

Untersuchungen zum Bau der epicranialen
Atemwege beim Schweinswal
(*Phocoena phocoena* Linnaeus, 1758)

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Departments Biologie der Fakultät für Mathematik, Informatik
und Naturwissenschaften der Universität Hamburg

vorgelegt von

Susanne Prahl

Hamburg 2007

meinen Eltern

INHALTSVERZEICHNIS

1	Zusammenfassung	1
2	Einleitung	6
2.1	Systematik, Biologie und Verbreitung des Schweinswals.....	8
2.2	Die Walhaut	12
2.3	Die oberen Atemwege / Kehlkopf.....	15
2.4	Funktionsmorphologie und Physiologie der Säugernase sowie ihre fragliche zentralnervöse Verarbeitung.....	18
2.5	Der nasale Komplex der Zahnwale	20
2.6	Ziel der vorliegenden Arbeit.....	32
3	Material und Methoden	34
3.1	Histologie	34
3.1.1	Fixierung und Konservierung der Proben	34
3.1.2	Dünnschnitte	35
3.1.2.1	Mikrotom, Mikrotommesser	36
3.1.2.2	Aufziehen der Schnitte.....	36
3.1.2.3	Färbung.....	37
3.1.3	Semidünnschnitte.....	37
3.1.4	Ultradünnschnitte.....	38
3.2	Korrosionspräparate des nasalen Luftsacksystems.....	38
3.3	Magnetresonanztomographie.....	39
3.4	Verwendete Softwareprogramme und Photoequipment.....	39
4	Ergebnisse	40
4.1	Topographie und makroskopische Befunde des Luftsacksystems	40
4.2	Histologische und mikroskopisch-anatomische Untersuchungen	42
4.2.1	Der Vestibularsack	43
4.2.1.1	Dorsale Auskleidung	43
4.2.1.2	Dorsale Dermis	43
4.2.1.3	Muskulatur	44
4.2.1.4	Ventrale Auskleidung	44
4.2.1.5	Ventrale Dermis	45
4.2.2	Vordere Fettkörper	46
4.2.3	Die Stimmlippen	47
4.2.4	Lamellenkörperchen	48
4.2.5	Der 'Nasal plug'	48
4.2.6	Der 'Nasal plug'-Muskel	49
4.2.7	Der Prämaxillarsack	50

4.2.7.1	Elastische Fasern	51
4.2.7.2	Retikuläre Fasern	51
4.2.8	Hintere Fettkörper	51
4.2.9	Blaslochligamentseptum	52
4.2.10	Drüsen	52
4.2.11	Knorpelkörper / Elastinkörper	53
4.2.12	Hinterer Nasofrontalsack	54
4.2.13	Vorderer Nasofrontalsack	55
4.2.13.1	Dermis	55
4.2.13.2	Elastische Fasern	56
4.2.13.3	Retikuläre Fasern	56
4.2.14	Nasofrontalseptum	56
4.2.15	Caudalsack	57
4.3	TEM – Untersuchungen zum Bau der nasalen Epithelien	58
	(Abbildungen in Teil II)	
5	Diskussion	62
5.1	Zur Hypothese der Generierung des Biosonars	62
5.2	Beobachtungen zu den nasalen Epithelien.....	71
5.3	Drüsen im nasalen Komplex	76
5.4	Die Lamina propria unter den nasalen Epithelien / Mögliche Bedeutung der Bindegewebskapsel	80
5.5	Bursalknorpel	84
5.6	Sensorische Nervenendigungen / Mechanorezeptoren	86
5.7	Stimmlippen	89
5.8	Fettkörper	90
5.9	Elastinkörper	91
5.10	Funktion der nasalen Luftsäcke.....	92
6	Summary	98
7	Danksagung	102
8	Literaturverzeichnis	104

1 Zusammenfassung

Im Vergleich zu landlebenden Mammalia hat die vollständige Anpassung der Wältiere (Cetacea) an ein stationäres Leben im Wasser nicht nur die Gewichtung der Sinnesorgane für ein erfolgreiches Überleben und Fortbestehen verändert, sie hat wesentliche Veränderungen, sogar Neuerungen hervorgebracht, die bis heute zum Teil nicht oder nicht vollständig verstanden sind. In Anpassung an den aquatischen Lebensraum hat die Nasenregion der Cetacea gravierende strukturelle und funktionelle Veränderungen erfahren. Diese Studie unternimmt den Versuch, den nasalen Komplex beim Schweinswal (*Phocoena phocoena*) einschließlich der Strukturen, die mit der Lauterzeugung in Zusammenhang gebracht werden, anhand mikroskopisch-anatomischer, histologischer und elektronenmikroskopischer Betrachtungen zu analysieren. Hierbei erfahren Bau und Funktion der Luftsäcke besondere Berücksichtigung.

Aus den externen Nasenöffnungen der Säugetiere entwickelte sich das bei Zahnwalen (Odontoceti) unpaare Blasloch, welches den oberen Respirationstrakt nach außen abschließt. An diesen gekoppelt finden sich bei *Phocoena phocoena* epicranial 5 blind endende, paarige Divertikel. Das die Luftsäcke auskleidende Epithel zeigt keinerlei Sinnes- oder Drüsenzellen, so dass zum einen dessen anosmatischer Charakter bei *Phocoena phocoena* bestätigt und zum zweiten nicht von einer Mucosa gesprochen werden kann. Statt dessen liegt im gesamten epicranialen Respirationstrakt einschließlich der akzessorischen Luftsäcke ein durchgehend mehrschichtiges Plattenepithel vor, welches variabel pigmentiert ist und überall eine gleichmäßig unvollständige Verhornung aufweist. Die Schichtengliederung des Epithels entspricht einem Stratum basale, Stratum spinosum und Stratum externum.

Die Übereinstimmungen hinsichtlich der Struktur und Pigmentierung deuten darauf hin, dass die Entstehung der akzessorischen Luftsäcke als Neubildungen durch eine Invagination der Körperepidermis an der Stirn zu verstehen ist. Die unvollständige Verhornung ist ein wichtiges weiteres unterstützendes Merkmal: Die in dieser Studie vorgelegten Befunde bestätigen den Erhalt pyknotischer Zellkerne in den oberflächlichen Epithelzellen sowie die Existenz

vereinzelter intrazellulärer Tonofilamente. Elektronenmikroskopische Befunde belegen darüber hinaus einen verbesserten mechanischen Zusammenhalt der Epithelzellen durch das vermehrte Auftreten von Desmosomen und intra- wie interzellulärer Lipideinschlüsse. Es wird kein Stratum granulosum ausgebildet, Keratohyalin granula fehlen gänzlich. Ultrastrukturelle Ergebnisse deuten das Fehlen eines Matrixproteins an. Den serösen Drüsen im Bereich des Blaslochligaments dürfte eine Schutzfunktion gegen Austrocknung und mechanischer Überbeanspruchung des Respirationstrakts zukommen. Diese Befunde zur epithelialen Auskleidung des nasalen Komplexes zeigen insgesamt eine weitgehende Übereinstimmung mit der Struktur der Walkörperperidermis.

Der nasale Komplex des Schweinswals unterscheidet sich deutlich von der Situation bei anderen Zahnwalen. Charakteristisch ist eine umfassende Bindegewebskapsel, 'porpoise capsule', in die alle Luftsäcke und der epicraniale Respirationstrakt eingelagert sind. Dieser mikroskopisch-anatomische Befund bestätigt neuere computer- und magnetresonanztomographische Untersuchungen an dieser Spezies. Die kompakte Kapsel zeichnet sich im wesentlichen durch straffes Bindegewebe aus, dessen kollagene Fasern subepithelial im ventralen Bereich des Vestibularsacks, im caudalen Bereich des hinteren Nasofrontalsacks und im vorderen Bereich des Caudalsacks teils streng parallel, zumindest jedoch eng aneinander und dicht gepackt liegen. Diese kollagenreichen Gewebe sind als ein versteifendes Element zu verstehen. Funktionell gesehen ist die mächtige Kapsel als „Antagonist“ zu Kontraktionen der Fazialismuskulatur zu sehen. Deren Kontraktionen bewerkstelligen das Öffnen der Atemwege sowie möglicherweise eine Feineinstellung der für die Schallerzeugung und -ausbreitung wesentlichen Strukturelemente. Bezüglich der akustischen Eigenschaften dieser Gewebe (Dichte, Impedanz, Leitungsgeschwindigkeit) sind weiterführende Untersuchungen notwendig.

Die epitheliale Auskleidung des epicranialen Respirationstrakts einschließlich der akzessorischen Luftsäcke zeigt im Bereich der Stimmlippen einen signifikanten strukturellen Unterschied, der hier erstmals beschrieben wird. Eine Vielzahl von Lagen extrem platter, unvollständig verhornender Epithelzellen, die das Profil des Epithels im Vergleich zum umgebenden Epithel lichtmikroskopisch nicht dicker erscheinen lässt, lagert unmittelbar auf kompakt kollagenösem Bindegewebe; eine Propriaschicht aus lockerem Bindegewebe ist nicht vorhan-

den. Das Epithel selbst ist hier durch viele (bis zu 80 gezählte) Zellschichten erheblich verstärkt und es werden vermutlich ständig kernhaltige Zellen von der Oberfläche abgelöst. Dies wird als Anpassung an die mechanische Beanspruchung des Epithels im Bereich der Stimmlippen gedeutet.

Ellipsoide Fettkörper (Bursae) im unmittelbaren Bereich der nasalen Stimmlippen dienen wahrscheinlich als Resonanzkörper, die ihre Initialenergie über die pneumatisch bewegten Stimmlippen direkt erhalten können. In Zusammenhang mit dieser möglichen Funktion steht vermutlich das Vorkommen von Lamellenkörperchen, die im nahen Bereich der Stimmlippen und der Fettkörper liegen und in dieser Studie erstmals beschrieben werden. Zu unterscheiden sind dabei größere, mehrlagige, in der Peripherie der Fettkörper gelegene Lamellenkörperchen ohne Perineuralkapseln von kleineren, weniger Lamellen umfassenden, unmittelbar subepithelial gelegenen Körperchen mit Perineuralkapseln. Diese Mechanorezeptoren könnten der Rückmeldung von Vibrationsereignissen und Druckänderungen dienen. Um ihre Eigenschaften zu untersuchen, sind entsprechende weiterführende elektrophysiologische Untersuchungen nötig. Der vorgelegte Befund stützt die aktuelle Hypothese zur Erzeugung des Biosonars bei Zahnwalen von Cranford et al. (1996).

Die caudal der hinteren Fettkörper gelegenen ovoiden Bursalknorpel haben hyalinen Charakter. Sie sind in neonaten und juvenilen Stadien nachweisbar, nicht jedoch bei adulten Schweinswalen; hier scheint es zur vollständigen Resorption zu kommen. Im Unterschied zu Cranford et al. (1996) konnte an unserem Material daher nicht bestätigt werden, dass Bursalknorpel konstant auftreten und beständiger Teil des epicranialen Komplexes für die Generierung des Bio-Sonars sind. Dieser Befund deckt sich mit Huggenberger (2004). Möglicherweise haben diese Elemente dennoch eine akustische Funktion: Denkbar wäre eine Art von stabilisierenden "Hilfsknorpeln" zur Erleichterung der Phonation bei Jungtieren. Das von Cranford et al. (1996) beschriebene blattartige Aussehen der Bursalknorpel konnte hier für *Phocoena phocoena* nicht bestätigt werden.

In dieser Studie wird erstmals ein blattförmiger Elastinkörper im epicranialen nasalen Komplex beschrieben. Er kommt paarig vor und liegt beiderseits dorsocaudal der hinteren Fettkörper. Die rostroventral gerichteten elastischen Fasern des massiven Elastinkörpers verlau-

fen dorsal des Blaslochligaments und folgen bei Muskelkontraktion passiv der rostroventralen Bewegung des Blaslochligaments. Bei Beendigung der Muskelkontraktion sind sie in der Lage, durch ihre Retraktionskraft das Blaslochligament in seine Ausgangsposition zurück zu verlagern. Zumindest für den Schweinswal könnte es sich hierbei um ein weiteres strukturelles Element im Gefüge des potentiellen Sonarapparats handeln.

Die akzessorischen nasalen Luftsäcke sind nicht als Homologien zu den Conchae bzw. Nasengängen der Landsäugetiere zu verstehen, sondern als neue, synapomorphe Bildungen der Odontoceti. Die Übereinstimmungen im histologischen Bau der Epithelien aller nasalen Luftsäcke bei *Phocoena phocoena* lässt darauf schließen, dass hier jeweils ähnliche oder gleiche Funktionen erfüllt werden. Die Luftsäcke liegen beim Schweinswal mitsamt dem zentral gelegenen Nasengang in der außerordentlich festen und kompakten 'porpoise capsule'. Diese potentiellen Reserveräume für Atemluft im Zusammenhang mit der Schallerzeugung (Phonation) kommen auch als Schallreflektoren in Frage, welche vor allem das Neurocranium und den Unterkiefer akustisch abschirmen sollen. Im Vergleich mit der nasalen Anatomie anderer Zahnwale muss die bisher nur bei Schweinswalen nachgewiesene 'porpoise capsule' vermutlich auch im Hinblick auf die Lauterzeugung interpretiert werden: Möglicherweise kann dieses Charakteristikum als eine Anpassung an das von Schweinswalen genutzte Habitat flacher, küstennaher Gewässer und das für sie charakteristische Frequenzspektrum gesehen werden.

Insgesamt gesehen ist für den Schweinswal (*Phocoena phocoena*) anhand der histologischen Untersuchungen dieser Studie übertragend zu erwarten, dass es hier (wie bei anderen Zahnwalarten s. Cranford et al. 1996) durch ein oszillierendes Öffnen und Schließen der nasalen Stimmlippen zu Initialschwingungen kommt, welche an die Fettkörper (Bursae) weitergeleitet werden und von dort über einen noch unbekanntem Weg zur Melone gelangen. Der hypothetische "low density pathway" ventral des vorderen Nasofrontalsacks konnte histologisch nicht eindeutig nachgewiesen werden. Der direkte Kontakt zwischen den vorderen Fettkörpern und der Melone über Faserbündel des 'nasal plug'-Muskels erlaubt hier eine hypothetische Brücke. Dabei mag der Kontraktionszustand dieses bemerkenswerten Muskels eine Rolle spielen. Hier sind weiterführende Untersuchungen hinsichtlich der akustischen Eigenschaften der betreffenden Gewebe wichtig.

Die in dieser Studie vorgestellten mikroskopisch-anatomischen, histologischen und ultrastrukturellen Befunde unterstützen die Annahme, dass die für Schweinswale charakteristische Phonation durch die nasalen Luftsäcke als Teil des nasalen Komplexes wesentlich beeinflusst und moduliert wird. Ihre Topographie um den Ort der Lauterzeugung, ihr einheitlicher histologischer Aufbau und ihr bemerkenswertes Dehnungspotential deuten einerseits auf eine Funktion als Luftreservoir im Zusammenhang mit der Phonation hin, andererseits auf Implikationen als akustischer Schutzschild des temporalen Neurocraniums und des Unterkiefers als den potentiellen Empfängern eingehender Schallwellen.

2 Einleitung

Die Anpassungen der Wale (Cetacea) an das aquatische Leben sind mannigfaltig, und obwohl unsere Sympathie und Bewunderung für sie viele Generationen von Forschern intensiv dazu bewegt hat, ihren Geheimnissen auf die Spur zu kommen, sind heute immer noch viele Fragen unbeantwortet. Aristoteles (350 v. Chr.) ordnete die Wältiere den Fischen zu. Auch im 17. Jahrhundert wurde der Schweinswal noch für einen Fisch gehalten (Ray 1671). Markante Merkmale wie die horizontal gestellte Schwanzflosse wurden bereits als entscheidende Verbesserung des Vor- und Auftriebs gedeutet. Dieser Autor erkannte bei seinen anatomischen Untersuchungen auch, dass es für den Schweinswal lebensnotwendig ist, zur Atmung an die Wasseroberfläche zu gelangen, um nicht zu ertrinken:

“Das Rohr im Kopf, durch welches diese Art Fisch seinen Atem bezieht und Wasser spuckt, liegt vor dem Gehirn und endet nach außen in einem einfachen Loch, aber innenwärts ist es durch ein knöchernes Septum geteilt, als wären es zwei Nasenlöcher; aber darunter eröffnet es sich wieder in den Mund in einen Hohlraum. Diese untere Öffnung ist mit einem starken Sphinkter versehen, wodurch sie verschlossen und bei Belieben geöffnet werden kann. Und über diesem Sphinkter sind die Seiten dieses Rohrs mit einem drüsenartigen Gewebe ausgekleidet, aus welchem man, wenn man presst, aus vielen kleinen Löchern oder Papillen eine bestimmte klebrige Flüssigkeit fließen sehen kann. Über den Nasenlöchern befindet sich eine kräftige Klappe oder Membran, wie eine Epiglottis, die dazu dient, dass kein Wasser dort hineingelangt, gegen den Willen des Fisches. Innerhalb der Röhre sind sechs blind endende Öffnungen ohne Ausgang; vier reichen zur Schnauze, davon liegen zwei über der Klappe, die die Nasenlöcher verschließen, und zwei unterhalb. Zwei tendieren zum Gehirn, diese haben eine lange aber schmale Höhlung für den Geruchssinn, wie ich vermute, obwohl ich beim Eröffnen des Gehirns weder olfaktorische Nerven noch den *Processus mammillaris* finden konnte.“

Dies ist eine der ersten Beschreibungen des oberen Respirationstraktes beim Schweinswal. Die Zuordnung der Wale zu den Fischen trotz der vom Autor erkannten vielen anatomischen Ähnlichkeiten mit den Quadrupeden unterstreicht die enorme Anpassung, die Wale innerhalb von etwa 50 Millionen Jahren durchlaufen haben und die ihren Organismus weitreichend modifizierte.

Eine bemerkenswerte und nahezu perfekte Adaptation eines Lungenatmers an das Leben im Wasser ist die Verlagerung der nasalen Öffnung(en) von der rostralen Spitze zum Scheitel (Vertex), welche mit tiefgreifenden Umbauten am Schädel einher ging und bei rezenten Formen (Bartenwalen, stärker aber noch bei Zahnwalen) zu Tage tritt. Die veränderten physikalischen Lebensbedingungen in dem neuen Medium führten auch zu Anpassungen im Hinblick auf die zentralnervöse Verarbeitung neuer Sinneseindrücke. Die Ursache für die ungewöhnliche Entfaltung des Gehirns bei Zahnwalen (Odontoceti) liegt offenbar in der Entwicklung eines Echoortungssystems, mit dessen Hilfe Objekte in ihrer Umgebung lokalisiert und identifiziert werden können. Odontoceti sind zur Ultraschallorientierung befähigt. Ihr Echolokationssystem, ein Bio-Sonar (**sound navigation and ranging**), ermöglicht es ihnen, sich gewissermaßen ein akustisches Bild von der Umgebung zu machen. Weiterhin ist es ein elementares Werkzeug zur Nahrungssuche bzw. dem Nahrungserwerb und dient der intraspezifischen Kommunikation. Diese Neuentwicklung spiegelt sich in einer starken Vergrößerung all jener Bereiche des Zentralnervensystems wider, die am Hörvorgang oder an der Lauterzeugung beteiligt sind (Purves & Pilleri 1983, Au 1993, Cranford et al. 1996, Oelschläger & Oelschläger 2002). Zudem existiert bei Zahnwalen eine Asymmetrie der Prämaxillaria, Maxillaria, Nasalia und Frontalia, also derjenigen Schädelknochen, die bei der evolutiven Umgestaltung der Nase eine erhebliche Umformung erfahren haben. Flächenmäßig sind diese Knochen rechts größer als links. Die Übereinanderverschiebung bestimmter Schädelelemente eignet sich besonders zur Abschirmung des Neurocraniums gegen Schall, daher wird diese Konstruktion des frontalen Schädels auch als akustischer Schild bezeichnet (Fleischer 1977). Die asymmetrische Anordnung unterstützt das Richtungshören unter Wasser durch unterschiedlich lange Wege, bis der Schall das Innenohr erreicht. Von Bartenwalen ist ein solches Echolokationssystem nicht bekannt, sie können aber auch auf weite Entfernungen extrem tiefe Frequenzen wahrnehmen (Ketten 2000). Die

anatomischen Veränderungen der Ohrkapsel, welche weitgehend vom Schädel abgekoppelt ist (Oelschläger 1986, 1990, Kossatz 2006, Rauschmann et al. 2006), sind bereits in Embryonal- bzw. Fetalstadien erkennbar (Kießler 1981).

Mit den oben genannten Entwicklungen geht eine Reihe weiterer wichtiger Modifikationen einher, die Wale charakterisieren: Die Entwicklung eines stromlinienförmigen Körpers, Reduktion des Haarkleides und der hinteren Extremitäten, Umformung der vorderen Extremitäten zu Flippern, Neubildung einer kräftigen Schwanzflosse (Fluke) als Hauptantriebsorgan, intensivierter Stoffwechsel, leistungsfähiger Kreislauf, intensive Brutpflege (Reynolds & Rommel 1999, Klima 1994a, Perrin et al. 2002, Richardson & Oelschläger 2002). Diese energetisch erhöhten Anpassungen bedurften auch der Erhöhung des Hämoglobin- und Myoglobingehalts und somit eine effizientere Atmung (Williams 2000, 2002).

Seit es in den 50er Jahren des letzten Jahrhunderts erstmals gelungen war nachzuweisen, dass Delphine Echolokation betreiben (Schevill & Lawrence 1956), ergaben sich daraus neue Fragestellungen bezüglich der Funktionsmorphologie und Physiologie des von Zahnwalen genutzten Sonarsystems. Hinsichtlich der Lauterzeugung bildeten sich zwei Lager: Nach Purves und Pilleri (1983) geht die Schallgeneration vom stark modifizierten Kehlkopf aus. Jüngere anatomische und physiologische Studien geben wichtige Hinweise auf eine Ultraschallerzeugung im nasalen Trakt (Amundin & Andersen 1983, Amundin et al. 1988, Amundin 1991a–d, Cranford et al. 1996, Cranford 2000, Huggenberger 2004). Dies ist umso spannender, als vergleichende morphologische Untersuchungen an verschiedenen Zahnwalarten (Schenkkan 1973, Schenkkan & Purves 1973) bei diesen einen prinzipiell ähnlichen Aufbau der Nase bestätigt haben. Dass wahrscheinlich alle Zahnwale in der Lage sind, auf prinzipiell gleiche Weise Ultraschall zu erzeugen und zu emittieren (Cranford et al. 1996), unterstützt die Theorie der Schallerzeugung mittels nasalem Trakt und die monophyletische Herkunft dieser Gruppe.

2.1 SYSTEMATIK, BIOLOGIE UND VERBREITUNG DES SCHWEINSWALS

Die Position rezenter Wale im natürlichen System war lange Zeit nicht genau geklärt. Phylogenetische kladistische Analysen basierend auf molekularbiologischen und morphologischen Daten platzieren die Cetacea innerhalb der Ungulata (O’Leary & Geisler 1999), divergieren aber weitergehend. Fossile Funde belegen eine enge Beziehung zu den Condylarthra, einer vielfältigen Formengruppe aus dem Paleozän (vor 66 – 55 Millionen Jahren). Aufgrund der Struktur der Molaren sind alle Ungulata von diesen “Urhuftieren“ abzuleiten (Starck 1982). Die Condylarthra waren eng mit den Vorläufern der Carnivora, den “Urraubtieren“ (Creodonta) verwandt. Aus den Creodonta sind die Mesonychoidea hervorgegangen, eine Gruppe huftragender Fleischfresser (Starck 1982). Von allen Säugetiergruppen zeigten die Urwale (Archaeoceti) die größte Ähnlichkeit zu den Mesonychoidea (Creodonta) und den Condylarthra. Aus den Archaeoceti entwickelten sich die rezenten Barten- u. Zahnwale. Gemeinhin wird angenommen, dass die Evolution ancestraler Cetacea von terrestrischen zu aquatischen Formen mit einer relativ schnellen und radikalen morphologischen Anpassung einher ging (Arnason et al. 2004). Das könnte erklären, warum es morphologisch so schwierig ist, die Wale innerhalb der Klasse der Säugetiere phylogenetisch einzugliedern und sie als monophyletische Gruppe zu identifizieren. Morphologische Studien deuten an, dass Cetacea die Schwestergruppe der ausgestorbenen Mesonychoidea darstellen könnten (O’Leary & Geisler 1999). Biochemische Analysen (Boyden & Gemeroy 1950, Goldstone & Smith 1966) belegten eine engere Beziehung zwischen Walen und Artiodactyla. Zu Beginn der 90er Jahre des vorigen Jahrhunderts konnte dieser Befund durch molekularbiologische Untersuchungen bestätigt werden (Milinkovitch 1992, Milinkovitch et al. 1993). Milinkovitch (1992) wies auf die größere Ähnlichkeit des Genoms der Cetacea und Ungulata hin, verglichen mit Übereinstimmungen zwischen Walen und anderen Säugetiergruppen (Primaten, Rodentia, Lagomorpha und Carnivora u.a.). 1993 bekräftigten der Autor und Kollegen einen monophyletischen Ursprung der Cetacea und den überraschenden Befund, dass die Pottwale (Physeteridae) möglicherweise näher mit den Bartenwalen verwandt seien als mit den übrigen Zahnwalen. Neuere morphologische Analysen unterstützen nun die Annahme, dass die Cetacea näher mit den Artiodactyla verwandt sind als mit den Mesonychidae (Gingerich et al.

2001, Thewissen et al. 2001). Gingerich und Kollegen (2001) haben für Artiodactyla charakteristische Astragali in zwei fossilen Funden von protocetiden Archaeoceten in Pakistan entdeckt. Diese Befunde sind starke Indizien dafür, dass die Cetacea und Artiodactyla als Schwestergruppen anzusehen sind und diese werden daher auch als Cetartiodactyla angesprochen. Andere molekularbiologische Untersuchungen gehen noch weiter und stützen sogar die Stellung der Cetacea als Schwestergruppe der Hippopotamidae, mit denen sie eine monophyletische Einheit innerhalb der Artiodactyla bilden sollen (Shimamura et al. 1997, Kleineidam et al. 1999, Nikaido et al. 1999, Arnason et al. 2000). Dies wird auch von der aktuellen phylogenetischen Studie von Price et al. (2005) unterstützt. Für die Monophylie der Cetacea einschließlich der Archaeoceti spricht morphologisch vor allem auch die prinzipiell gleiche Ausbildung des Petrotypanicums (Van Valen 1968, Thewissen & Hussain 1993, Thewissen et al. 2001, Nummela et al. 2004).

Neuere molekularbiologische Untersuchungen deuten an, dass die Vorfahren der rezenten Wale vor 35 bis 30 Millionen Jahren eine explosive evolutionäre Radiation erfahren haben. In dieser Zeit erfolgte die Trennung in die Barten- und Zahnwale (Arnason & Gullberg 1996, Arnason et al. 2004). Nach dieser Teilung bildeten sich die rezenten Überfamilien der Physeteroidea (Pottwale), Ziphoidea (Schnabelwale), Platanistoidea (Flussdelphine) und Delphinoidea (Delphinartige) heraus.

Zur letztgenannten Gruppe gehört auch die Familie der Schweinswale (Phocoenidae), die vier Gattungen aufweist *Phocoena*, *Neophocoena*, *Australophocaena* und *Phocoenoides* (Barnes 1985, Bjørge & Donovan 1995). Nach heutigem Kenntnisstand werden die Phocoenidae in zwei Unterfamilien gegliedert: Phocoeninae und Phocoenidinae. Diese Unterteilung beruht auf fossilen und rezenten Hinweisen. Fossile Funde der Phocoenidae reichen bis ins späte Miozän zurück, d.h. stammesgeschichtlich sind die Phocoenidae bereits 10 bis 11 Millionen Jahre alt (Barnes 1985).

Die Art *Phocoena phocoena* wird in drei Unterarten gegliedert. Die Unterart *P.p. phocoena phocoena* ist im Nordatlantik beheimatet, während Vertreter im Nordpazifik der Unterart *P. p. vomerina* und im schwarzen Meer der Unterart *P. p. relicta* zugeordnet werden.

Das Vorkommen des Schweinswals *Phocoena phocoena* ist auf die nördliche Hemisphäre begrenzt. Er bevorzugt kalte und mäßigkalte Zonen und hat dem gemäß eine mehr oder weniger subarktische bis boreale Verbreitung. Schweinswale sind typische Küstenbewohner, die sich in Schelfgebieten bis 150 Meter Tiefe aufhalten, aber durchaus auch in der Lage sind, tiefer als 200 Meter zu tauchen. Da sie auch um isolierte Landmassen herum wie Island und den Färoer vorkommen, hat es offensichtlich auch größere Wanderungen nicht nur im neritischen, sondern auch teilweise im ozeanischen Bereich gegeben, die wahrscheinlich auf die Verfolgung ihrer Nahrung zurückzuführen sind (Gaskin 1984, Schulze 1996).

Die Nahrung der Schweinswale besteht in erster Linie aus etwa 10 bis 25 cm langen Fischen, zumeist glatten und nichtdornigen pelagischen Schwarmfischen wie Clupeidae: Heringen (*Clupea harengus*), Sprotten (*Sprattus sprattus*), Sardinen (*Sardinops caerulea*), Gadidae: Dorschen (*Gadus morhua*), Wittlingen (*Gadus merlangus*), oder Köhler (*Pollachius virens*), Makrelen (*Scomber scombrus*), Sandaalen (*Ammodytes lancea*), Grundeln (Gobiidae), um nur einige zu nennen. Dieses Spektrum ist naturgemäß regional sehr variabel (Gaskin et al. 1974, Kremer 1990, Kinze 1994, Schulze 1996, Benke et al. 1998), aber auch Cephalopoden und Garnelen wurden in Schweinswalmägen gefunden.

Adulte Tiere erreichen eine Gesamtlänge von etwa 1,5 m bis 1,6 m bzw. eine Körpermasse zwischen 45 und 60 kg (Gaskin et al. 1974), wobei die Weibchen für gewöhnlich größer und schwerer sind als die Männchen (Geschlechtsdimorphismus). Gemessene Maximallängen betragen für Weibchen 189 cm und für Männchen 163 cm (Lockyer 1995).

Das Lebensalter von adulten Schweinswalen liegt bei etwa acht bis dreizehn Jahren (Gaskin et al. 1984, Read 1990a, Lockyer 1995). Diese Untersuchungen enthielten aber auch einzelne Tiere höheren Alters beiderlei Geschlechts, d.h. achtzehn und auch vierundzwanzig Jahre alte Individuen (Lockyer 1995, Benke et al. 1998). Ein solches Alter scheint jedoch eher selten der Fall zu sein.

Auch Schweinswale orientieren sich unter Wasser akustisch, wobei sie keine Pfiffe, sondern ausschließlich Klicklaute zu produzieren scheinen (Schevill et al. 1969, Amundin & Andersen 1983). Das Spektrum hochfrequenter Töne liegt bei *Phocoena phocoena* zwischen 110 und 150 kHz, niederfrequente Laute liegen bei 2 kHz (Møhl & Andersen 1973, Frankel 2002). Wie

eingangs erwähnt, nutzen sie die Lauterzeugung neben der Orientierung auch zur Nahrungssuche und der innerartlichen Kommunikation.

Noch zu Beginn des 20. Jahrhunderts war der Schweinswal häufig in Küstennähe zu beobachten. Durch fortgesetzte anthropogene Einflüsse wie z.B. versehentlichen Beifang in der Fischerei (Benke 1994, Vinther 1997, Jefferson & Curry 2004, Vinther & Larsen 2004), Verschmutzung (Jepson et al. 1999) und Lärm (Jepson et al. 2003) in den letzten Jahrzehnten steht diese Art auf der roten Liste bedrohter Tierarten des IUCN (International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources).

2.2 DIE WALHAUT

Das Integument der Wale ist ein multifunktionales Organsystem und besteht wie bei anderen Säugern aus Epidermis, Corium und Subcutis (Sokolov 1960, Ling 1974). Die erfolgreiche Anpassung an den aquatischen Lebensraum und die damit verbundenen Erfordernisse resultieren bei den Walen in der Rückbildung einer Reihe von Merkmalen, die typisch für die Haut bei landlebenden Säugetieren sind. Strukturen, die den schnelleren Vortrieb behindern könnten, sind reduziert oder unter die Körperoberfläche verlagert (letzteres z.B. Brustdrüsen und äußeres Genital). Mit dem kompletten Verlust des Haarkleides geht das Fehlen von Talg- und Schweißdrüsen einher. Nur wenige Arten entwickeln am Kopf Haare (Knospe 1989). Föten aller Cetacea-Arten entwickeln Sinushaare an der Schnauze, die sie sehr bald nach der Geburt verlieren. Sie scheinen taktile Eigenschaften zu besitzen und sind wahrscheinlich von den Vibrissen landlebender Säuger abgeleitet. Beim Schweinswal sitzen 2 bis 3 dieser zumeist starren, 7 bis 8 mm langen Bildungen zu beiden Seiten auf der Oberlippe (Schulze 1996).

Eine der größten Herausforderungen für die Vorfahren der Wale beim Übergang vom Land ins Wasser stellte die Thermoregulation dar. Auch diesbezüglich ist die Haut enorm modifiziert (Kramer 1960, Lang 1966, Sokolov et al. 1968). Die stark entwickelte Subcutis umhüllt den Organismus und besteht aus mit faserigem Bindegewebe durchzogenem Fettgewebe. Beim Schweinswal unterliegt die Dicke jahreszeitlichen Schwankungen und dem Nahrungsangebot. Sie erreicht durchschnittlich 2 cm, kann aber 5 cm und mehr erreichen

(Lockyer 1995). Die Speckschicht bietet eine hervorragende Isolation gegen Kälte. Generell erfolgt die Abführung überschüssiger Wärme an das umgebende Wasser über die gesamte Körperoberfläche, vor allem aber an Stellen mit erheblich dünnerer Fettschicht (Sokolov 1962). Dies wird über ein kapillares Gegenstromsystem in der Dorsal-, Caudal- und den Pectoralfinnen bewerkstelligt (Scholander & Schevill 1955).

Positiv auf die Fortbewegung im Wasser wirkt sich auch die Stromlinien- oder Spindel-Form des Körpers aus, welche analog bei Ichthyosauriern und Pinguinen angetroffen wird (Klima 1992a, Klima 1992b). Delphine sind Hochleistungsschwimmer, die unter Wasser Geschwindigkeiten von bis zu 60 km/h erreichen. Die Spindel-Form ermöglicht eine Fortbewegung, bei der kaum Turbulenzen auftreten, d.h. Wasser kann laminar entlang der Körperoberfläche gleiten. Bei experimentellen Nachbauten dieser Form stellte sich jedoch heraus, dass trotz der Stromlinienform, physikalischen Berechnungen zufolge, so hohe Geschwindigkeiten unter Wasser nicht möglich sein sollten (Grays Paradoxon). Zeitlupenaufnahmen von schnell schwimmenden Walen zeigten aber, dass an der Hautoberfläche bewegliche Wellen und Vertiefungen entstehen, welche lokale Störungen der laminaren Strömung durch Turbulenzen elastisch abfangen, so dass sich der Körper im Wasser nahezu reibungslos bewegen kann (Kinze 1994). Zudem werden dadurch störende Strömungsgeräusche erheblich reduziert, was die Hörfähigkeit unter Wasser verbessert (Fleischer 1977). In diesem Zusammenhang spricht man daher auch von einer Dämpfungshaut (Schulze 1996). Offensichtlich sind für die Kompensation der lokalen Turbulenzen an der Haut die Flüssigkeitskanälchen und Kapillaren in der Haut nicht maßgeblich verantwortlich (Fleischer 1982). Zum einen vermindert die Ausbildung von Dermalpapillen (s.u.), die senkrecht zur Hautoberfläche stehen und einen Saum von parallel stehenden Leisten in Längsrichtung des Körpers bilden, lokale Verwirbelungen. Zum anderen wird dies noch unterstützt durch die senkrecht zur Längsachse angeordneten Lamellen der Epidermis, in die die Dermalpapillen hineinragen (Stromberg 1989). Diese fangen Wasserwirbel elastisch auf. Experimentell wurde dies indirekt mit nachgeahmter Walhaut bestätigt (Kramer 1960, Klima 1994a).

Obwohl die Epidermis bei Cetacea eine beträchtliche Dicke erreicht, weist sie im Vergleich zu landlebenden Säugern weniger Schichten auf: Sie besteht aus einem einschichtigen **Stratum**

basale, dem **Stratum spinosum**, welches mit seinen vielfächigen Stachelzellen den größten Teil der Epidermis ausmacht und einem **Stratum paracorneum** (Knospe 1989). Die Strata granulosum, lucidum, und ein zellkernloses keratinisiertes Stratum corneum fehlen (Simpson & Gardner 1972). In der unvollständigen Verhornung liegt eine weitere Besonderheit der Walepidermis. Die Verhornung ist generell nur schwach ausgeprägt (Sokolov 1960). In den Zellen der äußeren Schicht sind oft noch Zellkerne zu finden und sie enthalten Glykogen, weisen einen mäßigen Schwefelgehalt und einen hohen Gehalt an Phospholipiden auf (Sokolov 1960, Knospe 1989). Wegen dieser unvollständigen Verhornung benutzt Sokolov den Begriff eines parakeratotischen Stratum corneum. Manche Autoren lehnen diesen Begriff jedoch ab, weil eine vollständig verhornte Schicht im eigentlichen Sinne nicht vorliegt. Zudem kann auch nicht von einer Verhornungsstörung im Sinne einer Parakeratose gesprochen werden. Knospe schlägt daher den Begriff **Stratum paracorneum** vor. Die Pigmentierung kann regional und graduell variieren. Die Pigmentgranula liegen auf der apikalen Seite des Zellkerns (Sokolov 1960).

Die Innenseite der Epidermis bei Walen ist durch lange zapfenartige Ausstülpungen mit einem hohen Papillarkörper der darunter liegenden Dermis intensiv verzahnt. Diese regelmäßige und raumgreifende Anordnung dient vor allem der mechanischen Festigkeit gegen Scherkräfte, Druck und Reibungswiderstand des Wassers (Knospe 1989). Die Dermis besteht aus den schon erwähnten Dermalpapillen und einer Subpapillarschicht. Dünne Bündel kollagener Fasern ziehen vertikal zur Hautoberfläche in die Dermalpapillen hinein. Elastische Fasern verlaufen parallel zu den kollagenen Fasern (Sokolov 1960). Kleine Blutgefäße ziehen bis in die Spitzen der Dermalpapillen und versorgen umliegendes und epitheliales Gewebe. Die Subpapillarschicht besteht im wesentlichen aus einem dichten Netzwerk kollagener Faserbündel sowie elastischer Fasern.

Fettzellen treten schon in der Dermis auf. Letztere geht ohne scharfe Grenze in das subcutane Fettgewebe (Hypodermis) über, das durch eine hohe Dichte von nach innen größer werdenden Fettzellen gekennzeichnet ist. Dort liegen die kollagenen Faserbündel sehr viel weiter auseinander (Sokolov 1960). Im Vergleich zu den meisten landlebenden Säugern, deren subcutanes Fett einen hohen Anteil an gesättigten Fettsäuren hat, zeichnet sich die Speckschicht von Pinnipedia und Cetacea durch eine Vielzahl ungesättigter Fettsäuren aus,

deren Gefrierpunkte niedriger liegen als die der gesättigten Fettsäuren. Diese Eigenschaft wird als Schutz vor dem vorzeitigen Verbrauch der Fettreserven in der äußeren Körperschicht interpretiert (Sokolov 1962).

2.3 DIE OBEREN ATEMWEGE / KEHLKOPF

Wie bei terrestrischen Säugern strömt auch bei Walen die eingeatmete Luft über die oberen und unteren Atemwege bis in die Alveolen, den einzigen Ort des Gasaustausches zwischen Luftraum und Lungenkapillarblut. Zu den oberen Atemwegen bei Säugetieren zählen generell die beiden Nasenhöhlen (Cavum nasi), die Mundhöhle (Cavum oris) und der Rachen (Pharynx). Abweichend davon gehört die Mundhöhle von Walen nicht zu den oberen Atemwegen, da diese lediglich mit dem Ösophagus kommuniziert (Slijper 1962). Zwischen dem oberen und dem unteren Teil der Atemwege liegt der Kehlkopf (Larynx, s. Abb. 1.1). Im Vergleich zu landlebenden Säugern, bei denen der Larynx in Höhe der Cervicalwirbel 1–3 lokalisiert ist, befindet er sich bei den Odontoceti rostroventral vom Atlas. Epiglottis und Arytenoidknorpel haben eine erhebliche Verlängerung erfahren und erstrecken sich weit nach dorsorostral bis nahe der Schädelbasis und in die inneren Nasenöffnungen (Choanen) hinein. Diese Verlängerung der beiden Knorpel geht einher mit der Verkürzung der Nackenregion infolge der starken rostrocaudalen Kompression der Cervicalwirbel sowie mit der Verlagerung der Schädelbasis infolge der horizontalen Ausrichtung von Kopf und Thorax. Während der Larynx der meisten terrestrischen Säuger den Nasopharynx nicht erreicht, kann er bei Zahnwalen von einem kräftigen Ringmuskel, dem Palatopharyngealmuskel, permanent intranarial gehalten werden (Reidenberg & Laitman 1987). Dieser Muskel kann den Atemweg komplett verschließen. Hier kommt es also zur vollständigen Trennung von Atem- und Verdauungsweg (Slijper 1962). Interessant ist in diesem Zusammenhang, dass auch der Kehlkopf vieler Insektivora und Fledermäuse nach cranial in den Nasen-Rachen-Raum verlängert oder verlagert ist, so dass während des Schluckens durch die Nase weitergeatmet werden kann (Neuweiler 1993).

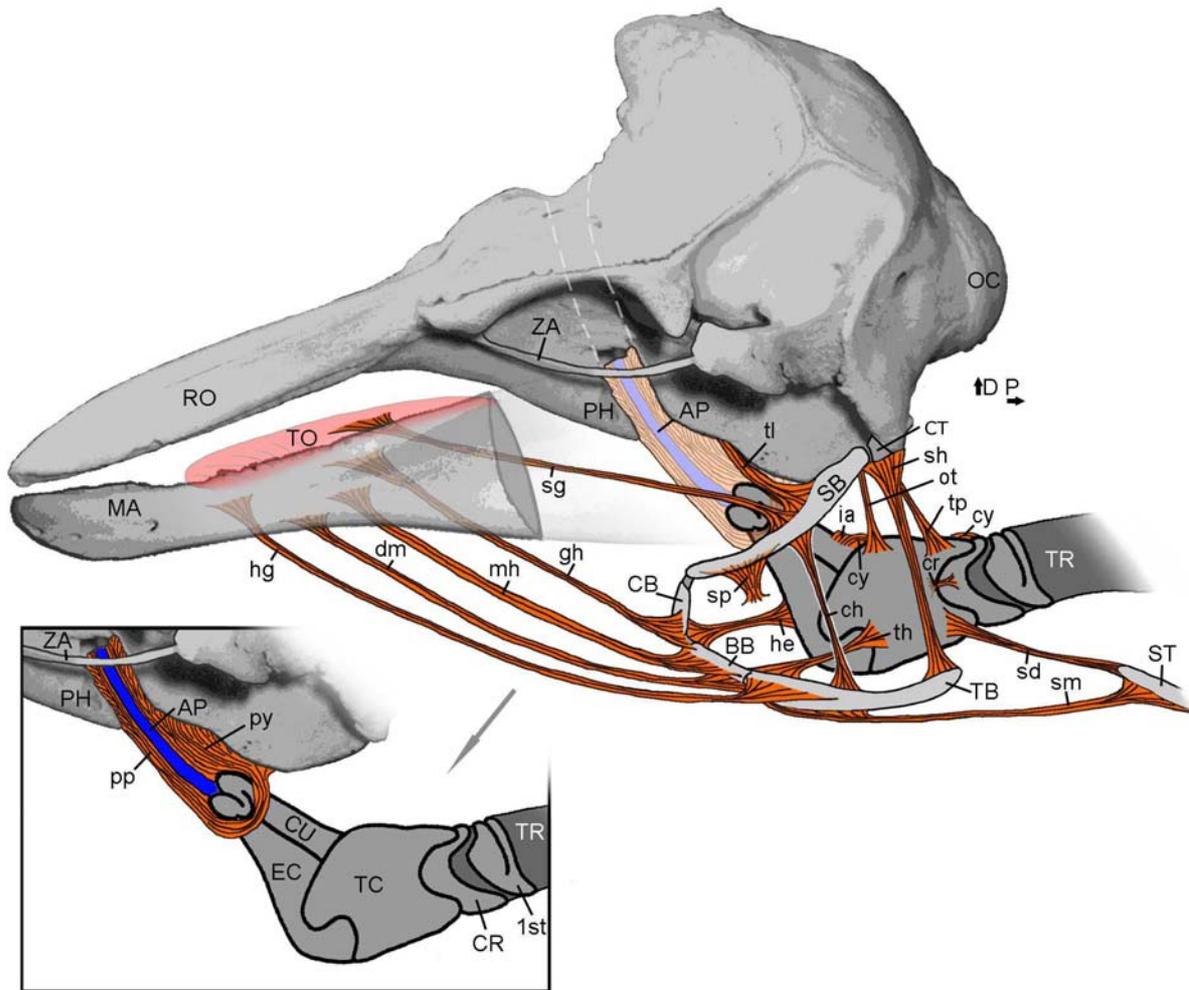


Abb. 1.1: Schematische Laterallansicht von Zungenbeinapparat und Larynx sowie der assoziierten Muskulatur beim Schweinswal (*Phocoena phocoena*). **1st:** 1. trachealer Knorpel, **AP:** Luftweg, **BB:** Basihyale, **CB:** Ceratohyale, **ch:** Ceratohyoidmuskel, **CR:** Cartilago cricoidea, **cr:** Cricoidthyroidmuskel, **CT:** Cartilago tympanohyale, **CU:** Cartilago cuneiformis, **cy:** Cricoaarytenoidmuskel, **D:** dorsal, **dm:** digastrischer Muskel, **EC:** Cartilago epiglottica, **gh:** Geniohyoidmuskel, **he:** Hyoepiglottismuskel, **hg:** Hyoglossusmuskel, **ia:** Interarytenoidmuskel, **MA:** Mandibel, **mh:** Mylohyoidmuskel, **OC:** Occipitale, **ot:** Occipitothyroidmuskel, **P:** posterior (caudal), **PH:** Hamulus pterygoideus, **pp:** Palatopharyngealmuskel, **py:** Pterygopharyngealmuskel, **RO:** Rostrum, **SB:** Stylohyale, **sd:** Sternothyroidmuskel, **sg:** Styloglossusmuskel, **sh:** Stylohyoidmuskel, **sm:** Sternohyoidmuskel, **sp:** Stylopharyngealmuskel, **ST:** Sternum, **TB:** Thyrohyale, **TC:** Cartilago thyroidea, **th:** Thyroidmuskel, **tl:** Thyropalatinummuskel, **TO:** Zunge, **tp:** Thyropharyngealmuskel, **TR:** Trachea, **ZA:** Arcus zygomaticus (verändert nach Huggenberger 2004).

Die Stimmbänder sind eine Neubildung der Säugetiere und Teil des Larynx als Stimmapparat. Dieser besteht aus einem komplizierten Arrangement spezialisierter Knorpel, die von den Kiemenbögen abzuleiten sind (Maier et al. 2004). Bei Zahnwalen wurden die Stimmbänder lange Zeit als sekundär rückgebildet angesehen (Purves & Pilleri 1983, Reidenberg & Laitman 1987). Anatomischen Untersuchungen zufolge sind den Stimmbändern homologe Strukturen sowohl bei Odontoceti als auch bei Mysticeti gefunden worden (Reidenberg & Laitman 1988, Laitman & Reidenberg 1998). Dabei handelt es sich bei den Zahnwalen um eine einzelne

mittlere ventrale Laryngealfalte im Bereich der Epiglottis, Schild- und Stellknorpel. Diese ungewöhnliche Erscheinung wird von den Autoren als eine Fusion beider Falten entlang der Mediallinie erklärt. Durch ähnliche Aufhängung, Bewegung und Zusammensetzung dieser Falte wie bei den Stimmbändern der Säugetiere schlussfolgern Laitman & Reidenberg (1998) eine potentielle vibratorische Funktion wie die Vokalisation. Die beträchtliche Variabilität in der Gestalt der Falte und ihre potentiell vielfältige Funktion wird von den Autoren in Hinsicht auf eine Adaptation verschiedener Lautnischen von Zahn- und Bartenwalen diskutiert.

Neuere funktionsmorphologische Untersuchungen des Larynx einschließlich seiner muskulären Aufhängung beim Schweinswal sehen diese Strukturen als ein multifunktionales System, welches der Atmung, dem Nahrungstransport und der Schallproduktion dient (Huggenberger 2004).

An dieser Stelle sei erwähnt, dass Wale, anders als terrestrische Säugetiere, eine erheblich niedrigere Atemfrequenz haben, pro Atemzug jedoch 80 - 90 % des Luftvolumens austauschen, während Landsäugetiere lediglich 10 - 15 % austauschen (Schulze 1996). Ermöglicht wird dies vor allem dadurch, dass die Lunge bis fast in die Alveolen hinein knorpelig ausgesteift ist. Zusammen mit der für Wale typischen kurzen und kräftigen In- und Exhalation trägt dies zu einem schnellen Gasaustausch bei (Schulze 1996). Zudem ist der wichtigste Atemmuskel, das Diaphragma, sehr viel stärker horizontal gestellt, so dass daraus eine verbesserte Ventilation der Lunge resultiert.

Die unpaare Nasenöffnung der Odontoceti ermöglicht durch die hier fehlende mediane Trennwand eine effizientere Ventilation (Purves & Pilleri 1983). Wenn ein Gas oder eine Flüssigkeit durch ein Rohr strömt, setzt dieses der Eigenbewegung des Mediums einen Widerstand entgegen, wobei sich dessen Moleküle peripher untereinander und an der Wand der Röhre reiben. Dieser Widerstand ist in erster Linie abhängig vom Durchmesser der Röhre: Je enger die Rohrleitung, desto höher der Widerstand. Damit verbunden erweist sich die extreme Rückbildung der Nasenmuscheln (s. Kapitel 1.5) ebenso als Vorteil, allerdings wirkt sich die höhere Ein- und Ausatemgeschwindigkeit nachteilig auf die Funktion von Chemorezeptoren aus. Hier stehen sich Atmung und Riechfunktion gegenseitig im Wege (von Baer 1826).

2.4 FUNKTIONSMORPHOLOGIE UND PHYSIOLOGIE DER SÄUGERNASE SOWIE IHRE FRAGLICHE ZENTRALNERVÖSE INNERVATION

Der Geruchssinn spielt für Säugetiere allgemein eine erhebliche Rolle. In ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung führte die progressive Entfaltung der Nase und des Riechhirns zu einer zunächst vorherrschenden Rolle dieses Organsystems im Vergleich zu anderen Sinnessystemen. Säuger sind also primär Makrosmaten (Storch 2004). Für das Auffinden und Prüfen von Nahrung, die innerartliche Kommunikation sowie für das Sozial- und Sexualverhalten spielt der Geruchssinn eine entscheidende Rolle. Basale Formen zeigen eine stärkere Entfaltung sowohl peripherer als auch zentraler olfaktorischer Strukturen.

In der Embryonalentwicklung der Mammalia bilden sich beiderseits der Mittellinie oberhalb der Mundöffnung epitheliale ektodermale Verdickungen, die sogenannten Nasalplakoden, welche sich in der Folge zu Gruben einsenken und ein sensorisches Epithel ausbilden (Riechgruben). Alle Säuger bilden paarige Riechorgane aus und besitzen zwei äußere Nasenöffnungen. Zahnwale dagegen besitzen eine unpaare sekundäre Nasenöffnung. Innerhalb der Riechgruben werden mittels Luft oder Wasser Geruchsmoleküle an das Sinnesepithel herangeführt. Aus einzelnen Plakodenzellen entstehen olfaktorische Neurone, deren Axone Kontakt zur ventralen Wand der Großhemisphären des Hirns aufnehmen. Viele Plakodenzellen wandern entlang des I. Hirnnerven zur Hirnanlage und sind an der Bildung der äußersten beiden Schichten des Riechkolbens (Bulbus olfactorius) beteiligt (Asan 2004, Hofmann & Perry 2004).

Eutheria (Placentalia) besitzen in der Nasenkapsel, dem rostralen Abschnitt des Chondrocranium, mehrere Knorpellamellen an der lateralen Nasenwand (Conchae oder Turbinalia), welche nach medial in die Nasenhöhle vorspringen und eine Oberflächenvergrößerung der Schleimhaut ermöglichen. Man unterscheidet Naso-, Maxillo- und Ethmoturbinalia. Die ersten beiden sind Derivate der lateralen Nasenwand, während die Ethmoturbinalia in der Pars posterior nasi gebildet werden. Makrosmaten können bis zu neun Ethmoturbinalia haben (Starck 1982).

Die Oberflächenvergrößerung der Nasenschleimhaut ermöglicht eine verbesserte Klimatisierung der Atemluft und dient verschiedenen Funktionen der Nase:

Niedergeschlagene Partikel werden mit einem mukoziliaren Transportsystem zum Nasopharynx transportiert. Die am Schleim des mehrreihigen, mit unterschiedlichen Drüsenzellen und Zilien besetzten, respiratorischen Epithels haftenden Fremdstoffe werden so bereits nach kurzer Passage aus der Einatemluft entfernt (Strutz & Mann 2001). Ein dichtes Gefäßnetz sorgt für die Erwärmung der Luft auf nahezu Körpertemperatur und für eine Befeuchtung (Regio respiratoria, Abb. 1.2). Darüber hinaus ist ein Teil der Schleimhaut mit Chemorezeptoren ausgestattet und bildet die Regio olfactoria. Das Riechvermögen einzelner Formen korreliert mit der Größe der Fläche der Regio olfactoria, welche bei höheren Wirbeltierformen im dorsalen Teil der Nasenhöhle zu finden ist (Storch & Welsch 1994).

Die Riechschleimhaut der Säugetiere besteht aus dem Riechepithel und einer Lamina propria. Dem Epithel aufgelagert befindet sich muköses Sekret, welches von Glandulae olfactoriae (Bowman-Drüsen) der Lamina propria gebildet wird und dessen ionale Zusammensetzung große Bedeutung für die olfaktorischen Signaltransduktionsvorgänge hat. Im Riechschleim werden Geruchsstoffe gelöst, auch schützt er die Schleimhaut vor dem Austrocknen (Starck 1982). Das Epithelium olfactorium ist ein mehrreihiges Zylinderepithel (Abb. 1.3) und enthält im wesentlichen primäre Sinneszellen (olfaktorische Neurone), deren lange Zilien Geruchsmoleküle an sich binden, sowie Stütz- und Basalzellen, aus denen sich neue Riechzellen entwickeln können (Bucher & Wartenberg 1997). Die Axone der Riechzellen bilden die Fila olfactoria. Alle Fila zusammen werden als Nervus olfactorius bezeichnet (Starck 1982, Wehner & Gehring 1990, Asan 2004). Sie ziehen durch die Lamina cribrosa des Ethmoids ins Cavum cranii zum Bulbus olfactorius des Endhirns, manche direkt in das ventrale Telencephalon und den Hypothalamus. Die Siebbeinplatte ist eine Neubildung der Säugetiere (Starck 1982). Hinter ihr enden die Fila olfactoria an den Glomerula olfactoria des Bulbus olfactorius, der eine laminäre Struktur aufweist. Die Gliederung des Bulbus olfactorius ist bei allen Wirbeltieren grundsätzlich ähnlich. Hier erfolgt eine Umschaltung der Fila olfactoria auf Mitral- und Büschelzellen, deren Axone (= Tractus olfactorius) im Pedunculus olfactorius zu paläo- und archikortikalen Arealen der Hirnbasis und des Temporallappens führen. Olfaktorische kortikale Areale liegen auch in der Umgebung der Gyri semilunaris, ambiens und parahippocampalis des Temporallappens. In diesen Bereichen wird der primäre

Geruchseindruck verarbeitet. Sie werden als zentrales Geruchssystem (Rhinencephalon) bezeichnet (Asan 2004). Wegen ihrer ausgezogenen langen Form wurden der Bulbus olfactorius und der Pedunculus olfactorius in der älteren Literatur als Nervus olfactorius fehlinterpretiert und z.T. heute noch zu den Hirnnerven gerechnet.

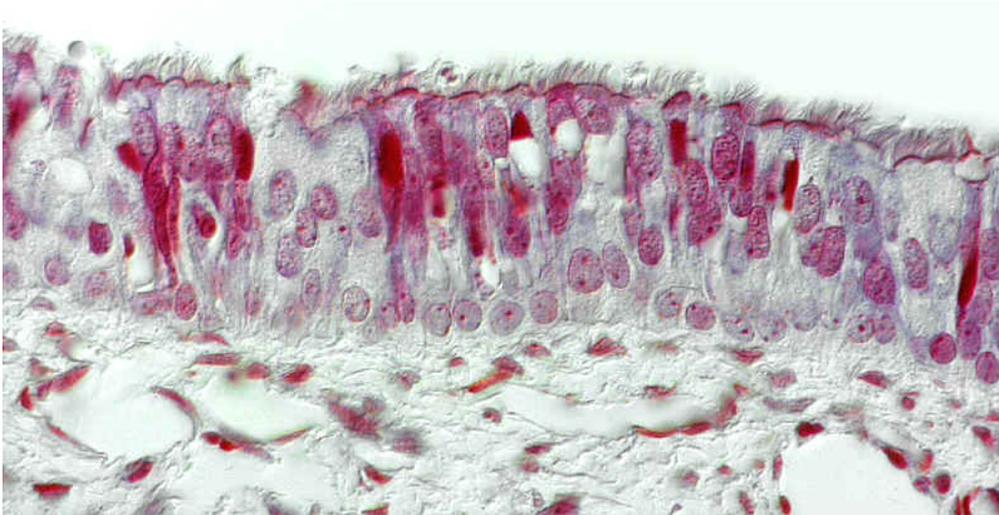


Abb. 1.2: mehrreihiges Flimmerepithel der menschlichen **Regio respiratoria**, Azan. Quelle: www99.mh-hannover.de/institute/mikroskopanatomie/images/Regio-respiratoria.jpg

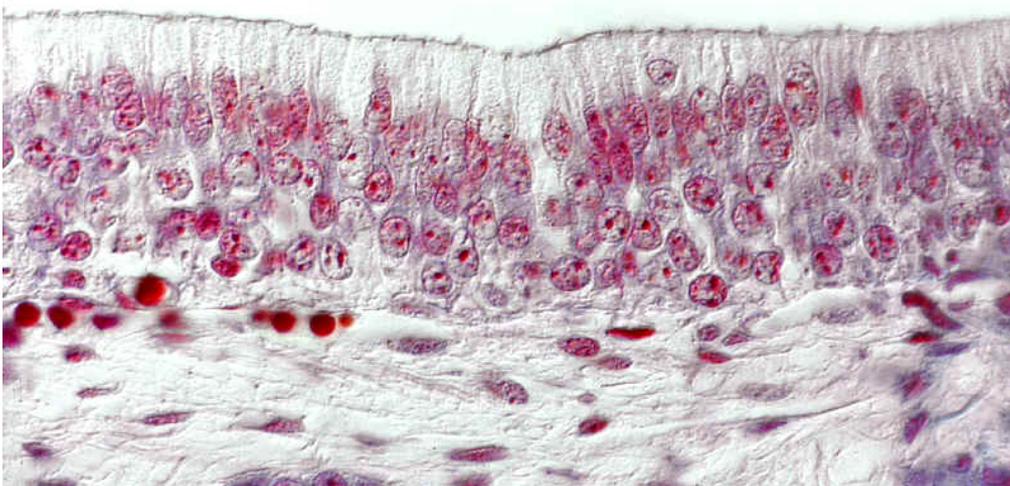


Abb. 1.3: mehrreihiges Drüsenepithel der menschlichen **Regio olfactoria**, Azan. Quelle: www99.mh-hannover.de/.../Regio-olfactoria.jpg, ohne Kinozilien, aber mit schmalen, apikalen Dendriten.

