© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

König, C. (1960): Einflüsse von Licht und Temperatur auf den Winterschlaf des Siebenschläfers, *Glis glis* L. Z. Morph. Ökol. Tiere **48**, 545—573.
Laufens, G. (1973a): Beiträge zur Biologie der Fransenfledermäuse *(Myotis nattereri* Kuhl, 1818). Z. Säugetierkunde **38**, 1—14.
Laufens, G. (1973b): Einfluß der Außentemperaturen auf die Aktivitätsperiodik der Fransen- und Bechsteinfledermäuse *(Myotis nattereri,* Kuhl 1818 und *Myotis bechsteini,* Leisler 1818). Period. biol. **75**, 145—152.
Löhrl, H. (1960): Säugetiere als Nisthöhlenbewohner in Südwestdeutschland mit Bemerkungen über ihre Biologie. Z. Säugetierkunde **25**, 66—73.
Ostermann, K. (1955): Zur Aktivität heimischer Muriden und Gliriden. Zool. Jb. (Physiol.) **66**, 355—388.
Pielowski, W.; Wasilewski, A. (1960): Haselmäuse in Vogelnistkästen. Z. Säugetierkunde **25**, 74—80.
Pohl, H. (1961): Temperaturregulation und Tagesperiodik des Stoffwechsels bei Winterschläfern. Z. vergl. Physiol. **45**, 109—153.
Pohl, H. (1968a): Einfluß der Temperatur auf die freilaufende circadiane Aktivitätsperiodik bei Warmblütern. Z. vergl. Physiol. **58**, 364—380.
Pohl, H. (1968b): Wirkung der Temperatur auf die mit Licht synchronisierte Aktivitätsperiodik bei Warmblütern. Z. vergl. Physiol. **58**, 381—394.
Saint Girons, M. C. (1960): Les variations saisonnières du rhythme nycthéméral d'activité chez un lérot femelle *(Eliomys quercinus)* en captivité. Mammalia **24**, 177—189.
Saint Girons, M. C. (1966): Le rhythme circadien de l'activité chez les mammiferes holarctiques. Memoires du Museum national Hist. Nat., Serie A, 101—187.
Schulze, W. (1970): Beiträge zum Vorkommen und zur Biologie der Haselmaus *(Muscardinus avellanarius* L.) und des Siebenschläfers *(Glis glis* L.) im Südharz. Hercynia **7**, 355—371.
Sidorowicz, S. (1959): Über Morphologie und Biologie der Haselmaus *Muscardinus avellanarius* L.) in Polen. Acta theriol. **3**, 75—91.
Vietinghoff-Riesch, A. v. (1960): Der Siebenschläfer *(Glis glis* L.). Monographien der Wildsäugetiere, Bd. XIV. Jena.
Walhovd, H. (1971): The Activity of a pair of common dormice *Muscardinus avellanarius* in conditions of captivity. Oikos **22**, 358—365.
Wever, R. (1967): Zum Einfluß der Dämmerung auf die circadiane Periodik. Z. vergl. Physiol. **55**, 255—277.

Anschrift des Verfassers: Dr. Günter Laufens, Zoologisches Institut der Universität Köln, D–5000 Köln 41, Weyertal 119

Über das spezialisierte Gehörorgan von *Kogia breviceps* (Odontoceti)

Von G. Fleischer

Aus dem Department of Otolaryngology der University of Miami, Florida

Eingang des Ms. 2. 10. 1974

Einführung und Problemstellung

Dem akustischen System der Cetaceen wurde in den vergangenen beiden Jahrzehnten zunehmende Aufmerksamkeit gewidmet. Dabei befaßte man sich vorwiegend mit der Art der Schallaussendung sowie der Struktur der akustischen Signale und deren Reflektierung, um Einblick in den Mechanismus der Echo-Orientierung der Odontoceti

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 89—102
© 1975 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

zu gewinnen. Aus der sehr großen Zahl von Untersuchungen sollen hier nur einige aufgeführt werden: Backus and Schevill (1966), Busnel and Dziedzic (1966), Caldwell and Caldwell (1966), Dudock van Heel (1962), Kellog (1965), Møhl and Andersen (1973), Norris (1966), Poulter (1971), Romanenko et al. (1965) sowie Schevill and Watkins (1966). Auch Audiogramme wurden erarbeitet: Hall and Johnson (1966), Jacobs and Hall (1972) und Johnson (1966). Das Frequenz-Unterscheidungsvermögen wurde von Herman and Arbeit (1972) bei einer Art untersucht. Vergleichende Referate finden sich bei Diercks (1972) und bei Evans (1973). Die Lautäußerungen der Mysticeti wurden aufgenommen und gemessen durch Cummings et al. (1968), Cummings and Thompson (1971), Payne and McVay (1971), Schevill et al. (1964), Winn et al. (1971) und andere.

Die Morphologie des Gehörorgans der Cetaceen weicht stark von dem bei anderen Säugern üblichen ab. Demzufolge umfaßt die Literatur vor allem deskriptive und vergleichend-systematische Arbeiten: Bönninghaus (1904), Fleischer (1973a), Fraser and Purves (1960), Kasuya (1973), Purves and van Utrecht (1963), Purves (1966), Reysenbach de Haan (1957), Yamada (1953).

Während die Physiologie der Cochlea der Cetaceen nicht näher untersucht wurde, widmeten sich viele der Schalleitung zum Innenohr. Reysenbach de Haan (1957) beschrieb die Isolierung des Gehörorganes vom Schädelskelett und postulierte eine Schalleitung über die Kette der Gehörknöchelchen. Purves and van Utrecht (1963) sowie Purves (1966) vertraten im Prinzip dieselbe Meinung. Yamada (1953) nimmt eine durch Schall hervorgerufene Bewegung des Tympanicums nach einem „seismographic principle" an, die von den Gehörknöchelchen zum Innenohr geleitet werde. Giraud-Sauveur (1969) zeigte, daß die Konsistenz der Gehörknöchelchen der Delphine zur Übertragung von Frequenzen im Ultraschallbereich gut geeignet ist. Norris (1968) vertrat die Auffassung, daß der Fettkörper in der Mandibel der Odontoceti als zum Gehörorgan führender Schallkanal dient.

Durch Experimente an lebenden Delphinen *(Tursiops* und *Lagenorhynchus)* kamen McCormick et al. (1970) zu der Überzeugung, daß die Schallaufnahme durch Knochenleitung erfolge und daß Trommelfell und Malleus funktionslos seien. Im Gegensatz dazu steht die Auffassung von Fleischer (1973b): Experimente mit Präparaten von Gehörorganen von *Tursiops* ergaben, daß zumindest die hohen Frequenzen durch die laterale Wand des Tympanicums aufgenommen und von dort über die Gehörknöchelchen zum Innenohr geleitet werden. Malleus und Trommelfell sind dabei von entscheidender Bedeutung. Eine genaue Analyse der Mechanik des Mittelohres von *Tursiops* (Fleischer 1974a) erbrachte, daß die Kette der Gehörknöchelchen im Prinzip so funktioniert wie bei terrestrischen Säugern. Die merkwürdige Form und Massenverteilung des Malleus läßt sich als Anpassung an die Übertragung hoher Frequenzen verstehen.

