

Günther Behrmann

**Anatomie des Zahnwalskopfes 1
Anatomy of the Toothed Whale Head 1**



**4. Auflage
Bremerhaven
2000**



D-27570 Bremerhaven - Bismarckstraße 4
Telef.: 0471 22634
e-mail: guenther.behrmann@gmx.de

Anatomie des Zahnwalskopfes

1. Teil:

Kapitel 1, 2, 3, 4 und 5

4., neu bearbeitete Auflage

Anatomy of the Toothed Whale Head

1. Part:

chapter 1, 2, 3, 4, and 5

4th new revised edition

Alle Rechte vorbehalten

Copy right by

Günther Behrmann

Präparator und Museumsleiter a. D.

im Nordseemuseum Bremerhaven

C.O. Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung
Am Handelshafen 12, 27570 Bremerhaven: Tel. (0471) 4831 1402

Inhalt

- Vorwort** zur ersten Auflage 2
Vorwort zur vierten Auflage 3
Einleitung 2

1. Teil

- 1. Kapitel:** Die Morphologie des Zahnwalschädels 4
1.1. Die Schädelknochen 6
1.2. Die Knorpel des Zahnwalschädels 46
2. Kapitel: Die Muskeln des Zahnwalschädels 50
2.1. Die mimischen Muskeln 50
2.2. Die Muskeln und die Nebenhöhlen der Nase 52
2.3. Die Muskeln des Unterkiefers 58
2.4. Die Muskeln im Mundgrund 62
2.5. Die Zunge der Zahnwale 64
2.6. Die Muskeln im Nasenraum des Pottwals 74
3. Kapitel: Der Kehlkopf und seine Derivate 86
3.1. Der Kehlkopf 86
3.2. Das Kehlkopfforgan 92
3.3. Die Nebenräume des Kehlkopfs 96
4. Kapitel: Die Blutgefäße im Zahnwalskopf 112
5. Kapitel: Die Sinnesorgane im Zahnwalskopf 120
5.1. Der Geruchssinn 120
5.2. Das Auge 126
5.3. Das Ohr 132
5.4. das rostrale Sinnesorgan 144
5.5. Das postbullare Sinnesorgan 156
5.6. Funktion der Echolokation 164
Stichworte 169

2. Teil

- 6. Kapitel:** Die Haut (Integumentum commune) 170
6.1. Hautlagen 170
6.2. Haare 180
6.3. Metabolismen 186
6.4. Kalkeinlagerungen 186
6.5. Hautfarbe 194
7. Kapitel: Die peripheren Nervenenden in der Haut 199
7.1. Nervenendkörperchen 199
7.2. Die Gesichtsnerven 241
8. Kapitel: Das zentrale Nervensystem 245
8.1. Die Architektur des Hirns 248
8.2. Das Kleinhirn 268
8.3. Morphologie der Neuronen und der Gliazellen 275
8.4. Die Großhirnrinde 290

Contents

- Foreword** of the first edition 2
Foreword of the fourth edition 3

1 Part

- Chapter 1:** The morphology of the toothed whale skull 5
1.1. The skull bones 6
1.2. The cartilage of the toothed whale head 47
Chapter 2: Muscles of the toothed whale head 50
2.1. The mimic muscles 50
2.2. The muscles of the nose and its marginal holes 53
2.3. The muscles of the lower jaw 59
2.4. The muscles of the mouth ground 62
2.5. The tongue of toothed whales 65
2.6. The muscles of the nose-room of the sperm whale 75
Chapter 3: The larynx and its derivatives 87
3.1. The larynx 87
3.2. The laryngeal organ 92
3.3. The marginal rooms of the larynx 97
Chapter 4: The blood vessels in the toothed whale head 113
Chapter 5: The sense-organs in the toothed whale head 121
5.1. The smell sense 121
5.2. The eye 127
5.3. The ear 133
5.4. The rostral sense-organ 145
5.5. The post-bullar sense-organ 157
5.6. The function of the echolocation system 165
Head words 169

2. Part

- Chapter 6:** The skin (Integumentum commune) 171
6.1. Layers of the skin 171
6.2. Hairs 181
6.3. Metabolism 187
6.4. Calcium concretions 187
6.5. Skin colour 195
Chapter 7: The peripheral nerve endings in the skin 199
7.1. The nervous end-corpuscles 199
7.2. The nerves of the face 241
Chapter 8: The central nervous system 245
8.1. The architecture of the brain 248
8.2. The cerebellum 268
8.3. Morphology of the neurons and glial cells 275
8.4. Contents of the cortical layer 290

Foreword of the first edition

There is no doubt that among all mammals, living or extinct, the cetaceans remain one of the most fascinating and specialized groups. Their evolution in the aquatic environment, after beginning earlier as primitive land-based animals 50-60 million years ago, has resulted in remarkable mammals that almost resemble fish more than terrestrial mammals. Although whales have been subject to study for centuries, even today their abilities to withstand the horrendous pressures of dives up to 1.000 or more meters in depth, to remain immersed for more than 2 hours, to migrate with precision for thousands of miles in the open sea, and to communicate and echolocate surrounding objects remains poorly understood. It is fitting for the present volumes to focus on the anatomy of the toothed whale head for this is the site of whale's elaborate but mysterious echocommunication system including the associated specialized air sinuses, as well as a brain which resembles that of man in both size and complexity.

Günther Behrmann is well-qualified, among the small number of experts worldwide in the field of cetacean anatomy and biology, to compile this valuable treatise on head anatomy of the toothed whales. He is one of the few experts in this field to have both significant field research experience as well as extensive laboratory and necropsy experience. The macroscopic anatomy of whales has been studied and reported for more than 300 years, and all of us in this field still admire and owe much gratitude for the beautiful cetacean anatomical studies of the last century which even today remain instructive. However, today it is increasingly important to relate the gross morphology with the microscopic details, and Günther Behrmann is one who is helping to make these correlations. Such study will truly help us to understand more of the functional and behavioral aspects of the magnificent whales.

Prof. Carl J. Pfeiffer

Aquatic Medicine and Marine Mammal Program Virginia Polytechnic
Institute and State University, USA

Vorwort zur vierten Auflage

Die vorliegende Arbeit zur Morphologie und Funktion des Zahnwalskopfes ist eine Fortsetzung der von dem hervorragenden Walforscher Everhard Johannes Slijper (1936) begonnenen Aufarbeitung der Walaanatomie. Insgesamt wurden über 200 gestrandete Zahnwale von 17 Arten untersucht.

Zwischen der ersten und vierten Auflage vergingen nur 10 Jahre. Dank vieler neuer Geräte, die mir das Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Hochschulen und Universitäten zur Verfügung stellten, konnten gezielte Untersuchungen durchgeführt werden. So kam viel Neues dazu und das Wissen über die Zahnwale erweiterte sich erheblich. Zum Beispiel ist jetzt gesichert, dass die Wale monochromatisch sind. Dies wurde in der ersten Ausgabe, auf Grund der Hirnuntersuchungen vermutet, jetzt aber bestätigt. Auch konnten die Untersuchungen zur akustischen Orientierung vervollständigt werden, und ich hoffe, dass bald auch das letzte Glied in der langen Beweiskette noch geschlossen werden kann. Darauf, wo ansonsten noch Wissenslücken existieren, wird in dieser Anatomie hingewiesen. Es gibt noch viel zu tun.

Die Forschung in den Walen ist sehr mühselig. Dies ist nicht zuletzt auch auf die geringe Zahl von Strandungen zurückzuführen, die für anatomische Untersuchungen noch verwertbar sind. Wer immer sich dieser schwierige Aufgabe stellen möchte, braucht viel Zeit und Geduld.

Günter Behrmann

1. Kapitel

Die Morphologie der Zahnwalschädel

1.1. Die Schädelknochen

Alle Schädel der verschiedenen Zahnwalarten haben eine gemeinsame Grundform, die am besten am Schädel des Weißseitendelphins (*Lagenorhynchus acutus*) zu sehen ist und dann auf die anderen Zahnwalschädel übertragen werden kann. Größere Abweichungen von der Grundform finden sich bei den Pottwalen (*Physeteridae*) und bei den Schnabelwalen (*Ziphiidae*).

Zahnwalschädel sind mehr oder weniger asymmetrisch, was hauptsächlich auf die unterschiedlichen Kräfte der Nasenmuskulatur zurückzuführen ist. Dies ist mit der Links-, Rechts- oder Gleichhändigkeit des Menschen zu vergleichen. Von einigen Arten konnten Serien untersucht werden, die dies bestätigen.

Folgende Deformationen wurden ermittelt:

Art:	links	rechts	schwach/keine,
<i>Phocoena ph.</i>	12	11	13
<i>Delphinus del.</i>	24	10	7
<i>Sousa chinensis</i>	13	7	7
<i>Tursiops trunc.</i>	6	2	4
<i>Ziphius cavi.</i>	1	-	1

Je älter ein Tier ist, desto mehr prägt sich die Verlagerung aus.

Chapter 1

The morphology of the skull of toothed whales

1.1. The skull bones

The skulls of the different species of toothed whales have one common fundamental shape. This shape can be seen in the skull of the white-sided dolphin (*Lagenorhynchus acutus*). The pattern is transferable to the skulls of other toothed whales. Significant differences were found in the skulls of sperm whales (*Physeteridae*) and bottle-nosed whales (*Ziphiidae*) - they are described separately.

The power of the nose-muscles is individual different, and leads to an unsymmetrically deformation of the skull bones. The deformation is not uniform, which has been confirmed by serial examinations. The deformations of the toothed whale skulls are perhaps comparable to left-, right- or both-handed human beings.

Following deformations were found:

Species	leftside	rightside	no deformation
<i>Phocoena ph.</i>	12	11	13
<i>Delphinus del.</i>	24	10	7
<i>Sousa chinensis</i>	13	7	7
<i>Tursiops trunc.</i>	6	2	4
<i>Ziphius cavi.</i>	1	-	1

The skulls of old whales are more deformed than the ones of young whales.

Bitte ausklappen, gilt bis Abbildung 21 !

Please lay out, for using up to figure 21!

Die Schädelknochen / the Skull bones

- 1** Os maxillare - Oberkiefer - upper jaw
- 1a** Processus maxillare
- 2** Os praemaxillare - Zwischenkiefer - premaxilla
- 2a** Solum nasi - Nasenboden - Meckelian ossicles
- 3** Os nasale - Nasenbein - nasal bone
- 4** Os lacrimale - Tränenbein - lacrimal bone
- 4a** Arcus zygomaticus - Jochbogen - joke bone
- 5** Formane intermaxillare
- 6** Vomer - Pflugscharbein - vomer
- 7** Septum praesphenoidale - Septum nasi - Nasenscheidewand
- 8** Os ethmoidale - Siebbein - ethmoidal bone
- 9** Os frontale - Stirnbein - frontal bone
- 9a** Crista frontalis - Stirnbeinkamm - frontal crest
- 9b** Pars orbitalis ossis frontalis - Augenhöhlendach - orbital bone
- 10** Os occipitale - Hinterhauptsbein - occipital bone
- 10a** Condylus occipitalis
- 10b** Lamina medialis processus occipitalis
- 10c** Lamina lateralis processus occipitalis
- 11** Os temporalis - Schläfenbein - temporal bone
- 11a** Processus zygomaticus ossis temporalis, al. pars squamosa
- 11b** Squama temporalis - Schläfenbeinschuppe - temporal plate
- 11c** Processus falciformis ossis temporalis
- 12** Os parietala - Scheitelbein - parietal bone
- 12a** Crista parietalis - Scheitelbeinkamm - parietal crest
- 13** Orbita - Augenhöhle - orbit
- 14** Canalis opticus
- 15** Os palatinum - Gaumenbein - palatine bone
- 16** Choana - Nasenhof - ventral part of the nosehole
- 17** Os sphenoidale - Keilbein - sphenoidal bone
- 17a** Os pterygoideum - Flügelbein - pterygoid bone
- 17b** Fossa pterygoidea - Keilbeingrube - pterygoid hole
- 18** Bulla tympanica - Ohrkapsel - ear bone
- 19** Foramen periotica
- 19a** Foramen acusticus, al. porus acusticus - Kanal für den Gehörnerv - duct of the ear - nerve
- 20** Os mandibula - Unterkiefer - lower jaw
- 20a** Foramen mandibulae - Unterkieferkanal - mandible hole

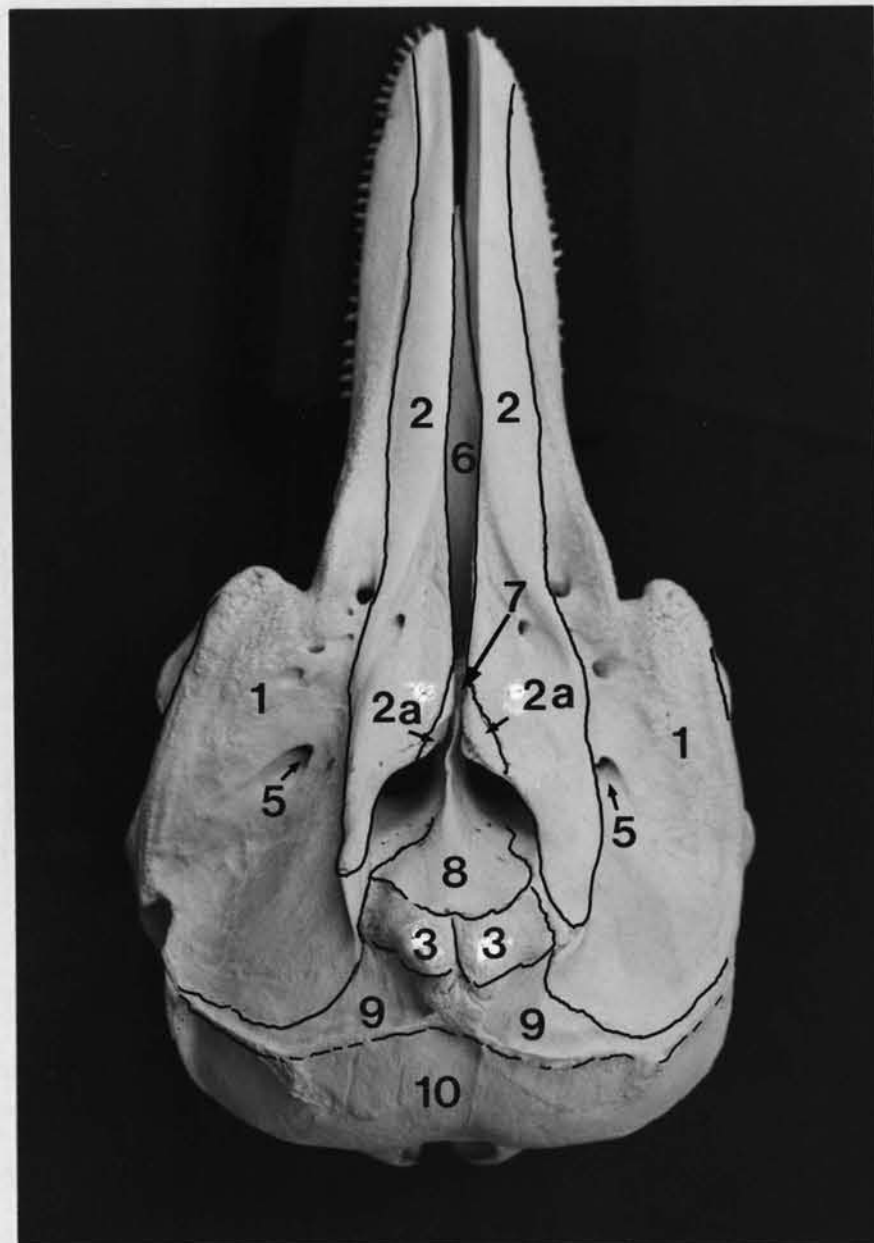


Abb. 1. / Fig. 1.

Abb. 1. Lagenorhynchus acutus (Gray, 1828),

Weißseitendelphin, Schädel von oben.

Der Oberkiefer (1), der Zwischenkiefer (2) und das Pflugscharbein (6) sind nicht miteinander verwachsen, sondern nur mit der Schädelkapsel verzahnt. Das Stirnbein (9) bildet im Laufe des Wachstums dorsal einen Kamm aus und verwächst seitlich mit dem Scheitelbein (12) (Abb. 2).

Oberkiefer, Zwischenkiefer und Pflugscharbein bilden zusammen medial eine Grube, in der das knorpelige Rostrum liegt. Das Siebbein, caudal der Nasenhöhle, ist verschlossen und nicht mehr perforiert, wie es die Siebbeine (8) anderer Säuger sind. Rostral der Nasenhöhle, verbunden mit den Zwischenkiefern, sind noch die Rudimente des Nasenbodens (2a) erhalten.

Foto: Behrmann

Fig. 1. Lagenorhynchus acutus (Gray, 1828),

white-sided dolphin, dorsal view of the skull.

Maxilla (1), premaxilla (2), and vomer (6) have a loose connection to each other. They are fixed only by the bones of the cranium capsule. The frontal bone (9) is partly covered by the maxilla. On top of the cranium of dolphins, the frontal bone forms a crest. The frontal bone grows together with the lateral part of the parietals (12) (Fig. 2).

Maxilla, premaxilla and vomer together form a longitudinal groove in which the cartilaginous rostrum is situated. The ethmoid bone (8) situated caudally of the nosehole, is completely closed, and has no perforations like the ethmoid bones of other mammals. In the front of the nosehole, rudimental bones of the nosefloor are preserved (2a), which are connected with the premaxillae (2).

Photo: Behrmann

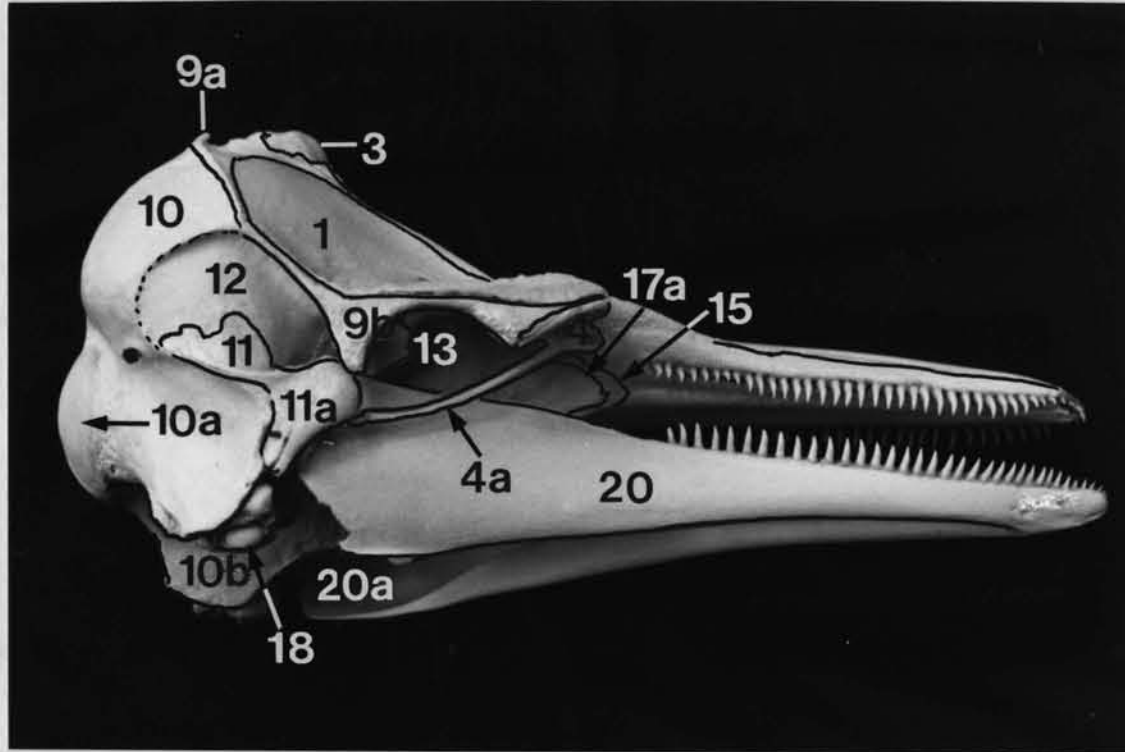


Abb. 2. / Fig. 2.

Abb. 2. Lagenorhynchus acutus (Gray, 1828),
Weißseitendelphin, Schädelprofil.

Deutlich erkennbar ist die Verlängerung der Kiefer. Der Jochbogen (4a) ist sehr dünn und nur mit dem Tränenbein (4) verwachsen. Der hier deutlich erkennbare Kamm (9a) des Scheitelbeines (12) ist an den Schädeln junger Tiere noch nicht sehr ausgebildet. Scheitelbein und Hinterhauptsbein (10) verwachsen postnatal miteinander. Der Unterkiefer (20) ist spatelförmig und besitzt innen eine große Höhle (Foramen mandibulae). Durch die Löcher an der Spitze des Unterkiefers ziehen Nerven zur Unterlippe.

Foto: Behrmann

Fig. 2. Lagenorhynchus acutus (Gray, 1828),
white-sided dolphin, lateral view of the skull.

The longitudinal shape of the jaws is well presented. The joke bone (4a) is reduced to a small longitudinal bone which is hardly connected with the lacrimalbone (4). Skulls of juvenile dolphins do not have a parietal crest (9a), which only develops in elder dolphins. The top parts of the parietal bones (12) are separated only at a very young age, later they are connected with the occipitalbone (10). The lower jaw (20) has a shape like a spatula, and has a large hole (Foramen mandibulae) inside. The nerves to the lips extend out of the foramens on the tip of the lower jaw.

Photo: Behrmann

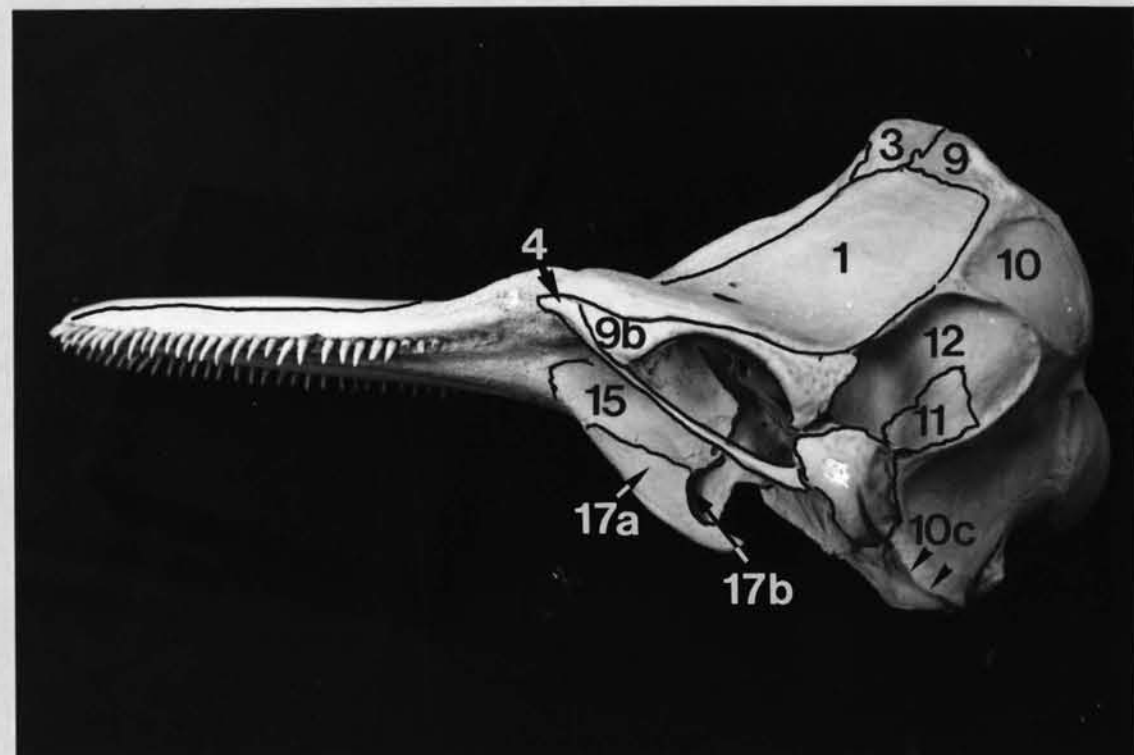


Abb. 3. / Fig. 3.

Abb. 3. Lagenorhynchus acutus (Gray, 1828),
Weißseitendelphin, Seitenansicht nach Entfernung des Unterkiefers.

Bei den Physeteridae und den Ziphiidae treten Abweichungen von der Grundform im Bereich des Gaumens und der Flügelbeine (17a) auf, die Keilbeine haben keine Gruben.

Foto: Behrmann

Fig. 3. Lagenorhynchus acutus (Gray, 1828), white-sided dolphin,
lateral view after removing of the lower jaw.

The sphenoid region of other toothed whales is different, especially the pterygoidal wings (17a) of the Physeteridae and Ziphiidae, the ptergoids have no holes.

Photo: Behrmann

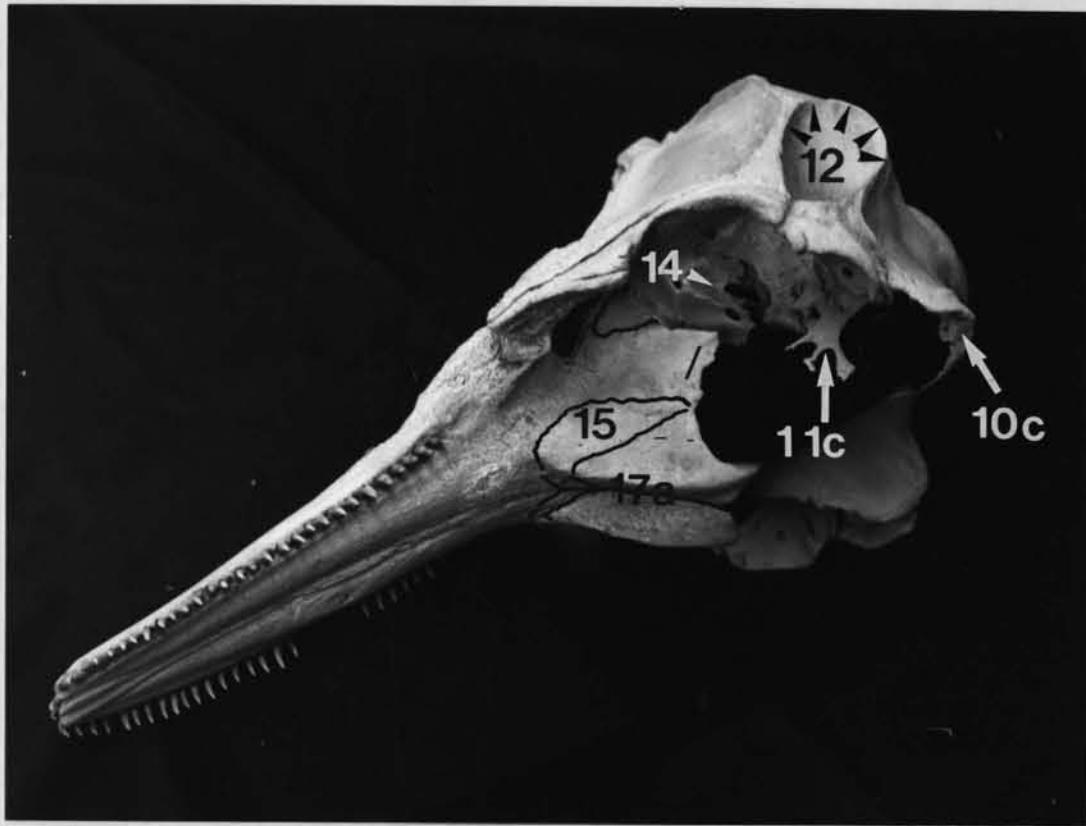


Abb. 4. / Fig. 4.

Abb. 4. Lagenorhynchus acutus (Gray, 1828), Weißseitendelphin, ventrolaterale Seite des Schädels nach der Entfernung des Unterkiefers und der Ohrkapsel.

Deutlich sind hier die fingerförmigen Verlängerungen des Schläfenbeins (11c) zu sehen. Weil sie erst postnatal auswachsen, fehlen sie bei jungen Zahnwalen. Besonders deutlich ist auch der Kamm des Scheitelbeins (12) zu sehen. Am verlängerten Flügel des Hinterhauptsbeins (10c) setzt das Zungenbein an.
Foto: Behrmann

Fig. 4. Lagenorhynchus acutus (Gray, 1828), white-sided dolphin, ventro-lateral view of the skull after removing the lower jaw and the ear-capsule.

Finger-shaped bones of the temporal bone (11c) as shown in this photo, only exist in very old dolphins. In juvenile skulls these bones are shorter and have no finger-like shape. The well-formed crest of the parietal bone (12) is remarkable. The connection plate to the tongue-bone is visible at the ventral part of the lamina lateralis processus occipitalis (10c).
Photo: Behrmann

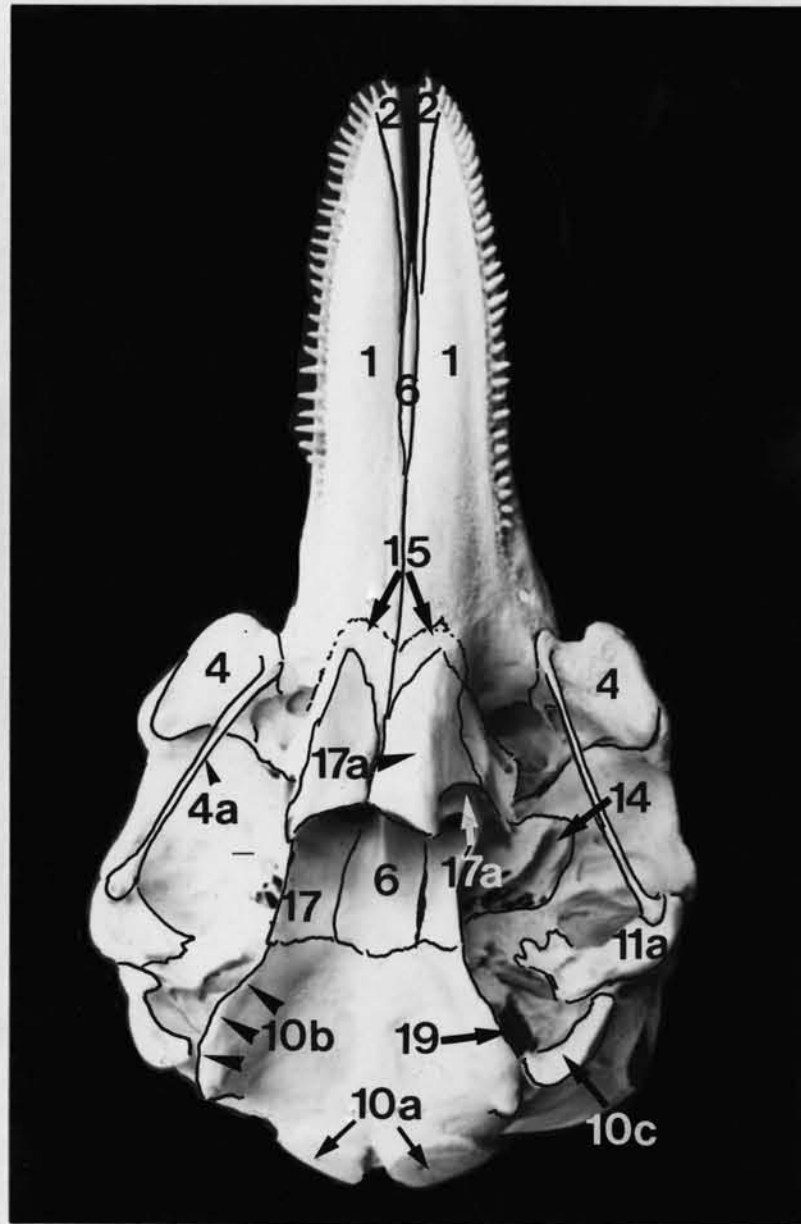


Abb. 5. /Fig. 5

Abb. 5. Lagenorhynchus acutus (Gray, 1828), Weißseitendelphin, Unterseite nach Entfernung der Ohrkapseln und des Unterkiefers.

Die Grenzen zwischen den einzelnen Schädelknochen sind nur bei jüngeren Tieren zu sehen, sie verwachsen sehr schnell. Das Keilbein (17a) und das Hinterhauptbein (10b) sind ventral flügelartig verlängert. Seitlich der Flügel liegen die Luftsäcke, die bis in die Keilbeinhöhlen reichen. Die Bedeckungen der Keilbeinhöhlen (Abb. 6) sind individuell geformt. Physeteridae und Ziphiidae haben keine Keilbeinhöhlen. Die Ohrkapseln, mit Ausnahme jener der Physeteridae und Ziphiidae, sind nicht mit dem Schädel verbunden und werden nur durch Gewebebänder und eine Membran in ihrer Position gehalten.

Foto: Behrmann

Fig. 5. Lagenorhynchus acutus (Gray, 1828), white-sided dolphin, ventral view after removing the lower jaw and the ear-capsules.

The sutures between the cranial bones are only visible in juvenile skulls. The sphenoidal bones (17a) and the occipital bone (10b) are ventrally winged. The air sacs are situated outside the wings. The pterygoid bones form holes. The roofs of the holes have individual shapes. Physeteridae and Ziphiidae do not have such holes. The ear bones of dolphins, with the exception of Physeteridae and Ziphiidae, swing freely and have no connections with the cranium. They are kept in this position by fascicals and membranes.

Photo: Behrmann



Abb. 6. / Fig. 6.

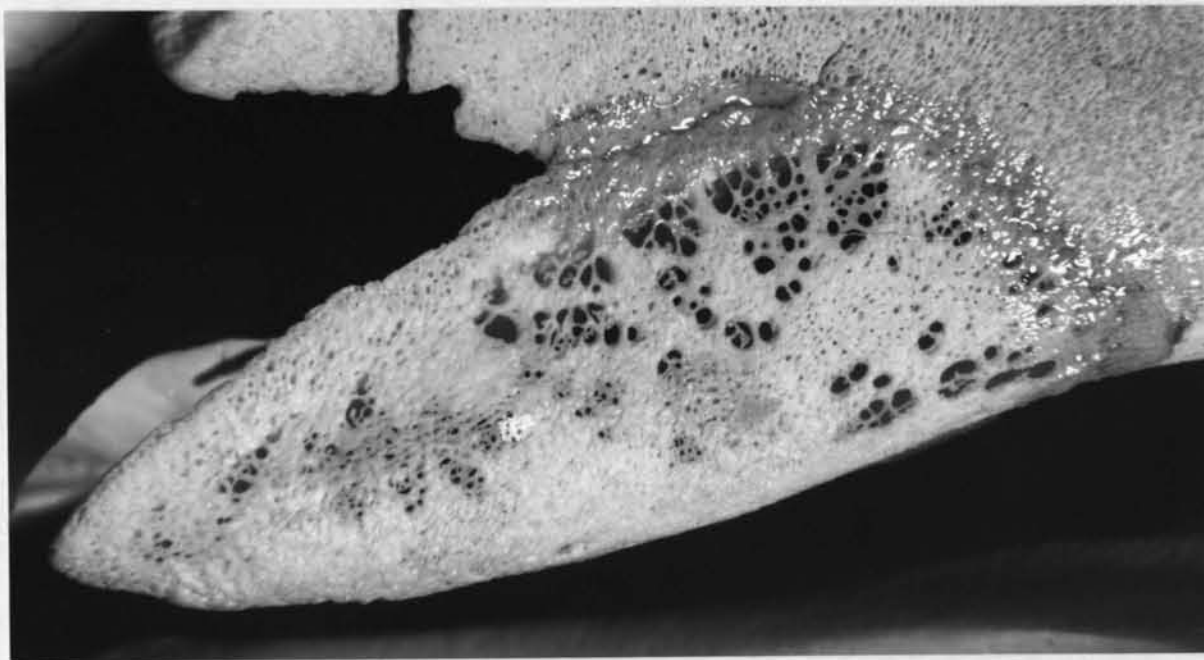


Abb. 7. / Fig. 7.

Abb. 6. *Delphinus delphis* Linné, 1758, Delphin.
Die ventrale Abdeckung der Keilbeingrube (17b). Der sehr dünne Knochen ist durch knöcherne Querstäbe verstärkt.
Foto: Behrmann

Fig. 6. *Delphinus delphis* Linné, 1758, common dolphin.
The roof of the pterygoid hole (17b). The bone is very thin, and has a crossbrace reinforcement.
Photo: Behrmann

Abb. 7. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Die Abdeckung der Keilbeingrube (17b) des Schweinswals ist perforiert.
Foto: Behrmann

Fig. 7. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
The roof of the pterygoid hole (17b) of the harbour porpoise is perforated with small holes.
Photo: Behrmann

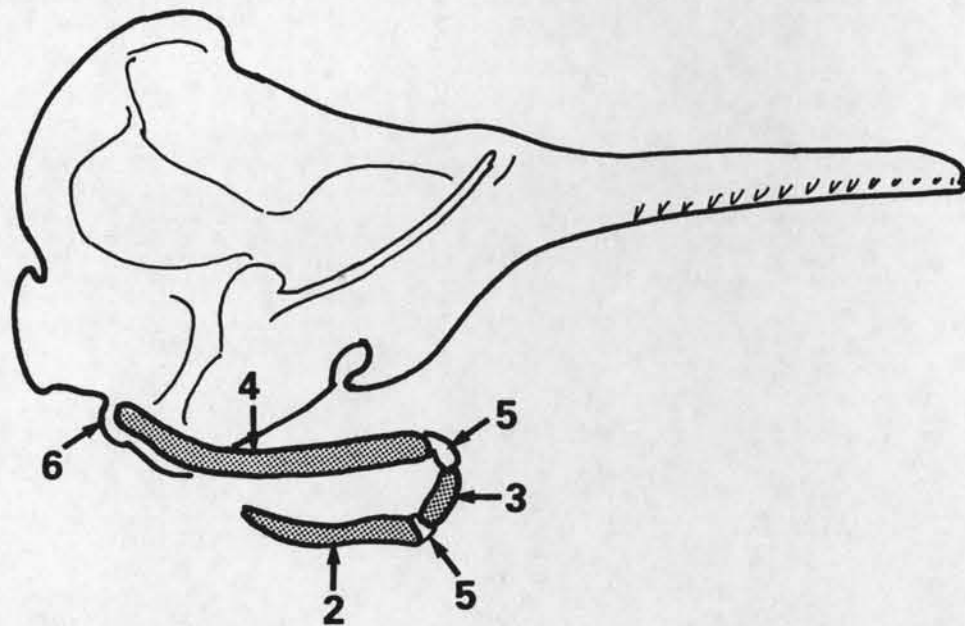
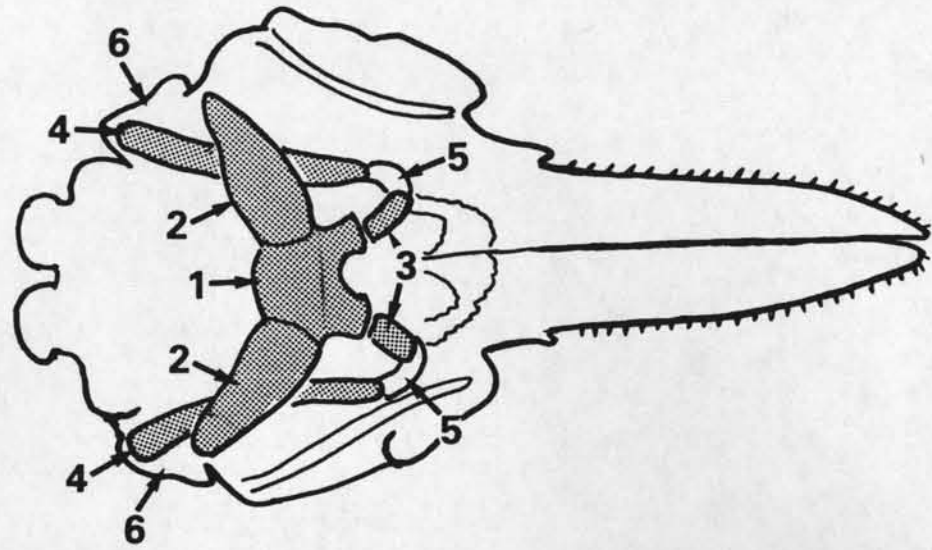


Abb. 8. / Fig. 8

Abb. 8. Die Lage des Zungenbeins (Os hyoideum) bei Zahnwalen.
 Corpus hyoideum (1), Cornu majus (2), Cornu minus (3), Stylohyoid (4),
 Knorpel (5), Processus stylohyodei ossis occipitalis (6).
 Foto: Behrmann

Fig. 8. The position of the tongue-bone of toothed whales.
 Corpus hyoideum (1), cornu majus (2), cornu minus (3), stylohyoid (4),
 cartilage (5), processus stylohyodei ossis occipitalis (6).
 Photo: Behrmann



Abb. 9. / Fig. 9.

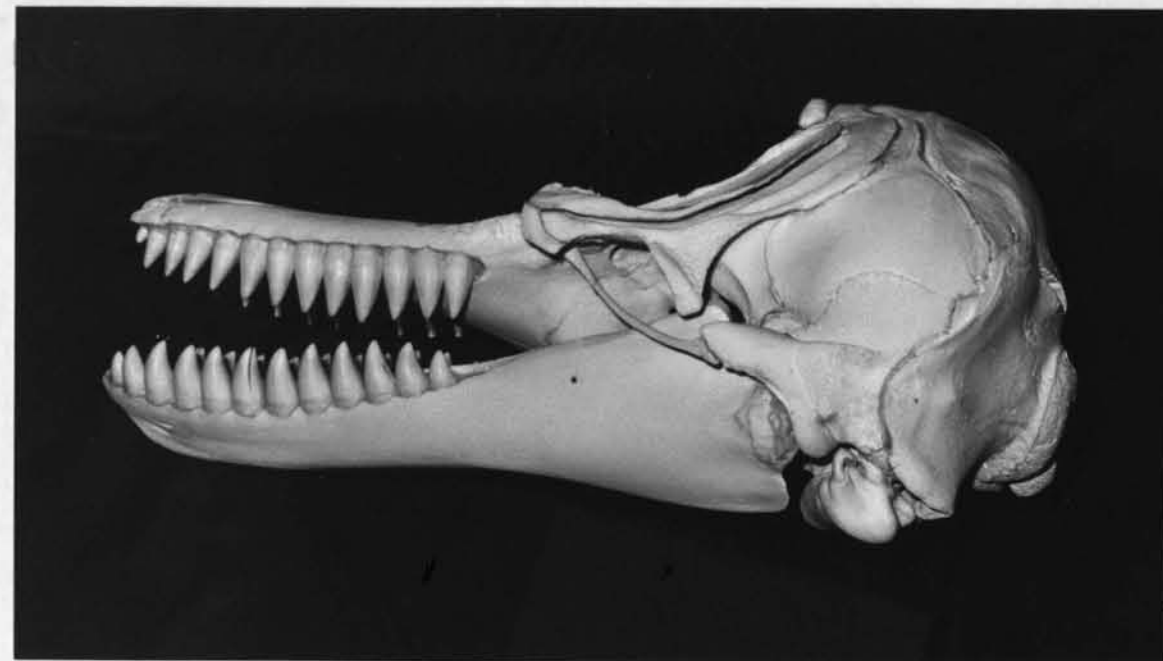


Abb. 10. / Fig. 10.

Abb. 9. *Orcinus orca* (Linné, 1758), Schwertwal, Aufsicht.
An diesem Schädel eines jungen Tieres sind die Schädelknochen noch
getrennt und die Kämme fehlen.
Foto: Behrmann

Fig. 9. *Orcinus orca* (Linné, 1758), killer whale, dorsal view.
In this juvenile skull the different bones of the cranium are clearly
recognizable. The sutures are still open, and the crests are missing.
Photo: Behrmann

Abb. 10. *Orcinus orca* (Linné, 1758), Schwertwal.
Profilansicht eines jungen Schädels.
Foto: Behrmann

Fig. 10. *Orcinus orca* (Linné, 1758), killer whale.
Lateral view of a juvenile skull.
Photo: Behrmann



Abb. 11. / Fig. 11.



Abb. 12. / Fig. 12

Abb. 11. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Aufsicht.
Foto: Behrmann

Fig. 11. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Dorsal view.
Photo: Behrmann

Abb. 12. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Profil. Die Nasenbeine (3) liegen tiefer als bei anderen Zahnwalen. Die
Scheitelbeine (12) überziehen die ganze Schädelkapsel.
Foto: Behrmann

Fig. 12. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise, lateral
view. The nasal-bones (3) are situated in a lower position than in other
toothed whale skulls. The parietal bones (12) cover the entire cranium
capsule.
Photo: Behrmann

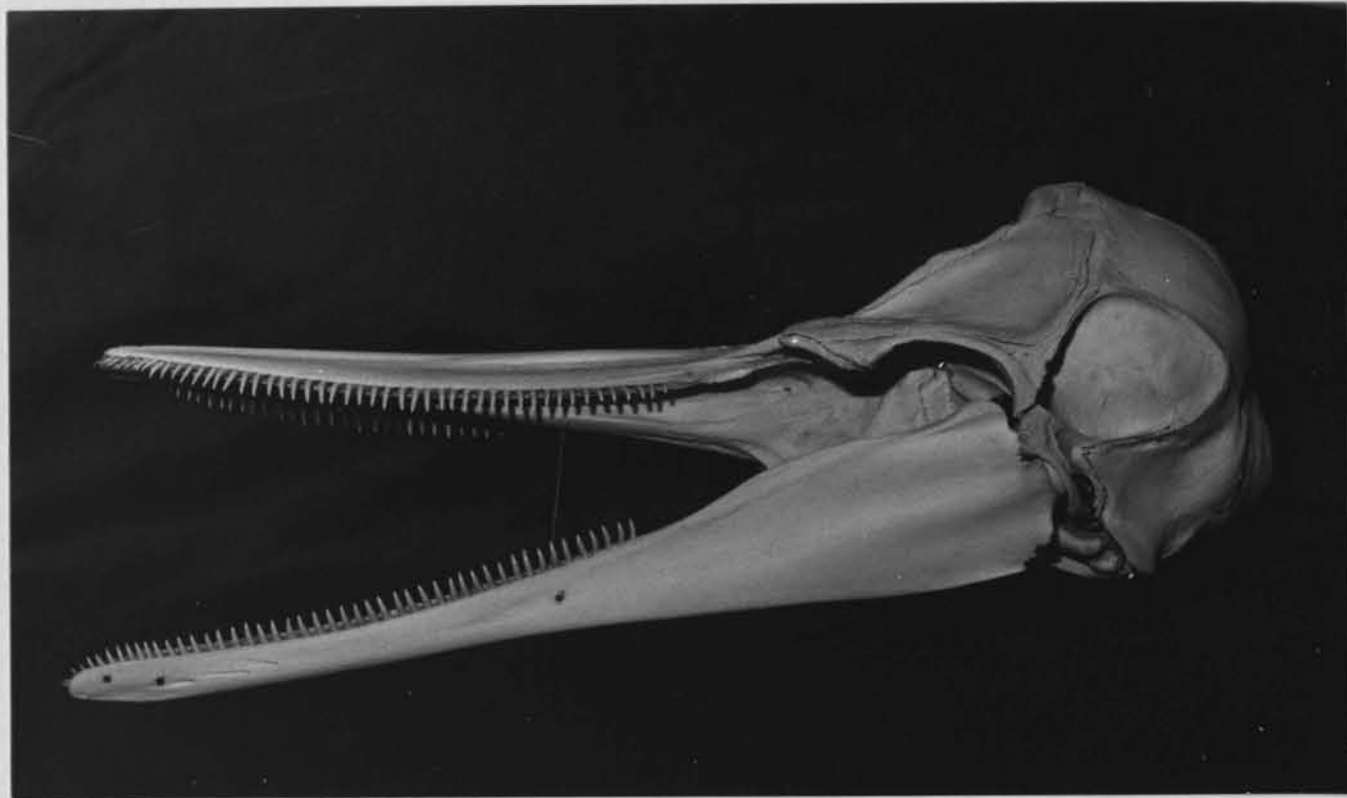


Abb. 13. *Delphinus delphis* Linné, 1758, Delphin.
Mit mehr als 100 Zähne in jedem Kiefer besitzt der Delphin ein reusenartiges Gebiß.
Foto: Behrmann

Fig. 13. *Delphinus delphis* Linné, 1758, common dolphin.
In each jaw of the common dolphin more than 100 teeth are placed in an eel-buck-like fashion.
Photo: Behrmann



Abb. 14. *Ziphius cavirostris* Cuvier, 1823, Cuvier-Schnabelwal.
Aufsicht.
Foto: Gallagher

Fig. 14. *Ziphius cavirostris* Cuvier, 1823, Cuvier's beaked whale.
Dorsal view.
Photo: Gallagher



Abb. 15. *Ziphius cavirostris* Cuvier, 1823, Cuvier-Schnabelwal, Profilansicht.

