

- COWAN, I. McT. (1940): Distribution and variation in the native sheep of North America. Amer. Midl. Nat. 24, 505—580.
- EGOROV, O. V. (1965): Wild ungulates of Yakutia. Izdatel'stvo "Nauka", Moscovia. (Translation: Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1967). 230 pp.
- GEIST, V. (1966): On the behaviour and evolution of American mountain sheep. Unpubl. Ph. D. Thesis, Univ. of British Columbia. 252 pp.
- (1971): Mountain sheep: a study in behaviour and evolution. Univ. of Chicago Press.
- OBER, E. H. (1931): The mountain sheep of California. Calif. Fish and Game 17, 27—39.
- PFEFFER, P. (1967): Le Mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon* SELVEBER 1782); Position systematique, Ecologie et Ethologie comparees. Mammalia 31 (supplement), 262 pp.
- WALTHER, F. (1961): Einige Verhaltensbeobachtungen am Bergwild des Georg-von-Opel-Freigeheges. G.-v.-Opel-Freigehege, Kronberg Jahrbuch, 53—89.
- WELLES, R. E., and WELLES, F. B. (1961): The bighorn of Death Valley. Fauna of the National Parks of the United States. Fauna Series No. 6, 242 pp.

*Authors' address:* D. M. SHACKLETON and D. A. HUTTON, Environmental Sciences Centre, The University of Calgary, Calgary 44, Alberta, Canada

## Über Schwingungsmessungen am Skelett des Mittelohres von *Halicore* (Sirenia)

VON GERALD FLEISCHER

*Eingang des Ms. 9. 9. 1971*

### Problemstellung

Die Physiologie des Mittelohres der Säugetiere bereitet noch größere Schwierigkeiten, vor allem bei den aquatilen Arten. Meist wird angenommen, daß das Mittelohr allgemein nur die tieferen Frequenzen überträgt und daß darüber die Übertragung mittels der Knochenleitung erfolgt, also unter Umgehung des Mittelohres. Aus Messungen und theoretischen Überlegungen wird geschlossen, daß große und schwere Ossicula audita hochfrequenten Schwingungen nicht zu folgen vermögen. Die bekannte Tatsache, daß bei den Cetacea der Malleus fest mit dem Tympanicum verwachsen ist, wird so gedeutet, daß darin eine vollkommene oder doch weitgehende Funktionslosigkeit dieser Teile zum Ausdruck kommt.

Die Auffassung über das Dominieren der Knochenleitung bei wasserlebenden Säugetieren findet Schwierigkeiten bei der Erklärung der Tatsache, daß bei den allermeisten aquatischen Säugern das Perioticum (welches die Schallwellen aufnehmen soll) weitgehend, oder, wie bei den Cetacea und Sirenia, völlig akustisch vom übrigen Schädel-Skelett isoliert ist, was zu einer Herabsetzung der Fähigkeiten der Knochenleitung führt. Die gegenteilige Auffassung, daß nämlich die Schallaufnahme auch bei hohen und höchsten Frequenzen durch das Mittelohr erfolgt, wird gestützt durch eben diese akustische Isolierung, die theoretisch zu einem besseren Richtungshören führen muß und gleichzeitig wahrscheinlich macht, daß das Mittelohr die Weiterleitung von Schallreizen zum Innenohr übernimmt.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Eine ausführliche Diskussion dieser Probleme findet man bei REYSENBACH DE HAAN (1957), sowie bei DUDOCK VAN HEEL (1962), FRASER and PURVES (1954, 1960), PURVES (1966). Experimente sind zudem bei MC CORMICK et al. (1970) MÖHL (1964, 1968) sowie WEVER et al. (1948) auch theoretisch besprochen.

Da die Sirenia spezialisierte aquatische Säuger sind und außerdem ein meßtechnisch günstiges, großes und vom übrigen Schädelskelett getrenntes Gehörorgan besitzen, bietet es sich an, Schwingungsmessungen an ihrem Gehörorgan durchzuführen, um der Funktion des Mittelohres näher zu kommen. — Nach SCHEVILL and WATKINS (1965) liegen die Laute von *Manatus* zwischen 500 und etwa 15 000 Hz.

### Material

Das Untersuchungsmaterial bestand aus 6 Gehörorganen von *Halicore dugong* (= *Dugong dugong*; Fam.: Halicoridae, Ordo: Sirenia), die aus der Bayerischen Staatssammlung in München sowie aus dem Naturhistorischen Museum in Wien stammen. Mit einer Ausnahme war Herkunft und Unterart-Zugehörigkeit nicht genau bekannt. Bei 4 dieser Exemplare war die Gehörknöchelchenkette nicht oder nur teilweise erhalten, so daß an ihnen nur Messungen am Tympanicum und Perioticum durchgeführt werden konnten. Bei 2 Exemplaren war die Gehörknöchelchenkette vollständig erhalten, wobei eins dieser beiden zudem noch ein vollkommen erhaltenes, getrocknetes Trommelfell aufwies. Alle Exemplare waren mazeriert, so daß nur das Skelett erhalten war. (Das Trommelfell setzt der Mazeration großen Widerstand entgegen, so daß es erhalten bleiben kann, während alle übrigen Weichteile schon verschwunden sind.)

### Anatomische Befunde

Das Skelett des Gehörorganes von *Halicore* ist nur durch Bindegewebe mit dem Schädelskelett verbunden, wobei das Perioticum in einer Höhlung des Squamosums liegt, wie ein Gelenkkopf in einer Gelenkpfanne. Das Gehörskelett wird von Perioticum, Tympanicum, Malleus, Incus und Stapes gebildet (Abb. 1, 2). Das Tympanicum ist rostral und occipital mit dem Perioticum verwachsen. Weiter ist das Goniale (es bildet beim Menschen den Proc. gracilis mallei) fest mit dem Tympanicum verwachsen, was in unterschiedlicher Stärke bei den meisten Säugetieren der Fall ist (Einzelheiten bei FLEISCHER 1971). Als Ausnahme unter den Säugern ist jedoch das Crus breve incudis bei allen Sirenia fest mit dem Perioticum verschmolzen. Der Stapes gelenkt mit dem Crus longum incudis und sitzt beweglich in der Fenestra vestibuli.

