

# Über die Verankerung des Stapes im Ohr der Cetacea und Sirenia

VON G. FLEISCHER

Aus dem Paläontologischen Institut der Universität Tübingen  
Konstruktions-Morphologie Nr. 54

Eingang des Ms. 15. 9. 1975

## Einführung und Problemstellung

Das Gehörorgan der Cetaceen und Sirenen erweckte schon früh besonderes Interesse, jedoch faßte man es vorwiegend als Kuriosität auf, da die Teile sehr stark von den bekannten Gehörorganen anderer Säuger abweichen. Zudem war man mit den Problemen des Hörens unter Wasser nur wenig vertraut. Aus der Vielzahl der Arbeiten seien HYRTL (1844), CLAUDIUS (1858, 1867), DORAN (1878), BEAUREGARD (1894) und BOENNINGHAUS (1904) genannt. Jener Zeit entstammt auch die falsche Meinung, der Stapes der Wale, Delphine und Seekühe sei mit dem Perioticum verwachsen. Dieser Fehler, der wohl auf HYRTL (1844) zurückgeht, wird leider bis heute immer wieder übernommen. Nach längerer Pause rückte das Gehörorgan der Cetaceen ziemlich unvermittelt in den Brennpunkt der Forschung, nachdem KELLOGG und KOHLERT (1952) erste sichere Anzeichen für die Echo-Orientierung der Delphine erbrachten. Basierend auf besserem, theoretischem Verständnis erschien eine ganze Reihe morphologischer Arbeiten: YAMADA (1953), FRASER und PURVES (1954, 1960), REYSENBACH DE HAAN (1957), PURVES und VAN UTRECHT (1963), PURVES (1966), ROBINEAU (1965), GIRAUD-SAUVEUR (1969), WEVER et al. (1971), FLEISCHER (1973b, 1974a, 1975a) und KASUYA (1973). Ein Überblick über den grundsätzlichen Bau des Gehörorgans dieser Tiere wurde dabei schrittweise erarbeitet, jedoch sind metrische Daten nur sehr spärlich vorhanden. Diese sind aber notwendig, um die gängigen Modelle der Hörtheorie an diesen, teilweise hochspezialisierten Sinnesorganen testen zu können. Die vorliegende Arbeit soll morphologische Feinstrukturen darstellen und Meßwerte liefern, sowie deren Beziehung zur Hörfähigkeit aufzeigen.

## Material und Methode

Untersucht wurden Gehörorgane folgender Tiere, wobei in Klammern die Anzahl von der betreffenden Art angegeben ist.

### Odontoceti:

*Phocaena* sp. (2)

*Stenella* sp. (3)

*Globicephala melaena* (4)

*Physeter macrocephalus* (2)

*Delphinus* sp. (2)

*Tursiops truncatus* (4)

*Kogia breviceps* (3)

*Hyperoodon ampullatus* (2)

### Mysticeti:

*Balaenoptera acutorostrata* (3)

*Balaenoptera musculus* (2)

*Balaena mysticetus* (3)

*Eubalaena glacialis* (1)

*Balaenoptera physalus* (3)

*Megaptera novaeangliae* (1)

*Balaena* sp.; O. Miozän (1)

Sirenia:

*Halicore dugong* (3)

*Hydrodamalis gigas* (1)

*Manatus inungius* (3)

Bei einigen Präparaten konnten nicht alle Meßdaten gewonnen werden, da sie durch vorhergehende Untersuchungen bereits verändert waren. Das Material wurde einer Wasser-Mazeration unterzogen, oder die Weichteile wurden durch Papain-Lösung verdaut. Vor Herstellung dieser Skelett-Präparate wurden die Weichteile bei Binokularvergrößerung untersucht. Die Präparate für das Raster-Elektronenmikroskop (= REM) wurden im Vakuum mit Kohle und Gold-Palladium bedampft, in der üblichen Weise. Längen und Flächen wurden mit Binokular, mittels eines geeichten Okular-Mikrometers, ermittelt. Die Vergrößerung der REM-Bilder wird vom Gerät mit angegeben.