2.5 DER NASALE KOMPLEX DER ZAHNWALE

Die Nasenregion der rezenten Odontoceti weicht in ihrer Topographie und Struktur vom Bauplan terrestrisch lebender Säugetiere erheblich ab (Slijper 1936, 1962, Klima 1987). Die äußere, unpaare Nasenöffnung der Odontoceti, das Blasloch, liegt auf dem höchsten Punkt

des Körpers (Abb. 1.4, 1.5, 1.6). Mit Ausnahme des Pottwals (*Physeter macrocephalus*), dessen Blasloch vorn links am kastenförmigen Kopf lokalisiert ist, befindet sich bei allen anderen Zahnwalen das Blasloch nahezu median und weit caudal vor dem Hirncavum¹. Ancestrale Cetacea und ihre Vorläufer trugen ihre äußeren Nasenöffnungen wie rezente landlebende Säuger noch paarig an der Schnauzenspitze (Abb. 1.4). Bei der Eroberung des neuen Lebensraumes wurden die Nase und der Kopf insgesamt erheblichen Anpassungen unterworfen, welche vor allem mit einer effizienten schnellen Lokomotion der carnivoren frühen Wale in Verbindung gebracht werden. Von terrestrischen Säugern unterscheiden sich Wale durch drei wesentliche Charakteristika des Craniums: Ein verlängertes Rostrum, die Verschiebung der Nasenöffnung(en) caudalwärts zum Vertex und eine rostro-caudale Verkürzung bzw. die laterale Ausdehnung des Gehirns (Abb. 1.4, 1.5, 1.6) (Miller 1923, Oelschläger 1978, Klima & van Bree 1985, Oelschläger & Oelschläger 2002). Der Stirnbereich des Schädels hinter dem verlängerten Rostrum wurde durch das Übereinanderschieben und Ineinandergreifen von Knochen oder Knochenelementen verkürzt, aber auch durch die Längenreduktion einzelner Knochen (Nasalia, Parietalia). Nach Miller (1923) hat sich dieser Prozess nach zwei verschiedenen Strategien entwickelt: Bei den Zahnwalen zieht der gesamte proximale (caudale) Anteil des Maxillare hinauf über das Frontale und bei den meisten Zahnwalen dahinter (nicht bei *Phocoena phocoena*), um das Supraoccipitale auf einer Höhe hinter der Orbita zu treffen. Seitlich breitet sich das Maxillare über den gesamten supraorbitalen Flügel des Frontale aus. Eine rückwärts gerichtete Bewegung der vorderen Elemente im Schädel ist also das deutlichste Kennzeichen dieses Prozesses. Bei Bartenwalen hingegen breiten sich das Occipitale und das Parietale nach vorn aus bis in Höhe der Orbita. Eine doppelte Verfugung ("double interlocking") von Maxillare und Frontale verstärkt diesen Kontakt. Hier ist eine vorwärts gerichtete Bewegung der hinteren Elemente im Schädel deutlichstes Kennzeichen dieses Prozesses. Beide Verlagerungstendenzen werden als "telescoping" bezeichnet.

¹ Nur der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass der rechte Nasengang eines Pottwals nicht nach außen in einem rechten Nasenloch mündet, sondern rostral über einen distalen Nasensack mit dem linken Nasengang in Nähe des Blaslochs kommuniziert (Schenkkan & Purves 1973).

Untersuchungen an embryonalen Stadien verschiedener Zahnwalarten (Boenninghaus 1902, de Burlet 1913a, 1913b, 1914, 1916, Klima & van Bree 1985, Klima 1987, 1995, 1999) dokumentieren die eindrucksvolle, sukzessive Transformation beteiligter knorpeliger und knöcherner Schädelelemente sowie den Übergang von ehemals landlebenden zu wasserlebenden Formen:

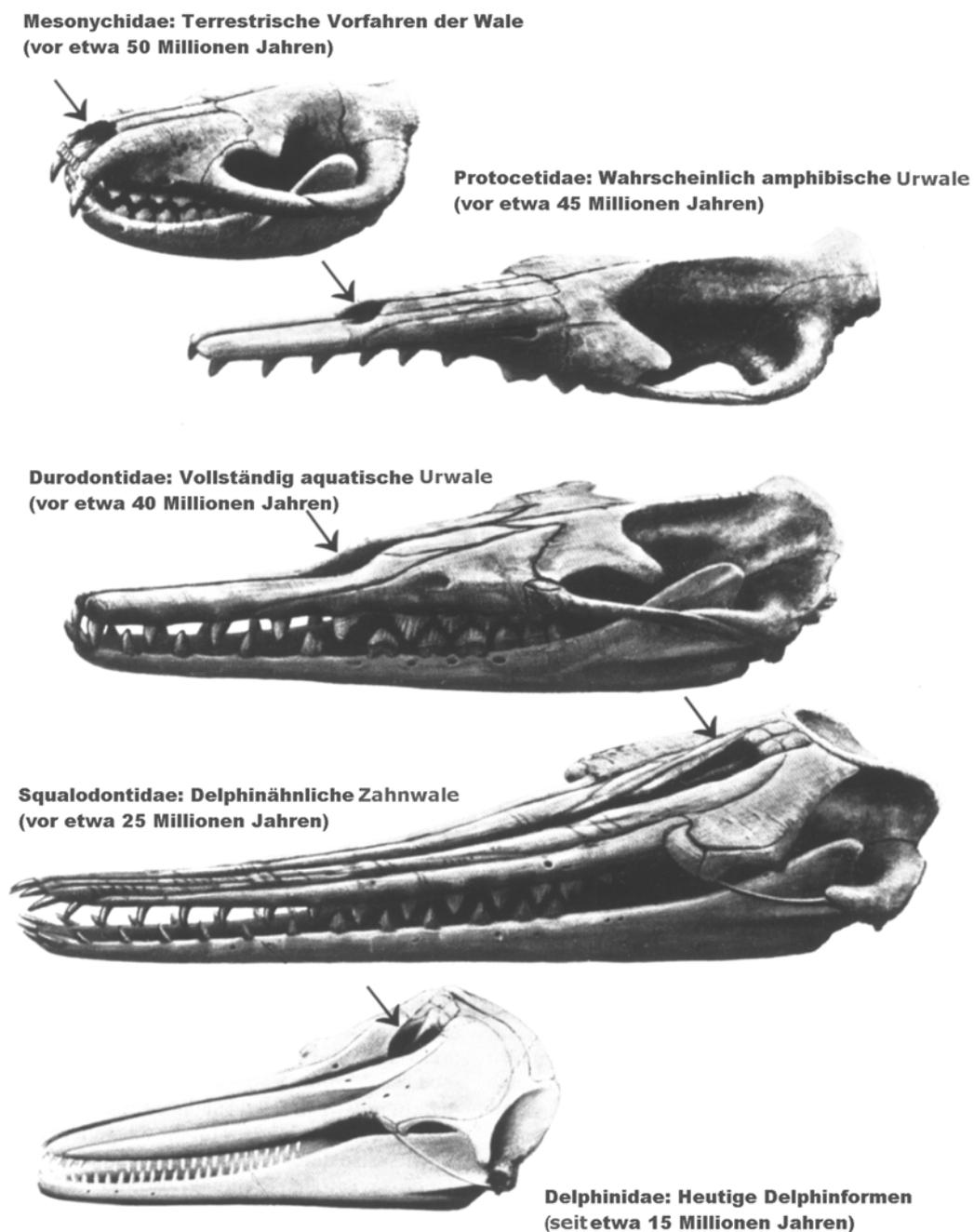


Abb. 1.4: Änderungen der Schädelform und Verlagerung der Nasenöffnungen (Pfeile) im Laufe der Evolution der Wale (aus Klima 1992).

Aus der ursprünglich in etwa horizontalen Lage der Nasengänge wird durch die Drehung um ca. 90° nach oben eine nahezu vertikale. Ihre wesentlichen Elemente Nasenboden (Solum nasi), laterale Nasenwand (Pariet nasi) und Nasendach (Tectum nasi) erfahren neben der Lageänderung auch starke strukturelle Reduktionen und Verschmelzungen. Die bei Landsäugetieren gut ausgebildeten Nasenmuscheln (Conchae) werden bei Zahnwalen weitgehend rückgebildet, so dass einzelne Strukturen (Maxillo- bzw. Ethmoturbinalia) in der frühen Morphogenese nicht mehr genau zu definieren sind (Klima & van Bree 1985). Tendenziell geht mit der Reduktion auch der Conchae eine Simplifizierung der nasalen Kapsel einher. Klima & van Bree (1985) zeigten in ihrer vergleichenden morphologischen Arbeit, dass die Nasenkapsel vor allem beim Schweinswal die stärkste Vereinfachung erfahren hat. Die Verlagerung der äußeren Nasenöffnungen bei Zahnwalen in Richtung Hirncavum ist sowohl phylogenetisch (Raven & Gregory 1933, Gaskin 1976, Heyning & Mead 1990, Oelschläger 1990) als auch ontogenetisch (Klima & Bree 1985, Klima 1987, Klima 1999) an der Entwicklung des Schädels nachvollziehbar. Dieser offensichtliche Vorteil für die Atmung, vor allem während der Fortbewegung, kam ab dem Eozän, d.h. bereits vor ca. 50 Millionen Jahren (Abb. 1.4), zu Beginn der Cetaceen-Evolution zustande (Heyning & Mead 1990). Bei den Archaeoceti weisen die knöchernen Nasengänge immer noch weit nach rostral (Abb. 1.4). Zahnwale mit dorsal liegender Blaslochöffnung existieren seit etwa 15 Millionen Jahren (Klima 1992a).

Bliebe die Nase eines Wals am rostralen Ende des Kopfes, so bedeutete dies zunächst bei horizontaler Lage des Walkörpers eine Unterbrechung der Fortbewegung, um die Nase aus dem Wasser heben zu können. Auf die Dauer würde durch diese Extrabewegung zusätzlich vermehrt Energie verbraucht. Auch in Ruhelage müsste der Kopf so weit aus dem Wasser gehoben werden, dass die Einatmung erfolgen könnte. Mit der Verlagerung scheidelwärts haben Wale eine elegante Lösung für dieses Problem gefunden: In waagerechter Ruhelage, sowie nach einem erfolgten Tauchgang, erscheint das Blasloch auf der dorsalen Seite des Kopfes als erster bzw. einziger Punkt an der Wasseroberfläche. Diese Lage ist somit für diese Lebensweise außerordentlich vorteilhaft, da energiesparend (Klima 1992a, 1992 b).

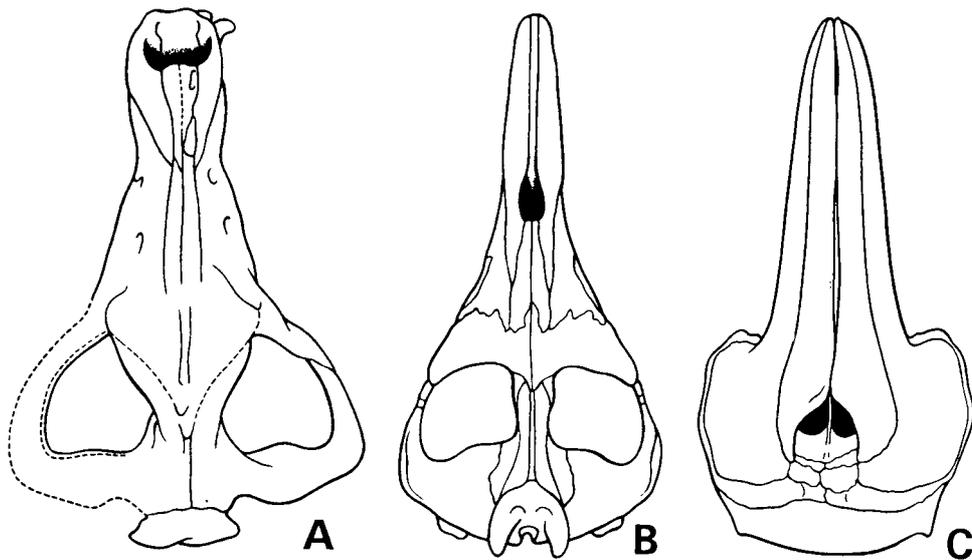
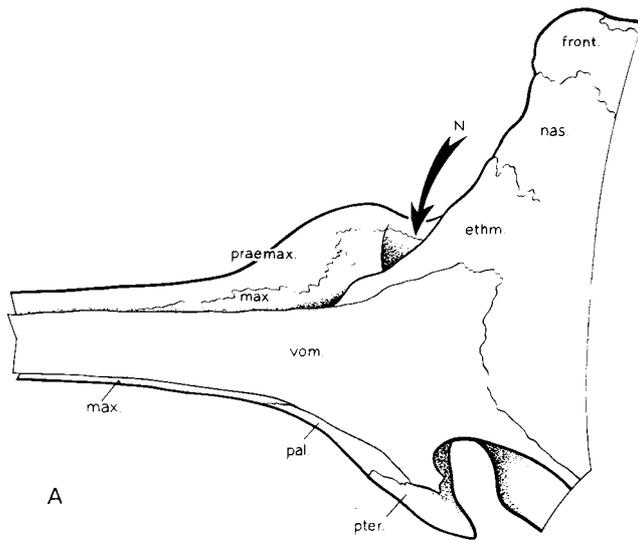


Abb. 1.5: Verlagerung der Nasenöffnungen von rostral nach dorsal im Laufe der Evolution der Wale; Dorsalansicht des Schädels von **A:** *Andrewsarchus*, Mesonychidae, Vorläufer der Wale aus dem Eozän, **B:** *Protocetus*, Archaeoceti, Urwalformen aus dem Eozän und **C:** *Tursiops*, Odontoceti, rezente Wale (aus Klima, 1994)

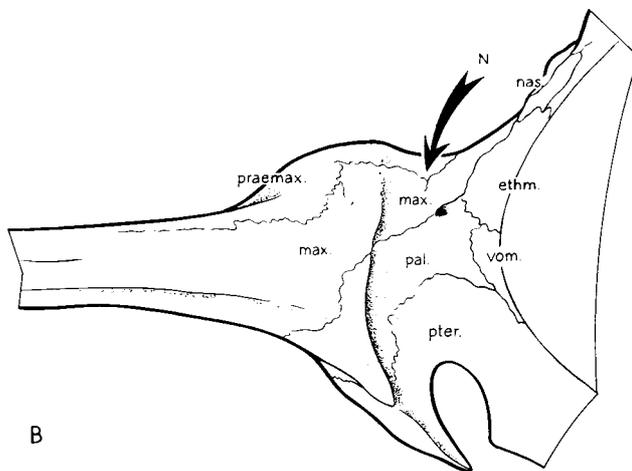
Die Cetacea haben auch hinsichtlich ihres peripheren wie zentralen olfaktorischen Systems gravierende Reduktionen erfahren (Jacobs et al. 1971, Schwerdtfeger et al. 1984, Oelschläger & Buhl, 1985a, 1985b, Oelschläger & Kemp 1998). Der Geruchssinn ist bei Zahnwalen stärker rückgebildet als bei Bartenwalen (Oelschläger 1989). Kükenthal (1893) fand bei Schweinswalen heraus, dass embryonal "Lobi wie Nervi olfactorii vorkommen", stellte aber auch fest, dass bei "Erwachsenen nichts mehr davon zu sehen ist". Durch seine Untersuchungen an Adulten nahm er an, dass die hinteren Nasalsäcke ("obere hintere Nebenhöhlen") den Ethmoturbinalia homolog seien und Rudimente einer olfaktorischen Schleimhaut enthalten. Ebenso sollten beim Schweinswal Rudimente der Maxilloturbinalia als Überbleibsel der ursprünglichen Säugernase im vorderen Nasenraum zu finden sein. Damit bestätigte er zum Teil die zuvor erschienene Arbeit von von Baer (1826), der ebenfalls wenigstens eine Siebbeinmuschel und Rudimente der vorderen Nasenmuschel ausmachte.

Abb. 1.6: Nasenschädel von *Phocoena phocoena* (verändert nach Klima & v.Bree, 1985).



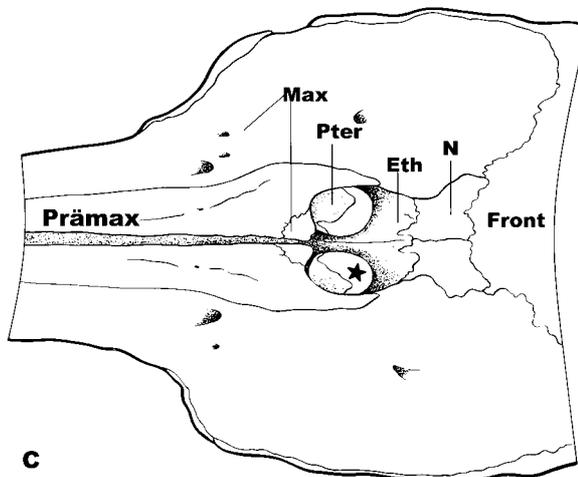
A: Blick auf die Nasenscheidewand von links und auf den Eingang in den rechten Nasengang, nachdem Prämaxillare, Maxillare, Palatinum und Pterygoid von der linken Seite entfernt worden sind.

ethm.: Ethmoid
 front.: Frontale
 max.: Maxillare
 N.: knöcherne Nasenöffnung
 nas.: Nasale
 pal.: Palatinum
 praemax.: Prämaxillare
 pter.: Pterygoid
 vom.: Vomer



B: Blick auf den rechten Nasengang von medial, nachdem Vomer und der mittlere Teil des Ethmoids entfernt worden sind.

ethm.: Ethmoid
 max.: Maxillare
 N: knöcherne Nasenöffnung
 nas.: Nasale
 pal.: Palatinum
 praemax.: Prämaxillare
 pter.: Pterygoid
 vom.: Vomer



C: Blick auf den Nasenschädel von dorsal.

Eth: Ethmoid
 Front: Frontale
 Max: Maxillare
 N: Nasale
 Prämax: Prämaxillare
 Pter: Pterygoid

Schwarzer Stern: Durchblick durch den linken Nasengang.

Tatsächlich entsteht bei Zahnwalen in frühen Stadien der embryonalen Entwicklung ein primordiales Chemorezeptorsystem. Bei *Phocoena phocoena* ist dies bis zu einer Scheitel-Steiß-Länge (CRL) von 22,4 mm der Fall (Oelschläger 1992). Die Bildung dieses Systems geht wie bei terrestrischen Säugern maßgeblich von der Riechplakode und der Neuralleiste aus, welche ektodermale Verdichtungen von Zellen darstellen, die in das subepidermale Gewebe auswandern und sich am Aufbau der Sinnesstrukturen beteiligen (Oelschläger & Buhl 1985a). Anders als bei landlebenden Säugern bildet sich hier kein Vomeronasalsystem aus (Oelschläger & Buhl 1985b). Vergleichende histologische Untersuchungen an embryonalen und fetalen Stadien des Schweinswals ergaben, dass hier die Entwicklung des peripheren olfaktorischen Apparats bis 24 - 27 mm CRL generell mit der beim Menschen und anderen Säugetieren übereinstimmt (Oelschläger & Buhl 1985b). Während sich bei den übrigen Säugetieren im weiteren Verlauf der embryonalen Entwicklung am rostroventralen Ende des Telencephalons der Bulbus olfactorius und ein Terminalisganglion herausbilden, entfällt bei Zahnwalen diese Differenzierung (Jacobs et al. 1971). Bulbus olfactorius und Fila olfactoria kommen beim Embryo bis zu einer CRL von 18 - 27 mm vor. Olfaktorische Axone formen zunächst einen filamentösen Strang, lösen die Meninx primitiva regional auf und induzieren bei Kontakt der Wand des Telencephalons die Bildung des primordialen Bulbus olfactorius (Buhl & Oelschläger 1986, Oelschläger 1992, Oelschläger & Kemp 1998). Eine maximale Ausprägung des Bulbus olfactorius ist beim Schweinswal im 24-mm-Stadium nachweisbar (Oelschläger & Buhl 1985a,b). Noch bevor es aber zu einer kortikalen Differenzierung im Bulbus olfactorius kommt, werden beide Strukturen in der weiteren Ontogenese sukzessive rückgebildet (Buhl & Oelschläger 1988). Es kommt ebenfalls zur Rückbildung der Chemorezeptoraxone und der Schwannschen Zellen. Die Neuroblasten des Terminalissystems zeigen dagegen eine fortgeschrittene Reifung und bilden mehrere Ganglien. Das Hauptganglion teilt sich auf in kleinere Haufen von Neuronen, eingebettet in die Dura mater der Ethmoidregion (Sinclair 1951a, 1951c, Sinclair 1966, Oelschläger & Buhl 1985b), die bis zum adulten Stadium nachweisbar sind (Sinclair 1951a, Ridgway et al. 1987). Die Zahl der Terminalisneurone bei Delphinen erreicht ein Maximum innerhalb der Mammalia (Buhl & Oelschläger 1986, Ridgway et al 1987). Axone des Nervus terminalis und Nervus olfactorius lassen sich nach Sinclair (1951c) in Präparaten des Menschen trotz ihrer engen Verflechtung gut voneinander unterscheiden. Nach Oelschläger (1989, 1992) sind

auch Nuklei und Nukleoli der Neurone des Terminalissystems aufgrund ihrer Größe und Anfärbbarkeit gut von denen des olfaktorischen Systems zu unterscheiden. Infolgedessen spricht der Autor von einer 'Hypertrophie' des Terminalissystems. Beim Schweinswal wird der von landlebenden Säugern abweichende Verlauf der embryonalen Entwicklung im Stadium der CRL von 24 mm bereits erkennbar. Hat der Schweinswal-Fötus eine CRL von 46 bis 65 mm, ist der Bulbus olfactorius bereits vollständig reduziert (Buhl & Oelschläger 1988). Vielfache Untersuchungen haben die Existenz einer Regio olfactoria bei Zahnwalen, oder von Teilen daraus, nicht bestätigt (Slijper 1962, Evans & Maderson 1973, Schenckan 1973). Ein Vomeronasalorgan fehlt vollständig (Oelschläger & Buhl 1985b, Buhl & Oelschläger 1986, Oelschläger 1989). Aus diesen Gründen werden Odontoceti als Anosmaten charakterisiert.

Folgerichtig spielt die Nase als Geruchsorgan bei Zahnwalen vermutlich keine Rolle. Die Rolle der Nahrungsfindung übernimmt bei den rezenten Formen ein außerordentlich leistungsfähiges Sonar- bzw. Echolokationssystem, welches nun dem Hören eine dominierende Bedeutung als Sinnesorgan zukommen lässt (Klima 2004). Die Wahrnehmung chemischer Substanzen im Wasser erfolgt über Rezeptoren sekundärer Sinneszellen des Geschmacksinns. Bei entsprechenden Versuchen mit einem Schweinswal (*Phocoena phocoena*), Gemeinem Delphin (*Delphinus delphis*) und Großem Tümmler (*Tursiops truncatus*) konnte nachgewiesen werden, dass diese Arten bittere, salzige und süße Substanzen detektieren können (Nachtigall & Hall 1984, Friedl et al. 1990, Kutznezov 1990). Auch Geschmacksknospen auf der Zunge sind beschrieben worden für *Tursiops truncatus*, *Delphinus delphis* und den Streifendelphin (*Stenella coeruleoalba*). Der Geschmackssinn bei Delphinoida ist also vorhanden, außerhalb der Cetacea wahrscheinlich auch in anderen marinen Säugergruppen, aber es gibt nur wenig experimentellen Beweis (Wartzok & Ketten 1999). Obwohl das Vomeronasalorgan offenbar fehlt, wird die Abgabe von Pheromonen durch Urin und Fäzes auch für Wale angenommen (Perrin et al. 2002). Generell geht die Anpassung an den marinen Lebensraum mit der Reduktion der Chemorezeptorsysteme einher.

Alle Zahnwale besitzen dorsorostral der epicranialen Nasengänge eine sphärische Wölbung, die Melone. Sie besteht hauptsächlich aus Fettgewebe und liegt unmittelbar rostral von den nasalen Luftsäcken. Beim Pottwal (*Physeter macrocephalus*) enthält die Melone (junk) stark

öliges Bindegewebe mit einer Reihe von Fettlinsen und kann ein Gewicht von 2,5 bis 5 Tonnen erreichen (Starck 1982). Untersuchungen hinsichtlich der Struktur der Melone und ihrer akustischen Eigenschaften deuten stark darauf hin, dass ihre Funktion im Zusammenhang mit der Lauterzeugung gesehen werden muss (Purves 1967, Norris & Harvey 1974).

Ein weiteres gemeinsames Merkmal der rezenten Odontoceti ist die komplexe Anordnung der nasalen Luftsäcke (Divertikel) und der assoziierten Fazialis- Muskulatur (Lawrence & Schevill 1956, Mead 1975, Heyning 1989, Curry 1992, Huggenberger 2004, Abb.1.7 u. 1.8). Von Mysticeti sind keine solchen Strukturen bekannt (Heyning & Mead 1990). Aufgrund der Tatsache, dass alle Zahnwale über nasale Luftsäcke verfügen und in der Lage sind, hochfrequente Klick-Laute zu produzieren, die mit der Echoortung zusammenhängen, wird vermutet, dass es einen Zusammenhang zwischen der evolutiven Entwicklung dieser Strukturen und der Entwicklung der Echolokation bei den Vorfahren der Zahnwale gibt (Mead 1975, Heyning & Mead 1990). Die epicraniale Region um die knöchernen Nasengänge konnte als Quelle der Lauterzeugung immerhin bei je einer Art der Delphinidae (Ridgway et al. 1980, Amundin & Andersen 1983), Phocoenidae (Ridgway et al. 1980, Amundin & Andersen 1983) und der Monodontidae (Ridgway & Carder 1988) nachgewiesen werden.

Wegen prinzipieller Übereinstimmungen der Ziphiidae, Platanistidae und Iniidae mit den oben genannten Zahnwalfamilien kann vermutet werden, dass die Lauterzeugung auch bei diesen Gruppen im epicranialen Komplex stattfindet (Heyning & Mead 1990).

Nachdem es in den 1950er Jahren erstmals gelungen war nachzuweisen, dass Delphine Echolokation betreiben (Schevill & Lawrence 1956), entwickelte sich die Hypothese, dass der Larynx die Quelle für einige oder alle Laute der Odontoceti sei (Schevill & Lawrence 1956, Purves 1967, Schenkan 1973, Purves & Pilleri 1983). Wesentliche Basis dafür war die logische Folgerung aus der Lauterzeugung im Kehlkopf bei den anderen Mammalia, einschließlich vieler echoperzipierender Microchiroptera (Griffin 1946, 1952, 1958, Novick 1955). Die "laryngeale Phonationshypothese" basierte weitestgehend auf der komplexen Anatomie des Kehlkopfes. Diese Autoren vermuteten eine Schallgeneration im Larynx und die Schallemission über das knöcherne Rostrum.

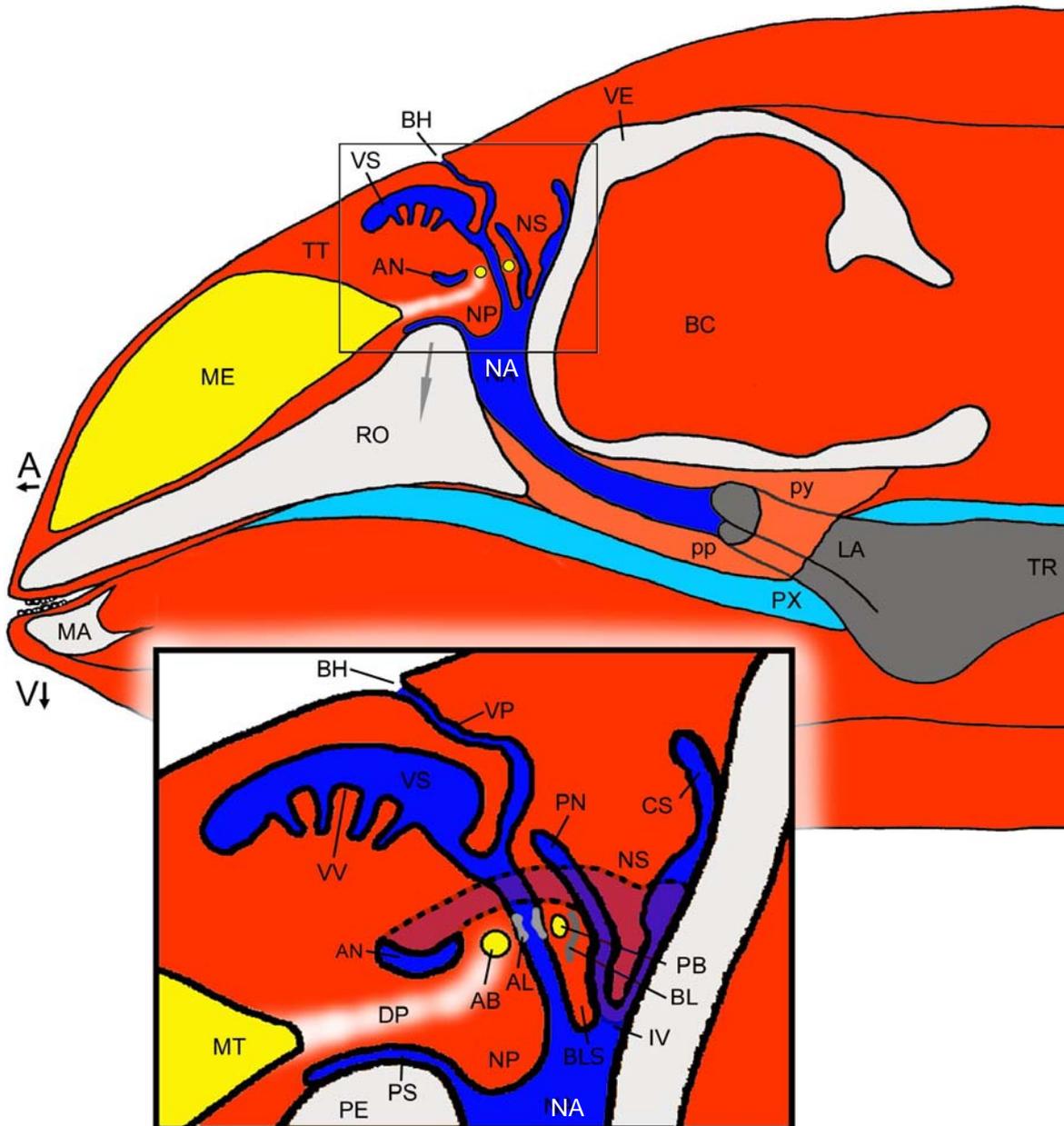


Abb. 1.7: Sagittale schematische Rekonstruktion des Kopfes eines Schweinswals (*Phocoena phocoena*). Zu sehen sind die nasalen Strukturen und die Lage des Larynx. **A:** anterior, **AB:** vordere dorsale Bursa, **AL:** vordere Stimmlippe des **ML/DB-Komplexes** (etwas prononciert), **AN:** vorderer Nasofrontalsack, **BC:** Hirnkapsel, **BH:** Blasloch, **BL:** Blaslochligament, **BLS:** Blaslochligamentseptum, **CS:** Caudalsack, **DP:** 'low density pathway', **IV:** unteres Vestibulum, **LA:** Larynx, **MA:** Mandibel, **ME:** Melone, **MT:** 'melon terminus', **NA:** Nasengang, **NP:** 'nasal plug', **NS:** Nasofrontalseptum, **PB:** hintere dorsale Bursa, **PE:** Prämaxillarsprung, **PN:** hinterer Nasofrontalsack, **pp:** Palatopharyngealmuskel, **PS:** Prämaxillarsack, **PX:** Pharynx, **py:** Pterygopharyngealmuskel, **RO:** Rostrum, **TR:** Trachea, **TT:** Bindegewebstheca, **V:** ventral, **VE:** Vertex, **VP:** Vestibulum, **VS:** Vestibularsack, **VV:** gefalteter ventraler Boden des Vestibularsacks. Knochen und Knorpel in weiß, Fett in gelb, Muskulatur und Bindegewebe orange (verändert nach Huggenberger 2004).

Anatomische und physiologische Studien der vergangenen 30 Jahre, vor allem aber auch neuere Untersuchungen mittels dreidimensionaler Computerrekonstruktionen geben starke Hinweise darauf, dass die Lauterzeugung bei den Delphinoidea und vermutlich bei allen Odontoceti in den Weichteilen des epicranialen Komplexes über den knöchernen

Untersuchungen lebender Tiere mehrerer Species haben ergeben, dass sich der Larynx während der Lauterzeugung bzw. der hochfrequenten Vokalisation nicht bewegt, jedoch eine erhebliche Drucksteigerung in beiden Nasengängen vorkommt (Amundin & Andersen 1983). Letztere können vom 'nasal plug' (Nasenpropfen), einem paarigen, bindegewebigen Vorsprung an der Rückseite und etwas unterhalb der Melone auf dem Prämaxillare gelegen, verschlossen werden (Abb. 1.7). Der hinterste Teil des 'nasal plug' bildet eine Vorwölbung in die nasale Passage unmittelbar über den Nasengängen, die im entspannten Zustand den Respirationstrakt verschließt. Die 'nasal plugs' können durch Muskelaktivität rostrad gezogen werden und damit die Atemluft kontrolliert entweichen lassen.

Der genaue Mechanismus der Ultraschallerzeugung bei Zahnwalen ist bisher noch nicht in detail bekannt. Die zur Zeit wahrscheinlichste Theorie vermutet den Ort der Erzeugung im sogenannten MLDB-Komplex ('Monkey Lips/Dorsal Bursae-Komplex', Cranford et al. 1996, Cranford et al. 1997, Abb. 1.7). Dieser hinter und dorsal der Melone gelegene Komplex besteht zum einen aus paarigen bindegewebigen Taschen mit kleinen ellipsoiden Fettkörpern (dorsal bursae). Sie sind jeweils einzeln in die Vorder- und Hinterwand eines Nasenganges eingelassen und bilden zusammen mit den 'Monkey lips', bei *Phocoena phocoena* schwach ausgeprägten bindegewebigen paarigen Vorwölbungen des Nasenganges, welche ebenfalls vorn und hinten in unmittelbarer Nähe der Fettkörper zu finden sind und sich gegenüberstehen, eine Einheit. Zwischen den 'monkey lips' strömt die Atemluft in den Nasengängen und kann hier je nach Spannungszustand der Umgebung diese Stimmlippen zum Aufeinanderschlagen bringen.

Unmittelbar hinter den Fettkörpern an der Rückseite des Nasenganges befinden sich kleine, abgeflachte Knorpelflächen, die nach Cranford et al. die Taschen verstärken. Die Autoren vermuten, dass diese Knorpelstücke Auswüchse des Tectum nasi bzw. der Cupula nasi anterior sind. Gelangt nun komprimierte Luft aus dem Bereich der knöchernen Nasengänge in den MLDB-Komplex, so wird dieser in Schwingungen versetzt und somit werden Laute erzeugt (Cranford et al. 1996). Dabei scheint es jedoch lediglich im rechten Nasengang zur Lauterzeugung zu kommen (Amundin & Andersen 1983). Alle Zahnwale verfügen über diese Einrichtungen, die Physteridae haben dagegen nur ein Paar 'Monkey lips'. Dieser Begriff entstammt der Untersuchung der stark abgewandelten MLDB-Region eines Pottwals, welche

von den Autoren Pouchet & Beauregard (1885) aufgrund ihrer Ähnlichkeit mit einem Affenmund als *museau du singe* bezeichnet wurde (zitiert aus Cranford 2000). Über mögliche Homologien der Strukturen des MLDB-Komplexes mit Strukturen bei anderen Säugetieren wird noch diskutiert. Hinsichtlich der Funktion wird weithin angenommen, dass die in den nasalen Stimmlippen erzeugten Laute innerhalb der Melone gebündelt und nach rostral ausgestrahlt werden.

2.6 ZIEL DER VORLIEGENDEN ARBEIT

Über die Anatomie und damit auch über die komplexe Anordnung der nasalen Luftsäcke der Odontoceti und besonders des Schweinswals ist schon von einigen Autoren berichtet worden (Baer 1826, Kükenthal 1893, Rawitz 1900, Gruhl 1911, Raven & Gregory 1933, Lawrence & Schevill 1956, Moris 1969, Schenkkan 1971, Schenkkan 1973, Mead 1975, Heyning 1989, Curry 1992). Trotz des großen Interesses an der funktionellen Morphologie der Nase von Zahnwalen und einer Reihe anatomischer Arbeiten schon um die vorletzte Jahrhundertwende sind detaillierte histologische Untersuchungen zum Bau nasaler Epithelien und der zugehörigen Lamina propria bisher spärlich und/oder unvollständig.

Die nasalen Luftsäcke als Komponenten des respiratorischen Systems innerhalb des epicranialen Komplexes erreichen in ihrer Anzahl, Konfiguration, Dimension und Asymmetrie ein hohes Maß an Diversität, welches bis zum Artniveau reichen kann (Schenkkan 1973). Zum histologischen Aufbau der Epithelien haben mehrere Autoren an verschiedenen Zahnwalarten Untersuchungen durchgeführt (Evans & Maderson 1973, Schenkkan 1973, Mead 1975, Curry 1992, Degollada et al. 1996). Sie fanden übereinstimmend heraus, dass die Auskleidung der nasalen Passage aus mehrschichtigem, verhorntem Plattenepithel besteht, welches teilweise und unterschiedlich stark pigmentiert ist (Evans & Maderson 1973, Mead 1975, Curry 1992, Degollada et al. 1996) und der Epidermis des Integuments ähnelt (Evans & Maderson 1973, Schenkkan 1973). Der Verlust des Riechepithels bzw. spezialisierter Sinneszellen bei adulten Tieren wird von allen Autoren bestätigt.

Hinter der Frage nach der Histologie der Strukturen des nasalen Komplexes beim Schweinswal steht jene der Funktion, des möglichen Zusammenhangs mit der Lauterzeugung

und der Bedeutung der akzessorischen Luftsäcke. Wie kann oder muss ein Organ beschaffen sein, um entsprechende Schallfrequenzen erzeugen zu können? Welche Medien spielen dabei eine Rolle? Grundsätzlich festzuhalten ist die Tatsache, dass Bartenwale nicht im Bereich der hochfrequenten Ultraschalltöne kommunizieren, sie besitzen auch keine nasalen Luftsäcke und paarige äußere Nasenöffnungen.

Das Epithel und die Lamina propria des nasalen Systems von *Phocoena phocoena* sind bisher nicht detailliert betrachtet worden. Angesichts der bis heute weitgehend ungeklärten Funktion des epicranialen Komplexes und seiner Komponenten wird in dieser Arbeit erstmals eine detaillierte histologische Analyse der Verhältnisse beim Schweinswal vorgelegt, ergänzt durch elektronenmikroskopische Befunde sowie durch dreidimensionale Rekonstruktionen des epicranialen Luftsacksystems. Besondere Berücksichtigung findet dabei die Frage nach dem Grad der Keratinisierung des Epithels in Bereichen des oberen Respirationstrakts mit starker mechanischer Beanspruchung, welche mittels Transmissionselektronenmikroskopie untersucht werden. Im Anschluss daran werden die hier erhobenen Befunde vor den bisherigen Ergebnissen bei *Phocoena phocoena* und anderen Zahnwalarten strukturell und funktionell diskutiert, und Ansätze zu möglichen funktionellen Implikationen ergänzend oder neu besprochen.

3 Material und Methoden

Für diese Studie wurde der nasale Komplex des Schweinswals (*Phocoena phocoena*) bei zwanzig Individuen untersucht, die sowohl männlichen als auch weiblichen Geschlechts waren und unterschiedlichen Altersklassen entstammten (Tab.1). Sie sind als Beifang oder Todstrandung an den Küsten der deutschen Nord- und Ostsee und aus norwegischen Gewässern des Nordatlantiks gefunden und zu Untersuchungszwecken an die beiden folgenden Forschungseinrichtungen weitergeleitet worden: Das Forschungs- und Technologiezentrum Westküste, Büsum (FTZ), und das Institute of Marine Research, Bergen, Norwegen (IMR). Die beiden genannten Institutionen stellten das Gewebsmaterial freundlicherweise für diese Arbeit zur Verfügung. Aus dem frischeren Material wurden hauptsächlich Proben für histologische und mikroskopisch-anatomische Untersuchungen entnommen (Tab. 1). Eine Gewebeprobe konnte innerhalb weniger Stunden nach Versterben des Tieres genommen und elektronenmikroskopisch analysiert werden. Ergänzend und für das Verständnis der komplizierten Topographie wesentlich konnten in fünf Fällen Korrosionspräparate zum nasalen Luftsacksystem angefertigt werden (Tab. 2).

3.1 HISTOLOGIE

Für die feingeweblichen Untersuchungen konnten bei insgesamt fünfzehn Schweinswalen, Gewebeproben, d.h. jeweils der gesamte nasale Komplex oder Teile daraus entnommen, fixiert und im FTZ oder im Zoologischen Institut und Zoologischen Museum in Hamburg (heute: Biozentrum Grindel und Zoologisches Museum, Hamburg) aufgearbeitet werden (Tab. 1). Die Tiere wurden, nachdem sie gefunden, registriert und in Folien verpackt wurden, im Kühlcontainer bei -20° Celsius zunächst tiefgefroren und zwei Tage vor Beginn der Autopsie aufgetaut.

3.1.1 Fixierung und Konservierung der Proben

Zur Fixierung und Konservierung der Proben für die Lichtmikroskopie wurde sowohl Bouin-sche Lösung als auch gepuffertes 4%iges Formalin verwendet. Proben für das Transmissions-elektronenmikroskop wurden in 2,5%iger Glutaraldehydlösung in 0,05 mol Phosphatpuffer fixiert.

Tab. 1: Übersicht der bearbeiteten Gewebeproben

Probe	Datum der Probennahme	Fund-datum	Geschl.	Größe cm*	Gewicht kg	Alter	Reg.-Nr. / Fundort [N/O] / Institut
1.	19.04.99	09.11.97	♀	126,0	33,5	juvenil	1279 / O / FTZ
2.	07.07.99	01.12.98	♀	120,0	31,0	juvenil	1318 / O / FTZ
3.	12.08.99	-	♂	74,0	6,4	neonat	1412 (Abb. 2.1) / FTZ
4.	23.08.01	13.03.00	♀	149,0	51,0	juvenil	1517 / NO / IMR
5.	23.08.01	01.03.00	♀	160,5	65,0	adult	1520 / NO / IMR
6.	23.08.01	12.03.00	♀	130,5	45,0	juvenil	1525 / NO / IMR
7.	15.08.01	24.03.00	♀	133,0	34,5	adult	1532 / NO / IMR
8.	12.03.01	09.03.00	♂	136,5	41,5	adult	1536 / NO / IMR
9.	12.03.02	06.10.00	♂	90,0	14,4	juvenil	1640 / N / FTZ
10.	15.08.01	07.06.01	♀	76,0	5,8	neonat	1718 / N / FTZ
11.	12.03.02	01.06.01	♀	70,0	5,2	neonat	1721 / N / FTZ
12.	15.08.01	02.04.01	♀	113,0	-	juvenil	1731 / N / FTZ
13.	12.03.02	24.06.01	♀	69,0	6,4	neonat	1746 / N / FTZ
14.	12.03.02	11.06.01	♀	158,0	60,6	adult	1854 / N / FTZ
15.	12.03.02	28.06.00	♂	137,0	-	adult	1971 / N / FTZ

* Gesamtlänge gemessen von der Schnauzenspitze bis zur medialen Einkerbung der Fluke . FTZ: Forschungs- und Technologiezentrum Westküste, Büsum. IMR: Institute of Marine Research, Bergen, Norwegen. N: Deutsche Nordsee. O: Deutsche Ostsee. NO: Norwegische Gewässer des Nordatlantiks.

3.1.2 Dünnschnitte

Für die Einbettung in Paraffin wurden wenige Millimeter große Gewebsblöckchen aus dem Fixiermedium mehrmals mit 70%igem Alkohol gewaschen und anschließend in aufsteigender Alkoholreihe entwässert. Nach der Entwässerung wurden als Intermedien für die Überführung in Paraffin Methylbenzoat und Benzol/Paraffin bzw. Aceton verwendet.

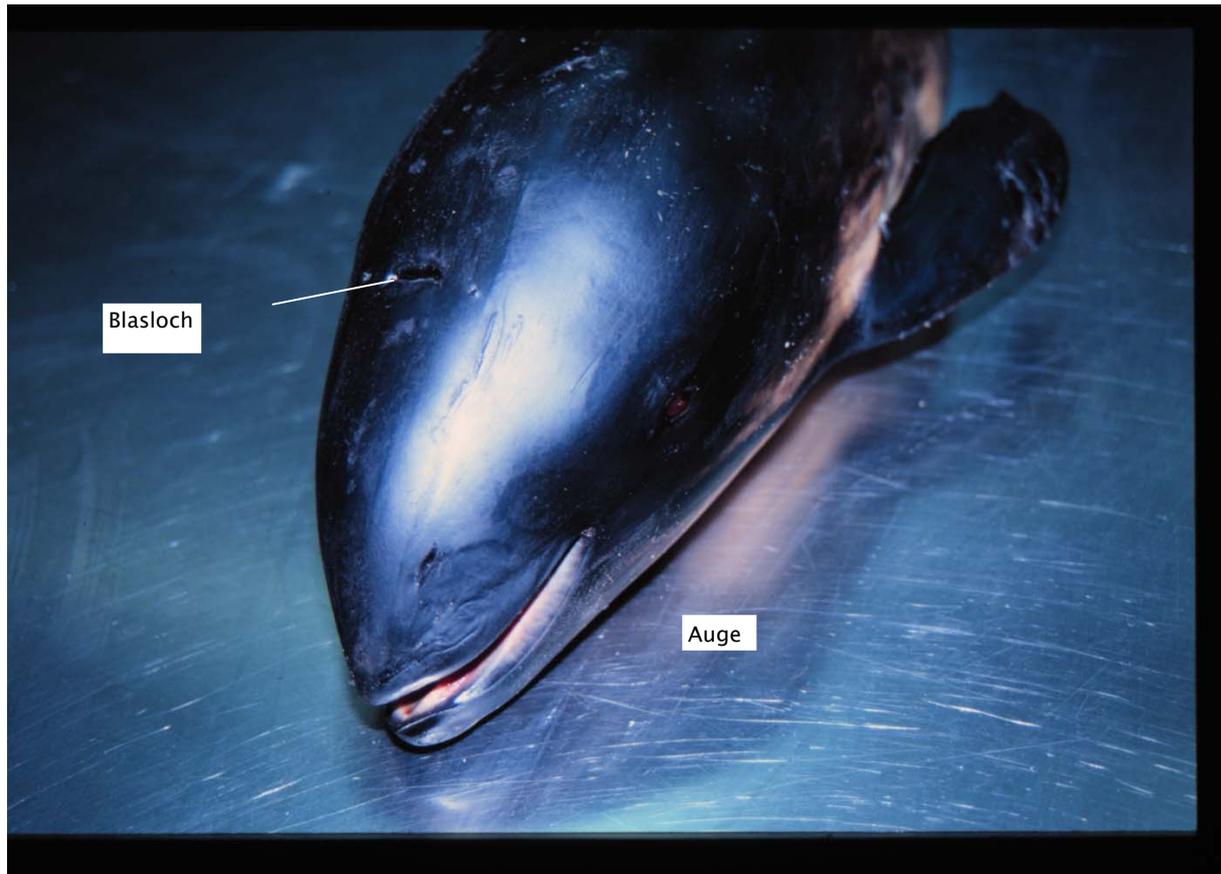


Abb. 3.1: Kopf von *Phocoena phocoena* (P.p. 1412, ♂, neonat)

3.1.2.1 Mikrotom, Mikrotommesser

Verwendet wurde ein Schlittenmikrotom der Firma Leitz, Wetzlar. Es wurden Messer der Form C (biplan oder symmetrische Keilform) und D (Hobelmesser- oder einseitige Keilform) von R. Jung, Nussloch eingesetzt.

3.1.2.2 Aufziehen der Schnitte

Je nach Schneidbarkeit der Objekte bzw. der Paraffinblöcke wurden Übersichtspräparate von 20 µm, meistens jedoch 10 µm Dicke, häufig sogar Detailschnitte von 7 oder 5 µm Dicke erstellt. Mit einem Pinsel wurde ein Band von mehreren Schnitten auf einen Objektträger übertragen, der zuvor mit 70% Alkohol gereinigt, mit Eiweißglycerin (2/3 Hühnereiweiß, 1/3 Glycerin) (Rieder & Schmidt 1987) bestrichen und getrocknet worden war. Zur Streckung gestauchter Schnitte wurde eine Heizplatte (50° C) der Firma Medax Nagel, Typ SP12 verwendet. Vor der anschließenden Färbung kamen die Objektträger zur weiteren Trocknung in einen Wärmeschrank (25° C).

3.1.2.3 Färbung

Um Bindegewebe und Epithel sowie andere Gewebetypen deutlich unterscheiden zu können, wurden verschiedene Färbemethoden angewandt. Die lichtmikroskopischen Schnitte wurden zur Übersicht mit laborüblicher H/E-Färbung, Azan, sowie nach Pasini und Goldner gefärbt. Für die Darstellung der Bindegewebsfasern wurden Orcein (Elastinfasern) und Bielschowsky-Versilberung (retikuläre Fasern) nach Romeis (1989) eingesetzt. Für die Färbung der elastischen Fasern wurde die Unna'sche Orceinmethode nach Taenzer verwendet. Danach färben sich elastische Fasern dunkelrot bis bräunlich, alle übrigen Gewebsbestandteile bleiben nahezu farblos. Bei der Bielschowsky-Versilberung heben sich die Gitterfasern tiefschwarz ab, während restliche Gewebebestandteile dunkelbraun sichtbar werden.

3.1.3 Semidünnschnitte

Von allen Gewebeproben wurden auch Semidünnschnitte von 0,5 - 1 µm angefertigt, um in Fällen, wo Paraffinschnitte keine befriedigende Analyse ermöglichten, deren Ergebnisse bei höherer Vergrößerung abzuklären. Die Proben wurden in Pufferlösung (Phosphatpuffer, 0,05 mol, pH 7) mehrmals gewaschen und anschließend über eine aufsteigende Acetonreihe schrittweise (Spurr : 100% Aceton: 1:3 / 2:2 / 3:1), in Spurr überführt. Das Spurrsche Stan-

dardmedium besteht aus: ERL¹ 4206 10,0 ml, DER 736 6,0 ml, NSA 26,0 ml, DMAE (S1) 0,4 ml. Es wurde ein Ultramikrotom der Fa. C. Reichert, Wien verwendet. Mit dem Brechgerät der Firma Bio Rad (Microscience Division) wurden die Glasmesser hergestellt. Mit einer Kupferöse wurden die Semidünnschnitte auf Objektträger übertragen; ihre Färbung erfolgte mit Tuloidinblau unter Verwendung einer Heizplatte.

3.1.4 Ultradünnschnitte

Der Einbettung in Spurr folgte das Schneiden am Ultramikrotom (Fa. Reichert, Wien) mit einem Diamantmesser. Die Schnitte wurden auf Kupfernetze übertragen und mit Bleicitrat kontrastiert, bevor sie im TEM eingeschleust wurden.

3.2 KORROSIONSPRÄPARATE DES NASALEN LUFTSACKSYSTEMS

Für die Darstellung der Topographie des nasalen Luftsacksystems beim Schweinswal wurden Korrosionspräparate aus fünf Köpfen angefertigt (Tab. 2). Dabei wurde der obere Atemweg jeweils zunächst mit Leitungswasser gespült und entweder das Blasloch oder der Pharynx anschließend mit Zwirn und chirurgischen Nähten wasserdicht verschlossen. Zusätzlich wurde ein handelsüblicher Sekundenkleber mit dem Wirkstoff Cyanolit auf die Nähte gegeben und so verteilt, dass das Atemrohr komplett abgedichtet war. Die ersten beiden Präparate wurden mit PLASTOGEN G, einem Acrylpolymer auf Methacrylatbasis in Methylmethacrylat (MMA), ausgegossen. Es wird zusammen mit einem Härter, PLASTOSIL (Tixotropiepulver), verwendet. Auf 100 g PLASTOGEN G wurden 0,5 g PLASTOSIL eingerührt. Die Abbindezeit bei ca. 25°C betrug weniger als 30 min. Die Mazeration erfolgte in Natriumhypochloridlösung. Die enzymatische Aufarbeitung (Biozym SE, im Handel erhältlich) erfolgte im Wärmeschrank bei 45°C.

Alternativ wurde zur Befüllung eine Silikonabformmasse verwendet (SILASTIC 3481, Fa. Dow Corning, Wiesbaden). Dieses Material wird ebenfalls mit einem Härter SILASTIC 81, Anteil 5% angesetzt. Die Abbindezeit beträgt 40 Minuten.

¹ ERL: monomeres Epoxidharz VCD = Vinylcyclohexendioxid; DER: Diglycidether von Polypropylenglycol, NSA: Nonenylsuccinianhydrid, DMAE: Dimethylaminoethanol.

Tab. 2: Liste der für die Darstellung des nasalen Luftsacksystems zur Verfügung gestellten Köpfe von Schweinswalen

Probe	Fund- datum	Geschlecht	Größe [cm*]	Gewicht [kg]	Alter	Reg.-Nr./ Fundort [N/O]	Institut
1.	20.05.99	♂	126,0	33,5	subadult	1326/	FTZ
2.	01.12.98	♂	120,0	31,0	subadult	1423/	FTZ
3.	15.06.00	♀	74,0	6,0	neonat	1484 / N	FTZ
4.	13.03.00	♀	128,0	38,0	juvenil	1527 / NO	IMR
5.	13.05.01	♀	121,0	24,0	juvenil	1716 / N	FTZ

* Gesamtlänge gemessen von der Schnauzenspitze bis zur medialen Einkerbung der Fluke. FTZ: Forschungs- und Technologiezentrum Westküste, Büsum. IMR: Institute of Marine Research, Bergen, Norwegen.

3.3 MAGNETRESONANZTOMOGRAPHIE

Im Rahmen einer Projektstudie am FTZ konnte ich einmalig horizontale Schnittbilder kernspintomographischer Untersuchungen am Kopf eines frishtoten Schweinswals für diese Dissertation verwenden (s. Abb. 3.22). Das dazu verwendete Gerät ist ein SIEMENS Magnetom Harmony, 1,0 T.

3.4 VERWENDETE SOFTWARE-PROGRAMME UND PHOTOEQUIPMENT

Folgende Stereomikroskope und Stereolupen wurden verwendet: Zeiss Axiolab E re, Olympus CX 41, Olympus SZH10, Wild (Heerbrugg). Für die Darstellung und Bearbeitung der mikroskopisch-anatomischen, histologischen, ultrastrukturellen und makroskopischen Befunde am Computer wurden die nachfolgenden Systeme verwendet: Microsoft Windows 2000 Professional (Betriebssystem), Adobe Photoshop 5.0 (digitale Bildbearbeitung), Irfan View, Version 3.61 (digitale Bildbearbeitung), analySIS 3.0 (digitale Bildbearbeitung), Micrografx Picture Publisher 8 (digitale Bildbearbeitung), SprintScan 35 Direct (digitale Dia-Bearbeitung), Polaroid SprintScan 35 Plus (digitaler Dia-Projektor und -Scanner), Hitachi HV-C20 3ccd (digitale Video-Kamera für Schnittpräparate), Olympus Camedia C-4040 (digitale Photo-Kamera für Schnittpräparate), RICOH RDC-7 (digitale Photo-Kamera für Korrosionspräparate).

4 Ergebnisse

Angesichts der recht komplexen Topographie der nasalen Luftsäcke beim Schweinswal und zum besseren Verständnis der histologischen Verhältnisse werden zunächst Ergebnisse der Korrosionspräparate besprochen, ergänzt durch Photographien vom nasalen Komplex aus der makroskopischen Sektion, um dann mikroskopisch-anatomische, histologische und ultrastrukturelle Befunde aus diesem Bereich darzustellen. Der Abbildungsteil befindet sich in Teil II.

4.1 TOPOGRAPHIE UND MAKROSKOPISCHE BEFUNDE DES LUFTSACKSYSTEMS

Werden die Körperepidermis und die darunter liegende, bei Walen typisch dicke Hypodermis am Kopf von *Phocoena phocoena* entfernt, um das Blasloch und den epicranialen Respirationstrakt einschließlich der akzessorischen Luftsäcke freizulegen, so fällt auf, dass der nasale Komplex in eine kompakte Kapsel aus dichtem kollagenem Bindegewebe eingebettet ist. Die Präparation der Epithelien aus dieser zähen Kapsel erfordert eine gute Vorstellung ihrer räumlichen Anordnung. In diesem Bereich liegen die paarig angelegten voluminösen Vestibularsäcke (Abb. 4.1, 4.2) direkt unterhalb der Körperfettschicht und dorsal teilweise von einer relativ dünnen Schicht quergestreifter Muskulatur (*M. maxillonasolabialis*) bedeckt. Das Blasloch ist mit Fettgewebe und Zügen kollagenen Bindegewebes unterlegt. Der sich anschließende Respirationstrakt ist quer schlitzförmig, d.h. rostrocaudal komprimiert, bei adulten Tieren etwa 4 cm breit und führt direkt unterhalb des Blaslochs zunächst in ein Vestibulum (Abb. 4.1, 4.2), eine 1 cm tiefe und 3,5 cm breite, unpaare, horizontal liegende Höhlung, die etwa 40° gegen die Vertikale nach caudal geneigt ist. Hiernach verläuft der obere Atemweg nahezu senkrecht nach ventral und weist 2 cm unter dem Blasloch an seiner Vorderwand eine schlitzförmige, etwa 3 cm breite horizontale Öffnung auf (Abb. 4.3). Diese kommuniziert mit einem nach rostral spitz zulaufenden und fast horizontal gestellten, etwa 8 mm langen, häutigen und dunkel pigmentierten Verbindungsstück, dessen Seitenränder direkt in die links und rechts dorsolateral gelegenen Vestibularsäcke führen (Abb. 4.4). Sie sind die voluminösesten Luftsäcke und sie haben die Form von etwa gleichschenkligen Dreiecken, deren Spitzen nach

laterocaudal, laterorostral und mediodorsal zeigen. In den Ausgüssen sind sie 0,8 bis 2 cm stark, wobei eine konvexe Wölbung dieser Dreiecke parallel zur Hautoberfläche erkennbar wird. Im Verbindungsstück ist der häutige Boden in mehrere kleine Furchen gelegt, die in paralleler Anordnung in die Vestibularsäcke ziehen. Dabei werden sie sukzessive zu kräftigen, mit Bindegewebe unterfütterten, welligen Leisten und kleiden die Bodenfläche der Vestibularsäcke komplett aus. Hier liegen die Leisten konzentrisch um eine tiefere, transversal verlaufende Hauptfurche, die zur Öffnung zieht (Abb. 4.5, 4.6). Das Dach wird von einem pigmentierten, dünnen Epithel gebildet, das sich bei der Präparation als stark dehnbar erweist. Es hat zur rostralen Endigung des Vestibularsacks hin eine knorpelige Verbindung zum Boden desselben (Abb. 4.5, 4.6).

Unterhalb der schlitzartigen Einmündung in die Vestibularsäcke finden sich in der vorderen und hinteren Wand des hier rostrocaudal zusammenliegenden Respirationstrakts senkrecht verlaufende wellige Erhebungen. Sie sind links und rechts jeweils außen angelegt und werden als 'monkey lips' oder 'phonic lips', (Stimmlippen), bezeichnet (Abb. 4.3, 4.8, 4.9, 4.10, 4.11). Hinter diesen Stimmlippen befindet sich subepithelial jeweils ein Fettkörper ('dorsal bursa', Abb. 4.11, 4.12, 4.14, 4.22), der eine ellipsoide bis eiförmige Gestalt aufweist. Die rechte Stimmlippe erscheint überwiegend etwa doppelt so breit wie die linke, ihre welligen Erhebungen sind etwas größer als auf der linken Seite, die mehrere kleinere Wellen ausbildet.

