

Günther Behrmann

**Anatomie des Zahnwulkopfes 2
Anatomy of the Toothed Whale Head 2**



**4. Auflage
Bremerhaven
2000**

**Anatomie des Zahnwulkopfes
2. Teil:
Kapitel 6, 7 und 8
4., neu bearbeitete Auflage**

**Anatomy of the Toothed Whale Head
2. Part:
chapter 6, 7 and 8
4th new revised edition**

**Alle Rechte vorbehalten
Copy rigght by
Günther Behrmann
Präparator und Museumsleiter a. D.
im Nordseemuseum Bremerhaven**

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

Inhalt

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

1. Teil

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

2. Teil

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

Stichworte 318

Contents

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

1 Part

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

2. Part

- Chapter 6:** The skin (Integumentum commune) 171
6.1. Layers of the skin 171
6.2. Hairs 181
6.3. Metabolism 187
6.4. Calcium concretions 187
6.5. Skin colour 195
Chapter 7: The peripheral nerve endings in the skin 199
7.1. The nervous end-corporcles 199
7.2. The nerves of the face 241
Chapter 8: The central nervous system 245
8.1. The architecture of the brain 248
8.2. The cerebellum 268
8.3. Morphology of the neurons and glial cells 275
8.4. Contents of the cortical layer 290
Head words 318

6. Kapitel

Die Haut (Integumentum commune)

6.1. Hautlagen

Die Wale besitzen eine eigene Hautform (Spearman, 1973), die mit der anderer Wirbeltiere nicht vergleichbar ist (Abb. 102). Mechanisch gleicht die Walhaut einem gummiartigen wasserdichten Taucheranzug, der immer straff am Körper anliegt und eine Faltenbildung verhindert. Die Wale besitzen keine Schweißdrüsen, die Haut hat also keine Poren. Die Walhaut muß absolut dicht sein, Infektionen verhindern sowie vor Aufweichung durch das Wasser und vor dem Verlust von körpereigenem Wasser schützen.

Der Vertikalschnitt durch die Walhaut zeigt zwei deutlich voneinander getrennte Schichten. Die dunkle Oberhaut (Epidermis) kann im Kopfbereich bis zu 5 mm dick sein (Abb. 102, 1 - 3). Zur Ausbildung einer Hornhaut kommt es nicht, und auch, die bei Landtieren darunter liegende Hautschicht (Stratum Lucidum) fehlt. Allerdings verflachen die oberen Hautzellen und bilden eine bis zu 300 µm dicke parakeratotische Lage (Abb. 103, 1 und Abb. 104), die wie es bei Pottwalen oft beobachtet wurde abgestreift werden kann. Ein verhorntes Epithel (Abb. 105) wurde bisher nur beim Urwal *Basilosaurus cetoides* Owen, 1839 (Abel, 1911) und beim Entenwal (*Hyperoodon ampullatus*) nachgewiesen (Behrmann, 1998). Nur die Zunge der Wale besitzt eine etwa 300 µm dicke Hornhaut (Stratum cornea) (Abb. 103). Der Hauptanteil der Epidermis (Abb. 105) besteht aus Stachelzellen (Stratum spinosum). Die untere Begrenzung der Epidermis ist die einlagige Basalschicht (Stratum germinativum). Auf der Basalschicht liegen die großen Melanocyten (Abb. 106 und Abb. 107) deren Produkt, die Melaninkörnchen, die Haut dunkel färben.

Die unmittelbar unter der Basalschicht liegende Hautregion ist reich an Langerhans'schen Zellen (Abb. 108 und Abb. 109), die ebenfalls dunkle Körnchen enthalten, aber zum Immunsystem gehören.

Chapter 6

The skin (Integumentum commune)

6.1. Dermal layers

Whales have special kind of a skin (Spearman, 1973), which is not comparable to other vertebrates (Fig. 102). The skin of whales is, in a mechanical sense like a waterproof rubber dress of divers covering tightly the body and preventing the formation of skin-folds. In fact, whales have no perspiration glands, and their skin has therefore no pores. The whale-skin has to be absolutely tight and has to prevent the loss of body fluid, the softening of the skin, and skin infections.

In the vertical section of the whale-skin two layers become visible, clearly separated from each other. In the head region the dark epidermis has a thickness of approximately 5 mm (Fig. 102, 1 - 3). A cornea and the stratum lucidum do not exist. On the outer side of the epidermis (Stratum granulosum) the cells become flat and the layer with a thickness up to 300 µm gets a parakeratotic shape (Fig. 102, 1 and Fig. 104). This layer can be pulled off, what can be observed with sperm-whales. A horny epithel (Fig. 105) is only known from the ancestor of the whales, *Basilosaurus cetoides* Owen, 1839 (Abel, 1911), and from the bottlenose whale (*Hyperoodon ampullatus*) (Behrmann, 1998). Only the tongue of whales is covered with a cornea (Stratum cornea), and nearly 300 µm thick (Fig. 103). The main part of the epidermal layer (Fig. 105) consists of prickle-cells (Stratum spinosum). The lower boundary of the epidermis is the very thin basal-layer (Stratum germinativum). On this basal-layer large pigmented cells (Melanocytes) are installed, the melanosomes of which turn the skin into very dark in this part (Fig. 106 and Fig. 107).

In the skin region below the basal-layer exists an accumulation of cells of Langerhans (Fig. 108 and Fig. 109). These cells also contain dark pigment granules belonging to the immune system.

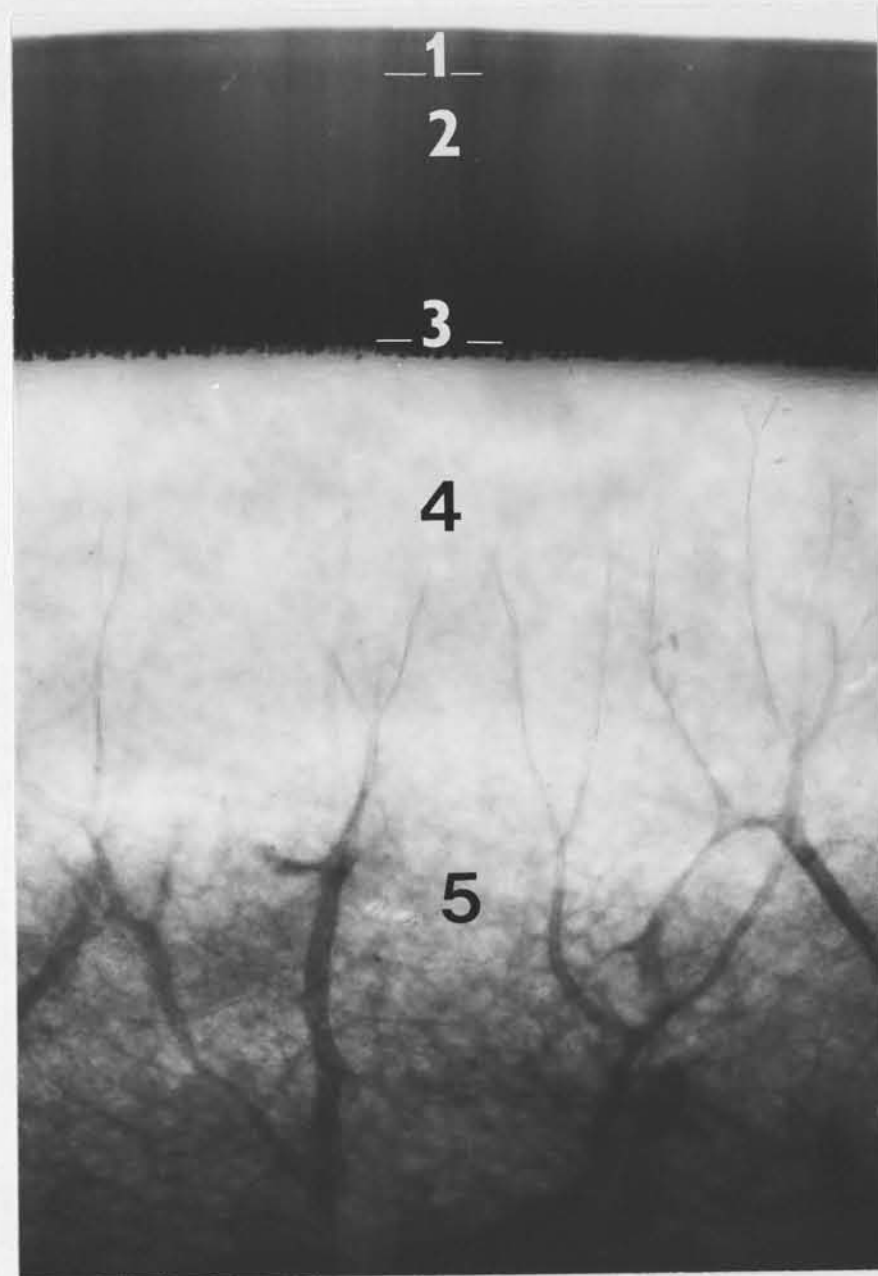


Abb. 102. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Vertikalschnitt durch die Haut, Vergr. 10 x. Foto: Behrmann

Fig. 102. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Vertical section through the skin, magnification 10 x. Photo: Behrmann

1. Stratum granulosum - hornhautartige Schicht, - parakeratotic layer
2. Stratum spinosum - Stachelzellenschicht - prickle cell layer
3. Stratum germinativum - Basalschicht - basal layer
4. Corium - Lederhaut - leathery layer
5. Speckschicht mit großen Blutgefäßen - Blubber with big blood vessels.



Abb. 103. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Hornhautlagen auf der Zunge. Färbung: H / E, Vergr. 100 x.
Foto. Behrmann

Fig. 103. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Layers of horny skin on the tongue. H / E stained,
magnif. 100 x. Photo: Behrmann

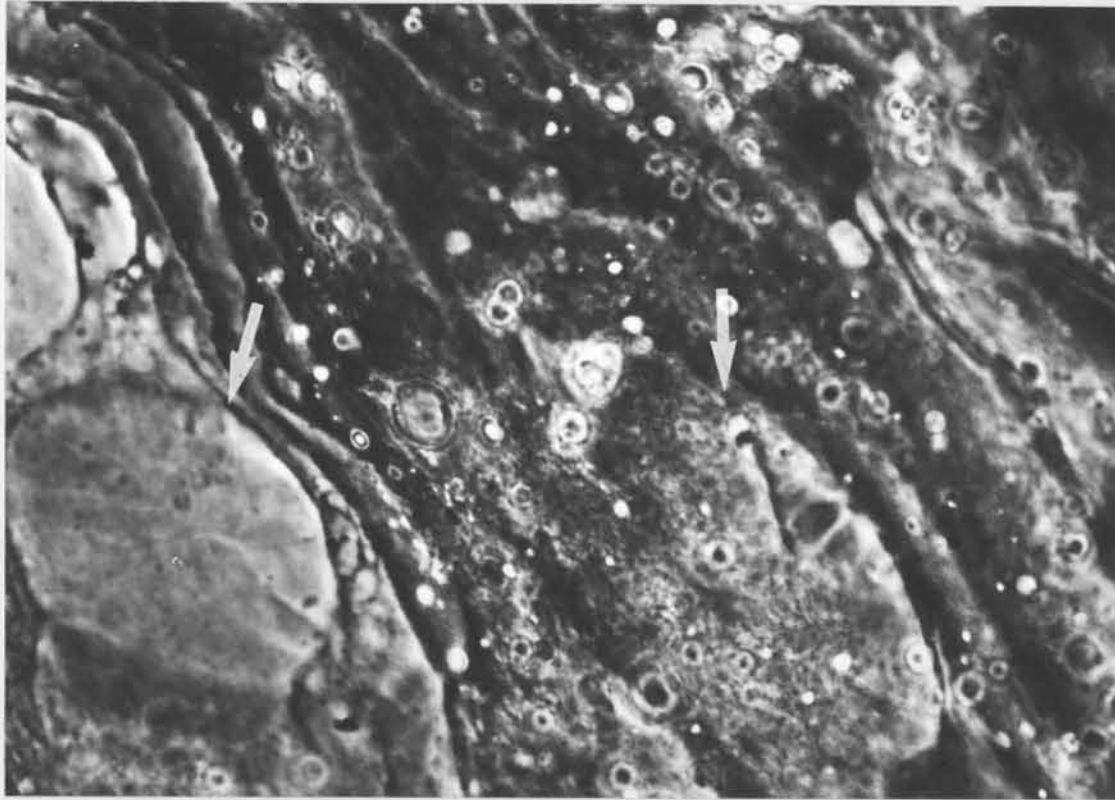


Abb. 104. *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821), Groß Tümmler. Einzelne Keratinozyten wurden in der parakeratotischen Epidermis bei vielen Zahnwalenarten gefunden. H / E Färbung, 1000. Foto: Behrmann

Fig. 104. *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821), bottlenose dolphin. In the parakeratotic layer of the epidermis of many toothed whale species single keratinocytes were found. (H / E stained, magnification 1000 x. Foto: Behrmann

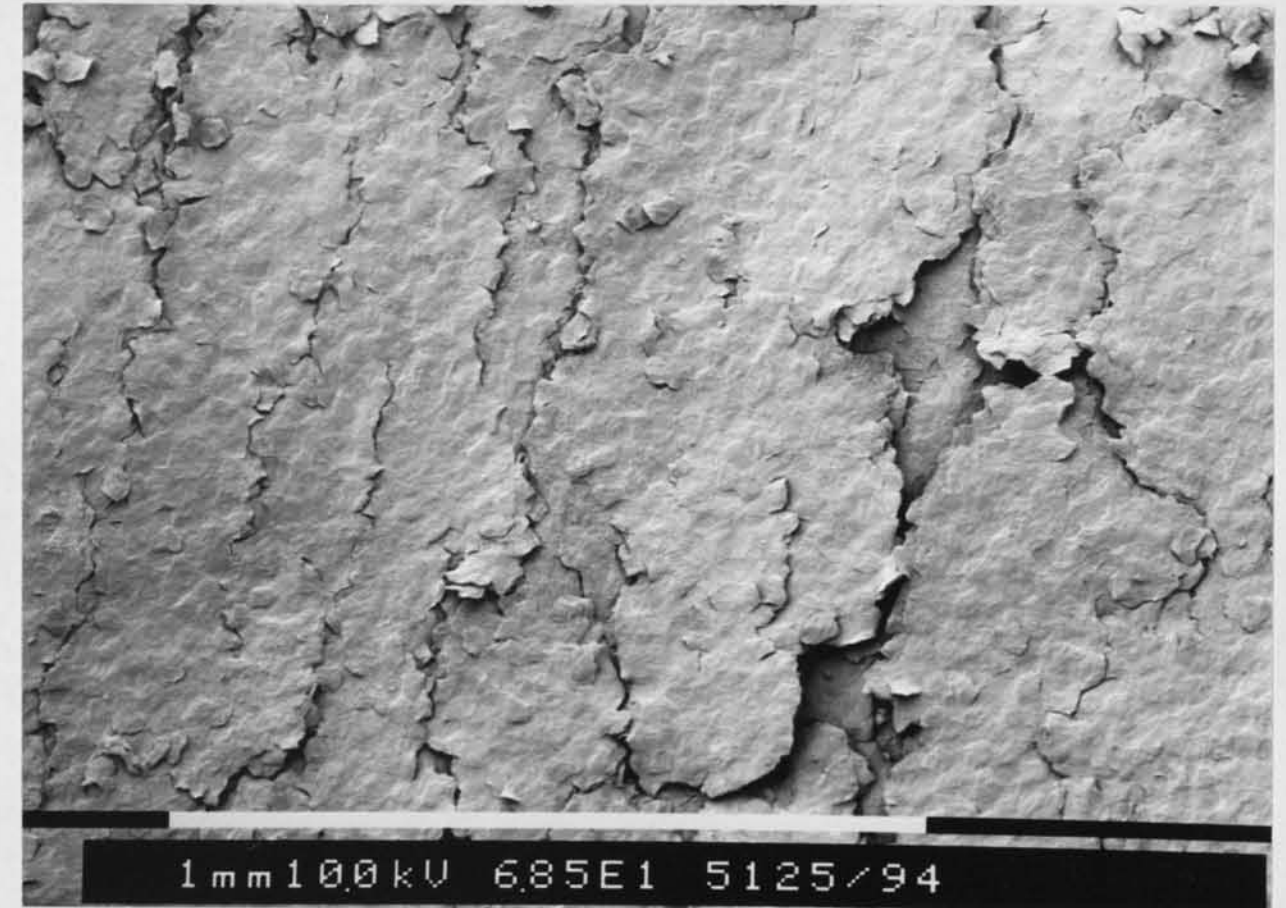


Abb. 105. *Hyperoodon ampullatus* (Forster, 1770), Entenwal. Die vollkommen verhornte Epidermis besteht aus zusammengewachsenen sechskantigen Hornschuppen. Foto: Bock

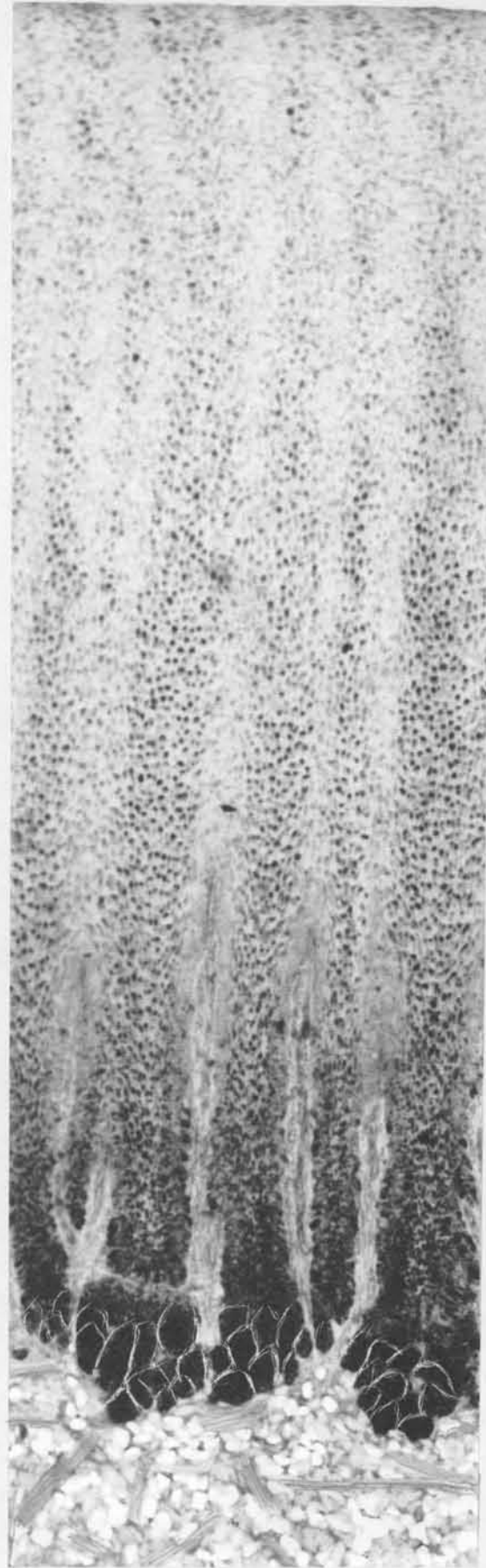
Fig. 105. *Hyperoodon ampullatus* (Forster, 1770) northern bottlenose whale. Six-edged scales have grown together and formed the totally horny plate-epidermis. Photo: Bock

Abb. 106. Weißseitendelphin
Lagenorhynchus acutus (Gray,
1828). Vertikal Schnitt durch die
Epidermis. H/E-Färbung,
Vergr. 100 x.

Nagelartig verbinden sich in der
Stratum papillare Epidermis und
Corium. Auf der nicht
erkennbaren Basalschicht sitzen
die dicken Melanocyten
(Abb. 105). Foto: Behrmann

Fig. 106. White-sided dolphin
Lagenorhynchus acutus (Gray,
1828). Vertical section through
the epidermis. H/E-stained,
magnification 100 x.

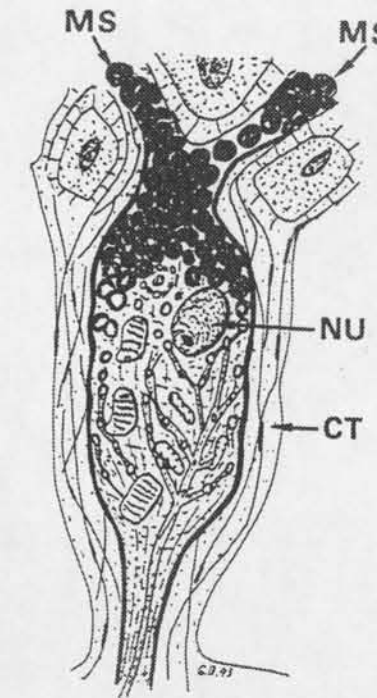
The stratum papillare the
connection between the epidermis
and the corium is peg-like. The
non-visible basal layer is covered
with big melanocytes (Fig. 107).
Photo: Behrmann



SO₂-U



A.



B.

Abb. 107. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

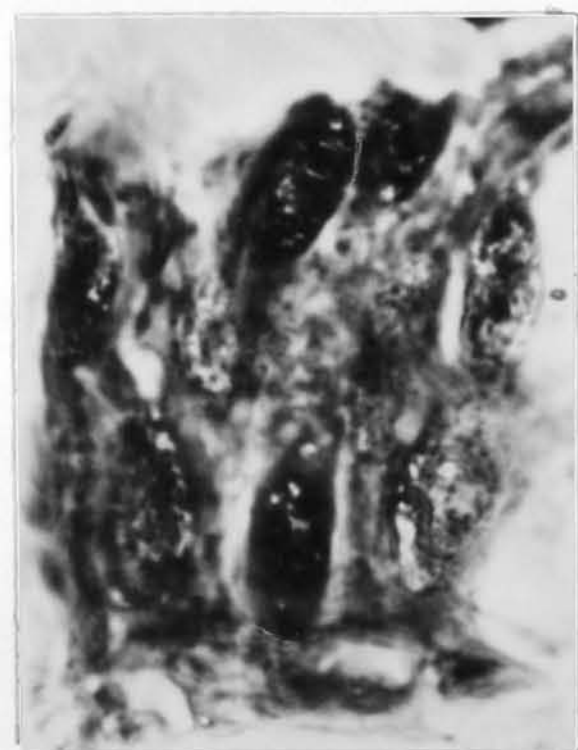
A. Melanocyt, Färbung H / E, Vergr. 1000 x. Foto: Behrmann

B. Melanocytenmodell, Länge einer Zelle um 15 µm. Bindegewebe (CT), Melanosom (MS), Zellkern (NU).

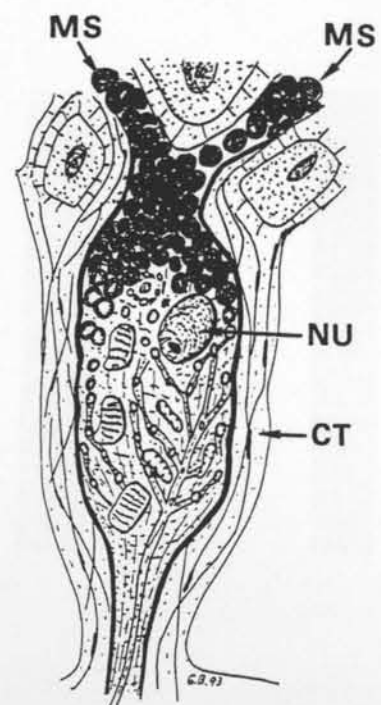
Fig. 107. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

A. Melanocyte, H / E stained, magnification 1000 x. Photo: Behrmann

B. Model of a melanocyte with a length of nearly 15 µm. Connective tissue (CT), melanosome (MS), nucleus (NU).



A.



B.

Abb. 107. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
A. Melanocyt, Färbung H / E, Vergr. 1000 x. Foto: Behrmann
B. Melanocytenmodell, Länge einer Zelle um 15 μm . Bindegewebe (CT), Melanosom (MS), Zellkern (NU).

Fig. 107. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
A. Melanocyte, H / E stained, magnification 1000 x. Photo: Behrmann
B. Model of a melanocyte with a length of nearly 15 μm . Connective tissue (CT), melanosome (MS), nucleus (NU).

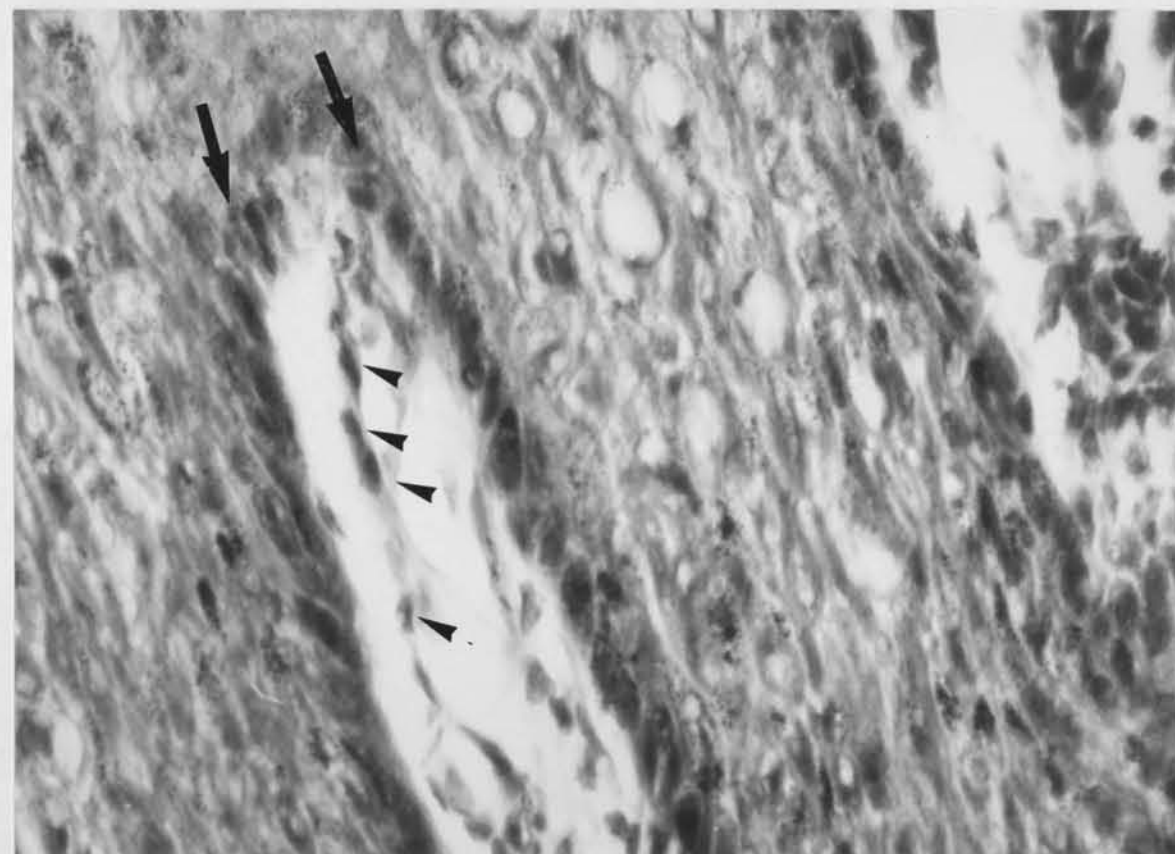
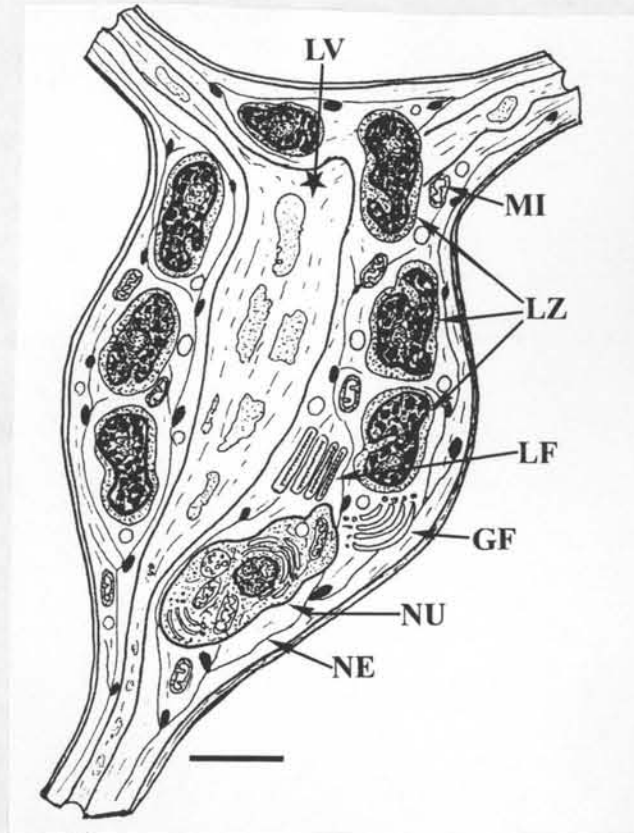


Abb.108. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
 Horizontalschnitt durch die Nagelschicht. Färbung: H / E,
 Vergr. 400 x. Foto: Behrmann
 An der Basalschicht (←) sind die dunklen Melanocyten erkennbar.
 Im hellen Corium liegen die dunklen Langerhans'sche Zellen (◄).

Fig. 108. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
 Horizontal section through the peg-like layer, H / E stained,
 magnification 400 x. Photo: Behrmann
 At the basal layer (←) dark melanocytes are visible. In the bright
 corium the dark cells of Langerhans are situated (◄).



A



B

- Abb. 109.** *Lagenorhynchus acutus* (Gray, 1828). Weißseitendelphin.
A. Querschnitt einer Langerhans Zelle, Färbung Toluidin / Eosin, Vergr. 1000. Die Langerhans Zellen gehören zum lymphatischen Immunsystem der Haut, sie entfernen enzymatisch Metabolismen und Fremdkörper (Phagozytose). Foto: Behrmann
B. Modell einer Langerhans Zelle. Golgi-Apparat (GF), Langerhans-Apparat (LF), das magenartig erweiterte Lymphgefäß mit Fremdkörper (LV), Lymphozyt (LZ), Mitochondrium (MI), Neurit (NE), Zellkern (NU). Maßstab 5 μm .

- Fig. 109.** *Lagenorhynchus acutus* (Gray, 1828). White-sided dolphin.
A. Cross section through a cell of Langerhans, Toluidin / Eosin stained, magnific. 1000 x. Cells of Langerhans belong to the lymphatic immune system of the skin, and remove metabolism and foreign corpuscles with the help of enzymes (phagocytose). Photo: Behrmann
B. Model of a cell of Langerhans. Golgi Field (GF), Langerhans Field (LF), the stomach-like enlarged lymphatic vessel contains foreign corpuscles (LV), Lymphocyte (LZ), Mitochondrium (MI), Nerve (NE), Nucleus (NU). Scale 5 μm .

Epidermis und die Lederhaut (Corium) sind nagelartig verbunden (Stratum papilosum). Im Körperbereich ist das Geflecht von Bindegewebsbündeln in der Lederhaut sehr weitmaschig, so daß dazwischen reichlich Platz für Fettzellen und Nervenendkörperchen ist. Dagegen sind die Bindegewebsbündel im Bereich der Fluken und Finnen sehr engmaschig verflochten und verstärkt, wodurch diese Hautderivate einen sehr stabilen Kern bekommen. Nervenstränge und Blutgefäße sind in der Lederhaut sehr dünn, wodurch diese farblos erscheint (Abb. 102).

Ohne eine sichtbare Abgrenzung ist die Lederhaut mit der darunter liegenden Unterhaut (Corium) verbunden. Die Bindegewebsfasern der Unterhaut sind sehr dünn und das Geflecht ist sehr weitmaschig. Zwischen den großen Maschen liegt die Speckschicht, die bei großen Walen bis zu 40 cm dick sein kann. Durch die Speckschicht ziehen viele und auch große Blutgefäße, was ein Hinweis darauf ist, daß hiermit die Körpertemperatur geregelt wird. Im Bereich zwischen Lederhaut und der Speckschicht können die größeren Gefäße zusammengezogen werden, die Haargefäße in den beiden äußeren Hautschichten werden dann nicht mehr mit warmen Blut versorgt, kaltes Blut kann nicht in den Körper zurückfließen, womit die Auskühlung des Körpers verhindert wird (Abb. 102).

6.2. Haare

Alle Zahnwale haben sehr stabile Schnurrhaare (faciale Vibrissen) auf der Nase (Abb. 110), von denen aber bei älteren Tieren meistens nur die Haarwurzeln erhalten bleiben. Die Zahl der Schnurrhaare ist unterschiedlich und ob sie wie Sinneshaare nervöse Verbindungen haben, ist nicht bekannt.

Auch vom embryonal noch angelegten Haarkleid (Abb. 111) bleibt bei alten Tieren nichts erhalten. Bei jungen Schweinswalen wurden häufiger Körperhaare gefunden. Meistens werden diese aber, ehe sie an der Oberfläche sichtbar werden, resorbiert. Wenn die Körperhaare herauswachsen, brechen sie ab. Durch die Haarkanäle können Bakterien eindringen und akneartige Entzündungen erzeugen (Behrmann, 1995, 1999 a). Nach der Heilung bleiben Narben über einen längeren Zeitraum erhalten (Abb. 112 und Abb. 113), die dann oft für als Parasitenbefall gehalten werden.

The Epidermis and cutis (Corium) are peg-like (Stratum papillosum) connected. On the body, the wicker-work of connective tissue bundles show meshes of very large size and within the wicker-work many fat-cells and nervous end-corpuscles are installed. In contrast connective tissue bundles in the flukes and fins have a small size meshes and are strengthened, which stabilizes the centre of these skin derivatives. The nerve-strings and the blood vessels penetrating the cutis are very fine, therefore the cutis looks colourless (Fig. 102).

Without any visual boundary the cutis layer is connected with the subcutis (Tela subcutanea, al. Corium). The fibres of connective tissue are very thin and their wicker-work has large size meshes. These meshes include the blubber which in big whales can have a thickness up to 40 cm. The subcutaneous blubber is penetrated by numerous and often large blood vessels, which indicate that the body temperature is controlled by them. In the area between the cutis and the blubber the largest blood vessels are contractible thus interrupting the warm blood supply of the small peripheral blood vessels; of the same time, the cold blood cannot return to the body, what prevent any form of undercooling (Fig. 102).

6.2. Hairs

All toothed whales carry very stable moustache hairs (faciale Vibrissen) on their noses (Fig. 110), which in older animals get lost so that only the roots overcome. The number of moustache hairs is different and their functions or their nervous connections are unknown.

From the embryonal hairs covering the whole body (Fig. 111) none remain in older animals. But frequently on juvenile harbour porpoises body hairs are found. These are often resorbed once they become visible on the surface. In case however, they grow up, they break, bacteria occupy the hair channel, and an akne like skin infection results (Behrmann, 1996, 1999 a). After the healing (Fig. 112 and 113) scars remain visible for a long time, which is often falsely regarded as parasite attacks.

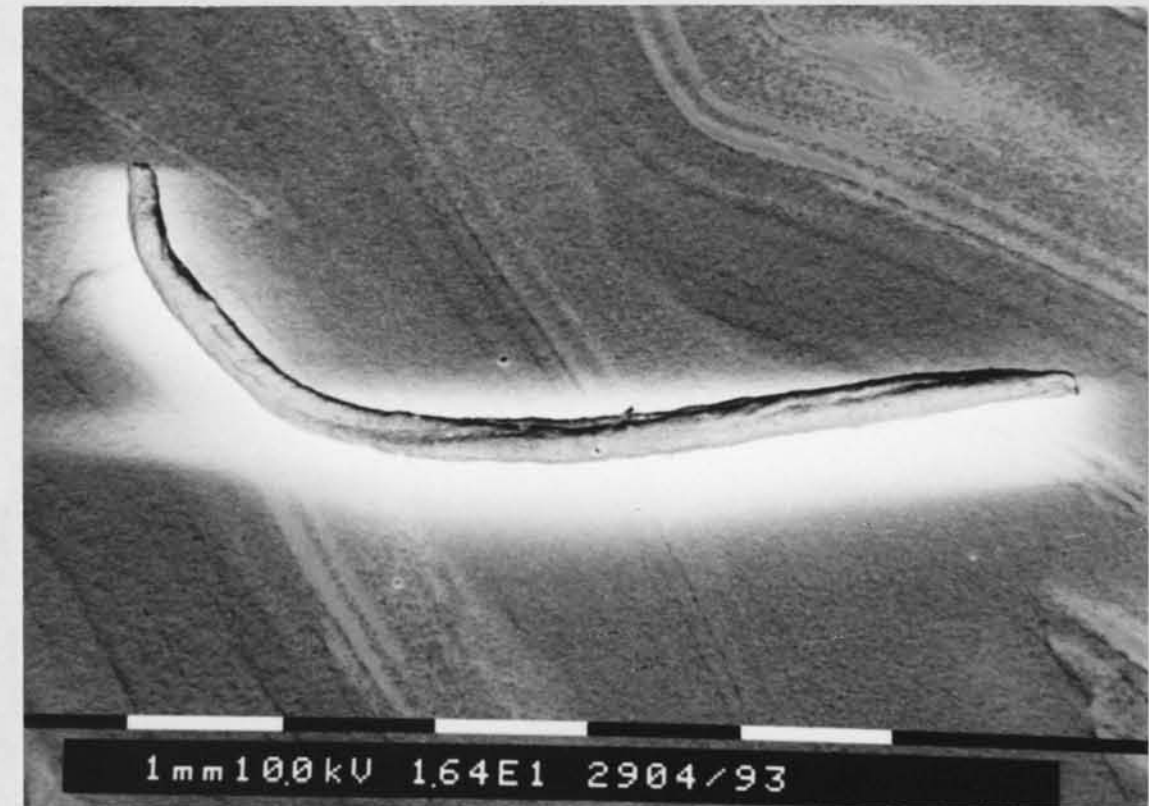


Abb. 110. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Ein Schnurrhaar (faciale Vibrisse). Foto: Bock

Fig. 110. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
A moustache hair (facial vibrisse). Photo: Bock

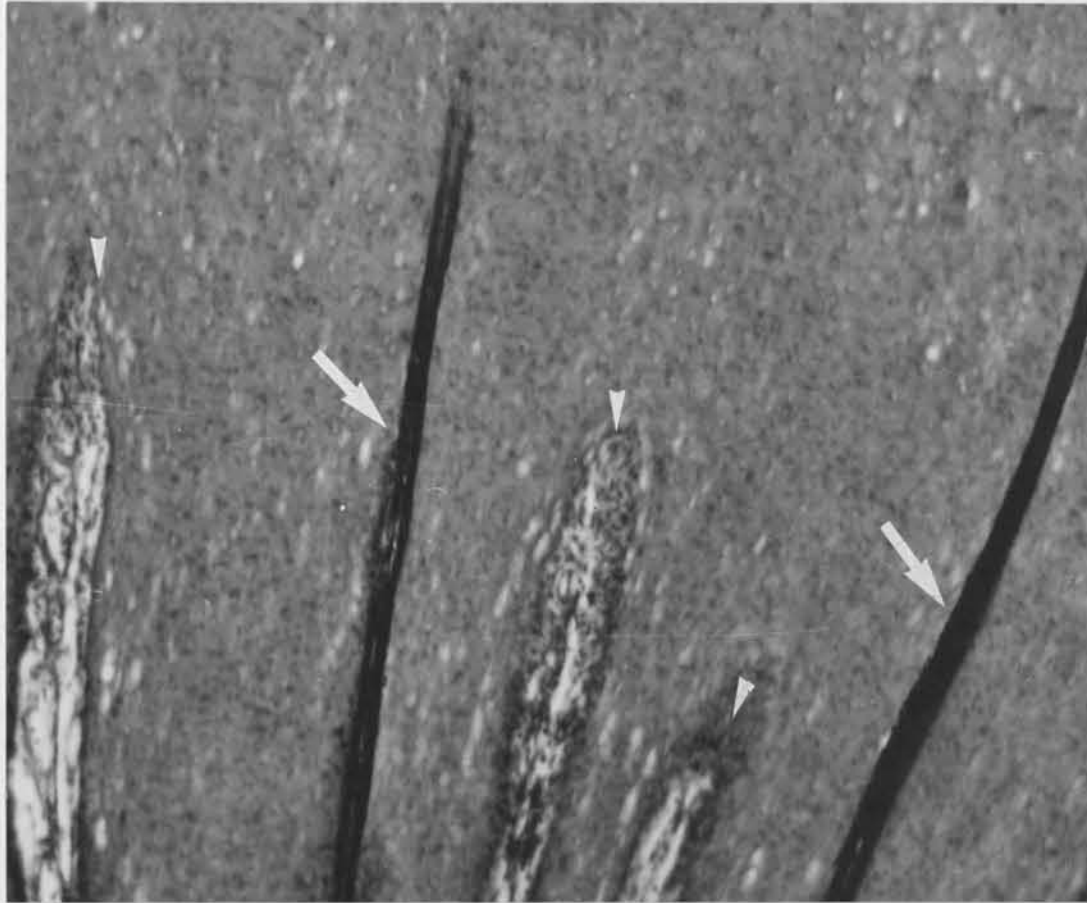


Abb. 111. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Haarrudimente (→) in der Nasenhaut. Färbung:
H / E, Vergr. 100 x. Foto: Behrmann

Fig. 111. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Nose skin with hair-remainders (→).
H / E stained, magnification 100 x. Photo: Behrmann

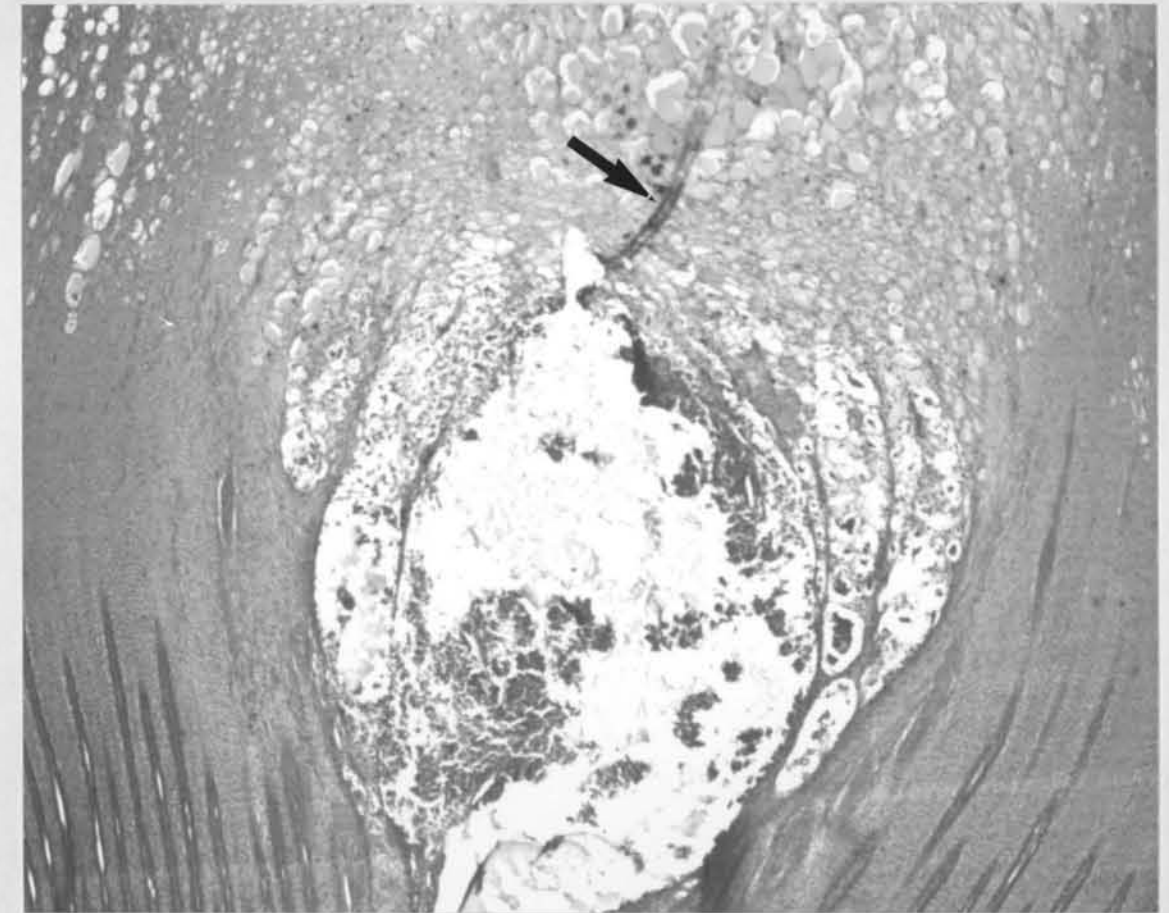


Abb. 112. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Eine haarakneartige Entzündung. Färbung: H / E, Vergr. 25 x.
Rest des Körperhaares (←). Foto: Behrmann

Fig. 112. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
A hair-akne like inflammation. H / E stained, magnification 25 x.
Remainder of the body hair (←). Photo: Behrmann

Abb. 113. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
 Von der Haarakne bleiben nur die trichterförmigen Narben.
 Foto: Schmidt

Fig. 113. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
 From the hair-akne only funnel-shaped scars remain.
 Photo: Schmidt

6.3. Metabolismen (Behrmann, 1996 a, 1998)

Wie bei allen Säugetieren werden auch bei den Walen die Metabolismen und Fremdkörper aus der Haut über das Lymphsystem entsorgt (Abb. 108 und 109). Einige Stoffwechselprodukte werden aber zurückgehalten (Harnsäure, Kalzium) und in der Haut ab- oder zwischengelagert. Die Walhaut enthält auch auffällig viel Kalzium, das in unterschiedlichen Formen und Verbindungen verwertet wird (Abb. 114).

Kalzium kann das Aufweichen der Haut verhindern. Die Faserproteine der Haut (Keratine) bilden Seitenketten, deren Enden negativ geladen sind. An diesen können sich die positiv geladenen H-Moleküle hydratartig anlagern, wodurch die Haut aufweicht. Dies kann verhindert werden, wenn an den Enden der Seitenketten anstatt der Wassermoleküle die ebenfalls positiv geladenen Ca²⁺-Ionen angebunden werden.

6.4. Kalkeinlagerungen (Behrmann, 1996 b, 1997, 1998 b)

Mikroskopisch erkennbar werden die Kalkeinlagerungen erst, wenn sich das Kalzium mit anderen Elementen verbindet und sich innerhalb der Zellen oder im umliegenden Bindegewebe globulare Partikel bilden. Matrixgebunden dringen die Calciumverbindungen schubweise in bestimmte Zellen (Osteocyten) ein (Abb. 115). Beginnt die Verkalkung der Zelle von der Zellwand her, entstehen harte, zwiebelschalenartige Konkretionen mit einem Durchmesser bis zu 15 µm. Geht die Verkalkung vom Zentrum der Zelle aus, entwickeln sich daraus die unterschiedlichsten Formen, die als Farbträger (Chromatophoren) dienen. Kleinere Fremdkörper, die in die Haut eingedrungen sind, werden vom Kalzium ummantelt. Diese bis zu 300 µm großen, körperfreundlichen "Verpackungen" erinnern an die Perlenbildung (Abb. 116).

Besonders auffällig, weil äußerlich sichtbar sind, die tuberkelartigen Kalkkonkretionen (Abb. 117) an den Vorderkanten der Arme, Finnen und Fluken (Behrmann, 1996 b). Sie wurden von Burmeister (1869) und von Kükenthal (1893) beschrieben und als Rudimente einer saurierartigen Hautpanzerung angesehen. Dies kann aber nicht möglich sein, denn Finnen und Fluken entstanden erst viel später, nämlich zu der Zeit, als sich die Vorfahren der Wale dem Leben im Meer anpaßten.

6.3. Metabolism (Behrmann, 1996 a, 1998)

As in all mammals, metabolic products and foreign corpuscles will be removed from the whale skin by the lymph system (Fig. 108 and 109). But some metabolic products (uric acid and calcium) are hold back and stored permanently or temporarily in the skin. The skin of whales also contains much calcium which exists in many different forms and chemical combinations (Fig. 114) (Behrmann,1996).

Calcium prevents the dissolution of the skin. The fibre protein of the skin (Keratin) forms side chains, the ends of which have a negative charge. At the tip of the negatively charged fibres positively charged H-molecules can be tie up hydrate like, which leads to a dissolution of the skin. This can be prevented by attaching to the tips of the protein fibres equally positiv by Ca^{2+} ions instead of water molecules.

6.4. Calcium deposits (Behrmann, 1996 b, 1997, 1998 b)

The deposition of calcium in the cells is microscopically recognizable only when calcium is combined with other elements, and if with in the cells or in the surrounding connective tissue global particles are formed. Matrix bound the calcium combinations penetrate step by step into distinct cells (Osteocytes) (Fig. 115). If the calcification of the cell starts from the cell membrane, hard onion-skin like concretions with a diametre of up to 15 μm originate. If the calcification starts in the centre of the cell, the most diverse forms develop, which serve as colour carrier (Chromatophores). Smaller foreign substances which pentrate the whale-skin are surrounded by calcium. These up to 300 μm large packings remine us of the formation of perls (Fig. 116).

Particularly remarkable - as visible from the outside - are the tubercle-like calcium concretions (Fig. 117) at the front edges of arms, flukes, and fins (Behrmann, 1996 b). As described by Burmeister (1869) and Kükenthal (1893), are regarded as rudiments of saurier skin plating. However this can not be possible, as fins and flukes come into being at much later time, namely the time when the ancestors of our whales adapted themselvs to life in the sea.

