

Studies over de Nederlandse fossiele Cetacea

III. VORM EN STRUCTUUR VAN DE WALVISWERVEL

B. Het ontstaan van vorm en structuur

F. J. M. Heslinga en Johanna Schut

SUMMARY

The third part of our studies concerns an introduction to the development and growth of the vertebral body. As literature on the early development of the whale embryo is lacking we mainly have to rely on data from comparative anatomy.

The formation of the neural tube and its relative position to the chorda dorsalis is described. Around these two structures the vertebræ originate, first as mesenchymal sclerotomes. From these sclerotomes by a rearrangement of their cranial and caudal halves mesenchymal primitive vertebræ are formed; from these by the process of chondrification solid cartilaginous vertebral primordia come into existence. These primordia are transformed to bony vertebræ by enchondral and perichondral ossification.

We then have to focus our attention on the growth of the young vertebræ, and especially on the vertebral bodies. We can observe five phases of development. A. The adult vertebral body in which the bony epiphyses are fused completely with the vertebral body. B. The adult vertebral body in which the epiphyses, though fused with the vertebral body, still can be discerned as such. C. The vertebral body in which only the cranial epiphysis is fused with the vertebral body, the caudal epiphysis is separate. D. The vertebral body in which both epiphyses are separate. D and tot a lesser extent C correspond to the phase of slow growth of the animal. E. The young vertebral body in which the bony epiphyses are not yet in existence. This situation corresponds to the period of fast growth taking place immediately after birth and continuing during six to twelve months depending on the species. The body of these vertebræ is short but has already approximately its adult thickness and adult processes. Consequently a typical young type exists, short, flat caudal and cranial ends, and an angular profile. Ignorance of this phenomenon has caused wrong determinations. See figure 11 for the various types. These types are discussed for different vertebræ from different regions of the vertebral column. The development of the vertebral body can reflect differences between various whale species.

INLEIDING

Tijdens het gehele leven vormen de structuren van de eerste orde, de compacta- en spongiosa-architectuur, een dynamisch systeem. Botstructuren zijn steeds onderhevig aan een voortdurende opbouw, afbraak en herbouw. De afbraak en herbouw van eenmaal gevormd bot weerspiegelen zich vooral in de structuren van de tweede en lagere orden en zijn derhalve hier niet het onderwerp van studie. Microscopisch onderzoek van slijppreparaten zou daartoe nodig zijn. De structuren van de eerste orde weerspiegelen vooral de wijze van ontstaan en de groei van het bot, en hangen als zodanig op een moeilijk te doorgronden wijze samen met de functie van het botstuk als geheel.

Inzicht in de groei en daarmee in het ontstaan van botweefsel is derhalve een onmisbare basis bij het bestuderen van structuren van de eerste orde. Wij zullen de voornaamste feiten uit de embryologie en de microscopische anatomie kort behandelen en raden de geïnteresseerde lezer met klem aan zich verder in deze materie te verdiepen.

Bij recente walvissen zijn deze structuren en processen voor zover wij konden nagaan ternauwernood bekeken; evenmin uiteraard bij fossiele soorten. Wij zullen ons dus moeten baseren op de algemene vergelijkende anatomie en op de medische morfologische basisvakken, en deze voorzichtig toe moeten passen op hetgeen wij bij fossiel materiaal waarnemen. Geen ongebruikelijke procedure overigens.

ALGEMENE EMBRYOLOGIE VAN DE WERVELKOLOM

Zoals alle zoogdieren ontstaat de walvis uit één bevruchte eicel. Ons is geen literatuur bekend over de allereerste stadia in de ontwikkeling van het walvisembryo, doch er zijn geen redenen om aan te nemen, dat het voor zoogdieren algemene patroon niet gevolgd zou worden. Het tegendeel is eerder het geval en men leze het werk van de Snoo (1947) voor een uitgebreide en originele discussie over o.a. dit onderwerp. Slijper (1962) beeldt een walvisembryo af waar ook de achterste extremiteiten nog in aanleg aanwezig zijn.

De eicel deelt zich en er ontstaat een blaasje, de blastula. Na verschillende bij de walvis onbekende transformaties implanteert het primitieve embryo zich in de baarmoederwand. Aldaar verkrijgt het embryo de vorm van een ovale schijf, de embryonale plaat, zie figuur 1.

Wij concentreren ons op deze embryonale plaat en laten de ontwikkeling van organen, vruchtvliezen, etc. buiten beschouwing. De plaat bestaat uit drie lagen: het ectoderm waaruit huid en centraal zenuwstelsel ontstaan, het mesoderm waaruit de spieren, het skelet en het bindweefsel gevormd worden; en het endoderm waaruit de wand van het spijsverteringsstelsel met de daarbij behorende klieren ontstaan. In de embryonale plaat ontstaat een groeve, de neuraalgroeve; zie figuur 2. Deze wordt dieper, de randen naderen elkaar en vergroeiën tenslotte. Zo komt onder het ectoderm een aan beide uiteinden gesloten buis te liggen, de neuraalbuis, waaruit zich het gehele centrale zenuwstelsel zal vormen.

Rond de neuraalbuis (en dus even later rond het zich ontwikkelende centrale zenuwstelsel) spelen zich in het mesoderm, nu mesenchym (d.i. primitief bindweefsel) geheten, diverse ingewikkelde processen af die leiden tot de vorming van de wervelkolom; de ontwikkeling van het kop- en extremitetenskelet worden hier verder buiten beschouwing gelaten.

Aan beide zijden naast de neuraalbuis ontstaat van voor naar achteren een reeks mesenchymverdichtingen, segmenten genaamd, ieder o.a. bestaand uit een sclerotoom en een myotoom, die later respectievelijk het skelet en het spierstelsel zullen vormen. Ieder segment ontvangt in principe een intersegmentale arterie uit de aorta en een zenuw uit het ruggemerg.