Der Schädel des Cuvier-Schnabelwals ist im Vergleich zu anderen Zahnwalschädeln sehr schwer. Die Schädelkapsel bildet frontal eine Höhle. Keilbeingruben sind nicht vorhanden. Die Ohrkapseln sind nur durch Gewebe mit dem Schädel verbunden. Einzigartig ist die Verstärkung des Vomers, wodurch sie sich von allen anderen Zahnwalen unterscheiden.

Foto: Behrmann

Fig. 15. *Ziphius cavirostris* Cuvier, 1823, Cuvier's beaked whale, lateral view.

The skull of the adult beaked whale is extremely heavy in comparison to skulls of other toothed whales. The skull capsule frontally forms a hole. A pterygoid hole does not exist. The ear bones are like those of dolphins, and connected by connective tissue to the skull. Beaked whales only have an enlarged vomer, and are therefore different to all other toothed whales.

Photo: Behrmann



**Dieser Pottwalbulle strandete 1984 am Weserstrand.
Länge: 18 m, Gewicht 57.000 kg.
Foto:Fleck**

**This sperm whale beached 1984 at the Weser coast.
Lengthe: 18 m, weight: 57.000 kg.
Photo: Fleck**

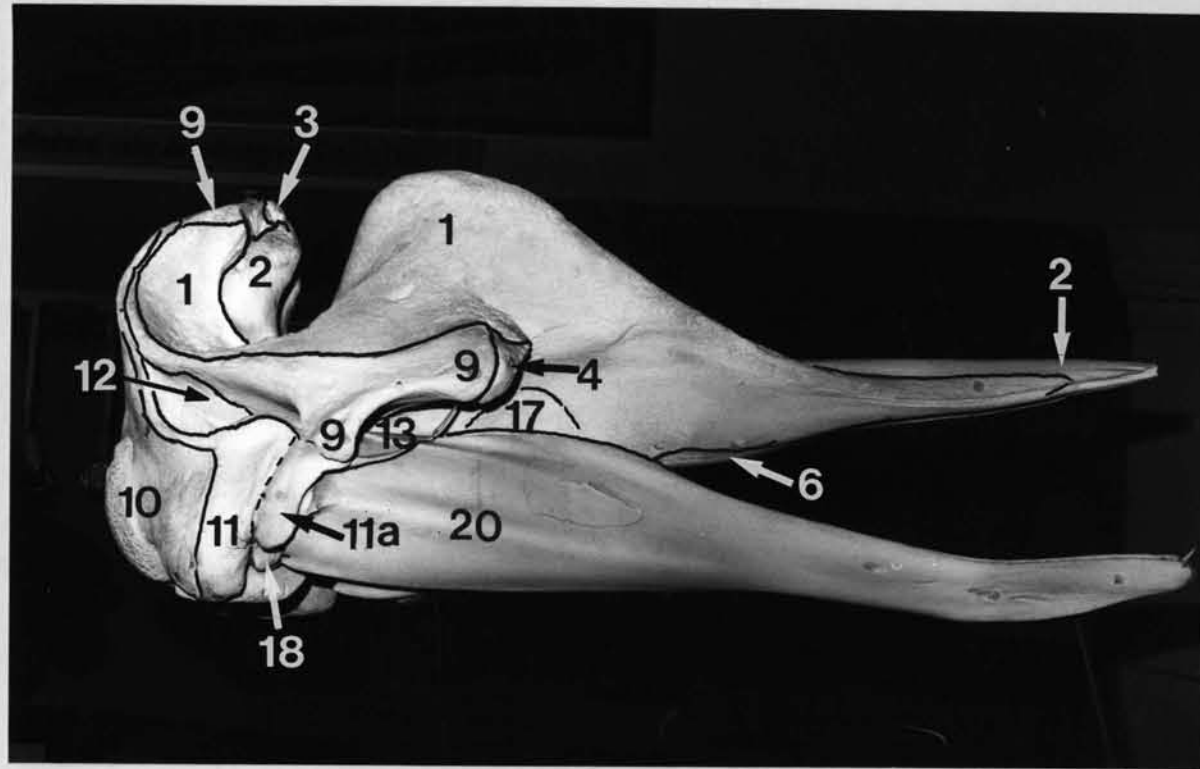


Abb. 16. *Hyperoodon ampullatus* (Forster, 1770), Dögling oder nördlicher Entenwal. Profilansicht.
Foto: Behrmann

Fig. 16. *Hyperoodon ampullatus* (Forster, 1770), northern bottlenose whale: Lateral view.
Photo: Behrmann

Dögling oder Entenwal,

auffällig am Entenwalschädel sind die dorsalen Auswüchse der Oberkiefer (1). Sie sind sehr porös und mit spermatizetiartigem Fett angereichert. Der Oberkiefer ist zahnlos. Im Unterkiefer liegen vier Zähne, wovon nur zwei etwas auswachsen. Das Schädeldach ist zu einem hohen Kamm ausgeformt. Die Nasenbeine (3) sind sehr gut ausgebildet. Die Scheitelbeine (12) sind reduziert und nur noch lateral vorhanden. Das Keilbein (17) ist sehr groß, die Keilbeinflügel (17a) sind sehr massiv und haben keine Keilbeinhöhle. Das Gaumenbein (15) ist auffällig klein. Das Schläfenbein (11) ist vertikal verlagert. Die Ohrkapsel (18) ist durch einen flügelartigen Knochen (Processus mastoideus) mit dem Hinterhauptsbein (10) und Steinbein (Pars petrosa ossis temporalis) verbunden.

Northern bottlenose whale,

obvious in the skull of the bottlenose dolphin is the sweller-like shape of the rostrum, which presents a large outgrowth of the maxillae (1). The humps of the maxillae are porous and filled with blubber-like spermatoceti. The upper jaw has no teeth. The lower jaw has four teeth, but only two teeth are grown cut. Maxillae, frontal bone (9) and occipital bone (10) together form the skull crest. The nasal bones (3) are very thick. The parietal bones (12) are dorsally reduced, and only their lateral parts are preserved. The sphenoid (17) is very large, and the wings of the pterygoid are thick and have no pterygoid holes. The palatines are very small. The vertical transfer of the temporal (11) bones is notable. The ear capsule (18) is connected to the skull by a lamina (Proc. mastoideus), which is inserted between the occipital bone (10) and the petrosus (Pars petrosa ossis temporalis). The bones are combined, but not grown together.

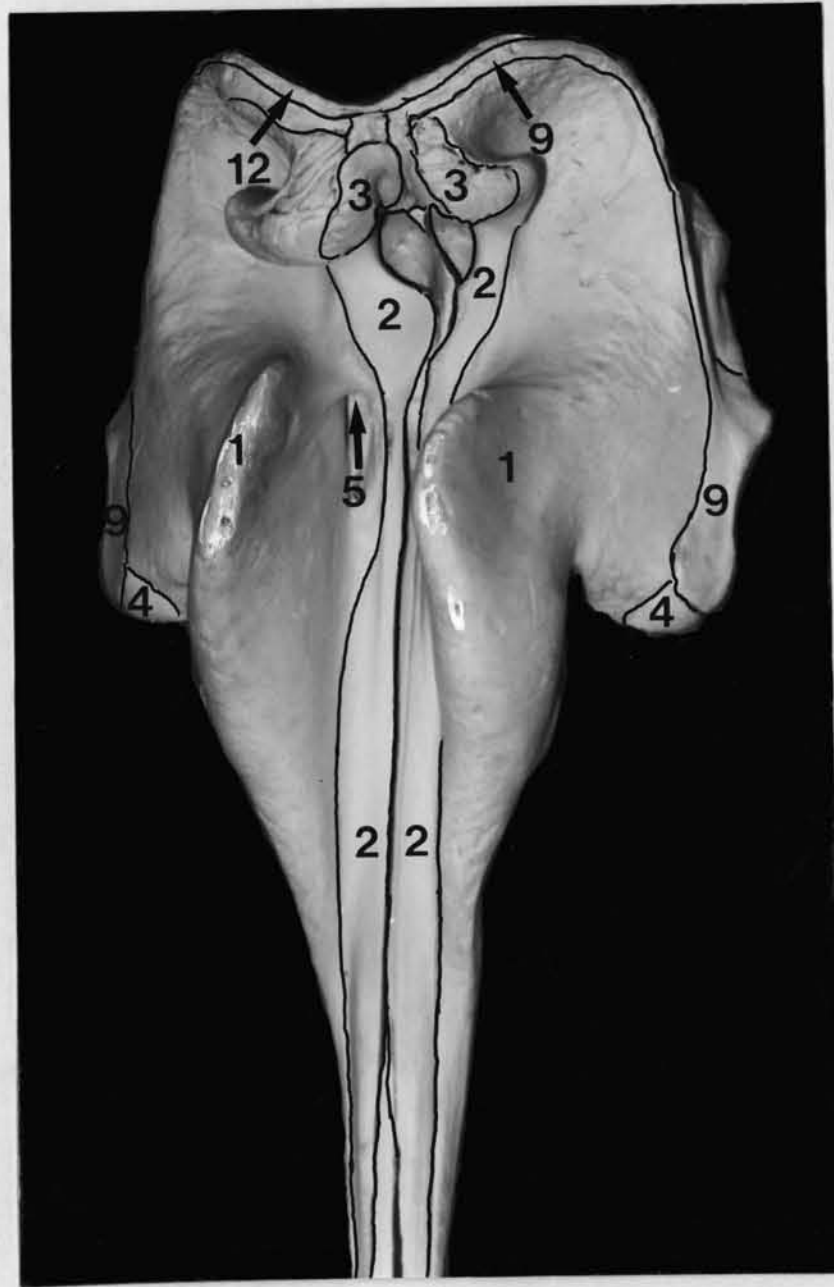


Abb. 17. *Hyperoodon ampullatus* (Forster, 1770), Dögling oder nördlicher Entenwal: Schädel von oben.
Foto: Behrmann

Fig. 17. *Hyperoodon ampullatus* (Forster, 1770), northern bottlenose whale. Dorsal view.
Photo: Behrmann

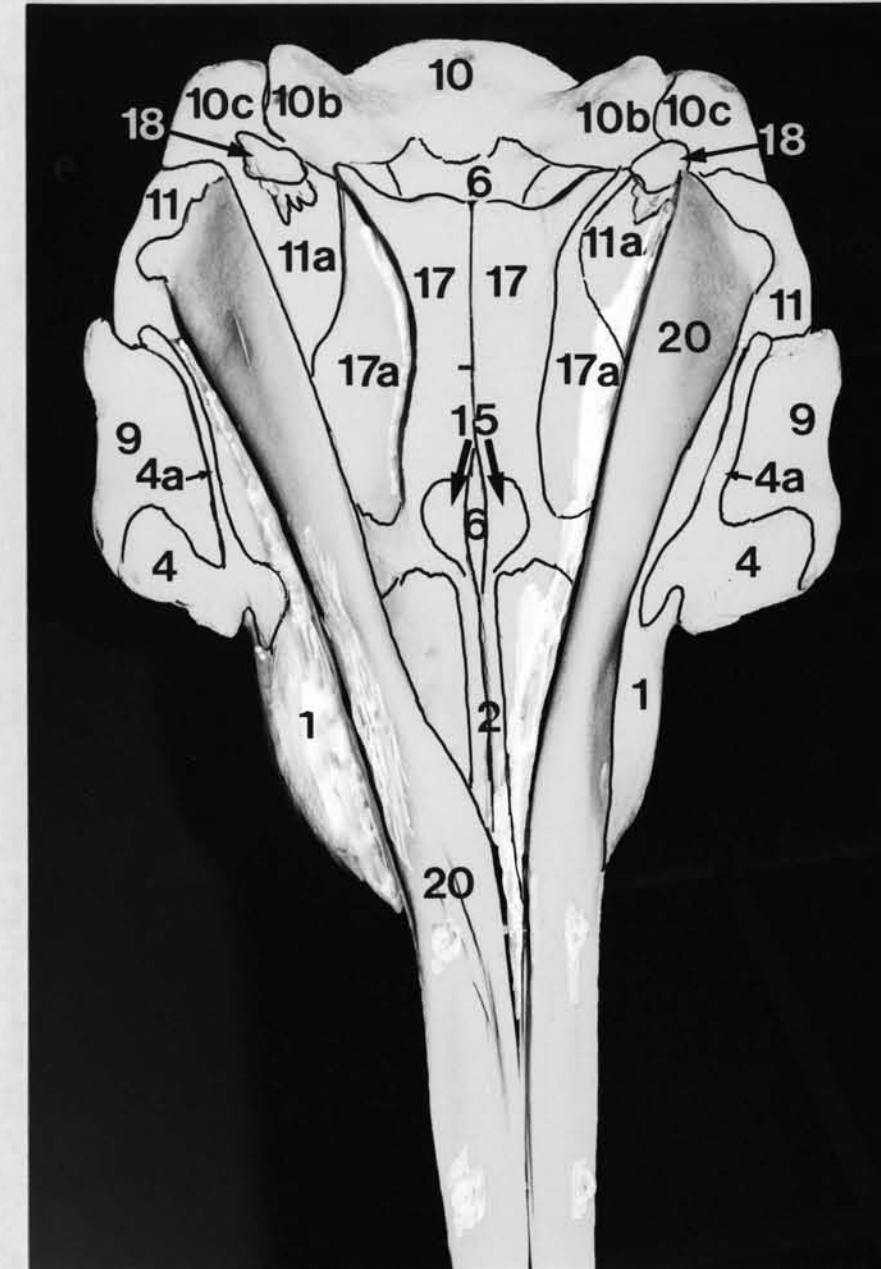


Abb. 18. *Hyperoodon ampullatus* (Forster, 1770), Dögling oder nördlicher Entenwal. Schädel von unten.
Foto: Behrmann

Fig. 18. *Hyperoodon ampullatus* (Forster, 1770), northern bottlenose whale. ventral view.
Photo: Behrmann

Pottwal

Auffällig am Pottwalschädel sind die sehr langen Kiefer und das dazu rechtwinklig stehende Hinterhauptsbein (10). Oberkiefer (1), Stirnbein (9) und Hinterhauptsbein bilden gemeinsam einen mächtigen Kamm. Die die Schädelkapsel umgebenden Knochen sind auffällig massiv. Besonders dick sind die Jochbögen (4a), stabilere treten bei keiner anderen Walart auf. Wie bei allen anderen Zahnwalen sind auch beim Pottwal Oberkiefer, Zwischenkiefer (2) und Pflugscharbein (6) nicht miteinander verwachsen, sondern nur mit der Schädelkapsel verbunden. In der dicken Haut des Oberkiefers können bis zu 22 verkümmerte Zähne liegen, die nicht im Oberkiefer eingesenkt sind. Bis zu 50 große kegelförmige Zähne trägt der Unterkiefer. Alle Pottwalzähne haben eine elfenbeinerne Struktur (Abb. 24 und 25).

Die Nasenbeine (3) sind sehr dünn, aber dafür sehr großflächig. Das rechte Nasenbein ist größer als das linke. Weil die Nasenbeine nicht mit dem Stirnbein (9) verwachsen, gehen sie oft bei der Präparation verloren. Wenn das Stirnbein noch erhalten ist, besteht es nur aus einer sehr dünnen Knochenplatte. Die linke Nasenhöhle ist sehr viel größer als die rechte, und die Nasenscheidewand ist nach links verlagert.

Die Unterseite des Pottwalschädels ähnelt der der Ziphiidae. Hinterhauptsbein (10) und Keilbein (17) (Lamina lateralis proc. pterygoidei) sind massiv und ventral flügelartig verlängert. Keilbeinhöhlen sind nicht vorhanden.

Die Ohrkapseln (Abb. 23) sind durch lange Flügel (Processus mastoideus) zwischen dem Hinterhauptsbein und dem Steinbein (Pars petrosa ossis temporalis) mit dem Schädel verzahnt, aber nicht miteinander verwachsen.

Sperm whale

The skull of the sperm whale has a very longitudinal shape, and the occipital bone (10) is perpendicular to the rostrum. The maxillae (1), the frontal bone (9), and the occipital bone together form the cranial crest. The bones which surround the skull capsule are very solid. The joke (4a) bone is especially thick, and is the biggest in all whale species. As the other toothed whales, maxillae, premaxillae (2) and vomer (6) have no connection to each other, and are fixed only to the cranium. In the thick palatal skin, up to 22 small teeth may be situated. The teeth of the upper jaw are not firmly emplaced in the bone. All teeth of the sperm whale have a structure similar to ivory (fig 24 und 25).

The large maxillae (1) lead to the tip of the crest. The nasal bones (3) have different sizes. The right nasal bone is larger than the left one. As the nasal bones do not grow together with the frontal bone (9) they often get lost during sample treatment. The frontal bone is thin like paper, and is frequently completely reduced. The left nose hole is much larger than the tight right nose hole. The ethmoid is turned to the left side.

From the ventral perspective the sperm whale skull has a shape similar to the bottlenose whale and to Cuvier's beaked whale. The occipital bone (10) and the sphenoid (17) (Lamina lateralis proc. pterygoidei) form ventrally large wings and have no holes.

The ear-capsules (fig. 23) are connected to the skull by laminae (Processus mastoideus), which are inserted into the skull bones between the occipital bone (10) and the stone bones (Pars petrosa ossis temporalis). The bones are linked but are not grown together.

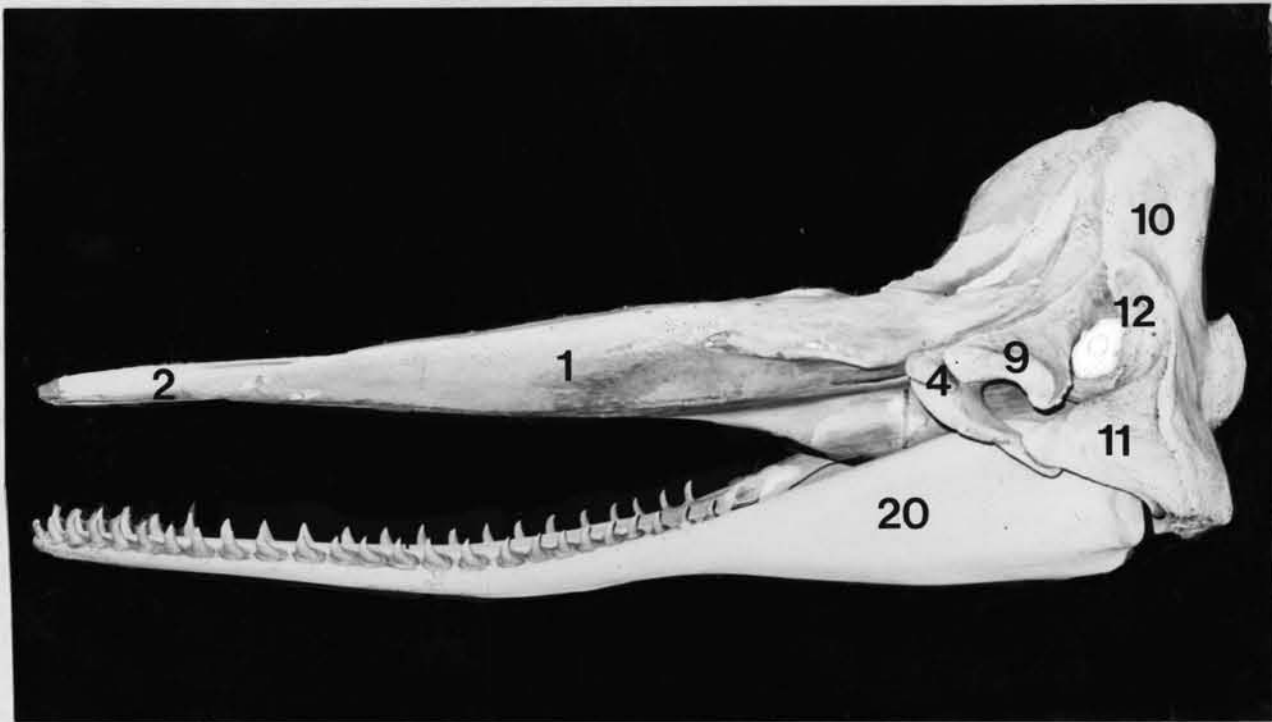


Abb. 19. *Physeter macrocephalus* Linné, 1858, Pottwal.
 Profilansicht der linken Seite.
 Foto: Behrmann

Fig. 19. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale.
 Lateral view of the left side.
 Photo: Behrmann

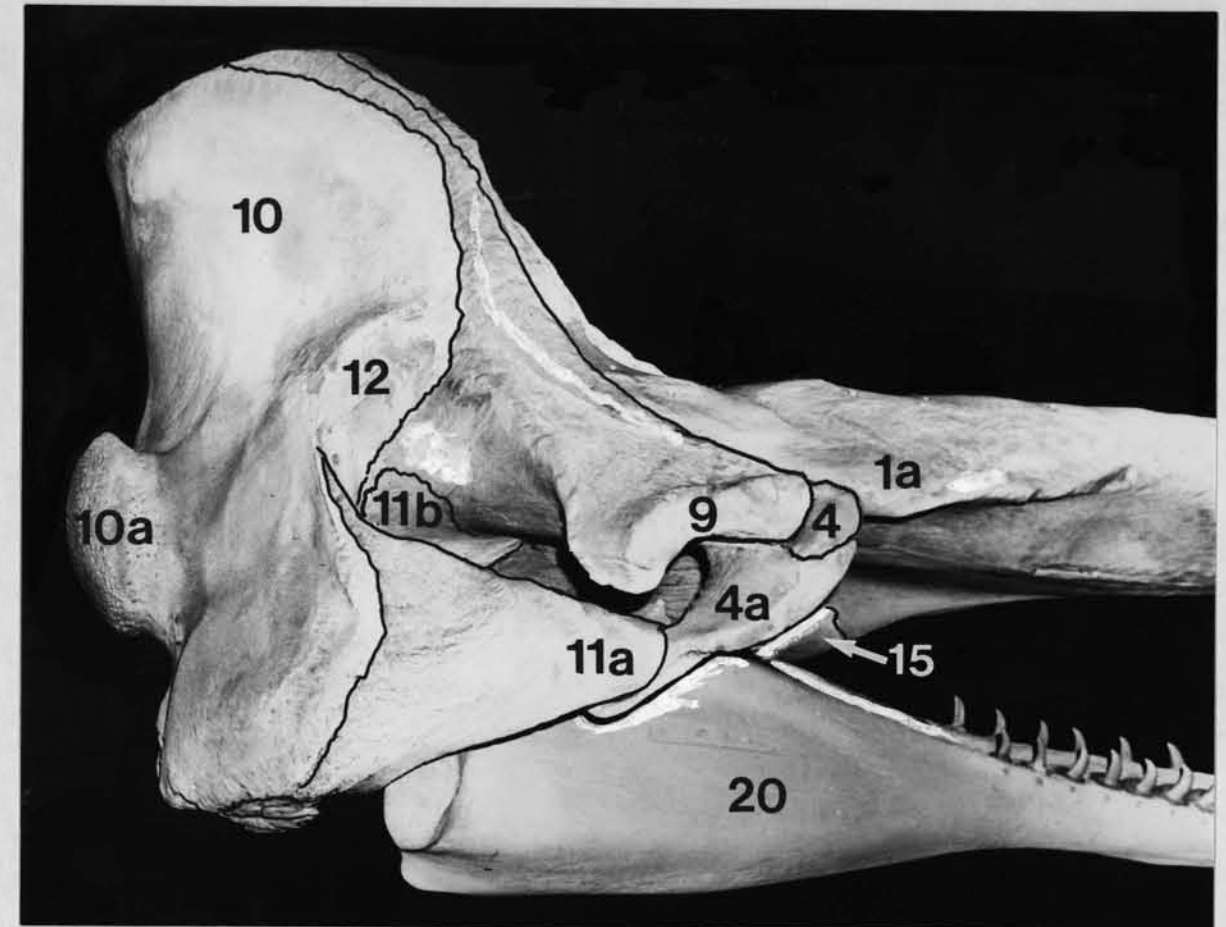


Abb. 20. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.
 Rechte Seite.
 Foto: Behrmann

Fig. 20. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale.
 Right side of the skull.
 Photo: Behrmann

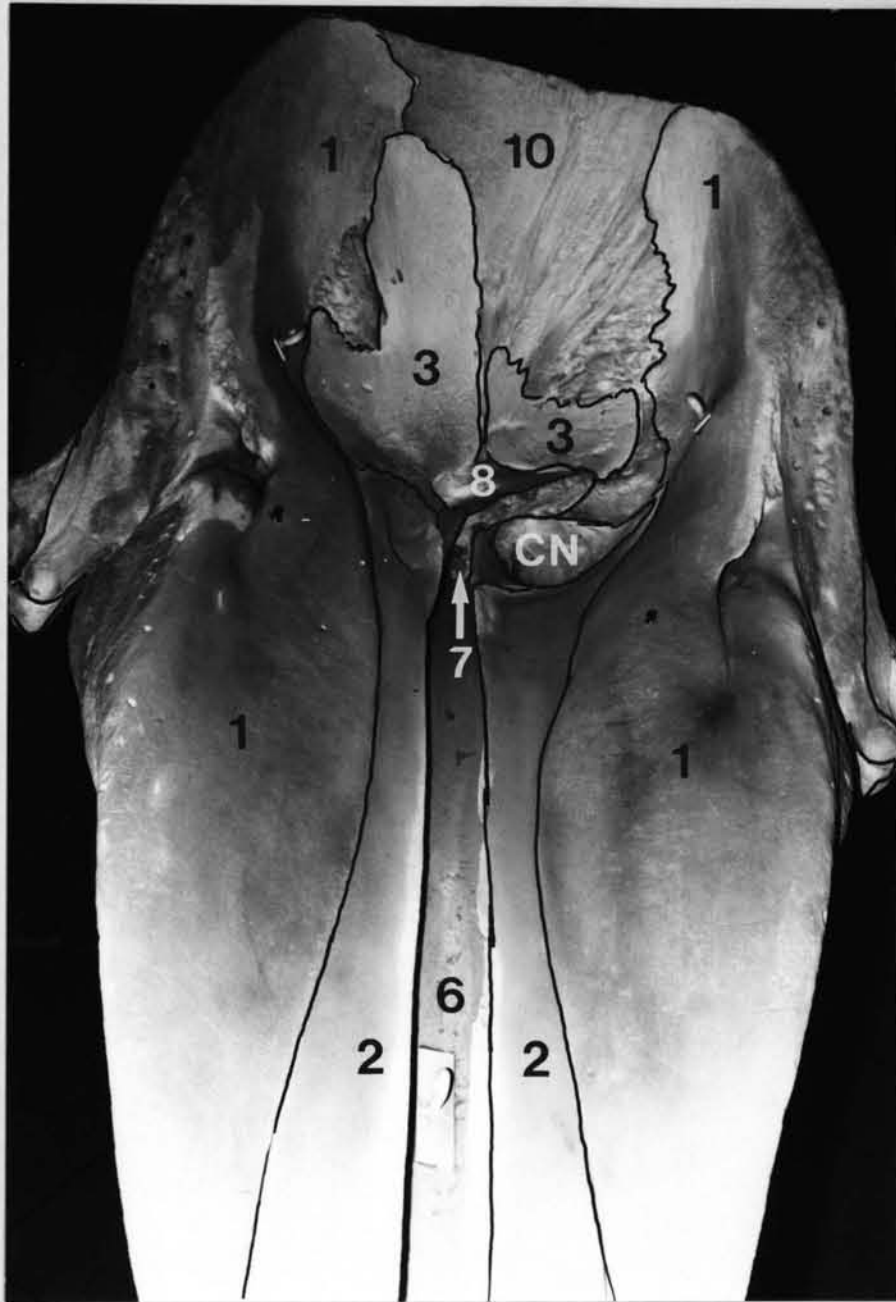


Abb. 21. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.
Schädel schräg von oben, Nasenhöhle (CN).
Foto: Behrmann

Fig. 21. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale.
Dorsal view of the cranium, nose-hole (CN).
Photo: Behrmann



Abb. 22. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.
Unterseite mit Blick auf die Ohrkapsel.
Foto: Behrmann

Fig. 22. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale.
Ventral view of the right ear capsule.
Photo: Behrmann

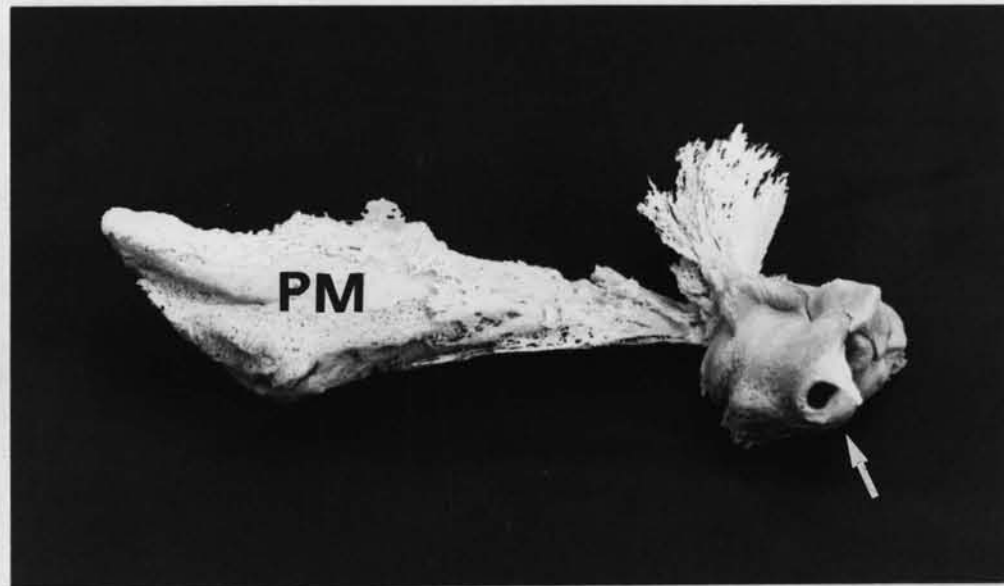


Abb. 23. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.
Eine separierte Ohrkapsel (←) mit dem flügelartigen
Verbindungsknochen (PM) (Proc. mastoideus), Länge 25 cm.
Foto: Behrmann

Fig. 23. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale.
One separated ear-capsule (←) with the wing-like connection bone
(PM) (Proc. mastoideus), length 25 cm.
Photo: Behrmann

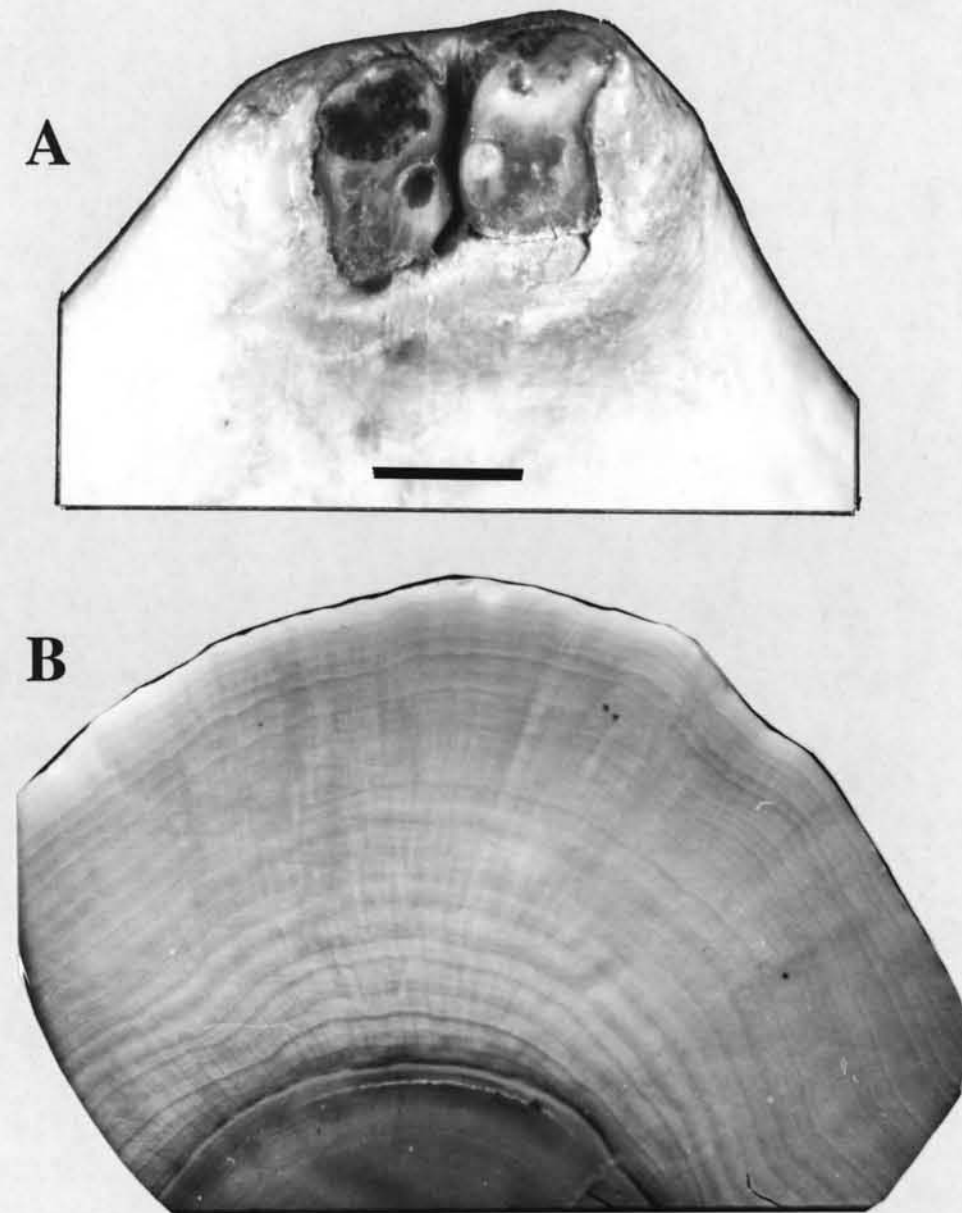
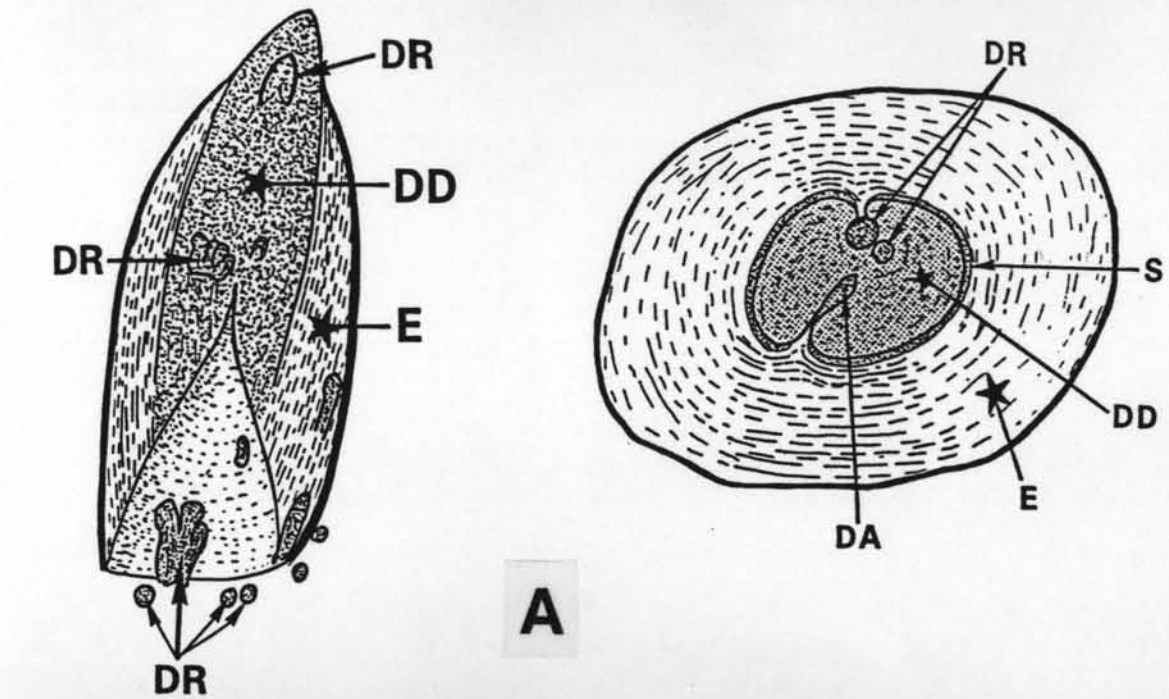


Abb. 24. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.
A: zwei Incisivenspitzen mit mehrkronigen Kernzähnen, Maßstab 1 cm.
B: Querschnitt durch einen Zahn mit einer elfenbeinartigen Struktur.
Foto: Thomzik

Fig. 24. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale.
A: two tips of incisivi, with polycrownic core-teeth, scale 1 cm.
B: transverse section through a tooth with an ivory-like structure.
Photo: Thomzik



A



B

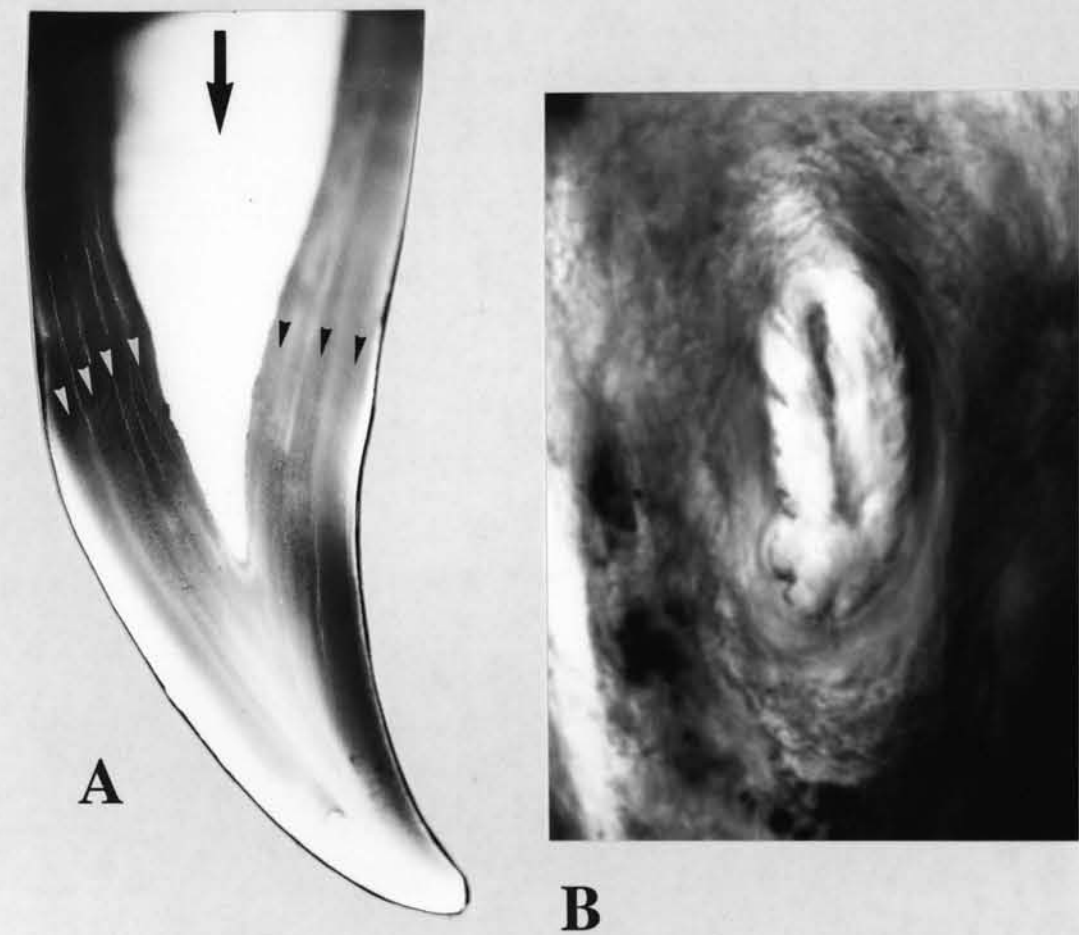


Abb. 25. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.

A: Schematisierter Längs- und Querschnitt durch einen Zahn. Zahnkeim (DA), Dentin (DD), rudimentäre Kernzähne (DR), Schmelz (S), Elfenbein (E). **B:** Kernzähne, Maßstabe 1 cm. Foto: Kuchta

Fig. 25. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale.

A: Schematic longitudinal and cross sections through a tooth. Tooth bud (DA), dentin (DD), rudimental core teeth (DR), enamel (S), ivory (E). **B:** Core teeth, Scale 1 cm. Photo: Kuchta



A

B

Abb. 26. A: *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821), Großtümmler. Längsschnitt durch einen Zahn mit einer großen Zahnhöhle (←) (Pulpa). Auch hier ist die elfenbeinerne Struktur erkennbar (◄). **B:** *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal. Ein rudimentärer Zahn des zweiten Gebisses. Foto: Behrmann

Fig. 26. A: *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821), bottle-nosed dolphin. Longitudinal section through one tooth with a big tooth-hole (←) (Pulpa) and a ivory-like structure (◄). **B:** *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise. A rudimental tooth of the second set of teeth. Photo: Behrmann



Abb. 27. *Kogia simus* (Owen, 1866), Zwergpottwal, linke Seite des Schädels, Länge 23,5 cm.
Foto: Behrmann

Fig. 27. *Kogia simus* (Owen, 1866), dwarf sperm whale, lateral view of the skull, length of the skull 23,5 cm.
Photo: Behrmann

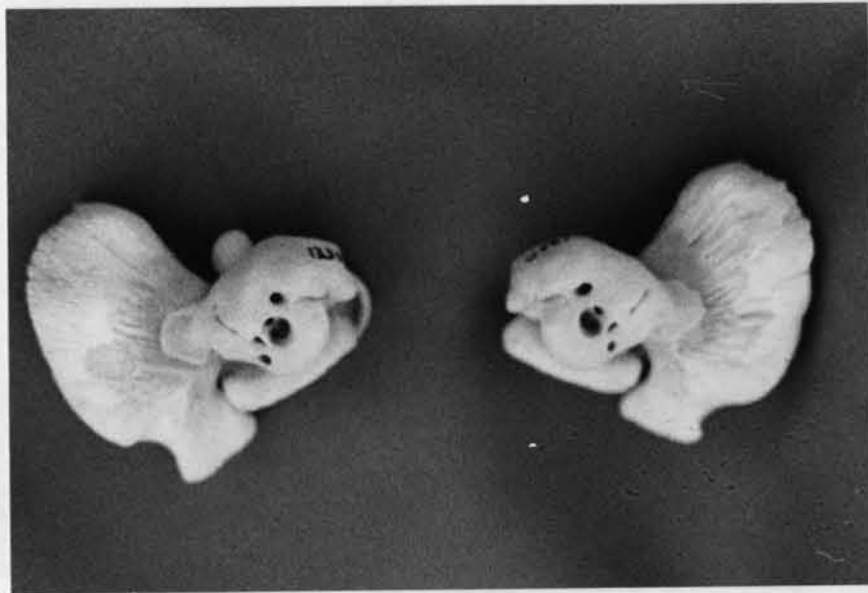


Abb 28. *Kogia simus* (Owen, 1866), Zwergpottwal, die Ohrkapseln mit ihren mächtigen Fortsätzen.
Foto: Behrmann

Fig. 28. *Kogia simus* (Owen, 1866), dwarf sperm whale, the separated ear capsules with their large mastoid bones.
Photo: Behrmann

Zwergpottwal

Der Schädel des Zwergpottwals ist kurz, aber seitlich sehr verbreitert. Die Zähne sind nadelartig dünn. Die linke Nasenhöhle (Cavum nasi) ist größer als die rechte. Die Schädelbasis ist vergleichbar mit der des großen Pottwals, die lateralen Flügel des Keilbeines (Lamina lateralis proc. pterygoidei) haben keine Gruben. Bemerkenswert sind die Verbindungen der Ohrkapseln zum Schädel. Sie sind mit mächtigen Knochenfortsätzen (Proc. mastoideus) (Abb. 28) mit dem Schädel zwischen dem Hinterhauptsbein und dem Steinbein (Pars petrosa ossis temporalis) verbunden. Die Knochenfortsätze der Ohrkapseln sind doppelt so groß wie die Ohrkapsel.

Dwarf sperm whale

The skull of the dwarf sperm whale is very short but laterally widened. The teeth are thin like needles. The left nose hole (Cavum nasi) is larger than the right one. The pterygoical wings (Lamina lateralis proc. pterigoidei) have no hole and are therefore similar to the sperm whale. Remarkable are the inserts of the earcapsules into the skull. The tympanic bone has a mastoid pars (Proc. mastoideus) which is larger than the ear capsule (fig. 28). By the mastoid pars the ear-capsule is linkly inserted between the petrosum (Pars petrosum ossis temporalis) and the occipital bone.



Abb. 29. *Kogia simus* (Owen, 1866), Zwergpottwal.

Schädel von oben.

Foto: Behrmann

Fig. 29. *Kogia simus* (owen, 1866), dwarf sperm whale.

Dorsal view of the skull.

Photo: Behrmann

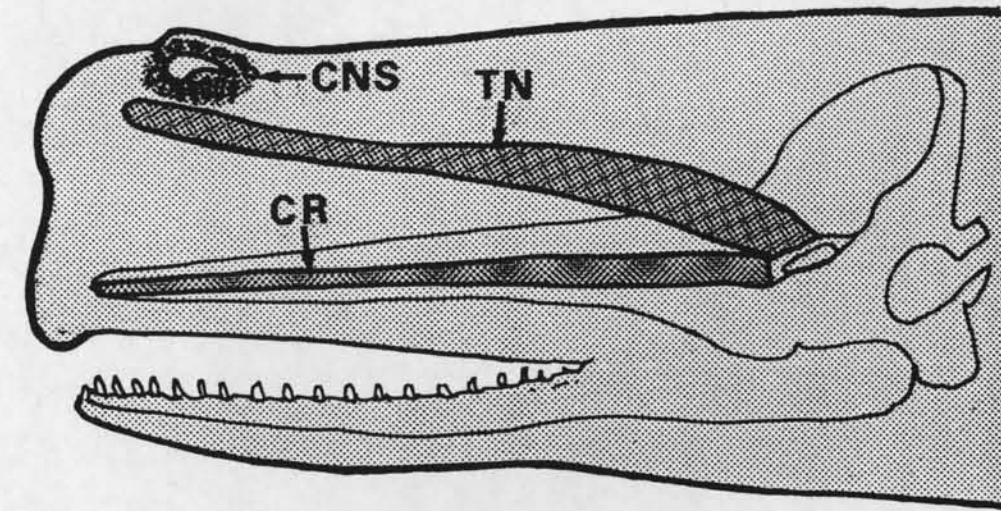


Abb. 30.

Physeter macrocephalus Linné, 1758, Pottwal.

Knorpelgebilde im Vorderkopf. Knorpelring der Nasenkuppe (CNS), knorpeliges Rostrum (CR), knorpeliges Nasendach (TN).

Fig. 30. *Physeter macrocephalus* Linné 1758, sperm whale.

Cartilages in the rostral head. Cartilage surrounding the left nostril (CNS), cartilaginous rostrum (CR), cartilaginous roof of the nose (TN)..

1.2. Die Knorpel im Kopf der Zahnwale.

Der größte und wichtigste Knorpel im Schädel der Zahnwale ist das knorpelige Rostrum (*Cartilago rostralis*). Es liegt in einer länglichen Rinne, eingebettet zwischen den Oberkiefer- (1), Zwischenkieferknochen (2) und dem Pflugscharbein (6) und ist nur mit dem Keilbein (*Os sphenoidale: Christa praesphenoidalis*) (17) verwachsen. Der freischwimmende Knorpel ist auf seiner ganzen Länge vom rostralen Sinnesorgan umgeben, das eine Funktion bei der Echolokation hat (Kapitel 5.4.).

Vor der Nasenhöhle, ansetzend an den Zwischenkiefern (2), liegen zwei kleine Rudimente des Nasenbodens. Beide Knorpel verknöchern im Laufe des Wachstums und verwachsen mit den Zwischenkiefern (Abb. 1).

Bei allen Zahnwalarten verknöchern die knorpeligen Verlängerungen der kleinen Hörner des Zungenbeines (*Lig. stylohyoidea*) und werden zu massiven Knochen (*Os stylohyoideum*) (Abb. 8).

Nur im Kopf des Pottwals wurden bisher weitere Knorpel gefunden. Das knorpelige Nasendach (*Tectum nasi*) durchzieht den ganzen Kopf vom Nasenbein bis zum Blasloch. Außerdem ist das linke Nasenloch von einem Ring segmentierter Knorpel der Nasenkuppe (*Cupula nasi anterior*) umgeben.

1.2. The cartilages of the toothed whale heads

The largest and most important cartilage of the toothed whale head is the cartilaginous rostrum (*Cartilago rostralis*). It is situated in a longitudinal groove of the upper jaw between maxilla (1), premaxillae (2) and vomer (6), and is fixed only at the sphenoidal bone (17) (*Os sphenoidale: Christa praesphenoidalis*). The free-swimming cartilage in its total length is ventrally surrounded by the rostral sense organ and therefore has a function in echolocation (Chapter 5.4).