## Morphologie

Wie bei anderen Säugetieren wird auch bei Cetaceen und Sirenen der Stapes durch das ringförmige Ligamentum annulare in der Fenestra vestibuli (= Fen. ovalis) befestigt. Eine Verwachsung von Stapes und Perioticum kommt nicht vor. Dies gilt für eine wesentlich größere Artenzahl als oben angegeben, da das auf Beobachtungen beruht, die im Laufe mehrerer Jahre in einer größeren Anzahl von Sammlungen gemacht wurden. Die Befestigung des Stapes mittels Lig. annulare (Abb. 1) ist jedoch sehr fest, so daß der Steigbügel bei der anatomischen Präparation den Eindruck erweckt, er sei unbeweglich. Dies beruht darauf, daß der Spalt zwischen Stapes und Perioticum sehr eng und die Insertionsfläche des Lig. annulare (Abb. 1) sehr groß ist.

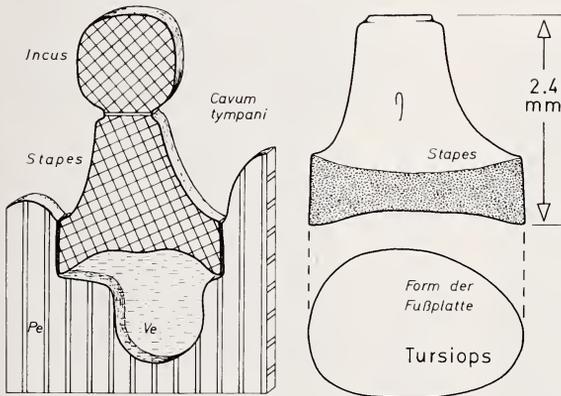


Abb. 1. Blockbild des Stapes und seiner Verankerung in der Fenestra vestibuli links: gezeichnet nach den Verhältnissen bei Delphinen), sowie Form des Stapes und seiner Fußplatte bei *Tursiops truncatus* (rechts). Die Insertionsfläche des Lig. annulare ist punktiert. Pe — Perioticum; Ve — Vestibulum.

Die Knochensubstanz der Steigbügel ist bei beiden Gruppen sehr dicht, wobei sie bei den Odontoceti am höchsten ist und Werte um  $2,6 \text{ g/cm}^3$  erreicht. Die Konsistenz dieses Knochens läßt sich am besten mit Porzellan vergleichen. Zerbricht man das gesamte (ebenso harte) Perioticum mit einer starken Zange, so reißt das Lig. annulare den außerordentlich festen Stapes auseinander (Abb. 2), anstatt selbst zu zerreißen, falls die Bruchstelle durch die Fen. vestibuli zieht. Infolge der Festigkeit dieser Verankerung ist es nicht möglich am Weichteil-Präparat den Stapes aus dem ovalen Fenster zu ziehen. Gelegentlich ist zudem die Insertionsfläche des Lig. annulare konisch in der Art, daß sie am vestibularen Ende den größten Durchmesser aufweist. In solchen Fällen läßt sich auch nach der Mazeration der Stapes nicht ohne Beschädigung entnehmen.



Abb. 2. REM-Aufnahme eines Stapes von *Tursiops truncatus* in der Fen. vestibuli. Beim erzwungenen Bruch des Perioticums hat das Lig. annulare ein Stück des Stapes abgerissen. Die Grenze der Bruchfläche ist gestrichelt. Der Stapes ist völlig kompakt im Innern. Orientierung wie in Abb. 1

Es erhebt sich naturgemäß die Frage, wie eine solche feste Verbindung zustande kommt. Nach Verdauen der Weichteile und bei Untersuchung mit dem REM (=Raster-Elektronenmikroskop) zeigt sich, daß die Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes ein starkes Relief aufweist (Abb. 3). Es handelt sich dabei um ein ziemlich regelmäßiges Muster von Vertiefungen mit einem Durchmesser von etwa  $10\ \mu\text{m}$ . Die gesamte Insertionsfläche ist so gebaut. Betrachtet man die Kante eines Querbruches durch diese Fläche, bei stärkerer Vergrößerung (Abb. 4), so sieht man, daß die Insertionsfläche sehr stark zerklüftet ist, und zwar bis hinab zu Strukturelementen im Bereich von unter  $0,1\ \mu\text{m}$ . Offenbar handelt es sich um eine ungemein starke Oberflächenvergrößerung zur Verankerung der Fasern des Lig. annulare. Letzteres inseriert sowohl am Stapes wie am Perioticum, und eine Untersuchung dieser Insertionsfläche am Rand der Fen. vestibuli zeigt, daß auch dort dieselbe Struktur ausgebildet ist (Abb. 5). Auf dem linken Photo ist deutlich zu sehen, daß die gesamte Oberflächenvergrößerung auf eine bestimmte Zone (die Insertionsfläche) beschränkt ist, während außerhalb davon „normale“ Knochenoberfläche vorliegt. Die Seite zum Mittelohr hin ist oben, die zum Vestibulum hin unten im Bild. Allgemein läßt sich sagen, daß eine derartig spezialisierte Oberfläche nur dort vorkommt, wo das Lig. annulare inseriert.