Die Diskussion über die Schalleitung bei Cetaceen ist dadurch stark benachteiligt, daß Untersuchungen über die Morphologie des Gehörorganes unter dem Gesichtspunkt der Akustik sehr spärlich sind. Vom Gehörorgan der meisten Arten ist wenig mehr als die äußere Form bekannt. Das hat zur Folge, daß oft fälschlicherweise von verwachsenen Gelenken oder von sogenannter physiologischer Otosklerose bei Cetaceen gesprochen wird. Die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung ist es daher, eine spezialisierte Form des Mittelohres zu beschreiben und damit neues Datenmaterial für die theoretische Diskussion zu liefern.

Material und Methode

Zur Verfügung standen insgesamt acht Gehörorgane, die von vier Tieren stammten. Es handelte sich dabei um ein ausgewachsenes Weibchen sowie zwei Jungtiere von *Kogia breviceps*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

sowie um ein nur wenige Wochen altes Tier von *K. simum*. Alle Exemplare strandeten in Miami und Umgebung und wurden lebend ins Seeaquarium gebracht, wo sie jedoch nicht gerettet werden konnten. Anzeichen von Krankheiten fanden sich nicht. Die zunächst eingefrorenen Köpfe dieser Tiere bildeten das Untersuchungsmaterial.

Zur Sektion wurden nur allgemein übliche Werkzeuge benutzt. Die Bearbeitung des eigentlichen Gehörorganes erfolgte unter einem stereoskopischen Operationsmikroskop mit Okularmikrometer. Zur Kartierung der Dicke der lateralen Wand des Tympanicums wurde ein Kegelspitzen-Mikrometer verwandt.

Morphologie

Wie bei allen Cetaceen ist auch bei *Kogia* das Gehörorgan nicht mit dem Schädelskelett verwachsen. Während jedoch bei den allermeisten Odontoceti das gesamte Skelett des Gehörorganes aus sehr schwerem, dichtem Knochen besteht, hat das Tympanicum von *Kogia* (Abb. 1) eine einmalig große und zudem stark pneumatisierte Pars mastoidea entwickelt. Dieser Teil des Tympanicums sitzt in einer Nische des Schädelskelettes und ist mit letzterem durch Bindegewebe verbunden. Beim ausgewachsenen Tier ist die Pars mastoidea etwa ein bis zwei Millimeter von den Schädelknochen abgesetzt. Das Perioticum ist gegenüber dem Tympanicum ungemein klein, da es an der Bildung des genannten Fortsatzes nicht beteiligt ist (Abb. 3).

Bei genauerer Untersuchung erweist sich die Pars mastoidea als ein System von keulenförmigen Hohlräumen, die von einem Gebiet kleiner Öffnungen radiär ausstrahlen (Abb. 2). Die Wandungen dieser langgestreckten Räume bestehen aus Knochen mit nur 40 µ bis 50 µ Dicke. Daß es sich um kontinuierliche Hohlräume handelt, läßt sich dadurch zeigen, daß sich von dem Feld der Öffnungen aus leicht einzelne, ganze Gruppen, oder alle mit Tusche füllen lassen: Die Kapillarkräfte saugen die Farbe ein. Bei dem adulten Tier wurde das Volumen mit 36 cm^3 und das Gewicht mit 19 g bestimmt. Nimmt man für die Dichte des Knochens 1,5 g/cm^3, so

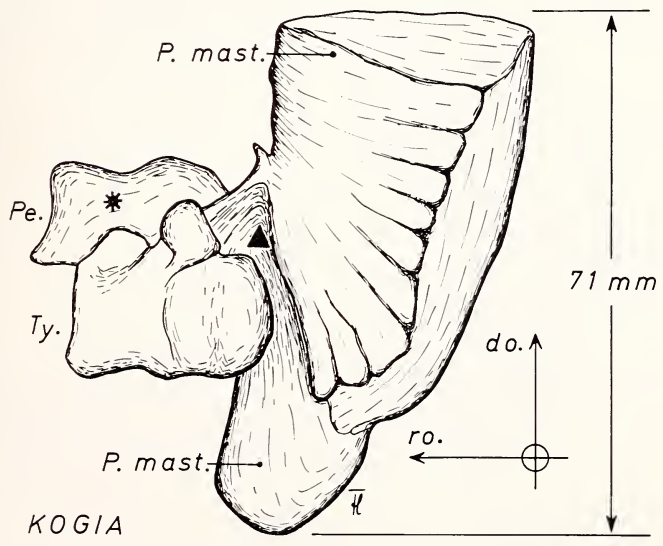

Abb. 1. Linkes Gehörorgan von *Kogia breviceps* in der Ansicht von lateral. Ty. = Tympanicum; P. mast. = Pars mastoidea des Tympanicums; Pe. = Perioticum (Sternchen); das Dreieck gibt den dorsalen Rand der Öffnungen an, welche in die Pars mastoidea ziehen; do. = dorsal; ro = rostral

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

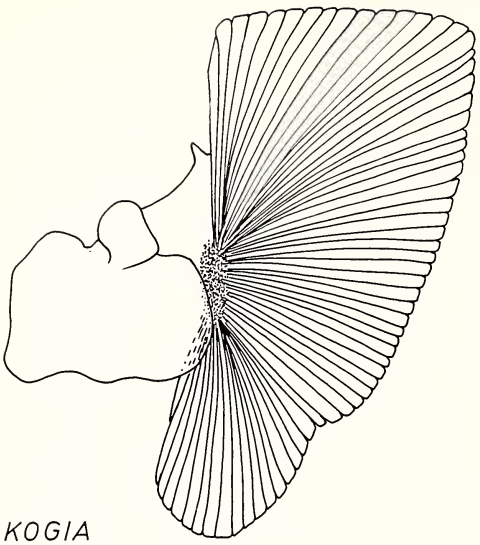

Abb. 2. Aufbau des Hohlraumsystems der Pars mastoidea bei *Kogia breviceps* (halbschematisch). Nur das Tympanicum ist dargestellt. Der Bereich der Öffnungen des Hohlraumsystems ist punktiert. Die Öffnungen sind medial wie lateral.

ergibt sich, daß nur 35% der Pars mastoidea aus Knochen besteht. Diese Daten wurden am Skelett-Präparat gewonnen.

Im Gegensatz zum übrigen Teil des Gehörorganes entwickelt sich die Pars mastoidea zum allergrößten Teil erst nach der Geburt. Bei den Jungtieren sind die genannten, langgestreckten Hohlräume zunächst in Reihen angeordnet und im Innern mit stark durchblutetem knochenbildenden Gewebe erfüllt. Die Öffnungen der Hohlräume kommunizieren mit einem der vom Mittelohr ausgehenden luftgefüllten Nebenräumen, so daß anzunehmen ist, daß dieses System beim adulten Tier mit Luft gefüllt ist. Ähnliche, wenn auch wesentlich kleinere spongiöse Bildungen kommen auch bei *Berardius* und bei *Mesoplodon* vor, fehlen jedoch bei *Physeter*.