Two small cartilages are situated caudally of the premaxillae (2), near the osseous nose hole. They are the rudiments of the nose floor. Later in life time, the cartilages became ossified and grew together with the premaxillae (fig. 1).

Other ossified cartilages in toothed whale species are the prolongations of the tongue bone (*Lig. stylohyoidea*). They became ossified during ontogeny and now form strong bones (*Os stylohyoideum*, fig. 8).

In the head of the sperm whale more cartilages are preserved. The largest is the cartilaginous nose roof (*Tectum nasi*). It spans over the entire nose from the nose hole to the tip of the nostril. The left nostril is surrounded by segmented rudiments of the nose cupola (*Cupula nasi anterior*).

Literatur Refences
Kapitel 1 / Chapter 1

- Behrmann, G. & M. Klima 1985. Knorpelstrukturen im Vorderkopf des Pottwals *Physeter macrocephalus*. Zeitschrift für Säugetierkunde B. 50/11.6, 347 - 356.
- Behrmann, G. 1997: Phylogese und Odontologie des homodonten Gebisses der Zahnwale (Odontoceti / Physetericeti). Lebensraum "Meer" H. 15: 1 - 27.
- Burlet, H.M. de, 1914. Zur Entwicklung des Walschädels. Gegenbauers morphologisches Jahrbuch Vol. 49, 119 - 178.
- Flower, H.W. 1869. On the osteology of the cachalot or sperm whale. Trans. Zool. Soc. 6, 309 - 372.
- Fraser, F. & P.E. Purves 1960. Hearing in cetaceans. Bulletin of the British Museum, Zoology 7, 1 - 140.
- Klima, M. 1987. Morphogenesis of the nasal structures of the skull in toothed whales (Odontoceti). Zeitschrift für Säugetierkunde, Beiheft Mammalia depicta Heft 13, 105 - 121.
- Klima, M. & J.H. van Bree 1985. Überzählige Skelettelemente im Nasenschädel von *Phocoena phocoena* und die Entwicklung der Nasenregion bei Zahnwalen. Gegenbauers morphol. Jahrbuch 131 (2), 131 - 178.
- Kükenthal, W. 1889. Vergleichende Anatomie der Walthiere, 1, T.V. Verlag C. Fischer Jena, 1 - 201.
- Kuzmin, A.A. 1976. Embryogenesis of the osseous skull of the sperm whale (*Physeter macrocephalus*, Linné, 1758). Investigation Cetacea 7" 187 - 202.
- Stadtmüller, F. 1936. Kraniaum und Visceralskelett der Säugetiere. In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere (Ed. L. Bolk et al.). Verlag Urban & Schwarzenberg, Berlin/Wien, 839 - 1016.



Röntgenbilder von Pottwalzähnen. 40 KV, 45 Minuten.
Deutlich erkennbar sind die Schmelzlagen der Kernzähne.
Aufnahme: Grobe.

X-ray photograph of sperm whale teeth. 40 KV, 45 minutes
Clearly visible are the enamel layer of the core teeth
Photograph: Grobe.

2. Kapitel

Die Muskeln im Zahnwal Kopf

2.1. Die mimische Muskulatur

Die mimische Muskelatur ist weitgehend zurückgebildet oder umfunktioniert. Bei den Delphiniden sind noch zwei der mimischen Muskeln nennenswert, der Augenringmuskel (*Musculus orbicularis oculi*) und der Wangenmuskel (*Musculus buccinator*). Bei den Pottwalen sind außerdem noch die Stirn- und die Nasenmuskeln erhalten (siehe 2.6.).

Chapter 2

The muscles in the toothed whale head

2.1. The mimic muscles

The mimic muscles are mostly reduced, or got an other function. Two mimic muscles of dolphins are worth mentioning, the ring-muscle of the eye (*Musculus orbicularis oculi*), and the cheek muscle (*Musculus buccinator*). The frontal and nasal muscles of sperm whales are also well developed and have an important function (see 2.6.).

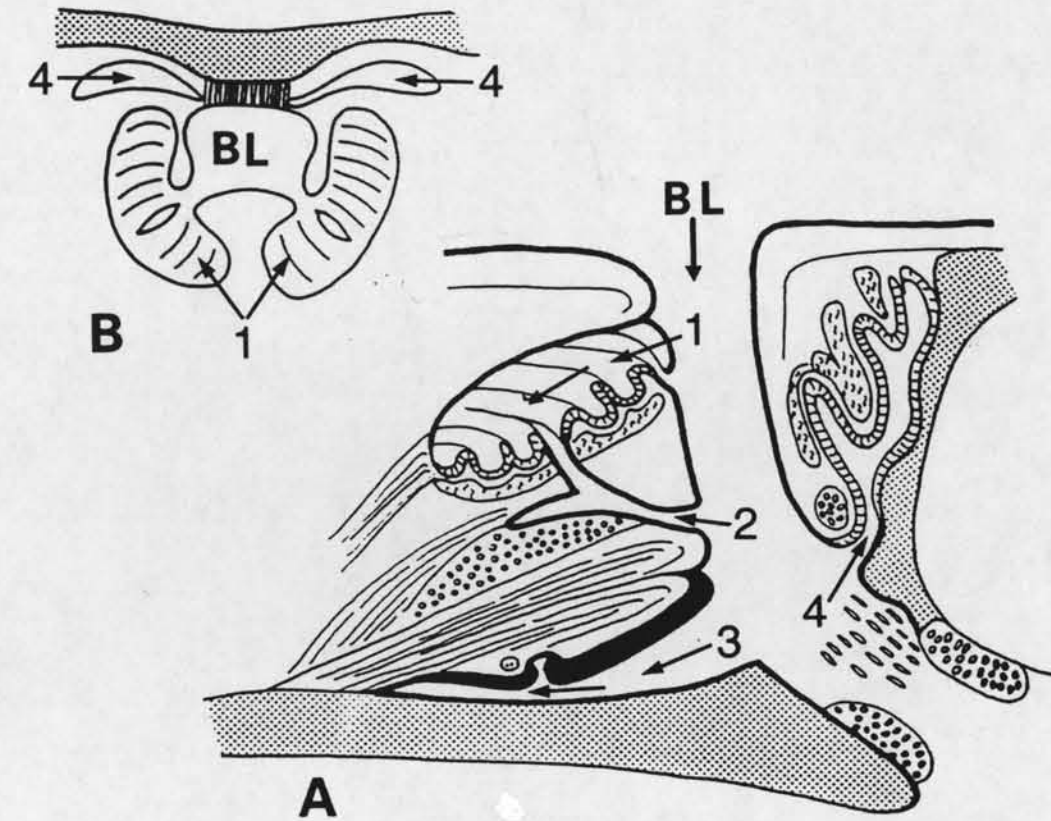


Abb. 31. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A: schematisierter Längsschnitt,

B: Horizontalschnitt durch das Nasenrohr mit seinen Nebenräumen.

Nasenrohr (BL), Vestibularsack (1), mittlerer Nasensack (2),

Oberkiefersack (3), Frontalsack (4).

Fig. 31. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

A: schematic longitudinal section,

B: horizontal section through the nose hole and the marginal sacs. Nose

hole (BL), vestibular sac (1), middle nose sac (2), premaxillary sac (3),

frontal sac (4).

2.2. Die Muskeln und die Nebenhöhlen der Nase

Gemäß der Grundform des Schädels sind auch die Muskeln morphologisch und funktionell gleichmäßig angelegt. Abweichend ist auch hier die Muskulatur des Pottwals. Die Nebenräume des Nasenrohrs (Abb. 31) haben unterschiedliche Funktionen. Der mittlere Nasensack und der Oberkiefersack dienen ausschließlich der Muskelbewegung. Neben dieser Funktion haben aber der Vestibularsack und der Frontalsack noch eine zweite Funktion, in ihnen liegen die Geruchsorgane.

Der am tiefsten liegen Nasenmuskel verschließt im entspannten Zustand die knöcherne Nasenhöhle. Seinen Namen "Nasenstopfenmuskel" (*Musculus meatus nasi ocludens*) erhielt er, weil er wie ein Abflußverschluß funktioniert (Abb. 32). Dieser mit einem dicken Epidermispolster versehene Muskel liegt ständig auf der Nasenhöhle und muß aktiv geöffnet werden. Die darüberliegenden Muskeln drücken den Stopfenmuskel aktiv zu und werden passiv durch die Bewegungen des Stopfenmuskels verlagert.

Kleinere Nebenmuskeln und Bindegewebe wurden zu Gunsten der besseren Übersicht über die Hauptmuskeln nicht berücksichtigt.

2.2. The muscles and the marginal holes of the nose

The muscles conform to the fundamental shape of the toothed whale skull, with the exception of the sperm whale, and have in all noses the same morphology and function. The marginal holes (Fig.31) of the nose hole have different functions. They are all needed for the movement of the nose muscles. In addition to this function, olfactory regions are situated in the vestibular and the frontal sacs.

The lower muscle of the nose hole is called the "nasel plug muscle" (*Musculus meatus nasi ocludens*) because its function is like that of the plug of a wast-pipe. It passively closes the osseous nose hole which then must be actively reopened. All the other nose muscles which cover the plug muscle, actively support the plug muscle in closing the nose.

The muscle fibres and the connective tissue which surrounds the marginal sacs, are not shown in the model in order to emphasize the more important muscles.

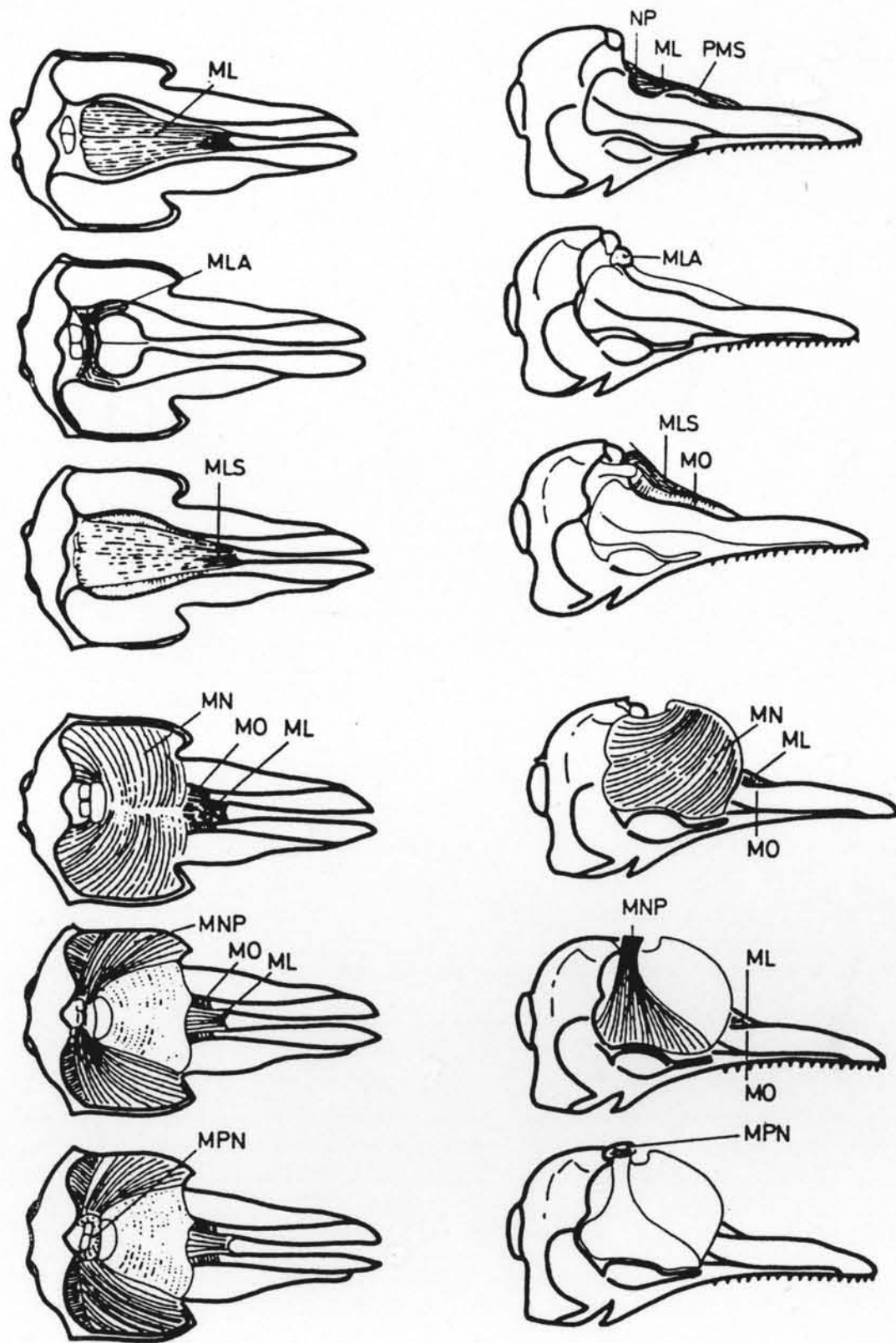


Abb. 32. / Fig. 32.

Abb. 32. *Lagenorhynchus acutus* (Gray, 1828), Weißseitendelphin, schematisierter Aufriß der Nasenmuskeln.

Fig. 32. *Lagenorhynchus acutus* (Gray, 1828), white-sided dolphin, schematic sketch of the nose-muscles.

- ML** Musculus maxillolabialis - Oberkieferlippenmuskel
upper jaw labial muscle
- MLA** Musculus maxillolabialis pars arcuata - hinterer gebogener Oberkieferlippenmuskel - back part of upper jaw and labial muscle
- MLS** Musculus maxillolabialis superior - oberer Oberkieferlippenmuskel - highest upper jaw labial muscle
- MN** Musculus maxillonasalis - Oberkiefernasenmuskel - upper jaw nasal muscle
- MNP** Musculus maxillonasalis pars posterior - oberer Nasenverschlußmuskel - upper nose closing muscle
- MO** Musculus orbicularis oris - Lippenringmuskel. - labial ring muscle
- MPN** Musculus procerus nasi - Blaslochöffner - nostril opening muscle
- NP** Musculus maxillolabialis - Nasenstopfenmuskel - nasal plug muscle
- PMS** Saccus praemaxillaris - Oberkiefersack - premaxillar sac

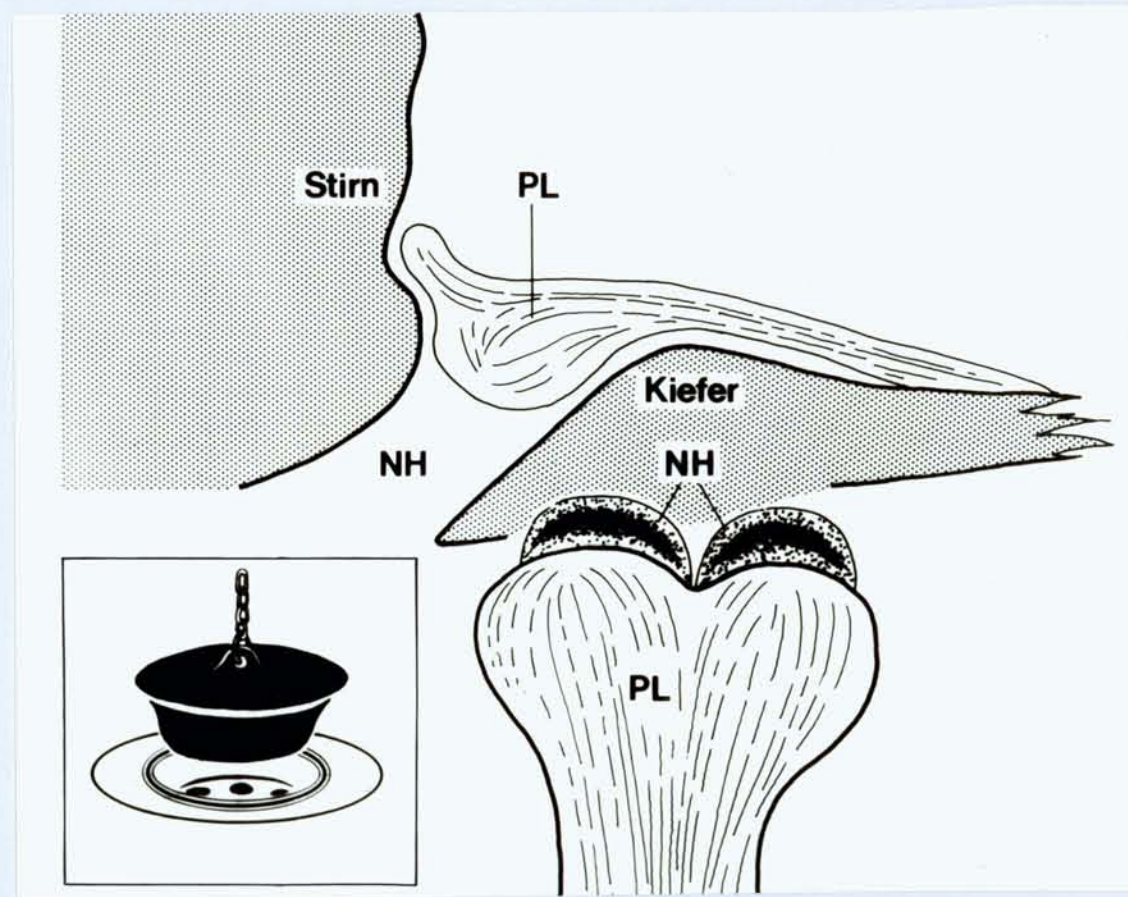


Abb. 33. Die Funktion des Stopfenmuskels im Vergleich zu einem Abflußverschluß. Nasenhöhle (NH), Stopfenmuskel (PL).

Fig. 33. The function of the plug muscle in comparison to a plug of a wast-pipe. Nose-hole (NH), plugmuscle (PL).



Pottwal 1984
Foto: Fleck

2.3. Die Muskeln des Unterkiefers

Die Unterkieferäste (Rami mandibulae) sind im Unterkiefer integriert, so dass diese spatelförmig aussehen. Die Gebisse aller Zahnwale, soweit sie vorhanden sind, sind reine Fanggebisse und zum Kauen nicht geeignet. Demgemäß sind auch die Muskeln entwickelt. Die die Kaubewegungen des Gebisses ausübenden Muskeln sind nur noch rudimentär vorhanden. Dagegen sind die den Mund schließenden Muskeln verstärkt.

Der größte Schließmuskel ist der Schläfenmuskel (Musculus temporalis), der am Schläfenbein und am Scheitelbein ansetzt (Abb. 34 A, 1). Beide Knochen bilden gemeinsam eine Grube (Fossa temporalis), deren Rand bei älteren Tieren zu einem Kamm auswächst. Der Muskel zieht zur dorsalen Spitze des Unterkieferastes (Proc. coronoideus mandibulae).

Der kräftige Masseter besteht aus zwei Muskelpaketen. Der rostrale Teil des Masseters (Abb. 34 B, 2) hat zwei Ansatzstellen, am Oberkiefer (Proc. maxillaris) und am Tränenbein (Os lacrimale). Beide Muskelpakete (Musculus masseter: Pars superficialis) ziehen zum ventralen Teil des Unterkiefers (Tuberositas mandibulae).

Der caudale Massetermuskel (M. m.: Pars profunda) setzt am Schläfenbeinbogen (Proc. zygomaticus ossis temporalis) an und zieht lateral zum ventrocaudalen Ansatz des Unterkiefers (Abb. 34 B, 3).

Gut ausgebildet ist auch der innere Flügelbeinmuskel (Musculus pterygoideus medialis), der vom Keilbein zum Unterkiefer zieht und dort dorsomedial ansetzt (Abb. 34 A, 4). Die beiden Muskelpakete des äußeren Flügelbeinmuskels (M. pterygoideus lateralis) sind nur noch sehr schwach entwickelt.

Kräftig ausgebildet sind die Ligamente (Abb. 34 A, 5), die die Unterkiefergelenke mit ihren dicken Knorpelscheiben (Discus articularis) überspannen.

2.3. The muscles of the lower jaw

The branches of the lower jaw (Rami mandibulae) are integrated in the mandibula, and therefore the lower jaw has the shape of a spatula. If a set of teeth exists, this is only to capture prey, but not to chew. The shewing muscles are reduced to small rudiments. Well developed and very strong are the muscles closing the mouth.

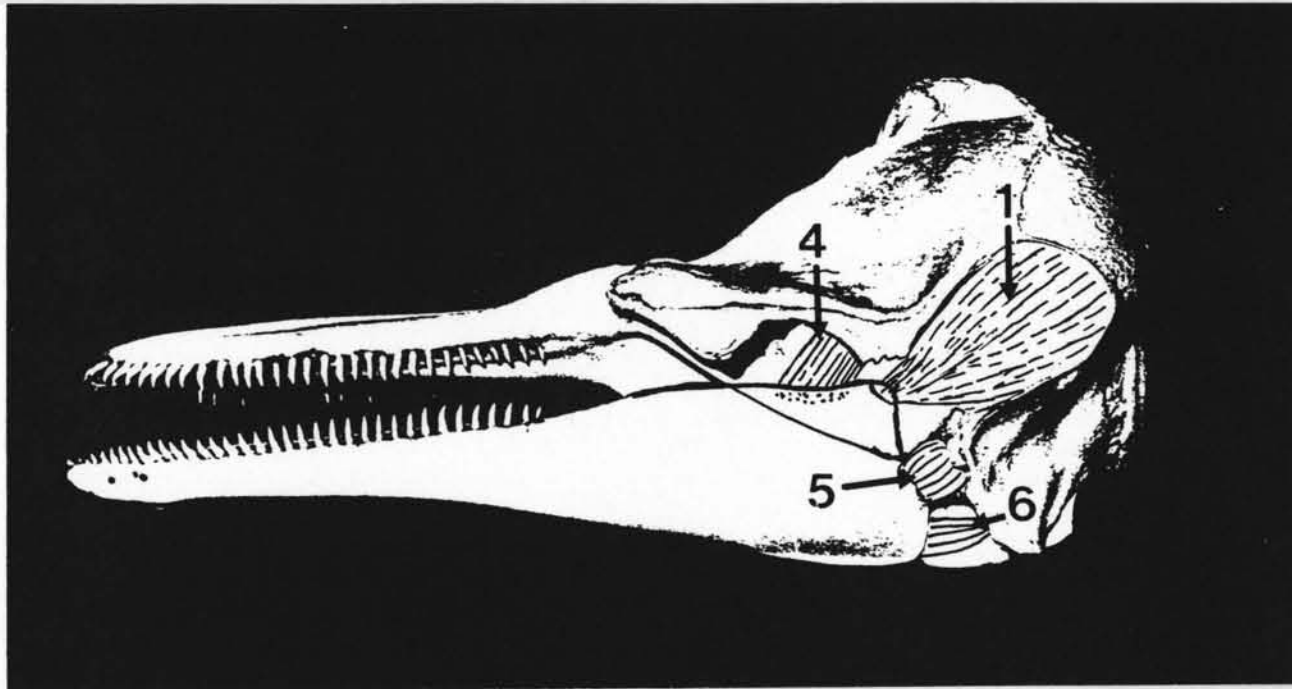
The temple muscle (Musculus temporalis), (fig. 34 A, 1) is the largest muscle, and extends from the temple fosse (Fossa temporalis) to the tip of the mandible branch (Proc. coronoideus mandibulae). In older dolphins the temple fosse became the crest which surrounds the temporal bone and the lower part of the parietal bone. The fosse becomes a larger depth and the muscle grows bigger.

The strong masseter muscle has two parts (fig. B 34, 2). The rostral part (Musculus masseter: Pars superficialis), has two fixing points, one at the upper jaw (Proc. maxillaris) and the other at the lacrimal bone (Os lacrimale). Both extend laterally to the ventral side of the lower jaw (Tuberositas mandibulae).

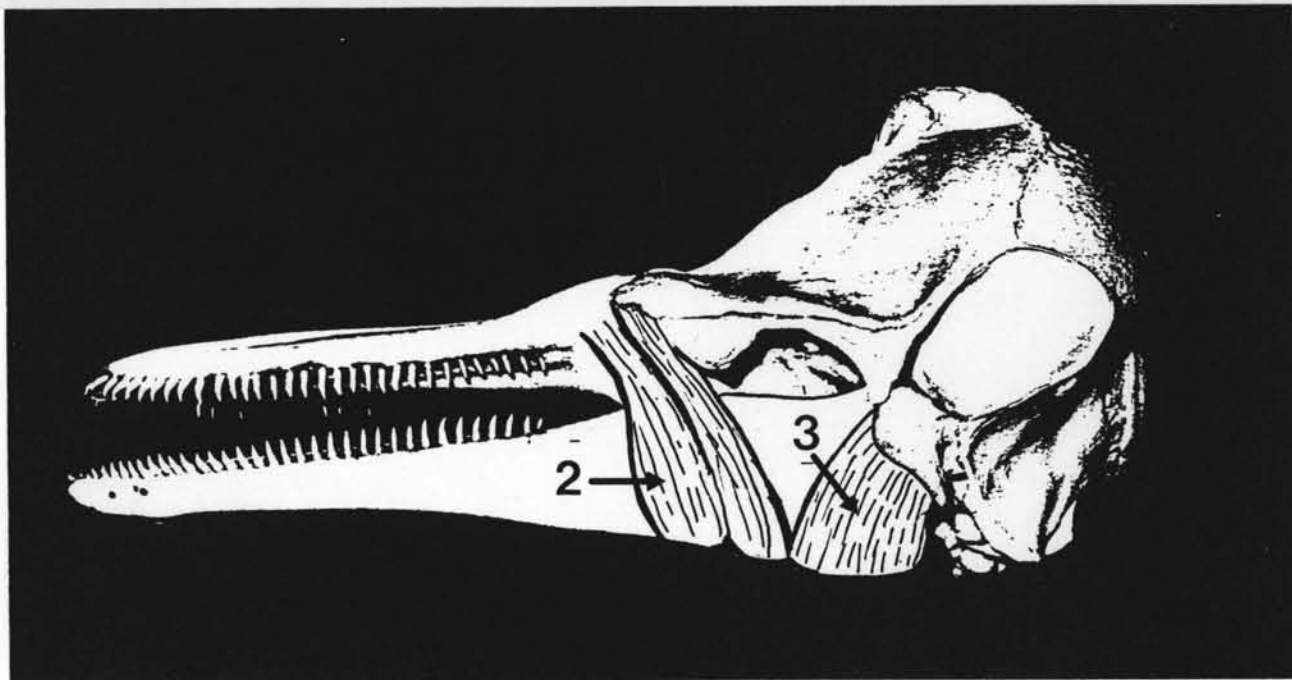
The caudal part of the masseter muscle (M. m.: Pars profunda) starts at the temporal bone (Proc. zygomaticus ossis temporalis), and extends laterally to the ventrocaudal part of the lower jaw (fig. 34 B, 3).

The inner pterygoid muscle (M. pterygoideus medialis) is well developed and connects the pterygoid bone with the lower jaw where it is fixed to its dorsomedial part (fig. 34 A, 4). The two shew muscles (M. pterygoideus lateralis) are hardly developed.

Well developed however are the ligaments (fig. 34 A, 5) which cover the lower jaw articulation, with its large cartilaginous discs (Discus articularis).



A



B

Abb. 34 / Fig. 34

Abb. 34 A & B. *Lagenorhynchus acutus* (Gray, 1828),
Weißseitendelphin.

Die Muskeln des Unterkiefers. Schläfenmuskel (1), Masseter, rostraler Teil (2), Masseter, caudaler Teil (3), Flügelbeinmuskel (4),
Ligament (6 und 6).

Fig. 34 A & B. *Lagenorhynchus acutus* (Gray, 1828),
white-sided dolphin.

The muscles of the lower jaw. Temple muscle (1), rostral part of the masseter muscle (2), caudal part of the masseter muscle (3), pterygoid muscle (4), ligament (5 and 6).

2.4. Die Muskeln im Mundgrund

2.4. The muscles of the mouth ground

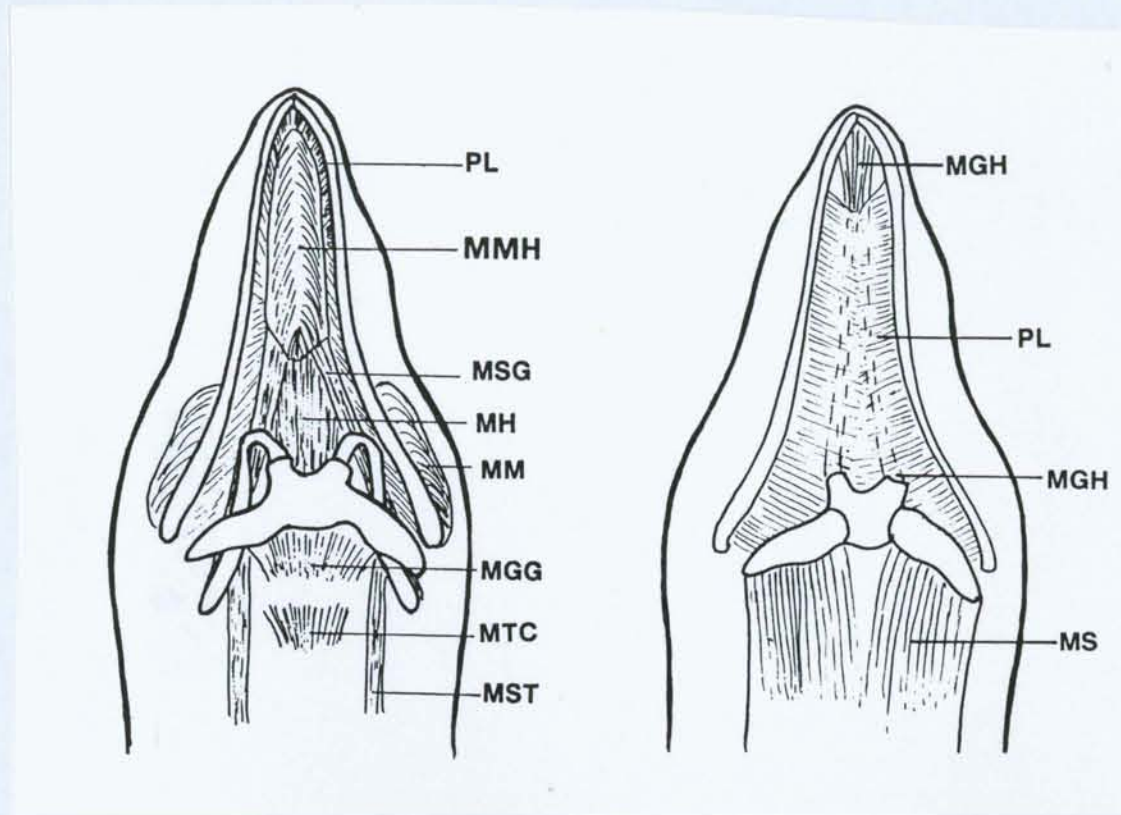


Abb. 35. Die Muskeln unter der Zunge und die des Zungenbeins von Delphinen (nach Morris, 1969).

Fig. 35. The muscles below the tongue and of the tongue bone of dolphins (after Morris, 1969).

MGG	Musculus genioglossus
MGH	Musculus geniohyoideus
MH	Musculus hypoglossus
MM	Musculus masseter
MMH	Musculus mylohyoideus
MS	Musculus sternohyoideus
MSG	Musculus styloglossus
MST	Musculus sternothyreoides
MTC	Musculus thyreocricioideus
PL	Platysma



Pottwalschädel = 1650 Kg

Foto: Gräfe

2.5. Die Zunge (Lingua) der Zahnwale

Mit der Ausnahme eines kleinen Gebietes ist der ganze Zungenrand (Margo linguae) mit pilzförmigen Papillen (Papilla fungiformis) besetzt. Drei mächtige Muskeln und ein Schwellkörper bestimmen die Form der Zunge. Zwei Muskeln (Musculus longitudinalis inferior; Musculus longitudinalis superior) ziehen in Längsrichtung und ein Muskel (Musculus transversus linguae) zieht quer. Ganz oder teilweise liegt zwischen den Muskeln und der Haut ein Schwellkörper, der die Form des Zungenkörpers (Corpus linguae) erheblich verändern kann. Ebenso besteht der Innenraum der Papillen aus einem Schwellkörper, der nur von dünneren Muskelpaketen umgeben ist. Die Schwellkörper stehen im Zusammenhang mit dem venösen Blutkreislauf und können viel Blut speichern (Boenninghaus, 1903). Eine derbe mit einer Schleimhaut bedeckte Epidermis umgibt den Schwellkörper. Die einzelnen Hautschichten (Epidermis / Corium) sind klar erkennbar. Auf den Papillen wurden bei einigen Arten Geschmacksknospen gefunden. Die Zunge ist von einer Schleimhaut überzogen. Die vielen Formen von Nervenendigungen (s. Kapitel 7) in der Zungen- und Papillenhaut weisen die Zunge als ein hochsensibles Organ aus, was dann auch im zentralen Nervensystem erkennbar ist.

Im caudalen Teil der Zunge, im Zungenrund liegen Speicheldrüsen, deren Mündungen, mit Noppen versehenen Poren, an der Oberfläche deutlich erkennbar sind.

2.5. The tongue of toothed whales

With the exception of a small area at the tip of the tongue (Lingua), the entire margin (Margo linguae) is covered with papillae (Papilla fungiformis). In the inner part three muscles exist, two in longitudinal direction (Musculus longitudinalis inferior; Musculus longitudinalis superior), and one in transverse direction (Musculus transversus linguae). The muscles of the tongue corpus (Corpus linguae) are covered by a layer of cavernous tissue (Corpus cavernosus), which penetrates the subcuticle. The inner part of the papillae consists of cavernous tissue only, and muscles are very poorly developed. The corpus cavernosus is an extension of the venous vessel system, able to carry larger quantities of blood (Boenninghaus, 1903). The corpus cavernosus is covered with the integument (Integumentum commune). The boundary lines between different skin parts, the subcuticle (Tela subcutana), corium (Corium), and the cuticle (Epidermis) are clearly recognizable. The entire cuticle is covered by a mucous membrane. In the mucosa of the papillae, taste buds are inserted. Many types of nerve endings are situated in the skin, which demonstrates the high sensitivity of the tongue (see Chapter 7).

In the background of the tongue salivary glands are inserted which are visible at the surface by pores.



Abb. 36. *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846),
Weißschnauzendelphin.
Die Poren im Zungengrund sind Ausführungsgänge von
Speicheldrüsen (Abb. 37)
Foto: Gräfe.

Fig. 36. *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846),
white beaked dolphin.
The pores on the background of the tongue are openings of
salivary glands (Fig. 37).
Photo: Gräfe.



Abb. 37. *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846), Weißschnauzendelphin.
Längsschnitt durch eine Speicheldrüse.
Färb. Hämatoxilin/Eosin, Vergr. 25 x.
Foto: Behrmann

Fig. 37. *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846), white beaked dolphin.
Longitudinal section through a salivary gland.
Hematoxilin/Eosin stained, magn. 25 x.
Photo: Behrmann



Abb. 38. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Schnitt durch die Haut der Zunge. Färb. H/E, Vergr. 100 x.
Epidermis (E), Lederhaut (C), Unterhaut mit Gefäßen des
Schwellkörpers (T).
Foto: Behrmann

Fig. 38. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Section through the skin of the tongue. H/E stained, magn. 100 x.
Epidermis (E), corium (C), subcuticle penetrated by vessels of the corpus
cavernosus (T).
Photo: Behrmann

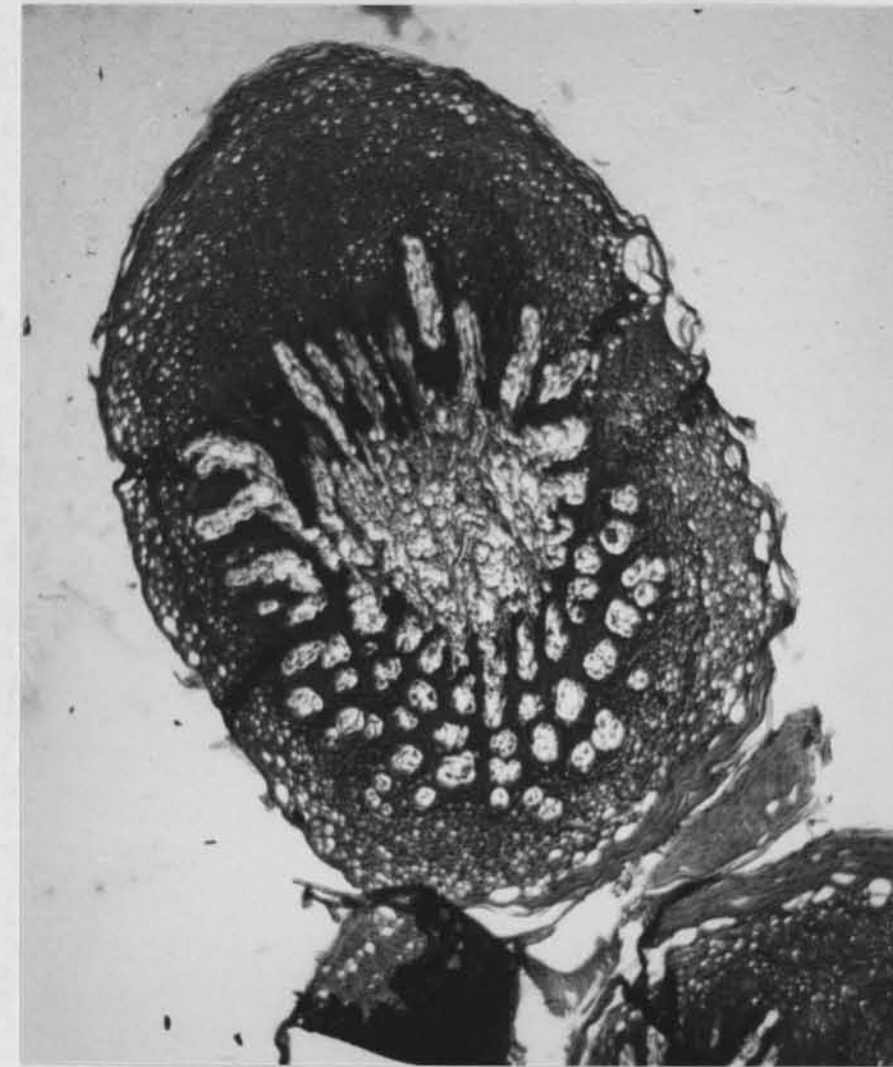


Abb. 39. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Querschnitt einer Papille. Im Zentrum der Schwellkörper.
Färb. H/E, Vergr. 25 x.
Foto: Behrmann

Fig. 39. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Transverse section through a papilla. In the centre the corpus
cavernosus. H/E stained, magn. 25 x.
Foto: Behrmann

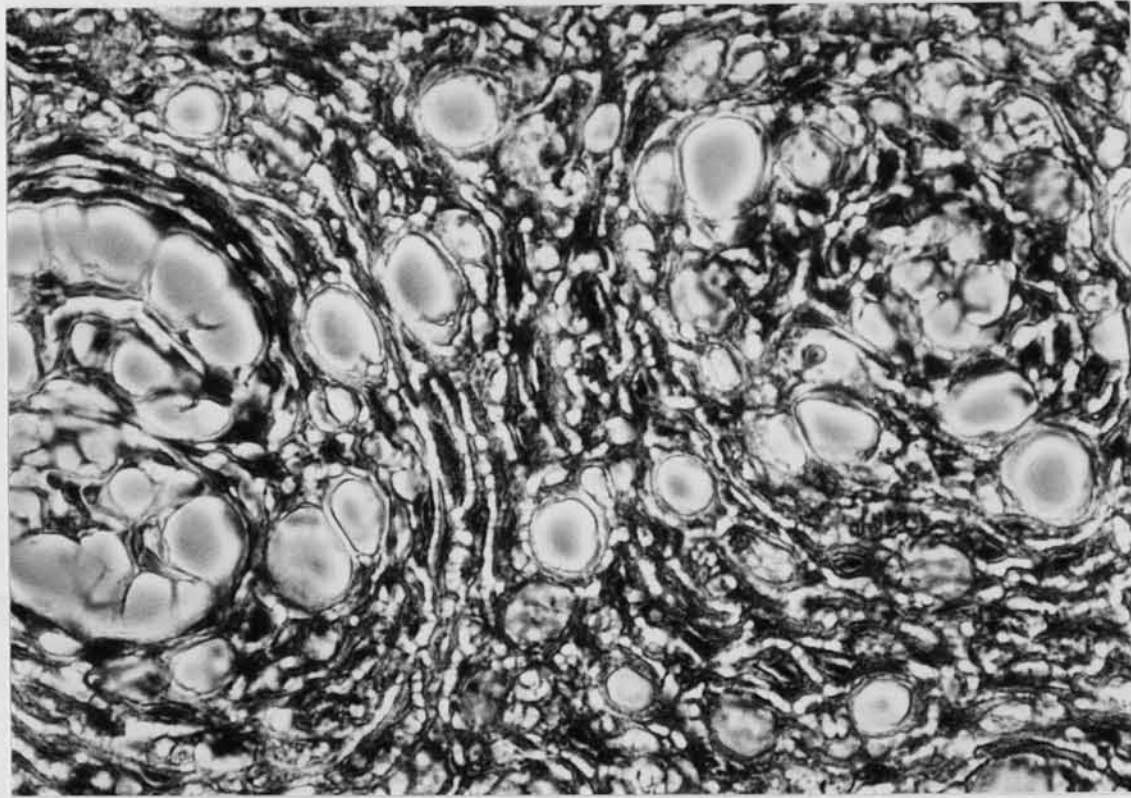


Abb. 40. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Querschnitt durch den Schwellkörper der Zunge.
Färb. Toluidin/Eosin, Vergr. 200 x.
Foto: Behrmann

Fig. 40. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Transverse section through the corpus cavernosus of the tongue.
Toluidin/Eosin stained, magn. 200 x.
Photo: Behrmann

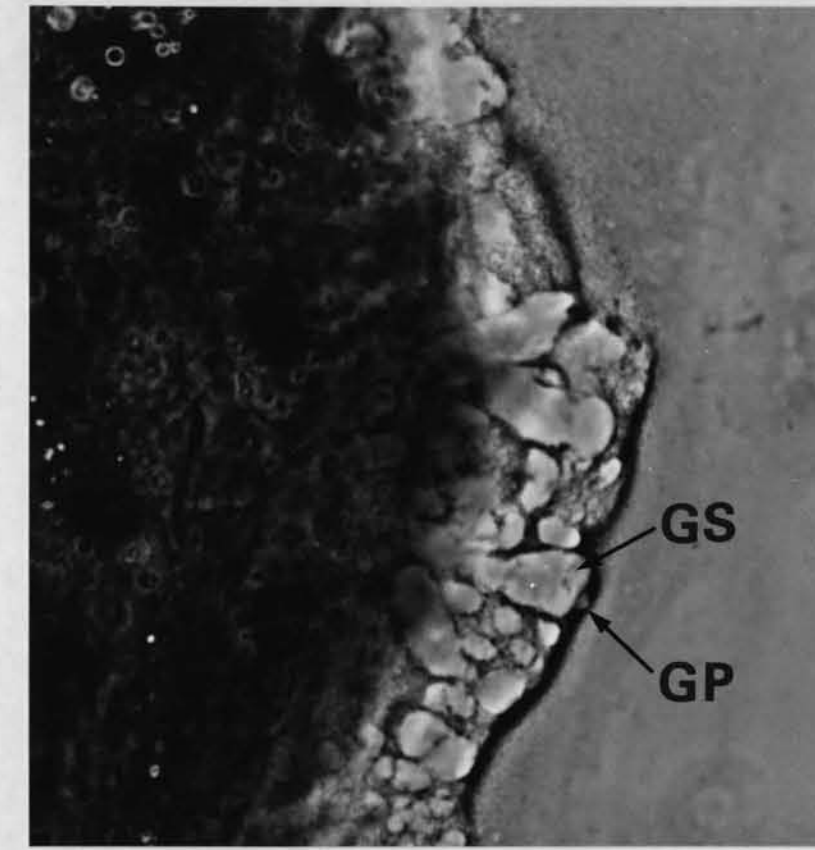


Abb. 41. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Schnitt durch die Schleimhaut und durch eine Geschmacksknospe (GS).
Pore der Knospe (GP). Färb. H/E, Vergr. 200 x.
Foto: Behrmann

Fig. 41. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Harbour porpoise.
The mucous membrane with taste buds. Taste bud (GS),
taste pore (GP) . H/E stained, magn. 200 x.
Photo: Behrmann

Abb. 42. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758.
Die Stirn eines Pottwals nach der Entfernung der Speckschicht.
Foto: Fleck

Fig. 42. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758.
The forehead of a sperm whale after removing of the blubber.
Photo: Fleck



Abb. 42. / Fig. 42.

2.6. Nasenraum und Muskeln im Pottwalkopf

Die Muskulatur des Pottwalkopfes unterscheidet sich in ihrer Morphologie erheblich von der anderer Zahnwale (Abb. 42 bis 49). Der große Stirnmuskel (Abb. 42 und 44, MPF) überzieht nur die obere linke Seite des Kopfes. Caudal vom Blasloch (NO) teilt er sich, umrundet das Blasloch und endet in der rostralen Wand des vorderen Nasensacks (VS). Angespannt zieht der Stirnmuskel (MPF) die Frontwand des vorderen Nasensacks auf die Mündung des rechten Nasenrohrs (RNG), wobei er gleichzeitig das Blasloch zusammendrückt und in den Kopf hineinpreßt.

Die Nasenflügelmuskeln (Abb. 43 und 44, MNA) öffnen das Blasloch. Sie setzen an den das Blasloch umgebenden Knorpelsegmenten (Abb. 30, CNS) an und ziehen in Sehnen auslaufend zum Oberkiefer.

Der große querverlaufende Nasenmuskel (Abb. 43 und 44, MCN) überspannt das Spermacetiorgan (S). Dorsomedial ist der Muskel mit starken Sehnen durchsetzt. Der Muskel besteht aus zwei Teilen, die erst postnatal zusammenwachsen.

Der Oberkiefernasenmuskel (Abb. 45, MXN) führt dorsal in Längsrichtung unterhalb des querlaufenden Nasenmuskels (MCN), setzt am frontalen Nasensack (Abb. 46, SF) an und zieht zur caudalen Wand des vorderen Nasensacks. Angespannt öffnet der Muskel den rechten Nasengang (RNG) und strafft gleichzeitig den Frontalsack.

Die Rudimente der Wangenmuskeln (Abb. 44, MXL) sind sehr dünn und breiten sich unter der Speckschicht der Haut fächerförmig aus.

Die Unterkiefermuskeln (Abb. 44 und 45, MM und MT) sind kurz und dick und in ihrer Funktion mit den entsprechenden Muskeln anderer Zahnwale vergleichbar.

Der Nasenhöhlenverschlußmuskel (Abb. 47, MNO) der linken Nasenhöhle (CN) ist sehr wulstig und durchzieht die ganze Nasenhöhle. Der Nasenhöhlenverschlußmuskel der rechten Nasenhöhle ist morphologisch mit dem rechten Nasenverschlußmuskel vergleichbar, aber viel kleiner.

2. 6. Nose room and the muscles of the sperm whale head

The muscular system of the sperm whale head is in its morphology considerably different from the muscular system of other toothed whales (fig. 42 up to 49).

The frontal muscle (fig. 42 and 44, MPF) only covers the left backside of the head. Behind the nostril (NO) the muscle divides itself, surrounds the nostril, and ends in the rostral wall of the vestibular sac (VS). The frontal muscle (MPF) draws the frontal wall of the vestibular sac over the mouth of the right nose pipe (RNG), and presses simultaneously the nostril into the head.

The nose-wing muscle (fig. 43 and 44, MNA) opens the nostril. It extends from the cartilaginous segments (fig. 30, CNS) which surround the nostril, to the upper jaw.

The tall nasal compress muscle (fig. 43 and 44, MCN) covers in transversal direction the spermaceti organ (S). The dorsomedial part is penetrated by sinewy tissue. The muscle originates embryonally from two parts which grow together postnatally.

The maxillonasal muscle (fig. 45, MXN) goes at the dorsal side below the nasal compress muscle (MCN) in longitudinal direction from the frontal sac to the caudal wall of the vestibular sac (SF). The stretching muscle opens the mouth of the right nose pipe (RNG), and stretches simultaneously the frontal sac.

The remains of the cheek muscle (fig. 44, MXL) are very thin and spread fan-like out of the upper jaw (MX) below the blubber.

The muscles of the lower jaw (fig. 44 and 45, MM and MT) are short but very big. In their function they are comparable to the lower jaw muscles of other toothed whales.

The plug muscle (fig. 47, MNO) of the left nose hole (CN) is very padded and completely fills up the nose hole. The plug muscle of the right nose hole is similar to the left one, but much smaller.

