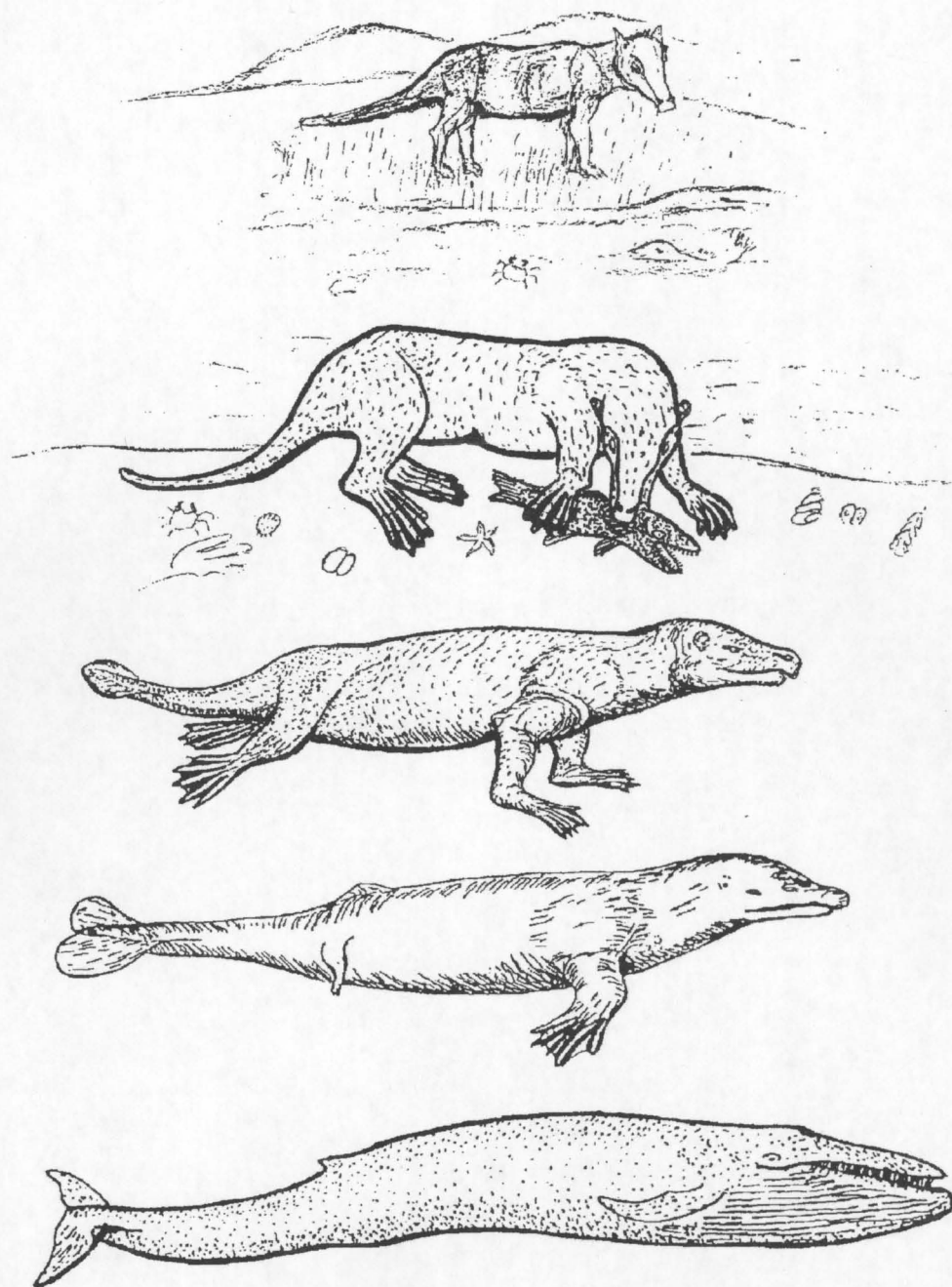


Günther Behrmann

Evolution der Wale



Centre of Marine Research and Investigation on Cetacea
Bremerhaven 2002

Lebensraum "Meer"^{VO}

Heft 19

Günther Behrmann

Evolution der Wale
Cetacea

**Weitere Informationen zum Thema Wale finden Sie in den Heften
der Schriftenreihe Lebensraum „Meer“**

5. Auflage
Centre of Marine Research
and
Investigations on Cetacea
Bremerhaven

Letzte Überarbeitung 2004

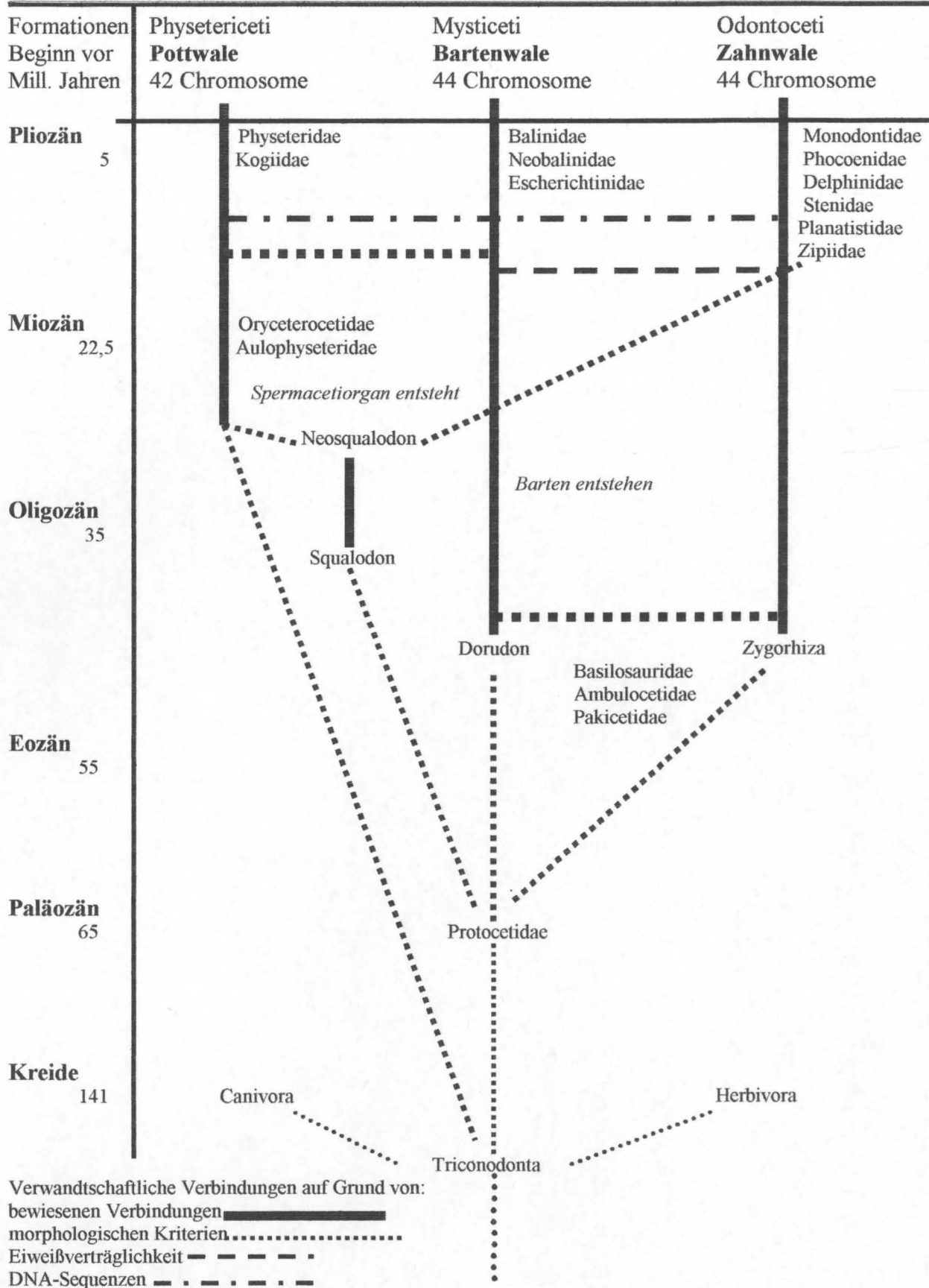
Inhaltsverzeichnis

| | |
|--|-----|
| Einleitung | 1 |
| Wann und wo lebten die Vorfahren der Wale | 1 |
| Anatomische und morphologische Vergleiche | 8 |
| Der Schädel | 8 |
| Zähne | 16 |
| Barten | 24 |
| Die Wirbelsäule | 26 |
| Der Brustkorb | 30 |
| Das Brustbein und die Herzlage | 32 |
| Luftwege und Atmung | 37 |
| Die Atemmuskulatur | 39 |
| Das Zwerchfell | 41 |
| Schultergürtel und Arme | 42 |
| Lende und Schwanz | 46 |
| Becken und Beine | 50 |
| Die Reproduktionsorgane | 52 |
| Nieren | 55 |
| Mundraum | 56 |
| Kehlkopf | 57 |
| Magen und Darmtrakt | 61 |
| Herz und Blutkreislauf | 63 |
| Die Haut | 68 |
| Die Sinnesorgane | 78 |
| Das periphere Nervensystem | 78 |
| Geruch und Geschmack | 78 |
| Das Auge | 81 |
| Das Gehör | 82 |
| Das zentrale Nervensystem | 86 |
| Genetisch - molekulare Befunde | 90 |
| Diskussion zur Evolution der Wale | 93 |
| Hypothese zur zeitlichen Abfolge der Evolution zum Meeressäuger | 98 |
| Nachwort | 100 |
| Literaturverzeichnis | 101 |

Theria

Eutheria

Evolution der Wale (Cetacea)



Die Evolution der Wale (Cetacea)

Einleitung

In ihrer Form und Lebensweise weichen die Wale von den typisch vierfüßigen Säugern ab. Wale haben einen spindelförmigen Körper mit einer wasserdichten Haut. Alle Wale haben weder Ohrmuscheln noch Beine. Zur Fortbewegung wird die waagrecht liegende Fluke eingesetzt, und mit den flossenartigen Armen wird gesteuert. Im Laufe ihrer Phylogenese entstanden drei Unterordnungen (Behrmann, 1985; Klima, 1994): die Bartenwale (Mysticeti), die Pottwale (Physetericeti) und die Zahnwale (Odontoceti). Die Bartenwale können bis zu 30 Meter lang werden und ernähren sich von kleinen Meerestieren, die sie mit Hilfe der Barten aus dem Meer herausfiltern. Die bezahnten Wale, deren größter Vertreter der bis zu 22 Meter lang werdende Pottwal ist, ernähren sich von größeren Meerestieren. Weil von den heute bekannten 82 Walarten einige nur geographische Rassen sein könnten, auch immer wieder neue Walarten entdeckt und beschrieben werden, wird sich die Zahl der Arten bestimmt noch ändern.

Alle Wale können ohne Gefährdung ihres Lebens das Wasser nicht mehr verlassen, sie sind also reine Wassertiere. Man geht davon aus, dass die Wale von vierfüßigen Landtieren abstammen. Wann und wo die Umwandlung vom Land- zum Wassertier erfolgte, ist noch nicht bekannt. Die auf dem Lande lebenden Vorfahren der heutigen Wale, treten plötzlich im Tertiär auf (Müller, 1970; Barnes et al., 1985. Bei Ausgrabungen in den letzten 20 Jahren wurden Fossilien entdeckt, deren Knochenfragmente anatomische Merkmale von Walen oder deren Vorfahren zeigen. 1993 wurden Schädel gefunden, die in ihrer Form auf Walrösser hinweisen, aber Ohrkapseln wie die Wale haben (Natur Vol. 365). Jeder Fund führte zu neuen Hypothesen und zu neuen Stammbäumen, und oft sind es mehrere in einem Jahr. Weil man jetzt gezielt nach den Vorfahren der Wale sucht, führen die Funde zu neuen Erkenntnissen, womit dann neue Stammbäume erstellt werden.

Wann und wo lebten die Vorfahren der rezenten Wale ?

Aus den Fundorten ergibt sich, dass die Vorfahren der heutigen Wale (Protoceti, al. Archaeoceti) im Küstenbereich des Tethysmeeres

(Abb.1) lebten. Die Chancen, dort Fossilien der Vorfahren der Urwale zu finden sind sehr gering, denn durch die ständigen Bewegungen des Wassers werden die in diesem Bereich verendeten Tiere ständig verdriftet, die Skelette auseinander gerissen und die verbleibenden Knochen zerrieben. So entstanden alle Rekonstruktionen nach sehr unvollständigem Skelettmaterial. Die Knochen der Vorfahren der Wale und deren Vorfahren (Gingrich et al., 1983; Thewissen et al. 1991, 1996) zeigen, dass sich einige Landtiere schon vor 55 Millionen Jahren dem Leben am und im Wasser angepasst hatten. Den Fossilien kann man aber nicht entnehmen, wie weit die einzelnen Organe evolviert waren, nur vom Basilosaurus blieben ein paar Hautreste erhalten.

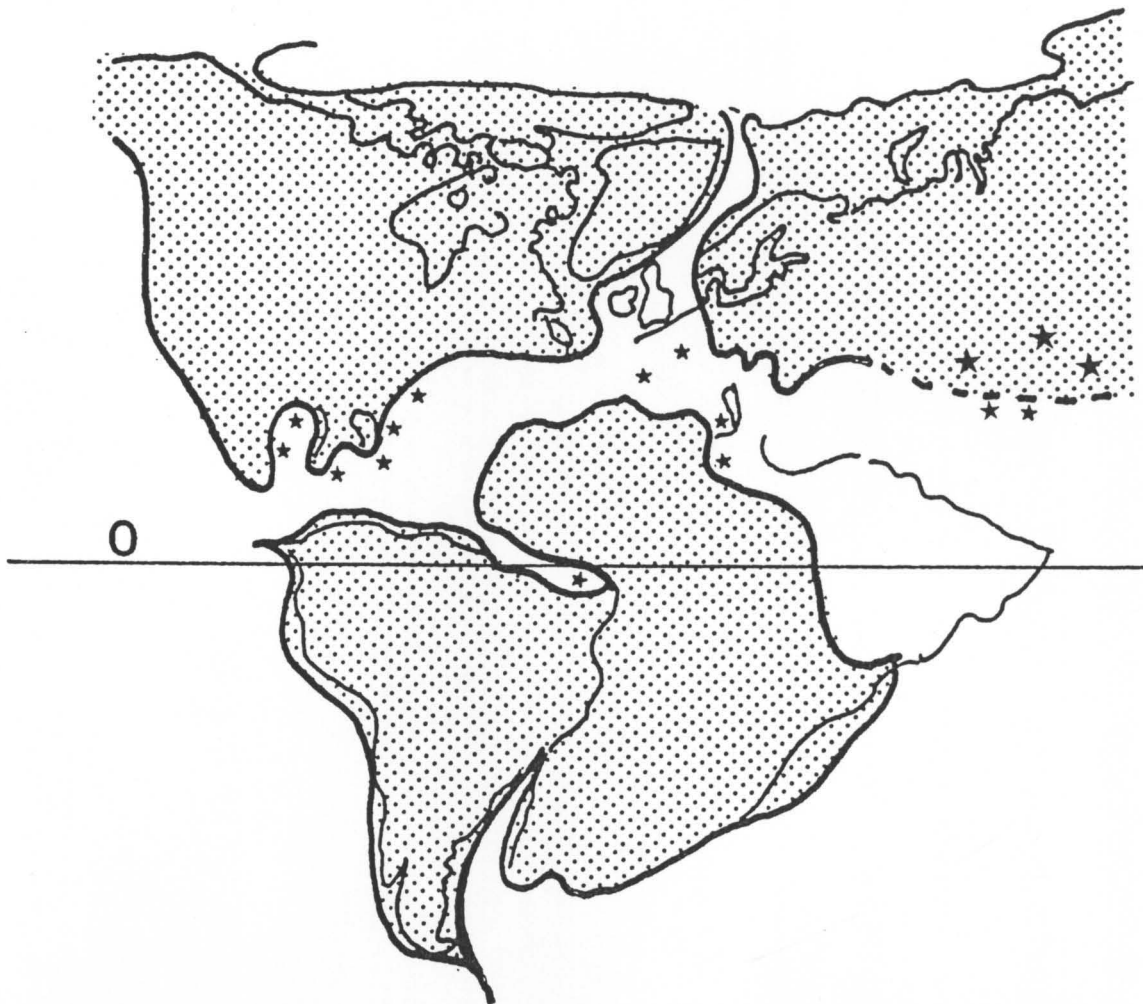


Abb. 1. Lage des Tethysmeeres in der jüngeren Kreidezeit (Smith et al., 1982). Fundorte der Urwale nach Kellogg (1936 und Gingrich et al., 1983, Thewissen et al., 1996).

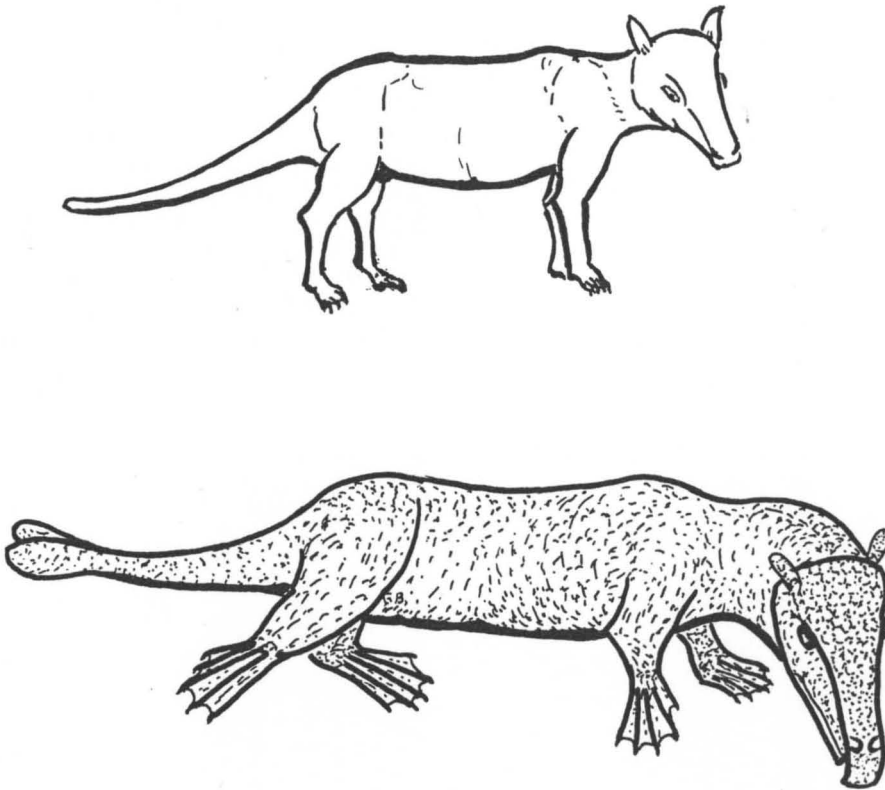


Abb. 2. Rekonstruktionsversuche.

Oben: Der auf dem Festland lebende Pakicetus, war etwa so groß wie ein Schäferhund und könnte ein Vorfahre der Wale gewesen sein.

Unten: Der im Küstenbereich schwimmende Ambulocetus war über drei Meter lang. Nach den fossilen Knochenrudimenten hatte der Ambulocetus natans große Schwimmhäute.

1693 hat Ray (Slijper, 1973) erkannt, dass die Wale Säugetiere sind. Seit dieser Zeit haben viele Evolutionsforscher über die Phylogenese der Wale diskutiert. 1979 kam Thenius zu dem Schluss: "Die Evolution der Wale kann zwar in den Grundzügen als geklärt gelten, doch sind noch zahlreiche Probleme offen." Auch mir ist es nicht gelungen, diese Probleme zu lösen, im Gegenteil, ich habe ihre Zahl wesentlich vermehrt. Die Probleme entstanden, weil in den heutigen Walen viele anatomische Merkmale gefunden wurden, die an viel ältere Wirbeltiergruppen erinnern.

Wann und wo lebten die Vorfahren der Urwale?

Die Fossilien der Urwale aus dem frühen Eozän zeigen, dass die Umwandlung zum Wassertier in dieser Zeit schon abgeschlossen war. Die Form der Schädel erlauben den Rückschluss, dass Bartenwale (Mysticeti) und Zahnwale (Odontoceti) gemeinsame Vorfahren hatten. Das Gehör der Urwale war schon auf Echolokation umgestellt, und nur an den Ohrkapseln lassen sich die Schädel beider Unterordnungen deutlich unterscheiden (**Abb. 9**). Die gemeinsamen Vorfahren von Barten- und Zahnwalen müssen demnach schon im Paläozän gelebt haben. Über den Zeitraum, den die Cetaceae für die Anpassung benötigten wird bis zum heutigen Tage spekuliert.

Flower (1884), Slijper (1973) und Thenius (1979) vermuten, dass die Vorfahren der Urwale unter den Säugern (Eutheria, al. Placentalia) zu finden sind. Die Säuger entwickelten sich in der oberen Kreidezeit und wurden im Tertiär zur dominierenden Tiergruppe (Remane et al., 1976). Albrecht (1886) und Hertwig (1886) halten die Vorfahren der Urwale für älter und meinen, dass sie sich schon im Mesozoikum, also bevor sie zu Säugetieren wurden, dem Leben im Meer angepasst haben. Als Vorfahren der Säugetiere werden die warmblütigen Reptilien (Thermophora, Therapsida) genannt (Thenius, 1979), deren artenreiche Tiergruppen sich bis in die Karbonzeit zurückverfolgen lassen (Remane et al., 1976). Warmblütig sollen auch die Fische (Ichthyosauria) gewesen sein. Auch die Vögel (Aves) entwickelten sich aus einem homoiothermen Zweig der Archosaurier (Remane et al., 1976).

"Schon Lamarck hat betont, dass die Wale mehr reptilienartige Merkmale aufweisen als irgendeine andere Säugetierabteilung." (Steinmann, 1908, S. 234). Weil die Wale viele morphologische Merkmale besitzen, die für Säugetiere untypisch sind (Kükenthal, 1890; Albrecht, 1886; Hertwig, 1886), wurden die Wale auch mit den Sauriern verglichen und die Vorfahren der Urwale auch unter den erdgeschichtlich viel älteren, aquatisch lebenden Thalattosauriern gesucht (Steinmann, 1908, 1909). Die warmblütigen Reptilien entstanden aus kaltblütigen Reptilien, zu denen die Saurier (Sauria) und die heute noch lebenden Kriechtiere (Reptilia), Eidechsen und

Schlangen (Squamata), Schildkröten (Chelonia) und die Krokodile (Crocodilia) gehören. Als Vorfahren der Reptilien werden die Lurche (Amphibia) angesehen, zu denen die Schwanzlurche (Urodela), die Blindwühlen (Apoda) und die Frösche (Anura) gehören. Die wiederum stammen von den Fischen ab. Alle aufgeführten Tiergruppen sind also auch als Vorfahren der Wale anzusehen, und von allen diesen Vorfahren haben die Wale etwas ererbt und zum Teil bis heute auch behalten. Einen warmblütigen Therapsiden, der als Reptil geboren wurde und als Säugetier starb, gibt es nicht. Die Entwicklung zum Säugetier hat sehr lange gedauert. In der langen Übergangsphase hat es bestimmt Reptilien gegeben, die die Merkmale der Säuger besaßen, sowie es letztlich auch viele Säuger mit reptilienartigem Erbgut gab, von denen heute noch einige leben. Zum Beispiel werden die Schnabeltiere und Schnabeligel (Prototheria) zur Klasse der Säuger (Mammalia) gestellt (Remane et al., 1976), obwohl sie Eier legen und ihre Jungen nicht säugen. Aus diesem Grunde findet Thenius (1979) das Wort "Säugetier" nicht passend und meint, dass die Bezeichnung "Haartier" treffender ist.

Die Wale sind hochentwickelte Lebewesen, bei denen nur viele ursprüngliche Merkmale ihrer Vorfahren erhalten blieben. Ihr Überleben über viele Millionen Jahre beweist, dass sie den Ansprüchen des Lebens vollkommen genügen.

Wichtig zu wissen wäre, ob alle Säugetiere von einer Therapsidenart abstammen (monophyletisch) oder ob es mehrere Therapsidenarten waren, die sich zu Säugetieren entwickelten (polyphyletisch). Diese Frage wird zur Zeit diskutiert und deshalb auch unterschiedlich beantwortet. Für die Wale ergeben sich daraus folgende Konsequenzen:

1. Wurden mehrere Therapsidenarten zu Säugern, so könnten die Vorfahren der Urwale unter den Therapsiden zu finden sein. Die Vorfahren der Urwale (Kohorte Mutica; Simpson, 1959) hätten dann schon in der unteren oder mittleren Kreidezeit gelebt und sich **neben** den Urraubtieren (Creodonten), den Urhuftieren (Condylarthra) und den Urinsektenfressern (Insectivora) zu Wassertieren entwickelt. Für

die nahe Verwandtschaft zu den Therapsiden hat Steinemann (1908) zahlreiche morphologische Beispiele aufgezeigt.

2. Stammen alle Säugetiere von einer Therapsidenart ab (**Abb. 1**), müssen die Vorfahren der Urwale unter den Säugetieren (Eutheria) gesucht werden, die sich von fleischlicher Nahrung (carnivor) auf Mischkost (omnivor) umstellten. Dann wären die Wale phylogenetisch viel jünger und könnten erst in der oberen Kreide, vor etwa 70 Millionen Jahren, zu amphibisch lebenden Tieren mutiert sein. Hierfür spricht die Rekonstruktion des Ambulocetus von Lipka (Thewissen, et al. 1996).

In allen nachfolgenden Publikationen gehen Thewissen et al. davon aus, dass der Ambulocetus behaart war. Die viel jüngere Basilosauridae besaßen aber noch Schuppen (**Abb. 50**).

Weil aber die Stammform aller Säugetiere unbestritten die Reptilien sind (Thenius, 1979), sollte nicht darauf verzichtet werden, die Vorfahren der Urwale auch unter diesen zu suchen. Unberücksichtigt soll bei den nun folgenden anatomischen Vergleichen das Problem bleiben, ob es sich hierbei um Konvergenzen oder Analogien handelt. Dies kann nur über zeitraubende histologische, physiologische oder genetische Untersuchungen geklärt werden, wofür aber auf Grund des Artenschutzgesetzes kein geeignetes Material zu Verfügung steht.

Wo könnten sich nun die Vorfahren der Urwale zu Wassertieren entwickelt haben? Slijper (1973) vermutete das Mutationsgebiet in tropischen oder subtropischen Küsten- oder Flussbereichen. Die Karte (**Abb. 2**) zeigt die Lage der Kontinente und Meere in der jüngeren Kreidezeit. Eingetragen wurden zusätzlich einige Fundstätten fossiler Wale. Aus der geographischen Lage kann man schließen, dass das Tethysmeer mit seiner Umgebung ein geeigneter Lebensraum war, wo sich die Vorfahren der Urwale zu Wassertieren entwickeln konnten. Das Tethysmeer mit seinen zahlreichen Buchten war zeitweilig von den anderen Ozeanen getrennt, wodurch die Mutation gefördert wurde.

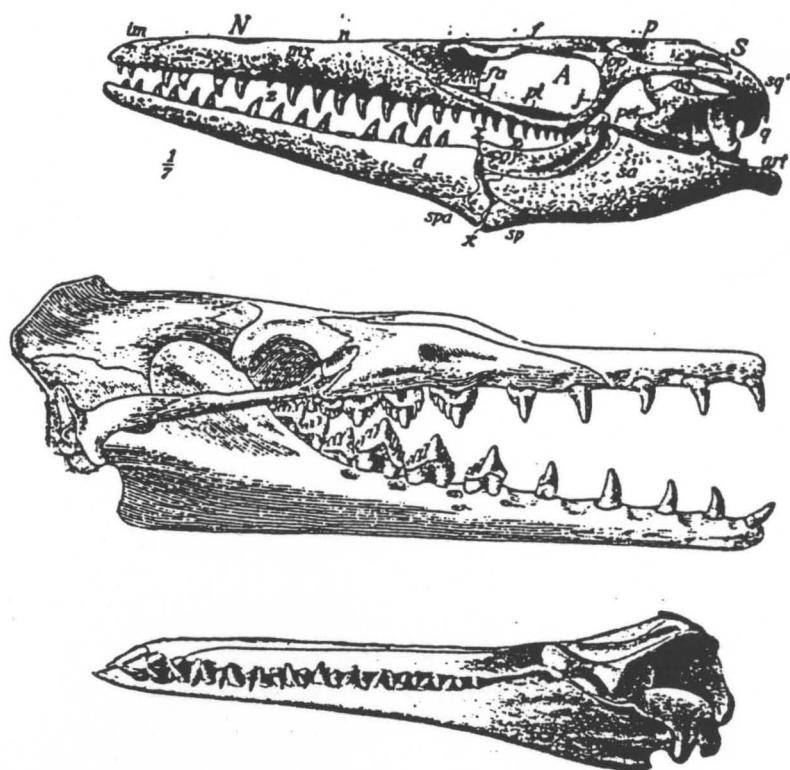


Abb. 3. Oben: Dieser Schädel eines Thalattosauriers aus der oberen Kreide wurde von Steinmann (1908) zum Vergleich mit einem Schädel des Haizahnwals (unten) herangezogen. Die lange flache Schädelform und der spatelförmige Unterkiefer erwecken den Eindruck, daß die Vorfahren der Urwale Thalattosaurier sein könnten. Das Gebiss des Sauriers zeigt, daß dieser sich, wie die heutigen Zahnwale, von kleinen Meerestieren ernährt hat

Mitte: Das Gebiß des eozänen Urwals Zygorhiza Kochii (Kellogg, 1936) ist mit den Gebissen von Robben (Krabbenfresser, junge Seehunde) zu vergleichen, die sich hauptsächlich von Krebsen ernähren.

Unten: Das Gebiss des Haizahnwals Squalodon bariensis (Abel, 1911) aus dem Miozän besteht aus Zähnen, die sehr eng stehen und wie Scheren schneiden, was ein Hinweis auf festerer Nahrung wie Fische oder Krebse ist.

Anatomische und morphologische Vergleiche

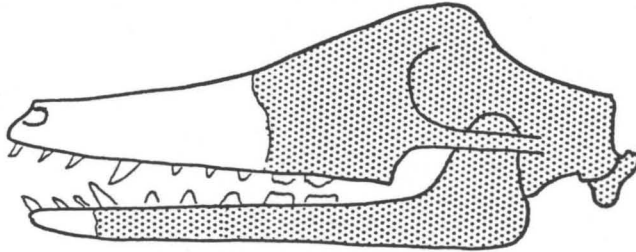
Der Schädel

Die Schädel der ausgewachsenen Wale mit ihrem flachen Schädeldach, dem verlängerten Rostrum und den integrierten Unterkieferästen erinnern an die flachen Schädel der warmblütigen Saurier. Verstärkt wird der Eindruck durch die vielen kegelförmigen Zähne der rezenten Zahnwale (**Abb. 12**), die wie bei Reptilien auch in Zahnrinnen stehen können. Im Unterkiefer des Pottwals (*Physeter macrocephalus*) stehen alle Zähne einzeln in Zahngruben (*Alveolus dentalis*). Die nicht sehr fest mit dem Oberkiefer verbundenen Zähne des Pottwals stehen in unsegmentierten Rinnen. Je mehr Zähne ein Kiefer besitzt und je enger sie stehen, desto mehr sind die Knochenwände zwischen den einzelnen Alveolen zurückgebildet. Erkennbar sind sie aber noch bei den meisten Zahnwalen. Zu den Ausnahmen gehört der Entenwal (*Hyperoodon ampullatus*), der nur noch vier Zähne im Unterkiefer hat, von denen aber nur zwei herauswachsen. Ober- und Unterkiefer der Entenwale haben tiefe schmale Zahnrinnen, in denen keine Reste von Alveolen erkennbar sind. Die Zahnrinne ist ein konstitutives Merkmal, das sich bis zu den Fischen zurückverfolgen lässt. Vergleicht man dann aber die einzelnen Schädelknochen der Wale mit denen der Saurier (**Abb. 3**), so kann man nur mit größter Mühe den Gedankengängen Steinmanns (1908) folgen. Leichter fällt dies allerdings, wenn man nur das Profil des Kopfes vom *Ambulocetus* zum Vergleich heranzieht (**Abb. 4**).

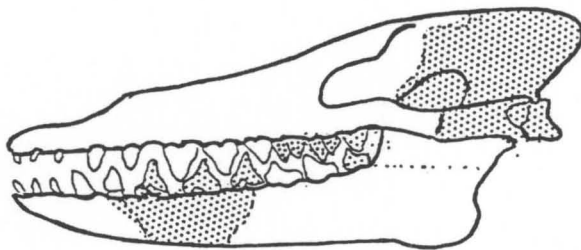
Nur am Hinterhauptsbein treten noch bei einigen Walarten Rudimente auf, die reptilienartig sind. Alle Hinterhauptsbeine der Säugetiere haben zwei Gelenkköpfe (*Condylus occipitalis*), die lateral des Hinterhauptsloches liegen. Die Gelenkköpfe sind in den Gelenkpfannen des ersten Halswirbels (*Atlas*) gelagert und ermöglichen die Kopfbewegungen. Die Reptilien und Vögel, sowie deren Vorfahren (*Sauropsida*) haben nur einen ventrozentral gelagerten Gelenkkopf (*Condylus centralis*). An den Schädeln von jungen Walen ist dieser reptilienartige Gelenkkopf häufig noch sehr gut ausgebildet (**Abb. 5**). Oft verwächst er nicht vollständig, so dass er auch bei älteren Tieren noch gut zu erkennen ist (**Abb. 8**).



Dinosaurier



Ambulocetus natans, Science 1994/263



Pakicetus inachus, Science 1993/220

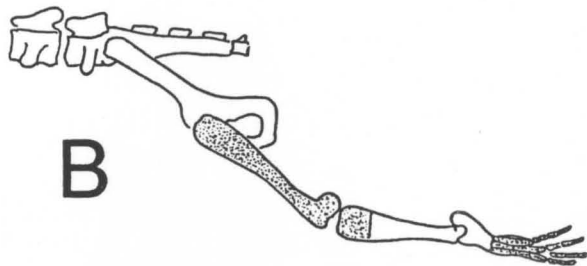
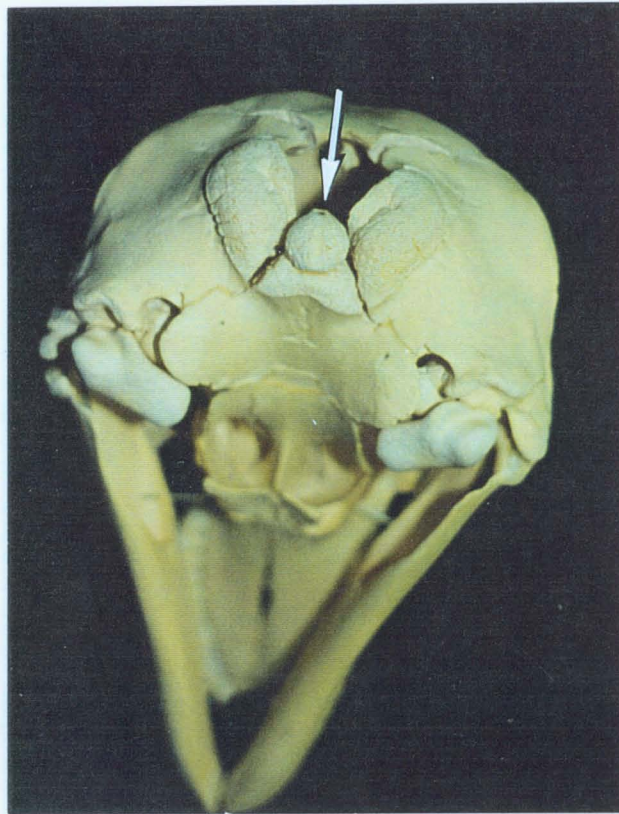


Abb. 4. A: schematische Rekonstruktionen nach erhaltenen Fossilien (punktierte Flächen). Nach morphologischen Kriterien ähnelt der Kopf des *Ambulocetus natans* (nach Berta, 1974) mehr dem der Sauriern als dem der Archioceten.

B: Leider wurde auch beim *Ambulocetus* kein Becken gefunden (Thewissen et al., 1996).



*Abb. 5. Der Schädel eines jungen Schwertwals (*Orcinus orca*) mit einem reptilienartigen Condylus centralis (←→).*

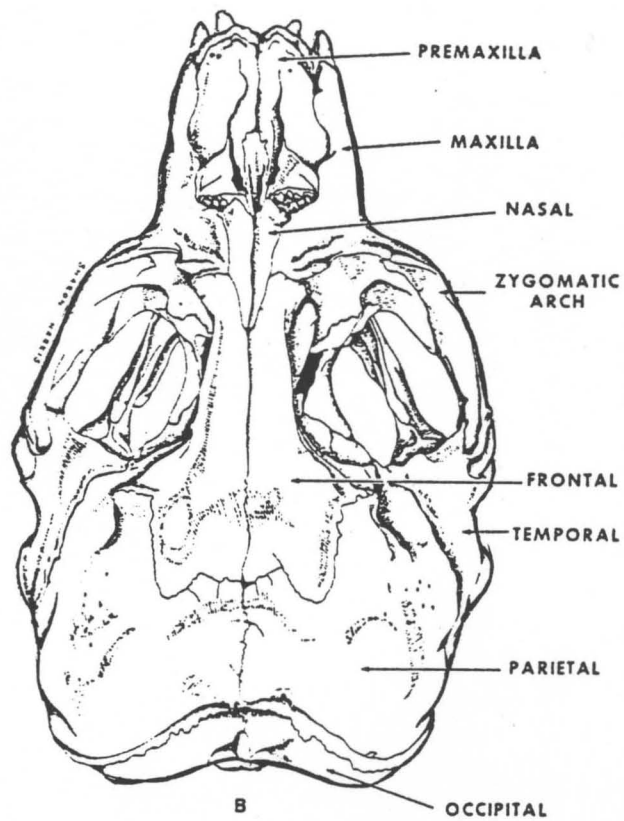
Nach der Entdeckung eines walroßartigen Zahnwalschädels (Odobenocetops, Nature 1993, Vol. 365: 745) wurde auch ein Stammbaum entwickelt, der zeigt, daß sich auch Robben (Pinnipedia) und Wale von einem gemeinsamen Vorfahren ableiten lassen. Die Robben stammen aber von Landraubtieren (Fissipedia) ab (Müller, 1970). Weil dadurch auch in Zweifel gezogen wird, daß die Vorfahren der Wale herbivore Landtiere waren, stelle ich nun den Schädel einer Robbe und den eines Wals gegenüber. **Abb. 6** zeigt den Schädel eines jungen See-Elefanten und daneben den Schädel eines Pottwalembryos (**Abb. 7**). Hier fällt einem der Vergleich beider Schädel viel leichter, denn der Schädel des Pottwalembryos mit seinem kurzen Rostrum, der hohen und runden Schädelkapsel und dem kräftigen Jochbogen zeigen eindeutig die Merkmale eines Säugetierschädels. Aber auch hier ist der Unterkieferast des Wales, abweichend von denen der Säuger, schon integriert, was wiederum an die Thalattosaurier erinnert. Die Integration des Unterkieferastes finden wir bei allen Ur- und Zahnwalen, nicht aber bei den Bartenwalen. Obwohl die Bartenwale phylogenetisch jünger sein sollen als die Zahnwale, ist bei ihnen der Unterkieferast nicht integriert und zweigt rechtwinklig vom Unterkiefer ab.

Die Nasenhöhle (Cavum nasi) des Pottwalembryos ist schon sehr weit zurückverlagert und die Nasenbeine (Os nasale) sind stark reduziert. Daß die Nasenöffnung (Nostril) der Wale früher weiter vorne lag, ist ontogenetisch nachweisbar. Außerdem liegen für die sukzessive caudale Verlagerung der Nasenöffnung zahlreiche fossile Funde vor.

Das Rostrum der Urwale besitzt schon eine tiefe Furche. Weil in dieser bei rezenten Walen ein Organ liegt, mit dem hochfrequente Schallwellen erfaßt werden können (Behrmann, 1989a, 1991b), kann man annehmen, daß die Urwale schon damals ein Echolokationssystem besaßen (s. Sinnesorgane).

