

zonian Bufo (*Inia geoffrensis* DE BLAINVILLE, 1817) with description of a new subspecies (*Inia geoffrensis humboldtiana*). – Invest. Cetacea, **8**: 11–76. * PILLERI, G. & PILLERI, O. (1982): Zoologische Expedition zum Orinoco und Brazo Casiquiare 1981. – :153 S.; (Hirnanatomisches Inst.) Ostermundigen. * SAINT-PAUL, U. (1981): Fischzucht in Amazonien. – Naturwiss. Rdsch., **34**: 58–63. * SIOLI, H. (1964): General features of the limnology of Amazônia. – Verh. internat. Verein. Limnol., **15**: 1053–1058. * SIOLI, H. (1965): Zur Morphologie des Flußbettes des Unteren Amazonas. – Naturwiss., **52**: 104–105. * SIOLI, H. (1968): Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region. – Amazoniana, **1**: 267–277, Kiel. * SERN, M. (1970): Der

Casiquiare-Kanal, einst und jetzt. – Amazoniana, **2**: 401–416. * SUPCO, P. R. & PERCH-NIELSEN, K. et al. (1977): Ceara Rise – The shipboard scientific party. – Init. rep. Deep Sea Drilling Project, **39**: 45–99. * TAKEUCHI, M. (1962): The structure of the Amazonian vegetation. – J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Bot., **8**: 297–304. * WEEKS, L. G. (1947): Paleogeography of South America. – Americ. Ass. Petrol. Geol. Bull., **31**: 1194–1241. * WEYL, R. (1964): Die paläogeographische Entwicklung des mittelamerikanischen-westindischen Raumes. – Geol. Rdsch., **54**: 1213–1240. * ZEIL, W. (1979): The Andes – A geological review. – Reg. Geol. d. Erde., **13**. 260 S., (Borntraeger) Berlin.

Günter Behrmann

Funktion und Evolution der Delphinnase

Alle im Wasser lebenden Säugetiere müssen ihre Atemwege so abschließen, daß kein Wasser eindringen kann. Bei Robben, Ottern, Flußpferden u. a. ist die Nase normalerweise geöffnet, und sie muß beim Tauchen durch aktive Muskelkraft der ringförmigen Schließer zugehalten werden.

Die Wale benötigen nur für die Einleitung der Schließphase Muskelkraft. Beim Tauchen sorgt dann der Wasserdruck dafür, daß die Nase wasserdicht verschlossen bleibt. Weiche, elastische Muskulatur wird wie Stopfen auf die Nasenlöcher gedrückt. Für das Öffnen der Nase wird dagegen Muskelkraft benötigt. Geöffnet wird die Nasenhöhle durch Kontraktion der sie radiär umgebenden Muskulatur. Diese wulstigen, sich verzahnenden, von fettreichem Bindegewebe überlagerten Muskeln bestimmen auch die äußere Kopfform. Die Wale besitzen also einen effektiveren Nasenverschluß als alle anderen aquatil lebenden Säugetiere (SLIJPER 1936). Dieser sichere und Energie sparende Nasenverschluß ermöglicht, bei langen Tauchzeiten in Meerestiefen vorzudringen, die allen anderen Meeressäugern verschlossen bleiben.

Die älteste bisher bekanntgewordene Beschreibung der Delphinnase stammt von RAY aus dem Jahr 1671. Auch alle nachfolgenden Publikationen weisen auf die grundsätzlich radiär angeordnete Muskulatur hin. Dies wird besonders deutlich in den Zeichnungen von HOWELL (1930) über den Indischen Schweinswal (*Neophocaena phocaenoides*). Auch bei Arten, bei denen die Nasenmuskulatur nicht so stark ist und relativ

flach verläuft, ist sie, wenn auch nicht ganz lückenlos, radiär angeordnet (SLIJPER 1962 a, b). Die das Blasloch umgebenden Muskeln sind entweder Schließmuskeln (Kompressoren) oder Öffner (Dilatatoren).

Weniger deutlich aber zeigen die vielen Arbeiten die Funktion und Koordination der einzelnen Muskeln. Unberücksichtigt bleibt auch weitgehend die stammesgeschichtliche Entwicklung der Nasenpartie. Arbeiten jüngerer Datums, vor allem MEAD (1975) sowie PURVES & PILLERI (1978), berichten zum Thema ausführlich und stellen dazu interessante Hypothesen auf, lassen aber viele Probleme unbeantwortet.

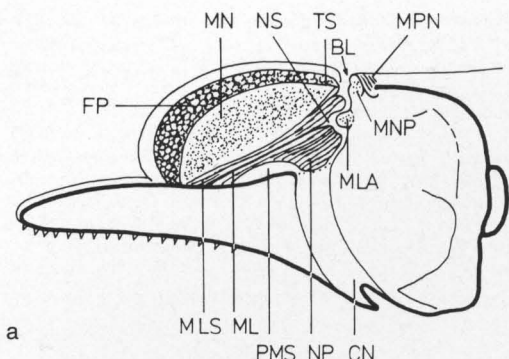
Material

Für die vorliegende Arbeit standen mir zwei ausgewachsene männliche Tiere und ein Kopf des Großtümmers (*Tursiops truncatus*) zur Verfügung. Einzelheiten wurden durch Hinzunahme von drei Weißseiten-Delphinen (*Lagenorhynchus acutus*) geklärt. Darüber hinaus wurden noch die Nasen von fünf anderen Delphinarten präpariert, das Material aber nur zur Veranschaulichung genutzt.

