

DECHEНИANA

Beihefte 33.

OLIVER HAMPE

Ein artikuliertes Bartenwalskelett aus dem
Neogen (?Uedem-Schichten, Obermiozän)
der Niederrheinischen Bucht
(NW-Deutschland)
und seine systematische Stellung innerhalb
der Mysticeti (Mammalia: Cetacea)

Mit 25 schwarzweißen und farbigen Abbildungen

Der Druck des Bandes wurde durch den Landschaftsverband Rheinland, Rheinisches Amt für Bodendenkmalpflege, und mit einem Zuschuß des Ministeriums für Stadtentwicklung, Kultur und Sport des Landes Nordrhein-Westfalen gefördert.

Im Selbstverlag des Naturhistorischen Vereins
Bonn

Herausgeber: Naturhistorischer Verein der Rheinlande und Westfalens
Nußallee 15a, D-53115 Bonn

Schriftleitung im Auftrage des Vorstandes:

Dr. Bodo Maria Mösele

Abteilung Geobotanik und Naturschutz
am Institut für Landwirtschaftliche Botanik

Universität Bonn

Meckenheimer Allee 176

D-53115 Bonn

Tel.: (02 28) 73 33 13, 73 28 32, Fax: (02 28) 69 51 68

Für die in dieser Zeitschrift veröffentlichten Arbeiten
sind deren Verfasser allein verantwortlich.

BIO II 90,051/33

OÖ. Landesmuseum

Biologische Sammlungen

Inv. 1998/4475

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
Kurzfassung	3
Abstract	3
1. Einleitung	7
1.1 Fundgeschichte und Stratigraphie	7
1.2 Historischer Überblick	7
1.3 Arbeitsmethodik	12
2. Beschreibung und Systematik	13
Cranium	16
Dentale	21
Columna vertebralis	22
Costae	29
Extremitätsklett	31
3. Vergleiche und Diskussion	33
3.1 Vorbemerkungen	33
3.2 Allgemeine Cranialproportionen	41
3.3 Praemaxillare	42
3.4 Squamosum: Umriß des Processus postglenoidalis	44
3.5 Involucrum der Bulla tympanica	46
3.6 Processus mastoideus	49
3.7 Dentale: Gestaltung des rostralen Endes	51
3.8 Axis: Dens axis und Neuralkanalboden	52
3.9 Position und Form der Katapophysen: 7.C.v. bis 3.Th.v.	54
3.10 Scapularmorphologie	60
3.11 Humerus	60
3.12 Systematische Stellung	64
4. Taphonomie	66
5. Zusammenfassung	68
6. Dank	69
7. Literatur	70

Kurzfassung

Der Fund eines nahezu vollständigen Mysticeten aus dem Obermiocän der Niederrheinischen Bucht, welcher postmortal von Haien attackiert wurde, ist 1987 freigelegt und ausgegraben worden. Das Skelett lag eingebettet in einer während der Saale-Eiszeit transportierten neogenen Sedimentscholle, der Grund für seine stark bruchhafte Erhaltung. Durch die spezialisierte Anpassung der Cetacea an den aquatischen Lebensraum ist ihre Morphologie durch viele Parallelentwicklungen geprägt, so daß die Unterschiede zwischen Arten und Gattungen äußerst gering sind. Trotz dieses Umstandes kann der Wal auf der Basis umfassender Vergleichsuntersuchungen nach dem heutigen Stand der Systematik der fossilen Mysticeti relativ sicher dem Genus *Plesiocetus* VAN BENEDEK 1859 zugeordnet werden.

Abstract

In 1987, the skeleton of a nearly complete mysticete from the Upper Miocene of the Lower Rhine Embayment was excavated which postmortally had been attacked by sharks. The whale was found embedded in a block of Neogene sands transported during the Saalian glacial period, explaining why the material became heavily crushed. Due to the cetaceans' specialized adaption to aquatic environment, their morphology indicates many parallel developments, so that there are very few differences between species and genera. Despite these circumstances, on the basis of extensive comparative investigations using state of the art systematics, the whale could be attributed quite safely to the genus *Plesiocetus* VAN BENEDEK 1859

Vorwort

Das Denkmalschutzgesetz des Landes Nordrhein-Westfalen von 1980 rechnet auch die Zeugnisse des tierischen und pflanzlichen Lebens aus erdgeschichtlicher Zeit zu den schützenswerten Bodendenkmälern. Damit genießen die Spuren und Reste von Fauna und Flora als Fossilien oder im Vorzustand der Versteinerung den gleichen denkmalrechtlichen Schutz wie beispielsweise die Funde und Stätten der Römerzeit oder des Mittelalters. Allerdings ist das zuständige Fachamt, das Rheinische Amt für Bodendenkmalpflege, anders als für die Perioden der Menschheitsgeschichte, für die Aufgaben der paläontologischen Denkmalpflege nur unzureichend gerüstet. Partnerschaftliche Hilfe ist also notwendig und willkommen, wenn es darum geht, Relikte aus der Erdgeschichte des Rheinlandes zu bergen, zu dokumentieren und zu erforschen.

Diese Situation trat ein, als 1987 von Wissenschaftlern des Geologischen Landesamtes Nordrhein-Westfalen in Krefeld die Reste eines tertiären Walskeletts bei Kervenheim entdeckt wurden. Die Freilegung geschah in Zusammenarbeit mit den Mitarbeitern der Außenstelle Xanten des Rheinischen Amtes für Bodendenkmalpflege. Die schwierigen Vorarbeiten für den Abtransport des Skeletts als kompletten Block besorgten Fachkräfte des Westfälischen Museums für Naturkunde in Münster, wo schließlich auch mit Mitteln aus dem Denkmalförderungsprogramm des Landes die Präparierung des Skeletts durchgeführt wurde. In Ermangelung eines geeigneten naturkundlichen Museums mit zentraler Funktion im Rheinland mußte das Geologische Landesamt in Krefeld als Verwahrort der fossilen Rarität festgelegt werden. Einer gewissen Überlegung, jedoch nur geringer Mühen bedurfte es, für die von der Deutschen Forschungsgemeinschaft geförderten wissenschaftlichen Arbeit von Oliver HAMPE, die den Kervenheimer Walfund auswertete, einen geeigneten Druckort zu finden. Die archäologisch orientierten Fachpublikationen des Bonner Amtes bieten nämlich für derartige naturwissenschaftliche Arbeiten kein geeignetes Forum, so daß auch für diesen Sektor denkmalschützerische Aufgaben eine angemessene Lösung gesucht wurden. Sie bot sich an in Form der Zeitschrift *Decheniana* bzw. ihrer Beihefte, die vom Naturhistorischen Verein der Rheinlande und Westfalen, Bonn, herausgegeben werden. Vorstand und Schriftleitung haben sogleich ihre Bereitschaft zugesagt, das Manuskript zu drucken.

Auf diese Weise ist es mit Unterstützung verschiedener Stellen gelungen, den Walfund von Kervenheim in weniger als neun Jahren nach seiner Entdeckung nach allen Aspekten der Denkmalpflege und der Forschung aufzuarbeiten und das Ergebnis der Fachwelt vorzulegen. Dem Autor sowie allen Kräften der genannten beteiligten Institutionen sei dafür aufs herzlichste gedankt, besonders auch dem Ministerium für Stadtentwicklung, Kultur und Sport, das den Druck mit einem namhaften Zuschuß förderte.

Bonn, März 1996

Harald Koschik
Rheinisches Amt für Bodendenkmalpflege

1. Einleitung

1.1 Fundgeschichte und Stratigraphie

Im Rahmen der geologischen Geländeaufnahme des nördlichen Niederrheingebietes durch das Geologische Landesamt Nordrhein-Westfalen wurden im Juni 1987 bei Grabungsarbeiten in einer stillgelegten Sandgrube am Gochfortzberg bei Kevelaer-Kervenheim (TK 1:25000, Blatt 4303 Uedem, r = 2520124, h = 5723100, Abb. 1) etwa 11 km W Xanten zunächst Haizähne und Knochengrus entdeckt (KLOSTERMANN 1987, DASSEL 1989). Schließlich konnte nach weiterer Grabungstätigkeit der anteriore Abschnitt eines Cetaceen-Craniums freigelegt werden. Mit Hilfe der Außenstelle Xanten des Rheinischen Amtes für Bodendenkmalpflege wurde nach dem Anlegen eines großflächigen Baggerplanums die Grabung fortgesetzt. In 3 bis 4 Wochen wurde das ca. 6½ m lange, artikulierte Skelett eines Bartenwals freigelegt (Abb. 2). Neben diesem Befund wurden auch einzelne Wirbelkörper als Streufunde sichergestellt.

Das in sich schon weitgehend „zerruschelte“ Skelett befand sich eingebettet in einer fast konkordant zur Schichtung liegenden miozänen Sedimentscholle aus marinen, küstennah abgelagerten Feinsanden in einer Saale-zeitlichen (Mittelpleistozän) Stauchmoräne (KLOSTERMANN 1987, 1990).

Im September 1987 begann die Bergung. Dazu wurde das Skelett zusammen mit einem 7 x 2 m großen Sandblock mittels einer unterhalb durchgepressten Stahlbodenplatte durch einen Autokran gehoben. Durch die mechanischen Belastungen - das Vorpessen der Stahlplatte erzeugte höhere Reibungswerte als berechnet - entstanden einige zusätzliche Beschädigungen an den Knochen (WEBER 1988, DASSEL 1989).

Der Fund gelangte zur etwa 2-jährigen Präparation in das Westfälische Museum für Naturkunde nach Münster; seit Januar 1990 steht das fertig präparierte Walskelett in der Eingangshalle des Geologischen Landesamtes in Krefeld.

Im Zusammenhang mit der Freilegung des Wals kamen ca. 200 Haizähne zum Vorschein. Schon vor der Entdeckung des Skeletts wurden in dieser Lokalität Zähne verschiedener Haiarten in seiner unmittelbaren Umgebung aufgefunden. Elasmobranchierfaunen können für die Datierung känozoischer Ablagerungen herangezogen werden, wie KRUCKOW (1965) am tertiären Nordseebecken ausführlich demonstriert. VON DER HOCHT (1988) stellt das Vorkommen dieser obermiozänen Feinsandfazies aufgrund von Vergleichsuntersuchungen an der Molluskenfauna und den Zähnen unterschiedlicher Arten des Lamniden *Macrorhizodus* in das Gramium (Tortonium, NN 10/11 in der Standardgliederung/Nannoplankton-Zonierung).

Auch die in den hauptsächlich graugrün gefärbten Feinsanden, in denen das Skelett eingebettet war, vorkommende Foraminiferenfauna zeigt nach den Untersuchungen von Dr. K. RESCHER vom Geologischen Landesamt Nordrhein-Westfalen eine für das Obermiozän typische Zusammensetzung.

1.2 Historischer Überblick

Die Ursprünge der Cetaceen liegen auch heute noch teilweise im Ungewissen. Ihre anatomischen Merkmale sind als funktionsmorphologische Anpassungen an den Lebensraum Meer zu verstehen. Deshalb lassen sie kaum Rückschlüsse auf ihre Vorformen zu. Biochemische und genetische Untersuchungen legen die Vermutung nahe, daß die Meeressäuger mit Huftieren verwandt sind (Proteinstruktur, SLIJPER 1979:62). Fossile Belege unterstützen diese Theorie. Bislang werden entweder die carnivoren Mesonychidae (Eutheria: Condylarthra) oder Triisodontidae als Vorfäüre angenommen (VAN VALEN 1968, GINGERICH et al. 1983, ROTHAUSEN 1985); eine engere Relation zu den herbi- und omnivoren Perissodactyla und Artiodactyla wird nicht ausgeschlossen (s. OELSCHÄGER 1987).

Bartenwale (Cetacea: Mysticeti) entwickelten aufgrund ihrer Nahrungsspezialisierung (planktonische Organismen: *Euphausia superba*, „Krill“, FORDYCE 1980) in ihrem Oberkiefer lamellenartige Hornplatten, die an der inneren, dem Schlund zugewandten Seite borstenartig ausfransen. Diese sogenannten Barten besitzen eine Filterfunktion bei der Nahrungsaufnahme (GASKIN 1982, DAWBIN 1990). Weitere im Zusammenhang mit der Ernährungsweise stehende Charakteristika sind u.a. das rostral stark verlängerte Cranium, dessen Knochen mit beweglichen Suturen ausgestattet sind, die breiten und dorso-ventral dünnwandigen Maxillaria, das Fehlen einer verknöcherten Dentaliasymphyse, Ansatz der Temporalmuskulatur auf der dorsalen Oberfläche des Processus supraorbitalis des Frontale (z.B. MILLER 1923, FORDYCE 1982a).

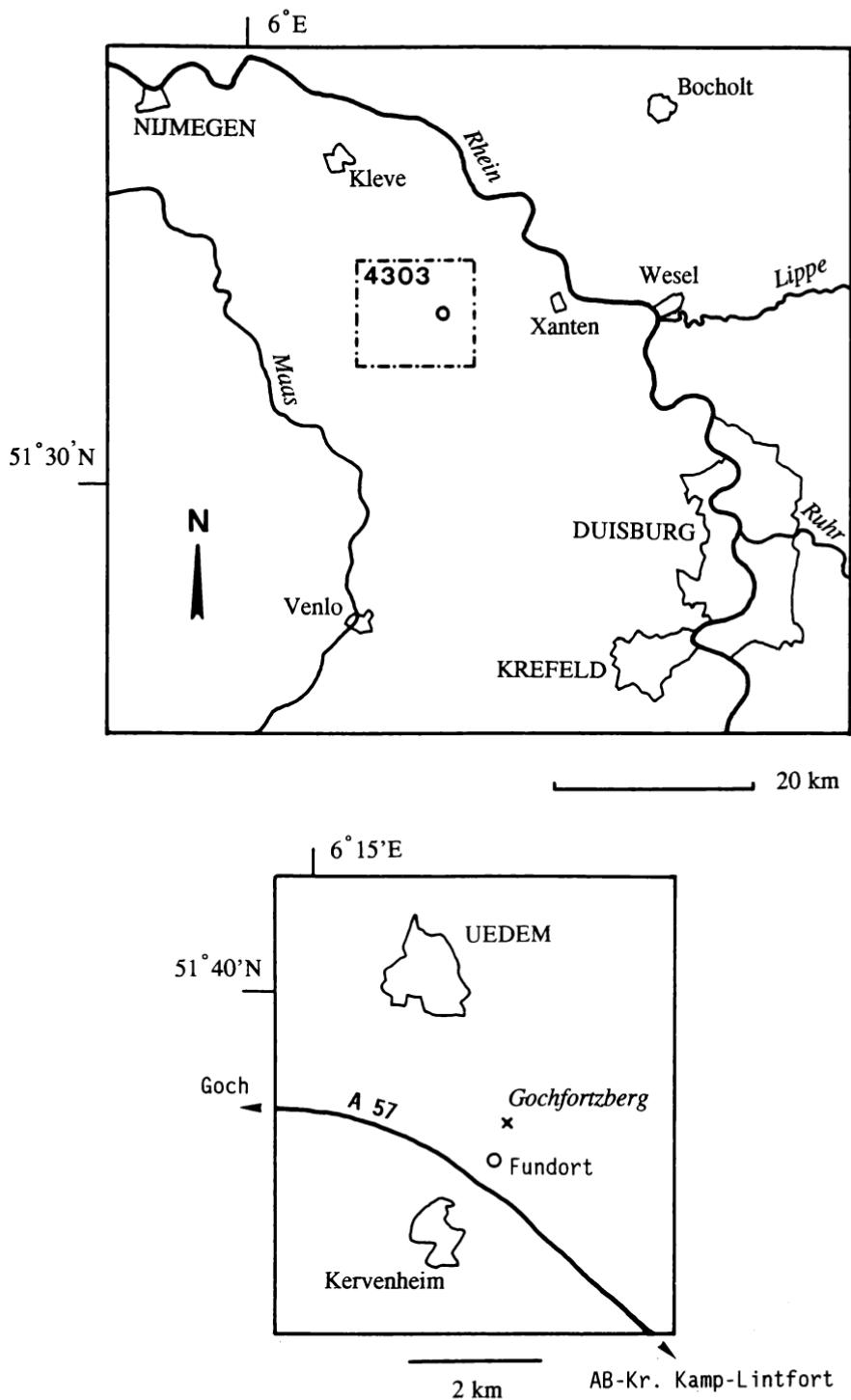


Abbildung 1. Übersichtskarte des Niederrheingebietes (oben) und vergrößerter Kartenausschnitt des Blattgebietes Uedem, Topographische Karte 1:25.000, Landesvermessungsamt Nordrhein-Westfalen (unten) mit Angabe der Lokalität des Bartenwalfundes.

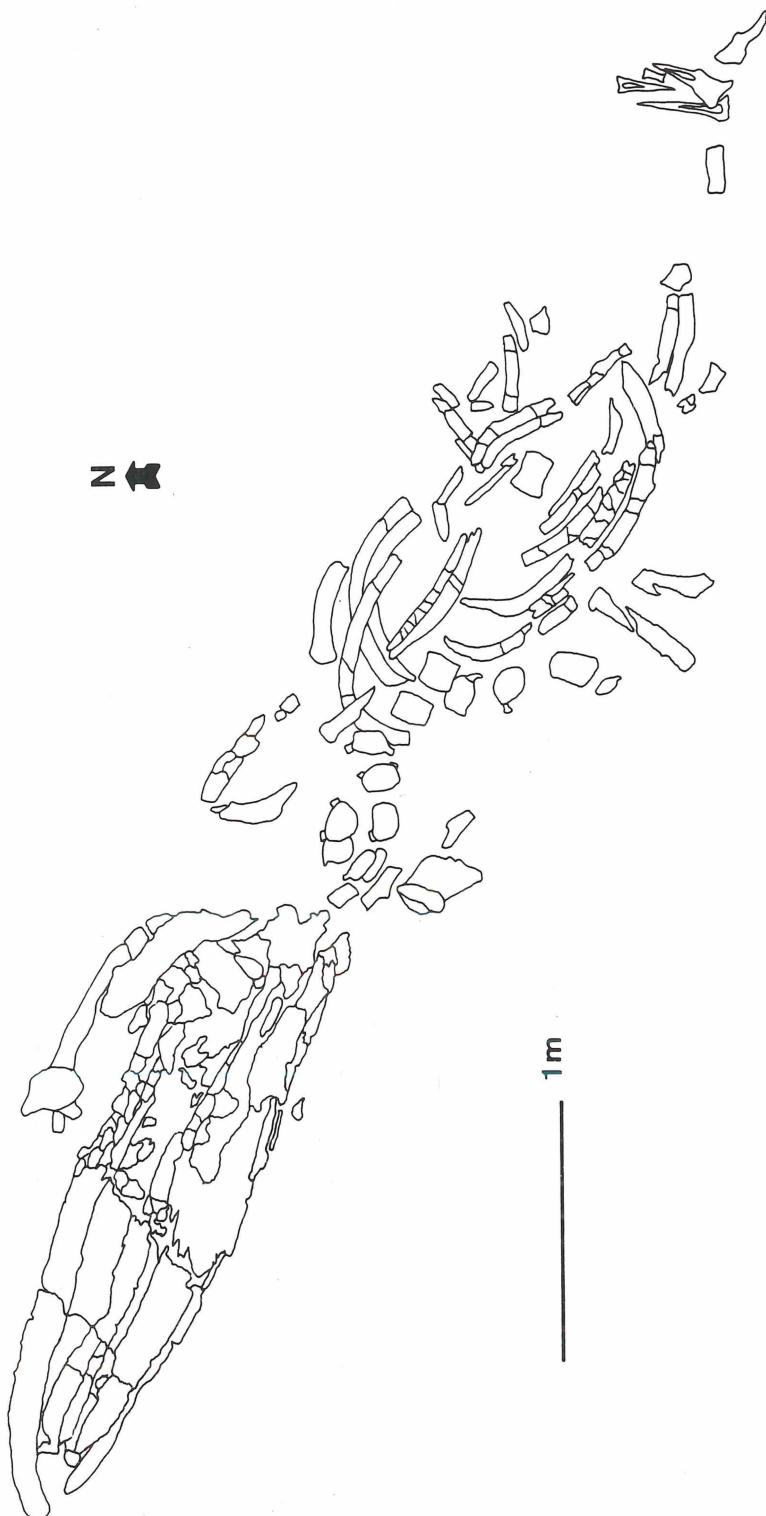


Abbildung 2. Darstellung der Skelettelemente des Kervenheimer Wals in Fundlage, nach Präparationsskizze von M. SCHLÖSSER/Münster.

Ihre Entwicklung im Zusammenhang mit der Vereisung der Antarktis und der Installation der zirkumantarktischen Kaltwasserströmungen sowie damit zusammenhängenden Veränderungen in der Verteilung und Menge des Planktons, ist wahrscheinlich (FORDYCE 1977, 1989) und geht vermutlich auf obereozäne Archaeoceti zurück (MITCHELL 1989).

Dagegen treten sie auf der nördlichen Hemisphäre nicht vor dem Oberoligozän auf, was mit Verzögerungen in der Veränderung der ozeanischen Zirkulationsysteme erklärbar ist (ROTHAUSEN 1986).

Heute werden acht Familien innerhalb der Mysticeti unterschieden: die nur fossil überlieferten Llanocetidae MITCHELL 1989, Aetiocetidae EMLONG 1966, Mammalodontidae MITCHELL 1989 und Cetotheriidae CABRERA 1926, sowie die sowohl fossil als auch rezent auftretenden Balaenopteridae GRAY 1864, Eschrichtiidae ELLERMAN & MORRISON-SCOTT 1951, Balaenidae GRAY 1825 und die nur rezent bekannten Neobalaenidae GRAY 1874.

Der bislang älteste bekannte Mysticet wird mit *Llanocetus denticrenatus* von MITCHELL (1989) aus dem späten Eozän von Seymour Island/Antarktis beschrieben. Sowohl dieser als auch Vertreter der Familien Aetiocetidae (Typusart: *Aetiocetus cotylalveus*, Untermiozän von Oregon, U.S.A., EMLONG 1966) und Mammalodontidae (Typusart: *Mammalodon colliveri*, Oberoligozän von Victoria, Australien, PRITCHARD 1939) besaßen noch die für sie charakteristische Bezahlung aus kammartigen Zähnen, weswegen sie ursprünglich teilweise zu den Archaeoceti (ROMER 1966) oder zu squalodontiden Odontoceti (PLEDGE & ROTHAUSEN 1977) gestellt wurden.

Früheste Mysticeti aus dem sehr inhomogenen und revisionsbedürftigen Kreis der Cetotheriidae (ROTHAUSEN 1971) sind in Neuseeland mit *Maucetus* seit dem Unteroligozän bekannt (BENHAM 1942, FORDYCE 1982b). Adulte Individuen dieser Gattung waren bereits zahnlos (FORDYCE 1977); der „telescoping-process“ der Schädelemente nimmt hier seinen Anfang in der Evolution der Mysticeti (ROTHAUSEN 1985).

Die nächste Entwicklungsstufe stellen Vertreter der Gattung *Cetotheriopsis* aus dem Oberoligozän Europas dar. Aus der gleichen Region wie das hier bearbeitete Skelett, der Niederrheinischen Bucht, ist im Oberoligozän von Lank-Latum bei Düsseldorf-Kaiserswerth mit einem Hirnschädelfragment des *Cetotheriopsis tobieni* der erste Bartenwalfund überhaupt nördlich des Tethysraumes nachgewiesen worden (ROTHAUSEN 1971).

Bis vor einigen Jahren galt *Patriocetus* aus dem Oberoligozän von Linz/Oberösterreich als der uraltmäßigste und frühste Mysticet der Nordhemisphäre. In *Patriocetus ehrlichi* sah ABEL (1914) sogar das Bindeglied zwischen den Archaeoceti und Mysticeti. ROTHAUSEN (1968) stellte fest, daß es sich hierbei keinesfalls um eine Ahnenform der Mysticeti handelt, sondern um einen frühen Zahnwal (Squalodontidea). Ein neuer *Patriocetus*-Fund, auch aus dem Oberoligozän der Niederrheinischen Bucht (Krefeld-Uerdingen, ROTHAUSEN 1986) wird z.Z. von ROTHAUSEN & SANDERS bearbeitet.

Ab etwa dem Untermiozän erfolgte die Hauptradiation zu den modernen Familien der Cetacea, so auch der Mysticeti.

Morenocetus parvus aus dem Untermiozän von Argentinien (ebenfalls durch ein Hirnschädelfragment dokumentiert, CABRERA 1926) gilt als der älteste Beleg der Balaenidae (BARNES et al. 1985). Bemerkenswert gut erhalten sind die Funde modernerer Mysticeti aus der obermiozänen bis unterpliozänen Pisco-Formation von Peru. Durch Wind und Salzerosion wurden an der pazifischen Küste des südlichen Landesteiles zahlreiche Überreste von Knochentrümmern bis hin zu artikulierten Skeletten, in denen sogar fossilisierte Barten dokumentiert sein können, freigelegt (PILLERI 1989, PILLERI & PILLERI 1989, PILLERI & SIBER 1989, PILLERI 1990a, 1990b).

Auf der Nordhemisphäre erlangten im Bereich Nordwest- und Mitteleuropa die beim Bau des Antwerpener Forts in Belgien in den Sechziger Jahren des letzten Jahrhunderts getätigten umfangreichen Funde obermiozäner bis unterpliozäner Bartenwale mit Überresten von Vertretern der Cetotheriidae, Balaenopteridae und Balaenidae den größten Bekanntheitsgrad. Mehr als 50.000, leider im wesentlichen unhorizontierte Knochen wurden untersucht und die Ergebnisse in voluminösen Texten und Atlanten von VAN BENEDEN (1880a, 1882, 1885, 1886) publiziert. Er unterscheidet dabei anhand unvollständiger Individuen 14 Gattungen mit 29 Arten.

Weitere wichtige neogene Funde stammen aus den Niederlanden (VAN DEINSE 1931: fragmentarische Elemente verschiedener aus den Antwerpener Sanden bekannter Mysticeti) und aus Dänemark (ROTH 1978: unvollständiges Skelett). Weiteres nur fragmentarisch überliefertes Material ist aus Frankreich von der Atlantikküste (FLOT 1896) und dem Loire-Becken (GINSBURG & JANVIER 1971) bekannt. Ein mehr oder weniger vollständiges, aber aufgrund von Umlagerung in weiten Teilen ergänztes Skelett der auf die Nordhemisphäre beschränkten Gattung *Mesocetus* ist aus dem Obermiozän des Burgenlandes/Österreich durch KADIĆ (1907) beschrieben worden.

Bislang sind aus dem Neogen des nord- und mitteldeutschen Raumes nur zahlreiche Einzelknochen-Funde von Cetaceen bekannt. Es handelt sich dabei vereinzelt um Schädelfragmente (z.B. MEYER & SICKENBERG 1973: Gaumenplatte/Maxillare eines Mysticeten; Untermiozän: Hemmoorium), isolierte Wirbel in Form von Streufunden, wenige Wirbel im Zusammenhang, selten zusammenhängende Individuen (HEINRICHS 1957: zwei partiell erhaltene ?Odontoceten-Skelette ohne Cranium; Mittelmiozän: Reinbekium) oder einzelne Ohrgehäuse (vergl. ROTHAUSEN 1986). Teilweise komplett sind die Funde zweier Mysticeti-Skelette aus Großpampau im Kreis Schwarzenbek/Schleswig-Holstein, die in Glimmertonen obernemiozänen Alters (oberes Langenfeldium, Tortonium) überliefert worden sind. Die wissenschaftliche Bearbeitung steht noch aus.

Aus Südeuropa sind fossile Mysticeti auch aus dem Miozän Spaniens (CABANÁS et al. 1961, PILLERI 1990c), Kroatiens (VAN BENEDEN 1884) sowie aus dem Miozän (Sardinien) und Pliozän (Toskana, Piedmont) Italiens im wesentlichen durch die Arbeiten von CAPELLINI (1876, 1877, 1899, 1901, 1902, 1904, 1905), CARETTO (1970) und PILLERI (1987) bekannt. Miozäne Mysticeti sind aus dem Bereich der ehemaligen italienischen Paratethys sehr selten, so daß auf direktem Wege keine Veränderungen in ihrer Entwicklung zu den pliozänen Formen dargelegt werden können. Bei ihnen handelt es sich um sehr progressive Vertreter, z.T. um Immigranten aus dem nord- und westatlantischen Bereich.

BRANDT (1871, 1873, 1874) beschäftigte sich intensiv mit Walresten aus Osteuropa, insbesondere des heutigen Rußlands, der Ukraine und Moldaviens. Als einzigartig sind die Funde aus dem östlichsten Teil Europas zwischen dem Schwarzen und dem Kaspischen Meer zu bezeichnen. Durch die Aufgliederung der Paratethys im tiefen Oligozän in z.T. isolierte Einzelbecken kam es im Bereich des heutigen Kaukasus zu einer teilweise getrennten, endemischen Entwicklung der Organismen. Keine der hier bekanntgewordenen Wal-Gattungen aus dem Oligozän ist bislang in anderen Faunenregionen nachgewiesen worden (PILLERI 1986a). In Form einer Parallelentwicklung durchlaufen die Wale der kaukasischen Region ähnliche Stadien der

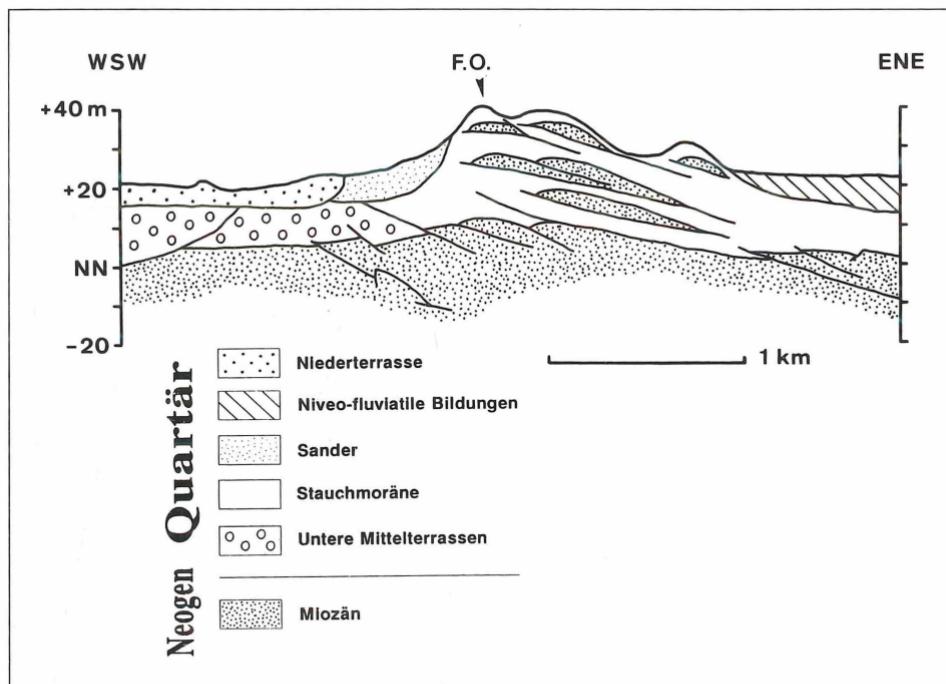


Abbildung 3. Profil durch die Sander-Stauchmörane am Gochfortzberg bei Kervenheim mit der ungefähren Position des Fundes, nach KLOSTERMANN (1990).

Evolution wie in anderen marine Ablagerungsräumen. Dieser außergewöhnliche faunistische Charakter wird von MCHELDIDZE (1984a) hervorgehoben und muß bei einer phylogenetisch-systematischen Diskussion der aus dieser Region bekannten mittelmiozänen Mysticeten-Genera *Cetotherium*, *Imerocetus* und *Otradnocetus* berücksichtigt werden.

Ein hoher Kenntnisstand über die nordamerikanischen „Cetotheriidae“ ist den umfangreichen Arbeiten von KELLOGG (1925, 1929, 1931, 1934a, 1934b, 1944, 1965, 1968, 1969) über Funde aus dem Miozän der U.S.A. zu verdanken. Er erkennt die Problematik dieser Gruppe und schlägt wie ROTHAUSEN (1971, 1990) eine Neubewertung des Fundgutes vor.

Eine erste Neugliederung der europäischen und nordamerikanischen Mysticeti unternahmen TRUE (1912) und WINGE (1921) und charakterisierten die für sie wichtigen bzw. validen Genera. ABEL (1938, 1941a) folgt mit einer unvollendeten Revision der belgischen Funde. Durch die enorme Anhäufung neuer Taxa bis in die jüngste Vergangenheit sollte jeder Autor bis zur Schaffung einer allgemeingültigen Grundrevision anhand vorliegender Erkenntnisse die Zugehörigkeit und Validität einzelner Gattungen für sich bewerten (KELLOGG 1968, FORDYCE 1980).

Modernere Revisionen bestehen zur Gattung *Balaenoptera* (beschränkt auf die Betrachtung der Dentalia) durch DÉMERÉ (1986) und der Familie der Eschrichtiidae durch BARNES & McLEOD (1984), die die fälschliche Ableitung der Familie von den Cetotheriidae richtig stellen.

Durch den umfassenden Vergleich des an dieser Stelle bearbeiteten Kervenheimer Exemplars mit 65 Bartenwalarten könnte die vorliegende Arbeit einen Einstieg in eine Revision der Cetotheriidae und Balaenopteridae darstellen.

Weiterhin ist z.Z. eine neue Entwicklung in der Beurteilung der Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Cetaceen mit Hilfe der Molekularbiologie im Gespräch. MILINKOVITCH et al. (1993) zeigen ein überraschendes Schwestergruppenverhältnis zwischen Mysticeti und Physeteridae. Pottwale besitzen aufgrund von Analysen ribosomaler DNS-Sequenzen eine nähere Verwandtschaft mit den Bartenwalen als zu jedem anderen Zahnwal, was eine Reihe von Fragen bezüglich der phylogenetischen Hypothese der separaten Entwicklung von Odontoceti und Mysticeti aufwirft (s. hierzu auch ROTHAUSEN 1990:263; der aber diese Vorstellung in den Bereich obstruser Fehlinterpretation aufgrund einseitiger, neuerer Untersuchungsmethoden - wie schon numerische Taxonomie und vielfach falsch verstandener Cladistik - verweist, schriftl. Mitt. 1993). Lediglich basale Verwandtschaftsbeziehungen sind durch die frühe Eigenständigkeit der Physeteridae in der Odontoceti-Evolution aufgrund der monophyletischen Herkunft denkbar (ROTHAUSEN 1968: Fig. 3).

1.3 Arbeitsmethodik

Um das stark bruchhaft erhaltene Cranium des Kervenheimer Wals exakter und anschaulicher zu dokumentieren, wurde dieser Bereich mit Hilfe der Photogrammetrie aufgenommen und ausgewertet. Erfahrungen im Umgang mit dieser Methodik sind in den Historischen Wissenschaften sowohl in der Archäologie (s. BÖHLER 1984) als auch in der Wirbeltierpaläontologie (HAMPE 1992; HAMPE & LEIMKÜHLER im Druck) gemacht worden.

Das aufzunehmende Objekt wurde zunächst mit einer Reihe von Paßpunkten, über welche eine korrekte Verknüpfung der Einzelauswertungen später möglich ist, vermessen und nivelliert. Mittels einer beweglichen, galgenartigen Holzkonstruktion mit fix plazierter Teilmeßkamera (Rolleiflex 6006 metric 6x6 mit Rollfilm) und eingebauter Meßgitterplatte wurden mit einem definierten Aufnahmeabstand aus einer rechnerisch ermittelten Höhe überlappende Bilder geschossen. Durch die spätere Präsentation getrennter Bilder von zwei seitlich versetzten Standpunkten aus parallelen Aufnahmeeachsen wird beim Betrachter auf diese Weise ein Stereoeffekt erzeugt.

Die photogrammetrischen und graphischen Auswertearbeiten wurden am Fachbereich Geoinformatik und Vermessung der Fachhochschule Rheinland-Pfalz in Mainz durchgeführt. Hierzu stand das photogrammetrische analytische Auswertesystem ZEISS Planicomp P3, kombiniert mit einer interaktiv bearbeitbaren Datenbank und dem kartographischen Universalsystem PHOCUS zur Verfügung. Das Cranium wurde sowohl von der Oberseite als auch von der Unter-(Gau-men-)seite in zweidimensionaler Darstellung ausgewertet (der Schädel wurde dazu vor der Aufnahme mit Hilfe der Präparatoren des Westfälischen Museums für Naturkunde unter Einsatz eines Gabelstaplers gewendet). Eine dreidimensionale Auswertung wurde mit Hilfe der AUTODESK AutoCAD-Software versucht; sie erbrachte wegen des hohen Zerdrückungsgrades des Craniums keine verwertbaren Ergebnisse.

Vergleichende Untersuchungen zur Morphologie und Anatomie der Wale wurden an Originalmaterial folgender Institutionen durchgeführt:

- Forschungs- und Technologiezentrum Westküste, Außenstelle der Universität Kiel in Büsum
- Löbbecke Museum + Aquazoo in Düsseldorf
- Naturmuseum Senckenberg in Frankfurt a.M.
- Niedersächsisches Landesmuseum in Hannover
- Staatliches Museum für Naturkunde in Karlsruhe
- Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique in Brüssel
- Magyar Természettudományi Múzeum (Ungarisches Naturhistorisches Museum) in Budapest
- Midtsønderjyllands Museum, Gram Slot in Gram
- Geologisk Museum, Københavns Universitet in Kopenhagen
- Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris

Folgende Abkürzungen werden für die im Text erwähnten Sammlungen und deren Inventarisationsnummern verwendet:

GLA NW Ter = Geologisches Landesamt Nordrhein-Westfalen, Krefeld, Tertiär-Sammlung; Nummern nach Fundlagenskizze von M. SCHLÖSSER/Münster, Okt.'89.

M.R./IRSNB = Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Brüssel; vor dem Schrägstrich befindet sich die Originalnummerierung zu den Abbildungen in den Atlanten von P.J. VAN BENEDEK, dahinter die zugehörigen, katalogisierten Institutsnummern.

MTTM = Magyar Természettudományi Múzeum/Ungarisches Naturhistorisches Museum, Budapest.

MGUHVP = Geologisk Museum, Københavns Universitet, Kopenhagen.

2. Beschreibung und Systematik

Classis Mammalia LINNÉ 1758
 Subclassis Theria PARKER & HASWELL 1877
 Infraclassis Eutheria GILL 1872
 Ordo Cetacea BRISSON 1762
 Subordo Mysticeti FLOWER 1864
 Infraordo Chaeomysticeti MITCHELL 1989
 Superfamilia Balaenopteroidea GRAY 1868
 Familia Balaenopteridae GRAY 1864
 Genus *Plesiocetus* VAN BENEDEK 1859

Plesiocetus sp. KK

Abb. 2, 4-20, 25

1987 Bartenwal - KLOSTERMANN, Abb. 2, 5-8

1988 Bartenwal - KLOSTERMANN, Abb. 21

1988 Bartenwal - WEBER, Abb. 2, 3

1989 Bartenwal - KLOSTERMANN, Taf. 1, Bild 3

1989 Bartenwal - DASSEL, Abb. 1, 3-9, 15

1990 Baardwalvis - DRENT, Abb. 3

1992 Bartenwal - SPAETH & LEHMANN, Abb. 3-5

T y p e z e i c h n u n g: individuell gewählte Abkürzung nach der Fundlokalität auf dem Gebiet der Gemeinde Kevelaer-Kervenheim.

V o r k o m m e n: Unterer Obermiözän, Gramium (= Tortonium der stratigraphischen Standardgliederung; Nannoplankton-Zone NN 10/11); ?Uedem-Schichten der nördlichen Niederrheinischen Bucht, Gochfortzberg bei Kervenheim (Blattgebiet 4303 Uedem, Topographische Karte 1:25000, r = 2520124, h = 5723100, Landesvermessungsamt Nordrhein-Westfalen; ca. 11 km W Xanten).

B e s c h r e i b u n g: Überliefert ist ein bis auf das Autopodium sowie die hinterste Caudalregion fast vollständiges Skelett (GLA NW Ter 460). Das Cranium ist größtenteils im Verband konserviert (Abb. 4, 5), in hochgradig bruchhafter Erhaltung und teilweiser, besonders im Occipitalbereich stärkerer Verdrückung, während die postcranialen Skelettelemente in weitgehend disloziertem Verband vorliegen.