Das linke Nasenrohr (LNG) durchzieht bei fast gleichmäßigem Volumen diagonal den ganzen Kopf und mündet linksseitig vorn am Kopf. Das rechte Nasenrohr ist viel voluminöser, verläuft mehr horizontal und mündet rostral in dem vorderen Nasensack. Die klappenartige Mündung des rechten Nasenrohrs ähnelt den Affenlippen und wurde deshalb von Clarke (1978) "Museum de Singue" genannt (Abb. 48).

Aus dem vorderen Nasensack führt eine Tube zum Blasloch. Die Mündung der Tube zum Blasloch ist durch einen Schließmuskel verschlossen (Abb. 49).

Caudal zweigt vom rechten Nasenrohr der Stirnsack ab (Abb. 46, SF). Die Wände des sehr großen Stirnsacks sind mit Zysten bedeckt, die einen Durchmesser bis zu 5 cm haben können und mit Spermacetiöl gefüllt sind (Abb. 50 A). Die Zysten sind durch Gefäße mit dem Spermacetiorgan verbunden. Werden die Wände des Stirnsacks gedehnt, leeren sich die Zysten. Erschlafft das Gewebe der Stirnsackwände, füllen sich die Zysten wieder mit Öl (Abb. 50 B).

Das Spermacetiorgan ist unterhalb der Nasenrohre gekammert. Das die Kammern bildende Gewebe ist äußerlich sehr fest, medial wird es netzartig und ist hier mit Spermacetiöl angereichert. Rostral verfestigt sich das Gewebe und kann bei ausgewachsenen Pottwalen den Oberkiefer um mehr als einen Meter überragen. Die Funktion des Spermacetiorgans ist bis heute nicht bekannt.

Bitte ausklappen, gilt bis Abbildung 45 !

Please lay out, for using up to figure 45!

Die Muskeln des Pottwalkopfes
The muscles of the sperm whale head

- CN** Cavum nasi - Nasenhöhle - nose hole
L Larynx - Kehlkopf - larynx
LNG Tubus nasalis sinistrae - linkes Nasenrohr - left nose pipe
MCN Musculus compressor nasi - querlaufender Nasenmuskel - nasal compress muscle
MDN Musculus sphincter nasalis dextra - Schließmuskel des rechten Nasenrohrs - contractor of the right nose pipe
MM Musculus masseter - Kaumuskel - chew muscle
MNA Musculus nasalis : Pars alaris - Nasenflügelmuskel - nose-wing muscle
MNO Musculus meatus cavum nasi occludens - Nasenhöhlenverschlußmuskel - plug muscle
MPF Musculus procerus frontalis - Stirnmuskel - frontal muscle
MT Musculus temporalis - Schläfenmuskel - temple muscle
MX Maxilla - Oberkiefer - upper jaw **MXL** Musculus buccinator - Wangenmuskel - cheek muscle
MXN Musculus nasalis - Oberkiefernasenmuskel - maxillonasal muscle
NO Naris - Blasloch - nostril
OF Os frontale - Stirnbein - frontale bone
PRS Saccus praemaxillaris - unterer Nasensack - premaxilla sac
R Pharynx - Rachenraum - pharynx
RNG Tubus nasalis dextrae - rechtes Nasenrohr - right nose pipe
S Caverna pinguis septi nasalis - Spermacetiorgan - spermaceti organ
SF Saccus frontalis - Stirnsack - frontal nose sac
TN Tectum nasi - Nasendachknorpel - cartilaginous nose roof
VS Saccus vestibularis - vorderer Nasensack - vestibular sac
Z Lingua - Zunge - tongue

In its total length the left nose pipe (LNG) has a nearly uniform volume and draws in diagonal direction from the left nose hole to the nostril (NO), which is situated dorsolaterally of the rostral tip of the head. The right nose pipe (RNG) has a larger, but not a uniform volume and is situated more in horizontal direction to the upper jaw. The right nose pipe finishes rostrally in the vestibular sac (VS). The valve-like mouth of the right nose pipe (fig. 48) is formed like lips and therefore called "Museau de Singne" (Clark, 1978). Out of the vestibular sac a tube extends dorsally to the nostril. The opening of this tube is closed by a sphincter muscle (fig. 49). Caudally out of the right nose pipe extends the frontal sac (fig. 46, SF). The walls of the frontal sac are covered by cysts (fig. 50 A), which have a diameter up to 5 cm. The cysts are filled with spermaceti oil. The cysts are connected by tubes to the spermaceti organ. If the walls of the frontal sac are stretched, the cysts get empty. Release of the walls means that the cysts are filled up by spermaceti oil (Fig: 50 B).

The spermaceti organ (S) fills up the whole inner part of the head. Below the nose pipes the spermaceti organ is chambered. The chambers are filled with spermaceti oil. The external tissue of the spermaceti organ is very solid. Medially the tissue has a network-like shape and is penetrated by spermaceti oil. Rostrally the tissue of the spermaceti organ is very firm and rises above the upper jaw up to one meter. The function of the spermaceti organ is not exactly known yet.

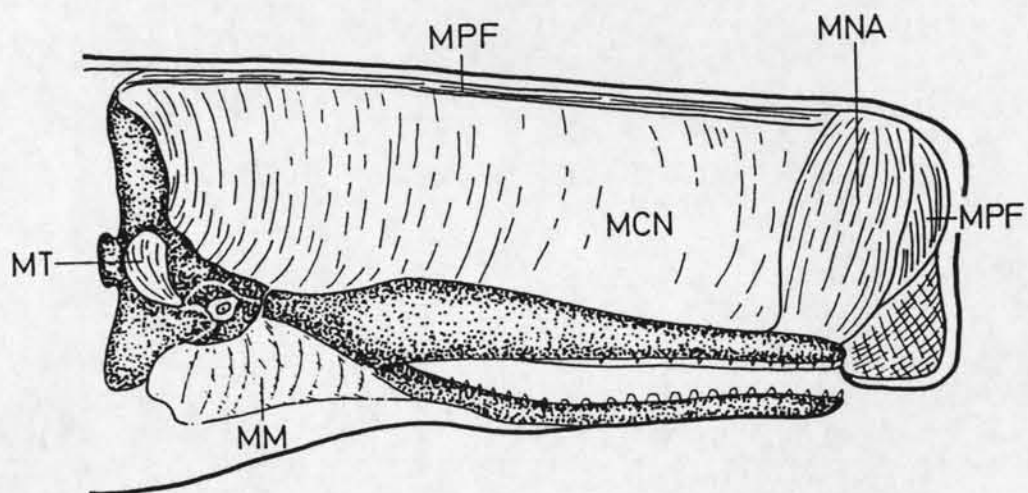


Abb. 43. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.
Die Muskeln der rechten Kopfseite.

Fig. 43. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale.
The muscles of the right side of the head.

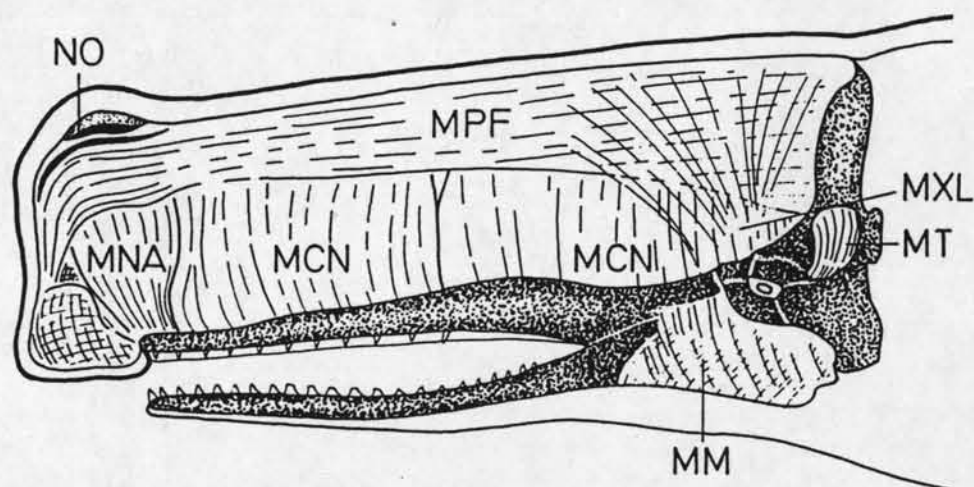


Abb. 44. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.
Die Muskeln der linken Kopfseite.

Fig. 44. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale. The
muscles of the left side of the head.

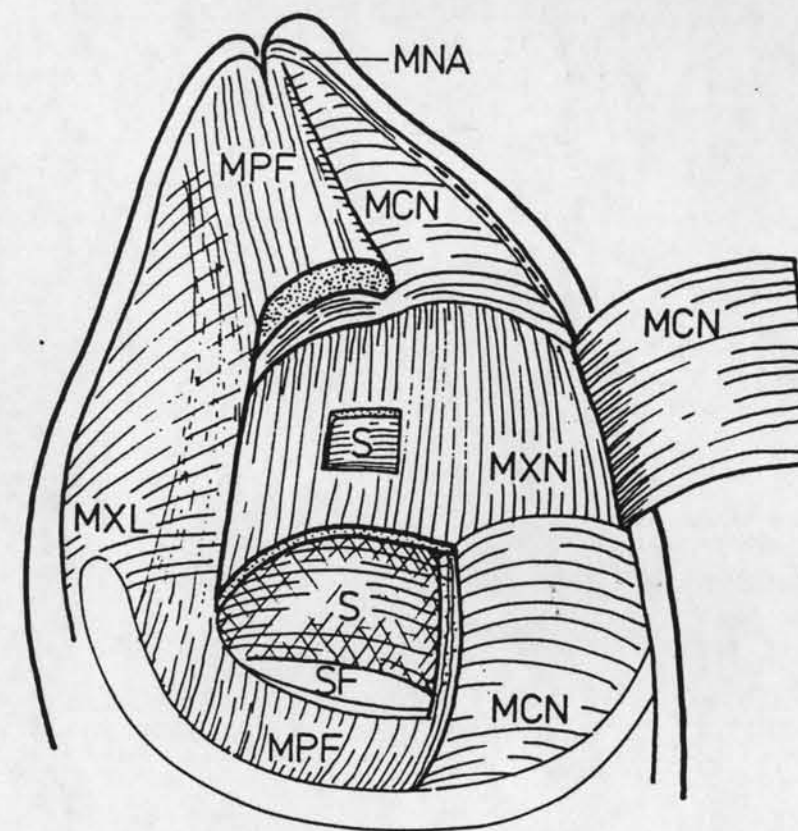


Abb. 45. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.
Die Muskeln der Rückenseite schräg von hinten gesehen.

Fig. 45. *Physeter macrocephalus* Linne, 1758, sperm whale. Dorsal
aspect of the head viewed from an oblique position behind the head.

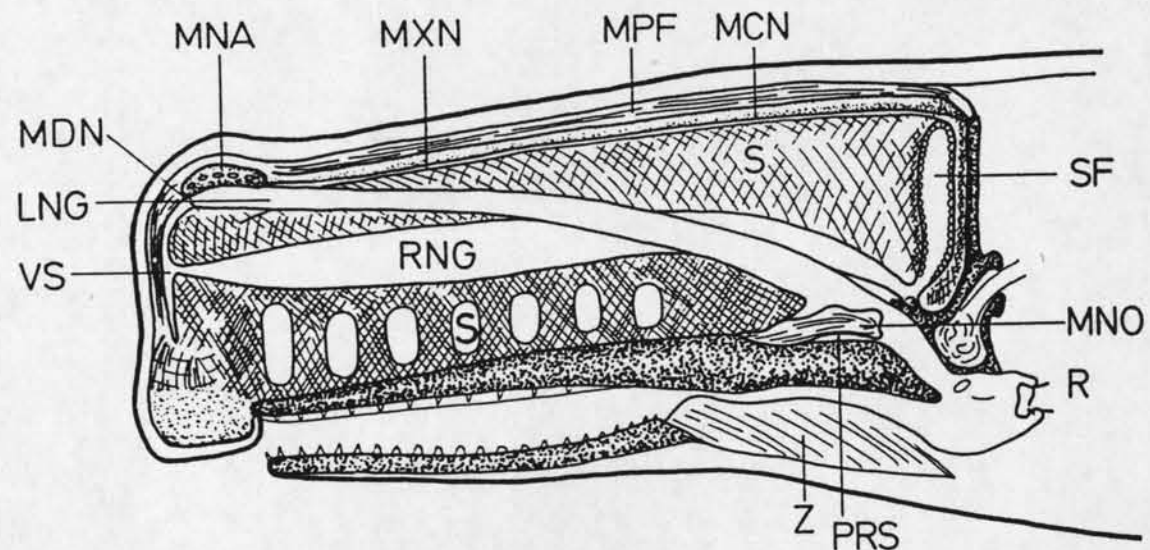


Abb. 46. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal. Schematischer Längsschnitt durch den Kopf.

Fig. 46. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale. Schematic longitudinal section through the head.

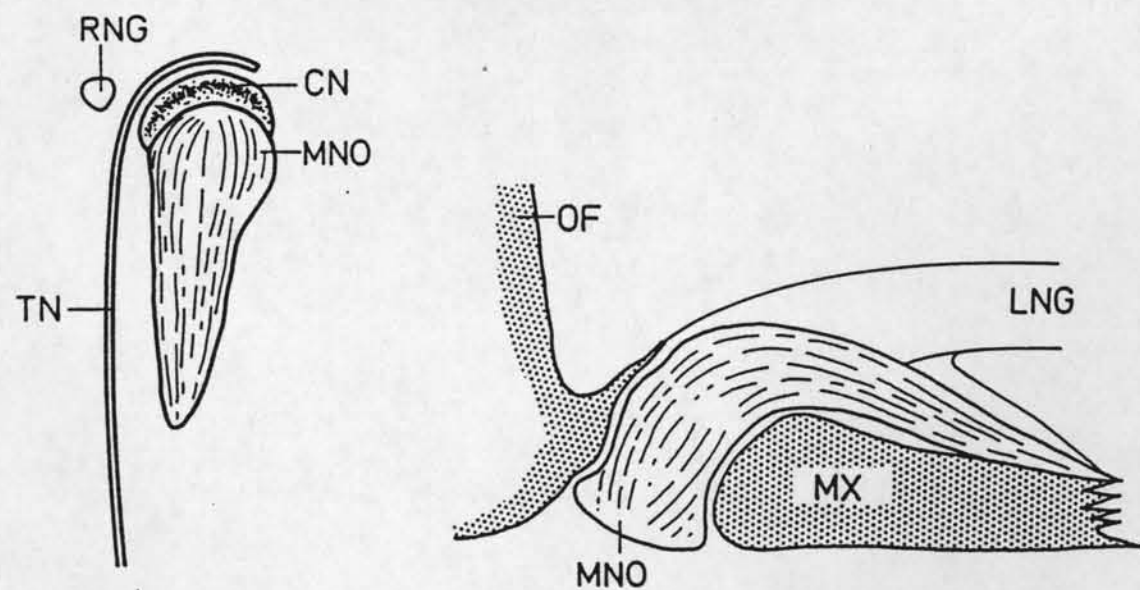


Abb. 47. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal. Aufsicht und Längsschnitt durch den Nasenhöhlenverschlußmuskel (MNO).

Fig. 47. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale. Dorsal and longitudinal views of the plug muscle (MNO).



Abb. 48. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal. Der geöffnete vordere Nasensack mit der klappenartigen Mündung des rechten Nasenrohres. Foto: Dr. Goerke

Fig. 48. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale. The open vestibular sac with the view of the rostral valve of the right nose pipe. Photo: Dr. Gorke



Abb. 49. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.
Der Schließmuskel (MDN) des vorderen Nasensackes im Blasloch.
Foto: Dr. Görke

Fig. 49. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale.
The sphincter muscle (MDN) of the vestibular sac in the nostril.
Photo: Dr. Görke

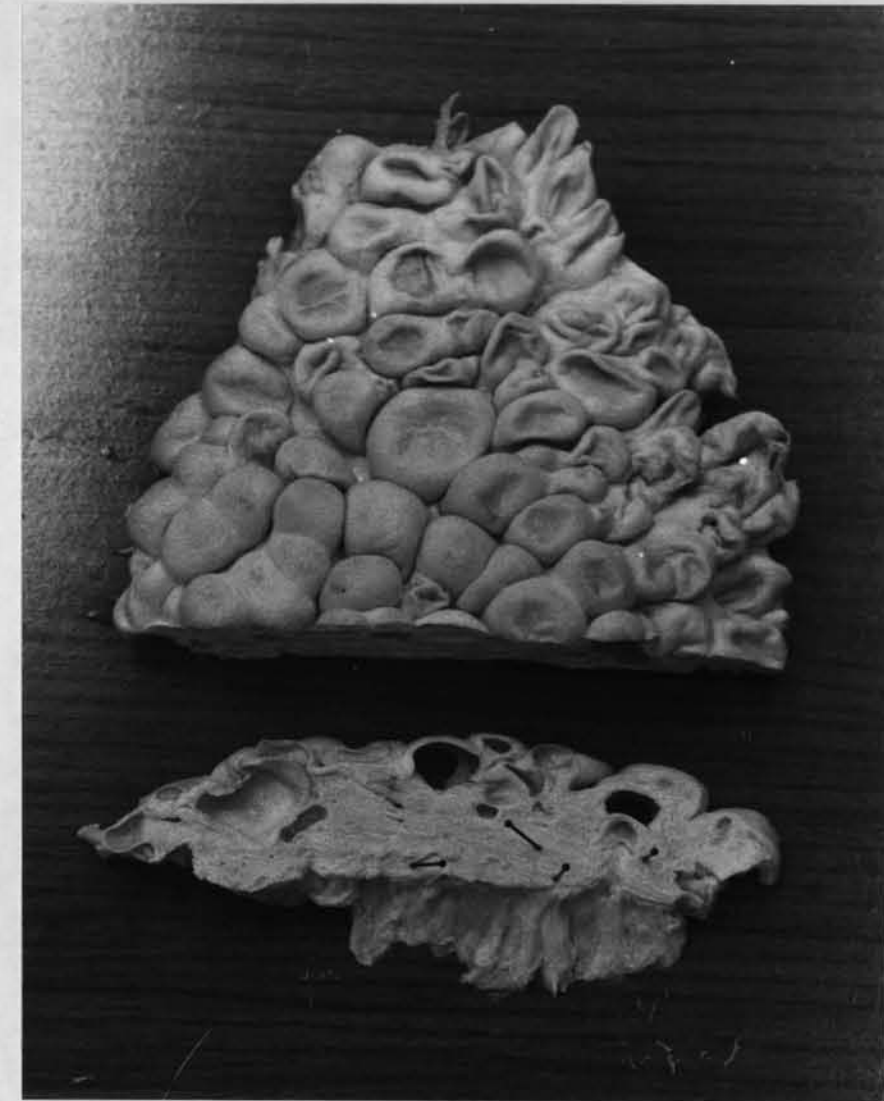


Abb. 50 A. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.
Segmente der mit Zysten bedeckten Wand des Stirnsackes (FS).
Foto: Behrmann

Fig. 50 A. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale.
Segments out of the frontal sac wall (FS) covered by cysts.
Photo: Behrmann

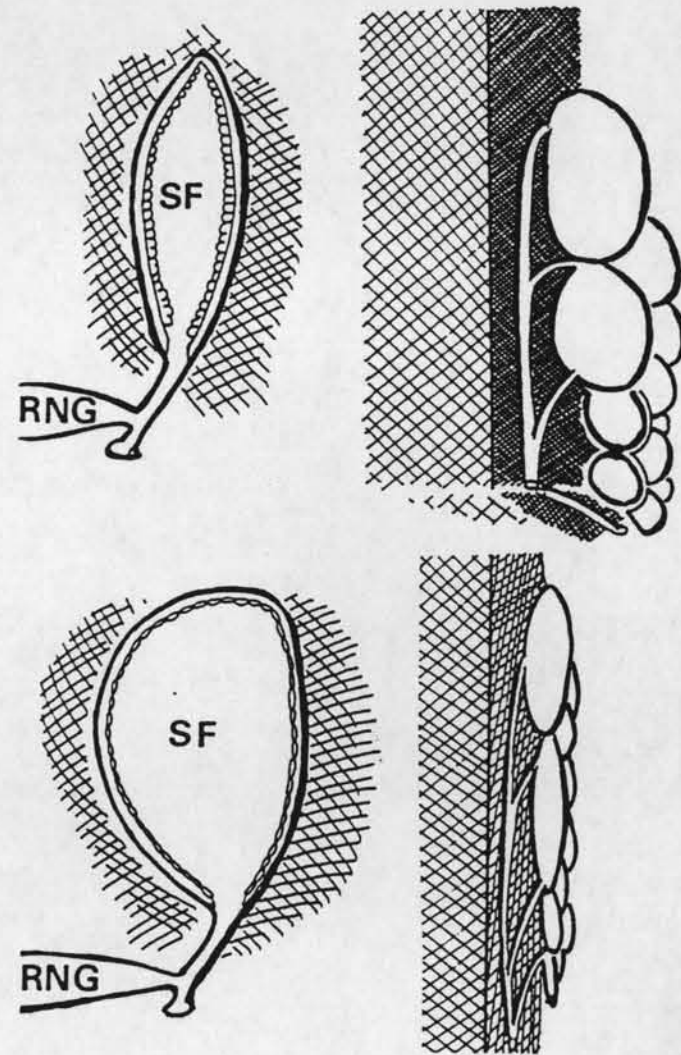


Abb. 50 B. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.
Funktionsmodell der Zysten im Stirnsack (SF).

Fig. 50 B. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale.
Model of the function of the cysts in the frontal sac (SF).

Literatur References Kapitel 2 Chapter 2

- Behrmann, G. 1984a. Funktion und Evolution der Delphinnase. *Natur und Museum*, 113 (3), 71 - 79.
- Behrmann, G. 1984b. Beitrag zur funktionellen Anatomie des Nasenrachenraumes beim Pottwal *Physeter macrocephalus* Linné, 1758. *Veröff. Inst. Meeresf.* Bremerhaven 20, 63 - 74.
- Boenninghaus, G. 1903. Der Rachen von *Phocoena communis* Less. *Zoologische Jahrbücher, Anatomie und Ontogenie B.* 17, 1 - 93. Verlag. G. Fischer, Jena.
- Clark, M.R. 1978. Structure and proportions of the spermaceti organ in the sperm whale. *Journal mar. biol. Ass. U.K.* 58, 1 - 17.
- Huber, E. 1934. *Anatomical Notes on Pinnipedia and Cetacea.* Reprints from Carnegie Inst. of Washington, Publication No. 4347, 105 - 136.
- Purves P.E. & G.E. Pilleri 1978. The functional anatomy on general biology of *Pseudorca crassidens* (Owen) with a review of the hydrodynamic and acoustic in cetacea. *Investigation on. Cetacea* 9, 67 - 227..

3. Kapitel

Der Kehlkopf und seine Derivate

3.1. Der Kehlkopf

Der Kehlkopf (Larynx) der Zahnwale (Abb. 51) muß die Luftwege hermetisch verschließen können, damit kein Wasser eindringen kann. Erreicht wird dies durch die längliche Form des Kehlkopfes. Abweichend hier von ist nur die Form des Pottwalkehlkopfs (Ab. 52).

Die Kehlkopftube, bestehend aus den Ary- und Epiglottisknorpeln, ist beweglich und kann durch die Speiseröhre in den Nasenhof (Choana) geschoben werden, wo sie von einem Schließmuskel (Musculus sphincter choanaris) festgehalten und zusammengedrückt wird. Zum Einatmen wird die Kehlkopftube in den Kehlkopf gezogen, wodurch sie sich öffnen läßt (Abb. 53). Für diese Bewegungen sind viele Muskeln notwendig, die Hosokawa (1950) ausführlich beschrieben hat.

Der Kehlkopf des Pottwals ist kurz und reicht nur wenig in den Pharynx hinein (Abb. 52). Die Kehlkopftube kann nicht in den Nasenhof geschoben werden, ist aber ebenfalls von einem Schließmuskel (Musculus sphincter laryngealis) umgeben.

Chapter 3

The larynx and its derivatives

3.1. The larynx

The larynx of the toothed whales (fig. 51) must be able to close completely the respiratory organ. This requires a particular shape which is expressed in the longitudinal shape of the laryngeal tube (fig. 52).

The laryngeal tube originates from the ary and epiglottical cartilages and is very mobile. It penetrates the pharynx and is during closing situated in the nose court (Choana), where it is fixed and compressed by a contractor muscle (Musculus sphincter choanaris). During respiration the laryngeal tube is drawn back into the larynx, which allows an opening of the laryngeal tube mouth (fig. 53). For this movement many muscles are necessary, as described by Hosokawa (1950).

The larynx of the sperm whale (fig. 52) does not have an elongated laryngeal tube. The tube is very short and cannot be pushed forward. It therefore ends in the pharynx. The laryngeal tube of the sperm whale is like those of other toothed whales, surrounded by a contractor muscle (Musculus sphincter laryngealis).

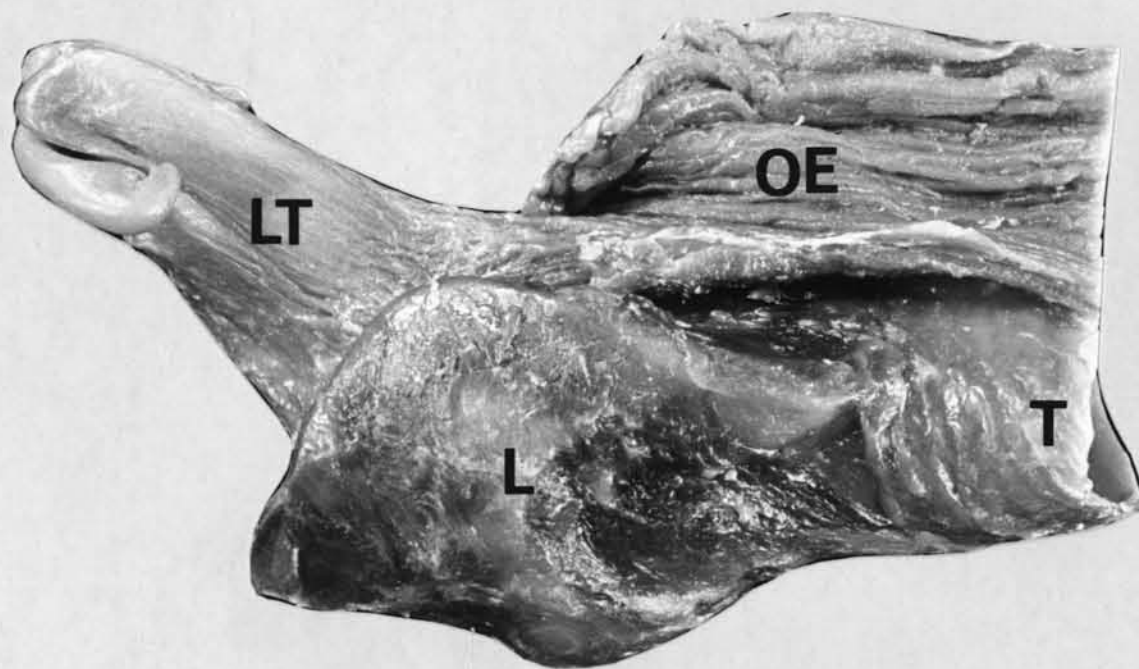


Abb. 51. *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846),
Weißschnauzendelphin.
Kehlkopf (L) mit eingezogener, Kehlkopftube (LT), Speiseröhre (OE),
Luftröhre (T).
Foto: Behrmann

Fig. 51. *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846),
white beaked dolphin.
Larynx (L) with a retracted tube, laryngeal tube (LT), oesophagus (OE),
trachea (T).
Photo: Behrmann

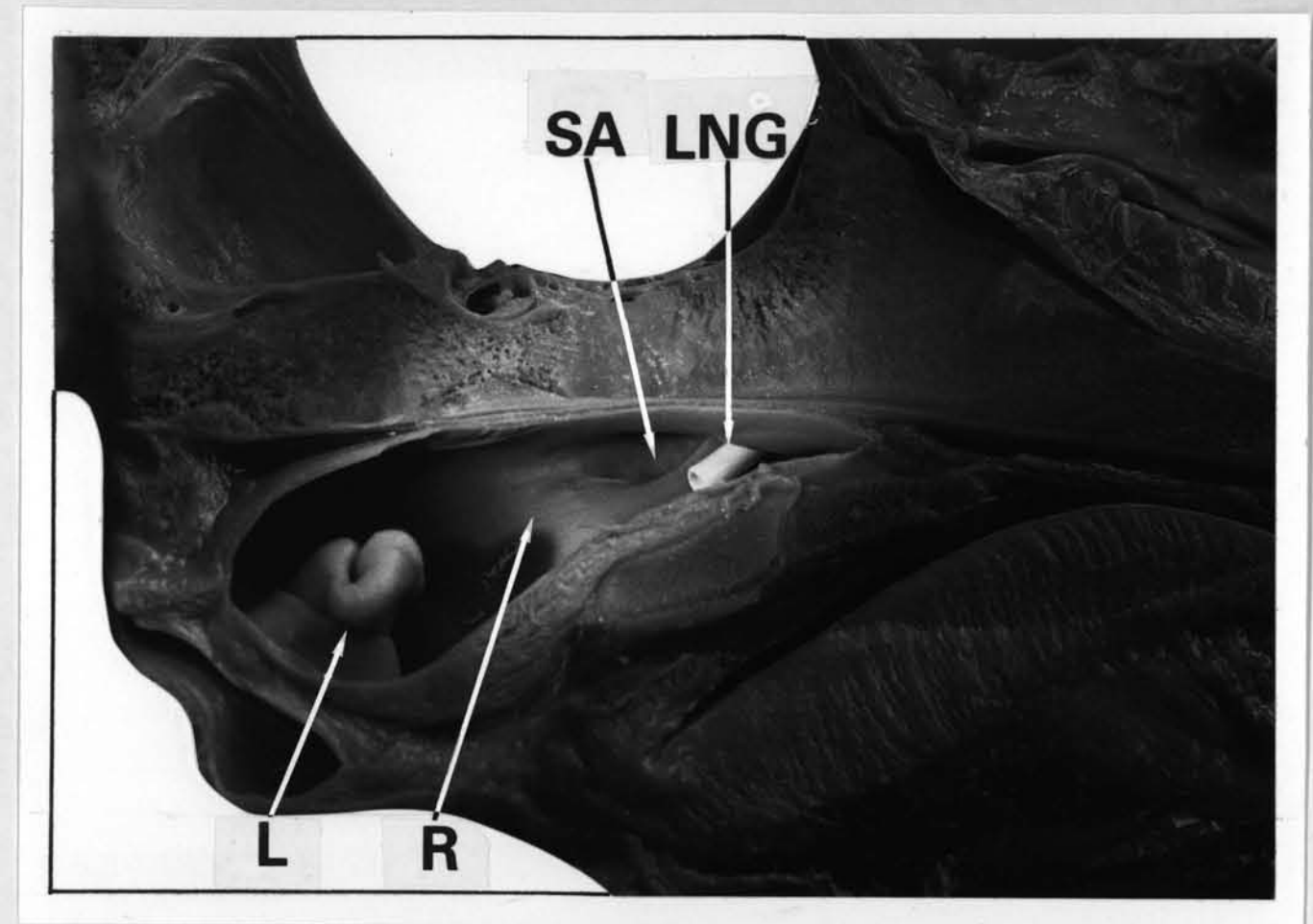


Abb. 52. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758.
der Rachenraum (Pharynx) eines jungen Pottwals. Kehlkopf (L),
Rachenraum (R), linkes Nasenrohr (LNG), Tasche, in der die Tube der
Luftsäcke und die Eustachische Tube münden (SA).
Foto: Westphal

Fig. 52. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758.
The throat (Pharynx) of a juvenile sperm whale. Larynx (L), pharynx
(R), left nose pipe (LNG), pocket in which the Eustachian tube and the
airtube end (SA).
Photo. Westphal

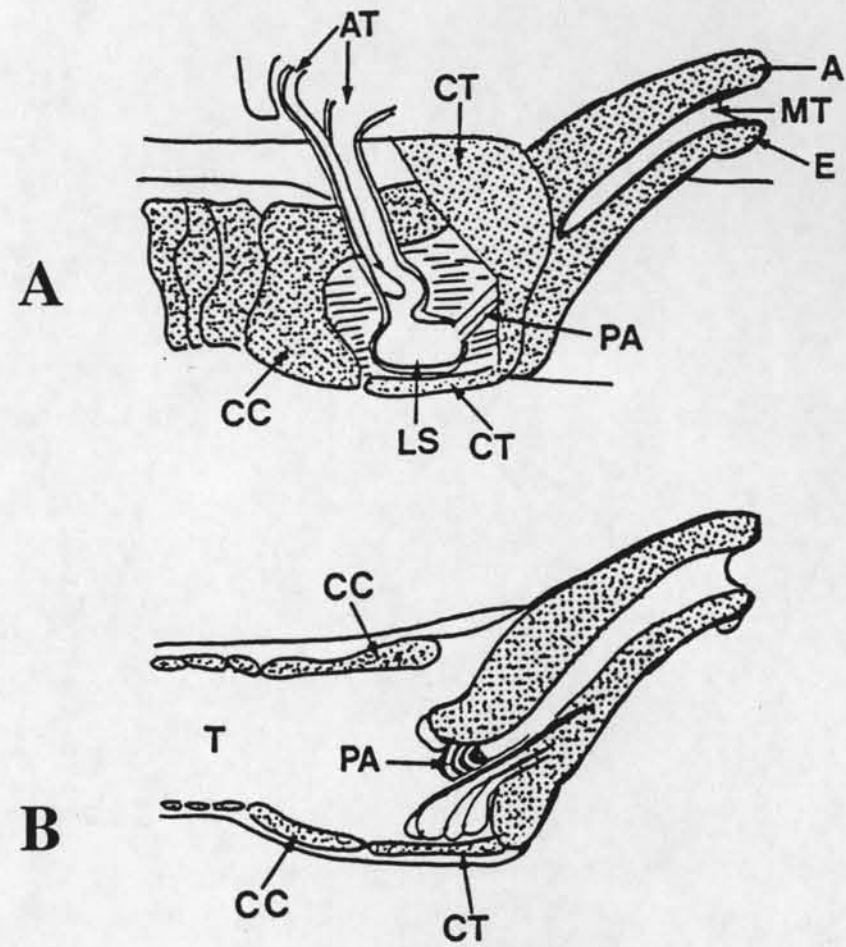


Abb. 53. Modell eines Zahnwalkehlkopfes.

A: die rechte Kehlkopfseite mit den abzweigenden Lufttuben, nach der Entfernung des Thyreoidknorpels.

B: Längsschnitt durch den Kehlkopf. Aryknorpel (A), Lufttuben (AT), Cricoidknorpel (CC), Thyreoidknorpel (CT), Epiglottis (E), Laryngealsack (LS), Membran (MT), Pforten zum Laryngealsack (PA), Luftröhre (T).

Fig. 53. Model of a toothed whale larynx.

A: view of the right side of the larynx and the air-tubes after removing of the thyreoid cartilage.

B: Longitudinal section through the larynx. Aryal cartilage (A), air-tube (AT), cricoidal cartilage (CC), thyreoid cartilage (CT), epiglottical cartilage (E), laryngeal sac (LS), membrane (MT), portals of the laryngeal sac (PA), trachea (T).

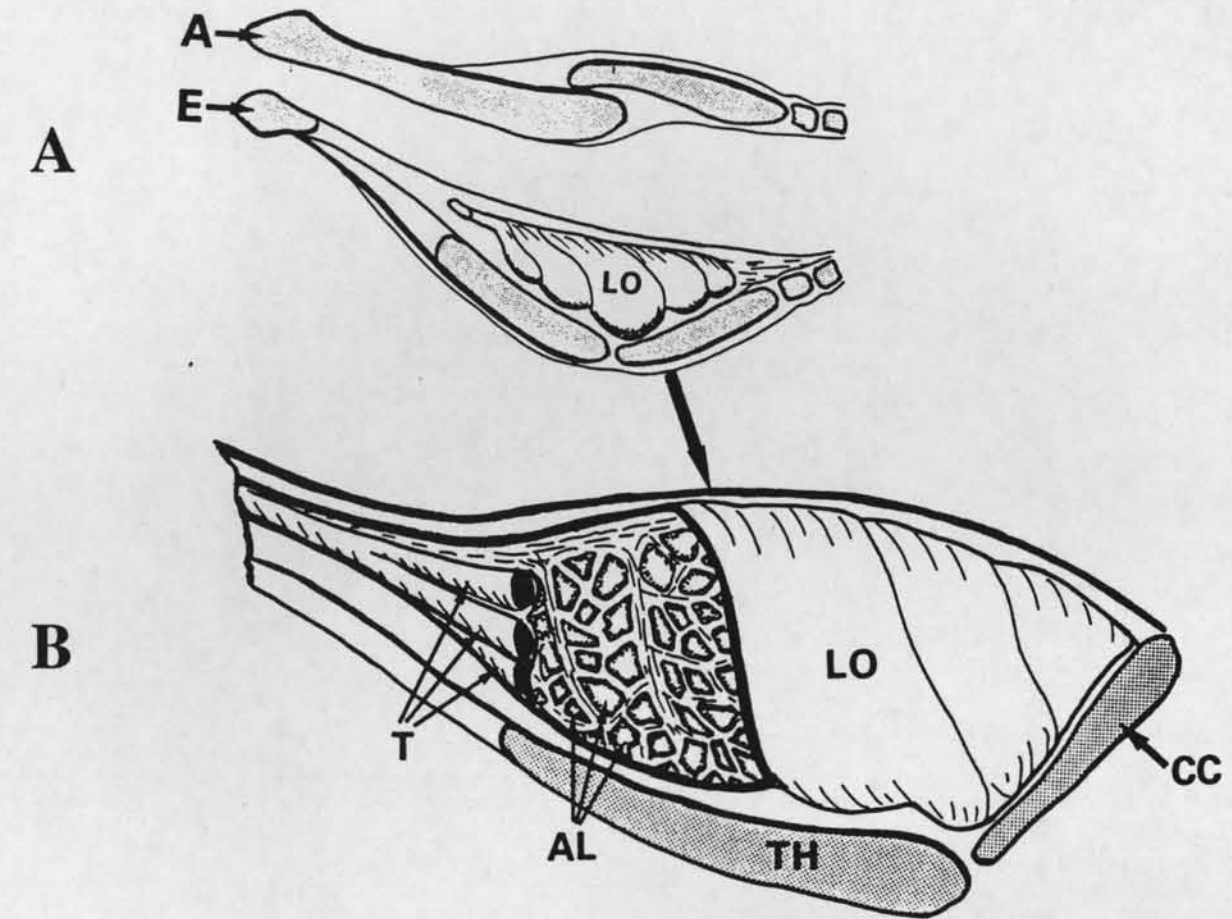


Abb. 54. A: die Lage des Laryngealorgans (LO) im Kehlkopf.

B: das Organ mit einem Einblick. Aryknorpel (A), Alveole (AT), Cricoidknorpel (CC), Epiglottisknorpel (E), Luftröhre (T), Thyreoidknorpel (TH).

Fig. 54. A: the position of the laryngeal organ (LO) in the larynx.

B: the organ with a view into the inner side. Aryal cartilage (A), alveole (AT), cricoid cartilage (CC), epiglottic cartilage (E), trachea (T), thyreoid cartilage (TH).

3.2. Das Kehlkopforgan

Auf dem Thyreoid- und dem Cricoidknorpel liegt ventral im Kehlkopf ein sackartiges Organ (Abb. 54), dessen Volumen auch bei größeren Zahnwalen nur wenige Kubikzentimeter beträgt. Die Wände des Organs bestehen aus straffem Bindegewebe, das äußerlich von einem Epithel bedeckt ist, und dem des Larynx gleicht. Innerlich wird das Organ von einer Knorpelwand geteilt (Abb. 55), die sich lateral verzweigt und Kammern bildet. Die in den Kammern liegenden Alveolen sind mit einem retikulären Bindegewebe ausgekleidet, welches von einem respiratorischen Epithel bedeckt ist.

Durch die einzeln stehenden Pneumozyten ziehen Kapillare, in denen einzelne Blutkörperchen erkennbar sind. Äußerlich tragen die Pneumocyten Flimmerhärchen (Abb. 56).

Morphologisch und histologisch sind die Laryngealorgane der Zahnwale mit einer Reptilienlung vergleichbar.

3.2. The laryngeal organ

Ventrally in the larynx, above the thyreoid and the cricoid cartilage, a sac-like organ is situated (fig. 54) which, in all toothed whales, has a volume of only some cubic centimetres. The membrane of the organ consists of tight connective tissue, and is covered by an epithel like those of the larynx. The interior of the organ is divided sagittally by a cartilaginous septum which branches out laterally (fig. 55). This branching gives rise to ventricles containing alveoles. Internally the alveoles are coated with reticular connective tissue which is covered by a respiratoric epithel.

The pneumocytes, penetrated from capillaries containing blood-corpuscles, arise individually out of the epithel and have ciliary hairs (fig. 56).

The laryngeal organ is morphologically and histologically comparable to the lung of reptiles.

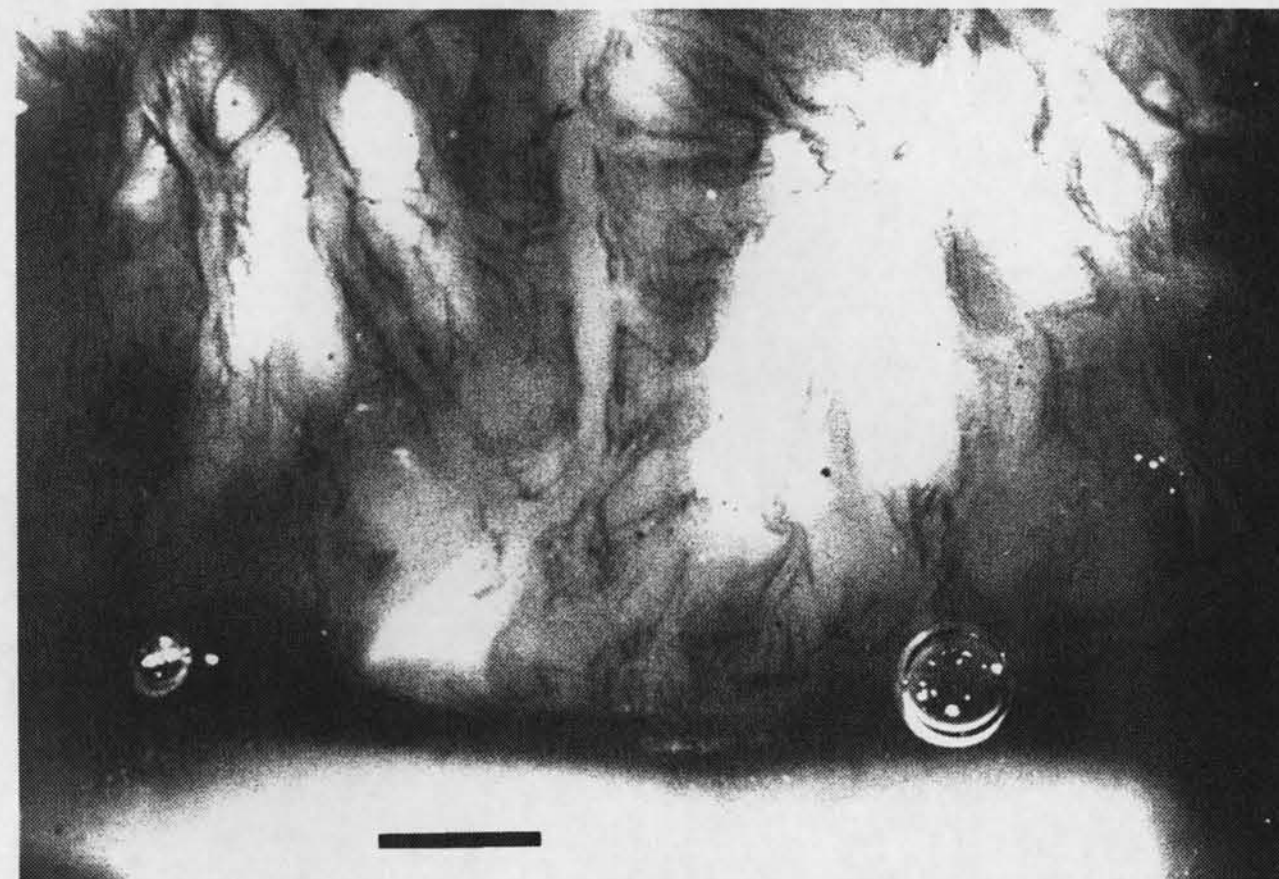


Abb. 55. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Ein Querschnitt durch den alveolaren Raum (Abb. 54, AL) des
Laryngealorgans, Maßstab 1 mm.
Foto: Behrmann

Fig. 55. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Cross section through the alveolar room (fig. 56, AL) of the laryngeal
organ, scale 1 mm.
Photo: Behrmann

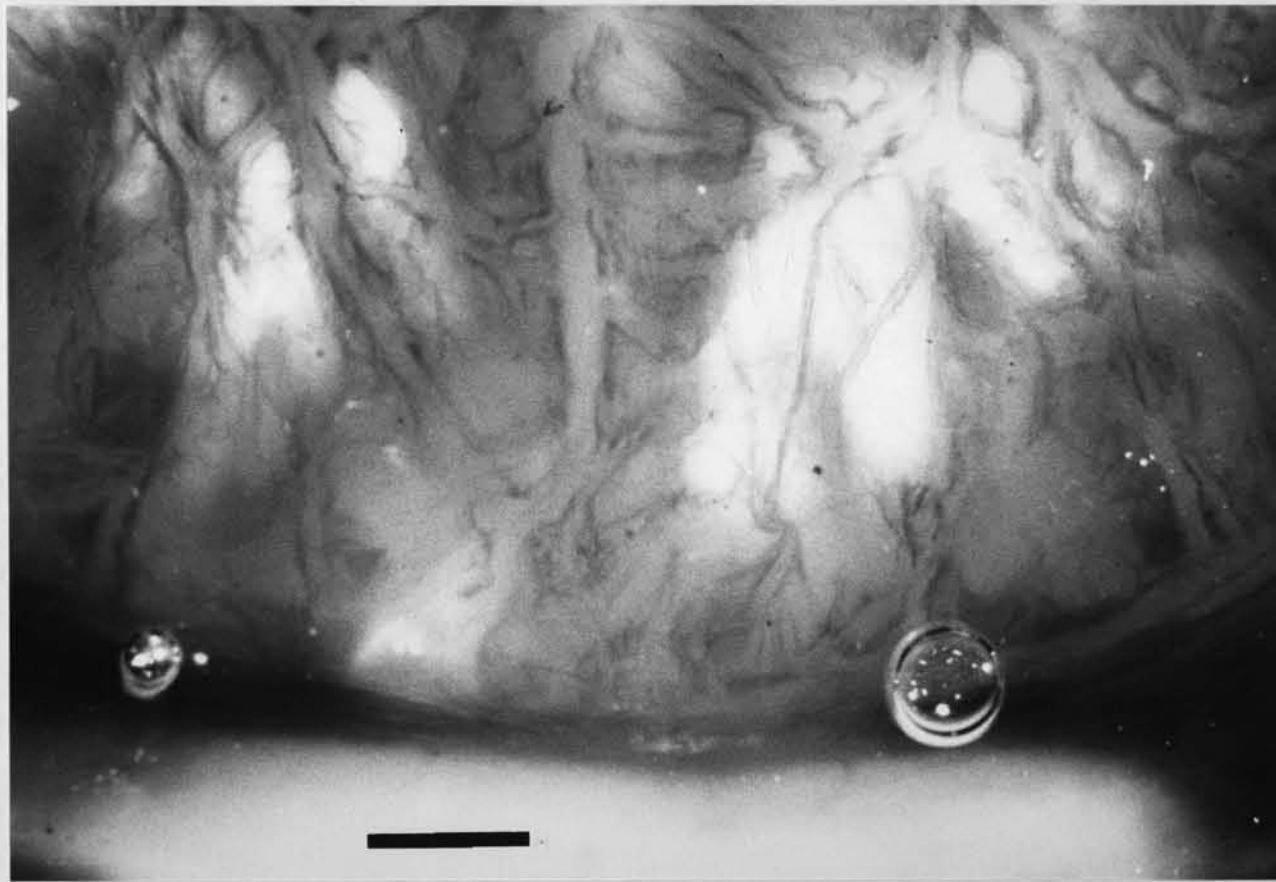


Abb. 55. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Ein Querschnitt durch den alveolaren Raum (Abb. 54, AL) des
Laryngealorgans, Maßstab 1 mm.

Foto: Behrmann

Fig. 55. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Cross section through the alveolar room (fig. 56, AL) of the laryngeal
organ, scale 1 mm.