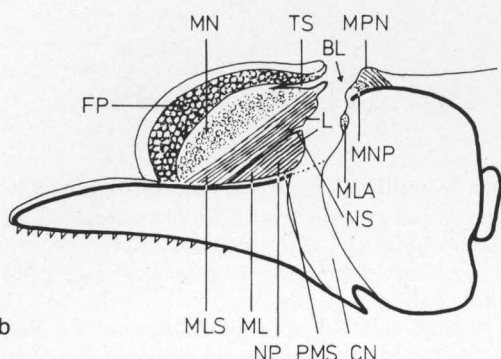
Methode

Grundlage für diese Arbeit bildeten die Publikationen von LAWRENCE & SHEVILL (1956), SCHENKKAN (1973), MEAD (1975) und PURVES & PILLERI (1978). Da die Nomenklatur für die einzelnen Muskeln nicht übereinstimmt, habe ich die Bezeichnungen von PURVES & PILLERI übernommen (vgl. Abb. 4, Legende).

Die vollständigen Exemplare wurden zunächst fotografiert und vermessen. Danach wurden die Haut



a



b

- BL = Blasloch (Blowhole), weicher Teil der Nasenhöhle
 CN = Cavum nasi – knöchiger Teil der Nasenhöhle – Nasenloch
 FP = Fettpolster
 ML = Musculus maxillo-labialis, Oberkieferlippenmuskel
 MLA = Musculus maxillo-labialis pars arcuata, gebogener Teil
 MLS = Musculus maxillo-labialis superior, oberer Oberkieferlippenmuskel
 MN = Musculus maxillo-nasalis, Oberkiefernasenmuskel
 MNP = Musculus maxillo-nasalis pars posterior, oberer Nasenverschlußmuskel
 MPN = Musculus procerus nasi, Blaslochöffner
 NP = Nasenpolster (Nasal plug)
 NS = Mittlerer Nasensack (Nasofrontal sac)
 PMS = Großer Oberkiefersack (Praemaxillar sac)
 TS = Oberer Nasensack (Tubulary sac)

1. Schematischer Aufbau der Nasenmuskulatur bei Delphinen. – Zeichnung 1–4: BEHRMANN/WESTPHAL.

und das Bindegewebe abgetrennt, so daß die Muskulatur frei lag. Nach einem Längsschnitt durch die Nase wurde von der einen Seite Muskel für Muskel abgetragen. Die zweite Seite wurde so präpariert, daß die Muskelansätze noch an den Knochen blieben. Alle Arbeitsphasen wurden gezeichnet. Danach wurde das zweite Exemplar genauso bearbeitet, wobei die Zeichnungen korrigiert wurden. Die Muskulatur des dritten Kopfes wurde geschlossen entfernt und vollständig präpariert.

Nach den Zeichnungen und den Muskelpräparaten habe ich aus selbsthärtender Knetmasse, die Nasenmuskulatur auf den größten der drei Schädel, zur Veranschaulichung etwas überhöht, aufmodelliert.

Dieses Modell half erheblich bei der Funktionsklärung der einzelnen Muskelpartien. Es steht darüber hinaus für Demonstrationszwecke zur Verfügung.

Bei der später vorgenommenen Betrachtung anderer Delphinköpfe zeigte sich eindeutig, wie es SCHENKKAN bereits 1973 vorzeichnete, daß der Nasenmuskulatur aller Delphine ein Schema zugrunde liegt, das nur wenig variiert. Dieses Schema möchte ich nun, ohne zunächst auf Einzelheiten einzugehen, vorstellen, Abb. 1 a u. b.

Morphologie und Funktion der Nasenmuskulatur

Auf dem durch den Schädel führenden Teil der Nasenhöhle (Abb. 2 a, CN) liegt der zweiköpfige Oberkieferlippenmuskel. Zur Nasenhöhle ist die Epidermis besonders stark ausgebildet (Abb. 2 b, NP). Dieser Stopfen, von PURVES & PILLERI (1978) als „nasal-plug-muscles“ bezeichnet, drückt sich etwas in die Nasenlöcher ein, wobei die überlappenden Ränder das vollständige Eindringen verhindern. Der Nasen-Rachenraum wird so wasserdicht verschlossen.

Der Oberkieferlippenmuskel überspannt den Oberkiefersack (Abb. 2 b, PMS) und setzt in der Mitte am Zwischenkiefer an. Spannt sich dieser Muskel, so wird der „Stopfen“ vom Nasenloch gezogen, wobei er zur vorderen Wand der Nasenhöhle wird. Seitlich wird der Oberkiefersack von einem dünnen Muskel begrenzt, der sich vom Oberkieferlippenmuskel zum inneren Rand des Oberkiefers zieht. Dieser dünne Muskel (Abb. 2 d, MO) von PURVES & PILLERI (1978) als M. maxillo-labialis-Querverband bezeichnet, zieht den Oberkieferlippenmuskel auf den Zwischenkiefer, wobei sich die „Stopfen“ auf die Nasenlöcher legen.