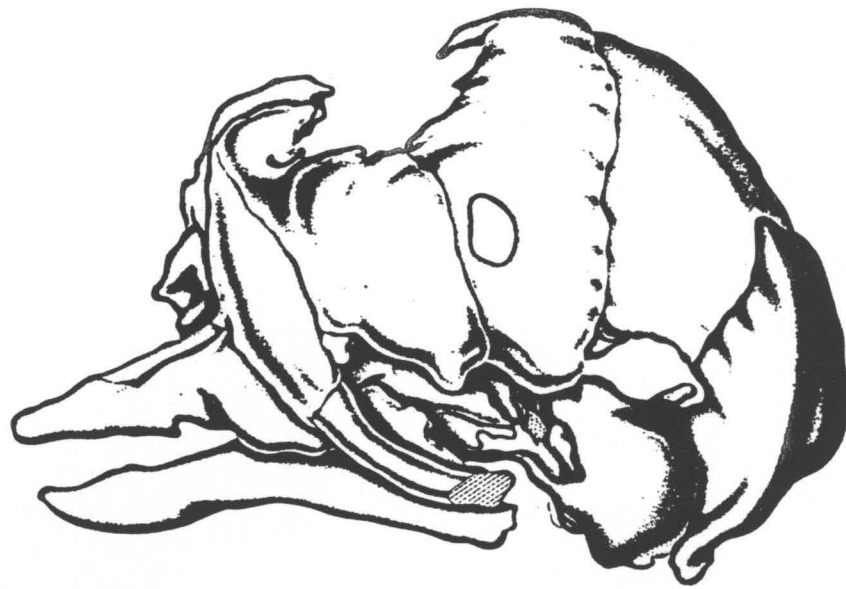


A



B

Abb. 6. Der Schädel eines jungen See-Elefanten (Mirounga angustirostris) (nach Ridgway, 1972)



PHYSETER 170 mm TL

Lateralansicht(B)

ABB:10/II

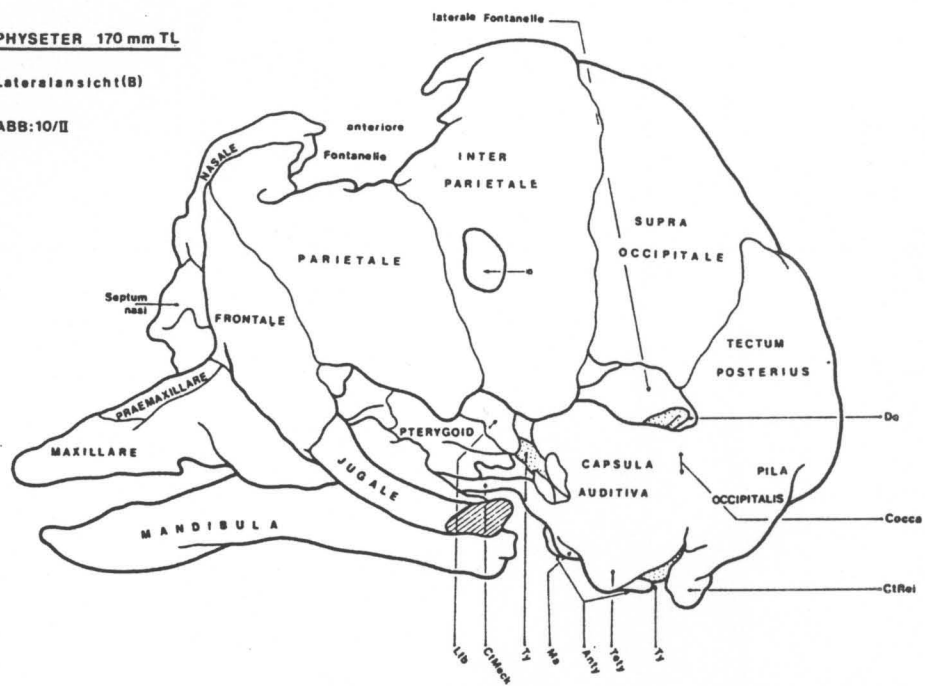
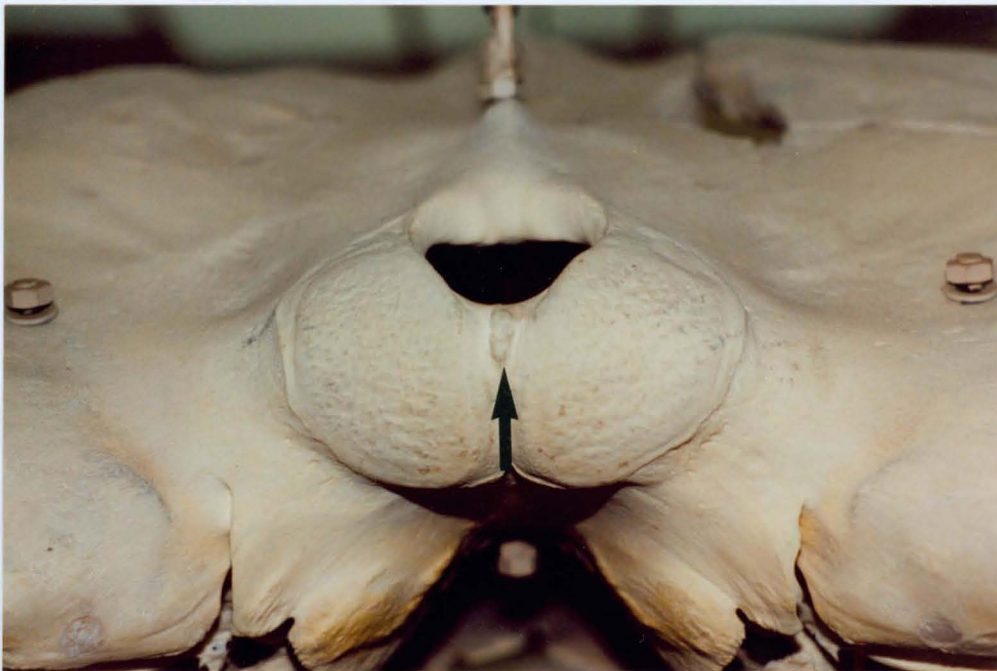


Abb. 7. Das Chondocranium eines Pottwalembryos *Physeter macrocephalus*, (Hombach, 1981).



*Abb. 8. Schädels eines Zwergwals (Balaenoptera acutorostrata),
oben: der rechtwinklig abzweigenden Unterkieferast,
unten: Rudimente des Condylus centralis (←→).*

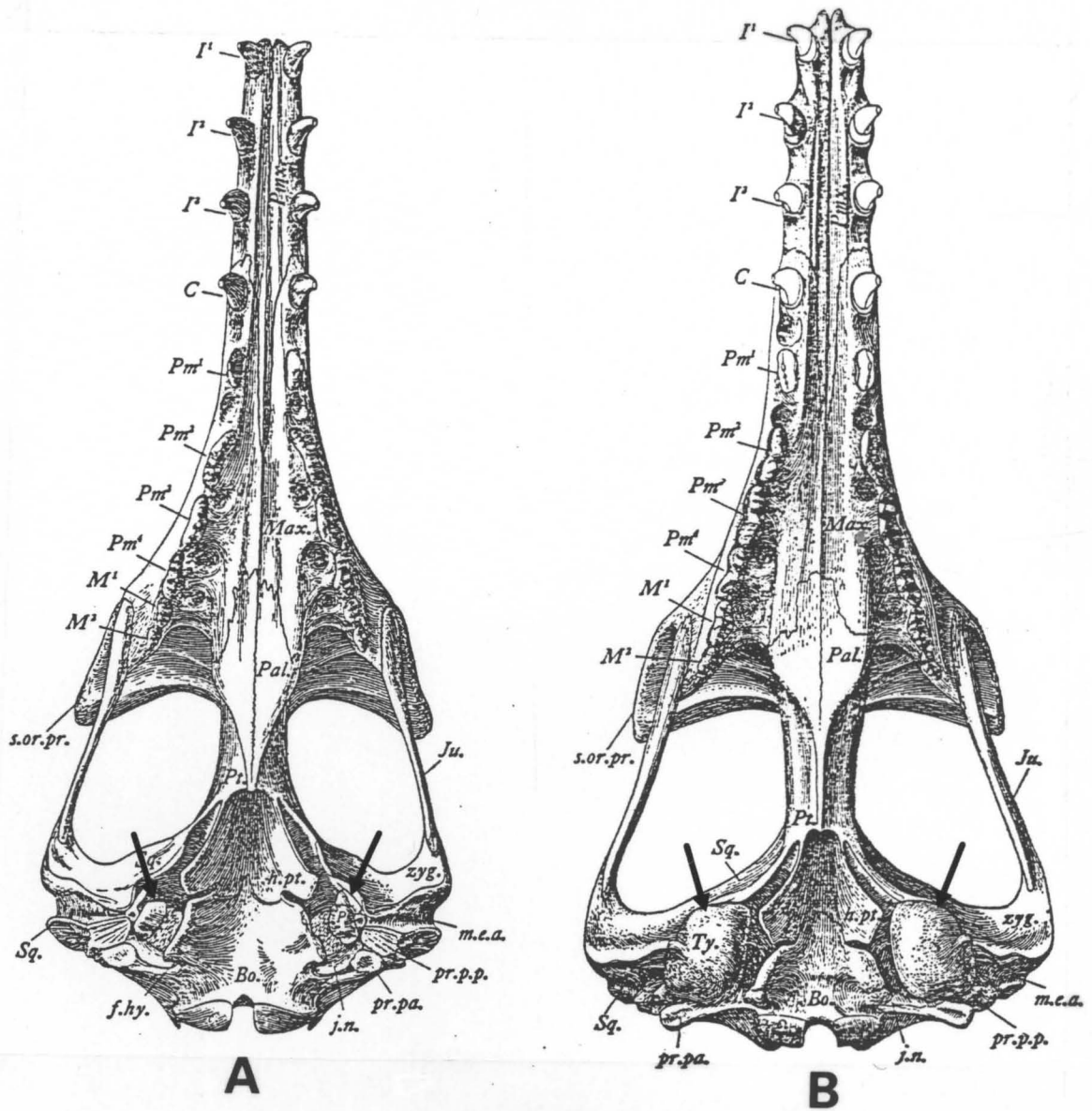


Abb. 9. Die Schädelbasis der Urwale.

A: Der *Zygorhiza kochii* aus dem Eozän von Alabama hat zahnwalartige Ohrkapseln (Kellogg, 1936).

B: Der *Dorudon osiris* aus dem Eozän Ägyptens hat bartenwalartige Ohrkapseln.

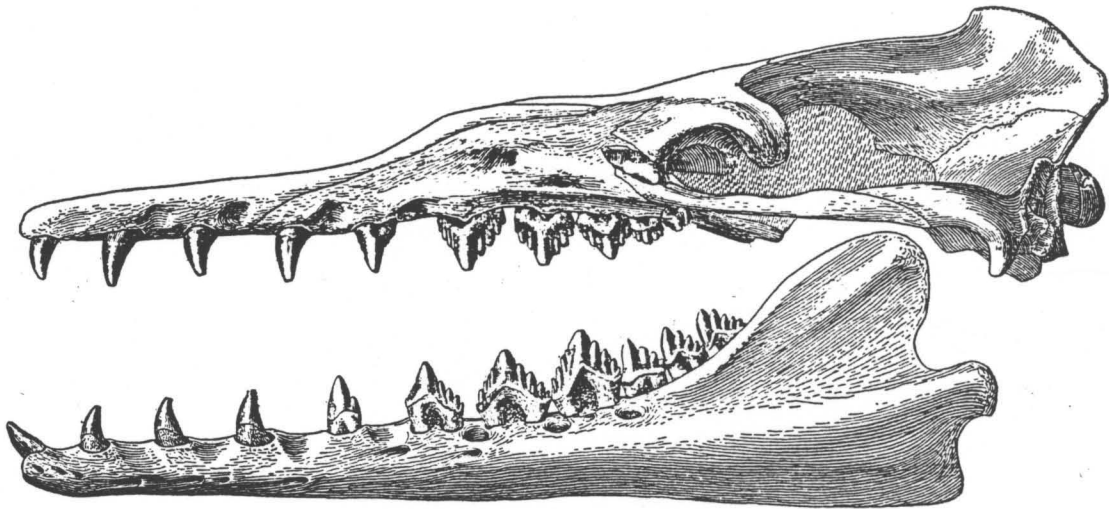
Auf den ersten Blick sehen sich die beiden Urwalschädel (**Abb. 9**) sehr ähnlich und es drängt sich der Verdacht auf, dass beide Urwale dieselben Vorfahren gehabt haben könnten. Betrachtet man die Schädel beider Urwale von oben oder von der Seite (**Abb.10**), unterscheiden sie sich nur noch in schwer erkennbaren Details. Erheblich unterscheiden sich beide nur in der Form ihrer Ohranlagen. Die Ohrkapseln des in Alabama gefundenen Zygorhiza sind sehr klein und ähneln denen der rezenten Zahnwale. Die Ohrkapseln des Dorudons sind dagegen viel größer und ähneln in ihrer Form denen der rezenten Bartenwale. Daraus kann man schließen, dass sich das Gehör der beiden Urwale schon damals auf die Ortung von unterschiedlichen Nahrungsquellen eingestellt hatte. Die Urwale des Tethys-Meeres ernährten sich wie die rezenten Bartenwale von kleineren in Schwärmen lebenden Tieren, die Urwale des Atlantiks lebten, wie die rezenten Zahnwale, von größeren Meerestieren.

Im Eozän waren die Ohrkapseln noch mit den Schädeln verwachsen. In den folgenden Zeiten lösten sich die Ohrkapseln von den Schädelknochen und werden heute nur noch durch Bindegewebe in ihren Positionen gehalten. Die Ohrkapseln der Pottwale (Physetericeti), der Schnabelwale (Ziphiidae) und die der Bartenwale (Mysticeti) sind aber heute noch mit mächtigen Flügelknochen (**Abb. 11**) mit dem Schädel verbunden. Die Verbindungen sind aber nicht sehr innig, denn die Flügel sind mit einem sehr nervösen Bindegewebe überzogen, so dass auch diese Ohrkapseln schwingen können.

Die Umstellung von der optischen auf eine akustische Orientierung erforderte auch eine Anpassung der Gehörorgane, dazu mehr im Kapitel "Sinnesorgane".

Die Zähne

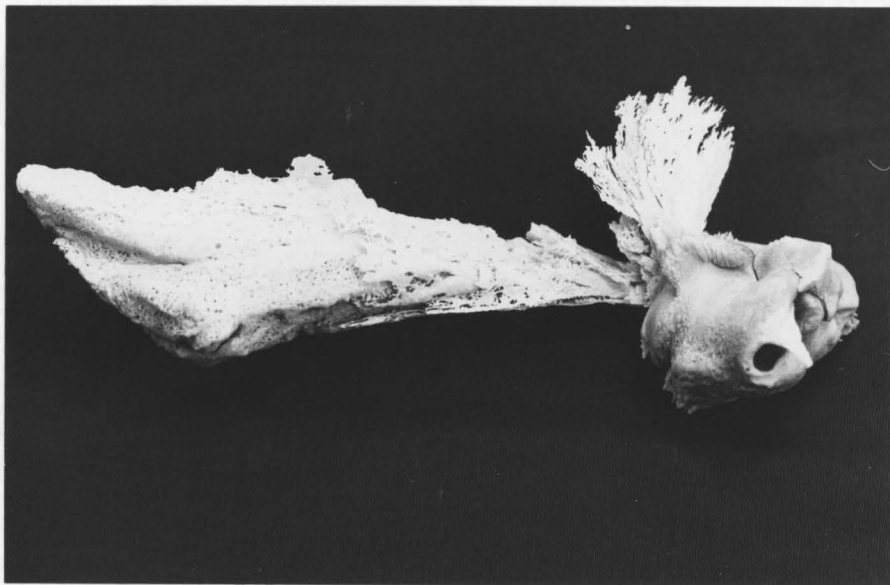
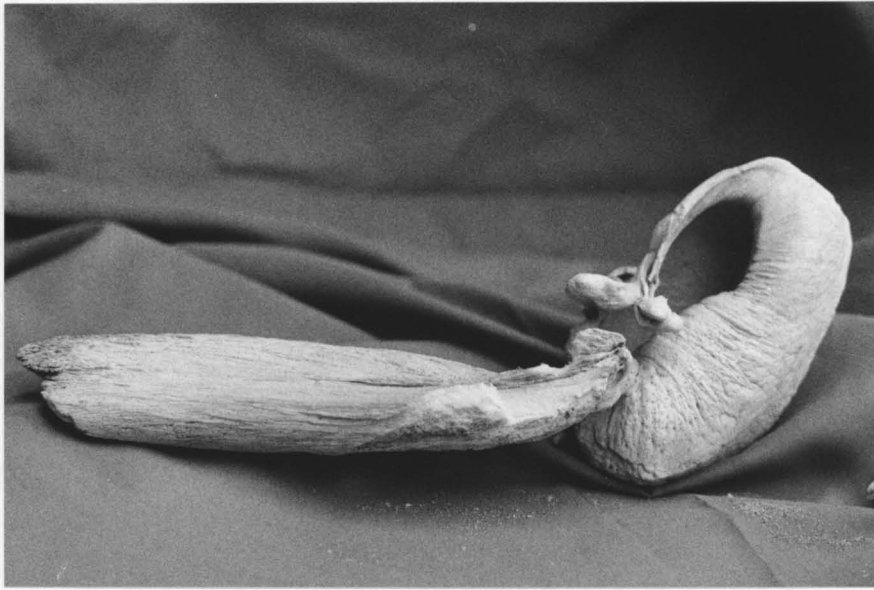
Die bisher bekannt gewordenen Urwale besaßen ein vielförmiges (heterodont) Gebiss, welches mit den Gebissen der Urraubtiere (Müller, 170; Thenius 1979) vergleichbar ist. Nach den Zahnformen haben sich die Urwale hauptsächlich von Tieren (carnivor) ernährt, kein Urwalzahn weist auf pflanzliche (herbivor) Ernährung hin.



*Abb. 10. Der Schädel des Urwals *Zygorhiza kochii* (Reichenbach). Das Rostrum ist rostral verlängert, wodurch die Abstände zwischen den Zähnen sich vergrößerten. Die Backenzähne sind noch mehrkronig (Kellogg, 1936).*

Die Zähne der Wale bestehen aus einem Zahnkeim umgeben von Zahnbein. Dies ist überzogen mit einer sehr harten Schmelzschicht. Bei den größeren Zähnen, z. B. die Zähne der Pott- und Schwertwale, werden diese Zähne vom Elfenbein bedeckt, das periodisch ständig weiter wächst (Behrmann, 1997b).

Wie entstand nun das heutige gleichförmige (homodont) Gebiß und woher kommen die vielen Zähne? Alle bisher gewonnenen Erkenntnisse sprechen dafür, daß die Vorfahren der Urwale aquatisch lebten und sich wie die heutigen Wale von Meerestieren ernährten. Vermutlich besaßen die Proceti ein Gebiß, was dieser Nahrung angepaßt war, nämlich lange Kiefer mit vielen kleinen, kegelförmigen Fangzähnen, also genauso wie das Gebiß der heutigen Zahnwale (Abb. 12). Von den dominierenden Ichtyosauriern aus



*Abb. 11. Oben: Die Ohrkapsel eines Zwergwals (*Balaenoptera acutorostrata*).*

*Unten: Die Ohrkapsel eines Pottwals (*Physeter macrocephalus*). Mit den großen Flügelknochen sind die Ohrkapseln im Hinterhauptsbein verankert.*

ihrem Lebensraum verdrängt und an Land getrieben, stellten sich die Vorfahren der Urwale auf Landnahrung um. Dabei waren die langen Kiefer höchst hinderlich und wurden immer kürzer. Weil alle Zahnanlagen erhalten blieben, nun aber weniger Platz im Kiefer war, verschmolzen einige Zahnanlagen und wurden zu mehrkronigen Zähnen (**Abb. 13**). So entstand das heterodonte Gebiss der Urwale. Als dann die Ichtyosaurier ausstarben und die Vorfahren unserer heutigen Wale ins Meer zurückkehren konnten, verlängerten sich die Kiefer wieder. Nun gab es wieder mehr Platz und aus jedem Zahnkeim wurde ein kegelförmiger Fangzahn. Weil die Wale heute noch mehr Zahnkeime haben als gebraucht werden, hängt die Menge der Zähne vom Platz ab. Bis zu 280 Zähne kann ein Delphin haben (**Abb. 12**). Weil die Kiefer aller Zahnwale nicht gleich lang sind, schwankt die Menge der Zähne auch innerhalb einer Art, so dass es schwer fällt, die Walarten nach der Zahl der Zähne zu bestimmen.

Einen weiteren Hinweis auf die möglichen Vorfahren der Wale könnte der längsgefurchte Zahnschmelz geben. Besonders tief gefurcht und scharfkantig sind die kegelförmigen Zähne der Urwale (Archaeoceti). Diese besondere Form des Zahnschmelzes besitzen auch Notosaurier, Plesiosaurier und Krokodile, also aquatisch lebende Tiere. Die scharfkantigen Zähne könnte also auch eine Anpassung an die aquatische Nahrung sein.

Weil die rezenten Wale Säugetiere sind, müssten ihnen auch zwei Gebisse wachsen, ein Milchgebiss und ein bleibendes Gebiss. Von allen rezenten bezahnten Walen ist aber bekannt, dass sie nur ein bleibendes Gebiss bekommen. Bleibt die Frage offen, wo das zweite Gebiss der Zahnwale bleibt. Die Jungtiere des Urwals *Prozeuglodon isis* hatten noch Milchzähne (Müller, 1970). Wie bei allen Säugern entstehen auch bei den Zahnwalen Zahnkeime für zwei Gebisse. Das zweite Gebiss der rezenten Zahnwale (**Odontoceti**) wird auch embryonal noch angelegt, kann dann aber nicht mehr herauswachsen, weil der sehr schnell wachsende Kieferknochen so dick wird, dass die zweiten Zähne nicht mehr durchstoßen können. - Große Wale wachsen etwa 4,5 cm pro Tag (Slijper, 1961).- Die Zahnanlagen des zweiten Gebisses bilden sich nach der Geburt zurück (Behrmann, 1997b).

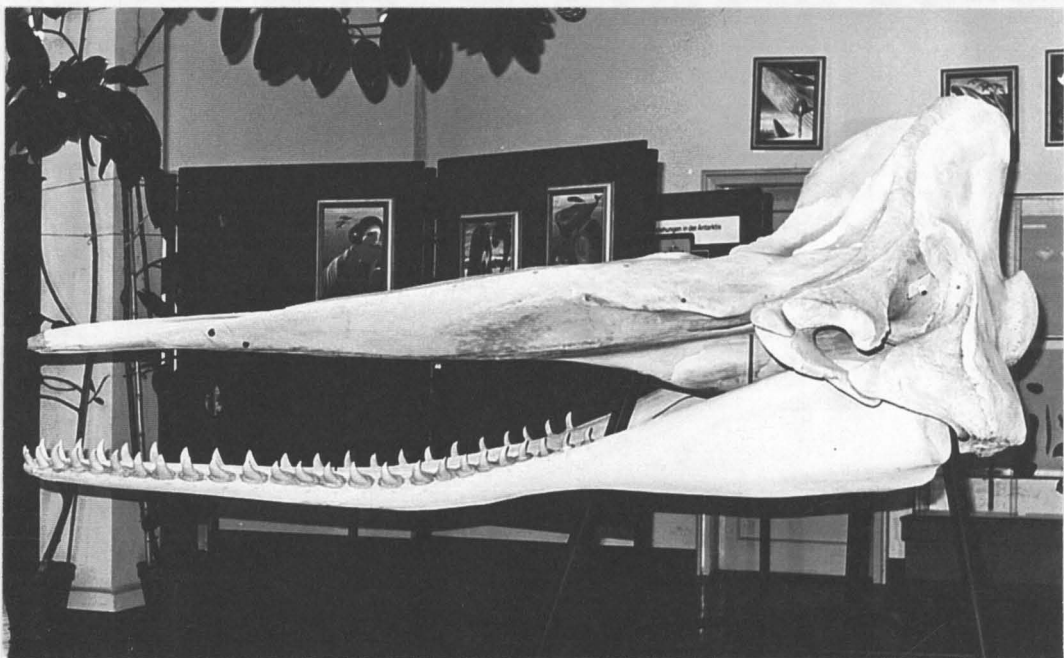
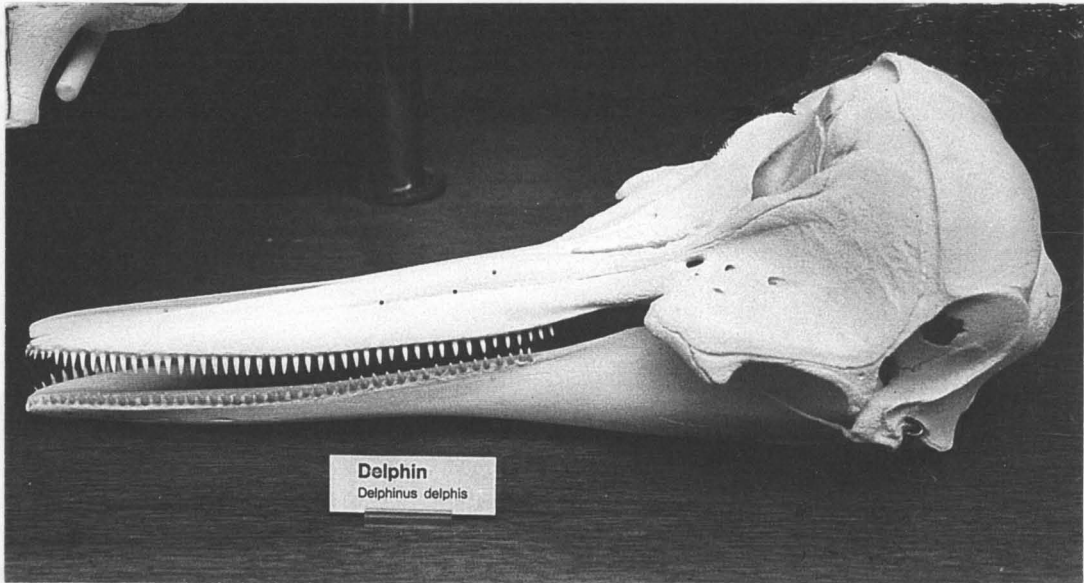


Abb. 12. Oben: ein Delphin (*Delphinus delphis*) mit seinem reusenartigen Gebiß. Die Zähne stehen in Abständen um 5 mm.
 Unten: Schädel eines Pottwals (*Physeter macrocephalus*). Abstände zwischen den Zähnen 11 cm.

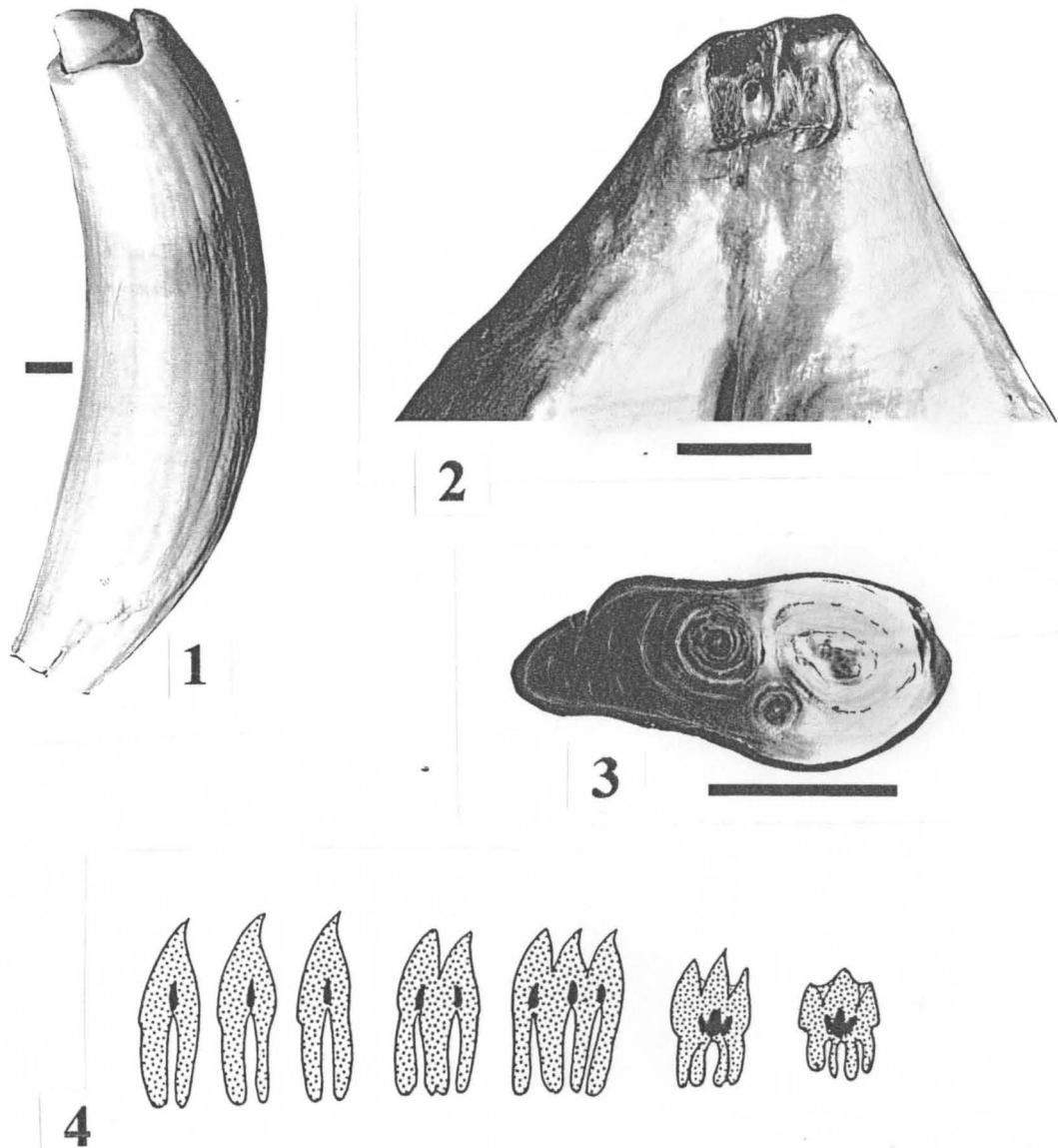


Abb. 13. Zahn und Gebissentwicklung

1.: Nachdem das weichere Elfenbein vom Pottwalzahn abgekaut wurde, blieb der mit einer Schmelzkappe bedeckte, härtere Kernzahn erhalten.

2.: In jedem der beiden zusammen gewachsenen Vorderzähne eines Pottwals ist ein dreikroniger Milchzahn (Triconodont) eingebettet.

3.: Querschnitt durch einen dreiköpfigen Kernzahn. Jeder Kopf hat einen eigenen Zahnkeim.

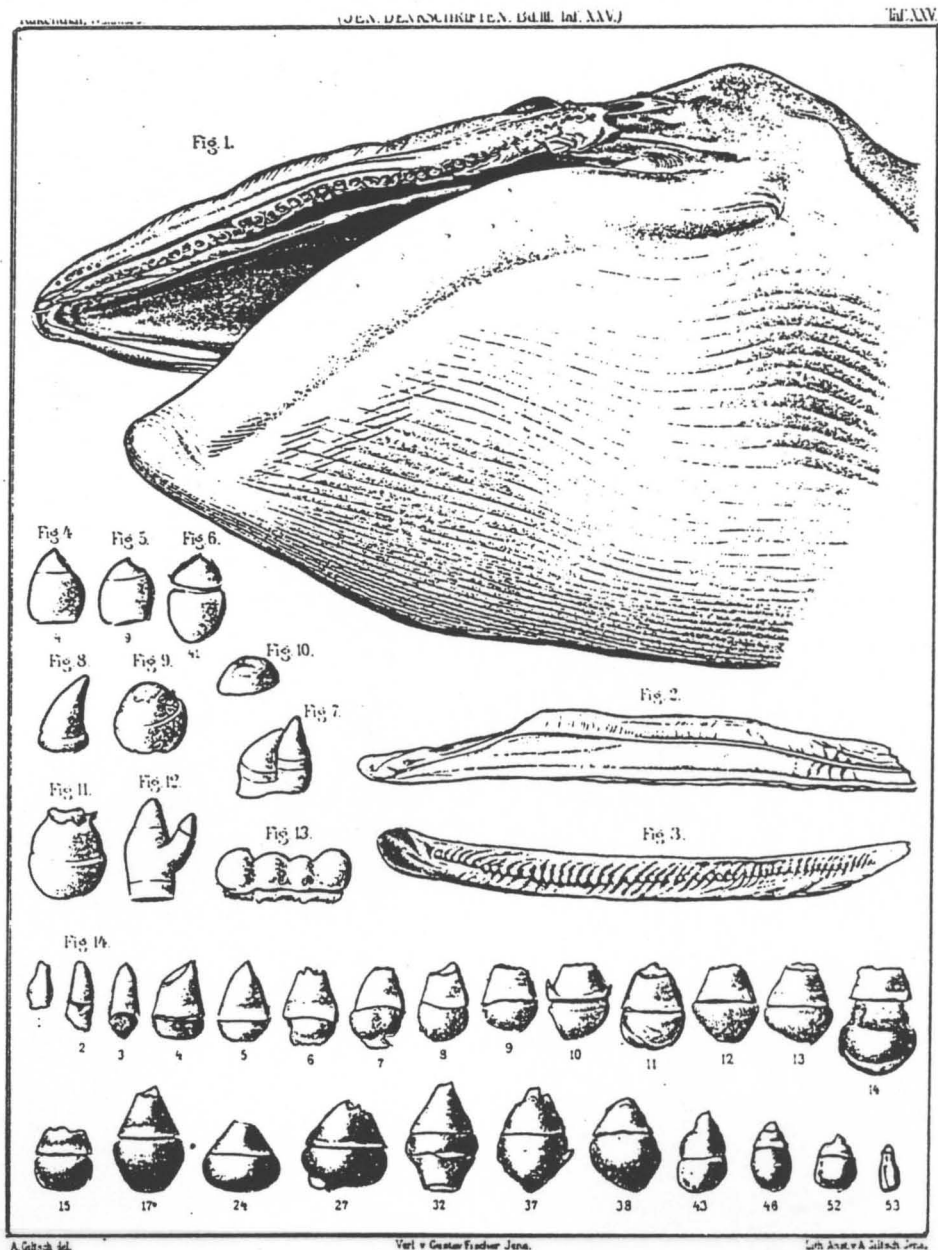
4.: Durch Trennung der Zahnkeime entstehen die einzelnen Zähne des homodonten Gebisses, s. Abb.10. Maßstab 1 cm

Die Bezaehlung der Pottwale (**Physetericeti**) unterscheidet sich erheblich von der der Zahnwale. Sie haben nicht nur die Anlagen für zwei, sondern für viele Gebisse. Weil viel mehr Zahnkeime vorhanden sind als Zähne Platz haben, kommt es zur Vereinigung der Keime und zur Bildung von mehrkronigen Zähnen (**Abb. 13**). Jede Krone eines mehrkronigen Zahns hat einen eigenen Keim. Weil unter den mehrkronigen Zähnen der Pottwale viele dreikronige sind, könnten ihre Vorfahren (Proceti) unter den **Triconodonten** zu finden sein, und die lebten schon in der Kreidezeit.

Die Pottwalzähne des zuerst ausgebildeten Gebisses haben alle eine harte Schmelzkappe und eine Wurzel aus Dentin. Diese Hauptzähne werden dann, bevor sie herauswachsen, von sich ständig neu bildendem Elfenbein überwachsen. Unter diesen Hauptzähne können über 100 Zahnkeime liegen, von denen einige schubweise aktiviert werden und nacheinander zu Zähnen heranwachsen. Sie schieben sich nach oben, vereinen sich mit den Hauptzähnen, werden vom ständig weiterwachsenden Elfenbein eingebettet und nun Kernzähne genannt (**Abb. 4, 3**) (Behrmann. 2001a).

Mehr Zahnkeime als für die Zahnbildung gebraucht werden, haben auch Reptilien, wobei mehrere Zahngenerationen untereinander eingelagert sind. Diese Art der Bezaehlung wurde auch bei der fossilen Pottwalart (*Oryceterocetus crocodilinus* Cope, 1868) nachgewiesen und erinnert in ihrem Verlauf an die ständig untereinander nachwachsenden Zähne der Krokodile.

Die Zähne der Bartenwale (**Mysticeti**) (**Abb. 14**) entwickeln sich nicht vollständig, so dass sie nur bei sehr kleinen Embryonen nachgewiesen werden können. Die gemeinsamen Vorfahren von Barten- und Zahnwalen waren schon im Paläozän Meerestiere. Die Übergangsform vom Land- zum Wassertier muss demnach früher gelebt haben. Damit fallen die häufig als Vorfahren der Wale genannten Mesonychoiden als landbewohnende Vorfahren der Wale aus, denn diese lebten im gleichen Zeitraum und besaßen alle ein omnivores Gebiss mit der Zahnformel: $1\ 1\ 3\ 3 / 1\ 1\ 3\ 3$. Die beiden Schädel Urwale (**Abb. 9**) aus dem Eozän unterscheiden sich morphologisch nur in der Form ihrer Ohrkapseln, was auch auf gemeinsame Vorfahren hinweist. Die Barten sind also erst viel später entstanden. Weil von einigen Barten Abdrücke in tonhaltigen Erden oder verkieselte Barten gefunden wurden,



BEZAHNUNG DER BARTENWALE.

Abb. 14. Den ontogenetischen Nachweis, daß die Bartenwale von Zahnwalen abstammen, erbrachte Kükenenthal (1893). Neben den vielen kegelförmigen gab es auch einige mehrkronige Zähne.

wurden, weiß man, daß die Barten schon im Miozän um 50 cm lang waren. Die Barten (Abb. 15 und 16) sind wie unsere Fingernägel Derivate der Oberhaut (Epidermis) und entstanden also im Oligozän. Die Entstehungszeit der Barten läßt sich also ermitteln, schwerer wird es dagegen, ihre phylogenetische Herkunft zu ermitteln. Die Barten können aus Haaren der Oberlippen entstanden sein, die mit der Oberhaut in den Mund reingewachsen sind. Die Barten könnten sich aber auch aus reaktivierter Rudimente entwickelt haben, die von den Vorfahren der Wale ererbt wurden und während der Zeit, als die Wale auf dem Festlande lebten, verschüttet waren.

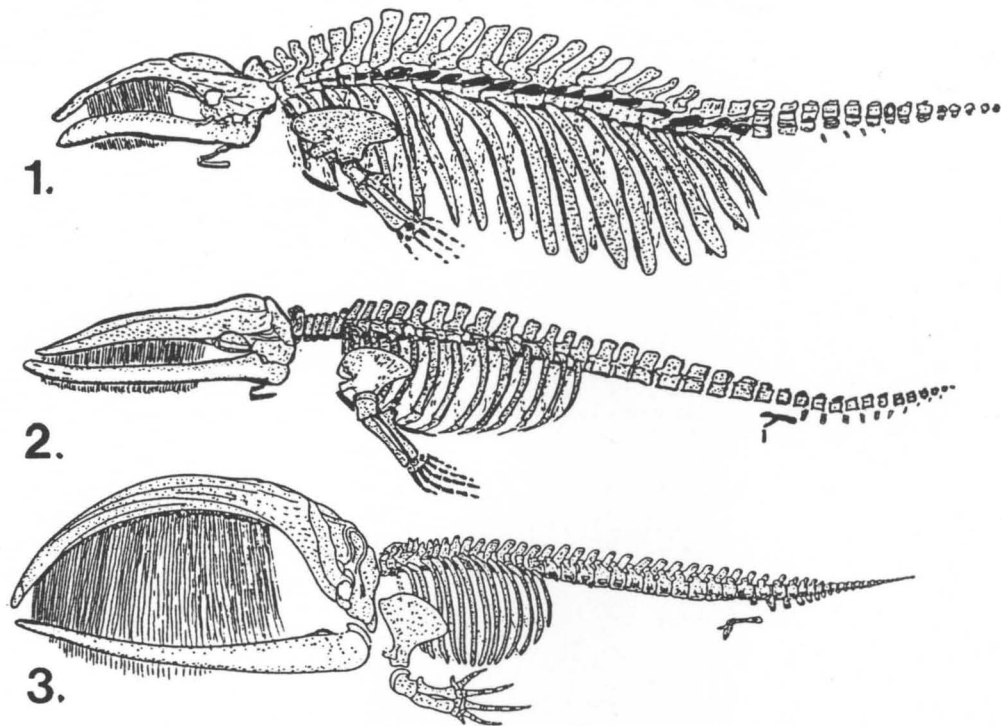


Abb. 15. Die Evolution der Barten.

1. Bartenwal aus dem unteren Miozän (Abel, 1911).
 2. Bartenwal aus dem oberen Miozän, (Behrmann, 1995)
 3. Ein rezenter Grönlandwal (Ridgway, 1972).
- Auf eine Größe gebracht, werden die proportionalen Veränderungen des Kopfes und der Barten deutlich.*

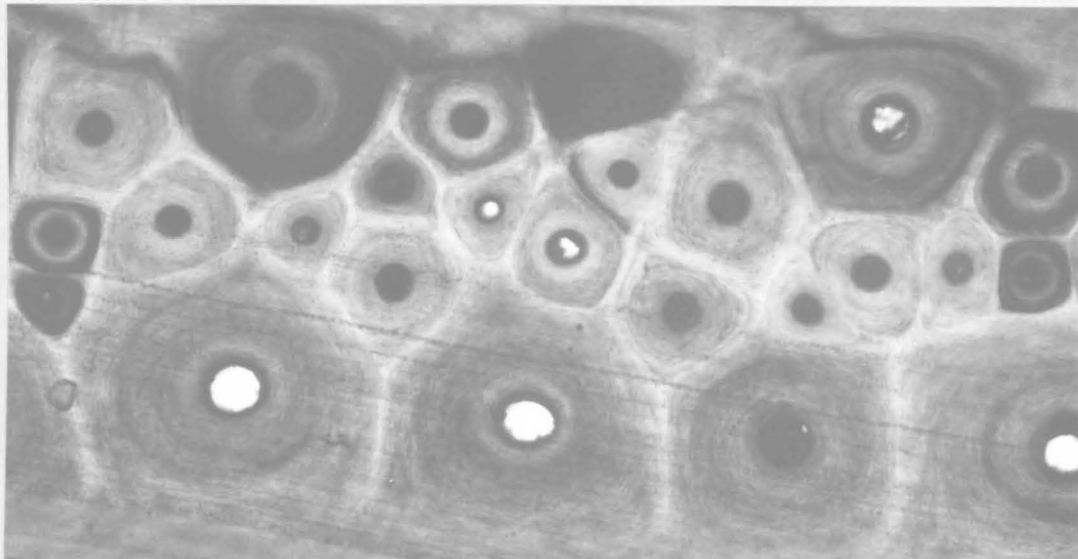
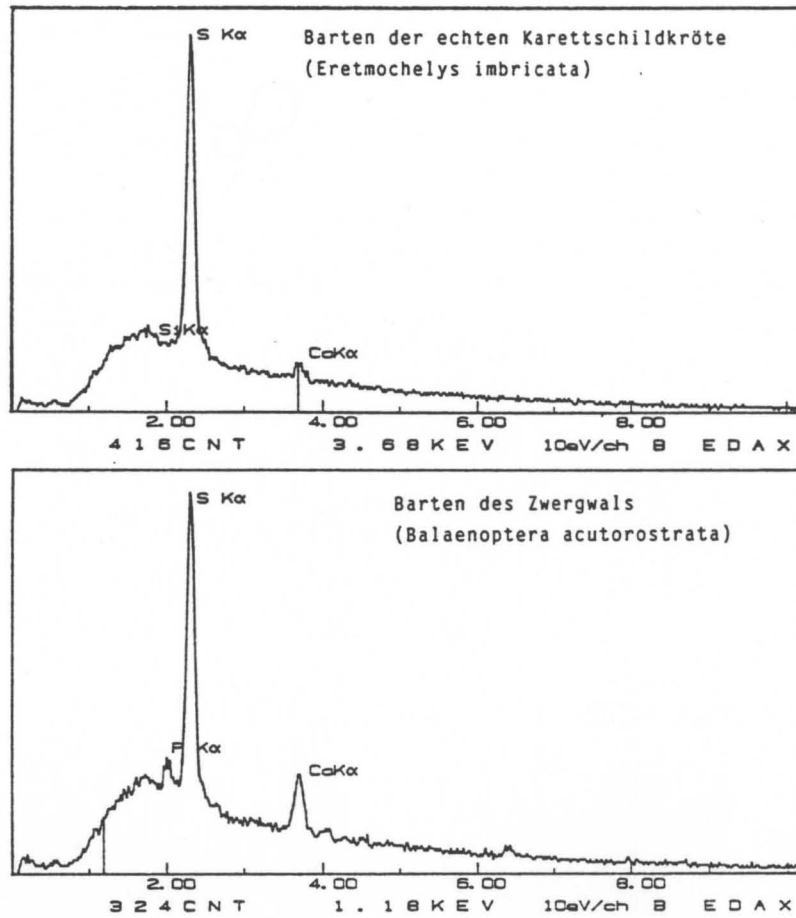


Abb. 16. Elementenanalyse von den Barten einer Karettschildkröte und eines Zwergwals. Bei beiden Tieren bestehen die Barten aus verbundenen Borsten.



