

DIE FUNKTION VON SINNESORGANEN CAUDAL DER OHRKAPSELN (BULLA TYMPANICA) BEI ZAHNWALEN (ODONTOCETI)

von

G. BEHRMANN

1. Einleitung

Zahnwale orientieren sich im Meer vorwiegend durch das Echo der von ihnen erzeugten Geräusche. Über die Frequenzen dieser Sonarwellen liegen viele Angaben vor, sie erstrecken sich von 60-300.000 Hz (Evans, 1973). Kamminga (1979), Kamminga et al. (1981, 1982, 1983, 1986) und Wiersma (1982) haben in Delphinarien nur Frequenzen bis ca. 150 KHz nachgewiesen.

Die Trommelfelle (Membrana tympanica) der Zahnwale sind entweder trichterförmig verändert oder gar bis auf kleine Rudimente zurückgebildet. Von den drei Gehörknöchelchen ist nur noch der Amboß (Incus) so frei beweglich wie bei terrestrischen Säugern. Der Hammer (Malleus) ist fest mit der Ohrkapsel (Bulla) verwachsen. Der Steigbügel (Stapes) ist eng im Schneckfenster (Fenestra vestibuli) eingepaßt und dadurch in seinen Bewegungen eingeschränkt. Auf Grund dieser anatomischen Befunde kam Lange (1922) zum Resultat, daß alle Wale taub sein müßten.

Yamada (1953) ging von einer beschränkten Hörfähigkeit aus und entwickelte die Theorie, daß die freischwingenden Ohrkapseln der Zahnwale wie Seismographen wirken und dadurch bestimmte Frequenzen über den Tastsinn registriert werden können.

Mit Ausnahme von Pottwalen und Döglingen *Hyperoodon ampullatus* (Forster, 1770) sind bei den Zahnwalen die Ohrkapseln nicht mit dem Schädel verwachsen, sondern in Bändern und Membranen aufgehängt. In die Knochen der Ohrkapseln ist viel Kalk eingelagert, wodurch sie viel schwerer sind als die porösen Knochen des Schädels. Mit ihrem spezifischen Gewicht von etwa 2,6 sind die Ohrkapseln der Zahnwale doppelt so schwer wie die sie umgebenden Schädelknochen. Schallwellen, die auf den Kopf treffen, setzen die leichteren Schädelknochen schneller in Schwingungen als die schweren Ohrkapseln. Diese schwingen aber dafür länger nach. Daraus schloß Yamada (1953), daß die Ohrkapseln wie Seismographen wirken.

Reysenbach de Haan (1957), Fraser & Purves (1960), Dudok van Heel (1962, 1966), Purves (1966) und Fleischer (1982) gehen aber auf Grund der Morphologie des Gehörapparates davon aus, daß die Wale hören können. Kamminga (1979), Kamminga et al. (1981, 1982, 1983, 1986) und Wiersma (1982) haben in Delphinarien die Lautäußerungen verschiedener Zahnwalarten analysiert und kommen zu dem Schluß, daß diese vorwiegend auf Frequenzen um 125 KHz liegen. Wo die Hörschwellen liegen und ob die Frequenzen ober- und unterhalb ihrer Hörschwellen überhaupt genutzt werden, konnte bei diesen Versuchen nicht ermittelt werden.

Auf Grund umfangreicher anatomischer Untersuchungen gehen Reysenbach de Haan (1957), Fraser & Purves (1960), Dudok van Heel (1962, 1966) und Purves (1966)

