

UNTERSUCHUNGEN AM KOPF DES FETALEN
NARWALS *Monodon monoceros*

-
EIN ATLAS ZUR
ENTWICKLUNG UND FUNKTIONELLEN
MORPHOLOGIE DES SONARAPPARATES

PIA COMTESSE-WEIDNER

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung des Doktorgrades beim
Fachbereich Veterinärmedizin
der Justus-Liebig-Universität Gießen

édition scientifique
VVB LAUFERSWEILER VERLAG

Das Werk ist in allen seinen Teilen urheberrechtlich geschützt.

Jede Verwertung ist ohne schriftliche Zustimmung des Autors oder des Verlages unzulässig. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung in und Verarbeitung durch elektronische Systeme.

1. Auflage 2007

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted, in any form or by any means, electronic, mechanical, photocopying, recording, or otherwise, without the prior written permission of the Author or the Publishers.

1st Edition 2007

© 2007 by VVB LAUFERSWEILER VERLAG, Giessen
Printed in Germany



VVB LAUFERSWEILER VERLAG
édition scientifique

STAUFENBERGRING 15, D-35396 GIESSEN
Tel: 0641-5599888 Fax: 0641-5599890
email: redaktion@doktorverlag.de

www.doktorverlag.de

Aus der Dr. Senckenbergischen Anatomie (Institut für Anatomie III)
des Fachbereichs Medizin der Johann Wolfgang Goethe-Universität
Frankfurt am Main

Betreuer: Prof. Dr. H. A. Oelschläger

Eingereicht über das Institut für Veterinäranatomie, -Histologie und –Embryologie der
Justus-Liebig-Universität Gießen
Im Fachbereich vertreten durch Prof. Dr. Gerhard Hummel

UNTERSUCHUNGEN AM KOPF DES FETALEN
Narwals *Monodon monoceros* -
EIN ATLAS ZUR ENTWICKLUNG UND FUNKTIONELLEN
MORPHOLOGIE DES SONARAPPARATES

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung des Doktorgrades beim
Fachbereich Veterinärmedizin
der Justus-Liebig-Universität Gießen

eingereicht von

PIA COMTESSE-WEIDNER
Tierärztin aus Saarlouis

Gießen 2007

Mit Genehmigung des Fachbereichs Veterinärmedizin
der Justus-Liebig-Universität Gießen

Dekan: Prof. Dr. M. Reinacher

1. Berichterstatter: Prof. Dr. H. A. Oelschläger

2. Berichterstatter: Prof. Dr. G. Hummel

Tag der mündlichen Prüfung: 18.05.2007

**UNTERSUCHUNGEN AM KOPF DES FETALEN NARWALS (*MONODON MONOCEROS*) –
EIN ATLAS ZUR ENTWICKLUNG UND FUNKTIONELLEN MORPHOLOGIE DES
SONARAPPARATES**

| | | |
|-------------|---|-----------|
| A. | EINLEITUNG | 3 |
| B. | MATERIAL UND METHODE | 7 |
| C. | DIE GRUNDLAGEN: KURZE REKAPITULATION DER ARBEIT VON EALES (1950) | 9 |
| D. | ERGEBNISSE | 22 |
| | | |
| I. | STRUKTUREN DER EMISSION: EPICRANIALER KOMPLEX | 22 |
| | 1. Die äußere Nasenöffnung | 22 |
| | 2. "Nasal plugs" | 23 |
| | 3. Vestibulum (Blaslochhöhle) | 24 |
| | 4. Nasensäcke | 24 |
| | 5. Monkey-Lips/Dorsal Bursae Komplex ("MLDB-Complex") | 25 |
| | 6. Diagonal Membranes | 26 |
| | 7. Die Melone | 26 |
| | | |
| II. | STRUKTUREN DER PERZEPTION | 28 |
| | a) DIE KIEFERREGION | 28 |
| | 1. Allgemeine Betrachtungen | 28 |
| | 2. Os squamosum und Kiefergelenk | 28 |
| | 3. Os pterygoideum | 29 |
| | 4. Os mandibulare mit Corpus adiposum mandibulae | 29 |
| | 5. Kaumuskulatur und Jochbogen | 30 |
| | | |
| | b) DIE OHRREGION: DAS TYMPANOPERIOTICUM | 34 |
| | 1. Meatus acusticus externus | 36 |
| | 2. Membrana tympani | 36 |
| | 3. Cavum tympani | 37 |
| | 4. Ossicula auditiva | 38 |
| | 5. Cochlea und Vestibularapparat | 41 |
| | | |
| III. | WEITERE STRUKTUREN DES KOPFES | 42 |
| | 1. Antorbital notch | 42 |
| | 2. Orbita | 42 |
| | 3. Pneumatisierte Hohlräume des Kopfes | 42 |
| | 4. Ölsinusoide / Venenplexūs | 43 |

| | | |
|-------------|---|------------|
| E. | DISKUSSION: | 44 |
| | Reifegrad der Strukturen beim Fetus und ihre mutmaßliche Funktion beim postnatalen Wal | |
| I. | DER EPICRANIALE KOMPLEX ALS GANZES | 44 |
| | 1. Telescoping – Prozess | 44 |
| | 2. Craniale Asymmetrie | 45 |
| | 3. Nasenregion (Nasensäcke, MLDB-Komplex) | 49 |
| | 4. Melone | 62 |
| II. | DIE UNTERKIEFERREGION | 66 |
| | 1. Mandibula | 66 |
| | 2. Jochbogen und Kieferapparat | 67 |
| III. | DIE OHRREGION | 70 |
| | 1. Das äußere Ohr | 70 |
| | 2. Meatus acusticus externus | 72 |
| | 3. Membrana tympani | 73 |
| | 4. Tympanoperioticum | 73 |
| | 5. Tympanohyale | 77 |
| | 6. Paukenhöhle und Corpus cavernosum (spongiosum) tympani | 78 |
| | 7. Ossicula auditiva | 80 |
| | 8. Cochlea | 83 |
| | 9. Vestibularorgan | 85 |
| F. | EVOLUTIONS BIOLOGISCHE BETRACHTUNGEN | 90 |
| G. | ZUSAMMENFASSUNG | 95 |
| H. | LISTE DER ABKÜRZUNGEN | 97 |
| I. | LITERATURVERZEICHNIS | 99 |
| J. | DANKSAGUNG | 116 |
| K. | ANHANG | |
| | a) Überblick der Schnittserie von <i>Monodon</i> : Thumbnails | K1 |
| | b) Abbildungen der Schnittserie von <i>Monodon</i> : Abb. 1 bis 80 | K7 |
| L. | SUMMARY | 117 |

A. EINLEITUNG

"Wollte man sich in die Wahrnehmungswelt der Wale und Delphine hineinversetzen, so müßte man den Hörsinn an die erste Stelle vor den Gesichtssinn setzen. Das Gehirn würde dann anstatt visueller Bilder vor allem Klangbilder aufnehmen, verarbeiten und speichern."

(WARSHALL 1974)

Im Leben der Cetaceen kommt dem Hörsinn tatsächlich die größte Bedeutung zu. Während der Gesichtssinn auf das Vorhandensein von Licht angewiesen ist, können Laute zu jeder Tages- und Nachtzeit und in jeder Tiefe erzeugt und genutzt werden. Damit wird das Navigieren und Jagen nach dem Gehör selbst in trüben und dunklen Ozeanen möglich. Was uns wie eine "eintönige Wasserwüste" vorkommen mag, ist für Wale vermutlich ein hochkomplexer akustischer Raum.

Die Zahnwale (Odontoceti) haben zwei verschiedene Lautsysteme entwickelt. Das eine dient vor allem der sozialen Kommunikation, während das andere zur Navigation mit Echopeilung und zur Ortung von unter Wasser befindlichen Objekten benutzt wird. Dieses zweite System wird auch als Bio-Sonar (**S**ound **n**avigation **a**nd **r**anging) bezeichnet.

Alle Zahnwale haben die Fähigkeit, sich über die Analyse von Fremdschall und reflektiertem Eigenschall ein "Bild" von ihrer Umwelt zu machen. Das Sonar kann wie der Gesichtssinn in eine bestimmte Richtung gelenkt werden. Über einen hochdifferenzierten Komplex aus Luftsäcken, Fettkörpern sowie Muskeln und ihren Nerven erzeugen Zahnwale energiereiche Klicklaute und auch Pfeiftöne, die ins Wasser abgegeben werden und sich hier ausbreiten, bis sie auf ein Objekt treffen, das eine andere Dichte beziehungsweise einen anderen akustischen Widerstand (Impedanz) aufweist. Die Schallwellen werden dann in Form eines Echos zurückgeworfen, und aus den Parametern "Intensität" und "Laufzeit" wird eine Identifizierung des Schallereignisses möglich. Die Echos werden von den Zahnwalen offenbar über ihren modifizierten Unterkiefer aufgenommen, der die Schwingungen in seinem hypertrophen Fettkörper zum Mittel- und Innenohr weiterleitet (NORRIS 1968). Im Gehirn werden die neurophysiologischen Äquivalente der Echos als Erregungen wahrscheinlich in dreidimensionale Bilder integriert, welche über die räumliche Orientierung, Entfernung, Geschwindigkeit sowie die Beschaffenheit des "anvisierten" Objektes unterrichten. Es gilt als wahrscheinlich, daß die innerartliche Kommunikation auf eine ähnliche Weise, aber mit weniger stark gerichteten, niederfrequenten und frequenzmodulierten Schallsignalen stattfindet.

NORRIS (1968) hat in Verhaltensexperimenten festgestellt, daß Delphine auf eine Entfernung von 6 Metern den Unterschied zwischen einer 1 cm großen Gelatinekapsel und einem ebenso großen und gleich geformten Stückchen Fisch erkennen können. Andere Autoren berichten von Delphinen, die über eine Entfernung von etwa 100 m tennisballgroße hohle und solide Stahlkugeln diskriminierten.

Delphine können mit der gleichen Energiemenge hochfrequente Klicks mit einer kurzen Reichweite oder niederfrequente Signale mit einer großen Reichweite erzeugen. Hohe Frequenzen vermögen ein detaillierteres Klangbild zu erzeugen als niedrige Frequenzen, d.h. bei hohen Frequenzen ist die akustische Auflösung des angepeilten Objekts wegen der kürzeren Wellenlänge höher. Niederfrequenter Schall (Pfeifen, Schnarren, Kreischen etc.) ist dagegen meist Bestandteil sozialer Interaktion.

Tetrapode Lebewesen verlieren unter Wasser ihre Fähigkeit zum Richtungshören. Anstatt nur die beiden an der Luft voneinander weitgehend unabhängigen Ohren zu erregen, wird unter Wasser der gesamte Schädel in Schwingungen versetzt und so zu einem einzigen Empfangsorgan. Er schwingt mit, weil der Schall, einfach gesagt, stets so weit vordringt, bis er im Substrat auf eine Schicht stößt, deren Dichte groß genug ist, um ihn aufzuhalten beziehungsweise ihn zu reflektieren. Die Unterschiede in der Dichte von Weichteilgewebe und Wasser sind indessen so gering, daß der Schall von der Körperoberfläche nicht aufgehalten wird - er dringt in Kopf und Körper ein, bis er auf Knochen trifft.

In der Frühzeit ihrer Evolution paßten sich die Ahnen der heutigen Cetaceen, welche von tetrapoden Huftier-Vorfahren (Mesonychidae) abstammen sollen, immer mehr an das Leben im Wasser an, verfügten jedoch noch über äußere Ohren, die der hydrodynamischen Optimierung des Körperprofils aber zunehmend entgegenstanden. In dieser amphibischen Phase lauerten sie ihrer Beute wohl ähnlich Krokodilen am Ufer bzw. Strand auf, indem sie Erschütterungen über den gesamten Körper wahrnahmen ("Substrathören"; z.B. *Ambulocetus*; THEWISSEN 1998). Da sie unter Wasser Schallwellen durch die Schwingungen ihres gesamten Schädels und vielleicht auch durch Weichteile aufnahmen, wurde das äußere Ohr (abgesehen von hydrodynamischen Gründen) vermutlich nutzlos und bildete sich immer weiter zurück. Die etwas weiter fortgeschrittenen Urwale (Archaeoceti) lösten die Ohrknochen für ein verbessertes Richtungshören aus dem Schädel heraus. Aus dem äußeren Gehörgang wurde schließlich eine winzige, stecknadelkopfgroße Öffnung, die sich bei den Bartenwalen (Mysticeti) in der Tiefe erweitert und mit einem Wachspfropf verschlossen ist (WARSHALL 1974).

Heute lebende Zahnwale (Odontoceti) sind durch eine Vielzahl von Anpassungen an ihr aquatisches Habitat gekennzeichnet. Sie besitzen am Kopf einzigartige Strukturen wie beispielsweise das Blasloch, nasale Luftsäcke, eine für sie charakteristische eigentümliche Gesichtsmuskulatur, akustisch transparente Corpora adiposa wie die Melone und die

Mandibularfettkörper sowie die Bursae dorsales in den sogenannten "phonic lips" oder "monkey lips" (museau de singe; CRANFORD et al. 1996, CRANFORD 2000; HUGGENBERGER et al. 2001; HUGGENBERGER 2004; RAUSCHMANN et al. 2004). All diese Strukturen haben die Aufgabe, Biosonar-Signale auszusenden und zu empfangen, mit denen die Echoortung und Kommunikation möglich wird. Die emittierten Signale werden durch die Umgebung modifiziert, zurückgeworfen und gelangen über den akustischen Fettkörper des Unterkiefers zum Tympanicum (Bulla) und via Gehörknöchelchen zum Innenohr (NORRIS 1968, 1980). Die Ohrknochen sind beim Zahnwal zum Tympanoperioticum vereinigt, welches vom Rest des Schädels weitestgehend abgekoppelt ist (akustische Isolation; s. OELSCHLÄGER 1990).

Der Narwal (*Monodon monoceros* Linnaeus, 1758) ist ein Zahnwal (Odontocet) und gehört mit seinem nächsten Verwandten, dem Weißwal oder Beluga (*Delphinapterus leucas*), zu der in arktischen Gewässern lebenden Familie der Gründelwale (Monodontidae). Der Irrawaddi-Delphin (*Orcaella brevirostris*) wird von einigen Biologen zu den Gründelwalen gezählt, obwohl sein Habitat nicht zirkumpolar ist, sondern in den flachen Uferzonen und Flußmündungen Südostasiens liegt.

Charakteristisch für den Narwal ist der eindrucksvolle Stoßzahn, der ihm den Namen "Einhorn der Meere" einbrachte. Die männlichen Tiere erreichen - ohne Stoßzahn - eine Durchschnittslänge von 4,70 m (maximal 6,20 m) und eine maximale Körpermasse von 1.600 Kilogramm. Weibliche Tiere bleiben deutlich kleiner und leichter (durchschnittlich 4,00 m Körperlänge und maximal 1.000 Kilogramm Körpermasse).

Adulte Narwale haben maximal zwei in den Oberkieferknochen eingebettete, waagrecht bzw. axial stehende Zähne (zum Vergleich die Situation beim Feten: im Oberkiefer 6 Paare, im Unterkiefer 2 Zahnanlagen; EALES 1950). Gewöhnlich bricht nur beim männlichen Tier ein linker Incisivus des Oberkiefers durch die Oberlippe nach außen durch, doch sind auch Ausnahmen von dieser Regel beschrieben worden (BEST 1981). Narwale mit zwei Stoßzähnen sind in der Literatur belegt, kommen aber recht selten vor. Mit zunehmendem Alter wächst der Stoßzahn negativ allometrisch mit der Körperlänge, d.h. er wird im Vergleich zum Körper des Tieres kleiner. Beim ausgewachsenen Narwal erreicht der Stoßzahn eine Länge von bis zu 2,70 m und ist linksspiralig (also gegen den Uhrzeigersinn) gewunden (TURNER 1872). Das Innere des Zahnes ist fast bis zur Spitze hohl und mit einer gut vaskularisierten Pulpa ausgekleidet (FREUCHEN 1935; PEDERSEN 1960; DOW und HOLLENBERG 1977; BEST 1981). Der rechte Zahn bleibt fast stets wie die beiden Zähne des Weibchens in der Alveole des Praemaxillare verborgen.

Die biologische Bedeutung des Narwal-Stoßzahnes ist seit langem ein Rätsel. Einige der mutmaßlichen Funktionen sind: ein Instrument, um Atemlöcher in die Eisdecke zu stemmen (SCORESBY 1820; TOMILIN 1957); der Zahn als Hilfsinstrument bei der Nahrungssuche (SCORESBY 1823; BECK und MANSFIELD 1969); eine Waffe im Rivalenkampf mit anderen

Männchen (BROWN 1868; BEDDARD 1900; LOWE 1906; GEIST et al. 1960; SILVERMANN und DUNBAR 1980). Auch eine Funktion als akustisches Organ, um die vom Narwal ausgesandten Schallwellen auszurichten und zu bündeln, wurde dem Stoßzahn nachgesagt (BEST 1972). Die meisten dieser Vermutungen haben sich als nicht stichhaltig erwiesen. Die wahrscheinlichste Deutung des Narwal-Stoßzahns ist die eines sekundären Geschlechtsmerkmals, dessen Länge den sozialen Rang der männlichen Tiere bestimmt (HARTWIG 1874; BREUMMER 1966; MANSFIELD et al. 1975; BEST 1981). Gelegentlich werden auch die "Klingen gekreuzt", dabei aber Verletzungen der frakturgefährdeten Stoßzähne möglichst vermieden.

Wegen seines bizarren Zahnes war der Narwal seit dem Mittelalter einem starken Verfolgungsdruck ausgesetzt. Das lanzenartige Gebilde wurde zu exorbitanten Preisen gehandelt, und man glaubte, es stamme von dem mysteriösen Einhorn. Auch heute noch werden aus diesem Elfenbein Gebrauchsgegenstände und Souvenirs angefertigt, weshalb die Art weiterhin bedroht ist.

Narwale sind gesellige Tiere. Sie werden gewöhnlich in kleinen Gruppen von maximal 20 Exemplaren angetroffen, deren Mitglieder sich um ein erwachsenes Männchen scharen. In den Phasen größerer Wanderungen können sich allerdings auch Gruppen von bis zu 2.000 Tieren bilden.

Die Paarung findet im Frühjahr statt. Die überwiegende Zahl der Geburten fällt, nach einer Tragzeit von ca. 15 Monaten, in den übernächsten Sommer, wenn die Muttertiere in den eisfreien Fjorden Schutz und Zuflucht finden. Hier kommen dann die etwa 1,5 m langen und 80 Kilogramm schweren, dunkelbraun gefärbten Jungen zur Welt, die danach 18 - 20 Monate lang gesäugt werden.

Einst war der Narwal im Tiefwasserbereich der gesamten Hocharktis zu Hause. Heute tritt er nur noch sporadisch innerhalb eines weit gefaßten Verbreitungsgebietes auf. Optimistische Schätzungen gehen von einem Weltbestand von ca. 20.000 Tieren aus.

B. MATERIAL UND METHODE

In der Absicht, neue Erkenntnisse über die im Kopf der Zahnwale gelegenen, potentiell Sonarsignale erzeugenden Strukturen zu gewinnen, wurde für die vorliegende Arbeit die histologische Schnittserie eines Narwalfetus (*Monodon monoceros*) untersucht. Dieses Unterfangen bot gleich zwei Vorteile, nämlich erstens die Möglichkeit, an einem kompletten, jungen Individuum die gesamte Kopfreion mit dem Lichtmikroskop zu untersuchen und dabei aus der Topographie und der histologischen Struktur der Organsysteme Hinweise auf deren Funktion zu erhalten. Zweitens ergab sich hier die Gelegenheit, die Entwicklung der relevanten Strukturen nachzuvollziehen und anhand der ontogenetischen Phänomene auf die Phylogenie der Zahnwale zu schließen.

Dieses einmalige Material wurde uns dankenswerterweise vom Hubrecht-Laboratorium in Leiden (Niederlande) zur Verfügung gestellt.

Laut der Arbeit von Nelly EALES (1950), die sich mit der Rekonstruktion und Beschreibung des Chondro- und Osteocraniums befaßt, stammt dieser Fetus (hier NEF1 genannt) aus Grönland. Das Muttertier wurde am 29.05.1936 im Rahmen der Courtauld-Expedition geschossen. Nach der Entnahme des kaum beschädigten weiblichen Feten erfolgte dessen Fixierung in Äthanol. In Verbindung mit den in Grönland herrschenden niedrigen Temperaturen sorgte dieses Medium für eine optimale, da vermutlich langsame und schonende Konservierung des Gewebes. Der Fetus NEF1 weist eine Gesamtlänge von 137 mm auf. An der breitesten Stelle des Abdomen (von Seite zu Seite) mißt er 30 mm. Seine maximale Höhe beträgt 32 mm.

Pränatale Entwicklungsstadien von Walen mit denen anderer Säugetiere zu vergleichen ist kein leichtes Unterfangen, denn solches Material von Cetaceen ist sehr selten und das exakte Alter der kleinen Wale mittels standardisierten Schemata nur schwer zu bestimmen. Dies gilt auch für den in dieser Arbeit untersuchten *Monodon*-Fetus. Das American Museum of Natural History (New York City, N.Y., U.S.A.) ist im Besitz eines Narwalfeten von 225 mm Gesamtlänge. Dieses Tier wurde auf ein Alter zwischen drei und vier Monaten geschätzt. Daran gemessen muß es sich bei unserem Fetus von 137 mm (NEF1) Totallänge um ein jüngeres Tier handeln.

Dr. Keith Richardson vom University College in London (U.K.) trennte den Kopf des Narwalfeten NEF1 ab; seine Länge betrug 32 mm. Nach der Entkalkung und der Einbettung in Celloidin stellte er im Jahre 1950 die hier untersuchte Schnittserie her. Die Dicke der Schnitte beträgt 40 µm, die Gesamtzahl der lückenlosen Serie umfaßt 664 einzelne Schnitte des Kopfes (mathematische Differenz beruht auf Schrumpfungsvorgängen).

Die Schnitte wurden nach EALES (1950) wie folgt gefärbt:

- 2%iges Hämatoxylin nach Ehrlich für 12 h – anschließend Aqua dest., Alkohol, Leitungswasser, Aqua dest.
- Orange G – Erythrosin für 30 min
- Dehydrierung in der aufsteigenden Alkoholreihe mit 30%-, 50%-, 90%igem Alkohol, Einbringen in eine Mischung aus Alkohol und Chloroform im Verhältnis 3 : 1
- Aufweichen des Celloidins in einer Mischung aus:

| | |
|-------------|------|
| Kreosot | 40ml |
| Bergamottöl | 30ml |
| Xylol | 20ml |
| Oreganoöl | 10ml |
- Einbringen des Präparates ins Celloidin
- Schneiden bei 40 µm
- Aufziehen der Schnitte auf Objektträger, Entfernen des Öls, Spülen mit Xylol und Einbetten in Canada-Balsam unter beschwerten Deckgläsern.

Für die vorliegende Untersuchung wurde jeder 4. der insgesamt 664 Schnitte (bei starken Schneide-Artefakten entsprechend der Schnitt davor oder danach) dokumentiert, d.h. eine Auszugsserie von 166 Schnitten wurde mit einer CONTAX Spiegelreflexkamera (Objektiv: Makro-Planar Carl Zeiss 1 : 2,8 f = 100mm) aufgenommen (Filmmaterial: Kodak Ektachrome, 50 ASA). Hierzu wurden die einzelnen Objektträger auf einen Leuchtkasten gelegt (Waldmann-Leuchten, Typ 100 661, 2 Leuchtstofflampen 8 W, 2 Fluoreszenzlampen 8 W / Osram L 8 W, Philips L 8 W, Sylvania F8 T5) und senkrecht darüber die Kamera mittels Stativ in konstantem Abstand zum jeweiligen Schnitt positioniert. Insgesamt wurden so 166 Schnitte als Diapositive aufgenommen und mit einer Auflösung von 300 dpi im JPEG-Format eingescannt (Scannertyp: Scanner / Image Processor SP 1500, Fuji Frontier 350). Zusätzlich zu diesen Übersichtsaufnahmen wurden 23 Detailaufnahmen interessierender Areale mit Hilfe eines Olympus BH-2 Photomikroskops (Photoeinrichtung: Olympus C-35AD-2; Filmmaterial: Kodak Ektachrome, 50 ASA) aufgenommen und wie oben beschrieben eingescannt; davon sind im Atlas 6 Detailaufnahmen abgebildet. Die digitale Bearbeitung der Abbildungen, ihre Beschriftung und die Standardisierung auf eine einheitliche Bildgröße (Pixelmaße: Breite = 2274 Pixel; Höhe = 3194 Pixel; Ausgabegröße: Breite = 21 cm; Höhe = 29,5 cm; Auflösung: 275 Pixel / Inch) erfolgte mit Hilfe von Adobe[®] Photoshop 5.0. Anschließend wurden die derart bearbeiteten Bilddateien im DIN A4 Großformat auf Fotopapier gedruckt.

Die in dieser Arbeit gezeigten 80 Schnitte wurden der Schnittserie nicht äquidistant entnommen, sondern gemäß den hier interessierenden histologischen Details. Gleichwohl sind in Form von Thumbnail-Übersichten insgesamt 160 Schnitte der Serie in nahezu gleichen Abständen dargestellt.

C. DIE GRUNDLAGEN: KURZE REKAPITULATION DER ARBEIT VON EALES (1950)

Die Zoologin Nellie B. EALES veröffentlichte 1950 die bis heute einzigartige Rekonstruktion des Chondro- und Osteocraniums eines fetalen Narwals. Ihr Interesse galt seltenen Säugetierarten und deren pränataler Entwicklung.

Für ihre Untersuchung standen zwei Feten von 137 mm (NEF1; s. Abb. E1, S. 15) und 150 mm (NEF2) Gesamtlänge zur Verfügung. Die Mutter von NEF1 wurde am 29. Mai 1936 von Mitarbeitern der Courtauld-Expedition unter der Leitung von Prof. Dr. L. R. Wagner in Kangerdlugssuak, Grönland, geschossen. Das Muttertier von NEF2 wurde am 28. Juni 1936 in Kangerdlugssuak, Grönland, von Inuit gefangen und getötet.

NEF1 wurde, wie im Kapitel "Material und Methode" beschrieben, eingebettet, geschnitten, die Schnitte auf Objektträger aufgezogen und gefärbt. Mit Hilfe eines EDINGER-Projektionsapparates, welcher mit einer ZEISS-Flachlinse den jeweils vorliegenden Schnitt mit dem Faktor 12,5x vergrößerte, zeichnete EALES die Umrisse des Chondro- und Osteocraniums von NEF1 nach.

Für ihre Modelle verwendete Nellie EALES Bienenwachsplatten von 1 mm Dicke. Insgesamt entstanden so separate Modelle des Chondrocraniums von NEF1, kombinierte Modelle des Chondro- und Osteocraniums und darüber hinaus ein 25-fach vergrößertes Modell des häutigen Labyrinths und der Gehörknöchelchen (s. Abb. E2 – E9, S. 15 – 19).

Die Rekonstruktion des Schädels von NEF1 diente für die vorliegende Arbeit als Grundlage und Orientierungshilfe; daher sollen im folgenden die wichtigsten Ergebnisse von EALES (1950) kurz zusammengefaßt werden.

Im Erscheinungsjahr der beeindruckenden Monographie von EALES war die Orientierung von Säugetieren mit Hilfe von Ultraschall (Wale, Fledermäuse) noch nicht entdeckt. Daher werden Ergebnisse an knorpeligen und knöchernen Strukturen, welche aus heutiger Sicht an der Generation von Sonar-Signalen beteiligt sein dürften, im Ergebnisteil mit den eigenen Befunden verglichen und, wenn immer möglich, im Lichte der aktuellen Hypothesen und Theorien neu interpretiert.

1. Chondrocranium (vgl. Abbildungen Seite 15 und 16)

Der ungewöhnlichste Teil des Chondrocraniums ist seine **Nasenregion**, die seitlich zusammengedrückt und nach rostral abgestutzt erscheint. Dies verleiht dem Schädel ein flaches Stirnprofil. Die Nasenkapsel ist weitgehend reduziert, Tectum nasi und Paries nasi sind schwach ausgebildet (tn, s. S. 15, E2 und S. 16, E3; pns, s. S. 18, E6 und S. 19, E8:

dorsal). Als eine Stütze der Nasenregion dient der massive Knorpel des Septum nasi (ns; s. S. 15, E2; S. 16, E3 und E4; S. 18, E6 und E7). Das Nasenseptum erscheint in der Sagittalebene annähernd dreieckig, ist doppelt so hoch wie lang und überragt terminal und ventral den Unterkiefer (s. S. 18, E6 und E7). Das rostrale Ende des Septum nasi ist schmal; dort liegen die zu einem longitudinalen Schlitz verengten Foramina olfactoria (fol; s. S. 16, E3) – ein Nervus olfactorius und andere Strukturen des peripheren olfaktorischen Systems sind nicht mehr sicher nachzuweisen.

Die Parietes nasi (pns) sind extrem dünn und flankieren lateral die Nasengänge (s. S. 19, E8 in der Dorsalansicht). Sie krümmen sich nach medial und gehen nach ventral in die Lamina transversalis anterior (lta; s. S. 15, E2) über. Diese berührt das Septum nasi (ns) zwar, fusioniert aber nicht mit ihm (s. S. 15, E2). Der Processus paraseptalis posterior ist vorhanden (ohne Abbildung), desgleichen die Cartilago paraseptalis anterior (ps; s. S. 15, E2). Zwei Paranasalknorpel (c; s. S. 15, E2; S. 18, E6) liegen isoliert in beiden Nasengängen. Das Tectum nasi bildet dorsal der Nasenhöhle ein flaches Dach, welches das Blasloch nach vorne und leicht nach oben richtet.

Ein JACOBSONSches Organ (Organon vomeronasale) konnte nicht identifiziert werden.

In der **Ohrregion** ist die Anlage des desmal verknöcherten, “halbmondförmigen“ Os tympanicum (ty; s. S. 18 und 19, Ventralansicht) rostralateral mit der ventralen Fläche der Anlage des enchondral verknöchernenden Os petrosum (hier noch knorpelig) verbunden. Zwischen der Ohrkapsel (a) und dem Occipitalknorpel liegt das große Foramen jugulare (a, exo, fj; s. S. 15, E2; S. 16, E3 und E4).

Das Perioticum ist über 4 Kommissuren (nach EALES [1950]: prefacial commissure [in ihrer Arbeit nicht beschriftet], lateral prefacial commissure [in ihrer Arbeit nicht beschriftet], orbito-capsular commissure [occ] und parieto-capsular oder postfacial commissure [pcc]) an der Parietalplatte (ppl und pl) verankert (s. S. 15, E2; S. 16, E3 und E4). Mit der Basalplatte (p) steht die Ohrkapsel über eine weitere Kommissur (basivestibular commissure) in Verbindung (bvc; s. S. 16, E3 und E4). Eine Commissura alicochlearis ist beim fetalen *Monodon* NEF1 nicht vorhanden. Bei fetalen Schweinswalen (Phocoenidae) und Delphinen (Delphinidae) ist diese Kommissur zwischen der Lamina supracochlearis und der Ohrkapsel noch deutlich ausgeprägt (DE BURLET 1913a, b, 1914).

Der hintere Teil der **Schädelbasis** ist bei dem *Monodon*-Feten von 137 mm (NEF1) massiv gebaut und geht caudal in zwei große Condyli occipitales über (bo, oc; s. S. 15, E2; S. 16, E3 und E4; S.19, E8 in der Ventralansicht). Der Processus paracondylaris (pcp; s. S. 15, E2) erscheint von lateral kräftig, ist aber innen konkav und zeigt bereits ein Ossifikationszentrum (ohne Abbildung). Der Processus styloideus des Zungenbeinapparates ist am Processus paracondylaris befestigt.

Zwischen den Knorpeln des Basioccipitale und der Capsula auditiva (bo, a; s. S. 16, E4) findet sich ein durchgehender und gut ausgeprägter Spaltraum, die Fissura basicochlearis

(bcf; s. S. 16, E4); demnach ist das Tympanoperioticum an seinem medialen Rand also bereits von der Schädelbasis abgekoppelt. Dabei sinkt der cochleare Anteil der Ohrkapsel medial unter das Niveau der Basalplatte ab (coch, p; vgl. Seite 17; Anmerkung: hier ist die Basalplatte "p" in der unteren Abbildung von EALES fälschlicherweise mit "b" gekennzeichnet).

Die Befunde an den **Ossicula auditiva** werden im Teil "Ergebnisse" ab Seite 38 mitbesprochen (vgl. hierzu Abbildung E5 auf Seite 17).

Der Processus alaris des **Praesphenoids** verbindet sich mit der Ala temporalis zum **Alisphenoid** (at, ali; s. S. 15, E2; S. 16, E3 und E4). In der Wurzel des Processus alaris (pal) liegt das Foramen caroticum (fac; s. S. 16, E3). Rostral davon liegt als eine große Lücke das spätere vordere Foramen lacerum medium (flm) mit dem zweiten Ast des Nervus trigeminus (N. maxillaris).

Die Ala orbitalis weist keine Besonderheiten auf. Eine Commissura orbito-parietalis (copv; s. S. 16, E3 und E4) ist auf der linken Schädelseite rudimentär ausgebildet. Über die Commissura orbito-capsularis steht die Region mit der Ohrkapsel und darüber indirekt auch mit der Parietalplatte in Verbindung (occ, ppl; s. S. 15, E2; S. 16, E3 und E4). Am mediocaudalen Rand des Foramen opticum (fo) befindet sich die Anlage des **Orbitosphenoids** (ors).

Die Fissura orbito-nasalis ist weit (onf; s. S. 16, E3 und E4); eine Commissura sphenothmoidalis ist nicht vorhanden.

Die Fossa hypophysialis ist flach, ein Dorsum sellae turcicae nicht vorhanden. Dieser Befund trifft interessanterweise auch auf Equiden zu (NICKEL et al. 1984).

Insgesamt betrachtet ist laut EALES das Perioticum in diesem Stadium von *Monodon monoceros* auf beiden Seiten noch über 5 Knorpelbrücken (Commissurae) an benachbarten Strukturen befestigt. In der weiteren Fetalentwicklung des Narwals sollten diese Verbindungen z.B. durch ausbleibende Ersatzverknöcherung (quasi parallel zur Evolution dieser Strukturen) relativiert bzw. gelöst werden.

2. Desmocranium (NICKEL et al. 1984; vgl. Abbildungen Seite 18, 19 und 20)

Im Entwicklungsstadium von 137 mm Totallänge (NEF1) sind alle Deckknochen angelegt.

Die **Ossa nasalia** (nas) sind schmal und elliptisch geformt. Sie liegen auf dem oberen Drittel des Schädels, direkt über dem Tegmen nasi (tn). Die beiden Knochen sind durch die Spina mesethmoidalis (sme) voneinander getrennt, welche nach dorsal weist.

Das **Os praemaxillare** (entspricht nach der Nomenklatur von NICKEL et al. [1984] dem Os incisivum) ist lang und schmal (s. S. 18 und S. 19, E6 – E8: pmx). Die beiden Knochen stehen rostral auf Lücke, da sie hier den sogenannten “mesorostral cartilage“ flankieren; caudal lösen sie sich von diesem und ragen unter einem Winkel von etwa 15° in das Maxillare hinein (s. S. 18, E6, E7). Mit ihrem distalen Ende erreicht die Prämaxilla eben noch die abgestutzte Oberkieferspitze, welche geringfügig vom “mesorostral cartilage“ als dem distalen Abschnitt des Nasenseptums überragt wird (vgl. S. 18 und 19).

Die **Maxilla** (max) ist bereits flächig entwickelt. Das Oberkieferbein beginnt in Höhe des Nasale und läuft unter dem Winkel von ca. 15° schräg auf das Septum nasi zu, dem es sich auf halbem Wege anlagert. Nach lateral umschließt die Maxilla das Os praemaxillare und bildet zur Orbita hin den Rand des Oberkiefers. Der Processus palatinus ossis maxillae bildet den Hauptteil des harten Gaumens (ohne Abbildung).

Rostroventral in jeder Maxilla liegen zwei Aushöhlungen (Alveolen), die je eine Zahnanlage tragen, und weiter caudal finden sich auf jeder Seite vier weitere Zahnkeime (alm1, alm2; s. S. 18 und 19).

Das **Os frontale** (fro) ist noch einigermaßen flächig entwickelt und bildet mit dem Os maxillare und dem Os parietale die knöcherne Seitenwand des Schädels (s. S. 18, E6, E7). Die Processus praeorbitalis et postorbitalis ossis frontalis sind deutlich entwickelt. Der Processus praeorbitalis lagert sich dem sogenannten Os malare an, dem “waltypischen“ Verschmelzungsprodukt von Os zygomaticum und Os lacrimale. Zwischen dem Processus postorbitalis und dem rostralen Ende des Os squamosum befindet sich bei NEF1 eine deutliche Lücke; hier entsteht bei späteren Fetalstadien von Odontoceten der sekundäre Jochbogen (OELSCHLÄGER 1990).

Das **Os parietale** (Abb. E6, E7: par) grenzt bei NEF1 rostral breit an das Os frontale, ventral punktförmig an das Squamosum. Dorsal und caudal sind die Scheitelbeine durch eine mehr oder weniger breite Lücke vom Occipitale bzw. den Interparietalia getrennt und nur über die Kopfschwarte mit diesen verbunden. Anders gesagt sind beide Parietalknochen dorsal und caudal durch das große Os interparietale getrennt, erreichen – wie bei adulten Odontoceten - nie den Scheitelpunkt des Schädels und werden (wie das Frontale) vom caudalwärts auswachsenden Maxillare weitgehend verdeckt (“telescoping process“; MILLER 1923). Lateroventral berührt das Parietale das ebenfalls deckknöcherne Alisphenoid (par, ali; s. S. 18, E6 und E7) welches ursprünglich aus der Gaumenregion der Wirbeltiere stammt (Epipterygoid; STARCK 1975) und die Schädelseitenwand ergänzt.

Die dünne Commissura orbito-capsularis (occ; s. S. 15, E2) verbindet sich lateral mit dem Scheitelbein (Verbindung nicht abgebildet). Auf der linken Seite des Schädels ist noch ein Überbleibsel der Commissura orbito-parietalis vorhanden (copv; s. S. 16, E3 und E4).

Das Zwischenscheitelbein, **Os interparietale**, hat bei dem untersuchten Exemplar von 137mm (NEF1) innerhalb des Osteocraniums eine große Ausdehnung (Ip1 – Ip3; s. S. 18, E6 und E7). Entsprechend seiner vier verschiedenen Ossifikationszentren kann es wie folgt eingeteilt werden:

- Interparietale 1 (Ip1): medialer, rostraler Anteil
- Interparietale 2 (Ip2): medialer, caudaler Anteil
- Interparietalia 3 und 4 (Ip3/Ip4): paarige laterale Anteile (zwischen Ip1 und Ip2)

Das Ossifikationszentrum des Interparietale 1 bildet den kappenförmigen Scheitel des Schädeldaches und grenzt von caudal an die vordere Fontanelle (fa; s. S. 18, E7). Das Interparietale 3 überdeckt bereits randlich das Parietale, welches dann bis zum Adultus nur noch als schmaler Rand zwischen dem Occipital- / Interparietal-Komplex und dem ebenfalls schmalen, seinerseits vom Maxillare verdeckten, Frontale zu sehen ist (vgl. S. 20, E9).

Über ein Paar dünne Knochenplättchen steht das weiter rostral gelegene Interparietale 2 (ip2) mit dem **Os supraoccipitale** (sob) in Verbindung (s. S. 18, E6 und E7).

Das **Os malare** wird in der englischen Literatur häufig "jugal bone" oder – wie hier bei EALES - "lachrymo-jugal" (lj; s. S. 18 und 19) genannt. Es wird im Ergebnisteil (ab S. 31) ausführlich besprochen.

Die Ausbildung eines **Os goniale** (Goniale nach GAUPP oder Praearticulare) als einem noch eigenständigen Element im Mittelohr wird von EALES beschrieben (ohne Abbildung). Es liegt nach dieser Autorin als kleiner Knochen am vorderen, lateralen "Horn" des sichelförmigen Tympanicums. Bei Cetaceen fusioniert dieses Element mit dem Malleus zum Processus folianus (Processus gracilis; FLEISCHER 1973) und ist über diesen Fortsatz am Tympanicum befestigt (BOENNINGHAUS 1903).

Das **Os palatinum** (pab; s. S. 19, E8 in der Ventralansicht) bildet beim Feten (NEF1) - ähnlich wie beim Adultus - nur einen sehr kleinen Teil der Seitenwand des harten Gaumens. Der Processus palatinus dehnt sich nach medial aus, erreicht aber sein Gegenüber nicht. Rostral setzt sich das Gaumenbein in einen spitz zulaufenden Knochenstiel fort, der dorsal des Os maxillare liegt.

Das **Os pyterygoideum** (ptg; s. S. 18, E7; S. 19, E8 in der Ventralansicht; S. 20, E9) ist größer als das Gaumenbein. Mit seinem nach caudal gerichteten Häkchen (Hamulus pterygoideus) stützt es von dorsal den weichen Gaumen. In seinem Rostralabschnitt berührt das Flügelbein das Palatinum (E8) und sein laterocaudaler Rand erhält Anschluß an die sich vergrößernde Ala temporalis (Lamina lateralis des Os pterygoideum; ohne Abbildung).

Der **Vomer** (vb; s. S. 19, E8 in der Ventralansicht) ist ein großer, rinnenförmiger, median gelegener Knochen zwischen Nasenseptum und dem Processus palatinus der Maxilla, welcher auch beim Adultus den sogenannten "mesorostral cartilage" trägt.

Die Besprechung der **Mandibula** (den; s. S. 18, E6 und E7; S. 19, E8) erfolgt im Ergebnisteil, ab Seite 29.

Das einem Feten mit Totallänge von 137 bzw. 150 mm bis zum Adultstadium noch bevorstehende **Wachstum des rostralen Schädelabschnitts** (im Vergleich zum Hirnschädel) geht aus der nachfolgenden Tabelle 1 (EALES 1950) eindrucksvoll hervor:

Länge der Präorbitalregion: die Entfernung vom unteren Rand der Orbita (Os malare) bis zur Spitze des Rostrums; sie wird gleich 1 gesetzt.

Totallänge des Schädels (TLS): entspricht der Distanz vom unteren Rand des Foramen magnum bis zur Spitze des Rostrums.

Länge des Hirnschädels (LHS): die Entfernung vom Unterrand des Foramen magnum zum vorderen oberen Rand der mehr oder weniger senkrecht zur Ventralkontur der Schädelbasis stehenden Lamina cribrosa; sie wird gleich 1 gesetzt.

Höhe des Hirnschädels (HHS): die Distanz zwischen dem Scheitelpunkt des Interparietale (Ip1) und dem tiefsten Punkt der Pars basilaris (Basioccipitale) des Os occipitale.

TABELLE 1: MESSUNGEN AM FETALEN UND ADULTEN SCHÄDEL VON *MONODON MONOCEROS*

| Vergleich der fetalen Schädel mit dem adulten Narwal (<i>Monodon monoceros</i>) | | | |
|---|-----------------|----------------|----------------|
| | NEF1 | NEF2 | Adultus |
| Totallängen der Individuen | 137 mm | 150 mm | ca. 4700 mm |
| Länge der Präorbitalregion zur TLS | 1 : 3,75 | 1 : 3,2 | 1 : 2,5 |
| Position des Blaslochs | antorbital | antorbital | postorbital |
| LHS zu TLS | 1 : 1,05 | 1 : 1,4 | 1 : 3,9 |
| LHS zu HHS | 1 : 1 | 1 : 1,4 | 1 : 1,65 |

Obwohl bei den besprochenen Feten des Narwals manche charakteristischen Eigenschaften der Art schon deutlich ausgebildet sind, stehen demnach die Proportionen des Schädels noch vor einem progressiven Wandel. Diese mit dem Reifeprozess eintretenden Umbildungen (v.a. "telescoping process", MILLER 1923), i.e.S. die Verlängerung der rostralen knöchernen Anteile (Elongation der Maxilla und Prämaxilla), Verlagerung des Blaslochs in seine dorsocaudale Lage und die Verkürzung des Hirnschädels in Relation zur Schädellänge, haben bei den beiden Feten (NEF1 und NEF2) also erst begonnen (vgl. Abbildung E9 auf Seite 20).

Originalabbildungen aus EALES (1950)

Abkürzungsverzeichnis zu E2 – E9 siehe Seite 21

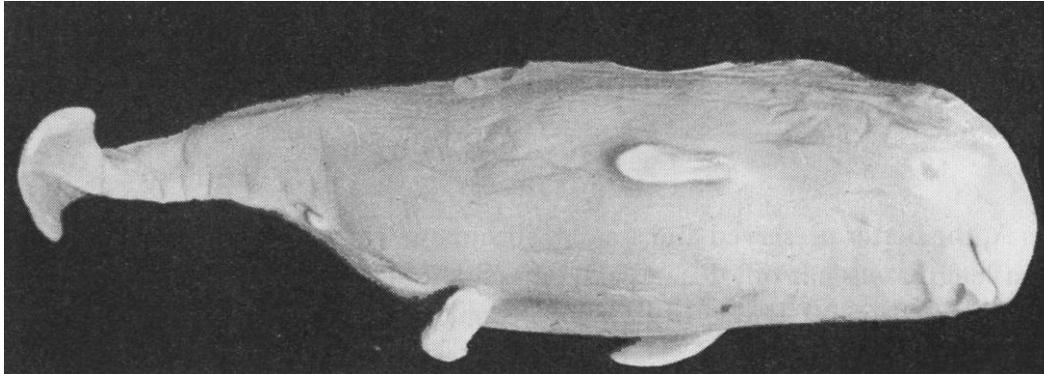
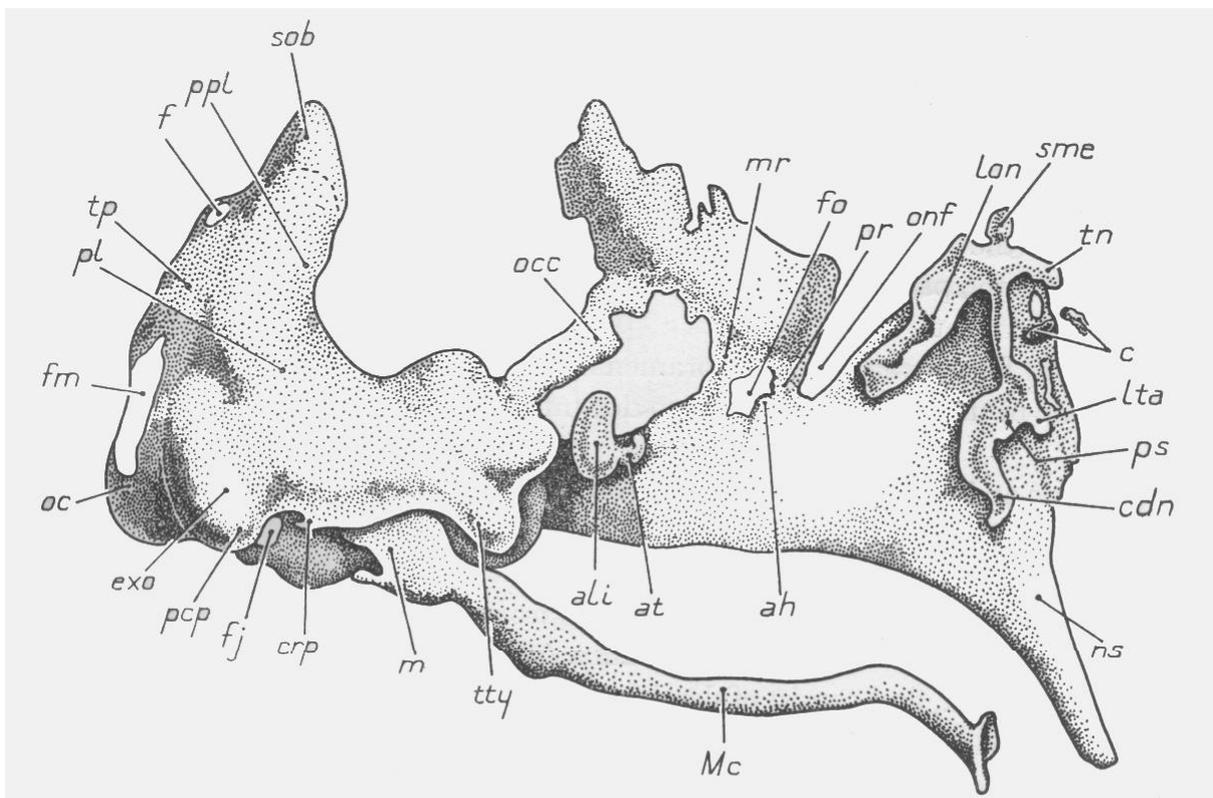
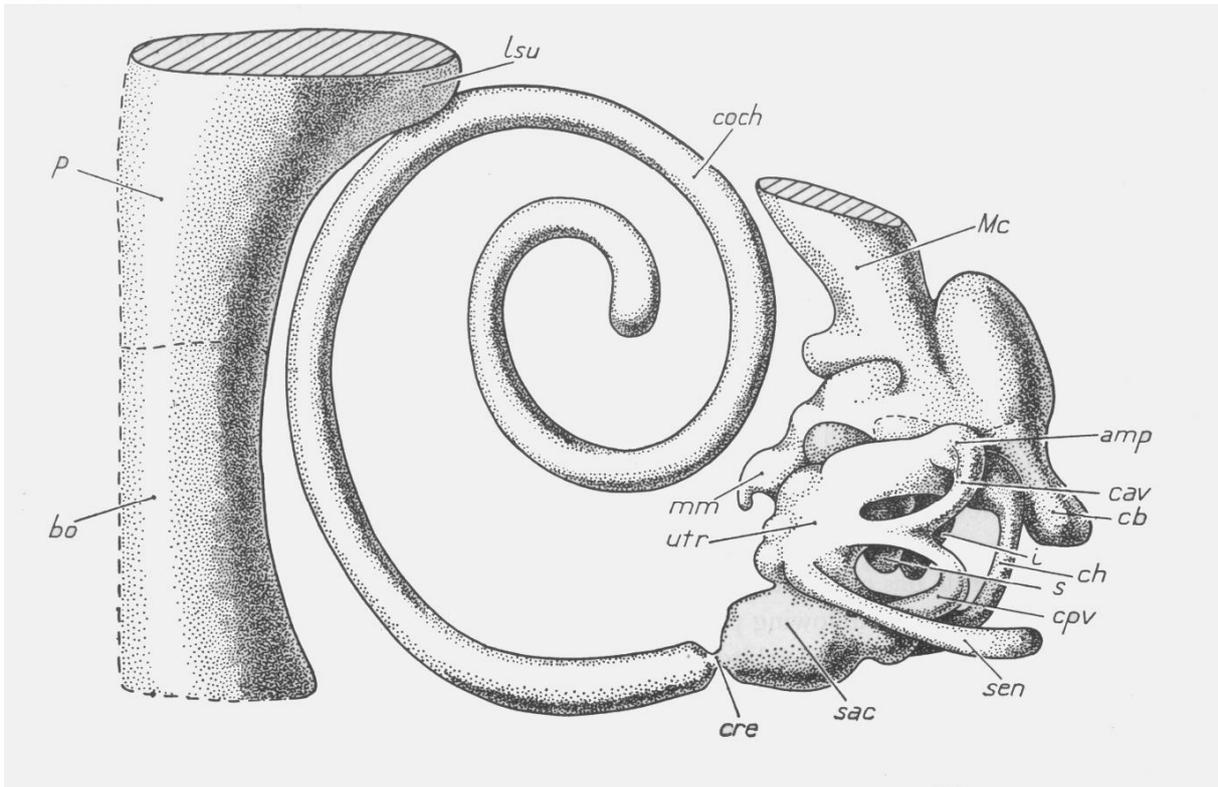
Abb. E1: Fetus von 137 mm TL (**NEF1**) in lateroventraler Ansicht von rechts. OriginalgrößeAbb. E2: **NEF1**; Lateralansicht der Wachsplattenrekonstruktion des Chondrocraniums von rechts.
Vergrößerung: 4,5-fach

Abb. E5: NEF1; Wachsplattenrekonstruktion des häutigen Labyrinths und der Ossicula auditus.
Vergrößerung: 16-fach

a: Dorsalansicht



b: Caudalansicht

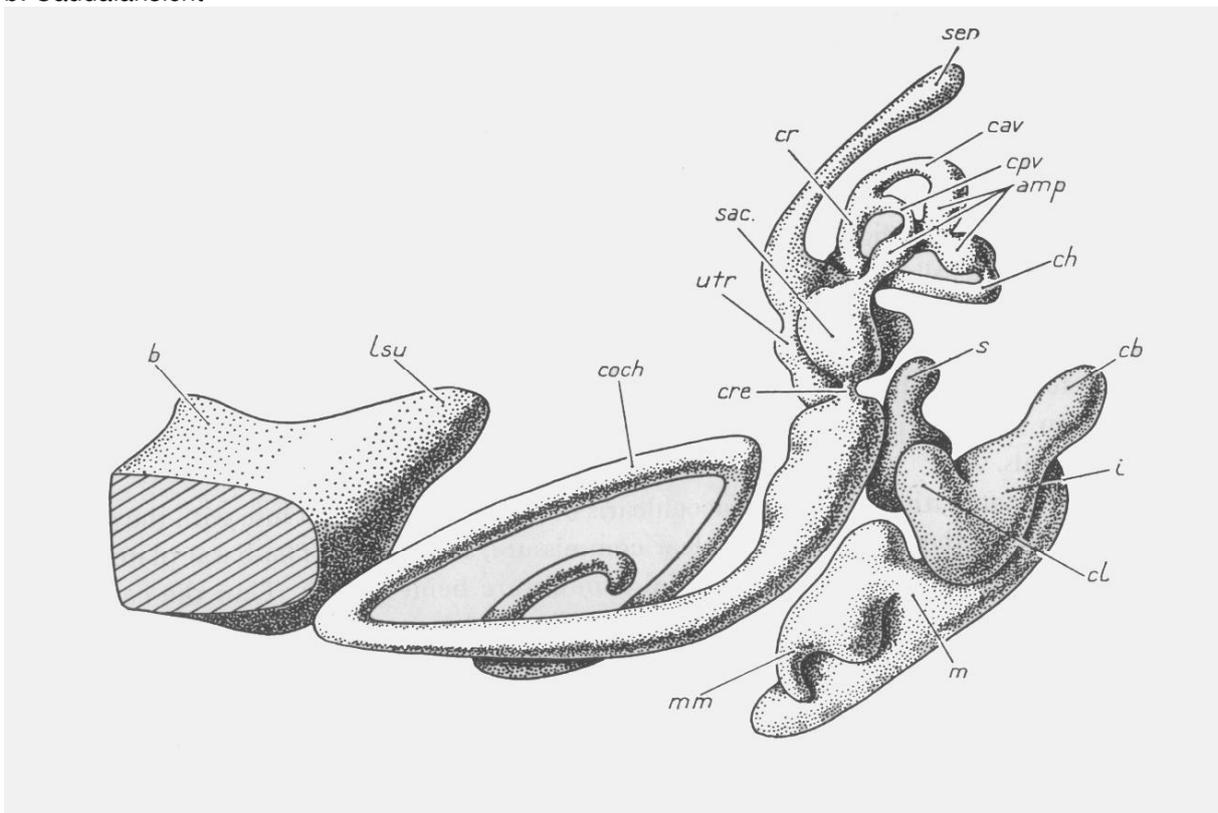


Abb. E6: **NEF1**; Chondro- und Osteocranium in Lateralansicht von rechts. Abkürzungen mit Umrandung bezeichnen Strukturen des Osteocraniums. Vergrößerung: 4,5-fach

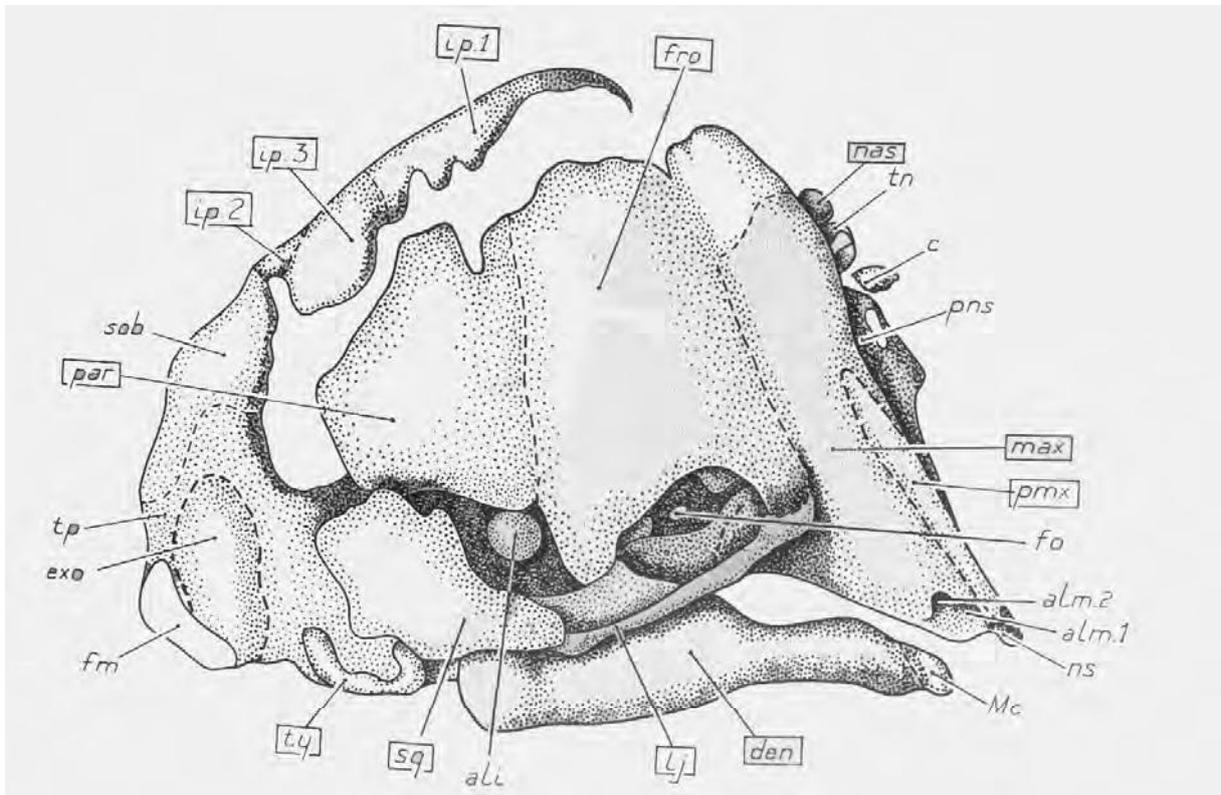


Abb. E7: **NEF2** (Fetus von 150 mm TL); Schädel in Lateralansicht; Deckknochen dunkel gehalten. Vergrößerung: 4-fach

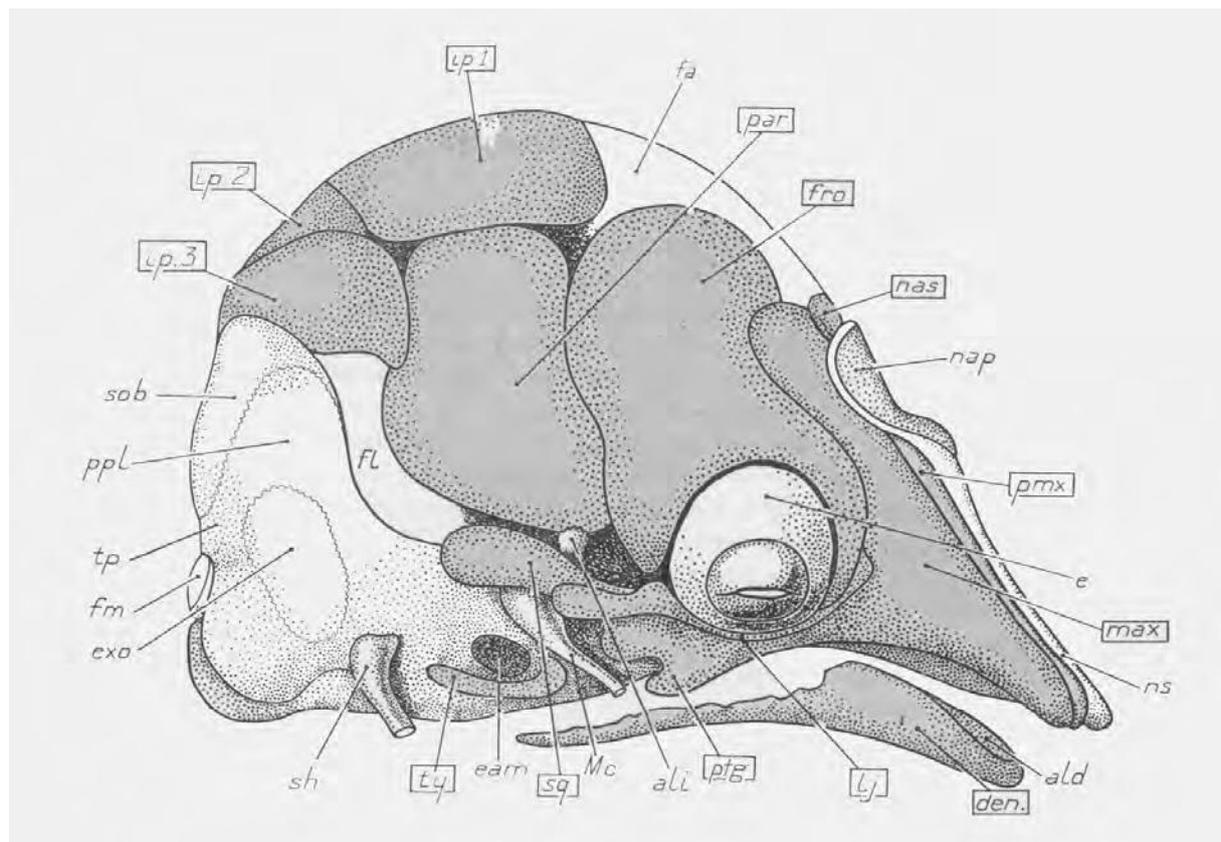


Abb. E8: **NEF1**; Chondro- und Osteocranium in ventraler und dorsaler Ansicht; Strukturen mit Umrandung gehören zum Osteocranium. Vergrößerung: 4,5-fach

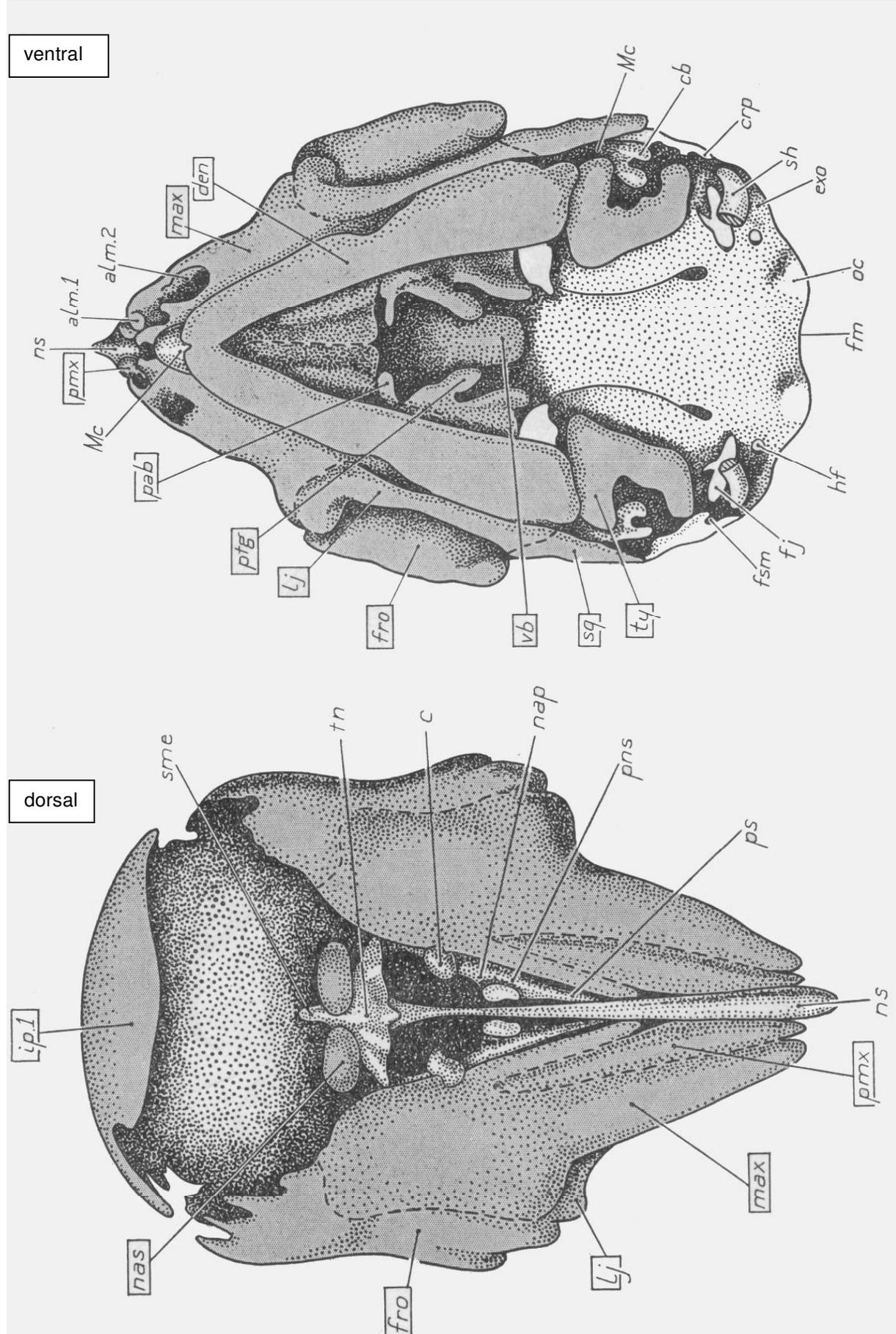
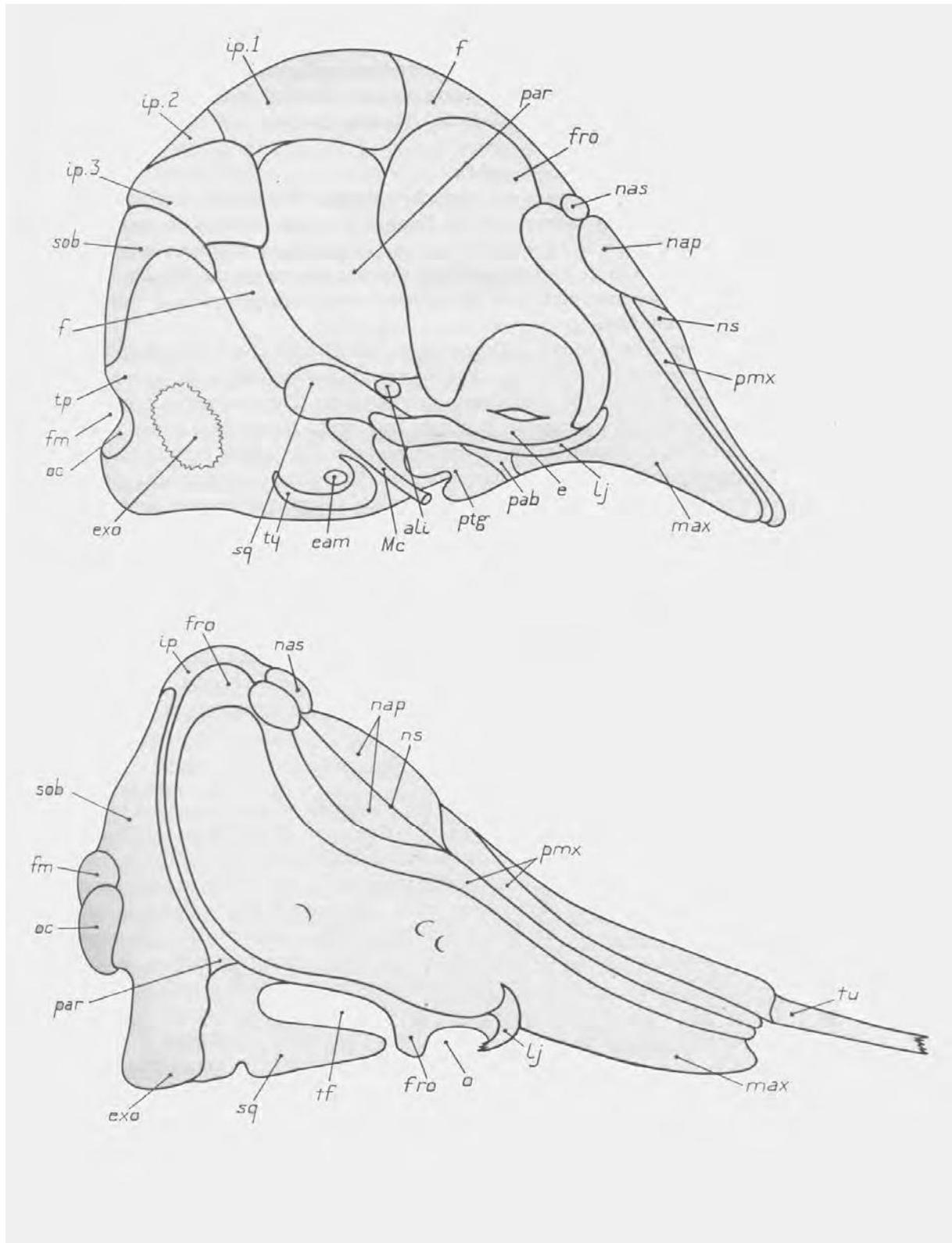


Abb. E9: Vergleich der Schädel von **NEF2** (oben) mit dem adulten *Monodon monoceros* (unten) in Lateralansicht. Vergrößerung NEF2: 4-fach; *Monodon* adult: 0,25-fach



Abkürzungsverzeichnis für die Abbildungen E1 – E9 (S. 15-20)
(angelehnt an de Beer [1937])

- a*, auditory capsule
ah, ala hypochiasmatica
ald, alveolar groove in dentary bone
ali, alisphenoid bone
alm. 1, alveolus in maxilla for first tooth
alm. 2, alveolus in maxilla for second tooth
amp, ampulla
at, ala temporalis
- b*, buccal cavity
bcf, basicochlear fissure
bh, basihyale
bl, blubber
bo, basioccipital bone
bvc, basivestibular commissure
- c*, isolated cartilage near blow-hole
cav, anterior vertical semicircular canal
cb, crus breve of incus
cbm, cerebellum
cc, canalicular part of auditory capsule
cdn, cartilago ductus nasopalatini
ch, horizontal semicircular canal
cl, crus longum of incus
coc, cochlear part of auditory capsule
coch, cochlea
copv, vestige of orbito-parietal commissure
cpv, posterior vertical semicircular canal
cr, crus commune
cre, canalis reuniens between sacculle and cochlea
crp, crista parotica
- d. 1*, first or tusk-forming tooth
d. 2, second tooth
den, dental bone
dll, dental lamina of lower jaw
dlu, dental lamina of upper jaw
dp. 3, third dental papilla
dp. 6, sixth dental papilla
- e*, eyeball
- f*, fontanelle
fa, anterior fontanelle
fac, foramen acusticum internum
fc, carotid foramen
fen, foramen endolymphaticum
ff, foramen for facial nerve
fh, hypophysial foramen
fj, jugular foramen
fl, lateral fontanelle
flm, foramen lacerum medium
fm, foramen magnum
fo, optic foramen
fol, foramen olfactorium advehens
fp, foramen perilymphaticum
fro, frontal bone
fsm, stylomastoid foramen
- h*, hypophysis
hf, hypoglossal foramen
hg, hair germ
- i*, incus
ip. 1, median anterior interparietal bone
ip. 2, median posterior interparietal bone
ip. 3 and 4, paired lateral interparietal bones
- lj*, lachrymo-jugal bone
lon, lamina orbitonasalis
lsu, lamina supracochlearis
lta, lamina transversalis anterior
- m*, malleus
max, maxillary bone
Mc, Meckel's cartilage
mm, manubrium of malleus
mr, metoptic root of orbital cartilage
mu, muscle
- n*, notochord
nap, nasal aperture
nas, nasal bone
nph, naso-pharynx
ns, nasal septum
- o*, orbit
oc, occipital condyle
occ, orbito-capsular commissure
onf, orbito-nasal fissure
orc, orbital cartilage
ors, orbitosphenoid bone
- p*, parachordal or basal plate
pab, palatine bone
pal, processus alaris
par, parietal bone
pcc, parieto-capsular commissure
pcp, paracondylar process
pl, pars lateralis of parietal plate
pmx, premaxillary bone
pns, paries nasi
ppl, parietal plate
pps, palato-pharyngeus sphincter
pr, preoptic root of orbital cartilage
ps, paraseptal cartilage
ptg, pterygoid bone
- s*, stapes
sac, sacculle
sen, saccus endolymphaticus
sf, sphenoidal fissure
sh, stylohyoid cartilage
sme, spina mesethmoidalis
sob, supra-occipital bone
sq, squamosal bone
- t*, trabecular plate
tf, temporal fossa
thy, thyrohyoideus muscle
tn, tectum nasi
tp, tectum posterius
tty, tegmen tympani
tu, tusk
ty, tympanic bone
tym, tympanic membrane
- utr*, utricle
- vb*, vomer bone

D. ERGEBNISSE

Die für Zahnwale typische Merkmalskonfiguration im vorderen Kopfbereich (unpaares Blasloch, Melone, fehlende Nasenmuscheln, zwei Paar sekundäre Nasensäcke, modifizierter Kieferapparat etc.) ist bei dem 13,7 cm großen Feten (entspricht 9% der Geburtslänge von 150 cm) prinzipiell deutlich erkennbar, jedoch sind eine Reihe morphologischer Merkmale (Vestibularsäcke, Teile des MLDB-Komplexes, "facial asymmetry") noch nicht etabliert.