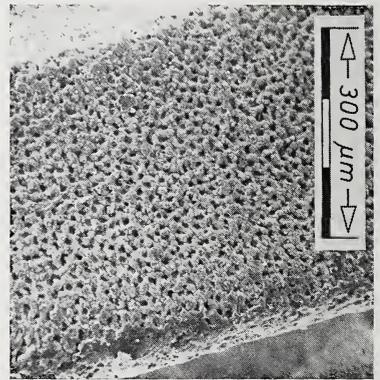


Abb. 3. REM-Aufnahme der Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes von *Tursiops truncatus*. Orientierung wie in Abb. 1

Die Präparate für die Abbildungen 3 bis 5 stammen von *Tursiops*, dem wohlbekannten „Flipper“, doch sind derartige Strukturen bei Odontoceti allgemein verbreitet (Abb. 6). Zwar sind kleine Unterschiede zwischen den Arten festzustellen, doch ist das Bauprinzip überall dasselbe. Bei den Mysticeti (Abb. 7) ist ebenfalls eine Vergrößerung der Oberfläche festzustellen, doch ist sie nicht so ausgeprägt wie bei den Odontoceti. Der Querbruch bei *Balaena mysticetus* zeigt außerdem die Knochenstruktur des Stapes, welche von derjenigen der Odontoceti (Abb. 4) abweicht. Ein so regelmäßiges Muster, wie bei den Odontoceti, ist bei den Mysticeti nicht ausgebildet.

Die Sirenia besitzen ebenfalls eine besonders strukturierte Insertionsfläche des Lig. annulare (Abb. 8), jedoch ist diese nicht so spezialisiert wie bei den Odontoceti. Auch hier ist die Insertionsfläche an der Fen. vestibuli so gebaut wie die am Stapes. Daß Cetacea und Sirenia nicht die einzigen Säuger mit so spezialisierten Insertionsflächen sind, soll *Erignathus* zeigen (Abb. 8). Auch terrestrische Säuger besitzen besondere Insertionsflächen, jedoch würde das hier zu weit führen.

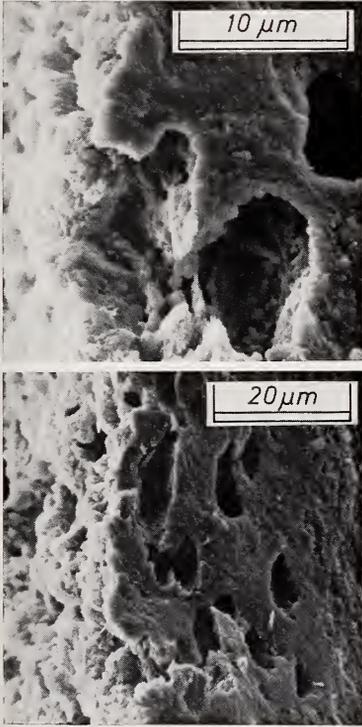
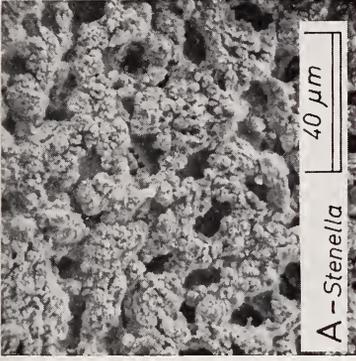
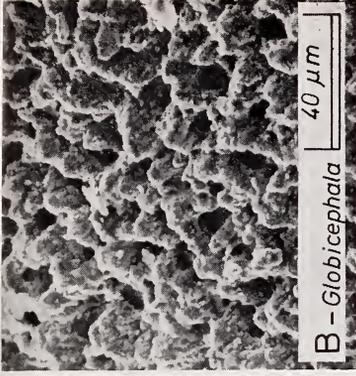


