

The echolocation system in the harbour porpoise *Phocoena phocoena*

Günther Behrmann

In diesem Vortrag möchte ich mich weitgehendst auf Befunde von Schweinswalen *Phocoena phocoena* beschränken. Da sie in Küstennähe und Flussmündungen leben, vermutete ich, dass ihr Orientierungssystem, bedingt durch den Aufenthalt in trüben Gewässern, besonders gut ausgebildet sein müsste.

Für die Untersuchungen standen mir 14 gestrandete Schweinswale zur Verfügung. Neun konnten auf Grund ihres schlechten Erhaltungszustandes nur für allgemeine Voruntersuchungen verwendet werden, fünf standen für detaillierte, morphologische Sektionen zur Verfügung. Je ein Kopf wurde tiefgefroren, längs, quer und horizontal geschnitten. Vom vierten wurde der Kehlkopf mit seinem Derivat total fixiert. Der fünfte Kopf wurde für histologische Schnitte verwendet; diese erbrachten aber nur unbefriedigende Ergebnisse, weil die Epithel bis auf kleine Reste abmazeriert waren. Alle Organeile, die bei den Untersuchungen gewonnen wurden, stehen als Dauerpräparate für weitere Studien zur Verfügung.

Dass die Wale sich durch Echolokation orientieren, ist seit langer Zeit bekannt. Doch wie das System im einzelnen funktioniert, wurde bisher ohne befriedigende Ergebnisse theoretisch erörtert. Purves & Pilleri (1983) gingen davon aus, dass die verschiedenen Geräusche durch Ventilation der Luft zwischen den Laryngalsäcken und den Nebenhöhlen des Blasloches erzeugt werden. Bei allen Zahnwalen sind aber die Laryngalsäcke sehr klein, ihr Volumen reicht nicht aus, um Quietsch- und Pfeiftöne oder gar Sonarwellen zu erzeugen. Blasloch und Larynx bleiben unter Wasser fest verschlossen, und die Nebenhöhlen des Blasrohres dienen ausschliesslich der Muskelbewegung und nicht der bewussten Lauterzeugung (Behrmann, 1983).

Bei der Überprüfung der von Purves & Pilleri (1983) aufgestellten Theorie fand ich Lufttuben, die bisher übersehen wurden (Behrmann, 1984). Sie verbinden die Laryngalsäcke mit den Luftsäcken unterhalb des Schädels. Durch diese Lufttuben kann nun die Luft bei geschlossenen Atemwegen zwischen der Lunge und den voluminöseren Luftsäcken hin und her ventilieren. Zur Geräuscherzeugung stehen also nun viel grössere Luftmengen zur Verfügung. Die morphologischen Untersuchungen, verbunden mit Experimenten und Modellversuchen, ergaben neue Erkenntnisse über das Funktionieren der Echolokation.

Morphologische Befunde

Der Schweinswal hat eine mobile, langgestreckte Laryngaltube, die bei verschlossenen Atemwegen rostral im Nasenhof (Choana) liegt. Dort wird sie von einem Ringmuskel (*M. sphincter choanaris*) hermetisch verschlossen. Caudal-lateral der Epiglottis liegen in der Kehlkopfmuskulatur die Laryngalsäcke (Hunter, 1787). Von ihnen zweigen dorsal die neuentdeckten Lufttuben ab. Sie ziehen zwischen dem Thyreoidknorpel (*Cart. thyreoidea*) und der Oesophagusmuskulatur dorsal bis in die Bulla tympanica. Kurz bevor sie in die Bulla einmünden, teilen sich die Tuben. Der voluminösere, medial liegende Zweig mündet unterhalb des Porus acusticus int. in die Spalte (*Orificium tympanicum*; Boenninghaus, 1904) zwischen Bulla und Perioticum. Durch die Bulla wird dann die Luft in die Luftsäcke (*Sinus pterygoideus*) geleitet.

Der dünnere Zweig zieht caudal der Bulla zur Fissura periotica (Boenninghaus, 1904), durch die der Luftstrom in das Mittelohr (*Cavum tympanicum*) geleitet wird.

Von dort gelangt die Luft in die Eustachischen Tuben. Sie ziehen von der Bulla medial durch die Luftsäcke und durch die Schallmembrane (Membrana pterygoidea) im Fenster des Keilbeines und münden im Nasenhof. Die sich verjüngenden Eustachischen Tuben haben vor ihrer Einmündung in den Nasenhof einen Innendurchmesser von etwa 0,1 mm (Boenninghaus, 1904).

