

Markus Büber

**Literaturübersicht zur Ernährung,  
Verdauungsanatomie und -physiologie  
von Meeressäugern**

### **Bibliografische Information Der Deutschen Bibliothek**

Die Deutsche Bibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.ddb.de> abrufbar.

Gedruckt auf holz- und säurefreiem Papier, 100 % chlorfrei gebleicht.

© Weißensee Verlag, Berlin 2009  
Simplonstraße 59, 10245 Berlin  
Tel. 0 30 / 91 20 7-100  
[www.weissensee-verlag.de](http://www.weissensee-verlag.de)  
e-mail: [mail@weissensee-verlag.de](mailto:mail@weissensee-verlag.de)

Alle Rechte vorbehalten

Umschlagbild: Buckelwal, *Megaptera novaeanglicae*, vor der Küste Islands, Skjálfandi Bay, Húsavík (Foto: Markus Büker)

Printed in Germany

ISBN 978-3-89998-150-6

Departement für Kleintiere, Klinik für Zoo-, Heim- und Wildtiere  
der Vetsuisse-Fakultät Universität Zürich

Direktor: Prof. Dr. Jean-Michel Hatt

**Literaturübersicht zur Ernährung, Verdauungsanatomie und -physiologie  
von Meeressäugern**

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Doktorwürde der  
Vetsuisse-Fakultät Universität Zürich

vorgelegt von

Markus Büker

Tierarzt

von Wickede-Wimbern (Deutschland)

genehmigt auf Antrag von

PD Dr. Marcus Clauss, Referent

Prof. Dr. Peter Langer, Korreferent

Zürich 2008

***Fortunato l'uom che prende  
Ogni cosa pel buon verson  
E tra i casi e le vicende  
Da ragion guidar si fà.***

Glücklich preise ich,  
wer erfasset  
alles von der guten Seite,  
der bei Stürmen niemals erblasset,  
wählt Vernunft als Führerin.

COSI FAN TUTTE

**Meinen Eltern in Liebe und Dankbarkeit gewidmet**

## INHALTSVERZEICHNIS

1. ZUSAMMENFASSUNG.....	9
2. SUMMARY.....	10
3. EINLEITUNG.....	11
3.1 Evolution und Taxonomie der Meeressäuger.....	12
3.1.1 Evolution.....	12
3.1.2 Taxonomie.....	13
4. MATERIAL und METHODEN.....	14
5. NAHRUNG und BEUTESPEKTRUM.....	19
5.1 Nahrung und Beutespektrum bei Cetacea.....	19
5.2 Nahrung und Beutespektrum bei Pinnipedia.....	20
6. FUTTERAUFNAHME.....	22
6.1 Futteraufnahmemenge bei Cetacea.....	22
6.2 Futteraufnahmemenge bei Pinnipedia.....	25
6.3 Allgemeine Ergänzungen und Empfehlungen zur Fütterung von Meeressäugern.	26
6.4 Vergleiche der täglichen Futteraufnahme von Meeressäugern untereinander und mit anderen Tieren.....	29
6.5 Saisonale Unterschiede im Nährstoffgehalt der Beutetiere.....	31
7. WASSERAUFNAHME – <i>MARIPOSIA</i> .....	32
7.1 Wasseraufnahme bei Cetacea.....	32
7.2 Wasseraufnahme bei Pinnipedia.....	33
8. SAISONALITÄT und andere EINFLÜSSE bei der NAHRUNGS-AUFNAHME.....	36
8.1 Cetacea.....	36
8.1.1 Saisonalität.....	36
8.1.2 Circadianer Rhythmus.....	39