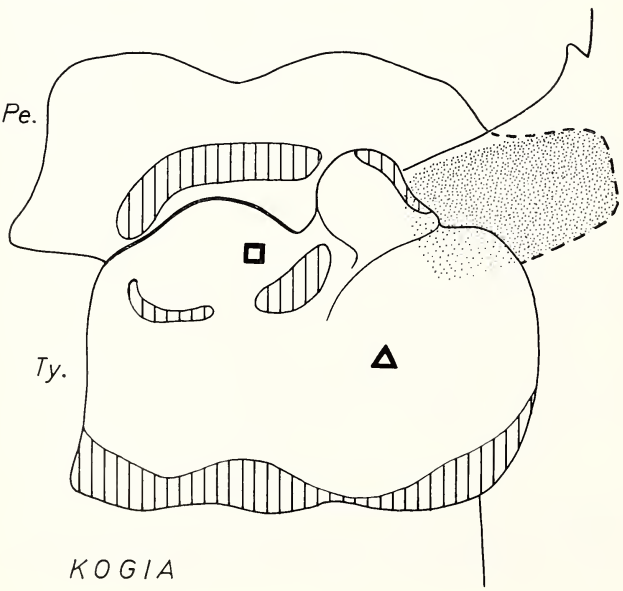

Abb. 3. Die schraffierten Bereiche zeigen die Befestigung des mandibulären Fettkörpers an der lateralen Seite des Gehörorganes. Die occipitale Anlagerung des Perioticums (Pe.) an das Tympanicum (Ty.) ist punktiert. Die Pars mastoidea ist weggelassen. Quadrat und Dreieck bezeichnen dieselben Stellen wie in Abb. 4

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Die Pars mastoidea ist als spezialisierter Halteapparat für den eigentlichen, schallverarbeitenden Teil des Gehörorganes anzusehen. Mit Tympanicum soll im folgenden der kleinere, nicht pneumatisierte Teil bezeichnet werden. Wie bei anderen Odontoceti legt sich auch bei *Kogia* der Fettkörper des Unterkiefers der lateralen Wand des Tympanicums an. Da dieser Fettkörper nach Norris (1968) als Schallkanal zum Gehörorgan dient, ist die Kontaktzone von Interesse. Die gesamte laterale Seite des Gehörorganes grenzt an den besagten Fettkörper, wobei das Fettgewebe fast überall leicht verschiebbar dem Knochen anliegt. An einigen Stellen treten jedoch Fasern auf, die den Fettkörper am Gehörorgan verankern (Abb. 3). Es zeigt sich, daß diese Befestigung dort erfolgt, wo der Knochen dick ist, woraus sich ergibt, daß diese Fasern nicht dazu dienen, Strukturen in Schwingungen zu versetzen. Von besonderer Bedeutung ist, daß diese Fasern an den Gehörknöchelchen selbst nicht inserieren.

Die an den Fettkörper angrenzende laterale Wand des Tympanicums ist bezüglich ihrer Dicke recht unregelmäßig gebaut (Abb. 4). Wie bei anderen Odontoceti ist der occipitale sowie der ventrale Rand sehr verdickt. Letzterer geht in die mediale Verdickung des Tympanicums über. Sowohl der Proc. sigmoideus wie der Proc. tubarius sind massiv. Im Gegensatz zu diesen kompakten Strukturen stehen zwei Flächen stark verdünnten Knochens. Die eine (Quadrat) grenzt an die Verwachsungsstelle zwischen Malleus und Tympanicum, während die andere (Dreieck) zentral liegt. Die normale tympanale Öffnung occipital des Proc. sigmoideus fehlt. Medial der tympanalen Öffnung liegt bei anderen Odontoceti das Trommelfell. Bei *Kogia* hingegen fehlt ein Trommelfell! *Kogia* ist damit das erste bekannte Säugetier ohne Membrana tympani.

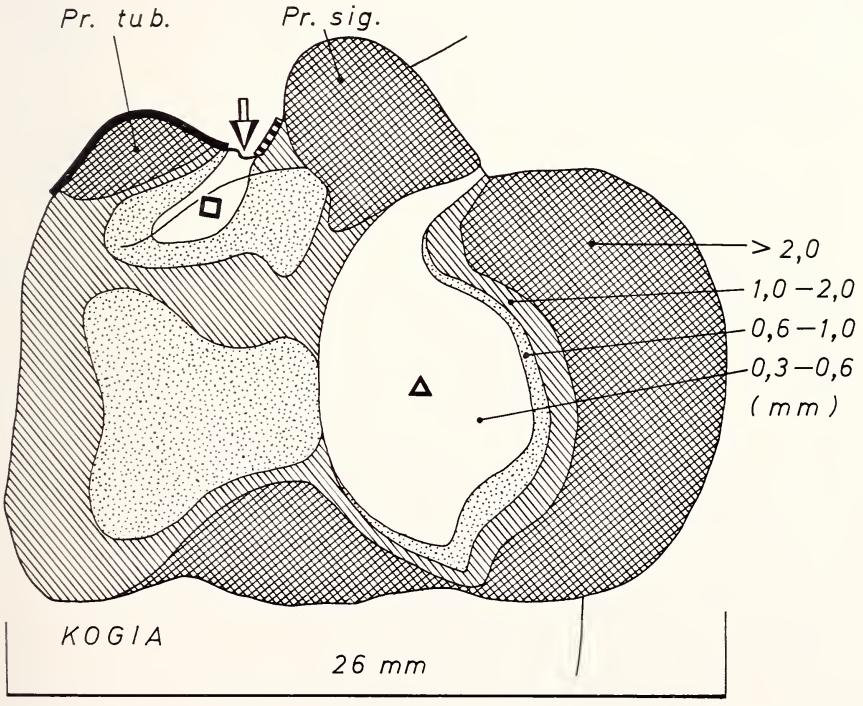

Abb. 4. Dicke der lateralen Wand des Tympanicums in mm. Der Bereich der Verwachsung des Proc. tubarius (Pr. tub.) ist durch die schwarze Linie markiert. Die Verwachsungsstelle des Malleus ist durch den Pfeil angegeben. Pr. sig. = Proc. sigmoideus

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Bei einem dynamischen System sind die Verbindungen der Teile von Bedeutung. Der Proc. tubarius ist bei *Kogia* und zwar offenbar schon von Geburt an, mit dem Perioticum fest verwachsen. Der Bereich der Verwachsung ist in Abb. 4 durch eine schwarze Zone gekennzeichnet. Bei der zweiten Verbindung, zwischen dem Tympanicum und dem occipitalen Teil des Perioticums, handelt es sich um eine plane Fläche, deren beide knöchernen Teile durch eine Bindegewebsschicht von unter 1 mm Dicke verbunden sind. Diese Fläche ist in Abb. 3, 5 punktiert. Die Beziehung zwischen dem Malleus und diesen beiden Verbindungen ist in Abb. 5 dargestellt. Man blickt dabei von dorsal auf die laterale Wand des Tympanicums. Zwischen der Verwachsung des Proc. tubarius (schraffiert) und dem Malleus ist die schon erwähnte dünne Knochenplatte (Quadrat) eingeschaltet. Der Proc. sigmoideus steht nicht in direktem Kontakt mit dem Perioticum. Die erwähnte ebene Verbindungsfläche liegt occipital des Malleus. Das mit (K) gekennzeichnete Oval ist keine Struktur des Tympanicums. Es gibt die Stelle an, wo der kurze Arm des Incus mit dem Perioticum in Kontakt steht. Der Malleus sitzt zwischen beiden Befestigungen und ist weder mit der einen noch mit der anderen stark verbunden. Wie bei allen Cetaceen ist er jedoch fest mit dem rostralen Rand des Proc. sigmoideus verwachsen.