Ventral der vorderen Stimmlippen liegen paarige, in den Respirationstrakt hineinragende, feste, halbmondförmige Bindegewebswülste als Nasenpfropfen, ('nasal plugs' Abb. 4.3, 4.8, 4.9, 4.11, 4.14, 4.14), wobei der rechte etwas größer ist als der linke. Ihre Form und Pigmentierung können erheblich variieren (s. Abb. 4.3, 4.8, 4.13), jedoch liegt stets die Nasenscheidewand zwischen ihnen. Die gegenüberliegende Rückwand des Respirationstrakts ist an dieser Stelle stark mit Bindegewebe unterfüttert und dadurch versteift. Ventral der Stimmlippen liegen paarige Septen des Blaslochligaments (Abb. 4.10, 4.12), dorsal und lateral aufgehängte und von beiden Seiten in die Nasenscheidewand übergehende Wülste des Atemwegs, die bis zur ventralen Spitze der 'nasal plugs' reichen und deren ventrale Ränder auf dem Periost des Ethmoids zu liegen kommen (Abb. 1.6 (Schema), 4.13, 4.14). Mit diesen bilden sie wiederum paarige Schlitze (Abb. 4.13, 4.14).

Caudal der massig ausgebildeten Blaslochligamentsepten eröffnen sich zwei weitere, hintereinander gelegene, blind endende, paarige Aussackungen über das untere Vestibulum (Abb. 1.6, Schema). Der hintere Nasofrontalsack liegt direkt hinter dem Blaslochligamentseptum und steigt beiderseits nach dorsal auf. Sein dorsales Ende liegt oberhalb des Fettkörpers (Abb. 4.12, 4.14). Der Caudalsack liegt der Schädelkapsel unmittelbar auf und wird vom hinteren Nasofrontalsack durch das paarige Nasofrontalseptum getrennt (Abb. 4.1, 4.12, 4.14, 4.46).

Über das untere Vestibulum kommunizieren der Caudalsack und der hintere Nasofrontalsack beiderseits mit dem vorderen Nasofrontalsack, der ebenfalls paarig angelegt ist und hufeisenförmig um den schlitzartigen Respirationstrakt herum zwischen den Vestibularsäcken und Prämaxillarsäcken zieht (Abb. 4.4). Eine Befüllung der vorderen Nasofrontalsäcke mit Atemluft erfolgt somit über das untere Vestibulum.

0,8 cm bis 1 cm ventral der Öffnung in die Vestibularsäcke teilt sich der bis dahin unpaare Atemweg in zwei parallele und senkrechte Nasengänge, die röhrenförmig aussehen und knöchern verstärkt sind ('bony nares'). Medial und caudal werden sie vom Ethmoid und Vomer (Septum nasi, Nasenscheidewand) gebildet, lateral und rostral von Prämaxillare, Maxillare, Palatinum und Pterygoid begrenzt. Am ventralen Ende (Choanen) verzweigen sie sich zu einem unpaaren Atemweg. Oberhalb der 'bony nares' eröffnet sich nach rostral der paarige Prämaxillarsack, der dem Zwischenkiefer aufliegt (Abb. 4.2, 4.4). Im Verhältnis zu allen anderen Luftsäcken nimmt er beim Schweinswal das kleinste Volumen ein. Die post mortem unscheinbar wirkenden Strukturen erscheinen bei der Präparation erst nach sorgfältigem Freilegen des Prämaxillare. Durch die Druckbefüllung mit dem Silikonkunststoff nehmen die Prämaxillarsäcke ein um ein Vielfaches größeres Volumen ein. Dies ist ein eindruckvolles Beispiel für die Dehnbarkeit und Elastizität in diesem Bereich.

4.2 HISTOLOGISCHE UND MIKROSKOPISCH-ANATOMISCHE UNTERSUCHUNGEN

Zur einfacheren Orientierung werden die Befunde zur Histologie der epicranialen Atemwege zunächst entlang der Vorderwand des Respirationstrakts, von dorsal nach ventral, beschrieben. Danach erfolgt die Betrachtung der Rückwand, ebenfalls von dorsal nach ventral. Dabei werden dann erst die konvergierenden vorderen Nasofrontalsäcke besprochen, da diese über

das untere Vestibulum mit den hinteren Nasofrontalsäcken und Caudalsäcken kommunizieren.

4.2.1 Vestibularsack

Wie eingangs bereits erwähnt, stellen die paarigen Vestibularsäcke bei *Phocoena phocoena* die größten, und die am weitesten dorsal gelegenen nasalen Aussackungen dar. Ihr Dach besteht aus einem dünnen, glatten und dehnbaren Epithel (Abb. 4.15) und ist schwarz pigmentiert. Der Boden besteht aus konzentrisch und parallel angeordneten, steifen Leisten, deren Oberflächen ebenfalls schwarz pigmentiert sind. Alle Leisten ziehen mediad zum Ausgang des Vestibularsacks. Sie haben die selbe Höhe und bilden zusammen eine nahezu gleichmäßig gewellte Oberfläche (Abb. 4.16).

4.2.1.1 Dorsale Auskleidung

Das Dach des Vestibularsacks ist mit einem mehrschichtigen, pigmentierten, niedrigen Plattenepithel ausgekleidet. Eine Hornschicht fehlt, doch kommen in mehreren Präparaten abschilfernde Zellverbände vor (Abb. 4.17). Das Stratum basale besteht aus iso- bis hochprismatischen Zellen mit ovalen bis polyedrischen Zellkernen. In vielen Basalzellen kommen gelbe bis braune Melaningranula vor, die in der vom Corium abgewandten Zellhälfte zu finden sind und dem Zellkern kappenartig aufliegen. Ihr Vorkommen erstreckt sich über das gesamte Stratum germinativum, welches sich aus dem Stratum basale und dem Stratum spinosum zusammensetzt. Das Stratum spinosum umfasst etwa 8 bis 10 Zelllagen. Die Zellkerne werden mit fortschreitender Entfernung vom Stratum basale bzw. sukzessiver Annäherung an die Epidermisoberfläche flacher und liegen schließlich parallel zur Oberfläche. Teilweise ist eine Abschilferung der obersten Zellschichten erkennbar, diese wird hier aber nicht als Stratum disjunctum angesprochen, wie sonst bei verhornenden Plattenepithelien üblich, da keine durchgehende Schichtung beobachtet wurde.

4.2.1.2 Dorsale Dermis

Die Verzahnung der Epidermis mit der darunterliegenden Dermis ist schwach und unregelmäßig ausgeprägt (Abb. 4.17). Das Corium besteht aus 2 Schichten, der Papillar- und der Geflechschicht. Das Stratum papillare umfasst nur eine dünne subepitheliale Schicht, die lichtmikroskopisch durch wenige kollagene Fasern, Kapillaren, einige Fibrozyten und wenige markhaltige Nervenfasern charakterisiert ist. Auch das Stratum reticulare ist im dorsalen Be-

reich extrem dünn. Es besteht aus straffem Bindegewebe mit relativ wenigen Fibrozyten. Kollagene Faserbündel und -fibrillen verlaufen in verschiedene Richtungen, haben aber durchweg wellenförmigen Charakter. Auffällig ist die größtenteils waagrecht zur Epidermisoberfläche verlaufende Ausbreitungsrichtung in parallelen Schlingen (Abb. 4.15, 4.17).

Retikuläre Fasern befinden sich lediglich in der quergestreiften Muskulatur. Elastische Fasern sind im Vergleich zur Ventralseite des Vestibularsacks nur in kleinen Mengen vorhanden.

4.2.1.3 Muskulatur

Die Facialis-Muskulatur und ihre Schichten im Bereich des nasalen Komplexes werden entsprechend der Nomenklatur von Huber (1934) und Lawrence & Schevill (1956) besprochen.

Auffällig bei der Präparation sind die dünnen muskulären Ausläufer zwischen dem 'Blubber', also dem Fettgewebe der Subcutis, und dem nasalen Luftsackkomplex. Das Blasloch ist von Bindegewebe umgeben, das mit Fettgewebe durchsetzt ist. Im histologischen Präparat (Abb. 4.17) finden sich dorsal des Vestibularsackdachs quergestreifte Muskelfaserbündel. Sie gehören zur Pars nasalis des M. maxillonasolabialis, der mit seinen Ausläufern die äußere Peripherie der Vestibularsäcke erreicht und dort dorsal und ventral ansetzt. Ursprung des M. maxillonasolabialis ist der äußere Randbereich des Maxillare, wo er eine breite Basis als Verankerung zur Zugrichtung findet. Innerhalb des abgebildeten Muskelfaserbündels liegen quer angeschnitten mehrere kleine Gefäße, die zum kapillaren Gegenstromsystem gehören. Die Lamina propria in diesem Bereich wird weniger durch die Papillar- und Geflechschicht sondern vielmehr durch die Anwesenheit und den flächigen Verlauf von Muskelfaserbündeln charakterisiert. Muskelfaserbündel liegen längs, quer und auch in verschiedenen tangentialen Ebenen geschnitten vor.

Ventral der Vestibularsäcke findet sich nur wenig Muskulatur. Die Lamina propria wird hier von straffem kollagenen Bindegewebe dominiert.

4.2.1.4 Ventrale Auskleidung

Die epitheliale ventrale Auskleidung des Vestibularsacks besteht aus einem mehrschichtigen, unverhornten, dunkel pigmentierten Plattenepithel (Abb. 4.19, 4.20). Teile der obersten Zellschicht (graue Färbung) lösen sich basal, d.h. zwischen den Leisten, ab. Im Stratum basale ist Melanin in Form von gelblich bis braun gefärbten Granula zu finden, welches wie bei der dor-

salen Auskleidung als eine Kappe über dem Zellkern in der vom Corium abgewandten Zelhälfte liegt. Auch hier besteht das Stratum basale aus dicht und regelmäßig aneinander liegenden, meist isoprismatischen Basalzellen, die auf einer Basallamina ruhen. Ein Stratum spinosum ist in den Epidermiszapfen zu erkennen, darüber hinaus umfasst es deutlich erkennbar etwa 2 bis 3 Zelllagen. Eine weitere Schichtung zur Oberfläche hin ist nicht eindeutig erkennbar. Die oberflächlichen Zellen flachen stark ab.

4.2.1.5 Ventrale Dermis

Die Verzahnung der Epidermis mit dem Corium ist erkennbar, jedoch weder besonders stark noch regelmäßig ausgeprägt (Abb. 4.17 – 4.20). Das Corium besteht hier im wesentlichen aus dem Stratum reticulare. Lockeres Bindegewebe kommt in diesem Bereich kaum vor. Der Anteil an Fibrozyten und freien Zellen sowie an Interzellulärschubstanz (extrazelluläre Matrix) ist durchweg sehr gering (Abb. 4.19). Die Basalmembran verläuft entlang der Basalzellen an der Grenze zum Corium, ist aber aufgrund der hohen Dichte von ebenfalls blau gefärbten Kollagenfasern in der Abbildung nicht eindeutig zu erkennen: Sie wird von Kollagenfasern maskiert, die an der Basalmembran entlang ziehen. Teilweise umschmiegen diese die Basalzellen. Sowohl im makroskopischen wie im mikroanatomischen und histologischen Querschnitt wird deutlich, dass die Gesamtheit der Vestibularsackleisten fast vollständig aus straffem Bindegewebe besteht, mit einem sehr hohen Anteil parallel geordneter, kollagener Fasern (Abb. 4.15 bis 4.20). Kollagene Fasern liegen auch im Zentrum der ventralen Vestibularsackleisten eng zusammen und bilden eine Längsachse mit regelmäßig austretenden Ausläufern. Im apikalen Bereich strahlen nahezu parallele Bündel senkrecht zur Epitheloberfläche hin aus. Bei Annäherung an die Epidermis ziehen diese Bündel wellenförmiger oder auch v-förmig gerichteter Kollagenfaserfibrillen wie Speichen an einem Rad in diesen Bereich ein (Abb. 4.18 – 4.20). Sie greifen in Dermisapillen bis zur Basallamina. Vereinzelt erkennbar sind Fibrozyten. Zwischen kollagenen Fasern und Faserbündeln befindet sich interstitielle Flüssigkeit.

In die Basis der ventralen Leisten ziehen kleine Gefäße, die das Bindegewebe und das Epithel versorgen. Kollagene Fasern ziehen hier konzentrisch zur Epitheloberfläche. Darunter liegt lockeres Bindegewebe, das über Arteriolen und Venolen versorgt wird.

Grundsätzlich sind elastische Fasern parallel zu den kollagenen Fasern ausgerichtet und an diese angeschmiegt (Abb. 4.21). Bei der Orcein-Färbung sind sie an der weinroten Färbung zu erkennen.

Im geordneten Bindegewebe im Zentrum einer Leiste ist der Anteil an elastischen Fasern höher als in der Peripherie. Die gekräuselten Enden könnten darauf hindeuten, dass Fasern durch die Bearbeitung gerissen sind. Querschnitt: $\leq 1 \mu\text{m}$. Im Zentrum verlaufen sie gestreckt, sind teilweise sehr lang und parallel ausgezogen, teilweise mehr oder weniger stark verzweigt, und bilden auch Fasernetze. Sie verlaufen immer auch in Richtung der kollagenen Fasern/-fibrillen, die schwach rötlich angefärbt sind. Zum Epithel hin wird der Gehalt an elastischen Fasern deutlich geringer.

Es wurden in keinem Schnitt im Bereich des ventralen Vestibularsacks retikuläre Fasern gefunden.

4.2.2 Vordere Fettkörper

Unterhalb der Vestibularsäcke befinden sich rostral und caudal am Respirationstrakt je zwei Fettkörper, die sich gegenüberliegen und unmittelbar vom Epithel des Respirationstrakts bedeckt sind (Abb. 4.22, 4.23, 4.24, 4.25, 4.26). Sie sind in kollagenes Bindegewebe eingebettet und bestehen aus Ansammlungen univakuolärer Adipozyten, die lichtmikroskopisch typischerweise als helle große Zellen gut zu erkennen sind. Der Fettkörper wird von wenigen dünnen Gefäßen durchzogen; in einigen Bereichen ist er stärker vaskularisiert. Einzelne Faserbündel des 'nasal plug'-Muskels ziehen in den Fettkörper hinein (Abb. 4.24). Peripher dringen ebenfalls einige Kollagenfaserbündel in den Fettkörper ein. Auffällig ist das straffe, faserreiche Bindegewebe, welches den Fettkörper umgibt (Abb. 4.23, 4.24). Die zahlreichen, wellenförmigen Kollagenfaserbündel sind typisch für straffes, parallelfaseriges Bindegewebe, welches hier zahlreiche Fibrozyten enthält. Der Fettkörper reicht bis ins Stratum papillare und sehr nah an das Epithel heran (Abb. 4.23, 4.25, 4.26). Sowohl das Stratum papillare als auch das Stratum reticulare zeigen in diesem Bereich eine erhebliche Anzahl markhaltiger Nervenfaserbündel, die bis unmittelbar unter das Epithel ziehen (Abb. 4.26). Auch das den Fettkörper umfassende kollagene Bindegewebe enthält viele markhaltige Nervenfaserbündel.

Elastische Fasern durchziehen den Fettkörper dort, wo auch kollagene Faserbündel auftreten. Dorsorostrad, in Richtung des vorderen Nasofrontalsacks, sind einige elastische Fasern quer, tangential und auch längs getroffen (Abb. 4.27). Dorsal des Fettkörpers befinden sich erheblich mehr elastische Fasern parallel zum Atemweg und dem oberen Abschnitt des Nasofrontalsacks. Diese ziehen oberhalb dieses Abschnitts weiter rostrad und ventrad zum unteren Abschnitt des vorderen Nasofrontalsacks (4.28).

Retikuläre Fasern sind hier lediglich im Bereich der Muskelfaserbündel zu finden, ansonsten waren sie in den Schnitten dieses Bereichs nicht nachweisbar.

4.2.3 Die Stimmlippen

Das dem Fettkörper benachbarte Epithel des Respirationstrakts (Abb. 4.26, 4.30) ist ein mehrschichtiges, pigmentiertes und unverhorntes Plattenepithel mit durchgehend stark abgeflachten Zellen. Das Stratum basale besteht aus iso- bis hochprismatischen Zellen mit ovalen bis polyedrischen Zellkernen. In vielen Zellen sind gelbe bis braune Melaningranula zu erkennen, die den Kernen kappenartig aufliegen. Die apikal folgende Zellschicht umfasst mehr als 70 Lagen und zeigt bis zur Epitheloberfläche keine weitere lichtmikroskopisch sichtbare Differenzierung. Die obersten 4 bis 5 Zellschichten enthalten Granula, welche nicht wie die typischen Keratohyalin granula des Stratum granulosum aussehen. Der Inhalt der lichtmikroskopisch dargestellten Granula konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht analysiert werden. Eine weitere Differenzierung des Epithels ist lichtmikroskopisch nicht möglich. Elektronenmikroskopische Untersuchungen (Abb. 4.29) geben keinerlei Hinweise auf eine Körner- oder gar Hornschicht. Die oberflächlichsten Zellen enthalten degenerierte Zellkerne.

Der Bereich der mutmaßlichen Stimmlippen unterscheidet sich schon makroskopisch deutlich vom umliegenden Epithel des Respirationstrakts (Abb. 4.3, 4.8, 4.9, 4.11). Kennzeichnend sind die senkrecht verlaufenden, parallel angeordneten, leicht erhabenen Furchen. Histologisch erkennt man jedoch erst bei starker Vergrößerung einen erheblich geänderten Aufbau des drüsenfreien, mehrschichtigen und unverhornten Plattenepithels. Es ist hier durch drei Besonderheiten gekennzeichnet: Weder ein Stratum spinosum noch ein Stratum granulosum werden ausgebildet. Dem Stratum basale folgt unmittelbar ein extrem viellagiges Stratum externum (bis zu 80 Lagen), dessen Zellen extrem und gleichmäßig abgeflacht sind. Auch hier sind die

oberflächlichsten Zellen noch kernhaltig. Die Pigmentierung im Bereich der Stimmlippen variiert intraspezifisch sehr.

4.2.4 Lamellenkörperchen

Im Bereich des Stimmlippen-Komplexes zwischen Fettkörpern und dem aufliegenden Epithel des Respirationstrakts findet sich subepithelial eine Vielzahl von Lamellenkörperchen (*Corpuscula lamellosa*) mit ovoiden perineuralen Kapseln unterschiedlicher Größe (9 – 85 µm, Abb. 4.30 – 4.38). Sie treten beiderseits des Respirationstraktes in der Peripherie der Fettkörper auf. Dabei kommen sie gehäuft in den dermalen Papillen und im Stratum reticulare vor. Diese Lamellenkörperchen unterschiedlicher Größe können von einer stärkeren bindegewebigen Kapsel umgeben sein. Die etwas kleineren Lamellenkörperchen in den dermalen Papillen sind von bis zu 5 Bindegewebslagen umgeben (Abb. 4.31, 4.33). Sie können unmittelbaren Kontakt zum epithelialen Stratum basale haben (Abb. 4.34, 4.36). Um ein Zentrum, das als Innenkolben angesprochen werden kann (Abb. 4.30, 4.34) liegen 4 – 10 Lagen dicht gepackter, konzentrisch angeordneter, abgeplatteter Zellen. In der Literatur (Bucher/Wartenberg 1997) werden diese Zellen als flache Perineuralepithelzellen (Abb. 4.31 u. 4.33) angesprochen, stammen also aus dem Bindegewebe um den Nerven herum. Hier sind die dichten Lagen der Perineuralepithelzellen (Abb. 4.31, 4.32) nach außen von kollagenen Fasern umgrenzt (Abb. 4.34, 4.35, 4.38); zusätzlich sind Fibrozyten zu erkennen (Abb. 4.33, 4.34). Darüber hinaus umgeben abgeflachte Schwann-Zellen, die in Form von geschichteten Endkörperchen auftreten (Abb. 4.30, 4.33), marklose, terminal kolbenförmige Axonendstücke peripherer Nervenfasern (Innenkolben). Das Auftreten dieser Mechanorezeptoren ist nicht auf den Bereich zwischen Fettkörper und Epithel beschränkt: Auch etwa 1 mm dorsal bzw. ventral sämtlicher Fettkörper wurden Lamellenkörperchen subepithelial im Stratum papillare nachgewiesen. Sie können verzweigt sein (Abb. 4.31, 4.37) oder zu mehreren in einer Kapsel (Abb. 4.33) liegen. Derartige Lamellenkörperchen gelten als Rezeptoren für Druck- und Vibrationsreize (Bucher/Wartenberg 1997).

4.2.5 Der 'Nasal plug'

Bei diesem 'Nasenpfropf' handelt es sich um einen paarigen, bindegewebigen Wulst am unteren Ende des noch unpaaren Nasenganges, welcher sich von der rostralen Wand desselben ins Lumen vorwölbt (Abb. 1.7., 4.39). Er liegt direkt über dem Eingang zum Prämaxillarsack und

bildet die caudale Fortsetzung des Prämaxillarsackdaches. Unmittelbar unter den 'nasal plugs' beginnen die knöchernen Nasenöffnungen ('bony nares'), welche durch die Nasenscheidewand aus Vomer und Ethmoid getrennt sind. Die 'bony nares' werden durch die 'nasal plugs' im passiven, nichtkontrahierten Zustand verschlossen. Wie im histologischen Parasagittalschnitt zu sehen ist, wird der 'nasal plug' caudal vom Epithel des Respirationstraktes und rostral von quergestreifter Muskulatur umgeben (Abb. 4.39 – 4.41).

Bei dem Epithel handelt es sich um ein mehrschichtiges, niedriges Plattenepithel aus 10 bis 15 Zellschichten, deren Zellen stark abgeflacht sind und teilweise in den oberflächlich liegenden Zellen degenerierte Zellkerne aufweisen. Eine Gliederung in Stratum basale und Stratum spinosum ist sinnvoll, darüber hinaus gibt es keine Indizien für weitere Schichtungen. Die Verzahnung mit der Dermis ist nicht tief, aber gleichmäßig.

Histologisch charakterisiert ist der 'nasal plug' durch ein straffes Bindegewebe, dessen Kollagenfaserbündel keine eindeutige Ausrichtung (Textur) aufweisen, jedoch sehr kompakt auftreten. Die Zahl der Fibroblasten ist als gering einzustufen. Einige wenige kleine Gefäße sind nachweisbar. Fasern der quergestreiften Skelettmuskulatur im ventralen Bereich der 'nasal plugs' reichen bis in den Bereich der Lamina propria (Abb. 4.40). In manchen Schnitten sind unmittelbar subepithelial markhaltige Nervenfaserbündel enthalten. Dagegen kommen im kompakten kollagenen Bindegewebe markhaltige Nervenfasern kaum vor, während im Bereich der ausstrahlenden quergestreiften Muskelfaserbündel dann wieder dickere markhaltige Nervenfaserbündel vorhanden sind.

In weiteren Schnitten bis zur hinteren Spitze des 'nasal plug' und denselben komplett durchsetzend, wurden Faserbündel des 'nasal plug'-Muskels gefunden, und zwar sowohl tangential, longitudinal als auch transversal angeschnitten.

4.2.6 Der 'Nasal plug'-Muskel

Wie im vorherigen Kapitel bereits erwähnt, liegt rostral vom 'nasal plug' ein ausgedehnter Bereich quergestreifter Skelettmuskulatur (Abb. 4.42), welcher bis zum rostralen, dorsalen und ventrocaudalen Rand des Fettkörpers reicht. Im parasagittalen histologischen Schnitt liegen hauptsächlich longitudinale, aber auch quer und tangential getroffene, quergestreifte Muskelfasern in kollagenes Bindegewebe eingebettet. Diese sind zwischen dem vorderen Na-

sofrontalsack und dem Prämaxillarsack noch verstärkt. Dem Verlauf der Muskelfasern entsprechend wird dieser Bereich während einer Muskelkontraktion im wesentlichen in rostro-caudaler Richtung bewegt bzw. verformt. Typischerweise sind hier auch viele markhaltige Nervenfaserbündel vorhanden.

4.2.7 Prämaxillarsack

Der Prämaxillarsack wird dorsal und ventral von einem mehrschichtigen, unverhornten Plattenepithel (Abb. 4.43) ausgekleidet, welches nur schwach pigmentiert ist. Sehr vereinzelt treten Melanozyten im Stratum basale auf. Die Kerne der isoprismatischen Basalzellen sind ovoid bis polygonal. Das Stratum spinosum umfasst etwa 17–19 Zellschichten. Darüber hinaus gibt es keine weiteren Schichtungen. Die oberflächlichen Zellen sind teilweise isoprismatisch, zum überwiegenden Teil jedoch platt. Die fortschreitende Degeneration der Zellkerne zur Epitheloberfläche hin ist gut erkennbar, doch bleiben auch in der obersten Zellschicht Reste der Zellkerne erhalten. Auch Zytoplasma kommt in vielen dieser oberflächlichen Zellen noch vor.

Die Verzahnung Epidermis/Dermis ist gleichförmig, wobei die Epidermiszapfen breiter angelegt sind als die Dermispapillen.

Dorsal vom Prämaxillarsack sind viele quergestreifte Muskelfaserbündel zu erkennen, die zum 'nasal plug' -Muskel gehören (s. Abb. 4.42). Um ein Muskelfaserbündel legt sich kollagenes Bindegewebe, das Perimysium. Stellenweise ist auch das Endomysium, Bindegewebe zwischen den Muskelfasern, zu erkennen.

Im dorsal gelegenen, subepithelialen Stratum reticulare des Prämaxillarsacks sind häufig dickere markhaltige Nervenfaserbündel anzutreffen. Gut zu sehen sind auch markhaltige Nervenfasern, die vom Perineurium umschlossen sind. Das Perineurium besteht aus konzentrischen Schichten dünner, flacher Fibrozyten, zwischen denen kollagene Fibrillen liegen. Die einzelnen Nervenfasern sind von lockerem, kollagenem Bindegewebe umhüllt (Endoneurium). Die lipidreiche Markscheide ist blass und stellenweise sind die peripheren Zellkerne der Schwann'schen Zellen zu erkennen.

4.2.7.1 Elastische Fasern

Elastische Fasern sind stellenweise als lange, meist unverzweigte, parallel liegende, teilweise gewellte und diffus verteilte Fasern vorhanden (Abb. 4.44). Subepithelial sind sie eher gestreckt und parallel textiert, ansonsten sind sie meist diffus verteilt. Im Stratum reticulare sind elastische Fasern nur dünn-schichtig und kurz, möglicherweise durch histologische Artefakte auch gerissen.

4.2.7.2 Retikuläre Fasern

In der subepithelialen Auskleidung des Prämaxillarsacks (Abb. 4.45) sind retikuläre Fasern zu erkennen. Sie sind leicht wellig, verzweigen sich und bilden ein räumliches Netzwerk. Sie haben biegungselastische Eigenschaften. Im abgebildeten Ausschnitt (Abb. 4.45) sind sie um kollagene Faserbündel angeordnet, die ein straffes, ungeordnetes Bindegewebe bilden.

Retikuläre Fasern sind auch parallel zur Epitheloberfläche angeordnet und liegen hier subepithelial als einzelne, haarfeine, kaum gewellte, gestreckte und unverzweigte Fasern im Stratum reticulare, ohne ein Netz zu bilden. Dominant sind kollagene Fasern, die im Untergrund kompakt und rötlichbraun angefärbt sind.

4.2.8 Hintere Fettkörper

In der Hinterwand des Atemwegs, unterhalb des Blaslochs bis zu den 'bony nares', liegt im mikroskopisch-anatomischen Parasagittalschnitt ein weiterer Fettkörper dem bereits besprochenen, in der Vorderwand des Nasengangs lokalisierten Corpus adiposus bursae, gegenüber (Abb. 4.14, 4.23, 4.46). Auch hier ist der im Schnitt oval bis trapezförmige Fettkörper unmittelbar subepithelial in straff und untextiertes kollagenes Bindegewebe eingebettet. In allen untersuchten Proben hatten der vordere und der hintere Fettkörper in etwa die gleiche Größe. In manchen parasagittalen Schnittebenen zeigte der hintere Fettkörper auch eine "zapfenartige" Form, dessen Verjüngung nach ventral gerichtet ist (Abb. 4.46). Auch dieser hintere Fettkörper wird von kollagenen Fasern und Gefäßen durchzogen. Elastische Fasern sind regelmäßig zwischen den Fettzellen zu finden.

In der Peripherie des hinteren Fettkörpers befinden sich zu allen Seiten mehrere kleine markhaltige Nervenfaserbündel. Augenfällig sind Ansammlungen markhaltiger Nervenfaserbündel mit größerem Durchmesser im oberen, dorsalen Teil des Fettkörpers (Abb. 4.47).

Das Gebiet unmittelbar caudal des hinteren Fettkörpers weist zwei interessante Strukturen auf: Zum einen befindet sich weiter ventral ein kleiner Knorpelkörper (Abb. 4.48, 4.49), auf den im Kapitel 4.2.11 näher eingegangen wird. Zum anderen liegt ein Streifen straffen, kollagenen Bindegewebes darüber, mit geordnetem, wellenförmigem Charakter (Abb. 4.48, 4.49). Dieser Streifen geht an der dorsalen Endigung des Fettkörpers abrupt in einen Bereich über, der eine hohe Konzentration an elastischen Fasern aufweist, deren Richtung identisch ist mit der Richtung der darunter liegenden kollagenen Fasern (dorso-ventral).

4.2.9 Blaslochligamentseptum

Das Blaslochligamentseptum befindet sich auf beiden Seiten jeweils unterhalb des hinteren Fettkörpers. Zusammen stellen die paarigen Septen eine ventrale Vorwölbung des dorsal und lateral gelegenen Gewebes dar. Im histologischen parasagittalen Querschnitt ist zu erkennen, dass das Septum von einem pigmentierten, mehrschichtigen niedrigen Plattenepithel umgeben ist, welches mit der Dermis nur schwach verzahnt ist (Abb. 4.46). Das Epithel besteht aus Stratum basale und Stratum spinosum. Der ventrale Saum des Septums trägt ein Stratum papillare mit lockerem Bindegewebe und vielen Fibrozyten; doch geht das Stratum schnell in kompaktes, straffes, ungeordnetes Bindegewebe über. In das Epithel an der Seite zum inferioren Vestibulum münden Ausführungsgänge von Drüsen (Ductus excretorii, Abb. 4.50, 4.51); die Charakterisierung des zugehörigen Drüsengewebes erfolgt im nächsten Kapitel. Letzteres ist von straffem, ungeordnetem kollagenem Bindegewebe umgeben bzw. teilweise davon durchzogen. Im drüsennahen Bereich sind deutlich erkennbar elastische Fasern vorhanden (Abb. 4.54). Innerhalb des genannten Bindegewebes finden sich Fibrozyten, wenige markhaltige Nervenfasern und kleine Gefäße.

4.2.10 Drüsen

Von allen untersuchten Bereichen des nasalen Komplexes ist lediglich im basalen Saum des Blaslochligamentseptums Drüsengewebe gefunden worden. Die hier lokalisierten Drüsen sind von einer dichten Bindegewebsschicht in Form einer Art Kapsel umgeben. Von dieser ziehen eine Vielzahl interlobulärer Septen als kräftige Bindegewebstrabekel in die Tiefe, welche die Drüse in viele Läppchen unterteilen (Abb. 4.53). In diesem sagittalen Schnitt wird deutlich, dass das Blaslochligament unmittelbar bis an den dorsocaudalen Rand der Kapsel heranreicht bzw. sogar einen Teil von ihr bildet. Vor der rostralen Fläche des Blaslochligaments, d.h. hin-

ter der caudalen Wand des Respirationstrakts, ventral des hinteren Fettkörpers liegen größere Ausführungsgänge (Abb. 4.50). Ebenso finden sich basal am ventralen Rand des Septums Ausführungsgänge (Abb. 4.51). Ihrem lichtmikroskopischen Aussehen nach ist die Drüse als exokrin und aufgrund ihrer starken Verzweigung als zusammengesetzt zu bezeichnen. Die für die Diagnose serös oder mukös entscheidenden Charakteristika (Lumengröße, Form der Zellkerne) sind jedoch nicht eindeutig zu bestimmen: Die durch starke Verzweigung der azinösen Tubuli zahlreichen Drüsenendstücke weisen kleine runde Lumina auf. Die Zellen der Azini enthalten azidophiles Zytoplasma mit zumeist abgeflachten, sichelförmigen Zellkernen; nur wenige runde Zellkerne kommen vor. In vielen Azini sind in den H/E-gefärbten Präparaten basophile Sekretgranula in den Zellapices zu finden. Die für muköse Drüsenzellen typischerweise hellen Pakete schleimgefüllter Mucin-Granula fehlen allerdings. Die Mehrzahl der Merkmale (azinöse Erscheinungsform, kleiner Gesamtquerschnitt, enges Lumen, weniger deutliche Zellmembranen, apikal granuliertes Zytoplasma) spricht für eine rein seröse Drüse. Die für muköse Drüsen typischen Merkmale (abgeplattete wandständige Zellkerne, vakuoliert wirkendes Zytoplasma) fehlen. Es scheint also nicht zur Synthese muköser Substanzen zu kommen. Aufgrund dieser Befunde möchte ich hier von einer rein serösen Drüse sprechen. Da keine Anzeichen von Sekretabgabe erkennbar sind, ist der Sekretionsmodus als merokrin zu bezeichnen (Charakterisierung nach Bucher/Wartenberg 1997).

4.2.11 Knorpelkörper / Elastinkörper

Zwischen dem gerade beschriebenen drüsigen Abschnitt und dem dorsorostralen Teil des hinteren Nasofrontalsacks (Abb. 1.7: PN, Abb. 4.46: HNF) liegt ein großräumiger Bereich mit quergestreifter Muskulatur, umgeben von straffem, ungeordnetem Bindegewebe (Abb. 4.46: M). Dieser Abschnitt nimmt einen großen Teil des Blaslochligaments ein. Zwischen dem muskulären Teil und dem Fettkörper befindet sich bei jungen Schweinswalen ein ovoider, hyaliner Knorpelkörper, der in straffem, ungeordnetem Bindegewebe liegt und von einer Art Knorpelhaut umgeben ist (Abb. 4.55, 4.56). Die Kollagenfasern sind wellenförmig angeordnet, dicht gepackt und weisen nur wenige gleichmäßig verteilte Fibrozyten auf. In diesem Zusammenhang sind zwei Befunde auffällig: 1.) Der zwischen Knorpelkörper und Fettkörper gelegene Teil straffen Bindegewebes ist vertikal orientiert, und der rostrale Bereich enthält sehr viel Elastin (Abb. 4.49) mit derselben Ausrichtung. 2.) Weiter dorsal (aber immer noch caudal vom

Fettkörper gelegen) befindet sich eine noch größere Ansammlung gebündelt auftretender elastischer Fasern (Abb. 4.49, 4.69). Dieser parasagittal spindelförmige Bereich enthält kaum kollagene Fasern, d.h. er wird klar von elastischen Elementen dominiert. Die hier beschriebene Anordnung stimmt bei allen untersuchten Tieren überein. Folgerichtig wird das elastische Material als **Elastinkörper** bezeichnet.

Am oberen Ende des Blaslochligaments zieht in Verlängerung des Elastinkörpers ein bindegewebiger Bogen medial über den dorsorostralen Wulst des Nasofrontalseptums (Abb. 4.46) und nach ventral in diesen hinein. Dieser kollagene Bogen führt peripher lange Elastinfasern (Abb. 4.69).

Der caudale Bereich hinter dem Blaslochligamentseptum enthält gleichmäßig verteilt dünne Faserbündel quergestreifter Muskulatur, die transversal verlaufen (Abb. 4.54). Der hintere Abschluss des Blaslochligamentseptums bildet gleichzeitig die Vorderwand des hinteren Nasofrontalsacks (Abb. 4.46: HNF).

4.2.12 Hinterer Nasofrontalsack

Der hintere Nasofrontalsack wird von einem nicht pigmentierten, niedrigen, mehrschichtigen Plattenepithel ausgekleidet, das von einem Stratum basale und einem Stratum spinosum (bis zu 18 Zellschichten) gebildet wird. Die Verzahnung mit der Dermis ist als niedrig einzustufen.

Bei der Mehrheit der Schnitte und quer durch alle Altersstufen war ein prägnantes Bild der Lamina propria zu erkennen: Während die Vorderwand des hinteren Nasofrontalsacks straff bindegewebig, aber eher ungeordnet wirkt, ist die subepitheliale Lamina propria der Hinterwand klar strukturiert (Abb. 4.57, 4.58). Ähnlich wie am Boden des Vestibularsackes (Abb. 4.19) ragen Streifen dicht gepackter Kollagenfaserstränge senkrecht gegen die Epitheloberfläche vor. In großen Abständen verlaufen einige Faserbündel dazu im rechten Winkel, also parallel zur "Schleimhaut"-Oberfläche. Dabei scheinen sich aus dem größeren Komplex kleinere Bündel kollagener Fasern abzuzweigen und quer zu verlaufen (Abb. 4.58). Das verleiht der Lamina propria eine außerordentliche Stabilität bzw. Steifigkeit. Wie in Abb. 4.57 gut zu sehen, verläuft diese Konstruktion entlang der gesamten Rückwand des hinteren Nasofrontalsacks (HNF). In diesem Bereich sind (im Vergleich zur Vorderwand) deutlich weniger Fibrozy-

ten oder Gefäße zu finden. In mehreren Schnitten verschiedener Individuen sind hier unmittelbar subepithelial starke markhaltige Nervenfaserbündel gelegen.

4.2.13 Vorderer Nasofrontalsack

Die paarigen hinteren Nasofrontalsäcke kommunizieren direkt mit den ebenfalls paarigen vorderen Nasofrontalsäcken. Hufeisenförmig liegen sie zu beiden Seiten des Respirationstrakts und sind an ihren rostral weisenden, blinden Enden nur durch wenig kollagenes Bindegewebe voneinander getrennt (Abb. 4.59).

Das mehrschichtige Plattenepithel der vorderen Nasofrontalsäcke ist schwach pigmentiert (Abb. 4.60, 4.61). Seine Basalzellen sind iso- bis hochprismatisch und besitzen große, schlanke und langgezogene Nuklei. Im Stratum spinosum innerhalb der Epidermiszapfen nehmen die Kerne eine eher polygonale bis rundliche Gestalt an. Hier weist es eine hohe Schichtung auf. Nach etwa 4 bis 6 Zellschichten degenerieren die Zellkerne. Ein Stratum granulosum ist nicht zu identifizieren; das Stratum spinosum schließt sich direkt an das Stratum externum an. Die Verzahnung des Epithels mit der Dermis ist meist unregelmäßig, was auf die Schnittebene zurückzuführen sein kann. Auch hier liegen die Pigmentgranula den Zellkernen kappenartig auf und sind der Oberfläche des Epithels zugewandt.

4.2.13.1 Dermis

Die Verzahnung von Epidermis und Dermis ist unregelmäßig und nicht sehr tief. Das Stratum papillare besteht aus lockerem Bindegewebe, in der Lamina propria sind sehr viele Fibrozyten vorhanden und die Interzellularsubstanz ist gleichmäßig subepidermal verteilt (Abb. 4.62).

Auch das Stratum reticulare enthält lockeres Bindegewebe, das in der Tiefe in straffes, ungeordnetes Bindegewebe übergeht (Abb. 4.62). Quergetroffene markhaltige Nervenfaserbündel liegen im lockeren Bindegewebe. Auch quergestreifte Muskelfaserbündel sind vorhanden.

Weiter subepidermal kommt wellenförmig angeordnetes, straffes, paralleltextiertes Bindegewebe in Bündeln vor, in denen sich die Fibrozyten (rosa) zwischen den Kollagenfasern deren Verlaufsrichtung anpassen. Die Bündel aus dicken, straffen, geordneten, kollagenen Fasern sind in lockerem Bindegewebe eingearbeitet (Abb. 4.63).

4.2.13.2 Elastische Fasern

Die oft langen und gebündelten, bzw. sich überlagernden elastischen Fasern bilden, teilweise wellenförmig und teilweise gestreckt verlaufend, keine Netze oder Verzweigungen (Abb. 4.64). Manche sind sehr kurz und verdickt; dies beruht vermutlich auf Zerreißen, die durch die histologische Bearbeitung entstanden sind. Auffällig ist auch die Anordnung einiger elastischer Fasern um Kollagenfasern des straffen, parallelfaserigen Bindegewebes. Mal liegen sie parallel zu den Kollagenfasern, mal liegen sie tangential zur Verlaufsrichtung um die kollagenen Fasern herum.

Aber auch im parallelfaserigen straffen kollagenen Bindegewebe treten elastische Fasern vereinzelt auf. Im unmittelbar subepithelialen Bindegewebe sind keine freien elastischen Fasern vorhanden. Im tiefer gelegenen lockeren Bindegewebe finden sich dagegen sehr viele elastische Fasern, die nicht homogen verteilt sind, sondern in einigen Bereichen in sehr hoher Anzahl vorkommen, in anderen dagegen nahezu fehlen.

4.2.13.3 Retikuläre Fasern

Es kommen insgesamt nur wenig retikuläre Fasern vor, z.B. in peripheren Bereichen der straffen Bindegewebe, deren kollagene Fasern zwar wellenförmig, aber streng parallel textiert eng aneinander liegen. Weiter peripher liegen vereinzelt retikuläre Fasern, unverzweigt oder verzweigt, sie scheinen nicht miteinander vernetzt zu sein. Dicht an den weinrot gefärbten kollagenen Bindegewebsfasern, die straff und geordnet vorliegen, befinden sich teilweise sehr viele retikuläre Fasern, konzentriert liegend, verzweigt und auch unverzweigt. An einer Welle von geordnetem, straffem Bindegewebe liegen sie teilweise parallel textiert, teilweise vereinzelt (Abb. 4.65).

4.2.14 Nasofrontalseptum

Zwischen dem hinteren Nasofrontalsack und dem Caudalsack befindet sich eine kulissenartige Falte, welche ebenso wie das Blaslochligamentseptum eine ventrale Vorwölbung des dorsalen und lateralen Gewebes darstellt, wobei sie ein größeres Volumen einnimmt. Der epitheliale Überzug besteht aus einem mehrschichtigen, niedrigen Plattenepithel, dessen Pigmentierung unterschiedlich und nicht immer gleichmäßig ist (Abb. 4.13). Die Charakterisierung des Epithels erfolgt in den Kapiteln zum hinteren Nasofrontalsack (S. 54) und zum Caudalsack (s.

unten). Auffallend ist das massenhafte Auftreten kollagener Fasern innerhalb des Nasofrontalseptums (Abb. 4.57), welches als straffes, ungeordnetes Bindegewebe bezeichnet werden kann. Andererseits kommen hier nur wenige Fibrozyten vor und die Zahl der Gefäße ist gering (Abb. 4.66, 4.68).

Wie im Kapitel 4.2.11 zum Knorpelkörper schon angesprochen, zieht ein aus Elastinfasern bestehender "Spannungs-Bogen" vom Knorpelkörper nach dorsal und im Bogen nach caudal und ventral mitten in das Nasofrontalseptum hinein, wo es offenbar Anschluss an rostral und ventral gelegene quer verlaufende Muskelfaserbündel hat (Abb. 4.46, 4.69). Der Bereich vor diesem Bogen im Nasofrontalseptum ist in den meisten parasagittalen Schnitten regelmäßig mit kleinen Muskelfaserbündeln durchsetzt, die zum überwiegenden Teil quer angeschnitten sind, also das Nasofrontalseptum transversal durchziehen. Im caudalen bzw. dorsocaudalen Bereich finden sich dagegen vergleichsweise wenige und unregelmäßig vorkommende Muskelfaserbündel. Dieser Bereich besteht im wesentlichen aus kompaktem, straffem, ungeordnetem Bindegewebe. Der Anteil an kollagenen Fasern liegt bei über 95%. Nur wenige Fibroblasten kommen vor (Abb. 4.66).

Wie die Lamina propria unter dem rostralen Epithel des Nasofrontalseptums (zum hinteren Nasofrontalsack hin) weist auch jene des caudalen Epithels (zum Caudalsack hin exponiert) einen deutlich abgegrenzten Bereich kompakter, geordneter Kollagenfasern auf (Abb. 4.57, 4.66, 4.68). Auch hier sind Kollagenfaserbündel senkrecht zur Epitheloberfläche ausgerichtet und ziehen bis in die Dermispapillen hinein. Nach innen wird dieser Bereich wie auf der Vorderseite durch oberflächenparallele Elastinfaserzüge abgegrenzt (Abb. 4.66, 4.67).

4.2.15 Caudalsack

Der paarige Caudalsack liegt zwischen dem paarigen hinteren Nasofrontalsack und der frontalen Schädelkapsel, wobei seine Hinterwand z.T. unmittelbar an den Nasalia und Maxillaria befestigt ist (Abb. 1.7, 4.1, 4.68). Er kommuniziert direkt mit dem Nasengang als dem Hauptatemweg oberhalb der 'bony nares'. Er endet blind, wobei beide Seiten eine Vielzahl filigraner, fingerartiger Ausstülpungen besitzen, die im Bogen nach dorsorostral gerichtet sind. Im histologischen Längsschnitt sind diese gut als Einfaltungen zu erkennen (Abb. 4.68). Das Epithel des Caudalsacks besteht aus einem mehrschichtigen, unverhornten Plattenepithel, welches

wenige Zelllagen aufweist (Abb. 4.66, 4.68). Zum größten Teil liegt eine helle Pigmentierung vor. Das Stratum basale besitzt iso- bis hochprismatische Zellen mit langgestreckten, schlanken Zellkernen, die besonders in den Epidermiszapfen deutlich werden. Teilweise kommen aber auch isoprismatische Basalzellen mit abgerundeten Nuklei vor, Melanozyten sind selten.

Das Stratum spinosum umfasst 6 bis 8 Zelllagen, seine Zellen weisen ein rosafarbenes Zytoplasma auf. Zur Oberfläche hin werden die Zellkerne flacher und sind in den Zellen mehr oder minder oberflächenparallel angeordnet. Allerdings sind die typischen Interzellularbrücken auch bei hoher Mikroskopauflösung kaum zu erkennen. Im Stratum spinosum sind stellenweise große Interzellularräume vorhanden, was möglicherweise bereits auf autolytische Vorgänge zurückzuführen ist.

Die Verzahnung mit der Dermis ist als regelmäßig und niedrig einzustufen. Auf die Strukturierung der anschließenden Lamina propria der Vorderwand ist bereits im Kapitel 4.2.14 zum Nasofrontalseptum ausführlich eingegangen worden. Aufgrund der variablen Anordnung subepithelialer kompakter Kollagenfasern ist die Differenzierung in ein Stratum papillare und ein Stratum reticulare nicht möglich. Hinter dem Caudalsack geht der ventrale Bereich des Epithels direkt ins Periost des frontalen Craniums über. Dorsal findet sich subepithelial lockeres Bindegewebe mit einer relativ hohen Zahl an Fibrozyten, einigen kleinen Gefäßen und größeren Feldern quergestreifter Skelettmuskulatur. Über die filigranen Ausstülpungen des Caudalsacks ziehen elastische Fasern nach hinten; sie entspringen von dem Bogen elastischer Fasern, welche vom Blaslochligament bis tief in das Nasofrontalseptum hinein reichen. Die caudalwärts ziehenden Fasern gelangen bis in die Nähe des Periosts. Im Zusammenhang damit ist die hintere Wand des Caudalsacks durch eine Konzentration elastischer Fasern charakterisiert. Diese liegen zumeist wellig-parallel beieinander (Abb. 4.67).

4.3 TEM - UNTERSUCHUNGEN ZUM BAU DER NASALEN EPITHELIIEN

Die ultrastrukturelle Charakterisierung des Epithels in den nasalen Luftsäcken beim Schweinswal konnte anhand eines neonaten Tieres vorgenommen werden, welches sich in einem Ringwadennetz in dänischen Gewässern östlich von Fünen verfangen hatte. Der Schweinswal konnte lebend geborgen werden. Im nahegelegenen Fjord & Baelcentret in Ker-teminde wurde versucht, das Tier zu stabilisieren, leider vergeblich, denn am 3. Tag verstarb

das Tier. Zum Todeszeitpunkt hatte es einen schlechten Ernährungszustand. Anlässlich der Autopsie konnten aus allen Luftsäcken kleine Bereiche des Epithels entnommen werden. Bei den transmissionselektronenmikroskopischen Untersuchungen stand die Frage der Keratinisierung der äußeren Zellschichten der Epithelien im Vordergrund. Daher resultierten die folgenden Ergebnisse:

Bei den die Luftsäcke auskleidenden Epithelien finden sich viele Merkmale der Körperepidermis wieder. Lichtmikroskopisch bereits erkennbar und wie im vorhergehenden Kapitel ausführlich behandelt, konnte das charakteristische mehrschichtige Plattenepithel bereits lichtmikroskopisch analysiert werden, welches im Vergleich zur Körperepidermis jedoch erheblich weniger Schichten aufweist. Die Schichtungsfolge – Stratum basale – Stratum spinosum – Stratum externum bleibt in den untersuchten Arealen erhalten. Die Zellen des Stratum basale liegen der Basallamina auf und sind mit dieser durch Hemidesmosomen verbunden (Abb. 4.70). Die Lamina reticularis der Basalmembran ist stark ausgeprägt und erfüllt zusammen mit der Basallamina eine Stützfunktion, die durch die nahezu regelmäßigen Interdigitationen verstärkt wird. Ihr welliger Verlauf unterstützt die mechanische Festigkeit von Derivaten der unmittelbar benachbarten ursprünglichen Keimblätter Ektoderm und Mesoderm. Gleichzeitig vergrößert sich somit die Kontaktfläche und verbessert den Stoffaustausch. Die Basallamina wird vom Epithel synthetisiert, während die Lamina reticularis von den Fibroblasten der Dermis gebildet wird. Die Basalzellen enthalten gegenüber den Stachelzellen und Zellen des Stratum externum mehr Mitochondrien. Ihre Zellkerne sind polygonal, mitunter zeigen sie fingerförmige Ausläufer (Abb. 4.72). Die gleichmäßige Verteilung feinkörniger Strukturen deutet auf Ribosomen (Abb. 4.70). Über dem Stratum basale liegt ein mehrschichtiges Stratum spinosum, ultrastrukturell gekennzeichnet durch die nahezu regelmäßig und häufig vorkommenden Desmosomen (Abb. 4.71). Diese Schicht weist in den verschiedenen Luftsäcken leichte Unterschiede in der Zahl der Zellschichten auf. Nirgends in den Luftsäcken wird jedoch auch nur annähernd die Anzahl der Zellschichten erreicht wie in der Körperepidermis des Schweinswals. Einhergehend mit der apikalwärts zunehmenden Degradation („Verdämmerung“) der Zellen nimmt die Anzahl der Mitochondrien und Ribosomen erheblich ab. Schon im unteren Stratum spinosum sind kaum noch Mitochondrien vorhanden. In wenigen Bereichen des Stratum spinosum und Stratum externum sind vereinzelt vorkommende Keratinfilamente (Abb. 4.71,

4.74) zu finden. Diese verlaufen meist parallel zur Längsachse der Zelle, die sich mit fortschreitender Annäherung an die Epitheloberfläche abflacht. Im Bereich der Desmosomen hingegen strahlen Tonofilamente charakteristischerweise in großer Zahl in alle Richtungen in die Zelle hinein (Abb. 4.71). Die obersten Lagen des Epithels sind als Stratum externum zu bezeichnen. Weitere Schichtungen waren in keinem der beprobten Areale erkennbar: Weder ein Stratum granulosum noch ein Stratum lucidum oder ein echtes Stratum corneum waren vorhanden.

In allen Zellschichten befinden sich sowohl inter- als auch intrazellulär membrangebundene sowie membranlose Einschlüsse (Abb. 4.72). Bei den membranlosen Einschlüssen handelt es sich um Lipidtropfen, die sowohl intra- als auch interzellulär vorkommen (Abb. 4.72, 4.73). Im unteren Stratum spinosum treten Keratinosomen auf, deren Anzahl apikalwärts abnimmt (Abb. 4.72). Diese auch 'lamellar bodies' genannten sekretorischen Vesikel werden vom Golgi-Apparat gebildet und enthalten eine interne Lamellenstruktur. Interzellulär ist in den obersten Zellschichten neben den membranlosen Lipidtropfen zumeist heterogenes Material eingelagert, das den Zusammenhalt und damit die mechanische Stabilität unterstützt.

Neben den bereits genannten bekannten Vesikeln findet sich in nahezu allen Zellschichten eine auffällige Vielzahl kleinerer und größerer membranöser und membranloser Einschlüsse. Manche der membranösen Einschlüsse zeigen Unterbrechungen in ihren Membranen, die eventuell Zeichen einsetzender oder fortschreitender Degeneration sein können (Abb. 4.73). Über die teilweise sehr heterogene Zusammensetzung dieser Bereiche sowie ihre möglichen Funktionen ist nichts bekannt. Denkbar sind Reservespeicher in Form von Lipidvakuolen, die durch die Verschmelzung mit der Zellmembran und ihre Ausschüttung in die Interzellularräume zur Versiegelung der Epidermis gegen Fremdstoffe und Wasser beitragen könnten. Zur Klärung dieser Fragen sind jedoch entsprechende histochemische Untersuchungen notwendig.

Filamentöse Strukturen finden sich neben den Tonofilamenten der Desmosomen in den oberen Lagen des Stratum spinosum und des Stratum externum. Sie sind zumeist vereinzelt und homogen gebaut, seltener liegen sie in kompakten Strängen vor (Abb. 4.71, 4.74). Allerdings können anhand von TEM-Untersuchungen allein keine Angaben über ihre Konsistenz gemacht werden. Auch hierfür sind weiterführende histochemische Untersuchungen erforderlich.

5 Diskussion

Im Mittelpunkt dieser Arbeit stehen die histologischen, mikroskopisch-anatomischen und elektronenmikroskopischen Befunde zur Struktur und funktionellen Morphologie des epicranialen Respirationstrakts beim Schweinswal. Die in den einleitenden Kapiteln zitierten Arbeiten weisen darauf hin, dass dem nasalen Komplex der Zahnwale hinsichtlich der Lauterzeugung eine wichtige Funktion zugeschrieben werden muss. Neuere Ergebnisse physiologischer und anatomischer Untersuchungen unter Einbeziehung von modernen bildgebenden Verfahren bestätigen dies immer deutlicher (Cranford et al. 1996, Cranford 2000, Huggenberger 2004). Die vorliegende Arbeit versteht sich daher auch als ein kritischer Beitrag zur Frage der Lauterzeugung bei Zahnwalen am Beispiel des Schweinswals, wobei der Schwerpunkt auf der funktionellen Histologie des Nasenkomplexes liegt. Dieser Aspekt wurde seit den Tagen von Boenninghaus (1902, 1903) stark vernachlässigt und ist für ein umfassendes Verständnis der Struktur und der Funktion der Zahnwal-Nase unerlässlich. Sie versucht, einen Beitrag in der Diskussion der noch offenen Fragen, gerade in Ermangelung histologischer Studien in diesem Bereich, zu leisten. Deswegen werden die Ergebnisse auch im Zusammenhang mit der aktuellen Hypothese zur Erzeugung des Biosonars in Bezug auf *Phocoena phocoena* besprochen, um anschließend in Bezug auf die funktionsmorphologische Bedeutung der nasalen Luftsäcke betrachtet zu werden. Die Hypothese wird einleitend dargestellt.

5.1 ZUR HYPOTHESE DER GENERIERUNG DES BIOSONARS

In Analogie zur Orientierung von Fledermäusen (Microchiroptera) besitzen die Zahnwale ein Biosonar, welches Frequenzen im Ultraschallbereich verwendet. Zahnwale können ebenfalls extrem hochfrequente Laute produzieren (bis weit über 100 kHz), welche als Echolokationssignale dienen (Purves & Pilleri 1983, Au 1993, Neuweiler 1993).

Auch Schweinswale orientieren sich unter Wasser akustisch, wobei sie keine Pfiffe, sondern ausschließlich Klicklaute zu produzieren scheinen (Schevill et al. 1969, Amundin & Andersen

1983). Wie eingangs schon erwähnt, nutzen Wale die Lauterzeugung neben der Orientierung auch zur Nahrungssuche und als ein Mittel der innerartlichen Kommunikation. Schweinswale können Klicklaute bei 2 kHz (Schevill et al. 1969) und in einem weiteren Bereich zwischen 110 und 150 kHz (Møhl & Andersen 1973) und darüber hinaus emittieren (Akamatsu et. al 1994). Diese Laute sind schmalbandig und haben eine Pulsdauer von 1 msec bis zu 0,1 msec, d.h. sie werden 1000 mal bzw. 10000 mal pro Sekunde wiederholt (Møhl & Andersen 1973). Die Erforschung des Mechanismus dieser besonderen Leistung hat in den vergangenen Jahrzehnten einige Hypothesen hervorgebracht.

Die Debatte darüber, wo die Lauterzeugung bei Zahnwalen stattfindet, ob im Larynx oder im nasalen Komplex, konnte Anfang der 80er Jahre entschieden werden. Elektromyographische (EMG) Messungen an der Muskulatur im nasalen Bereich und Druckveränderungen unmittelbar während der Phonation innerhalb und dorsal der knöchernen Nasengänge bei *Phocoena phocoena* und *Tursiops truncatus* bestätigten, dass die Nasenregion pneumatisch genutzt wird, um hochfrequente Laute zu erzeugen (Ridgway et al. 1980, Amundin & Andersen 1983). So zeigten EMG-Aufnahmen, dass der 'nasal plug'-Muskel während der Phonation aktiv ist. Die Aktivität beginnt bis zu 450 msec vor der Lauterzeugung. Hochfrequente 'Click Trains' ohne EMG-Aktivität waren nicht zu sehen. Amundin & Andersen (1983) wiesen eine synchrone Aktivität des 'nasal plug'-Muskels mit der Phonation nach und bestätigten damit eine Studie von Ridgway und Kollegen (1980), die zeigte, dass EMG und Änderungen des Luftdrucks im nasalen System hochgradig mit der Lauterzeugung korreliert sind. Amundin & Andersen (1983) maßen in den knöchernen Nasengängen maximal 54 kPa über dem Umgebungsdruck in *Phocoena* und 81 kPa über dem Umgebungsdruck bei *Tursiops*, und dass bei beiden Arten die hochfrequenten 'Click Trains' immer einem signifikanten Anstieg des Luftdrucks in beiden Nasengängen folgten. Daher hatten die Druckabweichungen in den 'bony nares' auf beiden Seiten die gleiche Amplitude. Die Lautbildung konnte dadurch unterbrochen werden, dass die 'nasal plugs' nach rostral gezogen und dabei die 'bony nares' freigelegt wurden. Während der Perioden ohne Lauterzeugung konnte der Druck in den Nasengängen größer sein als während der Phonation. Allerdings war es nicht möglich festzustellen, ob der 'nasal plug'-Muskel als eine synchrone oder, in Bezug auf die Paarigkeit des 'nasal plugs', als zweifache, potentiell separat arbeitende funktionelle Einheit dient. Druckuntersu-

chungen in der Nase eines in Gefangenschaft lebenden Belugas (*Delphinapterus leucas*) haben darüber hinaus gezeigt, dass mit dünnen offenen Kathetern (Durchmesser 0,5 mm innen, 1 mm außen) in den 'bony nares' noch Echolokationspulse und verstümmelte Pfiffe produziert werden können, bei dickeren (Durchmesser 3 mm außen, 2 mm innen), jedoch weder Echolokationspulse noch Pfiffe zustande kommen, wobei gleichzeitig ein starker Luftzug aus dem Blasloch zu bemerken war (Ridgway & Carder 1988). In dieser Arbeit konnten weitere EMG-Messungen Aktivitäten der nasalen Muskulatur während jedweder Lauterzeugung nachweisen. Aktivitäten der laryngealen Muskulatur fanden hingegen während der Atmung, nicht jedoch während der Lauterzeugung statt. Auch dies ist als starkes Indiz für die pneumatische Generierung von Schall in der Zahnwal-Nase zu werten. Ultraschalluntersuchungen am Kopf bei *Tursiops truncatus* und *Delphinus delphis* bestätigten entsprechende Bewegungen bzw. starke synchrone Vibrationen im nasalen Respirationstrakt während der Erzeugung von Ultraschalllauten, bzw. wurde Entsprechendes beim Larynx ausschließlich während des Atemvorgangs dokumentiert (Mackay & Liaw 1981).