Damit sind bei dem fetalen Narwal (NEF1) eine Vielzahl der künftig im Dienst der Sonaremission und -perzeption stehenden Strukturen zumindest angelegt (Nasenregion) und teilweise bereits in einem fortgeschrittenen ontogenetischen Entwicklungsstadium (Ohrregion), ohne jedoch histologisch ausgereift zu sein. Viele Organsysteme zeigen prinzipiell eine Intermediärstufe zwischen der Situation beim späten Embryo, welcher morphologisch gesehen weitgehend dem Säugetierbauplan gleicht, und dem Neugeborenen, welches in seinen strukturellen Charakteristika für die Situation bei Säugetieren ungewöhnlich stark dem Adultstadium entspricht ("Nestflüchter"- Problematik, s. u.).

I. STRUKTUREN DER EMISSION: EPICRANIALER KOMPLEX

Hierzu zählen vor allem die Blaslochregion mit ihren Luftsäcken, den "nasal plugs" und dem sogenannten MLDB-Komplex (**M**onkey **L**ips / **D**orsal **B**ursae - Complex, CRANFORD et al. 1996, CRANFORD 2000) sowie die zugehörige Muskulatur und die Melone (s.u.).

1. Die äußere Nasenöffnung (Anhang, Abb. 3 – 6: bl)

Das Blasloch ist unpaar und seine spaltförmige Öffnung transversal orientiert (Abb. 3 – 6: bl). Bei unserem Fetus (NEF1) hat das Blasloch seine Position vor dem Scheitel des Kopfes noch nicht erreicht, sondern befindet sich rostrocaudal noch in einer Zwischenposition. In Verbindung damit steht das Längenwachstum von Maxilla und Prämaxilla sowie das damit verbundene Phänomen des sogenannten "telescoping" (MILLER 1923) erst am Anfang.

Histologisch gesehen tragen beide Lippen der Blaslochöffnung ein schwach verhorntes Plattenepithel, und ihr Stratum corneum ist gleich stark. Die Unterscheidung einer verdickten, immobilen dorsalen Lippe (nach dem "telescoping" liegt diese caudal) von einer elastisch-flexiblen ventralen Lippe (später rostral liegend) war bei unserem Fetus (NEF1) nicht möglich.

Die Blaslochmuskulatur ist deutlich ausgebildet und konzentrisch um die Nasengänge herum angeordnet (Abb. 1 – 6: mml, mmn). Hierbei handelt es sich insgesamt um den Musculus

maxillonasolabialis (HUBER 1934; LAWRENCE und SCHEVILL 1956; SCHENKKAN 1973; MEAD 1975; HUGGENBERGER et al. 2001; HUGGENBERGER 2004); seine Anteile entspringen breitflächig an den Ossa maxillaria, praemaxillaria und frontalia.

Eine Differenzierung des Musculus maxillonasolabialis in die von LAWRENCE und SCHEVILL (1956) beschriebenen sechs Auffächerungsebenen (Partes posteroexternus, intermedius, anteroexternus, posterointernus, anterointernus, et profundus) ist bei unserem Narwalfetus (NEF1) nicht gegeben. Lediglich die von HUBER (1934) und SCHENKKAN (1973) beschriebenen beiden Anteile, nämlich der rostrale Musculus maxillolabialis (Abb. 1 – 6: mml) und der caudal der Atemöffnung gelegene Musculus maxillonasalis (Abb. 3 - 6: mmn), können hier gut voneinander unterschieden werden. Die Fasern des Musculus maxillolabialis bilden die rostrale Muskulatur und strahlen nach rostral und ventral in die Melone (Abb. 6: mml, me) ein, während die Anteile des Musculus maxillonasalis (Abb. 4 - 6: mmn) in die tiefe Blaslochregion ziehen.

Alle Muskeln des Blasloches ("epicranial complex"; CRANFORD et al. 1996) werden motorisch vom Nervus facialis innerviert (HUBER 1930a, b; RAUSCHMANN 1992). Der Facialisnerv (Abb. 20 – 21, 23: n7) verläuft beiderseits durch eine als "antorbital notch" (HOSOKAWA und KAMIYA 1965) bekannte Kerbe (Abb. 20: an) zwischen dem Processus antorbitalis ossis frontalis (nicht beschriftet) und dem kräftigen rostralen Anteil des Os malare (Abb. 20 – 23: MA). Nach der Passage des "antorbital notch" zieht der Nervus facialis nach dorsocaudal und fächert sich in der Blaslochmuskulatur auf.

Die Muskulatur in dieser Region ist bei NEF1 noch symmetrisch und nicht wie von SCHENKKAN (1973) für adulte Zahnwale beschrieben auf der rechten Kopfseite generell stärker ausgebildet.

Das bei ausgewachsenen Zahnwalen beschriebene und durch einen dünnen Knorpelstreifen gestützte Blaslochligament konnte bei unserem Feten nahezu zweifelsfrei identifiziert werden. Bei der in den Abbildungen 6 bis 10 und 10a mit C beschrifteten, isoliert liegenden Knorpelspange kann es sich durchaus um das Blaslochligament handeln; es zieht – wie ein nach rostral ausladender Bügel – caudal der Nasengänge zwischen den beiden Ossa maxillaria.

2. "nasal plugs" (Abb. 7 – 12: np)

Die paarigen Nasenverschußpfropfen ("nasal plugs") sind bei NEF1 deutlich ausgebildet (Abb. 7 – 12: np). Sie bestehen aus Mesenchym und Muskulatur und dichten im Bereich des Tegmen nasi (Abb. 7 – 16: TN) den aus hyalinem Knorpel bestehenden Nasengang (Abb. 12, 14: ng) nach ventral in Richtung der Choanen ab.

Der muskuläre Anteil der "nasal plugs" wird vom Musculus nasolabialis profundus, pars anterior medialis gebildet (RODIONOV und MARKOV 1992). Andere Autoren (LAWRENCE und SCHEVILL 1956; SCHENKKAN 1973; HUGGENBERGER 2004) bezeichnen ihn als "nasal plug muscle" (Abb. 8: m); diese Bezeichnung wurde für die vorliegende Arbeit übernommen. Der "nasal plug muscle" entspringt am Os praemaxillare und wird von Ästen des Nervus facialis innerviert (RAUSCHMANN 1992).

Der Nasenverschlußpfropfen ist mit mehrschichtigem Epithel überzogen, dessen Zellen am apikalen Rand flach und an den Seitenrändern eher hochprismatisch sind.

Sogenannte "nasal plug nodes / lips" (EVANS und PRESCOTT 1962; CRANFORD et al. 1996), sind bei dem untersuchten Exemplar auf der rechten Seite dorsolateral schwach ausgeprägt (Abb. 11: Pfeil; Abb. 12 und 12a: npn). Sie sollen das Diverticulum nasofrontale (nfs; nasofrontaler Luftsack) gegen die Nasenpassage abdichten.

Bei adulten Zahnwalen besitzen die "nasal plugs" an ihrer ventralen Fläche feine Rillen zur Aufnahme der sogenannten "diagonal membranes" (CRANFORD et al. 1996; s. S. 26).

Nasenschnecken (Conchae nasales) und eine Riechschleimhaut fehlen dem untersuchten Fetus (NEF1) völlig; derselbe Befund trifft auch auf adulte Zahnwale zu (vgl. OELSCHLÄGER und BUHL 1985a, b).

3. Vestibulum (Abb. 8: ve)

Die für *Monodon* typische "Blaslochhöhle" ("blowhole cavity"; HUBER 1934) beginnt direkt unterhalb der Atemöffnung (Blasloch). Dorsal der "nasal plugs" gelegen, ist diese Erweiterung der Anfang des paarigen Nasengangs. Beim 137 mm großen Feten ist das Vestibulum bereits ausgeprägt (Abb. 8: ve). In seiner Nähe müßten sich auch die unter Punkt 5. in diesem Kapitel beschriebenen Komponenten des MLDB-Komplexes wieder finden.

4. Nasensäcke (Abb. 8 – 15: nfs, pms; vgl. Grafik Seite 51)

Zwei der drei bei adulten Narwalen vorhandenen Paare von Nasensäcken sind beim untersuchten *Monodon*-Fetus als Knospen nachweisbar. Sie alle kommunizieren mit dem oberen Respirationstrakt (Abb. 8 – 15: nfs, pms).

Von dorsal nach ventral liegen beim adulten *Monodon monoceros* die folgenden paarigen Nasendivertikel vor (vgl. hierzu das Kapitel Diskussion, S. 49 - 51):

Dorsal des "nasal plug muscle" (Abb. 8: m):

- 1.) Das Diverticulum vestibulare ("vestibular sac" = "lateral sac" bei HUBER 1934); beim untersuchten Exemplar NEF 1 noch nicht nachzuweisen.
- 2.) Das Diverticulum nasofrontale (Abb. 8, 10, 10a, 11 - 14: nfs; "nasofrontal sac", MURIE 1871a; entspricht dem "tubular sac" von LAWRENCE und SCHEVILL 1956).

Ventral des "nasal plug muscle":

- 3.) Das Diverticulum praemaxillare (Abb. 9 – 15: pms; "premaxillary sac", MURIE 1871b).

Der bei vielen Odontoceten vorkommende, ebenfalls paarige "accessory sac", der ventral der Mündung des Nasofrontalsackes in der laterocaudalen Wand der oberen Nasenpassage endet, konnte bei NEF1 nicht gefunden werden; dieser Befund trifft auch auf den adulten Narwal zu (SCHENKKAN 1973). Beim Weißwal oder Beluga (*Delphinapterus leucas*), der "Geschwisterart" des Narwals innerhalb der Familie der Gründelwale, ist die Existenz eines sogenannten "caudal sac" beschrieben worden (CRANFORD et al. 1996). Dem Narwal scheint auch dieses Nasendivertikel zu fehlen.

5. Monkey Lips / Dorsal Bursae Komplex ("MLDB-Komplex")

Die nur bei Zahnwalen (Odontoceten) vorkommenden "monkey lips" (ML) sind derbe Bindegewebskörper, die ein mehrschichtiges verhorntes Plattenepithel tragen. Bei echten Delphinen (Delphinidae) ist das Stratum corneum der Lippen extrem dick, die Strata lucidum, granulosum, spinosum und basale weisen dagegen keine Besonderheiten auf (DEGOLLADA et al. 1999). Bei Delphinen werden die Lippen von einer dicken Falte der anterioren (rostralen) und posterioren (caudalen) Wand des paarigen Nasengangs gebildet (siehe auch Kapitel Diskussion, ab S. 58).

Die "dorsal bursae" (DB; CRANFORD 1988) sind vier kleine, paarig angeordnete und in Bindegewebe eingebettete ellipsoide Fettkörper, die bei Odontoceten – mit Ausnahme der Gattungen *Physeter* und *Kogia* (Pottwale) - am dorsocaudalen Ende der Melone (s.u.) zu finden sind. Sie liegen beiderseits in der Vorder- bzw. Hinterwand der oberen Nasengänge (Vestibulum, s.o.; beim Narwal und Beluga geräumige Blaslochhöhle) und werden jeweils als die linke und die rechte anteriore bzw. posteriore "dorsal bursa" (DB) bezeichnet. Jede Bursa korrespondiert mit einer "monkey lip", und die Lippen bilden mit den Bursen als Ganzes eine funktionelle Einheit, den MLDB-Komplex.

Caudal der linken und der rechten hinteren Bursa liegen bei den meisten Zahnwalen die Bursaknorpel (Cartilagine bursales). Sie entsprechen wahrscheinlich einem mit fortschreitender Ontogenese auswachsenden Teil der embryonalen Cupula nasi anterior (KLIMA 1987). Von HEYNING (1989) wurde die Existenz der Cartilagine bursales beim

ausgewachsenen Exemplar von *Delphinapterus leucas* beschrieben. Diese Bursaknorpel sollen den adipösen Bursen die nötige Stabilität verleihen.

Vermutlich ist der hier untersuchte Narwalfetus noch zu unreif, um die oben beschriebenen Strukturen des MLDB-Komplexes eindeutig zu identifizieren. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden in den entsprechenden Regionen des epicranialen Komplexes Aufhellungszonen gefunden, die aus topographischen Gründen als fetale Anlagen der "dorsal bursae" interpretiert werden können (Abb. 9 – 13: Sternchen). In diesen Aufhellungszonen finden sich lockeres Bindegewebe (Fibrozyten) und vereinzelt Gefäße. Muskelfaserbündel ziehen in einem Halbkreis um die aufgehellte Region herum und stellenweise auch in sie hinein (Abb. 10a und 12a: Sternchen, Pfeile). Ventral lagert sich ein Knorpel (Abb. 8 – 10 und 10a: C; das mutmaßliche Blaslochligament; s. S. 23) an. Diese Konfiguration ("Fettkörper" / Muskulatur / Knorpel bzw. Ligament) liegt direkt lateral der Knospe des Diverticulum nasofrontale (Nasofrontalsack; Abb. 10a: nfs, C, Sternchen).

6. "diagonal membranes"

Hierbei handelt es sich bei adulten Zahnwalen um fibro-elastische Lamellen (Falten), die jede Apertura piriformis (also den Übergang vom Weichteilabschnitt des Nasengangs in die knöcherne Nasenöffnung) lateral begrenzen. In diese Falten ziehen Fasern des Musculus bucconasolabialis posterior (MEAD 1975).

Die Membranen reichen nach dorsal bis unter die mit zarten Furchen ausgestattete Ventralfläche der "nasal plugs" (s. S. 23). Hier passen sich die Lamellen der Diagonalmembranen in die Furchen der Nasenverschlußpfropfen ein und könnten daher als zusätzlicher Verschluß eine wasserdichte Versiegelung zwischen den Nasengängen und den "nasal plugs" gewährleisten.

MACKAY (1988) vermutete jedoch eine Rolle der Diagonalmembranen bei der Erzeugung von Pfeiflauten. Dies ist aber bis heute unbestätigt und die physiologische Rolle der Diagonalmembranen bleibt "rätselhaft" (CRANFORD et al. 1996).

Beim unserem fetalen Narwal (NEF1) konnten keine Hinweise auf die Existenz der "diagonal membranes" gefunden werden.

7. Melone (Abb. 2 – 12: me)

Die sogenannte Melone liegt als ovales bindegewebiges Kissen den Prämaxillae und Maxillae auf. Sie ist bei NEF1 als Bindegewebskomplex bereits deutlich ausgebildet, allerdings fehlt ihr noch der Melonenkern mit der für adulte Zahnwale typischen konzentrischen Schichtung. Die zukünftigen Adipocyten liegen hier noch als fetale Fibroblasten / Fibrocyten vor. Dieser homogene Bindegewebskörper wird von zahlreichen

Muskelfaserbündeln durchflochten, welche in Scharen am lateralen Rand der Maxilla entspringen, in breiter Front gleichmäßig verteilt nach rostral, dorsal und medial ziehen und sich in der Medianebene kreuzen (Abb. 12: me, mr). Nach der Nomenklatur von MEAD (1975) handelt es sich hier um den "rostral muscle" (Abb.12: mr) mit einem lateralen und einem medialen Anteil. Dorsal davon liegt der "nasal plug muscle" (Abb. 8: m). Darüber hinaus strahlt von dorsal die Pars labialis des Musculus maxillonasolabialis in die Melone ein (Abb. 5 und 8: mml).

Der Melonenbereich bzw. die umgebende Muskulatur werden von motorischen Ästen des Nervus facialis und sensiblen Ästen des Nervus trigeminus innerviert (RAUSCHMANN 1992).

II. STRUKTUREN DER PERZEPTION

a) DIE KIEFERREGION

1. Allgemeine Bemerkungen

Potentiell sonar-perzipierende Strukturen von Zahnwalen sind vor allem die Mandibula mit ihrem stark hypertrophen Fettkörper und das Tympanoperioticum mit dem Mittel- und Innenohr. Die Abkoppelung der Ohrknochen vom Schädel zur Minimierung der Knochenleitung ist eine Errungenschaft aller Odontoceten. Im Zusammenhang damit kam es zur Umbildung des Kieferapparates inklusive des Jochbogens (OELSCHLÄGER 1990; RAUSCHMANN et al., im Druck). Nicht so weit fortgeschritten ist dieser Prozess bei den Bartenwalen (Mysticeti), denen ein Sonarsystem fehlt. Dagegen handelt es sich bei der Fusion von Os petrosum und Os tympanicum der Seekühe (Sirenia) und ihre teilweise Abkoppelung vom Schädel wohl um einen konvergenten evolutionären Prozess (KETTEN 1991). Bei den Zahnwalen handelt es sich hierbei offenbar um einen Tribut an die Entwicklung eines leistungsstarken (Emission) und gleichzeitig hochempfindlichen Sonarsystems (Perzeption), welches ohne die akustische Isolation der knöchernen Ohren voneinander und vom Rest des Schädels im Medium Wasser kaum funktionsfähig wäre.

2. Os squamosum und Kiefergelenk (Abb. 44 – 67: MD, SQ)

Obwohl die Mandibeln bei NEF1 (Gesamtlänge 137 mm) bereits verknöchert und gut ausgebildet sind, artikuliert das Squamosum noch nicht direkt mit dem Condylus des Unterkieferbeins; es kommt lediglich zur Annäherung beider Anteile (Abb. 49: SQ, MD). Eine Fossa mandibularis (= glenoidalis) ist noch nicht ausgebildet. Bei dem nur 13 mm größeren Exemplar (NEF2) hingegen ist laut EALES (1950) die Artikulation des Processus condylaris mit der Pars squamosa nachweisbar. Bei adulten Zahnwalen ist die Beweglichkeit des Unterkiefers in der Articulatio temporomandibularis (Kiefergelenk) im wesentlichen auf die eines Scharniers beschränkt (OELSCHLÄGER 1990, 2000; ROMMEL 2002).

Der Processus zygomaticus des Os squamosum ist bei Odontoceten robust gebaut und bildet die Hauptmasse der Schläfenbeinschuppe. Bei NEF1 hat die Ausdehnung des Squamosum nach ventral und medial - ein charakteristisches Merkmal aller Wale - noch nicht begonnen; daher fehlt hier der Processus falciformis ossis squamosi (EALES 1950). Bei dem untersuchten Narwalfeten (NEF1) lagert sich das Os malare dem Processus zygomaticus squamosi direkt an (Abb. 44 - 45: MA, PZS).

3. Os pterygoideum (Abb. 30a, 31 – 44: PT)

Die Flügelbeine dienen dem Ursprung der kräftig ausgebildeten Musculi pterygoidei lateralis et medialis (Abb. 28 – 43, 30a: PT, mpl, mpm). In seinem rostralen Bereich liegt das Os pterygoideum von medial breitflächig dem Os palatinum auf (Abb. 30a, 31 - 33: PT, PAL) und stabilisiert mit letzterem den Nasengang (ng); nach caudal lagert es sich der noch knorpeligen Ala temporalis an (entspricht dem Epipterygoid nach STARCK 1975; Abb. 43: AT, PT).

4. Os mandibulare (Abb. 20 – 60, 34a: MD) mit Corpus adiposum mandibulae

Die rinnenförmige Mandibula des fetalen Narwals ist nach lateral konvex und medial eingetieft. In ihrem rostralen Abschnitt ist sie niedrig, in der Mitte vergleichsweise hochgezogen und caudal wieder niedriger (Abb. 27, 41, 56: MD). Mit der Vertikalen bildet die Ebene der Mandibula einen Winkel von ungefähr 45°. Das Corpus mandibulae ist bei NEF1 kurz und im apikalen Bereich nach ventral geneigt. Der Condylus sowie der Processus coronoideus und der Processus angularis sind nur schwach ausgebildet.

Der Processus alveolaris des Feten ist – wie bei adulten Odontoceten - schlank. Im Unterkiefer befinden sich die Zahnleisten mit je zwei Zahnanlagen (Abb. 22 und 23: dl), im Oberkiefer sind dagegen insgesamt 6 Dentalpapillen ausgebildet (Abb.17: dp1; Abb. 18: dp2; Abb. 20: dp3; Abb. 21: dp6; dp4 und dp5 ohne Abbildung).

Rostral wird der Unterkiefer vom Oberkiefer überragt. Im Bereich der Symphyse verschmelzen die Meckelschen Knorpel und bilden die Unterkieferspitze (Abb. 19: UK, MC). Etwas weiter caudal befindet sich der Knorpel in der Mitte der Mandibula, daran anschließend ist das untere Drittel der Mandibula medial rinnenförmig eingebuchtet; hier ist der Meckelsche Knorpel noch in die Mandibel eingelassen (Abb. 23 – 40: MC), löst sich aber weiter caudalwärts vom Unterkiefer und verläuft zuerst zwischen dem Musculus pterygoideus medialis und der Ventralkante der Mandibula, weiter caudal dann mitten durch das Corpus adiposum mandibulae in Richtung Malleus (Abb. 48 - 56: MC, cam, M).

Anders gesagt, sind beide Unterkieferäste medial muschelschalenartig ausgehöhlt. In diese konkave Fläche schmiegt sich jeweils der spätere Mandibularfettkörper (Abb. 32, 34a, 45: cam). Bis auf den dorsolateralen Rand ist die Kompakta des Dentale eher dünn, an der medialen Grenze des präsumptiven Fettkörpers (Corpus adiposum mandibulae, BOENNINGHAUS 1903) sogar aufgelöst und nur noch durch das zugehörige Periost vertreten (Abb. 37: cam, MD).

Die bei adulten Odontoceten im caudalen Segment des Unterkiefers gelegene und als "pan bone" bekannte ovale Ausdünnung ("akustisches Fenster", NORRIS 1964) ist bei dem untersuchten Fetus noch nicht zu erkennen.

CORPUS ADIPOSUM MANDIBULAE (Abb. 29 – 58: cam)

Der präsumptive "mandibuläre Fettkörper" nimmt bei dem Feten einen Großteil des Unterkiefers ein (Abb. 32 – 40: cam). Noch besteht er aus fetalem Bindegewebe und zeigt eine aufgelockerte, schwammartige Struktur (Abb. 34a). Die weiten Räume zwischen den späteren Fettzellen werden von einer undifferenzierten Interzellulärsubstanz ausgefüllt.

Das Corpus adiposum mandibulae ist mit einem auffälligen Gefäßplexus ausgestattet. Eine dünne Bindegewebsfaszie grenzt den Fettkörper nach lateral zum Dentale hin ab (Endost ?), wobei dieser distal im Querschnitt hochoval, proximal hingegen queroval geformt ist (Abb. 37, 52: Pfeile, cam, MC). Zwei Muskeln, nämlich der Musculus mylohyoideus (Abb. 36 - 39: mmh) und der Musculus pterygoideus medialis (Abb. 49: mpm) inserieren an einem bindegewebigen Zwickel (Abb. 49: Pfeilspitze), welcher zwischen diesen beiden Muskeln, dem freien Periost und dem Ventralrand der schalenförmigen Mandibel mit dem rostralen Meckelschen Knorpel vermittelt (Abb. 49: mmh, mpm, MD, MC). Der Fettkörper breitet sich weiter in Richtung Schädelbasis aus, wobei er sich immer mehr vom Unterkiefer löst, den Musculus pterygoideus medialis immer weiter nach medial drängt (Abb. 52: Pfeile) und schließlich Kontakt mit dem Os tympanicum aufnimmt. Ob sich in der engen topographischen Beziehung zwischen Fettkörper und Muskel eine Art Stellgröße für die Modulation der Schallperzeption verbergen könnte, ist bislang unklar. Die Ausdehnung des mandibulären Corpus adiposum läßt sich entlang der einzelnen Schnitte (Abb. 29 – 58: cam) lückenlos bis zur Anlagerung an die laterale Wand des Tympanicum verfolgen (Abb. 50, 54: Pfeile, cam, TY). Der Alveolarkanal scheint bei dem untersuchten Narwalfetus (NEF1) durch den raumfordernden Fettkörper bereits stark erweitert und dürfte den prospektiven Schallkanal für die Perzeption akustischer Ereignisse darstellen (Echo des eigenen Sonar, Signale von Artgenossen).

Der Nervus alveolaris inferior verläuft mit den dazugehörigen Alveolar-Gefäßen mitten durch den Unterkieferfettkörper (Abb. 34, 34a, 43: 5al, cam) und scheint hier zu enden.

5. Kaumuskulatur und Jochbogen

Bei landlebenden Säugetieren – vor allem bei Carnivora – sind die Arcus zygomatici allgemein gut bis sehr stark ausgeprägt und helfen Verwindungen zwischen Splanchnocranium (Kieferapparat) und Neurocranium beim Transport der Beute sowie beim Schneiden und einseitigen Kauen derselben zu verhindern. Ein Nachteil hierbei dürfte die unvermeidliche Fortleitung von Kieferschall zur Temporalregion (Knochenleitung) sein (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.). Für Wale wäre eine solche Übertragung vermutlich verheerend, da ein Navigieren unter Wasser mittels Sonar mangels "Richtungshören" eine akustische Orientierung stark erschweren oder unmöglich machen würde. Daher ist die Reduktion des Jochbogens insbesondere bei Zahnwalen wohl vor allem auf die Notwendigkeit der

akustischen Isolation der Ohrregion zurückzuführen (OELSCHLÄGER 1986a, 1987, 1990, 2000). Vermutlich kommt dieser Notwendigkeit bei Zahnwalen auch die Umstellung ihrer Nahrungsaufnahme zugute: Sie verschlingen ihre Beute als Ganzes, dem Kauvorgang kommt also keine Bedeutung mehr zu. Dies zeigt sich vor allem beim Narwal, der bei weiblichen adulten Exemplaren nur noch ein Paar funktionslose, im Oberkiefer verborgene Zähne besitzt. Bei den männlichen Tieren entwickelt sich im allgemeinen der linke Incisivus zum Stoßzahn (BEST 1972), der bei Walbullen offenbar für die Ermittlung der Ranghöhe von Bedeutung ist.

Beim untersuchten Narwalfetus NEF1 sind noch insgesamt 6 Zahnanlagen im Oberkiefer zu finden. Im Unterkiefer sind nur zwei undifferenzierte Reste der Zahnleisten vorhanden.

OS MALARE (Abb. 21 – 45: MA)

Allgemeines:

Das Tränenbein (Os lacrimale) ist bei adulten Odontoceten mit dem Os zygomaticum (syn.: Jugale) zum Os malare verschmolzen. Auch beim untersuchten Exemplar NEF1 sind das Lacrimale und das Zygomaticum miteinander zum Os malare fusioniert. Bei Neonati ist keine deutliche Suture zwischen den beiden Elementen mehr vorhanden. Bei unserem Narwalfetus NEF1 sendet das Os malare einen dünnen Fortsatz zum Processus zygomaticus des Os squamosum hin aus, mit dem es bei jüngeren und adulten Tieren locker verbunden ist (Abb. 44: MA, PZS). Formal gesehen ist damit die Knochenleitung über den Arcus zygomaticus weitgehend aufgehoben (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.). Nur bei alten Zahnwal-Individuen soll es vereinzelt zu einer Synostose des Os malare mit dem Squamosum kommen (ROMMEL 1990).

Topographie:

Rostral am Vorderrand der Orbita weist das Malare einen maximalen Durchmesser auf und ist als im Querschnitt grob beilförmiges Element über deutliche Fugen zwischen Maxilla und Processus zygomaticus des Frontale verkeilt (Abb. 21: MA, MX, PZ). Zwischen Maxilla und Malare kommt es hierbei lokal zu einer Nut-Falz-Verbindung. Kaudalwärts rundet sich das Malare ab und verringert seinen Durchmesser auf etwa ein Viertel (Abb. 25 – 46: MA).

Das Os malare bildet also die rostrale Hälfte des Arcus zygomaticus und begrenzt als konvexe dünne Knochenspanne die Orbita nach ventral bzw. nach medial, bevor es sich mit seiner Spitze dem Processus zygomaticus des Squamosum anlagert (Abb. 44 - 46: MA, PZS). Der Bulbus oculi wird demnach lediglich von ventral und medial durch das Os malare gestützt (Abb. 26 – 40: bo, MA) und seine Achse weist unter einem Winkel von etwa 45° nach lateral und ventral (Abb. 30).

Die äußerst dünne Knochenspange, eine bei Schädelpräparationen fragile Stelle, bietet dem daran entspringenden Musculus masseter nur eine vergleichsweise dürftige Basis. Dieser Sachverhalt korreliert mit der Größenreduktion und fettigen Degeneration des Muskels beim Adultus (ANTHONY 1926, RAUSCHMANN 1992). Er steht auch im Zusammenhang mit der akustischen Isolation der Temporalregion als einer Vorbedingung für die Etablierung des Sonar-Systems und mit der dazu passenden Umstellung der Kiefermechanik hin zum Greifen und Schlucken intakter Beutetiere (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.).

Bei dem 150 mm langen Narwalfetus NEF2 (10% der Geburtslänge) scheint sich im Vergleich mit NEF1 der Processus zygomaticus des Squamosum bereits dem Processus postorbitalis des Frontale zu nähern. Dies könnte die beginnende Bildung eines "sekundären" Arcus zygomaticus (OELSCHLÄGER 1990) sein, der u.a. bei hoch entwickelten Delphinen wie *Stenella attenuata* beschrieben wurde (RAUSCHMANN 1992). Dabei nähern sich die beiden Knochenfortsätze bis auf eine Lücke von wenigen Millimetern Breite, welche durch straffes Bindegewebe überbrückt wird. Dieser "sekundäre" Jochbogen soll die benötigte Stabilität zwischen Vorderschädel und Schädelbasis "wiederherstellen", ohne zur Knochenleitung beizutragen (OELSCHLÄGER 1990).

In seinem Verlauf wird das spangenförmige Os malare vom Nervus facialis begleitet (Abb. 22 – 38, 30a, 34a: MA, n7), welcher im Vergleich zum Nervus opticus (Abb. 27, 28: n2) und vor allem zum Nervus trigeminus (Abb. 27 – 31: n5) einen bescheidenen Durchmesser aufweist.

EALLES (1950) konnte keine Perforation des lacrimalen Anteils des Os malare finden, was auf ein Fehlen des Tränennasengangs schließen würde. Bei der vorliegenden Untersuchung ließ sich dieser Befund nicht eindeutig bestätigen. Hinweise auf das Vorhandensein einer Tränendrüse (Glandula lacrimalis) konnten bei NEF1 nicht gefunden werden, lediglich die Hardersche Drüse (s. S. 42) ist deutlich entwickelt.

MUSCULUS MASSETER (Abb. 41 – 48: ms)

Der eher zarte Musculus masseter entspringt am caudalen Ende des dünnen Os malare nahe der Spitze des Processus zygomaticus squamosi und inseriert an der dorsolateralen Fläche des Unterkieferastes caudal des Musculus temporalis (Abb. 44, 45: ms, MA, MD, mt). Der Muskel weist zwar noch keine "degenerative" Verfettung auf wie bei adulten Exemplaren anderer Zahnwale, doch ist seine Ausdehnung gering.

MM. PTERYGOIDEI LATERALIS ET MEDIALIS (Abb. 28 – 61: mpl, mpm)

Die beiden Anteile der Musculi pterygoidei sind klar voneinander abgesetzt und kräftig entwickelt (Abb. 31 - 46: mpl, mpm). Als Originen für beide Muskeln dienen die Pars palatina

des Os pterygoideum (Abb. 33, 34a: PT) und die laterale Fläche des Os palatinum (Abb. 30a, 31: mpl, mpm, PAL). Der mediale Muskel entspringt darüber hinaus noch schmal am laterocaudalen Rand der Maxilla (Abb. 28, 30a: mpm, MX).

Der dorsolateral gelegene Musculus pterygoideus lateralis erscheint in rostralen Schnitten etwas ausgedehnter als der ventromedial gelegene Musculus pterygoideus medialis, doch ist dieser erheblich länger und erstreckt sich nach caudal bis zum Tympanicum (Abb. 61: mpm).

Der Musculus pterygoideus medialis scheint am medialen Periost des Dentale zu inserieren (Abb. 34a: mpm, MD), welches infolge der Auflösung der medialen Wand der Mandibula den stark hypertrophierten Unterkieferfettkörper begrenzt (Abb. 34a, 36, 37: mpm, Pfeile). Gleichzeitig weist er an seiner ventralen Kante eine bindegewebige Verdichtung auf, welche sich mit dem Muskel als eine Art Raphe bis zum Tympanicum erstreckt. An diesem Bindegewebsstreifen, welcher mit dem Ventralrand der Mandibula Kontakt hat, entspringt der Musculus mylohyoideus (Abb. 49: MD, mpm, mmh, Pfeilspitze). Einige Muskelfaserbündel strahlen auch in den Mandibularfettkörper ein.

Durch die bereits angesprochene Ausdehnung des Mandibularfettkörpers nach medial und nach dorsal wird der Musculus pterygoideus medialis "angehoben" und nach dorsal gedrängt (Abb. 52: mpm, cam). Hier kommt es dann kaudalwärts zu einem Kontakt zwischen dem Corpus adiposum und dem deckknöchernen Os tympanicum (Abb. 54: Pfeile, cam, TY).

Ansatzfläche für den Musculus pterygoideus lateralis bietet das dorsale Drittel der Mandibula, den schwach ausgeprägten Processus coronoideus mit eingeschlossen (Abb. 42 - 44: mpl, MD).

CORPUS FIBRO-CAVERNOSUM PTERYGOIDEUM (BOENNINGHAUS 1903; Abb. 39 – 45: ccp)

Dieser mit zahlreichen Gefäßen (Plexus pterygoideus) durchsetzte Bindegewebskörper (ccp) schiebt sich nach distal zwischen die beiden Musculi pterygoidei (Abb. 39 - 45: ccp, mpl, mpm; teilweise nicht beschriftet). Von hier dehnt er sich bis zur Schädelbasis aus und umfaßt lateral und ventral die Tuba auditiva (Abb. 42: ccp, et). Aus dem Plexus pterygoideus kommen unter anderem Gefäße für die Versorgung des Musculus tensor tympani (BOENNINGHAUS 1903).

MUSCULUS TEMPORALIS (Abb. 33 – 48: mt)

Bei dem Feten NEF1 von *Monodon monoceros* ist dieser Muskel gut ausgebildet; er entspringt in der von Os parietale, Ala temporalis und Os squamosum gebildeten Fossa temporalis (Schläfengrube; Abb. 44, 48: mt, AT, PA, PZS), welche hier allerdings eher

konvex erscheint und sich angesichts der Breite des Neurocraniums nach lateroventral öffnet. Der Schläfenmuskel verläuft nach ventral und setzt rund um den schwach ausgeprägten Processus coronoideus mandibulae an (Abb. 33 – 42: mt, MD). Ein lateraler Anteil des Muskels zieht zwischen Dentale und Processus zygomaticus squamosi bzw. Malare und setzt an der Außenfläche des Unterkieferbeins an (Abb. 45: mt, MD, PZS, MA). Medial des Os malare lagert sich der Musculus temporalis stellenweise dem ventral und caudal angrenzenden schmalen Musculus masseter an und ist von diesem nicht immer distinkt (Abb. 41 – 48: mt, ms, MA).

TYMPANOHYALE (TYMPANOHYOIDEUM; NICKEL et al. 1992; Abb. 78 – 79: TYH)

Bei dem untersuchten Narwalfetus findet sich das knorpelige Tympanohyale (Tympanohyoideum) an der Basis des Zungenbeinbogens in unmittelbarer Nachbarschaft von Perioticum und Okzipitale (Abb. 78 und 79: TYH, OCC). Während das Tympanohyale hier ähnlich kräftig ist wie andere Elemente des knorpeligen Zungenbeinapparates, macht es im Laufe der Entwicklung bis zum Adultus möglicherweise eine starke Regression durch (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.). Bei manchen Delphin-Individuen verknöchert laut OELSCHLÄGER (1986b, 1990) das Tympanohyale und imponiert dann als stumpf endender dünner Fortsatz des Perioticums.

b) DIE OHRREGION: DAS TYMPANOPERIOTICUM (Abb. 47 – 78)

Das gesamte Tympanoperioticum von NEF1 ist beeindruckend groß. Die mutmaßliche Rotation der Cochlea um eine schräg von caudal und lateral nach rostral und medial stehende Achse hat bereits stattgefunden; der mediale cochleäre Anteil der Ohrkapsel liegt daher tiefer als die übrige Schädelbasis und die Achse der Cochlea (vom Porus acusticus internus bis zum Helicotrema) weist nach ventral und etwas nach lateral, während der Vestibularapparat eine ähnliche Position aufweist wie bei anderen Säugetieren (Abb. 65: coc, PV).

Das Tympanicum ossifiziert desmal und ist noch spangenförmig (Abb. 58, TY); es hat innigen Kontakt zum Meckelschen Knorpel, dieser scheint in das Tympanicum von dorsal eingelassen (Abb. 56: TY, MC). Erst in der weiteren Ontogenese wird das Tympanicum zu einer waltypischen Bulla verbreitert. Im Gegensatz zur Situation beim Adultus erscheint das Tympanicum bei NEF1 noch wenig gekrümmt; hierdurch wirkt die Paukenhöhle relativ flach.

Das weitgehend knorpelige Perioticum ist bei NEF1 (137 mm Totallänge) noch nicht vollständig von der Schädelbasis abgekoppelt, sondern beiderseits über fünf verschiedene chondrale Kommissuren mit benachbarten Skelettelementen verbunden (EALES 1950). Im

einzelnen sind dies bei unserem Narwalfetus folgende Kommissuren (Nomenklatur nach DE BURLET 1913a, b und EALES 1950):

- I. **Commissura orbito-capsularis** (COR; Abb. 49)
Lage: rostromedial; verbindet Ohrkapsel (PE) mit der Ala orbitalis (AO); weist eine bindegewebige Zwischenzone auf,
- II. **Commissura parieto-capsularis** (CPC; Abb. 53)
Lage: rostrolateral; verbindet die Pars petrosa mit dem Scheitelbein (PA); weist eine bindegewebige Zwischenzone auf,
- III. **Commissura praefacialis superior** (konnte nicht eindeutig identifiziert werden, daher nicht bezeichnet);
Lage: lateral und an der dorsalen Seitenwand des Schädels;
zwischen II. und III. liegt der Canalis facialis (Abb. 74: cf) mit dem Nervus facialis,
- IV. **Commissura praefacialis lateralis** (CPL; Abb. 75)
Lage: lateral und ventral; verbindet Tegmen tympani (TT) mit der Ohrkapsel; homogene Struktur,
- V. **Commissura occipito-capsularis** (COP; Abb. 72 - 75)
Lage: dorsocaudal; verbindet den hinteren Teil des Felsenbeins mit dem Occipitalpfeiler (OCC); homogene Struktur.

Für den 13 mm größeren NEF2 (150 mm Totallänge) beschreibt EALES (1950) die Isolation der Ohrkapsel als schon etwas weiter fortgeschritten. Hier ist die Commissura orbito-capsularis (COR) bereits aufgelöst und durch fetales Bindegewebe ersetzt.

An ihrer medialen Fläche hat sich die Ohrkapsel von NEF1 (137 mm) mittels einer durchgehenden Spaltbildung (Fissura basi-cochlearis; Abb. 51: coc, fbc, B) bereits vom Basioccipitale abgekoppelt (denkbar wäre auch, daß die Ohrkapsel von NEF1 im Bereich der Schädelbasis erst gar nicht synchondrotisch an das Basioccipitale angegliedert wurde, sondern die mesenchymale Kommissur an dieser Stelle lediglich nicht chondrifiziert; [OELSCHLÄGER, pers. Mitt.]); eine Commissura basi-cochlearis ist jedenfalls bei dem untersuchten *Monodon*-Fetus nicht mehr vorhanden. Bei dem von De BURLET (1913a, 1916) untersuchten *Phocoena*-Fetus von 48 mm Gesamtlänge (Größe des Neonatus: 800-900 mm) war diese Kommissur noch nicht vollständig verschwunden.

Das Felsenbein ist bei NEF1 noch zwischen dem knorpeligen basalen Occiput und dem knöchernen Parietal- / Squamosumkomplex des Schädels eingebettet. Mit fortschreitendem Wachstum zieht sich der laterale Anteil des Perioticums nach ventral zurück (BOENNINGHAUS 1903; EALES 1950). Dieser ontogenetische Prozess spiegelt in Anklängen den phylogenetischen Vorgang der Abkoppelung der Ohrknochen von der Schädelwand wider, wobei, entgegen früherer Annahme (OELSCHLÄGER 1986a, 1987, 1990), das Mastoid als

Ganzes bis auf den kleinen Processus posterior petrosi verkleinert wurde (FORDYCE und BARNES 1994).

Bei NEF1 liegt der Processus posterior petrosi (●) dem Squamosum ohne direkte Verbindung auf (helle Zone zwischen dem ersatzverknöchernden Perioticum und dem deckknöchernen Squamosum; s. Abb. 59 und 60: ●, SQ). Diese Aufhellungszone zwischen dem Perichondrium der Pars petrosa und dem Periost des Os squamosum kann als eine Art "Demarkationslinie" zwischen den unterschiedlich proliferierenden Chondro- bzw. Osteozyten interpretiert werden ("embryologisches Design"; OELSCHLÄGER, pers. Mitt.).

1. Meatus acusticus externus (Abb. 63 – 70: MAE)

Der äußere Gehörgang (Meatus acusticus externus) ist nur als Rudiment vorhanden und verläuft vom Tympanicum aus im Bogen nach lateral und schließlich unter einem Winkel von ungefähr 45° nach lateroventral (Abb. 63 - 66: MAE). Eine Pars cartilaginea konnte identifiziert werden. Im Gehörgang befindet sich ein mehrschichtiges Plattenepithel, ein Lumen ist indessen nicht zu erkennen.

Im proximalen Abschnitt des äußeren Gehörgangs konnten lichtmikroskopisch einzelne Tastkörperchen, sogenannte Vater-Pacini-Körperchen, nachgewiesen werden, von denen eines unmittelbar am Trommelfell liegt.

Ein ovales Corpus adiposum (Fettpolster) um den Meatus acusticus externus herum, wie es HUBER (1934) beim neonaten Narwal beschreibt, konnte bei NEF1 nicht gefunden werden. Zukünftige Fettkörper sind im früh-fetalen Entwicklungsstadium noch als Zonen von lockerem Bindegewebe vorhanden. Eine Aufhellungszone am distalen Abschnitt des äußeren Gehörgangs (ohne Abbildung) könnte für eine spätere Ausbildung des von HUBER beschriebenen Fettkörpers in dieser Region sprechen. Eine Ohrmuschel oder Ohrmuschelrudimente konnten bei NEF1 nicht identifiziert werden.

Die Musculi auriculares sind bei NEF1 extrem reduziert und nur noch in Ansätzen vorhanden. Ihre eindeutige Identifizierung ist nicht möglich. Bei den hier vorhandenen Muskelrudimenten handelt es sich wahrscheinlich um Anteile des Musculus auricularis profundus, die in unmittelbarer Nähe des Ohrknorpels liegen (HUBER 1934), was mit den Befunden von BOENNINGHAUS (1903) an *Phocoena* übereinstimmt. Laut HUBER (1934) gibt der Nervus facialis Äste an diese rudimentären Ohrmuskeln ab.

2. Membrana tympani (Abb. 67 – 73: mty)

Als häutige Membran trennt das Trommelfell bei Säugetieren allgemein den äußeren Gehörgang und die Paukenhöhle voneinander. Histologisch können drei Hauptschichten unterschieden werden: das mehrschichtige Plattenepithel des äußeren Gehörgangs, die

bindegewebige Propria des Trommelfells und das einschichtige Epithel der Paukenhöhle. Bei NEF1 hingegen können lichtmikroskopisch lediglich das mehrschichtige Plattenepithel und die Lamina propria des Trommelfells identifiziert werden.

Bei adulten Landsäugetieren steht die Trommelfellmembran unter einem Winkel von ungefähr 30° zur Achse des Gehörgangs (KOCH 1985), und ihre Fläche weist nach lateroventral. Das Trommelfell des untersuchten Fetus NEF1 steht ebenfalls in einem spitzen Winkel von ca. 30° zum seitlich zuerst ansteigenden und dann nach ventral gebogenen äußeren Gehörgang (Abb. 66, 70, 70a: mty, MAE). Eine Einteilung in die dorsal gelegene Pars flaccida (SHRAPNELLSche Membran) und die ventrale Pars tensa ist hier möglich. Die in Falten gelegte Pars flaccida membranae tympani – und nicht die plane Pars tensa – ist bei NEF1 mit der nach ventral gekrümmten Spitze des Manubrium mallei verbunden (Abb. 67 – 69, 70a: M, MM, mty). Diese Faltung bzw. Krümmung erinnert an eine Art Streckreserve, welche bei diesem Feten eine federnde Aufhängung des Malleus an der Pars tensa “suggeriert“.

3. Cavum tympani (Abb. 44 – 78: ct)

Die spaltförmige Paukenhöhle steht mit dem Pharynx über die Eustachische Röhre (Tuba auditiva) in Verbindung (Abb. 38 – 40: Pfeil, et). An ihrem pharyngealen Eingang ist die Tube sehr eng und nach caudal und dorsal erweitert (Abb. 40 – 48: et). Die Wand der Tuba auditiva ist unregelmäßig längs gefaltet (Abb. 43: et). Am Beginn der Mittelohrhöhle (Abb. 48: et, ct) setzt sich das präsumptive mehrschichtige, nicht verhornende Plattenepithel in der lateroventral gelegenen Wand fort, geht aber nach dorsal abrupt in ein einschichtiges Plattenepithel über (Abb. 49: freie Oberfläche von cct).

Die Paukenhöhle wird dorsal von einem kissenförmigen Bindegewebskörper begrenzt, welcher bei NEF1 bis zu 2/3 ihres Volumens ausfüllt (Abb. 47 – 78, 66a, 70a: cct). Noch ist in dem extrem zarten Bindegewebe der Gefäßplexus des sich hier entwickelnden Corpus “cavernosum“ (BOENNINGHAUS 1903; treffender wäre hier “spongiosum“) tympani nicht zu erkennen (vgl. Abb. 66a, 70a). Beim postnatalen Delphin soll dieses Kissen durch die Füllung des Venenplexus anschwellen können und dabei das Cavum tympani bei Zunahme des hydrostatischen Drucks während Tauchmanövern “fluten“ (FLEISCHER 1978). Durch diesen Bindegewebskörper läuft auch bei NEF1 die Arteria carotis interna, welche offenbar bereits in Regression, aber noch nicht obliteriert ist (Abb. 51, 70a: aci).

Die ventrale Begrenzung der Paukenhöhle bildet das schmale, desmal ossifizierende Os tympanicum (Abb. 58: ct, TY).

Die beiden Muskeln der Paukenhöhle, der Musculus tensor tympani und der Musculus stapedius sind gut entwickelt, wobei der Spanner des Trommelfells um ein Vielfaches länger,

dicker und damit sehr viel voluminöser ist als der Steigbügelmuskel (Abb. 50, 51, 54 - 57: mtt; Abb. 68 und 70 - 73: Kreis).

Der *Musculus tensor tympani* leitet sich stammesgeschichtlich gesehen von der Kaumuskulatur ab. Er entspringt am Perioticum - genauer: zwischen der lateroventralen Wand der Cochlea und dem dorsolateralen Rand des Tympanicums (Abb. 50, 53 54: coc, mtt, TY) - und zieht parallel zur Längsachse von NEF1 zum *Processus muscularis* des Hammers (Abb. 62: Pfeil, Sternchen), wo er inseriert. Hier liegt er zwischen Cochlea und *Corpus cavernosum (spongiosum) tympani* (Abb. 55: cct, mtt) und wird von Faserbündeln des *Nervus mandibularis* (Abb. 44: 5ma) innerviert.

Der *Musculus stapedius* (Abb. 68 – 73: Kreis) ist als Mittelohr-Muskel phylogenetisch älter als der *Musculus tensor tympani* und wird vom *Nervus facialis* innerviert. Er entspringt caudal am Perioticum, von der medialen Wand des Facialiskanals im Bereich des *Cavum supracochleare (Fossa musculi stapedii)*, von wo aus er nach rostral zum *Capitulum* des Steigbügels zieht (BOENNINGHAUS 1903; RAUSCHMANN 1992). Beide Muskeln haben bei Säugetieren einerseits eine Schutzfunktion gegen eine mechanische Überbelastung des Innenohres, andererseits sorgen sie gemeinsam für die Feinabstimmung der Schallübertragung.

4. *Ossicula auditiva* (Abb. 55 – 70, 66a: M, I, S)

Die Gehörknöchelchen liegen im relativ erweiterten lateralen bzw. dorsalen Bereich des ansonsten weitgehend spaltförmigen *Cavum tympani*. Alle Elemente sind noch knorpelig, haben aber ihre spätere Gestalt bereits weitgehend erreicht. Sie sind relativ groß und dick und durch deutlich erkennbare Bindegewebszonen im Bereich der späteren Gelenke voneinander getrennt (Abb. 61: M, I; Abb. 67 - 69: S, I, M). Eine partielle Fusion von *Malleus* und *Incus* (EALES 1950) kann von uns an demselben Material (NEF1) nicht nachvollzogen werden. Als ein weiteres fetales Merkmal kann die Tatsache gelten, daß sich bei NEF1 die *Ossicula auditiva* noch in einem lateralen Ausläufer jenes lockeren Bindegewebes befinden, welches in der medialen Paukenhöhle später stark vaskularisiert und in eine Art "Schwellkörper" (*Corpus spongiosum*) umgebildet wird; die Paukenhöhle als zukünftiger lufthaltiger Aktionsraum der *Ossicula* ist also noch in Entwicklung begriffen.

Die Masse der einzelnen Gehörknöchelchen eines adulten Narwals wurde von PILLERI (1983c) folgendermaßen angegeben:

TABELLE 2: ZUR MASSE DER GEHÖRKNÖCHELCHEN

| | <i>Monodon monoceros</i> a [g] | <i>Homo sapiens</i> b [g] | Faktor a : b |
|--------------|-----------------------------------|------------------------------|------------------|
| Körpermasse | 1.200.000,00 | 75.000,00 | 16 : 1 |
| Malleus | 0,07 | 0,023 | ca. 3 : 1 |
| Incus | 0,25 | 0,025 | 10 : 1 |
| Stapes | 0,01 | 0,002 | ca. 5 : 1 |
| TOTAL | 0,33 | 0,050 | ca. 7 : 1 |

Anhand dieser Tabelle läßt sich die beim Narwal anatomisch solide Ausbildung der einzelnen Elemente demonstrieren; dies könnte für eine physiologische Beteiligung der Ossicula auditiva beim Hörprozess sprechen. Massenbestimmungen von BOENNINGHAUS (1903) an anderen Zahnwalarten ergaben, daß die Gehörknöchelchen bei *Phocoena phocoena*, dem Schweinswal (durchschnittliche Körpermasse 55 – 65 kg) insgesamt dreimal so schwer sind wie die des Pferdes (durchschnittliche Körpermasse 500 – 600 kg) und fünfmal so schwer wie beim Menschen (durchschnittliche Körpermasse 75 kg).

Beim adulten Narwal ist laut PILLERI (1983c) der Incus das mit Abstand größte, der Malleus das zweitgrößte und der Stapes das kleinste Element der Ossicula auditiva. Beim fetalen *Monodon monoceros* (NEF1) treten diese Größenverhältnisse noch nicht deutlich zutage (vgl. S. 17, E5); in dieser Entwicklungsstufe entspricht der Amboß in seiner Größe knapp der des Hammers. Der Steigbügel jedoch ist bereits beim fetalen *Monodon* das kleinste Element. Der Gelenkspalt des Incudo-Malleolar-Gelenks steht subhorizontal (Abb. 63, 64: I, M, Pfeil; vgl. KINKEL et. al. 2001), wobei der Hammerkopf von rostral nach caudal deutlich an Höhe verliert, und zwar an den Incus (vgl. Abb. 61, 62). Der Gelenkspalt des Incudo-Stapedial-Gelenks ist ebenfalls horizontal orientiert (Abb. 68: S, I, Pfeil), doch ist die Ebene der Gelenkfacetten konstant leicht nach medial und ventral geneigt. Eine Synchondrose als Vorstufe einer potentiellen Synostose zwischen den einzelnen Elementen liegt nicht vor.

MALLEUS (Abb. 57 – 70: M)

Der Meckelsche Knorpel verbreitert sich an seinem caudalen Ende zum Hammerkopf (Abb. 57: M, CM), der mit der Gelenkpfanne des Amboß artikuliert (Abb. 61: M, I). Im Bereich des

noch spangenförmigen Os tympanicum scheint der Malleus in das letztere regelrecht eingelassen; beim adulten Zahnwal schließlich sind die beiden Nachbarn über den Processus gracilis synostotisch miteinander verbunden (FLEISCHER 1978). Die Größe des Malleus scheint bei NEF1 noch beachtlich. Während seine Masse beim adulten Narwal etwa 1/3 der Masse des Incus entspricht (vgl. S. 39, Tabelle 2), ist der Hammer beim Fetus noch mindestens so groß wie der Incus.

Mit der Spitze des bei NEF1 deutlich ausgebildeten, nach ventral und etwas nach lateral gebogenen Manubrium mallei tritt der Hammer mit der Membrana tympani in Kontakt (Abb. 67 – 70, 70a: M, MM, mty).

Bei dem untersuchten Fetus von *Monodon* ist die Chorda tympani nicht zu identifizieren. Bei adulten Zahnwalen wurde der Verlauf der Chorda tympani durch den Hammerkopf mehrfach beschrieben und kommt in dieser Form bei keinem anderen Säugetier vor (BOENNINGHAUS 1903; DE BURLET 1913a; FLEISCHER 1973).

INCUS (Abb. 61 – 69: I)

Der Amboß ist kompakt, sehr kräftig ausgebildet und beim Adultus von *Monodon* laut PILLERI (1983c) das bei weitem größte Element der Gehörknöchelchen-Kette. Bei NEF1 jedoch entspricht sein Volumen knapp dem des Malleus (s.o.). Nach dorsal entsendet er einen stumpfen Fortsatz, das hier längere Crus breve incudis, zum Processus posterior petrosi des Perioticums (Abb. 63: I, □, ●). Sein zweiter, hier kürzerer Anteil, das Crus longum incudis, zieht mehr oder minder parallel zur Körperachse des Feten zum Steigbügel, dessen Längsachse senkrecht dazu steht (in Abb. 67 unter etwa 45°), und dessen breite Fußplatte in der Fenestra vestibuli nach lateral und ventral geneigt ist. Die Längenverhältnisse von Crus longum und Crus breve incudis sind ein für Cetaceen typischer Befund. Auch bei Wiederkäuern (i. e. S. Rindern) ist der "lange", mit dem Capitulum stapedis artikulierende Schenkel erheblich kürzer als das Crus breve (NEUBERT und WÜSTENFELD 1962; KOCH 1985). Bei Pferden hingegen ist das Crus longum incudis zwar dünner, aber etwas länger als das kräftigere Crus breve (KOCH 1985; DYCE et al. 1991). Ein Os lenticulare zwischen Incus und Stapes konnte bei NEF1 nicht identifiziert werden.

STAPES (Abb. 64 – 69: S)

Der Stapes ist kurz und breit, seine beiden Schenkel sind nur plump angedeutet. Bei NEF1 scheint der Steigbügel noch vergleichsweise groß (vgl. S. 17, E5: s). Während er beim Adultus 1/25 der Masse des Incus erreicht (vgl. S. 39, Tabelle 2), dürfte er beim fetalen Narwal etwa 1/3 des Incusvolumens entsprechen. Eine Lücke zwischen den Crura für die Arteria stapedia, Relikt der zweiten Kiemenbogenarterie, ist wie diese bei dem fetalen Narwal nicht mehr nachzuweisen. Der Steigbügel ist mit seiner Fußplatte über das Ligamentum annulare im ovalen Fenster (Fenestra vestibuli) gelenkig verankert, welches etwa unter 45° steht und nach lateroventral zeigt (Abb. 64 – 66, 66a: S).

Eine Ankylose des Stapes mit dem Petrosum (HYRTL 1845) konnte bei dem Feten nicht festgestellt werden (hier ist die Fußplatte durch verdichtetes Bindegewebe eindeutig vom Perioticum abgesetzt; vgl. Abb. 66a), soll aber bei älteren Tieren vorkommen (BOENNINGHAUS 1903).

5. Cochlea und Vestibularapparat (Abb. 47 – 77: PC, PV)

Infolge der Rotation des medialen Anteils des Perioticums (Abb. 50: PE) hat sich die Schnecke im Laufe der Phylogenese der Cetaceen um 90° gedreht. Hierdurch weist die Schneckenachse – im Gegensatz zur Situation bei anderen Säugetieren – nach ventral; diese Drehung hat bei NEF1 bereits stattgefunden.

Die Pars cochlearis (PC) von NEF1 ist groß und weist knapp zwei Windungen auf (Abb. 50 – 74: coc). Im Vergleich hierzu erscheint die Pars vestibularis ungewöhnlich klein (Abb. 56, 62 - 66: PV). Das Größenverhältnis zwischen beiden Komponenten des Perioticums kann mit dem Faktor 2:1 wiedergegeben werden und findet sich auch bei adulten Odontoceten (BOENNINGHAUS 1903). Somit scheint die Verkleinerung des Vestibularapparates (gemessen an der Cochlea) beim untersuchten Feten NEF1 bereits fortgeschritten, und eine weitere Miniaturisierung („Verzweigung“) der Bogengänge (YAMADA 1953) im Laufe der fetalen Entwicklung ist wahrscheinlich.

Das Vestibulum ist beim Fetus NEF1 gut differenziert (OELSCHLÄGER und LINDENLAUB 2000). Sowohl der Utriculus (Abb. 62, 63, 66: u) als auch der Sacculus (nicht beschriftet) sind ähnlich groß wie bei anderen Säugetieren. Das sensorische Epithel der Macula utriculi scheint gut entwickelt (OELSCHLÄGER und LINDENLAUB 2000). Die Canales semicirculares sind zwar miniaturisiert (BOENNINGHAUS 1903; GRAY 1951; JANSEN und JANSEN 1969; vgl. Seite 83 und 86 - 89), aber nicht obliteriert (Abb. 64 – 70: sem), wie dies über manche adulten Zahnwale berichtet wurde (STEINHAUSEN 1933; KETTEN und WARTZOK 1990)

III. WEITERE STRUKTUREN DES KOPFES

Die sogenannte "facial asymmetry" ist – in sehr unterschiedlich starker Ausprägung - ein typisches Merkmal aller ausgewachsenen rezenten Odontoceten (s. S. 45).

Im Gegensatz dazu zeigen die untersuchten Narwalfeten NEF1 und NEF2 noch keine Asymmetrie im Bereich des Gesichtsschädels bzw. des Schädeldachs insgesamt. Auch die mit den knöchernen Elementen korrespondierenden Weichteile des Kopfes (Muskulatur, Luftsäcke, zukünftige Fettkörper) sind in diesem Entwicklungsstadium symmetrisch angelegt.

1. Antorbital notch (HOSOKAWA und KAMIYA 1965)

Diese Einkerbung am Rande des Schädeldaches liegt bei dem untersuchten Feten (wie bei adulten Odontoceten) zwischen der Maxilla und dem rostralen Anteil des Os malare (Abb. 20, 21: an, MX, MA). Hier "biegt" der Nervus facialis (n7) nach dorsal und caudal ab und zieht zu seinem Hauptinnervationsgebiet, der Blaslochmuskulatur (RAUSCHMANN 1992, HUGGENBERGER 2004, RAUSCHMANN et al. 2004).

2. Orbita (Abb. 24 – 40)

Eine Glandula lacrimalis ist bei NEF1 nicht nachweisbar.

Die Ausführungsgänge der Harderschen Drüsen liegen größtenteils temporal (Abb. 26: hd). In der Orbita ist ein venöser Gefäßplexus nachweisbar. Die Augenlider sind membranös verschlossen (Abb. 35: mem).

Augenmuskeln: Bei dem untersuchten Narwalfetus NEF1 sind folgende Augenmuskeln gut entwickelt: die Musculi levator palpebrae superioris, retractor bulbi, obliquus bulbi dorsalis et ventralis, rectus bulbi dorsalis et medialis sowie der M. orbicularis oculi (Abb. 25 – 30: mps, rb, mod, mov, mrd, mrm, moo). Weitere Augenmuskeln konnten (noch ?) nicht eindeutig identifiziert werden.

Die Achsen beider Bulbi oculi weisen im Winkel von ca. 45° nach ventral. Der Bulbus wird medioventral vom schmalen Os malare gestützt (Abb. 29 - 30: MA, bo).

3. Pneumatisierte Hohlräume des Kopfes

Bei adulten Zahnwalen sind an der Schädelbasis ausgedehnte mehr oder minder stark pneumatisierte Hohlräume zu finden, die direkt oder indirekt (über die Eustachische Röhre) mit dem Mittelohr in Verbindung stehen (BOENNINGHAUS 1903, YAMADA 1953, PURVES 1967).

Diese akzessorischen Luftsäcke sollen der akustischen Isolation des Gehörorgans dienen und darüber hinaus am Druckausgleich in der Paukenhöhle beteiligt sein (NORRIS 1968).

Nach der Nomenklatur von FRASER und PURVES (1954, 1960) handelt es sich bei Odontoceten um folgende Hohlräume:

- a) Sinus anterior
- b) Sinus medialis
- c) Sinus pterygoideus
- d) Sinus peribullaris
- e) Sinus posterior

Beim 137 mm langen fetalen Narwal NEF1 ist noch keiner der oben genannten Sinūs ausgebildet.

4. Ölsinusoide und Venenplexūs

Bei einem reifen Narwalfetus - dessen Größe bzw. Alter leider nicht näher angegeben wird - wurden in der lateralen Kopfregion und um den Meatus acusticus externus ausgedehnte subcutan liegende "Ölsinusoide" gefunden (HUBER 1934). Nach HUBER durchsetzen diese großen Kavernen auch die Schichten des Musculus sphincter colli profundus. Ob es sich dabei um Fettgewebe eines zweiten, hinter dem mandibulären akustischen Fenster gelegenen Schallkanals handelt (KETTEN 1997), ist nicht bekannt.

Desweiteren berichtet HUBER von einer großen Zahl venöser Plexūs in der Subcutis der Kopfregion und in den Schichten des Musculus maxillonasolabialis (Blaslochmuskulatur); sie seien vor allem rostral des äußeren Gehörgangs und in der Orbitalregion stark ausgeprägt.

Die physiologische Bedeutung dieser Plexūs bleibt unklar; zu vermuten wäre, daß sie eine Rolle beim Wärmeaustausch spielen könnten. Beim hier untersuchten 137 mm langen Narwal (NEF1) wurde nur der bereits beschriebene Orbitalplexus gefunden.

E. DISKUSSION:

Reifegrad der Strukturen beim Fetus und ihre mutmaßliche Funktion beim postnatalen Wal

Bereits der Morphologe HUBER (1934) berichtet von den eklatanten anatomischen Unterschieden zwischen dem Narwal (*Monodon monoceros*) und allen anderen Säugetieren, die er je untersucht hat. Doch trotz eines Jahrhunderts mehr oder minder intensiv betriebener Walforschung wurde der Narwal sehr selten morphologisch und embryologisch bearbeitet. MEAD (1975) sprach daher vom Narwal als einer äußerst ungewöhnlichen Spezies, deren weitere detaillierte Erforschung wünschenswert sei. Im Gegensatz hierzu steht der Große Tümmler (*Tursiops truncatus*, MONTAGU), als ein "ubiquitäres" Paradigma der gegenwärtigen Cetologie, welches dementsprechend besser dokumentiert und daher für einen Vergleich mit dem Narwal geeignet ist.

Im folgenden sollen die hier an den potentiell sonarrelevanten Strukturen von NEF1 erhobenen Befunde mit den Verhältnissen bei älteren Feten und Adulti des Narwals sowie bei anderen Zahnwalen verglichen und interpretiert werden. Anhand der intermediären Ausprägung der meisten Merkmale bei diesem frühen Feten NEF1 als einer "ontogenetischen Momentaufnahme" lassen sich die wichtigsten Hypothesen und Theorien über die Erzeugung, Emission und Perzeption von Ultraschall bei Zahnwalen angemessen diskutieren.

I. DER EPICRANIALE KOMPLEX ALS GANZES

1. TELESCOPING – PROZESS

Im Vergleich mit anderen Säugetieren zeichnen sich die rezenten Zahnwale durch eine bemerkenswerte Umstrukturierung ihres knorpeligen und knöchernen Schädels aus. So wurden dessen rostrale Anteile (Maxillae, Prämaxillae und der Vomer mit dem "mesorostral cartilage") erheblich nach distal verlängert. Um aber eine bessere Verankerung des elongierten Rostrums zu gewährleisten, wurden die verlängerten Elemente gleichzeitig über die Stirnpartie des Schädels (Nasale, Frontale und Parietale) bis vor das Supraoccipitale geschoben und bilden insgesamt eine eingetiefte Platte, die der Lagerung und Befestigung des epicranialen Komplexes dient und als sogenannte "Sandwich-Struktur" (FLEISCHER 1976) das Ohr gegen den eigenen Schall abschirmen soll.

Im Zuge des Telescoping-Prozesses ist die Lamina cribrosa nach dorsocaudal bis in eine subvertikale Position rotiert worden, und das Hirnkavum ist verkürzt – adulte Walgehirne rezenter Arten sind daher stets breiter als lang ("telescoping" des Gehirns).

Der Prozess des "telescoping" (MILLER 1923) hat bei dem hier untersuchten Fetus von 137 mm Totallänge (NEF1) noch nicht begonnen. Daß diese Entwicklung unmittelbar bevorsteht, beweist die Wachsplattenrekonstruktion des nur 13 mm größeren Tieres NEF2 (EALES 1950; siehe Tabelle S.14; vgl. S. 18, E7 und S. 20, E9).

2. CRANIALE ASYMMETRIE

Bei allen adulten Zahnwalschädeln zeigt sich im Zuge einer Verbreiterung der Knochelemente der rechten Seite im Bereich der knöchernen Nares eine Verlagerung der Mittellinie des Kopfes nach links (HUGGENBERGER 2004). In der Dorsalansicht zeigt sich die asymmetrische Ausbildung in Form, Größe und Topographie bei den folgenden Knochelementen:

Ossa ethmoidalia, praemaxillaria (entsprechen nach der Nomenklatur von NICKEL et al. [1992] den Ossa incisiva), maxillaria, nasalia, frontalia und parietalia.

In der Ventralansicht zeigt der Zahnwalschädel keine nennenswerte Abweichung der medialen Knochelemente von der Mittellinie; ein indirekter Beweis für die Theorie der Generation und Emission von Ultraschall im epicranialen Komplex und die mehr oder minder starke unterschiedliche Spezialisierung der beiden Nasenkanäle mit ihren "Stimmlippen" bzw. "monkey lips" (NORRIS 1968; CRANFORD et al. 1996, HUGGENBERGER 2004; RAUSCHMANN et al. 2004).

Der Schädel des früh-fetalen Narwals NEF1 von 137 mm Totallänge ist offenbar noch vollkommen symmetrisch (Abb. 18 - 29). Bei dem untersuchten Exemplar findet sich also noch keine sogenannte "facial asymmetry" des Splanchnocraniums und auch die beiden Anlagen der späteren Nasensäcke sind auf beiden Seiten gleich groß und gleich geformt (Abb. 11 - 15: nfs, pms). Auch die paarigen Nasenpfröpfe und die Blaslochmuskulatur zeigen auf der linken und der rechten Kopfseite keine Unterschiede (Abb. 8 - 10: np). Eine schwache, scheinbare Asymmetrie wird durch die leicht schräg (von rechts vorne nach links hinten) gekippte Schnitfführung verursacht (s. Abb. 11), so daß Strukturen auf der linken Kopfseite in der Schnittebene zuerst erscheinen.

Zum Thema craniale Asymmetrie berichtet HUBER (1934) beim spät-fetalen Narwal (*Monodon monoceros*) lediglich von einer wahrnehmbaren Asymmetrie der Musculi sphincter colli (Hautmuskulatur des Kopfes). Leider macht der Autor keine Angaben zur Größe des von ihm untersuchten Exemplars, sondern bezeichnet es lediglich als "großen Fetus". Seine Zeichnungen lassen auf ein perinatales Tier schließen, doch lassen die Skizzen von den "nasal plugs" und den Nasendivertikeln dieses Exemplars noch keine Asymmetrie erkennen. Über die Situation beim neonaten oder juvenilen Narwal liegen leider bis heute keine

Aufzeichnungen vor. Beim adulten Narwal ist vor allem die Region der knöchernen Nasenöffnungen (Nares) zur linken Seite hin verschoben. Diese Asymmetrie findet sich auch bei jenen Weichteilstrukturen wie der Blaslochmuskulatur, den Nasenpfropfen (nasal plugs) und den Nasensäcken wieder, welche in der "Gesichtsschädelgrube" (facial depression, facial fossa) gelagert bzw. in ihr befestigt sind (LAWRENCE und SCHEVILL 1956; NESS 1967).

HISTORISCHE ÜBERSICHT

Schon früh berichteten verschiedene Anatomen über dieses Phänomen der Asymmetrie bei Zahnwalen (VAN BENEDEN und GERVAIS 1868-1880; CLARK 1871; KÜKENTHAL 1908; STEINMANN 1912; u.a.). NESS (1967) beschrieb nur eine relative Ausnahme von dieser Lateralisation des adulten Zahnwalschädels: Der La Plata-Delphin (*Pontoporia blainvillei*), ein ursprünglicher (plesiomorpher) Küsten- bzw. Flußdelphin mit niedriger Enzephalisationsstufe (SCHWERDTFEGER et al. 1984), zeigt hierin keine signifikante Abweichung von symmetrischen Verhältnissen. Allerdings besitzt gerade diese Spezies in der Stirnregion extrem asymmetrische Weichteile (Vestibularsack; SCHENKKAN 1972). Dies bedeutet, daß den Knochen des Schädeldaches und den Weichgeweben des Nasenkomplexes hinsichtlich des Phänomens "Asymmetrie" zumindest eine gewisse Eigenständigkeit zukommt (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.).

Alle rezenten Bartenwale (Mysticeti) sind – soweit bekannt - von dem Phänomen der Asymmetrie nicht betroffen, und zwar offenbar auch nicht in der pränatalen Entwicklung.

CLARK (1871) untersuchte den Schädel eines adulten Narwals mit 2 entwickelten Stoßzähnen. Er kam zu dem bemerkenswerten Ergebnis, daß die asymmetrische Schädelform des Adultus von der Ausbildung der Stoßzähne unabhängig ist und mit anderen Ursachen in Verbindung gebracht werden muß. Unter anderem korreliert das Ausmaß der Asymmetrie mit der Größe des Schädels, also mit dem Alter des Tieres (NESS 1967). Sicher ist, daß sich beim Narwal mit zunehmendem Schädelwachstum die für Odontoceten typische Asymmetrie der Kopfstrukturen (Knochen und Weichteile) einstellt.

Bei einem 53,8 cm (TL) langen Fetus der Gattung *Delphinus delphis* (Gemeiner Delphin; Neonati sind im Durchschnitt 80 cm lang) beschreibt GRUHL (1911) eine ausgeprägte Asymmetrie der Nasensäcke. Hier waren die rechtsseitigen Divertikel in ihrem rostralen Abschnitt bereits merklich größer als die gegenüberliegenden Nasensäcke.

Perinatale Exemplare des Flecken- oder Schlankdelphins (Pacific spotted dolphin, *Stenella attenuata*) weisen dagegen erst eine schwache Rechts-Links-Asymmetrie auf, mit der für Zahnwale üblichen Betonung der rechtsseitigen Strukturen der Nasenregion (HUGGENBERGER 2004; RAUSCHMANN et al. 2004).

WOOD (1964) konstatierte, daß die asymmetrische Schädelform die evolutionäre Entwicklung des schallproduzierenden Apparates reflektiert. Er war der Meinung, daß Zahnwale eine

Nasenpassage benutzen, um zu atmen und mit der zweiten die Ultraschallsignale produzieren, eine faszinierende Hypothese, welche zumindest für den Pottwal (*Physeter macrocephalus*) als dem größten Zahnwal zutreffen dürfte (CRANFORD et al. 2003; HUGGENBERGER 2004; HUGGENBERGER et al., in Vorb.).

YURICK und GASKIN (1987) untersuchten 115 Schädel des Schweinswals, *Phocoena phocoena*. Die Sammlung umfaßte juvenile und adulte Tiere beiderlei Geschlechts. Die hier nur moderaten Abweichungen beider Schädelhälften voneinander fanden sich vor allem in der Region der knöchernen Nasenöffnungen und der Ossa frontalia. Bei juvenilen Tieren war die Asymmetrie in diesem Bereich bereits meßbar, und es steht zu vermuten, daß der Prozeß des asymmetrischen Schädelwachstums beim Schweinswal schon früh nach der Geburt einsetzt. Bei Schädeln von fetalen und neonaten Schweinswalen konnte SCHENKMAN (1973) jedenfalls noch keine Abweichung der Mittellinie der Nasenregion nach links erkennen. Pottwale (Physeteridae) weisen allerdings schon fetal einen deutlich asymmetrischen Schädel auf (SCHULTE 1918; KERNAN und SCHULTE 1918; KUZMIN 1976; KLIMA 1999: ab 150 mm TL).