davon aus, daß die Zahnwale auch alle von ihnen erzeugten Geräusche hören können. Nun sind aber die Hörschnecken (Cochlea) der Zahnwale viel kürzer als die anderer Säugetiere, sie haben nur 1,3 bis 2 Windungen (Hyrtl, 1845). Nach der hydrodynamischen Theorie (Penzlin, 1980) dringen die hohen Töne nicht sehr tief in die Gehörschnecke ein, werden also schon in den Basalwindungen registriert. Die tieferen Töne mit ihrer größeren Reichweite dringen dagegen tief in die Gehörschnecke ein und werden dann in den oberen Windungen aufgenommen. Über Gehörprothesen wurde die hydrodynamische Theorie beim Menschen bestätigt. Nach dieser Theorie müßte die untere Hörschwelle der Zahnwale, weil bei ihnen die oberen Windungen fehlen, zwischen 600 und 1000 Hz liegen. Die Zahnwale erzeugen aber nachweislich tiefere Töne (Evans, 1973) und setzen sie hauptsächlich zur räumlichen Orientierung ein. Daraus ergibt sich dann die Frage, wie die Zahnwale die Frequenzen aufnehmen und verwerten, die nicht in ihrem Hörbereich liegen.

In dieser Arbeit werden nun Sinnesorgane beschrieben, die nach ihrer Position und Morphologie Schwingungen über den Tastsinn registrieren können. Damit könnte dann das fehlende Hörvermögen kompensiert werden.

2. Material und Methode

Nach orientierenden Voruntersuchungen an verschiedenen Zahnwalen wurden gezielte Sektionen an frischen Weißseitendelphinen *Lagenorhynchus acutus* (Gray, 1828) vorgenommen. Danach wurden die gleichen Sektionen mit fixiertem Material von Weißseitendelphinen und Großtümmlern *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) durchgeführt. Hierbei wurde immer wieder festgestellt, daß die die Ohrkapseln umgebenden Räume mit Flüssigkeit gefüllt waren. Die Untersuchungen an gefrorenen Grindwal-schädeln *Globicephala melaena* (Traill, 1809) zeigten ebenfalls, daß die bisher als Luft-säcke beschriebenen Räume (Posterior sinus, Fraser & Purves, 1960; Purves, 1966) mit Flüssigkeit gefüllt und vom großen Luftsack (Sinus pterygoidis) durch Membranen getrennt sind (Behrmann, 1984). Diese Untersuchungen waren aber nicht beweiskräftig, denn die Flüssigkeit hätte ja postmortal oder aus anderen Gründen (Krankheit) in den hinteren Raum eingedrungen sein können. Erst eine neue Präparationsmethode (von Hagens, 1979) erbrachte dokumentationsfähige Befunde, nach denen nun der Posterior sinus nicht mehr als Luftsack bezeichnet werden kann.

Der Kopf eines Schweinswals *Phocoena phocoena* (L., 1758) wurde tiefgefroren, in drei bis vier Millimeter dicke Scheiben geschnitten, fixiert, entwässert und danach in Kunstharz eingebettet. Nach der Aushärtung des Kunstharzes sind, wie bei histologischen Schnitten, anatomische Details gut sichtbar. Der Vorteil dieser dicken Schnitte ist, daß alles in situ erhalten bleibt und morphologische Zusammenhänge, die bei Dünnschnitten nicht so gut erkennbar wären, überschaubar sind. Darüber hinaus entstehen Dauerpräparate, die eine Überprüfung der Befunde erlauben. Der Nachteil liegt in der Dicke dieser Schnitte. Sie erlauben zwar dem selektierenden Auge eine durchgehende mikroskopische Betrachtung, verhindern aber durch Überlagerung der Gewebe eine einwandfreie Fotografie.