Eine räumliche Darstellung der Gehörknöchelchenkette und ihrer Verbindungen ist in Abb. 6 gegeben. Der Pfeil markiert die Stelle, von der ab der Malleus mit dem Proc. sigmoideus verwachsen ist. *Kogia* zeigt die Kuriosität, daß zwar das Trommelfell fehlt, der M. tensor tympani jedoch vorhanden ist. Letzterer ist lang und dünn und geht rostral in die Tubenmuskulatur über. Wesentlich stärker ist der M. stapedius, der in einer Ausbuchtung des knöchernen Canalis facialis entspringt. Alle Ossicula sind aus dichtem, schwerem Knochen, wie das für Odontoceti charakteristisch ist. Auch der Stapes ist in Form und Größe nicht auffällig. Malleus und Incus hingegen weichen von der Normalform ab (Abb. 8B, C). Bei *Kogia* besteht der Malleus aus wenig mehr als dem Gelenkteil. Bei anderen Odontoceti wirkt die Pars transversalis als Hebelarm für das Lig. tympanicum (die Verbindung zwischen dem eigentlichen Trommelfell und dem Malleus; Fleischer 1974a). Da bei *Kogia* sowohl die Mem-

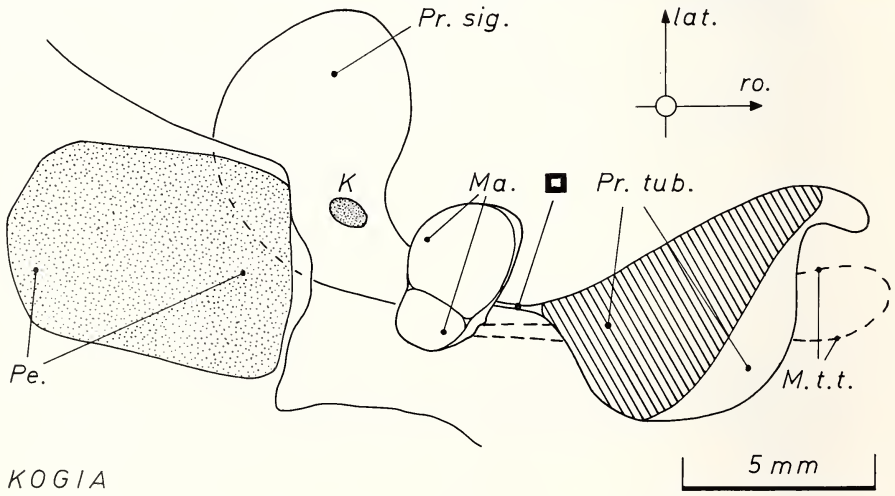

Abb. 5. Ansicht der lateralen Wand des linken Tympanicums von dorsal. Pe. = Bereich der occipitalen Anlagerung des Perioticums an das Tympanicum; Ma. = Malleus Gelenkfläche); Die Verwachsungsstelle des Proc. tubarius (Pr. tub.) ist schraffiert; M. t. t. = Umriß des M. tensor tympani (gestrichelt); Pr. sig. = Proc. sigmoideus; lat. = lateral; ro. = rostral; Quadrat wie in Abb. 4

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

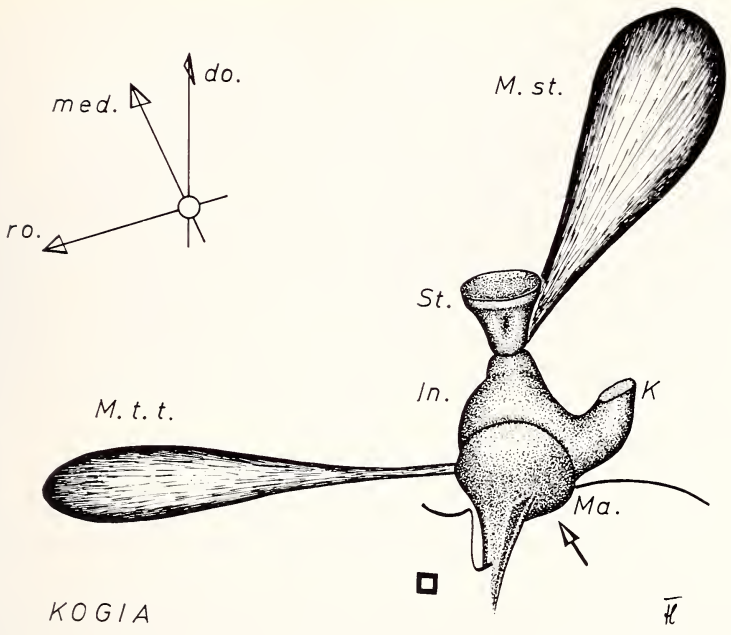

Abb. 6. Gehörknöchelchenkette des linken Gehörorganes von *Kogia breviceps* in der Ansicht von lateral. Ma. = Malleus; In. = Incus; K = kurzer Arm des Incus; St. = Stapes; M. st. = M. stapedius; M. t. t. = M. tensor tympani; med. = medial; do. = dorsal; ro. = rostral. Der Pfeil markiert die Grenze der Verwachsung zwischen Malleus und Proc. sigmoideus. Quadrat wie in Abb. 4

brana tympani als auch das Lig. tympanicum fehlt, wurde die Pars transversalis funktionslos und verfiel der Rückbildung.

Ähnliche Veränderungen zeigt der kurze Arm des Incus (K). Bei der Ausgangsform der Odontoceti dient der schwache kurze Arm zur zusätzlichen Stabilisierung der Rotationsachse des Malleus-Incus-Komplexes. Die Rotationsbewegung wird dabei durch das Lig. tympanicum verursacht. Bei *Kogia* hingegen ist keine morphologische Rotationsachse ausgebildet. Das Ende des kurzen Armes ist vielmehr zu einer ebenen Fläche ausgebildet, mit welcher der Incus mit dem Perioticum in Verbindung steht. Diese Verbindung ist gleichartig gebaut wie das Gelenk zwischen Incus und Stapes. Der kräftige Bau des kurzen Armes läßt daher vermuten, daß er zur Aufnahme von Relativbewegungen zwischen Tympanicum und Perioticum dient.

Wie bei allen untersuchten Cetaceen sind auch bei *Kogia* die Gelenke der Gehörknöchelchenkette gut entwickelt. Das Malleus-Incus-Gelenk besteht aus zwei leicht gewölbten und rechtwinkelig zueinander stehenden Facetten. Projiziert man das Gelenk in eine Ebene, so findet man seine Größe mit 3,8 mm × 3,1 mm. Das Incus-Stapes-Gelenk ist plan und hat eine Ausdehnung von 1,0 mm × 0,35 mm. Die Verbindung zwischen dem kurzen Arm des Incus und dem Perioticum mißt 0,9 mm × 0,7 mm. Auffallend ist jedoch der Unterschied in der Festigkeit. Das Incus-Stapes-Gelenk sowie die Verbindung des kurzen Armes des Incus sind relativ leicht beweglich. Demgegenüber ist das Malleus-Incus-Gelenk sehr stark. Alle drei Kontaktstellen haben im Innern eine dünne Knorpelschicht.

Die morphologischen Veränderungen der Ossicula spiegeln sich auch in deren Gewichten wieder. Das Gewicht des Malleus läßt sich bei den Cetaceen nur bestimmen, nachdem der vom Tympanicum abgebrochen ist. Da die Bruchstellen jedoch weit-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

gehend identisch sind, läßt sich das Gewicht doch vergleichend feststellen. Bei *K. breviceps* wiegt der Malleus 37 mg, der Incus 43 mg und der Stapes 10 mg. Bei dem Jungtier von *K. simum* fand sich: Malleus 41 mg, Incus 48 mg und Stapes 10 mg. Das ist ungewöhnlich, da sonst bei Cetaceen der Malleus stets weitaus schwerer ist als der Incus. So findet man z. B. bei *Stenella stenella* Ma. 75 mg, In. 19,5 mg, St. 7,5 mg und bei *Tursiops truncatus* Ma. 126 mg, In. 29 mg, St. 7,5 mg.

