



*Zeichnung:
Prof. Dr. Milan Klima*

Die Ohrplakode der Cetaceen und ihre Derivate

Protokolle und Nachträge zur gleichlautenden Publikation von 1999

Die Beschreibungen, die in der Literatur zum Gehör der Wale publiziert waren, stimmten oft nicht mit den Ergebnissen meiner Sektionen überein.

Professor Dr. Milan Klima, den ich um Rat fragte, empfahl mir mit meinen Untersuchungen fortzufahren und sie zu dokumentieren.

Weil ich nur gestrandete Wale verwertete, die nur kurzzeitig Sektionen erlauben, dauerte es über 30 Jahre bis zur Publikation.

Die Protokolle beinhalten Zeichnungen, Fotografien und Grafiken zur Morphologie und zur Anatomie.

Anatomische Bilder und Notizen von den Sektionen
Röntgen-Bilder entstanden im OP eines Krankenhauses in Bremerhaven,
Magnettomografien aus dem MR Institut der Universität Innsbruck.

Inhaltsverzeichnis

Das äußere Ohr	3
Das Ohr der Wale	6
Übertragung der Schallwellen auf das Mittelohr	10
Die Luftwege unterhalb der Schädelbasis	11
Die Funktion der Melone	12
Die Ohrkapsel	13
Das mittlere Ohr	14
Das innere Ohr	17
Das Postbullare Sinnesorgan, Behrmann 1987	19
Das Rostrale Sinnesorgan, 1989	24
Histologische Befunde der Röhren	30
Nachwort	41
Literaturverzeichnis	43

Das äußere Ohr

Der äußere Gehörgang *Meatus acusticus externus* ist vollkommen eingebettet und äußerlich selten nur noch als eine kleine Vertiefung zu erkennen. Innerlich sind einzelne Abschnitte hohl, die meisten sind so verdrückt, dass es keinen Durchgang gibt.

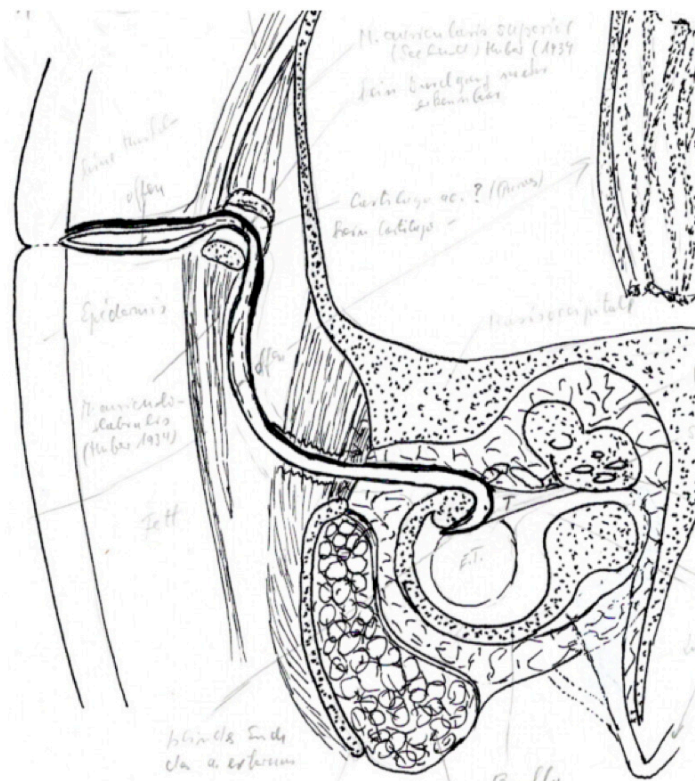


Abb. 1: Der Gehörgang beginnt subcutan unter der Fettschicht und endet dünn auslaufend an der äußeren Haut des Trommelfells. Dessen Rudimente sind selten noch erkennbar. Die innere Haut Trommelfells wurde zum *Tensor tympani*. Dieser ist nicht mehr als Muskel erkennbar, setzt an der *Bulla* an und fixiert den Hammer. Der Hammer hat sich gedreht und sitzt mit seinem Stiel in einer Kerbe der *Bulla*, wo er mit Ligamenten fixiert ist.

Grafik: G. Behrmann



Abb. 2: Der vollkommen verstopfte Gehörgang mit den Rudimenten des Verschlussmuskels. Die Vorfahren der Wale besaßen noch einen offenen Gehörgang, der von einem Muskel verschlossen werden konnte. Seine Rudimente sind oft noch erkennbar.

Foto: G. Behrmann

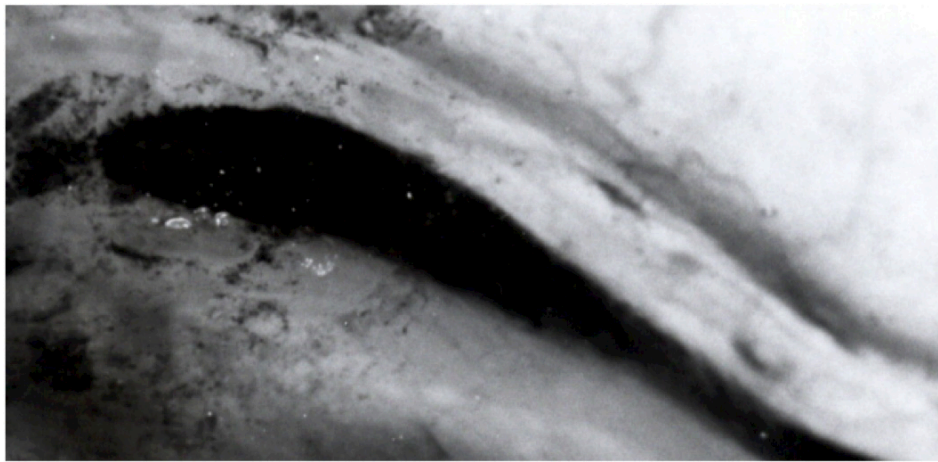


Abb. 3: Mittleres Segment vom Gehörgang
Der äußere Gehörgang ist von einer *Epidermis* bedeckt, in der viele *Melanophoren* liegen. Deshalb ist er schwarz.
Schweinswal (Phocoena phocoena)

Foto: G. Behrmann

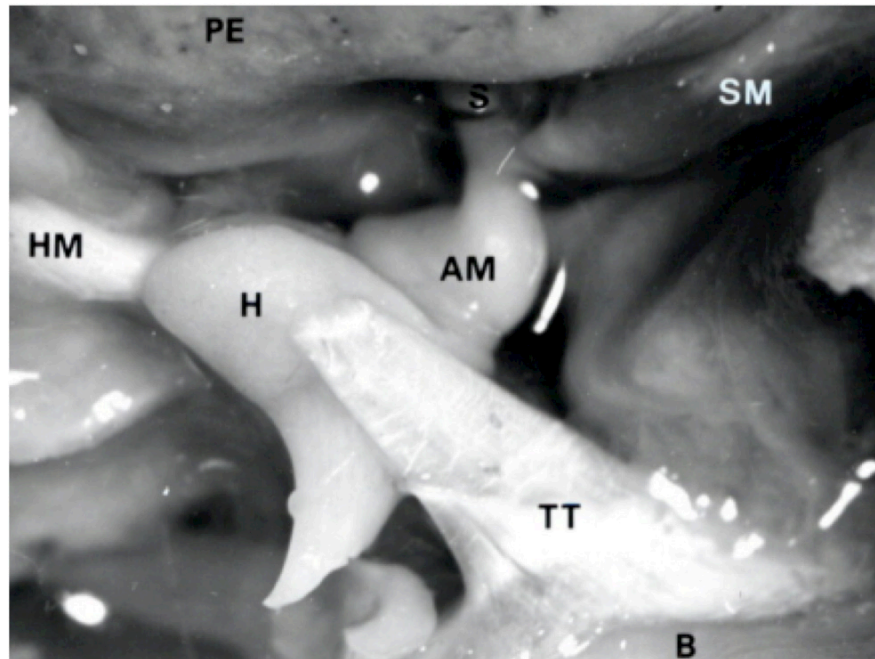


Abb. 4: Der Tensormuskel (**TT**) besteht nur aus Sehnen und zieht von der Bulla zum Hammer. Zu Lebzeiten war der Hammerstiel in einer Kerbe, im Bild unten in der Mitte unterhalb des Hammerstiels, eingebettet. Der Hammerstiel wird von *Ligamenten* in seiner Position festgehalten. Schweinswal.

Foto: G. Behrmann

Trocknet der Schädel ein, wird oft der Hammer von den vertrockneten Ligamenten festgehalten. Dies hat zu dem Fehlschluss geführt, dass der Hammer mit der Bulla verwachsen ist.

Das Ohr der Wale

Die „Ohren“ der Delfine haben im Wasser und auch in der Luft stets eine direkte Verbindung mit den Schallwellen.

In Delfinarien kann man sehen, wie der Delfin vor seinem Trainer den Mund weit aufreißt, was dann als Betteln gedeutet wird. Versuche im Delfinarium Münster haben eindeutig bewiesen, dass der Delfin seinen Trainer abschallt und mit geöffnetem Mund die zurücklaufenden Schallwellen erfasst.



Abb. 5: Lage der „Ohren“ beim Schweinswal.

Foto: G. Behrmann

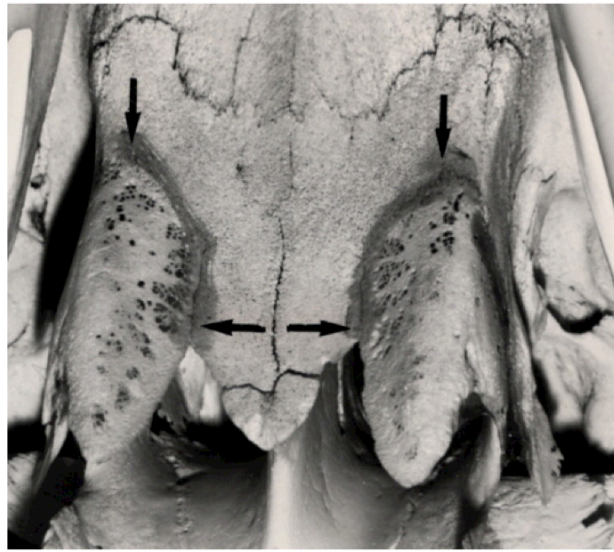


Abb. 6: Ventralansicht auf die perforierten Abdeckungen der Keilbeingruben. Darunter liegen die Luftsäcke *Sinus pterigoideus*. Schweinswal

Foto: G. Behrmann

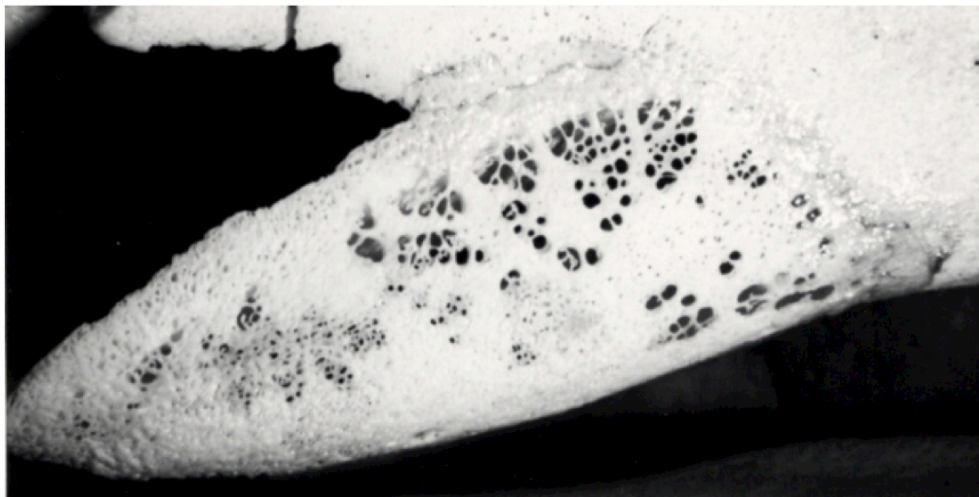


Abb. 7: Seitenansicht auf die perforierten Keilbeindächer Schweinswal

Foto: G. Behrmann

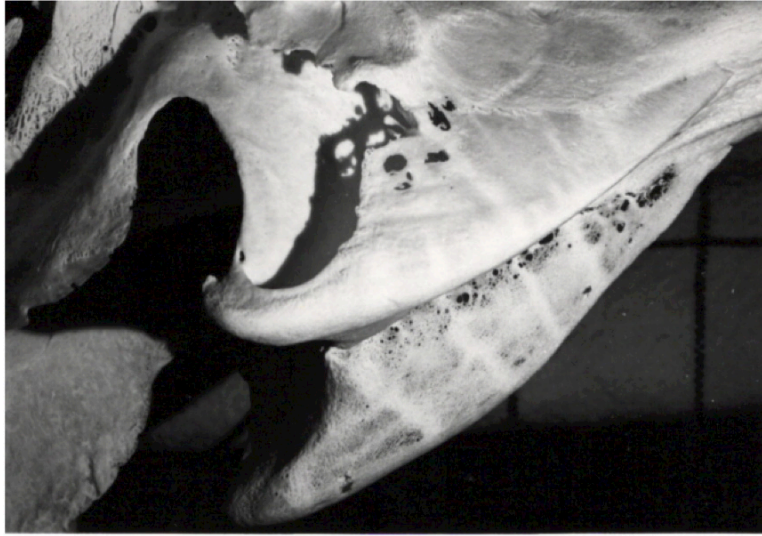


Abb. 8: Seitenansicht des Keilbeindaches vom Gemeiner Delfin
Die Abdeckungen der Keilbeingruben sind durch knöcherne Querstreben
verstärkt
Gemeiner Delfin *Delphinus delphis*