8.1.3	Umwelteinflüsse.....	39
8.1.4	Sonstige Einflüsse.....	39
8.2	Pinnipedia.....	40
8.2.1	Saisonalität.....	40
8.2.2	Sonstige Einflüsse.....	41
9.	STOFFWECHSEL.....	41
10.	DEPOTFETT – BLUBBER.....	43
11.	LAKTATION und MILCH.....	45
11.1	Laktation und Milchzusammensetzung bei Cetacea.....	46
11.2	Laktation und Milchzusammensetzung bei Pinnipedia.....	48
12.	ANATOMIE und HISTOLOGIE des GASTROINTESTINALTRAKTES.....	51
12.1	Anatomie des Gastrointestinaltraktes der Cetacea.....	51
12.1.1	Kopfdarm.....	51
EXKURS:	Fressverhalten der Wale.....	55
12.1.2	Rumpfdarm.....	59
12.2	Anatomie des Gastrointestinaltraktes der Pinnipedia.....	87
12.2.1	Kopfdarm.....	87
12.2.2	Rumpfdarm.....	89
12.3	Histologie des Gastrointestinaltraktes der Cetacea.....	97
12.4	Histologie des Gastrointestinaltraktes der Pinnipedia.....	100
13.	FUNKTIONELLE INTERPRETATION des MAGEN-DARM-TRAKTES.....	103
13.1	Vormagen.....	103
13.2	Verbindungs- bzw. Zwischenmagen.....	105
13.3	Darm.....	105
14.	PASSAGEZEITEN.....	106
15.	BAKTERIELLE FERMENTATION bei CETACEA.....	109
15.1	Wachsester.....	115

15.2 Fettsäuren.....	116
EXKURS: Amber.....	119
16. VERDAULICHKEIT.....	120
17. DISKUSSION.....	121
18. LITERATURVERZEICHNIS.....	127
19. VERDANKUNGEN.....	151
20. APPENDIX.....	153
20.1 Tabelle zum Beutespektrum der Zahnwale, <i>Odontoceti</i> .....	154
20.2 Tabelle zum Beutespektrum der Bartenwale, <i>Mysticeti</i> .....	165
20.3 Tabelle zum Beutespektrum der Pinnipedia.....	170
21. ABBILDUNGS- und TABELLENVERZEICHNIS.....	181
22. LEBENSLAUF.....	183

**Abkürzungsverzeichnis**

Abb.	Abbildung
DiDa	Dickdarm
DüDa	Dünndarm
FS	Fettsäure(n)
h	Stunde(n)
KGW	Körpergewicht
kJ	Kilojoule
KL	Körperlänge
L	Liter
min	Minute(n)
MJ	Megajoule
mM	Millimol
OK	Oberkiefer
PUFA	mehrfach ungesättigte Fettsäure(n)
SCFA	kurzkettige Fettsäuren
Tab.	Tabelle
TS	Trockensubstanz
uS	ursprüngliche Substanz

## 1 ZUSAMMENFASSUNG

Meeressäuger haben ein breites, regional stark divergierendes Beutespektrum. Die Verdaulichkeit dieser Nahrung ist in der Regel sehr hoch. Zum Grund- und Energieumsatz in freier Wildbahn liegen nur wenige empirische Daten vor. Diese weisen eher darauf hin, dass sie sich nicht wesentlich von Werten terrestrischer Carnivore unterscheiden. Gleiches gilt für die Futterraufnahme.

Kennzeichnend für viele Meeressäuger ist eine ausgeprägte Saisonalität mit Fastenperioden, während denen jedoch häufig ein enormer Energiebedarf besteht. Dieser wird durch spezielles Depot-Fettgewebe gewährleistet. Der Flüssigkeitsbedarf wird direkt über die Nahrung sowie mittels Aufnahme von Meerwasser gedeckt.

Die Dünndärme sind bei allen Meeressäugern verhältnismässig lang, was eventuell auf die Tauchgänge während des Beuteerwerbes zurückzuführen ist.

Der Magen-Darm-Trakt der Pinnipedia entspricht weitestgehend dem typischen Bild der Fleischfresser.