Photo: Behrmann

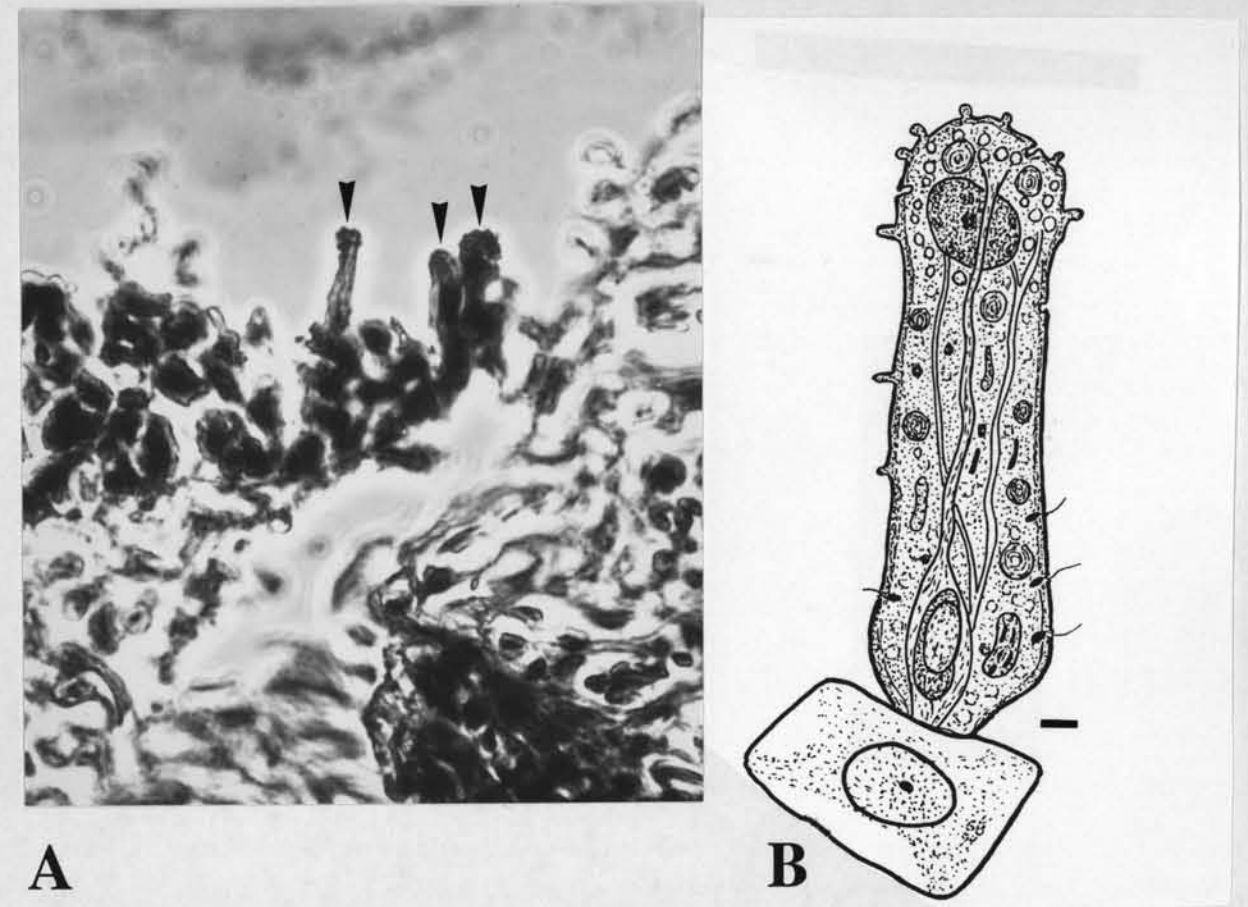


Abb. 56. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
A: Laryngealorgan. Ein Segment des respiratorischen Epithels mit drei
Pneumozyten (◄). Färbung Toluidin/Eosin, Vergr. 400 x.
B: Modell eines Pneumozyten, Maßstab 1 pm.
Foto: Behrmann

Fig. 56. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
A: Laryngeal organ. A segment of the respiratory epithel with three
pneumocytes (◄). Toluidin/eosin stained, magnification 400 x.
B: model of the pneumocyte, scale 1 pm.
Photo: Behrmann

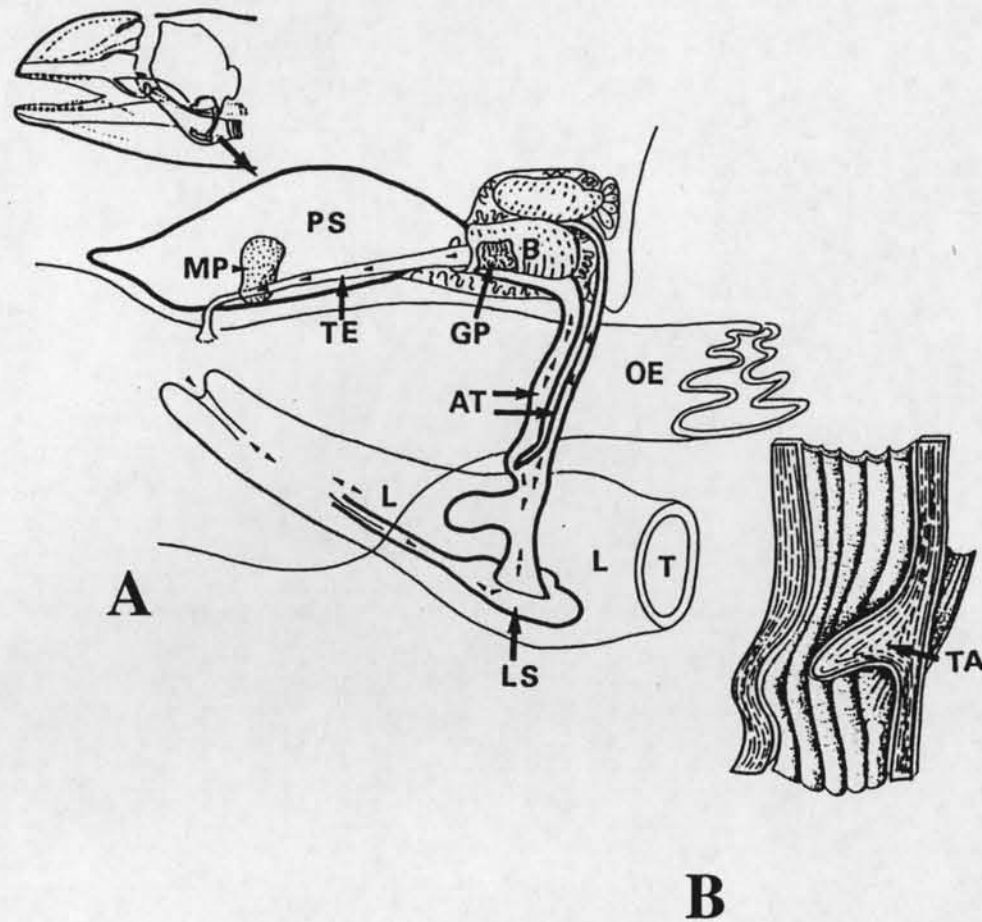


Abb. 57. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
A: schematisierte Seitenansicht der Luftwege unterhalb der Schädelbasis.
B: Modell der Lufttubenzunge. Lufttube (AT), Kehlkopf (L), Ohrspeicheldrüse (GP), Laryngealsack (LS), Membran (MP), Speiseröhre (OE), Luftsack (PS), Luftröhre (T), Lufttubenzunge (TA), Eustachische Röhre (TE).

Fig. 57. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
A: schematic lateral view of the air passages below the skull base.
B: model of the tongue-like wall of the air-tube. Air-tube (AT), parotid gland (GP), larynx (L), laryngeal sac (LS), membrane (MP), oesophagus (OE), pterygoid sinus (PS), trachea (T), tongue of the air-tube (TA), Eustachian tube (TE).

3.3. Die Nebenräume des Kehlkopfs

Aus der Kehlkopftube führen auf beiden Seiten Tuben zu den Laryngealsäcken (Saccus laryngealis: LS). Diese liegen seitlich des Kehlkopfs (L) unterhalb des Thyreoidknorpels (Cartilago thyreoidea) (Abb. 53, CT). Sie sind dorsal in drei Halbhöhlen geteilt. Von jedem Laryngealsack zweigt dorsal eine Lufttube (Tuba aera: AT) ab, die sich teilt. Beide Tuben laufen nun parallel zum Zungenbein (Stylohyoideum) zur Schädelbasis. Die größere Tube endet trichterförmig unterhalb der Ohrkapsel (B) im Luftsack (Sinus pterigoideus: PS) (Abb. 57 und 58). Die dünnere Tube führt in die Ohrkapsel hinein (Abb. 59 und 60). Dort, wo sich die Tuben teilen, ist die Tubenwand zungenartig geformt (Abb. 57 B). Nach dem Tode ziehen sich die Tuben zusammen. Ihre gefaltete Form läßt darauf schließen, dass sie zu Lebzeiten weit dehnbar sind. Durch diese Falten sind die Tuben gut von Blutgefäßen und dem Pharynxgewebe zu unterscheiden. Äußerlich laufen die Muskelfasern in Längsrichtung zur Tube (AT). Die inneren Muskelfasern laufen diagonal oder quer zur Lufttube. Das über den inneren Muskeln liegende straffe Bindegewebe ist mit Blutgefäßen und Schleimdrüsen durchsetzt, sowie von einer Schleimhaut bedeckt.

Die Lufttuben sind häufig von Nematoden befallen, was die Verfolgung der Tuben erleichtert.

Der Verlauf der Lufttuben ist bei allen Zahnwalen sehr ähnlich (Abb. 57 und 58), nur die Lufttuben des Pottwals haben eine abweichende Lage (Abb. 58 C). Die Lufttuben des Pottwals führen aus einer Tasche im Pharynx zu den Luftsäcken. In diesen Taschen enden auch die Eustachischen Tuben (TE) des Pottwals.

Die Luftsäcke der Zahnwale liegen unterhalb der Schädelbasis (Abb. 57 und 58, PS). Caudal ziehen sich die Luftsäcke des Pottwals bis in den Halsraum hinein (Abb. 62) und breiten sich lateral der Keilbeinflügel (Lamina pterygoidea: Abb. 5, 17a) aus. Rostral enden die Luftsäcke des Pottwals lateral des Gaumenbeins. Die gleiche Lage der Luftsäcke finden wir beim Zwergpottwal (*Kogia simus*), bei Cuviers Schnabelwal (*Ziphius cavirostris*) und beim Entenwal (*Hyperoodon ampullatus*).

3.3. The marginal rooms of the larynx

Ventrally, at both sides, the laryngeal tube has openings to the laryngeal sacs (Saccus laryngealis: LS). These are situated laterally of the larynx (L), and covered by the thyreoid cartilage (Cartilago thyreoidea) (fig. 53, CT). Each laryngeal sac is divided into three hemispherical segments. Out of each laryngeal sac extends dorsally an air-tube (Tuba aera: AT), which splits. Both tubes run parallel to the tongue bone (Stylohyoideum) towards the skull base. The wider tube leads to the pterygoid sinus (Sinus pterygoideus: PS), where it ends funnel-shaped (fig. 57 and 58). The thinner tube ends caudally in the ear capsule (B) (fig. 59 and 60). In the region where the tubes separate, the muscular tegment forms a tongue-like structure (fig. 57 B). After death the walls of the tubes are reticulated and wrinkled, indicating that during life time the tubes were wider. By these wrinkles the air-tubes can be clearly separated from the tissue of the pharynx and blood-vessels. The outer part of the air-tube (AT) tegment consists of stripped muscles running longitudinally to the tube. Inwards, the muscles run transversally or diagonally to the tube. These muscles are covered by connective tissue which is penetrated by mucous glands and blood-vessels. The inner surface of the tubes is covered by a mucosa.

Frequently the air-tubes are occupied by long nematods, which is very helpful in following the course of the tubes.

In all toothed whales the course of the air-tubes is more or less similar (fig. 57 and 58). Only the air-tube course of the sperm whale differs (fig. 58 C). The air-tubes of the sperm whale originate in a tissue sac of the pharynx. In the same sac ends the Eustachian tube of the sperm whale too.

The pterygoid sinuses of the toothed whales are situated below the skull base (fig. 57 and 58 PS). Caudally the sinuses of the sperm whale extend to the neck (fig. 62) and are situated laterally of the pterygoid laminae (Lamina pterygoidea: fig. 5, 17a). Rostrally the pterygoid sinuses of the sperm whale end laterally to the palatine bone. The same morphology of the pterygoid sinuses have been found in the dwarf sperm whale (*Kogia simus*), in Cuvier's beaked whale (*Ziphius cavirostris*), and in the bottle nose whale (*Hyperoodon ampullatus*).

Bei den anderen untersuchten Zahnwalen erstrecken sich die Luftsäcke (PS) von den Ohrkapseln (B) rostral bis in die Keilbeingruben (Fossa pterygoidea: Abb. 3, 17b und Abb. 63). Die ventralen Abdeckungen der Keilbeingruben (Abb. 64 bis 66) bestehen im Bereich der Luftsäcke aus sehr porösem, oft mit Löchern durchsetztem Knochenmaterial, das durch querlaufende Knochenverstärkungen stabilisiert sein kann. Die Wandungen der Luftsäcke bestehen aus festem Bindegewebe, das Lumen ist mit einer Schleimhaut ausgekleidet. Lateral überspannt ein Muskel (Musculus sinus exterior) den Luftsack, der caudal an den Fortsätzen des Schläfenbeins (Os temporale proc. falciformis: Abb. 4, 11c) ansetzt und bis zum Gaumenbein zieht (Abb. 63). Angespannt drückt der Muskel die Luft aus dem Luftsack heraus. Durch die Lufttuben kann bei geschlossenem Kehlkopf die Luft zwischen der Lunge und den Luftsäcken ventilieren.

Dorsolateral, und beim Pottwal auch ventral der Luftsäcke, liegen Wundernetze (Rete mirabilis), s. Kapitel 4.

Aus den Höhlen der Ohrkapseln (Fossa bullaris) ziehen die Eustachischen Tuben (Tuba Eustachii: TE) rostral, durch die Membrane (Membrana pterygoidea: MP) in den Fenstern der Keilbeinflügel (Fenestra pterygoidea: Abb. 66, FP), in den Nasenhof (Choana) (Abb. 57 und 60). Die Mündungen der Tuben (Ostia tubae) sind sehr dünnwandig und ventral gebogen. Bei ihrem Austritt aus den Höhlen der Bulla ist der innere Durchmesser der Tuben beim Schweinswal 6 mm, beim Weißschnauzendelphin 8 mm, ihre Wandungen sind dort 2 mm dick. Rostral verjüngen sich die Tuben und haben beim Durchgang durch die Membran zum Nasenhof außen nur noch einen Durchmesser von weniger als 1,5 mm. Der innere Durchmesser der Tuben ist hier kleiner als 0,15 mm.

Boenninghaus (1904) gibt für den engsten Bereich dieser Tuben beim Schweinswal einen Innendurchmesser von 0,1 bis 0,15 mm an, bei einer Wandstärke von nur 0,5 bis 0,8 mm. Bei allen anderen Delphiniden waren die Tuben in den genannten Bereichen nicht viel dicker. Innerhalb des Nasenhofes sind die Mündungen der Tuben schwer zu finden, weil sie auf Grund ihrer Dünnhäutigkeit immer zusammenklappen.

The pterygoid sinuses (PS) of the other toothed whales extend from the ear-capsule (B) into the pterygoid holes (Fossa pterygoidea: fig. 3 17b and fig. 63). The ventral roofs of the pterygoid holes are very porous and can be stabilized by ossified cross buttresses (fig. 64, 65 and 66). The walls of the pterygoid sinuses originate from strong connective tissue, and are on the inside covered by a mucosa. Laterally the pterygoid sinus wall is overstrained by a muscle (Musculus sinus exterior). The muscle extends from the finger-like processes (Os temporale proc. falciformis: fig. 4, 11c) to the palatine bone (fig. 63). The stretching muscle presses the air out of the pterygoid sinus. When the laryngeal tube is closed, the air still can ventilate between the lungs and the pterygoid sinuses.

Dorsolaterally of the pterygoid sinuses, and also ventrally, in sperm whales, miraculous nets (Rete mirabilis) are placed, see chapter 4.

On the inside of the external wall of the pterygoid sinus the Eustachian tube (Tuba eustachii: TE) runs from the ear-capsule hole (Fossa bullaris) to the nose court (Choana) (fig. 57 and 60), after penetrating the membrane (Membrana pterygoidea: MP) of the window of the pterygoid bone (Fenestra pterygoidea: fig. 66, FP). The wall of the Eustachian tube-mouth (Ostia tubae) is very thin and turns ventrally. Near the exit of the ear-capsule the Eustachian tube of the harbour porpoise has inwards a diameter of 6 mm, while the Eustachian tube of the white beaked dolphin has 8 mm; the walls have a thickness up to 2 mm. At the passage into the nose court the diameter of the Eustachian tube is less than 1,5 mm, and its inner diameter is less than 0,15 mm.

The walls of the Eustachian tube of the harbour porpoise, measured by Boenninghaus (1904), had at its smallest part a diameter of 0,5 to 0,8 mm. In all dolphins the form of the Eustachian tube is nearly similar. The mouths of the Eustachian tubes are very difficult to find, because the tissue is very thin, and invisibly inserted into the wall of the nose hole.

In den medialen Flügeln der Keilbeine liegt auf jeder Seite ein Fenster (Fenestra pterygoidea), das von einer Membran (Membrana pterygoidea) überspannt ist (Abb. 57 und 61). An dieser Membran (Abb. 61, MP) setzt ein kleiner Muskel (Musculus membranae pterygoidis) an, der die Membran spannen kann. Durch die Anspannung der Membran wird der Durchlaß in den Eustachischen Tube gesteuert.

Mit Hilfe der Abzweigungen vom Kehlkopf erzeugen die Zahnwale ihre Töne.

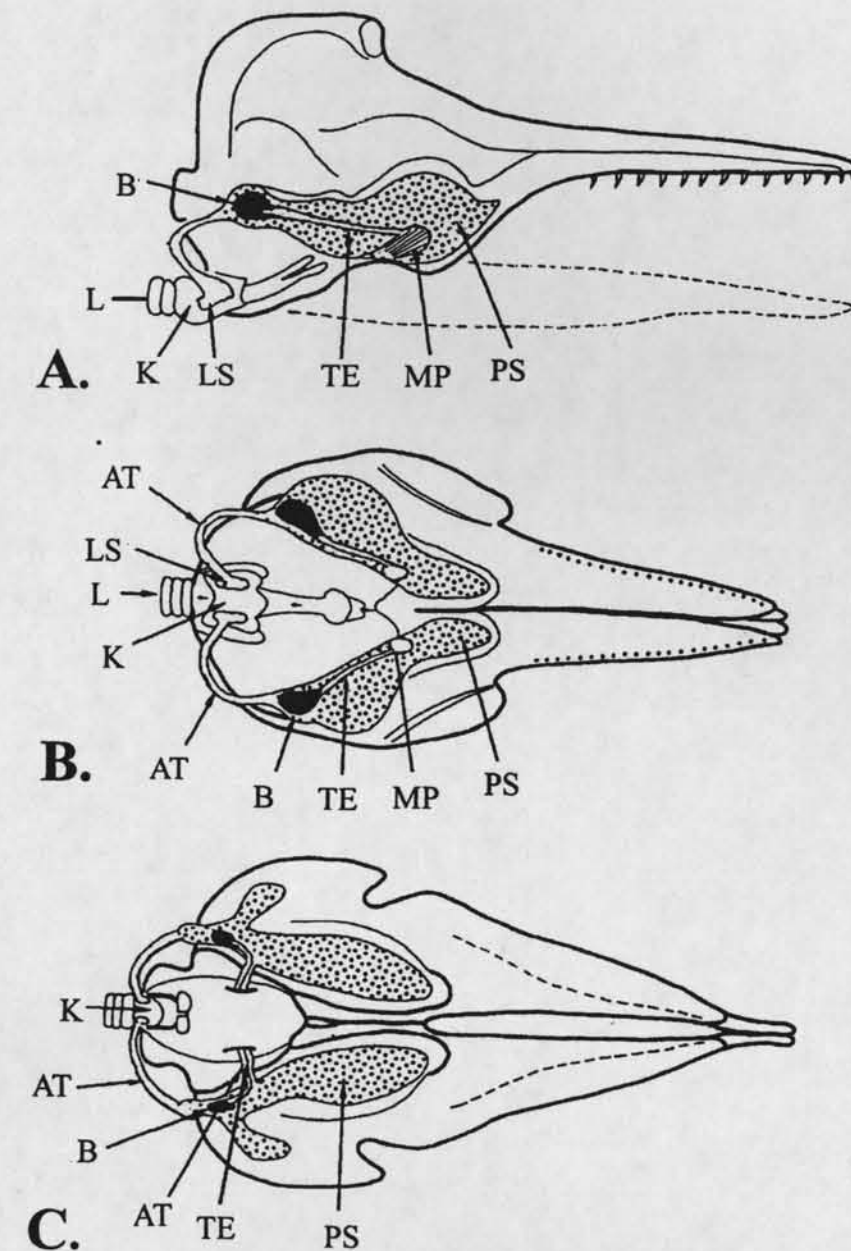


Abb. 58 / Fig.58

The medial laminae of the pterygoid bone have a window (Fenestra pterygoidea) in which a membrane (Membrana pterygoidea) is inserted (fig. 57 and 61). On this membrane (fig. 61, MP) acts a muscle (Musculus membranae pterygoidis). The contraction of this muscle stretches the membrane. Simultaneously the membrane presses the Eustachian tube, and therefore regulates the passage of the air.

With the derivatives of the larynx toothed whales produce sounds.

Abb. 58. Schematisierte Modelle der Luftwege unterhalb der Schädelbasis von Zahnwalen.

A: Delphin, Profilansicht,
B: Delphin, ventral Ansicht,
C: Pottwal , ventral Ansicht.

Fig. 58. Schematic models of the air passage below the skull base of toothed whales.

A: Dolphin, lateral view,
B: Dolphin, ventral view,
C: Sperm whale, ventral view.

AT Lufttube - Air-tube
B Ohrkapsel - ear-capsule
L Kehlkopf - larynx
LS Laryngealsack - laryngeal sac
MP Membran - membrane
PS Luftsack - pterygoid sinus
T Luftröhre - trachea
TE Eustachische Tube - Eustachian tube.

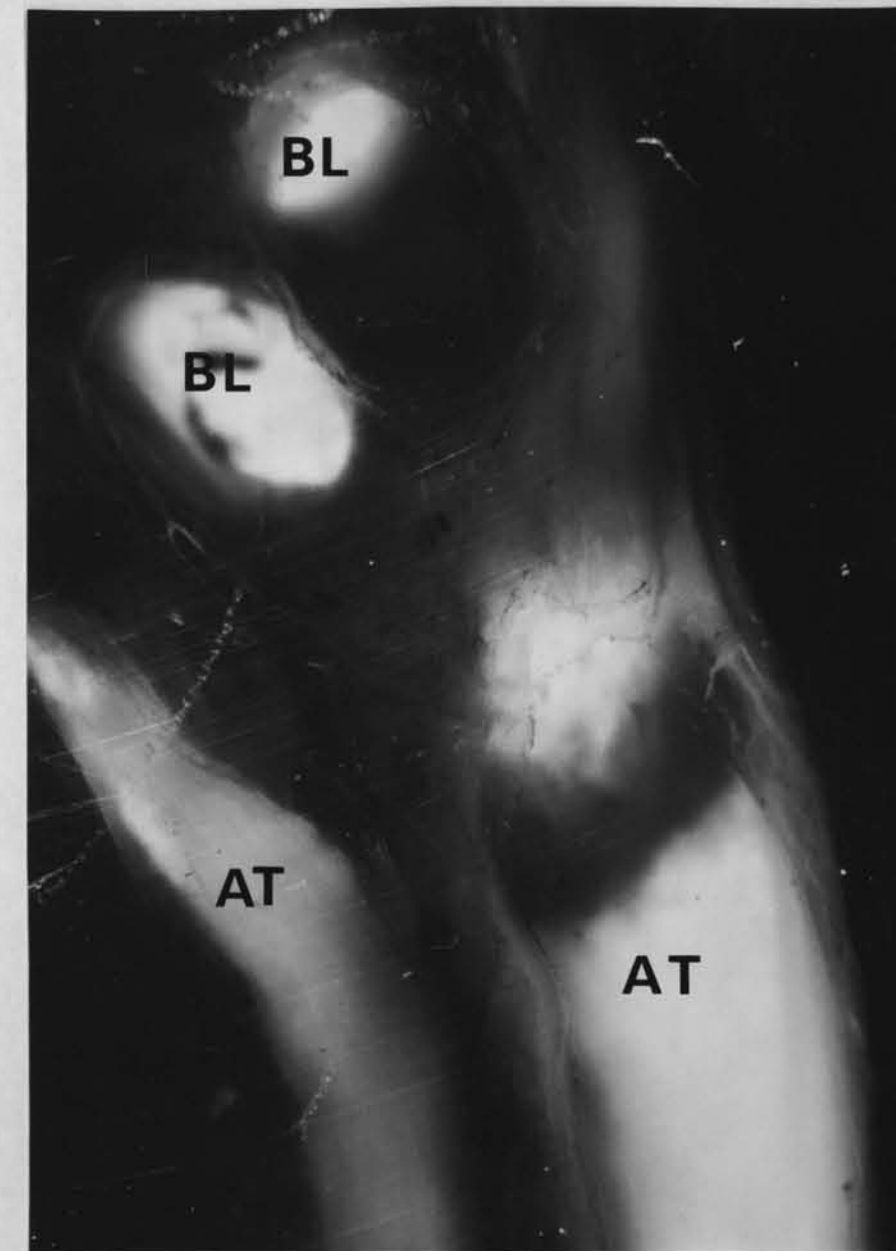


Abb. 59 A. / Fig. 59 A.

The medial laminae of the pterygoid bone have a window (Fenestra pterygoidea) in which a membrane (Membrana pterygoidea) is inserted (fig. 57 and 61). On this membrane (fig. 61, MP) acts a muscle (Musculus membranae pterygoidis). The contraction of this muscle stretches the membrane. Simultaneously the membrane presses the Eustachian tube, and therefore regulates the passage of the air.

With the derivatives of the larynx toothed whales produce sounds.

Abb. 58. Schematisierte Modelle der Luftwege unterhalb der Schädelbasis von Zahnwalen.

A: Delphin, Profilansicht,
B: Delphin, ventral Ansicht,
C: Pottwal , ventral Ansicht.

Fig. 58. Schematic models of the air passage below the skull base of toothed whales.

A: Dolphin, lateral view,
B: Dolphin, ventral view,
C: Sperm whale, ventral view.

AT Lufttube - Air-tube
B Ohrkapsel - ear-capsule
L Kehlkopf - larynx
LS Laryngealsack - laryngeal sac
MP Membran - membrane
PS Luftsack - pterygoid sinus
T Luftröhre - trachea
TE Eustachische Tube - Eustachian tube.

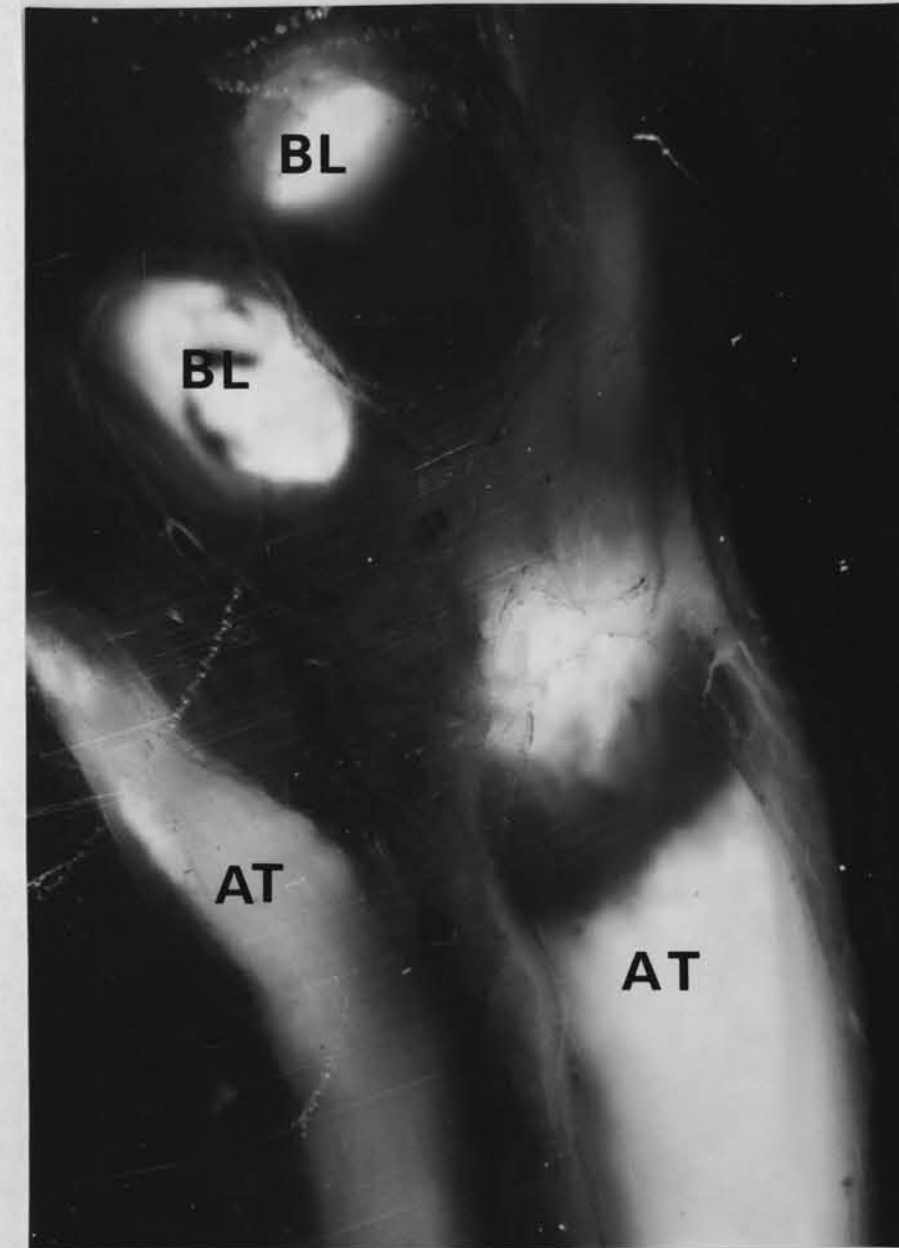


Abb. 59 A. / Fig. 59 A.

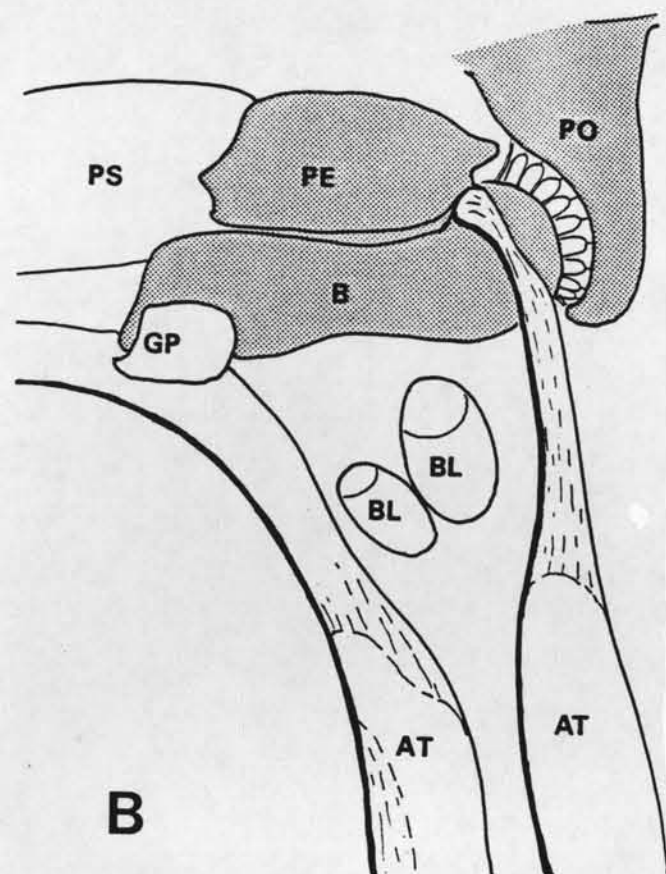


Abb. 59 A und B. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Längsschnitt durch die Lufttuben, caudalventral der Ohrkapsel.

Schnittdicke 5 mm, Vergr. 4 x.

Zwischen den Lufttuben (AT) liegen zwei Blutgefäße (BL). Die rechte Lufttube führt zum Mittelohr (s. Abb. 60). Die linke Tube erweitert sich zum Luftsack. Bulla (B), Ohrspeicheldrüse (GP), Perioticum (PE), Hinterhauptsbein (PO), Luftsack (PS).

Fig. 59 A and B. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Longitudinal section through the air-tubes caudalventrally of the ear-capsule. Thickness of the slice 5 mm, magnif. 4 x.

Between the air-tubes (AT) there are blood-vessels (BL). The right air tube leads to the middle ear (see fig. 60). Bulla (B), parotid gland (GP), periotic bone (PE), occipital bone (PO), pterygoid sinus (PS).

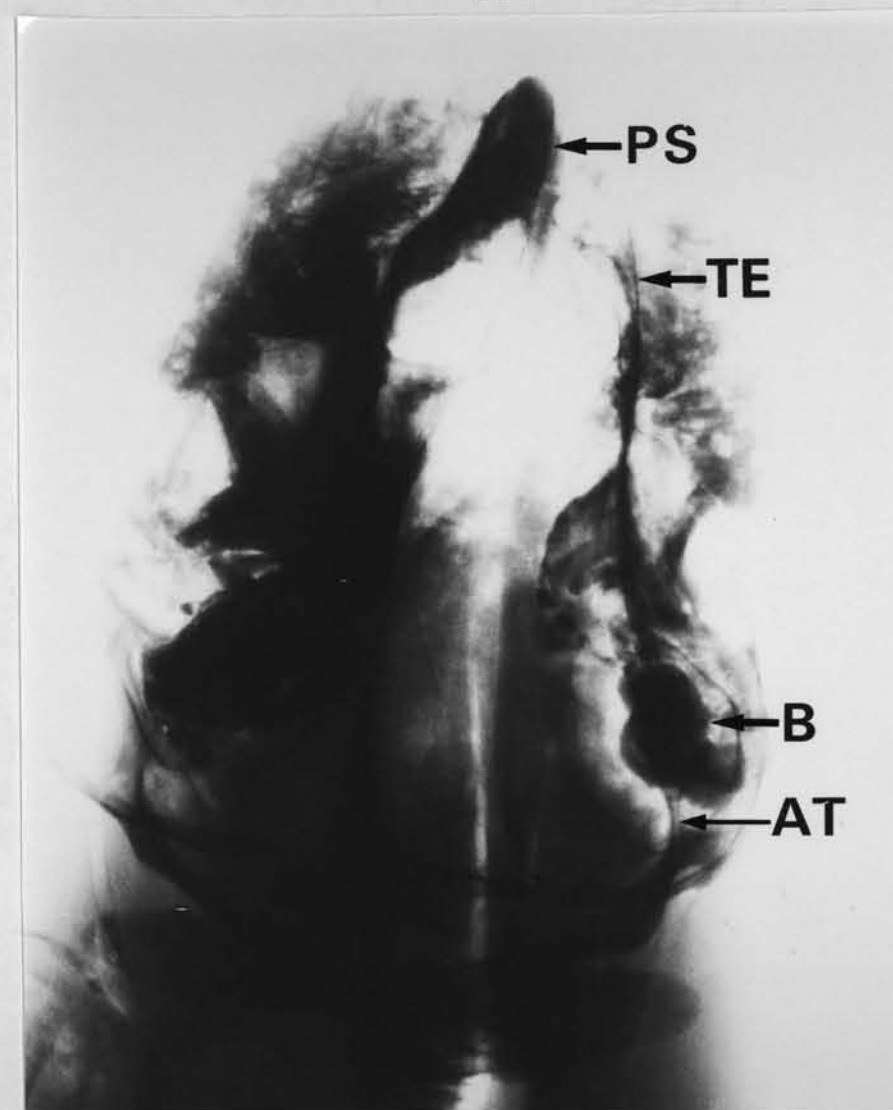


Abb. 60. *Delphinus delphis* Linné 1758, Gemeiner Delphin.

Röntgenbild der Schädelbasis, 50% verkleinert. R-foto: Behrmann.

Die massive Ohrkapsel (B) hebt sich deutlich ab. Caudal mündet in die Ohrkapsel trichterförmig eine Lufttube (AT). Rostral zieht aus der Ohrkapsel die Eustachische Tube (TE) zur Nasenhöhle. Der Luftsack (PS), hier gefüllt mit Kontrastmittel, umrundet lateral die Nasenhöhle und zieht rostral bis unter das Gaumendach.

Fig. 60. *Delphinus delphis* Linné, 1758, Common dolphin.

X-ray photograph of the skull-base reduced to 50%. X-photo: Behrmann.

The solid ear-capsule (B) clearly stands out from the skull. An air-tube (AT) caudally runs funnel-shaped into the ear-capsule. Out of the ear-capsule rostrally runs the Eustachian Tube (TE) to the nose hole. The pterygoid sinus filled by contrast fluid, surrounds the nose hole and ends below the palatine bone.

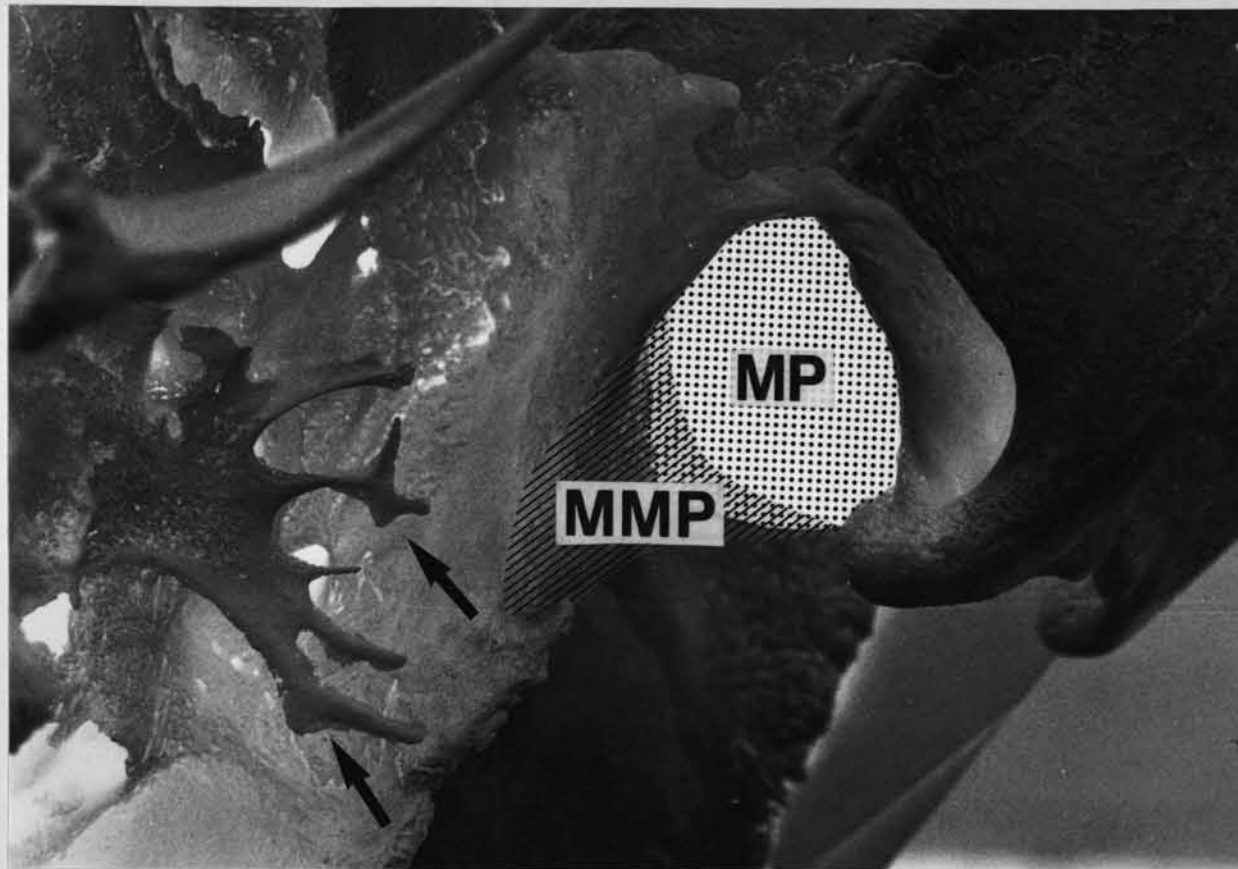


Abb 61. *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846),
Weißschnauzendelphin. Vergr. 2 x.
Die Lage der Schallmembran (MP) und der sie spannende Muskel (MMP).
Bei diesem alten Tier sind die fingerförmigen Knochen (links im
Bild ←) besonders gut ausgebildet.
Foto: Behrmann

Fig. 61. *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846),
White beaked dolphin. Magnif. 2 x.
The position of the sound-membrane (MP) and its stretching muscle
(MMP). Well finished are the finger-like bones of this old animal
(left side of the figure ←).
Photo: Behrmann

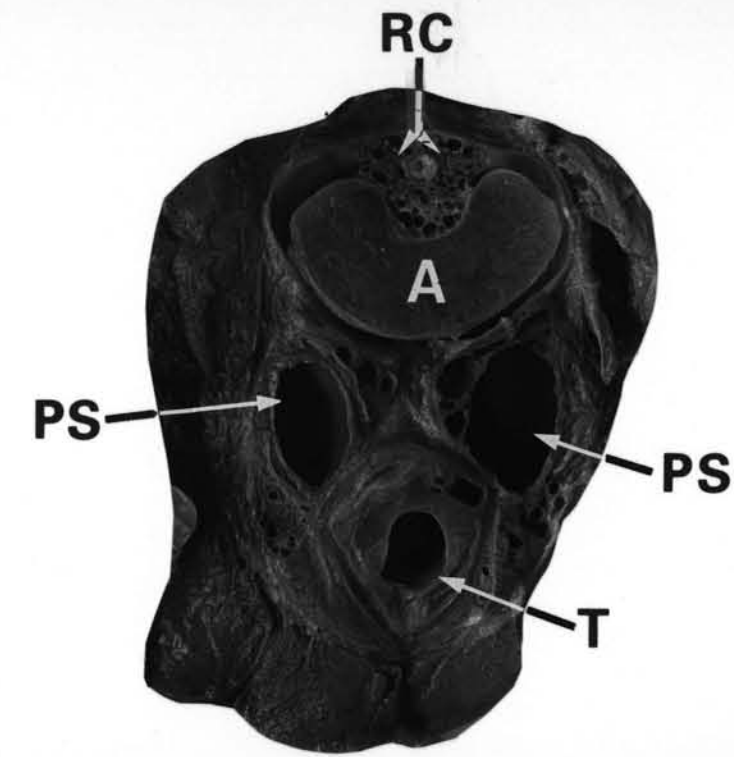


Abb. 62. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.
Querschnitt durch den Hals eines Embryos. Atlas (A), Luftröhre (T),
Luftsäcke (PS), Wundernetz (RC).
Foto: Behrmann

Fig. 62. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, sperm whale.
Cross section through the neck of an embryo. Atlas (A), trachea (T),
pterygoid sinus (PS), rete mirabilis (RM).
Photo: Behrmann

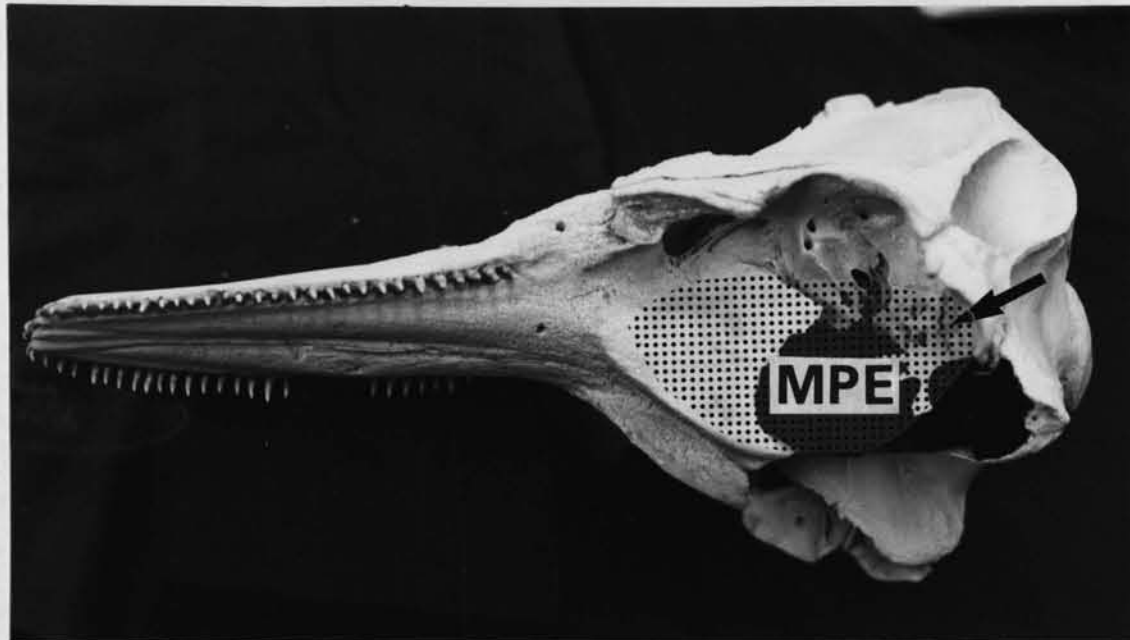


Abb. 63. *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846),
Weißschnauzendelphin. 1/3 natürlicher Größe.
Lage des äußeren Luftsackmuskels (MPE). Fingerförmige
Knochen (←).

Fig. 63. *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846),
white beaked dolphin. 1/3 of real length.
The position of the external muscle of the pterygoid sinus (MPE).
Finger-like bones (←).