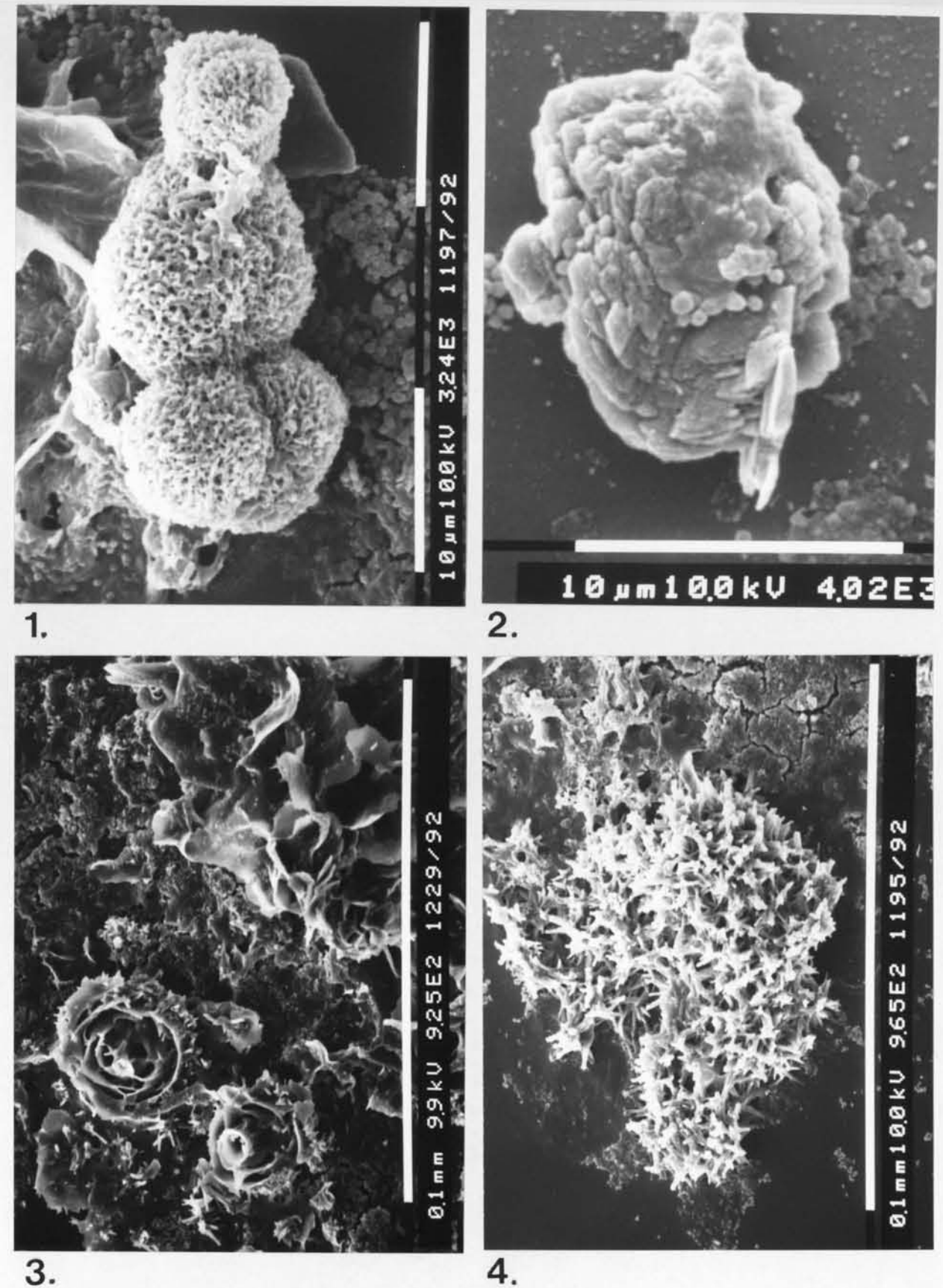


Abb. 114. / Fig. 114.

Abb. 114. Delphinus delphis Linné, 1758, Delphin.

Metabolismen aus der Epidermis.

Elemente: Kalzium (Ca), Kalium (K), Magnesium (Mg), Natrium (Na), Phosphor (P), Schwefel (S), Silicium (Si).

1. Foraminiferenartige Kalkkugeln. 70% Ca, Mg, Na, S, P.
2. Schuppenartig angelegte Kalkkonkretionen. 90% Ca, P, S, Si.
3. Rosenartige und blätterförmige Konkretionen. 80% Si, Ca, K, Na.
4. Diese haarartigen Stacheln enthalten viel S und Si. Zwischen den Stacheln liegen gelbe oder weiße Pigmente.

Fotos: Bock

Fig. 114. Delphinus delphis Linné, 1758. Common dolphin. Concretions Metabolism out of the epidermis.

Elements: calcium (Ca), calium (K), magnesium (Mg), natrium (Na), phosphor (P), sulphur (S), silicium (Si).

1. Foraminifera-like globular calcareous corpuscles. 70% Ca, Mg, Na, S, P.
2. Sheds-like calcareous concretions. 90% Ca, P, S, Si.
3. Rosette-like and foliated concretions. 80% Si, Ca K, Na.
4. The parakeraotic hair-like stings contain much S and Si. Between the pricks yellow or white pigment granules are stored.

Photos: Bock

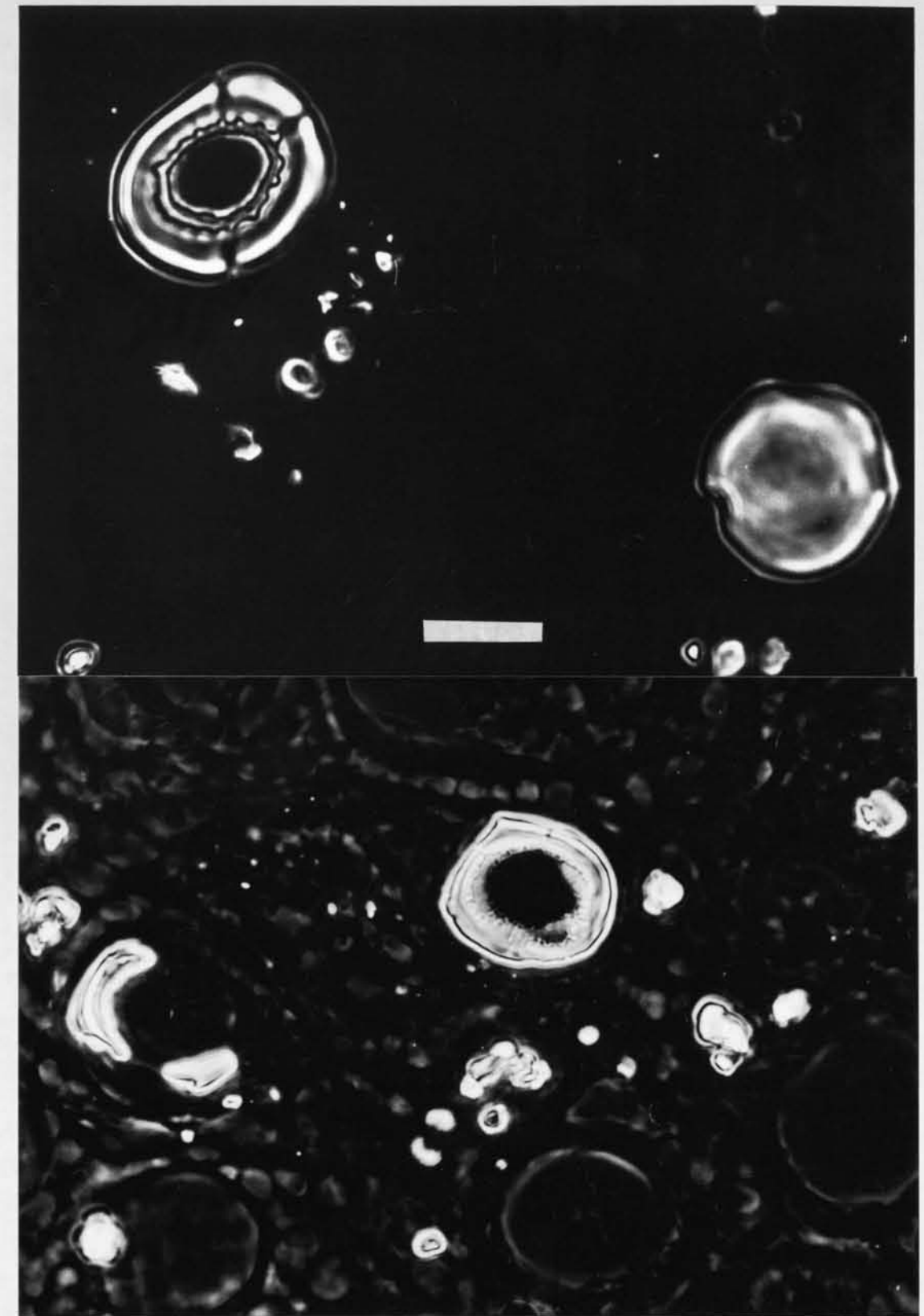


Abb. 115 / Fig. 115

Abb. 115. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
 Verschiedene Stadien der Verkalkung. Dunkelfeld, Vergr. 1000 x,
 Maßstab 10 µm.
 Foto: Behrmann

Fig. 115. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
 Different stages of calcium accumulation. Dark field, magnif. 1000 x,
 scale 10 µm.
 Photo: Behrmann

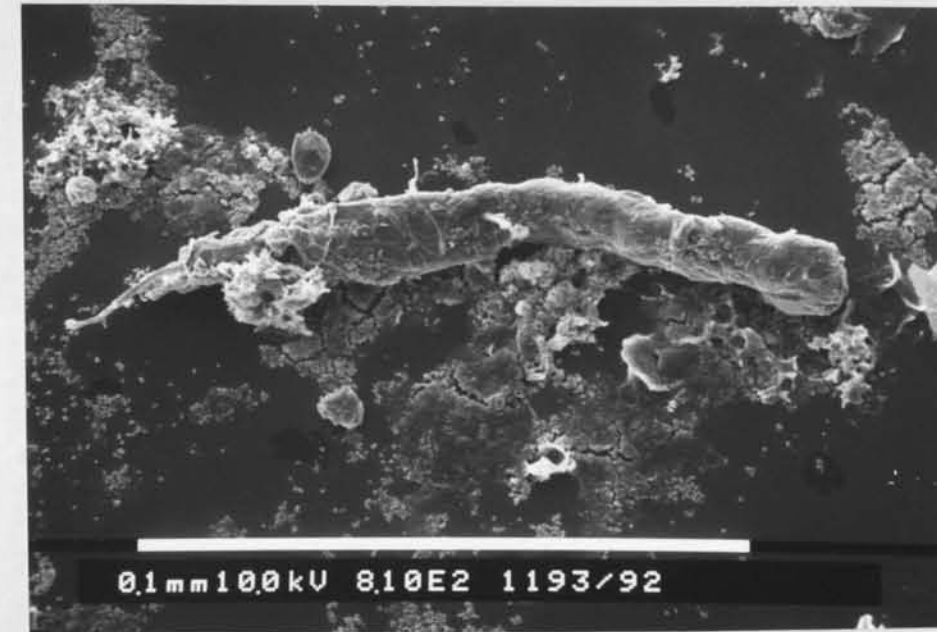


Abb. 116. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
 Fremdkörpereinschlüsse. Oben ein Nematode, unten Steinchen (◄),
 Länge der Konkretion 270 µm.
 Foto: Behrmann

Fig. 116. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
 Inclosed foreign bodies. Above a nematode, below little stones (◄),
 length of the concretion 270 µm.
 Photo: Behrmann

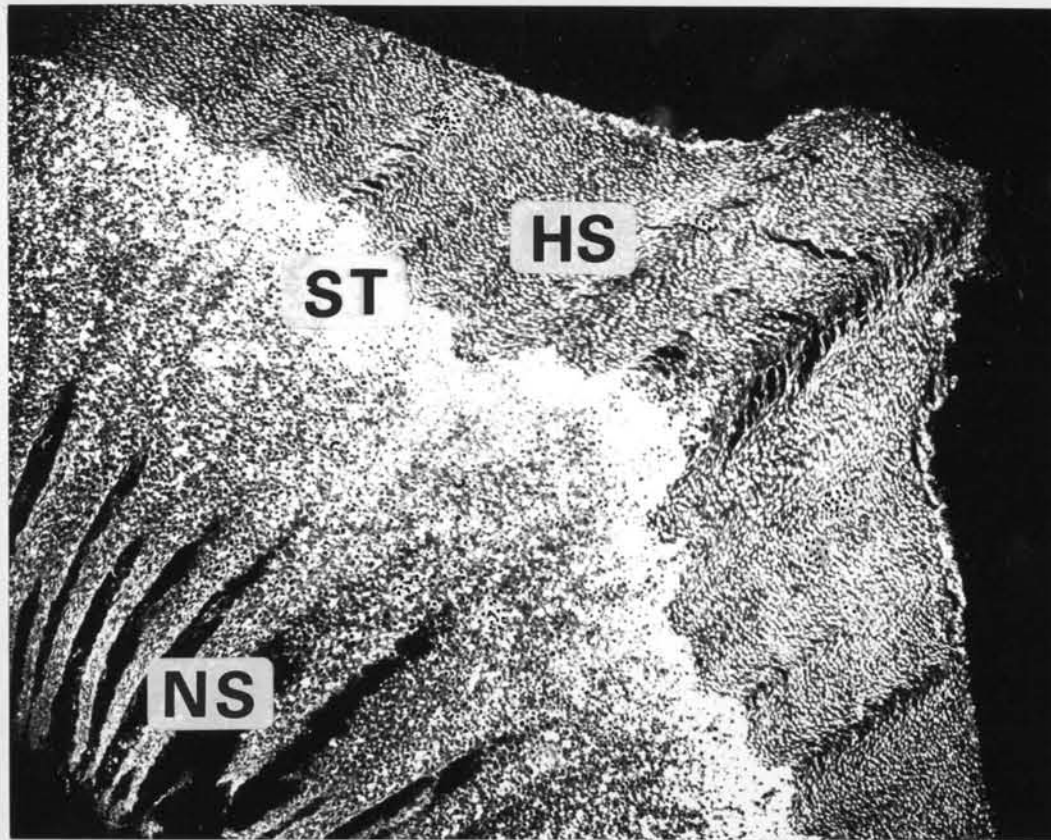


Abb. 117. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal. Längsschnitt durch ein Tuberkel auf einer Finne. Dunkelfeld, Vergr. 25 x. Hornhautartige Schicht (HS), Nagelschicht (NS), Stachelzellenschicht (ST).
Foto: Behrmann

Fig. 117. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise. Longitudinal section through a tubercle of the dorsal fin. Dark field, magnif. 25 x. Parakeratotic layer (HS), prickle cell layer (ST), peg-like layer (NS).
Photo: Behrmann

6.5. Die Hautfarben der Wale (Behrmann, 1999 a, b)

Bisher ging man davon aus, daß die Hautfarben der Wale, so wie die der Säugetiere, durch Melanosome entstehen. Bei den Walen treten aber Farben auf, die keinesfalls von Melanosomen erzeugt werden können. Auf diese Besonderheit weisen schon einige Walnamen wie Blauwal, Weißwal, Grauwal und Braunfisch hin (Abb. 118).

Die Rücken der meisten Wale sind, wenn keine Anomalien auftreten, immer dunkel und die Bauchseiten grau bis weiß gefärbt. Die dunklen, dorsalen Hautregionen entstehen durch Einlagerung von dunkelbraunen, um 1 µm dicken Melanosomen. Die weiße Farbe der Weißwale, die großen weißen Flanken der Schwertwale oder die hellen Bauchseiten der Bartenwale entstehen durch ungeordnete Einlagerung von Harnsäurekristallen in den epidermalen Zellen. Geordnet sind dagegen die Kristalle in den Iridophoren (Abb. 119), die an den Vorderkanten der Finnen von Schwertwalen und an den Unterkieferspitzen von Schweinswalen gefunden wurden. Alle anderen Hautfarben der Wale, braun, rot, gelb und blau werden von Chromatophoren oder Lipophoren erzeugt.

Durch Überlagerung verschiedener Chromatophoren entstehen die verschiedenen Farbnuancen. Auffällig ist dies bei den gelben Flankenstreifen des Delphins (*Delphinus delphis*), die nicht immer die gleiche Intensität haben. Die Farben der Schweinswale reichen von rot- bis schwarzbraunen Nuancen. Vom Amazonasdelphin ist bekannt, daß er sein zartes Rosa in kürzerer Zeit in ein dunkles Braun ändern kann. Tomilin (1978) beobachtete bei in Delphinarien gehaltenen Tümmelern ebenfalls eine Veränderung der Hautfarben. Wale können also ihre Hautfarbe wechseln. Der Nachweis einer nervösen Versorgung der Chromatocyten (Abb. 118) konnte bisher nur beim Schweins- und Entenwal erbracht werden. Einen Hinweis auf eine hormonale Steuerung geben die zeitweiligen Ausdehnungen der roten und gelben Farben bei Delphinen. Ein weiteres Indiz für eine Steuerung liefern die Lipidophoren selber. Die Menge und Farbintensität der Lipidtröpfchen in den Chromatocyten 2 und 20 (Abb. 118) der Farbtafel sind zu bestimmten Jahreszeiten dichter.

6.5. The Skin colour (Behrmann, 1999 a, b).

Originally one believed that the skin colours of whales similar to mammals comes from melanocytes, which produce melanin-pigments. But whales also possess colours which cannot originate from melanin. Some common names of whales refer to such skin colours; for example, Blue, Gray, White whales and "Brown fish" are the names of the Harbour porpoise.

If there exist no anomalies, the backs of whales are dark, and the ventral sides white to gray coloured. The dark-brown colour of the back-side of whales originates from melanin corpuscles up to 1 μm thick. The white colour of the white whale, the large white fields on the flanks of the killer whale, and the bright ventral parts of all the other whales, come from uric-acid crystals disorderly arranged. However in order are the crystals in reflecting iridophores (Fig. 119) which were found in the skin of the front edges of the fins from killer whales, and in the tip of the upper jaw of the harbour porpoise. All the other colours of whales, red, brown, blue, and yellow are created by chromatophores and lipidophores.

By overlaying of different chromatophores, different colour nuances arise. It is remarkable, that the intensity of the yellow strips on the flanks of the common dolphin (*delphinus delphis*) is temporary changing. The colours of the harbour porpoise have a range from red to black-brown. The Amazon river dolphins can change their skin colour in a short time from soft rose to dark-brown. A slow change of the skin colour of the bottlenose dolphin was observed by Tomilin (1978). This all proves that cetaceans can change their skin colour. A proof of a nervous influencing of the chromatocytes (Fig. 118, 9) was found in harbour porpoises and northern bottlenose whales. The temporary extension of the red and yellow colours of the common dolphin point out that the colours are steered of by hormones. A further sign of the steering is given equipment of the lipidophores. The quantity and the intensity of the colour of the lipid drops in the chromatocytes 2 and 20 (Fig. 118) are more intense in certain seasons.

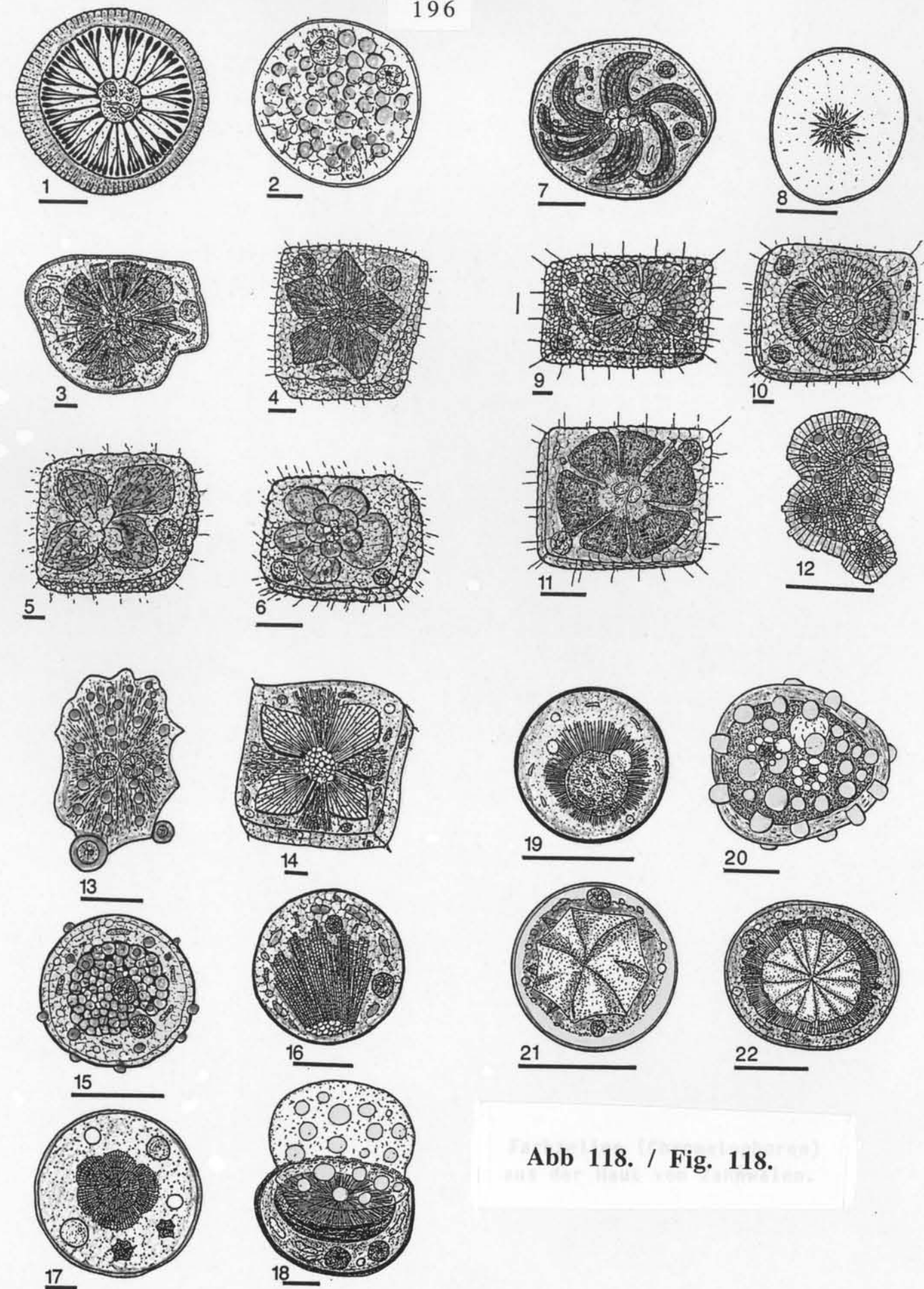


Abb 118. / Fig. 118.

6.5. The Skin colour (Behrmann, 1999 a, b).

Originally one believed that the skin colours of whales similar to mammals comes from melanocytes, which produce melanin-pigments. But whales also possess colours which cannot originate from melanin. Some common names of whales refer to such skin colours; for example, Blue, Gray, White whales and "Brown fish" are the names of the Harbour porpoise.

If there exist no anomalies, the backs of whales are dark, and the ventral sides white to gray coloured. The dark-brown colour of the back-side of whales originates from melanin corpuscles up to 1 μm thick. The white colour of the white whale, the large white fields on the flanks of the killer whale, and the bright ventral parts of all the other whales, come from uric-acid crystals disorderly arranged. However in order are the crystals in reflecting iridophores (Fig. 119) which were found in the skin of the front edges of the fins from killer whales, and in the tip of the upper jaw of the harbour porpoise. All the other colours of whales, red, brown, blue, and yellow are created by chromatophores and lipidophores.

By overlaying of different chromatophores, different colour nuances arise. It is remarkable, that the intensity of the yellow strips on the flanks of the common dolphin (*delphinus delphis*) is temporary changing. The colours of the harbour porpoise have a range from red to black-brown. The Amazone river dolphins can change their skin colour in a short time from soft rose to dark-brown. A slow change of the skin colour of the bottlenose dolphin was observed by Tomilin (1978). This all proves that cetaceans can change their skin colour. A proof of a nervous influencing of the chromatocytes (Fig. 118, 9) was found in harbour porpoises and northern bottlenose whales. The temporary extension of the red and yellow colours of the common dolphin point out that the colours are steered of by hormones. A further sign of the steering is given equipment of the lipidophores. The quantity and the intensity of the colour of the lipid drops in the chromatocytes 2 and 20 (Fig. 118) are more intense in certain seasons.

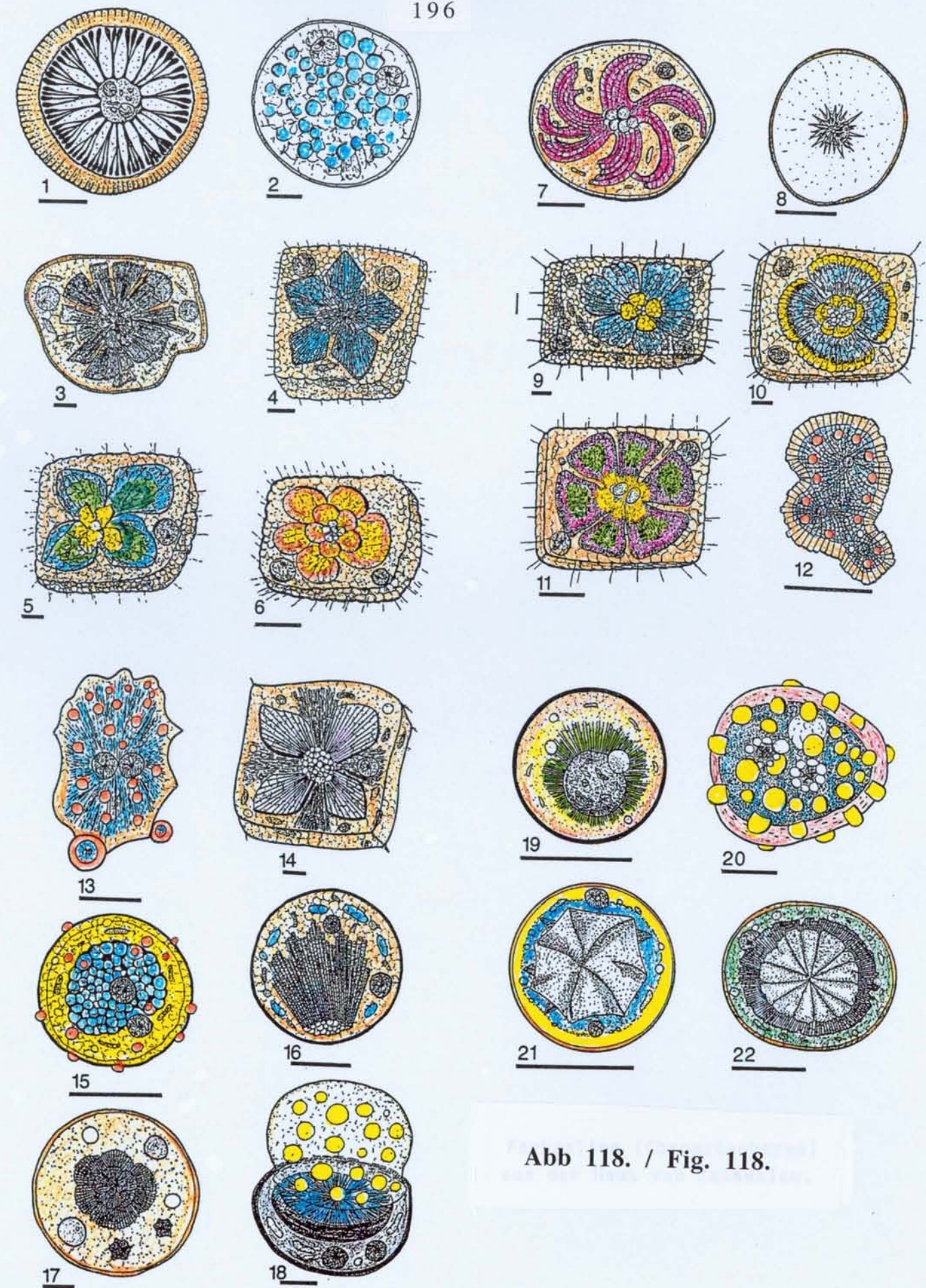


Abb 118. / Fig. 118.

Abb. 118. Bisher wurden bei 16 Walarten Chromatophoren gefunden.
Maßstab 10 µm.

Fig. 118. Up to date in 16 cetacean species chromatophores were found.
Scale 10 µm.

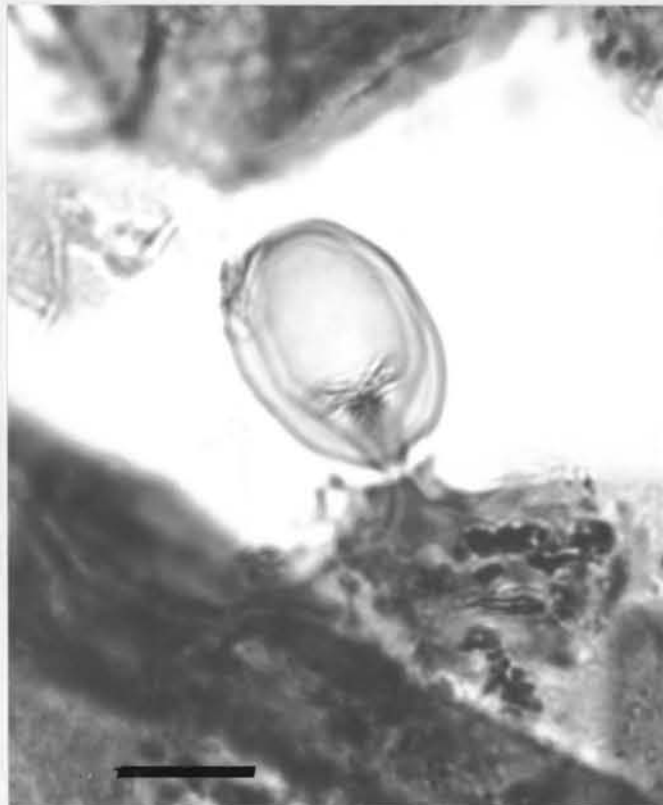


Abb. 119. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal. Ein reflektierender Iridophor aus der Unterkieferspitze.
Maßstab 10 µm.
Foto: Behrmann

Fig. 119. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
A reflecting iridophore from the tip of the lower jaw.
Scale 10 µm.
Photo: Behrmann

Literatur / References 6. Kapitel / Chapter 6

- Abel, O. 1911: Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung Stuttgart, 1-708.
- Behrmann, G. 1995. Een Acneartige huidziekte bij de bruinsvis. *Marswin* 16/2: 81 - 84.
- Behrmann, G. 1996 a: Calcareous concretions in the skin of toothed whales (Odontoceti). *Arch. Fish. Mar. Res.* 43 (2), 183-193.
- Behrmann, G. 1996 b: De knobbeltjes op de rug-, staart- en borst- vinnen van de bruinvis *Phocoena phocoena* L., 1758. *Marswin* 17/3:66-76.
- Behrmann, G. 1999 a: Die Tuberkel auf den Finnen, Fluken und Flossen der Schweinswale *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). *Lebensraum "Meer"* H. 10: 99-108.
- Behrmann, G. 1998 a: Die Hautfarbe der Wale (Cetacea). *Lebensraum "Meer"* H. 18: 1-25.
- Behrmann, G., 1998 b: Evolution der Wale, "Lebensraum Meer". Nordseemuseum Bremerhaven: H.19, 1-105.
- Behrmann, G. 1999 b: The origin of the skincolour of toothed whales (Odontoceti). *TenDenZen - Überseemuseum Bremen, Jahrbuch VII:13 -142.*
- Burmeister, H. 1869: Descripcion de cuatro especies de Delfinides de la costa argentina an el Océano atlántico. *Anales Mus. publ. Buenos Aires* 1, 380.
- Kükenthal, W., 1893: Vergleichende anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. *Haut der Cetaceen.* Jena: Denkschrift der med. nat. wiss. Gesellschaft, 3, 1-19.
- Tomilin, A.-G., 1978: *Wundertier Wal.* Moskau: Verlag Mir; Leipzig-Jena-Berlin: Urania-Verlag, 1-271.
- Spearman, R.-I.-C., 1973: *The integument. A textbook of the skin biology.* Cambridge: University Press, 101-176.

Kapitel 7

Das peripheren Nervensystem

7.1. Nervenendkörperchen

Die große Zahl verschiedener Nervenendigungen in der Haut der Wale zeigt eine hochentwickelte Anpassung an die aquatische Lebensweise und die Bedeutung, die der Tastsinn dabei hat. Das Echolocationssystem, verbunden mit dem hochsensiblen Tastsinn, erlauben Walen, sich auch in vollkommen undurchsichtigen Gewässern zu orientieren. Interessant ist die Tatsache, daß neben den allgemein von Säugern bekannten Nervenendigungen auch solche vorhanden sind, die bei Amphibien, Fischen und Vögeln zu finden sind. Die Angaben zu den möglichen Funktionen der einzelnen Nervenendigungen sind rein hypothetisch und basieren nur auf ihrer Lage und Morphologie.

Chapter 7

The peripheral nervous system

7.1. Nervous end-corpuses

The existence of numerous nerve endings in the integument of whales as well as their different forms demonstrate the great importance of the touch sense and the highly developed adaption to conditions of life in water. The echolocation system and the highly developed touch sense make an orientation in non-transparent water possible. Interesting is the fact that whales besides the nerve endings, which are commonly known from mammals, also possess nerve endings similar to those of amphibians, fishes and birds. Explanations of the function of the single nerve endings are strictly hypothetic and based on their location and morphology, only.

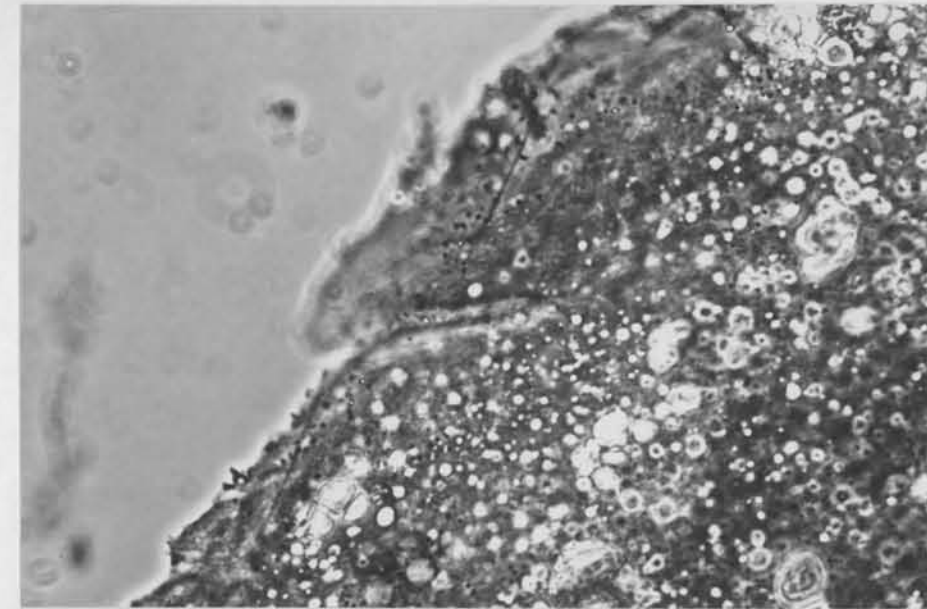


Abb. 120. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

Querschnitt durch die Zungenspitze. Färbung: Toluidin/Eosin, Vergr. 400 x. Foto: Behrmann

Die Zunge ist reichlich innerviert und viele Nerven enden frei in der Zungenspitze, hier erkennbar an den kleinen weißen Kreisen mit einem dunklen Punkt in der Mitte. Sie haben einen Durchmesser bis 1,5 μm . Mit den freien nicht ummantelten und den ummantelten Nervenendigungen werden Schmerzen, Jucken, Wärme und Kälte registriert (Leonhardt, 1985).

Fig. 120. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

Transverse sections of the tip of the tongue. Toluidin/eosin stained, magn. 400 x. Photo: Behrmann

The innervation of the tongue is rich and many nerves terminate freely in its tip. The single nerve strings can be recognized by small white circles with a diameter of up to 1,5 μm , and a dark point in the centre. With the uncovered and covered nerve endings pain, itching, heat, and cold can be felt (Leonhardt, 1985).

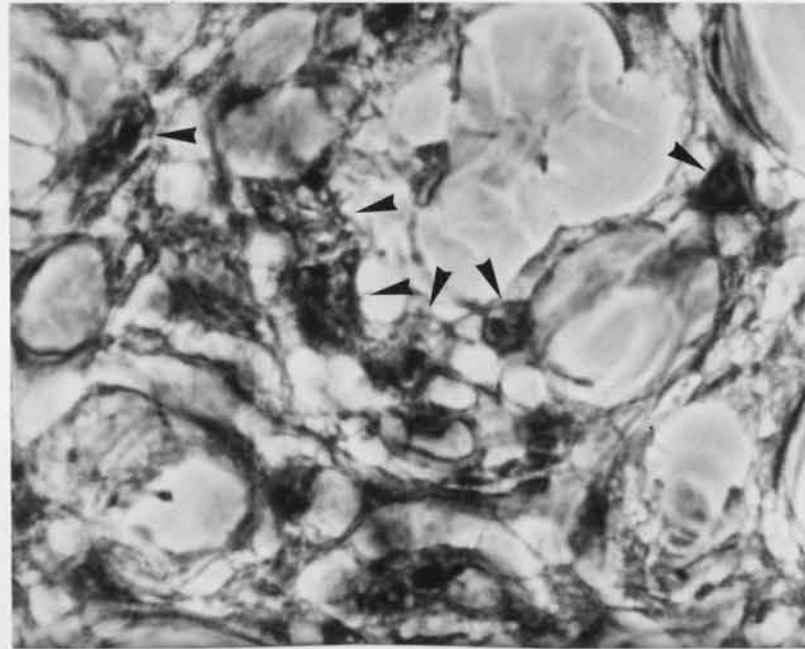
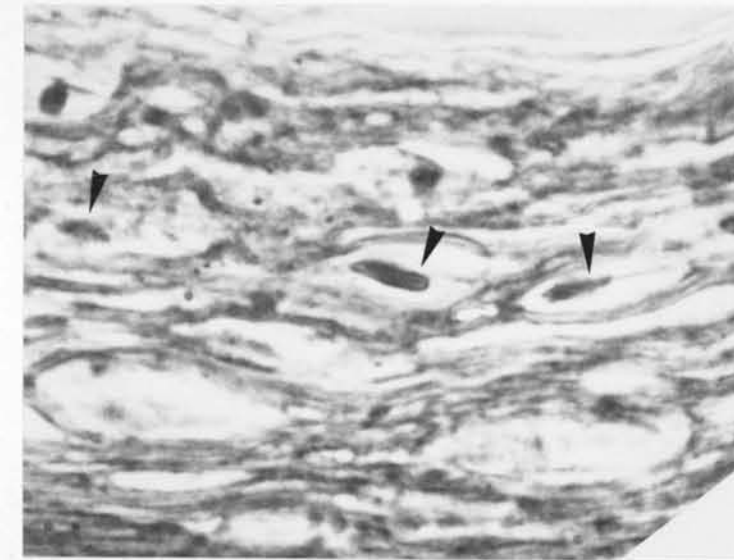
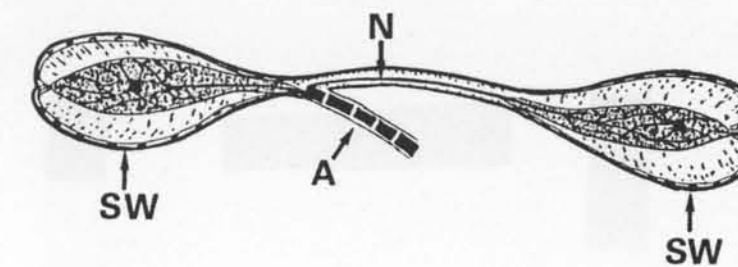


Abb. 121. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Neurogliazellen (◄), Färbung H / E, Vergr. 1000 x. Foto: Behrmann
Die Neurogliazellen liegen in den Bindegewebsschichten der Haut und können bis zu 3 µm lang sein. Innerlich verläuft ein sich verzweigender Nerv (N) mit isodendritischen Neuronen (NE). In der intrazellulären Flüssigkeit schwimmen viele kleine Chromatinkörperchen, wodurch die Zelle sehr dunkel aussieht. Die Gliazellen haben eine Funktion beim Aufbau mechanischer Gewebestrukturen (Leonhardt, 1985).

Fig. 121. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Neuroglia cells (◄), H / E stained, magn. 1000x. Photo: Behrmann
Neuroglia cells are situated in the connective tissue of the skin, and have a length of up to 3 µm. Inside there exist ramifications of a nerve (N) with isodendritic neurons (NE). The dark of the cell-fluid results from fine chromatine granules. The glia cells have a function in connection with the construction of mechanic tissue structures (Leonhardt, 1985).



A



B

Abb. 122 / Fig. 122

Abb. 122. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Nervöse Tandemkörperchen (◀), Färbung H / E,

Vergr. 400 x. Foto: Behrmann

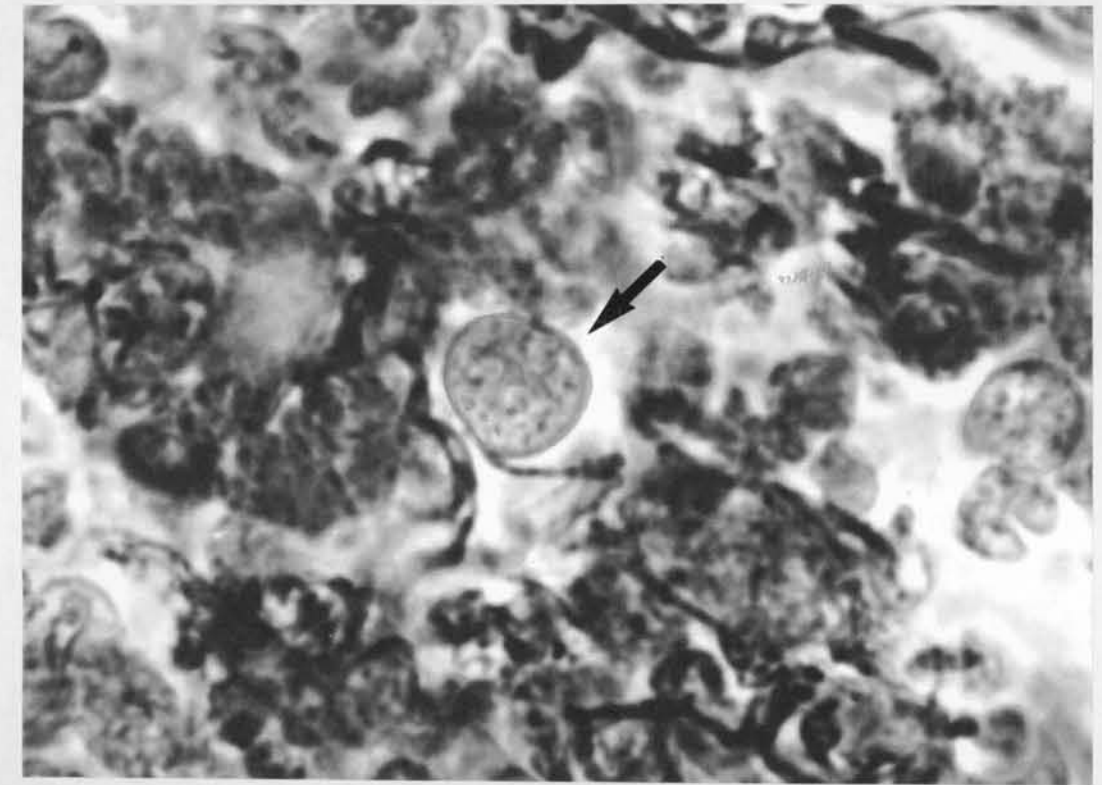
B. Modell: Axon (A), Nerv (N), Bläschen (SW). Zwei kleine Bläschen sind durch ein dünnes Gefäß und einen Nervenstrang miteinander verbunden, der distal verzweigend in den mit Flüssigkeit gefüllten Bläschen endet. Die kleinen Bläschen können bis zu 7 µm lang sein. Diese Organe liegen nur wenige µm unterhalb der Oberfläche und können bis zu 20 µm lang sein. Sie wurden hauptsächlich in der Zungenhaut und in der Blaslochhaut gefunden. Vergleichbare Nervenendkörperchen liegen in der Schallblasenhaut von Fröschen. Aus ihrer Morphologie und Lage kann man schließen, daß die Tandemorgane die Dehnung der Haut registrieren.

Fig. 122. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

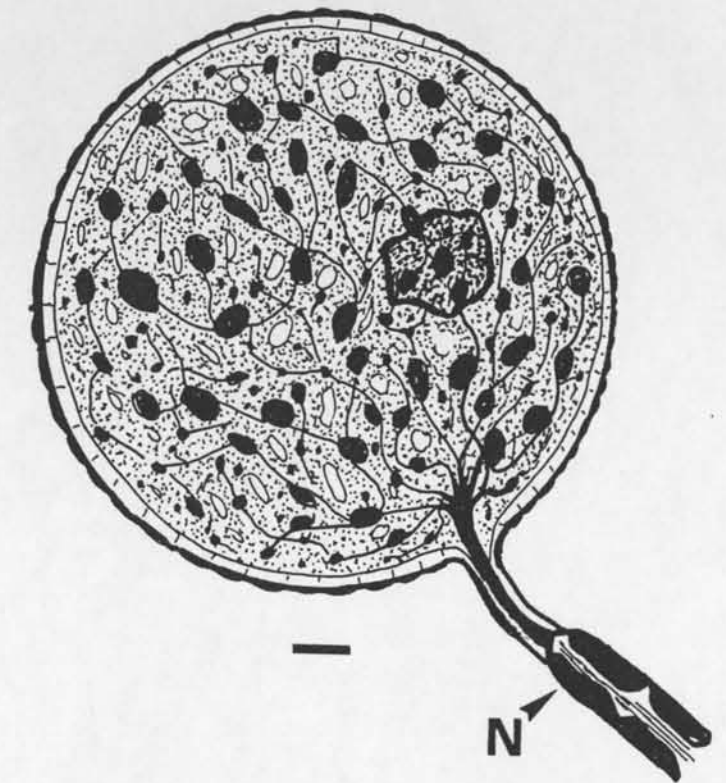
A. Nervous tandem corpuscles (◀), H / E stained,

magn. 400 x. Photo: Behrmann

B. Model: Axon (A), nerve string (N), swelling (SW). Two small swellings are combined by a thin capillary, and a nerve string. Distally the nerve ramifies in dendrites, which end in the fluid of the swellings. They have a length of up to 7 µm. The whole tandem organ has a length up to 20 µm. These organs are located some µm below the surface in the skin of the tongue and of the nosehole. Similar organs are known from the membrane of the sound bladder of frogs. Because of their position and morphology they are probably responsible for recording the stretching of the skin.



A.



B.

Abb. 123 / Fig. 123

Abb. 123. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal
A. Nervenendkörperchen (Krause, 1860).

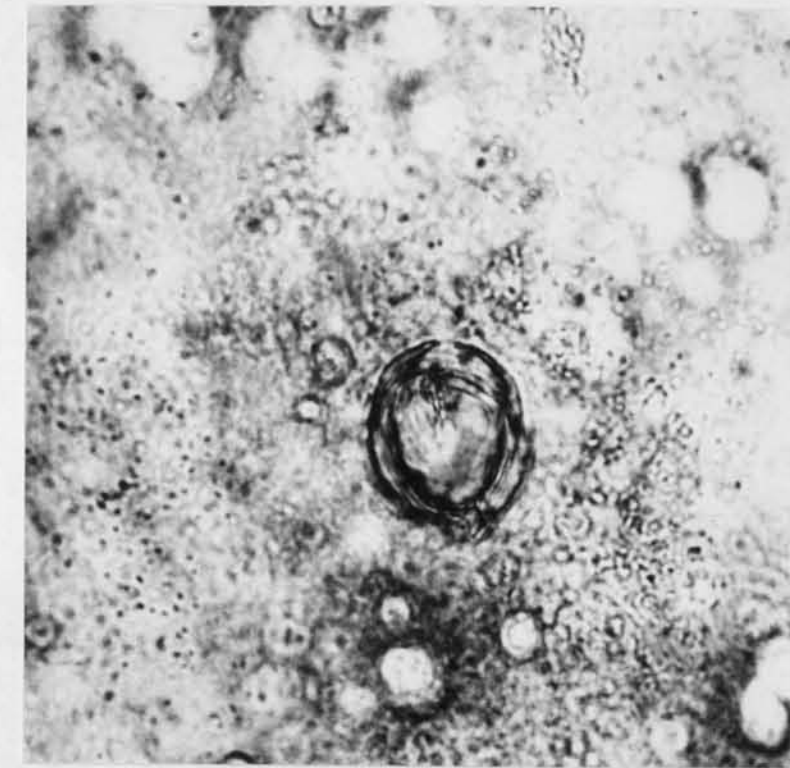
Färbung: Toluidin / Eosin, Vergr. 1000 x. Foto: Behrmann

B. Modell, Nerv (N). Alle Säuger besitzen Krausesche Nervenendkörperchen. Sie kommen in vielen Variationen in allen Hautschichten vor und sind oft anderen Nervenorganen (Abb. 99) oder sekretorischen Zellen (Abb. 127) benachbart oder mit ihnen verbunden. Die rundlichen, nur von einer dünnen Membran ummantelten Körperchen haben einen Durchmesser um 10 μm . Innerlich verwinden sich einige unmyelinisierte Nerven (N) mit bipolaren Neuronen. Krausesche Nervenendkörperchen sind nach Shanta & Bourne (1968) Kälterezeptoren und Ergänzungskörperchen.

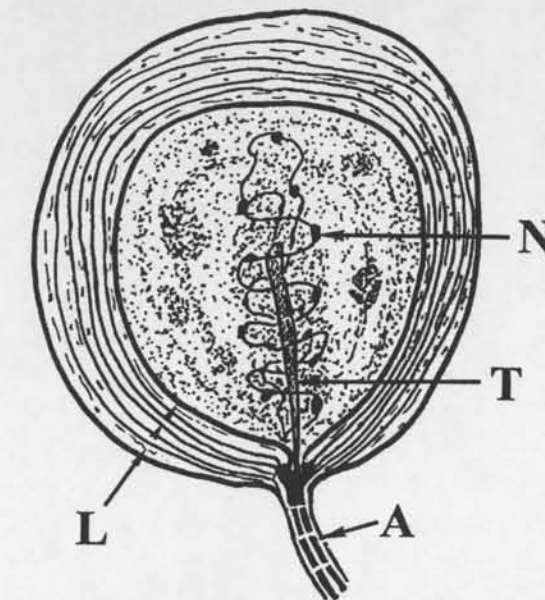
Fig. 123. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

A. Nervous end-corpuscles (Krause, 1860). Toluidin/eosin stained, magn. 1000 x. Photo: Behrmann

B. Model: Nerve (N). All mammals possess nervous end-corpuscles of Krause. They are found in many variations in all layers of the integument, often near, or in connection with, other nerve-organs (Fig. 99) or secretory cells (Fig. 127). The roundish end-corpuscles are covered with a thin membrane and have a diameter of nearly 10 μm . Inside some unmyelinated nerves connected with bipolar neurons (N) twist around. Nervous end-corpuscles of Krause are receptors of cold, and serve as supplementary corpuscles (Shanta & Bourne, 1968).



A.



B.

Abb. 124 / Fig. 124

Abb. 124. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Lamelliertes Nervenendkörperchen, (Golgi, 1880; Mazzoni, 1891).

Färbung H / E, Vergr. 400 x. Foto: Behrmann

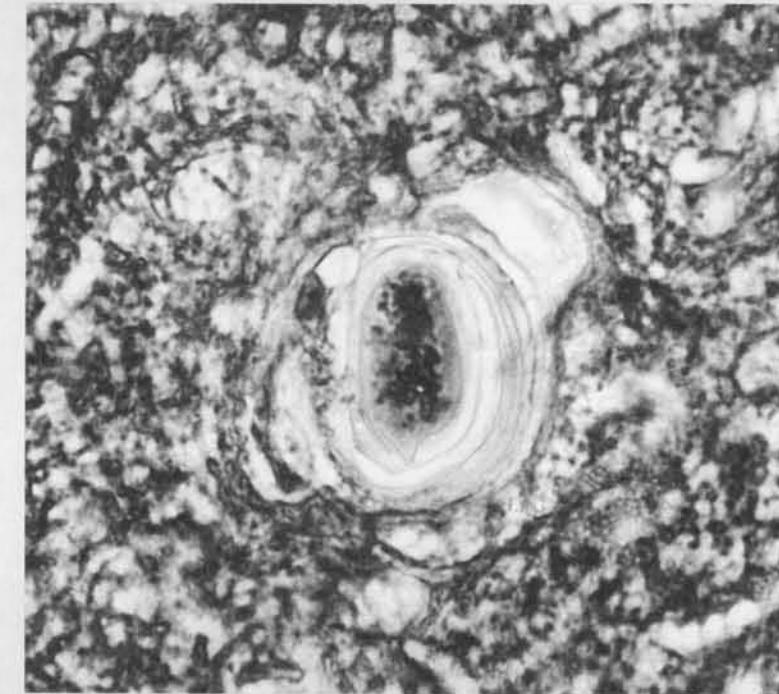
B. Modell: Axon (A), Lamellen (L), Neurit (N), Innenkolben (T). Diese rundlichen Nervenendkörperchen haben bis zu 10 Lamellen und einen Durchmesser um 12 μm . Sie liegen in den mittleren epidermalen Lagen der Zungen- und der Kopfhaut. Ein Axon führt zum Nervenendkörperchen und endet unter Verlust seiner Myelinscheide im sensorischen Innenkolben. Perineurales Nervengewebe durchzieht die Räume zwischen den Lamellen oder umwindet den Innenkolben. Diese und alle in Folge beschriebenen lamellierten Nervenendkörperchen sind Druckrezeptoren, mit denen auch die Stärke des Druckes ermittelt werden kann.