Die Wirbelsäule

Die Zahl der Wirbel ist bei den verschiedenen Walarten sehr unterschiedlich, und sie ist auch innerhalb einer Art nicht immer einheitlich. Die ideale Wirbelzahl wurde also noch nicht gefunden.

| Art | Hals-, Brust-, Lenden-, Schwanzwirbel | | | | |
|---|---------------------------------------|-------|-------|-------|-----|
| Urwale: | | | | | |
| <i>Basilosaurus cettoides</i> | 7 | 15 | 15 | 21 | =58 |
| <i>Zygorhiza kochii</i> | 7 | 15 | 15 | 21 | =58 |
| <i>Praemegaptera pampauensis</i> | 7 | 13 | 12 | 19 | =51 |
| Pottwale: | | | | | |
| Pottwal <i>Physeter macrocephalus</i> | 7 | 11 | 8 | 24 | =50 |
| Zwergpottwal <i>Kogia breviceps</i> | 7 | 13 | 9 | 27 | =56 |
| Bartenwale: | | | | | |
| Blauwal <i>Balaenoptera musculus</i> | 7 | 15 | 15 | 26/27 | =64 |
| Finwal <i>Balaenoptera physalus</i> | 7 | 15 | 14/16 | 25/27 | =65 |
| Buckelwal <i>Megaptera novaeanglia</i> | 7 | 14 | 10 | 21/22 | =53 |
| Zahnwale: | | | | | |
| Weißschnauzendelphin | | | | | |
| <i>Lagenorhynchus albirostris</i> | 7 | 14/16 | 24/27 | 43/45 | =95 |
| Streifendelphin | | | | | |
| <i>Stenella coeruleoalba</i> | 7 | 15 | 22 | 35 | =79 |
| Schweinswal <i>Phocoena phocoena</i> | 7 | 13/14 | 11/14 | 28/38 | =73 |
| Delphin <i>Delphinus delphis</i> | 7 | 14 | 14 | 31/32 | =67 |
| Grindwal <i>Globicephala melaena</i> | 7 | 11 | 12/13 | 28/29 | =60 |
| Dögling <i>Hyperoodon ampullatus</i> | 7 | 9 | 9/11 | 18/20 | =57 |
| Narwal <i>Monodon monoceros</i> | 7 | 11/12 | 6/10 | 26/27 | =56 |
| Schwertal <i>Orcinus orca</i> | 7 | 11 | 10 | 21/24 | =52 |
| Gangesdelphin <i>Platanista gangetica</i> | 7 | 10/11 | 7/8 | 24/25 | =51 |

(Abel, 1911; Kellogg, 1936; Nishiwaki, 1972; Behrmann, 1995).

Unter den Säugetieren besitzen die Wale mit bis zu 95 Wirbeln die längsten Wirbelsäulen. Wie es zu dieser Wirbelmenge kam, ob sie von den Vorfahren ererbt wurde oder ob es Neubildungen sind, konnte bis heute nicht geklärt werden. Aber proportional zu den Wirbelsäulen der rezenten Wale waren die der Urwale viel länger, es hat sich nämlich im Laufe der Evolution nicht nur die Zahl der Wirbel verändert hat, sondern auch deren Form. Die Wirbelkörper der Urwale waren zweimal so lang wie hoch, in etwa vergleichbar mit den sehr urförmigen Wirbeln des kleinen Schwertwals (*Pseudorca crassidens*). Im Laufe der Phylogenese verkürzten sich die Wirbelkörper und nahmen dafür am Umfang zu, sie würden höher und breiter. Bei einigen Walarten sind die Halswirbel extrem kurz, so dass man, wenn sie auch noch miteinander verwachsen sind, einzelne Halswirbel nicht mehr erkennen kann (**Abb. 17**). Dagegen wurden Lenden- und Schwanzwirbel extrem dick. Einheitlich haben alle Säugetiere 7 Halswirbel. Dies ist aber keinesfalls ein eindeutiges Merkmal der Säuger, denn auch primitive Amphibien können 7 Halswirbel haben (Romer, 1959). Sehr variabel sind die Mengen der Brust-, Lenden- und Schwanzwirbel (**Tabelle 1**). Bei den Brust- und Lendenwirbeln fallen die besonders langen Fortsätze auf, an denen nun viel größere Muskelpakete ansetzen können als bei Landtieren (**Abb. 17**). Die Anzahl der Brustwirbel ist leicht zu ermitteln, sie haben ja alle Rippen. Außergewöhnliches fand ich beim Zwergpottwal (*Kogia*), dessen erste Rippe am 7. Halswirbel ansetzt. Weil aber die Wale kein Kreuzbein (*Os sacrum*) haben, ist die Zahl der Lenden- oder Schwanzwirbel nur dann sicher zu bestimmen, wenn die Schwanzwirbel Ventralbögen (*Haemapophysen*) tragen. An den Urwalskeletten sind die Ventralbögen noch sehr klein. Sie vergrößerten sich im Laufe der Evolution und passten sich den geforderten Bedingungen (größere Muskelpakete) an. Vergleichbar große Ventralbögen hatten auch die Prontosaurier. Auffallend klein sind dagegen die Ventralbögen der Ichtyosaurier.

Obwohl embryonal die Hinterbeine noch angelegt werden (Schildger, 1986), Becken- und Beinknochen immer noch vorhanden sind, (**Abb. 4 und 30**), wurden Kreuzbeine, auch bei den ältesten

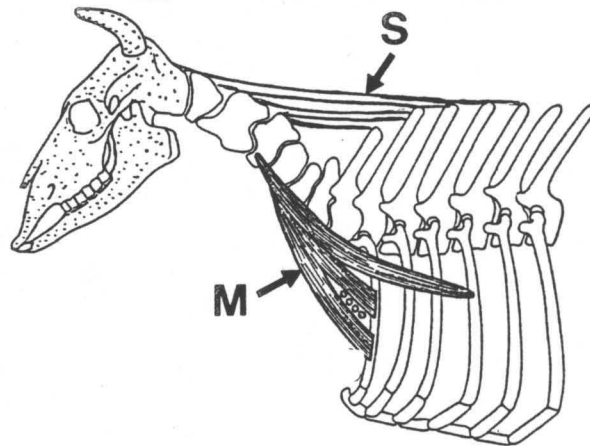
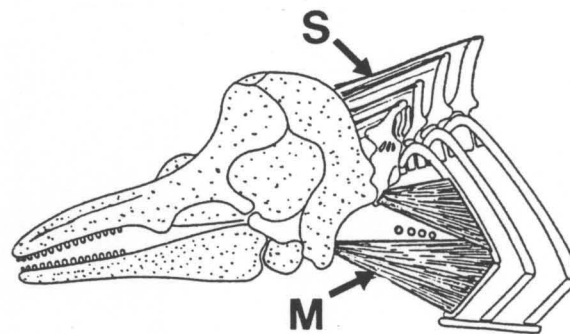
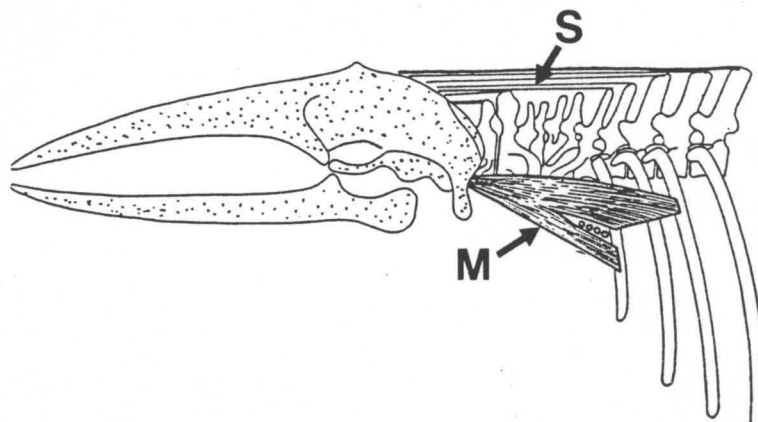
Hausrind (*Bos Taurus* L.)Schweinswal (*Phocoena phocoena* L.)Seiwal (*Balaenoptera borealis* Lesson)

Abb. 17. Schematisierter Verlauf einiger Halsmuskeln (M) (Sliper, 1973) und Halssehnen (S), verglichen mit Landtieren.

Urwalskeletten nicht gefunden (Rothausen, 1985). Aus der Form der Kreuzbeine und deren Verbindungen zum Becken könnte man folgende Rückschlüsse auf die Vorfahren der Urwale ziehen:

1. Die säugetierartigen Kreuzbeine wurden vollkommen zurückgebildet, wofür beim Vorhandensein einer ökologischen Nische einige Tausend Generationen nötig wären. Weil die Urwale schon vor etwa 55 Millionen Jahren keine Kreuzbeine mehr hatten, müssten demnach ihre Vorfahren unter den frühen Säugetieren der Kreidezeit, z. B. den Triconodonten, zu finden sein.

2. Oder haben die Proceti einen amphibienartige Beckengürtel gehabt, bei dem die Beckenknochen nicht sehr innig mit dem Kreuzbein verwachsen sind, und säugetierartige Kreuzbein erst gar nicht entwickelt wurde? Die heute noch erhaltenen Rudimente der Becken (Os pelvis) und der Beine erlauben keine Rückschlüsse auf eine bestimmte Wirbeltiergruppe.

Dass die Vorfahren der Urwale schon viel früher amphibisch lebten und sich kaum noch auf dem Festland bewegten, kurz ein Leben wie die Krokodile führten, drängt sich bei den Betrachtungen der archaischen Walskelette auf. Wann die Vorfahren der Wale die Verbindung zum Festland vollkommen aufgaben, steht noch nicht fest. Von den rezenten Walen ist nur noch der Schwertwal in der Lage sich auf seine Arme zu stützen, er hat noch Schlüsselbeine, die das Spreizen der Arme verhindert (Behrmann, 1982).

Heute wird der Walkörper nur noch vom Wasser getragen. Dies hatte eine erhebliche Veränderung der gesamten Wirbelsäule und auch der einzelnen Wirbel zur Folge. Zunächst erlaubte die tragende Kraft des Wassers eine Vergrößerung des Kopfes. War das Verhältnis zwischen Kopf- und Wirbelsäulenlänge bei den Urwalen noch 1 : 6, so änderte sich dies bei den Bartenwalen bis auf 1 : 1,5 (Abb. 15). Die Vergrößerung des Zahnwalschädels verlief nicht ganz so extrem. Beim sehr urtümlich wirkenden kleinen Schwertwal

Pseudorca crassidens (Owen, 1864) ist die Wirbelsäule auf Grund der langen Wirbel noch fünfmal so lang wie der Schädel. Die Wirbelsäule der Pottwale ist zweimal so lang wie der Schädel. Um so große Schädel bewegen zu können, wären viel mehr Muskeln notwendig. Weil diese aber keinen Platz fänden, auch nicht genügend Ansatzflächen für größere Muskelpakete vorhanden sind, verkürzten sich die Halswirbel (**Abb. 17**) und wuchsen eng zusammen.

- Je kürzer der Hebelarms ist, desto weniger Kraft wird benötigt. - Bei einigen Zahnwalarten sind die Halswirbel nur wenige Millimeter dick, so dass die Kraft der vorhandenen Muskeln ausreicht. Einige Halsmuskeln, bei Landtieren vom Brustkorb zum Hals ziehen (**Abb. 17, M**), setzen bei den Walen direkt am Schädel an (Slijper, 1973). Die von den Dornfortsätzen der Brustwirbel zum Kopf ziehenden Muskeln wurden durch mächtige Sehnen verstärkt (**Abb. 17, S**).

Brustkorb

Mit 9 bis 16 Rippen tragenden Brustwirbeln sind die Wale auch nicht eindeutig einer Wirbeltiergruppe zuzuordnen. Bis zu 6 Rippen sind wie bei den Säugetieren zweiköpfig und mit dem Wirbelkörper verbunden. Alle übrigen Rippen sind einköpfig und setzen auch wie bei den Reptilien an den Querfortsätzen der Wirbel (Proc. transversi) an. Steinmann (1908) sieht in diesen einköpfigen Rippen der Wale eine Erbmasse der Thalattosaurier.

Sehen wir von der lateralen Verlängerung der Querfortsätze der letzten Brustwirbel ab, so sind diese mit den Säugern vergleichbar. Das gleiche gilt auch für die Form der Rippen. Nur die Verbindungen von Brustwirbeln und Rippen zeigen Merkmale verschiedener Tiergruppen. Der Mensch hat 9 echte und 3 falsche Rippen. Robben haben 10 bis 13 echte und 3 bis 5 falsche Rippen. Seekühe haben 17 echte Rippen, 1 Halsrippe und 1 Lumbalrippe, die aus dem Processus lateralis entstanden ist. Rezente Wale tragen 1 bis 6 echte und 4 bis 14 falsche Rippen. Die echten Rippen (Os costale) sind über zwei Ansatzflächen mit den Brustwirbeln verbunden (**Abb. 18, 1**).

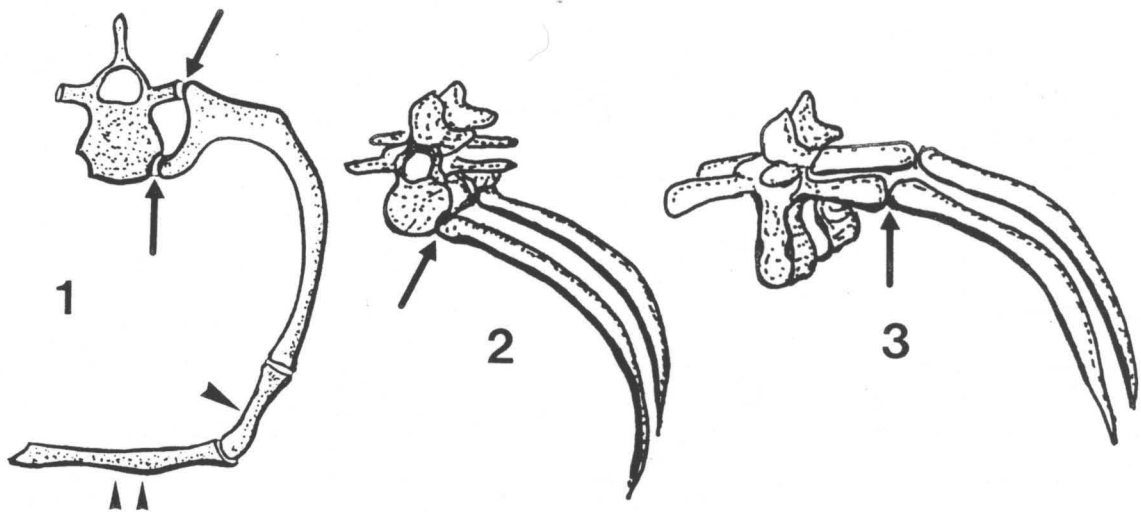


Abb. 18. Modelle der Brustwirbel-Rippen-Brustbeinverbindungen bei verschiedenen Wirbeltieren.
 1: echte Rippen mit zwei Verbindungen (←) zum Brustwirbel, einer Verbindung zur Bauchrippe (◄) und deren Ansatz am Brustbein (▲▲).
 2.: falsche Rippen von Landsäugetern mit einem Ansatz am Wirbelkörper (←).
 3: die reptilienartige Verbindung der falschen Rippen (←) mit dem Querfortsatz des Brustwirbels bei Walen.

Der Rippenkopf (Capitulum) setzt am Wirbelkörper an, der zweite Ansatz (Tuberculum) ist mit dem Querfortsatz verbunden. Außerdem haben die echten Rippen verknöcherte Bauchrippen (Costa sternalis), die mit dem Brustbein (Os sternum) verbunden sind. Dies entspricht den echten Rippen der Säugetiere. Die falschen Rippen (Abb. 18, 2) sind nur noch über einen Rippenkopf mit dem Wirbelkörper verbunden und erreichen mit ihren Bauchrippen das Brustbein nicht mehr. Hier nun findet sich bei den Walen eine Affinität zu den Reptilien. Denn die falschen Rippen der Wale setzen nicht wie die der Säugetiere am Wirbelkörper an, sondern sind, wie bei den Reptilien, mit den Querfortsätzen der Wirbel (Processus lateralis) verbunden (Abb. 18, 3).

Weil die falschen Rippen nur über Gewebebänder mit den Wirbeln verbunden sind und keine starre Verbindung zum Brustbein mehr haben, sind sie beweglicher als die echten Rippen. Eine Spreizung um 10 Zentimeter ergäbe für die großen Wale schon eine Zunahme des Lungenvolumens um mindestens einen Kubikmeter, sie lassen sich aber weiter spreizen.

Brustbein und Herzlage

Brustwirbel, Rippen und Brustbein bilden den Brustkorb (Thorax), der Herz und Lunge umschließt. Der Druck auf den Herzbeutel muss auch in großen Tiefen konstant gehalten werden. Durch Heben und Senken der Rippen und mit dem Zwergfell (Diaphragma) wird die Atmung gesteuert (**Abb. 19**).

Ventral wird der Brustkorb vom Brustbein begrenzt. Die Brustbeine der Wale sind plattenförmig und breit, wodurch sie sich von denen der Landsäugetiere unterscheiden. Groß und schwer sind die Brustbeine der tieftauchenden Wale. Auffällig klein sind dagegen die Brustbeine der Bartenwale. Beides führt zu einer Verlagerung des Zwerchfells, das sich vom Brustbein bis zu der letzten Rippe hin spannt. Durch die Verlagerung des Zwerchfells (**Abb. 19**) und die Verkürzung des Brustbeins veränderte sich auch die Lage des Herzens. Besonders augenscheinlich wird dies, wenn man die Lage der Herzen von Landtieren und Robben mit der der Wale vergleicht (**Abb. 20**). Der Herzraum der Wale verlagerte sich im Laufe der Phylogenie immer mehr cranial, wodurch das Herz immer im Schutze des sich verkürzenden Brustbeins blieb. Die Herzen der Bartenwale mit ihren stark reduzierten Brustbeinen veränderten auch ihre Lage in die Senkrechte, so dass die Herzspitze nach unten zeigt.

Der Druck, der beim Tauchen auf den Brust- und Bauchraum ausgeübt wird, könnte durch das vergrößerte Zwerchfell auch leichter auf das Herz übertragen werden. Dies muss verhindert werden,

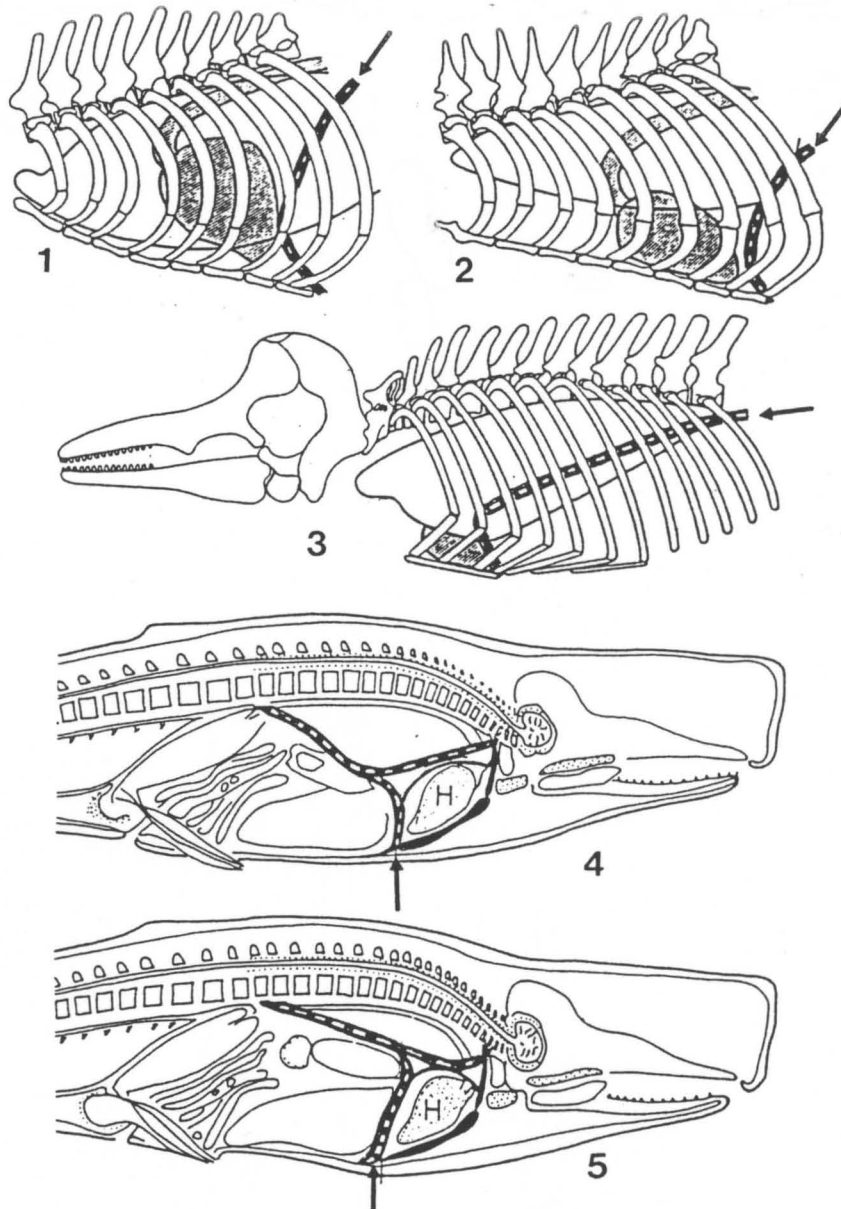


Abb. 19. Die Lage des Zwerchfells beim Haushund (1), bei einer Hauskatze (2), beim Schweinswal (3), (Slijper, 1973) und beim Pottwal (4 und 5). Deutlich zeigt sich die horizontale Verlagerung des Zwerchfells beim Schweinswal. Das Zwerchfell des Pottwals (4) schützt aber auch das Herz vor Druck beim Tauchen. Wird dabei der Bauch eingedrückt (5), strafft sich das Zwerchfell und zieht den Herzbeutel vom Herzen ab.

denn Druck aufs Herz verträgt kein Tier, er kann tödlich sein. Ganz besonders müssen dem nach die Herzen der Wale geschützt werden, die tief tauchen.

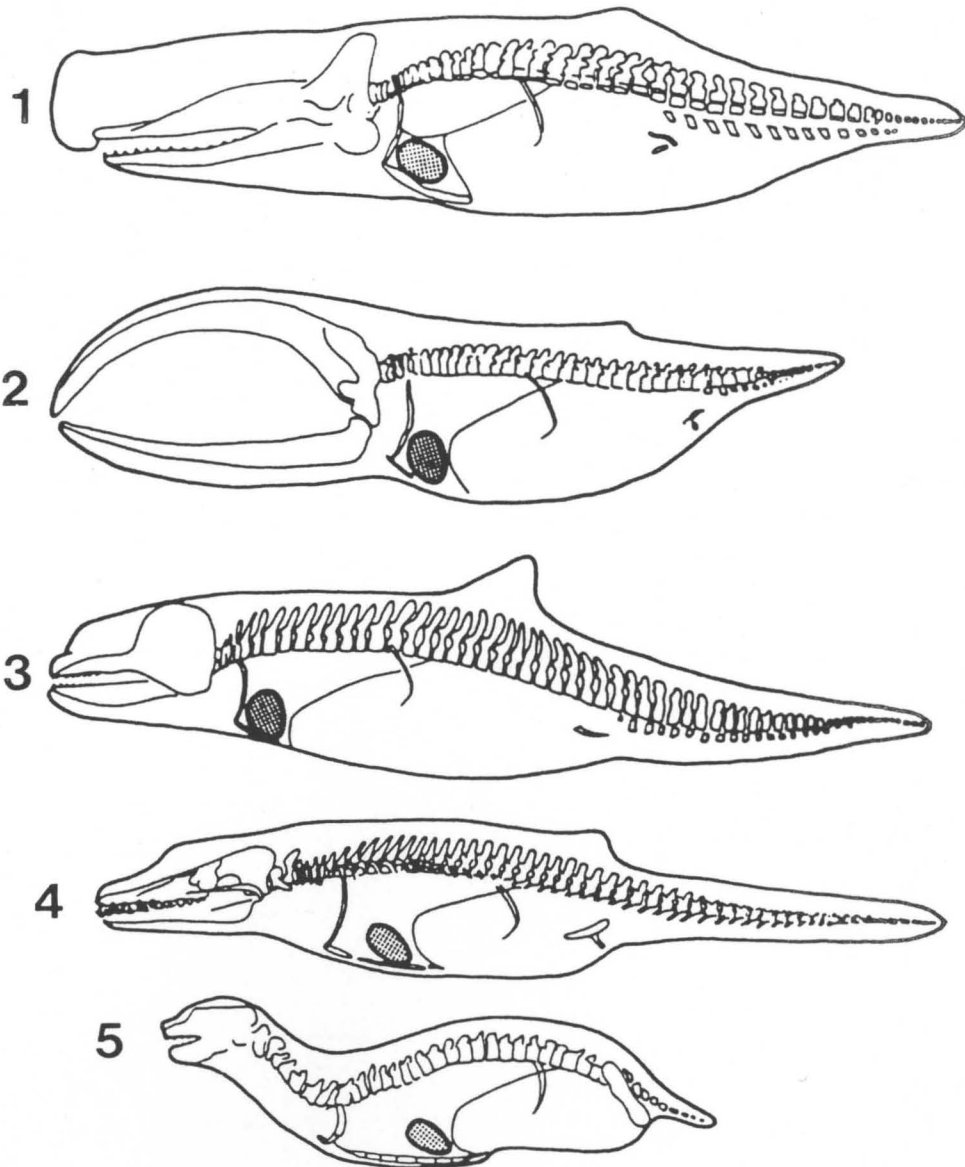


Abb. 20. Die evolutionäre Verlagerung des Herzens und die Reduzierung des Brustbeins.

*1: Pottwal, 2: Nordkaper, 3: Delphin,
4: Urwal, 5.: Seehund.*

Das embryonal noch sehr schmal angelegte Brustbein des Pottwals verbreitert sich im Laufe der Ontogenese. Das mächtige Brustbein des Pottwals ist also eine phylogenetisch jüngere Entwicklung, die notwendig wurde, um in großen Tauchtiefen das Herz vor Druck zu schützen. Die Anlage des Zwerchfells beim Pottwal (Abb. 19) zeigt, wie durch Veränderungen der Ansatzstellen des Zwerchfells, dieses bei erhöhtem Druck den Herzbeutel vom Herzen abzieht und so das Herz schützt. Nicht viel Schutz bieten dagegen die sehr kurzen Brustbeine der Bartenwale und deshalb sind tiefere Meeresgebiete für sie lebensgefährlich.

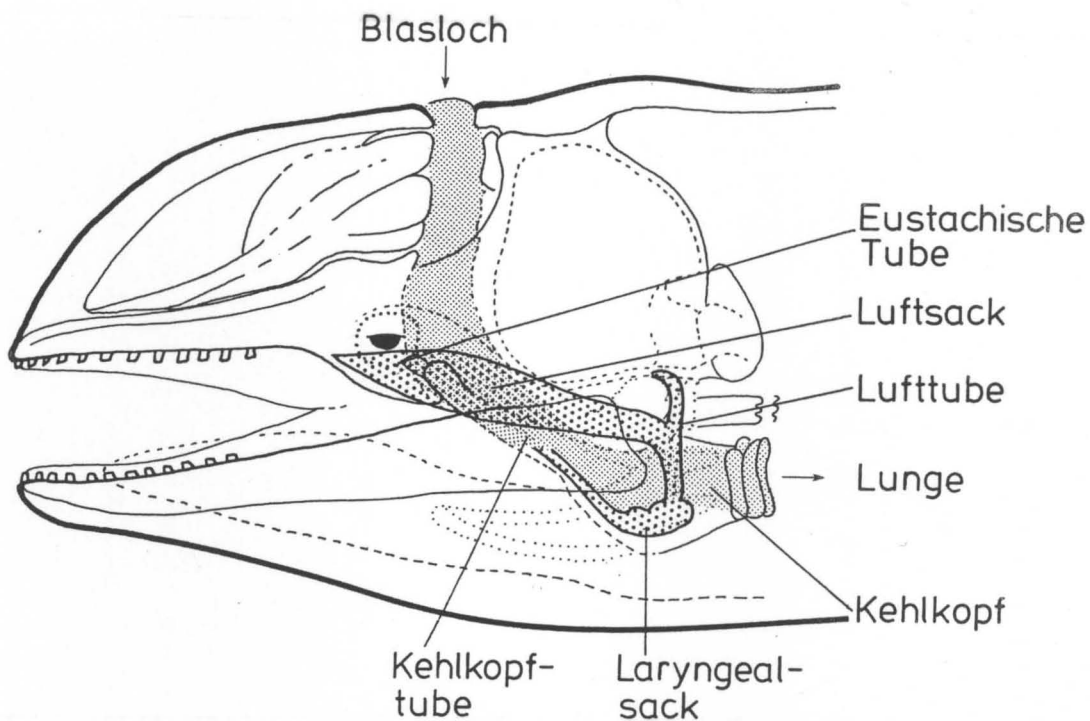


Abb. 21. Die Luftwege im Kopf.

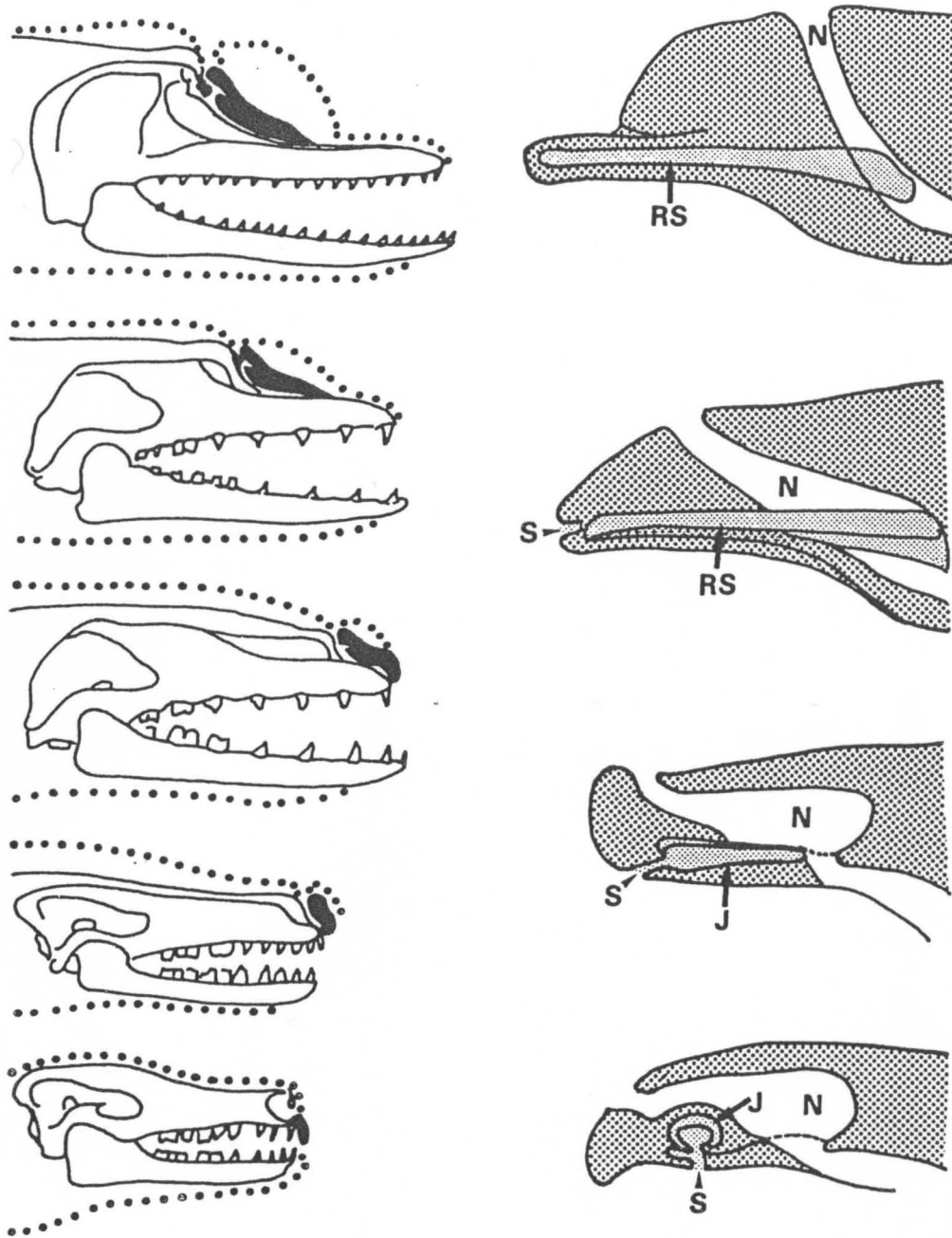


Abb. 22. Linke Seite: hypothetische Rekonstruktion, wie aus der Oberlippe der Nasenverschlussmuskel entstanden sein könnte. Rechte Seite: noch heute werden Rudimente der Stenonschen Gänge (S) gefunden, man kann also davon ausgehen, dass die Vorfahren der rezenten Wale ein Jacobsonsches Organ (J), besessen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

Die Atmung

Eingeatmet wird durch die Nase (**Abb. 21**). Mit der Ausnahme der Pottwale haben alle anderen Wale zwei Nasenlöcher, deren Verschluss wasserdicht sein muss. Über ontogenetische Befunde hat Klima (1992) nachgewiesen, dass die Nasenöffnungen (Nostril) bei den Vorfahren der Wale, wie bei anderen Tieren, weit vorne lagen. Beim Pottwal liegt sie heute noch dort. Die heute mächtige Nasenverschlussmuskulatur (Behrmann, 1997a) kann am besten von der der Pferde abgeleitet werden. Man kann davon ausgehen, dass die Wale Lippenmuskeln wie die Pferde haben könnten, die wenn sie hochgeklappt werden, die Nasenlöcher verdecken. Genauso kann man es sich bei den Vorfahren der Wale vorstellen. Im Laufe der Evolution verlagerten sich dann die Nasenöffnungen immer mehr nach hinten (**Abb. 22**), wobei die Lippen- und Nasenmuskulatur im Bereich der Nase blieb. Gleichzeitig verlängerte sich der Oberkiefer rostral.

Einen schnellen Austausch der Atemluft ermöglichen die großvolumigen Nasenröhre und die großen Luftröhren (**Abb.21**). Wie bei allen Säugern teilt sich die Luftröhre (Trachea). Nur bei den Pottwalen hat schon Markus (1937) eine Dreiteilung festgestellt. Der dritte Zweig der Luftröhre des Pottwals führt zu einem Luftsack (Behrmann, 1997c), der vor dem Brustkorb liegt und kein respiratorisches Gewebe enthält.

Die Lungen der Säuger haben zwei Flügel, die aus mehreren Segmenten, Lappen genannt, bestehen. Die Lungen der Wale sind wie die der ursprünglicheren Säuger, ungelappt (Marcus, 1937). Dies wurde oft als Begründung dafür aufgeführt, dass die Vorfahren der Wale unter den Vorfahren der pflanzenfressenden Ungulaten zu suchen sind; aber ungelappte Lungen haben auch Reptilien. Zellbiologisch ist die Wallunge eine Säugerylunge. Die Pneumozyten sind zwar etwas größer als die der Menschen, sind aber histologisch und morphologisch vergleichbar (Slijper, 1997). Die Wände der Vakuolen sind stabiler als die aller anderen Tiere. Sie sind von Muskeln umgeben (**Abb. 22 M**), von denen man bisher annahm,

dass sie die Röhren jeder einzelnen Vakuole verschließen können und damit dann die Pneumozyten vor eindringendem Wasser geschützt werden. Außerdem sind aber noch Ligamente (Abb. 23 A, L) vorhanden, die sich zwischen den verstärkten Wänden (Abb. 23 A, C) der Luftröhren spannen (Slijper, 1979). Die Wale können also aktiv ihre Lungenvakuolen verschließen, die dann zum Atmen passiv von den gummibandartigen Filamenten wieder geöffnet werden.

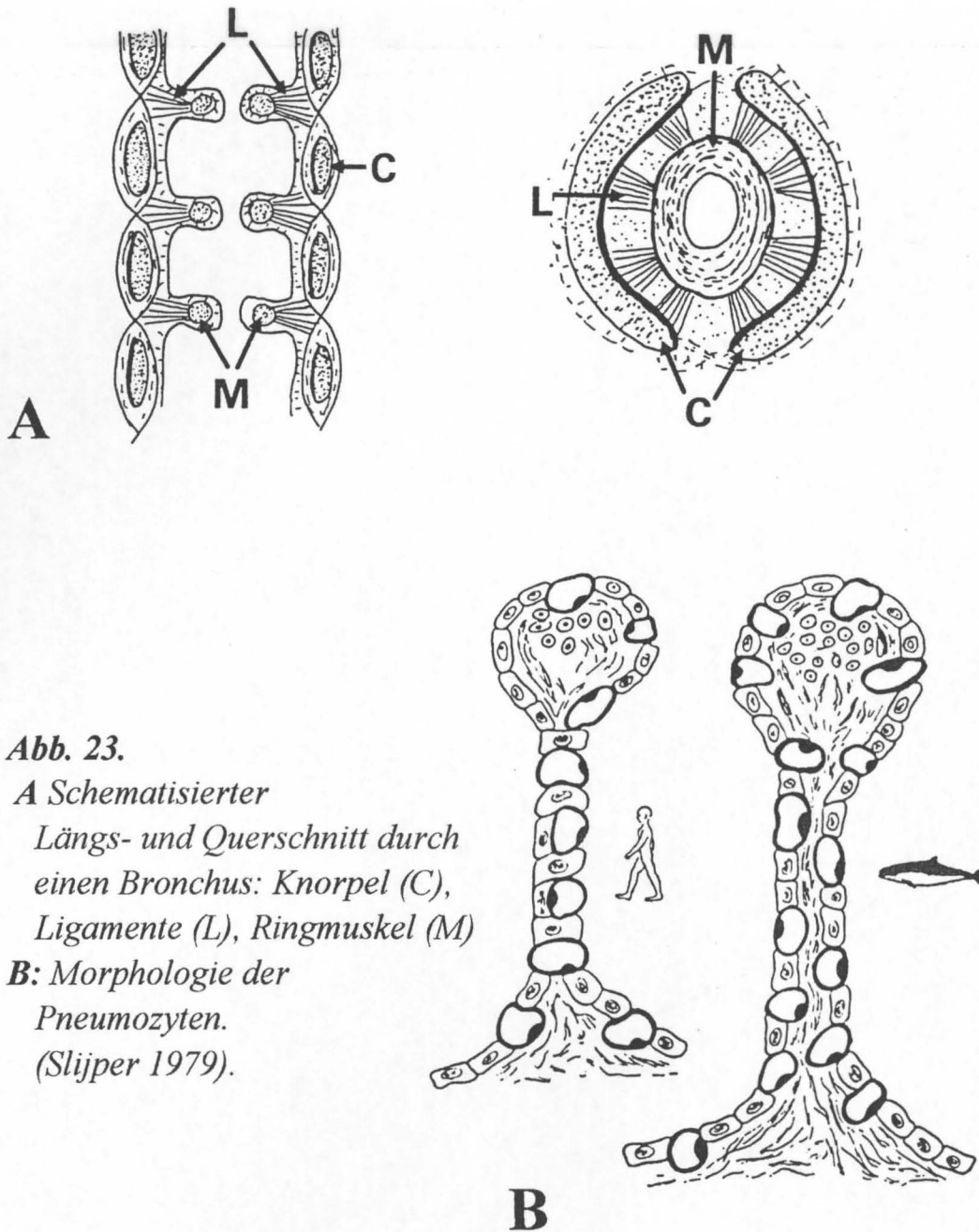


Abb. 23.

A Schematisierter

Längs- und Querschnitt durch einen Bronchus: Knorpel (C), Ligamente (L), Ringmuskel (M)

B: Morphologie der

Pneumozyten. (Slijper 1979).

Die Atemmuskulatur

Slijper (1973, S. 198) charakterisiert die Evolution der Atemmuskulatur in kurzen Sätzen:

1. Starke Entwicklung des Diaphragma (Zwerchfell).
2. Starke Entwicklung der Zwischenrippenmuskeln.
3. Geringe Entwicklung der dorsalen Inspiratoren (Einatemungsmuskeln) und der Brustschultermuskeln.
4. Starke Entwicklung des Musculus scalenus (seitlicher Einatemungsmuskel), aber Beschränkung seiner Insertion (Ansatz) auf die vordersten Rippen.
5. Sehr starke Entwicklung der Exspiratoren (Ausatemungsmuskel), die sehr weit über die Rippen ausgebreitet sind.

Damit bei Anspannung des starken Zwerchfells der Brustkorb nicht nach innen gezogen wird, muss er von außen her festgehalten werden, dies ist, mit anderen Rippenmuskeln gemeinsam, die Funktion der Sägemuskulatur. Die größere Mobilität der Walrippen erforderten eine Anpassung der Brustmuskulatur, die sich hiermit erheblich von der der Landtiere unterscheidet. Der vordere Sägemuskel (Musculus serratus anterior superior) entspringt an den Dornfortsätzen (Processus spinosus) der letzten Halswirbel und den ersten Brustwirbeln und zieht zu den Rippen. Der untere Sägemuskel (Musculus serratus inferior) entspringt an den Dornfortsätzen der letzten Brustwirbel und ersten Lendenwirbel und setzt an den gleichen Stellen wie der vordere Sägemuskel an den Rippen an (**Abb. 24**). Der hintere Sägemuskel M. serratus dorsocaudalis) fehlt bei einigen Walarten zuweilen vollkommen. Seine Funktion hat der zum Ausgleich verstärkte Rücken-Rippen-Muskel (Musculus iliocostalis dorsi) übernommen. Von der bei Landsäugetern noch hauptsächlich aus Muskeln bestehenden Sägemuskulatur, ist bei den Walen nur noch ein sehr kleiner Muskelrest übrig. Nur an den distalen Ansatzstellen ist noch etwas von der Sägemuskulatur erhalten, alles andere sind nur noch Sehnen. Die Sägemuskulatur der Wale hat also keine rippenhebende Funktion mehr, sondern verhindert nur noch das Eindrücken des Brustkorbes.

