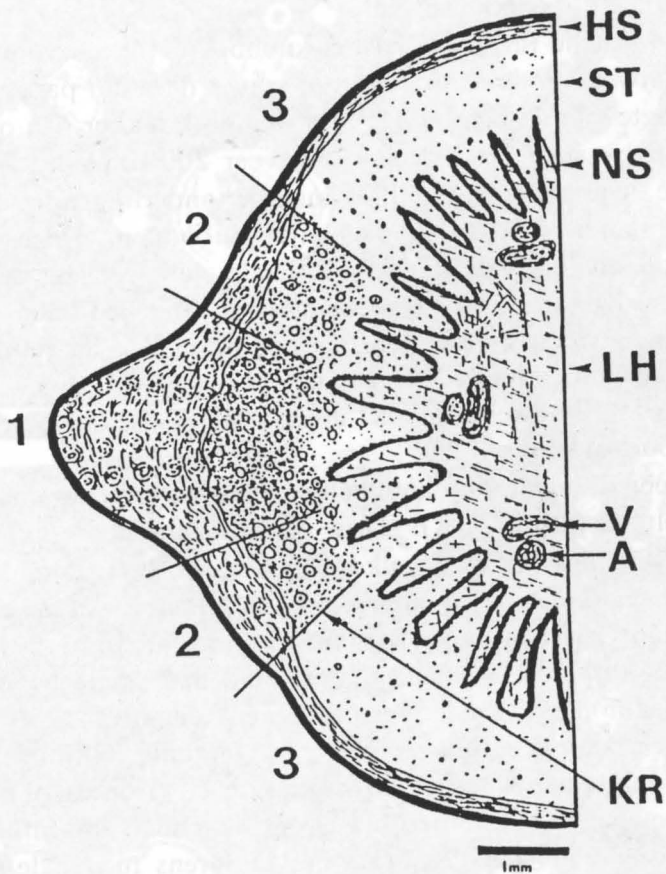
De huidsegmenten werden in bevroren toestand weggenomen, gereinigd en in 4% glutaraaldehyde/formalin gefixeerd. Na dehydratie in aceton volgde de inbedding in technovit 7100. Voor het weefselonderzoek werden 3 tot 5 μm -dikke sneden klaargemaakt en met haematoxilin/eosine of toluïdinblauw/eosine gekleurd. De sneden die gebruikt werden voor de bepaling van de kalkpartikelhoopjes, bleven ongekleurd.

De geaccumuleerde kalkdeeltjes in het donkere veld werden geteld door middel van een rekenprogramma.

De kalkdeeltjes konden door eenvoudige warmwatermaceratie en centrifugatie geïsoleerd worden, door rasterelektronische microscopie (REM) en door REM emissie- en absorptiemetingen geanalyseerd worden.



Afb.1. Sagittale snede door een knobbeltje in de opperhuid van de vin van een bruinvis, ongekleurde sneden in het donkere veld. Vergr. 25x. Hoornhuidachtige laag 5HS), nagellaag (NS), doorncellaag (ST) met de lichtreflecterende kalkzouten.



Afb.2. Geschematiseerde horizontale snede door een knobbeltje, maatstaf 1 mm. "Sperarterie" (A), hoornhuidachtige laag (HS), kalkkorreltjes (KR), nagellaag (NS), nethuid (LH), doorncellaag (ST), vena (V). 1 = knobbeltje, 2 = knobbelhof, 3 = normale huid.