Onder de neuraalbuis ontstaat de chorda dorsalis, het primitieve asskelet. Bij de Cephalochordata (b.v. *Amphioxus*) blijft de chorda, een door een bindweefselschede omhulde staaf van blazige cellen, het enige steunorgaan en worden geen kraakbenige of benige skeletdelen aangelegd.

Bij de hogere dieren wordt de chorda al vroeg in de ontwikkeling vervangen door een gedifferentieerder axiaal skelet, de wervelkolom, bestaande uit wervels. De

chorda verdwijnt hier dus vroeg in het embryonale leven.

Zoals in figuur 3 aangegeven is, ontstaat dus naast de neuraalbuis en de daaronder gelegen chorda een serie sclerotomen waaruit de wervels en de ribben zullen ontstaan.

Wij kunnen dit als volgt weergeven, zie figuur 4. De sclerotomen liggen in gepaarde laterale massa's naast de chorda. Deze massa's zijn van elkaar gescheiden door het intersegmentale mesenchym waarin de intersegmentale arterie loopt. In de caudale helft van ieder sclerotoom proliferereert het mesenchym tot een dichtere structuur dan in de craniale helft. Vervolgens ontstaat tussen de dichte en minder dichte helft van ieder sclerotoom een spleet. De aldus gevormde halve sclerotomen herenigen zich nu in nieuwe combinaties: het dichte caudale deel van ieder sclerotoom vergroeit met het minder dichte craniale deel van het caudaal ervan gelegen volgende sclerotoom. Zie figuur 5.

Deze nieuwe combinaties en niet de oorspronkelijke sclerotomen zijn de primordia van de wervels. In de met mesenchym gevulde ruimten tussen deze primordia zullen de tussenwervelschijven komen te liggen. Als gevolg van de hierboven beschreven herrangschikking komt nu de intersegmentale arterie over de wervel(aanleg) te lopen. De ruggemergszenuwen treden nu tussen de wervels uit de wervelkolom. De myotomen behouden hun oorspronkelijke ligging hetgeen directe spierverbindingen tussen de wervels onderling en evenzo tussen de ribben onderling mogelijk maakt. Deze toestand blijft bestaan en zo zien wij het bij het volwassen individu.

Iedere helft van de nog mesenchymale primordia groeit nu in drie richtingen uit: naar het midden de chorda omsluitend en aldus het wervellichaam vormend; en naar opzij naar de buikzijde aldus het primordium van een rib (of in de hals-, lenden- en staartstreek een dwarsuitsteeksel) vormend. In de staartstreek vindt nog een uitgroei in een vierde richting plaats, die verantwoordelijk is voor het ontstaan van de chevronbeenderen.

De wervelboog en de ribben ontstaan vrijwel geheel uit de dichte craniaal gelegen helften van de wervelprimordia.

Bij de atlas en de draaier treedt een afwijking van het bovenstaande schema op. Het wervellichaam van de atlas ontstaat als bij de andere wervels maar vergroeit met de draaier om daar te blijven bestaan als de tand van de draaier. De wervelboog van de atlas sluit zich ook aan de ventrale kant; aldus ontstaat de typische ringvorm van de atlas.

VERKRAAKBENING

De primitieve mesenchymale wervels worden dan via het hier niet verder beschreven proces van verkraakbening tot massieve kraakbenige wervels. Hyalien kraakbeen is een opalescente structuurloze substantie. Door het microscoop zien wij de in figuur 6 geïllustreerde opbouw. Rond het kraakbeen bevindt zich altijd een bindweefselige kapsel, het perichondrium, dat onder bepaalde omstandigheden kraakbeen kan vormen.

Kraakbeen groeit door deling van de kraakbeencellen en door toename van de intercellulaire substantie of matrix.

VERBENING

Via het nu te beschrijven proces van de verbening uitgaande van verbeningskernen of -centra worden uit de kraakbenige wervels de benige wervels gevormd. De verbening om kraakbeen vindt op twee wijzen plaats, n.l. enchondraal en perichondraal.

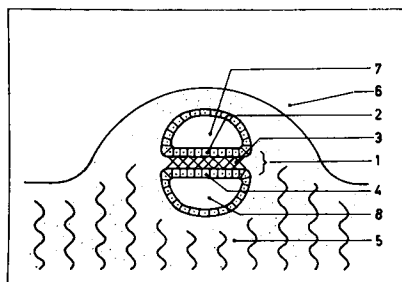


fig. 1
←

fig. 2
→

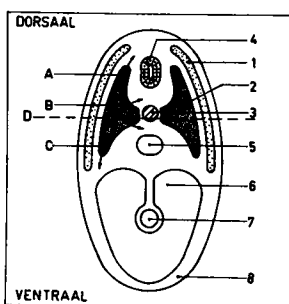
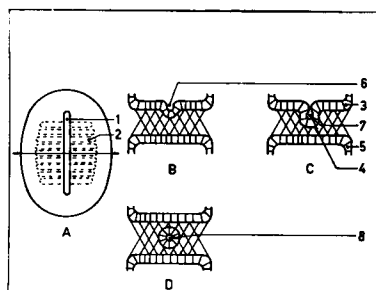