Diskussion

Schweinswale können ihre rostral verlängerte Laryngaltube in den Nasenhof schieben. Durch den Vorschub werden im Kehlkopf die Pforten zu den Laryngalsäcken geöffnet, von denen die zu den Ohrkapseln führenden Lufttuben abzweigen; Abb. 1, 2, 3. Von den Ohrkapseln gelangt die Luft in die Luftsäcke oder über die dünneren Lufttuben in die Eustachischen Tuben.

Durch die Ventilation der Luft zwischen Lunge und Luftsäcken können in den Lufttuben Quietsch- und Pfeiftöne erzeugt werden, ohne dass Luft verlorengeht. Durch Bewegungen der Kehlkopfmuskulatur können die in den Lufttuben erzeugten Töne moduliert werden.

Die Funktion der Lufttuben wurde experimentell überprüft. Durch Einleitung von Luft in die Luftröhre entstanden die Pfeiftöne in den Lufttuben, indem die Luft über "Stimmlippen" gleitet. Die Quietschtöne wurden im Bereich hörbar, in dem die mediale Lufttube in die Bulla mündet. Dies deckt sich mit den Angaben von Purves (1966), der über Richtmikrophone die Quelle der Töne geortet hatte.

Die zur Orientierung erzeugten Sonarwellen entstehen im Bereich des Nasenhofes. Purves & Pilleri (1983) haben ebenfalls über Richtmikrophone die Quelle der Sonartöne im Nasen-Rachenraum ermittelt. Die Druckluft von 5–6 Atü, die durch den dünneren Zweig der Lufttube geblasen wurde, erzeugte Sonartöne.

Die sich trichterförmig verengende Eustachische Tube zieht durch die Schallmembrane im Keilbeines zum Nasenhof. Wird nun Luft dadurch geleitet, entweicht diese sehr langsam, weil die Mündung der Eustachischen Tube sehr eng ist. Wird nun die Membrane etwas angespannt, also sanfter Druck auf die Eustachische Tube ausgeübt, wird die Luft periodisch gestaut. Dadurch entstehen Schwingungen. An der Membrane setzt ein kleiner Muskel an, der sie in vivo spannt, so wie es im Experiment von Hand ausgeführt wurde. Die Schwingungen der Membrane werden im Rachenraum direkt auf den Wasserkörper übertragen, wo die Sonarwellen durch das Öffnen des Maules fokussiert werden.

Für die Modellversuche standen mir leider keine Luftschläuche zur Verfügung, die die Masse der Eustachischen Tuben erreichten. Aber auch mit mobilen Schläuchen von 1–3 mm Durchmesser konnten Schwingungen erzeugt werden, indem sanfter Druck auf die Schlauchenden ausgeübt wurde.

Bei der Erzeugung von hochfrequentem Ultraschall muss das innere Ohr vor Überdruck geschützt werden. Dieser Schutz wird durch den Stapes erreicht, der bei allen Zahnwalen das Fenestra vestibuli fast vollständig ausfüllt, so dass er hier die Funktion eines Rückschlagventils hat, das sich bei geringstem Überdruck verschliesst.

Laryngalsäcke besitzen auch viele terrestrisch lebende Säugetiere, sodass die Wale keine Ausnahme bilden. Die Laryngalsäcke der Schweinswale sind sehr klein, ihr Luftvolumen reicht für Lauterzeugung so wie es Purves & Pilleri (1983) beschrieben haben, nicht aus.

Lufttuben wurden bisher bei *Delphinus delphis*, *Tursiops truncatus*, *Lagenorhynchus albirostris* und *acutus*, *Globicephala melaena* und *Grampus griseus* nachgewiesen.

Bei allen liegt in der Anlage ein Grundschema vor, von dem auch der Schweinswal nicht abweicht. Durch die Verbindung von Laryngalsäcken und den Luftsäcken (*Saccus pterygoidis*) steht nun genügend Luft zur Lauterzeugung zur Verfügung.