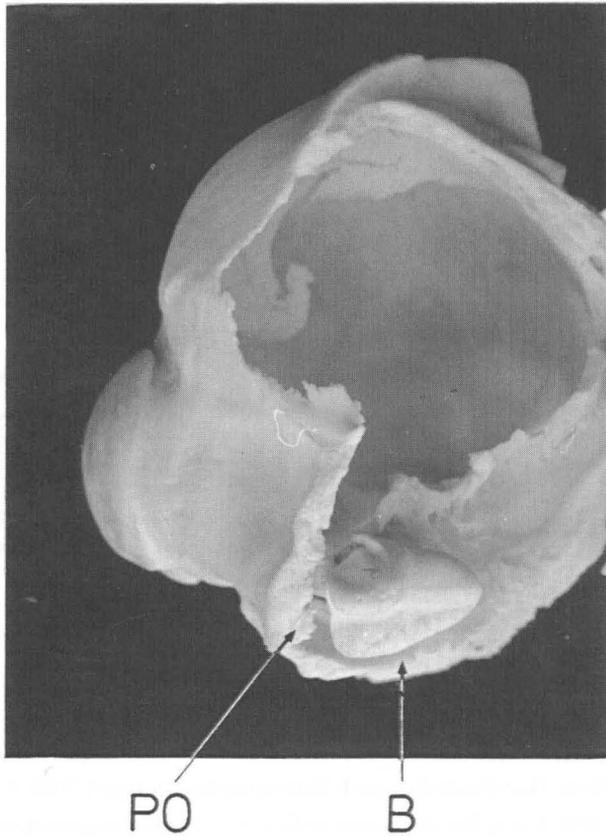


Abb. 1. Lage der Ohrkapsel (B) am Schädel, Hinterhauptsbein (PO).

Fig. 1. The position of the ear-bone (B) in the skull, occipital bone (PO).

3. Befund

In den verlängerten ventralen Flügeln des Hinterhauptsbeines (*Os occipitale proc. paroccipitalis*) der Zahnwale liegt auf beiden Seiten je eine rostral geöffnete Grube (*Fossa paroccipitalis*). Aus ihr führen Kapillare und ein geteilter Kanal durch das Hinterhauptsbein zum Hirnraum (*Cavum cranii*). Rostral ist die Grube von einer Membrane überspannt, in der der caudale Tuberkel der Ohrkapsel steckt. Grube und Tuberkel sind so geformt, daß zwischen beiden ein ziemlich gleichbleibender Hohlraum besteht (Abb. 1, 2). Er ist mit Vakuolen ausgefüllt, deren Wände aus kollagenem Gewebe bestehen, durch das man gut hindurchsehen kann (Abb. 3). Die glockenförmigen Vakuolen haben einen Durchmesser von 3 bis 6 mm. Ihre Scheidewände ziehen vom Boden der Grube im Hinterhauptsbein zum caudalen Tuberkel der Ohrkapsel. Mitten in jeder mit Flüssigkeit gefüllten Vakuole liegt eine birnenförmige Sinneszelle, deren Nervenstrang zum Hinterhauptsbein führt (Abb. 4-6). Die makroskopisch gut sicht-

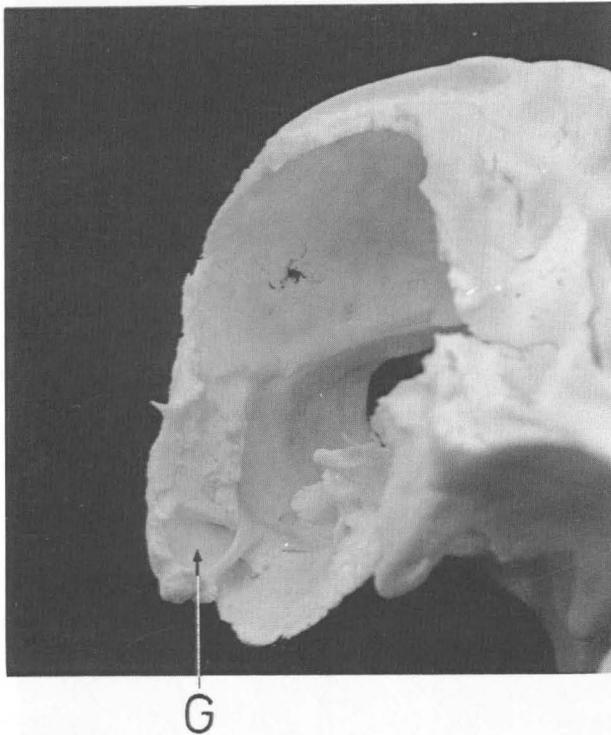


Abb. 2. Die Grube (G) im Hinterhauptsbein nach Entfernung der Ohrkapsel. Tiefe der Grube 9 mm.