Der Magen der Cetaceen ist bei allen Spezies mehrkammerig und wurde wiederholt mit dem Wiederkäuer-Magen verglichen. Eine bakterielle Fermentation im Vormagen ist bei Bartenwalen vorhanden, allerdings ist der Beitrag zur Energiedeckung eher gering. Es scheint, dass sich die Vormagenfermentation an die jeweilige Nahrung anpassen kann. Daneben übernimmt das Vormagensystem vermutlich die Funktion einer mechanischen Futter-Zerkleinerung, einer partiellen Vorverdauung sowie eines Speicherorgans.

## 2 SUMMARY

Marine mammals have a wide range of diet and the digestibility of their food is very high. There are only few empiric data about metabolism of marine mammals in the wild. The data suggest that they are similar to terrestrial carnivores. The same applies for food intake.

Characteristic for the nutrition of a large number of marine mammals is a distinct seasonal demand with extensive fasting periods, during which, furthermore, frequently a high energy requirement exists. This is provided by a special fat tissue. The fluid balance occurs with the food, but also via mariposia.

The small intestines of marine mammals are comparatively long. This could result from the dives during forage.

The gastrointestinal tract of pinnipeds is most likely equates to that of other carnivores.

The stomach of all cetacean species is multi-chambered similar to the ruminants with up to 15 compartments and has been often compared with that. A bacterial fermentation in the forestomach exists for baleen whales, but contribution for energy needs is low. It seems that the microbial flora can adapt to different preys. In addition, the forestomach takes other features like mechanical disintegration of food, partial pre-digestion, and the function of a storage organ.

### 3 EINLEITUNG

Das Verhältnis des Menschen zu Walen und anderen Meeressäugern ist seit Jahrtausenden durch Gegensätze gekennzeichnet: es reicht von Verehrung und kultureller Bedeutung (Abbildung 1) bis hin zum kommerziellen Wal- und Robbenfang seit Beginn des industriellen Zeitalters.

Die Bestände fast aller Grosswalarten sind heute auf einem niedrigen Niveau. Als Hauptursache dafür wird der Walfang in den letzten Jahrhunderten angesehen. Aufgrund langsamer Fortpflanzungszyklen regenerieren sich die Bestände nur allmählich; die Bestandsgrößen einiger Grosswale erholen sich trotz des Fangverbotes nicht. Man geht heute davon aus, dass häufig indirekte Bedrohungsfaktoren, wie etwa der Beifang in Fischernetzen und Toxine dafür verantwortlich sind. Der Klimawandel wird wahrscheinlich in den nächsten Jahrzehnten vor allem die Ernährungsgrundlage und damit auch Fortpflanzung und Wanderungen beeinflussen (SIMMONDS 2004). Weitere Untersuchungen über Ernährung und Beutespektrum der Meeressäuger erscheinen sinnvoll, um bessere Vorhersagen zu ihrer Populationsentwicklung und ihren Einfluss auf das marine Ökosystem machen zu können (GREENE und PERSHING 2004).



 **Abb. 1: älteste bekannte Darstellung eines Wals (Belugawal; 4000 v.Chr.) Belomorsk, Russland (karelia-culture.com)**

Robben werden heute teilweise immer noch als direkte Konkurrenten der Fischfangindustrie angesehen, da häufig die Meinung vorherrscht, sie hätten aufgrund eines extrem hohen Energiebedarfs und entsprechend grossen Futteraufnahme-Mengen einen überproportional hohen Einfluss auf das marinen Ökosystem (LAVIGNE et al. 1986).

Mit dieser Arbeit wird versucht, eine Übersicht über den Kenntnisstand zur Verdauungsphysiologie von Meeressäugern - ausgenommen Seeotter, Eisbär und Seekühe - zu geben. Damit soll einerseits mit Hilfe von Tabellen und Graphiken eine Gegenüberstellung der verschieden ausgebildeten Magen- und Darmsysteme von Robben und Cetaceen erreicht werden; andererseits sollen

Hypothesen, die als Erklärungen für die Anatomie und Physiologie der Verdauungssysteme genannt sind, gesammelt werden. Des Weiteren werden Daten zur Verdauungsphysiologie, wie zum Beispiel Futterzusammensetzung, Futteraufnahmemenge, Verdaulichkeitsmessungen und Energiebedarf gesammelt und verglichen.