Bei *Kogia* ist demnach der Incus relativ schwerer, der Malleus sehr viel leichter und auch die Gesamtmasse ist bei *Kogia* verhältnismäßig klein. Sie beträgt 90 mg bei *K. breviceps* und 99 mg bei *K. simum,* während sie bei dem kleineren *T. truncatus* 163 mg beträgt und selbst die wesentlich kleinere *St. stenella* noch 102 mg aufweist.

Große Beachtung verdient die Verankerung der Gehörknöchelchenkette an ihren beiden Enden. Der Stapes ist bei *Kogia,* wie bei allen Odontoceti, so fest durch das Lig. annulare gefesselt, daß er sich nicht sichtbar bewegen läßt. Eine Verwachsung liegt jedoch nicht vor, da nach der Mazeration der Incus leicht aus der Fenestra vestibuli genommen werden kann.

Sehr fest ist dagegen der Malleus mit dem Proc. sigmoideus verwachsen (Abb. 7). Eine derartige Verschmelzung des Malleus mit dem Tympanicum ist bei allen Cetaceen zu finden. In abgeschwächter Form ist diese Verschmelzung bei den meisten Säugern vorhanden, wobei ihre Stärke die Konstruktion des Malleus-Incus-Komplexes mitbedingt (Fleischer 1973a). Da bei *Kogia* der Malleus durch den Verlust der Pars transversalis verkürzt ist, liegen die ganzen Verstärkungspfeiler der Verwachsung direkt unterhalb der Gelenkfläche. Die Verbindung mit dem Proc. sigmoideus ist ungemein stark, während die Verbindung mit dem Proc. tubarius über die erwähnte dünne Knochenplatte (Quadrat in Abb. 5) hergestellt wird.

Während bei anderen Odontoceti der äußere Rand des Trommelfelles durch einen Trommelfellring, eine knöcherne Leiste, befestigt wird, fehlt eine solche ringförmige Leiste bei der adulten *Kogia.* Bei dem noch sehr jungen Exemplar von *K. simum* ist ein schwacher Trommelfellring noch vorhanden. Das ontogenetisch späte Verschwin-

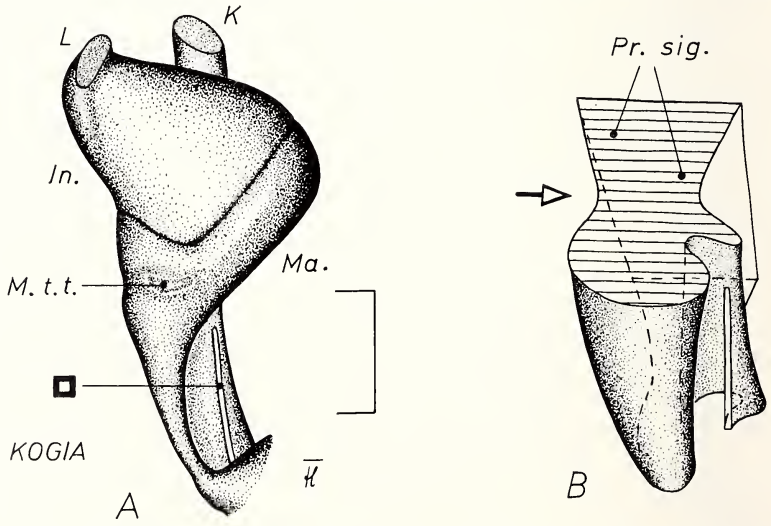

Abb. 7. Malleus-Incus-Komplex des linken Ohres in der Ansicht von rostral (A) sowie dessen Befestigung am Proc. sigmoideus (B). Die Klammer in A gibt den in B dargestellten Teil an. Der Pfeil zeigt die Verwachsungsstelle zwischen Malleus und Proc. sigmoideus. Ma. = Malleus; M. t. t. = Insertion des M. tensor tympani; In. = Incus; L und K = langer und kurzer Arm des Incus. Die dünne Knochenlamelle rostral des Malleus (Quadrat) ist entfernt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

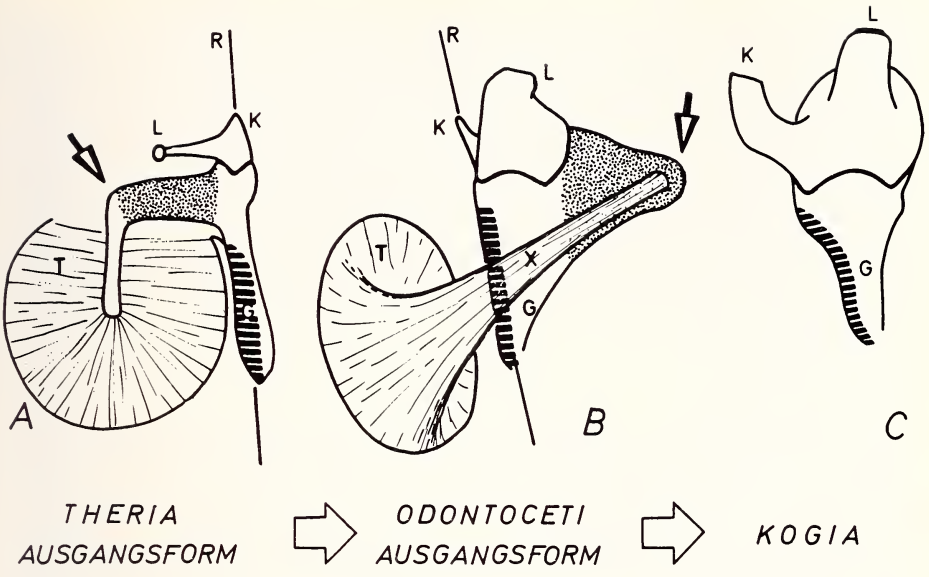

Abb. 8. Evolution des Malleus-Incus-Komplexes des linken Ohres in der Ansicht von medial. Orientierung standardisiert. Der Pfeil markiert die jeweils homologe Stelle in A und B. Die Pars transversalis des Malleus ist punktiert. T = Trommelfell; X = Lig. tympanicum; G = Goniale; K und L = kurzer und langer Arm des Incus; R = physiologische Rotationsachse des Malleus-Incus-Komplexes. Verwachsung des Malleus schwarz-weiß markiert

den dieser Struktur weist auf ein geringes phylogenetisches Alter hin. Ganz allgemein ist bei Odontoceti zu beobachten, daß die Membrana tympani durch eine lateral davon gelegene Knochenplatte teilweise verdeckt wird. Deren dorsaler Rand ist meist verdickt und bildet den Proc. conicus post. Bei *Kogia* hat sich diese Knochenplatte soweit nach dorsal ausgedehnt, daß die Öffnung lateral der Membrana tympani verschlossen wurde. Zu erwähnen ist noch an dieser Stelle, daß ein Schwellkörper zum Druckausgleich im Mittelohrraum nicht vorhanden ist, sowie daß die Tuba auditiva sehr weit ist.