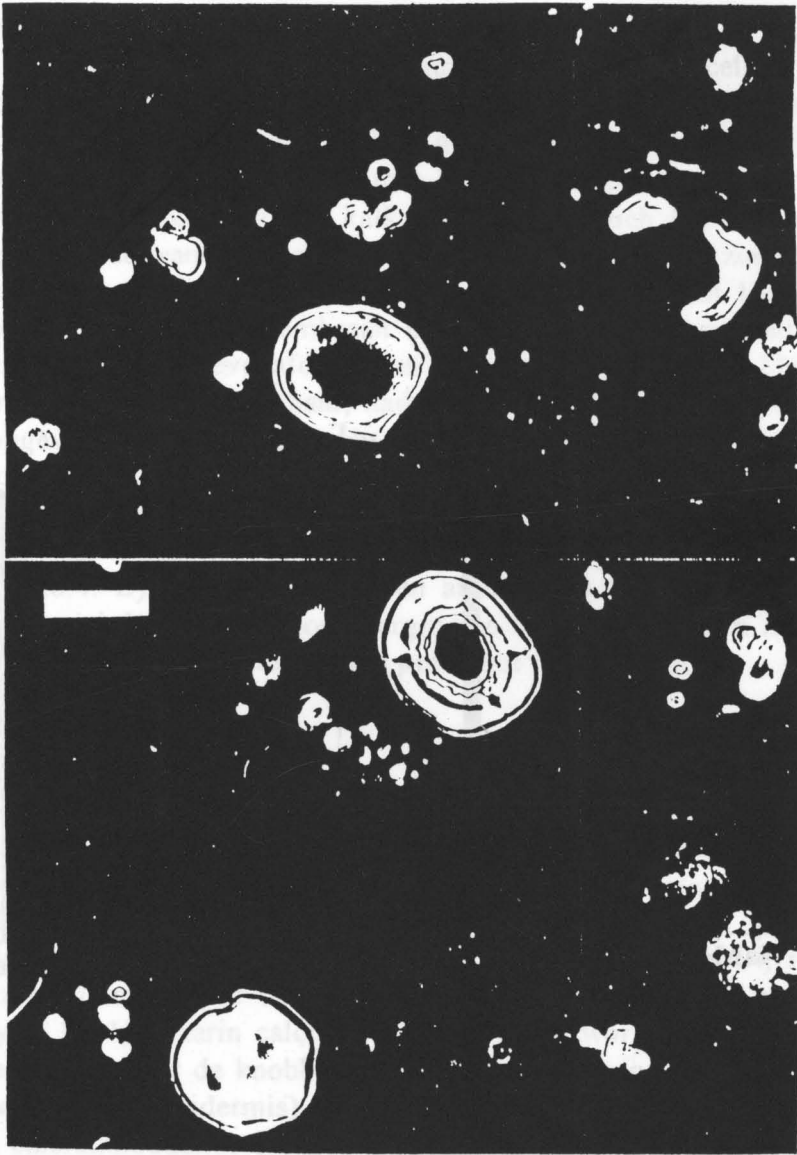
Resultaten.

De voorkant van de vin was ongeveer 11 mm dik, en de 14 daarop zittende knobbeltjes hadden een middellijn van 5 mm. Hun uiterlijk zichtbare deel bestond uit een heldere hof in het midden, waarvan zich een donkere papil verhief.