fig. 3
←

fig. 4
→

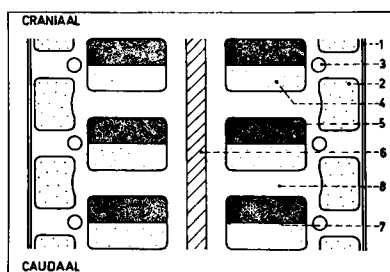
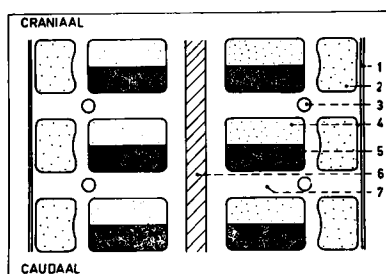


fig. 5
←

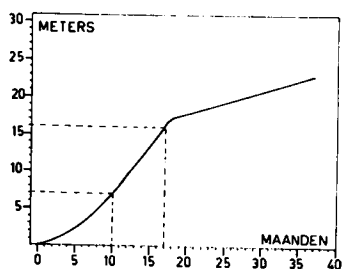
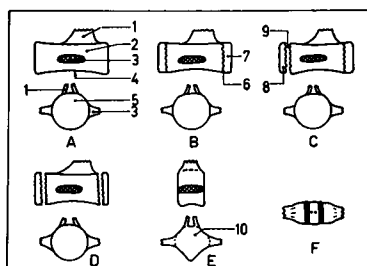


fig. 10
←

fig. 11
→



DE ENCHONDRALE VERBENING

In het centrum van het kraakbeenstuk, in ons geval het wervellichaam, zwellen de kraakbeencellen sterk op tot blazige cellen die tenslotte afsterven. Figuur 7 illustreert dit stadium. Vanuit het omringende bindweefsel en het perichondrium groeien capillairen het gebied van de gezwollen cellen binnen. Zij ruimen daarbij deze cellen en het grootste deel van de intercellulaire matrix op; slechts een relatief klein aantal kraakbenige trabekels blijft bestaan, omringd door capillairen. Deze trabekels worden geïmpregneerd met calciumphosfaat (apatiet). Op de verkalkte trabekels begint nu de afzetting van bot door de met de capillairen binnengedrongen osteoblasten of beenvormende cellen. Aldus wordt de eerste embryonale spongiosa gevormd. De verbeningskern breidt zich uit en spoedig maken de trabekels contact met het inmiddels gevormde perichondrale bot (zie hieronder) aan de buitenkant van het botstuk. Uiteraard kunnen in een kraakbeenstuk meerdere verbeningscentra optreden; zo hebben wervelbogen en dwarsuitsteeksels en ribben eigen centra.

DE PERICHONDRALE VERBENING

Tegelijk met en soms zelfs voorafgaand aan de enchondrale verbening wordt het perichondrium gezwollen en vaatrijk. Vanuit het perichondrium wordt dan op het kraakbeen een laag of manchot bot afgezet. Het perichondrium wordt daarmee tot periosteum (beenvlies). Aldus ontstaat de eerste embryonale compacta.

DE GROEI VAN HET BOTSTUK

Met de beide hierboven beschreven processen is in principe het botstukje aangelegd. Alle elementen zijn aanwezig: een benig centrum, met kraakbenige epiphysen aan de uiteinden. De verdere processen die zich af zullen spelen staan geheel ten dienste van de groei van het botstuk naar de volwassen vorm en functie.

Op de grens van het kraakbeen van de epiphyse en de spongiosa van het midden van het bot - en alleen daar - vertoont het kraakbeen een typisch gedrag. De min of meer willekeurig en regelmatig verspreid gelegen kraakbeencellen gaan zich vermeerderen en vormen boven de genoemde grens groepjes. Vanuit deze groepjes rangschikken zij zich in dicht opeengepakte kolommen die loodrecht staan op het grensvlak van kraakbeen en spongiosa. De onderste cellen van de kolommen (die dus grenzen aan het grensvlak) zwellen op en degenereren. Zie de figuren 8 en 9. De kraakbeenmatrix tussen deze cellen wordt geïmpregneerd met apatiet. Vervolgens dringen capillairen de onderste gezwollen cellen binnen en ruimen deze op. De osteoblasten migreren met de capillairen mee en begeven zich naar de ontblote met apatiet geïmpregneerde kraakbeenwandjes tussen de kolommen. De meeste van deze wandjes worden door de osteoblasten opgeruimd. De rest wordt bedekt met door de osteoblasten afgezet bot. Aldus wordt direct onder het grensvlak een fijnmazig trabeculair netwerk van dunne beenbalkjes, de cancellus, gevormd. Deze beenbalkjes bevatten dus een kern van verkalkt kraakbeen. Vervolgens wordt de cancellus zelf afgebroken en omgevormd tot de uiteindelijke trabeculaire spongiosa.

Derhalve wordt de lengtegroei van het bot veroorzaakt door het voortdurend ontstaan van nieuwe kraakbeencellen. Niet het bot maar het kraakbeen groeit. De groei in dikte wordt veroorzaakt door de afzetting van steeds nieuwe compactalagen op de buitenzijde. Van binnen uit wordt deze compacta steeds afgebroken en vervangen door spongiosa.

De richting van de groei wordt bepaald en gehandhaafd door de oriëntatie van de

met apatiet geïmpregneerde kraakbeenschotten tussen de celkolommen. Deze dwingen de osteoblasten bot te vormen volgens de aldus gevormde en geöriënteerde matrix. Osteoblasten kunnen slechts botstructuren vormen op een bestaande matrix; zelf zijn zij nooit in staat structuren te vormen.

De vorm van het botstuk wordt dus geheel bepaald vanuit het kraakbeen van de epiphyse(n). Ook wanneer wij een embryonaal botje geïsoleerd opkweken krijgt het botstukje zijn uiteindelijke vorm en doorloopt het de normale ontwikkeling, zoals bleek o.a. uit de experimenten van Verdam (1946).