Druckluft kann für sich gesehen noch keine Phonation hervorbringen, zumindest aber keine Laute im Schall- oder Ultraschallbereich, mit deren Hilfe eine Art "akustisches Abbild" der Umwelt entsteht, die Kommunikation mit Artgenossen möglich wird und ein gezielter Nahrungserwerb erfolgen kann. Auf Grund des Brechungs- und Reflexionsgesetzes wäre es physikalisch schwierig, hohe Frequenzen durch Vibrationen in der Luft der Nase zu erzeugen. Letztendlich soll die Schallenergie mit möglichst wenig Verlust (Impedanz) ins umgebende Medium Wasser fortgeleitet werden. Die Annahme, dass Ultraschallklicks nicht in der Atemluft, sondern möglicherweise erst im Gewebe generiert werden, konnte durch Frequenzmessungen an einem lebenden Schweinswal untersucht werden, der statt der normalen Atemluft ein Gemisch zugeführt bekam, das zu 80 % aus Helium und zu 20 % aus Sauerstoff bestand (Amundin 1991b). Helium ist leichter als Luft und dadurch weniger dicht. Schall kann sich in Helium deswegen 1,86 mal (Amundin 1991b) schneller ausbreiten (anders als in festen Medien, in denen die Schallausbreitungsgeschwindigkeit mit zunehmender Dichte wächst) (Bergmann & Schäfer 1990). Die Stimmbänder von Menschen vibrieren schneller, wenn Helium eingeatmet wird, was dazu führt, dass die Klangeigenschaften der Stimme verändert werden. Im Versuch mit dem Schweinswal hatte das jedoch keine Auswirkung: Der stärkere

hochfrequente Anteil (120 – 140 kHz) wurde durch Helium in seinem Spektrum überhaupt nicht beeinflusst, nur der niederfrequente Anteil (2 kHz) veränderte sich in der emittierten Wellenlänge. Daraus wurde geschlossen, dass die hochfrequente Komponente nicht von der Zusammensetzung des Atemgases abhängig ist, sondern ihren Ursprung folgerichtig durch entsprechende Schwingungen im Gewebe haben müsste (Amundin 1991b). Seit den entscheidenden EMG- und Druckuntersuchungen im nasalen Komplex (Ridgway et al. 1980, Amundin & Andersen 1983, Ridgway & Carder 1988) und den daraus resultierenden Schlussfolgerungen haben nachfolgende dreidimensionale Computerrekonstruktionen mittels Magnetresonanztomographie (MRT) und Computertomographie (CT) wesentliche Strukturelemente im nasalen Komplex vieler Zahnwalarten zu Tage gefördert (Amundin et al. 1988, Amundin & Cranford 1990, Cranford et al. 1996), die bisher übersehen oder in anderen Zusammenhängen gesehen wurden. Interessant dabei ist, dass die Autoren bei den untersuchten Arten trotz Asymmetrien der Schädel sowie der fazialen Weichgewebe immer wieder bestimmte Elemente gefunden haben, welche bei vielen Arten sehr ähnlich gebaut sind und sogar bei den stark abweichenden Pottwalen (Physeteridae) homologe Entsprechungen haben. Eine weitere wichtige Arbeit konnte visuell zeigen, dass es im nasalen Bereich der Odontoceti zu Vibrationen kommt, die sehr wahrscheinlich unmittelbar mit der Erzeugung von Klicklauten zusammenhängen (Cranford et al. 1997, siehe letzten Abschnitt). Auf diesen wesentlichen Untersuchungen basiert die bisher konkurrenzlose Hypothese von Cranford et al. (1996) zur Erzeugung des Biosonars der Delphine, welche möglicherweise für alle Odontoceti Gültigkeit besitzt.

Analysen von akustischen Aufnahmen mittels Sensoren, die direkt an Rostrum und Melone von lebenden *Tursiops truncatus*, dem Amazonas-Delphin (*Inia geoffrensis*) und dem Schwertwal (*Orcinus orca*) angebracht wurden, liefern die Bestätigung, dass sich der Generator der Ultraschallwellen in der unmittelbaren Umgebung der 'nasal plugs' befindet (Diercks et al. 1971). Eine darauf fokussierte Hypothese ist die "Relaxation Oscillation", welche besagt, dass die sehr beweglichen 'nasal plugs' pneumatisch oder auf andere mechanische Weise gegen die harte Kante der knöchernen Nasengänge bewegt werden (Evans 1973) und auf diese Art Klicklaute erzeugen. Aus der Sicht der Histologie erscheint dies sehr fraglich, da bei einem solchen Mechanismus mit erheblichen Abnutzungen und mechanischen Schäd-

den am betroffenen Gewebe gerechnet werden muss. Weiterentwickelt wurde diese Hypothese durch den Fund von Drüsen im nasalen Bereich, deren Sekret möglicherweise durch Lubrikation die erhebliche Reibung reduzieren würden (Evans & Maderson 1973). Dies erscheint abgesehen von einem inneren Widerspruch kontraproduktiv für die extrem schnellen Wiederholungsraten der gepulsten Klicks (600 – 800 pro Sekunde, Evans 1973) und wurde bereits von Cranford (2000) neben anderen Aspekten der "Relaxation Oscillation"-Hypothese in Frage gestellt.

1997 untersuchten Cranford und Kollegen pharyngeale und nasale Hohlräume zweier lebender großer Tümmler (*Tursiops truncatus*) mittels eines Endoskops, das mit einem Hochgeschwindigkeitsvideorekorder (Bildfrequenz 400 Hz) und einem damit kombinierten Hydrophon ausgerüstet war, welches die Lautbildung bei der Echolokation simultan aufzeichnen sollte. Die Autoren konnten einerseits klar dokumentieren, dass keine anderen Strukturen als die Stimmlippen synchron mit jedem akustischen Puls vibrierten, wobei ein Oszillationszyklus der Stimmlippen mit einem akustischen Puls simultan einherging. Andererseits waren auch die Änderungen in der Pulswiederholungsrate mit Veränderungen des Oszillationszyklus der Stimmlippen korreliert, d.h. die Raten und Perioden waren ebenfalls synchron. Dabei beginnt ein Zyklus damit, dass die Stimmlippen durch den einwirkenden Luftstrom auseinanderweichen, komprimierte Luft hindurchströmt, und ein "Fluid" unvermittelt zwischen den Lippen auftaucht und das Schließen der Lippen den Zyklus beendet (Cranford 2000). Diese Beobachtungen lieferten die erste direkte Bestätigung für den bis dahin hypothetisch angenommenen Ort der Entstehung des Biosonars (Cranford et al. 1996). Auf Grundlage ihrer vergleichend-morphologischen Untersuchungen am nasalen Komplex verschiedener Odontoceti postulierten die Autoren einen einheitlichen Mechanismus mit Blick auf den Ort und die Entstehung des Biosonars bei Zahnwalen, in der Form des sogenannten **"Hypothetical Biosonar Signal Generator"**.

Cranford hatte schon früher die Hypothese formuliert (1992, zitiert in Cranford 2000), dass Zahnwale Sonarsignale generieren, ähnlich wie Musiker, die ein Blasinstrument spielen, indem sie durch die Passage komprimierter Luft zwischen den nasalen Stimmlippen dieselben zu Vibrationen anregen. Bei Blasinstrumenten unterscheidet man generell Holz- und Blechblasinstrumente, deren Vibrationen direkt über die Luft ausgesendet werden. Die Blechblas-

instrumente werden durch ein metallenes, kessel- oder trichterförmiges Mundstück angeblasen. Im Unterschied zu den Holzblasinstrumenten wird der Ton nicht durch ein Rohrblatt, sondern durch die schwingenden Lippen des Bläusers erzeugt. Durch das Öffnen eines Ventils erhält man zusätzliche Rohrlänge, was die Tonhöhe des Instruments senkt und eine andere Obertonreihe ergibt.

Im Vergleich zu derartigen Blasinstrumenten entstehen die betreffenden Vibrationen bei Zahnwalen durch die Stimm lippen und das sie umgebende Gewebe. Dies stellt auch deshalb einen erheblichen Unterschied dar, da die bei Zahnwalen vom Gewebe ausgehenden Vibrationen ins aquatische Milieu transferiert werden. Jede luftgetragene Schwingung würde sich innerhalb der nasalen Lufträume fangen, da die akustische Impedanz, d.h. der Unterschied im Schallwiderstand der Luft und dem umgebenden Gewebe extrem groß ist und es deshalb zu Reflexionen des Schalls kommen müßte.

Generell hängt das Ausmaß der Leitung durch bzw. der Reflexion von Schallwellen an Grenzflächen unterschiedlicher Medien vom Schallwiderstand (Impedanz) der Medien vor und nach der Grenzfläche ab (zum Beispiel Wasser/Körpergewebe oder Luft/Flüssigkeit). So beträgt der Schallwiderstand in Luft $414 \text{ kg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, der Schallwiderstand in Wasser $1,5 \times 10^6 \text{ kg m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Entsprechend dieses großen Impedanzunterschiedes würde in unserem Beispiel der Schall fast vollständig an der Grenzfläche Luft/Wasser reflektiert werden (von Specht 2001). Deswegen wäre eine solche luftgetragene Schallschwingung ohne Anpassung der Impedanzen für die Orientierung und Kommunikation im Wasser sehr ineffektiv.

Aus der medizinischen Ultraschalldiagnostik wissen wir, dass die Ultraschallausbreitung von verschiedenen Faktoren abhängt: Von der Dichte der durchschallten Materie, vom Schallwellenwiderstand und von der Schallwellengeschwindigkeit. Diese Parameter sind z.B. für Muskel, Fett, Knochen, Gehirn, Luft und Wasser ($20^\circ/37^\circ$) bereits bekannt. Weiterhin ist bekannt, dass die Laufgeschwindigkeit des Schalls abhängig ist von der Kompressibilität des Mediums, d.h. je mehr sich ein Medium komprimieren lässt, umso langsamer ist die Schallausbreitung. Je dichter ein Medium ist, desto schneller breitet sich der Schall darin aus (Fröhlich, Struck, Wild 2003). Im Gegensatz zu Extremen wie Knochen (4080 m/s) und Luft (331 m/s) haben Weichteilgewebe des Menschen ähnliche Laufgeschwindigkeiten des Schalls (ca. 1540

m/s). Auch ihre Impedanzen, die sich als Produkt aus der Dichte des Mediums und ihrer Schallausbreitung definieren, sind ähnlich (akustische Impedanzen für Knochen: $6,2 \text{ g} \times \text{cm}^{-2} \text{ sec}^{-1}$, Luft: $41,3 \times 10^{-5}$, Fett: 1,37, Wasser: 1,49, Muskel: 1,66, Leber: 1,66 aus: Korting et al. 1999).

Die von Cranford et al. (1997) für Zahnwale dokumentierten Bewegungen der Stimmlippen und angenommenen Gewebsvibrationen der Fettkörper können durch verschiedene Strukturen und Oberflächen innerhalb des Kopfes kanalisiert, fokussiert und dem Schallwiderstand des aquatischen Milieus angepasst werden. In diesem Zusammenhang ist die Anordnung der vorderen Fettkörper und der 'nasal-plug'-Muskel nochmals zu hinterfragen. Möglicherweise dient dieser Muskel jeweils nicht nur der mechanischen Kontraktion des 'nasal plug'. Eine weitere denkbare Funktion ist die Übertragung der Longitudinalwellen eines Schallereignisses mit möglichst geringem Energieverlust über den Muskel, ausgehend von den hypothetischen Schwingungen des vorderen Fettkörpers. Dabei kann die Fähigkeit zur Kontraktion Bedeutung haben hinsichtlich einer möglichen Modulation der erzeugten Vibrationen, und zwar bevor oder während diese an die Melone weitergeleitet werden.

Angenommen, Vater-Pacini-Körper ähnelnde Mechanorezeptoren im Bereich des Dorsums der Schnauze bei *Tursiops* sowie der Stimmlippen bei *Phocoena* lassen sich auch bei anderen Odontoceti nachweisen, liegt hier möglicherweise eine funktionelle Korrelation vor, welche die Hypothese von Cranford untermauert: Sollten diese Detektoren in der Lage sein, Vibrationen der eigenen Klicklaute zu perzipieren, so könnte es sich hierbei um eine Kontrollmöglichkeit handeln, d.h. ein propriozeptives Element zur Rückmeldung des akustischen Ist-Zustandes. Hier ergäbe sich ein interessanter Ansatz zu entsprechenden vergleichend-histologischen Untersuchungen.

Morphologische Untersuchungen der laryngealen Muskulatur lassen den Schluss zu, dass Muskelgruppen, welche den Kehlkopf am Schädel und Unterkiefer aufhängen, signifikant zur Druckerhöhung in den knöchernen Nasengängen beitragen können (Huggenberger 2004), wobei der Palatopharyngealmuskelkomplex als kräftiger Sphinkter vermutlich wesentlich zum ventralen Verschluss beiträgt (Cranford et al. 1997). Dies hat Norris schon 1969 vermutet (Zitat aus Cranford 2000). Allerdings erscheint es fragwürdig, dass dieser Muskel allein

die Luft komprimieren soll. Dies kann durch die kräftige Expirationsmuskulatur (Zwerchfell, Interkostalmuskulatur usw.) elegant bewerkstelligt werden. Diese befördert Atemluft aus der Lunge in die oberen (knöchernen) Bereiche der Luftwege, wo sie komprimiert wird (Rodionov 2001). Der Palatopharyngealmuskel hat während der Phonation vermutlich die alleinige Aufgabe, die "Druckkammer" nach unten hin zu verschließen, während die 'nasal plugs' auf den 'bony nares', verstärkt durch Muskelzug über das Blaslochligament, die Kammer nach oben hin dicht verschließen. Die kräftig ausgebildete Muskulatur des bilateralen 'nasal plug' ist in der Lage, gezielt Luft aus der "Druckkammer" dorsal entweichen zu lassen. EMG-Untersuchungen haben entsprechende Aktivitäten dieses Muskels während der Phonation bestätigt (Ridgway et al. 1980, Amundin & Andersen 1983).

Die endoskopischen Befunde von Cranford et al. (1997) bestätigen, dass die Stimmlippen pneumatisch in Schwingung gebracht werden, synchron zu den akustischen Pulsen. Hier sitzt der Initiator für die potentielle Ultraschallquelle. Komprimierte Luft wird über die vertikal und parallel gestellten Stimmlippen geführt, erzeugt hier Vibrationen, die vermutlich von Lamellenkörperchen perzipiert werden. Die Vibrationen werden durch kompaktes Bindegewebe auf die unmittelbar vor bzw. hinter den Stimmlippen liegenden Fettkörper übertragen, welche nun ebenfalls in Schwingung geraten. Alle vier Fettkörper liegen in der kompakten Bindegewebskapsel, d.h. bei synchroner Nutzung beider 'nasal plugs' können die Schwingungen der Fettkörper möglicherweise in alle Richtungen hin longitudinal verbreitet werden. Auch die nasalen Luftsäcke sind in die homogen dichte Bindegewebskapsel eingearbeitet und aufgrund ihrer Topographie und relativen Lage zu den Fettkörpern als potentielle Schwingkörper und luftgefüllte Reflektoren hervorragend dazu geeignet, die Ausbreitung des Schalls in unerwünschte Richtungen (Neurocranium, Unterkiefer) zu vermeiden. Statt dessen werden die Schwingungen in die gewünschte rostrale Richtung möglicherweise bereits vorfokussiert und vorververstärkt, bevor sie die Melone erreichen. Dort können weitere Modifizierungen erfolgen (Norris & Harvey 1974). Neuere Untersuchungen zur Messung von Echolokationssignalen von Schweinswalen unterstützen die Hypothese über die Fähigkeit der Melone zur Schallfokussierung (Au et al. 2004).

Die EMG- und Luftdruckuntersuchungen in den knöchernen Nasengängen bzw. umliegender nasaler Muskulatur von Ridgway et al. (1980) bei *Tursiops truncatus* haben auch ergeben,

dass deren Vestibularsäcke vom System isoliert werden können, ohne dass die Lauterzeugung behindert wird. Trotz der interspezifischen Abweichungen bezüglich Asymmetrien, relativer Größe und Geometrie ist doch der gleichartige Aufbau der Vestibularsäcke hinsichtlich des Vorkommens ihrer Elemente offensichtlich, so dass wahrscheinlich ein gemeinsamer Mechanismus zugrunde liegt (Cranford et al. 1996, "the unified sound generation mechanism for odontocetes"). Danach tragen die Vestibularsäcke generell nicht zur Lauterzeugung bei, sondern dienen als Luftauffangbehälter.

Essentiell zum Verständnis der Funktion der nasalen Luftsäcke beim Schweinswal sind die akustischen Eigenschaften der Bindegewebskapsel ('porpoise capsule'). So sollte z.B. die Schallausbreitungsgeschwindigkeit in der Kapsel sowie deren akustische Impedanz untersucht werden, wobei sich zwei Fragen ergeben dürften:

Sollte der Schallwiderstand der Bindegewebskapsel dem der Fettkörper nahezu gleich oder identisch sein, wäre dies ein plausibler Transmissionsweg der ultrafrequenten Schwingungen zur Melone ohne größere Energieverluste. Aufgrund der besonderen Anordnung der nasalen Luftsäcke innerhalb dieses Komplexes (um die Fettkörper herum) als einer nahezu geschlossenen kugelschalenförmigen Luftschicht (mit der einzigen Ausnahme einer nach medio-rostral gerichteten Öffnung) wäre deren Funktion als Schallreflektoren sehr naheliegend. So könnten akustisch sensible Bereiche (Neurocranium, Rostrum, Petrotypanicum) vor selbst generierten Schallschwingungen hinreichend geschützt werden, so dass es nicht zu ungewollten Interferenzen aus der Umwelt mit eingehenden akustischen Signalen kommt.

Wäre der Wert der akustischen Impedanz der Bindegewebskapsel andererseits signifikant größer oder kleiner als bei den zu verbindenden Fettgeweben (Bursae-Fettkörper und Melone als hypothetische akustische Linse, Norris & Harvey 1974), bleibt die Frage, wie die Schallschwingungen von den Fettkörpern möglichst verlustfrei transferiert werden. Anhand von Dichteunterschieden im MRT konnten Cranford et al. (1996) einen "potential acoustic pathway / low density pathway" ausmachen, der sich hakenförmig ventral von den vorderen Fettkörpern zur Rückseite der Melone hinzieht (Abb. 1.7). Histologisch konnte dieser Weg nicht bestätigt werden (Huggenberger 2004). Auch innerhalb der vorgelegten Studie fehlen entsprechende histologische Hinweise. Strukturell denkbar wäre eine Transmission über ein-

zelne Bereiche des 'nasal-plug'-Muskels. In mehreren parasagittalen Schnitten ist erkennbar, dass einzelne Muskelfaserbündel direkten Kontakt mit der rostralen und ventralen Peripherie der vorderen Fettkörper haben und in sie hineinziehen (Abb. 4.24). Die Vermutung, dass Muskel- bzw. Bindegewebsfasern bei der Formung und/oder Transmission des Schallsignals eine Rolle spielen könnten, ist bei der Diskussion zur akustischen Bedeutung der Melone schon früher aufgetaucht (Norris & Harvey 1974). Daran schließen sich folgende Fragen an: Welchen tatsächlichen Einfluss hat kompaktes kollagenes Bindegewebe auf die Emission, Dämpfung, Modulation und Verstärkung von hochfrequentem Schall? Welche Funktion haben dann die nasalen Luftsäcke? Warum existiert diese nasale Bindegewebskapsel nicht bei Delphinen, deren vordere Fettkörper direkt mit der Melone über Fettgewebe verbunden sind (Au 1993, Cranford et al. 1996, Huggenberger 2004). Ist dies als eine Anpassung ihres Frequenzspektrums an ihr Habitat (höheres Auflösungsvermögen für Küstengewässer) zu interpretieren? In welche Richtungen werden Ultraschallwellen abgestrahlt, wo werden sie fortgeleitet, wo gedämpft?

Auf der Grundlage der bis heute vorhandenen Daten werden weitere Befunde zu den physikalisch-akustischen Eigenschaften der verschiedenen Gewebe und auch Computermodellierungen zukünftig mehr Details zum Mechanismus einzelner Elemente des hypothetischen Biosonarapparats beitragen können (Aroyan 1996, Aroyan et al. 2000). Darüber hinaus wären weiterführende elektrophysiologische Untersuchungen zur Leistungsfähigkeit einzelner Elemente aufschlussreich.

5.2 BEOBACHTUNGEN ZU DEN NASALEN EPITHELIIEN

Die epitheliale Auskleidung der nasalen Luftsäcke bei *Phocoena phocoena* ist recht homogen aufgebaut. In allen untersuchten Proben sind mehrschichtige Plattenepithelien vorhanden, die Pigmentation aufweisen können. Die Pigmentierung ist vermutlich als evolutives Überbleibsel einer durch Invagination der Epidermis entstandenen Auskleidung der Aussackungen im oberen Respirationstrakt zu verstehen (Degollada et al. 1996). Diese war in keinem der untersuchten Tiere durchgängig in allen Luftsäcken zu finden, was mit den Befunden der Untersuchungen Schenkkan's (1973) übereinstimmt. Die Zahl der Zelllagen in den einzelnen Schichten kann von Luftsack zu Luftsack leicht variieren. Die Epithelien sind jedoch durch-

gänglich so aufgebaut, dass dem Stratum basale ein Stratum spinosum folgt und ein nicht oder nicht vollständig verhornendes Stratum externum das Epithel nach außen hin abschließt. In keinem der untersuchten Areale sind licht- oder elektronenmikroskopische Anzeichen für ein Stratum granulosum oder Stratum lucidum gefunden worden. Diese Befunde decken sich mit entsprechenden Untersuchungen an der Körperepidermis des Schweinswals (Sokolov et al. 1973), sowie bei *Tursiops*, *Delphinus* und *Orcinus* (Harrison & Thurley 1974). Dennoch fand sich gerade in den Epithelien der Stimmlippen (monkey lips/dorsal bursae, MLDB-Komplex) in manchen Gewebeproben oberhalb des Stratum spinosum eine Lage stärker angefärbter Zellen, die im Elektronenmikroskop allerdings nur eine geringfügig höhere Dichte an Tonofilamenten zeigten. Auch diese Beobachtungen sind in der Körperepidermis beim Schweinswal in der Arbeit von Sokolov et al. (1973) sowohl licht- wie elektronenmikroskopisch gemacht worden. Allerdings zitieren diese Autoren die Vermutung, Mitochondrien partizipierten an dem Keratinisierungsprozess (Zitat: Horstman und Knoop 1958, Montagna 1962 in: Sokolov & Kalashnikova 1971) und untermauern diese Annahme durch die Anwesenheit dieser Zellorganellen in der Nähe der gehäuft auftretenden Desmosomen im Stratum spinosum. Sokolov et al. (1973) bekräftigen diese Vermutung mit entsprechenden Beobachtungen in den oberen Epidermislagen, "abseits der Hornschicht". Diese Befunde stehen offenbar in Kontrast zur Situation bei vielen terrestrischen Säugetieren, wo innerhalb der Körnerzellen Mitochondrien verloren gehen (Bucher & Wartenberg 1997). Die Epithelien des nasalen Komplexes, die in dieser Studie untersucht wurden, wiesen nie eine vollständige Verhornung auf. Auch steht die Abwesenheit eines Stratum granulosum, welches in verhornenden Epithelien Keratohyalin granula synthetisiert, für das Fehlen einer echten Hornschicht. Histochemische Untersuchungen an Hautproben des Grindwals (*Globicephala malaena*) und des Finnwals (*Balaenoptera physalus*) bestätigen das Fehlen des Stratum granulosum und die Zusammensetzung des Stratum corneum aus abgeflachten Zellen mit pyknotischen Zellkernen, die eine Form der sogenannten Parakeratose repräsentieren (Spearman 1972). Es soll hier nicht ausgeschlossen werden, dass auch in den nasalen Epithelien ähnliche Vorgänge ablaufen wie in der Körperepidermis der Wale.

Die unvollständige Verhornung der Haut ist vermutlich ein übereinstimmendes Merkmal aller Cetacea. Ultrastrukturelle Untersuchungen der äußeren Haut beim Schweinswal (Sokolov &

Kalashnikova 1971) und bei verschiedenen Zahn- und Bartenwalen (Sokolov 1960, Sokolov 1962) scheinen dies zu bestätigen. Sokolov bezeichnet die äußere Schicht zwar als "corneous layer", definiert sie aber als eine nichtverhornende, zellkernhaltige Schicht. Auch Evans & Maderson (1973) beschreiben bei *Tursiops truncatus* die Auskleidung der gesamten nasalen Region als mehrschichtiges, parakeratotisches Plattenepithel. Histologische und histochemische Untersuchungen an der Körperepidermis beim Delphin (*Delphinus delphis*) und beim Schweinswal (*Phocoena phocoena*) bestätigen, dass eine echte Verhornung der Epidermis nicht auftritt (Knospe 1989). Die äußerste Schicht ist laut Knospe ... *"reich an Neutralfetten und Glykoproteinen Der verhornenden Epidermis der Wale fehlt eine deutlich keratogene Zone, die Zellen sind meist noch mit einem Kern ausgestattet, enthalten Glykogen und haben bei einem mäßigen Schwefelgehalt einen hohen Gehalt an Phospholipiden. Das sind Anzeichen unvollständiger Verhornung wie sie bei einer gestörten Hornbildung, der Parakeratose, auftreten. Deshalb spricht Sokolov (1980) von einem parakeratotischen Stratum corneum."* Dieser Begriff wird von Haldiman et al. (1985) in Ermangelung einer echten Verhornung unterstützt. Knospe lehnt diesen Begriff jedoch ab, da ein Stratum corneum als vollständig verhornte Schicht definiert ist und bei Cetacea auch keine Verhornungsstörung im Sinne einer Parakeratose vorliegt. Die in der vorliegenden Studie dargestellten histologischen Befunde in den nasalen Divertikeln des Schweinswals bestätigen kleine, pyknotische Zellkerne in den oberflächlichsten Zellen und Zelllagen. Elektronenmikroskopische Befunde bestätigen große und verhältnismäßig viele Glykogen- sowie Lipideinschlüsse. Relativ sehr wenige Tonofilamente in den hier untersuchten Proben unterstreichen eine zumindest gering verhornte Epitheloberfläche, die deswegen zunächst als Stratum externum bezeichnet werden sollte. Hier ist es außerordentlich wichtig, für eine genaue Charakterisierung auch im nasalen Bereich weitergehende histochemische Untersuchungen anzuschließen. Detailliertere ultrastrukturelle und biochemische Untersuchungen an der Körperepidermis verschiedener Zahn- und Bartenwale konnten bisher zwar die Anwesenheit von Keratinfilamenten nachweisen, sie jedoch noch nicht charakterisieren (Pfeiffer & Menon 2002). Es gibt jedoch Ähnlichkeiten zu denen terrestrischer Säuger. Hier beginnt die Bildung von Keratinfilamenten (Intermediärfilamente) in den Keratinozyten des Stratum basale, wo zunächst Heterodimere des Typs I (sauer) und Typs II (basisch) aus bis zu 40 verschiedenen Keratinproteinen entstehen, die sich im Laufe der weiteren Differenzierung zu Tetrameren anordnen. Aus diesen Vorstufen bilden sich

schließlich Keratinfilamente, die einen Durchmesser von 10 nm haben und (in Bündeln angeordnet) lichtmikroskopisch als Tonofibrillen erkennbar sind (Pfeiffer & Menon 2002, Junqueira & Carneiro 2005). Die genaue Charakterisierung der Keratinfilamente bei Walen könnte hier Aufschluss über die weitere Differenzierung und Bedeutung für die Walepidermis und der nasalen Epithelien geben.

Keratohyalingranula bestehen im wesentlichen aus dem Protein Profilaggrin, einer Vorstufe des histidinreichen Proteins Filaggrin, welches als Matrixprotein des Keratins im Stratum corneum dient (Geneser 1990). Filaggrin hat seine Bezeichnung daher erhalten, dass es *in vitro* Keratinfilamente zusammenführt (Pfeiffer & Menon 2002). Allerdings ist der Mangel an Filaggrin in der Walepidermis noch immer hypothetisch und basiert lediglich auf Befunden der konventionellen Elektronenmikroskopie. Hier fehlen weiterführende detaillierte immunoelektronenmikroskopische Untersuchungen (Pfeiffer & Menon 2002).

Keratinfilamente kommen in den äußersten Schichten der Walepidermis nur lose vor, während bei terrestrischen Säugern dichtgepackte Komplexe von Keratinfilamenten imponieren, die für die physische Zähigkeit der Epidermis sorgen (Pfeiffer & Menon 2002). Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen der nasalen Epithelien in dieser Arbeit bestätigen das lose Vorkommen von Keratinfilamenten und deuten ebenfalls das Fehlen eines Matrixproteins (in Form von Keratohyalingranula) an. Der Mangel an Keratohyalingranula und der daraus folgenden Syntheseprodukte wiederum stellt bei den Walen eine Anpassung an die aquatische Lebensweise dar.

Das lose Vorkommen der Keratinfilamente in den Zellen des Nasenepithels scheint auszureichen, eine Art Widerlager zur mechanischen Beanspruchung, verursacht durch Turbulenzen des Atemgases, zu bilden. Ganz allgemein wird der Gehalt an Tonofilamenten in der Körperepidermis in einer verbesserten Elastizität des Integuments gesehen, welche es dem Tier ermöglicht, Turbulenzen zu eliminieren (Sokolov et al. 1973). Dies trifft möglicherweise in gleicher Weise auf die nasalen Divertikel zu. Die anhand der Pigmentierung des Epithels getroffene Schlussfolgerung zur Entstehung der nasalen Divertikel durch Invagination der Epidermis (Palmer & Weddell 1964, Degollada et al. 1996) findet hier also eine weitere strukturelle Bestätigung. Der Befund der vorliegenden Arbeit über den geringeren Gehalt an Tono-

fibrillen in den Epithelzellen, das fehlende Keratohyalin/Stratum granulosum stützt somit den vorgeschlagenen Begriff des Stratum externum von Pfeiffer & Menon (2002).

Betrachtet man die Epithelien des epicranialen nasalen Respirationstraktes als das evolutive Ergebnis einer Invagination der Epidermis (Palmer & Weddell 1964, Degollada et al. 1996), so ist erwähnenswert, dass bei Zahnwalen weder die Körperepidermis noch die hier untersuchten nasalen Epithelien irgendwelche Drüsen aufweisen; desgleichen finden sich in der Lamina propria weder Haarfollikel noch Talg- oder Schweißdrüsen (Pfeiffer & Menon 2002). Auch sind in keinem der untersuchten Bereiche Hinweise auf die Persistenz einer Regio respiratoria gefunden worden. Die Epithelien waren durchgehend mehrschichtig, flach und unvollständig verhornt. Diese Befunde bestätigen Arbeiten zur epithelialen Auskleidung nasaler Luftsäcke bei Zahnwalen, die jedoch nicht näher ins Detail gingen (Evans & Maderson 1973, Mead 1975, Curry 1992). Kükenthal (1893) hatte durch Präparation bereits erkannt, dass der epicraniale Atemweg ohne Drüsen ist.

Histologische Untersuchungen an pränatalen Stadien von Zahnwalen haben ergeben, dass während später Embryonalstadien der Bulbus olfactorius, Fila olfactoria und der Nervus olfactorius gebildet werden, doch werden diese Anlagen schon in der frühen Fetalzeit wieder zurückgebildet und vollständig resorbiert (Oelschläger & Buhl 1985b, Buhl & Oelschläger 1988, Oelschläger 1992). Auch sind die Anlagen der nasalen Luftsäcke beim Schweinswal nicht etwa als Homologa zu den Nasennebenhöhlen der Landsäuger zu verstehen. Vielmehr hat der gesamte nasale Apparat der Zahnwale im Laufe der phylogenetischen Entwicklung, ausgehend von landlebenden Vorfahren bis zu den heutigen Erscheinungsformen, eine tiefgreifende Veränderung erfahren, indem die ursprünglich terminal gelegenen äußeren Nasenöffnungen über die Aufrichtung der horizontalen Nasengänge um etwa 90° nach dorsocaudal zum Scheitel des Kopfes verlagert wurden und miteinander fusionierten (Blasloch), was die Atmung an der Wasseroberfläche energetisch erheblich verbessert hat (Raven & Gregory 1933, Gaskin 1976, Klima & Bree 1985, Klima 1987, Heyning 1989, Oelschläger 1990, Klima 1999). Im Verlauf dieser tiefgreifenden Veränderungen wurden die Nasenmuscheln und Nasennebenhöhlen komplett zurückgebildet. Diese akzessorischen Luftsäcke der Zahnwale sind demzufolge synapomorphe Bildungen der Cetacea.

Im Bereich des vermuteten Stimmapparates, d.h. in unmittelbarer Nähe der Fettkörper, zeigt das Epithel in der rostralen Wand des Respirationstraktes eine erheblich stärkere Schichtung. Man findet bis zu 80 extrem abgeflachte Zelllagen des Stratum externum, in denen Zellkerne zu erkennen sind (Abb. 4.30). Über dieser Schichtung sind größere Spalträume erkennbar, die entweder als Bearbeitungs- oder Autolyseartefakte zu deuten, womöglich aber auch als Teil des Abschilferungsprozesses zu sehen sind und dann auf stärkere mechanische Beanspruchungen in dem Bereich hinweisen. Letzteres wäre ein weiteres Indiz bzw. eine Bestätigung für die bereits aufgrund endoskopischer Untersuchungen (Cranford et al. 1997) geäußerte Vermutung, dass nämlich durch pneumatisch bedingte repetitive Kontakte der einander sich gegenüberliegenden Stimmlippen bzw. durch Bewegungen derselben gegeneinander es unweigerlich zu einer erheblichen mechanischen Beanspruchung der unmittelbar betroffenen Oberflächen kommt, welche durch die verstärkte Proliferation des Epithels (Zelllagenbildung) kompensiert wird (s. unten). Auch hier kann aber nicht von einer Verhornung im klassischen Sinn gesprochen werden, da eine echte Keratinisierung, wie weiter oben ausgeführt, nicht zustande kommt.

5.3 DRÜSEN IM NASALEN KOMPLEX

Die Existenz seröser Drüsen im nasalen Komplex lässt den Schluss zu, dass dünnflüssiges bzw. wässriges und u.U. enzymhaltiges Sekret sezerniert wird. Ihre Lokalisation am ventralen Rand des kulissenartigen Blaslochligamentseptums lässt vermuten, dass die Epithelien zumindest in der unmittelbaren Umgebung der Ausmündungen der Drüsen mit Sekret benetzt werden. Hieraus könnte man ableiten, dass die Epithelien in diesen Bereichen mit einem protektiven Film überzogen werden, der vor Austrocknung schützen soll. Weder in den nasalen Luftsäcken noch in anderen untersuchten Bereichen des epicranialen Teils des Respirationstraktes sind Drüsenzellen, -gewebe oder Ausführungsgänge in der Lamina propria oder im auskleidenden Epithel gefunden worden. Aus der Existenz der Drüsenzellen an dieser Stelle des Blaslochligamentseptums kann geschlossen werden, dass hier im Vergleich zu den sonstigen epithelialen Oberflächen des epicranialen Respirationstraktes vermehrt Bewegungen erfolgen, die mittels eines "Schmiermittels" den intensiven diskontinuierlichen Kontakt (repetitives heftiges Aufeinanderschlagen der beiden Stimmlippen bei der Phonation) ermöglichen.

chen soll, ohne dass es zur Abrasion oder Verklebung der Oberflächlichen kommt. Untersuchungen von Lawrence & Schevill (1956) haben gezeigt, dass große Tümmler unmittelbar nach dem Einatmen unter Wasser zunächst noch für kurze Zeit das Blasloch geöffnet halten. Somit kann Meerwasser in den oberen Teil des epicranialen Respirationstrakts gelangen. Fraglich ist, wie tief es gelangt und wo es bleibt, bevor es vor dem nächsten Atemzug wieder ausgestoßen wird. Wahrscheinlich gelangt es nicht bis zum ventralen Saum des Blaslochligamentseptums oder bis zu den Epithelien, die innerhalb der "Reichweite" des Drüsensekrets liegen, d.h. von ihm benetzt werden. Das Sekret könnte seine potentielle Funktion als Schmiermittel erfüllen, wenn das Blasloch geschlossen ist, um die betreffenden Bereiche vor dem Austrocknen zu schützen, wenn im Zuge der Phonation während Tauchgängen erhebliche Mengen Luft an diesen Bereichen vorbei geführt werden. Ein Oberflächenfilm könnte die mechanische Beanspruchung der Epithelien erheblich herabsetzen, also eine Art "surfactant"-Funktion erfüllen. Cranford et al. (1997) haben bei endoskopischen Aufnahmen innerhalb der 'bony nares' das Zurückfließen eines "Fluids" dokumentieren können. Evans & Maderson (1973) messen dem Drüsensekret eine Schutzfunktion im Hinblick auf die Epithelien von 'nasal plug' und dorsalem Rand der 'bony nares' zu (siehe unten).

Mead (1975) zitiert zwei Untersuchungen an *Tursiops truncatus* (Maderson 1968, Evans & Maderson 1973), die zusammengesetzte, azinöse, exokrine Drüsen im kleinen Vestibulum, also in der unmittelbaren Nähe des Blaslochligamentseptums gefunden haben. Das Sekret dieser Drüsen wird als nicht-mukös beschrieben und es wird die Vermutung geäußert, dass es sich um ein Lipid handeln könnte, welches auf den umgebenden Strukturen als Gleitfilm dienen könnte. Weiterführende histochemische Untersuchungen sind hier erforderlich, um die Zusammensetzung des Sekrets zu bestimmen und damit seine funktionelle Bedeutung zu ermitteln. Bei *Tursiops truncatus* haben erste histologische Untersuchungen an den nasalen Epithelien ergeben, dass es keine Hinweise auf Schleim sezernierende Zellen oder Sinneszellen gibt (Maderson 1968). Jedoch erwähnt der Autor zusammengesetzte, azinöse, exokrine Drüsen an der Einmündung der Nasofrontalsäcke zum kleinen Vestibulum, die deutlich besser auf der rechten Seite ausgebildet sind als auf der linken. Der vorderste Abschnitt der Nasofrontalsäcke hingegen sei vollkommen frei von Drüsengewebe. Er vermutet einen apokrinen Sekretionsmodus eines einschichtig isoprismatischen Epithels. Maderson schließt

aus, dass dem Sekret eine Lubrikationsfunktion zukommt, er denkt eher an protektive Eigenschaften (Reibungsminderung) des serösen Sekrets im nasalen Bereich. Dieses würde durch hohen Luftdruck in die über dem Blaslochligament liegenden Luftsäcke befördert, wo es helfen könnte, mechanische Schäden an den sich unmittelbar gegenüberliegenden Epithelien zu verhindern (Evans & Maderson 1973).

Curry (1992) beschreibt bei *Phocoena phocoena* das Vorkommen von Drüsen im Epithel des vorderen Nasofrontalsacks im distalen Bereich sowie im Caudalsack mit einem jeweils zähflüssigen weißen Sekret. Die Autorin bezieht sich dabei auf die Arbeit von Mead (1975), der diese Befunde innerhalb der Phocoenidae jedoch nur bei *Phocoenoides dalli* gemacht hat. Diese Art wurde auch in der Arbeit von Curry (1992) untersucht, jedoch ohne Berücksichtigung der Drüsen. Curry sieht die Sekretionsprodukte der Drüsen in den vorderen nasofrontalen Luftsäcken im Zusammenhang mit der Lauterzeugung. Sie weist ihnen nämlich Dämpfungseigenschaften bei der Feinabstimmung der zu emittierenden Frequenzen zu, ebenso wie Ridgway et al. (1980). Degollada et al. (1999) bekräftigen die Existenz von "nasalen und nasofrontalen Drüsen in der hinteren Wand des Respirationstrakts sowie in den Nasofrontalsäcken" beim Streifendelphin (*Stenella coeruleoalba*). In ihrer Charakterisierung als exokrine, zusammengesetzte, azinöse, merokrine, seröse Drüsen stimmen sie mit den in dieser Arbeit beschriebenen Drüsen im Blaslochligamentseptum von *Phocoena phocoena* überein, welche sich ebenfalls an der Hinterwand des Atemwegs befindet. Die von Degollada et al. vermutete Funktion der Sekrete als Vibrationsübertragungshilfe, als "surfactant", welcher mögliche Reibungswiderstände herabsetzen hilft, ist aufgrund der Befunde zur Drüsenstruktur in dieser Studie vorstellbar. Eine andere Interpretation hinsichtlich einer Funktion der Sekrete als Kühlmittel (Degollada et al. 1999) erscheint dagegen nicht logisch. Es ist schwer nachvollziehbar, wie innerhalb eines Atemintervalls die Erzeugung von relativ niederfrequent gepulsten Ultraschalllauten zu thermischen Problemen führen soll. Der reguläre Luftaustausch pro Atemzug erscheint ausreichend, eventuell auftretende Temperaturdifferenzen auszugleichen.

Desweiteren fanden Degollada et al. (1999) innerhalb der nasofrontalen Drüsen lymphatische Infiltrationen bei *Stenella coeruleoalba*. Diese Befunde können hier nicht bestätigt werden. Hinsichtlich der möglichen Dämpfungseigenschaften des oben genannten "dick weißlichen

Sekrets“ (Curry 1992) ist anzunehmen, dass eine solche Konsistenz sicherlich zur diffusen Schalldämpfung beiträgt, jedoch die mögliche Funktion der Schallreflexion in luftgefüllten, blind endenden Arealen des nasalen Komplexes eher einschränkt. Zum Vergleich mit der “belegten Stimme“: Vor dem Räuspern verändert sich die Stimme unwillkürlich, man hat den Eindruck, etwas hat sich auf die “Stimme“ gelegt. Ein muköser Belag in unmittelbarer Nähe der stimmgebenden Elemente wäre für die Phonation eher hinderlich, da er fein nuancierte Veränderungen in der Stimme nicht erlaubt. Generell sind im Bereich der humanen Plicae vocales keine Drüsen zu finden (Geneser 1990). Für die weitere Abklärung der funktionellen Implikationen des serösen Sekrets aus der unmittelbaren Umgebung des Blaslochligament-septums sind hier weiterführende biochemische Untersuchungen notwendig.

Die Abwesenheit muköser Drüsen im oberen epicranialen Respirationstrakt ist möglicherweise ein Indiz für neu hinzugewonnene funktionelle Eigenschaften, welche vermutlich im Zusammenhang mit der nasalen Lauterzeugung stehen. Wir kennen bei landlebenden Säugern als typische Ausrüstung des Respirationstrakts intraepitheliale, schleimproduzierende Becherzellen und sero-muköse Drüsen in fibroelastischem Bindegewebe. Becherzellen treten bevorzugt in den oberen Luftwegen auf, zusammen mit einem einschichtigen, mehrreihigen, hochprismatischen Flimmerepithel, das bis auf den Bereich des Vestibulum nasi und der Plica vocalis den kompletten Atemweg auskleidet (Bucher & Wartenberg 1997). Bei den hier genannten Ausnahmen ist ein mehrschichtiges verhorntes resp. unverhorntes Plattenepithel vorhanden. Der vordere Teil des Nasenvorhofs ist in den Nasenflügeln zumeist mit apokrinen Schweiß- und großen Talgdrüsen ausgerüstet. Beim Pferd ist diese Region als Bestandteil der äußeren Haut teilweise noch behaart, bei allen anderen Tierarten dagegen haarlos (Lieblich 1990). Der von Becherzellen produzierte Schleim hat eine Reinigungsfunktion. Er liegt als dünne Schicht auf dem Flimmerepithel und transportiert durch dessen synchronen Schlag über die Atemluft aufgenommene Fremdpartikel zum Rachen, wo er abgehustet werden kann. Ein solcher Mechanismus ist bei *Phocoena phocoena* nicht vorhanden und vermutlich auch bei allen anderen Zahnwalarten nicht existent. Eine Reinigung der Luft kommt im epicranialen Respirationstrakt des Schweinswals nicht mehr zustande. Zum einen könnte die weniger partikelbelastete Luft über der Wasseroberfläche ein Grund dafür sein. Zum anderen ist die schnellere Ein- und Ausatmung bei Zahnwalen erst durch die Reduktion der Nasen-

muscheln mit ihrem Flimmerepithel, welche bei landlebenden Säugern durch ihre Oberflächenvergrößerung zur Reinigung der Luft beitragen, effizienter geworden. Um einen gerichteten Schleimtransport zu unterstützen, wären Haare oder Kinozilien theoretisch gesehen, nützlich. Jedoch fehlen sie beim Schweinswal im gesamten oberen Respirationstrakt, was vermutlich als Anpassung an das Leben im Wasser gelten kann.

Eine Verschleimung oder gar Verklebung einzelner Teile des nasalen Luftsacksystems hätte wahrscheinlich unerwünschte Folgen im Hinblick auf Präzisionsbewegungen epicranialer Strukturen bei der Phonation und für die Durchleitung der Atemluft allgemein. Diese Argumente können die Abwesenheit muköser Drüsen erklären helfen.

Die Anpassung an den aquatischen Lebensraum reduziert offenbar auch hier Einrichtungen zum Schutz des Organismus vor Austrocknung. Diese scheinen eine vergleichsweise unbedeutende Rolle zu spielen und die relative Feuchte der Luft innerhalb des nasalen Komplexes ausreichend zu sein (Coulombe et al. 1965, Evans & Maderson 1973).

5.4 DIE LAMINA PROPRIA UNTER DEN NASALEN EPITHELIIEN / MÖGLICHE BEDEUTUNG DER BINDEGEWEBSKAPSEL

Die Präparation der epicranialen nasalen Luftsäcke unterliegt besonderen Schwierigkeiten: Die Epithelien sind unmittelbar in eine kompakte Bindegewebskapsel eingelagert, die im frischtoten Zustand lediglich im Bereich der Vestibularsäcke verhältnismäßig leicht zugänglich sind, weil dort die bereits erwähnten dünnen Muskelfaserschichten die relativ großen Vestibularsäcke gut erkennbar umlagern und speziell der ventrale Teil der Vestibularsäcke durch seine Steifigkeit das Ertasten gut ermöglicht. Daher empfiehlt es sich, den gesamten nasalen Komplex herauszulösen, zu fixieren (z.B. in Formalin), und dann gezielt bestimmte Bereiche zu entnehmen. Die kompakte Bindegewebskapsel stellt bei der Präparation einen so großen mechanischen Widerstand dar, dass die Ablösung der weichen und dehnbaren Epithelien im frischen Zustand nahezu unmöglich ist, ohne Teile daraus zu zerreißen. Der härtende Einfluss des Formalins wirkt sich dabei positiv auf die Präparation einzelner kleinerer Bereiche aus.

Die ellipsoide Kapsel erstreckt sich rostrocaudal um den Respirationstrakt herum von der Melone/Ausläufer des 'nasal plug'-Muskels bis zur Schädelkapsel (Ethmoidalia, Nasalia, Teile der Maxillaria), dorsoventral hingegen vom Blasloch bis zum Eingang in die knöchernen Nasengänge ('bony nares') und nach lateral bis zur Hypodermis, bzw. den Ausläufern der Blaslochmuskulatur (partes profundus, anterointernus, posterointernus, anteroexternus und intermedius des M. maxillonasolabialis; Abb. 1.8). Innerhalb dieser Kapsel sind die Luftsäcke so angeordnet, dass sie im Korrosionspräparat den Eindruck von Parabolspiegeln erwecken, deren konvexe Flächen nach außen zeigen, während die konkaven Flächen einen im Inneren gelegenen, von außen nicht sichtbaren Bereich abschirmen. Im Zentrum dieses Innenraums liegt der Respirationstrakt mit den hier differenzierten, einander gegenüberliegenden Stimmlippen und den assoziierten Fettkörpern (Bursae) sowie den caudal gelegenen kleinen Knorpellellipsoiden am Blaslochligament.

Im Vergleich zu den eher einheitlich gebauten Epithelien des nasalen Luftsacksystems zeigt die jeweilige bindegewebige Unterfütterung erhebliche strukturelle Unterschiede, welche histologisch gut sichtbar werden. Dabei sticht die Propria des Vestibularsacks besonders ins Auge. Der epithelialen Oberfläche schließt sich lockeres Bindegewebe an, ohne dass es zu einer bemerkenswerten Verzäpfung kommt (Abb. 4.15 u. 4.17). Entsprechend schwach ausgeprägt sind das Stratum papillare und Stratum reticulare. Darauf folgt eine feste Anheftung an eine dünne Lage des M. maxillonasolabialis, welche sich wiederum an eine etwas dickere Lage lockeren Bindegewebes anschließt (Abb. 4.17), mit Übergang in die Hypodermis oder "Blubber". Diese Anordnung erlaubt eine gute Verschieblichkeit zwischen der Muskelschicht und dem umgebendem Bindegewebe. Dieser Teil des M. maxillonasolabialis bewirkt durch seine Kontraktion eine Verengung des Volumens im Vestibularsack. Einzigartig unter den Zahnwalen ist die für Phocoenidae typische Struktur der Lamina propria ventral des Vestibularsacks (Abb. 4.15 - 4.21). Auch hier ist die Verzäpfung zwischen Epithel und Propria nicht besonders ausgeprägt, doch weisen die Leisten im Boden des Vestibularsacks extrem hoch verdichtetes straffes, kollagenes Bindegewebe auf: Kollagene Fasern, deren Bündel so eng parallel verlaufen, dass ein Vergleich mit der Fasertextur in Sehnen naheliegend ist. Sie ziehen in die Leisten und strahlen senkrecht bis unmittelbar unter das geschichtete Plattenepithel. Erst unter den Leisten finden sich auch wellige kollagene Fasern, die offensichtlich

eine leichte Dehnung erlauben. Muskulatur ist hier generell nicht vorhanden (Abb. 4.23). Elastische Fasern sind in geringer Menge und gleichmäßig in den Leisten verteilt (4.21). Diese Anordnung verleiht dem Boden des Vestibularsacks eine erhebliche Steifigkeit, wohingegen sich dessen Dach erheblich dehnbarer zeigt, nicht zuletzt auch durch die eingefaltete Oberfläche im kollabierten Zustand dieses Divertikels. Die dünne quergestreifte Muskelschicht um den dorsorostralen bis dorsolateralen Teil der Vestibularsäcke dürfte eine selektive Konstriktion dieser Abschnitte ermöglichen, während die Basis aufgrund ihrer Versteifung unbeweglich bleibt. Das Volumen dieses Luftsacks ist somit nach dorsal variabel, so dass Luft einströmen kann, solange keine Muskelkontraktion erfolgt. Theoretisch ist also denkbar, dass unter Druck stehende Luftquanten bei Eintritt in den Vestibularsack diesen multilateral ausdehnen, wobei dessen Basis infolge der starken kollagenen Verankerung stabil bleibt. Komprimierte expirierte Luft steht also in einem antagonistischen Verhältnis zu der intrinsischen (peripheren) Muskulatur des Vestibularsacks. Für die Arbeit des fächerförmig angeordneten M. maxillonasolabialis, der große Areale des Schädeldaches bzw. des Rostrums als Ursprungsflächen nutzt, stellt die in dessen Zentrum befindliche bindegewebige Kapsel um den Respirationstrakt herum einerseits ein mechanisches Widerlager dar, andererseits stehen versteifte kollagene Ansatzflächen zur Verfügung, um potentiell sehr präzise lokale Erweiterungen des Respirationstraktes oder seiner akzessorischen Luftsäcke zu ermöglichen. All diese geometrischen und funktionellen Bezüge könnten für die individuelle und variable Generierung und Transmission der ausgehenden Ultraschallsignale von Bedeutung sein.

Das kompakte Material kollagener Fasern setzt sich nach ventral fort und umschließt auch die vorderen Fettkörper ('dorsal bursae' Abb. 4.23 und 4.24); auch hier reicht die bindegewebige Kapsel unmittelbar bis an den Respirationstrakt heran.

Zwischen Vestibularsack und vorderem Nasofrontalsack treten innerhalb der Bindegewebskapsel ('porpoise capsule' Cranford et al. 1996, Cranford 2000, Huggenberger 2004) bis in die Nähe des Fettkörpers gehäuft elastische Fasern auf, die bogenförmig um den oberen hinteren, im kollabierten Zustand vertikal gestellten Teil des vorderen Nasofrontalsacks herumgreifen (Abb. 4.28). Darüber wird das Ganze durch lockeres Bindegewebe mit den ventralen Leisten des Vestibularsacks verbunden. Diese Konstruktion erlaubt ein passives "Nachge-

ben“, d.h. Bewegungen im Bindegewebe sind hier eher möglich; Strukturen können durch die elastischen Elemente wieder in ihre ursprüngliche Lage zurückgeführt werden.

Im Wesentlichen werden die vorderen Fettkörper vom 'nasal-plug'-Muskel unterlagert, der mit seinen caudalen Ausläufern bis in den 'nasal-plug' hineinreicht. Der Nasenpfropf selbst ist ebenfalls durch ein massives Auftreten kollagener Fasern charakterisiert. Er liegt den 'bony nares' direkt auf, bildet jederseits einen der beiden wesentlichen Verschlüsse des Respirationstraktes und wird durch Kontraktion des 'nasal-plug'-Muskels im wesentlichen nach rostral gezogen, um den Atemweg zu öffnen. Der andere wesentliche Verschlussmechanismus ist das Blasloch.

Ventral wird die Bindegewebskapsel in ihrem vorderen Teil um den epicranialen Respirationstrakt von den beim Schweinswal kleinen paarigen Prämaxillarsäcken abgegrenzt, die den Zwischenkieferknochen direkt aufliegen.

Jener Teil der Bindegewebskapsel, welcher caudal vom epicranialen Respirationstrakt die paarigen hinteren Nasofrontalsäcke, die Caudalsäcke, das kleine Vestibulum, die hinteren Fettkörper und das Blaslochligament einfasst, ist, wie sein Gegenstück, durch kompaktes kollagenes Material ebenfalls als träge und steif zu charakterisieren. Hier treten sowohl im Blaslochligamentseptum als auch im hinteren Nasofrontalseptum regelmäßig quergestreifte Muskelfaserbündel auf, die im wesentlichen in der Transversalen ziehen. Die diffuse aber gleichmäßige Verteilung der einzelnen Muskelfaserbündel in diesem straffkollagenen Kontinuum ermöglicht vermutlich gezielte geringgradige Bewegungen größerer Abschnitte des epicranialen Komplexes, was mit eher plastischem oder elastischem Gewebe nicht möglich wäre. Kollagenes Bindegewebe bietet hier einerseits die Ansatzflächen für die diffuse Muskulatur und ist andererseits gleichzeitig als ihr Widerlager zu interpretieren. So kommen vermutlich sehr präzise Lageänderungen der Einzelkomponenten des epicranialen Komplexes zustande. Bei starker Kompression der Luft in den 'bony nares' sowie im Luftsacksystem ist dies eine wesentliche Voraussetzung für die gezielte und differenzierte Befüllung bzw. Umverteilung der Atemluft. Unterstützend wirken die paneel- bzw. wandartigen Versteifungen, die einerseits sowohl unter der epithelialen Basis des Vestibularsacks zu finden sind, andererseits auch subepithelial nahezu rund um das Nasofrontalseptum (Abb. 4.46 u. 4.57).

Bei Epithelien mit weicherer, verformbarer Unterfütterung wäre vermutlich die Folge, dass Luftströme größeren Drucks ungerichtet Vertiefungen und Hohlräume verursachen, die muskulär weniger leicht zu kontrollieren bzw. zu entlüften wären.

Ähnlich kompakte kollagene Strukturen findet man im Zahnfleisch von Säugern, der Gingiva. Sie bildet den drüsenfreien Teil der Mundschleimhaut, welcher den Rand des Alveolarfortsatzes des Ober- und Unterkiefers bedeckt. Diese Schleimhaut besteht aus einem außerordentlich straffen Bindegewebe, welches von mehrschichtigem, geringgradig verhorntem Plattenepithel überzogen ist. Durch straffe Faserzüge ist das Zahnfleisch mit dem Periost des Alveolarfortsatzes sowie auch mit dem Zement des Zahnhalses unverschieblich verbunden (Bucher & Wartenberg 1997, Kühnel 1999). Dieser Vergleich gibt interessante Hinweise auf die mechanische Beanspruchung in den beiden genannten Bereichen. Zwar werden im oberen Respirationstrakt des Schweinswals keine Festsubstanzen zerkleinert wie unmittelbar neben dem Zahnfleisch, doch lässt der auffällig ähnliche Bau auf eine ähnlich starke mechanische Beanspruchung schließen, die beim Schweinswal offensichtlich pneumatisch bedingt ist und eine Vorstellung von der enormen Belastung durch hohe Drücke bzw. Scherkräfte des Luftstroms, welche durch die Verlagerung der komprimierten Atemluft zustande kommen, gibt. Diese Zusammenhänge sind meines Wissens in der Literatur bislang nicht beschrieben worden.

Cranford et al. (1996) und Huggenberger (2004) sprechen von der bindegewebigen 'porpoise capsule' im nasalen Komplex bei Schweinswalen, die offensichtlich nicht bei Delphinartigen vorkommt (Huggenberger 2004). Beide Autoren bezeichnen die Bindegewebskapsel nicht als eine strukturelle Einheit, da sie von den Nasengängen und Luftsäcken durchsetzt ist, schreiben ihr jedoch aufgrund ihrer homogenen Dichte als einer potentiellen Komponente des epicranialen Komplexes eine wesentliche Bedeutung zu (siehe unten).

5.5 BURSALKNORPEL

Die kleinen ellipsoiden Knorpel-elemente caudal der hinteren Fettkörper sind nicht in allen untersuchten Exemplaren vorhanden gewesen. In neonaten bis sehr jungen Stadien von *Phocoena phocoena* waren die Knorpel erheblich größer als in juvenilen oder subadulten Exemp-

laren. Bei adulten Tieren kamen sie gar nicht vor. Ihre paarige Anlage bei sehr jungen Schweinswalen mag ein weiteres Indiz dafür sein, dass es sich hier lediglich um Rudimente der hinteren Seitenwandstrukturen der Nasenkapsel handelt (Klima 1987, Klima 1999), die möglicherweise aus dem Tectum nasi oder dem Paries nasi entstanden sind (*Monodon monoceros*; Comtesse-Weidner 2007). Größe und Vorkommen scheinen also direkt mit dem individuellen Alter zusammenzuhängen. Bei anderen Zahnwalarten scheinen sie wie ein dünnes Blatt hinter dem caudalen Fettkörper eingelagert zu sein (Heyning 1989, Cranford et al. 1996). Cranford und Kollegen (1996) vermuten, dass dieses "Knorpelblatt" möglicherweise ein Rest des Tectum nasi darstellt, nämlich von der Cupula nasi anterior (Klima 1987, Comtesse-Weidner 2007). Sie nehmen darüber hinaus an, dass diese Knorpelreste ursprüngliche Elemente des hypothetischen Biosonar-Generators sämtlicher rezenter Zahnwalarten darstellt. Angetrieben durch pneumatische Oszillationen der Stimmlippen würden sie in Schwingungen in Form kurzer, hochfrequenter Vibrationen gebracht werden. Eine mögliche akustische Funktion als "stiffening agent" (Cranford et al. 1996, Cranford 2000) kann in der vorliegenden Arbeit für *Phocoena phocoena* wegen Inkonstanz ihres Auftretens in den Proben so nicht bestätigt werden. Huggenberger (2004) hat das Knorpelblatt in seiner auch artvergleichenden Analyse in keiner seiner Proben entdecken können. Als versteifendes Element ist sicherlich das Blaslochligament zu sehen (Heyning 1989), welches ontogenetische Beziehungen zu den Bursalknorpeln zu haben scheint (bei *Monodon*; Comtesse-Weidner 2007). Falls die Knorpel hier als "stiffening agent" hypothetisch gesehen von funktioneller Bedeutung sein sollten, dann möglicherweise als "Hilfsknorpel" beim Erlernen und Trainieren der Phonation. Interessant ist in diesem Zusammenhang die evolutive Reduktion der nasalen Knorpel bei Zahnwalen, deren versteifender Charakter auf Dauer in zweierlei Hinsicht eher hinderlich wäre: Zum einen wäre auch bei einem partiellen Erhalt der Knorpelkapsel der Bereich des epicranialen Atemwegs mitsamt akzessorischer Luftsäcke viel zu steif, um über Muskelkontraktionen eine effiziente Öffnung der Atemwege bzw. deren Verschluss zu ermöglichen. Zum zweiten dürften größere Knorpel Elemente im epicranialen Komplex für optimale Schwingungen bei der Emission von Ultraschall eine zu hohe Trägheit im Sinne einer zu geringen Verformbarkeit aufweisen. Eine analoge Situation dürfte der massiv entwickelte knorpelige Kehlkopf der Zahnwale darstellen, welcher nach neueren Untersuchungen an der Generierung von Ultraschall nur indirekt beteiligt sein dürfte (Huggenberger 2004).