Foto: G. Behrmann

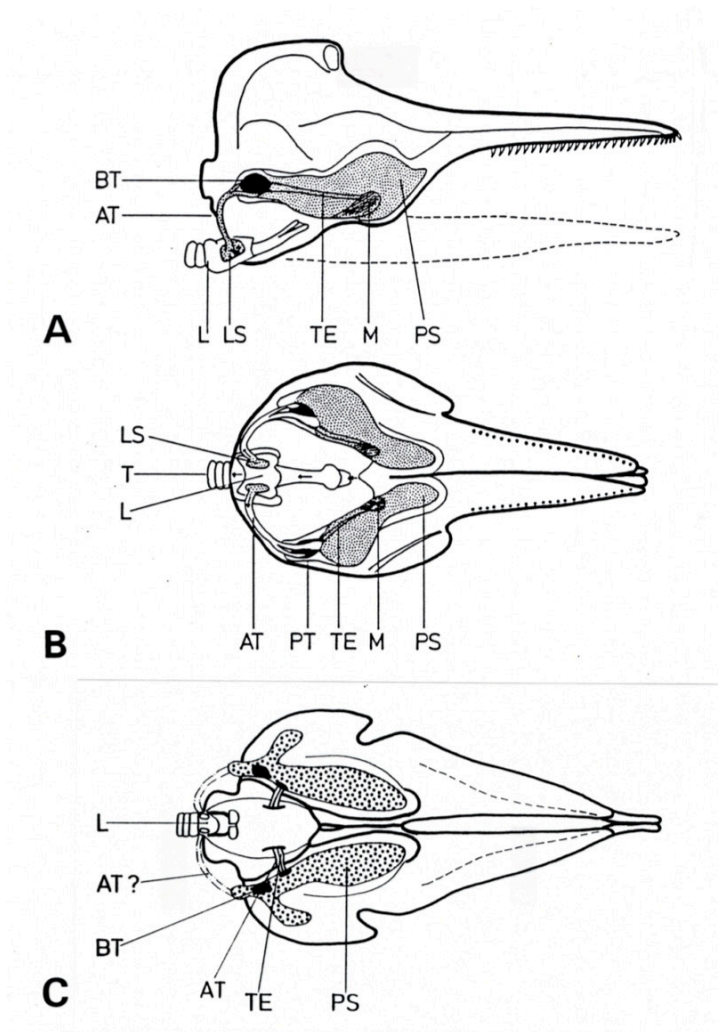


Abb. 9: Schablonen von den Lufträumen unterhalb der Schädelbasis

A: Seitenansicht eines Delfins

B: Bauchseite unterhalb der Schädelbasis eines Delfins

C: Bauchseite unterhalb der Schädelbasis eines Pottwals

AT Lufttube, BT Ohrkapsel, L Kehlkopf, LS Kehlkopfsack

M Membran, PS Luftsack, T Luftröhre, TE Eustachische Tube

Grafik G. Behrmann

Die Luftsäcke der großen Wale sind nicht von knöchernen Dächern bedeckt.

Die Vorfahren Wale waren einmal Landtiere. Das ganze Hörsystem ist heute noch so erhalten und wurde **nicht** auf das Hören der vom Wasser geleiteten Schallwellen umgestellt. Die Schallwellen unter Wasser sind 5-mal so schnell wie die in der Luft. Um hören zu können, müssen die Wale unter Wasser die Geschwindigkeit der Schallwellen durch die Luftsäcke abbremsen.

Übertragung der Schallwellen auf das Mittelohr



Abb. 10: Zwischen den Luftsäcken und der Lunge kann bei geschlossenem Kehlkopf die Luft ventilieren. Links sind der Luftsack und die Luftwege mit Kontrastmittel gefüllt. Rechts wurden der Luftsack und die Luftwege vom Kehlkopf aus mit Luft gefüllt

Röntgenbild: Prof. Kastricher

Eine Übertragung der Schallwellen vom Unterkiefer auf die knöchernen, vollkommen frei liegende Ohrkapsel ist dadurch ausgeschlossen.

Die Luftwege unterhalb der Schädelbasis

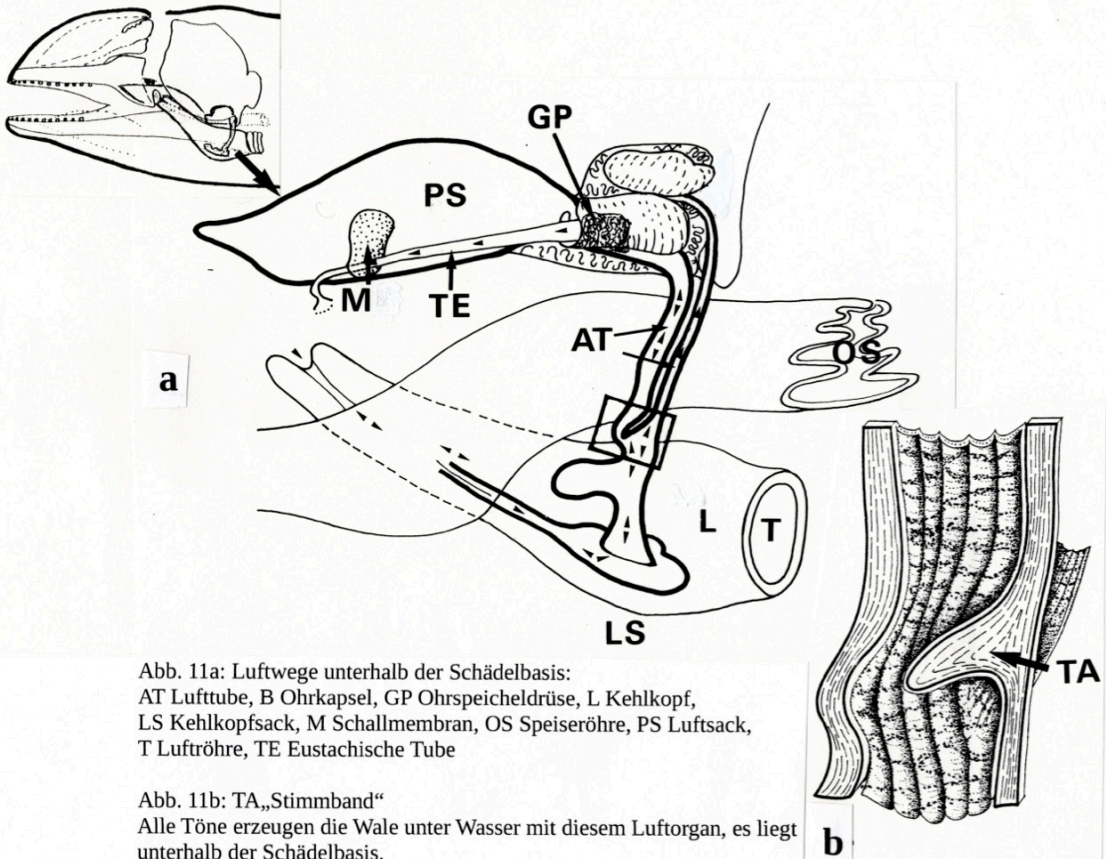


Abb. 11a: Luftwege unterhalb der Schädelbasis:
AT Lufttube, B Ohrkapsel, GP Ohrspeicheldrüse, L Kehlkopf,
LS Kehlkopfsack, M Schallmembran, OS Speiseröhre, PS Luftsack,
T Luftröhre, TE Eustachische Tube

Abb. 11b: TA „Stimmband“
Alle Töne erzeugen die Wale unter Wasser mit diesem Luftorgan, es liegt
unterhalb der Schädelbasis.
Schweinswal
Grafik: Behrmann

Grafik G. Behrmann

Die Funktion der Melone

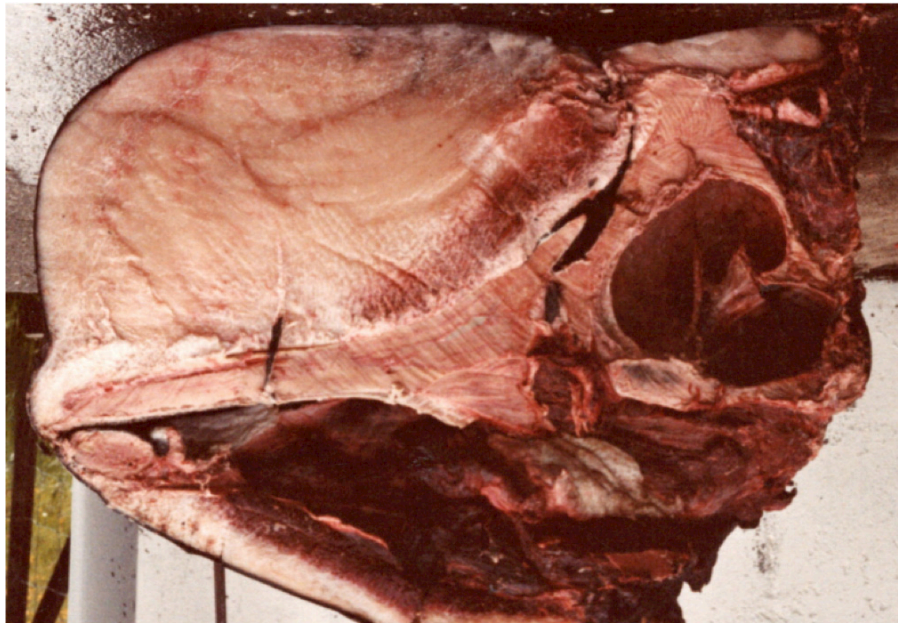


Abb. 12: In der mit Nasenverschlussmuskeln ausgefüllten Melone liegt kein Organ, mit dem Schallwellen erzeugt oder empfangen werden könnten
Grindwal

Foto: G. Behrmann

Die Ohrkapsel

Die Gehörknochen der Wale haben sich im Laufe der Evolution vom Schädel getrennt und werden nur noch von Bändern, Tuben und den Hörnerven in ihrer Position gehalten.



Abb. 13: Die Ohrkapsel *Bulla tympanica* eines Sheperd-Wales *Gulanensis fluviatilis*

Foto: Kasuya

Die Ohrkapsel ist sehr groß und frontal geöffnet. Die von der Luft transportierten Schallwellen münden im Mittelohr und werden von dessen Wänden weiter auf die Gehörknöchelchen übertragen (Badezimmereffekt).