In welcher Entwicklungsphase die Asymmetrie des Zahnwalschädels entsteht, ist bis heute weitgehend ungeklärt. Sicher scheint nur, daß zwischen Arten, aber auch zwischen den Individuen einer Art mehr oder minder große Unterschiede vorliegen können.

FUNKTIONELLE BEDEUTUNG DER CRANIALEN ASYMMETRIE

Die im Tierreich einmalige Komposition des zahnwaltypischen Epicraniums ("epicranial complex", CRANFORD et al. 1996; "Nasenkomplex", HUGGENBERGER 2004; RAUSCHMANN et al. 2004; HUGGENBERGER et al., in Vorb.) mit seinen exotischen Strukturen dient sicherlich nicht nur einer Funktion. Insgesamt gesehen handelt es sich hierbei wohl um einen Komplex von Merkmalen, der über die Integration funktionell unterschiedlicher Komponenten zu einem Ganzen zustande kam und die hochgradige Adaptation der Zahnwale an ihren Lebensraum erst ermöglichte. Die sekundär aufgetretene craniale und epicraniale Asymmetrie ist hinsichtlich ihrer funktionellen Bedeutung bis heute erst teilweise geklärt. Wahrscheinlich hängt sie vor allem mit der Entwicklung des Sonarsystems zusammen, und damit auch mit Faktoren wie dem Nahrungserwerb und der Nahrungsaufnahme, aber auch der Faktor Respiration dürfte hier eine Rolle spielen. Gesichert scheint jedoch, daß (wenn vorhanden) die Asymmetrie des Schädels sich in der asymmetrischen Ausbildung der Weichteile des epicranialen Komplexes widerspiegelt. Umgekehrt jedoch kann ein symmetrischer Gesichtsschädel zusammen mit stark asymmetrischen Weichteilen auftreten (La Plata-Delphin).

NORRIS (1964) und NORRIS et al. (1966) vermuteten bereits, daß die craniale Asymmetrie im Dienste der Schallemission stehen könnte. Prinzipiell könnte bei Delphinen (nicht beim

Pottwal) die unterschiedliche Geometrie der beiden Nasenseiten zu einer Lateralisation in der Emission von Sonar-Signalen führen, die aufgrund ihrer unterschiedlichen physikalischen "Kennung" (Parameter: Frequenzspektrum, Intensität) unterschiedliche akustische Informationen liefern dürften (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.). Auch YURICK und GASKIN (1987) sprechen sich für die These von NORRIS aus und sehen darüber hinaus in der innerhalb der Spezies individuell variierenden Asymmetrie des epicranialen Komplexes die Möglichkeit einer akustischen "Signatur" ("Fingerabdruck"), welche es dem Delphin vielleicht erlaubt nicht nur rechts und links, sondern auch die eigenen Laute von denen anderer Artgenossen zu unterscheiden bzw. für andere unterscheidbar zu machen. Zumindest aber erhält somit jede Zahnwalart durch ihre unterschiedlich gestaltete Nasenregion ihr spezifisches Sonarfeldmuster (CRANFORD 1992a; CRANFORD et al. 1996, 1998).

Die folgenden funktionellen und morphologischen Beobachtungen wurden immer wieder mit dem Phänomen der Asymmetrie und dessen biologischer Bedeutung in Verbindung gebracht:

LAWRENCE und SCHEVILL (1956) konnten mit Sequenzaufnahmen der Blaslochregion von *Tursiops truncatus* (Großer Tümmler oder Flaschnasen-Delphin) Unterschiede in der Kinetik der dort beheimateten Strukturen nachweisen. Die linke Nasenpassage öffnete sich während des Respirationsvorgangs stets weiter als die rechte, und während der größere rechte "nasal plug" die rechte Passage verengte, war das Lumen der linken Seite bis zum Eingang in den knöchernen Nasengang frei.

Anhand von Experimenten mit einem kommunikativ phonierenden Delphin (*Stenella longirostris*) beschreiben NORRIS et al. (1971) die asymmetrische Aktivität der Blaslochregion. Die linke Nasenpassage war aktiv, während die rechte ruhte. Die Autoren folgerten daraus, daß die linke Hälfte der Blaslochregion für niederfrequente Töne verantwortlich zeichnet, während die rechte Hälfte auf Sonar-Klicks spezialisiert ist.

Bereits 1968 stellte NORRIS fest, daß sich das Fettgewebe der Melone beim Gemeinen Delphin (*Delphinus delphis*) nur in die Muskulatur des rechten "nasal plug" hinein ausdehnt. SCHENKKAN (1973) berichtet, daß nicht nur der rechte Nasenpfropfen, sondern auch die Blaslochmuskulatur bei *Tursiops* und anderen Arten rechts stärker ausgebildet ist als links. Dies könnte laut OELSCHLÄGER (pers. Mitt.) auch mit einer unterschiedlich starken Kraftentfaltung bei kommunikativer Phonation bzw. Sonar-Emission einhergehen.

MEAD (1975) vergleicht die verschiedenen Theorien zum Phänomen der "facial asymmetry" und bringt sie mit der einzigartigen Ausbildung der Nasenregion und ihrer Komponenten (komplexe Blaslochmuskulatur, "nasal plugs" und nasale Diverticula) in Verbindung. Bei sämtlichen Arten der Pottwale (Physeteridae) findet man die am stärksten ausgeprägte Asymmetrie des Schädels und zugleich den am weitesten von Grundbauplan der Zahnwale

abweichenden epicranialen Komplex. Bereits beim spät-fetalen Zwergpottwal (*Kogia breviceps*) von 109 cm (Geburtslänge 120 cm) ist eine deutliche Asymmetrie des Schädels und eine Linksdrift des Blaslochs festzustellen (KERNAN und SCHULTE 1918). Und schon beim fetalen Pottwal (*Physeter macrocephalus*) von 150 mm TL ist eine deutliche Asymmetrie des Nasenschädels vorhanden (KLIMA 1999), während beim Fetus von 150 cm TL (Geburtslänge 370 cm) die linke knöchernen Nasenöffnung eine viermal so große Fläche aufweist wie die rechte knöchernen Naris (PILLERI und PURVES 1983; vgl. HUGGENBERGER 2004 für den Neonatus). Bei adulten Pottwalen ist dieser Unterschied noch stärker ausgeprägt (bis zu siebenmal so großer Durchmesser des linken Nasengangs).

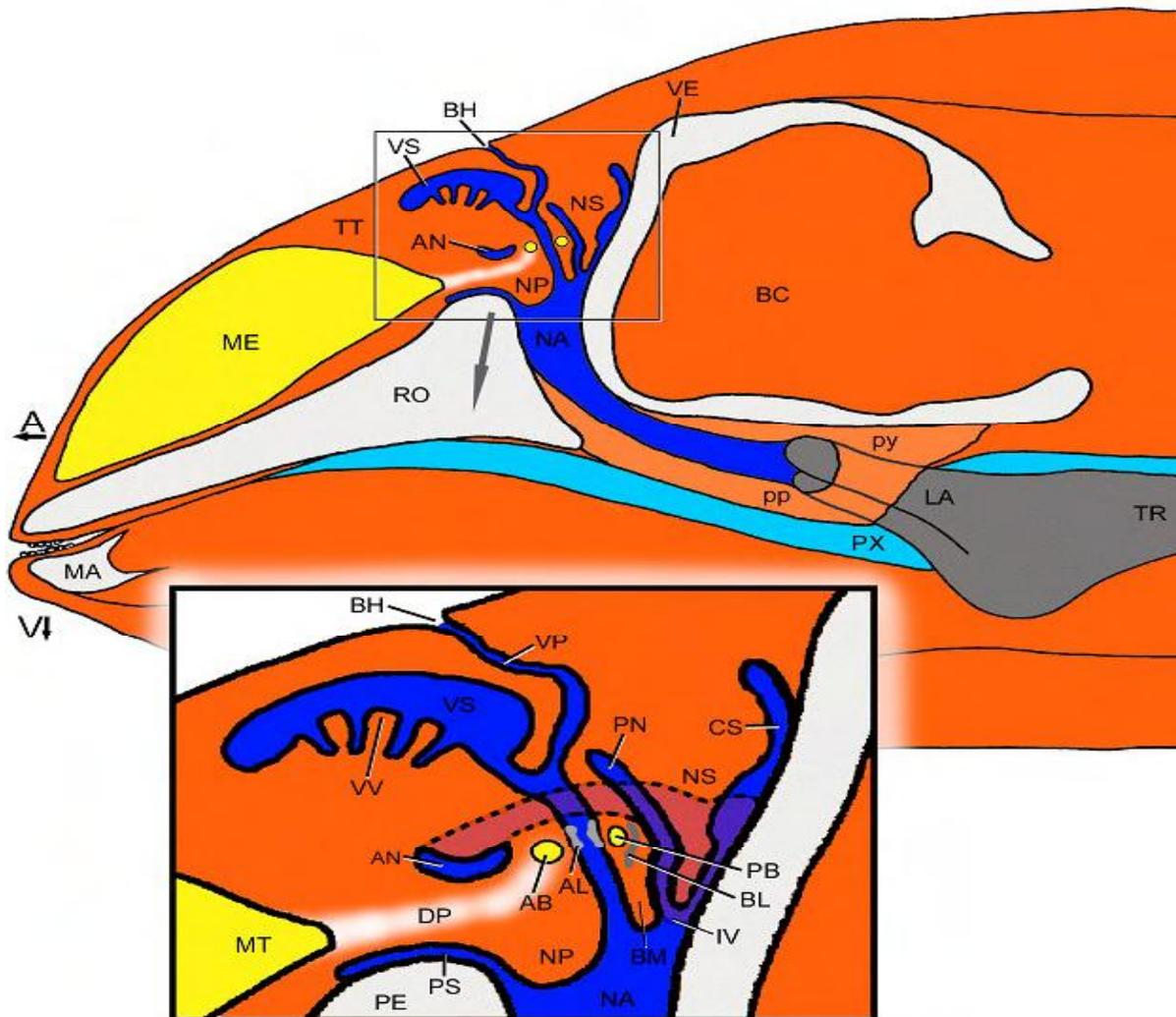
MEAD (1975) ist der Meinung, daß die linke Nasenpassage der Zahnwale der Respiration dient. Im Zusammenhang damit ist das Blasloch hier mehr oder weniger stark zur linken Seite hin verschoben und daher direkt über der "Respirationspassage" gelegen (kürzerer Weg). Die rechte Seite, mit dem stärker ausgebildeten "nasal plug" und den größeren Vestibular-, Prämaxillar- und Nasofrontalsäcken steht bei Zahnwalen laut MEAD im Dienste der Phonation. Damit liegt die Ursache für die "Linksdrift" von Strukturen der Nasenregion in der rechtsseitig stärkeren Ausprägung nasaler Komponenten. Konsequenterweise sollte demzufolge die Asymmetrie der nasalen Weichteile die eigentliche Ursache für die Schädelasymmetrie sein. Warum der La Plata-Delphin mit seinen stark asymmetrischen Weichteilen (Nasensäcke) ein fast symmetrisches Schädeldach besitzt, ist bislang unklar.

3. NASENREGION

Der komplizierte Bau der Zahnwal-Nase mit ihren zahlreichen Komponenten als potentielle Stellgrößen in der Evolution der Zahnwale steht für deren Monophylie (CRANFORD et al. 1996). Die mannigfaltigen Unterschiede zwischen teilweise nahverwandten Arten können wiederum als Ausdruck der Anpassung der betrachteten Zahnwale an unterschiedliche ökologische Nischen gelten (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.). Vor diesem Hintergrund werden nachfolgend (siehe nächste Seite) die morphologisch-anatomischen Verhältnisse in der Nasenregion der Zahnwale (mit Ausnahme der Pottwale) charakterisiert und im Hinblick auf die eigenen Befunde am fetalen Narwal diskutiert (siehe hierzu Grafik und Legende von HUGGENBERGER [2004] auf Seite 51).

Direkt unter dem Blasloch (BH) ist das Vestibulum als eine mehr (Monodontidae) oder weniger (Delphinidae) deutliche Erweiterung des hier noch unpaaren oberen Respirationstrakts gelegen (auch "spiracular cavity" oder Blaslochhöhle genannt). In der lateralen Wand des Vestibulums mündet der paarige Vestibularsack (VS) über eine schlitzförmige Öffnung. Der Vestibularsack steht mit den übrigen Nasensäcken nicht direkt in Verbindung, sondern kommuniziert mit diesen nur indirekt über den Respirationstrakt. Ventral der Vestibularsäcke befindet sich beiderseits der hufeisenförmige Nasofrontalsack

(AN, PN) mit jeweils einem anterioren (rostralen) und posterioren (caudalen) Anteil. Über seinen caudalen Anteil und das sogenannte "inferior vestibulum" (paarige, schlitzförmige Erweiterung des unteren Nasengangs) kommuniziert der Nasofrontalsack mit der laterocaudalen Wand der nun paarigen Nasenkanäle (NA; NORRIS 1964; EVANS und MADERSON 1973). Ventral dieser Einmündung liegt der Eingang in die kleinen akzessorischen Nasensäcke (fehlen bei Gründelwalen und Entenwalen sowie beim La Plata-Delphin). In dieser Ebene sorgen die medial gelegenen paarigen "nasal plugs" (NP) mit ihrer konvexen Ventralfläche für die Okklusion der oberen Luftwege am Übergang von den weichen (häutigen) oberen Luftwegen in die knöchernen Nasenöffnungen (Apertura piriformis) bzw. Nasengänge. Die bei den Delphinidae und Monodontidae dorsolateral platzierten Knötchen ("nasal plug nodes") dichten im Bereich des Vestibulum inferior den o.g. schlitzförmigen Eingang in den posterioren (caudalen) Anteil des Nasofrontalsackes ab. Solche "nasal plug nodes" konnten bei Entenwalen (Hyperoodontidae) und Pottwalen (Physeteridae) nicht gefunden werden (CRANFORD et al. 1996). Dorsal der beiden Nasenverschlußpfropfen verläuft beiderseits in rostromedialer Richtung das kräftige Blaslochligament (BL). Dieses erstreckt sich als straffes, mit zellreichem Knorpel verstärktes henkelförmiges Band vom Os praemaxillare (Os incisivum) über die Lippe zwischen dem paarigen Nasengang und dem posterioren (caudalen) Anteil des Nasofrontalsackes bis zu seiner Verankerung nahe des Nasenseptums (BM; LAWRENCE und SCHEVILL 1956). Der rechte und der linke Prämaxillarsack (PS) entsprechen rostralen Nasendivertikeln, die den Prämaxillaria aufliegen. Lateral dehnt sich jeder dieser Säcke um seine knöcherne Nasenöffnung (Apertura piriformis) herum bis zum betreffenden "inferior vestibulum" (IV) aus; in diesem Bereich besteht eine Anastomose zwischen dem Prämaxillarsack und dem caudalen Anteil des Nasofrontalsackes (Diverticulum nasofrontale). Die dorsale Wand des prämaxillären Nasensackes (PS) grenzt an die ventrale Oberfläche des Nasenverschlußmuskels (NP); durch diese enge topographische Beziehung wäre es vorstellbar, daß der Prämaxillarsack als Gleitspalt den Hub des "nasal plug muscle" vergrößern könnte (HUGGENBERGER, pers. Mitt.; funktioneller "Schleimbeutel", OELSCHLÄGER, pers. Mitt.). Aus der nachfolgenden Grafik (siehe nächste Seite), die mir freundlicherweise von Stefan HUGGENBERGER (2004) im Original überlassen wurde, gehen die oben beschriebenen anatomischen Verhältnisse in der Nasenregion am Beispiel des Schweinswals (*Phocoena phocoena*) anschaulich hervor.



Sagittal schematic reconstruction of a harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) head showing the nasal structures and the position of the larynx. A-anterior, AB-anterior dorsal bursa, AL-anterior monkey lip, AN-anterior nasofrontal sac, BC-brain cavity, BH-blowhole, BL-blowhole ligament, BM-blowhole ligament septum, CS-caudal sac, DP-low density pathway, IV-inferior vestibulum, LA-larynx, MA-mandible, ME-melon, MT-melon terminus, NA-nasal passage, NP-nasal plug, NS-nasofrontal septum, PB-posterior dorsal bursa, PE-premaxillary eminence, PN-posterior nasofrontal sac, pp-palatopharyngeus muscle, PS-premaxillary sac, PX-pharynx, py-ptyerygopharyngeus muscle, RO-rostrum, TR-trachea, TT-connective tissue theca, V-ventral, VE-vertex of skull, VP-vestibulum of nasal passage, VS-vestibular sac, VV-folded ventral wall of vestibular sac (aus HUGGENBERGER 2004).

Die stets paarigen Nasensäcke sind von einer derben Bindegewebshülle umgeben und weisen selbst innerhalb derselben Spezies eine bemerkenswerte individuelle Variabilität in Größe, Form und Lage auf. Sie sind rechts meist stärker entwickelt (siehe oben). Eine Ausnahme sei hier beschrieben: Bei *Cephalorhynchus hectori*, dem kleinen, endemisch in den küstennahen Gewässern Neuseelands beheimateten Hector-Delphin, ist der linke Nasofrontalsack wesentlich größer als der rechte. Bei den Zwergpottwalen (*Kogia spp.*) hat die Asymmetrie der nasalen Divertikel ihren Höhepunkt erreicht; hier fehlen der linke Prämaxillar- und der linke Nasofrontalsack (CARVAN 1988).

Die Nasenpassage und die Diverticula nasales sind beiderseits umgeben von dünnen, fächerförmigen Schichten des Musculus maxillonasolabialis (Nomenklatur nach HUBER 1934) und dem "nasal plug muscle" (Nomenklatur nach SCHENKKAN 1973). Eingebettet in die verschiedenen Schichten der mehr oder minder radiär verlaufenden Muskulatur bilden die Nasensäcke zusammen mit derselben jeweils in sich verformbare funktionelle Einheiten. Auch sind die angrenzenden Teile der Muskelschichten offenbar in der Lage, die schlitzförmigen Öffnungen der Nasendivertikel zu modifizieren (HUGGENBERGER 2004; HUGGENBERGER et al., in Vorb.) und können damit vermutlich ihr Volumen regulieren (Recycling der bei der Phonation "verbrauchten" Luft; OELSCHLÄGER, pers. Mitt.).

Alle Muskelschichten der Blaslochregion werden vom Nervus facialis innerviert. Da es sich bei der Blasloch-Muskulatur um die für Zahnwale charakteristische Modifikation der "mimischen Muskulatur" handelt, welche bei vielen Gruppen der Säugetiere u.a. der visuellen Kommunikation dient, wäre es durchaus denkbar, daß Zahnwale über eine Art von "akustischer Mimik" verfügen. Über die muskulär vermittelte Änderung der Form und des Spannungszustands der jeweiligen Nasensackkonfiguration sowie der anderen Strukturen des epicranialen Komplexes (monkey lips / dorsal bursae complex, Blaslochligament, Melone) können neben der Kontrolle bzw. Modifikation der Orientierungssignale (Klicks) vermutlich auch individuelle und "stimmungsgefärbte" Informationen (Pfeiftöne etc.) akustisch transportiert werden (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.).

Die Komponenten des epicranialen Komplexes mit der Blaslochregion sind bei *Monodon* großenteils schon im früh-fetalen Stadium vorhanden und beim untersuchten Exemplar NEF1 meist deutlich ausgeprägt. So weisen beispielsweise die paarigen Nasenverschußklappen ("Nasenpfröpfe" oder "nasal plugs") bereits ihre spätere Form auf, bestehen aber bei NEF1 hauptsächlich aus Muskulatur. Der für reifere Tiere beschriebene zusätzliche dichte fibro-elastische Bindegewebsanteil (MEAD 1975) ist hier noch nicht ausgebildet.

Die Blaslochhöhle (Vestibulum oder "spiracular cavity") erscheint beim Narwal und dem Beluga (Monodontidae) - im Gegensatz zur Situation bei Delphinen (Delphinidae) und Schweinswalen (Phocoenidae) - modifiziert, da sie vergleichsweise sehr geräumig ist. Die Prämaxillarsäcke beschreibt HUBER (1934) für einen spät-fetalen Narwal als "sehr groß", und auch beim 137 mm-Exemplar NEF1 sind sie deutlich ausgeprägt; ebenfalls finden sich bei dem untersuchten *Monodon*-Fetus bereits Knospen der entstehenden Nasofrontalsäcke. Das Fehlen des akzessorischen Nasensacks ("accessory sac") und des "caudal sac" (CS; siehe Grafik auf Seite 51) scheint ebenfalls ein charakteristisches Merkmal von Narwal und Beluga zu sein (vgl. Kapitel Ergebnisse, S. 25).

Die potentielle Bedeutung der Nasensäcke ist unter Walforschern (Cetologen) ein viel diskutiertes Thema: Die Hypothesen hierzu reichen von der pneumatischen Versiegelung der

Nasengänge (LAWRENCE und SCHEVILL 1956; s.u.) über die Kontrolle des hydrostatischen Auftriebs (PURVES 1966) bis zur Funktion als "Luftreservoir" während der Phonation (MEAD 1975). POPPER (1980) hingegen beschreibt ihre Funktion als die von "akustischen Spiegeln", über welche die Richtung des ausgestoßenen Schalls modifiziert werden kann, ohne daß der Zahnwal selbst seine Bewegungsrichtung bzw. Orientierung ändern muß.

HEYNING und MEAD (1990) gingen von der Annahme aus, daß die Nasendivertikel primär eine andere Rolle spielten und erst sekundär zu einem zusätzlichen Luftdepot für die Generation von Ultraschallsignalen wurden. Nach ihrer Meinung soll der Prämaxillarsack ursprünglich durch seinen Füllungsdruck von ventral den hermetischen Verschuß der Nasengänge (nasal passages) durch die Nasenpfropfen unterstützt haben. Auf die heute lebenden modernen Zahnwale bezogen, sehen diese Autoren die Funktion des Prämaxillarsackes ebenfalls als die eines Schallreflektors. Andere Autoren schreiben den einzelnen Nasendivertikeln sogar spezifische Aufgaben zu: Ihre potentiell multifunktionale Rolle als Luft-Recyclingsystem sowie als Resonanzkörper und als Schallreflektor (NORRIS 1964; CRANFORD 1992b, 2000) ist jedoch stets an die Generation und Emission von Schall bzw. Ultraschall gebunden.

Da die vielfältigen Strukturen in der Blaslochregion vermutlich sämtlich Komponenten des Sonar-Systems sind, sollen die verschiedenen Theorien über die Entstehung der betreffenden hochfrequenten Laute kurz zusammengefaßt werden.

Daß Cetaceen in der Lage sind, Töne von sich zu geben und zu hören, war bereits in der Antike bekannt. PINDAR, der von 522 bis 443 v. Chr. lebte, behauptete, daß man Delphine mit Hilfe einer Flöte oder Leier anlocken könne (SLIJPER 1962), und ARISTOTELES (384 bis 322 v. Chr.) brachte seine Überraschung zum Ausdruck, daß diese Tiere vor jeder Art von Lärm zu flüchten scheinen, obwohl sie keine "Ohren" besitzen. Frühe Seefahrer verglichen die "betörenden" Gesänge der Wale mit Klageliedern verzauberter Meerjungfrauen. Der Beluga, die dem Narwal nächstverwandte Art, gilt als "sea canary" (Kanarienvogel des Meeres) und ist u.a. auch in der Lage, Laute zu erzeugen, die an das Meckern von Ziegen erinnern (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.).

Die phänomenale Leistung der Zahnwale, Signale mit Frequenzen von ca. 150 Hz bis 220 kHz zu erzeugen und zu emittieren, ihre Echos zu verarbeiten und mit dieser Information zu navigieren (Sonarpeilung), wurde erst Mitte des 20. Jahrhundert entdeckt, als US-amerikanische Militärs glaubten, die Laute aus ihren Unterwassermikrofonen (Hydrophonen) stammten von feindlichen U-Booten. Dabei bietet das stimmliche Repertoire der Zahnwale eine ganze Palette unterschiedlichster Klick-, Quietsch-, Summ- und Pfeiflaute, die das menschliche Ohr ohne Hilfsmittel nur bis etwa 20 kHz wahrnimmt. Vor allem die kurzen, multifrequenten Impulse ("click sounds") rückten ab 1950 ins Zentrum der

Forschung. Zu dieser Zeit wurden in Amerika die ersten systematischen Studien über die Phonation und die Hörfähigkeit bei lebenden Odontoceten durchgeführt.

KELLOGG et al. (1953) entdeckten die Fähigkeit von Zahnwalen, Töne bis zu 80 kHz zu produzieren. In Analogie zu den Arbeiten von PIERCE und GRIFFIN (1938), DIJKGRAAF (1943, 1950) und GRIFFIN (1946, 1950) über die Aussendung von Sonarlauten bei Fledermäusen schlußfolgerten sie, daß sich auch Zahnwale mittels Echopeilung orientieren. SCHEVILL und LAWRENCE (1953, 1956) konstatierten, daß Delphine auch für Töne über 120 kHz empfänglich sind und brachten dies mit der Fähigkeit zum Auffinden von Nahrung mittels Echonavigation in Verbindung. Der Durchbruch der Echolokations-Theorie gelang NORRIS et al. (1961). Durch Versuche mit einem Großen Tümmler (*Tursiops truncatus*), dessen Augen durch aufgesetzte Saugnäpfe völlig abgeschirmt waren, konnten die Forscher beweisen, daß das Tier trotz des vorübergehenden Verlustes seines Gesichtssinnes in der Lage war, Nahrung zu finden, Hindernisse zu umschwimmen und verschiedene Objekte von nur 1 cm Durchmesser auf eine Distanz von 6 Metern zu unterscheiden. Dabei änderte sich die Frequenz der ausgesendeten Laute je nach Abstand zum "Zielobjekt". Somit war bewiesen, daß es sich bei dem Sonarsystem der Odontoceten um eine für unterschiedliche Aufgaben eingesetzte essentielle Einrichtung handelt. Heute gilt für alle Zahnwale als gesichert, daß sie im Rahmen ihrer Adaptation an das aquatische Habitat ein hochpotentes Ultraschallsystem entwickelt haben. Da sich Schall im Wasser aufgrund von dessen höherer Dichte ungefähr fünfmal so schnell ausbreitet wie in Luft und von der Tageszeit und der Transparenz des umgebenden Wassers unabhängig ist, stellt die starke Betonung der akustischen Wahrnehmung hier eine optimale Strategie dar. Immer noch strittig ist dagegen in der Literatur, welche Strukturen im Kopf der Tiere für die Entstehung der Biosonar-Signale verantwortlich sind und auf welchem Wege diese in den umgebenden Wasserkörper gelangen. Noch heute werden verschiedene potentielle "Schallgeneratoren" in Betracht gezogen. Da Schallwellen durch eine Vielzahl mechanischer Vorgänge erzeugt werden können, divergieren dementsprechend die Meinungen der Cetologen über den Ursprungsort der zahnwaltypischen Lautäußerungen.

Viele Wissenschaftler wie FRASER und PURVES (1960), PURVES (1966), SCHENKKAN (1973), PILLERI und PURVES (1983) halten den Larynx für den Ort der Ultraschallproduktion. Die detaillierte Entwicklung dieser Theorie machte den Briten PURVES zum Vorreiter einer Forschergruppe, die den Kehlkopf favorisierte. Zusammenfassend führen diese Autoren für die Bestätigung ihrer Theorie folgende Punkte an:

- 1.) Der Larynx des Delphins ist so hoch entwickelt, daß seine alleinige Nutzung zu respiratorischen Zwecken unwahrscheinlich ist. Theoretisch scheint er durchaus in der Lage zu sein, alle bekannten, von Delphinen emittierten Töne bzw. Geräusche zu generieren.

2.) Meeressäuger (Bartenwale, Zahnwale, Robben und Seeotter) benutzen wie alle anderen Säugetiere ihren Kehlkopf, um Laute zu erzeugen. Der Schall wird laut PILLERI und PURVES (1983) durch die Vibration der Kehlkopfknorpel erzeugt.

Hierzu ist anzumerken, daß Zahnwale keine echten Stimmbänder besitzen (REIDENBERG und LAITMAN 1987). Im Gegensatz zu *Homo sapiens* phonieren aber auch die meisten anderen Säugetiergruppen, wie beispielsweise Raubtiere (Carnivora), nicht mittels *Stimmbändern* im eigentlichen Sinne, sondern bilden Laute in sogenannten *Stimmfalten*. Auch Paarhufer (Artiodactyla) nutzen zur Lautbildung die hierzu modifizierten Stimmfalten zwischen Arytaenoid und Epiglottis (NICKEL et al. 1992).

3.) Das bei Zahnwalen entwickelte Nasen-Luftsack-System fungiert als Luftreservoir im Sinne einer "Recycling-Anlage" während der laryngealen Echolokation. Außerdem sollen die Nasensäcke dem non-muskulären Verschluss des oberen Respirationstrakts während der Tauchgänge dienen, indem sie bei ihrer Füllung die oberen Atemwege zusätzlich versiegeln.

4.) In der Mittellinie des knöchernen Rostrums besitzen Zahnwale einen auf dem rinnenförmigen Vomer gelagerten Knorpel, den Mesorostralknorpel. Dieser Knorpelstab steht über den Musculus palato-pharyngeus, welcher am Rostrum inseriert, mit dem Larynx in Verbindung. Dies soll eine hervorragende Übertragung der vom Kehlkopf erzeugten Echolaute zum Rostrum ermöglichen (PILLERI und PURVES 1983). Über die in der Schnauzenregion longitudinal verlaufende Muskulatur und den median gelegenen Mesorostralknorpel soll der Schall zur Spitze des Rostrums gelangen und dort emittiert werden.

In der zweiten und heute von den meisten Forschern anerkannten Variante entstehen die ultrasonaren Laute nach NORRIS (1964), NORRIS et al. (1972), EVANS (1973), DORMER (1979) und CRANFORD et al. (1996, 2000) in der oberen Nasenpassage. Der dort generierte Schall wird über die Melone gebündelt ("akustische Linse") und emittiert.

Allerdings wird auch von einigen dieser Autoren (EVANS 1973; NORRIS 1980; AU 1993) die Möglichkeit eingeräumt, daß die in der Mediosagittalebene des Rostrums liegende Cartilago mesorostralis (ethmoidalis) eine Rolle beim Umformen und Aussenden der Schallwellen spielen könnte.

Viele Experimente mit lebenden Delphinen sprechen für die Region der oberen Nasengänge als Ursprungsort der biosonaren Laute und sollen daher nachfolgend kurz beschrieben werden.

NORRIS et al. (1971) benutzten Hochgeschwindigkeits-Röntgen-Aufnahmen, um Bewegungen in der nasalen und laryngealen Region während der Phonation zu dokumentieren. Bei allen für diese Experimente verwendeten Delphinen (*Tursiops truncatus* und *Stenella longirostris*) beobachteten die Forscher simultan zur Schallerzeugung

Bewegungen in der Nasenregion. Sie konnten jedoch keine Korrelation zwischen der Phonation und Kehlkopfbewegungen feststellen.

Als DORMER (1979) einen ähnlichen Versuch durchführte, kam er zu demselben Ergebnis wie NORRIS. Er faßte treffend, wenn auch stark vereinfachend zusammen:

"Der Mechanismus der Schallerzeugung bei Delphinen besteht in der Abfolge von pumpenden Muskeln, Klappen und den mitwirkenden Säcken, bis der Schall von den "nasal plugs" erzeugt wird." DORMER beobachtete, daß die Bewegung des linken "nasal plug" präzise mit der Produktion von Pfeiflauten übereinstimmte. Die nahe liegende Vermutung, daß die rechte Seite für die hochfrequenten Klicks zuständig sei, wurde durch das im folgenden beschriebene Experiment von MACKAY und LIAW (1981) gestützt. Ihre Befunde wurden am Großen Tümmler (*Tursiops truncatus*) und am Gemeinen Delphin (*Delphinus delphis*) erhoben. Mit Hilfe eines Ultraschall-dopplers konnten die Forscher lineare Bewegungen von weniger als 10 µm registrieren: Während der Phonation vibrierten die "nasal plugs" und die Nasensäcke beider Seiten synchron. Sobald die Tiere ihre typischen "click sounds" von sich gaben, wurden die rechten Nasendivertikel ständig und die linken nur manchmal verformt. Während der Klickphase war der rechte Vestibularsack kontinuierlich aufgebläht. Daher kamen MACKAY und LIAW (1981) zu der Annahme, daß der Ursprung der Klick- und Summlaute in der rechten Kopfhälfte liegt. Daß sich der Larynx während der Phonationsphasen nicht bewegte oder verformte, bestätigte die These der non-laryngealen Lautentstehung eindrucksvoll. Veränderungen am Kehlkopf wurden ausschließlich während der Respiration beobachtet.

MACKAY (1988) sprach darüber hinaus der Diagonalmembran, einem dünnen Häutchen am Eingang der knöchernen Nasenöffnung, eine Rolle bei der Entstehung von Pfeiflauten zu. Diese Hypothese ist bis heute unbestätigt, und die funktionelle Bedeutung der Diagonalmembran bleibt "rätselhaft" (CRANFORD et al. 1996). Hinweise auf die Existenz einer Diagonalmembran konnten bei dem in der vorliegenden Arbeit untersuchten Narwalfetus NEF1 nicht gefunden werden. Auch für adulte Exemplare von *Monodon monoceros* wurde diese Struktur bis heute nicht beschrieben.

Im Elektromyogramm (EMG) stellten RIDGWAY et al. (1980) bei fünf Großen Tümmlern fest, daß sowohl der Nasenverschlußmuskel (nasal plug muscle; LAWRENCE und SCHEVILL 1956, SCHENKKAN 1973; Musculus nasolabialis profundus, pars anterior medialis; RODIONOV und MARKOV 1992) als auch der Muskel der Diagonalmembran vor und während der Phonation Aktionspotentiale generierten. Dagegen zeigten die mit dem Larynx assoziierten Muskeln in dieser Situation im Elektromyogramm keine Aktivität. Druckmessungen im Bereich der knöchernen Nasenöffnungen und im Prämaxillarsack ergaben einen Anstieg vor und synchron zur Tonproduktion und einen Abfall, wenn die Tiere nicht phonierten. Messungen des intratrachealen Drucks hingegen zeigten während der Phonation keine Veränderungen.

Ein letztes Experiment sei hier beschrieben, da es mit einem lebenden Beluga (*Delphinapterus leucas*) durchgeführt wurde und der Beluga dem Narwal am nächsten verwandt ist (Familie Gründelwale, Monodontidae). Daher ist plausibel, daß beim adulten Narwal die Phonation zumindest ähnlich ablaufen könnte.

RIDGWAY und CARDER (1988) haben bei einem Beluga mit Hilfe von 1 - 2 mm dicken Kathetern (Manometern) den Luftdruck im oberen Respirationstrakt (dorsal der Nasenpfropfen) und in der Trachea gemessen während das Tier Ultraschall-Laute erzeugte. Sie stellten fest, daß der intranasale Druck signifikant anstieg, als der Wal seine Signale emittierte. Dagegen blieb auch bei diesem Versuch der intratracheale Druck während der Phonation unverändert. Führten die Autoren dagegen einen solchen Katheter von 3 mm Durchmesser in einen Nasengang ein (den linken oder den rechten), war das Tier – offenbar aufgrund des größeren Umfangs des "Fremdkörpers" - nicht mehr in der Lage, den erforderlichen Druck in der Nasenhöhle aufzubauen: Durch diese Manipulation konnte der Beluga weder Pfeife noch Klicks produzieren. So schien in diesem Fall bewiesen, daß *beide* Nasengänge in die Generation von Schall *und* Ultraschall eingebunden sind. Darüber hinaus sprechen die Ergebnisse dieses Experiments gegen die Annahme, daß bei allen Odontoceten die Strukturen der linken Nasenpassage der Respiration dienen und der rechte Nasengang im Dienste der Phonation steht.

Nur für die Pottwale (Physeteridae) scheint bestätigt, daß die rechte Seite ausschließlich für die Klicks (Phonation) und die linke Nasenpassage für die Atmung zuständig ist (CARVAN 1988; CRANFORD et al. 1996, 2003). Da sich der Pottwal (*Physeter macrocephalus*) und die Zwergpottwale (*Kogia spp.*) aber in mancher Hinsicht grundlegend von anderen Zahnwalen unterscheiden, wird hier auf die einschlägige Literatur verwiesen (s.a. HUGGENBERGER 2004).

Schon früher hatten LILLY und MILLER (1961) festgestellt, daß Delphine in der Lage sind, simultan Klick- und Pfeiflaute auszustoßen. Dies impliziert die Möglichkeit einer Zweikomponenten-Theorie, wie sie auch von EVANS und PRESCOTT (1962) postuliert worden ist, wonach die sonaren Klicks im Bereich des Nasensack-Systems entstehen, die niederfrequenten Pfeife und andere Kommunikationssignale aber vom Larynx generiert werden. Die oben angeführten Versuchsergebnisse von RIDGWAY und CARDER (1988) sprechen jedoch gegen diese Hypothese, da sie gezeigt haben, daß – zumindest bei den Delphinen (Delphinidae) und Gründelwalen (Monodontidae) - die verschiedenen Laute gleichermaßen in der linken und der rechten Hälfte der Nasenregion entstehen können.

Trotzdem bleibt die Existenz von zwei Schallgeneratoren vorstellbar, wobei das eine System Ultraschallwellen produziert und das andere parallel dazu niederfrequente Töne als Kommunikationslaute. Da sich beide Systeme mit hoher Wahrscheinlichkeit in der Nasenregion befinden, sind sie nicht nur topographisch, sondern auch in ihrer Funktionsweise eng miteinander gekoppelt. Daher wirkt sich in der Nasenregion jede Manipulation einer Nasenpassage (z.B. das Einführen eines dickeren Katheters) als eine Behinderung des für die Phonation erforderlichen Druckaufbaus auf beide Seiten aus.

Immer noch unklar und bis heute umstritten sind jedoch die exakte Lokalisation, der genaue Mechanismus und die spezifischen Aufgaben der in die Lauterzeugung einbezogenen Strukturen. Während der Larynx aufgrund der oben zitierten Versuchsergebnisse immer mehr in den Hintergrund getreten ist, werden als Schallgeneratoren zunehmend die "nasal plugs", die "nasal plug nodes" (sie fehlen allerdings den Entenwalen und den Pottwalen), die schlitzförmigen Eingänge der Nasofrontal-, Vestibular- und Prämaxillarsäcke sowie der MLDB-Komplex (s.u.) diskutiert. Prinzipiell muß jede schwingungsfähige Struktur an bzw. in den oberen Nasengängen als potentielle Schallquelle in Erwägung gezogen werden.

EVANS und MADERSON (1973) entwickelten die sogenannte "Friction-Striction" -Theorie, nach der sich die "nasal plugs" an den harten Kämmen der knöchernen Nasenöffnungen schnell auf und ab bewegen. Durch den so entstehenden Wechsel zwischen Widerstand (am Knochen) und freier Beweglichkeit sollen Schwingungen in Form von akustischen Signalen entstehen (Relaxations-Oszillation).

AMUNDIN und ANDERSON (1983) konnten bei der Inspektion des fraglichen Bereichs in der Nase von *Phocoena phocoena* (Schweinswal) und *Tursiops truncatus* (Großer Tümmler oder Flaschnasen-Delphin) keine derartigen Bewegungen der "nasal plugs" feststellen, obwohl beide Tiere nachweislich Klicklaute emittierten.

Mit einem einfachen, aber nicht von der Hand zu weisenden Zusammenhang schloß auch SCHENKKAN (1973) die "nasal plugs" als Entstehungsort der Ultraschallsignale aus. Als Beispiel nannte er die Familie Hyperoodontidae (Entenwale), von denen bisher (wie bei Pottwalen) zwar Klicks, aber nie niederfrequente Pfiffe oder andere Laute aufgezeichnet werden konnten. Um Ultraschallwellen zu generieren, müßten die "nasal plugs" der Entenwale mit einer Frequenz von über 300 Schlägen in der Sekunde vibrieren. Da die gesamte Masse der "nasal plugs" eines Entenwals aber über 800 Gramm erreicht (durchschnittliche Körpermasse eines ausgewachsenen Entenwals: ca. 8.500 kg), ist nach SCHENKKAN eine so hohe Frequenz angesichts des zu erwartenden hohen physikalischen Trägheitsmomentes unwahrscheinlich.

MLDB - KOMPLEX

Die derzeit aktuellste und weitgehend anerkannte Hypothese zur Schallerzeugung bei Zahnwalen wurde von CRANFORD et al. (1996, 1998) und CRANFORD (2000) formuliert. Auch hier ist man sich einig, daß die Nasenregion der Entstehungsort sämtlicher von Zahnwalen erzeugten Töne ist, genau genommen die Region des sogenannten "**Monkey Lips / Dorsal Bursae - complex**", kurz MLDB-Komplex genannt.

Die sogenannten "monkey lips" (ML) bzw. das "museau de singe" ("Affenmaul") wurden bereits 1885 von POUCHET und BEAUREGARD beschrieben. Sie fanden diese rätselhaften Strukturen beim Pottwal (*Physeter macrocephalus*) am oberen Ende des rechten

Nasengangs. Da die Form dieser hier aus extrem dichtem Bindegewebe bestehenden Klappe die Autoren an die Lippenregion eines Affen erinnerte, erhielt sie diesen Namen. NORRIS und HARVEY (1972) waren die ersten Autoren, welche die "monkey lips" (ML) als Quelle der lauten Klicks der Pottwale ansahen und postulierten für andere Zahnwale einen ähnlichen Mechanismus.

Bei allen anderen (non-physeteroiden) Odontoceten sind die ML im rechten und linken oberen Nasengang zu finden (*Physeter* und *Kogia spp.* besitzen nur die rechtsseitigen "monkey lips"). Bei Delphinen werden die Lippen von je einer dicken horizontalen Falte der anterioren (rostralen) und posterioren (caudalen) Wand des paarigen Nasengangs gebildet (AL; vgl. Grafik auf Seite 51). Zwischen den Lippen eines Nasengangs befindet sich eine schlitzförmige Öffnung. Bei den auf jeder Seite ebenfalls paarig vorhandenen, in die vordere bzw. hintere Wand der oberen (dorsalen) Nasengänge eingebetteten "dorsal bursae" (AB, PB; vgl. Grafik auf Seite 51) handelt es sich um kleine, runde Fettkörper in jeweils einer bindegewebigen Kapsel, die hinter dem dorsocaudalen Ende der Melone liegen. Jede Bursa korrespondiert also mit einer "monkey lip", und die Lippen bilden mit den Bursen eine funktionelle Einheit, den MLDB-Komplex. Jeder Komplex besteht demzufolge aus einem Lippenpaar (ML) und den beiden zugehörigen Bursen, einer anterioren (rostralen) und einer posterioren (caudalen; vgl. Grafik von HUGGENBERGER auf Seite 51). Da es sich bei den "dorsal bursae" um adipöse Strukturen handelt, wäre es durchaus denkbar, daß diese Fettkörper – wie die Melone (s. S. 62 - 65) – entsprechende akustische Eigenschaften (z.B. eine geringe Impedanz, d.h. eine hohe Leitfähigkeit für Schall) aufweisen. Physikalische bzw. chemische Untersuchungen dieser Fettkörper liegen jedoch bislang nicht vor.

Mit jedem MLDB-Komplex sind bindegewebige und knorpelige Elemente assoziiert, die als wichtige Stellgrößen eine Adaptation desselben an unterschiedliche Druckspannungen im oberen Respirationstrakt mit seinen Weichteilen ermöglichen. Hierzu zählen die Bursaknorpel ("bursal cartilages") und das Blaslochligament. Letzteres wurde bereits von MEAD (1975) als stabilisierendes Element interpretiert, welches das Kollabieren der Einmündung des Nasofrontalsackes in den Nasengang verhindern soll. Darüber hinaus dürften dem Ligament noch weitere Aufgaben im Zusammenhang mit der Phonation und der Respiration zukommen (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.).

Mit modernen bildgebenden Verfahren wie der Magnetresonanztomographie (MRT) und der Computertomographie (CT) wurden von CRANFORD et al. (1996) die Köpfe von 40 Zahnwalen aus insgesamt 19 verschiedenen Arten gescannt und ausgewertet. Auch der Kopf eines Belugas oder Weißwals (*Delphinapterus leucas*), der dem Narwal nächstverwandten Art, wurde im Rahmen dieser Untersuchung mittels MRT analysiert. Von diesem Exemplar existiert leider nur eine skizzenhafte Rekonstruktion der Blaslochregion mit Legendenabbildungen (s. u.).

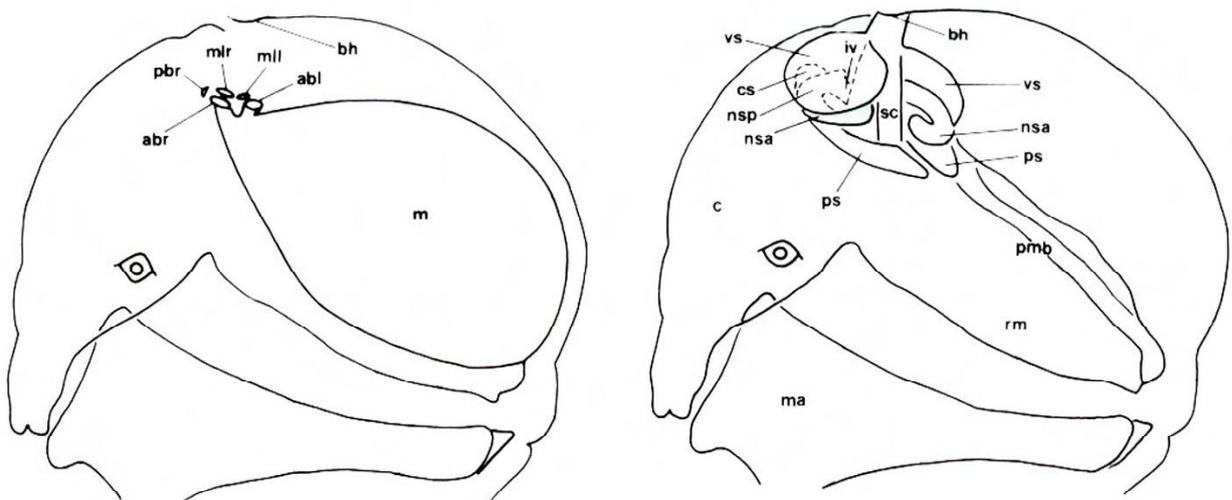
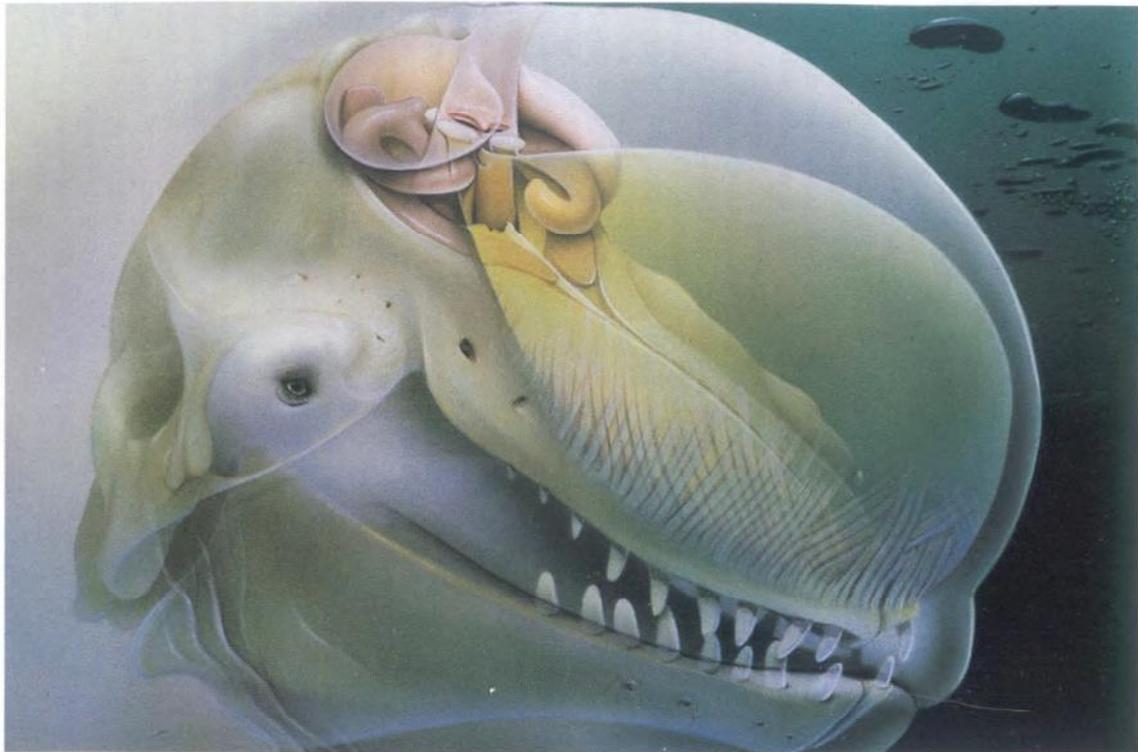


Fig. 1. **a:** This painting of the head of the beluga, *Delphinapterus leucas*, illustrates the anatomic elements of the sound generation and beam formation apparatus within the nasal complex of the forehead. The two schematic diagrams are "road maps" to the structures depicted in the illustration. Painting by Keith Kasnot (National Geographic Image Collection). abl, anterior dorsal bursa (left); abr, anterior dorsal bursa (right); bh, blowhole; c, cranium; cs, caudal sac; iv, inferior vestibule; m, melon (main body); ma, mandible; mll, monkey lips (left); mlr, monkey lips (right); nsa, anterior nasofrontal sac; nsp, posterior nasofrontal sac; pbr, posterior dorsal bursa (right); pmb, premaxillary bones; ps, premaxillary sac; rm, rostral muscles; sc, spiracular cavity; vs, vestibular sac.

Aus der oben abgebildeten Grafik (hier die Originalabbildung aus CRANFORD et al. 1996) geht hervor, daß der Beluga jeweils eine rechte und eine linke "monkey lip" (mlr, mll) sowie eine rechte und eine linke anteriore dorsale Bursa (abr, abl) besitzt. Die posteriore dorsale Bursa ist nur auf der rechten Seite eingezeichnet (pbr); ob sie auf der linken Seite fehlt, bleibt

fraglich, da nähere Angaben zur Lage, Ausbildung und Größe des MLDB-Komplexes von *Delphinapterus* fehlen. Inwieweit diese Verhältnisse auch auf den erwachsenen Narwal zutreffen, ist bislang nicht bekannt. Bei den hier vorliegenden Untersuchungen am fetalen Narwal NEF1 konnten Anteile des MLDB-Komplexes mit großer Sicherheit identifiziert werden. Der in den Schnitten des fetalen *Monodon*-Kopfes deutlich erkennbare Knorpelstreifen (Abb. 6 – 10a: C) und die locker bindegewebig organisierten Aufhellungszonen (Sternchen) in dessen direkter Nachbarschaft können durchaus als die fetalen Anlagen des Blaslochligaments und der "dorsal bursa" (DB) gedeutet werden (s. S. 25 - 26), da sie sich offenbar in der korrekten topographischen Region, also am oberen Nasengang befinden. Eine Anlage der "monkey lips" konnte nicht identifiziert werden, da sich das untersuchte Exemplar NEF1 dafür wahrscheinlich noch in einer zu frühen Phase der Ontogenese befindet.

Der MLDB-Komplex ist auch bei ausgewachsenen Zahnwalen meist recht klein (eine Ausnahme ist der Pottwal [*Physeter*]; sein riesiges Spermacetiorgan soll der extrem hypertrophen rechten posterioren "dorsal bursa" entsprechen) und variiert je nach Spezies bzw. Familie in Form und Lage (CRANFORD 2000). Es ist aber davon auszugehen, daß auch *Monodon* alle Strukturen des MLDB-Komplexes besitzt, da diese trotz teilweise unterschiedlichster Ausprägung bei allen bisher untersuchten Odontoceten gefunden wurden und offenbar ein gemeinsames abgeleitetes Merkmal (Synapomorphie; HENNIG 1966) der Zahnwale insgesamt darstellen. So besitzen auch sämtliche von CRANFORD et al. (1996) untersuchten Exemplare der Familien Delphinidae (Delphine), Phocoenidae (Schweinswale) und Pontoporiidae (La Plata-Delphin) zwei bilateral platzierte MLDB-Komplexe (vgl. HUGGENBERGER 2004). Diese liegen stets am lateralen Rand einer jeden Nasenpassage, direkt unter der ventralen Wand des Vestibularsacks.

Laut der Hypothese von CRANFORD et al. (1996) führt die Pneumatik der zwischen den "monkey lips" durchgepressten Luft zu Simultanbewegungen der anterioren und der posterioren Lippe. Der Druck des Luftstromes läßt beide Lippen schnell aufeinander schlagen und so den gesamten MLDB-Komplex vibrieren. Das repetitive Aufeinanderschlagen der Lippen reißt den Luftstrom immer wieder ab und bestimmt so die Klickrate. Der hierbei mitschwingende adipöse vordere Fettkörper (anterior dorsal bursa) leitet die Schallwellen via Melone nach außen; diese werden also nicht mit Hilfe von Luftdruckschwankungen, sondern tatsächlich durch vibrierende Weichteile übertragen. So wird es auch möglich, mit intrinsischen Druckunterschieden im oberen Respirationssystem selbst unter einem hohen äußeren hydrostatischen Druck beim Tauchen Klicks zu erzeugen, da die in den Weichteilen befindliche Körperflüssigkeit (Wasser) nahezu inkompressibel ist. Als anschauliches Beispiel kann man sich hier einen spielenden Trompeter vorstellen, dessen Lippenform und –spannung über Vibrationen einerseits Luftschall erzeugt, andererseits aber auch Schwingungen in die benachbarten Weichteilregionen (Wangen etc.) überträgt (CRANFORD, pers. Mitt.). Die Nasensäcke fungieren in diesem Szenario als

Reflektoren und Luft-Recyclinganlage (Vestibularsack). Inwieweit die bei Tauchgängen zunehmend stärker komprimierte Luft ihre mechanischen Eigenschaften ändert, und ob hier Kompensationsmechanismen (verstärkter Muskeltonus?) eine Rolle spielen, ist bislang unbekannt (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.).

CRANFORD (2000) spricht sich heute für die Umbenennung der "monkey lips" in "phonic lips" (Stimmlippen) aus, da ihr Aufeinanderschlagen den ersten Impuls zur Lautbildung darstellt. Anhand von Hochgeschwindigkeits-Aufnahmen mittels Video-Endoskopie konnten CRANFORD et al. (1998, 2000) Bewegungen der "phonic lips" synchron zu den von den Tieren emittierten Echolotsignalen dokumentieren. Als Versuchstiere dienten zwei lebende Große Tümmler (*Tursiops truncatus*), die sowohl im rechten als auch im linken Nasengang endoskopiert wurden. Hier zeichneten die Forscher den Ablauf von Bewegungen in den Weichteilen und Druckänderungen während der Aussendung von hochfrequenten Klicklauten auf. Bei jedem Schwingungszyklus wurden die Stimmlippen auseinandergedrückt, was einen explosionsartigen Luft - und Flüssigkeitsdurchtritt durch die entstandene Lücke verursachte und mit dem Verschluss der "phonic lips" endete. Die resultierende akustische Pulsation konnte simultan zum Oszillationszyklus der rechten und linken Stimmlippen aufgezeichnet werden. Hieraus läßt sich zumindest für *Tursiops* (und alle anderen Delphinidae?) ableiten, daß die Strukturen im Bereich der linken und der rechten Nasenpassage als Generatoren für Sonarlaute ernsthaft in Frage kommen (CRANFORD 2000). Inwieweit diese Aussage auch auf andere Taxa der Zahnwale zutrifft, muß anhand weiterer funktionsmorphologischer Arbeiten und physiologischer Experimente geklärt werden.

Bei manchen Delphinarten wie z.B. *Tursiops truncatus* (Großer Tümmler) sind die Strukturen des Schall erzeugenden Weichteilkomplexes ("monkey lips" bzw. "phonic lips") auf der rechten größer als auf der linken Seite (CRANFORD 1992a, b). Wenn die absolute Größe der Schallquelle mit dem jeweils dominierenden Frequenzspektrum korreliert, wäre denkbar, daß der Große Tümmler simultan auf zwei verschiedenen Frequenzen mit jeweils eigenem Rhythmus "senden" kann (CRANFORD 2000).

4. MELONE

Auch die Rolle der nur bei Odontoceten vorkommenden Melone wird in der Literatur kontrovers diskutiert. Im Mittelpunkt steht ihre mutmaßliche Bedeutung als "akustische Linse" (LILLY und MILLER 1961) für die Fokussierung und Transmission der im oberen Respirationstrakt erzeugten Ultraschallwellen in den umgebenden Wasserkörper (NORRIS 1968; KLEINENBERG et al. 1969).

Bei Zahnwalen allgemein sitzt die Melone als adipöser Vorderkopfwulst den scheidelwärts stark verbreiterten Oberkieferelementen (Ossa praemaxillaria et maxillaria) auf. Lateral und ventral ist der Melonenkörper des Adultus von dichtem, kollagenem Bindegewebe umgeben, das ihn unter Spannung hält. Nach caudal verjüngt sich die Melone und erstreckt sich bis in

den Nasenverschlußmuskel ("nasal plug muscle"; LAWRENCE und SCHEVILL 1956, SCHENKKAN 1973) und zu den anterioren "dorsal bursae". Lateral wird das Fettkissen von den medialen und lateralen Anteilen des sogenannten Rostralmuskels ("rostral muscle", MEAD 1975; Musculus nasolabialis profundus, partes lateralis et medialis, RODIONOV und MARKOV 1992) umfaßt. Der Rostralmuskel entspringt an der Maxilla, verläuft nach dorsal und medial und setzt im kollagenen Bindegewebe um den Melonenkörper an. Bei Kontraktion verformt die mediale, längsverlaufende Muskelportion die Melone von ventral, während der laterale, quer verlaufende Anteil den Melonenkörper von beiden Seiten kontrahiert und so zusätzlich zum medialen Muskelanteil für eine Druckerhöhung im ölhaltigen Melonenkern sorgt.

Im Transversalschnitt wird der inhomogene Aufbau der Melone offensichtlich; diese Inhomogenität konnte von RAUSCHMANN (1992) am Schlanken Delphin (*Stenella attenuata*) auch mittels CT- und MRT-Scans dargestellt werden.

Der Fettkörper verleiht dem Kopf der meisten Zahnwale seine charakteristisch gerundete Form. Dem Nördlichen Entenwal (*Hyperoodon ampullatus*) brachte seine massige, durch die große Melone extrem gewölbte Stirn den Beinamen "Faßkopf" ein. Auch der Beluga ist für seine Melone berühmt, und wer diese Tiere schon einmal hautnah erleben durfte, hat sicherlich die erstaunliche Beweglichkeit und die ständige Formänderung der wulstigen Stirnmelone in Erinnerung. Dies ist insbesondere dann der Fall, wenn Belugas ihre nähere Umgebung wie zum Beispiel vermeintlich interessante Objekte und Artgenossen "inspizieren". Beim neonaten Beluga ist eine solche Stirnwölbung infolge der noch geringen Größe der langsam wachsenden Melone noch kaum zu sehen (DEIMER 1985).

Beim adulten Narwal hingegen ist die Stirnpartie bei äußerer Betrachtung eher unauffällig; hier ist der Kopf insgesamt stark gerundet. In der Tiefe ist die Melone selbst zwar deutlich ausgebildet, doch fehlt bei *Monodon* die Verdickung des sie umgebenden subdermalen Bindegewebes (MEAD 1975).

Beim hier untersuchten früh-fetalen Narwal NEF1 ist die Melone bereits angelegt, besitzt aber noch nicht die Reife und Ausdehnung wie bei älteren Exemplaren. Auch die sie umgebende Muskulatur ist bei NEF1 deutlich nachweisbar. Das spätere Fettgewebe liegt hier noch in Form von zartem, lockerem Bindegewebe vor, welches in seiner Peripherie von einer großen Anzahl parallel textierter und sich kreuzender Muskelfaserbündel durchsetzt ist.

Die Melone weist zwar hinsichtlich ihrer Form, Größe und der biochemischen Zusammensetzung eine hohe interspezifische Variabilität auf (LITCHFIELD und GREENBERG 1974, LITCHFIELD et al. 1975), dürfte aber bei allen Zahnwalen einem gemeinsamen Bauplan entsprechen. Der beim Pottwal (*Physeter macrocephalus*) beschriebene sogenannte "junk", eine lange Reihe flach linsenförmiger, durch Bindegewebssepten voneinander getrennter vertikaler Fettkörper, stellt ein Homologon zur Melone der anderen Zahnwale dar (SCHENKKAN und PURVES 1973).

Das zähe und je nach Temperatur feste oder weiche Fettgewebe der Melone ist an seiner Oberfläche fest in die Matrix des umgebenden Bindegewebes integriert. Nach innen lockern sich die bindegewebigen Stützelemente (Septa) immer mehr auf, bis schließlich der Zentralteil (Melonenkern) fast ausschließlich aus Fettzellen besteht, was ihn halb transparent und teilweise sogar flüssig erscheinen läßt (NORRIS 1968, 1980; NORRIS und HARVEY 1974). Der Melonenkern hat bei Delphinen (z.B. Großer Tümmler, Gemeiner Delphin, Schwertwal) eine länglich ellipsoide Gestalt, wobei seine Längsachse um etwa 60° gegen die Körperachse nach vorne oben ansteigt (BEL'KOWITSCH und NESTERENKO 1972).

ACKMANN et al. (1971) und VARANASI und MALINS (1971, 1972) analysierten die Lipidkomposition sowohl der Melone als auch des Unterkieferfettkörpers hinsichtlich ihrer biochemischen Struktur und der akustischen Leitfähigkeit. Diese Fette zeigen in der Tat eine besondere Zusammensetzung und unterscheiden sich grundsätzlich von den langkettigen, unverzweigten Triglyzeriden ($C_{14} - C_{22}$) des übrigen Körperfettgewebes. Lipide der "akustischen Gewebe" (NORRIS 1964) bestehen dagegen aus mittel- und kurzkettigen, stark verzweigten Triglyzeriden ($C_5 - C_{12}$) und Wachsestern. Diese Fette stehen dem Körper auch in Zeiten der Nahrungskarenz nicht zur Verfügung, da ihre Metaboliten toxisch sind und vom Körper nicht verwertet werden können (MORRIS 1986); verhungerte Jungtiere können daher pralle akustische Fettkörper aufweisen (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.).

Bei den Zahnwal-Familien Delphinidae (Delphine) und Monodontidae (Gründelwale) sind im Bereich des Melonenkerns und im Unterkiefer-Fettkörper nahe des "akustischen Fensters" (NORRIS 1964) der Mandibula fast ausschließlich isoalerische Acylglycerine und Wachsester vorhanden (LITCHFIELD und GREENBERG 1974). Von ihnen geht der typische Geruch isoalerischer Derivate aus (Baldrianduft). Die akustisch relevanten Fette der Physteridae (Pottwale), Ziphiidae (Schnabelwale) und Platanistidae (Flußdelphinartige) bestehen dagegen vorwiegend aus wachsartigen Fettestern mit schwachem Geruch und unterscheiden sich biochemisch deutlich von denen der Delphine und Gründelwale (LITCHFIELD et al. 1975).

Bei allen Unterschieden zwischen den verschiedenen Gruppen von Taxa zeigen die untersuchten Fette der Melone und des Mandibularfettkörpers allgemein eine gute Leitfähigkeit (niedrige Impedanz) für akustische Schwingungen. Die Qualität der akustischen Leitfähigkeit ist von der Zusammensetzung der einzelnen Komponenten (Fette, Bindegewebe) abhängig. Bedingt durch die unterschiedliche Verteilung der einzelnen Lipidkomponenten ist die Geschwindigkeit der Ultraschalltransmission im Melonenkern (geringste Dichte) vergleichsweise niedrig, erhöht sich in Richtung der Peripherie (NORRIS und HARVEY 1974) und zeigt hohe Geschwindigkeiten an der Melonenoberfläche. Insgesamt gesehen breiten sich akustische Schwingungen in adipösen Strukturen langsamer aus als in anderen Geweben. Vom physikalischen bzw. akustischen Standpunkt aus betrachtet läßt sich die Melone laut BEL'KOWITSCH und NESTERENKO (1972) mit einer inhomogenen sphärischen Verzögerungslinse vergleichen, welche eine sphärische (gerundete) Wellenfront

durch deren Verlangsamung im Zentrum (Melonenkern) in eine ebene Wellenfront verwandelt.

Mit Hilfe der sie umgebenden Muskulatur kann die Form der Melone so verändert werden, daß sie gewissermaßen als eine "plastische Linse" (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.) bedarfsorientiert zur gezielten Fokussierung von Schallsignalen beitragen kann.

Nicht alle Autoren halten die Melone für den exklusiven Transmitter der generierten Schallwellen. AU (1993) konstatiert, daß die Melone aufgrund ihrer inhomogenen Struktur nur bis zu einem gewissen Grad fokussieren kann. Auch kann sie bei der Emission nicht allein für die Ausformung des in der Strahlenganganalyse von *Delphinus delphis* (Gemeiner Delphin) gefundenen Richtstrahls ("sonar beam") verantwortlich sein (AROYAN 1990). Nach der Einschätzung von AU (1993) könnte die Melone als "Impedanz-Transformer" dienen, der als "Interface" zwischen dem Ort der Schallentstehung (Nasengänge) und das umgebende Medium (Wasser) geschaltet ist. Die produzierten Schallwellen werden nach seiner These hauptsächlich über die knöchernen und knorpeligen Strukturen des Rostrums in das Wasser emittiert. Auch NORRIS (1968, 1980) und PILLERI und PURVES (1983) halten einen alternativen Schallweg über die Cartilago mesorostralis (ethmoidalis) für vorstellbar. Dieser stark wasserhaltige Knorpel verläuft mediosagittal in einem von den Prämaxillae, Maxillae und dem Vomer gebildeten, rostral offenen Kanal, der bis zur Spitze des Oberkiefers reicht. Der Knorpel soll aufgrund seiner räumlichen Nähe zu den mutmaßlichen Schallgeneratoren und seiner guten akustischen Isolierung (umgeben von Knochen und dem Sinus pterygoideus) für die Transmission von Schallwellen geeignet sein.

Auch als potentieller Empfänger für Schallwellen stand die Melone in einigen Publikationen zur Diskussion (BULLOCK 1968; JOHNSON 1986). Die Verifizierung dieser Hypothese steht jedoch noch aus und vieles (siehe nächstes Kapitel) spricht für eine Schallaufnahme über die Unterkieferregion.

II. DIE UNTERKIEFERREGION

Auch der Kieferapparat der Zahnwale hat im Laufe der Evolution eine ganz spezifische Modifikation erfahren, welche in enger Beziehung zu der Errungenschaft eines leistungsfähigen Sonarsystems stehen dürfte (FLEISCHER 1978; OELSCHLÄGER 1990; RAUSCHMANN et al. 2004). Interessanterweise sind die zahnwal-typischen morphologischen Charakteristika in dieser Region bei dem untersuchten früh-fetalen Narwal NEF1 bereits deutlich erkennbar (siehe Ergebnisteil).

1. MANDIBULA

Alle Odontoceten besitzen ein schlankes, lang gezogenes Corpus mandibulae, welches von medial weitgehend ausgehöhlt ist, da sich der Alveolarkanal hier bis an das mediale Periost ausgedehnt hat und dabei der Knochen durch einen einzigartigen Fettkörper ersetzt wurde (NORRIS 1968, 1980). Dieser adipöse Schlauch erstreckt sich von der Spitze des Dentale unter zunehmender Verdickung bis zum Os tympanicum in der Temporalregion. Dort ist die bindegewebige Membran des Fettkörpers (mandibuläres Periost) mit dem Periost der Bulla tympanica verwachsen (BOENNINGHAUS 1903). Bei unserem Exemplar von *Monodon* (NEF1) ist der Umbau der Mandibula schon weitgehend abgeschlossen und ein beeindruckendes Corpus adiposum mandibulae als bindegewebiges Primordium vorhanden. Allerdings wird sich der hier vergleichsweise kurze und apikal leicht nach ventral gebogene Unterkiefer mit dem später einsetzenden Längenwachstum noch deutlich strecken.

Bei dem untersuchten Feten von 137 mm Totallänge hat die extreme Ausdünnung der proximalen Mandibula noch nicht stattgefunden. Hier, im hinteren Drittel des Unterkieferknochens, ist die Kompakta bei adulten Zahnwalen teilweise nur 0,2 mm stark und wird von NORRIS (1968) als "pan bone" bezeichnet. Durch dieses ovoide "akustische Fenster" tritt laut NORRIS der zu perzipierende Schall von außen in den Mandibularfettkörper ein und wird durch ihn zum caudal angrenzenden Tympanicum geleitet. Nach dieser Theorie hören Zahnwale also mit dem Unterkiefer. Der in die Mandibel eingelassene Fettkörper hat – wie oben beschrieben - eine sehr gute akustische Leitfähigkeit und wird wie auch die Melone als akustisches Gewebe bezeichnet.

Einige Experimente sprechen für diese Theorie. So stellten MCCORMICK et al. (1970) und BULLOCK und RIDGWAY (1972) über die Messung von Cochleapotentiale bei Delphinen (*Stenella* und *Tursiops*) eine hohe Sensibilität der Mandibula und der Unterkieferregion insgesamt für kurze Klicklaute von über 20 kHz fest. Mit an verschiedenen Stellen der Unterkieferregion fixierten Hydrophonen konnten NORRIS und HARVEY (1974) die beste Schalltransmissionsrate über dem ausgedünnten "pan bone" messen (Versuchstiere waren hier tote Große Tümmler, *Tursiops truncatus*). Bei Verhaltensstudien mit einem Großen Tümmler konnte BRILL (1988) nachweisen, daß das Tier in der Ausführung seiner auf Echolokation beruhenden Aufgaben extrem beeinträchtigt wurde, wenn man seinen

Unterkiefer mit einem Neoprenüberzug abschirmte und so die Perzeption der ausgesendeten Befehlssignale weitgehend verhinderte.

Indessen wird über die Wege, auf denen der Schall zur Cochlea gelangt, noch heute kontrovers diskutiert. Die oben beschriebenen Experimente weisen zwar dem Alveolarfettkörper eine wichtige Rolle als Schallempfänger und -transmitter zu, schließen aber andere Wege der Perzeption nicht aus. So soll nach Messungen von POPOV und SUPIN (1990) die Schallaufnahme nicht am "pan bone", sondern weiter caudal im Bereich des rudimentären Meatus acusticus externus erfolgen (vgl. KETTEN 1997, 1998; WARTZOK und KETTEN 1999; RAUSCHMANN et al. 2004). Vor allem FRASER und PURVES (1960), PURVES (1967) und PILLERI und PURVES (1983) hatten diesen bei allen anderen Säugetieren etablierten "ursprünglichen" Schallweg zum Innenohr favorisiert, daß heißt durch den äußeren Gehörgang über das Trommelfell und die Gehörknöchelchen zum Perioticum.

Vielleicht hängt die Wahl des "Empfangsorgans" auch von der Frequenz der eingehenden Schallwellen ab. Die hohe Sensibilität der Unterkieferregion für Ultraschallfrequenzen, ihre durch den hier gelegenen Fettkörper bedingte gute akustische Leitfähigkeit und der Kontakt zwischen mandibulärem Fettkörper und Tympanicum scheinen diese Strukturen als biosonaren "Schalltrichter" zu prädestinieren, mit dem sich diese Arbeit in den folgenden Kapiteln noch ausführlicher beschäftigen wird. Extrem hochfrequente Ultraschallsignale könnten allerdings vielleicht auch unter Umgehung der Kette aus Gehörknöchelchen im Mittelohr durch Spalträume im Gewebe bzw. Foramina zum Innenohr gelangen (RIDGWAY, OELSCHLÄGER, pers. Mitt.), vor allem nach dem "Fluten" der luftgefüllten Paukenhöhle durch das hier lokalisierte Corpus spongiosum (cavernosum) tympani (s. S. 78) zur Vermeidung eines Barotraumas während den Tauchgängen.

2. JOCHBOGEN UND KIEFERAPPARAT

Auch der Arcus zygomaticus und damit der gesamte Kieferapparat hat bei Zahnwalen im Zuge der Anpassung an das Ultraschallhören im Wasser drastische Modifikationen erfahren, welche bei dem hier untersuchten Narwal-Fetus eindrucksvoll zutage treten. Sie wurden im Ergebnisteil (s. S. 28 - 32) bereits ausführlich dargestellt.

Bei Säugetieren dienen die Jochbögen grundsätzlich als seitliche Verstrebungen zwischen dem Splanchnocranium (Gesichtsschädel) und dem Neurocranium (Hirnschädel). Bei Pflanzenfressern z. B. fungiert der Arcus zygomaticus als Origo für den kräftigen Musculus masseter und leitet Kaudrucke vom Splanchnocranium auf das Neurocranium ab. Noch offensichtlicher ist dieser funktionelle Zusammenhang der beiden Schädelkomponenten bei Raubtieren, wo die Jochbögen auch entgegengesetzten Belastungen (Zugkräften) standhalten müssen. Wenn beispielsweise ein Leopard mit seinem Beutetier, welches erheblich mehr wiegen kann als die Raubkatze selbst, auf einen Baum klettert, müssen die

Kräfte entlang einer kinematischen Kette von den Extremitäten und dem Schultergürtel bzw. dem Beckengürtel über die Wirbelsäule, die Kopfgelenke und den Hirnschädel (Schädelbasis; Jochbögen) zum Splanchnocranium mit den Kiefern und Reißzähnen übertragen werden (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.). Hierbei hat die mechanische Festigkeit des Lokomotionsapparates höchste Priorität.