5.6 SENSORISCHE NERVENENDIGUNGEN / MECHANOREZEPTOREN

Sowohl zwischen den vorderen als auch den hinteren Fettkörpern und deren Stimmlippen sind zahlreiche relativ kleine Lamellenkörperchen gefunden worden. Sie kamen sowohl subepithelial, unmittelbar im Stratum papillare zwischen den Epidermiszapfen, als auch in der Peripherie der Fettkörper und dem dazwischenliegenden kollagenen Bindegewebe vor. Unabhängig vom Alter oder Geschlecht treten diese Strukturen im untersuchten Material in diesem Bereich sehr gehäuft auf. Sie sind meines Wissens bisher im Bereich des nasalen Komplexes beim Schweinswal nicht beschrieben worden. Ihr histologischer Aufbau ist typisch für Mechanorezeptoren; so ähneln sie, je nach Bau und Größe, sehr den Vater-Pacini-Körperchen (Corpuscula lamellosa) oder Golgi-Mazzoni-Körperchen (Corpuscula bulboidea), deren Hauptaufgabe in der Registrierung sich schnell verändernder mechanischer Einwirkungen auf das umgebende Bindegewebe liegt.

Allgemein spricht man hier von Propriozeptoren, Rezeptoren der Tiefensensibilität, zu denen neben den Lamellenkörperchen vor allem auch die Muskel- und Sehnenspindeln gehören, die über die Stellung der Gelenke und über den Spannungszustand der Muskeln und Sehnen informieren (Geneser 1990, Bucher & Wartenberg 1997). Lamellenkörperchen können als Detektoren für Druck und Vibrationen in tieferen Bereichen der Hypodermis von Handflächen, Fußsohlen, ferner in der Nähe von Faszien, Periost, Sehnen sowie in Mesenterien (Kühnel 1999), in der Huf- und Klauenlederhaut, im Sohlenballen von Carnivoren, im Flotzmaul des Rindes und im Pankreas der Katze auftreten (Liebich 1990). Solche Körperchen sind jedoch schon mit bloßem Auge sichtbar, oft 3–4mm lang und bestehen aus 20 bis 60 zwiebel-schalenartig geschichteten Lamellen, die aus Perineuralepithelzellen, Fibrozyten und kollagenen Fibrillen bestehen (Bucher & Wartenberg 1997, Kühnel 1999).

Durch Beobachtungen nahm man lange Zeit an, dass lebende Delphine einen außergewöhnlich guten taktilen Sinn besäßen (Slijper 1962, Kolchin & Belkovich 1973). Dies konnte jedoch nicht damit in Einklang gebracht werden, was man bis dahin über die Innervation der Haut wusste. Palmer & Weddell (1964) haben diesbezüglich eine herausragende erste intensive histologische und neurohistologische Untersuchung bei *Tursiops truncatus* unternommen. In ihrer Studie zitieren sie eingangs eine Arbeit von Parry (1949), in der für *Phocoena phocoena*

keinerlei sensorische oder vasomotorische Nerven im Integument gefunden wurden. Mit neuen Silberfärbemethoden fanden sie bei *Tursiops* eine reichhaltige Innervation, d.h. eine Vielzahl in der Struktur verschiedener und komplexer, auch eingekapselter Nervenendigungen in der Haut des Rumpfes, der Flipper und Fluken, besonders jedoch in der Haut der dorsalen Schnauze, in der sie auch Strukturen fanden, die Vater-Pacini-Körperchen ähnelten. Auch dort waren sie, anders als z.B. beim Menschen, nicht in der Hypodermis, sondern in der Dermis, sehr nah subepithelial, gelegen. Diese Besonderheit wurde auch in der Übersichtsarbeit von Ling (1974) herausgestellt. Darüber hinaus machten Palmer & Weddell (1964) eine weitere interessante Beobachtung: Die wenigen beim neugeborenen Kalb von *Tursiops* vorhandenen Gruben der Haarfollikel (Sinushaare) waren bei Adulten sehr reich mit eingekapselten Nervenendigungen innerviert. Ihre Funktion wird von den Autoren zweifach interpretiert: Als mögliche Geschwindigkeitsmesser des eigenen Körpers im umgebenden Wasser oder als Vibrationsdetektoren für niedrigere Frequenzen, die nicht gut vom auditorischen Apparat wahrgenommen und so "erspürt" und lokalisiert werden können.

Eine Studie zur Messung taktiler kutaner Perzeption am Kopf und der dorsalen Körperoberfläche bei *Delphinus delphis* (Kolchin & Belkovich 1973) hat Schwellenwerte zwischen 10 – 40 mg/mm² ergeben, wobei Abstufungen zeigten, dass das Blasloch und der Augenbereich die größte Sensitivität aufwiesen, die Stirn (Melone), Schnauze und der Unterkiefer Mittelwerte hatten, während für die Rezeptoren auf der Oberfläche des Hinterkörpers die relativ niedrigsten Werte gemessen wurden. Die Autoren interpretieren ihre Ergebnisse zum einen als Möglichkeit der Tiere, hydrostatische Druckdifferenzen innerhalb des gemessenen Bereichs zu perzipieren. Zum zweiten erwägen sie eine mögliche Wahrnehmung anderer Arten mechanischer Oszillation, insbesondere von Schallwellen.

Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der Haut der Blaslochregion bei *Tursiops truncatus* und beim Kleinen Schwertwal (*Pseudorca crassidens*) bestätigen auch hier die Vielfalt an Mechanorezeptoren (Bryden & Molyneux 1986), deren höhere Anzahl in der vorderen Lippe von den Autoren im Zusammenhang mit der Atmung bei der lebenswichtigen Unterscheidung Wasser bzw. Luft gesehen wird. Diesbezüglich interpretieren sie die Existenz der Rezeptoren als mögliche Detektoren für einen Verschlussreflex des Blaslochs.

Elektrophysiologische Ableitungen somatosensorisch evozierter Potentiale (SEP) zeigten die erwarteten Befunde erhöhter Sensitivität der Haut für die Region um Augen, Blasloch, Genitalien und Schnauze (Ridgway & Carder 1990).

Das oberflächlichere, subepitheliale Vorkommen dieser den Vater-Pacini-Körperchen ähnlichen Lamellenkörperchen in der Dermis der Stimmlippen ist vermutlich sehr hilfreich für das Erfassen oder Ertasten der pneumatischen Schwingungen des benachbarten Respirationstrakts. Darüber hinaus könnte diese Lage ein Hinweis auf eine geringere Dämpfung des eingehenden Reizes sein. Die weniger zahlreichen Schichtungen der Schwannzellen des Innenkolbens bzw. der Perineuralzellen sind ein weiteres mögliches Indiz für eine größere Empfindlichkeit bei der Wahrnehmung höherer Schallfrequenzen. Palmer & Weddell (1964) fanden darüber hinaus in diesen laminaren Kapseln der Körperdermis je zwei Axonendigungen, eine dickere und eine etwas dünnere. Ohne deren Bedeutung abschließend klären zu können, mutmaßten sie, dass die feineren Nervenfasereendigungen möglicherweise efferente Eigenschaften besitzen und die Sensitivität der dickeren Nervenfasern modulieren könnten, in Analogie zur Muskelinnervation. Allgemein interpretieren sie die reichhaltigere, komplexere Innervation der Haut gerade im Bereich der Schnauze als spezialisierte Sinnesorgane, welche eine schnelle Wahrnehmung kleinster Druckänderungen im Wasser ermöglichen sollen und somit als Geschwindigkeitsindikatoren dienlich wären oder niederfrequente Vibrationen lokalisieren könnten.

Die in der vorliegenden Studie in allen untersuchten Tieren gefundenen größeren, in der Peripherie der Fettkörper liegenden Strukturen besitzen etwa 10 bis 15 Lamellen, während die subepithelial gelegenen, sehr viel kleineren Körperchen unter Umständen nur zwei bis drei Lagen mit nur einer sichtbaren Nervenendigung aufweisen. Interessant ist ein weiterer kleiner struktureller Unterschied im Vorkommen beider Körperchen: Während die kleineren unmittelbar subepithelial gelegenen Lamellenkörperchen Perineuralkapseln aufweisen (Abb. 4.34., 4.35 u. 4.38) scheinen die größeren (4.31 u. 4.32) keine Perineuralkapsel zu besitzen. Möglicherweise sind die Lamellenkörperchen aufgrund dieser Unterschiede auch funktionell zu differenzieren. Anhand der Lokalisation und der Häufigkeit des Auftretens dieser Strukturen und ihrer vermuteten Eigenschaft vor dem Hintergrund der bekannten Leistungen der Vater-Paccini-, Golgi-Mazzoni- und Meissner-Körperchen ist es vorstellbar, dass allein

durch die Wahrnehmung hochfrequenter vibrotaktile Informationen die Steifigkeit der Oberfläche des Respirationstraktes und die Lage der Stimmlippen zueinander beurteilt werden kann. Möglichweise geschieht das auch ohne Rückmeldung über die verursachenden Kräfte. Naheliegend in dem Zusammenhang ist ihre mögliche Bedeutung: Erhöhter Luftdruck oder Druck in Form von Berührung der gegenüberliegenden Stimmlippe bzw. mögliche Vibrationen können hier detektiert und ans ZNS weitergeleitet werden. Diese Rückmeldung wäre eine Bestätigung für die Lokalisation hoher Luftdrücke in diesem Bereich des epicranialen Respirationstraktes. Mit diesen afferenten Kontrollelementen hätte das System dann offensichtlich ein feed-back über den Vibrationszustand und die Lage der Fettkörper und der ihnen naheliegenden Epithelien, die innerhalb ihrer vergleichsweise starren, zugfesten, kollagenen Umgebung die einzigen Strukturen darstellen, die durch ihre Elastizität in Schwingung gebracht werden können. Die nur auf den Stimmlippen vorkommenden senkrechten feinen Furchen dienen möglicherweise dem gezielten kanalisierten Strom der Atemluft über den Schallgenerator. Für eine genaue Analyse der Leistungsfähigkeit der Lamellenkörperchen, der Reichweite ihres rezeptiven Feldes und ihrer Adaptationsgeschwindigkeit wären weiterführende elektrophysiologische Untersuchungen wichtig. Offensichtlich findet hier tatsächlich eine Dehnung und Bewegung der Haut statt (taktile Reizung), die mittels dieser mechanorezeptiven Strukturen erkannt werden. Hinsichtlich der Hypothese zur Generierung von Ultraschall im Biosonar (Cranford et al. 1997, 2000) wäre zu vermuten, dass diese Mechanorezeptoren Informationen über den Zustand der ertasteten Oberfläche der Stimmlippen sowie der Fettkörper vermitteln und demzufolge als extrem schnell adaptierend zu charakterisieren wären. Das Vorkommen relativ größerer und kleinerer Lamellenkörperchen lässt andererseits vermuten, dass neben Vibrationen auch Druck als ein weiterer möglicher Reiz wahrgenommen wird; hier würde man dann von langsam adaptierenden Rezeptoren sprechen.

5.7 STIMMLIPPEN

Innerhalb des gesamten epicranialen Respirationstrakts mitsamt der akzessorischen Luftsäcke findet sich im Bereich der Stimmlippen hinsichtlich der epithelialen Auskleidung ein signifikanter struktureller Unterschied. Eine Vielzahl von Schichten extrem flacher, unvollständig verhornender Epithelzellen, welche das Profil dieser Region im Vergleich zum umgeben-

den Epithel lichtmikroskopisch nicht höher erscheinen lässt, lagert auf kompakt kollagenem Bindegewebe (Abb. 4.30). Cranford et al. (1996) nannten diesen Bereich zunächst 'monkey lips' ('museau du singe', zitiert aus der Arbeit von Pouchet & Beaugard 1885), da diese Strukturen bei Pottwalen Ähnlichkeiten zu Affenlippen zeigen. Für Nicht-Physeteridae geht Cranford (2000) jedoch mittlerweile zu dem Begriff Stimmlippen ("phonic lips") über. Die hohe druckluftbedingte mechanische Beanspruchung sowie das naheliegende zyklische An-einanderschlagen ("slapping"; Cranford et al. 1996, Cranford et al. 1997, Cranford 2000) der einander gegenüberliegenden Epithelien würde zu einer allmählichen Abnutzung der Oberflächen führen (Cranford 2000), was gegebenenfalls bei landlebenden Säugetieren zu einer beginnenden Keratinisierung des betreffenden Epithels führt. Im Sonderfall der Zahnwale greift über die unvollständige Keratinisierung offensichtlich eine andere Lösung: Innerhalb des Bauplans der Epidermis wird das Epithel hier durch eine höhere Zahl dünnerer Zelllagen erheblich verstärkt und es werden vermutlich ständig unversehrte, kernhaltige Zellen von der Oberfläche abgelöst, ähnlich wie in solchen Gegenden der Mundhöhle, welche weniger stark durch die mechanische Verarbeitung der Nahrung belastet sind (Geneser 1990). Das Ganze führt also zu einer höheren Zellumsatzrate, welche permanent verhindert, dass die mechanische Beanspruchung zu dauerhaften Beschädigungen oder Verletzungen des Epithels führt.

Interessanterweise ist die Verzahnung des Epithels der Stimmlippen mit der darunter liegenden Dermis nicht tiefer als in den nasalen Luftsäcken, eher noch flacher, dafür liegen die Epithelzapfen aber deutlich näher beieinander. Bei *Stenella coeruleoalba* und anderen Delphiniden und Phocoeniden sind im Bereich der 'monkey lips' "abnorm verdickte Epithelien" gefunden worden (Degollada et al. 1998). Offenbar ist hier das Problem der mechanischen Belastung durch hochfrequentes Aufeinandertreffen der sich gegenüberliegenden Epithelien durch erhebliche Mehrschichtung nicht so stark abgeplatteter Zellen und vermehrtes Auftreten desmosomaler Verknüpfungen der obersten Epithelzellen gelöst.

5.8 FETTKÖRPER

Die als 'dorsal bursae' (Pouchet & Beaugard 1885, zitiert in Cranford et al. 1996) bezeichneten Fettkörper scheinen die einzigen Elemente innerhalb der kompakt kollagenösen und deswegen vergleichsweise starren Bindegewebskapsel zu sein, die zu Schwingungen ange-

regt werden können, welche vermutlich im Gewebe fortgeleitet werden. Das Vorkommen von Mechanorezeptoren in der Peripherie der Fettkörper lässt den Schluss zu, dass hier Vibrationen erkannt und zentralnervös verarbeitet werden. Untersuchungen zu den akustischen Eigenschaften der Fettkörper (Impedanz, Ausbreitungsgeschwindigkeit des Schall) liegen bislang nicht vor. Interessant bleibt die Frage, ob alle vier Fettkörper gleichermaßen an der Lauterzeugung beteiligt sind. Bisherige Vorstellungen implizieren für Nicht-Physeteridae lediglich die vorderen Fettkörper für die Initialisierung der Schallschwingungen (Cranford et al. 1996, Cranford 2000, Huggenberger 2004). Diese Schwingungen/Vibrationen werden entweder direkt über Fettgewebe in die Melone weitergeleitet (Au 1993) oder bei Phocoenidae über einen hypothetischen "low density pathway" (Cranford et al. 1996, Huggenberger 2004). Aufgrund des angenommenen pneumatischen Mechanismus und der histologisch identischen Bauweise aller vier Fettkörper ist aber nicht auszuschließen, dass die hinteren Fettkörper zu denselben Schwingungen angeregt werden können, diese sogar möglicherweise durch Reflexion das Signal verstärken helfen. Überlegungen zur Homologie der Fettkörper innerhalb der Odontoceti unterstützen diese Vermutung (hintere 'dorsal bursae' der Nicht-Physeteridae entsprechen dem Spermaceti Organ der Pottwale, vordere 'dorsal bursae' und Melone dem "junk", Cranford et al. 1996, Huggenberger 2004). Untersuchungen zur chemischen Zusammensetzung und den akustischen Eigenschaften, wie man sie für den Fettkörper der Melone und der Mandibeln bereits durchgeführt hat (Varanasi & Malins 1972, Norris & Harvey 1974) könnten weitere Hinweise zur Funktion der Bursae liefern.

5.9 ELASTINKÖRPER

Die in allen untersuchten Exemplaren des Schweinswals durchweg vorhandenen Elastinkörper dorsal der hinteren Fettkörper und des Blaslochligaments sind meines Wissens noch nicht beschrieben, geschweige denn in einen direkten funktionellen Zusammenhang mit umliegenden Strukturen gebracht worden, obwohl sie sehr prägnant konfiguriert sind (Abb. 4.48, 4.49, 4.57). Ihre Lokalisation gerade dorsal des Blaslochligaments, dessen genaue Lage erstmals von Huggenberger (2004) in einer schematischen Graphik für *Phocoena phocoena* anschaulich dargestellt worden ist, hat vermutlich eine naheliegende Bedeutung. Das Blaslochligament als eines der hypothetischen Elemente zur Generierung der Ultraschallsignale

(Cranford et al. 1996, Cranford 2000, Huggenberger 2004) wirkt wie eine nach unten geöffnete transversale Klammer oder Querspange, die durch entsprechenden Muskelzug rostroventral gezogen werden kann, so dass sie als eine Art von Verriegelung der 'nasal plugs' verstanden werden könnte, welche ihrerseits den Atemweg verschließen. Es ist denkbar, dass diese zusätzliche mechanische Verriegelung auch bei der Aufrechterhaltung des Luftdrucks innerhalb der 'bony nares' eine bedeutende Rolle spielt. Die ebenfalls rostroventral ausgerichteten elastischen Fasern des dorsal vom Blaslochligament gelegenen massiven Elastinkörpers folgen bei Muskelkontraktion passiv der rostroventralen Bewegung des Blaslochligaments und sind nun gegen Ende der Muskelkontraktion in der Lage, durch ihre Elastizität das Blaslochligament in seine Ausgangsposition zurückzuziehen. Zumindest beim Schweinswal wäre somit ein weiteres strukturelles Element dem Apparat des hypothetischen Biosonars zugehörig.

5.10 FUNKTION DER NASALEN LUFTSÄCKE

Das andauernde Interesse an der Anatomie, funktionellen Morphologie und damit auch an der räumlich komplexen Anordnung der nasalen Luftsäcke der Odontoceti und besonders des Schweinswals hat eine ganze Reihe von detaillierten Arbeiten hervorgebracht (Von Baer 1826, Kükenthal 1893, Rawitz 1900, Gruhl 1911, Raven & Gregory 1933, Lawrence & Schevill 1956, Slijper 1962, Moris 1969, Schenckan 1971, Schenckan 1973, Mead 1975, Heyning 1989, Curry 1992). Auch plastische Rekonstruktionen gaben neue Einblicke (Gurevich 1980). Die enorme Komplexität dieses Systems in Verbindung mit der innerartlichen Variabilität, erschwerte bis heute das Verständnis seiner Funktion.

Die hypothetische Funktion der **nasofrontalen** Luftsäcke als einem potentiellen zusätzlichen pneumatischen Verschluss der Atemwege (Lawrence & Schevill 1956, Amundin & Andersen 1983) erscheint mit ihrer halbkreis- oder hufeisenförmigen Anordnung aufgrund der anatomischen Untersuchungen von Schenckan (1973) zumindest bei den Flussdelphinen *Pontoporia* (La-Plata-Delphin), *Inia* (Amazonas-Delphin) und bei *Hyperoodon* (Entenwal) fragwürdig. Bei diesen Arten fehlen die Vorderabschnitte der Nasofrontalsäcke, so dass es hier nicht möglich ist, in diesen Strukturen im Halbkreis Luft um den Hauptatemweg zu deponieren. Interessant ist dieser Aspekt deswegen, weil sowohl der La-Plata als auch der Amazonas-

Delphin in den von ihnen bewohnten Habitaten (Flüsse oder flache Küstengewässer) eher Flachtaucher sind, so dass hier ein pneumatischer Verschluss theoretisch sinnvoller erscheint als bei tieftauchenden Arten, deren eingeatmete Luftvolumina bei Tauchgängen den Druckverhältnissen entsprechend kleiner würden. Evans & Maderson (1973) sind der Ansicht, dass eine Verschlussfunktion besser durch massive Muskelmassen im betreffenden Bereich erreicht werden kann als durch das Füllen von Luftsäcken. Sie stützten sich in ihrer Arbeit in dieser Hinsicht auf Mead (1972) und dessen Beobachtung über die Abwesenheit des linken vorderen Nasofrontalsacks bei *Grampus griseus*. Tatsächlich befindet sich kein aktiver Verschlussmuskel epicranial um den oberen Respirationstrakt (Kükenthal 1893, Rawitz 1900, Boeninghaus 1902, Gruhl 1911, Lawrence & Schevill 1956). Diese Funktion wird indes vom gut ausgebildeten *M. palatopharyngeus* einerseits und den prominenten kompakten 'nasal plugs' andererseits übernommen. Zudem wird der Respirationstrakt im entspannten Zustand zu einem erheblichen Teil durch die Eigenspannung des nasalen Komplexes passiv zugeedrückt (Lawrence & Schevill 1956, Schenkkan 1973, Huggenberger 2004). Sehr wahrscheinlich wird auch die Pars intermedialis des *M. maxillonasolabialis* erheblich zum Verschluss beitragen. Dieser paarige Muskel kann beim Schweinswal durch die bilaterale rostrocaudale Kontraktion zwischen seinem Ursprung am dorsalen Maxillare und seinem Ansatz an der Hinterseite der Melone das Bindegewebe der 'porpoise capsule' komprimieren und den darin befindlichen epicranialen Respirationstrakt fest verschließen (Huggenberger 2004). Amundin & Cranford (1990) halten die Möglichkeit eines pneumatischen Verschlusses durch die Nasofrontalsäcke bei der Lauterzeugung für unwahrscheinlich, sollen doch die Vestibularsäcke die verbrauchte Luft auffangen und für neue Lauterzeugung in die 'bony nares' zurückgeben. Dies wäre durch den pneumatischen Verschluss nicht möglich.

Betrachtet man die relative Lage der schwingenden Fettkörper zum vorderen Nasofrontalsack, so ist theoretisch denkbar, dass bei Phonation hier Schall nach dorsorostral reflektiert wird. Einerseits wird eine ventrale Schallausbreitung in Richtung Prämaxillare verhindert, andererseits erfolgt hier durch Schallreflexion eine Fokussierung in Richtung auf die Melone.

Die **Caudalsäcke** sind transversal und parallel zu den vor ihnen gelegenen hinteren Nasofrontalsäcken angeordnet. In ihren Ausmaßen sind sie jedoch nicht nur größer und voluminöser, sondern zeigen in den Korrosionspräparaten filigrane, fingerförmige, nach dorsal

ziehende Erweiterungen. Wahrscheinlich wirken sie bei entsprechend starker Befüllung oberflächen- und volumenvergrößernd. Die Starrheit des sie trennenden Nasofrontalseptums dürfte durch die integrierten regelmäßigen Muskelfaserbündel feinabgestufte Verformungen in der Transversalen, weniger in der rostrocaudalen Richtung, zulassen. Ihre unmittelbare Nähe zu knöchernen Elementen der Schädelkapsel und die Topographie der Fettkörper als möglichen Resonanzkörpern lassen den Schluss zu, dass sie, mehr noch als die kleineren hinteren Nasofrontalsäcke, erheblich dazu beitragen, das Neurocranium vor selbsterzeugtem Schall, zu schützen.

Die Funktion der **Prämaxillarsäcke** sehen Evans & Maderson (1973) in einer erleichterten Vorwärts-Rückwärts-Bewegung der 'nasal plugs' und nicht in der Idee eines Reservoirs für die zur Lauterzeugung benötigte Luft, welche sie aus Mead (1972) zitieren. Quergestreifte Muskelfaserbündel des 'nasal plug'-Muskels reichen von dorsal bis in die unmittelbare Nähe der Prämaxillarsäcke heran. Darüber hinaus lässt hier die enorme Dehnbarkeit und das damit einhergehende Potential zur Luftbefüllung unter Druck den naheliegenden Schluss zu, dass die Prämaxillarsäcke wesentlich dazu beitragen, die Emission von selbsterzeugtem nasalem Schall durch Reflexion und/oder durch die Verformung des potentiellen Schallkanals zu beeinflussen.

Nach Ansicht von Evans und Maderson (1973) haben ausschließlich die **Vestibularsäcke** die Aufgabe, Luft wieder aufzufangen, um sie für neue Phonationszyklen zu verwenden. Dass die Vestibularsäcke in erster Linie als Luftreservoirs dienen, konnte durch einen eigenen Versuch bestätigt werden: Bei einem frischtoten Schweinswal wurde der Larynx unmittelbar caudal des Arytenoidknorpels eröffnet und über einen Tubus (Schlauch von 8 mm Durchmesser) mit eigenem Atem mehrfach Luft nach dorsorostral in den Respirationstrakt hineingeblasen. Dabei war deutlich erkennbar, dass jedes Mal zunächst die Vestibularsäcke sichtbar befüllt wurden, ohne dass Luft aus dem Blasloch strömte. Dies war immer erst später zu beobachten, anhand von sehr kleinen Bläschen, die sich im Winkel beider Blaslochlippen zeigten. Interessant ist in diesem Zusammenhang auch die unter den Odontoceti große interspezifische Variabilität sowohl in der Form und Symmetrie als auch der Asymmetrie der Vestibularsäcke (Schenkkan 1973). Bei *Pontoporia blainvillei* ist der rechte Vestibularsack etwa 4–5 mal so groß wie der linke. Offensichtlich bevorzugt diese Art eine einseitige Befüllung, was für

die Funktion eines Luftreservoirs spricht. Der für die Phocoenidae einzigartige leistenförmige Unterbau des ventralen Bodens (Mead 1975, Curry 1992) und die daraus resultierende einseitige basale Steifigkeit ist möglicherweise als eine Belüftungshilfe zu sehen, welche ein beschleunigtes Be- und Entlüften erleichtert. Der Vergleich mit einer ähnlichen Struktur der Wände in schallisolierten Räumen legt auch eine Dämpfungsfunktion nahe (Huggenberger 2004). Sehr flexibel und dehnbar ist das dorsale Dach strukturiert, so dass hier, unterstützt durch die auffällige Symmetrie, eine weitere Funktion als Schallreflektor in Frage kommt. Die von Evans und Maderson (1973) zitierte Annahme von Norris (1964), Vestibularsäcke könnten ebenso als Schallreflektoren dienen, ist nachvollziehbar, durch die Formen mit starker Asymmetrie jedoch als weniger bedeutsam einzustufen. Interessant sind in dem Zusammenhang diejenigen Arten, deren Vestibularsäcke relativ immer kleiner werden. Auch die in dieser Studie vorgestellte knorpelige Verbindung bei *Phocoena phocoena* zwischen Vestibularsackdach und -boden (Abb. 4.5 und 4.6) stellt eine Besonderheit dar; sie wurde in der Literatur bisher nicht beschrieben. Als eine verbindende Längsverstrebung dient sie möglicherweise dem Schutz gegen zu starke Ausdehnung bei Luftbefüllung unter erheblichem Druck.

Der Vergleich (Evans und Maderson 1973) der epithelialen Auskleidung der nasalen Luftsäcke von *Tursiops truncatus* mit menschlichen Lippen kann hier beim Schweinswal nur eingeschränkt nachvollzogen werden. Menschliche Lippen sind außen mit Haut (Pars cutanea, mehrschichtiges verhorntes Plattenepithel), Haaren, Talg- und Schweißdrüsen, innen mit der Haut des Vestibulum oris (Pars mucosa, mehrschichtiges, unverhorntes Plattenepithel, seromuköse Speicheldrüsen) überzogen (Kühnel 1999). Mehr oder minder übereinstimmend ist lediglich das mehrschichtige Plattenepithel im Bereich des Lippenrots mit dem Epithel der Stimmlippen, welches, wie oben bereits ausführlich dargelegt, bei *Phocoena phocoena* nur unvollständig verhornt. Die Einteilung der Nasenepithelien nach Evans und Maderson in drei Kategorien mit 1.) glatten und ungefalteten Epithelien/schwach ausgebildeten Dermalpapillen (ventrale Oberfläche der 'nasal plugs' und Prämaxillarsäcke); 2.) gefaltete Epithelien mit gut ausgebildeten, senkrecht stehenden Dermalpapillen (Vestibularsäcke) und 3.) Epithelien, die zwischen 1.) und 2.) variieren (Nasofrontalsäcke, kl. Vestibulum und akzessorische Säcke, letztere kommen beim Schweinswal nicht vor) kann größtenteils auch für *Phocoena phocoena* gelten. Eine Ausnahme beim Schweinswal bilden lediglich die Vestibularsäcke,

deren ventrale Leisten strukturell einzigartig sind und für eine erhebliche Versteifung sorgen. Die Beobachtung beider Autoren, dass je entfernter das Epithel vom Atemweg liegt, es desto weniger determiniert erscheint, kann in dieser Studie durchaus nachvollzogen werden; allerdings sind Veränderungen durch bereits einsetzende Autolyseprozesse bzw. mögliche Gefrier- bzw. Auftauartefakte ebenfalls in Betracht zu ziehen.

Im Zusammenhang mit der 'porpoise capsule' ist die eingangs erwähnte parabolspiegelartige Anordnung der Luftsäcke bei kompletter Befüllung theoretisch noch für eine weitere Funktion denkbar: Der temporären Kompression dieser Bindegewebskapsel. Aufgrund der beschriebenen epithelialen Dehnbarkeit und durch Dichteveränderungen im Gewebe mag dies folglich eine Änderung akustischer Eigenschaften zur Folge haben, die für die Emission von Schall von Vorteil sein kann.

Der histologisch sehr ähnliche Aufbau der Epithelien aller nasalen Luftsäcke bei *Phocoena phocoena* spricht zunächst für ähnliche oder gleiche Funktion(en) derselben. Eine geringe Variabilität besteht in der Anzahl der Zelllagen sowie in der Pigmentierung. Lediglich der Unterbau des Epithels (Propria) zeigt zum Teil erhebliche strukturelle Unterschiede, die mit funktionellen Aspekten korreliert werden können. Vereinfacht ausgedrückt, liegen die Luftsäcke beim Schweinswal mitsamt dem zentral gelegenen Hauptatemweg (Nasengang) in einer außerordentlich trägen, kompakten, kollagenösen Bindegewebskapsel ('porpoise capsule'). Lediglich die Caudalsäcke und die Prämaxillarsäcke haben direkt mit dem Periost der Nasalia, Maxillaria und Ethmoidalia, bzw. den Prämaxillaria Kontakt. Die Herstellung mehrerer Korrosionspräparate zeigte, welches Potential an Dehnbarkeit speziell in den Prämaxillar- und auch den Vestibularsäcken existiert, wenn unterschiedliche Drücke zur Befüllung verwendet wurden. Aus diesem Grund wurden keine Daten zur Morphometrie erhoben.

Um die Diskussion abzuschließen, ist folgendes festzuhalten:

Im Zusammenhang mit der Theorie zur Erzeugung des Biosonars bei Zahnwalen (Cranford et al. 1996) ist bei *Phocoena phocoena* aufgrund der hier vorgelegten Ergebnisse zur Geometrie der Luftsäcke, ihrer Topographie, des einheitlichen histologischen Aufbaus und ihrer Dehnungseigenschaften sehr gut vorstellbar, dass ihr reflektorisches Potential hinsichtlich der Schallausbreitung sowohl dem Schutz vor unerwünschter Transmission auditorisch wirksa-

mer Bereiche des Schädels (Neurocranium, Rostrum, Petrotympanicum) als auch im Umkehrschluss die Fähigkeit zur Fokussierung vor der Emission beinhaltet. Die Vestibularsäcke haben zusätzliche wesentliche Bedeutung als Reservoirs der Atemluft während und nach der Phonation.

Mit der vorgelegten Arbeit zum Bau der epicranialen Atemwege beim Schweinswal (*Phocoena phocoena*) wurden neue, wesentliche strukturelle Aspekte zum Verständnis des nasalen Komplexes auch im Zusammenhang mit der Phonation vorgestellt. Die epitheliale Auskleidung des epicranialen Respirationstrakts inklusive der akzessorischen Luftsäcke ist durch ein durchweg mehrschichtiges Plattenepithel gekennzeichnet, welches in Stratum basale, Stratum spinosum und Stratum externum zu gliedern ist, eine durchgehend unvollständige Verhornung aufweist und unregelmäßig pigmentiert ist. Der Respirationstrakt mitsamt aller Divertikel wird von einer kompakten kollagenösen Bindegewebskapsel umgeben, die als Ansatz und Widerlager für Kontraktionen der Blasloch- und Fazialismuskulatur geeignet ist. Ein massiver, blattartiger Elastinkörper an der Rückwand des nasalen Respirationstrakts wirkt als Retraktor auf die das Blaslochligament nach ventral ziehende Muskulatur und hat somit antagonistische Funktion. Der ebenfalls caudal des Respirationstrakts lokalisierte ovoide Bursalknorpel existiert nur in juvenilen Stadien und dient als Hilfsknorpel zum Erlernen der Lauterzeugung. Der Bereich der nasalen Stimmlippen und seiner angrenzenden Fettkörper ist unmittelbar von Mechanorezeptoren umgeben, die potentiell Oszillationen, Druckänderungen und Vibrationen im Bereich der Stimmlippen wahrnehmen können und eine Möglichkeit zur Rückmeldung an das ZNS darstellen. Alle hier dargestellten Befunde unterstützen die aktuelle Hypothese über den Mechanismus zur Generierung des Biosonars.

6 Summary

The complete adaptation of cetaceans to the aquatic life during the transformation from full terrestrial animals impacted the importance of their sensory senses. This resulted in essential morphological changes and innovations, which in many fields is only poorly understood. The nasal complex for example is a structure that went through considerable evolutionary modification. This study analyses the epicranial nasal structures of *Phocoena phocoena*, the harbour porpoise, by means of anatomical microscopy, histology and electron microscopy with respect to the accessory nasal air sacs.

The external openings, the nostrils developed into the blowhole, which is one opening in odontocetes and closes the upper respiratory tract. In *Phocoena phocoena* five blind ending diverticulae follow underneath. The lining epithelium contains no sensory or glandular cells which determines the anosmatic character in this species. Due to this fact these areas should not be named mucosa. Instead, findings of this study confirm a stratified squamous epithelium for the epicranial respiratory tract with its accessory diverticulae with variable pigmentation and incomplete keratinisation. Generally, the epithelium can be divided into stratum basale, stratum spinosum and stratum externum.

From the similar appearance of the body epidermis regarding structure and pigmentation, it can be concluded that the accessory nasal air sacs have developed by invagination of the body epidermis. The incomplete keratinisation in the epicranial airways is another important and supporting feature for this change. Here, findings confirm the persistence of pycnotic nuclei in the uppermost epithelial cells as well as the existence of loose intracellular monofilaments. Moreover, ultrastructural findings confirm an improved mechanical coherence of epithelial cells by a relatively higher quantity of desmosomes and intracellular as well as intercellular lipid inclusions. No stratum granulosum is existent, keratohylin granules are consistently missing. Ultrastructural results indicate the non-existence of a keratin matrix protein. Serous glands adjacent to the blowhole ligament may have a protective function against desiccation and mechanical overstimulation of the respiratory tract. All of the findings of the

epithelial lining of the nasal complex show vast accordance with the structure of the whale body epidermis.

The nasal complex of the harbour porpoise differs widely from the nasal complex in other toothed whales. There is a distinctive and surrounding capsule of connective tissue, the 'porpoise capsule', in which the epicranial respiratory tract and all nasal air sacs are embedded. This microscopic-anatomical feature confirms recent magnetic resonance imaging examinations of this species. The compact capsule is mainly composed of dense connective tissue. Its collagenous fibers lay tightly parallel or at least tightly packed in the caudal area of the posterior nasofrontal sac and in the rostral area of the caudal sac. These collagenous tissues are to be interpreted as stiffening elements. Functional implications for the 'porpoise capsule' can be seen as an antagonist for the facialis musculature of which contractions manage the opening of the airways and possibly a sort of "fine tuning" of those elements responsible for the generation of sound in this area. Regarding acoustic properties of these tissues (density, acoustic impedance, propagation speed) further investigations are necessary.

Compared to the epithelial lining of the epicranial respiratory tract, including all nasal air sacs, the epithelial area of the phonic lips shows a significant structural difference that is described here for the first time. Various layers of extremely flattened, incompletely keratinised epithelial cells, which altogether do not look thicker through the microscope compared to the adjacent epithelium, lay directly on top of compact collagenous connective tissue. A lamina propria based on loose connective tissue is absent. Here, the epithelium is severely reinforced by many (up to 80 counted) cellular layers. Presumably, cells with nuclei are being removed constantly. This can be interpreted as an adaptation to the strong mechanical stress of the epithelium of the phonic lips.

Ellipsoid fat bodies (bursae) in close contact with the nasal phonic lips probably work as resonance bodies that receive their initial energy directly from the pneumatic driven phonic lips. The presence of mechanoreceptors in the immediate vicinity of the phonic lips and fat bodies here is described for the first time. The mechanoreceptors and fat bodies may be linked functionally. Larger, multi-layered mechanoreceptors without perineural capsules in

the periphery of the fat bodies are to be distinguished from smaller less-layered mechanoreceptors with perineural capsules lying directly subepithelial. These mechanoreceptors potentially can give feedback to the CNS regarding incidences such as vibrations or pressure changes in the tissue. In order to determine their characteristics further electrophysiological examinations are necessary. This finding supports the current theory of the sound generation mechanism by Cranford et al. (1996).

The ovoid bursal cartilages lying behind the caudal fat bodies are hyaline in character. They are existent in neonates and juveniles but non-existent in adult harbour porpoises. Here, they seem to become fully resorbed. This is why the constant occurrence of bursal cartilages and their consistent part in the epicranial complex for the generation of bio-sonar as stated by Cranford et al. (1996) cannot be fully confirmed with this material. And this corresponds with Huggenberger (2004). However, these elements probably have an acoustic function: it is possible that they work as “assistant cartilages” in young animals in order to help learning phonation. The bladeliike form of those bursal cartilages cannot be confirmed in *Phocoena phocoena*.

In this study, for the first time, a paired nasal elastin body has been described. It has a bladeliike form and is located dorsocaudally of the caudal fat bodies. The rostroventrally directed elastic fibers of this massive elastin body are running dorsally of the blowhole ligament and with muscle contraction they passively follow the rostroventral movement of the blowhole ligament. If the muscle contraction ends, they are capable of removing the blowhole ligament to its original position by retraction force. At least for the harbour porpoise, this may be a further structural element of the potential bio-sonar apparatus.

The accessory nasal air sacs are not homologous to the conchae resp. nasal tracts of terrestrial mammals. There's good evidence to think that they are synapomorphic features of odontocetes. The consistent histological epithelial structure of all nasal air sacs in *Phocoena phocoena* leads to the conclusion that they have similar or even the same function. The air sacs together with the epicranial respiratory tract are located in the middle of the very tight and compact ‘porpoise capsule’. In context with the sound generation mechanism, these potential reservoirs for breathed air also have potential of reflecting sound, in order to

acoustically protect the neurocranium and the mandible. In comparison with the nasal anatomy of different odontocete species, the 'porpoise capsule' of harbour porpoises also has to be regarded and interpreted in respect to phonation: this feature presumably can be seen as an adaptation of harbour porpoises to their habitat of shallow, coastal waters and their specific frequency emission range.

By means of histological results of this study, it can be concluded for the harbour porpoise that, similar to other odontocetes, the oscillatory opening and closure of the phonic lips give rise to initial movements that are forwarded to the fat bodies (bursae) and then transmitted somehow to the melon. The hypothetical "low density pathway" ventrally to the anterior nasofrontal sac could not be detected histologically. The direct contact between both anterior fat bodies and the melon by fiberbundles of the 'nasal plug' muscle might be worth being discussed as a means. Maybe the state of contraction of this remarkable muscle plays a significant role. Here, further investigations of the acoustic properties of the tissues involved are necessary.

Microscopic-anatomical, histological and ultra structural findings of this study support the presumption that the phonation in *Phocoena phocoena* is essentially influenced and modulated by the nasal air sac system as a part of the nasal complex. Their topography around the source of sound generation, their uniform histological structure and striking capability of distension implicate their potential as sound reflectors on the one hand and on the other hand their potential as an acoustic shield of the neurocranium and the mandible as the potential receiver for perceiving sound.

7 Danksagung

Im Laufe meiner Doktorarbeit haben mir viele Menschen ihre Zeit, ihre Energie und ihr Vertrauen geschenkt. Hilfsbereitschaft und Enthusiasmus wurden mir entgegengebracht, dafür möchte ich mich bedanken.

Zu allererst möchte ich meinen beiden Betreuern, Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann und Herrn Prof. Dr. Helmut A. Oelschläger, für die Betreuung und Begutachtung dieser Arbeit danken. Herrn Prof. Schliemann rechne ich es hoch an, dass er sich ein weiteres Mal eines cetologischen Themas annahm, mich immer in meinen Ideen unterstützte, sowie wertvolle, vielseitige und kritische Anregungen gab. Herrn Prof. Oelschläger danke ich besonders für das Interesse und die vielen Gespräche und Anregungen zum Thema "nasaler Komplex bei Zahnwalen".

Frau Dr. vet. Siebert vom Forschungs- und Technologiezentrum Büsum, Westküste, danke ich sehr für die Zurverfügungstellung des Probenmaterials und die Möglichkeit, Dissertation und Projektarbeit über Jahre hinweg an einem Arbeitsplatz des FTZ bewerkstelligen zu können.

Herrn Klaus Zwonarz, Präparator des Zoologischen Institutes und Museums Hamburg, habe ich die praktische Umsetzung vieler Ideen zu den Korrosionspräparaten zu verdanken. Die Zusammenarbeit mit ihm, seine wachsende Begeisterung für das Projekt und die Gespräche nicht nur zur Planung und Durchführung haben viel Spaß gemacht!

Bei Dr. Dietmar Keyser, Zoologisches Institut und Museum Hamburg, bedanke ich mich für die Einweisung und Benutzung des TEM, der digitalen Kameras, der Software-Programme für die Bildbearbeitung, und auch dafür, dass er oftmals mit Rat und Tat zur Seite stand.

Frau Renate Walter, Zoologisches Institut und Museum Hamburg, habe ich meine praktischen Kenntnisse in der Benutzung des TEM, der Erstellung entsprechender Präparate und von Semidünnschnitten zu verdanken. Auch sie war stets hilfsbereit.

Den Medizinisch-Technischen Assistentinnen Frau Claudia Hermann, Petra Grünig und Bettina Buck der Tierärztlichen Hochschule Hannover gebührt ein großes Dankeschön für die Unterstützung bei der Anfertigung vieler histologischer Schnittserien.

Bei Dr. Eduard Degollada, Department of Anatomy and Embryology, Veterinary Faculty, Barcelona, möchte ich mich herzlich für seine Kooperation, sein Interesse, seine Tipps und die vielen Literaturhinweise bedanken.

Bei Dr. Stefan Huggenberger bedanke ich mich für intensive Gespräche und Diskussionen rund um den Kopf der Cetacea sowie für die Verwendung seiner sehr anschaulichen schematischen Abbildungen.

Herrn Ingolf Mattern, Hamburg-Klein Borstel gebührt Dank für das sehr nette, informative und aufschlussreiche Gespräch über den Bau von Blasinstrumenten im allgemeinen, Oboen im besonderen und den Vergleich zur Generierung hoher Frequenzen in der Nase des Schweinswals im Speziellen.

Frau Dr. Yvonne Bergemann, Dr. Sonja Fonfara, Dipl.-Biol. Janne Sundermayer und Jennifer O'Malley danke ich für's fleißige Korrekturlesen der Arbeit.

Dank gebührt nicht zuletzt auch meiner Familie und Freunden, die durch Verständnis und Heiterkeit Zeiten der Trübsal massiv entgegenwirkten. Ich danke vor allem meinen Eltern für meine großartigen Geschwister Alexandra, Joachim und Markus. Lieben Dank gebührt auch meiner Tante Dorothee, die mir direkt und aus der Ferne immer wieder mit seelischer Unterstützung zur Seite stand.

8 Literaturverzeichnis

- Akamatsu, T., Hatakeyama, Y., Kojima, T. & Soeda, H. (1994): Echolocation rates of two harbour porpoises (*Phocoena phocoena*). *Marine Mammal Science*, Vol. **10**(4), 401-411.
- Amundin, M. & Andersen, S.H. (1983): Bony nares air pressure and nasal plug muscle activity during click production in the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, and the bottlenosed dolphin, *Tursiops truncatus*. *J. Exp. Biol.* **105**, 275-282.
- Amundin, M. & Cranford, T. (1990): Forehead anatomy of *Phocoena Phocoena* and *Cephalorhynchus commersonii*: 3-dimensional computer reconstructions with emphasis on the nasal diverticula. In: Thomas, Jeanette A. & Kastelein, Ronald A. (Hrsg.) *Sensory Abilities of Cetaceans*. Plenum Press, Plenum Publishing Corporation, New York, Series A: Life Sciences Vol. **196**, 1-18.
- Amundin, M., Kallin, E. & Kallin, S. (1988): The study of the sound production apparatus in the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, and the Jacobita, *Cephalorhynchus commersoni*, by means of serial cyro-microtome sectioning and 3-D computer graphics. In Moore (ed), *Animal sonar: processes and performance*. New York: Plenum Press Corporation, 61-66.
- Amundin, M. (1991a): Click repetition rate patterns in communicative sounds from the Harbour porpoise, *Phocoena phocoena*. In: *Sound production in odontocetes with emphasis on the harbour porpoise Phocoena phocoena*, Swede Publishing, Stockholm 1991, 91 - 111.
- Amundin, M. (1991b): Helium effects on the click frequency spectrum of the harbor porpoise, *Phocoena phocoena*. *J. Acoust. Soc. Am.* **90**(1), 53-59.
- Amundin, M. (1991c): Sound production in odontocetes with emphasis on the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*. Doctoral Dissertation, Stockholm Department of Zoology University of Stockholm, 128 Seiten.
- Amundin, M. (1991d): Variable transmission beam pattern in the high frequency click of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*. In: *Sound production in odontocetes with emphasis on the harbour porpoise Phocoena phocoena*, Swede Publishing, Stockholm 1991, 77 - 88.
- Arnason, U. & Gullberg A. (1996): Cytochrome b Nucleotide Sequences and the Identification of Five Primary Lineages of Extant Cetaceans, *Mol. Biol. Evol.* **13**(2), 407-417.
- Arnason, U., Gullberg, A., Gretarsdottir, S., Ursing, B., Janke, A. (2000): The mitochondrial genome of the sperm whale and a new molecular reference for estimating divergence dates. *J. Mol. Evol.*, Vol. **50**, 569-578.
- Arnason, U., Gullberg, A., Janke, A. (2004): Mitogenomic Analyses provide new insights into cetacean origin and evolution. *Gene*, Vol. **333**, 27-34.
- Aroyan, J.L. (1996): Three-dimensional numerical simulation of biosonar signal emission and reception in the common dolphin. Ph.D. Dissertation, Universty of California, Santa Cruz, CA.
- Aroyan, J.L., McDonald, M.A., Webb, S.C., Hildebrand, J.A., Clark, D., Laitman, J.T. & Reidenberg, J.S. (2000): Acoustic Models of Sound Production and Propagation. In: WWL Au, AN Popper. RR Fay (Hrsg.), *Hearing by Whales and Dolphins*, Springer, New York., 409-469.
- Asan, E. (2004): Geruchssystem. In: *Anatomie*, Bd.2. Hrsg: Benninghoff & Drenckhahn, Elsevier / Urban & Fischer, 16. Aufl., 746-754.
- Au, W.W.L.(1993): *The Sonar of Dolphins*. New York, Springer Verlag.

- Au, W., W.L. Benoit-Bird, K., Kastelein, R., Cranford, T. (2004): Array measurement of echolocation signals on the melon of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*). *J. Acoust. Soc. Am.*, Vol. **115**(5), S. 2374.
- Barnes, L.G. (1985): Evolution, taxonomy and antitropical distributions of the porpoises (Phocoenidae, Mammalia). *Mar Mamm Sci* **1**, 149-165.
- Benke, H. (1994): Menschlicher Einfluß und Schutzmaßnahmen, *Handbuch der Säugetiere Europas*, Vol **6**. Wiesbaden: AULA-Verlag GmbH.
- Bergmann, L., Schaefer, C. (1990): *Lehrbuch der Experimentalphysik*. Bd. 1: Mechanik/Akustik/Wärme, 10. Aufl., de Gruyter, Berlin, New York.
- Benke, H., Siebert, U., Lick, R., Bandomir, B. & Weiss, R. (1998): The current status of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) in German waters. *Arch. Fish. Mar. Res.* **46**, 97-123.
- Bjørge, A. & Donovan, G.P. (1995): *Biology of the Phocoenids*, Vol Special Issue **16**. Cambridge: The Int. Whal. Comm.
- Boenninghaus, G. (1902): Der Rachen von *Phocaena communis* Less. *Zoologische Jahrbücher*, Band **17**: 1-99.
- Boenninghaus, G. (1903): Das Ohr des Zahnwales, zugleich ein Beitrag zur Theorie der Schalleitung. *Zool. Jahrbuch*, Bd. 19, 13-360.
- Boyden, A. & Gemeroy, D. (1950): The relative position of the cetacea among the orders of mammalia as indicated by precipitin tests. *Zoologica, N.Y.* **35**, 145-151.
- Bryden, M. M. & Molyneux, G.S. (1986): Ultrastructure of encapsulated mechanoreceptor organs in the region of the nares. *Anatomy and physiology*, 99-107.
- Bucher, O. & Wartenberg, H. (1997): *Cytologie, Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen*, 12. Auflage. Bern: Verlag Hans Huber.
- Buhl, E.H. & Oelschläger, H.A. (1986): Ontogenetic development of the nervus terminalis in toothed whales. *Anatomy and Embryology* **173**, 285-294.
- Buhl, E.H. & Oelschläger, H.A. (1988): Morphogenesis of the brain in the Harbour Porpoise. *J. Comp. Neurol.* **277**, 109-125.
- Clarke, R. (1978): Buoyancy control as a function of the spermaceti organ in the sperm whale. *J. Mar. Biol. Ass.* **58**, 27-71.
- Comtesse-Weidner, P. (2007): Untersuchungen am Kopf des fetalen Narwal: *Mondon monoceros* - ein Atlas zur Entwicklung und funktionellen Morphologie des Sonarapparates. Inaugural-Dissertation FB Veterinärmedizin, Julius-Liebig-Universität Gießen.
- Coulombe, H.N., Ridgway, S.H. & Evans, W. E. (1965): Respiratory Water Exchange in Two Species of Porpoise. *Science*, Vol. **149**, 86-88.
- Cranford, T.W., Amundin, M. & Norris, K.S. (1996): Functional morphology and homology in the odontocete nasal complex: implications for sound generation. *J. Morph.* **228**, 223-285.
- Cranford, T.W., Van Bonn, W.G., Chaplin, M.S. Carr, J.A. Kamolnick, T. A. Carder, D.A. & Ridgway, S.H. (1997): Visualizing dolphin sonar signal generation using high speed video endoscopy. *J. Acoust. Soc. Am.* Vol. **102**, 5(2), 3123.
- Cranford, T.W. (2000): In Search of Impulse Sound Sources in Odontocetes. In: *Hearing in Whales and Dolphins*, Hrsg: W.W.L. Au, A.N. Popper, R.R. Fay, Springer Verlag, New York. 109-155.
- Curry, B.E. (1992): Facial anatomy and potential function of facial structures for sound production in the harbor porpoise (*Phocoena phocoena*) and Dall's porpoise (*Phocoenoides dalli*). *Can. J. Zool.* **70**(2), 2103 - 2114.

- de Burlet, H.M. (1913a): Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels.I. Über das Primordialcranium eines Embryo von *Phocaena communis*. Morph. Jahrb., Bd. **45**, 523-556.
- de Burlet, H.M. (1913b): Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels.II. Das Primordialcranium eines Embryo von *Phocaena communis* von 92 mm. Morph. Jahrb., Bd. **47**, 645-676.
- de Burlet (1914): Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. IV. Über das Primordialcranium eines Embryo von *Lagenorhynchus albirostris*. Morph. Jahrb., Bd. **49**, 39-406.
- de Burlet (1916): Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. V. Zusammenfassung des über den Knorpelschädel der Wale Mitgeteilten. Morphologisches Jahrbuch, Bd. **50**, 1-18.
- Degollada, E., Garcia Hartmann, M. & Lammers, M. (1996): A role for nasal pigmentation in odontocete species. In Evans PGH. (ed), Proceedings of the tenth annual conference of the European Cetacean Society, Vol **10**. Lisbon, Portugal, 309-310.
- Degollada, E., Garcia Hartmann, M. & Cranford, T.W. (1998): Histological structure of the sound generation complex in delphinoid cetaceans, In: (Hrsg.) Evans, P.G.H. & Parsons, E.C.M., Proceedings of the twelfth Annual Conference of the European Cetacean Society, Monaco, 298.
- Degollada, E., Hartmann, M.G. & Domingo, M. (1999): Glandular and lymphoid tissues in the nasal tract of odontocetes: Functional anatomy, 13th Annual Conference of the European Cetacean Society, Valencia.
- Diercks, K.J., Trochta, R.T., Greenlaw, C.F. & Evans, W.E. (1971): Recording and analysis of dolphin echolocation signals, J. Acoust. Soc. Am., Vol. **49**(6), 1729-1732.
- Dormer, K.S. (1979): Mechanism of sound production and air recycling in delphinids: cineradiographic evidence. J. Acoust. Soc. Am. **65**, 229-239.
- Evans, P.G.H. (1987): The natural history of whales & dolphins. New York: Facts on File, Inc.
- Evans, W.E. (1973): Echolocation by marine delphinids and one species of fresh-water dolphin. J. Acoust. Soc. Am. **54**, 191-199.
- Evans, W.E. & Maderson, P.F.A. (1973): Mechanisms of sound production in delphinid cetaceans: a review and some anatomical considerations. Am. Zool. **13**, 1205-1213.
- Fleischer, G. (1977): Über die Erforschung der Schall-Orientierung bei Delphinen und Walen. Jh. Ges. Naturkunde. Württemberg **132**, 18-34.
- Fleischer, G. (1982): Hörmechanismen bei Delphinen und Walen. HNO **30**, 123-130.
- Frankel, A.S. (2002): Sound Production. In: Encyclopedia of Marine Mammals. Hrsg: Perrin, W.F., Würsig, B., Thewissen, J.G.M, San Diego, Academic Press, 1126-1138.
- Friedl, W.A., Nachtigall, P.E., Moore, P.W.B., Chun, N.K.W., Haun, J.E., Hall, R.W. & Richards, J.L. (1990): Taste reception in the Pacific Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus gilli*) and the California Sea Lion (*Zalophus californianus*). In: J. Thomas, R. Kastelein (Hrsg.) Sensory Abilities of Cetaceans, Plenum Press, New York, 447-454.
- Fröhlich, E., Struck & Wild, K. (2003): Klinikleitfaden der Sonographie. Urban & Fischer Verlag.
- Gaskin, D.E. (1976): The evolution, zoogeography and ecology of cetacea. Oceanography and Marine Biology, Annual Review **14**, 247-346.
- Gaskin, D.E. (1984): The harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L.): Regional populations, status, and information on direct and indirect catches. Rep. Int. Whal. Comm. **34**, 569-586.
- Gaskin, D.E., Arnold, P.W. & Blair, B.A. (1974): *Phocoena phocoena*. Mammalian Species **42**, 1-4.

- Gaskin, D.E.; Smith, G.J.D.; Watson, A.P.; Yasui, W.Y. & Yurick, D.B. (1984): Reproduction in the porpoises (Phocoenidae): implications for management. Rep. int. Whal. Comm **34**, 569-586.
- Geneser, F. (1990): Histologie, Deutsche Ausgabe. Köln: Deutscher Ärzteverlag.
- Gingerich, Philip D., ul Haq, M., Zalmout, I.S., Khan, I.H., Malkani, M.S. (2001): Origin of Whales from Early Artiodactyls: Hands and Feet of Eocene Protocetidae from Pakistan, Science, Vol. **293**, 2239 - 2242
- Goldstone, A., Smith, E.L. (1966): Amino Acid Sequence of Whale Heart Cytochrome c*, J. Biol. Chem., Vol. **241** (19), 4480-4486.
- Griffin, D.R. (1946): The mechanism by which bats produce supersonic sounds. Anat. Rec. **96**: 519.
- Griffin, D.R. (1952): Mechanisms in the bat larynx for production of ultrasonic sounds. Fed. Proc. **11**: 59.
- Griffin, D. R. (1958): Listening in the Dark. New Haven, Yale University Press.
- Gruhl, K. (1911): Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Cetaceennase. Inaugural-Dissertation zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde der Hohen Philosophischen Fakultät der Königlichen Universität Breslau.
- Gurevich, V.S. (1980): A reconstructing technique for the nasal air sacs systems in toothed whales. In Busnel R-G, Fish JF (eds), Animal Sonar Systems. New York: Plenum Press, pp 905-908.
- Haldiman, J.T., Henk, W.G., Henry, R.W., Albert, T. F., Abdelbaki, Y.Z. & Duffield, Dennis W. (1985): Epidermal and papillary dermal characteristics of the bowhead whale (*Balaena mysticetus*). Anat. Rec., Vol. **211**, 391-402.
- Harrison, R.J. & Thurley, K.W. (1974): Structure of the epidermis in *Tursiops*, *Delphinus*, *Orcinus* and *Phocoena*. In: Harrison RJ (ed), Functional Anatomy of Marine Mammals, Vol **2**. London: Academic Press, pp 45-71.
- Heyning, J.E. (1989): Comparative facial anatomy of beaked whales (Ziphiidae) and a systematic revision among the families of extant odontoceti. Contributions in Science **405**, 1 - 64.
- Heyning, J.E. & Mead, J.G. (1990): Evolution of the nasal anatomy of Cetaceans, Vol Series **A**: Life Sciences Vol. **196**. New York: Plenum Publishing Corporation, New York and London.
- Hofmann, M. & Perry, S.F. (2004): Nervensystem u. Sinnesorgane. In: (Hrsg.) Westheide, W. u. Rieger, R., Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere, S. 68 - 89.
- Huggenberger, S. (2004): Functional morphology, development, and evolution of the upper respiratory tract in toothed whales (Odontoceti), Dissertation: <http://publikationen.sub.uni-frankfurt.de/volltexte/2004/388/> 263 Seiten
- Jacobs, M.S., Morgane, P.J. & McFarland, W.L. (1971): The Anatomy of the brain of the Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus*). Rhinic Lobe (Rhiencephalon). I. Palaeocortex, J. Comp. Neurol., Vol. **141**, 205-272.
- Jefferson, T.A., Curry, B.E. (1994): A global review of porpoise (*Cetacea: Phocoenidae*) mortality in gillnets. Biol Conservat., Vol. **67**, 167-183.
- Jepson, P.D., Baker, J.R., Allchin, C.R., Law, R.J., Kuiken, T., Rogan, E. & Kirkwood, J.K. (1999): Investigating potential associations between chronic exposure to polychlorinated biphenyls and infectious disease mortality in harbour porpoises from England and Wales. Sci. Total Environ. **243/244**, 339-348.
- Jepson, P.D., Arbelo, M., Deaville, R., Patterson, I.A.P., Castro, P., Baker, J.R., Degollada, E., Ross, H.M.,

- Herráez, P., Pocknell, A.M., Rodríguez, F., Howie, F.E., Espinosa, A., Reidt, R.J. Jaber, J.R., Martín, V., Cunningham, M.J. & Fernández, A. (2003): Gas-bubble lesions in stranded cetaceans, *Nature* **425**, 575-576.
- Junqueira, L.C.U., Carneiro, J. & Gratzl, M. (2005): *Histologie*. Springer, Heidelberg, 479 Seiten.
- Ketten, D.R.(2000): Cetacean Ears. In: *Hearing by Whales and Dolphins*. Hrsg.: Au, W.W.L., Popper, A.N., Fay, R.R., Springer, New York, 43-108.
- Kießler, G. (1981): Die Morphogenese des Chondrocraniums von *Phocoena phocoena* mit besonderer Berücksichtigung der Entwicklung der Ohrkapseln. Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Zahnmedizin des Fachbereiches der Humanmedizin der Johann Wolfgang Goethe-Universität Frankfurt am Main, 1-167.
- Kinze, C.C. (1994): *Phocoena phocoena* - Schweinswal oder Kleintümmler (auch Braunfisch). In Robineau D, Duguy, Raymond, Klima Milan (ed), *Handbuch der Säugetiere Europas*, Vol **6**. Wiesbaden: AULA-Verlag, 242-264.
- Kleineidam, R.G., Pesole, G., Breukelman, H.J., Beintema, J.J., Kastelein, R.A. (1999): Inclusion of Cetaceans Within the Order Artiodactyla Based on Phylogenetic Analysis of Pancreatic Ribonuclease Genes. *J. Mol. Evol.*, Vol. **48**, 360-368.
- Klima, M. (1987): Morphogenesis of the nasal structures of the skull in toothed whales (Odontoceti). *Morphogenesis of the mammalian skull* **13**, 105-121.
- Klima, M. (1992a): Schwimmbewegungen und Auftauchmodus bei Walen und bei Ichthyosauriern. I: Anatomische Grundlagen der Schwimmbewegungen. *Natur und Museum* **122**, 1-36.
- Klima, M. (1992b): Schwimmbewegungen und Auftauchmodus bei Walen und bei Ichthyosauriern. II: Vergleich des Auftauchmodus. *Natur und Museum* **122**, 73-100.
- Klima, M. (1994): Anpassungen an die aquatische Lebensweise, *Handbuch der Säugetiere Europas*, Sonderdruck, Vol **6**. Wiesbaden: AULA-Verlag GmbH, 49-79.
- Klima, M. (1995): Cetacean phylogeny and systematics based on the morphogenesis of the nasal skull. *Aquatic Mammals*, Vol. **212**, 79-89.
- Klima, M. (1999): Development of the cetacean nasal skull. *Advances in anatomy, embryology, and cell biology* **149**, 1-143.
- Klima, M. & Bree, v.P.J.H. (1985): Überzählige Skeletelemente im Nasenschädel von *Phocoena phocoena* und die Entwicklung der Nasenregion bei den Zahnwalen. *Gegenbaurs morph. Jahrb., Leipzig* **131**, 131-178.
- Klima (2004): Cetacea, Wältiere. In: (Hrsg.) Westheide, W. u. Rieger, R. *Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere*. Spektrum Verlag, Gustav Fischer, 630-644.
- Knospe, C. (1989): Zur Wasseranpassung der Walhaut. *Anatomia, Histologia, Embryologia* **18**, 193-198.
- Kolchin, S.P. & Belkovich, V.M. (1973): Tactile sensitivity in *Delphinus delphis*. *Zoologiceskiy Zhurnal*, Vol. **52**, 620-622.
- Korting H.C., Gottlöber P., Schmid-Wendtner M.-H. & Peter, R.U. (1999): *Ultraschall in der Dermatologie*. Ein Atlas. Blackwell, Berlin, 1-115.
- Kossatz, L.S. (2006): Morphologie, Anatomie und Computertomographie des Ohres bei Zahnwalen. Ein Beitrag zur Funktionalität des Mittelohres. Dissertation, J.W.Goethe-Universität, Frankfurt/Main. 1-197.
- Kramer, M.O. (1960): The dolphin's secret. *The New Scientist* **7**, 1118-1120.