De diktegroei van het epiphysaire kraakbeen geschiedt vanuit het omringende bindweefsel, dat chondrogene eigenschappen behoudt en dus perichondrium blijft.

Het zal evident zijn, dat de groei van een botstuk wordt beheerst door een evenwicht tussen de kraakbeenproliferatie enerzijds en de botvorming anderzijds. Over de regulatiemechanismen die deze processen beheersen is nog slechts zeer weinig bekend.

HET ONTSTAAN VAN DE VORM VAN WERVELLICHAMEN

In het eerste deel van deze serie werd reeds gewezen op de periode van snelle groei direct naar de geboorte. Bij de blauwe vinvis werd deze onderzocht; aan dit onderzoek ontleen wij figuur 10. Uit deze grafiek die de situatie bij de meeste, zo niet alle, Cetacea zal weerspiegelen, blijkt dat het hele dier 2 à 3 maal zo lang wordt en wel voor het grootste deel reeds tijdens de periode van snelle groei.

Bijgevolg zullen de wervels in ongeveer dezelfde mate moeten toenemen in lengte. Het wervellichaam van een jong individu moet dus beduidend korter en daarmee anders van vorm zijn dan dat van het volwassen dier. Inderdaad treffen wij de z.g. juveniele vormen nogal eens aan onder ons fossiele materiaal. Het is verwonderlijk, dat dit nooit eerder onderkend schijnt te zijn; alle ook door van Deinse gedetermineerde juveniele stukken die wij aantreffen waren niet of onjuist gedetermineerd. Kennelijk waren zij vergeleken met volwassen vormen en het onvermijdelijke gevolg was, dat jonge wervels van grote soorten gedetermineerd waren als volwassen wervels van kleinere soorten. Wij zijn hierdoor geconfronteerd met een verwarde situatie, die als volgt gesystematiseerd kan worden.

DE EPIPHYSEN

In het tweede deel van deze serie werd geattendeerd op het feit, dat een wervellichaam eigenlijk uit drie botstukken bestaat; het wervellichaam zelf en de beide epiphysen. De epiphysen vergroeien tenslotte met het wervellichaam en wel eerst de craniale epiphyse. Dit proces begint i.h.a. aan de craniale en caudale einden van de wervelkolom zodat de lendenepiphysen het laatst vergroeien.

Bij de beoordeling van een wervellichaam dienen wij allereerst de epiphysen te beschouwen en wel als volgt.

a) Beide epiphysen zijn geheel vergroeid met het wervellichaam. Het wervellichaam eindigt voor en achter in een ronde compactaplaat zonder dat de oorspronkelijke epiphyse nog af te grenzen is.

b) Beide epiphysen zijn vergroeid met het wervellichaam, doch de grens epiphyse-wervellichaam is nog goed te zien.

c) De craniale epiphyse is vergroeid met het wervellichaam, de caudale epiphyse is los hiervan, los daar het tijdens het leven aanwezige kraakbeen verdwenen is. Het uiteinde van het wervellichaam vertoont een relief waarin het relief van de losse

caudale epiphyse precies past. Dit relief is vaak zeer typerend en constant gevormd en zou een soortkenmerk kunnen zijn.

d) Beide epiphysen zijn los van het wervellichaam, overigens is de situatie dezelfde als onder c) beschreven.

e) De uiteinden van het wervellichaam zijn plat en vertonen geen relief. Een overeenkomstige epiphyse troffen wij nooit aan, zodat wij aannemen, dat in dit stadium de kraakbenige epiphyse nog niet verbeend was.

De corresponderende groeifasen zijn als volgt te omschrijven: a) is een geheel volwassen niet meer in de lengte groeiend individu, b) eveneens. c) is de overgangsvorm tussen b) en d). d) vertegenwoordigt de fase van langzame groei, terwijl e) de fase van snelle groei kenmerkt.

Dit schema is algemeen; er zijn soortverschillen en met name staat nog niet vast wanneer precies de benige epiphyse gevormd wordt. Wij beschikken nog over te weinig juveniel materiaal, om andere dan algemene conclusies te trekken.

Het is hier nodig de vaak slordig door elkaar gebruikte termen epiphyse en epiphysairschijf te definiëren. Onder de epiphysairschijf vestaan wij de kraakbeenlaag tussen het beenstuk zelf (het wervellichaam in ons geval) en de benige epiphyse. De epiphyse is of het gehele kraakbenige uiteinde van het botstuk en omvat dan ook de groeizone, of is het benige deel voorbij de epiphysairschijf en omvat dan niet de groeizone. Veel wetenswaardigs over de epiphysairschijf vindt men met een uitgebreide literatuuropgave in het werk van Sijbrandij (1961).

DE JUVENIELE VORM

In het vorige deel van deze serie werd reeds opgemerkt, dat vooral lendenwervels een puntige, scherpe of afgeronde kiel hebben maar ronde of ovale epiphysen. Bij jonge vormen is dit nog niet het geval. Uit ons materiaal kregen wij de stellige indruk dat de diktegroei van wervellichamen vooraf gaat aan of althans veel eerder voltooid is dan de lengtegroei. Bijgevolg hebben reeds vrij jonge wervellichamen vrijwel hun volwassen doorsnede en omvang, en zijn ook de basale delen van de processus reeds van het volwassen formaat. Dit heeft consequenties.

Zoals in figuur 11 schematisch voor een lendenwervel is aangegeven zijn in het jonge individu de basale delen van de processus nagenoeg even lang als het wervellichaam. Hierdoor wordt het voor-achterwaartse profiel door deze delen bepaald en zien wij het typische vijfhoekige profiel ontstaan.

HALSWERVELS

Jonge exemplaren van de atlas kennen wij niet, of kunnen wij niet onderscheiden. Van de draaier zagen wij een enkel exemplaar waarbij de caudale epiphyse ontbrak of nog als zodanig te onderscheiden was.