Oberhalb der Nasenlöcher, die rudimentären Nasenbeine teilweise bedeckend, zieht sich quer ein Muskel, der von Bindegewebe und tiefgefalteter Haut umgeben ist. Dieser Muskel ist besonders auffallend stark beim *Tursiops truncatus* entwickelt (Abb. 2 c). Wird der Muskel angespannt, so legt er sich flach an den Schädel an. Entspannt er sich, ziehen sich Haut und Bindegewebe zusammen und bilden einen dicken Wulst. Dieser Muskel setzt an den Rändern des Os maxillare an und dürfte eine Abspaltung des Oberkieferlippenmuskels sein. Ich möchte ihn zur besseren Differenzierung den gebogenen Teil des Oberkieferlippenmuskels nennen (Abb. 2 c, MLA).

Über dem Oberkieferlippenmuskel liegt der obere Oberkieferlippenmuskel (Abb. 2 d, ML

S). Beide, durch Bindegewebe voneinander getrennt, verschmelzen vor ihrer Ansatzstelle am Zwischenkiefer. Das in die Nasenhöhle reichende Ende des oberen Oberkieferlippenmuskels legt sich auf den wulstigen gebogenen Teil des Oberkieferlippenmuskels. Wird die Nase zuge- drückt, so bilden die drei Muskeln eine dem Reißverschluß ähnelnde Verzahnung (Abb. 1 a). Wird auf dieses System Druck ausgeübt, verschließt es sich hermetisch. Den Druck erzeugen die darüberliegenden kräftigen Muskeln, die an den Rändern des Oberkiefers ansetzen und sich radiär zum Nasenloch über den ganzen Nasen- raum ziehen. Der untere Nasenmuskel (Abb. 2 e, M N) zieht sich von den Rändern der Scheitel- beine und der Oberkiefer über den Nasenraum und drückt die darunterliegenden Muskeln an den Schädel.

Der hintere Nasenmuskel (Abb. 2 f, M N P) zieht sich, den Lippenmuskel nur teilweise über- lagernd, von den Rändern der Scheitelbeine hinter dem Blasloch vorbei zu dem über den Augen liegenden Teil des Oberkiefers. Er drückt von hinten die Nasenhöhle zu. Die Aktivitäten dieser Muskeln werden äußerlich besonders sichtbar (Abb. 3). Um das Blasloch nach hinten öffnen zu können, bedarf es noch eines weiteren Muskels. Der setzt hinten am oberen Rand des Blasloches an und zieht sich um die Nasenbeine herum zum Rand der Scheitelbeine (Abb. 2 g, M P N und Abb. 1, M P N). Wird dieser Muskel angespannt, so öffnet er das Blasloch nach hinten, wobei das darüberliegende Bindegewebe und die Haut mit- gezogen werden. Bedeckt wird die Nasenmuskulatur von der fettreichen, stark mit Bindegewebe durchsetzten „Birne“ (Abb. 1, F P) und der dar- überliegenden starken Haut. Auf Fotografien und an lebenden Tieren sieht man, daß diese „Birne“ äußerlichen Veränderungen unterliegt. Diese äußeren Verformungen entstehen passiv durch die darunterliegenden Muskeln.

Funktion der Nasensäcke

Die Gesichts-Muskulatur des Nasenverschlus- ses ist funktionell abhängig von den Nasensäcken und ihren Nebenhöhlen. Ich habe an den Säcken im Blasrohr verschiedene Manipulationen vorge- nommen, um die Funktion derselben zu prüfen. An die Luftröhre wurde eine steuerbare Luft- pumpe angeschlossen. Die durchströmende Luft entspricht der Atemluft beim Ausatmen. Hierbei wurde sichtbar, daß die Nasenhöhle rund und glatt ist, einem Kamin vergleichbar, wenn Luft