Auch Schallwellen werden vom Splanchnocranium über den Jochbogen und das Os squamosum auf das Paukenbein (Os tympanicum) und Felsenbein (Os petrosum) übertragen (Knochenleitung). Bei terrestrischen Säugern und im Falle von externen Schallquellen im Medium Luft spielt dies infolge der vergleichsweise hohen Impedanz (Luft / Kopfgewebe) normalerweise nur eine untergeordnete Rolle (eine andere Situation ergibt sich für Eigenschall, so z. B. für Kaugeräusche, s. u.). Im aquatischen Milieu hingegen ist für Säugetiere mit fest in der Schädelbasis eingelassenen Periotica ein Richtungshören und damit ein auf Ultraschall basierendes Navigieren (Sonar) kaum möglich. Erfahrungsgemäß können sich menschliche Taucher unter Wasser extrem schlecht an Schallquellen orientieren, da hier der gesamte Schädel schwingt und ein Richtungshören damit unmöglich wird. Ein weiterer Aspekt befaßt sich mit der Lebenssituation der ersten Wale, die ja von plesiomorphen Huftieren abstammen sollen. Als mutmaßliche Urahnen der Cetaceen gelten heute fossile Ungulaten der Ordnung Condylarthra ([Stammhuftiere]; VAN VALEN 1968; GASKIN 1982; OELSCHLÄGER 1987, 1990; KLIMA und OELSCHLÄGER 1994a, b). *Mesonyx obtusidens* ist ein längst ausgestorbener Vertreter jener landlebenden carnivoren Huftier-Vorfahren, aus denen vor etwa 50 Millionen Jahren (unteres Eozän) die fossilen Urwale (Archaeoceti) hervorgegangen sein sollen (VAN VALEN 1968; SZALAY 1969; OELSCHLÄGER 1978, 1990; ROTHAUSEN 1985).

Rezente Huftiere (Ungulata) sind als Pflanzenfresser infolge des relativ geringen Brennwertes ihrer Nahrung über lange Perioden des Tages damit beschäftigt, Pflanzenmaterial aufzunehmen und dabei adäquat zu zerkleinern. Dies trifft vor allem auf Wiederkäuer zu, welche ihre Nahrung noch mehrmals mit den Zähnen mechanisch "nachbearbeiten" (Rumination), bevor die eigentliche bakteriell-fermentative Aufschließung der Nahrungsbestandteile in den Vormägen (Vormagenverdauung in Pansen, Netz- und Blättermagen) und dem Labmagen einsetzt. Die beim Wiederkäuen entstehenden Kaugeräusche sind bei den wild lebenden Ruminantia (Antilopen, Büffel und andere) wegen der implizierten Knochenleitung ein limitierender Faktor, weil auf diese Weise die Qualität des Hörsinnes eingeschränkt wird (Gefahr durch leise und vorsichtig agierende Raubtiere)¹. Bei den Urwalen (Archaeoceti) als Nachfahren ursprünglicher, räuberisch lebender Huftiere - und mehr noch bei den rezenten Zahnwalen (Odontoceti) - müßten solche Beeinträchtigungen des Hörsinnes durch Knochenleitung sehr viel schwerer wiegen. Diese

¹ Diese Einschränkung wird vermutlich durch den extrem hohen Stellenwert des visuellen Systems kompensiert; z.B. sind bei den Wiederkäuern die oberen Hügel des Tectum mesencephali erheblich größer als die unteren (auditorischen) Hügel (SCHÖBER und BRAUER 1974). Weiterhin sind bei solchen klassischen Beutetieren die Augen seitlich gestellt, was mit einem extrem weiten Gesichtsfeld korreliert ("Panoramablick"). Allerdings verfügen sie über ein stark begrenztes binokuläres Sehen, da sich durch die seitliche Augenstellung das rechte und das linke Gesichtsfeld nur geringfügig überlagern (DYCE et al. 1991).

Wale haben zwar die räuberische Lebensweise ihrer Vorfahren übernommen, Kauprozesse sind aber aus Gründen der kontinuierlichen akustischen Orientierung und Kommunikation obsolet geworden (von der mangelnden Kompensation des Gehörs durch den Gesichtssinn im trüben Wasser und bei Dunkelheit ganz zu schweigen). Die Vorbereitung der Beute auf die Verdauung mußte daher auf ein schnelles Abschlucken derselben beschränkt werden, denn eine Knochenleitung von Schall in diesem Bereich würde mit Sicherheit zu Interferenzen führen und hätte mehr als nur störende Auswirkungen auf das hochspezialisierte Echolot-System moderner Zahnwale. Eingehende Signale würden verfälscht oder gar ausgelöscht und somit dieser Sinneskanal relativiert. Daher ist in der Reduktion des vorderen Jochbogens zu einer dünnen Knochenspange zur Vermeidung von Knochenleitung eine ebenso konsequente Anpassung an das Wasserleben zu sehen wie in der Abkoppelung anderer Elemente des Schädels voneinander. Von besonderer Bedeutung ist schließlich die Herauslösung der Ohrknochen aus der Schädelbasis, welche den Gehörorganen jetzt eine Schallperzeption unabhängig voneinander und vom Rest des Schädels ermöglicht. Hierdurch wird vermutlich auch das Problem von Interferenzen durch emittierte Eigenschallsignale gelöst. Somit erklärt sich die Verminderung der Festigkeit des gesamten Kauapparates der Zahnwale v.a. als eine Anpassung zugunsten des neuen komplexen Informationssystems "Sonar" (OELSCHLÄGER 1986a, 1987, 1990, 2000). Ein zusätzlicher Vorteil des ausgedünnten Arcus zygomaticus der Zahnwale dürfte darin bestehen, daß diese Knochenspange, welche beiderseits lateral des proximalen Unterkiefers verläuft, den Zutritt des Schalls / Ultraschalls zum "pan bone" mit seinem akustischen Fenster nur minimal beeinträchtigen dürfte (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.).

Im frühen Fetalstadium NEF1 (137 mm) ist bei *Monodon* die Reduktion von Teilen des Jochbogens (Os malare) zu einer dünnen Knochenspange bereits abgeschlossen. Dies ist - auch chronologisch - als ein wesentlicher Schritt zur akustischen Isolation des Tympanoperioticums zu verstehen (Reduktion der Knochenleitung). Gleichzeitig hat aber bei NEF1 der Prozess der Abkoppelung des Tympanoperioticums von der Schädelbasis gerade begonnen; hier ist als Spalt zwischen Ohrkapsel und Schädelbasis die Fissura basicochlearis zu erkennen (Abb. 51: fbc). Beim 150 mm-Fetus NEF2 indessen ist die Trennung des Tympanoperioticums vom Schädel fortgeschritten (Auflösung der orbito-capsulären Kommissur).

Die direkte Nachbarschaft von Mandibularfettkörper und Musculus pterygoideus medialis, welche medial des akustischen Fensters der Mandibula über deren solitär verbliebenes Periost zusammenhängen, lassen über einen potentiellen Einfluß des aktiven Muskels auf die Form des Fettkörpers als Schallkanal nachdenken. Auch der Muskelbauch des Musculus pterygoideus lateralis könnte durch seine Kontraktion den Fettkörper verformen. Inwieweit hierdurch die Perzeption des Schalls modifiziert werden kann, muß angesichts des dürftigen momentanen Erkenntnisstandes vorläufig Spekulation bleiben.

III. DIE OHRREGION

Die folgende Betrachtung ist den physikalischen Problemen gewidmet, mit welchen sich das Ohr der Säugetiere bei der Anpassung an das Leben unter Wasser auseinandersetzen muß. Wasser und Luft zeigen große Unterschiede in der Höhe des akustischen Widerstands (Impedanz). Wegen der Dichteunterschiede der beiden Medien kann Schall nur begrenzt von Luft in Wasser übertreten und umgekehrt. Darüber hinaus müssen die Ohren (und das Gehirn) mit erheblich höheren Ausbreitungsgeschwindigkeiten des Schalls zurechtkommen (geringe Laufzeitunterschiede) und wechselnden, zum Teil sehr hohen Drucken standhalten. Auch ist die mechanisch / akustische Koppelung zwischen Sender und Empfänger sehr viel enger. Aufgrund dieser veränderten funktionellen Rahmenbedingungen und in Verbindung mit der Etablierung eines "Unterwassersonars" wurde bei allen Zahnwalen die Morphologie des gesamten Ohrkomplexes stark abgewandelt.

Vergleichend-embryologische Studien von SOLNTSEVA (1992) ergaben, daß sich die Skelett-Primordien bzw. die peripheren Anteile des auditorischen Systems großenteils in der embryonalen Phase, also während der Chondrifikation, entwickeln. In der späten Embryonalperiode werden die Gehörknöchelchen angelegt, desgleichen die zweite Windung der Cochlea; beim Narwal (*Monodon monoceros*) und beim Beluga (*Delphinapterus leucas*) besitzt die Cochlea des Adultus wie bei den meisten anderen Walen insgesamt nur zwei Windungen. Am Ende der Embryonalphase erfolgt die Bildung der Paukenhöhlenwand, die Ausweitung der Paukenhöhle und die Entwicklung der Ossicula auditiva. Im Mesenchym des Cavum tympani ist nun ein cavernöser (d.h. eher spongiöser) Plexus zu erkennen, der das Lumen des Cavum nahezu ausfüllt (Corpus "spongiosum" tympani). Der äußere Gehörgang verläuft S-förmig, ist mit Epithelzellen ausgefüllt und wird von Knorpelanlagen umgeben. Die Rotation der Ohrkapsel und der Gehörknöchelchen um eine "longitudinale und transversale Achse" ist bei den Bartenwalen am Ende der Embryonalphase abgeschlossen (SOLNTSEVA 1992; leider existiert hier kein Hinweis auf die Situation bei Zahnwalembryonen). Diese Autorin erwähnt auch kurz eine beginnende "Separation des Perioticums vom Schädel" (bei Odontoceten), geht aber nicht genauer darauf ein. Ontogenetisch gesehen sind laut SOLNTSEVA (1992, 1999) die meisten spezies-spezifischen Merkmale des peripheren auditorischen Systems der Barten- und Zahnwale in einer frühen Entwicklungsphase ausgeprägt.

1. DAS ÄUSSERE OHR

In der Evolution der Wale wurde das äußere Ohr extrem stark reduziert. BOENNINGHAUS (1903) berichtet, daß sich an der hinteren Wand der nadelstichartigen Ohröffnung ein "kleiner, knöpfchenförmiger Fortsatz der Haut" befinden kann. Dieser Processus wurde u.a. bei einem nicht näher beschriebenen Beluga-Fetus (*Delphinapterus leucas*) auf beiden

Seiten gefunden. HOWES (1880) fand diesen Fortsatz bei zwei adulten Schweinswalen (*Phocoena phocoena*). Hierbei soll es sich laut HOWES (1880) und KÜKENTHAL (1893) aber nicht um Ohrmuschelrudimente handeln. Ihre Bedeutung bleibt rätselhaft und aktuelle Befunde hierzu fehlen bislang. OELSCHLÄGER (unpubliziert) fand bei einem neonaten Exemplar von *Tursiops truncatus* in der betreffenden topographischen Region unter dem Blubber (subcutane Speckschicht) gelegen eine kleine und gerundete knorpelähnliche Platte, die aber nicht weiter analysiert wurde.

Im Zusammenhang damit erreichen auch die äußeren Ohrmuskeln, welche bei den Haussäugetieren (i.e.S. Wiederkäuer, Pferd, Schwein, Hund, Katze) für das aktive Ohrenspiel kräftig ausgebildet sind, bei Walen nur einen rudimentären Status. Vergleichend-anatomisch und entwicklungsgeschichtlich lassen sich die Ohrmuskeln der Säugetiere in eine prae-, ventro- und retroaurikuläre Gruppe aufteilen (NICKEL et al. 1992). Die Anteile der erstgenannten Gruppe sind Abkömmlinge der Pars intermedia, jene der ventroaurikulären Gruppe gehen auf die Pars auricularis des *M. sphincter colli profundus* unserer Haussäugetiere zurück. Die retroaurikuläre Gruppe dagegen ist ein Derivat der tiefen Portion des *Platysma* (NICKEL et al. 1992, s. u.). Da Odontoceten eine tiefgreifend modifizierte Fazialismuskulatur besitzen, lassen sie sich nicht ohne weiteres von den anatomischen Gegebenheiten der Haussäugetiere ableiten. Eine Homologisierung der beim fetalen Narwal ohnehin kaum zu identifizierenden *Musculi auriculares* erscheint daher schwierig. Darüber hinaus gibt es auch innerhalb der Zahnwale Probleme bei der Homologisierung der aurikulären Muskeln (s. u.).

HUBER (1934) nahm bei einem spät-fetalen Narwal den *Nervus facialis* als "Leitfaden", um die Ohrmuskulatur zu identifizieren. Dieser Autor fand bei seinem Exemplar die Pars auricularis des *Musculus sphincter colli profundus* bis auf eine Bindegewebsplatte reduziert. BOENNINGHAUS (1903) identifizierte beim Schweinswal (*Phocoena phocoena*) den *Musculus zygomatico-auricularis*, der als ein Homologon des gleichnamigen Einwärtsziehers der Ohrmuschel bei den Haussäugetieren gelten kann. Bei Delphinarten wie *Tursiops truncatus* (HUBER 1934) und *Stenella attenuata* (RAUSCHMANN 1992) scheint dieser Muskel ebenfalls nicht wirklich degeneriert, denn er verfügt über gut darstellbare, fleischige Anteile. Darüber hinaus ist nach HUBER beim Narwal nur die Gruppe der "Musculi auriculares posteriores" vorhanden ("Ohrmuschelheber" der Haussäugetiere?). Hierbei handelt es sich wahrscheinlich um Homologa der drei anderen, von BOENNINGHAUS (1903) beschriebenen Muskeln, nämlich um die *Musculi occipito-auricularis*, *orbito-auricularis superficialis* (beide im *Panniculus carnosus* miteinander verschmolzen) und *occipito-auricularis profundus*, welcher von RAUSCHMANN (1992) auch beim Schlanken Delphin (*Stenella attenuata*) isoliert werden konnte.

Die als *Platysma* (NICKEL et al. 1992) bezeichnete Muskelplatte, welche bei vielen Säugetieren von dorsal aus der Nackenregion in die Gesichtsmuskulatur einstrahlt, fehlt den Zahnwalen (BOENNINGHAUS 1903). Daher ist auch die hiermit assoziierte retroaurikuläre Muskulatur ("Auswärtszieher" und "Niederzieher" der Ohrmuschel) verschwunden.

2. MEATUS ACUSTICUS EXTERNUS

Bei erwachsenen Odontoceten beginnt der äußere Gehörgang mit einer stecknadelkopfgroßen Öffnung oft nur wenige Zentimeter hinter dem temporalen Augenwinkel. KELLOGG (1928) konstatierte, daß man in diesen winzigen Porus nicht einmal eine Bleistiftmine einführen könne. Der externe Ohrkanal ist bei Zahnwalen darüber hinaus durch Epithel-Detritus zumindest stellenweise obliteriert. Bei Bartenwalen (Mysticeti) dagegen liegt im äußeren Gehörgang eine - das hier weite Lumen völlig ausfüllende - fusiforme Ausstülpung der Pars flaccida des Trommelfells (sogenannter "glove finger").

Am äußeren Abschnitt des Meatus acusticus externus der Zahnwale liegt - auch beim Narwal - ein meist verkümmertes U-förmiger Knorpelrest der ursprünglichen Ohrmuschel (Pinna), welcher sich tütenartig um den Gehörgang legt. Nur in diesem Bereich ist der Ohrkanal nicht dauerhaft kollabiert (BOENNINGHAUS 1903). Der innere Abschnitt des Meatus acusticus externus ist dagegen membranös. Der äußere Gehörgang der Zahnwale soll laut KETTEN (1998) keine sichtbare Verbindung mit der Membrana tympani oder dem Mittelohr haben. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung konnte dies beim fetalen Narwal nicht nachvollzogen werden; hier scheint eine Verbindung des Meatus acusticus externus mit dem Trommelfell durchaus gegeben (Abb. 63 – 70: mae, mty).

Angesichts der hier geschilderten Reduktion des gesamten äußeren Ohres bei Walen werteten viele Autoren dasselbe als eine funktionslose Einrichtung (BOENNINGHAUS 1903; HUBER 1934; KELLOGG 1938; YAMADA 1953; REYSENBACH DE HAAN 1956, 1966; NORRIS 1964, 1980; RIDGWAY et al. 1974). Aber hierzu gibt es auch Widerspruch: so betrachten vor allem FRASER und PURVES (1954, 1960), PURVES (1966), PILLERI (1983c, 1990) und PILLERI und PURVES (1983) den äußeren Gehörgang als einen funktionsfähigen Schallempfänger. Durchaus vorstellbar wäre auch die Existenz zweier unabhängiger Empfänger (Unterkiefer mit akustischem Fenster ["pan bone"] / Meatus acusticus externus), für unterschiedliche Frequenzbereiche der eingehenden Schall-Signale, wofür sich KETTEN (1997, 1998) ausspricht. Sie beschreibt für den Großen Tümmler (*Tursiops truncatus*) und andere, nicht näher bezeichnete Zahnwalarten die Existenz von zwei äußeren Fettkörpern (Lobuli), von denen einer dem "pan bone" seitlich aufliegt (akustisches Fenster) und ein zweiter senkrecht zur Längsachse des Tieres um den Meatus acusticus externus herum gelegen ist. KETTEN (1997) schlußfolgert, daß die orthogonale Stellung der beiden Kanäle zueinander, nämlich des Unterkieferfettkanals (longitudinal) und der Lobuli (transversal) die perzipierten Schallwellen frequenzabhängig aufnehmen und weiterleiten. Vielleicht ergibt sich aus dieser These eine Erklärung für die von POPOV und SUPIN (1990) in der retromandibulären (aurikulären) Region gemessene besondere Empfindlichkeit für niederfrequente akustische Stimuli.

An dieser Stelle sollte noch erwähnt werden, daß HUBER (1934) beim spät-fetalen *Monodon* einen "ellipsoiden" Fettkörper im Bereich des distalen Meatus acusticus externus beschrieben hat, aber funktionell nicht weiter interpretierte. PILLERI (1983c) sieht im übrigen

die Funktion der verbliebenen Ohrmuskeln in der Modulation dieser adipösen Struktur, wobei allerdings unklar ist, ob der von HUBER (1934) beschriebene Fettkörper den von KETTEN (1997) beschriebenen adipösen Lobuli entspricht.

3. MEMBRANA TYMPANI

Ob das Trommelfell der Zahnwale eine Rolle bei der Schallübertragung spielt, ist nicht abschließend geklärt. Im Vergleich mit terrestrischen Säugetieren ist bei allen Cetaceen das Trommelfell jedenfalls stark modifiziert (YAMADA 1953; FLEISCHER 1973), bei einigen Arten durch derbes Bindegewebe verdickt (Schweinswal, *Phocoena phocoena*) und bei anderen (Narwal, *Monodon monoceros*) eigentümlich gewunden (BUCHANAN 1828). Bei manchen Arten scheint es gänzlich zu fehlen ([Zwergpottwal, *Kogia breviceps*]; FLEISCHER 1975), was genauer zu überprüfen wäre. In diesem letzten Fall soll die ausgedünnte laterale Lippe (Lamina lateralis) der Bulla tympanica der Schallaufnahme dienen ("knöchernes Trommelfell"). Der Anulus tympanicus (Trommelfellring) mit seinem bei Landsäugetieren typischen Falz ist modifiziert (*Phocoena*) oder fehlt ganz (FLEISCHER 1973).

Bei unserem Narwal-Fetus NEF1 ist die Membrana tympani deutlich erkennbar und mit dem Hammergriff (Manubrium mallei), der auch beim adulten Narwal nicht verkümmert ist, verbunden (Abb. 68: mty, MM; Abb. 70a: mty, M). In situ-Abbildungen von PILLERI (1983c) zeigen beim adulten Narwal ein trichterförmig ausgezogenes Trommelfell, das ebenfalls eindeutig am Hammergriff inseriert. FLEISCHER (1973) fand bei *Phocoena* kein Manubrium mallei, sondern beschreibt als Anheftungsstelle die Lateralseite des Malleus.

Nach BOENNINGHAUS (1903) ist die Membrana tympani beim Schweinswal (*Phocoena phocoena*) dick, undurchsichtig und "schwingungsunfähig". Wie bei vielen Zahnwalen kommt auch bei dieser Spezies die Verbindung zwischen Trommelfell und Hammergriff-Rudiment über eine "sporn"-artige Ausziehung der Membrana tympani ("Ligamentum tympanicum") zustande. Vielleicht führte diese Modifikation des Trommelfells zu einem Strang über die Verkleinerung seiner Fläche zu einer Veränderung im Verhältnis der hier wirksamen Übertragungsflächen von Pars tensa einerseits und Gehörknöchelchenkette andererseits (s. S. 80 - 83). Laut FLEISCHER (1973) soll der Durchmesser des Trommelfells unter anderem mit dem Frequenzbereich der emittierten Sonarsignale einer Spezies korrelieren.

4. TYMPANOPERIOTICUM

Auch im Bereich der Ohrknochen haben sich die Zahnwale offenbar optimal an die physikalischen Gegebenheiten der Unterwasserwelt und an die Lebensweise von "Echolotatoren" adaptiert.

Generell sind das Os tympanicum und das Os perioticum ankylotisch zu einem unregelmäßig gerundeten Körper, dem Tympanoperioticum, vereinigt, welches wie das Fusionsprodukt aus einer Muschelschalenklappe und einer flachen Schnecke aussieht. Hinsichtlich der Form und Größe gibt es aber auch hier zwischen den Zahnwalarten viele Unterschiede. Für den adulten Narwal mit einer durchschnittlichen Kopf-Schwanz-Länge von 450 cm (ohne Stoßzahn) gibt PILLERI (1983c) folgende Dimensionen an: Länge der Bulla: 47 mm; Länge des Perioticums: 54 mm.

In der früh-fetalen Phase von *Monodon* (NEF1) ist die Ohrkapsel (Perioticum; Petrosium; Felsenbein) noch über knorpelige Kommissuren mit Nachbarelementen des Schädels verbunden (Primordialcranium). Bei einer Totallänge von 137 mm (entspricht ca. 9 % der Geburtslänge; Größe des Neonatus: 1500 mm; Tragzeit ca. 15 Monate) hat bei NEF1 die Auflösung dieser Verbindungen (Kommissuren) am Beispiel der medialen Commissura basicochlearis begonnen; hier liegt bereits ein durchgehender, bindegewebig gefüllter Spaltraum zwischen den Knorpel-elementen der Schädelbasis vor. Bei einem von De BURLET (1913a) untersuchten *Phocoena*-Fetus von 48 mm Gesamtlänge (entspricht 5,6 % der Geburtslänge; Größe des Neonatus: 800-900 mm) war diese Kommissur noch nicht vollständig verschwunden (vgl. S. 35). Die Ohrkapsel von NEF1 scheint auf der medialen Seite leicht abgesunken (Abb. 51 und 65: fbc). Im Laufe der weiteren Entwicklung koppelt sich das Perioticum vermutlich durch Apoptose (physiologischer Zelltod von Chondrozyten) und die relative Verkürzung von ossifizierenden Fortsätzen (auf den Schädel insgesamt bezogen) fast völlig ab, und seine Suspension an der Schädelbasis ist dann weitgehend ligamentös. Das deckknöchern entstehende Paukenbein (Tympanicum) befestigt sich – anders als bei tetrapoden Säugetieren und fossilen Urwalen – von Anfang an nur am Perioticum (GINGERICH et al. 1983; OELSCHLÄGER 1986a, b, 1990). OELSCHLÄGER (1986a, 1987, 1990) sieht in dem "letzten knöchernen Kontakt" des Tympanoperioticums (Processus posterior ossis tympani) am Schädel (Squamosum) ein Widerlager für den massiv verdichteten und schweren Knochenkomplex, der post mortem bei mazerierenden Schädeln von Zahnwalen mangels Verkeilung des Perioticums bzw. angesichts der Kürze seiner Fortsätze meist herausfällt (sog. "Cetolith"). Als eine gewisse Ausnahme hinsichtlich der Abkoppelung kann der Ganges-Delphin (*Platanista gangetica*), ein ursprünglicher Flußdelphin, gelten. Bei dieser Art ist das Perioticum über seine knöchernen Fortsätze (Processus anterior, posterior) noch in der Schädelbasis verkeilt, was als plesiomorphes Merkmal an die Situation der Urwale (Archaeoceti; OELSCHLÄGER 1986a) und der Bartenwale (s.u.) erinnert. Auch hinsichtlich der Aufhängung des Tympanicums zeigt der Ganges-Delphin eine Besonderheit, da hierbei noch das Squamosum beteiligt ist.

Bei modernen, "hochevolvierten" bzw. hochenzephalisierten Odontoceten hat sich das immer stärker bindegewebig suspendierte Perioticum aus der Schädelbasis herausgedreht (OELSCHLÄGER 1986a, b, 1987, 1990) und rückt dabei deutlich nach ventral. BOENNINGHAUS (1903) gibt bei einem mittelgroßen Schweinswal (*Phocoena phocoena*) den Abstand zwischen den Basalkonturen des abgesunkenen Perioticums und des Basioccipitale

(Schädelbasis) mit 15 mm an. Dieses Phänomen wurde bislang nur für Cetaceen beschrieben. Damit ist das Ohr zur Vermeidung einer potentiellen Knochenleitung von Eigen- oder Fremdschall weitgehend vom Schädel abgekoppelt, was für das Richtungshören unabdingbar ist (YAMADA 1953).

Bei Bartenwalen (Mysticeti), die sich meist im Infraschallbereich zwischen 20 und 40 Hz (Blauwal; *Balaenoptera musculus*), teilweise aber auch bis maximal 12.000 Hz verständigen (Buckelwal; *Megaptera novaeangliae*; CUMMINGS und THOMPSON 1971), berührt die Bulla tympanica das Perioticum wie bei Zahnwalen nur an zwei Stellen, doch sind hier die beiden vergleichsweise langen Fortsätze des Perioticums (Processus anterior et posterior) partiell unter benachbarten Knochenelementen verborgen bzw. zwischen diesen eingekeilt. Daher läßt sich das Perioticum nach der Mazeration des zwischengeschalteten straffen Bindegewebes zwar in situ etwas bewegen, kann aber nicht herausgenommen werden bzw. herausfallen.

Bei Tapir (BOENNINGHAUS 1903), Schwein, kleinen Wiederkäuern (Schaf und Ziege) und beim Pferd (NICKEL et al. 1992) ist das Perioticum ebenfalls nicht mit der Schläfenbeinschuppe verwachsen. Hier wird der Processus mastoideus des Perioticums (Petrosium) vom Squamosum mit seinem Processus zygomaticus und dem Exoccipitale mit seinem Processus paroccipitalis (Processus paracondylaris; NICKEL et al. 1992) fest umklammert und so in seiner Lage dicht unter der seitlichen Schädelbasis gehalten.

Erwähnenswert erscheinen hier auch die Verhältnisse bei den Flußpferden (*Hippopotamus*). Bei diesen semiaquatischen Tieren ist der rostroventrale Teil des Perioticums, welcher die Cochlea enthält, mit keinem anderen Knochen der Schädelbasis verwachsen, sondern lediglich von Bindegewebe umgeben (FLEISCHER 1973).

Bei den Seekühen (*Sirenia*) sind das Perioticum und das Tympanicum ebenfalls nicht mit den umliegenden Schädelknochen verwachsen, sondern liegen laut FLEISCHER (1973) lose in einer Aushöhlung des Squamosums, einem bei diesen Tieren extrem leichten Knochenelement, das aus einem lockeren Geflecht dünner Knochen trabekel besteht.

Infolge der starken akustischen Koppelung zwischen Sender und Empfänger im Medium Wasser und als Anpassung an vergleichsweise hohe Schalldrucke und hohe hydrostatische Drucke auf die Wand der lufthaltigen Paukenhöhle (Bulla tympanica) ist der schalleitende Apparat bei Walen extrem massiv gebaut. Daher sind alle Teile des gesamten Tympanoperioticums bei Zahnwalen keramikartig verdichtet (osteosklerotisch²) und meist auch besonders dick (pachyostotisch²), und nur an der Kontaktfläche mit dem Corpus adiposum der Mandibula ist die laterale Wand der Bulla tympanica ausgedünnt. Daß das Tympanoperioticum so kompakt und schwer gebaut ist, hat aber vermutlich noch einen weiteren Grund: So sollen die im Vergleich mit der Situation bei Landsäugetieren extrem

² Hier im Sinne von *physiologisch* verdickter, fester und harter Knochensubstanz verwendet (physiologische Pachyosteosklerose).

schweren Ohrknochen trotz ihrer osteologischen Abkoppelung von der Schädelbasis den schwingenden Gehörknöchelchen (*Ossicula auditiva*) Stabilität verleihen (FLEISCHER 1978: "mass-spring effect"). Darüber hinaus gibt es zu diesem Thema noch die sogenannte "Seismographen-Theorie" (YAMADA 1953), welche besagt, daß beim Eintreffen von Schallwellen die trägen Ohrkapseln der Zahnwale zwar später zu schwingen anfangen als die leichteren Knochen des Schädels, aber dafür länger oszillieren als die sie umgebenden Elemente. Dieses zeitlich versetzte Schwingungsverhalten der Schädelkomponenten (zuerst die leichteren Schädelknochen, dann das schwerere Tympanoperioticum) dürfte zur Identifikation des eingehenden Schallereignisses beitragen. Die hier beschriebenen morphologischen Besonderheiten bei Walen und anderen (semi-) aquatischen Säugetieren, nämlich die Abkoppelung des Ohrkomplexes, seine nahezu ausschließlich ligamentöse Aufhängung und die pachyosteosklerotische Ausbildung der knöchernen Ohrkapsel tragen somit dazu bei, für das Leben unter Wasser eine vom Rest des Craniums weitgehend unabhängige Perzeption von Schallereignissen zu gewährleisten, wobei auch die beiden Ohren weitgehend unabhängig voneinander sein dürften (Richtungshören).

Das Tympanoperioticum der Wale ist von extensiven akzessorischen Hohlräumen, Aussackungen des Cavum tympani, umgeben, welche in Anzahl und Ausdehnung variieren. Nach der Nomenklatur von FRASER und PURVES (1954) sind es gewöhnlich vier, nämlich die Sinūs pterygoideus, medialis, peribullaris et posterior. Die Sinūs leiten sich rostral von der Eustachischen Röhre (*Tuba pharyngotympanica*), caudal von der Mittelohrhöhle (Cavum tympani) ab. Sie sollen dem Druckausgleich (FRASER und PURVES 1960) beziehungsweise der akustischen Isolation des Ohres dienen (NORRIS 1968; OELSCHLÄGER 1986a). OELSCHLÄGER beschreibt für den Amazonas-Delphin (*Inia geoffrensis*), eine Art, die sich hauptsächlich in seichtem Wasser aufhält, auffallend große Hohlräume für die Sinūs peribullaris et pterygoideus. Ob dieses nahezu blinde Tier mit seinem auf ultrahochfrequenten Schall spezialisierten Orientierungssystem vielleicht einer besonders ausgeprägten akustischen Isolierung seiner Ohrknochen bedarf, ist unbekannt. Dasselbe gilt für die Frage, ob es sich bei den Sinūs um mechanisch relevante Strukturen für den Druckausgleich während der Tauchgänge handelt.

Bei der Sektion toter Delphine fanden FRASER und PURVES (1960) in den Sinūs albuminreichen Schaum. RAUSCHMANN (1992) erhielt in MRT-Scans ein signalreiches Echo der akzessorischen Luftsäcke, welches sowohl von einer physiologisch vorhandenen eiweißreichen Flüssigkeit (Schaum) stammen, aber auch postmortal durch Einblutungen verursacht worden sein könnte (RAUSCHMANN et al. 2004).

Beim früh-fetalen Narwal NEF1 sind diese Hohlräume noch nicht angelegt. Auch BOENNINGHAUS (1903) konnte bei einem 71 mm langen Schweinswal-Fetus (*Phocoena phocoena*) keine derartigen Luftsäcke finden. Ein 680 mm großer Schweinswal (Größe des Neonatus 800 – 900 mm) hingegen ließ schon mehrere Ausbuchtungen der *Tuba pharyngotympanica* als erste Anlagen der pneumatischen Sinūs erkennen. Das Wachstum der Luftsäcke ist demnach progressiv, d.h. ihre Ausdehnung nimmt mit steigendem Alter zu.

Im Vergleich mit den akzessorischen Luftsäcken der Nase, bei NEF1 immerhin schon als Knospen vorhanden, sind jene des Ohres offenbar retardiert. Unter der Annahme, daß die Nasensäcke phylogenetisch später entstanden als die des Ohres – worauf manche paläontologischen Befunde hindeuten – handelt es sich hierbei ontogenetisch gesehen um eine Heterochronie (vgl. RICHARDSON und OELSCHLÄGER 2002).

Bei den akzessorischen tympanalen Luftsäcken der Zahnwale soll es sich laut BOENNINGHAUS (1903) nicht um eine simple Homologie zum Luftsack (Tubensack) des Pferdes handeln. Letzterer entsteht durch extensives Schleimhautwachstum der Tuba auditiva selbst, die sich bei dieser Spezies zum Tubensack erweitert und daher unmittelbar als Diverticulum derselben angesehen werden muß. Die pneumatischen Hohlräume der Zahnwale indessen sollen laut BOENNINGHAUS allesamt Derivate (Aussackungen) der Paukenhöhlenschleimhaut darstellen. YAMADA (1953) räumt jedoch ein, daß zumindest der große Sinus pterygoideus der Zahnwale als eine Erweiterung des vorderen Tubenabschnitts aufgefaßt werden kann (vgl. S. 76: rostraler Sinus). Im übrigen finden sich Tubensäcke auch beim Esel (und anderen Equiden), beim Tapir, Klippschliefer und bei der Fledermaus. Ihre funktionelle Bedeutung wird immer wieder diskutiert und über die Stringenz der daraus resultierenden vielfältigen Hypothesen liegt noch keine abschließende Beurteilung vor. Der Verlauf der Arteria carotis interna durch die Hinterwand des Luftsacks der Equiden könnte bei diesen Tieren einer Abschwächung (Dämpfung) der Carotispulswelle im Sinne einer Protektion des Ohres gegen unerwünschten Eigenschall dienen (KOCH 1985). Zur Situation der Carotis interna bei Zahnwalen siehe Seite 78 – 79.

5. TYMPANOHYALE (TYMPANOHYOIDEUM; NICKEL et al. 1992)

Beim fetalen Fleckendelphin (*Stenella attenuata*) wird die caudale Fläche des Tympanoperioticum von einem mächtigen Knorpel, der Cartilago tympanohyalis bedeckt (pfannenartige Erweiterung des Reichertschen Knorpels), welcher rostroventral in die Cartilago stylohyalis (prospektives Os stylohyoideum nach NICKEL et al. 1992) übergeht (RAUSCHMANN 1992, RAUSCHMANN et al. 2004). Der Reichertsche Knorpel ist ein Derivat des dorsalen / proximalen Abschnitts des zweiten Kiemenbogens (STARCK 1975); sein flächiger Anteil wird beim Delphin bis zum adulten Stadium offenbar weitestgehend reduziert oder vielleicht auch in Knochenmaterial des Tympanoperioticums umgewandelt (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.). Am mazerierten Tympanoperioticum eines adulten Flaschnasendelphins (*Tursiops truncatus*) – auch Großer Tümmler genannt - fand OELSCHLÄGER (1986b) in beiden Temporalregionen je einen kleinen verknöcherten Rest des Tympanalknorpels in synostotischer Verbindung mit dem Processus posterior des Perioticums. Hierbei könnte es sich aber auch um die Teilverknöcherung einer von KETTEN und WARTZOK (1990) beschriebenen ligamentösen Verbindung zwischen der caudalen Fläche des Tympanoperioticums und dem "stylo-basihyoid complex" handeln, welcher ebenfalls ein

Rudiment der Cartilago tympanohyalis darstellen soll. Das Tympanohyale selbst soll nach KETTEN (1991) beim adulten Delphin nur noch als knorpeliger Discus zwischen einer runden Eintiefung am ventralen Ende des Exoccipitale (Processus paracondylaris; NICKEL et al. 1992) und dem dorsalen Ende des Stylohyale (Stylohyoideum) erhalten sein.

6. PAUKENHÖHLE UND CORPUS CAVERNOSUM (SPONGIOSUM) TYMPANI

Die Schleimhaut des Cavum tympani bezeichnet BOENNINGHAUS (1903) beim Schweinswal (*Phocoena phocoena*) als aufgelockert und abnorm verdickt. Die Mucosa soll in diesem Bereich alle Elemente der Paukenhöhle bedecken; diese Besonderheit wurde übrigens auch für den Seehund (*Phoca vitulina*) beschrieben, einen semiaquatischen Vertreter der Carnivora. Laut BOENNINGHAUS können von festen Wänden umgebene Lufträume im Wasser leicht resonieren. Hierdurch könnten sich störende Interferenzen im akustischen System ausbreiten; die hyperplastische Schleimhaut-Auskleidung der Paukenhöhle hingegen könnte solchen Interferenzen entgegenwirken. Der von MCCORMICK et al. (1970) beschriebene Austritt von Gas ("escape of a small amount of gas") beim Eröffnen der Tympanoperiotica von insgesamt 15 anästhesierten Delphinen könnte für eine lufthaltige Paukenhöhle sprechen. Es gibt allerdings bis heute noch keinen direkten Beweis dafür, daß das Cavum tympani der Cetaceen in vivo tatsächlich lufthaltig ist (KETTEN 1998).

Der im Cavum tympani in einem Kissen aus lockerem Bindegewebe beheimatete "cavernöse" Gefäßplexus (BOENNINGHAUS 1903) - nach OELSCHLÄGER (pers. Mitt.) vermutlich besser als "spongiös" zu bezeichnen - findet sich bei allen bisher daraufhin untersuchten Zahnwalen. Durch ihn verläuft die dünne Arteria carotis interna, die bei adulten Odontoceten – ähnlich wie beim neonaten Rind und bei anderen Wiederkäuern - obliteriert ist. Bei fetalen Zahnwalen ist sie zwar noch durchgängig, doch nach der Geburt setzt ihre Obliteration ein, wobei sie im Wachstum zurückbleibt. Bei Feten und Neonati von *Phocoena*, *Stenella* und *Monodon* ist das Corpus spongiosum tympani noch ausgedehnt und verlegt das Lumen der Paukenhöhle fast völlig, bei juvenilen und adulten Exemplaren jedoch nur noch zu einem kleinen Teil.

Der spongiöse Körper ist von einem ausgedehnten (venösen) Gefäßplexus durchzogen, der nach Injektion der Vena jugularis um die Hälfte seines Umfangs anschwillt (BOENNINGHAUS 1903). Seine Funktion könnte daher in der Vermeidung eines Barotraumas liegen, indem bei Tauchgängen - und bei mit steigendem Wasserdruck abnehmendem Luftvolumen - die Paukenhöhle gemäß dem Gesetz von Boyle-Mariotte³ geflutet würde (vgl. FLEISCHER 1978).

Die mit steigendem Alter abnehmende relative Größe des tympanalen Bindegewebskörpers könnte mit zwei Faktoren zusammenhängen. Zum einen dürfte dies an der ontogenetischen

³ Das Produkt aus Druck (p) und Volumen (V) eines Gases bleibt konstant, wenn sich die Temperatur nicht ändert.

Ausdehnung der Paukenhöhle liegen, durch welche die Gehörknöchelchen, von Bindegewebe befreit, in Luft schwingen können. Andererseits wäre denkbar, daß ein neugeborener Zahnwal eine noch verhältnismäßig fragile Ohrkapsel besitzt, die während seiner ersten Tauchgänge eines besonderen (hydrostatischen) Schutzes bedarf. Schließlich fällt die Reduktion des Corpus spongiosum tympani mit der ebenfalls postnatal einsetzenden Obliteration der Arteria carotis interna zusammen: BOENNINGHAUS (1903) fand bei einem großen Schweinswal-Fetus (*Phocoena phocoena*) von 68 cm noch keine Verengung der Arteria carotis interna. Gleichzeitig füllte bei diesem Exemplar der plexushaltige Bindegewebskörper die Paukenhöhle noch fast vollständig aus. Dagegen scheint bei dem untersuchten früh-fetalen Narwal NEF1 mit 13,7 cm Totallänge die Carotis interna zwar bereits in starker Regression begriffen, ist aber noch nicht obliteriert, und der spongiöse Bindegewebskörper füllt hier die Paukenhöhle zu etwa drei Vierteln aus. Für einen juvenilen Schweinswal von 116 cm Länge beschrieb BOENNINGHAUS (1903) die Carotis interna indessen als nahezu obliteriert und das Corpus spongiosum tympani als reduziert. Die Koinzidenz beider Ereignisse könnte darauf beruhen, daß bei den frühen Walen (Archaeoceti) die Pulswelle der noch intakten Arteria carotis interna im Bereich des Mittelohres einer akustischen Abschirmung bedurfte, um Interferenzen durch pulsierende Geräusche zu vermeiden und daß dieser Reduktionsvorgang teilweise vielleicht schon in utero, aber spätestens beim Neonatus in Anklängen wiederholt wird. Je weniger es durch die Ausdünnung der Arteria carotis interna und durch den fortschreitenden Verschuß (Obliteration) derselben einer potentiellen Dämpfung des Karotispulses bedarf, desto mehr kann sich das Corpus spongiosum zurückbilden (Involution). Interessanterweise beginnt die Arteria carotis interna sich auch beim schon erwähnten Hausrind und anderen Wiederkäuern bereits vor der Geburt zu verschließen. Die Blutversorgung des Gehirns wird bei diesen Paarhufern durch arterielle, epidural liegende Retia mirabilia (Wundernetze) gewährleistet, welche aus zahlreichen, stark gewundenen und vielfach miteinander anastomosierenden Arterien gebildet werden (DYCE et al. 1991). Viele Wale (und Seekühe) besitzen ausgeprägte arterielle Wundernetze, welche aus dem Thoraxbereich durch das Foramen magnum ziehen und so die Blutversorgung des Gehirns gewährleisten (PONGANIS 2002); diese Situation findet sich laut VOGL und FISHER (1981, 1982) auch beim adulten *Monodon monoceros*. Die völlige Obliteration der Carotis interna erfolgt beim Rind einige Monate post natum und ein Restlumen kann manchmal ein bis zwei Jahre persistieren (DYCE et al. 1991). Auch bei der Hauskatze (*Felis silvestris*) findet man bei ausgewachsenen Exemplaren häufig eine obliterierte Arteria carotis interna (NICKEL et al. 1992).

7. OSSICULA AUDITIVA

Wie das Perioticum und das Tympanicum zeichnen sich auch die im Mittelohr beheimateten Ossicula auditiva, vor allem aber Hammer (Malleus) und Amboß (Incus), durch ihre kompakte, "pachyosteosklerotische" Bauweise aus (s. Tab. 2 auf S. 39; vgl. S. 75). Sie sind erheblich schwerer als bei den meisten Landsäugetieren und keramikartig verdichtet. Die Masse der Gehörknöchelchen eines Schweinswals ist laut BOENNINGHAUS (1903) auf das Körpergewicht bezogen dreimal höher als beim Pferd (vgl. S. 39) und fünfmal höher als beim etwa gleich schweren Menschen. Auch beim Narwalfetus NEF1 scheint diese Pachyostose schon deutlich. Alle Gehörknöchelchen sind zwar erst chondrifiziert, aber solide ausgeformt, und ihre Fortsätze sind im Vergleich zu jenen landlebender Säugetiere teilweise deutlich verkürzt. Allerdings scheint hier der Malleus (noch?) ebenso massig wie der Incus, während beim erwachsenen Narwal der Incus laut PILLERI (1983c) deutlich dominieren soll ($> 3 : 1$). Dies erscheint ungewöhnlich, da sonst bei Cetaceen der Malleus weitaus schwerer ist als der Incus (weitere Ausnahme: *Kogia breviceps*; auch hier dominiert der Amboß über den Hammer; vgl. FLEISCHER 1975). Andere Quellen geben generell eine Dominanz für den Malleus an (Zusammenfassung: KETTEN 2000).

Beide Mittelohr-Muskeln, sowohl der Musculus tensor tympani als auch der Musculus stapedius, sind bei Zahnwalen gut entwickelt. Sie dienen bei Säugetieren allgemein der Adaptation des empfindlichen Mittelohrsystems an unterschiedliche Belastungszustände (auch der Vermeidung von akustischer Überlastung) und damit der Optimierung der Schallübertragung. So soll der Musculus tensor tympani nach NEUBERT und WÜSTENFELD (1962) unter anderem das Auftreten von Klirreffekten in der Kette der Gehörknöchelchen verhindern. Eine wichtige physiologische Rolle des Musculus stapedius ist die Einschränkung (Zügelung) der Beweglichkeit des Stapes. Dessen Fußplatte kann bei seiner Auslenkung im Foramen ovale (Fenestra vestibuli) lediglich minimal gekippt werden, weil das zwischengeschaltete Ligamentum annulare die Bewegung hemmt. Dadurch wird sowohl die Schwingungsfähigkeit des Stapes als auch die Kraftübertragung innerhalb des schalleitenden Apparates verringert (KOCH 1985). Die Insertion des Steigbügelmuskels ist beim Schweinswal (*Phocoena phocoena*) jedoch (infolge der Rotation der Cochlea?) von der Schmalseite des Stapes (Caput stapedis) auf dessen Breitseite verlagert (FLEISCHER 1973). Dies hat zur Folge, daß sich der Steigbügel bei Kontraktion des Musculus stapedius in der Fenestra vestibuli nicht um seine Querachse, sondern um seine Längsachse bewegt (kürzerer Hebelarm). Damit kann der schlanke Muskel als eine effiziente Schutzeinrichtung gegen mechanische Überbelastung durch energiereichen Ultraschall angesehen werden. Für andere Säugetiere ist bei maximalen Schalldrücken ein Auf- und Abwärtsschwingen des Steigbügelköpfchens nur möglich, wenn die Stapesfußplatte gleichzeitig um ihre horizontale Querachse gekippt wird (NEUBERT und WÜSTENFELD 1962). Interessanterweise scheint die Insertion des Musculus stapedius bei Bartenwalen (Mysticeti) wie bei anderen Landsäugetieren an der Schmalseite des Caput stapedis zu liegen (FLEISCHER 1973). Diese Tiere

verständigen sich mittels niederfrequenten Tönen und können vermutlich keine Ultraschallsignale empfangen.

Bei den Odontoceten sind die Gehörknöchelchen im Mittelohr anders gelegen als bei diesbezüglich unspezialisierten Säugetieren. An Embryonen von *Delphinus delphis* (Gemeiner Delphin) und von *Stenella attenuata* (Schlanker Delphin) konnten KINKEL et al. (1998) eine transversale Stellung der Gelenkflächen des Incudomalleolar-Gelenkes feststellen. Bei frühen Feten war die Rotation der Gelenkfacetten in ihre sekundäre, bei allen adulten Walen gegebene horizontale Ebene bereits erfolgt. Dies deckt sich nahezu mit unseren Ergebnissen am Narwalfetus NEF1; hier steht das Hammer-Amboß-Gelenk allerdings noch subhorizontal. Diese ontogenetische Drehung spiegelt die graduelle phylogenetische Rotation der Ossicula auditiva wider, welche die Wale als Teil der Adaptation an ihr aquatisches Habitat durchlaufen haben.

Für Walforscher (Cetologen) erscheint die Frage besonders interessant, welche Rolle die stellenweise durch Synchronrose als versteift beschriebenen Elemente der Gehörknöchelchen-Kette bei der Transformation der eingehenden Schallwellen in Pendelbewegungen spielen. Daß ihre Elemente noch immer in den Prozeß der Schallübertragung eingebunden sind, erscheint durchaus realistisch, denn FLEISCHER (1973) bemerkt: *“Die Cetacea haben die ganzen Hintergliedmaßen zurückgebildet und doch das Gelenk zwischen Malleus und Incus beibehalten!”* Der Malleus aller Odontoceten zeigt laut FLEISCHER (1973) eine “kräftige” Verwachsung mit dem Tympanicum (Bulla) über das am rostralen Ende eingerollte Goniale (Processus gracilis sive folianus, ein rudimentäres Element des Unterkiefers), weshalb BOENNINGHAUS (1903) den Hammer für unbeweglich hielt. Im ehemaligen primären Kiefergelenk (jetzt Incudomalleolar-Gelenk) sind Hammer und Amboß bei vielen Zahnwalen (Phocoenidae, Delphinidae) über zwischengeschalteten Knorpel miteinander verwachsen (Synchronrose, im Alter häufig Synostose oder Ankylose), das heißt ein Gelenkspalt wie bei einer Synarthrose wird nicht ausgebildet. Diese Situation trifft laut BOENNINGHAUS (1903) auch auf das Incudostapedial-Gelenk zu. Nach diesem Autor sitzt der Stapes unbeweglich im Vorhfenster. Seine mikroskopischen Untersuchungen an einem 116 cm langen Schweinswal (juveniles Tier) ergaben auch, daß Anhäufungen von Chondrozyten, welche die Ränder der Stapesplatte und der Fenestra vestibuli bedecken, das Ligamentum annulare vollständig durchsetzt hatten und ineinander übergingen – hier bestehe also eine bei keinem anderen Tier (physiologisch) vorkommende Stapes-Synchronrose bzw. bei älteren Tieren sogar eine Synostose oder Ankylose. HYRTL (1845) gilt als "Entdecker" der Stapes-Ankylose beim Wal und schreibt über *Monodon*: *“Der Stapes eines Narwals, dessen Schläfenbein, um sein Thran (Tran) zu verseifen, in Aetzkalilauge gesotten wurde, stand nach stundenlangem Kochen fest und widerstand allen Versuchen, ihn mit Gewalt aus dem ovalen Fenster zu heben.”*

Im Gegensatz hierzu stehen die Untersuchungen von FLEISCHER (1973): Bei *Monodon monoceros* (adult) konnte FLEISCHER den Stapes zwar ebenfalls nicht aus der Fenestra vestibuli ziehen, da seine Basisplatte zum Vestibulum hin breiter ist (Durchmesser) und so zum Mittelohr hin eine Art Verankerung darstellt. Eine Auslenkung des Stapes um 5 – 10 ° war aber trotz dieser Verhältnisse gegeben und läßt daher eine ankylotische Verwachsung mit dem ovalen Fenster ausschließen. Bei Carnivoren kommt es ebenfalls vor, daß sich der Stapes bei der Präparation nicht aus dem ovalen Fenster ziehen läßt, da hier der Durchmesser der Steigbügelplatte vestibulär ebenfalls größer sein kann. Auch andere Autoren fanden bei Cetaceen keine Verwachsung des Stapes mit dem Vorhoffenster (CLAUDIUS 1858; DENKER 1902; YAMADA 1953; FRASER und PURVES 1954, 1960; REYSENBACH DE HAAN 1956).

FLEISCHER (1973) postulierte, daß zumindest energiereiche hohe Frequenzen durch die ausgedünnte laterale Wand des Tympanicums ("knöcherne Membran") aufgenommen werden und nicht durch den äußeren Gehörgang. Diese Schwingungen sollen vom Ligamentum tympanicum (umgebildetes Trommelfell) zum Malleus-Incus-Komplex und via Stapes an das Innenohr weitergeleitet werden. Demnach hält FLEISCHER (1973) die Rolle der umgebildeten Membrana tympani und des Malleus bei der Schalleitung für entscheidend.

MCCORMICK et al. (1970) führten bei 15 anästhesierten und anschließend perfundierten Großen Tümmlern (*Tursiops truncatus*) mehrere chirurgische Eingriffe an der Ohrregion durch. Eine Zerstörung der Membrana tympani und des äußeren Gehörgangs zeigte keine Wirkung auf die gemessenen Cochleapotentiale. Das Incudomalleolar-Gelenk wird als "synostotisch fusioniert" beschrieben, Incus und Stapes als beweglich verbunden. Nach dem gewaltsamen Herausbrechen des Hammers ergab die elektrophysiologische Messung der Cochleapotentiale bei den Versuchstieren nur eine "moderate" Beeinträchtigung der Hörfähigkeit; das Entfernen aller Elemente der Gehörknöchelchenkette verringerte die Cochleapotentiale deutlich. Daraus folgerten die Forscher, daß für die Schallübertragung (vor allem von hohen Tönen) nur Amboß und Steigbügel wichtig seien. Wie man beim Bestehen einer incudomallearen Synostose nur den Hammer herausbrechen kann, erscheint allerdings fraglich, und inwiefern elektrophysiologische Messungen an tief narkotisierten und traumatisierten Tieren, deren Kopf sich nicht unter Wasser befindet, als aussagekräftig gelten können, soll hier nicht weiter diskutiert werden. Darüber hinaus erhielten die Tiere vor der Versuchsreihe zur Infektionsprophylaxe Aminoglykosid-Antibiotika (KETTEN 1991), die ototoxische Effekte haben (Zerstörung der Haarzellen; SCHUHKNECHT 1974).

Selbst wenn bei Zahnwalen eine generalisierte synostotische (oder synchondrotische) Verbindung der Ossicula besteht, bedeutet das nicht zwangsläufig den Verlust ihrer Funktionalität, sondern führt lediglich über eine "Versteifung" der einzelnen Gelenke zu einer erhöhten Mittelohr-Impedanz. Auch sind nur minimalste Schwingungen der Stapesplatte nötig, um den Schall an das Innenohr weiterzuleiten. Bei mittleren Schalldrücken beträgt die Schwingungsamplitude der Stapesplatte nur 3×10^{-8} cm und liegt also weit unter der mikroskopischen Auflösung (zum Vergleich: Der BOHRsche Radius des H-Atoms beträgt $0,53 \times 10^{-8}$ cm; NEUBERT und WÜSTENFELD 1962).

Die von manchen Autoren beschriebene Ankylosierung der Ossicula auditiva könnte - falls sie tatsächlich den Normalfall darstellen sollte - vielleicht auch im Dienste einer in diesem Bereich erforderlichen Stabilisierung stehen, da die Wahrnehmung von energiereichen hohen und höchsten Frequenzen eine besondere Festigkeit des schalleitenden Apparates voraussetzt. Anders gesagt, verschiebt eine Erhöhung der Steifigkeit ("stiffness") innerhalb der Gehörknöchelchen-Kette das Optimum der Schallübertragung in den höherfrequenten Bereich (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.).

Bei terrestrischen Säugetieren ergibt sich aus dem Verhältnis der wirksamen Übertragungsflächen (die Pars tensa des Trommelfells auf der einen Seite und die Stapesfußplatte auf der anderen), daß der von außen (also aus Luft) kommende Schalldruck unter 22-facher Verstärkung auf die Fußplatte und damit auf die Perilymphe übertragen wird. Diese Druckverstärkung ist notwendig, um Luftschwingungen in physiologisch wirksame Flüssigkeitsbewegungen umzuwandeln. Was bedeutet dies für das aquatische Säugetierohr? Um die gleiche Intensität (entspricht der Lautstärke in dB) des Schalldrucks unter Wasser zu erreichen, bedarf es laut KETTEN (1998) eines ungefähr 60-fach höheren Druckes als an der Luft (also etwa dreimal mehr als bei terrestrischen Säugetieren; Formel und mathematische Herleitung siehe KETTEN 1998). Demnach könnten die Adaptationen des Zahnwalohres unter anderem darauf beruhen, daß es unter Wasser eines wesentlich höheren akustischen Druckes bedarf, um die äquivalente Intensität des Empfangs zu gewährleisten; zum Schutz gegen diese hohen Drucke wurden die knöchernen Komponenten des schalleitenden Apparates verdickt (Pachyostose), verdichtet (Osteosklerose) und versteift (Synchondrose bzw. Ankylose).

8. COCHLEA

Alle Wale besitzen eine große Cochlea und einen im Vergleich dazu "miniaturisierten" Vestibularapparat, was eine bei Wirbeltieren einmalige Situation darstellt (GRAY 1907; KETTEN 1998). Dieses Größenverhältnis zeichnet sich auch schon im frühen Fetalstadium des Narwals ab (OELSCHLÄGER und LINDENLAUB 2000). Die Schneckenachse steht im Gegensatz zur Situation bei den Primaten (horizontale Achse) annähernd vertikal (sie weist nach unten) – bei den meisten anderen Säugetieren befindet sich die Schneckenachse zwischen diesen Extremen (BOENNINGHAUS 1903).

Bei den Monodontidae (Gründelwale) weist die Cochlea 2 Windungen auf. Bei anderen Zahnwalfamilien und -arten variiert die Zahl der Windungen von 1,5 beim Amazonas-Delphin (*Inia geoffrensis*) und Schweinswal (*Phocoena phocoena*) bis 2,5 bei Weißseiten- und Spinnerdelphinen (*Lagenorhynchus sp.*, *Stenella longirostris*.; KETTEN 1997). Die Zahl der Windungen korreliert nicht mit der Größe des Tieres, wohl aber mit der Länge des Ductus cochlearis; sie beträgt je nach Art zwischen 20 mm bei kleinen Arten wie dem Gemeinen Delphin (*Delphinus delphis*) und 70 mm bei großen Zahnwalen (z.B. dem Schwertwal, *Orcinus orca*). Detaillierte morphometrische Daten über Wal-Cochleae sind den Arbeiten von

WEVER et al. (1971a, b, 1972), NORRIS und LEATHERWOOD (1981), KETTEN (1991, 1998, 2000) sowie KETTEN und WARTZOK (1990) und WARTZOK und KETTEN (1999) zu entnehmen. Die Struktur der Pars cochlearis von Zahnwalen ist prinzipiell ähnlich wie bei landlebenden Echolokatoren (SOLNTSEVA 1992); allerdings ist die Basalwindung der Cochlea hier groß und die knöcherne Lamina spiralis (= Sekundaria) erheblich stärker entwickelt als bei Fledermäusen. Bei Schweinswalen ist die Basilarmembran absolut gesehen zwar schmal, doch besitzen sie, auf ihre Körpergröße bezogen, eine der größten Cochleae mit einer sehr dicken Basalwindung (FLEISCHER 1973). Dieses Verhältnis von geringer Breite der Basilarmembran und gleichzeitig dicker Basalwindung findet sich auch bei Delphinen (Delphinidae) sowie dem Narwal und seinem Vetter, dem Beluga (Monodontidae; WEVER et al. 1971a; KETTEN 1991).

Bei einer Länge von 25,93 mm bei *Phocoena* bzw. 40,65 mm bei *Tursiops* ist die Basilarmembran der Odontoceten verhältnismäßig dünn (von 25 µm in der Basalwindung bis 5 µm im Apex; FLEISCHER 1976; KETTEN 1997) und straff zwischen den Spirallamellen (Laminae spiralia osseae) befestigt. Die durchschnittliche Breite der Basilarmembran variiert von 30 µm basal bis 400 µm in der Spitzenwindung. Das Verhältnis zwischen der Dicke (respektive Höhe) und der Breite der Basilarmembran (D/B) korreliert laut KETTEN (1991, 1998) mit dem Hörspektrum und der oberen Hörgrenze der jeweiligen Art. Danach lassen sich die Zahnwale zwei Frequenz-Bereichen zuordnen: Die erste Gruppe (Typ I) weist an der Basalwindung eine Relation Basilarstärke : Basilarbreite (D/B) von über 0,8 auf, des weiteren eine maximale Empfindlichkeit (maximal sensitivity, "peak spectrum") bei über 100 kHz und eine obere Hörgrenze bei etwa 200 kHz. Bei dieser Gruppe handelt es sich um tendenziell solitär oder in kleinen Gruppen lebende, küstennah oder im Süßwasser vorkommende Arten. Als typische Vertreter sind hier die Schweinswale (*Phocoenidae*) und Flußdelphine (*Platanistidae*) zu nennen, die sich vermutlich konvergent, d.h. unabhängig voneinander, auf Signale mit ultrahohen Frequenzen und damit sehr kurzen Wellenlängen (hohe Auflösung im Nahfeld) spezialisiert haben. Die zweite Gruppe (Typ II) wird von gesellig, meist pelagisch (in der Hochsee) lebenden Zahnwalen gebildet, zu der neben dem Narwal auch die große Familie der Delphine (Delphinidae) gehört. Hier liegt die Basilar-Relation D/B bei 0,5 – 0,7, die "peak spectra" variieren zwischen 40 und 80 kHz, und die obere Hörgrenze befindet sich bei etwa 160 kHz. Für *Monodon monoceros* ergab das Sonogramm der emittierten, hochfrequenten Klicks einen Frequenz-Bereich von 20 – 80 kHz, und die maximale Empfindlichkeit dieser Art liegt bei 40 kHz (MØHL et al. 1990).

REYSENBACH DE HAAN (1956) und WEVER et al. (1971a, b, 1972) berichten für einige Zahnwalarten (*Phocoena*, *Lagenorhynchus*, *Tursiops*) eine außerordentliche Dichte und "Hypertrophie" der (äußeren) Haarzellen in der Region der unteren Basalwindung, wo Ultraschall perzipiert wird. Beim Narwal fanden PILLERI und PURVES (1983) hier ebenfalls dicht gepackte und große Haarzellen.

Die Untersuchungen von WEVER et al. (1971a, b) und KETTEN und WARTZOK (1990) ergaben, daß die Neuronenzahl bei Zahnwalen mit rund 2000 bis 3000 Ganglienzellen pro mm Lamina

basilaris ("average number of cells / mm cochlea") wesentlich höher ist als bei anderen Säugetieren (Fledermäuse: 1.000 – 1.700 cells / mm; Mensch: 980 cells / mm; s. KETTEN 1991,1997). Die Gesamtzahl der Haarzellen ist indessen im Vergleich noch höher: Das Verhältnis Haarzellen : Ganglienzellen beträgt beim Schweinswal (*Phocoena phocoena*) 6:1, beim Weißseitendelphin (*Lagenorhynchus sp.*) 4:1, bei der Hauskatze (*Felis silvestris f. domestica*) 3:1 und beim Menschen 2,4:1.

Die spezifische Hypertrophie des Hörsinnes bei den Odontoceten wird auch aus den bisher bekannten Daten über das aufsteigende auditorische System ersichtlich (ZVORYKIN 1963; KETTEN und WARTZOK 1990; KETTEN 1991; SCHULMEYER et al. 2000; cf. OELSCHLÄGER und OELSCHLÄGER 2002). So führt der Cochlearisanteil des achten Hirnnerven beim Großen Tümmler (*Tursiops truncatus*) nach MORGANE und JACOBS (1972) etwa zweieinhalbmal so viele Nervenfasern wie bei der Hauskatze. JANSEN und JANSEN (1969) fanden beim Beluga oder Weißwal (*Delphinapterus leucas*) eine deutlich höhere Anzahl an Cochlearisfasern als bei den viel größeren Bartenwalen, was mit der Sonarorientierung der Zahnwale korreliert sein dürfte. Im Gegensatz zum Cochlearis-System scheint das Vestibularis-System bei Walen auch neural unterentwickelt (s.u.). Für den hier untersuchten Narwal-Fetus NEF1 gibt HOLZMANN (1991) das Kaliber des Nervus vestibulo-cochlearis mit 0,48 mm an, wobei der größte Teil der Fasern dem Cochlearis-System zugeordnet werden kann. Bei einem NEF1 ontogenetisch prinzipiell entsprechenden Pottwal-Fetus (*Physeter macrocephalus*) von 280 mm CRL (crown-rump-length) mißt der Nervus vestibulo-cochlearis 0,675 mm (OELSCHLÄGER und KEMP 1998). In dieser früh-fetalen Entwicklungsstufe wird der achte Hirnnerv im Durchmesser nur vom Nervus trigeminus übertroffen, und bei adulten Zahnwalen ist der Nervus vestibulo-cochlearis fast immer der kaliberstärkste Nerv (Ausnahme: manche Pottwale, *Physeter macrocephalus*). Die im Vergleich mit anderen Säugetieren meist sehr viel stärker entwickelten auditorischen Kerngebiete des Hirnstammes machen das überlegene Hörvermögen und die damit verbundene Dominanz des akustischen / auditorischen Systems der Zahnwale deutlich (MORGANE und JACOBS 1972; HOLZMANN 1991; SCHULMEYER 1992; OELSCHLÄGER und OELSCHLÄGER 2002). So enthält beispielsweise der Nucleus cochlearis ventralis auch bei kleinen Zahnwalen wie *Delphinus delphis* (durchschnittliche Körpermasse 75 bis 80 kg) im Vergleich zum Menschen (durchschnittliche Körpermasse 75 kg) die sechs- bis siebzehnfache Menge an Neuronen und das sechs- bis dreißigfache Volumen (HALL 1967; JANSEN und JANSEN 1969; HOLZMANN 1991). Desgleichen ist die obere Olive (Olivula superior) bei Walen im allgemeinen und bei Zahnwalen im besonderen größer als bei allen anderen Säugetieren (OGAWA und ARIFUKU 1948; ZVORYKIN 1963). Das absolute Volumen aller Cochleariskerne ist beim Beluga (*Delphinapterus leucas*), einem nahen Verwandten des Narwals, um das 32-fache höher als bei der Hauskatze (OELSCHLÄGER und OELSCHLÄGER 2002). Nach HOLZMANN (1991) sind bei unserem fetalen Narwal NEF1 (137 mm TL) alle Kerngebiete des auditorischen Systems bereits deutlich entwickelt und gut ausgeprägt.

9. VESTIBULARORGAN

Bei allen adulten Odontoceten ist das Volumen des Vestibularorgans (Pars vestibularis des Innenohres) sehr viel kleiner als jenes der Pars cochlearis (BOENNINGHAUS 1903; GRAY 1951; KETTEN 1991, 1998; GAO und ZHOU 1995; OELSCHLÄGER und LINDENLAUB 2000). Beim adulten Beluga (*Delphinapterus leucas*) beträgt nach CLAUDIUS (1858) das Größenverhältnis des Volumens von Schnecke : Vestibularorgan (Vorhof und Bogengänge) 1 : 0,057. Im Gegensatz dazu sind beim Menschen das Volumen der Vorhofregion (Vestibulum: Utriculus und Sacculus) und das Areal der Bogengänge zusammengenommen 1,4-mal größer als jenes der Cochlea. Nach CLAUDIUS ist das Vestibulum des adulten Schweinswals (*Phocoena phocoena*; durchschnittliches Körpergewicht 55 – 65 kg) so klein wie beim Kaninchen, die Bogengänge (Canales semicirculares) sind so klein wie die des Hamsters, die Schnecke (Cochlea) ist jedoch größer als beim Pferd (durchschnittliches Körpergewicht 500 – 600 kg). Eine vergleichbare natürliche Reduktion des Vestibularorgans, vor allem aber der Bogengänge, ist von keinem anderen Säugetier bekannt (KETTEN 1998).

Der Nervus vestibulo-cochlearis weist beim geburtsreifen Feten des Schlanken Delphins (*Stenella attenuata*) einen Durchmesser von 4 mm auf und entspricht damit dem Diameter des Nervus opticus (RAUSCHMANN 1992, RAUSCHMANN et al. 2004). Die quantitative Zusammensetzung des Nervus vestibulo-cochlearis geben MORGANE und JACOBS (1972) für den Delphin (*Tursiops truncatus*) mit 60% cochleären und 40% vestibulären Axonen an. Laut OGAWA und ARIFUKU (1948) und OSEN und JANSEN (1965) macht der vestibuläre Anteil indessen nur 10 % aus, und GAO und ZHOU (1995) wiederum geben den Anteil der Vestibularis-Axone mit nur 5% an; dieses letztgenannte Verhältnis scheint am ehesten mit den zahnwaltypisch sehr kleinen bis winzigen Bogengängen und der vergleichsweise geringen Anzahl vestibulärer Ganglienzellen zu korrelieren (vgl. OELSCHLÄGER und OELSCHLÄGER 2002). Der absolute Durchmesser des Nervus vestibularis entspricht jedoch den Verhältnissen, wie man sie bei anderen Säugetieren findet (JANSEN und JANSEN 1969). Daher kann der Gleichgewichtssinn der Wale nicht so ohne weiteres als unterentwickelt bezeichnet werden; die starke Progression des dominierenden Nervus cochlearis könnte dies lediglich vortäuschen (BUHL 1986; BUHL und OELSCHLÄGER 1988; HOLZMANN 1991). Allerdings entsprechen die Axonzahlen des Nervus vestibularis bei kleinen Zahnwalen (beispielsweise dem Gemeinen Delphin, *Delphinus delphis*, der prinzipiell eine ähnliche Körpermasse wie der Mensch aufweist; s.o.) auch nur einem Bruchteil der vom Menschen bekannten Vestibularis-Axone (OELSCHLÄGER, pers. Mitt.). Außerdem sind die mit dem Gleichgewichtssinn betrauten Vestibularis-Kerne im Hirnstamm der Delphine ebenfalls sehr klein (s. OELSCHLÄGER und OELSCHLÄGER 2002).

Das Vestibularorgan ist bei unserem Feten NEF1 (137 mm TL) einigermaßen gut entwickelt; dasselbe gilt für das sensorische Epithel des Vestibularapparates (OELSCHLÄGER und LINDENLAUB 2000). Utriculus und Sacculus sind nach diesen Autoren bei NEF1 normal entwickelt, doch scheinen die Bogengänge im Vergleich hierzu sehr klein, sind aber nicht

obliteriert. Ausgehend davon, daß die Sensitivität der Bogengänge unter anderem auf der Größe ihres inneren Radius (T) beruht (JONES und SPELLS 1963), ermittelten OELSCHLÄGER und LINDENLAUB (2000) für diesen Radius beim fetalen Narwal NEF1 (Körpergewicht ca. 150 g) einen Wert von $T = 0,12$ mm für alle Semicircularkanäle, was formal gesehen annähernd den Verhältnissen beim erwachsenen Menschen (0,14 mm) entspricht. Leider liegen hierzu keine Vergleichsdaten für den adulten Narwal vor.

Hierzu konstatierte PANSE bereits im Jahre 1899: *“Eine auffallende Kleinheit der Bogengänge kann nicht als Entartung betrachtet werden, wenn mit ihr keine auffallende (abnorme) Erweiterung verbunden ist.”* Weiter berichtet dieser Autor, daß Tiere mit langsamen und ungeschickt wirkenden Bewegungen, wie beispielsweise Faultiere (Bradypodidae), relativ weite Bogengänge besitzen. Im Gegensatz hierzu stehen die Raubtiere (Carnivora) mit allgemein relativ engem Diameter der Semicircularkanäle (HYRTL 1845) und insbesondere die Zahnwale, deren Bogengänge äußerst eng (kapillar) erscheinen; die zahlreichen Vertreter beider Tiergruppen (Raubtiere und Zahnwale) sind für ihre schnellen und geschickt koordinierten Bewegungsabläufe bekannt. Welche physiologische Erklärung hier für die Koinzidenz zwischen der Enge der Bogengänge und schnellen, agilen Bewegungen (und umgekehrt) gelten kann, bleibt bislang unbeantwortet.

Bei manchen ausgewachsenen Zahnwalen (Delphinidae) formen die im spitzen Winkel aufeinander zulaufenden Bögen der Ductus semicirculares allerdings keine vollständig durchgehenden Kanäle (STEINHAUSEN 1933; KETTEN und WARTZOK 1990; KETTEN 1991, 1998); daher wäre anzunehmen, daß ihre Funktionalität bei diesen Individuen eingeschränkt ist (wobei diese Befunde auch lediglich pathologischen Veränderungen bei den untersuchten Exemplaren entsprechen könnten). Einen Grund für die partielle Obliteration der Bogengänge sieht KETTEN (1997) in der Vermeidung von Drehschwindel (Vertigo), der bei Sprüngen, Saltos und wendigen Unterwassermanövern dem Tier Übelkeit verursachen könnte (Raumkrankheit, “space sickness“). OELSCHLÄGER (pers. Mitt.) sieht die Vorzugsrichtung der schnell schwimmenden Zahnwale in einer axialen bzw. gerade voraus gerichteten Bewegung. Da Utriculus und Sacculus bei den meisten Odontoceten trotz ihrer geringen Größe wohl normal funktionieren, wäre es denkbar, daß den Tieren als Afferenzen für die Orientierung vor allem Sinneseindrücke aus den Maculae utriculi et sacculi (Linearbeschleunigungen) zukommen. Auch die eingeschränkten Bewegungsmöglichkeiten des Zahnwalkopfes könnte die Regression der Semicircularkanäle erklären. Die Limitation der Kopfbewegungen als Relativbewegungen zum Körper beruht auf der mehr (Delphine) oder weniger (Flußdelphine, Gründelwale wie Beluga und Narwal) ausgeprägten Verschmelzung der einzelnen Halswirbel miteinander und der damit korrelierten Verkürzung der Halsregion insgesamt, welche auch in der Ontogenese zu beobachten ist (Annäherung der Körperkontur an eine hydrodynamisch günstige Spindelform; KAPPESSER 2004).

Mit der bereits beschriebenen adaptiven Abkoppelung der schweren Ohrkapsel und ihrer fast ausschließlich ligamentösen Aufhängung an der Schädelbasis ist das gesamte Tympanoperioticum zu einer prinzipiell schwach beweglichen Einheit geworden. Dies dürfte

zwar die Knochenleitung weitgehend unterdrücken und für die notwendige akustische Isolation der Ohren von der Schädelbasis und auch voneinander sorgen, sollte aber zu einer gewissen "Instabilität" des Labyrinthes bei der Lokomotion führen. Die Obliteration der Bogengänge könnte also vielleicht auch als eine Reaktion auf den infolge der "Mobilität" des (Innen-) Ohres bedingten, mehr oder minder permanent entstehenden und für das Tier weitgehend sinnlosen Input gesehen werden. Inwieweit solche "überflüssigen" Sinneseindrücke dauerhaft zentral (zerebral) supprimiert werden können, steht dahin.