Obwohl es gerade bei den Walen seit den letzten drei Jahrhunderten detaillierte anatomische Beschreibungen gibt (TYSON 1680; HUNTER 1787; HOME 1814; CARTE und MACALISTER 1868; MURIE 1874; WOODHEAD und GRAY 1889; JUNGKLAUS 1897; FRECHKOP 1955; GOODMAN-LOWE et al. 2001; MEAD 2007), scheint eine systematische Übersicht bislang zu fehlen. Es gibt ausserdem verschiedene Hinweise dafür, dass insbesondere grosse Bartenwale ein ausgeprägtes Vormagensystem mit einer symbiotischen Mikrobenfauna aufweisen. Eine weitere Auffälligkeit ist, dass Meeressäuger über taxonomische Gruppen hinweg sehr lange Dünndärme aufweisen. Die Ursache hierfür ist bislang ungeklärt. Die gesammelten Daten dieser Arbeit sollen letztendlich dazu beitragen, weiterführende Fragestellungen - zum Beispiel in Hinblick auf eine Beteiligung von einer symbiotischen Mikrobenfauna im Darm und einer bakteriellen Verdauung von Krill und Fisch - zu formulieren.

### 3.1 Evolution und Taxonomie der Meeressäuger

#### 3.1.1 Evolution

##### Evolution der Wale

Nach paläontologischen Studien stammen die heutigen Wale von den mittlerweile ausgestorbenen *Archaeoceti* ab, einfachen Walen, *Cetacea* die erstmals vor ca. 50 Millionen Jahren auftraten. Diese „Urwale“ haben sich wahrscheinlich vor 60 Millionen Jahren von einer Gruppe pflanzenfressender Landsäugetiere entwickelt, den *Mesonychidae* (NIKAIDO et al. 1999).

Cetaceen gehören neben den Seekühen, *Sirenia* zu den einzigen Säugetieren, die komplett auf ein Leben im Wasser angewiesen sind. Fossile Hinweise lassen vermuten, dass der Übergang von terrestrischen Vorfahren zu komplett aquatisch lebenden Nachfahren relativ schnell, möglicherweise innert weniger Millionen Jahren während des frühen und mittleren Eozän stattgefunden hat (NIKAIDO et al. 1999; NIKAIDO et al. 2005; CLEMENTZ et al. 2006).

Diese Vorfahren erbeuteten wahrscheinlich - ähnlich wie heutige Krokodile - Landtiere aus dem Wasser heraus und waren somit bereits Carnivore. Zu dieser Vermutung kommen CLEMENTZ et al. (2006) aufgrund untersuchter Isotopen-Muster.

Molekulargenetische Untersuchungen und morphologische Analysen von Fossilien deuten darauf hin, dass eine relativ enge Verwandtschaft zu den Paarhufern, *Artiodactyla* besteht (GRAUR und HIGGINS 1994; GINGERICH et al. 2001; THEWISSEN et al. 2001; PRICE et al. 2005).

Auch ein Aspekt des Sozialverhaltens bei männlichen Tieren wird als entsprechender Hinweis gewertet: sowohl bei den Walen als auch bei den Paarhufern ist die gegenseitige Attacke mit dem Kopf („headbutting“) ein häufiges Verhaltensmuster (LUSSEAU 2003).

### Evolution der Pinnipedia

Pinnipedia haben vermutlich zwei unterschiedliche Vorfahren: Die Hundsrobben, *Phocidae*, die erstmals während des mittleren Eozäns (vor ca. 15 Millionen Jahren) an der Atlantikküste Nordamerikas auftraten, haben gemeinsame Vorfahren mit den Marderartigen, *Mustelidae* (ARNASON et al. 2006).