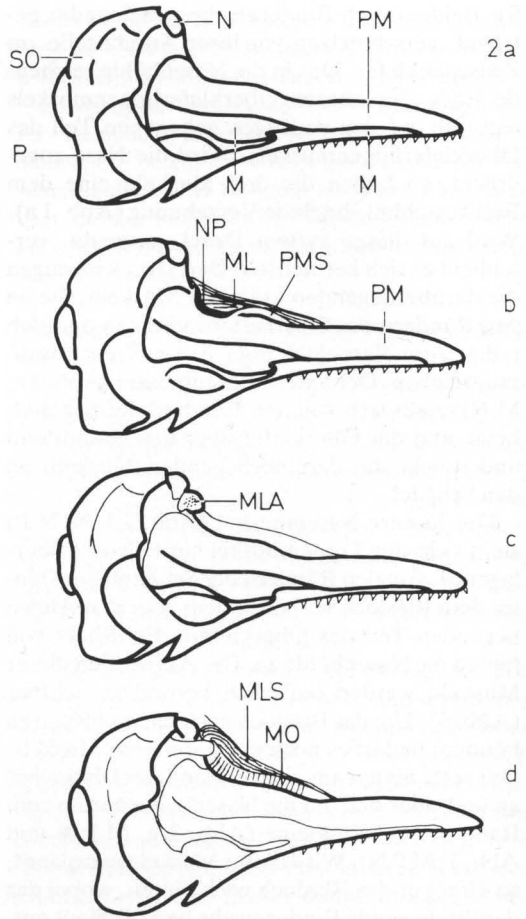
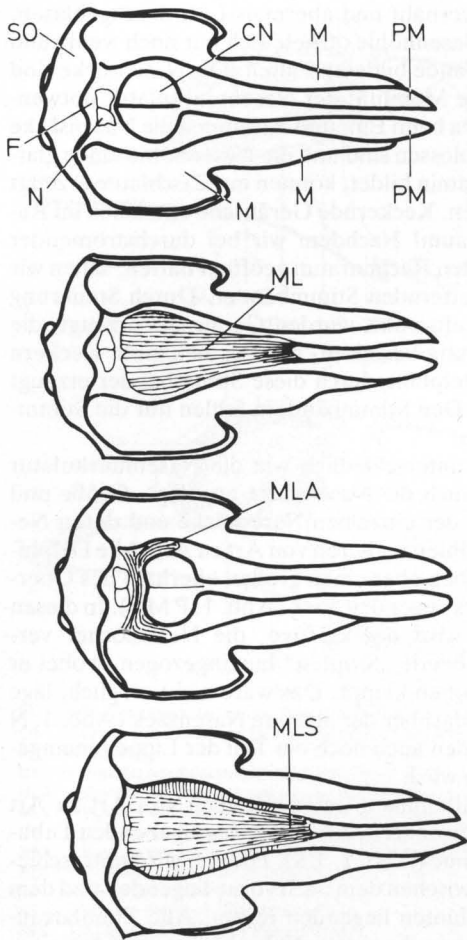
durchströmt. Danach habe ich den Oberkiefer- sack vernäht und abermals Luft durchgeblasen. Die Nasenhöhle öffnete sich nur noch wenig und die Wände bildeten Falten. Die Nasensäcke sind für die Mobilität der Nasenmuskulatur notwen- dig. Da beim Ein- und Ausatmen die Nasensäcke verschlossen sind und die Nasenhöhle einen glat- ten Kamin bildet, können nur Zischlaute erzeugt werden. Keckernde Geräusche entstehen im Ra- chenraum! Nachdem wir bei durchströmender Luft den Rachenraum geöffnet hatten, sahen wir die flatternden Stimmbänder. Durch Steuerung des Luftstroms wurden Geräusche erzeugt, die eindeutig beweisen, daß das bekannte Keckern der Delphine durch diese Stimmbänder erzeugt wird. Den Stimmbändern fehlen nur die Stimm- lippen.

So unterschiedlich wie die Nasenmuskulatur sind auch die Nasensäcke angelegt. Größe und Form der einzelnen Nasensäcke und deren Nebenhöhlen variieren von Art zu Art. Alle Delphi- ne haben aber einen großen oberhalb des Ober- kiefers liegenden Sack (Abb. 1, P M S). In diesen Sack wird der kräftige, die Nasenlöcher ver- schließende „Stopfen“ hineingezogen, wobei er nach oben klappt. Das wäre nicht möglich, läge nicht darüber der mittlere Nasensack (Abb. 1, N S) in den auch noch ein Teil der Lippe hineinge- zogen wird.

Vollkommen unterschiedlich von Art zu Art sind die oberen, das Blasloch umgebenden Tubu- larräume (Abb. 1, T S). Hierbei wird unter- schieden zwischen dem nach vorne liegenden und dem nach hinten liegenden Raum. Alle Tubularräu- me sowie die vielen Nebenräume sind mit eigen- en kleinen Muskeln ausgestattet, die die Verla- gerung der Haut beim Öffnen und Schließen des Blasrohres gewährleisten.

Diskussion

Der erste Versuch, die anatomischen Besonder- heiten der Delphinnase funktionell zu interpretieren, stammt von RAY (1671) nach SCHENKKAN (1977). Er fand „the valve that stops the nostrils“, also diejeni- gen Teile, die man als den weichen Stopfverschluß oder „nasal plugs“ bezeichnen kann. Es folgten meh- rere Arbeiten, in denen man bei verschiedenen Arten den anatomischen Bau der Nase mehr oder weniger ausführlich untersucht hat, wie z. B. BAER (1826), SIBSON (1848), RAWITZ (1900), GRUHL (1911), HANKE (1914), KERNAN & SCHULTE (1918) und SCHULTE & SMITH (1918). Über die Nasenmuskulatur berichten u. a. HUBER (1930) und MORIS (1969).



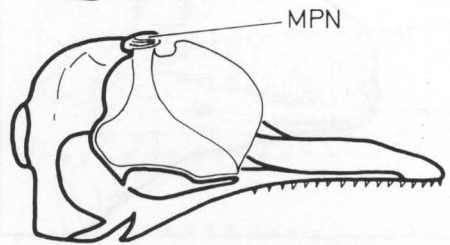
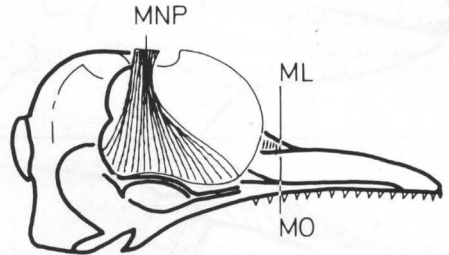
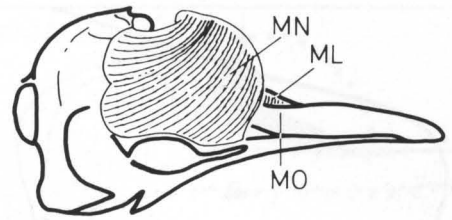
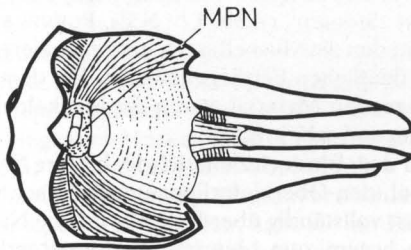
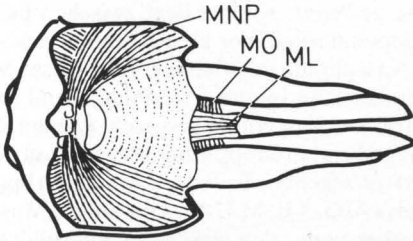
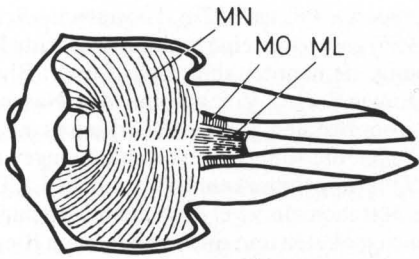
2. Lage der einzelnen Muskeln der Nasenmuskulatur.