Abb. 4. REM-Aufnahme eines Bruches durch die Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes von *Tarsiops truncatus*. Die Insertionsfläche ist jeweils oben, die Bruchfläche unten im Bild



A - *Stenella*



B - *Globicephala*

Abb. 6. REM-Aufnahmen der Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes von *Stenella* sp. und von *Globicephala melanaea*. Der Blickwinkel ist etwas verschieden

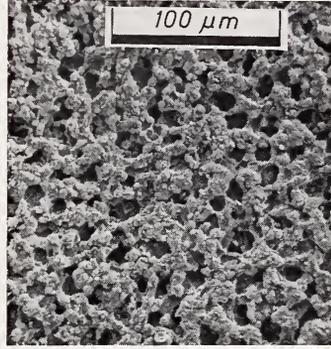
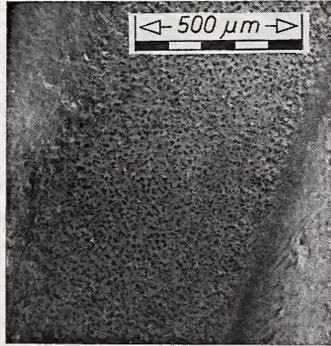
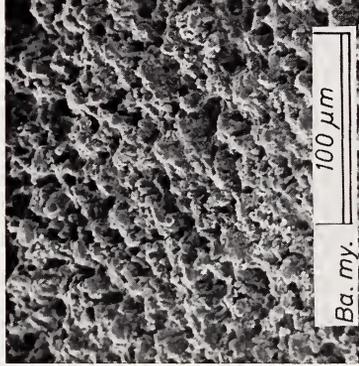
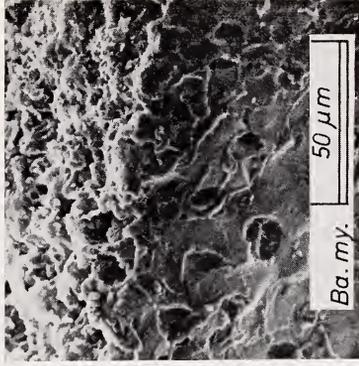


Abb. 5. REM-Aufnahmen der Insertionsfläche des Lig. annulare an der Fen. vestibuli von *Tarsiops truncatus*. Links: Übersicht; rechts vergrößerter Ausschnitt



Ba. my.



Ba. my.

Abb. 7. REM-Aufnahmen der Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes von *Balaena mysticetus*. Links: Aufsicht. Rechts: Querbruch. Der Stapes ist nicht so kompakt im Innern, wie bei den Odontoceti

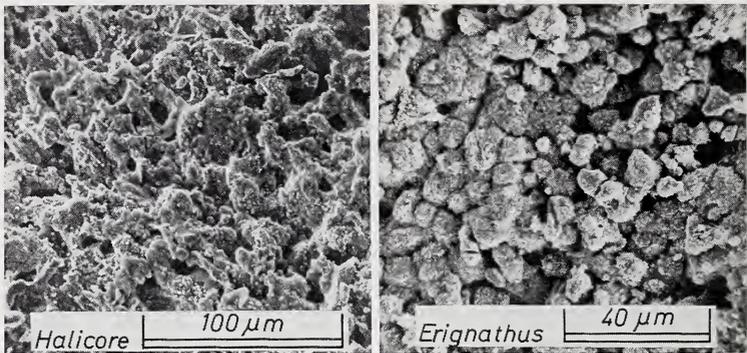


Abb. 8. REM-Aufnahmen der Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes von *Halicore dugong* (Sirenia) und von *Erignathus barbatus* (Phocidae).