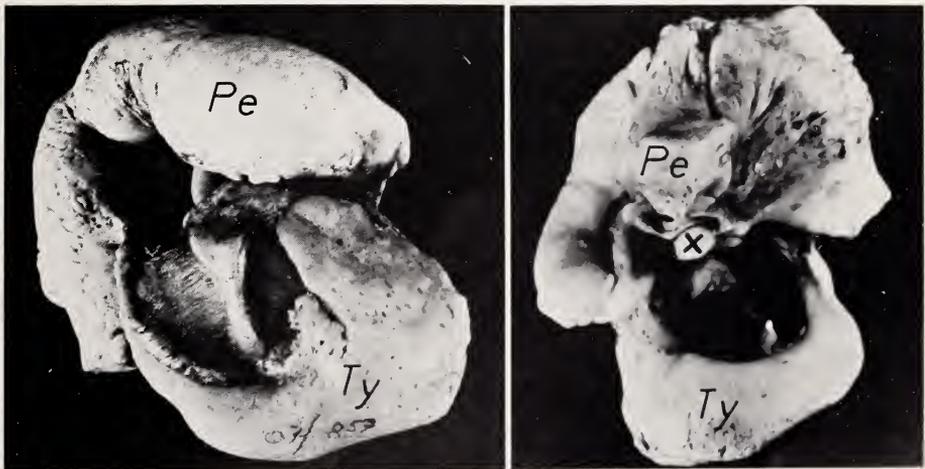


Abb. 1. Rechtes Gehörorgan von *Halicore dugong* — links: von lateral — rechts: von ventral gesehen. Pe = Perioticum; Ty = Tympanicum. Die Cochlea ist entfernt, so daß rechts die Basis stapedis (X) zu sehen ist. 6/5 natürliche Größe

Interessant sind die Gewichtsrelationen. Das gesamte Skelett des Gehörorganes wiegt zwischen 55,0 g und 71,5 g. (Bei den 4 Exemplaren wurden die fehlenden *Ossicula audita* mit 2,5 g geschätzt, s. u.). Das *Perioticum* wiegt zwischen 45 g und 60 g. Es fällt dabei sofort auf, daß etwa 5% bis 10% seines Volumens gut ausreichen würden, das gesamte Labyrinth so zu umkleiden, wie das für kleine Säugetiere charakteristisch ist. Mit anderen Worten: wenigstens  $\frac{9}{10}$  des Volumens des *Perioticums* ist massiver Knochen, der im Innern nichts vom Labyrinth enthält. Da das Gehörorgan keine mechanische Belastung auszuhalten hat, liegt die Vermutung nahe, daß diese auffällige Knochenmasse um das Labyrinth im Zusammenhang mit den speziellen Gegebenheiten der Schallaufnahme bei diesen Tieren zu sehen ist.

Das *Tympanicum* bildet einen etwa halbringförmigen Knochen, der nur an seinen beiden Enden mit dem *Perioticum* verwachsen, dazwischen aber sehr weit von ihm getrennt ist (Abb. 1, 2). Das Gewicht dieses Knochens beträgt zwischen 7,5 g und 9,2 g, wobei die Massenverteilung innerhalb des Halbringes außerordentlich unterschiedlich ist. In Abb. 2 a sind die Querschnitte durch das *Tympanicum* angegeben. Rostro-ventral ist der weitaus größte Teil der Masse konzentriert, das *Tympanicum* baucht sich dort stark auf (Querschnitt 5 in Abb. 2 a sowie Abb. 1 b und 2 b). Wo sich das *Tympanicum occipital* an das *Perioticum* anlegt (es verwächst dort wie erwähnt fest) hat es etwa die Form eines Brettes. Die dünnste und mechanisch am wenigsten belastbare Stelle ist die rostrale Verwachsung mit dem *Perioticum* (vgl. Abb. 2 a, b Querschnitt 3). Nur wenig ventral davon liegt die erwähnte Aufbauchung des Knochens.

Vier der sechs Exemplare wiesen rostro-ventral am *Tympanicum* ein löcheriges Knochenplättchen auf, das lateral vom *Trommelfellansatz* (*Margo sulci tympanici*) liegt und das *Trommelfell*, wie das eine Exemplar zeigt, nicht berührt (Abb. 1 a, 2 a). Seine Funktion ist unbekannt.

Wie Abb. 2 b zeigt, liegt die Verwachsungsstelle von *Goniale* (und damit vom *Malleus*) und *Tympanicum* etwas weiter lateral als der Ansatz des *Tympanicums* am *Perioticum*. *Crus breve incudis*, *Corpus incudis* und die Verwachsung von *Tympanicum* und *Malleus* liegen in einer Geraden, welche die Schwingungsachse der Gehörknöchelchen darstellt (Abb. 2 a, 3) und durch AO gekennzeichnet ist. Das *Hammer-Amboß-Gelenk* besteht aus drei Gelenkflächen, die unterschiedlich geformt, jedoch recht genau in den drei Ebenen des Raumes orientiert sind, d. h. daß ihre Flächen (die

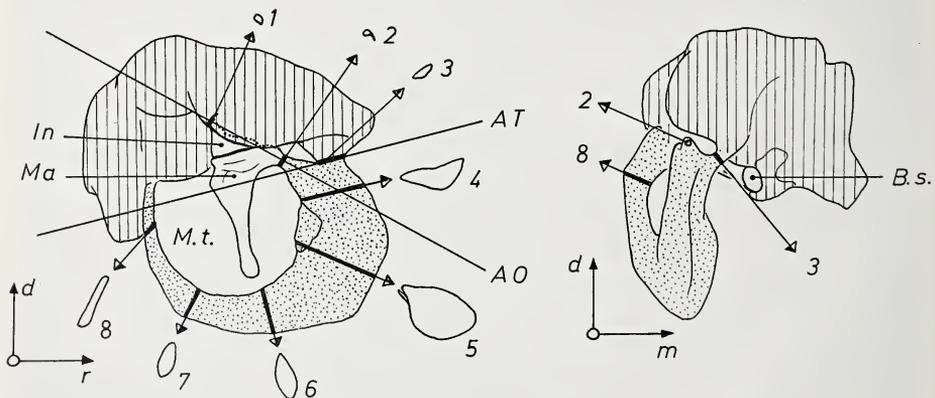


Abb. 2. Lage der einzelnen Teile zueinander. *Perioticum* vertikal schraffiert; *Tympanicum* punktiert. AT = Schwingungsachse des *Tympanicums*; AO = Schwingungsachse der Gehörknöchelchenkette; In = Incus; Ma = Malleus; M. t. = Membrana tympani; B. s. = Basis stapedis; d = dorsal; r = rostral; m = medial. Die Pfeile zeigen jeweils auf die entsprechenden Querschnitte