Fig. 124. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

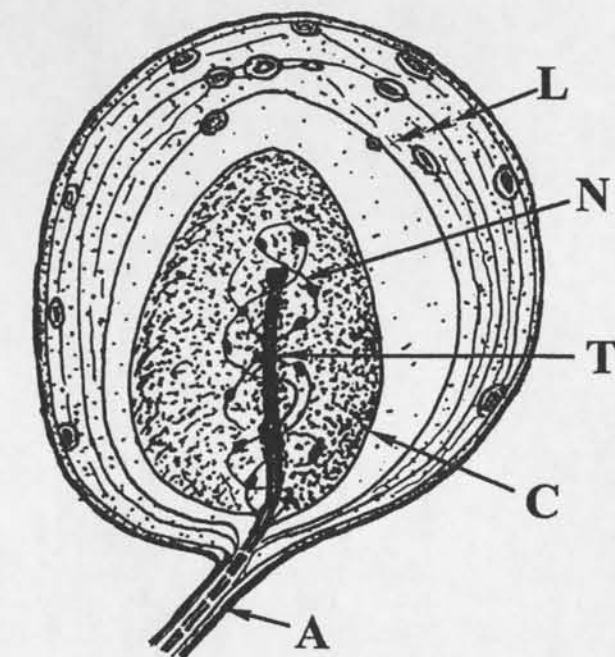
A. Lamellated nervous end-carpuscle (Golgi, 1880; Mazzoni, 1891).

H / E stained, magn. 400 x. Photo: Behrmann

B. Model: Axon (A), lamellae (L), nerve (N), nerve terminal (T). These roundish end-carpuscles with a diameter of nearly 12 μm have up to 10 lamellae. They are situated in the middle epidermal layers of the tongue and in the head skin. An axon leads into the nervous end-carpuscle, loses its myeline sheath, and ends in a sensory nerve terminal. Perineural nerve tissue penetrates the space between the lamellae or twists around the centrally situated piston nerve terminal. These and all the other later described lamellated nervous end-carpuscles are tactile organs able to perceive the intensity of pressure.



A.



B.

Abb. 125 / Fig. 125.

Abb. 125. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Lamelliertes Nervenendkörperchen, ovaler Typ (Behrmann, 1992).

Färbung H / E, Vergr. 400 x. Foto: Behrmann

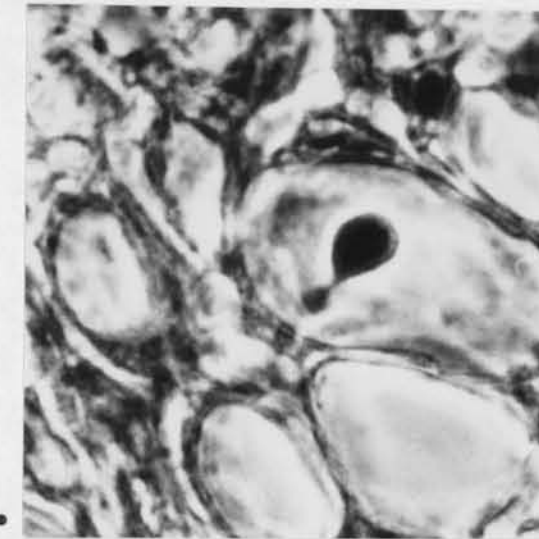
B. Modell. Ovale Tastkörperchen wurden nur im Bindegewebe der Zunge und deren Papillen gefunden. Sie haben nur wenige Lamellen und können bis zu 30 µm lang sein. In ihrer Ausstattung gleichen sie den runden Golgi-Mazzonischen Nervenendkörperchen, nur die die sensorischen Innenkolben (T) umhüllenden Kerne (C) sind mit dunklen Epithelzellen ummantelt. Axon (A), Lamellen (L), Neurit (N).

Fig. 125. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

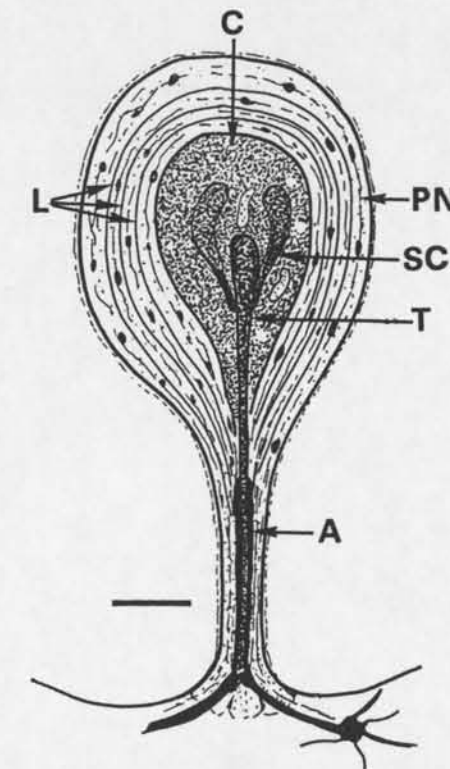
A. Lamellated nervous end-carpuscle (Behrmann, 1992),

oval type. H / E stained, magn. 400 x. Photo: Behrmann

B. Model: Oval tactile corpuscles with a length of up to 30 µm and only a few lamellae were found in the connective tissue of the tongue and its papillae. Their internal outfit is the same as in the roundish Golgi-Mazzoni nervous end-carpuscles, only the cores (C), which surround the sensory nerve terminals (T) are covered with dark epithelial cells. Axon (A), lamellae (L), neurite (N).



A.



B.

Abb. 126 / Fig. 126

Abb. 126. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Lamelliertes Nervenendkörperchen (Behrmann 1992).

Färbung Toluidin/Eosin, Vergr. 1000 x. Foto: Behrmann

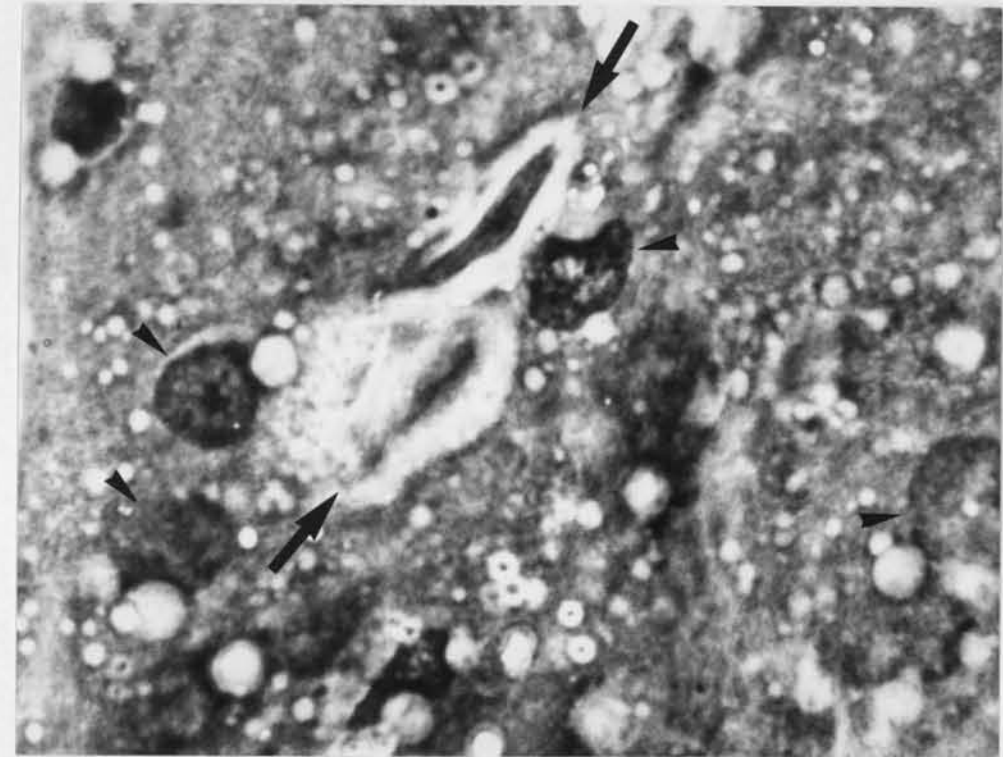
B. Modell: Solche Nervenendkörperchen wurden in den Schwellkörpern der Zunge und deren Papillen entdeckt. Sie haben große dunkle Kerne, die von drei oder vier Lamellen ummantelt sind. Mit einer Länge um 6 μm sind diese Tastkörperchen die kleinsten, die bisher bekannt wurden. Sie registrieren den Blutdruck in den Schwellkörpern. Axon (A), Kern (C), Lamellen (L), Nervenendkolben (T), perineurales Gewebe (PN), Schwannsche Zelle (SC), Maßstab 1 μm .

Fig. 126. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

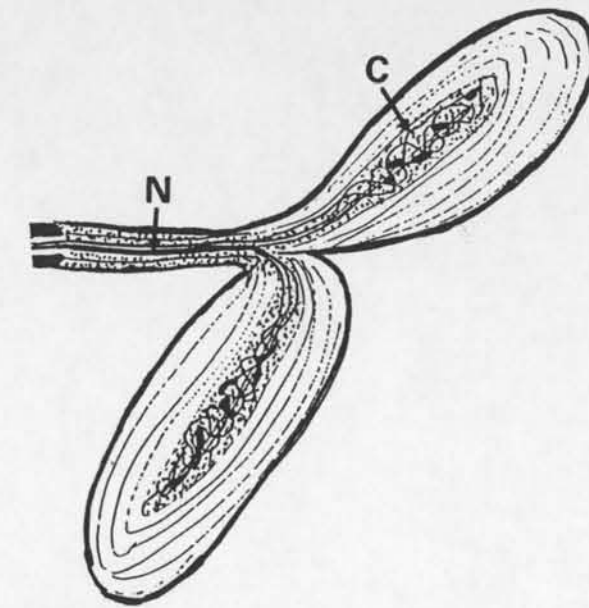
A. Lamellated nervous end corpuscle (Behrmann, 1992).

Toluidin/eosin stained, magn. 1000 x. Photo: Behrmann

B. Model: Such nervous end-corpuscles were discovered in the vessels of the swell corpora of the tongue and its papillae. The corpuscles have a big dark cores which are surrounded by three or four lamellae. With a length about 6 μm they are the smallest presently known. They measure the blood-pressure in the swell corpora. Axon (A), core (C), lamellae (L), nerve terminal (T), perineural tissue (PN), cell of Schwann (SC); scale 1 μm .



A.



B.

Abb. 127 / Fig. 127

Abb. 127. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Lamelliertes Nervenendkörperchen (Ruffini, 1905). Färbung

Toluidin/Eosin, Vergr. 1000 x. Foto: Behrmann

B. Modell: Kern (C), Nerv (N). Zwei längliche lamellierte

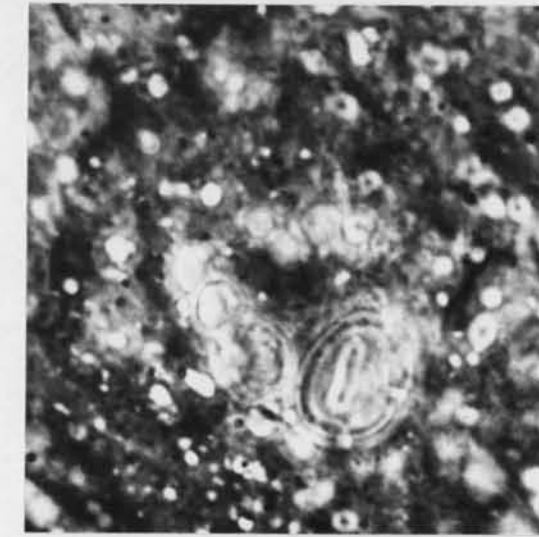
Nervenendkörperchen sind zu einem Nervenorgan verbunden. Sie liegen in der Haut der Zunge sowie in der Haut der Nasennebenhöhlen und haben eine Ausdehnung bis zu 150 µm. Ein Nerv (N) führt in den gemeinsamen Stengel. In ihrer Ausstattung sind die Ruffinischen mit den Golgi-Mazzonischen Nervenendkörperchen vergleichbar. Ruffinische Nervenendkörperchen registrieren die Ausdehnung der Haut. Im Foto sind neben dem Ruffinischen Tastkörperchen (←) Krausesche Nervenendkörperchen zu sehen (◀).

Fig. 127. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

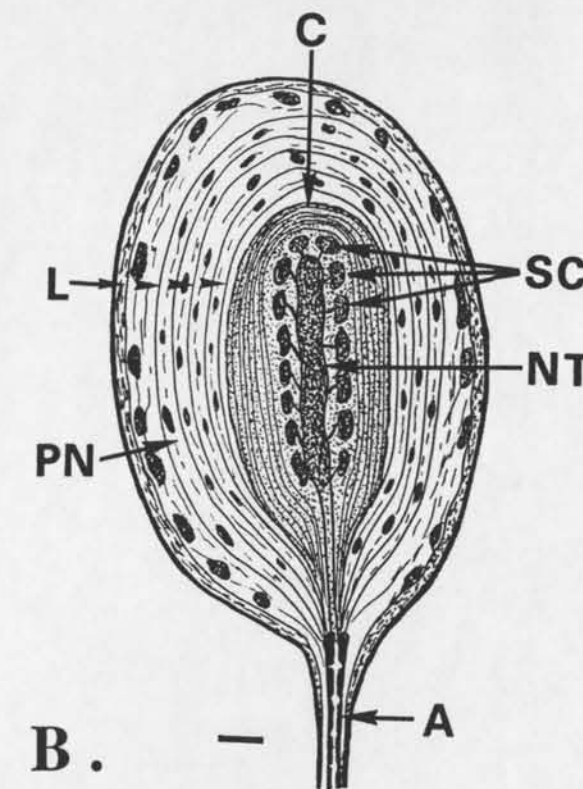
A. Lamellated nervous end-carpuscle (Ruffini, 1905).

Toluidin/eosin stained, magn. 1000 x. Photo: Behrmann

B. Model: Core (C), nerve (N). Two lamellated longish nervous end-carpuscles are combined to one nerve organ. They are situated in the integument of the tongue as well as in the the skin of the accessory sacs of the nosehole, and have a length of up to 150 µm. One nerve (N) leads to the common stem. The equipment of the Ruffini tactile carpuscles is comparable with the one of the Golgi-Mazzoni tactile carpuscles. Ruffini tactile carpuscles register the stretching of the skin. In the photographs, beside the Ruffini tactile carpuscle (←) there can also be seen end-carpuscles of Krause (◀).



A.



B.

Abb. 128 / Fig. 128

Abb. 128. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Lamelliertes Nervenendkörperchen (Herbst, 1858).

Färbung Toluidin/Eosin, Vergr. 1000 x. Foto: Behrmann

B. Modell: Axon (A), Kern (C), Lamellen (L), Nervenkolben (NT), perineurales Gewebe (PN), Schwannsche Zellen (SC), Maßstab 1 μm . Herbst'sche Nervenendkörperchen wurden in den oberen epidermalen Schichten der Schweinswalzunge gefunden und haben einen Durchmesser bis zu 15 μm . Ihr innerer Kern ist von Nervenzellen bedeckt, die von Lamellen ummantelt sind. Die äußere Membran ist stabiler als die anderer Lamellenkörperchen. Die im Schweinswal gefundenen Herbst'schen Körperchen sind mit den Tastkörperchen, die im Schnabel von Enten liegen, vergleichbar (Quilliam, 1966).

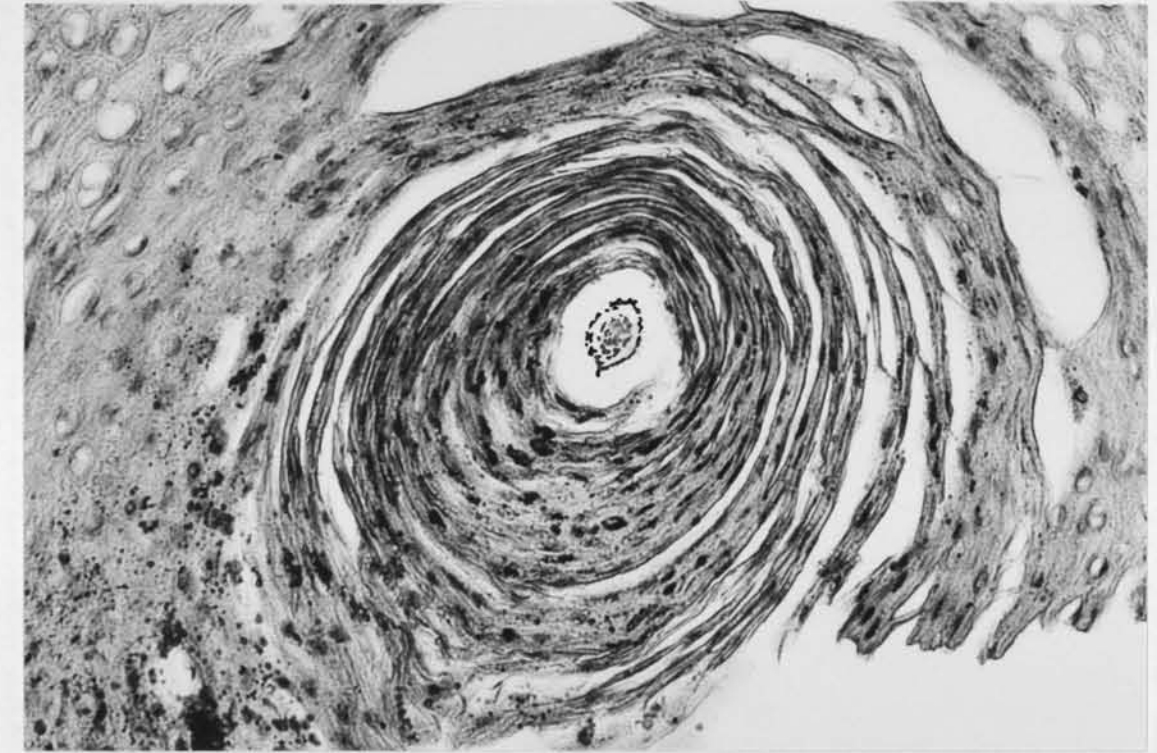
Fig. 128. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

A. Lamellated nervous end-carpuscle (Herbst, 1858).

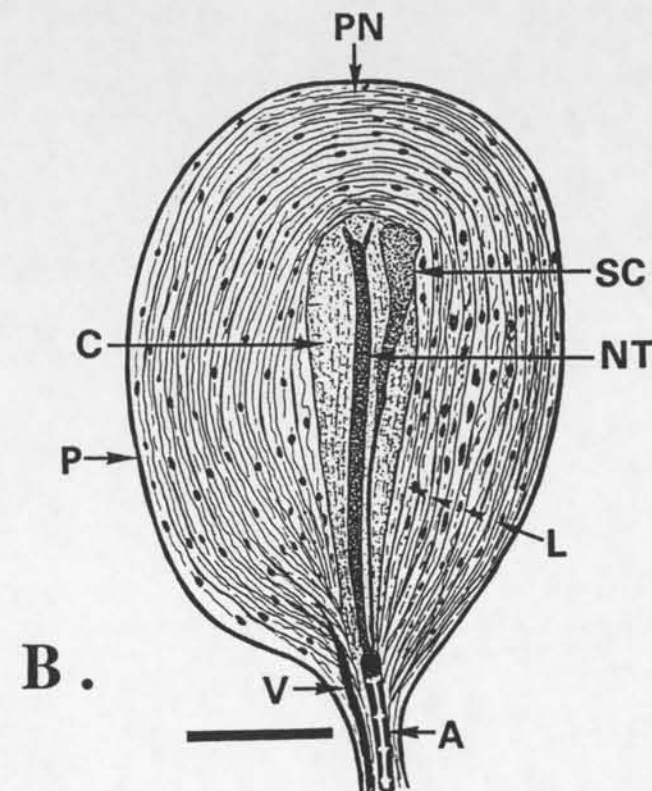
Toluidin/eosin stained, magn. 1000 x. Photo: Behrmann

B. Model: Axon (A), core (C), lamellae (L), nerve terminal (NT), perineural tissue (PN), Schwann cells (SC), scale 1 μm .

Nervous end-carpuscles of Herbst were found in the upper epidermal layers of the tongue of the harbour porpoise, and have a diameter of up to 15 μm . They have a big internal core covered with the one nerve cells surrounded by lamellae. The outer membrane is stronger than the one in other lamellated end-carpuscles. The end-carpuscles detected in the harbour porpoise, are comparable with the tactile carpuscles which are situated in the bill of ducks (Quilliam, 1966).



A.



B.

Abb. 129 /Fig. 129

Abb. 129. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Lamelliertes Tastkörperchen (Pacini, 1867), Querschnitt,

Färbung H / E, Vergr. 200 x. Foto: Behrmann

B. Model: Axon (A), Kern (C), Lamellen (L), Nervenkolben (NT),
Pericorpuläre Membrane (P), perineurales Gewebe (PN), Schwannsche
Zellen (SC), Gefäß (V), Maßstab 1 mm.

Vater-Pacini'sche Tastkörperchen sind sehr groß und können bis zu 4 mm lang werden. Der Kern, gebildet von einem nervösen Innenkolben und von speziellen Epithelzellen, ist von mehr als dreißig Lamellen bedeckt. Durch die Flüssigkeit zwischen den Lamellen ziehen unmyelinisierte Nerven mit bipolaren Neuronen. Vater-Pacini'sche Tastkörperchen liegen in den tieferen Hautschichten und im Gewebe zwischen den Knochengelenken. Sie sind als Druck- und Dehnungsrezeptoren bekannt.

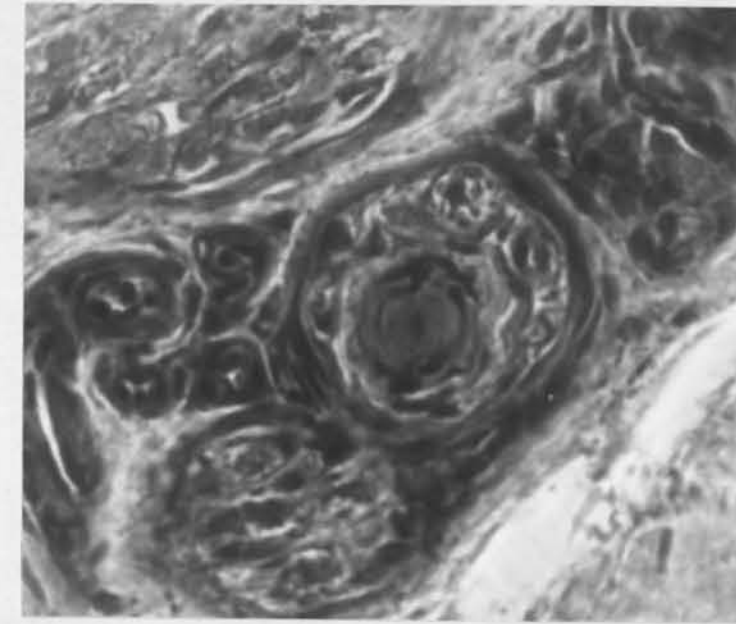
Fig. 129. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

A. Vater-Pacini tactile corpuscles (Pacini, 1867). Transverse section,

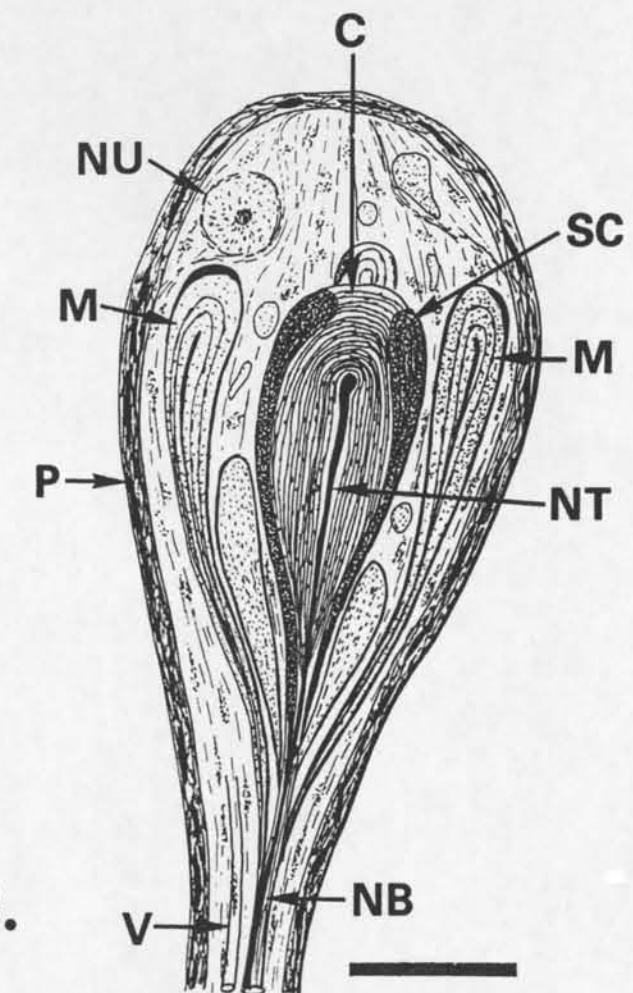
H / E stained, magn. 200 x. Photo: Behrmann

B. Model: Axon (A) core (C), lamellae (L), nerve terminal (NT),
pericorpuläre membrane (P), perineural tissue (PN), Schwann cells (SC),
vessel (V), scale 1 mm.

Vater-Pacini tactile corpuscles are very large, and can have a length of up to 4 mm. The core built up by a nerve terminal and by specialized epithelial cells, is covered by more than thirty lamellae. The fluid between the lamellae is penetrated by unmyelinated nerves with bipolar neurons. Vater-Pacini end-corporcles are situated in the lower cuticular layers, and in the tissue between the bone articulations. They are known as receptors of pressure and extension.



A.



B.

Abb. 130 / Fig. 130

Abb. 130. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Langes Tastorgan (Behrmann, 1992). Querschnitt.

Färbung Toluidin/Eosin, Vergr. 400 x. Foto: Behrmann

B. Modell: Kern (C), marginale Nervenendkörperchen (M), Nervenbündel (NB), Nervenkolben (NT), Nucleus (NU), perikorpuläre Membrane (P), Schwannsche Zellen (SC), Gefäß (V), Maßstab 100 µm. Viele solcher hochentwickelten Tastorgane liegen in der Nasenspitze, unterhalb der Epidermis. Das Zentrum dieser über 5 mm großen ovalen Organe ist ein etwa 600 µm langes lamelliertes Tastkörperchen, mit um die 50 Lamellen und zwei auffällig großen Schwannschen Zellen (Nervenendkörperchen, Herbst, 1851). Umgeben ist das Zentralkörperchen von mehreren kleineren lamellierten Nervenendkörperchen (Marginalkörperchen). Auffällig dick und vielschichtig ist die alle Nervenendkörperchen einschließende perikorpuläre Membran. Cetaceen gebrauchen ihre Nasenspitze zum Tasten, so wie die Menschen ihre Finger.

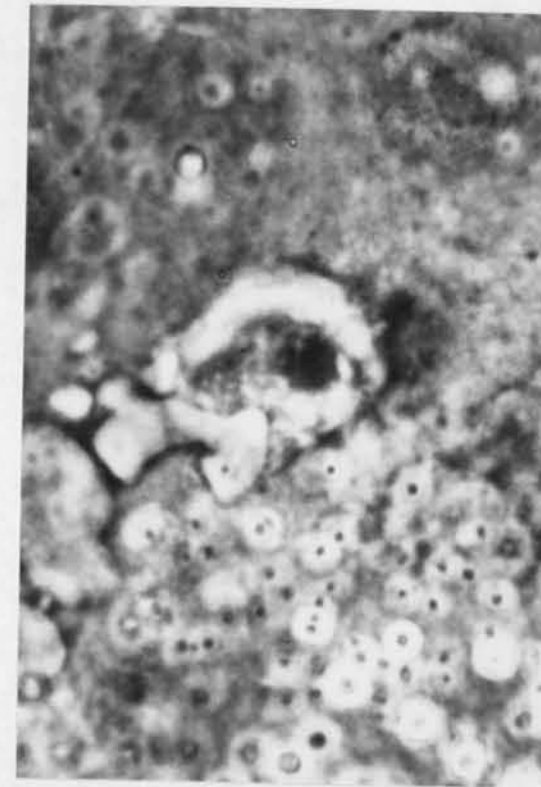
Fig. 130. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

A. Elongated tactile organ (Behrmann, 1992), cross section.

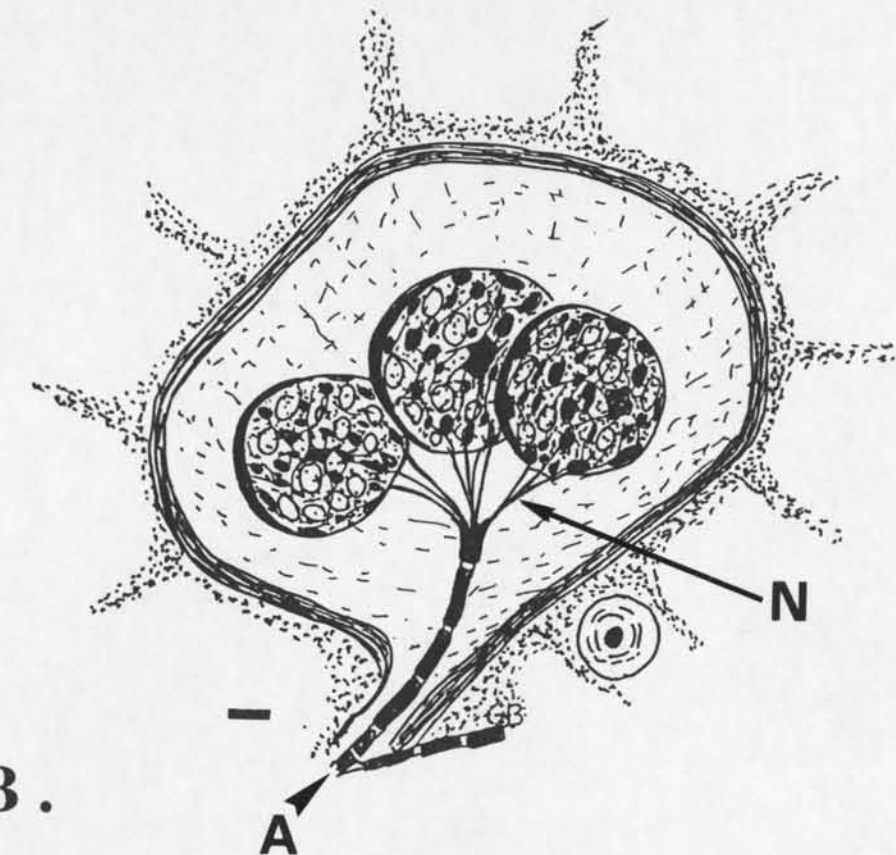
Toluidin/eosin stained, magn. 400 x. Photo: Behrmann.

B. Model: Core (C), marginal nervous end-carpuscle (M), nerve bundle (NB), nerve terminal (NT), nucleus (NU), pericarpular membrane (P), Schwann cells (SC), vessel (V), scale 100 µm.

Many of such highly developed tactile organs are situated below the epidermis of the nose tip. The oval organs have a length of more than 1 mm. A lamellated tactile corpuscle with a length of nearly 600 µm consisting of nearly 50 lamellae and two big strikingly cells of Schwann, is situated in the centre (nervous end-carpuscle, Herbst, 1851). The central corpuscle is surrounded of several lamellated nervous end-carpuscles (marginal nervous end-carpuscles), which are a slightly smaller. Consisting of many layers and particularly thick is the pericarpular membrane, which surrounds all nervous end-carpuscles. Cetaceans use their nose tip for touching, like humans their fingers.



A.



B.

Abb. 131. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Tubenorgan (Behrmann, 1988) in der Epidermis einer Zungenpapillen. Färbung Toluidin / Eosin, Vergr. 1000 x. Foto: Behrmann

B. Modell: Axon (A), unbedeckte Nerven (N), Maßstab 1 μm .

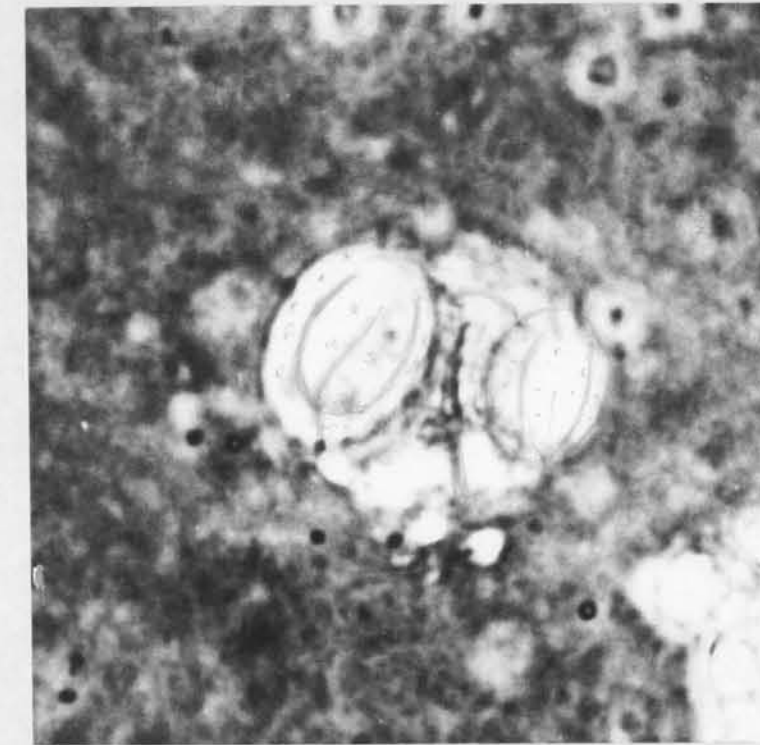
In einer tubenartigen Kapsel mit einem Durchmesser von etwa 12 μm flotieren 3 runde Nervenendkörperchen mit einem Durchmesser um 3 μm . Die Nervenendkörperchen sind von unbedeckten Nerven mit multipolaren Neuronen durchzogen. Vergleichbare Sinnesorgane wurden im Zusammenhang mit den elektrischen Organen von Mormyridfischen beschrieben (Szabo, 1974) sie könnten also Rezeptoren für elektrische Wellen sein. 1996 wurden im Rautenhirn (Rhombcephalon) des Schweinswals *Phocoena phocoena* (L., 1758) Felder entdeckt (Behrmann, 1997) (Abb. 179), in denen bis zu 250 μm große Neuronen liegen. Vergleichbare Felder (Lobi electrici) besitzen nur Fische mit elektrischen Organen. Schon früher (Behrmann, 1988) wurden an den Zungenrändern von Zahnwalen Rezeptoren nachgewiesen, die morphologisch mit den Elektrorezeptoren der Mormyridfische vergleichbar sind.

Fig. 131. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

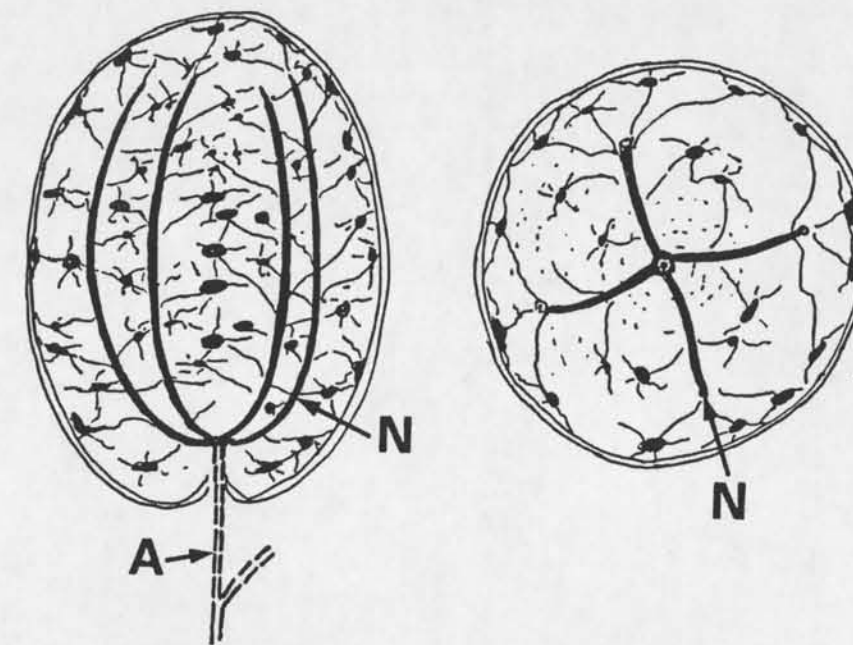
A. Tuberos organ (Behrmann, 1988), in the epidermis of a papillae of tongue. Toluidin/eosin stained, magn. 1000 x. Photo: Behrmann

B. Model: Axon (A), uncovered nerves (N), scale 1 μm .

Capsules with three nervous ampoules are located in the epidermal basement layer of the tongue papillae. These capsules have a diameter of approximate 12 μm , and the ampoules a diameter of about 3 μm . The ampoules which float in the fluid of the capsule, are penetrated by uncovered nerves with multipolar neurons. Comparable sense-organs are described in connection with electroreceptive organs of mormyrid fishes (Szabo, 1974) so they might be receptors of electric waves. In 1996, fields (Fig. 179) containing big neurons with a size of up to 250 μm , were discovered in the rhombic-shaped brain (rhombcephalon) of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L., 1758) (Behrmann, 1997). Only fish with electric organs have comparable fields (lobi electrici). A few years ago electroreceptors were found in the border of tongues (Behrmann, 1988). The electroreceptors of toothed whales are comparable to those of mormyrid fish.



A.



B.

Abb, 132 / Fig. 132

Abb. 132. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Tubenorgan (Behrmann, 1988). Färbung: H / E, Vergr. 1000 x.

Foto: Behrmann

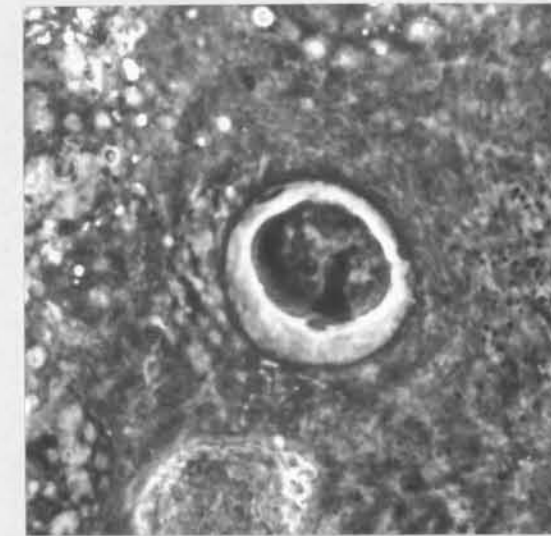
B. Model: Axon (A), unbedeckte Nerven (N). Kapseln mit einem Durchmesser um 15 μm beinhalten drei oder vier ovale Nervenendkörperchen von etwa 10 μm Länge, in denen sich die Nerven kandelaberartig verzweigen. Solche tubenartigen Sinnesorgane wurden in der Epidermis der Zungenspitze gefunden. Vergleichbare Nervenendkörperchen wurden bisher von Wirbeltieren nicht gefunden und auch über ihre Funktion ist nichts bekannt; sie könnten elektromagnetischen Rezeptoren sein.

Fig. 132. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

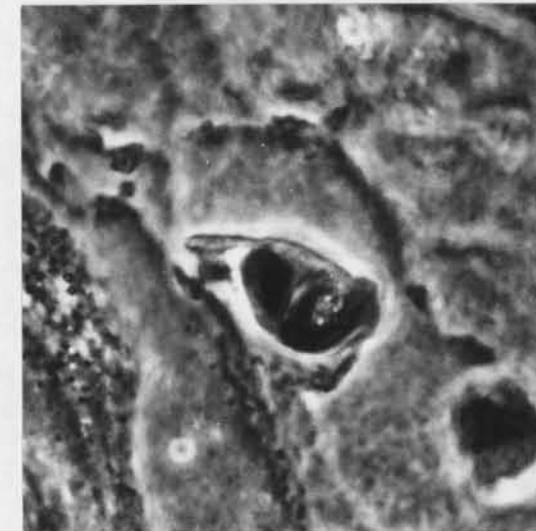
A. Tuberous organ (Behrmann, 1988), H / E stained, magn. 1000 x.

Photo: Behrmann

B. Model: Axon (A), uncovered nerves (N). Capsules with a diameter of nearly 15 μm store three or four oval nervous end-corpuses with a length of nearly 10 μm . The nerve ends in the ampoule ramify like a chandelier. Those tuberous sense-organs are situated in the epidermis of the tip of the tongue. Comparable nervous end-organs from vertebrates, and their function are not known, so they might be receptors of electromagnetic waves.



A.



B.

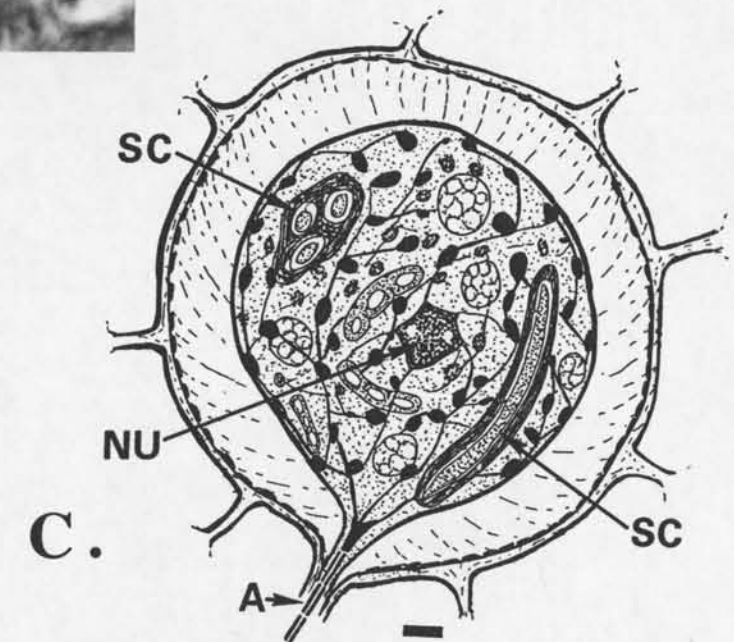


Abb. 133 / Fig. 133

Abb. 133. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. und B. Tubenorgane im Zungenrand, Färbung Toluidin/Eosin,
Vergr. 1000 x. Foto: Behrmann

C. Modell: Axon (A), Zellkern (NU), Schwannsche Zelle (SC),
Maßstab 1 µm.

Diese Form unterscheidet sich von den anderen Nervenendkörperchen durch zwei besonders große Schwannsche Zellen, Satellitenzellen (Penzlin, 1980) die hier als Leistungsverstärker angesehen werden müssen. Auffällig viele solcher Tuben mit einem Nervenendkörperchen liegen in der Epidermis am Zungenrand (Margo linguae). Vergleichbare Sinnesorgane fand Szabo (1974) bei einer Mormyrid Familie, Fische die elektrischen Organen besitzen.

Fig. 133. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

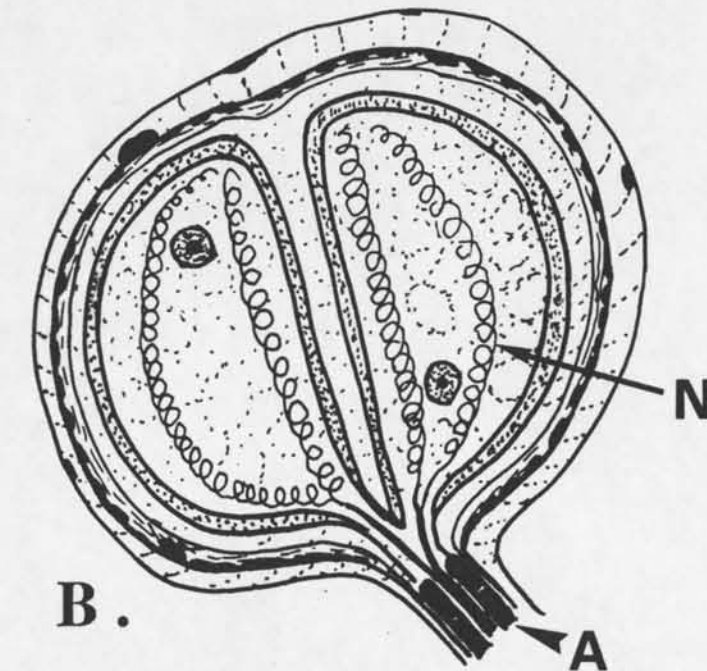
A. and B. Tuberous organs in the border of the tongue. Toluidin/eosin stained, magn. 1000 x. Photo: Behrmann

B. Model: Axon (A), nucleus (NU), cell of Schwann (SC), scale 1 µm.

This form of nervous end-corpuses is quite different from all others; they contain two particularly large cells of Schwann, satellite cells (Penzlin, 1980) which strengthened the efficiency. Many tubes with one nervous end-corpuse are located of the border of the tongue (Margo linguae). Comparable sense organs were found by Scabo (1974) in one family of mormyrid fish, which possess electric organs.



A.



B.

Abb. 134 /Fig. 134

Abb. 134. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Kapsel mit zwei Nervenendkörperchen (Grandry, 1889).

Ein eingekapseltes, nicht lamelliertes Endkörperchen, begleitet von einem Krauseschen Endkörperchen. Färbung H / E, Vergr. 1000 x.
Foto: Behrmann

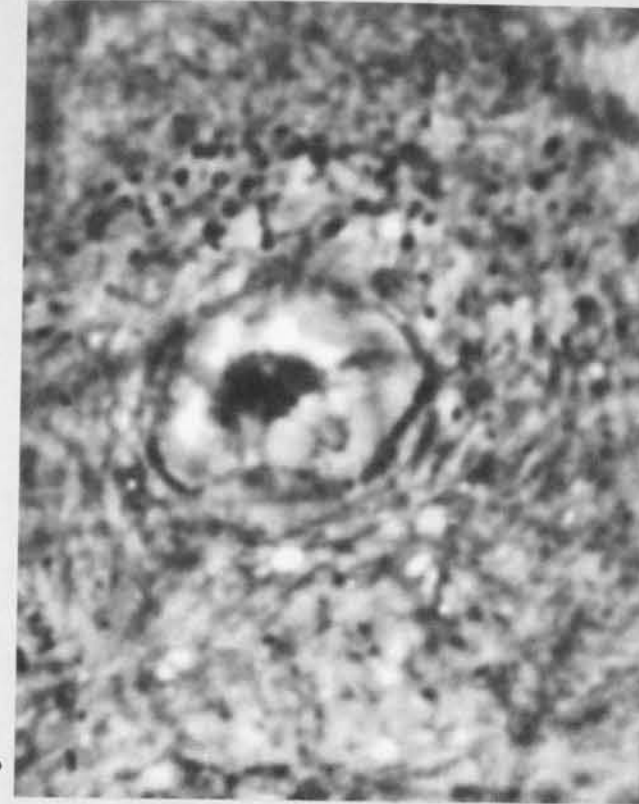
B. Modell: Axon (A), spiralartiger Nerv (N). Zwei halbkugelartige Nervenendkörperchen bilden ein Nervenendorgan mit einem Durchmesser um 10 µm. Die spiraligen Neuriten sind die Erkennungsmerkmale dieses Typs Grandry'scher Nervenendkörperchen. Vergleichbare Nervenendkörperchen liegen in den Entenschnäbeln und in den Zungen von Spechten (Quilliam, 1966). Ihre Funktion ist nicht bekannt.

Fig. 134. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

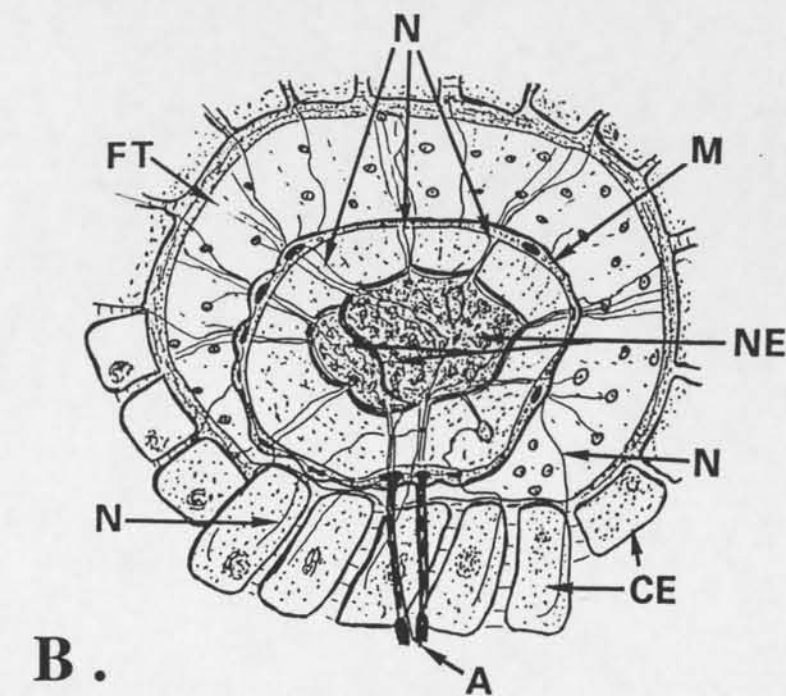
A. Capsule with two nervous end-carpuscles (Grandry, 1889).

Capsuled, non lamellated nervous end-carpuscle accompanied by an end-carpuscle of Krause, H / E stained, magn. 1000 x.
Photo: Behrmann

B. Model: Axon (A), spiral nerve (N). Two hemispherical nervous end-carpuscles are combined, and have a common diameter of nearly 10 µm. The spiral neurites are the distinctive marks of this type of nervous end-carpuscles of Grandry. Comparable nervous end-carpuscles are situated in the bill of ducks and in the tongue of woodpeckers (Quilliam, 1966). Their function is still unknown.



A.



B.