Obwohl der schall-leitende Apparat von *Kogia* zunächst recht aberrant aussieht, läßt sich seine Evolution doch recht klar bestimmen (Abb. 8). Bei einem ursprünglichen Säugetiermittelohr (A) ist der Malleus mittels des Goniales mit dem Tympanicum verwachsen. Das Manubrium ist mittels der Pars transversalis mit dem Gelenkteil verbunden und die Rotationsachse des Malleus-Incus-Komplexes ist durch das Goniale und den kurzen Arm des Incus festgelegt. Der Malleus-Incus-Komplex liegt dabei in derselben Ebene wie der äußere Rand des Trommelfelles. Bei den Odontoceti wurde nun dieser Komplex aus der Trommelfellebene herausgedreht (B). Dies geschah so, daß die physiologische Rotationsachse mit der phylogenetischen Drehachse zusammenfiel. Dadurch blieb die Funktionsfähigkeit während der phylogenetischen Drehung voll erhalten. Durch diese Drehung wurde ein Teil des Trommelfelles zum Lig. tympanicum ausgezogen, ferner wurde das Manubrium zurückgebildet. Die Pars transversalis dient als Hebelarm für das Lig. tympanicum. Einzelheiten der Evolution bis zu diesem Punkt sind in Fleischer (1973a, 1974a) dargelegt.

Bei *Kogia* wurde das Trommelfell durch die erwähnte dünne Knochenplatte (Dreieck in Abb. 4) ersetzt. Das Lig. tympanicum und mit ihm sein Hebelarm, also die Pars transversalis, wurden ebenfalls zurückgebildet (Abb. 8c). *Kogia* hat damit den am weitesten reduzierten Malleus unter den Säugern. Die genannte phylogenetische

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Drehung des Malleus-Incus-Komplexes blieb auch bei *Kogia* erhalten. Die weiteren Veränderungen bei *Kogia* sind der völlig massive Proc. sigmoideus sowie die Tatsache, daß sich dieser nicht mehr auf das Perioticum aufstützt. Dieser Processus und mit ihm der Malleus ist daher relativ leicht beweglich in Beziehung zum Perioticum.

Die Tatsache, daß bei *Kogia* die phylogenetische Verdrehung des Malleus-Incus-Komplexes dieselbe ist, wie bei den anderen Odontoceti, läßt darauf schließen, daß am Beginn der Spezialisationsentwicklung eine Form mit Lig. tympanicum stand (B), und nicht etwa die Ausgangsform der Säuger (A). Man kann dies deshalb sagen, weil die phylogenetische Verdrehung eine Folge der Bildung des Lig. tympanicums ist. Es besteht keine Notwendigkeit für *Kogia* und ähnliche Formen, eine völlig selbständige Entwicklung des Mittelohrapparates anzunehmen. Vielmehr handelt es sich nur um eine Weiterentwicklung.

Diskussion

Die erste Besonderheit von *Kogia* ist die mächtige und vor allem pneumatisierte Pars mastoidea, die zur Verankerung des Gehörorganes dient. Obwohl kleinere, ähnlich gebaute Tympanicumsbildungen auch bei einigen anderen Odontoceti vorkommen, stellt *Kogia* nach den Abbildungen bei Kasuya (1973) das Extrem dar. Die funktionelle Bedeutung dieser Art der Befestigung — im Gegensatz zur ligamentösen Aufhängung des Gehörorganes — läßt sich noch nicht angeben.

Die wichtigste Spezialisierung ist ein ganzer Komplex von Veränderungen: Verlust der Membrana tympani sowie des Lig. tympanicum, verbunden mit der Rückbildung der Pars transversalis des Malleus und Bildung einer dünnen knöchernen Platte in der lateralen Wand des Tympanicums. Es erhebt sich hier die Frage, wie die Schallaufnahme in Abwesenheit des Trommelfelles erfolgt. Da Untersuchungen über die Hörfähigkeit von *Kogia* oder über die Physiologie des Gehörorganes nicht vorliegen, könnte jemand einfach annehmen, daß das Tier taub sei, oder eine stark reduzierte Hörfähigkeit besitze. Zwei Befunde sprechen jedoch dafür, daß *Kogia* eine Ultraschall-Orientierung besitzt, wie sie für alle genauer untersuchten Odontoceti charakteristisch ist. Caldwell et al. (1966) fanden bei einem gestrandeten Tier, daß es Pulsfolgen erzeugte, wie das für andere Odontoceti charakteristisch ist. Es ist daher anzunehmen, daß auch *Kogia* ein Sonar-System besitzt. Eine Untersuchung der Cochlea von *Kogia* durch den Verfasser zeigte, daß diese in allen funktionell wichtigen Einzelheiten so gebaut ist, wie bei Odontoceti mit nachgewiesenem Sonar-System. Für *Kogia* ist demnach eine Hörfähigkeit wahrscheinlich, die sich nicht wesentlich von der anderer Odontoceti unterscheidet.

Experimente am Gehörorgan von *Tursiops* sowie eine Strukturanalyse (Fleischer 1973b, 1974a) erbrachten, daß die verdünnte laterale Wand des Tympanicums Schwingungen aufnimmt und diese vom Lig. tympanicum zum Malleus-Incus-Komplex weitergeleitet werden. Letzterer führt eine Rotationsbewegung aus, deren Achse unter anderem durch die Anlagerung des Proc. sigmoideus an das Perioticum stabilisiert wird. Bei *Kogia* ist anzunehmen, daß ebenfalls die laterale Wand des Tympanicums als schallaufnehmende Fläche dient, wobei die spezialisierten Flächen (Quadrat und Dreieck in Abb. 4) sicher eine besondere Rolle spielen. Dieser lateralen Wand legt sich auch bei *Kogia* der mandibulare Fettkörper an, der nach Norris (1968) den Schall zum Gehörorgan leitet. Die laterale Wand ist funktionell eine „knöcherne Membran". Das ist leicht zu verstehen, wenn man bedenkt, daß eine echte Membran von einem Zentimeter Durchmesser oder gar mehr bei höheren Frequenzen in sich schwingt und somit für die Schallaufnahme ungeeignet wird. Tonndorf and Khanna (1970) demonstrierten das sehr schön mittels Interferenz-Holographie am Trommelfell der Katze. Eine relativ starre Platte ist jedoch in der Lage,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

auch hohen Frequenzen zu folgen, was schon lange beim Bau von Kondensator-Mikrophonen ausgenutzt wird. (Infolge der Kleinheit ihres Trommelfelles kommen Fledermäuse ohne eine solche „knöcherne Membran" aus.)

Der Bau der Gehörknöchelchenkette von *Kogia* deutet darauf hin, daß der Malleus-Incus-Komplex keine Torsionsschwingung durchführt, sondern eine Biegeschwingung (Abb. 9). Die Schwingungen der lateralen Wand werden durch den Bereich der Verwachsung des Malleus auf letzteren übertragen. Da der Proc. sigmoideus nicht durch