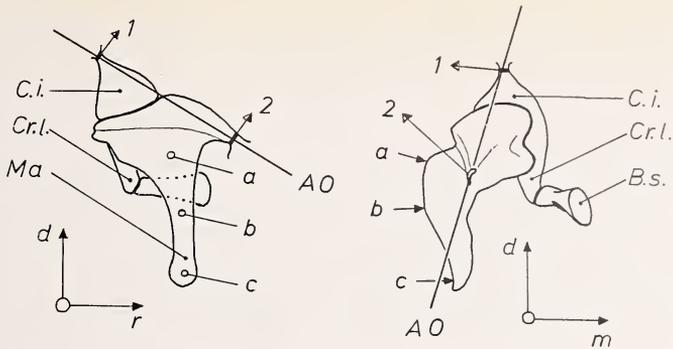


Abb. 3. Lagebeziehungen der Gehörknöchelchen zueinander. Links: von lateral, rechts: von rostral her gesehen. C. i. = Corpus incudis; Cr. l. = Crus longum incudis, sonst wie in Abb. 2

leicht gewölbt bzw. eingedellt sind) rechtwinklig aufeinander stehen. Die Verbindung zwischen Incus und Stapes wird durch ein sehr flaches Sattelgelenk gebildet. Anzeichen für eine Verwachsung dieser Gelenke wurden nicht gefunden.

Auch die Ossicula audita der Sirenia sind verhältnismäßig schwer. Bei 2 Exemplaren von *Halicore* (es handelte sich nicht um diejenigen, bei denen die Schwingung der Ossicula gemessen wurden) wurden folgende Gewichte festgestellt: Malleus 1,54 g und 1,62 g, Incus 0,70 g und 0,79 g, Stapes 0,24 g und 0,25 g. Malleus und Incus waren jeweils an der dünnsten Stelle vom Tympanicum bzw. Perioticum abgebrochen. Der Trommelfelddurchmesser betrug zwischen 16 mm und 19 mm, jeweils gemessen rechtwinklig zum Manubrium mallei. Daß die Ossicula von *Halicore* recht schwer sind, zeigt der Vergleich mit denjenigen von *Loxodonta*, wobei zu erwähnen ist, daß *Loxodonta* den größten Trommelfelddurchmesser (um 31 mm) unter den Mammalia aufweist. Der Malleus eines untersuchten Exemplares wog 0,258 g, der Incus 0,254 g, der Stapes 0,013 g.

Zu erwähnen bleibt noch, daß bei den Sirenia das Trommelfell im Gegensatz zu den anderen Säugern durch das Manubrium mallei nach lateral vorgebuchtet wird. Am Präparat ist das Trommelfell gespannt. Ob das auch beim lebenden Tier der Fall ist, ist meines Wissens unbekannt.

### Methode

Zur Eichung der anderen Anreger und Meßfühler wurde eine Anordnung verwendet, bei welcher die teilweise Abdeckung eines Laserstrahles in Spannungsschwankungen umgewandelt und auf einem Kathodenstrahl-Oszillographen sichtbar gemacht wurden (Abb. 4). Der verwendete Gaslaser lieferte einen Strahl von 3 mm Durchmesser und einer Wellenlänge von 600 nm.

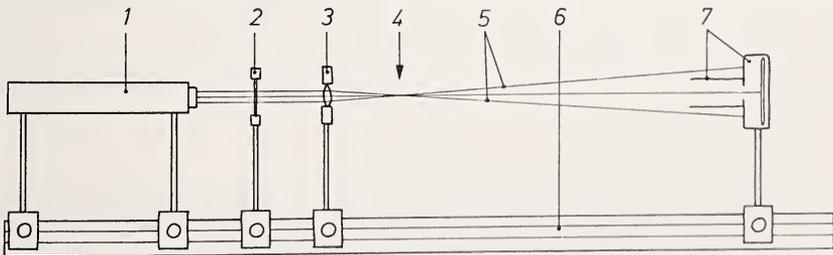


Abb. 4. Anordnung zur Schwingungsmessung durch Abdecken eines Laserstrahles: 1 = Laser; 2 = Polarisationsfilter; 3 = bikonvexe Sammellinse; 4 = Brennpunkt; 5 = divergierender Teil des Laserstrahles; 6 = optische Bank; 7 = Photozelle

Durch eine bikonvexe Sammellinse mit einer Brennweite von 55 mm konnte der Strahl fokussiert werden, wobei er im Brennpunkt  $\frac{3}{100}$  mm Durchmesser aufwies. Im Abstand von 33 cm von der Linse war eine Vakuum-Photozelle für sichtbares Licht angebracht, die mit einer Vorspannung von 30 V Gleichstrom betrieben wurde. Zur Abschirmung von Streulicht war ein röhrenförmiger Vorsatz angebracht, und durch eine Schlitzblende im Innern wurde nur ein Teil des Lichtes durchgelassen, das in diesen Vorsatz fiel. Ohne Objekt und ohne Polarisationsfilter lieferte die Photozelle 100 mV. Da die Photozelle bei Annäherung an die Linse eine zunehmende Spannung lieferte, sind die 100 mV noch unterhalb des Sättigungsbereiches.