Abb. 135. / Fig. 135

Abb. 135. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Kapsel mit Nervenendkörperchen (Grandry, 1889),

Färbung H. /E., Vergr. 1000 x. Foto: Behrmann

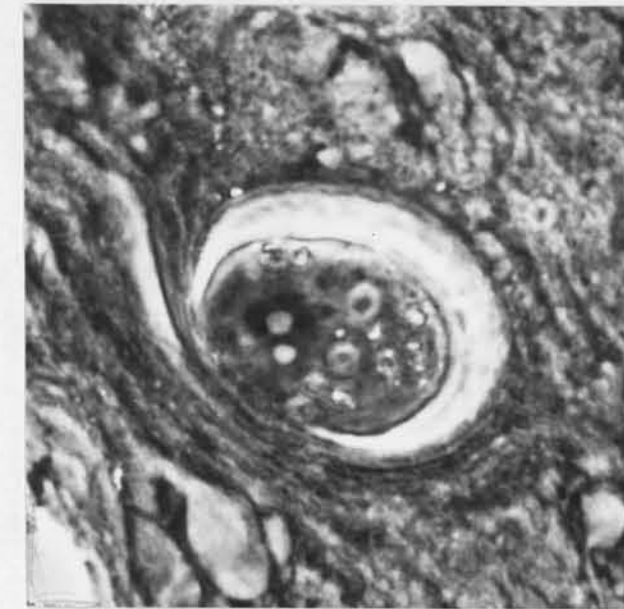
B. Modell: Axone (A), Gewebezellen (CE), fetthaltiges Bindegewebe (FT), Membran (M), Nerven (N), Nervenendkörperchen (NE). Sehr zahlreich sind diese Nervenendkörperchen in der Haut verbreitet, und häufig liegen sie dicht neben anderen Nervenendorganen. Sie bestehen aus einer 10 bis 30 μm großen Kapsel, in der 2 bis 5 Nervenendkörperchen schwimmen. Die dunkle Zellflüssigkeit enthält viele Farbkörnchen. Unter Verlust ihrer Myelinscheide dringen mehrere Axone in die Nervenendkörperchen ein. Aus den Endkörperchen kommen bündelweise unbedeckte Nerven, durchdringen die Kapselmembran und enden in den umliegenden Gewebezellen. Grandrysche Nervenendkörperchen haben eine effektorische Funktion und Einfluß auf die Zellbildung (Quilliam, 1966). Besonders häufig sind sie in der Epidermis von Wasservögeln (Malinowsky, 1986).

Fig. 135. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

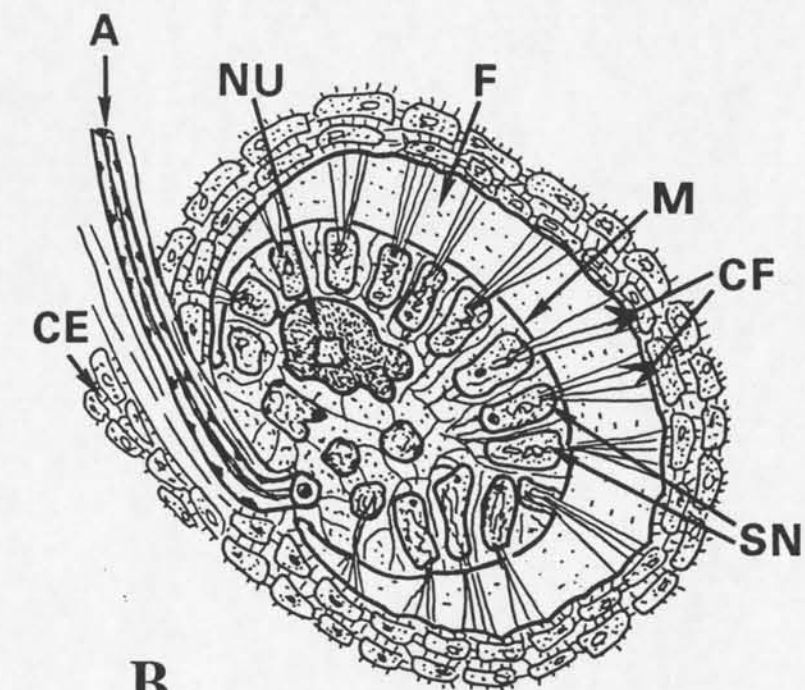
A. Capsule with nervous end-corpuses of (Grandry, 1889),

H./ E. stained, magn. 1000 x. Photo: Behrmann

B. Model: Axons (A), tissue-cells (CE), fatty connective tissue (FT), membrane (M), nerves (N), nervous end-corpuse (NE). A great number of those nervous end-corpuses is situated in the skin, frequently near other nervous end-organs. Each capsule of 10 to 30 μm size, contains 2 to 5 nervous end-corpuses floating in a dark cell fluid with numerous pigment granules. Some axons penetrate the end-corpuses in losing their myeline sheath. Out of the nerve cells come in form of bundles, uncovered nerves piercing the membrane of the capsule, and ending in the surrounding tissue cells. Nervous end-corpuses of Grandry have an effectorial function, and influence the development of the cells (Quilliam, 1966). They are particularly numerous in the beaks of aquatic birds (Malinowsky, 1986).



A.



B.

Abb. 136. / Fig. 136

Abb. 136. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Kapsel mit einem Tastkörperchen (Meissner, 1852).

Färbung H / E, Vergr. 400 x. Foto: Behrmann

B. Modell: Axone (A), Zellgewebe (CE), kollagenfaseriges Bindegewebe (CF), Zellflüssigkeit (F), Membran (M), Zellkern (NU), sensible Nervenzellen (SN). Kapseln mit einem Durchmesser bis zu 100 μm , mit einem rundlichen Nervenendkörperchen von etwa 60 μm , liegen in tieferen Hautschichten. Unter Verlust ihrer Myelinscheide durchdringen Axone die Kapselmembran. Deren Neuriten enden in den sensiblen Neuronen. Aus diesen ziehen Kollagenfibrillen durch die Kapsel, durchdringendie Membran und enden in den umliegenden Gewebezellen. Mit den Meissnerschen Tastkörperchen können die Bewegungen tieferer Hautschichten registriert werden.

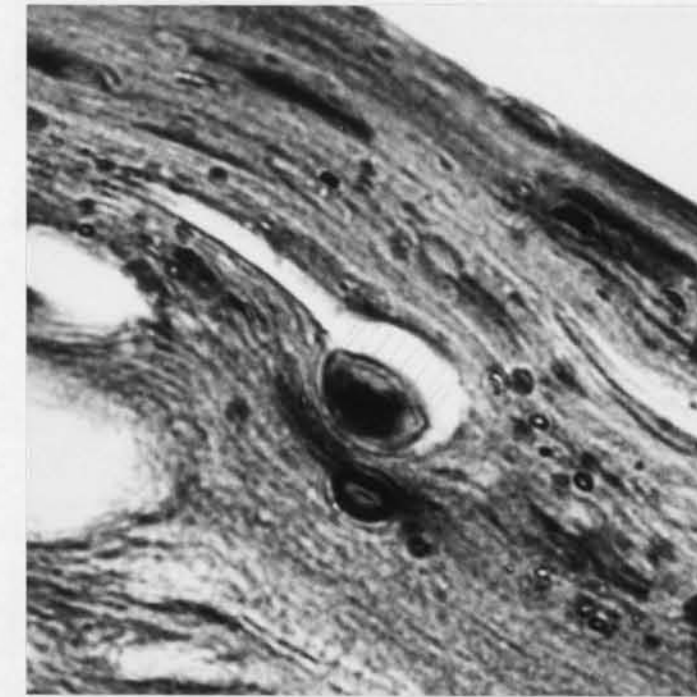
Fig. 136. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

A. Capsule with one tactile corpuscle (Meissner, 1852).

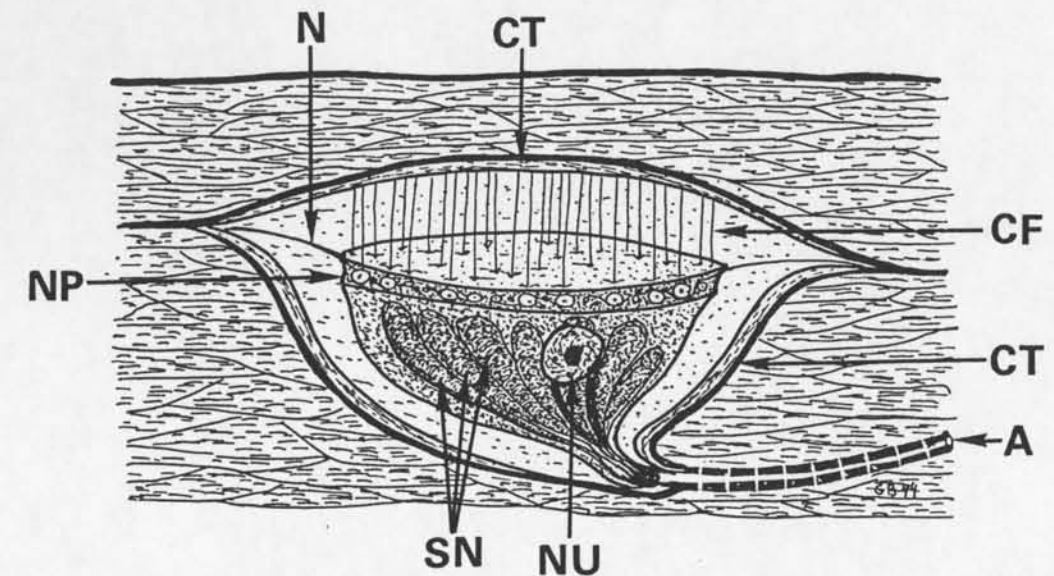
H / E stained, magn. 400 x. Photo: Behrmann

B. Model: Axon (A), cell-tissue (CE), collagenous fibres (CF), cell-fluid (F), membrane (M), cell-nucleus (NU), sensory nerve cells (SN).

Capsules with a diameter of up to 100 μm containing one roundish nervous end-corpusele with a diameter of about 60 μm , are situated in lower cuticle layers. In losing their myeline sheath axons penetrate the membrane of the capsule, and Their neurites end in sensory neurons. From the neurons collagenous fibres pass through the capsule, penetrate the membrane, and in the surrounding cells. Tactile corpuscles of Meissner register the movements of deeper cuticle layers.



A.



B.

Abb. 137. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Tastkörperchen (Behrmann, 1992).

Färbung H / E, Vergr. 400 x. Photo. Behrmann

B. Modell: Axon (A), kollagenfaseriges Bindegewebe (CF), Zellmembran (CT), Neurit (N), nervöse Scheibe (NP), Zellkern (NU), sensible Nervenzellen (SN).

Viele halbkugelförmige Nervenendkörperchen, mit einer Länge um 20 μm , liegen in einer etwa 30 μm großen Kapsel, etwa 20 μm unterhalb der Hautoberfläche. Die scheibenförmigen Flächen liegen parallel zur Hautoberfläche. Das erste Axon zieht unter Verlust seiner Myelinscheide zu den nervösen Innenkolben des Nervenendkörperchens. Ein zweites Axon durchdringt die Kapselmembran, verliert seine Myelinscheide und endet in der nervösen Scheibe. Aus der nervösen Scheibe ziehen einzelne kollagene Fasern zur Kapselmembran. Die Lage und die Morphologie erlauben eine Deutung der Funktion. Die kollagenen Fasern übertragen sanften Druck von größeren Hautflächen auf die nervöse Scheibe, im Gegensatz zu den freien Nervenenden, mit denen punktueller Druck registriert wird.

Fig. 137. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

A. Tactile corpuscle (Behrmann, 1992).

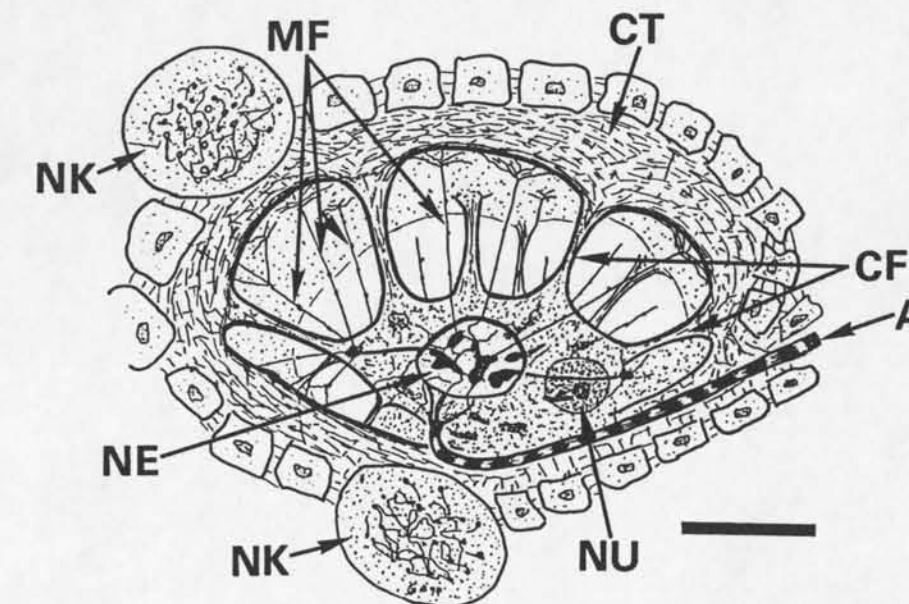
H / E stained, magn. 400 x. Photo: Behrmann

B. Model: Axon (A), collagenous fibres (CF), cell membrane (CT), neurite (N), nervous disk (NP), nucleus (NU), sensitive cells (SN).

Numerous hemispherical tactile corpuscles with a length of nearly 20 μm are floating in a capsule of a length of nearly 30 μm ; they are situated approximately 20 μm below the surface of the skin. Each corpuscle has a nervous disk lying parallel to the skin surface. The first axon leads to the nerve end-corpuscle and ends in losing its myeline sheath in nerve terminals. A second axon enters the capsule through the membrane, loses its myeline sheath, and ends in the nervous disk. Out of the disk single collagenous fibres extend to the membrane of the capsule. The location and the morphology permit an explanation of the function. The collagenous fibres transmit soft pressure of large skin areas to the nervous disk, in contrast to the free nerve endings which record spot-like pressure.



A.



B.

Abb. 138 / Fig. 138.

Abb. 138. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Tastkörperchen (Behrmann, 1992),

Färbung Toluidin/Eosin, Vergr. 400 x. Foto: Behrmann

B. Modell: Axon (A), Bindegewebsfasern (CF), straffes Bindegewebe (CT), Moosfaser (MF), Nervöse Zentrum (NE), Nervenendkörperchen (NK), Zellkern (NU), Maßstab 20 μm .

In einer etwa 150 μm großen Kapsel aus reticulärem Bindegewebe (CT) liegt eine etwa 80 μm große nervöse Zelle mit dunklem Plasma und einem großen Zellkern (NU). Diese Zelle wird durch Bindegewebe (CF) in ihrer Position gehalten. Ein Axon (A) führt in die Zelle. Die von den multipolaren Neuronen abzweigenden Dendriten (Moosfasern, MF) durchdringen die Zellmembran und enden an der Kapselwand. Solche Nervenendorgane sind in größeren Abständen in tieferen Hautschichten verteilt. Wahrscheinlich registrieren sie den Wasserdruck beim Tauchen.

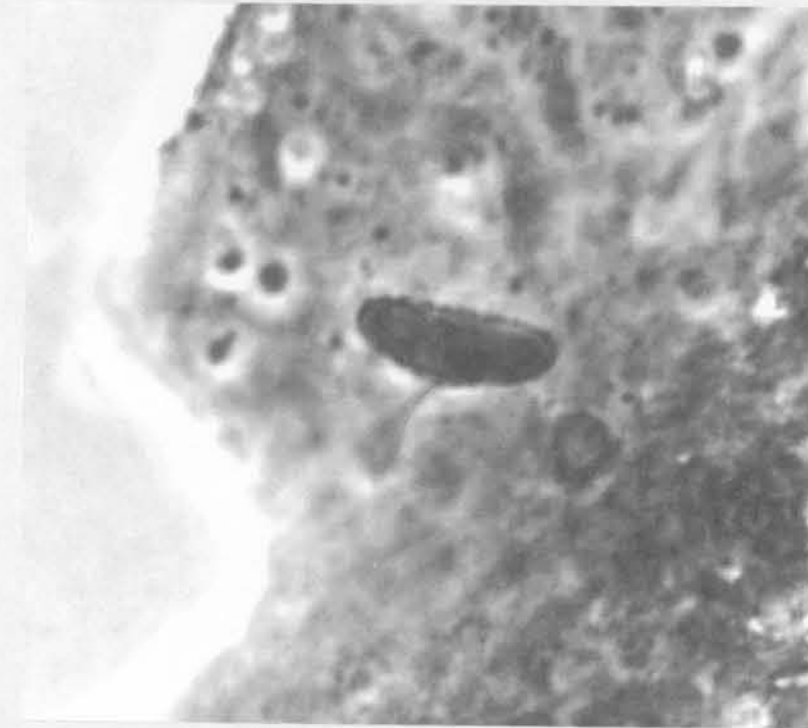
Fig. 138. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

A. Tactile corpuscle (Behrmann, 1992),

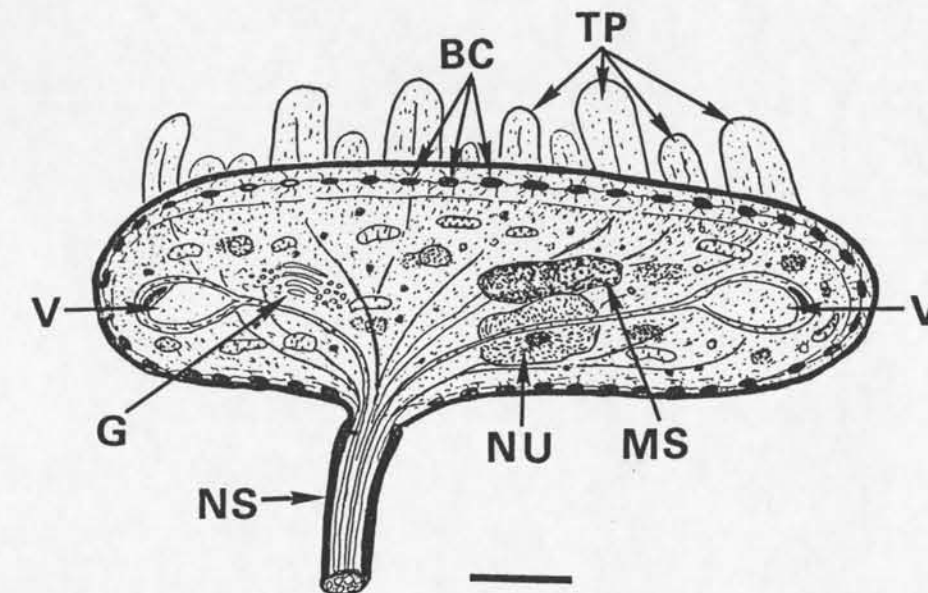
toluidin/eosin stained, magn. 400 x. Photo: Behrmann

B. Model: axon (A), connective fibres (CF), tightly connective tissue (CT), moss fibres MF), nervous centre (NE), nervous end-capsule (NK), nucleus (NU). Scale 20 μm .

In a capsule of reticular connective tissue (CT) with a length of approx. 150 μm , a nervous cell of approx. 80 μm is situated. The cell contains dark cell plasma and a large nucleus (NU). The cell is kept in its position by connective fibres (CF) An axon (A) leads into the cell. Dendrites (moss fibres, MF) branching off the multipolar neurons penetrate the cell membrane and end at the wall of the capsule. Those nervous end-capsules are distributed in larger intervals in lower cutical layers. They are probably able to register the water pressure during diving.



A.



B.

Abb. 139. Fig. 139

Abb. 139 *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Tastscheibe (Merkel, 1875) in der Blaslochhaut. Färbung H / E,
Vergr. 1000 x. Foto: Behrmann

B. Modell einer Merckelschen Tastscheibe: Korbzellen (BC), Golgi-Apparat (G), Mastzelle (MS), Nervenstrang (NS), Zellkern (NU), Tastpapillen (TP), Vesikel (V), Maßstab 5 µm.

Merkelsche Tastkörperchen setzen sich aus Tastpapillen und einer etwa 30 µm langen Merckelschen Scheibe zusammen. Sie liegen in den oberen epidermalen Lagen des Ober- und Unterkiefers, der Nasenspitze und der Blaslochöffnung. Merckelsche Tastscheiben wurden bei allen Säugern gefunden.

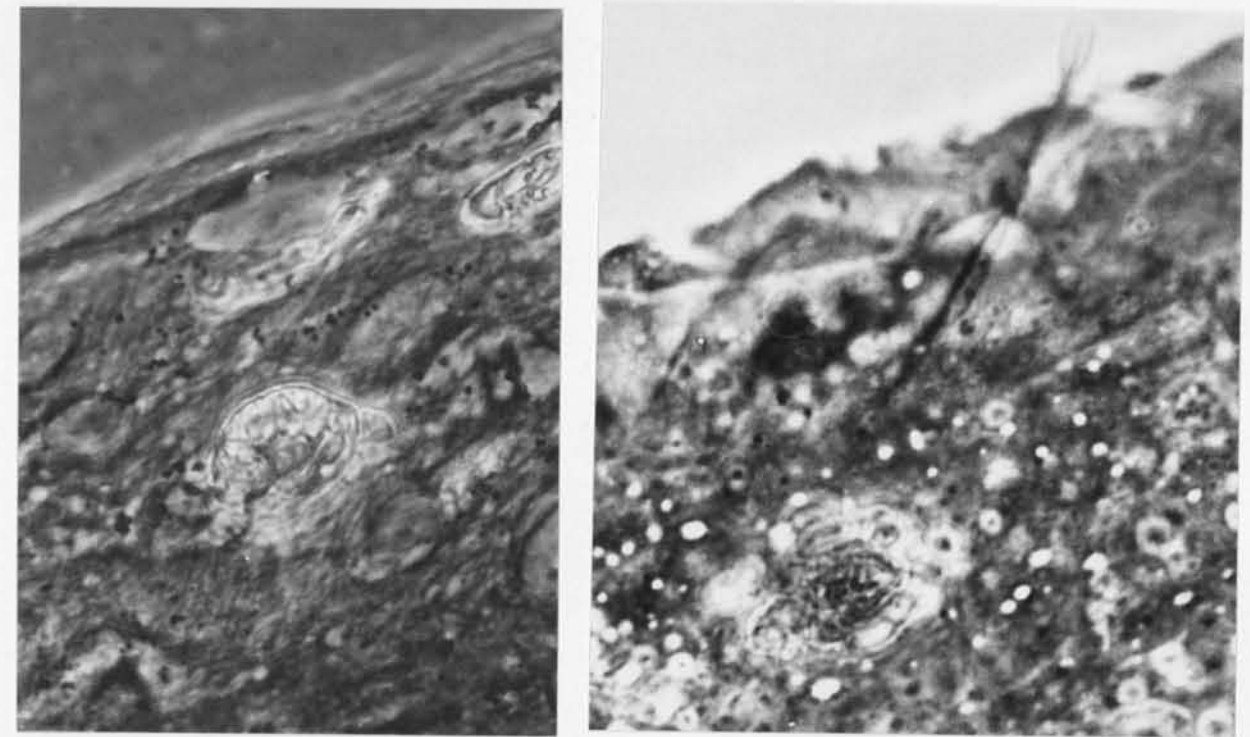
Fig. 139. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

A. Touch disk (Merkel, 1875) in the cutis of the blow hole.

H / E stained, magn. 1000 x. Photo: Behrmann

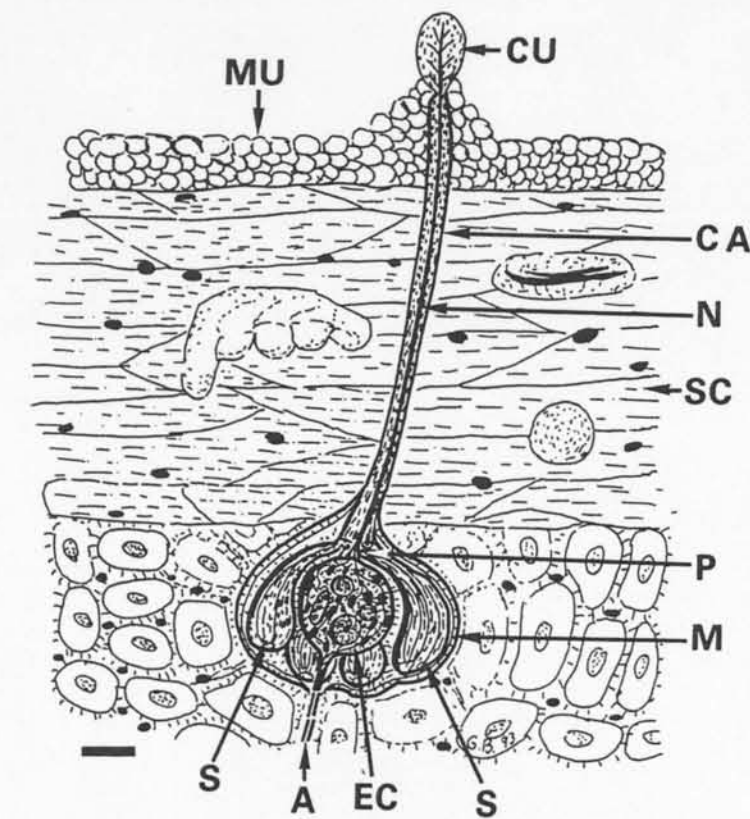
B. Model of the touch disk of Merkel: Basket-cell (BC), Golgi-field (G), providing-cell (MS), nerve strunk (NS), nucleus (NU), tactil-papillae, vesicle (V) scale 5 µm.

Tactile nerve corpuscles of Merkel consist of tactile-papillae, and a longish disk of up to 30 µm. They are situated in the upper epidermal layers of the upper and lower jaws, in the nose tip, and in the opening of the blowhole. Tactile disks of Merkel are commonly known from mammals.



A.

B.



C.

Abb. 140. / Fig. 140

Abb. 140 *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

A. Sinnesorgan (Behrmann, 1990). Färbung H / E, Vergr. 1000 x.

Der zentrale Körper umgeben von sekretorischen Zellen.

B. Nerv und Kuppel im Fokus. Fotos:Behrmann

C. Modell des Sinnesorgans: Axon (A), Tube (CA), gelatinöse Kuppel (CU), Nervenendkörperchen (EC), Zellmembran (M), Schleimhaut (MU), Nerv (N), Pore (P), neurosekretorische Zelle (S), Hornhaut (SC), Maßstab 5 µm.

Im Zentrum jedes Nervenorgans liegt ein Nervenendkörperchen, das von fünf bis acht sekretorischen Zellen umgeben ist. Alles zusammen ist von einer Membran umhüllt und hat einen Durchmesser um 40 µm. Das Axon endet im zentralen Körperchen. Ein unmyelinisierter Nerv zieht in einer Tube vom Nervenendorgan zur Oberfläche. Das über die Hautoberfläche hinausragende Ende des Nervs ist etwa 5 µm lang und von einer Gelantinkuppel bedeckt. Zahlreich sind solche Organe in der Zungenspitze und in der parakeratotischen Epidermis der Unterlippe zu finden. Sie könnten eine Funktion wie das Seitenlinienorgan der Fische haben und elektrische oder magnetische Wellen registrieren.

Fig. 140. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.

A. Sense-organ (Behrmann, 1990), H / E stained, magn.1000 x.

The central corpus surrounded by secretory cells.

B. Nerve and cupula in focus. Photos:Behrmann

C. Model of the sensory end-carpuscle: Axon (A), tube (CA), cupula (CU), end-carpuscle (EC), cell-membrane (M), mucosa (MU), nerve (N), pore (P), neuronal secretory cell (S), stratum corneum (SC) scale 5 µm. Each nerve organ consists of a roundish nerve end-carpuscle located in the centre, surrounded by five to eight secretory cells. All this is enveloped by a membrane, and has a diameter of nearly 40 µm. The axon enters the central carpuscle. One unmyelinated nerve bedded in a tube of nervous end-organ, extends to the outside. The nerve ending above the skin surface is nearly 5 µm long, and is covered with a gelatinous cupula. Numerous sensory organs are situated in the tip of the tongue and in the parakeratotic layer of the lower lip. They might have a function like the lateral line organ of fishes, and may be receptors of electric or magnetic waves .

7. Kapitel / Chapter 7

7.1. Literatur / 7.1. References

- Behrmann, G. 1988. The peripheral nerve ends in the tongue of the harbour porpoise. *Aquatic Mammals* 14. 3, 107 - 112.
- Behrmann, G. 1990. The tuberous organs of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). *Aquatic Mammals* 16.1, 33 - 35.
- Behrmann, G. 1991. The peripheral nerve endings in the skin of the harbour porpoise *Phocoena ph.*, L. 1758. Symposium "Whales", Brüssel, 149 - 156.
- Boeke, J. 1934. Niedere Sinnesorgane. In: *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere* (Eds. L. Bolk et al.) Band 2, 855 - 878. Verl. Urban & Schwarzenberg Berlin/Wien.
- Golgi, C. 1880. Zitiert nach Boeke 1934
- Grandry, ? 1889. Zitiert nach Boeke 1934.
- Herbst, G.,E.,F. 1851. Zitiert nach Boeke 1934.
- Krause, W. 1860. Die terminalen Körperchen der einfachen sensiblen Nerven. *Hahnsche Hofbuchhandlung Hannover*, 1 - 274
- Leonhardt, H. 1985. *Histologie und Mikroanatomie des Menschen*. Verl. G. Thieme Stuttgart/ New York, 1 - 489.
- Malinowsky, L. 1986. Mechanoreceptors and free nerve endings. In: *Biology of the Integument 2*, (ed. Bereiter-Hahn, J., A.G. Matoltsy & K.S. Richards). Springer-Verlag Berlin, New York, 535 - 603.
- Mazzoni, V. 1891. Zitiert nach Boeke 1934.
- Meissner, G. & R. Wagner 1852. Zitiert nach Boeke 1934.
- Merkel, Fr. 1875. Tastzellen und Tastkörperchen bei Haustieren und Menschen. *Anat. Entw. Mech.* 11, 636 - 652.
- Munger, B. L. 1966. Diskussionsbeitrag. In: *Touch, Heat and Pain* (eds. A. V. S. De Reuck & J. Knight). Churchill LDT London, 137-144.
- Paccini, F. 1867. Zitiert nach Boeke 1934.
- Quilliam, T.A. 1966. Structure of the receptor organs. In: *Touch, Heat and Pain* (eds. A.V.S. De Reuck & J. Knigh), 86-116.
- Ramon-Moliner, E. 1968. The morphology of dendrites. In: *The Structure and Function of Nervous Tissue* (ed. G. H. Bourne), Academic Press London, 205 265.
- Ruffini, A. 1905. Les expansions nerveuses de la peau. *Rev. deh. de Histologie* 1.
- Shanta, T. H. & G. H. Bourne 1968. The perineural epithelium - A new concept. In: *The Structure and Function of Nervous Tissue* (ed. G. H. Bourne), Academic Press London, 380 - 457.
- Szabo, T. 1974. Anatomy of specialized lateral line organs of electroreception. In: *Handbook of Sensory Physiology 3* (ed. Fassard), Springer Verlag Berlin Heidelberg New York, 14 - 58.
- Welsch U. & V. Storch 1976. *Comparative animal cytology & histology*. University of Washington Press Seattle, 1 - 187.

7.2. Die Gesichtsnerven

Der Verlauf der Gesichtsnerven im Kopf der Zahnwale wurde, wie auch der Verlauf der Blutgefäße, über Querschnitte durch die Köpfe ermittelt und auf einen schematischen Aufriß in Längsrichtung übertragen. Besser entwickelt als bei allen Landsäugetern ist der Nervus trigeminus der Wale (Abb. 141). Seine Äste sind sehr dick und deshalb gut verfolgbar. Weniger gut ausgebildet und sehr dünn sind die Zweige des Nervus facialis (Abb. 142). Die übrigen zum zentralen Nervensystem führenden Nerven werden im Kapitel 8 (Abb. 147) aufgeführt.

7.2. The nerves of the face

The course of the nerves of the face in the head of toothed whales was detected, like the blood vessels, by transverse sections. The findings were transferred to a sketch in longitudinal direction. The nervus trigeminus of all whales (Fig. 141) is better developed than that of land mammals, therefore its branches can be well followed. The nervus facialis is not well developed, and its nerve endings are very thin (Fig. 142). The other nerves leading to the head are presented in chapter 8 (Fig. 147).

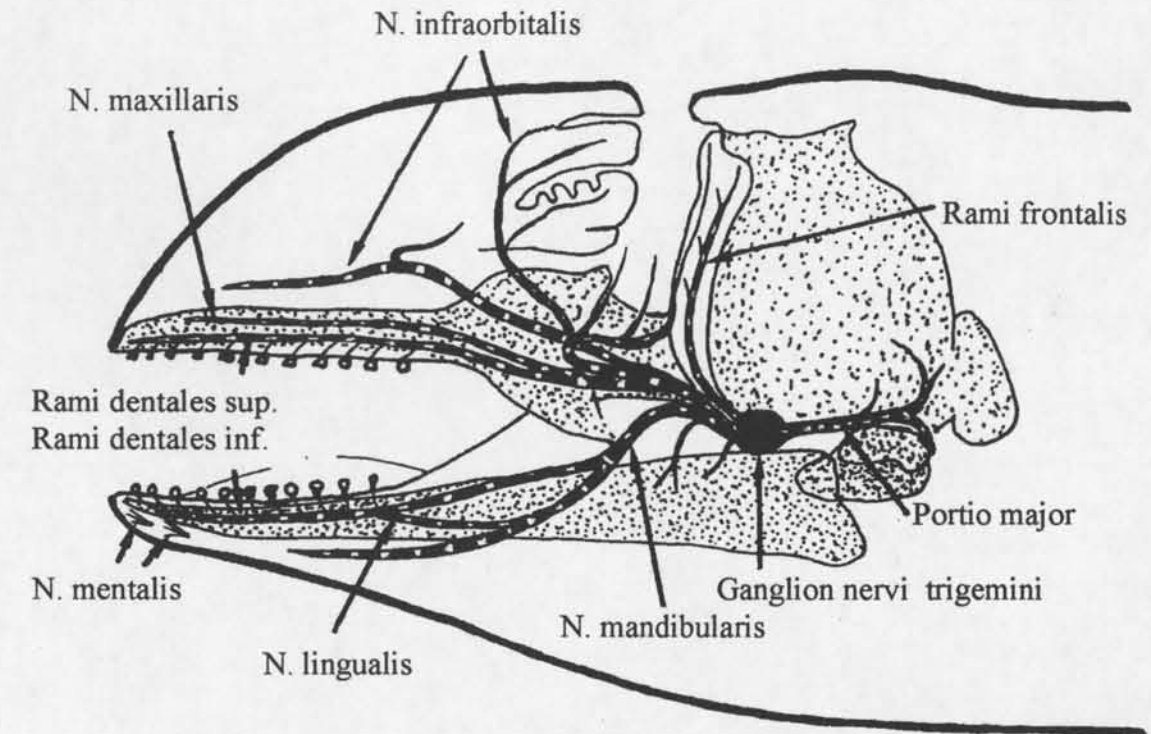


Abb. 141. Schematisierter Verlauf des Nervus trigeminus.

Fig. 141. Schematic course of the nervus trigeminus.

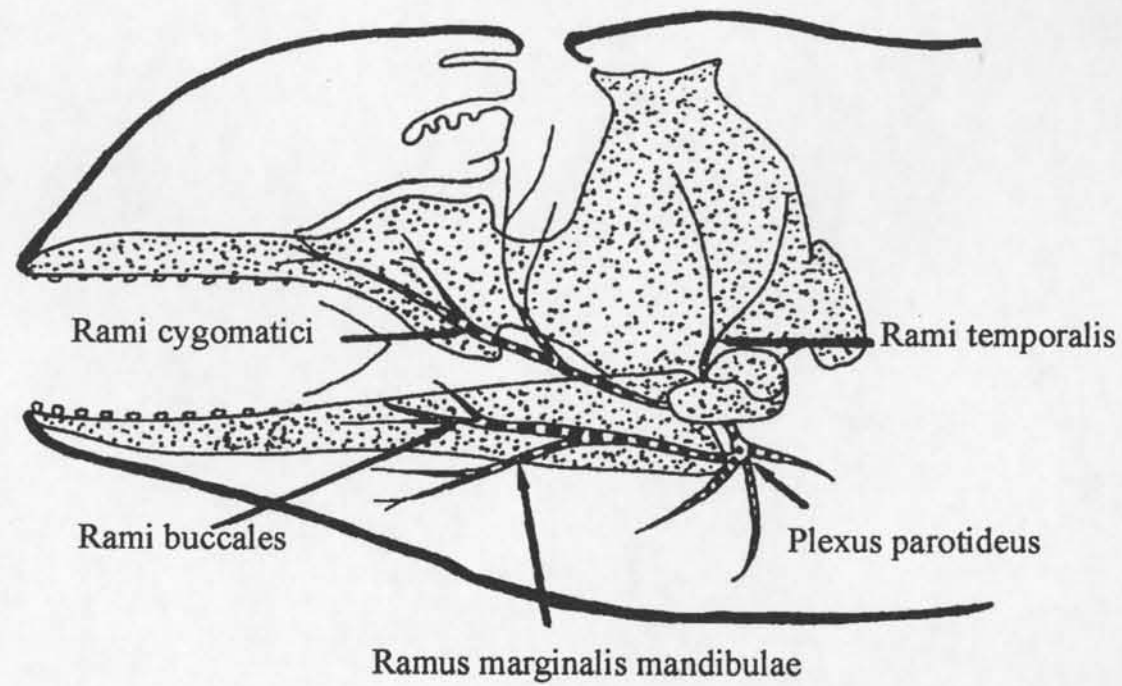


Abb. 142. Schematisierter Verlauf des Nervus facialis.

Fig. 142. Schematic course of the nervus facialis.

7. Kapitel / Chapter 7

7.2. Literatur / 7.2. References

Graf Haller, von Hallerstein, V. 1934. V. Kranialnerven. In: Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. (Ed. Louis Bolk et al.). 2. Band, 1. Teil, 541 -684. Verl. Urban & Schwarzenberg Berlin/Wien.

8. Kapitel

Das zentrale Nervensystem

8.1. Die Architektur

Zahnwale sind sehr beweglich und klug, sie spielen, sprechen und helfen in Seenot geratenen Menschen. Zahnwale haben ein hochentwickeltes Echolokationssystem und orientieren sich über das Echo ihrer Töne. Delphine haben einen hochempfindlichen Tastsinn und all die anderen bekannten Sinne. Dies alles wird durch das zentrale Nervensystem verarbeitet. Die Hirne der Zahnwale haben mehr Falten als die menschlichen Hirne, wodurch sich die Oberfläche und damit auch die Hirnrinde fast verdoppelt. Bewiesen wurde ebenfalls, daß in den für die Wale lebenswichtigen Arealen die Anzahl der Neuronen und Gliazellen bis zu dreimal höher sein kann als beim Menschen. Als Beispiel soll nun die Architektur des Zahnwalhirns am Hirn des Schweinswals erklärt werden.

Chapter 8

The central nervous system

8.1. The architecture

Toothed whales are very agile and intelligent; they play, speak and help people in distress at sea. Toothed whales have a highly developed echolocation system, and find their way by the echos of their own sounds. Toothed whales have a highly sensible touch sense, and all the other senses of mammals. All this is coordinated by the central nervous system. The limbic layer of their brains has many more folds than the one of human brains, and therefore the surface and consequently the cortical layer is nearly doubled. It is provable that in areas of essential for of life up to three times more neurons and glial cells can exist. The structure of the brain of toothed whales is presented here by describing, as an example, the brain of the harbour porpoise.

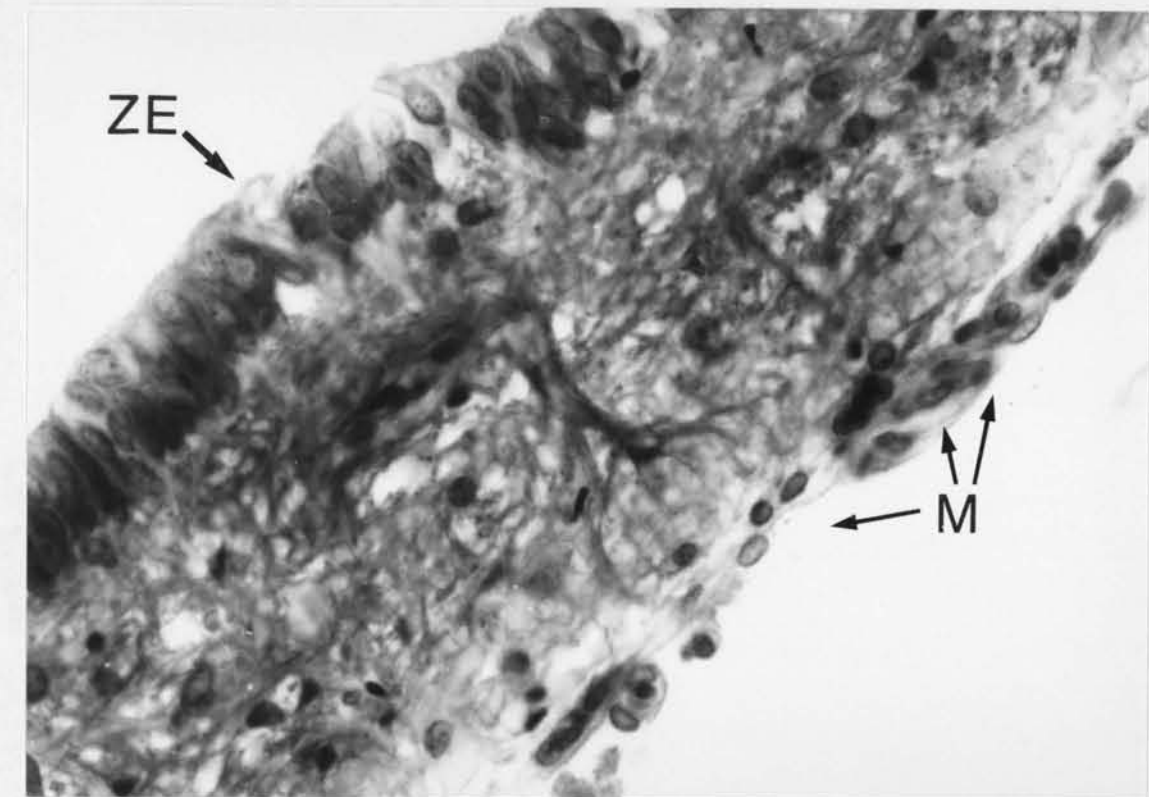


Abb. 143 / Fig. 143

Abb. 143. Ein Segment aus der weichen Hirnhaut (Pia mater) des Kleinhirns. Färbung Toluidin/Eosin, Vergr. 400 x. Foto: Behrmann
Das Hirn ist von Hirnhäuten (Meninges) bedeckt. Die harte Hirnhaut (Dura mater) bleibt bei der Entnahme des Hirns in der Schädelkapsel. Die weiche Hirnhaut (Pia mater) ist durch eine Basallamina mit dem Cortex verbunden und bleibt am Hirn. Die Basallamina ist von einer Lage Meningealzellen (M) bedeckt. Zwischen diesen Zellen und dem äußeren Zylinderepithel (ZE) liegt ein lockeres, von Nerven und Blutgefäßen durchzogenes Bindegewebe.

Fig. 143. A segment of the soft membrane (Pia mater) covering the cerebellum. Toluidin/eosin stained, magn. 400 x. Photo: Behrmann
The brain is coated with a cerebral membranes (Meninges). After removing the brain, the hard membrane (Dura mater) remains in the skull capsule. The soft membrane (Pia mater) is connected by the basal lamina to the cortex and remains on the brain. The basal lamina is covered with a layer of menigeal cells (M). Between these cells and the outer cylindric epithel (ZE) a layer of porous connective tissue is situated, penetrated by blood nerves and vessels.

8.1. Architektur des Zahnwalhirns

Die Terminologie der Hirnarchitektur:

Lobus	= großer Teil des Hirns, z.B. L. frontalis,
Lobulus	= Unterteilung des großen Teiles,
Gyrus	= Gehirnwindung,
Sulcus	= Furche zwischen den Falten,
Fissura	= tiefe Furche zwischen den Loben,
Polus	= Pol des großen Teils,
Region	= Einteilung des Hirns nach Brodmann (1909),
Areal	= Gebiet mit ähnlicher Cytoarchitektur,
Feld	= kleines Gebiet innerhalb des Areals mit gleicher Cytoarchitektur,
Sektor	= ein kleines Segment eines Feldes.

8.1. The architecture of the toothed whale brain

Terminology of brain architecture:

Lobus	= limbic lobe, large part of the brain, e. g. lobus frontalis,
Lobulus	= subdivision of the large part,
Gyrus	= fold of the brain,
Sulcus	= cleft between the folds,
Fissura	= deep cleft between the lobes,
Polus	= pole of a lobe,
Region	= division of the brain after Brodmann (1909),
Area	= cortical plate with equal cytoarchitecture,
Field	= small part within the area of equal cytoarchitecture,
Sector	= small segment of a field.

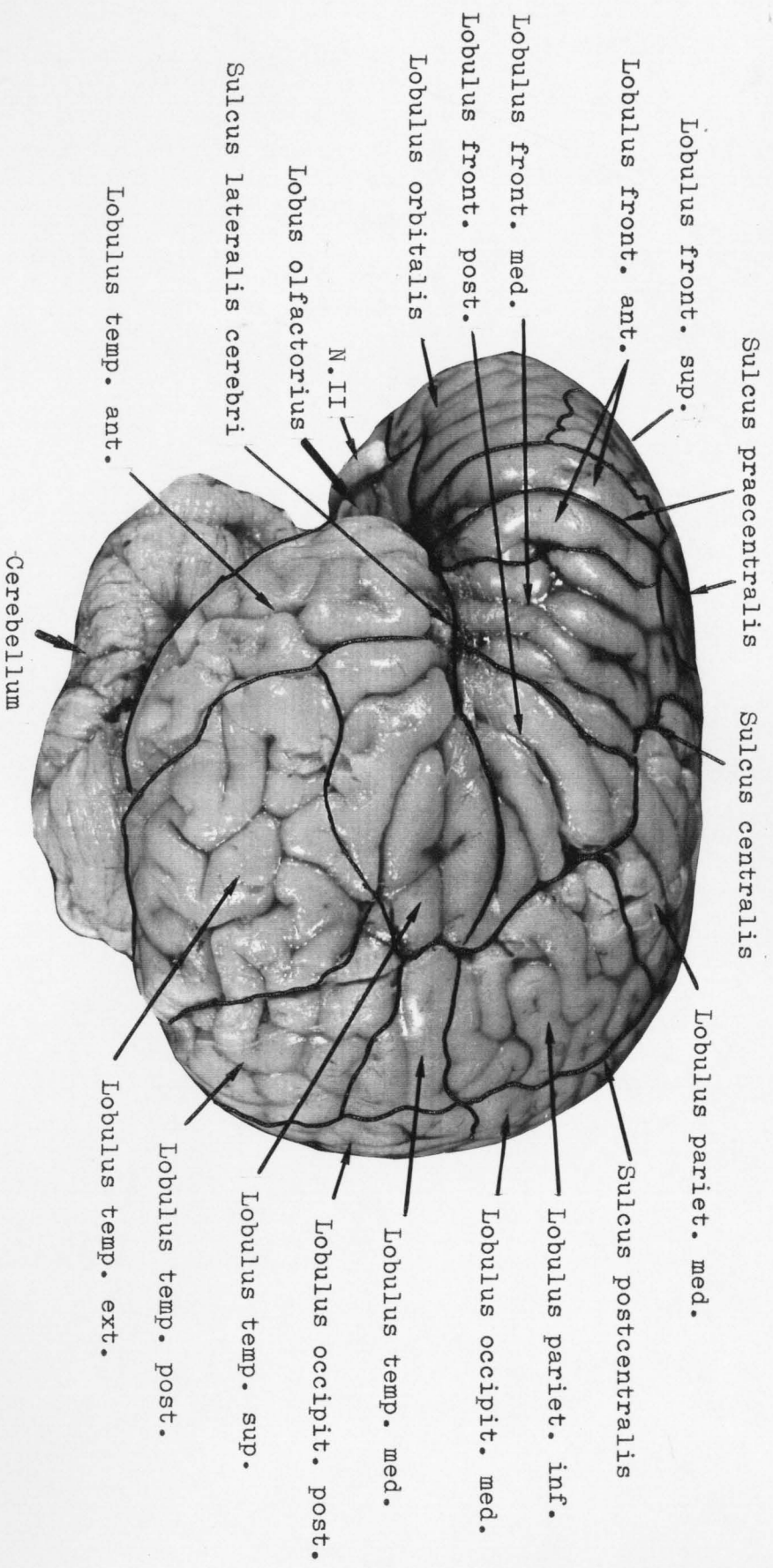


Abb. 145. Phocoena phocoena (Linné, 1758), Schweinswal. Linke Hirnseite.

Fig. 145. The (telecephalon) of the harbour porpoise.