Das mittlere Ohr

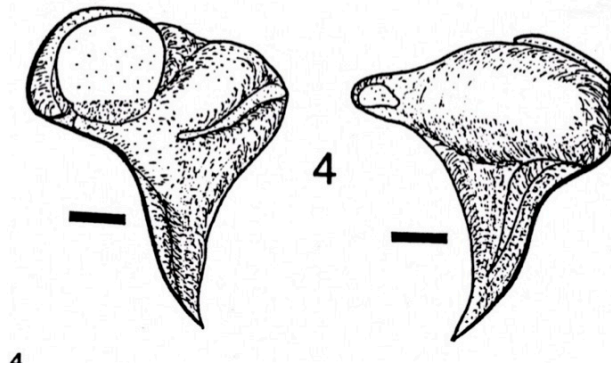


Abb. 14: Gehörknöchelchen vom Schweinswal
Maßstab: 1 mm 4 Hammer

Grafik: G. Behrmann

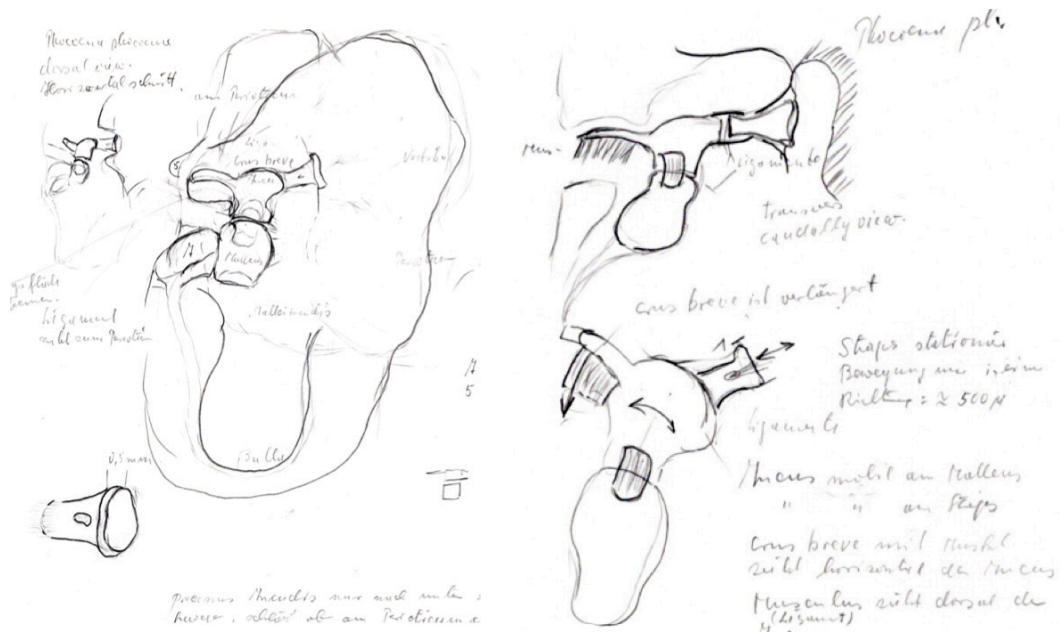


Abb. 15: Protokolle zur Lage der Gehörknöchelchen und den damit verbundenen Muskeln
Schweinswal

Grafik: G. Behrmann

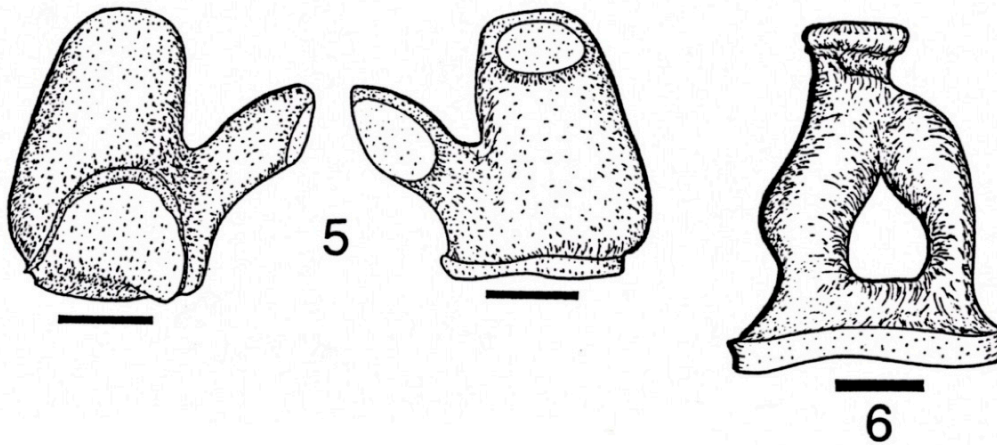


Abb. 16: **5** Amboss und **6** Steigbügel
Maßstab: 1mm

Grafik: G. Behrmann

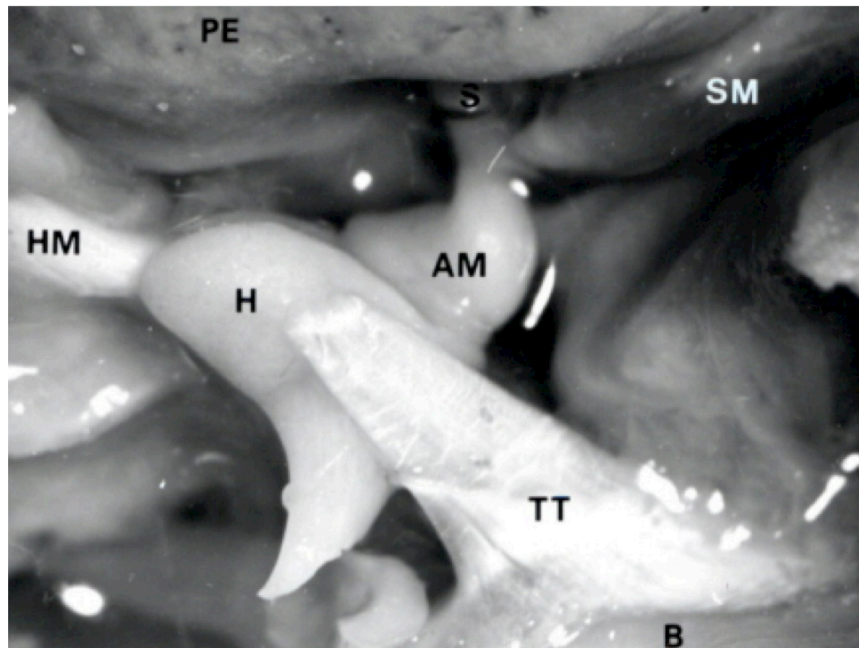


Abb. 17: Ventralansicht des Mittelohres nach der Entfernung des Bullabodens. Viele Muskeln und Ligamente ordnen die Funktion der Gehörknöchelchen

A Amboss, **B** Bulla, **H** Hammer, **HM** Hammermuskel, **PE** *Perioticum*,
S Steigbügel, **SM** Steigbügelmuskel, **TT** *Tensor tympani*.
Schweinswal

Foto: G. Behrmann

Der Steigbügel wird aktiv mit Hilfe des Ambossmuskels und des Steigbügelmuskels bis zu 300 µm aus dem ovalen Fenster gezogen. Wenn die Muskeln nicht aktiviert sind, ziehen die Ligamente den Steigbügel in das ovale Fenster und verschließen es total.

Bei getrockneten Ohrkapseln wird oft noch der im ovalen Fenster festgeklebte Steigbügel gefunden. Dies führte zur Fehlinterpretation, dass der Steigbügel fest mit der Ohrkapsel verwachsen ist. Nur bei geöffnetem ovalen Fenster gelangen die Schallwellen in die Schnecke *Ductus cochlearis*.

Das innere Ohr

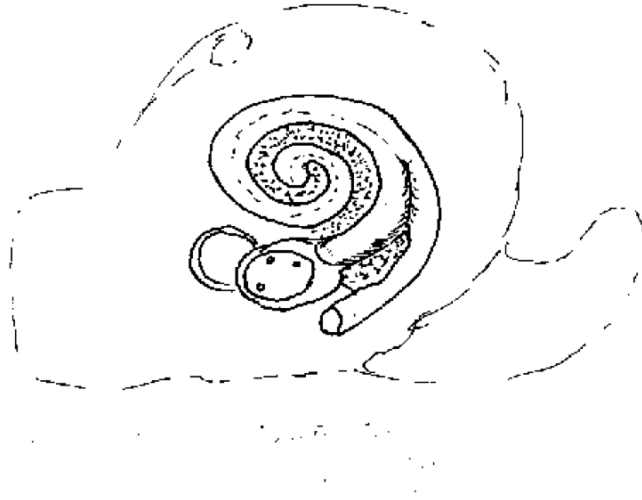
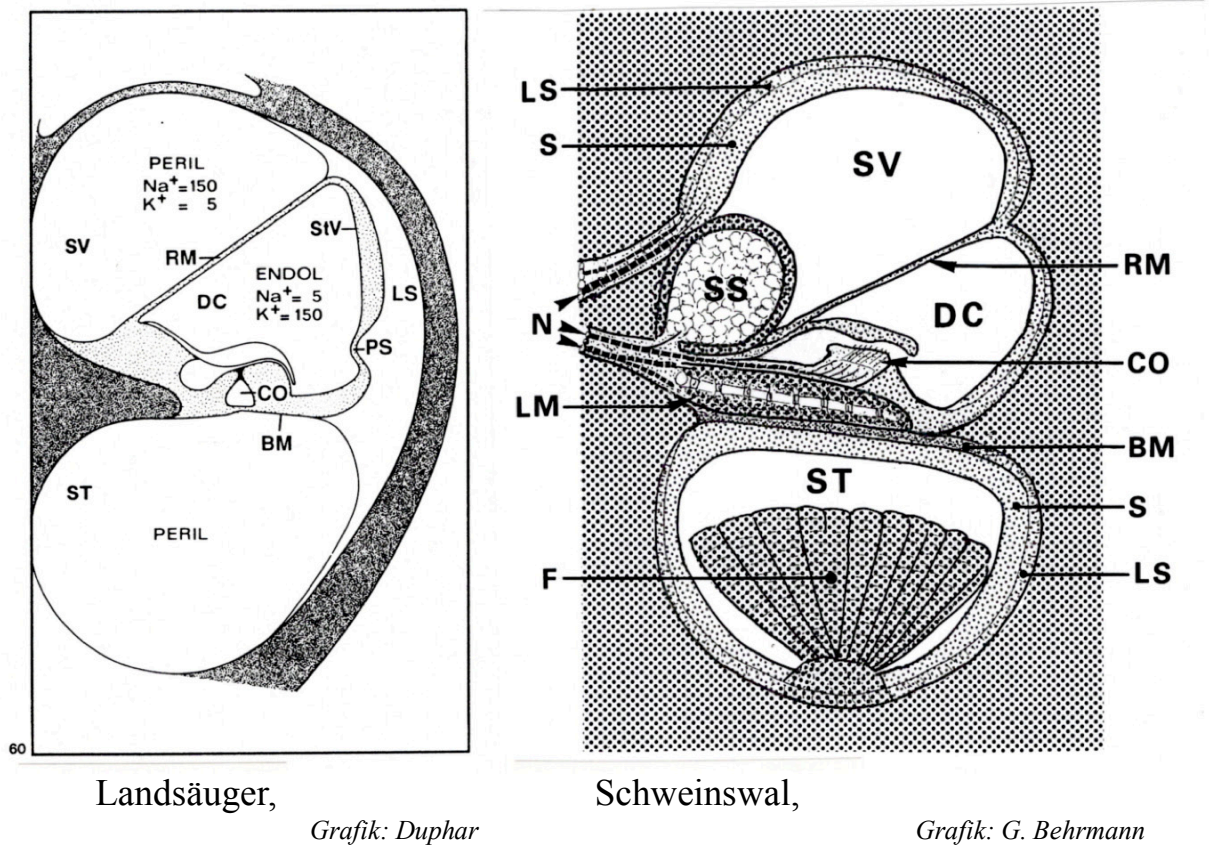


Abb.18: Die Gehörschnecke (*Cochlea*)

Grafik: G. Behrmann



Landsäuger,

Grafik: Duphar

Schweinswal,

Grafik: G. Behrmann

Abb. 19: Der Vergleich zeigt, was alles verändert wurde oder dazu kam, um im Meer leben zu können

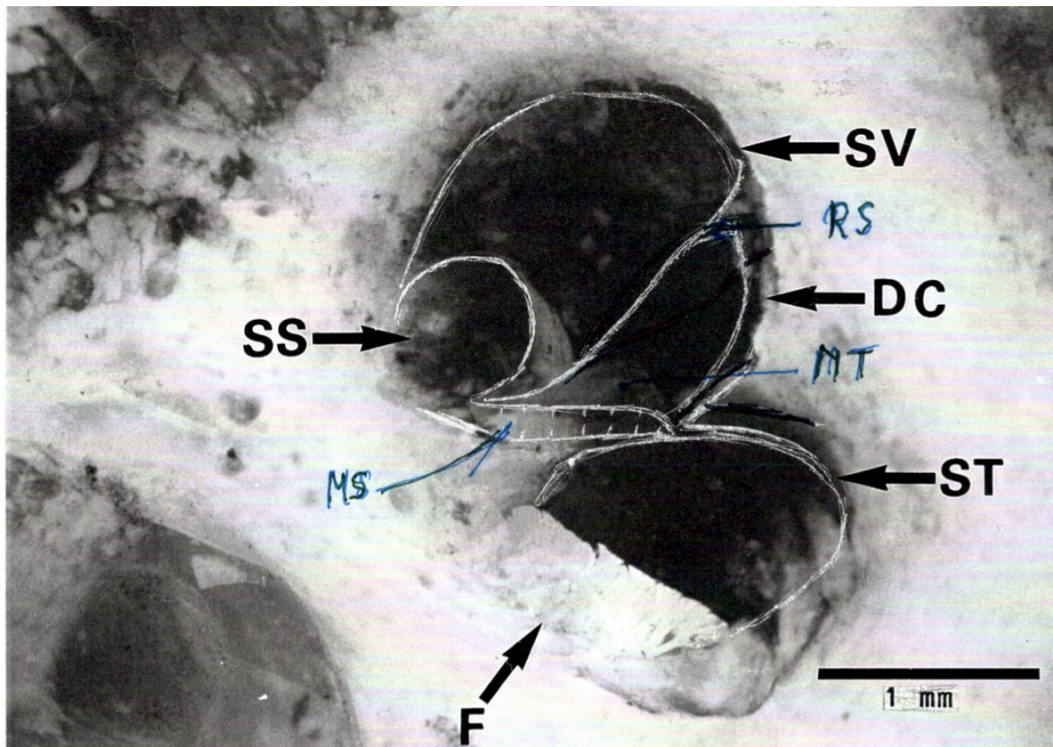


Abb. 20: Die Schnecke Cochlea hat eine vierte verknöcherte Windung *Lamina ossea* (SS), die bei Landtieren selten vorkommt und wenn sie vorkommt schwer zu sehen ist, weil sie nicht verknöchert ist.