Abb. 64. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Ventralansicht der perforierten Abdeckung der Keilbeingruben.
Vergr. 2 x.
Foto: Behrmann

Fig. 64. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Ventral view of the perforated roofs of the pterygoid hole.
Magnif. 2 x.
Photo: Behrmann

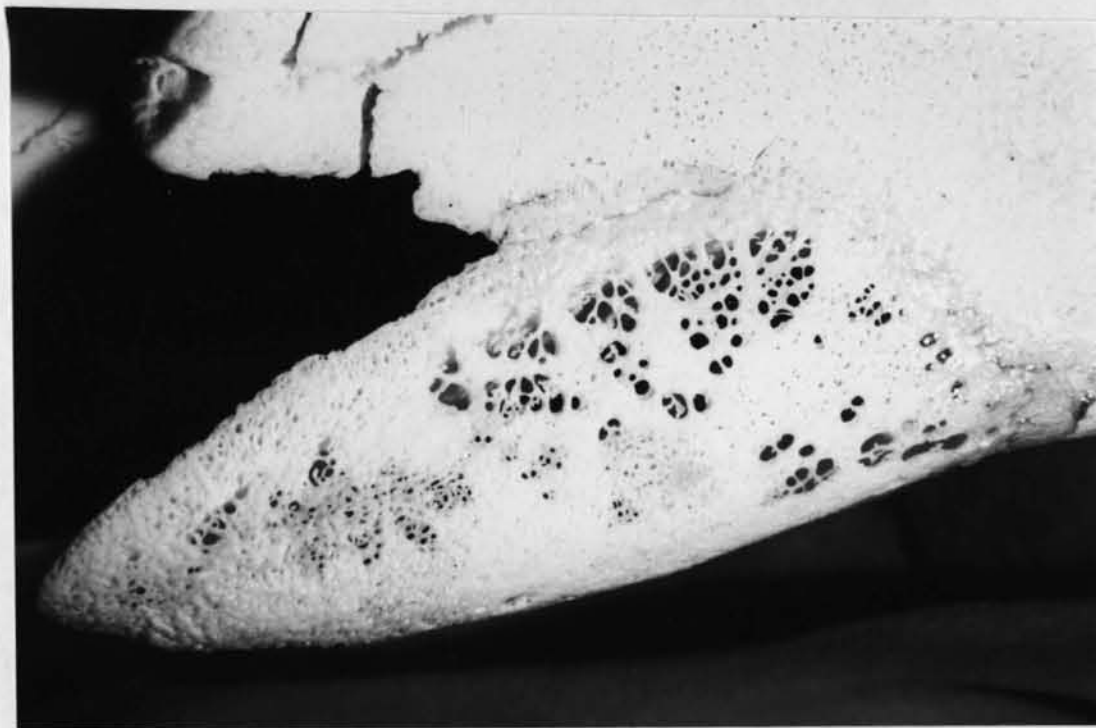


Abb. 65. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
 Profilansicht der perforierten Abdeckung der Keilbeingrube.
 Vergr. 5 x.
 Foto: Behrmann

Fig. 65. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
 Lateral view of the perforated roof of the pterygoid hole.
 Magnif. 5 x.
 Photo: Behrmann



Abb. 66. *Delphinus delphis* Linné, 1758, Delphin.
 Hier sind die Abdeckungen der Keilbeingruben durch knöcherne
 Querstreben verstärkt. Vergr. 1,5 x.
 Foto: Behrmann

Fig. 66. *Delphinus delphis* Linné, 1758, common dolphin.
 Here the roofs of the pterygoid holes are stabilized by ossified tranverse
 buttresses. Magnif. 1,5 x.
 Photo: Behrmann

Literatur References
Kapitel 3 / Chapter 3

- Behrmann, G. 1984. Beitrag zur funktionellen Anatomie des Nasen-Rachenraumes beim Pottwal *Physeter macrocephalus* Linné, 1758. Veröffentlichungen des Insti. f. Meeresf., Bremerh., 20, 63 - 74.
- Behrmann, G. 1985. Kurzer Vorbericht über den in Bremerhaven angelandeten Pottwal *Physeter macrocephalus*, L.1758. Der Präparator, 31/2, 59 - 62.
- Behrmann, G. 1987a. The echolocation system in the harbour porpoise *Phocoena phocoena*. In: JM Broekema & C.Smeenk (eds.), European Cetacean Society Newsletter, 1, 33 - 40.
- Behrmann, G. 1987b. Morphology and histology of the laryngeal sac of toothed whales. Aquatic mammals 13/3, 119 - 121.
- Boenninghaus, G. 1904. Das Ohr des Zahnwals. Zool. Jahrb.: Abt. Anatomie 19, 189 - 360.
- Dubois, E. 1986. Über den Larynx (der Cetaceen). Webers Studien über Säugetiere, 88 - 111.
- Hosokawa, H. 1950. On the cetacean larynx, with special remarks on the laryngeal sac of the Sei whale and the aryteno-epiglottical tube of the sperm whale. Scient. Rep. of the Whales Res. Inst. 3, 23 - 61.
- Negus, V.E. 1962. The comparative anatomy and physiology of the larynx. Hafner Publishing Company, New York/London, 1 - 182.
- Purves, P.E. 1966. Anatomical and experimental observations on the cetacean sonar system. In: R.G. Busnel (ed.). Les systkes sonars animaux. Vol. I., Laboratoire de Physiologie Acoustique INRA, Jouy-en-Josas, 197 - 270.
- Purves, P.E. & G.E. Pilleri, 1983. Echolocation in whales and dolphins: i-xiii, 1 - 261. Academic Press, London.
- Reisenbach de Haan F.W. 1957. Hearing in whales. Acta Oto-Laryngologica, Supplementum, 134, 1 - 114.
- Schenkkan, E.J. 1973. On the comparative anatomy and function of the nasal tract in odontocetes (Mammalia, Cetacea). Bijdragen tot de Dierkunde, 43, 127 - 159.

4. Kapitel

Die Blutgefäße im Zahnwalkopf

An Hand von Querschnitten durch den Kopf größerer Schweinswale wurde der Verlauf der Blutgefäße sowie die Lage der dazugehörenden Wundernetze (*Rete mirabilis*) verfolgt und auf die schematisierten Karten in Längsrichtung zum Schädel übertragen. Diese Modelle (Abb. 67 und 68) sind auf andere delphinartige Zahnwale in etwa übertragbar, jedoch nicht auf den Pottwal, von dem bis heute kein diesbezügliches Material vorliegt.

Venöse und arterielle Blutgefäße laufen in verschiedenen Gebieten des Kopfes gegeneinander, wobei ein Wärmeaustausch stattfindet. Weil diese Funktion bis in jüngste Zeit unbekannt war, wurden diese durch die Verschlingungen der Blutgefäße schwammartig aussehenden Gebilde Wundernetze genannt. Bei den delphinartigen Zahnwalen liegen Wundernetze im Wirbelkanal des Halses (*Rete cervicalis*: RC), unterhalb der Schädelbasis (*Rete basi-cranialis*) und dorsal der Pterygoidsäcke (*Rete sinus pterygoidei*) (Abb. 67 bis 71).

Weil die Wale keine Schweißdrüsen haben, können sie auch nicht wie andere Säugetiere ihre Innentemperatur durch Schweiß regulieren. Bei körperlichen Anstrengungen kann es zur Erhöhung der Körpertemperatur kommen, was bei den Geschlechtsorganen und dem Hirn zu Funktionsstörungen führen würde. Dies wird durch die Wundernetze verhindert. Das Blut der zum Hirn führenden Arterien wird in den Wundernetzen durch das von der Peripherie her strömende kältere Venenblut abgekühlt. Die Wundernetze regulieren also die Temperatur im Hirn.

Abweichend von den delphinartigen Zahnwalen ist auch hierbei wieder der Pottwal. Er besitzt außer den genannten noch sehr große Wundernetze unterhalb des Kehlkopfs (*Rete sublaryngealis*: RL) (Abb. 70). Das Wundernetzsystem des Halsraumes erstreckt sich weit in den Hirnraum hinein und überzieht caudal das ganze Hirn (Abb. 67 und 71).

Chapter 4

The blood vessels in the toothed whale head

Using a large number of transverse sections through heads of old harbour porpoises, the passages of the blood vessels and the localities of the miraculous networks (Rete mirabilis) were explored, and the findings were transcribed to sketch maps of the head in longitudinal direction. These models (fig. 67 and 68) are almost comparable with other dolphin heads, but not with the head of the sperm whale. An examination of the blood system of the sperm whale is still lacking.

Venous and arterial blood vessels in the diverse regions of the head run against each other, exchanging the blood temperature. As this function in the past had been unknown, the sponge-like organ was named "miraculous network". Dolphins possess miraculous networks in the cervical channel of the neck (Rete cervicalis: RC), below the base of the skull (Rete basi-cranialis), and dorsally of the pterygoid sinuses (Rete sinus pterygoidei) (fig. 67 up to 68).

Whales are not able to sweat, they have no sweat glands and therefore cannot regulate their body temperature like other mammals by sweating. During physical efforts the blood temperature rises which leads to disturbances in the genitals and the brain, this is prevented by the miraculous network.

All arterial blood which supplies the brain gets colder in the miraculous networks by the cold venous blood coming from the peripheral regions of the skin. The miraculous networks have consequently the function of a radiator.

Different to dolphins is the situation of miraculous networks in the sperm whale, where tall miraculous networks exist at both sides below the pterygoid sinuses (Rete sublaryngealis: RL) (fig. 70). The cervical miraculous network (Rete cervicalis: RC) of the sperm whale extends into the skull capsule and covers the entire caudal part of the brain (fig. 70 and 71).

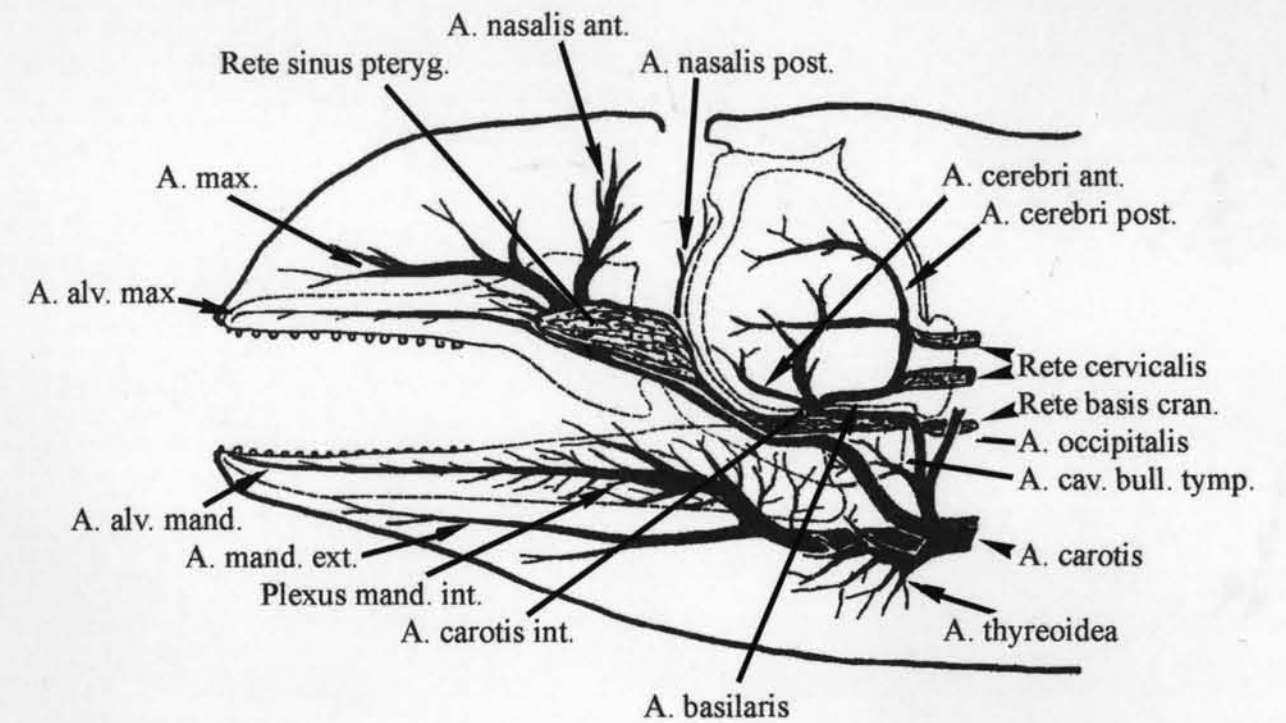


Abb. 67. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Schematischer Aufriß der Verzweigungen der Arteria carotis communis.

Fig. 67. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Schematic sketch of the branches of the arteria carotis communis.

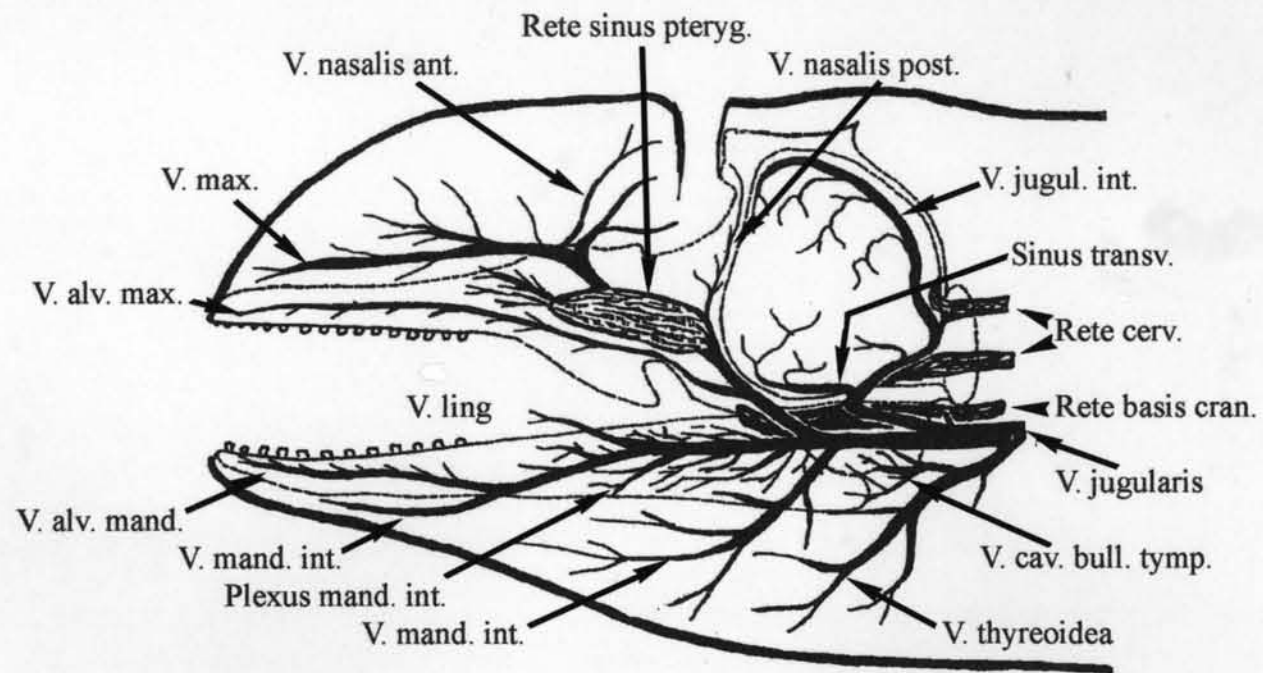


Abb. 68. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Schematischer Aufriß der Verzweigungen der Vena jugularis communis.

Fig. 68. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Schematic sketch of the branches of the vena jugularis communis.

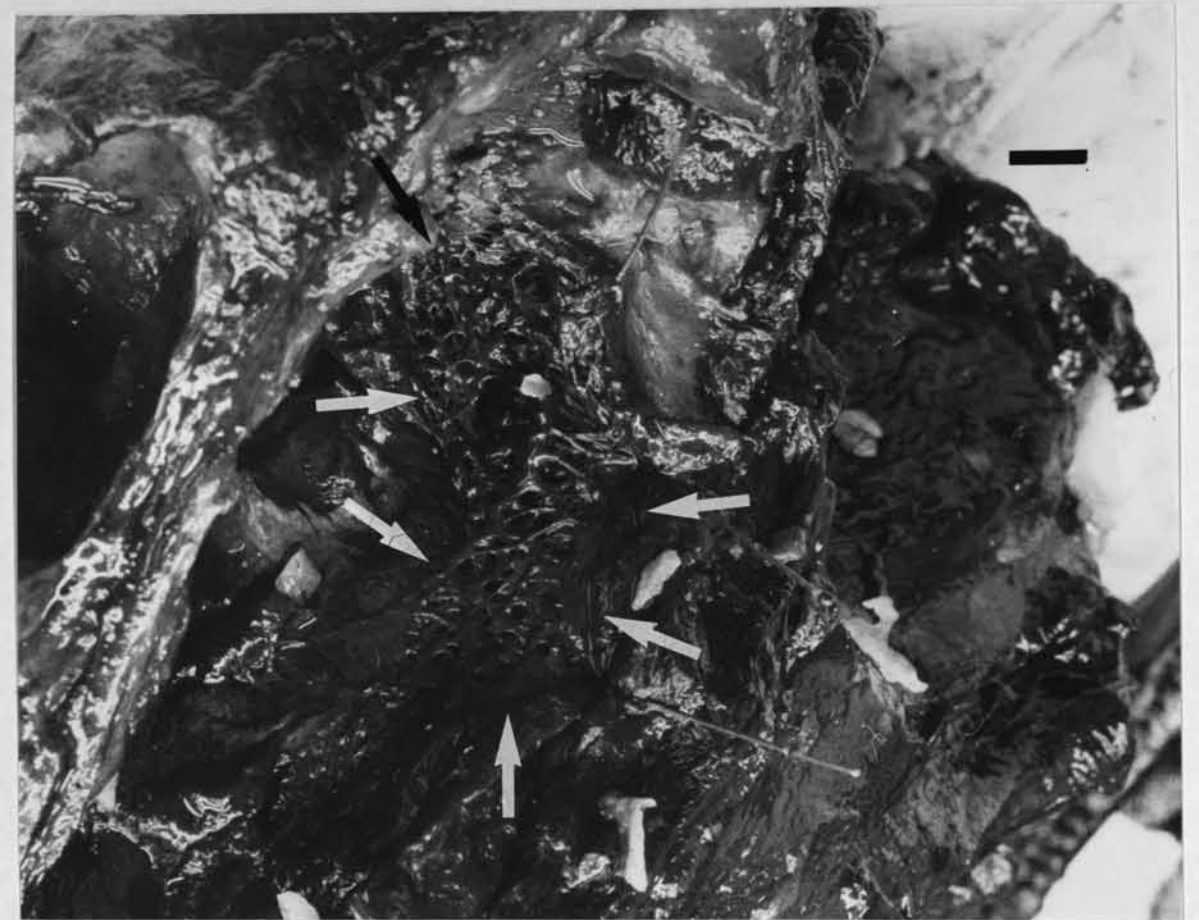


Abb. 69. *Lagenorhynchus acutus* (Gray, 1828), Weißseitendelphin.
Das schwammartige "Wundernetz" (Rete sinus pteryg.), Maßstab 1 cm.
Foto: Behrmann

Fig. 69. *Lagenorhynchus acutus* (Gray, 1828), white-sided dolphin.
The sponge-like "miraculous network" (Rete sinus pteryg.), scale 1 cm.
Photo: Behrmann

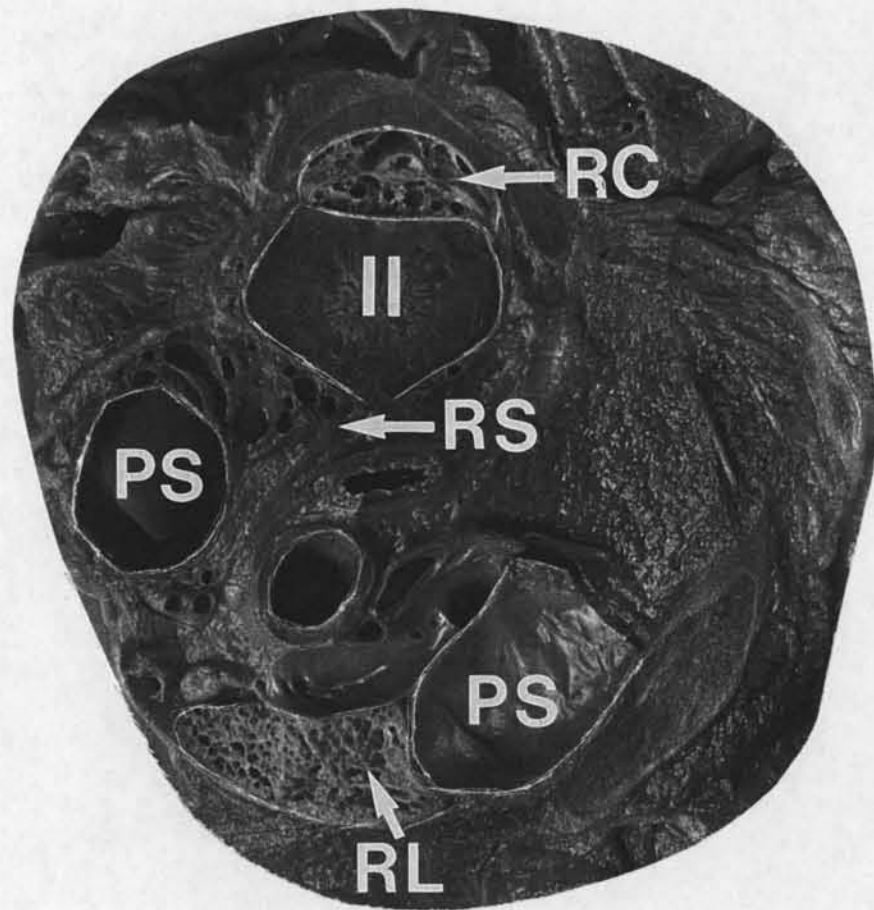


Abb. 70. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.
Schräger Querschnitt durch den Hals eines jungen Pottwals. Zweiter Halswirbel (II), Sinus pterygoidei (PS), Rete cervicalis (RC), Rete sublaryngealis (RL), Rete sinus pterygoidei (RS).
Foto: Behrmann

Fig. 70. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Sperm whale.
Oblique transverse section through the neck of a young sperm whale. Second vertebra (II), sinus pterygoidei (PS), rete cervicalis (RC), rete sublaryngealis (RL), rete sinus pterygoidei (RS).
Photo: Behrmann

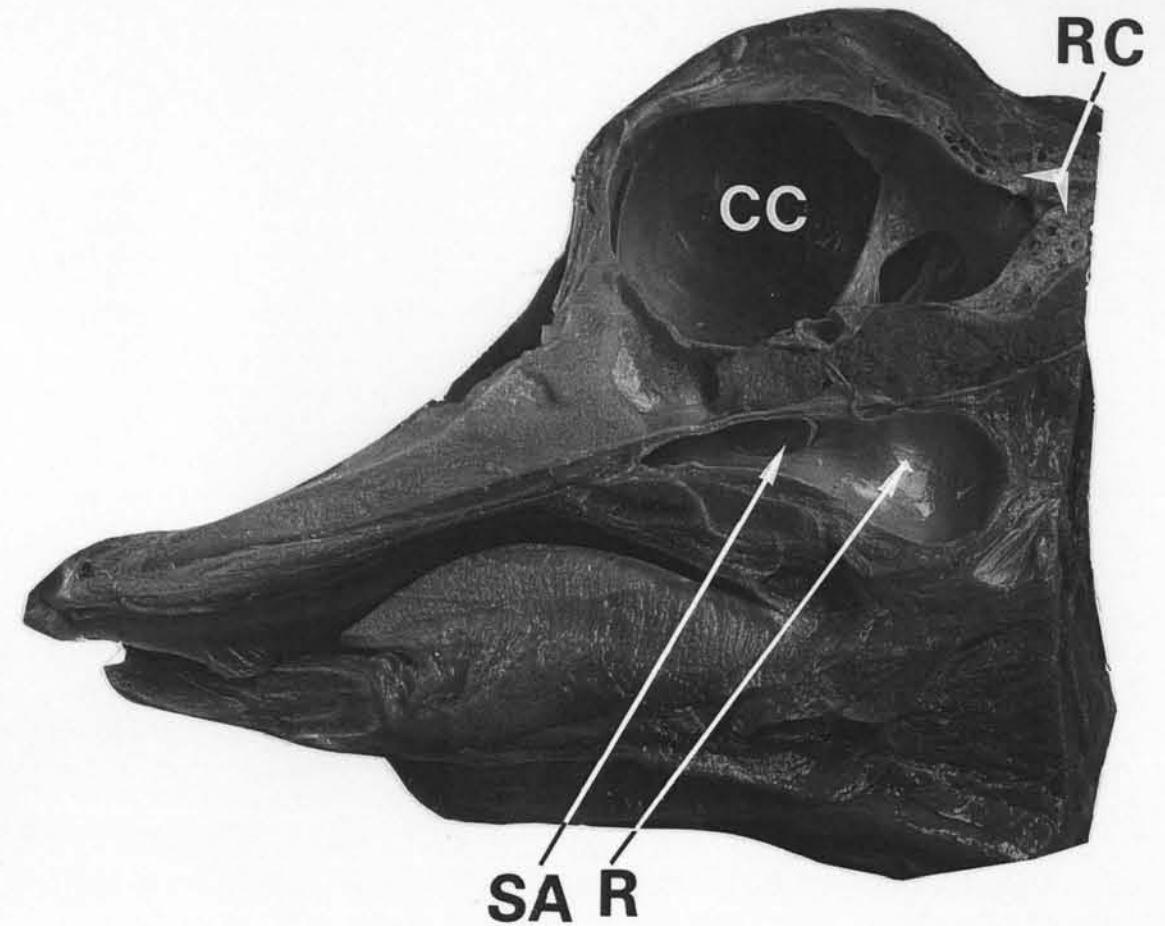


Abb. 71. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Pottwal.
Längsschnitt durch den Kopf eines jungen Pottwals. Hirnkapsel (CC), Rachenraum (R), Rete cervicalis (RC), Kehlkopftasche (SA).
Foto: Behrmann

Fig. 71. *Physeter macrocephalus* Linné, 1758, Sperm whale.
Longitudinal section through the head of a young sperm whale. Brain capsule (CC), pharynx (R), rete cervicalis (RC), pharyngeal pocket (SA).
Photo: Behrmann

Literatur References**4. Kapitel / Chapter 4**

Slijper, E. J. 1973 (1936). Die Cetaceen, vergleichend, anatomisch und systematisch. Verl. A. Asher & Co. Amsterdam, 1 - 590.

5. Kapitel**Die Sinnesorgane im Zahnwalekopf****5.1. Der Geruchssinn**

Bei allen Walen sind die zum Hirn führenden Riechnerven (Nervus olfactorius) zurückgebildet (s. Kapitel 8). Die Riechhäute in der Nase sind dagegen gut erhalten und funktionsfähig (Abb. 72 und 73). Im Vestibular- und im Stirnsack liegen die von einer Schleimhaut bedeckten Riechhäute (Abb. 74). Unter den Riechhäuten liegen die Bowman'schen Drüsen (Abb. 72 und 74). Die Riechzellen haben eine längliche Form und können bis zu 120 μm lang sein. Jede Sinneszelle hat ein Sinneshaar, das bis zu 25 μm lang sein kann und viele Poren (Chemorezeptoren) hat (Abb. 75). Über den Trigemiusnerv sind die Zellen mit dem Hirn verbunden.

Vergleichbare Riechzellen und Sinneshaare besitzen, zur Zeit ihres Aufenthaltes im Wasser, die Amphibien.

Geruchssinn, siehe Kapitel 2.5.

Chapter 5

The sense-organs in the head of the toothed whale

5.1. The smell sense

In all whales the smell nerves (Nervus olfactorius) which lead to the brain are rudimentary (see Chapter 8). However, the smell regions in the nose are retained and have a definite function (fig. 72 and 73). The smell membranes are covered by a mucosa and are situated in the vestibular sac and in the frontal sac (fig. 74). Below the smell membrane exist Bowman glands (fig 72 and 74). The sense cells have a longitudinal shape with a length up to 120 μm . Each sense cell possesses a sense whip with a length up to 25 μm . The membrane of the sense whip has many pores (chemoreceptors) (fig. 75). Through the trigeminus nerve the sense cells have a connection with the brain.

The smell cells and their sense whips are comparable to those of amphibians during their life time in water.

The tast sense, see chapter 2.5.

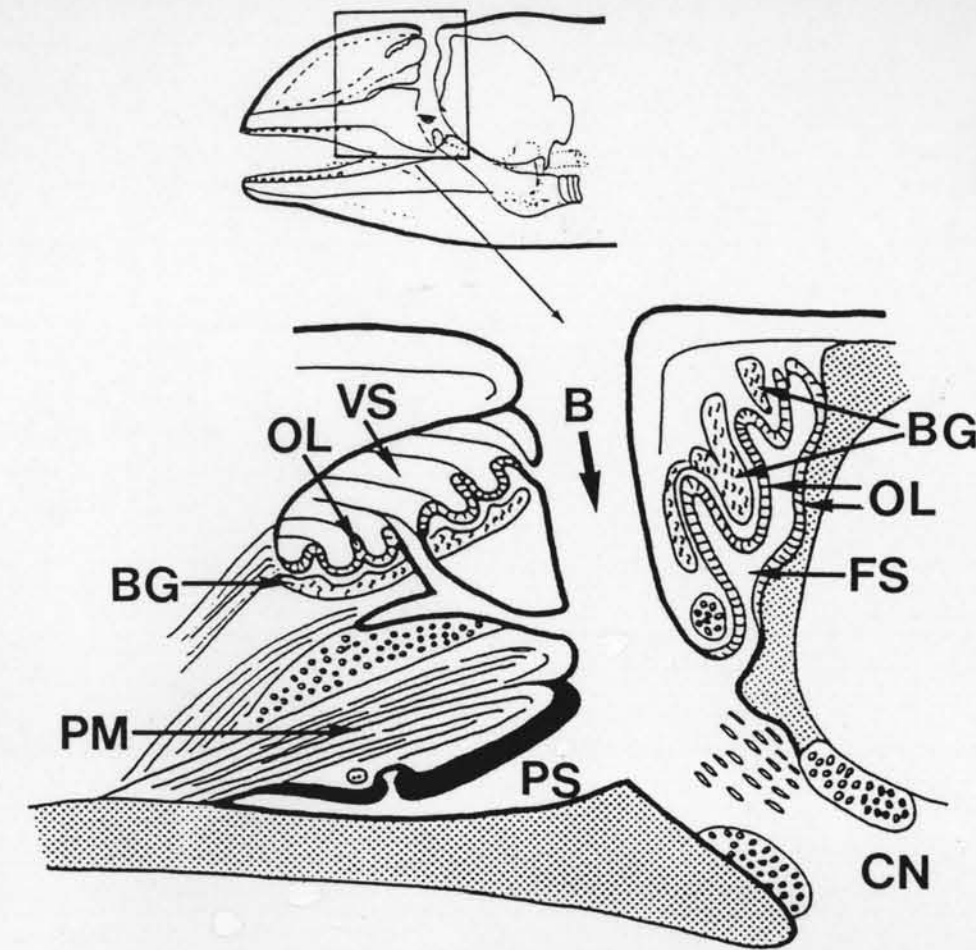


Abb. 72. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

Schematischer Längsschnitt durch die Nase.

Blasrohr (B), Bowman'sche Drüsen (BG), Nasenhöhle (CN), Stirnsack (FS), Riechhäute (OL), Stopfenmuskel (PM), Zwischenkiefersack (PS), Vestibularsack (VS).

Fig. 72. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise. Schematic longitudinal section through the nose.

Blowhole (B), Bowman glands (BG), nose hole (CN), frontal sac (FS), olfactory cuticles (OL), plugmuscle (PM), premaxillar sac (PS), vestibular sac (VS).

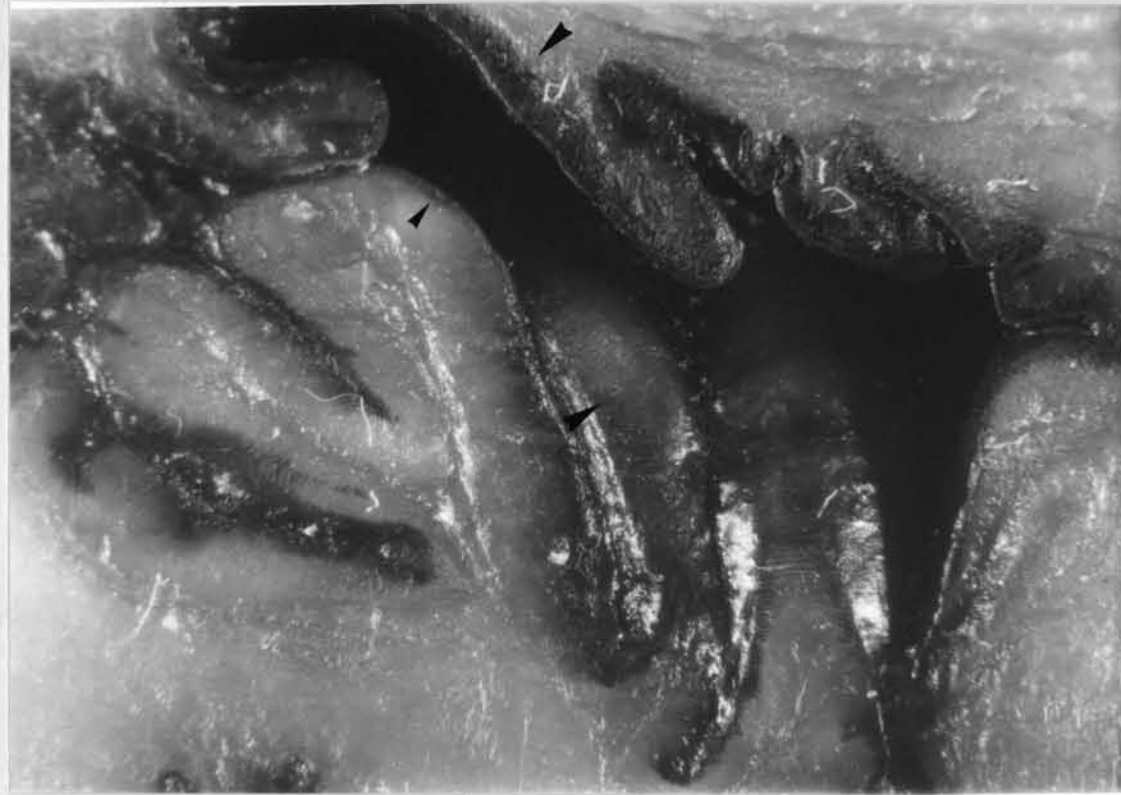


Abb. 73 *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal. Längsschnitt durch den Vestibularsack, Vergr. 10 x.

Deutlich erkennbar ist hier die unterschiedliche Dicke der Häute: Oben die dickere dunkle Epidermis; unten die dünne und gestreifte Riechhaut. Foto: Behrmann

Fig. 73. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise. Longitudinal section through the vestibular sac, magnification 10 x. The different thicknesses of the cuticles in the vestibular sac are clearly visible: The big integument above is an epidermal layer; at the bottom of the sac the integument is thin and striped like a smell cuticle. Photo: Behrmann

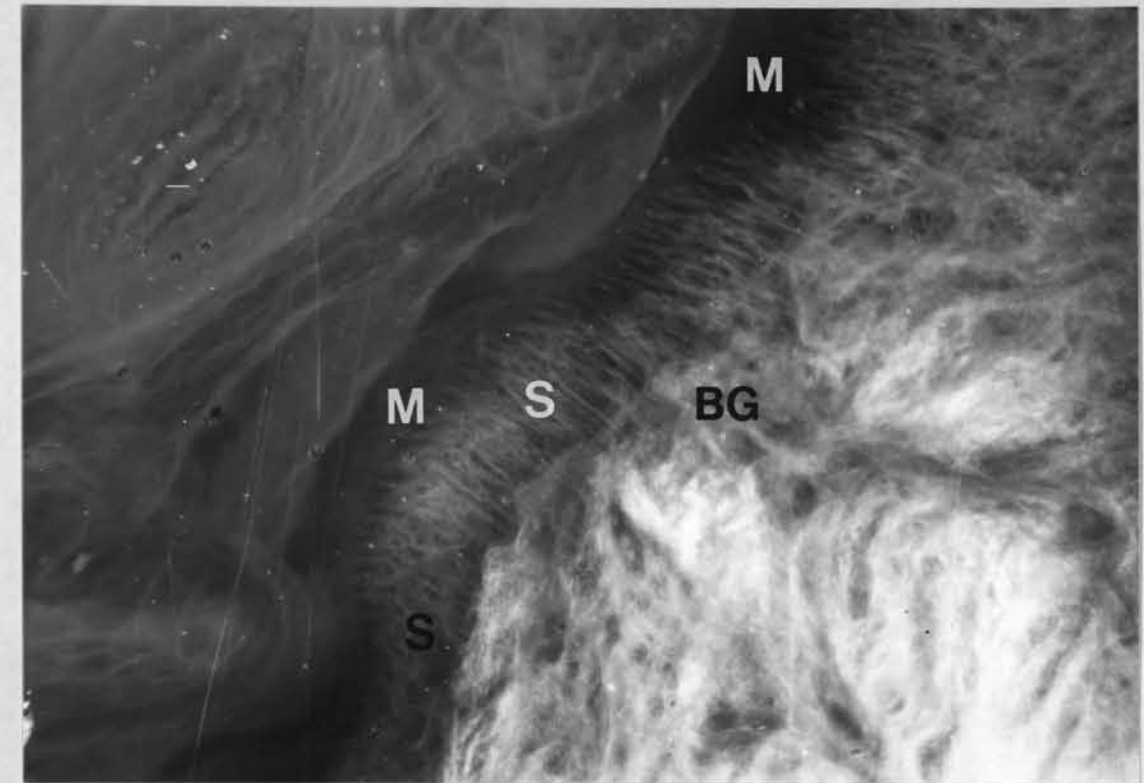


Abb. 74. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal. Ein Segment aus der Riechhaut im Stirnsack, Vergr. 50 x.

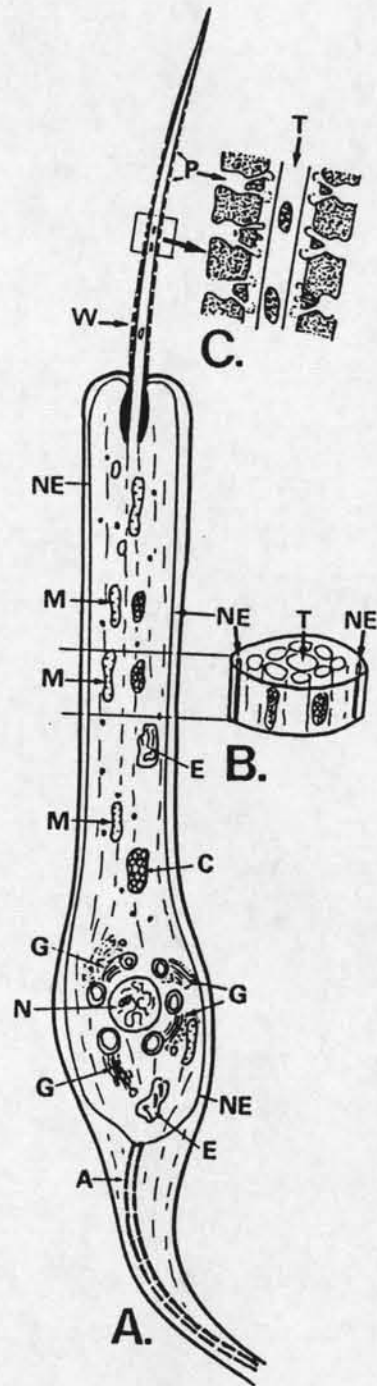
Deutlich erkennbar sind die von einer Schleimhaut (M) bedeckten Riechzellen (S). Unter den Riechzellen liegen die Bowman'schen Drüsen (BG). Foto: Behrmann

Fig. 74. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise. Part of the ol smell cuticle from the frontal sac, magn. 50 x. The smell cells (S) are clearly visible, and covered by a well preserved mucosa (M). Below the smell cuticle Bowman glands are located (BG). Photo: Behrmann

Abb. 75. *Phocoena phocoena*
(Linné, 1758), Schweinswal.
A. Modell einer Riehzelle.
B. Querschnitt durch die Zelle.
C. Ausschnitt aus dem Sinneshaar.
Maßstab 10 µm.

Fig. 75. *Phocoena phocoena*
(Linné, 1758), harbour porpoise.
A. Model of one smell cell.
B. Transverse section of the cell.
C. A sector of the sense whip.
Scale 10 µm.

A Axon (A)
C Zystosom - cystosome
E endoplasmatisches Reticulum
G Golgi-Apparat
M Mitochondrium
N Zellkern - nucleus
NE Nerv - nerve
P Pore - pore
T Mikrotube - microtubulus
W Sinneshaar - sense wip



5.2. Das Auge

Mit ihren runden, fischartigen Linsen sind die Augen der Zahnwale dem Sehen unter Wasser angepaßt. Die Sichtweite über Wasser liegt um 1,5 m; die Wale sind an der Luft also kurzsichtig. Durch die verdickte Sclera wird das Auge vor Verformungen in großen Wassertiefen geschützt. Die Tränendrüsen produzieren eine ölige Flüssigkeit, die die Hornhaut im Wasser besser schützt.

Die Augen der Wale sind verhältnismäßig klein. Die Ganges-Delphine (*Platanista gangetica* Roxburgh, 1801) sind blind. Das Sehvermögen aller Wale ist schlecht ausgebildet und entspricht in etwa dem von Tiefseefischen. Genetisch bedingt sind die Wale monochromatisch und können nur im blau-grünen Wellenbereich um 450 nm sehen (Peichl & Behrmann, 1999).

5.2. The eye

With their round fish-like lenses the eyes of toothed whales are adapted to vision in water. In the air toothed whales are short-sighted with a sight-range nearly 1,5 m. Through a strengthened sclerotica the toothed whale eye is protected against deformations by pressure in deep water. The lachrymal glands produce an oil-like fluid which protects the cornea in water.

The eyes are proportional very small. The Ganges River Dolphins (*Platanista gangetica* Roxburgh, 1801) are blind. The visual sense of all whales is not too well developed and is nearly similar to such of deepsea fishes. In genetic condition whales have a monochromatic view and see only in short-wave-length, around 450 nm, blue-green colours (Peichl & Behrmann, 1999).

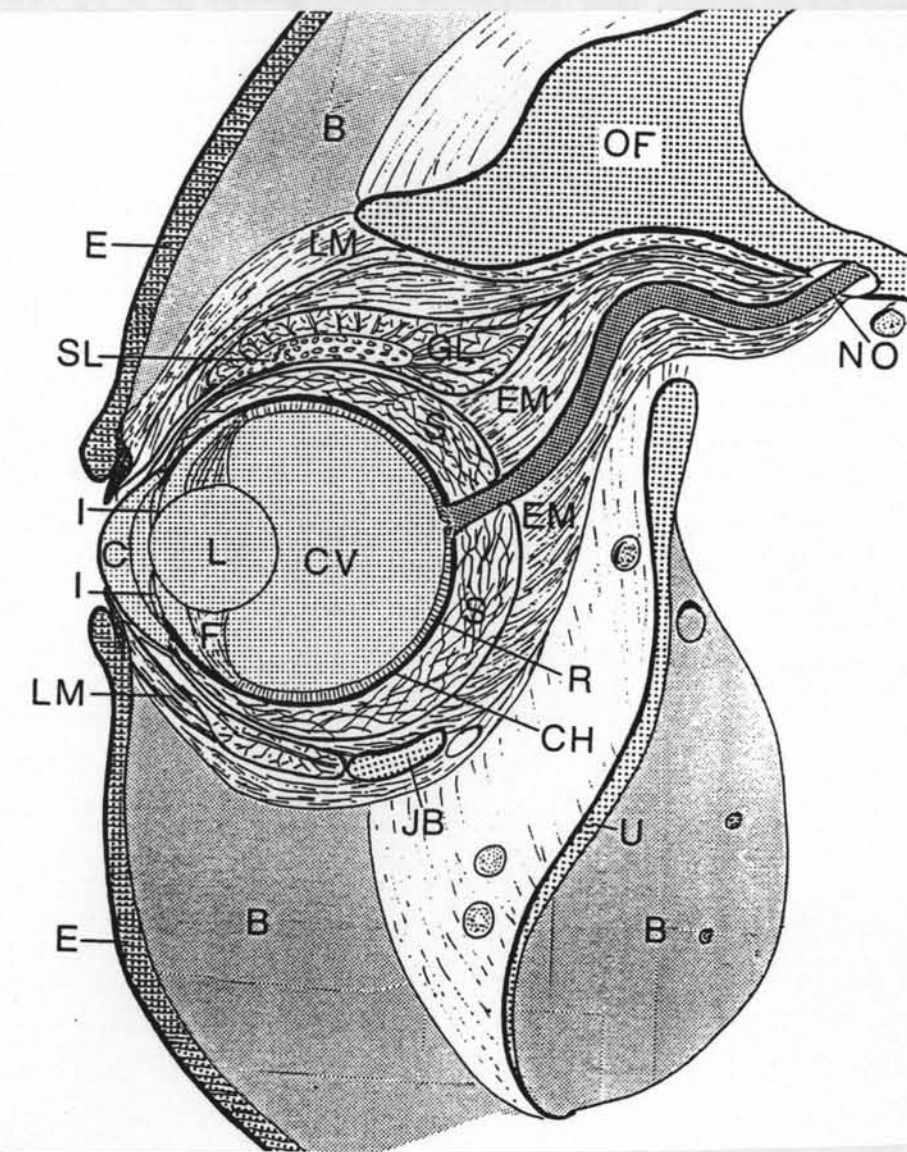


Abb. 76 / Fig. 76

Abb. 76. Schematischer Querschnitt durch ein Zahnwalauge.

Fig. 76. Schematic transverse section of a toothed whale eye.

- B** Haut- und Specklagen - dermal layer and blubber
- C** Cornea - Hornhaut - cornea
- CH** Chorioidea - Gefäßhaut - chorioidea
- CV** Corpus vitreum - Glaskörper - corpus vitreum
- E** Epidermis - Oberhaut - epidermis (E)
- EM** Augenmuskel (EM),
- F** Musculus ciliaris - Linsenmuskel - lens muscle
- G** Glandula lacrimalis - Tränendrüse - lachrymal gland
- I** Iris - Regenbogenhaut - iris
- JB** Arcus zygomaticus - Jochbogen - zygomatic bone
- L** Lens cristallina - Linse - lens
- LM** Tarsus superior & T. inferior - Lidmuskeln - eyelid muscles
- NO** Nervus opticus - Augennerv - eye nerve
- OF** Os frontale - Stirnbein - frontal bone
- R** Retina - Netzhaut - retina
- S** Sclera - harte Augenhaut - dura
- SL** Saccus lacrimalis - Tränensack - lachrymal sac
- U** Mandibula - Unterkiefer - lower jaw

5.3. Das Ohr

Die Ohrkapsel beinhaltet zwei Organe, das Gleichgewichtsorgan (Labyrinth) und das Gehörorgan (Cochlea). Beide Organe sind über den perilymphatischen Raum miteinander verbunden.

5.3. The ear

The ear capsule contains two organs, the organ of balance (Labyrinth) and the hearing organ (Cochlea). Both organs are combined by the perilymphatic-space.

5.3.1. Das Gleichgewichtsorgan

Das Gleichgewichtsorgan (Labyrinth) besteht aus drei, mit Endolymphe gefüllten Bogengängen, deren Wände mit Sinneshaaren (Stereocilien und Kinocilien) besetzt sind. Mittels der Schwerkraft zeigen die Sinneshaare an, in welcher Lage sich der Kopf oder der ganze Körper befinden.

Über das Labyrinth der Wale ist wenig bekannt. Fußend auf den Ausgüssen der perilymphatischen Räume (Hirtl, 1845), bemerkte Burlet (1934), dass das Gleichgewichtsorgan der Wale im Vergleich mit dem von Landtieren und außer dem in Relation zu ihrer Gehörschnecke (Cochlea) bemerkenswert klein sind (Abb. 77).

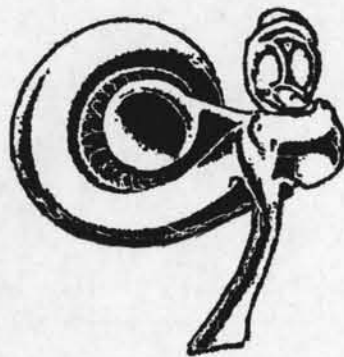
5.3.1. The balance organ

The balance organ (Vestibular Labyrinth) consist out of three semicircular ducts. The inner walls of the ducts are garnished with hair cells (Stereocilia and Kinocilia). By the force of gravity the hair cells respond the movements of the head or the whole body.

Only a few is known about the balance organs of whales. The cast models of the perilymphatic space (Hirtl, 1845) point out, that the balance organ of whales (Burlet, 1934) are in relation to land mammals, and in relation to their own cochlea are very small (fig. 77).



Mensch / Human being



Narwal / Narwhale



Schweinswal / Harbour porpoise

Abb. 77. Ausgüsse des perilymphatischen Raums (Hyrtl, 1845)

Fig. 77. Cast models of the perilymphatic space (Hyrtle, 1845).

5.3. 2 Das Ohr

Die Ohrmuscheln sind vollkommen zurückgebildet, und die Ohröffnung (Porus acusticus) ist zugewachsen. Der Gehörgang (Meatus acusticus externus) ist aber bei allen Zahnwalen noch erhalten, jedoch verdreht und dadurch teilweise verschlossen. Reste von Muskeln, die früher den Gehörgang verschlossen haben, sind noch vorhanden, haben aber keine Funktion mehr (Abb. 78, Nr. 13). Der äußere Gehörgang endet am Trommelfell (Membrana tympanica). Dies ist bei einigen Zahnwalarten nur noch trichterförmig erhalten. Bei den meisten Zahnwalarten sind nur noch Rudimente der Trommelfelle zu finden.

Die Ohrkapseln der Zahnwale sind nicht mehr fest mit dem Schädel verwachsen. Bei den Delphinen und Schweinswalen sind die Ohrkapseln freischwiegend und nur durch Bindegewebe mit dem Schädel verbunden. Bei Pott- und Schnabelwalen sind die Ohrkapseln durch Flügelknochen (s. Abb. 23) mit dem Schädel verbunden. Diese sind jedoch von einer dicken Gewebeschicht überzogen, so dass auch bei diesen Walen die Ohrkapseln etwas schwingen können.

Durch Einlagerung von Kalk haben die Ohrkapseln ein spezifisches Gewicht, welches mit 2,6 doppelt so hoch ist wie das der übrigen Schädelknochen. Jede Ohrkapsel besteht aus zwei Knochen, die aber nicht miteinander verwachsen. Im Perioticum liegen die Hörschnecke (Cochlea) und das Gleichgewichtsorgan (Labyrinth) (Abb. 79, 80, 81 und 82). Die Bulla mit ihrer rostral geöffneten Höhle (Cavum tympani) beinhaltet das Mittelohr und die Gehörknöchelchen (Abb. 78, 79 und 80). Bei allen Zahnwalen hat sich der Hammer (Malleus) um etwa 180 Grad gedreht, so dass der Hammerstiel (Manubrium mallei) heute in einer Nute der Bulla ansetzt. Hammerstiel und Bulla sind nicht miteinander verwachsen, sie sind nur durch Ligamente fest miteinander verbunden. Der Hammerkopf (Caput mallei) ist aber, wie auch die anderen Gehörknöchelchen, beweglich. Der gummibandartige Filament (Tensor tympani) verbindet den Hammerkopf mit der Gehörkapsel (Os perioticum) (Abb. 79 und 80). Spannt sich der Hammerkopfmuskel (Abb. 79 und 80, MU), wird der Hammerkopf zur Bulla gezogen.