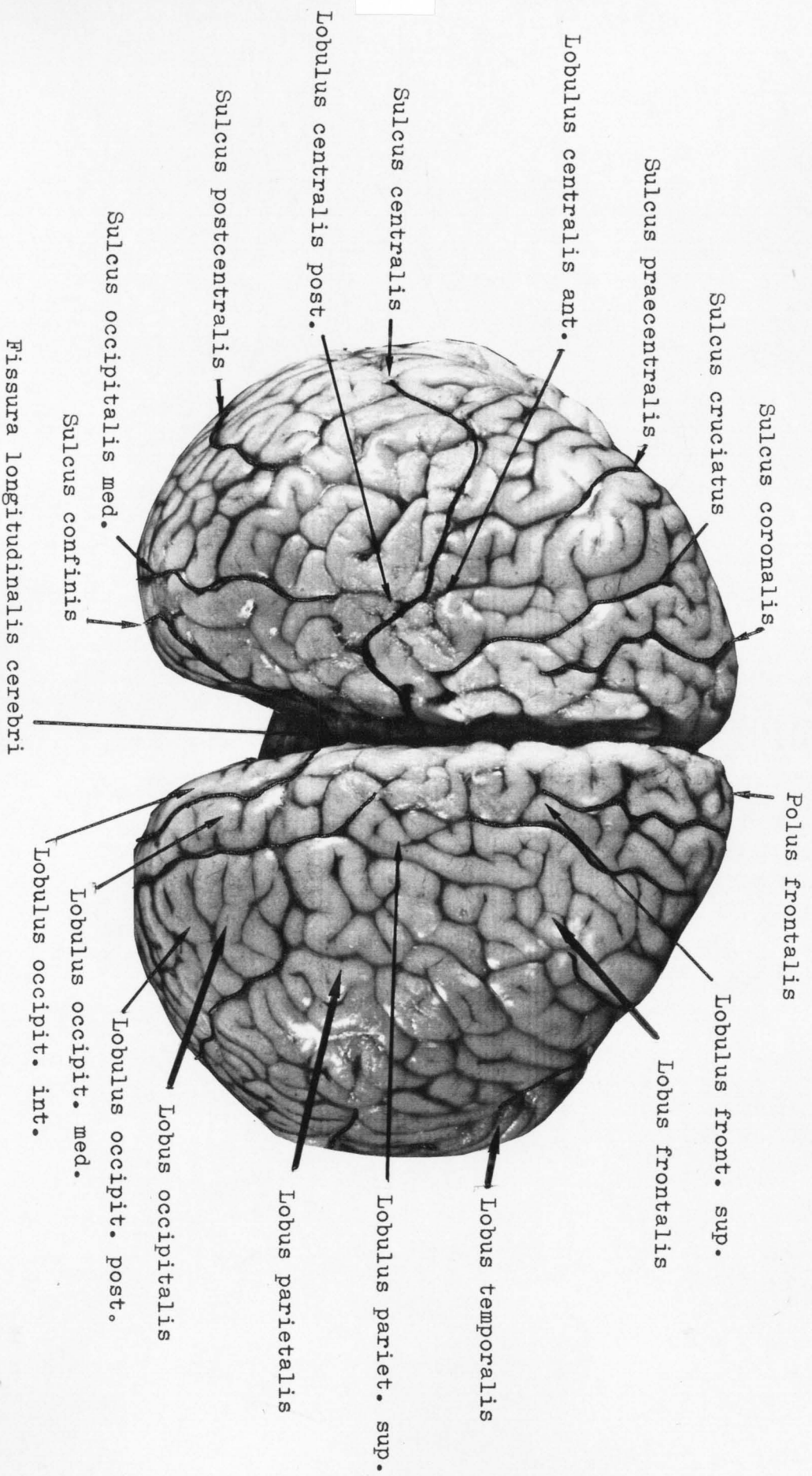
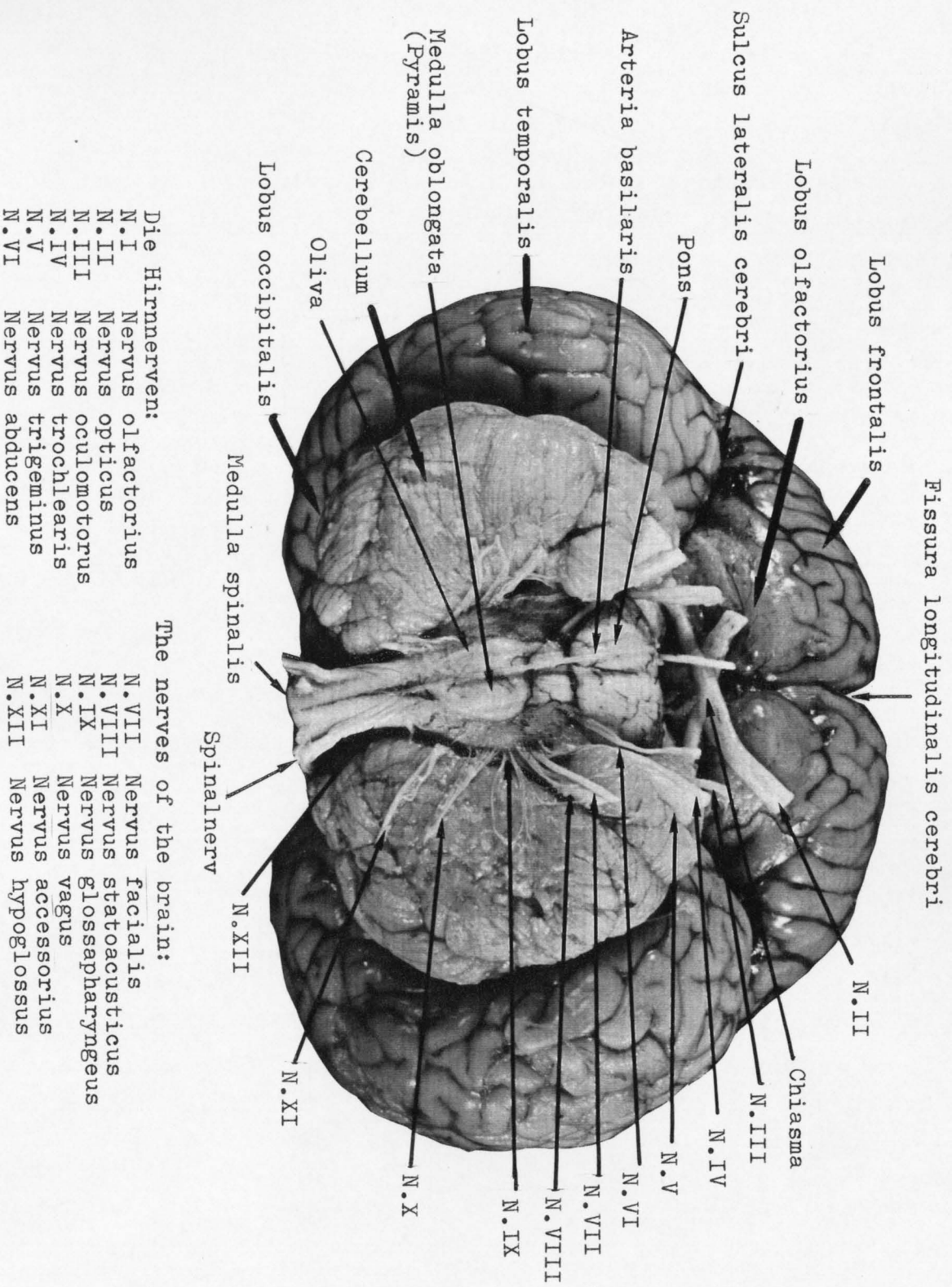


Abb. 144. Phocoena phocoena (Linné, 1758), Schweinswal. Hirn von oben.

Fig. 144. Phocoena phocoena (Linné, 1758), harbour porpoise. Dorsal view of the brain.



Die Hirnnerven:
 N.I Nervus olfactorius
 N.II Nervus opticus
 N.III Nervus oculomotorius
 N.IV Nervus trochlearis
 N.V Nervus trigeminus
 N.VI Nervus abducens

The nerves of the brain:
 N.VII Nervus facialis
 N.VIII Nervus statoacusticus
 N.IX Nervus glossopharyngeus
 N.X Nervus vagus
 N.XI Nervus accessorius
 N.XII Nervus hypoglossus

Abb. 147. Phocoena phocoena (Linné, 1758), Schweinswal. Hirn von unten.

Fig. 147. Phocoena phocoena (Linné, 1758), harbour porpoise. Ventral view of the brain.

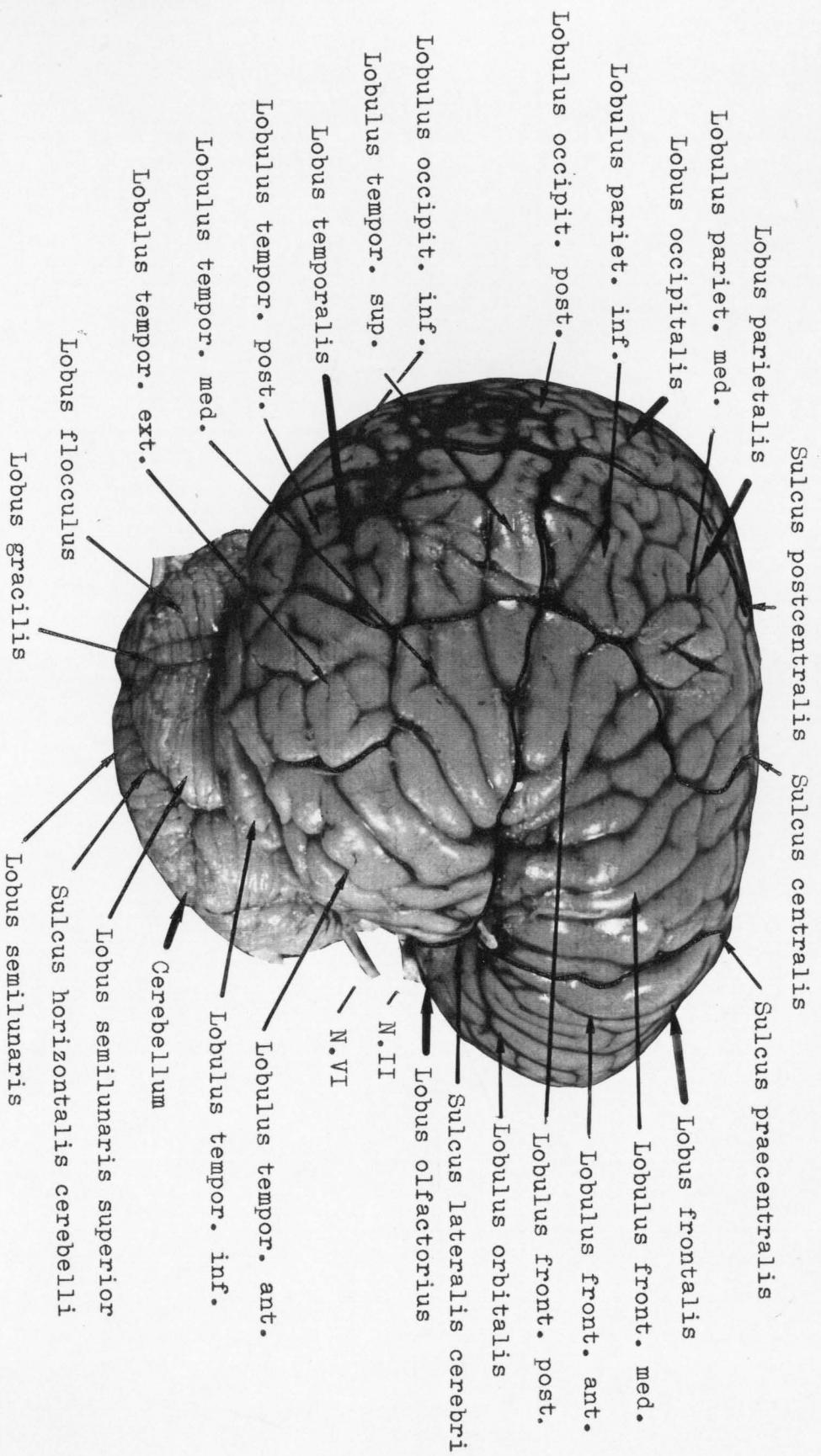


Abb. 146. Phocoena phocoena (Linné, 1758), Schweinswal. Rechte Hirnseite.

Fig. 146. Phocoena phocoena (Linné, 1758), harbour porpoise. Right side of the brain.

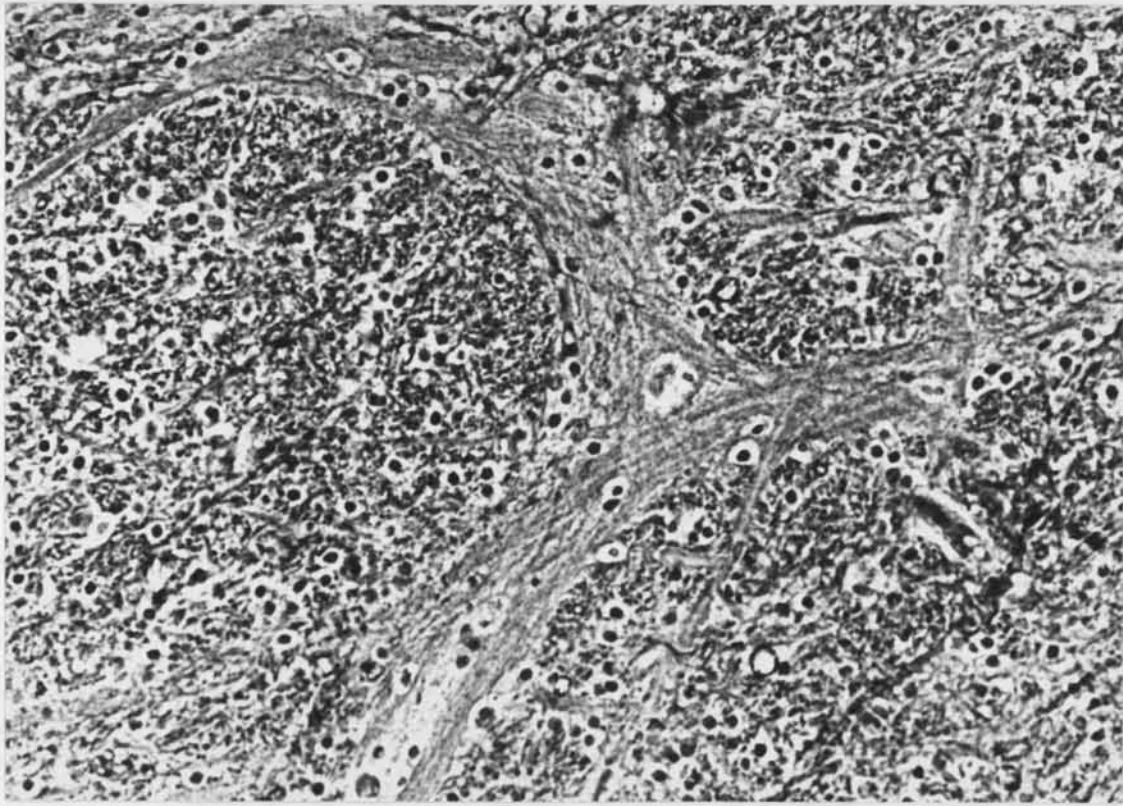


Abb. 148. Schweinswal *Phocoena phocoena* (Linné, 1758).
Thalamus, Färbung Golgi/Eosin, Vergr. 200 x. Foto: Behrmann
Im Zentrum des Hirns liegt der Thalamus (Abb. 152). Durch den Thalamus führen alle Nerven des zentralen Nervensystems zur Peripherie. Im Thalamus teilen sich die Nervenbündel und ordnen sich neu. In der Abbildung ein sich verzweigendes Nervenbündel des Nervus facialis.

Fig. 148. harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758).
Thalamus, Golgi/eosin stained, magn. 200 x. Photo: Behrmann
In the centre of the brain the thalamus is situated (Fig. 152). All nerves of the central nervous system go through the thalamus to the periphery. In the thalamus the nerve bundles ramify and get rearranged. In the figure one can see a ramifying nerve-bundle of the nervus facialis.

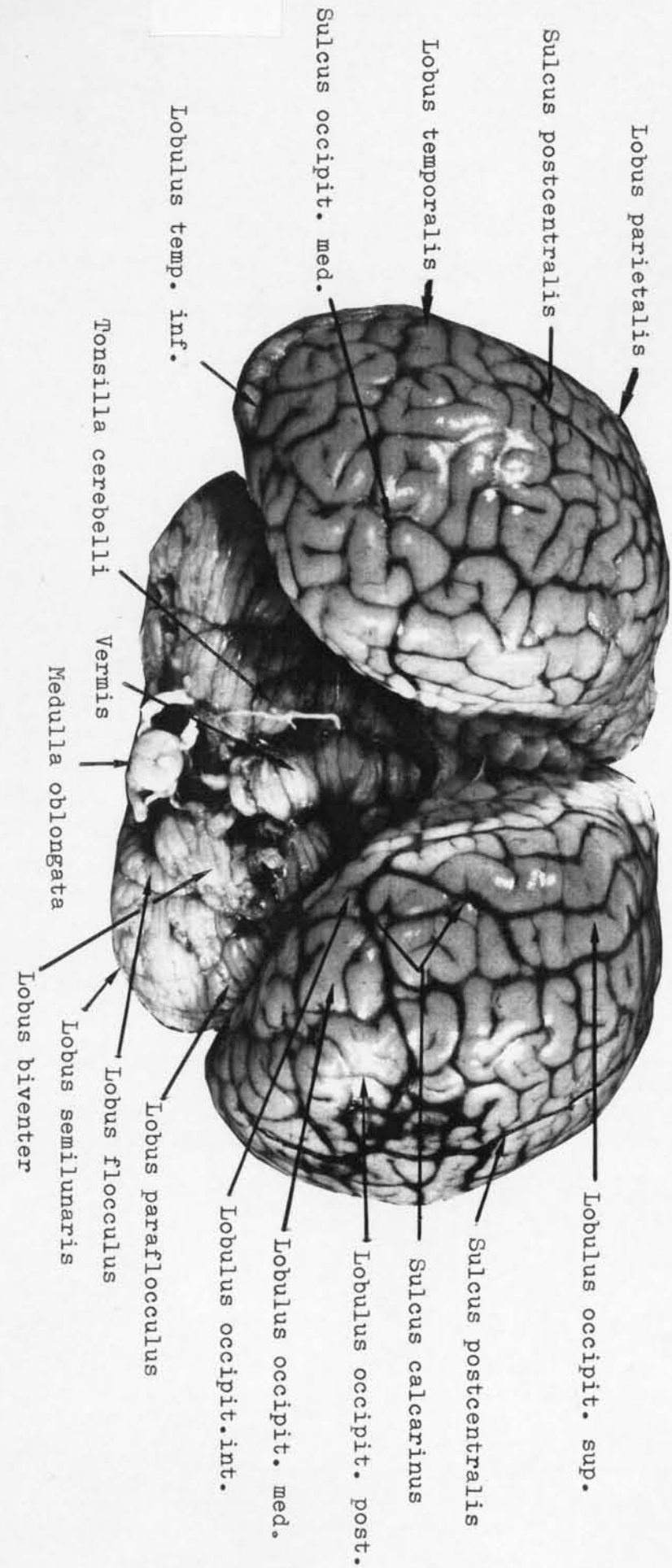


Abb. 149. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal. Hirn von hinten.
Fig. 149. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise. Brain, caudal view.

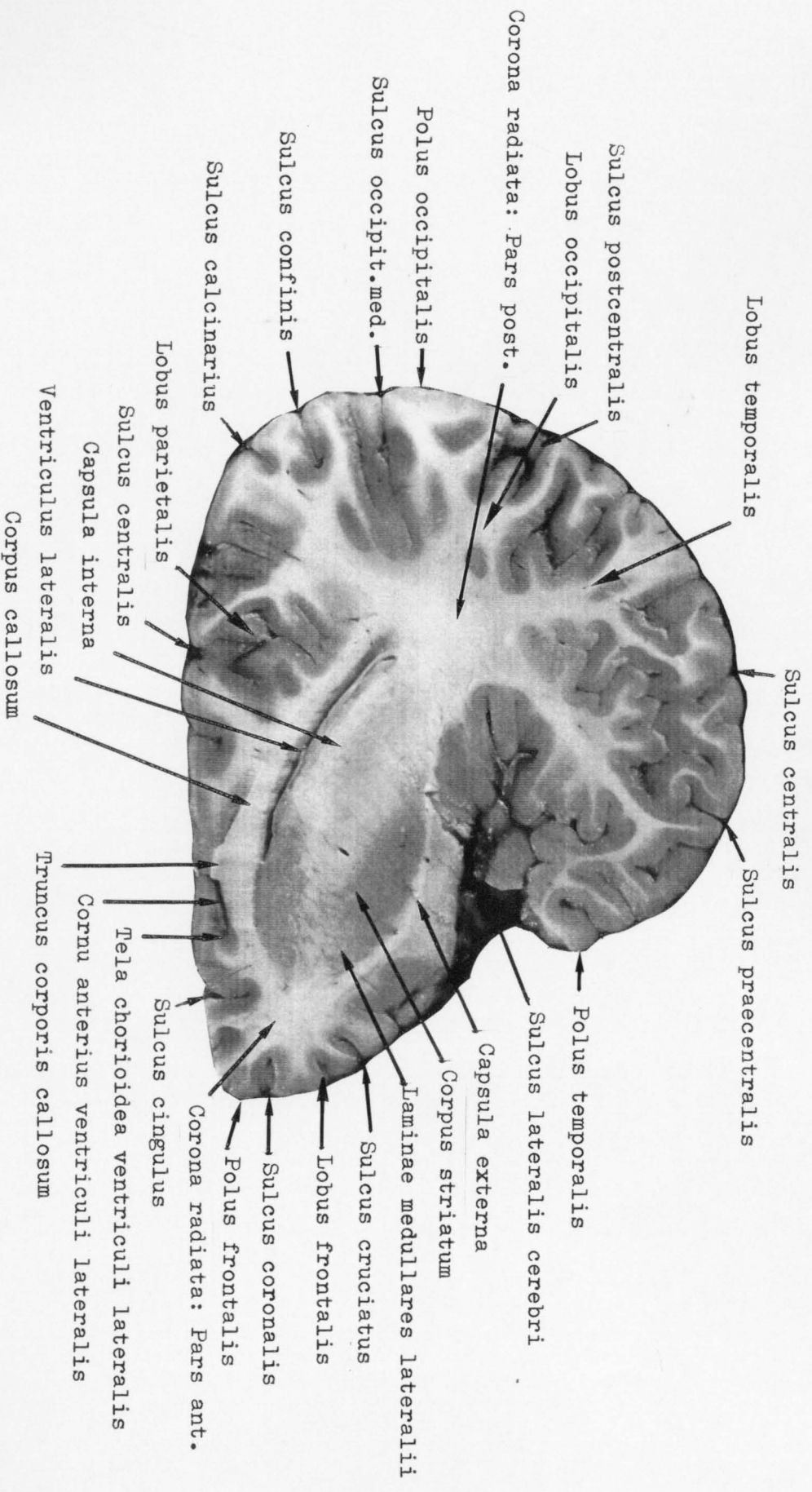


Abb. 151. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Horizontalschnitt der rechte Hirnhemisphäre.

Fig. 151. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Horizontal section of the right hemisphere of the brain.

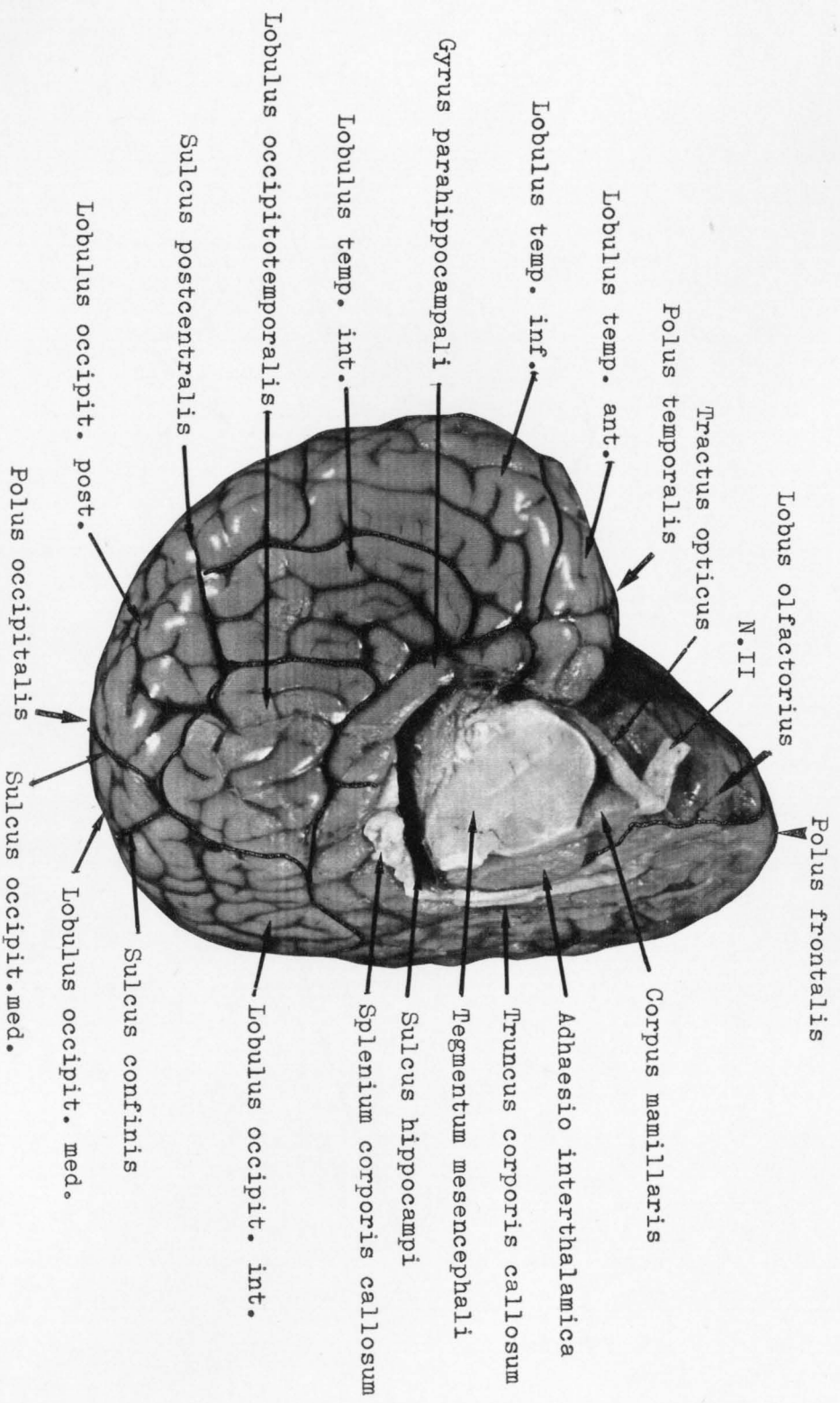


Abb. 150. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal. Großhirnbasis,
rechte Hemisphäre.

Fig. 150. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise. Base of the brain,
right hemisphere.

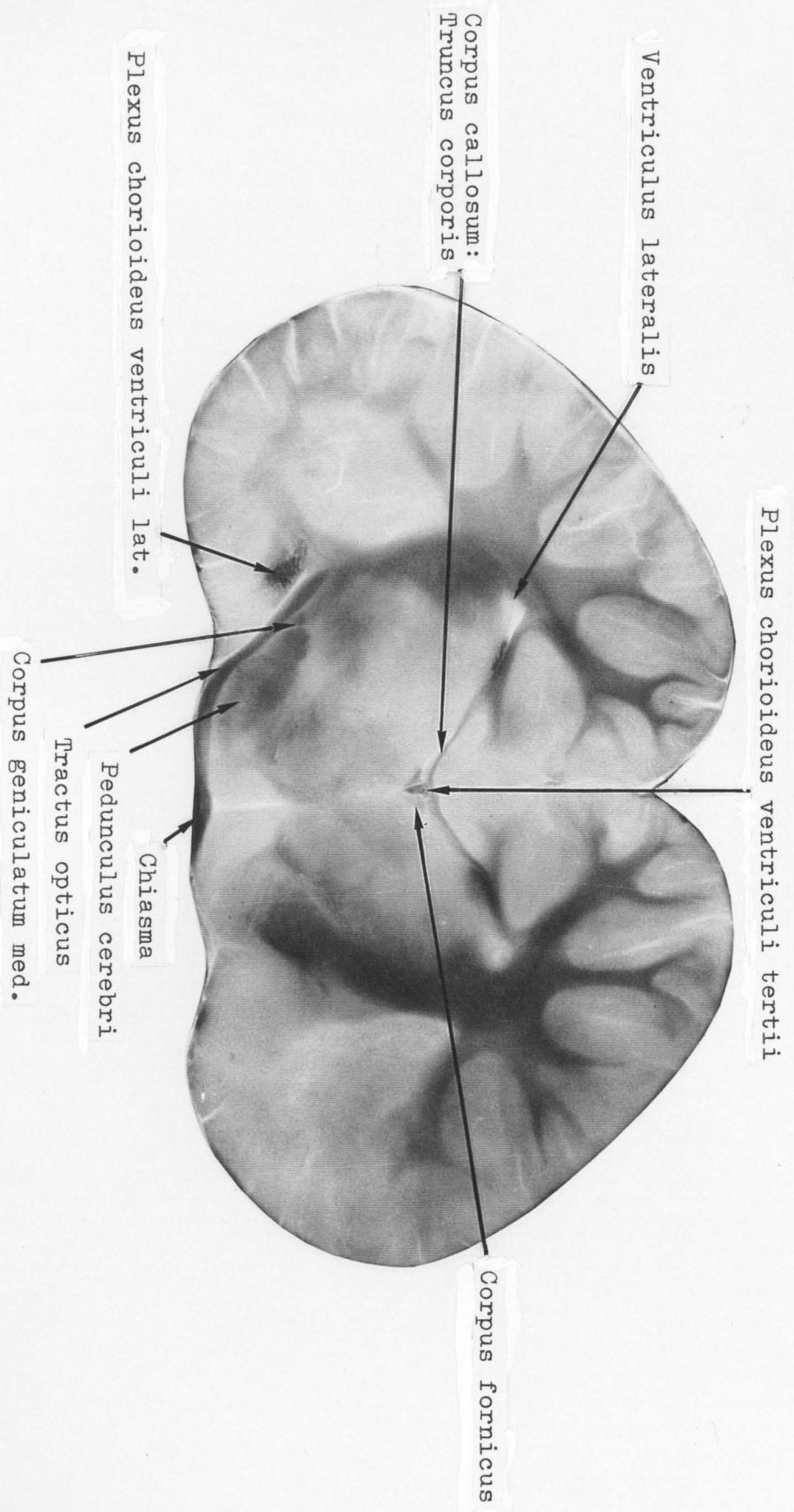


Abb. 155. Phocoena phocoena (Linné, 1758), Schweinswal.
Querschnitt durch den die Lobi frontales und die Lobi temporales
Fig. 155. Phocoena phocoena (Linné, 1758), harbour porpoise.
Transvers section through the lobi frontales and the lobi temporales.

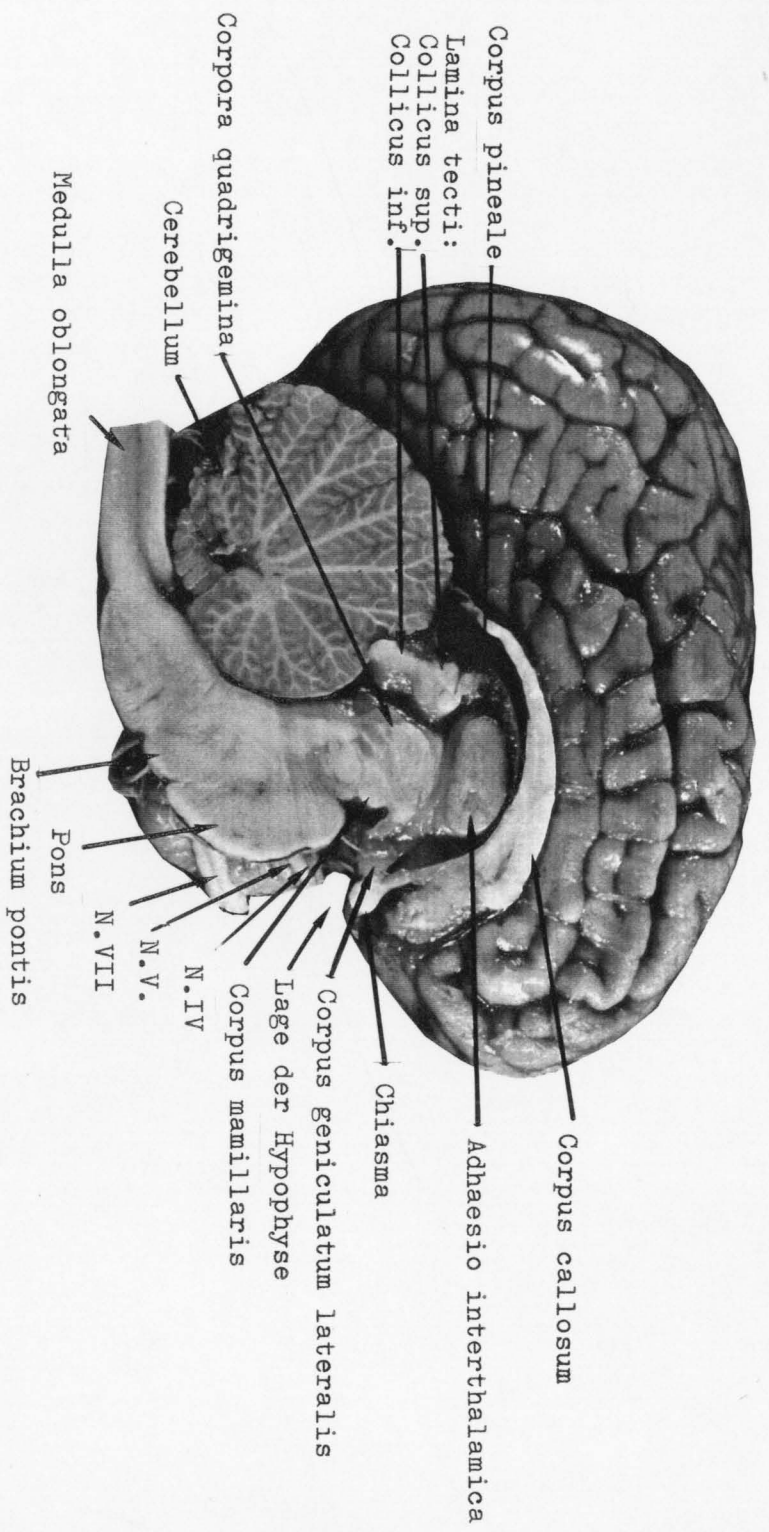


Abb. 154. Phocoena phocoena (Linné, 1758), Schweinswal. Linke Großhirnhemisphäre.
Medialschnitt 3
Fig. 154. Phocoena phocoena (Linné, 1758), harbour porpoise. Left hemisphere of the brain.
Medial section 3.

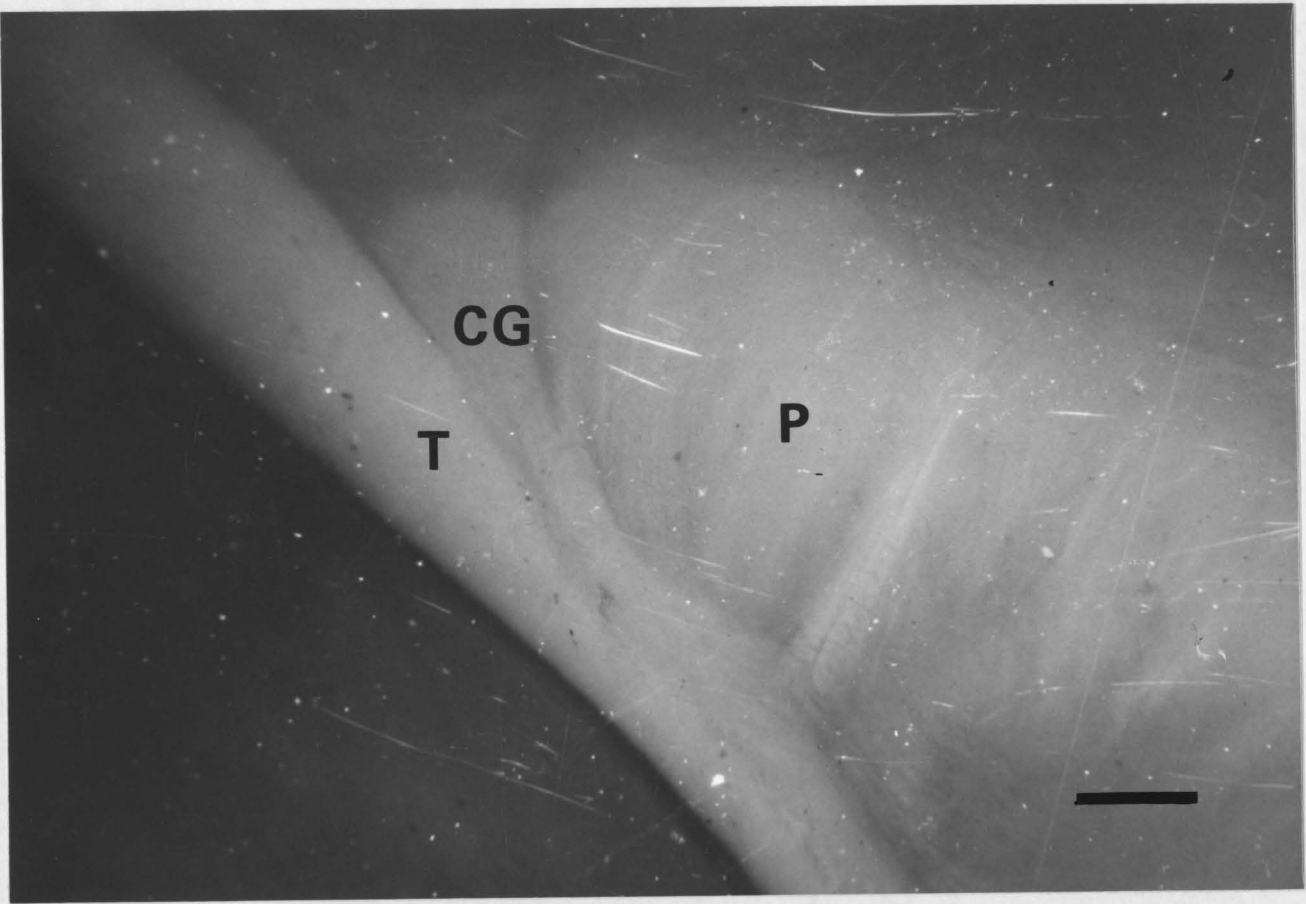


Abb. 156. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Der Tractus opticus (T) mit dem Corpus geniculatum med. (CG) und dem Pes hippocampi (P). Maßstab 1 mm. Foto:Behrmann

Fig. 156. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
The tractus opticus (T) with the corpus geniculatum med. (CG) and the pes hippocampi (P), scale 1 mm. Photo Behrmann

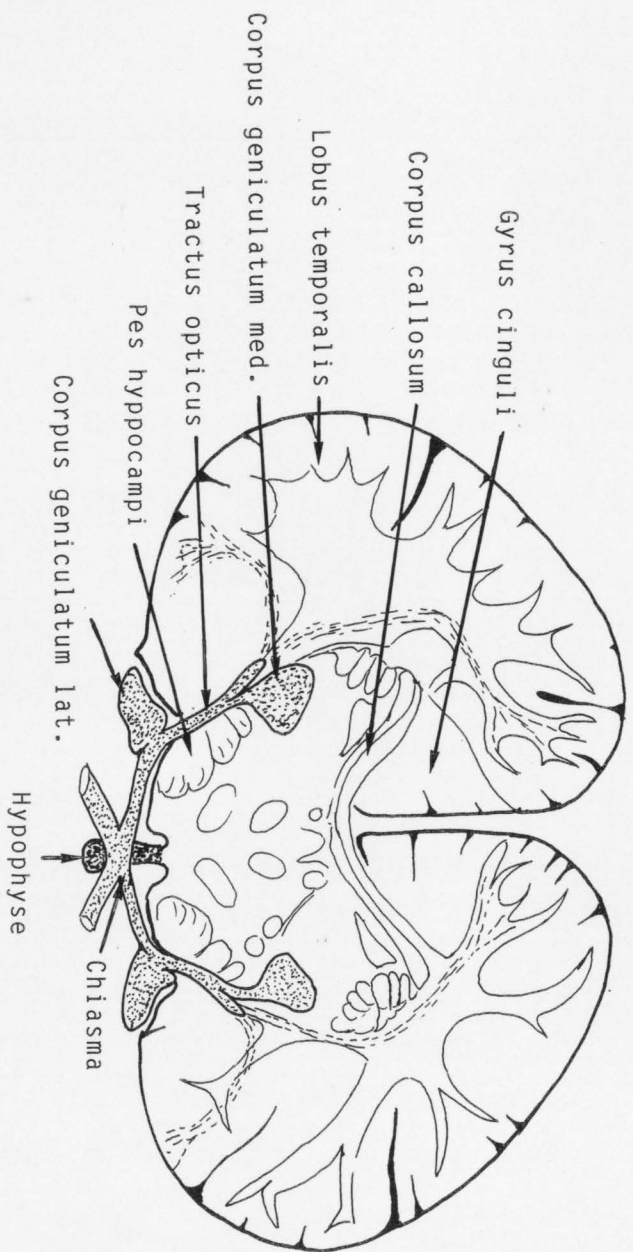


Abb. 157. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Schematisierter Querschnitt durch das Grobhirn, Verlauf des Tractus opticus und die Lage der Hypophyse (Glandula pituitaria).

Fig. 157. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Schematic transverse section of the brain, corticospinal tract of the opticus and the location of the hypophysis (Glandula pituitaria)

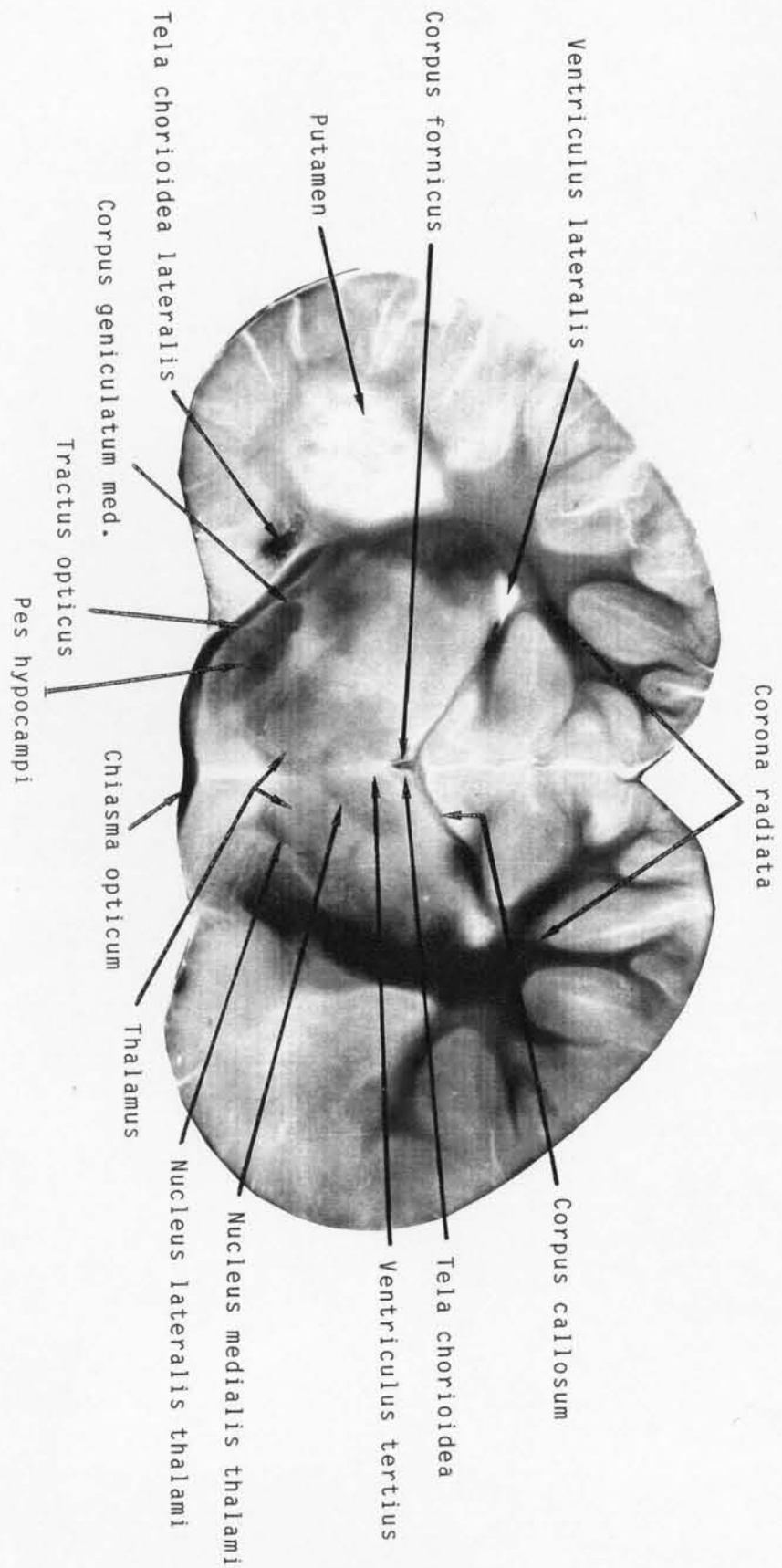


Abb. 158. Querschnitt durch den Lobus frontalis im Bereich des Tractus opticus.

Fig. 158. Transvers section through the lobus frontalis in the area of the tractus opticus.

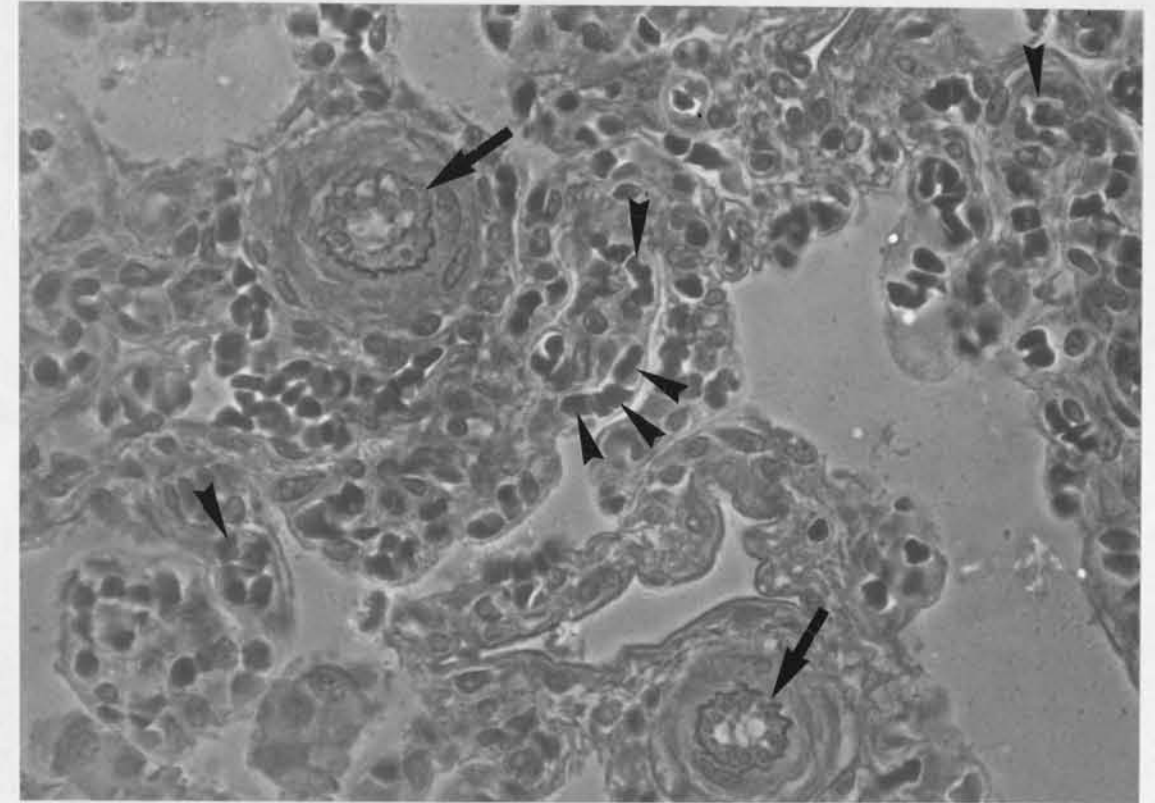


Abb. 159. Phocoena phocoena (Linné, 1758), Schweinswal.
Tela chorioidea, al. Plexus chorioideus. Färbung H. /E., Vergr. 400 x.
Foto: Behrmann

Die Tela chorioidea produziert das Hirnwasser (Liquor cerebrospinalis).
Sie besteht aus vielen ineinander verschlungenen Kapillaren (◄),
Blutgefäßen und sezernierenden Zellen (◄).

Fig. 159. Phocoena phocoena (Linné, 1758), harbour porpoise.
Tela chorioidea, al. plexus chorioideus. H. /E. stained, magn. 400 x.
Photo: Behrmann

The tela chorioidea produces the cerebral fluid (Liquor cerebrospinalis).
It consists of numerous twisted capillaries (◄) blood vessels and
secretion cells (◄).

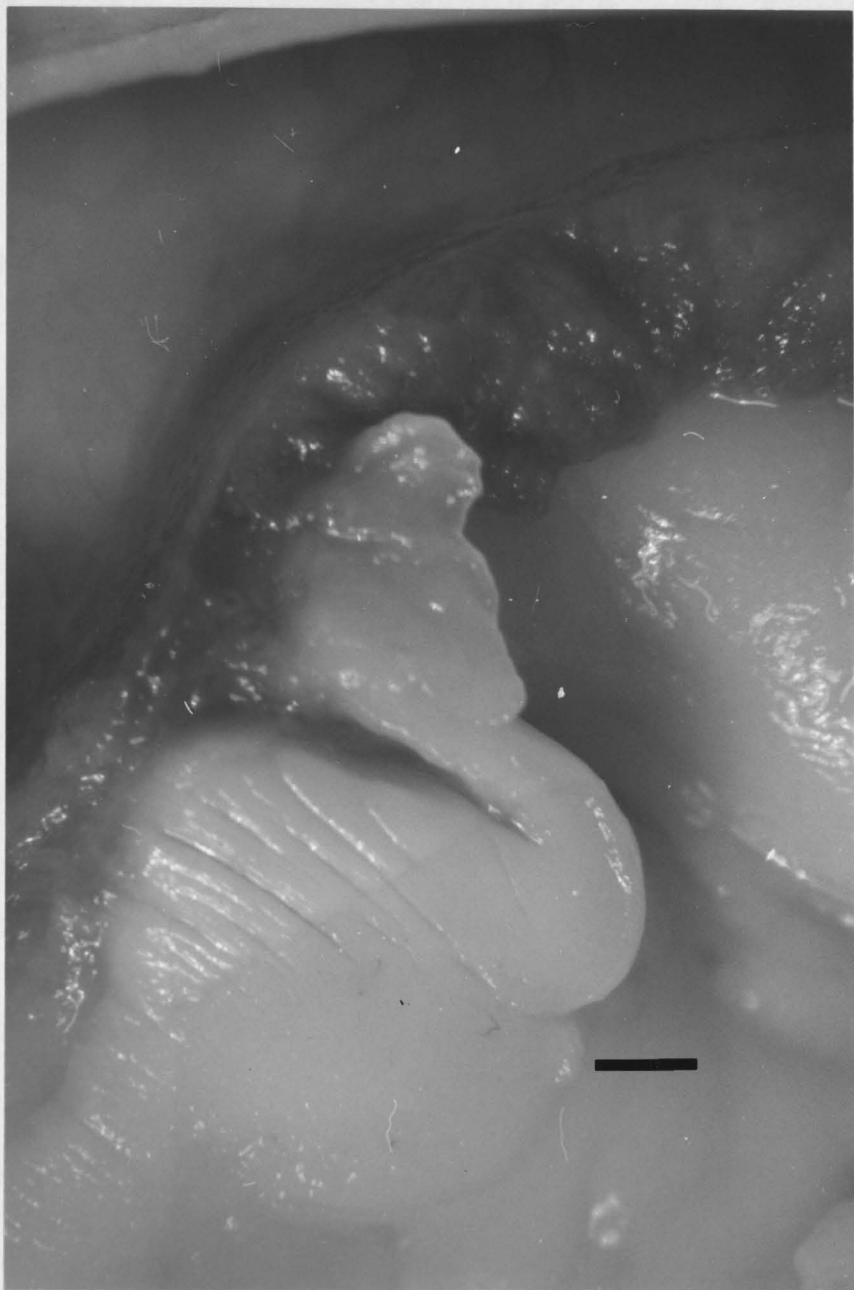


Abb. 161. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Corpus pineale (Epiphysis cerebri). Maßstab 1 mm, Modell Seite 267.
Foto: Behrmann

Fig. 161. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Corpus pineale (Epiphysis cerebri). Scale 1 mm, model page 267.
Photo: Behrmann

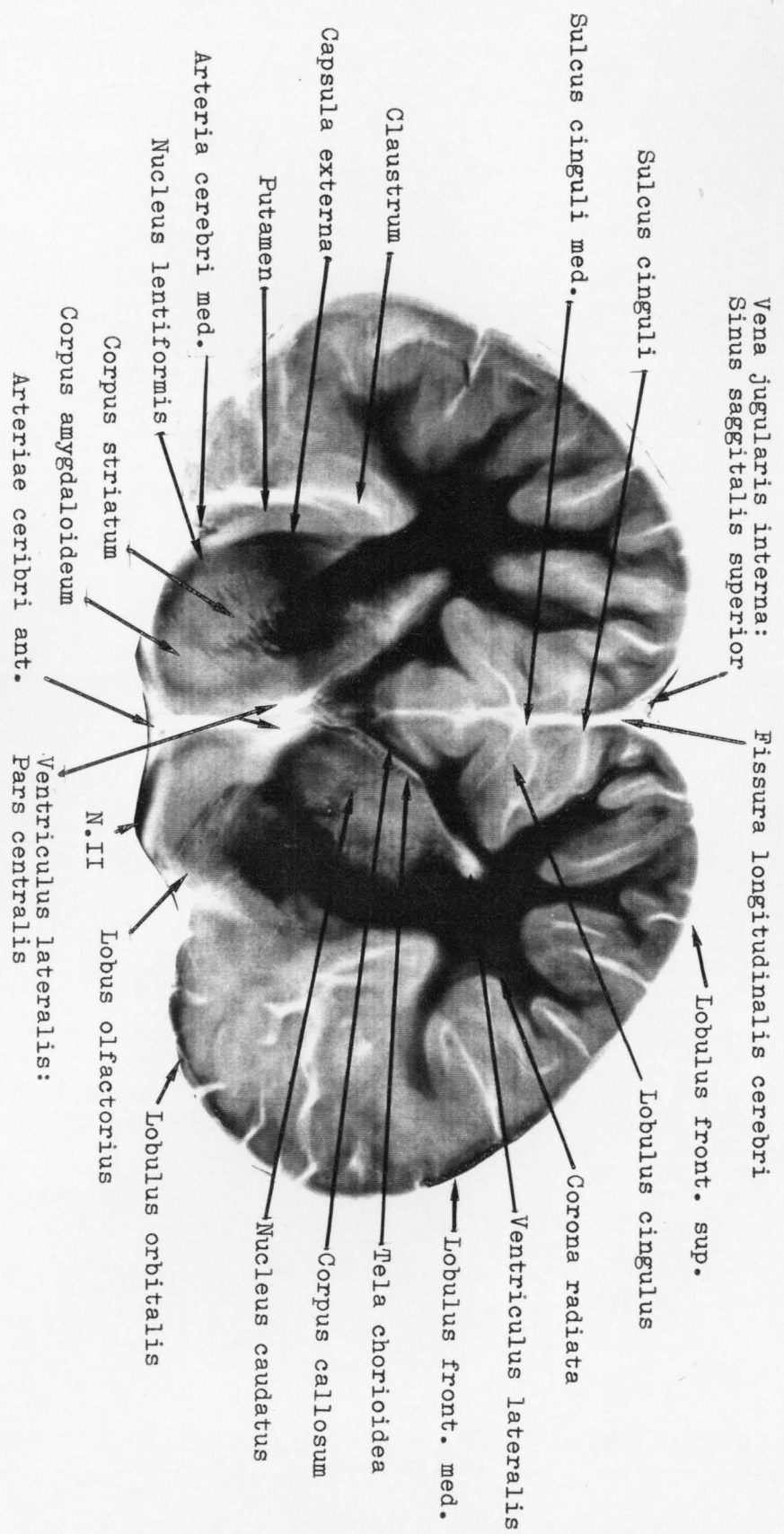


Abb. 260. Querschnitt durch den Lobus temporalis im Bereich der Ventrikel.