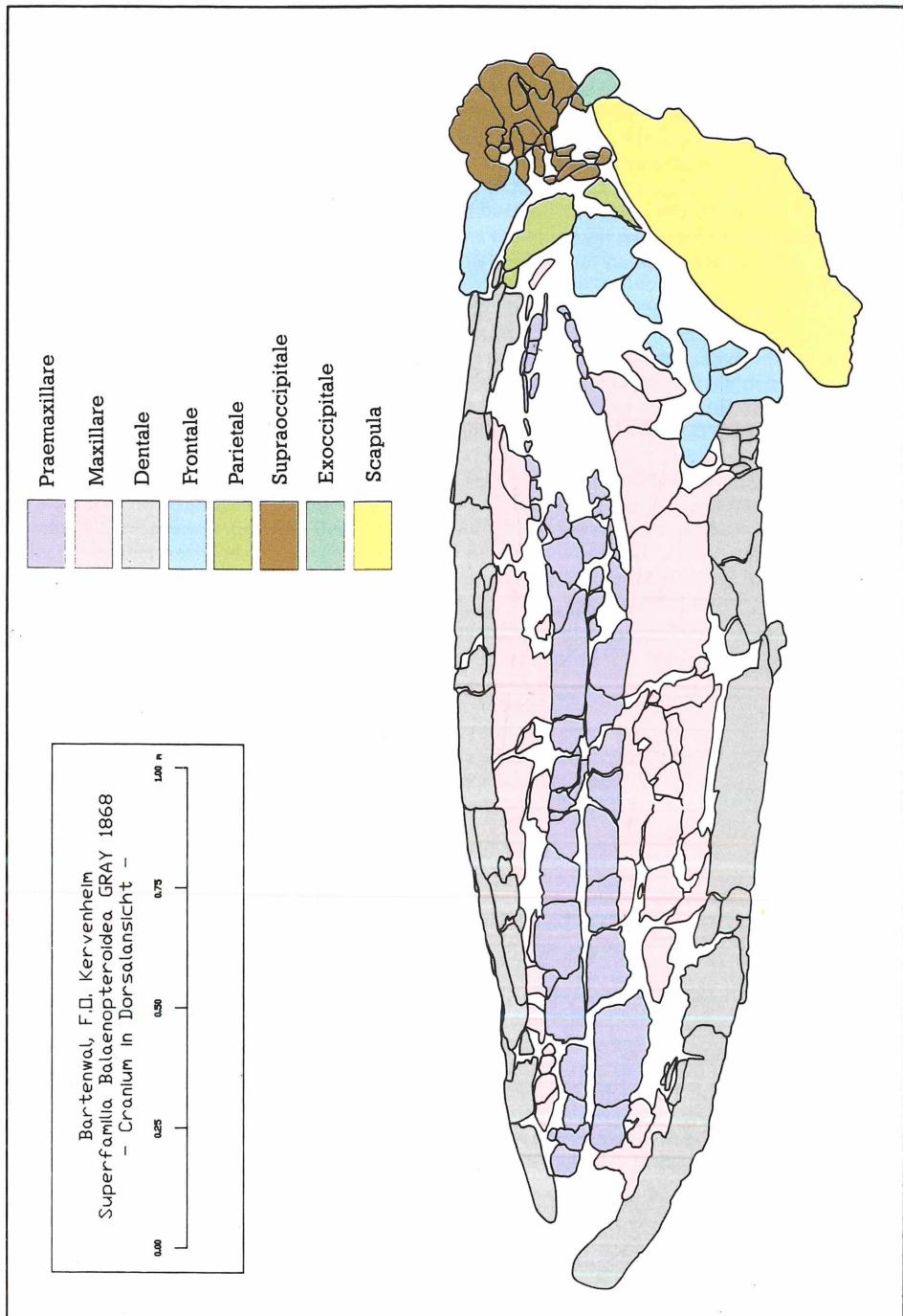


Abbildung 4. *Plesiocetus* sp. KK. Graphisch-analytische Auswertung der Dorsalansicht des Craniums mit Hilfe der Photogrammetrie (zur detaillierten Darstellung der Scapula, siehe Abbildung 17).

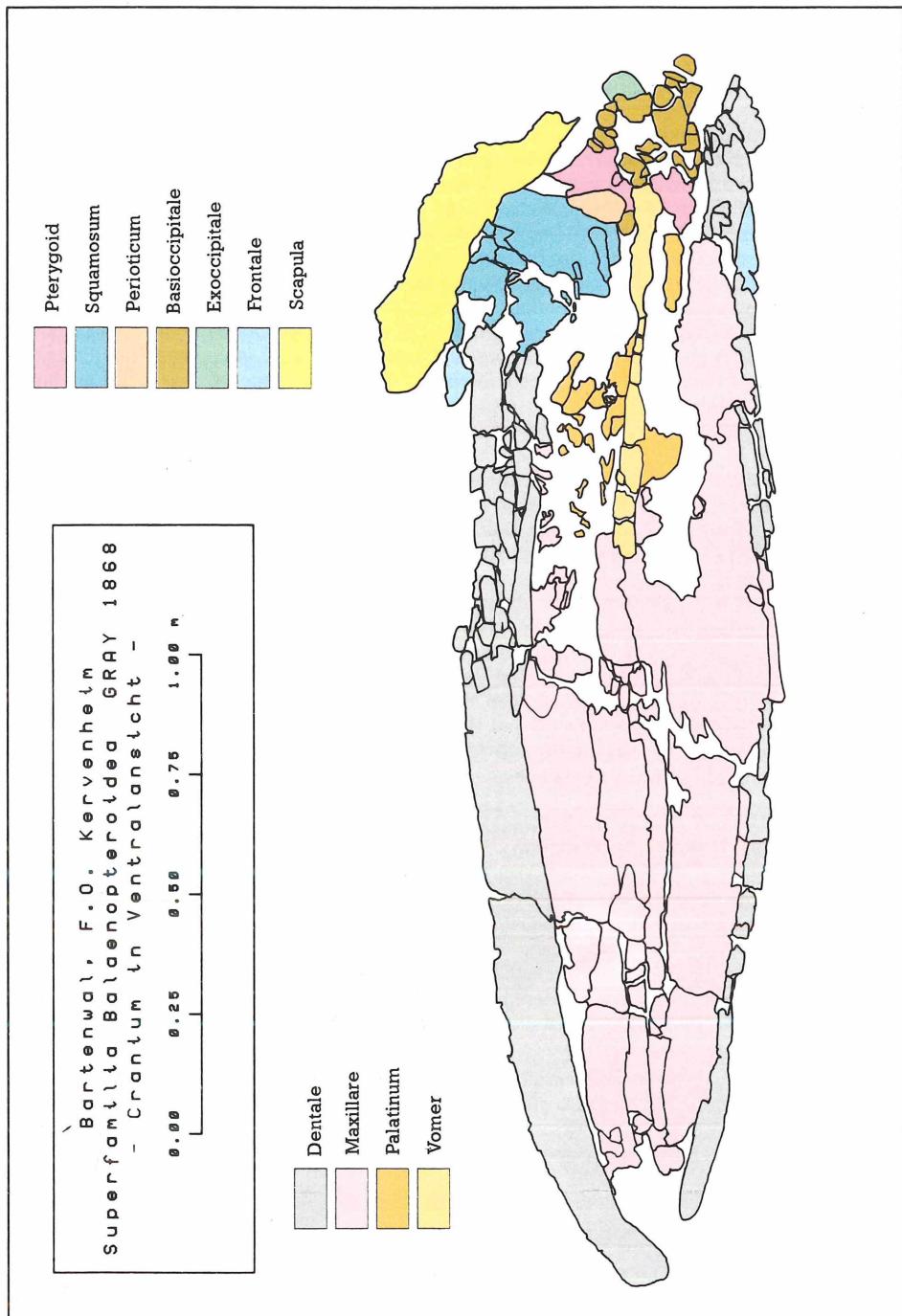


Abbildung 5. *Plesiocetus* sp. KK. Graphisch-analytische Auswertung der Ventralansicht des Cranius mit Hilfe der Photogrammetrie.

Weiterhin wurden auf einem um den zusammenhängenden Fund angelegten ca. 12x12 m großen Planum einzelne Knochenfragmente, größtenteils Rippen- und Wirbelbruchstücke geborgen, die sich aufgrund ihrer fragmentarischen Erhaltung einer Beschreibung entziehen.

Cranium:

Praemaxillare: Die langgestreckten, stabförmigen Knochen verlaufen median auf der Dorsalseite des Craniums und erreichen, rostral beginnend, ca. 5/6 dessen Gesamtlänge. Es handelt sich um die in ihren Ausmaßen längsten Cranialelemente (sin. 181 cm, dext. 184 cm). Die sehr schlanken Knochen sind im rostralen Abschnitt schwach lateral verbreitert. Hier besitzen sie ihre größte Breite. Im mittleren Bereich zeigen die Praemaxillaria eine mehr oder weniger konstante Breite, wobei der laterale Rand eine leichte Innenkurvatur beschreibt. Im posterioren Viertel verjüngen sie sich dann sprunghaft, einhergehend mit der Öffnung der in Dorsalsicht verhältnismäßig kurzen, linsenförmig ausgedehnten Fossa mesorostralis. Diese wird schließlich nur noch von schmalen, gerade auf den Vertex zulaufenden Spornen (Processus facialis) ummantelt. Der Präparationszustand läßt erkennen, daß diese posterioren Fortsätze um ein mehrfaches tiefer als breit sind.

Maxillare: Sowohl auf der Dorsalseite des Craniums als auch auf der Gaumenseite nehmen die Maxillaria die größte Oberfläche aller Knochenelemente ein. Dorsad werden sie medial von den Praemaxillaria begrenzt; auf der Gaumenseite bilden die paarigen Elemente in den anterioren 2/3 ihrer Ausdehnung eine gemeinsame Sutur. Das rostrale Ende der in typischer Form plattig ausgebildeten Knochen ist spitzwinkelig gestaltet. Anschließend gewinnen die Maxillaria in posteriorer Richtung zunehmend an Breite. Kurz vor dem Orbitalbereich, dorsal am sinistralen Maxillare erkennbar, zeigen sie einen nach außen divergierenden Fortsatz, der schließlich die anteriore Begrenzung des Processus supraorbitalis des Frontale darstellt. Auf der ventralen Seite der Maxillaria sind, möglicherweise resultierend aus dem schlechten Erhaltungszustand, keine Einbuchtungen der Nährkanäle erkennbar (hier: unzählige Brüche im dm- und cm-Bereich sowie Haarrisse). Solche grubenartigen Vertiefungen sind sonst von allen rezenten und fossilen Mysticeti bekannt; in ihnen gelangen Nerven und Blutgefäße zu den Barten (KELLOGG 1968). Die posterioren Begrenzungen der Maxillaria sind beidseitig zerstört, so daß keine Aussagen über ihre genaue Ausdehnung gemacht werden können.

Frontale: Jene Elemente sind auf dem Cranialdach nur in Bruchstücken vorhanden. Sinistral ist ein weit nach lateral ausladender Vorsprung zu sehen, der als Processus supraorbitalis gedeutet werden kann. In der Lateralansicht sind seine Umrisse bzw. die normalerweise von anterior nach posterior varierende dorso-ventrale Dicke des Knochens nicht genauer dokumentiert. Im Verhältnis zur Gesamtschädlänge erscheint der Processus supraorbitalis mit seinen Ausmaßen vergleichsweise relativ kurz und suggeriert kleine Orbitae (vergl. Abb. 4). Im Vertex-Bereich sind keine zusammenhängenden Frontale-Elemente erhalten. Das für die Zugehörigkeit zu der Familie der Balaenopteridae charakteristische Merkmal der abrupten, stufenartigen Absenkung der Frontalia vom Vertex in lateraler Richtung ist nicht verifizierbar (s. PILLERI & PILLERI 1989: Abb. 2).

Parietale: Wenige Bruchstücke sind jenseits der Praemaxillaria im posterioren Abschnitt des Cranialdaches den Parietalia zuordnbar. Da sie nur oberflächlich „aufgeschlossen“ vorliegen, entziehen sie sich einer morphologischen Beschreibung. Ein isoliertes ca. 30x20x20 cm mächtiges, wurstartig gekrümmtes Fragment (Ter 460-11; keine sinnvollen Messungen möglich) konnte aufgrund seiner in der konkaven Fläche auftretenden typischen zickzack-artigen Sutur, die latero-ventral mit dem Squamosum artikuliert, zweifelsfrei als einem Parietale-Teil zugehörig ermittelt werden.

Nasale, Lacrimale und Jugale: Die Nasalia sind nicht überliefert; die weiteren Knochenelemente am vorliegenden Schädel nicht realisierbar.

Squamosum: In der Ventralansicht des Craniums ist das sinistrale Squamosum vorhanden, allerdings stark verdrückt und zerbrochen, so daß seine exakten Umrisse und Grenzen *in situ* nicht dokumentierbar sind.

Das sehr gut erhaltene dextrale Squamosum (Ter 460-G) wurde isoliert, außerhalb des Knochenverbandes im Sediment entdeckt. Der bei korrekter Orientierung ventrad gerichtete Pro-

cessus postglenoidalis besitzt in anteriorer oder posteriorer Ansicht einen keilförmigen Umriß, wobei der abgerundete Angulus inferior zwischen der scharfkantigen, ventro-medial weisenden Margo medialis und der Facies lateralis einen spitzen Winkel beschreibt (Abb. 6a, b). Die anterior weisende Fossa glenoidalis, die die Gelenkfläche für den Condylus mandibularis darstellt, ist mit einer glatten Oberfläche versehen.

Die posterior weisende Fläche ist durch zwei medio-lateral erstreckte wellenartige Vertiefungen charakterisiert: die ventrale Furche beschreibt den Meatus acusticus externus, der dorsale Sulcus ist für die Aufnahme des Processus mastoideus entwickelt worden.

Der anterior weisende, leicht nach außen gebogene, in seinem Umfang relativ mächtige Processus zygomaticus endet in einer höckerig skulpturierten Fläche, die im Verband mit dem Jugale kommuniziert (Abb. 6d, e).

Die nach innen aus extrem feinen Zickzack-Linien gestaltete Fläche gekennzeichnet die Naht als Verbindung zum Parietale.

Die dorsale Oberfläche des Squamosum ist im lateralen Abschnitt kreisförmig eingetieft; eine mediale Crista lambdoidea kann aufgrund der Abrasion nicht identifiziert werden.

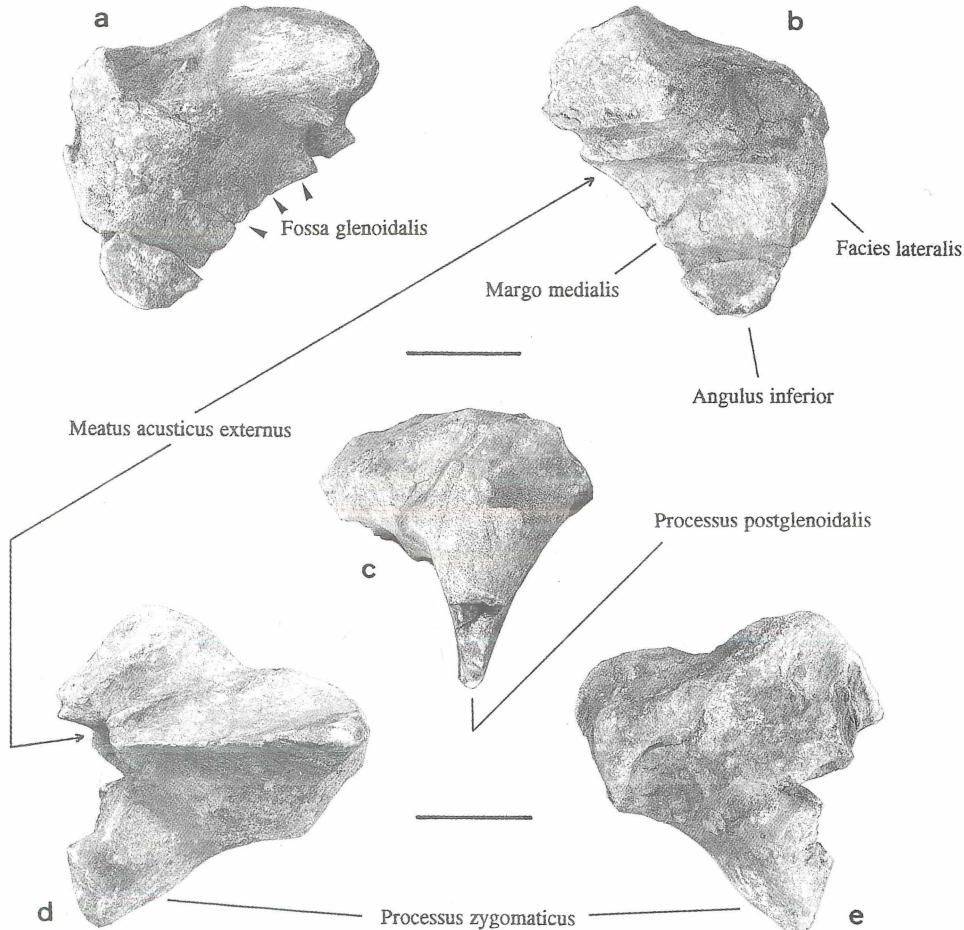


Abbildung 6. *Plesiocetus* sp. KK: dextrales Squamosum (Ter 460-G)
a - Cranialansicht, b - Caudalansicht, c - Lateralansicht, d - Ventralansicht, e - Dorsalansicht.
Maßstäbe = 10 cm; der obere gilt für a-c, der untere für d, e.

Supraoccipitale: Von der in unzerstörtem Zustand in Dorsalansicht einen dreieckigen Schild bildenden Knochenplatte sind auf dem Kervenheimer Cranium lediglich kleinere Bruchstücke überliefert (s. Abb. 4)

Palatinum: Diese hinter dem Maxillare das Munddach bedeckende Knochenplatte ist infolge schlechter, bruchhafter Erhaltung nicht morphologisch beschreibbar. Es existieren auf der Ventraleite des Craniums auf beiden Hälften lateral vom Vomer lediglich Knochensplitter, die nur aufgrund ihrer Position dem Palatinum zugeordnet werden können.

Vomer: Der Vomer ist als schlankes Element nur von der Gaumenseite sichtbar und tritt im letzten Drittel des Craniums zwischen den Maxillaria hervor, verjüngt sich in seinem mittleren Abschnitt etwas, um sich posterior zum Anschluß an die Pterygoide wieder auf etwa anteriore Breite auszudehnen (Abb. 5).

Der Vomer ist mehrfach durch vertikal verlaufende, parallel angeordnete Querbrüche zerteilt.

Pterygoid: Die posterior an den Vomer anschließenden Knochenelemente sind nur bruchstückhaft dokumentiert; eine morphologische Beschreibung ist nicht möglich.

Basioccipitale und Exoccipitale: Aufgrund beinahe völliger Zerstörung ist keine morphologische Beschreibung, lediglich eine lokale Zuordnung der Fragmente möglich.

Bulla tympanica: Im Rahmen der Bergung des Skeletts wurde nur ein Fragment der dexteralen Bulla (Ter 460-28) sichergestellt. Es handelt sich um das Involucrum. Die die Paukenhöhle umschließende ventrale „Schale“ ist weggebrochen. Die Bruchstelle unterhalb der Innenansicht des Involucrums besitzt eine Breite von 0,8 bis 1 cm.

Das Involucrum selbst ist medio-posterior aufgebläht (in seinem Querschnitt fast vollendet kugelförmig) und verjüngt sich übergangslos ohne einen abgesetzten „Knick“ in antero-lateraler Richtung bei aufsteigender bananenartiger Krümmung (Abb. 7). Die Skulptur der cerebralen bzw. dorsalen Seite ist wenig auffällig und besteht aus supero-inferior verlaufenden „weichen“ an eine Walnuß erinnernde Falten oder Wellen (Abb. 7a). Auf der ventralen Oberfläche (= Innenansicht des Involucrums) sind die längs verlaufenden Falten gleichen Musters wesentlich kräftiger ausgebildet (Abb. 7c-e).

Oberhalb des aufgeblähten Abschnitts des Involucrums hebt sich ein deutlich erkennbarer, schneckenartig eingedrehter Wirbel ab, der Pediculus posterior.

Die Unterseite des Involucrums (mediale/inferiore Ansicht) zeigt einen zeigefingerbreiten, gut ausgebildeten Sulcus mit teilweise schwach angedeuteter Narbung (Abb. 7f).

Der cerebro-ventrale Durchmesser des Involucrums im aufgeblähten Abschnitt beträgt 3,4 cm; seine latero-mediale Gesamtlänge 8,2 cm.

Perioticum: Von beiden Periotica ist jeweils nur der Processus mastoideus erhalten. Die Pars cochlearis ist nicht überliefert. Der sinistrale Processus mastoideus ist nur in seinem distalen Abschnitt erhalten und auf der Ventraleite des Craniums disloziert zwischen Squamosum und Pterygoid mit der posterioren Oberfläche freipräpariert worden.

Das disartikulierte, dextrale Element ist relativ vollständig (Ter 460-9). Die allgemeine Morphologie des kräftigen, *in situ* medio-lateral längsgestreckten Processus mastoideus lässt sich aufgrund der lateralen (außen) Abflachung von der posterioren, dem Cranium abgewandten Seite als eiförmig, resp. von der anterioren, dem Cranium zugewandten Seite, als löffelförmig bezeichnen. Die posteriore Seite besitzt eine runzelige, teilweise elefantenhautartige Oberfläche und weist zunehmend superior eine längs verlaufende (medio-lateral) streifige Skulptur aus schmalen, aber stark ausgeprägten Furchen auf (Abb. 8b). Inferior wird die Oberfläche eher glatter. Die anteriore Seite ist sehr schwach löffelartig eingetieft und im Vergleich mit dem Relief der anderen Seiten als relativ glatt einzustufen.

Der Processus mastoideus zeigt in sich eine Rotation um die medio-laterale Achse um fast genau 90°. Die im medialen Teil löffelartig eingewölbte Oberfläche weist nach inferior, d.h. es handelt sich um eine von lateral betrachtet gegen den Uhrzeigersinn vollzogene Rotation.

Inferior ist der gerundet rautenförmige „Löffel“ im medialen Abschnitt durch eine median gelegene, glatte Furche (= Fossa musculi stapedis -> Aufnahme des vom Nervus facialis innervierten M. stapedius; KELLOGG 1968:143, PILLERI 1990a:125) gekennzeichnet, die von einer U-förmig aufgewölbten Erhebung ummantelt wird. Es entsteht der flüchtige Eindruck eines mit abgekauten

Zähnen besetzten Simiaer-Oberkiefers (Abb. 8c). Die posteriore Kante führt wie der Bogen eines Fragezeichens in lateraler Richtung weiter und bildet schließlich die inferiore Begrenzung des lateralen „Löffels“. Die anteriore Kante ist kurz und endet im Gegensatz zur posterioren Kante in einem prominenten Höcker. Die superiore Kante des lateralen „Löffels“ entspringt aus einem auf dem Rücken des medialen „Löffels“ angedeuteten Grad und besitzt einen geraden Verlauf (längs auf der Norma superior).

Trotz der ausführlichen Beschreibung sei darauf hingewiesen, daß sich Morphologie und Rotation im Laufe der ontogenetischen Entwicklung eines Wals stark ändern kann (YAMADA 1953).

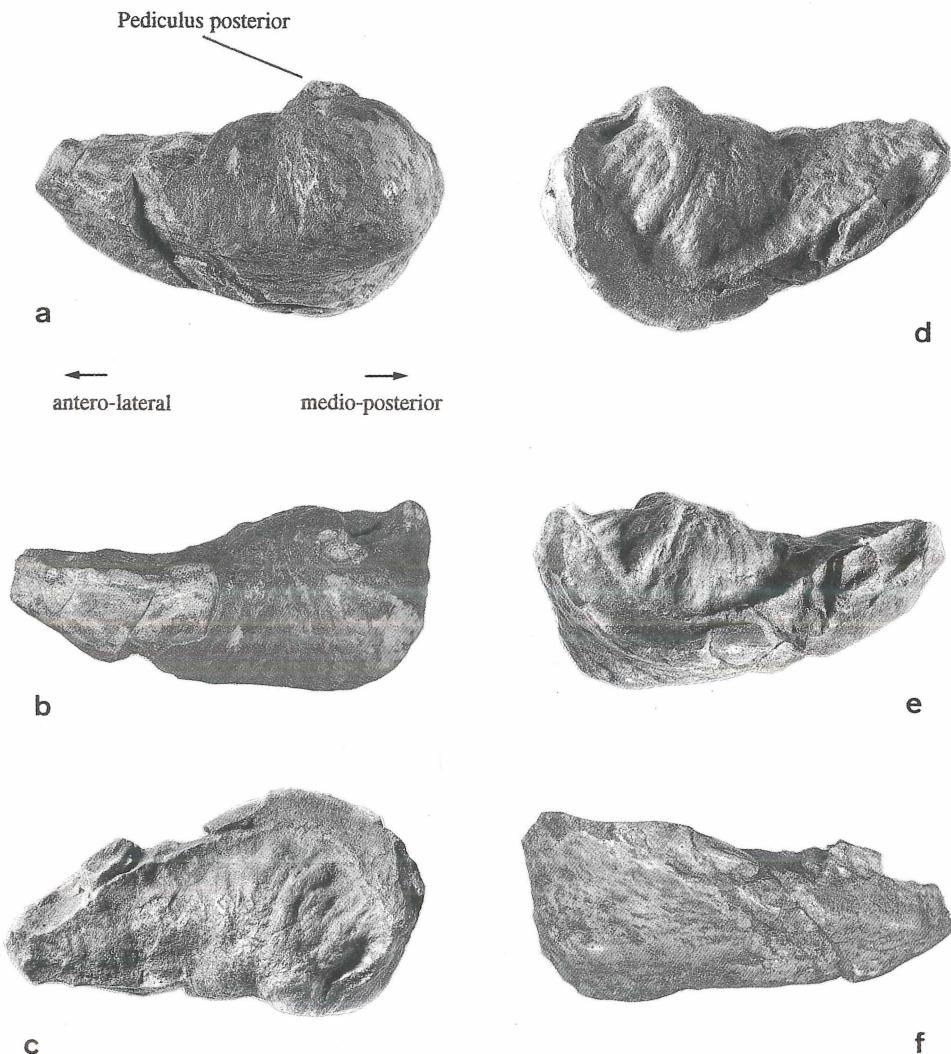


Abbildung 7. *Plesiocetus* sp. KK: Involucrum der dextralen Bulla tympanica (Ter 460-28).
 a - Dorsal- bzw. Cerebralansicht, b - Lateralansicht, c - ventro-laterale Ansicht,
 d - Ventralansicht, e - ventro-mediale Ansicht, f - Medialansicht.
 Maßstab = 5 cm.

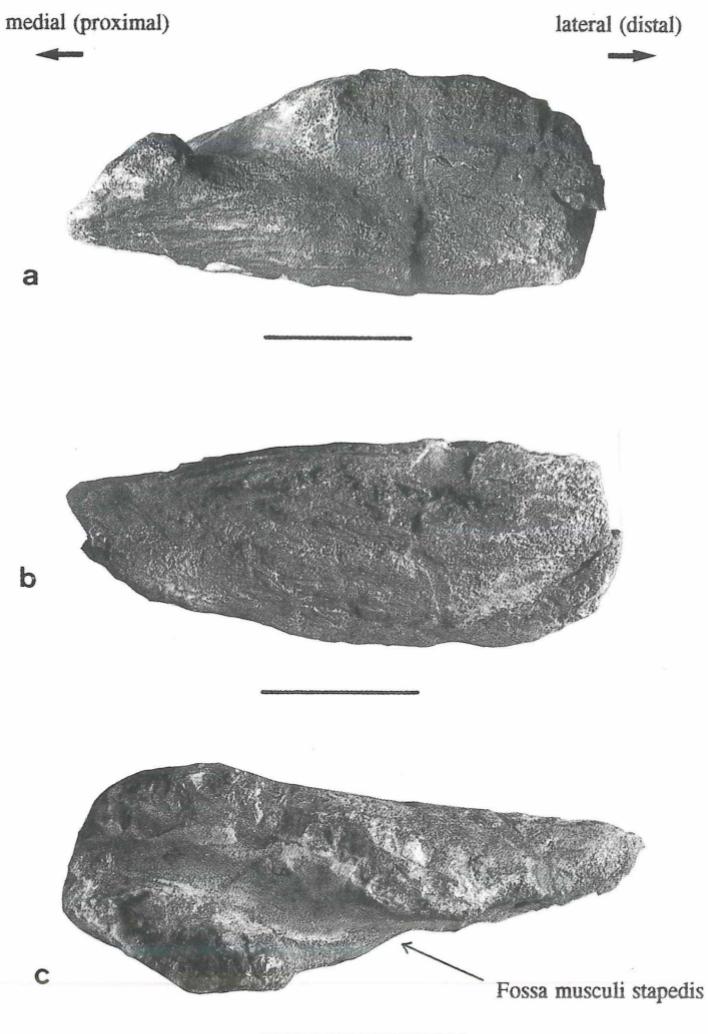


Abbildung 8. *Plesiocetus* sp. KK: Perioticum, dextraler Processus mastoideus (Ter 460-9).
a - von anterior, b - von posterior, c - von inferior.
Maßstäbe = 5 cm.

Die Maße sind folgende (in Klammern angegebene Werte sind aus Erhaltungsgründen als ungenau bzw. als angenähert einzustufen!):

Gesamtlänge des *in situ* präparierten Craniums 234 cm
maximale Breite, incl. Unterkiefer 69 cm

Praemaxillare, sin.:

Länge 181 cm

Breite im anterioren Drittel 8,4 cm

Breite des Processus facialis 1,5 cm

Praemaxillare, dext.:

Länge 184 cm

Breite im anterioren Drittel 9,3 cm

mediane Breite 6,7 cm

Breite des Processus facialis (0,7 cm)

Maxillare, sin.:

Länge 164 cm

maximale Breite 18,8 cm

Maxillare, dext.:

Länge 155 cm

maximale Breite (14,5 cm)

Frontale, sin.:

Breite ?Processus supraorbitalis (12,2 cm)

Vomer:

Länge 76,5 cm

anteriore Breite 4,9 cm

posteriore Breite 4,8 cm

Squamosum, dext. (Ter 460-G):

laterale Länge (von der Spitze des Processus zygomaticus) 27,2 cm

Höhe (vom Angulus inferior bis zur Kante zur dorsalen Oberfläche) 21,9 cm

proximaler Durchmesser des Meatus acusticus externus 2,6 cm

proximaler Durchmesser des dorsalen Sulcus 3,2 cm

Bulla tympanica, dext. (Ter 460-28):

cerebro-ventraler Durchmesser des Involucrums 3,4 cm

latero-mediale Gesamtlänge des Involucrums 8,2 cm

Perioticum, dext. (Ter 460-9):

Länge des Processus mastoideus 16,3 cm

max. laterale Breite 6,6 cm

Dentale:

Die Unterkieferelemente liegen bei einem als äußerst schlecht zu bezeichnendem Erhaltungszustand *in situ* präpariert vor (Abb. 4, 5), wobei die linguale Seite nie zugänglich wird (mit Ausnahme des vordersten rostralen Abschnittes). Die Rami der Dentalia sind relativ massiv und schwach labiad gekrümmmt. In antero-posteriorer Erstreckung nimmt ihr Umfang graduell zu. Das dextrale Dentale ist *in situ* senkrecht zerschert (Längsfraktur).

Die rostralen Enden zeigen eine medio-laterale Abflachung und sind dabei leicht schaufelartig verbreitert. Der posteriore Abschnitt mit der Artikulationsregion ist teilweise vollständig zerstört bzw. durch Cranialknochen überdeckt.

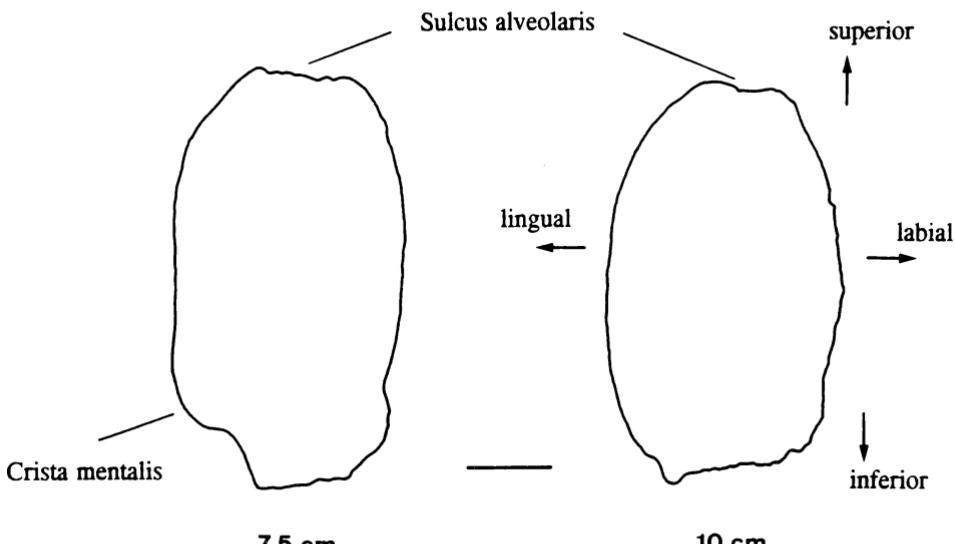


Abbildung 9. *Plesiocetus* sp. KK: Umrisse des sinistralen Dentales (Messungen vom rostralen Ende beginnend). Maßstab = 2 cm.

Superior verläuft in Längsrichtung ein etwa fingerbreiter Sulcus alveolaris. Hier ist das Dentale leicht abgeflacht. Auf der gesamten Oberfläche der Dentalia sind weder Mental- noch Alveolarforamina zu sehen.

Ein 7,5 cm vom Rostrum mittels Gipsmanschette angefertigter Querschnitt zeigt einen schwach ovalen, durch eine superiore und inferiore schwache Abflachung eher rechteckig wirkenden Umriß. Der Eindruck wird verstärkt durch die lingual im inferioren Abschnitt befindliche, vorgewölbte Crista mentalis. Das sich der Querschnitt sehr schnell ändern kann, zeigt der nur 2,5 cm weiter in caudaler Richtung nun gleichmäßige oviforme Umriß durch die plötzliche Einebnung der Crista mentalis (Abb. 9).

Die Maße sind folgende:

Dentale, sin.:

maximale Höhe 10,5 cm

maximaler Durchmesser der rostralen Verbreitung 10,1 cm

Umfang rostrale Verbreitung 26,5 cm

Dentale, dext.:

Länge 2,43 m

maximale Höhe 10,9 cm

maximaler Durchmesser der rostralen Verbreitung 13,1 cm

Umfang rostrale Verbreitung 30,5 cm

Columna vertebralis:

Der Beschreibung der Wirbelsäule sei zunächst deren regionale Unterteilung vorangestellt. Die hier verwendete Einteilung erfolgt in Anlehnung an DE SMET (1977). Es werden unterschieden:

C.v. Cervicalwirbel

Th.v. Thoracalwirbel

I.Thl.v. Intermediärer Thoraco-Lumbarwirbel

Xv. Lumbarwirbel und „Sacralwirbel“

Yv. Caudalwirbel mit Chevron-Bones (Haemapophysen)

Zv. Caudalwirbel ohne Chevron-Bones aus dem Bereich der Fluke

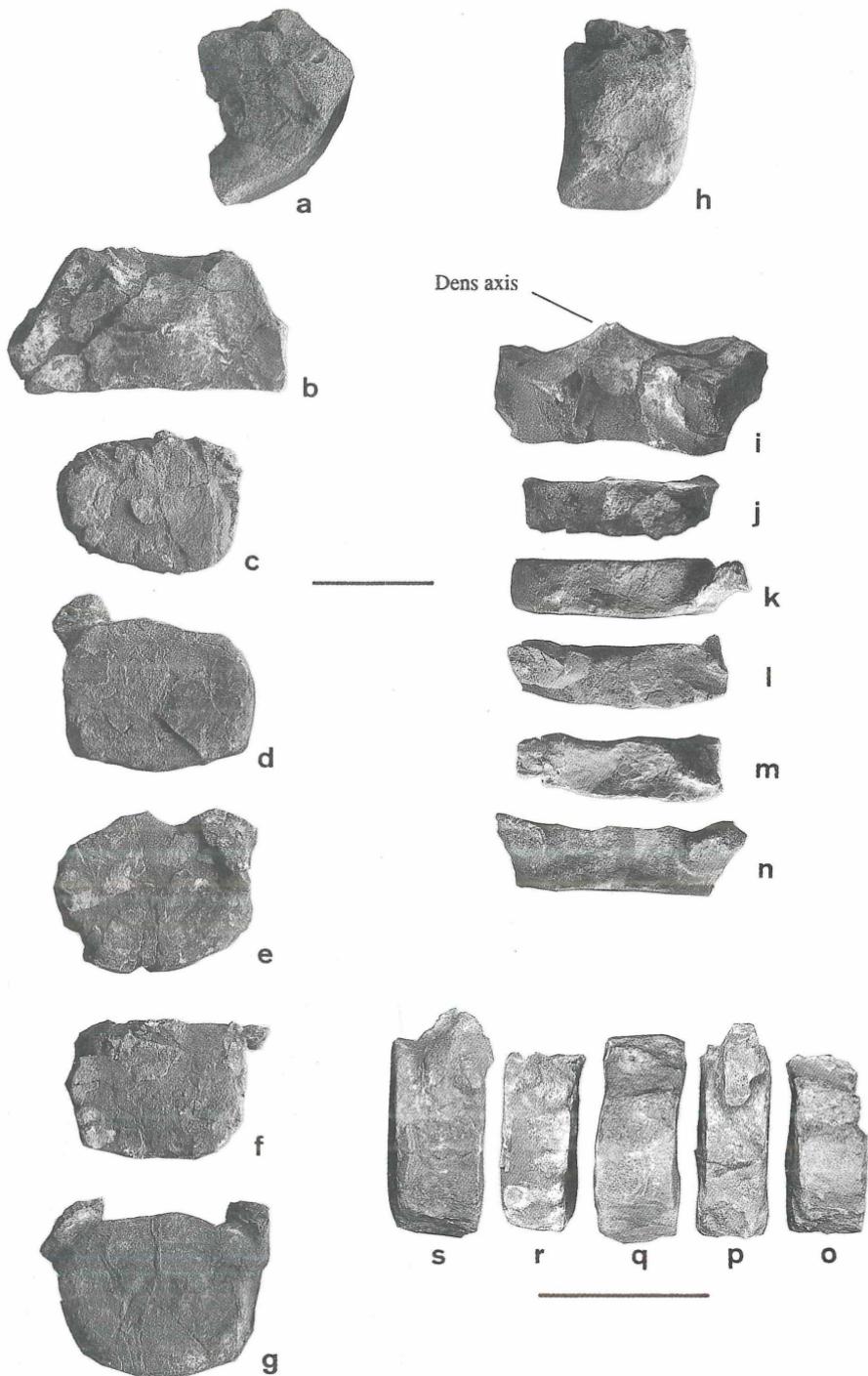
Auch die Wirbelsäule des Kervenheimer Wals ist nur unvollständig erhalten, besonders im Bereich der caudalen Körperregion. Meist sind nur die massiveren Centra überliefert, während die schwächer gebauten Fortsätze abgebrochen oder zertrümmert sind. Die Gesamtzahl der gefundenen Wirbel, einschließlich der lediglich fragmentarisch überlieferten, beträgt 26, davon 7 Cervicalwirbel (C.v.), 6 Thoracalwirbel (Th.v.), 9 Lumbarwirbel (Xv.) sowie 4 Caudalwirbel (Yv.). Separate Epiphysenscheiben sind nicht mitgezählt. Ein intermediärer Thoraco-Lumbarwirbel, d.h. ein Wirbel, der von einer meist rudimentären Rippe begleitet wird und keine Artikularfacetten an den Processus transversi aufweist, kann bei dem vorliegenden Material nicht angesprochen werden. Ebenso sind keine der kleinen Wirbel aus dem Schwanzflossenbereich bekannt.

Tabelle 1. Zahlenverhältnisse der verschiedenen Regionen der Columna vertebralis bei Mysticeti der Familien Balaenopteridae/Cetotheriidae; aus SLIJPER (1973).

	Hals /	Thorax /	Lende /	Schwanz /	Fluke
<i>Cetotherium furlongi</i> (M.Miozän)	7	12	11	±13	±4
<i>Cophocetus oregonensis</i> (M.Miozän)	7	12	13	±13	
<i>Mesocetus hungaricus</i> (O.Miozän)	7	12	11	14	
„ <i>Plesiocetus</i> “ <i>cuvieri</i> (U.Pliozän)	7	12	11	10?	
<i>Balaenoptera acutorostrata</i>	7	11	13	18	7
<i>Balaenoptera brydei</i>	7	13	13	20	8
<i>Balaenoptera borealis</i>	7	13	17	19	8
<i>Balaenoptera physalus</i>	7	15	16	24	9
<i>Balaenoptera musculus</i>	7	15	16	25	8
<i>Megaptera boops</i>	7	13	12	19	7

Vertebrae cervicales: Alle sieben Cervicalwirbel sind frei; die ersten beiden, Altas und Axis, von den übrigen fünf abweichend gestaltet.

Der Atlas (Ter 460-13) ist nur durch Teile der dextralen Hälfte dokumentiert (Abb. 10a, h). Gut zu sehen an dem präparierten und rekonstruierten Wirbel ist die nierenschalenartig ausgeprägte

Abbildung 10. *Plesiocetus* sp. KK: Vertebrae cervicales.

a - sinistrale Atlashälfte (Ter 460-13); b - Axis (Ter 460-1); c-g - 3.-7.C.v. (Ter 460-6, Ter 460-2, Ter 460-8, Ter 460-7, Ter 460-3), alle von cranial; h - Atlas von sinistral; i-n - 2.-7.C.v. von dorsal; o-s - 3.-7.C.v. von dextral.
Maßstäbe = 10 cm; der untere gilt nur für o-s.

Fovea articularis anterior mit der konkaven Krümmung median leicht zum Foramen vertebrale gekippt. Das recht mächtige Element ist auf seiner lateralen Seite cranial mit einem kleinen, aber auffälligen Nährforamen ausgestattet.