Van de overige halswervels is ons slechts één jong exemplaar bekend, afgebeeld in figuur 22. Beide epiphysen zijn afwezig; het stuk vertegenwoordigt fase d van ons classificatieschema. Op enkele plaatsen zijn kleine resten reeds vergroeide epiphyse te zien waaruit blijkt, dat de epiphysen zeer dun geweest moeten zijn; hetgeen ook blijkt uit de structuur van de volwassen halswervel waar wij later op terug zullen komen.

BORSTWERVELS

Wij beschikken over een exemplaar, dat duidelijk de scherpe kiel laat zien. De vijf-

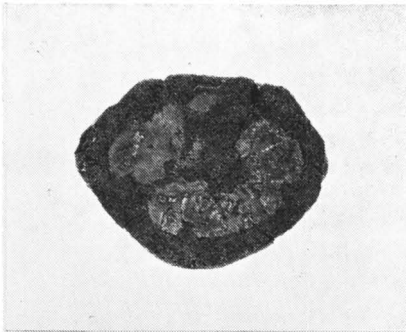


fig.12

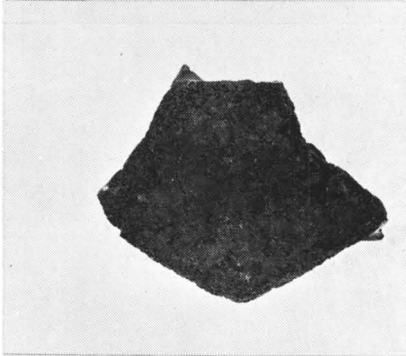


fig.14

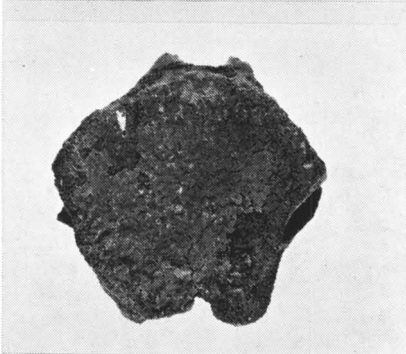


fig.16

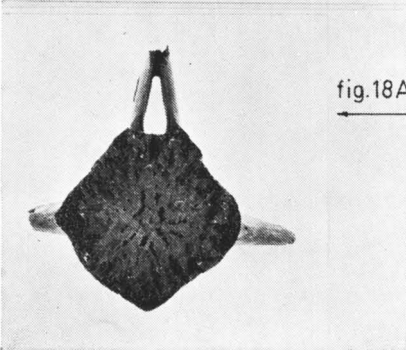


fig.18A

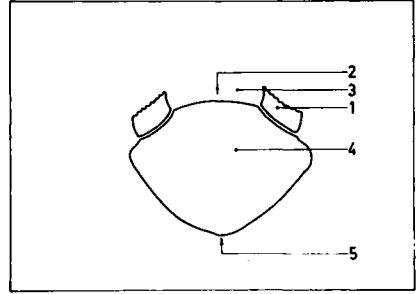


fig.13

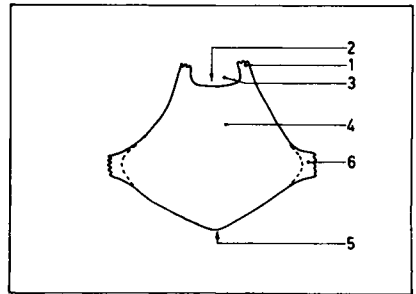


fig.15

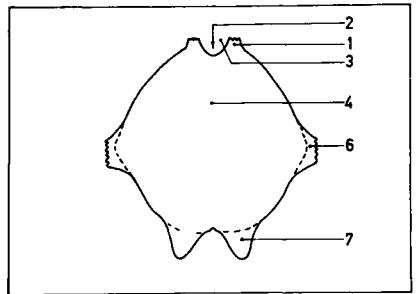


fig.17

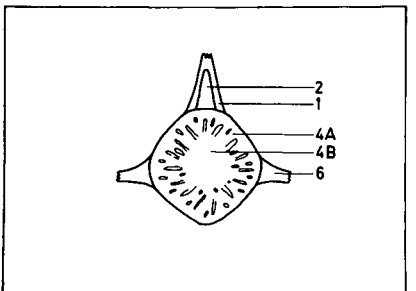


fig.18B

hoekige vorm wordt gecompliceerd door de afwezigheid van de neuraalbogen. Bij zeer jonge dieren is tussen de neuraalboog en het wervellichaam een kraakbeenlaag aanwezig en dit was de situatie bij ons exemplaar; zie figuur 12 en 13.

LENDENWERVELS

Hiervan zijn ons meerdere exemplaren bekend. Op de in figuur 11, 14 en 15 aangegeven wijze beheersen de processus het profiel. Speciaal juveniele lendenwervels hebben aanleiding tot verwarring gegeven, daar ook bij de volwassen vormen korte en lange exemplaren voorkomen, maar dan als soortkenmerk.

STAARTWERVELS

Ook hiervan kennen wij meerdere exemplaren. Bij staartwervels dienen wij uiteraard te onderscheiden tussen de voorste nog op lendenwervels gelijkenden, de middelste 'typische' staartwervels, en de achterste tonvormige exemplaren. Voor de voorste geldt het voor lendenwervels opgemerkte; alleen is het ventrale deel t.o.v. de lendenwervels vervormd door de uitsteeksel voor de chevronbeenderen. Voor de middelste geldt dit ook nog; de laatste echter hebben reeds hun ronde profiel en houden dit door de afwezigheid van prominente processus. Vooral voor de middelste en achterste regionen van de staart geldt, dat de korthed van de wervel gecombineerd met een vlak reliëfloos epiphysairvlak het zekerste kenmerk is. Zie figuur 16 en 17.