Fig. 260. Transvers section through the Lobus temporalis in the area of the ventricles.

Abb. 161
Fig. 161
harbour porpoise.

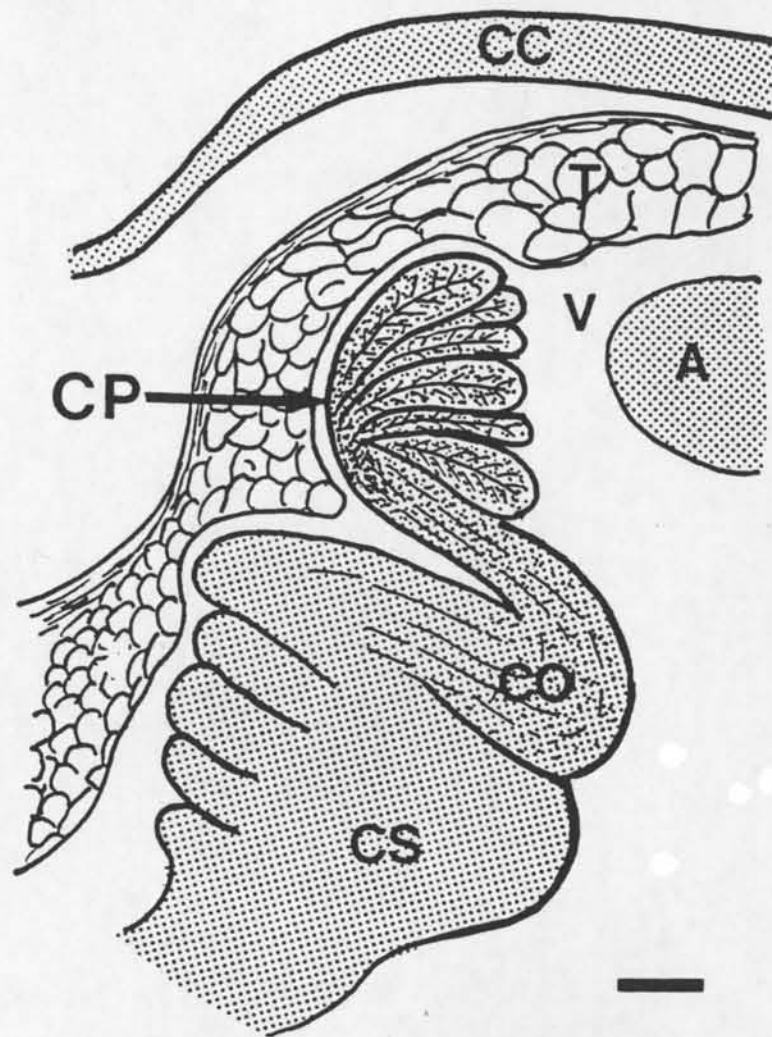


Abb. 161. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Corpus pineale (Epiphysis cerebri), Maßstab 1 mm.
Modell: Adhaesio interthalamica (A), Corpus callosum (CC), Commissura posterior (CO), Corpus pineale (CP), Collicus superior (CS), Ventriculus tertius (V).

Fig. 161. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Corpus pineale (Epiphysis cerebri), scale 1 mm.
Model: adhaesio interthalamica (A), corpus callosum (CC), commissura posterior (CO); corpus pineale (CP), collicus superior (CS), ventriculus tertius (V).

8.2. Das Kleinhirn (Cerebellum)

Auf das Kleinhirn der Zahnwale entfällt ein Fünftel der gesamten Hirnmasse. Das Verhältnis der Massen von Klein- zu Großhirn entspricht somit dem Verhältnis des menschlichen Hirns. Das Kleinhirn der Zahnwale ist, wie auch das Großhirn, stärker gefaltet als die Hirne aller anderen Säuger. Wie das Großhirn wird auch das Kleinhirn in Loben unterteilt (Abb. 162, 163 und 164). Die Hirnrinde der untersuchten Kleinhirne vom Schweinswal ist etwa 750 µm dick (Abb. 165), wovon 450 µm auf die Körnerschicht entfallen, in der um die 500.000 Körnerzellen pro Kubikmillimeter liegen. Charakteristisch für die Kleinhirnrinde sind die Purkinje-Zellen (Abb. 166, Nr. 17), nach denen diese Lage auch Purkinje-Schicht (Abb. 165) genannt wird. Weil die Purkinje-Zellen sehr groß sind, liegen auf einer 1 Quadratmillimeter großen Fläche etwa 160. In dieser Schicht liegen auch die großen Bergmannschen Gliazellen (Abb. 166, Nr. 14).

8.2. The cerebellum

One fifth of the entire cerebral mass belongs to the cerebellum. The mass ratio of telencephalon to cerebellum is the same as in human brains. Like in the telencephalon, the cerebellum of toothed whales has more folds in the brain than all the other mammals. The cerebellum is subdivided in limbic lobes like the telencephalon (Fig. 162, Fig. 163, and Fig. 164). The cortical limbic layer of the examined harbour porpoises has a thickness of approximate 750 µm (Fig. 165), of which 450 µm are called granular layer, in which about 500.000 granular cells in one cubic millimeter stored. Characteristic for the cortical layer of the cerebellum are the cells of Pukinjev (Fig. 166, no. 17), after this the layer Purkinjev layer is named. As the cells of Purkinjev are very large only about 160 cells can be found in an area of one square millimetre. In this layer there are also located the big glial cells of Bergmann (Fig. 166, no 14).

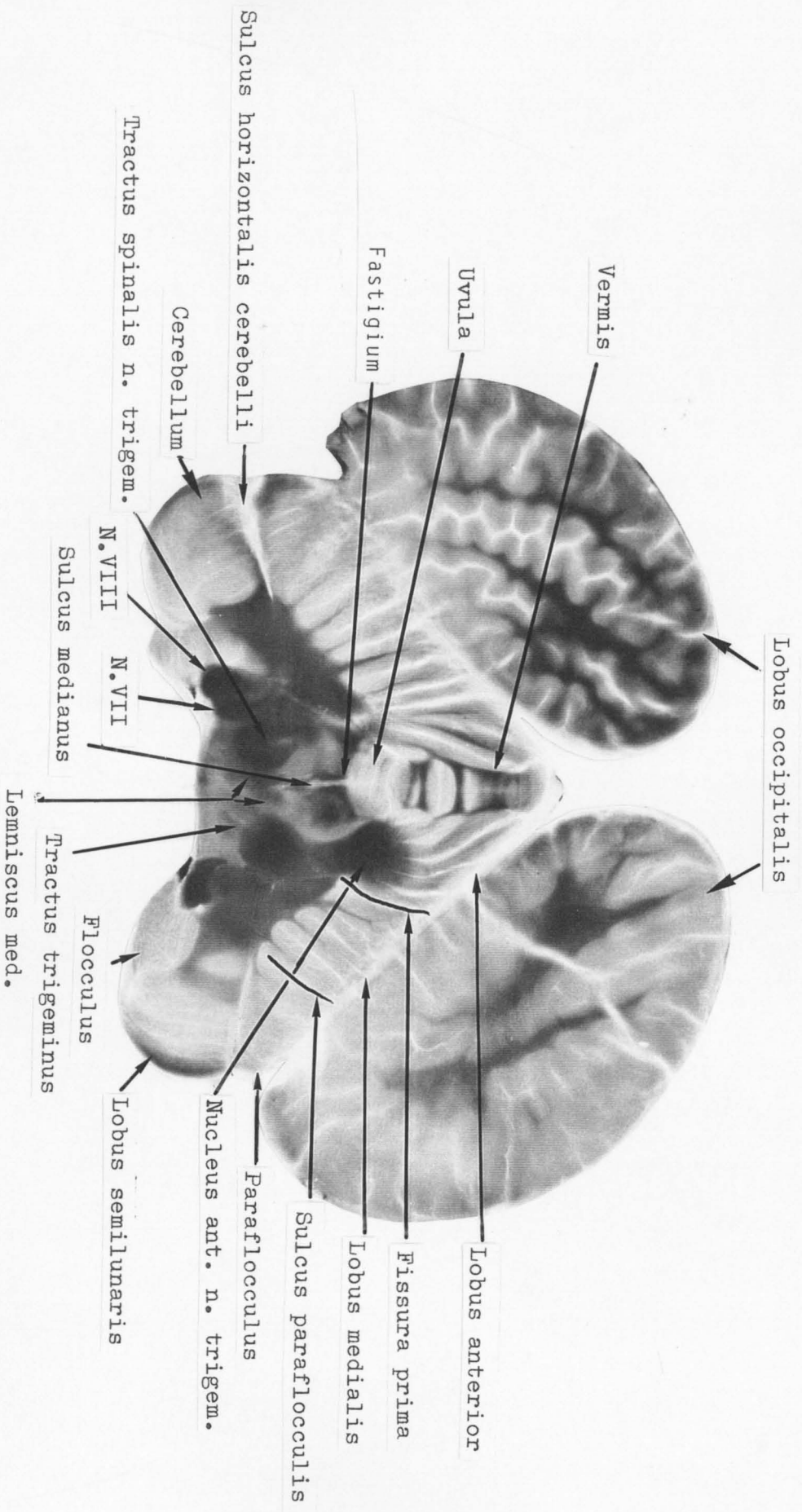


Abb. 163. Phocoena phocoena (Linné, 1758), Schweinswal. Querschnitt durch das Kleinhirn.

Fig. 163. Phocoena phocoena (Linné, 1758), harbour porpoise. Transverse section through the cerebellum.

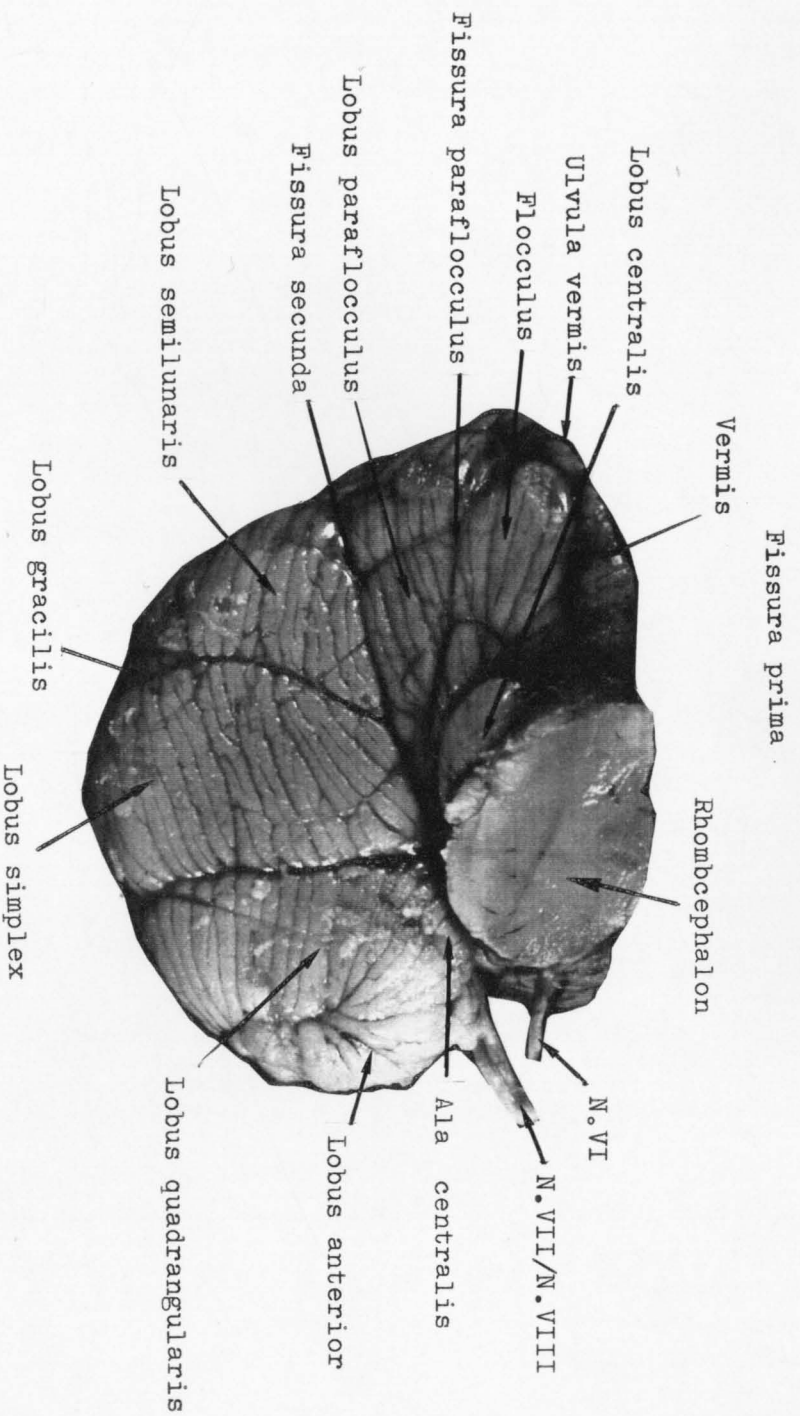


Abb. 162. Phocoena phocoena (Linné, 1758), Schweinswal. Kleinhirn: medial Ansicht der linken

Fig. 162. Phocoena phocoena (Linné, 1758), harbour porpoise. Cerebellum: medial view of the left

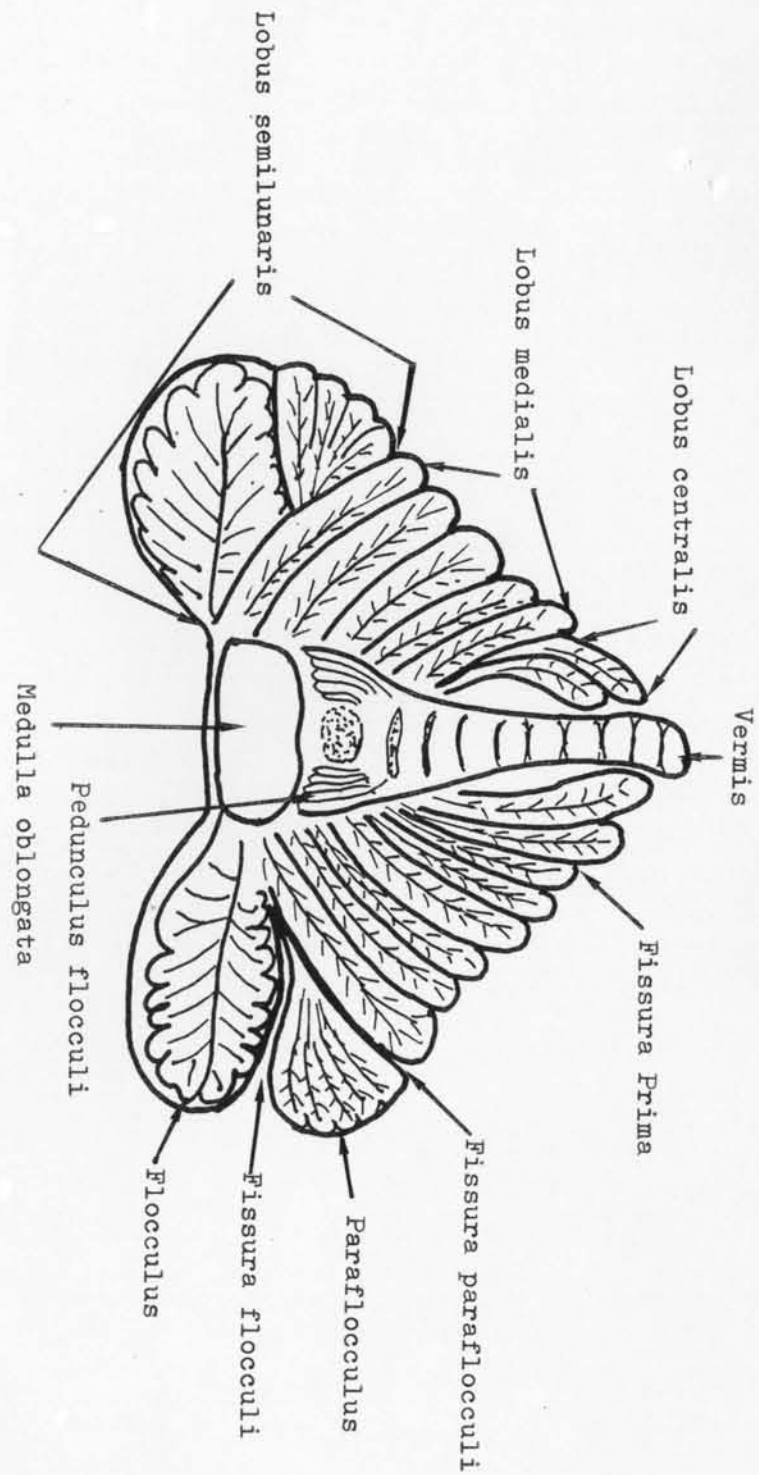


Abb. 164. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal. Modell: vom Kleinhirn.
 Fig. 164. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise. Model of the cerebellum.

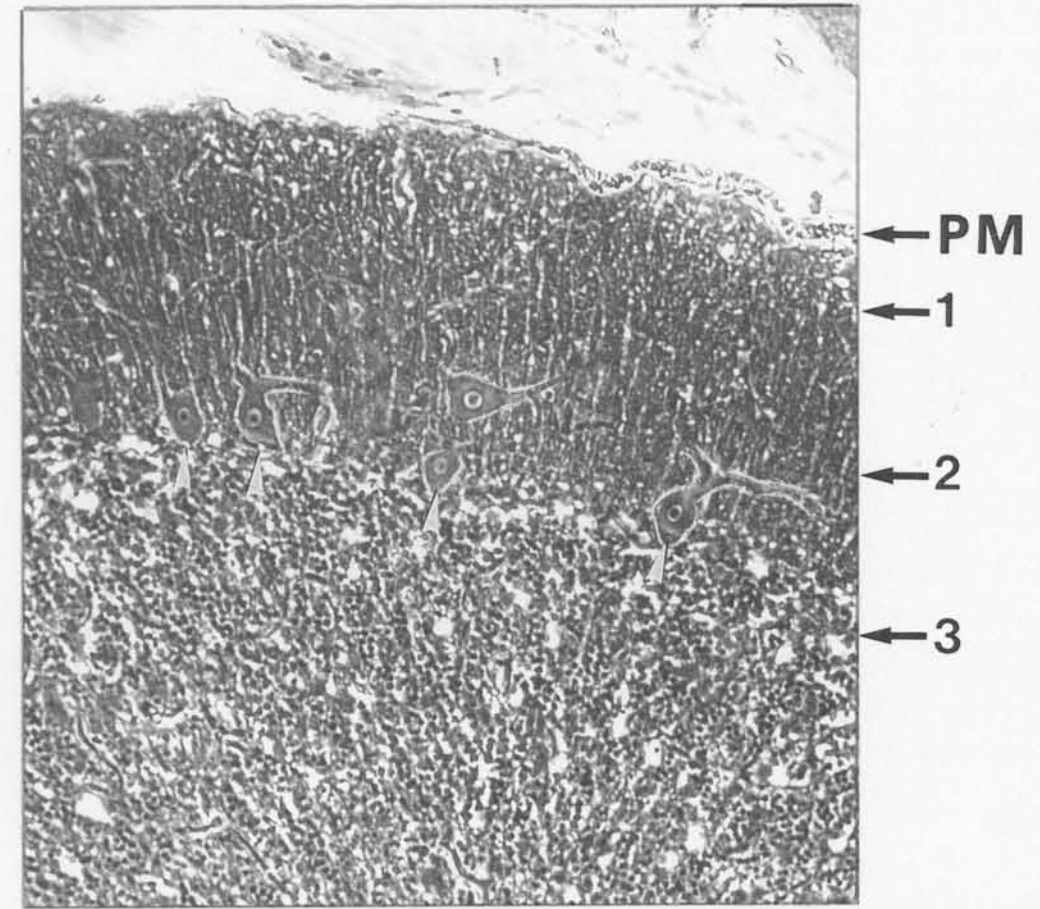


Abb. 165. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
 Die Schichtung der Kleinhirnrinde nach Leonhardt (1985). Färbung
 Toluidin/Eosin, Vergr. 200 x. Foto: Behrmann
 Pia mater (PM), Stratum moleculare (1), Stratum gangliosum / Purkinje-
 Schicht (2), Stratum granulosum (3), Purkinje-Zellen (◄).

Fig. 165. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
 The lamination of the cerebellum after Leonhardt (1985). Toluidin/eosin
 stained, magn, 200 x. Photo: Behrmann
 Pia mater (PM), stratum moleculare (1), stratum gangliosum / Purkinje
 layer (2), stratum granulosum (3), Purkinje cells (◄).

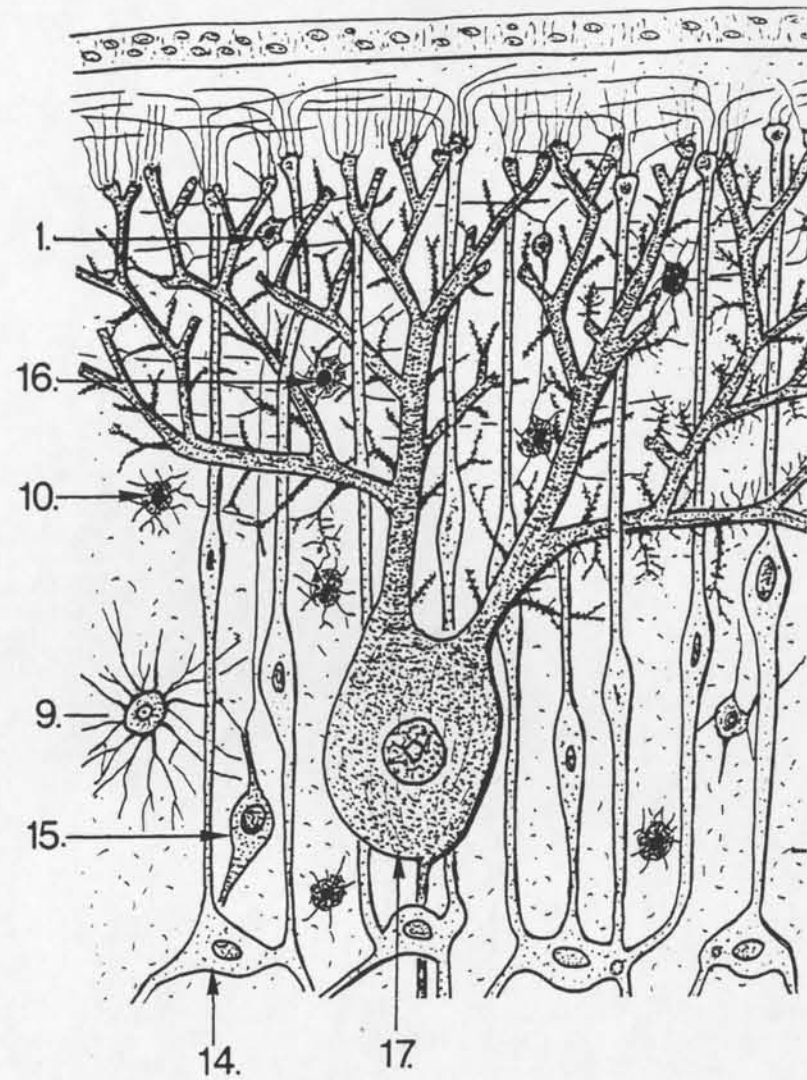


Abb. 166. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Modell der Kleinhirnrinde.

Körnerzellen (1), Fasergliazellen (9), kleine Korbzellen (10),
Oligodendrogliazellen al. Bergmannsche Gliazellen (14), Golgizellen
(15), große Korbzellen (16), Purkinje-Zellen (17).

Fig. 166. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Model of the cortical limbic layer of the cerebellum.

Granule cells (1), fibrous glial cells (9), small basket cells (10),
oligidendric glial cells al. cells of Bergmann (14), cells of Golgi (15),
large basket cells (16), Purkinjev cells (17).

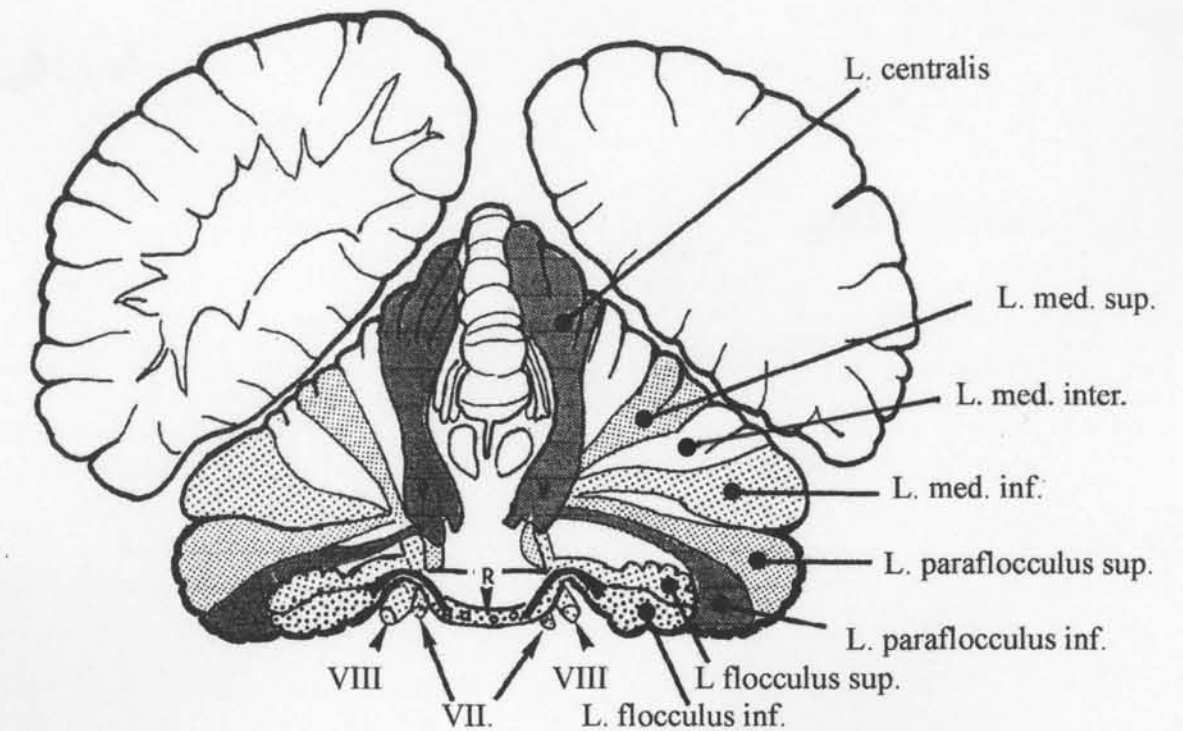


Abb. 167. Schematisierter Querschnitt durch das Kleinhirn eines
Schweinswals. Durch Verfolgung der Nervenstränge wurden die
einzelnen Regionen (Lobi) der Nerven oculomotorius (N. III), trigeminus
(N. V), facialis (N. VII), statoacusticus (N. VIII) und des rostralen
Sinnesorgans (R) ermittelt.

Fig. 167. Schematic cross section through the cerebellum of the harbour
porpoise. In following the nerve bundles the single regions (Lobi) of the
oculomotorius (N. III) trigeminus (N. V), facialis (N. VII), statoacusticus
(N. VIII), and of the rostral senseorgan (R) could be identified.

8.3. Die Morphologie der Neuronen und Gliazellen

Zwei Arten von Nervenzellen, Neuronen und Gliazellen, sind im Hirn unterscheidbar. Ihre Grundformen variieren sehr. Die Neuronen sind Schaltzellen innerhalb der Zellsäule. Sie unterscheiden sich durch ihre Größe, durch die Abzweigungen (Dendriten oder Neuriten) und durch die Größe der Körner in ihren Zellkernen. Die Dendriten leiten die Erregungen von Thalamus zu den Nervenzelle (Perikaryon) im Cortex (afferentes System); Neuriten leiten Erregungen vom Cortex zum Thalamus (efferentes System) (Leonhardt, 1985). Von den Gliazellen gibt es ebenfalls verschiedene Grundformen; sie liefern den Hirnzellen die notwendige Energie.

8.3. The morphology of neurons and glial cells

Two sorts of nerve cells, neurons and glial cells, are discernible in the brain. Their basic forms vary considerably. The neurons are gear cells inside the nerve cell column. They differ by their sizes and ramifications (dendrites and neurites), and by the size of the granules of their nuclei. The dendrites lead stimulation from the thalamus to the nerve cells (pericaryon) into the cortex (afferent system); the neurites lead stimulation from the nerve cells to thalamus (efferent system). Glial cells exist in various basic forms; they have the function to supply the neurons with the necessary energy.

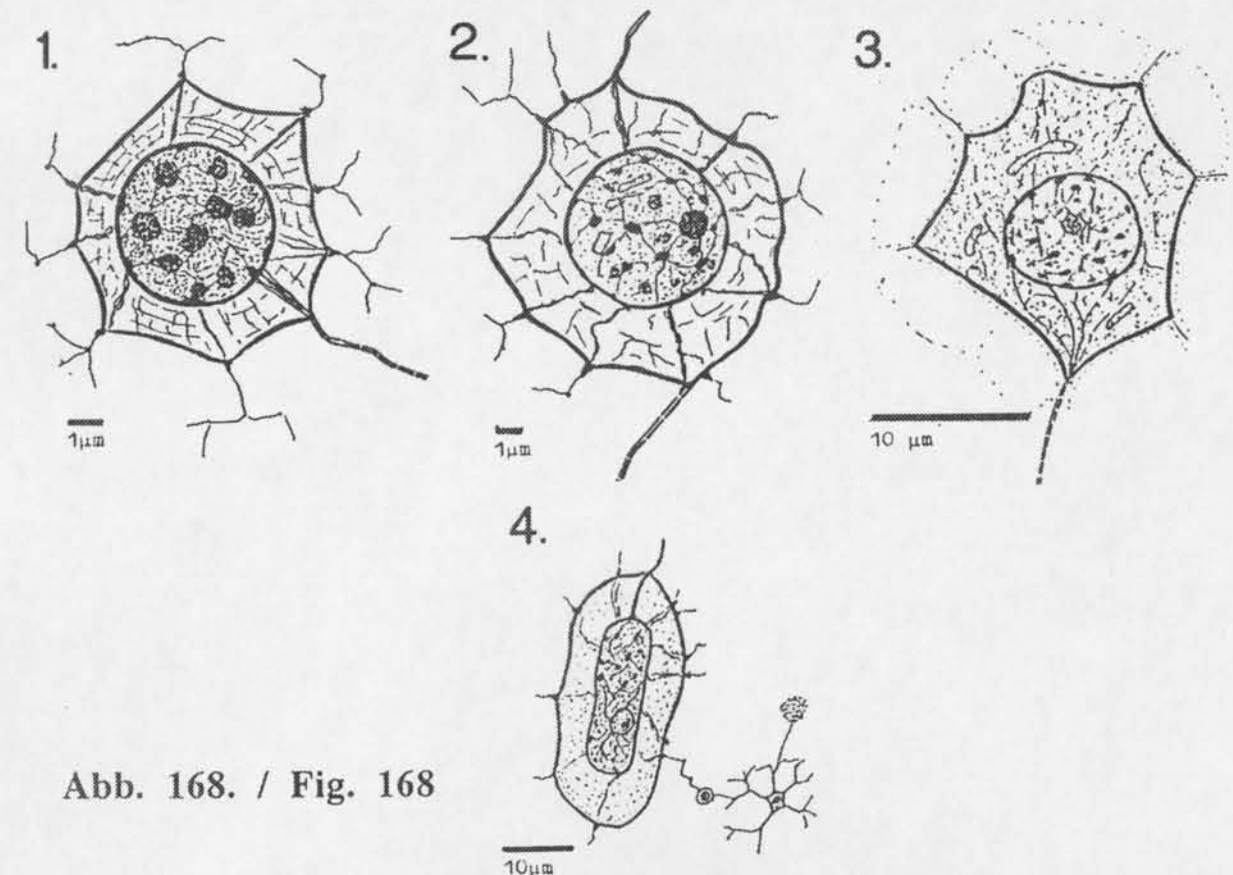
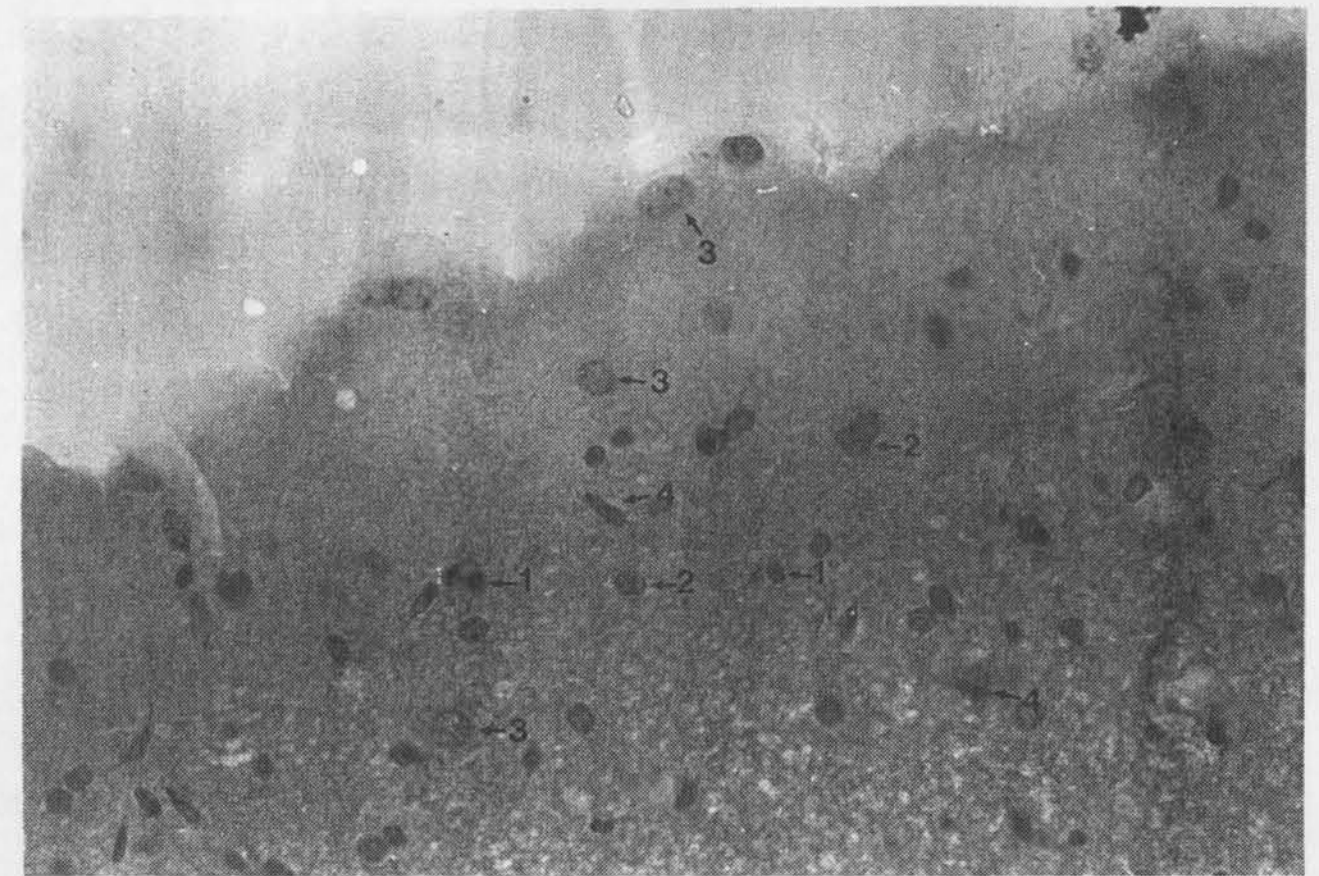


Abb. 168. / Fig. 168

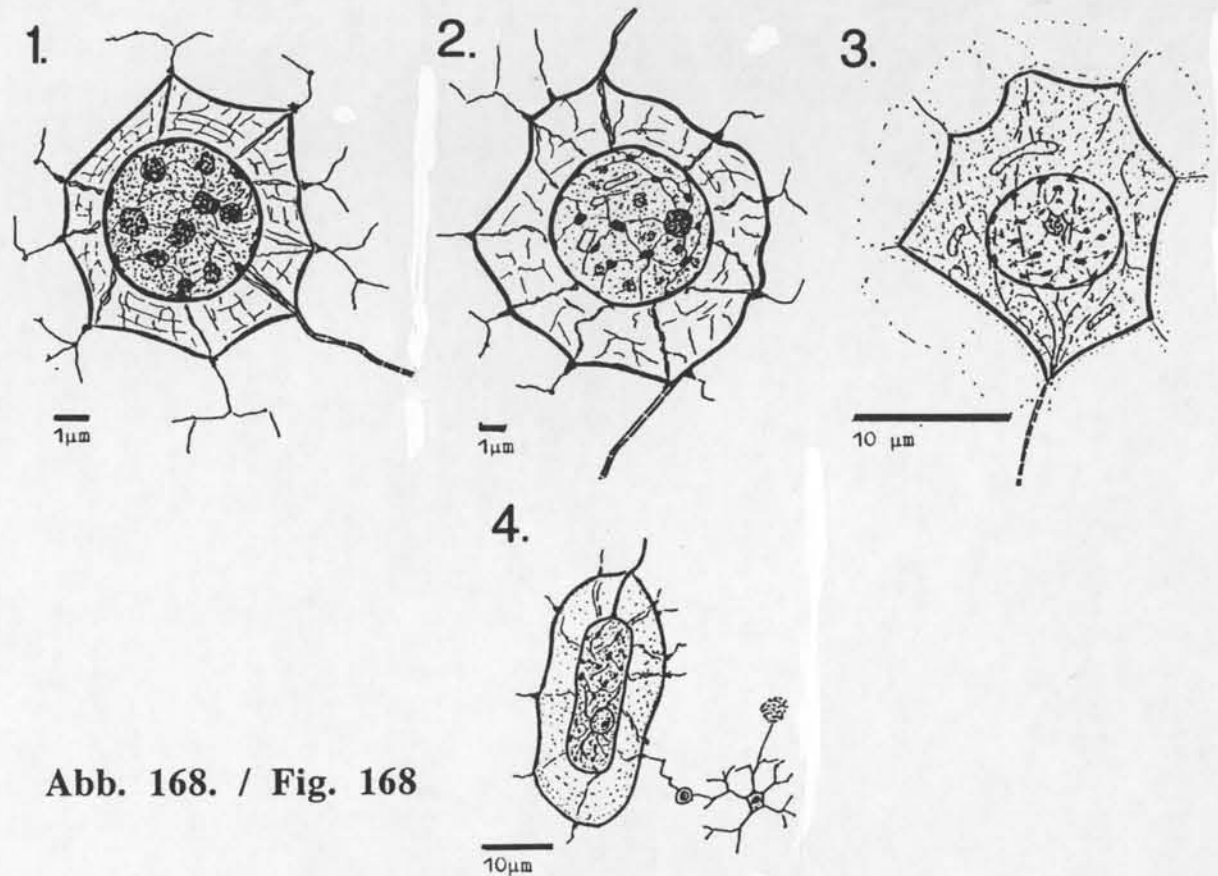
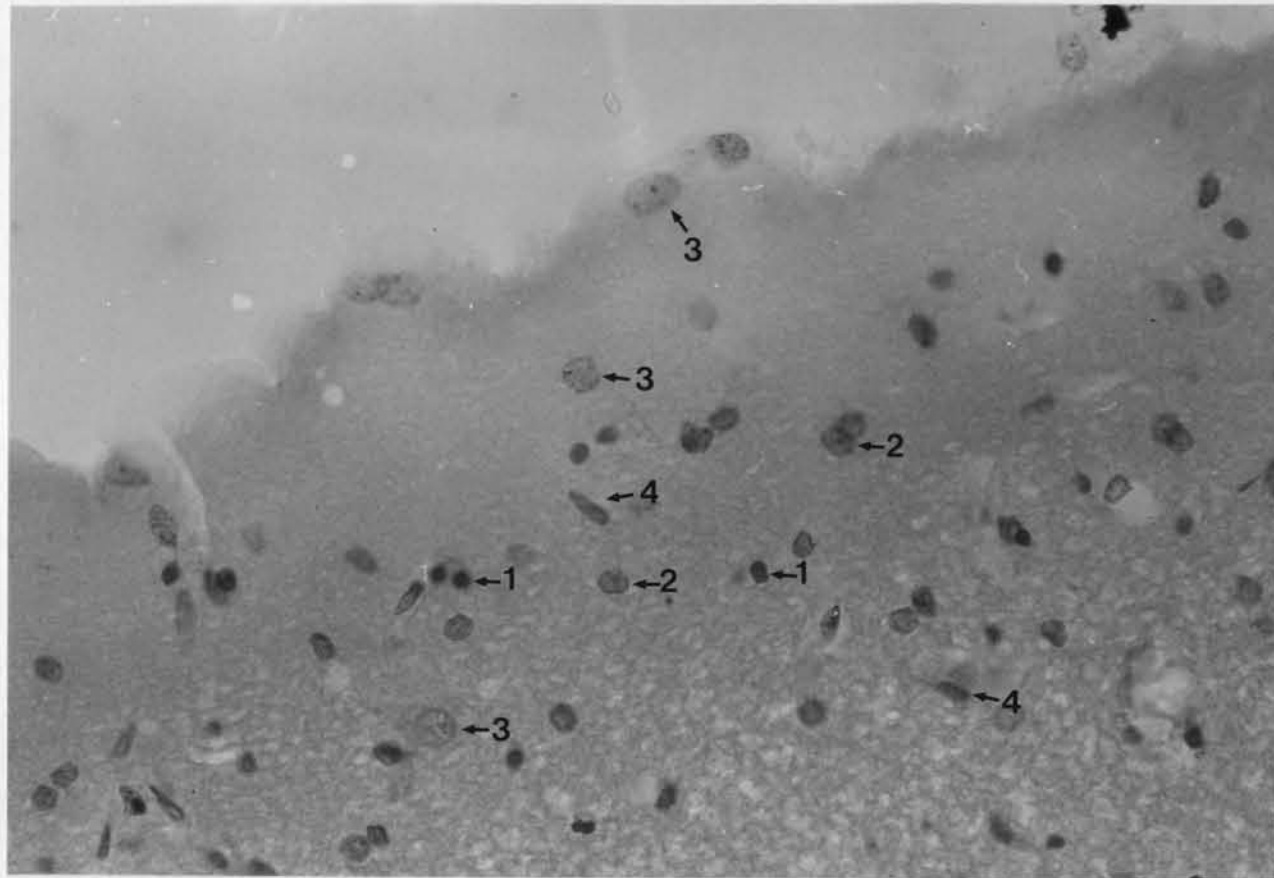


Abb. 168. / Fig. 168

Abb. 168. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Körner- und Cajalzellen, Färbung Toluidin/Eosin, Vergr. 400 x.
Foto: Behrmann

1. Durchmesser der Zelle 7 - 10 μm . Durchmesser des Zellkerns 2,5 - 3 μm ; er hat große, dunkle Chromatinkörnchen und dunkles Kernplasma.
2. Rundliche Zellen mit einem Durchmesser von 8 - 10 μm . Der Zellkern mit einem Durchmesser von 3 - 3,5 μm hat kleine, dunkle Körnchen und klares Kernplasma.
3. Rundliche Zellen mit einem Durchmesser von 12 bis 15 μm . Der Zellkern hat einen Durchmesser von 7 - 10 μm , feine Körnchen und graues Zellplasma.
4. Cajal-Zellen sind länglich und bis zu 30 μm lang. Der ebenfalls längliche Kern ist bis zu 20 μm lang, hat dunkle Körner und helles Kernplasma.

Fig. 168. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
The granular cells and the cells of Cajal, toluidin/eosin stained,
magn. 400 x. Photo: Behrmann

1. Cells with a diameter of 7 - 10 μm . The nucleus has a diameter of 2,5 - 3 μm , large dark chromatin granules, and dark nuclear plasma.
2. Roundish cells with a diameter of 8 - 10 μm . The nucleus has a diameter of 3 - 3,5 μm , small dark granules, and a clear nuclear plasma.
3. Roundish cells with a diameter of 12 - 15 μm . The nucleus has a diameter of 7 - 10 μm , fine granules, and a greyish nuclear plasma.
4. Longish cells of Cajal have a length of up to 30 μm . The nucleus is also longish, has a length of up to 20 μm , dark granules and a light nuclear plasma.

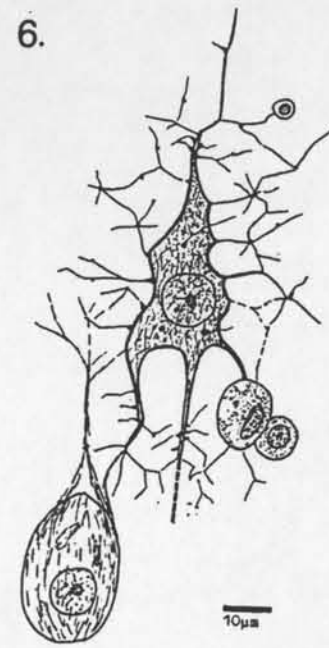
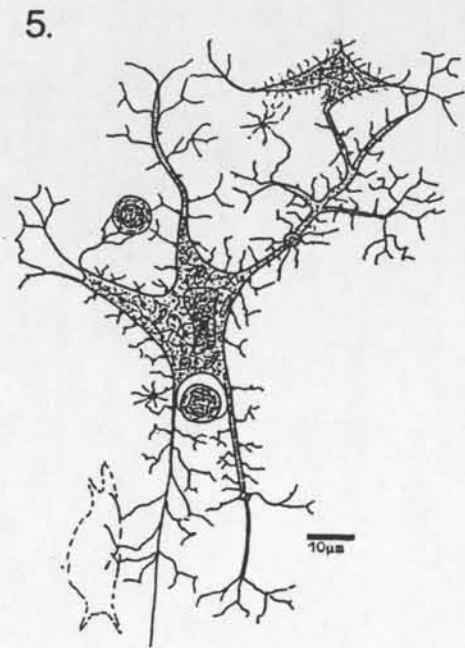
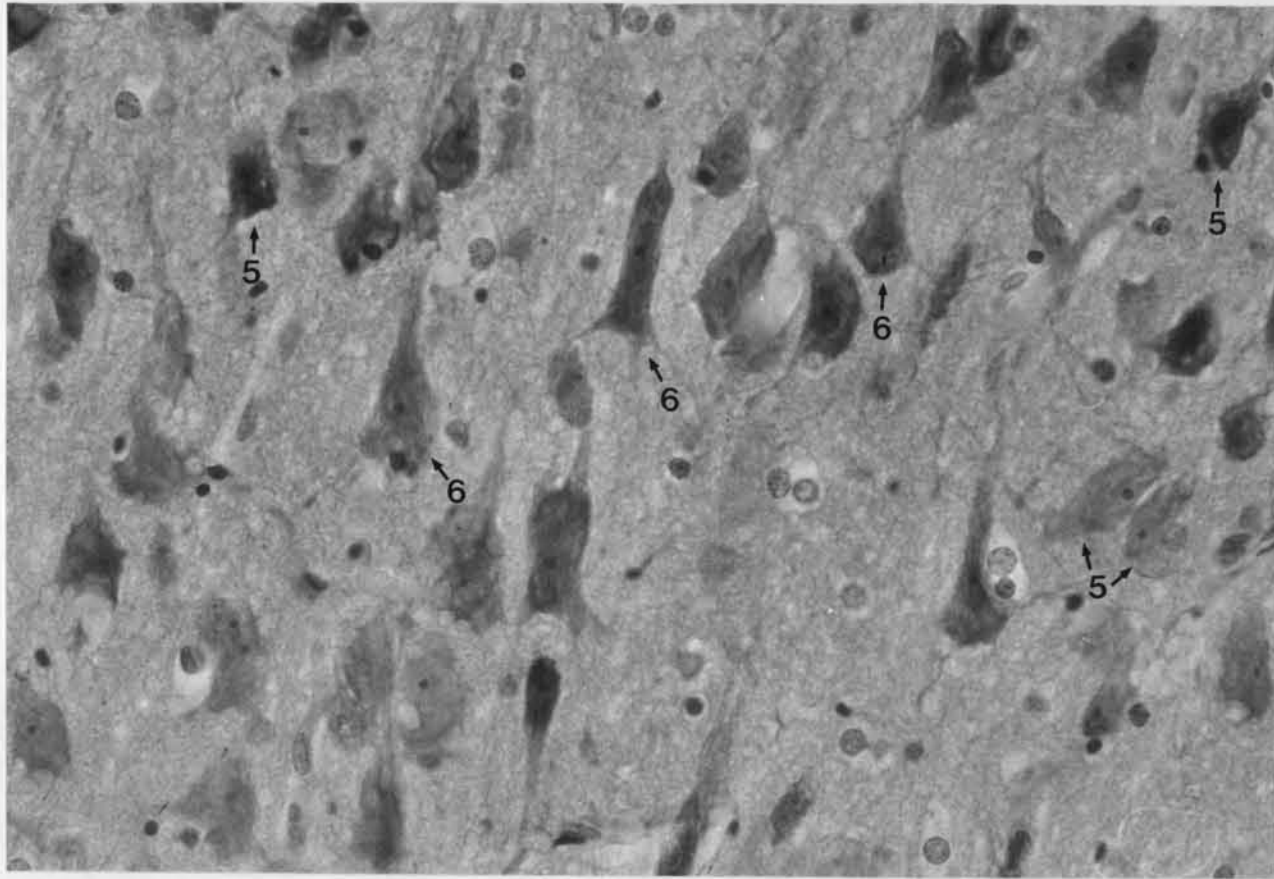


Abb. 169./ Fig. 169

Abb. 169. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Neuronen, Färbung Toluidin/Eosin, Vergr. 400 x.
Foto: Behrmann

5. Vielförmige Neuronen. Der Zellkörper breitet sich über 65 μm aus und hat einen irregulären Kern mit hellem Plasma und feinen Chromatinkörnchen.
6. Kleine Pyramidenzellen sind bis zu 80 μm lang und stehen stets senkrecht zur Oberfläche des Hirns. Der runde Zellkern hat einen Durchmesser um 12 μm und helles Kernplasma. Kleine Pyramidenzellen dominieren in der 2. und 4. Hirnrindenschicht.