Der dorso-ventral leicht gestauchte Axis (Ter 460-1) ist in seiner elliptischen Form annähernd vollständig (Abb. 10b, i). Auf der cranialen Fläche ragt der Dens axis (in der älteren Literatur oft auch als „Processus odontoideus“ bezeichnet) gerade und kegelförmig gerundet hervor und zeigt auf der dorsalen Seite eine Abflachung. Die Spitze ist abradiert und vermittelt den Eindruck eines Mini-Vulkankegels. Die den Dens ventral und lateral umgebende Facies articularis anterior ist aufgrund schlechter Erhaltung der Oberfläche kaum vom Wirbelkörper abgrenzbar und zeigt keine konkave Einbuchtung. Der Boden des Neuralkanals ist glatt und beschreibt eine mit schwachem Knick craniad abwärts geneigte, die dorsale Oberfläche des Dens „bedeckende“ Fläche bis zum Apex dentis. Von den Fortsätzen sind nur die Ansätze der lateralen Processus transversi sowie des dorsalen Arcus vertebrae erhalten. Die caudale Fläche des Axis ist stark konkav eingebuchtet.

Alle weiteren Wirbel, 3.-7. C.v. (Abb. 10c-g, j-n, o-s), sind regelmäßig scheibenförmig, elliptisch bei lateraler Dehnung gestaltet und teilweise schlecht erhalten (bei der Präparation am Westfälischen Museum für Naturkunde in Münster aus Bruchstücken zusammengefügt). Die cranialen, bzw. caudalen Flächen sind relativ eben, während die umgebenden Zylinderflächen, besonders lateral und ventral Tendenzen zu einer leichten konkaven Einsenkung zeigen.

Der 3. C.v. (Ter 460-6; Abb. 10c, j, o) ist relativ schlecht erhalten, bestehend aus zusammengesetzten Bruchstücken des Centrums ohne Überlieferung von Apophysen. Das Centrum des 4. C.v. (Ter 460-2; Abb. 10d, k, p) ist bruchstückhaft überliefert. Erhalten ist der Ansatz der dexteralen Diapophyse. Der 5. C.v. (Ter 460-8; Abb. 10e, l, q) zeigt ebenfalls eine sehr schlechte Erhaltung. Auch der 6. C.v. (Ter 460-7; Abb. 10f, m, r) ist schlecht erhalten, trägt aber die Ansätze beider Diapophysen.

Das Centrum des 7. C.v. (Ter 460-3; Abb. 10g, n, s) besitzt einen fast kreisrunden Umriß und trägt die Ansätze der craniad weisenden dexteralen und sinistralen Diapophysen. An der lateralen Fläche befindet sich am ventro-caudalen Rand in Dextralansicht eine leicht L-förmige, senkrecht verlaufende Leiste mit einer glatten Oberfläche (s. Abb. 12). Ob es sich hier um eine Katapophyse (Fovea costalis caudalis) handelt, kann aus Erhaltungsgründen nicht eindeutig bejaht werden. Auf der sinistralen Seite wird eine stärker anteriore Ausdehnung dieser Leiste/Fläche suggeriert.

Vertebrae thoracales: Unabhängig von der Tatsache, daß Thoracalwirbel an ihren Processus transversi Artikularfacetten für das Tuberculum der korrespondierenden Rippe tragen, was an dem schlecht erhaltenen Material nicht nachvollziehbar ist, werden sie sehr rasch zunehmend länger, sind aber wie die Cervicalwirbel breiter als hoch. Die sechs zuordbaren Wirbel vertreten höchstwahrscheinlich die Positionen eins bis vier (Abb. 11) sowie zwei weiter caudal anzusiedelnde.

Der 1. Th.v. (Ter 460-4; Abb. 11a, d, h) trägt noch die Ansätze der dexteralen und sinistralen Diapophyse, ebenso wie der 2. Th.v. (Ter 460-5; Abb. 11e, i). Beide Wirbel besitzen einen noch leicht elliptischen, lateral gedehnten Umriß. Die lateralen Flächen der Centra sind schwach rinnenartig (konkav) eingetieft. Am 1. Th.v. ist eine Katapophyse in Sinistralansicht erkennbar, in seiner Hauptausdehnung unterhalb der Centrumslängsachse positioniert und mit einem unregelmäßig gewelltem anterioren Rand (eine Folge der Abrasion?), der bis zur halben Länge des Wirbels hervorreicht. Der 2. Th.v. zeigt superior auf der sinistralen Hälfte ein großes Foramen. Auf der dextralen Seite ist schwach angedeutet eine zungenförmig anterior weisende Katapophyse im Bereich der Centrumslängsachse erkennbar (Abb. 12).

Ab dem 3. Th.v. beginnt die Ventralseite des Centrums median einen längsgerichteten (craniocaudal) Kiel auszubilden; der Boden des Neuralkanals ist abgeflacht. Daher bekommt der Umriß in Cranial- oder Caudalansicht einen leicht herzförmigen Charakter. Der 3.Th.v. (Ter 460-17; Abb. 11b, f, j) weist nur den Ansatz der sinistralen Diapophyse auf. Lateral ist die Oberfläche des Wirbels stärker erodiert, so daß die Position und Form der Katapophyse nicht mehr deutlich erkennbar ist. Sie scheint allerdings schon in ihrer Hauptstreckung oberhalb der Centrumslängsachse gewandert zu sein (Abb. 12).

Am 4. Th.v. (Ter 460-16; Abb. 11c, g, k) sind beide Diapophysen ansatzweise überliefert. Dextral ist bereits eine deutlich dorsal über die Centrumslängsachse hinaus verlagerte, halbmondförmige Katapophyse mit craniad weisendem konvexen Rand sichtbar (Abb. 12).

Der nächstliegende Wirbel, es handelt sich vermutlich um den 6. oder 7. Th.v. (Ter 460-15), ist besonders im dorsalen Viertel stark zerstört; die Basis der dextralen Diapophyse ist noch vorhanden. Noch fragmentärer erhalten ist der letzte überlieferte Thoracalwirbel (Ter 460-35), möglicher-

weise handelt es sich um den 10. Th.v. Letztere beiden sind in ihrer Morphologie nicht näher beschreibbar (o. Abb.).

Vertebrae lumbales: Sämtliche den Lumbarwirbeln zuordbare Fragmente sind meßtechnisch nur unvollständig erfassbar und ihrer Position nach nicht einzuordnen. Wegen der überaus schlechten Erhaltung ist die Möglichkeit nicht auszuschließen, daß es sich bei einigen Fragmenten noch um Thoracalwirbel handeln könnte. So sind z.B. ein zylinderförmiger Teil Spongiosa aus dem Inneren eines Centrums oder ein Bruchstück von etwa 1/5 eines Wirbels erhalten. Weiterhin existieren einige separate lateral abgeplattete, kiel- oder ruderartige Processus spinosi, in einem Fall mit ventral anhängendem bruchhaftem Centrum. Ein relativ unzerstörter Arcus vertebrae (Ter 460-38) zeigt ein kegelförmig langgestrecktes und relativ schmales Foramen vertebrale und lateral ansitz-

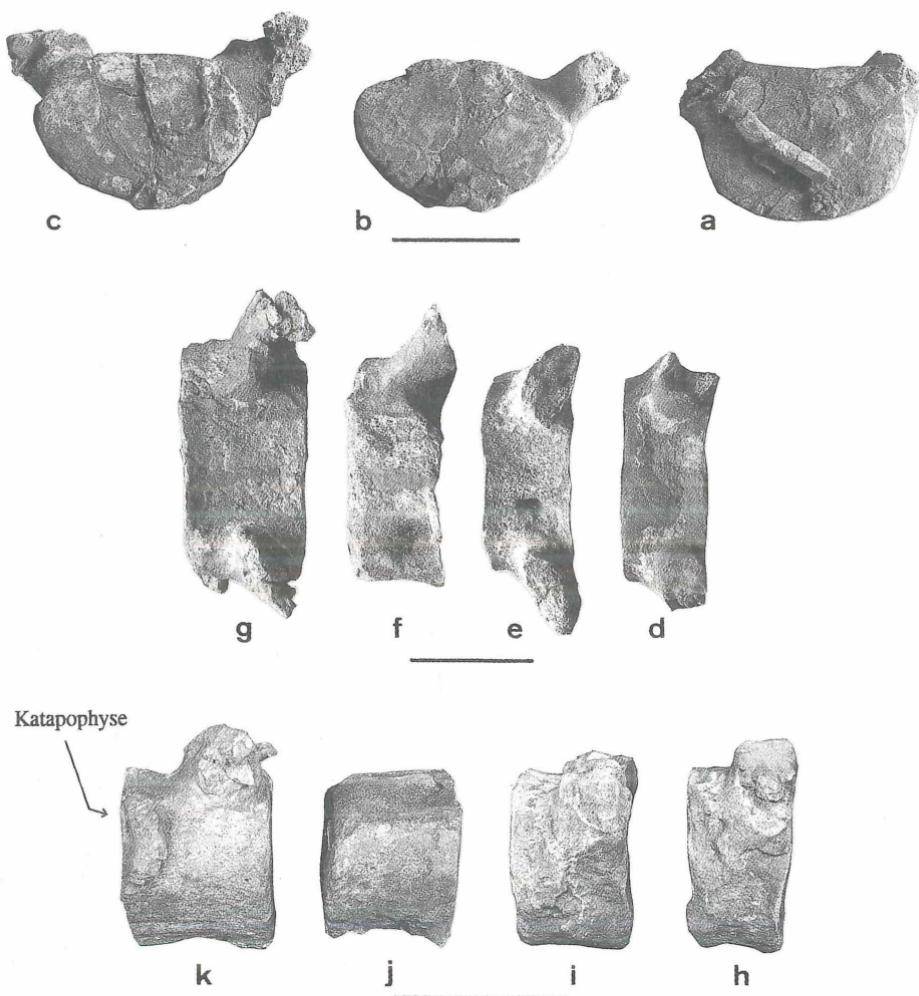


Abbildung 11. *Plesiocetus* sp. KK: Vertebrae thoracales.

a - 1.Th.v. (Ter 460-4) in Cranialansicht (ein Knochensplitter wurde bei der Präparation *in situ* belassen); b - 3.Th.v. (Ter 460-17); c - 4.Th.v. (Ter 460-16), beide ebenfalls in Cranialansicht; d-g 1., 2. (Ter 460-5), 3. und 4.Th.v. in Dorsalansicht; h-k - 1.-4.Th.v. in Dextralansicht.

Maßstäbe = 10 cm.

4.Th.v. 3.Th.v. 2.Th.v. 1.Th.v. 7.C.v.



Abbildung 12. *Plesiocetus* sp. KK: Schematische Darstellung der Katapophysenpositionen vom 7.C.v.-4.Th.v. in Lateralansicht (dextral); der 1.Th.v. wurde hierzu aus Erhaltungsgründen von der sinistralen Seite gespiegelt.
Maßstab = 10 cm.

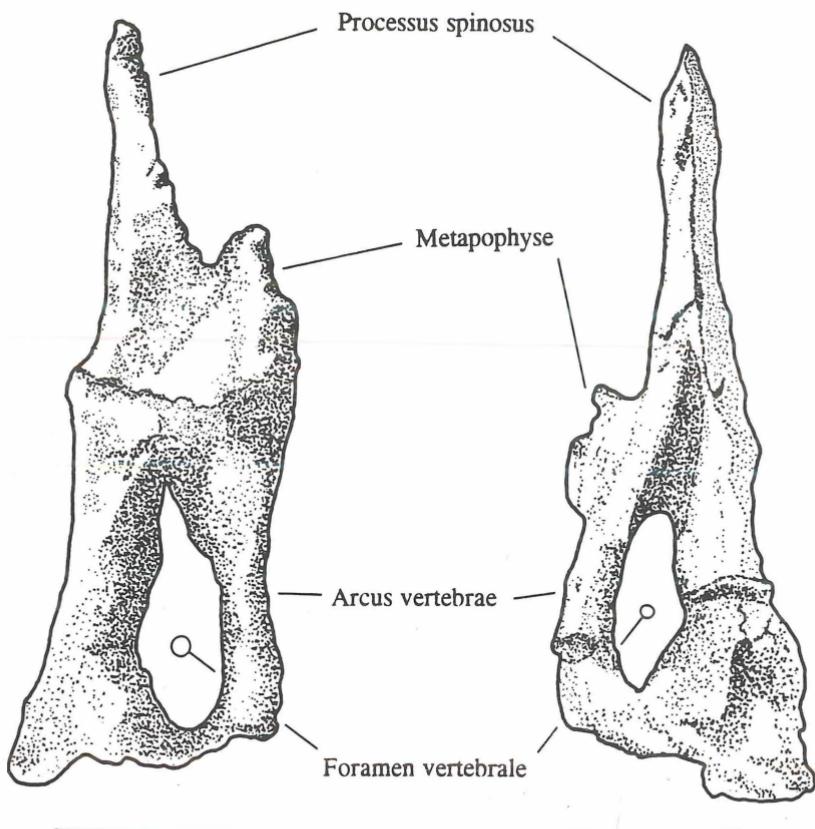


Abbildung 13. *Plesiocetus* sp. KK: Wirbelbogen eines Vertebra lumbales (Ter 460-38), ungefähr Position 10.Xv.; links von cranial, rechts von caudal.
Maßstäbe = 5 cm.]

zende, anterior weisende Metapophysen (Abb. 13). Hier handelt es sich möglicherweise um Reste aus dem caudalen Bereich der Lumbarwirbelsäule (\approx 10. Xv.).

Ein in höchstem Maße eigenartig gestalteter Überrest eines Wirbels (Ter 460-A) ist in seiner Breite und Höhe sehr weit erodiert worden (Abb. 15). Auf der dorsalen(?) wie auf der ventralen(?) Seite sind je ein Paar glatte, oviforme Stümpfe erhalten geblieben. Die zunächst gestellte Diagnose eines als pathologische Fehlbildung gedeuteten Wirbels erwies sich im nachhinein als falsch. Die Spongiosa hat ein unauffälliges und gesundes Erscheinungsbild (BOPP, mdl. Mitt.). Höchstwahrscheinlich sind durch mechanische Verwitterungsvorgänge sowohl der Arcus vertebrae als auch die Processus transversi vom Centrum getrennt worden, wobei sockelartig die umgebende Knochensubstanz mit herausgelöst worden ist. Die noch mit einer intakten Oberfläche versehenen Stümpfe sind als verbliebene Abschnitte zwischen den Fortsätzen zu verstehen. Innerhalb der nordamerikanischen Fossildokumentation ist diese Erosionsform nicht unbekannt (BARNES, mdl. Mitt.).

Vertebrae caudales: Vier eindeutig klassifizierbare Caudalwirbel liegen vor (Abb. 14). Diese wurden nicht in unmittelbarer Nähe des Hauptfundes freigelegt (KLOSTERMANN, mdl. Mitt.) und könnten möglicherweise nicht zum Kervenheimer Individuum gehören.

Im Niederrheingebiet treten häufig Walreste als Streufunde auf (z.B. HEINRICHS 1957, JUX & ROSENBAUER 1959). Oft besitzt das Material eine charakteristische Färbung, die aus dem umgebenden Sediment hervorgeht. Aufgrund der gleichen rotbraunen Farbe wie das Skelett (eingelagert in rotbraune, z.T. braungrau gefärbte marine Feinsande) sind die vier Caudalwirbel mit einer hohen Wahrscheinlichkeit dem Kervenheimer Exemplar zugehörig, zumal die Haiattacken den Lumbal- und Caudalbereich leicht abtrennen und dislozieren konnten (s. Kapitel „Taphonomie“).

Alle Wirbel sind in typischer Weise höher als breit und besitzen als charakteristisches Merkmal die Ausbildung von Hypapophysen auf der Ventralseite des Centrums. Von keinem der Wirbel sind Teile des Arcus vertebrae erhalten geblieben. Ihre Positionen innerhalb des Wirbelsäule sind nicht genau ermittelbar.

In relativ schlechtem Erhaltungszustand ist der drittlangste Yv. (Ter 460-F). Größere Teile sind abgebrochen. Auf der dextralen Seite ist der Processus transversus erhalten; die sinistrale Seite ist teilweise abradiert und mit anhaftendem, verfestigtem Sediment bedeckt, in dem ein Isuriden-Zahn steckt, belassen worden (Abb. 14a). Es handelt sich von den vier überlieferten Caudalwirbeln hier um den am weitesten craniad positionierten.

Der längste unter ihnen (Ter 460-E; Abb. 14b-d) zeigt eine Abflachung der lateralen Flächen. Jeweils im dorsalen und ventralen Teil befindet sich auf jeder Seite ein großes Foramen. Ventral haben sich zwei parallele, crano-caudal verlaufende Längsleisten ausgebildet, die aus einer Verbindung der anterioren und posterioren Hypapophysen resultiert (Abb. 14d). Dazwischen befindet sich eine tiefe, oval-spitz zulaufende Fossa, an deren Leisteninnenrand ebenfalls ein Foramen sichtbar ist. Die Durchbohrungen (Foramen laterale et inferior) kennzeichnen den Durchtritt der aufsteigenden Äste der Arteria caudalis medialis. Die Hypapophysen-Leisten ragen in Cranial- oder Caudalansicht zapfenartig kräftig hervor (Abb. 14b), die einzelnen Facetten sind aus Erhaltungsgründen nicht deutlich lokalisierbar. Die Oberfläche der Leisten ist leicht höckerig, wülstig.

Der zweitlängste Yv. (Ter 460-C) ist morphologisch von dem gerade beschriebenen Objekt nicht verschieden (Abb. 14e-g). Der Wirbel ist allerdings stärker „abgerollt“; die ventralen Hypapophysen treten etwas weniger prominent hervor. Gut zu sehen sind die ventrale Fossa und die Lateralforamen, deren Öffnungswinkel dorsad bzw. ventrad mit jeweils mehr oder weniger deutlich sichtbarer vorgelagerter Rinnenführung für die Arteria caudalis medialis gerichtet sind (Abb. 14f).

Bei dem kürzesten und letzten überlieferten Wirbel handelt es sich bereits um ein Element, welches nicht weit von der Fluke positioniert war (Ter 460-D). Das Centrum zeigt aufgrund stärkerer Abrasion wenig morphologische Feinheiten (Abb. 14h, i). Die schwach konkav geformten Epiphysen sind klar vom übrigen Centrum abgrenzbar. Die Hypapophysen bilden ventral eine Art kurzen rechteckigen Sockel.

Des Weiteren werden neben Knochengrus auch kleinere Wirbelfragmente, die bei der Bergung des Fundes aufgelesen wurden, in der Sammlung des Geologischen Landesamtes NW in Krefeld aufbewahrt.

Unter dem akzessorischen Material befindet sich eine separate Wirbelepiphyse; alle hier beschriebenen Wirbel zeigen synostierte Epiphysen. WHEELER (1930; zit. in SLIJPER 1973)

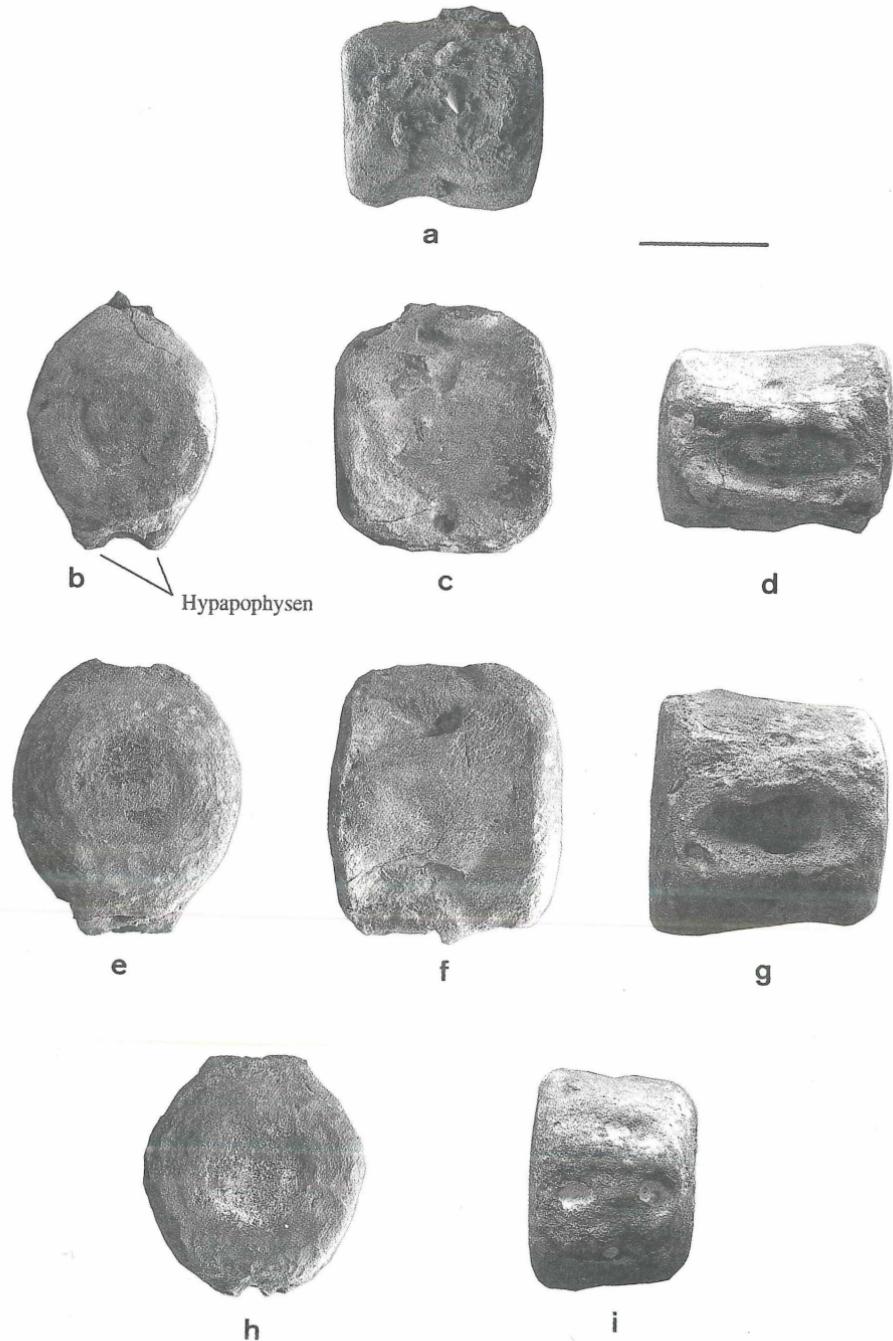


Abbildung 14. ?*Plesiocetus* sp. KK: Vertebrae caudales.

a - Ter 460-F von sinistral; b-d - Ter 460-E von caudal, lateral und ventral; e-g - Ter 460-C von caudal, lateral und ventral; h, i - Ter 460-D von cranial und dorsal.
Maßstab = 10 cm.

demonstriert an rezenten Vertretern der Balaenopteridae, welche nach 2 Jahren ihre Geschlechtsreife erreichen, daß sie im Alter von 6 bis 8 Jahren voll ausgewachsen sind und dann ausschließlich fest verbundene Epiphysen aufweisen. Aus dieser Beobachtung kann gefolgert werden, daß es sich beim Kervenheimer Wal um ein mit hoher Wahrscheinlichkeit voll adultes oder um ein Individuum kurz vor dem Erreichen des Stadiums der maximalen Größe handelt.

Tabelle 2. Maße der Wirbelcentren des *Plesiocetus* sp. KK (in cm; stets median gemessen; die Reihenfolge der Wirbel nach dem 4. Th.v. ist hypothetisch).

Vertebrae cervicales (C.v.):	Länge	Breite	Höhe	
Atlas	8,8	-	11,5	(Ter 460-13)
Axis	8,1	21,4	11,0	(Ter 460-1)
3.	4,6	(15,0)	(11,5)	(Ter 460-6)
4.	4,2	16,3	12,0	(Ter 460-2)
5.	4,9	(15,6)	(12,3)	(Ter 460-8)
6.	4,4	(14,3)	(11,1)	(Ter 460-7)
7.	5,3	15,0	13,0	(Ter 460-3)
Vertebrae thoracales (Th.v.):	Länge	Breite	Höhe	
1.	6,0	15,7	11,7	(Ter 460-4)
2.	6,5	16,8	17,5	(Ter 460-5)
3.	8,6	16,7	10,9	(Ter 460-17)
4.	9,2	17,5	11,4	(Ter 460-16)
5.				
?6.	10,1	16,0	-	(Ter 460-15)
7.				
8.				
9.				
?10.	10,7	-	-	(Ter 460-35)
11.				
12.				
Vertebrae lumbales (Xv.):	Länge	Breite	Höhe	
?	17,3	-	-	(Ter 460-36)
?	18,1	-	-	(Ter 460-51)
?	(20,9)	-	-	(Ter 460-39)
?	19,4	-	-	(Ter 460-A)
?	(18,0)	-	-	(Ter 460-B)
Vertebrae caudales (Yv.):	Länge	Breite	Höhe	
?	14,0	-	-	(Ter 460-F)
?	16,3	13,5	17,0	(Ter 460-E)
?	15,6	17,3	18,7	(Ter 460-C)
?	11,6	15,7	17,0	(Ter 460-D)

Costae:

Das Brustkorbskelett ist nur fragmentarisch überliefert, wobei die Rippen größtenteils vermischt vorliegen, so daß eine detaillierte Beschreibung der unterschiedlich positionierten Rippen in ihrer paarweisen Zusammengehörigkeit oder ihrer Reihenfolge nicht möglich ist. Oft fehlen die vertebralen oder sternalen Enden; der mittlere Abschnitt ist überwiegend starker Kompression ausgesetzt gewesen (Eistransport; s. Kap. „Taphonomie“) und dementsprechend verformt und zerbrochen. Aus diesem Grund ist die folgende Darstellung der Costae stark generalisiert.

Anhand der Überreste kann von einer starken Krümmung im vertebralem Abschnitt unterhalb des Collums und von einer geringeren, mehr oder weniger gleichmäßigen Krümmung im lateralen und sternalen Bereich der Rippen ausgegangen werden (s. Fundskizze, Abb. 2).

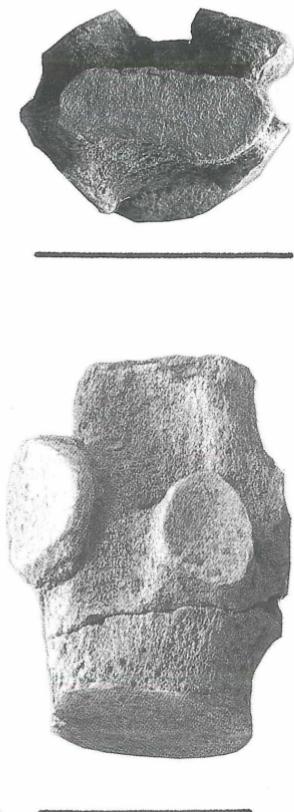


Abbildung 15.

Plesiocetus sp. KK: ein durch Verwitterung (durch den Verlust des Wirbelbogens sowie der Transversalfortsätze bedingte Herauslösung umgebender Knochensubstanz), nicht pathologisch veränderter, eigentümlich gestalteter Wirbel in zwei Ansichten.
Maßstäbe = 10 cm.

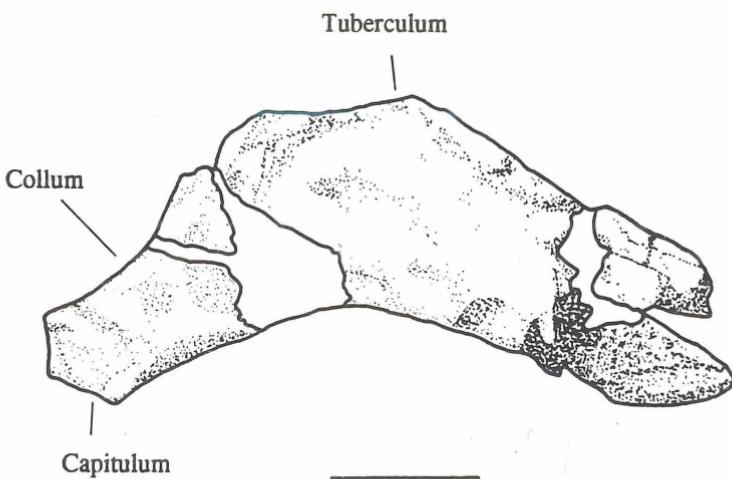


Abbildung 16. *Plesiocetus* sp. KK: Bruchstück des vertebralen Abschnitts einer Rippe (Ter 460-18a). Maßstab = 5 cm.

Der Umriß reicht in der Regel von oval (sternal) bis zu boomerang-ähnlicher (lateral) Abflachung. Das robuste Collum verjüngt sich nach der Abwinkelung gegen das Corpus in zunehmenden Maße und endet in einem leicht verdickten Capitulum mit höckerigem Artikulationsbereich (Ter 460-18a; Abb. 16). Das Tuberculum costae ist bei den wenigen besser dokumentierten Fragmenten wenig prominent.

Der Rumpf des Kervenheimer Wals wurde vermutlich von 11 oder 12 Rippenpaaren umschlossen.

Die Maße sind folgende:

Durchmesser Capitulum 3,8 cm (Ter 460-18a)

größter lateral gemessener Durchmesser einer Rippe 5,8 cm (Ter 460-61)

größter sternal gemessener Durchmesser einer Rippe 9,2 cm (Ter 460-61)

geringster sternaler Durchmesser einer Rippe 3,5 cm (Ter 460-61)

Extremitätskelett:

Scapula: Nur das sinistrale Schulterblatt ist in stark bruchhafter Verformung erhalten und befindet sich in abgeschrägter Position bei dem in Fundsituation präparierten Skelett am hinteren dorso-lateralen Rand des Craniums (Abb. 2, 4, 5). Sichtbar ist die mediale Seite. Es muß daher nach dem Ableben des Individuums zu einem cranialwärtigen Umlappen der Scapula gekommen sein.

Das recht dünne, plattierte Element ist sehr stark zerstückelt und dabei vermutlich leicht antero-posterior gedehnt worden. Die Scapula wirkt ungewöhnlich breit (Abb. 17).

Der anterior weisende Processus coracoideus ist nicht überliefert. Als dem Acromion zugehörig können die Knochenabsplitterungen, die unter dem mittleren Bereich der Margo cranialis hervorstehen, interpretiert werden.

Große Teile aus dem zentralen Bereich der Scapula sind herausgebrochen, besonders direkt oberhalb der Cavitas glenoidalis. Es fehlen auch Begrenzungen im posterioren Bereich der nur schwach konkav gekrümmten Margo vertebralis und dem superiore Abschnitt der Margo caudalis. Margo cranialis und Margo caudalis zeigen eine konkave Linienführung.

Die Cavitas glenoidalis ist leicht konkav eingebuchtet und von ovalem Umriß.

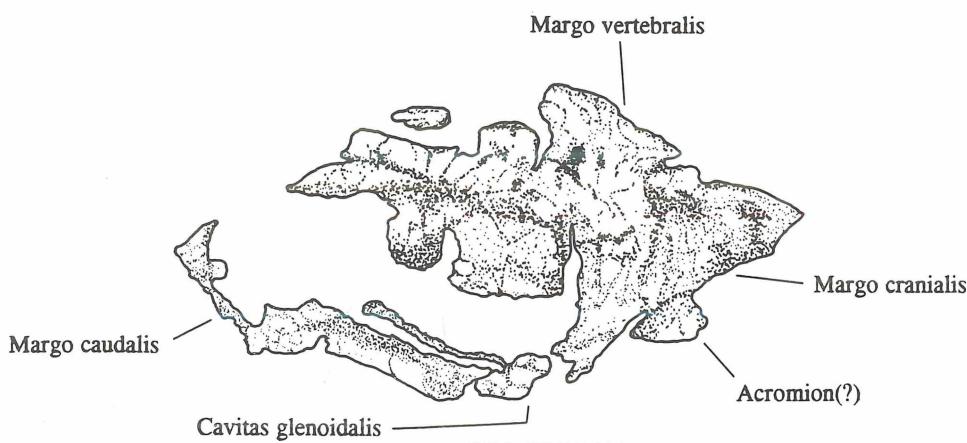


Abbildung 17. *Plesiocetus* sp. KK: sinistrale Scapula in Medialansicht.
Maßstab = 20 cm.

Humerus: Der dextrale Humerus (Ter 460-H) wurde im Planum bei der Bergung des Fundes ca. 4 m NW anterior vom Cranium entfernt entdeckt. Während sein proximaler Abschnitt gut erhalten ist, fehlen die Informationen zum distalen Ende. Der Humerus (Abb. 18, 20a, b) trägt proximal einen kräftig ausgebildeten und lateral mit deutlich ausgeprägten Rand und kurzem Collum gegen die Diaphyse abgegrenzten Caput. Anterior ragt in Medialansicht das Tuberculum majus wie ein auswärts weisender Daumen einer geballten Faust in Dorsalansicht hervor. Die Diaphyse besitzt einen ovalen Umriß mit medio-lateraler Abflachung. Die Margo ulnaris ist schwach kon-

vex eingewölbt. Auf der medialen Seite sind knötchenartige Rauhigkeiten, besonders verstärkt auf der ulnaren Hälfte, zu erkennen. Hier, im mittleren Abschnitt der Diaphyse diente diese kräftige, ausgeprägte Rauhigkeit dem Ansatz des M. teres major, der für die Adduktion und Innenrotation des Humerus verantwortlich war (KLIMA et al. 1980: Fig. 12).

Die laterale Seite des Humerus ist relativ glatt. Während hier Vertreter der Odontoceti oft eine kräftig vorgewölbte Crista für den M. deltoideus besitzen (z.B. FORDYCE 1981), ist diese Ansatzstelle beim Kervenheimer Exemplar unauffällig strukturiert. Relativ gut dagegen präsentiert sich die Ansatzfläche des M. supraspinatus (Abduktion und Außenrotation des Humerus), befindlich auf dem radialen Abschnitt an der Basis des Tuberculum majus.

Da die Epiphysen des Humerus vollständig verwachsen sind, kann von einem geschlechtsreifen Tier ausgegangen werden (BENKE, mdl. Mitt.).

Der sinistrale Humerus (Ter 460-19) ist in seiner Form in sich vollkommen zerstört überliefert.

Epipodium: Die Epipodialelemente (Ter 460-20, Ter 460-57, Ter 460-58, Ter 460-62a), Radius und Ulna, sind nur bruchstückhaft überliefert, als solche kaum mit Sicherheit ansprechbar und entziehen sich demnach einer sinnvollen Beschreibung (vergl. Abb. 20c-f).

Autopodium: Von den distalen Flipperelementen ist nur ein einziger Knochen erhalten geblieben. In der Lumbarregion wurde ein Metacarpale (Ter 460-40) freigelegt. Es besitzt den für diese Elemente typischen in Zylinderform sanduhrartigen Umriß (Abb. 19).

Die Maße sind folgende:

Scapula, sin.:

Breite zwischen Angulus cranialis et caudalis 81,6 cm

Höhe zwischen tiefstem Punkt der Cavitas glenoidalis und Margo vertebralis ca. 31 cm

größter Durchmesser der Cavitas glenoidalis 11,6 cm

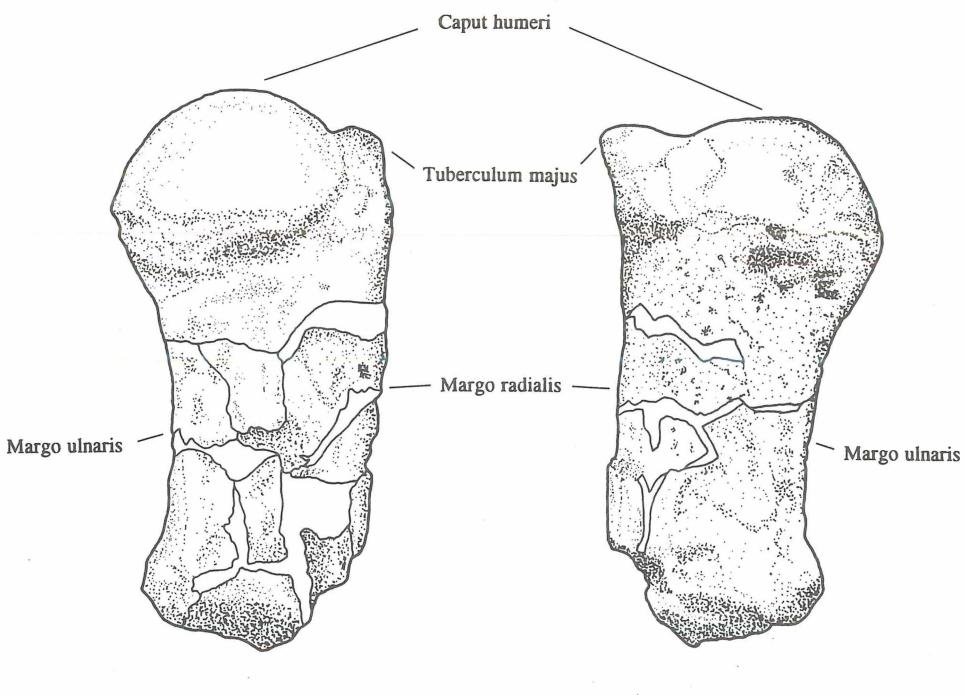


Abbildung 18. *Plesiocetus* sp. KK: dexterer Humerus (Ter 460-H); links von lateral, rechts von medial. Maßstäbe = 5 cm.

Humerus, dext. (Ter 460-H):

maximale Länge 32,0 cm

geringster Durchmesser der Diaphyse 11,8 cm

medianer Umfang der Diaphyse 35,0 cm

maximaler Durchmesser des Caput humeri 14,1 cm

Umfang des Caput humeri 41,6 cm

Metacarpale ?I/II (Ter 460-40):

Länge 8,2 cm

maximale proximale Breite 5,0 cm

maximale mediane Breite 3,7 cm

maximale distale Breite 5,1 cm

medio-laterale Breite im medianen Abschnitt 3,1 cm

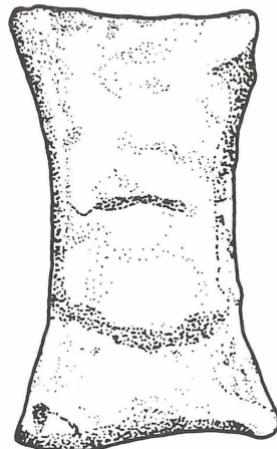


Abbildung 19. *Plesiocetus* sp. KK: Metacarpale I oder II (Ter 460-40).

Maßstab = 3 cm.

3. Vergleiche und Diskussion

3.1 Vorbemerkungen

In der Zeit vor und um die Jahrhundertwende fand bei den Cetaceen ein Heer von Gattungs- und Artnamen seinen Eingang in die Literatur. Es bereitete schon damals große Probleme sich mit dem Material fossiler Bartenwale auseinanderzusetzen. Viele Streu- und Einzelfunde wurden so mit neuen generischen Namen belegt, obwohl sie kaum einen systematischen Wert besitzen. Oft beruhen Artdefinitionen auf nicht-diagnostischem Material.

Bereits ABEL (1938) verurteilte die Anhäufung von Benennungen, die seiner Meinung nach ohne einen ausreichenden Begriffsinhalt erfolgten und bewertete deren systematische Bestimmung und Zuordnung als zum großen Teil „höchst unsicher und fragwürdig“.

Für den systematischen Vergleich nennt ABEL (1938) in erster Linie den Schädelbereich samt Unterkiefer und die Cervicalwirbel als geeignet. Untergeordnet spielen Wirbel anderer Rumpfregionen, die proximalen Enden der Rippen sowie Pro- und Epipodium des Armskeletts eine Rolle.

Häufig werden isolierte Gehörknochen (Bulla tympanica, Perioticum) zu systematischen Bestimmungen herangezogen (z.B. VAN DEINSE 1931, PILLERI 1990a); eine relativ hohe taxonomische Aussagekraft scheinen sie allerdings meistens nur in Verbindung mit weiteren Schädelknochen zu besitzen.

Der Versuch den Kervenheimer Wal in das taxonomische System einzuhängen, erweist sich als besonders schwierige Aufgabe, da zum einen der hier beschriebene Fund teilweise relativ schlecht erhalten ist und zudem bei vielen zu Vergleichen herangezogenen Mysticeti nur das eine oder andere Merkmal überliefert ist, wie z.B. bei den Funden der Antwerpener Sande, die sukzessiv beim Bau des Forts in Einzelteilen geborgen wurden. Ganze Skelette sind rar. Hinzu kommt, daß verschiedene Autoren diese oft nur ungenau stratifizierten Überreste sehr kritisch betrachteten, eine Vielzahl an Übereinstimmungen und Überschneidungen zwischen Arten verschiedener Genera feststellten und dementsprechend unterschiedliche Lösungsvorschläge bezüglich der taxonomischen Beziehungen unterbreiteten (TRUE 1912, WINGE 1921, ABEL 1938, CARETTO 1970). Es wird ersichtlich, daß eine Grundrevision dringend notwendig ist, um ein klares Bild über die systematischen Zusammenhänge zu gewinnen.

Die anschließende Diskussion beschäftigt sich mit 10 Merkmalen, die beim Kervenheimer Wal ausreichend dokumentiert und taxonomisch verwertbar sind und dabei sinnvoll bei entsprechend vorhandenen Vergleichsstücken analysiert und mit diesen korreliert werden können. Der Übersichtlichkeit halber werden diese Merkmale stichwortartig abgehandelt.