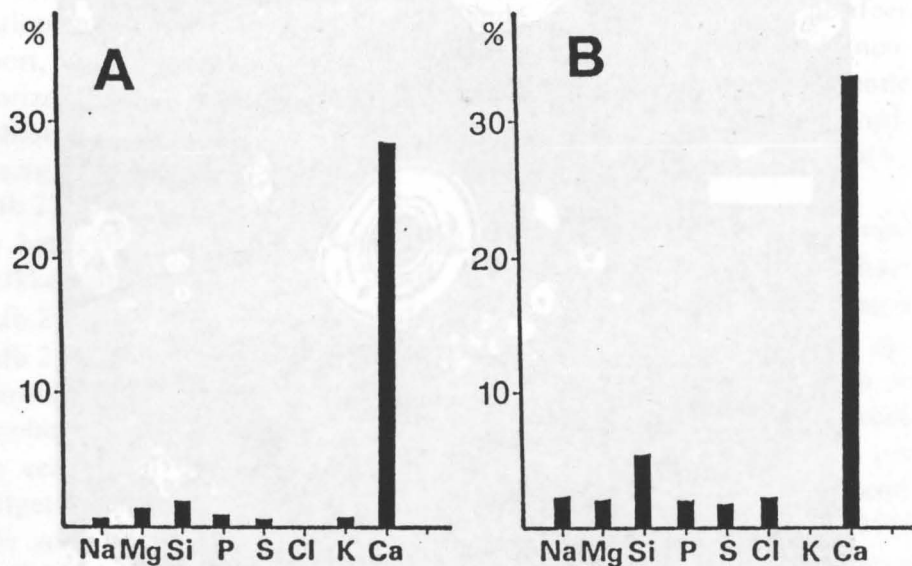
De sagitale snede (afb.1) toont het knobbeltje van de voorkant van de vin. De uitwendige hoornachtige opperhuid (stratum paracorneum HS) is ter hoogte van de papil 1-1,5 mm duidelijk dikker dan op de kanten van de vin waar zij nog slechts ongeveer 200 μm dik is. De parakeratosische laag van de papil is met de onderliggende doorncellaag (stratum spinosum, ST) golfsgewijs verbonden. Deze golfsgewijs verlopende aanleg van de verschillende cellagen zet zich perifeer voort, waardoor in verticale sneden rondachtige patronen verschijnen. Horizontale sneden tonen zulke patronen niet. De daaronder liggende nethuid (corium: afb.2: LH) van de vin bestaat uit een vetrijk, wijdmazig, strak bindweefsel dat door "sperarteriën"(A) en aders(V) (afb.2) doortrokken is.

In het gebied onder het knobbeltje liggen in de doorncellaag veel kalkkorreltjes (afb.2: KR). Drie zones zijn duidelijk herkenbaar (afb.2): De ophoping van kalkdeeltjes is het hoogst onder de papil (afb.2: 1). Geringer, maar nog steeds zo rijkelijk dat ze door de opperhuid door schijnen, is het aantal kalkkorreltjes in het gebied van de knobbelhof (afb.2: 2). Om de hoeveelheid deeltjes te bepalen werden in een 5 μm dikke snede verscheidene velden van 250 x 200 μm uitgeteld en daaruit de hoeveelheid per vierkante millimeter berekend. De zone onmiddellijk onder de papil (afb.2: 1) bevat ongeveer 9500 kalkdeeltjes per mm^2 . De perifeer ervan liggende zone (afb.2: 2) bevat nog ongeveer 2500 deeltjes per mm^2 . De grens tussen de 2de en 3de zone is duidelijk herkenbaar. Met tot 100 kalkdeeltjes per mm^2 bevat de opperhuid van de derde zone (afb.2: 3) dezelfde hoeveelheid kalk als ook in het overige huidgedeelte van de vinnen gevonden werd.

Twee vormen van kalkstructuren zijn bij optische observatie duidelijk herkenbaar (afb.3). Eén vorm bestaande uit vele, tot 5 μm grote, korreltjes ligt in het bindweefsel tussen de doorncellen. De scheikundige analyse (afb.4: A) van de kleine kalkkorreltjes bewijst dat deze hoofdzakelijk uit calcium bestaan, en dat het aandeel van fosfor en andere



Afb.3. Horizontale snede door de doorncellaag, ongekleurd, vergr. 1000x, maatstaf 10 μm . Grote kalkkorreltjes met verschillende stadia van verkalking. De onregelmatig gevormde kleine kalkkorreltjes zijn duidelijk kleiner.



Afb. 4. Analyse van de droge matrices onder de knobbeltjes van de vin. A: analyse van de tussen de cellen ontstaande matrix. B: analyse van de in de sclerocyten ontstaande matrix.

elementen zeer gering is.