SM *Scala media*, SV *Scala vestibuli*, RS Reiner'sche Membran, MT *Membrana tertia*, ST *Scala tympani*, MS *Membrana spiralis ossea*, DC *Ductus cochlearis*

Schweinswal

Foto: G. Behrmann

Schädigende Schallwellen können auch durch das runde Fenster *Fenestra cochleae rotunda* in die Schnecke eindringen, weil es nur von einer Membran verschlossen ist. Die *Scala tympani* besitzt einen Fächer **F**, der sich bei Druckwellen auf das runde Fenster aufrichtet und damit die Druckwelle bremst.

Die Schnecken sind sehr kurz und haben höchstens zwei Windungen. Es fehlen die oberen Teile der Windungen, mit denen tiefere Töne gehört werden können. Daraus ergab sich die Frage: Warum erzeugen die Wale tiefe Töne, und wie empfangen sie diese langwelligen Frequenzen, die ihr Ohr nicht hören kann?

Das Postbullare Sinnesorgan, Behrmann 1987

Es war Yamada (1953), der als Erster vermutete, dass die schweren Ohrkapseln wie Seismographen funktionieren könnten und lange Wellen, die mit dem Gehör nicht erfasst werden, registrieren. Weil man aber keine Organe fand, mit denen die Schallwellen erfasst werden können, geriet alles in Vergessenheit.

Die schweren Ohrkapseln fallen bei der Präparation aus dem Schädelverband heraus, wodurch in unfixierten Proben dunkle Flecken im Hinterhauptbein *Os occipitale* zu sehen sind.

In der Literatur fand ich Yamadas Hinweis auf die Seismographen-Hypothese und schaute die dunklen Flecken genauer an.

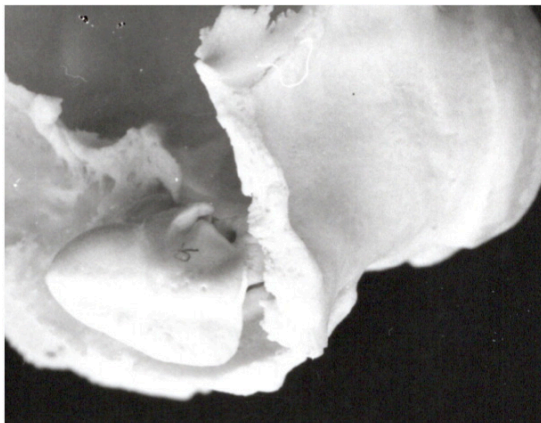


Abb. 21: Ohrkapsel *in situ*
Gemeiner Delfin

Foto: G. Behrmann

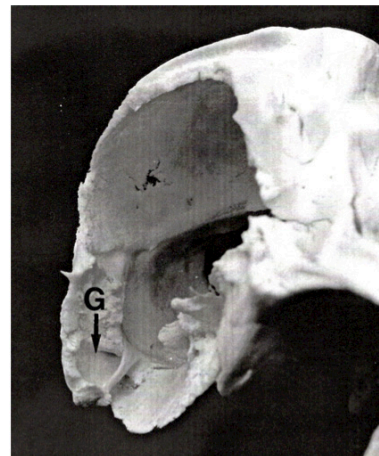


Abb. 22: Die Grube im
Hinterhauptbein G
Schweinswal

Foto: G. Behrmann

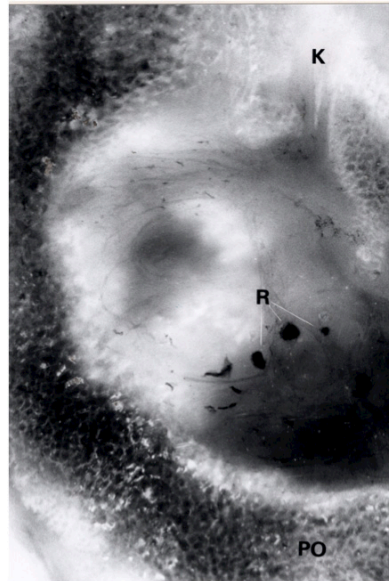


Abb. 23: Dunkle Flecke hinterm Ohr
 Querschnitt durch die Grube im Hinterhauptsbein **PO** nach der
 Entfernung der Gehörkapsel. **K** Durchgang zum Hirn,
R Dunkle Flecke
 Schweinswal

Foto: G. Behrmann

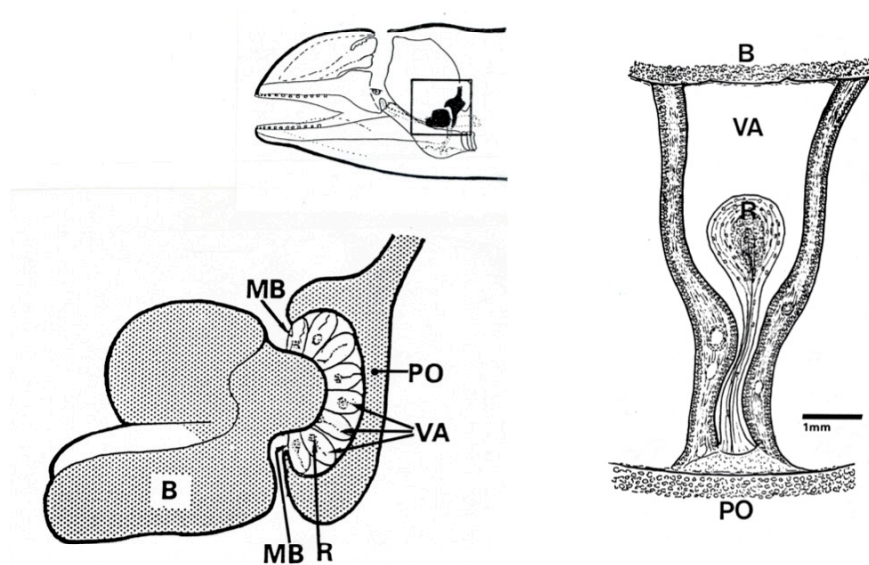


Abb. 24: Das Postbullare Sinnesorgan besteht aus vielen
 glockenförmigen Gefäßen und liegt zwischen Bulla und
 Hinterhauptsbein. **B** Bulla, **VA** Glocken, **PO** Hinterhauptsbein, **MB**
 Membran, **R** Nervenrezeptoren
 Schweinswal

Grafik: G. Behrmann

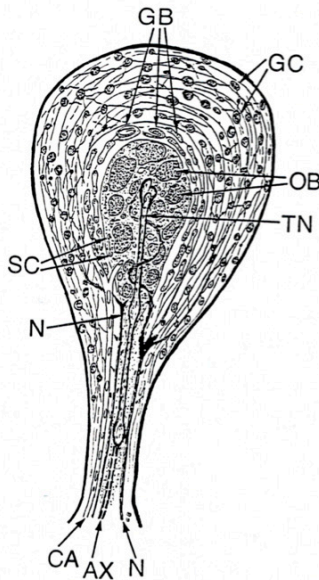


Abb 25: Modell eines Nervenrezeptors:
 AX Axon, CA Kapillar,
 GB spiralförmiges Nervenkörperchen,
 N Nerv, OB opakes Körperchen,
 PN perineurales Gewebe,
 TN nervöser Innenkolben

Grafik: G. Behrmann

In jedem glockenförmigen Gefäß liegt ein hochsensibles Tastorgan, mit dem geringe Schwankungs-Differenzen zwischen dem leichten Schädelknochen und der schweren Ohrkapsel registriert werden können. Das Organ, das Yamada vermutete, war gefunden.

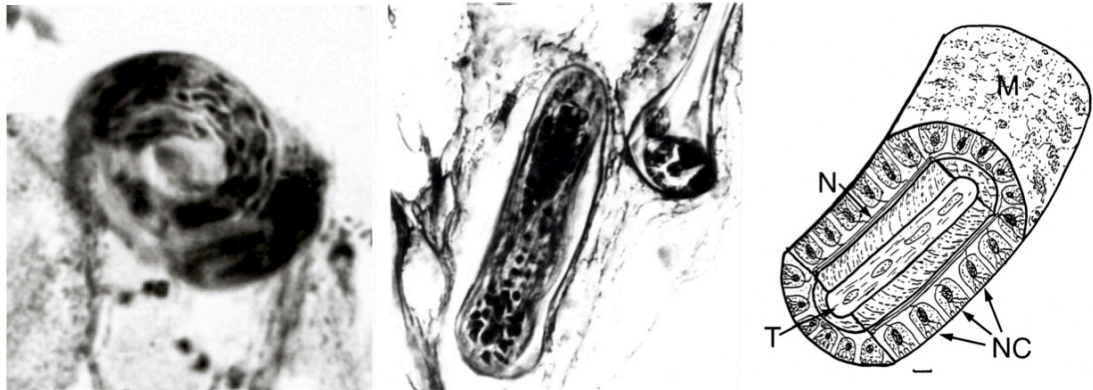


Abb. 26: Spiralförmiges Nervenendkörperchen
M abschließende Membran, **NC** Nervenzellen, **T** Terminal
 Vergr. 1000x, Färbung Golgi-Eosin

Fotos und Grafik: G. Behrmann

Die äußere Haut der spiralförmigen Nervenendkörperchen ist eine sehr dünne Membran, an der geordnet Nervenzellen ansetzen. Die Dendriten der Granularneuronen taktieren die Membran, sind also Mechanorezeptoren.

Zwischen den Nervenzellen und dem Versorgungskanal ziehen Nervenstränge, die mit den Nervenzellen verbunden sind. Daraus kann man schließen, dass diese Nervenendkörperchen geringe Schwankungen der Umgebung registrieren. Der Weg der Nerven bis zum Hirn ist noch nicht vollständig erforscht.

Die Ohrkapseln der großen Wale werden durch eine Verlängerung des Mastoidfortsatzes in ihrer Lage gehalten und können bis zu einem Kilogramm wiegen.

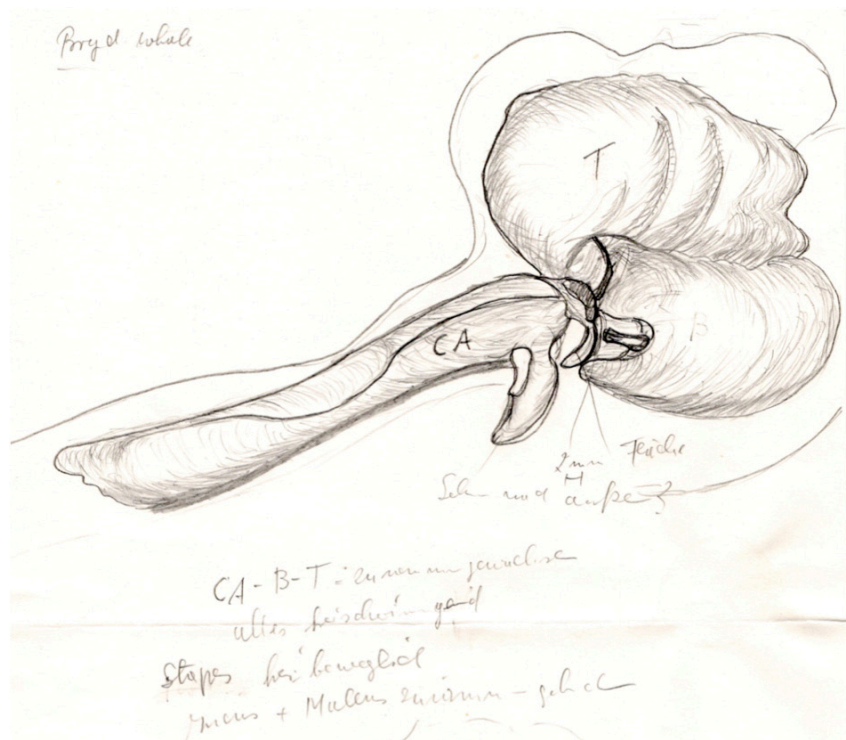


Abb. 27: Die Ohrkapsel eines Buckelwals *Megaptera novaeangliae*, mit der Verlängerung des Mastoidfortsatzes. Sie ist sehr locker mit den umgebenden Knochen verbunden

Grafik: G. Behrmann



Abb. 28: Ohrkapsel mit Mastoidfortsatz
Pottwal, *Physeter macrocephalus*

Foto: G. Behrmann

Das Rostrale Sinnesorgan, 1989

Im Verhältnis zu den Landtieren ist die Gehörschnecke (Cochlea) der Wale sehr kurz. Mit nur höchstens zwei Windungen (Scala) haben die Wale die kürzesten Hörschnecken im Tierreich. Die von den Walen erzeugten Töne zur Kommunikation und zur Orientierung sind aber viel umfangreicher als ihr Hörpotential. Langwellige Frequenzen könnte das Postbullare Sinnesorgan empfangen.