Fig. 2. The groove (G) in the occipital bone after removal of the ear-bone. Depth of the groove 9 mm.

baren Sinneszellen bestehen aus zwiebelschalig übereinander gelagerten Lamellen, deren Zwischenräume mit Flüssigkeit gefüllt sind. In die Sinneszellen hinein reichen, vom Hinterhauptsbein ausgehend, Nervenstränge. Sie verzweigen sich in den Sinneszellen und enden dann in granulierten Sinnesnerven, die in den Lamellen eingelagert sind. Diese Sinneszellen ähneln sehr den Vater-Pacinischen-Lamellenkörperchen, die hoch sensible Druck- und Vibrationsrezeptoren (Leonhardt, 1985; Welsch & Storch, 1973) sind.

4. Diskussion

Tiefe Töne, etwa bis zu 600 Hz, reichen im Meer meilenweit und ergeben auf Grund ihrer großen Reichweite auch ein gutes Echo. Deshalb werden auch solche tiefen Töne von Zahnwalen erzeugt (Evans, 1973) und vorwiegend zur räumlichen Orientierung verwendet. Weil aber bei den Zahnwalen die oberen Windungen der Gehörschnecken nicht vorhanden sind, sie also nach der hydrodynamischen Theorie solche Töne nicht hören können, kann man davon ausgehen, daß tiefere Frequenzen anders aufgenommen werden.

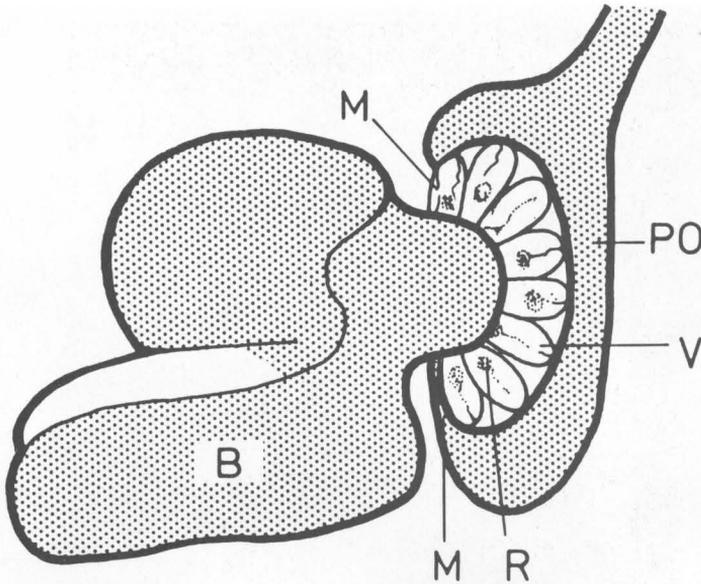


Abb. 3. Schematischer Längsschnitt durch die Ohrkapsel (B), Sinnesorgan mit den Vakuolen (V) und dem Hinterhauptsbein (PO). Membrane (M), Rezeptoren (R).