Die Spannungsschwankungen wurden auf einen Zweistrahl-Oszillographen (Typ: Tectronix 502 A) gegeben. Als Frequenzgenerator wurde ein Schwebungssummeer von Rhode & Schwarz benützt, der im Frequenzbereich von 0 bis 20 000 Hz arbeitet. Zur Anregung durch Schall diente ein Lautsprecher, dessen Schalldruckkurve unter den Bedingungen des Experimentes mit einem Mikrophon Amplifier, Type 2603, von Brüel & Kjøer aufgenommen wurde. Weiter diente als Anreger ein kleiner dynamischer Ohrhörer auf dessen metallene Membran ein Stahl-

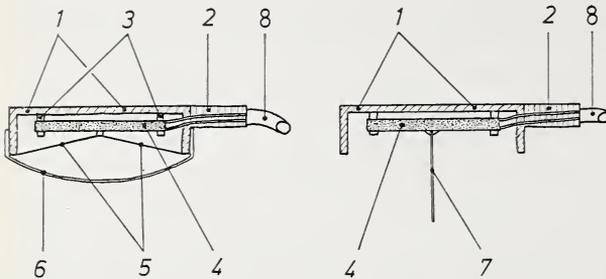


Abb. 5. Schnitt durch das unveränderte Kristall-Mikrophon (links) sowie durch das umgebaute Mikrophon (rechts). 1 = Gehäuse; 2 = Halterung des Gehäuses; 3 = Halterung des Piezokristalls; 4 = Piezokristall; 5 = Aluminium-Membran des Mikrophons; 6 = äußere Abdeckung aus Stoff und Metallgitter; 7 = aufgeklebter Stahldraht von 0,2 mm Durchmesser; 8 = Kabel

draht von 0,2 mm Durchmesser und 18 mm Länge so aufgeklebt wurde, daß der Draht, ohne das Gehäuse zu berühren, aus der Lautsprecher-Öffnung ragte. Weiter wurden zwei Kristall-Mikrophone so umgebaut, daß sie zu punktförmiger Anregung bzw. Messung verwendet werden konnten. Zu diesem Zweck wurde die oberflächliche Abdeckung aus Metall und Stoff (Abb. 5, Nr. 6) und die Aluminium-Membran (Nr. 5) entfernt. An die Stelle, an welcher das Kunststoff-Säulchen, das der Übertragung der Membran-Schwingungen auf den Piezo-Kristall dient, dem Kristall aufsaß, wurde jeweils eine Stahlnadel von 0,2 mm Durchmesser und 14 bzw. 28 mm Länge angeklebt. Als Klebstoff wurde stets der Zwei-Komponentenkleber Uhu-Plus verwendet, mit welchem sich eine Festigkeit bis 300 kg/cm<sup>2</sup> herstellen läßt, was zur starken Kopplung bei den höheren Frequenzen von Vorteil ist.

Rechts und links neben die optische Bank mit dem Laser wurde je eine weitere optische Bank angebracht und jeweils mit einer schweren und verstellbaren Halterung versehen. Diese Halterungen wurden in den Brennpunkt des Lasers gebracht — wobei dieser zur Hälfte abgedeckt wurde — und durch den dynamischen Hörer (genauer gesagt, mit der Spitze des Stahldrahtes), mit den Kristallhörern oder durch Schall angeregt, um die Eigenfrequenzen der Halterung kennen zu lernen. Der Anreger war dabei auf der anderen Seite der optischen Bank des Lasers installiert wie das zu messende Gestänge. Der Lautsprecher wurde an Perlonfäden so an der Decke befestigt, daß er 12 cm über dem zu messenden Objekt hing. Das Anbringen des Lautsprechers an der Decke sowie die Trennung von Anregungs- und Meßanordnung dient dazu, die direkte Übertragung von Schwingungen vom Anreger auf dem Weg über die Halterung zum Meßobjekt herabzusetzen.

Der Lautsprecher wurde mit 2,3 V und 13 mA betrieben und entwickelt am Ort der Messung einen Schalldruck von (je nach Frequenz) 67 bis 81 dB (bezogen auf 0,0002 dyn/cm<sup>2</sup>). Der dynamische Hörer wurde bei 0,5 V und 50 mA, sowie bei 1,0 V und 100 mA betrieben. Die umgebauten Kristallmikrophone wurden bei 4 V und 120 mA als Anreger benützt, da der piezoelektrische Effekt umkehrbar ist.

Die Halterungen wurden mit Gewichten beschwert und die Länge des Stahlgestänges (Durchmesser der Stangen 10 bis 13 mm) systematisch verändert, um das Schwingungsverhalten der Apparatur ohne Objekt kennen zu lernen. In gleicher Weise wurden die Halterungen der verschiedenen Anreger geprüft, sowie die Anreger mit verschiedenen Halterungen befestigt. Die Resonanzfrequenzen lagen zwischen 50 Hz und etwa 600 Hz. Darüber sind die Schwingungen der Anordnung aufgrund der großen Masse nur noch sehr gering. Charakteristisch ist, daß es sich dabei um engbegrenzte, „scharfe“ Resonanzfrequenzen handelt. — Zu allen solchen Messungen wurden Blindversuche durchgeführt, indem alle Parameter gleich gelassen wurden, nur

das zu untersuchende Objekt etwas (meist nur den Bruchteil eines Millimeters) aus dem Laserstrahl herausgenommen wurde.

Nach diesen Vorversuchen wurden die Resonanz-Frequenzen der Anreger gemessen. Dazu wurde die Spitze des aufgeklebten Stahldrahtes in den Brennpunkt des Laserstrahles gebracht. Um das durchführen zu können, muß die Lichtintensität durch das Polarisationsfilter soweit herabgesetzt werden, daß eine optische Kontrolle möglich ist. Ohne das ist nur ein blendender Lichtfleck zu sehen. Bei allen Messungen wurde das Polarisationsfilter völlig aus dem Strahlengang entfernt. Der Frequenzgenerator liefert Sinusschwingungen, die zur Kontrolle auf dem zweiten Strahl des Oszillographen mitgeschrieben wurden. Der Verlauf der Amplituden der Messung wurde auf Millimeterpapier, dessen Frequenz-Achse in gleicher Weise logarithmisch geteilt war wie die Frequenzskala des Generators, als Kurvenzug aufgezeichnet.

Alle drei Anreger zeigten ausgeprägte Resonanzen: diejenige des dynamischen Hörers lag bei 690 Hz, wobei die Schwingungsform zwischen 140 Hz und 5000 Hz ziemlich unregelmäßig ist. Zwei kleinere Nebenmaxima lagen bei 360 Hz und bei 4200 Hz. Die piezoelektrischen Anreger schwingen mit kleinerer Amplitude dafür aber sehr gleichmäßig. Bei demjenigen mit dem 14 mm langen aufgeklebten Stahldraht lag die Resonanz bei 970 Hz, wogegen der andere (bei 28 mm langem Draht) eine Resonanz von 480 Hz sowie ein kleines Nebenmaximum bei 3000 Hz zeigt. Da die beiden Resonanzfrequenzen in umgekehrter Relation zueinander stehen wie die Längen (und damit auch die Massen) der aufgeklebten Drähte (14 mm : 28 mm und 970 Hz : 460 Hz) ist anzunehmen, daß diese Resonanzen durch die Massenbelastung der Piezokristalle hervorgerufen werden.