5.3. 2 The ear

The outer ears are totally sacrificed, and the earhole (Porus acusticus) is fully closed. However the external auditory passage (Meatus acusticus externus) is preserved in all toothed whales, but frequently twisted and therefore partially closed. Remnants of the muscles which in past times closed the auditory passages, are preserved, but are out of function now (fig. 78, no. 13). The external ear passage ends at the tympanic membrane (Membrana tympanica). It is in some toothed whale species funnel-shaped, and therefore deformed. In most of the toothed whale ears only small remnants of tympanic membrane are preserved.

The ear capsules of toothed whales are not fixed at the skull bones. In dolphins and harbour porpoises the free swinging ear-capsules are connected to the skull by ligaments of connective tissue. In sperm, beaked and bottlenose whales the ear capsules are connected to the skull by laminated connection bones (see fig. 23). They are covered with big tissue layers, and therefore the ear capsules are slightly movable.

The ear capsules of whales are strengthened by lime, and therefore have a specific weight of 2,6 in contrast to the other skull bones, which only have a specific weight of 1,3. The ear capsule consists of two bones which never grow together. The petrotic bone contains the internal with the cochlea and the balance organ (Labyrinth) (fig. 79, 80, 81 and 82). The bulla with its big hole (Cavum tympani) encloses the middle ear and the auditory ossicles (fig. 78, 79 and 80). In all toothed whale ears the malleus is turned by nearly 180 degrees. The longish narrow process of the hammer (Manubrium mallei) ends ventrally in a notch of the bulla wall. Only the tip of the hammer handle is tightly fixed to the bulla by small ligaments. The hammer head has no connection to the ear capsule, and is slightly movable like the other auditory ossicles. The tensor filaments (Tensor tympani) (fig. 79 and 80) work rubberband-like, and reach from the hammer head to the ear capsule (Os petroticum). If the hammer muscle (fig. 80, MU) is stretched, the caput mallei moves in the direction of the traction and slightly lifts the malleus.

Der Amboß folgt dieser Bewegung, wodurch dann der Steigbügel aus dem ovalen Fenster gezogen wird. Der Bewegungsspielraum liegt an der Fußplatte des Steigbügels bei einem Drittel Millimeter. In dieser Situation kann der Steigbügel schwingen und die Schallwellen, die von der Bulla kommen, auf die Gehörschnecke übertragen. Entspannt sich der Hammermuskel, ziehen die Filamente des Amboßfingers und des Steigbügels den Steigbügel in das ovale Fenster hinein, wodurch dieses hermetisch verschlossen wird.

Die Gehörschnecke der Zahnwale hat vier Tuben (Scalae) (Abb. 79 und 81). Die Scala vestibuli, Scala medialis (al. Duktus cochlearis) und die Scala tympani dienen dem Gehör. Die Funktion der von einer knochenverstärkten Membran umgebenen Scala spiralis ossea (Behrmann, 1999) ist noch nicht bekannt. An Betracht der Tatsache, dass in der Scala spiralis ein nervöses Gewebe mit großen Nervenzellen liegt, vermute ich einen Zusammenhang mit dem rostralen Sinnesorgan.

Mit den etwa eineinhalb Windungen in der Gehörschnecke müßten die Zahnwale in der Lage sein, Schallwellen von 800 bis 100.000 Hz zu hören.

Bisher einmalig sind in der Tierwelt die Fächer in der Scala tympani (Abb. 81 und 82). Nach ihrer Form und Lage könnten diese Fächer Schallwellen brechen, die durch die Membran im runden Fenster (Fenestra rotunda) eindringen.

The incus follows this movement of the malleus, and the stapes pulls out of the window. The distance of the movement at the foot-plate of the stirrup is less than one third of a millimetre. In this case the oscillations of the bulla are transferred by the auditory ossicles into the cochlea. If the hammer muscle relaxes, the filaments of the incus finger and the filaments of the stirrup draw the stirrup into the oval window, and the vestibulum is hermetically closed.

The cochlea of toothed whales has four tubes (Scalae) (fig. 79 and 81). Three tubes: scala vestibuli, ductus cochlearis and the scala tympani have a function in hearing. The function of the scala spiralis ossea (Behrmann, 1999), the membrane of which is strengthened by lime, is still unknown.

In the fact, that the scala spiralis contains nerveous tissue with large neurons, I mean that the scale has a function in connection to the rostral sense-organ.

With approximately one and a half windings of the cochlea, toothed whales are able to receive sound waves between 800 and 100.000 Hz. Only in the scala tympani of toothed whales fans were discovered (fig. 81 and 82). By their shape and position the fans have a function like breakwaters, and are able to stop waves which enter the cochlea through the membrane of the round window (Fenestra rotunda).

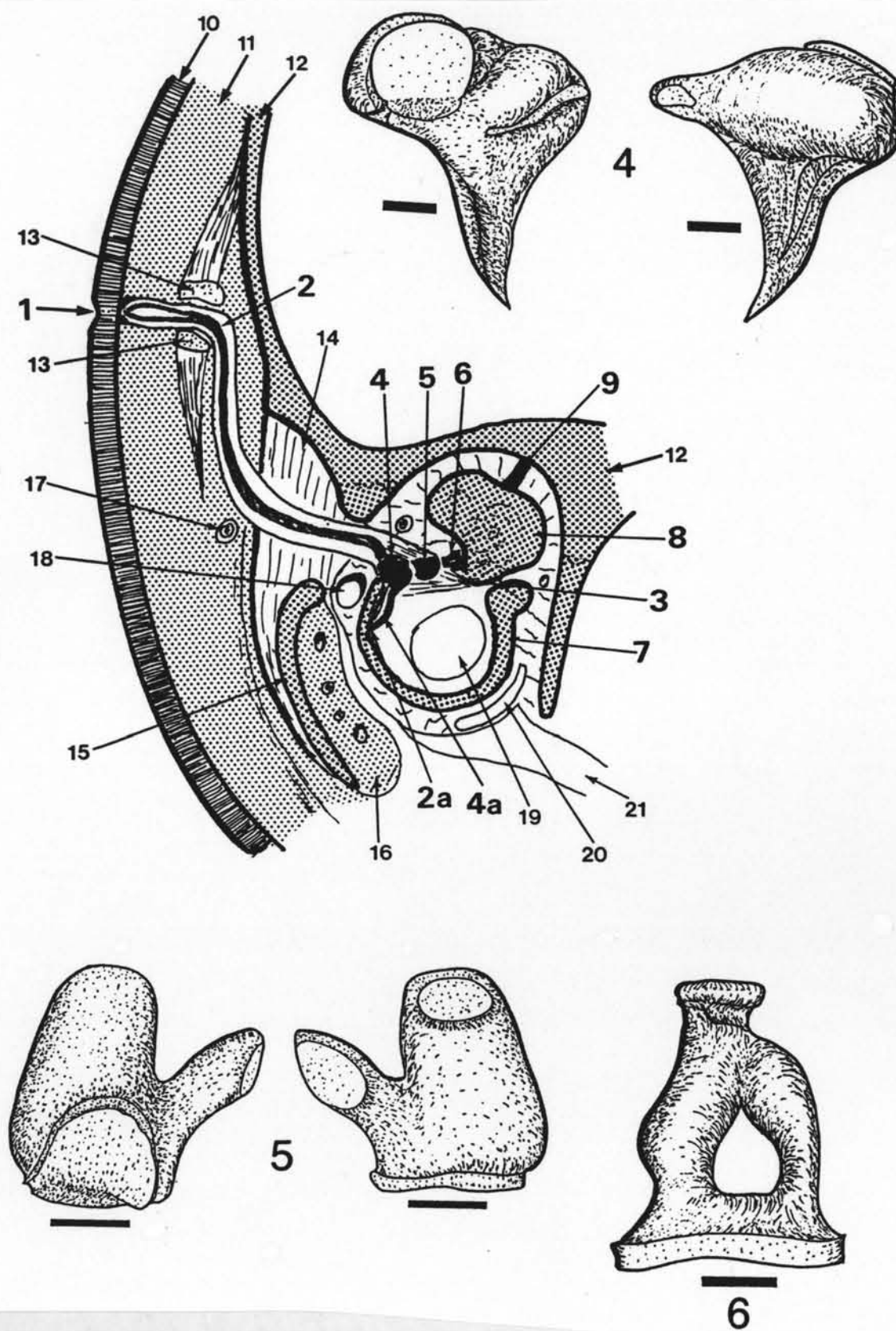


Abb. 78. / Fig. 78

Abb. 78. Schematisierter Querschnitt durch ein Zahnwalohr.

Fig. 78. Schematic cross-section through one toothed whale ear.

- 1 Porus acusticus - Ohrloch - outer ear pore
- 2 Meatus acusticus externus - Gehörgang - auditory passage
- 2a Membrana tympanica - Trommelfell - tympanic membrane
- 3 Tensor tympanica - glatter Muskel - tensor muscle
- 4 Malleus - Hammer - malleus of the ear
- 4a Manubrium mallei - Hammerstiel - hammer handle
- 5 Incus - Amboß - Incus of the ear
- 6 Stapes - Steigbügel - stirrup bone
- 7 Bulla tympanica - Ohrkapsel - ear capsule
- 8 Os perioticum - Gehörkapsel - hearing capsule
- 9 Nervus acusticus - Gehörnerv - ear nerve
- 10 Epidermis - Oberhaut - skin
- 11 Lardum - Speck - blubber
- 12 Cranium - Schädel - skull
- 13 Musculus sphincter auricularis - Schließmuskel des Gehörgangs - contractor of the auditory passage
- 14 Musculus masseter - Kaumuskel - chew muscle
- 15 Mandibula - Unterkiefer - lower jaw
- 16 Lardum - Fettpolster - blubber pad
- 17 Nervus facialis - Gesichtsnerv - face nerve
- 18 Arteria - Aterie - artery
- 19 Tubus Eustachii - Eustachische Tube - Eustachian tube
- 20 Glandula parotis - Ohrspeicheldrüse - ear salivary gland
- 21 Aer tubus - Lufttube - air tube

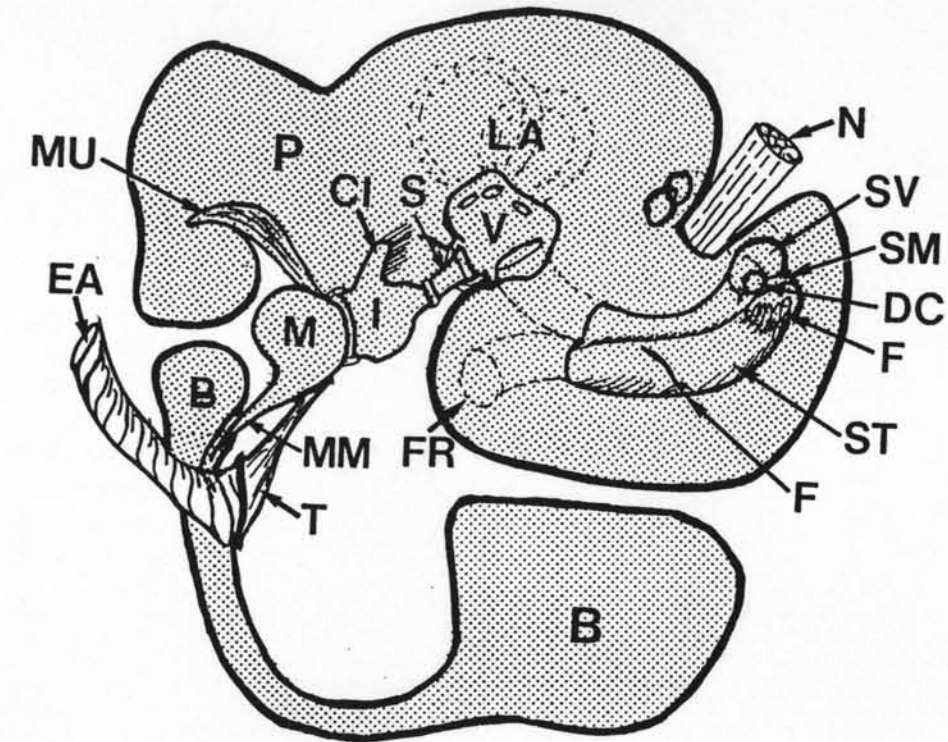


Abb. 79. Schematisierter Querschnitt durch eine Ohrkapsel.

Fig. 79. Schematic cross-section through a ear capsule.

- | | |
|-----------|--|
| B | Bulla tympanica - Ohrkapsel - ear capsule |
| CI | Crus incudis - Amboßfinger - incus finger |
| DC | Ductus cochlearis - Gehörschnecke - internal ear |
| EA | Meatus acusticus externus - Gehörgang - auditori passage |
| F | Flabellum scalae tympani - Fächer - tympanic fan, |
| FR | Fenestra rotunda - rundes Fenster - round window |
| I | Incus - Amboß - incus |
| LA | Labyrinth - Gleichgewichtsorgan - balance organ |
| M | Malleus - Hammer - hammer |
| MM | Manubrium mallei - Hammerstiel - hammer handle |
| MU | Musculus mallei - Hammermuskel - hammer muscle |
| N | Nervus statoacusticus - Gehörnerv - ear nerve |
| P | Os perioticum - Gehörkapsel - hearing capsule |
| ST | Stapes - Steigbügel - stirrup bone |
| SM | Scala media, ST Scala tympani, SV Scala vestibuli, |
| T | Tensor tympani - Tensormuskel - Tensormuscle |
| V | Vestibulum |

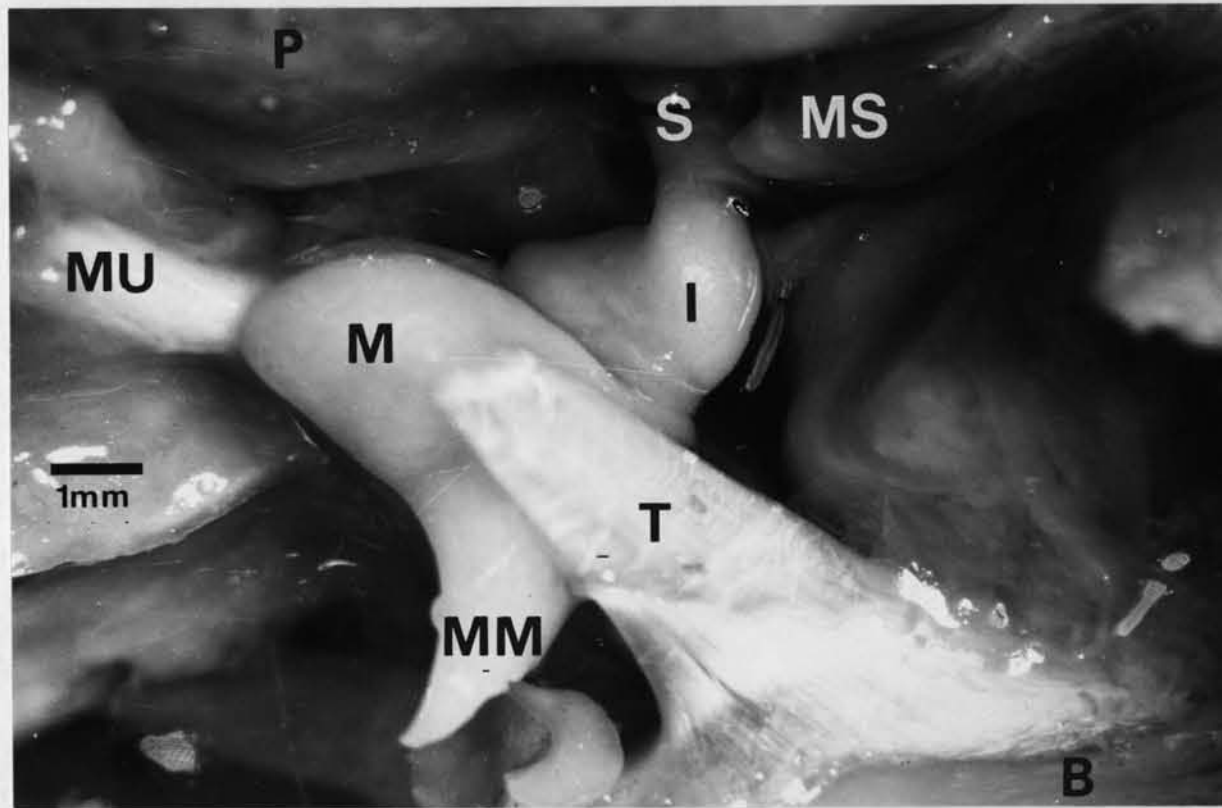


Abb. 80. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
 Horizontalschnitt durch das Mittelohr nach Entfernung des Bullabodens. Der Hammer hat sich von der Bulla gelöst, wodurch die Gehörknöchelchen sich etwas verlagert haben. Bulla (B), Amboß (I), Hammer (M), Hammerstiel (MM), Steigbügelmuskel (MS), Hammermuskel (MU), Ohrkapsel (P), Steigbügel (S), Tensormuskel (T).
 Foto: Behrmann

Fig. 80. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
 Horizontal section through the middle ear after removing the ventral part of the bulla. The malleus is detached of the bulla, and therefore the auditory ossicles are slightly displaced. Bulla (B), incus (I), hammer (M), hammer handle (MM), stirrup muscle (MS), hammer muscle (MU), ear capsule (P), stirrup (S), tensor muscle (T).
 Photo: Behrmann

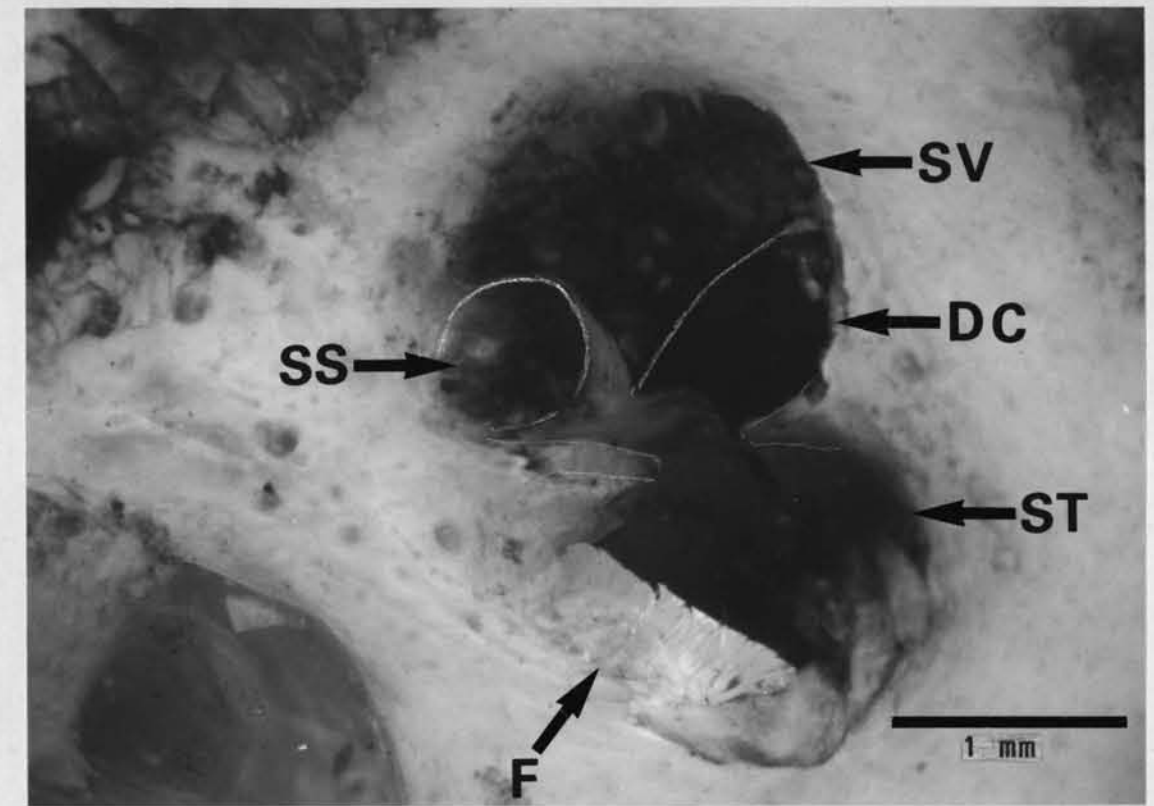


Abb. 81. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
 Querschnitt durch die Gehörschnecke. In der tympanischen Tube ist der Fächer (F) deutlich erkennbar. Ductus cochlearis, al. Scala media (DC), Scala spiralis ossea (SS), Scala tympani (ST), Scala vestibuli (SV).
 Foto: Behrmann

Fig. 81. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
 Cross section through the cochlea. In the tympanic tube the fan (F) is clearly visible. Ductus cochlearis, al. Scala media (DC), Scala spiralis ossea (SS), Scala tympani (ST), Scala vestibuli (SV).
 Foto: Behrmann

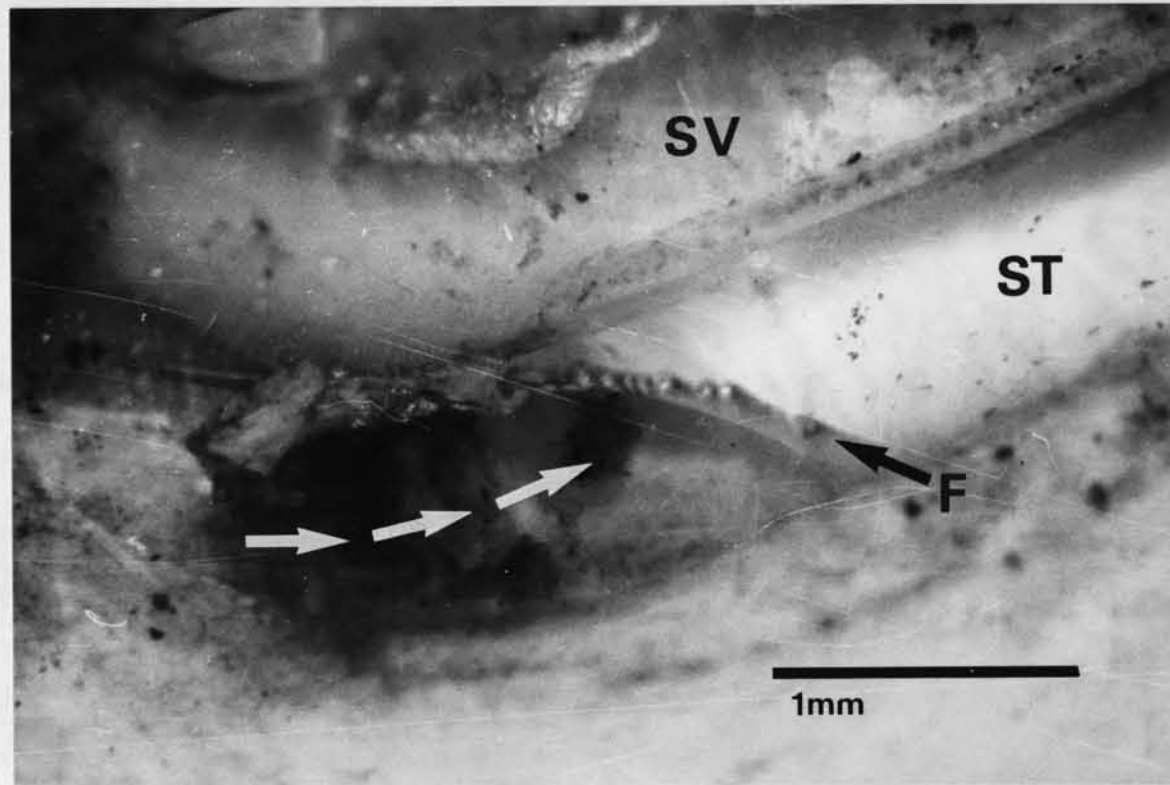


Abb. 82. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Längsschnitt durch die Gehörschnecke mit einem Querschnitt durch den zweiten Fächer. Die vom runden Fenster her eindringende Flüssigkeit (→) wird vom Fächer (F) zurückgehalten. Scala tympani (ST), Scala vestibuli (SV).
Foto: Behrmann

Fig. 82. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Longitudinal section through the cochlea with a cross section through the second fan. Fluid (→) which enters through the round window, is hold up by the fan (F). Scala tympani (ST), scala vestibuli (SV).
Photo Behrmann



Abb 83. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Blick in die geöffnete Scala spiralis ossea. Eingebettet im perineuralen Gewebe liegen die auffällig großen Nervenzellen. Maßstab 1mm.
Foto: Behrmann

Fig. 83. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
View in the opened Scala spiralis ossea. Conspicuous big nerve-cells are installed between the perineural tissue. Scale 1 mm.
Photo: Behrmann



Abb. 84. *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846), Weißschnauzendelphin.
Schädel von oben, Schädellänge 24 cm. Medial in der Rinne des Rostrums liegt das knorpelige Rostrum.
Foto: Behrmann

Fig. 84. *Lagenorhynchus albirostris* (Gray, 1846), White-beaked dolphin.
Dorsal view of the skull with a length of 24 cm. Medially in the channel the cartilaginous rostrum is located.
Photo: Behrmann

5.4. Das rostrale Sinnesorgan

Das knorpelige Rostrum (*Cartilago rostralis*) liegt in der tiefen Furche des Rostrums und ist auf seiner ganzen Länge ventrolateral vom rostralen Sinnesorgan (Behrmann, 1989, 1991b) umgeben (Abb. 85, 86, 87). Das rostrale Sinnesorgan beginnt unmittelbar hinter der Nasenspitzenhaut und besteht aus langen, von Bindegewebe gebildeten Tuben (Abb. 88 und 89). Die Wände der mit Flüssigkeit (*Liquor cerebrales*) Tuben sind mit sensorischen Zellen bestückt (Abb. 89). Es handelt sich hierbei um nervöse, lamellenlose Tastkörperchen (Abb. 89 bis 92), die bis zu 25 μm lang sein können und einen Durchmesser um 10 μm haben (Abb. 92). In jedem Tastkörperchen liegt ein nervöser Innenkolben (Abb. 92), in dem unter Verlust der Myelinscheide ein Axon endet. Jedes Tastkörperchen ist von mehreren Nervensträngen und einem Versorgungskapillar durchzogen (Abb. 92).

Das Axon führt zu einer Nervenzelle (Abb. 91), die im perineuralen Gewebe liegt, das alle Tuben umgibt. Die Nerven des rostralen Sinnesorgans enden im Kleinhirn (Abb. 93), ganz in der Nähe des Hörnervs.

In einer Tube mit einem Durchmesser von einem Millimeter (Abb. 88), entnommen dem mittleren Teil des rostralen Sinnesorgans, wurden auf einer Strecke von nur einem Zentimeter 35.000 Tastkörperchen gezählt. In einem Abschnitt aus dem hinteren Teil des rostralen Sinnesorgans wurden bei gleicher Länge und gleichem Durchmesser um 200.000 Tastkörperchen gefunden. Die große Anzahl der Tastkörperchen ermöglicht es den Zahnwalen, hochfrequente Echowellen zu ertasten. Auf Grund der Dichte, in der die Tastkörperchen stehen, könnten die Wale sogar auch die Wellenlänge der hochfrequenten Töne bestimmen. Die nervöse Verbindung zu einem Hörkern im Kleinhirn (*Flocculus*) zeigt, dass das rostrale Sinnesorgan zum Hörsystem gehört (fig. 93).

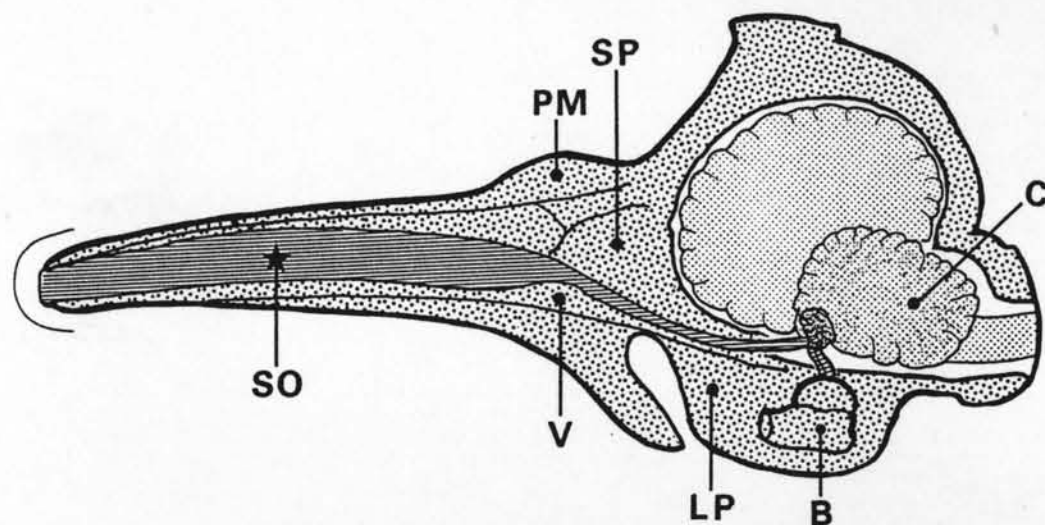


Abb. 86. Schematisierter Längs- und Querschnitt durch das rostralen Sinnesorgan eines Zahnwals.

Fig. 86. Schematic longitudinal and cross section through the rostral sense organ of a toothed whale.

- B** Bulla - Ohrkapsel - ear capsule
- C** Cerebellum - Kleinhirn - small brain
- CN** Cartilago rostralis - knorpeliges Rostrum - rostral cartilage
- LP** Lamina pterygoidea - Keilbeinflügel - pterygoid wings
- MA** Os Maxillare - Oberkiefer - upper jaw
- PM** Os Preamaxillare - Zwischenkiefer - interjaw
- RS** Rostrales Sinnesorgan - rostral sense organ
- SP** Septum praesphenoidale - Nasenscheidewand - middle nose bone
- V** Vomer - Pflugscharbein - vomer

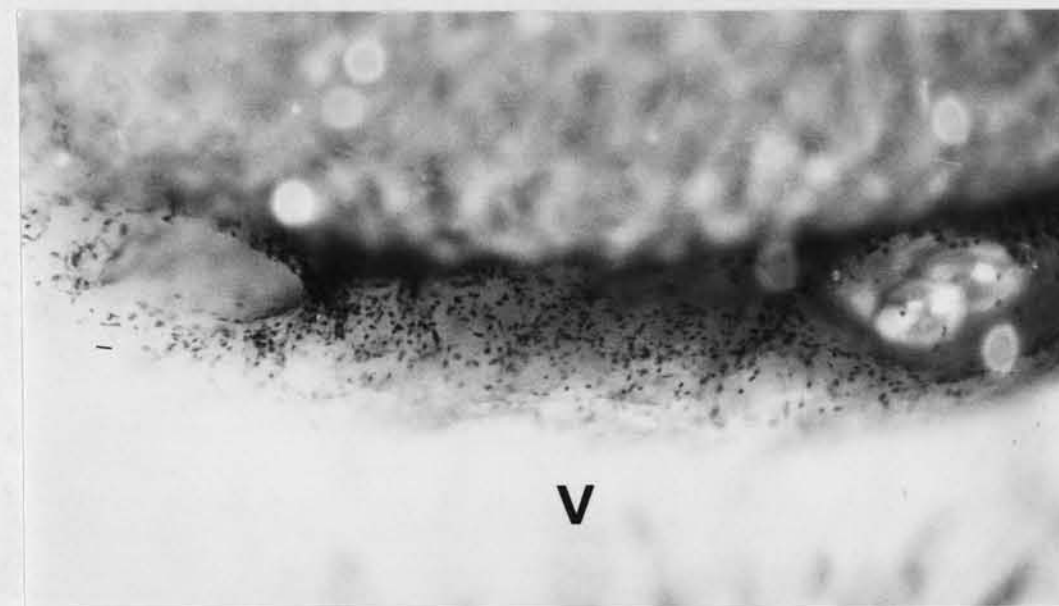
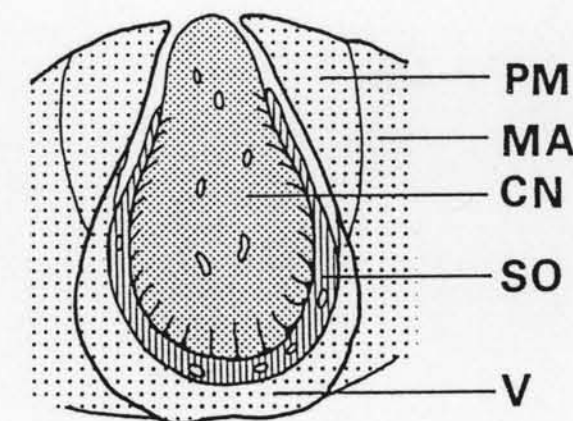


Abb. 87. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Oben: Querschnitt durch das rostrale Sinnesorgan unterhalb der Schädelbasis, Vergr. 10 x. Unten: schematisiertes Modell des Querschnitts. Knorpeliges Rostrum (CN), Oberkiefer (M), Zwischenkiefer (PM), rostrales Sinnesorgan (RS), Vomer (V).
Foto: Behrmann

Fig. 87. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Above: transverse section through the rostral sense-organ below the skull base, magnification 10 x. Below: schematic model of a transverse section. Cartilaginous rostrum (CN), upper jaw (M), premaxillare (PM), rostral senseorgan (RS), vomer (V).
Photo: Behrmann



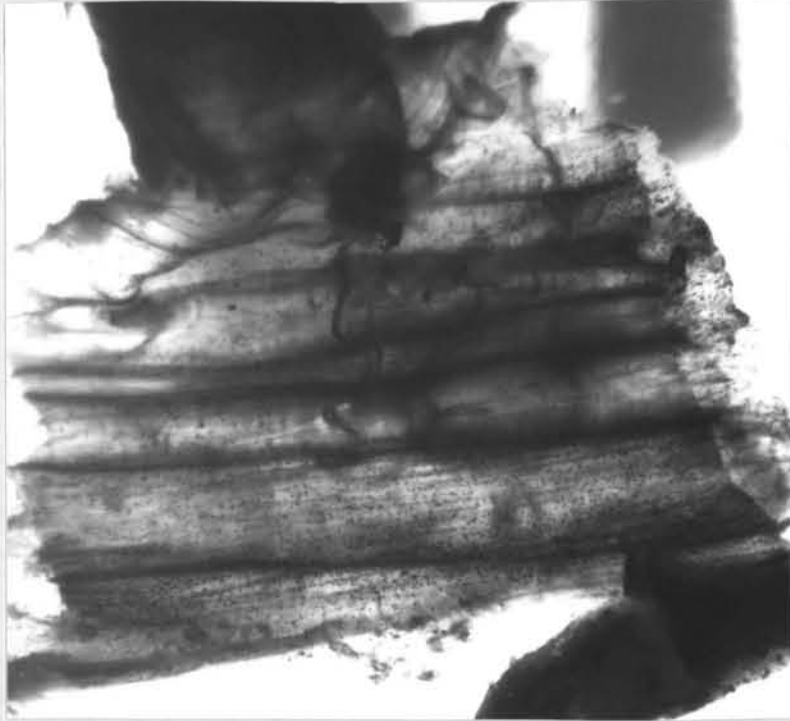


Abb. 88. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Ein Segment aus dem rostralen Sinnesorgan, Vergrößerung 20 x.
Deutlich erkennbar sind die Tuben, in deren Wänden viele Mastzellen
liegen.
Foto: Behrmann

Fig. 88. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
A sector of the rostral sense-organ, magnification 20 x. Clearly visible
are the tubes, in which membranes the providing cells lie.
Photo: Behrmann

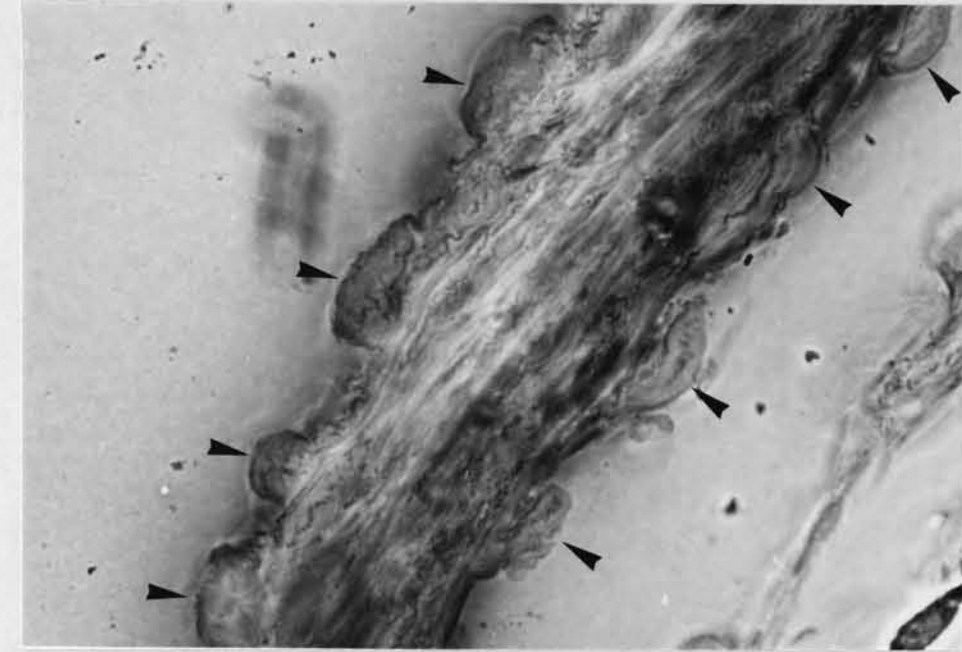


Abb. 89. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Querschnitt durch die Wand zwischen zwei Tuben. Färbung
Toluidin/Eosin, Vergr. 1000 x. Im Abstand von etwa 20 μm sind die
Wände mit Sinneszellen besetzt.
Foto: Behrmann

Fig. 89. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Transverse section through the wall between two tubes. Toluidin/eosin
stained, magnification 1000 x. The walls are garnished with sense-cells
with intervals of approximately 20 μm .
Photo: Behrmann

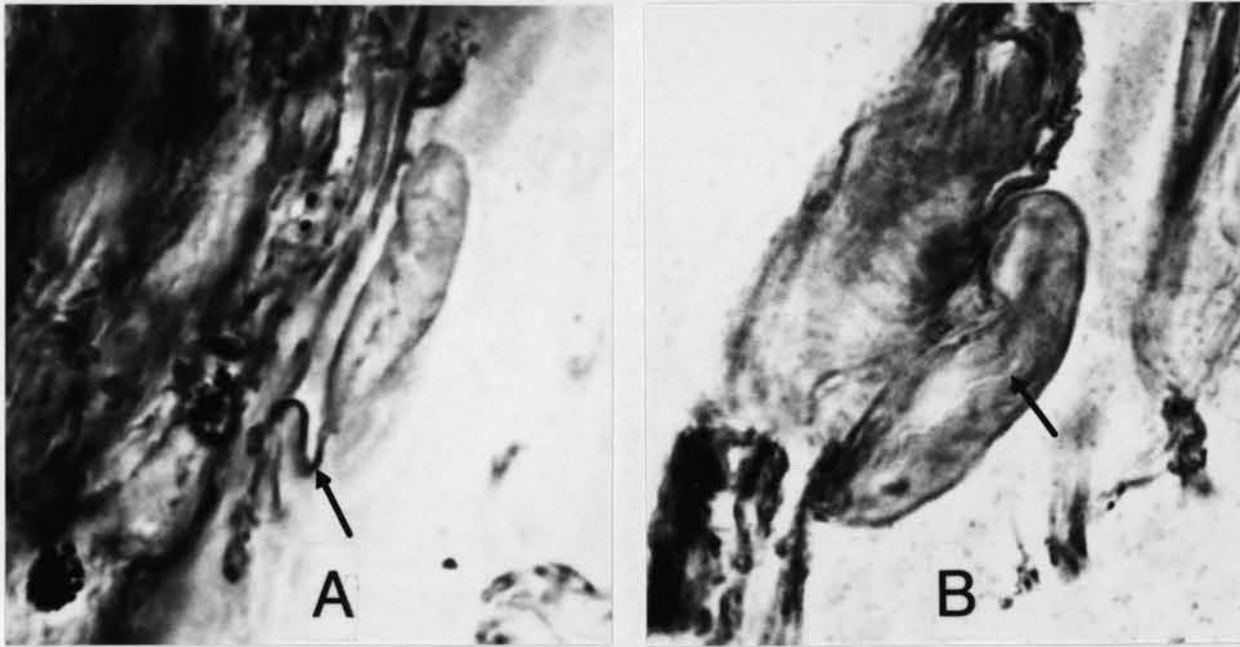


Abb. 90. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Sinneszellen des rostralen Sinnesorgans. Färbung Toluidin/Eosin,
Vergr. 1000 x.

A: der verbindende Nerv im Fokus.

B: der Versorgungskanal im Fokus.

Foto: Behrmann

Fig. 90. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Sense-cells of the rostral sense-organ. Toluidin/eosin stained,
magnification 1000 x.

A: the connecting nerve in focus.

B: the providing channel in focus.

Photo Behrmann

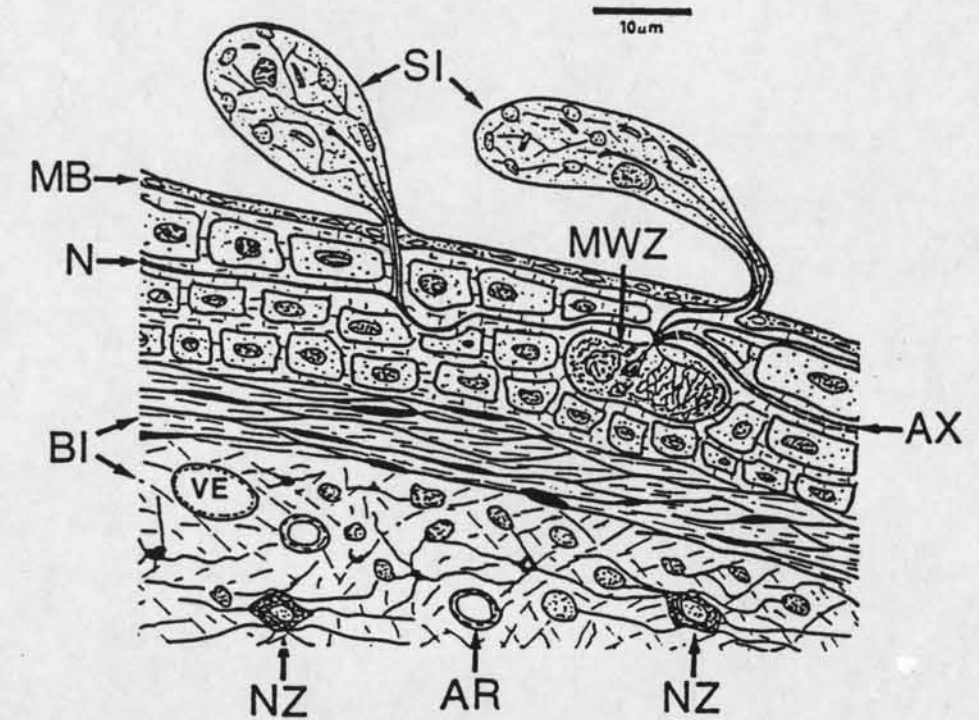


Abb. 91. Modell des rostralen Sinnesorgans.

Arterie (AR), Axon (AX), Bindegewebe (BI), Membran (MB), Nerv (N),
Nervenzelle (NZ), Sinneszelle (SI), Vene (VE).

Fig. 91. Model of the rostral sense-organ.

Artery (AR), axon (AX), connective tissue (BI), membrane (MB), nerve
(N), nerve-cell (NZ), sense-cell (SI), vein (VE).

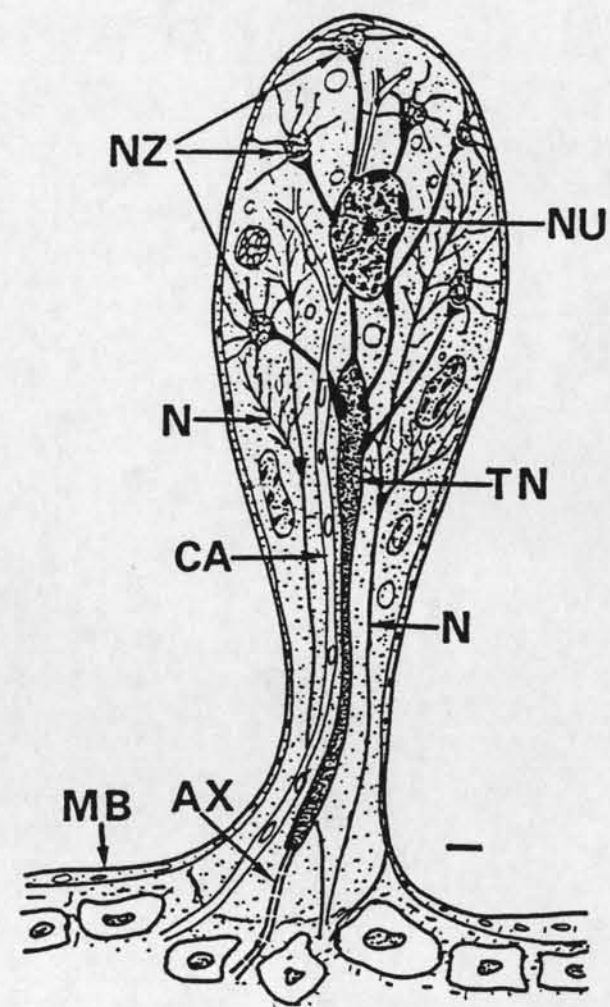


Abb. 92. Modell einer Sinneszelle im rostralen Sinnesorgan.
Axon (AX), Kapillar (CA), Membran (MB), Neurit (N), Nucleus (NU), Nervenzelle (NZ), nervöser Innenkolben (TN).

Fig. 92. Model of a sense-cell of the rostral sense-organ.
Axon (AX), capillary (CA), membrane (MB), neurite (N), nucleus (NU), nerve-cell (NZ), nerve terminal (TN).

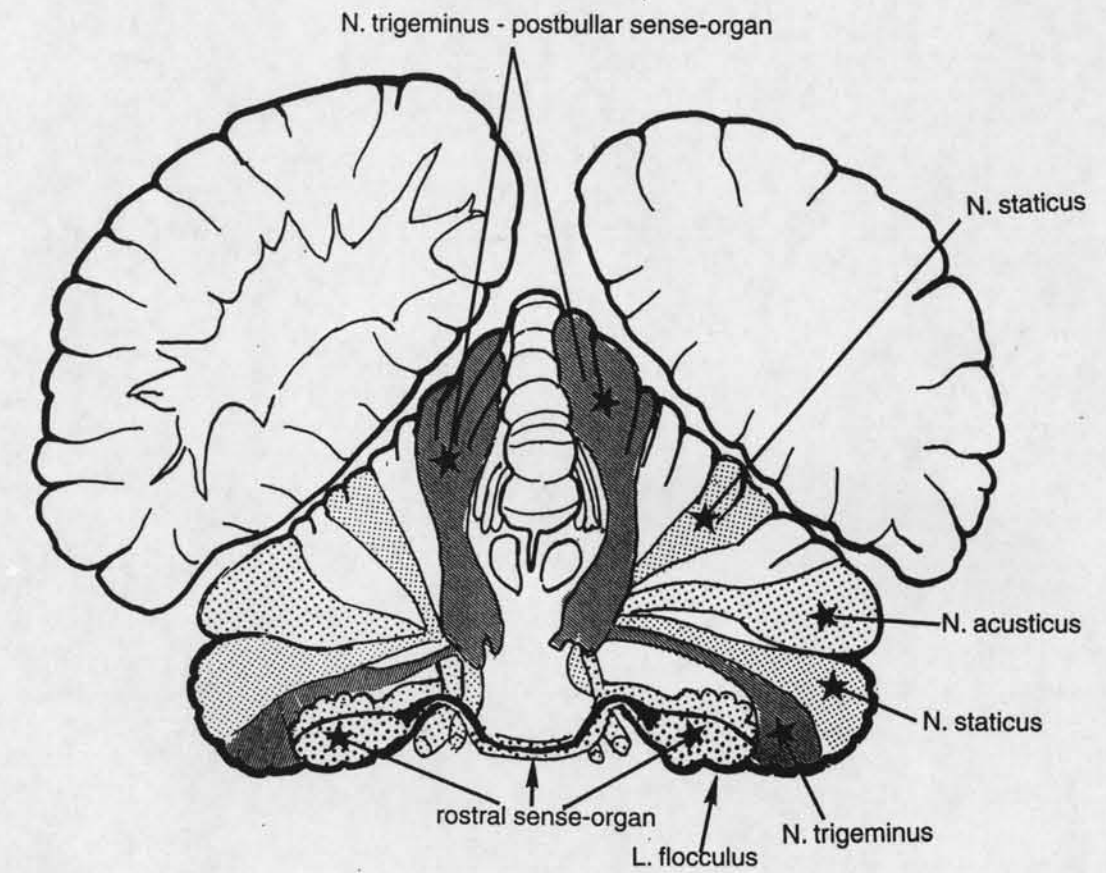


Abb. 93. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Die zum akustischen System gehörenden Felder im Kleinhirn (Cerebellum). Die Nervenbahnen des rostralen Sinnesorgans enden im Lobus flocculi inferior (Behrmann, 1999).