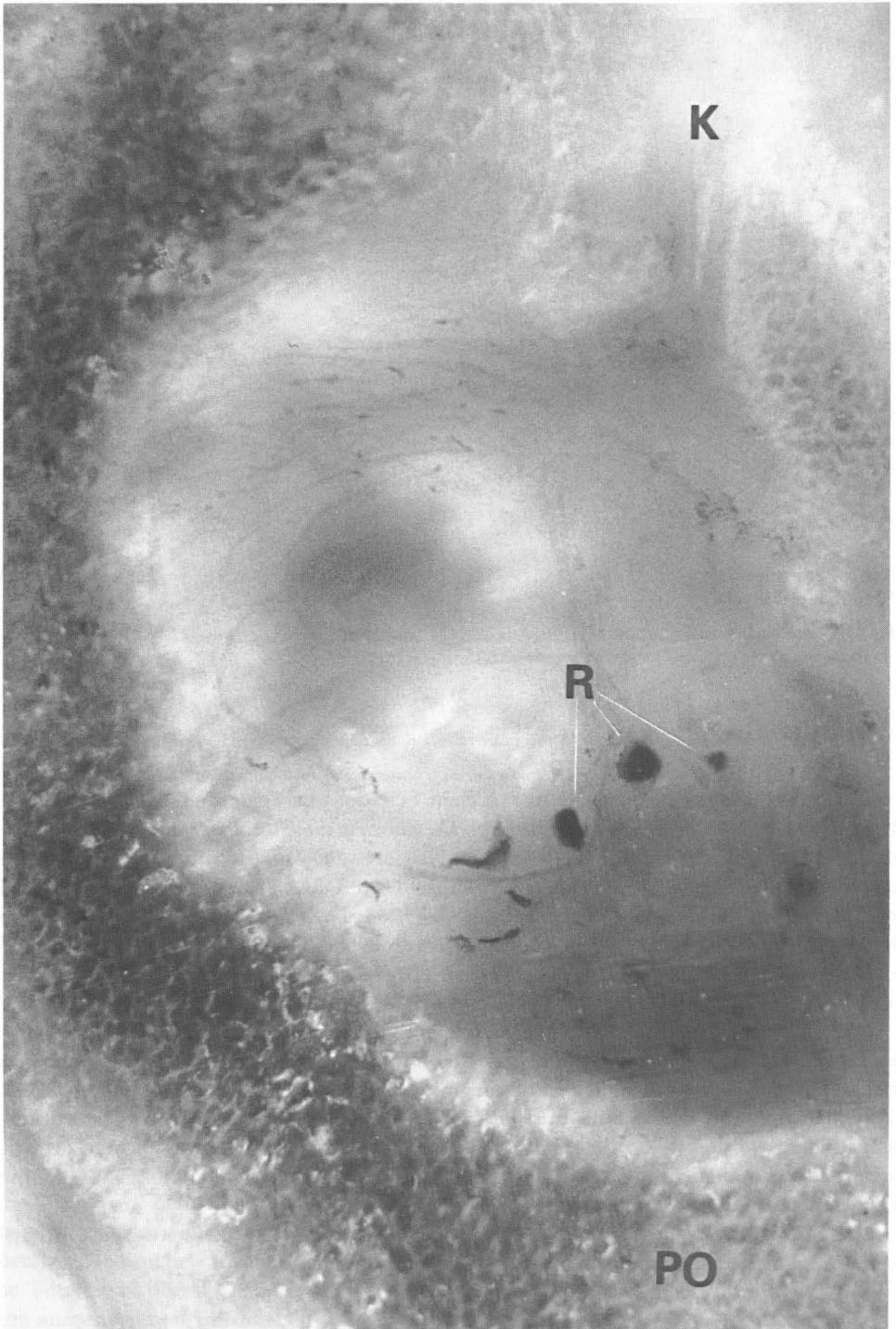
Fig. 3. Schematic longitudinal section through the ear-bone (B), the sense organ and the vacuoles (V), the occipital bone (PO), the membrane (M), and the nervous receptors (R).

Nach ihrer Lage, zwischen dem mit dem Schädel festverbundenen Hinterhauptsbein und den freischwingenden Ohrkapseln, können die Sinnesorgane Schwingungsunterschiede zwischen beiden Knochen registrieren. Die glockenförmigen Vakuolen liegen mit ihren Öffnungen an den Ohrkapseln, so daß die Schwingungen direkt auf die Flüssigkeit in den Vakuolen übertragen werden. Die in der Flüssigkeit pendelnden hochempfindlichen Druck- und Vibrationsrezeptoren sind dagegen durch ihren Stiel und den dadurch führenden Nerv mit dem Hinterhauptsbein verbunden, sie werden also von den Schwingungen des Schädels beeinflußt.

Wellen, die auf den Kopf treffen, versetzen die leichteren Schädelknochen schneller in Bewegung als die schweren Ohrkapseln. Diese schwingen dafür länger nach. Das ganze System ist also in seiner Funktion mit einem Seismographen vergleichbar.

Je schwerer die Ohrkapseln und je leichter die Schädelknochen sind, desto unterschiedlicher werden deren Eigenschwingungen, die dann dadurch auch besser zu registrieren sind. Möglicherweise sind die Luftkammern in den Schädeln der Flußdelphine (Platanistidae) dadurch entstanden.