Nach der Entdeckung und Erforschung des sogenannten Echolot- oder Sonarsystems der Cetacea (FRASER 1947; FRASER & PURVES 1954; LILLY 1961, 1962; NORRIS 1969 u. a.), das den Delphinen eine Ultraschallorientierung ähnlich wie bei den Fledermäusen ermöglicht (GRIFFIN 1958 u. a.), suchte man nach Zusammenhängen dieses Systems mit den anatomischen Besonderheiten der Delphinnase. Besondere Aufmerksamkeit widmete man dabei den auffälligen Nebenhöhlen der Nase (FRASER & PURVES 1960; LAWRENCE & SCHEVILL 1956; SCHENKKAN 1972, 1973, 1977; SCHENKKAN & PURVES 1973; PURVES & PILLERI 1974 u. a.).

Die damit im funktionellen Zusammenhang stehende Gesichtsmuskulatur ist ebenfalls untersucht worden. Die neuesten Erkenntnisse in dieser Rich-

tung findet man in den Arbeiten von MEAD (1975) und PURVES & PILLERI (1978). Ausgehend von der letztgenannten Arbeit will ich meine eigenen Ergebnisse einem Vergleich unterziehen.

PURVES & PILLERI (1978) untersuchten die Anatomie des Nasenverschlusses am Kleinen Schwertwal (*Pseudorca crassidens*) und beschrieben ausführlich die des Langschnabel- oder Rauhzahndelphins (*Steno bredanensis*). Sie vertreten die Meinung, daß die festgestellte Anordnung mit kleinen Abweichungen für alle Delphinartigen (Delphinoidea) zutrifft. Die ihrem Text zur Erklärung beigefügten Zeichnungen der Nasenanatomie sind von *Steno bredanensis*, die schematischen Funktionszeichnungen von *Pseu-*



- CN = Cavum nasi – knochiger Teil der Nasenhöhle – Nasenloch
 F = Os frontale, Stirnbein
 M = Os maxillare, Oberkiefer
 ML = Musculus maxillolabialis, Oberkieferlippenmuskel
 MLA = Musculus maxillolabialis pars arcuata, gebogener Teil
 MLS = Musculus maxillolabialis superior, oberer Oberkieferlippenmuskel
 MN = Musculus maxillonasalis, Oberkiefernasenmuskel

- MO = Musculus orbicularis oris, Lippenringmuskel
 MNP = Musculus maxillonasalis pars posterior, oberer Nasenverschlußmuskel
 MPN = Musculus procerus nasi, Blaslochöffner
 N = Os nasale, Nasenbein
 NP = Nasenpolster (Nasal plug)
 P = Os parietale, Scheitelbein
 PM = Os praemaxillare, Zwischenkiefer
 PMS = Großer Oberkiefersack (Praemaxillar sac)
 SO = Os supraoccipitale, Hinterhauptsbein

dorca. Beim *Steno bredanensis* tritt aber die Asymmetrie evident hervor als bei allen anderen Delphinen.

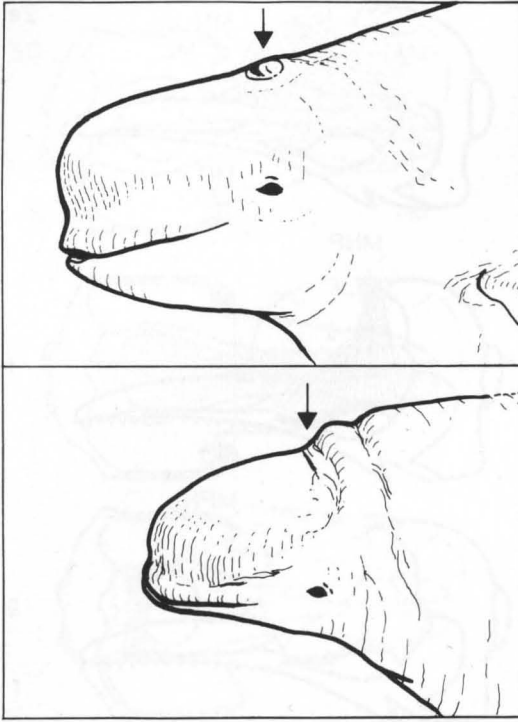
Die Zeichnungen zeigen eine sehr nach links verlagerte Nasenöffnung, wodurch auch die Muskulatur starken asymmetrischen Veränderungen unterworfen ist. Ich habe bei den vielen von mir bearbeiteten Schädeln keine größeren Abweichungen von der Symmetrie gefunden, als sie mir von terrestrischen Säugetieren her bekannt sind. Eine Ausnahme bilden oft nur die Nasenlöcher und deren Umgebung, was aber bei einer so starken Umbildung nicht verwunderlich

ist. Ich verfüge über eine Reihe von Schädeln, bei denen die Nasenlöcher symmetrisch liegen. Schädel von älteren Tieren sind asymmetrischer als die von Jungtieren der gleichen Art. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, daß die Lebensweise während des Wachstums einen Einfluß auf die Verformung des Schädels hat. Die Nasenmuskulatur ist nach PURVES & PILLERI zweifellos von den einzelnen Elementen der Gesichtsmuskulatur der terrestrischen Säugetiere abzuleiten. Da aber die mimische Muskulatur der Delphine im Laufe ihrer Evolution starken Umwandlungen unterlag, ist sie mit der von terrestrischen