Um die Schwingungen der Basis stapedis direkt messen zu können, wurde die Cochlea entfernt, wobei jeweils die Hälfte der Fenestra vestibuli als Führung des Stapes am Objekt belassen wurde. Um den Stapes in seiner Lage zu halten, wurde er vor Entfernen der Cochlea mit Uhu-Plus an das Crus longum incudis angeklebt. Messungen am Objekt wurden durchgeführt, indem die zu messende Stelle in den Brennpunkt des Laserstrahles gebracht und nach Anregung die Schwingungen am Oszillographen abgelesen wurden. Der Nachteil dieses Verfahrens besteht darin, daß nur oberflächliche Strukturen dem Laserstrahl zugänglich sind und daß nur an einem Punkt gemessen werden kann. Um diese Nachteile auszugleichen, wurden die beiden umgebauten Kristallmikrophone auch als Schwingungsmesser benützt, was ohne jede Schwierigkeit funktioniert.<sup>2</sup> Der sehr große Vorteil gegenüber der Laser-Anordnung besteht darin, daß nun an zwei Stellen gleichzeitig gemessen werden konnte und die Schwingungen am Oszillographen direkt verglichen werden konnten. Auf diese Weise lassen sich Relativschwingungen der einzelnen Teile zueinander sofort erkennen, außerdem lassen sich Phasenunterschiede messen, was mit einer einzigen Meßstelle prinzipiell nicht möglich ist. Weiter ist festzustellen, daß die Piezokristalle unter den Versuchsbedingungen bis zu 1 V Spannungsschwankungen lieferten, während die Anordnung mit dem Laser nur einige mV erzeugte. Prinzipiell ergaben sich mit beiden Meßverfahren gleiche Ergebnisse, jedoch können mit der Laser-Anordnung eben nur die größeren Schwingungen gemessen werden. Die außerordentliche Empfindlichkeit der piezoelektrischen Meßfühler ist nicht weiter verwunderlich, wenn man sich daran erinnert, daß es sich um modifizierte Mikrophone handelt, die ja auch auf sehr geringe Energie-Mengen ansprechen müssen.

Alle Messungen wurden im Bereich von 40 Hz bis 20 000 Hz durchgeführt, wobei der Frequenzbereich kontinuierlich überstrichen wurde.

Im weiteren wird dasjenige Gehörorgan mit kompletter Gehörknöchelchenkette und erhaltenem Trommelfell als Objekt 1 bezeichnet. Dasjenige mit vollständiger Gehörknöchelchenkette ohne Trommelfell als Objekt 2. Die vier weiteren Gehörorgane ohne Gehörknöchelchen sind die Objekte 3 bis 6. Der Kristallhörer mit dem langen Stahldraht wird kurz Piezo 1, derjenige mit kurzem Stahldraht Piezo 2 genannt. Anregung mit dem dynamischen Hörer bedeutet, daß dessen aufgeklebter Stahldraht auf die entsprechende Stelle gesetzt wurde. Es handelt sich also (wie bei Piezo 1 und 2) um punktförmige mechanische Anregung.

## Ergebnisse

Regt man das Manubrium von Objekt 1 mit dem dynamischen Hörer oder mit Piezo 1 bzw. 2 an und mißt die resultierenden Schwingungen mit der Laser-Apparatur oder mit

<sup>2</sup> Die Masse eines Piezokristalls beträgt 0,20 g. Sie ist somit selbst im Vergleich zu derjenigen der Gehörknöchelchenkette sehr klein, so daß ein möglicher Einfluß dieser Masse auf das schwingende Objekt gering ist.

Piezo 2 oder 1, so zeigt sich eine Resonanzfrequenz von 1800 Hz. Diese Schwingungen werden auf den Stapes übertragen, was Messungen mit Piezo und Laser zeigen. Bei 3800 Hz liegt ein geringerer Resonanzbereich, in welchem der Stapes ebenfalls in derselben Frequenz schwingt wie der Malleus. Dasselbe gilt für einen weiteren Resonanzbereich um 8500 Hz. Beide Anregungs- und Meßmethoden führten zu demselben Ergebnis, wobei zu erwähnen ist, daß die Resonanz nicht sehr scharf ist und der Resonanzbereich oft neben dem Hauptmaximum noch kleinere Nebenmaxima zeigt.

Über die Schwingungsverhältnisse kann man sich mit einem Schnellverfahren relativ gut orientieren. Streicht man mit einer dünnen Präpariernadel leicht über ein schwingendes Objekt (z. B. das Manubrium mallei oder die Basis stapedis) so wird das freie, überstehende Ende (d. h. die Spitze der Nadel) zu Schwingungen angeregt. Beim Überstreichen eines Objektes wird nun dieser freie schwingende Teil kontinuierlich verkleinert, wodurch sich seine Resonanzfrequenz immer mehr erhöht. Stimmen nun die Frequenz des schwingenden Objektes und die Eigenfrequenz des freien Nadelendes überein, so klingt die Nadelspitze (wenn das Objekt genügend stark schwingt) gut hörbar in der Frequenz der Objektschwingung auf. Wird nun die Gehörknöchelchenkette wie oben geschildert angeregt, so lassen alle Ossicula audita die Nadel aufklingen, während vom Tympanicum und vom Perioticum ein derartiger Effekt nicht zu erreichen ist. Dieses Schnellverfahren zeigt, daß die Gehörknöchelchenkette bis 10 500 Hz die Nadel zum Schwingen bringen kann. Zwischen den Resonanzbereichen sowie unterhalb 900 Hz läßt sich die Nadel unter den erwähnten Anregungsbedingungen nicht zu hörbarem Mitschwingen bringen. Nach Anregung durch Schall zeigt sich die Schwingungsform der Ossicula komplizierter, jedoch tritt auch dabei gut meßbar die Resonanzfrequenz von 1800 Hz sowie eine Reihe von höherfrequenten kleineren Resonanzen auf. Regt man vom Tympanicum her an und mißt die Schwingung der Ossicula, so zeigt sich, daß sie von dort her nur sehr schlecht anzuregen sind. Resonanz der Ossicula läßt sich durch Anregung des Tympanicums erzeugen, jedoch liegt die Resonanzfrequenz bei 1500 Hz, also um 300 Hz tiefer als bei Anregung durch Schall oder durch punktförmige Anregung vom Manubrium her.