Es werden nur Vertreter der Balaenopteridae sowie des Formenkreises der Cetotheriidae und verwandter Gattungen besprochen, dagegen keine Arten aus der Familie der Balaenidae. Letztere

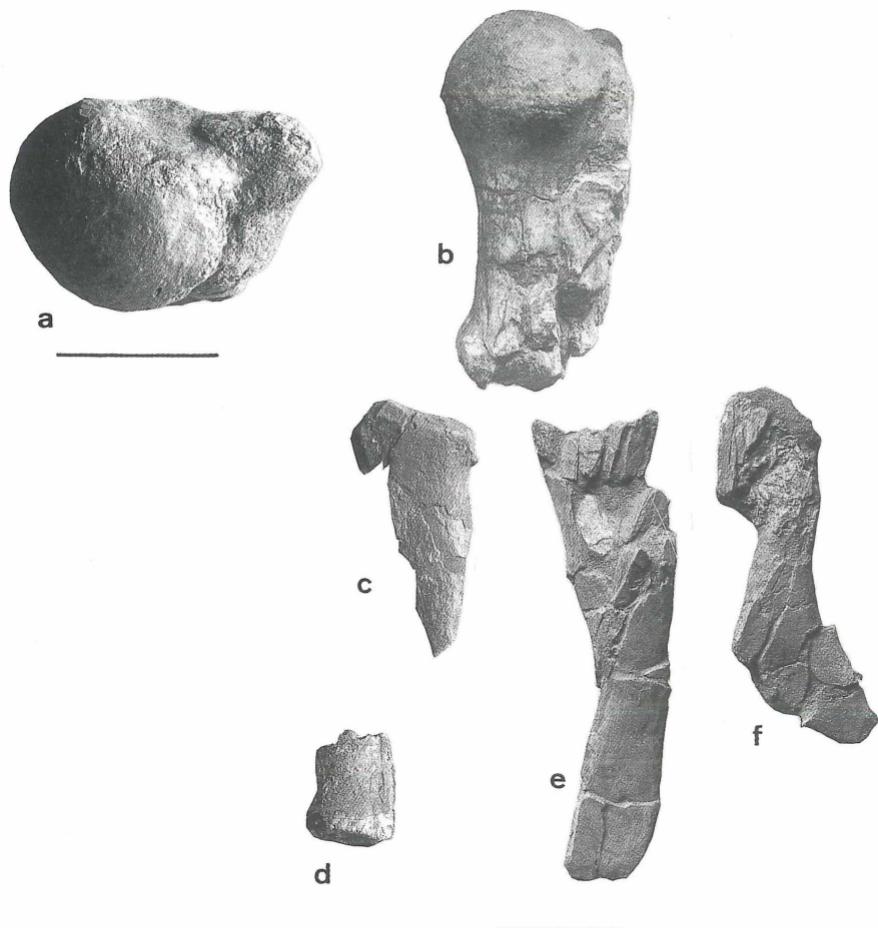


Abbildung 20. *Plesiocetus* sp. KK: Übersicht Extremitätenskelett.
a - Humerus (Ter 460-H) von proximal, b - von lateral; c (Ter 460-20), d (Ter 460-62a) - Ulnarfragmente; e (Ter 460-57), f (Ter 460-58) - Radiusfragmente.
Maßstäbe = 10 cm; der obere gilt nur für a.

scheiden als Verwandte des Kervenheimer Wals durch verschiedene Charakteristika, z.B. die fest miteinander verwachsenen Cervicalwirbel, aus.

Zum Vergleich dienten insgesamt 65 Arten (Abb. 21), die zunächst alphabethisch mit Angaben zum geologischen Alter (bei der ausschließlichen Verwendung von regionalen Einheiten in der Originalliteratur wurde zwecks Korrelation auf die stratigraphischen Vergleichstabellen in KRÖM-MELBEIN 1977: Tab. 18 u.19 zurückgegriffen), zum Umfang der überlieferten Überreste sowie zu wichtigen Abbildungen in der Literatur aufgelistet werden.

Aglaocetus moreni (LYDEKKER 1894); Untermiozän von Patagonien, Argentinien: bekannt sind ein vollständiges Cranium, Dentale (z.B. KELLOGG 1934a: Fig. 1, 2; Pl. 1-4).

Aglaocetus patulus KELLOGG 1968; Untermiozän von Virginia, U.S.A. (Calvert Fm.): bekannt sind Cranium, Wirbel (i.w. KELLOGG 1968: Fig. 74-76; Pl. 51 {figs. 1, 2}, 58-63).

Amphicetus editus VAN BENEDEK 1880; Obermiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Diestien): bekannt sind Bullae und Gehörknöchen, Wirbel, Extremitäten (VAN BENEDEK 1886: Pl. IX-XIII).

Amphicetus later VAN BENEDEK 1880; Obermiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Diestien): bekannt sind Cranial- und Dentaliafragmente, Bullae, Wirbel, Scapula, Humerus (i.w. VAN BENEDEK 1886: Pl. I-III).

Amphicetus rotundus VAN BENEDEN 1880; Obermiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Diestien): bekannt sind Dentaliafragmente, Bullae und Gehörknochen, Wirbel, Extremitäten (i.w. VAN BENEDEN 1886: Pl. XIV-XVIII).

Amphicetus verus VAN BENEDEN 1880; Obermiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Diestien): bekannt sind Dentale, Bullae, Gehörknochen, Wirbel (u.a. VAN BENEDEN 1886: Pl. IV-VIII; SLIJPER 1973: Abb. 97).

Aulocetus calaritanus CAPELLINI 1899; Mittelmiozän von Sardinien: bekannt sind Occipitalregion des Craniums, Wirbelfragmente (i.w. CAPELLINI 1899: Tav. I; PILLERI 1986b: Pl. XIII).

Aulocetus lovisati CAPELLINI 1899; Mittelmiozän von Sardinien: bekannt sind Occipitalregion des Craniums, Dentaliafragmente, Bulla (CAPELLINI 1899: Tav. II; PILLERI 1986b: Pl. XIV).

Aulocetus sammarinensis CAPELLINI 1901; Mittelmiozän von San Marino: bekannt sind Cranium, Dentale, Cervicalwirbel (z.B. CAPELLINI 1901: Tav. I, II; PILLERI 1986b: Pl. XV, XVI).

Balaenoptera acutorostrata cuvieri sensu CARETTO 1970; Pliozän von Piedmont, Italien: bekannt ist ein vollständiges, artikuliertes Skelett (CARETTO 1970: Fig. 4, 5; Tav. 1-16, 19, 20; PILLERI 1987: Fig. 42-45; Pl. LXIV {Fig. 1, 2}, LXV, LXVI). Hierzu wird auch „*Heterocetus guiscardii*“ gezählt (CAPELLINI 1877: Tav. I, Fig. 1-15).

Balaenoptera borealina VAN BENEDEN 1880; Oberpliozän von Belgien (Sables d'Anvers: Scaldisien): bekannt sind Occipitalcondylen, Dentale, Bullae und Gehörknochen, Wirbel, Extremitäten (VAN BENEDEN 1882: Pl. LXVI-LXXV).

Balaenoptera davidsoni (COPE 1872); Oberpliozän von California, U.S.A. (San Diego Fm.): bekannt sind Dentalia (COPE 1896: Pl. XII, Fig. 4; DEMÉRÉ 1986: Fig. 1a-c, 2c, d, 3 a-c).

Balaenoptera floridana KELLOGG 1944; Unterpliozän von Florida, U.S.A. (Bone Valley Fm.): bekannt ist ein komplettes Dentale (KELLOGG 1944: Fig. 5-10, Pl. 6).

Balaenoptera musculoides VAN BENEDEN 1880; Oberpliozän von Belgien (Sables d'Anvers: Scaldisien): bekannt sind Dentaliafragmente, Bullae, Wirbel, Humerus, Phalangen (VAN BENEDEN 1882: Pl. LII-LXV); ?Obermiozän der Niederlande (VAN DEINSE 1931: Afb. 15).

Balaenoptera rostratella VAN BENEDEN 1880; Oberpliozän von Belgien (Sables d'Anvers: Scaldisien): bekannt ist unvollständiges Skelettmaterial (VAN BENEDEN 1882: Pl. LXXXVI-LXXXVI; SLIJPER 1973: Abb. 99, 100 [als *B. emarginata*]; CABANÁS et al. 1961: Fig. 4-29 [Miozän von Córdoba, Spanien]).

Balaenoptera sibbaldina VAN BENEDEN 1880; Oberpliozän von Belgien (Sables d'Anvers: Scaldisien): bekannt sind Cranial- und Gehörknochenfragmente, Wirbel, Costalfragmente (VAN BENEDEN 1882: Pl. XLIX-LI).

Balaenoptera siberi PILLERI 1989; Obermiozän von Peru (Pisco Fm.): bekannt sind vollständige artikulierte Skelette (PILLERI 1989: Abb. 1-3; Taf.I-X; PILLERI 1990b: Taf. I-IX).

Burtinopsis minutus VAN BENEDEN 1880; Oberpliozän von Belgien (Sables d'Anvers: Scaldisien): bekannt sind Cranial- und Dentaliafragmente, Bullae und Gehörknochen, Wirbel, Scapula, Extremitäten (VAN BENEDEN 1882: Pl. XCVII-CII).

Burtinopsis similis VAN BENEDEN 1872; Oberpliozän von Belgien (Sables d'Anvers: Scaldisien): bekannt sind Fragmente der Occipitalregion des Craniums und der Dentalia, Bullae, Wirbel, Extremitäten (VAN BENEDEN 1882: Pl. LXXXVII, LXXXVIII, LXXXIX {Fig. 1-14}, XC-XCVI).

Cetotheriopsis lintianus (VON MEYER 1849); Oberoligozän von Linz, Oberösterreich: bekannt sind ein Hirnschädelfragment, Wirbel (i.w. BRANDT 1873: Taf. XVIII, Fig. 5-11, Taf. XIX; ROTHAUSEN 1971: Taf. 3; FORDYCE 1984: Fig 5B).

Cetotheriopsis tobieni ROTHAUSEN 1971; Oberoligozän von Düsseldorf-Kaiserswerth (Chattium): bekannt ist ein proximales Cranialfragment (ROTHAUSEN 1971: Fig. 2, 3, Taf. 1, 2).

Cetotherium furlongi KELLOGG 1925; Mittelmiozän von California, U.S.A. (Vaqueros Fm.): bekannt ist ein unvollständiges artikuliertes Skelett (i.w. KELLOGG 1925: Fig. 1-6).

Cetotherium maicum SPASSKI 1954; Mittelmiozän des Nordkaukasus, Rußland (Sarmatium): bekannt sind Cranialfragmente, Wirbel, Scapula, Humerus (MCCHEDLIDZE 1984a: Fig. 16, 17; Pl. XIV-XVI; PILLERI 1986a: Abb. 16, 17; Taf. XXVI, Abb. 3, 4).

Cetotherium mayeri BRANDT 1873; Mittelmiozän des Nordkaukasus, Rußland (Sarmatium): bekannt sind unvollständige Skelette und akzessorische Fragmente (BRANDT 1873: Taf. X, XI; TROFIMOV & GROMOVA 1968: Fig. 184, 185; MCCHEDLIDZE 1984a: Pl. XVII-XIX).

Cetotherium priscum (EICHWALD 1840); Miozän von Moldavien/Rußland/Ukraine: bekannt sind Dentalia, Wirbel, Extremitäten (BRANDT 1873: Taf. VII-IX).

Cetotherium rathkei BRANDT 1873; Obermiozän der Umgebung der Krim, Rußland u. Ukraine: bekannt sind Cranial- und Dentaliafragmente, Bullae, Humerusfragment, ?Wirbel (u.a. BRANDT 1873: Taf. I-III; VAN BENEDEN & GERVAIS 1880: Pl. XVII, Fig. 6, 7; ABEL 1914: Taf. VIII; PILLERI 1986a: Abb. 15; Taf. XXV, Abb. 1; PILLERI 1990c: Fig. 6, Pl. 9).

Cophocetus oregonensis PACKARD & KELLOGG 1934; Unter-/Mittelmiozän von Oregon, U.S.A. (Astoria Fm.): bekannt sind ein unvollständiges Cranium, Dentale, Wirbelfragmente, Scapula, Extremitäten (i.w. PACKARD & KELLOGG 1934: Fig. 2-24; Pl. 1-3).

Diorocetus hiatus KELLOGG 1968; Untermiozän von Maryland, U.S.A. (Calvert Fm.): bekannt sind ein unvollständiges Cranium, Wirbel, Scapula (KELLOGG 1968: Fig. 53-72; Pl. 49, 50, 51 {figs. 3, 4}, 52-57).

Halicetus ignotus KELLOGG 1969; Mittelmiozän von Maryland, U.S.A. (Choptank Fm.): bekannt ist ein unvollständiges Skelett (KELLOGG 1969: Pl. 16-25).

Herpetocetus scaldiensis VAN BENEDEN 1872; Mittelmiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Anversien): bekannt sind Cranialfragmente, mehrere Dentaliafragmente, Bullae, Wirbel, Extremitäten (z.B. VAN BENEDEN 1882: Pl. CIII-CIX; ABEL 1938: Fig. 3).

Heterocetus affinis VAN BENEDEN 1880; Obermiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Diestien) und der Niederlande: bekannt sind Cranial- und Dentaliafragmente, Bullae, Extremitäten (u.a. VAN BENEDEN 1886: Pl. XIX-XXIV; VAN DEINSE 1931: Afb. 20).

Heterocetus brevifrons (VAN BENEDEN 1872); Obermiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Diestien) und der Niederlande: bekannt sind Cranial- und Dentaliafragmente, Bullae und Gehörknochen, Wirbel (i.w. VAN BENEDEN 1886: Pl. XXV-XXIX; VAN DEINSE 1931: Afb. 25-27).

Heterocetus sprangi VAN BENEDEN 1886; Obermiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Diestien): bekannt sind Bullae und Gehörknochen, Wirbel, Radius (VAN BENEDEN 1886: Pl. XXX-XXXII; SLIJPER 1973: Abb. 211).

Idiocetus guicciardinii CAPELLINI 1875; Mittelpliozän der Toscana, Italien: bekannt sind Cranialfragmente, Bullae, Wirbel, Rippen (CAPELLINI 1905: Tav. I, II; PILLERI 1987: Fig. 16, 17; Pl. XXVII-XXXI).

Idiocetus laxatus (VAN BENEDEN 1880); Mittelmiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Anversien): bekannt sind ein unvollständiges Cranium, Dentale, Gehörknochen, Wirbel, Humerus (VAN BENEDEN 1886: Pl. LIV-LXIII; SLIJPER 1973: Abb. 210); Obermiozän der Niederlande (VAN DEINSE 1931: Afb. 28).

Idiocetus longifrons VAN BENEDEN 1880; Mittelmiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Anversien): bekannt sind Cranialfragmente, Bullae, Wirbel (VAN BENEDEN 1886: Pl. LXIV-LXIX); ?Mittelpliozän der Niederlande (VAN DEINSE 1931: Afb. 24, 29).

Imerocetus karaganicus MCCHEDLIDZE 1964; Mittelmiozän von Georgien: bekannt sind ein unvollständiges Cranium, Bulla, Wirbel, Extremitätenfragmente (MCCHEDLIDZE 1988: Fig. 13, 14; Pl. X-XII; PILLERI 1986a: Taf. XXVI, Abb. 1, 2).

Isocetus depauwi VAN BENEDEN 1880; Mittelmiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Anversien): bekannt sind ein unvollständiges Cranium, Dentale, Wirbel (VAN BENEDEN 1886: Pl. LXX-LXXV; ABEL 1938: Fig. 4, 5, 6 unten).

Maucicetus brevicollis MARPLES 1956; Unteroligozän von Neuseeland (Waitakian limestone): bekannt sind Wirbel, Scapula, Extremitätenteile (MARPLES 1956: Fig. 4-6).

Maucicetus lophocephalus MARPLES 1956; Unteroligozän von Neuseeland (Kokoamu greensand): bekannt sind Cranial- und Dentaliafragmente, Bullae, Wirbel, Scapularfragmente (u.a. MARPLES 1956: Fig. 1C, 2, 3A-D; Pl. 1; WHITMORE & SANDERS 1976: Fig. 10; FORDYCE 1982b: Fig. 18).

Megaptera affinis VAN BENEDEN 1880; Oberpliozän von Belgien (Sables d'Anvers: Scaldisien): bekannt sind Cranial- und Dentaliafragmente, Bullae und Gehörknochen, Wirbel, Phalangen (i.w. VAN BENEDEN 1882: Pl. XL-XLVIII).

Mesocetus agrami VAN BENEDEN 1884; Mittelmiozän von Kroatien: bekannt sind die Occipitalregion eines Craniums, Bullae, Wirbel (VAN BENEDEN 1884: Pl. I, II).

Mesocetus aquitanicus FLOT 1896; Untermiozän von Les Landes, Frankreich: bekannt sind wenige Cranialfragmente (P-Sq), Dentaliafragmente, Bullae (FLOT 1896: Tab. No. 1; Pl. VII, Fig. 1-6; Pl. VIII, Fig. 3).

Mesocetus argillarius ROTH 1978; Obermiozän von Südjütland, Dänemark: bekannt sind eine proximale Cranialhälfte sowie Dentaliafragmente, Wirbel, Scapularfragmente, Humeri (ROTH 1978: Fig. 2-6).

Mesocetus hungaricus KADIĆ 1907; Obermiozän vom Walbersdorf/Burgenland, Österreich (Tortonium): bekannt sind ein ± vollständiges, aber stark umgelagertes Skelett (KADIĆ 1907: Fig. 3-10, Taf. I-III; PIA 1936: Fig. 11); auch scherhaft bekannt unter dem Namen „Gypsotherium“ (für „Tier aus Gips“; JÁNOSSY, mdl. Mitt.).

Mesocetus latifrons VAN BENEDEN 1880; Mittelmiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Anversien): bekannt sind ein unvollständiges Cranialfragment, Dentaliafragmente, Gehörknochen, Wirbel (i.w. VAN BENEDEN 1886: Pl. L-LIII; SLIJPER 1973: Abb. 96).

Mesocetus longirostris VAN BENEDEN 1880; Mittelmiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Anversien): bekannt sind Cranial- und Dentaliafragmente, Bullae, Gehörknochen, Wirbel, Extremitätenteile (z.B. VAN BENEDEN 1886: Pl. LIV-LXIII); Obermiozän der Niederlande (VAN DEINSE 1931: Afb. 10, 16, 18, 24).

Mesocetus pinguis VAN BENEDEN 1880; Mittelmiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Anversien): bekannt sind Cranial- und Dentaliafragmente, Bullae und Gehörknochen, Wirbel, Scapula (i.w. VAN BENEDEN 1886: Pl. XLII-XLIX).

Mesocetus siphunculus COPE 1895; Untermiozän von Virginia, U.S.A. (Calvert Fm.): bekannt sind Dentale, Wirbel, Humerus (COPE 1896: Pl. XII, Fig. 6; KELLOGG 1968: Fig. 49, 50; Pl. 47).

Metopocetus durinus COPE 1896; Untermiozän von Virginia, U.S.A. (Calvert Fm.): bekannt ist ein Cranialfragment mit Gehörknochen (i.w. COPE 1896: Pl. XI, Fig. 3; KELLOGG 1968: Fig. 51; Pl. 48, figs. 1-5).

Metopocetus vandellii (VAN BENEDEN & GERVAIS 1868); Obermiozän von Portugal (Tortonium): bekannt ist ein unvollständiges Cranium (z.B. VANDELLI 1831: Est. IV; VAN BENEDEN & GERVAIS 1880: Pl. XVII, Fig. 8; BRANDT 1873: Taf. XXIII, Fig. 1-3).

Mixocetus elysius KELLOGG 1934; Obermiozän von California, U.S.A. (Modelo Fm.): bekannt ist ein vollständiges Cranium (i.w. KELLOGG 1934b: Fig. 1-3; Pl. 1).

Otradnocetus viridovi MCCHEDLIDZE 1984; Mittelmiozän vom Nordkaukasus, Rußland (Sarmatium): bekannt sind ein unvollständiges Cranium, Dentale, Wirbel, Extremitätenteile (MCCHEDLIDZE 1984b: Tab. 1-32; PILLERI 1986a: Abb. 18).

Parietobalaena palmeri KELLOGG 1924; Untermiozän von Maryland, U.S.A. (Calvert Fm.): bekannt sind unvollständige Cranien, Bullae, Wirbel (z.B. KELLOGG 1968: Fig. 77-98; Pl. 48 {figs. 6, 7}, 64-67).

Pelocetus calvertensis KELLOGG 1965; Untermiozän von Maryland, U.S.A. (Calvert Fm.): bekannt ist ein ± vollständiges Skelett (i.w. KELLOGG 1965: Fig. 1-28; Pl. 1-21).

Peripolocetus vexillifer KELLOGG 1931; Miozän von California, U.S.A. (Temblor Fm.): bekannt sind Cranialfragmente, Bullae, Gehörknochen, Humerus, Ulnae (KELLOGG 1931: Fig. 89-91).

Pinoecetus polonicus CZYZEWSKA & RYZIEWICZ 1976; Miozän von Polen (Badenium): bekannt sind Cranialfragmente, Dentale, Wirbel, Extremitätenteile (CZYZEWSKA & RYZIEWICZ 1976: Fig. 1-6; Pl. XXIII-XXX).

Piscobalaena nana PILLERI & SIBER 1989; Unterpliozän von Peru (Pisco Fm.): bekannt ist ein ± vollständiges Cranium (PILLERI & SIBER 1989: Abb. 1a; Taf. I-III). Anmerkung: die Pisco Formation reicht über eine Reihe von Lokalitäten vom Mittelmiozän (bis 16 Mio Jahre) bis ins Pliozän (ca. 3,5 Mio Jahre); vergl. DE MUIZON & DEVRIES (1985), ARNTZ (1992).

Plesiocetus brialmonti VAN BENEDEN 1880; Obermiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Diestien), ?Mittelpliozän der Niederlande: bekannt sind Cranialfragmente, Dentale, Bullae, Wirbel, Scapula, Extremitäten (VAN BENEDEN 1885: Pl. I-X).

Plesiocetus burtini (VAN BENEDEN 1872); Obermiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Diestien): bekannt sind Cranialfragmente, Bullae und Gehörknochen, wenige Wirbel (VAN BENEDEN & GERVAIS 1880: Pl. XVI, Fig. 10-16; VAN BENEDEN 1885: Pl. XXVIII-XXX).

Plesiocetus dubius (VAN BENEDEN 1872); Obermiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Diestien) und der Niederlande: bekannt sind Cranial- und Dentaliafragmente, Bullae, Gehörknochen, Wirbel, Scapula, Extremitäten (VAN BENEDEN 1885: Pl. XI-XX);

Plesiocetus dyticus CABRERA 1926; Untermiozän von Patagonien, Argentinien: bekannt ist ein Hirnschädelfragment (i.w. CABRERA 1926: Fig. 3, 4A).

Plesiocetus hupschi (VAN BENEDEN 1872); Obermiozän von Belgien (Sables d'Anvers: Diestien) und Niederlande: bekannt sind Cranialfragmente, Dentale, Bullae, Wirbel, Scapula, Extremitäten (u.a. VAN BENEDEN & GERVAIS 1880: Pl. XVI {Fig. 17-22}, Pl. XVII {Fig. 1-3}; VAN BENEDEN 1885: Pl. XXI-XXVII; SLIJPER 1973: Abb. 98).

Thinocetus arthritus KELLOGG 1969; Mittelmiozän von Virginia, U.S.A. (Choptank Fm.): bekannt ist ein unvollständiges Skelett (i.w. KELLOGG 1969: Fig. 1, 2; Pl. 1-15).

Tiphyocetus temblorensis KELLOGG 1931; Miozän von California, U.S.A. (Temblor Fm.): bekannt sind ein Hirnschädelfragment, Bullae, Sternum, Scapula, Extremitäten (KELLOGG 1931: Fig. 74-88).

Es folgt die systematische Einteilung der untersuchten Mysticeten-Arten nach dem heutigen Kenntnisstand. In dieser Auflistung (Tab. 3) wird angegeben, wieviele von den 10 ausgewählten Merkmalen bei der jeweiligen Art aufgrund des vorliegenden Materials verglichen werden konnten sowie eine Plus/Minus-Statistik über die Gemeinsamkeiten bzw. Unterschiede mit dem Kervenheimer Wal mit arithmetischem Gesamtergebnis. Die Ergebnisse stammen z.T. aus eigenen Beobachtungen (v) sowie aus Literaturaussortierungen. Diese Statistik ist nicht als absolutes Maß bei der Beurteilung der systematischen Stellung des Kervenheimer Exemplars zu bewerten, dazu ist die Anzahl der diskutierten Merkmale bei verschiedenen Arten zu variabel. Außerdem sind eben nur ausgewählte, mit dem Kervenheimer Wal vergleichbare Charakteristika einbezogen worden (s.u.). Viele Merkmale, wie zum Beispiel der Vergleich der Schädeldach- und Occipitalregion, bleiben, da sie an dem hier bearbeiteten Skelett weitgehend zerstört ist, unberücksichtigt.

Außerdem sind alle Merkmale in der Plus/Minus-Statistik gleichberechtigt behandelt worden, ohne auf die in der Komplexität eines Organismus unterschiedliche taxonomische Wertigkeit bestimmter Merkmale einzugehen, bzw., ob ein Merkmal als diagnostisch angesehen werden kann oder nicht. Sie zeigt aber trotzdem deutliche verwandtschaftliche Tendenzen zu bestimmten Formenkreisen auf.

Folgende Merkmale dienen für die dann anschließende Diskussion zum Vergleich: die allgemeine Cranialproportion, die Morphologie der Praemaxillaria, der Umriß des Processus post-glenoidalis des Squamosums, das Involucrum der Bulla tympanica, der Processus mastoideus, die Gestaltung des rostralen Endes der Unterkieferrami, der 2. Cervicalwirbel (Axis), die Position und die Form der Katapophysen vom 7. C.v. bis zum 3.Th.v. sowie die Morphologie der Scapula und des Humerus.

Tabelle 3.

		Anzahl der Merkmale	Korrelation	arithm. Ergebnis
Familia	Balaenopteridae GRAY 1864			
Genus	<i>Balaenoptera</i> LACÉPÈDE 1804			
	<i>Balaenoptera acutorostrata cuvieri</i>	7	+1/-15	-14
v	<i>Balaenoptera musculoides</i>	7	+2/-15	-13
v	<i>Balaenoptera rostratella</i>	7	+3/-15	-12
v	<i>Balaenoptera siberi</i>	6	+1/-11	-10
v	<i>Balaenoptera borealina</i>	5	+1/-13	-12
	<i>Balaenoptera davidsoni</i>	1	0/-1	-1
	<i>Balaenoptera floridana</i>	1	0/-1	-1
v	<i>Balaenoptera sibbaldina</i>	1	0/-3	-3
Genus	<i>Burtinopsis</i> VAN BENEDEN 1872			
v	<i>Burtinopsis similis</i>	5	+5/-7	-2
v	<i>Burtinopsis minutus</i>	5	+1/-14	-13
Genus	<i>Idiocetus</i> CAPELLINI 1876			
v	<i>Idiocetus laxatus</i>	5	+2/-11	-9
	<i>Idiocetus guicciardinii</i>	4	+1/-8	-7
v	<i>Idiocetus longifrons</i>	4	+2/-10	-8
Genus	<i>Megaptera</i> GRAY 1846			
v	<i>Megaptera affinis</i>	4	+2/-8	-6
Genus	<i>Plesiocetus</i> VAN BENEDEN 1859			
v	<i>Plesiocetus dubius</i>	7	+7/-11	-4
v	<i>Plesiocetus hupschi</i>	5	+9/-5	+4
v	<i>Plesiocetus brialmonti</i>	4	+4/-7	-3
v	<i>Plesiocetus burtini</i>	1	+2/-2	0
	<i>Plesiocetus dyticus</i>	1	0/-2	-2
Familia	Cetotheriidae CABRERA 1926			
Genus	<i>Aglaocetus</i> KELLOGG 1934			
	<i>Aglaocetus patulus</i>	5	+3/-15	-12
	<i>Aglaocetus moreni</i>	4	+4/-5	-1
Genus	<i>Aulocetus</i> VAN BENEDEN 1877			
	<i>Aulocetus sammarinensis</i>	4	+1/-7	-6
	<i>Aulocetus calaritanus</i>	3	+3/-7	-4
	<i>Aulocetus lovisati</i>	3	+2/-4	-2
Genus	<i>Cetotheriopsis</i> BRANDT 1871			
	<i>Cetotheriopsis lintianus</i>	1	0/-2	-2
v	<i>Cetotheriopsis tobieni</i>	1	0/-2	-2

		Anzahl der Merkmale	Korrelation	arithm. Ergebnis
Genus	<i>Cetotherium</i> BRANDT 1842			
	<i>Cetotherium mayeri</i>	5	+3/-9	-6
	<i>Cetotherium furlongi</i>	3	+1/-4	-3
	<i>Cetotherium rathkei</i>	3	+2/-6	-4
	<i>Cetotherium maicopicum</i>	1	+1/-2	-1
	<i>Cetotherium priscum</i>	2	0/-6	-6
Genus	<i>Cophocetus</i> PACKARD & KELLOGG 1934			
	<i>Cophocetus oregonensis</i>	6	+5/-10	-5
Genus	<i>Halicetus</i> KELLOGG 1969			
	<i>Halicetus ignotus</i>	4	+4/-6	-2
Genus	<i>Imerocetus</i> MCHELDLIDZE 1964			
	<i>Imerocetus karaganicus</i>	1	+1/-2	-1
Genus v	<i>Isocetus</i> VAN BENEDEK 1880			
	<i>Isocetus depauwi</i>	4	+3/-6	-3
Genus	<i>Otradnocetus</i> MCHELDLIDZE 1984			
	<i>Otradnocetus viridovi</i>	2	+1/-3	-2
Genus	<i>Parietobalaena</i> KELLOGG 1924			
	<i>Parietobalaena palmeri</i>	6	+8/-6	+2
Genus	<i>Pelocetus</i> KELLOGG 1965			
	<i>Pelocetus calvertensis</i>	8	+8/-12	-4
Genus	<i>Peripolocetus</i> KELLOGG 1931			
	<i>Peripolocetus vexillifer</i>	1	0/-3	-3
Genus	<i>Pinocetus</i> CZYZEWSKA & RYZIEWICZ 1976			
	<i>Pinocetus polonicus</i>	6	+5/-9	-4
Genus	<i>Piscobalaena</i> PILLERI & SIBER 1989			
	<i>Piscobalaena nana</i>	4	+4/-9	-5
Genus	<i>Thinocetus</i> KELLOGG 1969			
	<i>Thinocetus arthritus</i>	6	+4/-10	-6
Genus	<i>Tiphycetus</i> KELLOGG 1931			
	<i>Tiphycetus temblorensis</i>	1	0/-1	-1
Familia	<i>incertae sedis</i>			
Genus	<i>Amphicetus</i> VAN BENEDEK 1880			
v	<i>Amphicetus verus</i>	5	+2/-10	-8
v	<i>Amphicetus rotundus</i>	4	+7/-6	+1
v	<i>Amphicetus editus</i>	3	+2/-9	-7
v	<i>Amphicetus later</i>	3	+4/-8	-4
Genus	<i>Diorocetus</i> KELLOGG 1968			
	<i>Diorocetus hiatus</i>	8	+6/-12	-6
Genus	<i>Herpetocetus</i> VAN BENEDEK 1872			
v	<i>Herpetocetus scaldiensis</i>	4	+5/-6	-1
Genus	<i>Heterocetus</i> CAPELLINI 1877			
v	<i>Heterocetus brevifrons</i>	5	+5/-10	-5
v	<i>Heterocetus affinis</i>	4	+4/-8	-4
v	<i>Heterocetus sprangi</i>	2	+1/-6	-5

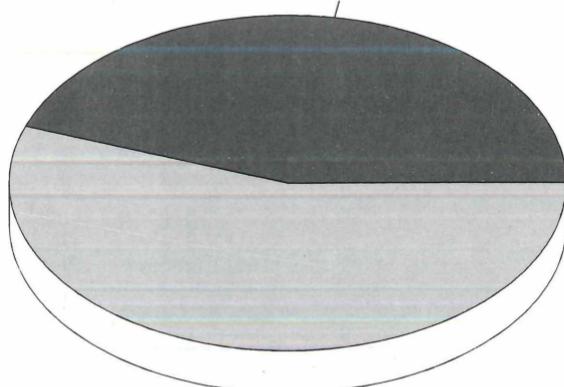
		Anzahl der Merkmale	Korrelation	arithm. Ergebnis
Genus	<i>Mauicetus</i> BENHAM 1939			
	<i>Mauicetus brevicollis</i>	1	0/-1	-1
	<i>Mauicetus lophocephalus</i>	1	0/-2	-2
Genus	<i>Mesocetus</i> VAN BENEDEK 1880			
v	<i>Mesocetus hungaricus</i>	7	+7/-9	-2
v	<i>Mesocetus argillarius</i>	5	+6/-4	+2
v	<i>Mesocetus longirostris</i>	5	+5/-9	-4
v	<i>Mesocetus pinguis</i>	4	+5/-7	-2
v	<i>Mesocetus latifrons</i>	3	+2/-6	-4
	<i>Mesocetus aquitanicus</i>	2	+2/-2	0
	<i>Mesocetus siphunculus</i>	2	+1/-3	-2
	<i>Mesocetus agrami</i>	1	0/-1	-1
Genus	<i>Metopocetus</i> COPE 1896			
	<i>Metopocetus vandellii</i>	2	+2/-2	0
	<i>Metopocetus durinasus</i>	1	0/-2	-2
Genus	<i>Mixocetus</i> KELLOGG 1934			
	<i>Mixocetus elysius</i>	3	+5/-2	+3

Bei den Vergleichen wurden aufgrund ständiger widersprüchlicher Angaben in der Literatur und des offensichtlich nicht wieder aufgefundenen Typusmaterials (hierzu ausführliche Dokumentation in BRANDT 1873:149-157) die Species bzw. das Species-Konglomerat *Plesiocetus cortesii/cuvieri/capellinii* aus dem Pliozän Oberitaliens, obwohl es sich um ursprünglich vollständige Skelette handelte (VON ZITTEL 1923: Fig. 614), ausgeschlossen. Ihre Validität scheint augenblicklich nicht nachprüfbar. VAN BENEDEK (1875) bedauert hierzu BRANDT's Einführung des Gattungsnamens *Cetotheriophanes* und faßt mehrere beschriebene Arten und Überreste zu der einen Art *Plesiocetus cortesii* zusammen. Zunächst CARETTO (1970:63ff) und nachfolgend PILLERI (1987:121) setzen diese Gruppe in Synonymie zu *Balaenoptera acutorostrata cuvieri*.

Originale-Studium

29

/



Literatur-Studium

36

Bearbeitungsart

Abbildung 21.

Kreisdiagramm mit der Anzahl der für die Vergleiche untersuchten Mysticeti aus den Familien der Balaenopteridae und „Cetotheriidae“.

3.2 Allgemeine Cranialproportionen

Für die Beschreibung der allgemeinen Cranialproportionen sind zwei Indices gewählt worden, die bei einer Reihe von Arten meßbar sind. Die Werte sind nach den Angaben in der Literatur abgeleitet worden.

Der Viscerocranial-Index ($I_{pm}:l_{ges}$) beschreibt das Verhältnis der Länge der Praemaxillaria zur Gesamtschädellänge (gemessen bis zu den Occipitalcondylen, soweit ansprechbar). Der zweite Index, hier einfach als Cranial-Index ($b_{max}:l_{ges}$) bezeichnet, ergibt sich aus dem Wert der maximalen Breite im Verhältnis zur Gesamtlänge des Craniums.

Tabelle 4. Viscerocranial-Index, $I_{pm}:l_{ges}$. Die im folgenden mit einem Fragezeichen gekennzeichneten Werte sind aus verschiedenen Gründen nicht exakt ermittelbar (Verdrückung, präparatorische Ergänzungen). Anmerkung: für die Plus/Minus-Statistik wurde der Grenzwert der Bewertung bei 0,77 festgelegt.

<i>Mixocetus elysius</i>	0,81
<i>Aglaocetus moreni</i>	0,79
<i>Plesiocetus</i> sp. KK	? 0,79
<i>Aulocetus sammarinensis</i>	0,78
<i>Pelocetus calvertensis</i>	0,78
<i>Pinocetus polonicus</i>	? 0,77
<i>Diorocetus hiatus</i>	0,76
<i>Mesocetus hungaricus</i>	? 0,76
<i>Balaenoptera siberi</i>	0,76
<i>Cophocetus oregonensis</i>	0,75
<i>Piscobalaena nana</i>	0,75
<i>Aglaocetus patulus</i>	0,74
<i>Cetotherium rathkei</i>	0,74
<i>Metopocetus vandellii</i> (nach PILLERI & PILLERI 1989)	0,74
<i>Balaenoptera acutorostrata</i> <i>cuvieri</i> sensu CARETTO (1970)	? 0,74
<i>Cetotherium furlongi</i>	0,73
<i>Parietobalaena palmeri</i>	0,72
<i>Mauicetus lophocephalus</i>	? 0,63

Tabelle 5. Cranial-Index, $b_{max}:l_{ges}$. Anmerkung: für die Plus/Minus-Statistik wurde der Grenzwert der Bewertung bei 0,42 festgelegt.

<i>Balaenoptera siberi</i>	0,60
<i>Aulocetus sammarinensis</i>	0,57
<i>Cophocetus oregonensis</i>	0,53
<i>Balaenoptera acutorostrata</i> <i>cuvieri</i> sensu CARETTO (1970)	0,52
<i>Cetotherium furlongi</i>	? 0,50
<i>Pelocetus calvertensis</i>	0,50
<i>Aglaocetus patulus</i>	0,49
<i>Aglaocetus moreni</i>	0,46
<i>Pinocetus polonicus</i>	? 0,45
<i>Mauicetus lophocephalus</i>	? 0,44
<i>Cetotherium rathkei</i>	0,41
<i>Diorocetus hiatus</i>	0,41
<i>Mixocetus elysius</i>	0,41
<i>Parietobalaena palmeri</i>	0,41
<i>Metopocetus vandellii</i>	0,39
<i>Mesocetus hungaricus</i>	? 0,39
<i>Piscobalaena nana</i>	0,38
<i>Plesiocetus</i> sp. KK	0,36

Der Kervenheimer Wal, *Plesiocetus* sp. KK, besitzt einen kürzeren Hirnschädel als die meisten anderen Arten. Hier nehmen die Praemaxillaria ungefähr 4/5 der Gesamtschädellänge ein. Ein genauer Blick auf Tabelle 4 läßt erkennen, daß dieser Index in Bezug auf eine taxonomische Zuordnung wenig aussagekräftig ist. Eine Ordnung nach bestimmten Gattungen oder nach dem Alter der Fossilien ist nicht ersichtlich, mit Ausnahme des noch recht primitiven *Mauicetus lophocephalus*. Dieser besitzt die deutlich kürzesten Praemaxillaria.

In Tabelle 5 fällt auf, daß der Kervenheimer Wal auch hier eine Randstellung einnimmt, einen im Verhältnis zu anderen Vertretern sehr schlanken Schädel besitzt und in diesem Wert nahe dem *Piscobalaena nana* und dem mitteleuropäischen *Mesocetus hungaricus* steht. Letzterer ist allerdings sehr stark ergänzt worden (s. S. 36). Grundsätzlich ist keine eindeutige Entwicklungstendenz zu einem mehr breiten oder mehr schlanken Schädelbau erkennbar. Die morphologische Gestaltung ist sicherlich von funktionsmorphologischen und ökologischen Gesichtspunkten abhängig. Zu bemerken ist lediglich, daß beide progressiven hier erfaßten Vertreter des Genus *Balaenoptera* einen relativ breiten und kurzen Schädel besitzen.

3.3 Praemaxillare

Ein gut verifizierbares Merkmal stellt die Morphologie und Ausdehnung der Fossa mesorostralis im posterioren Abschnitt der Praemaxillaria dar. Die Ausdehnung kann nur als relativer Wert angesehen werden, da aufgrund der unterschiedlichen Erhaltungszustände und der in der Literatur oft wiedergegebenen rekonstruierten Formen ein genauer anteriorer Fixpunkt des Auseinanderweichens der Praemaxillaria nicht ermittelt werden kann. Dem Index liegt die Berechnung der antero-posterioren Ausdehnung der Fossa mesorostralis, einschließlich der Nasalia, bzw. wenn nicht erhalten, die Länge der Fläche bis zum caudalen Ende der Praemaxillaria, durch die Gesamtlänge des Schädels ($l_{fm+n}:l_{ges}$; Tab. 6) zugrunde.

Zunächst zu den morphologischen Besonderheiten: beim Kervenheimer Wal sind die sehr schlanken Praemaxillaria im rostralen Abschnitt schwach lateral verbreitet, während sie nach relativ konstanter Breite im mittleren Abschnitt dann im Bereich der verhältnismäßig kurzen, linsenförmigen Fossa mesorostralis im posterioren Viertel sprunghaft ausdünnen.

Balaenoptera acutorostrata cuvieri, nach CARETTO (1970: Fig. 5; Tav. 2), PILLERI (1987: Fig. 44):

Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: extrem lange Fossa mesorostralis; Praemaxillaria sehr schmal in gesamter Länge, dabei mit fast parallelen Lateralkanten; posteriore Fortsätze (Processus facialis) knicken am anterioren Beginn der Nasalia nach medial ein.

Pinocetus polonicus, nach CZYZEWSKA & RYZIEWICZ (1976: Fig. 1):

Gemeinsamkeiten: Praemaxillare sehr schlank, anterior verbreitert; Unterschiede: caudale, die Fossa begrenzende Fortsätze der Praemaxillaria verjüngen sich nicht; in rekonstruierter Form mit ca. halber Schädellänge sehr weit ausgedehnte Fossa mesorostralis.

Diorocetus hiatus, nach KELLOGG (1968: Fig. 53, 54; Pl. 49, 50):

Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: Praemaxillaria mit äußerst schlankem Habitus, auch rostral; die Fossa mesorostralis begrenzenden Äste weiter lateral divergierend; weit anterior verlängerte, langgezogene Fossa mesorostralis.