Die Sinnesorgane bestätigen Yamadas (1953) Theorie, daß die schweren Ohrkapseln der Zahnwale wie Seismographen funktionieren.



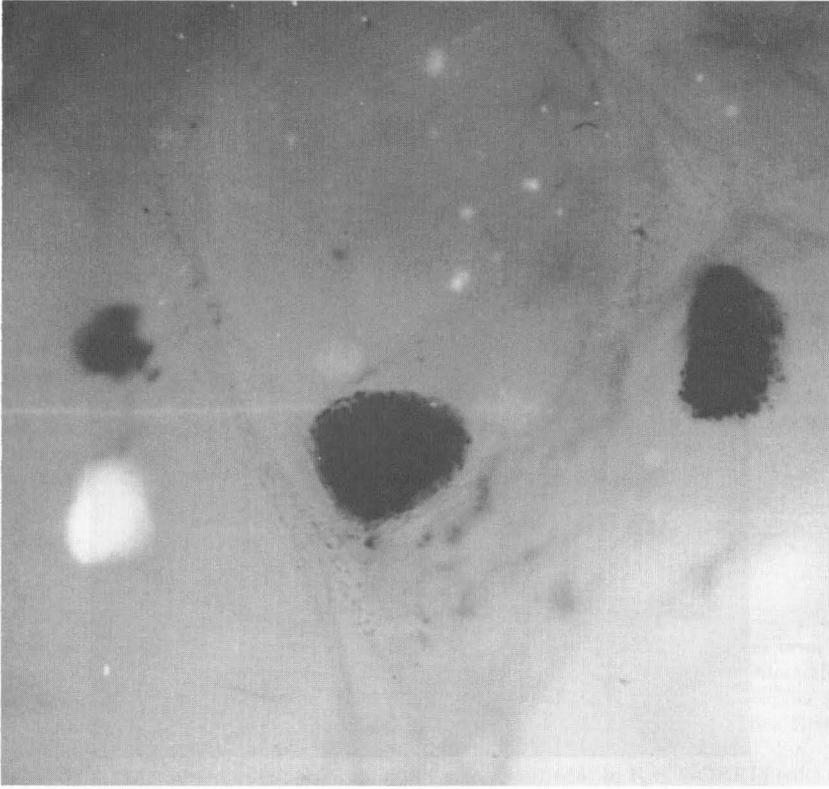


Abb. 5. Vakuole mit Sinneszelle. Hierbei sind die aus kollagenem Gewebe bestehenden Wände der Vakuolen gut zu erkennen. Vergrößerung: 16 × .

Fig. 5. The vacuoles with sense cells. The collagenic tissue of the vacuole walls are clearly distinguishable. Magnification: 16 × .

Abb. 4. Querschnitt durch das Sinnesorgan nach Entfernung der Ohrkapsel. Hinterhauptsbein (PO), Kanäle zum Hirnraum (K), Rezeptoren (R). Vergrößerung: 4 × .

Fig. 4. Transverse section through the sense organ. Occipital bone (PO), tubes to the brain cavity (K), receptors (R). Magnification: 4 × .