Regt man das Perioticum an, so lassen sich die Gehörknöchelchen nur minimal zum Schwingen bringen. Der Ausschlag am Oszillographen beträgt maximal 10% desjenigen, der bei gleicher Anregung des Manubriums auftritt.

Objekt 2 (dasjenige ohne Trommelfell) zeigt eine Grundresonanz von 2100 Hz und ebenfalls mehrere weitere Resonanzen bei Frequenzen bis zu 10 000 Hz.

Bei den bisher geschilderten Versuchen mit den Objekten 1 und 2 zeigte es sich oft, daß bei der Wiederholung von Messungen, oder auch innerhalb einer Messung, die höherfrequenten Resonanzen umsprangen oder sich stark verschoben. Als Ursache dafür kam das Hammer-Amboß-Gelenk in Frage, dessen Gelenkkapsel durch die Mazeration verlorengegangen war und dessen Gelenkflächen daher unkontrollierbare Bewegungen gegeneinander ausführen können. Um das auszuschalten, wurde der Gelenkspalt von außen her mit Uhu-Plus verklebt. Als Effekt trat bei beiden Objekten eine Erhöhung der Resonanzfrequenz ein: Bei Objekt 1 von 1800 Hz auf 3800 Hz, bei Objekt 2 von 2100 Hz auf 2900 Hz. Dies ließ sich wieder mit verschiedenen Anregern und Meßfühlern nachweisen. Außerdem zeigte sich bei beiden ein weiterer Effekt: Regt man das Manubrium punktförmig bei c in Abb. 3 an, so liegt das Schwingungsmaximum der Gehörknöchelchenkette bei einer tieferen Frequenz als nach Anregung bei a. Dieser Effekt macht beim 1. Objekt 300 Hz, beim 2. Objekt 400 Hz aus. Anregung durch Schall führt zum selben Ergebnis wie Anregung bei a, so daß diese Frequenz als Resonanzfrequenz anzusehen ist. Daß diese Resonanzen wirklich unabhängig von der Halterung sind, zeigt sich darin, daß man das Gehörorgan lose auf einen Tisch legen und Anreger und Meßfühler ohne Halterung dranlehnen kann und zur selben Resonanzfrequenz gelangt.

Auch nach dem Verkleben von Malleus und Incus ließ sich die Gehörknöchelchenkette durch Anregung des Tympanicums noch einigermaßen zum Schwingen bringen (jedoch lange nicht so gut wie von Manubrium her), durch Anregen des Perioticums war das wiederum praktisch nicht möglich.

Da das Gehörorgan nur Relativschwingungen zwischen den einzelnen Teilen verorten kann (vor allem ist die Relativbewegung zwischen der Basis stapedis und der Fenestra vestibuli wichtig), wurde mit beiden Piezo-Meßfühlern gleichzeitig an verschiedenen Stellen gemessen und an einer dritten Stelle oder durch Schall angeregt.

Regt man am Manubrium mallei bei c in Abb. 3 an und mißt gleichzeitig bei a und an der Basis stapedis, so sieht man zunächst, daß die gesamte Gehörknöchelchenkette in der Frequenz der Anregung schwingt. Die Schwingungen sind nicht linear wie alle Schwingungen am Gehörorgan, sie lassen sich aber bis 17 000 Hz gut messen. Interessant ist dabei die Phasenverschiebung der Teile innerhalb der Gehörknöchelchenkette (Abb. 6). Von 2000 Hz bis 3000 Hz eilt die Phase der Steigbügelsschwingung

derjenigen des Manubriums voraus. Bei der Resonanzfrequenz der Ossicula (R) bleibt die Phase der Stapeschwingung um  $90^\circ$  zurück. (Ob allerdings zu diesem Phasenunterschied noch  $360^\circ$  dazuzuzählen bzw. davon abzuziehen sind, konnte nicht geklärt werden.) Das Maximum der Stapeschwingung (Anregung bei c in Abb. 3) liegt bei 3500 Hz (M). Nicht klar zu deuten ist der zweite Tiefpunkt bei 4300 Hz.

Ab 4500 Hz eilt die Stapeschwingung wieder voraus. Von Interesse ist die langsame Änderung der Phasenbeziehung (die mit der Resonanz verbunden ist), die zeigt, daß der Resonanzbereich nicht schmal, sondern sehr breit ist, was auf eine starke Dämpfung des schwingenden Systems hindeutet. Mißt man gleichzeitig an der Basis stapedis und an der Stelle der abgebrochenen Cochlea, so kann man am Oszillographen direkt die Relativbewegung zwischen Stapes und Fenestra vestibuli ablesen. Es zeigt sich dabei, daß solche Relativschwingungen bis 17 000 Hz zu beobachten sind. Beide Teile schwingen jedoch keinesfalls konform, sondern sowohl die Ossicula wie auch das Perioticum zeigen in ihrem Amplitudengang einen gezackten Verlauf, wobei die Ossicula stets wesentlich stärker schwingen. Ab etwa 5000 Hz schwingt das Perioticum nur noch minimal. Auch bei Anregung durch Schall läßt sich dieses Verhalten bis zu 16 000 Hz messen. Dabei ist es allerdings notwendig, vor der Messung den Stahldraht der Piezo-Meßfühler einen Millimeterbruchteil von der zu messenden Stelle zu entfernen und dann eine Eichkurve aufzunehmen, da die Kristalle selbst, auch ohne Membran, als Schallempfänger arbeiten. Auf dieselbe Weise lassen sich auch Relativschwingungen zwischen Manubrium und Tympanicum messen. Zu erwähnen ist noch, daß im Bereich der Resonanz der Stapes stärker schwingt als das Manubrium.