Die Kerngebiete des Vestibularis-Systems scheinen bei Cetaceen schwach entwickelt; eine Ausnahme hiervon macht lediglich der Nucleus vestibularis lateralis DEITERS (HOLZMANN 1991), der zwar relativ groß erscheint, dessen Neuronen aber wohl nicht außergewöhnlich zahlreich sind (s. OELSCHLÄGER und OELSCHLÄGER 2002). HOLZMANN (1991) konnte beim untersuchten fetalen Narwal NEF1 lediglich den Nucleus vestibularis lateralis identifizieren; zu demselben Ergebnis kamen auch MORGANE und JACOBS (1972) beim adulten Großen Tümmler (*Tursiops truncatus*). Andere Autoren waren jedoch in der Lage, bei verschiedenen Zahn- und Bartenwalen sämtliche vier Vestibulariskerne zu identifizieren (OGAWA und ARIFUKU 1948; DE GRAAF 1967; JANSEN und JANSEN 1969). Übereinstimmend wird der Nucleus vestibularis lateralis DEITERS von allen Autoren als das bei Cetaceen innerhalb des vestibulären Systems am stärksten entwickelte Kerngebiet beschrieben. Andererseits handelt es sich hierbei funktionell gesehen wohl weniger um einen echten Kern des Gleichgewichtssinnes als vielmehr um einen "ektopischen" Kleinhirnkern (s. OELSCHLÄGER und OELSCHLÄGER 2002).

Zu diesem Thema seien noch folgende abschließende Bemerkungen angeführt: Insgesamt gesehen stellt die geringe Entwicklung des Vestibularis-Systems bei Zahnwalen eine im Wirbeltierreich einmalige Situation dar, welche in ihrer Singularität wohl auf ein evolutiv essentielles Anpassungsgeschehen hinweist. Ein so dramatischer Prozeß, welcher bei den Vorfahren der heutigen Wale schon im Oligozän innerhalb einer geologisch gesehen relativ kurzen Zeitspanne abgelaufen ist (THEWISSEN 2002), dürfte auf einen starken initialen Selektionsdruck in den Organsystemen der Lokomotion und der Orientierung zurückgehen.

Als Szenario bietet sich hier folgende Konstellation an:

- 1.) die Erlangung eines hydrodynamisch günstigen, fusiformen (spindelförmigen) Körpers mit restringierter Beweglichkeit im Bereich der Halswirbelsäule,
- 2.) die Propulsion desselben durch vertikale Undulationen eines Rumpf-Schwanz-Apparates und eine hohe Beweglichkeit in der Lumbal- und der ehemaligen Sakralwirbelsäule bei Umwidmung des Schultergürtels und der Reduktion des Beckengürtels,
- 3.) die zunehmende Dominanz des akustischen / auditorischen Systems bei tief greifender Modifikation der Ohrregion und gleichzeitiger Reduktion des Vestibularis-Systems.

Angesichts der winzigen und dünnen Bogengänge beim adulten Zahnwal sollte hier die Empfindlichkeit des Gleichgewichtssinnes für Rotationsbewegungen herabgesetzt sein, was

mit der Notwendigkeit der Abkoppelung des Tympanoperioticums (akustische Isolation) und der damit verbundenen relativen Instabilität des Innenohres korreliert sein könnte. Für die anfallende, wahrscheinlich moderate Rechenleistung könnten vermutlich auch schwach entwickelte vestibuläre Zentren ausreichen. Gleichzeitig würde bei diesem Szenario vermutlich einer Raumkrankheit der agilen Delphine bei schnellen Drehungen vorgebeugt; infolgedessen könnte eine zentralnervöse Dämpfung im Gehirn unterbleiben. Das Vestibularis-System wäre dann also zwar nicht sehr präzise (s. o.), könnte aber hinsichtlich anderer Systeme (auditorisches, visuelles, trigeminales System) supportiv wirken und im Ensemble der Afferenzen eine zwar bescheidene, aber deshalb nicht unwichtige Rolle spielen. Das vergleichsweise gut entwickelte Vestibulum mit den Macula-Organen könnte das auditorische System bei der Detektion und Verrechnung von Translationsbewegungen (Doppler-Phänomen) unterstützen und kontrollieren (OELSCHLÄGER und COMTESSE-WEIDNER, in Vorb.). Die ursprüngliche Präzision des Vestibularis-Systems hingegen könnte vom hochkompetenten auditorischen System übernommen worden sein, welches die Navigation bei Nacht und in großen Tiefen - vielleicht sogar nach einem "akustischen" Horizont - erlaubt.

F. EVOLUTIONSBIOLOGISCHE BETRACHTUNGEN

Der evolutionäre Ursprung der Wale ist heute einigermaßen gesichert. Offenbar stammen sie von plesiomorphen carnivoren Huftier-Vorfahren ab, den sogenannten Mesonychidae, einer Gruppe hunde- bis bärengroßer Raubtiere (Ordnung: Condylarthra [Stammhuftiere]; VAN VALEN 1968; GASKIN 1982; OELSCHLÄGER 1987, 1990; KLIMA und OELSCHLÄGER 1994a, b), welche vor rund 70 Millionen Jahren im Gebiet des heutigen Nordamerika, Europa und Asien lebten. Laut O'LEARY (2002) bestätigen aktuelle phylogenetische Analysen an heute lebenden Säugetieren, daß die ausgestorbenen Mesonychiden den heute lebenden Walen nahe standen. Die Paarhufer (Artiodactyla) wiederum weisen als rezent lebende Säugetierordnung enge Verwandtschaftsbeziehungen sowohl zu den Mesonychiden als auch zu den heutigen Walen auf, so z.B. in diversen Merkmalen cranialer und postcranialer Strukturen (O'LEARY 2002). Molekulargenetische Analysen scheinen zu bestätigen, daß die Cetaceen letzten Endes als "aquatische Huftiere" angesehen werden müssen (MILINKOVITCH et al. 1999).

Fossile Funde belegen, daß sich die Urwale (Archaeoceti) vor ca. 50 Millionen Jahren (Eozän) im Tethys-Meer entwickelt haben (FORDYCE 1980, 2002a). Dieser Ozean erstreckte sich damals vom heutigen Mittelmeer nach Osten bis über den indischen Subkontinent. Die uns heute bekannten Urwale (Archaeoceti) werden chronologisch in die folgenden Familien eingeteilt: Pakicetidae, Ambulocetidae, Remingtonocetidae und Protocetidae (alle im frühen und mittleren Eozän entstanden; THEWISSEN 2002) und die im späten Eozän angesiedelte Familie der Basilosauridae, zu welchen die extrem langgestreckten Basilosaurinae und die wesentlich kleineren, delphinähnlichen Dorudontinae (MILLER 1923) gehören.

Die frühen Wale wie beispielsweise *Pakicetus* oder *Ambulocetus* lebten wahrscheinlich amphibisch und jagten als sogenannte "Substrathörer", indem sie am Rande von Uferzonen die Erschütterungen durch sich nähernde Beutetiere mit dem ganzen Kopf aufnahmen (THEWISSEN 1998). Ähnlich unseren heutigen Krokodilen lauerten sie an oder in seichten Wasserstellen und überwältigten dann ihre Opfer aus dem Hinterhalt. Im Laufe ihrer Evolution wurden die frühen Wale immer stärker aquatisch. Dieser Prozess ist durch eine Vielzahl von Anpassungen an das neue Habitat gekennzeichnet und durch fossile Funde belegt. So bildeten sich die Vordergliedmaßen zu Steuerflossen um, und die Hinterextremitäten wurden weitgehend zurückgebildet (Involution). Ihr Körper nahm immer mehr eine hydrodynamisch günstige Spindelform an und wurde von der neugebildeten Schwanzflosse (Fluke) zunehmend effizienter angetrieben. Die Nasenöffnungen verlagerten sich nach caudal in Richtung des Scheitels (Blasloch) und verfügten vermutlich schon über einen speziellen Öffnungs- und Verschlussmechanismus.

Verglichen mit den Urwalen (Archaeoceti) zeichnen sich die rezenten Zahnwale u.a. durch eine bemerkenswerte Umstrukturierung des Schädels aus (Prozess des sogenannten "telescoping"; MILLER 1923). So wurden seine rostralen Anteile (Maxillae, Prämaxillae und

der Vomer mit dem "mesorostral cartilage") erheblich verlängert. Um eine bessere Verankerung des elongierten Rostrums zu gewährleisten, dehnten sich die verlängerten Elemente gleichzeitig über die Stirnpartie des Schädels (Frontalia und Parietalia) bis vor das Supraoccipitale aus und bilden schließlich gemeinsam eine eingetiefte Platte, die der Lagerung und Befestigung des epicranialen Komplexes dient und als sogenannte "Sandwich-Struktur" (FLEISCHER 1976) das Ohr gegen den hier erzeugten Eigenschall abschirmen soll. Das äußere Ohr, welches der hydrodynamischen Optimierung des Körperprofils zunehmend entgegenstand, wurde weitgehend reduziert (oder zumindest unter die Körperoberfläche versenkt) und der äußere Gehörgang immer enger bis zu seiner Obliteration. Einzigartige Strukturen, die nur in Verbindung mit dem Hören unter Wasser und der Entwicklung eines leistungsstarken Sonarsystems zu interpretieren sind, wurden etabliert. Hier sind zu nennen: nasale Luftsäcke, eine charakteristisch umgewandelte Gesichtsmuskulatur (Blaslochmuskulatur), ein modifizierter Kauapparat, die Auflösung des Jochbogens, die Fusion von Os tympanicum und Os petrosum zum Tympanoperioticum, welches vom Rest des Schädels abgekoppelt wurde, akustisch transparente Corpora adiposa wie die Melone, den Mandibularfettkörper sowie die Bursae dorsales in den sogenannten "phonic lips" ("monkey lips", museau de singe; CRANFORD et al. 1996, CRANFORD et al., in Vorb.). Diese evolutionär neuen Errungenschaften sind – in teilweise unterschiedlicher Ausprägung - bei allen daraufhin untersuchten und heute lebenden Zahnwalen gefunden worden.

Prä-Adaptationen an den Hörprozeß unter Wasser wurden bereits bei dem ältesten bekannten Urwal, dem vor rund 50 Millionen Jahren lebenden fuchsgroßen ***Pakicetus*** nachgewiesen: GINGERICH et al. (1983) beschreiben für *Pakicetus* das Vorhandensein tympanischer Luftsäcke und einen überraschend engen äußeren Gehörgang. THEWISSEN und HUSSAIN (1993) fanden hier ähnlich wie bei modernen Odontoceten pachyostotisch verdichtete und rotierte Cochleae sowie einen Processus sigmoideus der Bulla tympanica. Die Fusion von Tympanicum und Perioticum zum Tympanoperioticum und dessen Abkoppelung vom Rest des Schädels hatte bei den Pakicetidae aber offenbar noch nicht begonnen. Laut GINGERICH et al. (1983) ist die Bulla tympanica bei *Pakicetus* noch an vier Stellen mit dem Squamosum, dem Basioccipitale und dem Exoccipitale verbunden. Bei den heutigen Odontoceten befestigt sich das deckknöchern entstehende Tympanicum – anders als bei tetrapoden Säugetieren und fossilen Urwalen – von Anfang an nur am Perioticum (OELSCHLÄGER 1986a, b, 1990). Dies geht auch aus den in dieser Arbeit dargestellten Befunden an *Monodon monoceros* (NEF1 und NEF2) hervor. Als eine gewisse Ausnahme kann der Ganges-Delphin (*Platanista gangetica*), ein ursprünglicher Flußdelphin, gelten. Bei dieser Art ist das Perioticum über seine knöchernen Fortsätze noch in der Schädelbasis verkeilt, was als plesiomorphes Merkmal an die Situation der Urwale (Archaeoceten; OELSCHLÄGER 1986a) und an die Bartenwale erinnert. Desgleichen weist das Tympanicum noch eine zusätzliche Suspension am Squamosum auf. Bei Pottwalen der Gattung *Kogia* ist der Processus posterior der Bulla offenbar sekundär so stark erweitert und nun seinerseits

zwischen Knochen der Schädelseitenwand eingebaut, daß der Prozeß der Abkoppelung des Tympanoperioticums teilweise zurückgenommen scheint (OELSCHLÄGER 1990).

Bei dem etwas später entstandenen und größeren *Ambulocetus natans* (auch "schreitender und schwimmender Wal"), der noch kurze, aber kräftige Vorder- und Hintergliedmaßen besaß, mit denen er sich wahrscheinlich langsam an Land bewegen konnte, beschreibt THEWISSEN (2002) eine schmale Weichteilverbindung zwischen dem hinteren Teil des Unterkiefers und dem Mittelohr. Bei modernen Zahnwalen befindet sich hier die Verbindung des für den Empfang von Ultraschallsignalen wichtigen großen Mandibularfettkörpers mit dem Tympanoperioticum.

Bei den *Remingtonocetidae*, deren fossile Funde sich auf ein Alter von 46 bis 43 Millionen Jahre datieren lassen, waren die Anpassungen an das Unterwasserhören bereits fortgeschritten und die oben beschriebene Verbindung zwischen dem Unterkiefer und dem Ohr bereits breiter als bei *Ambulocetus*. Auch sind die Ohrknochen selbst bedeutend größer als bei den Pakicetidae und den Ambulocetidae. Die Ohren liegen bei den Remingtonocetidae bereits weit auseinander, vermutlich um das Richtungshören zu verbessern (THEWISSEN 2002).

Die *Protocetidae* des mittleren Eozäns hatten sich vermutlich als erste Urwale von der amphibischen an eine vorwiegend aquatische Lebensweise angepaßt. Die knöchernen Nasenöffnungen (bei modernen Walen meist vor dem Scheitel unter dem Blasloch gelegen), sind bei den Protocetidae bereits weiter nach caudal verlagert als bei früheren Archaeoceti. Dies läßt vermuten, daß sie - ähnlich den heutigen Walen - atmen (und hören?) konnten, während sich ihr Kopf subhorizontal weitgehend unter der Wasseroberfläche befand.

Urwale besaßen noch einen ausgeprägten, im Vergleich mit heutigen Delphinen mächtigen Kieferapparat (OELSCHLÄGER 1986a, 1987; THEWISSEN 2002). Als ein Indiz für den Verlust der Kaufunktion fehlt bei den Protocetidae die sonst durch Abrieb eingetiefte dentale Okklusionsfläche (sogenannte Kunde, eine Höhle im Zentrum des Schmelzbeckers oder Infundibulums; DYCE et al. 1991; "occlusal basin"; THEWISSEN 2002). Auch den meisten modernen Zahnwalen (Delphine) fehlt dieser dentale Abrieb, da sie ihre Beute nicht kauen und nicht einmal zerkleinern, sondern nach dem Ergreifen als Ganzes abschlucken (Ausnahme: der Schwertwal, *Orcinus orca*, der aus seinen meist größeren Beutetieren - wie z.B. Robben, Wale und Haie - große Stücke herausreißt und diese dann abschluckt; kleinere Fische oder Seevögel verschlingt auch er als Ganzes); Kaugeräusche würden für ihr auf Ultraschall basierendes Navigationssystem störende akustische Interferenzen bedeuten (vgl. S. 67 - 69). Somit ist die Modifikation des gesamten Kauapparates (Reduktion des Jochbogens, schwach ausgebildete Kiefer- und Kaumuskulatur, eine meist umfangreiche homodonte [konische Zahnform, keine morphologischen Backenzähne], teilweise auch reduzierte oder manchmal fast gänzlich fehlende Bezahnung) bei rezenten Zahnwalen wohl

vor allem auf die im Zuge der Entwicklung eines leistungsfähigen Unterwasser-Sonars notwendig gewordene akustische Isolation der Ohrregion zurückzuführen (OELSCHLÄGER 1986a, 1987, 1990, 2000).

Die Archaeoceten *Protocetus*, *Basilosaurus* und *Dorudon* waren aufgrund ihrer fortgeschrittenen strukturellen Anpassungen offenbar bereits vorzüglich an das Wasserleben adaptiert (KLIMA und OELSCHLÄGER 1994a, b). Diese fossilen Arten besaßen einen elongierten Schädel mit deutlichem Rostrum und zeigen eine Verschiebung der Nasenöffnungen zur Mitte des Oberkiefers (siehe oben), weitgehend abgekoppelte Tympanoperiotica, eine Vereinfachung von Gebiß und Kiefergelenk (Articulatio temporomandibularis) sowie die Reduktion der Hintergliedmaßen. Die späten Archaeoceti der Unterfamilien **Basilosaurinae** und vor allem der **Dorudontinae** sind durch in kurze Flossen umgewandelte Vorderextremitäten und – eine Neubildung der Wale – durch eine wahrscheinlich schon waagrecht gestellte Schwanzflosse (Fluke) gekennzeichnet, die zusammengenommen vor allem *Dorudon* einen deutlich ausgeprägten “Delphin-Habitus“ verliehen haben dürften. Der spät-eozäne Archaeocet *Zygorhiza* (Basilosauridae: Dorudontinae) besaß neben tympanalen Luftsäcken wohl bereits einen Sinus pterygoideus und im hinteren Drittel der Mandibula ein verhältnismäßig kleines ausgedünntes Areal (sog. “pan bone“); seine Schädelform ist entgegen den späteren Zahnwalen symmetrisch und im Bereich der knöchernen Nasenöffnungen noch leicht konvex (bei den später auftretenden Zahnwalen konkav; s.u.; KELLOGG 1936; FORDYCE 2002b).

Am Ende des Oligozäns (vor ca. 26 Millionen Jahren) sind die Archaeoceti offenbar ausgestorben (FORDYCE 1989). Die frühesten echten Zahnwale (Neoceti) gehören zu der fossilen Familie der Squalodontidae, einer Gruppe von Kurzschnabelwalen mit dreieckigen, haifischähnlichen Zähnen sowie zu den Kentriodontidae, aus welchen sich vermutlich vor etwa 10 bis 12 Millionen Jahren auch die frühen Gründelwale (Monodontidae; damals noch Warmwasserbewohner) entwickelt haben. Squalodonten (“Haizahn-Delphine“) und Kentriodonten (“vorzeitliche Delphine“) waren bereits im späten Oligozän und frühen Miozän (vor etwa 25 – 30 Millionen Jahren) sehr zahlreich. So zeigt die fossile, delphinoide *Waipatia*, ein Zahnwal aus dem späten Oligozän, im Schädelbereich bereits funktionsmorphologische Hinweise auf ein Leben als früher Ultraschallnutzer: eine leichte Asymmetrie des Gesichtsschädels (“facial asymmetry“), dazu eine Eintiefung im Bereich der knöchernen Nasenöffnungen (“facial fossa“) für vermutlich bereits gut ausgeprägte epicraniale Weichteilstrukturen, wie beispielsweise die Blaslochmuskulatur und die Nasenpfröpfe (“nasal plugs“) sowie je eine Eintiefung an den Prämaxillaria (“premaxillary sac fossa“) als Hinweis auf die Existenz der prämaxillaren Nasensäcke sowie die größere Ausdehnung des “pan bone“ als Teil des akustischen Fensters im hinteren Drittel der Mandibula; FORDYCE 2002b). Im mittleren Miozän (vor ca. 15 Millionen Jahren) wurden die Squalodontidae und die Kentriodontidae langsam von Zahnwal-Familien mit heute noch lebenden Arten verdrängt und verschwanden schließlich vor etwa 6 Millionen Jahren (FORDYCE 1989).

Vor dem Hintergrund des Phänomens, daß die strukturellen Transformationen der Phylogenese während der embryonalen und fetalen Ontogenese in Anklängen wiederholt werden, hat der untersuchte Narwalfetus NEF1 die Entwicklung seiner Ohrregion weitgehend abgeschlossen (rudimentärer Meatus acusticus externus, großes Tympanoperioticum, beginnende Abkoppelung des Tympanoperioticums, charakteristische Ohrknöchelchen, Rotation der cochleären Ohrkapsel). Gewissermaßen in Korrelation hiermit tritt die Modifikation des Kauapparates in diesem frühen Entwicklungsstadium deutlich zu Tage (Ausdünnung des Jochbogens zum dünnen Os malare, Reduktion des Musculus masseter, Ersatz der proximalen medialen Mandibula durch den späteren Mandibular-Fettkörper). Vergleichsweise wenig entwickelt sind das Os tympanicum (Bulla), und von den tympanalen Luftsäcken fehlt noch jede Spur.

Potentiell schallerzeugende Strukturen sind erst teilweise zu identifizieren, und zwar als fetale Komponenten des MLDB – Komplexes und der Melone (vgl. S. 25 – 27 und S. 58 - 65). Die bei allen modernen Zahnwalen beschriebenen sogenannten "phonic lips" oder "monkey lips" (museau de singe; CRANFORD et al. 1996, CRANFORD et al., in Vorb.) als potentielle Quelle der Sonaremission sind bei dem untersuchten frühen Fetus NEF1 (noch?) nicht erkennbar, und die akzessorischen Nasensäcke sind erst teilweise und dann auch nur als Knospen vorhanden. Der MLDB – Komplex stellt chronologisch gesehen vermutlich die phylogenetisch "jüngste" Errungenschaft im Sonar-Apparat der Odontoceten dar und wird vielleicht deshalb erst später in der Ontogenese angelegt und differenziert. Im Gegensatz hierzu hatte sich das Gehör selbst wahrscheinlich schon recht früh an die physikalischen Gegebenheiten unter Wasser adaptiert und wurde erst im weiteren Verlauf der Evolution durch den Ultraschall emittierenden Nasenkomplex zu dem leistungsfähigen Sonar-System ergänzt, mit welchem die heutigen Zahnwale sich orientieren, jagen und über welches sie mit Artgenossen kommunizieren.

Für Morphologen stellt die Organisation des früh-fetalen Narwals NEF1 gewissermaßen ein "Fenster" in die Entstehungsgeschichte des Zahnwalkopfes dar, an welchem im Lichte der wechselseitigen Erhellung die Ontogenese von Strukturen und ihre Funktion in Abhängigkeit von der Phylogenese studiert werden kann.

G. ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit beschreibt und dokumentiert am Beispiel des Narwals (*Monodon monoceros*) die Morphologie und Entwicklung der in der Kopfregion gelegenen potentiell sonarrelevanten Strukturen. Hierzu wurde anhand der einmaligen, lückenlosen histologischen Schnittserie eines Narwalfetus von 137 mm (NEF1) die gesamte Kopfregion als Entität lichtmikroskopisch untersucht und die hier interessierenden Details erfaßt. Der so entstandene Atlas bietet auf 86 ausgewählten Abbildungen die Möglichkeit, die Ontogenese, Morphologie und Topographie der relevanten Skelett- und Weichteil-Strukturen bei einem jungen Individuum nachzuvollziehen und dabei Hinweise auf deren Funktion zu erhalten. Diese Befunde wurden mit der existierenden Literatur über die Strukturen der Sonaremission und -perzeption bei Zahnwalen verglichen und diskutiert. Im abschließenden evolutionsbiologischen Kapitel wurden zum besseren Verständnis der erhobenen Befunde die Entstehung der Zahnwale und ihre mannigfaltigen Anpassungen an den Lebensraum "Wasser" im Überblick dargestellt.

Bei dem fetalen Narwal (NEF1) befindet sich eine Vielzahl der künftig im Dienste der Emission und Perzeption von Ultraschall stehenden Strukturen in einem fortgeschrittenen ontogenetischen Entwicklungsstadium, ohne jedoch histologisch ausgereift zu sein. So zeigen sämtliche Organsysteme prinzipiell eine Intermediärsituation zwischen dem späten Embryo, welcher morphologisch noch weitgehend dem Säugetierbauplan entspricht, und dem Neugeborenen, welches in seinen strukturellen Charakteristika (für Säugetiere) ungewöhnlich stark dem Adultstadium entspricht (extreme Nestflüchter-Problematik).

Vor dem Hintergrund der Tatsache, daß sich evolutionäre Adaptationsprozesse von Säugetiergruppen während der fetalen Entwicklung in groben Zügen abbilden, ist bei dem untersuchten Narwalfetus NEF1 (analog zur frühen Anpassung der Wale an die physikalischen Bedingungen des Hörens unter Wasser) die Morphogenese der Temporalregion mit den Strukturen der Schallperzeption bereits weitgehend abgeschlossen. Als Kriterien für die relative Reife bzw. den Zahnwal-Charakter des Fetus sind hier zu nennen:

- rudimentärer Meatus acusticus externus, Trommelfell ausgebildet;
- großes Tympanoperioticum, vor allem das Perioticum mit der Cochlea;
- große und kompakte Ohrknöchelchen;
- beginnende Abkoppelung des Perioticums und abgeschlossene Rotation der Pars cochlearis;
- Miniaturisierung des Vestibularorgans, insbesondere der Bogengänge;
- Modifikation des Kauapparates: Ausdünnung des mittleren Jochbogens zum Knochenstäbchen, Reduktion des Musculus masseter;
- Großteil der Mandibula hohl (stark erweiterter Alveolar-Kanal), mediale Wand der Mandibula aufgelöst und durch den späteren Fettkörper (Schallkanal) ersetzt;

- Mandibularfettkörper über Periost-Duplikatur in Kontakt mit dem Tympanoperioticum.

Zeichen von fehlender Reife sind:

- Meckelscher Knorpel geht in den Malleus über;
- Os tympanicum spangenförmig;
- Cavum tympani wenig ausgedehnt, Ossicula auditiva von Mesenchym umgeben;
- Anlagen von tympanalen Luftsäcken fehlen;
- Der Telescoping-Prozeß des Schädeldaches hat gerade erst begonnen.

Einige Strukturen der Schallgeneration, u.a. der Monkey Lips / Dorsal Bursae – Komplex (MLDB), sind im Entwicklungsstadium von NEF1 noch nicht eindeutig zu identifizieren, andere konnten lediglich als fetale Anlage von solchen interpretiert werden. Die bisher bei allen Zahnwalen beschriebenen sekundären Stimmlippen ("monkey lips" oder "phonic lips", museau de singe; CRANFORD et al. 1996, CRANFORD et al., in Vorb.) konnten bei dem untersuchten Fetus NEF1 nicht identifiziert werden, wohl aber die sogenannten "nasal plugs" als Verschlusseinrichtungen der knöchernen Nasenöffnungen. Die akzessorischen (postnatal luftgefüllten) Nasensäcke sind an den Nasengängen von NEF1 bestenfalls als Knospen vorhanden. Die Melone als zweiter großer akustischer Fettkörper befindet sich noch im bindegewebigen Stadium; eine Schichtung oder sonstige Gliederung der Facialis- (Blasloch-) Muskulatur ist nicht erkennbar.

Insgesamt betrachtet scheinen die Strukturen der Temporalregion etwas reifer zu sein als jene des Nasenkomplexes. Letztere sind u.a. an das Phänomen des "telescoping effect"⁴ gebunden, welches erst in der frühen Evolution der Zahnwale auftrat und bei dem früh-fetalen Narwal NEF1 eben erst begonnen hat.

Die Fülle der anatomischen Besonderheiten in der Kopfregion der Zahnwale spiegelt die tiefgreifenden Adaptationen ursprünglicher fossiler Huftiere an ein Leben unter Wasser wider und zeigt eindrucksvoll die Synorganisation des Sonar-Systems aus zwei primär voneinander unabhängigen Strukturkomplexen, d.h. dem alten Temporalkomplex (Ohr) und dem neuen Nasenkomplex ("epicranial complex"). Dies ermöglichte den Zahnwalen durch mannigfaltige Spezialisierungen die Entwicklung eines perfekten Informationssystems für die Orientierung, den Nahrungserwerb und die soziale Kommunikation unter Wasser.

⁴ Entwicklung eines verlängerten Oberkiefers (Rostrum) und dessen breitflächige Suspension am Neurocranium durch ausgedehnte caudale Fortsätze der Oberkieferkomponenten (Prämaxillae, Maxillae), welche die Stirnregion überlagern.

H. LISTE DER ABKÜRZUNGEN

Majuskeln: knöcherner und knorpelige Strukturen; Minuskeln: Weichteile oder Hohlräume. Nomenklatur nach BOENNINGHAUS (1903), EALES (1950), SCHENKKAN (1973), NICKEL et al. (1984) sowie DYCE et al. (1991) und SCHALLER (1992). Abkürzungen für die von EALES (1950) entnommenen Schädel-Abbildungen s. S. 21.

| ABK. | ANATOMISCHE STRUKTUR | ABK. | ANATOMISCHE STRUKTUR |
|------|-------------------------------------|------|---------------------------------------|
| □ | Crus breve (Incus) | fl | Foramen lacerum |
| ○ | Musculus stapedius | fm | Foramen magnum |
| * | Aufhellungszone | fo | Foramen opticum |
| ● | Processus posterior ossis petrosi | FR | Os frontale |
| 5al | Nervus alveolaris inferior | g5 | Ganglion trigeminale |
| 5ma | Nervus mandibularis | g10i | Ganglion inferior nervi vagi |
| | | g10s | Ganglion superior nervi vagi |
| ac | Arteria carotis communis | gsp | Ganglion spirale cochleae |
| ace | Arteria carotis externa | gt | Ganglion terminale (N. terminalis) |
| aci | Arteria carotis interna | gv | Ganglion vestibulare |
| ad | Adventitia (histol.) | | |
| an | antorbital notch | HA | Hamulus ossis pterygoidei |
| AO | Ala orbitalis | hd | Hardersche Drüse |
| AT | Ala temporalis | hy | Hypophyse |
| B | Basalplatte (Basioccipitale) | I | Incus |
| b | Blubber | IP | Os interparietale |
| BH | Basihyoideum | LA | Larynx |
| bl | Blasloch | LC | “Lamina cribrosa“ (reduziert) |
| bo | Bulbus oculi | li | Linse |
| C | Knorpel (isoliert) | LTA | Lamina transversalis anterior |
| cam | Corpus adiposum mandibulae | M | Malleus |
| cc | Cavum cranii | m | Muskulatur der “nasal plugs“ |
| ccp | Corpus fibro-cavernosum pterygoidei | MA | Os malare |
| cct | Corpus cavernosum tympani | MAE | Meatus acusticus externus |
| ce | Cerebrum | MC | Meckelscher Knorpel |
| cer | Cerebellum | MD | Mandibula |
| cf | Canalis facialis | me | Melone |
| CM | Caput mallei | med | Medulla oblongata |
| co | Cavum oris | mem | Lidspaltenmembran |
| coc | Cochlea | mhy | Musculus hyomandibularis |
| COP | Commissura occipito-capsularis | MM | Manubrium mallei |
| COR | Commissura orbito-capsularis | mmh | Musculus mylohyoideus |
| CP | Cartilago paraseptalis | mml | Musculus maxillolabialis |
| CPC | Commissura parieto-capsularis | mmn | Musculus maxillonasalis |
| CPL | Commissura praefacialis lateralis | mod | Musculus obliquus bulbi dorsalis |
| ct | Cavum tympani | moo | Musculus orbicularis oculi |
| dl | Zahnleiste | mov | Musculus obliquus bulbi ventralis |
| dp1 | 1. Dentalpapille | mpl | Musculus pterygoideus lateralis |
| dp2 | 2. Dentalpapille | mpm | Musculus pterygoideus medialis |
| dp3 | 3. Dentalpapille | mps | Musculus levator palpebrae superioris |
| dp6 | 6. Dentalpapille | mr | Musculus rostralis |
| ed | Epidermis | mrđ | Musculus rectus bulbi dorsalis |
| EP | Epiglottis | mrm | Musculus rectus bulbi medialis |
| et | Eustachische Röhre | ms | Musculus masseter |
| fbc | Fissura basi-cochlearis | msp | Musculus sphincter pharyngis |
| | | mt | Musculus temporalis |
| | | mtt | Musculus tensor tympani |

ABK. ANATOMISCHE STRUKTUR

| | |
|-----|-------------------------------------|
| mty | Membrana tympani |
| MX | Os maxillare |
| MXT | Maxilloturbinale |
| n2 | Nervus opticus |
| n5 | Nervus trigeminus |
| n7 | Nervus facialis |
| n8 | Nervus vestibulo-cochlearis |
| n10 | Nervus vagus |
| NA | Ossa nasalia |
| nc | Nervus cochlearis |
| nfs | Nasofrontalsack |
| ng | Nasengang |
| np | nasal plug (Nasenpfropf) |
| nph | Nasopharynx |
| npn | nasal plug node |
| NS | Nasenseptum |
| nv | Nervus vestibularis |
| OCC | Os occipitale |
| oe | Oesophagus |
| oph | Oropharynx |
| p | Papilla nervi optici |
| PA | Os parietale |
| pai | Porus acusticus internus |
| PAL | Os palatinum |
| pan | Panniculus carnosus |
| PC | Pars cochlearis ossis petrosi |
| PE | Perioticum |
| pms | Prämaxillarsack |
| PMX | Os praemaxillare |
| PN | Paries nasi |
| PPC | Processus paracondylaris |
| PSO | Processus supraorbitalis (Frontale) |
| PT | Os pterygoideum |
| PV | Pars vestibularis ossis petrosi |
| PZ | Processus zygomaticus |
| PZS | Processus zygomaticus squamosi |
| rb | Musculus retractor bulbi |
| ret | Retina |
| S | Stapes |
| sac | Saccus endolymphaticus |
| sem | Canales semicirculares |
| SH | Stylohyoideum |
| SO | Os supraoccipitale |
| SQ | Os squamosum |
| T | Thyreoid |
| TH | Thyreohyoideum |
| TM | Os temporale |
| TN | Tectum nasi |
| TP | Trabekularplatte |
| TT | Tegmen tympani |
| TY | Tympanicum |
| TYH | Tympanohyoideum |

ABK. ANATOMISCHE STRUKTUR

| | |
|----|----------------|
| u | Utriculus |
| UK | Unterkiefer |
| V | Vomer |
| ve | Vestibulum |
| vj | Vena jugularis |
| z | Zunge |

I. LITERATURVERZEICHNIS

- Abel, O (1902): Die Ursache der Asymmetrie des Zahnwalschädels. Sitz. Ber. Math.-Nat. Classe Kaiserl. Akad. Wissensch., Wien 111, 510-529.
- Ackman, RG; Eaton, CA; Litchfield, C (1971): Composition of wax esters, triglycerides and diacyl glyceryl ethers in the jaw and blubber fats of the Amazon river dolphin (*Inia geoffrensis*). *Lipids* 6, 69-77.
- Amundin, M; Andersen, SH (1983): Bony nares air pressure and nasal plug muscle activity during click production in the harbour porpoise, (*Phocoena phocoena*), and the bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*). *J. Exp. Biol.* 105, 275-282.
- Amundin, M; Cranford, TW (1990): Forehead anatomy of *Phocoena phocoena* and *Cephalorhynchus commersoni*: 3-dimensional computer generated reconstructions with emphasis on the nasal diverticula. In: *Sensory Abilities of Cetacea* (Eds: Thomas, J; Kastelein, RA). Plenum Press, New York, pp. 1-18.
- Anthony, R (1926): Les affinités des cétacés. *Ann. Inst. Océanogr.*, Paris, 3, 93-134.
- Aristotle (1910): The works of Aristotle. IV. *Historia animalium*, translated by D'Arcy Wentworth Thompson: I-XV, 486a-633b, I-XXX. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Aroyan, JL (1990): Numerical simulation of dolphin echolocation beam formation. M.Sc. Thesis, University of California, Santa Cruz.
- Au, WWL (1993): The sonar of dolphins. (Ed: Au, WWL) Springer-Verlag, New York, 277 pp.
- Beck, B; Mansfield, AW (1969): Observations on the Greenland shark, *Somniosus microcephalus*, in Northern Baffin Island. *J. Fish. Res. Board Can.* 26, 143 – 145.
- Beddard, FE (1900): A book of whales. Putnam and Sons, New York, pp. 237-304.
- Bel'kovitch, VM; Sh'ekotov, MN (1993): The Beluga Whale: Natural Behavior and Bioacoustics. (Series Eds: Haney, JC; Recchia, C.) Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, Mass. 115 pages. (Belukha. Provedenie i bioakustica v prirode. (translated by Svanidze, M.A.) USSR Acad. Sci., Shirshov Institute of Oceanology, Moscow, 1990).
- Bel'kovitch, VM; Nesterenko, JI (1972): Das Ortungsorgan der Delphine. *Naturwiss. Rdsch.* 25 (4), 143-147.
- Best, RC (1972): Acoustic adaptation of an odontocete: the narwhal (*Monodon monoceros*). B. Sc. Thesis, Dept. of Zool., University of British Columbia, Vancouver.
- Best, RC (1981): The tusk of the narwhal (*Monodon monoceros* L.): Interpretation of its function (Mammalia: Cetacea). *Can. J. Zool.* 59, 2386-2393.
- Boenninghaus, G (1903): Das Ohr des Zahnwales, zugleich ein Beitrag zur Theorie der Schalleitung. *Zool. Jb.* 19, 13-350.

- Breummer, F (1966): Narwhal, the sea unicorn. *Beaver* 296, 30-37.
- Brill, RL (1988): The jaw hearing dolphin. In: *Animal Sonar: Processes and Performance*. Eds: Nachtigall, PE; Moore, PWB, (NATO ASI Series A, Vol. 156). Plenum Press, N.Y., London, pp. 281-287.
- Brown, R (1868): Cetaceans of the Greenland seas. *Proc. Zool. Soc. London* 35, 552-554.
- Buchanan, T (1828): *Physiological Illustrations of the Organ of Hearing*. London.
- Buhl, EH (1986): Entwicklungsgeschichte des Zentralnervensystems bei den Zahnwalen (Odontoceti) unter besonderer Berücksichtigung des Schweinswals (*Phocoena phocoena*) (Linnaeus, 1758). Inaugural-Dissertation, Fachbereich Humanmedizin der J. W. Goethe-Universität Frankfurt am Main.
- Buhl, EH; Oelschläger, HA (1988): Morphogenesis of the brain in the harbour porpoise. *J. Comp. Neurol.* 277, 109-125.
- Bullock, TH (1968): Electrophysiological studies of central auditory mechanisms in cetaceans. *Z. vergl. Physiol.*, 59 (2), 117-156.
- Bullock, TH; Ridgway, SH (1972): Evoked potentials in the central auditory systems of alert porpoises to their own artificial sounds. *J. Neurobiol.* 3, 79-99.
- Carvan, MJ (1988): The descriptive anatomy of sound production and propagation tissues in *Kogia* spp. using magnetic resonance and computed tomography imaging. M. Sc. Thesis, University of Miami, 73 pp.
- Clark, JW (1871): On the skeleton of a Narwhal (*Monodon monoceros*) with two fully developed tusks. *Proc. Sci. Meetings Zool. Soc. London*, 42-53.
- Clarke, MR (1970): Function of the spermaceti organ of the sperm whale. *Nature* 228 (5274), 873-874.
- Clarke, MR (1978): Structure and proportions of the spermaceti organ in the sperm whale. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 58, 1-71.
- Clarke, MR (1979): Der Kopf des Pottwals. *Spektrum der Wissenschaft* 3, 20-28.
- Claudius (1858): *Physiologische Bemerkungen über das Gehörorgan der Cetaceen und das Labyrinth der Säugethiere*, Kiel.
- Cranford, TW (1988): The anatomy of acoustic structures in the spinner dolphin forehead as shown by x-ray computed tomography and computer graphics. In: *Animal Sonar* (Eds: Nachtigall, PE; Moore, PWB) (Nato ASI Series, Vol. 156). Plenum Press, New York, pp. 67-77.
- Cranford, TW (1990): Components of a hypothetical odontocete biosonar signal generator. *J. Acoust. Soc. Amer.* 88 (Suppl. 1), S4.
- Cranford, TW (1992a): Directional asymmetry in the odontocete forehead. *Am. Zool.* 32, 140.
- Cranford, TW (1992b): Functional morphology of the odontocete forehead: implications for

sound generation. Ph.D. Dissertation, University of California, Santa Cruz, 276 pp.

- Cranford, TW (2000): In search of impulse sound sources in odontocetes. In: Hearing in Whales and Dolphins. (Eds: Au, WWL; Popper, AN; Fay, RR) (Handbook of Auditory Research, Series Eds: Fay, RR; Popper, AN. Vol. 12.) Springer, New York, pp. 109-155.
- Cranford, TW; Amundin, M; Norris, KS (1996): Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: implication for sound generation. *J. Morphol.* 228, 223-285.
- Cranford, TW; van Bonn, WG; Chaplin, MS; Carr, JA; Carder, DA; Kamolnick, T; Ridgway, SH (1998): High-speed video endoscopy of delphinid sonar signal generator. World Marine Mammal Science Conference, Monaco, 20-24 January 1998, p. 30 (abstract).
- Cummings, WC; Thompson, PO (1971): Underwater sounds from the blue whale, *Balaenoptera musculus*. *J. Acoust. Soc. Amer.* 50, 1193-1198.
- Dailly, M (1972): Contribution to the study of the cochlear apparatus in dolphins. Investigations on Cetacea, Berne, Switzerland (Ed: Pilleri, G.), Vol. 4, 215-230.
- de Beer, GR (1937): The development of the vertebrate skull. Oxford University Press.
- de Burlet, HM (1913a): Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. I. Über das Primordialcranium eines Embryo von *Phocaena communis* von 48 mm. *Gegenbaurs Morphol. Jb.* 45, 523-556.
- de Burlet, HM (1913b): Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. II. Über das Primordialcranium eines Embryo von *Phocaena communis* von 92 mm. *Gegenbaurs Morphol. Jb.* 47, 645-675.
- de Burlet, HM (1914): Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. IV. Über das Primordialcranium eines Embryo von *Lagenorhynchus albirostris*. *Gegenbaurs Morphol. Jb.* 49, 393-406.
- De Burlet, HM (1916): Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. V. Zusammenfassung des über den Knorpelschädel der Wale Mitgeteilten. *Gegenbaurs Morphol. Jb.* 50, 1-18.
- de Graaf, AS (1967): Anatomical Aspects of the Cetacean Brainstem. Van Gorcum und Prakke, Assen, The Netherlands.
- Degollada, E; Hartmann, MG; Cranford, TW (1999): Histological structure of the sound generation complex in delphinoid cetaceans. *Eur. Res. Cetaceans* 12, p. 298 (abstract).
- Deimer, P (1985): Das Buch der Wale. Wilhelm Heyne-Verlag, München.
- Denker, A (1902): Zur Anatomie des Gehörorgans der Cetaceen. *Anat. Hefte*, 19, 421-448.
- Dijkgraaf, S (1943): Over een merkwaardige functie van den gehoorzin bij vleermuizen. *Afd. Natuurk. K. Ned. Akad.* 55, 622-627.
- Dijkgraaf, S (1950): Het orientatievermogen bij vleermuizen. *Vakbl. Biol.* 27, 97-103.
- Dormer, KJ (1979): Mechanism of sound production and air recycling in delphinids:

Cineradiographic evidence. *J. Acoust. Soc. Amer.* 65, 229-239.

- Dow, PR; Hollenberg, MJ (1977): The tuskal pulp of the narwhal (*Monodon monoceros*). *Oral Surg., Oral Med., Oral Pathol.* 44, 135 – 146.
- Dudok van Heel, WH (1962): Sound and cetacea. *Neth. J. Sea Res.* 1, 407-507.
- Dudok van Heel, WH (1981): Investigations on cetacean sonar. III. A proposal for an ecological classification of odontocetes in relation with sonar. *Aquat. Mamm.* 8, 65-68.
- Dyce, KM; Sack, WO; Wensing, CJG (1991): *Anatomie der Haustiere*. Ferdinand Enke Verlag Stuttgart, 883 pp.
- Eales, NB (1950): The skull of the foetal Narwhal, *Monodon monoceros*. *Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, Biol. Sci.* 235, 1-33.
- Evans, WE (1973): Echolocation by marine delphinids and one species of fresh-water dolphin. *J. Acoust. Soc. Amer.* 54, 191-199.
- Evans, WE; Maderson, PFA (1973): Mechanisms of sound production in delphinid cetaceans: A review and some anatomical considerations. *Amer. Zool.* 13, 1205-1213.
- Evans, WE; Prescott, JH (1962): Observations of the sound producing capabilities of the bottlenose porpoise: A study of whistles and clicks. *Smithson. Contrib. Zool.* 47, 121-128.
- Fleischer, G (1973): Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschließlich des Menschen. *Säugetierk. Mitt.* 21; 131-239.
- Fleischer, G (1975): Über das spezialisierte Gehörorgan von *Kogia breviceps* (Odontoceti). *Z. Säugetierkunde* 40, 89-102.
- Fleischer, G (1976): Hearing in extinct cetaceans as determined by cochlear structure. *J. Paleontol.* 50: 133-152.
- Fleischer, G (1978): *Evolutionary Principles of the Mammalian Middle Ear*. *Adv. Anat. Embryol. Cell Biol.* 55, 1-70.
- Fleischer, G (1982): Hörmechanismen bei Delphinen und Walen. *HNO* 30, 123-130.
- Fordyce, RE (1980): Whale evolution and Oligocene southern ocean environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 31, 319-336.
- Fordyce, RE (1989): Origins and evolution of Antarctic marine mammals. In: *Origins and Evolution of the Antarctic Biota*. (Ed: Crame, JA). *Geological Society Special Publication*, 47, 269-281.
- Fordyce, RE (2002a): Cetacean Evolution. In: *Encyclopedia of Marine Mammals* (Eds: Perrin, WF; Würsig, B; Thewissen, JGM). Academic Press, San Diego, pp. 214-220.
- Fordyce, RE (2002b): Neoceti. In: *Encyclopedia of Marine Mammals* (Eds: Perrin, WF; Würsig, B; Thewissen, JGM). Academic Press, San Diego, pp. 787-791.
- Fordyce, RE; Barnes, LG (1994): The evolutionary history of whales and dolphins. *Ann. Rev. Earth Planet. Sci.* 22, 419-455.

-
- Fraser, FC (1966): Comments on the Delphinoidea. In: Whales, Dolphins and Porpoises. (Ed: Norris, K). University of California Press, Berkeley, pp. 7-31.
 - Fraser, FC; Purves, PE (1954): Hearing in cetaceans. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. 2, 103-116.
 - Fraser, FC; Purves, PE (1960): Hearing in cetaceans: Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear in recent cetaceans. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. 7, 1-140.
 - Freuchen, P (1935): Mammals. Part II. Field notes and biological observations. Rep. Fifth Thule Exped. 1921 – 1924, Vol. 2, pp. 68 – 278.
 - Gao, G; Gaskin, DE (1996): Geographical variation in metric skull characters among proposed subpopulations and stocks of harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) in the Western North Atlantic. Mar. Mamm. Sci. 12, 516-527.
 - Gao, G; Zhou, K (1995): Fiber analysis of the vestibular nerve of small cetaceans. In: Sensory Systems of Aquatic Mammals (Eds.: Kastelein, R; Thomas, J; Nachtigall, P). DeSpil; Woerden, The Netherlands, pp. 447-453.
 - Gaskin, DE (1982): The Ecology of Whales and Dolphins. Heinemann, London & Exeter.
 - Geist, OW; Manley, JW; Manville, RH (1960): Alaskan record of the narwhal. J. Mammal. 4, 250-253.
 - Gingerich, PD; Wells, NA; Russell, DE; Shah, SMI (1983): Origin of whales in epicontinental remnant seas: New evidence from the early Eocene of Pakistan. Science 220, 403-406.
 - Gray, AA (1907): The labyrinth of animals including mammals, birds, reptiles and amphibians. London: Churchill, 2 vols., 198 + 252 pp. including 21 and 45 pls.
 - Gray, O (1951): An introduction to the study of the comparative anatomy of the labyrinth. J. Otol. Laryngol. 65, 681-703.
 - Griffin, DR (1946): Supersonic cries of bats. Nature, 158: 46-48.
 - Griffin, DR (1950): Measurements of the ultrasonic cries of bats. J. Acoust. Soc. Amer. 22, 247-255.
 - Griffin, DR (1980): Early history of research on echolocation. In: Animal Sonar Systems. (Eds: Busnel, RG; Fish, JF). Plenum Press, New York, pp. 1-10.
 - Gruhl, K (1911): Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Cetaceennase. Jen. Z. Naturwiss. 47, 367-414.
 - Hall, JG (1967): Hearing and primary auditory centres of the whales. Acta Otolaryngol., (Suppl.) 224, 244-250.
 - Hartwig, G (1874): The polar and the tropical worlds. J.W. Lyon, Publ., Ottawa.
 - Hemilä, S; Nummela, S; Reuter, T (1999): A model of the odontocete middle ear. Hearing

Res. 133, 82-97.

- Hennig, W (1966): Phylogenetic Systematics. Univ. Illinois Press, Urbana.
- Heyning, JE (1989): Comparative facial anatomy of beaked whales (Ziphiidae) and a systematic revision among the families of extant Odontoceti. *Contrib. Sci.* 405, 1-64.
- Heyning, JE (1997): Sperm whale phylogeny revisited: Analysis of the morphological evidence. *Mar. Mamm. Sci.* 13, 596-613.
- Heyning, JE; Mead, JG (1990): Evolution of the nasal anatomy of cetaceans. In: *Sensory Abilities of Cetaceans*, (Eds: Thomas, JA; Kastelein, RA). Plenum Press, New York, pp. 67-79.
- Holzmann, T (1991): Morphologie und mikroskopische Anatomie des Gehirns beim fetalen Narwal, *Monodon monoceros*. Inaugural-Dissertation, Fachbereich Humanmedizin der J. W. Goethe-Universität Frankfurt a.M.
- Hosokawa, H (1950): On the cetacean larynx, with special remarks on the laryngeal sac of the sei whale and the aryteno-epiglottideal tube of the sperm whale. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, Tokyo 3, 23-62.
- Hosokawa, H; Kamiya, T (1965): Sections of the dolphin's head (*Stenella coeruleoalba*). *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, Tokyo 19, 105-133.
- Howes (1880): Some points in the anatomy of the porpoise (*Phocoena communis*). In: *J. Anat. Physiol.* 5, 14.
- Huber, E (1930a): Evolution of facial musculature and cutaneous field of trigeminus, part I. *Quart. Rev. Biol.* 5, 133-188.
- Huber, E (1930b): Evolution of facial musculature and cutaneous field of trigeminus, part II. *Quart. Rev. Biol.* 5, 389-437.
- Huber, E (1934): Contributions to palaeontology IV: Anatomical notes on pinnipedia and cetacea. *Publ. Carnegie Inst.*, Washington 447, pp. 105-136.
- Huggenberger, S (2004): Functional Morphology, Development and Evolution of the Upper Respiratory Tract in Toothed Whales (Odontoceti). Doctoral Thesis, Faculty of Biology and Informatics, J. W. Goethe-University Frankfurt a.M.
- Huggenberger, S; Rauschmann, MA; Siebert, U; Oelschläger, HHA (2001): Functional morphology of the facial musculature of the harbour porpoise. *Eur. Res. Cetaceans* 14, 300-303.
- Hyrtl, J (1845): Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugetiere. Ehrlich, Prag.
- Jansen, J; Jansen, JKS (1969): The nervous system of Cetacea. In: *The Biology of Marine Mammals* (Ed: Andersen, HT), pp. 176-252.
- Johnson, SC (1986): Dolphin audition and echolocation capacities. In: *Dolphin Cognition and Behavior: A Comparative Approach* (Eds: Schusterman, RJ; Thomas, JA; Wood, FG), Lawrence Erlbaum Associates, pp. 115-136.

-
- Jones, GM; Spells, KE (1963): A theoretical and comparative study of the functional dependence of the semicircular canal upon its physical dimension. Proc. Roy. Soc. London (Series B) 157, 403-419.
 - Kappesser, N (2004): Die Halsregion des Schlanken Delphins (*Stenella attenuata*). Embryologie, Morphologie, Topographie und evolutionsbiologische Implikationen. Inaugural-Dissertation Fachbereich Humanmedizin, der J. W. Goethe Universität Frankfurt a.M.
 - Kellogg, AR (1928): The history of whales - their adaptation to life in the water. Quart. Rev. Biol. 3, 29-76.
 - Kellogg, AR (1936): A Review of the Archeoceti. Carnegie Inst. Wash. Publ. 482, pp. 1-366.
 - Kellogg, AR (1938): Adaptation of structure to function in whales. Contr. Paleontol. 501, 649-682.
 - Kellogg, WN (1958): Echo ranging in the porpoise. Science 128, 982-988.
 - Kellogg, WN; Kohler, R; Morris, HN (1953): Porpoise sound as sonar signals. Science 117, 239-243.
 - Kemp, B; Oelschläger, HA (1997): Lebenskünstler im Wasser - Perfekte Anpassungen der Wale und Delphine. BIUZ 4, 226-234.
 - Kernan, JD; Schulte, HW (1918): Memoranda upon the anatomy of the respiratory tract, foregut, and thoracic viscera of a foetal *Kogia breviceps*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 38, 231-267.
 - Ketten, DR (1991): The marine mammal ear: Specialization for aquatic audition and echolocation. In: The Evolutionary Biology of Hearing, (Eds: Webster, D; Fay, R; Popper, A), Springer-Verlag, New York, pp. 717-754.
 - Ketten, DR (1997): Structure and function in whale ears. Bioacoustics. J. Animal Sound Rec. 8,103-135.
 - Ketten, DR (1998): Marine mammal auditory systems: A summary of audiometric and anatomical data and its implications for underwater acoustic impacts. La Jolla, California, Southwest Fisheries Science Center, NOAA Tech. Memorandum.
 - Ketten, DR (2000): Cetacean ears. In: Hearing by Whales and Dolphins. (Eds: Au, WWL; Popper, AN; Fay, RR), Springer Handbook of Auditory Research, Vol. 12, Springer, New York, pp. 43-108.
 - Ketten, DR; Wartzok, D (1990): Three-dimensional reconstructions of the dolphin ear. In: Sensory Abilities of Cetaceans, (Eds: Thomas, JA; Kastelein, RA). Plenum Press, New York, pp. 81-105.
 - Kinkel, MD; Thewissen, JGM; Oelschläger, HA (2001): Rotation of the middle ear ossicles during cetacean development. J. Morphol. 249, 126-131.
 - Kleinenberg, SE; Yablokov, AV; Bel'kovich, VM; Tarasevich, MN (1969): Beluga

(*Delphinapterus leucas*), Investigation of the Species. Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem.

- Klima, M (1987): Morphogenesis of the nasal structures of the skull in toothed whales (Odontoceti). In: Morphogenesis of the Mammalian Skull (Eds: Kuhn, HJ; Zeller, U). Paul Parey, Hamburg, pp. 105-122.
- Klima, M (1994): Anpassungen an die aquatische Lebensweise. In: Handbuch der Säugetiere Europas, Vol. 6, Meeressäuger, (Eds: Niethammer, J; Krapp, F). Aula-Verlag GmbH, Wiesbaden, pp. 49-79.
- Klima, M (1995): Cetacean phylogeny and systematics based on the morphogenesis of the nasal skull. Aquat. Mamm. 21, 79-89.
- Klima, M (1999): Development of the cetacean nasal skull. Adv. Anat. Embryol. Cell Biol. 149, Springer-Verlag, Berlin, pp. 1-143.
- Klima, M; Oelschläger, HA (1994a): Phylogenie und Systematik der Cetacea. In: Handbuch der Säugetiere Europas (Eds: Niethammer, J; Krapp, F). Vol. 6, Teil IB. Meeressäuger, Wale und Delphine – Cetacea (Eds: Robineau, D; Guguy, R; Klima, M). Aula-Verlag GmbH, Wiesbaden, pp. 31-48.
- Klima, M; Oelschläger, HA (1994b): Probleme der Phylogenie und Systematik der Cetacea. Z. Säugetierkunde, Sonderheft Vol. 58, p. 35.
- Koch, T (1985): Lehrbuch der Veterinäranatomie. Bd. 3. Die großen Versorgungs- und Steuerungssysteme. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Kükenenthal, W (1893): Vergleichend-anatomische und Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren: Bau und Entwicklung der Cetaceennase. Denkschr. Med. Naturw. Ges. Jena 3, 322-349.
- Kükenenthal, W (1908): Über die Ursache der Asymmetrie des Walschädels. Anat. Anz. 33, 609-618.
- Kuzmin, AA (1976): Embryogenesis of the osseous skull of the sperm whale (*Physeter macrocephalus* Linnaeus, 1758). In: Investigations on Cetacea (Ed: Pilleri, G), Berne, Switzerland, Vol. 7, pp. 187-202.
- Lawrence, B; Schevill, WE (1956): The functional anatomy of the delphinid nose. Bull. Mus. Comp. Zool. (Harvard) 114, 103-151.
- Lilly, JC (1966): Sonic-ultrasonic emissions of the bottlenose dolphin. In: Whales, Dolphins and Porpoises. (Ed: Norris, KS). University of California Press, Berkeley, pp. 503-509.
- Lilly, JC; Miller, A (1961): Sounds emitted by the bottlenose dolphin. Science 133, 1689-1693.
- Litchfield, C; Greenberg, AJ (1974): Comparative lipid patterns in the melon fats of dolphins, porpoises and toothed whales. Comp. Biochem. Physiol. 47, 401-407.
- Litchfield, C; Greenberg, AJ; Ackman, RG; Eaton, CA (1978): Distinctive medium chain wax esters, triglycerides, and diacyl-glycerol esters in the head fats of the Pacific beaked whale, (*Berardius bairdi*). Lipids 13, 860-866.

-
- Litchfield, C; Greenberg, AJ; Caldwell, DK; Caldwell, MC; Sipos, JC; Ackman, RG (1975): Comparative lipid patterns in acoustical and nonacoustical fatty tissues of dolphins, porpoises and toothed whales. *Comp. Biochem. Physiol.* 50, 591-597.
 - Lowe, AP (1906): The cruise of the Neptune. Report on the Dominion Government Expedition to Hudson Bay and the Arctic Island 1903-1904. Government Printing Bureau, Ottawa, 276 pp.
 - Mackay, RS (1988): Whale heads, magnetic resonance images, x-ray diagrams and tiny bubbles. In: *Animal Sonar: Processes and Performance* (Eds: Nachtigall, PE; Moore, PWB). Plenum Press, New York and London, pp. 79-86.
 - Mackay, RS; Liaw, HM (1981): Dolphin vocalisation mechanisms. *Science* 212, 676-678.
 - Malins, DC; Varanasi, U (1975): Cetacean biosonar. Part II: The biochemistry of lipids in acoustic tissues. In: *Biochemical and Biophysical Perspectives in Marine Biology* (Eds: Malins, DC; Sargent, JR). Academic Press, New York, pp. 237-287.
 - Mansfield, AW; Smith, TG; Beck, B (1975): The narwhal (*Monodon monoceros*) in eastern Canadian waters. *J. Fish. Res. Board Can.* 32, 1041-1046.
 - McCormick, JG; Wever, EG; Palin, J; Ridgway, SH (1970): Sound conduction in the dolphin ear. *J. Acoust. Soc. Amer.* 48, 1418-1428.
 - McCormick, JG; Wever, EG; Ridgway, SH; Palin, J (1980): Sound reception in the porpoise as it relates to echolocation. In: *Animal Sonar Systems*. (Eds: Busnel, RG; Fish, JF). Plenum Press, New York, pp. 449-467.
 - Mead, JG (1975): Anatomy of the external nasal passage and facial complex in the delphinidae (Mammalia: Cetacea). *Smithson. Contrib. Zool.* 207, 1-72.
 - Milinkovitch, MC; Bérubé, M; Palsboll, PJ (1999): Cetaceans are highly derived Artiodactyls. In: *The Emergence of Whales*. (Ed: Thewissen, H). Plenum Press, New York, p. 113-131.
 - Miller, GS (1923): The telescoping of the cetacean skull. *Smithson. Misc. Coll.* 76, 1-71.
 - Møhl, B; Surlykke, A; Miller, LA (1990): High intensity narwhal clicks. In: *Sensory Abilities of Cetaceans* (Eds: Thomas, JA; Kastelein, RA). Plenum Press, New York, pp. 295-304.
 - Morgane, P; Jacobs, MS (1972): Comparative anatomy of the cetacean nervous system. In: *Functional Anatomy of Marine Mammals* (Ed: Harrison, RJ). Vol. 1, pp. 117-244.
 - Morris, RJ (1986): The acoustic faculty of dolphins. In: *Research on Dolphins* (Eds: Bryden, MM; Harrison, RJ). Clarendon Press, Oxford, pp. 369-399.
 - Murie, J (1871a): Notes on the white-beaked bottlenose dolphin, *Lagenorhynchus albirostris*, GRAY. *Trans. Linn. Soc. London, Zool.* 11, 141-153.
 - Murie, J (1871b): On Risso's Grampus, *G. rissoanus* (Desm.). *J. Anat. Physiol. London* 5, 118-138.
 - Ness, AR (1967): A measure of asymmetry of the skulls of odontocete whales. *J. Zool.*

(Lond.) 153, 209-221.

- Neubert, K; Wüstenfeld, E (1962): Morphologie des akustischen Organs. Handbuch der Zoologie, VIII, 8.Teil, 1-43.
- Neuweiler, G; Fenton, MB (1988): Behaviour and foraging ecology of echolocating bats. In: Animal Sonar (Eds: Nachtigall, PE; Moore, PWB). Plenum Press, New York, pp. 535-549.
- Nickel, R; Schummer, A; Seiferle, E (1992): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Band 4, Nervensystem, Endokrine Drüsen, Sinnesorgane. Paul Parey-Verlag, Hamburg.
- Nickel, R; Schummer, A; Seiferle, E (1992): Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. Band 1, Bewegungsapparat. Paul Parey-Verlag, Hamburg.
- Norris, KS (1964): Some problems of echolocation in cetaceans. In: Marine Bio-Acoustics (Ed: Tavolga, UN). Vol. 1 (Proceedings of a Symposium held at the Lerner Marine Laboratory, Bimini, Bahamas, April 11-13, 1963). Pergamon Press, Oxford, pp. 317-336.
- Norris, KS (1968): The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. In: Evolution and Environment (Ed: Drake, ET). Yale University Press, New Haven, pp. 297-324.
- Norris, KS (1969): The echolocation of marine mammals. In: The Biology of Marine Mammals (Ed: Andersen, HT). Academic Press, New York & London, pp. 391-423.
- Norris, KS (1975): Cetacean biosonar - Part I: Anatomical and behavioral studies. In: Biochemical and Biophysical Perspectives in Marine Biology (Eds: Malins, DC; Sargent, JR). Academic Press, New York, pp. 215-236.
- Norris, KS (1980): Peripheral sound processing in odontocetes. In: Animal Sonar Systems (Eds: Busnel, RG; Fish, JF). Plenum Press, New York, pp. 495-509.
- Norris, KS; Harvey, GW (1972): A theory of the function of the spermaceti organ of the sperm whale (*Physeter catodon*). In: Animal Orientation and Navigation. (Eds: Galler, SR; Schmidt-Koenig, K; Jacobs, GJ; Belleville, RE). Scientific and Technical Information Office, National Aeronautics and Space Administration (NASA), Washington, D.C., pp. 397-417. (NASA Special Publication SP-262).
- Norris, KS; Harvey, GW (1974): Sound transmission in the porpoise head. J. Acoust. Soc. Amer. 56, 659-665.
- Norris, KS; Leatherwood, K (1981): Hearing in the Bowhead whale, *Balaena mysticetus*, as estimated by cochlear morphology. Hubbs Sea World Res. Inst., Tech. Dept., No. 81-132, pp. 151-154.
- Norris, KS; Møhl, B (1983): Can odontocetes debilitate prey with sound? Amer. Nat. 122, 85-104.
- Norris, KS; Evans, E; Turner, RN (1966): Echolocation in an Atlantic bottlenose porpoise during discrimination. In: Animal Sonar Systems. Vol. 1. (Ed: Busnel, RG). NATO Advanced Study Institute, Frascati, Italy, pp. 409-437.
- Norris, KS; Prescott, JH; Asa-Dorian, PV; Perkins, P (1961): An experimental

demonstration of echolocation behavior in the porpoise, *Tursiops truncatus* (Montagu). Biol. Bull. 120, 163-176.

- Norris, KS; Dormer, KJ; Pegg, J; Liese, GT (1971): The mechanism of sound production and air recycling in porpoises: A preliminary report. VIII Conf. Biol. Sonar Diving Mammals, Menlo Park, CA. Stanford Research Institute, pp. 113-129.
- Norris, KS; Harvey, GW; Burzell, LA; Krishna Kartha, TD (1972): Sound production in the freshwater porpoise, *Sotalia fluviatilis* Gervais and Deville and *Inia geoffrensis* Blainville in the Rio Negro, Brasil. Investigations on Cetacea (Ed: Pilleri, G), Berne, Switzerland, Vol. 11, pp. 251-259.
- O'Leary, MA (2002): Mesonychia. In: Encyclopedia of Marine Mammals (Eds: Perrin, WF; Würsig, B; Thewissen, JGM). Academic Press, San Diego, pp. 735-737.
- Oelschläger, HA (1978): Erforschungsgeschichte, Morphologie und Evolution der Wale. NuM, Frankfurt a.M., 108, 317-333.
- Oelschläger, HA (1986a): Comparative morphology and evolution of the otic region in toothed whales (Cetacea, Mammalia). Am. J. Anat. 177, 353-368.
- Oelschläger, HA (1986b): Tympanohyal bone in toothed whales and the formation of the tympano-periotic complex (Mammalia: Cetacea). J. Morphol. 188, 157-165.
- Oelschläger, HA (1987): *Pakicetus inachus* and the origin of whales and dolphins (Mammalia: Cetacea). Gegenbaurs Morph. Jb. 133, 673-685.
- Oelschläger, HA (1989): Early development of the olfactory and terminalis systems in baleen whales. Brain, Behav. Evol. 34, 171-183.
- Oelschläger, HA (1990): Evolutionary morphology and acoustics in the dolphin skull. In: Sensory Abilities of Cetaceans (Eds: Thomas, J; Kastelein, RA). Plenum Press, New York, 137-162.
- Oelschläger, HHA (2000): Morphological and functional adaptations of the toothed whale head to aquatic life. Hist. Biol. 14, 33-39.
- Oelschläger, HA; Buhl, EH (1985a): Occurrence of an olfactory bulb in the early development of the harbour porpoise (*Phocoena phocoena* L.). In: Vertebrate Morphology. Fortschritte der Zoologie, Vol. 40 (Eds: Duncker, HR; Fleischer, G). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 695-698.
- Oelschläger, HA; Buhl, EH (1985b): Development and rudimentation of the peripheral olfactory system in the harbor porpoise *Phocoena phocoena* (Mammalia, Cetacea). J. Morphol. 184, pp. 351-360.
- Oelschläger, HHA; Kemp, B (1998): Ontogenesis of the sperm whale brain. J. Comp. Neurol. 399, 210-228.
- Oelschläger, HHA ; Lindenlaub, T (2000): Preliminary observations on the morphology of the inner ear of a fetal narwhal (*Monodon monoceros*). Hist. Biol. 14, 47-51.
- Oelschläger, HHA; Oelschläger, JS (2002): Brain. In: Encyclopedia of Marine Mammals (Eds: Perrin, WF; Würsig, B; Thewissen, JGM). Academic Press, San Diego, pp. 133-158.

- Ogawa, T; Arifuku, S (1948): On the acoustic system in the cetacean brains. Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo 2, 1-20.
- Osen, KK; Jansen, J (1965): The cochlear nuclei in the common porpoise, *Phocoena phocoena*. J. Comp. Neurol. 125, 223-258.
- Panse (1899): Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Gleichgewichts- und Gehörorgans. In: Klinische Vortragsreihe.
- Pedersen, A (1960): Wozu braucht der Narwal seinen Stoßzahn? Kosmos (Stockholm), 56, 75-79.
- Pierce, GW; Griffin, DR (1938): Experimental determination of supersonic notes emitted by bats. J. Mammal. 19, 454-455.
- Pilleri, G (1983a): Remarks on the ecology and behaviour of the narwhal (*Monodon monoceros*) with particular reference to the Savssat. Investigations on Cetacea (Ed: Pilleri, G), Berne, Switzerland, Vol. 15, pp. 123-142.
- Pilleri, G (1983b): Some comments on the tusk and the shape of the fluke in the narwhal, *Monodon monoceros*. Investigations on Cetacea (Ed: Pilleri, G), Berne, Switzerland, Vol. 15, pp. 153-174.
- Pilleri, G (1983c): Concerning the ear of the narwhal, *Monodon monoceros*. Investigations on Cetacea (Ed: Pilleri, G), Berne, Switzerland, Vol. 15, pp. 175-186.
- Pilleri, G (1987a): Os interparietale and post-interparietal ossicles in a foetus of *Pseudorca crassidens* (Cetacea, Delphinidae). Investigations on Cetacea (Ed: Pilleri, G), Berne, Switzerland, Vol. 20, pp. 36-39.
- Pilleri, G (1987b): Furrowing of the periotic in white whales from the Kara Sea. Investigations on Cetacea (Ed: Pilleri, G), Berne, Switzerland, Vol. 20, pp. 40-42.
- Pilleri, G (1990): Adaptation to water and the evolution of echolocation in the Cetacea. Ethol. Ecol. Evol. 2, pp. 135-163.
- Pilleri, G; Purves, PE (1983): Echolocation in Whales and Dolphins. London, Academic Press.
- Pompeckj, JF (1922): Das Ohrskelett von *Zeuglodon. Senckenbergiana* 4, 43-100.
- Ponganis, PJ (2002): Circulatory System. In: Encyclopedia of Marine Mammals (Eds: Perrin, WF; Würsig, B; Thewissen, JGM). Academic Press, San Diego, pp. 229-231.
- Popov, V; Supin, A (1990): Localisation of the acoustic window at the dolphin head. In: Sensory Abilities of Cetaceans (Eds: Thomas, JA; Kastelein, RA). Plenum Press, New York, pp. 417-426.
- Popper, AN (1980): Sound emission and detection by delphinids. In: Cetacean Behavior (Ed: Herman, LM). John Wiley & Son, New York, pp. 1-52.
- Pouchet, G; Beaugard, H (1885): Recherches sur le Cachalot. Nouvelles archives du museum. Hist. Nat., Paris, 3ème série, 4ème partie, 1-103.

-
- Purves, PE (1966): Anatomical and experimental observations on the cetacean sonar system. In: *Animal Sonar Systems*. Vol. 1 (Ed: Busnel, RG). NATO Advanced Study Institute, Frascati, Italy, pp. 197-270.
 - Purves, PE (1967): Anatomy and physiology of the outer and inner ear in cetaceans. In: *Whales, Dolphins and Porpoises* (Ed: Norris, KS). University of California Press, Berkeley and Los Angeles, pp. 320-380.
 - Rauschmann, MA (1992): Morphologie des Kopfes beim Schlanken Delphin, *Stenella attenuata*, mit besonderer Berücksichtigung der Hirnnerven. Makroskopische Präparation und moderne bildgebende Verfahren. Inaugural-Dissertation, Fachbereich Humanmedizin der J. W. Goethe Universität Frankfurt a. Main.
 - Rauschmann, MA; Huggenberger, S; Kossatz, LS; Oelschläger, HHA (2004): Perinatal development of the head of spotted dolphins (*Stenella attenuata*). *J. Morphol.* (submitted).
 - Reidenberg, JS; Laitman, JT (1987): Position of the larynx in odontoceti (toothed whales). *Anat. Rec.* 218: 98-106.
 - Reysenbach de Haan, FW (1956): Hearing in whales. *Acta Otolaryngol.* 134 (Suppl.), 1-114.
 - Reysenbach de Haan, FW (1966): Listening underwater: thoughts on sound and cetacean hearing. In: *Whales, Dolphins, and Porpoises* (Ed: Norris, KS). University of California Press, Berkeley and Los Angeles, pp. 583-596.
 - Richardson, MK; Oelschläger, HHA (2002): Time, pattern, and heterochrony: a study of hyperphalangy in the dolphin flipper. *Evolution & Development* 4, pp. 435-444.
 - Ridgway, SH; Carder, DA (1988): Nasal pressure and sound production in an echolocating white whale, *Delphinapterus leucas*. In: *Animal Sonar* (Eds: Nachtigall, PE; Moore, PWB). NATO ASI Series Vol. 156. Plenum Press, New York, pp. 53-60.
 - Ridgway, SH; Au, WWL (1999): Hearing and echolocation: Dolphin. In: *Elsevier's Encyclopedia of Neuroscience*. 2nd ed. (Eds: Adelman, G; Smith, BH). Elsevier Science, New York, pp. 858-862.
 - Ridgway, SH; Carder, DA (2001): Assessing hearing and sound production in cetacean species not available for behavioral audiograms: experience with sperm, pygmy sperm and gray whales. *Aquat. Mamm.* 27, 267-276.
 - Ridgway, SH; McCormick, JG; Wever, EG (1974): A surgical approach to the dolphin's ear. *J. Exp. Zool.* 188, 265-276.
 - Ridgway, SH; Carder, DA; Green, RF (1980): Electromyographic and pressure events in the nasolaryngeal system of dolphins during sound production. In: *Animal Sonar Systems* (Eds: Busnel, RG; Fish, JF). Plenum Press, New York, pp. 239-249.
 - Rodionov, VA; Markov, VI (1992): Functional anatomy of the nasal system in the bottlenose dolphin. In: *Marine Mammal Sensory Systems* (Eds: Thomas, JA; Kastelein, RA; Supin, AY). Plenum Press, New York, pp. 147-177. (Proceedings of a Symposium on Sensory Systems of Aquatic Mammals, held October 16-19, 1991 in Moscow, Russian Federation).