Negus (1949) unterscheidet zwei Arten von Laryngalsäcken, die einen zweigen von den Stimmritzen (*Ventriculus laryngalis*) ab. Aus diesen könnten sich bei den Zahnwalen die Laryngalsäcke (*Saccus laryngalis*) gebildet haben. Die anderen, nicht ventrikulären Laryngalsäcke, von Negus (1949) "Subthyreoid air sack" genannt, findet man ebenfalls bei Landsäufern. Aus ihnen könnten sich die Lufttuben entwickelt haben.

Alle diese luftführenden Organe können von Krankheitskeimen und Parasiten befallen werden, die das Orientierungssystem behindern oder gar ausschalten können, was dann zu Strandungen führt.

Literature

- Behrmann, G. , 1983. Funktion und Evolution der Delphinnase. - Natur und Museum 113: 71-79.
- Behrmann, G. , 1984. Zur Orientierung der Wale. - Naturwissenschaftliche Rundschau 37 (3).
- Boenninghaus, G. , 1904. Das Ohr des Zahnwales. - Zool. Jahrb., Abt. Anatomie 19: 189-360.
- Hunter, J. , 1787. Observations on the structure and economy of whales. - Phil. Trans. Roy. Soc. London V (77).
- Negus, V.E. , 1949. The comparative anatomy and physiology of the larynx. - W. Heinemann Medical Books Ltd., London.
- Purves, P.E. , 1966. Anatomical and experimental observations on the cetacean sonar system. - In: Busnel, R., ed. Animal sonar systems I: 197-270.
- Purves, P.E., & G.E. Pilleri , 1983. Echolocation in whales and dolphins. - Academic Press, London.

Discussion

The highly original presentation was greatly appreciated by the audience. The discussion focussed on how to locate with certainty the origin of sound-production externally in living animals.

