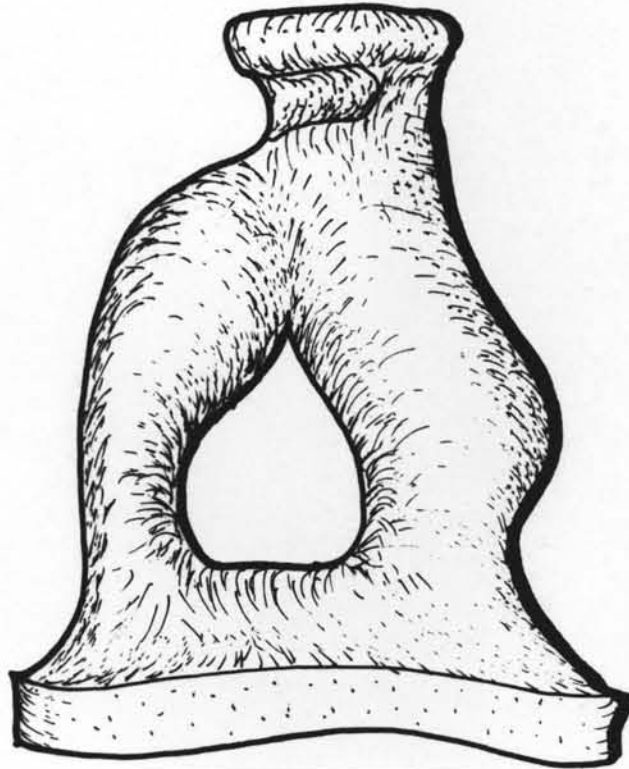


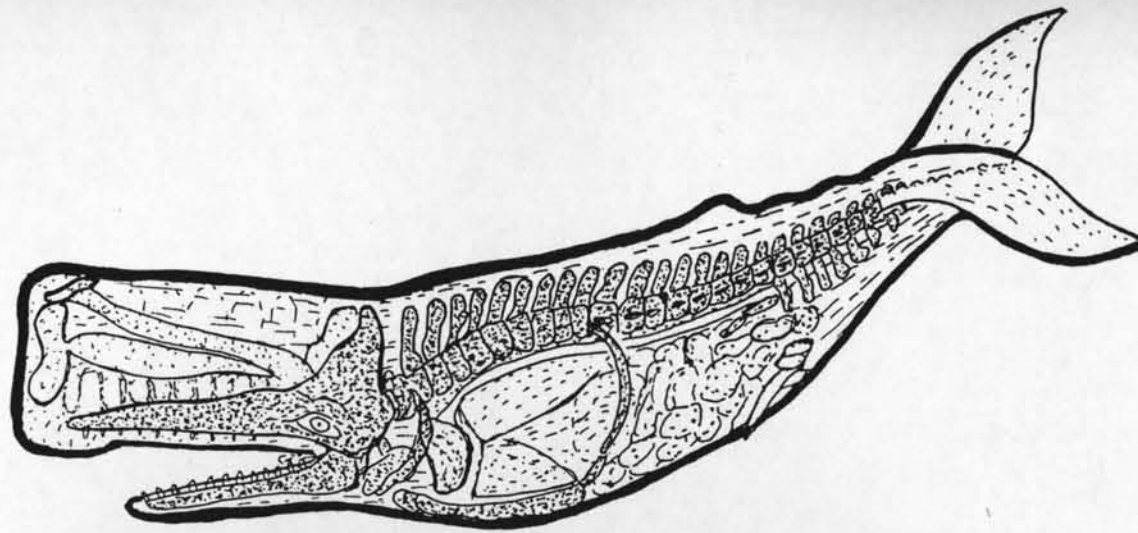
Lebensraum "Meer"
Heft 20

**Die Ohrplakode der Cetaceen
und ihre Derivate**

von
Günther Behrmann



Nordseemuseum
1999



Nordseemuseum Bremerhaven
 Günther Behrmann
 Am Handelshafen 12
 D-27570 Bremerhaven

**Centre for Marine Research
 and Investigations on Cetacea**
 Günther Behrmann
 Bismarckstraße 4
 D-27570 Bremerhaven / Germany
 e-mail: guenther.behrmann@gmx.de

Als Museumsleiter und Präparator am Institut für Meeresforschung und dem nachfolgenden Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung in Bremerhaven, habe ich über 250 gestrandete Wale und Delphine in den Händen gehabt, sie zerlegt und präpariert. Dabei wurden gezielt Proben entnommen und unter dem Einsatz modernster Geräte (Mikroskop, EM, REM, Edax) untersucht. Im Laufe meiner 40jährigen Tätigkeit habe ich viel gefunden, was mit den Lehrbüchern nicht übereinstimmte oder noch nicht bekannt war. Weil die Sonderdrucke dieser Publikationen vergriffen sind, ständig aber nachgefragt wird, habe ich die neuen Erkenntnisse in Kompendien thematisch zusammengefaßt.

- 1996 Beitrag zur Anatomie der Zahnwale - 82 Seiten, 58 Abb.
- 1997 Das akustische Orientierungssystem der Zahnwale - 147 Seiten, 41 Abb.
- 1997 Anatomie des Zahnwalkopfes * - 315 Seiten, 170 Abb.
- 1997 Phylogenie und Odontologie des Walgebisses * - 16 Seiten, 11 Abb.
- 1998 Wie orientieren sich die Wale und warum stranden sie? - 26 Seiten, 15 Abb.
- 1998 Die Hautfarbe der Wale * - 25 Seiten, 11 Abb.
- 1998 Evolution der Wale - 105 Seiten, 77 Abb.
- 1999 Die Ohrplakode der Cetacea und ihre Derivate - 77 Seiten, 30 Abb.

Alle Rechte bei G. Behrmann

* Auch in englischer Sprache / available in english

Interessenten mit biologischen Grundkenntnissen können sich schriftlich an die oben genannten Adressen wenden. Beispiele finden Sie auf den folgenden Seiten.

Die Ohrplakode der Cetaceen und ihre Derivate

Eine Zusammenfassung des Kenntnisstandes von 1999

von
Günther Behrmann

Alfred-Wegener-Institut für Polar und Meeresforschung Bremerhaven,
 Nordseemuseum/Wissenschaftliche Sammlung

Vorwort

Daß Wale sich mit einem Echolotationsystem orientieren ist allgemein bekannt. Weil die Töne mit Hydrophonen leicht zu ermitteln werden können, ist ihr Frequenzbereich ausreichen erforscht. Sehr gering sind dagegen die Erkenntnisse über das Hörsystem. Diese Lücke soll diese Arbeit schließen.

Das äußere Ohr

Die Ohrmuscheln sind vollkommen zurückgebildet (**Abb. 1**). Schon während der Ontogenese verschließt sich die äußere Ohröffnung (Porus acusticus). Rudimente eines Ringmuskels (Sphincter meatus acusticus) und eines Zugmuskels (M. meatus acusticus), die früher mal den äußeren Gehörgang (Meatus acusticus externus) verschlossen haben, sind bei einigen Zahnwalarten noch vorhanden (**Abb. 1, 13**). Unter der Haut, im Fettgewebe verlaufend, ist der äußere Gehörgang bei allen Walen noch erhalten. Je nach den phylogentischen Veränderungen des Trommelfells kann er verdreht und dadurch teilweise (Behrmann, 1997), oder wie bei den Bartenwalen durch einen Fettstopfen (Ohrenschmalz) total verschlossen sein (Slijper, 1979). Die Trommelfelle (Membrana tympanica) sind bei allen Walen trichterförmig verändert oder soweit zurückgebildet, daß Rudimente schwer zu erkennen sind.

Die Ohrkapsel

Die Ohrkapseln (Bulla tympanica) sind bei allen Walen nicht mehr mit dem Schädel verwachsen, sondern über Bindegewebsbänder oder Membranen mit dem Schädel verbunden. Sie bestehen aus zwei Knochen,

der Bulla tympanica und dem Os perioticum. Beide Knochen sind sehr massiv und das spezifische Gewicht ist mit 2,6 doppelt so hoch wie das der Schädelknochen. Bei ausgewachsenen Bartenwalen können die Ohrkapseln schwerer als ein Kilogramm sein. Die besonders großen Ohrkapseln der Pottwale (Physetericeti) und Bartenwale (Mysticeti) haben lange flügelartige Verlängerungen (Proc. mastoideus), die mit den Steinbeinen (Os petrosa) lose verbunden sind (**Abb. 2 und 3**). Besonders proportional auffällig groß sind die rundlichen Mastoidfortsätze bei den kleinen Pottwalen (Kogiidae), wodurch die Ohrkapsel ihr Gewicht verdreifacht. Die großen Flügelknochen sind von einem dicken, nervösen Gewebepolster bedeckt, so daß sie auch, wie die der Zahnwale, schwingen können. Delphiniden und Phocoeniden haben keine auffällige großen Flügelknochen.

Das Mittelohr

Die Bulla ist rostral geöffnet. Von der Bulla ziehen unterhalb der Schädelbasis große Luftsäcke (Pterigoid sinus) bis zu den Keilbeingruben (Fossa pterigoidea). Diese sind von einem porösen Knochendach bedeckt (**Abb. 4 und 5**). Die mit dem Mund aufgenommenen Schallwellen treffen auf die Luftsäcke und werden von dort auf das Mittelohr übertragen. Die Schallwellen laufen im Wasser fünfmal so schnell wie an der Luft. Um die Schallwellen verwerten zu können, müssen sie durch die Luft in den Luftsäcken, für das terrestrisch Säuger angelegte Ohr der Wale, abgebremst werden.

Aus der rostral geöffneten Höhle der Ohrkapsel (Fossa bullaris) zieht durch einen Luftsack (Sinus pterigoideus) die Eustachische Tube (Tuba Eustachii) zum Nasenhof (Choana). Dabei passiert sie eine Membran (Membrana pterigoidea), die im Keilbeinfenster (Fenestra pterigoidea) von Muskeln eingespannt ist (**Abb. 6**). In der Passage sind die Tuben mit einem Durchmesser bis zu 1,5 mm extrem dünn (Boenninghaus 1904). Beim Schweinswal haben die Eustachischen Tuben im Bereich der Membran einen Innendurchmesser von 0,1 - 0,15 mm bei einer Wandstärke von 0,5 - 0,8 mm. Innerhalb des Nasenhofes sind die Mündungen der Tuben schwer zu finden, sie sind sehr dünnhäutig und verkleben postmortal sehr schnell.

Die ursprünglich auf das Hören in der Luft angelegten Walohren und die Tonerzeugung mußten der aquatischen Lebensweise angepaßt werden (Behrmann, 1988a, 1993, 1997). Caudal mündet eine Lufttube (Tuba aera) im Mittelohr, die über den Kehlkopf eine Verbindung zur Lunge hat (**Abb. 6, AT**). Dies ganze Luftraumsystem unterhalb der Schädelbasis dient auch der Tonerzeugung, wofür Druckluft benötigt wird.

Der Hammer (Maleus) kann bei den Walen um 180 Grad verdreht oder versetzt sein (**Abb. 7**). Bei diesen Bewegungen hat der Hammerstiel (Manubrium mallei) die externe Membran des Trommelfells (Membrana tympani) mitgezogen, wodurch die trichterförmige Veränderung des Trommelfells entsteht. Beim Schweinswal setzt der Hammerstiel an der lateralen Wand der Bulla an. Die interne Membran des Trommelfells hat die Drehung nicht mitgemacht und zieht als glattes, trichterförmiges Ligament bis zum Hammerkopf. Der kurze Hammerarm (Processus anterior) liegt in einer Kerbe der Bulla (Fossa malleobullaris), wo er mittels Bindegewebe festgehalten wird (**Abb. 8**). Er ist bei älteren Walen mit der Bullakerbe verzahnt oder gar verwachsen, so daß er sich oft nicht entfernen läßt. Seitlich am Hammerkopf (Caput mallei) setzt der vom Trigemini innervierte Muskel (Musculus tensor tympani) an und zieht zum Processus cochleariformis. Der dritte, ebenfalls vom Trigemini innervierte Hammerkopfmuskel (Musculus mallei superior) zieht zum Perioticumflügel. Werden beide Muskeln angespannt, ziehen sie den Amboß (Incus) und den Steigbügel (Stapes) mit, so daß dieser etwas aus dem ovalen Fenster herausgezogen wird und sich dann bewegen kann. - Um hören zu können müssen die Wale ihre Ohren aktiv öffnen; was sie nicht hören wollen, hören sie nicht!

Bei den Schweinswalen hat der Steigbügelfuß (Basis stapedis) einen Bewegungsraum um 300 µm, was für Übertragungen der Schallwellen auf die Hörschnecke ausreicht. Entspannen sich die beiden vom Trigemini innervierten Hammerkopfmuskeln, pressen alle Ligamente den Steigbügel ins ovale Fenster. Die Gegenbewegungen erfolgen also passiv, so daß der Steigbügel ständig fest im ovalen Fenster stopfenartig eingepreßt wird; eine Schallübertragung auf diesem Wege ist also dann nicht mehr möglich. Damit sind die empfindlichen inneren

Ohren gegen unerwünschte Übertragungen von Schallwellen und Überdruck geschützt.

Hammer und Amboß sind mit einem Gelenk (Art. incudomalleolaris) verbunden. Dieses erlaubt nur eine einwegige Bewegung. Das am besonders großen Amboßfinger (Crus breve incudis) ansetzende Ligament (Lig. crus incudis) zieht den Amboß vom Hammer ab, wobei gleichzeitig der Steigbügel zum ovalen Fenster hin gedrückt wird. Das Gelenk zwischen Amboß und Steigbügel erlaubt dagegen eine allseitige Bewegung. Damit der Steigbügel richtig ins ovale Fenster eingepaßt wird, besitzt auch dieser einen vom Trigeminus innervierten Muskel (M. stapedis), er kann den Steigbügel seitlich versetzen.

Zusammen mit den Ligamenten (Lig. basostapedis), die sich vom Steigbügel Fuß (Basis stapedis) zum Saum des ovalen Fensters spannen, ziehen alle Ligamente nur in eine Richtung, so daß das ovale Fenster durch den Steigbügel hermetisch verschlossen ist. Hierzu wurde experimentell folgendes ermittelt: Der Hammermuskel kann den Hammerkopf zum Perioticum ziehen, dem folgt der Amboß und der Steigbügel, so daß dessen Fuß aus dem ovalen Fenster gezogen wird und nun schwingen kann. Daß Hammermuskel und Tensor Antagonisten sind, zeigt deren Stellung, wenn die Kreuzbänder gelöst sind, die den Hammerstiel in der Bullakerbe festhalten.

Grund häufiger Strandungen sind Entzündungen in den Luftsäcken und im Mittelohr (**Abb. 9**). Besonders anfällig ist hierbei der rostrale Teil der Eustachischen Tube, deren Wände sehr dünn sind, (um 0,5 mm) und von Nematoden leicht durchbrochen werden können. (Behrmann, 1997). Verursacher sind bis zu 8 cm lange Nematoden, die über die vom Kehlkopf ausgehenden Lufttuben in das Mittelohr oder die Luftsäcke eindringen. Große Mengen von Nematoden können das Hörsystem zerstören und zum Tode führen.

Das innere Ohr

Die Gehörknochen (Os perioticum) enthalten die Hörschnecke (Cochlea) und das Gleichgewichtsorgan (Labyrinth). Beide sind mit Endolymphe gefüllt und stehen damit untereinander in Verbindung. Das Gleichgewichtsorgan ist im Verhältnis zur Gehörschnecke bei den Walen sehr klein.

Die Gehörschnecken der Wale sind mit 1,1 bis 2 Windungen sehr kurz (Hyrtl, 1845), haben dafür aber vier Windungen (Scalae), eine mehr als terrestrische Säuger (**Abb. 10**). Die Scala vestibuli beginnt in der vom Steigbügel verschlossenen Vorkammer (Vestibulum) und mündet in der Schneckenkuppel (Cupula cochleae). Die Scala tympanica läuft dann parallel zur Scala vestibuli bis zum runden Fenster (Fenestra rotunda, al. Fenestra cochleae).

In der Scala vestibuli liegt, durch die Reissnermembran von dieser getrennt, die dritte Windung (Ductus cochlearis, al. Scala medialis). In ihr liegt auf der Basalmembran das Cortiorgan, in dem Sinneshaare die durchlaufenden Schallwellen abtasten. Die Zahl der Haarzellen ist mit durchschnittlich 60 bis 95.000 etwa dreimal so hoch wie beim Menschen (Wever, 1971), sie stehen also wesentlich dichter.

Um hören zu können, müssen die Schallwellen die ganze Gehörschnecke durchlaufen. Dies ist nur möglich, wenn die zweite Öffnung, das runde Fenster nicht hermetisch verschlossen ist. Das runde Fenster ist deshalb nur von einer Membran überspannt. Durch diese können aber noch Druckwellen, die bei der Tonerzeugung entstehen, in das innere Ohr gelangen und die Sinneszellen schädigen. Wie die Wale dies verhindern, wurde bei Schweinswalen entdeckt. In der Scala tympani des Schweinswals wurden fächerförmige Knochensegmente (Flabellum scalae tympani) entdeckt (Behrmann, 1993), die auf Grund ihrer Morphologie und ihrer Lage Wellenbrecher sind (**Abb. 10 und 11**). Damit wäre das innere Ohr des Schweinswals auch von dieser Seite her vor Beschädigungen durch Druckwellen geschützt. Ob und wie die anderen Zahnwale ihre Scala tympani gegen eindringende Druckwellen schützen, ist noch nicht bekannt.

Die beiden Windungen, Scala vestibuli und Scala tympani, sind medial durch die Basilarmembran (Membrane basilaris) voneinander getrennt, die sich zwischen zwei knöchernen Flügeln spannt. Der lateral liegende Flügel (Lamina spirale) ist bei den Walen, so wie bei allen anderen Säugern, massiv. Der zentral von der Schneckenwindung (Modiolus) herauswachsende Spindel Flügel (Lamina modioli) ist bei allen Säugern ebenfalls massiv, bei den Walen sind die Flügel viel länger, voluminöser, gekammert und stark innerviert (**Abb. 10 und 12**). Beide Flügel sind so verlängert, daß sie partiell zusammenwachsen und dann die ganze Basilarmembran abdecken. Der Spindel Flügel der Wale ist in radiär zur Spindel laufenden Kammern unterteilt. In den Kammern des Spindel Flügels liegen gestaffelt hintereinander Nervenzellen (Astrocyten), deren länglich gestreifte Nisselschollen sehr auffällig sind. Jede Nervenzelle hat vier sich stark verzweigende Dendriten und einen Axon. Die Dendriten terminieren im Gewebe, das die durch die Membrankammern ziehenden Gefäße umgibt. Die lymphatischen Gefäße münden in der vierten Scala.

Die vierte kreisrunde Scala (Scala spiralis ossea) begleitet medial die Scala vestibuli. Sie besteht aus großen Zellen, deren Gewebe stark innerviert ist. Die, die vierte Scala von der Scala vestibuli trennende poröse Membran, ist verknöchert. Mehr ist zur Zeit nicht bekannt.

Nun sind aber die Hörschnecken der Zahnwale viel kürzer als die anderer Säugetiere, sie haben nur 1,2 bis 2 Windungen (Hyrtl, 1845). Hohe Frequenzen haben im Wasser eine geringere Reichweite als tiefe Frequenzen. Die hydrodynamische Theorie (Penzlin, 1980) überträgt diese Tatsache auf die Gehörschnecke und geht davon aus, daß die hohen Töne in den Basalwindungen und die tiefen Töne in den oberen Windungen der Gehörschnecke registriert werden. Über Gehörprothesen wurde die hydrodynamische Theorie beim Menschen bestätigt. Nach der Form der Gehörschnecke und der hydrodynamischen Theorie könnte bei den Zahnwalen die untere Hörschwelle zwischen 800 und 1 000 Hz (Hertz=Schwingungen pro Sekunde) und die obere zwischen 90 und 110 KHz liegen. Demnach können die Zahnwale nicht alle von ihnen

erzeugten Geräusche hören. Von Bartenwalen liegen diesbezügliche Befunde noch nicht vor.