Fig. 169. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Neurons, toluidin/eosin stained, magn. 400 x.
Photo: Behrmann

5. Multiform neurons. The cell body has an extension of over 65 μm . The nucleus is irregular and contains a light nuclear plasma and fine chromatin granules.
6. Small pyramidal cells are placed perpendicularly to the surface of the brain, and have a length of up to 80 μm . The roundish nucleus has a diameter of nearly 12 μm , and contains light nuclear plasma. Small pyramidal cells dominate in the 2nd and 4th cortical layer.

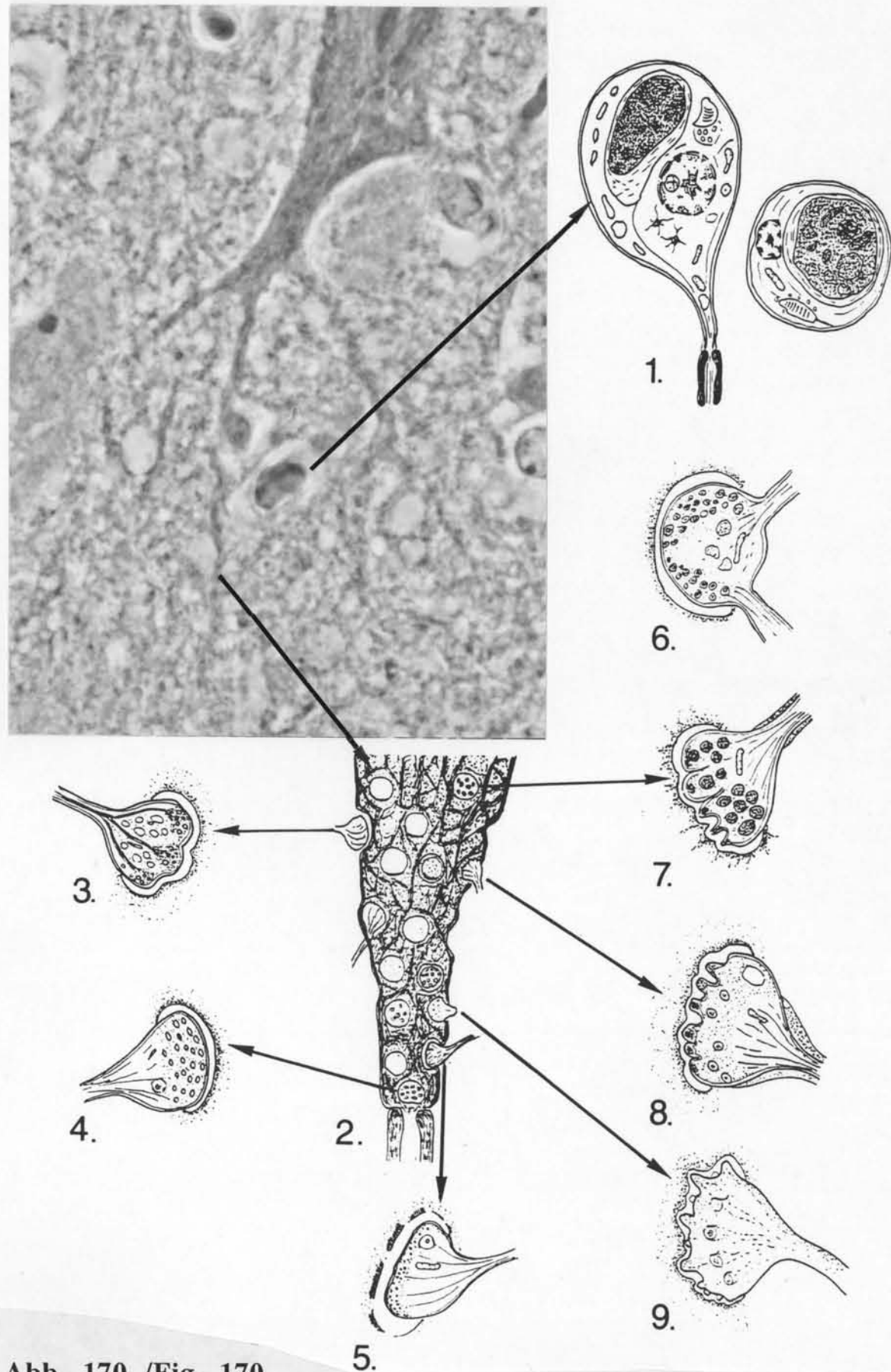


Abb. 170 /Fig. 170

Abb. 170. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.

Der Fuß einer großen Pyramidenzelle aus der 6. Lage des 10. Feldes, umgeben von Bluthirnschranken. Färbung nach Golgi, Vergr. 1000 x. Foto: Behrmann

1. Die Bluthirnschranken kontrollieren den Stoffaustausch zwischen dem Blut und dem Hirn, Vergr. 3000 x.
2. Der Axonhügel mit seinen Synapsen, Vergr. 7000 x.
Wo die Synapsen fehlen, sind die Poren leer.
3. Spezielle Synapsenform, Vergr. 30.000 x.
4. Synapsentyp I nach Gray, Vergr. 30.000 x.
5. Synapsentyp II nach Gray, Vergr. 30.000 x.
6. Synapse "en passant", Vergr. 50.000 x.
Synapsen in Funktion:
7. Synapse mit großen dunklen Vesikeln, Vergr. 50.000 x.
8. Synapse mit hellen Vesikeln, Vergr. 50.000 x.
9. Oberfläche einer Synapse, Vergr. 50.000 x.

Fig. 170. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758) harbour porpoise.

The foot of a large pyramidal cell in layer 6 of field 10, accompanied by blood-brain-barriers, stained by Golgi, magn. 1000 x. Photo: Behrmann

1. Blood-brain-barriers control the exchange of substances between the blood and the brain, magn. 3000 x.
2. The axon hill with its synapses, magn. 7000 x.
Where there are no synapses, the pores are empty.
3. Special synapse form, magn. 30.000 x.
4. Synapse type I of Gray, magn. 30.000 x.
5. Synapse type II of Gray, magn. 30.000 x.
6. Synapse "en passant", magn. 50.000 x.
Synapses in function:
7. Synapse with large dark vesicles, magn. 50.000 x.
8. Synapse with light vesicles, magn. 50.000 x.
9. Surface of a synapse, magn. 50.000 x.

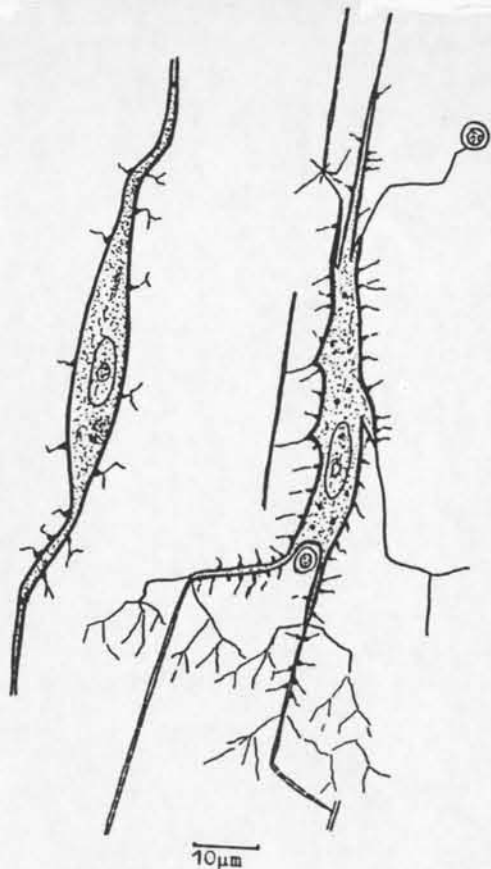
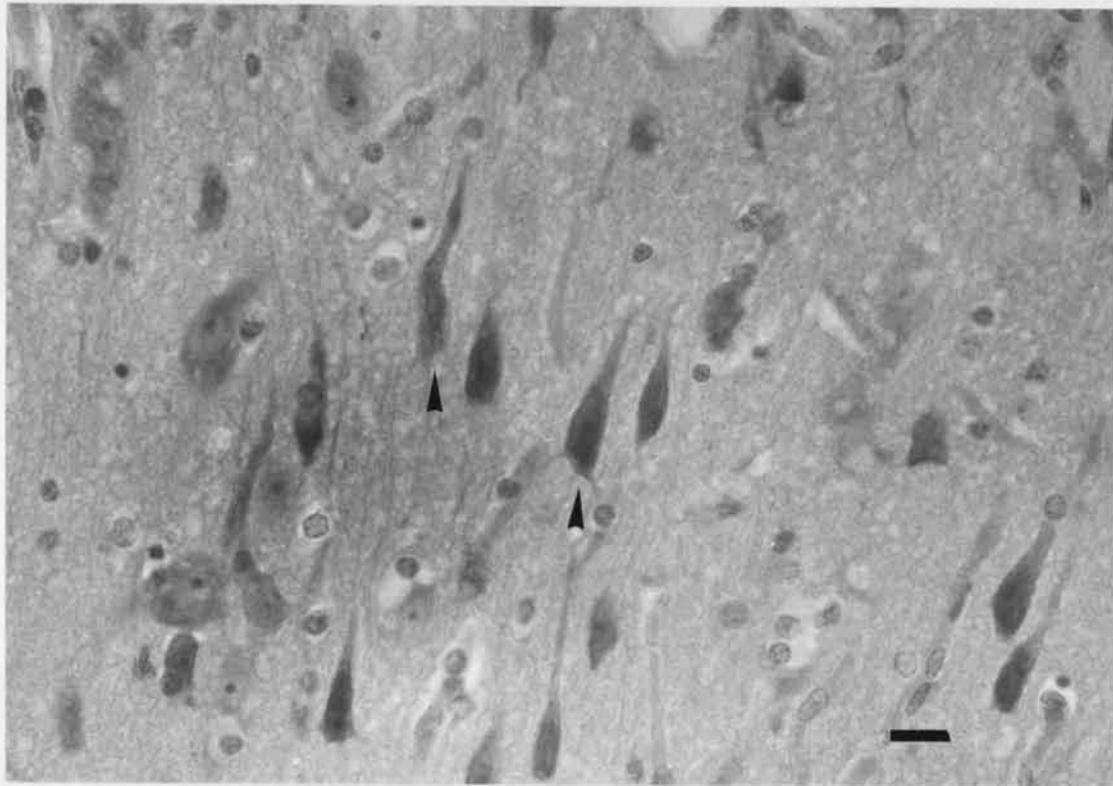


Abb. 171. / Fig. 171

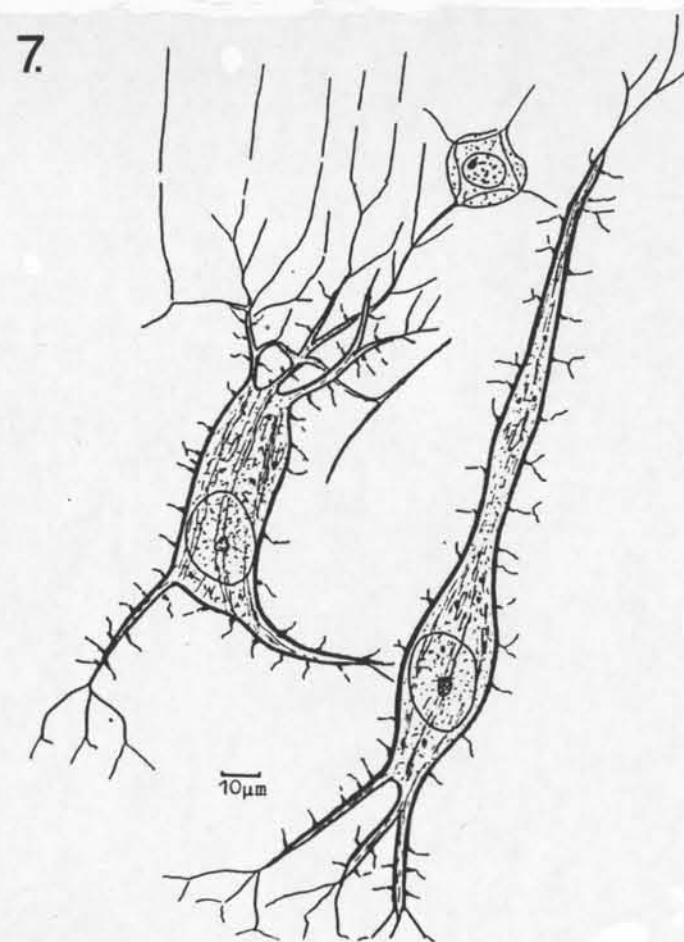


Abb. 171. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal. Große Pyramidenzellen aus der 4. Lage des 10. Feldes. Färbung Toluidin/Eosin, Vergr. 400 x. Foto: Behrmann

7. Diese großen, in ihrer Form stark variierenden Neuronen können tonnen- oder spindelförmig sein und sind bis zu 250 µm lang; sie liegen senkrecht zur Hirnoberfläche. Sie haben je nach der Zellenform einen runden oder ovalen Kern, der bis zu 25 µm dick sein kann. Große Pyramidenzellen liegen, außer in den olfaktorischen Feldern, vertikal zur Hirnrinde.

Fig. 171. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise. Large pyramidal cells in layer 4 of field 10. Toluidin/eosin stained, magn. 400 x. Photo: Behrmann

7. These large neurons which differ considerably in their forms, can be barrel-shaped or spindle-like, they are up to 250 µm long and paced perpendicularly to the cortex. They have in accordance with the cell form roundish or oval nuclei up to 25 µm in diameter. In except olfactorial fields large pyramidal cells are found vertically to the cortical limbic.

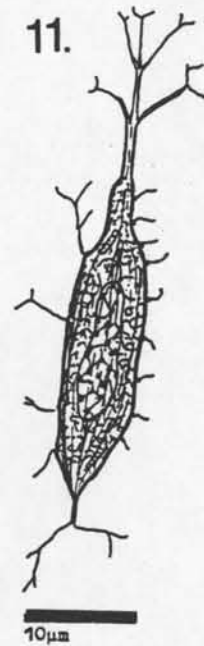
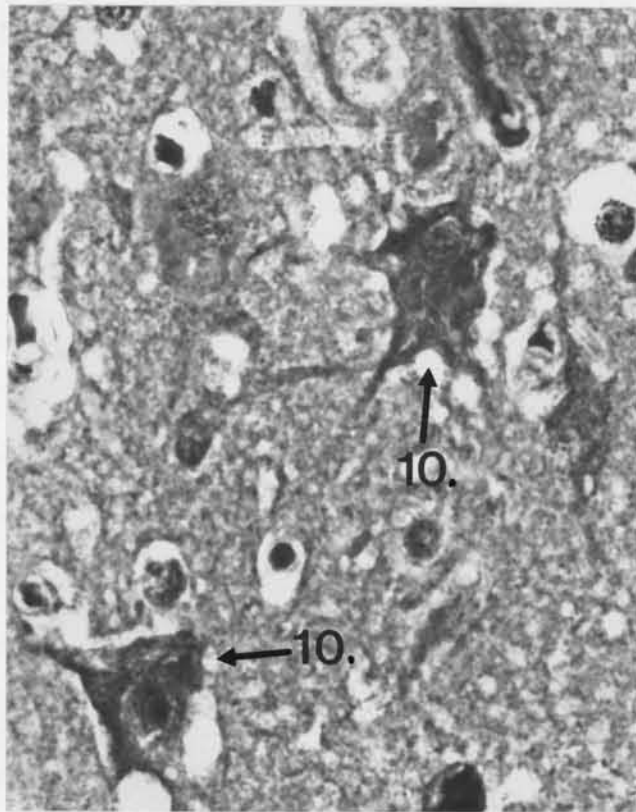
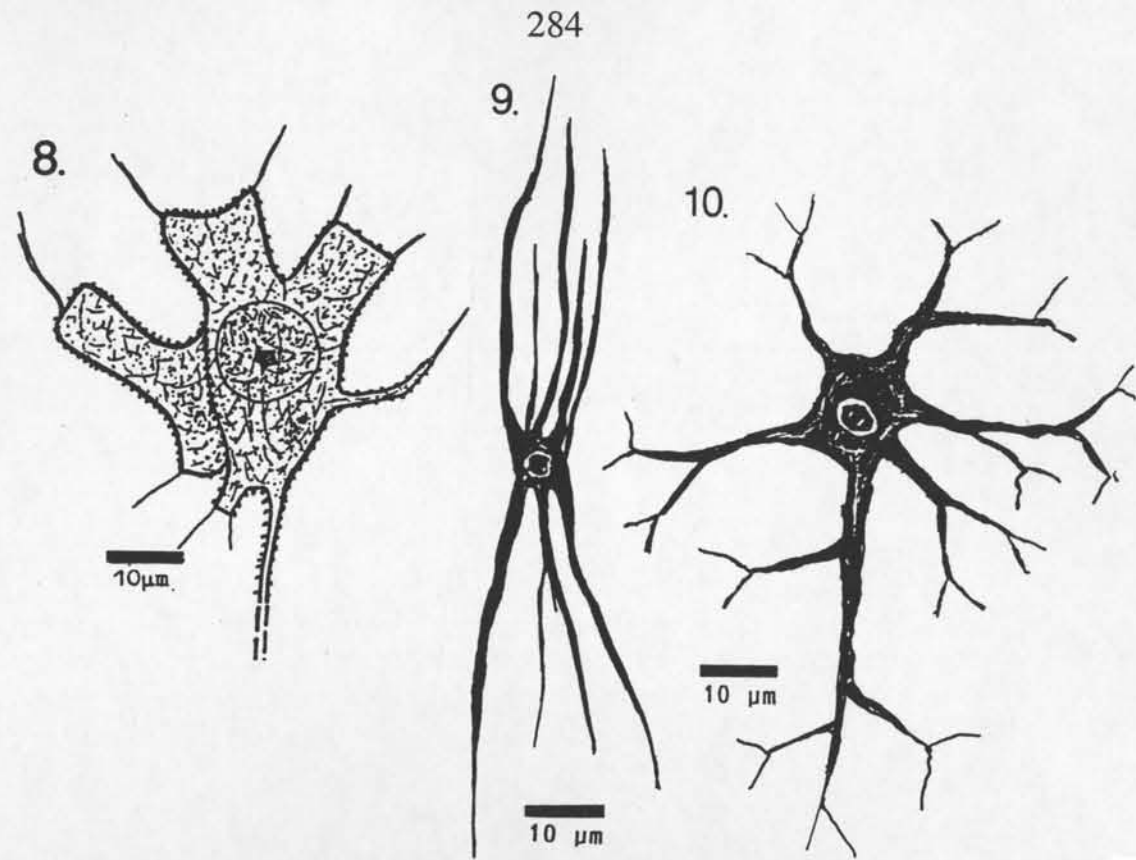


Abb. 172 / Fig, 172

Abb. 172. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Neurogliazellen. Färbung Toluidin/ Eosin, Maßstab 10 µm.
Foto: Behrmann

- 8. Protoplasmatischer Astrozyt (Neurogliaform). Die Fortsätze der Zelle sind sehr kurz, wodurch sie sich von allen anderen Hirnzellen unterscheiden. Die Zellen haben eine Ausdehnung bis zu 70 µm. Der runde Zellkern hat einen Durchmesser bis zu 20 µm, helles Kernplasma und feine Chromatinkörner.
- 9. Oligodendrischer Astrozyt (Faserglia). Die Nervenfasern der etwa 10 µm langen spindelförmigen Zelle kann bis zu 150 µm lang sein. Der hell erscheinende ovale Zellkern ist um 5 µm lang.
- 10. Astrozyt (Korbzelle), Färbung Toluidin/Eosin, Vergr. 1000 x. Die Zelle hat eine Ausdehnung bis zu 12 µm. Der dunkle Zellkern hat einen Durchmesser um 3 µm.
- 11. Hortega-Gliazelle (Makrogliazelle). Die länglichen Zelle ist bis zu 40 µm lang und hat helles Plasma. In dem bis zu 13 µm langen Zellkern liegen große Farbkörner.

Fig. 172 *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Neuroglial cells. Toluidin/eosin stained, scale 10 µm.
Photo: Behrmann

- 8. Protoplasmatic astrocyte (neurogliaform). Unlike all other cortical nerve cells, the processes of the cell bodies are short. The cell has an extension of up to 70 µm. The roundish nucleus, with a clear plasma and fine chromatin granules, has a diameter of up to 20 µm.
- 9. Oligodendric astrocyte (fibrous glial cell). The spindle-like cell has a length of up to 12 µm. Its nerve fibres can be up to 150 µm long. The oval nucleus is somewhat brighter, and has a length of approx. 5 µm.
- 10. Astrocyte (basket cell) Toluidin/eosin stained, magn. 1000 x. The cell has an extension of up to 12 µm. The nucleus is dark, and has a diameter of approx. 3 µm.
- 11. Hortega glial cell (macrogial cell). The longish cell has a length of up to 40 µm and light plasma. The longish nucleus has a length of approx 13 µm and large chromatin granules.

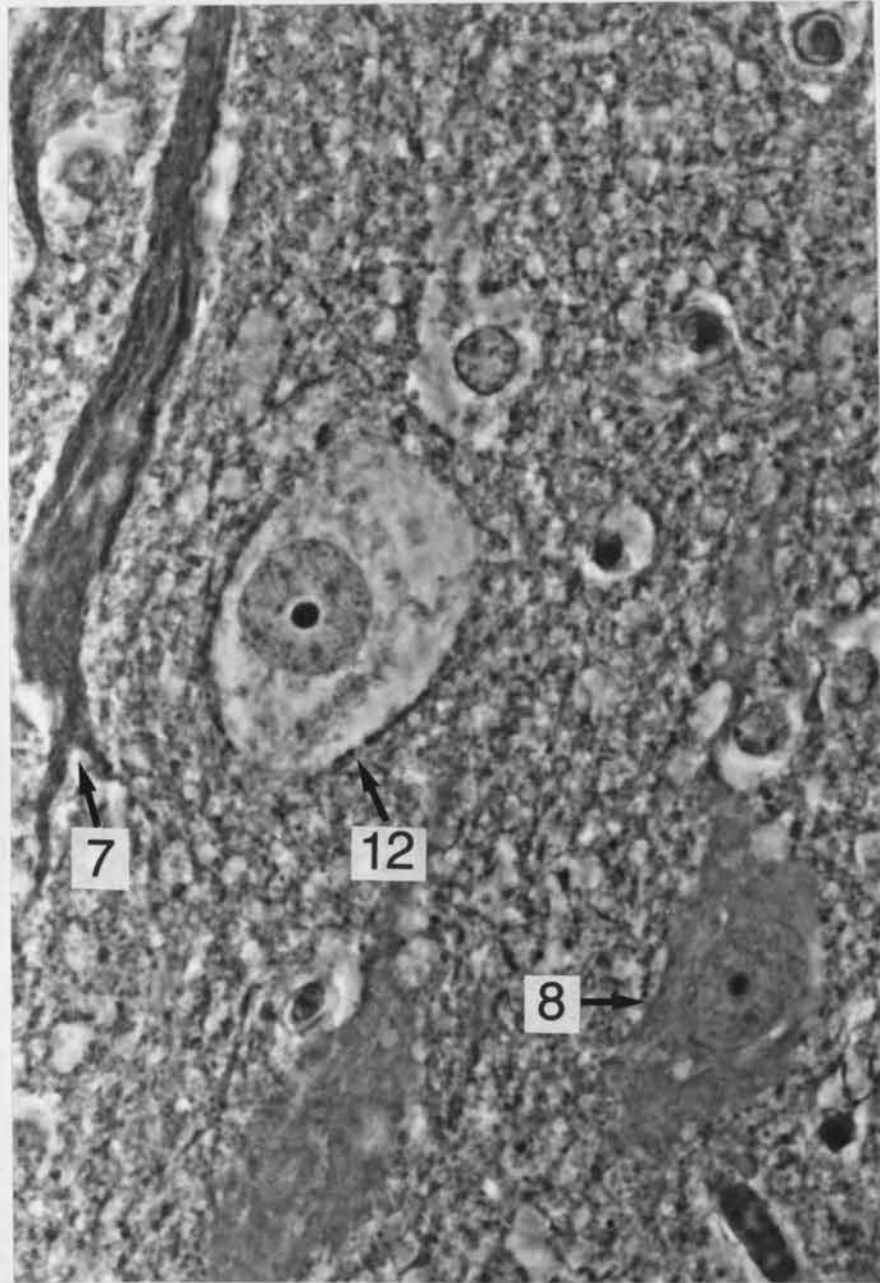


Abb- 173. / Fig. 173

Abb. 173. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Nervenzellen in der 6. Lage im Feld 10. Färbung nach Golgi,
Vergr. 1000 x. Foto: Behrmann
Große Pyramidenzelle (7), Protoplasmatischer Astrozyt (8),
Oligodendrogliazelle (12).

Fig. 173. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
Nerve cells in layer 6 of field 10. Stained according to Golgi,
magn. 1000 x. Photo: Behrmann
Gigantic pyramidal cell (7), protoplasmatic astrocyte (8), oligodendric
glial cell (12).

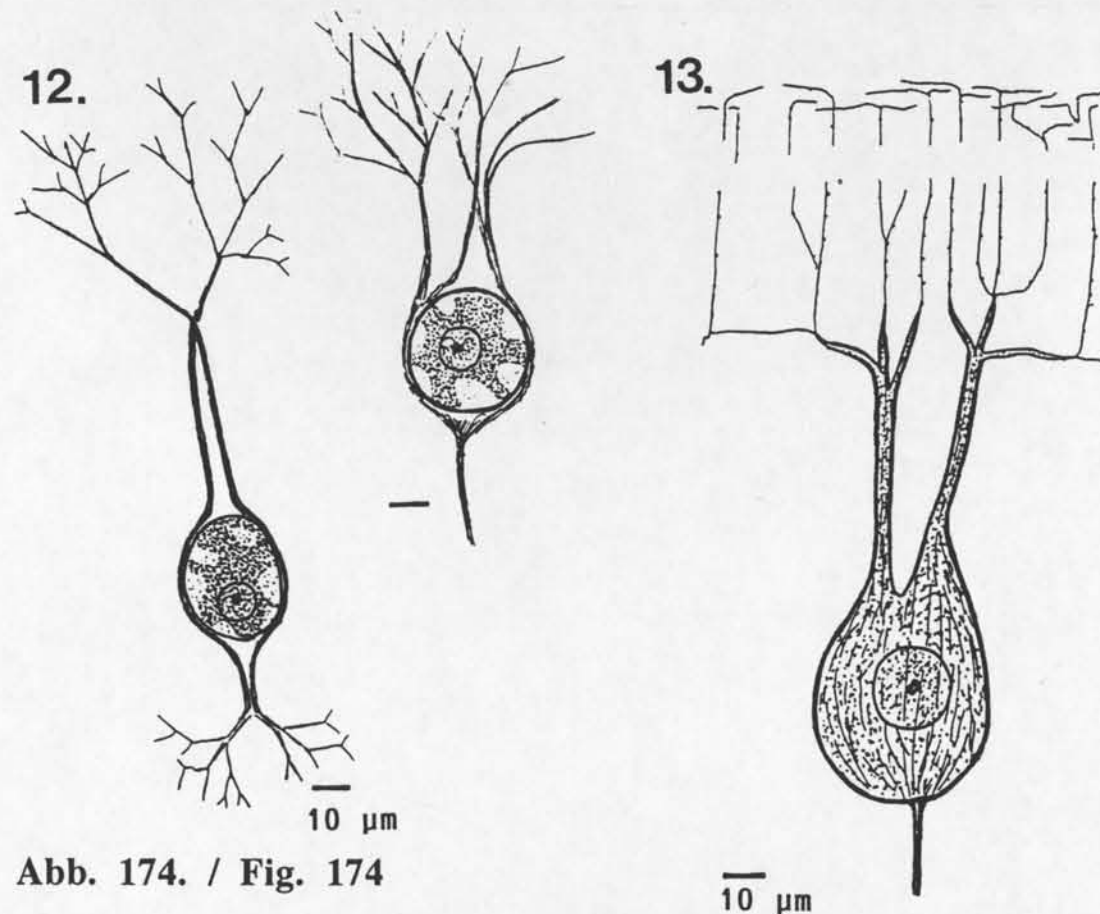
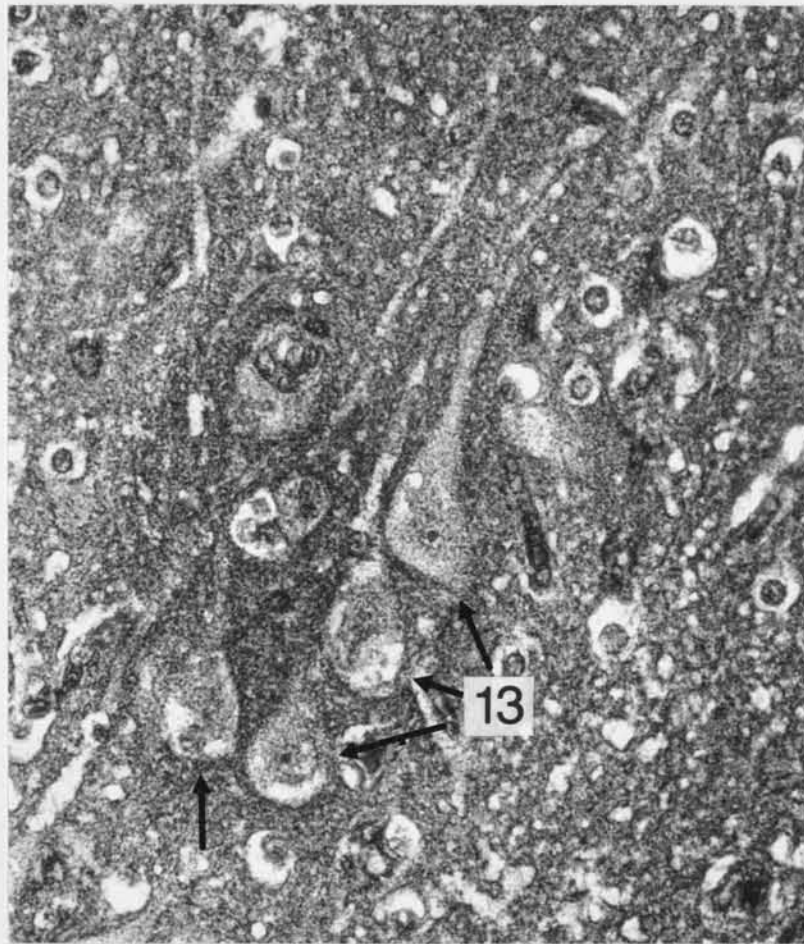


Abb. 174. / Fig. 174

Abb. 174. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Neurogliazellen.

Foto: Neurogliazelle (13) in der 3. Lage des 4. Feldes. Färbung nach Golgi, Vergr. 400 x. Foto: Behrmann

- 12.** Interfaszikuläre Oligodendrogliazelle. Diese große runde Gliazelle hat einen Durchmesser bis zu 50 µm. Der exzentrisch gelagerte rundliche Zellkern hat einen Durchmesser um 12,5 µm und dunkles Kernplasma.
- 13.** Makrooligodendrogliazelle (Riesengliazelle, Brodmann, 1909; spiny stellate neurogliaform cells, Creutzfeld, 1983). Die große Gliazelle hat sehr lange Fortsätze und kann bis zu 250 µm lang sein. Ihre Assoziationsfasern reichen bis in die erste Rindenlage. Der rundliche Kern hat einen Durchmesser um 15 µm. Solche Gliazellen sind charakteristisch für die motorischen Areale.

Fig. 174. *Phocoena phocoena*, harbour porpoise.
Neuroglial cells.

Photograph: neuroglial cells in layer 3 of field 4, stained according to Golgi, magn. 400 x. Photo: Behrmann

- 12.** Interfascicular oligodendritic glial cell. The roundish cell has a diameter of up to 50 µm. The nucleus is arranged eccentrically, has a diameter of nearly 12,5 µm, and dark nuclear plasma.
- 13.** Macrooligodendritic glial cell (gigantic glial cells, Brodmann, 1909; spiny stellate neurogliaform cell, Creutzfeld, 1983). The longish cell has very long processes, and an extension of up to 250 µm; its associated nerve fibres extend to the first cortical layer. The roundish nucleus has a diameter of nearly 15 µm. These glial cells are characteristic for motorical areas.

8.4. Die Großhirnrinde

Die Hirnrinde (Cortex cerebri), auch "graue Substanz" genannt, ummantelt das ganze Großhirn und war bei den untersuchten Zahnwalhirnen 1,5 bis 3,5 mm dick. Die Hirnrinde besteht aus mehreren Lagen (L) (auch Schichten genannt), die sich durch ihren Inhalt und ihre Dicke unterscheiden. Der Inhalt setzt sich aus den im Kapitel 8.3 vorgestellten Neuronen und Gliazellen zusammen. Die Menge der Neuronen und Gliazellen mit ihren Verknüpfungen untereinander, sowie deren Morphologie, erlauben Rückschlüsse auf deren Effizienz (Portmann, 1963; Morgane, 1982; Kreuzfeld, 1983). Kurz, wir können aus der Hirnrinde erkennen, welche Organe für das Überleben im Meer wichtig oder unwichtig sind. Regionen (Lobi) mit Hirnfeldern, die für das Leben im Meer wichtig sind, haben mehr Lagen und auch mehr Neuronen (Morgane, 1982). Regionen, die unwichtig geworden sind, haben dagegen weniger Lagen und auch nur weniger Neuronen. Wenn man nun Gehirne von Landsäugetieren und Walen vergleicht und dabei nur Regionen untersucht, die für das Leben im Meer nicht von großer Wichtigkeit sind, z. B. das Riechhirn, kann es zu Mißdeutungen und der Behauptung kommen, daß die Wale ein primitives Hirn hätten (Kesarev, 1977; Roth, 1999).

Außer bei den Schweinswalen ist die erste Schicht (Molekularschicht) bei allen Walhirnen ärmer an Körnerzellen als die vergleichbare Schicht bei hochentwickelten Säugetieren. Dagegen liegen in der zweiten Schicht sehr viele kleine Pyramidenzellen und vielförmige Neuronen (Abb. 175), weit mehr als in den Hirnen von Säugetieren und Menschen gefunden wurden.

Die folgenden Befunde der einzelnen Hirnfelder, deren Schichtung, sowie alle Angaben zu den einzelnen Nervenformen und deren Anzahl beruhen auf fünfzig Messungen, wodurch ein guter Durchschnittswert ermittelt werden konnte. Standardwerte zur Nervenzellendichte in einem Kubikmillimeter der Hirnrinde basieren auf Hochrechnungen aus einem Quadratmillimeter von mehreren Horizontalschnitten (Abb. 176 und Abb. 177).

8.4. The cerebral cortex of the telencephalon

The cerebral cortex (Cortex cerebri), also called "grey matter", surrounds the whole brain; in the examined brains of toothed whales it has a thickness from 1,5 to 3,5 mm. The cerebral cortex consists of several layers (L), which differ in contents and thickness. The contents consist of different types of neurons and glial cells which are described in chapter 8.3. The amount of neurons and glial cells with their interconnections, and the morphology, permit to conclude on the efficiency of the brain (Portmann, 1963; Kreuzfeld 1983). Thus, it is possible to recognize which organs of cetaceans are important and which are insignificant for life in sea. The fields of the cerebral regions (lobi), which are necessary for life at sea, have more layers and also more neurons (Morgane, 1982). The cerebral regions which have lost their importance, have less layers and are poor in neurons. If one compares the brains of terrestrial mammals with the brain of whales, and looks only on regions which are less important for life at sea, it is possible to misinterpret this, and to conclude that cetaceans have a primitive brain (Kesarev, 1977; Roth, 1999).

The first layer (molecular layer) of all toothed whale brains has fewer granular cells than the one of highly developed mammals. Only in the first layer of the harbour porpoise the density of granular cells is higher than in all the other mammals. To the contrary, the second layer of toothed whales has the highest density of small pyramidal cells and multiform neurons (Fig. 175) were than are known from mammal and human brains.

All statements on the cortical thickness, its laminar thickness, and all descriptions of the nerve cells are based on a total of fifty measurements, which allow to establish a good mean value. Standard values of the neuronal numerical density in one cubic millimetre have been calculated by extrapolation based on one square millimetre of several horizontal sections (Fig. 176 and Fig. 177).

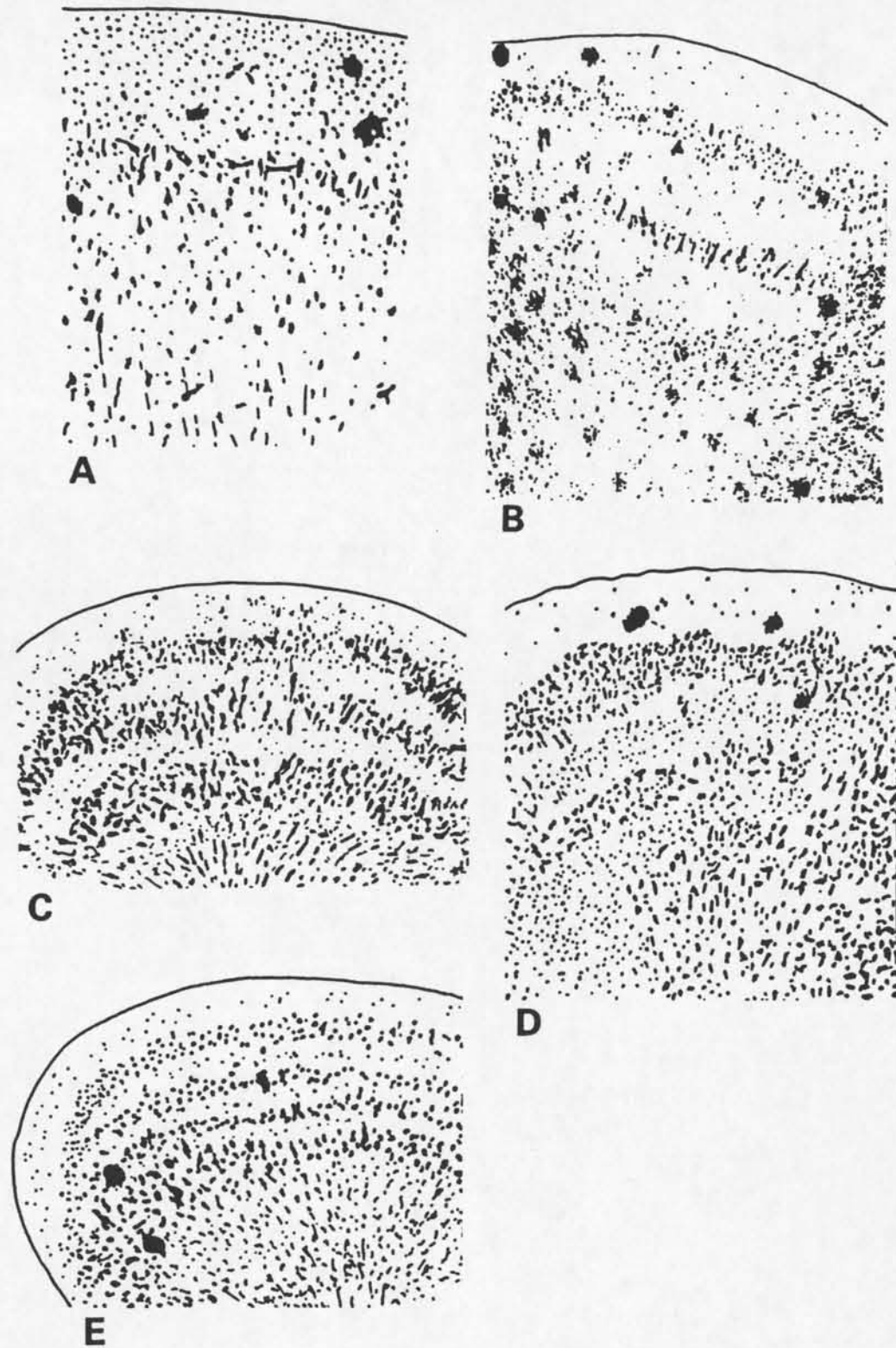


Abb. 175 / Fig. 175

Abb. 175. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal. Beispiele für die Schichtungen in verschiedenen Rindenfeldern (Abb. 178). Nisselfärbung, Vergr. 25 x. Feld 15 (A), Feld 20 (B), Feld 4 (C), die Grenze zwischen den Feldern 16 und 17 (D), Feld 10 (E).

Fig. 175. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise. Examples of the lamination in different limbic fields (Fig. 178). Nissel stained, magn. 25 x. Field 15 (A), field 20 (B), field 4 (C), border between field 16 and 17 (D), field 10 (E).

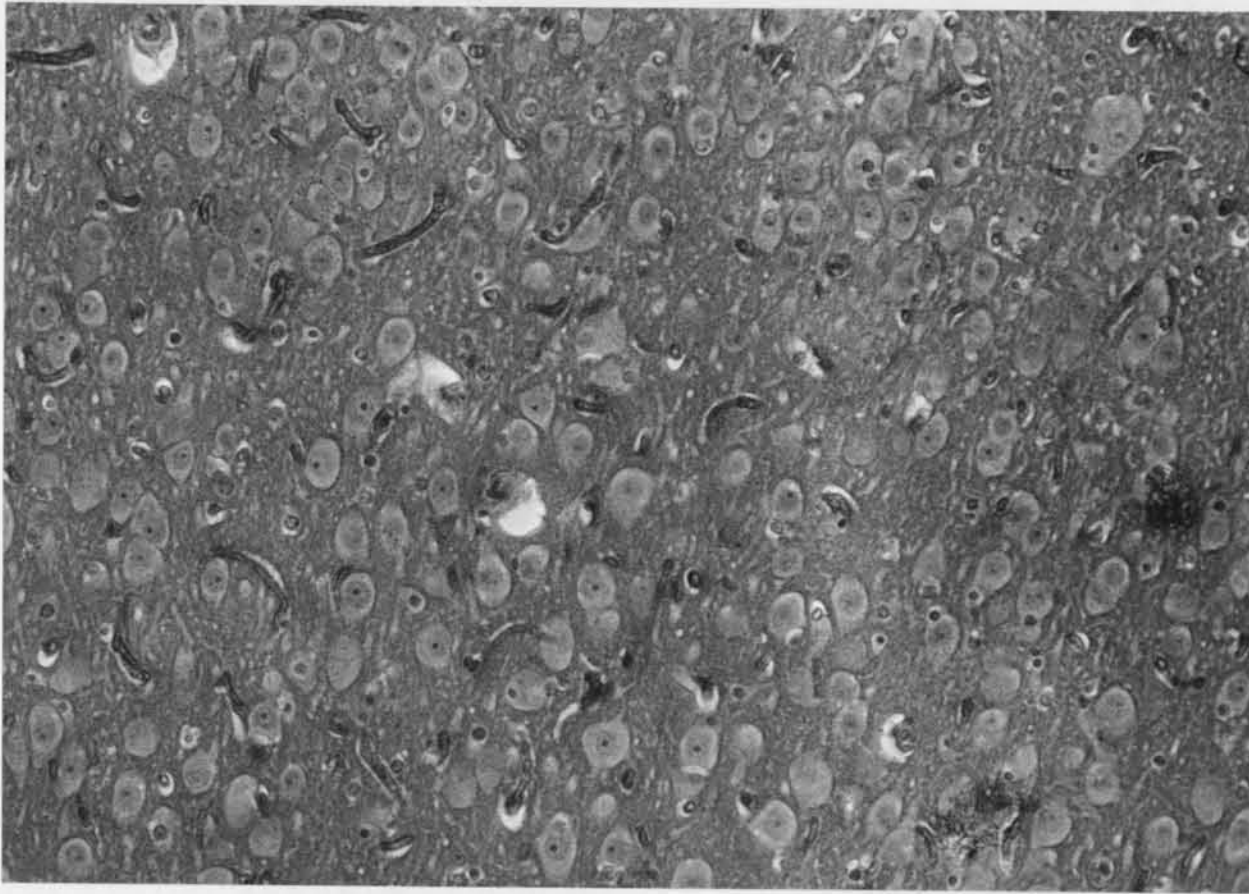


Abb. 176. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
 Horizontalschnitt durch die 3. Schicht des 12. Feldes (Abb. 178).
 Färbung Toluidin/Eosin, Vergr. 200 x. Foto: Behrmann
 Interfaszikuläre Gliazellen (Abb. 173, 12) im Lobus temporalis.

Fig. 176. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
 Horizontal section through the layer 3 of field 12 (Fig. 178).
 Toluidin/eosin stained, magn. 200 x. Photo: Behrmann
 Interfascicular glial cells (Fig. 173, 12) of the temporal lobe.

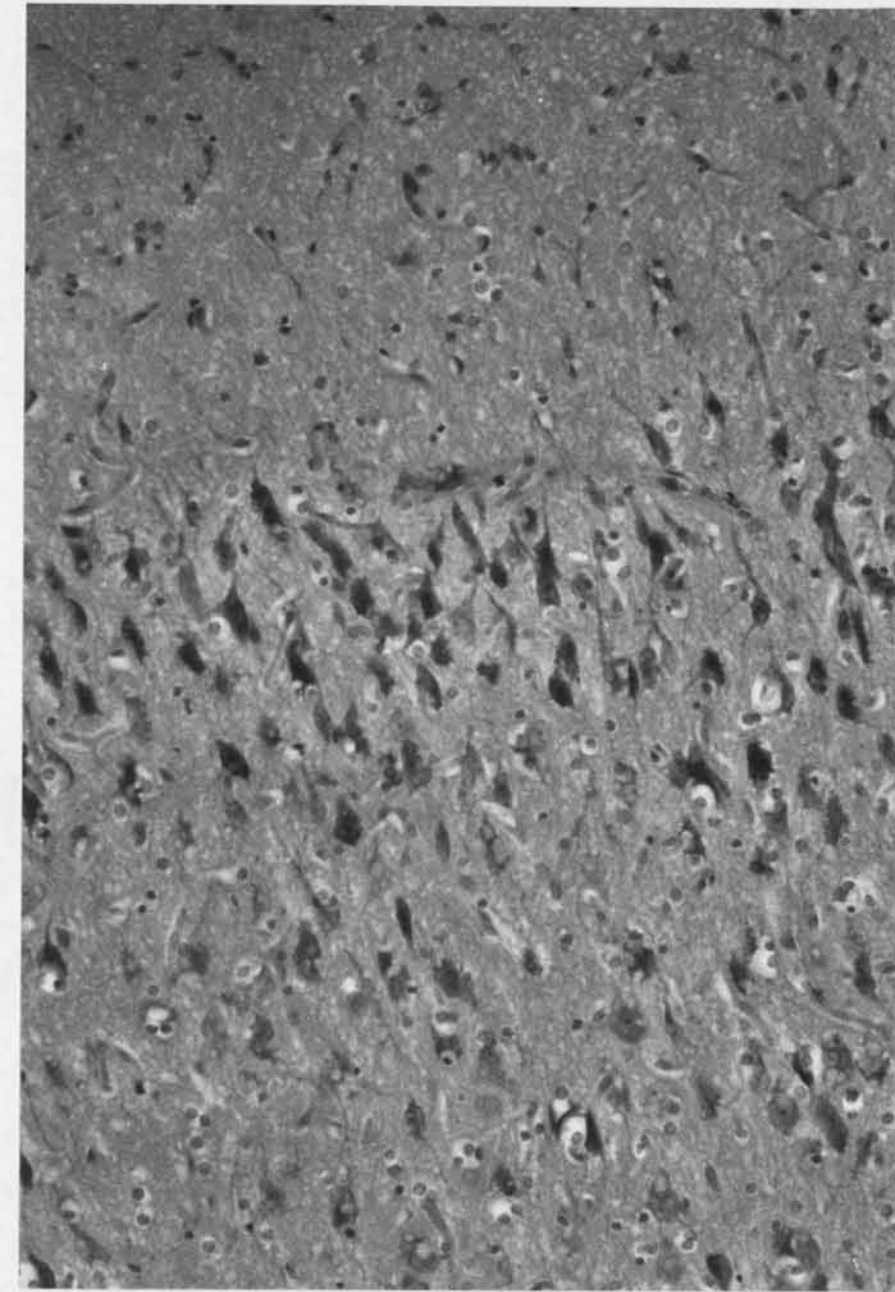


Abb. 177. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
 1., 2. und 3. Schicht im Feld 7 im Lobus parietale (Abb. 178).
 Färbung Toluidin/Eosin, Vergr. 200 x. Foto: Behrmann
 In allen Zahnwalhirnen ist die zweite Schicht besonders reich an
 Neuronen (Abb. 169, 5 und 6).

Fig. 177. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
 The 1st, 2nd and 3rd layer in field 7 of the parietale lobe (Fig. 178).
 Toluidin/eosin stained, magn. 200 x. Photo: Behrmann
 The second limbic layer contains in all brains of toothed whales a
 particularly great number of neurons (Fig. 169, 5 and 6).