Die Frage war nun: Wie werden die für das Ohr der Wale nicht hörbaren ultrakurzen Frequenzen empfangen und verwertet?

Das Verhalten der Wale erlaubt den Schluss, dass auch hier die mit vielen Tastkörperchen angereicherte Nasenspitze dies könnte, denn sie tastet häufig Gegenstände ab.

1984 fand ich beim Pottwal *Physeter macrocephalus* unbekanntes Knorpel im Kopf. Meine Funde übersandte ich Herrn Professor Klima in Frankfurt. Der war bereit die Funde zu überprüfen und bot mir seine Hilfe an.

Mit Prof. Klimas Bemerkung, dass alle Knorpel verknöchern, nur der sehr lange Knorpel im Rostrum nicht, ergab sich die Frage: Warum ?

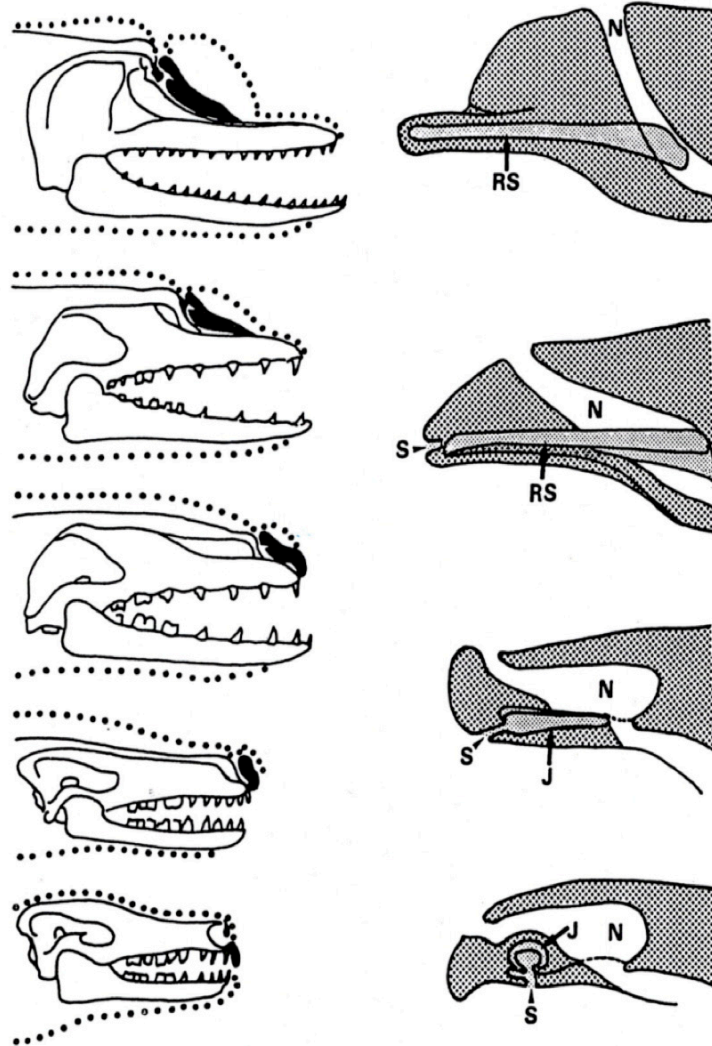


Abb. 22. Linke Seite: hypothetische Rekonstruktion, wie aus der Oberlippe der Nasenverschlußmuskel entstanden sein könnte. Rechte Seite: noch heute werden Rudimente der Stensonschen Gänge (S) gefunden, man kann also davon ausgehen, daß die Vorfahren der rezenten Wale ein Jacobsonsches Organ (J), besessen haben. Nasenraum (N), rostrales Sinnesorgan (RS).

Abb. 29: Lage des Rostralen Sinnesorgans

Grafik: G. Behrmann

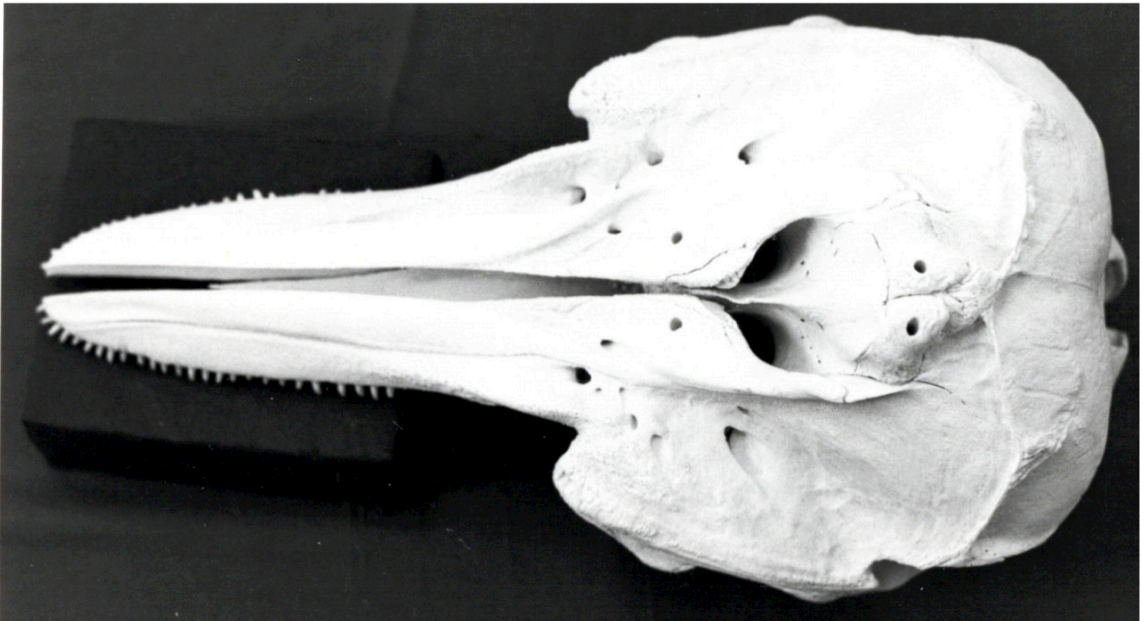


Abb. 30: In der langen Rinne des Rostrums liegt der Knorpel.

Drei ungefärbte Querschnitte zeigen, dass der Knorpel von nervösem Gewebe ummantelt ist
Vergr. 100x

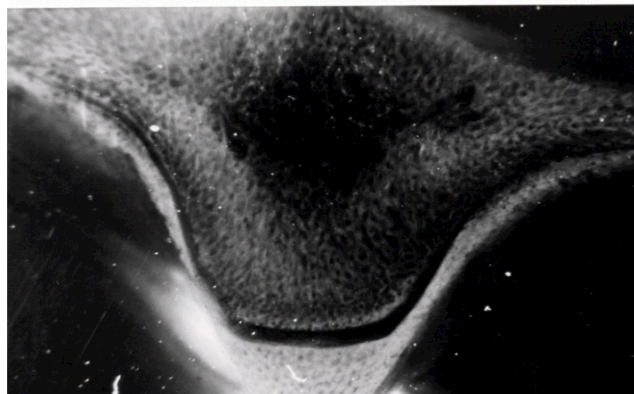
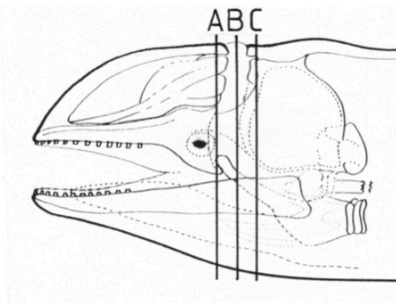


Abb. 31: Schnitt A. Über der er hellen Lage liegt das Rostrale Sinnesorgan. Schweinswal

Fotos: G. Behrmann

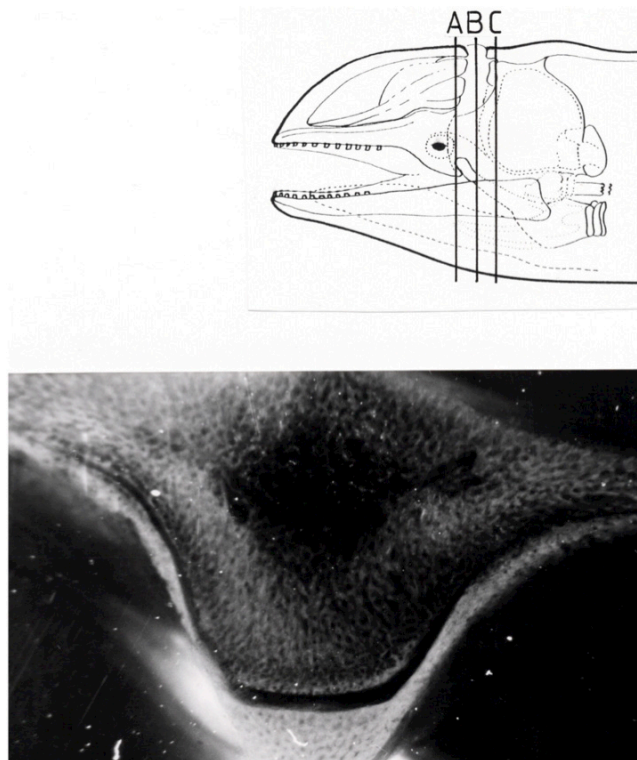


Abb. 32: Schnitt B zeigt die Röhren, die vom nervösem Gewebe umgeben sind.