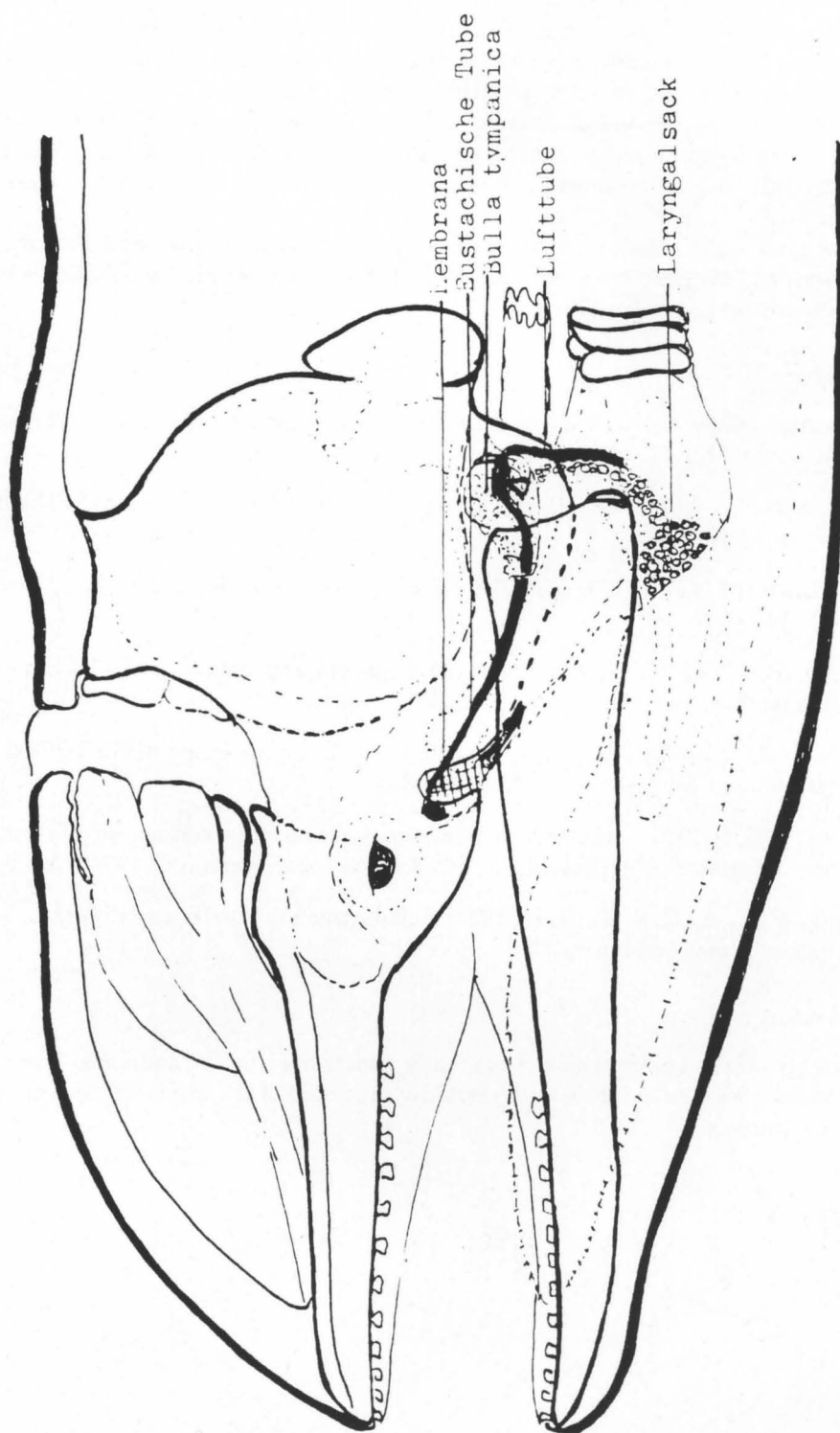


Abb. 1a: Kopf eines