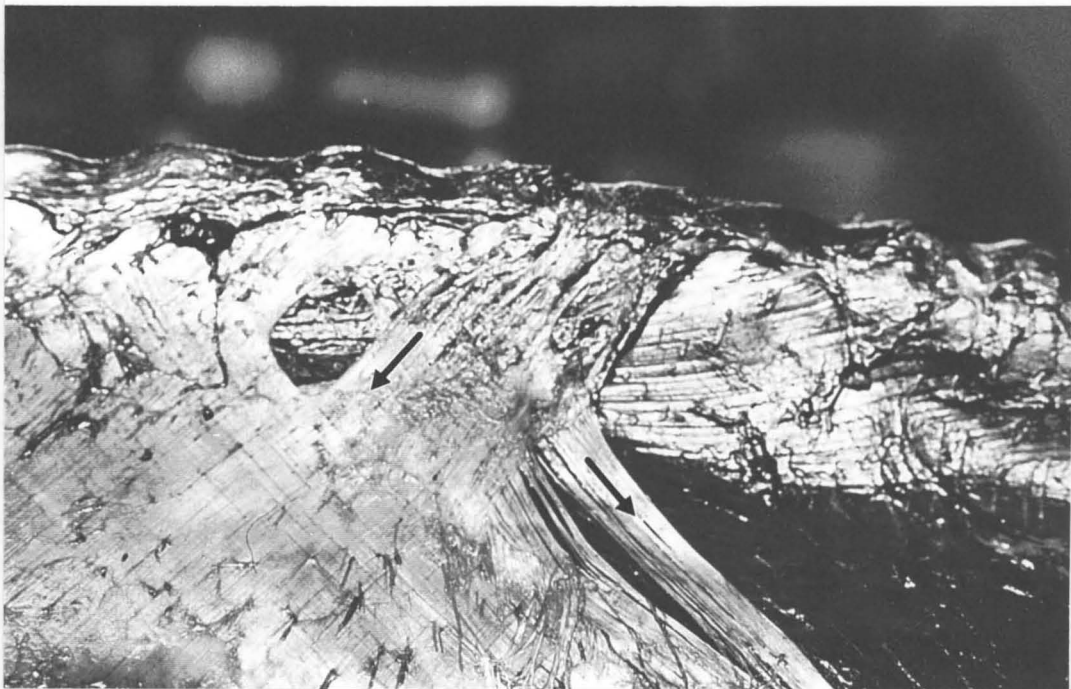
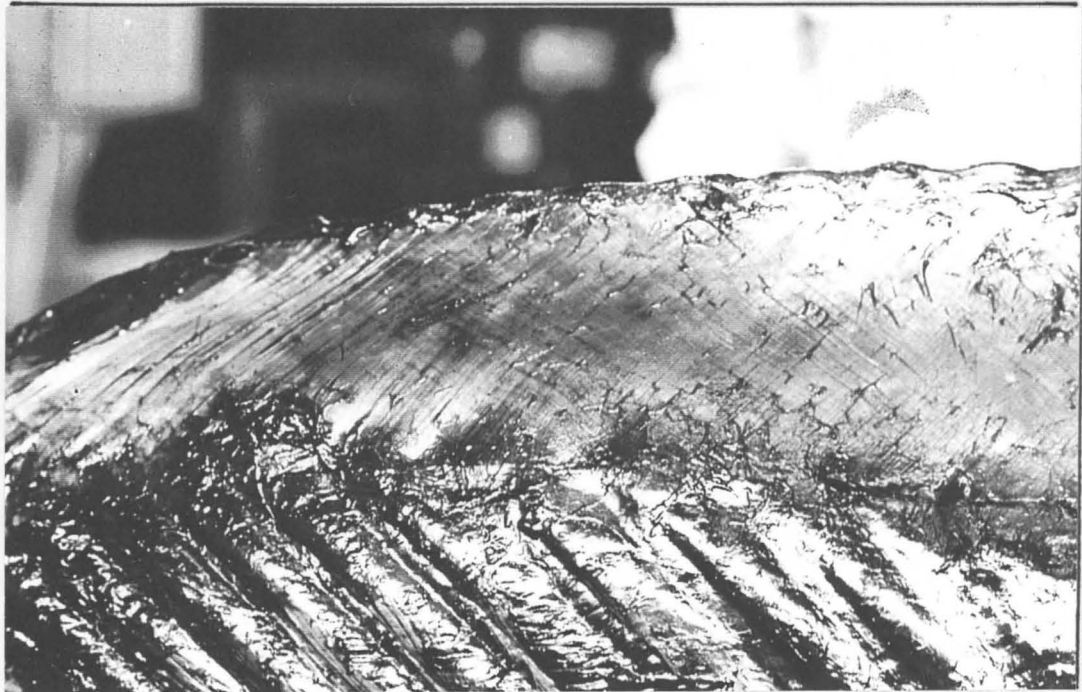


Abb. 24. Die Sägemuskulatur der Delphine besteht bis auf kleinen Resten am Rippenansatz nur aus Sehnen, die nur noch das Zusammendrücken des Brustkorbes verhindern.

Zwerchfell

Zum Bauchraum hin wird der Brustkorb durch das Zwerchfell (Diaphragma) abgeschlossen. Es ist für die Säugetiere der wichtigste Atemmuskel. Die Mobilität des Zwerchfells ist für die Atmung noch bedeutender als die der Rippen. Bei allen Landsäugetern und den Robben liegt das Zwerchfell etwa rechtwinklig zur Wirbelsäule. Im Laufe der Evolution verkürzten sich die Brustbeine der Wale, demzufolge verlagerte sich das Zwerchfell immer mehr in die Waagerechte, wodurch sich die Fläche erheblich vergrößerte (**Abb. 19**). Je größer die Fläche ist, je tiefer das Zwerchfell in den Brustkorb hineingedrückt werden kann, desto mehr und schneller kann ausgeatmet werden. Je mehr sich das Zwerchfell in den Bauchraum hinein ausdehnen kann, desto größer wird das Lungenvolumen. Durch die Mobilität der Rippen und die Vergrößerung des Zwerchfells vergrößert sich das Lungenvolumen bei Zahnwalen um 30%. Während die Landsäugeter mit einem Atemzug höchstens 30% ihrer Atemluft austauschen können, tauschen die Wale mit einem Atemzug bis zu 90% ihrer Atemluft aus. Die schnelle Erneuerung der Atemluft ist für die Wale von existenzieller Bedeutung; denn der Aufenthalt an der Wasseroberfläche muss so kurz wie möglich gehalten werden. Erstens kann in der Zeit eine Beute aus dem Wahrnehmungsbereich entschwinden und zweitens sind die Wale in der Zeit angreifbar.

Die Untersuchung des Lungenvolumens eines 520 cm langen weiblichen Schwertwals mit fünf echten Rippen, die mit dem Brustbein fest verbunden waren, und 3 echten und vier falschen Rippen ohne Verbindung zum Brustbein ergab folgende Werte: Das Volumen des Brustkorbes betrug 520 Liter, wovon 112 auf den starren, unmobilen Brustkorb entfielen. Nach Abzug des Herzraumes und der großen Blutgefäße verblieben etwa 500 Liter Lungenvolumen. Ein Vergleich der Spielräume der Rippen vom Schwertwal mit denen von gleich großen Rindern und Pferde zeigte, dass sich die Rippen des Schwertwals an der Rippenspitze um 10 cm mehr erweitern können. Weitere Ausbreitung verhindert die Zwischenrippenmuskulatur (*Musculi intercostales*). In der Rippen-

mitte wird also eine laterale Ausbreitung um 5 cm erreicht. Die Fläche der Rippen beträgt je Seite 0, 425 Quadratmeter. Zusammen ergibt dies eine Vergrößerung des Lungenvolumens um 42 Liter. Weit größer wird das Lungenvolumen, wenn man die Vergrößerung der Zwerchfellfläche berechnet. Hier ergibt sich gegenüber den genannten Landsäugetern eine Zunahme um über 20%. Zusammen ergab dies bei diesem Schwertwal eine Vergrößerung des Lungenvolumens um 30%. Bei den Bartenwalen ist nur noch eine Rippe mit dem Brustbein fest verbunden, alle anderen Rippen sind also beweglicher. Außerdem ist die Verlagerung des Zwerchfells bei den Bartenwalen noch extremer als bei den Zahnwalen, denn das Zwerchfell zieht nun vom letzten Rippenpaar bis zur caudalen Spitze des verkürzten Brustbeins. Das Lungenvolumen der Bartenwale hat sich also im Laufe ihrer Evolution um etwa 50% vergrößert.

Schultergürtel und Arme

Hände und Arme haben ebenfalls zu Vergleichen mit den Sauriern angeregt. Die Zahl der Handwurzelknochen (*Ossa carpi*) der Mittelhandknochen (*Ossa metacarpalia*) und der Fingerknochen (*Phalanges*) ist nicht einmal innerartlich konstant und variiert von Hand zu Hand. Auch die Zahl der Finger ist nicht konstant und individuell unterschiedlich. Vergleichbares findet man auch bei Sauriern (Steinmann, 1908) (**Abb. 25**). Doch lassen sich die Arme, bei Walen auch Flipper genannt, auch von den Armen anderer vierfüßiger Landbewohner ableiten (**Abb. 26**). Die variiierende Zahl der Handknochen kann also auch als eine phylogenetische Suche nach der besten Form betrachtet und die Verflachung der Arm- und Fingerknochen als eine Anpassung an die aquatische Lebensweise angesehen werden. Walfinger können mehr oder weniger Knochen als üblich haben. Bisher ging man davon aus, dass die drei den einzelnen Knochen bildenden Teile, zwei Epiphysen und eine Diaphyse, nicht miteinander verwachsen und zu selbständigen Fingergliedern werden. Dies kann aber nicht stimmen, denn auch bei erhöhter Zahl der Fingerknochen bestehen alle noch aus drei Teilen. Wie es also zur Vermehrung der Fingerknochen kam war bisher nicht erklärbar (Rothausen, 1985).

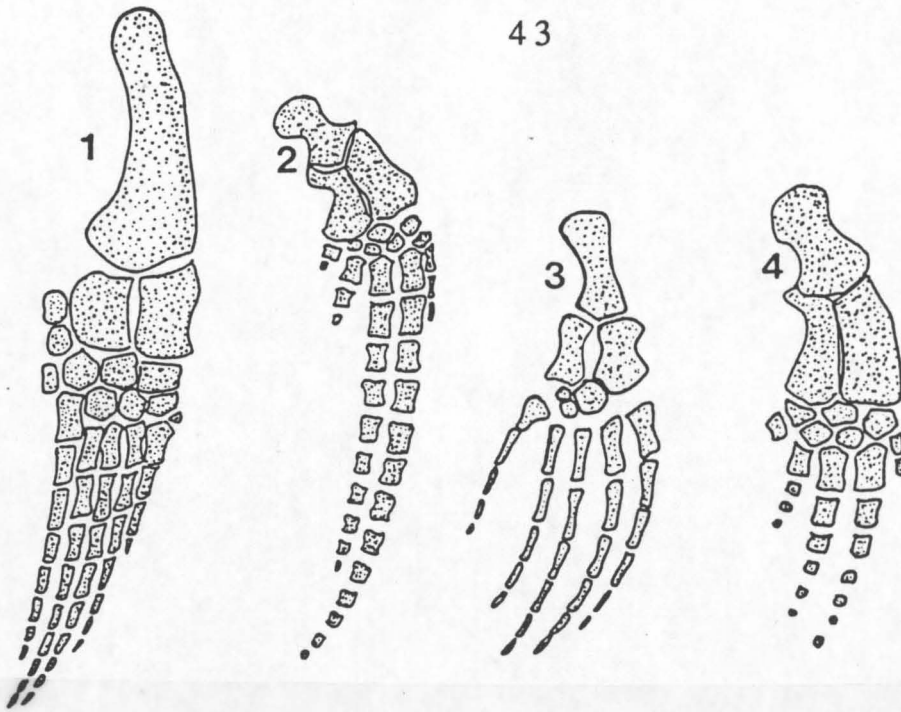


Abb. 25. Arme von Sauriern und Walen zum Vergleich.
 1: Plesiosaurier (Lias), 2: Grindwal,
 3: Mosasaurier (Kreide), 4: Schweinswal.

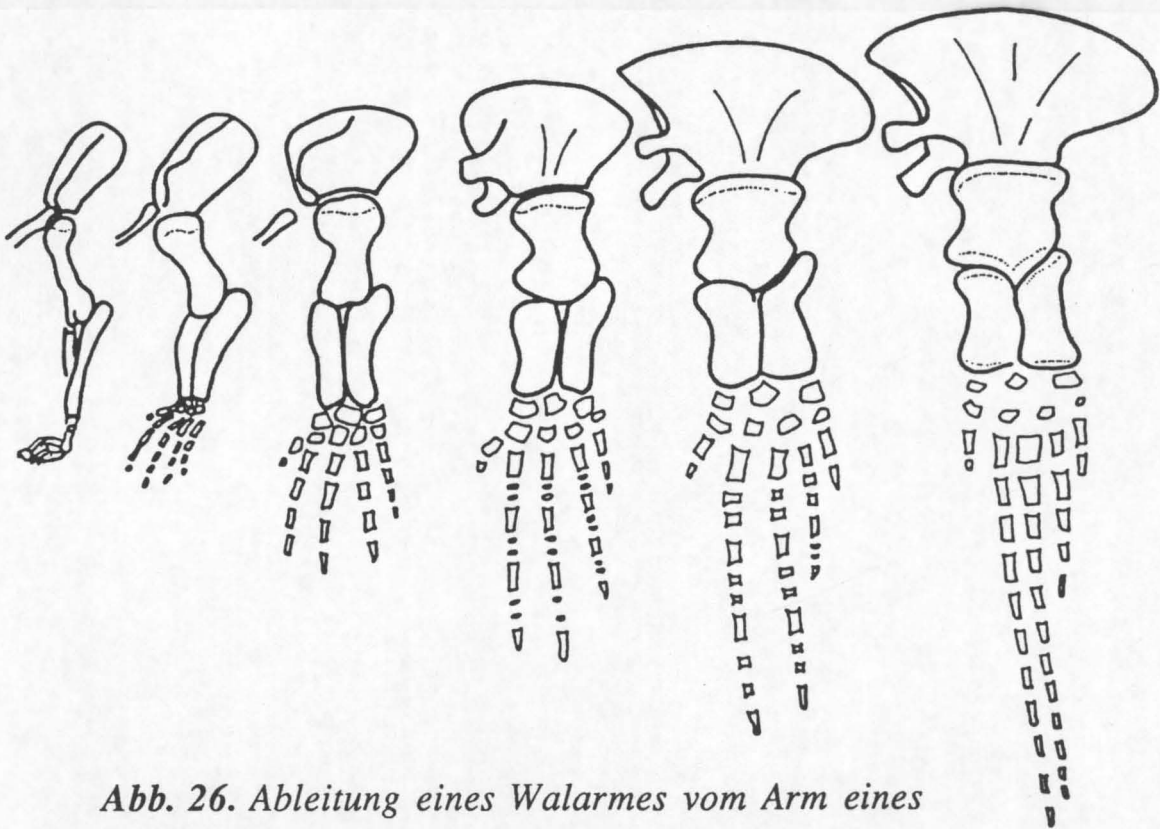


Abb. 26. Ableitung eines Walarmes vom Arm eines vierfüßigen Landieres.

Auch das Schulterblatt (Scapula) wurde der aquatischen Lebensweise angepasst. Die Schulterblattgräte (Spina scapulae) steht nicht mehr hervor, sie ist sehr flach und nach vorn gebogen. Der Rabenschnabelfortsatz (Proc. coracoides) ist flach und breit und nach innen gerichtet, von ihm ziehen starke Sehnen zum Brustbein. Erheblich dünner als bei Landtieren ist die auf dem Schulterblatt liegende Muskulatur. Dagegen verstärkten sich die unter dem Schulterblatt liegenden Muskeln. Weil die Arme nur noch für die Steuerung gebraucht werden, also für den Antrieb nicht mehr notwendig sind, ist die gesamte Schulterblattmuskulatur im Vergleich zu der der Landtiere sehr reduziert.

Das Fehlen der Schlüsselbeine (Clavicula) wurde bei der systematischen Zuordnung der Wale ebenfalls herangezogen. "Sie (die Clavicula) fehlt bei Ungulaten, Cetacea und Sirena." behaupteten Kämpf et al. (1980, S. 46). Die Anlagen von Schlüsselbeinen wurden aber in Walembryonen nachgewiesen (Klima, 1978). Gut ausgebildete Schlüsselbeine wurden danach bei Schwertwalen (*Orcinus orca*) entdeckt (Behrmann, 1982). Dies spricht auch gegen die Ableitung der Wale von den Paarhufern (Artiodactyla).

Eine Besonderheit unter den Säugetieren, hätte ohne Beachtung geologischer Erkenntnisse zu einer falschen Interpretation führen können, denn sie unterstützt die Hypothese Steinmanns (1909), dass sich die Wale von den Sauriern ableiten lassen. Bei den im Amazonas lebenden Süßwasserdelphinen (*Inia geoffrensis*) drehen sich die Oberarmköpfe in den Gelenkpfannen der Schulterblätter und in den Gelenkpfannen der Brustbeine (Klima et al., 1980). Die Verbindung von Oberarm und Brustbein ist reptilienartig und außer bei den Flussdelphinen bei keinem anderen Säugetier zu finden. Nach allen vorliegenden Befunden ist aber diese anatomische Veränderung eine Anpassung an eine ökologische Nische. Die Süßwasserdelphine (früher schon als mögliche Abkömmlinge der Haizahnwale genannt) gelangten vom Pazifik her in das Amazonasgebiet. In dieser Zeit besaßen sie noch eine Oberarm-Schulterblattverbindung wie alle anderen Wale. Vor 20 Millionen Jahren hoben sich die Anden und das Amazonasbecken wurde vom

Meer abgetrennt (Grabert, 1983). Danach mussten sich die Wale dem Leben in einem begrenzten Raum anpassen. Sie können sich heute auf engstem Raum wie Kolibris auf- und abwärts bewegen.

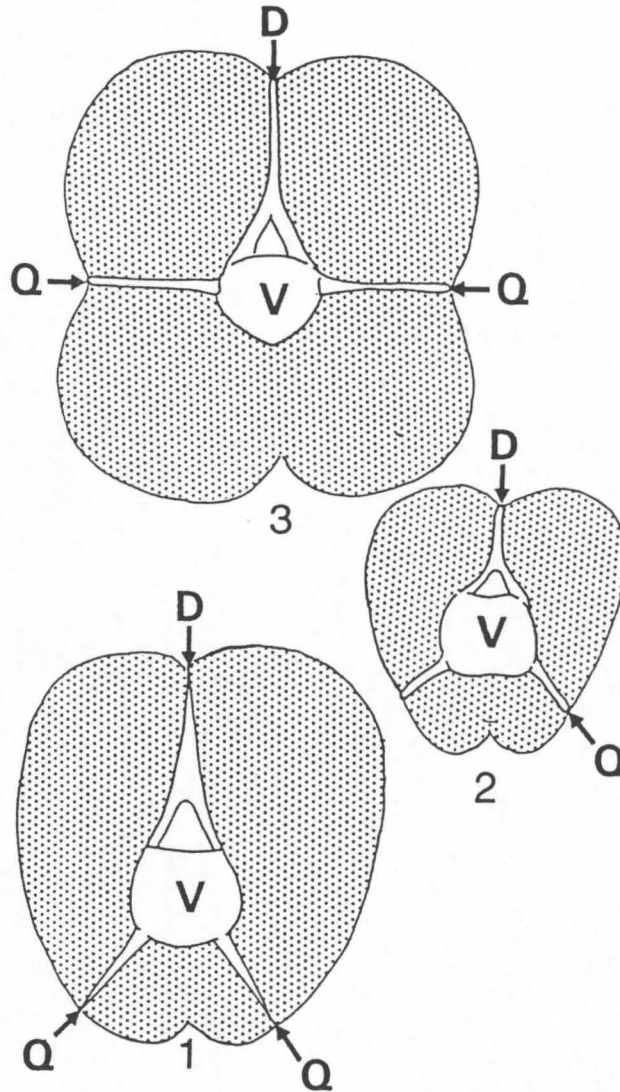


Abb. 27. Schematisierter Querschnitt durch die Lendenwirbel vom Urwal (1), vom vierfüßigen Landtier (2) und einem rezenten Wal (3). Dornfortsätze (D), Querfortsätze (Q), Wirbelkörper (V). Die primär ventral am Wirbelkörper ansetzenden Querfortsätze wurden im Laufe der Evolution immer mehr lateral verlagert, wodurch sich die unterhalb der Querfortsätze liegende Muskulatur erheblich vergrößern konnte.

Die Lende und der Schwanz

Die rezenten Wale haben weniger Röhrenknochen als die Landsäuger, nur noch im Ober- und Unterarm ist etwas Raum für das blutbildende Knochenmark. Dafür evolvierten die Lenden- und Schwanzwirbel zu Röhrenknochen in dem nun das notwendige Knochenmark liegt. Die Lendenwirbel der Wale sind im Vergleich zu denen der Landsäuger viel dicker und haben große Dorn- und Querfortsätze. Diese, ursprünglich wie bei Landtieren ventral abgewinkelten Querfortsätze, liegen heute rechtwinklig zu den Dornfortsätzen (**Abb. 27**). Dadurch konnte sich die ventrale Lendenmuskulatur erheblich vergrößern und ist heute genauso mächtig wie die dorsale.

Die an den Schwanzwirbeln ventral ansetzenden Ventralbögen haben verschiedene Funktionen. Im vorderen Abschnitt bieten sie Ansatzstellen für die Schwanzmuskulatur, die caudal in mächtigen Sehnen ausläuft. Hier verhindern die Ventralbögen das Abquetschen der Blutgefäße, die im Inneren liegen. Durch die evolutionäre Vergrößerung der Ventralbögen vergrößerte sich auch der von ihnen umschlossene Raum, so dass neben den Blutgefäßen hier auch die sogenannte Wundernetze viel Platz haben (s. Blutkreislauf).

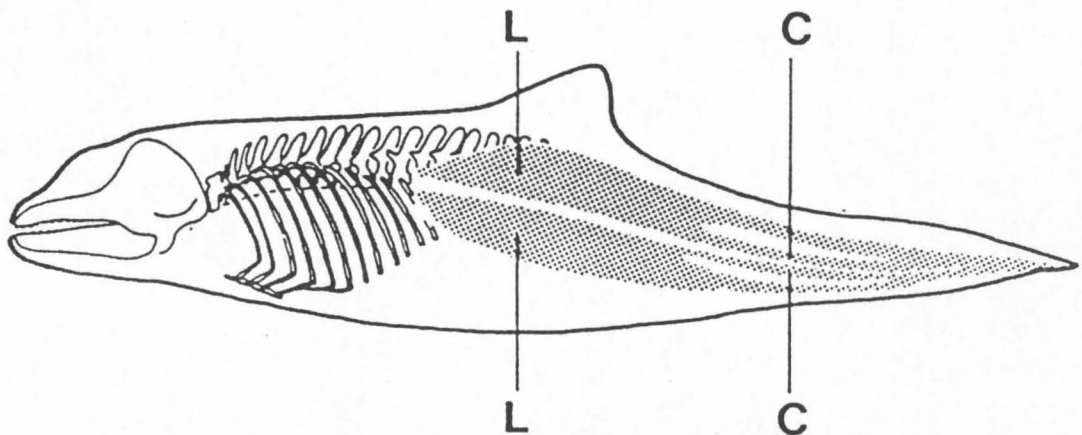
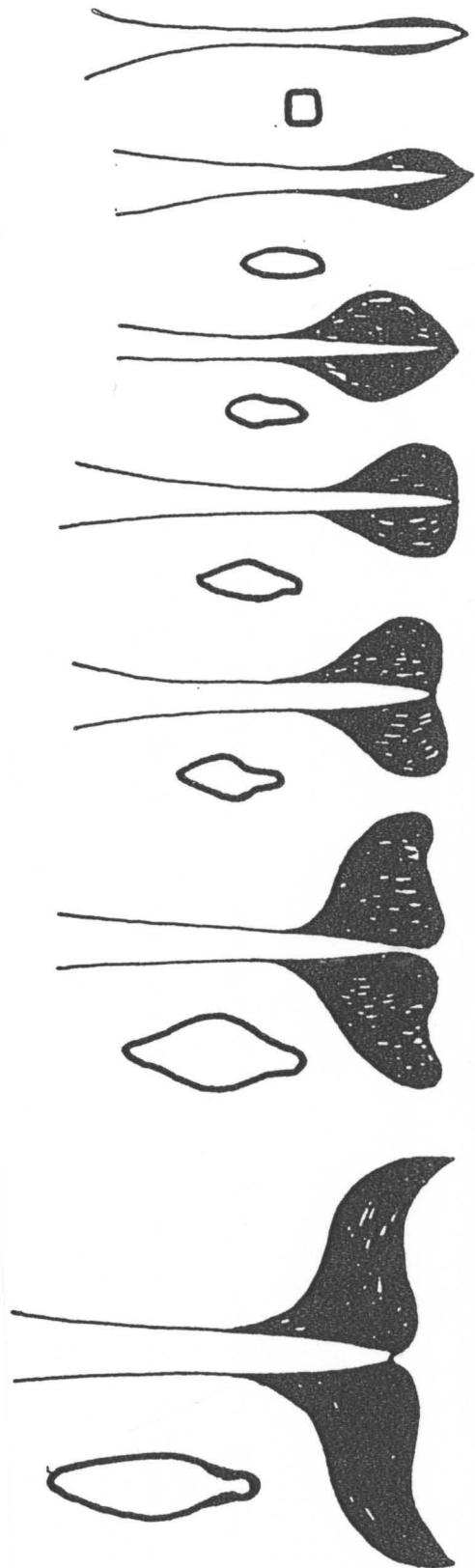


Abb. 28. Schematisierter Längsschnitt durch die die Fluke bewegende Muskulatur. Lendenmuskeln (L), Schwanzmuskel (C).

Abb. 29. Die Ontogenese der Schwanzfluke und des Querschnitts der Schwanzwurzel. Geht man von dem Lehrsatz aus, dass die Ontogenese einer verkürzten phylogenetischen Entwicklung entspricht, zeigt die embryonale Entwicklung wie dies verlief. Durch die laterale Verbreiterung der oberen Hautschichten (Eperdermis / Corium) und durch Versteifung der darunter liegenden Netzhaut (Stratum reticulare) wurde im Laufe der Phylogenese die Schwanzspitze zur Fluke. Hierbei könnte auch physikalische Einwirkung des Wassers die Entwicklung gefördert haben.



Die die Schwanzfluke bewegende Muskulatur ist mit der Lendenmuskulatur vereint (**Abb. 28**). Dadurch verfügen die Wale über eine Muskelkraft, mit der sie auf sehr kurzen Schwimmstrecken enorme Geschwindigkeit erreichen. Dieser kräftigen Muskulatur ist oft die Wirbelsäule nicht gewachsen und es kommt zu Bandscheibenschäden. Schlimmstenfalls wird die Bandscheibe vollkommen zerstört und der kleinere Wirbel dringt in den größeren Wirbel ein. Solche, bestimmt sehr schmerzhaften Verletzungen sind nicht selten. Die Natur hilft sich aber selbst, indem beide Wirbel zusammenwachsen.

Weil alle amphibisch lebenden Wirbeltiere sich horizontal schlängelnd bewegen, wurde in den vertikalen Schwanzbewegungen der Wale ein sicheres Zeichen gesehen, dass sie von vierfüßigen Landtieren abstammen. Die Anlagen der Muskeln ist aber bei allen vierfüßigen Säugern ziemlich gleich. Die Wale hätten also mit geeigneten Beinen genauso schwimmen können wie Robben und Otter. Die Rekonstruktion des *Ambulocetus* (Thewissen et al., 1996) weist auf diese Bewegungsweise hin. Wenn aber schon die Vorfahren der Urwale keine zum Schwimmen und Laufen geeigneten Beine mehr besaßen, ist es naheliegend, dass der Schwanz den Antrieb übernahm. Die hierbei nun störende Kreuzbeinregion war vermutlich schon weit zurückgebildet, so dass die Lendenmuskulatur zur Verstärkung eingesetzt werden konnte. Im Laufe der Evolution verlagerte sich der Antrieb durch die Arme oder Beine immer mehr auf die Fluke, wodurch sich die Anforderung an die Lenden- und Schwanzmuskulatur erhöhte. Dies wiederum erforderte eine Vergrößerung der Ansatzflächen für die Muskeln; die Wirbel und deren Fortsätze vergrößerten sich ebenfalls. Dies alles spricht für die Hypothese, dass sich die Vorfahren der Urwale schon sehr früh mit der Fluke fortbewegten, also schon in der Kreidezeit amphibisch lebten, und die Beine sich schon zurückbildet hatten, bevor sie zum Haartier wurden.

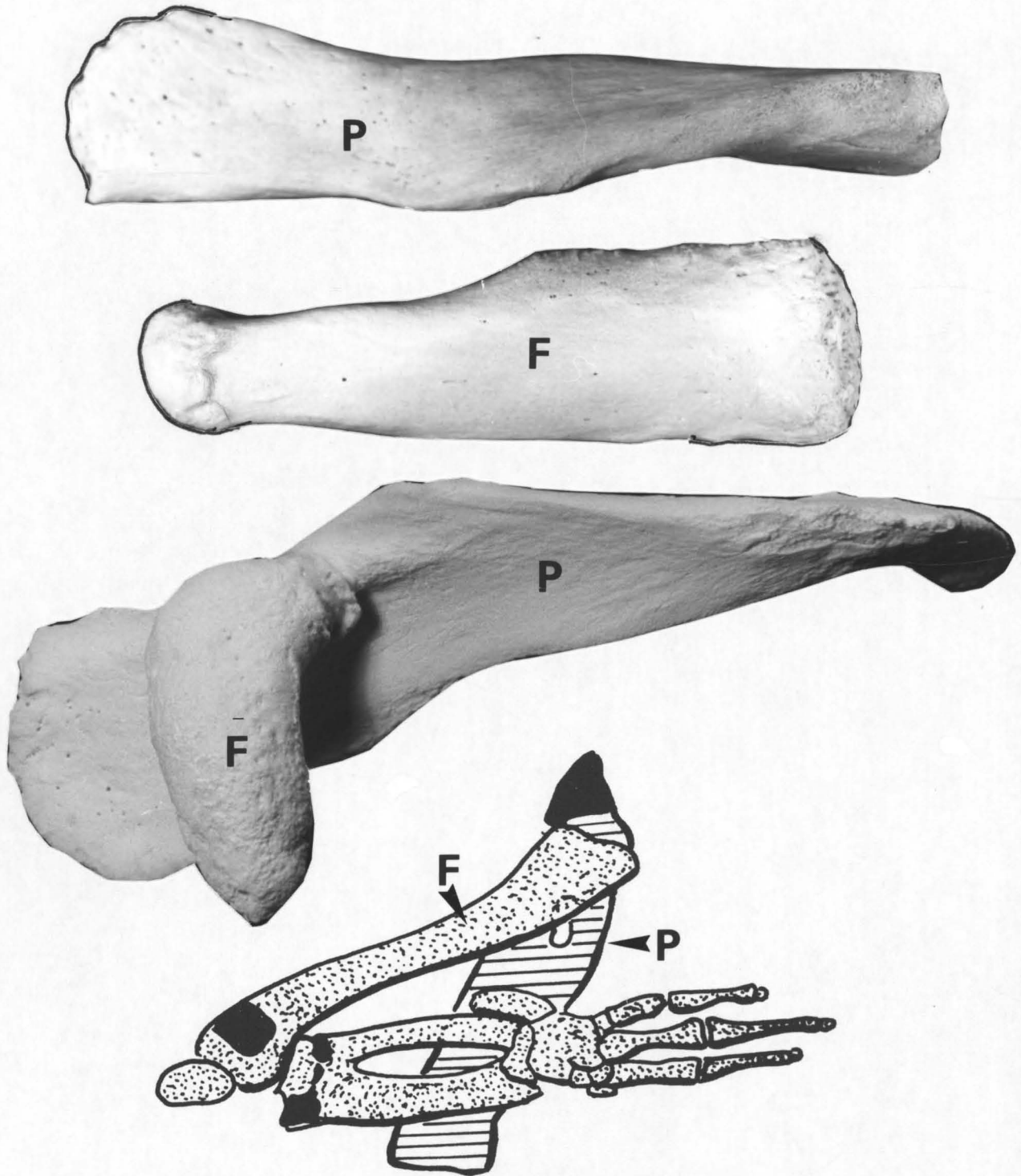


Abb. 30. Becken und Beine von Zahnwalen.
 Oben: Das Becken (P), Länge 375 mm, und der Oberschenkel (F) eines männlichen Pottwals (Behrmann, 1985b). Beim Göttinger Pottwal sind Becken und Oberschenkel verwachsen.
 Unten: linkes Hinterbein *Basilosaurus isis* aus dem Eozän Ägyptens (Gingrich et al., 1990).

Becken und Beine

Wie schon beschrieben, wurde eine Verbindung von Lendenwirbeln und Becken bis heute nicht gefunden. Die Becken (Pelvis) der Wale sind aber bei allen Walen erhalten, weil sie noch benötigt werden, an ihnen setzen die Penismuskulatur oder die Mutterbänder an. Weil die Becken aber verhältnismäßig klein sind, werden sie oft nicht gefunden, was zur Behauptung führte, dass Wale keine Becken mehr haben. Viele Anatomen haben versucht, aus rezenten Walbecken ein Becken zu rekonstruieren, das mit denen von Landsäugetern vergleichbar ist. Dies gelang nie überzeugend, denn man kann ebenso daraus ein reptilienartiges Becken rekonstruieren. Die Beckenrudimente erlauben keine phylogenetischen Rückschlüsse, denn bis heute konnte nicht einwandfrei geklärt werden, um welche Teile des Beckens es sich handelt. Weil an den erhaltenen Walbecken die Penismuskulatur oder die Mutterbänder ansetzen, gehe ich davon aus, dass die Walbecken hauptsächlich aus Rudimenten des Schambeins (Os pubis) und des Darmbeins (Os ilium) bestehen.

Embryonal werden die Beine noch angelegt, bilden sich aber schon in der ersten Wochen zurück. Rudimente von Beinknochen sind also selten (**Abb. 30**). Die Form aller Oberschenkel (Femur) und die der Kniescheiben (Patella), die bei einigen größeren Walarten erhalten sind, erlauben ebenfalls keine Rückschlüsse auf bestimmte Tiergruppen. Die erhaltenen Füße der Urwale (**Abb. 30**) sind verhältnismäßig lang, und man kann annehmen, dass sich zwischen den Zehenknochen (Phalanges) Schwimmhäute spannten.

Die Reproduktionsorgane.

Die weiblichen Reproduktionsorgane sind typisch säugetierartig. Der Gebärmutter (Uterus bipartus) der Wale ist vergleichbar mit der von Fleischfressern (Carnivoren) und Schweinen (Kämpf et. al., 1980). Die sehr ursprüngliche Einnistung des Keimes in der Schleimhaut (Placenta diffusa) ist aber auch mit der der Pferde vergleichbar. Diese verhältnismäßig lockere Einnistung des Keimes hat den Vorteil, dass nach der Geburt nur geringe Nachblutungen entstehen.

Über die Tragzeiten der meisten Walarten liegen keine exakten Angaben vor. Zwillingsgeburten treten sehr selten auf.

Die länglichen Milchdrüsen sind auffällig groß und erstrecken sich über den ganzen Bauchraum. Die mit Muskeln umgebenen Zitzen liegen in einer Furche, seitlich der Vagina.

Die Jungtiere der Wale besitzt keine beweglichen Lippen, sie können darum auch nicht saugen. Wenn nun das Jungtier die Zitze im Mund hat, umschließt die Zitzenfalte den Mund und die Milch wird in den Mund gespritzt. Wale sind also in diesem Sinne keine Säugetiere. Die Jungtiere werden also in einer Form ernährt, die denen der Vorsäuger (Prototheria) ähnelt. Die Schnabeltieren (Monotrematen) legen sich auf den Rücken und pressen die Milch heraus, die dann von den Jungtieren aufgeleckt wird.

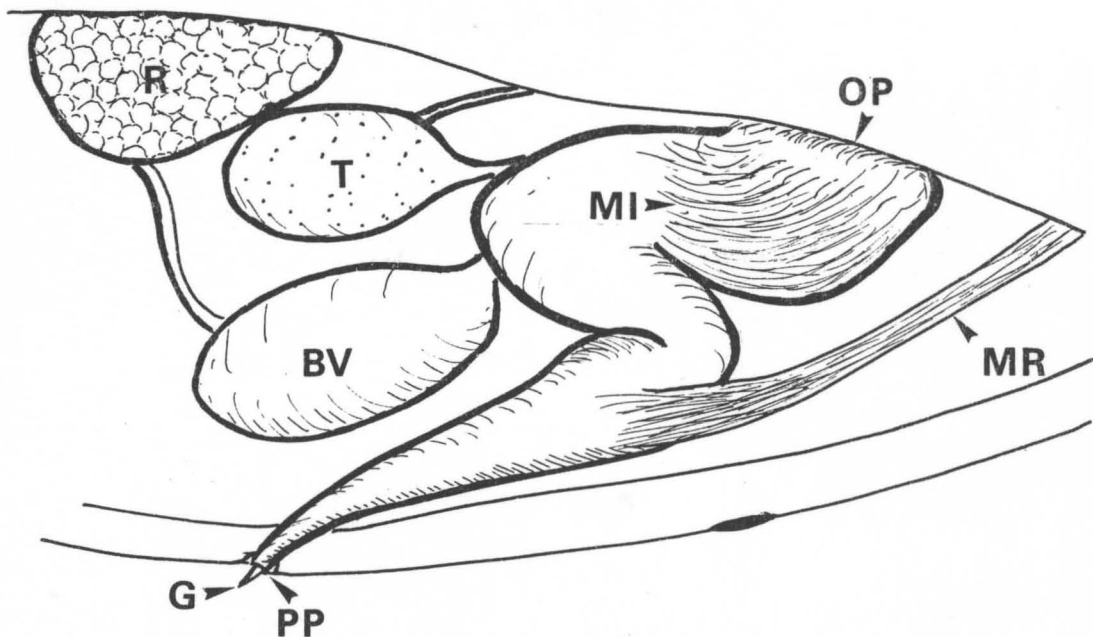


Abb. 31. Das männliche Geschlechtsorgan. Blase (BV), Glans (G), Penismuskel (MI), Rückziehmuskel (MR), Becken (OP), Präputium (PP), Niere (R), Hoden (T).

Mit einem Anteil von 40 - 50 % Fett (Landsäuger 2 - 17 %), einem hohen Anteil an Eiweiß, Phosphor und Kalzium, aber weniger Wasser und Milchzucker (1 - 2 %) als Landsäuger, erlaubt die konzentrierte Milch ein schnelles Wachsen der Walkälber. Bei den großen Walen kann die Gewichtszunahme bis zu 100 kg pro Tag betragen (Slijper, 1961).

Mehr noch als die weiblichen weisen die männlichen Geschlechtsorgane auf die Vorfahren der Wale hin (**Abb. 31**). Für diese gibt es unter den rezenten Säugern nichts Vergleichbares. Die Hoden (Testes) liegen wie die der Reptilien hinter den Nieren, oberhalb der Blase. Eingebettet sind sie in einem dicken, von vielen Blutgefäßen durchzogenen Hodensack (Scrotum). Das aus der Fluke nach vorne strömende Venenblut ist stark abgekühlt und überträgt nun die Kälte auf die Hoden (s. Blutkreislauf).

Der Schwellkörperanteil des verhältnismäßig sehr langen und sehr beweglichen Penis ist im Vergleich zu dem der Säuger sehr gering. Dafür besitzt der Walpenis aber viel mehr Muskeln, die ihn sehr beweglich machen.

Einzigartig ist der Modus, wie der Walpenis die oft sehr entfernte Vagina findet. Die Penisspitze (Glans) ist pelzartig mit Sinneshaaren (**Abb. 32**) überzogen. Diese enthalten viele Chemorezeptoren, mit deren Hilfe der Penis aktiv in die Scheide gelenkt werden kann (Behrmann, 1994).

Die Geschlechtsreife der Wale ist scheinbar von der Größe abhängig. Der kleine Schweinswal ist schon mit 15 Monaten geschlechtsreif, die größeren Wale erst nach 5 bis 6 Jahren (Slijper, 1961).

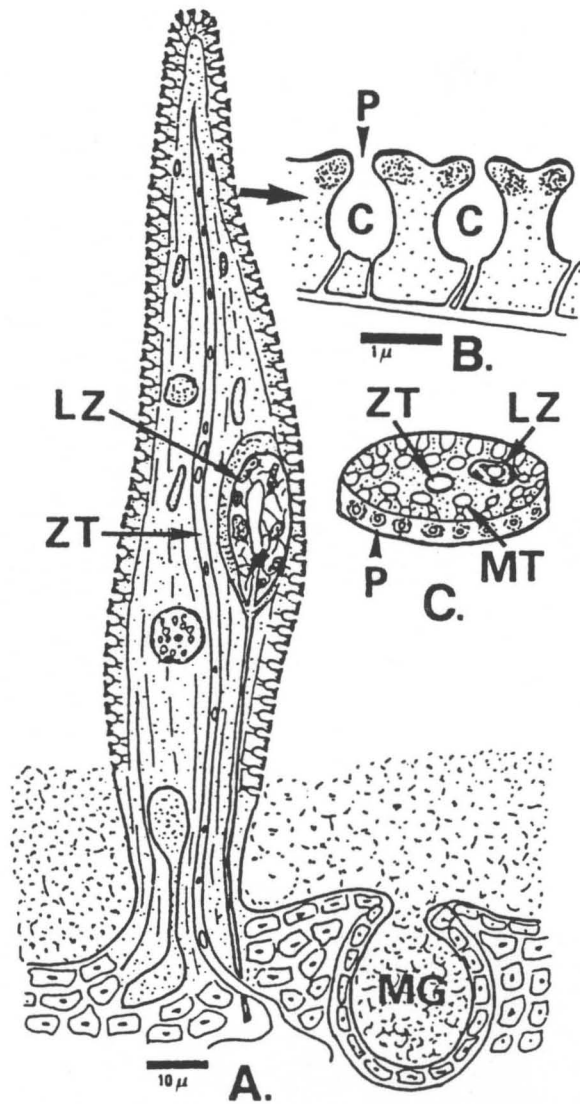


Abb. 32. Die Glans der Schweinswale ist mit Sinneshaaren bedeckt (Behrmann, 1994).

A: Modell eines Sinneshaares, Maßstab 10 µm.

B: Querschnitt durch die Chemorezeptoren, Maßstab 1 µm.

C: Querschnitt durch ein Sinneshaar.

Chemorezeptor (C), Langerhans'sche Zelle (LZ), Schleimdrüse (MG), Mikrotubuli (MT), Pore (P), Versorgungsgefäß (ZT).

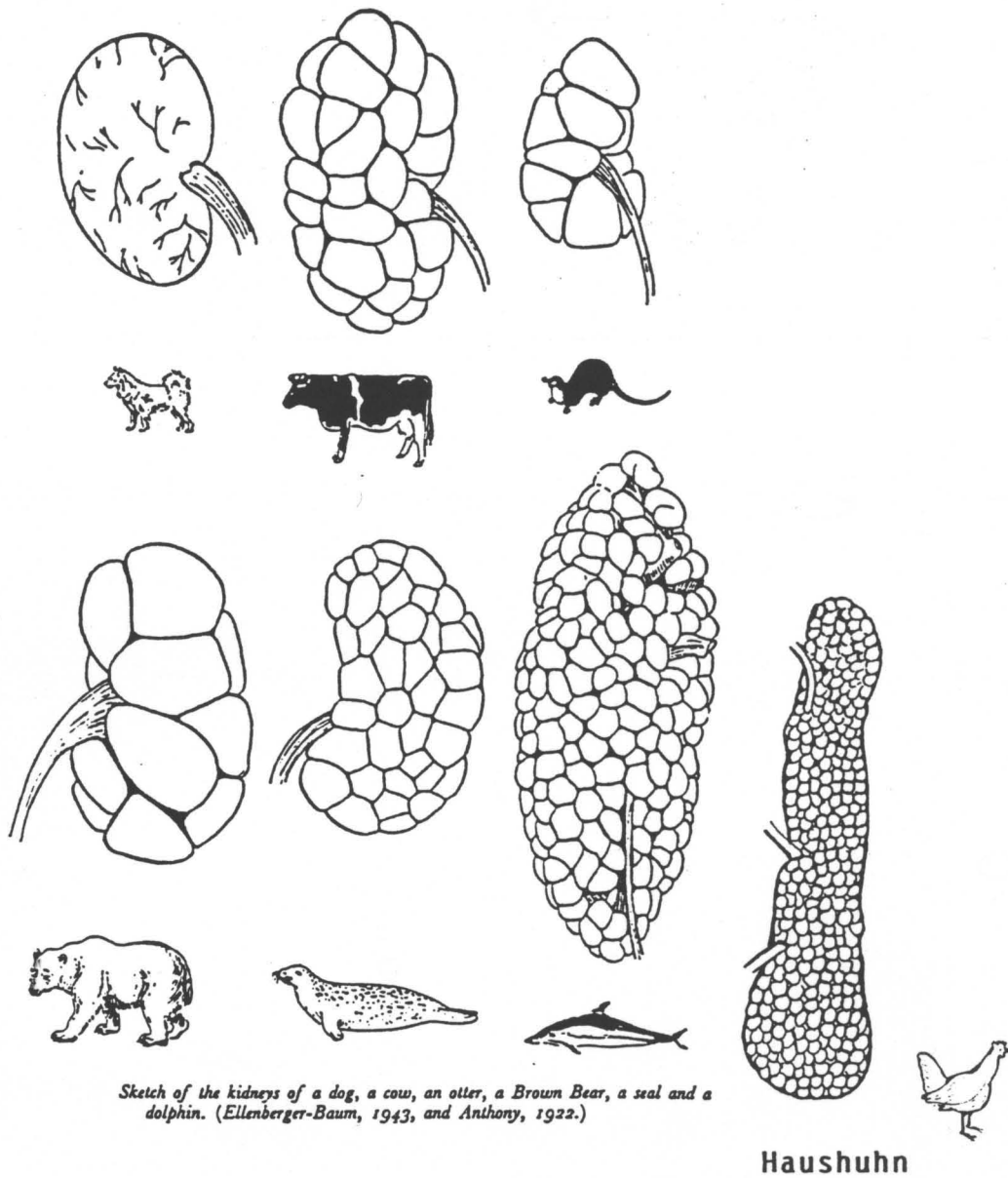


Abb. 33. Gelappte Nieren sind bei Säugern häufig (aus Slijper, 1979). Die Verkleinerungen der einzelnen Nierchen setzt sich aber fort, und so habe ich mir erlaubt, das Haushuhn anzuhängen.