Abb. 33: Schnitt C
Schweinswal

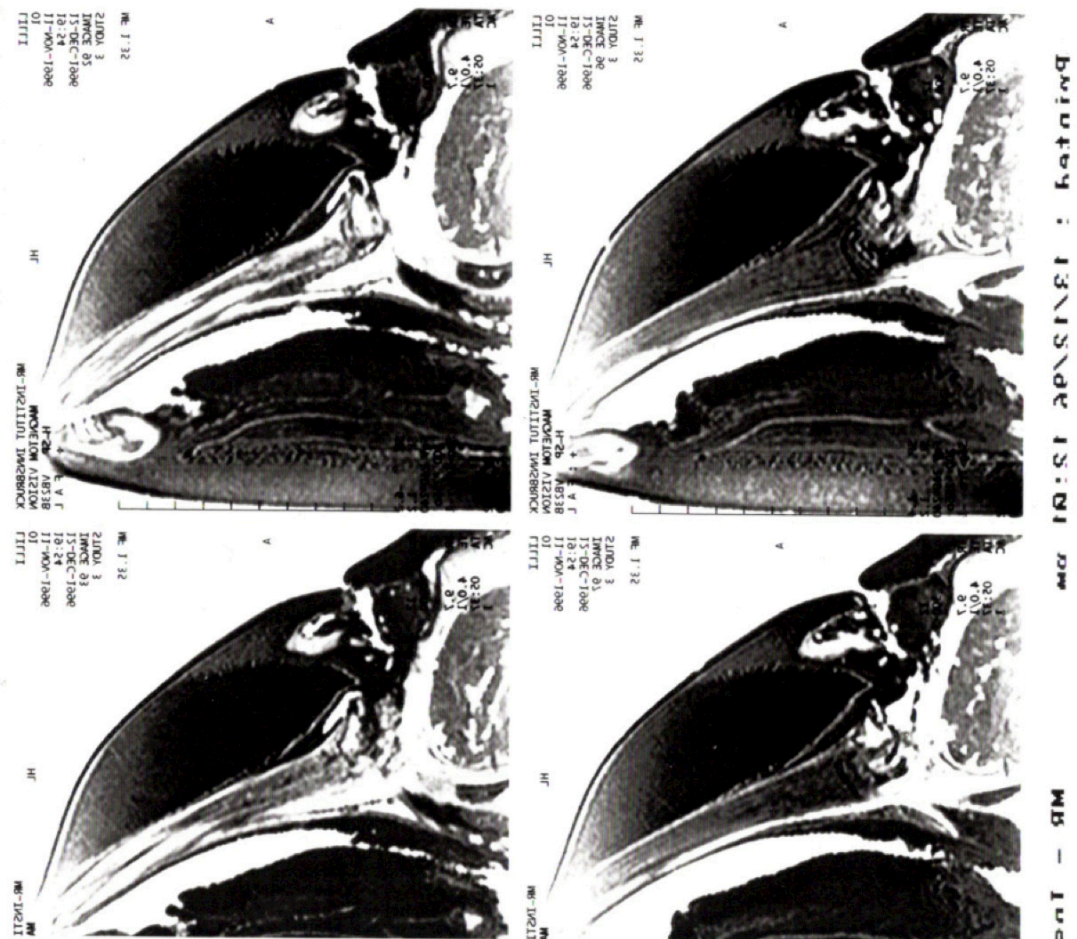


Abb. 34: Die MR Aufnahmen bestätigen das Rostrale Sinnesorgan

Institut Innsbruck Magnetom Vision

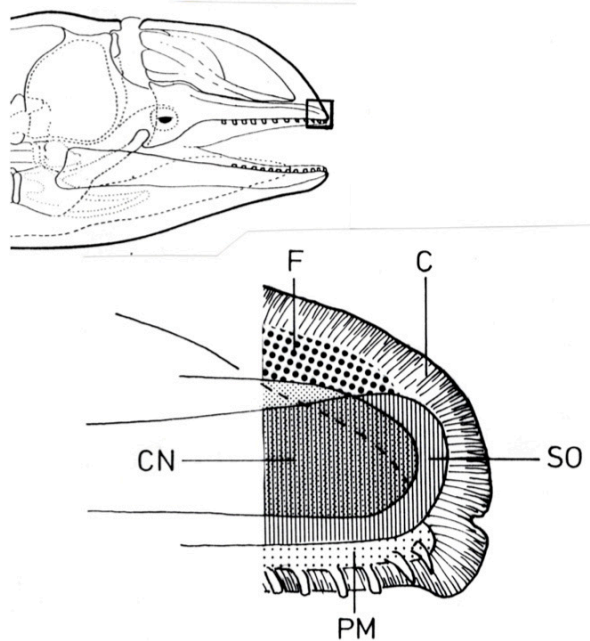


Abb. 35: Zeichnung zum Rostralen Sinnesorgan: **C** Haut, **CN** Knorpeliges Rostrum, **F** Fett, **PM** Kiefer, **SO** Rostrales Sinnesorgan

Grafik: G. Behrmann

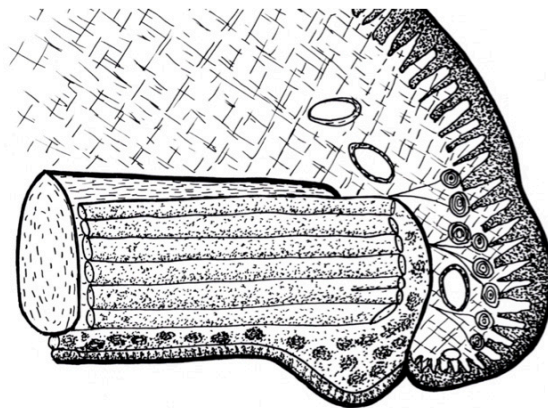


Abb. 36: Die Nasenspitze wird vom Magnetom nicht erfasst. Rudimente der Sensonschen Gänge und der Jacobsonschen Organe sind auch noch vorhanden

Grafik: G. Behrmann

Histologische Befunde der Röhren

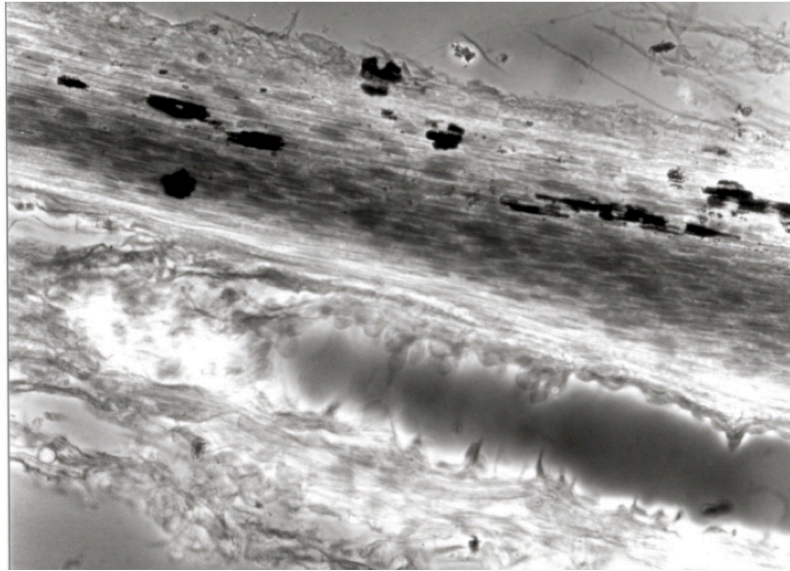


Abb 37: Angeschnittenes Segment einer Röhre.
Das zwischen den Röhren liegende Gewebe ist reich an dunklen Mastzellen.
Schweinswal, Vergr. 400x, Färbung nach Romeis 1968

Foto: G. Behrmann



Abb. 38: Die Mastzellen weisen auf hohe Aktivität hin.
Schweinswal, Vergr. 400x, Färbung nach Romeis 1968

Foto: G. Behrmann

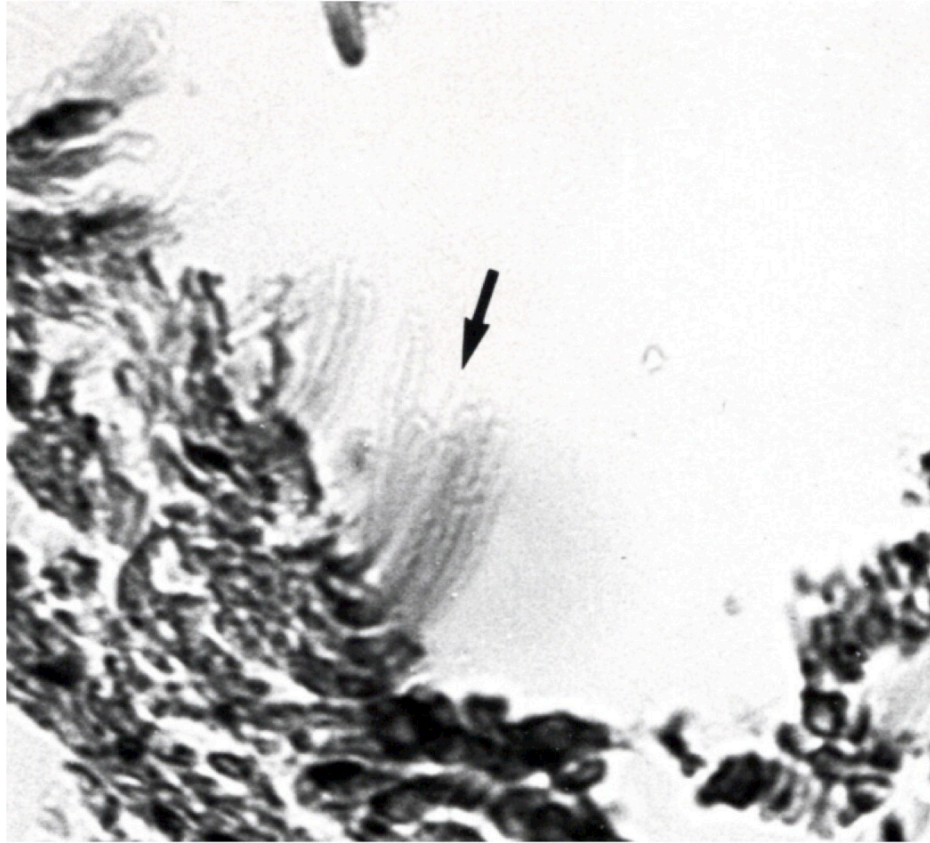


Abb. 39: Die Wände der Röhren sind mit tubenartigen
Nervenendkörperchen besetzt. Der ungefärbte Schnitt zeigt
Rezeptoren
Vergr. 400 x

Foto: G. Behrmann

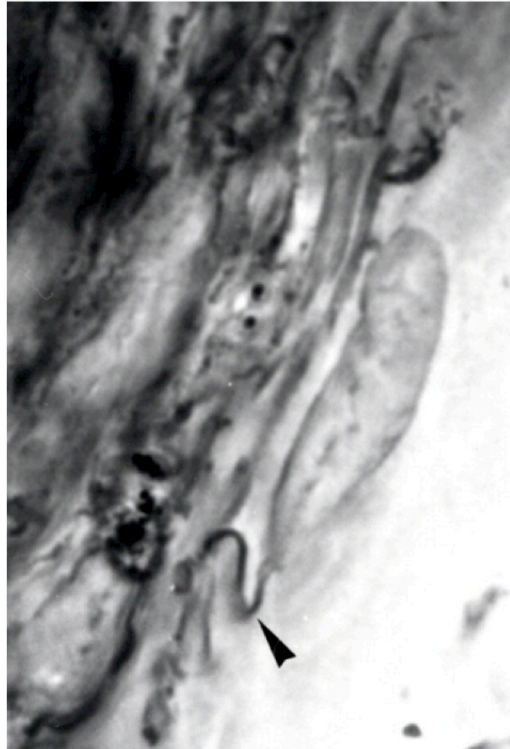
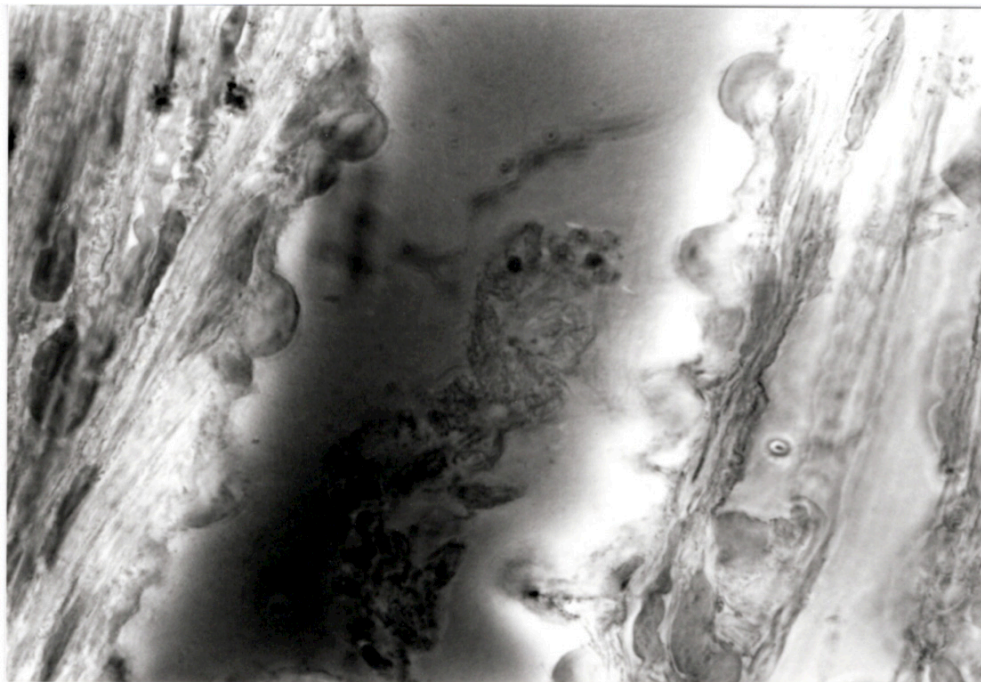


Abb. 40: Ein kräftiges Axon endet in einem Nervterminal
Schweinswal, Vergr. 1000x, Färbung Romeis 1968

Foto: G. Behrman



Pl. ab. 90 / Histolog. Saureisen / Rezeptor d. Höhe 35.000 - 40.000 µm, 8 x
Anschneidet mit Nervenzellen mit Synapsen