De grotere kalkkorrels ontstaan in gespecialiseerde cellen van de epidermale doorncellaag (stratum spinosum). De cellen onderscheiden zich van de doorncellen door hun grotere, stekelige celkern. De verkalking van de cellen begint met het verdringen van het celplasma door een zoutoplossing. De kalkzouten maken zich los en worden in de perifere celwand opgeslagen. Dan dringt opnieuw een zoutoplossing binnen. Dit proces herhaalt zich en er ontstaat een 12 tot 18 μm groot kalkkorreltje. De kernmembraan blijft eerst behouden en laat na zijn afbouw een negatieve afdruk van zijn oppervlak achter. Maar deze afdruk is niet meer zichtbaar, nadat ook de overgebleven holle ruimte is opgevuld die de nucleus achtergelaten heeft. Alle drie fasen zijn in afbeelding 3 te zien.

De grotere kalkkorrels bestaan hoofdzakelijk uit calcium en bevatten wat grotere hoeveelheden andere elementen dan de kleine kalkkorreltjes (afb.4: B). Wanneer de cellen afgestorven zijn en celweefsel en celkern zich hebben opgelost, vergroeien beide kalkvormen met elkaar en vormen korreltjes die tot 100 μm groot kunnen zijn.

Discussie.

De botvorming verloopt bij alle gewervelde dieren gelijkvormig en begint met een ophoping van kalkzouten in het weefsel. "De eerste morfologisch merkbare tekens van kalkafzetting bestaan in het verschijnen van kleine korreltjes." (Bargmann, 1948, p.133). Iets morfologisch vergelijkbaars vinden we ook in de knobbeltjes. Bij reptielen en zoogdieren begint de vorming van een huidskelet in het corium (Peyer, 1931), waarin calciumfosfaat in lagen wordt afgezet. De kalkafzettingen onder de knobbeltjes van de bruinvisvinnen liggen maar in de opperhuid (epidermis) en zijn, gelet op hun beide bestanddelen, een calciumhoudende silicaat. Volgens de thans bekende criteria kan het hier dus niet om een rest van een huidskelet gaan.

De onder de knobbeltjes liggende kalkkorreltjes onderscheiden zich morfologisch en scheikundig van de kalkvormingen die in de huid van vele tandwalvissen aangetoond werden (Behrmann, 1995). Scheikundige analyses tonen ook aan dat de matrix onder de knobbeltjes

niet vergelijkbaar is met de matrices van botten, dentine, glazuur en tandcement. Derhalve zijn ook de cellen van de bruinvissen die kalkzouten kunnen opslaan, noch osteo- noch odontocyten en zouden derhalve ter onderscheiding sclerocyten genoemd moeten worden.

Dat het bij de knobbeltjes om een zuiver epidermale hoornformatie gaat, zoals Howell (1930) beweerd heeft, werd ook onderzocht, maar moet voor de *Phocoena* ontkend worden, want hoornachtige substanties (cysteïne) werden bij de knobbeltjes niet aangetoond.

Hoewel de walvishuid veel kenmerken bezit van zoogdieren, reptielen, amfibieën en vissen (Behrmann, 1994), vormen de kalkkorreltjes in vergelijking daarmee een eigenaardig fenomeen. Zo is het ook denkbaar dat er voor de kalkkorreltjes niets vergelijkbaars bestaat en dat deze ook alleen bij de tandwalvissen (Odontoceti) te vinden zijn.

Op grond van de samenstellingen van de kalkkorreltjes kan het uitgesloten worden dat deze rudimenten van een beenachtig huidpantser zijn. Als men ervan uitgaat dat de voorvaderen van de walvissen behaarde zoogdieren waren (Slijper, 1979; Thenius, 1976) en op het vasteland leefden, dan hebben ze naar alle waarschijnlijkheid in die tijd geen vinnen bezeten. Deze ontstonden eerst in de tijd dat de voorvaderen van de walvissen zich aan het leven in het water aanpasten. En eerst nadat rug-, staart- en borstvinnen zich gevormd hadden, konden de knobbeltjes erop ontstaan. Omdat de formaties vooral op de blootgestelde huidgedeelten liggen, moeten ze als een neoformatie aangezien worden die aan de blootgestelde delen de huid versterkt.