Der bisher gemessene Frequenzbereich der Wale reicht von 12 bis 320.000 Hz. Auf Grund der Hörschwellenberechnungen muß man davon ausgehen, daß die Wale nicht alle von ihnen erzeugten Töne hören können, bleibt die Frage, ob und womit sie die Frequenzen registrieren und verwerten, die nicht in ihrem Hörbereich liegen. In den folgenden Kapiteln werden weitere Sinnesorgane beschrieben, die Schwingungen registrieren.

Das postbullare Sinnesorgan (Behrmann, 1987, 1991 a)

Zwischen den freischwingenden Ohrkapseln der Zahnwale (**Abb. 13**) und dem Hinterhauptsbein liegen Sinnesorgane, mit denen die Schwingungsdifferenzen zwischen diesen Knochen registriert werden.

In den verlängerten ventralen Flügeln des Hinterhauptsbeines (Os occipitale proc. paroccipitalis) der Zahnwale liegt auf beiden Seiten je eine rostral geöffnete Grube (Fossa paroccipitalis) (**Abb. 14**). Aus ihr führen Kapillare und ein sich teilender Kanal durch das Hinterhauptsbein zum Hirnraum (Cavum cranii). Rostral ist die Grube von einer Membran überspannt, in der der caudale Tuberkel der Ohrkapsel steckt. Die Grube und der caudale Tuberkel der Ohrkapsel sind so geformt, daß zwischen beiden ein ziemlich gleichmäßiger Abstand besteht. Dieser Zwischenraum enthält Gewebe, in dem kleine, mit Flüssigkeit gefüllte, glockenförmige Gefäße liegen (**Abb. 15**). Das Gewebe besteht hauptsächlich aus parallel verlaufendem Bindegewebe, das von einem mehrschichtigen Epithel bedeckt ist. Zahlreiche Blutgefäße durchziehen das Gewebe.

Die Mündungen der glockenförmigen Gefäße sind zur Bulla gerichtet, die "Glockenstiele" setzen am Hinterhauptsbein an. Mitten in jedem Gefäß pendelt an einem Stiel ein Nervenendkörperchen, beide zusammen können bis zu 6 mm lang sein (**Abb. 16**). Das Nervenendkörperchen (**Abb. 17**) besteht aus zwiebelschalig übereinander gelagerten Bindegewebslamellen, die einen dunklen Kern umhüllen. Im Zentrum des Kernes liegt ein sensorischer Innenkolben, der von einem Nerv

umwunden ist. Die dunkle Färbung des Kernes entsteht durch große Körperchen mit dunklem Plasma, "opaque bodies" (Quilliam, 1966). Die Körperchen enthalten dunkle Schichten geordneter Körnchen, die nach morphologischen Kriterien voltaische Säulen sein könnten; denn sie gleichen den elektrischen Organe der Fische, nur sind sie viel kleiner. Über dem Kern liegt eine Schicht mit granulierten, spiralenförmigen Nervenendkörperchen, welche einen Durchmesser bis zu 60 μm haben. Dies alles wird von 7 oder 8 Lamellen überlagert, in denen perineurales Gewebe (Shanta & Bourne, 1968) liegt. Neben kleinen Nervenendkörperchen liegen im perineuralen Gewebe noch Krausesche Nervenendkörperchen (**Abb. 17 B**), die einen Durchmesser bis zu 12 μm haben können. Krausesche Nervenendkörperchen sind hochempfindliche Tastorgane, die besonders zahlreich im Genitalbereich liegen und deshalb auch Genitalkörperchen genannt werden (Boeke, 1934).

Vom sensorischen Innenkolben, von Shanta & Bourne (1968) "nerve terminal" genannt, zieht ein Axon zum Hinterhauptsbein, das, weil es in die Knochenmasse hineinzieht, nicht weiter verfolgt werden konnte. Außerdem führen durch den Stiel des Körperchens ein Kapillar und zwei ummantelte Nerven, die im Lamellenkörperchen ihre Glia-scheide verlieren, sich danach verzweigen und zu den Nervenzellen des perineuralen Gewebes ziehen.

Nach ihrer Morphologie sind die im postbullaren Sinnesorgan liegenden Rezeptoren hoch spezialisierte Golgi-Mazzonische Körperchen. Sie haben im Gegensatz zu den Vater-Pacinischen-Körperchen nur wenige Lamellenschichten. Vergleichbare, ebenfalls mit nervösen Spiralen besetzte Nervenendkörperchen wurden in der Schnauze des Maulwurfs gefunden (Quilliam, 1966). Lamellenkörperchen sind hochsensible Druck- und Vibrationsrezeptoren (Leonhardt, 1985), von denen zahlreiche Variationen im Bindegewebe und in der Haut von Vertebraten nachgewiesen worden sind (Boeke, 1934).

Das rostrale Sinnesorgan (Behrmann, 1989 und 1991 b)

Das knorpelige Rostrum (Cartilago rostralis; al. Cartilago nasalis) der Zahnwale ist ein langer, im Querschnitt ovaler Knorpelstab, der medial durch den ganzen Oberkiefer zieht und das knöchernen Rostrum etwas überragt. Die Länge des Knorpels ist von der Länge des knöchernen Rostrums abhängig, kann also bei großen Walen einige Meter betragen.

Oberkiefer (Maxillare), Zwischenkiefer (Praemaxillare) und Pflugscharbein (Vomer) bilden gemeinsam eine tiefe, dorsal auf ganzer Länge offene Rinne, in der das knorpelige Rostrum liegt (**Abb. 18**). Das knorpelige Rostrum setzt caudal am Keilbein (Os sphenoidale, Septum praesphenoidale, Crista praesphenoidalis; Boenninghaus, 1903) an. Diese Verbindung ist sehr fest; Knorpel und Knochen sind so eng miteinander verzahnt, daß eine Trennung beider Teile ohne Beschädigung derselben nicht möglich ist. Nach Auslaufen des Pflugscharbeins bleibt auch ventral das rostrale Ende des Knorpels von Knochen unbedeckt. Auf seiner ganzen Länge hat das knorpelige Rostrum keine weitere Verbindungsfläche zum knöchernen Rostrum, auch nicht zu dem es dorsal und ventral überdeckenden Gewebe. Trennt man den Knorpel von der knöchernen Nasenscheidewand, läßt er sich, weil er keine weiteren Ansatzflächen mehr hat, leicht herausnehmen.

Im Querschnitt hat der Knorpel (**Abb. 20**) eine ovale Form, die bis auf die beiden Enden gleichförmig bleibt. Bei Querschnitten zeigt sich auch die besondere Struktur des hyalinen Knorpels. Im Zentrum verlaufen die Zellen und Fasern vertikal, peripher liegt eine segmentierte Zone, in der Zellen und Fasern radiär geordnet sind. Der ganze Knorpel ist von einer Bindehaut (Perichondrium) umgeben. Im zentralen Teil treten vereinzelt Knorpelkapseln auf. Caudal ist der Knorpel von Blutgefäßen durchzogen.

Das knorpelige Rostrum ist ventrolateral vom rostralen Sinnesorgan (Behrmann, 1989, 1997) ummantelt (**Abb. 19, 20**). Dieses besteht aus länglichen, mit Hirnwasser (Liquor cerebralis) gefüllten Tuben, deren Innenwände mit Nervenendkörperchen besetzt sind (**Abb. 21, 22, 23**). Die Tuben sind von einem perineuralen Netz umgeben, das, weil es sehr viele Mastzellen und viele stern- und büstenförmige Nervenzellen

enthält, auch sehr dunkel erscheint.

Rostral das ganze Rostrum überragend, breitet sich das rostrale Sinnesorgan, unter der Haut der Nasenspitze und hinter der Oberlippe (Vestibulum oris), polsterartig aus. Von dort zieht das Sinnesorgan am knorpeligen Rostrum entlang, zwischen dem Vomer und der knöchernen Nasenscheidewand hindurch bis zur Schädelbasis (Pars basilaris ossis occipitalis), wo das straffe Bindegewebe ansetzt (**Abb. 25**). Die Tuben vereinen sich und ziehen mit ihrem perineuralen Netz zu den äußeren Flügeln der Keilbeine (Laminae laterales proc. pterygoidei). In diesem Bereich teilt sich das Organ. Lateral der medialen Flügel (Os sphenoidale: alae mediales) und dorsal der lateralen Flügel des Keilbeines (Os sphenoidale: alae majori).

Gemeinsam mit dem Nervus opticus und dem Nervus trigeminus, durchdringen nun die größeren Tuben mit ihren auffällig großen Nervenstränge, die Schädelkapsel. (Bei den Walen sind die drei Fenster, Foramen ovale, lacerum und spinosum, zu einem vereint.) Die Tuben durchdringen die harte Hirnhaut (Dura mater encephali) und ziehen unterhalb des Kleinhirns (Cerebellum) bis in die Nähe der Gehörnerven. Unterhalb der "kleinen Wolke" (Flocculus cerebelli) enden die Tuben, und nur die Nervenstränge ziehen in den ventralen Teil des Flocculus hinein (**Abb. 24**). Ein dünnerer Nervenstrang zweigt hier ab und terminiert mit Resten des perineuralen Gewebes in der Nähe des Nervus vagus.

Der rostrale Teil des rostralen Sinnesorgans setzt sich aus mehreren Lagen verschiedener Gewebsformen zusammen, zwischen denen die mit Liquor gefüllten Tuben, Blutgefäße und Nerven ziehen. Auf dem Periost des knorpeligen Rostrums liegt eine Lage parallelfaserigen Bindegewebes, das vertikal zum Knorpel verläuft. Darüber folgt eine Lage aus lockerem Bindegewebe, in dem die Tuben eingebettet sind. Das lockere Bindegewebe ist von einem in Längsrichtung zum Knorpel verlaufenden straffen Bindegewebe überzogen. Dies ist mit dem Periost der rostralen Knochen verbunden. Zwischen diesen beiden Geweben ziehen größere Blutgefäße.

Die das ganze Sinnesorgan durchlaufenden Tuben sind gut durch die Morphologie ihrer Wände von anderen Gefäßen zu unterscheiden, weil die Wände der Tuben aus einem von einer Membran bedeckten, mehrschichtigen Epithel bestehen. Aus dem lockeren Bindegewebe, das die einzelnen Tuben ummantelt, ziehen die Nerven des perineuralen Netzes durch das Epithel zu den Sinneszellen. Die Tuben beginnen gleich großvolumig im subkutanen Fettgewebe der Nasenspitze, ziehen mit ziemlich gleichbleibendem Durchmesser bis zur Schädelbasis, wo sie sich vereinen. Bei dem untersuchten Schweinswal hatten die Tuben unterhalb der Nasenspitze einen Durchmesser von 300 bis 600 μm . Wenige Millimeter caudal der Nasenspitze vereinigen sich aber zwei oder drei zu einer Tube. Einige dieser Tuben mit einem Durchmesser um 1 mm ziehen dann in den Hirnraum hinein. Sobald die rostral verzweigten Tuben zusammengelaufen sind, beginnt an der inneren Wand der Tube der Besatz mit Sinneszellen (**Abb. 25, 26**). Zunächst noch sporadisch verdichtet sich der Besatz mehr und mehr, und erst unterhalb der Schädelbasis reduziert sich die Zahl der Sinneszellen. In der Mitte des rostralen Sinnesorgans wurden auf einer Strecke von 500 x 40 μm 38 Sinneszellen gefunden. Im caudalen Bereich konnten auf einer Strecke von 300 μm bei gleicher Schnittdicke 20 Sinneszellen nachgewiesen werden.

Die Sinneszellen sind längliche ovalen Nervenendkörperchen und können eine Länge bis zu 24 μm haben. Sie sind durch einen kurzen Stiel mit der Membran verbunden (**Abb. 26, 27**). Zu jeder Sinneszelle zieht ein Kapillar, das sich in der Zelle verzweigt. In der Mitte einer jeden Sinneszelle liegt ein sensorischer Innenkolben, von dem ein Axon durch den Stiel zu einem tiefer im Gewebe liegenden Meißner-Wagnerschen Nervenkörperchen führt, in dem auch die Axone der umgebenden Sinneszellen enden. Von deren sensorischen Innenkolben ziehen in Synapsen endende Dendriten zu astrozytenartigen Nervenzellen (**Abb. 28**). Deren Dendriten enden an der Membran der Sinneszelle. Außerdem ziehen noch zwei bis drei dünnere, nicht von einer Gliascheide ummantelte Nerven durch den Stiel in die Sinneszelle hinein, deren Dendriten sich moosfaserartig verzweigen.

Eine Lamellenschichtung, so wie sie bei Golgi-Mazzonischen Tastkörperchen vorhanden ist, wurde in den Sinneszellen des rostralen Sinnesorgans nicht gefunden. Trotzdem kann man davon ausgehen, daß die Sinneszellen einfache Rezeptoren sind, mit deren Hilfe geringe Drucke und Vibrationen registriert werden können.

Im Bereich des Großhirns unterscheiden sich die Nervenstränge des rostralen Sinnesorgans von den anderen Kopfnerven durch ihre großen stern- und büstenförmigen Nervenzellen. Diese sind beim Menschen charakteristisch für die Nervenzellen im Bereich der Ohrplakode und haben eine Funktion bei der Koordinierung der Impulse (Kandel et al. 1991). Außerdem liegen in dem perineuralen Netzwerk, das die Tuben begleitet, viele großen Mastzellen. Die Mastzellen enthalten Heparin, Histamin und Serotonin (Leonhardt, 1981), was auf eine hohe Aktivität schließen läßt.

Neurologische Befunde

Elektrophysiologische Untersuchungen der Großhirnrinde (Sokolov et al., 1972; Ladygina et al., 1974) und die Verfolgung von Nervenbahnen führten bei verschiedenen Delphinen zur Lokalisierung von auditorischen Zentren in der Großhirnrinde (**Abb. 29**). Größer als bei allen anderen Säugern sind die sekundären und die tertiären akustischen Rindenfelder im Schläfenlappen (Lobus temporale ext.) (**Abb. 30**), sie haben bei allen Walen doppelt so viele Falten wie in denen der Menschen. Charakteristisch für die akustischen Felder ist die große Dichte von Oligodendrogliazellen in der 3. Lage (Lamina). In einer ein Quadratmillimeter großen Fläche eines Horizontalschnittes im Wernickezentrum wurden 1632 Gliazellen gezählt. In der, bei den Zahnwalen besonders großen und weit übergreifenden, Heschl-Querwindung ist die Großhirnrinde bis zu 2 mm mächtig und ist in 7 Lagen unterteilt. Breiter angelegt ist bei den Zahnwalen auch das Areal, wo beim Menschen ist das Zentrum für Musik, Gesang und Sprachverständnis liegt (**Abb. 31**). Bisher konnten über zytotektonischen Untersuchungen 10 Felder ermittelt werden, die mit dem akustischen System der Zahnwale in Zusammenhang stehen (Behrmann, 1993, 1997) (**Abb. 29 und Abb. 31**).

Der vom Ganglion des Nervus trigeminus caudal ziehende Ast (Auriculotemporalis) ist besonders mächtig. Von ihm führt ein Zweig (Portio major) zum postbullaren Sinnesorgan. Man kann also davon ausgehen, daß dieses Organ dem sensomotorischen System zugeordnet ist.

Das Kleinhirn (Cerebellum) hat wie das Großhirn der Wale viel mehr Falten (Gyri) als das menschliche. Viele Falten hat auch der für das akustische System wichtige Floccus. Leicht verfolgbar von ihren Wurzeln her waren die Nervenbündel des rostralen Sinnesorgans, die im Kleinhirn (Cerebellum) gemeinsam mit dem N. trigeminus und dem N. statoacusticus (7. N und 8. N) im Flocculus terminieren. Dies erlaubt den Rückschluß, daß das rostrale Sinnesorgan als ein Teil der Ohrplakode angesehen werden kann.

Diskussion

Ein vollkommen offener Gehörgang, wie ihn Purves (1966b) beschrieben hat, wurde bei keinem der von mir untersuchten Wale gefunden. Nur bei einem jungen Schweinswal (Länge 82 cm) habe ich offene Poren gefunden, sie waren etwa tief und vereitert. Weil das Tier ansonsten keine pathologischen Veränderungen aufwies, kann man davon aus, daß die Entzündung die Todesursache war.

Weil die Übertragung der Schallwellen durch das Trommelfell ausgeschlossen werden konnte, bei vielen Walen der Hammer für unbeweglich gehalten wurde und der Stapes meistens fest im ovalen Fenster kleben blieb, hielt Lange (1922) die Wale für taub. Dagegen sprachen die Befunde, daß das innere Ohr voll funktionsfähig ist (Nachtigall, 1986). Zur Erklärung dieser Tatsachen wurden abenteuerlichen Hypothesen erstellt (Norris, 1969) und behauptet, daß die Schallwellen über die Fettpolster im Unterkiefer oder dessen Foramen oder mit den aufgenommen werden. Vergessen dabei wurde, daß die Fettpolster nicht homogen sind und von vielen Gefäßen und Nerven durchzogen sind, was eine gleichmäßige Schalleitung stört. Durch die oft sehr großen Foramen ziehen Nerven und Gefäße zur Versorgung der Kiefer. Der Unterkiefer sind durch dicke Gewebepolster (Discus articularis) vom Schädel getrennt und diese haben, wie auch die

Fettpolster keine Verbindung zu den Ohrkapseln. Bei der Hypothese, daß die Wale den Schall mit den Zähnen registrieren, wurden die zahnlosen Wale vergessen. McCormik et al. (1970) haben den Kopf eines Tursiops von außen mit unterschiedlichen Frequenzen beschallt und dabei festgestellt, daß die Reflexionen der Haut über der Ohrkapsel besonders gut sind, woraus sie schlossen, daß die Schallwellen über diese besonders reflektierenden Hautregion aufgenommen werden. Die besonders starke Reflektion in diesem Bereich ist aber erklärbar, denn in der Epidermis dieser Region enthält die Haut besonders viel Kalk (Behrmann, 1996). Unter der Epidermis liegt ein dickes Fettpolster, das den Schall streut. Fest steht, daß die Haut der Wale sehr sensibel ist und damit auch Schallwellen registriert werden können, aber nicht gezielt.

Ohne viel Verlust seiner Intensität kann der Schall nur durch die Luftsäcke zum Mittelohr geleitet werden. Die Höhle der Bulla wirkt dabei schallverstärkend, sie hat die Funktion des Trommelfelles übernommen. Von der Bulla werden dann die Schallwellen über die Gehörknöchelchen in das innere Ohr geleitet. Das Hörsystem der Wale ist auf das Hören im Luftraum angelegt; um hören zu können, müssen die im Wasser fünfmal schneller als an der Luft laufenden Schallwellen abgebremst werden. Diese Voraussetzung liegt bei der Schallaufnahme durch Haut, Fett oder Knochen nicht vor, denn diese leiten den Schall nur gering oder gar nicht abgebremst weiter.

Die Steigbügel (Stapes) der Zahnwale haben eine Form, die von der aller anderen Säugetiere abweicht. Sie sind im Schneckfenster (Fenestra vestibuli) wie Stopfen eingepaßt und können sich darum nur sehr wenig bewegen. Fleischer (1976) kam nach eingehenden Untersuchungen zu dem Resultat, daß der Steigbügel-Bindegewebe-Ohrkapsel-Komplex ein Masse-Feder-Masse-System darstellt. Versuche an unfixiertem Material bestätigten dies. Dadurch kann die Scala vestibuli vor schädigenden Druckwellen geschützt werden. Durch die fächerförmigen Knochen-segmente in der Scala tympani existiert dann noch ein zweiter Schutz gegen Druckwellen, die durch das runde Fenster eindringen könnten.