2e

f

g



3. Äußere Mimik der Nase beim Belugawal (*Delphinapterus leucas*). Oben: geöffnete Nase, unten: geschlossene Nase. – Nach DOZIER 1980: 128.

Säugetern nur schwer vergleichbar. Muskeln wurden vollkommen umfunktioniert, verschmolzen miteinander oder wurden zurückgebildet. Dies wird auch durch die vereinfachten Gefäße und Nerven bestätigt, deren Verästelung nicht mehr so kompliziert aufgegliedert ist wie die der Landsäugetiere. Durch die Bearbeitung vieler Delphine bin ich zu konkreten Vorstellungen der Evolution gelangt; ich werde darauf später zurückkommen.

Die radiär angelegte Oberflächenmuskulatur besteht aus drei gut voneinander trennbaren Paketen. Die höchstliegenden sind die das Blasloch nach hinten öffnenden Muskeln. Sie ziehen vom hinteren oberen Rand über den hinteren Nasenmuskel hinweg rechts und links um die Nasenbeine herum zum mittleren Teil der Stirnbeine. Angespannt ziehen sie den hinteren Teil des Blasloches nach hinten auf, wobei der darunterliegende hintere Nasenmuskel mitgezogen wird (Abb. 1, MPN). Aufgrund seiner Lage und seiner Ansätze handelt es sich hier um den *Musculus procerus*

nasi (PURVES & PILLERI 1978). LAWRENCE & SCHEVILL (1956) gaben ihm eine funktionsgerechte Bezeichnung, sie nannten ihn „Post. Lip. of Blowhole Drawn Back“. Vor und auf den Nasenlöchern, vom rostralen Teil des Oberkiefers ausgehend, liegen die zum Nasenverschluß umgewandelten Oberlippenmuskeln (Abb. 1 b, ML). Die Öffner bestehen aus zwei übereinander gelagerten Muskelpaketen und sind medial durch Bindegewebe getrennt. Kaudal liegt zwischen beiden Oberlippenmuskeln der kleine Frontalsack. Die in die Nasenhöhle mündenden Teile dieser Muskeln sind dick und wulstig, sie ähneln den Lippen terrestrischer Säugetiere. Im geschlossenen Blasloch liegt die obere Lippe auf dem gegenüberliegenden gebogenen Teil des Oberkieferlippenmuskels (Abb. 1 b, ML A). Das untere Muskelpaket überspannt den Nasensack und bildet die dicken „Stopfen“ (Abb. 1 b, NP). PURVES & PILLERI fanden die Muskelfasern stark reduziert, mit einer deutlichen Fettdegeneration. Bei dem mir vorliegenden Material waren die Muskelpakete fettarm und sehr kräftig.

Vor dem Blasloch zieht sich der hintere Nasenmuskel, den Oberkieferlippenmuskel nach vorn hin fast vollständig überdeckend, um die Nasenhöhle herum zum hinteren äußeren Rand des Oberkiefers (Abb. 2 e, MN). Er verschließt die Nasenhöhle von vorne, wobei er gleichzeitig die darunterliegende Muskulatur mit dem „Stopfen“ auf die Nasenlöcher drückt. PURVES & PILLERI (1978) haben beim *Steno bredanensis* am vorderen Teil des Nasenmuskels einen anderen Verlauf festgestellt. Hier zieht er sich dicht vor dem Blasloch entlang; er drückt also hauptsächlich nur die Nasenhöhle zu und überdeckt die Oberkieferlippenmuskel nur wenig. Dieser Nasenverschluß ist nicht optimal, da er wenig Druck auf die Oberlippenmuskulatur ausübt. Hinter dem Blasloch zieht sich der hintere Nasenmuskel über den Vestibularsack hinweg entlang und drückt die Nasenhöhle von hinten zu. Die beiden Oberlippenmuskeln ziehen die „Stopfen“ nach vorne, wobei die kaudalen Enden angehoben werden. Dieser Druck setzt sich nach oben fort und hebt die Nasenmuskulatur an, die dadurch das Blasloch freigibt. Der dünne Muskel, der den vorderen Rand des Blaslochs nach vorne öffnet, liegt dicht unter der Haut und zieht sich vom Blasloch seitlich in die Tiefe. PURVES & PILLERI (1978) haben in ihm „The own intrinsic musculatur (to the diverticula i. e. anterior and posterior tubular sac)“ gesehen. Aufgrund seines Ansatzes dürfte