- Rommel, SA (1990): Osteology of the bottlenose dolphin. In: The Bottlenose Dolphin (Eds: Leatherwood, S; Reeves, RR). Academic Press, San Diego, pp. 29-50.
- Rommel, SA (2002): Skull Anatomy. In: Encyclopedia of Marine Mammals (Eds: Perrin, WF; Würsig, B; Thewissen, JGM). Academic Press, San Diego, pp. 133-158.
- Rothausen, K (1985): The early evolution of Cetacea. In: Functional Morphology in Vertebrates (Eds: Duncker, HR; Fleischer, G). Stuttgart, Fischer Verlag, pp. 143-147.
- Schaller, O (1992, Ed): Illustrated veterinary Anatomical Nomenclature. Ferdinand Enke Verlag Stuttgart, 614 pp.
- Schenkkan, EJ (1971): The occurrence and position of the "connecting sac" in the nasal tract complex of small odontocetes (Mammalia, Cetacea). *Beaufortia* 19, 37-43.
- Schenkkan, EJ (1972): On the nasal tract complex of *Pontoporia blainvillei* Gervais and d'Orbigny, 1844 (Cetacea, Platanistidae). *Investigations on Cetacea* (Ed: Pilleri, G), Berne, Switzerland, Vol. 4, pp. 83-90.
- Schenkkan, EJ (1973): On the comparative anatomy and function of the nasal tract in odontocetes (Mammalia, Cetacea). *Bijdr. Dierk.* 43, 127-159.
- Schenkkan, EJ; Purves, PE (1973): The comparative anatomy of the nasal tract and the function of the spermaceti organ in *Physeteridae* (Mammalia, Odontoceti). *Bijdr. Dierk.* 43, 93-112.
- Schevill, WE; Lawrence, B (1953): High-frequency auditory response of a bottlenosed porpoise, *Tursiops truncatus* (Montagu). *J. Acoust. Soc. Amer.* 25, 1016-1017.
- Schevill, WE; Lawrence, B (1956): Food-finding by a captive porpoise (*Tursiops truncatus*). *Breviora* 53, 1-15.
- Schober, W; Brauer, K (1974): Makromorphologie des Zentralnervensystems 7 (1). *Handbuch der Zoologie* (Ed: Helmcke, J-G; Starck, D; Wermuth, H), Bd. 8, 52. Liefg., Walter de Gruyter, Berlin, New York, pp. 1-296.
- Schuhknecht, HF (1974): *Pathology of the Ear*. Cambridge: Harvard University Press.
- Schulmeyer, FJ (1992): Morphologische Untersuchungen am Hirnstamm der Delphine unter besonderer Berücksichtigung des La Plata-Delphins, *Pontoporia blainvillei*. Inaugural-Dissertation, Fachbereich Humanmedizin der J. W. Goethe Universität Frankfurt a. Main.
- Schulmeyer, FJ ; Adams, J; Oelschläger, HHA (2000): Specialized sound reception in dolphins – a hint for the function of the dorsal cochlear nucleus in mammals. *Hist. Biol.* 14, 53-56. Overseas Publishers Association, Amsterdam, N.V.
- Schulte, HW (1918): The skull of *Kogia breviceps* de Blainville. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist* 38, 361-404 + pls. 35-43.
- Schwerdtfeger, WK; Oelschläger, HA; Stephan, H (1984): Quantitative neuroanatomy of the brain of the La Plata dolphin, *Pontoporia blainvillei*. *Anat. Embryol.*, 170, 11-19.

-
- Scoresby, W (1820): Account of the Arctic regions. Vol. 1. Constable and Co., Edinburgh, pp. 486-495.
 - Scoresby, W (1823): Journal of a voyage to the northern whale-fishery. Constable and Co., Edinburgh.
 - Silvermann, HB; Dunbar, MJ (1980): Aggressive tusk use by the narwhal (*Monodon monoceros* L.). Nature (London), 284, 57-59.
 - Slijper, EJ (1962): Whales. 1st English ed. Hutchinson & Co., London. 475 pages. (Translation of the Dutch book "Walvissen" published in 1958).
 - Solntseva, GN (1992): Prenatal development of the peripheral part of the auditory system in mammals of different ecology. In: Marine Mammal Sensory Systems (Eds: Thomas, JA; Kastelein, RA; Supin, AY). Plenum Press, New York, pp. 179-195.
 - Solntseva, GN (1995): Morphofunctional aspects of the hearing organ in terrestrial, semi-aquatic and aquatic mammals. Zool. Zh. 54, 1529-1539.
 - Solntseva, GN (1999): Development of the auditory organ in terrestrial, semi-aquatic and aquatic mammals. Aquat. Mamm. 25, 135-148.
 - Starck, D (1975): Embryologie. Ein Lehrbuch auf allgemein biologischer Grundlage. Thieme-Verlag, Stuttgart, 3. Auflage.
 - Steinhausen, W (1933): Über die Beobachtung der Cupula in den Bogengangampullen des Labyrinthes des lebenden Hechtes. Pflügers Archiv 232, 500-512.
 - Steinmann, G (1912): Über die Ursache der Asymmetrie der Wale. Anat. Anz. 41, 45-54.
 - Szalay, FS (1969): The Hapalodectinae and a phylogeny of the Mesonychidae (Mammalia, Condylartha). Amer. Mus. Nov. 2361, p. 26.
 - Thewissen, JGM (1998; Ed): The Emergence of Whales: Evolutionary Patterns in the Origin of Cetacea. Plenum Press, New York.
 - Thewissen, JGM (2002): Archaeocetes, Archaic. In: Encyclopedia of Marine Mammals (Eds: Perrin, WF; Würsig, B; Thewissen, JGM). Academic Press, San Diego, pp. 36-39.
 - Thewissen, JGM; Hussein, ST (1993): Origin of underwater hearing in whales. Nature 361, 444-445.
 - Tomilin, AG (1957): Cetacea. In: Mammals of the USSR and Adjacent Countries (Ed: Heptner, VG). Vol. 9. Cetacea.
 - Turner, W (1872): Some observations on the dentition of the narwhal (*Monodon monoceros*). J. Anat. Physiol. (2nd Ser.), 11, 75.
 - Uhen, MD (2002): Basilosaurids. In: Encyclopedia of Marine Mammals (Eds: Perrin, WF; Würsig, B; Thewissen, JGM). Academic Press, San Diego, pp. 78-80.
 - van Beneden, PJ; Gervais, P (1868-1880): Ostéographie des Cétacés vivants et fossiles. Paris, Bertrand.

- van Bree, PJH (1972): On the validity of the subspecies *Cephalorhynchus hectori bicolor*, 1946. Investigations on Cetacea (Ed: Pilleri, G), Berne, Switzerland, Vol. 4, pp. 182-186.
- van Valen, L (1968): Monophyly or diphyly in the origin of whales. *Evolution* 22, 37-41.
- van Valen, L (1969): The multiple origins of the placental mammals. *Evolution* 23, 118-130.
- Varanasi, U; Malins, DC (1971): Unique lipids of the porpoise (*Tursiops gilli*): Differences in triacyl glycerols and wax esters of acoustic (mandibular canal and melon) and blubber tissues. *Smithson. Contrib. Zool.* 231, 415-418.
- Varanasi, U; Malins, DC (1972): Triacylglycerols characteristics of porpoise acoustic tissues: Molecular structures of Diisovaleroylglycerids. *Science* 176, 926-928.
- Varanasi, U; Markey, D; Malins, DC (1982): Role of isovaleroyl lipids in channeling of sound in the porpoise melon. *Smithson. Contrib. Zool.* 31, 237-244.
- Vogl, AW; Fisher, HD (1981): The internal carotid artery does not directly supply the brain in the monodontidae (order Cetacea). *J. Morphol.*, 170: 207-214.
- Vogl, AW; Fisher, HD (1982): Arterial retia relatet to supply of the central nervous system in two small toothed whales – narwhal (*Monodon monoceros*) and beluga (*Delphinapterus leucas*). *J. Morphol.* , 174: 41-56.
- Warshall, P (1974): Die Lautwelt der Cetaceen. In: *Der Geist in den Wassern. Ein Buch zu Ehren des Bewußtseins der Wale und Delphine.* Zweitausendeins, Frankfurt a.M., pp.133-140.
- Wartzok, D; Ketten, DR (1999): Marine mammal sensory systems. In: *Biology of Marine Mammals* (Eds: Reynolds, JE III; Rommel, SA). *Smithson. Inst. Press, Washington*, pp. 117-175.
- Wever, EG; McCormick, JG; Palin, J; Ridgway, SH (1971a): The cochlea of the dolphin, *Tursiops truncatus*: General morphology. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 68, 2381-2385.
- Wever, EG; McCormick, JG; Palin, J; Ridgway, SH (1971b): The cochlea of the dolphin, *Tursiops truncatus*: Hair cells und ganglion cells. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 68, 2908-2912.
- Wever, EG; McCormick, JG; Palin, J; Ridgway, SH (1972): Cochlear structure in the dolphin *Lagenorhynchus obliquidens*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 69, 657-661.
- Wood (1964): General Discussion. In: *Marine Bioacoustics* (Ed: Tavalga, WN). Pergamon Press, New York, pp. 395-398.
- Wood, FG; Evans, WE (1980): Adaptiveness and ecology of echolocation in toothed whales. In: *Animal Sonar Systems* (Eds: Busnel, RG; Fish, JF). Plenum Press, New York, pp. 381-425.
- Yamada, M (1953): Contribution to the anatomy of the organ of hearing in whales. *Sci. Rep. Whales Res. Inst. Tokyo* 8, 1-79.

-
- Yurick, DB; Gaskin, DE (1987): Asymmetry in the skull of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L.) and its relationship to sound production and echolocation. Can. J. Zool. 66, 399-402.
 - Zvorykin, VP (1963): Morphological substrate of ultrasonic and locational capacities in the dolphin. Arkhiv Anatomii, Gistologii i Embriologii, 45, 3-10.

J. DANKSAGUNG

An erster Stelle möchte ich mich bei meinem Doktorvater, Herrn Prof. Dr. Helmut A. Oelschläger, für die Überlassung des überaus faszinierenden Themas herzlich bedanken. Meine tiefe Anerkennung gilt seiner immerwährenden freundlichen Betreuung, Anleitung und Unterstützung sowie seinem fundamentalen Wissen, das mich über diese Arbeit hinaus kontinuierlich begleitet und gefördert hat.

Ein ganz herzliches Dankeschön an Herrn Prof. Dr. Gerhard Hummel für die gewissenhafte Durchsicht meiner Arbeit, die er freundlicherweise vor dem Fachbereich Tiermedizin vertritt. Seine verständnisvolle und immer freundliche Art sowie sein enormes Fachwissen haben mir bereits als Studierende in Gießen imponiert und zeichnen ihn als Mensch und kompetenten Lehrer aus.

Herzlichen Dank auch an Frau Jutta S. Oelschläger für ihre Hilfe bei der Fertigstellung der Arbeit.

Meinen Mitdoktoranden Michaela Haas-Rioth, Stefan Huggenberger und Lars Kossatz bin ich für wertvolle und anregende Gesprächsrunden während der Fertigstellung dieser Arbeit dankbar. Besonderen Dank verdient Stefan Huggenberger für die Überlassung seiner anschaulichen Grafiken, die in dieser Arbeit originalgetreu abgebildet ist sowie für die kritische Lektüre der Schrift.

Ebenso gilt mein Dank Herrn Dr. Ted W. Cranford vom Institute for Marine Science and Department of Biology der University of California, San Diego, für inspirierende Gespräche über die Sonarerzeugung und Anatomie der Zahnwale.

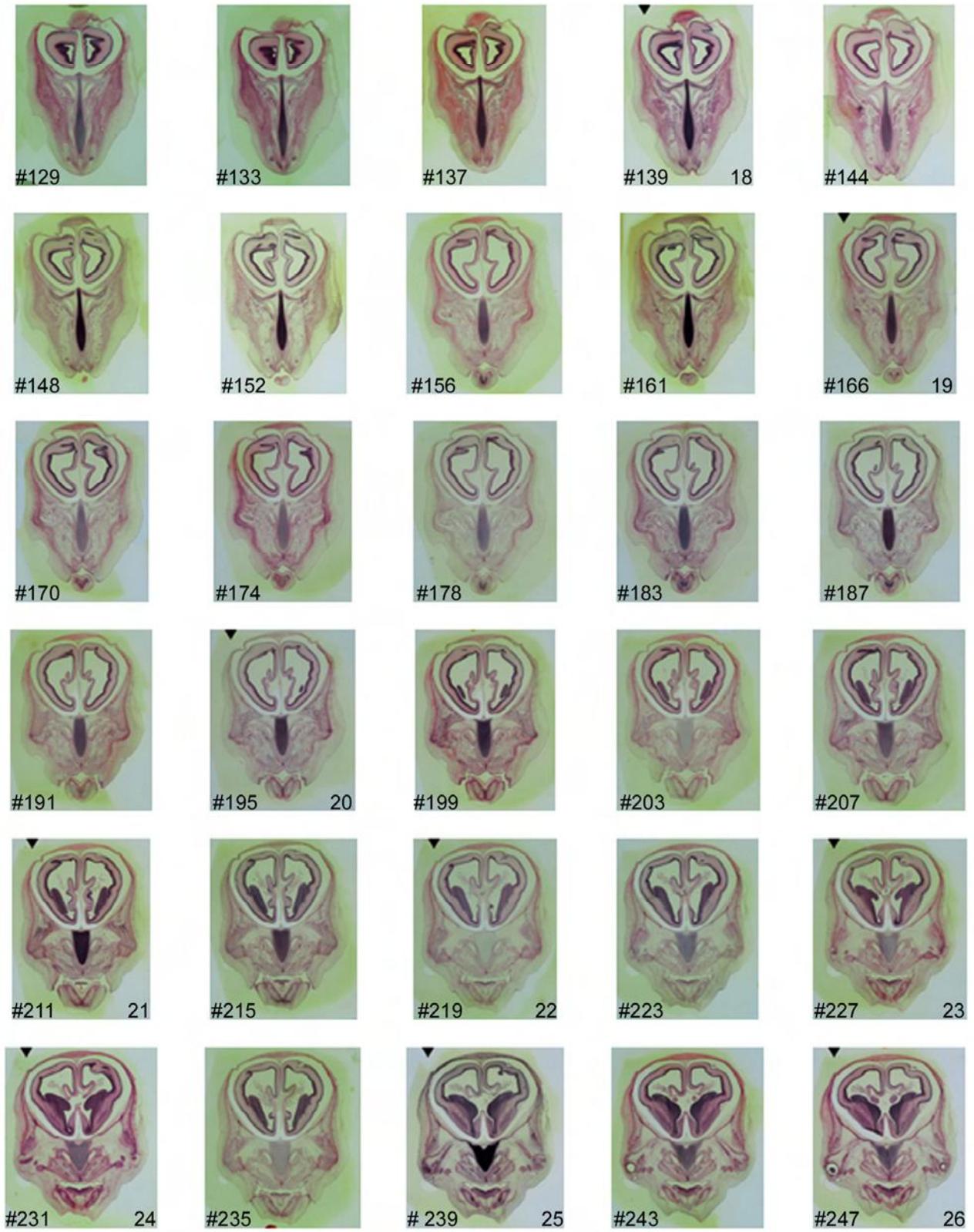
Ich bin den folgenden Personen dankbar verbunden, da sie mir die Arbeit an dieser Dissertation durch Unterstützung und menschlichen Rückhalt ermöglicht haben: Anna Comtesse-Schwarz, Raul Sterk, Stephan Weidner, Andreas Comtesse, Christa Kilbinger, Britta Kisters und vor allem Michael Knerr, der mir bei allen Computerfragen hilfreich zur Seite stand.

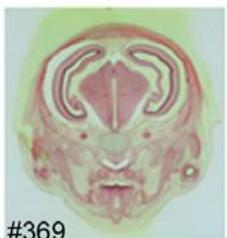
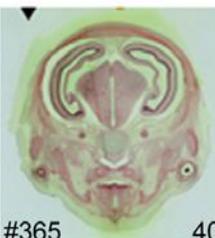
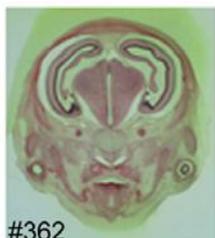
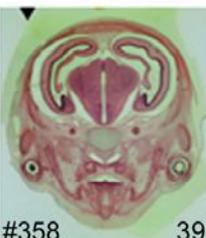
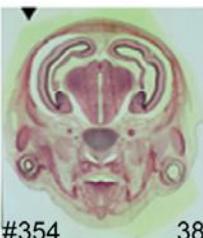
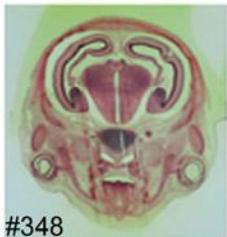
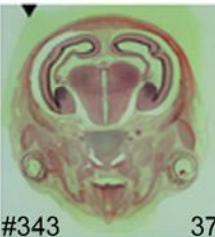
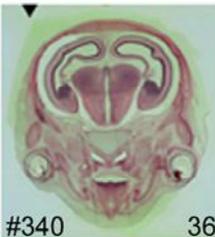
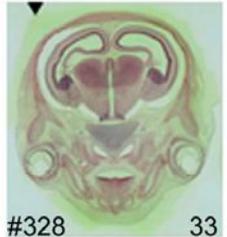
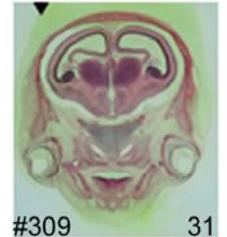
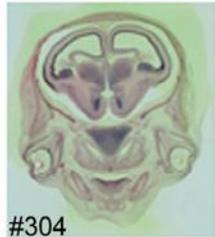
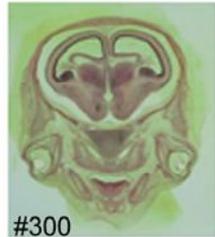
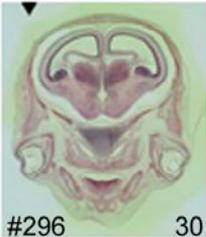
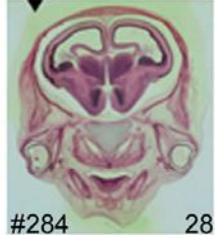
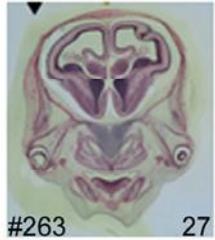
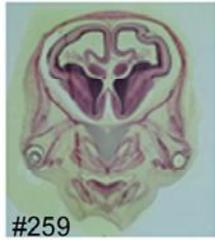
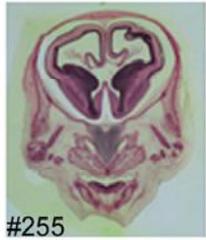
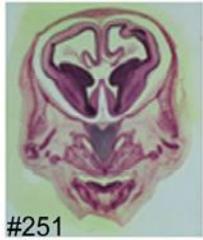
K. ANHANG

a) Überblick der Schnittserie von *Monodon*: Thumbnails

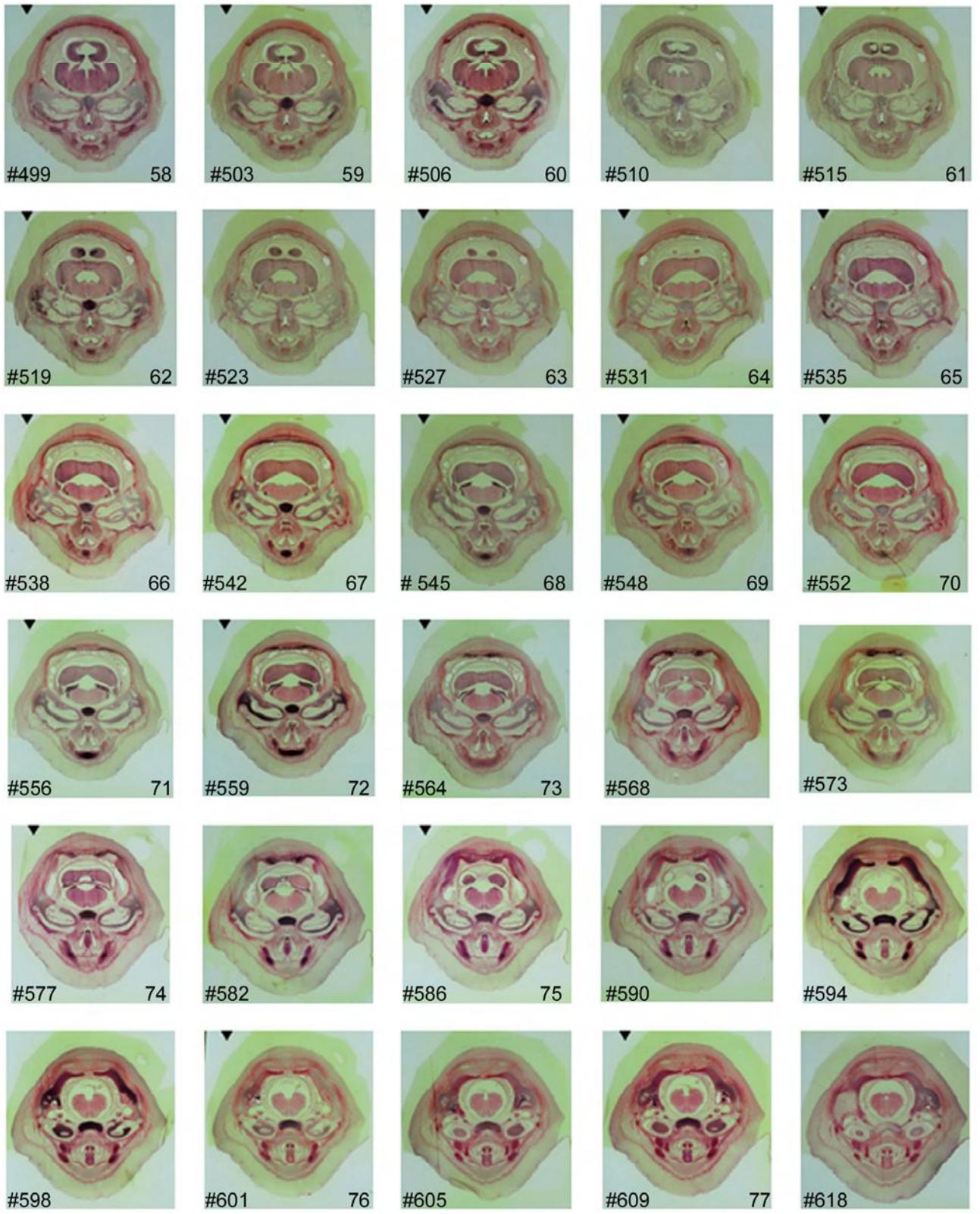
= Original-Schnittnummer; Ziffer = Nummer der Abbildung im Atlas (zusätzlich mit einem schwarzen Dreieck markiert); die Abbildungen der Thumbnails entsprechen in etwa der Original-Schnittgröße.

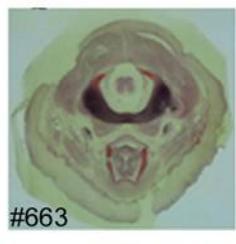
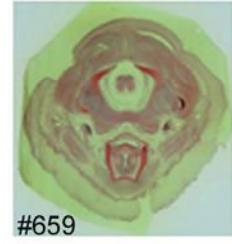
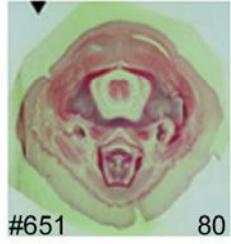
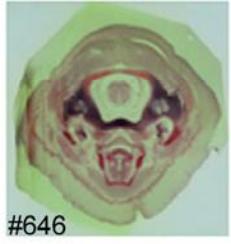
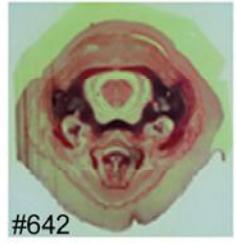
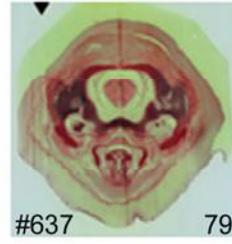
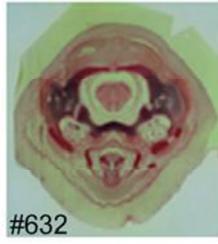
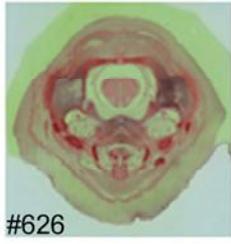
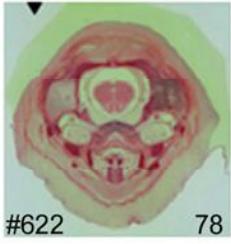












b) Abbildungen der Schnittserie von *Monodon*: Abb. 1 bis 80

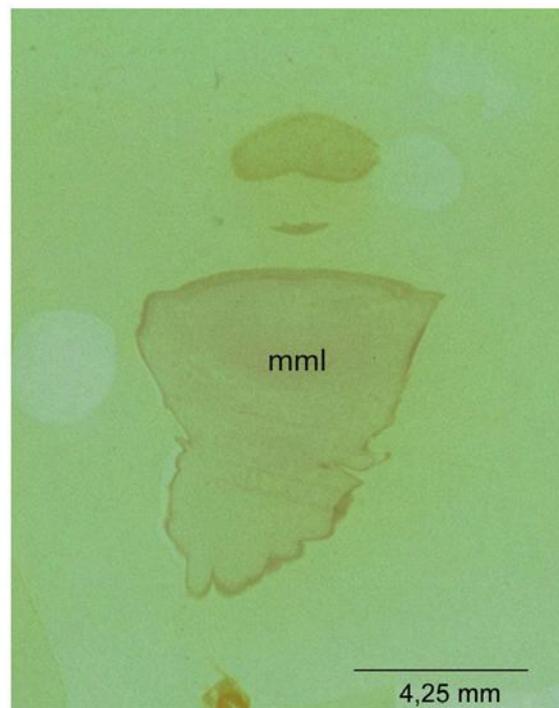


Abb. 1: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt Original-No: # 017

Blaslochmuskulatur: M. maxillolabialis (mml), tangential angeschnitten

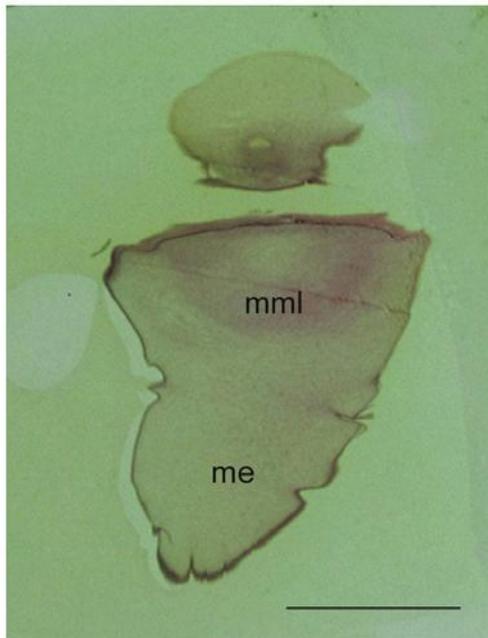


Abb. 2: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 021

Blaslochmuskulatur (mml) und vorderer Melonenbereich (me)

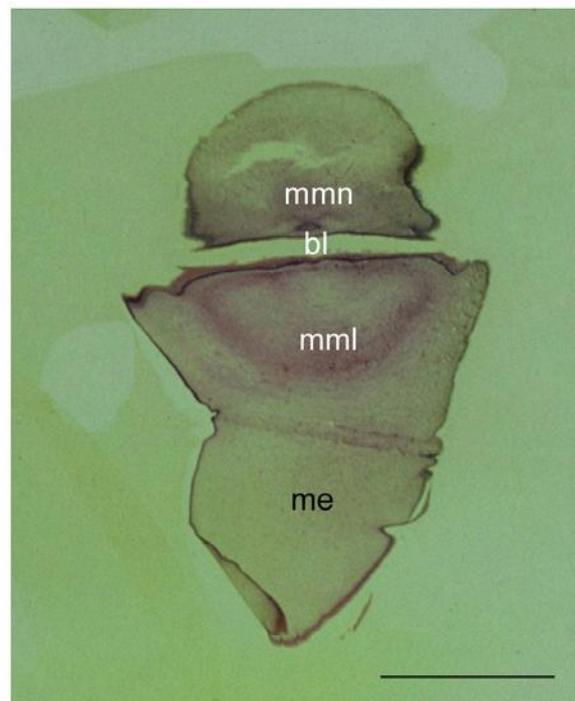


Abb. 3: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 025

Der Blaslochspalt (bl) ist horizontal bzw. transversal orientiert.
mmn, mml = Blaslochmuskulatur; me = Melonenregion

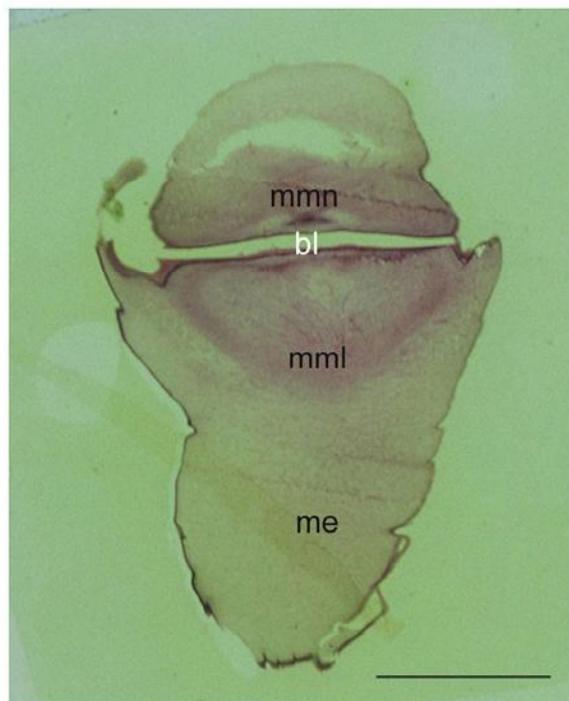


Abb. 4: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 029

Tangentialer Schnitt durch den vorderen Blaslochbereich (bl), Blaslochmuskulatur (mml, mmn) und Melonenregion (me).



Abb. 5: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter
Transversalschnitt # 034

Vordere Blaslochregion (Abkürzungen siehe Abb. 4)



Abb. 6: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 041

Vordere Blaslochregion mit Melone (me) und Blaslochmuskulatur (mml, mmn);
C = isolierter Knorpel: mutmaßliches fetales Blaslochligament

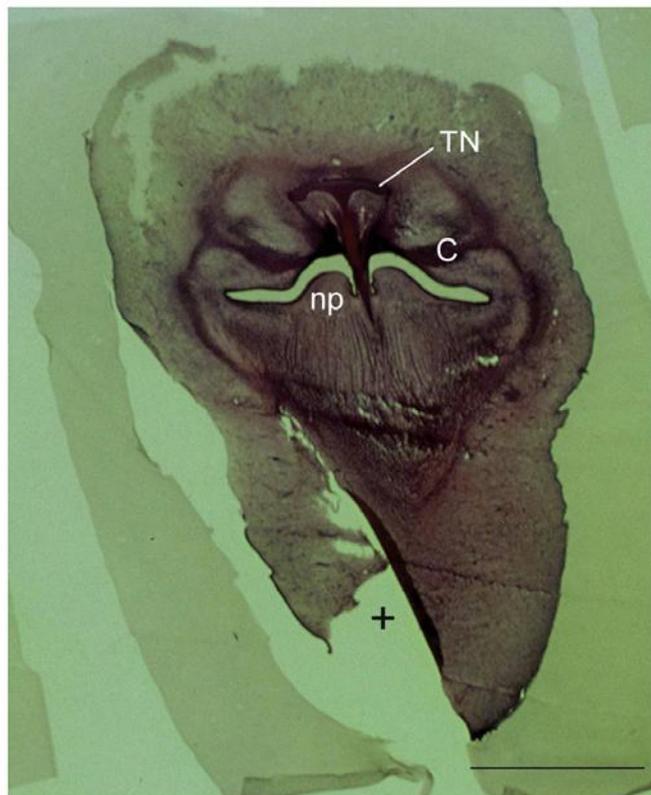


Abb. 7: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter
Transversalschnitt # 049

Vordere Nasenkapsel: Tectum nasi (TN) und "nasal plugs" (np)
+ = Schneideartefakt

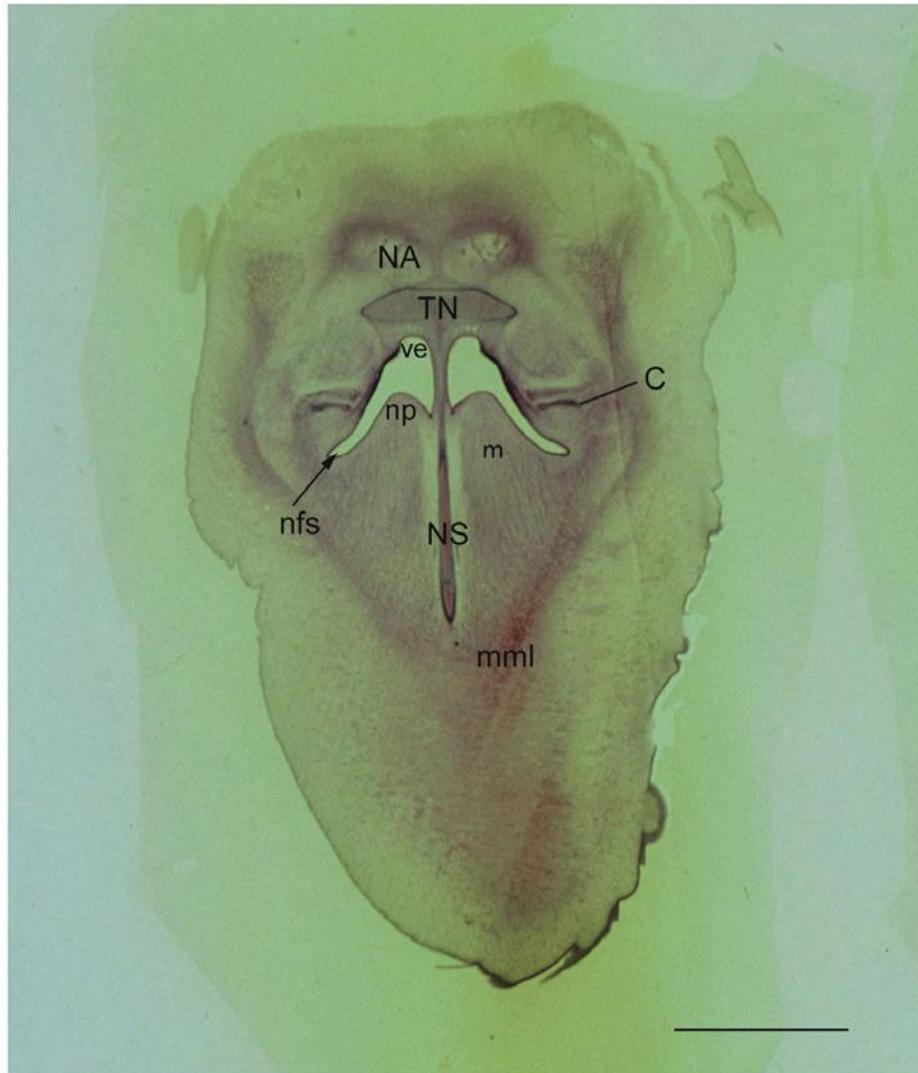


Abb. 8: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 053

Oberer Nasengang (paarig) im Bereich des sogenannten Vestibulums (ve), das sich direkt unterhalb des Blaslochs befindet; Muskelfasern (m) ziehen in die Nasenverschlußpfropfen ("nasal plugs", np).

C = isolierter Knorpel; nfs = Knospe des Nasofrontalsackes;
 NS = Nasenseptum; NA = Ossa nasalia

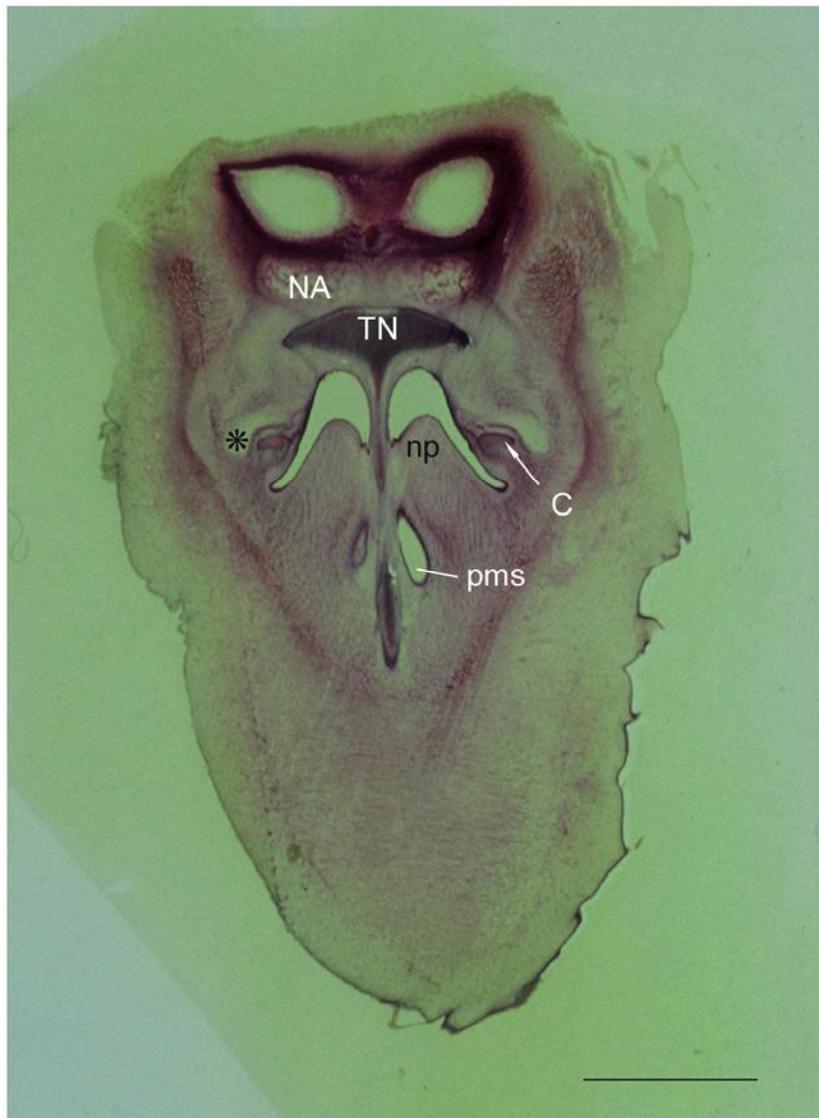


Abb. 9: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 060

* = bindegewebige Aufhellungszone: mutmaßliche fetale "dorsal bursa"
 C = isolierter Knorpel: eventuell fetales Blaslochligament oder Bursa-
 knorpel; pms = Knospe des Prämaxillarsacks; NA = Ossa nasalia

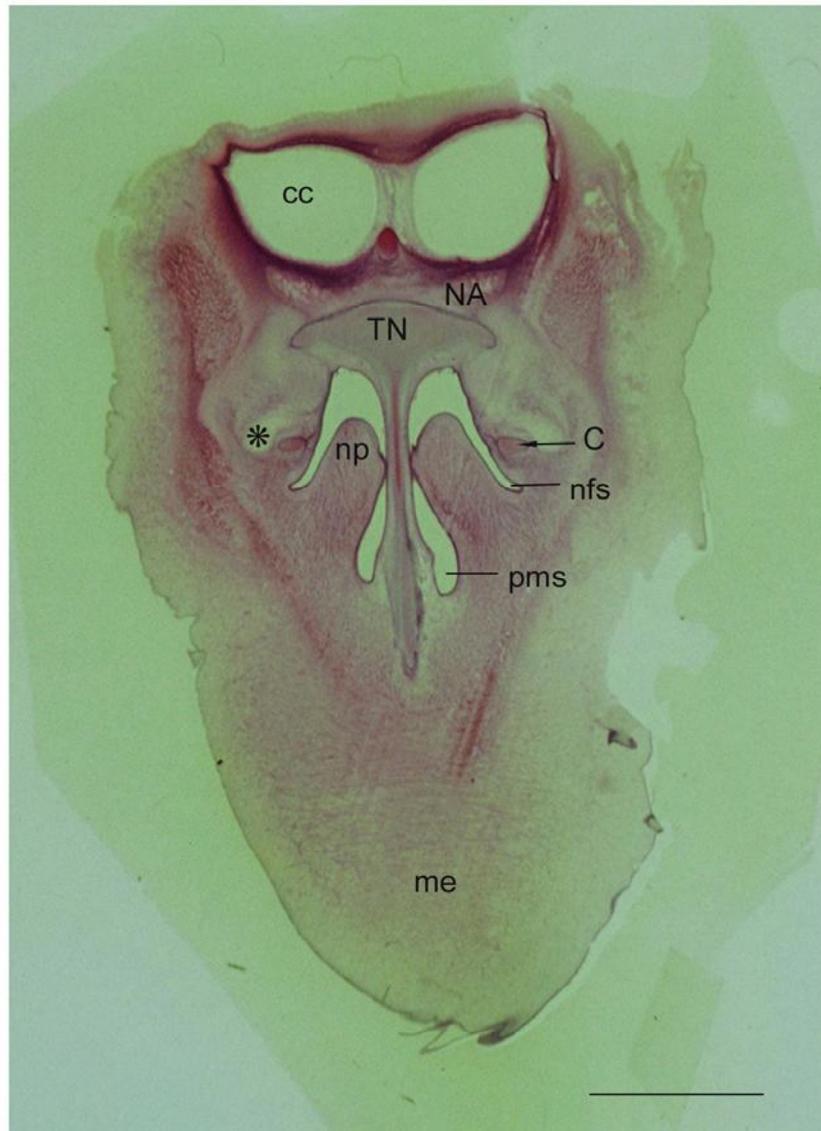


Abb.10: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 064

Schnitt durch "nasal plugs" (np), Knospen des Nasofrontalsacks (nfs) und Prämaxillarsacks (pms).

* = bindegewebige Aufhellungszone: mutmaßliche fetale "dorsal bursa"

C = mutmaßliches fetales Blaslochligament

cc = Cavum cranii; NA = Ossa nasalia



Abb. 10a: Detailaufnahme des Schnittes # 064; Vergrößerung 40-fach

C = isolierter Knorpel; mutmaßliches Blaslochligament
* = mutmaßliche "dorsal bursa"; np = "nasal plug";
nfs = Knospe des Nasofrontalsacks

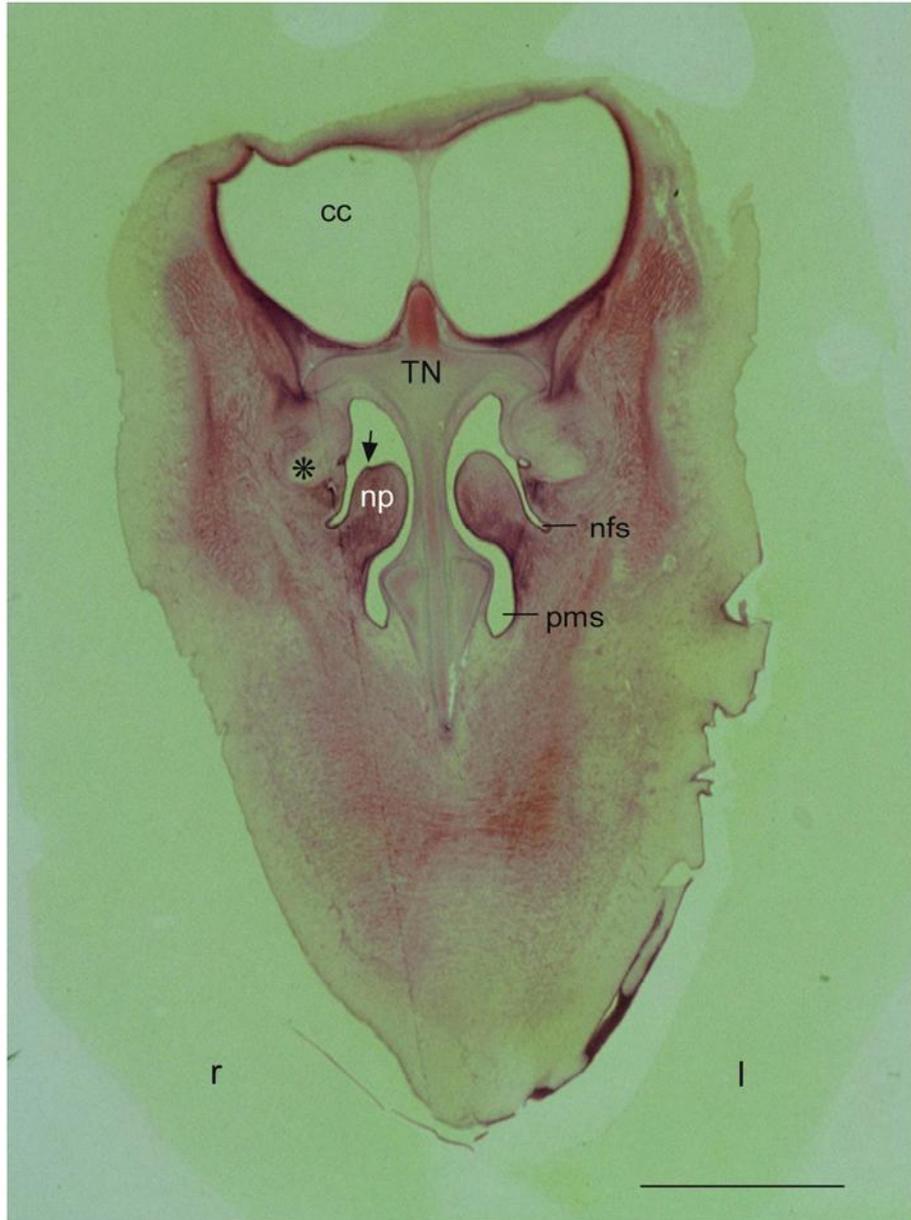


Abb.11: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 073

Proximale Nasenregion mit je 2 Knospen der späteren Nasensäcke (nfs, pms)
 Pfeil: nasal plug node; leicht asymmetrische Verhältnisse im Bereich der Nasen-
 region werden durch die leicht von rechts (r) vorne nach links (l) hinten schräg
 gestellte Schnittebene vorgetäuscht.

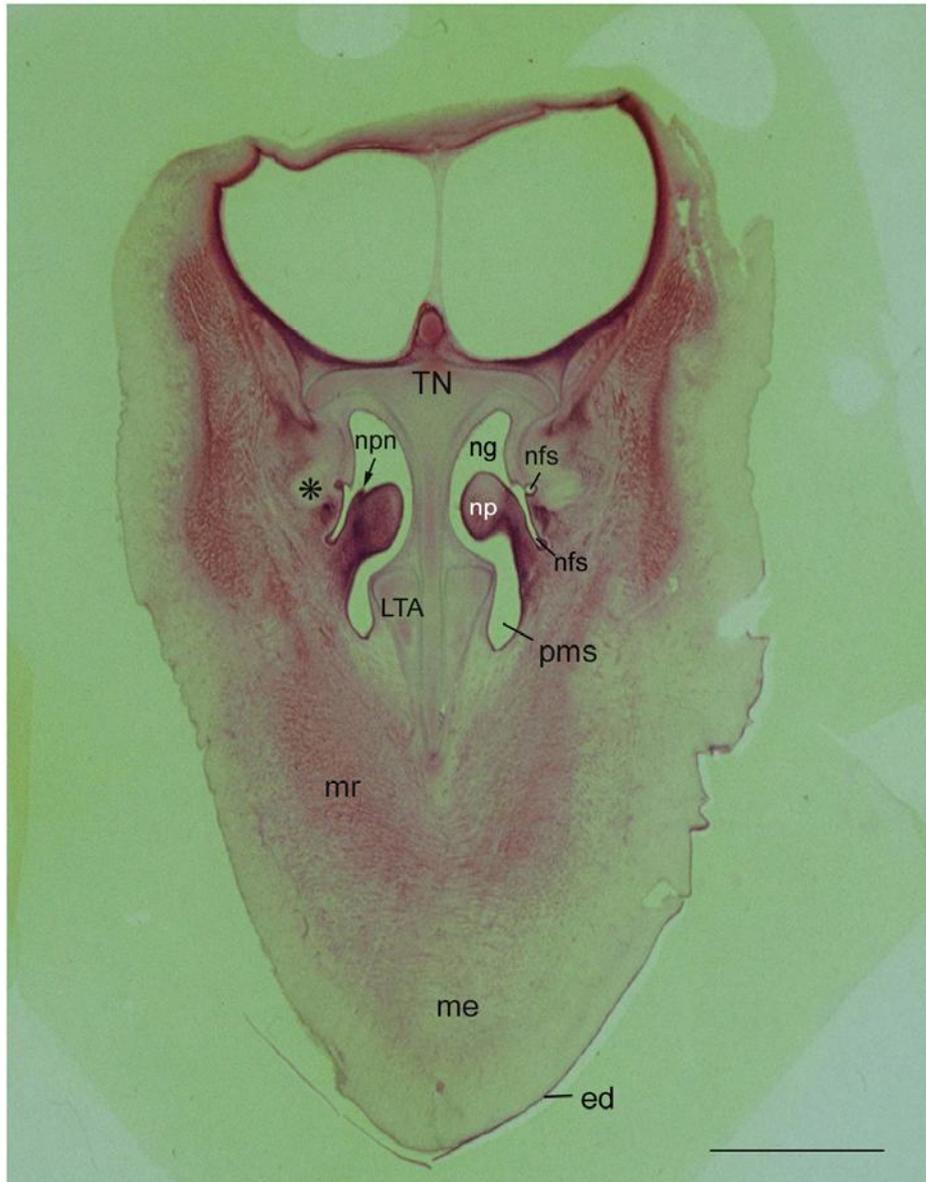


Abb.12: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 076

"Nasal plug node" (Pfeil: nfn) und eine weitere Knospe des Nasofrontalsacks (nfs) im Anschnitt. LTA = Lamina transversalis anterior; ed = Epidermis; mr = Musculus rostralis (Melonenmuskulatur)

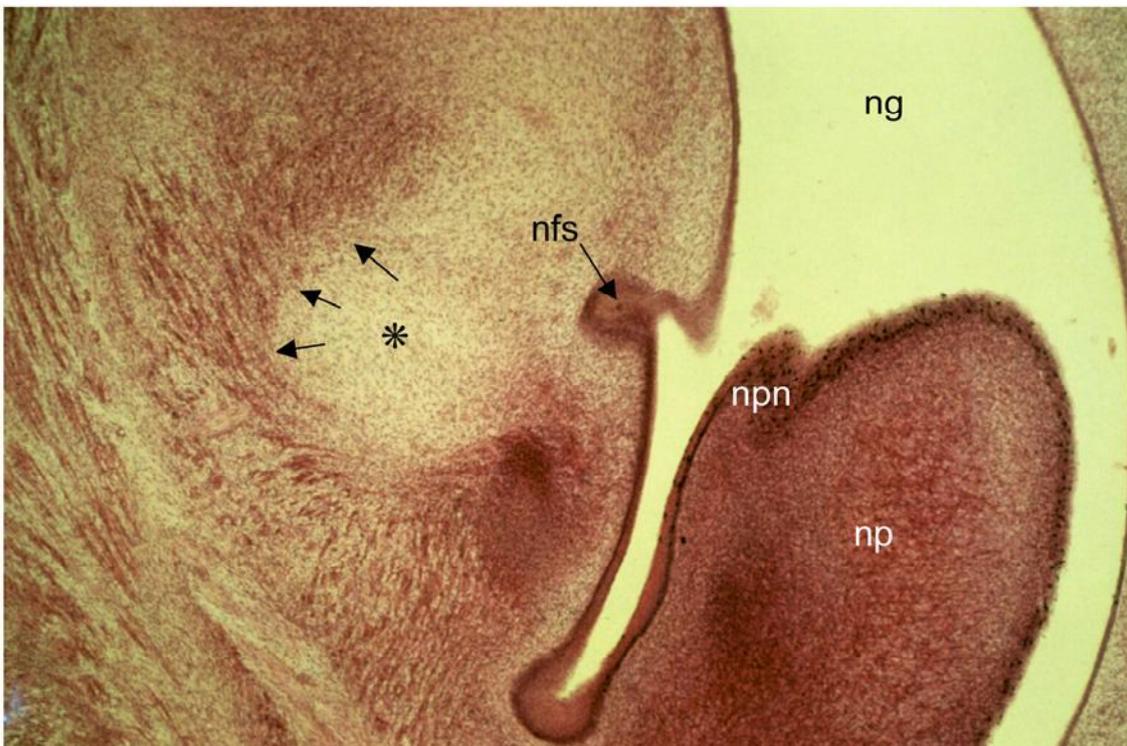


Abb. 12a: Detailaufnahme des Schnittes # 076; Vergrößerung 40-fach

ng = Nasengang; npn = nasal plug node; nfs = Knospe des Nasofrontalsacks; Pfeile = radiär verlaufende Muskulatur, die um die Aufhellungszone (*; eventuell fetale "dorsal bursa") zieht .

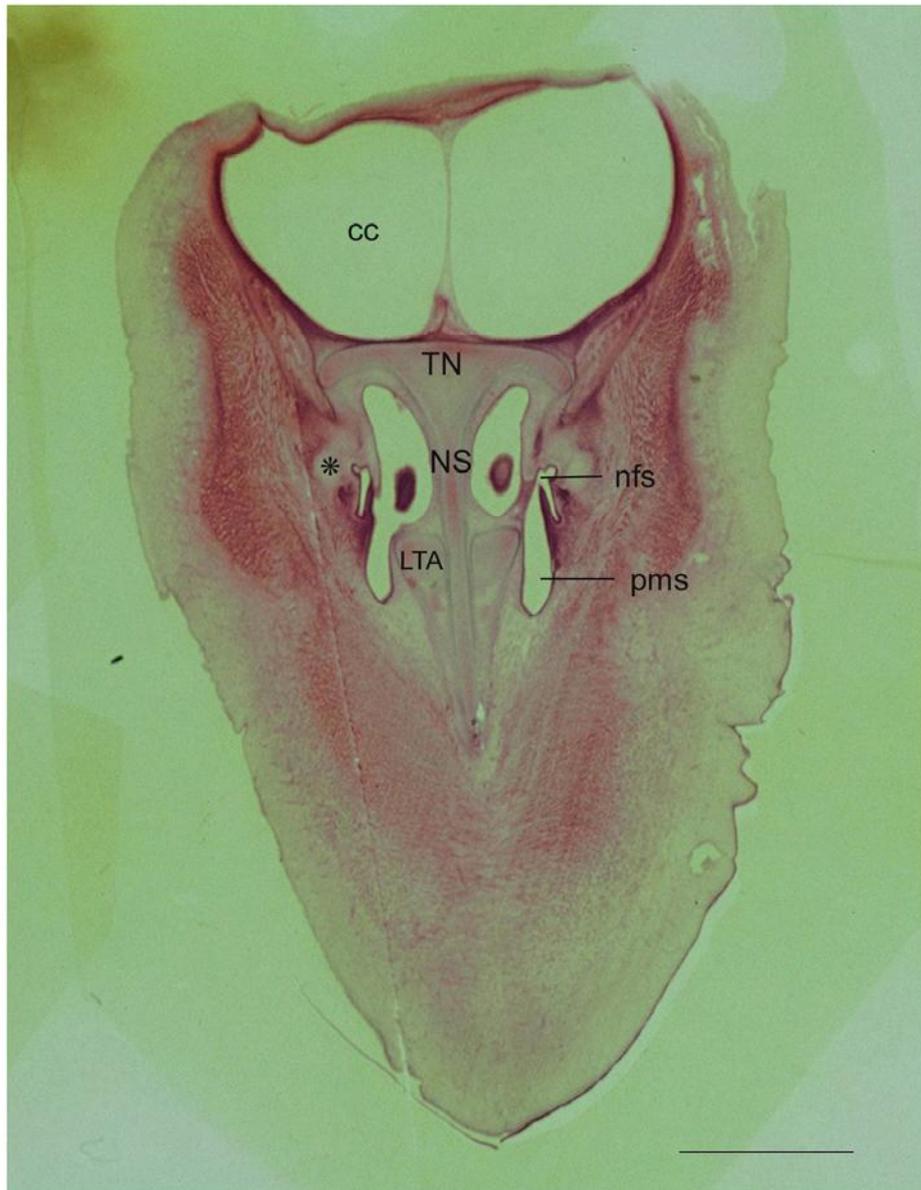


Abb.13: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 079

Nasenseptum (NS), Lamina transversalis anterior (LTA) und zwei Nasensäcke (Nasofrontalsack, nfs; Prämaxillarsack, pms) im Anschnitt getroffen.
 * = bindegewebige Aufhellung: eventuell fetale "dorsal bursa"
 cc = Cavum cranii

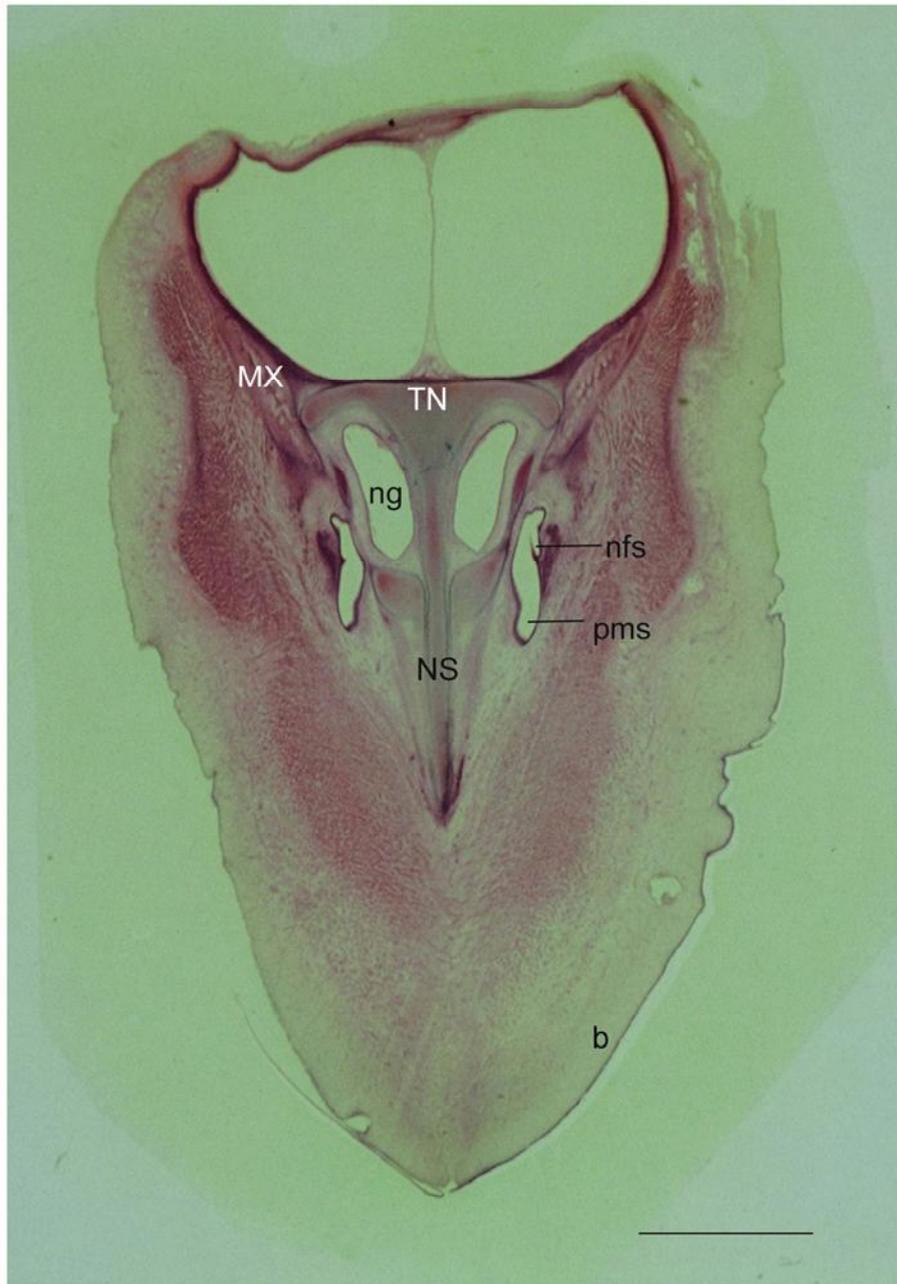


Abb. 14: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 082
Oberer Nasengang (ng) und Nasensäcke (nfs, pms); MX = Os maxillare
b = "blubber"

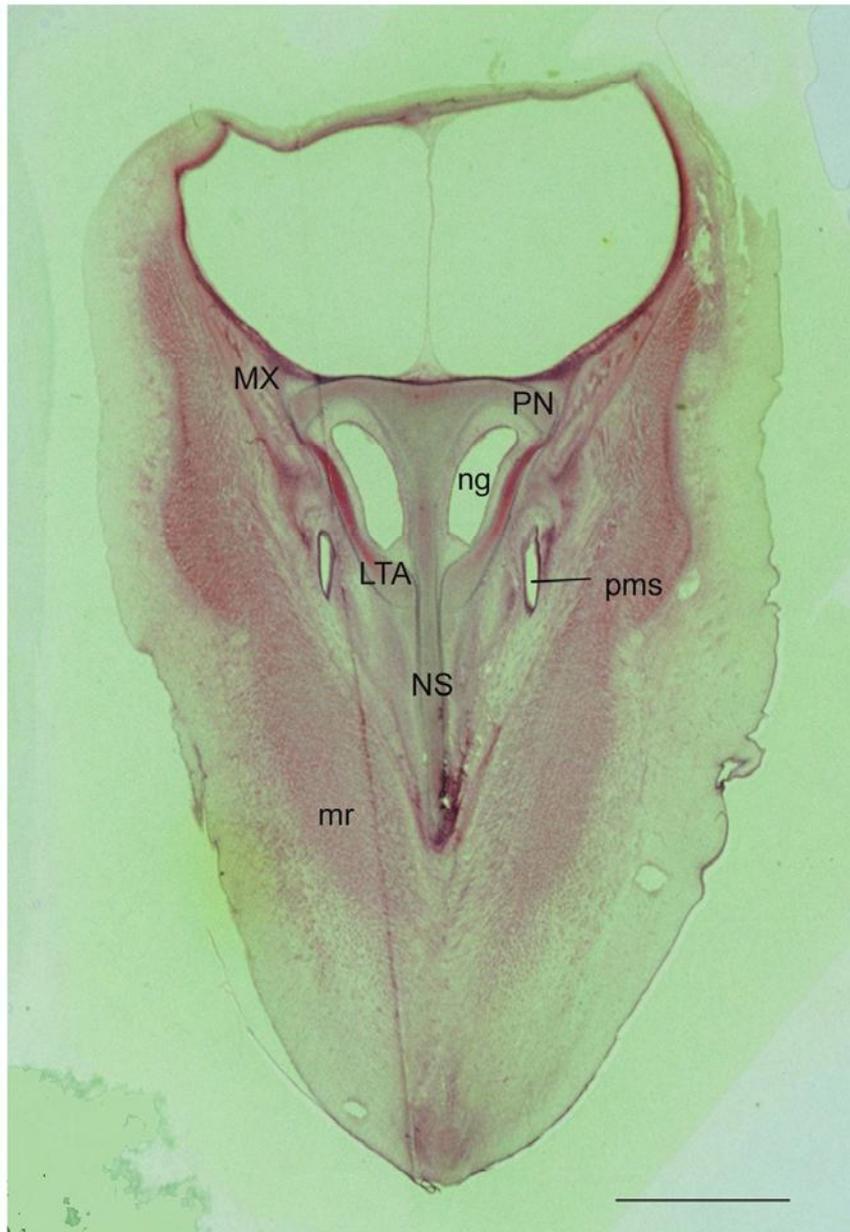


Abb. 15: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 086

Nasenkapsel mit Paries nasi (PN) und Lamina transversalis anterior (LTA)
MX = Os maxillare; NS = Nasenseptum; ng = Nasengang;
mr = Musculus rostralis

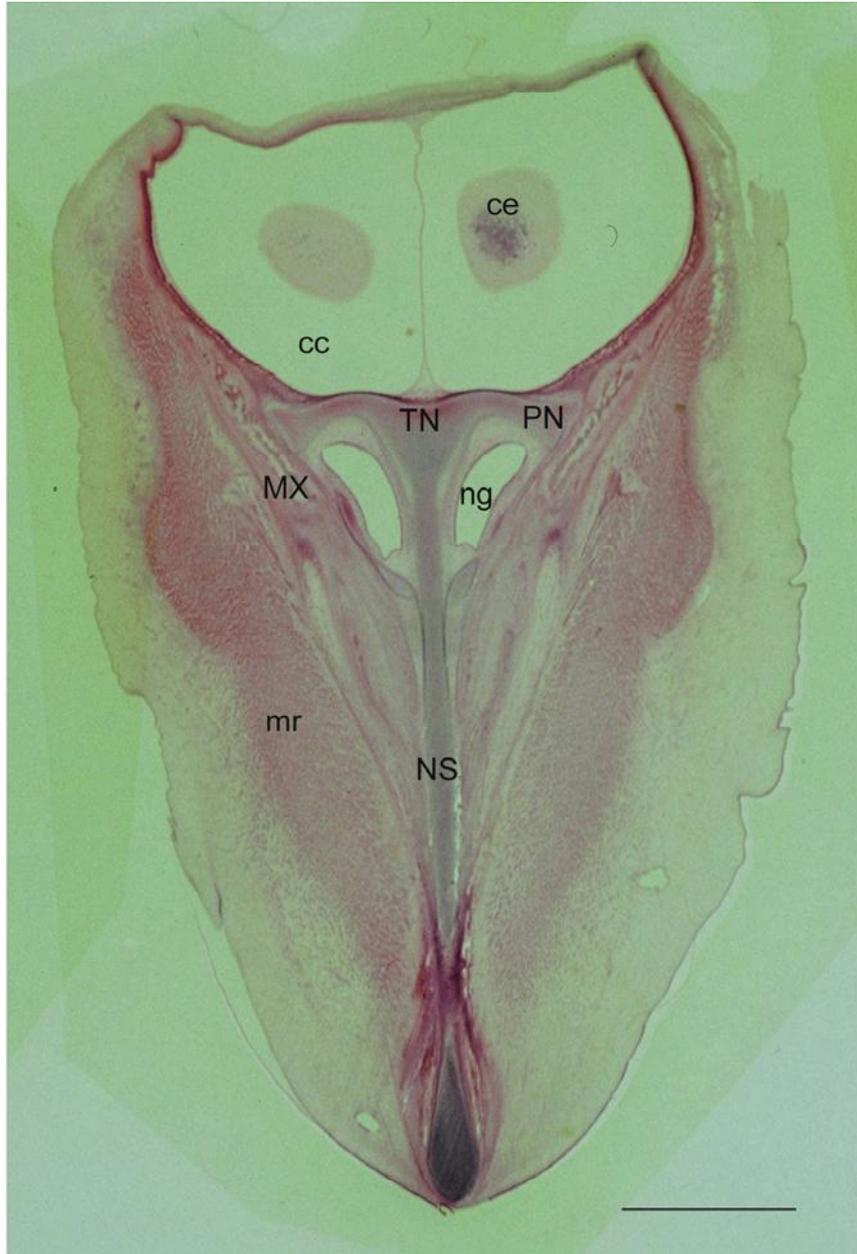


Abb. 16: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 093

Anschnitt des knöchernen Nasengangs (ng), der Paries nasi (PN), des Tectum nasi (TN) und der Maxilla (MX). mr = Musculus rostralis; cc = Cavum cranii; ce = Cerebrum

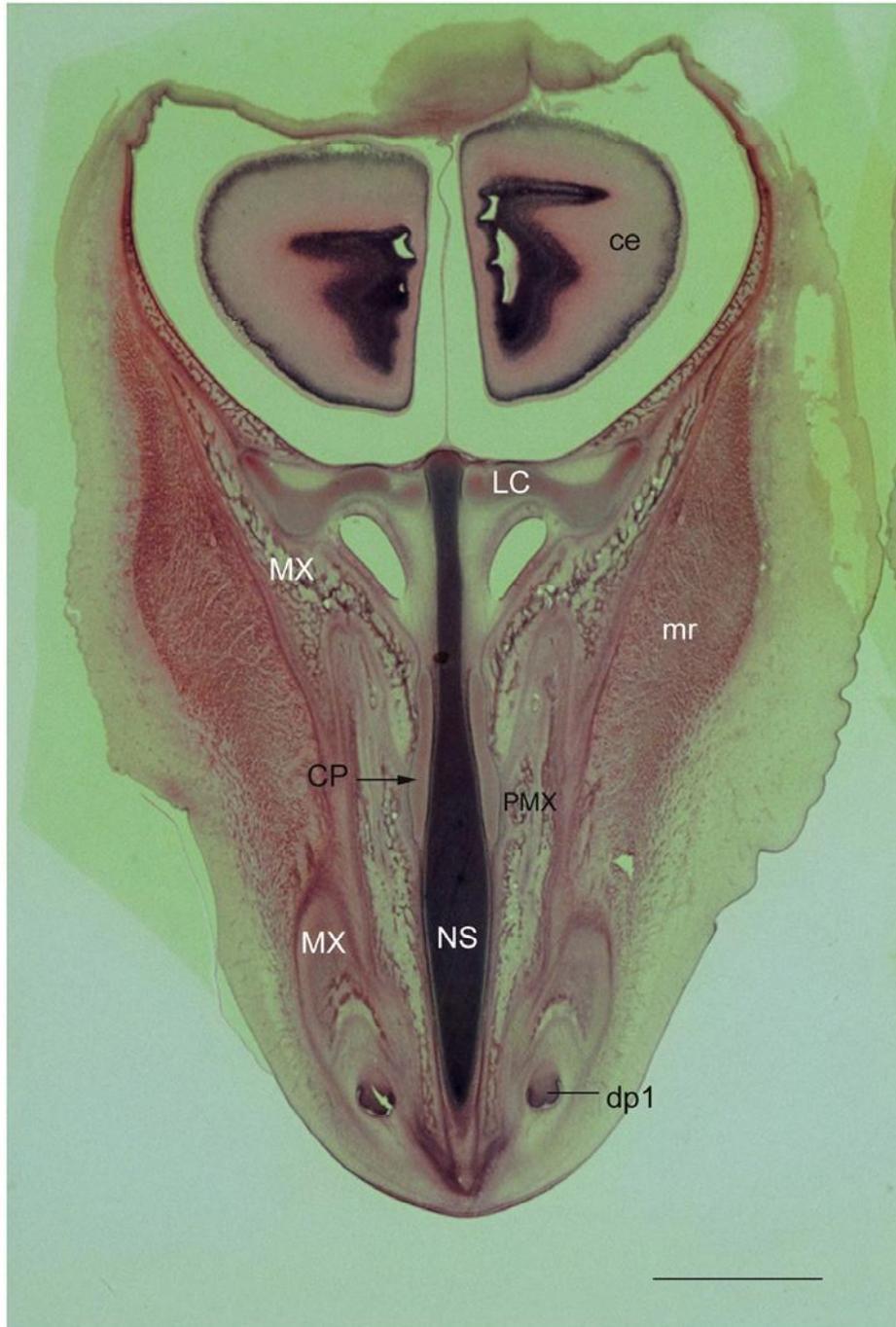


Abb. 17: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 121

Anschnitt der Lamina cribrosa (LC) und des longitudinal verlaufenden Nasenseptums (NS); die Zahnanlage 1 (dp1) des Oberkiefers wächst sich auf der linken Seite bei männlichen Tieren zum Stoßzahn aus.