HET RELIEF VAN HET EPIPHYSAIRVLAK

Het reliëf van het epiphysairvlak kan typische vormen hebben, doch wij zullen hier geen volledige opsomming daarvan geven. Reeds merkten wij op dat de periode van vorming van de benige epiphyse onzeker is. Er moeten overgangsvormen bestaan tussen de fasen d en e uit figuur 11.

Wij menen twee overgangsvormen te kunnen aanwijzen. Bij de eerste is het reliëf wel aanwezig, maar nog weinig geprononceerd en vlak. De 'heuvels en dalen' zijn nog laag en ondiep. Men dient echter hiermee voorzichtig te zijn, want zeker zijn er soorten waarbij dit altijd zo is, terwijl bij platte wervels als halswervels ook nooit anders dan dit t.o.v. de andere wervels vlakke reliëf schijnt voor te komen. Deze eerste overgangsvorm is geïllustreerd in figuur 21, te vergelijken met de halswervels uit figuur 22.

N.B. Bij de borstwervels in die gevallen waar de neuraalbogen sterk ontwikkeld zijn en het wervellichaam relatief klein is kan de epiphyse driehoekig of vijfhoekig blijven. Deze typen geven gemakkelijk aanleiding tot verwarring met juveniele vormen, vooral wanneer de epiphysen ontbreken.

De tweede vorm is typer, ook al is ook hier voorzichtigheid geboden bij generaliseren. Wij zien een vlak centrum omringd door een zone met reliëf. Dit zou er op kunnen wijzen, dat hier de benige epiphyse ontstaat vanuit een ringvormige beekern die naar het centrum toe groeiend de kraakbenige epiphyse vervangt. Wij illustreren dit in figuur 18 aan de hand van een wervel van *Eurhinodelphis* sp. De lengte van het afgebeelde stuk zou kunnen suggereren, dat dit proces, althans bij *Eurhinodelphis*, reeds vroeg in de periode van snelle groei een aanvang neemt, ongeveer op de helft. Dit zou echter aan de hand van meer materiaal uitgezocht moeten worden.

SOORTVERSCHILLEN

Het bovenstaande geldt in zijn algemeenheid, doch reeds het weinige materiaal

waarover wij beschikken toont reeds grote soortverschillen.

Zo vonden wij bij *Acrodelphis* sp. meerdere jonge soms heel korte wervellichamen, doch allen met een goed ontwikkeld voor deze soort typisch epiphysairrelief; zie figuur 19. Dit moet erop wijzen, dat bij deze soort de epiphyse veel eerder verbeent dan bij de grotere soorten (of bij de baleinwalvissen?) het geval is. Alweer ontbreekt ons voldoende materiaal om de verschillende fasen hier eenduidig af te grenzen; zie figuur 20.

ILLUSTRATIES

Alle tekeningen werden vervaardigd door de Heer W. Licher; alle foto's door de auteurs. Alle afgebeelde wervels werden gevonden in de groeve Wiegerink bij Groenlo tenzij in het onderschrift anders wordt vermeld.

LITERATUUR

- C. F. FELTMANN en W. VERVOORT: Walvisvaart. Biologische en technische grondslagen van de moderne, antarctische walvisvaart. 1949. Noorduijn's Wetensch. Reeks, No. 35. J. Noorduijn en Zn., Gorinchem.
- C. A. PEKELHARING: Voordrachten over weefselleer. 1905. De Erven F. Bohn, Haarlem.
- E. J. SLIJPER: Riesen des Meeres. Eine Biologie der Wale und Delphine. Verständliche Wissenschaft, Band 80. 1962. Springer Verl., Berlin.
- K. DE SNOO: Het probleem der menschwording gezien in het licht der vergelijkende verloskunde. 2e dr. 1947. De Erven F. Bohn N.V., Haarlem.
- S. SIJBRANDIJ: Een experimenteel onderzoek over de invloed van mechanische factoren op de groei van de epiphysairschijf. Diss. Groningen, 1961.
- H. D. VERDAM: Skeletverbeenig en differentiatie van spiervezels in gekweekte embryonale rat-tenextremiten en de invloed hierop van 'groeihormoon' uit de hypophysevoorkwab. Diss. Leiden, 1946.

Fig. 1. Schematische weergave van de implan-tatie van een zeer jong (± 7 dagen) embryo in de baarmoederwand. 1. Embryonale plaat. 2. Ectoderm. 3. Mesoderm. 4. Endoderm. 5. Baar-moederwand met klieren. 6. Baarmoederholte. 7. Amnionholte; omringt later het gehele em-bryo en is met vruchtwater gevuld. 8. Coeloom-holte; latere lichaamsholten.
Het geheel heeft in werkelijkheid de grootte van een speldeknoop en is met het blote oog net zichtbaar.

Fig. 2. Zeer schematische weergave van het ontstaan van de neuraalbuis. A. Embryonale plaat van boven gezien. 1. Neuraalgroeve. 2. Segmenten. Pijl: richting van de doorsneden B. C en D. B. Begin van de vorming van de neuraalbuis. 6. C. Sluiting van de neuraal-groeve. 3. Ectoderm. 4. Mesoderm. 5. Endoderm. 7. Neuraalgroeve tot neuraalbuis wordend. D. De neuraalbuis (8) is gevormd.
In dit schema zijn allerlei andere organen weg-gelaten.