Die Nieren

Weil die im Meer lebenden Wale keine Möglichkeit haben, Süßwasser aufzunehmen, müssen sie den Bedarf über ihre Nahrung decken, deren Körperwasser in den Nieren aufgearbeitet wird. Die Nieren (Renes) der Wale sind gelappt und bestehen aus vielen kleinen Nierchen (Renculi). Durch die Segmentierung der Niere vergrößert sich deren Oberfläche und damit auch die Menge der Filterorgane. Jede kleine Niere ist ein selbständiges Organ.

Nach ihrer Anlage und ihrer Form regen die Nieren der Wale zur Diskussion an; denn bei ihnen ist eine phylogenetischen Entwicklungstendenz erkennbar (**Abb. 33**) Die Entwicklung der Nierenbecken verstärken diese Theorie. Die Becken der ungelappten Nieren liegen zentral. Bei den gelappten Nieren von Rindern und Ottern sind die Nierenbecken verzweigt, liegen aber noch zentral. Die Nierenbecken der Wale sind stark verzweigt und liegen peripher vom Nierenmark "Beim Schnabeltier (*Ornithorhynchus*) strahlt der Ureter, der ein erweitertes Nierenbecken bildet, mit einigen Ästen ins Parachym aus." ((Broek et al., S. 828). Noch stärker verzweigt und peripherer liegen dagegen die Nierenbecken der Sauropsiden (**34**).

Der Urin ist, bis auf einen geringen Anteil ornithinartige Sedimente, säugetierartig. Ein Teil der Ornithin- und Harnsäurekristalle werden in der Haut eingelagert und sind die Grundlage der strahlend weißen Hautfarbe.

Die Nebennieren (*Glandulae suprarenales*) zeigen keine Abweichungen von denen der Säuger.

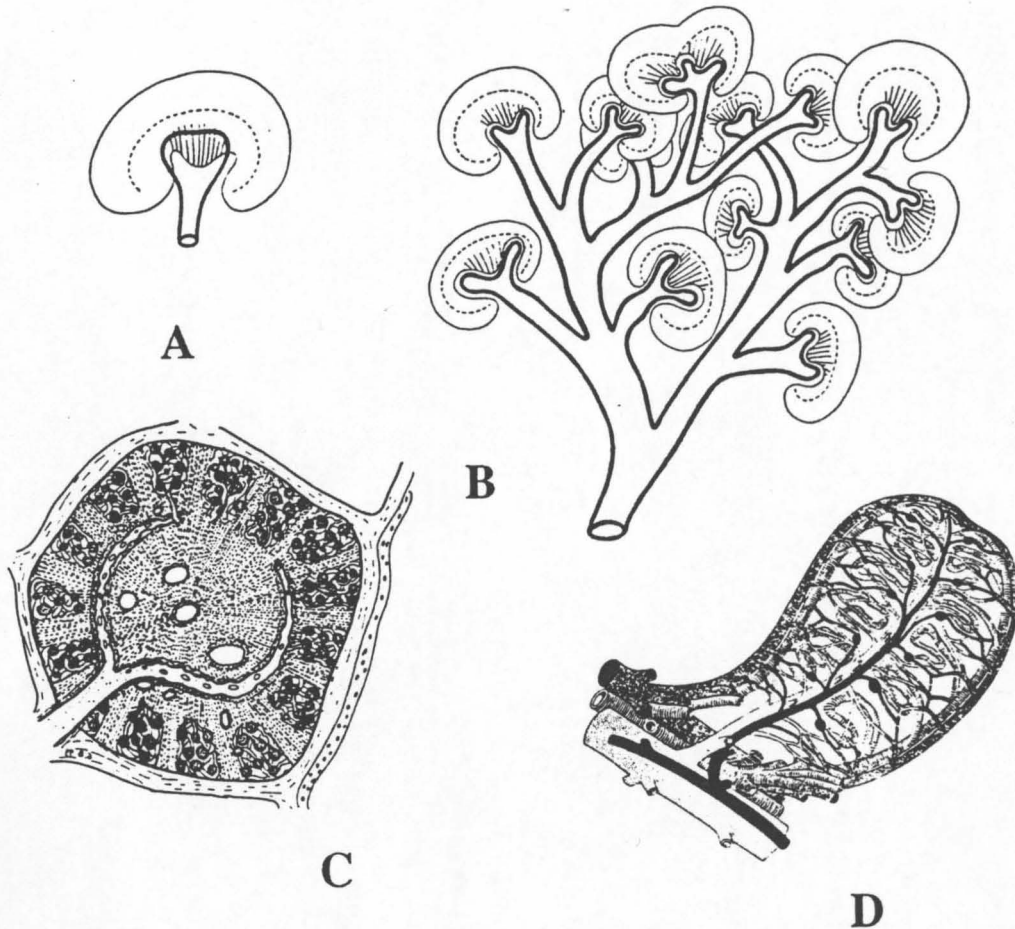


Abb. 34. Nierenbeckenformen: Mensch (A), Rind (B), Wal (C) und Eidechse (D). (A, B und D Broek et al., 1939)

Der Mundraum

Die Lippen der Wale sind hart und unbeweglich, aber sehr sensibel. Die mit Papillen besetzte Zunge (*Corpus linguae*) besitzt einen Schwellkörper (*Corpus cavernosus*), der mit venösem Blut vergrößert werden kann (Boeninghaus, 1903). Säugetierartige Zungenspeicheldrüsen besitzen die Wale nicht. Dafür liegen im hinteren Zungengrund Speicheldrüsen (*Glandula supralingualis*), die nach ihrer Lage und Morphologie mit den Speicheldrüsen der Krokodile vergleichbar sind. Die Ohrspeicheldrüse (*Glandula parotis*) ist stark zurückgebildet, und ihre Tuben wurden umfunktioniert (**Abb. 36**).

Die Zunge ist sehr beweglich und besitzt einen Schwellkörper, mit dem ihr Größe verändert werden kann. Weil die Lippen der Wale nicht beweglich sind, steuern sie durch Veränderung der Zungengröße die Streuung ihrer Töne. Auf den Papillen der Zunge sitzen die Geschmacksknospen. In den Papillen liegen Elektrorezeptoren. In der Haut (Epidermis) der hochsensiblen Zunge liegen Nervenendkörperchen, vergleichbar mit denen im Schnabel der gründelnden Enten oder mit denen in der Zunge von Spechten. Außer diesen wurden auch solche nachgewiesen, die bisher nur von den Seitenlinienorganen der Fische bekannt waren. Mit solchen Rezeptoren können die Wale elektrische oder magnetische Wellen wahrnehmen (**Abb. 53**).

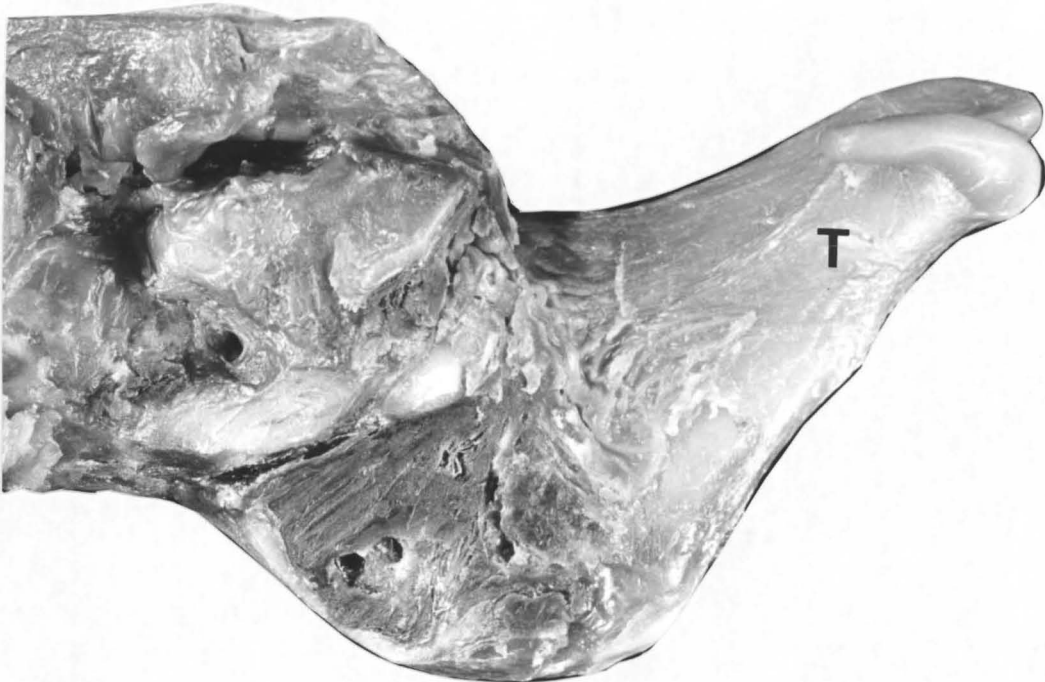


Abb. 35. Der Kehlkopf eines Zahnwals mit der verlängerten Kehlkopftube (T), nach Entfernung der Speiseröhre.

Der Kehlkopf

Wie schon vorher erwähnt, unterscheidet sich der Kehlkopf (Larynx) der Wale erheblich von dem aller anderen Wirbeltiere. Mit der Ausnahme von Pottwalen besitzen alle eine verlängerte Kehlkopftube (**Abb. 35**), die nach dem Einatmen durch die Speiseröhre in den Nasenhof geschoben wird, wo sie ein

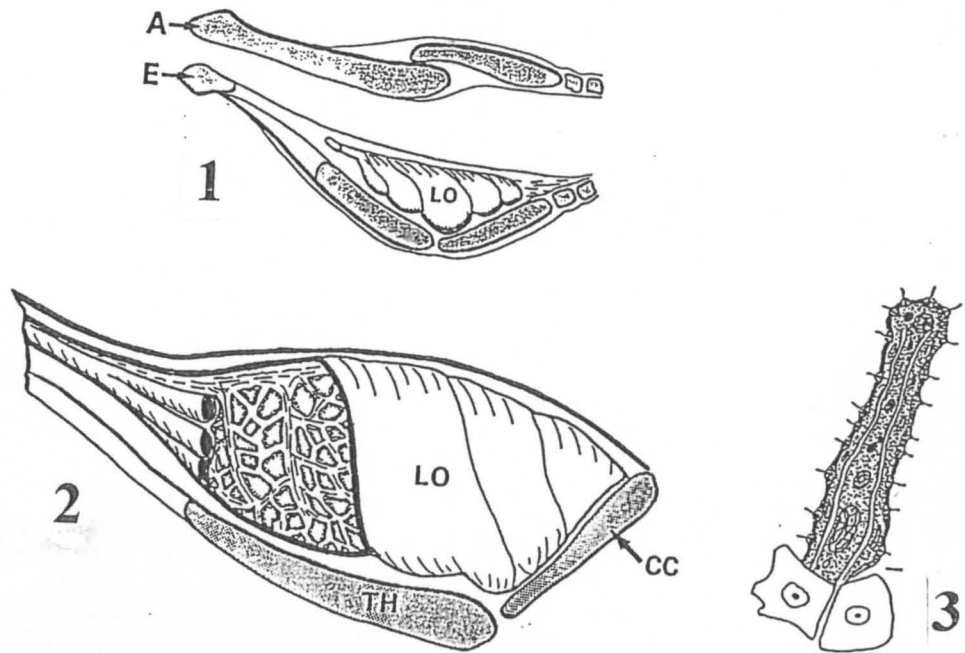


Abb. 36. Die lobuläre Lunge (Laryngealorgan) im Kehlkopf (Larynx) eines Zahnwals. **1:** Lage im Kehlkopf, Arytenoidknorpel (A), Epiglottisknorpel (E), lobuläre Lunge (LO). **2:** Lobuläre Lunge (LO), vorderer Teil geöffnet, Schildknorpel (CC), Thyreoidknorpel (T). **3:** Eine respiratorische Zelle.
4: Querschnitt durch die lobuläre Lunge, Foto: Behrmann

Im Kehlkopf liegt das Kehlkopfforgan (Laryngealorgan), ein sehr bemerkenswertes Organ (**Abb. 36**), das an die Vorfahren der Urwale erinnert. Das Kehlkopfforgan ist eine voll funktionsfähige, lobuläre Lunge. Sie ist morphologisch mit den Lungen der Schildkröten (Testudines) und histologisch mit der von Amphibien vergleichbar (Behrmann, 1987a).

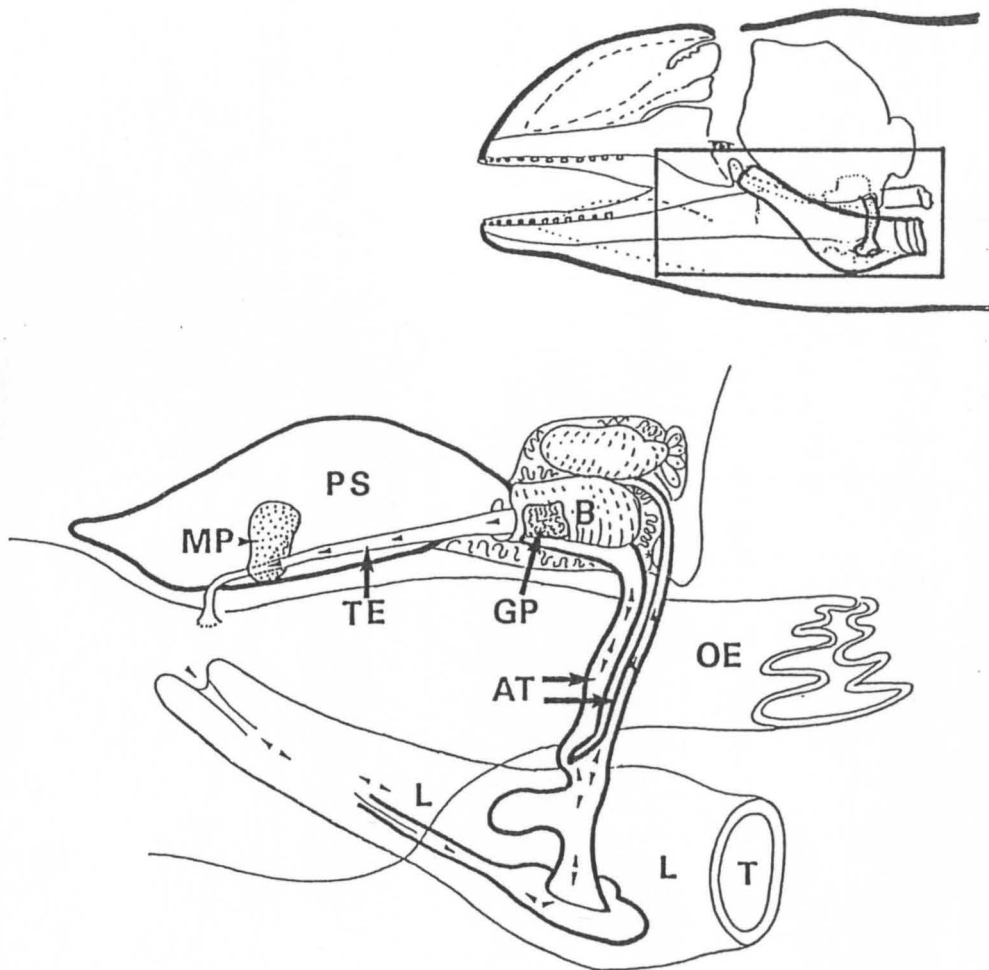


Abb. 37. Schematisierter Aufriss der Luftwege unterhalb der Schädelbasis. Lufttuben (AT), Ohrkapseln (B), Ohrspeicheldrüse (GP), Kehlkopf (L), Membran (MP), Speiseröhre (OE), Luftsack (PS), Eustachische Tube (TE), Luftröhre (T).

Trotz der fehlenden Stimmbänder haben die Wale das größte Stimmvolumen aller Säugetiere. Die Frequenzen liegen zwischen 12 Hz und 320 KHz. Bei den Walen entstanden durch Umfunktionierung vorhandener Organe neue Stimmorgane. Alle liegen im Bereich unterhalb der Schädelbasis (**Abb. 37**) und werden vom Kehlkopf her mit Luft versorgt. Vom Blasloch (**Abb. 21**) zieht die Luft durch den geöffneten Kehlkopf in die Lunge. Nach dem Verschluss der Nase und der Kehlkopftube ventiliert die Luft von der Lunge, durch den Kehlkopf und die Lufttuben zu den Luftsäcken (**Abb. 37**, PS), wobei dann in den Lufttuben die Töne erzeugt werden, die der Kommunikation dienen. Die Lufttuben entstanden aus den nicht mehr benötigten Tuben der Ohrspeicheldrüsen (**Abb. 37**, GP). Weil die Luft aus den Luftsäcken auch wieder in die Lunge gedrückt werden kann, geht mit dieser Methode keine Luft verloren. Die Bartenwale besitzen besonders große Luftsäcke, wodurch sie in der Lage sind, auch sehr tiefe Töne zu erzeugen, wofür sehr viel Luft benötigt wird. Tiefe Töne reichen im Meer viele tausend Meilen weit, so dass die Bartenwale sich über große Distanzen verständigen können (Behrmann, 1997a).

Durch eine zweite Tube kann die Luft aber auch durch das Mittelohr in die Eustachischen Tuben geleitet werden und passiert hier dann eine mit Muskeln spannbare Membran (Behrmann, 1997c). Über den Luftdruck und mit der Muskelkraft werden dann mit der Membrane Töne erzeugt, die der Orientierung dienen. Für die hoch frequenten Töne wird wenig Luft benötigt, aber ein sehr hoher Druck, was wiederum schnell zur Erwärmung des Gewebes führen würde. Deshalb sind die zur Ortung der Nahrung genutzten Töne sehr kurz, sie liegen im Millisekundenbereich und werden Klicks genannt. Bei der Erzeugung der Klicks geht etwas Luft verloren, die dann durch den Mund oder das Blasloch abgeführt wird.

Magen und Darmtrakt

Gleich am Anfang beginnt der Darmtrakt mit einer evolutionären Neubildung, die für die Existenz der Wale von fundamentaler Bedeutung ist. Ihr Kehlkopf unterscheidet sich in seiner Anatomie erheblich von denen aller anderer Säuger (**Abb. 38**). Der Kehlkopf der Wale ist beweglich, seine verlängerte Kehlkopftube wird bei der Nahrungsaufnahme durch die Speiseröhre (Oesophagus) in den Nasenhof geschoben und dort von einem Ringmuskel festgehalten. Diese anatomische Veränderung gewährleistet, dass bei der Nahrungsaufnahme kein Wasser in die Atemwege eindringen kann und somit wird auch das Verschlucken verhindert.

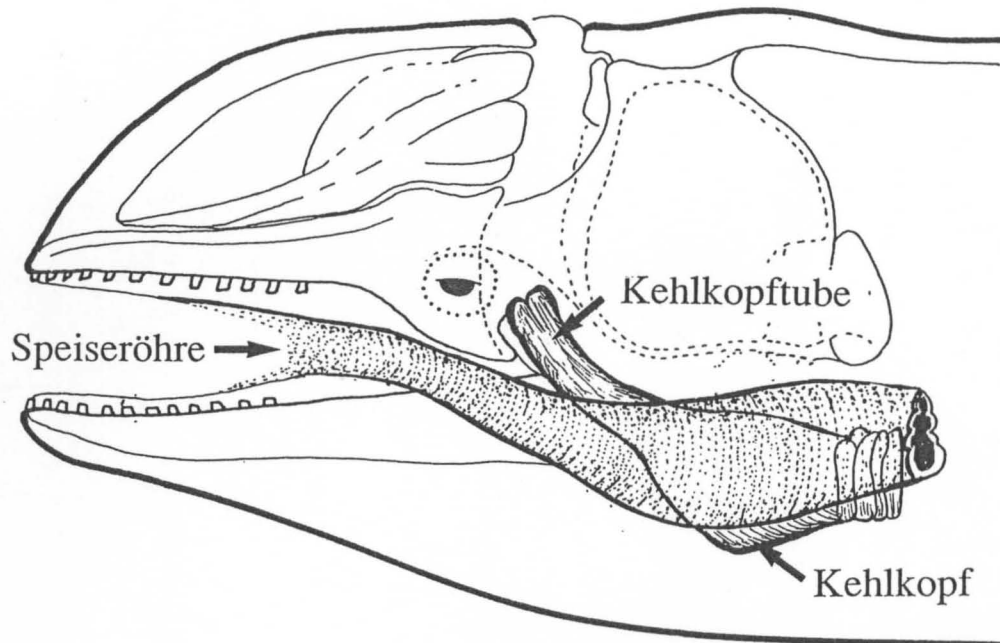


Abb. 38. Kreuzung von Atem- und Speiseweg.

Der vielkammerige Magen der Wale (**Abb. 39**) wird gerne als ein Merkmal herangezogen, dass die Vorfahren der Urwale unter den Pflanzenfressern (Herbivora) zu finden sind. Doch dies gilt nur noch bei oberflächlicher Betrachtung für die äußere Form. Slijper (1979) vergleicht den "Vormagen" der Wale mit dem Muskelmagen der Vögel, in dem die Speise mit Hilfe kleiner Steine aufgeschlossen

wird. In den "Vormägen" der Wale werden häufiger kleine Steine gefunden, die aber damals als Ballastmaterial, zur Erhöhung des spezifischen Gewichtes angesehen wurden. Pernkopf & Lehner (1937, s. 459) sahen in dem Vormagen der Wale eine blindsackartige Abteilung der Speiseröhre. Histologische Untersuchungen bestätigten die Vermutung und bewiesen, dass der "Vormagen" in Wirklichkeit ein Derivat der Speiseröhre und damit ein **Kropf** ist (Behrmann, 1994).

Der Hauptmagen und der folgende Darmtrakt der Wale ist morphologisch und histologisch nur mit Mägen von Canivoren (Fleischfressern) vergleichbar. Kleine Rudimente von Blinddärmen, ebenfalls nur vergleichbar mit denen der Fleischfresser, wurden bei den Bartenwalen und bei den Gangesdelphinen gefunden (Slijper, 1979).

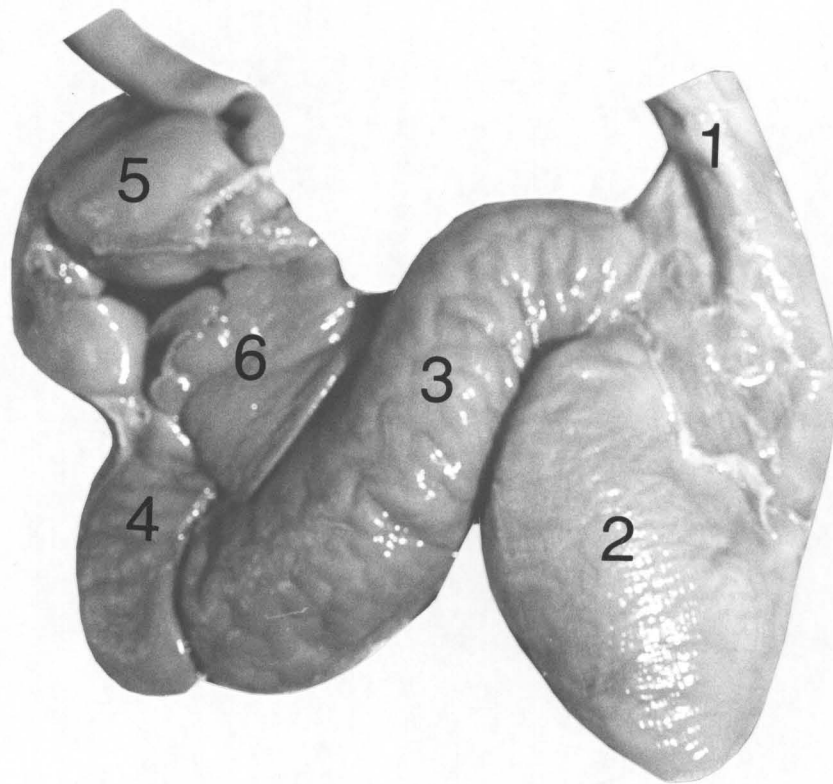


Abb. 39. Der Magen eines Schweinswals. 1: Speiseröhre, 2: Kropf, 3: Hauptmagen, 4: Pylorusmagen, 5: Zwölffingerdarm, 6: Milz.

Blutkreislauf

Das Herz der Wale ist eindeutig ein vierkammeriges Säugetierherz. Wie bei den großen Elefanten haben auch die Herzen der Bartenwale zwei Spitzen (**Abb. 40**). Je größer ein Walherz ist, desto langsamer schlägt es; 4 bis 6 mal schlägt es bei den großen Bartenwalen und bis um 70 mal bei den kleinen Zahnwalen.

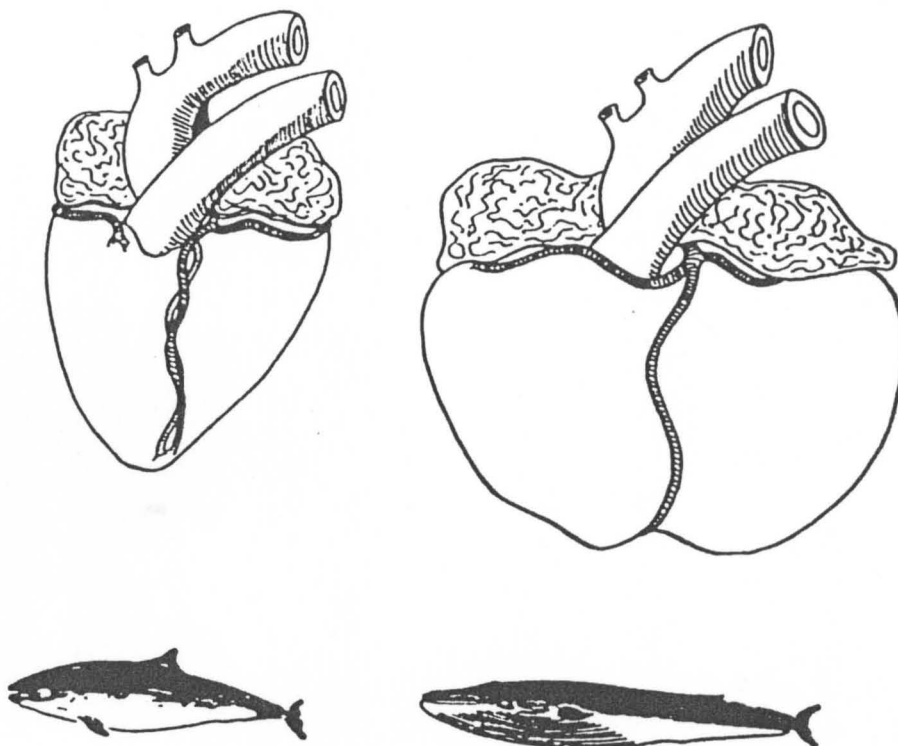


Abb. 41. Links das Herz eines Zahnwals, rechts das Herz eines Bartenwals (Slijper 1979).

Wale verfügen über zwei- bis dreimal mehr Blut pro Einheit Körpergewicht als der Mensch (Kanwisher & Ridgway, 1983). Die Größe der roten Blutkörperchen (Erythrozyten) hängt von der Größe der Wale ab und liegt zwischen 4 bis 12 μm (Behrmann, 1994b). Die Erythrozyten der Landsäugetiere liegt zwischen 3,2 - 9,4 μm . Noch größere Blutkörperchen haben Lurchen, Reptilien und Schildkröten (Weidenreich, 1933).

Wale können großen Mengen Sauerstoff im Myoglobin zwischen den Muskeln ablagern, der dann bei Bedarf wieder abgezogen werden kann. Durch die verstärkte Einlagerung von Myoglobin bekommt das Walfleisch seine dunkelrote Farbe.

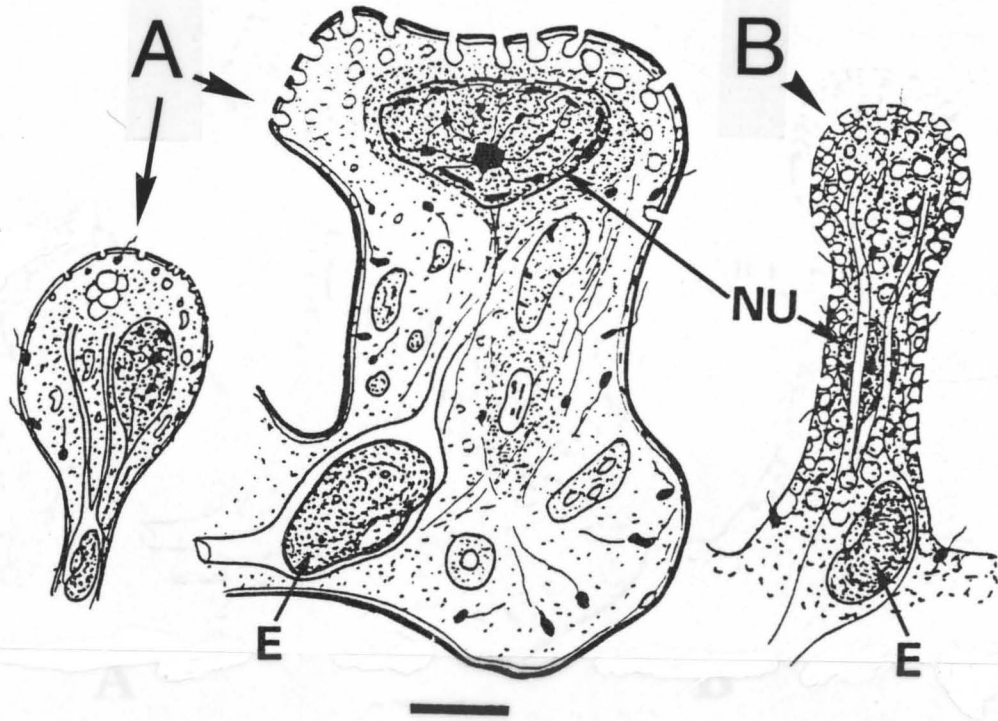


Abb. 41. Aufgetankt mit Sauerstoff werden die Blutkörperchen in den Pneumozyten in der Lunge (A) und im Kehlkopforgan (B). (Abb. 36). E: Erythrozyt, NU: Zellkern.

Wie die Wale die erhöhte Anreicherung von CO_2 und andere Stoffwechselprodukte ertragen, so daß es nicht zu einer Taucherkrankheit kommt, wurde ebenfalls untersucht. Erstens atmen die Wale unter Wasser nicht weiter, wodurch der Umsatz stark reduziert wird. Zweitens werden, genauso wie bei allen Säugetieren, die Umsatzprodukte (Metabolismen) zunächst im Körper abgelagert. Nach mehreren Tauchgängen müssen die Wale eine Erholungspause einlegen, in der dann die schädlichen Produkte abgebaut werden.

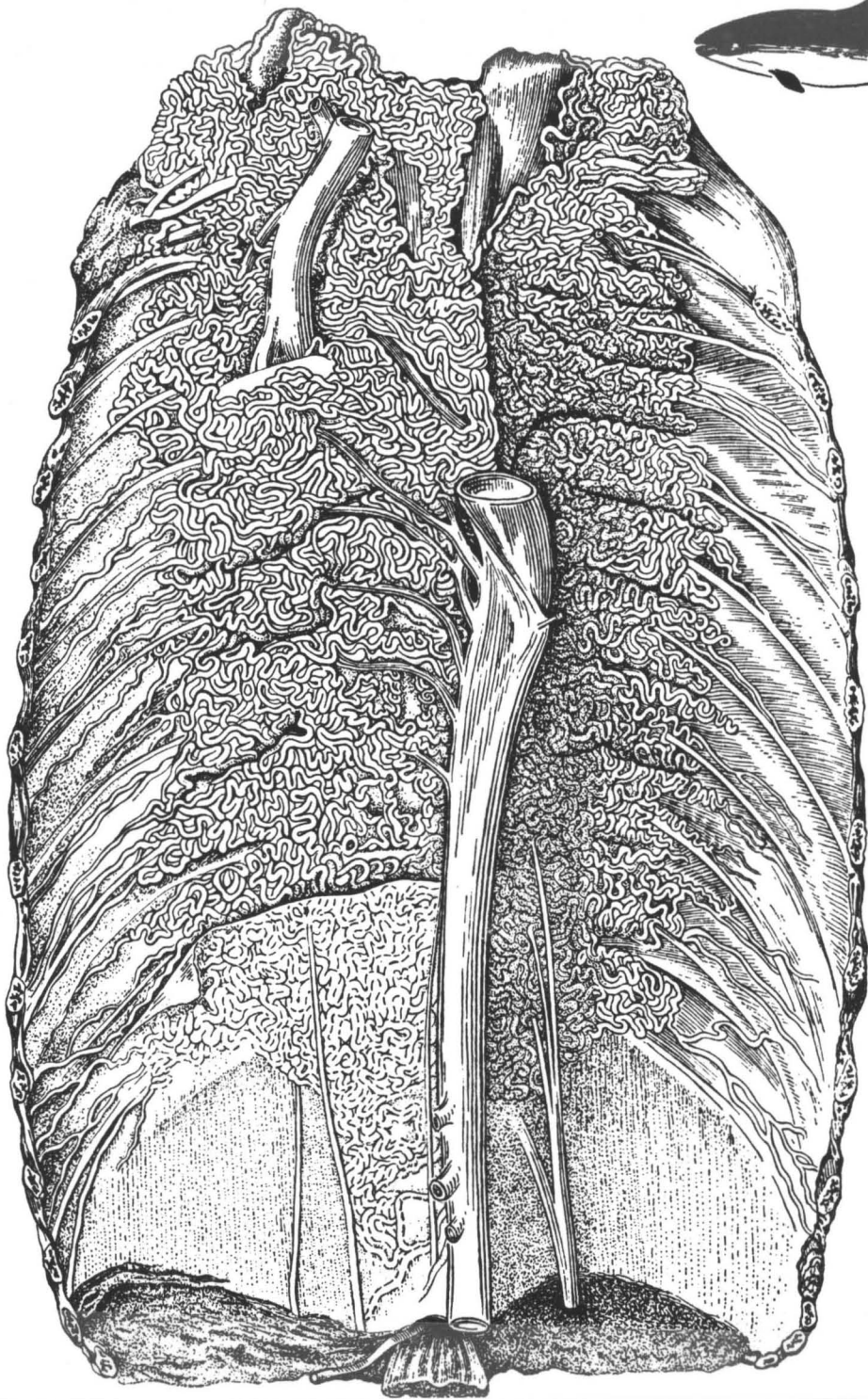


Abb. 42. Innerhalb des Brustkorbes, oberhalb der Lunge liegt das größte Wundernetzsystem der Wale. Nach einem Kupferstich von Breschet 1836, in Slijper (1961).

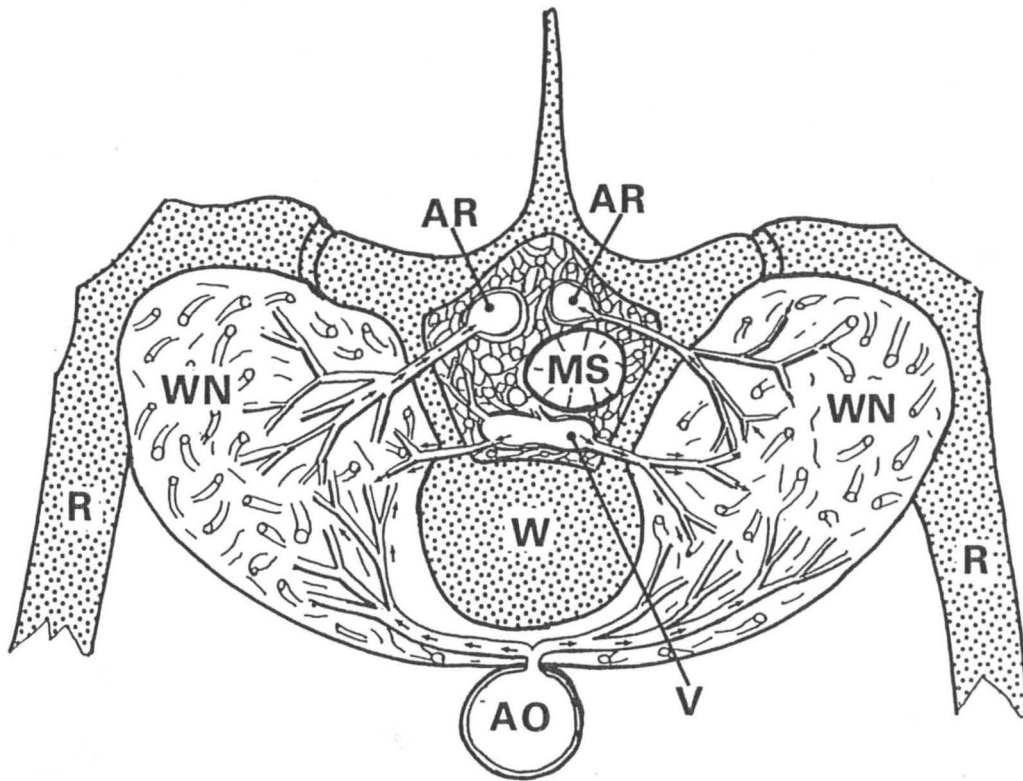


Abb. 43. Schematisierter Querschnitt durch das Wundernetz im Brustraum. AO: Aorta, AR: Arterien, MS: Rückenmark, R: Rippen, V: Vene, W: Wirbel, WN Wundernetz.

Als man die Wundernetze (Rete mirabilis) der Wale entdeckte, hielt man sie für einzigartig, inzwischen weiß man, dass auch andere Säuger vergleichbare Systeme besitzen. Weil die Schweißdrüsen der Wale im Laufe der Evolution zurückgebildet wurden, sie also nicht mehr in der Lage waren, ihre Körpertemperatur über die Abgabe von Körperflüssigkeit zu regeln, so wie es Landtiere tun, mussten andere Organe diese lebenswichtige Aufgabe übernehmen, es entstanden die Wundernetze. Bei erhöhten Aktivitäten, z. B. Jagd unter Wasser, erhöht sich die Körpertemperatur der Wale, was besonders für die männlichen Geschlechtsorgane (s. Reproduktionsorgane) und für das Hirn sehr schädlich ist.

Die Wundernetze haben nun die Funktion, diese Erwärmung zu verhindern. Die von den peripheren Hautgebieten ins Innere ziehenden Venen verschlingen sich mit den Arterien, wobei das kalte, venöse Blut das wärmere arterielle Blut kühlt; das System funktioniert wie ein Radiator (**Abb. 43**). Das venöse Blut aus der Fluke kühlt die Geschlechtsorgane. Das kalte Blut der Arme verbindet sich mit dem gekühlten Blut aus den Wundernetzen oberhalb der Lunge und unterhalb der Schädelbasis und kühlt das Hirn. Das Blut aus der Finne und dem Lungenbereich versorgt ein Wundernetzsystem, das im Hals-Brustwirbelbereich das Rückenmark kühlt. Das größte Wundernetzsystem (**Abb.42**) liegt im Brustkorb oberhalb der Lunge und verwertet die kalte Atemluft zur Kühlung des Hirns. Viel größer als bei allen anderen Walen ist das Kühlsystem der Pottwale, das sich über die ganze hintere Hälfte des Hirnraums ausbreitet. Die langen Tauchzeiten in großen Tiefen erfordern also auch eine erhöhte Kühlung des Hirns; denn auch die geringste Erhöhung der Körpertemperatur würde auch bei den Walen zu einem Delirium führen, was unter Wasser tödlich wäre.

Die Haut

Bisher ging man davon aus, dass die Vorfahren der Wale Landtiere waren und demnach die rezenten Wale eine Haut haben müssten, die sich von der der Landsäuger ableiten lässt. Die Walhaut hat aber nur drei deutlich voneinander trennbare Schichten und man glaubte, dass zwei Hautschichten im Laufe der Evolution abgebaut wurden. Man kam zu abenteuerlichen Argumenten, um dies zu beweisen, denn es gab viele Fakten, die nicht so recht zur Haut der Säuger passten. Genauere Untersuchungen ergaben nun, dass die Walhaut, obwohl sie auch Haare besitzt, sich viel besser von der Amphibienhaut ableiten lässt. - Z. B. besteht die Haut der Salamander aus drei deutlich voneinander trennbaren Schichten (**Abb. 44**), und drei deutlich erkennbare Schichten hat auch die Walhaut.- Bei den sogenannten "sozialen Treffen" der Pottwale reiben sie sich die Tiere aneinander, wobei große Hautflächen der äußeren Epidermis abgestreift werden; dies sieht wie eine Häutung aus.