Abb. 41: Querschnitte der Nervenendkörperchen
Im Zentrum liegt der Terminalnerv. Die ihn umgebenden granularen
Neuronen kontaktieren mit ihren Dendriten die Zellwand
Schweinswal, Vergr. 1000x, Färbung nach Romeis 1968

Foto: G. Behrmann

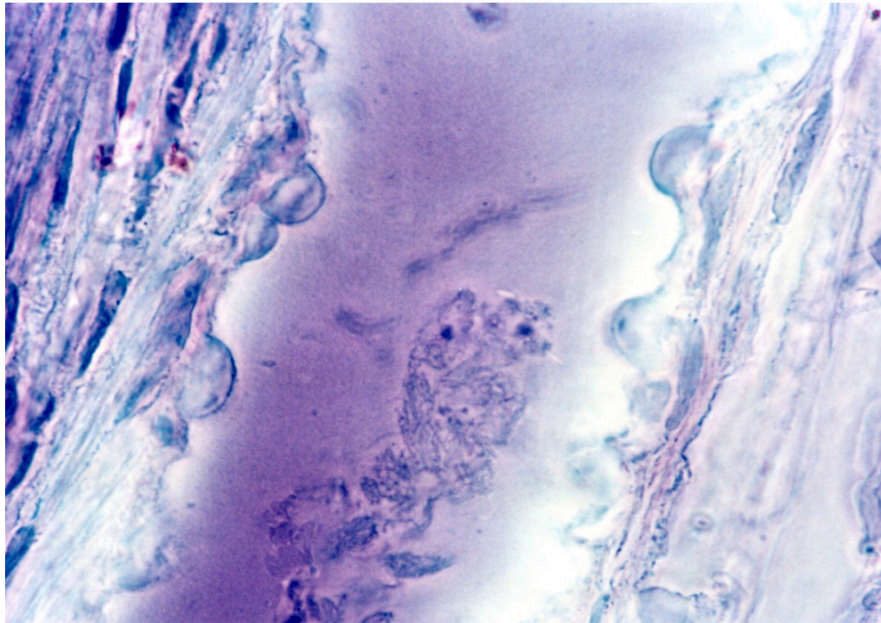


Abb. 42: Weitere Färbungen verbessern die Sicht auf die Nervenzellen.
Schweinswal, Vergr. 1000x, Färbung Tuloidin/Eosin

Foto: G. Behrmann

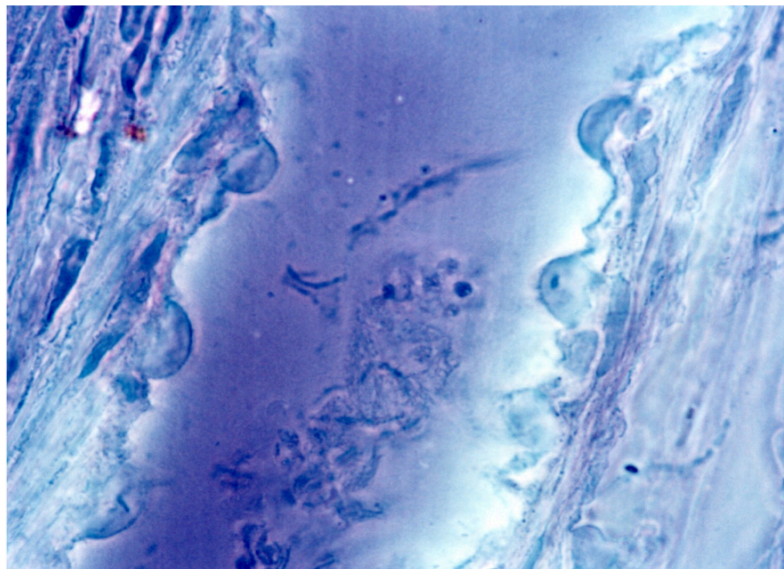


Abb. 43: Alle diese Nerven weisen darauf hin, dass es sich um
Mechanorezeptoren handelt, die Vibrationen und taktischen Druck
wahrnehmen können

Schweinswal, Vergr. 1000x, Färbung Romeis 1968

Foto: G. Behrmann

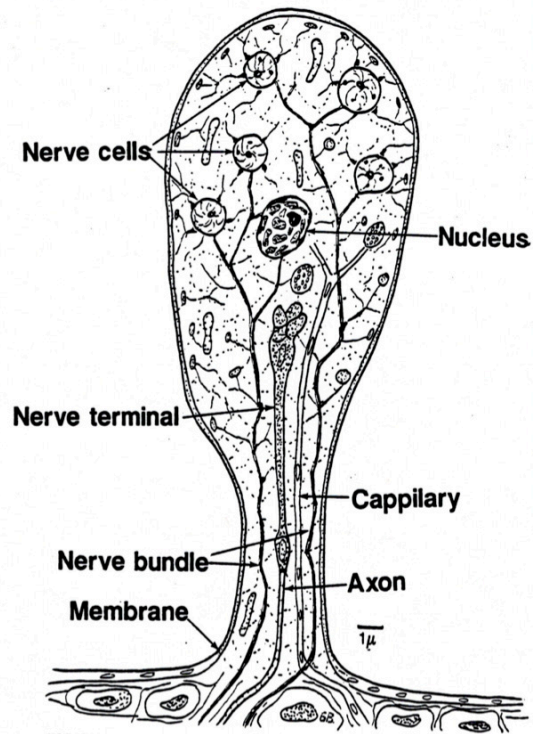


Abb. 44: Modell eines Nervenendkörperchen aus dem Rostralen Sinnesorgan

Grafik: G. Behrmann



Abb. 45: Dieser Schnitt erlaubt den Rückschluss, dass die einzelnen Nervenendkörperchen in einem festen Abstand stehen und mehrere gebündelt zusammengefasst werden
Schweinswal, Vergr. 1000x, Färbung Romeis 1968

Foto: G. Behrmann

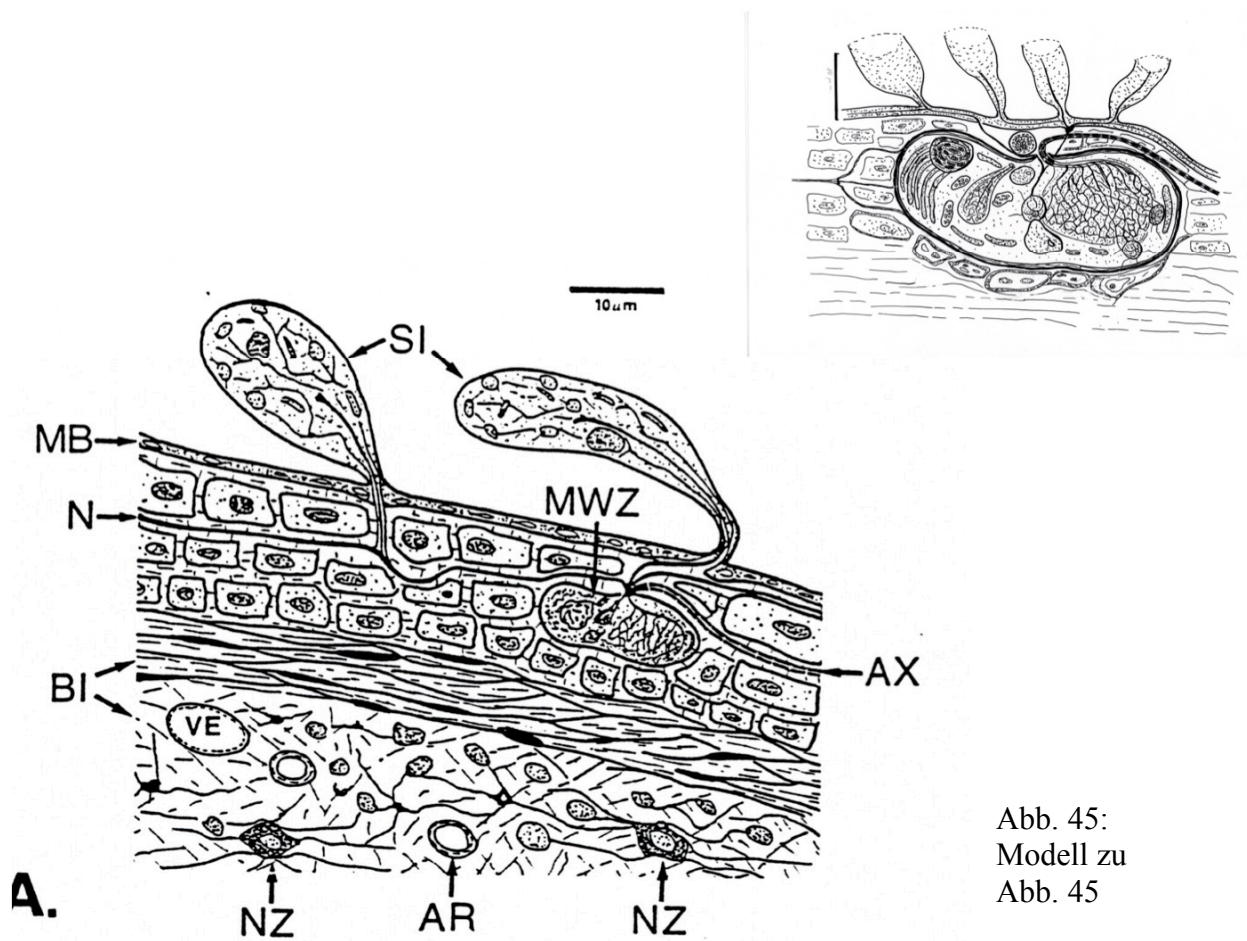
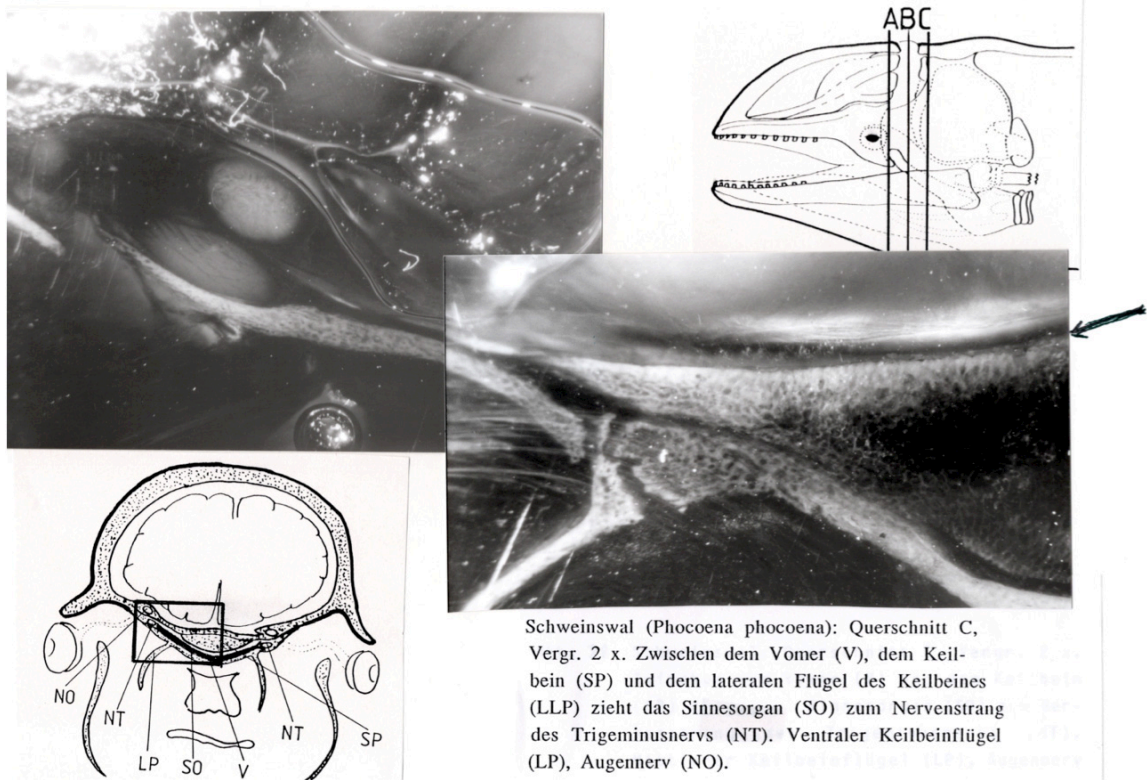


Abb. 45:
Modell zu
Abb. 45

Abb. 46: **AR** Arterie, **AX** Axon, **BI** Bindegewebe, **MB** Membran, **N** Nerv, **NZ** Nervenzelle, **SI** Nervendkörperchen, **VE** Vene, **MWZ** Meißner-Wagnersches Nervenkörperchen

Grafik: G. Behrmann



Schweinswal (*Phocoena phocoena*): Querschnitt C, Vergr. 2 x. Zwischen dem Vomer (V), dem Keilbein (SP) und dem lateralen Flügel des Keilbeines (LLP) zieht das Sinnesorgan (SO) zum Nervenstrang des Trigeminusnervs (NT). Ventraler Keilbeinflügel (LP), Augennerv (NO).