- Kremer, H. (1990): Zur Situation der Wale in der Nordsee - unter besonderer Berücksichtigung des Schweinswales (*Phocoena phocoena* L.). In Lozán JL, Lenz W, Rachor E, Watermann B, Westernhagen Hv (eds), Warnsignale aus der Nordsee. Berlin: Paul Parey, 330-342.
- Kühnel, W. (1999): Taschenatlas der Zytologie, Histologie und mikroskopischen Anatomie, 10. ed. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Kükenthal, W. (1893): Vergleichend-Anatomische und Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren. Denkschriften der Medicinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena **3**. Band, 322 - 349.
- Kutznezov, V.B. (1990): Chemical sense of dolphins: quasi-olfaction. In: Sensory Abilities of Cetaceans. Hrsg: Thomas, J. A., Kastelein, R. A. Plenum Publishing Corporation, Series A: Life Sciences Vol. **196**, New York., 481-503.
- Laitman, J.T. & Reidenberg, J.S. (1998): Evolution of the vocal folds in cetaceans. European Research on Cetaceans, Vol.**12**, 286-289.
- Lawrence, B. & Schevill, W.E. (1956): The functional anatomy of the delphinid nose. Bull. Mus. Comp. Zool. **114**, 103-197.
- Liebich, H.-G. (1990): Funktionelle Histologie. Farbatlas und Kurzlehrbuch der mikroskopischen Anatomie der Haussäugetiere. Schattauer, 1-353.
- Ling, J.K. (1974): The integument of marine mammals. In Harrison RJ (ed), Functional Anatomy of Marine Mammals, Vol **2**. London: Academic Press, 1-44.
- Lockyer, C. (1995): Investigation of aspects of the life history of the harbour porpoise, *Phocoena phocoena*, in British Waters. In Bjørge A, Donovan GPH (eds), Biology of the Phocoenids, Cambridge. Int. Whal. Com., 189-197.
- Mackay, R. S. & Liaw, H.M. (1981): Dolphin Vocalization Mechanisms. Science Vol. 212, 676-678.
- Maderson, P.F.A. (1968): The histology of the nasal epithelia of *Tursiops truncatus* (Cetacea) with preliminary observations on a series of glandular structures. American Zoologist (abstract no. 364), Vol.**8**, 810.
- Maier, W., Olsson, L., Goldschmidt, A. (2004). Kopf. In: Spezielle Zoologie, 2. Teil: Wirbel- oder Schädeltiere Hrsg.: Westheide, W. u. Rieger, R..Spektrum/Gustav Fischer, 31 - 44.
- Mead, J.G. (1975): Anatomy of the external nasal passages and facial complex in the Delphinidae (Mammalia: Cetacea). Smithsonian contributions to zoology **207**, 1-72.
- Milinkovitch, M.C. (1992): DNA-DNA hybridizations support ungulate ancestry of Cetacea, J. Evol. Biol., Vol. **5**, 149-160.
- Milinkovitch, M. C., Orti, G., Meyer, A. (1993): Revised phylogeny of whales suggested by mitochondrial ribosomal DNA sequences. Nature, Vol. **361**, 346-348.
- Miller, G.S. (1923): The telescoping of the cetacean skull. Smithsonian Miscellaneous Collections, Vol. **76** (5), 1-71.
- Møhl, B. & Andersen, S. (1973): Echolocation: high-frequency component in the click of the harbour porpoise (*Phocoena ph. L.*). J. Acoust. Soc. Am. **54**, 1368-1372.
- Moris, F.(1969): Etude anatomique de la région céphalique du marsouin *Phocaena phocaena* L.(Cetace odontocete). Mammalia **33**, 666-726.
- Nachtigall, P.E., Hall, R.W. (1984): Taste reception in the bottlenosed dolphin. Acta Zoolog. Fennica, Vol. **172**, 147-148.
- Neuweiler, G. (1993): Biologie der Fledermäuse. Thieme, Stuttgart.

- Nikaido, M., Rooney, A.P., Okada, N. (1999): Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: Hippopotamuses are the closest extant relatives of whales. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, Vol. **96**, 10261-10266.
- Norris, K.S.; Dormer, K.J.; Pegg, J. & Liese, G.J. (1971): The mechanism of sound production and air recycling in porpoises: a preliminary report, *Proc. 8th Ann. Conf. on Biol. Sonar and Diving Mammals*. Fremont, 113-129.
- Norris, K.S. & Harvey, G.W. (1974): Sound transmission in the porpoise head, *J. Acoust. Soc. Am.*, Vol. **56**(2), 659-664.
- Novick, A. (1955): Laryngeal muscles of the bat and production of ultrasonic sounds. *Am. J. Physiol.*, 183: 648.
- Nummela, S., Thewissen, J.G.M., Balpal, S., Hussain, S.T. (2004): Eocene evolution of whale hearing. *Nature*, Vol. **430**, 776-778.
- Nummela, S., Hussain, S.T., Thewissen, J.G.M. (2006): Cranial Anatomy of Pakicetidae (Cetacea, Mammalia). *J. Vert. Paleo* **26**(3), 746-759.
- Oelschläger, H.A. (1978): Erforschungsgeschichte, Morphologie und Evolution der Wale. *Natur und Museum* **108**, 317-356.
- Oelschläger, H.A. (1986): Comparative Morphology and Evolution of the Otic Region in Toothed Whales (Cetacea, Mammalia). *Am. J. Anat.*, 177: 353-368.
- Oelschläger, H.A. (1989): Early Development of the Olfactory and Terminalis Systems in Baleen Whales. *Brain Behav. Evol.*, Vol. **34**, 171-183.
- Oelschläger, H.A. (1990): Evolutionary morphology and acoustics in the dolphin skull. In: Thomas J, Kastelein R (Hrsg.), *Sensory abilities of cetaceans*. New York: Plenum Press, pp 137-162.
- Oelschläger, H.A. (1992): Development of the olfactory and terminalis systems in whales and dolphins. *Chemical Signals in Vertebrates VI*, 141-147.
- Oelschläger, H.A. & Buhl, E.E. (1985a): Occurrence of an olfactory bulb in the early development of the harbor porpoise (*Phocoena phocoena* L.). In: Duncker, Fleischer (Hrsg.) *Fortschritte der Zoologie*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Vol. **30**, 695-698.
- Oelschläger, H.A. & Buhl, E.E. (1985b): Development and rudimentation of the peripheral olfactory system in the harbor porpoise *Phocoena phocoena* (Mammalia: Cetacea). *J. Morph.*, Vol. **184**, 351-360.
- Oelschläger, H.A. & Kemp, B. (1998): Ontogenesis of the sperm whale brain. *J. Comp. Neurol.*, 399(2), 210-228.
- Oelschläger, H.A. & Oelschläger, J.S. (2002): Brain. in: *Encyclopedia of Marine Mammals*. Hrsg. Perrin, W.F., Würsig, B. & Thewissen, J.G.M. Academic Press, San Diego, 133-158.
- O'Leary, M.A. & Geisler, J.H. (1999): The position of Cetacea Within Mammalia, Phylogenetic Analysis of Morphological Data from Extinct and Extant Taxa. *Syst. Biol.*, Vol. **48**(3), 455-490.
- Palmer, E. & Weddell, G. (1964): The relationship between structure, innervation and function of the skin of the bottle nose dolphin (*Tursiops truncatus*). *Proc. Zool. Soc. Lond.* **143**, 553-568.
- Perrin, W.F., Würsig, B., Thewissen, J.G.M. (2002): *Encyclopedia of Marine Mammals*, Academic Press, San Diego, 1-1414.
- Pfeiffer, C.J. & Menon, G.K. (2002): Cellular Ultrastructural and Biochemical Specializations in the Cetacean Epidermis. In: *Molecular and Cell Biology of Marine Mammals*. (Hrsg.) Pfeiffer, C.J., Krieger Publishing Company, Malabar, Florida, 396-411.

- Price, S.A., Bininda-Emonds, O.R.P., Gittleman, J.L. (2005): A complete phylogeny of the whales, dolphins and even-toed hoofed mammals (Cetartiodactyla). *Biol. Rev.*, Vol. **80**, 445-473.
- Purves, P.E. (1967): Anatomical and experimental observations on the cetacean sonar systems. In: *Animal Sonar Systems*, Vol **1**, 197-270.
- Purves, P.E. & Pilleri, G.E. (1983): *Echolocation in whales and dolphins*. London: Academic Press, 1-261.
- Rauschmann, M.A., Huggenberger, S., Kossatz, L.S. & Oelschläger, H.A. (2006): Head Morphology in Perinatal Dolphins: A Window Into Phylogeny and Ontogeny. *J. Morph.*, 267, 1295-1315.
- Raven, H.C. & Gregory, W.K. (1933): The spermaceti organ and nasal passages of the sperm whale (*Physeter Catodon*) and other odontocetes. *American Museum Novitates*, 1-18.
- Rawitz, B. (1900): Die Anatomie des Kehlkopfes und der Nase von *Phocaena communis* Cuv. *Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie* Band **XVII**, 245 - 354.
- Ray, J. (1671): An account of the dissection of a porpoise. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **6**, 2274-2279.
- Read, A.J. (1990a): Age at sexual maturity and pregnancy rates of harbour porpoises *Phocoena phocoena* from the Bay of Fundy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**, 561-565.
- Reidenberg, J.S. & Laitman, J.T. (1987): Position of the Larynx in Odontoceti, *Anat. Rec.*, Vol. **218**, 98-106.
- Reidenberg, J.S. & Laitman, J.T. (1988): Existence of Vocal Folds in the Larynx of Odontoceti (Toothed Whales). *Anat. Rec.*, Vol. **221**, 884-891.
- Reynolds, J.E. & Rommel, S.A. (1999): *Biology of Marine Mammals*. Smithsonian Institution Press, Washington. 1-578.
- Richardson, M.K. & Oelschläger, H.A. (2002): Time, pattern, and heterogeneity: a study of hyperphalangy in the dolphin embryo flipper. *Evol. Dev.* 4(6), 435-444.
- Ridgway, S.H. & Carder, D.A. (1988): Nasal pressure and sound production in an echolocating white whale, *Delphinapterus leucas*. In Nachtigall P.E., Moore P.W.B. (eds), *Animal Sonar: Processes and Performance*, Vol **156**. New York: Plenum Press, 53-60.
- Ridgway, S.H. & Carder, D.A. (1990): Tactile sensitivity, somatosensory responses, skin vibrations, and the skin surface ridges of the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. In: J. Thomas & R. Kastelein (Hrsg.) *Sensory Abilities of Cetaceans*. Plenum Press, New York, 163-179.
- Ridgway, S.H., Carder, D.A., Green, R.F., Gaunt, A.S., Gaunt, S.L.L. & Evans, W.E. (1980): Electromyographic and pressure events in the nasolaryngeal system of dolphins during sound production, Vol **28**. New York: Plenum Press.
- Ridgway, S.H., Demski, L.S., Bullock, T.H. & Schwanzel-Fukuda, M. (1987): The terminal nerve in odontocete cetaceans. *Ann. NY Acad. Sci.*, **519**: 201-212.
- Rieder, N. & Schmidt, K. (1987): *Morphologische Arbeitsmethoden in der Biologie*. Weinheim: VCH Verlagsgesellschaft.
- Romeis, B. (1989): *Mikroskopische Technik*, München, Urban & Schwarzenberg, 17. Aufl., 1-697.
- Rodionov, V.A. (2001): Anatomy of the Supracranial Air Cavities in the Bottlenose Dolphin *Tursiops truncatus* (Cetacea) as Related to Problems of Mathematical Modeling. *Doklady Biological Sciences*, Vol. **381**, 547-550.
- Schenkkan, E.J. (1971): The occurrence and position of the "connecting sac" in the nasal tract complex of small odontocetes (Mammalia, Cetacea). *Beaufortia* **19**, 37-43.

- 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.
- Schenkkan, E.J. & Purves, P.E. (1973): The comparative anatomy of the nasal tract and the function of the spermaceti organ in the Physeteridae (Mammalia, Odontoceti). *Bijdragen tot de Dierkunde* **43**, 93-112.
- Schevill, W.E. & Lawrence, B. (1956): Food-Finding by a captive porpoise (*Tursiops truncatus*). *Breviora*, Vol. **53**, 1-15.
- Schevill, W.E., Watkins, W.A. & Ray, C. (1969): Click structure in the porpoise, *Phocoena phocoena*. *J. Mammal.* **50**, 721-728.
- Scholander, P.F. & Schevill, W.E. (1955): Counter-Current Vascular Heat Exchange in the Fins of Whales. *J. Appl. Physiol.* Vol. **8**, 279-282.
- Schulze, G. (1996): Die Schweinswale, 2. überarbeitete Auflage, Vol **583**. Magdeburg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Schwerdtfeger, W.K., Oelschläger, H.A. & Stephan, H. (1984): Quantitative neuroanatomy of the brain of the La Plata dolphin, *Pontoporia blainvillei*. *Anat. Embryol.* **170**, 11-19.
- Shimamura, M., Yasue, H., Ohshima, K., Abe, H., Kato, H., Kishiro, T., Goto, M., Munechika, I., Okada, N. (1997): Molecular evidence from retroposons that whales form a clade within even-toed ungulates. *Nature*, Vol. **388**, 666-670.
- Simpson, J.G. & Gardner, M.B. (1972): Comparative microscopic anatomy of selected marine mammals - integumentary system. In: Ridgway (Hrsg.) *Mammals of the Sea - Biology and Medicine*, Charles C. Thomas, Springfield, 363-378.
- Sinclair, J.G. (1951a): The terminal olfactory complex in the porpoise. *Tex. J. Sci.*, Vol. **3**: 251.
- Sinclair, J.G. (1951c): Development of the anterior cerebral nerve plexus, *Texas Reports on Biology and Medicine*, Vol. **9**, 805-810.
- Sinclair, J.G. (1966): The Olfactory Complex of Dolphin Embryos. *Texas Reports on Biology and Medicine*, Vol. **24**, 426-431.
- Slijper, E.J. (1936): Die Cetaceen. Vergleichend-anatomisch und systematisch. *Capita Zoologica*, Haag, Martinus Nijhoff, Vol. **VII**, 590 Seiten.
- Slijper, E.J. (1962): Whales. Hutchinson, London. 475 Seiten.
- Sokolov, W. (1960): Some similarities and dissimilarities in the structure of the skin among the members of the suborders odontoceti and mystacoceti (cetacea). *Nature* **185**, 745-747.
- Sokolov, W. (1962): Adaptations of the mammalian skin to the aquatic mode of life. *Nature* **195**, 464-466.
- Sokolov, V., Bulina, I. & Rodionov, V. (1969): Interaction of dolphin epidermis with flow boundary layer. *Nature*, Vol. **222**, 267-268.
- Sokolov, V. & Kalashnikova, M. (1971): The Ultrastructure of Epidermal Cells in *Phocoena phocoena*. *Investigations on Cetacea*, Vol. **III**(2), 194-199.
- Sokolov, V.E., Kalashnikova, M.M. & Rodionov, V.A. (1973): Micro- and Ultrastructure of the skin in the harbour porpoise (*Phocoena phocoena*). In: K.K. Chapskii, V.E. Sokolov (Hrsg.): *Morphology and Ecology in Marine Mammals*, John Wiley & Sons, Chicester, 82-101.
- Spearman, R.I.C. (1972): The epidermal stratum corneum of the whale. *J. Anat.* **113**, 373-381.

- Starck, D. (1982): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage, Vol Band 3: Organe des aktiven Bewegungsapparates, der Koordination, der Umweltbeziehung, des Stoffwechsels und der Fortpflanzung. Berlin: Springer-Verlag., 1-1110.
- Storch, G. (2004): Mammalia. In: (Hrsg.) Westheide, W. u. Rieger, R., Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere. Spektrum Verlag, Gustav Fischer, 445 - 471.
- Storch, V. & Welsch, U. (1994): Kurzes Lehrbuch der Zoologie. Gustav Fischer, 7. Auflage, 593 Seiten.
- Stromberg, M.W. (1989): Dermal-Epidermal relationships in the skin of the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). Anat. Histol. Embryol., Vol. **18**, 1-13.
- Strutz, J. & Mann, W. (2001): Praxis der HNO-Heilkunde, Kopf- und Halschirurgie. Thieme, 171 Seiten.
- Thewissen, J.G.M. & Hussain, S.T. (1993): Origin of underwater hearing in whales. Nature, Vol. **361**, 444-445.
- Thewissen, J.G.M., Williams, E.M., Roe, L.J., Hussain, S.T. (2001): Skeletons of terrestrial cetaceans and the relationship of whales to artiodactyls. Nature, Vol. **413**, 277-281.
- Van Valen, L. (1968): Monophyly or Diphlyly in the origin of Whales. Evolution, Vol. **22**, 37-41.
- Varanasi, U. & Malins, D. C. (1972): Triacylglycerols Characteristic of Porpoise Acoustic Tissues: Molecular Structures of Diisovaleroylglycerides. Science, Vol. **176**, 926-928.
- Vinther, M. (1997): Incidental Catch of Harbour Porpoise (*Phocoena phocoena*) in the Danish North Sea Gillnet Fisheries. Preliminary Results. Quality Status Report. Proceedings of the Scientific Symposium on the North Sea 1993, Ebeltoft.
- Vinther, M. & Larsen, F. (2004): Updated estimates of harbour porpoise (*Phocoena phocoena*) bycatch in the Danish North Sea bottom-set gillnet fishery, J. Cetacean Res. Manage. **6**(1): 19-24.
- Von Baer, K.E. (1826): Die Nase der Cetaceen erläutert durch Untersuchung der Nase des Brautfisches (*Delphinus phocaena*). Isis von Oken **7-12**, 811-847.
- Von Specht, H. (2001): Audiometrie, elektrophysiologische Verfahren.
www.uni-magdeburg.de/fme/khno/audio/studium/hno/Audiom-EIPhys.Doc, 1-11.
- Wartzok, D. & Ketten, D.R. (1999): Marine Mammal Sensory Systems. In: (Hrsg.) J.E. Reynolds & S.A. Rommel, Biology of Marine Mammals, 117-175.
- Wehner, R. & Gehring, W. (1990): Zoologie, 22. ed. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Westheide, W. & Rieger, R. (2004): Spezielle Zoologie. Teil 2: Wirbel- oder Schädeltiere. Spektrum/Gustav Fischer, 712 Seiten.
- Williams, T.M., Davis, R. W., Fuiman, L. A., Francis, J., Le Boef, B. J., Horning, M., Calambokidis, J. & Croll, D. A. (2000): Sink or swim: Strategies for cost-efficient diving by marine mammals. Science, Vol. **288**, 133-136.
- Williams, T.M. (2002): Swimming. In: Perrin, W.F., Würsig, B., Thewissen, J.G.M. (Hrsg.), Encyclopedia of Marine Mammals, Academic Press, San Diego, 1213-1222.

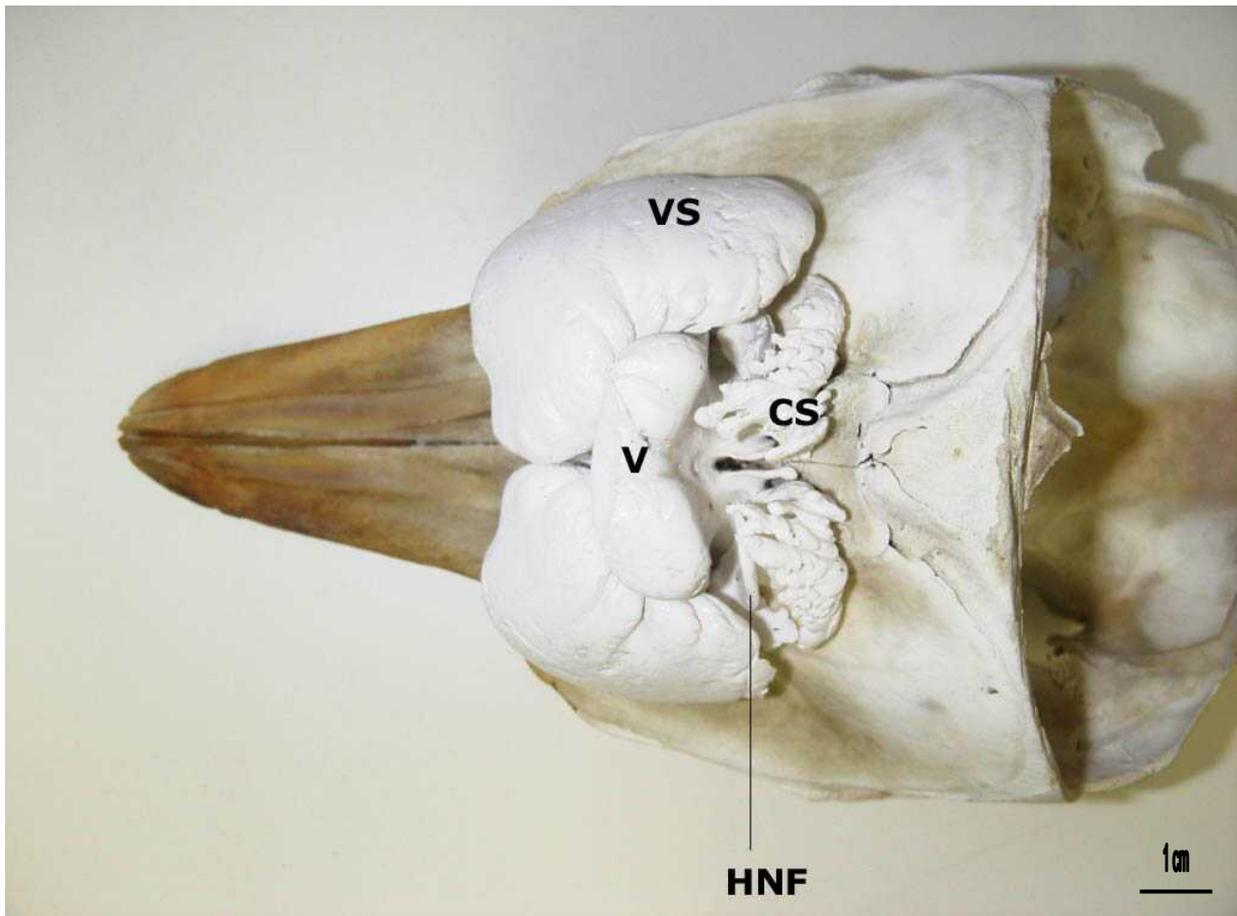


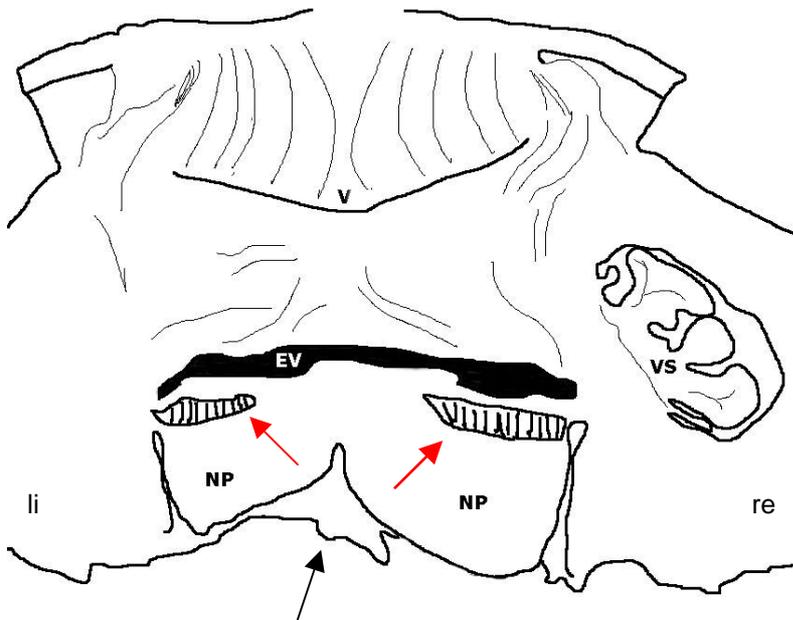
Abb. 4.1: Aufsicht auf den Schädel inkl. Korrosionspräparat des nasalen Luftsacksystems von *Phocoena phocoena*. Unter den prominenten Vestibularsäcken (**VS**) befinden sich das Vestibulum (**V**) und, angeschmiegt an die Schädelkapsel, die Caudalsäcke (**CS**). Zwischen Vestibulum und Caudalsack liegt der hintere Nasofrontalsack (**HNF**). Von den paarig angelegten Luftsäcken sind nur rechtsseitige beschriftet. (Der hintere Teil der Schädelkapsel wurde für die Entnahme des Gehirns entfernt.).



Abb. 4.2: Rostrolaterale Ansicht des Korrosionspräparats: **P**: Prämaxillarsack, **V**: Vestibulum, **VNF**: vorderer Nasofrontalsack, **VS**: Vestibularsack. Rechte Seite beschriftet.



Abb. 4.3



Schematische Übersicht zu **Abb. 4.3** mit Blick auf die innere, rostrale Seite des epicranialen Respirationstrakts von der vorderen Blaslochlippe (oben) bis zur Nasenscheidewand: **EV**: Eingang Vestibularsäcke. **li**: links, **NP**: nasal plug, **re**: rechts, **VS**: rechter Vestibularsack, angeschnitten, **V**: Vestibulum. Rote Pfeile zeigen auf vordere Stimmlippen, schwarzer Pfeil zeigt auf die Nasenscheidewand.

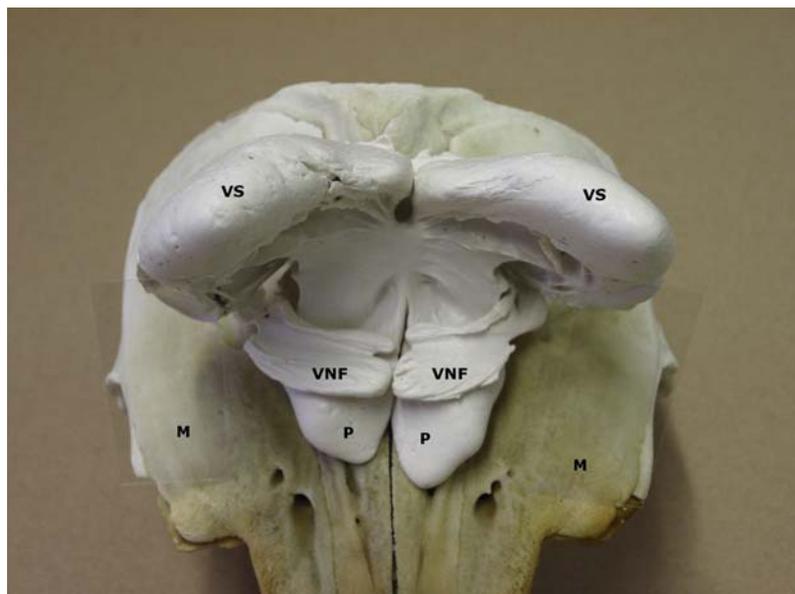


Abb. 4.4: Rostradorsale Aufsicht auf fazialen Schädel von *Phocoena phocoena* mitsamt Korrosionspräparat. Rostrale Enden der Vestibularsäcke (**VS**) sind angehoben, um die Topographie der vorderen Nasofrontalsäcke (**VNF**) und Prämaxillarsäcke (**P**) besser darzustellen. **M**: Maxillare.

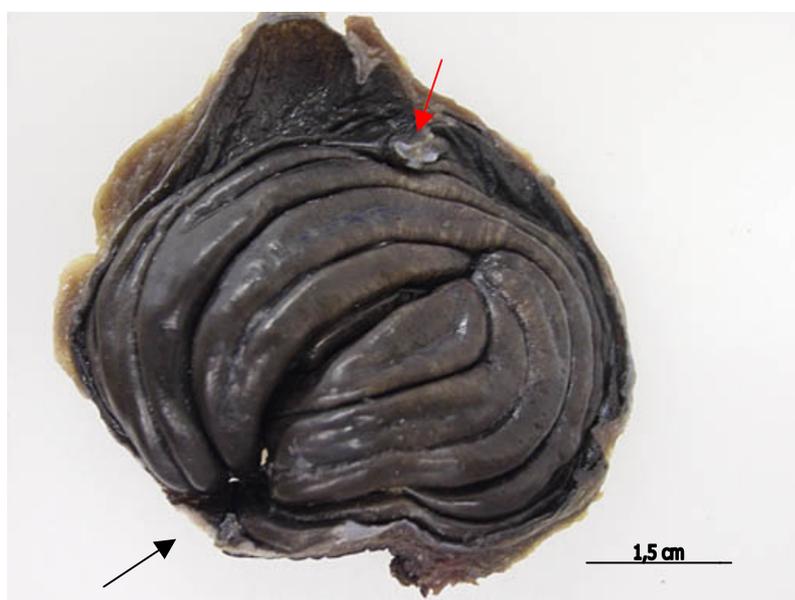


Abb. 4.5: Aufsicht auf den Boden eines eröffneten rechten Vestibularsacks. Parallele, pigmentierte bindegewebige Leisten ziehen konzentrisch von der Öffnung des Sacks (schwarzer Pfeil) nach außen und kommunizieren dort z.T. zu Ringen. Am oberen Bildrand ist das rostrale Ende des Vestibularsacks zu sehen mit der knorpeligen Verbindung (roter Pfeil).



Abb. 4.6: Aufsicht auf das häutige Dach (links) und den ausgesteiften Boden (rechts) des rechten Vestibularsacks. **KN**: Knorpelige Verbindung zwischen Dach und Boden des Vestibularsacks.



Abb. 4.7: Querschnitt Vestibularsack. Die hellen Bereiche kennzeichnen die Leisten mit intensiver Kollagen-einlagerung.

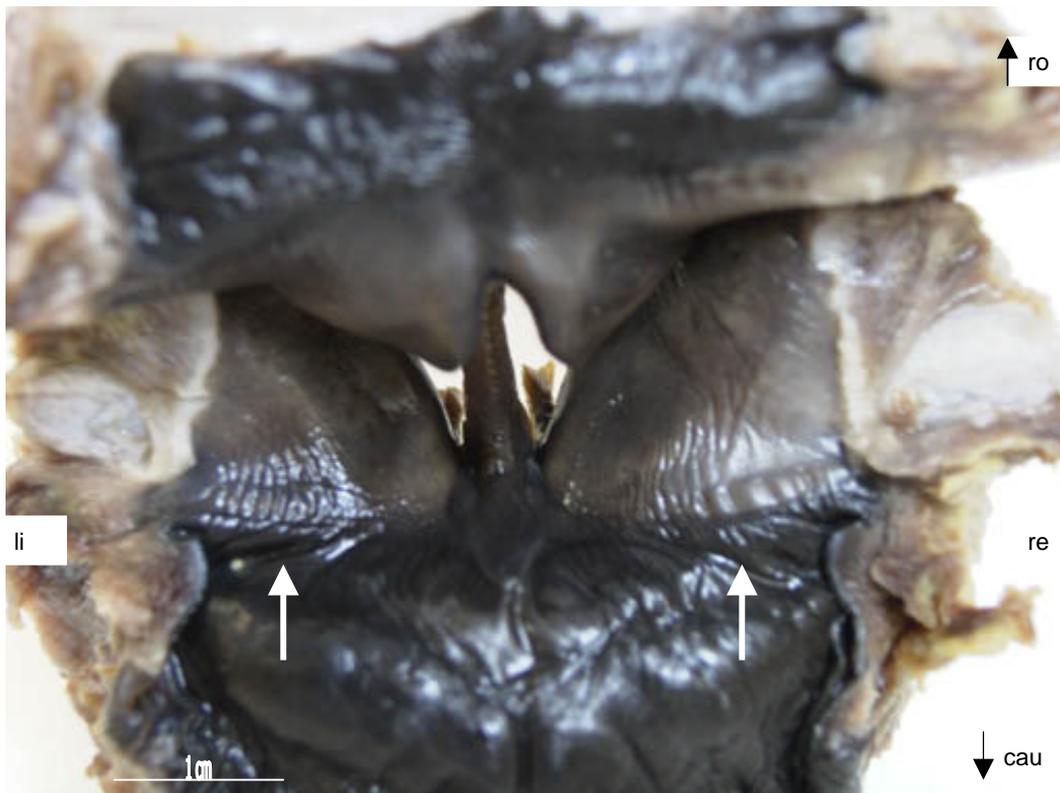


Abb. 4.8: Dorsale Einsicht in den oberen Respirationstrakt auf 'nasal plug' und 'monkey lips/ dorsal bursae'-Komplex'(ML/DB). In der Bildmitte ist die Nasenscheidewand zu erkennen, darunter links und rechts die welligen Bereiche (Stimmlippen, weiße Pfeile), links feiner gewellt als rechts. Oberhalb der Nasenscheidewand sind die beiden 'nasal plugs' zu erkennen. Der gesamte abgebildete Bereich des Respirationstraktes ist dunkel pigmentiert. Der Respirationsspalt wurde lateral eröffnet, um die Stimmbereiche besser sichtbar zu machen. Beide Vestibularsäcke sind entfernt. **li:** links, **re:** rechts, **cau:** caudal, **ro:** rostral.



Abb. 4.9 : Rostrale Aufsicht auf rechten 'nasal plug'. Umliegendes Gewebe wurde entfernt.

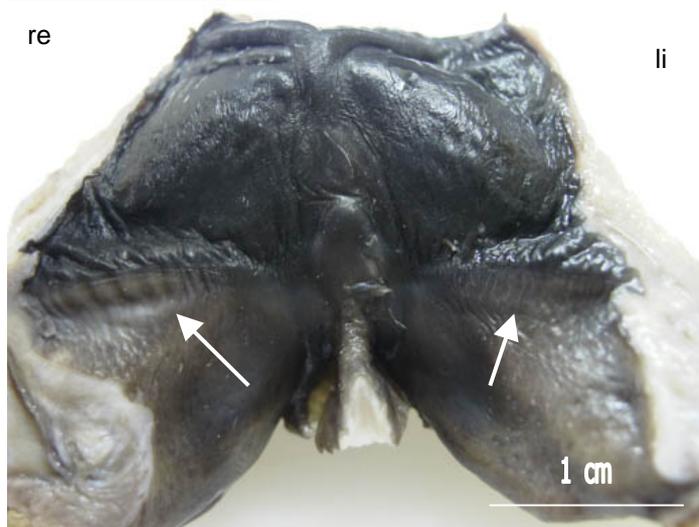


Abb. 4.10: Rostrale Ansicht auf beide Blaslochligamentsepten unterhalb des gewellten MLDB-Komplexes (weiße Pfeile). Gut zu erkennen sind die unterschiedlichen Wellengrößen. Mittig befindet sich angeschnitten die Nasenscheidewand.



Abb. 4.11: Fettkörper der vorderen Stimmlippe, oberhalb des rechten 'nasal plug', angeschnitten (weißer Pfeil).

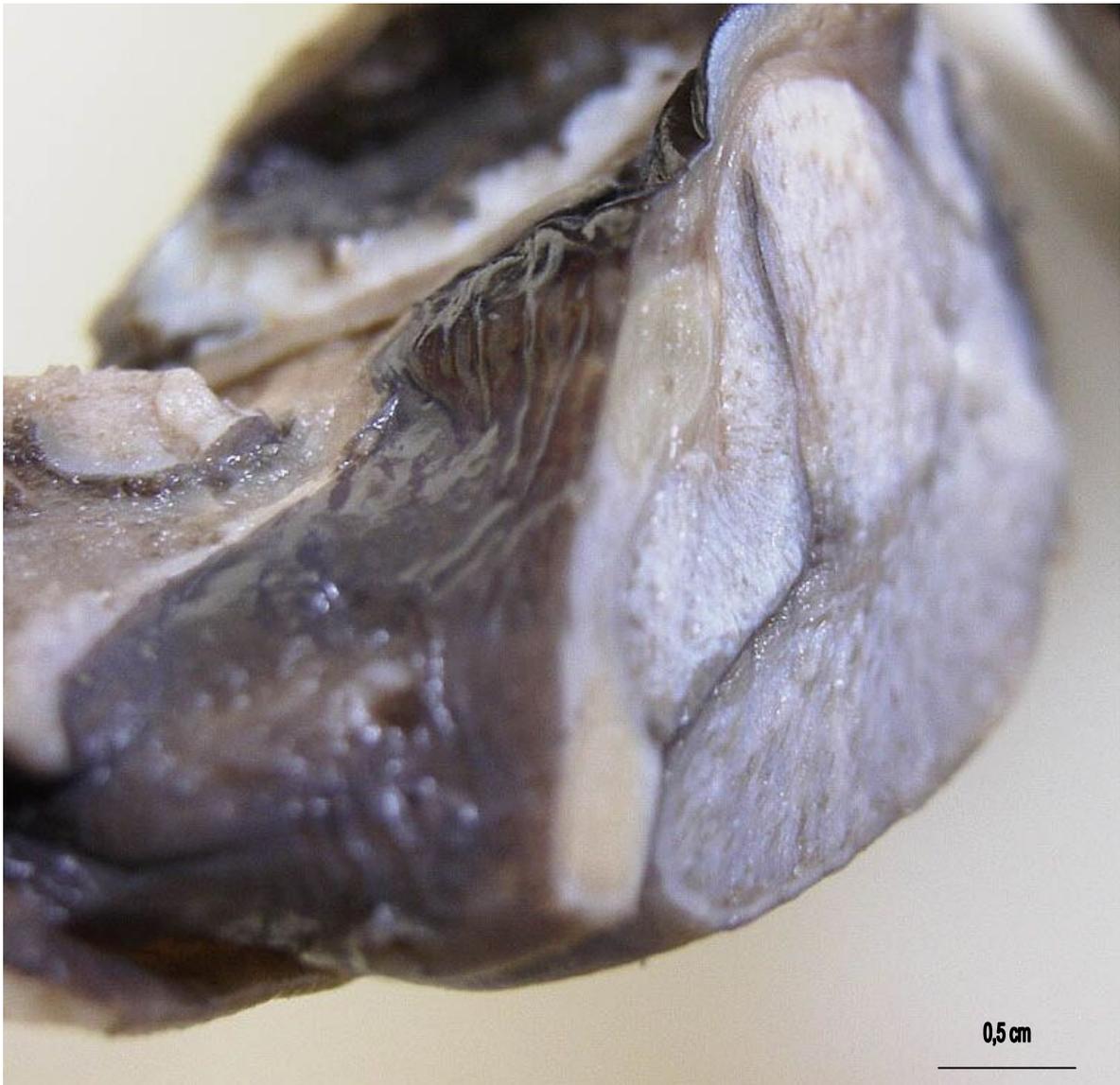
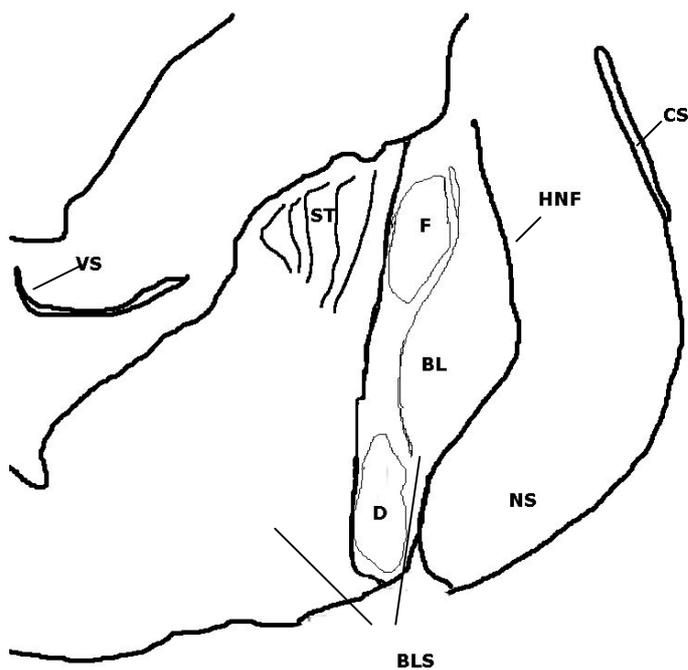


Abb. 4.12



Schema zu **Abb 4.12.**: Sagittaler An-schnitt des epicranialen Respirations-trakts im Bereich der rechten caudalen Stimmlippe. **BL**: Blaslochligament, **BLS**: Blaslochligamentseptum, **CS**: Caudal-sack, **D**: exokrine Drüse im ventralen Bereich des Blaslochligamentseptums. **F**: rechter hinterer Fettkörper (posterior-dorsale Bursa), **HNF**: hinterer Nasofrontalsack, **NS**: Nasofrontalseptum, **ST**: rechte hintere Stimmlippe, **VS**: rechter Vestibularsack.

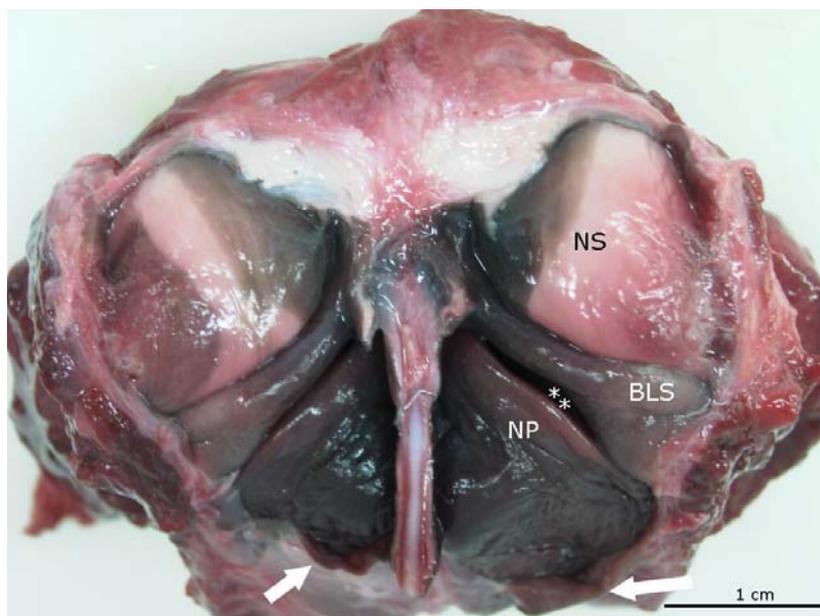


Abb. 4.13: Nasenkomplex, ventrocaudale Ansicht. Die Nasenscheidewand (Cartilago septum nasi) befindet sich senkrecht in der Bildmitte, von oben caudal nach unten, rostral gerichtet. Rechte Seite beschriftet. **BLS:** Blaschli-Ligament-Septum, **NP:** 'nasal plug', **NS:** Nasofrontalseptum. **: Hauptatemweg. Gut zu erkennen ist die unterschiedliche Pigmentierung der Nasofrontalsepten. Am unteren Bildrand liegen leicht abgeklappt die pigmentierten Epithelien der Prämaxillarsäcke (weiße Pfeile). Zwischen Nasofrontalseptum (NS) und Blaschli-Ligament-Septum (BLS) liegt der Eingang zum Nasofrontalsack. Für diese Ansicht wurde der nasale Komplex vom Periost der Ethmoidalia und dem unteren Vestibulum getrennt.

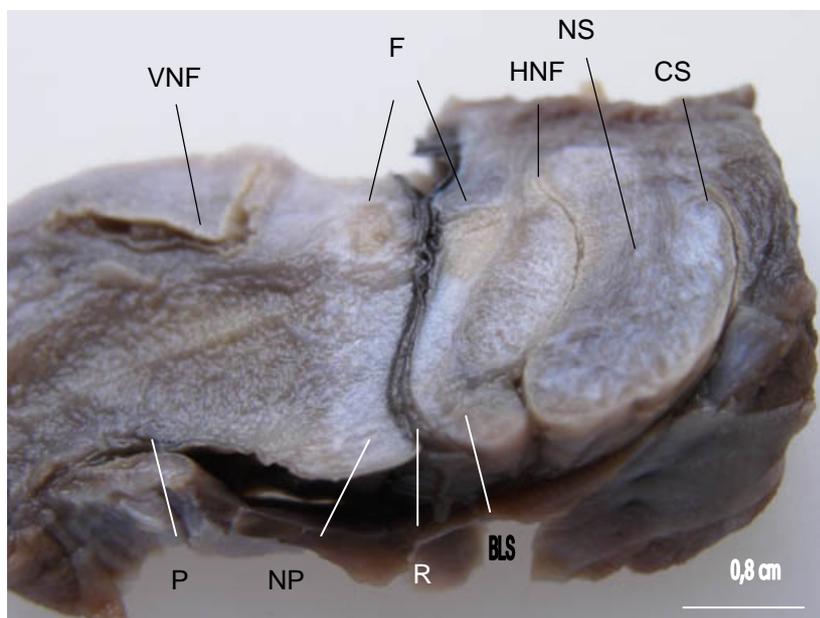


Abb. 4.14: Parasagittalschnitt des Respirationstrakts **R** und der rechten Luftsäcke: Mittig pigmentiert liegt der Hauptatemweg, gut zu erkennen die rundlichen Fettkörper **F** (gelblich). Links: Vorderer Nasofrontalsack **VNF**, rechts: Hinterer Nasofrontalsack **HNF** und Caudalsack **CS**. Zwischen **CS** und **HNF** liegt das Nasofrontalseptum **NS**. Unter dem vorderen Nasofrontalsack liegt der 'nasal plug'-Muskel, darunter der Prämaxillarsack **P**. Unter dem vorderen rechten Fettkörper liegt der 'nasal plug' **NP**. Ihm gegenüber liegt caudal das Blaschli-Ligament-Septum **BLS**.



Abb. 4.15: Querschnitt Vestibularsack, Azan. **1:** Epitheliale Auskleidung des Dachs. **2:** Ventrale Leisten, Azan, 6,25x Vergr.



Abb. 4.16: Sagittaler Querschnitt durch ventrale Leisten des rechten Vestibularsacks, Azan, 6,25x Vergr.

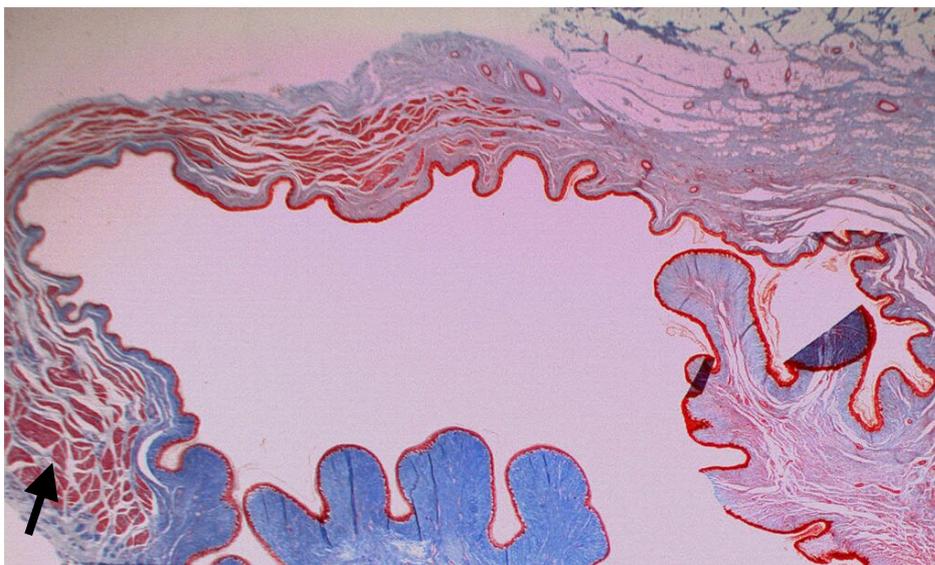


Abb. 4.17: Sagittalschnitt durch den rechten Vestibularsack. Die tangential getroffenen muskulären Fasern in der linken Bildhälfte um den Vestibularsack gehören zur Pars antero-externa des M. maxillonasolabialis (Pfeil). Das mehrschichtige Plattenepithel (rot) kleidet den Vestibularsack aus und sitzt der Dermis (blau) auf. Azan, Vergr. 12fach.

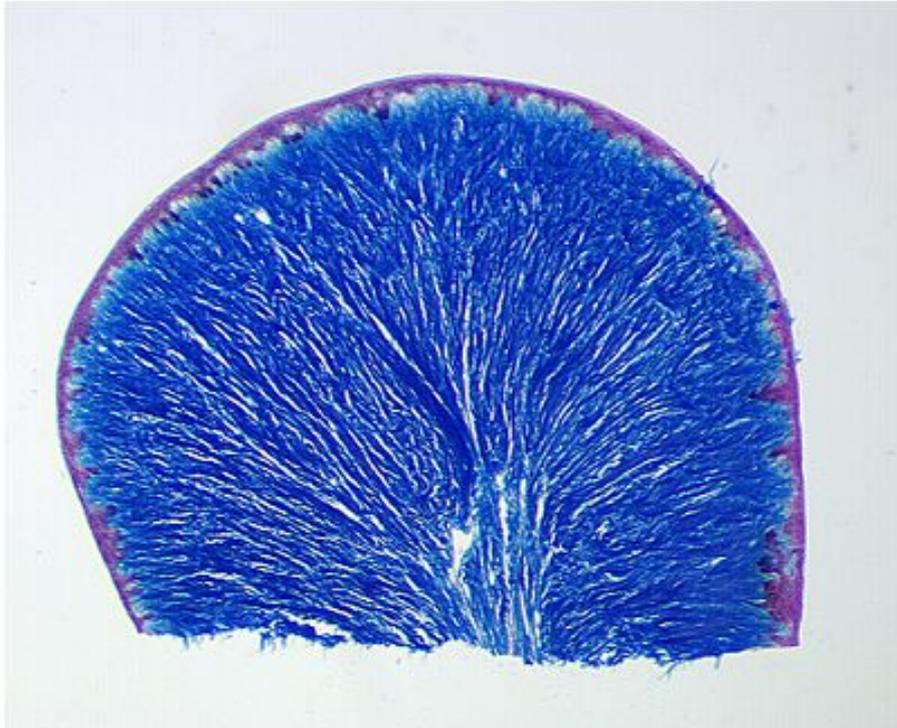


Abb. 4.18: Ventrale Leiste aus dem Vestibularsack, Pasini, 7 μ m, Vergr. 20x.

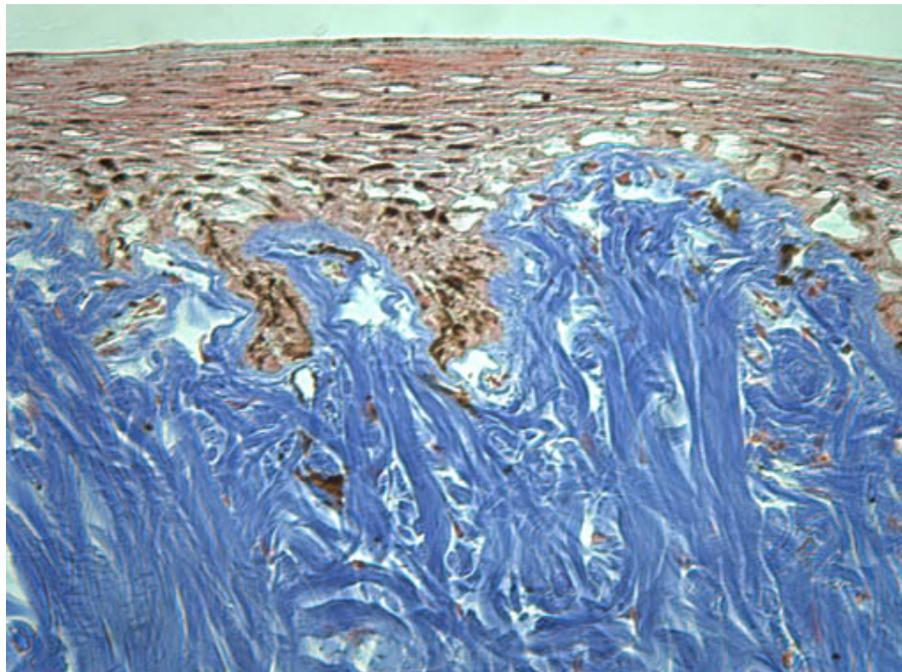


Abb. 4.19: Apikaler Bereich eines Schnitts durch eine ventrale Leiste des Vestibularsacks. Außer dem Stratum basale und den unmittelbar abgeflachten Spinosumzellen ist lediglich ein Stratum externum zu erkennen. Pasini, Vergr. 400 x.

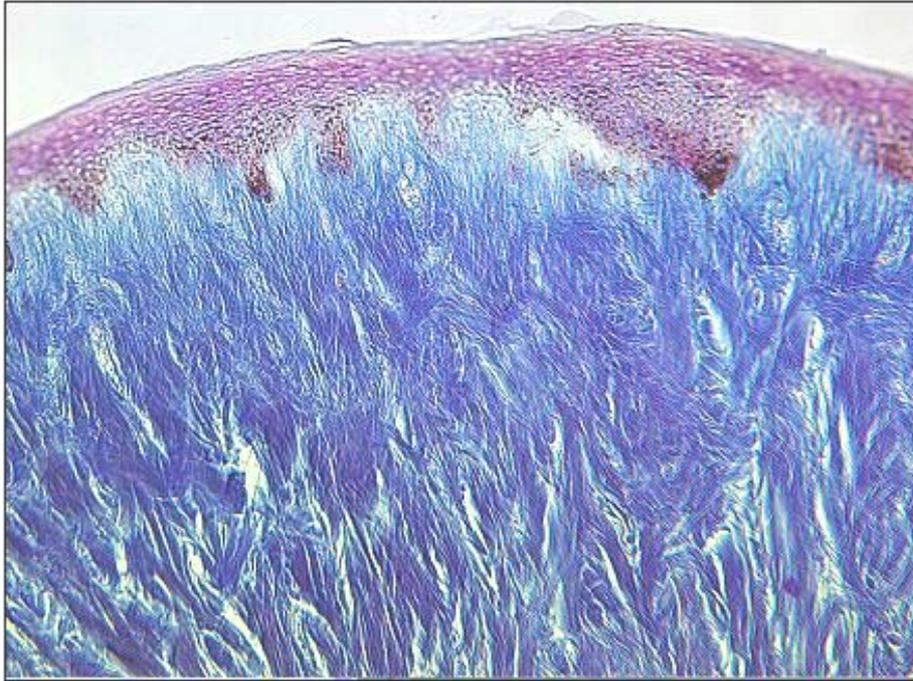


Abb. 4.20: Leiste aus dem Vestibularsack, ventral. Kollagene Fasern blau. Pasini, Vergr. 6,25 x.

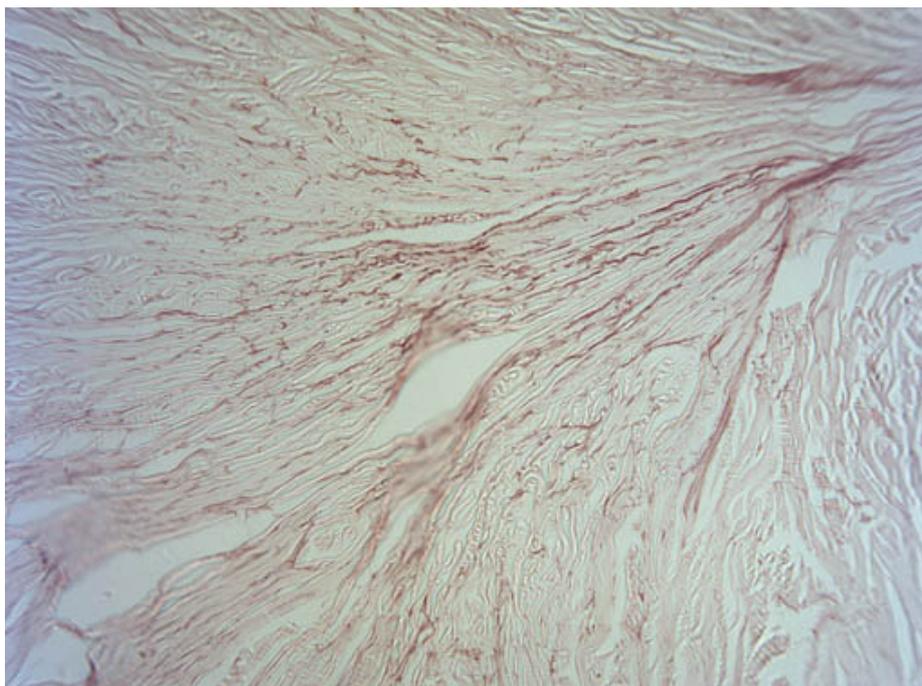


Abb.4.21: Leiste aus dem Vestibularsack, ventral. Elastische Fasern im apikalen Bereich nahe der Längsachse einer ventralen Leiste. Orcein, Vergr. 50-fach.