Aulocetus sammarinensis, nach CAPELLINI (1901: Tav. II, Fig. 2), PILLERI (1986b: Pl. XV):

Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: Praemaxillaria rostral nicht verbreitert; posterior „umfassen“ die Processus facialis der Praemaxillaria die Nasalia wie eine Zange; Fossa mesorostralis weit anterior reichend und torpedoförmig, nimmt ca. 1/3 der Gesamtschädellänge ein.

Balaenoptera siberi, nach PILLERI (1989: Abb. 3; Taf. I, III):

Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: Praemaxillaria rostral kaum verbreitert, divergieren im Bereich der Fossa mesorostralis stärker nach lateral; Fossa mesorostralis relativ lang in Bezug zum verkürzten, massiven Cranium.

Pelocetus calvertensis, nach KELLOGG (1965: Fig. 1; Pl. 1), FORDYCE (1980: Fig. 1):

Gemeinsamkeiten: Praemaxillaria rostral verbreitert, Fossa mesorostralis ± kurz, linsenförmig und wenig lateral verbreitert; Unterschiede: Praemaxillaria in posteriorer Richtung kontinuierlich verjüngend und rostral leicht ventrad geneigt.

Piscobalaena nana, nach PILLERI & SIBER (1989: Taf. I):

Teile der Praemaxillaria fehlen (!), jedoch gute Abdrücke vermitteln ein befriedigendes Bild für eine Rekonstruktion; Gemeinsamkeiten: Praemaxillaria rostral verbreitert; Fossa mesorostralis ±

kurz, nur geringfügig lateral verbreitert; Unterschiede: Praemaxillaria vermutlich sigmoidal stärker gebogen, werden caudal kontinuierlich schmäler; anterior ebenfalls median geöffnet (Hälften der Praemaxillar-Gesamtlänge).

Aglaocetus moreni, nach KELLOGG (1934a: Fig. 1; Pl. 1), MARPLES (1956: Fig. 1D), PILLERI & PILLERI (1989: Abb. 9):

Gemeinsamkeiten: Praemaxillaria rostral verbreitert; Fossa mesorostralis im Verhältnis nur unbedeutend länger und nicht laterad ausdehnend; Unterschiede: nur geringfügige Verjüngung im caudalen Abschnitt der Praemaxillaria.

Parietobalaena palmeri, nach KELLOGG (1968: 77, 78; Pl. 64, 65), PILLERI & PILLERI (1989: Abb. 8):

Gemeinsamkeiten: Praemaxillaria schlank, rostral verbreitert und caudal verjüngend; verhältnismäßig kurze Fossa mesorostralis (<1/3); Unterschiede: keine sprunghafte Verjüngung der caudalen Processus facialis.

Cephocetus oregonensis, nach PACKARD & KELLOGG (1934: Fig. 2), PILLERI & PILLERI (1989: Abb. 9):

Gemeinsamkeiten: Praemaxillare mit rostraler Verbreiterung; Fossa mesorostralis relativ kurz im Verhältnis zur Gesamtlänge des Schädels; Unterschiede: Praemaxillare in Längserstreckung stärker geschwungen (=> laterale Ausdehnung der Fossa mesorostralis etwas größer) und im caudalen Bereich ohne auffällige Verjüngung.

Aglaocetus patulus, nach KELLOGG (1968: Fig. 74; Pl. 58):

Gemeinsamkeiten: Praemaxillaria leicht rostral verbreitert; Fossa mesorostralis relativ kurz; Unterschiede: Praemaxillaria in Dorsalansicht wellenartig geschwungen und in caudaler Richtung allmählich verjüngend; Fossa mesorostralis weit lateral ausladend.

Mixocetus elysius, nach KELLOGG (1934b: Fig. 1; Pl. 1), PILLERI & PILLERI (1989: Abb. 9):

Gemeinsamkeiten: Praemaxillaria rostral verbreitert, caudal sehr schmal werdend; Fossa mesorostralis sehr kurz; Unterschiede: Fossa mesorostralis weiter laterad ausgedehnt.

Cetotherium furlongi, nach KELLOGG (1925: Fig. 1):

Nur posteriore Hälften erhalten (!); Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: Praemaxillaria äußerst schmal, divergieren im Bereich der Fossa mesorostralis stark nach lateral.

Tabelle 6. Rostro-caudale Ausdehnung der Fossa mesorostralis, incl. Nasalia durch die Gesamtlänge des Schädels, l_{fm+n}/l_{ges} . Anmerkung: für die Plus/Minus-Statistik wurde der Grenzwert der Bewertung bei 0,33 festgelegt.

<i>Balaenoptera acutorostrata cuvieri</i> sensu CARETTO (1970)	0,56
<i>Pinocetus polonicus</i>	? 0,53
<i>Diorocetus hiatus</i>	0,47
<i>Aulocetus sammarinensis</i>	0,35
<i>Balaenoptera siberi</i>	0,35
<i>Pelocetus calvertensis</i>	0,30
<i>Piscobalaena nana</i>	0,30
<i>Aglaocetus moreni</i>	0,30
<i>Parietobalaena palmeri</i>	0,29
<i>Cephocetus oregonensis</i>	0,27
<i>Aglaocetus patulus</i>	0,26
<i>Mixocetus elysius</i>	0,24
<i>Plesiocetus</i> sp. KK	? 0,23

Der Kervenheimer Wal zeichnet sich durch eine im Vergleich sehr kurze Fossa mesorostralis aus. Insgesamt bestehen die größten Affinitäten ausschließlich zu nordamerikanischen Vertretern, zu *Parietobalaena palmeri*, *Aglaocetus moreni*, *Mixocetus elysius* und zu *Pelocetus calvertensis*, insbesondere in den Merkmalen der rostral verbreiterten Praemaxillaria und der relativ kurzen Fossa mesorostralis. Der Hauptunterschied zu *Parietobalaena palmeri*, *Aglaocetus moreni* und *Pelocetus calvertensis* besteht in der nur geringen oder kontinuierlichen, nicht sprunghaften Verjüngung des caudalen Praemaxillare-Abschnittes (Processus facialis).

Keine Gemeinsamkeiten existieren zu *Balaenoptera*, *Aulocetus* und *Diorocetus*.

3.4 Squamosum: Umriß des Processus postglenoidalis

Eine befriedigende Art des Vergleichs erlaubt die Morphologie, bzw. der Umriß des Squamosums in posteriorer Ansicht, genauer des Processus postglenoidalis (Abb. 22). Hierzu wird der mathematisch ermittelte Winkel zwischen Margo medialis und Facies lateralis in posteriorer Ansicht genutzt sowie die beschreibende Form des Angulus inferior.

Cetotherium rathkei, nach BRANDT (1873: Taf. I, Fig. 5), PILLERI (1986a: Abb. 15c): vollkommen gerundet, wie vertikal stehendes Oval.

Cetotherium mayeri, nach BRANDT (1873: Taf. XI, Fig. 3): zapfenförmig gerundet, vertikal stehendes Oval.

Aglaocetus patulus, nach KELLOGG (1968: Fig. 75): zungenförmig infero-lateral weisend, gut gerundet, mit superiorer Aufwölbung.

Mesocetus latifrons, auch VAN BENEDEK (1886: Pl. LI, Fig. 1): weich gerundet, superior dachgiebelartig aufgewölbt.

Parietobalaena palmeri, nach KELLOGG (1968: Fig. 80, 81), PILLERI & PILLERI (1989: Abb. 8): in spitzem Winkel gerundet, Beilform.

Plesiocetus dubius, auch VAN BENEDEK (1885: Pl. XII, Fig 1): beilartig („paläolithische Steinaxt“), spitz zulaufend gerundet, stark lateral hervorspringender Processus zygomaticus.

Plesiocetus sp. KK: keilförmiger Umriß mit spitzem, aber abgerundetem Winkel.

Metopocetus vandellii, nach VANDELLI (1831: Est. IV, Fig. 9), BRANDT (1873: Taf. XXIII, Fig 3): axt- oder beilförmig, gerundet, stehendes Oval.

Piscobalaena nana, nach PILLERI (1989: Taf. IIb, c): gerundet, Winkel durch Ausbildung einer inferioren Kante (Runen-S-förmigem Verlauf der Margo medialis) nach lateral verschoben.

Mixocetus elysius, nach KELLOGG (1934b: Fig. 2): Angulus inferior hakenförmig medial weisend, spitz.

Mesocetus argillarius: erodiert, vermutlich gerundet, superior mit leichter Aufwölbung.

Diorocetus hiatus, nach KELLOGG (1968: Fig. 56), PILLERI & PILLERI (1989: Abb. 8): in spitzem Winkel gerundet, annähernd Beilform.

Heterocetus brevifrons, auch VAN BENEDEK (1886: Pl. XXVI, Fig. 1): spitz, gerundet, faustkeilartig, superior aufgewölbt.

Mesocetus hungaricus: vermutlich halbkugelige Rundung (ca. 30% des Angulus-Bereiches besteht aus Gips!).

Idiocetus longifrons, auch VAN BENEDEK (1886: Pl. LXVI, Fig 1): stark abgestumpfte Spitze, superior leicht wulstartig erhöht.

Idiocetus laxatus, auch VAN BENEDEK (1886: Pl. LVIII, Fig 1): inferiore Abflachung des Angulus.

Balaenoptera siberi: weiche, in der Breite gedehnte Rundung.

Pelocetus calvertensis, nach KELLOGG (1965: Fig. 2): weich gerundet, fast rechtwinkelig, Beilform mit dorsalem „Hügel“.

Cetotheriopsis tobieni, auch ROTHAUSEN (1971: Taf. 1, Fig. 3): weit lateral gerückt, Angulus inferior stumpf, Margo medialis weist inferior, Facies lateralis als einheitliche, dorsal weisende Rundung.

Aglaocetus moreni, nach KELLOGG (1934a: Pl. 4): Angulus inferior gerundet, superior unregelmäßig aufgewölbt.

Plesiocetus dyticus, nach CABRERA (1926: Fig. 4A): Angulus inferior in spitzem Winkel gerundet.

Cetotheriopsis lintianus, nach ROTHAUSEN (1971: Taf 3, Fig 10): Angulus inferior in stumpfem Winkel vollkommen gerundet.

Cophocetus oregonensis, nach PACKARD & KELLOGG (1934: Fig. 3; Pl. 1): vollkommene Rundung, lappenartig.

Aulocetus sammarinensis, nach CAPELLINI (1901: Tav. II, Fig 2), PILLERI (1986b: Pl. XVI, Fig. 2): weiche Rundung, praktisch kein „Angulus“.

Aulocetus lovisati, nach CAPELLINI (1899: Tav. II, Fig 4), PILLERI (1986b: Pl. XIV, Fig. 4): abgebrochen, Angulus inferior mit vermuteter Rundung, superior geringfügig gewölbt.

Tabelle 7. Winkel zwischen Margo medialis und Facies lateralis des Processus postglenoidalis in der Norma caudalis.

<i>Cetotherium rathkei</i>	23°	<i>Mesocetus hungaricus</i>	71°
<i>Cetotherium mayeri</i>	39°	<i>Idiocetus longifrons</i>	73°
<i>Aglaocetus patulus</i>	45°	<i>Idiocetus laxatus</i>	75°
<i>Mesocetus latifrons</i>	48°	<i>Balaenoptera siberi</i>	77°
<i>Parietobalaena palmeri</i>	52°	<i>Pelocetus calvertensis</i>	80°
<i>Plesiocetus dubius</i>	55°	<i>Cetotheriopsis tobieni</i>	81°
<i>Plesiocetus</i> sp. KK	59°	<i>Aglaocetus moreni</i>	? 87°
<i>Metopocetus vandellii</i>	65°	<i>Plesiocetus dyticus</i>	89°
<i>Piscobalaena nana</i>	66°	<i>Cetotheriopsis lintianus</i>	92°
<i>Mixocetus elysius</i>	68°	<i>Cophocetus oregonensis</i>	95°
<i>Mesocetus argillarius</i>	70°	<i>Aulocetus sammarinensis</i>	97°
<i>Diorocetus hiatus</i>	70°	<i>Aulocetus lovisiati?</i>	114°
<i>Heterocetus brevifrons</i>	71°		

Es zeigen sich aufgrund der keilförmigen Ausprägung und der relativ geringen Abweichung der Winkel des Angulus inferior eine große Ähnlichkeit mit *Plesiocetus dubius* aus dem Obermiozän von Belgien und den nordamerikanischen Vertretern *Parietobalaena palmeri* und *Diorocetus hiatus* aus dem Untermiozän der Ostküste der U.S.A. Sehr verschieden vom Kervenheimer Wal sind die Squamosi bei der osteuropäischen Gattung *Cetotherium* (besonders kleiner Winkel) und dem italienischen *Aulocetus* (sehr großer Winkel).

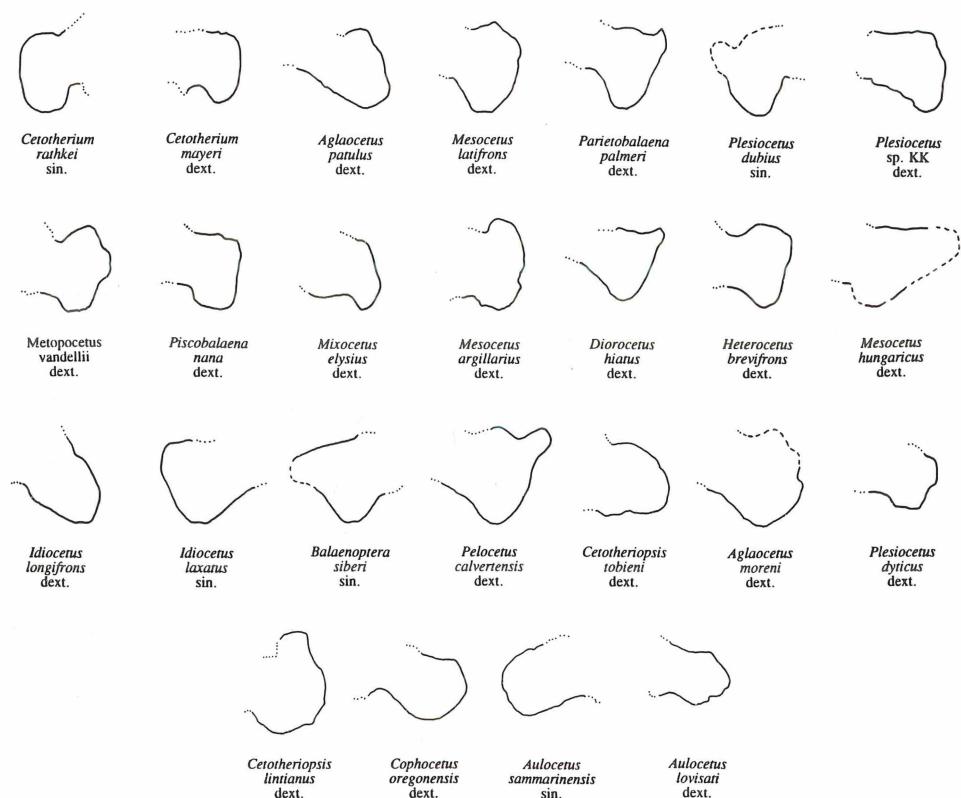


Abbildung 22. Umrisse des Processus postglenoidalis (Squamosum) von den diskutierten Mysticeti in Caudalansicht (nicht maßstabsgetreu).

3.5 Involucrum der Bulla tympanica

Ein brauchbares Merkmal für die systematische Eingliederung auf Gattungsniveau ist die Morphologie der Bulla tympanica. Sie ist, wie bei rezenten Bartenwalen festgestellt wurde, bereits in juvenilem Stadium annähernd vollständig ausgewachsen (BECHER, mdl. Mitt.). Allerdings ist die Skulptur im subadulten Stadium schwächer und die Knochensubstanz noch dünner ausgebildet. Die aus äußerst dichtem Knochenmaterial bestehende Bulla tympanica dient in der Gehörregion als „resonance box“ (MCCHEDLIDZE 1984a:75), die mit dem Perioticum durch zwei Pedikel verbunden ist.

Grundsätzlich sind Bullae allerdings nur sinnvoll interpretierbar, wenn mehrere Exemplare einer Art bekannt sind. Eine Variation fängt bereits bei ein und demselben Individuum an: im rezenten Bereich sind beide Bullae nicht unbedingt bilateralsymmetrisch. Schon BRANDT (1873:74) erkannte dieses Problem bei seiner Beschreibung des *Cetotherium rathkei*. Ein Sexual-dimorphismus wird vermutet, ist aber bislang nicht genauer untersucht worden (BECHER, mdl. Mitt.).

Im folgenden wird in der Diskussion nur auf die Form und Skulptur des Involucrums eingegangen, da dieses das einzige überlieferte Element beim Kervenheimer Fund darstellt.

Verglichen wird der morphologische Gesamteindruck, die cerebrale und die ventrale Skulptur, sofern bei unzerstörten Bullae nicht durch die „Schale“ verdeckt, sowie die Ausbildung des medial gelegenen Sulcus. Der charakteristische Wirbel, der Pediculus posterior, ist bei vielen Formen abrasiert worden, so daß keine gleichmäßige Beurteilung der individuellen Größe und der Art der Eindrehung möglich ist.

Für das Involucrum des *Plesiocetus* sp. KK sind folgende Merkmale charakteristisch: medio-posteriore Aufblähung fast vollendet kugelförmig; übergangslose Verjüngung ohne abgesetzten „Knick“ in antero-lateraler Richtung bei bananenartiger Krümmung; cerebrale Skulptur aus supero-inferior verlaufenden „weichen“, walnußartigen Falten (die gleiche Skulptur ist ventral kräftiger ausgeprägt); Unterseite mit zeigefingerbreitem, gut ausgebildeten Sulcus und teilweise schwach angedeuteter Narbung.

Plesiocetus brialmonti (s. auch VAN BENEDEK 1885: Pl. II):

Gemeinsamkeiten: Involucrum verjüngt sich gleichmäßig; Skulptur cerebral und ventral aus schwacher, wellenartiger Fältelung; gut ausgebildeter Sulcus; Unterschiede: cerebrale Aufblähung stärker.

Plesiocetus hupschi (s. auch VAN BENEDEK 1885: Pl. XXII, Fig. 1-5):

Gemeinsamkeiten: Verjüngung kontinuierlich, cerebral stark aufgebläht; Sulcus breit und genarbt; Unterschiede: Involucrum relativ kurz, dick und kompakt; Skulptur schwächer (abgerollt?).

Mesocetus aquitanicus (FLOT 1896: Pl. VII, Fig. 3,4):

Gemeinsamkeiten: Verjüngung graduell; Aufblähung cerebral relativ kräftig; Unterschiede: cerebrale Falten und Furchen sehr kräftig ausgebildet und eng zueinanderstehend.

Megaptera affinis (s. auch VAN BENEDEK 1882: Pl. XLIII Fig. 1-4):

Gemeinsamkeiten: das Involucrum zeigt in Cerebalansicht eine relativ kontinuierliche Verjüngung von der medio-posterioren Aufblähung zur antero-lateralen „Spitze“; die cerebrale Oberfläche ist glatt mit größeren, „weichen“ Falten; Unterschiede: kein Sulcus.

Aulocetus lovisati (CAPELLINI 1899: Tav. II, Fig. 5-10; PILLERI 1986b: Pl. XIV, Fig. 5-10):

Gemeinsamkeiten: Verjüngung des Involucrums gleichmäßig; deutliche cerebrale Skulptur aus schmalen Falten; Unterschiede: Sulcus sehr stark reduziert.

Plesiocetus burtini (s. auch VAN BENEDEK 1885: Pl. XXIX, Fig. 2-14):

Gemeinsamkeiten: Involucrum verjüngt sich relativ gleichmäßig; cerebral stark aufgebläht; Unterschiede: cerebrale Skulptur etwas zurücktretend im Bereich der Aufblähung; Sulcus posterior sehr breit, sich anterior keilförmig verjüngend.

Mesocetus hungaricus (KADIĆ 1907: Fig. 3):

Anmerkung: Verbleib der Bullae unbekannt. Die ursprünglich isoliert aufbewahrten Stücke (zum Typus-Skelett, MTTM V.79.118 gehörig) sind weder im Ungarischen Naturhistorischen Museum (Magyar Természettudományi Múzeum), noch beim Ungarischen Geologischen Dienst in Budapest auffindbar gewesen. Sie sind vermutlich bei der mehrfachen Um- und Auslagerung während der Sozialistischen Ära verloren gegangen (KORDOS, mdl. Mitt.).

Gemeinsamkeiten: cerebrale Skulptur aus feinen Linien und Furchen; ventral mit weiten, weichen Wellen; Unterschiede: schwach stufenartige Verjüngung des Involucrums; Sulcus flach mit runzeliger Innenfläche.

Parietobalaena palmeri (KELLOGG 1968: Fig. 85, 86; PILLERI 1990a: Abb. 6):

Gemeinsamkeiten: kontinuierliche Verjüngung; Unterschiede: cerebral kaum Skulptur im Bereich der Aufblähung, in anteriorer Richtung mit weichen Linien/Falten ausgestattet.

Plesiocetus dubius (s. auch VAN BENEDEEN 1885: Pl. XIV):

Gemeinsamkeiten: Verjüngung kontinuierlich oder mit einer leichten Stufe; Sulcus breit; Unterschiede: Aufblähung auf der cerebralen Seite wirkt ein wenig rechteckig; cerebrale Falten nur im antero-lateralen Bereich, sonst relativ glatt; Involucrum ventral glatt.

Diorocetus hiatus (KELLOGG 1968: Pl. 52, Fig. 2-4):

Gemeinsamkeiten: Verjüngung graduell; Unterschiede: cerebrale Aufblähung kantig mit medio-posteriorem Vorsprung; Skulptur undeutlich; Sulcus extrem flach.

Pelocetus calvertensis (KELLOGG 1965: Fig. 4, Pl. 3, Fig 3-4):

Gemeinsamkeiten: relativ graduell, ganz leicht gewellte Verjüngung; Unterschiede: Involucrum relativ kurz und hoch; cerebral engständig gefurcht.

Thinocetus arthritus (KELLOGG 1969: Pl. 2, Fig 6-8):

Gemeinsamkeiten: graduelle, relativ steile Verjüngung; Unterschiede: Involucrum relativ kurz und hoch; cerebral stark und eng gefurcht, an der Aufblähung wurzelartig nach medial verzweigend.

Balaenoptera acutorostrata cuvieri (sensu CARETTO 1970: Tav. 20, Fig. 2-11; PILLERI 1987: Fig. 42a-c):

Gemeinsamkeiten: Verjüngung graduell; Unterschiede: cerebrale Skulptur sehr schwach erkennbar, unauffällig; kein Sulcus, sondern medialer Grat.

Heterocetus affinis (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. XX):

Gemeinsamkeiten: Involucrum verjüngt sich mehr oder weniger gleichmäßig; Unterschiede: cerebrale Skulptur aus rauen Streifen/Falten; Sulcus schwach und relativ schmal.

Mesocetus longirostris (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. XXXV, Fig. 2-12):

Gemeinsamkeiten: in Cerebralansicht sehr gleichmäßige, graduelle Verjüngung (nicht VAN DEINSE 1931: Afb. 24); Unterschiede: cerebral sehr feine Striemung; ventral glatt; Sulcus sehr breit und flach.

Mesocetus pinguis (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. XLIII, Fig. 1-14):

Gemeinsamkeiten: Verjüngung des Involucrum gleichmäßig; Unterschiede: Aufblähung regelmäßig abgesetzt (pilzartig?!); cerebral feine linierte Kerbungen; Sulcus geschwungen.

Herpetocetus scaldiensis (s. auch VAN BENEDEEN 1882: Pl. CV):

Gemeinsamkeiten: cerebrale Skulptur aus „weichen“ Falten; Unterschiede: geringe Aufblähung und sprunghafte Verjüngung des Involucrums, Tendenz zum hakenförmigen anterioren Ende; Sulcus sehr schwach.

Amphicetus rotundus (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. XV):

Gemeinsamkeiten: Involucrum cerebral kräftig aufgebläht; Unterschiede: Involucrum kurz, dick und kompakt und hoch gebaut; cerebrale Skulptur aus feinen Streifen bestehend; Sulcus schmal, mit Grat.

Heterocetus sprangi (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. XXXII, Fig. 1-9):

Gemeinsamkeiten: Involucrum verjüngt sich gleichmäßig; Unterschiede: allgemein sehr schmäler und schlanker Habitus; cerebrale Oberfläche sehr glatt; Sulcus etwas breiter.

Isocetus depauwi (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. LXXI, Fig. 3-9):

Gemeinsamkeiten: gleichmäßige Verjüngung des Involucrums; Unterschiede: cerebral im medianen Bereich gerippte Skulptur; ventral glatt; Sulcus praktisch nicht vorhanden.

Aulocetus calaritanus (CAPELLINI 1899: Tav. I, Fig 4-9; PILLERI 1986b: Pl. XIII, Fig. 4-9):

Gemeinsamkeiten: Involucrum verjüngt sich mehr oder weniger gleichmäßig; Unterschiede: Aufblähung wirkt kantig; Skulptur cerebral aus deutlich feineren Riefen; Sulcus sehr flach.

Pinocetus polonicus (CZYZEWSKA & RYZIEWICZ 1976: Pl. XXIX, Fig. 1):

Gemeinsamkeiten: Involucrum mit kontinuierlicher Verjüngung; Unterschiede: Involucrum anterior hakenbildend („Seepferdchen-Schwanz“); cerebral mit sehr feiner Skulptur, fast glatt; kein Sulcus, sondern Kiel vorhanden.

Burtinopsis similis (s. auch VAN BENEDEN 1882: Pl. LXXXIX, Fig. 1-14):

Gemeinsamkeiten: Sulcus gut ausgebildet mit relativ gleichmäßig parallel verlaufenden Rändern; Unterschiede: Verjüngung sprunghaft, anterior mit hakenförmiger „Spitze“; cerebrale Skulptur praktisch auf den anterioren Teil beschränkt.

Burtinopsis minutus (s. auch VAN BENEDEN 1882: Pl. XCVII, Fig. 1-13):

Gemeinsamkeiten: Position und Ausdehnung des Sulcus; Unterschiede: Verjüngung sprunghaft, anteriore Spitze hakenförmig; cerebral nur sehr feine durchgehende Streifung.

Cetotherium rathkei (BRANDT 1873: Taf. III, Fig 4,5; Taf. XII, Fig. 3; VAN BENEDEN & GERVAIS 1880: Pl. XVII, Fig. 7):

Gemeinsamkeiten: gleichmäßige Verjüngung; Unterschiede: relativ schlanker Habitus; cerebral mit wenigen, weichen, großen Falten im mittleren Bereich; schwacher Sulcus.

Idiocetus laxatus (s. auch VAN BENEDEN 1886: Pl. LVI, Fig. 1-13):

Gemeinsamkeiten: cerebral feine streifige Skulptur; Unterschiede: in Cerebralansicht verjüngt sich das Involucrum mit schwachem, sigmoidalem Knick; Involucrum kurz und gedrungen; Sulcus leicht geschwungen.

Heterocetus brevifrons (s. auch VAN BENEDEN 1886: Pl. XXV, Fig. 2-15):

Gemeinsamkeiten: Involucrum verjüngt sich gleichmäßig; Unterschiede: Aufblähung wirkt teilweise rechteckig; cerebral schwache Streifung („Elefantenrüsselhaut“); ventral stärkere Aufblähung und glattere Oberfläche; Sulcus sehr weit, flach und durch leichten Grat halbiert, mit cerebro-ventral verlaufender rippelartiger Aufrauhung.

Amphicetus verus (s. auch VAN BENEDEN 1886: Pl. IV, Fig. 1-11):

Gemeinsamkeiten: Involucrum mit gleichmäßiger Verjüngung; Unterschiede: Involucrum kurz, kompakt und hoch; cerebrale feine Streifen, teilweise reduziert; Sulcus sehr flach, aber breit, keilförmig, „unterhalb“ der Aufblähung spitz hervorspringender medio-posteriorer Vorsprung.

Halicetus ignotus (KELLOGG 1969: Pl. 16, Fig 3-5):

Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: Involucrum mit abrupter Verjüngung und anteriorer Hakenbildung; cerebral breite weiche Falten, besonders im mittleren Abschnitt.

Cetotherium priscum (BRANDT 1873: Taf. XII, Fig. 1):

Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: sprunghafte Verjüngung; knötchenartige, warzenartige cerebrale Skulptur; Sulcus moderat mit extrem rauher Oberfläche.

Amphicetus later (s. auch VAN BENEDEN 1886: Pl. I, Fig. 5-17):

Gemeinsamkeiten: kontinuierliche Verjüngung; Unterschiede: Involucrum relativ kurz; cerebral stärker aufgebläht bei kantigem Habitus; cerebrale Skulptur hauptsächlich im anterioren Abschnitt; ventral ± glatt; Sulcus sehr flach und breit, keilförmig.

Idiocetus guicciardinii (CAPELLINI 1905: Tav. I, Fig. 2,3,6; PILLERI 1987: Pl. XXVII, Fig. 2,3,6, Pl. XXIX, XXXI):

Gemeinsamkeiten: Verjüngung kontinuierlich; Unterschiede: Involucrum kurz, kompakt und hoch; Aufblähung cerebral weniger deutlich hervortretend; cerebral sehr feine Streifen/Riefen; ventral stärker aufgebläht mit weiten Wellen(?); kein Sulcus, sondern medialer Grat.

Idiocetus longifrons (s. auch VAN BENEDEN 1886: Pl. LXVII, Fig. 2, 6-8):

Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: verkürztes, gedrungenes Involucrum; Verjüngung mit schwachem, sigmoidalem Knick; Skulptur äußerst schwach; schmaler aufgerauhter Sulcus.

Balaenoptera musculoides (s. auch VAN BENEDEN 1882: Pl. LIV):

Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: das Involucrum verjüngt sich in lateraler Richtung nur minimal; cerebral gleichmäßige, kräftige und schwach geschwungene Falten; medial gleichmäßige schaukelpferdartige Krümmung, kein Sulcus, eher Crista.

Amphicetus editus (s. auch VAN BENEDEN 1886: Pl. X):

Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: Involucrum kurz und kompakt; schwach stufenartige Verjüngung; Aufblähung wirkt auf der cerebralen Seite durch medio-posterioren Vorsprung sehr kantig, rechteckig; cerebrale Skulptur aus feinen Riefen; Sulcus breit und mit anterior aufziehendem Grat.

Balaenoptera borealina (s. auch VAN BENEDEN 1882: Pl. LXVIII):

Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: in Cerebralansicht verjüngt sich das Involucrum in anteriore Richtung schwach; medial schaukelpferdartig gebogen; cerebral weniger deutliche Falten; ventrale Skulptur mit leichter Fältelung; schwach angedeuteter Kiel, kein Sulcus.

Balaenoptera rostratella (s. auch VAN BENEDEK 1882: Pl. LXXVIII, Fig. 1-16):

Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: Involucrum cerebral weniger, dafür ventral stärker aufgebläht; in antero-posteriorer Erstreckung schlanker; cerebral mit feinen Streifen - ventral mit schwachen Wellen skulpturiert; Sulcus schwächer, ventrale Begrenzung bildet Kiel.

Aglaocetus patulus (KELLOGG 1968: Pl. 60, Fig 3-5):

Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: Verjüngung stufenartig, anterior hakenbildend; Aufblähung glatt und kantig mit medio-posteriorem Vorsprung; cerebrale Skulptur aus kräftigen Riefen im mittleren Abschnitt; Sulcus flach, V-förmig.

Piscobalaena nana (PILLERI & SIBER 1989: Taf. 3):

Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: Involucrum relativ gedrungen, kompakt und „hoch“; 2-fache treppenartige Verjüngung; Aufblähung glatt; im mittleren Abschnitt cerebrale feine Falten („quer geriffelt“); schaukelpferdartige Biegung medial; kein Sulcus, sondern weicher Grat, hauptsächlich im anterioren Abschnitt posterior ziehend.

Cetotherium mayeri (BRANDT 1873: Taf. XII, Fig. 2):

Gemeinsamkeiten: - ; Unterschiede: Verjüngung sprunghaft mit hakenförmigem anterioren Ende; in Cerebralansicht große, sehr kräftig entwickelte Furchen und Falten; ventral (Innenseite) stark aufgebläht (glatt?!); spitz hervorspringender medio-posteriorer Vorsprung; schmaler, evtl. mit Streifen(?) skulpturierter Sulcus.

Die größten Affinitäten mit dem Kervenheimer Wal stellen sich zur Gattung *Plesiocetus* ein, insbesondere mit den obermiözänen *P. brialmonti* und *P. hupschi* aus Belgien. Auffallend ähnlich scheint die Bulla tympanica ebenfalls zu *Megaptera affinis* aus dem Oberpliozän des gleichen Ablagerungsraumes zu sein. Weitere Übereinstimmungen existieren mit der Gattung *Mesocetus*, hier mit dem aus den Verbindungsarmen des Atlantiks und der Tethys in Mitteleuropa stammenden *M. hungaricus* und dem atlantischen *M. aquitanicus*. Stärkere Übereinstimmungen, wie zu *Aulocetus lovisati* oder *Parietobalaena palmeri* beruhen vermutlich eher, da nicht selbst untersucht, auf unvollständigen Informationen.

3.6 Processus mastoideus

Der Processus mastoideus des Perioticums bietet wegen seines guten Erhaltungszustandes eine gute Vergleichsmöglichkeit mit denen anderer Arten. Nach der Separation der Gehörelemente (z.B. FLEISCHER 1976, 1978; ROTHAUSEN 1985) bei den Cetaceen stellt er die einzige noch bestehende Verbindung zu den Schädelknochen dar (FRASER & PURVES 1960). Seine Aussagekraft ist allerdings der der Bulla tympanica untergeordnet. Die Form und Größe des Processus mastoideus, aber auch die Art der Anheftung am Cranium können innerhalb einer Species individuell sehr verschieden sein (YAMADA 1953:63f), und sich während der Ontogenie teilweise erheblich ändern. Dabei ist vermutlich das Wachstum in medio-lateraler Richtung besonders betroffen. Neben der Primärfunktion als Anheftungsapparat für das Ohrgehäuse kann der Processus mastoideus, der wie die Bulla aus sehr dichtem Knochenmaterial besteht, auch als Lautübertragungsorgan angesehen werden. Mysticeti kommunizieren im Gegensatz zu den hochfrequenten Tönen der Odontoceti im niederfrequenten Bereich (KETTEN 1992).

Berücksichtigt wird in den folgenden Vergleichen insbesondere der Grad der Rotation in der Längsachse und die Ausbildung der Fossa musculi stapedis.

Die Kurzdiagnose für *Plesiocetus* sp. KK lautet: ei- (von posterior) bzw. löffelartiger (von anterior) Habitus; posteriore Oberfläche konvex gewölbt mit runzeliger, elefantenhautartiger Skulptur, zunehmend superior mit längs verlaufender (medio-lateral) streifiger Skulptur aus schmalen, stark ausgeprägten Furchen; inferiore Ansicht mit median gelegener, glatten Fossa musculi stapedis, umgeben von U-förmiger Aufwölbung; anteriore Seite schwach löffelartig eingetieft ohne Relief; Rotation um medio-laterale Achse fast genau 90° betragend.

Amphicetus editus (s. auch VAN BENEDEK 1886: Pl. IX, Fig. 1-3):

schlank, schuhlöffelartig; posteriore Oberfläche proximal (medial) verbreitert mit streifiger Skulptur; Fossa musculi stapedis sehr tief; Rotation 45°.

Mesocetus longirostris (s. auch VAN BENEDEK 1886: Pl. XXXVI, Fig. 4-6):

schlank, schuhlöffelartig; distales (laterales) Ende verdickt; infero-posteriore „Kante“ blumenkohlartig strukturiert; Rotation 45°.

Plesiocetus hupschi (VAN BENEDEEN 1885: Pl. XXI, Fig. 3-7):
relativ breit und kurz, ovoid, Rotation angedeutet.

Anmerkung: Processus mastoideus in der Sammlung des Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique in Brüssel nicht angetroffen.

Mesocetus pinguis (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. XLIII, Fig. 15-17):
massiv, dick und kurz; schwach schuhlöpfelartig; sehr schmale Fossa musculi stapedis; Rotation undeutlich.

Amphicetus later (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. I, Fig. 1-4):
distal sehr spitz zulaufend, keilförmig; glatte, tiefe Fossa musculi stapedis; geringe Rotation (ca. 45°).

Amphicetus rotundus (VAN BENEDEEN 1886: Pl. XIV, Fig. 1-4):
relativ kurz, kompakt mit glatter, relativ tiefer Fossa musculi stapedis; infero-posteriore „Kante“ wulstig und blumenkohlartig strukturiert; nur geringe Rotation.

Anmerkung: Processus mastoideus in der Sammlung des Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique in Brüssel nicht angetroffen.

Plesiocetus dubius (s. auch VAN BENEDEEN 1885: Pl. XII, Fig. 2-4):
relativ breit und kurz, superior und inferior Ausbildung einer längs verlaufenden, fast glatten Erhebung; praktisch keine oder sehr geringe Rotation.

Thinocetus arthritus (KELLOGG 1969: Pl. 2, Fig. 4,5):
relativ schlank und gerade; leicht schuhlöpfelartig; tiefe Fossa musculi stapedis; fast keine Rotation.

Diorocetus hiatus (KELLOGG 1968: Pl. 51, Fig. 3,4):
sehr kurz und dick; Fossa musculi stapedis sehr deutlich entwickelt; Rotation bis 45°(?).

Halicetus ignotus (KELLOGG 1969: Pl. 16, Fig. 1,2):
sehr kurz und breit; blumenkohlartig aufgepilzt; tiefe, aber sehr schmale Fossa musculi stapedis; geringe Rotation.

Idiocetus longifrons (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. LXVII, Fig. 3-5):
schlank und spitz, drehrunde „Banane“; Rotation nur angedeutet.

Idiocetus guicciardinii (CAPELLINI 1905: Tav. I, Fig. 2,3; PILLERI 1987: Pl. XXVII, Fig. 2,3; Pl. XXX):
nach Untersuchungen durch PILLERI (1987) extrem lang und schmal; keine weiteren Angaben möglich.

Idiocetus laxatus (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. LIV, Fig. 3-5):
schlank und spitz, bananenartig drehrund; keine Rotation.

Amphicetus verus (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. IV, Fig. 12-15):
breit und kurz, Rotation nicht verifizierbar.

Aglaocetus patulus (KELLOGG 1968: Pl. 51, Fig. 1,2; Pl. 60, Fig. 1,2):
kurz und relativ schmal, penisartiger Habitus; schwache Rotation.

Metopocetus durinasus (KELLOGG 1968: Pl. 48, Fig. 3,4):
im Verhältnis zum eigentlichen Perioticum rudimentärer Processus mastoideus; keine Rotation; KELLOGG stellt Ähnlichkeit der Fossa musculi stapedis mit der des *Mesocetus longirostris* fest (in Abbildung aber nicht erkennbar).

Parietobalaena palmeri (KELLOGG 1968: Fig. 87; Pl. 48, Fig. 6,7):
breit, flach und keilförmig; sehr schmale Fossa musculi stapedis; ausgeprägte, kantige posteriore Crista vorhanden; praktisch keine Rotation.

Mesocetus latifrons (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. L, Fig. 2-4):
sehr kurz und breit; flügelartig; Fossa musculi stapedis relativ stark eingetieft; praktisch keine Rotation.

Heterocetus affinis (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. XX, Fig. 8-16):
sehr kurz, massiv und breit; kräftige Skulptur; gebogen mit glatter Fossa musculi stapedis; keine Rotation.

Heterocetus brevifrons (VAN BENEDEN 1886: Pl. XXVI, Fig. 2-6):
sehr kurz und breit, distad mit grob „ausgefranstem“ Habitus; tiefe Fossa musculi stapedis; keine Rotation.

Anmerkung: Processus mastoideus in der Sammlung des Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique in Brüssel nicht angetroffen.

Heterocetus sprangi (VAN BENEDEN 1886: Pl. XXXII, Fig. 10-14):
sehr kurz und massiv; zylinderartig mit tiefer, bogenartig verlaufender Fossa musculi stapedis; keine Rotation.

Anmerkung: Processus mastoideus in der Sammlung des Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique in Brüssel nicht angetroffen.

Aulocetus calaritanus (CAPELLINI 1899: Tav. I, Fig. 3; PILLERI 1986b: Pl. XIII, Fig. 3):
sehr kurz, breit, fast kugelig mit gut ausgeprägter Fossa musculi stapedis; keine Rotation erkennbar.

Megaptera affinis (s. auch VAN BENEDEN 1882: Pl. XLIV, Fig. 1):
sehr flach, schuhlöpfelartig; posteriore Oberfläche schwach längs gefurcht; keine Rotation; extrem schmale Fossa musculi stapedis.

Balaenoptera sibbaldina (s. auch VAN BENEDEN 1882: Pl. XLIX, Fig. 8, 9):
noch als flach zu bezeichnen, schuhlöpfelartig; keine Rotation.

Balaenoptera musculoides (s. auch VAN BENEDEN 1882: Pl. LVI, Fig. 1; Pl. LVII, Fig. 3):
flach, schuhlöpfelartig; keine Rotation; inferior mit weit distad reichender Fossa musculi stapedis.

Balaenoptera borealina (s. auch VAN BENEDEN 1882: Pl. LXIX, Fig. 3; Pl. LXXI, Fig. 3):
sehr flach, schuhlöpfelartig; keine Rotation.

Balaenoptera rostratella (s. auch VAN BENEDEN 1882: Pl. LXXVIII, Fig. 19, 20):
sehr flach, schuhlöpfelartig; keine Rotation; Fossa musculi stapedis schmal und rauh.