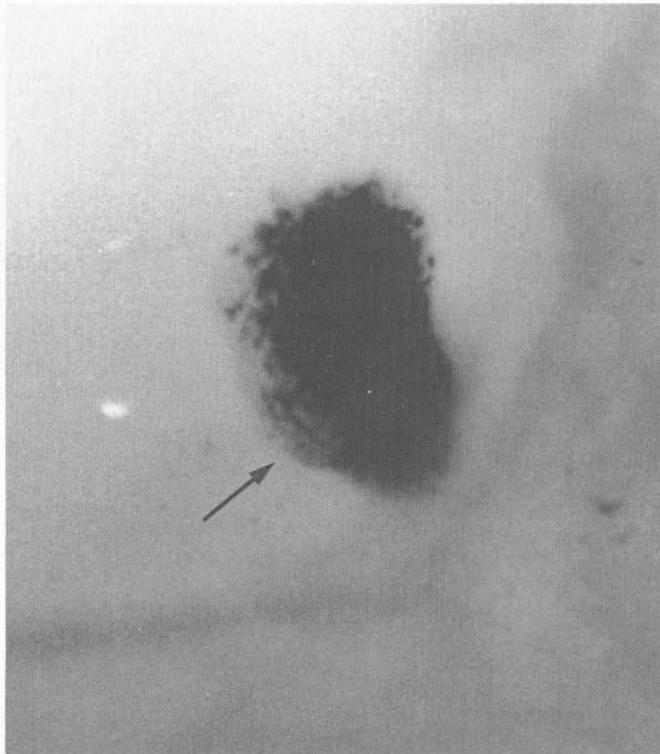


Abb. 6. Eine Sinneszelle. Unten links zeichnet sich bei dieser Vergrößerung der zwiebelschalige Aufbau der Zelle ab (→), der für Vater-Pacinische Körperchen charakteristisch ist. Vergrößerung: 20 ×.

Fig. 6. Sense cell, showing the characteristic onion-like structure of the corpuscles of Vater-Pacini (→). Magnification: 20 ×.

SUMMARY

The function of tactile organs caudally to the bulla tympanica in Odontoceti

Toothed whales orientate themselves by means of echolocation. The frequency of the sounds produced by the animals vary between 60 Hz and 300 kHz.

The cochlea in toothed whales has only 1,3-2 whorls and is shorter than in other mammals. This suggests a reduced hearing capacity, and the possible existence of another organ for sensing certain acoustic frequencies. At present it is not known whether odontocetes in any way utilize frequencies that are inaudible to them.

The author has found sense organs in the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L., 1758) between the ear-bones and the skull, which would enable the registration of oscillations between the bones. The sense organs comprise vacuoles filled with fluid and corpuscles of Vater-Pacini. The openings of the vacuoles are connected with the ear-bones. The corpuscles float in the fluid and their nerves are joined to the occipital bone. The specific weight of the free-swinging ear-bones in toothed whales is twice as high as that of the cranial bones. This has led to the theory that the ear-bones work like seismographs and enable odontocetes to register inaudible low frequencies by sense of touch.

The probable function of these sense organs is described and discussed.

SAMENVATTING

De functie van tastorganen, caudaal van het gehoorkapsel bij tandwalvissen (*Odontoceti*)

Tandwalvissen oriënteren zich door middel van echolocatie. De frequentie van de geluiden die daarbij worden geproduceerd, variëren van ca. 60 Hz tot 300 kHz.

Het slakkenhuis (cochlea) in het gehoororgaan van tandwalvissen heeft slechts 1,3-2 windingen en is daarmee korter dan bij andere zoogdieren. Op grond hiervan vermoedt men dat deze dieren een gereduceerde gehoorzin hebben; mogelijk bezitten zij een ander orgaan voor het waarnemen van bepaalde geluidsgolven. Het is nog niet bekend of tandwalvissen inderdaad op de één of andere manier voor hen onhoorbare frequenties benutten.

De auteur heeft bij de bruinvis *Phocoena phocoena* (L., 1758) zintuigorganen gevonden tussen het gehoorkapsel (*bulla tympanica*) en de schedel, waarmee wellicht trillingen van de beenderen waargenomen kunnen worden. Deze zintuigorganen bestaan uit met vloeistof gevulde vacuolen waarin zich lichaampjes van Vater-Pacini bevinden. De openingen der vacuolen staan in verbinding met het gehoorkapsel. De lichaampjes drijven in de vloeistof; hun zenuwen zijn verbonden met het achterhoofdsbeen. Het soortelijk gewicht van de vrij opgehangen gehoorkapsels bij tandwalvissen is tweemaal zo hoog als dat van de schedelbeenderen. Dit heeft geleid tot de theorie dat de gehoorkapsels werken als seismografen, die de dieren in staat stellen voor hen onhoorbare, lage geluidstrillingen door middel van hun tastzin waar te nemen.