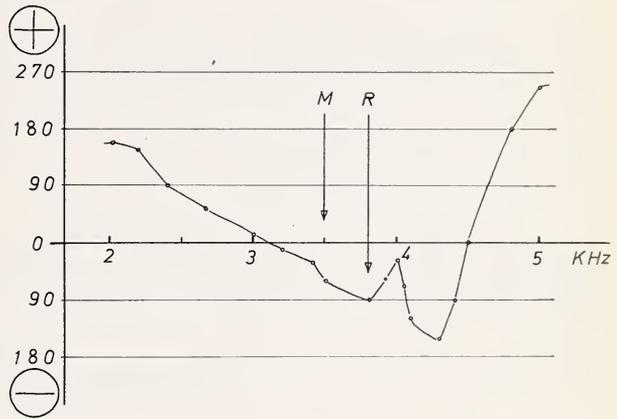


Abb. 6. Phasenbeziehung zwischen der Schwingung der Basis stapedis und dem Manubrium mallei. Das Voreilen der Stapeschwingung in der Phase ist mit (+) gekennzeichnet, das Nachhinken mit (-). M = maximale Schwingung des Stapes; R = Resonanzfrequenz der Gehörknöchelchenkette als ganzer

Da sich gezeigt hat, daß eine Verklebung des Hammer-Amboß-Gelenkes so starken Einfluß auf das Schwingungsverhalten der Gehörknöchelchen hat, wurde die Kopplung, welche dieses Gelenk darstellt, durch leichten Druck auf die Basis stapedis verändert, was zu einer Erhöhung der Resonanzfrequenz führt. Übt man mit dem Piezo-Meßfühler bei a in Abb. 3 zudem einen leichten Druck aus, so erhöht sich die Resonanzfrequenz weiter. Durch solche Manipulationen kann man bei Objekt 1 die Resonanzfrequenz von 3800 auf 5100 verschieben, wobei allerdings kleine Änderungen im Anbringen der Meßfühler diesen Effekt sehr herabsetzen können.

Große Schwierigkeiten bereitet die Messung der Resonanzfrequenz des Tympanicums gegenüber dem Perioticum. Nach Anregung des Perioticums schwingt das Tympanicum im Frequenzbereich zwischen 700 Hz und 900 Hz gegenüber dem Perioticum am stärksten. Über und unter dieser Frequenz schwingen die einzelnen Gehörorgane so unterschiedlich, daß nur wenig darüber ausgesagt werden kann. Regt man das Tympanicum selbst an, so kann man bei Frequenzen über 1000 Hz oft feststellen, daß der Knochen rostral und occipital der Anregungsstelle verschieden schwingt. Kleinere Schwingungsmaxima sind bis über 10 000 Hz festzustellen. Das Tympanicum dürfte dabei in sich und nicht als Einheit gegenüber dem Perioticum schwingen. Die Amplituden der Tympanicums-Schwingungen sind allerdings nicht sehr groß. Mißt man gleichzeitig die Schwingungen des Tympanicums und des Malleus, so kann man feststellen, daß Schwingungsmaxima des einen Teiles die Schwingungen des anderen oft gar nicht, oder nur wenig beeinflussen. Regt man die Gehörknöchelchenkette zur Resonanz an, so schwingt allerdings das Tympanicum — bei etwa 200 Hz oberhalb des Schwingungsmaximas der Ossicula und in der Phase um 90° hinter der des Manubriums zurückbleibend — dadurch angeregt mit. Da kein genügend empfindliches Eichverfahren zur Verfügung stand, kann über die absoluten Amplituden der Gehörknöchelchenschwingungen nichts ausgesagt werden.

## Diskussion

Auf Grund seiner großen Masse schwingt das Perioticum mit außerordentlich geringen Amplituden. Das Tympanicum hat rostral und weit entfernt von der Drehachse durch die beiden Anwachsstellen (AT in Abb. 2a) den Hauptteil seiner Masse konzentriert. Die Verbindung zum Perioticum wird durch ein dünnes Stielchen gebildet, das sich bei Schwingungen zwischen Perioticum und Tympanicum verformt und auf diese Weise die Schwingungen kaum weiterleitet und so im Sinne einer Isolierung gegen Fremdschwingungen wirkt. Sowohl die Ossicula als auch das Tympanicum schwingen als Torsionsschwingungen, deren Achsen sich ziemlich genau an der Stelle der Anwachsung von Malleus (mittels des Goniales) und Tympanicum schneiden (Abb. 2a; AT und AO). Da dabei die Amplituden mit abnehmender Entfernung von der Drehachse kleiner werden, liegt die Verwachsung von Malleus und Tympanicum ziemlich genau am ruhigsten Punkt sowohl des Tympanicums wie der Gehörknöchelchenkette. Dies ist die morphologische Grundlage für den Effekt, daß die Gehörknöchelchen vom Tympanicum nur wenig angeregt werden können. Hinzu kommt, daß die Trägheit der großen Masse des Tympanicums dieses höchstens mit ganz geringen Amplituden schwingen läßt.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß das gesamte Gehörorgan, angefangen von der Loslösung vom Schädel skelett über die enorme Vergrößerung der Massen von Tympanicum und Perioticum bis zur weitestgehenden Loslösung des Tympanicums vom Perioticum und der Lage der Drehachsen von Tympanicum und Gehörknöchelchenkette so gebaut ist, daß möglichst wenig Schwingungen vom übrigen Gehör skelett auf die Ossicula übertragen werden. Die offensichtlich sehr große Elastizität der Ver-

wachsstellen führt zu der hohen Eigenfrequenz der Ossicula audita und bewirkt die guten Übertragungseigenschaften für hohe Frequenzen.

### Zusammenfassung

Die Gehörknöchelchenkette von *Halicore* ist sowohl am Goniale des Malleus als auch am Crus breve incudis fest mit dem übrigen Gehörskelett verwachsen. Nach mechanischer oder akustischer Anregung läßt sich die Schwingung der Gehörknöchelchen, relativ zum Perioticum, am Präparat bis zu 17 KHz messen. Die Schwingung der Gehörknöchelchen ist stark gedämpft und zeigt einen Resonanzbereich, der zwischen 2000 Hz und 4000 Hz liegt. Veränderungen am Hammer-Amboß-Gelenk beeinflussen die Schwingungsform stark. Anregung des Perioticums führt nur zu minimalen Schwingungen der Ossicula audita.

### Summary

#### *On vibration measurements on the skeleton of the middle-ear in Halicore (Sirenia)*

The ossicular chain of *Halicore* is fixed at the surrounding skeleton of the hearing organ by means of the Goniale of the Malleus and the Crus breve incudis. Stimulated mechanically or acoustically, the ossicular chain of the preparation is oscillating and these movements relative to the Perioticum can be measured up to 17 KHz (17 Kcps). The oscillation of the ossicular chain is remarkably damped and the resonance lies between 2000 Hz and 4000 Hz. The peculiarities of the articulation between Malleus and Incus have great influence on the form of oscillation. Stimulation of the Perioticum causes only inferior oscillations of the Ossicula audita.