Weil nach dem Tode die Muskeln erschlaffen, nicht aber die

gummibandartigen Filamente, wird der Steigbügel in das ovale Fenster gedrückt und geht dadurch selten verloren. Bei einem etwa 11 Millionen Jahre alten Bartenwal, der in der Nähe von Lübeck gefunden wurde (Behrmann, 1995), saß der Steigbügel noch im ovalen Fenster und ließ sich daraus ohne Verletzung des Materials leicht entfernen.

Zur Erzeugung hochfrequenter Wellen wird ein hoher Luftdruck benötigt. Norris & Möhl (1983) errechneten, daß für 196 KHz 10 Watt pro Quadratcentimeter Druck notwendig sind, was 6,5 at entspricht. Dieser Druck darf auf keinen Fall auf das innere Ohr übertragen werden. Das Hörsystem erfordert also einen besonderen Schutz. Wenn die Wale mit diesen Schallwellen Fische gezielt beschallen und debilisieren können (Norris & Möhl, 1983), kann damit auch das eigene Hörsystem beschädigt werden. Die ständig stopfenartig eingeklemmten Steigbügel und die fächerförmigen Wellenbrecher in der Scala tympani verhindern dies.

Nachtigall (1986) untersuchte die Gehörschnecken verschiedener Zahnwalarten und stellte fest, daß diese, obwohl sie nur höchstens zwei Windungen haben, viel mehr Sinneszellen besitzen als der Mensch mit seiner Gehörschnecke mit viereinhalb Windungen. Das Gehör der Zahnwale ist demnach viel feiner als das der Menschen. Was und wieviel die Wale hören, könnten sie uns nur selber sagen. Weil dies nicht möglich ist, bleibt eine nur die Berechnung der Hörschwellen übrig. Über viele tausend Sonogramme wurde festgestellt, daß die von Walen erzeugten Töne zwischen 12 und 320.000 Hz liegen. Was wiederum zur Frage führte, ob die Wale die von ihnen erzeugten Töne überhaupt verwerten (Kamming et al. 1984)?

Reysenbach de Haan (1957), Fraser & Purves (1960), Dudock van Heel (1962, 1966), Purves (1966 a & b) und Fleischer (1978, 1982) gehen im Gegensatz zu Lange (1922) auf Grund der Morphologie des Gehörapparates davon aus, daß die Zahnwale hören können. Kamminga (1979), Kamminga et al. (1981, 1982, 1983, 1986) haben in Delphinarien die Lautäußerungen verschiedener Zahnwale analysiert und kommen zu dem Schluß, daß diese vorwiegend auf Frequenzen zwischen 44 Hz und

125 KHz reagieren. Ob sie die Töne ober- oder unterhalb ihrer Hörschwellen überhaupt hören können, wurde von den genannten Autoren, gemäß ihrer Theorien, unterschiedlich beantwortet.

Von Wever et al. (1971) liegen genauere Angaben über die Hörfähigkeit von zwei Walarten vor. Beim Groß Tümmler *Tursiops truncatus* ermittelten sie 95.000 Haarzellen, und das Verhältnis von Nerven- zu Haarzellen war ca. 5:1. Beim Weißseitendelphin *Lagenorhynchus obliquidens* fanden sie 60.000 - 70.000 Haarzellen und das Verhältnis von Nerven- zu Haarzellen war ca. 4:1. Beim Menschen sind es ca. 30.000 Haarzellen und das Verhältnis Nerven- zu Haarzellen ist ca. 2:1. Nachtigall (1986) kam zum gleichen Ergebnis, so daß man die Befunde als gesichert ansehen muß. Aus diesen Befunden kann man Rückschlüsse auf das Gehörpotential der Wale ziehen. Weil die Haarzellen bei den Walen viel dichter stehen, können sie viel kleinere Frequenzintervalle als der Mensch unterscheiden. Aus der größeren Menge von Nervenzellen kann man außerdem schließen, daß das Gehör der Wale sehr viel sensibler als das der Menschen ist.

Die Windungen der Gehörschnecken sind bei allen Walen reduziert (Hyrtl, 1845). Nach der von Békésey (1975) entwickelten hydrodynamischen Theorie liegt die untere Hörschwelle der Zahnwale zwischen 600 und 1 000 Hertz (Behrmann, 1997). Die obere Hörschwelle wurde von (Penzlin, 1980) mit 150 000 Hertz angenommen. Da diese aber über Dressurmethoden ermittelt wurden, sind die Angaben mit einem sehr großen Unsicherheitsfaktor belastet, denn die Zahnwale können auch Schallwellen über andere Organe aufnehmen. Nach Fleischer (1977 1978, 1982) liegt das Hörpotential der Wale zwischen 800 und 100 000 Hz. Die errechnete obere Hörschwelle der Schweinswale liegt um 90.000 Hz (Behrmann, 1997). Alles spricht dafür, daß die Wale über den größten Hörbereich aller Säuger verfügen.

Auf der Suche nach anderen Organen, mit denen die Wale Töne erfassen könnten, kamen Pilleri et al. (1990) auf die Idee, daß das knorpelige Rostrum etwas mit der Schallaufnahme zu tun haben könnte, denn es verknöchert nie. Es kann bei größeren Walen mehrere Meter lang sein.

Weil die hochfrequenten Töne nicht weit reichen, wird auch deren Echo sehr schwach sein und nur wenig in den Körper eindringen. Es ist also naheliegend, daß die nicht weitreichenden hochfrequenten Wellen weit vorne im Kopf aufgenommen werden. In der Nasenspitze beginnt das rostrale Sinnesorgan. Nach seiner Lage und seiner Morphologie kann das rostrale Sinnesorgan alle genannten Frequenzen wahrnehmen. Die Tastrezeptoren im rostralen Sinnesorgan stehen in einem Abstand von 30 µm, dies würde die Registrierung von Schallwellen bis um 700 KHz erlauben.

Das rostrale Sinnesorgan gehört, auf Grund seiner nervösen Anbindung an die Zentren im Kleinhirn und seiner typischen Bürstenzellen, zum Hörsystem. Die vielen Tuben wirken wie gebündelte Richtmikrophone. Die Dichte der Rezeptoren in den Tuben erklärt, warum die Wale den Pfennig auf einem Stein finden können. Sie sind in der Lage, Höhendifferenzen von 1,5 mm zu erfassen.

Das rostrale Sinnesorgan liegt dort, wo bei den Vorfahren der Wale das Jacobsonsche Organ lag. Dies ist embryonal bei allen Walen nachweisbar (Mathes, 1934). Rudimente der rostralen Mündungen der Jacobsonschen Organe, die Stensonschen Gänge, wurden bei rezenten Walen schon oft gefunden. Das rostrale Sinnesorgan könnte sich aus dem Jacobsonschen Organ entwickelt haben, wobei die nervösen Anbindungen über die Nervenbahnen des N. trigeminus und des N. terminalis erhalten blieben. Obwohl sich der Nervus trigeminus im Bereich des rostralen Sinnesorganes besonders gut abzeichnet, konnte eine Verbindung beider bisher nicht nachgewiesen werden. Bis zur Vorlage neuer Befunde kann man davon ausgehen, daß die beiden Nerven des Jacobsonschen Organs für das rostrale Sinnesorgan umfunktioniert wurden, wobei dann der N. terminalis die Verbindung zur Ohrplakode ist.

Hinweisen möchte ich noch auf Transplantationen der Ohrplakode in andere Körperregionen, die bei Amphibien besonders gut gelangen, wenn das Implantat im vorderen Kopfbereich angesiedelt wurde (Burlet, 1934, Seite 1298). Dies macht die rostrale Ausweitung der Ohrplakode wahrscheinlicher.

Bleiben noch die Frequenzen, die unterhalb der unteren Hörschwelle liegen. Weil die Gehörkapseln der Zahnwale nicht mehr mit dem Schädel verwachsen sind, also nur noch mit Gewebebändern in ihrer Position gehalten werden, sind sie mobil. Die unterschiedlichen Schwingungen der Knochen werden vom postbullaren Sinnesorgan wahrgenommen. Nach seiner Morphologie und aus physikalischen Gründen ist das postbullare Organ geeignet, tiefere Töne, etwa bis zu 1 000 Hz, über den Tastsinn zu registrieren. Bisher konnte das Gewebe, das die großen Flügelknochen der Pott- und Zahnwale ummantelt, noch nicht genau untersucht werden. Ehe man bei gestrandeten Walen die tief liegenden Ohren erreicht, ist das Gewebe schon so weit zersetzt, daß keine Feinuntersuchungen mehr möglich sind.

Bei Barten-, Pott- und Entenwalen sind die Ohrkapseln mit dem Schädelknochen durch den *Processus mastoideus* verzahnt. Doch schon Flower (1869) stellte fest, daß die, die Verbundknochen überziehende dicke Gewebeschicht, auch den Ohrkapseln eine geringe Eigenschwingung erlauben.

Die Knochen der Ohrkapseln sind sehr dicht, und in ihnen ist mehr Kalk eingelagert, wodurch sie viel schwerer sind als die porösen Knochen des Schädels. Messungen der spezifischen Gewichte ergaben, daß die Ohrkapseln der Zahnwale mit 2,6 g doppelt so schwer sind wie die sie umgebenden Schädelknochen. Schallwellen, die auf den Kopf treffen, setzen die leichteren Schädelknochen schneller in Schwingungen als die schweren Ohrkapseln. Diese schwingen aber dafür länger nach. Daraus schloß Yamada (1953), daß die Ohrkapseln wie Seismographen wirken. "Das Prinzip des Seismographen besteht darin, daß bei Bodenerschütterungen eine beweglich aufgehängte träge Masse gegenüber den Bodenbewegungen annähernd in Ruhe bleibt; ihre relativen Bewegungen gegenüber dem Erdboden werden vergrößert aufgezeichnet (Seismogramme)" (dtv - Konversationslexikon B 16, 1968).

Welche Funktion die vierte Scala der Wale hat, ist bis heute nicht bekannt. Sie wurde erstmals von Burlet (1934) beschrieben. Seine Vermutung, daß es sich um eine Verknöcherung des Ductus cochlearis;

al. Aquaeductus handele, kann aber nicht bestätigt werden, denn dieser ist bei Walen außer dem vorhanden. Hypothetisch könnte die vierte Scala mit dem rostralen Sinnesorgan in Zusammenhang stehen, denn ein Nervenbündel läuft parallel vom N. 8 zur Cochlea.

Das Zusammenspiel von rostralem Sinnesorgan, einem sehr feinen Gehör und dem postbullaren Sinnesorgan hat zur Optimierung der akustischen Orientierung geführt, was mit dem Begriff "akustisches Auge" nur sehr schwach beschrieben ist.

Weil die anderen Zahnwale vergleichbare akustische Organe besitzen, kann man davon ausgehen, daß ihr Orientierungssystem in ähnlicher Weise funktioniert. Wie das Orientierungssystem der Bartenwale funktioniert, ist bisher nicht bekannt.

LITERATURVERZEICHNIS

- AU, W.W.L., 1993:** The Sonar of Dolphins; 2 The receiving System: 22-97. Springer-Verlag Heidelberg
- Behrmann, G., 1989.** The cartilaginous rostrum and the associated rostral sense-organ of toothed whales (*Odontoceti*). *Lutra*, Vol. 32: 152 - 163.
- Behrmann, G., 1987.** Die Funktion von Sinnesorganen caudal der Ohrkapseln (*Bulla tympanica*) bei Zahnwalen (*Odontoceti*). *Lutra*, Leiden, 30: 113-122.
- Behrmann, G., 1988 a:** How do *odontoceti* perceive their own sounds? Proceedings of the Second Annual Conference European Cetacean Society, Lissabon: 81-90.
- Behrmann, G., 1989:** The cartilaginous rostrum and the associated sense-organ of toothed whales (*Odontoceti*). *Lutra*, Leiden, 32: 152-163.
- Behrmann, G., 1991a:** The nervous end-carpuscle of the post-bullar senseorgan of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). *Lutra*, Leiden, 34: 37-39.
- Behrmann, G., 1991b:** The nervous end-carpuscle of the rostral-sense-organ of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). *Lutra*, Leiden, 34: 40 - 42.
- Behrmann, G. 1993a:** Cytoarcitectonic Studies of the Cerebral Cortex of the Harbour Porpoise *Phocoena phocoena* L., 1758. Investigation on Cetacea (ed.: G. Pilleri), Vol. XXIV: 261- 285
- Behrmann, G., 1993b:** How do toothed whales (*Odontoceti*) protect their inner ear against pressure waves? *Lutra*, Leiden, 30: 30-38.
- Behrmann, G., 1995:** Der Bartenwal aus dem Miozän von Gr.-Pampau (Schleswig Holstein). *Geschiebekunde aktuell* 11/4 119-126.
- Behrmann, 1996:** Calcareous concretions in the skin of toothed whales. *Arch. Fish. Mar. Res.* 43/2: 183-193.
- Behrmann, G., 1997:** Das akustische Orientierungssystem der Zahnwale. *Lebensraum "Meer"* Vol 12: 1-147.
- Békésy, A., 1975:** Das Gehör. In: I. W. ROHEN (ed.): Funktionell Anatomie des Menschen: 1-323. Verl. F. K. Schattauer, Stuttgart.
- Boeke, J., 1934:** Niedere Sinnesorgane. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 2/2: 855-878. Verlag Urban und Schwarzenberg, Berlin-Wien.
- Boenninghaus, G., 1903:** Der Rachen von *Phocoena communis* Less. *Zoologische Jahrbücher, Anatomie und Ontogenie*, 17: 1-93. - Verlag G. Fischer, Jena.
- Boenninghaus, G., 1904.** Das Ohr des Zahnwales. *Zool. Jahrb., Abt. Anatomie*, 19: 189-360.

- Burlet, H. M. de, 1934:** Das stato-akustische Organ. In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, (Eds. Bolk et al.) B.II: 1203 - 1432. Verlag Urban und Schwarzenberg Berlin
- Dudok Van Heel, W.H., 1962:** Sound and Cetacea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 1: 407-507.
- Dudok Van Heel, W.H., 1966:** Navigation in Cetacea. In: K.S. Norris (ed.): Whales, Dolphins and Porpoises: 597-606. University of California Press, Berkeley, Los Angeles.
- Fleischer, G., 1976:** Über die Verankerung des Stapes im Ohr der Cetacea und Sirenia. *Zeitschr. f. Säugetierkunde*, 41, 5: 304-317.
- Fleischer, G., 1977:** Über die Erforschung der Schall-orientierung bei Delphinen und Walen. *Jh. Ges. Naturkunde, Württemberg*, 132: 18-34.
- Fleischer, G., 1978:** Evolutionary principles of the mammalian middle ear. *Erg. Anat. Entwickl. gesch.*, 55: 1-70.
- Fleischer, G., 1982:** Hörmechanismen bei Delphinen und Walen. *Deutsche Gesellschaft für Hals-, Nasen-, Ohrenheilkunde*, 30: 123-130.
- Flower, W.H., 1869:** On the osteology of the Cachalot or Sperm Whale. *Trans. Zool. Soc.*, 6: 309-372.
- Fraser, F. & P.E. Purves, 1960:** Hearing in Cetaceans. *Bulletin of the British Museum, Zoology*, 7: 1-140.
- Hyrtl, J., 1845:** Vergleichende anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugetiere: 1-139. - Verlag Friedrich Ehrlich, Prag.
- Kamminga, C., 1979:** Remarks on dominant frequencies of Cetacean sonar. *Aquatic Mammals*, 7: 93-100.
- Kamminga, C. & H. Wiersma, 1981:** Investigations on cetacean sonar II. *Aquatic Mammals*, 8: 41-62.
- Kamminga, C. & H. Wiersma, 1982:** Investigations on cetacean sonar V. *Aquatic Mammals*, 9: 95-104.
- Kamminga, C., H. Wiersma & Dudok Van Heel, 1983:** Investigations on Cetacean sonar VI. *Aquatic Mammals*, 10: 83-94.
- Kamming, C., T. Kataoka & F.I. Engelma, 1986:** Investigations on Cetacean sonar VII. *Aquatic Mammals*, 12: 52-60
- Kandel, E. R., J. H. Schwartz & T. M. Jessell, 1991:** Principles of the neural science: 1 - 1135. - Elsevier, New York-Amsterdam.
- Ladygina, T. F. & A. I. Supin, 1974:** Evolution of the cortical areas of the brain in terrestrial and aquatic mammals. In: *Morphology, physiology and acoustics of marine mammals*: 6-15. Academy of science of the USSR, Moscow
- LANGE, W., 1922:** Zur Physiologie des Walohres. - *Zeitschrift für Hals-, Nasen-, Ohrenheilkunde*, 3: 63-69.
- Leonhardt, H., 1985:** Histologie, Zytologie und Mikroanatomie des Menschen: 1-498. - Verl. G. Thieme, Stuttgart.