Fig. 3. Voor-achterwaartse doorsnede door een embryo van 3 à 4 weken. 1. Myotoom. 2. Scle-rotoom. 3. Chorda dorsalis. 4. Neuraalbuis. 5. Aanleg van de aorta. 6. Buikholte. 7. Oerdarm. 8. Ventrals lichaamswand. A, B en C: de respec-tievelijk dorsale, mediale en ventro-laterale uitgroei van het sclerotoom. D: plaats van de doorsneden uit figuur 4 en 5.

Fig. 4. Schematische weergave van de oorspronkelijke ligging van de sclerotomen en myotomen. 1. Lichaamswand. 2. Myotoom. 3. Intersegmentale arterie. 4. Craniale minder dichte helft van het sclerotoom. 5. Caudale dichte helft van het sclerotoom. 6. Chorda dor-salis. 7. Mesenchym tussen de sclerotomen.

Fig. 5. Schematische weergave van de herrang-schikking van de sclerotoomhelften tot wervel-primordia. 1. Lichaamswand. 2. Myotoom. 3. Intersegmentale arterie, nu over het sclero-toom lopend. 4. Nu caudale minder dichte sclerotoomhelft. 5. Nu craniale dichte sclero-toomhelft. 6. Chorda dorsalis. 7. Plaats van vergroeiing tussen de sclerotoomhelften. 8. Ruimte tussen de primordia, plaats van de la-tere tussenwervelschijf.

Fig. 6. Hyalien kraakbeen. Volgens Pekelharing. Kraakbeencellen omringd door een hof in glas-achtige grondsubstantie.

Fig. 7. Beginphase van de enchondrale verbe-ning; merk op het centrum van grote blazige cellen in het kraakbenige voorstadium van het botstukje. De perichondrale verbening is reeds begonnen; aangegeven door P. Volgens Pekel-haring.

Fig. 8. De lengtegroei van het bot. Gedeeltelijk volgens Pekelharing. 1. Hyaline kraakbeen van de epiphyse. 2. Zône van proliferatie van kraakbeencellen tot celgroepjes en -kolommen. 3. Blazige degenererende onderste cellen van de kolommen. 4. Zône waarin capillairen de zône 3 binnengedrongen zijn. 5. Cancellus.

Fig. 9. Later stadium van de verbening. Volgens Pekelharing. Botstukje met twee kraakbenige epiphysen. m. Beenmerg. per. Periosteum. p.b. Periostaal been. k. Trabekel met kern van verkalkt kraakbeen.

Fig. 10. Groeicurve van de blauwe vinvis. Vereenvoudigd naar Feltmann en Vervoort. De lengte in meters is uitgezet tegen de leeftijd in maanden. Bij de geboorte (10 maanden) is het dier 7 meter lang; 7 maanden later is het reeds 16 meter lang. Hier eindigt de periode van zogen en begint de periode van langzame groei.

Fig. 11. Schema van de diverse stadia in de groei van een wervellichaam; zij- en vooraan-zichten. A - D:

A. Geheel volwassen vorm; de epiphysen zijn niet meer als zodanig af te grenzen. 1. Neuraal-boog. 2. Wervellichaam. 3. Dwaarsuitsteeksel. 4. Ventrals kiel. 5. Rond profiel.

B. Volwassen vorm; beide epiphysen vergroeid doch nog af te grenzen. 6. Vergroeiingsnaad. 7. Voorste epiphyse.

C. Nagenoeg volwassen vorm; voorste epiphyse vergroeid, achterste nog los. 8. Achterste epi-physe. 9. Plaats van de (kraakbenige) epiphy-sairschijf.

D. Langzaam groeiende vorm; beide epiphysen nog los.

E. Juvenile vorm. Er is nog geen epiphysair-relief ontstaan. Kort wervellichaam met nage-noeg volwassen dikte. 10. Vijfhoekig profiel.

F. Dorsalaanzicht van E.

Fig. 12. Wervellichaam van een borstwervel van een zeer jong individu. Species incerta. Stuk no. R-8 van het Natuurhist. Mus. te Enschede. De hoogste van de wervel is 72 mm. De kenmer-ken zijn aangegeven in figuur 13.

Fig. 13. Schema van het wervellichaam uit figuur 12. 1. Begin van de (afwezige) neuraal-boog die in dit stadium nog via een kraak-benige epiphysairschijf met het wervellichaam verbonden was. 2. Bodem van het neuraalka-naal. 3. Neuraalkanaal. 4. Wervellichaam. 5. Ventrals kiel.

Fig. 14. Wervellichaam van een lendenwervel van een zeer jong individu. Species incerta. Stuk no. 714 van het Natuurhist. Mus. te En-schede. De hoogte van het stuk is 76 mm. De kenmerken zijn in figuur 15 aangegeven.

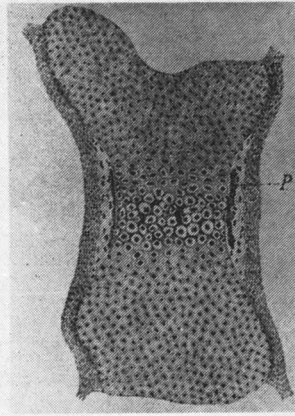


fig.7

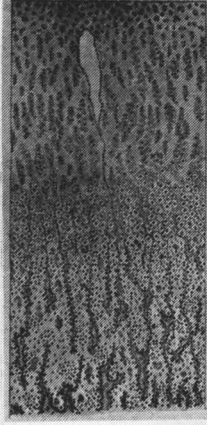


fig.8

fig.9

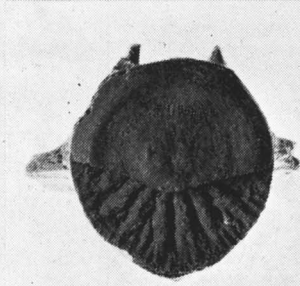
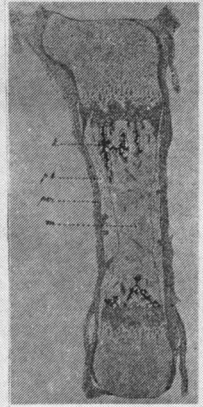