Genau wie die Amphibien wird die Haut der Wale vor dem Austrocknen (Osmoregulation) mit einer dünnen Schleimschicht geschützt. Diese natürliche Hautschutz, bestehend aus speziellen, subcutanem Fett, das sich mit dem Zellplasma der sich auflösenden Hautzellen verbindet, wirkt antiseptisch und enthält viel Melanin (Behrmann, 2001)

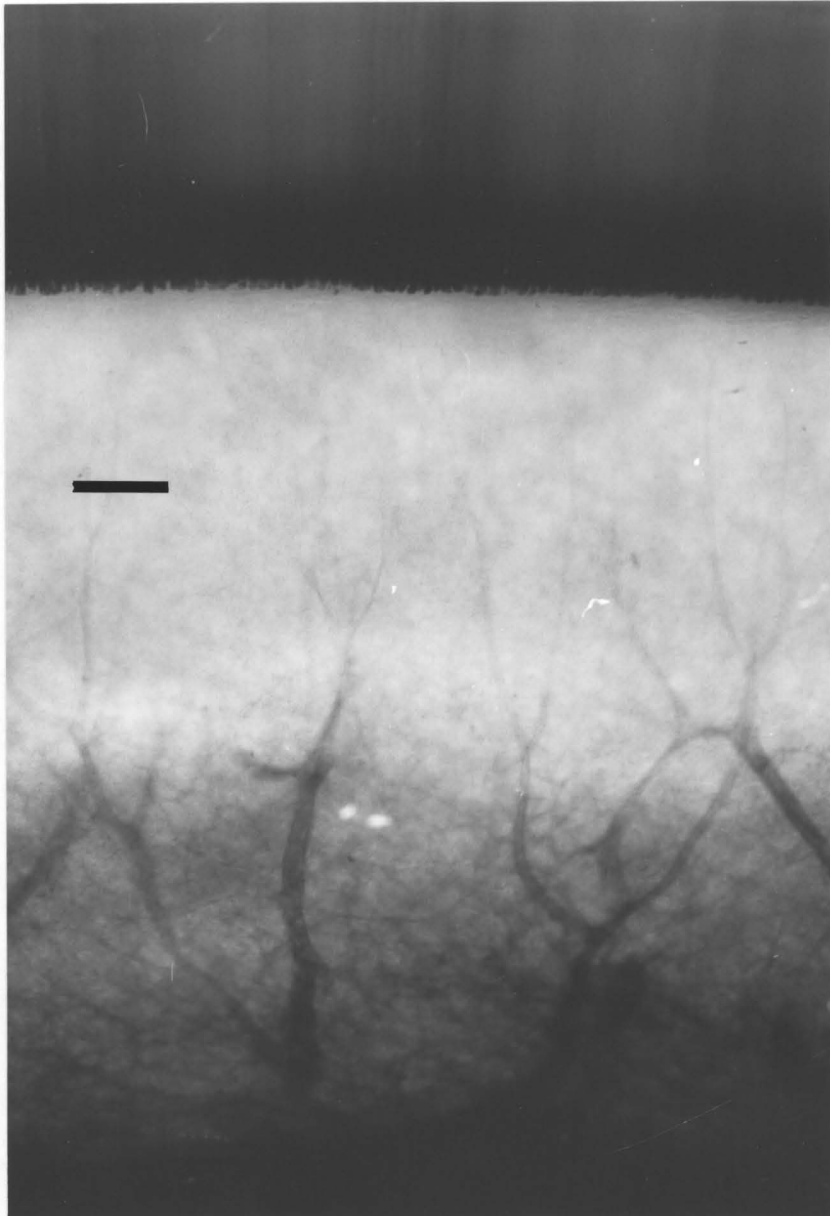


Abb. 44. Querschnitt durch eine Zahnwalhaut, Maßstab, 1mm.

Die unterste Schicht ist die Lederhaut (Corium), deren Bindegewebsfasern sehr dünn und weitmaschig sind, so dass man die Walhaut nicht gerben kann. Nur die Lederhautfasern der Finnen und der Fluken sind stabiler. Zwischen den großen Bindegewebsmaschen der Finne liegt viel Fett, und wenn dies in Hungerzeiten abgebaut wird, verbiegt sich die Finne.

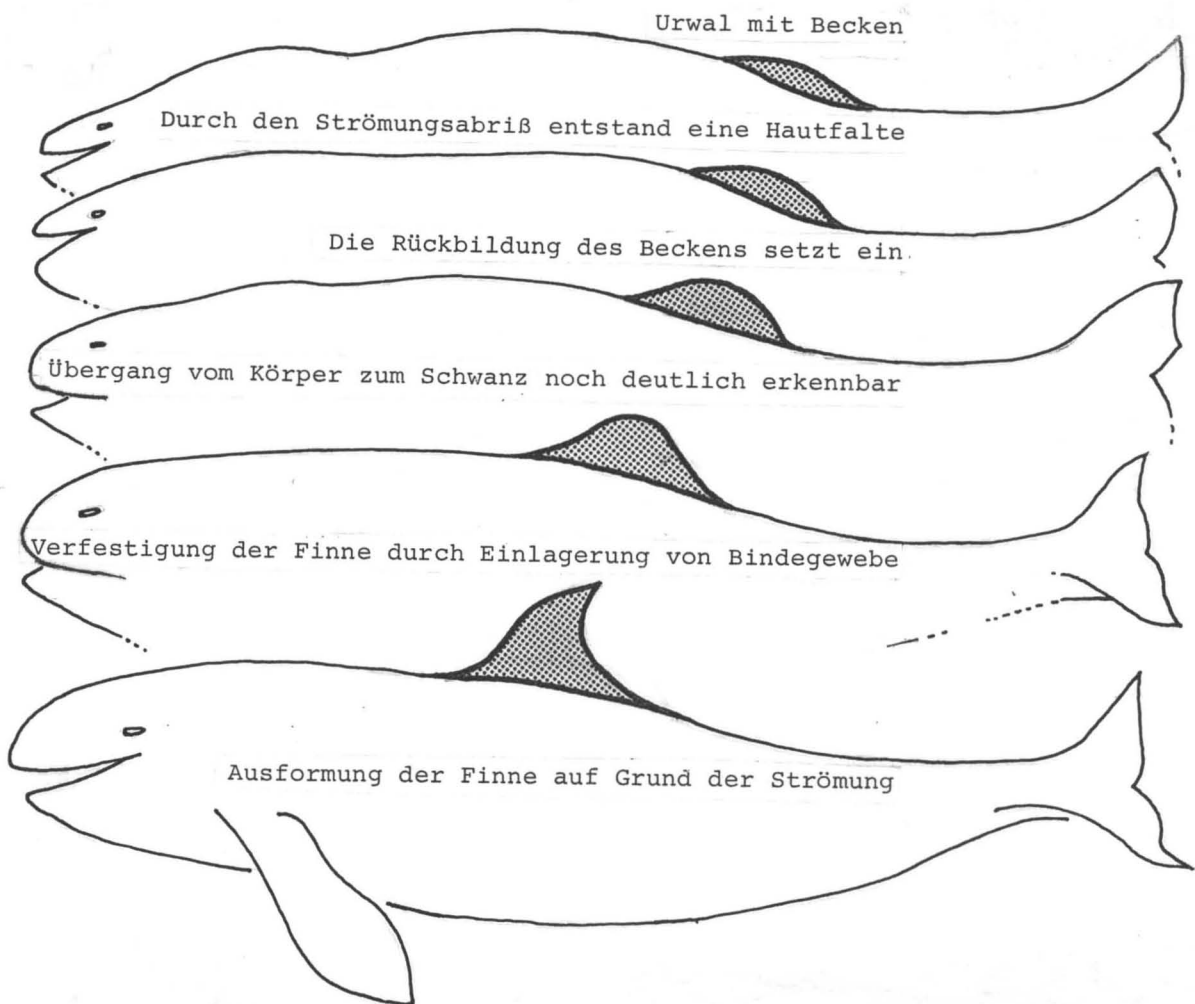
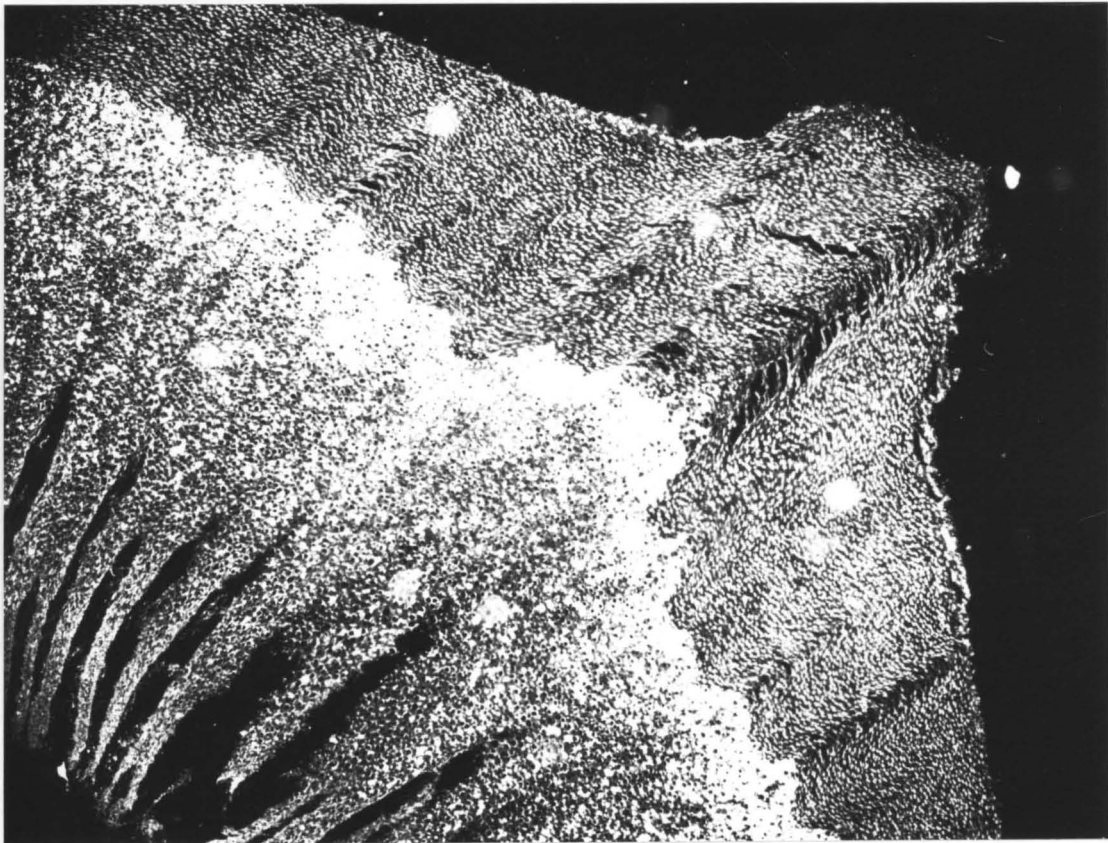


Abb. 45. Computer-Rekonstruktion zur Evolution der Rückenflosse.

Dies ist am deutlichsten bei den großen Finnen der Schwertwale zu sehen, die häufig umgelegt sind und dann gar nicht mehr wie ein Schwert aussehen. Computersimulation und Experimente im Strömungskanal erbrachten eine Erklärung, wie die Finnen entstanden sein könnten (**Abb.45**). Dies müsste zu einer Zeit angefangen haben, als die Haut der Wale noch dünner war als heute. Zuerst entstand beim schnellen Schwimmen, durch den Strömungsabriss am Übergang zwischen Rücken und Schwanz eine Hautfalte, deren Hauptanteil die gestärkten Bindegewebsfasern der Lederhaut waren. Im Laufe der Evolution verlagerte sich die Falte immer mehr zum höchsten Punkt des Rückens, vergrößerte sich und wurde zum Stabilisierungsfaktor beim Schwimmen.



*Abb. 46. Schweinswal: Tuberkel auf der Finne, Vergr. 100X.
Hell leuchten die in der Epidermis angereicherten
Kalkkörnchen.*

Die Vorderkante der Finne und der Fluke können mit Tuberkeln besetzt sein, die durch eine Anreicherung von Kalkpartikeln entstehen (**Abb. 46**). Diese wurden bisher als Rudimente eines Hornpanzers angesehen (Abel, 1911; Kükenthal, 1890). Weil aber die auf dem Festlande lebenden Vorfahren der Wale bestimmt keine Fluken oder Finnen besaßen, muss man davon ausgehen, dass die Tuberkel Neubildungen sind, die zur Verstärkung exponierter Hautregionen entstanden sein könnten (Behrmann, 1996b).

Genauso wie bei allen Säugetieren werden auch bei den Walen Stoffwechselprodukte ab- oder zwischengelagert. Neben den üblichen Produkten, wie Phosphor, Keratin und Harnsäure usw., enthält die Haut der Wale auffällig viel Kalk (**Abb. 47**). Dieser liegt als Matrix oder konkretisiert in unterschiedlichen Formen vor und verhindert das Aufweichen der Haut. Die Faserproteine (Keratine) bilden Seitenketten, die an ihren Spitzen negativ geladen sind. Hier besteht nun die Gefahr, dass sich die positiv geladenen H-Moleküle des Wassers ansetzen, wodurch die Haut aufgeweicht würde. Dies kann verhindert werden, wenn an den Spitzen der Seitenketten anstatt der Wassermoleküle, die ebenfalls positiv geladenen Ca^{2+} Moleküle andocken.

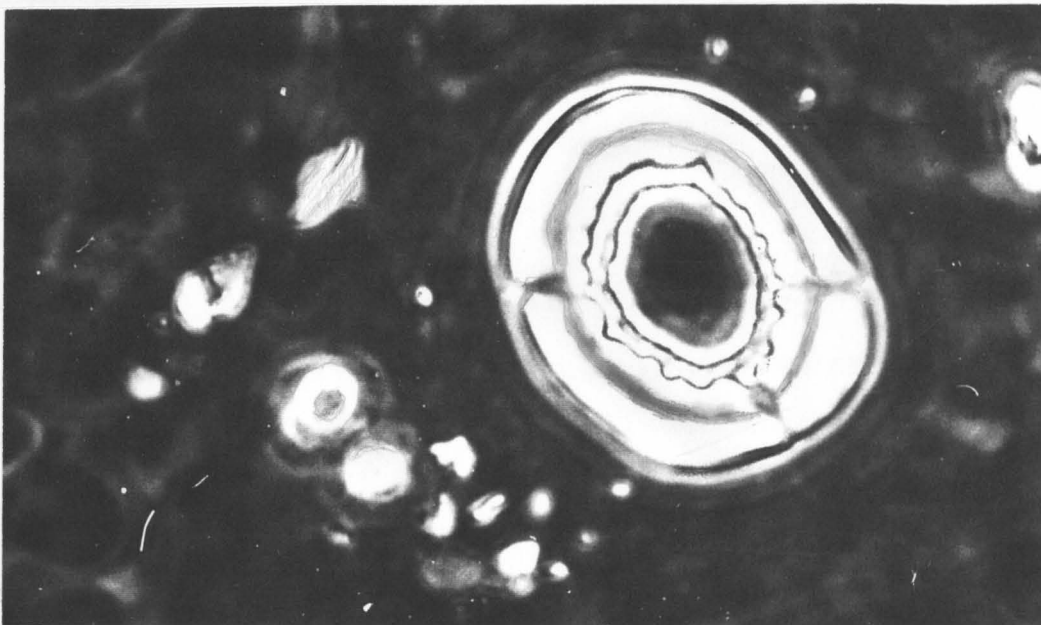


Abb. 47. Zwiebelschalenförmig wird der Kalk in der Zelle abgelagert, Vergr. 400x.

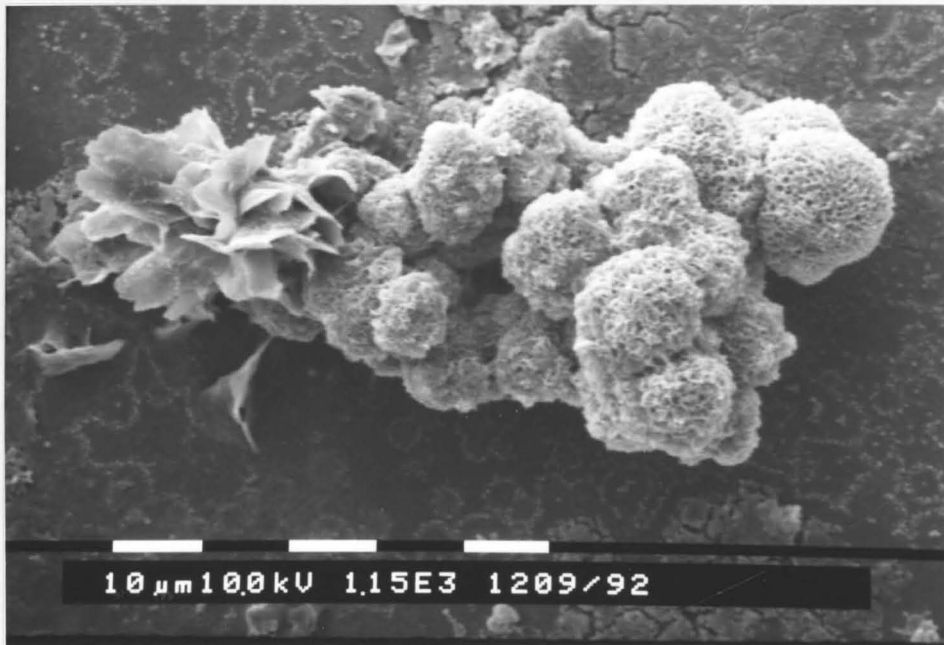
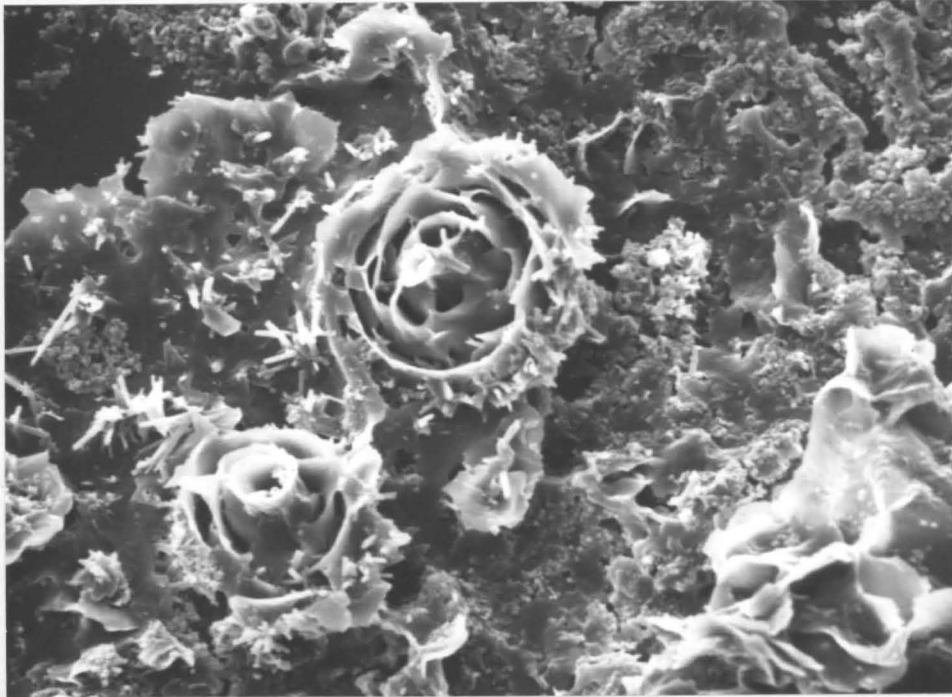


Abb. 48. REM-Aufnahmen von Kalkkonkretionen aus der Haut eines Schweinswals (Behrmann, 1996a).

Die in der Walhaut eingelagerten Kalkkonkretionen (**Abb. 48**), die selten größer als 100 µm werden, können blätterförmig, stachelförmig oder kugelig sein und bestehen hauptsächlich aus Kalzium mit einem sehr geringen Anteil von Magnesium, Phosphor und Silizium (Behrmann, 1996a). In der Walhaut wurden aber noch andere, bis zu 500 µm große Kalkkonkretionen gefunden, in denen Fremdkörper liegen. Die Wale können also, wie die Mollusken, Fremdkörper körperfreundlich verpacken.

Häufig wird argumentiert, dass die großen Kalkkonkretionen postmortal entstehen, dies mag für einige Formen gelten, nicht aber für die, die zwiebelschalenförmig aufgebaut sind (**Abb. 47**) oder Fremdkörper isoliert haben, denn dies setzt ein lebendes Gewebe voraus. Das Gleiche gilt für Konkretionen, die mit Farbpartikeln besetzt sind (Behrmann, 1996a, 1998a).

Bei REM-Aufnahmen werden 30 bis 120 µm große, fisch- oder reptilienartigen Schuppenformen erkennbar (**Abb. 49 und 50**). In den fischartigen Schuppen (**Abb. 49, 2 und 3**) sind auch noch guaninartige Kristalle eingelagert, so dass diese auch wie Fischschuppen irridisieren. Die reptilienartigen Schuppen, sowie säugetierartige keratohyaline Körnchen wurden auch in tieferen Hautschichten nachgewiesen, was ausschließt, dass diese Schuppen erst bei der Strandung in die Haut gelangten. Dies war auch bei einem Entenwal auszuschließen, dessen ganzer Kopf mit weißlich schimmernden Schuppen bedeckt war. Die Analysen und die Formen dieser Schuppen zeigen, dass es sich hier um Rudimente handelt, vergleichbar mit den Schuppen der Urwale (**Abb. 50**).

Weil die Wale Säugetiere sind, ging man davon aus, dass die Hautfarbe der Wale wie bei allen anderen Säugern durch Melaninpigmenten entsteht. Aber nur die dunkelbraunen Hautfarben der Wale werden von den säugetierartigen Melaninpigmenten Erzeugt.

Nun sind aber einige Wale recht bunt und tragen rote, gelbe, blaue, schwarze und weiße Hautfarben, die keinesfalls vom braunen Melanin erzeugt werden können.

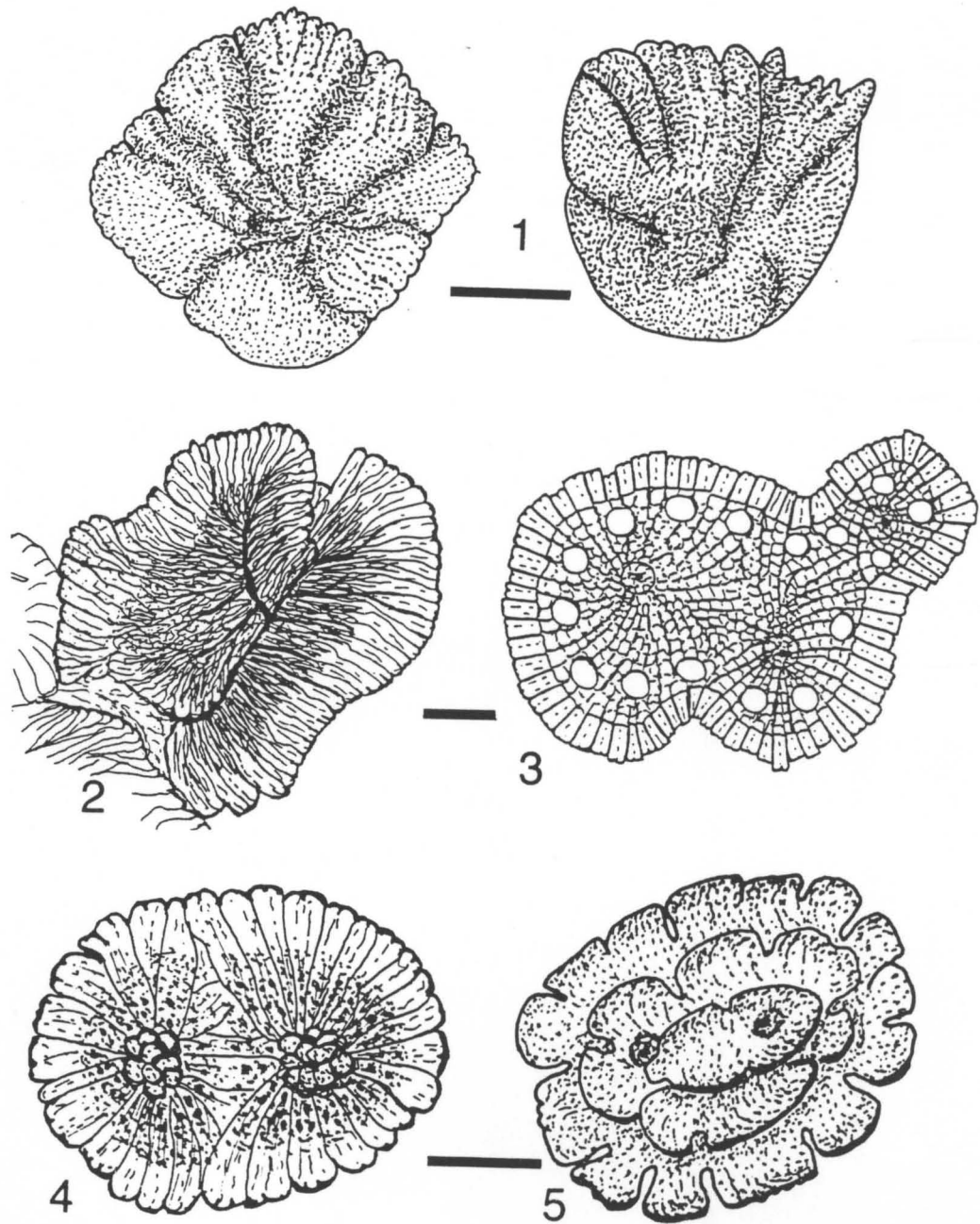


Abb. 49. Schuppenformen aus der Haut von Zahnwalen.
 Maßstab 10 μm . 1: Hautschuppe eines Entenwals, 2. irrisierende
 Schuppe eines Tümmlers, 3: braune Schuppe eines Schweinswals,
 4: reptilienartige Schuppe eines Schweinswals, 5: säugetierartige
 Schuppe (keratohyalines Körnchen) eines Schweinswals.

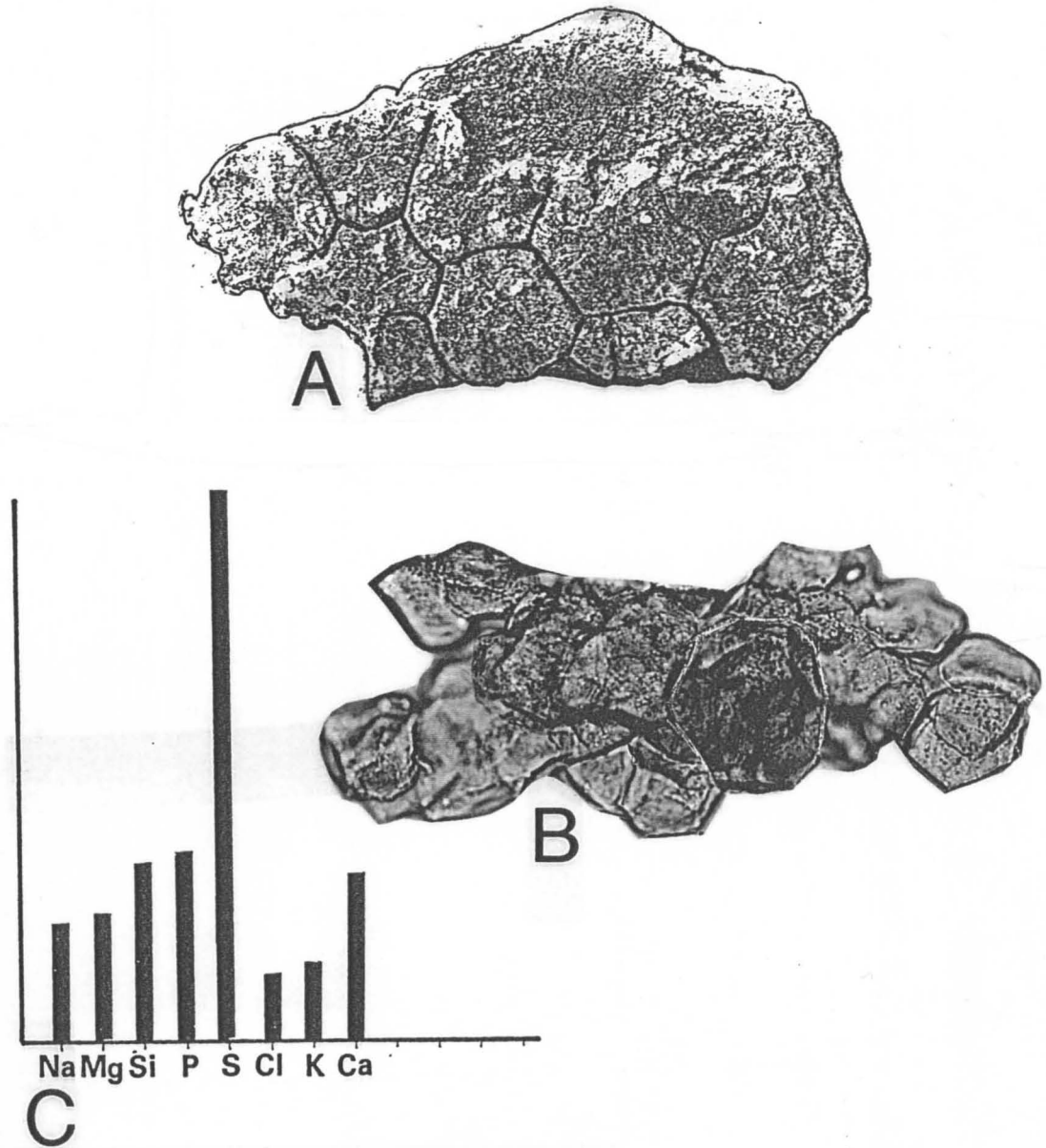


Abb. 50. "Die Panzerreste bei lebenden und fossilen Walen beweisen, dass sie von ehemals gepanzerten Vorfahren abstammen!" (Abel, 1911, Seite 475).

A: Panzerschuppen vom Urwal *Basilosaurus (Zeuglodon) cetoides* Owen, 1892 (Abel, 1911).

B: sechseckige Schuppen eines Entenwals *Hyperoodon ampullatus*.

C: die Form und die Elementenanalyse beweisen, dass die Schuppen dieses Entenwals echte Schuppen sind.

Die bunten Farben entstehen in Farbzellen (Chromatozyten) und werden auf Farbträgern (Chromatophoren) abgelagert. Laut Lehrbücher dürften Chromatophoren nur bei Tiergruppen unterhalb der Säuger zu finden sein (Romer, 1959, 1971). die mit solchen von Fischen, Reptilien, Amphibien und Reptilien vergleichbar sind (Behrmann, 1998 und Heft 18). Durch Überlagerungen der Pigmente in den Chromatozyten entstehen die unterschiedlichsten Farbtöne. Weil die Chromatozyten ebenfalls von den Vorfahren der Wale (Protoceti) ererbt sein müssen, kann man davon ausgehen, dass auch diese sehr bunt gewesen sind. Das strahlende Weiß der Bauchseite oder der weißen Flecken an den Flanken beruht auf Kristallen der Harnsäure (Farbtafel: **Abb. 51**).

Einzigartig sind die Irridophoren in der Unterkieferspitze der Schweinswale und an der Finne der Schwertwale. Hier entstanden aus serezinierenden Zellen Reflektoren, die auf Grund der winkeiligen Anordnung von Harnsäurekristallen wie Rückstrahler funktionieren (Behrmann, 1998).

Nach diesen Exkursen in "niedere" Tiergruppen kehren wir nun zurück, denn Wale haben auch Haare. Schnurrhaare sind häufig zu finden, brechen aber, weil sie viel Silizium enthalten und sehr hart sind, nach der Geburt bald ab. So richtig sind sie nur bei Embryonen Oder jungen Walen zu sehen. Länger bleiben nur einzelne borstenartige Haare oberhalb der Nasenspitze erhalten, und so finden wir sie auch noch bei älteren Walen.

Sehr selten werden aber behaarte Wale gefunden. Die meisten, embryonal noch angelegten Körperhaare werden resorbiert, bevor sie die Oberfläche durchbrochen haben. Wenn die weichen Körperhaare aber herauswachsen, brechen sie bald ab. Durch den Haarkanal dringen dann mit dem Wasser Bakterien ein, was zu einer akneartigen Hautentzündung führt (Behrmann, 1995). Weil schon mehrere Schweinswale mit Aknenarben gefunden wurden, weiß man, dass sie diese Krankheit also überstanden haben.

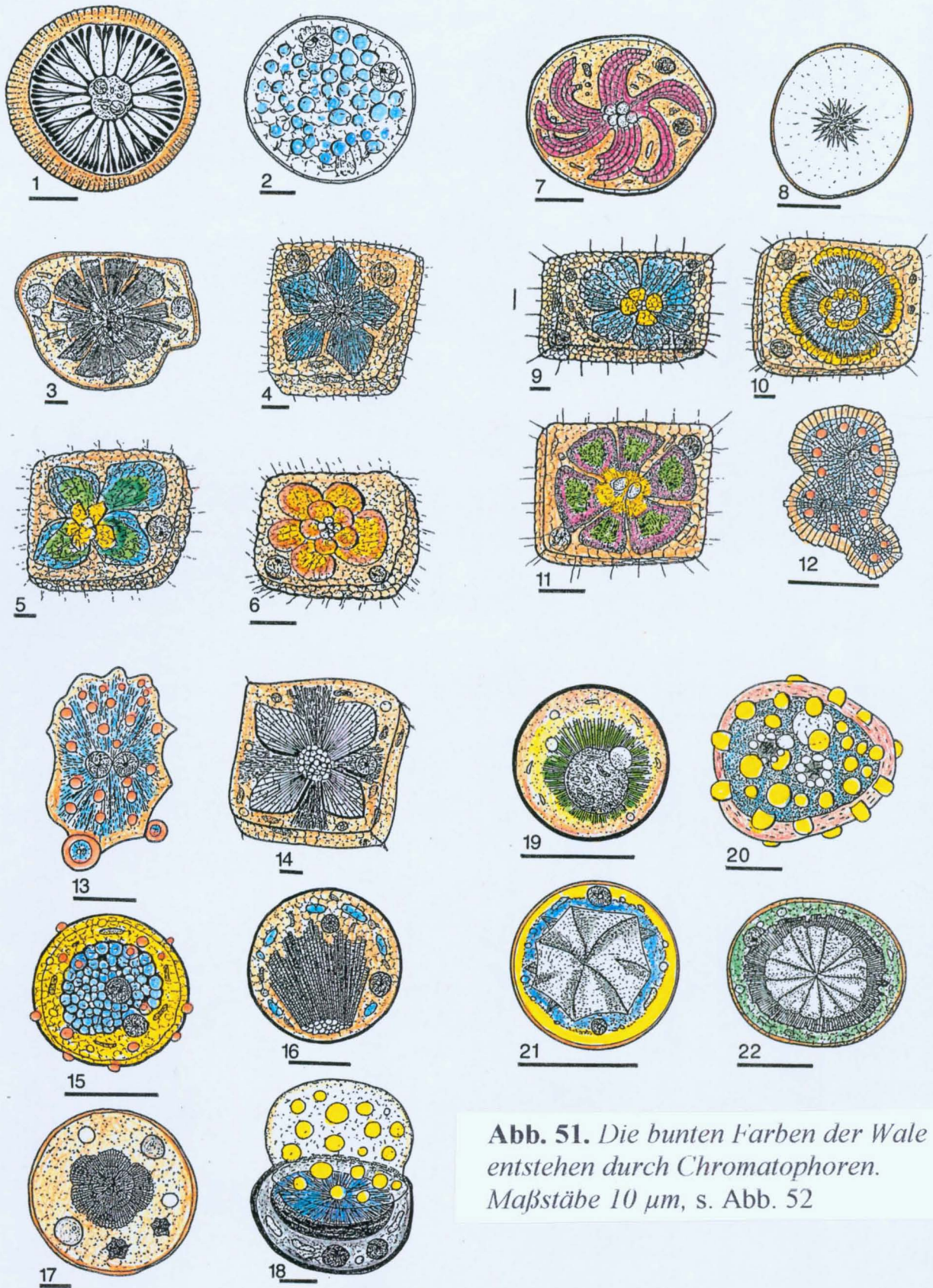


Abb. 51. Die bunten Farben der Wale entstehen durch Chromatophoren.
 Maßstäbe 10 μ m, s. Abb. 52

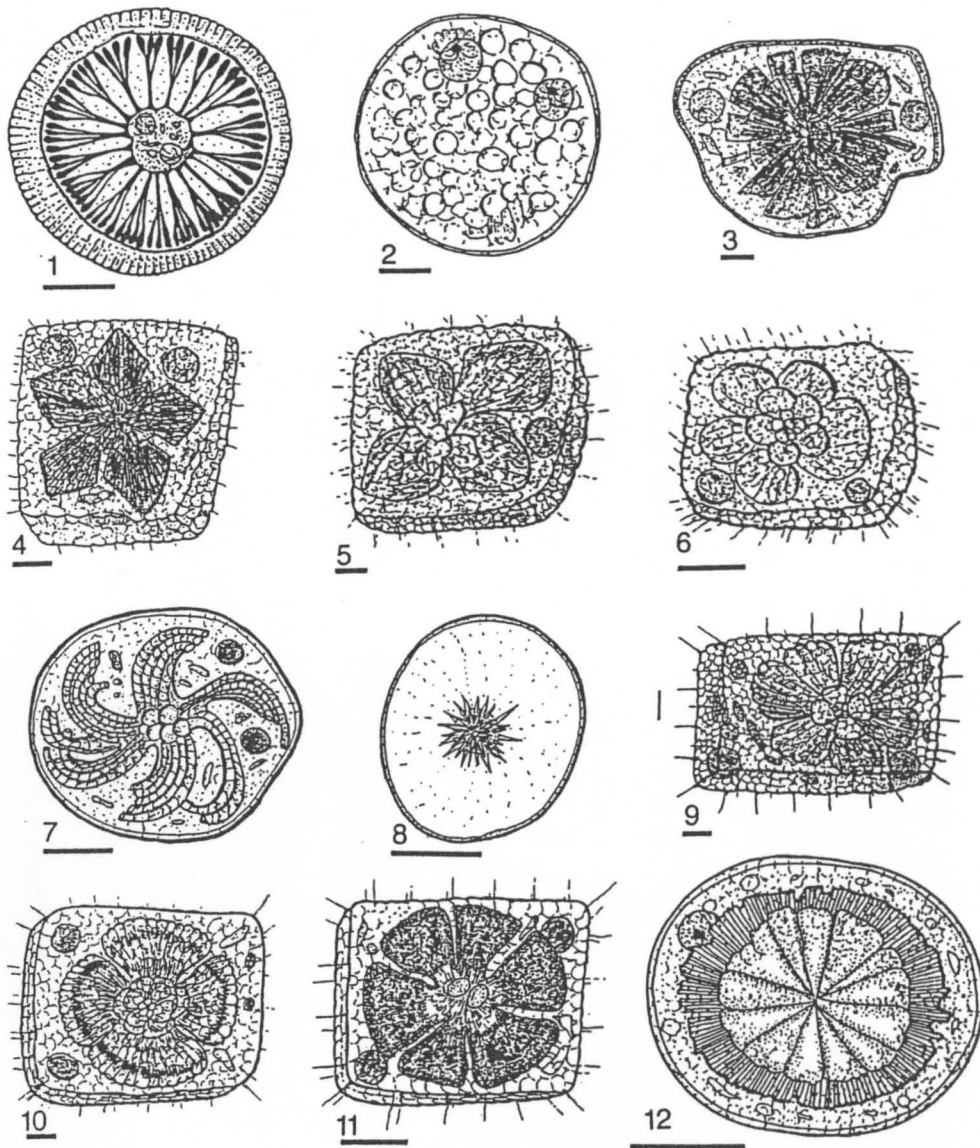


Abb. 52. Chromatophoren von Zahn- und Bartenwalen, Maßstab 10 μm (Behrmann, 1998).

1: Die keulenartigen Tentakel tragen schwarze Pigmente und können ihr Volumen ändern (Blau- und Schweinswal). 2: Je nach Dichte und Größe der Lipidtröpfchen variiert ihre Farbe von hell- bis dunkelblau (Blau- und Entenwal). 3: Chr. mit schwarzen Pigmenten (Weisschnauzendelphin, Tümmeler). 4: Chr. mit blau-schwarzen Pigmenten (Schweinswal). 5: Blau-grün irridisierender Chromatozyt (Delphin). 6: Chr. mit gelborangen Farbtönen (Delphin). 7: Chr. mit roten Pigmenten (Schweinswal). 8: Irridischer Chromatozyt (Schwertwal, Schweinswal). 9: Chr. mit blau-gelben Pigmenten (Delphin). 10: Chr. mit blauen, gelben und orangenen Pigmenten (Delphin). 11: Chr. mit rotbraunen und grüngelben Farbtönen (Weißseitendelphin) 12: Unterseite eines Chr. mit grauen Pigmenten und grün irridisierendem Plasma (Kleiner Pottwal).

Die Sinnesorgane

Der Tastsinn

Weil die Walhaut (**Abb. 44**) eine bis zu 5mm dicke, gummiartige Epidermis hat, hielt man sie für nicht sehr nervös und durchforschte sie diesbezüglich nicht weiter. Genauere Untersuchungen des peripheren Nervensystems (Behrmann, 1996) zeigten, dass die Walhaut hochsensibel ist und in ihr dreimal soviel Nervenendkörperchen liegen, wie in der Haut von Säugetieren. Die Walhaut ist für evolutionäre Hypothesen eine wahre Fundgrube; denn vergleichbare Nervenendkörperchen finden wir bei Lurchen, Amphibien, Fischen, Vögeln und Säugern (**Abb. 53**). Ob es sich hierbei um Konvergenzen oder Analogien handelt bedarf noch intensiver Forschungsarbeit.

Die Zunge der Wale ist wohl das wichtigste Tastorgan. Neben den für Säugetieren üblichen Nervenendkörperchen liegen in der Zungenhaut und in den Zungenpapillen noch Elektrorezeptoren, die mit denen der Fische vergleichbar sind (**Abb. 53**). Dass die Wale sich mittels erdmagnetischer Wellen orientieren können, beweist das Vorhandensein von Magnetrezeptoren, die ebenfalls in der Walzunge nachgewiesen wurden (Behrmann, 1990b; 1997)

Der Geschmack

Dass die Wale schmecken können, wurde durch Fütterungsversuche festgestellt. Man fand aber in der Zungen keine Geschmacksknospen, glaubte deshalb, dass die Wale keinen Geschmackssinn haben. Bisher wurden nur beim Schweinswal Geschmacksknospen auf den Papillen gefunden, die den Zungenrand säumen. Die Geschmacksknospen der Wale sind mit denen von Säugern vergleichbar (Behrmann, 1996).

Der Geruch

Der Riechnerv (Nervus olfactorius) der Wale ist vollkommen zurückgebildet, woraus man schließen muss, dass die Wale nicht riechen können. Trotzdem sind aber bei allen Walen die Riechfelder erhalten und deren Riechzellen noch voll funktionsfähig (Behrmann, 1989b). Die Riechzellen der Wale sind über den Trigeminierv mit dem Hirn verbunden.