PMX = Os praemaxillare; CP = Cartilago paraseptalis; mr = M. rostralis

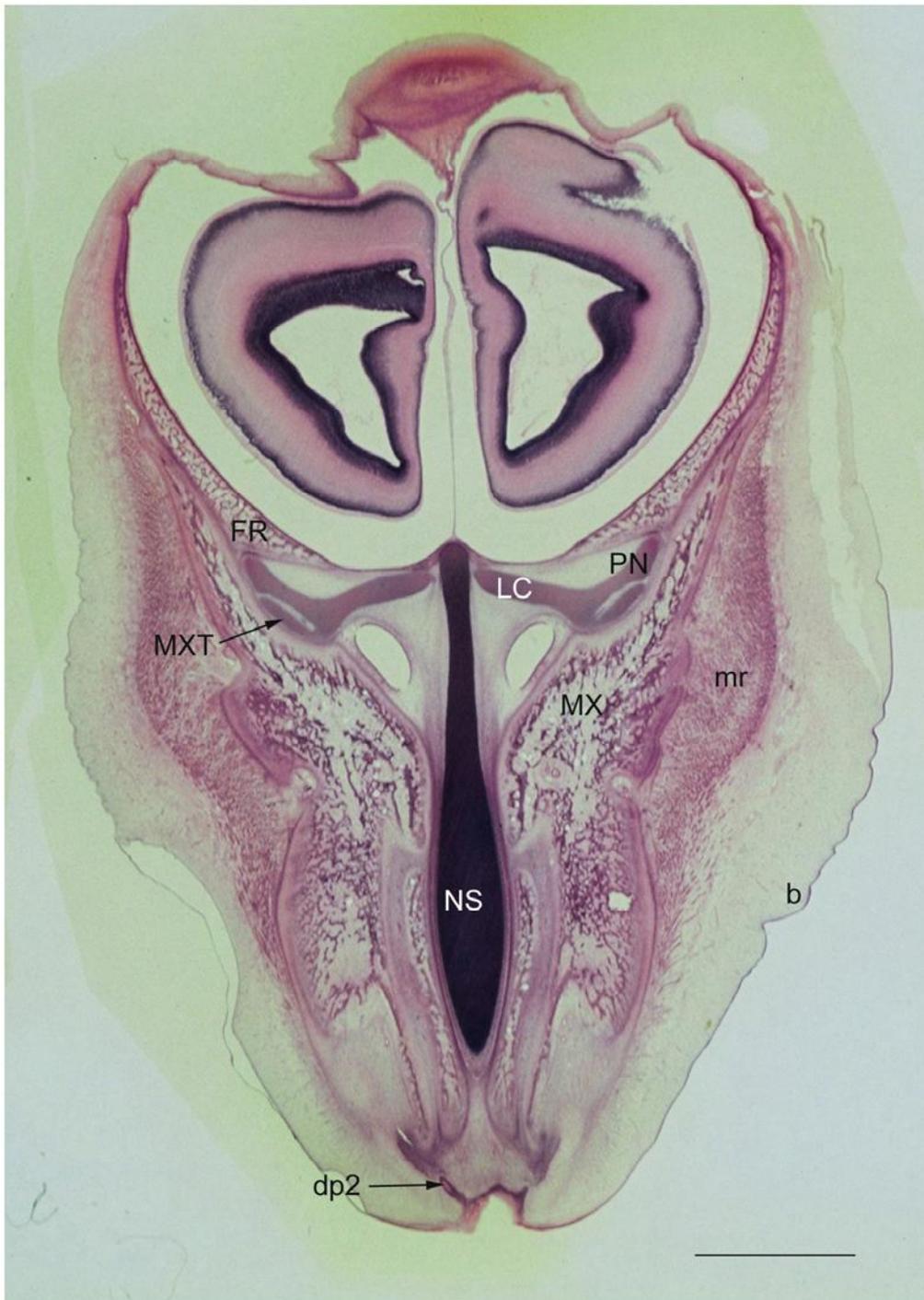


Abb. 18: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 139

Anschnitt durch das Maxilloturbinale (MXT) und die 2.te Zahnpapille (dp2).
 Beachte: symmetrische Schädelkomponenten; LC = Lamina cribrosa;
 PN = Paries nasi; MX = Maxilla; FR = Os frontale

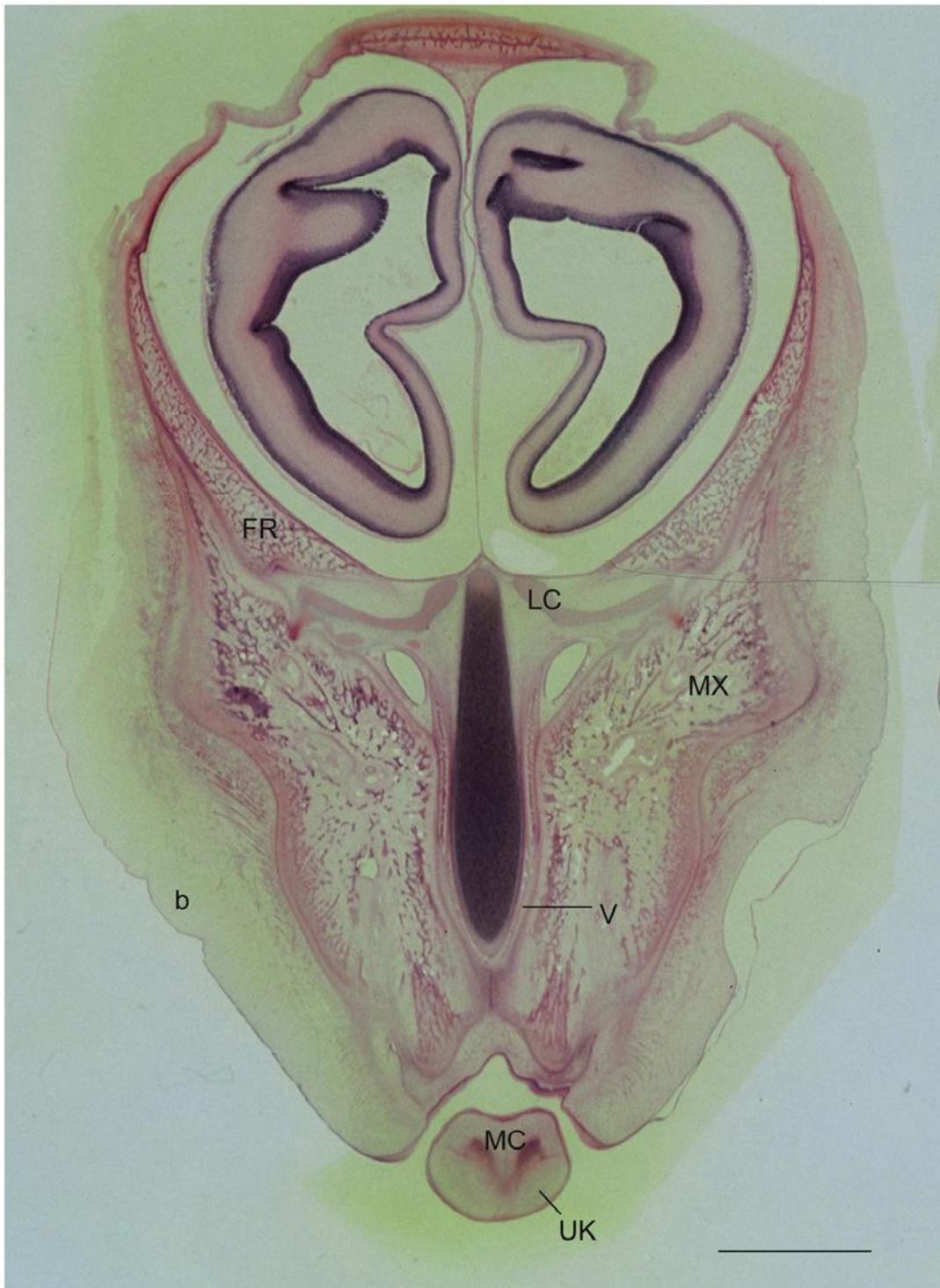


Abb. 19: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 166

Beginn der Unterkieferregion (UK) mit Symphyse der Meckelschen Knorpel (MC). V = Vomer; FR = Os frontale; LC = Lamina cribrosa; MX = Os maxillare; b = "blubber": subcutan gelegene (spätere) Fettschicht

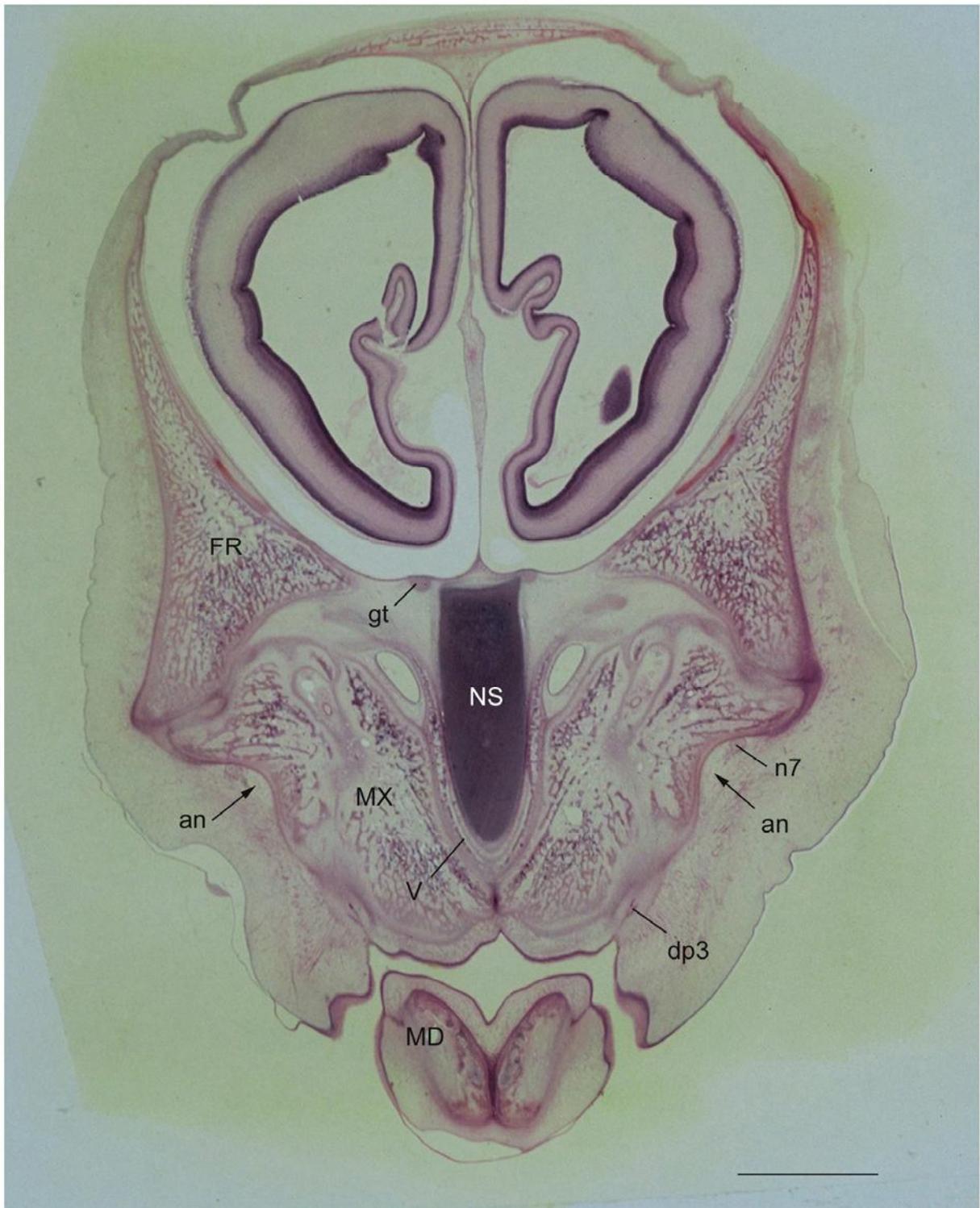


Abb. 20: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 195

Anschnitt des "antorbital notch" (an) und des Nervus facialis (n7)
 gt = Ganglion terminale des "nullten" Hirnnerven (N. terminalis);
 dp3 = 3. Dentalpapille des Oberkiefers; MD = Mandibula; V = Vomer

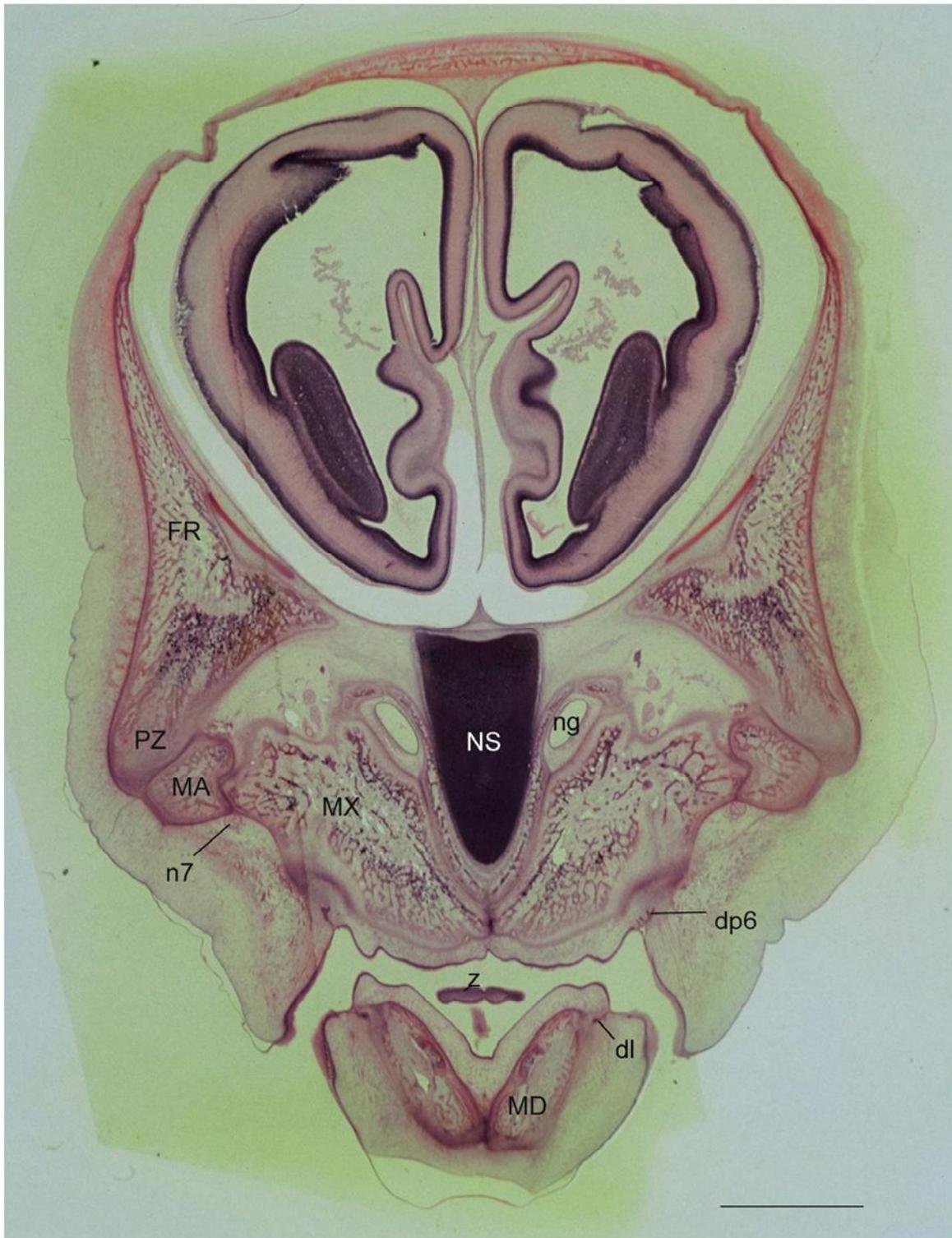


Abb. 21: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 211

Os malare (MA) trapezförmig eingekeilt zwischen dem Processus zygomaticus (PZ) des Os frontale (FR) und der Maxilla (MX).

n7 = Nervus facialis; dl = Zahnleiste des Unterkiefers; dp6 = 6. Zahnanlage des Oberkiefers; z = Zungenspitze

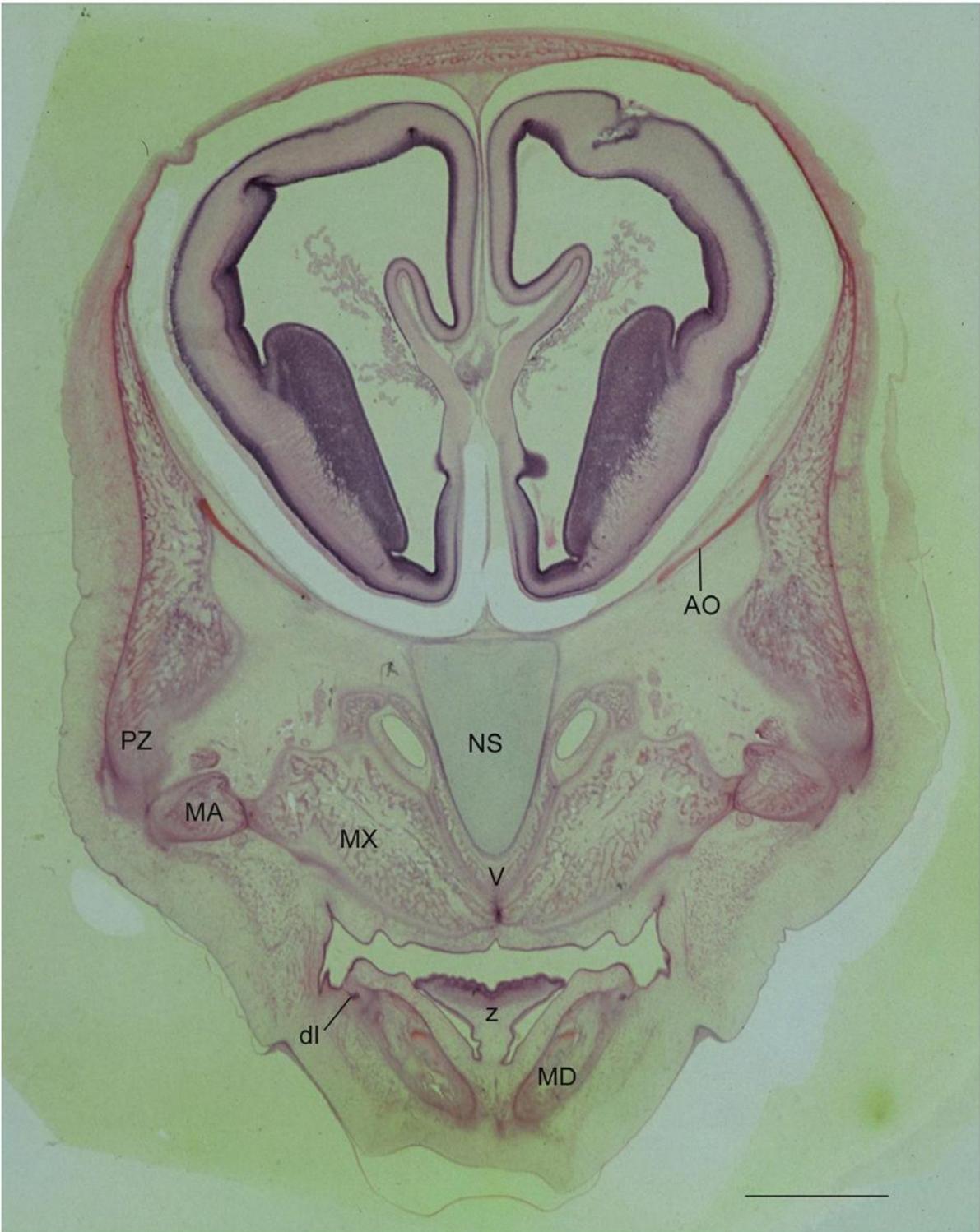


Abb. 22: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 219
 Anschnitt der Ala orbitalis (AO) und der Zahnleiste (dl) des Unterkiefers.
 MA = Os malare; PZ = Processus zygomaticus; MD = Mandibula; V = Vomer



Abb. 23: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 227

Proximale Orbitalregion: Os malare (MA) verjüngt sich stabförmig
 PAL = Os palatinum; AO = Ala orbitalis; MC = Meckelscher Knorpel;
 co = Cavum oris (Mundhöhle); dl = Zahnleiste, n7 = Nervus facialis



Abb. 24: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 231

Übergang vom Nasenseptum in die Trabekularplatte: Ala orbitalis (AO) verbindet sich mit der Lamina trabecularis (TP) zur Basis cranii.
 Anschnitt der Augenmuskeln: M. orbicularis oculi (moo) und M. obliquus bulbi ventralis (mov).



Abb. 25: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 239

moo = M. orbicularis oculi; mov = M. obliquus bulbi ventralis;
 rb = M. retractor bulbi; TP = Lamina trabecularis (Trabekularplatte);
 AO = Ala orbitalis; FR = Os frontale; MA = Os malare; V = Vomer

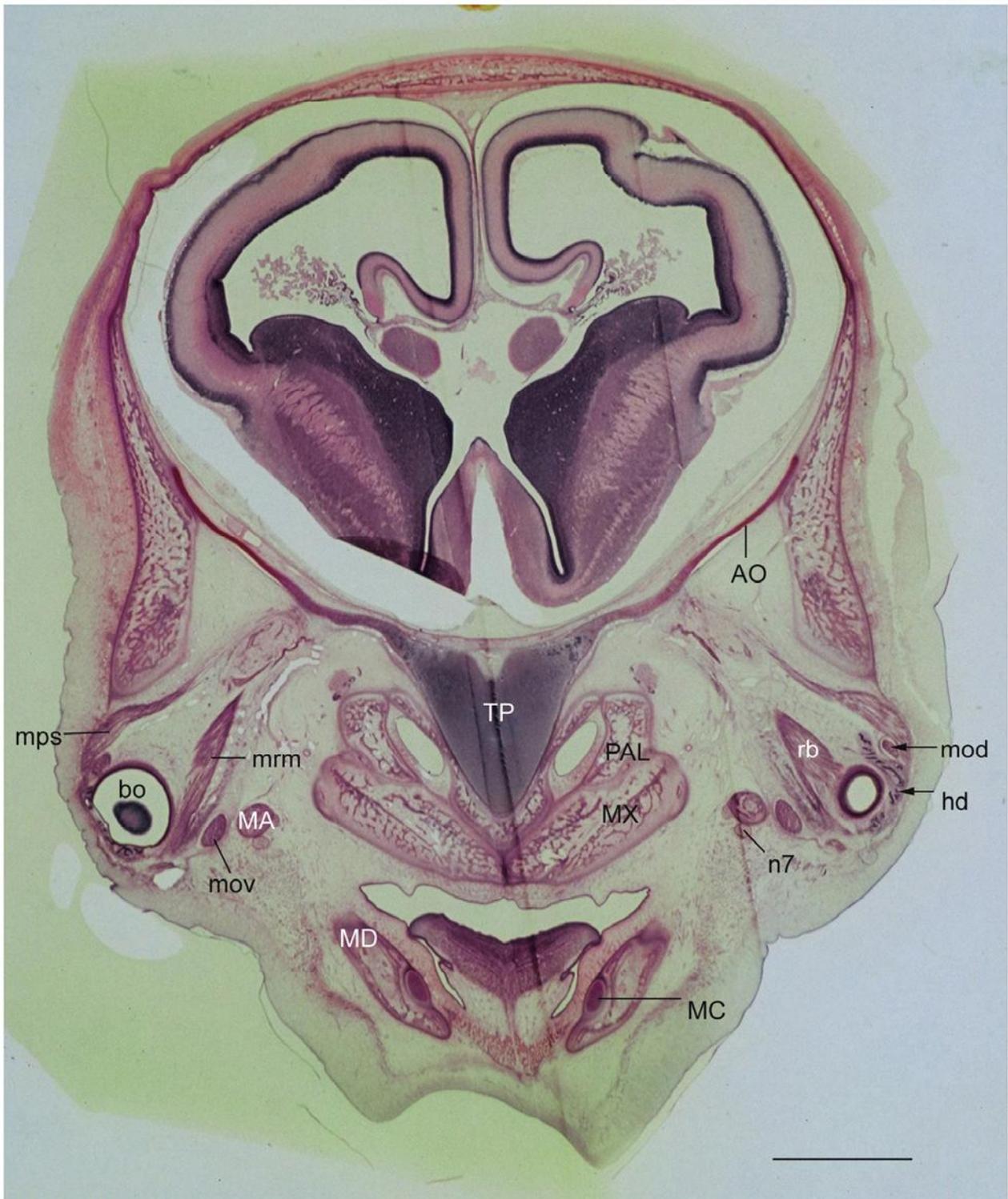


Abb. 26: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 247

Anschnitt der Harderschen Drüse (hd) und der Bulbi oculi (bo) mit folgenden Augenmuskeln: mov = M. obliquus bulbi ventralis; mod = M. obliquus bulbi dorsalis; rb = M. retractor bulbi; mps = M. palpebrae superioris; mrm = M. rectus bulbi medialis.

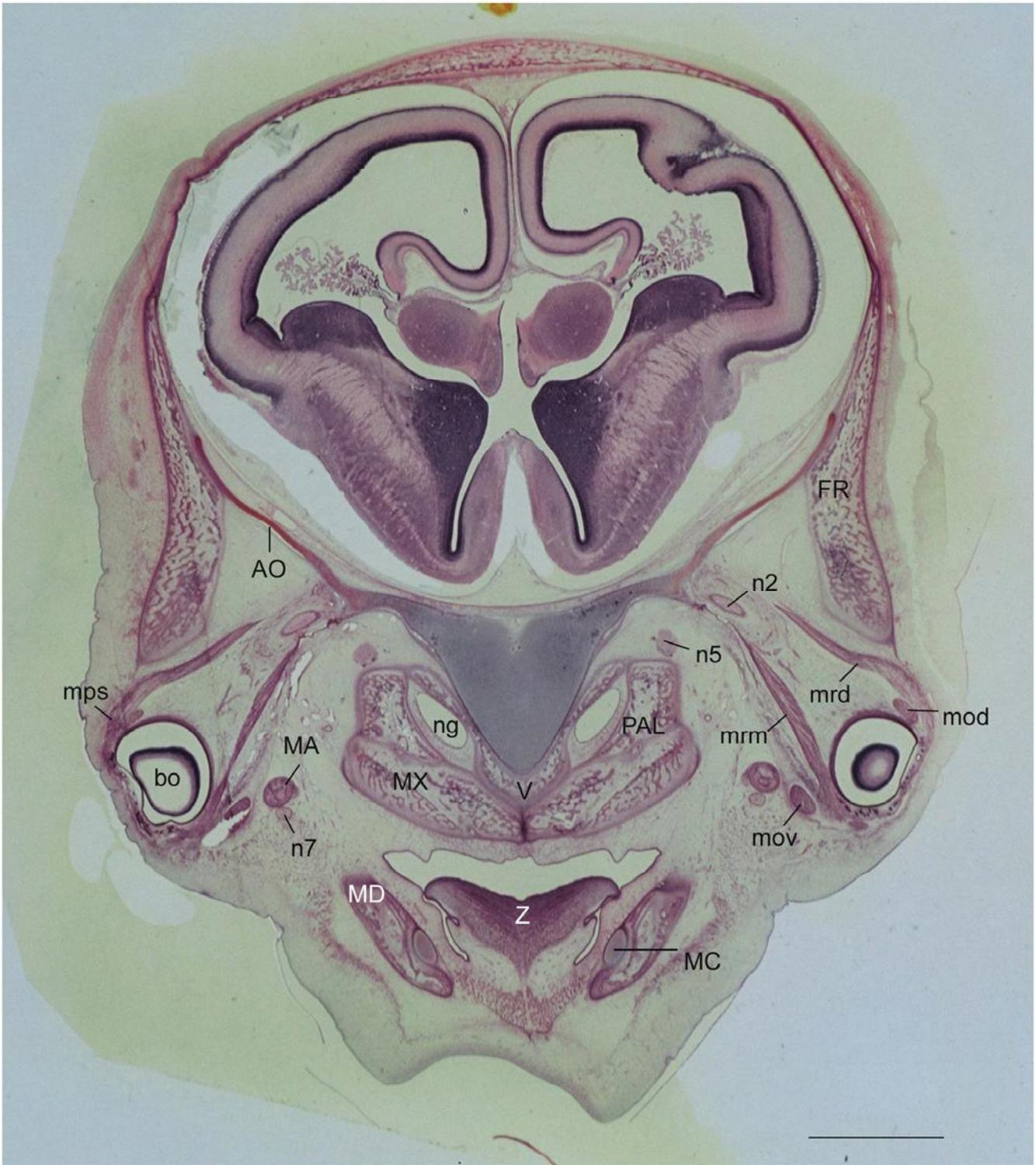


Abb. 27: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 263

Orbitalregion mit oberflächlichen und tiefen Anteilen der Augenmuskulatur (Abkürzungen siehe Abb. 26); Anschnitt durch den Nervus trigeminus (n5), den Nervus facialis (n7) und den Nervus opticus (n2).



Abb. 28: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 284

Foramen opticum (fo) mit Durchtritt des Nervus opticus (n2);
 Musculus pterygoideus medialis (mpm) entspringt am Os palatinum (PAL)
 und dem Os maxillare (MX).



Abb. 29: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 293

Anschnitt des hier histologisch noch nicht ausgereiften Corpus adiposum mandibulae (cam), der spätere Fettkörper des Unterkiefers (MD).
 p = Papilla nervi optici; li = Linse; bo = Bulbus oculi



Abb. 30: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 296

Das dünne Knochenstäbchen des Os malare (MA) stützt den überhängenden Bulbus oculi (bo) von ventral; Meckelscher Knorpel (MC) nun von Mandibula (MD) ausgelagert. PSO = Processus supraorbitalis des Os frontale (FR); li = Linse



Abb. 31: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 309

Anteile des Musculus pterygoideus lateralis (mpl) und des Musculus pterygoideus medialis (mpm) entspringen am Gaumenbein (PAL); das Os pterygoideum (PT) schiebt sich medial des Os palatinum (PAL) ein.

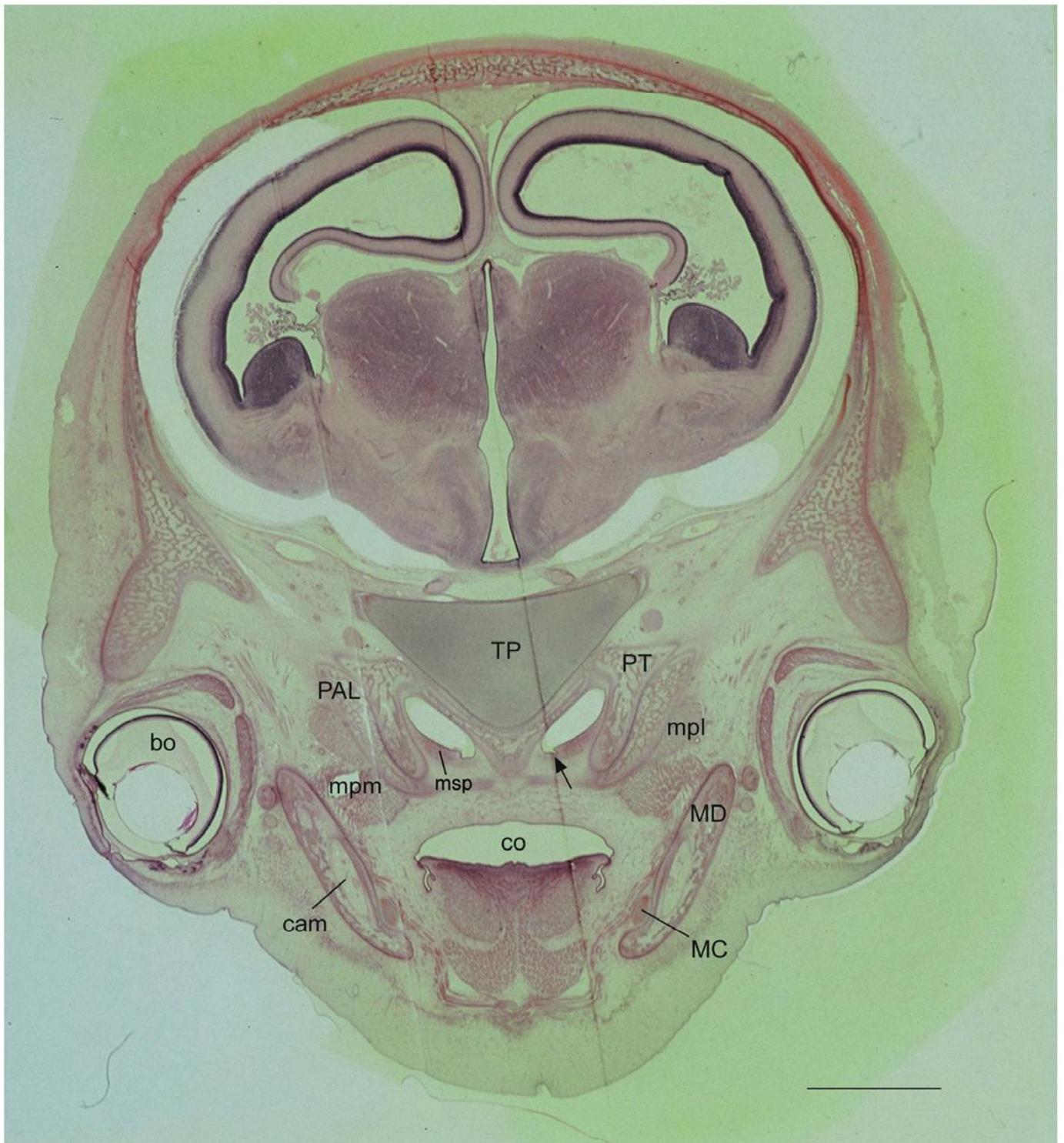


Abb. 32: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 317

Der Anschnitt des Corpus adiposum mandibulae (cam) wird langsam größer.
 Pfeil: Recessus im Bereich des Nasen-Rachengangs = Artefakt durch Schrumpfung
 oder durch Kontraktion des M. sphincter pharyngis (msp) entstanden?

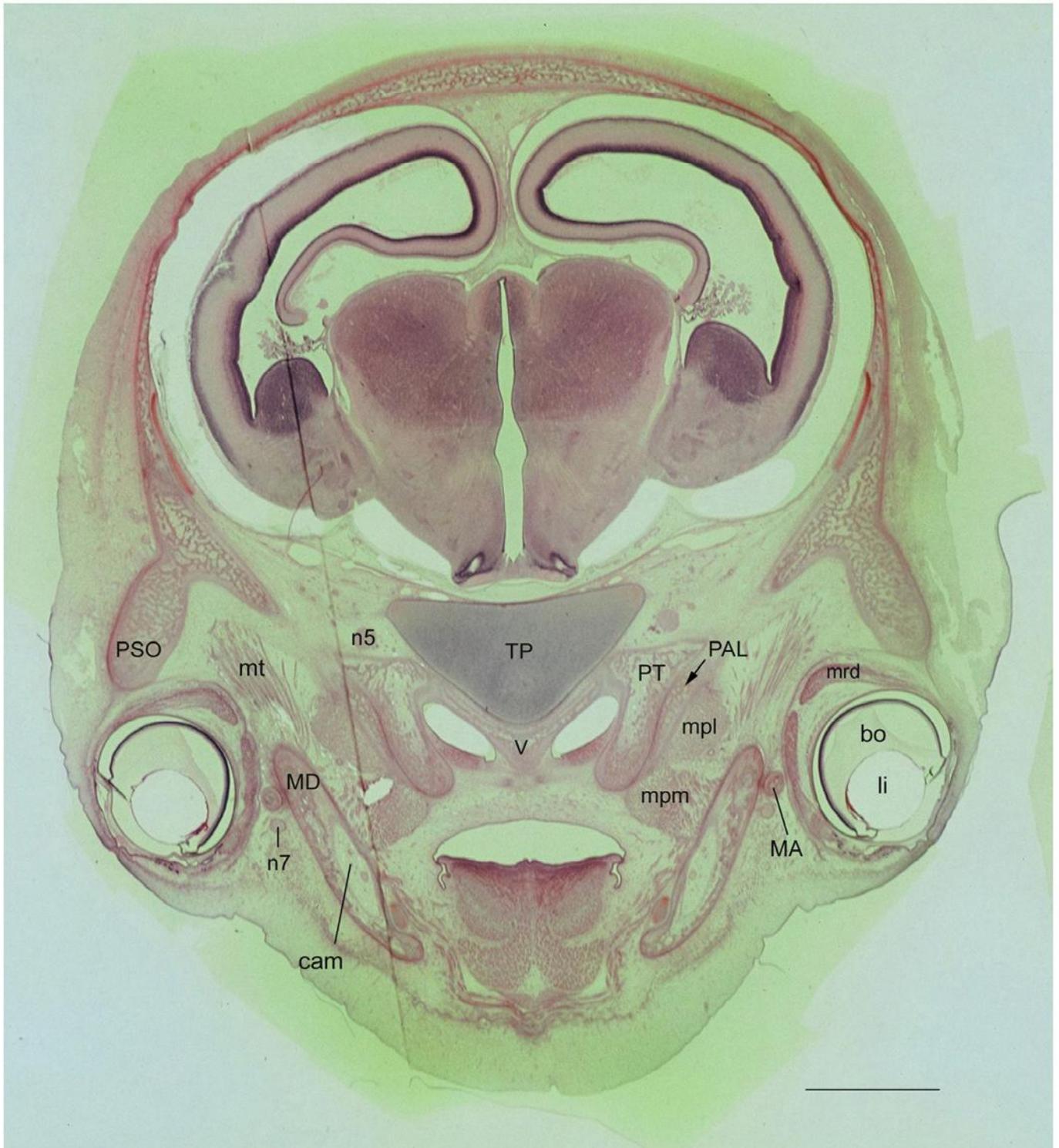


Abb. 33: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 328

Ansatz des Musculus temporalis (mt) am Processus coronioideus der Mandibula (MD); Anteile des Musculus pterygoideus medialis (mpm) ziehen zum Unterkieferbein.

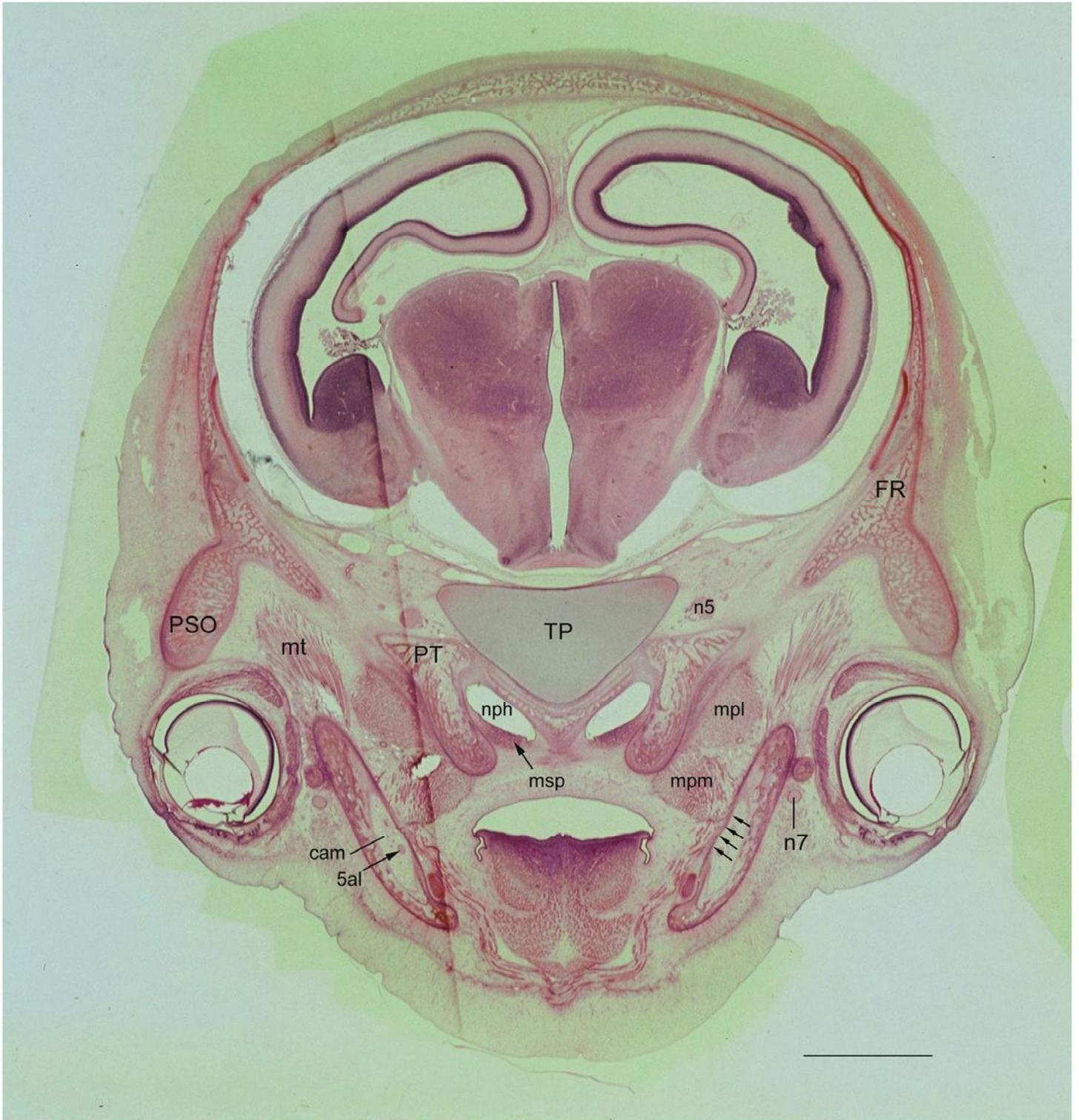


Abb. 34: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 332

Der Musculus sphincter pharyngis (msp) zieht von der medialen Seite des Flügelbeins (PT) zum Nasen-Rachengang (nph); kleine Pfeile = freies mediales Periost der Mandibula (MD). 5al = Nervus alveolaris inferior und sein Verlauf durch den Unterkieferfettkörper (cam).

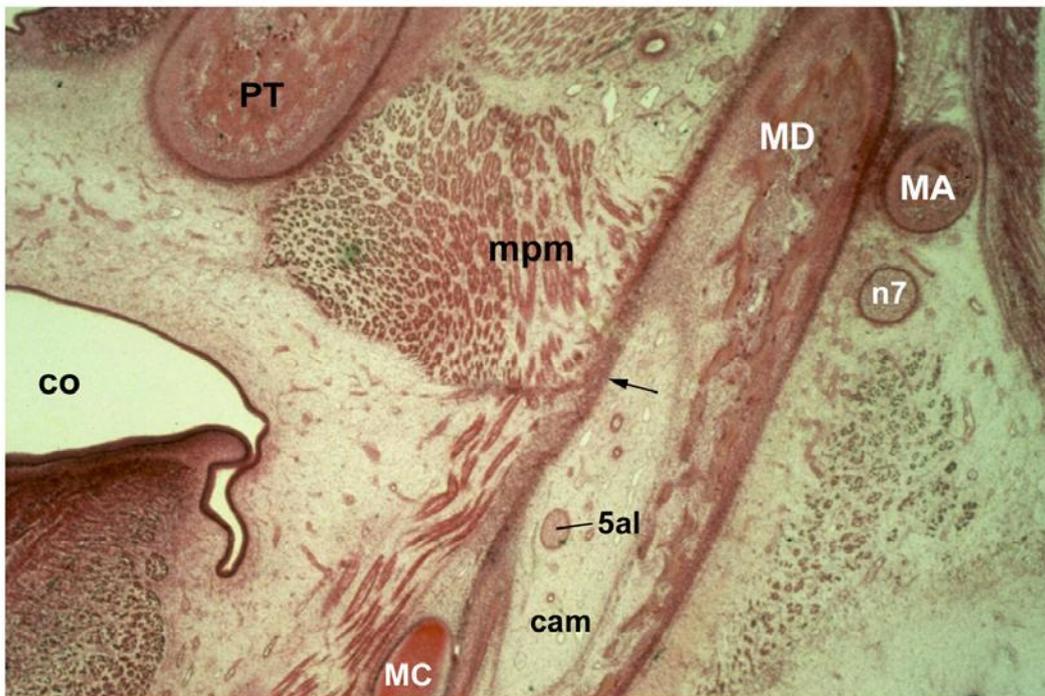


Abb. 34a: Detailaufnahme des Schnittes # 332; Vergrößerung 20-fach

Unterkieferfettkörper (cam) mit Nervus alveolaris inferior (5al) und Gefäßen; Pfeil = freies Periost der Mandibula (MD); MA = Os malare
 PT = Pterygoid; MC = Meckelscher Knorpel; mpm = M. pterygoideus medialis; co = Mundhöhle; n7 = Nervus facialis

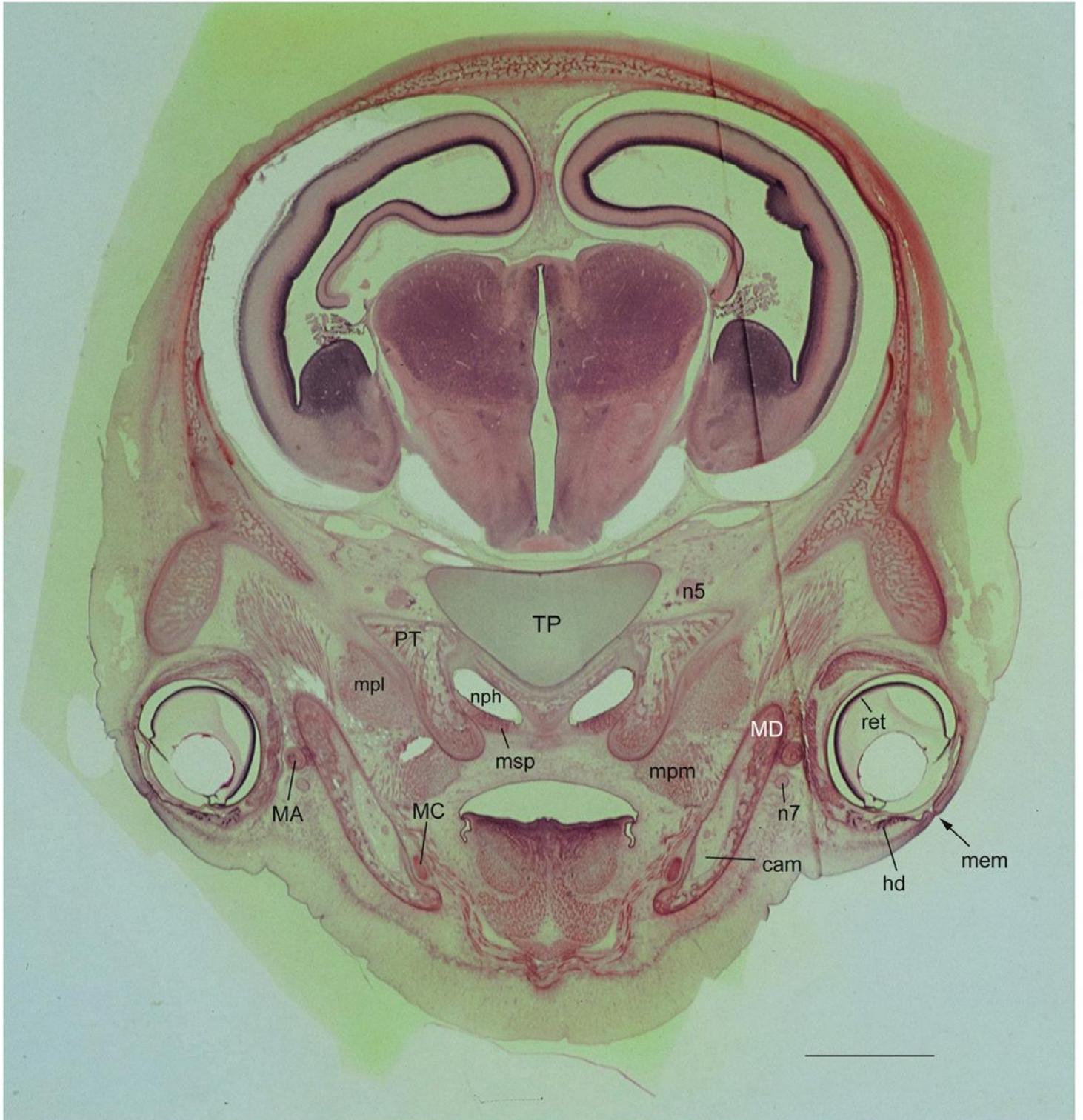


Abb. 35: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 335

Anschnitt durch die membranös (mem) verschlossenen Augenlider, das Epithel der Retina (ret) und die nasal liegenden Auführungsgänge der Glandula harderi (hd). Meckelscher Knorpel (MC) verläuft in einer Rinne des Unterkiefers (MD).

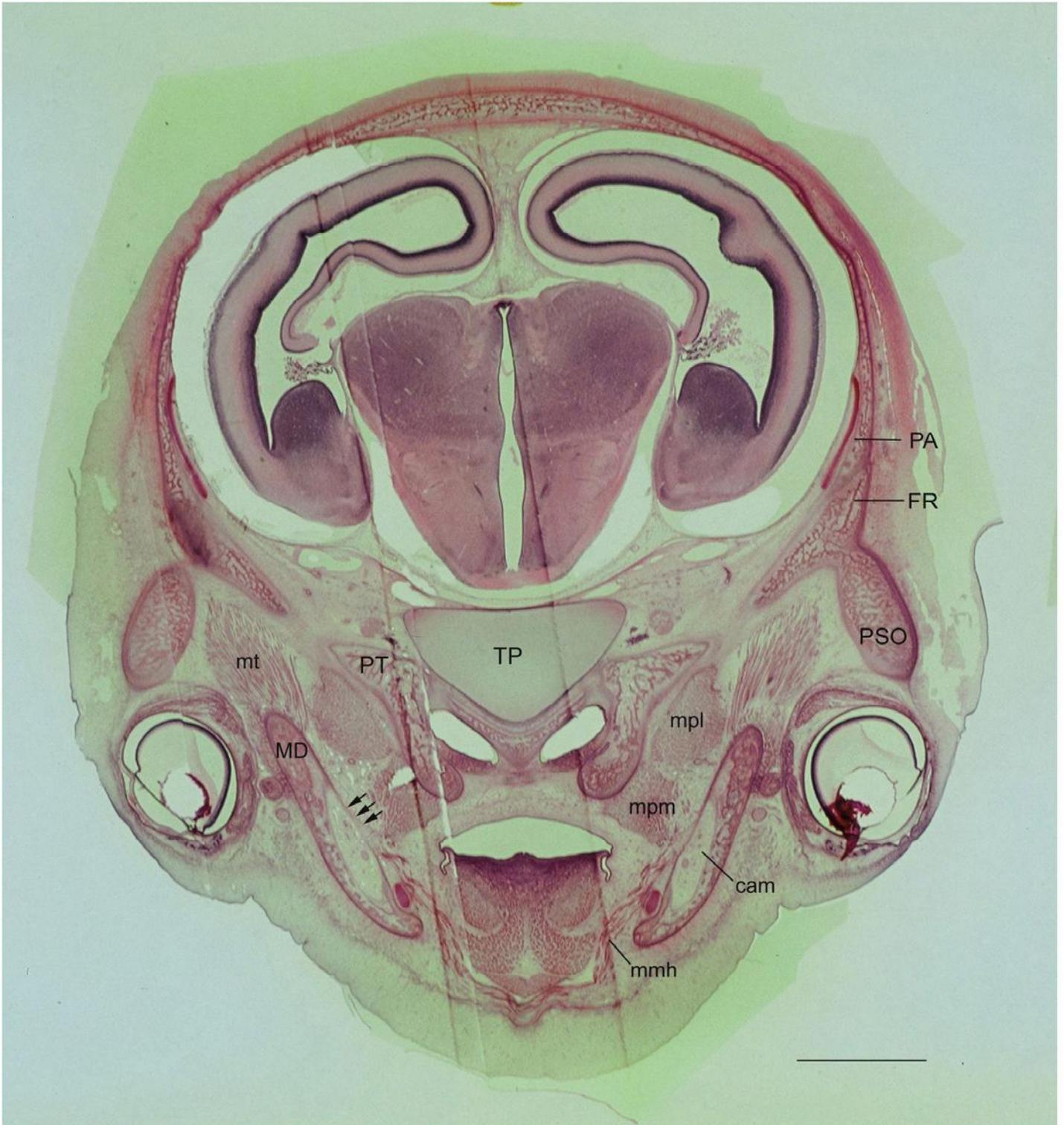


Abb. 36: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 340

Musculus pterygoideus medialis (mpm) und Musculus mylohyoideus (mmh) scheinen am aufgelockerten Periost der Mandibula (MD) zu inserieren. Pfeile: Das mediale Periost des Unterkieferbeins beginnt sich aufzulösen. PA = Os parietale; FR = Os frontale; PSO = Processus supraorbitalis

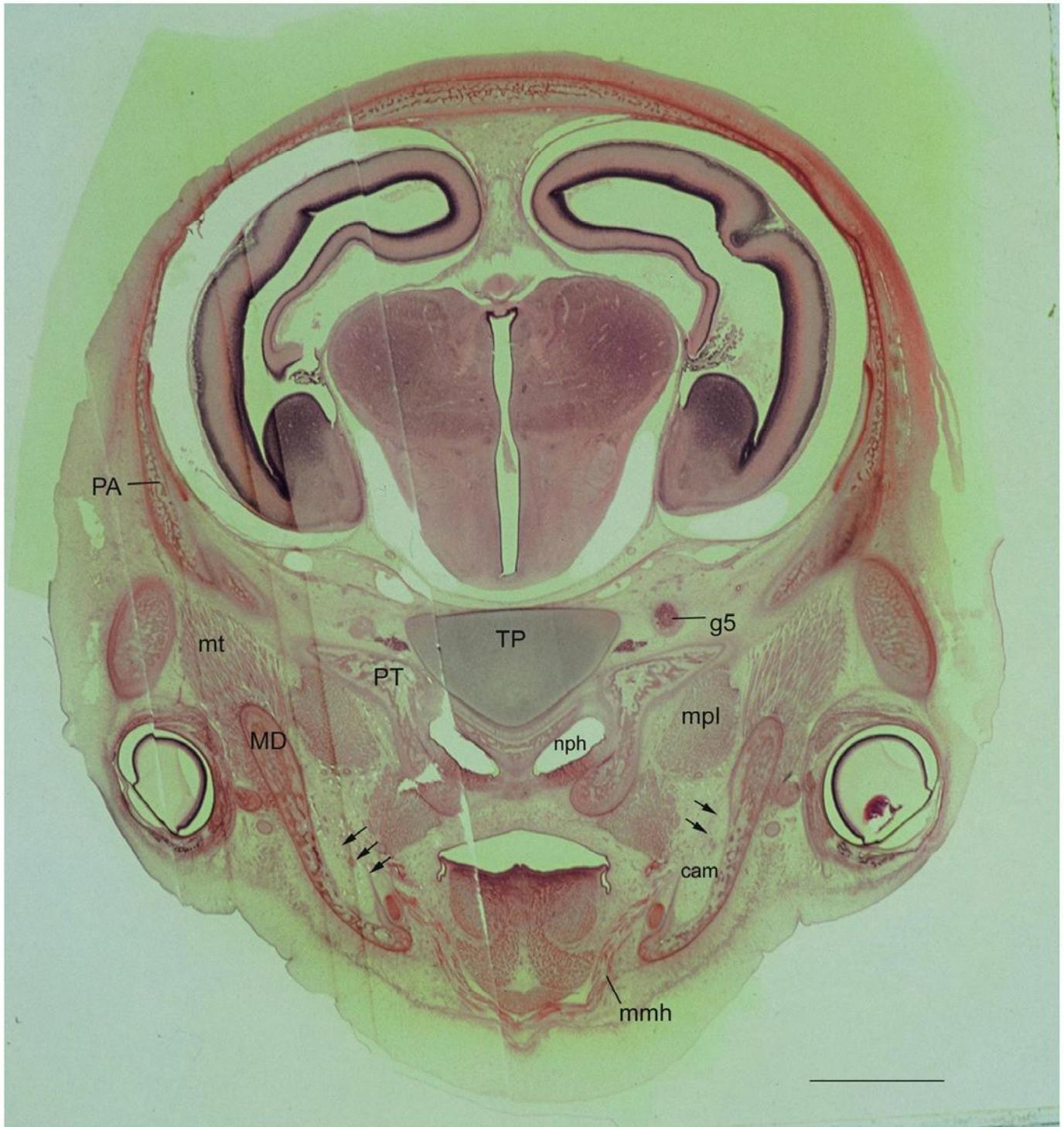


Abb. 37: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 343

Pfeile: Corpus adiposum mandibulae (cam) hat einen großen Teil des medialen Unterkieferbeins (MD) ersetzt; die Mandibula ist dadurch schalenförmig geworden. g5 = Ganglion trigeminale; mmh = M. mylohyoideus; mt = M. temporalis; mpl = M. pterygoideus lateralis; PT = Os pterygoideum

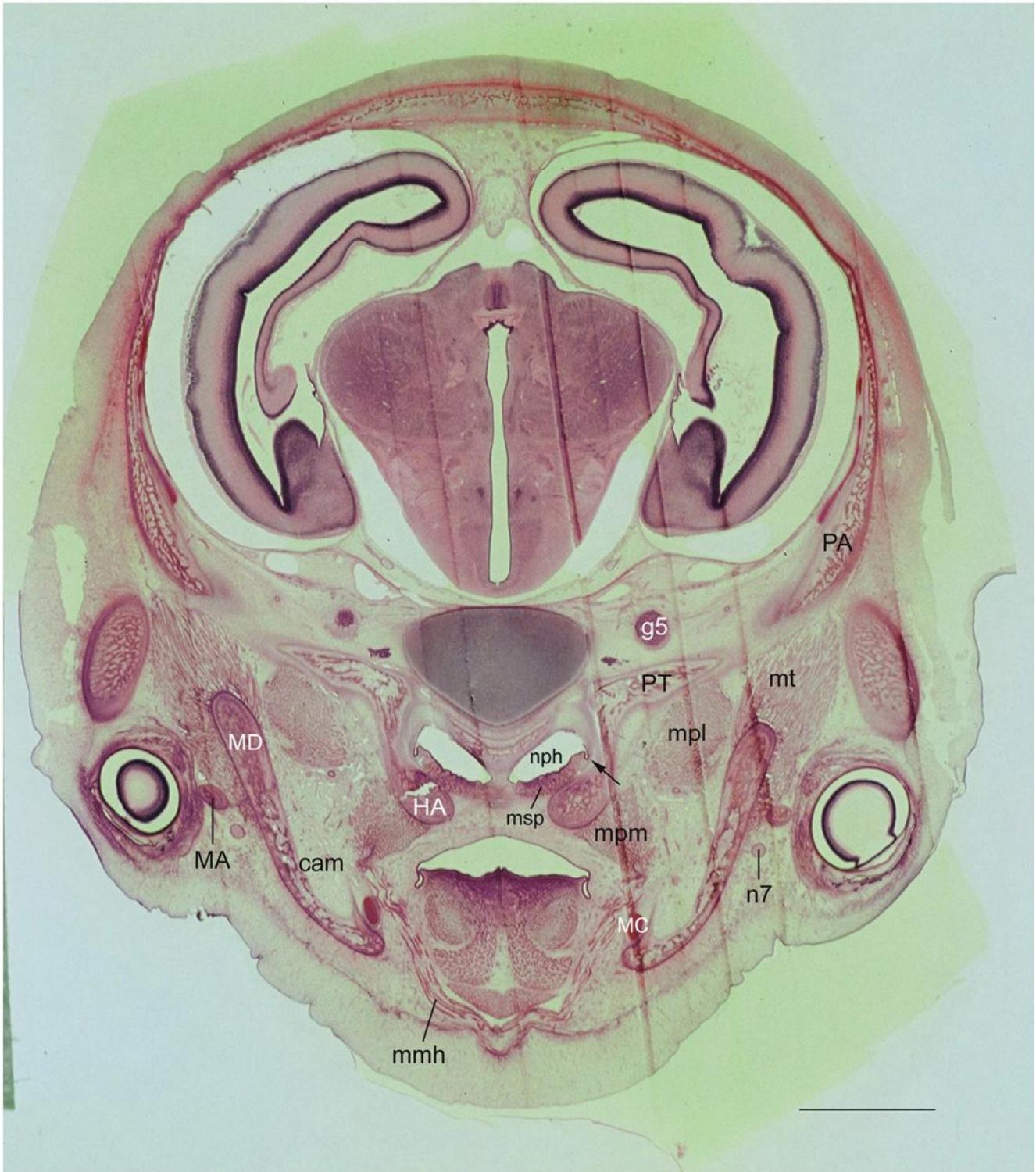


Abb. 38: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 354

Anschnitt der kräftig ausgebildeten Musculi pterygoidei lateralis et medialis (mpl, mpm); Musculus mylohyoideus (mmh) zieht zum Mandibularfettkörper (cam); Pfeil: Mündung der Tuba auditiva (et) in den Nasopharynx (nph). HA = Hamulus des Os pterygoideum (PT); g5 = Ganglion trigeminale



Abb. 39: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 358

Musculus pterygoideus medialis (mpm) inseriert im Mesenchym des mandibulären Fettkörpers (cam); zwischen die Musculi pterygoidei lateralis et medialis schiebt sich ein fibro-cavernöser Bindegewebskörper (ccp).

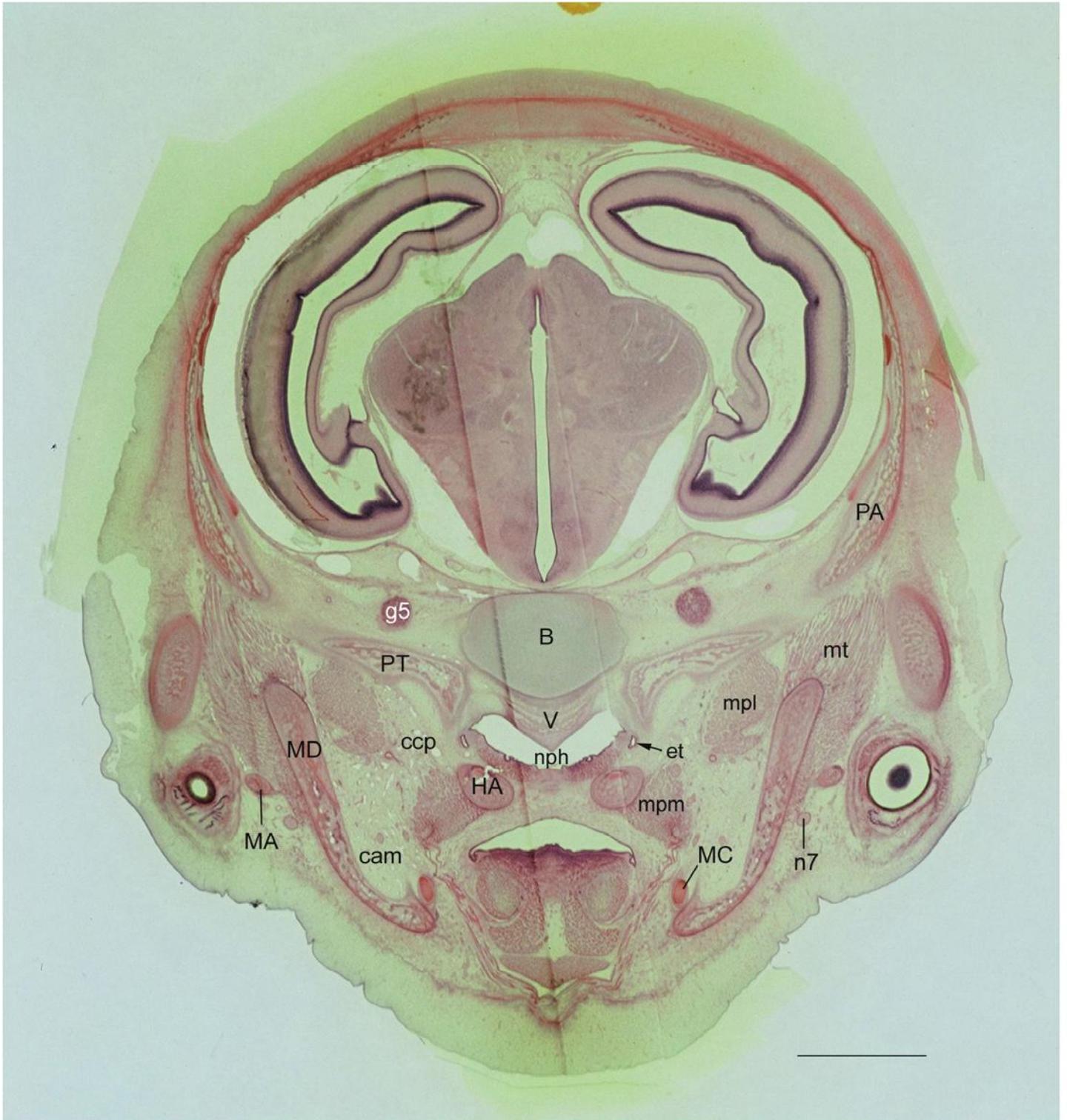


Abb. 40: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 365

Anschnitt im Bereich der Basalplatte (Basioccipitale, B); schlankes, hoch aufgezogenes Corpus mandibulae (MD) dessen medio-ventraler Teil durch späteren Fettkörper ersetzt ist. ccp = Corpus fibro-cavernosum pterygoideum; et = Tuba auditiva ; neph = Nasopharynx; V = Vomer; HA = Hamulus



Abb. 41: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 372

Musculus masseter (ms) zieht vom Os malare (MA) zur Lateralseite der Mandibula (MD) und steht in enger Beziehung zum Musculus temporalis (mt).
 B = Basalplatte (Basioccipitale); HA = Hamulus; PA = Os parietale



Abb. 43: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 395

Anschnitt durch die Hypophyse (hy), die Ala temporalis (AT) und den Nervus alveolaris inferior (5al). msp = Musculus sphincter pharyngis

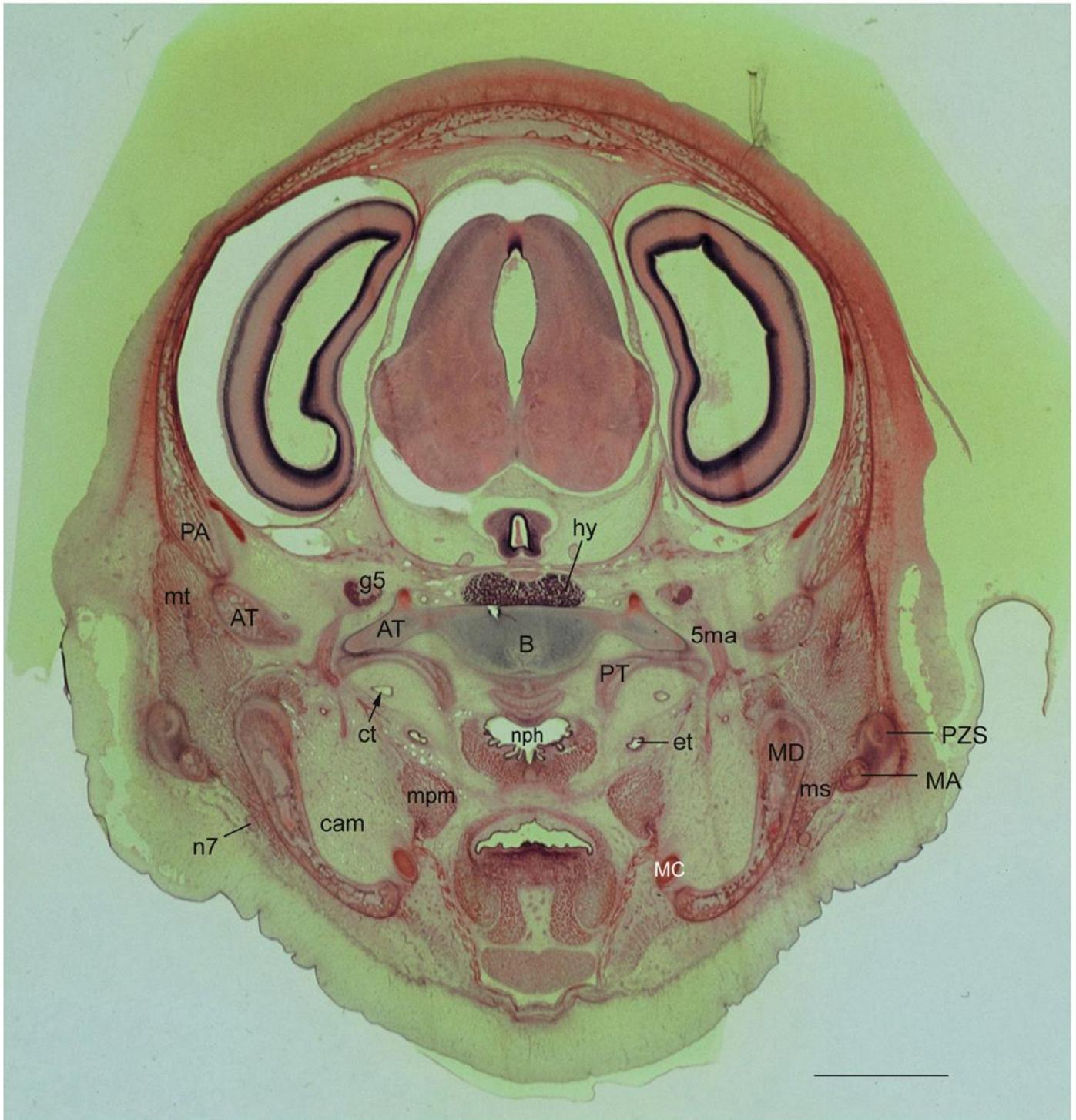


Abb. 44: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 404

Os malare (MA) lagert sich mit seinem caudalen Anteil an den Processus zygomaticus squamosi (PZS); Anschlitt durch das Cavum tympani (ct) ventral des Os pterygoideum (PT). 5ma = Nervus mandibularis



Abb. 45: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 414

Große Ausdehnung des mandibulären Fettkörpers (cam).
 PZS = Processus zygomaticus squamosi; AO = Ala orbitalis;
 AT = Ala temporalis; B = Basalplatte; ct = Cavum tympani



Abb. 46: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 432

Anschnitt der Arteria carotis interna (aci) in mehreren Ebenen und distale Anteile des Musculus masseter (ms).

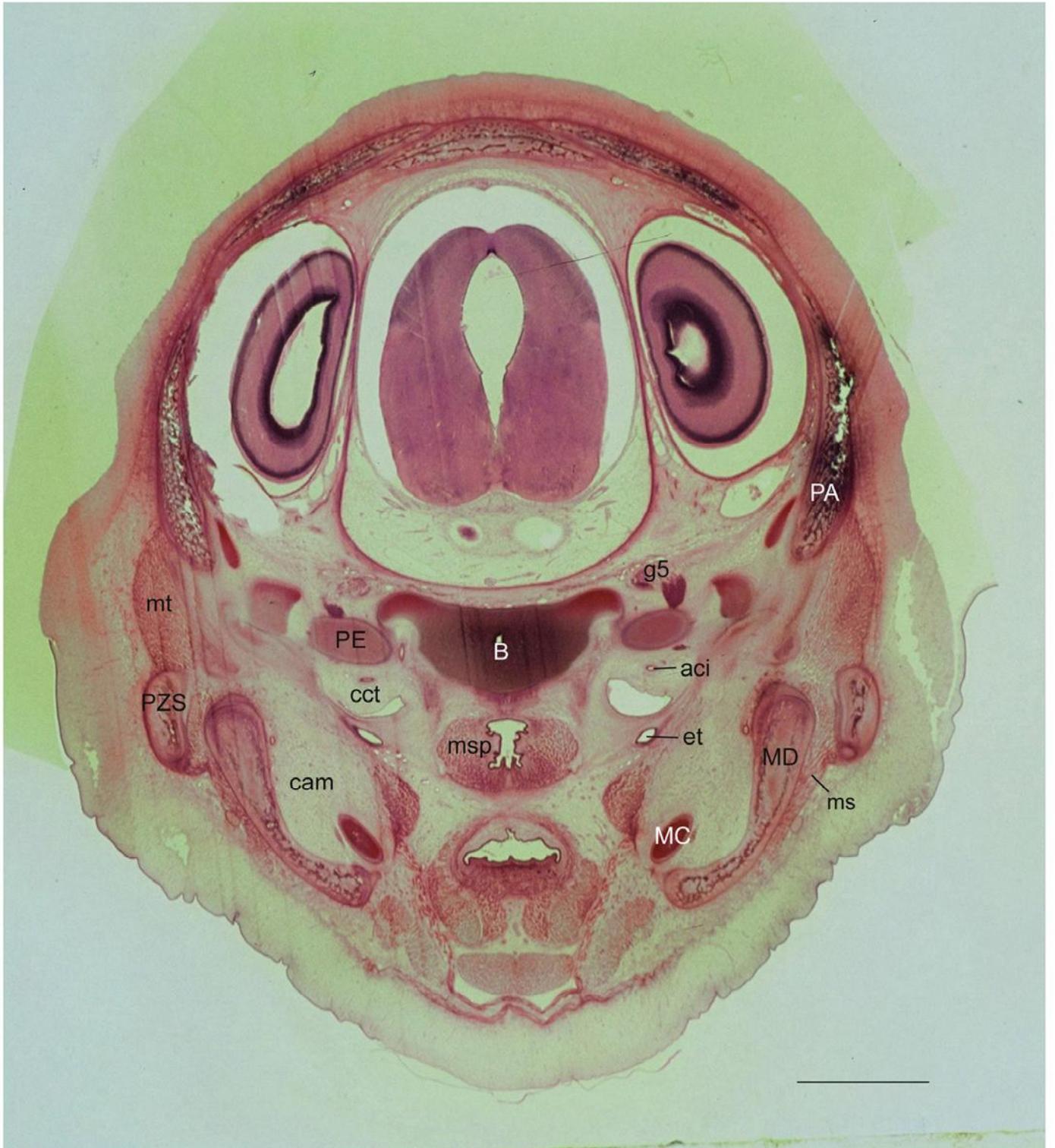


Abb. 47: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 435

Anschnitt durch die rostrale Ohrregion: Cavum tympani (ct) mit Corpus cavernosum (spongiosum) tympani (cct), durch welches die Arteria carotis interna (aci) zieht. PE = Perioticum (Ohrkapsel); B = Basalplatte

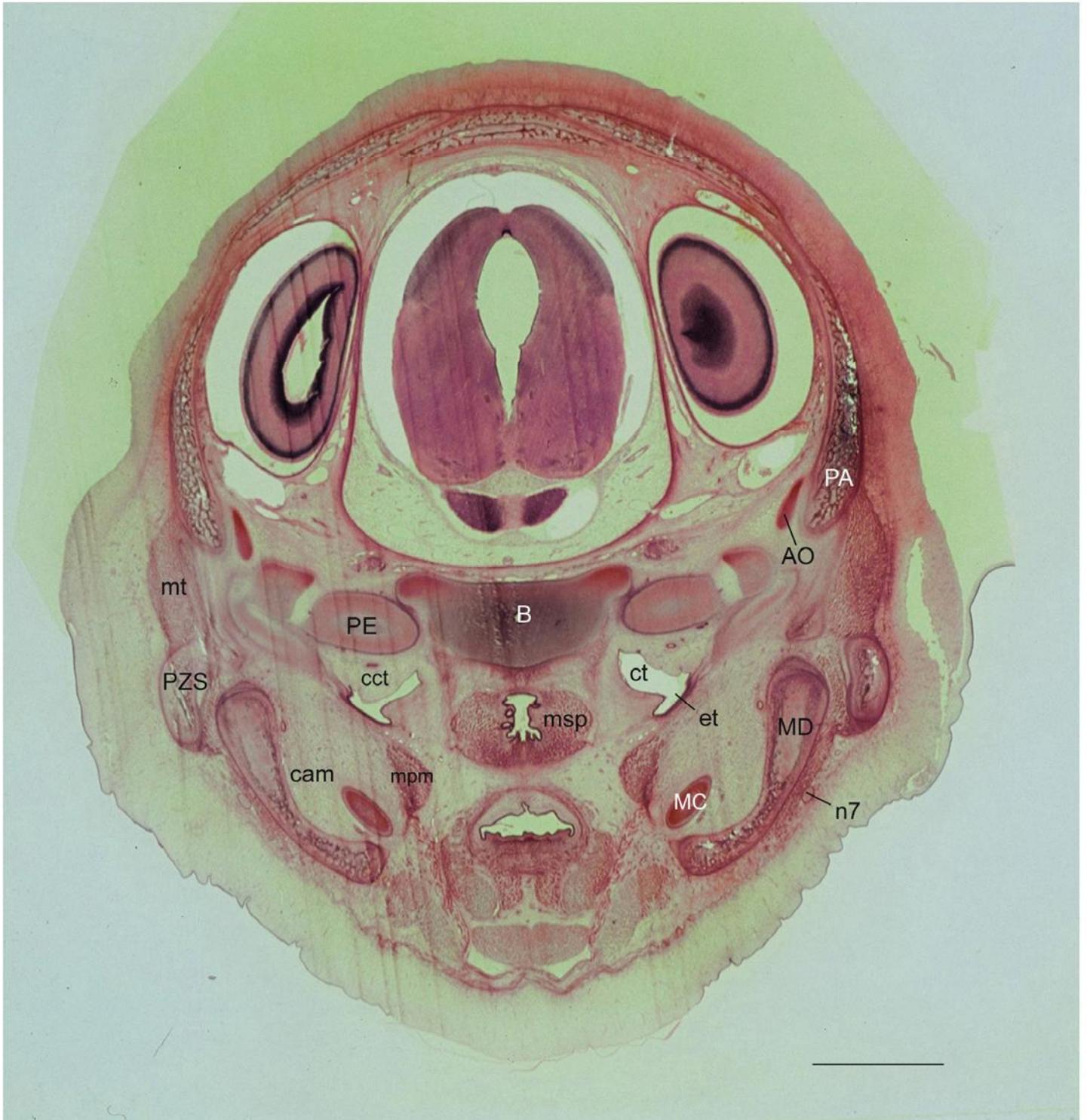


Abb. 48: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 439

Anschnitt des rostralen Anteils des Felsenbeins (PE): Eustachische Röhre (et) mündet in die Mittelohrhöhle (ct); Meckelscher Knorpel (MC) zieht durch das Corpus adiposum mandibulae (cam).