Burhinopsis minutus (s. auch VAN BENEDEN 1882: Pl. XCVII, Fig. 14, 15):
flach, kurz und breit mit glatter, distad geweiteter Fossa musculi stapedis; posteriore Oberfläche fein gemasert, fast glatt; praktisch keine Rotation.

Die größten Affinitäten zeigt der Kervenheimer Wal zu Vertretern der Gattungen *Mesocetus*, *Amphicetus* und *Plesiocetus*. Besonders stark ist die Ähnlichkeit zu *Mesocetus longirostris* und *Amphicetus editus*: beide Arten zeigen einen schlanken, schuhlöpfelartigen Habitus und besitzen eine deutlich erkennbare Rotation. Sie ist allerdings um 45° geringer als bei dem Processus mastoideus des Kervenheimer Wals (jener beträgt ca. 90°).

Trotz der oft beschriebenen hohen Variation in der Morphologie des Processus mastoideus lassen sich deutliche gattungsspezifische Tendenzen erkennen. So sind entsprechende Knochenelemente z.B. bei der Gattung *Idiocetus* durchweg sehr schmal, lang und drehrund. Alle Arten des Genus *Heterocetus* besitzen einen sehr kurzen und massiven Processus mastoideus, während sie bei den Gattungen *Megaptera* und *Balaenoptera* eine extrem flache, distal schuhlöpfelartig verbreiterte Form aufweisen.

3.7 Dentale: Gestaltung des rostralnen Endes

Das Dentale gilt, sofern entscheidende Partien erhalten sind, als ein recht zuverlässig diagnostisches Element. ABEL (1938) stellt dabei u.a. als besonders wichtig die caudale Region mit dem Processus coronoideus, Condylus mandibularis und dem Canalis mandibulae heraus.

Im rezenten Bereich variieren die Rami zwischen verschiedenen Mysticeten-Arten sehr stark; es gibt keine Veranlassung, daß es sich im fossilen Bereich anders verhält. Allerdings ist die Situation in der Diskussion um den Kervenheimer Wal wiederum eingeschränkt, da nur die rostralnen Abschnitte einigermaßen gut dokumentiert und hinreichend vergleichbar sind. Durch die brüchige Erhaltung der Unterkiefer und die weitgehend starke Erosion der Oberfläche sind z.B. keine der Mental- oder Alveolarforamina dokumentiert.

Es zeigt sich im Vergleich mit anderen Formen, daß die Benutzung der vertikalen Querschnitte durch den Ramus nur vergleichbar sind, wenn sie einigenmaßen von der selben Position, d.h. in einer meßbar gleichen Entfernung vom rostralnen oder caudalen Ende vorliegen. Wie schnell sich ein Umriß ändern kann, beweist der Test am dextralen Ramus des Kervenheimer Individuums (Abb. 9). Hier sehen Umrisse bei einem Abstand von 2,5 cm bereits völlig andersartig aus.

Interessant dagegen ist das Merkmal des lateral verbreiterten rostralen Endes. Sie ist beim Kervenheimer Unterkiefer auffällig und konnte nur bei wenigen weiteren Walen beobachtet werden. Bei den von 29 Walen bekannten Unterkiefern weisen der belgische *Isocetus depauwi* (VAN BENEDEN 1886: Pl. LXX, Fig. 4) sowie *Cetotherium mayeri* aus Rußland (TROFIMOV & GROMOVA 1968: Fig. 184) und die beiden nordamerikanischen Vertreter *Mesocetus siphunculus* (KELLOGG 1968: Fig. 49) und *Parietobalaena palmeri* (KELLOGG 1968: Fig. 89, 90, 91; Pl. 65, Fig. 1, 2) eine schwach angedeutete, rostral kontinuierlich zunehmende Verbreiterung. *Aulocetus lovisati* (CAPELLINI 1899: Tav. II, Fig. 11, 12) zeigt in Lateralansicht nur dorsad etwas verbreiterte rostrale Ramus-Enden.

Keine Verbreiterung zeigen: *Megaptera affinis* (VAN BENEDEN 1882: Pl. XL), *Balaenoptera musculoides* (VAN BENEDEN 1882: Pl. LII), *Balaenoptera rostratella* (VAN BENEDEN 1882: Pl. LXXVII, Fig. 4), *Balaenoptera acutorostrata cuvieri* (CARETTO 1970: Fig. 5; Tav. 2, Fig. 2-5; Tav. 19, Fig. 1), *Balaenoptera davidsoni* (DEMÉRÉ 1986: Fig. 1, 2c, 3, 4c, d, 5), *Balaenoptera floridana* (KELLOGG 1944: Fig. 5-10, Pl. 6), *Balaenoptera siberi* (PILLERI 1989: Taf. Ia; 1990: Taf. II, III), *Burtinopsis similis* (VAN BENEDEN 1882: Pl. LXXXVIII, Fig. 3), *Herpetocetus scaldensis* (VAN BENEDEN 1882: Pl. CIII, Fig. 5; ABEL 1938: Fig. 3), *Plesiocetus brialmonti* (VAN BENEDEN 1885: Pl. I, Fig. 9), *Plesiocetus dubius* (VAN BENEDEN 1885: Pl. XV, Fig. 4), *Plesiocetus hupschi* (VAN BENEDEN 1885: Pl. XXIII, Fig. 8), *Amphicetus verus* (VAN BENEDEN 1886: Pl. V, Fig. 4), *Mesocetus pinguis* (VAN BENEDEN 1886: Pl. XLIV), *Mesocetus hungaricus* (KADIĆ 1907: Fig. 6 u. 8), *Mesocetus aquitanicus* (FLOT 1896: Fig. 1, 9, Pl. VII, Fig. 1, 2, 6, Pl. VIII, Fig. 3), *Aglaocetus moreni* (KELLOGG 1934a: Pl. 3, 4), *Aulocetus sammarinensis* (CAPELLINI 1901: Tav. I, Fig. 3, 5; Tav. II, Fig. 3), *Diorocetus hiatus* (KELLOGG 1968: Fig. 59), *Idiocetus guicciardini* (CAPELLINI 1905: Tav. II, Fig. 7, 8), *Otradnocetus viridovi* (MCHELDIDZE 1984b: Tab. II u. XXII), *Pelocetus calvertensis* (KELLOGG 1965: Fig. 6, 7), *Pinocetus polonicus* (CZYZEWSKA & RYZIEWICZ 1976: Fig. 5, Pl. XXVII, 2a, b), *Thinocetus arthritus* (KELLOGG 1969: Fig. 1).

Hier ergeben sich keinerlei systematische Zusammenhänge. Die Funktion der Verbreiterung des rostralen Endes liegt möglicherweise in einem stärkeren ligamentösen Zusammenhalt der beiden Rami begründet.

3.8 Axis: Dens axis und Neuralkanalboden

Die Vergleiche zur Morphologie des 2. Cervicalwirbels beschränken sich auf wenige, aber leicht erkennbare Parameter. Dies sind die Morphologie und Ausrichtung des Dens axis („Processus odontoideus“ in der älteren/anglo-amerikanischen Literatur) sowie die Ausbildung des Neuralkanalbodens.

Beim Kervenheimer *Plesiocetus* ist der Dens axis als ein spitz zulaufender, runder und senkrecht zum Corpus vertebrae stehender Kegel gestaltet, bei dem der Boden des Neuralkanals die dorsale Oberfläche des Dens hinunterläuft.

Plesiocetus hupschi (s. auch VAN BENEDEN 1885: Pl. XXVI, Fig. 2):

Dens axis spitz, senkrecht zum Corpus vertebrae; Boden des Neuralkanals schließt einen Teil der dorsalen Oberfläche des Dens ein.

Heterocetus affinis (s. auch VAN BENEDEN 1886: Pl. XXI, Fig. 4; Pl. XXII, Fig. 3):

Dens axis als spitz erkennbar, prominent und mehr oder weniger senkrecht zum Corpus vertebrae; Boden des Neuralkanals nicht zum Dens axis abgegrenzt, sondern diesen umschließend(!).

Heterocetus brevifrons (s. auch VAN BENEDEN 1886: Pl. XXVIII, Fig. 5; Pl. XXIX, Fig. 4): Dens axis spitz zulaufend; ± senkrecht zum Corpus; sehr schmaler Neuralkanalboden verläuft übergangslos bis zum Apex dentis herunter, scharf begrenzt durch die medianen Begrenzungen der Fovea articularis anterior.

Cophocetus oregonensis (PACKARD & KELLOGG 1934: Fig. 10):

Dens axis mit spitzem Apex, sehr prominent, mehr oder weniger senkrecht zum Corpus; der relativ breite Boden des Neuralkanals verläuft übergangslos auf der dorsalen Oberfläche des Dens abwärts bis zum Apex dentis.

Halicetus ignotus (KELLOGG 1969: Pl. 17, Fig. 3, Pl. 18, Fig. 2):

Dens axis sehr prominent mit Spitze bildend, senkrecht zum Corpus vertebrae; Boden des Neuralkanals reicht bis an den Apex dentis heran.

Plesiocetus dubius (s. auch VAN BENEDEN 1885: Pl. XVIII, Fig. 2):

Dens axis spitz, fast senkrecht zum Corpus vertebrae; Boden des Neuralkanals durch mediane Schließung der Fovea articularis anterior nicht mit der dorsalen Oberfläche des Dens axis korrespondierend.

Mesocetus longirostris (s. auch VAN BENEDEK 1886: Pl. XXXIX, Fig. 3; Pl. XL, Fig. 2):
 Dens axis stark abradiert, aber als Spitze erkennbar („Vulkankegel“), senkrecht zum Corpus vertebrae; Boden des Neuralkanals nicht bis an den Apex dentis heranreichend.

Mesocetus pinguis (s. auch VAN BENEDEK 1886: Pl. XLVI, Fig. 3, 4):
 Dens axis spitz, senkrecht zum Corpus vertebrae; Boden des Neuralkanals nicht ganz bis an den Apex dentis heranreichend.

Mesocetus hungaricus (s. auch KADIĆ 1907: Fig. 13, 14, 16):
 Dens axis gerundet, senkrecht zum Corpus vertebrae; Boden des Neuralkanals horizontal und nur auf die dorsale Fläche des Corpus beschränkt.

Burtinopsis similis (s. auch VAN BENEDEK 1882: Pl. XCI, Fig. 4):
 Dens axis spitz, senkrecht zum Corpus, Apex dentis herz- bis rautenförmig; Boden des Neuralkanals führt über die dorsale Oberfläche des Dens.

Amphicetus rotundus (s. auch VAN BENEDEK 1886: Pl. XVII, Fig. 1, 2):
 Dens axis spitz, leicht dorsad weisend; Boden des Neuralkanals mit Apex dentis kommunizierend, scharf durch die inneren Ränder der Fovea articularis anterior begrenzt.

Balaenoptera rostratella (s. auch VAN BENEDEK 1882: Pl. LXXXI, Fig. 3):
 Dens axis spitz, ± senkrecht zum Corpus vertebrae; Boden des Neuralkanals nur dorsal und eben, ohne Kontakt zum Dens.

Mesocetus latifrons (s. auch VAN BENEDEK 1886: Pl. LIII, Fig. 4-7):
 Dens axis mit schmaler Schneide, senkrecht zum Corpus; Boden des Neuralkanals bis zum Apex dentis reichend.

Herpetocetus scaldiensis (s. auch VAN BENEDEK 1882: Pl. CVIII, Fig. 1):
 Dens axis spitz zulaufend, aber stumpf, senkrecht zum Corpus vertebrae; die sehr schmal gestaltete, glatte Oberfläche des Neuralkanalbodens, umschließt den Dens zungenförmig.

Aulocetus calaritanus (CAPELLINI 1899: Tav. II, Fig. 14; PILLERI 1986b: Pl. XIII, Fig. 14):
 Dens axis spitz, senkrecht zum Corpus vertebrae; Boden des Neuralkanals separat, nicht mit Dens korrespondierend; ventral des Dens befindet sich eine schlangenartig verlaufende Rinne(?!).

Thinocetus arthritus (KELLOGG 1969: Pl. 5, Fig. 3):
 Dens axis spitz und ungewöhnlich lang, senkrecht zum Corpus; Boden des Neuralkanals bedeckt einen Teil der dorsalen Oberfläche des Dens.

Balaenoptera borealina (s. auch VAN BENEDEK 1882: Pl. LXX, Fig. 3):
 Dens axis spitz; Boden des Neuralkanals endet oberhalb an der Basis des Dens.

Balaenoptera musculoides (s. auch VAN BENEDEK 1882: Pl. LVII, Fig. 6; Pl. LXII, Fig. 1):
 Dens axis sehr kurz und spitz; Boden des Neuralkanals nicht mit Dens korrespondierend.

Isocetus depauwi (s. auch VAN BENEDEK 1886: Pl. LXXII, Fig. 3):
 Dens axis stumpf gerundet und wenig prominent, fast flach, gerundet, senkrecht zum Corpus vertebrae; Boden des Neuralkanals als separate Fläche nur bis an die Basis des Dens.

Diorocetus hiatus (KELLOGG 1968: Pl. 53, Fig. 1):
 Sehr stumpfer, vollkommen undifferenzierter gerundeter Dens axis; Boden des Neuralkanals reicht an die Basis des Dens.

Plesiocetus brialmonti (s. auch VAN BENEDEK 1885: Pl. VII, Fig. 2-4):
 Dens axis dorso-ventral abgeflacht, Schneide-bildend, leicht ventrad geneigt; Boden des Neuralkanals übergangslos verlängert bis zum Apex dentis, scharf begrenzt durch die inneren Ränder der Fovea articularis anterior.

Amphicetus verus (s. auch VAN BENEDEK 1886: Pl. VI, Fig. 3):
 Dens axis relativ mächtig, dorso-ventral abgeflacht, Schneide-bildend und ventral weisend; Boden des Neuralkanals kann die dorsale Oberfläche des Dens mit einschließen (M.R. 905/IRSNB N°579) oder auch nicht (M.R. 773/IRSNB N°585).

Idiocetus laxatus (s. auch VAN BENEDEK 1886: Pl. LIX, Fig. 4, 5; Pl. LX, Fig. 1):
 Dens axis bildet schmale, schwach ventrad geneigte Schneide; Boden des Neuralkanals reicht fast bis zum Apex dentis.

Megaptera affinis (s. auch VAN BENEDEK 1882: Pl. XLIV, Fig. 2):
 Dens axis als gerundete Halbkugel; der ausgeprägt konkave Boden des Neuralkanals reicht bis in die dorsale Oberfläche des Dens hinein.

Pelocetus calvertensis (KELLOGG 1965: Fig. 10, 11, Pl. 4, Fig. 2, 7):

Axis hier mit 3. C.v. vollkommen fusioniert (mögliche Ursachen der Ankylose sind nicht diskutiert worden); Dens axis weit hervorspringend, spitz, leicht längsoval und in geringem Winkel nach dorsal weisend; Boden des Neuralkanals nicht mit dem Dens korrespondierend.

Mesocetus argillarius (s. auch ROTH 1978: Fig. 5, 6D, E):

Dens axis gerundet, stumpf und kurz; Neuralkanalboden nicht mit dem Dens korrespondierend.

Idiocetus longirostris (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. LXIV, Fig. 2, 3):

Sehr stumpfer, halbkugeliger Dens axis mit konkav geformter Oberfläche dorsal und konvexer Oberfläche ventral, die Lateralansicht suggeriert eine Aufwärtsneigung des Dens (Profil eines jugendhaften Busens); Neuralkanalboden relativ schmal und einen Teil der dorsalen Oberfläche des Dens einbeziehend.

Burhinopsis minutus (s. auch VAN BENEDEEN 1882: Pl. XCIX, Fig. 3):

Dens axis relativ stumpf, ventrad geneigt; Boden des Neuralkanals nicht ohne Verbindung mit dem Dens.

Balaenoptera acutorostrata cuvieri (CARETTO 1970: Tav. 3, 4):

Dens axis stumpf und flach; Boden des Neuralkanals nicht mit Dens korrespondierend.

Amphicetus editus (s. auch VAN BENEDEEN 1886: Pl. XI, Fig. 2; Pl. XII, Fig. 3):

Dens axis stärker abradiert, sehr breit, Apex dentis vermutlich sichelförmige Schneide bildend; dorsale Oberfläche konkav eingebuchtet.

Es geht aus den Untersuchungen klar hervor, daß der Axis des Kervenheimer Bartenwals mit denen des *Plesiocetus hupschi* und *Plesiocetus dubius* fast identisch ist. Zwar korrespondiert der Boden des Neuralkanals durch die mediane Verbindung der Hälften der Fovea articularis anterior nicht mit der dorsalen Oberfläche des Dens axis; die Gesamtmorphologie des Axis mit seiner leichten dorso-ventralen Stauchung spiegelt jedoch exakt die Gegebenheiten bei dem Kervenheimer Wirbel wider. Während die oben besprochenen Merkmale vollkommen mit *Plesiocetus hupschi* übereinstimmen, ist dieser Wirbel etwas höher gebaut als der Kervenheimer.

Generell gibt es weitere Übereinstimmungen mit dem Genus *Heterocetus*. Hier gibt es allerdings andere morphologische Elemente, die nicht denen des Kervenheimers gleichen, wie zum Beispiel die relativ hohe Form bei *H. affinis* oder die scharfkantige Begrenzung des Neuralkanalbodens durch die Fovea articularis anterior.

Weitere Affinitäten sind zu den nordamerikanischen Arten *Cophocetus oregonensis* und *Halicetus ignotus* zu beobachten; wenig gemein hat der Kervenheimer Axis mit denen der Genera *Idiocetus*, *Amphicetus* und *Balaenoptera*.

3.9 Position und Form der Katapophysen: 7.C.v. bis 3.Th.v.

Als Katapophyse wird diejenige Facette bezeichnet, die mit der Facies articularis costalis capituli cranialis der korrespondierenden Rippe artikuliert. Sie befindet sich in der Regel an der dorso-lateralen Seite des Centrums. Von den ersten Katapophysen-tragenden Wirbeln nach caudal wandern sie aus einer relativ tiefen, ventralen Position zunehmend dorsad.

Das Vorhandensein und die Position der Katapophysen sind von funktioneller Bedeutung; sie sind mit der Beweglichkeit der Rippen korreliert und von physiologischen Wert für den Atemmechanismus. SLJIPER (1973:201 ff.) bespricht und erörtert diese Zusammenhänge in seiner vergleichend-anatomisch und systematischen Abhandlung über die Cetaceen ausführlich. Auf die Funktionsmorphologie soll in der folgenden Diskussion nicht eingegangen werden, sondern nur auf die topographische Position im systematischen Vergleich.

Der Plastizität halber wird die Situation neben den Beschreibungen in Diagrammen dargestellt (Abb. 23). Diese berücksichtigen nur die relative Position (unterhalb, in, oder oberhalb der Centrumslängsachse), aber nicht deren morphologische Einzelausprägung (z.B. zungenartig, halbherzförmig oder craniad spitz zulaufend). Sie ist wegen der hohen Variabilität graphisch nicht mehr übersichtlich darstellbar.

Balaenoptera musculoides (VAN BENEDEEN 1882: Pl. LXI, Fig. 2):

7.C.v.: schwach senkrecht verlaufende Leiste am caudo-lateralen, unteren Rand => keine Katapophyse.

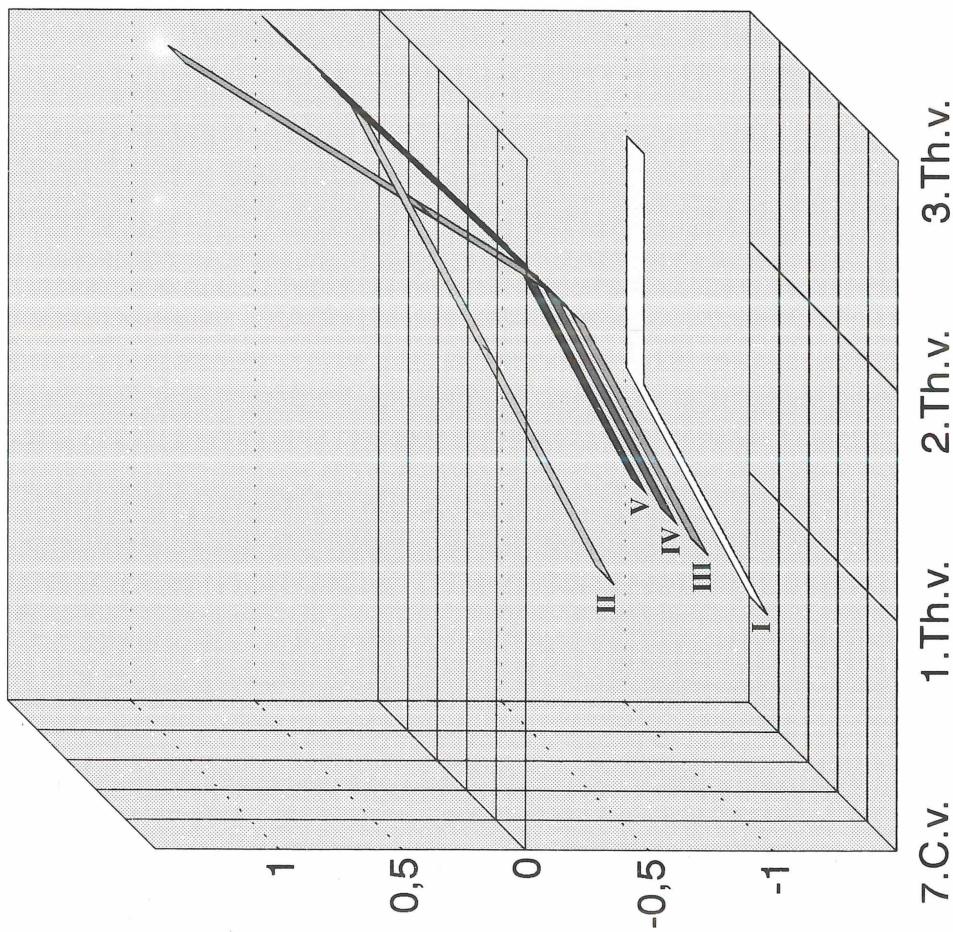
1.Th.v.: deutliche, cranial weisend vorgewölbte Katapophyse.

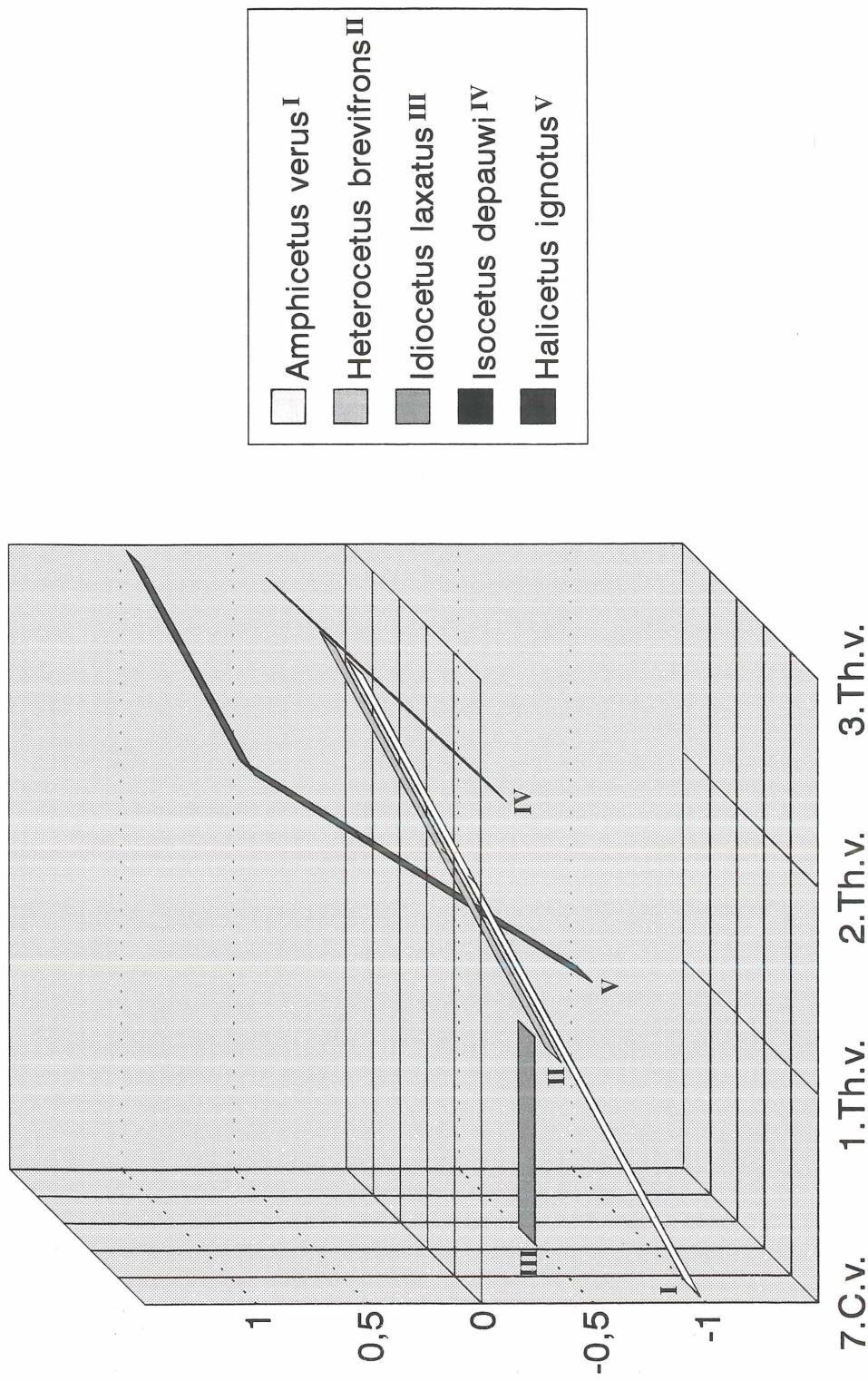
2.Th.v.: Katapophyse nimmt fast 1/4 (das postero-ventrale) der lateralen Gesamtfläche ein.

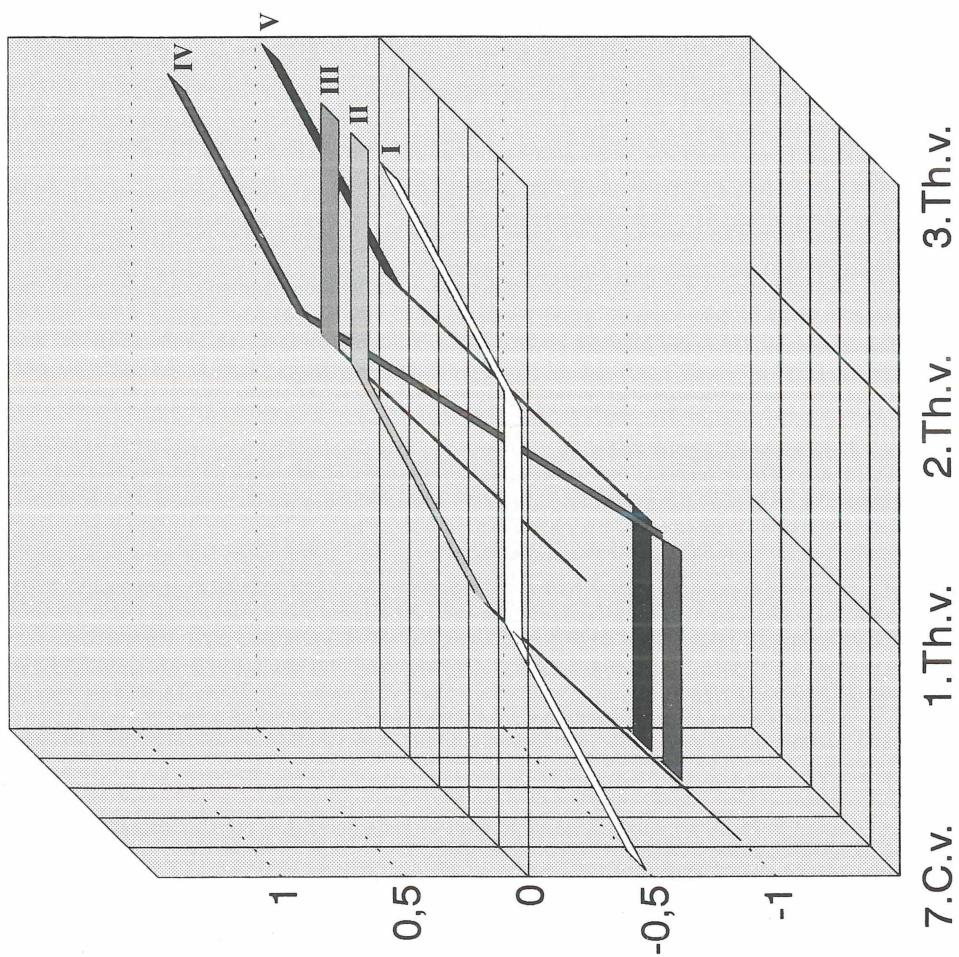
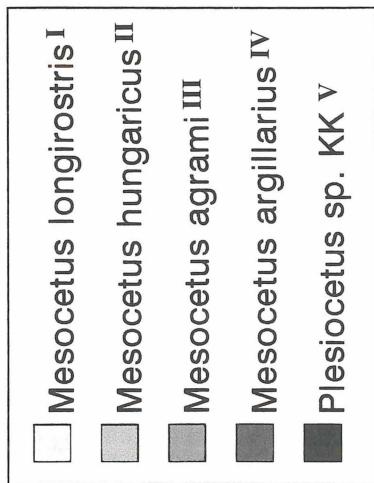
3.Th.v.: Katapophyse nimmt flächenmäßig im Verhältnis zur lateralen Wirbeloberfläche etwas an Ausdehnung ab und zeigt median eine konkave Einbuchtung.



Abbildung 23. Diagramme zur vergleichenden Dokumentation der Kataphysen-Positionen vom 7.C.v. bis 3.Th.v.
0 = Centrumslängssachse, +1/-1 = vollkommen oberhalb bzw. unterhalb der Centrumslängssachse, +1/2/-1/2 = noch die Centrumslängssachse berührend.







Balaenoptera borealina (VAN BENEDEN 1882: Pl. LXX, Fig. 8, 10, 12, 13):

7.C.v.: caudo-lateral leichte, schmale Vorwölbung erkennbar => keine Katapophyse.

1.Th.v.: mächtige cranial weisende, halbkreis-rundliche Katapophyse.

2.Th.v.: Katapophyse beginnt bereits flächenmäßig zurückzutreten; der untere Rand befindet sich noch an der lateralen Basis; der obere Rand mit aufwärts gerichteter Ausbuchtung („halbes Herz“).

3.Th.v.: Centrum der Katapophyse bereits über die Längsachse des Centrums hinaus verschoben. Ausbildung gleichmäßig gerundet.

Gesamteindruck: relativ „abgegriffenes“ Erscheinungsbild (anthropogene Abrasion?).

Balaenoptera rostratella (M.R.47/IRSNB N°791; F.O. Stuyvenberg; VAN BENEDEN 1882: Pl. LXXXII, Fig. 9, 11, 13, 14):

7.C.v.: caudo-laterale, relativ großflächige, mehr oder weniger rechteckige Struktur (Tuberositas) mit zusätzlich spitzer Ausbuchtung nach dorsal erkennbar/keine Katapophyse.

1.Th.v.: Unförmig gestaltete Katapophyse, der ventrale Rand weit cranial vorziehend.

2.Th.v.: Katapophyse morphologisch wie am 1.Th.v., allerdings weiter dorsad verlagert.

3.Th.v.: Katapophyse wird kleiner; liegt in etwa auf der Längsachse des Centrums. Morphologie \triangleq halbes Herz.

Burhinopsis similis (M.R.940/IRSNB N°800; F.O. Austruweel; VAN BENEDEN 1882: Pl. XCIII, Fig. 8, 9, 10, 12):

7.C.v.: untere, craniad gestreckte dolchblattartige Struktur (Katapophysen-Übergang?).

1.Th.v.: vollkommen gerundete Katapophyse in Form einer diagonal liegenden Ellipse; vom caudalen Rand des Zentrums gelöst.

2.Th.v.: Katapophyse morphologisch wie halbes Herz, mit dorso-cranialer Einkerbung.

3.Th.v.: Katapophyse sehr klein und oberhalb der Längsachse des Centrums gelegen.

Burhinopsis minutus (M.R.568/IRSNB N°696; F.O. Stuyvenberg; VAN BENEDEN 1882: Pl. CI, Fig. 10, 12, 14, 15):

7.C.v.: in der caudo-ventralen Ecke eine bogenförmige Artikulationsfläche mit caudo-ventrad gerichteter Konvexität; vermutlich noch keine Katapophyse.

1.Th.v.: Katapophyse sehr weit zungenförmig cranial reichend.

2.Th.v.: Katapophyse kürzer und eckiger, langsam aufsteigend, aber noch unterhalb der Centrumslängsachse.

3.Th.v.: Katapophyse 3/4 des caudalen Randes des Centrums einnehmend; Morphologie wie langgezogene halbe Ellipse.

Amphicetus verus (M.R.905/IRSNB N°579; F.O. „3. Section“; VAN BENEDEN 1886: Pl. VI, Fig. 8, 9, 11, 12):

7.C.v.: kleine, zapfenförmige Katapophyse in der postero-ventralen Ecke.

1.Th.v.: kurze, zungenförmige Katapophyse befindet sich mit seinem dorsalen Rand direkt unterhalb der Centrumslängsachse.

2.Th.v.: Katapophyse halbherzförmig und bereits mit seinem Mittelpunkt oberhalb der Centrumslängsachse.

3.Th.v.: Katapophyse in etwa der gleichen Position wie 2.Th.v.

Insgesamt relativ kleinflächige Artikulationsflächen!

Heterocetus brevifrons (M.R.764/IRSNB N°619, M.R.401/IRSNB N°618, M.R.952/IRSNB N°621; alle F.O. „3. Section“; VAN BENEDEN 1886: Pl. XXIX, Fig. 11, 13, 15, 16):

7.C.v.: erhaltungsbedingt keine Katapophyse verifizierbar; Periost größtenteils abadiert.

1.Th.v.: kurze, zungenförmige Katapophyse befindet sich mit seinem dorsalen Rand direkt unterhalb der Centrumslängsachse.

2.Th.v.: Katapophyse halbherzförmig etwa im Bereich der Centrumslängsachse.

3.Th.v.: Katapophyse mehr oder weniger gleichmäßig gerundet knapp oberhalb der Centrumslängsachse.

Idiocetus laxatus (VAN BENEDEN 1886: Pl. LIX, Fig. 12, 14, 15, 16):

7.C.v.: dorso-ventral wenig ausgedehnte und craniad spitz hervorspringende Katapophyse, das untere Drittel des Centrums in Lateralansicht begrenzend.

1.Th.v.: Katapophyse praktisch wie am 7.C.v., craniale Spitze nur gerundeter.

2.Th.v.: Katapophyse nicht näher erkennbar (verschmolzen?!), nur geringfügig weiter dorsad gerückt; genaue Morphologie nicht dokumentierbar.

3.Th.v.: Katapophyse ebenfalls nicht deutlich sichtbar: keine exakten Angaben möglich!

Isocetus depauwi (VAN BENEDEN 1886: Pl. LXXIII, Fig. 7-9):

7.C.v.: keine Aussage möglich.

1.Th.v.: nicht überliefert.

2.Th.v.: Katapophyse halbherzförmig und weit craniad hervorspringend; dorsaler Rand der Artikulationsfläche unterhalb der Centrumslängsachse.

3.Th.v.: Katapophyse gleichmäßig gerundet, weniger weit craniad hervorspringend, knapp oberhalb der Centrumslängsachse.

Halicetus ignotus (KELLOGG 1969: Pl. 18):

7.C.v.: undifferenzierte Tuberrositas, scheinbar keine Katapophysye, sondern nur Muskelhöcker.

1.Th.v.: Katapophyse klein und gleichmäßig gerundet, in der postero-ventralen Ecke.

2.Th.v.: Katapophyse halbherzförmig und weit dorsad gerückt; fast vollständig oberhalb der Centrumslängsachse.

3.Th.v.: Katapophyse wie am 2.Th.v., aber etwas kleiner; nur wenig weiter dorsad gerückt.

Mesocetus longirostris (VAN BENEDEN 1886: Pl. XL, Fig. 10, 13, 14, 16):

7.C.v.: relativ große, bis fast zur Hälfte in cranialer Richtung vorgewölbte und gleichmäßig gerundete Katapophyse.

1.Th.v.: Katapophyse wandert nach dorsal; keine morphologischen Änderungen.

2.Th.v.: Katapophyse mit Mittelpunkt im Bereich der Centrumslängsachse.

3.Th.v.: dorsaler Rand der Katapophyse erreicht Basis des Neuralbogens.

Problem: alles sehr schwer nachvollziehbar; Grund: Abrasion.

Mesocetus hungaricus (MTTM V.79.118):

7.C.v.: kleine halbrautenartige Katapophyse, nicht mehr in der postero-ventralen Ecke.

1.Th.v.: Katapophyse gleichmäßig gerundet und im Bereich der Centrumslängsachse.

2.Th.v.: Halbherzförmige Katapophyse mit Mittelpunkt bereits über der Centrumslängsachse.

3.Th.v.: Katapophyse wieder gleichmäßig gerundet, in etwa gleicher Position wie 2.Th.v.

Mesocetus agrami (VAN BENEDEN 1884: Pl. II):

7.C.v.: nicht überliefert oder nicht beschrieben.

1.Th.v.: Katapophyse gleichmäßig gerundet, schon über das untere Drittel der Höhe des Wirbelzentrums hinaus verlagert.

2.Th.v.: morphologisch gegenüber dem 1.Th.v. kaum verändert, vielleicht etwas schmäler; Mittelpunkt oberhalb Centrumslängsachse.

3.Th.v.: Katapophyse wird kleiner, jetzt halbherzförmig mit ventralem Rand noch unterhalb der Centrumslängsachse.

Mesocetus argillarius (MGUHVP no. 2319; ROTH 1978: Fig. 6Q):

7.C.v.: Katapophyse relativ klein, aber prominent; ovaler Umriß mit kleinem, dorsad weisenden „Stiel“ sowie mit craniad verlaufendem Grat.

1.Th.v.: weit ausgedehnte und prominente Katapophyse, beinahe kreisrund, 2/3 der Wirbellänge einnehmend, im Bereich der Centrumslängsachse.

2.Th.v.: nur schwach erkennbare, 2/3 craniad hervorreichende und relativ spitz zulaufende Katapophyse; dorsale und ventrale Begrenzung erodiert.

3.Th.v.: prominente Katapophyse knapp oberhalb der Centrumslängsachse, ± rechteckiges Erscheinungsbild.

Plesiocetus sp. KK (Abb. 12):

7.C.v.: leicht L-förmige, senkrecht verlaufende Leiste (Katapophyse?) mit glatter Oberfläche am postero-ventralen Rand.

1.Th.v.: Katapophyse mit unregelmäßig gewelltem anterioren Rand, die halbe Wirbellänge hervorreichend, i.w. unterhalb der Centrumslängsachse.

2.Th.v.: anterior weisende, zungenförmige Katapophyse im Bereich der Centrumslängsachse.

3.Th.v.: Position und Form der Katapophyse nicht eindeutig verifizierbar. Hauptstreckung oberhalb der Centrumslängsachse.

Bei den unter diesem Diskussionspunkt untersuchten Mysticeti fällt auf, daß die Vertreter der Gattungen *Balaenoptera* und *Burtonopsis* (DEMÉRÉ 1986 zu *Balaenoptera*) keine Katapophyse am 7.C.v. entwickelten, bzw. diese vielleicht evolutiv verloren haben.

Die größten Affinitäten in Bezug zur relativen Position der Katapophysen in Lateralansicht weist das Kervenheimer Individuum zu *Mesocetus argillarius* aus dem Obermiozän Dänemarks auf (vergl. Abb. 23). Allerdings sind sie in ihrer Form beim dänischen Vertreter prominenter und größer (ausgedehnter). Von *Idiocetus laxatus*, *Isocetus depauwi*, *Mesocetus agrami* und *Halicetus ignotus* sind die Informationen unvollständig (nicht überliefert).

3.10 Scapularmorphologie

Die Be- und Auswertung der Scapularmorphologie beschränkt sich wegen des ebenfalls verminderten Erhaltungsgrades auf nur einen vergleichbaren Parameter: einen Index, ermittelt aus der maximalen Breite (vom weitesten caudal liegenden Punkt des Angulus caudalis zum weitesten cranial liegenden Punkt des Angulus cranialis) in Bezug zur Höhe (tiefster Punkt der Cavitas gelenoidalis zum Scheitelpunkt der Margo vertebralis).

Tabelle 8. Höhen-Breiten-Index der Scapula (b:h).