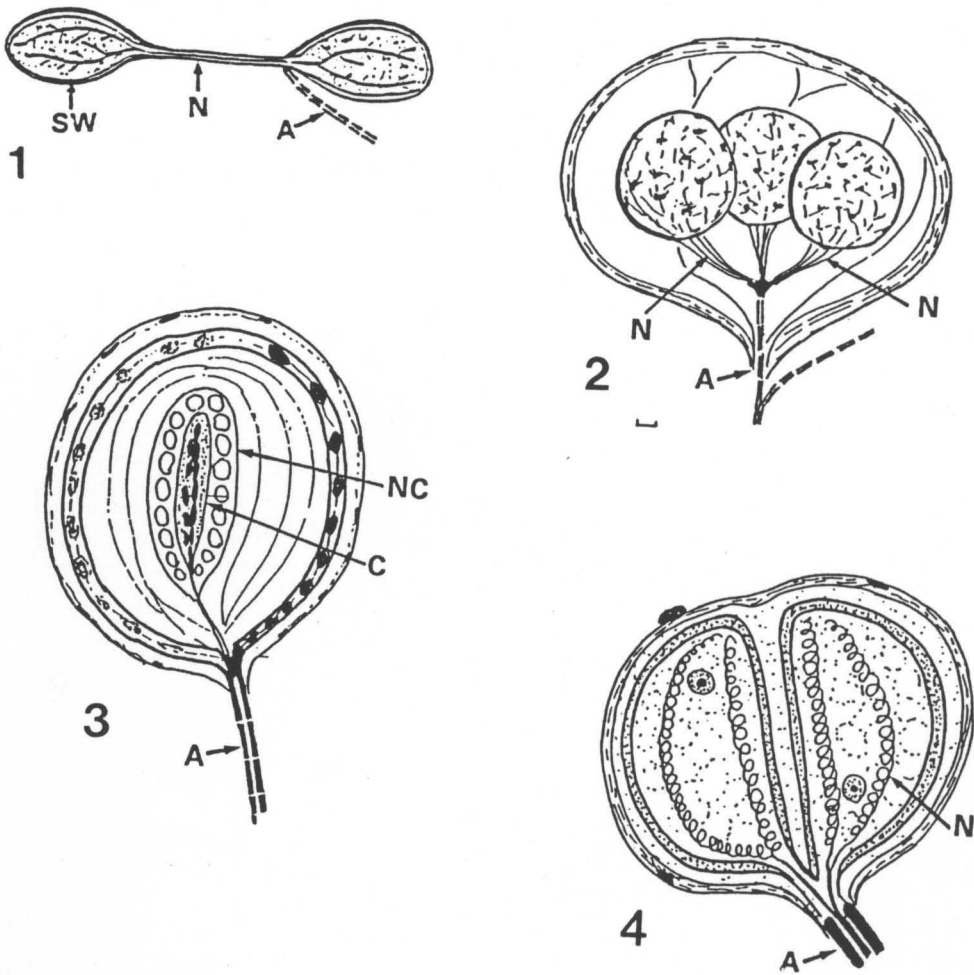
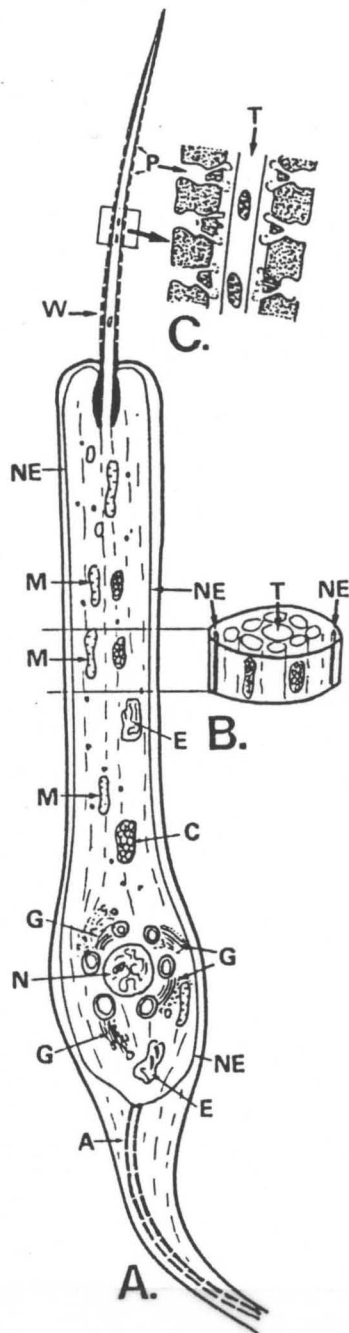


Abb. 53. Nervenendkörperchen aus der Haut von Zahnwalen. Vergleichbare Nervenendkörperchen wurden bisher in den Schallblasen von Fröschen (1: Dehnungsrezeptoren), in den Seitenorganen von Fischen (2: Elektrorezeptoren), in den Schnäbeln von Tauchenten (3: Tastrezeptoren) und in der Zunge von Spechten (4: Tastrezeptoren) gefunden (Behrmann, 1992a).



Die Nase der Wale funktioniert wie die Nase eines Menschen, dessen Riechnerv zerstört wurde. Beide können dann nur noch Ammoniakverbindungen wahrnehmen.

Die Riechhaare im Nasenraum (Abb. 54) sind dem Leben im Wasser angepaßt und mit denen von Amphibien vergleichbar.

Abb. 54. Modell einer Riechzelle vom Schweinswal.
A: Riechzelle, **B:** Querschnitt, **C:** Sinneshaar (Behrmann, 1989b).
 Axon (A), Cytosom (C), Endoplasmatisches Reticulum /
 Golgifeld (G), Mitochondrion (M), Zellkern (N), Nerv (NE),
 Tubulus (T), Sinneshaar (W).

Das Auge

Die Augen der Wale (Abb. 55) sind durch Verstärkung der Augenhaut (S) vor Verformung durch den Wasserdruck geschützt. Das Auge selber ist mit dem eines Säugetieres vergleichbar. Weil aber die Linse (L) sich dem Sehen unter Wasser angepasst hat, ist sie wie bei den Fischen rundlich. Über Wasser sind die Wale also kurzsichtig. Wale sind monochromatisch und dadurch lichtempfindlicher, sie sind wie die Tiefseefische Restlichtverwerter. Zum Schutze der Hornhaut sondern Tränendrüsen eine ölige Substanz ab.

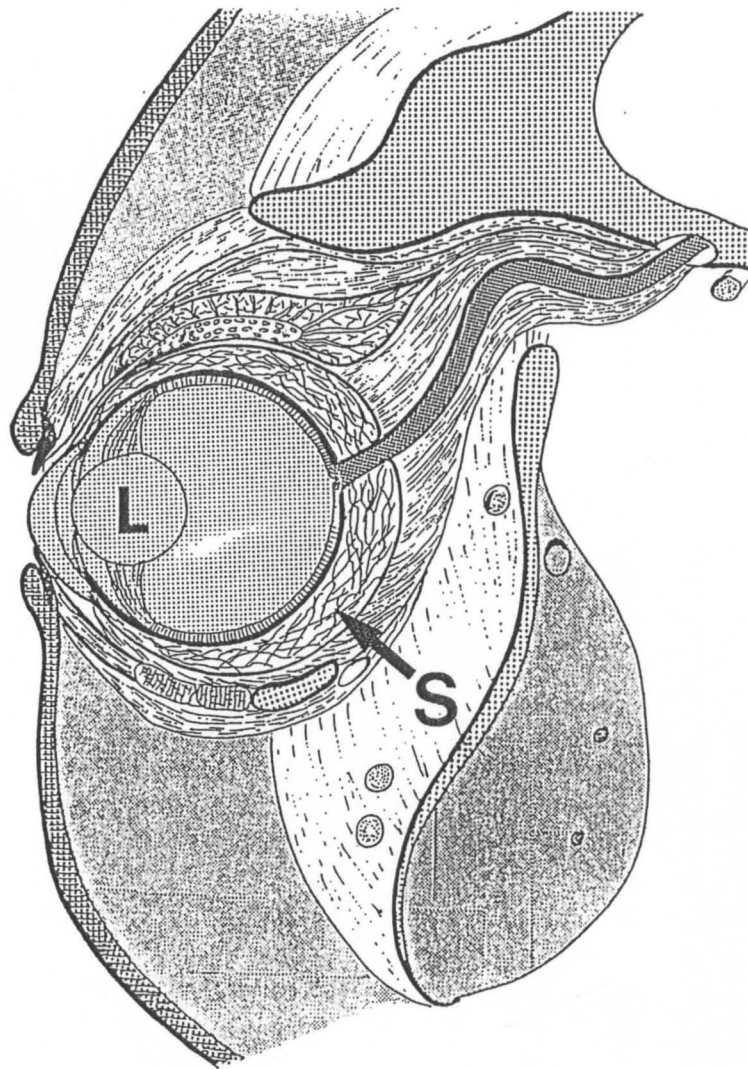


Abb. 55. Schematisierter Schnitt durch das Auge eines Zahnwals.

Das Gehör

Die äußeren Ohren der Wale wurden vollkommen zurückgebildet. Der Gehörgang ist vollkommen verschlossen, so dass durch ihn kein Wasser und damit auch keine Schallwellen eindringen können. Das Trommelfell kann, wenn es überhaupt noch vorhanden ist, trichterförmig verändert sein. Der Schall wird durch den Mund aufgenommen, durch die Luftsäcke zur höhlenförmigen, rostral geöffneten Ohrkapsel (Bulla) geleitet und über die Gehörknöchelchen ins innere Ohr geleitet (Behrmann, 1997). Die Gehörschnecke (Cochlea) hat sich im Laufe der Evolution verkürzt und hat höchstens noch eineinhalb Windungen. Damit verloren die Wale die Möglichkeit, tiefe Töne zu hören. Die Menge der Sinneszellen ist größer als bei anderen Säugern, das Gehör ist also feiner. Vor unerwünschten Schallwellen ist das innere Ohr doppelt geschützt. Der Steigbügel kann das Ovale Fenster stopfenartig verschließen, und nur wenn die Wale hören wollen, wird mittels Muskelkraft der Steigbügel so weit herausgezogen, dass er schwingen kann. Die zum runden Fenster führende Windung (Scala tympani) wird durch fächerartige Schallwellenbrecher geschützt (Abb. 56). Auffällig groß und durch eine kalkhaltige Haut von den anderen Windungen getrennt, ist die vierte Windung (Scala spiralis ossea) der Wale; deren Funktion ist noch nicht bekannt, denn Vergleichbares gibt es im Tierreich nicht (Behrmann, 1999).

Die Ohrkapseln (Bulla tympanica) haben sich im Laufe der Evolution vom Schädel getrennt und sind heute nur noch über Bänder oder sensible Häute mit den Schädelknochen verbunden, sie können also schwingen. Das spezifische Gewicht der Ohrkapseln ist doppelt so hoch wie das der übrigen Schädelknochen. Treffen nun Schallwellen auf den Kopf, schwingen die leichteren Schädelknochen früher als die schweren Ohrkapsel. Zwischen diesen und dem Hinterhauptsbein liegen die postbullaren Sinnesorgane (Abb. 57), mit deren Hilfe die unterschiedlichen Schwingungen registriert werden (Behrmann, 1987a). Jede Ohrkapsel funktioniert wie ein Seismograph, und weil die Wale sogar zwei "Seismographen" haben, können sie damit sogar die Richtung ermitteln, aus der die Schallwellen kommen.

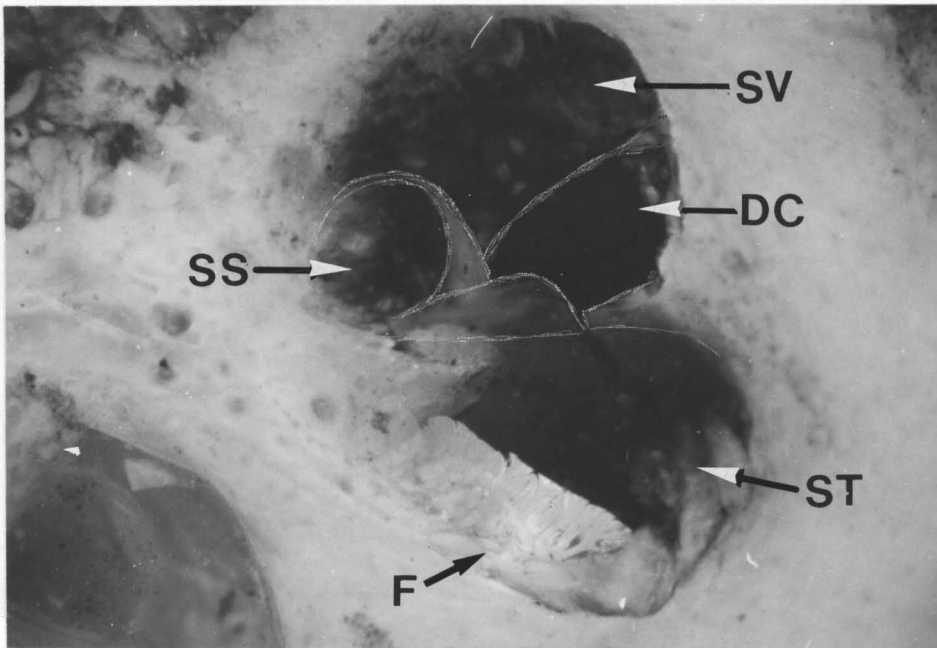


Abb. 56. Querschnitt durch die Gehörschnecke des Schweinswals. Ductus cochlearis (DC), ein fächerartiger Wellenbrecher (F) in der Scala Tympani (ST), Scala spiralis ossea (SS), Scala vestibuli (SV) (Behrmann, 1993).

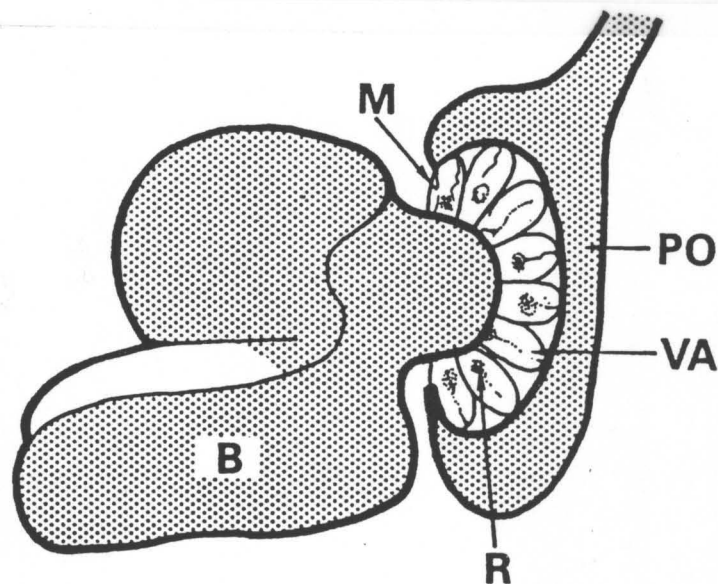


Abb. 57. Modell des postbullaren Sinnesorgans. Bulla (B), Membran (M), Hinterhauptsbein (PO), Tastkörperchen (R), Zelle (VA).

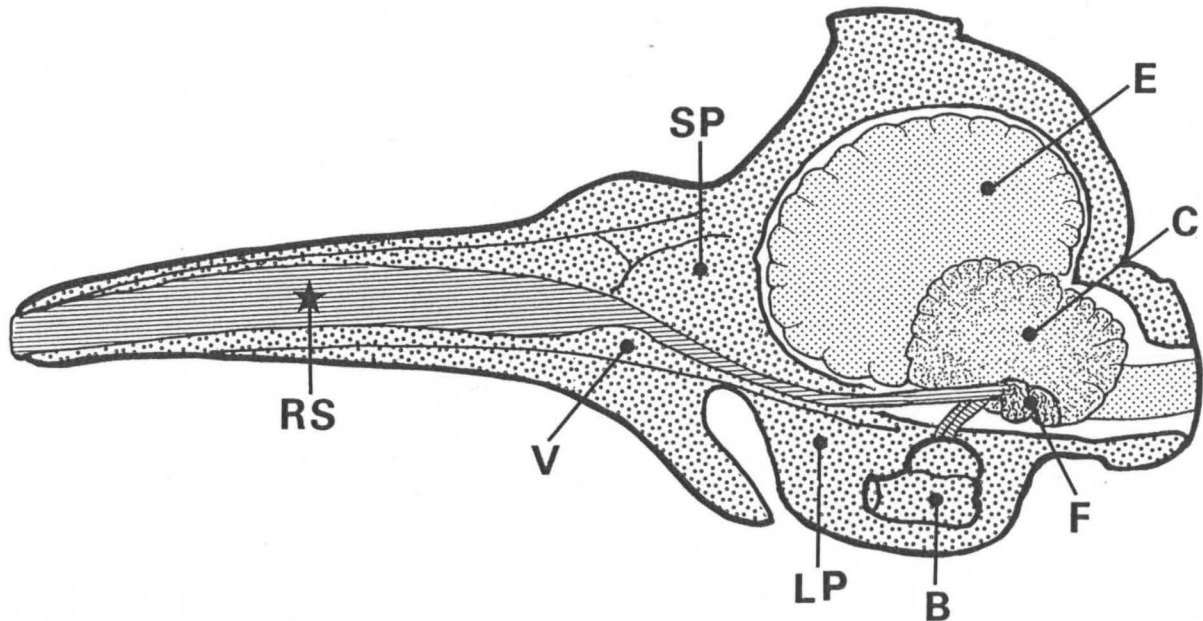


Abb. 58. Das rostrale Sinnesorgan (Behrmann, 1989a; 1991b).
 Ohrkapsel (B), Kleinhirn (C), Großhirn (E), L. flocculus (F),
 Keilbein (LP), Zwischenkiefer (PM), rostrales Sinnesorgan (RS),
 knöcherner Nasenwand (SP), Pflugscharbein (V).

Mit dem rostralen Sinnesorgan im Oberkiefer (Behrmann, 1989a, 1991b) verfügen die Wale über ein Organ, mit dem sie hochfrequente Schallwellen messen können. Das Organ besteht aus kleinen Tuben, die von neuralem Gewebe umgeben sind. An den Innenwänden der mit Liquor gefüllten Tuben sitzen im Abstand von etwa 20 µm nervöse Tastkörperchen, die die durchlaufenden Schallwellen registrieren. Deren Nervenstränge ziehen mit den Tuben in Längsrichtung, ventrolatral vom knorpeligen Rostrum, von der Nasenspitze bis zum Kleinhirn (**Abb. 58**). Nach seiner Lage und seiner Form ist das rostrale Sinnesorgan mit einem Richtmikrofon zu vergleichen und dient der Nahorientierung. Je mehr Tastkörperchen, desto genauer kann geortet werden

Weil die Nervenbündel des rostralen Sinnesorgans im Flocculus des Kleinhirns enden, einer Region in der auch die Hörnerven enden, gehört dieses Organ zum Hörsystem. Das rostrale Sinnesorgan

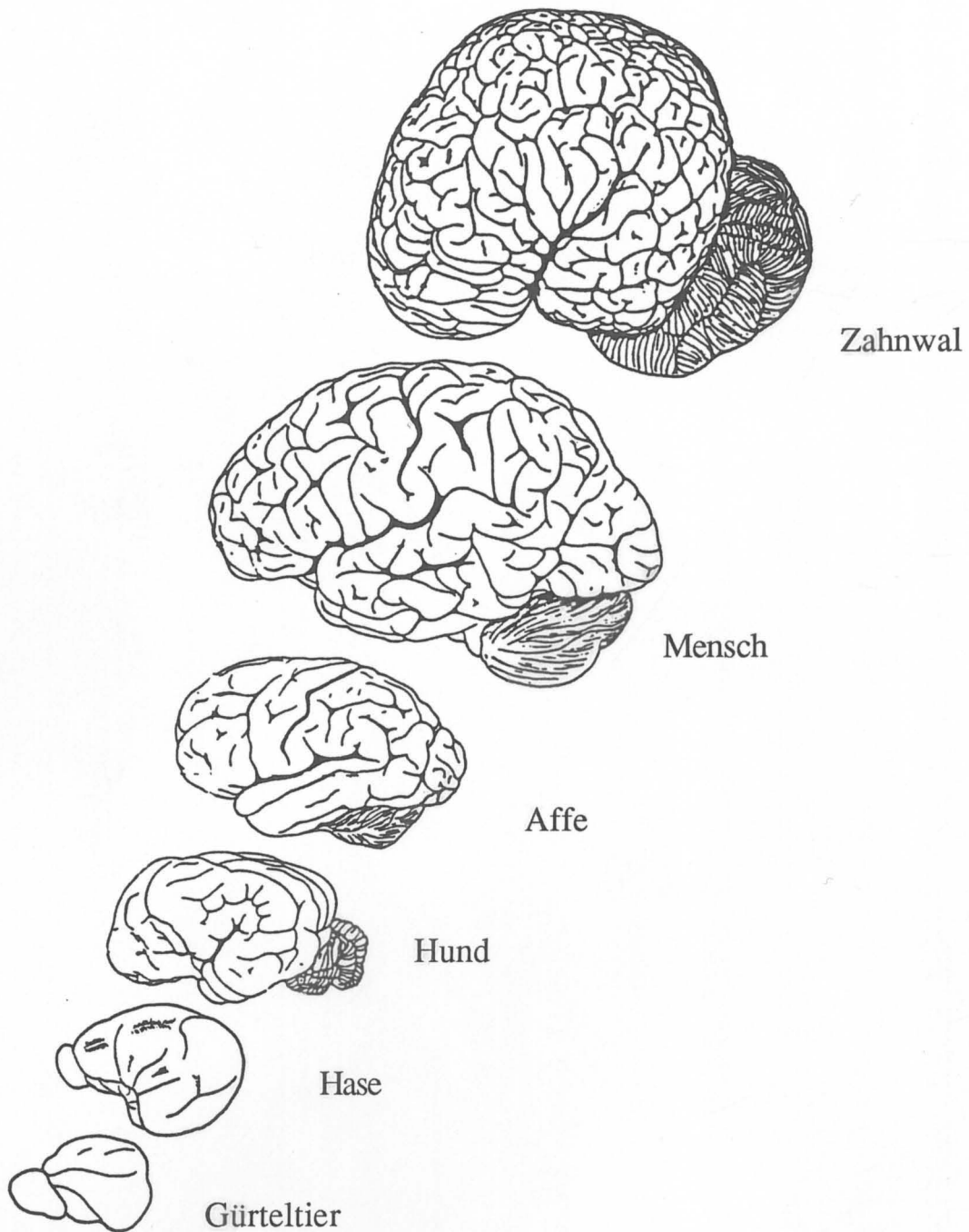


Abb. 59. Die Hirnfaltung verschiedener Säugetiere. Durch die Vermehrung der Falten und Vertiefung der Furchen vergrößert sich die Oberfläche der Hirne.

Original: G. Behrmann, 1987

ermöglicht den Zahnwalen über Echwellen morphologische Unterschiede von weniger als 2 Millimeter zu erfassen.

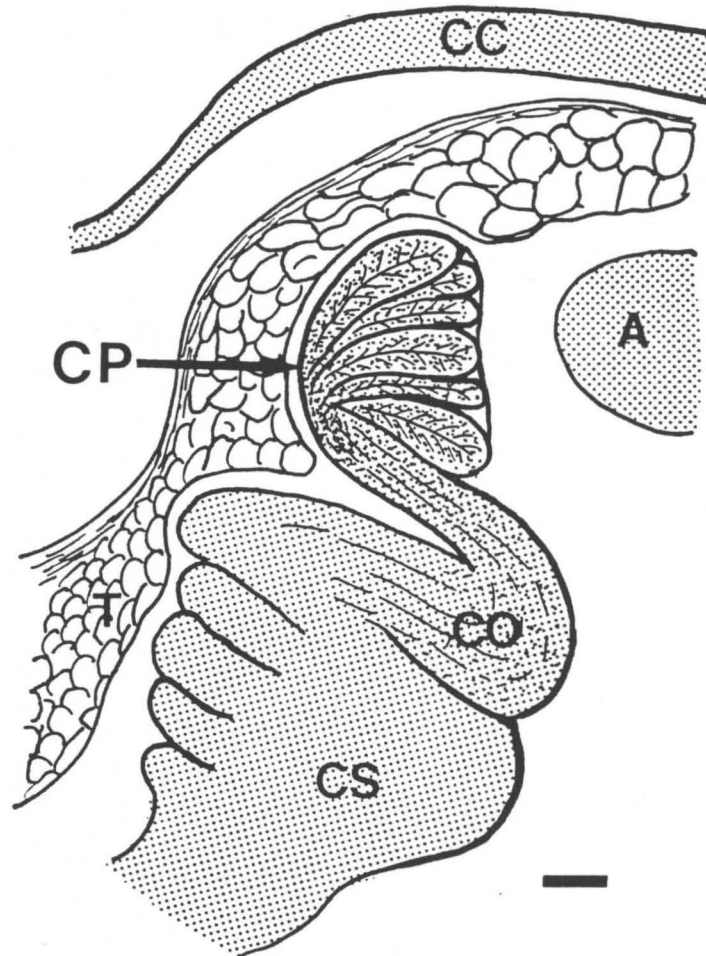
Das rostrale Sinnesorgan könnte aus dem Jacobsonschen Organ entstanden sein. Rudimente von Stensonschen Gängen werden heute noch gefunden (**Abb. 22**). Das rostrale Sinnesorgan muss sehr früh entstanden sein, denn schon bei den Schädeln der Urwale aus dem Eozän ist die rostrale Rinne voll ausgebildet.

Das zentrale Nervensystem

Dass Wale hochintelligent sind, wird nun allgemein anerkannt. Sie haben einen hochentwickelten Spieltrieb, ein dichtes Sozialgefüge, helfen in der Not nicht nur sich untereinander, sondern auch Menschen und haben eine Sprache entwickelt, mit der sie sich untereinander verständigen können (Behmann, 1997a).

Früher verheimlicht, dumme Tiere lassen sich leichter töten, heute immer wieder herausgestellt wird die Tatsache, dass das Walhirn mehr Falten und tiefere Furchen und damit mehr graue Substanz als das menschliche Hirn hat. Gehen wir von den derzeit gültigen Evolutionskriterien aus, je mehr Falten Hirn hat, desto höher steht sein Besitzer in der Entwicklungsstufe. Die Zahnwale haben demnach das höchstentwickelte Hirn im Tierreich (**Abb. 59**). Auch zytoarchitektonisch ist das Walhirn sehr gut ausgerüstet und in seiner nervösen Struktur teilweise sogar besser ausgerüstet als das menschliche Hirn (Behrman, 1992b). Besonders hochentwickelt sind die Hirnfelder für Sprachen und Gesang, so wie die Felder mit motorischer akustischer Struktur. In diesen Feldern kann die Menge der Neuronen und Gliazellen dreimal so hoch sein wie beim Menschen (Behrman, 1993b).

Nur die Anhangsorgane des Hirns weichen von diesem hohen Stand ab (**Abb. 60**). Im Gegensatz zum hochentwickelten Hirn gleicht die Zirbeldrüse, al. Pinealorgan (Epiphysis cerebri), morphologisch dem Pinealorgan einer Eidechse (Behrman, 1990a). Die Hypophyse (Hypophysis cerebri) ist nach ihrer Morphologie sehr schwer einzuordnen (**Abb. 61**).



*Abb. 60. Längsschnitt durch die Zirbeldrüse, Maßstab 1 mm.
A: Adhaesio interthalamica, CC: Corpus callosum,
CO: Commissura, CP: Corpus pineale, CS: Colliculus.*

Ebenfalls viel mehr Falten als das menschliche, hat das Kleinhirn der Wale. Besonders auffällig stark entwickelt sind im Kleinhirn die Felder, in denen der Trigeminusnerv endet (**Abb. 63**) und die auditorischen Felder, in denen auch die Nerven des rostralen Sinnesorgans enden..

Von allen Hirnnerven ist der Trigeminusnerv der Wale (**Abb. 62**) mit Abstand der stärkste und verzweigteste unter allen Säugetieren (Behrmann, 1993b; Oelschläger, 1998)

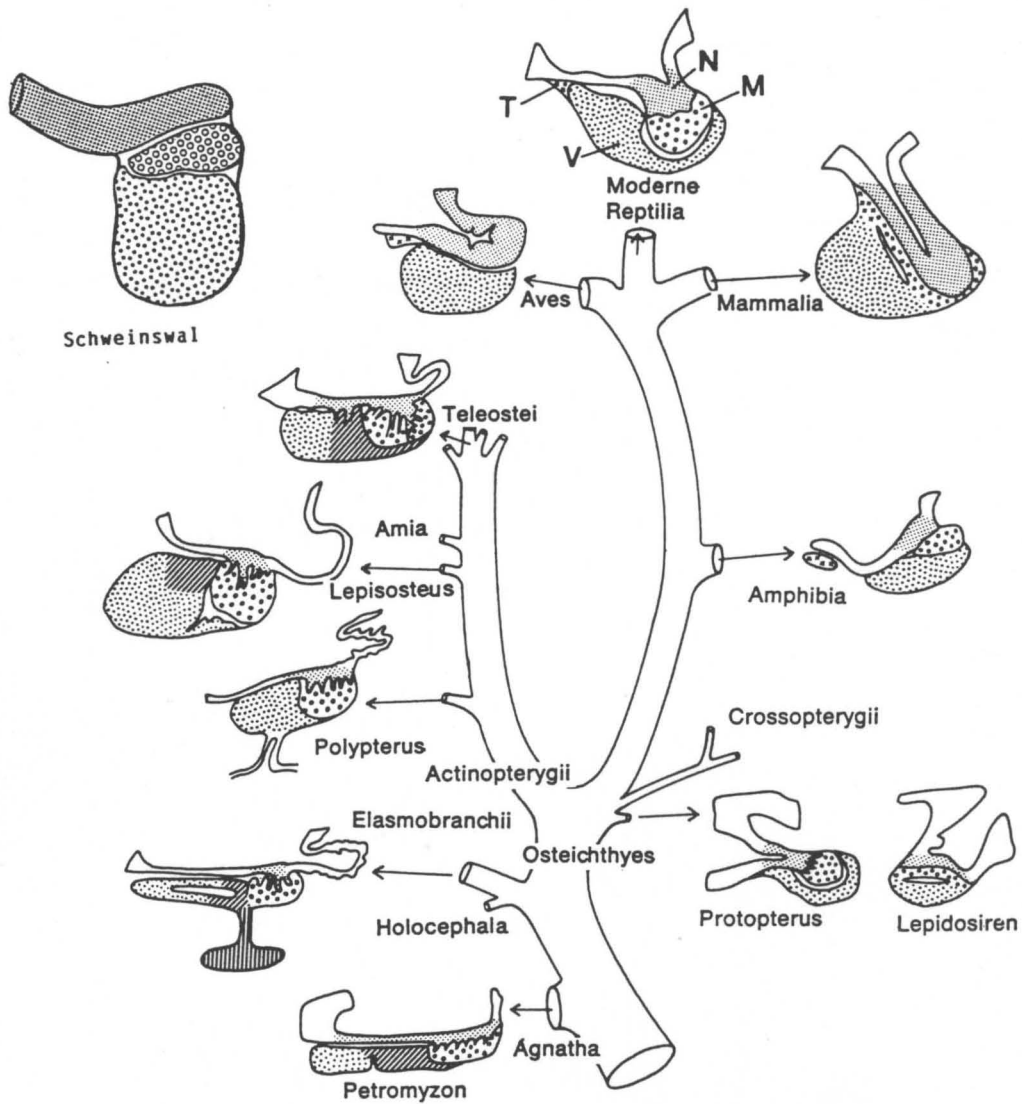


Abb. 61. Evolution der Hypophyse (Remane et al., 1976, S.457), Die Neurohypophysen (*Hypophysis cerebri*) der Wale sind nach morphologischen Kriterien sehr schwer einzuordnen. M: Mittelappen, N: Neurohypophyse, T: Trichterlappen, V: Vorderlappen.

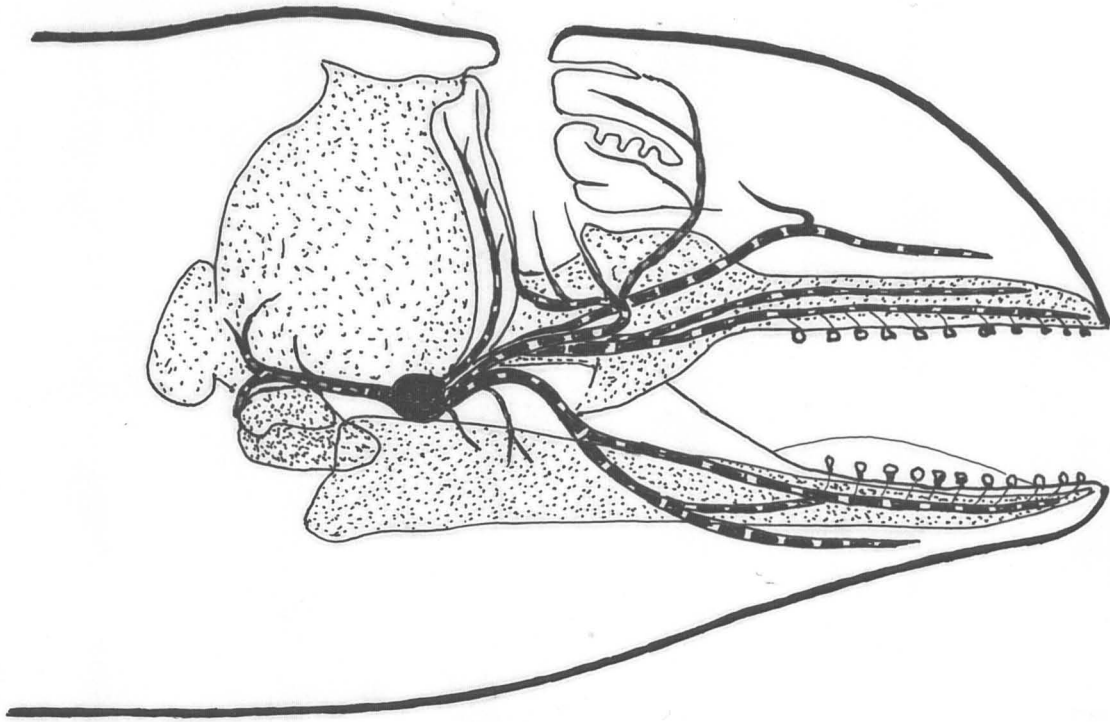


Abb. 62. Der Verlauf des Trigeminusnervs mit seinen vielen Abzweigungen unterstreicht die Bedeutung des Tastsinnes.

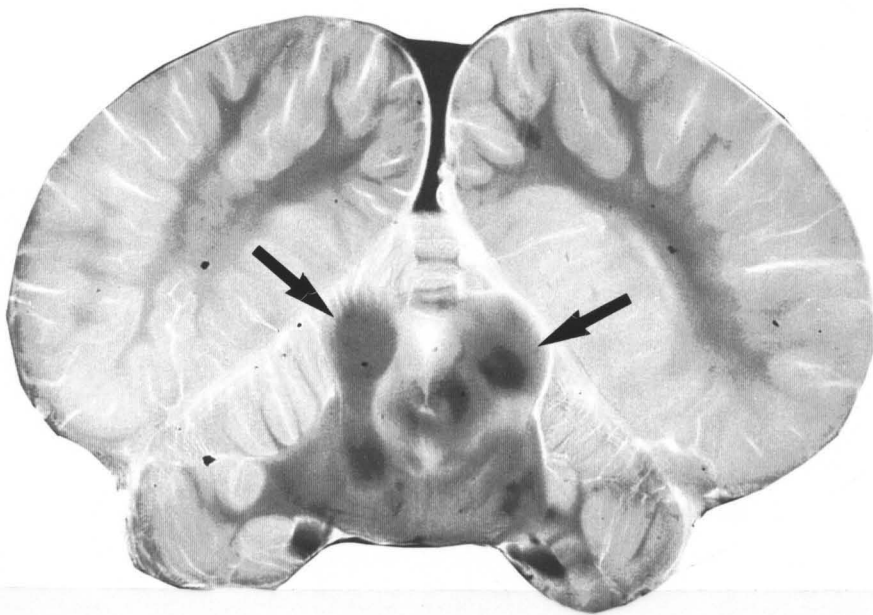


Abb. 63. Querschnitt durch das Hirn eine Schweinwals. Im Zentrum (←) des Kleinhirns mündet der mächtige Trigeminusnerv.

Genetische - molekulare Befunde.

Nach den cytogenetischen Studien von van Valen (1968) und Arnason (1974) haben sich die Wale parallel mit den Herbi- und Carnivoren entwickelt; ihre Vorfahren müssten demnach unter den Prototeria zu finden sein.

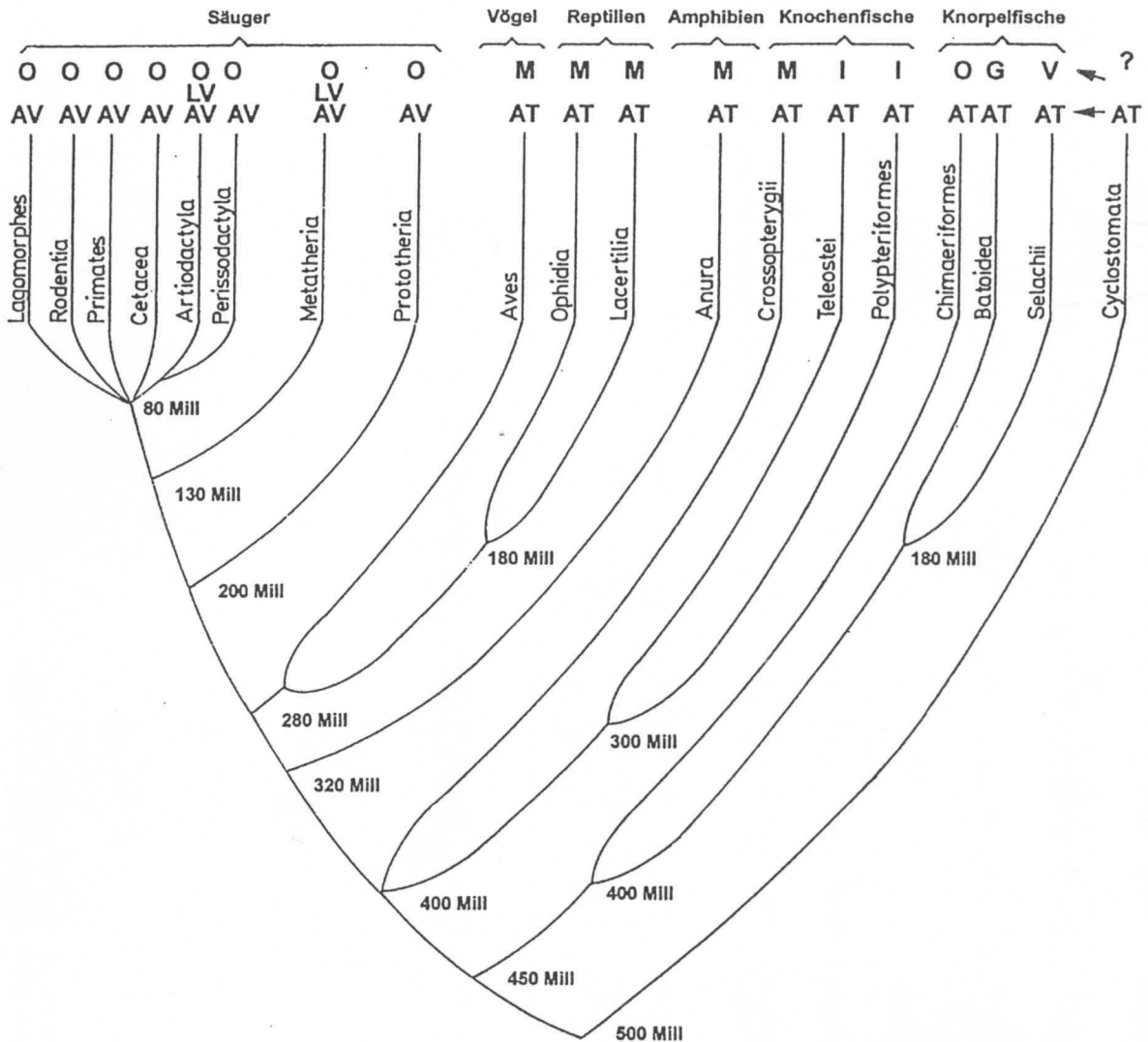


Abb. 64. Mit der Mutation der Hypophysenhinterlappenhormone bei Wirbeltieren erstellte Acher diesen Stammbaum (Naturw. Rundsch. H.4, 1999). AT Arginin/Vasotocon, AV Arginin-Vasopressin, G Glunitocin, I Isotocin, LV Lysin-Vasopressin, O Oxytocin, M Mesotocin, V Valitocin.

Auf Grund der serodiagnostischen Untersuchungen zur Verträglichkeit der Bluteiweiße (Thenius, 1976) stehen die Barten- und Zahnwale den Herbivoren und die Pottwale den Carnivoren näher.

Nach Befunden von Protein-Sequenzen nimmt Thenius (1976, S. 368) an, dass die Wale sich im frühen Eozän aus "hochgradig ans Wasserleben angepassten Huftieren entwickelten."

Den Verwandtschaftsgrad der Wale zueinander und zwischen den Säugetiergruppen haben Nover et al. (1978) über Teilsequenzen des Insulins ermittelt und kamen dabei zu folgendem Ergebnis:

Rind<->Pottwal / Schwein<->Schaf<->Pferd<->Bartenwal.

Novacek (1992), der alle erreichbaren Daten zusammenfasste, erstellte daraus einen Stammbaum nach molekularen und morphologischen Kriterien (**Abb. 65**). Danach entstanden die Wale schon im Mesozoikum. Er ordnete die Wale systematisch zwischen den Artiodactyla und den Tubulidenta ein.

Nach Aufspaltzeiten des mt-Genoms kommt Janke (1994, S. 17) zum Ergebnis, dass die beiden Ordnungen, Cetacea und Artiodactyla sich vor 39 Millionen Jahre voneinander trennten.

DNA-Sequenzen wurden von Milinkovitsch et al. (1993, S. 346) untersucht und sie kamen zu folgendem Ergebnis: "The common ancestors of baleen whales and sperm whales might have lived only 10-15 millions years ago." Zwei Jahre danach korrigierten sie (Milinkovitsch et al., 1995) ihre Daten: ".that dateback to about 23 million years...". Nach Milinkovitsch et al. (1993) trennten sich die beiden Unterordnungen Barten- und Zahnwalen vor 35 - 40 Millionen Jahren (s. **Abb. 8**).

Bei der Anwendung einer molekularen Uhr, zur Bestimmung von Evolutionsraten, muss man zunächst überprüfen, ob die Veränderungen bestimmter Gene für die jeweilige Fragestellung als Basis der Uhr überhaupt geeignet sind, was oft nicht der Fall ist.