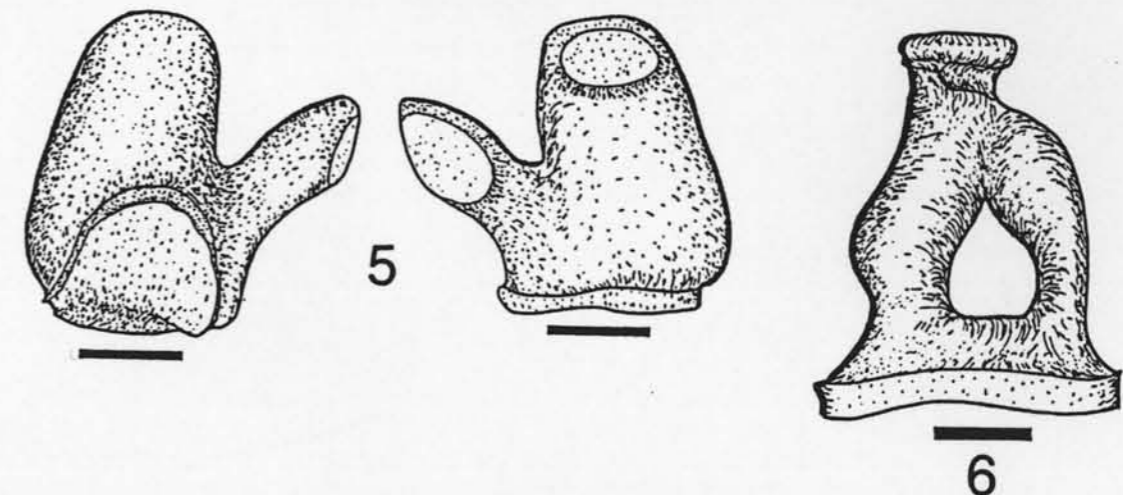
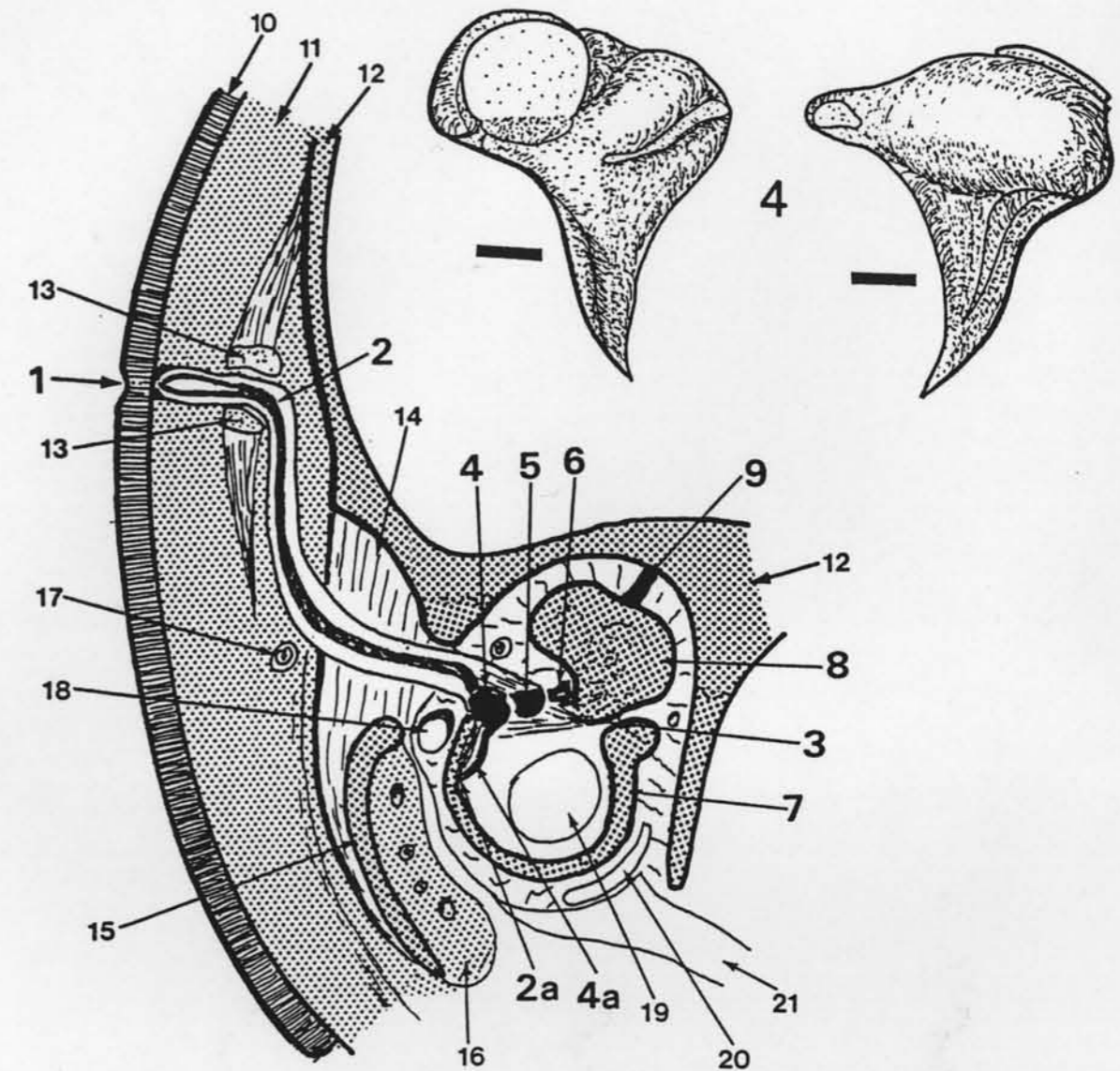
- Mathes, E., 1934:** Niedere Sinnesorgane. Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 2/2: 879-943. Verlag Urban und Schwarzenberg, Berlin-Wien.
- McCormik, J. G., E.G. Wever, J. Palin & S.H. Ridgway, 1970:** Sound conduction in the dolphin ear. *J. Acoust. Soc. Am.* 48/6: 1418-1428.
- Nachtigall, P.E., 1986:** Vision, audition and chemoreception in dolphins and other marine mammals. *In*: R.J. Schustermann, J.A. Thomas & F.G. Wood. (eds.): *Dolphin Cognition and Behavior*: 1-393. Lawrence Erlbaum Assi., Publishers, Hillsdale-New Jersey.
- Norris, S., 1969:** The echolocation of marine mammals. *In*: S. Anderson (ed.): *The Biology of Marine Mammals*: 391-423.
- Norris, K. S. & B. Möhl, 1983:** Can odontocetes debilitate prey with sound? *Am. Nat.*, 122: 85-104. Univ. of Chicago Press.
- Penzlin, M., 1980:** Lehrbuch der Tierphysiologie: 1-569. - Verl. G. Fischer, Stuttgart.
- Pilleri, G., 1990:** Adaption to water and the evolution of echo-location in Cetacea. - *Ethology Ecology & Evolution*, 2: 135-163.
- Purves, P.E., 1966 a:** Anatomical and experimental observations on the Cetacean Sonar System. *In*: R. Busnel (ed.): *Animal Sonar Systems*, 1: 197-270. Laboratoire de Physiologie Acoustique, Jouen-en-Josas, France.
- Purves, P.E., 1966 b:** Anatomy and physiology of the outer and middle ear in Cetaceans. *In*: K. S. Norris (ed.): *Whales, Dolphins and Porpoises*: 320-380. University Press of California, Berkeley - Los Angeles.
- Quilliam, T, A., 1966:** Structure of receptor organs: 86 - 116. *In*: A.V.S. DE REUCK & J. KNIGHT (eds.): *Touch, Heat and Pain*. Ciba Foundation Symposium. J. & A. Churchill Ltd, London.
- Reysenbach De Haan, F.W., 1957:** Hearing in whales. *Acta-Oto-Laryngol. Suppl.*, 134: 1-114.
- Rohen, J. W., 1994:** Funktionelle Anatomie des Nervensystems: 1-292. Verlag Schattauer Stuttgart.
- Shanta, T.H. & G.H. Bourne, 1968:** The perineural epithelium - A new concept. *In*: G.H. Bourne (ed.): *The Structure and Function of Nervous Tissue*: 380-457.- Academic Press London.
- Slijper, E. J., 1979:** Whales: 1 - 511. Anchor Press Ltd, Tptree Essex.
- Sokolov, V. E., Ladygina, T. F. & Ia. A. Supin, 1972:** Localization of sensory zones in the dolphin's cerebral cortex. *Doklady Akademy Nauk SSR*, 202: 490-493.
- Wever, E, G. et. al. 1971:** The Cochlea of the Dolphin, *Tursiops truncatus*: Hair Cells and Ganglion Cells. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, Vol. 68, No.12: 2908- 2912.
- Yamada, M., 1953:** Contribution to the anatomy of the organ of hearing in whales. *Scientific Report Whales Research Institute, Tokyo*, 8: 1-79.

Abbildungen

Abb. 1: Schematisierter Querschnitt durch das Zahnwalohr.

- 1 Porus acusticus / Ohrtube
- 2 Meatus acusticus externus / Gehörgang
- 2a Membrana tympanica / Gehörgang
- 3 Tensor tympanica / glatter Muskel
- 4 Malleus / Hammer
- 4a Manubrium mallei / Hammerstiel
- 5 Incus / Amboß
- 6 Stapes / Steigbügel
- 7 Bulla tympanica / Mittelohrkapsel
- 8 Os perioticum / Gehörkapsel
- 9 Nervus statoacusticus / Ohrnerv
- 10 Epidermis / Oberhaut
- 11 Lardum / Speck
- 12 Cranium / Schädelkapsel
- 13 Musculus sphincter auricularis / Schließmuskel
- 14 Musculus masseter / Kaumuskel
- 15 Mandibula / Unterkiefer
- 16 Lardum mandibulae / Unterkieferfett
- 17 Nervus facialis / Gesichtsnerv
- 18 Arteria / Arterie
- 19 Tubus Eustachii / Eustachische Tube
- 20 Glandula parotis / Ohrspeicheldrüse
- 21 Aer tubus / Luftube

Maßstäbe 1 mm
(Original: Behrmann)



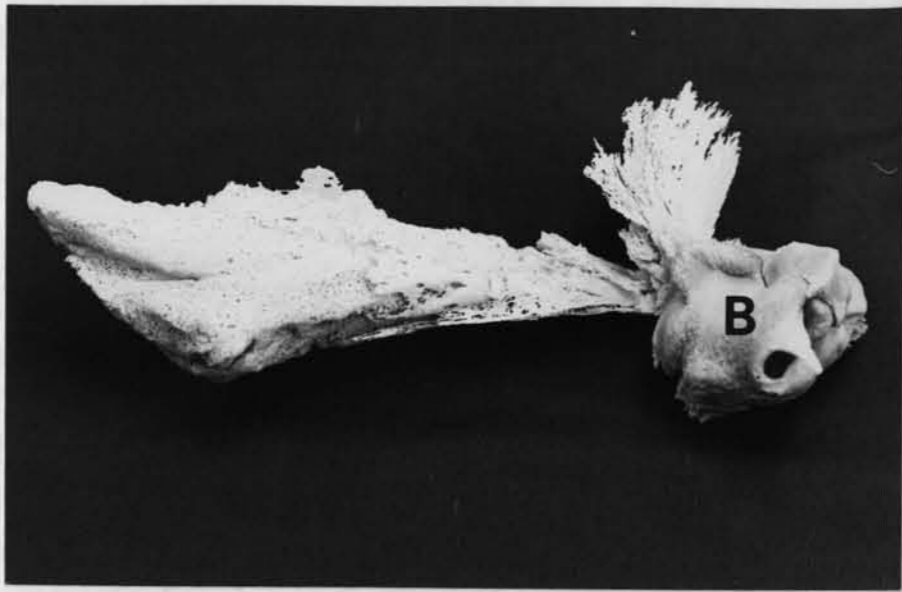


Abb. 2. Pottwal *Physeter macrocephalus* L., 1758:
Linke Ohrkapsel (B) mit den Knochenflügeln,
die im Hinterhauptsbein verzahnt sind.
Diese Flügelknochen sind mit einer dicken
Gewebeschicht überzogen.
(Foto: Behrmann).



Abb. 3. Die Ohrkapsel eines Zwergwals *Balaenoptera acutorostrata*
Lacepede, 1804. Vor der Bulla liegt in richtiger Richtung
das Perioticum.
(Foto: Behrmann)



Abb. 4. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758):
Ventralansicht der perforierten Abdeckung der
Keilbeingruben, Vergr. 2x.
(Foto: Behrmann)

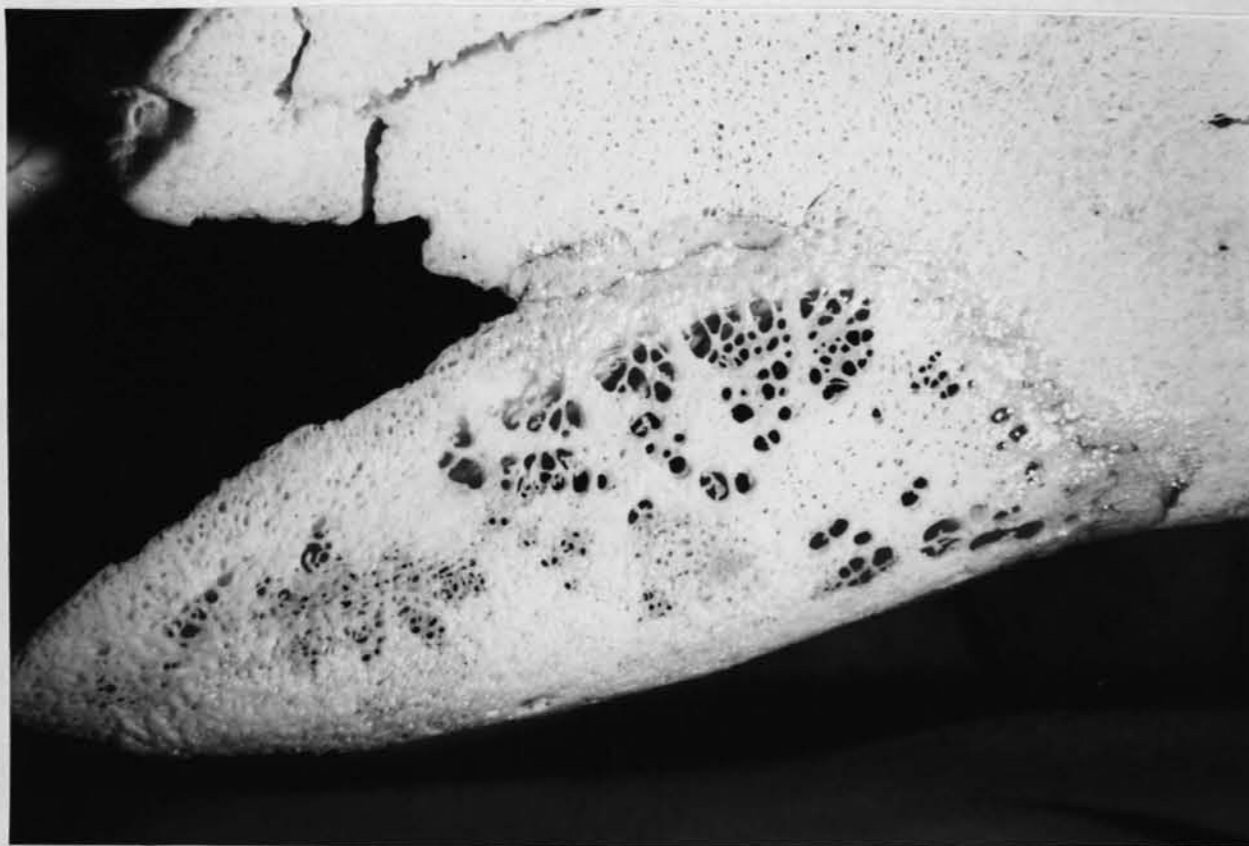


Abb. 5. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758):
Lateralansicht der Keilbeingrubendecke.
(Foto: Behrmann)

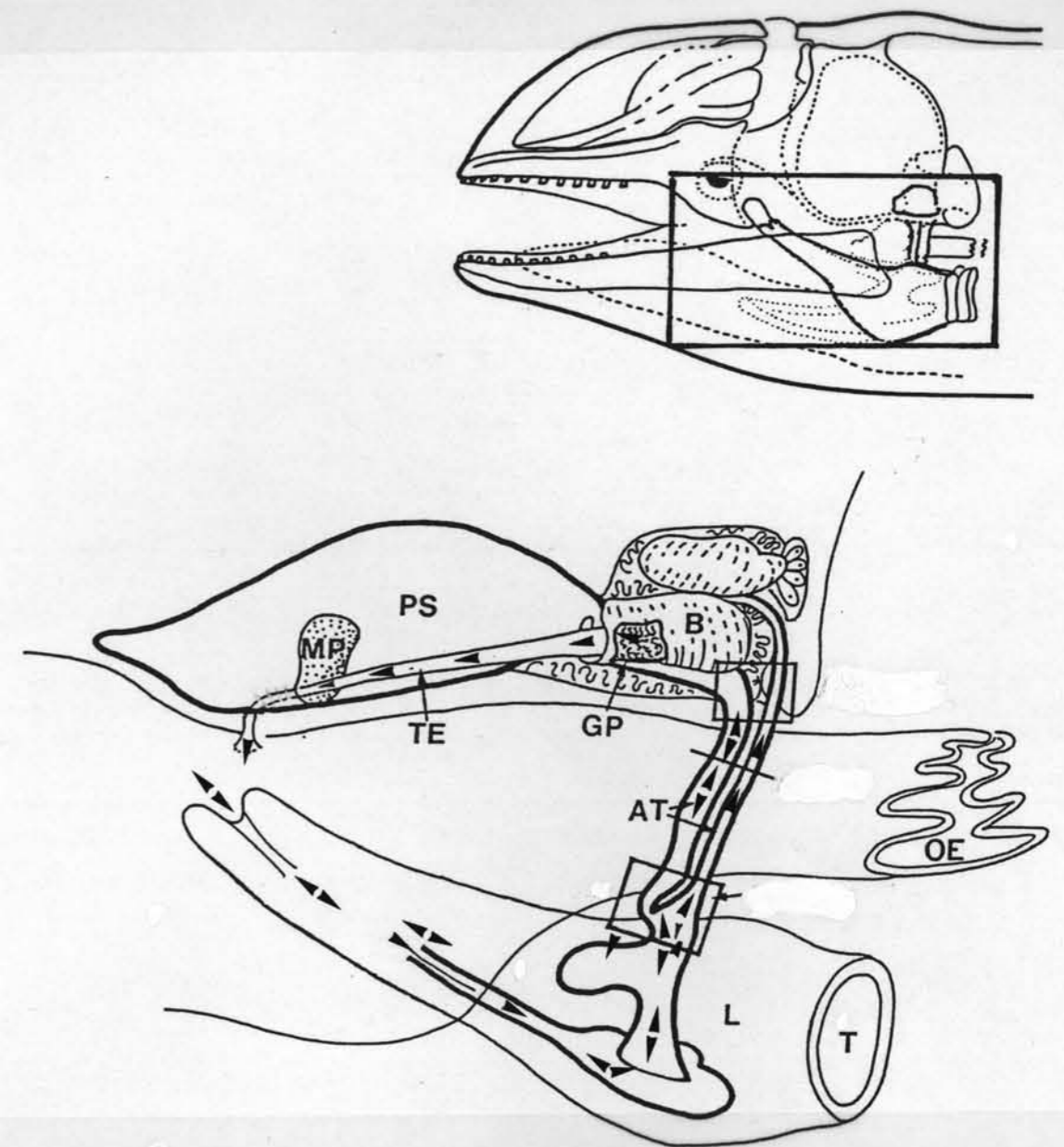


Abb. 6. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758):
schematisierte Profilansicht der Kehlkopfderivate.
Luftführung (↔), Lufttube (AT), Ohrkapsel (B),
Ohrspeicheldrüse (GP), Kehlkopf (L), Schallmembrane (MP),
Speiseröhre (OE), Luftsack (PS), Luftröhre (T), Eustachische
Tube (TE).
(Foto: Behrmann)

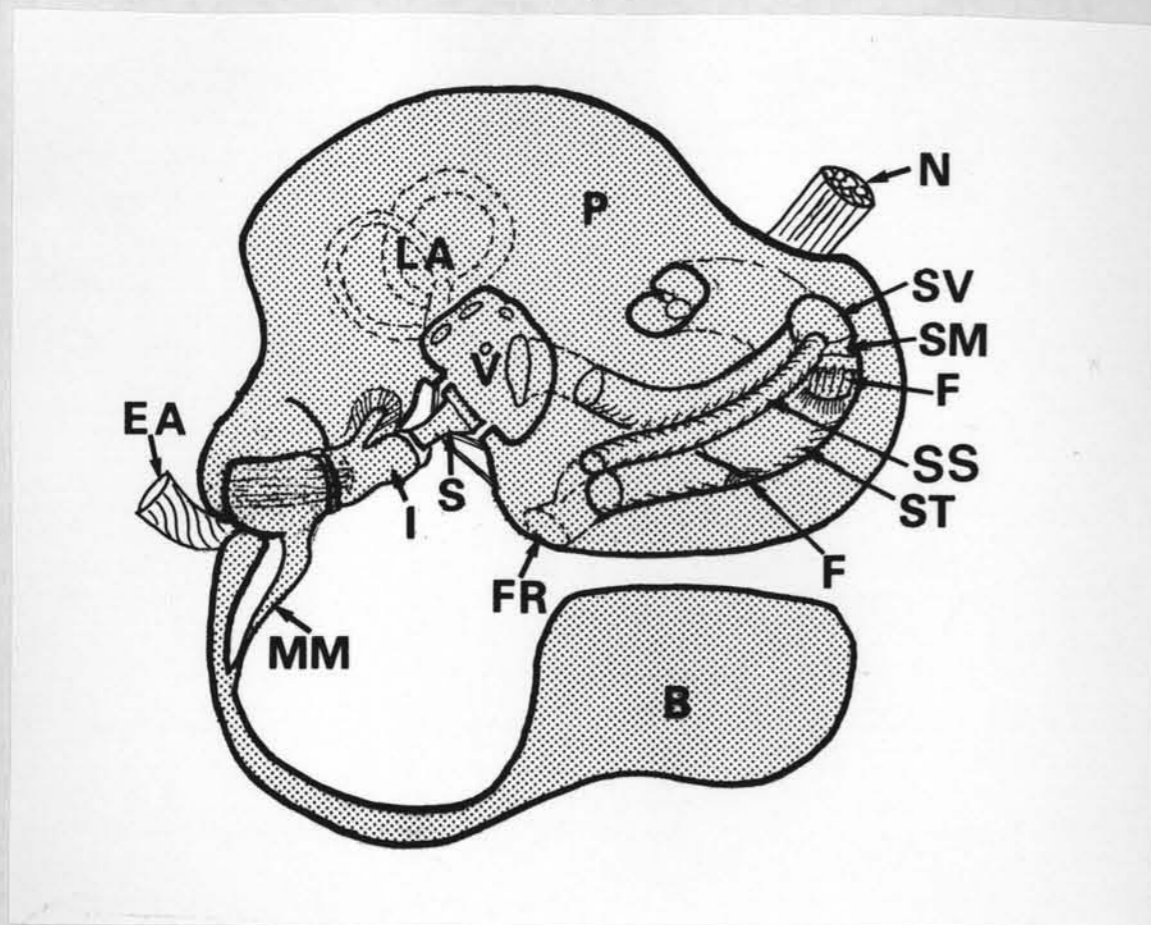


Abb. 7: Schematisierter Querschnitt durch die Ohrkapsel.