<i>Plesiocetus</i> sp. KK	2,02
<i>Mesocetus argillarius</i>	? 2,00
<i>Balaenoptera musculoides</i> (VAN BENEDEN 1882: Pl. LV, Fig. 3)	? 1,93
<i>Cetotherium mayeri</i> (TROFIMOV & GROMOVA 1968: Fig. 184)	1,83
<i>Cetotherium furlongi</i> (KELLOGG 1925: Fig. 2)	1,80
<i>Pinocetus polonicus</i> (CZYZEWSKA & RYZIEWICZ 1976: Pl. XXX)	1,79
<i>Thinocetus arthritus</i> (KELLOGG 1969: Pl. 3, Fig. 1)	1,70
<i>Plesiocetus dubius</i> (VAN BENEDEN 1885: Pl. XVI, Fig. 1, 2)	? 1,70
<i>Balaenoptera acutorostrata cuvieri</i> (CARETTO 1970: Tav. 2, Fig. 6)	1,67
<i>Balaenoptera siberi</i> (PILLERI 1989: Taf. X)	1,66
<i>Balaenoptera rostratella</i> (CABANÁS et al. 1961: Fig. 27)	1,55
<i>Diorocetus hiatus</i> (KELLOGG 1968: Pl. 52, Fig. 1)	1,55
<i>Pelocetus calvertensis</i> (KELLOGG 1965: Fig. 21)	? 1,49
<i>Mauicetus brevicollis</i> (MARPLES 1956: Fig. 5)	1,43
<i>Cophocetus oregonensis</i> (PACKARD & KELLOGG 1934: Fig. 17)	1,42
<i>Tiphyocetus temblorensis</i> (KELLOGG 1931: Fig. 85)	? 1,42
<i>Idiocetus guicciardinii</i> (PILLERI 1987: Fig. 16b)	1,15

Die Scapula des Kervenheimer Wals stellt die breiteste gemessene unter allen untersuchten Arten dar. Ähnlich breit sind die Scapulae des *Mesocetus argillarius* und des *Balaenoptera musculoides*. Die Scapulae beider Arten liegen nur als Rekonstruktionen vor. Daher sind diese Ergebnisse auch nur als angenäherte Werte zu verstehen. Affinitäten sind in der Hauptsache zu zwei *Cetotherium*-Arten angezeigt, *C. mayeri* sowie *C. furlongi*. Auch *Pinocetus polonicus* liegt noch im Rahmen der Vergleichbarkeit. Der sehr kleine Index des *Idiocetus guicciardinii* erinnert eher an die Morphologie der Balaenidae (z.B. VAN BENEDEN & GERVAIS 1868: Pl. I-V; MÜLLER 1989: Abb. 290).

3.11 Humerus

In den Röhrenknochen befinden sich bei den Cetaceen keine Markhöhlen; sie werden ausschließlich aus Spongiosa aufgebaut, nach FELTS & SPURELL (1965) ein Merkmal für die vollkommene Anpassung an den aquatischen Lebensraum. Der Humerus spielt in der funktionellen Belastbarkeit des Flippers eine Schlüsselrolle, da praktisch nur noch das Gelenk zwischen Scapula und Humerus funktionstüchtig ist. Die distalen Gelenke werden durch tendinöses Gebebe verstieft. MCCHEDLIDZE (1960) spricht bei Delphiniden durch Knorpelverwachsung von einer einheitlichen Achse von Pro- und Epipodium.

Der Humerus ist im rezenten Bereich für die einzelnen Familien, teilweise sogar für einzelne Arten charakteristisch ausgebildet und kann als zuverlässige Bestimmungshilfe dienen (BENKE 1993).

Die folgenden Erläuterungen werden von einer Tabelle begleitet, die das Länge/Breiten-Verhältnis zwischen Humeri verschiedener fossiler Arten, kurz Humeral-Index, dokumentiert.

Der Humerus des Kervenheimer Wals ist durch folgende morphologischen Kennzeichen charakterisiert: kräftig ausgebildeter Caput mit deutlich ausgeprägtem Rand und kurzem Collum; Tuberculum majus wie auswärts weisender Daumen einer geballten Faust gestaltet; Diaphyse mit ovalem Umriß bei medio-lateraler Abflachung; laterale Oberfläche relativ glatt; medial mit knötchenartigen Rauhigkeiten, besonders in der ulnaren Hälfte.

Tabelle 9. Humeral-Index, ermittelt aus der maximalen proximalen Breite durch Caput und Tuberculum zur medianen Länge (b:c:l).
Ein Index > 0,55 steht für eine balaenopteride Wuchsform, ein Index < 0,55 für eine subbalaenopteride. Die Begriffe besitzen keinerlei systematische Wertung, sondern stellen rein didaktisch gewählte dokumentatorische Bezeichnungen dar.

<i>Balaenoptera musculoides</i>	0,63
<i>Balaenoptera siberi</i>	0,60
<i>Balaenoptera borealina</i>	0,58
<i>Burtinopsis minutus</i>	0,57
<i>Balaenoptera rostratella</i>	0,56
<i>Balaenoptera acutorostrata cuvieri</i>	0,56
<i>Cetotherium mayeri</i>	0,55
<i>Pinocetus polonicus</i>	0,54
<i>Cophocetus oregonensis</i>	0,54
<i>Mesocetus siphunculus</i>	0,53
<i>Cetotherium priscum</i>	0,53
<i>Otradnocetus viridovi</i>	0,52
<i>Pelocetus calvertensis</i>	0,52
<i>Mesocetus argillarius</i>	? 0,52
<i>Plesiocetus</i> sp. KK	0,51
<i>Amphicetus later</i>	0,51
<i>Herpetocetus scaldiensis</i>	? 0,51
<i>Burtinopsis similis</i>	0,50
<i>Amphicetus rotundus</i>	0,50
<i>Plesiocetus hupschi</i>	0,49
<i>Plesiocetus dubius</i>	0,48
<i>Mesocetus longirostris</i>	0,48
<i>Mesocetus hungaricus</i>	0,48
<i>Cetotherium maicopicum</i>	0,48
<i>Imerocetus karaganicus</i>	0,48
<i>Thinocetus arthritus</i>	0,48
<i>Plesiocetus brialmonti</i>	0,46
<i>Peripolocetus vexillifer</i>	0,46
<i>Heterocetus affinis</i>	0,45

Balaenoptera musculoides (VAN BENEDEK 1882: Pl. LVI, Fig. 2):

Humerus sehr kurz und gedrungen; Caput sehr groß und so gut wie nicht geneigt; Tuberculum majus zurücktretend; kein Collum; äußerst kompaktes Erscheinungsbild.

Balaenoptera siberi (s. auch PILLERI 1989: Taf. X.b):

Humerus relativ gedrungen; Caput humeri stark ulnar geneigt; Tuberculum majus tritt fast vollständig zurück.

Balaenoptera borealina (s. auch VAN BENEDEK 1882: Pl. LXXII, Fig. 1):

Tuberculum majus sehr stark entwickelt ohne Prominenz, durch senkrecht verlaufende Rinne vom Caput getrennt; Caput verhältnismäßig etwas kleiner als in *B. musculoides*.

Burtinopsis minutus (s. auch VAN BENEDEK 1882: Pl. C, Fig. 2, 3):

Humerus sehr breit und gestaucht mit großem, kaum geneigten Caput; Tuberculum wenig prominent, aber mit kräftigem „Unterbau“.

Balaenoptera rostratella (s. auch VAN BENEDEK 1882: Pl. LXXX, Fig. 1):

Humerus plumper, gedrungener (proximal-distale Stauchung); Tuberculum wulstig und weniger hervorspringend; Diaphyse im mittleren Abschnitt relativ schmal.

Umfang Diaphyse = 29,0 cm; Umfang Caput (Collum) = 38,8 cm.

Balaenoptera acutorostrata cuvieri (CARETTO 1970: Tav. 2, Fig. 7):

Caput humeri und Tuberculum majus proximal abgeflacht; insgesamt breit und gestaucht.

Cetotherium mayeri (BRANDT 1873: Taf. XI, Fig. 8; MCCHEDLIDZE 1988: Pl. XIX):

Caput humeri mächtiger als Diaphyse und aus der Knochenachse herausgelagert; Tuberculum majus sehr prominent; unterhalb des Tuberculum warzenartige Aufrauhungen.

Pinocetus polonicus (CZYZEWSKA & RYZIEWICZ 1976: Pl. XXVIII, Fig. 1a,b):

Caput humeri sehr dominant und mächtig ausgebildet; die Region des Tuberulum majus ist defekt; Caputrand zurücktretend oder abradiert.

Cophocetus oregonensis (PACKARD & KELLOGG 1934: Fig. 18):

Humerus schlanker mit proportional kleinerem Caput; durch die große, pilzartige Ausdehnung der Proximalregion kommt ein relativ hoher Index zustande und täuscht eine Nähe zu *Balaenoptera* vor; Tuberulum nicht erhalten; radial auffällig streifenartige Rauhigkeiten.

Mesocetus siphunculus (KELLOGG 1968: Fig. 50):

Caput in seiner Größe reduziert, liegt fast vollständig außerhalb der Knochenlängsachse; Tuberulum majus ohne prominente „Spitze“, wulstig und flächenmäßig sehr ausgedehnt.

Cetotherium priscum (BRANDT 1873: Taf. IX, 10-13):

Humerus relativ schlank, in der Diaphyse eingeschnürt; Caput sehr mächtig und aus der Längsachse herausgestellt; Tuberulum majus sehr prominent entwickelt und nach oben (proximal) weisend.

Otradnocetus viridovi (MCCHEDLIDZE 1984b: Tab. V):

Caput stark abgesetzt und aus der Knochenachse verlagert; in Medio-Radialansicht beilartiger Habitus.

Pelocetus calvertensis (KELLOGG 1965: Fig. 22):

Caput relativ klein; wirkt verkümmert; Tuberulum majus wenig gut entwickelt (vielleicht erhaltungsbedingt); kräftig entwickelte Rauhigkeiten auf der Lateralseite in der distalen Hälfte.

Mesocetus argillarius:

Caput moderat; Tuberulum majus proximal weisend, aber wenig hervorspringend; insgesamt mit stärkeren Zerstörungen.

Amphicetus later (VAN BENEDEK 1886: Pl. III, Fig. 3, 4):

Proportionen mit Kervenheimer Exemplar gleich, ansonsten Humerus flächenhaft relativ stark anerodiert. Caput ragt ulnar über Längsachse hinaus.

Herpetocetus scaldiensis (s. auch VAN BENEDEK 1882: Pl. CVI, Fig. 1, 2):

Relativ kleiner Caput, ulnar allerdings teilweise abradiert; Tuberulum majus nur nach radial weisend, keine proximale Prominenz; gut entwickeltes Collum.

Burtinopsis similis (s. auch VAN BENEDEK 1882: Pl. XCV, Fig. 1):

Distales Ende auffallend verbreitert, wirkt ansonsten schlank und dünn; Caput stärker aus der Längsachse heraustretend; Caput und Tuberulum teilweise abradiert.

Amphicetus rotundus (s. auch VAN BENEDEK 1886: Pl. XVII, Fig. 4, 5):

Affinitäten relativ groß; ebenfalls kräftig entwickeltes Tuberulum majus; Caput humeri tritt etwas an Größe im Verhältnis zur Diaphyse zurück.

Umfang Caput = 28,5 cm; Umfang Diaphyse 22,4 cm.

Plesiocetus hupschi (s. auch VAN BENEDEK 1885: Pl. XXIV, Fig. 2, 3):

Caput humeri in Größe und geringfügiger Neigung aus der Knochenlängsachse gleich dem Kervenheimer Wal, allerdings auf der ulnaren Seite mit scharfem Knick unterhalb des Caput => Caput etwas zur Diaphyse aus der Längsachse herausgerückt; Tuberulum majus kräftig wulst- bis schwammartig entwickelt, nicht pathologisch verändert (Spongiosa normal).

Umfang Caput = 41,9 cm.

Plesiocetus dubius (s. auch VAN BENEDEK 1885: Pl. XV, Fig. 6):

Auch hier Caput humeri relativ kleiner und nicht lateralwärts geneigt (= außerhalb der Längsachse des Knochens); ausgedehnte Fossa infraspinata humeri auf der lateralen Seite fehlt beim Kervenheimer Wal.

Umfang Caput 39,5 cm.

Mesocetus longirostris (s. auch VAN BENEDEK 1886: Pl. XXXVII, Fig. 9):

Diaphyse relativ schlank, ulnar halbmondartig eingedellt; Tuberulum majus sehr prominent; Caput humeri stärker aus der Längsachse geneigt.

Umfang Caput = 36,6 cm; Umfang Diaphyse = 26,4 cm.

Mesocetus hungaricus (s. auch KADIĆ 1907: Fig. 65; PIA 1936: Fig. 11):

Humerus proportional schlanker, länger als bei *Balaenoptera*; schlechter Erhaltungszustand; Caput kleiner, flacher, dafür etwas kräftiger und radial geneigter Tuberulum majus.

Anmerkung: Der Caput ist separat erhalten. Möglicherweise waren die Epiphysen hier noch nicht miteinander verwachsen.

Umfang Caput = 27,0 cm, Umfang Diaphyse = 21,3 cm.

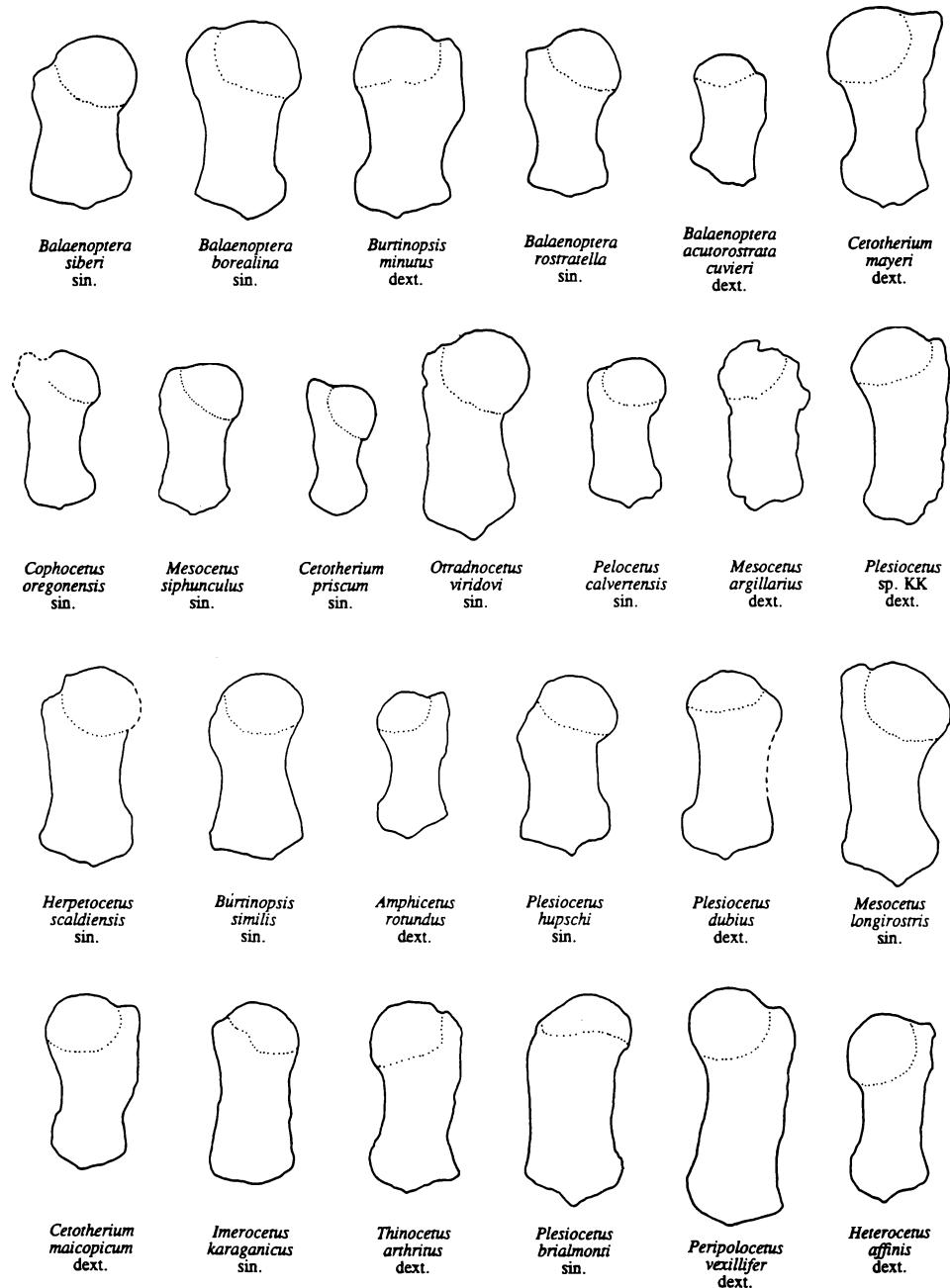


Abbildung 24. Umriß-Zeichnungen verschiedener Humeri der in der Diskussion berücksichtigten Mysticeti in Lateralansicht in unterschiedlichem Maßstab.

Cetotherium maicopicum (PILLERI 1986a: Abb. 17; MCCHEDLIDZE 1988: Pl. XVI):

Ebenfalls wie beim Kervenheimer Humerus kein scharfer Rand zum Collum, in den Grundproportionen ähnlich; Caput etwas stärker aus der Längsachse geneigt.

Imerocetus karaganicus (MCCHEDLIDZE 1988: Pl. XI.1):

Erscheint stark abgerollt, keine scharfe Kante zwischen Caput und Diaphyse; Tuberculum schwach entwickelt; Caput humeri wenig aus der Längsachse heraustretend.

Thinocetus arthritus (KELLOGG 1969: Pl. 3, Fig. 2):

Caput mit leichter proximaler Abflachung, proportional ähnlich Kervenheimer; Trennung von Tuberculum majus und Caput humeri durch senkrecht verlaufende Rinne.

Plesiocetus brialmonti (s. auch VAN BENEDEK 1885: Pl. IV):

Caput humeri stärker abgesetzt mit teilweise distal überspringender Kante (Fehlen beim Kervenheimer Wal als Resultat der Abrasion ?!), verhältnismäßig etwas kleiner und nicht aus der Längsachse des Knochens heraustretend; laterale Seite mit proxo-distal verlaufender Rinne zwischen Caput und Tuberculum.

Umfang Diaphyse = 36,7 cm; Umfang Caput = 47,3 cm.

Peripolocetus vexillifer (KELLOGG 1931: Fig. 89):

Humerus sehr schlank mit kleinem Caput; Tuberculum majus stärker anerodiert; verhältnismäßig ausgeprägtes Collum; Caput leicht aus der Längsachse heraustretend.

Heterocetus affinis (s. auch VAN BENEDEK 1886: Pl. XXIV, Fig. 1):

Diaphyse wirkt schlanker, Proportionen des Caput sehr ähnlich dem des Kervenheimers (s. auch VAN DEINSE 1931: Afb. 20); Caput stärker aus der Längsachse geneigt.

Es zeigt sich, daß die Klassifizierung auf dem Gattungsniveau im fossilen Bereich nicht so deutlich vollzogen werden kann wie im rezenten. ABEL (1931) weist bei Odontoceti sogar auf eine hohe Variabilität innerhalb einer Art hin.

Relativ klar abgrenzbar sind die Vertreter der Gattung *Balaenoptera*. Sie besitzen, wie auch bei rezenten Arten, gestauchte, gedrungene Humeri (Abb. 24). Interessant ist, daß die nach einer Revision bezüglich der Unterkiefermerkmale von DÉMÉRE (1986:290) geforderte Synonymie von *B. acutorostrata cuvieri* mit *B. rostratella* durch einen Humeral-Index mit gleichem Wert gestützt wird.

Der Kervenheimer *Plesiocetus* sp. KK zeigt die größten Übereinstimmungen mit dem Humerus des *Mesocetus argillarius*. Sehr ähnlich sind neben den Index-Werten auch die Morphologie und die Proportionen der Humeri von *Plesiocetus hupschi*, *Amphicetus later* und *A. rotundus*.

3.12 Systematische Stellung

Es zeigt sich im Laufe der Diskussion, daß die Verteilung der Übereinstimmungen und Unterschiede zu verschiedenen Formen relativ inhomogen erscheint. Trotz dieser Problematik werden Affinitäten zur Gattung *Plesiocetus* besonders deutlich.

Gemeinsamkeiten existieren zu *Plesiocetus dubius* aus dem Obermiozän Belgiens in der Morphologie des Squamosums. Der Processus postglenoidalis besitzt ebenfalls eine keilförmige Ausprägung; auch die Gestalt des Angulus inferior weist den annähernd gleichen Winkel auf. Sehr groß sind die Übereinstimmungen in der Form des Involucrums der Bulla tympanica mit *P. brialmonti* und *P. hupschi*. Untergeordnet lassen sich auch Affinitäten zum Processus mastoidicus nachweisen, der bei diesen Arten allerdings etwas breiter und kürzer ist und eine Rotation nur andeutet. Der Axis des Kervenheimer Wals ist mit dem des *P. hupschi* und *P. dubius* fast identisch. Lediglich der Axis des *P. hupschi* ist etwas höher gebaut als der des Kervenheimers. Zu *P. hupschi* sind auch die Proportionen und die Morphologie des Humerus ähnlich.

Auffallend viele Ähnlichkeiten sind auch mit einigen Arten der Gattung *Mesocetus* dokumentiert. Mit *Mesocetus argillarius* bestehen Übereinstimmungen in der Anordnung der Katapophysen vom 7.C.v bis 3.Th.v., in der Morphologie des Humerus sowie der Scapula. Letzteres Merkmal besitzt eine nur eingeschränkte Aussagekraft, da die Form auf einer zu großen Anteilen rekonstruierten Scapula beruht. Von den belgischen *Plesiocetus*-Arten liegt zur Dokumentation der Katapophysen hier nur unvollständiges, schlecht beschreibbares Material vor. Weitere Affinitäten könnten in der Morphologie der Bulla (Involucrum) bei *M. hungaricus* (Obermiozän von

Österreich) und *M. aquitanicus* (Untermiozän von Frankreich) herausgearbeitet werden; eine große Ähnlichkeit besteht zum Processus mastoideus des *M. longirostris*. Dieser ist jedoch schlanker und zeigt eine Rotation von nur 45° im Gegensatz zum Kervenheimer mit 90°.

Erwähnenswert sind noch die Gemeinsamkeiten zum untermiozänen *Parietobalaena palmeri* aus Nordamerika. Die Merkmale beschränken sich auf die des Kopfbereiches. So zeigen sich Affinitäten zum Praemaxillare, insbesondere zur rostralen Lateralverbreiterung und zur relativ kurzen Fossa mesorostralis. Der Hauptunterschied besteht in der nur geringen oder kontinuierlichen, nicht sprunghaften Verjüngung des caudalen Praemaxillare-Abschnittes (Processus facialis). Die Form des Squamosums, resp. des Processus postglenoidalis ist sehr ähnlich. Auch das Dentale des *P. palmeri* zeigt eine, wenn auch nur schwache, rostrale Verbreiterung.

Schwieriger zu bewerten sind die Merkmale der allgemeinen Cranialproportionen. Hier fehlen relativ viele Informationen von den nord- und mitteleuropäischen Arten, so daß eine mögliche Affinität z.B. zu *Plesiocetus* oder *Mesocetus* nicht ermittelt werden kann. Anzumerken wäre in diesem Zusammenhang noch, daß der sehr stark ergänzte *Mesocetus hungaricus* ebenfalls, soweit man das an den rekonstruierten Schädel manifestieren kann, ein sehr schlankes und im Verhältnis langes Cranium besessen haben könnte.

Die Vergleiche der Dentalrami (hier: die rostralen Enden) ergaben keinerlei systematische Bewertungsmöglichkeit.

Aufgrund der Merkmalsverteilung ist die Zugehörigkeit des Kervenheimer Wals zum Genus *Plesiocetus* nach dem heutigen Kenntnisstand als relativ gesichert anzunehmen.

Die teilweise mangelhafte Erhaltung des obermiozänen *Plesiocetus* sp. KK vom Niederrhein erlaubt trotz einiger sehr prägnanter Merkmale keine Zuordnung auf dem Artniveau. So besitzt er z.B. den mit Abstand geringsten Cranial-Index, bzw. den schlankesten Schädelbau aller in die Vergleiche einbezogenen fossilen Mysticeti. Auch die extreme Rotation des Processus mastoideus ist bei keinem weiteren Vertreter beobachtet worden.

Eines der Hauptunterscheidungskriterien nach TRUE (1912) bezeichnet u.a. die Morphologie der Frontalia. Der abrupt vom Vertex laterad auf einen niedrigeren Level springende und leicht anterior weisende Processus supraorbitalis ist für die Familie der Balaenopteridae im Gegensatz zum gleichmäßigen Gefälle der Cetotheriidae charakteristisch. Beim Kervenheimer Individuum ist dieses Merkmal zwar nicht erkennbar, die Cranialelemente sind nur disloziert und zerdrückt erhalten, aber es erscheint wichtig zu bemerken, daß die Länge des Processus supraorbitalis im Verhältnis zur Gesamtschädellänge kürzer als bei jeder anderen untersuchten Art ist. Dieser Vergleich wurde nicht mit in die Diskussion aufgenommen, da aufgrund des Erhaltungszustandes dieser Befund gegenüber anderen Merkmalen zurücktreten muß und auch ein mechanischer Defekt, durch Sedimentation, Kompression oder Transport nicht auszuschließen, ja sogar wahrscheinlich ist.

Ein weiteres Merkmal, das nicht vergleichend diskutiert wurde und den Kervenheimer *Plesiocetus* als zu den Balaenopteriden zugehörig identifiziert, beschreibt die Insertion der Nackenmuskulatur bzw. die Position der Artikulationsfläche des Squamosums für das Dentale. Nach WINGE (1921) zeichnet sie sich bei der Gattung *Plesiocetus* der Processus postglenoidalis durch eine geringe caudalwärts Neigung aus, so daß der Processus mastoideus in Ventralsicht sichtbar bleibt. Auch wenn das gut erhaltene Squamosum des Kervenheimer Wals (Ter 460-G) disloziert vorliegt, ist eben diese Situation bei korrekter Orientierung des Knochens gegeben. Bei *Cetotherium* ist nach WINGE der Processus postglenoidalis stärker caudal geneigt; er verdeckt in Ventralsicht den Processus mastoideus.

Andere bedeutende Charakteristika zur Unterscheidung wie die Form des Processus coronoides (ABEL 1938, FORDYCE 1982a, 1984, DEMÉRÉ 1986) sind am bearbeiteten Wal nicht überliefert. Eine Diskussion der Form und Ausdehnung des Supraoccipitales entfällt aus dem gleichen Grund.

Wie bereits in der Einleitung dargelegt ist das Gesamtsystem der fossilen Mysticeti dringend revisionsbedürftig. Die enorme Anhäufung von Taxa trägt zu einer gewissen Konfusion bei; eine vernünftige systematische Gliederung ist nur über eine großangelegte Neubearbeitung möglich. Wegen der z.T. unsicheren Zuordnung verschiedener Arten und auch Gattungen wurde die Nomenklatur der Wale aus den Antwerpener Sanden durch VAN BENEDEN in dieser Arbeit beibehalten. Wegen teilweise zweifelhafter Bearbeitungsschritte wird VAN BENEDENS Einteilung von ABEL (1941b:238 ff) und DE SMET (1978:45f) als nicht befriedigend bewertet. ABEL (1938:23) berichtet sogar von einem „unbeschreiblichen Durcheinander“ und von „zusammengefügten «Arten»“. Nach der Bearbeitung durch VAN BENEDEN herrschten vor einer Teilrevision durch ABEL (1938, 1941a), welche allerdings mehr die Problematik aufzeigt denn löst, zunächst achzig

Jahre Stagnation (DE SMET 1979) in der Erforschung der fossilen Wale aus dem Miozän und Pliozän Belgiens. Bis heute ist hier keine Neubearbeitung erfolgt und selbst in der Zusammensetzung der Wirbeltiertaxa des tertiären Nordseebeckens (RUSSELL 1982) fehlen die belgischen Formen.

Der morphologisch-anatomische und damit zusammenhängende systematische Forschungsbereich über fossile Mysticeti stellt ein äußerst kompliziertes Arbeitsgebiet dar. Eine Revision könnte bei der großen Anhäufung an Material zu einer Lebensaufgabe werden. Mein Eindruck ist, das auch sämtliche Vorgänger aus diesem Grund vor einer solch umfangreichen Arbeit zurück scheut.

Das Hauptproblem liegt einfach in der spezialisierten Anpassung an den aquatischen Lebensraum und das Fehlen einer so prägnanten Merkmalsreihe, wie sie Zähne liefern. So sind zwangsläufig morphologische Veränderungen, vor allem in den Extremitäten und auch in der Cranialregion zwischen unterschiedlichen Arten und Gattungen äußerst gering. Die jüngste Evolutionsgeschichte der Wale, seit Beginn des Neogens, wird zudem sicherlich durch viele funktionell bedingte Parallelentwicklungen verwässert. Der Anpassungsprozeß an die Echolocation (-> telescoping) ist in verschiedene phylogenetische Entwicklungsstadien gliederbar; bei den Mysticeti bedeutet das telescoping die Überschiebung der occipitalen Schädelemente.

Schwieriger ist es mit der Morphologie der Ohrgehäuse (*Bulla tympanica*, *Perioticum*). Möglicherweise sind hier bei Arten unterschiedlicher Gattungen gleiche oder ähnliche Entwicklungslinien eingeschlagen worden, was eine systematische Differenzierung in diesem Fall stark erschweren würde.

Außerdem muß berücksichtigt werden, daß im rezenten Bereich deutlichere und mehr Unterschiede zwischen Species eines Genus, speziell bei *Balaenoptera* (s. KELLOGG 1928: Fig. 19; BARNES & MCLEOD 1984: Fig. 4-6) existieren, als zwischen einer größeren Zahl fossiler Genera. Eine Revision wird vermutlich zu einer Eliminierung und zu einem „lumping“ vieler Taxa führen, sicherlich aber nicht so radikal wie nach der Interpretation von CARETTO (1970:64f), der nicht weniger als 25 Taxa unter *Balaenoptera acutorostrata* *cuvieri* zusammenfaßt. Darunter befinden sich u.a. alle von VAN BENEDET beschriebenen Arten der Gattungen *Amphicetus*, *Mesocetus*, *Plesiocetus*, *Heterocetus* und *Burtonopsis*.

4. Taphonomie

Sämtliche Ablagerungen des Miozäns im Niederrheingebiet entstammen einem reich belebten Flachmeer (KLOSTERMANN 1989), teilweise mit wattenmeerartigem Charakter im mittelmiozänen Hemmoorium und Reinbekium (Burdigalium/Langhium; NN 3-5), ähnlich dem heutigen Nordsee-Gebiet.

Das Skelett des *Plesiocetus* sp. KK wurde in einer neogenen Scholle (Gramium = Tortonium; NN 10/11), die sich nahezu konkordant zur Schichtung von Sanderablagerungen befand, eingeschlossen überliefert. KLOSTERMANN (1990) klassifiziert diese lokalen eiszeitlichen Ablagerungen als Sander-Stauchmoräne (Abb. 3). Die Entstehung solcher Sander-Stauchmoränen ist vermutlich auf mehrere saalezeitliche Eisvorstöße und Eisrandosillationen zurückzuführen (KLOSTERMANN 1990:465 ff.). Die aus Feinsanden bestehenden tertiären Schollen erreichen erstaunliche Größenverhältnisse, wie BRAUN & KÜHN-VELTEN (1958) am Beispiel einer 250 m langen und 100 m breiten Linse am Paulsberg, wenige Kilometer nördlich des Fundpunktes am Gochfortzberg, demonstrieren.

Die zunächst für Umlagerungsprodukte gehaltenen Ablagerungen sind fast ungestört. Die Knochen des darin befindlichen Skeletts sind zwar, durch die Transportvorgänge mit einer Vielzahl von Rissen und Spalten versehen, der Wal ist jedoch in seinem Gesamtverband mehr oder weniger gut erhalten geblieben.

Um eine Überlieferung nahezu vollständiger Wirbeltierskelette zu gewährleisten gibt es nur zwei Möglichkeiten: entweder eine rasche Einbettung in einem Environment mit hoher Sedimentationsrate oder ein Absinken des Kadavers in wenig bewegtem Milieu.

Nach Rezentbeobachtungen in der Nordsee treiben alle eines natürlichen Todes und ohne Fremdeinwirkung gestorbenen Individuen mehrere Wochen an der Meeresoberfläche (SCHÄFER 1962), wobei Wale mit einem hohen Speckgehalt sofort an der Oberfläche treiben (Balaenidae, Physeteridae). Aufgetriebene Leichen, die wochenlang an der Meeresoberfläche schwimmen, zerfallen nach und nach (genaue Dokumentation eines Zerfallsprozesses, siehe SCHÄFER 1962:29 f.). Die Knochen werden über weite Strecken am Grund zerstreut. Niemals wird in diesem Fall ein Individuum vollständig überliefert.

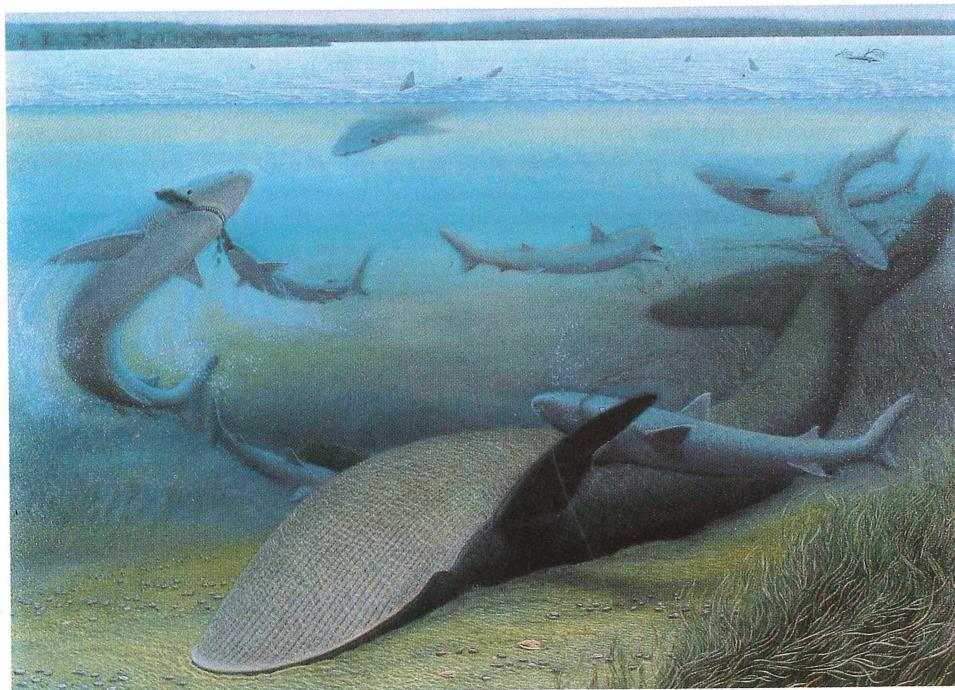


Abbildung 25. Der von lamniformen Haien attackierte Kadaver des *Plesiocetus* sp. KK im küstennahen Bereich während des Obermiozäns. Gemälde des Künstlers G. LEMMEN/Sonsbeck, 1988, mit freundlicher Genehmigung des Geologischen Landesamtes NW.

Wale mit geringem Speckgehalt sinken zunächst ab (Balaenopteridae; zu ihnen gehört der Kervenheimer *Plesiocetus*), um nach dem Aufblähen durch Verwesungsgase zu einem späteren Zeitpunkt aufzutreiben. Mehrere Tage verweilen die Leichen auf dem Grund.

Bei einem Absinken der Leiche in anoxische Zonen tiefer Meeresbecken würde die Bildung eines für ein Auftreiben ausreichenden Volumens an Fäulnisgasen nicht ausreichen. Die Leiche bliebe auf dem Grund und würde im Verband eingebettet. ALLISON et al. (1991) beschreiben den Fund eines großen rezenten Balaenopteriden, vermutlich *Balaenoptera musculus* oder *B. physalus*, den sie auf dem Grund des Santa Catalina-Beckens vor Los Angeles/California in 1.240 m Tiefe aus dem Forschungstauchboot ALVIN beobachtet haben. Sie erklären die vollständige und wenig disartikulierte Überlieferung mit einem erhöhten hydrostatischen Druck in großer Tiefe. Auch der Tiefseefund liegt wie der Kervenheimer Wal mit seiner ventralen Seite nach oben. Trotz biochemischer Untersuchungsmethoden (auf mikrobiellen Befall - unter den gegebenen Umständen als Eisensulfidnachweis im Knochenmaterial) konnte hier die Todesursache nicht ermittelt werden.

Solch ein Fall ist hier auszuschließen, da aufgrund der geologischen Daten *Plesiocetus* sp. KK in einer geringen Wassertiefe abgelagert wurde (VON DER HOCHT 1988). Höchstwahrscheinlich ist es nie zum Auftrieb der Leiche gekommen, da spätestens postmortale Haie das Individuum attackiert haben. Nach VON DER HOCHT (1988) müssen sich mehrere Individuen des 4 bis 7 m langen *Macrorhizodus hastalis* (an der Fundlokalität belegt durch 150 isolierte Zähne) aus der Familie der Isuridae (Makrelenhäne), mindestens ein Exemplar des *Macrorhizodus escheri* (40 Zähne überliefert) sowie ein maximal 2-3 m großer *Odontaspis vorax* aus der Familie Odontaspidae (Sandhäne) in der Nähe des Kadavers aufgehalten haben (Abb. 25). Ein Caudalwirbel (Ter 460-F) des Wals ist mit einem durch Sediment anhaftenden, nicht den Knochen pene-trierenden Isuriden-Zahn überliefert, was die Annahme bestärkt, die Caudalregion nebst Fluke könnte durch den Verbiß vom Körper abgetrennt worden sein.

Die Frage nach der Todesursache läßt sich ohne die Anwendung analytischer Methoden nicht exakt beantworten. Möglich wären Altersschwäche, Krankheit, Geburtsunfall (im Falle eines weiblichen Tieres), Nahrungsmangel, Parasiten oder der Überfall durch Haie.

Krankheit und Nahrungsmangel sind zunächst nicht belegbar. Viele Krankheiten lassen sich an der Knochensubstanz erkennen (ROTHSCHILD & TANKE 1992). Allerdings liegt beim Kervenheimer Skelett kein pathologischer Befund vor. Das durch mechanische Erosion stark entfremdete Wirbelfragment (Abb. 15) zeigt z.B. eine vollkommen unauffällige und gesunde Spongiosa. Parasitärer Befall läßt sich nur durch spezifische Detailuntersuchungen nachweisen. Auch Nahrungsmangel erscheint als Todesumstand ungewöhnlich, da das Sediment äußerst reich an überlieferten Organismen ist: Gastropoden, Bivalven (KLOSTERMANN 1989: Taf. 1, Abb. 1), die auch auf eine reiche Fauna und Flora im Ernährungsplan der Mysticeti weisen dürfen.

Anhand der Überlieferung bleibt eine Diskussion der Todesursachen Altersschwäche oder Geburtsunfall spekulativ. Es handelt sich auf jeden Fall um ein geschlechtsreifes Tier, was die fest verwachsenen Epiphysen des Humerus belegen. Bei rezenten Walen ist die Geschlechtsreife mit dem Verwachsen des Caput humeri mit der Diaphyse erreicht (BENKE mdl. Mitt.). An den im Verband überlieferten Wirbeln sind die Epiphysen ebenfalls bereits co-ossifiziert. Lediglich im zusätzlich aufgesammelten Material in der unmittelbaren Nähe zum Skelettfund befindet sich eine einzelne Wirbelepiphyse.

Rezente Mysticeti sind, mit Ausnahme der Balaenidae (DAVIES 1963), die mit ihrer dicken isolierenden subcutanen Speckschicht an die kalten, zirkumpolaren Gewässer gebunden sind, als eurytherm zu bezeichnen (ROTHAUSEN 1967). Eine Präferenz bezüglich der kalten Gewässer ist durch die Bindung an ihre Hauptnahrung, den Krill, existent. Von *Megaptera novaeangliae* ist bekannt, daß sie während des Winters in tropische Regionen migrieren. In der Samana Bay, NE Dominikanische Republik, wurden Individuen in Flachwasserbereichen angetroffen (BARAFF et al. 1991).

Die Jahresmittel-Wassertemperatur im Obermiozän soll nach BUCHARDT (1978) mit etwa 10°C in der Niederrheinischen Bucht im Bereich der Temperatur der heutigen Nordsee gelegen haben, gemessen an Sauerstoff-Isotopen im Carbonat fossiler Bivalvenschalen. ROTHAUSEN (1986) belegt allerdings am Beispiel des Rupelium die Fragwürdigkeit gerade dieser Untersuchung. Einen besseren Bezug stellen die Untersuchungen von STRAUCH (1968) zu *Hiatella arctica* dar. Die von STRAUCH ermittelte Jahresdurchschnittstemperatur von 22°C für das Miozän des Nordsee-Beckens lassen deutlich subtropische Verhältnisse erkennen. Das Beispiel soll verdeutlichen, daß bereits ein Aufenthalt des *Plesiocetus* sp. KK im Flachwasserbereichen vor dem Tode möglich gewesen wäre.

DASSEL (1989) stellt sich einen durch Strömung zwischen Sandbänke in den küstennahen Stillwasserbereich getrieben Kadaver vor. Hier fanden die Haiattacken statt. Dieser Vorgang ist allerdings nur möglich gewesen, wenn der Tod bereits in relativer Nähe zur Küstenregion eingetreten. Wie oben am Beispiel des vor Kalifornien entdeckten Skeletts ausgeführt, hätte es nach dem Absinken in tiefere, auf das Relief des Nordseebeckens bezogen, in küstenfernere Regionen nicht zum Auftrieb durch die Verwesungsgase kommen können. Andererseits dürfte der Kadaver des Kervenheimer Wals nur kurze Zeit an der Oberfläche getrieben und in das Flachwasser eingeschwemmt sein, denn wir haben es mit einem fast vollständigen, wahrscheinlich erst in Fundlage teilweise aufgelösten Fund zu tun.

Möglicherweise durch Gezeiteneinfluß könnte der Kadaver an den Uferbereich gespült und nach Hochfluten (DASSEL 1989:59) schließlich vollständig durch Sediment bedeckt worden sein (vergl. auch SCHÄFER 1962:31).