An dieser Stelle sollen die Steigbügel der verschiedenen Arten, samt ihren Insertionsflächen, vergleichend dargestellt werden. Zunächst ist ein Überblick angebracht, der auf einigen repräsentativen Arten beruht (Abb. 9). In der oberen Reihe sind die Steigbügel in gleicher Vergrößerung dargestellt. Das Gewicht ist jeweils oberhalb, die Gesamtfläche der Insertion des Lig. annulare unterhalb angegeben. Die Insertionsflächen sind punktiert. Die untere Reihe zeigt dieselben Objekte, jedoch auf gleiche Länge gebracht. Wie man sieht variiert die Breite der Insertionsfläche bei ein und demselben Objekt. Die Fußplatte ist stets oval, also mehr oder weniger elliptisch. An der Schmalseite ist die Insertionsfläche am breitesten, dazwischen, d. h. irgendwo an den Breitseiten, ist sie am schmalsten. Um die Gesamtfläche festzustellen, wurden die beiden (sich etwa gegenüberliegenden) breitesten Stellen der Insertionsfläche gemessen sowie die beiden (sich ebenfalls etwa gegenüberliegenden) schmalsten Stellen. Aus diesen vier Breiten wurde die durchschnittliche Breite ermittelt, die dann mit dem Umfang der Fußplatte multipliziert wurde. Letzterer Wert wurde so festgestellt,

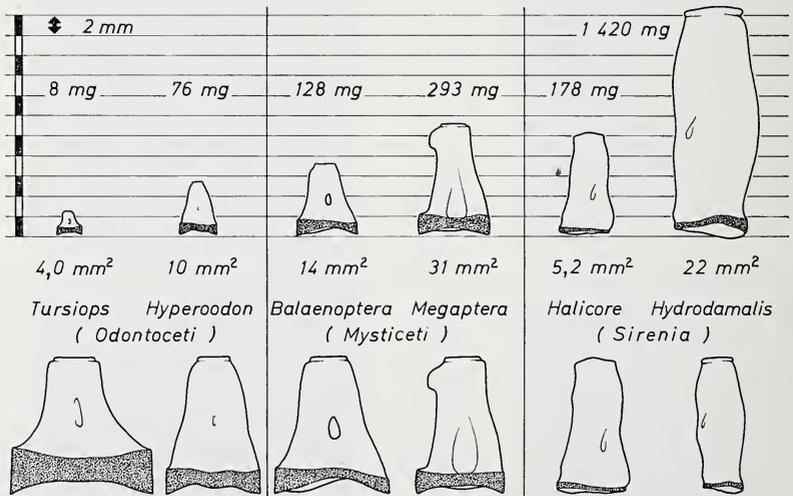


Abb. 9. Einige Stapedes repräsentativer Arten. Die Insertionsfläche ist punktiert. Obere Reihe: Stapedes bei gleicher Vergrößerung. Die Zahlenwerte geben das Gewicht sowie die Größe der Insertionsfläche an. Untere Reihe: Stapedes auf gleiche Länge gebracht. Bei dem kleineren Mysticeten handelt es sich um *Balaenoptera acutorostrata*.

daß zunächst Länge und Breite der Fußplatte gemessen wurden, wonach der Umfang errechnet wurde unter der Annahme, die Form der Fußplatte sei eine Ellipse. Die später noch zu behandelnde Fläche der Fußplatte wurde aus denselben Daten ermittelt, wobei ebenfalls die Fußplatte als Ellipse behandelt wurde. Die dadurch auftretenden Fehler sind gering und in jedem Fall im Rahmen der ohnehin vorhandenen Meßungenauigkeit. Gemessen wurde mit einem geeichten Okularmikrometer bei Vergrößerungen von  $10\times$  bis  $50\times$ . Intraspezifische Variabilität wurde in Abb. 9 nicht berücksichtigt, d. h. die Werte beziehen sich auf einen bestimmten Stapes.

Die Unterschiede im Gewicht sind eindrucksvoll: der Stapes von *Hyrodamalis* ist 177mal so schwer wie der von *Tursiops*. *Hyrodamalis* hat den schwersten Steigbügel der Säuger. Die Insertionsfläche nimmt mit der Größe irgendwie zu, jedoch hat der schwerste Steigbügel nicht die größte Insertionsfläche. Die Darstellung in der unteren Reihe macht deutlich, daß die kleinen Steigbügel, im Verhältnis zu ihrer Masse, eine weit größere Insertionsfläche aufweisen. Auch die Unterschiede in der Form sind beachtlich. Bei *Tursiops* und anderen Delphinen besteht der Stapes fast ausschließlich aus der Region der Insertionsfläche sowie einer massearmen Verbindung zur Gelenkfläche mit dem Incus. Bei den Großformen und besonders bei allen Sirenen, spielt die Region der Insertionsfläche nur eine untergeordnete Rolle. Die Verbindung