- B Bulla tympanica
- CI Crus incidus
- DC Ductus cochlearis
- EA Meatus acusticus externus
- F Flabellum scalae tympanica
- FR Fenestra rotunda
- I Incus
- La Labyrinth
- M Malleus
- MM Manubrium mallei
- MU Musculus mallei
- N Nervus statoacusticus
- P Os perioticum
- S Stapes
- SM Scala media
- SS Scala spiralis ossea
- ST Scala tympani
- SV Scala vestibuli
- T Tensor tympani
- V Vestibulum

(Original: Behrmann)

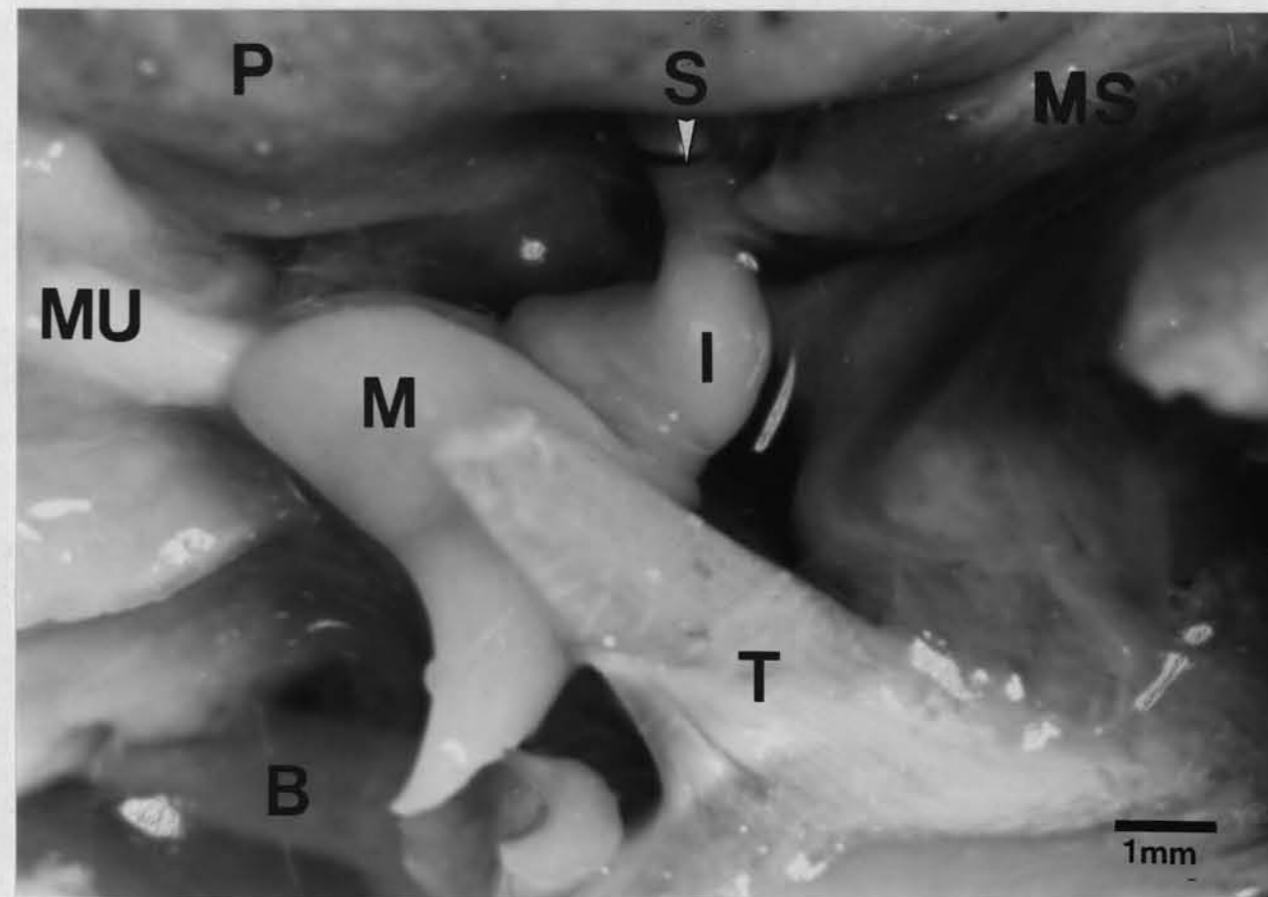


Abb. 8. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758).

Ventralansicht des Mittelohres nach der Entfernung des Bullabodens. Bulla (B), Amboß (I), Hammer (M), Steigbügelmuskel (MS), Hammermuskel (MU), Perioticum (P), Steigbügel (S), Tensor tympani (T).

(Foto: Behrmann)

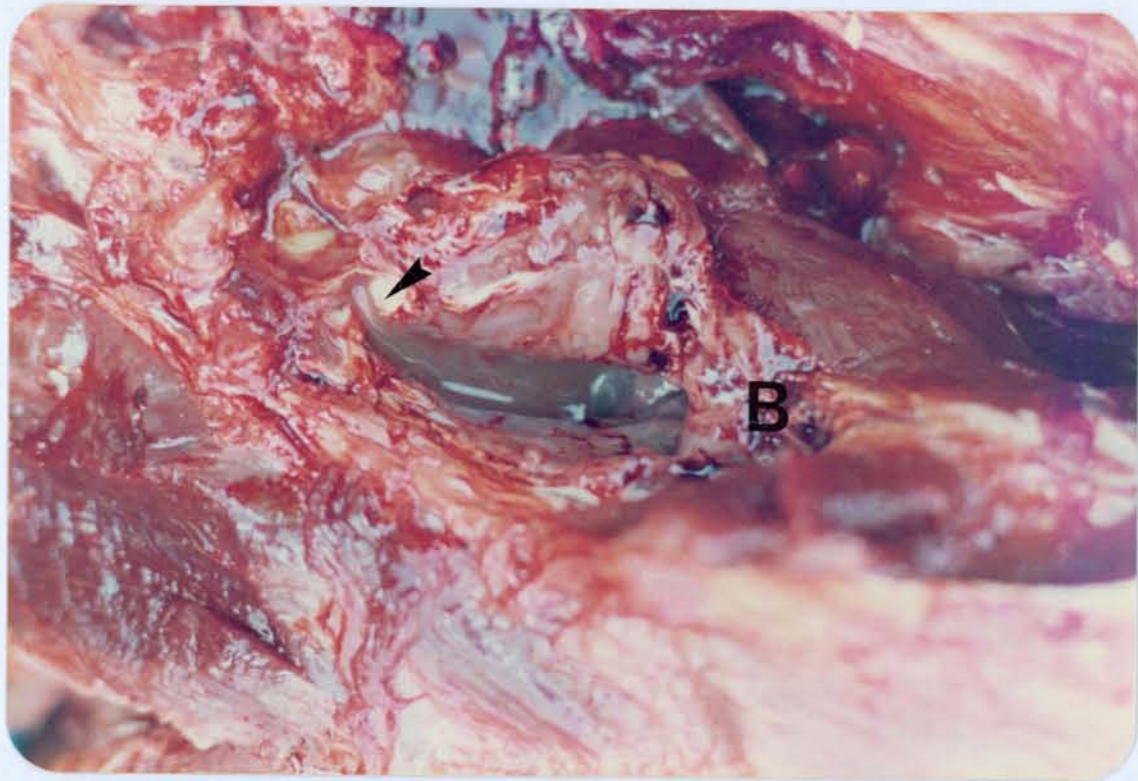
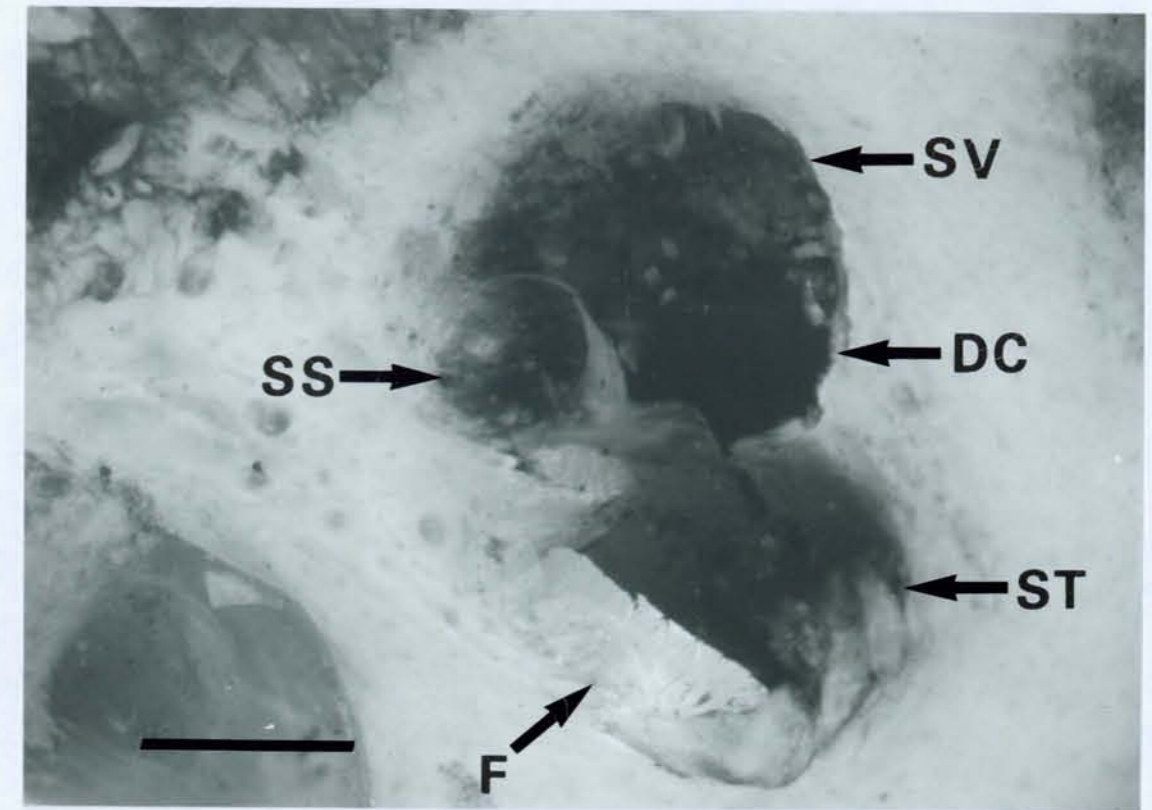


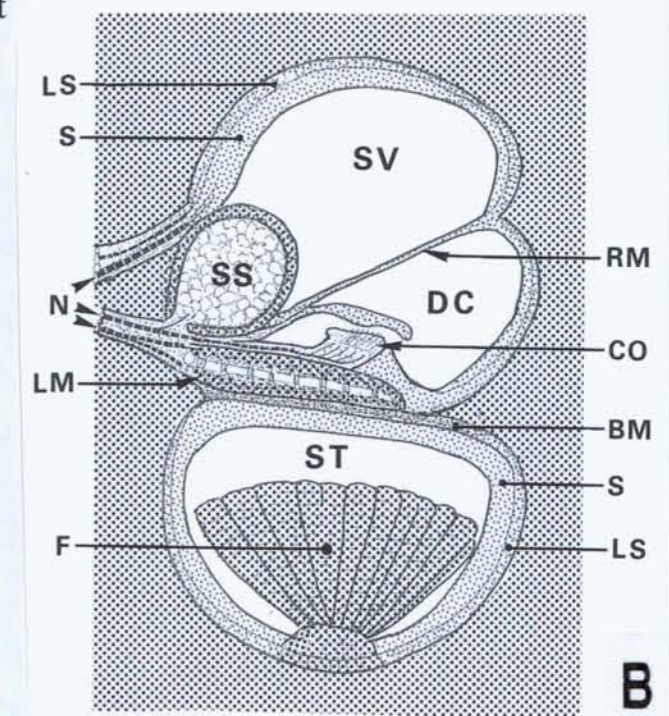
Abb. 9. Weißschnauzendelphin *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846):
Eine durch Nematoden entzündete Eustachische Tube. Erkennbar ist dabei die rostrale Verjüngung der Tube vor dem Durchgang durch die Schallmembran. Bulla (B). (Foto: Gräfe).



A

Abb. 10. Schweinswal
A. *Phocoena phocoena* (L., 1758):
Querschnitt durch die Cochlea,
Maßstab 1mm. (Foto: Behrmann).
B. Schematisierter Querschnitt
durch die Cochlea.
(Original: G. Behrmann)

BM	Basilarmembran
CO	Cortiorgan
F	Fächer
DC	Ductus cochlearis
LM	Lamina modioli
N	Nervenbahnen
RS	Reisnermembran
LS	Ligamentum spiralis
S	Striatum vascularia
SS	Scala spiralis ossea
ST	Scala tympani
SV	Scala vestibuli



B

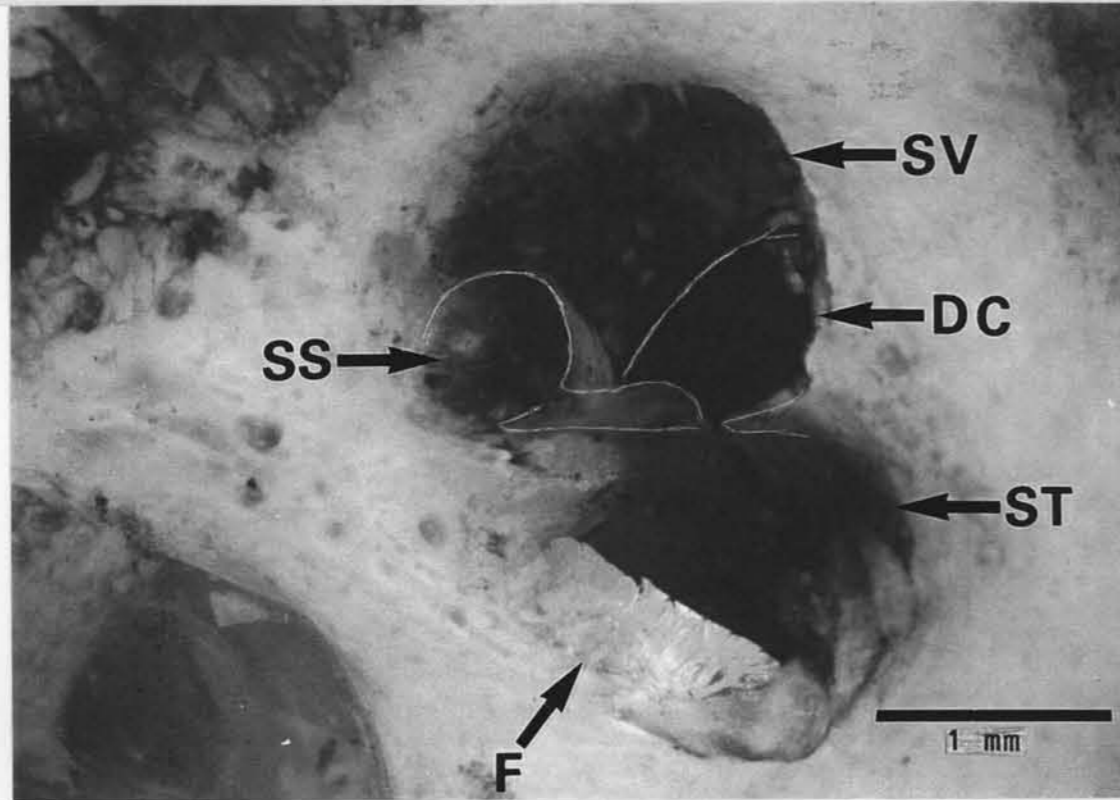


Abb. 10. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758):
 Querschnitt durch die Cochlea mit dem fächerförmigen
 Wellenbrecher (→). Fächer (F), Ductus cochlearis ((DC),
 Scala spiralis ossea (SS), Scala tympani (ST), Scala vestibuli
 (SV). Maßstab 1mm.
 (Foto: Behrmann).

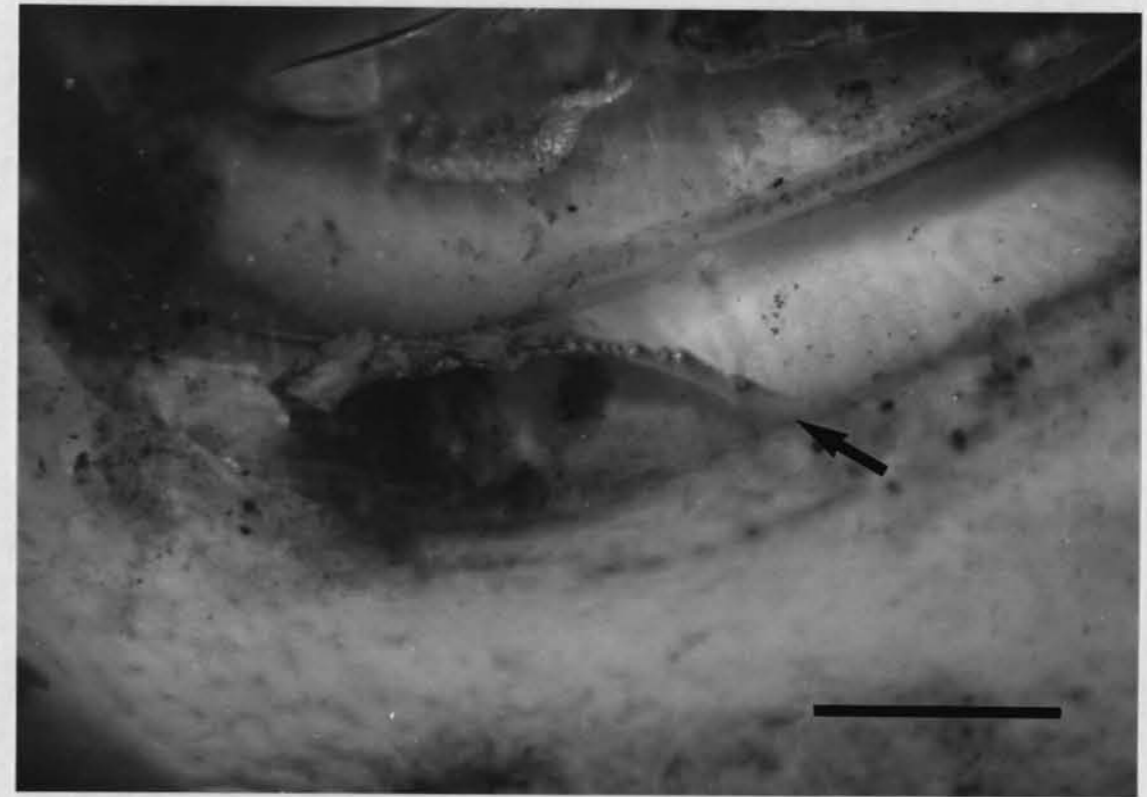


Abb. 11. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758):
 Längsschnitt in der Scala tympani mit angeschnittenem
 Fächer (→), Maßstab 1 mm.
 (Foto: Behrmann.)