Schweinswals

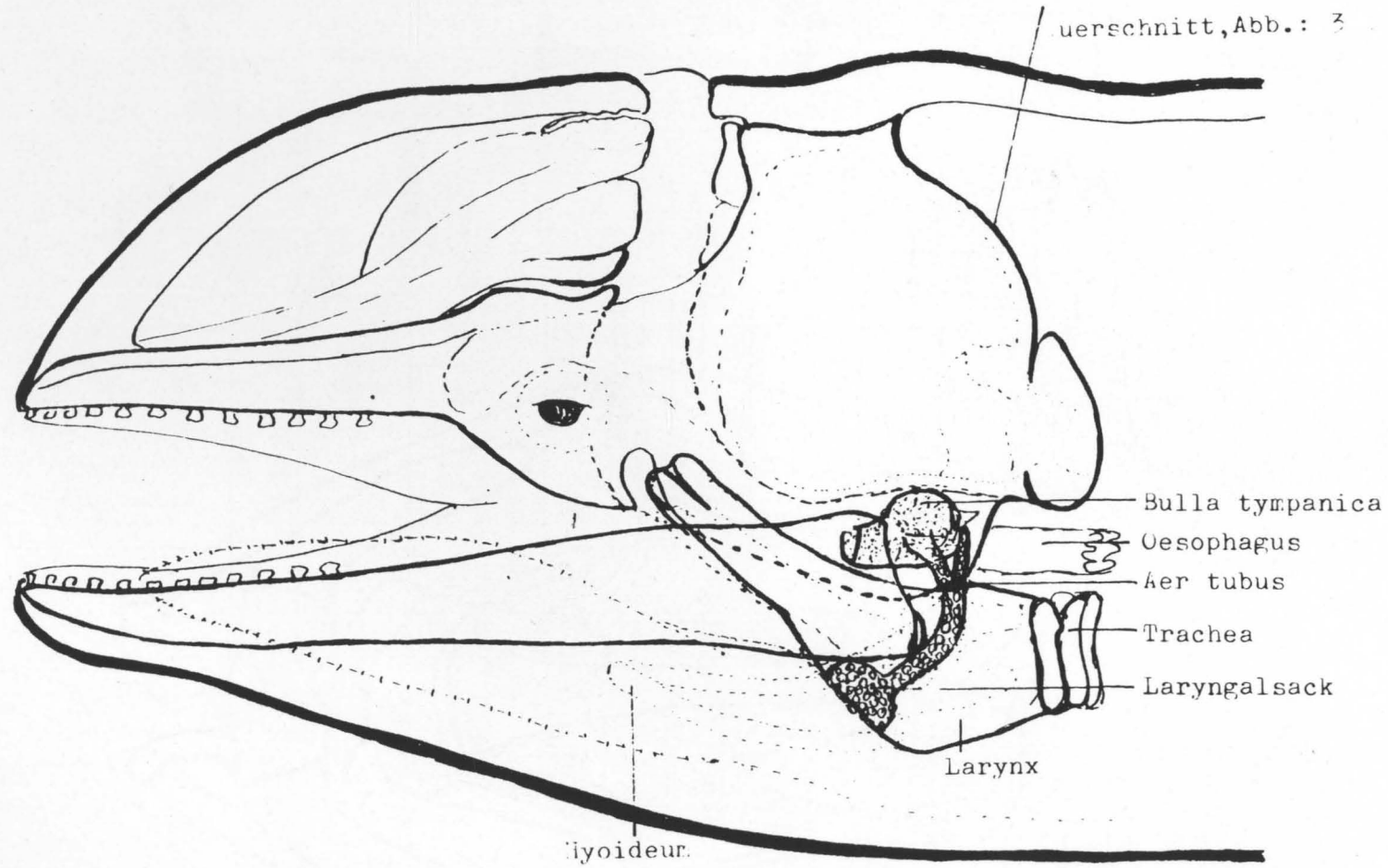


Abb. 1b:

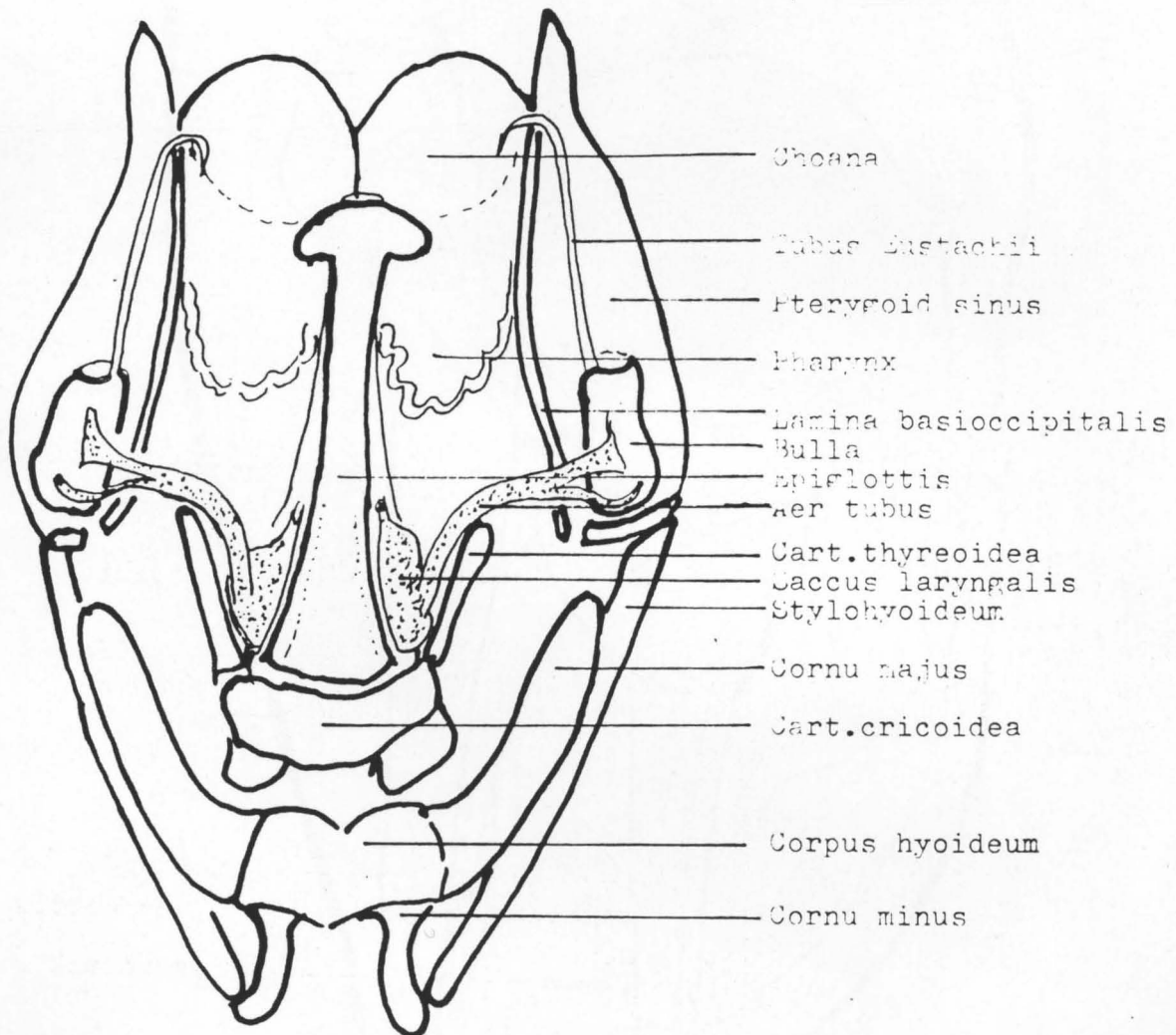


Abb. 2: Ventralansicht der Luftwege

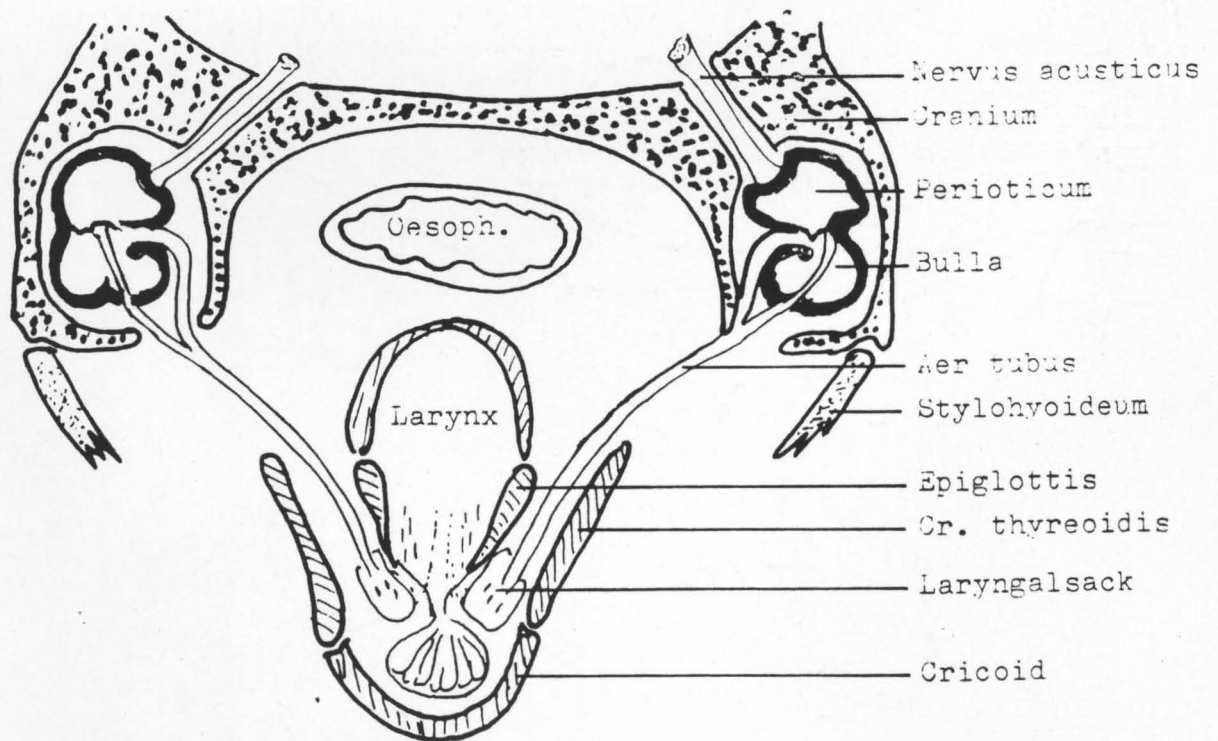