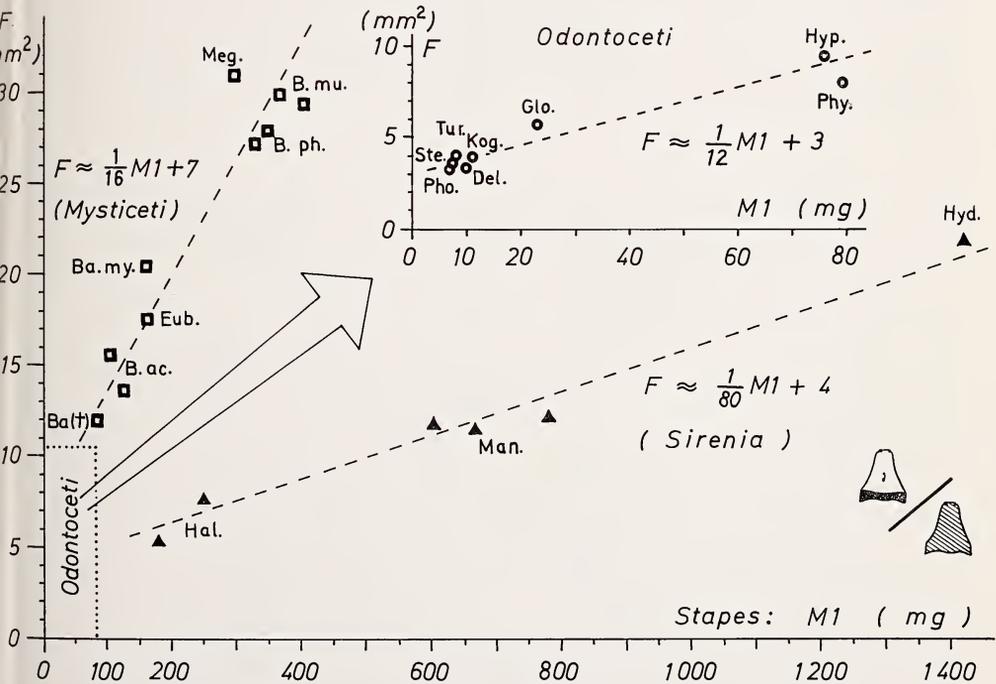


Abb. 10. Beziehungen zwischen dem Gewicht des Stapes ( $M1$ ) und der Größe der Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes ( $F$ ). Ste. — *Stenella* sp.; Pho. — *Phocaena* sp.; Del. — *Delphinus* sp.; Kog. — *Kogia breviceps*; Tur. — *Tursiops truncatus*; Glo. — *Globicephala melaena*; Hyp. — *Hyperoodon ampullatus*; Phy. — *Physeter macrocephalus*; Ba (†) — *Balaena* sp., O. Miozän; Eub. — *Eubalaena glacialis*; Ba. my. — *Balaena mysticetus*; B. ac. — *Balaenoptera acutorostrata*; B. ph. — *Balaenoptera physalus*; B. mu. — *Balaenoptera musculus*; Meg. — *Megaptera novaeangliae*; Hal. — *Halicore dugong*; Man. — *Manatus inunguis*; Hyd. — *Hyrodamalis gigas*

zur Gelenkfläche mit dem Incus (ein echtes Capitulum ist nicht ausgebildet) ist massiv und besonders bei den Sirenia mit zusätzlicher Masse belastet.

Vernachlässigt man die Formunterschiede und trägt die Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes auf, im Verhältnis zum Gewicht des Stapes, so ergibt sich Abb. 10. Die Werte für die Mysticeti und die Sirenia sind in dieselben Koordinaten eingetragen, während die Werte der Odontoceti in das kleine, eingesetzte Diagramm eingetragen sind. Bei letzterem ist der Maßstab der aufgetragenen Gewichte vergrößert, um eine bessere Übersichtlichkeit zu erreichen. Aus demselben Grund wurde bei Odontoceti jeweils nur ein Wert für eine Art eingetragen.