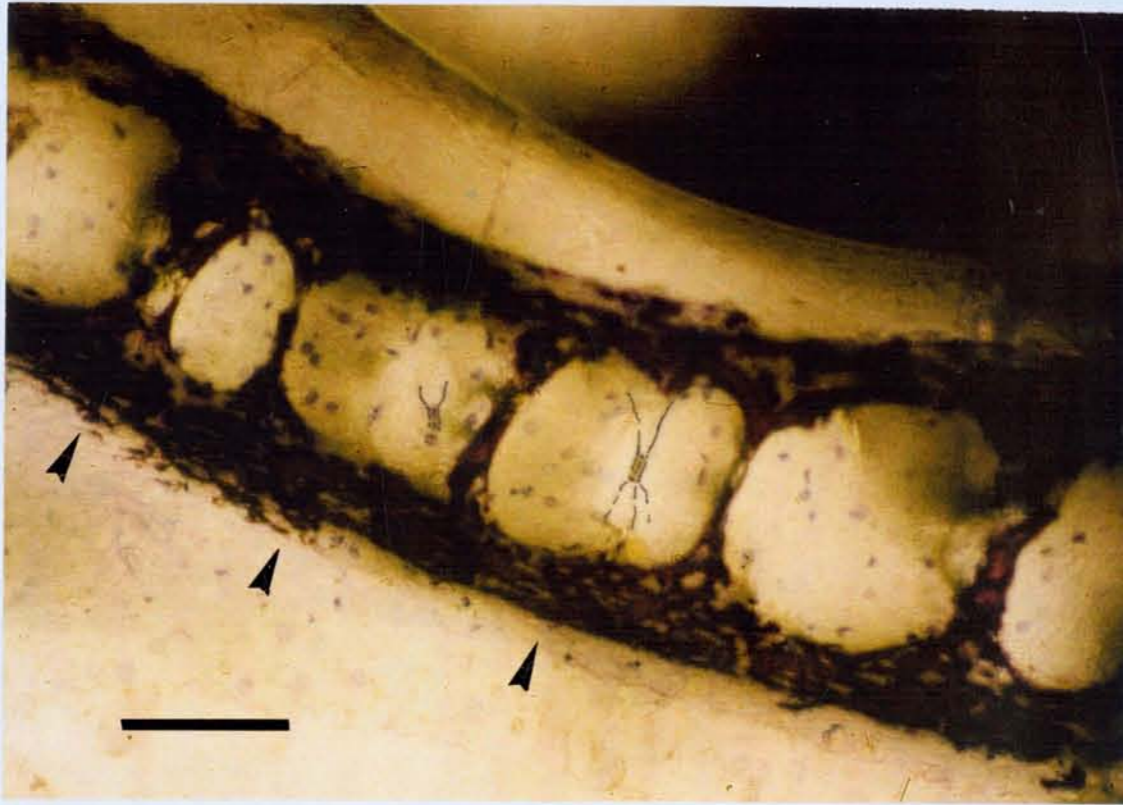


Abb. 12. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L. 1758:)
Längsschnitt durch die Lamina spiralis ossea mit Blick auf
die Scala spiralis ossea (▶). Maßstab 100 µm.
(Foto: Behrmann).

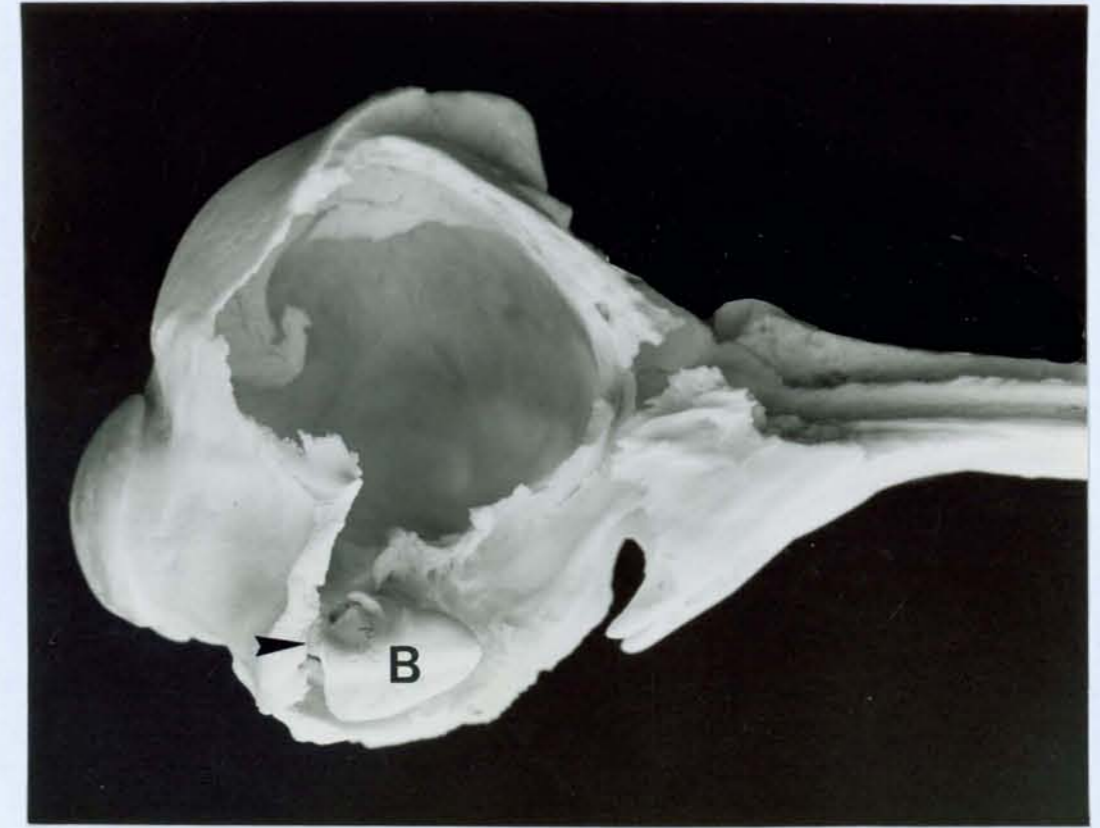


Abb. 13. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L.,1758:):
Die Lage der Ohrkapsel (B) mit ihrem caudalen Tuberkel (▶)
am geöffneten Schädel.
(Foto Behrmann).



Abb. 14. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758):
Nach Entfernung der Ohrkapsel wird die Grube Fossa
paroccipitalis (G) im Hinterhauptsbein sichtbar. Tiefe der
Grube 9 mm.
(Foto Behrmann).

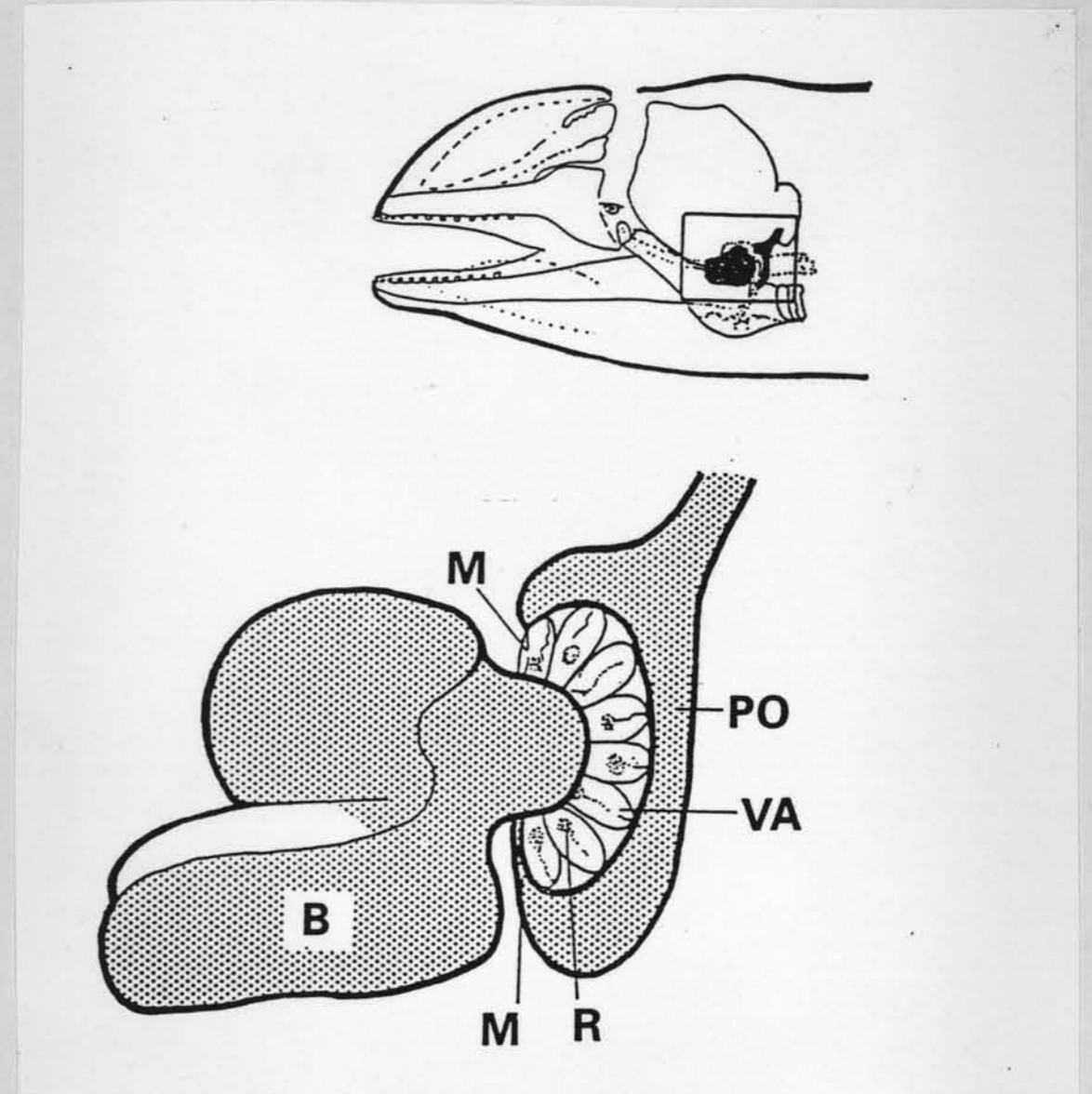


Abb. 15. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758):
schematisierter Längsschnitt durch die Ohrkapsel (B). Das
Sinnesorgan mit seinen Gefäßen (VA) und das
Hinterhauptsbein (PO), die das Sinnesorgan rostral
abschließende Membran (M), Nervenendkörperchen (R).
(Original Behrmann)

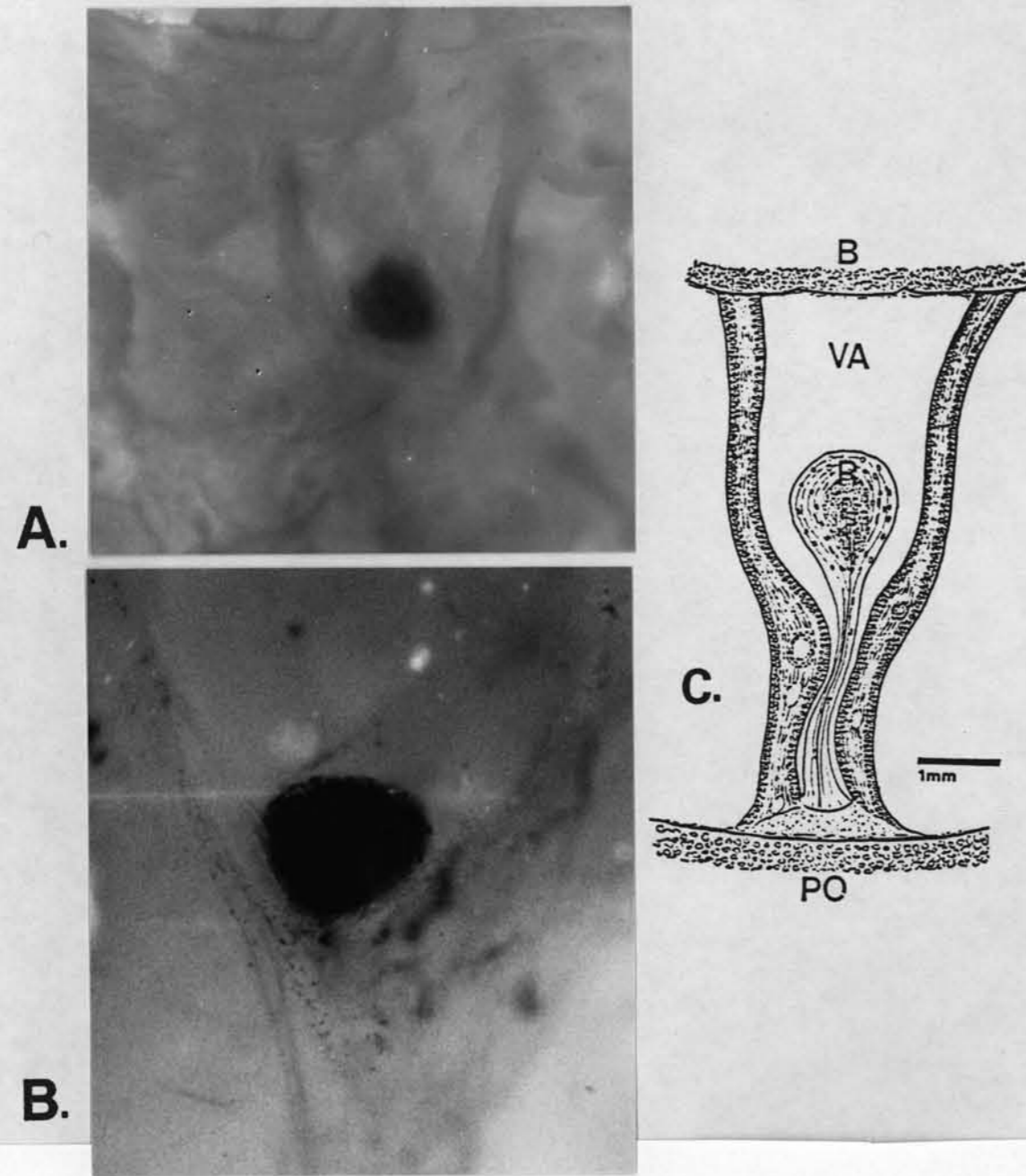


Abb. 16. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758):
Schnitte durch die glockenförmigen Gefäße
zwischen der Bulla und dem Hinterhauptsbein,
A. ein ungefärbter Schnitt eines fixierten Gefäßes
bei 10-facher Lupenvergrößerung,
B. das Gefäß nach der Aufhellung des
Gewebes bei 10-facher Lupenvergrößerung,
C. Modell dieser Gefäße, Bulla (B), Gefäß (VA),
Hinterhauptsbein (PO),
Nervenendkörperchen (R).
(Foto: Behrmann)

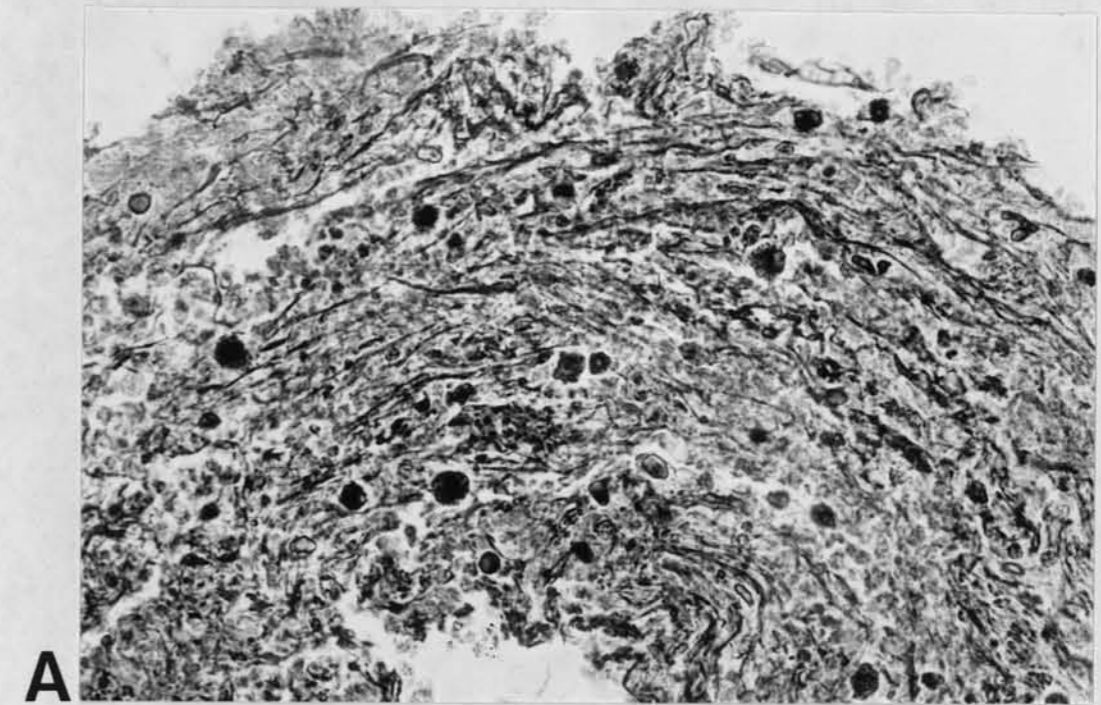
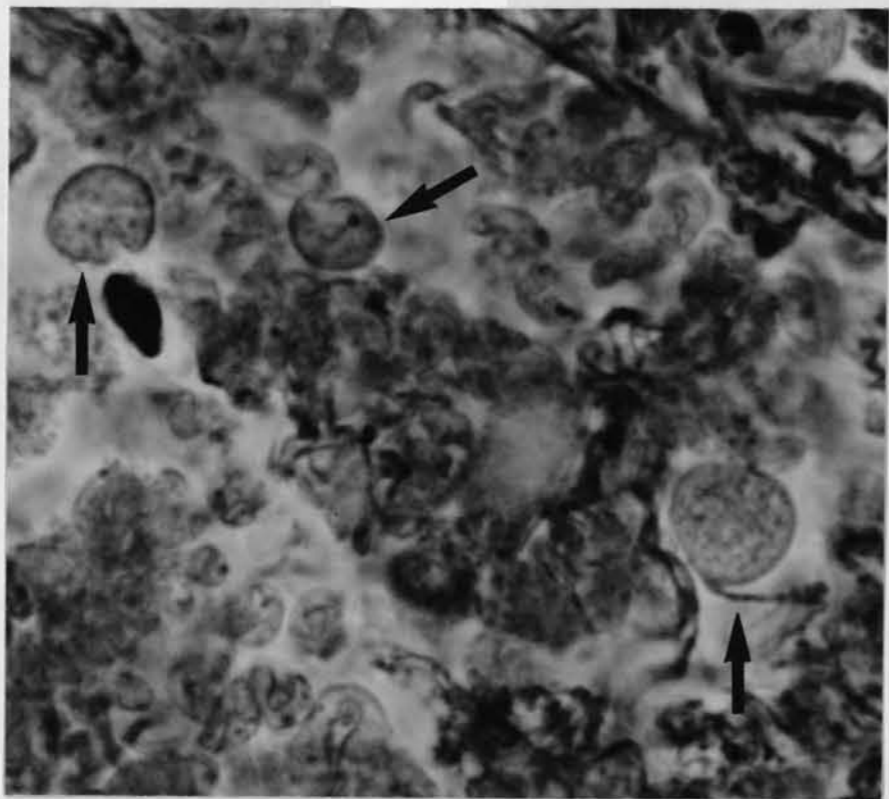
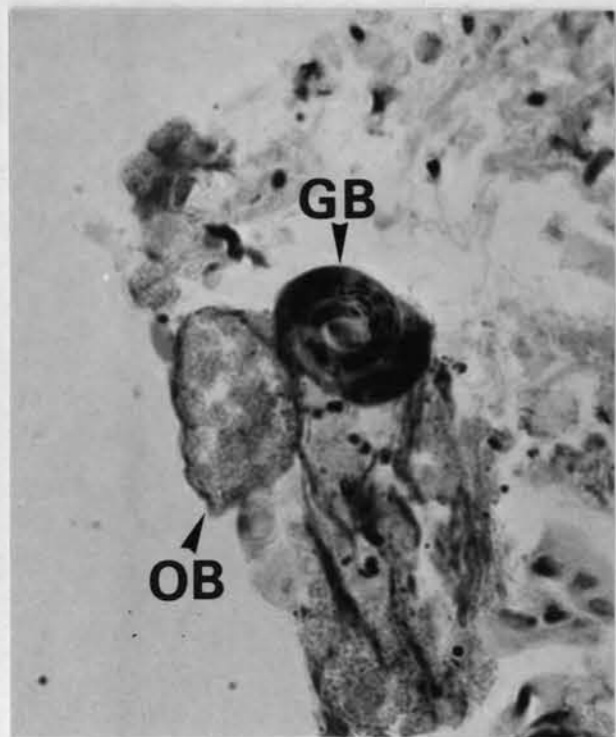