Abb. 3: Querschnitt durch Bulla und Larynx, s. Abb. 1

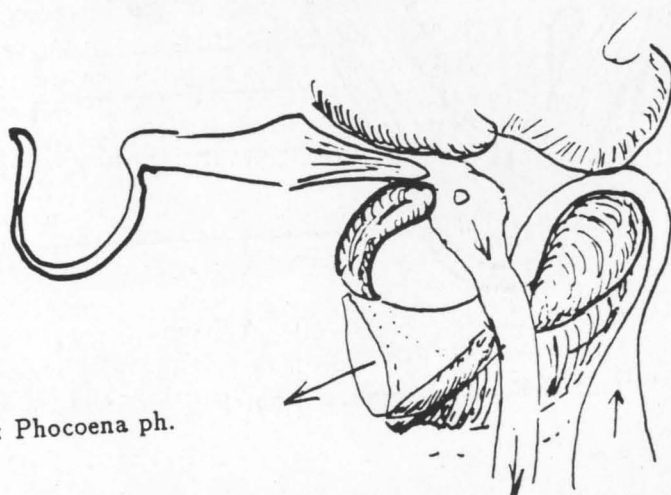
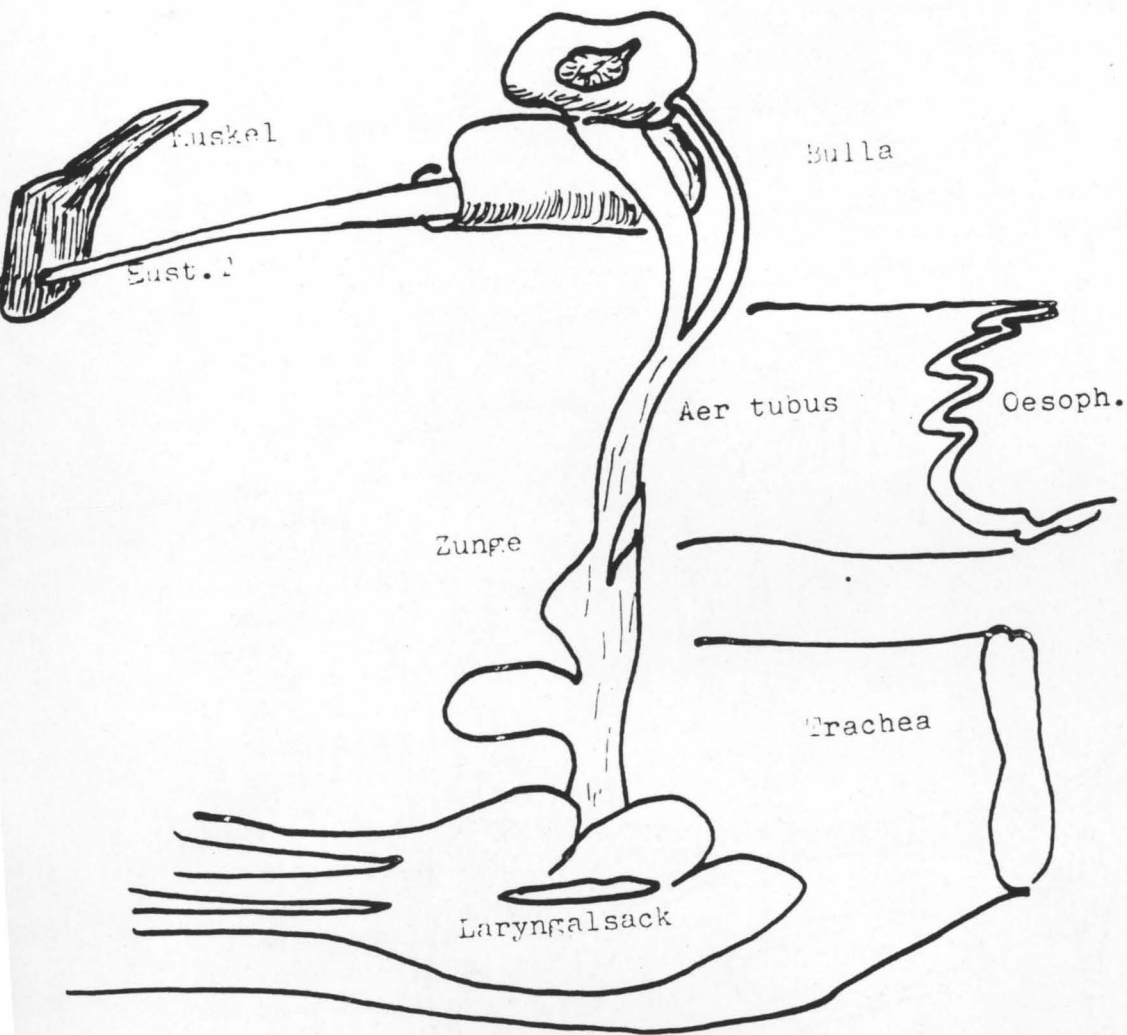


Abb. 4: Phocoena ph.