Trotz einer gewissen Streuung ist ersichtlich, daß sich die Werte durch eine Gerade näherungsweise darstellen lassen, jedoch ist klar, daß sich Odontoceti, Mysticeti und Sirenia unterschiedlich verhalten. Bei allen drei Gruppen besteht eine lineare Beziehung zwischen dem Gewicht des Stapes und der Insertionsfläche des Lig. annulare, wobei die Insertionsfläche negativ allometrisch wächst, im Verhältnis zum Gewicht. Bei den Sirenia wächst sie mit  $1/80$  des Gewichts, bei den Mysticeti mit  $1/16$  und bei den Odontoceti mit  $1/12$ . Die beiden Cetaceen-Gruppen verhalten sich dabei relativ ähnlich, während die Sirenia stark davon abweichen. Die Unterschiede zwischen den drei Gruppen sind so, daß sich die Werte (zumindest bei rezenten Arten) nicht überschneiden. Unter den Mysticeti könnte höchstens *Caperea* in die Nähe der Werte von Odontoceten kommen, wobei eine Verwechslung ausgeschlossen ist, bei Einbeziehung anderer Parameter. Weiter ist festzustellen, daß sowohl das Gewicht des Stapes, als auch die Insertionsfläche, mit dem Körpergewicht zunehmen, jedoch bei Odontoceti, Mysticeti und Sirenia in offensichtlich unterschiedlicher Weise. Auf Einzelheiten soll hier nicht eingegangen werden.

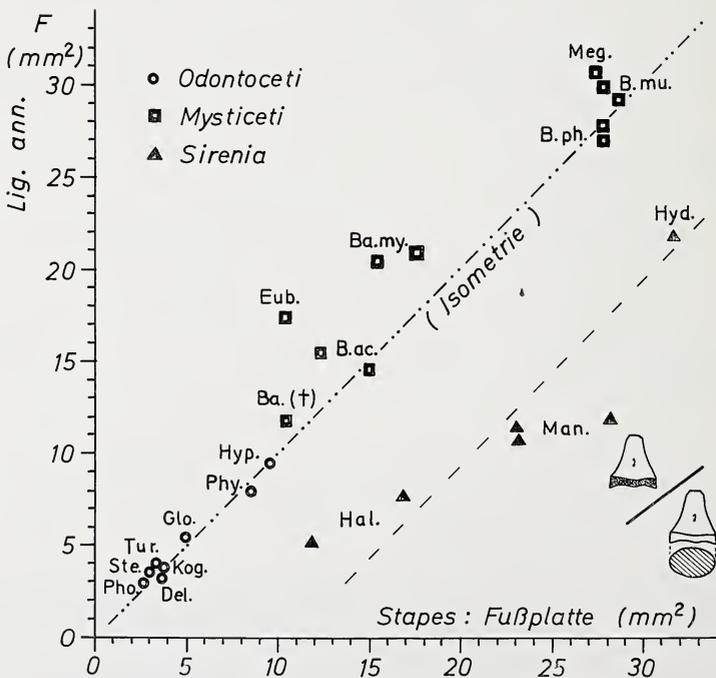


Abb. 11. Beziehung zwischen der Fläche der Fußplatte und der Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes. Abkürzung der Artnamen wie in Abb. 10.

Das Lig. annulare verankert den Stapes. Letzterer hat nicht nur eine Masse, sondern auch eine funktionell wichtige Fläche, nämlich die Fläche der Fußplatte, mit welcher die Flüssigkeit des Innenohres in Bewegung gesetzt wird. Es stellt sich folglich die Frage nach der Beziehung zwischen der Insertionsfläche und der Fläche der Fußplatte. Wie erwähnt wurde letztere bei der Errechnung der Fläche als Ellipse betrachtet. Die Beziehung zwischen beiden Werten ist in Abb. 11 dargestellt. Mit guter Näherung läßt sich sagen, daß beide Werte isometrisch wachsen. Die Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes ist etwa so groß wie die Fläche der Fußplatte, wobei das nur für die Cetaceen gilt. Die Sirenia weichen dergestalt davon ab, daß bei ihnen die Fußplatte stets wesentlich größer ist, als die Insertionsfläche des Lig. annulare. Die umgekehrte Abweichung ist bei den beiden Balaeniden festzustellen: bei ihnen ist die Insertionsfläche größer als die Fußplatte. Bei den Sirenia ist allerdings aufgrund des geringen Materials nicht sicher, ob die Werte um eine Gerade variieren, oder ob z. B. eine Parabel eine bessere Näherungskurve wäre. Bei den Cetaceen scheinen Mysticeti und Odontoceti derselben Regelmäßigkeit zu folgen.