Samenvatting

Tot nu toe werden de knobbeltjes op de rug-, staart- en borstvinnen van de bruinvis als rudimentaire schubben beschreven. Nieuwe onderzoeken toonden geen hoornrudimenten aan, maar slechts een verrijking van de kalkzouten in de opperhuid. Naar wat men tot nu toe weet, ontstaan huidskelet en kalkachtige schubben in het corium. De kalkafzettingen in de opperhuid moeten dus als een stabilisatie van de blootgestelde huidgedeelten aangezien worden. De knobbeltjes zijn geen overblijfselen van geschubde voorvaderen; ze zijn een fylogenetische neoformatie en een aanpassing aan een levenswijze in het water.

Zusammenfassung.

Bisher wurden die Tuberkel auf den Finnen, Fluken und Flossen der Schweinswale als rudimentäre Schuppen beschrieben. Neuere Untersuchungen zeigten keine Hornrudimente, sondern nur eine Anreicherung von Kalksalzen in der Epidermis. Nach den bisherigen Kenntnissen entstehen Hautskelette und kalkhaltige Schuppen im Corium. Die kalkeinlagerungen in der Epidermis müssen also als eine Stabilisierung exponierter Hautregionen angesehen werden. Die Tuberkel sind keine Rudimente geschuppter Vorfahren; sie sind eine phylogentische Neubildungen und eine Anpassung an die aquatische Lebensweise zu betrachten.

Abstract.

The tubercles on the fin, fluke and flippers of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758) were first described as rudimental scales, heritage from the ancestors of the whales. Recent examinations of the tubercles point out that they present a new evolutionary development.

Résumé.

Jusqu'à présent les tubercules sur les nageoires dorsale, caudale et pectorales du marsouin commun ont été décrits comme étant des rudimentaires écailles. Des examins plus récents ne montrèrent pas de rudiments cornés, mais seulement un enrichissement de sels calcaires dans l'épiderme. D'après ce que l'on sait jusqu'ici, un squelette cutané et des écailles calcaires se développent dans le derme. Les dépôts calcaires dans l'épiderme doivent être considérés comme une stabilisation des régions cutanées exposées. Les tubercules ne sont pas des restes d'ancêtres à écailles; ils sont des néo-formations phylogénétiques et une adaption à un mode de vie aquatique.

Literatur

- ABEL, O. (1911): Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. E. Schweizerbert(sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 1-708.
- BARGMANN, W. (1948): Histiologie und mikroskopische Anatomie des Menschen. Georg Thieme Verlag, Stuttgart. 1,1-210.
- BEHRMANN, G. (1994): Evolution der Wale. In: Lebensraum "Meer". Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung Bremerhaven, 1-99.
- BEHRMANN, G. (1995): Calcareous concretions in the skin of toothed whales (Odontoceti). Archiv of Fishery and Marine Research. Im Druck.
- BURMEISTER, H. (1869): Descripcion de cuatro especies de Delfinides de la costa argentina an el Océano atlántico. Anales Mus. publ. Buenos Aires 1, 380.
- HOWELL, A.B. (1930): Aquatic Mammals. Springfield u. Baltimore, 1-338.
- KÜKENTHAL, W. (1890): Über die Reste eines Hautpanzers bei Zahnwalen. Anatomischer Anzeiger 5 / 8, 237-240.
- PEYER, B. (1931): Hartgebilde des Integumentes. In: L. Bolk et al. (Eds.) Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere B.1, 703-751.
- SLIJPER, E.J. (1979): Die Cetaceen, vergleichend-anatomisch und systematisch. Verlag A. Asher & Co (Publishers) London, 1-511.
- STEINMANN, G. (1909): Zur Abstammung der Säugetiere. Zeitschrift f. Indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 2, 65-90.
- THENIUS, E. (1979): Die Wale (Cetacea). In: Die Evolution der Säugetiere. Fisher Verlag Stuttgart / New york, 174-181.