5. Zusammenfassung

Mit *Plesiocetus* sp. KK wird ein nahezu vollständiges Skelett eines frühen Balaenopteriden aus dem oberen Miozän der neogenen Nordsee im nördlichen Niederrheingebiet beschrieben. Das stark zerdrückte Cranium wurde unterstützend mit photogrammetrischen Meßmethoden ausgewertet. Der Fund ist während der geologischen Geländeaufnahme in einer stillgelegten Sandgrube am Gochfortzberg bei Kevelaer-Kervenheim, ca. 11 Km W Xanten, im Sommer 1987 entdeckt, freigelegt und anschließend in Münster präpariert worden.

Das Skelett befand sich innerhalb einer obermiozänen Sedimentscholle aus marinen, küstennahen Feinsanden (Gramium; Tortonium), die fast konkordant zur Schichtung in einer Saale-zeitlichen Stauchmörane eingebettet war.

Durch den glazialen Transport war der Fund z.T. starken Belastungen unterworfen; es kam zur Bildung von einer erheblichen Anzahl von Spalten und Rissen in den Knochen. Einige Körperteile, wie z.B. die Occipitalregion des Cranius, sind dabei vollständig zerstört worden.

Der Tod des *in situ* mit der Ventralseite nach oben liegenden Tieres trat in Küstennähe ein. Die genaue Todesursache ist makroskopisch nicht ermittelbar; eine pathologische Ursache erscheint unwahrscheinlich. Als relativ sicher kann angenommen werden, daß der Kervenheimer Wal vor seiner Einbettung postmortal von lamniformen Haien attackiert und teilweise zerlegt (Caudalregion) wurde.

Für die Vergleiche wurden insgesamt 65 Species fossiler Mysticeti aus der Familie Balaenopteridae und dem Formenkreis „Cetotheriidae“ herangezogen; 45% davon konnten am Material untersucht werden. Als Merkmale dienten, soweit bei den Vergleichsindividuen erkennbar, die allgemeinen Cranial- und Praemaxillarproportionen, die Morphologie des Squamosums, das Involucrum der Bulla tympanica, der Processus mastoideus, die Gestaltung des rostralen Endes der Dentalia, die Axismorphologie, die Position und die Form der Katapophysen vom 7. C.v. bis zum 3.Th.v. sowie die Ausbildung von Scapula und Humerus.

Das Hauptproblem bei einer systematisch-taxonomischen Bearbeitung liegt in der spezialisierten Anpassung der Cetacea an den aquatischen Lebensraum. Ihre Morphologie ist durch eine Vielzahl an Parallelentwicklungen geprägt, wobei die Unterschiede zwischen Species und Genera äußerst gering ausfallen.

Es zeigt sich trotz der z.T. uneinheitlichen Merkmalsverteilung, daß die Affinitäten zur Gattung *Plesiocetus* besonders groß sind.

Gemeinsamkeiten existieren zu *Plesiocetus dubius* aus dem Obermiozän der Sables d'Anvers Belgiens (Diestien; nach heutiger Auffassung tiefere Einordnung ins Burdigalium/Langnium der Standardgliederung, s. ROTHAUSEN 1986:541) in der Morphologie des Squamosums in der keilförmigen Ausprägung des Processus postglenoidalis. Groß sind die Übereinstimmungen in der Form des Involucrums der Bulla tympanica mit *P. brialmonti* und *P. hupschi*, beide ebenfalls aus dem Diestien Belgiens. Untergeordnet lassen sich auch Affinitäten zum Processus mastoideus nachweisen, der bei diesen Arten allerdings etwas breiter und kürzer ist und eine Rotation im Gegensatz zum Kervenheimer *Plesiocetus* nur andeutet. Der Axis des Kervenheimer Wals ist mit dem des *P. hupschi* und *P. dubius* beinahe identisch. Lediglich der Axis des *P. hupschi* ist lateral etwas gedrungener gebaut als der des Kervenheimers. Zu *P. hupschi* sind auch die Proportionen und die Morphologie des Humerus ähnlich.

Des weiteren sind viele Ähnlichkeiten mit Arten der Gattung *Mesocetus* auffällig. Mit *Mesocetus argillarius* aus dem Obermiozän Südjütlands bestehen Übereinstimmungen in der Anordnung der Katapophysen und in der Morphologie des Humerus. Weitere Affinitäten konnten in der Morphologie der Bulla tympanica (Involucrum) bei *M. hungaricus*, Obermiozän von Österreich (Burgenland) und *M. aquitanicus*, Untertertiär von der französischen Atlantikküste, dokumentiert werden; eine große Ähnlichkeit besteht auch zum Processus mastoideus des *M. longirostris*, Mittelmiozän von Belgien (Anversien).

Erwähnenswert sind zudem die Gemeinsamkeiten mit dem untermiozänen (Calvert; „Barstovian“, NN 8/9 = etwa Langnium/unteres Serravalium -> Mittelmiozän aus heutiger Sicht, ROTHAUSEN 1986) *Parietobalaena palmeri* aus Nordamerika. Die Merkmale beschränken sich auf die des Kopfbereiches, speziell der Praemaxillaria und des Squamosums, resp. des Processus postglenoidalis. Auch das Dentale des *P. palmeri* zeigt eine, wenn auch nur schwache, rostrale Verbreiterung.

Wegen der überaus hohen Artenvielfalt und der enormen Anhäufung neuer Taxa bis in die jüngste Vergangenheit wird eine Revision des Formenkreises um die „Cetotheriidae“ für eine zukünftige genaue Abgrenzung und Determinierung der Gattungen und Arten innerhalb der Mysticeti - nach verschiedenen auch neu zu bewertenden Merkmalen - wie schon mehrfach von verschiedenen Autoren gefordert, dringend notwendig. Sie wird vermutlich zu einer Eliminierung und Zusammenfassung (im Bereich der Variabilität) vieler Taxa führen.

6. Dank

Zu allererst geht mein Dank an die Herren Kollegen, die mir das Studium von Vergleichsmaterial an ihren Instituten, Museen und Sammlungen reibungslos und unkompliziert ermöglichten: Dr. S.E. BENDIX-ALMGREEN, Kopenhagen, Dr. P. BULTYNCK, Brüssel, J. BOSCHEINEN und Dr. M. ZAHN, beide Düsseldorf, Dr. E. FREY, Karlsruhe, Dipl.-Geol. F. VON DER HOCHT, Kerpen, Dr. D. JÁNOSSY und Dr. T. KECSKEMÉTI, beide Budapest, Dr. C. DE MUIZON, Paris, Dr. H. ROHDE, Hannover, Dr. F. ROTH und Museumspädagoge M. ABRAHAMSSON, beide Gram.

Dr. L. KORDOS vom Ungarischen Geologischen Dienst in Budapest versuchte, wenn auch leider erfolglos, den Verbleib der verschwundenen Bullae des *Mesocetus hungaricus* zu ergründen.

Zu tiefem Dank verpflichtet bin ich unserem Präparator, Herrn K. SCHUCHMANN, Mainz, für die Anfertigung einiger wichtiger Abgüsse und die Vorbereitungsmaßnahmen (Bau des Spezialstavts) für die Photogrammetrie. Die photogrammetrischen Auswertungen wurden von Frau Dipl.-Ing. P. WACHTEL unter Mithilfe von Herrn Prof. W. BÖHLER, Fachbereich Geoinformatik und Vermessung der FH Mainz, mit großem Engagement durchgeführt.

Mein größter Dank geht an Herrn Dr. J. KLOSTERMANN, Herrn Dipl.-Ing. W. DASSEL, Frau Dipl.-Geol. F. LEHMANN, Herrn S. HÄNSCHEK sowie Herrn H. SCHÖTTLER, alle vom Geologischen Landesamt NW in Krefeld, für ihre aufopferungsvolle Unterstützung im Zusammenhang mit meinen Besuchen zum Studium des Kervenheimer Walfundes. Zusätzlich halfen die Präparatoren M. BÖCKMANN und M. SCHLÖSSER, beide Münster, tatkräftig bei den Wendemanövern des Schädels.

Herr Prof. G. PILLERI, Perugia/Italien, versorgte mich mit für die Forschungen essentieller Literatur. Herr Dr. A. BOPP, Mainz, untersuchte außergewöhnlich gestaltete Knochen auf eine mögliche pathologische Genese.

Nicht versäumen möchte ich, mich bei Herrn Dr. L.G. BARNES, Los Angeles, Frau L. BECHER, Kopenhagen, Herrn Dr. H. BENKE, Büsum, Frau Dr. D.R. KETTEN, Boston, Herrn Dr. F. ROTH, Gram und Herrn Prof. C. SPAETH, Hamburg, für die fachlichen Diskussionen sowie sachkundigen und wertvollen Hinweise zu bedanken. Ganz besonders danke ich in diesem Zusammenhang Herrn Prof. K. ROTHAUSEN, Bad Wörishofen, der mich außer dem eben gesagten für dieses Projekt gewann und das vorliegende Manuskript durchsah.

Außerdem sage ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft Dank für die großzügige finanzielle Unterstützung dieses Forschungsvorhabens und die zusätzliche Bewilligung eines Reisekostenzuschusses für die Teilnahme an der 10th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals in Galveston/Texas.

7. Literatur

- ABEL, O. (1914): Die Vorfahren der Bartenwale.- Denkschr. K. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl., **90**: 155-224, 20 Abb., 12 Taf.; Wien.
- (1931): Das Skelett der Eurhinodelphiden aus dem Oberen Miozän von Antwerpen.- Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., **48**: 191-334, 8 Abb., 11 Taf.; Brüssel.
- (1938): Vorläufige Mittheilungen ueber die Revision der fossilen Mystacoceten aus dem Tertiaer Belgiens.- Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., **14**(1): 1-34, 6 Abb., 1 Tab.; Brüssel.
- (1941a): Vorläufige Mittheilungen über die Revision der fossilen Mystacoceten aus dem Tertiär Belgiens (Zweiter Bericht).- Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg., **17**(32): 1-29, 2 Tab., 3 Taf.; Brüssel.
- (1941b): Ein Beispiel für die Vorverlegung von Altersstadien in Jugendstadien im Laufe der Stammesgeschichte der Bartenwale.- Palaeobiologia, **7**(4): 237-248; Wien.
- ALLISON, P.A., SMITH, C.R., KUKERT, H., DEMING, J.W. & BENNETT, B.A. (1991): Deep-water taphonomy of vertebrate carcasses: a whale skeleton in the bathyal Santa Catalina basin.- Paleobiology, **17**(1): 78-89, 7 Abb., 3 Tab.; Ithaca, NY.
- ARNTZ, W.E. (1992): Wale im Wüstensand. Zur Pisco-Formation in Sacaco (Peru).- Nat. Mus., **122**(6): 180-186, 8 Abb.; Frankfurt a.M.
- BARAFF, L.S., CLAPHAM, P.J., MATTILA, D.K. & BOWMAN, R.S. (1991): Feeding behavior of a humpback whale in low-latitude waters.- Marine Mamm. Sci., **7**(2): 197-202; Lawrence, KS.
- BARNES, L.G. & MCLEOD, S.A. (1984): The fossil record and phyletic relationships of Gray Whales.- [In:] JONES, M.L., SWARTZ, S.L. & LEATHERWOOD, S. (eds.): The Gray Whale - *Eschrichtius robustus*: 3-32, 6 Abb., 2 Tab.; Orlando, FL (Acad. Press).
- BARNES, L.G., DOMMING, D.P. & RAY, C.E. (1985): Status of studies on fossil marine mammals.- Marine Mamm. Sci., **1**(1): 15-53, 9 Abb., 1 Tab.; Lawrence, KS.
- BENEDEN, P.J. VAN (1859): Sur la découverte d'ossements fossiles, faite à Saint-Nicolas.- Bull. Acad. Roy. Sci. Lettr. Belg., 2^{me} Sér., **11**: 123-146; Brüssel.
- (1872): Les baleines fossiles d'Anvers.- Bull. Acad. Roy. Sci. Lettr. Belg., 2^{me} Sér., **34**: 233-247; Brüssel.
- (1875): Le squelette de la Baleine fossile du Musée de Milan.- Bull. Acad. Roy. Sci. Lettr. Belg., 2^{me} Sér., **40**: 736-758, 2 Abb.; Brüssel.
- (1877): Les ossements fossiles du genre Aulocète au Musée de Linz.- Bull. Acad. Roy. Sci. Lettr. Belg., 2^{me} Sér., **44**: 536-549; Brüssel.
- (1880a): Description des ossements fossiles des environs d'Anvers. Deuxième Partie. Cétacés, Genres: *Balaenula*, *Balaena* et *Balaenotus*.- Ann. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. Sér. Paléont., **4**: 1-83, 2 Abb., Atlas m. 39 Taf.; Brüssel.
- (1880b): Les Mysticètes à courts fanons des sables des environs d'Anvers.- Bull. Acad. Roy. Sci. Lettr. Belg., 2^{me} Sér., **50**: 11-25; Brüssel.
- (1882): Description des ossements fossiles des environs d'Anvers. Troisième Partie. Cétacés, Genres: *Megaptera*, *Balaenoptera*, *Burtonopsis* & *Erpetocetus*.- Ann. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. Sér. Paléont., **7**: 1-90, 3 Abb., Atlas m. 70 Taf.; Brüssel.

- (1884): Une Baleine fossile de Croatie, appartenant au genre Mésocète.- Mém. Acad. Roy. Sci. Lettr. Belg., **45**: 1-29, 2 Abb.; 2 Taf.; Brüssel.
- (1885): Description des ossements fossiles des environs d'Anvers. Quatrième Partie. Cétacés, Genre: *Plesiocetus*.- Ann. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. Sér. Paléont., **9**: 1-40, 1 Abb., Atlas m. 30 Taf.; Brüssel.
- (1886): Description des ossements fossiles des environs d'Anvers. Cinquième Partie. Cétacés, Genres: *Amphicetus*, *Heterocetus*, *Mesocetus*, *Idiocetus* et *Isocetus*.- Ann. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg. Sér. Paléont., **13**: 1-139, 1 Abb., Atlas m. 75 Taf.; Brüssel.
- BENEDEN, P.J. VAN & GERVAIS, P. (1868-1880): Ostéographie des Cétacés vivants et fossiles comprenant la description et l'Iconographie du squelette et du système dentaire de ces animaux ainsi que des documents relatifs à leur histoire naturelle.- 634 S., 21 Abb., Atlas mit 61 Taf.; Paris (A. Bertrand).
- BENHAM, W.B. (1942): Fossil Cetacea of New Zealand. V.- *Mauicetus*, a generic name substituted for *Lophocephalus* BENHAM.- Trans. Proc. Roy. Soc. New Zealand, **71**: 260-270, 4 Taf.; Wellington.
- BENKE, H. (1993): Investigations on the osteology and the functional morphology of the flipper of whales and dolphins (Cetacea).- Invest. Cetacea, **24**: 9-252, 146 Abb., 54 Tab.; Paciano.
- BÖHLER, W. (1984): Photogrammetrische Aufnahme und Auswertung.- [In:] RUPPRECHT, G. (ed.): Die Mainzer Römerschiffe: 103-109, 4 Abb.; Mainz (H. Krach).
- BRANDT, J.F. (1871): Bericht über den Fortgang meiner Studien über die Cetaceen, welche das grosse zur Tertiärzeit von Mitteleuropa bis Centralasien hinein ausgedehnte Meeresbecken bevölkerten.- Bull. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersbourg, **6**: 563-566; St. Petersburg.
- (1873): Untersuchungen über die fossilen und subfossilen Cetaceen Europa's.- Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersbourg, 7^e Sér., **20**(1): 1-372, 2 Abb., 34 Taf.; St. Petersburg.
- (1874): Ergänzungen zu den fossilen Cetaceen Europa's.- Mém. Acad. Imp. Sci. St.-Pétersbourg, 7^e Sér., **21**(6): 1-54, 5 Taf.; St. Petersburg.
- BRÄUN, F.J. & KÜHN-VELTEN, H. (1958): Über die geologischen Verhältnisse am Paulsberg bei Uedem (Kreis Kleve).- Geol. Mijnb., **20**(5): 146-151, 5 Abb., 2 Taf.; Den Haag.
- BUCHARDT, B. (1978): Oxygen isotope palaeotemperatures from the Tertiary period in the North Sea area.- Nature, **275**(5676): 121-123, 2 Abb.; London.
- CABANÁS, R., MARTÍN, R. & JORDANO, D. (1961): Primer cetáceo fósil español: *Balaenoptera rostratella* VAN BENEDEN, del mioceno de Montilla (Córdoba).- Estud. Geol., **17**: 27-48, 29 Abb., 3 Tab.; Madrid.
- CABRERA, A. (1926): Cetáceos fósiles del Museo de La Plata.- Rev. Mus. La Plata, **29**: 363-411, 19 Abb.; Buenos Aires.
- CAPELLINI, G. (1876): Sulle balene fossili toscane.- Atti Reale Accad. Lincei, Ser. 2, **3**: 9-14; Rom.
- (1877): Balenottere fossili e *Pachyacanthus* dell'Italia Meridionale.- Mem. Accad. Naz., Ser. 3, Cl. Sci. Fis. Mat. Nat., **1**: 611-630, 3 Taf.; Rom.
- (1899): Balenottere Mioceniche di San Michele presso Cagliari.- Mem. R. Accad. Sci. Ist. Bologna Ser. 5, **7**: 661-679, 2 Taf.; Bologna.
- (1901): Balenottera Miocenica del Monte Titano, Repubblica di S. Marino.- Mem. R. Accad. Sci. Ist. Bologna Ser. 5, **9**: 237-260, 2 Taf.; Bologna.
- (1902): Balene fossili Toscane. I. *Balaena etrusca*.- Mem. Accad. Sci. Ist. Bologna Ser. 5, **9**: 759-778, 1 Abb., 3 Taf.; Bologna.
- (1904): Balene fossili Toscane. II. *Balaena montalionis*.- Mem. Accad. Sci. Ist. Bologna Ser. 6, **1**: 47-55, 1 Taf.; Bologna.
- (1905): Balene fossili Toscane. III. *Idiocetus guicciardinii*.- Mem. Accad. Sci. Ist. Bologna Ser. 6, **2**: 71-80, 2 Taf.; Bologna.
- CARETTO, P.G. (1970): La Balenottera della sabbie plioceniche di Valmontasca (Vigliano d'Asti).- Boll. Soc. Paleont. Italiana, **9**: 3-75, 9 Abb., 3 Tab., 20 Taf.; Modena.
- COPE, E.D. (1895): Fourth contribution to the marine fauna of the Miocene period of the United States.- Proc. Amer. Phil. Soc., **34**(147): 135-155, Taf. 6; Philadelphia.
- (1896): Sixth contribution to the knowledge of the marine Miocene fauna of North America.- Proc. Amer. Phil. Soc., **35**(151): 139-146, 2 Taf.; Philadelphia.
- CZYZEWSKA, T. & RYZIEWICZ, Z. (1976): *Pinocetus polonicus* gen. n., sp. n. (Cetacea) from the Miocene limestones of Pinczów, Poland.- Acta Palaeont. Polonica, **21**(3): 259-291, 6 Abb., 3 Tab., Taf. 23-30; Warschau.
- DASSEL, W. (1989): Der Wal von Kervenheim.- Geldr. Heimatkald., **1989**: 47-60, 16 Abb., 1 Tab.; Geldern.
- DAVIES, J.L. (1963): The antitropical factor in Cetacean speciation.- Evolution, **17**(1): 107-116, 2 Abb.; Lawrence, KS.
- DAWBIN, W.H. (1990): Baleen whales.- [In:] HARRISON, R. & BRYDEN, M.M. (eds.): Whales, dolphins and porpoises: 44-65, 26 Abb.; New York (Facts on File Inc.).
- DEINSE, A.B. VAN (1931): De fossiele en recente Cetacea van Nederland.- 304 S., 39 Abb.; Amsterdam (H.J. Paris).
- DEMÉRÉ, T.A. (1986): The fossil whale, *Balaenoptera davidsonii* (COPE 1872), with a review of other Neogene species of *Balaenoptera* (Cetacea: Mysticeti).- Marine Mamm. Sci., **2**(4): 277-298, 5 Abb., 1 Tab.; Lawrence, KS.

- DRENT, J. (1990): De Miocene walvis van Kervenheim.- Grondboor & Hamer, **1990**(1): 14-16, 3 Abb.; Haarlem.
- EMLONG, D. (1966): A new archaic cetacean from the Oligocene of Northwest Oregon.- Bull. Mus. Nat. Hist. Univ. Oreg., **3**: 1-51, 15 Abb., 7 Tab.; Eugene, OR.
- FELTS, W.J.L. & SPURELL, F.A. (1965): Structural orientation and density in Cetacean humeri.- Amer. J. Anat., **116**(1): 171-203, 18 Fig., 1 Tab.; Philadelphia.
- FLEISCHER, G. (1976): Über die Beziehungen zwischen Hörvermögen und Schädelbau bei Walen.- Säugetierkundl. Mitt., **24**: 48-59, 8 Abb.; München.
- (1978): Evolutionary principles of the mammalian middle ear.- Adv. Anat. Embryol. Cell Biol., **55**(5): 1-70, 25 Abb.; Berlin.
- FLOT, L. (1896): Note sur les Cétacés fossiles de l'Aquitaine.- Bull. Soc. Géol. Fr., 3^{me} Sér., **24**: 270-282, 1 Abb., 2 Taf.; Paris.
- FORDYCE, R.E. (1977): The development of the Circum-Antarctic current and the evolution of the Mysticeti (Mammalia: Cetacea).- Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., **21**: 265-271, 1 Abb.; Amsterdam.
- (1980): Whale evolution and Oligocene Southern Ocean environments.- Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol., **31**: 319-336, 3 Abb.; Amsterdam.
 - (1981): Redescription of Early Miocene dolphin *Phocaenopsis mantelli* HUXLEY, 1859 (Odontoceti *incertae sedis*).- New Zealand J. Geol. Geophys., **24**: 563-568, 12 Abb.; Wellington.
 - (1982a): A review of Australian fossil Cetacea.- Mem. Nat. Mus. Victoria, **43**: 43-58, 2 Abb., 1 Taf.; Clayton, Victoria.
 - (1982b): The fossil vertebrate record of New Zealand.- [In:] RICH, P.V. & THOMPSON, E.M. (eds.): The fossil record of Australasia: 629-698, 20 Abb., 7 Tab.; Clayton, Victoria (Monash Univ. Publ.).
 - (1984): Evolution and zoogeography of Cetaceans in Australia.- [In:] ARCHER, M. & CLAYTON, G. (eds.): Vertebrate zoogeography & evolution in Australasia: 929-948, 15 Abb.; Perth (Hesperion).
 - (1989): Origins and evolution of Antarctic marine mammals.- [In:] CRAME, J.A. (ed.): Origins and evolution of the Antarctic biota.- Geol. Soc. Spec. Publ., **47**: 269-281, 5 Abb.; London.
- FRASER, F.C. & PURVES, P.E. (1960): Hearing in Cetaceans. Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the outer and middle ear in recent Cetaceans.- Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Zool., **7**(1): 1-140, 34 Abb., 53 Taf.; London.
- GASKIN, D.E. (1982): The ecology of whales and dolphins.- 459 S., 99 Abb., 11 Tab.; London (Heinemann).
- GINGERICH, P.D., WELLS, N.A., RUSSELL, D.E. & SHAH, S.M.I. (1983): Origin of whales in epicontinental remnant seas: New evidence from the Early Eocene of Pakistan.- Science, **220**(4595): 403-406, 2 Abb., 1 Tab.; Washington, DC.
- GINSBURG, L. & JANVIER, P. (1971): Les Mammifères marins des faluns miocènes de la Touraine et de l'Anjou.- Bull. Mus. Nat. Hist. Naturelle. 3^e sér., **22**: 161-195, 23 Abb.; Paris.
- HAMPE, O. (1992): Ein großwüchsiger Pliosauride (Reptilia: Plesiosauria) aus der Unterkreide (oberes Aptium) von Kolumbien.- Courier Forsch.-Inst. Senckenberg, **145**: 1-32, 7 Abb., 5 Taf.; Frankfurt a.M.
- HEINRICHS, P. (1957): Bericht über die Ausgrabung von zwei Urwalen in Biemenhorst.- Unser Bocholt, **1957**: 32-36, 3 Abb.; Bocholt.
- HOCHT, F. VON DER (1988): Die Knorpelfischfauna der Walfundstelle von Kervenheim.- Natur am Niederrhein, **3**(1): 13-24, 3 Abb., 3 Tab., 1 Taf.; Krefeld.
- JUX, U. & ROSENBAUER, K.A. (1959): Zum Vorkommen von Cetaceen-Resten in jungpleistozänen Flußablagerungen der Niederrheinischen Bucht.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **108**(1): 81-126, 4 Abb., 2 Tab., 5 Taf.; Stuttgart.
- KADIĆ, O. (1907): *Mesocetus hungaricus* KADIĆ, eine neue Balaenopteridenart aus dem Miozän von Borbolya in Ungarn.- Mitt. Jb. kgl. ungar. Geol. Anst., **16**(2): 23-91, 70 Abb., 3 Taf.; Budapest.
- KELLOGG, R. (1925): Additions to the Tertiary history of the pelagic mammals on the Pacific coast of North America.- 119 S., 29 Abb., 8 Tab., 13 Taf.; Washington, DC. (Carnegie Institution).
- (1928): The history of whales - their adaption to life in the water. Part II.- Quart. Rev. Biol., **3**(2): 174-208, 13 Abb.; Baltimore, MD.
 - (1929): A new cetothere from Southern California.- Univ. Calif. Publ. Bull. Dept. Geol. Sci., **18**(15): 449-457, 2 Abb.; Berkeley, CA.
 - (1931): Pelagic mammals from the Temblor Formation of the Kern River region, California.- Proc. Calif. Acad. Sci. 4th Ser., **21**(12): 217-397, 134 Abb.; San Francisco.
 - (1934a): The Patagonian fossil whalebone whale, *Cetotherium moreni* (LYDEKKER).- Contrib. Palaeont., Carnegie Inst. Washington Publ., **447**: 63-81, 2 Abb., 4 Taf.; Washington, DC.
 - (1934b): A new cetothere from the Modelo Formation at Los Angeles, California.- Contrib. Palaeont., Carnegie Inst. Washington Publ., **447**: 83-104, 3 Abb., 1 Taf.; Washington, DC.
 - (1944): Fossil cetaceans from the Florida Tertiary.- Bull. Mus. Comp. Zool., **94**(9): 433-471, 10 Abb., 6 Taf.; Cambridge, MA.
 - (1965): Fossil marine mammals from the Miocene Calvert Formation of Maryland and Virginia. Part 1 and 2.- Bull. U.S. Nat. Mus., **247**: 1-63, 31 Abb., 32 Taf.; Washington, DC.

- (1968): Fossil marine mammals from the Miocene Calvert Formation of Maryland and Virginia. Parts 5-8.- Bull. U.S. Nat. Mus., **247**: 103-201, 59 Abb., 21 Taf.; Washington, DC.
- (1969): Cetothere skeletons from the Miocene Choptank Formation of Maryland and Virginia.- Bull. U.S. Nat. Mus., **294**: 1-40, 2 Abb., 23 Tab., 25 Taf.; Washington, DC.
- KETTEN, D.R. (1992): The Cetacean ear: form, frequency, and evolution.- [In:] THOMAS, J.A., KASTELEIN, R.A. & SUPIN, A.Y. (eds.): Marine mammal sensory systems: 53-75, 6 Abb., 2 Tab.; New York (Plenum Pr.).
- KLIMA, M., OELSCHLÄGER, H.A. & WÜNSCH, D. (1980): Morphology of the pectoral girdle in the Amazon dolphin *Inia geoffrensis* with special reference to the shoulder joint and the movements of the flippers.- Z. Säugetierkunde, **45**(5): 288-309, 15 Abb., 2 Tab.; Hamburg.
- KLOSTERMANN, J. (1987): Ein fossiler Wal aus dem Tertiär von Kervenheim.- Natur am Niederrhein, **2**(2): 43-54, 9 Abb., 3 Tab.; Krefeld.
- (1988): Quartär.- [In:] Geologisches Landesamt Nordrhein-Westfalen (ed.): Geologie am Niederhein: 40-63, 11 Abb., 2 Tab.; Krefeld (Van Acken).
- (1989): Die Entstehungsgeschichte der Xantener Landschaft.- [In:] PRECHT, G. & SCHALLES, H.-J. (eds.): Spurenlese. Beiträge zur Geschichte des Xantener Raumes: 11-38, 10 Abb., 3 Tab., 4 Taf.; Köln (Rheinland-Verlag).
- (1990): Saalezeitliche Stauchmoränentypen aus dem Niederrhein und ihre Entstehung.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh., **181**(1-3): 455-470, 7 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- KRÖMELBEIN, K. (1977): BRINKMANNS Abriß der Geologie. Bd. 2. Historische Geologie.- 400 S., 70 Abb., 20 Tab., 63 Taf., 21 Übs.; Stuttgart (Enke).
- KRUCKOW, T. (1965): Die Elasmobranchier des tertiären Nordseebeckens im nordwestdeutschen Bereich.- Senck. leth., **40a** [WEILER-Festschr.]: 215-256, 7 Tab.; Frankfurt a.M.
- MARPLES, B.J. (1956): Cetotheres (Cetacea) from the Oligocene of New Zealand.- Proc. Zool. Soc. Lond., **126**: 565-580, 6 Abb., 4 Tab., 1 Taf.; London.
- MCCHEDLIDZE, G.A. (1960): Ostatki iskopaemykh delfinov iz spednesarmskikh otlozenij okrestnostej Armacira.- Soobscenija akademii nauk grusinskoj SSR, **24**(4): 429-434, 3 Abb.; Tbilissi.
- (1984a): General features of the paleobiological evolution of Cetacea.- 139 S., 32 Taf.; Rotterdam (Balkema).
- (1984b): Iskopaemyj kit iz miocenowych otlozenij okrestnostej Stanicy otradnaja.- 64 S., 32 Taf.; Tbilissi (Akad. Nauk Grusin. SSR, Inst. Paleobiol. Mecniereba).
- (1988): Fossil Cetacea of the Caucasus.- 124 S., 34 Abb., 35 Tab., 20 Taf.; Rotterdam (Balkema).
- MEYER, H. VON (1849): Mittheilungen an Professor BRONN gerichtet.- N. Jb. Min. Geogn. Geol. Petrefakten-Kunde, **1849**: 547-550; Stuttgart.
- MEYER, K.-D. & SICKENBERG, O. (1973): Ein Bartenwalschädel in einem Geschiebe der Hemmoor-Stufe (Unter-Miozän) bei Cadenberge (Wingst) nordwestlich Stade.- Niedersächsisches Landesmuseum Hannover, Geol. Schriftenreihe, **2**: 1-10, 6 Abb.; Hannover.
- MILINKOVITCH, M.C., ORTI, G. & MEYER, A. (1993): Revised phylogeny of whales suggested by mitochondrial ribosomal DNA sequences.- Nature, **361**(6410): 346-348, 2 Abb.; London.
- MILLER, G.S. (1923): The telescoping of the Cetacean skull.- Smithson. Misc. Coll., **76**(5): 1-71, 8 Taf.; Baltimore, MD.
- MITCHELL, E.D. (1989): A new Cetacean from the Late Eocene La Meseta Formation, Seymour Island, Antarctic Peninsula.- Can. J. Fish. Aquat. Sci., **46**(10): 2219-2235, 4 Abb., 2 Tab.; Toronto.
- MÜLLER, A.H. (1989): Lehrbuch der Paläozoologie. Bd. 3, Vertebraten. Teil 3. Mammalia.- 809 S., 826 Abb.; Jena (G. Fischer).
- MUIZON, C. DE & DEVRIES, T.J. (1985): Geology and paleontology of late Cenozoic marine deposits in the Sacaco area (Peru).- Geol. Rdsch., **74**(3): 547-563, 4 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Stuttgart.
- OELSCHLÄGER, H.A. (1987): *Pakicetus inachus* and the origin of whales and dolphins (Mammalia: Cetacea).- Gegenbaurs morphol. Jb., **133**(5): 673-685, 6 Abb., 1 Tab.; Leipzig.
- PACKARD, E.L. & KELLOGG, R. (1934): A new cetothere from the Miocene Astoria Formation of Newport, Oregon.- Contrib. Palaeont., Carnegie Inst. Washington Publ., **447**: 1-62, 24 Abb., 3 Taf.; Washington, DC.
- PIA, J. (1937): Von den Walen des Wiener Miozäns.- Mitt. Geol. Ges. Wien, **29**: 357-428, 56 Abb., 5 Tab.; Wien.
- PILLERI, G. (1986a): Beobachtungen an den fossilen Cetaceen des Kaukasus.- 40 S., 22 Abb., 14 Tab., 26 Taf.; Bern (Hirnanat. Inst.).
- (1986b): The Oligo-Miocene Cetacea of the Italian waters with a bibliography of the fossil Cetacea of Italy (1670-1986).- 81 S., 14 Abb., 3 Tab., 16 Taf.; Bern (Hirnanat. Inst.).
- (1987): The Cetacea of the Italian Pliocene.- 160 S., 61 Abb., 93 Tab., 69 Taf.; Bern (Hirnanat. Inst.).
- (1989): *Balaenoptera siberi*, ein neuer spätmiözäner Bartenwal aus der Pisco-Formation Perus.- [In:] PILLERI, G. (ed.): Beiträge zur Paläontologie der Cetaceen Perus: 63-105, 6 Abb., 12 Tab., 10 Taf.; Bern (Hirnanat. Inst.).

- (1990a): Tympano-periotica, isolierte Zähne, Mandibeln und Skelettreste von Cetaceen aus der Pisco Formation Perus.- [In:] PILLERI, G. (ed.): Beiträge zur Paläontologie der Cetaceen und Pinnipedier der Pisco Formation Perus II.: 113-203, 16 Abb., 10 Tab., 40 Taf.; Bern (Hirnanat. Inst.).
 - (1990b): Paratypus von *Balaenoptera siberi* (Cetacea, Balaenopteridae) aus der Pisco Formation Perus.- [In:] PILLERI, G. (ed.): Beiträge zur Paläontologie der Cetaceen und Pinnipedier der Pisco Formation Perus II.: 205-233, 12 Tab., 9 Taf.; Bern (Hirnanat. Inst.).
 - (1990c): Miocene Cetacean remains from mediterranean Spain.- Treb. Mus. Geol. Barc., 1: 43-76, 13 Abb., 13 Tab., 12 Taf.; Barcelona.
- PILLERI, G. & PILLERI, O. (1989): Bartenwale aus der Pisco-Formation Perus.- [In:] PILLERI, G. (ed.): Beiträge zur Paläontologie der Cetaceen Perus: 10-61, 14 Abb., 6 Tab., 11 Taf.; Bern (Hirnanat. Inst.).
- PILLERI, G. & SIBER, H.J. (1989): Neuer spättertiärer Cetotherid (Cetacea, Mysticeti) aus der Pisco-Formation Perus.- [In:] PILLERI, G. (ed.): Beiträge zur Paläontologie der Cetaceen Perus: 107-121, 1 Abb., 2 Tab., 3 Taf.; Bern (Hirnanat. Inst.).
- PLEDGE, N.S. & ROTHAUSEN, K. (1977): *Metasqualodon harwoodi* (SANGER, 1881) - a redescription.- Records South Austr. Mus., 17(17): 285-297, 3 Abb., 2 Tab.; Adelaide.
- PRITCHARD, B.G. (1939): On the discovery of a fossil whale in the older Tertiaries of Torquay, Victoria.- Victorian Nat., 55: 151-159, 5 Abb.; Melbourne.
- ROMER, A.S. (1966): Vertebrate paleontology.- 468 S., 443 Abb., 4 Tab.; Chicago (Univ. Press).
- ROTH, F. (1978): *Mesocetus argillarius* sp. n. (Cetacea, Mysticeti) from Upper Miocene of Denmark, with remarks on the lower jaw and the echolocation system in whale phylogeny.- Zool. Scripta, 7: 63-79, 7 Abb., 3 Tab.; Stockholm.
- ROTHAUSEN, K. (1967): Die Klimabindung der Squalodontidae (Odontoceti, Mamm.) und anderer mariner Vertebrata.- Sonderveröff. Geol. Inst. Univ. Köln, 13 [SCHWARZBACH-Heft]: 157-166; Köln.
- (1968): Die systematische Stellung der europäischen Squalodontidae (Odontoceti, Mamm.).- Paläont. Z., 42(1/2): 83-104, 3 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Stuttgart.
 - (1971): *Cetotheriopsis tobieni* n. sp., der erste paläogene Bartenwal (Cetotheriidae, Mysticeti, Mamm.) nördlich des Tethysraumes.- Abh. hess. L.-Amt Bodenforsch., 60 [HEINZ-TOBIEN-Festschrift]: 131-148, 3 Abb., 1 Tab., 3 Taf.; Wiesbaden.
 - (1985): The early evolution of Cetacea.- [In:] DUNCKER, H.-R. & FLEISCHER, G. (eds.): Vertebrate morphology.- Fortschr. Zool., 30: 143-147; Stuttgart.
 - (1986): Marine Tetrapoden im tertiären Nordsee-Becken. 1. Nord- und mitteldeutscher Raum ausschließlich Niederrheinische Bucht.- Beitr. Reg. Geol. Erde, 18: 510-557, 3 Abb.; Berlin.
 - (1990): Literaturbericht Paläocetologie 1976-1989.- Zbl. Geol. Paläont. Teil II, 1989(6): 263-276; Stuttgart.
- ROTHSCHILD, B.M. & TANKE, D. (1992): Paleocene 13. Palaeopathology of vertebrates: insights to lifestyle and health in the geological record.- Geosci. Canada, 19(2): 73-82, 13 Abb.; Waterloo, PQ.
- RUSSELL, D.E. (1982): Tetrapods of the Northwest European Tertiary basin. International Geological Correlation Programme Projekt 124: The Northwest European Tertiary basin.- Geol. Jb., A60: 5-74, 1 Tab., 3 Anl.; Hannover.
- SCHÄFER, W. (1962): Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee.- 666 S., 277 Abb., 36 Taf.; Frankfurt a.M. (W. Kramer).
- SLIJPER, E.J. (1973): Die Cetaceen. Vergleichend-anatomisch und systematisch.- 590 S., 255 Abb., 36 Tab.; Amsterdam (Asher & Co.).
- (1979): Whales.- 511 S. 228 Abb., 2 Anh.; Ithaca, NY (Cornell Univ. Pr.).
- SMET, W.M.A. DE (1977): The regions of the Cetacean vertebral column.- [In:] HARRISON, R.J. (ed.): Functional Anatomy of the marine mammals, 3: 59-80, 3 Abb., 3 Tab.; London (Acad. Press).
- (1978): Beschouwingen ove de fossiele Cetacea uit de omgeving van Antwerpen (België).- Meded. Werkgr. Tert. Kwart. Geol., 15(2): 37-51; Rotterdam.
 - (1979): Geschiedenis en huidige Toestand van het Onderzoek over Cetaceen in Belgie.- Lutra, 21: 25-36, 1 Abb.; Leiden.
- SPAETH, C. & LEHMANN, U. (1992): Über Bartenwale im nordwesteuropäischen Tertiär, Teil 2.- Fossilien, 1992(2): 81-91, 11 Abb., 1 Tab.; Korb.
- STRAUCH, F. (1968): Determination of Cenozoic sea-temperatures using *Hiatella arctica* (LINNÉ).- Paleogeogr., Paleoceanol., Paleoccol., 5: 213-233, 4 Abb., 3 Tab.; Amsterdam.
- TROFIMOV, B.A. & GROMOVA, V.I. (1968): Order Cetacea.- [In:] ORLOV, Y.A. (ed.): Fundamentals of Paleontology, 13. Mammals: 225-241, 13 Abb.; Jerusalem (Israel Prog. Sci. Transl.).
- TRUE, F.W. (1912): The genera of fossil whalebone whales allied to *Balaenoptera*.- Smithsonian Misc. Coll., 59(6): 1-8; Washington, DC.
- VALEN, L. VAN (1968): Monophyly or diphyley in the origin of whales.- Evolution, 22(1): 37-41; Lawrence, KS.
- VANDELLI, A.A. (1831): Additamentos ou Notas á Memoria Geognostica, ou golpe de vista do Perfil das estratificações das diferentes róchas que compoem os terrenos desde a Serra de Cintra até á da Arrabida.- Hist. Mem. Acad. R. Sci. Lisboa, 11(1): 281-306, 1 Abb., Taf. IV u.V; Lissabon.

- WEBER, C. (1988): Ein tertiäres Walskelett aus Kervenheim.- [In:] Landschaftsverband Rheinland (ed.): Archäologie im Rheinland 1987: 21-22, 2 Abb.; Köln (Rheinland-Verl.).
- WHITMORE, F.C. jr. & SANDERS, A.E. (1976): Review of the Oligocene Cetacea.- System. Zool., **25**(4): 304-320, 10 Abb., 1 Tab.; Lawrence, KS.
- WINGE, H. (1921): A review of the interrelationships of the Cetacea.- Smithsonian Misc. Coll., **72**(8): 1-97; Washington, DC.
- YAMADA, M. (1953): Contribution to the anatomy of the organ of hearing of whales.- Sci. Rep. Whales Res. Inst., **8**: 1-79, 29 Abb.; Tokyo.
- ZITTEL, K.A. VON (1923): Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). II. Abteilung: Vertebrata.- 706 S., 800 Abb.; München (R. Oldenbourg).

Anschrift des Verfassers: Dr. Oliver Hampe
Institut für Geowissenschaften
LE Paläontologie
Johannes Gutenberg-Universität
55099 Mainz.