Die Ohrenrobben, *Otariidae* und Walrossartigen, *Odobenidae* (zusammengefasst als *Otarioidea*) entwickelten sich ab dem frühen Eozän (vor ca. 22 Millionen Jahren) an der Pazifikküste Nordamerikas aus terrestrischen Carnivoren. Sie besitzen eine enge Verwandtschaft zu den Bären, *Ursidae* (DAVIES 1958; ARNASON et al. 2006).

#### **3.1.2 Taxonomie**

Bei den sogenannten „Meeressäugern“ handelt es sich taxonomisch nicht um eine einheitliche Gruppe. Vielmehr werden üblicherweise alle Säugetiere, die sich wieder an ein Leben im Wasser angepasst haben, darunter zusammengefasst (VAUGHAN et al. 1999). Dazu gehören neben den Walen, *Cetacea* (mit den Bartenwalen, *Mysticeti* sowie den Zahnwalen, *Odontoceti*) und Robbenartigen, *Pinnipedia*, die beide Eingang in diese Arbeit finden, auch der Eisbär, *Ursus maritimus*, Seekühe, *Sirenia* und Seeotter, *Enhydra lutris* und *Lontra felina*. Tabelle 1a und 1b gibt eine Zusammenstellung der Ordnung der *Cetacea*. Die Wale bilden gemeinsam mit den Paarhufen, *Artiodactyla* die Systematik der *Cetartiodactyla* (s.o.). Ihre Taxonomie ist allerdings zum Teil immer noch nicht endgültig festgelegt (SIMMONDS 2004). So gibt es auch Hinweise, dass der Pottwal,

*Physter macrocephalus* eventuell näher mit den Bartenwalen verwandt ist als mit anderen Zahnwalen (HASEGAWA et al. 1997).

Die Robben, *Pinnipedia* (GRZIMEK 1979; NOWAK 1999) werden zur Ordnung der *Carnivora*, Unterordnung *Caniformia*, Überfamilie *Pinnipedia* gezählt. Eine Übersicht ist in Tabelle 2 gezeigt.

#### 4 MATERIAL und METHODEN

Grundlage dieser Dissertation ist eine Literatur-Recherche, in der insgesamt 900 Veröffentlichungen gesammelt und gesichtet wurden.

Bei der verwendeten Fachliteratur handelt es sich um Bücher, Fachbeiträge in Zeitschriften, Dissertationen, Zeitungsartikel, Richtlinien und Konferenz-Proceedings.

Die Suche nach diesen Veröffentlichungen erfolgte in erster Linie mittels Online-Datenbanken, vor allem Zoological Records Plus®, ISI Web of Science® und Google Scholar®. Für einzelne Themenkomplexe der Arbeit wurde darüber hinaus mittels der MetaSuche, Meta Lib® der Hauptbibliothek der Universität Zürich nach Publikationen gesucht. Dieses Recherche-Portal umfasst 13 verschiedene Datenbanken.

Monographien und ältere wissenschaftliche Veröffentlichungen wurden ausserdem in den Beständen der Universitätsbibliothek Johann Christian Senckenberg der Johann-Wolfgang Goethe Universität in Frankfurt am Main, der Bayerischen Staatsbibliothek in München sowie der Bibliothek der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich eingesehen.

Letztlich fanden 553 Veröffentlichungen Eingang in dieser Arbeit.

Zur besseren Übersicht sind in den meisten Abschnitten der Dissertation die Cetacea und Pinnipedia getrennt behandelt. Dieses erweist sich vor allem in Hinsicht auf die unterschiedliche Taxonomie und Entwicklung als sinnvoll.

Wo möglich, werden verschiedene Ergebnisse direkt in den einzelnen Abschnitten gegenübergestellt und verglichen. Dieses erspart es dem Leser, zwischen den Resultaten einerseits und der Diskussion andererseits zu wechseln.

Zu Beginn eines neuen Abschnittes sowie neben Abbildungen und Tabellen der Dissertation ist am Seitenrand ein Piktogramm in Form eines Wals oder einer Robbe eingefügt



(  ,  ); das soll dem Leser helfen, schnell zu erkennen, welche Meeressäugergruppe in dem entsprechenden Kapitel abgehandelt wird.