De vermoedelijke functie van deze zintuigorganen wordt hier besproken.

LITERATURVERZEICHNIS

- BEHRMANN, G., 1984. Beitrag zur funktionellen Anatomie des Nasen-Rachenraumes beim Pottwal, *Physeter macrocephalus*, Linné 1758. — Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung Bremerhaven, 20: 63-74.
- DUDOK VAN HEEL, W.H., 1962. Sound and Cetacea. — Netherlands Journal of Sea Research, 1: 407-508.
- DUDOK VAN HEEL, W.H., 1966. Navigation in Cetacea: 597-606. In K.S. NORRIS (ed.). Whales, dolphins, and porpoises. University of California Press, Berkeley/Los Angeles.
- EVANS, W.E., 1973. Echolocation by marine delphinids and one species of freshwater dolphin. — Journal of the Acoustical Society of America, 54: 191-199.
- FLEISCHER, G., 1982. Hörmechanismen bei Delphinen und Walen. — Deutsche Gesellschaft für Hals-, Nasen-, Ohrenheilkunde, 30: 123-130.
- FRASER, F. & P.E. PURVES, 1960. Hearing in cetaceans. — Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology, 7: 1-140, pl. 1-53.
- HAGENS, G. VON, 1979. Emulsifying resins for plastination. Plastination mit emulgierenden Kunststoffen. — Der Präparator, 25: 43-50.
- HYRTL, J., 1845. Vergleichende anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugetiere: 1-139. Fr. Ehrlich, Prag.
- KAMMINGA, C., 1979. Remarks on dominant frequencies of cetacean sonar. — Aquatic Mammals, 7: 93-100.
- KAMMINGA, C. & H. WIERSMA, 1981. Investigations on cetacean sonar II. Acoustical similarities and differences in odontocete sonar signals. — Aquatic Mammals, 8: 41-62.
- KAMMINGA, C. & H. WIERSMA, 1982. Investigations on cetacean sonar V. The true nature of the sonar sound of *Cephalorhynchus commersonii*. — Aquatic Mammals, 9: 95-104.
- KAMMINGA, C., H. WIERSMA & W.H. DUDOK VAN HEEL, 1983. Investigations on cetacean sonar VI. Sonar sounds in *Orcaella brevirostris* of the Makaham River, east Kalimantan, Indonesia; first description of acoustic behaviour. — Aquatic Mammals, 10: 83-94.
- KAMMINGA, C., T. KATAOKA & F.J. ENGELSMA, 1986. Investigations on cetacean sonar VII. Underwater sounds of *Neophocaena phocaenoides* of the Japanese coastal population. — Aquatic Mammals, 12: 52-60.
- LANGE, W., 1922. Zur Physiologie des Walohres. — Zeitschrift für Hals-, Nasen- und Ohrenheilkunde, 3: 63-69.

- LEONHARDT, H., 1985. Histologie, Zytologie und Mikroanatomie des Menschen: 1-498. G. Thieme, Stuttgart/New York.
- PENZLIN, H., 1980. Lehrbuch der Tierphysiologie: 1-569. G. Fischer, Stuttgart.
- REYSENBACH DE HAAN, F.W., 1957. Hearing in whales. — *Acta Oto-Laryngologica*, suppl.: 1-114.
- PURVES, P.E., 1966. Anatomy and physiology of the outer and middle ear in cetaceans: 320-380. In: K.S. NORRIS (ed.). Whales, dolphins, and porpoises. University Press of California, Berkeley/Los Angeles.
- WELSCH, U. & V. STORCH, 1973. Einführung in die Cytologie und Histologie der Tiere: 1-569. G. Fischer, Stuttgart.
- WIERSMA, H., 1982. Investigations on cetacean sonar VI, a comparison of wave shapes of odontocete sonar signals. — *Aquatic Mammals*, 9: 57-66.
- YAMADA, M., 1953. Contribution to the anatomy of the organ of hearing in whales. — Scientific Report of the Whales Research Institute, Tokyo, 8: 1-79.

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung
Am Handelshafen 12
2850 Bremerhaven, BRD