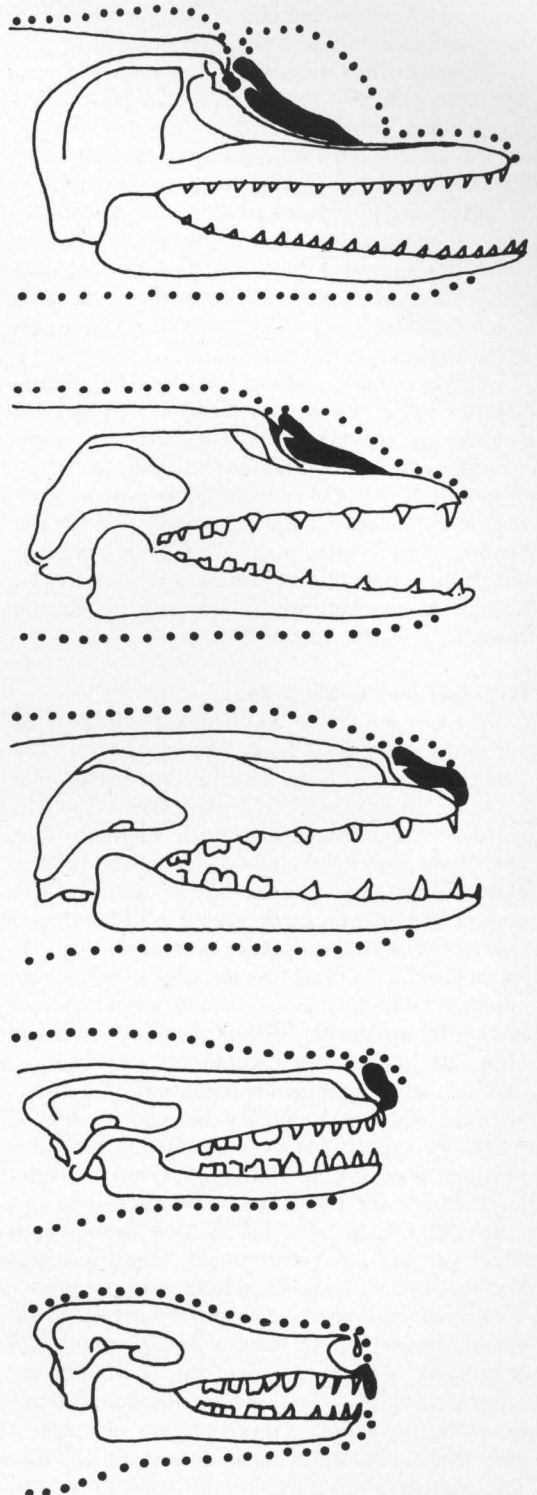
er aber auch auf den vorderen oberen Rand des Blaslochs Einfluß ausüben. Die nach oben drückende Oberkieferlippen-Muskulatur öffnet das Blasloch und verformt dadurch die darüberliegende „Birne“, von anderen Autoren auch „Melone“ genannt.

Seitlich setzen an der Lippenmuskulatur sehr dünne Muskeln an, die den Oberkiefersack zum Oberkiefer ziehen. Von diesem Muskel (Abb. 2 d, M O) spaltet sich vor den „Stopfen“ ein Muskelverband ab. Er zieht sich seitlich oberhalb der Nasenlöcher herum, die Nasenbeine noch teilweise überlagernd. Entspannt bildet er mit seinem dicken Bindegewebe und den Hauptpolstern einen dicken Wulst. Im angespannten Zustand ist er schmal und dünn. Fest an den Schädel angedrückt fällt er im Blasloch kaum auf. Diesen Muskel fand ich besonders gut entwickelt beim *Tursiops truncatus*. Seine Funktion ist für den Nasenverschluß von größter Bedeutung, verzahnt er sich doch mit den ihm gegenüberliegenden Lippenmuskeln. Unter dem Druck der darüberliegenden Muskeln wird der Nasenverschluß absolut wasserdicht (Abb. 1 b, M L A).

Um die Funktion der Nasennebenhöhlen (Tubular sacs) zu überprüfen, habe ich am Blasloch manipuliert. Zunächst habe ich durch die Luft-röhre Luft geleitet, was dem Ausatmen gleichkommt. Es zeigte sich, daß das Blasloch innerlich einen sehr glatten Kamin bildet. Die Lippen und Wülste wurden in die Nasensäcke gedrückt. Da ein lebendes Tier über seine Muskeln noch Einfluß auf das Blasloch nehmen kann, gehe ich davon aus, daß es noch weiter geöffnet und innerlich noch gleichmäßiger werden kann.

Werden die Nasensäcke nun verschlossen, so können sich die Lippen und Wülste nicht mehr zurückziehen. Das Blasloch bleibt innerlich uneben und öffnet sich nicht vollständig. Die Tubularräume sind also für die Mobilität der einzelnen Muskelpakete notwendig. Darüber hinaus müssen sie aber noch wasserdicht verschlossen werden. Daß unebene, sich oft miteinander verzahnende Wülste besser abschließen, als zwei glatt aufeinanderliegende Flächen, ist verständlich. Das Wasser muß möglichst früh abgehalten werden. Aus diesem Grund ist auch der Vestibularsack bei den meisten Walen mit besonders vielen Wülsten ausgestattet. Auch bei stärkstem Luftstrom gab es – außer dem bekannten Zischen –

4. Hypothetische Entwicklung der Nasenverschluß-muskulatur. ▶



keine Geräusche, da beim Ausatmen eben alle Nasennebenhöhlen verschlossen werden.