### Danksagungen

Für die zur Verfügung gestellten Objekte danke ich Herrn Dr. K. BAUER vom Naturhistorischen Museum in Wien, sowie Herrn Dr. TH. HALTENORTH von der Bayrischen Staatssammlung in München recht herzlich. Für die großzügige Überlassung von technischen Geräten, sowie für technische Beratung danke ich den Herren Dr. M. ABS, Dipl.-Phys. S. HAUN, cand. rer. nat. D. NOESKE, Dipl.-Ing. J. RHEINLÄNDER und cand. rer. nat. K. WEISBACH, alle von der Ruhr-Universität Bochum. Die Messungen wurden im Inst. f. Experimentalphysik (I), sowie im Inst. f. Allgemeine Zoologie der Ruhr-Universität Bochum durchgeführt.

### Literatur

- DUDOCK VAN HEEL (1959): Audio-direction finding in the Porpoise (*Pocaena phocaena*). Nature **183**, 1063.  
 — (1962): Sound and Cetacea. Netherlands Journ. Sea Res., **1**, 407—507.  
 FLEISCHER, G. (1971): Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere und des Menschen. Säugetierkd. Mitt. (im Druck).  
 FRASER, F., and PURVES, P. (1954): Hearing in Cetaceans. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Zoology **2**, 101—114.  
 — (1960): Hearing in Cetaceans, Evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the middle ear in recent cetaceans. *ibid.* **7**, 1—140.  
 — (1966): Anatomy and physiology of the outer and middle ear in Cetaceans. In: Whales, Dolphins and Porpoises. Berkeley and Los Angeles, 320—380.  
 MC CORMICK, J., WEVER, E. G., PALIN, J., and RIDGWAY, S. H. (1970): Sound conduction in the Dolphin ear. Acoust. Soc. Amer. **48**, 1418—1428.  
 MOHL, B. (1964): Preliminary studies on hearing in Seals. Vidensk. Medd. Dansk Naturhist. For. **127**, 283—294.  
 — (1968): Hearing in Seals. In: The behavior and physiology of Pinnipeds. New York, 172—195.  
 PURVES, P. and VAN UTRECHT, W. (1963): The anatomy and function of the ear of the Bottle-nosed Dolphin, *Tursiops truncatus*. *Baeufortia* (Amsterdam) **9**, 241—256.  
 — (1966): Anatomy and physiology of the outer and middle ear in Cetaceans. In: Whales, Dolphins and Porpoises. Berkeley and Los Angeles, 320—380.  
 REYSENBACH DE HAAN, F. (1957): Hearing in whales. *Acta Oto — laryngologica Suppl.* **134**, 1—114.  
 ROBINEAU, D. (1965): Les osselets de la Rhytine. *Mammalia* **29**, 412—425.

- SCHEVILL, W., and WATKINS, W. (1965): Underwater calls of *Trichechus* (Manatee). *Nature* 205, 373—374.
- WEVER, E., LAWRENCE, M., and SMITH, K. (1948): The middle ear in sound conduction. *Arch. Otolaryngol.* 48, 19—35.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. GERALD FLEISCHER, Univ. Miami, Sch. Med., Physiol. Acoustics Lab., P. O. Box 875, Biscayne Annex, Miami, Florida 33152

## Ökologische Untersuchungen der Vampirfledermäuse (*Desmodus rotundus*) im Staate Puebla, Mexiko<sup>1, 2</sup>

Von U. SCHMIDT, A. M. GREENHALL und W. L.-FORMENT

*Eingang des Ms. 19. 10. 1971*

Die Vampirfledermäuse der Gattung *Desmodus* (Abb. 1) sind die in Lateinamerika ökonomisch wichtigsten Fledermäuse. Sie übertragen das Virus der Paralytischen Tollwut auf Mensch und Vieh und stellen dadurch eine Gefahr für den Menschen und eine Beeinträchtigung der für diese Länder besonders wichtigen Viehzucht dar. Durch die ungezielten Kontrollmaßnahmen der betroffenen Viehzüchter werden die Vampire kaum dezimiert, jedoch viele andere Fledermausarten gefährdet.

Das FAO/UNDP/INIP Research Project on Paralytic Rabies sucht nach Kontrollmethoden, die das Überhandnehmen der Vampire verhindern, aber gleichzeitig andere Fledermausarten nicht beeinträchtigen sollen. Dazu ist es notwendig, ihre Ökologie genau zu kennen. Die von VILLA (1966), WIMSATT (1969) und L.-FORMENT, SCHMIDT und GREENHALL (1971) beschriebenen Studien geben einen Einblick in das Leben dieser Tiere, lassen aber noch viele Fragen offen.

### Fragestellung und Untersuchungsgebiet

Der Anstoß zu den hier beschriebenen Untersuchungen kam von der mexikanischen Regierung, die zur Bekämpfung der Vampirplage auf dem staatlichen Rancho Las Margaritas eine Unterstützung des FAO-Projektes wünschte. Der Senior-Autor hatte von März bis April 1969 die Möglichkeit, dort einige ökologische Experimente durchzuführen und gleichzeitig das Ranchpersonal in den konventionellen Methoden der Vampirkontrolle zu unterweisen. Die Experimente sollten das Ausbreitungsgebiet der dortigen Vampirpopulation, den Einfluß von Mondphasen und Wetterbedingungen auf die Flugaktivität und die ungefähre Größe der Population ermitteln. Während der zweiten Phase des Programmes, von Ende April bis November 1969, wurden so

<sup>1</sup> FAO/UNDP/INIP Research on Paralytic Rabies Project. Contribution No. 24.

<sup>2</sup> Dr. P. SOLANA S. (INIP) und Dr. P. SUREAU (FAO) danken wir für die großzügige Unterstützung, Dr. A. P. PHILIPPS für die Bestimmung der Vögel. Sr. AUGUSTIN vom Rancho Las Margaritas, der uns bei allen Unternehmungen begleitete, sprechen wir unsere Anerkennung aus.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1970

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Fleischer Gerald

Artikel/Article: [Über Schwingungsmessungen am Skelett des Mittelohres von Halicore \(Sirenia\) 350-360](#)