 Tabelle 1a: Systematik Cetacea (Zahnwale) nach (WILSON und REEDER 2005) und (MCKENNA und BELL 1997)

Unterordnung <b>Zahnwale</b> <b>(Odontoceti)</b>	Familie <b>Delphinidae</b> (Delphine, Schwert- und Grindwale)	<b>Tursiops truncatus</b> ( <i>Grosser Tümmler</i> ) <b>Tursiops aduncus</b> ( <i>Indopazifischer Grosser Tümmler</i> ) <b>Orcinus orca</b> ( <i>Schwertwal, Orca, Killerwal</i> ) <b>Pseudorca crassidens</b> ( <i>Kleiner Schwertwal</i> ) <b>Feresa attenuata</b> ( <i>Zwergschwertwal</i> ) <b>Peponocephala electra</b> ( <i>Breitschnabeldelphin</i> ) <b>Globicephala melas</b> ( <i>Langflossengrindwal</i> ) <b>Globicephala macrorhynchus</b> ( <i>Indischer Grindwal</i> ) <b>Cephalorhynchus hectori</b> ( <i>Hectordelphin</i> ) <b>Orcaella brevirostris</b> ( <i>Irrawaddydelphin</i> ) <b>Lagenorhynchus acutus</b> ( <i>Atlantischer Weissseitendelphin</i> ) <b>Lagenorhynchus obscurus</b> ( <i>Schwarzdelphin</i> ) <b>Lagenorhynchus cruciger</b> ( <i>Stundenglasdelphin</i> ) <b>Lagenorhynchus obliquidens</b> ( <i>Pazifischer Weissseitendelphin</i> ) <b>Lagenorhynchus australis</b> ( <i>Süddelphin</i> ) <b>Lagenorhynchus albirostris</b> ( <i>Weisschnauzendelphin</i> ) <b>Lagenodelphis hosei</b> ( <i>Fraserdelphin</i> ) <b>Grampus griseus</b> ( <i>Rundkopfdelphin</i> ) <b>Steno bredanensis</b> ( <i>Rauhzahndelphin</i> ) <b>Delphinus capensis</b> ( <i>Langschnäuziger Gewöhnlicher Delphin</i> ) <b>Delphinus delphis</b> ( <i>Kurzschnäuziger Gewöhnlicher Delphin</i> ) <b>Lissodelphis borealis</b> ( <i>Nördlicher Glattdelphin</i> ) <b>Lissodelphis peronii</b> ( <i>Südlicher Glattdelphin</i> ) <b>Stenella frontalis</b> ( <i>Atlantischer Fleckendelphin</i> ) <b>Stenella clymene</b> ( <i>Clymenedelphin</i> ) <b>Stenella attenuata</b> ( <i>Pazifischer Fleckendelphin</i> ) <b>Stenella longirostris</b> ( <i>Spinnerdelphin</i> ) <b>Stenella coeruleoalba</b> ( <i>Streifendelphin</i> ) <b>Sotalia fluviatilis</b> ( <i>Tucuxi</i> ) <b>Cephalorhynchus commersonii</b> ( <i>Commersondelphin</i> ) <b>Cephalorhynchus eutropia</b> ( <i>Weissbauchdelphin</i> ) <b>Cephalorhynchus heavisidii</b> ( <i>Heavisidedelphin</i> ) <b>Sousa teuszii</b> ( <i>Atlantischer Buckeldelphin</i> ) <b>Sousa chinesis</b> ( <i>Pazifischer Buckeldelphin</i> )
	Familie <b>Physeteridae</b> (Pottwale)	<b>Kogia simus</b> ( <i>Kleinpottwal</i> ) <b>Kogia breviceps</b> ( <i>Zwergpottwal</i> ) <b>Physeter macrocephalus</b> ( <i>Pottwal</i> )