Abb. 47: (s. Text oben rechts)

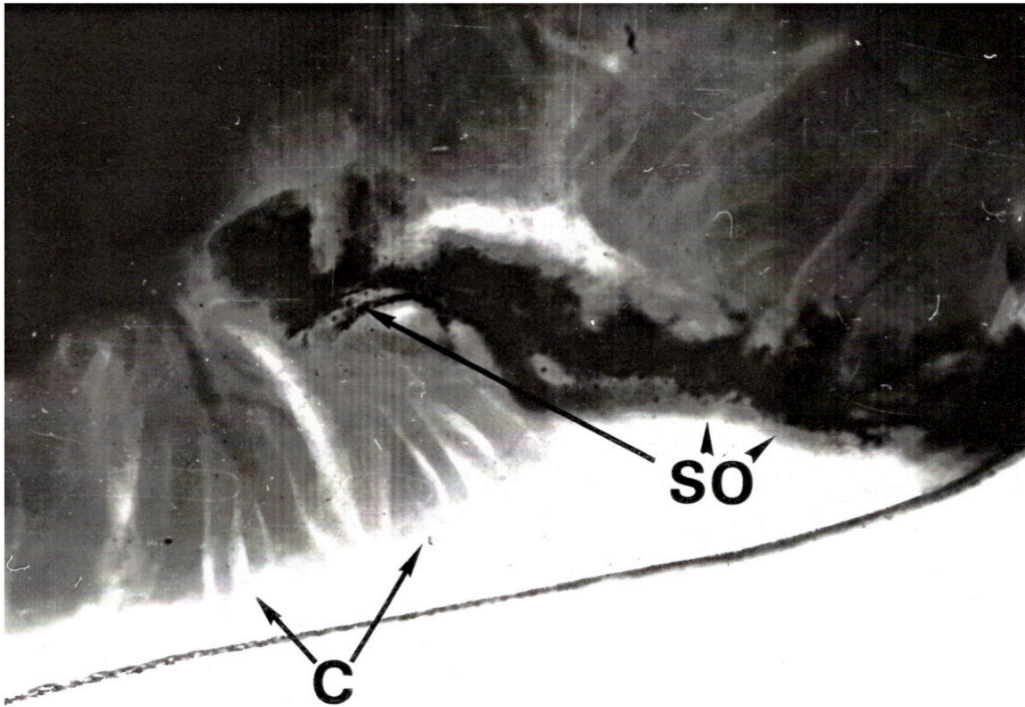


Abb. 48: Das Rostrale Sinnesorgan SO, erkennbar an seinen Mastzellen, umrundet zwei Nerven und zieht mit seinen Axonen zum Kleinhirn C. Beim Schneiden der etwa 6 mm dicken Gefrierschnitte war die Fleischersäge nicht fein genug

Foto: G. Behrmann

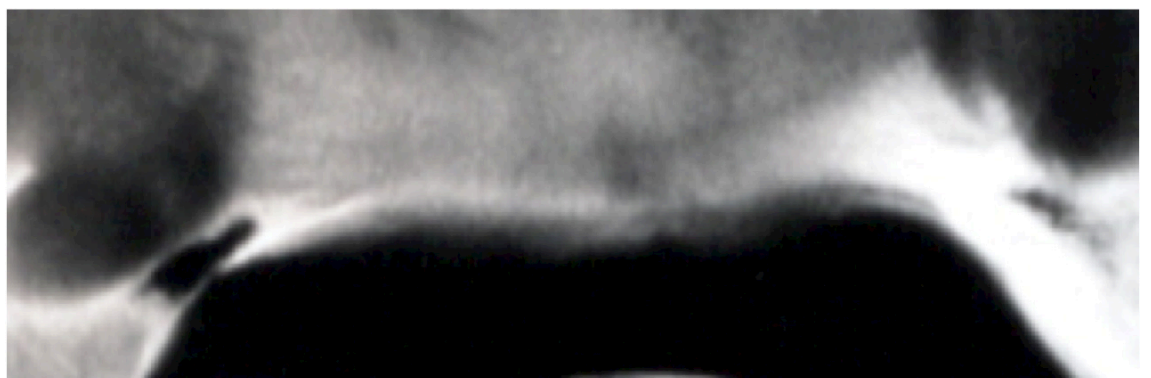


Abb. 49: Mitten im dicken Schnitt terminiert das Rostrale Sinnesorgan in den unteren Teil der kleinen Wolke Schweinswal

Foto: G. Behrmann

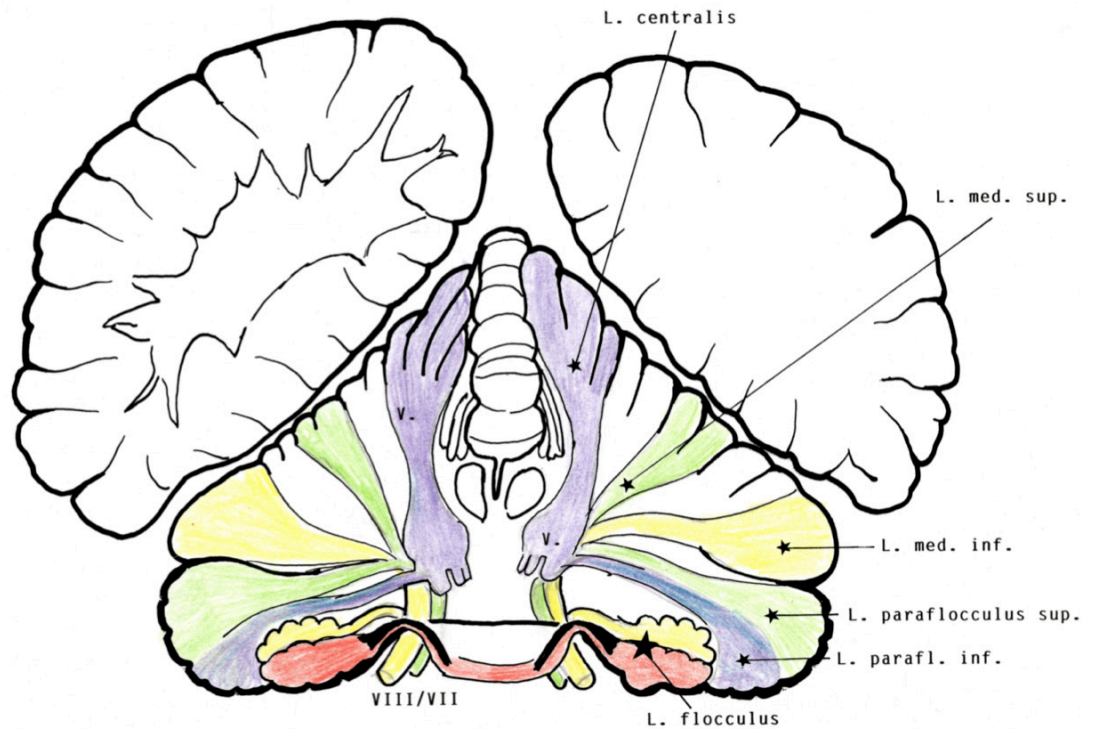


Abb. 50: Querschnitt durch das Kleinhirn eines Schweinswals. Das Rostrale Sinnesorgan endet im unteren Segment der Kleinen Wolke L. Flocculus

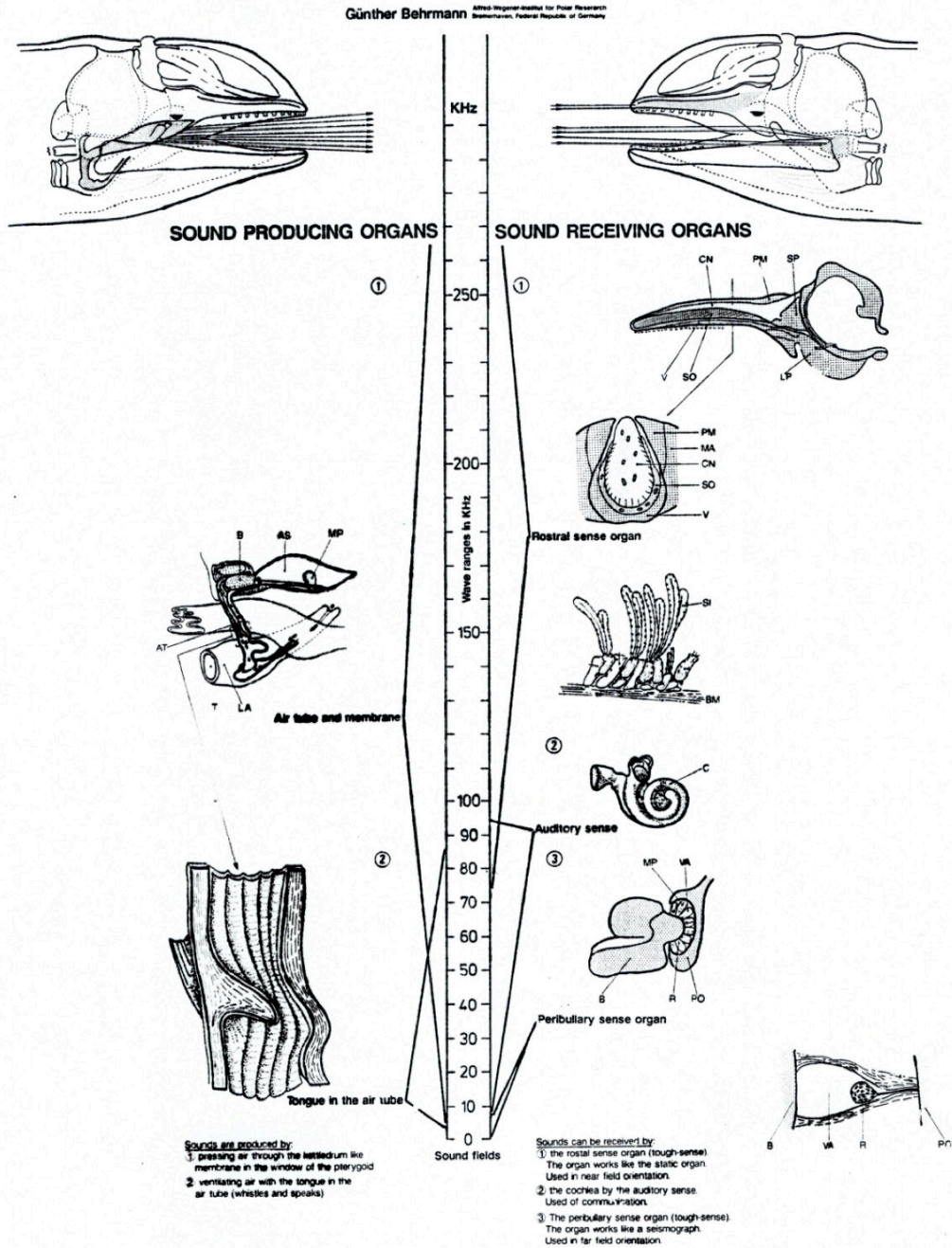
Grafik: G. Behrmann

Nachwort

Mit den vorliegenden Befunden möchte ich zeigen, dass die Wale in der Lage sind, die von ihnen erzeugten Töne (Welle) zu empfangen, obwohl ihr Gehör auf Grund der kurzen Hörschnecke dies nicht kann.

Günther Behrmann 26. 6. 2019

The anatomy and the function of the echolocation system of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linne, 1758).



Literaturverzeichnis

Behrmann, G., Funktion und Evolution der Delphinnase, Veröffentl. des Instituts für Meeresforschung, Bremen 1983

Behrmann, G. und M. Klima, Knorpelstrukturen im Vorderkopf des Pottwals *Physeter macrocephalus*, Zeitschrift f .Säugetierkunde, Band 50 H.6, Hamburg und Berlin 1985

Behrmann, G., Die Funktion von Sinnesorganen caudal der Ohrkapseln (*Bulla tympanica*) bei Zahnwalen (Odontoceti), Lutra, vol. 30, Leiden 1987

Behrmann, G., The Cartilaginous rostrum and the associated rostral sense-organ of toothed whales (Odontoceti), Lutra vol. 32, Leiden 1989

Behrmann, G., Die Ohrplakode und ihre Derivate. Lebensraum „Meer“ H. 20, Centre of Marine Research and Investigations on Cetacea Bremerhaven 1999