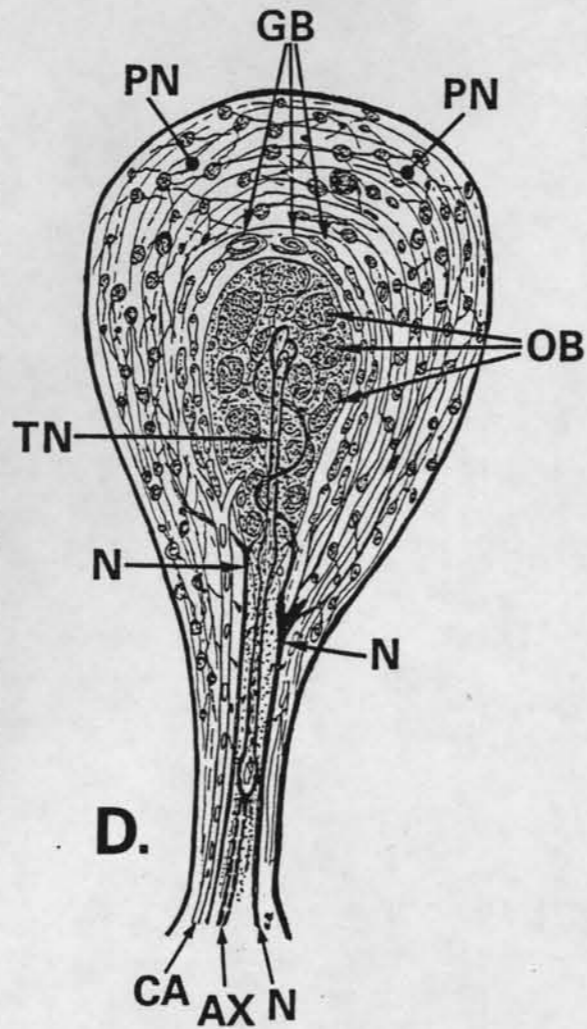
Abb. 17. Schweinswal *Phocoena phocoena* L., 1758:
A. Horizontalschnitt durch die Lamellenschicht mit
dem perineuralen Gewebe, Färbung Eosin-Toluidin,
Vergr. 200 x, Maßstab 100 μ m.
B. Die Krauseschen Nervenendkörperchen (\leftarrow) im
perineuralen Gewebe, Färbung Golgi-Eosin,
Vergr. 1000 x, Maßstab 10 μ m.
C. Ein spiralförmiges Nervenendkörperchen (GB) und
ein opakes Körperchen (OB), Färbung Golgi-Eosin,
Vergr. 1000 x, Maßstab 50 μ m.
D. Modell des Nervenendkörperchens;
Axon (AX), Kapillar (CA), spiralenförmige
Nervenendkörperchen (GB), Nerv (N), opake
Körperchen (OB), perineurales Gewebe (PN),
nervöser Innenkolben (TN).
(Grafik und Foto Behrmann)



B. —



C. —



D.



Abb. 18. Weißschnauzendelphin *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846): Schädel von oben, Schädelänge 24 cm. Medial im Rostrum, in der tiefen Rinne, liegt das knorpelige Rostrum. (Foto Behrmann).

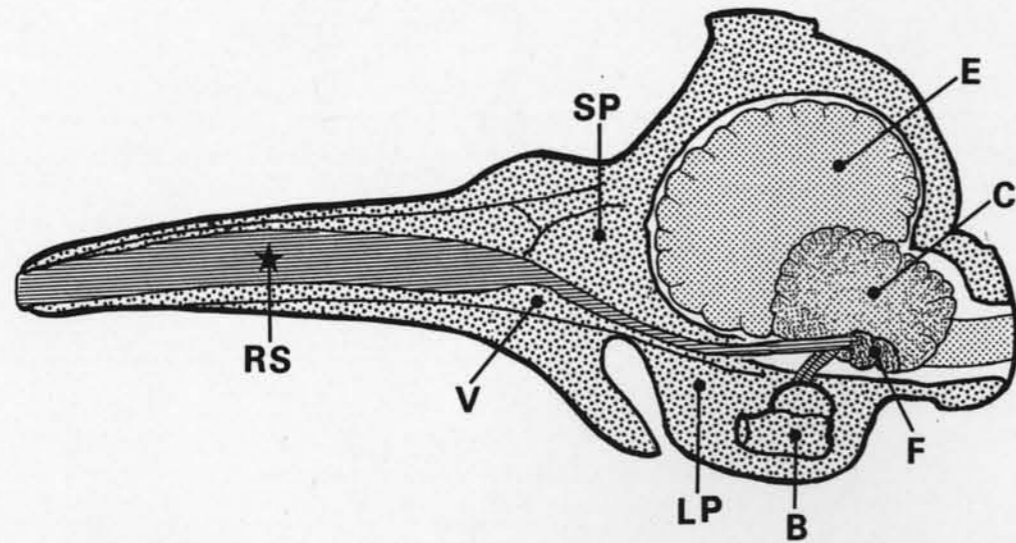


Abb. 19. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758):
schematisierter Verlauf des rostralen Sinnesorgans (SO).
Ohrkapsel (B), Kleinhirn (C), ventraler Flügel des Keilbeines
(LP), Zwischenkiefer (PM), knöcherne Nasenscheidewand (SP),
Vomer (V).
(Original: Behrmann)

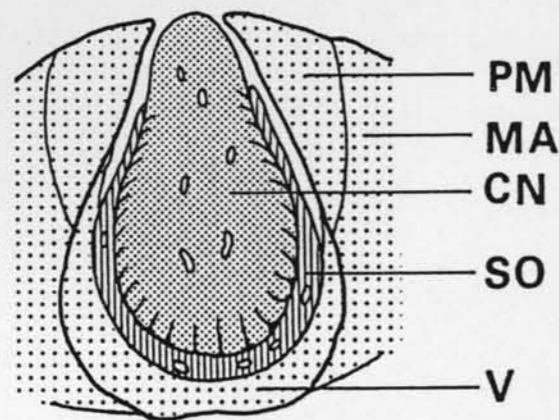


Abb. 20. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758).
Querschnitt durch das Rostrum.
Knorpeliges Rostrum (CN), Oberkiefer (MA),
Zwischenkiefer (PM), rostrales Sinnesorgan (SO),
Vomer (V).
(Original: Behrmann)

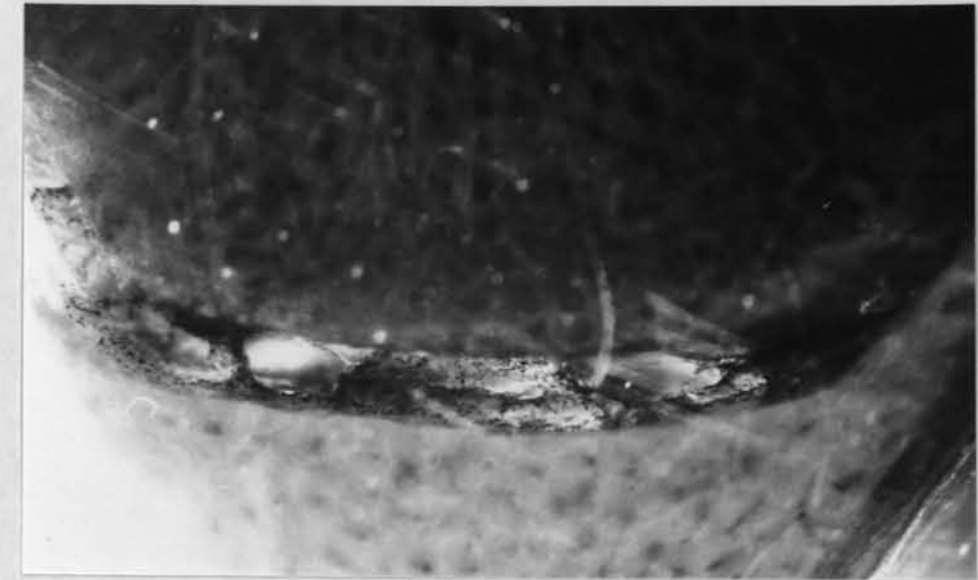


Abb. 21. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758):
aufgehellter Querschnitt durch das Rostrum, Vergr. 10 x.
Das rostrale Sinnesorgan zieht zwischen dem
Vomer (unten) und der knöchernen
Nasenscheidewand (oben) zu den Keilbeinflügeln.
(Foto: Behrmann)



Abb. 22. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758):
Rostrales Sinnesorgan. Ein Segment aus dem mittleren
Bereich, in dem die Tuben und die Gewebestrukturen gut
erkennbar sind, Vergr. 10 x. Die dunklen Körner in den
Tubenwänden sind Mastzellen.
(Foto: Behrmann)

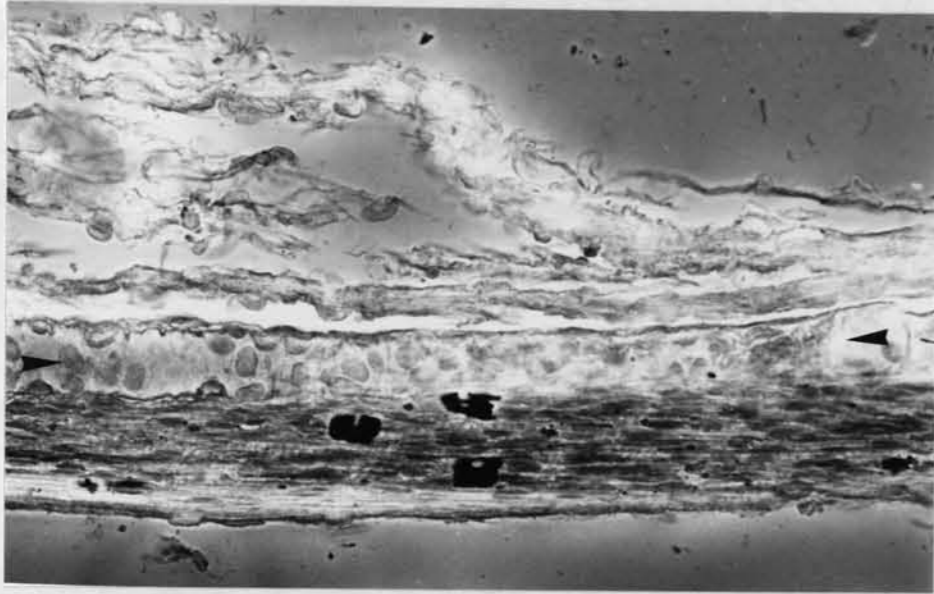


Abb. 25. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758):
 Horizontalschnitt durch eine Tube, Färbung nach
 Romeis (1968) Nr. 1810, Vergr. 400 x. In der teilweise
 geöffneten Tube sind die Querschnitte der Sinneszellen
 erkennbar. Die großen Mastzellen weisen auf hohe Aktivität
 hin.
 (Foto: Behrmann)

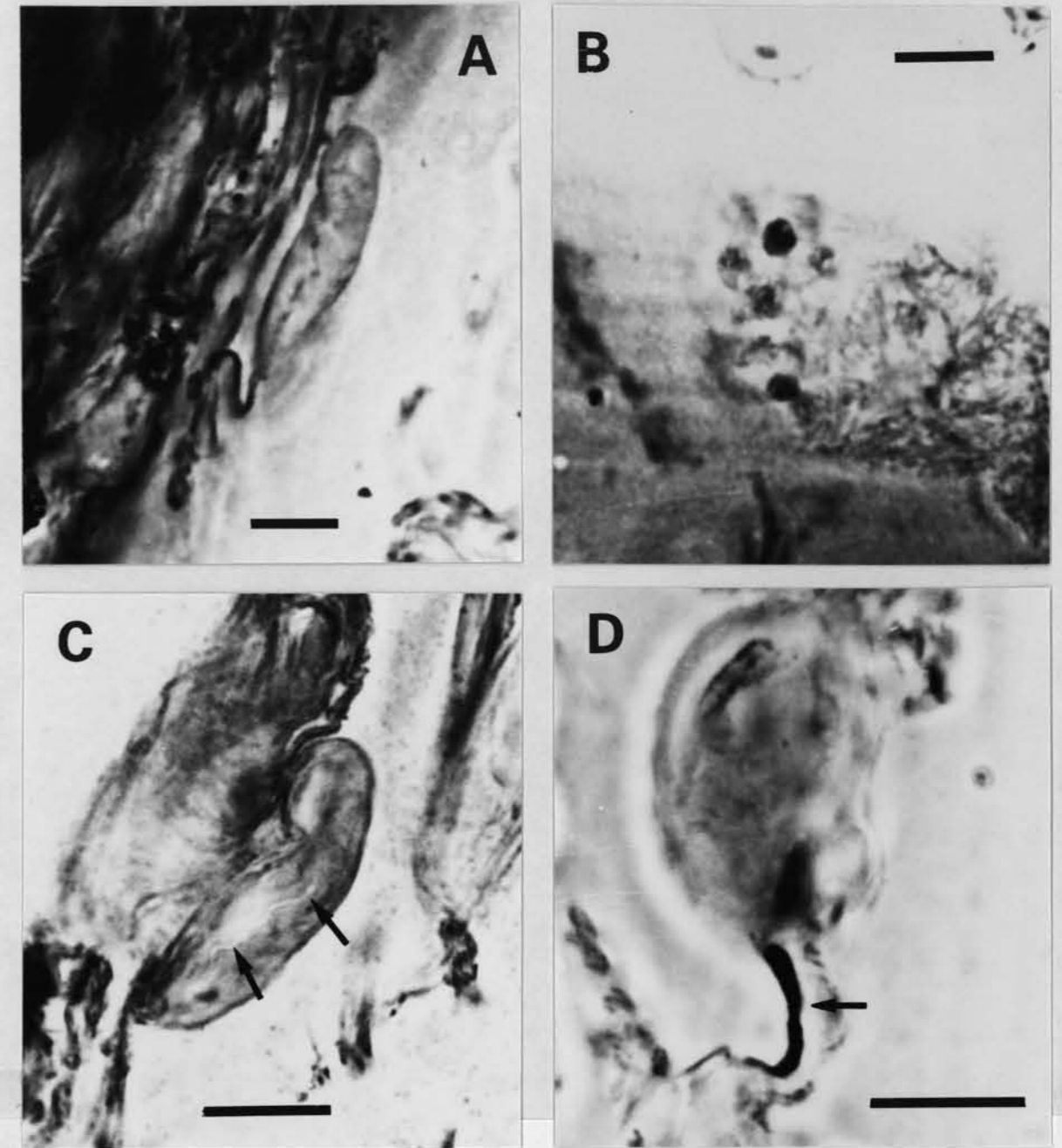


Abb. 26. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758):
 Nervenendkörperchen des rostralen Sinnesorgans.
 Färbung nach Romeis (1968) Nr. 1810,
 Vergr. 1000 x, Maßstäbe 10 μ m
 A. Fokussiert auf die Oberfläche
 B. Querschnitt. Im Zentrum liegt der dunkle Zellkern
 umgeben von kleinen Zellen.
 C. Fokussiert auf das zentral liegende Gefäß
 D. Fokussiert auf den sensorischen Innenkolben
 (Foto: Behrmann)

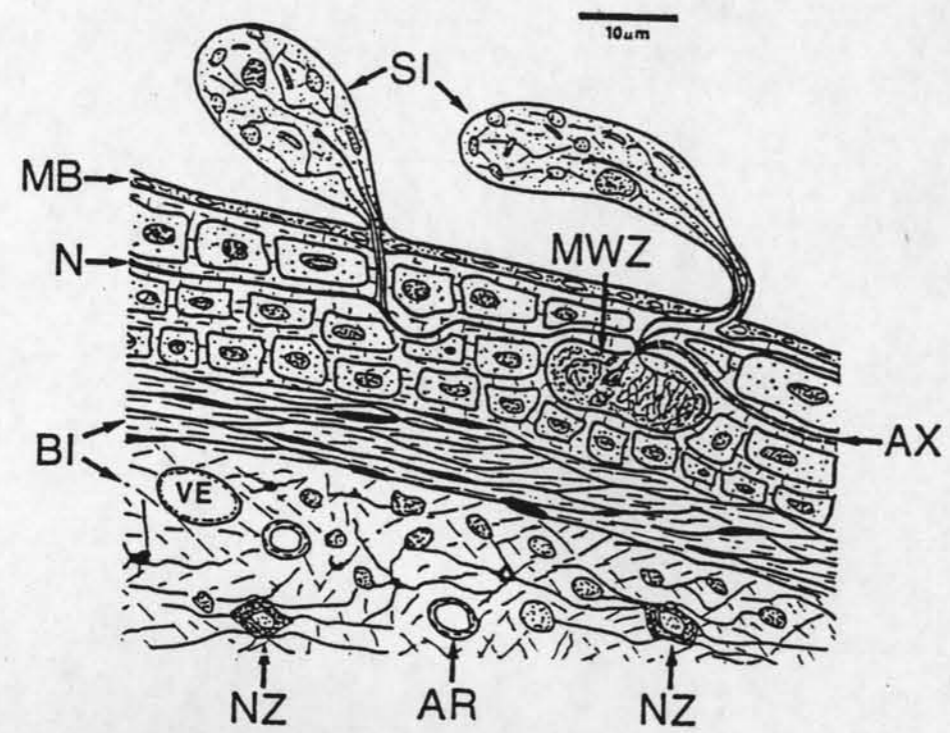


Abb. 27. Modell des rostralen Sinnesorgans:
 Arterie (AR), Axon (AX), Bindegewebe (BI),
 Membran (MB), Nerv (N), Nervenzelle (NZ),
 Sinneszelle (SI), Vene (VE), Meißner-Wagnersches
 Nervenkörperchen (MWZ).
 (Original und Foto: Behrmann)

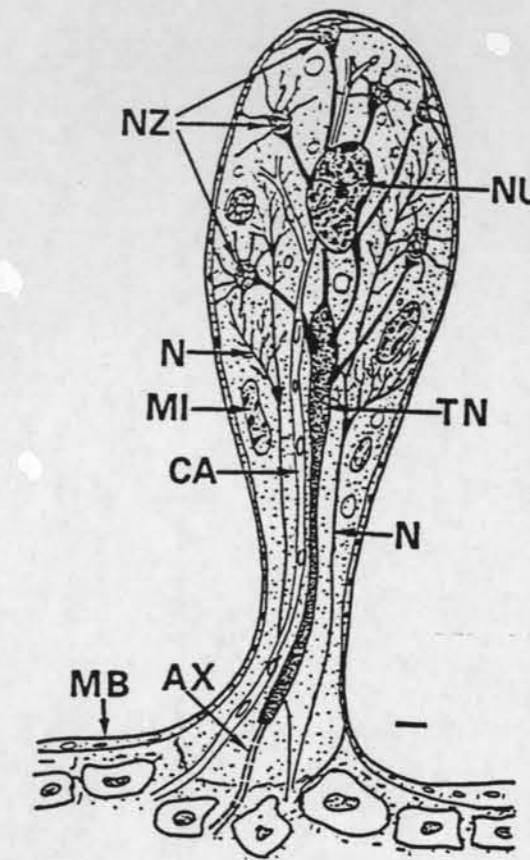


Abb. 28. Modell einer Sinneszelle aus dem rostralen
 Sinnesorgan: Axon (AX), Kapillar (CA),
 Membran (MB), Mitochondrium (MI), Nerv (N),
 Nucleus (NU), Nervenzellen (NZ), sensorischer
 Innenkolben (TN), Maßstab 1 µm.
 (Original: Behrmann).