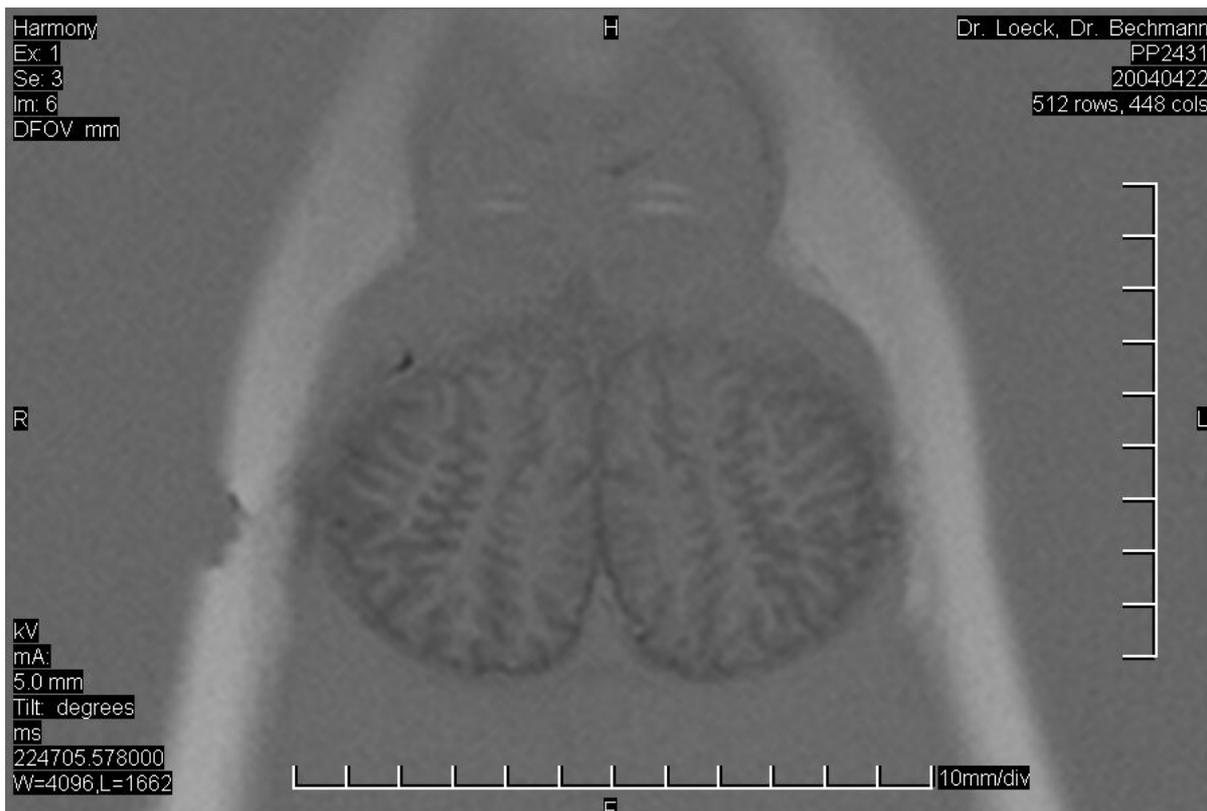
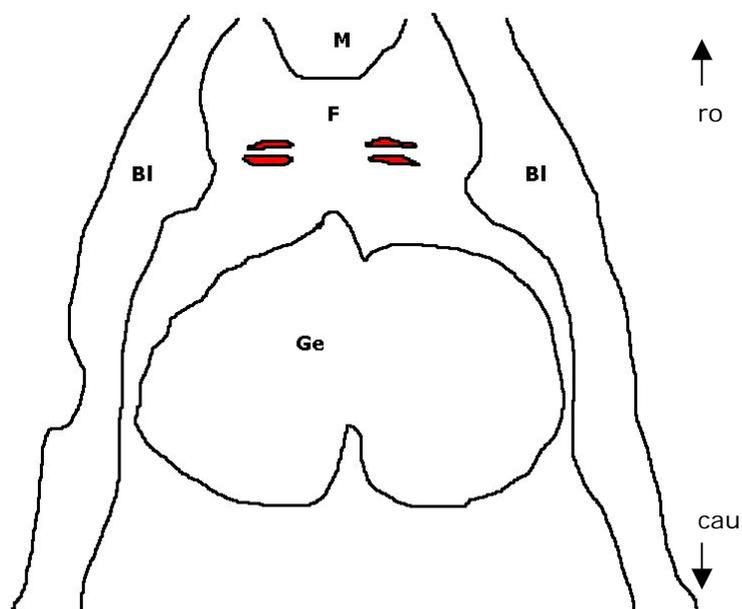


Abb. 4.22: MRT-Aufnahme, Horizontalschnitt des Kopfes von *Phocoena phocoena* in Höhe der Fettkörper (im Schema unten: F, rot). BI: äußere isolierende Fettschicht, Ge: Gehirn, M: Melone, ro: rostral, cau: caudal.



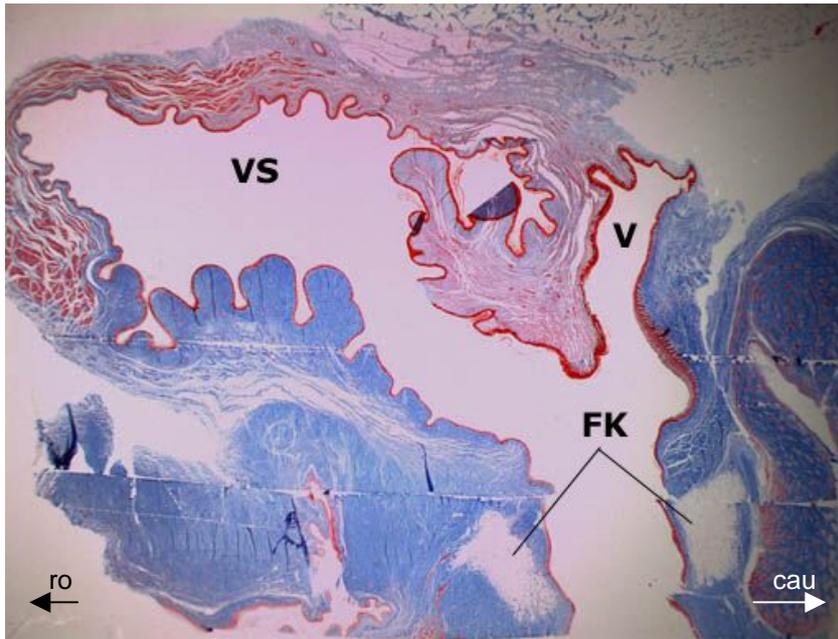


Abb. 4.23: Respirations-
trakt, sagittal geschnitten
durch den rechten Vestibu-
larsack. **Cau:** caudal, **FK:**
Fettkörper, **ro:** rostral **V:**
Vestibulum, **VS:**
Vestibularsack. Azan, Vergr.
6,25fach.

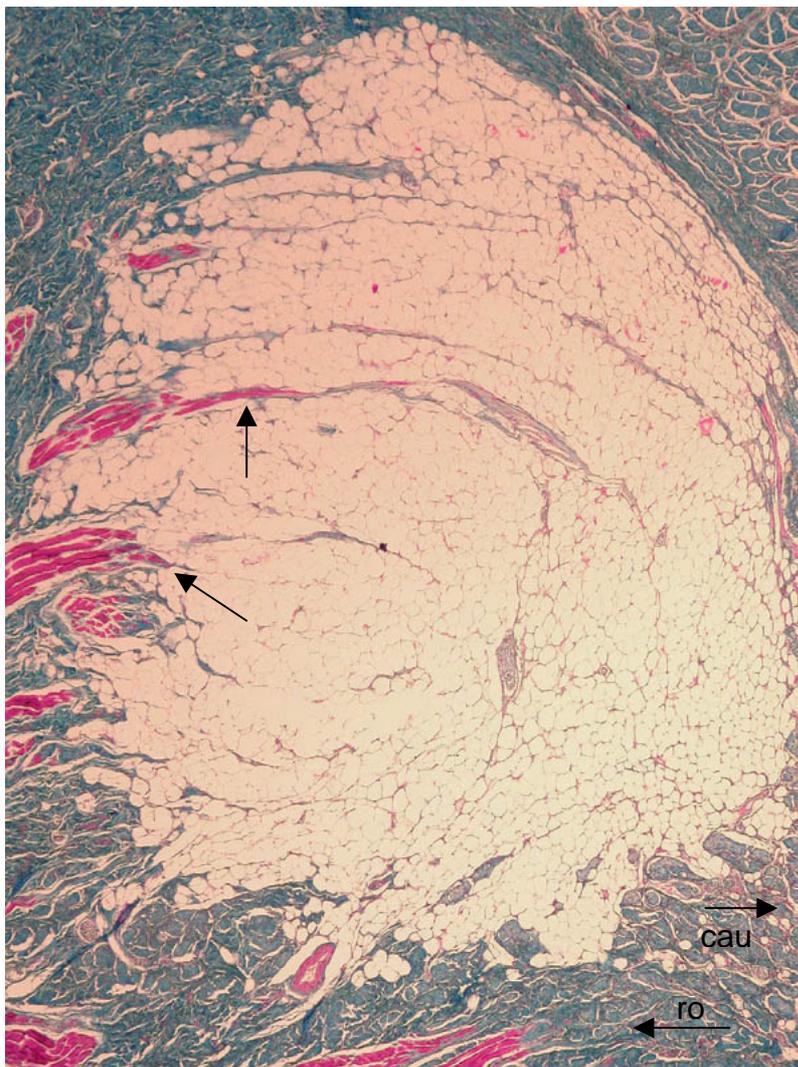


Abb. 4.24: Vorderer linker
Fettkörper mit einzelnen
einziehenden Muskelfaser-
bündeln des 'nasal plug'-
Muskels (Pfeile), **ro:** rostral,
cau: caudal. Azan, Vergr. 30
x.

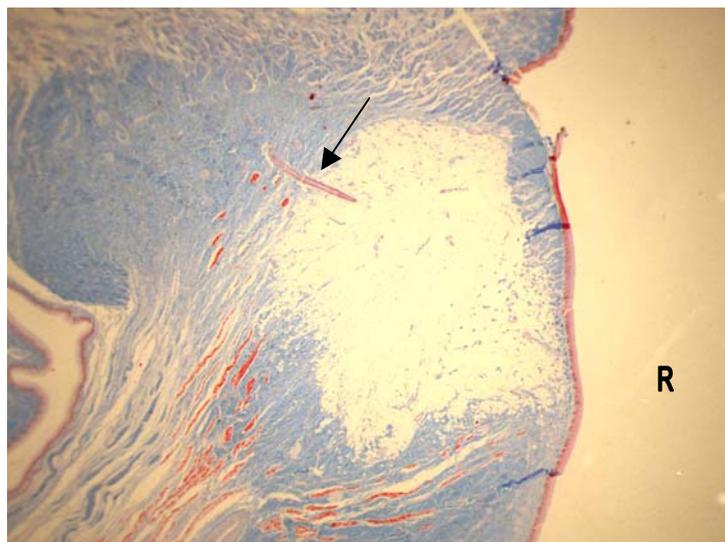


Abb. 4.25: Fettkörper, Übersicht. Das Epithel (rot) begrenzt den Fettkörper rechts zum Respirationstrakt **R** hin. Oben links ist ein Gefäß längs getroffen (Pfeil). Azan, Vergr. 12,5fach.

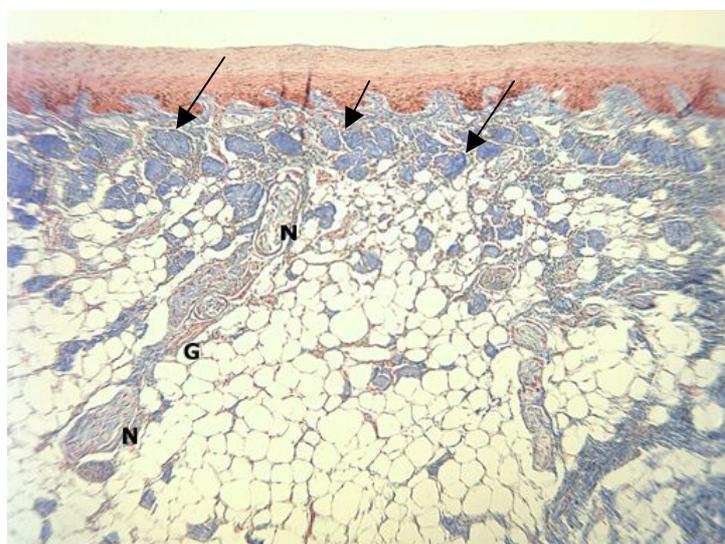


Abb. 4.26: Fettkörper, im Randbereich. Das den Respirationstrakt auskleidende mehrschichtige Plattenepithel und die Fettzellen sind durch wenige Kollagenfaserbündel (Pfeile), die quer und tangential getroffen sind, voneinander getrennt. **G**: Gefäß, **N**: markhaltige Nervenfaserbündel. Azan, Vergr. 50fach.

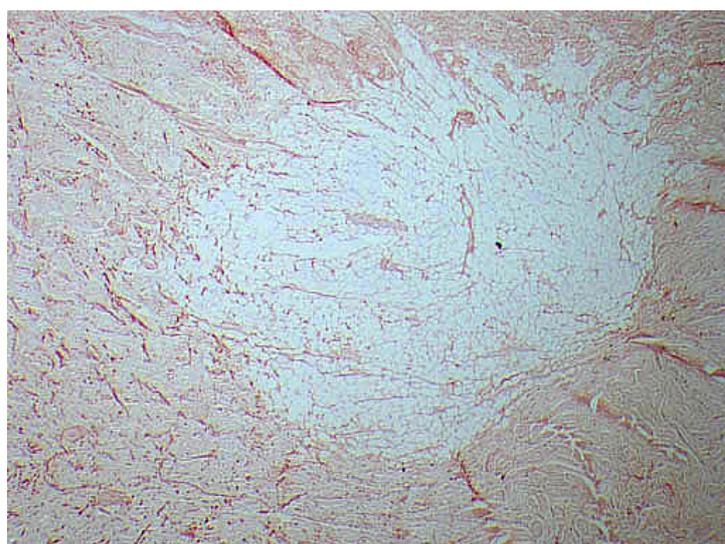


Abb. 4.27: Vorderer Fettkörper. Elastische Fasern. Orcein, Vergr. 25x.



Abb. 4.28: Elastische Fasern oberhalb des vorderen Fettkörpers **FK** und des vorderen Nasofrontalsacks **VNF**, Orcein, Vergr. 12,5fach.

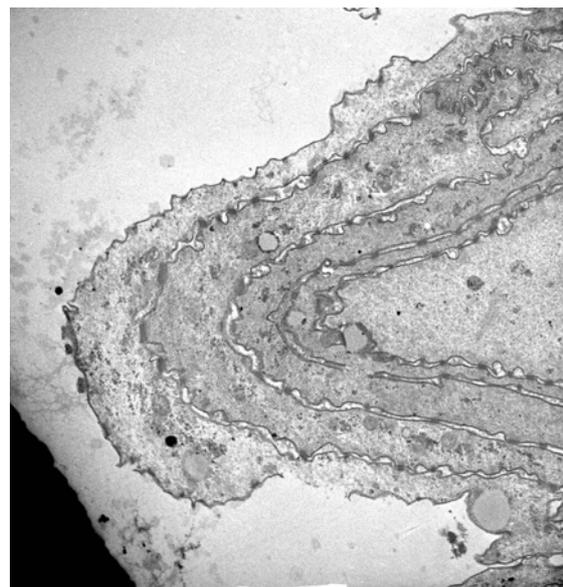


Abb. 4.29: TEM-Aufnahme: Oberflächliche Zelllagen des Epithels aus dem Respirationstrakt in Höhe des Fettkörpers, Vergr. 7.000 x.

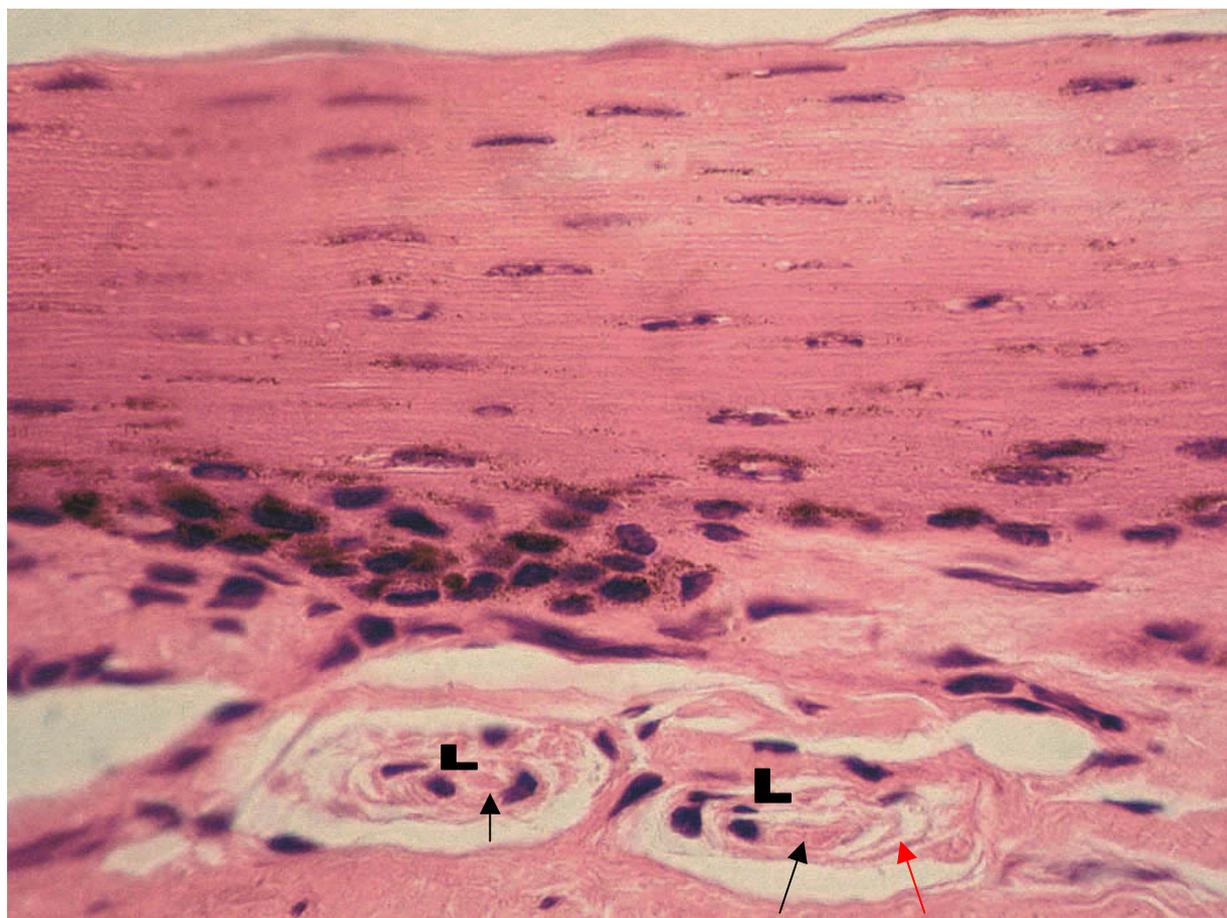


Abb. 4.30: Sagittaler Schnitt durch das mehrschichtige Plattenepithel der vorderen rechten Stimmlippe. Epithel besteht hier aus Stratum basale mit Melaningranula und massiver Schichtung der Oberflächenzellen. Subepithelial sind zwei Lamellenkörperchen (L) mit Innenkolben (schwarze Pfeile) angeschnitten, Perineuralzelle (roter Pfeil). H/E-Färbung, Vergr. 1000x.

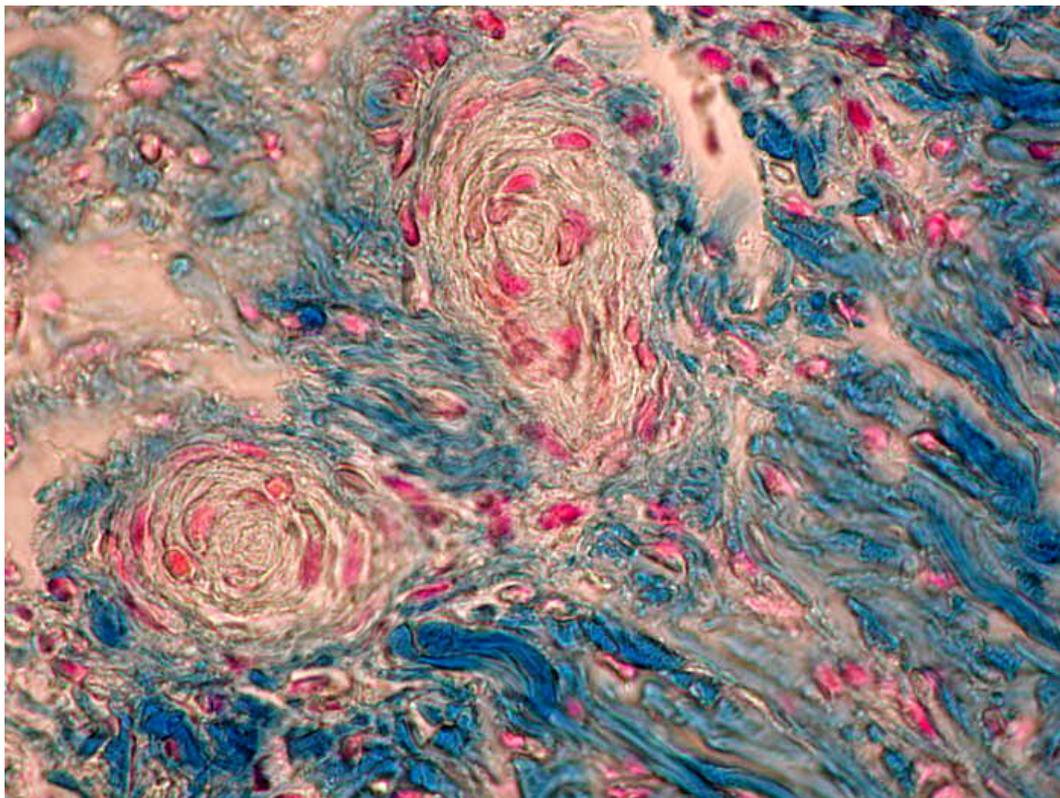


Abb. 4.31: verzweigte Lamellenkörperchen aus der Lamina propria zwischen hinterem Fettkörper und Epithel. Azan, Vergr. 1000fach. Durchmesser 28 – 30 µm. Perineuralkapsel nicht erkennbar.

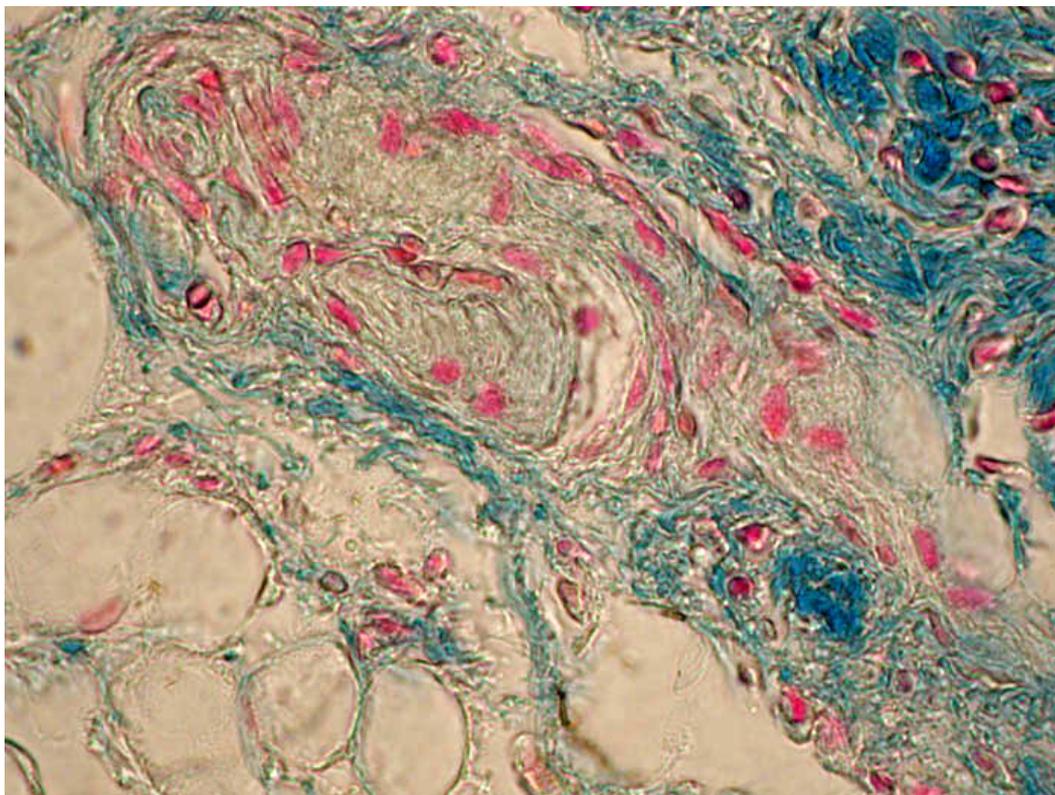


Abb. 4.32: 3 Lamellenkörperchen in unmittelbarer Nähe des vorderen linken Fettkörpers. Azan, Vergr. 1.000fach.

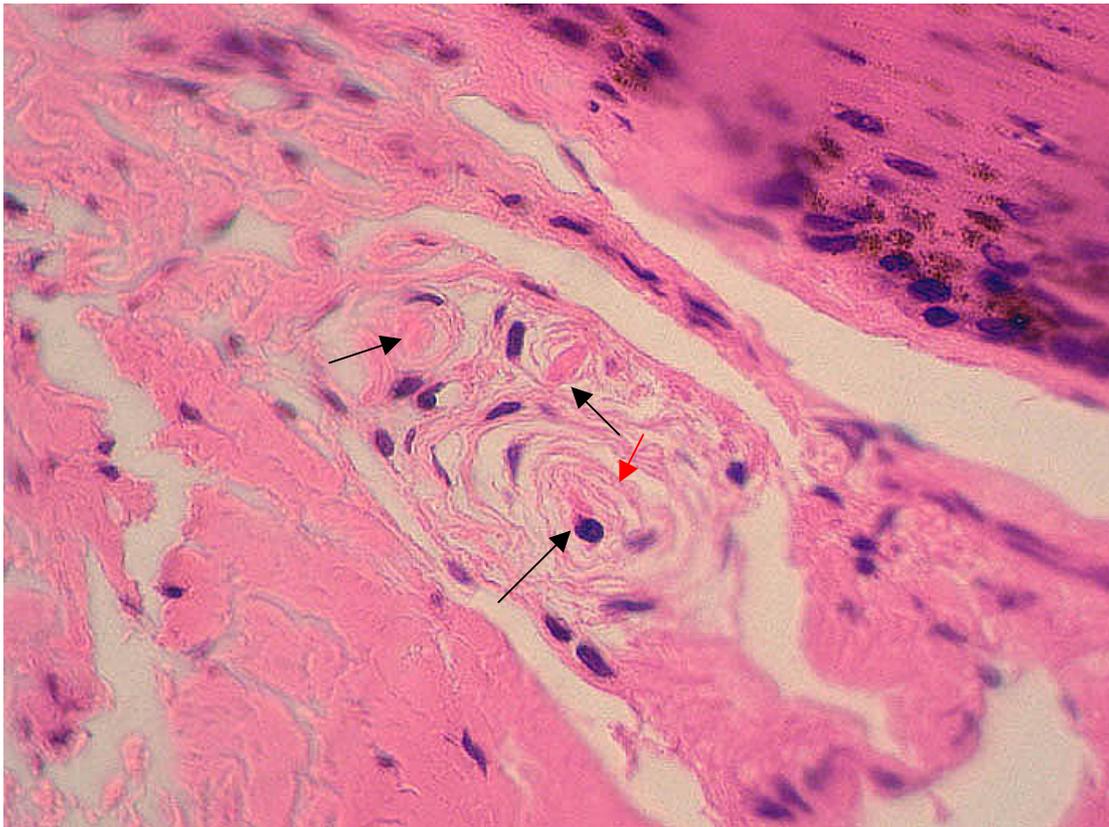


Abb. 4.33: Drei subepitheliale Lamellenkörper im Bündel angeordnet mit Innenkolben (Pfeile). Um die Innenkolben herum liegen abgeflachte Fibrozyten (lila) und Perineuralzellen (roter Pfeil). Der untere Innenkolben wird von einem Fibrozyt überdeckt. H/E, Vergr. 1.000x.

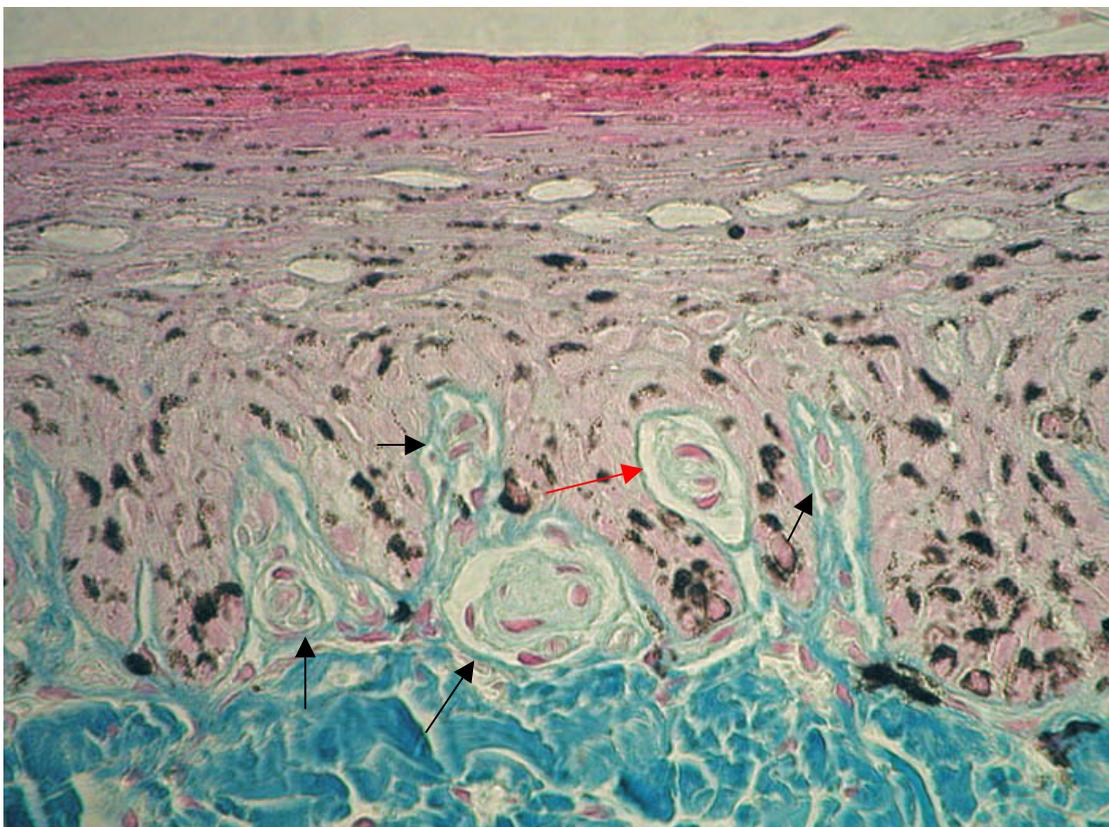


Abb. 4.34: Mehrere verschieden große (kleinere: 9 – 20 μm , größer: 40 μm Durchmesser) Lamellenkörperchen mit perineuraler Kapsel (schwarze Pfeile) im Str. papillare im Bereich der hinteren Stimmlippe, Fibrozyten rosa angefärbt. Dabei kann direkter Kontakt zum Epithel vorkommen (roter Pfeil). Azan, Vergr. 400fach.

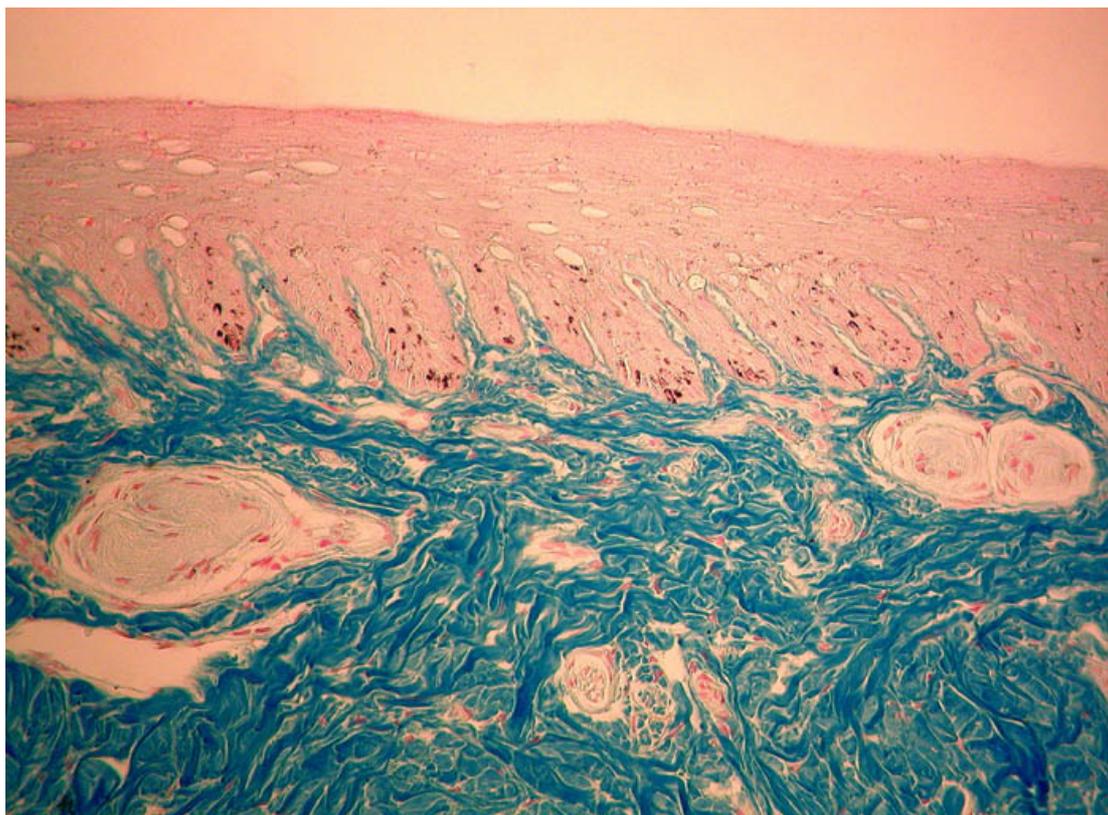


Abb. 4.35: Lamellenkörperchen unterschiedlicher Größe (links: 85 µm lang und 52 µm breit, rechts: jeweils 38 µm lang und 28 µm breit) im Str. reticulare des Blaslochligamentseptums.

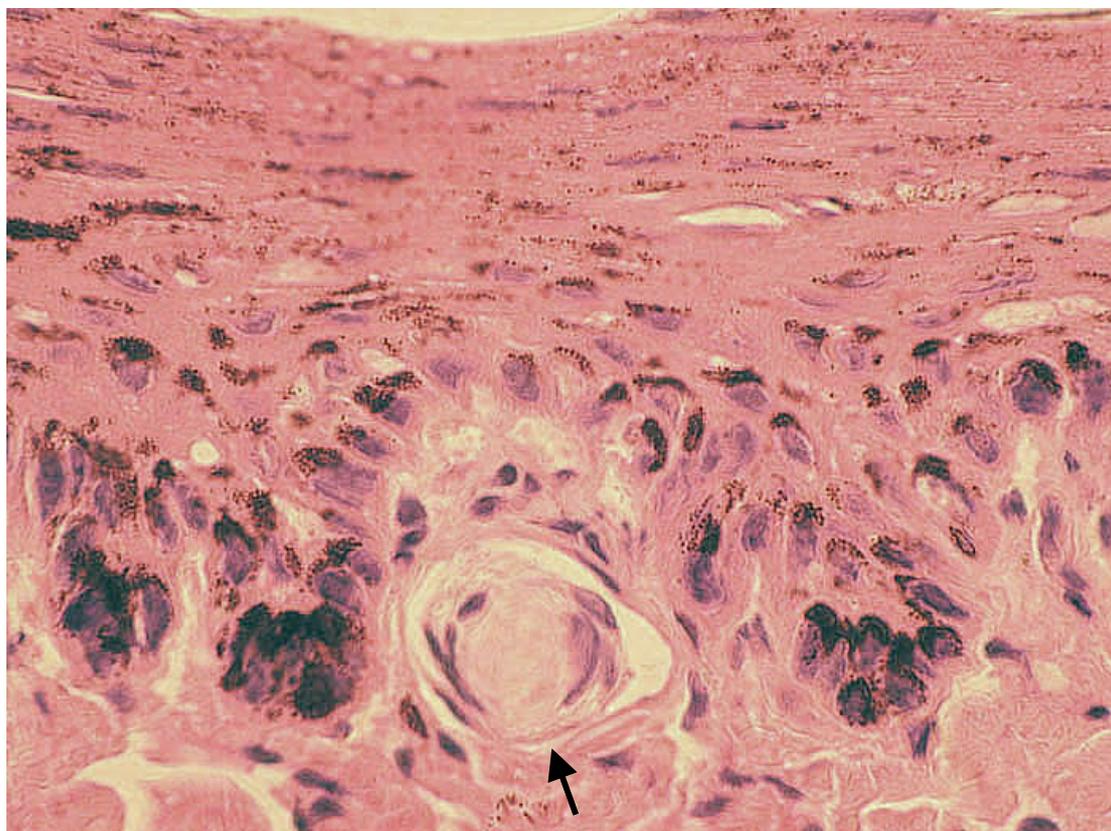


Abb: 4.36: Lamellenkörperchen (Pfeil) im Str. papillare der vorderen linken Stimmlippe mit direktem Kontakt zum Epithel. H/E 1.000x Vergr.

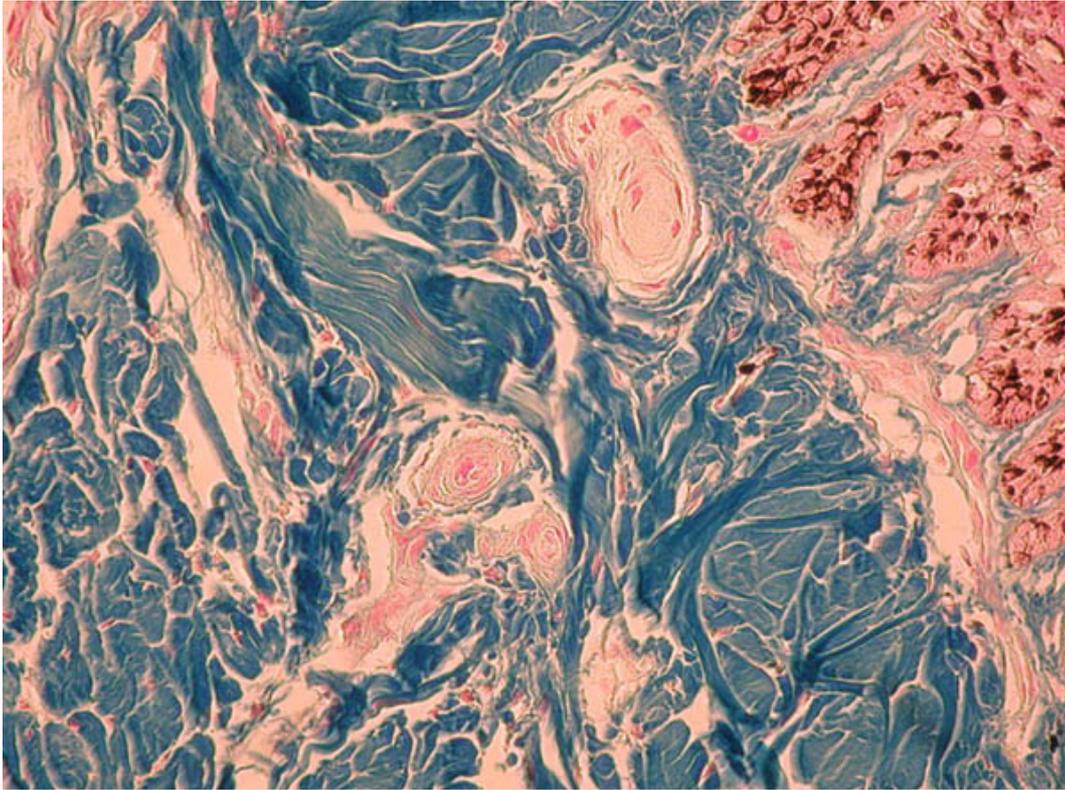


Abb. 4.37: verzweigte kleinere und ein größeres Lamellenkörperchen im Str. reticulare ventrocaudal vom vorderen rechten Fettkörper, Azan, 200x Vergr.

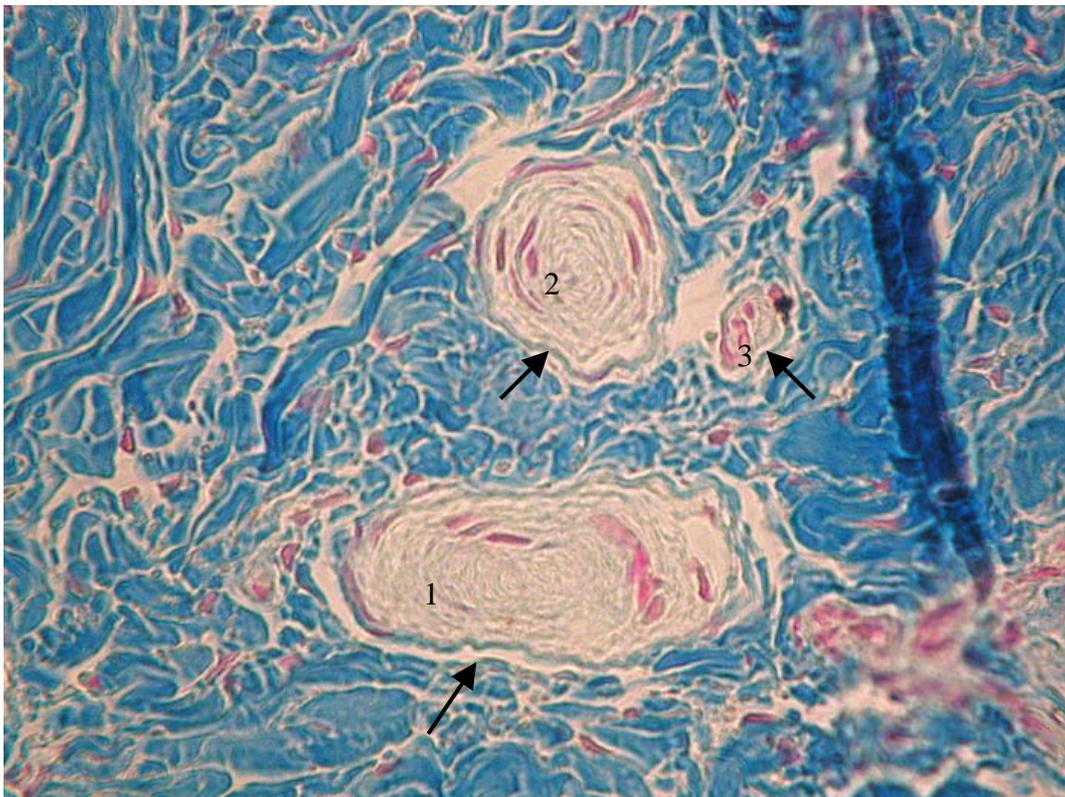


Abb. 4.38: 3 verschieden große Lamellenkörperchen mit perineuraler Kapsel (Pfeile) in der Lamina propria der hinteren rechten Stimmlippe, 1: 59 μm lang, 27 μm breit, 2: 32 μm / 28 μm , 3: 13 μm / 8 μm . Azan, 400x Vergr.

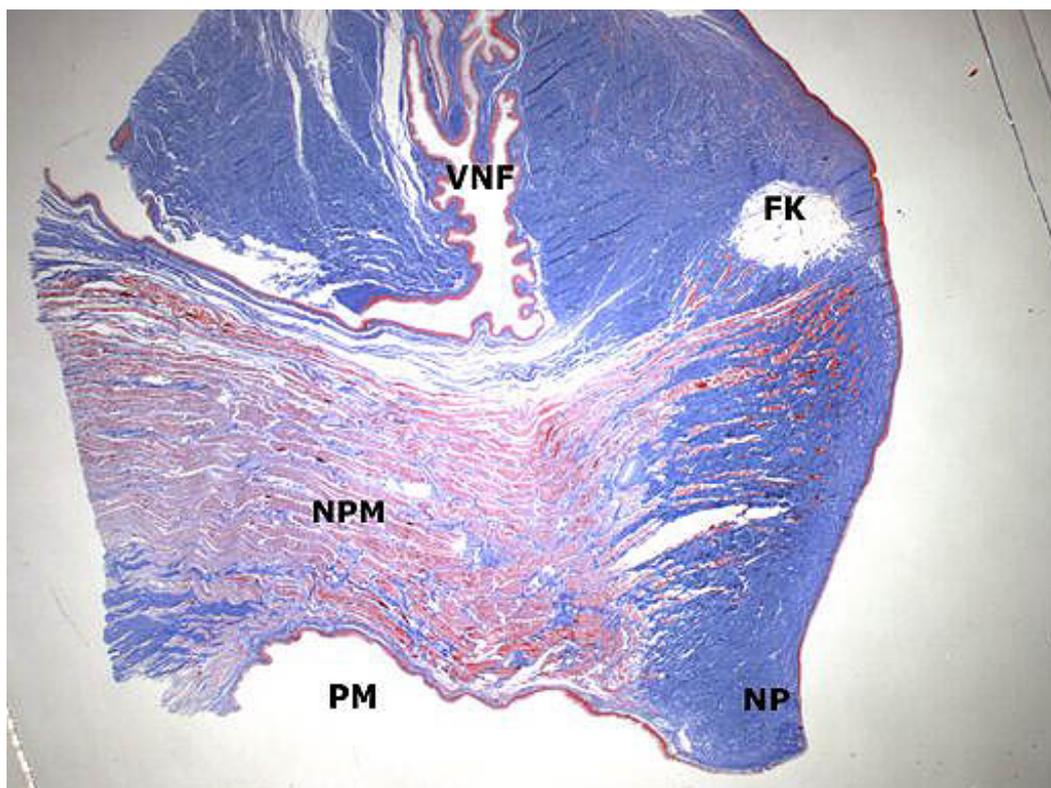


Abb. 4.39: Parasagittalschnitt durch folgende Regionen: **FK:** Fettkörper, **NP:** 'nasal plug', **NPM:** 'nasal plug'-Muskel, **PM:** dorsales Dach des Prämaxillarsacks, **VNF:** vorderer Nasofrontalsack, Azan, Vergr. 6,25fach.

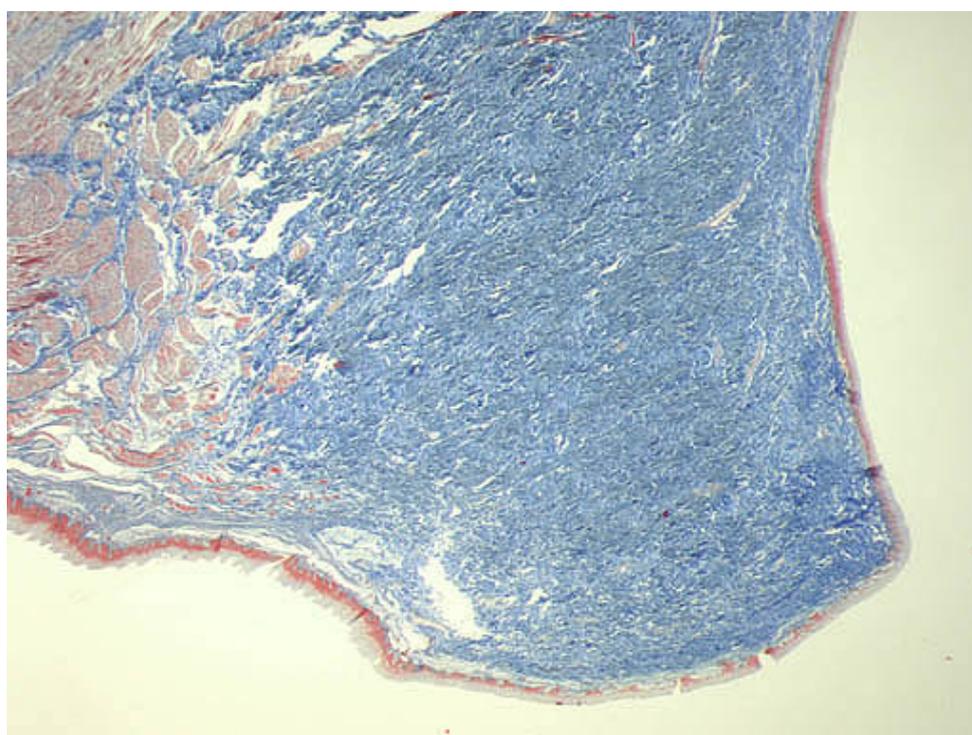


Abb. 4.40: 'Nasal plug' parasagittal getroffen. Charakteristisch ist das kompakte, ungeordnete, kollagene Bindegewebe. Rostral, d.h. im linken oberen Bildquadranten sind quergestreifte Skelettmuskelfasern quer, längs und tangential getroffen. Azan, Vergr. 12,5fach.

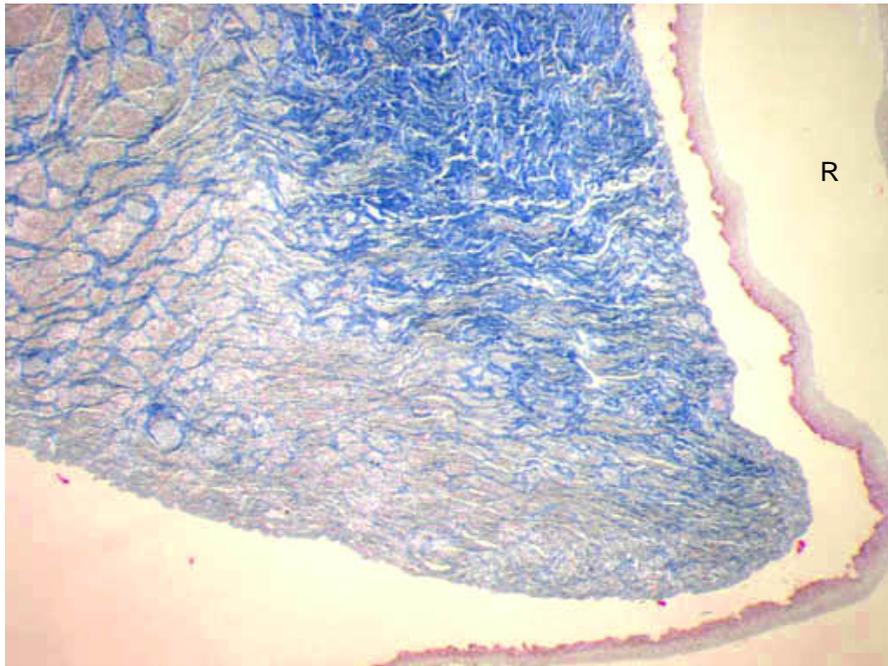


Abb. 4.41: 'Nasal plug', peripherer Bereich. Quergestreifte Skelettmuskelfasern ziehen bis in die Randbereiche. Das abgelöste Epithel ist ein Schrumpfungsfakt. **R:** Respirationstrakt/Nasenkanal. Azan, Vergr. 25fach.

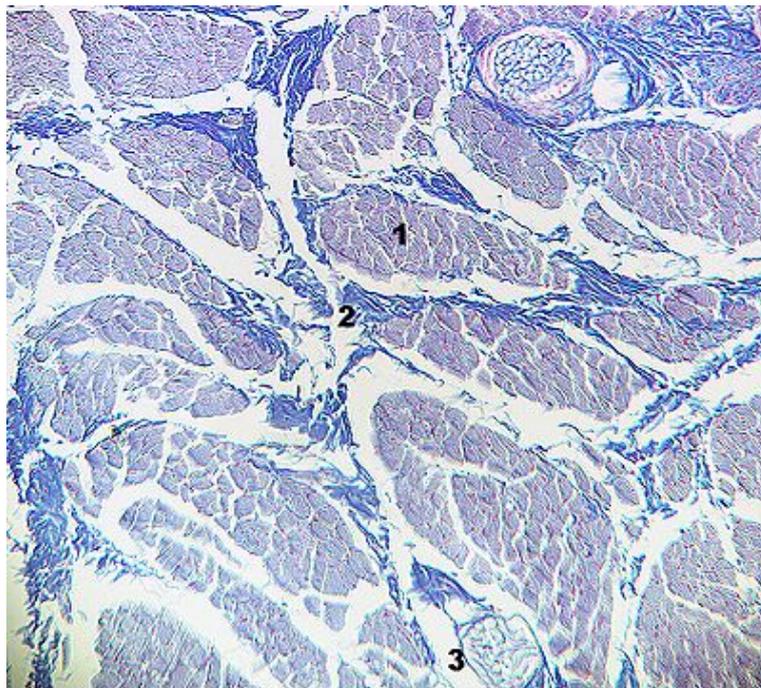


Abb. 4.42: 'Nasal plug'-Muskel, transversal geschnitten. **1:** Quergestreifte Muskulatur mit **2:** Perimysium, **3:** markhaltigen Nervenfasern. Pasini, Vergr. 100fach.

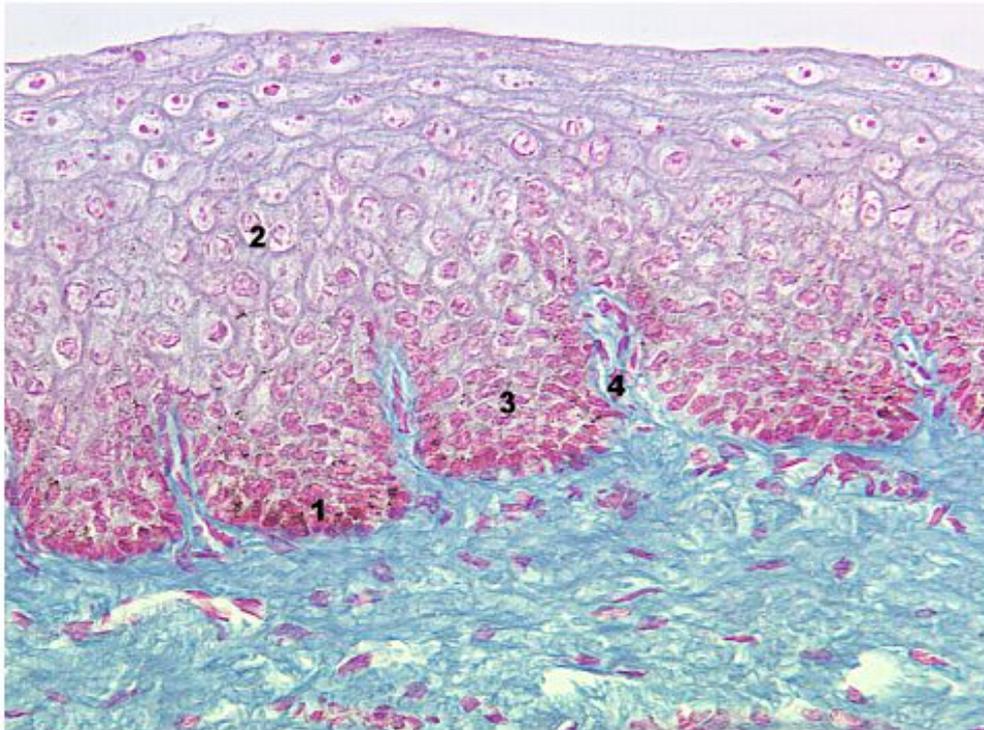


Abb. 4.43: Epithel des Prämaxillarsacks. 1: Melanozyten im Str. basale, 2: Str. spinosum, 3: Epidermiszapfen, 4: Dermispapillen. Kein Stratum granulosum, lucidum oder corneum. Pasini, Vergr. 1000fach.

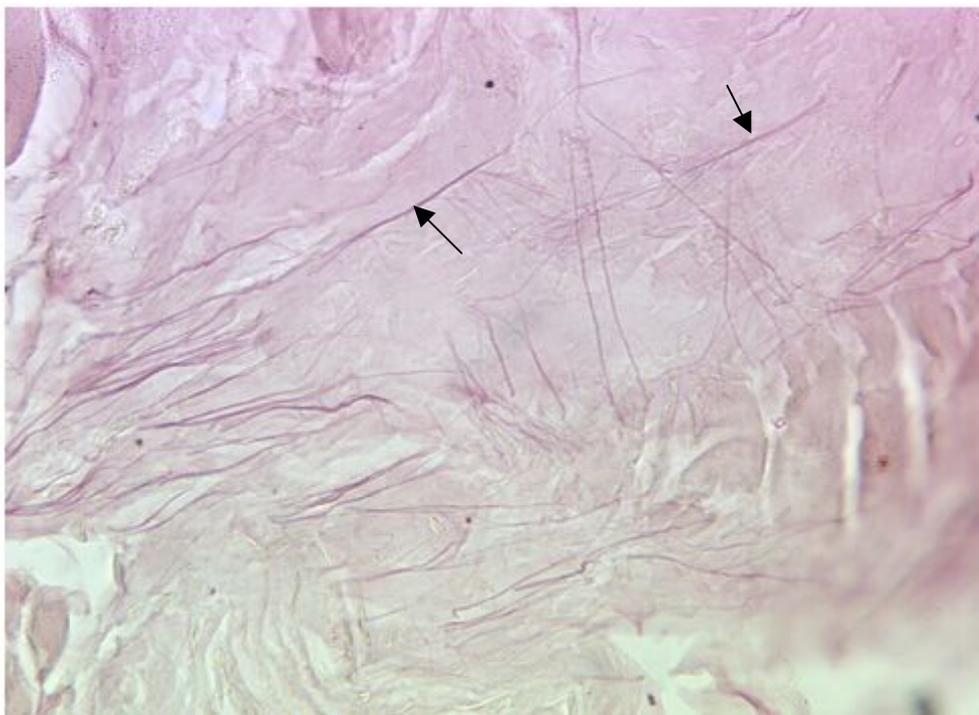


Abb. 4.44: Elastische Fasern (violett gefärbt, Pfeile) dorsal des Prämaxillarsacks im Str. reticulare, Orcein. Kollagenes Bindegewebe rosa im Hintergrund. Orcein, Vergr. 400fach.

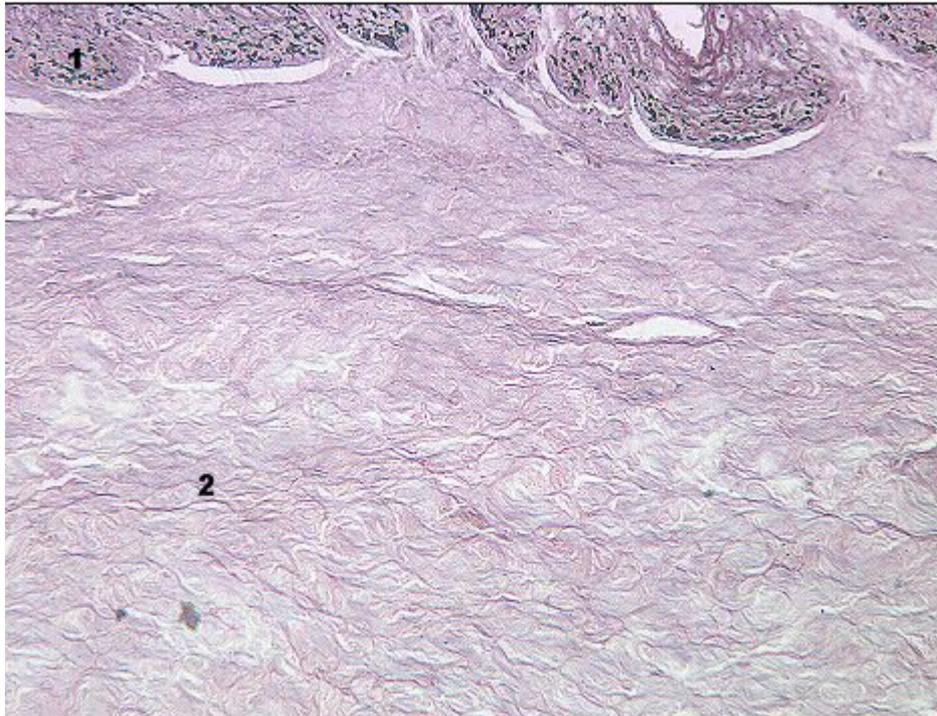


Abb. 4.45: Str. reticulare des Prämaxillarsacks, **1:** Epithel, **2:** Retikuläre Fasern (schwarz) im Bindegewebe. Silberfärbung nach Bielschowsky. Vergr. 200fach.