Fig. 93. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758) harbour porpoise.
Fields of the little brain (Cerebellum), belonging to the acoustical system.
The nervs of the rostral sense-organ terminate in the Lobus flocculis inferior (Behrmann, 1999).

5. 5. Das postbullare Sinnesorgan

5. 5. The post-bullar sense-organ



Abb. 94. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Die Lage der Ohrkapsel (B) am geöffneten Schädel.
Hinterhauptsbein (PO).
Foto: Behrmann

Fig. 94. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
The position of the ear-capsule (B) in the open skull. Occipital bone (PO).
Photo. Behrmann

5.5. Das postbullare Sinnesorgan

Durch Einlagerung von Kalk, bei einigen Walarten auch durch erhebliche Vergrößerung, sind die Ohrkapseln (s. Abb. 23 und 29) sehr groß und schwer; das spezifische Gewicht der Ohrkapsel ist doppelt so groß wie das der übrigen Schädelknochen. Das unterschiedliche Gewicht der Knochen benutzen die Wale seismographartig zur Registrierung von langwelligen Schwingungen. Ertastet werden die Schwingungen vom postbullaren Sinnesorgan (Behrmann, 1987, 1991a). Es liegt in einer Grube zwischen dem caudalen Buckel der Bulla und dem Hinterhauptsbein (Abb. 94 und 95). Es besteht aus etwa 9 mm großen glockenförmigen Gefäßen, die mit Flüssigkeit gefüllt sind. Die Mündungen der glockenförmigen Gefäße sind mit den Ohrkapseln verwachsen. Im Zentrum der Gefäße schwimmt ein Nervenendkörperchen (Abb. 96 und 97). Dessen Stiel ist mit dem Hinterhauptsbein verbunden. Das Axon führt zum Trigeminierv.

Die etwa 6 mm langen Nervenendkörperchen (Abb. 98 und 99) bestehen aus einem dunklen Kern, der von lamelliertem Gewebe umgeben ist. Solche Nervenendkörperchen sind hochempfindliche Druck- und Tastorgane. Sie besitzen sieben bis acht Lamellen, zwischen denen sich perineurale Netze spannen (Abb. 100). Die Fasern des zweiten Nervs enden im neuralen Netz. Dort liegen neben vielen kleinen Nervenendkörperchen auch große Krausesche Nervenendkörperchen, die einen Durchmesser um 10 μm haben (Abb. 99). Außerdem liegen in jedem Tastkörperchen zwei Nerven, ein Kapillar und ein nervöser Innenkolben, in dem ein Axon endet. Der erste Nerv verzweigt sich in drei Hauptäste. Ein Zweig windet sich spiralig um den im Zentrum liegenden nervösen Innenkolben. Die Fasern des zweiten Zweiges ziehen zu den opaken Körperchen, zu den nervösen Spiralkörperchen (Abb. 98 und 99). Der dritte Zweig führt zu den kleinen, etwa 3 μm großen Nervenendkörperchen im Kernbereich. Durch die vielen Nervenendigungen erscheint das den nervösen Innenkolben umhüllende Gewebe sehr dunkel (Abb. 100).

siehe auch Kapitel 7.

5.5. The post-bullar sense-organ

Storing lime in the ear-bones and by enlargement, the ear-capsules are very large and heavy (look at fig. 23 and 29). The specific weight of the ear bones is double higher than the specific weight of the other skull-bones. Whales used the different weight between the bones to perceive long waves, comparable is this to a seismograph. The oscillations receive post-bullar sense-organ (Behrmann, 1987, 1991a), situated in a groove between the caudal bullary bulb and the occipital bone (fig. 94 and 95). The post-bullar sense organ consists of nearly 9 mm long-like shaped vacuoles filled up with fluid (fig. 96 and 97) in the centres of which nervous end-corpuscles float. The mouths of the vacuoles are fixed to the bulla, and the stems of the end-corpuscles are connected with the occipital bone. The nerves of postbullar sense-organ have contact to the trigeminus nerv.

The nervous end-corpuscles have a length of nearly 6 mm and consist of a dark core covered by laminated tissue (fig. 98 and 99). Those nervous end-corpuscles are known as pressure or touch receptors. In the touch-corpuscles seven or eight lamellae are present, penetrated by a perineural network. A nerve sensory nerve terminal, in which ends an axon, is situated centrally (fig. 100). The corpuscle is entered by a capillary and two nerves. The nerve fibres of the one nerve enter into the perineural network, where besides a number of small nervous end-corpuscles also nervous end-corpuscle of Krause with a diameter of 10 μm , are situated (fig. 99). The second nerve ramifies. One branch surrounds the nerve terminal like a spiral; the other branches enter into the small nerve cells with a diameter of nearly 3 μm , into the spiral nerve-bodies or into the opaque corpuscles (fig. 97 and 98). The dark colour of the core surrounding the nerve terminal is caused by large opaque bodies (fig. 100).

Look at chapter 7



Abb. 95. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Nach der Entfernung der Ohrkapsel wird die Grube (G) im
Hinterhauptsbein sichtbar. Tiefe der Grube 9 mm.
Foto: Behrmann

Fig. 95. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
The groove (G) in the occipital bone after removing the ear-capsule.
Depth of the groove 9 mm.
Photo: Behrmann

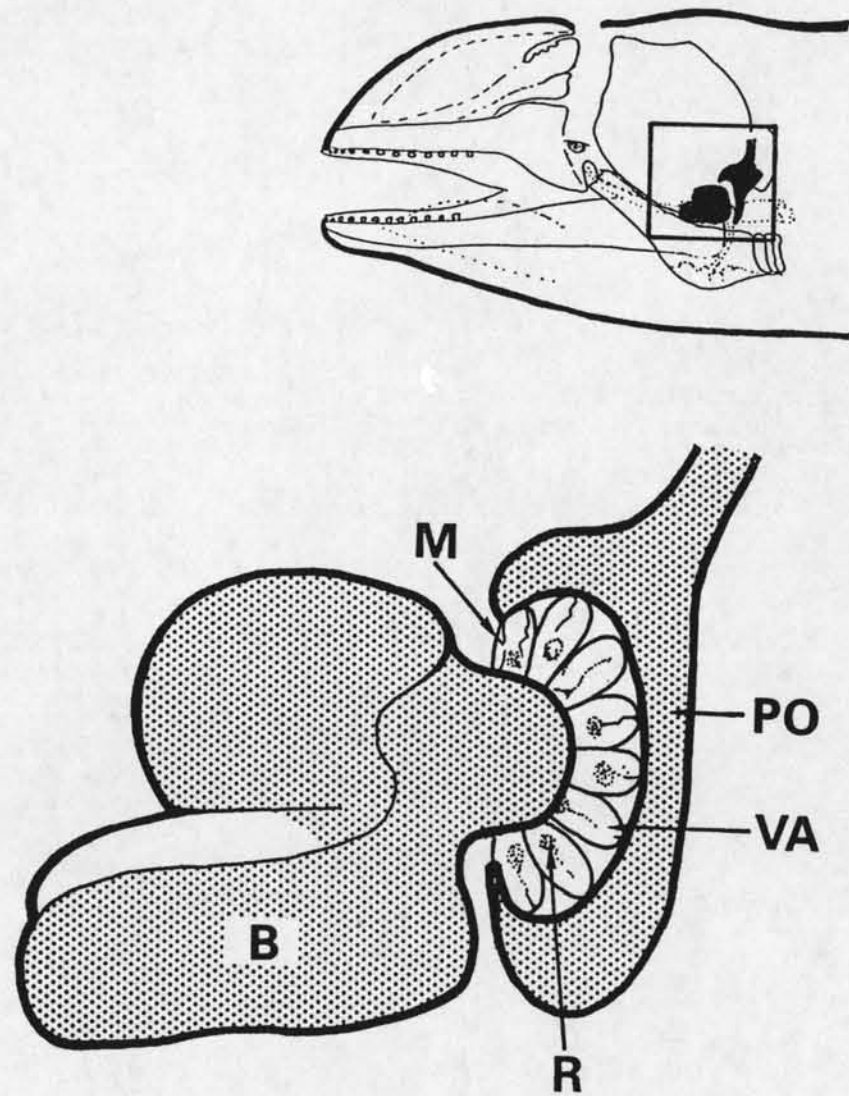


Abb. 96. Schematisierter Längsschnitt durch die Ohrkapsel (B), das Sinnesorgan mit seinen Gefäßen (VA) und das Hinterhauptsbein (PO). Membran (M), Tastkörperchen (R).

Fig. 96. Schematic longitudinal section through the ear-capsule (B), the sense-organ with its vacuoles (VA), and the occipital bone (PO). Membrane (M), tactile-corpusele (R).

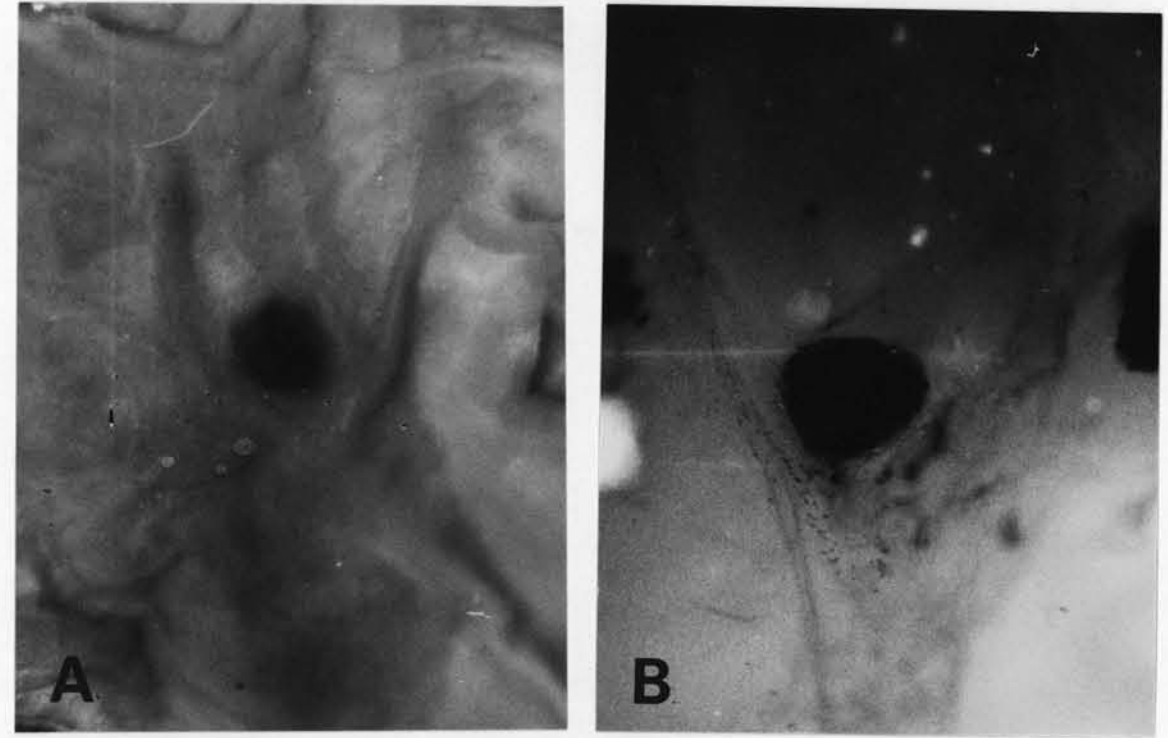


Abb. 97. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal. Schnitte durch die glockenförmigen Gefäße zwischen der Bulla und dem Hinterhauptsbein.

A: Ein ungefärbter Schnitt, Vergr. 10 x.

B: Ein Gefäß nach der Aufhellung, Vergr. 10 x.

Foto: Behrmann

Fig. 97. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise. Sections through the bell-like vacuoles between the bulla and the occipital bone.

A: A vacuole unstained, magnif. 10 x.

B: A transparent vacuole, magnif. 10 x.

Photo: Behrmann

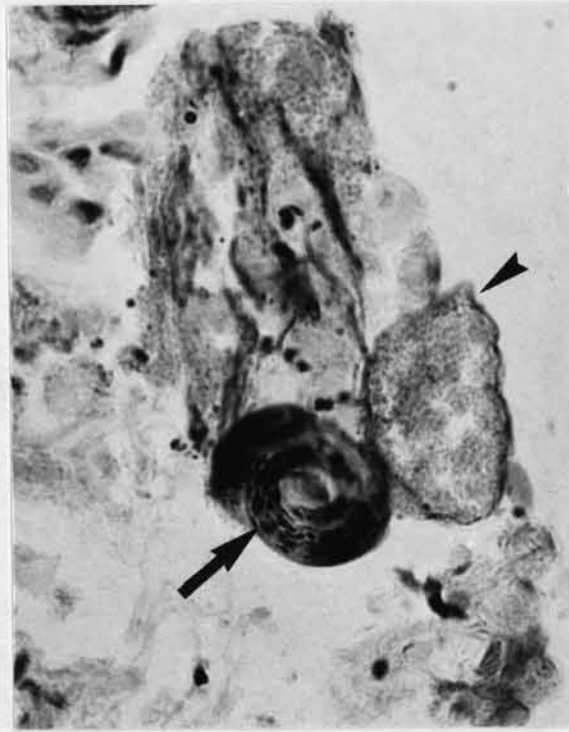


Abb. 98. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Ein opakes Körperchen (◄) und ein nervöses Spiralkörperchen (↔) im Zentrum des Tastkörperchens. Färbung: Golgi/Toluidin, Vergr. 400 x.
Foto: Behrmann

Fig. 98. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise. An opaque corpuscle (◄) and a spiral nerve-body (↔) in the centre of the tactile corpuscle. Golgi/toluidin stained, magnif. 400 x.
Photo Behrmann

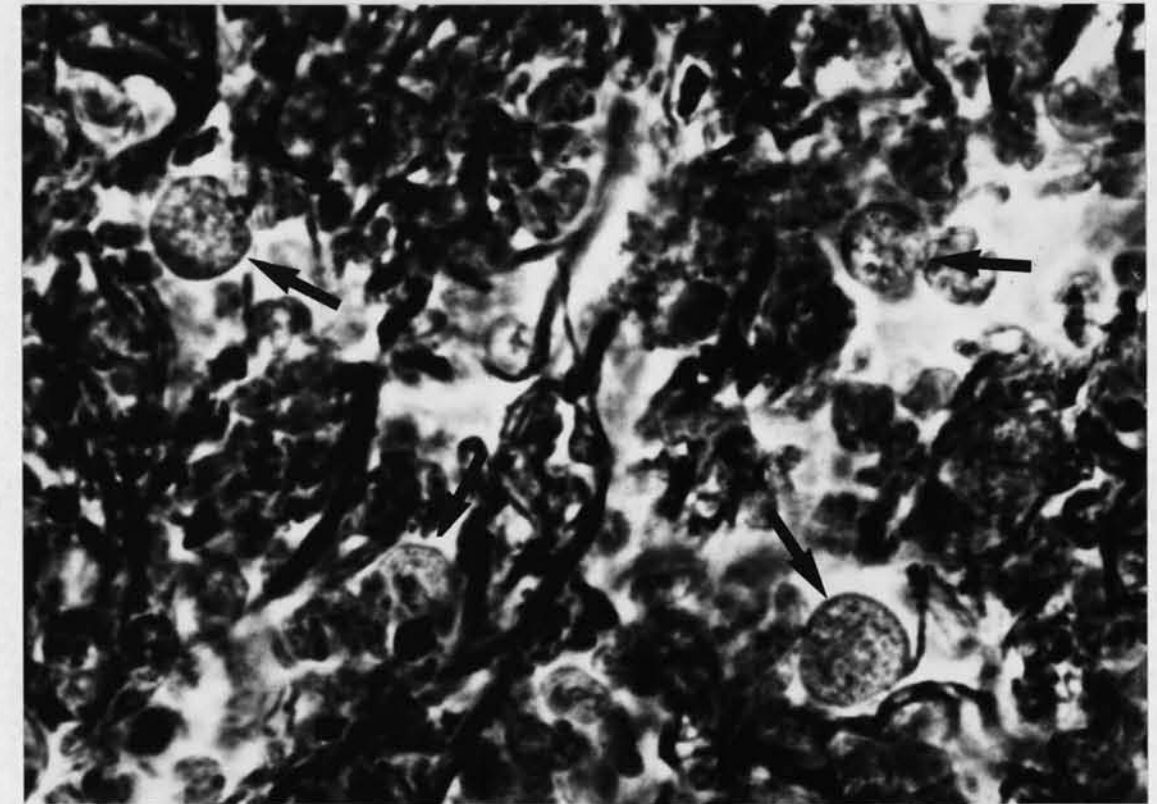


Abb. 99. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal. Ein Ausschnitt aus dem perineuralen Netzwerk. Deutlich erkennbar sind die etwa 10 µm großen Krauseschen Nervenendkörperchen (↔). Färbung nach Golgi, Vergr. 1000 x.
Foto: Behrmann

Fig. 99. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise. A sector of the perineural network. Clearly visible are the nervous end-corpuses of Krause (↔) with a diameter of approximately 10 µm. Golgi stained, magnif. 1000 x.
Photo: Behrmann

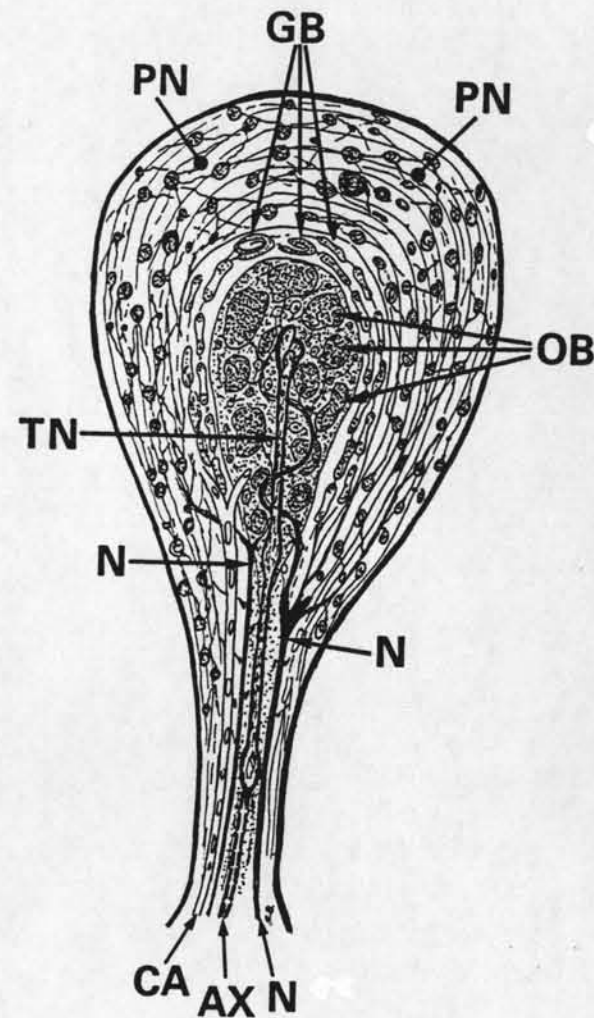


Abb. 100. Modell eines Tastkörperchens aus dem postbullaren Sinnesorgan.

Fig. 100. Model of one tactile corpuscle of the post-bullar sense-organ.

- AX** Axon - Axon
- CA** Kapillar - capillary
- GB** Spiralkörperchen - nervous spiral-corpuscle
- GC** Krausesches Nervenendkörperchen - nervous end-corpuscle of Krause
- N** Nerv - neurite
- OB** opakes Körperchen - opaque body
- SC** kleine Nervenzelle - small nerve cells
- TN** nervöser Innenkolben - sensory nerve terminal

Die Funktion der Echolokation

Die Abbildung 101 zeigt die Frequenzbereiche der zum akustischen System gehörenden Organen.

Die Wale haben keine Stimmbänder, die mit den Landtieren vergleichbar wären. Ihr Kehlkopf muß unter Wasser verschlossen bleiben, damit kein Wasser in die Lunge eindringt. Dafür besitzen die Wale zwei Organe, die Lufttuben (Abb. 57) und die Membranen (Abb. 61, MP), mit denen sie ohne Luftverlust, oder mit sehr wenig Luft, Töne von 12 bis 310.000 Hz erzeugen können. Durch den Einsatz von Rhythrophonen haben Purves (1966) und Purves und Pilleri (1983) Sonagramme erstellt, die die Schallquellen im Kopf zeigen und gleichzeitig die anatomischen Befunde stützen. Die genannten Organe sind durch Lufttuben mit dem Kehlkopf verbunden (Abb. 58, AT), in dem die Atemluft ventiliert. Durch die Verbindung von Stimmorganen und Lunge steht den Walen unter Wasser langfristig genügend Luft zur Tonerzeugung zur Verfügung. Töne, die mit Membranen der Kehlkopftube erzeugt werden, sind rein emotionale Äußerungen und haben keine Bedeutung für die Echolokation, können auch nur bei geöffnetem, Kehlkopf über Wasser erzeugt werden.

Im Laufe der Phylogenese verloren die Wale die Fähigkeit tiefe Töne zu hören, ihre Hörschnecke (Cochlea) verkürzte sich (Abb. 77) und hat heute nur noch 1 - 1,6 Windungen. Weil die Sinneszellen dreimal so dicht stehen wie beim Menschen (Nachtigall, 1986), ist ihr Gehör jedoch sehr fein. Das Gehörvolumen (errechnet nach Békésy, 1975) der Wale liegt etwa zwischen 800 und 90.000 Hz.

Alle übrigen Töne werden "ertastet", wofür die Wale zwei Organe haben. Im Vorderkopf liegt das rostrale Sinnesorgan (Abb. 86), mit dem die Wale alle Töne erfassen, die oberhalb ihrer oberen Hörschwelle liegen.

Hinter den freischwingenden Ohrkapseln liegen viele kleine mit Flüssigkeit gefüllte Ampullen, in deren Zentrum lamellierte Tastkörperchen pendeln. Mit dem postbullaren Sinnesorgan (Abb. 96) ertasten die Wale alle tiefen Töne, die unterhalb ihrer unteren Hörschwelle liegen.

The function of the echolocation

The frequency ranges of organs which belong to the acoustic system, are shown in Figure 101.

Whales have no vocal cords comparable to those of terrestrial mammals. The larynx has to be closed at the time of diving to prevent the penetration of water into the lungs. Whales possess two organs, the air tubes (Fig. 57) and the membranes (Fig. 61, MP), to produce sound waves with a frequency range from 12 to 320.000 Hz. Sonagrammes obtained by Purves (1966) and Purves & Pilleri (1983) by means of directional hydrophones, support the anatomical evidence of the place of the origin of sounds in odontoceti. These organs are directly linked to the lungs by derivatives of the larynx (Fig. 58, AT). Because of this direct connection between the lungs and the voice organs, harbour porpoises have enough air available under water to produce sounds for echolocation. Sounds produced by the membranes of the laryngeal tube have not been considered in this hypothesis. Such sounds are emotional expressions and can only be produced by an open air passage, but not during diving.

During their phylogeny whales lost the ability to hear deep sounds, the cochleas became shorter (Fig. 77), and have to day only 1 to 1,6 windings. As the density of the sense-cells in the hearing organs of toothed whales are three times higher than in hearing organs of human beings (Nachtigall, 1986), the hearing is very fine. The hearing of whales has a range from 800 to 90.000 Hz (calculated after Békésy, 1975).

To perceive other sounds whales possess two "touch"-organs. In the forehead there exists the rostral sense-organ (Fig. 86). With this organ whales receive all frequencies which are higher than the frequencies of their hearing sense.

The second is the postbullar sense organ (Fig.96) located between the free swinging ear capsule and the occipital bone, consisting of small vessels in which lamellated touch corpuscles float. The postbullar sense organ perceives low-frequency waves by the oscillations of the ear capsules.

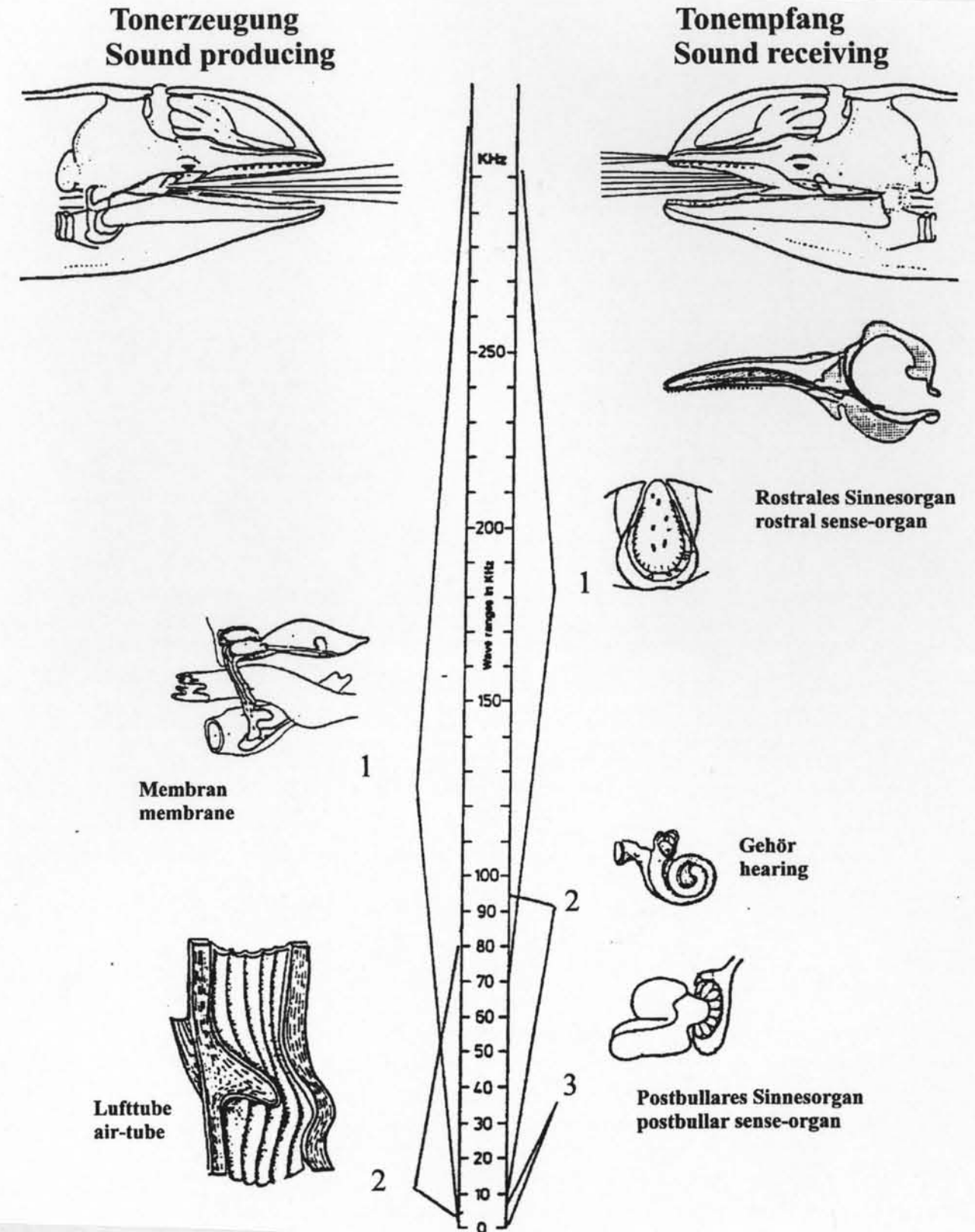


Abb. 101. Funktion der Echolocation
Fig. 101. Function of the echolocation

Literatur References
Kapitel 5 /Chapter 5

- Behrmann, G. 1987. Die Funktion von Sinnesorganen caudal der Ohrkapseln (Bulla tympanica) bei Zahnwalen (Odontoceti). *Lutra*, vol. 30, 113 - 122.
- Behrmann, G. 1989. The cartilaginous rostrum and the associated rostral sense-organ of toothed whales (odontoceti). *Lutra*, vol. 32, 152 - 163.
- Behrmann, G. 1989. The olfactory regions in the nose of the Harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). *Aquatic Mammals*, vol. 15/3, 130 - 133.
- Behrmann, G. 1991a. The nervous end-carpuscle in the post-bullar sense-organ of the harbour porpoise *Phocoena phocoena*. *Lutra*, vol. 34, 37 - 39.
- Behrmann, G. 1991b. The nervous end-carpuscle of the rostral sense-organ of the harbour porpoise *Phocoena phocoena*. *Lutra*, vol. 34, 40 - 42.
- Behrmann, G. 1993. How do toothed whales protect their inner ear against pressure waves? *Lutra*, vol 36, 29 - 36.
- Behrmann, G. 1999: Die Ohrplakode der Zahnwale. *Lebensraum "Meer"* Heft 20, 1 - 52
- Békésy, A., 1975: Das Gehör. In: I. W. ROHEN (ed.): Funktionelle Anatomie des Menschen: 1-323 - Verl. F. K. Schattauer, Stuttgart
- Bertolini, R. & G. Leutert 1982. *Atlas der Anatomie des Menschen B. 3.* Verlag G. Thieme Leipzig, 1 - 350.
- Boenninghaus, G. 1904. Das Ohr des Zahnwales. *Zoologische Jahrbücher*, Abt. Anatomie B 19, 189 - 360. Verl. G. Fischer Jena, 1 - 95.
- Burlet, H.M.de 1934. Vergleichende Anatomie des statoakustischen Organs. In: *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere* (Eds. L. Bolk et al.). Verl. Urban & Schwarzenberg Berlin/Wien, 1293 - 1444.
- Caldwell, D.K. & M.C. Caldwell 1972. Sense and communication. In: *Mammals of the sea* (ed. by S.H. Ridgway). Publ. C.C. Thomas Springfield Illinois, USA., 466 - 502.
- Corning, H.K. 1942. *Lehrbuch der topografischen Anatomie*. Verl. J.F. Bergmann, München, 1 - 402.
- Fleischer, G. 1978. Evolutionary principles of the mammalian middle ear. *Erg. Anat. Entwickl. Gesch.* 55, 1 - 70.
- Fleischer, G. 1982. Hörmechanismen bei Delphinen und Walen. *Dtsch. Gesell. Hals-, Nasen-, Ohrenheilk.* 30, 123 - 130.
- Fraser, F. & P. E. Purves 1962. Hearing in cetaceans. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology* 7, 1- 140.
- Gruhle, K. 1911. Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Cetaceennase. *Jenaer Zeitschrift f. Naturwissensch.* 47/3, 367 - 414.

- Hirsch, G.C., H. Ruska & P. Sitte 1973. *Grundlagen der Cytologie*. Verl. G. Fischer Stuttgart, 1 - 790.
- Hyrtl, J. 1845. *Vergleichende anatomische Untersuchungen über das Gehörorgan des Menschen und der Säugetiere*. Verl. Fr. Ehrlich Prag, 1 - 182.
- Kückenthal, W. 1893. *Vergleichende-anatomische und entwicklungs-geschichtliche Untersuchungen an Wahltieren. Bau und Entwicklung der Cetaceennase*. Denkschrift der Medizinischen Naturwissenschaft. Gesellschaft Jena 3/2, 322 - 349.
- Mathes, E. 1934. Geruchsorgane. In: *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere* (Eds. Bolk, L. et al.). Verl. Urban & Schwarzenberg Berlin/Wien, 879 - 948.
- Nachtigall, P.E. 1986. Vision, audition, and chemoreception in dolphins and other marine mammals. In: *Dolphin cognition and behavior* (ed. by R. Schusterman, J.A. Thomas and F.G. Wood). L. Erlbaum Associates, Inc. Publisher Hillsdale New Jersey, 79 - 114.
- Norris, K. S. B. & B. MAI 1983. Can odontocetes debilitate prey with sounds? *The American Naturalist* 122/1, 85 - 104.
- Peichl & Behrmann: 1999: Blue Cones are absent in the Retina of the Pilot Whale. *Göttinger Neurobiology Report* 1999: 466.
- Purves P. E. & G. Pilleri 1983. *Echolocation in whales and dolphins*. Academic Press London, 1 - 280.
- Radwitz, B. 1900. Die Anatomie des Kehlkopfes und der Nase von *Phocoena communis* Cuv. *Internationale Monatszeitschrift für Anatomie und Physiologie*, Vol. 17, 245 - 254.
- Rauber, R. K. & Fr. Kopsch 1953. *Lehrbuch und Atlas der Anatomie des Menschen B.III*. Verl. G. Thieme Leipzig, 1 - 312.
- Reysenbach de Haan, F.W. 1957. Hearing in whales. *Acta-Oto-Laryngol. Suppl.* 134, 1 - 114.
- Schiefer, P., S. Peiper & R. Schneider, 1986. *Lehrbuch der Histologie*. Springer Verlag BerlinHeidelberg-New-York-London, 1 - 681.
- Welsch P. E. & V. Storch 1973. *Einführung in die Cytologie und Histologie der Tiere*. Verl. G. Fischer Stuttgart, 1 - 243.
- Yamada, M. 1953. Contribution to the Anatomy of the Organ of Hearing in Whales. *Scient. Rep. of Whales Rest. Inst. Tokyo*, No. 8, 1 - 79.

A

Acoustic system...164 - 166,
Air passage...89, 95, 100 - 104, 164,
Air tubes...95, 100 - 104,
Akustisches System...164 - 166,
Amboß...132 - 136,
Arcus zygomaticus...6, 129,
Arteria alv. mand. ...114,
Arteria alv. max. ...114,
Arteria basilaris...114,
Arteria basis cran. ...114,
Arteria cav. bull. tymp. ...114,
Arteria cerebri...114,
Arteria maxillaris...114,
Arteria nasalis...114,
Arteria occipitalis...114,
Aryal cartilage...90,
Arykorpel...90,
Atlas...106,
Auge...126 - 129,
Augenhöhle...6,
Augenhöhlendach...6,
Augenmuskel...50, 129,
Augennerv...129,
Augenringmuskel...129,

B

Balance organ...130,
Blasloch, 11, 17, 40, 45, 50, 55, 74,
Blaslochöffner...55,
Blood-vessel...113,
Blowhole...11, 17, 40, 45, 55, 74,
Blutgefäße...112,
Bottle-nosed dolphin...4, 5,
Bowman gland...120 - 123,
Bowmansche Drüse...120 - 123,
Bulla tympanica...6, 100, 103, 134 - 142, 147, 155,

C

Canalis opticus...6,
Caput mallei...132,
Cartilage of the head...46, 47,
Cartilaginous roof of the nose...45,
Cartilaginous septum...45,
Cartilago rostralis...45, 46, 47, 147,
Cartilago thyroidea...96,
Cavum nasi...43, 74, 78,
Cavum tympanica...158,
Cerebrum...147,
Chew muscle...50,
Choana...6,
Chorioidea...128,

Christa parietalis...6, 12,
Cochlea...140 - 143,
Common dolphin...2, 5, 24,
Condylus occipitalis...6,
Core tooth...39, 40, 49,
Cornea...129,
Cornu majus...19,
Cornu minus...19,
Corpus cavernosus...68 - 71,
Corpus hyoideum...19,
Corpus lingua...64,
Corpus vitrum...129,
Cricoidal cartilage...90,
Crikoidknorpel...90,
Crista frontalis...6, 8,
Crista sphenoidale...47,
Crus incudus...136,
Cupula nasi...47,
Cuvier-Schnabelwal...25, 26,

D

Delphin...4, 5, 24,
Delphinus delphis...4, 5, 24, 104,
Dentin...39, 41,
Discus articularis...58,
Ductus cochlearis...6, 140,

E

Ear...131 - 142,
Ear bone...6, 138, 147, 159,
Ear-capsule...6, 38, 42, 100, 103, 136 - 142,
Echolocation system...164 - 166,
Echolokationssystem...164 - 166,
Elfenbein...39,
Entenwal 28, 29, 30, 31, 96,
Epidermis...129,
Epiglottical cartilage...90,
Epiglottis...90,
Eustachian tube...95,
Eye...127 - 129,
Eye muscle...50,
Eye nerve...129,

F

Finger-shaped bone...6, 12, 105,
Flügel des Keilbeins...6, 11,
Flügelbeinmuskel...61,
Foramen acusticus...6,
Foramen intermaxillare...6,
Foramen mandibula...6, 8,
Foramen periotica...6, 14,
Foramen temporalis...58,
Fossa pterigoidea...6,

Frontal bone...6,
Frontal crest...6,
Frontal sac...51, 81 - 84,
Frontalsack...51, 81 - 84,
G
Ganges Delphin...126,
Ganges river dolphin...126,
Gaumenbein...6, 14,
Gehörgang...136,
Gehörkapsel...6, 100, 103, 134 - 142, 147,
Gehörschnecke...131 - 142,
Geruchssinn...120 - 125,
Geschmacksorgan...71,
Glandula lacrimalis...129,
Glandula parotis...95,
Glaskörper...129,
Gleichgewichtsorgan...130,
Golgi-Apparat...125,
H
Hammer...132 - 136,
Hinterhauptsbein...6, 9, 155,
Hornhaut...129,
Horny skin...129,
Hyperoodon ampullatus...28, 29, 30, 31, 96,
I
Incus...132 - 137,
Incusfinger...137,
Indischer Delphin...4,
Iris...129,
J
Jochbogen...6,
Joke bone...6,
K
Kaumuskel...50,
Kehlkopf...74, 86 - 90, 96,
Kehlkopforgang...92,
Kehlkopftube...88,
Keilbein...6, 11, 15, 147,
Keilbeingruben...6, 17, 110,
Keilbeinhöhlen...15, 110,
Kernzähne...39, 40, 49,
Kleinhirn...147,
Knorpel im Kopf...45, 46,
Kogia simus...42, 43, 44, 96,
Kopfmuskeln...74 - 80,
Krausesches Nervenendkörperchen...163,
L
Labial muscle...50,
Labyrinth...130,
Lacrimal bone...6,

Lacrimal gland...128,
Lacrimal sac...128,
Lagenorhynchus acutus 4, 5, 6,
Lagenorhynchus albirostris...105,
Lamina lat. proc. occip. ...6, 10, 12,
Lamina medialis proc. occip. ...6, 8,
Lamina pterygoidea...96, 147,
Laryngeal sac...90,
Laryngeal tube...95 - 103,
Laryngealorgan...91- 94,
Laryngealsack...90,
Larynx...74, 86 - 90,
Lederhaut...122,
Lens...129,
Lidmuskel...129,
Linse...129,
Lippenmuskel...50,
Lobus flocculus...154,
Lower jaw...6, 147,
Luftröhre...90, 95, 106,
Luftsäcke...95 - 107,
Luftsackmuskel...105,
Lufttuben...95 - 103,
Lufttubenzunge...95,
Luftwege...89, 95 - 103,
M
Malleus...132 - 136,
Mandible hole...6,
Mandibula...6,
Margo lingua...64, 65,
Mastzellen...149,
Miraculous network...106, 117,
Muscles of the head...70 - 80,
Muscles of the lower jaw...61,
Muscles of the tongue...62, 64,
Musculus buccinator...50, 74,
Musculus ciliaris...129,
Musculus compressor nasi...74,
Musculus genioglossus...62,
Musculus geniohyodeus...62,
Musculus hypoglossus...62,
Musculus longitudinalis...64,
Musculus masseter...58, 61, 62, 74,
Musculus maxillolabialis pars arcuata...54, 55,
Musculus maxillolabialis superior...54, 55,
Musculus maxillolabialis...54, 55,
Musculus maxillonasalis pars posterior...54, 55,
Musculus maxillonasalis...54, 55,
Musculus meatus naso occludens...52, 74,
Musculus membranae pterygoidis...105, 107,

Musculus mylohyoideus...62,
Musculus nasalis dextra...78,
Musculus nasalis pars alaris...78,
Musculus nasalis...55,
Musculus nasalis: pars alaris...74,
Musculus orbicularis oculi...50,
Musculus orbicularis oris...54, 55,
Musculus procerus frontalis...74,
Musculus procerus nasi...54, 55,
Musculus pterygoideus ...105,
Musculus pterygoideus lat....58,
Musculus sinus externi...107,
Musculus sphincter auricularis...136,
Musculus sphincter laryngealis...81,
Musculus sphincter nasalis dextra...74, 82, 83,
Musculus spincter choanaris...86, 87,
Musculus stapidis...139,
Musculus sternohyoideus...62,
Musculus sternothyreoideus...62,
Musculus styloglossus...62,
Musculus temporalis...58, 74,
Musculus thyreocricioideus...62,
Musculus transversus linguae...64, 65,

N

Nasal bone...6,
Nasal muscles...52 - 56,
Nasal plug...52, 56,
Nasal sac...51,
Nasenbein...6,
Nasenboden...6,
Nasendach...45, 74,
Nasenhof...6,
Nasenhöhle...43, 74,
Nasenkuppe...74,
Nasenmuskel...52 - 56,
Nasenrohr...51, 74,
Nasensack...51,
Nasenscheidewand...6,
Nasenstopfen...52, 56,
Nerve terminal...153,
Nervenendkörperchen...153,
Nervöser Innenkolben...153,
Nervous end-corpuscles...153,
Nervus acusticus...154,
Nervus opticus...129,
Nervus statoacusticus...154,
Nervus trigeminus...154,
Netzhaut...129,
Nose hole, s. blowhole...51, 43, 74,
Nose of the sperm whale...74 - 84,

Nostril...74,

O

Oberkiefer...6, 7,
Oberkieferlippenmuskel...54, 55,
Oberkiefersack...51,
Occipital bone...6,
Oesophagus...95,
Ohr...131- 142,
Ohrkapsel...38, 42, 100, 103, 134 - 142, 155,
Ohrspeicheldrüse...103,
Orbita...6,
Orbital bone...6,
Orcinus orca...21,
Os ethmoidale...6,
Os frontale...6, 74,
Os lacrimale...6,
Os mandibula...6,
Os maxillare...6, 147,
Os nasale...6,
Os occipitale...6,
Os palatinum...6,
Os parietale...6,
Os praemaxillare...6, 147,
Os ptrerygoideum...6,
Os spenoidale...6, 47,
Os stylohyoideum... 19, 46, 47,
Os temp. proc. falciformis...13, 105,
Os temporalis...6,

P

Palatine bone...6,
Parietal bone...6,
Parietal crest...10,
Pars orbitalis ossis frontalis...6,
Pars petrosa ossis temporalis...43,
Pflugscharbein...6, 7, 147,
Pforten zum Laryngealsack...90,
Pharynx...96,
Phocoena phocoena...4, 5, 23,
Physeter macrocephalus...4, 27, 32, 74,
Platysma...62,
Plug muscle...56,
Pneumozyten...94,
Portals of laryngeal sac...90,
Porus acusticus...136,
Post bullar sense-organ...154 - 163,
Postbullares Sinnesorgan...154 - 163,
Pottwal...27, 32 - 37, 42,
Processus coronoideus mand. ...58,
Processus falciformis...6, 12, 105,
Processus mastioideus...38,

Processus maxillare...6, 58,
Processus stylohyodei...19,
Processus zygomaticus...6, 58,
Pterygoid muscle...61, 105, 107,
Pterygoid sinuses...100,
Pterygoid bone...6, 147,
Pterygoid hole...6, 107, 110,

R

Rachenraum...89,
Rama cygomatici...128,
Rami buccales...128,
Rami mandibula...58, 59,
Rechter Nasengang...80,
Rete basis cran. ...117,
Rete cervicalis...106,
Rete mirabilis...106,
Rete sinus pteryg. ...114 - 119,
Retina...129,
Riechorgan...120 - 125,
Right nose pipe...80,
Rostral sense-organ...143 - 154,
Rostrales Sinnesorgan...143 - 154,
Rostrum...143,

S

Saccus frontalis...51, 74,
Saccus lacrimalis...129,
Saccus laryngealis...96,
Saccus praemaxilaris...51, 54, 55, 74,
Saccus vestibularis...51, 74, 81,
Salivary gland...66, 67, 103,
Scala media...140,
Scala spiralis ossea...140,
Scala tympani...140,
Scala vestibuli...140,
Schädeldeformation...4,
Schädelknochen...6,
Schalmembran...105, 107,
Scheitelbein...6, 7, 13,
Scheitelbeinkamm...6, 9,
Schläfenbein...6, 7, 12, 13,
Schläfenbeinschuppe...6,
Schweinswal...4, 5, 23, 96,
Schwellkörper...68,
Sclera...129,
Sense-organs...121-163,
Septum nasi...6, 147,
Septum praesphenoidale...6, 147,
Siebbein...6,
Sinnesorgane...120,
Sinus cervicalis...117,

Sinus pterygoideus...96 - 104, 117,
Skull deformation...5,
Smell sense...120 - 125,
Solum nasi...6,
Sound producing organs...105, 107, 164,
Sound-membrane...105, 107, 164,
Speicheldrüse...66, 67,
Speiseröhre...95,
Sperm whale...27, 32 - 38, 42,
Spermacetiorgan...74 - 80,
Sphenoidal bone...6,
Squama temporalis...8, 10,
Stapes...137,
Steigbügel...137,
Stirnbein...6,
Stirnbeinkamm...6, 8,
Stirnsack...5183, 84,
Stopfenmuskel...56,
Stylohyoideum...96,
Susa chinensis...4, 5,

T

Tactil corpuscles...163,
Tast bud...71,
Tastkörperchen...163,
Tectum nasi...45, 74,
Teeth...39, 40, 41, 49,
Temple muscle...61,
Temporal bone...6,
Temporal plate...8, 10,
Thyreoid cartilage...90,
Thyreoidknorpel...90,
tongue bone...18, 42,
Tongue...65, 74,
Trachea...91, 106,
Tränenbein...6,
Tränendrüse...129,
Tränensack...129,
Tuba aeri...96,
Tuba aryepiglottica...90, 95,
Tuba Eustachii...95,
Tursiops truncatus...4, 5,

U

Unterer Nasensack...51,
Unterkiefer...6, 9, 11,
Unterkieferkanal...6,
Unterkiefermuskeln...61,
Upper jaw...6,

V

Vena alveol. mand. ...115,
Vena alveol. max. ...115,

Vena bull. tympan. ...115,
Vena jugularis...115,
Vena jugularis...115,
Vena lingualis...115,
Vena maxillaris...115,
Vena nasalis...115,
Vena sinus thyroidea...115,
Vestibular sac...51,
Vomer...6, 147,

W

Weißschnauzendelphin...66,
White beaked dolphin...66,
White-sides dolphin...66,
Wundernetz...106, 117,

Z

Zahn / Zähne...39, 40, 41, 49,
Ziphius cavirostris...4, 5, 25, 26, 96,
Zunge...64, 74,
Zungenbein...18, 42,
Zungenmuskel...62, 64,
Zwergpottwal...43, 44, 45, 96,
Zwischenkiefer...6, 147,

**Serie Schule und Museum:
Lebensraum "Meer"**

Heft Nr.:

1. 1979: Arbeitmappe Schule und Museum I
2. 1980: Evolution der Wale, 1. Aufl.
3. 1980: Gliederfüßer - Krebse
4. 1982: Fische
5. 1982: Evolution
6. 1985: Evolution der Wale, 2. Aufl.
7. 1985: Arbeitmappe Schule und Museum II
8. 1988: wie orientieren sich die Wale? 3. Aufl.
9. 1987: Evolution der Wale. 3. Aufl.
10. 1996: Zur Anatomie der Zahnwale *
11. 1996: The nervous system of cetaceans *
12. 1997: Das akustische Orientierungssystem der Zahnwale *
13. 1997: Anatomie des Zahnwalskopfes *
14. 1997: Evolution. 2. Aufl.
15. 1997: Gebisse der Zahnwale *
16. 1997: Interessantes aus dem Nordseemuseum
17. 1997: Fische. 2. Aufl.
18. 1998: Die Hautfarbe der Wale *
19. 1998: Evolution der Wale
20. 1999: Die Ohrplakode der Cetacea und ihre Derivate
21. 1999: New knowledge of the nervous system of cetaceans *
22. 2000: Anatomie des Zahnwalskopfes *

Ein Führer durch das Nordseemuseum

Herausgeber:

Der Senator für Wissenschaft und Kunst,
Der Senator für Bildung,
Förderverein Nordseemuseum Bremerhaven e. V.,
Nordseemuseum Bremerhaven.

Nordseemuseum Bremerhaven
C/O Alfred-Wegener-Instituts
für Polar und Meeresforschung
Am Handelshafen 12
D-27570 Bremerhaven
Telf. 0471 4831 1536 / 1402
Tel-Fax: 0471 4831 1425

* deutsch und englisch