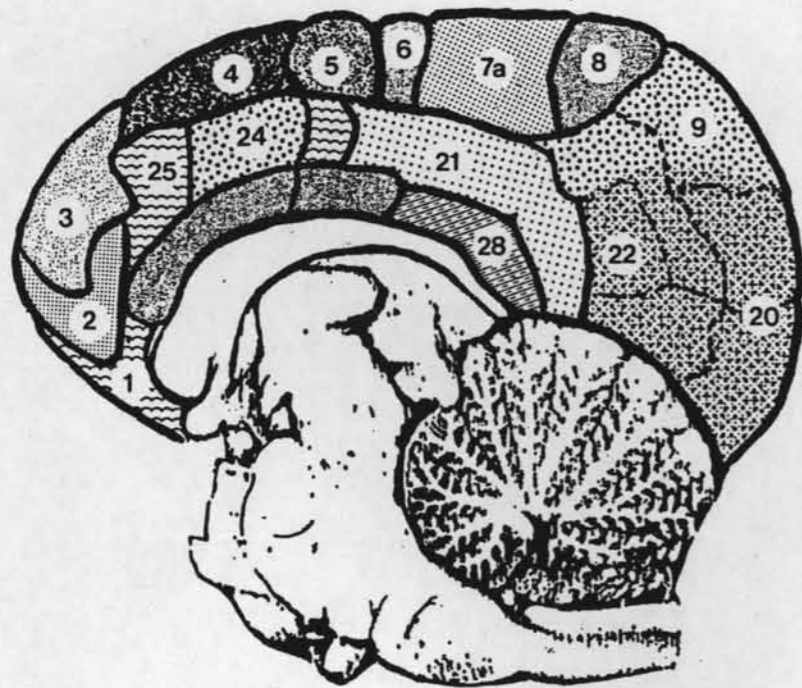
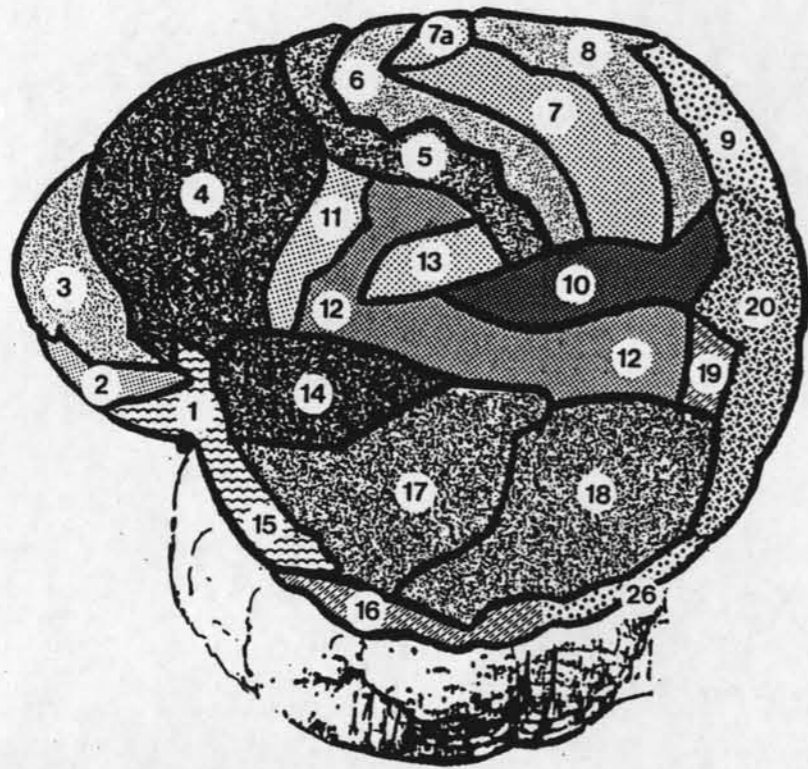


Abb. 29. Schweinswal *phocoena phocoena* (L., 1758):
Die Felder 7, 9, 10, 11, 12, 13, 16, 17, 18 und 21 im
Telencephalon (Behrmann, 1993a) gehören zum akustischen
System.

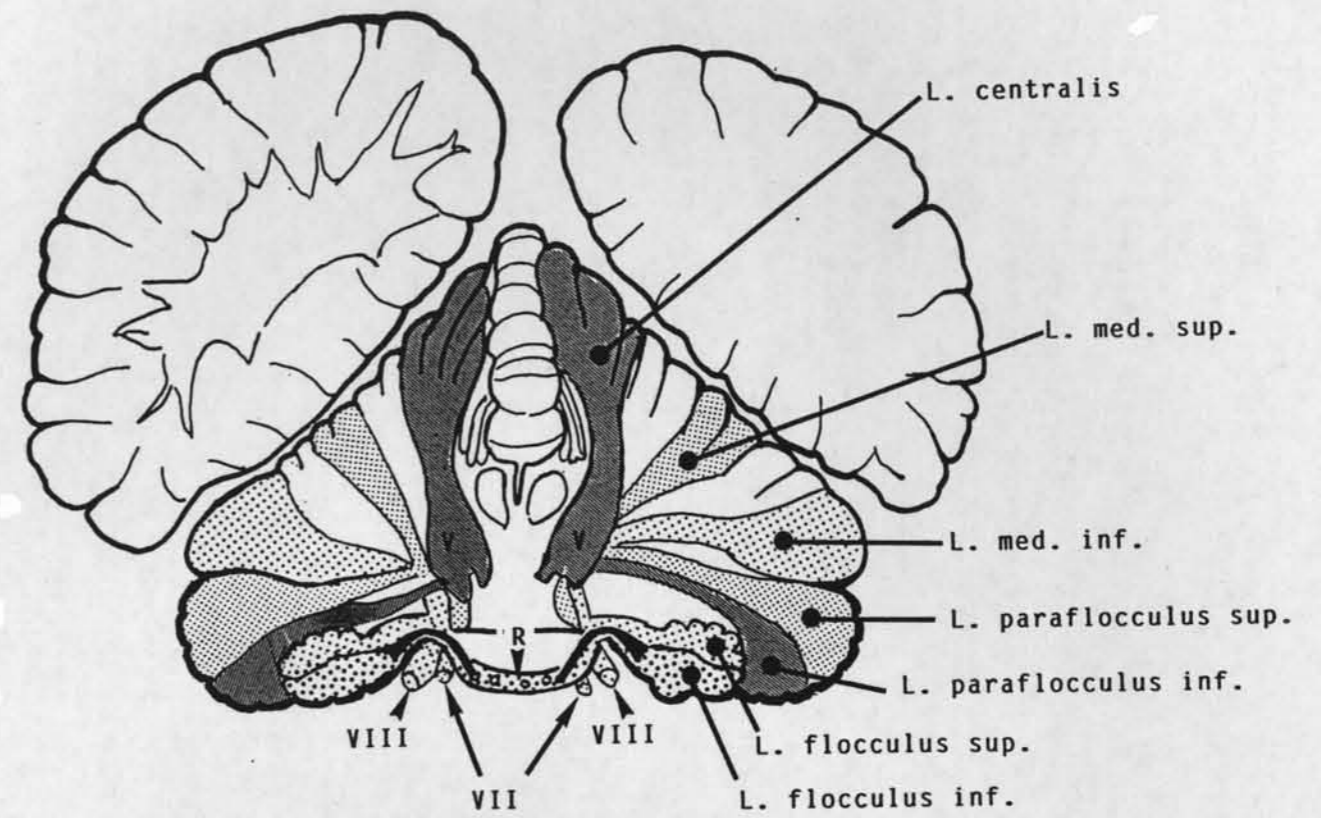


Abb. 30. Schweinswal *Phocoena phocoena* (L., 1758):
Felder im Cerebellum mit den terminierenden Nerven des
akustischen Systems (Behrmann, 1993a).

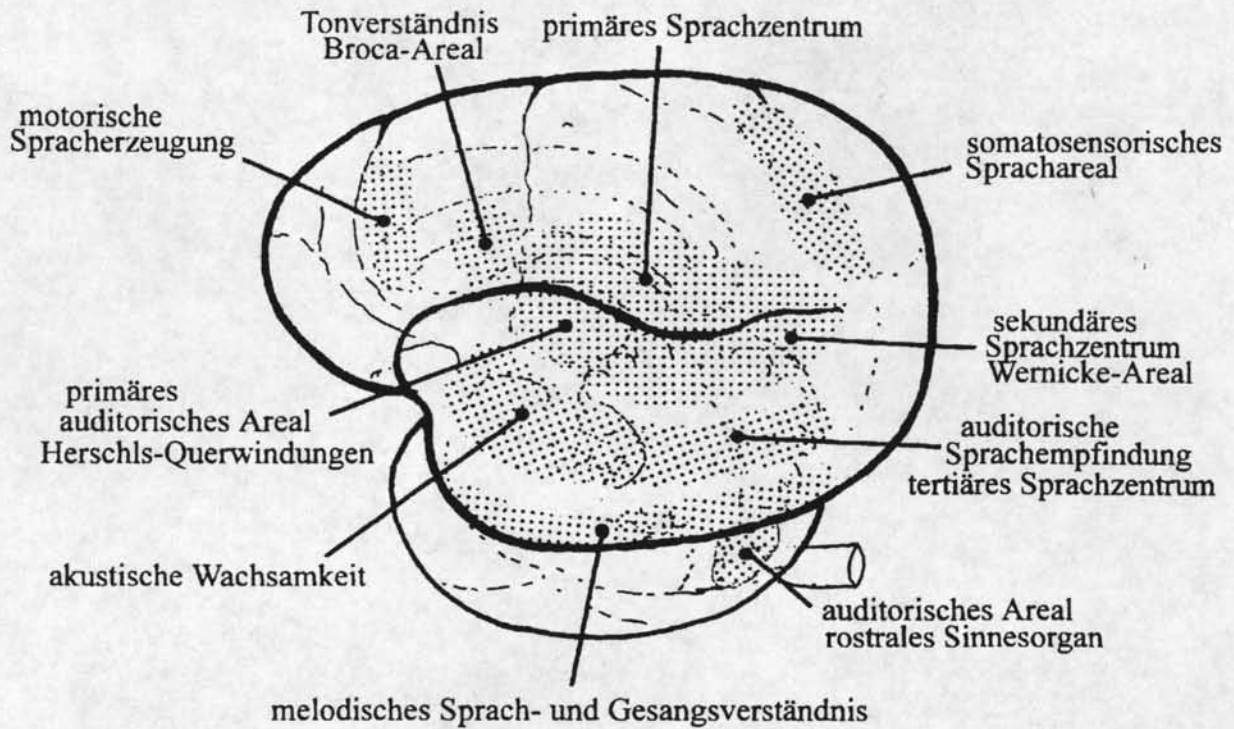


Abb. 31. Schweinswal *phocoena phocoena* (L., 1758):

Durch Verfolgung der Nervenbahnen und über elektro-physiologische Messungen wurden die zum akustischen System gehörenden Felder in der Großhirnrinde bei Zahnwalen ermittelt. Sie liegen in Arealen, deren Funktionen vom Menschen her bekannt sind (Kandel et al., 1991; Rohen, 1994) und hier zur Demonstration übernommen werden.

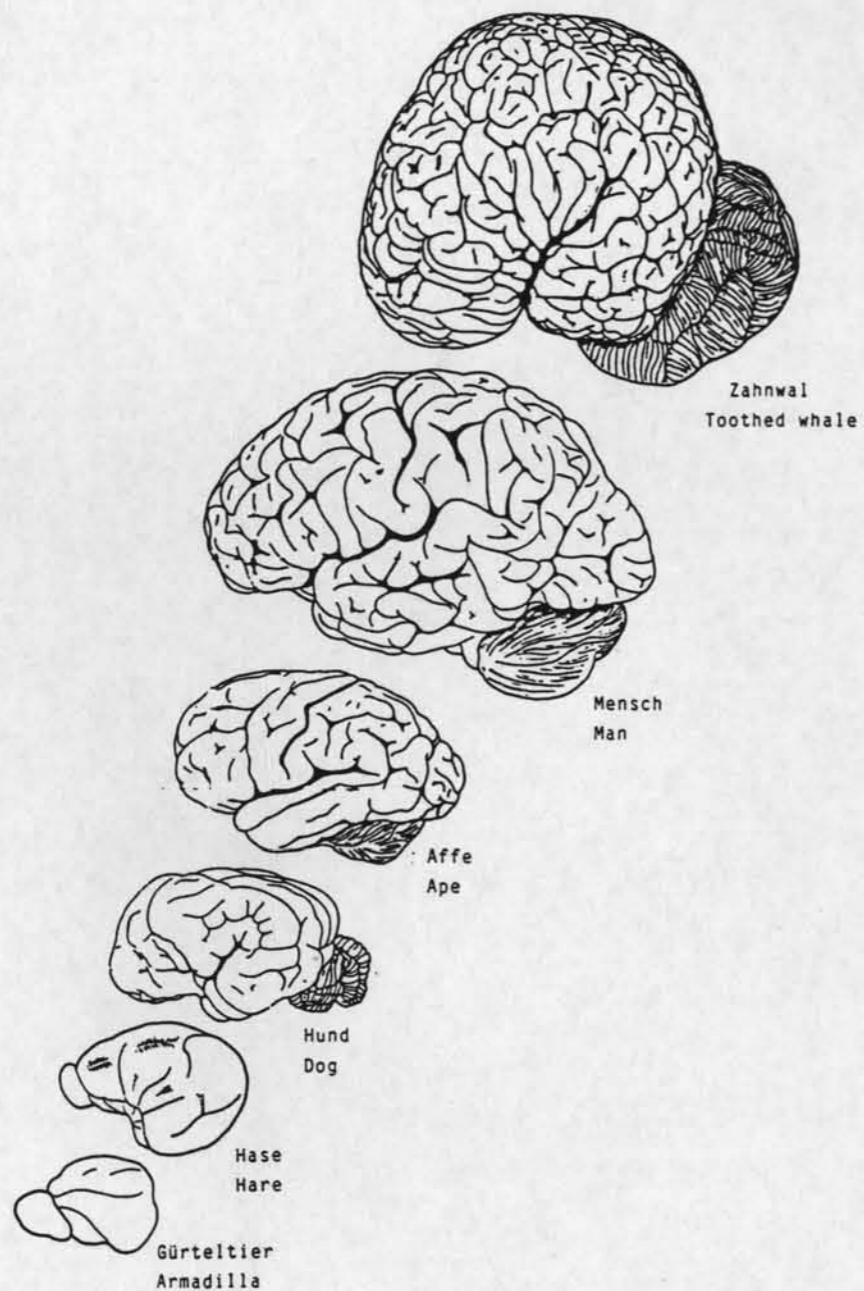


Table 1: The phylogentic development of the mammal brain. A primitive brain only contains few folds, highly developed mammal brains have more convolutions and folds. If we postulate that the folding of the brain is an indication of its phylogenetic process, we have to accept that cetacean brains are the most advanced brains of all mammals.

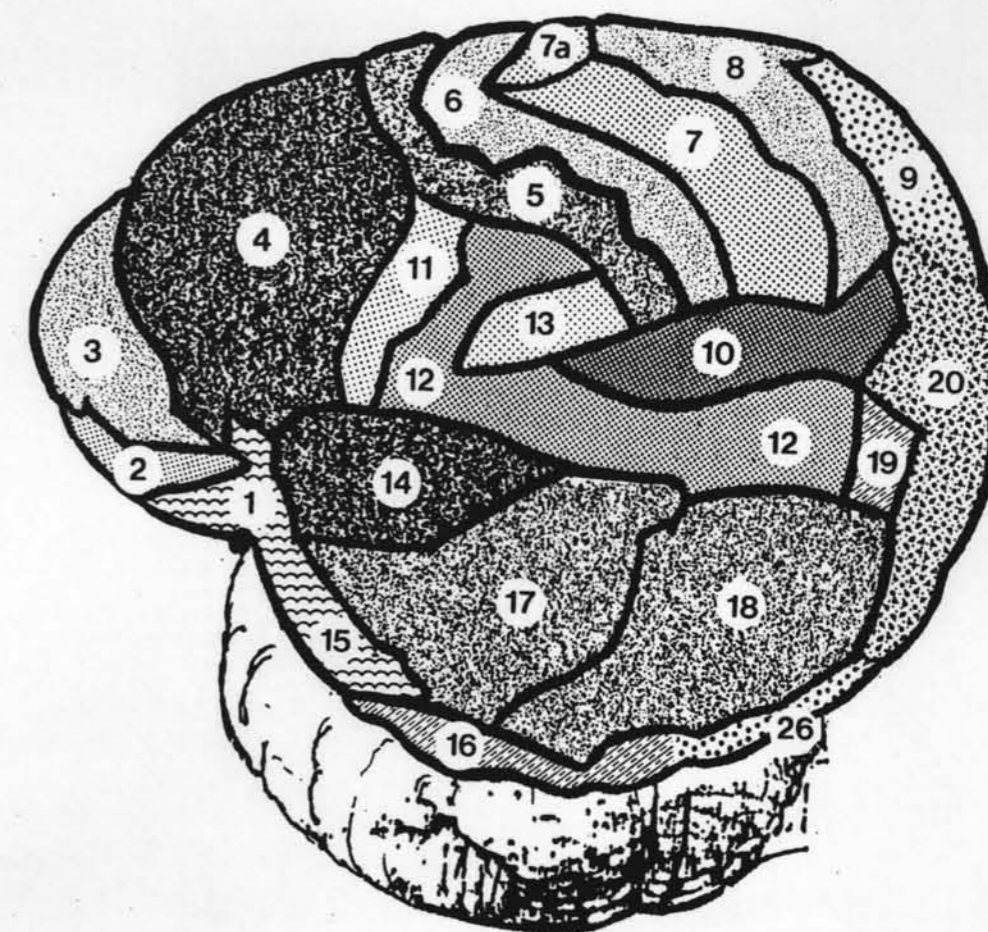


Table 2: The cytotectonic of the big brain (*telencephalon*)
 olfactory system: 1, 15, 25,
 visual system: 2, 9, 18, 20, 22, 26,
 acoustic system: 7, 9, 10, 11, 12, 13, 17, 18, 21,
 motoric system: 3, 4, 5, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 21, 24,
 somatosensory system: 2, 3, 6, 7, 8, 9, 11, 16, 28.