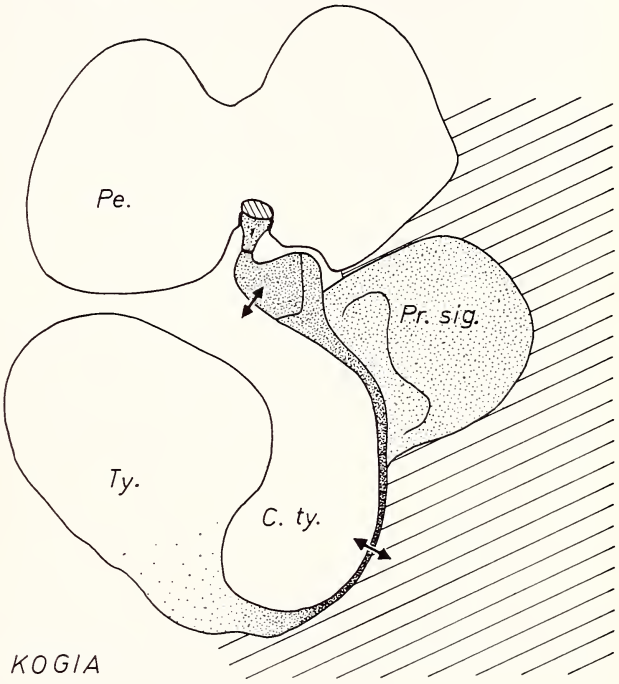

Abb. 9. Halbschematischer Transversalschnitt durch das Gehörorgan von *Kogia*. Mandibulärer Fettkörper schraffiert. Die Beweglichkeit der lateralen Wand des Tympanicums (Ty.) ist durch die Punktierung angedeutet. Die Pfeile geben die Richtung der angenommenen Grundschwingung an. Pr. sig. = Proc. sigmoideus; C. ty. = das lufterfüllte Cavum tympani; Pe. = Perioticum

das Perioticum stabilisiert wird, muß auch dieser in das schwingende System des Tympanicums einbezogen sein. Die dazu sehr großen Massen des medialen Tympanicumwulstes sowie des Perioticums dienen durch ihre Trägheit als ruhende Referenzbasis der schwingenden Teile. Einzelheiten der Schwingungsweise müssen jedoch erst experimentell untersucht werden. Das ist schon deshalb notwendig, da bereits bei weniger komplexen Systemen der Schwingungsmodus sich mit der anregenden Frequenz verändert (Fleischer 1974b). Stärke und Lage des kurzen Incusarmes (Abb. 6, 8) lassen jedoch vermuten, daß dieser Relativbewegungen zwischen Perioticum und Tympanicum aufnimmt und so auf die Gehörknöchelchenkette überträgt.

Handelt es sich bei der geschilderten Weise der Schalleitung um sogenannte Knochenleitung? Auf den ersten Blick erscheint das so, da außer den Knorpelschichten in den Gelenken nur knöcherne Teile zur Aufnahme und Weiterleitung der Schwingungen dienen. Nach der Definition in der umfassenden Arbeit von Tonndorf (1966) ist das jedoch keineswegs der Fall. Relativbewegungen zwischen Perioticum und Squamosum spielen bei *Kogia* keine Rolle, insbesondere, da das Gehörorgan vom Schädelskelett abgekoppelt ist. Verbiegungen des Perioticums, die zu Volumänderungen des Innenohres führen könnten, sind nicht notwendig. Sie werden vielmehr durch die enorme Dichte und Stabilität des Perioticums unterdrückt. Alle Einflüsse von Schädelschwingungen auf das Trommelfell entfallen, da letzteres fehlt. Im Prinzip

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

handelt es sich lediglich darum, daß die Schwingungen einer an hohe Frequenzen angepaßten starren Platte (der lateralen Wand des Tympanicums) auf die Gehörknöchelchenkette übertragen wird. Ein solcher Mechanismus fällt nicht unter den Begriff der Knochenleitung.

An dieser Stelle ist noch zu fragen, ob *Kogia* eine Ausnahme unter den Odontoceti darstellt. Obwohl genauere Untersuchungen, vor allem der Weichteile, noch nicht durchgeführt wurden, gibt es Hinweise dafür, daß auch bei anderen Arten ein gleichartiges Prinzip entwickelt ist. Das gilt mit ziemlicher Sicherheit für *Physeter* und mit einiger Wahrscheinlichkeit auch für *Ziphius, Beradius* und *Mesoplodon*. Alle hier genannten Arten gehören nach Simpson (1945) zu den Physeteroidea. Ob diese Spezialisierungen für alle Arten dieser Gruppe charakteristisch sind, oder ob diese auch von anderen Odontoceti entwickelt wurden, muß noch festgestellt werden. Die Befunde deuten jedoch darauf hin, daß die Odontoceti zwei Methoden der Aufnahme und Weiterleitung des Schalles entwickelt haben. Entweder mit Trommelfell und Lig. tympanicum oder ohne diese Strukturen, wobei letzterer Modus der spezialisiertere ist.

Zusammenfassung

Das Gehörorgan von *Kogia breviceps* zeichnet sich durch eine Reihe von Besonderheiten aus. Die Verankerung am Schädel erfolgt über einen großen und pneumatisierten Fortsatz des Tympanicums. Trommelfell, Lig. tympanicum und Pars transversalis des Malleus fehlen und die tympanale Öffnung ist durch eine dünne Knochenplatte ersetzt. Der Malleus-Incus-Komplex hat keine morphologische Rotationsachse mehr. Es gibt Hinweise darauf, daß *Kogia* keine Ausnahme darstellt, sondern Vertreter einer ganzen Gruppe von Odontoceti ist, die einen neuen Schwingungstyp im Mittelohr entwickelt hat und so ohne Trommelfell auskommt.

Summary

On the specialized hearing organ in the pygmy sperm whale (Kogia breviceps)

The hearing organ is characterized by a number of specializations. It is connected to the skull via a voluminous pneumatized process of the tympanic bone. There is no tympanic membrane, no tympanic ligament, and the transversal part of the malleus is missing as well. The lateral opening of the tympanic bone is replaced by a thin bony plate. No morphological axis of rotation can be found in the malleus-incus complex. There is evidence that *Kogia* is no single exeption but a representative of a group of Odontoceti of its own. These animals have developed a special typ of vibration in the middle ear so that they do not need a tympanic membrane any more.

Anmerkungen

Das Untersuchungsmaterial wurde in liebenswerter Weise von Dr. David K. Odell (School of Marine and Atmopheric Sciences, Univ. of Miami) und von Dr. Carl Chatman (Seeaquarium Miami) zur Verfügung gestellt. Die vorliegende Arbeit ist ein Beitrag zum Marine Mammal Sensory Organ Program an der School of Marine and Atmospheric Sciences der Univ. of Miami.

Literatur

Backus, R. H.; Schevill, W. E. (1966): Physeter clicks. In Norris, K. S. (Hrsg.): Whales, Dolphins, and Porpoises. 510—527. Berkeley and Los Angeles.

Boenninghaus, G. (1904): Das Ohr des Zahnwales. Zool. Jahrb. Abt. Anat. **19**, 189—360.

Busnel, R. G.; Dziedzig, A. (1966): Acoustic signals of the Pilot whale *Globicephala melaena* and of the porpoises *Delphinus delphis* and *Phocaena phocaena*. In Norris, K. S. (Hrsg.): Whales, Dolphins, and Porpoises. 607—646. Berkeley and Los Angeles.

Caldwell, D. K.; Prescott, J. H.; Caldwell, M. C. (1966): Production of pulsed sounds by the pygmy sperm whale, *Kogia breviceps*. Bull. Soc. California Acad. Sci. **65**, 245 bis 248.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Caldwell, M. C.; Caldwell, D. K. (1969): Simultaneous but different narrow-band sound emissions by a captive eastern pacific pilot whale, *Globicephala scammoni*. Mammalia **33**, 505—510.

Cummings, W. C.; Thompson, P. O.; Cook, R. (1968): Underwater sounds of migrating gray whales, *Eschrichtius glaucus* (Cope). J. Acoust Soc. Amer. **44**, 1278—1281.

Cummings, W. C.; Thompson, P. O. (1971): Underwater sounds from the blue whale, *Balaenoptera musculus*. J. Acoust. Soc. Amer. **50**, 1193—1198.