Weitere, den Nasenraum umgebende kleinere Muskeln sind von PURVES & PILLERI ausführlich beschrieben worden. Für den Verschlößmechanismus sind sie von untergeordneter Bedeutung. Ihre Hauptaufgabe ist, das stark dehnbare Gewebe um die Tubularräume zu ordnen. Ganz besonders die um den vestibularen Nasensack liegenden Muskeln sind Dilatatoren, die im postmortalen Zustand oft angespannt bleiben und dadurch den Vestibularsack größer erscheinen lassen, als er beim lebenden Individuum ist.

Bei den Arbeiten an der Nasenverschlußmuskulatur stellte sich immer wieder die Frage, wie sich die evolutionäre Umwandlung der mimischen Facialismuskulatur landlebender Säugetiere in so eine perfekte wasserdichte Anlage vollzog. Wir haben hier ein Paradebeispiel für die Orthogenese, wie es KUHLE (1977) beschrieben hat. Eine hypothetische Betrachtung zur Evolution der mimischen Muskulatur möchte ich nun anschließen.

Hypothetische Betrachtung

Nach OELSCHLÄGER (1978) haben sich die Wale aus den carnivoren Creodonten entwickelt. Die Creodonten waren großköpfige, langschwänzige, auf dem Lande lebende Säugetiere, die den Huftieren nahestanden. Pferde können ihre Oberlippe so weit anheben, daß sie einen Teil der Nasenlöcher überdecken. SLIJPER (1962 a, b) vergleicht zeichnerisch den Kopf des Pferdes mit dem des Schweinswals. Auch die Carnivoren verfügen über mimische Muskeln, die die Oberlippe anheben können. Wenn wir davon ausgehen, daß die Vorfahren der Wale den Carnivoren und den Huftieren nahestanden, kann man annehmen, daß sie auch eine ähnelnde Muskulatur besaßen. Weil die Wale von Landsäugetieren abstammen, hatten sie zunächst keine verschließbare Nasenöffnung. Diese brauchten sie aber, um Nahrung aus dem Wasser aufnehmen zu können.

Ich gehe davon aus, daß die den Lebensraum Meer erobernden Tiere mit der Oberlippe versuchten, die Nase zu verschließen. Im Laufe der Evolution verlängerte sich der Oberkiefer, die Nasenöffnung wanderte zurück, die Nasenbeine verkürzten sich. Heute liegt die Nasenöffnung vor der Stirn, und von den Nasenbeinen sind nur noch Reste zu sehen. Die Oberlippe verlängerte sich, um die Nasenlöcher abdecken zu können. Die mimische Nasenmuskulatur veränderte ihre

Lage nicht wesentlich, und die Oberlippe schob sich darunter. Am Ende der Entwicklung ist die mimische Muskulatur der Nase und die der Oberlippe zum Nasenverschluß umgewandelt (Abb. 4).

Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit zeigt, daß die Nasenverschlußmuskulatur der Delphine in ihrer Komplexität nur unter Berücksichtigung aller Faktoren verstanden werden kann: Funktion, Anatomie sowie deren evolutionäre Entwicklung. Keckernde Geräusche werden nicht im Blasloch erzeugt, sie können höchstens durch die geöffnete Nasenhöhle geleitet werden. Da die mimische Veränderung der „Birne“ von den Verschlußmuskeln verursacht wird, ist auch die Spekulation über die Fokussierung der Sonarstrahlung durch die „Birne“ kaum haltbar.

VON PURVES & PILLERI (1978) wurde die Nomenklatur weitgehend übernommen und nur dort verändert, wo es neue Erkenntnisse erforderten. Die ganze Nasenverschlußmuskulatur entspricht der Facialismuskulatur terrestrischer Säugetiere und hat sich aus den Muskeln von Lippe, Nase und Stirn gebildet. Als Anregung ist von mir die hypothetische Betrachtung über die evolutionäre Veränderung der Facialismuskulatur bei Delphinen anzusehen, die, da ja Weichteile nur selten fossilisiert werden, wohl kaum bewiesen werden kann.

Danksagung

Bei Herrn Prof. Dr. MILAN KLIMA möchte ich mich für die Anregungen und die kritische Bearbeitung des Manuskripts herzlich bedanken.

Verfasser: GÜNTHER BEHRMANN, Institut für Meeresforschung Bremerhaven, Abt. Nordseemuseum, Am Handelshafen 12, D-2850 Bremerhaven.

Schriften: BAER, K. E. VON (1826): Die Nase der Cetaceen. – Isis, 811–847; Jena. * DOZIER, T. A. (1980): Wale und andere Säugetiere des Meeres. – (Chr. Andersen-Verlag) München. * FRASER, F. C. (1947): Sound emitted by dolphins. – Nature, **160**: 1–759; London. * FRASER, F. C. & PURVES, P. E. (1954): Hearing in cetaceans. – Bull. brit. Mus. nat. Hist. (Zool.), **2** (5): 101–114. * FRASER, F. C. & PURVES, P. E. (1960): Hearing in cetaceans. Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear in recent cetaceans. – Bull. brit. Mus. nat. Hist. (Zool.), **7** (1): 1–140. * GRIFFIN, D. R. (1958): Listening in the dark. The acoustic orientation of bats and man. –: 1–413; (Yale Univ. Press.) New Haven. * GRUHL, K. (1911): Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Cetaceennase. – Jena. Z. Naturwiss., **47** (3): 367–414. * HANKE, H. (1914): Die Na-