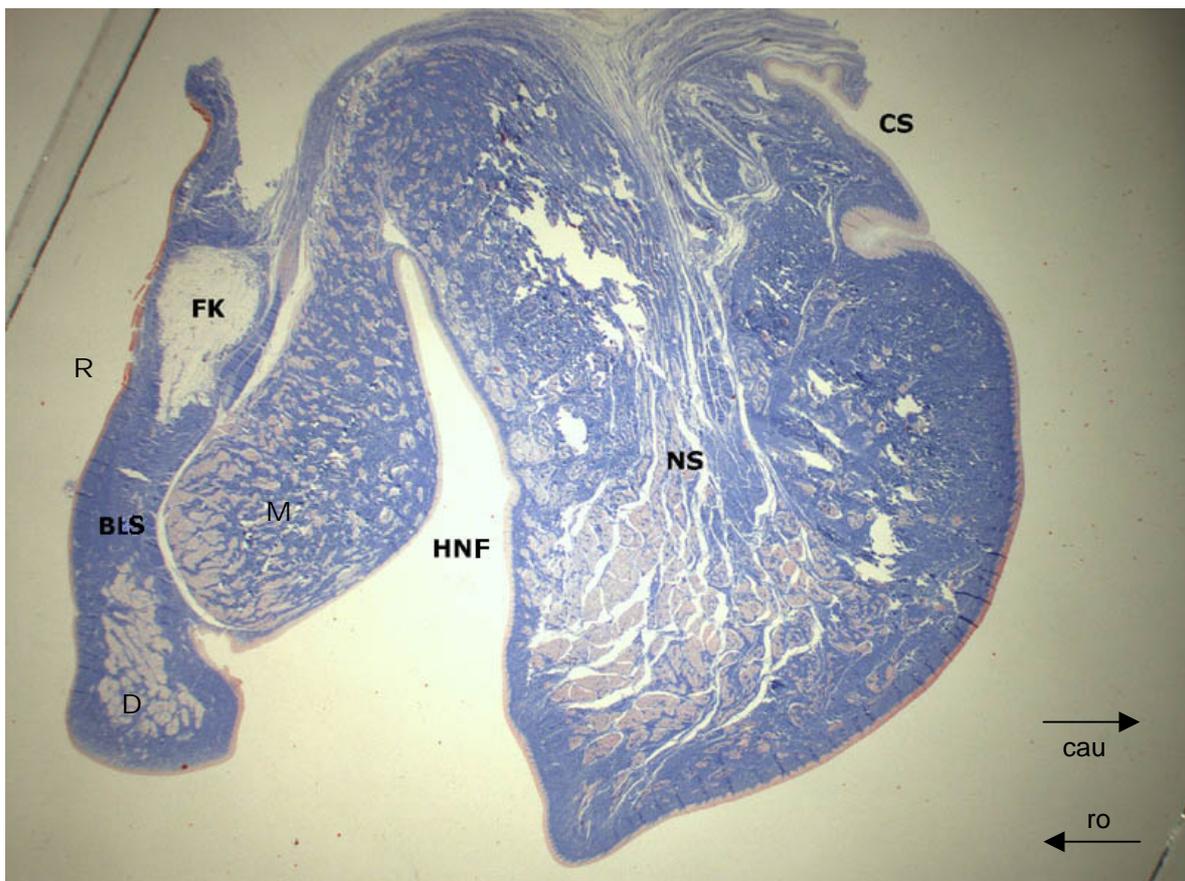


Abb. 4.46: Parasagittalschnitt durch die hintere Seite des nasalen Komplexes. **cau:** caudal, **CS:** Caudalsack, **D:** Drüse, **NS:** Nasofrontalseptum. **FK:** Fettkörper, **BLS:** Blaslochligamentseptum, **HNF:** Hinterer Nasofrontalsack, **M:** Quergestreifte Muskulatur, **R:** Respirationstrakt/Nasenkanal, **ro:** rostral. Azan, Vergr. 2,5-fach.

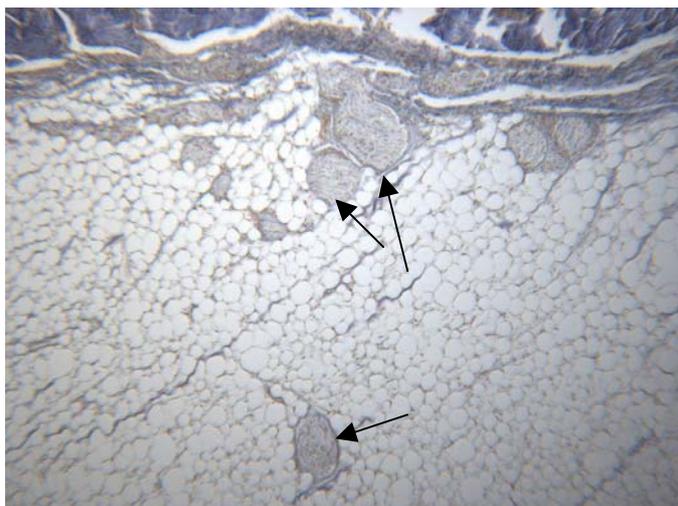


Abb. 4.47: Peripherie des hinteren Fettkörpers. Am oberen und unteren Bildrand mittig sind größere markhaltige Nervenfaserbündel peripherer Nerven getroffen (schwarze Pfeile), die vom Perineurium umschlossen sind. Azan, Vergr. 200fach.

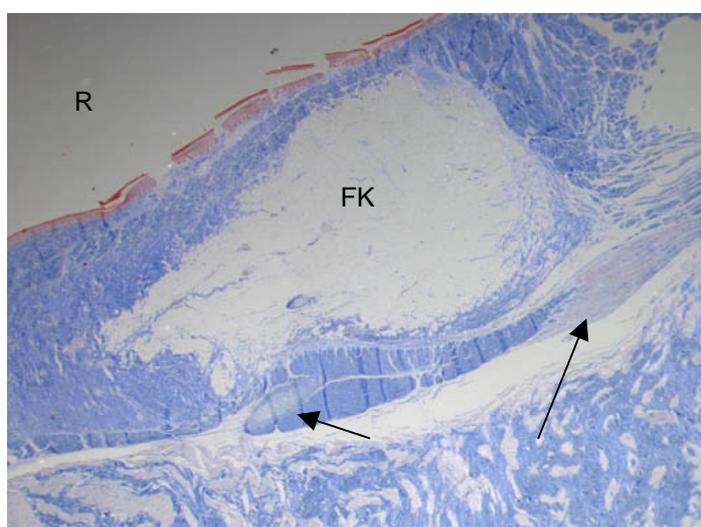


Abb. 4.48: Hinterer Fettkörper. Der kurze Pfeil zeigt auf den Knorpelkörper, der lange Pfeil auf die spindelförmige Ansammlung elastischer Fasern. Dazwischen liegt, blau angefärbt, straffes kollagenes Bindegewebe des Blaslochligaments. **FK:** Fettkörper, **R:** Respirationstrakt/Nasen-kanal. Detailausschnitt aus Abb. 4.46. Azan, Vergr. 12,5-fach.

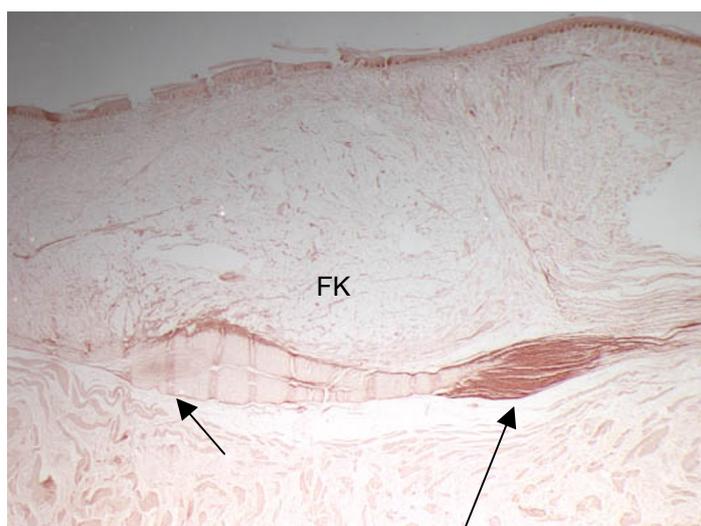


Abb. 4.49: Verteilung der elastischen Fasern um den hinteren Fettkörper. Deutlich zu erkennen ist die spindelförmige massive Ansammlung an elastischen Fasern in der rechten Bildhälfte. Der Fettkörper (**FK**) liegt zwischen Epithel, Blaslochligament, Knorpel- u. Elastinkörper. Pfeile wie in Abb. 4.48. Schnitt wie Abb. 4.48, Orcein. Vergr. 12-fach.

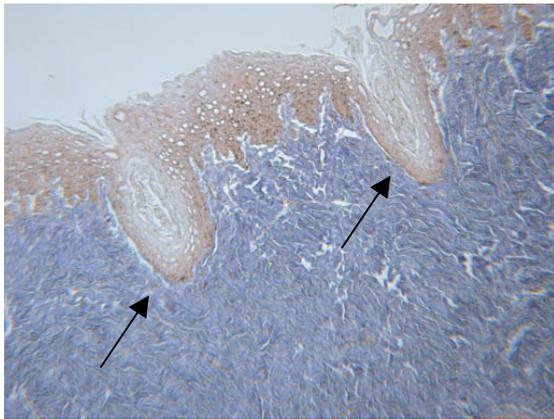


Abb. 4.50: Ausführungsgänge von Drüsen am rostralen Epithel des Blaschligamentseptums, Azan, Vergr. 150fach.

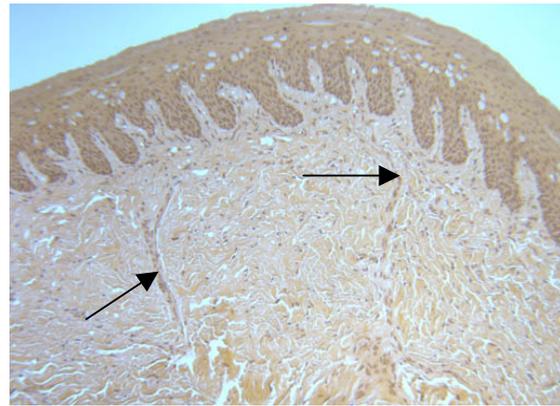


Abb. 4.51: Ausführungsgänge zum Epithel des inferioren Vestibulums führend, H/E, Vergr. 100fach.

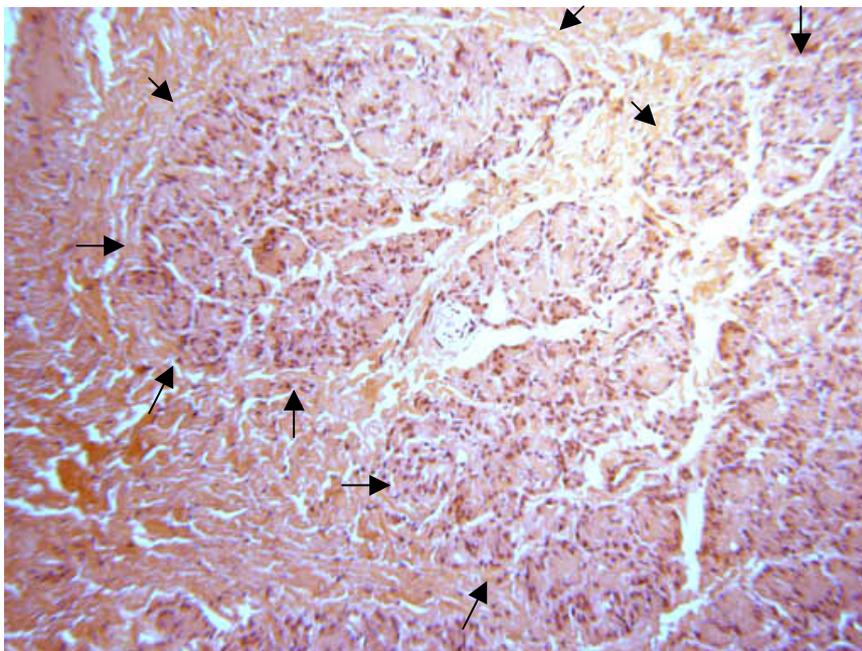


Abb. 4.52: Drüsengewebe im Blaschligamentseptum, Pfeile zeigen auf die Begrenzung des Drüsengewebes. H/E, Vergr. 200-fach.

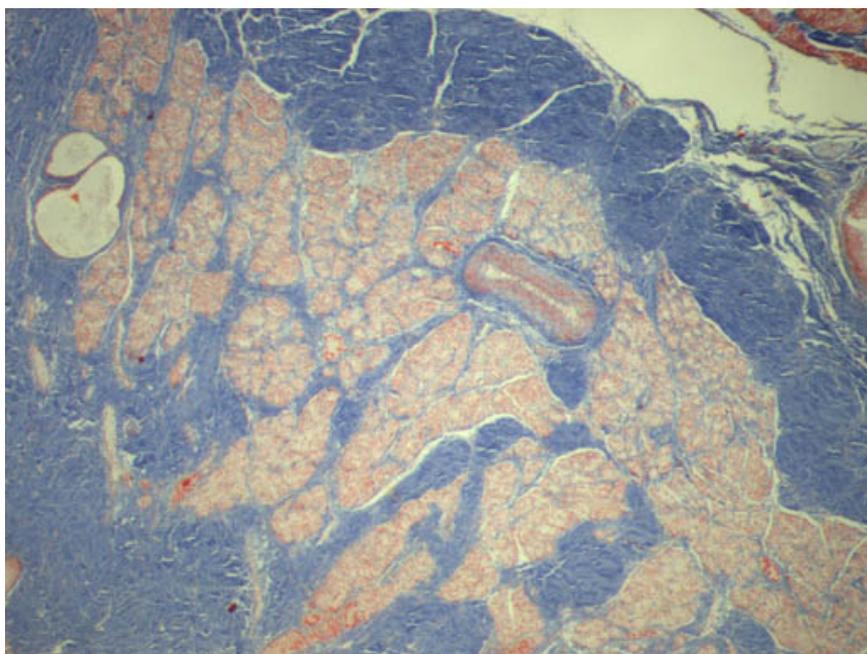


Abb. 4.53: Drüsengewebe im Blaschligamentseptum mit kräftigen Bindegewebstrabekeln (blau), Azan, Vergr. 50fach.

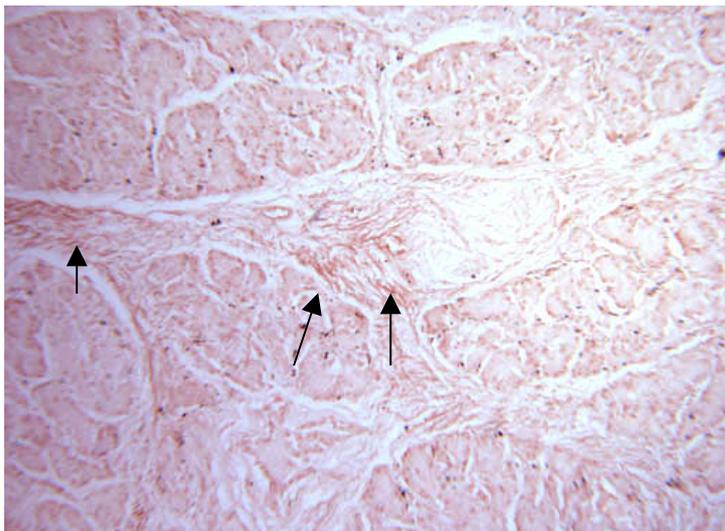


Abb. 4.54: Elastische Fasern (Pfeile) im Drüsengewebe des Blaschligamentseptums. Orcein, Vergr. 100fach.

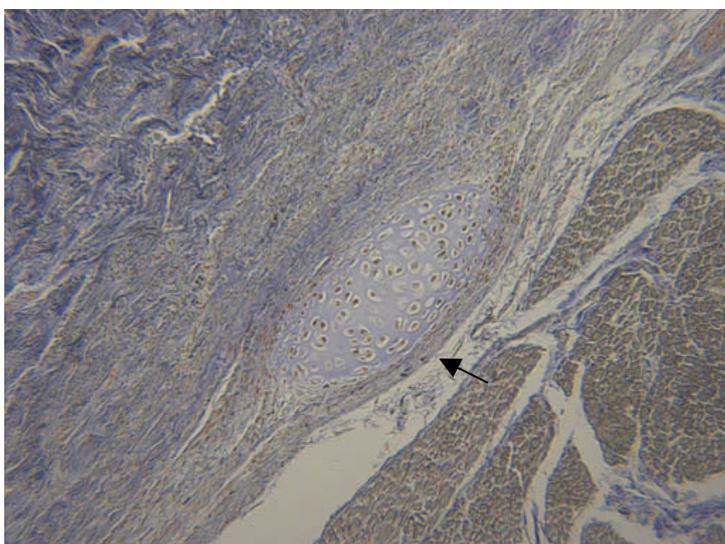


Abb. 4.55: Knorpelkörper, Übersicht, m. Knorpelhaut (schw. Pfeil) Azan, Vergr. 100fach.

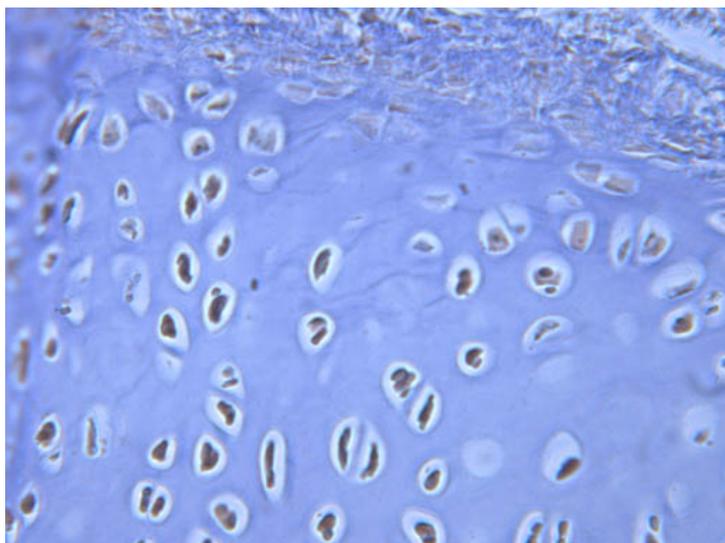


Abb. 4.56: Hyaliner Knorpelkörper ventrocaudal vom hinteren Fettkörper, Detail. Azan, Vergr. 400fach.

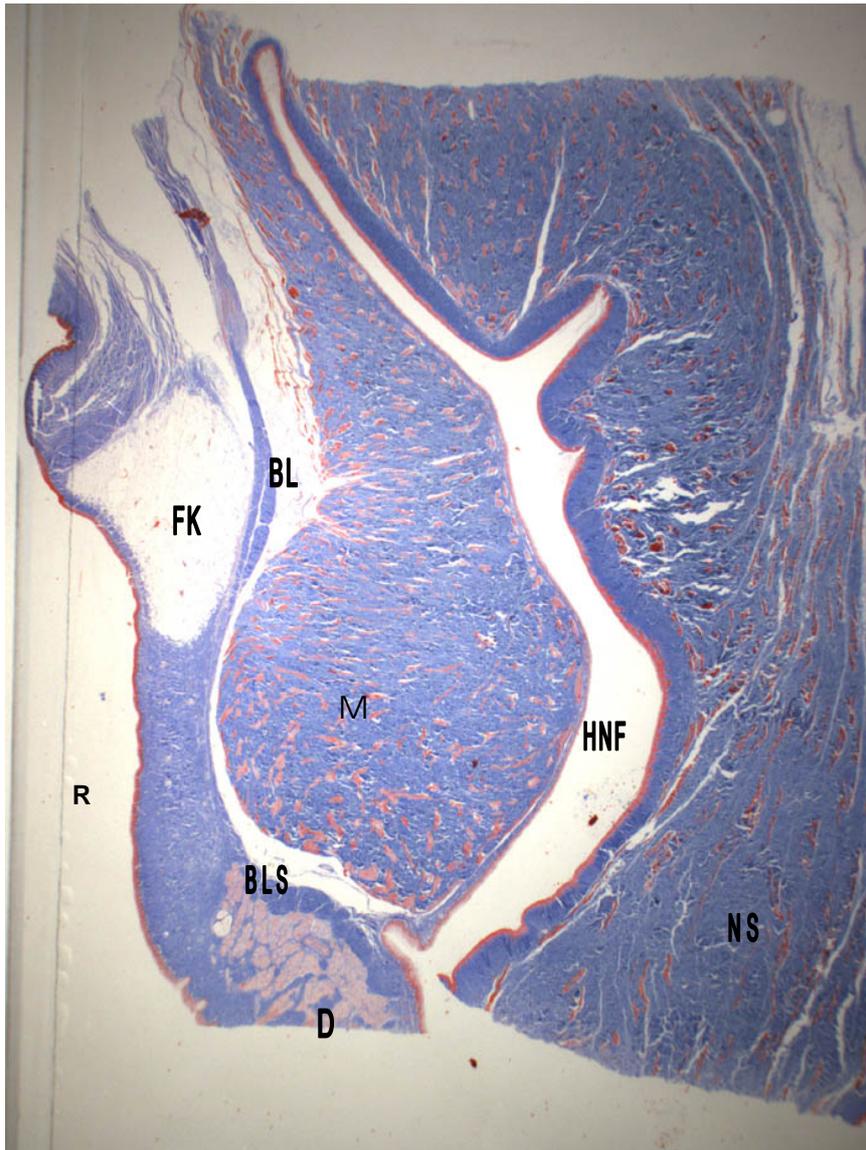


Abb. 4.57: Hinterer Nasofrontalsack und Umgebung. Unten links Schema: **BL:** Blaslochligament, **BLS:** Blaslochligamentseptum, **D:** Drüsengewebe, **FK:** Fettkörper, **HNF:** Hinterer Nasofrontalsack, **M:** Quergestreifte Muskulatur des Blaslochligamentseptums. **NS:** Nasofrontalseptum, **R:** Respirationstrakt/Nasenkanal. Rot: Elastinkörper. Azan, Vergr. 3,15-fach.

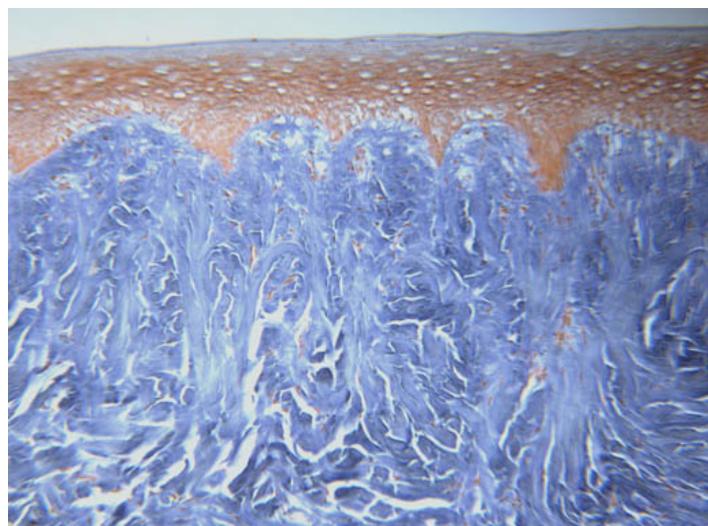
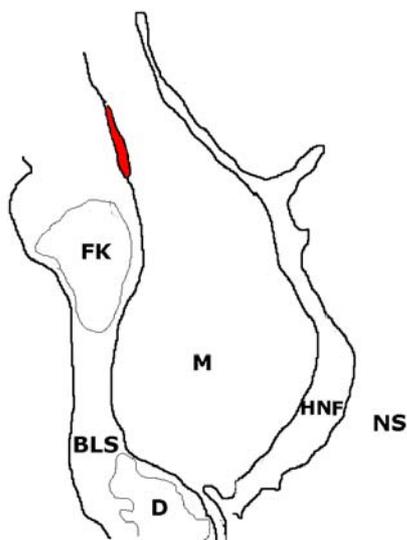


Abb. 4.58: Lamina propria der hinteren Wand des hinteren Nasofrontalsacks. Azan, Vergr. 100fach.

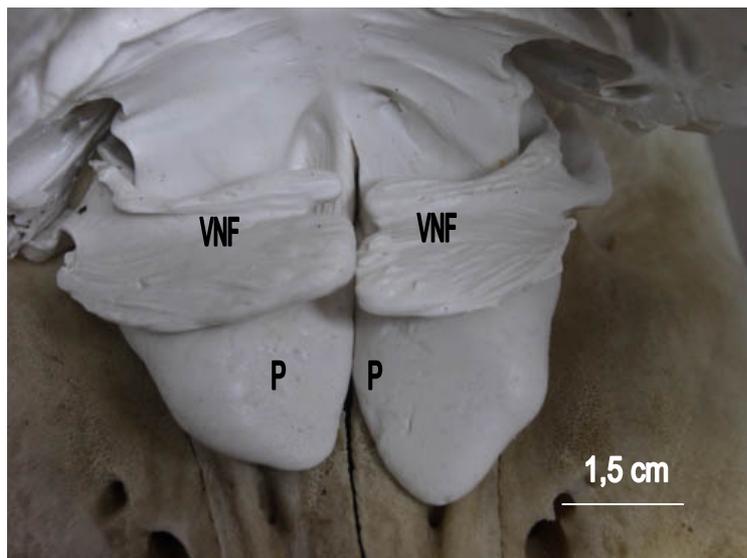


Abb. 4.59: Korrosionspräparat, Blick von mediodorsal-rostral auf die freiliegenden, hufeisenförmigen vorderen Nasofrontalsäcke **VNF** und Prämaxillarsäcke **P**. Vestibularsäcke nach dorsocaudal verlagert.

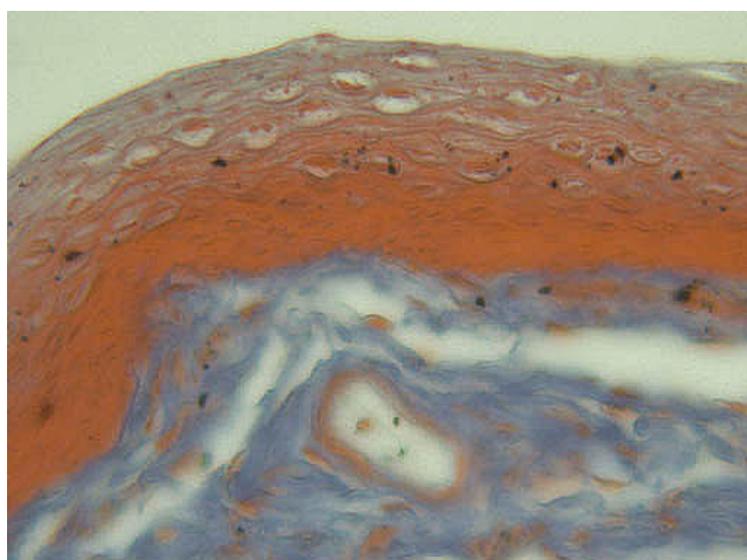


Abb. 4.60: Vorderer Nasofrontalsack, mehrschichtiges Plattenepithel, darunter unscharf die Lamina propria mit angeschnittenem Gefäß. Azan, Vergr. 400fach.

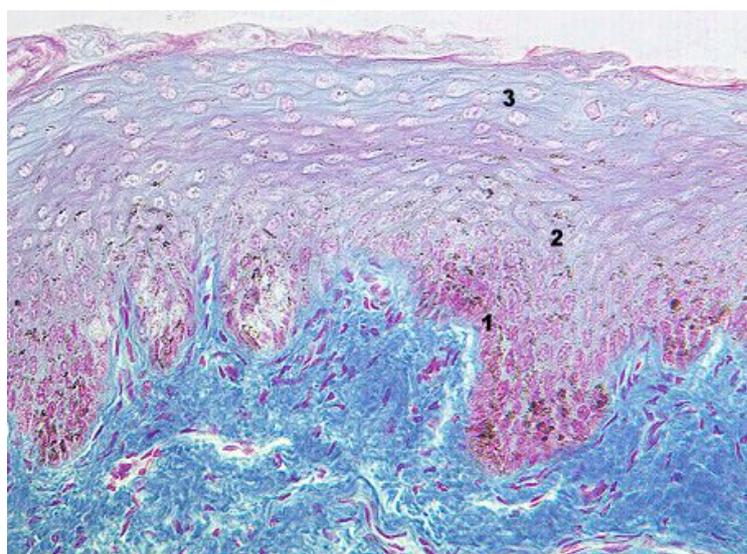


Abb. 4.61: Vorderer Nasofrontalsack, mehrschichtiges Plattenepithel, Detail. **1:** Basalzellen, **2:** Str. spinosum, **3:** Str. externum. Pasini, Vergr. 400fach.

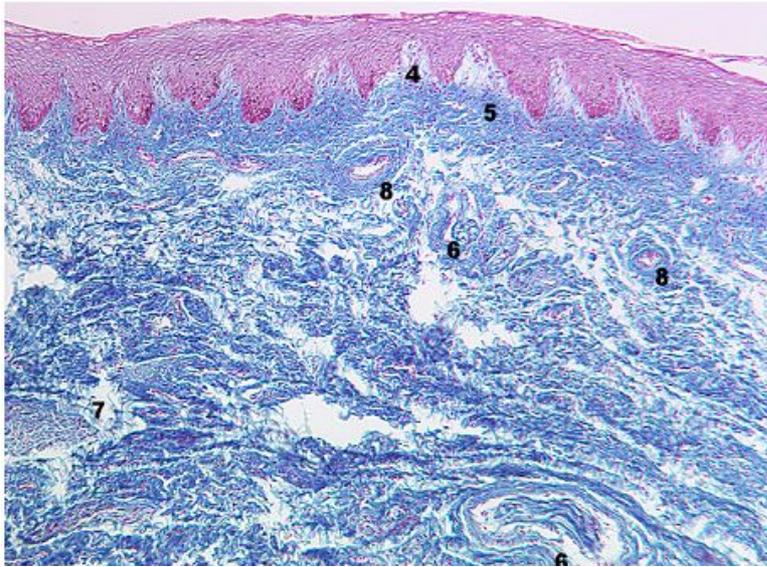


Abb. 4.62: Vorderer Nasofrontalsack und Lamina Propria, Übersicht. 4: Str. papillare, 5: Lamina propria, 6: markhaltige Nervenfaserbündel, 7: quergestreiftes Muskelfaserbündel, 8: Gefäß. Pasini, Vergr. 100fach.

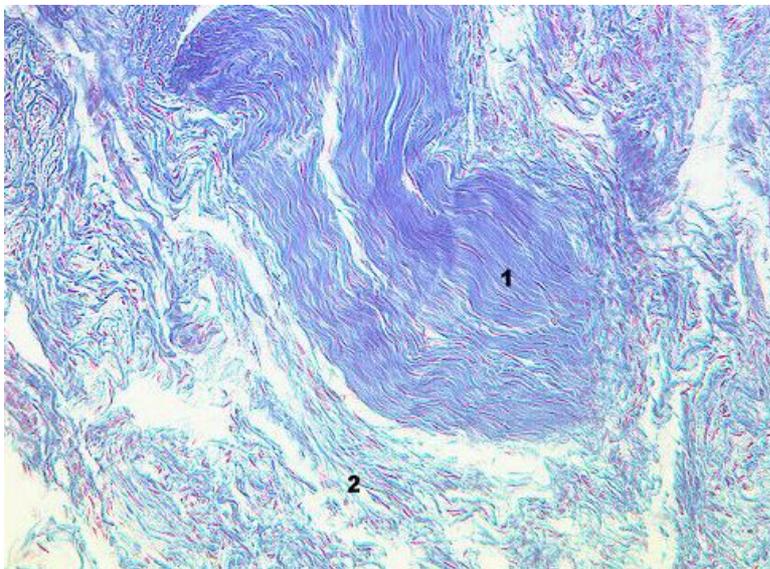


Abb. 4.63: Vorderer Nasofrontalsack, Ausschnitt aus dem Str. reticulare. 1: straffes, geordnetes, parallelfaseriges Bindegewebe, 2: lockeres Bindegewebe. Pasini, Vergr. 200fach.

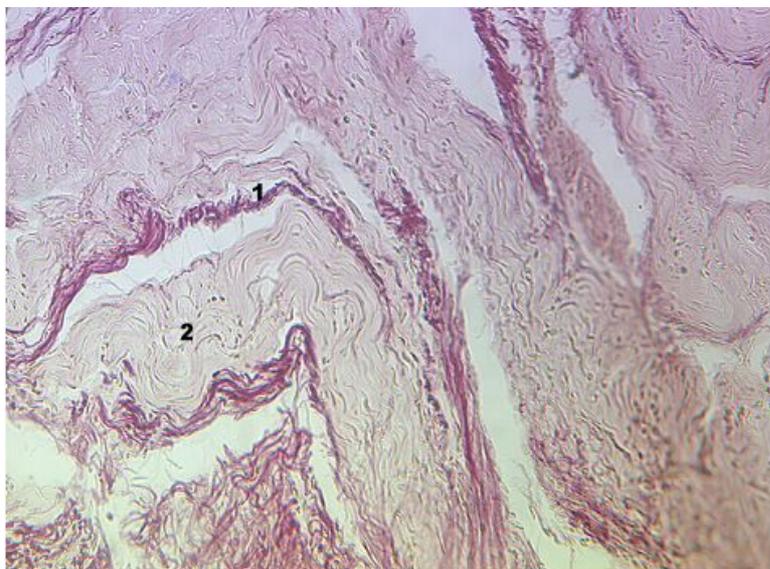


Abb. 4.64: Vorderer Nasofrontalsack, Str. reticulare, 1: elastische Fasern, 2: kollagene Fasern. Orcein, Vergr. 100fach.

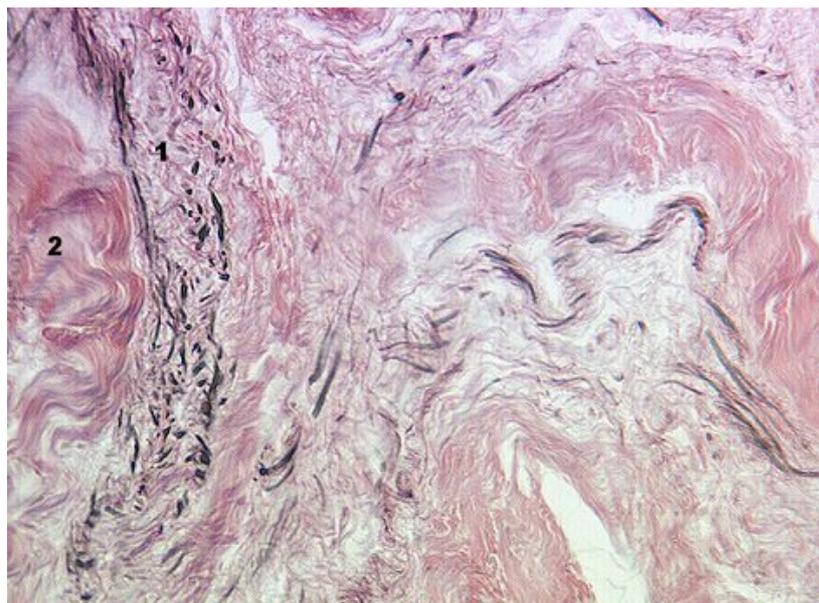


Abb. 4.65: Vorderer Nasofrontalsack, Str. reticulare. **1:** Retikuläre Fasern (schwarz), **2:** Kollagene Fasern. Bielschowsky-Silberfärbung, Vergr. 200fach.

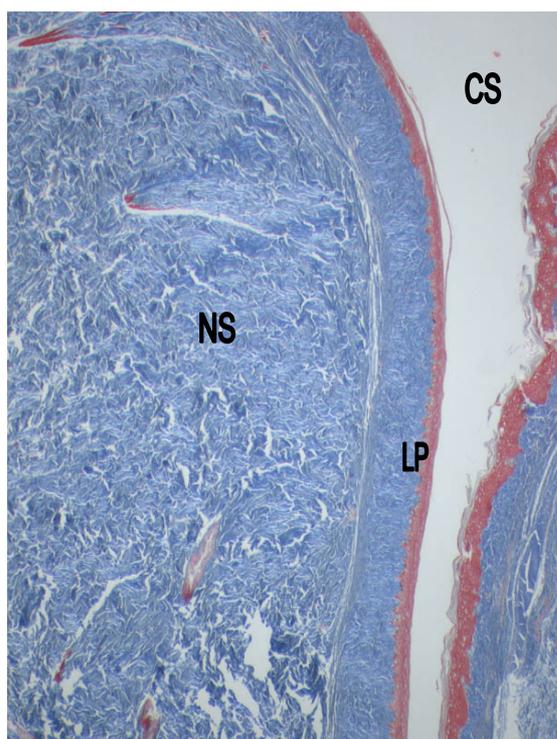


Abb. 4.66: Epithel und Lamina propria (**LP**) des Nasofrontalseptums (**NS**), resp. des Caudalsacks (**CS**). Azan, Vergr. 20fach.

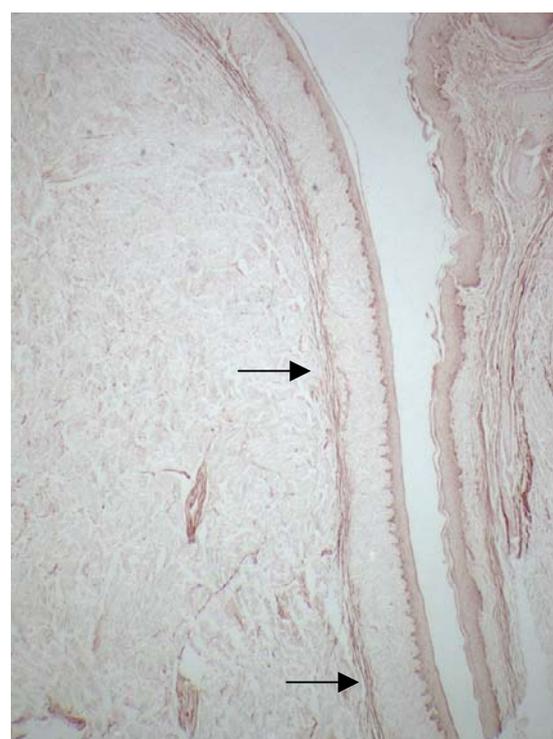


Abb. 4.67: Epithel u. Lamina propria des Nasofrontalseptums resp. Caudalsacks. Schwarze Pfeile zeigen auf ein Band elastischer Fasern parallel zur Epitheloberfläche. Orcein, Vergr. 20fach.

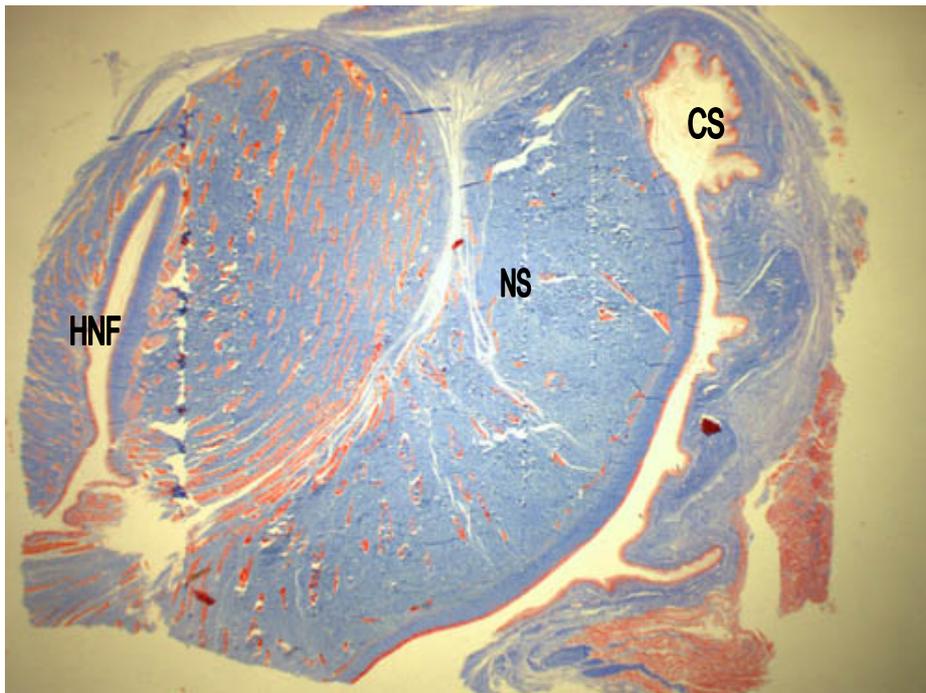


Abb. 4.68: Caudalsack, Übersicht. **CS:** Caudalsack, **NS:** Nasofrontalseptum, **HNF:** Hinterer Nasofrontalsack. Rechts vom HNF ist ein Artefakt durch das Mikrotommesser entstanden. Azan, Vergr. 3,15-fach.

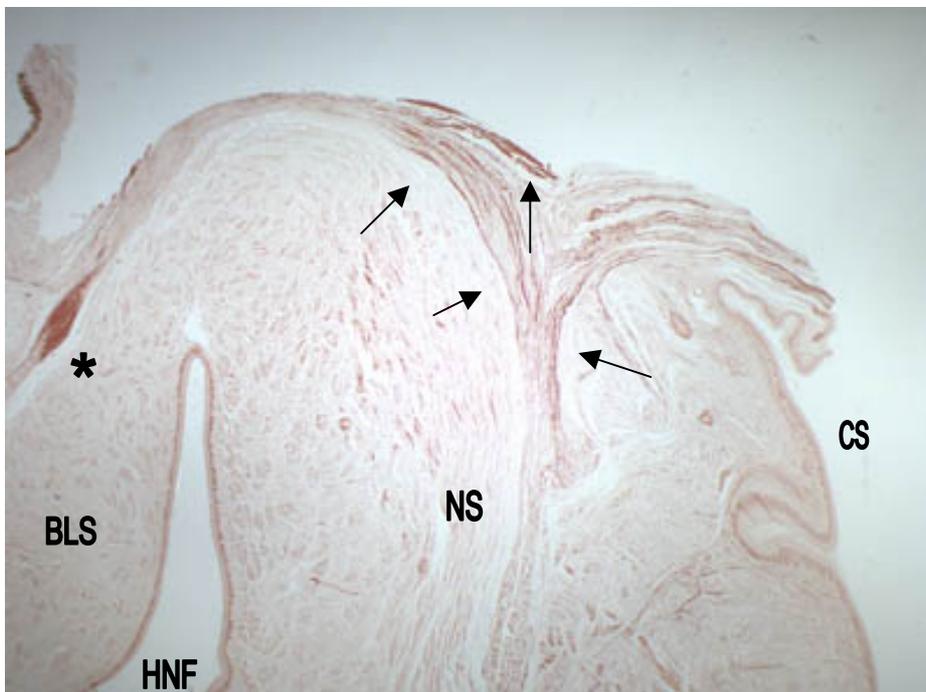


Abb. 4.69: Verteilung elastischer Fasern (weinstain, s. Pfeile) im Nasofrontalseptum **NS**, **BLS:** Blaslochligamentseptum, **CS:** Caudalsack, **HNF:** Hinterer Nasofrontalsack. *: Elastinkörper. Orcein, Vergr. 5-fach.

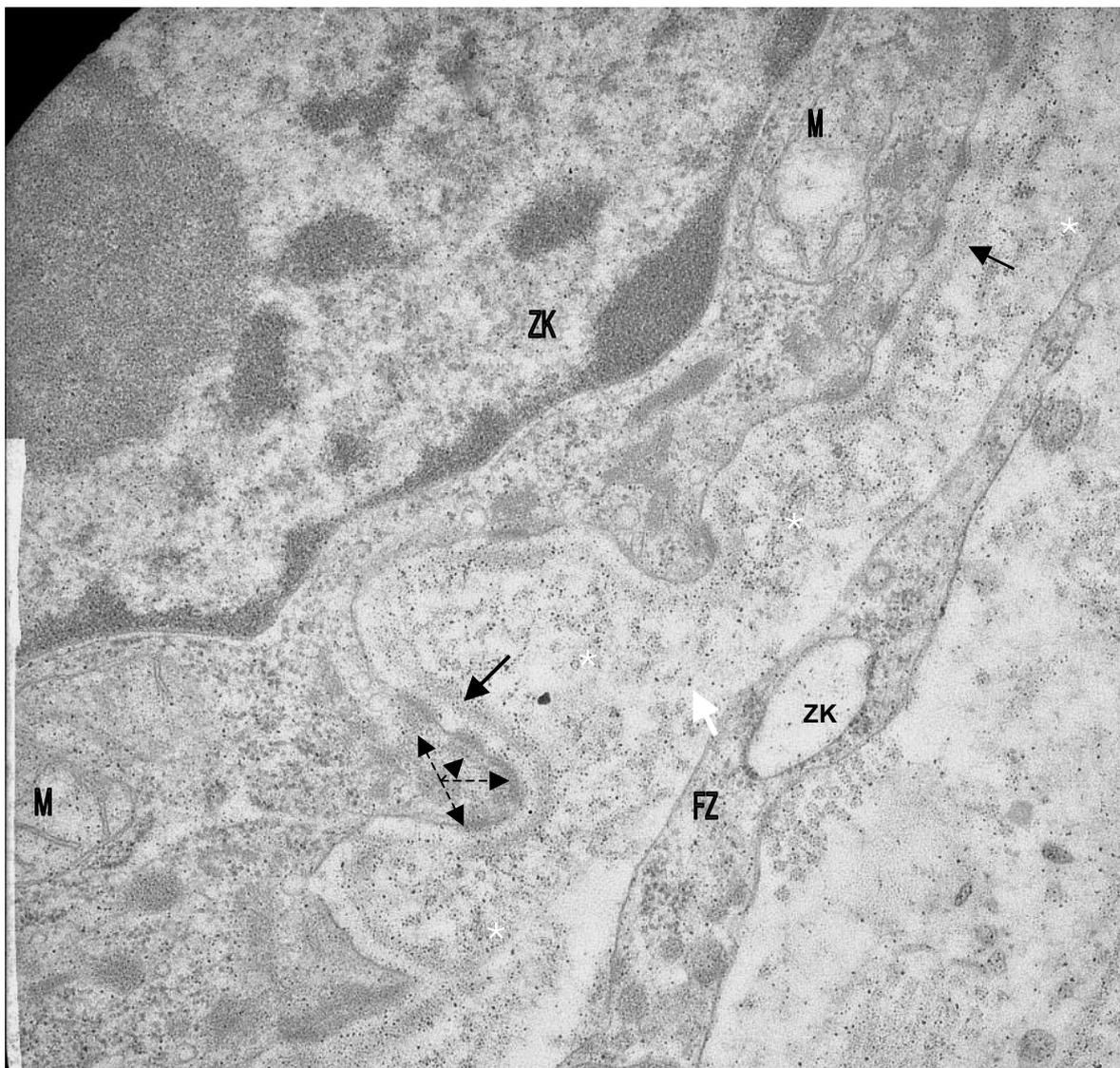


Abb. 4.70: Übergangsbereich Stratum basale/Dermis aus dem Epithel des 'nasal plug'. Die schwarzen Pfeile zeigen auf die Basallamina. **FZ:** Fibrozyt mit Zellkern, **M:** Mitochondrium, **ZK:** Zellkern. Gegenüber der Basallamina vom unteren schwarzen Pfeil sind an der Zellmembran der Basalzelle vier Hemidesmosomen (schwarze gestrichelte Pfeile) zu erkennen. Auf der dermalen Seite befindet sich eine ausgeprägte Lamina reticularis (*). Die Dermis weist in diesem Bereich eine gleichmäßige Verteilung von Ribosomen (weißer Pfeil) auf. TEM-Aufnahme, 20.000-fach Vergr.

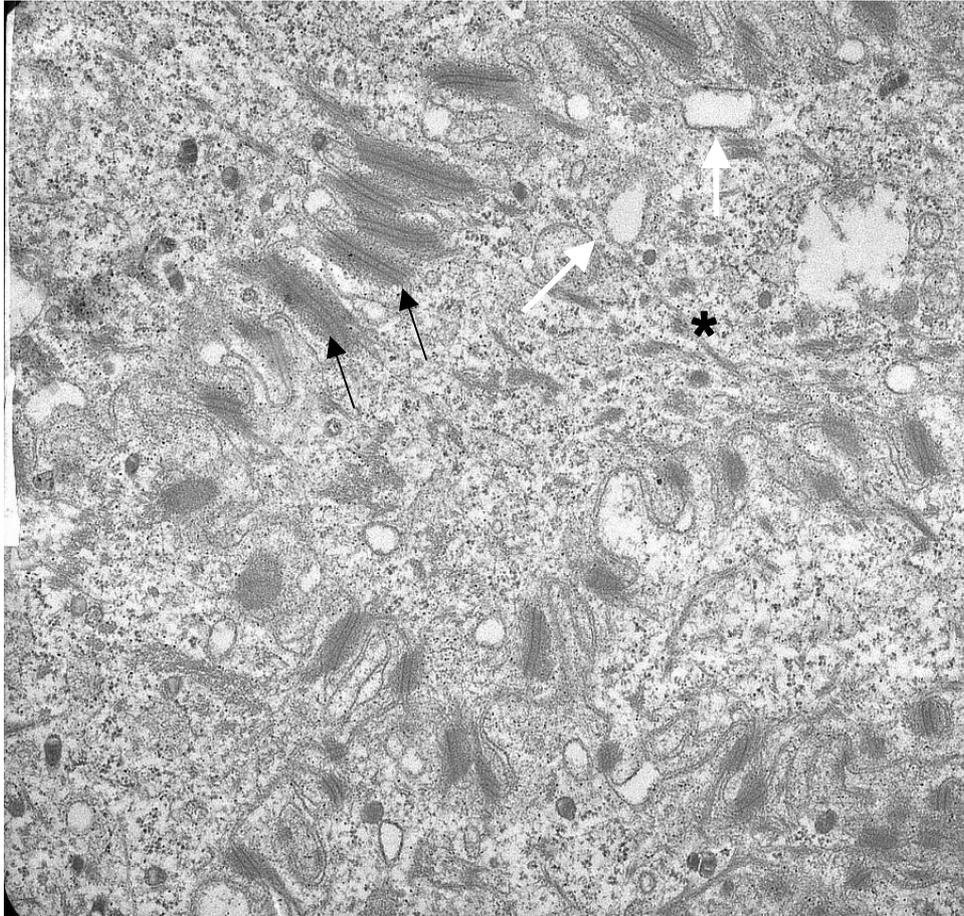


Abb. 4.71: Zelle des Stratum spinosum aus dem Epithel des Caudalsacks, charakterisiert durch relativ sehr viele Desmosomen (schwarze Pfeile). Intrazellulär sind Keratinfilamente (schwarzer Stern) zu erkennen. Die hellen ovoiden membranösen Vesikel (weiße Pfeile) sind Keratinosomen, die ihren Inhalt während der histologischen Aufarbeitung verloren haben. TEM-Aufnahme, 12000-fach Vergr.

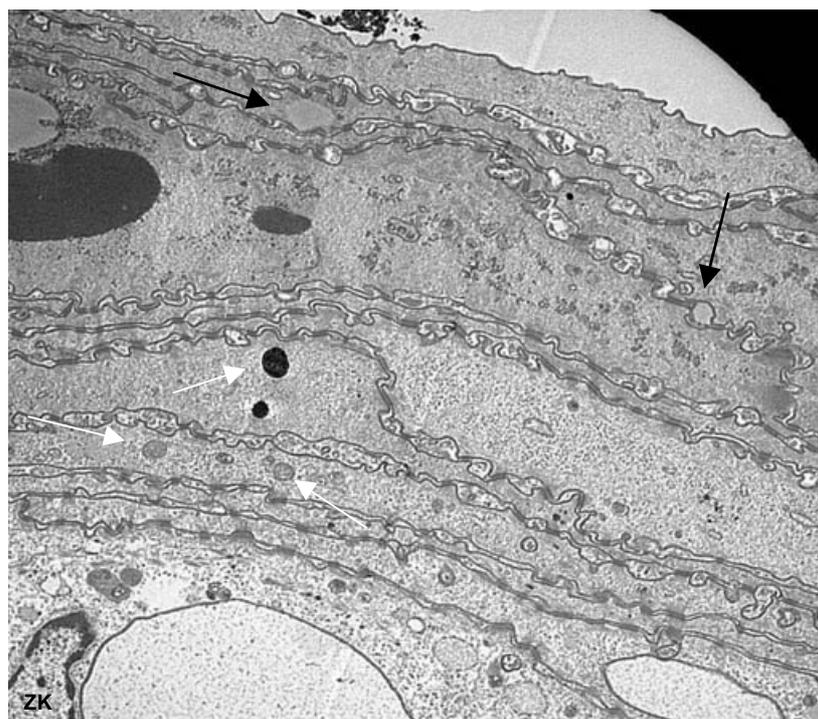


Abb. 4.72: TEM-Aufnahme der Epithelzellen der Auskleidung des Caudalsacks. Auffällig die beiden großen hellen Membraneinschlüsse. Der größere von beiden liegt unmittelbar am Zellkern (**ZK**). Schwarze Pfeile zeigen auf intra- wie interzelluläre Lipideinschlüsse. Weiße Pfeile zeigen auf Keratinosomen. 9.000-fache Vergr.

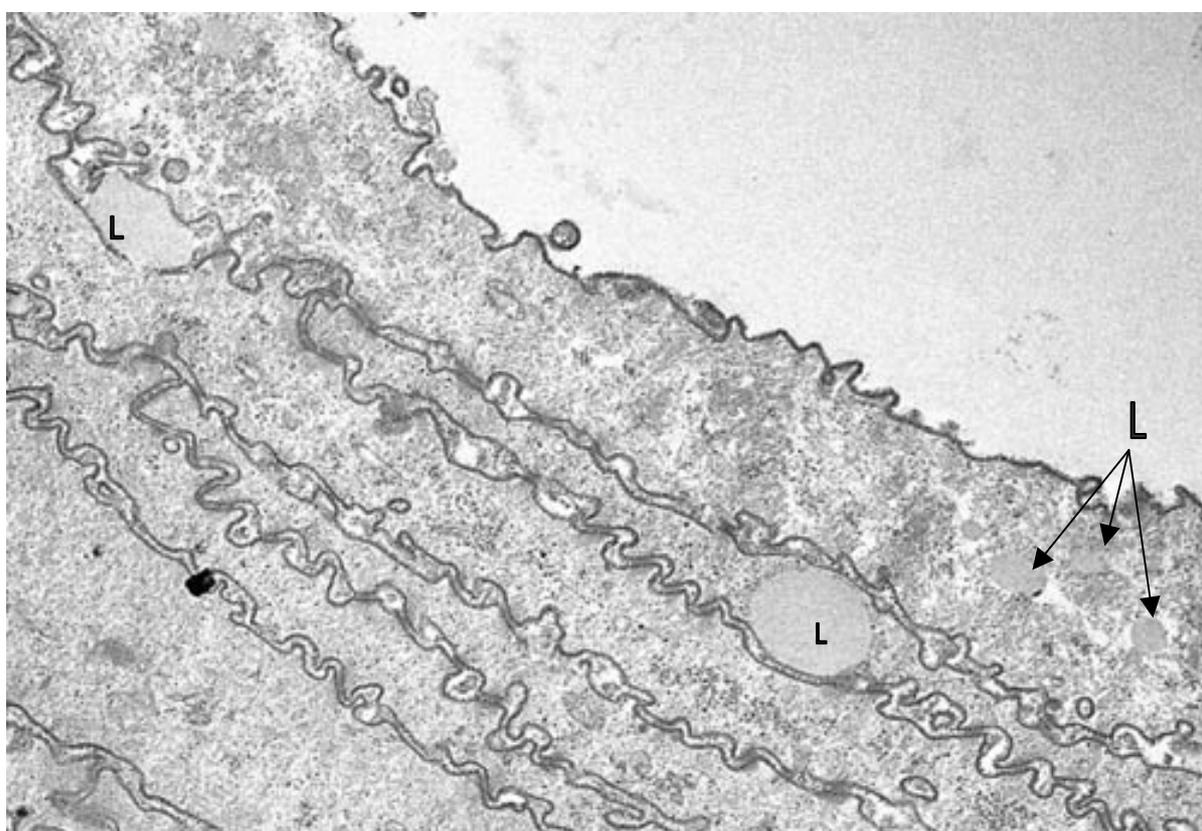


Abb. 4.73: Epithel des hinteren Nasofrontalsacks. Stratum externum und Zelllagen des oberen Stratum spinosum mit inter- u. intrazellulären Fetteinschlüssen. **L:** Lipidtropfen. Oberer Lipidtropfen liegt an Zellmembran mit Unterbrechung. TEM-Aufnahme, 20.000-fache Vergr.

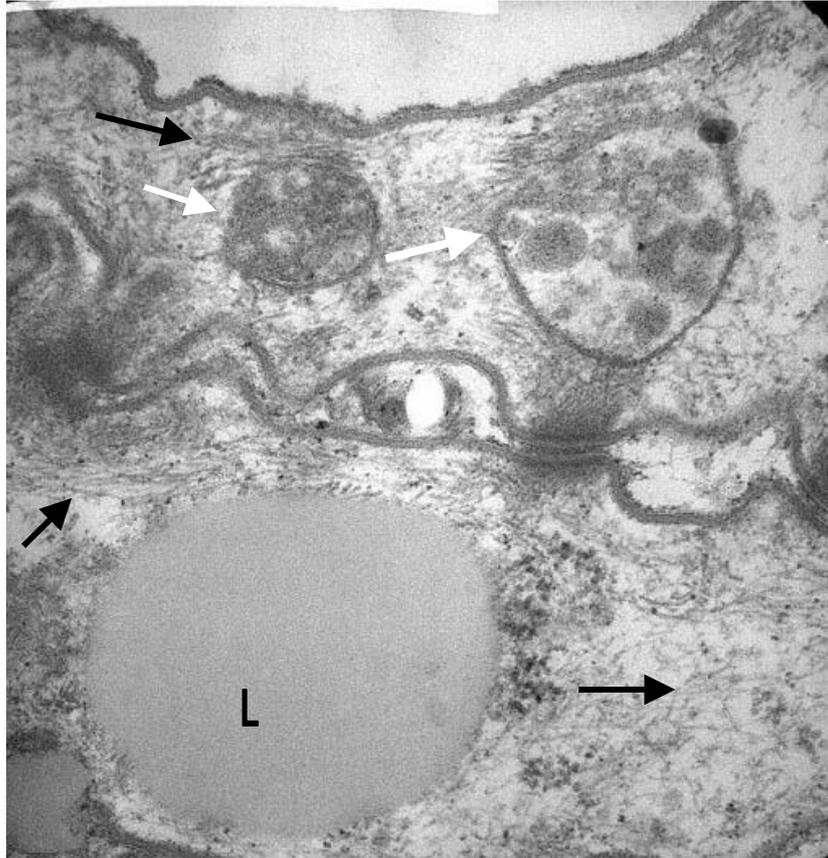


Abb. 4.74: Intrazelluläre Einlagerungen des Stratum externum. TEM-Aufnahme, **L:** Lipidtropfen, schwarze Pfeile: Keratinfilamente. In der obersten Zelle zwei membranöse Einschlüsse (weiße Pfeile). An der äußeren Membran gut erkennbar die Glycokalix. 50.000-fach Vergr.

Genehmigt vom Department Biologie
der Fakultät für Mathematik, Informatik und Naturwissenschaften
an der Universität Hamburg
auf Antrag von Professor Dr. H. SCHLIEMANN
Weiterer Gutachter der Dissertation:
Herr Professor Dr. H. A. OEHLISCHLÄGER
Tag der Disputation: 13. Juli 2007

Hamburg, den 29. Juni 2007



Professor Dr. Reinhard Lieberei
Leiter des Departments Biologie