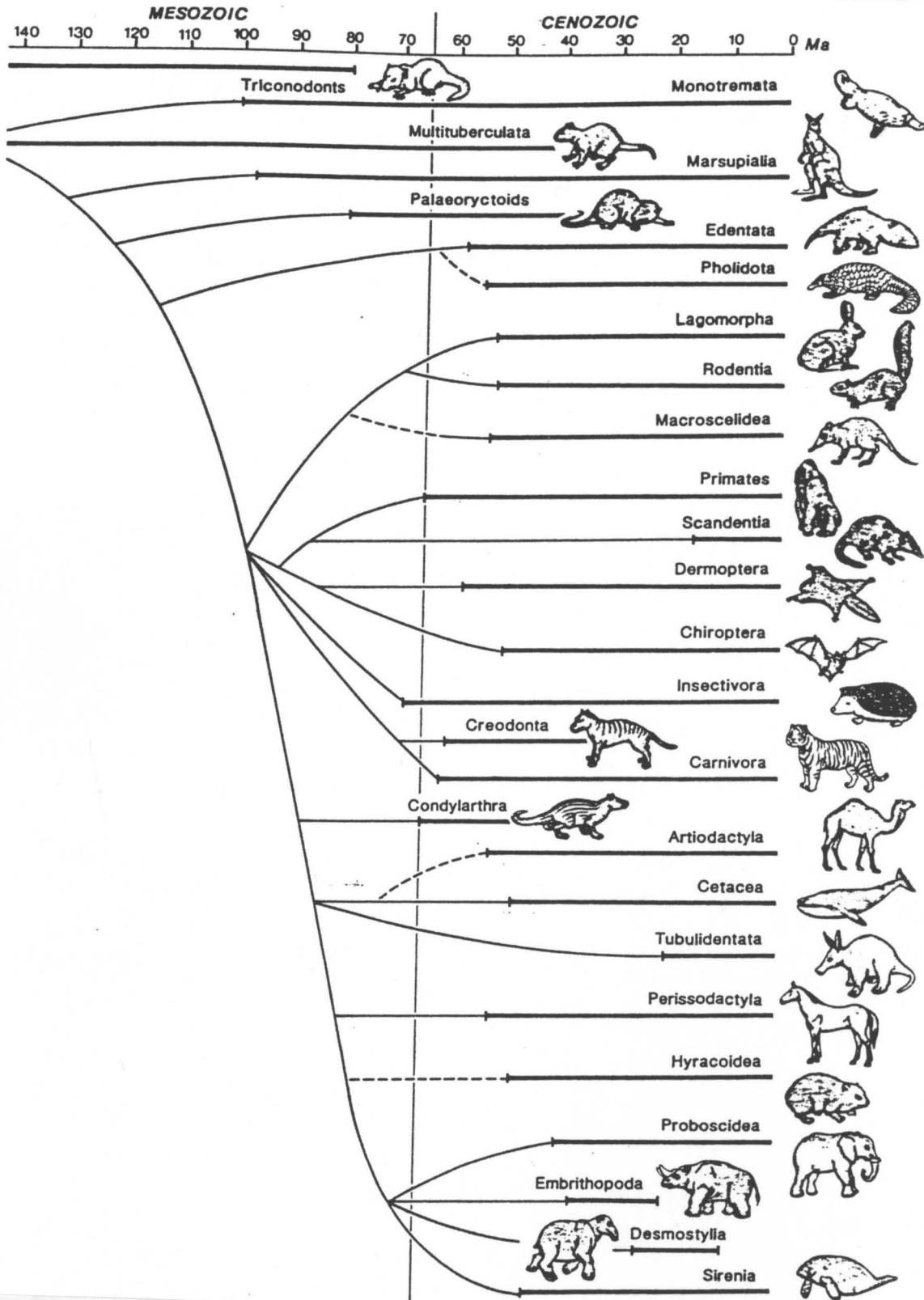


Abb. 65. Stammbaum der Säugetiere nach molekularen und morphologischen Kriterien (Novacek, 1992).

Diskussion zur Evolution der Wale

Zwei Lehrsätze Kulls (1983) möchte ich zuerst zitieren, sie helfen manche Lehrmeinung zu überwinden und sind sehr hilfreich bei der Suche nach den Vorfahren der Urwale.

1. Lehrsatz: "Die Evolution ist nicht umkehrbar." Was im Laufe der Phylogenese restlos abgebaut wurde, kann nicht reaktiviert werden.

2. Lehrsatz: "In der Evolution bleiben Grundstrukturen (konstitutive Merkmale) erhalten." Es kann also nur das reaktiviert werden, was noch irgendwo im Verborgenen erhalten blieb.

Keine Regel ohne Ausnahme; embryonal haben alle Säuger noch Kiemen, die aber bei den Walen, obwohl es sinnvoll gewesen wäre, nicht reaktiviert wurden.

Grundstrukturen können also weit reduziert erhalten bleiben, bei Bedarf reaktiviert werden und dann wieder eine Funktion übernehmen. Sie können aber auch als Atavismen auftreten, für die es keine erkennbare Funktion mehr gibt. Besonders für den zweiten Lehrsatz habe ich zahlreiche Beispiele aufgeführt. Diese konstitutiven Merkmale liefern wichtige Indizien und geben Hinweise auf bestimmte Tiergruppen, die als Vorfahren der Urwale in Frage kommen.

Wie sahen nun die Vorfahren der Wale aus und wo lebten sie?

Der große Vorfahre der Schweine (*Mesonix obtusidens*) wurde bisher häufig als Vorfahre der Wale angesehen. Dies wurde nun eindeutig widerlegt, denn die Mesonychoiden waren Zeitgenossen der Urwale, die einen lebten auf dem Festland, die anderen schon im Wasser.

Alle bisher in der Literatur angebotenen Ursäugergruppen, seien es Carnivoren, Omnivoren, Herbivoren oder Insektivoren, besitzen immer nur einige mit den Walen vergleichbare Merkmale. Die zahlreichen konstruktiven Merkmale, die auf viel ältere

Tierordnungen hinweisen, beweisen, dass sich die Cetacea sehr viel früher von allen anderen Säugetieren getrennt haben. Die Vorfahren der Wale können also ganz anders ausgesehen haben, als Thewissen et al. (1996) es annehmen.

Die Pottwale haben 42, Zahn- und Bartenwale haben 44 Chromosome. Dies kann als Indiz gewertet werden, dass die Wale polyphyletischen Ursprungs sind. Einige anatomische Merkmale der Haizahnwale weisen auf die Verwandtschaft zu den Pottwalen hin. Die Bezahnung von Pott- und Haizahnwalen zeigt reptilienartige Merkmale. Dagegen verläuft die Bezahnung der Zahnwale wie bei Säugern (Behrmann, 1997b). Weil es möglich ist, die Urwale mit den Sauriern zu vergleichen (s. **Abb. 4, 5, 10 und 18**), könnten die Vorfahren der Urwale, so wie es Hertwig (1886), Steinmann (1908) oder Müller (1970) annehmen, auch unter den Wirbeltiergruppen der Vorsäuger (Promammalia, Therapsida) zu finden sein.

Bewiesen ist auch bisher nicht, ob die genannten morphologischen, anatomischen und die histologischen Merkmale Analogien oder Konvergenzen sind. Kurz gesagt, niemand weiß zur Zeit, ob alle bei den Walen gefundenen Organformen Erbgut oder sinnvolle Neuentwicklungen sind. Zur Beantwortung dieser Frage sind auch die genetischen Untersuchungen nicht sehr hilfreich. Es lässt sich aber daraus die Tendenz ablesen, dass die Evolution der Wale zum Wassertier schon im Mesozoikum angefangen haben muss. Paläontologische, morphologische und anatomische Kriterien beweisen, dass die genetische Manifestation von Erbanlagen der organischen Evolution nachläuft. Vielleicht sind die Methoden für genetische Untersuchungen noch nicht ausgereift, was ja die Korrekturen von Milinkovitsch et al. (1995) vermuten lassen.

Wer immer will und sucht, wird bei den Aminosäuren-Frequenzen des Cytochrom-C-Moleküls Sequenzen finden, die sich mit denen der Wale vergleichen lassen. So kann man hiermit ohne weiteres auch Verwandtschaften der Wale zu allen Lebewesen rekonstruieren, von den Pilzen aufwärts bis zum Menschen. Man sollte molekulare Befunde nicht kritiklos übernehmen, weil immer

nur einige und nicht alle Sequenzen dafür verwendet wurden. Wale sind ursprüngliche Säugetiere. Hierbei habe ich bewusst das bisher oft benutzte Wort "primitiv" vermieden, denn die Wale sind der aquatischen Lebensweise angepasste und hochentwickelte Tiere.

Bei dem Wort Säugetier ergibt sich gleich ein neues Problem, denn die Jungtiere saugen gar nicht. Sobald das Jungtier die Zitze im Mund hat, spritzt die Mutter durch Anspannung von Muskeln die Milch heraus. Dies könnte eine Erinnerung an die Prototheria sein. Es könnte sich aber auch um eine sinnvolle Neuentwicklung handeln, denn würde das Jungtier saugen, bestünde die Gefahr, dass auch Salzwasser mit eingezogen würde, und dies verträgt kein Säugling.

Thenius (1979) hält den Begriff "Säugetiere" nicht gerade für treffend und würde diese Tiergruppe lieber unter den Begriff "Haartiere" zusammenfassen. Die rudimentären Haare werden gerne als Beweis herangezogen, dass die Wale früher einmal behaarte Landtiere waren. Eine Behaarung wurde bei Embryonen häufiger gefunden und manchmal findet man auch noch einzelne Haare bei Jungtieren. Häufiger bleiben die Schnurrhaare erhalten. Die Elementenanalyse zeigt aber bei allen Walhaaren eine borstenartige Komponente, und Borsten sind phylogenetisch viel älter. Womöglich haben die Vorfahren der Wale nie ein säugetierartiges Haarkleid besessen; denn neben den Haarrudimenten enthält die Haut noch viele konstitutive Merkmale, die an die Vorfahren der Wale bis runter zu den Fischen erinnern (Tafel S. 98 / 99).

Also die Farbträger, die es ja nach vielen Lehrbüchern nur bei Tiergruppen unterhalb der Säugetiere geben soll, die schuppenartigen Gebilde in der Haut, die an Reptilien erinnernden Schuppen, die verschiedenen Nervenendkörperchen, die alveoläre Lunge und das noch mit Stäbchenzellen besetzte, in seiner Form an das Parietalauge der Brückenechsen (Rhynchocephalia) erinnernde Pinealorgan blieben in dem Entwicklungsstand erhalten, der für das Leben ausreichte. Alle diese Grundstrukturen weisen darauf hin, dass die Evolution der Wale sich überwiegend im Wasser abspielte.

Der Aufenthalt auf dem Festlande war für die Entwicklung eines richtigen Haarkleides viel zu kurz und für den vollkommenen Abbau der reptilien- und amphibienartigen Merkmale nicht lang genug. Die Protoceti lebten also zunächst an den Ufern von fischreichen und klaren Gewässern. Im Trias wurden sie von den die Meere beherrschenden Plesio- und Ichtyosaurier aus diesen offenen Meeren verdrängt. Als Lebensraum blieben den Protoceti nur trübe Gewässer und die Küsten. Dadurch wurden sie gezwungen, sich mit dem Tastsinn zu orientieren. Je länger das Rostrum, je mehr Rezeptoren das rostrale Sinnesorgan besaß, desto feiner wurde das Ortungssystem im Nahbereich. Besonders lange Oberkiefer besaßen die Delphine im Miozän (Abel, 1911; Barnes et al., 1985).

Alle bisherigen Funde von Urwalen zeigen, dass während des erzwungenen Aufenthaltes auf dem Festland, deren Vorfahren nie zu hochbeinigen Landtieren wurden, sondern immer eine Form behielten, die der aquatischen Lebensweise angepasst war. Das gut erhaltene Skelett des *Ambulocetus natans* aus dem Eozän lässt auf einen fischotterartigen Habitus schließen. Ob er aber auch so behaart war, wie es Thewissen et al. (1996) annehmen oder ob er noch Schuppen trug, ist nicht beweisbar.

Als durch die Kontinentalverschiebung und die Gebirgsauffaltung die Meere trübe wurden, waren die Protoceti den sich optisch orientierenden Meeressäuriern überlegen. Diese starben dann am Ende der Kreidezeit aus und hinterließen ein gutes Nahrungsgebiet. Die Entwicklung der Protoceti zu Wassertieren war in dieser Zeit schon so weit abgeschlossen, dass das freie Meer sofort als Lebensraum übernommen werden konnte. Die Reste der Vorfahren der Urwale müssten demnach in den Ablagerungen der kleinen Seen und Meeresbuchten rund um das Tethysmeer liegen (**Abb. 66**). Damit wäre nun die Zeit und der Lebensraum ermittelt. Wenn man davon ausgeht, dass die Protoceti schon in der Kreidezeit lebten (Slijper, 1973; Novacek, 1992), müssten deren Fossilien in den frühen mesozoischen Ablagerungen zu finden sein. Einige genetische und molekulare Befunde weisen ebenfalls auf diesen Zeitraum hin.

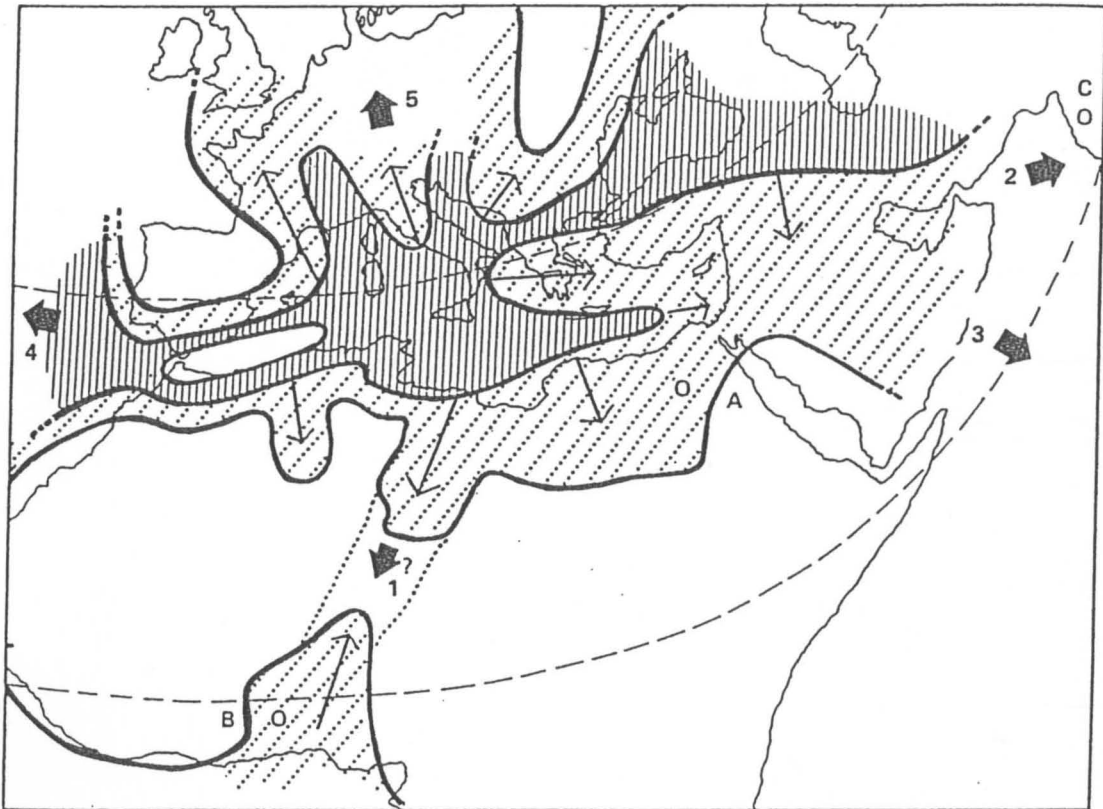
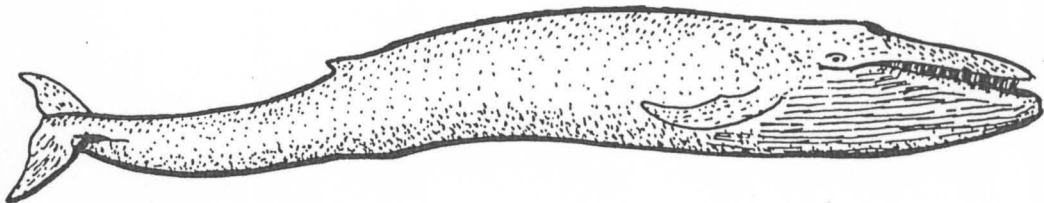
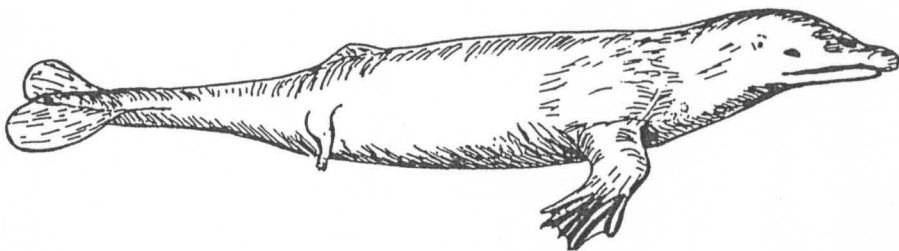
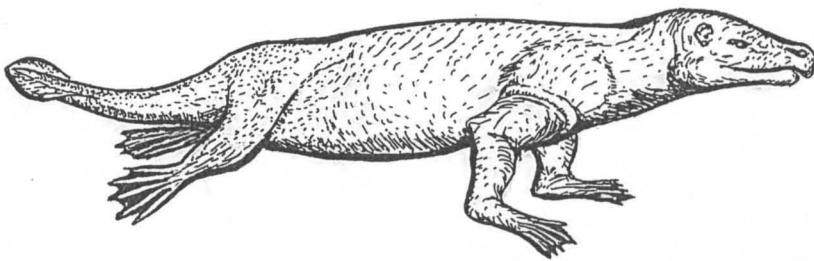
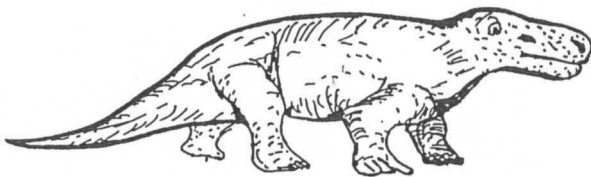
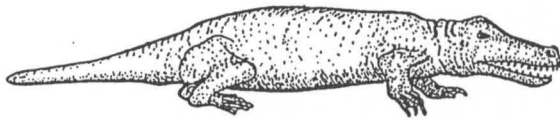
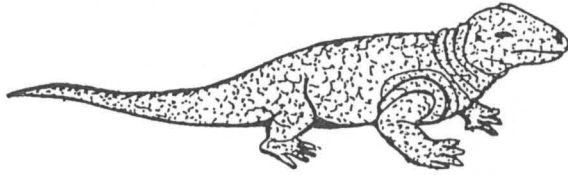
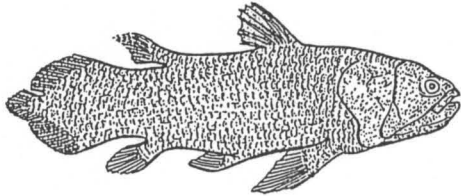


Abb. 66. Die Veränderungen der Küsten des westlichen Tethysmeeres im Paläozän (Gaskin, 1982). Im Bereich der Tethys wurden die Vorfahren der Wale zu Wassertieren. Die Übergangsformen müßten demnach in mesozischen Formationen zu finden sein.

Vieles spricht dafür, dass die Protoceti im Wasser lebten, und deshalb auch eine der aquatischen Lebensweise angepasste Körperform besaßen. Sie werden den mesozoischen Amphitherien ähnlicher gewesen sein als den hochbeinigen Landsäugetern. Auch wenn die Morphologie der Füße des Ambulocetus an Paarhufer erinnert (Thewissen et al. 1996) werden die Vorfahren der Protoceti nicht unter den hochbeinigen Artiodactyla zu finden sein. Die vielen erhaltenen konstitutiven Merkmale zeigen, dass die Vorfahren der Protoceti sich schon sehr früh von allen anderen Wirbeltiergruppen getrennt haben. Nur so wird erklärbar, warum die rezenten Wale auch Merkmale von anderen Wirbeltiergruppen als Säugetiere haben. Das heißt auch Abschied nehmen von der alten Lehrmeinung, dass alle Haartiere monophyletischen Ursprungs sind.



Hypothese zur zeitlichen Abfolge der Evolution der Wale zum Meeressäuger

In der Evolution bleiben Grundstrukturen (konstitutive Merkmale) erhalten (Kull, 1983).
 Gliedmaße und Organe, die gebraucht werden, bleiben erhalten und passen sich an.
 Gliedmaße und Organe, die nicht gebraucht werden, bilden sich zurück.

| <u>Periode/Lebensraum</u> | <u>konstitutive Merkmale</u> |
|--|--|
| Devon: marin, sauberes Wasser, | Kiemenspalten, in der Haut Chromatophoren, Iridiophoren und Guanin-schuppen. Elektrozeporen zur Verhinderung einer Begegnung mit Zitterrochen oder Zitteraalen, Magnetrezeptoren für die Orientierung. |
| Karbon: amphibisch, trübe Gewässer, | Aktiver Nasenschluß. Haut: Kalkschuppen, Melanophoren, Chromatophoren, Riehzellen, Tandemorgan, Tastkörperchen. |
| Perm: amphibisch/terrestrisch, Küsten kleiner Gewässer, | Integrierter Unterkieferast, monodontes Gebiß, Zahnleisten, 1 Conylus, Rippenansätze, große Zahl der Lenden- und Schwanzwirbel, Vermehrung der Fingerglieder, Urlunge, reptilienartige Speicheldrüsen, Zirbeldrüse, Nervenendkörperchen, Kalk-Hornschuppen, Erythophoren, Leucophoren entstehen. Ammoniten, Belemniten (Augentiere) beherrschen das offene Meer. |
| Trias: terrestrisch/amphibisch, vorwiegend Festland und Seen, | Mutation zum terrestrischen Säuger, Melanocyten, vier Füße, Verkürzung der Fingerglieder, Säugerorgane (Lunge, Placenta diffusa, Ohrknöchelchen), Übergang auf pflanzliche Nahrung, Lippen werden umgeformt, der omnivore Magen entwickelt sich. |
| Jura: terrestrisch/amphibisch, Uferregionen und trübe Gewässer, | Die sich optisch orientierenden Saurier beherrschen das offene Meer. Trübe Seen und Meeresbuchten mit hoher Sedimentationsrate sind der Lebensraum der Urwale. Passiver Nasenschluß entsteht, Schallorientierung wird entwickelt, Nervenendorgane wie bei gründelnden Tauchvögeln, Spechten und Maulwürfen, die während des terrestrischen Aufenthaltes sich entwickelten, erlauben die Suche nach Nahrung in trüben Gewässern. Die Hinterbeine bilden sich zurück und die Fluken entstehen. |
| Kreide: amphibisch/marin, trübe Seen und Küstengewässer, | Die Nasenöffnung verlagert sich dorsal, die Mutation zum Meeressäuger ist abgeschlossen, die durch das Aussterben der Saurier frei gewordenen Gewässer werden übernommen. |
| Tertiär: marin, offenes Meer und Küstenbereiche, | Nahrung nur noch carnivor, monodontes Gebiß mit Fangzähnen entsteht, Vermehrung der Fingerglieder, Erschließung der Tiefsee, Barten werden gebildet, erneutes Eindringen in Süßwasserbereiche. |

Die vorliegenden Befunde sind Indizien dafür, dass die Vorfahren der Protoceti unter den warmblütigen Reptilien (Therapsida) zu finden sind, so wie es schon die erfahrenen Anatomen Albrecht, Hertwich, Steinmann und Kükenthal angenommen und teilweise auch bewiesen haben. Solange die phylogenetische Kette bis zu den Protoceti nicht vorliegt, bleiben nur die konstitutiven Merkmale, die uns bei der Suche nach den Vorfahren der Wale helfen können.

Nachwort

Mit ihrem hochentwickelten Hirn haben die Cetaceae die höchste Entwicklungsstufe unter den Wirbeltieren erreicht. Mit den steuerbaren Chromatophoren, die eine kurzzeitige Veränderung der Hautfarbe erlaubt, mit den tief im Körper liegenden Hoden und mit den vielen anderen reptilien- und amphibienartigen Merkmalen stehen die Wale auf einer Entwicklungsstufe, die zwischen der von warmblütigen Sauriern (Protheria) und Säugetieren (Eutheria) liegt. Die phylogenetische Umwandlung der einzelnen Organe erfolgte nicht gleichmäßig, sondern wurden den gegebenen Erfordernissen angepasst.

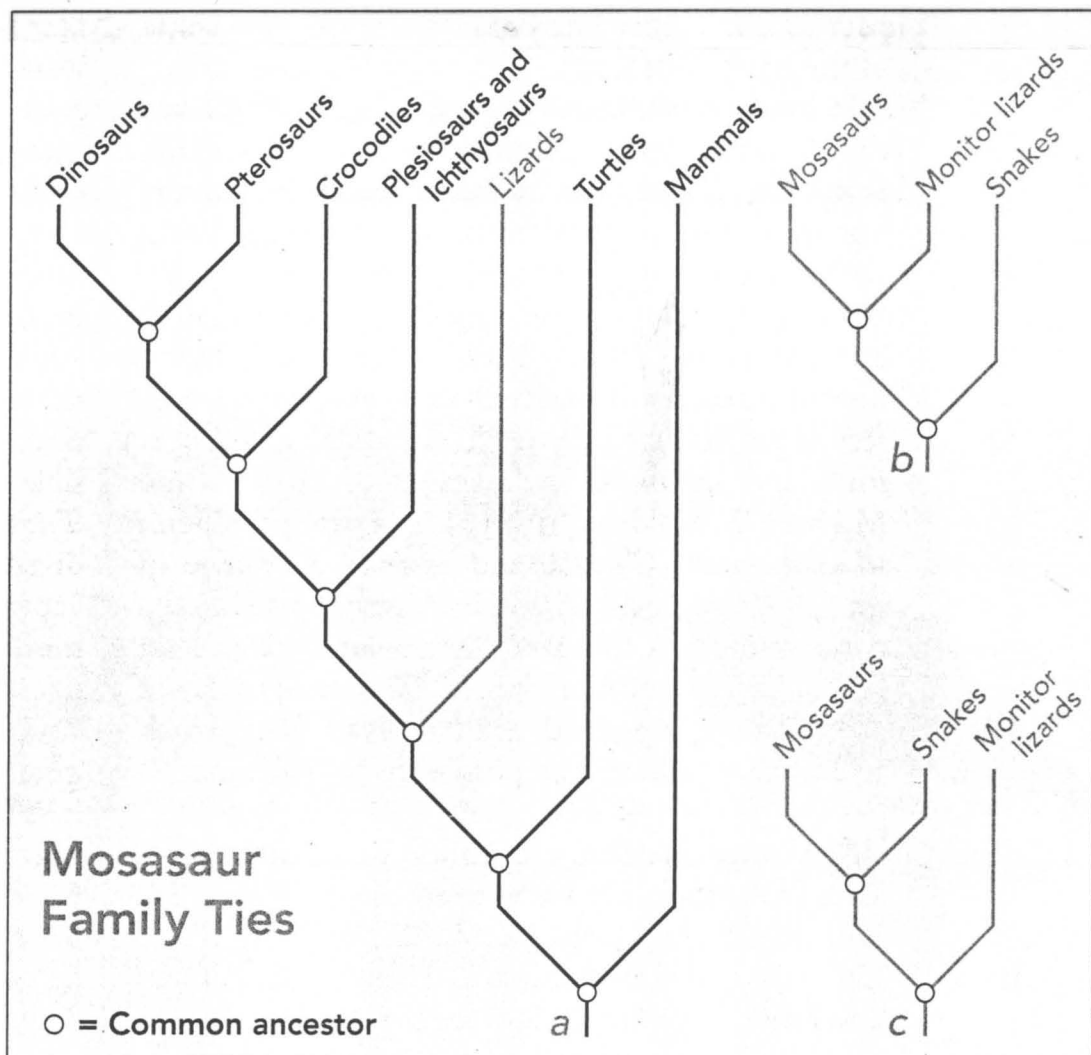
Wir Menschen müssen aber immer alles ordnen, und so lernen wir schon aus den Biologiebüchern in der Schule, dass, wenn das Kapitel Reptilien abgeschlossen ist und umgeblättert wird, das Kapitel Säugetiere beginnt. Nun ist die Natur kein Buch. Bleiben wir aber bei diesem Beispiel, so dauert das Umblättern in der Natur mindestens 15 Millionen Jahre, und in diesem Zeitraum gibt es alle nur denkbaren Übergangsformen, wofür die Wale ein Paradebeispiel sind. Weil aber von den Protoceti und den Archaeoceti keine Weichteile erhalten blieben, bleibt uns der genaue Ablauf der Walevolution verborgen.

Nachtrag 2004

Die von mir 2002 erstellte Hypothese (Seite 94):

„Die vielen erhaltenen konstitutiven Merkmale zeigen, dass die Vorfahren der Cetacea mit allen Mammalia sich schon sehr früh von allen anderen Wirbeltiergruppen getrennt haben.“ wurde mit der Arbeit von Ellis (Natural History, 2003) bestätigt.

Nur so wird erklärbar, warum rezente Wale auch Merkmale von anderen Wirbeltiergruppen als Säugetiere haben



Genealogical family tree of reptiles and mammals (a) shows that lizards—including mosasaurs—are no more closely related to dinosaurs than they are to several other major reptile groups. Within the lizard group, both mosasaurs and snakes are considered closely related to lizards of the family Varanidae, whose living representatives include the monitor lizards. A common view (b) is that snakes and mosasaurs are fairly distant relatives, but according to a more recent suggestion (c), snakes and mosasaurs share a close common ancestor.

Literatur

- Abel, O. 1984: Über die Hautpanzerung fossiler Zahnwale. Beitr. z. Paläont. u. Geol. Österr.-Ungar. u. d. Orients, Bd. XIII: 297 -317
- Abel, O. 1911: Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. Schweizerbarth'sche Verlagsbuchhandlung Stuttgart.
- Albrecht, P. 1886: Über die cetoide Natur der Promammaliae. Anatomischer Anzeiger Jahrg. 1.
- Arneson, U. 1974: Phylogeny and Speciation in Pinnepedia and Cetacea. Cytogenetic Study, Lund.
- Barnes, L. G., D. P. Domning & C.E. Ray, 1985: Status of Studies on Fossil Marine Mammals. Science 1/1: 15 - 51.
- Behrmann, G. 1982: Schlüsselbeine beim Schwertwal *Grampus orca*. Der Präparator 28/1: 202 - 204.
- Behrmann, G. 1983: Funktion und Evolution der Delphinnase. Natur und Museum 113/3: 71 - 79.
- Behrmann, G. 1985a: Evolution der Wale. 1. Auflage. Lebensraum "Meer" Nordseemuseum Bremerhaven.
- Behrmann, G. 1985b: Pelvis und Femur vom Pottwal (*Physeter macrocephalus*). Der Präparator 31/4: 157 - 161.
- Behrmann, G. 1987a: Die Funktion von Sinnesorganen caudal der Ohrkapseln (*Bulla zympanica*) bei Zahnwalen. Lutra Vol. 30: 113 - 122. Leiden
- Behrmann, G. 1987b: Morphology and histology of the laryngeal sac of toothed whales. Aquatic Mammals 13/3: 119 - 121. London.
- Behrmann, G. 1989a: The Cartilaginous rostrum and the associated rostral sense-organ of toothed whales (*Odontoceti*). Lutra Vol. 32: 152 - 163. Leiden.
- Behrmann, G. 1989b: The olfactory regions in the nose of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). Aquatic Mammals Vol. 15/3: 130 - 133. London.
- Behrmann, G. 1990a: The pineal organ (*Epiphysis cerebri*) of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). Aquatic Mammals Vol. 16/3: 96 - 100. London.
- Behrmann, G. 1990b: Die peripheren Nerven in der Zunge und Papillen des Schweinswals *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). Meer und Museum B. 6: 42 - 46. Stralsund.
- Behrmann, G. 1991a: The nervous end-corpules in the post-bullar sense-organ of the harbour porpoise *Phocoena phocoena*. Lutra Vol. 34: 37 - 39. Leiden.
- Behrmann, G. 1991b: The nervous end-corpules of the rostral sense-organ of the harbour porpoise *Phocoena phocoena*. Lutra Vol. 34.
- Behrmann, G. 1992a: The peripheral nerve endings in the skin of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). Brüssel Symposium "Whales: Biology - Threats - Conservation" Proceedings (ed. by J. J. Symoens): 149 - 156.
- Behrmann, G. 1992b: Cytoarchitectonic studies of the cortex of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). Proceedings of the 6th Annual Conference of the European Cetacean Society, San Remo: 207 - 208.
- Behrmann, G. 1993a: How toothed whales (*Odontoceti*) protect their inner ear against pressure waves? Lutra Vol 36, 30 - 38. Leiden.

- Behrmann, G. 1893b: Cytoarchitectonic Studies of the Cerebral Cortex of the Harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L., 1758). Investigation on Cetacea XXIV, 261 - 285. Paciano/Italy.
- Behrmann, G. 1994a: Die Bewegungskoordination des Penis während der Kopulation beim Schweinswal *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). *Säugetierkundlich Inf.*, 3/18, 611 - 616. Jena.
- Behrmann, G. 1994b: Ergänzende Beiträge zur Anatomie der Zahn (Odontoceti). *Lebensraum "Meer"* H. 10: 1 - 108. Nordseemuseum Bremerhaven.
- Behrmann, G. 1995a: Der Bartenwal aus dem Miozän von Groß-Pampau (Schleswig-Holstein). *Geschiebe aktuell* 11/4, 119 - 126. Hamburg.
- Behrmann, G. 1995b: Een Acneachtige huidziekte bij de bruinsvis. *Marswin* 16/2: 81 - 84, Belgien.
- Behrmann, G. 1996: Zur Anatomie der Wale. *Lebensraum "Meer"*, Heft 13.
- Behrmann, G. 1996a: Calcareous concretions in the skin of toothed whales (Odontoceti). *Arch. of Fishery and Marine Research* 43 (2): 183 - 193. Hamburg.
- Behrmann, G. 1996b: De knobbeltjes op de rug-, staart- en borstvinnen van de bruinvis *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). *Marswin* 17/3, 67 - 76. Belgien.
- Behrmann, G. 1997a: Anatomie des Zahnwalskopfes B 1 & 2. *Lebensraum "Meer"*, H. 13: 1 - 317. Nordseemuseum Bremerhaven.
- Behrmann, G. 1997b: Phylogenese und Odontologie des homodonten Gebisses der Zahnwale. *Lebensraum "Meer"* H. 10, 75 - 91.
- Behrmann, G. 1997c: Das akustische Orientierungssystem der Zahnwale. *Lebensraum "Meer"* H. 12: 1 - 147. Nordseemuseum Bremerhaven.
- Behrmann, G. 1998. Die Hautfarben der Wale. *Lebensraum "Meer"* Heft 18: 1 - 25. Nordseemuseum Bremerhaven.
- Behrmann, G. 1998: The origin of the skin colour of Whales. *Tendenzen, Jahrbuch VII*: 131 - 142. Bremen
- Behrmann, G. Die Ohrplakode der Cetacea und ihre Derivate. *Lebensraum „Meer“* H. 20: 1 - 52.
- Behrmann, G. 2001: Der natürliche Hautschutz der Wale (Cetacea). *Lebensraum „Meer“* Heft 23 1 - 7.
- Behrmann, G. 2001: Odontologie bezahnter Wale. *Magazin für Zahnheilkunde (ZMK)* Nr. 3: 100 - 105. Nachdruck: *Lebensraum „Meer“* Heft 24.
- Behrmann, G. 2001: Das Gehirn des Pottwals. *Naturwissenschaftliche Rundschau* 641: 602 - 604.
- Behrmann, G. 2001. Alterbestimmungen bei Pottwalen. *Magazin für Zahnheilkunde (ZMK)* Nr.7/8: 403 - 407. Nachdruck: *Lebensraum „Meer“* Heft 24.
- Broek, van den, A. J. P., Oordt, van G. J. & G. C. Hirsch 1938: Harnorgane. In: Bolk et al., *Handbuch der vergleich. Anatomie der Wirbeltiere B.5*, 683 - 894. Verlag Urban & Schwarzenberg Berlin.
- Edmund, A. G. 1960: Tooth replacement phenomena in the vertebrates. University of Toronto Press.
- Flower, W. H. 1870: *An Introduction to the Osteology of the Mammalia*. London.
- Flower, W. H. 1884: On Whales, present and past and their probable origin. *Proc. Tool. Soc. London*, Vol 21, 466 - 513.
- Fraas, E. 1888: *Württembergisches Jahresheft*, S. 121.
- Füller, H. 1980: *Das Bild der modernen Biologie*. Urania-Verlag Leipzig.
- Gaskin, D. E. 1982: *The Ecology of Whales and Dolphins*. Verl. Heinemann London.

- Gingerich, P. D., Russell D. E. & S. M. I. Shah, 1983: Origin of Whales in Epicontinental Remnant Seas: New Evidence from the Early Eocene of Pakistan. *Science*, Vol. 220, 403 - 406.
- Gingrich, P. D., Smith, B. H. & E. L. Simons 1990: Hind limbs of the Eocene *Basilosaurus*, evidence of feet in whales. *Science*, 154.
- Grabert, H. 1983: Der Amazonas - Geschichte eines Stromes zwischen Pazifik und Atlantik. *Natur und Museum*, 113/3, 61 - 71. Frankfurt a. M.
- Hertwig, O. 1886: *Entwicklung des Menschen und der Wirbeltiere*. Verl. G. Fischer-Jena.
- Hombach, U. 1981: *Morphogenese des Chondocraniums von Physter Macrocephalus L.*. Dissertation Frankfurt
- Janke, A. 1994: Molekulare Spuren der Säugetierevolution. *Futura* 1/94, 16 - 18.
- Kämpf, L., Kittel, R. & J. Klapperstück: *Leitfaden der Anatomie der Wirbeltiere*. Verl. G. Fischer Jena.
- Kanwisher, I. W. & S. H. Ridgway 1983: *Anpassung ans Meer. Spektrum der Wissenschaften*, Verlagsgesellschaft Heidelberg.
- Kellogg, E. 1936: A review of the archaeoceti. *Carnegie Inst. of Washington*, Publ. 482.
- Klima, M. 1978: Comparison of early development of sternum and clavicle in striped dolphin and in Humpback Whale. *The Scientific Reports of the Whales Research Institut* Nr. 29, 253 - 269.
- Klima, M., Oelschläger, H. & D. Wunsch 1980: Morphology of the pectoral girdle in the Amazon dolphin *Inia geoffrensis* with special reference to the shoulder joint and the movements of the flippers. *Zeitschr. f. Säugetierkunde* B. 45/5, 288 - 309.
- Klima, M. & W. Maier, 1988: Körperbau, Anatomie. In: B. Grizmek (Ed.): *Grizmek Enzyklopädie* B 1, 58 - 85.
- Klima, M., 1992: Schwimmbewegungen und Auftauchmodus bei Walen und bei Ichtyosaurier. *Natur und Museum* B.122/1: 1 - 17 und B. 1/2: 73 - 89. Frankfurt a. Main.
- Klima, M., 1994. Meeressäuger. In: *Handbuch der Säugetiere Europas*, Bd. 6: 31 - 48. AULA-Verlag Wiesbaden.
- Kükenthal, W. 1890: Über die Reste eines Hautpanzers bei Zahnwalen. *Anatomischer Anzeiger* 5/8, 237 - 240.
- Kükenthal, W. 1893; *Walthiere*. Verl. Fischer Jena, Taf.XXV.
- Kull, U. 1983: *Evolution*. Metzlersche Verlagsbuchh. Stuttgart.
- Marcus, van H. 1937: Lungen. In: Bolk et al., *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere* B. 3, 909 - 988. Verlag Urban & Schwarzenberg Berlin.
- Masaharu Nishiwaki 1972: General Biology. In: S. H. Ridgway (Ed.), *Mammals of the Sea*. Thomas Publisher Springfield-Illinois-USA, 3 - 200.
- Milinkowitsch, M. C., Orti G. & A. Meyer 1993: Revised phylogeny of whales suggested by mitochondrial ribosomal DNA-sequences. *Natur* 361 - 348.
- Milionkowitsch, M. C., Orti, G. & A. Meyer 1995: Novel phylogeny of whales revisited, *Mol. Biol. Evol.* 12/3, 518 - 520.
- Owen, R. 1839: Observation on the *Basilosaurus* of Dr. Harlan (*Zeuglodon cetoides* Owen). *Trans. Geol. Soc. London* Vol 6/2, 69 - 79.

- Owen, R. 1865 - 1881: Monograph of the fossil reptiles of the Liassia Formation. Paleont. Soc. London.
- Müller, A. H. 1970: Lehrbuch der Paläozoologie, Mammalia, B.3/3. Fischer-Verlag Jena.
- Novacek, M. J. 1992. Mammalian phylogeny: shaking the tree. Natur Vol. 356, 121 - 125.
- Nover, L., Luckner, M. & B. Parthier 1978: Zelldifferenzierung. Molekulare Grundlagen und Probleme. G. Fischer-Verl. Jena.
- Pernkopf, E. D. & J. Lehner 1937: Vergleichende Beschreibung des Vorderdarms bei den einzelnen Klassen der Cranioten. In: Bolk et al., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere B.3, 349 - 474. Verlag Urban & Schwarzenberg Berlin.
- Portmann, A. 1963: Welche Tiere besitzen die differenziertesten Gehirne? Umschau H18, 536 - 566.
- Ray 1693: zitiert in Slijper 1973.
- Remane, A. 1936: Die Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. In: Bolk et al., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere B.4, 1 - 206. Verlag Urban & Schwarzenberg Berlin.
- Remane, A. Storch V. & U Welsch 1976: Systematische Zoologie. Fischer-Verlag Stuttgart.
- Ridgway, S. H. 1972: Mammals of the sea. Ch. Thomas Publisher, Springfield Illinois USA.
- Romer, A. S. 1959: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Verl. P. Parey Hamburg.
- Rothausen, K. 1968: Die systematische Stellung der europäischen Squalodontidae (Odontoceti). Paläont. Zeitschrift Vol.42/1 und 42/2: 83 - 104.
- Rothausen, K. 1985: The early evolution of cetacea. In: Dunker & Fleischer (Eds.): Vertebrate Morphology, 143 - 147. Fischer Verlag Stuttgart.
- Schildger, B. 1986: Die externe Morphologie und Wachstumsprozesse der drei Delphinarten. Dissertation Gießen.
- Simpson, G. G. 1935: The first Mammals. Quart. Rev. Biology. Vol 10/2.
- Simpson, G. G. 1959: American Cretaceous insectivores. Amer. Mus. Novitates Nr. 1541.
- Slijper, E. J. 1961: Riesen des Meeres. Springer-Verlag Göttingen.
- Slijper, E. J. 1973: Die Cetaceen, vergleichend-anatomisch und systematisch. Verl. A. Asher & Co B. V. Amsterdam.
- Slijper, E. J. 1979: Whales. Hutchinson & Co (Publishers) London.
- Smith, A. G. Hurley, A. M. & J. C. Briden, 1982: Paläokontinentale Weltkarte des Phanerozoikums. F. Enke-Verlag Stuttgart.
- Steinmann, G. 1908: Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre, Säuger 231 - 265. Verl. W. Engelmann - Leipzig.
- Steinmann, G. 1909: Zur Abstammung der Säuger. Zeitschr. f. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre B. 2, 65 - 90.
- Thenius, E. 1976: Protein-Evolution und "adaptive" Evolution. Natur und Museum 106/12, 363 - 372.
- Thenius, E. 1979: Die Wale Cetacea, in: Die Evolution der Säugetiere, 174 - 181. G. Fischer-Verlag Stuttgart.

- Thewissen, J. G. M., Madar, S. I. & S. T. Hussain, 1996: *Ambulocetus natans*, an Eocene cetacea (Mammalia from Pakistan). *Courier Forsch. Inst. Senckenberg*, 191: 1 - 86.
- Valen, van L. 1968: Monophyly or diphyle in the origin of whales. *Evolution* Vol. 23, 37 - 41.
- Weidenreich, F. 1933: Gefäßsystem. In: Bolk et al., *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere* B.6, 375 - 450. Verlag Urban & Schwarzenberg Berlin.
- Weber, M. 1886: Ursprung der Cetacea. In: *Studien über Säugetiere*. Verl. G. Fischer - Jena.