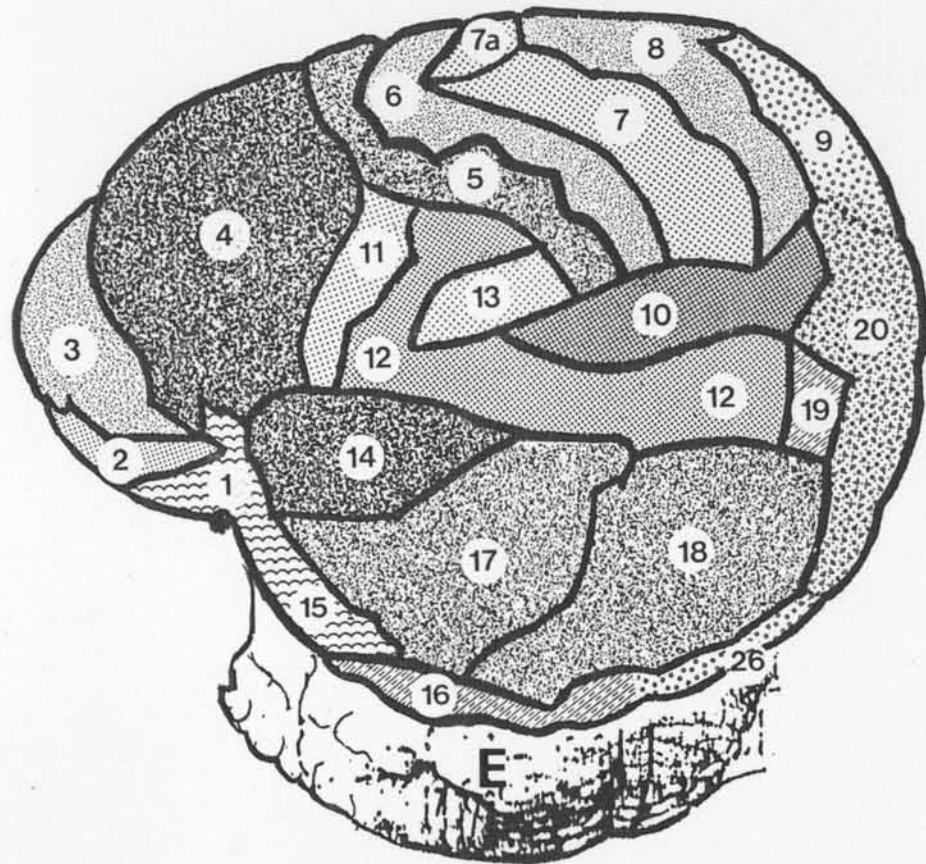


Abb. 178 / Fig. 178

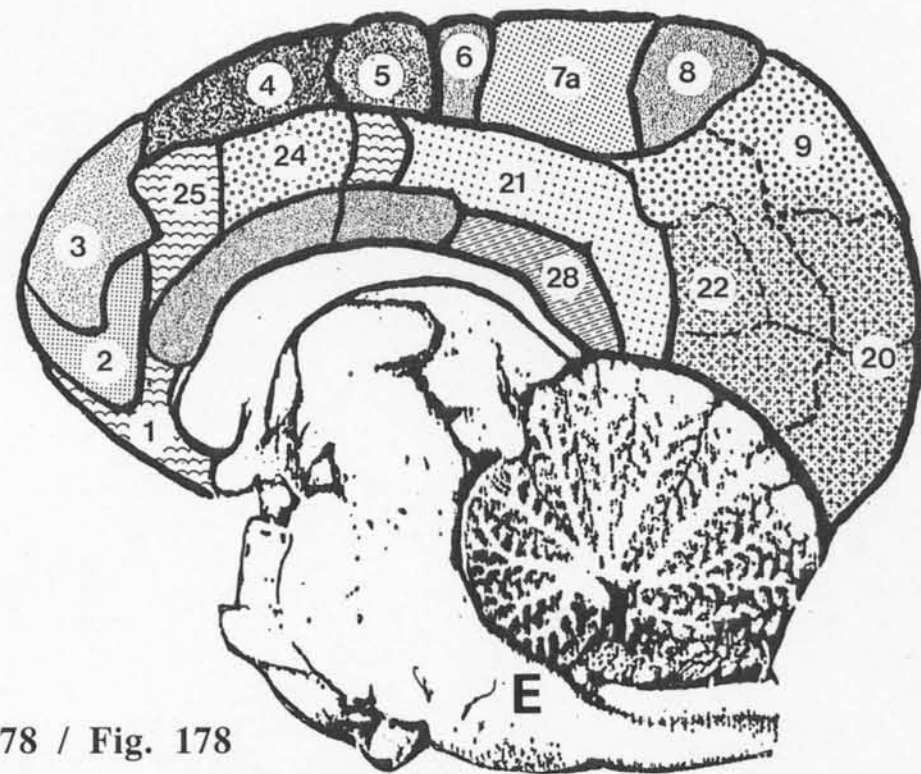


Abb. 178. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
Die cytoarchitektonischen Rindenfelder des Großhirns.

Felder des olfaktorischen Systems: 1, 15, 25.

Felder des visuellen System: 2, 9, 18, 20, 22, 26.

Felder des akustischen Systems: 7, 9, 10, 11, 12, 13, 16, 17, 18, 21.

Felder des motorischen Systems: 3, 4, 5, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17,
18, 21, 24.

Felder des somatosensorischen Systems: 2, 3, 6, 7, 8, 9, 11, 16, 28.

E: elektrosensorisches Feld (Lobus electrocus) im Rhombencephalon.

Fig. 178. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), harbour porpoise.
The cytoarchitectonic limbic fields in the telencephalon.

Fields of the olfactory system: 1, 15, 25.

Fields of the visual system: 2, 9, 18, 20, 22, 26.

Fields of the acoustic system: 7, 9, 10, 11, 12, 13, 16, 17, 18, 21 .

Fields of the motoric system: 3, 4, 5, 10, 11, 12, 13, 14, 16, 17,
18, 21, 24.

Fields of the somatosensory system: 2, 3, 6, 7, 8, 9, 11, 16, 28.

E: electrosensory field (lobus electrocus) of the rhombic cephalon.

Die olfaktorischen Areale

Weil in der ersten Schicht der olfaktorischen Felder mehr Körnerzellen liegen, sind diese gut von allen anderen Rindenfeldern zu unterscheiden. In der ersten Schicht können bis zu 12.000 Körnerzellen in einem Kubikmillimeter liegen. Das olfaktorische Feld 1 (Abb. 178):

Lage:	Dicke:	Typen:
L. 1	200 - 300 μm	Körnerzellen 1 - 4,
L. 2	150 μm	vielförmige Neuronen 5, kleine und große Pyramidenzellen 6 und 7,
L. 3	150 μm	Körnerzellen 2 und 3, Oligodendrogliaz.12, Astrozyten 9,
L. 4	100 μm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6,
L. 5	1 mm	Oligodendrogliazellen 12, Spindelzellen 7.

Mit nur drei Schichten erweckt das Feld 15 einen degenerierten Eindruck. Das Feld 15 (Abb. 178):

Lage:	Dicke:	Typen:
L. 1	450 μm	Körnerzellen 1 - 4,
L. 2	250 μm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6, einige große Pyramidenzellen 7 horizontal zur Oberfläche gelagert,
L. 3	1 mm	Körnerzellen 2 und 3, einzelne Spindelzellen 7.

In seiner Ausstattung ist das Feld 25 mit dem Feld 15 vergleichbar, nur die Schichten sind dünner. Das olfaktorische Feld 25 (Abb. 178):

Lage:	Dicke:	Typen:
L. 1	200 μm	Körnerzellen 1 - 4,
L. 2	100 μm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6, große, querliegende Pyramidenzellen 7, Oligodendrogliazellen 12,
L. 3	1 mm	Körnerzellen 2 und 3, vielförmige Neuronen 5, einzelne kleine Spindelzellen 6.

The olfactory areas

By the density of granular cells in the first layer the olfactory fields are different from all other limbic fields. In one cubic millimetre of the first layer up to 12.000 granular cells might be stored.

The olfactory field 1 (Fig. 178):

Layer:	Thickness:	Type:
L. 1	200 - 300 μm	granular cells 1 - 4,
L. 2	150 μm	multiform neurons 5, small and large pyramidal cells 6 and 7
L. 3	150 μm	granular cells 2 and 3, oligodendric glial cells 12, astrocytes 9,
L. 4	100 μm	multiform neurons 5, small pyramidal cells 6,
L. 5	1 mm	oligodendric glial cells 12, spindle cells 7.

All olfactory fields have only three layers and gives a degenerated impression.

The olfactory field 15 (Fig. 178):

Layer:	Thickness:	Type:
L. 1	450 μm	granular cells 1 - 4,
L. 2	250 μm	polim. neurons 5, small pyramidal cells 6, several large pyramidal cells 7 situated parallel to the surface,
L. 3	1 mm	granular cells 2 and 3, single spindle cells 7.

The olfactory field 25 (Fig. 178) is equipped like field 15, but the layers are thinner.

Layer	Thickness	Type
L. 1	200 μm	granular cells 1 - 4,
L. 2	100 μm	multiform. neurons 5, small pyramidal cells 6, transverse placed large pyramidal cells 7, oligodendric glial cells 12,
L. 3	1 mm	granular cells 2 und 3, multiform neurons 5, single small spindle cells (6).

Die visuellen Areale

Um den Polus occipitalis haben alle Tiere, auch die Wale, ein visuelles Feld. Über elektrophysikalische Versuche wurden von Ladygina et al. (1974) und Sokolov et al. (1972) visuelle Felder in occipitalen, parietalen und frontalen Arealen nachgewiesen.

Standardisierte Mittelwerte von der Menge der Neuronen und Gliazellen, die in einem Kubikmillimeter Hirnsubstanz von Schweinswalen vorkommen, liegen aus dem visuellen Feld 20 (Abb. 178) und dem benachbarten motorvisuellen Feld 18 (Abb. 178) vor. Diesen wurden die Mittelwerte vom Großtümmler (*Tursiops truncatus*), ermittelt von Garey & Leuba (1986), hinzugefügt.

Schicht	Großtümmler Mittelwert	Schweinswal Feld 20	Schweinswal Feld 18
L. 1	5.600	6.400	9.800
L. 2	75.200	39.000	40.000
L. 3	33.600	38.600	40.400
L. 4	----	6.100	9.400
L. 5	18.500	16.200	18.000
L. 6	17.100	15.400	16.200

Die Zahl der Schichten in den visuellen Arealen differiert von Art zu Art. Beim Großtümmler wurden nur 5 Schichten gefunden. Kesarev (1977) fand beim Delphin (*Delphinus delphis*) 7 Schichten. Beim Schweinswal haben alle visuellen Areale 6 Schichten.

Visual areas

Around the occipital pole all animals, including the harbour porpoise have visual fields. By electrophysiological experiments Ladygina et al. (1974) and Sokolov et al. (1972) have shown that there exist visual centres in the occipital, parietal, and frontal areas.

There exist standard mean values of the amount of neurons and glial cells in one cubic millimetre of brain substance from visual field 20 (Fig. 178) and motorvisual field 18 (Fig. 178). Added are the mean values established by Garey & Leuba (1986) of a visual field of the bottle nosed dolphin (*Tursiops truncatus*).

Layer	dolphin average	porpoise field 20	porpoise field 18
L. 1	5.600	6.400	9.800
L. 2	75.200	39.000	40.000
L. 3	33.600	38.600	40.400
L. 4	----	6.100	9.400
L. 5	18.500	16.200	18.000
L. 6	17.100	15.400	16.200

The number of layers of the visual areas differ from species to species. 5 layers were found in the bottle nosed dolphin. 7 layers were found by Kesarev (1977) in the common dolphin (*Delphinus delphis*). All visual areas of the harbour porpoise have 6 layers.

Das visuelle Feld 20 (Abb. 178):

Lage:	Dicke:	Typen:
L. 1	400 μm	einige Körnerzellen 1 - 4,
L. 2	200 μm	kleine Pyramidenzellen 6, Spindelzellen 7, Astrozyten 9 und 10,
L. 3	300 μm	einzelne Körnerzellen 2 und 3, Oligodendrogliazellen 12, Astrozyten 9,
L. 4	250-400 μm	große Pyramidenzellen 7,
L. 5	300 μm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6,
L. 6	350 μm	große Spindelzellen 7, Astrozyten 10, Körnerzellen 1 und 2.

Charakteristisch für die visuellen Felder sind die kleinen Spindelzellen in der 2. Schicht und die großen Spindelzellen in der 6. Schicht. Diese Merkmale fanden sich dann auch in den Feldern 22 und 26.

Sensomotorisches Areal

Im Grenzbereich zwischen den Lobi 3 und 4 (Abb. 178) bilden drei Gyri ein Areal (Lobulus front. ant., Abb. 145). Der direkt vor dem Sulcus praecentralis (Abb. 145) liegende Gyrus ist besonders stark entwickelt. Sein Cortex ist über 3 mm dick und unterscheidet sich in seiner Lamination von allen anderen Hirnrindengebieten durch seine hohe Neuronendichte. Die Lagen 2 bis 6 sind durchgehend mit Neuronen besetzt und nur die 4. Lage, mit ihren sehr großen Pyramidenzellen, hebt sich daraus hervor. Hochgerechnet ist die Neuronendichte mit 55.000 pro Kubikmillimeter die höchste im gesamten Cortex des Schweinswalhirns (s. Seite 300).

Beim Menschen liegt im vergleichbaren Hirnbereich das Broca-Areal, das eine übergeordnete Funktion bei der motorischen Spracherzeugung hat (Rohen, 1994).

The visual field 20 (Fig. 178):

Layer:	Thickness:	Type:
L. 1	400 μm	several granular cells 1 - 4,
L. 2	200 μm	small pyramidal cells 6, spindle cells 7, astrocytes 9 and 10,
L. 3	300 μm	single granular cells 2 and 3, oligodendritic glial cells 12, astrocytes 9
L. 4	250 - 400	large pyramidal cells 7,
L. 5	300 μm	multiform. neurons 5, small pyramidal cells 6,
L. 6	350 μm	large spindle cells 7, astrocytes (10), granular cells 1 and 2.

Typical for the visual fields are small spindle cells in layer 2, and large spindle cells in layer 6. Same characteristics were found in the caudal part of fields 22 and 26.

Sensomotoric areas

In the boundary region between the lobi 3 and 4 three gyri form an area (Lobulus front. ant., Fig. 145). Especially high developed is the gyrus, which is directly situated in front of the sulcus praecentralis (Fig. 145). The cortex of this gyrus has a thickness of more than 3 mm, and differs from all the other cortical fields by its lamination and by its high density of neurons. The layers 2 to 6 are continuously occupied by neurons and only the 4th layer sticks out by its large pyramidal cells. The average density of neurons in one cubic millimetre of this one gyrus is 55.000 which is the highest in the whole cortex of the harbour porpoise brain (look p. 301).

In the comparable region of the human brain the Brocas area is situated, which has an over outstanding function in generating motoric speaking (Rohen, 1994).

Die motorischen Areale

Charakteristisch für die motorischen Areale sind die großen Oligodendrogliazellen 13 und die vielen besonders großen Pyramidenzellen 7 (Brodmann, 1909). Felder mit diesen Zellen liegen im frontalen Lobus, Feld 4, und im temporalen Lobus, Feld 14. Beide Felder haben zwei Schichten mit großen Pyramidenzellen, zwei Schichten mit auffällig vielen Oligodendrogliazellen und viele Astrozyten in der 3. Schicht.

Feld 4 (Abb. 178):

Lage:	Dicke:	Typen:
L. 1	400 µm	wenige Körnerzellen 1 - 4,
L. 2	100 µm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6, Astrozyten 10,
L. 3	150 µm	Körnerzellen 2 und 3, Astrozyten 10, Oligodendrogliazellen 12,
L. 4	400 µm	große Pyramidenzellen 7, Körnerzellen 2 und 3,
L. 5	250 µm	Körnerzellen 2 und 3, Oligodendrogliazellen 13,
L. 6	800 µm	große Pyramidenzellen 7,
L. 7	400 µm	Spindelzellen 7, Körnerzellen 1 und 2.

Motorische Areale mit gleichem Inhalt, aber mit nur 6 Schichten, liegen im temporalen Lobus. Die Felder 17 und 18 (Abb. 178) zeigen in ihrer Peripherie unklare Strukturen und Charakteristika der sie umgebenden Felder.

Die Schichten in den großen Zentren der Felder 17 und 18 (Abb. 178):

Lage:	Dicke:	Typen:
L. 1	350 µm	wenige Körnerzellen 1 - 4, um 1.400 pro Kubikmillimeter,
L. 2	100 µm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6,
L. 3	350 µm	Astrozyten 10, Körnerzellen 2 und 3, Oligodendrogliazellen 12,
L. 4	250 µm	große Pyramidenzellen 7, Astrozyten 10,
L. 5	200 µm	Körnerzellen 2 und 3, Oligodendrogliazellen 13,
L. 6	350 µm	kleine Pyramidenzellen 6, Spindelzellen 7.

An der caudalen Grenze des Feldes 18 sind große Spindelzellen in der 3. Schicht eingelagert. An der dorsorostralen Grenze des Feldes 17 liegen große Pyramidenzellen in der 6. Schicht.

Motoric areas

Characteristic for motoric areas are the large oligodendritic glial cells 13, and the many very large pyramidal cells 7 (Brodmann, 1909). Fields with such cells are field 4 in the frontal lobe, and field 14 in the temporal lobe. Both fields have two layers with large pyramidal cells, two layers with a high amount of oligodendritic glial cells, and many astrocytes in the 3rd layer. Field 4 (Fig. 178):

Layer:	Thickness:	Type:
L. 1	400 µm	few granular cells 1 - 4,
L. 2	100 µm	small pyramidal cells 6, multiform neurons 5, astrocytes 10,
L. 3	150 µm	granular cells 2 and 3, astrocytes 10, oligodendritic glial cells 12,
L. 4	400 µm	large pyramidal cells 7, granular cells 2 and 3,
L. 5	250 µm	granular cells 2 and 3, oligodendritic glial cells 13,
L. 6	800 µm	large pyramidal cells 7,
L. 7	400 µm	spindle cells 7, granular cells 1 and 2.

Motoric areas with the same content, but only with 6 layers, were located in the temporal lobe. Fields 17 and 18 (Fig. 178) show at their periphery unclear structures and characteristics of the surrounding fields. The layers in the large centres of fields 17 and 18 (Fig. 178):

Layer:	Thickness:	Type:
L. 1	350 µm	few granular cells 1 - 4, approx. 1.400 per cubic millimetre,
L. 2	100 µm	multiform neurons 5, small pyramidal cells 6,
L. 3	350 µm	astrocytes 10, granular cells 2 and 3, oligodendritic glial cells 12,
L. 4	250 µm	gigantic pyramidal cells 7, astrocytes 10
L. 5	200 µm	granular cells 2 and 3, oligodendritic glial cells 13,
L. 6	350 µm	small pyramidal cells 6, spindle cells 7.

At the caudal border of field 18 large spindle cells are incorporated in layer 3. At the dorsorostral border of field 17 large pyramidal cells are situated in the 6th layer.

Das Feld 10 (Abb. 178) ist vergleichbar mit jenem Feld, in dem Ladygina et al. (1974) durch elektrophysikalische Untersuchungen am Großtümmler ein Hörzentrum fanden. Mit neun Schichten, wovon in drei Schichten Oligodendrogliazellen vorkommen, hat dieses Feld die am besten ausgebildete Hirnrinde und zeigt motorische und akustische Strukturen. Das Feld 10 (Abb. 174 E und Abb. 178):

Lage:	Dicke:	Typen:
L. 1	450 μm	Körnerzellen 1 - 4,
L. 2	150 μm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6, Astrozyten 10,
L. 3	100 μm	Körnerzellen 2 und 3, Oligodendrogliazellen 12,
L. 4	150 μm	Astrozyten 10, kleine Pyramidenzellen 6, vielförmige Neuronen 5,
L. 5	100 μm	Körnerzellen 2 und 3, Astrozyten 10, Oligodendrogliazellen 12,
L. 6	250 μm	große Pyramidenzellen 7,
L. 7	300 μm	Körnerzellen 2 und 3, große Oligodendrogl. 13,
L. 8,	400 μm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6,
L. 9,	1 mm	Körnerzellen 1, 2 und 3, kleine Spindelzellen 7.

Die Felder 22 und 24 (Abb. 178) haben die Strukturen verschiedener Nervensysteme und große Oligodendrogliazellen 13. Die Grenze zwischen den Feldern 20 und 22 ist diffus. Feld 22 (Abb. 179):

Lage:	Dicke:	Typen:
L. 1	400 μm	Körnerzellen 1 - 4,
L. 2	150 μm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6,
L. 3	300 μm	Körnerzellen 2 und 3, Astrozyten 10, Oligodendrogliazellen 12,
L. 4	200 μm	Körnerzellen 2 und 3, Astrozyten 10, Oligodendrogliazellen 13,
L. 5	300 μm	große Pyramidenzellen 7,
L. 6	600 μm	Spindelzellen 7, Oligodendrogliazellen 12.

Field 10 (Fig. 178) is comparable with the cortical field of the bottle nosed dolphin, in which Ladygina et al. (1974) discovered an auditory centre by electrophysiological tests. With nine layers, of which three contain oligodendroglial cells, this field presents the best developed part of the cerebral cortex, and possesses motoric and acustical structures.

Field 10 (Fig. 174 E and Fig. 178):

Layer	Thickness:	Type:
L. 1,	450 μm	granular cells 1 - 4,
L. 2	150 μm	multiform. neurons 5, small pyramidal cells 6, astrocytes 10,
L. 3	100 μm	granular cells 2 and 3, oligodendric glial cells 12,
L. 4	150 μm	astrocytes 10, small pyramidal cells 6, multiform. neurons 5,
L. 5	100 μm	granular cells 2 and 3, astrocytes 10, oligodendric glial cells 12,
L. 6	250 μm	large pyramidal cells 7,
L. 7	300 μm	granular cells 2 and 3, macro-oligodendric glial cells 13,
L. 8	400 μm	multiform. neurons 5, small pyramidal cells 6,
L. 9	1 mm	granular cells 1, 2, and 3, small spindle cells 7.

Fields 22 and 24 (Fig. 178) have structures of different nervous systems and possess macro-oligodendric glialcells (13). The boundary between fields 20 and 22 is diffuse.

Field 22 (Fig. 178):

Layer	Thickness:	Type:
L. 1	400 μm	granular cells 1 - 4,
L. 2	150 μm	multiform neurons 5, small pyramidal cells 6,
L. 3	300 μm	granular cells 2 and 3, astrocytes 10, oligodendric glial cells 12,
L. 4	200 μm	granular cells 2 and 3, astrocytes 10, oligodendric glial cells 13,
L. 5	300 μm	large pyramidal cells 7,
L. 6	600 μm	spindle cells 7, oligodendric glial cells 12.

Feld 24 (Abb. 178) ist deutlich von den umgebenden Feldern getrennt.

Feld 24 (Abb. 178):

Lage:	Dicke:	Typen:
L. 1	450 µm	Körnerzellen 1 - 4,
L. 2	150 µm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6,
L. 3	200 µm	Körnerzellen 2 und 3, Astrozyten 10, Oligodendrogliazellen 12
L. 4	200 µm	große Pyramidenzellen 7,
L. 5	300 µm	Körnerzellen 2 und 3, Oligodendrogliazellen 13,
L. 6	150 µm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6,
L. 7	300 µm	große und kleine Spindelzellen 7.

Das Feld 5 (Abb. 178) ist mit der Regio praecentralis (Brodmann, 1909) des Menschen und der Säuger vergleichbar, diese Region repräsentiert die Motorik des ganzen Körpers (Creutzfeld, 1983). Mit Ausnahme von zwei Falten hat dieses Feld 5 Schichten mit unterschiedlichen Dicken.

Feld 5 (Abb. 178):

Lage:	Dicke:	Typen:
L. 1	400 µm	wenige Körnerzellen 1 - 4,
L. 2	100 µm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6,
L. 3	100 µm	Körnerzellen 2 und 3, Astrozyten 10, Oligodendrogliazellen 12,
L. 4	200 µm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6,
L. 5	1 mm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6, Spindelzellen 7, einzelne große Pyramidenzellen 7.

Zwei Sektoren des Feldes 5 zeigen abweichende Schichttypen. In den beiden Sektoren, die beim Menschen die Lippen und die Beine repräsentieren, sind in der 2. und 3. Schicht deutlich weniger Neuronen vorhanden.

Field 24 (Fig. 178) is clearly separated from the surrounding fields.

Field 24 (Fig. 178):

Layer:	Thickness:	Type:
L. 1	450 µm	granular cells 1 - 4,
L. 2	150 µm	multiform. neurons 5, small pyramidal cells 6,
L. 3	200 µm	granular cells 2 and 3, astrocytes 10, oligodendric. glial cells 12,
L. 4	200 µm	large pyramidal cells 7,
L. 5	300 µm	granular cells 2 and 3, oligodendric glial cells 13,
L. 6	150 µm	multiform. neurons 5, small pyramidal cells 6,
L. 7	300 µm	large and small spindle cells 7.

Field 5 (Fig. 178) is comparable to the regio praecentralis (Brodmann, 1909) of human beings and mammals and represents the motoric centre of the whole body (Creutzfeld, 1983). With the exception of two sectors this field has five layers.

Layer:	Thickness:	Type:
L. 1	400 µm	few granular cells 1 - 4,
L. 2	100 µm	polim. neurons 5, small pyramidal cells 6,
L. 3	100 µm	granular cells 2 and 3, oligod. glial cells 12, astrocytes 10,
L. 4	200 µm	polim. neurons 5, small pyramidal cells 6,
L. 5	1 mm	polim. neurons 5, small pyramidal cells 6, spindle cells, and single large pyramidal cells 7.

In the sectors of field 5 there exist different types of layers. In both sectors which represent in human beings lips and legs, the amount of neurons in the 2nd and 3rd layer is clearly reduced.

Somatosensorische Areale

Hinter der Zentralfurche (Sulcus centralis) liegt bei allen hochentwickelten Säugern ein somatosensorisches Areal, das die Sensorik des ganzen Körpers repräsentiert (Brodmann, 1909; Penfield & Rasmussen, 1950; Creutzfeld, 1983). Die 6 Schichten sind nicht homogen, und oft sind nur 5 Schichten zu identifizieren. Charakteristisch für somatosensorische Felder ist das in den Schichten 2, 3 und 4 gehäufte Auftreten der Astrozyten 8, 9 und 10.

Interessant sind die Abweichungen von diesem Standard. In einem schmalen Sektor, der mit jenem Sektor im menschlichen Hirn vergleichbar ist, der die Lippen repräsentiert, liegen nur vier Schichten.

Der Sektor, der mit jenem Sektor im menschlichen Hirn vergleichbar ist, der Füße und Beine repräsentiert, hat nur drei Schichten, und die Hirnrinde ist hier nur etwa 1 mm dick.

Gut ausgebildet ist dagegen der Sektor, der in der menschlichen Hirnrinde die Zunge repräsentiert (Penfield & Rasmussen, 1950).

Der Inhalt dieses Sektors liegt im Feld 6 (Abb. 178):

Lage:	Dicke:	Typen:
L. 1	400 µm	wenige Körnerzellen 1 - 4,
L. 2	250 µm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6, Astrozyten 9 und 10,
L. 3	200 µm	Körnerzellen 2 und 3, Oligodendrogliazellen 12, Astrocyten 8 und 9,
L. 4	250 µm	vielförmige Neuronen 5, kleine Pyramidenzellen 6, Astrozyten 8, 9 und 10,
L. 5	200 µm	Körnerzellen 2 und 3, Oligodendrogliazellen 12,
L. 6	250 µm	vielförmige Neuronen 5, kleine Spindelzellen 7.

Somatosensory areas

Caudally of the central cleft (Sulcus centralis), there exists in all highly developed mammals a somatosensory area, which represents the sensoric centre of the whole body (Brodmann, 1909; Penfield & Rasmussen, 1950; Creutzfeld, 1983). The 6 layers are not homogenous, and often only five layers can be identified. Characteristical for somato-sensory fields is the accumulation of the astrocytes 8, 9, and 10 in layers 2, 3, and 4.

Of interest are the deviations from this standard. In a small sector, which is comparable to the field of the human cortex which represents the lips, only four layers exist.

The sector which represents in the human cortex legs and feet, has only three layers, and the cortical limbic is only about 1 mm thick.

Highly developed is the sector which in the human cortex represents the tongue (Penfield & Rasmussen, 1950).

The contents of this sector of field 6 (Fig. 178):

Layer:	Thickness:	Type:
L. 1	400 µm	some granular cells 1 - 4,
L. 2	250 µm	multiform neurons 5, small pyramidal cells 6, astrocytes 9 and 10,
L. 3	200 µm	granular cells 2 and 3, oligodendric glial cells 12, astrocytes 8 and 9,
L. 4	250 µm	multiform neurons 5, small pyramidal cells 6, astrocytes 8, 9 and 10,
L. 5	200 µm	granular cells 2 and 3, oligodendric glial cells 12,
L. 6	250 µm	multiform neurons 5, small spindle cells. 7

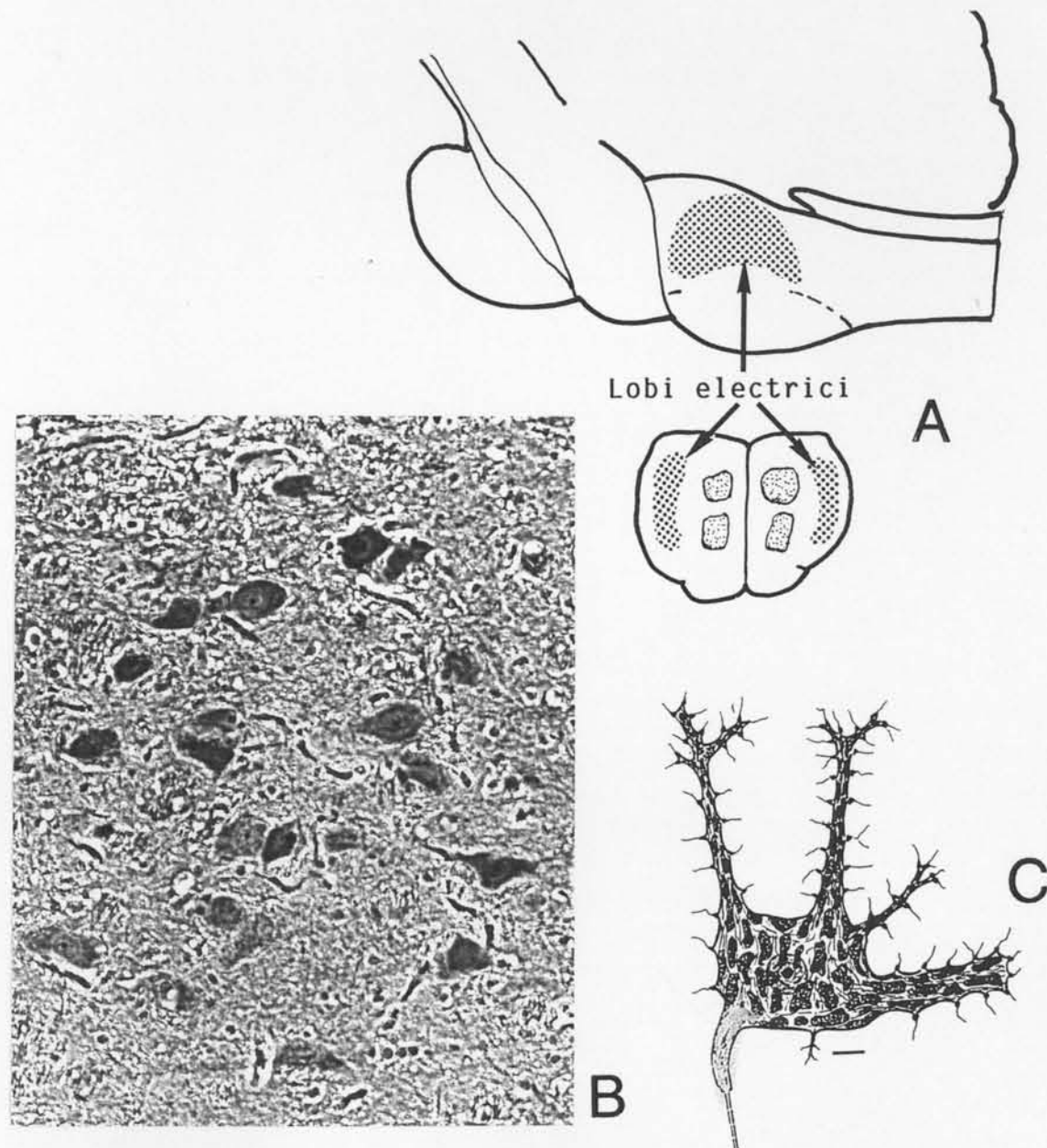


Abb. 179. *Phocoena phocoena*, Schweinswal (Linné, 1758).
 Elektrosensorische Felder im Rautenhirn. Foto: Behrmann
 A. Lage der elektrosensorischen Felder.
 B. Neuronen im elektrischen Feld. Färbung T / E, Vergr. 400 x.
 C. Modell eines Neurons aus dem elektrischen Feld, Maßstab 10 μm .

Fig. 179. *Phocoena phocoena* (Linné, 1758), Schweinswal.
 Electrosensory fields in the Rhomb cephalon. Photo Behrmann
 A. Location of the electro-sensory fields.
 B. Neurons in the electric field, T / E stained, magn. 400 x.
 C. A model of a big neuron from the electric field, scale 10 μm .

Die elektrosensorischen Felder.

1996 wurden im Rautenhirn (Rhombencephalon) des Schweinswals *Phocoena phocoena* Felder entdeckt (Abb. 179 A), in denen bis zu 250 μm große Neuronen liegen (Abb. 179 B und C). Vergleichbare Felder (Lobi electrici) besitzen nur Fische mit elektrischen Organen. Schon früher (Behrmann, 1988) wurden am Rand der Zungen von Zahnwalen Rezeptoren nachgewiesen, die morphologisch mit den Elektrosensoren der Mormyridfische vergleichbar sind (Abb. 131 und 132). Dennoch ist die Existenz eines elektromagnetischen Sinnes nicht gesichert, weil eine nervöse Verbindung zwischen den Rezeptoren und den Neuronen bisher nicht nachgewiesen werden konnte.

The electrosensory fields.

In 1996 fields (Fig. 179 A) containing big neurons with a size of up to 250 μm (Fig. 179 B and C), were discovered in the rhombic-shaped brain (rhombencephalon) of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L., 1758). Only fish with electric organs have comparable fields (lobi electrici). Already earlier electroreceptors were found at the edge of the tongue of toothed whales (Behrmann, 1988), which are comparable to those of mormyridfishes (Fig. 131 and 132). Despite these facts the existence of an electromagnetic sense is not certain, as a nervous connection between the receptors and the neurons can still not be demonstrated.

8. Kapitel / Chapter 8

Literatur / References

- Behrmann, G. 1988. The peripheral nerve ends in the tongue of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). *Aquatic Mammals* 14.3, 107-112.
- Behrmann, G. 1989. The olfactory regions in the nose of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). *Aquatic Mammals* 15.3, 130 - 133.
- Behrmann, G. 1990 a. The tuberous organs of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). *Aquatic Mammals* 16.1, 33 - 35.
- Behrmann, G. 1990 b. The pineal organ (Epiphysis cerebri) of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). *Aquatic Mammals* 16.3, 96 - 100.
- Behrmann, G. 1992. Cytoarchitectonic studies of the cortex of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). *Proceedings of the Sixth Conference of the European Cetacean Society, San Remo.*
- Behrmann, G. 1993. Cytoarchitectonic studies of the cerebral cortex the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Linné, 1758). *Investigation on Cetacea*, ed. G. Pilleri, Vol. XXIV, 261 - 285.
- Bertolini, R. & G. Leutert 1982. *Atlas der Anatomie des Menschen* 3. Verlag Georg Thieme, Leipzig.
- Brodmann, K. 1909. *Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde*. Verlag J. A. Barth, Leipzig.
- Creutzfeld, O. D. 1983. *Cortex Cerebri*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Fleischer, G. 1982. Hörmechanismus bei Delphinen und Walen. *Deutsche Gesellschaft für Hals-, Nasen-, Ohrenheilkunde* 30, 123 - 130.
- Garey, L. J. & G. Leuba 1986. A quantitative study of the neuronal and glial numerical density in the visual cortex of the Bottlenose Dolphin. *Journal of Comparative Neurology* 247, 491 - 496.
- Hagens, G. von 1979. Emulsifying resins for plastination. *Der Präparator* 25.2, 43 -50.
- Kesarev, V. S. 1970. Certain data on neuronal organization of the neocortex in the dolphin brain. *Archiv. Anat. Histol. Embryologii* 59, 71 - 77.
- Kesarev V. S., L.I. Malofeyeva & O. V. Trykova 1977. Structural organisation of the cerebral neocortex in cetaceans. *Archiv Anat. Histol. Embryologii* 73, 23 - 30.
- Klima, M. 1975. *Anatomie des Menschen* 1. Kosmos Taschenatlas. Frankh'sche Verlagshandlung, Stuttgart, 1 -70.
- Ladygina, T. F. & A. I. Supin 1974. Evolution of the cortical areas of the brain in terrestrial and aquatic mammals. In: *Morphology, physiology and acoustics of marine mammals*. Academy of Science of the USSR, Moscow, 6 - 15.
- Leonhardt, H. 1985. *Histologie, Zytologie und Mikroanatomie des Menschen*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Morgane, P. J., M. S. Jacobs & W. L. MacFarland 1980. The Anatomy of the brain of the Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus*). Configurations of the telencephalon of the Bottlenose Dolphin with comparative anatomical observations in pour other cetacean species. *Brain Research Bulletin* 5, Supple. 3, 1 - 107.
- Morgane, P. J., W. L. MacFarland & M. S. Jacobs 1982. Limbic lobe of the Dolphin Brain. *Journal f. Hirnforschung* 23, 465 - 552.
- Morgane P. J., M. S. Jacobs & A. Galaburda 1986. Evolutionary aspects of the cortical organisation in dolphin brains. In: *Research on Dolphins*, (eds. Bryden & Harrison). Clarendon Press, Oxford, 71 - 98.
- Nachtigall, P. E. 1986. Vision, audition and chemoreception in dolphins and other marine mammals. In: *Dolphin cognition and behavior: a comparative approach*, (eds. R. J. Schusterman, J. A. Thomas & F. G. Wood). Lawrence Erlbaum Association, Publishers, Hillsdale, New Jersey, 79 - 113.
- Oelschläger H. A. & E. H. Buhl 1985. Development and rudimentation of the peripheral olfactory system in the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (Mammalia: Cetacea). *Journal of Morphology* 184, 351 - 360.
- Ojemann, G. & C. Mateer 1979. Human language cortex: Identification of the common sites for sequencing motor activity and speak discrimination (eds. O. D. Creutzfeld et al.), 6. 4/2, 205 - 211.
- Penfield, W. & A. I. Rasmussen 1950. *A clinical study of localization of the brain function*. Mac Millan, New York.
- Penfield, W. & L. Roberts 1959. *Speech and brainmechanisms*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Pilleri, G. 1963. Zur vergleichenden Morphologie und Rangordnung des Gehirns von Delphinapterus (*Beluga*) leucas, Pallas (Cetacea, Delphinapteridae). *Rev. suisse. zool.* 70, 569 - 586.
- Pilleri, G., G. Kraus & M. Gühr 1968. The structure of the cerebral cortex of the Ganges dolphin. *Zeitschrift f. mikroskopische anatomische Forschung* 79, 373 - 388.
- Portmann, A. 1963. Welche Tiere besitzen die differenziertesten Gehirne? *Umschau* H.18, 563 - 566.
- Roth, G. 1999. *Kleine Gehirne - große Gehirne*. *Naturw. Rundschau* 52 / 6, 213 - 219.
- Sokolov, V. E., Ladygina, T. F. & Ia. A. Supin 1972. Localization of sensory zones in the dolphin's cerebral cortex. *Doklady Akademy Nauk SSR*, 202, 490 - 493.

A

Adhaesio interthalamica...255, 259, 267,
Akne...184 - 185,
Ala centralis...269,
Ampoule shaped nervous endcorpuscles...220 - 225,
Ampullenartiges Nervenendkörperchen...222 - 225,
Amygda...265,
Aquaductus cerebri...258,
Architecture of the brain...245, 248,
Area / Areal...248,
Arteria basilaris...252,
Arteria cerebri...265,
Astrocytes...285, 287,
Astrozyten...285, 287,
Auditorische Areale...297,
Auditory areas...297,
Axon hill...281,
Axonhügel...281,

B

Basal layer...172, 178,
Basalschicht...172, 178,
Basilosaurus cetoides...170,
Basket cells...273, 285,
Bergmannsche Gliazellen...268, 273,
Blood-brain-barrier...281,
Bluthirnschranke...281,
Brachium pontis...259,

C

Cajalzellen...277,
Calcareous concretion...187, 188 - 193,
Capsula externa...256, 265,
Capsula interna...256,
Cell of Bergmann...268,
Cell of Cajal...277,
Cell of Langerhans...170, 178, 179,
Cerebellum...250, 251, 252, 257, 258, 259, 268 - 274,
Chiasma...252, 257, 258, 259, 260, 262, 263,
Chromatocyten...186, 196,
Chromatophora...186, 196,
Clastrum...265,
Collicus...259, 267,
Commissura posterior...257,
Corium...172, 180,
Cornu anterior...256,
Corona radiata...256, 263, 265,
Corpora quadrigemina...259,
Corpus amygdaloideum...265,
Corpus callosum...256, 257, 259, 260, 262, 263, 265, 267,
Corpus fornicis...257, 260, 263,
Corpus geniculatum lat. ...259,

Corpus geniculatum med. ...260, 261, 262, 263,
Corpus mamillaris...255, 259,
Corpus pineale...259, 266, 267,
Corpus striatum...256, 265,
Cortex...275, 290 - 315,
Cortical lamination...275, 290 - 315,
Culmen...258,
Dermal layers...170 - 179,
Diencephalon...257,
Dura mater...247,

E

Electrosensory fields...315,
Elektrorezeptoren... 220, 222,
Elektrosensorische Felder...315,
Encephalon...248 - 267,
Epidermis...170 - 179,
Epiphysis cerebri...264,

F

Faciale Vibrissen...180,
Farbkörperchen...186, 196,
Fasergliazellen...273,
Fastigium...270,
Feld, Felder...248, 290 - 315,
Field, fields...248, 290 - 315,
Fissura...248,
Fissura flocculi...271,
Fissura longitudinalis...249, 252, 265,
Fissura paraflocculi...269, 271,
Fissura prima...269, 270, 271,
Fissura secunda...269,
Flocculus...269, 270, 271,

G

Ganglion nervi trigemini...242,
Gesichtsnerven...241- 243,
Gliazellen...275, 285,
Golgi-Mazzonisches Nervenendkörperchen...207,
Golgizellen...273,
Großhirn...290 - 315,
Gyrus...248,
Gyrus cinguli...262,
Gyrus parahippocampali...255,

H

Haare...180, 183,
Hairs...181, 183,
Harnsäure...186,
Haut...170 - 179,
Hautfarbe...194 - 197,
Hirnarchitektur...245, 248,
Hirnfelder...290 - 315,
Hirnhäute...247,

Hirnnerven...252,
Hirnrinde...275, 290 - 315,
Hornhaut...170, 173,
Hornschuppen...175,
Horny scales...175,
Hortega-Gliazellen...285,
Hyperoodon ampullatus...170,
Hypophyse...259, 262,
I
Integumentum commune...170 - 179,
Iridophora...197,
K
Kalkkonkretionen...186, 188 - 193,
Keratinocytes...174,
Keratinocyten...174,
Kleinhirn...250, 251, 252, 257 - 259, 268 - 274,
Körnerzellen...273, 277,
L
Lagenorhynchus acutus...176,
Lamina tecti...257, 259,
Laminae medullares...256,
Langerhans'sche Zelle...170, 178, 179,
Leathern layer...172
Lederhaut...172, 173,
Lemniscus medialis...270,
Limbic fields...290 - 315,
Lipophoren...196,
Liquor cerebrospinalis...264,
Lobulus...248,
Lobulus centralis...250, 258, 271, 274,
Lobulus cingulus...265,
Lobulus frontalis...250, 251, 252, 256, 258, 265,
Lobulus occipitalis...250, 252, 254, 258,
Lobulus occipitotemporalis...255,
Lobulus orbitalis...251, 258, 265,
Lobulus parietalis...250, 258,
Lobulus temporalis...250, 252, 255, 262,
Lobus...248,
Lobus anterior...269, 270,
Lobus biventer...254,
Lobus centralis...269,
Lobus electrici...315,
Lobus flocculus...251, 254, 274,
Lobus frontalis...249, 251, 257,
Lobus gracilis...251, 269,
Lobus horizontalis...251,
Lobus medialis 270, 274, 271,
Lobus occipitalis...249, 251, 252, 256, 257, 270,
Lobus olfactorius...250, 251, 252, 255, 258, 265,
Lobus orbitalis...250,

Lobus paraflocculus...254, 269, 274,
Lobus parietalis...249, 251, 256, 257,
Lobus quadrangularis...269,
Lobus semilunaris...251, 254, 269, 270, 271,
Lobus simplex...269,
Lobus temporalis...249, 251, 254, 255, 256,
M
Medula oblongata...252, 258, 259, 271,
Medula spinalis...252, 257,
Melanocytes...170, 176,
Melanosome...177,
Melanozyten...170, 176,
Mesencephalon...257,
Metabolismen...186,
Metencephalon...257,
Motoric areas...297,
Motorische Areale...297,
Moustache hairs...181,
Myelencephalon...257,
N
Nagelschicht...175,
Nerve of the face...241 - 243,
Nerve terminal...153,
Nervenendkörperchen...153, 199 - 239,
Nervöser Innenkolben...153,
Nervous end-corpuscle of Krause...205,
Nervous end-corpuscles...153, 199 - 239,
Nervus abducens = N.VI. ...252, 169,
Nervus accessorius = N.XI. ...252,
Nervus acusticus = N.VIII...154,
Nervus facialis = N.VII. ...243, 252, 269, 274,
Nervus glossopharyngeus N.IX. ...252,
Nervus hypoglossus = N.XII. ...252,
Nervus infraorbitalis...242,
Nervus lingualis...242,
Nervus mandibularis...242,,
Nervus maxillaris...242,
Nervus mentalis...242,
Nervus oculomotorius = N.III. ...252,
Nervus olfactorius = N.I. ...252,
Nervus opticus = N. II. ...129, 252,
Nervus statoacusticus = N.VIII. ...154, 252, 269, 274,
Nervus trigeminus = N.V. ...154, 242, 252,
Nervus trochlearis = N.IV. ...252,
Nervus vagus = N.X. ...252,
Neuroglial cells...201, 285, 289,
Neurogliazellen...201, 285, 289,
Neuronen...275, 279- 295, 314,
Northern bottlenose whale...175,
Nucleus ant. nerv. trigem. ...270,

Nucleus caudatus...265,
Nucleus lentiformis...265,
Nucleus medialis/lateralis thalami...263,
Nucleus tecti...258,

O

Olfactori areas...297,
Olfaktorischen Areale...297,
Oligodendrogliazellen...273,
Oliva...252,

P

Paraflocculus...270, 271,
Parakeratotic layer...172,
Pedunculus cerebelli...271,
Pedunculus cerebri...260,
Peg-like layer...175,
Pes hippocampi...261, 262, 263,
Pia mater...247, 272,
Pigment corpuscles...186, 196,
Pigmente...186, 196,
Plexus chorioideus...260,
Plexus chorioideus...264,
Plexus parotideus...243,
Polus...248,
Polus frontalis...249,
Polus occipitalis...255,
Polus temporalis...255, 256,
Pons...252, 257, 259,
Post bullar sense-organ...154 - 163,
Postbullares Sinnesorgan...154 - 163,
Pottwal...27, 32 - 37, 42,
Purkinje / Purkinjev Zellen...268, 272, 273,
Putamen...263, 265,
Pyramidal cells...279, 281, 283, 287,
Pyramidenzellen...279, 281, 283, 287,
Pyramis...252, 257, 258,

R

Rami buccales...243,
Rami cygomatici...243,
Rami dentalis...242,
Rami frontalis...242,
Rami mandibularis...58, 59, 242,
Rami temporalis...243,
Ramus marginalis mandibulae...243,
Region...248,
Rhombcephalon...257, 269, 315,
Riechhirn...297,
Rostral sense-organ...143 - 154, 274,
Rostrales Sinnesorgan...143 - 154, 274,
Rostrum...143,

S

Schnurrhaare...180,
Schuppen...175,
Schweinswal...4, 5, 23, 96
Sector...248,
Sense-organs...121
Sheds...175,
Sinus cervicalis...117
Sinus pterygoideus...96 - 104, 117
Sinus sagittalis...265
Skin...170,
Skin colour...195 - 197,
Somatosensorische Areale...297,
Somatosensory areas...297,
Spinalnerv...252,
Spindelzelle...283,
Splenum corpus callosum...255,
Stachelzellenschicht...172
Stoffwechsel...186,
Stratum cornea...170
Stratum gangliosum...272,
Stratum germinativum...170, 172
Stratum granulosum...172, 272,
Stratum lucidum...170, 171,
Stratum moleculare...272,
Stratum papillare...175,
Stratum spinosum...170, 172
Sulcus...248,
Sulcus calcarinus...254, 256, 278,
Sulcus centralis...249, 250, 256, 257, 258,
Sulcus cinguli...256, 257, 265,
Sulcus confinis...249, 255, 256,
Sulcus coronalis...249, 256,
Sulcus corpus callosi...267,
Sulcus cruciatus...249, 256,
Sulcus hippocampi...255,
Sulcus horizontalis...251, 270,
Sulcus lateralis...251, 252, 256,
Sulcus medianus...270,
Sulcus occipitalis...249, 253, 254, 256,
Sulcus paraflocculus...270,
Sulcus postcentralis...250, 253, 254, 256, 257,
Sulcus praecentralis...251, 256, 267,
Sulcus temporalis...254
Synapsen...281,
T
Tandem corpuscle...203,
Tandemkörperchen...203,
Tectum mesencephali...267,
Tegmentum mesencephali...255, 257,
Tela chorioidea...256, 257, 263, 264, 265,

Telencephalon...257,
Thalamus...253, 257, 263,
Tonsilla cerebelli...254,
Tractus opticus...255, 258, 260, 261, 262, 263,
Tractus spinalis...270,
Tractus trigeminus...270,
Truncus corporis callosum...256, 260,
Tubenorgane...220 - 225.
Tuber cerebri...258,
Tuberkel...193,
Tuberous organs...220 - 225
Tursiops truncatus...174,
U
Ulvula vermis..269, 270,
Unterhaut...176,
Uric-acid...186,
V
Vater-Pacinische Tastkörperchen...217,
Vena jugularis...265,
Ventriculus lateralis...256, 257, 260, 263, 265,
Ventriculus quartus...257,
Ventriculus tertius...257, 263, 267,
Vermis...254, 257, 258, 270, 271,
Vibrisse...182,
Visual areas...296,
Visuelle Areale...296,