Abb. 49: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 449

Anschnitt der Commissura orbito-capsularis (COR) zwischen Ohrkapsel (PE) und Ala orbitalis (AO). SQ = Os squamosum; Pfeilspitze = Bindegewebszwickel zwischen dem M. mylohyoideus (mmh) und dem M. pterygoideus medialis (mpm) mhy = M. hyomandibularis; msp = M. sphincter pharyngis



Abb. 50: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 457

Cavum tympani (ct) zum größten Teil vom Mesenchymkörper des Corpus cavernosum (spongiosum) tympani (cct) ausgefüllt. coc = Cochlea; mtt = deutlich ausgebildeter Musculus tensor tympani; Pfeil = Kontakt des präsumtiven Mandibularfettkörpers mit dem noch unvollständigen Os tympanicum



Abb. 51: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 462

Arteria carotis interna (aci) in Regression (minimales Restlumen) verläuft durch den Mesenchymkörper der Mittelohrhöhle (ct); Pfeil: mediale Abkopplung der Ohrkapsel von der Basalplatte (B) durch Fissura basi-cochlearis (fbc).

oph = Oropharynx; mtt = M. tensor tympani; COR = Commissura orbito-capsularis



Abb. 52: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 466

Anschnitt durch die große Pars cochlearis (PC) mit Ganglion spirale (gsp).
 Pfeile: Corpus adiposum mandibulae (cam) von Faszie (Endost?) umgeben;
 Musculus pterygoideus medialis (mpm) wird vom Fettkörper angehoben.



Abb. 53: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 470

Commissura parieto-capsularis (CPC) verbindet die Ohrkapsel mit dem Os parietale (PA). PV = Pars vestibularis ossis petrosi; + = Os tympanicum
 cam = Corpus adiposum mandibulae; BH = Basihyoideum



Abb. 54: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 474

Pfeile: Anlagerung des Corpus adiposum mandibulae (cam) an die ventrale Wand des Tympanicum (TY). CPC = Commissura parieto-capsularis; fbc = Fissura basi-cochlearis; mtt = M. tensor tympani; n5 = Nervus trigeminus

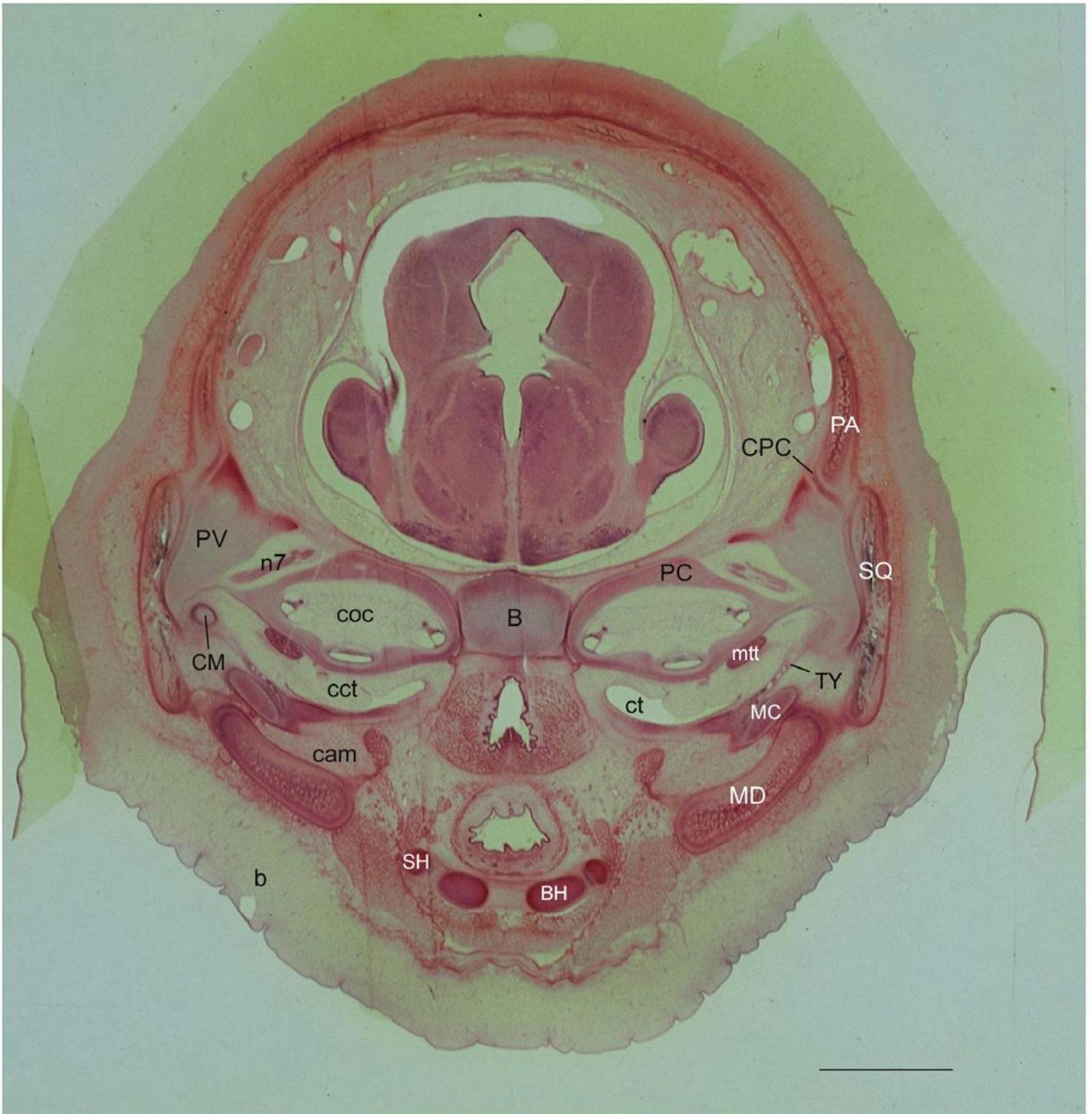


Abb. 55: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 483

Nervus facialis (n7) läuft durch den Fazialiskanal. CM = Caput mallei;
 SH = Stylohyoideum; b = "blubber"; PV = Pars vestibularis ossis petrosi;
 PC = Pars cochlearis ossis petrosi; CPC = Commissura parieto-capsularis



Abb. 56: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 487

Anschnitt der Ohrkapsel (Perioticum) im Bereich des Fazialiskanals: Im Vergleich zur großen Pars cochlearis (PC) kleine Pars vestibularis (PV) ossis petrosi.

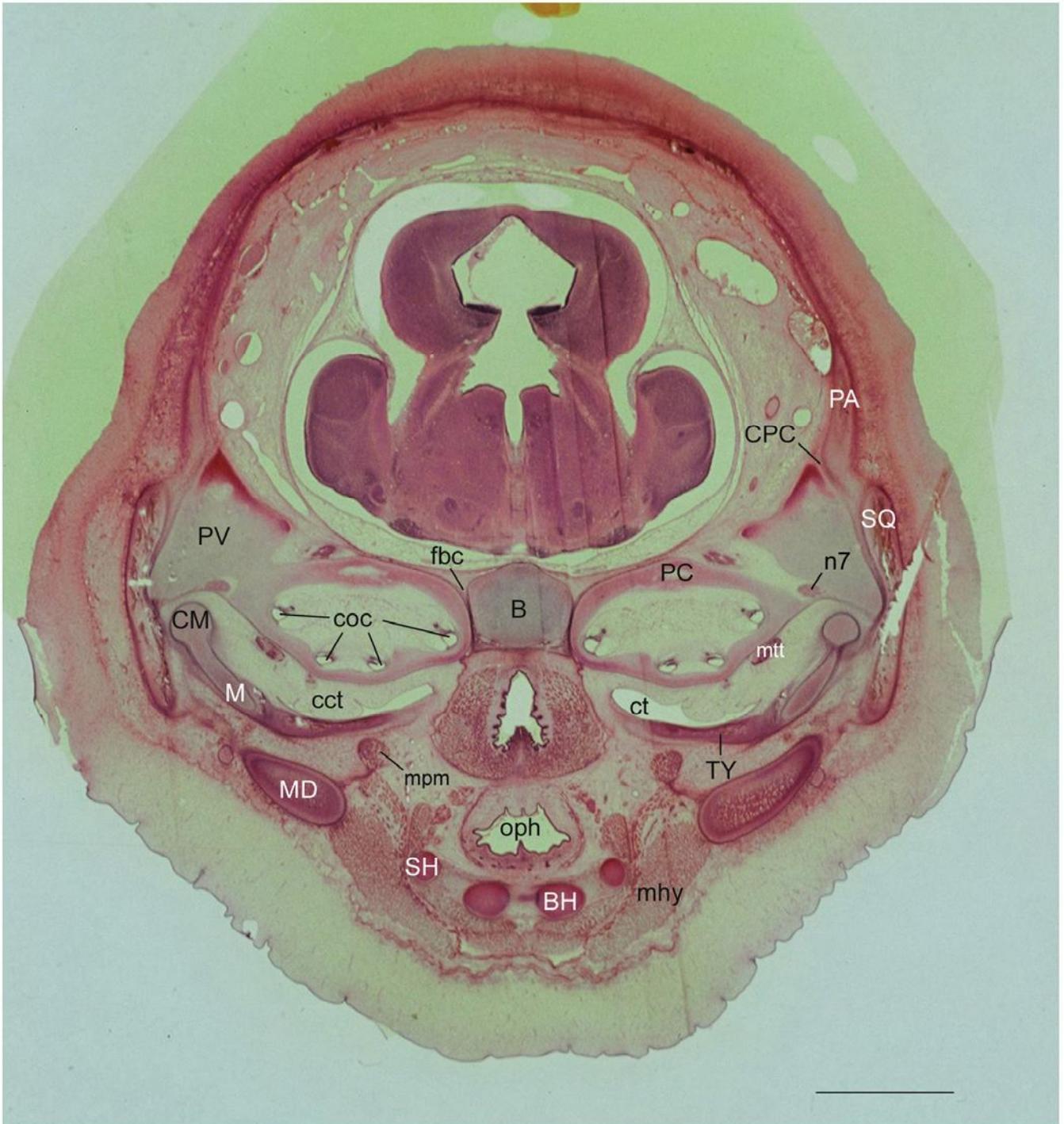


Abb. 57: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 494

Anschnitt durch die Cochlea (coc), Schneckengänge viermal getroffen; Meckelscher Knorpel formiert den Hammer (M). TY = Tympanicum

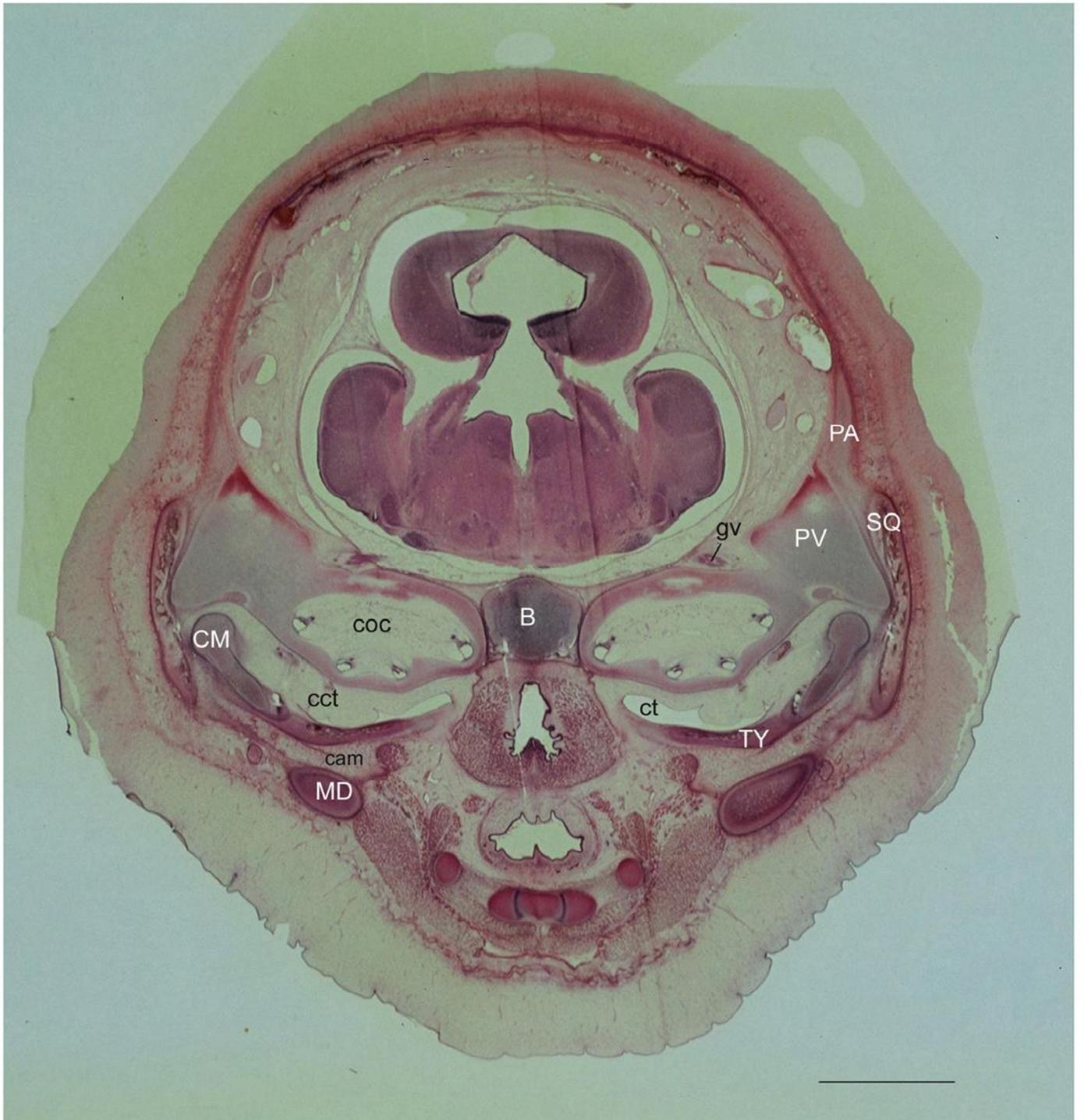


Abb. 58: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 499

Cavum tympani (ct) wird ventral vom spangenförmigen Deckknochen des Tympanicums (TY) begrenzt. gv = Ganglion vestibulare



Abb. 59: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 503

Der präsumtive Processus posterior petrosi (●) des Felsenbeins liegt ohne direkte Verbindung dem Squamosum (SQ) an. Sternchen = Sehne des Musculus tensor tympani; nv = Nervus vestibularis; n7 = Nervus facialis

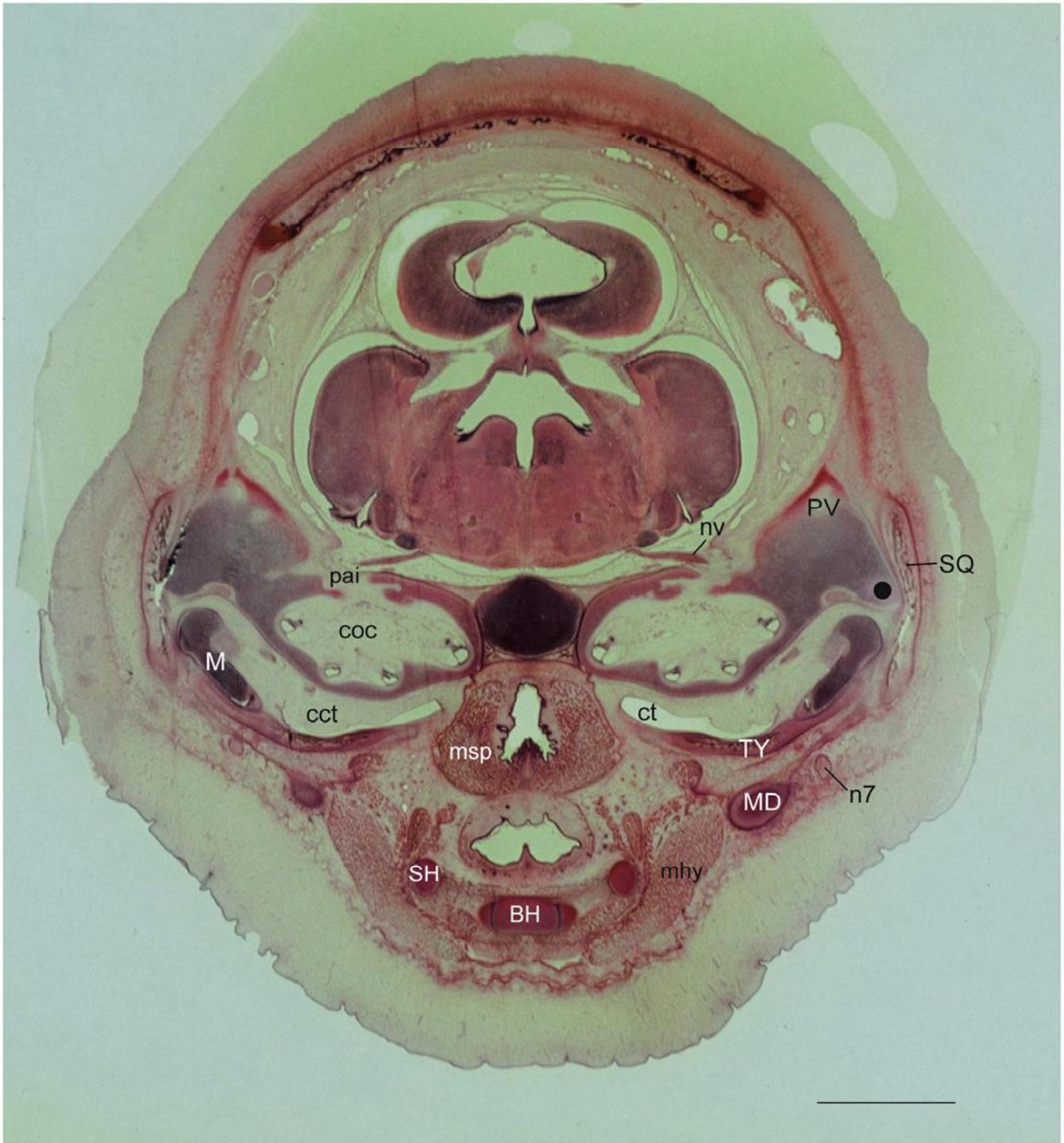


Abb. 60: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 506

Anschnitt im Bereich des Porus acusticus internus (pai) mit Durchtritt des Nervus vestibularis (nv). ● = Processus posterior petrosi

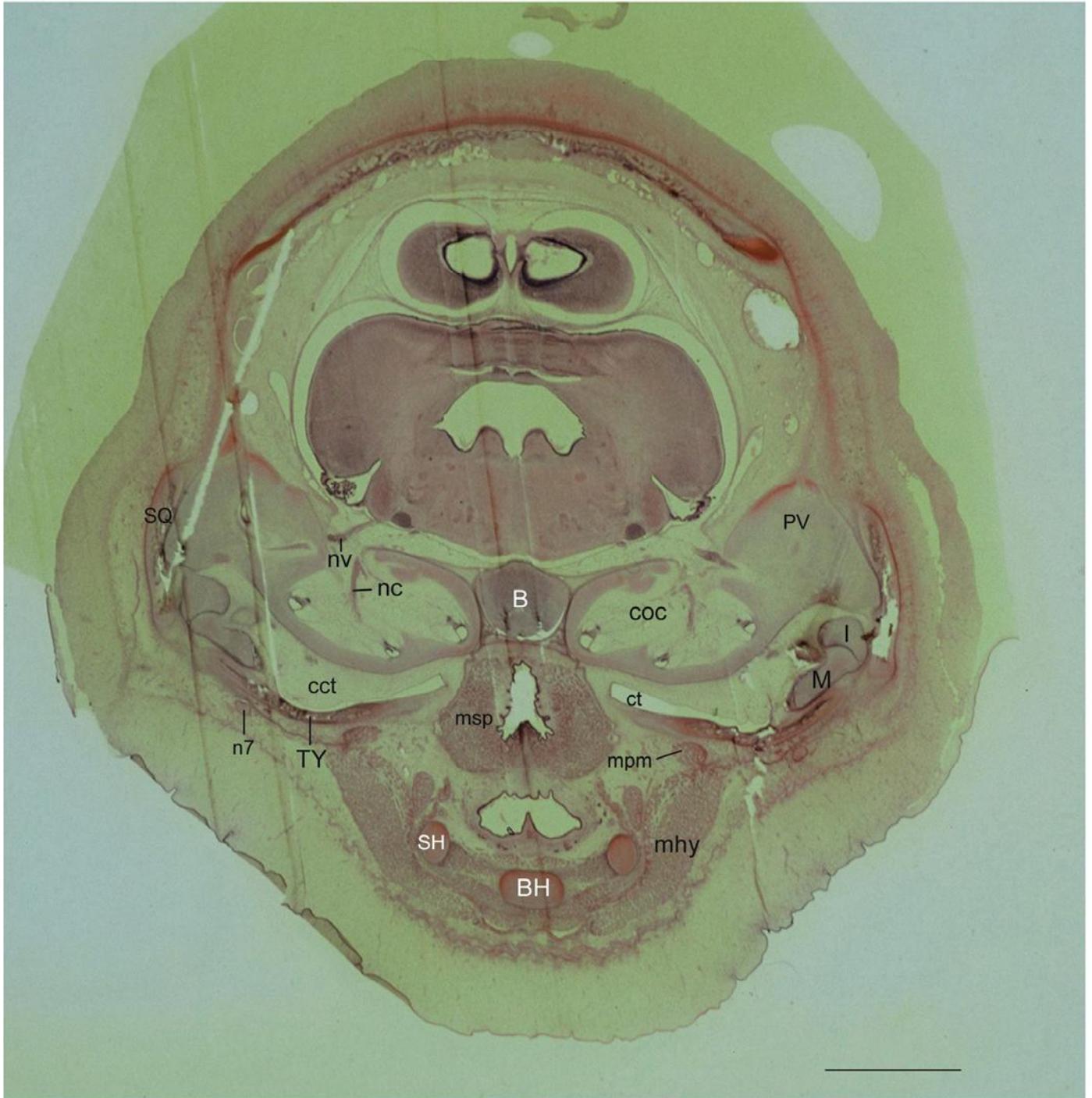


Abb. 61: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 515

Nervus vestibularis (nv) und Nervus cochlearis (nc) im Anschnitt getroffen; Hammer (M) artikuliert mit Amboß (I); latero-caudales Ende des Musculus pterygoideus medialis (mpm).

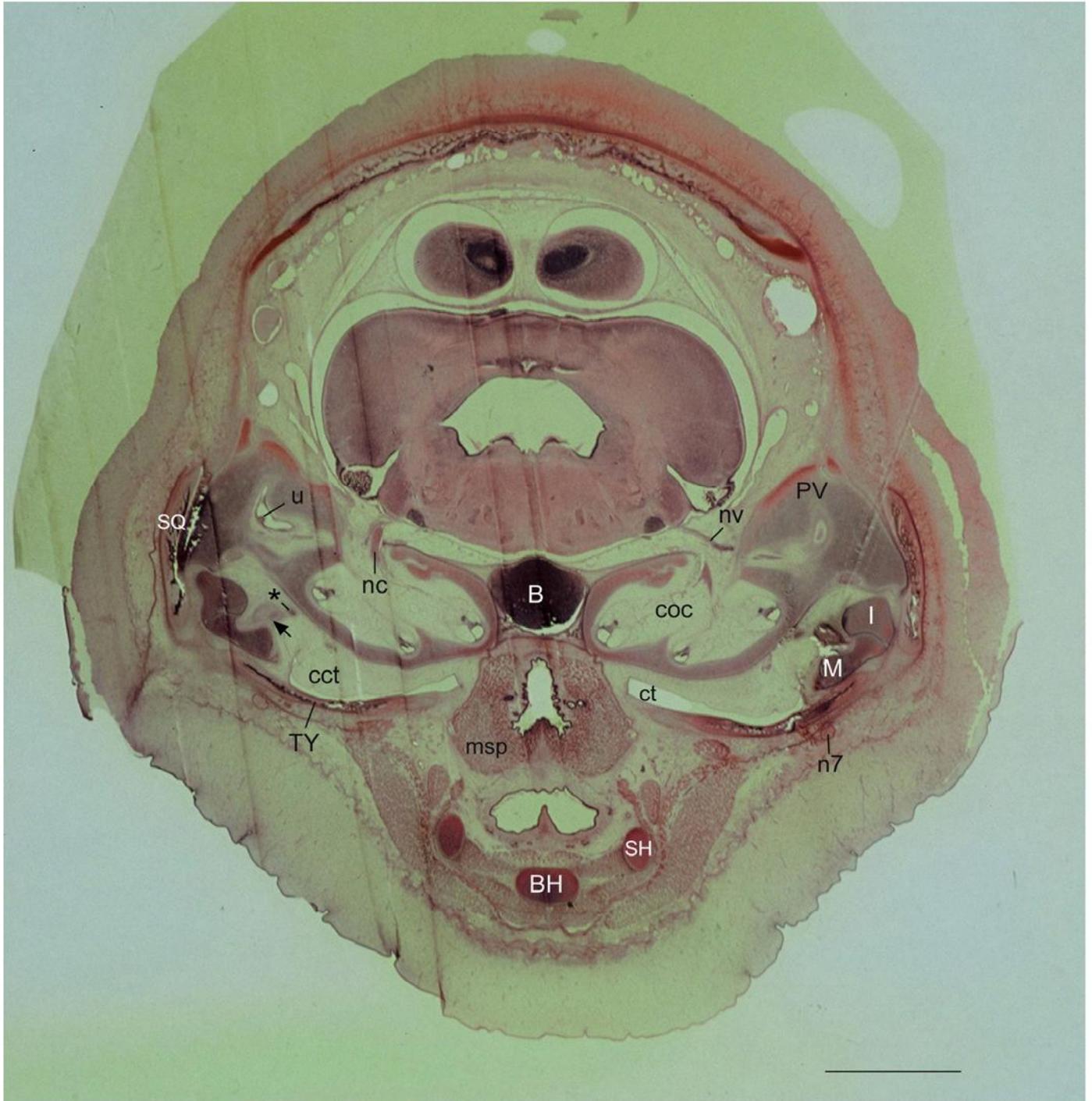


Abb. 62: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 519

Anschnitt der Pars vestibularis (PV) mit Utriculus (u). I = Incus; M = Malleus; nv = Nervus vestibularis; nc = nervus cochlearis; Pfeil = Proc. muscularis des Hammers; Sternchen = Sehne des M. tensor tympani



Abb. 63: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 527

Crus breve (□) des Incus artikuliert mit dem Processus posterior petrosi (●); knorpeliger Meatus acusticus externus (MAE) verläuft im Bogen nach ventral. Pfeil = Proc. muscularis; u = Utriculus; gsp = Ganglion spirale cochleae



Abb. 64: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 531

Incudomalleolar-Gelenkfläche steht subhorizontal (Pfeil); Stapes (S) sitzt mit seiner Fußplatte im ovalen Fenster. cer = Cerebellum; med = Medulla oblongata; MAE = äußerer Gehörgang; sem = Canales semicirculares

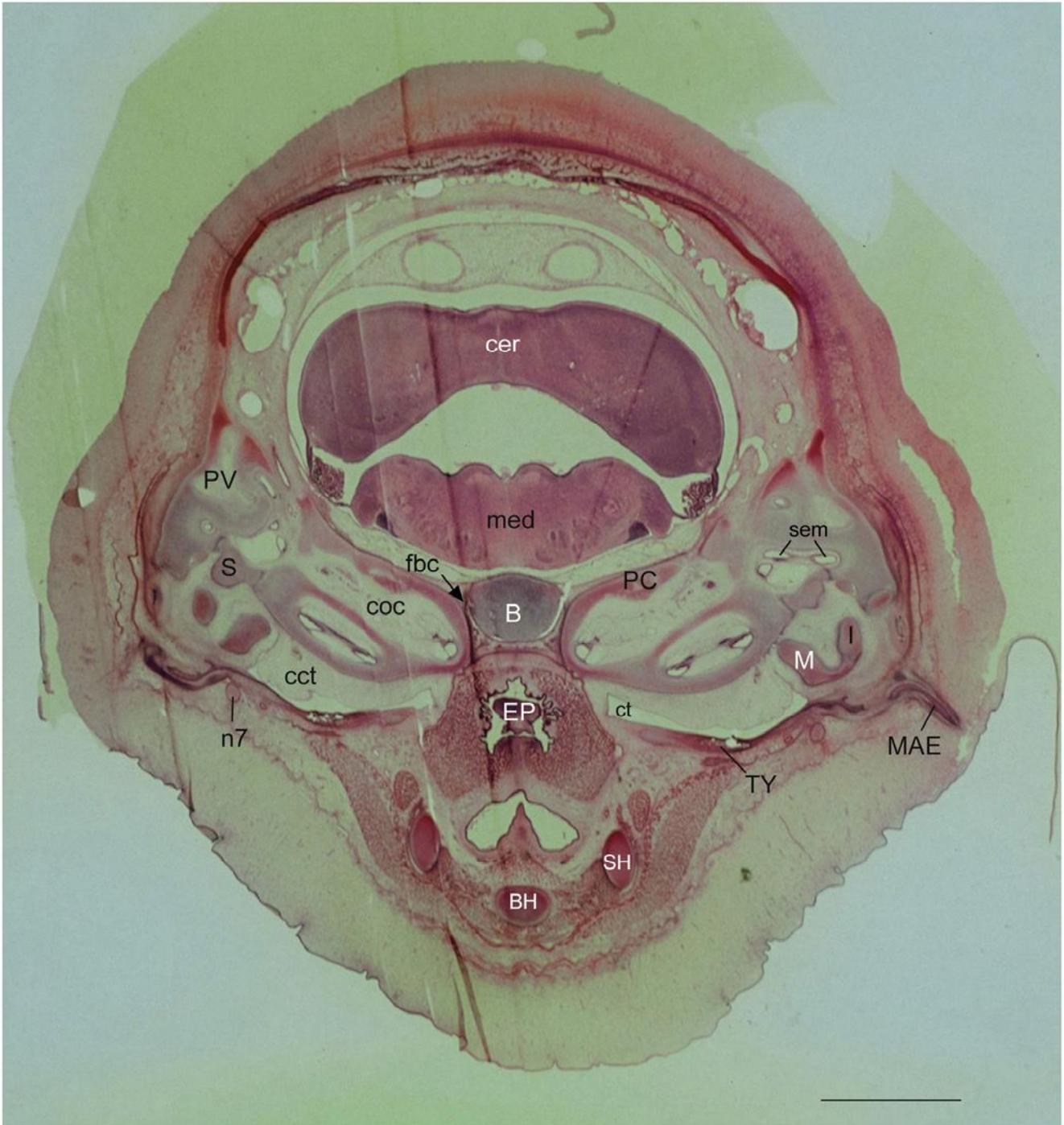


Abb. 65: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter
 Transversalschnitt # 535

Pfeil: Ohrkapsel ist infolge der Abkopplung (fbc = Fissura basi-cochlearis)
 medial unter das Niveau der Basalplatte (B) gesunken. EP = Epiglottis



Abb. 66: *Monodon monoceros*. Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter
 Transversalschnitt # 538

Vestibularapparat mit Bogengängen (sem); Epiglottis (EP) ragt in Nasopharynx;
 gsp = Ganglion spirale cochleae; cer = Cerebellum; med = Medulla oblongata

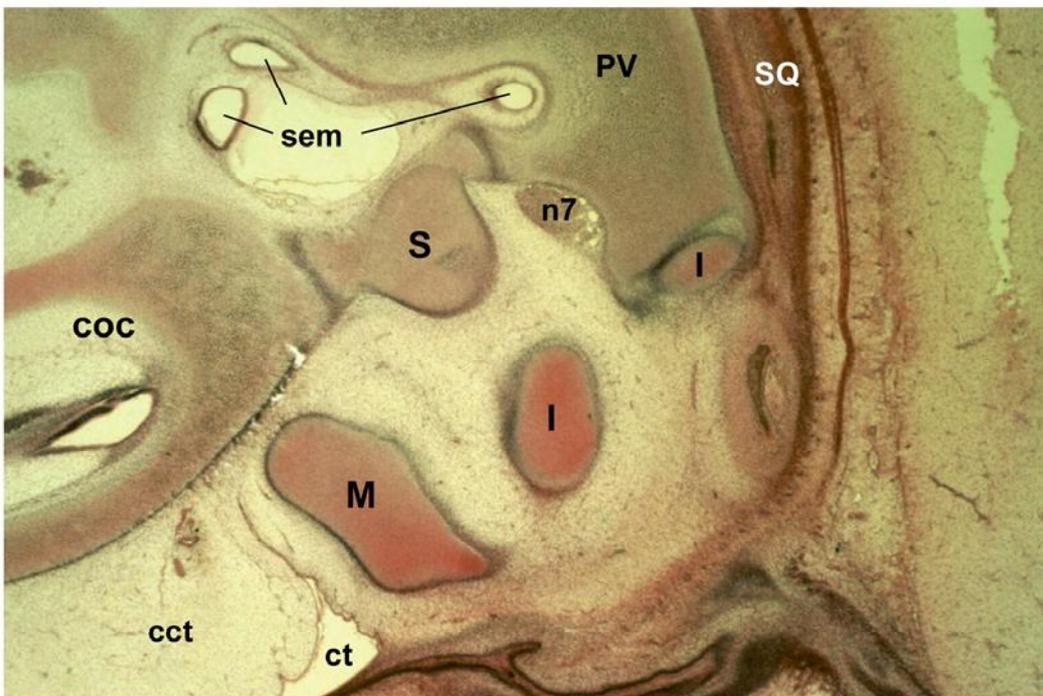


Abb. 66a: Detailaufnahme des Schnittes # 538; Vergrößerung 20-fach

Stapes (S) im ovalen Fenster; M = Malleus; I = Incus; ct = Cavum tympani; cct = Corpus cavernosum (spongiosum) tympani; coc = Cochlea; sem = Bogengänge des Vestibularapparates (PV); n7 = Nervus facialis

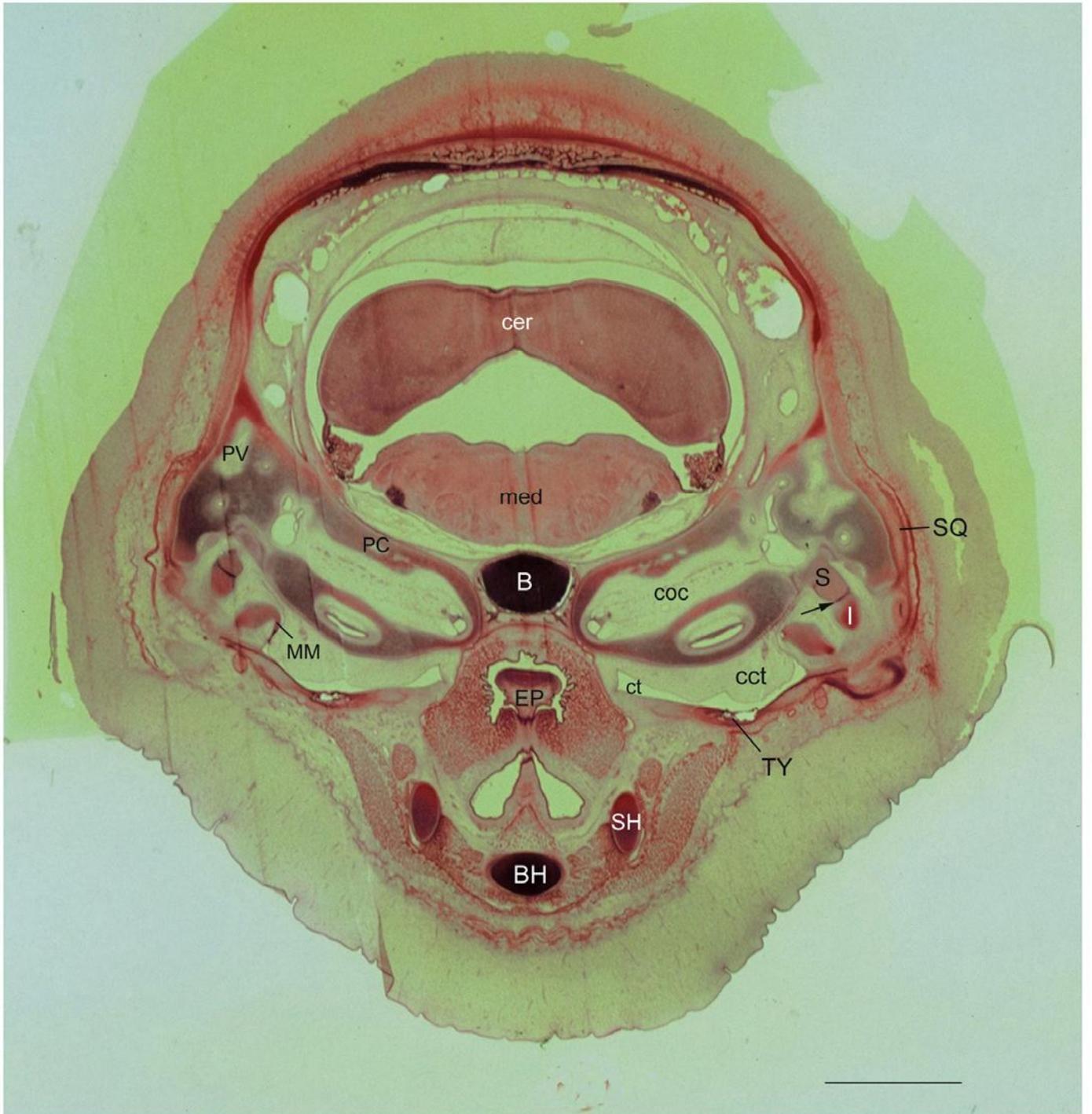


Abb. 67: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 542

Pfeil: Spalt des Incudostapedial-Gelenks; I = Crus longum incudis quer getroffen; MM = gekrümmtes Manubrium mallei.

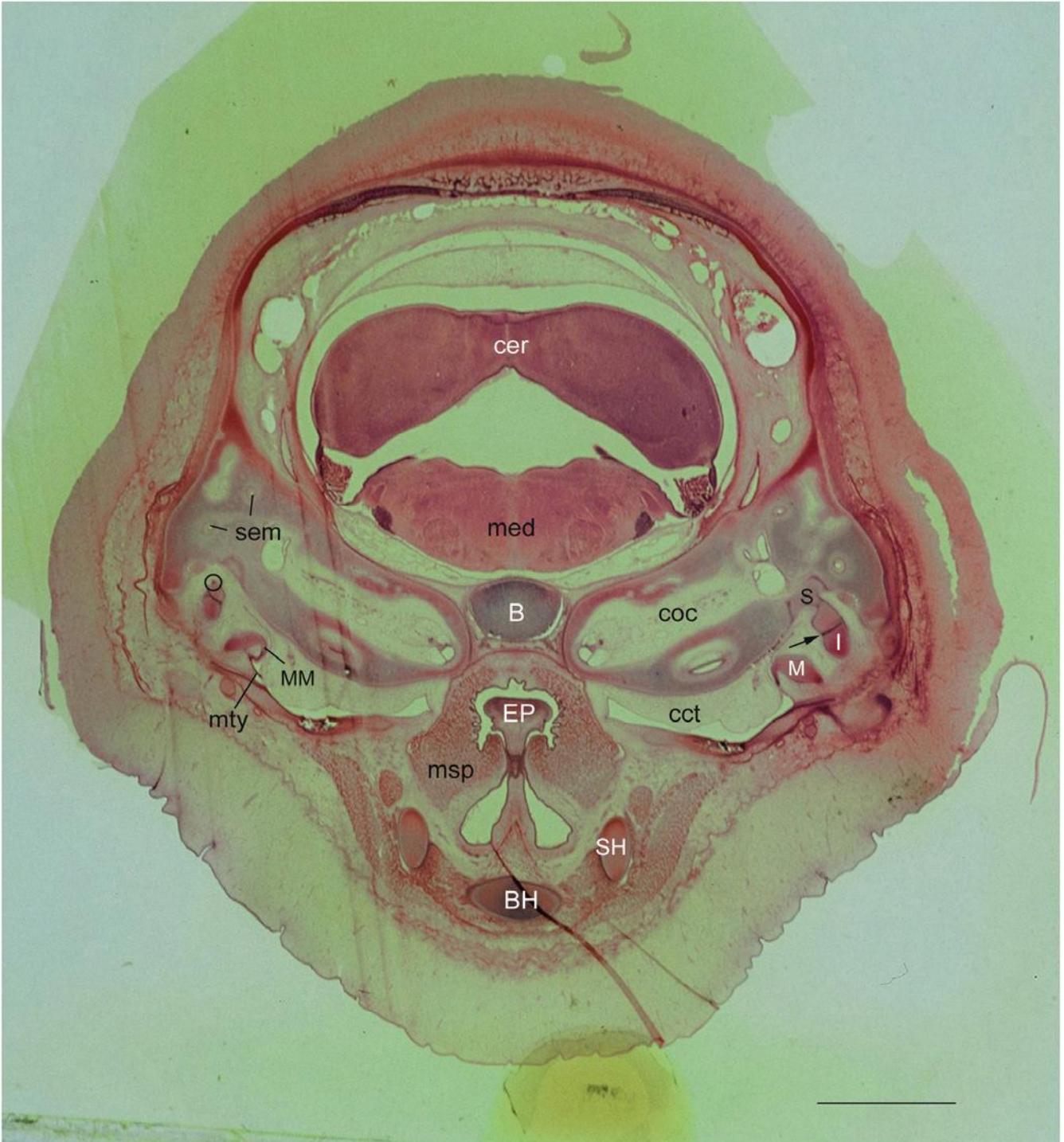


Abb. 68: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 545

Manubrium mallei (MM) des Hammers (M) berührt das Trommelfell (mty).
 O = Musculus stapedius (Sehne); Pfeil: Incudostapedial-Gelenkfläche

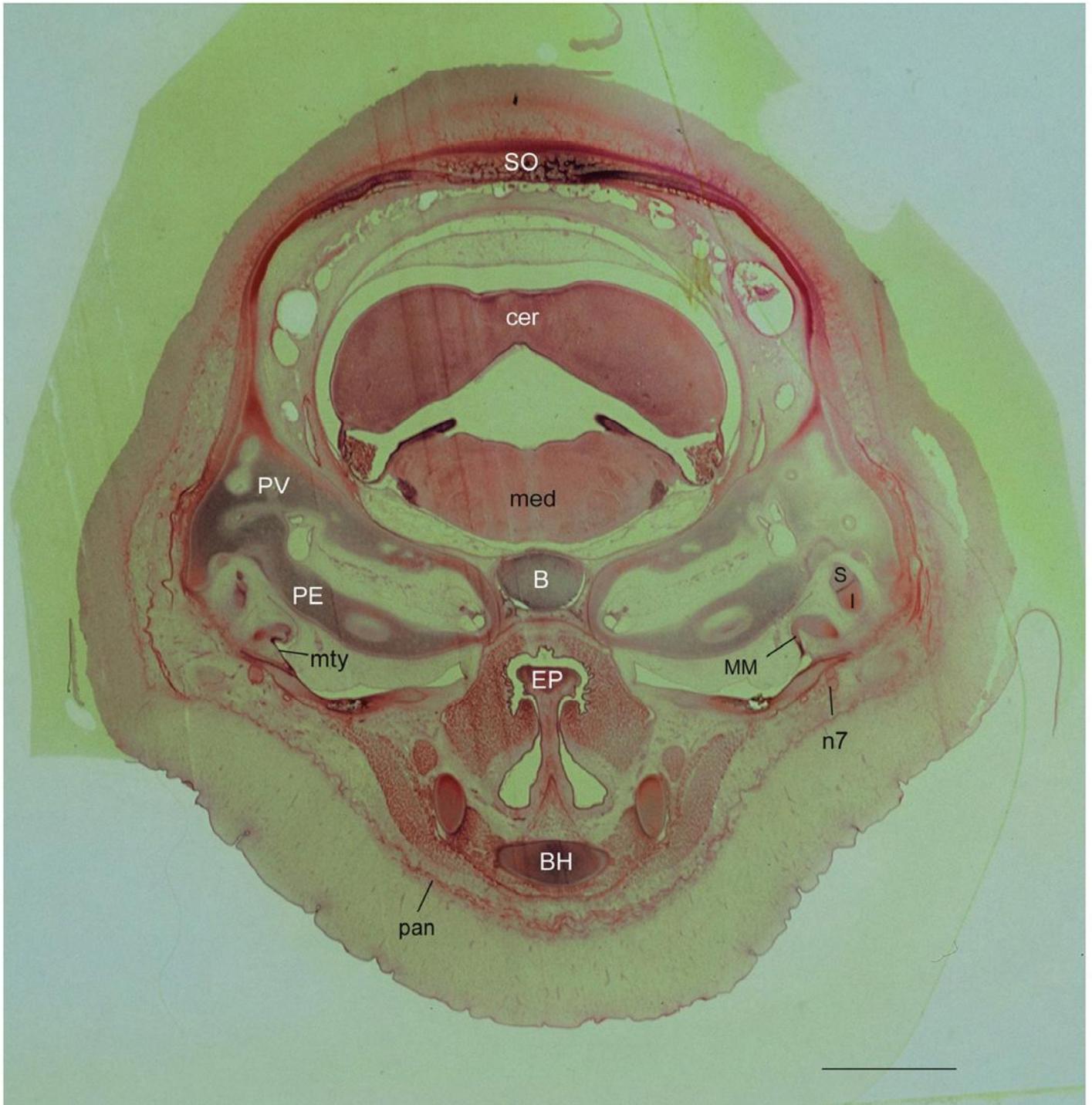


Abb. 69: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter
 Transversalschnitt # 548

Trommelfellmembran (mtj) inseriert am nach ventral gebogenen Manubrium
 mallei (MM). pan = Panniculus carnosus; SO = Os supraoccipitale

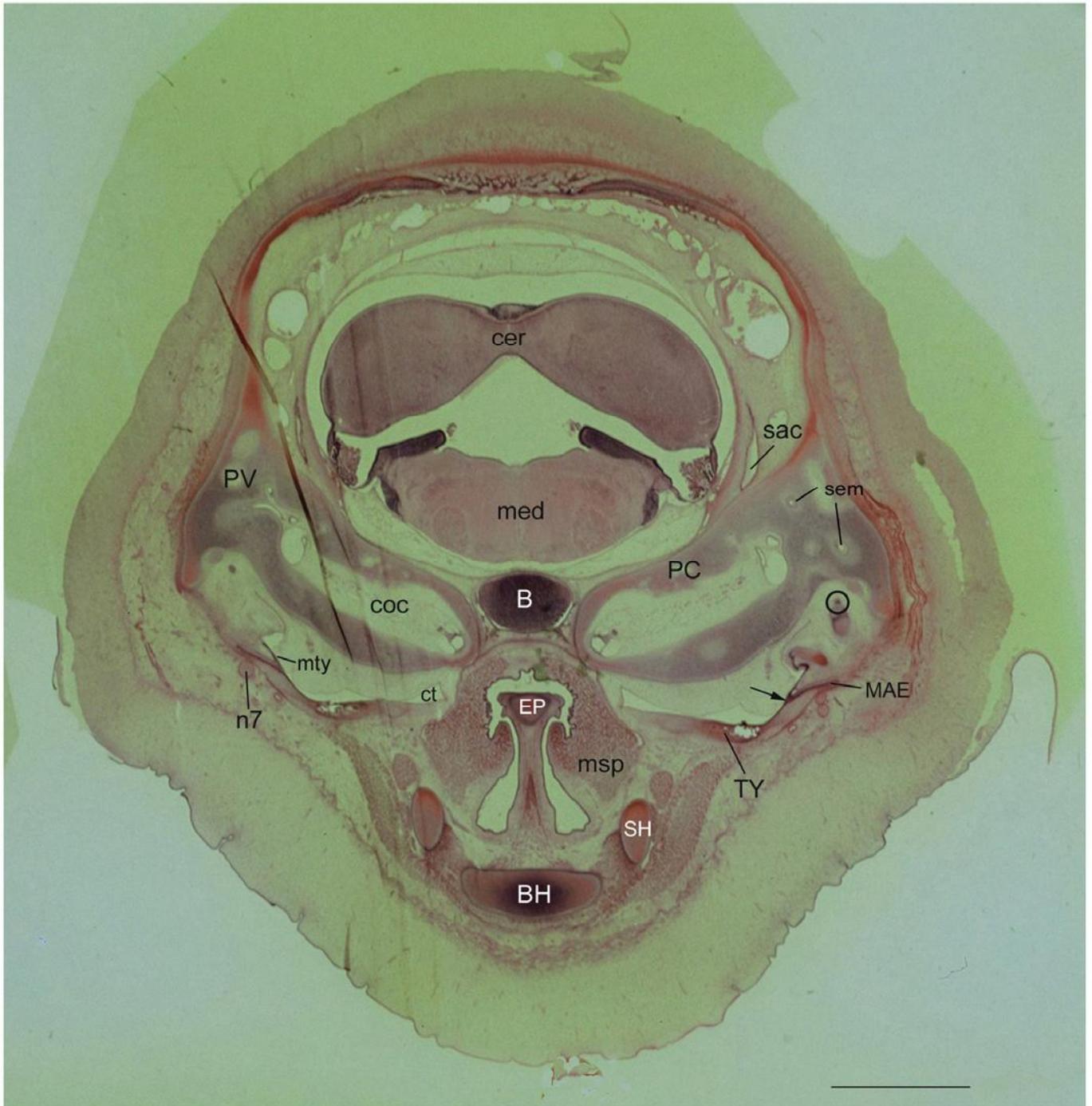


Abb. 70: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 552

Pfeil: Spitzwinkliger Knick zwischen Trommelfellmembran (mtv) und Meatus acusticus externus (MAE).

○ = Musculus stapedius (Sehne); sac = Saccus endolymphaticus

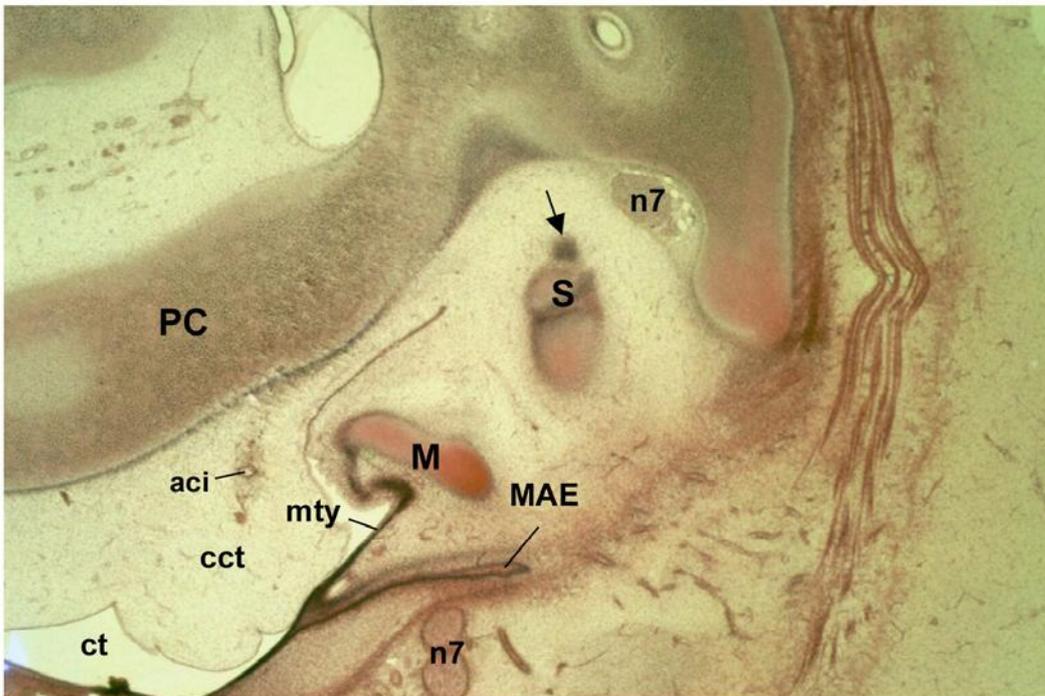


Abb. 70a: Detailaufnahme des Schnittes # 552; Vergrößerung 20-fach

Malleus (M) mit Trommelfellmembran (mty) verwachsen; Stapes (S) mit Sehne des Musculus stapedius (Pfeil); PC = Pars cochlearis; n7 = Nervus facialis; MAE = Meatus acusticus externus; ct = Lumen des Cavum tympani. Corpus cavernosum (spongiosum) tympani (cct) durch das die Arteria carotis interna (aci) verläuft, die in Regression, aber noch nicht obliteriert ist.

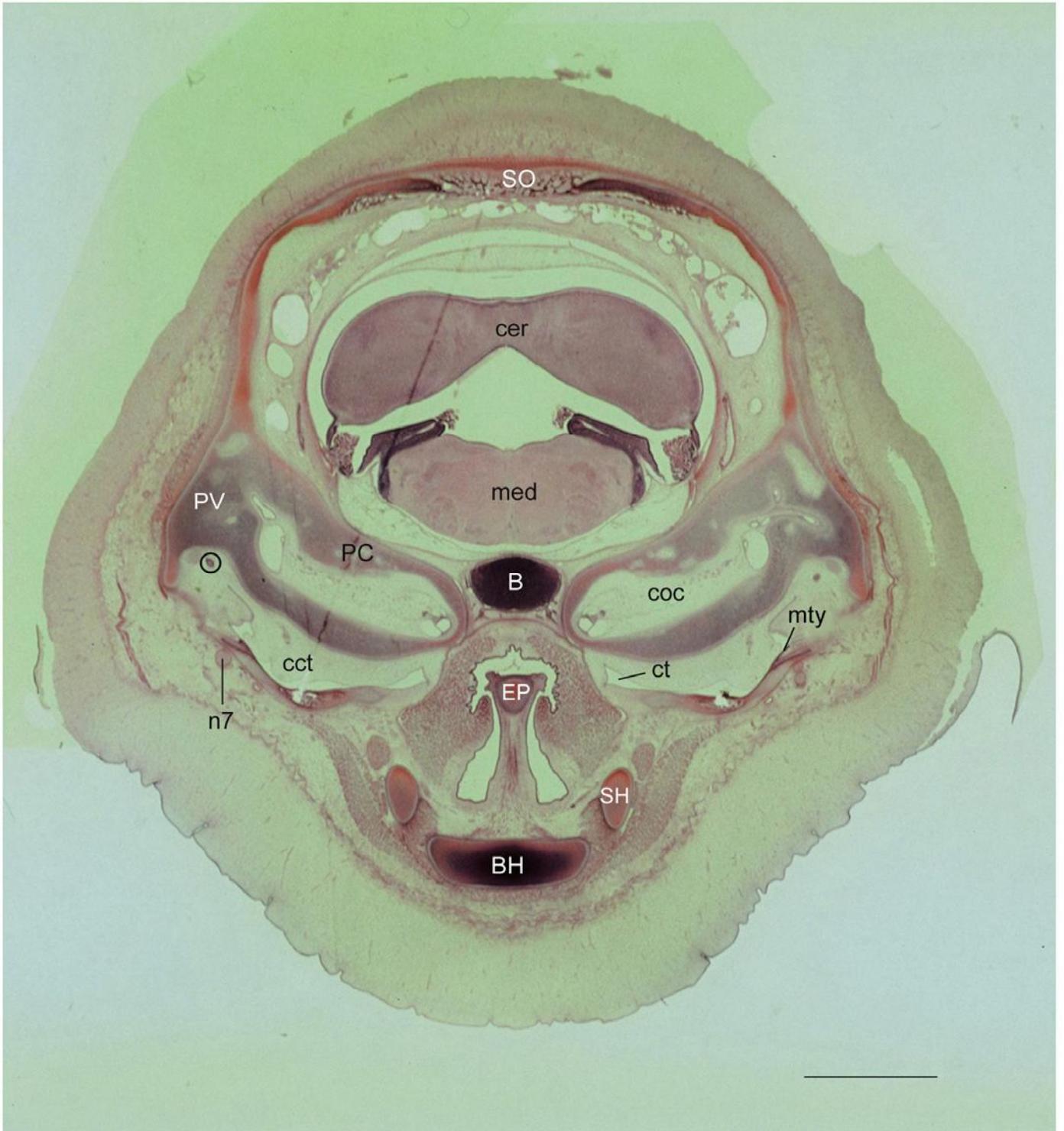


Abb. 71: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 556

Mittelohrhöhle (ct) wird fast vollständig vom Corpus cavernosum (spongiosum) tympani (cct) ausgefüllt. O = Musculus stapedius; SO = Os supraoccipitale



Abb. 72: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 559

Anschnitt der Commissura occipito-capsularis (COP), die die Ohrkapsel mit dem Okzipitalpfeiler verbindet. O = Musculus stapedius



Abb. 73: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 564

O = Musculus stapedius, der von Ästen des Nervus facialis (n7) innerviert wird; COP = Commissura occipito-capsularis; OS = Os supraoccipitale.



Abb. 74: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 577

Anschnitt durch den Fazialiskanal (Canalis facialis; cf) mit dem Nervus facialis (n7).
 OCC = Os occipitale; COP = Comm. occipito-capsularis; TH = Thyreohyoideum



Abb. 75: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 586

Commissura praefacialis lateralis (CPL) verbindet die Ohrkapsel mit dem Tegmen tympani (TT), das die sekundäre Seitenwand des Schädels bildet. n10 = Nervus vagus; COP = Commissura occipito-capsularis; b = "blubber"

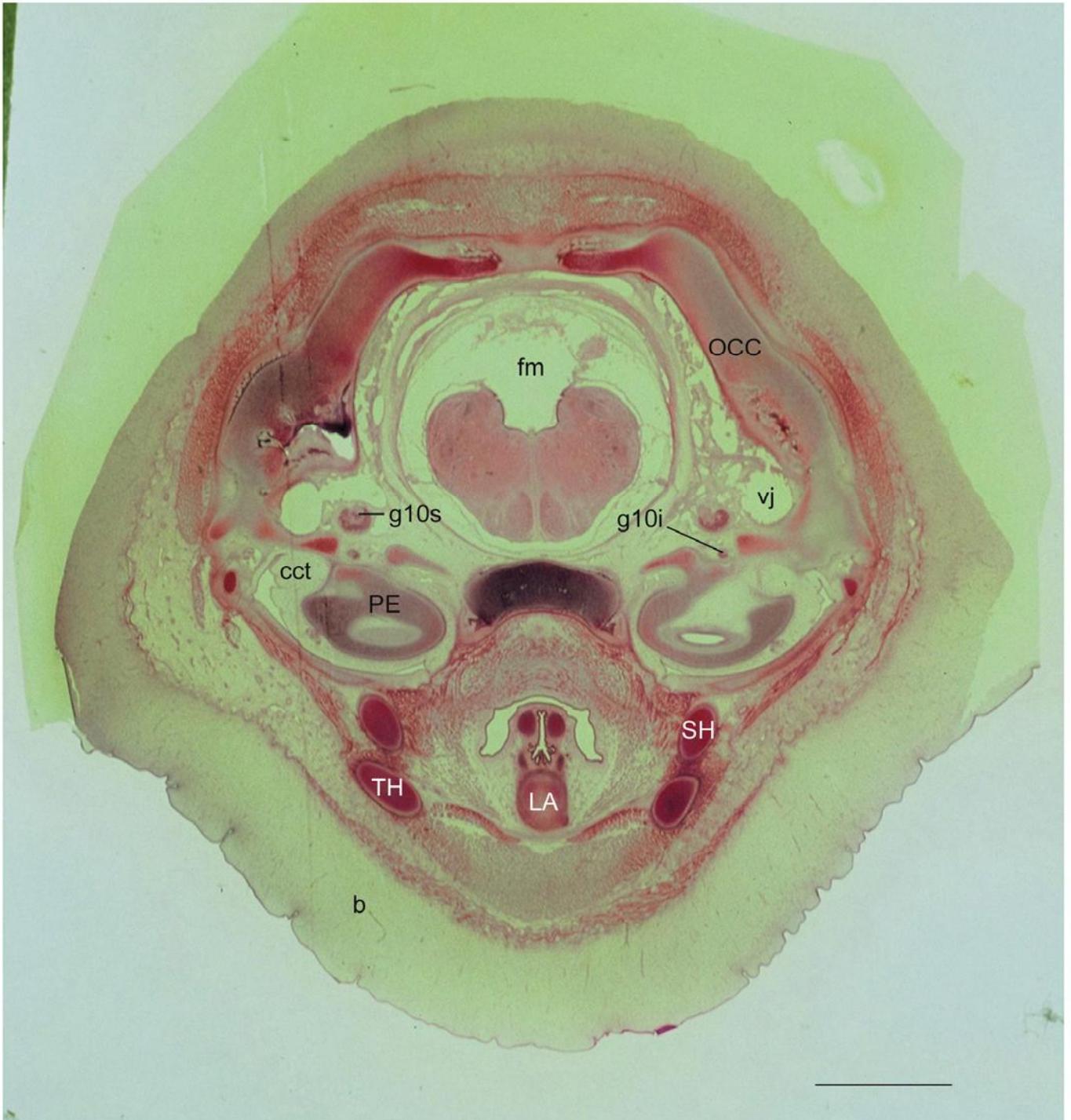


Abb. 76: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 601

Anschnitt durch das Foramen magnum (fm) und caudale Anteile des Perioticums (PE). LA = Larynx; g10s und g10i = oberes und unteres Ganglion des Nervus vagus; vj = Vena jugularis; OCC = Os occipitale



Abb. 77: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 609

Commissura occipito-capsularis (COP) bildet die mediale Begrenzung des Foramen lacerum (fl). LA = Kehlkopf; vj = Vena jugularis

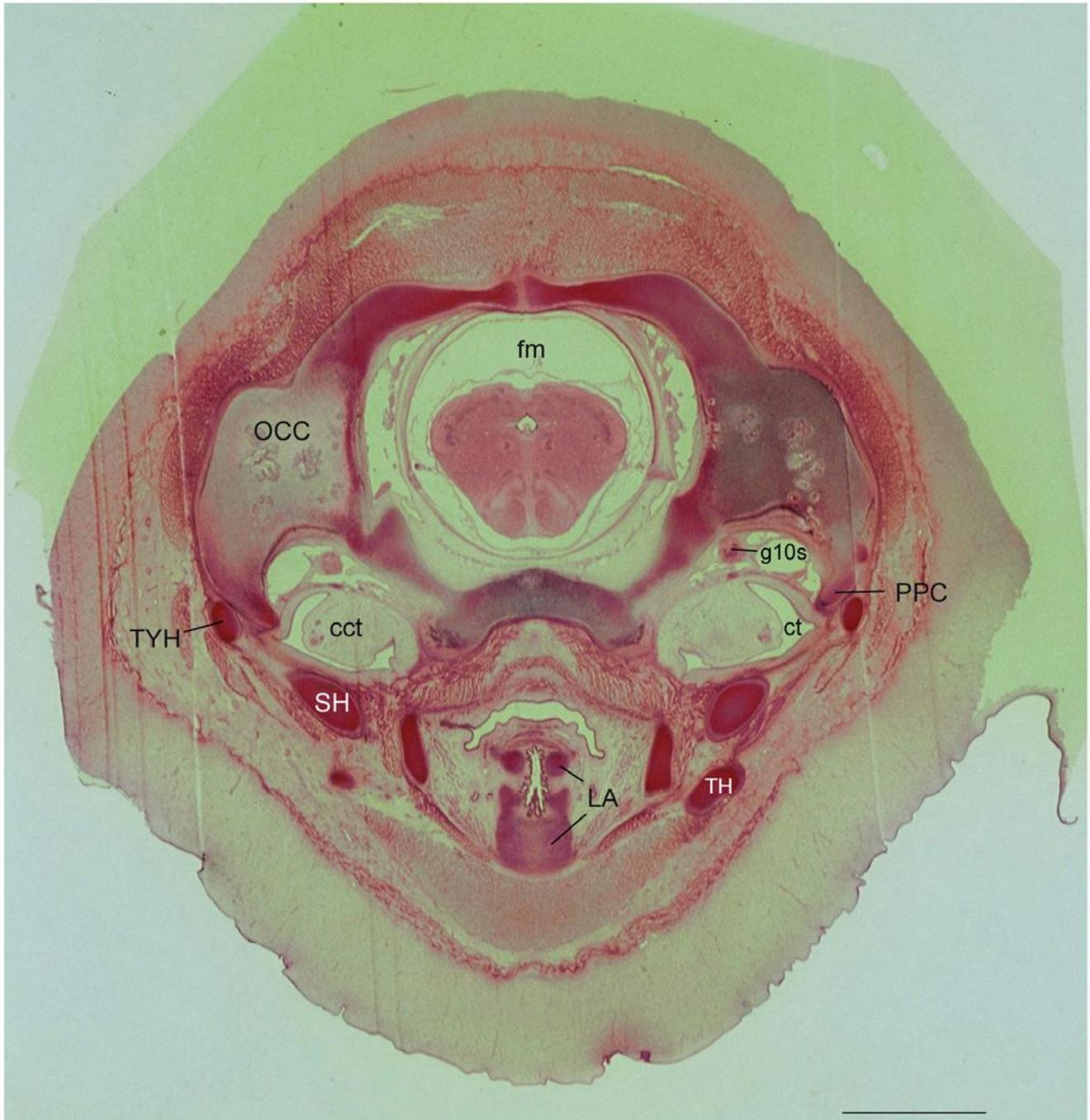


Abb. 78: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 622

Tympanohyoideum (TYH) lagert sich an den Processus paracondylaris (PPC) des Okzipitale (OCC) an. cct = Corpus cavernosum (spongiosum) tympani



Abb. 79: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter
Transversalschnitt # 637

Anschnitt des Ganglion superior nervus vagus (g10s). T = Thyreoid
TYH = Tympanohyoideum; PPC = Processus paracondylaris; oe = Oesophagus



Abb. 80: *Monodon monoceros*, Totallänge 137 mm, leicht nach caudal geneigter Transversalschnitt # 651

Anschnitt im Bereich der Kehlkopfknorpel (LA und T).

n10 = Nervus vagus; vj = Vena jugularis; TYH = Tympanohyoideum

L. SUMMARY

This work describes and reveals the morphology and evolution of the potential sonar relevant structures in the fetal narwhal (*Monodon monoceros*) which are located in the forehead. For this purpose a unique section of microslide series of an early narwhal fetus of 137 mm total length was investigated in order to determine the morphological status of those structures which are presumably part of the sonar system. On 86 selected figures the atlas offers the possibility to recall the ontogenesis, morphology and topography of relevant osseous and soft tissue structures on the basis of a very young individuum. The results were compared and discussed with the present literature about biosonar emission and perception in toothed whales. The concluding chapter about the evolutionary biology of toothed whales and their various adaptations to the habitat "water" serves for a better comprehension of the gained results.

In the fetal narwhal many of the future sonar relevant structures seem to be in an advanced ontogenetic stage without being histologically mature. In principle, the morphology of this narwhal fetus is intermediate between the late embryo according to the mammalian bauplan and the neonate condition. Due to the fact that mammals passed through evolutionary adaptation processes during their fetal development, the investigated narwhal fetus NEF1 (analog the early adaptation of toothed whales to the physically conditions of hearing under water) has already completed the morphogenesis of the temporal region where the structures of sound perception are located. The most important observations for the relative maturity and the toothed-whale-character of the fetus are as follows:

- rudimentary external auditory meatus, tympanic membrane present;
- large Tympanoperoticum in particular the periotic with the cochlea;
- large and compact ear ossicles;
- uncoupling of periotic incomplete and rotation of cochlea complete;
- vestibular apparatus very small particularly the Canalis semicircularis;
- modification of the mastication muscles: jugal bone thinned-out an rod-like, reduction of Musculus masseter;
- dental with large alveolar canal, containing future mandibular fat body (sound channel);
- mandibular fat body in contact with the tympanoperiotic;

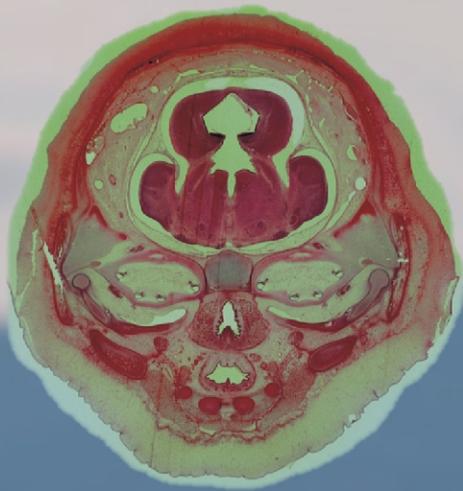
Signs of absent maturity are:

- Meckel's cartilage merge into Malleus;
- Tympanic bone clasp-like;
- Cavum tympani small, Ossicula auditiva surrounded by mesenchym;
- no tympanic air sacs;
- telescoping of skull in early stage.

Some structures of sound generation (monkey lips / dorsal bursae complex, MLDB) are not clearly to identify, others could only assume to be anlagen (Primordium) of those structures. The so called “monkey lips“ or “phonic lips“ (Cranford et al. 1996), which are normally found in sectioned toothed whales, could not be identified in the fetal narwhal NEF1, but the nasal plugs are present. The nasal air sacs are present as buds in both sides of the nasal cavity. The future melon – another large acoustic fat body – consists of mesenchyme; lamination or segmentation of the facial musculature (= blow-hole musculature) is not detectable.

Generally the structures of the temporal region seem to be more mature than the structures of the nasal complex. Structures of the nasal complex linked together with the phenomenon of the “telescoping effect“ (enlargement of the rostrum and its components) that occurs in the early evolution of toothed whales and just started in the fetal narwhal NEF1.

The abundance of anatomical peculiarities in the head region of odontocetes demonstrates the profound adaptations of former fossil ungulates to a submarine life and point out the impressive synorganisation of the sonar system from two formerly separated complexes (ancient temporal region with the ear complex and recent nasal region with the epicranial complex). The significant amount of adaptations enabled the odontocetes to establish a perfect information system for orientation, hunting and communication under water.



édition scientifique
VVB LAUFERSWEILER VERLAG

VVB LAUFERSWEILER VERLAG
STAUFENBERGRING 15
D - 3 5 3 9 6 G I E S S E N

Tel: 0641-5599888 Fax: -5599890
redaktion@doktorverlag.de
www.doktorverlag.de

ISBN 3-8359-5114-9



9 783835 195114 3 