fig.19

fig.20

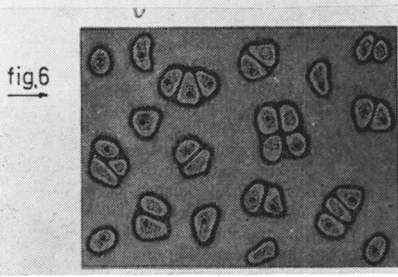
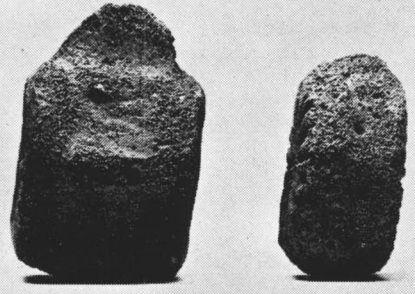


fig.6

fig.21

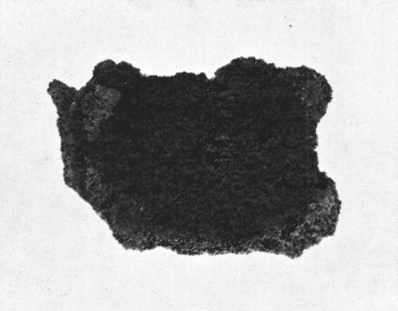
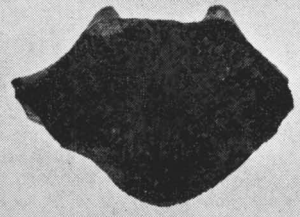


fig.22

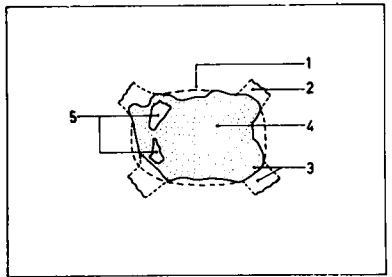


fig.23

Fig. 15. Schema van het wervellichaam uit figuur 14. 1. Neuraalboog. 2. Bodem van het neuraalkanaal. 3. Neuraalkanaal. 4. Wervellichaam. 5. Ventrale kiel. 6. Dwarsuitsteeksel.

Fig. 16. Wervellichaam van een middelste staartwervel van een jong individu. *Species incerta*. Stuk no. R-13 van het Natuurhist. Mus. te Enschede. De hoogte van het wervellichaam is 93 mm. De kenmerken zijn in figuur 17 aangegeven.

Fig. 17. Schema van het wervellichaam uit figuur 16. 1. Neuraalboog. 2. Bodem van het neuraalkanaal. 3. Neuraalkanaal. 4. Wervellichaam. 6. Dwarsuitsteeksel. 7. Uitsteeksel voor het chevronbeen.

Fig. 18A. Vooraanzicht van een lendenwervel van een jong individu van *Eurhinidelphis* sp. Vindplaats Antwerpen. Stuk no. R-12 van het Natuurhist. Mus. te Enschede. De hoogte van het wervellichaam is 62 mm. De kenmerken zijn in figuur 18B aangegeven.

Fig. 18B. Schema van de lendenwervel uit figuur 18A. De epiphyse ontbreekt. 1. Neuraalboog. 2. Neuraalkanaal. 4A. Perifere zône van het epiphysairvlak met relief. 4B. Centrum zonder relief; met openingen voor bloedvaten (?). 6. Dwarsuitsteeksel.

Fig. 19. Vooraanzicht van een achterste borstwervel van *Acrodelphis* sp. Stuk no. 496 van het Natuurhist. Mus. te Enschede. De hoogte x breedte is 32 x 32 mm. De onderste helft van de epiphyse ontbreekt. De bovenste helft is

reeds gedeeltelijk met het wervellichaam vergroeid.

Fig. 20. Volwassen en jong exemplaar van een achteraan gelegen staartwervel van *Acrodelphis* sp. Gevonden te Antwerpen. Stuk no. ST. 78443 en ST. 95290 van het Rijksmuseum voor Geologie en Mineralogie te Leiden. De lengte van het volwassen exemplaar met epiphysen is 32 mm., die van het jonge exemplaar zonder epiphysen is 16 mm. De epiphysen zullen ieder ongeveer 2 mm dik geweest zijn.

Fig. 21. Voorste lendenwervel van een jong individu. *Species incerta*. Stuk no. 179 van het Natuurhist. Mus. te Enschede. De hoogte van het wervellichaam (kiel - neuraalkanaal) is 80 mm. De lengte is 59 mm. Toont het begin van het relief op het epiphysairvlak.

Fig. 22. Wervellichaam van een halswervel (vermoedelijk de 3e of de 4e) van een jong individu. Toont het weinig ontwikkelde relief van het epiphysairvlak. Stuk no. R-14 van het Natuurhist. Mus. te Enschede. De hoogte van het wervellichaam is 51 mm., de breedte 67 mm., de lengte 9 - 10 mm. Voor de kenmerken zie figuur 23. Voorzijde.

Fig. 23. Schema van het wervellichaam uit figuur 22. 1. Neuraalkanaal. 2. Neuraalboog. 3. Onderste deel van de processus transversus. 4. Wervellichaam. 5. Vergroeide resten van de epiphyse.

De ontbrekende delen zijn met gebroken lijn weergegeven. Het wervellichaam is gestippeld.