Diercks, K. J. (1972): Biological sonar systems: a bionics survey. Final report to the Naval Ship Systems Command. Applied Res. Laboratories Univ. of Texas, Austin, 1—190.

Dudock van Heel, W. H. (1962): Sound and Cetacea. Netherlands J. Sea Res. **1**, 407—507.

Evans, W. E. (1973): Echolocation by marine delphinids and one species of fresh-water dolphin. J. Acoust. Soc. Amer. **54**, 191—199.

Fleischer, G. (1973a): Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschließlich des Menschen. Säugetierkundl. Mitt. **21**, 131—239.

— (1973b): On structure and function of the middle ear in the bottle-nosed dolphin *(Tursiops truncatus)*. Proc. 9th Ann. Conf. on Biol. Sonar and Diving Mammals (Menlo Park; Cal.) 137—179.

— (1974a): Structural analysis of the tympanicum-complex in the bottle-nosed dolphin *(Tursiops truncatus)*. J. Auditory Res. (im Druck).

— (1974b): On a mechanical model of a bat's middle ear. J. Auditory Res. Suppl. **3**, 1—76.

Fraser, F.; Purves, P. (1960): Hearing in cetaceans, evolution of the accessory air sacs and the structure and function of the middle ear in recent cetaceans. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. **7**, 1—140.

Giraud-Sauveur, D. (1969): Recherches biophysiques sur les osselets des cetaces. Mammalia **33**, 285—340.

Hall, J. D.; Johnson, C. S. (1972): Auditory thresholds of a killer whale *Orcinus orca*, L. Acoust. Soc. Amer. **51**, 515—517.

Herman, L. M.; Arbeit, W. R. (1972): Frequency difference limens in the bottlenose dolphin: 1—70 KC/s. J. Auditory Res. **12**, 109—120.

Jacobs, D. W.; Hall, J. D. (1972): Auditory thresholds of a fresh water dolphin, *Inia geoffrensis, Blainville*. J. Acoust. Soc. Amer. **51**, 530—533.

Johnson, C. S. (1966): Sound detection threshold in marine mammals. In Tavolga (Hrsg.): Marine Bio-Acoustics. **2**, 247—255. New York.

Kasuya, T. (1973): Systematic consideration of recent toothed whales based on the morphology of the tympano-periotic bone. Scentific Repts Whales Res. Inst. (Tokyo) **25**, 1—103.

Kellog, W. (1965): Porpoises and sonar. Chicago–London; 117 S.

McCormick, J. G.; Wever, E. G.; Palin, J.; Ridgway, S. H. (1970): Sound conduction in the dolphin ear. J. Acoust. Soc. Amer. **48**, 1418—1428.

Møhl, B.; Andersen, S. (1973): Echolocation: high-frequency component in the click of the harbour porpoise *(Phocaena ph.* L.). J. Acoust. Soc. Amer. **54**, 1368—1372.

Norris, K. S. (1966): Whales, Dolphins, and Porpoises. Berkeley and Los Angeles.

— (1968): The evolution of the acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. In Drake, E. T. (Hrsg.): Evolution and Environment. 297—324. New Haven.

Payne, R. S.; McVay, S. (1971): Songs of humpback whales. Science **173**, 585—597.

Poulter, T. C. (1971): Ultrasonic frequencies recorded from three captive blind dolphins *(Platanista gangetica)*. Proc. 7th Ann. Conf. on Biol. Sonar and Diving Mammals (Menlo Park; Cal.) 13—14.

Purves, P. E.; van Utrecht, W. (1963): The anatomy and function of the ear of the bottle-nosed dolphin, *Tursiops truncatus*. Beaufortia **9**, 241—256.

— (1966): Anatomy and physiologiy of the outer and middleear in cetaceans. In Norris, K. S. (Hrsg.): Whales, Dolphins, and Porpoises. 320—376. Berkeley and Los Angeles.

Reysenbach de Haan, F. W. (1957): Hearing in whales. Acta Otolaryngol.; Suppl. **134**, 1—114.

Romanenko, E. V.; Tomilin, A. G.; Artemenko, B. A. (1965): On the question of sound formation and the directing of sounds in dolphins. Bionika-Sammlung 369—373 (Russisch, engl. Übers.).

Schevill, W. E.; Watkins, W. A.; Backus, R. H. (1964): The 20-cycle signal and *Balaenoptera* (fin whales). In Tavolga (Hrsg.): Marine Bio-Acoustics. **1**, 147—152. New York.

Schevill, W. E.; Watkins, W. A. (1966): Sound structure and directionality in *Orcinus* (killer whale). Zoologica **51**, 71—76.

Simpson, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85**, 1—350.

Tonndorf, J. (1966): Bone conduction studies in experimental animals. Acta Oto-Laryngol. Suppl. **213**, 1—132.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Tonndorf, J.; Khanna, S. M. (1970): The role of the tympanic membrane in middle ear transmission. Annals Otol. Rhinol., Laryngol. 79, 743—753.
Winn, H. E.; Perkins, P. J.; Poulter, T. C. (1971): Sounds of the humpback whale. Proc. 7th Ann. Conf. on Biol. Sonar and Diving Mammals (Menlo Park; Cal.) 39—45.
Yamada, M. (1953): Contribution to the anatomy of the organ of hearing of whales. Scientific Repts Whales Res. Inst. (Tokyo) 8, 1—79.

Anschrift des Verfassers: Dr. Gerald Fleischer, Institut und Museum für Geologie und Paläontologie der Universität Tübingen, D-7400 Tübingen, Sigwartstraße 10

Number and distribution of wolves in Italy

By E. Zimen and L. Boitani

Receipt of Ms. 10. 8. 1974

Introduction

There have been no reports on wolves in the Italian part of the Alps for the last 100 years. However, until about 20 years ago, wolves probably inhabited most of the Appennines, from Appennino Tosco – Emiliano to the very southern tip of Italy, Mt. Aspromonte in Calabria. There is no proved information on the exact former range of the wolf in the Appennines. But older people in many areas, no longer inhabited by wolves, say they remember times when wolves were common. They were said to be easily seen in winter around villages and towns even in areas of low altitude and wolf kills were reported in many areas.

The number and distribution of the wolf in the Appennines has never been known. According to recent rough estimates, only about 300 (Simonetta 1968) to 200 wolves (Simonetta 1971; Tassi 1971) were thought to have survived in the Appennine range.

The Italian National Appeal of the World Wildlife Fund started a campaign in order to save the wolf and, as a result, the wolf was ensured full protection from hunting, trapping and poisoning by a ministerial decree from Jan. 1, 1971 to Dec. 31, 1973. To have this decree prolonged, however, more precise information on the real status of the wolf in Italy was needed. A study on the number and distribution of the wolves in the Appennines therefore was conducted in the late winter, spring and summer of 1973.

Methods

Because of the enormous range that had to be checked for wolves (70.000 km²) an over all census could only be accomplished by indirect means. Such a method is by its nature open to a broad variety of possible errors. To test the results obtained by the indirect census a field census was carried out in a selected area covered before by indirect means.

The indirect census was done by:

Z. Säugetierkunde 40 (1975) 102—112
© 1974 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044—3468/ASTM-Coden ZSAEA 7

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mammalian Biology (früher Zeitschrift für Säugetierkunde)

Jahr/Year: 1974

Band/Volume: 40

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

Artikel/Article: Über das spezialisierte Gehörorgan von Kogia breviceps (Odontoceti) 89-102