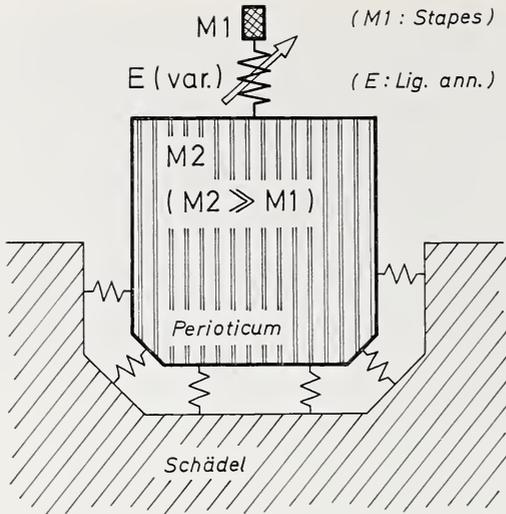
### Diskussion

Am besten ist die Literatur über das Lig. annulare des Menschen, wobei es sich um histologische Untersuchungen handelt: EYSELL (1870), DAVIES (1948), BRUNNER (1954), WOLFF et al. (1971), ANSON und DONALDSON (1973) und andere. KOBRAK (1948) wies auf die elastischen Eigenschaften dieser Verbindung hin. BÉKÉSY (1942) konnte mittels eines Gewichtes von 320 g den Stapes am menschlichen Leichenpräparat aus der Fen. vestibuli ziehen. GLANINGER (1961) benötigte bei ähnlichen Versuchen am Menschen nur 162 g bis 177 g. Histologische Untersuchungen, die wenigstens teilweise die Befestigung des Stapes mit einbeziehen, wurden ausgeführt von KOBAYASHI (1955), HENSON (1961), WEBSTER (1961), PYE und HINCHCLIFFE (1968), HINCHCLIFFE und PYE (1969). Untersuchungsobjekte waren fast ausschließlich Kleinsäuger (Insektivoren, Nager, Microchiropteren). RAMPRASHAD et al. (1972) bringen einen Schnitt durch das Lig. annulare von *Pagophilus* (Phocidae). Die Befestigung des Stapes von *Phocaena* wurde von REYSENBACH DE HAAN (1957) und desjenigen von *Tursiops* von MCCORMICK et al. (1970) histologisch untersucht und abgebildet.

Bei all diesen Untersuchungen werden gelegentlich Daten über Dicke des Lig. annulare und Länge der Fasern angegeben, eine vergleichende Untersuchung dieser Parameter wurde jedoch noch nicht durchgeführt. Die Literaturwerte sind auch schlecht zu vergleichen, da die Schnitte nicht gleich liegen und zudem verschiedene Präparationsweisen angewandt wurden, so daß die Einflüsse möglicher Schrumpfun-gen nicht abzuschätzen sind. Eine zusätzliche Schwierigkeit besteht darin, daß die meisten histologischen Arbeiten keine Angaben über das Gewicht des Stapes enthalten. Vergleichbare Diagramme wie in Abb. 10, 11 liegen in der Literatur nicht vor, auch nicht für andere Säugetiergruppen.

Aus Abb. 10 ist ersichtlich, daß die Insertionsfläche des Lig. annulare negativ allometrisch mit der Masse des Stapes wächst. Da es sich um eine Fläche handelt, die eine Masse verankert, ist das Ergebnis überraschend. Bei linearer Vergrößerung des Stapes würde die Insertionsfläche mit der zweiten, das Gewicht aber mit der dritten Potenz zunehmen. Dadurch entstünde eine zunehmend ungünstigere Relation von Fläche zu Gewicht. Um gleiche Festigkeit zu erreichen, müßte die Fläche mit  $M1^{(3/2)}$  anwachsen, was jedoch nicht der Fall ist. Die Interpretation soll anhand eines Modells erfolgen.

Der Stapes-Komplex stellt ein Masse-Feder-Masse-System dar, Abb. 12. Eine kleine Masse  $M1$  (= Stapes) ist mittels einer elastischen Verbindung (dem Lig. annu-



Eigenfrequenz  
des Stapes :

$$f_{(St)} \approx \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{E}{M1}}$$

Stapes - Komplex :

- Stapes
- Lig. annulare
- Musc. stapedius
- Perioticum

Abb. 12. Vereinfachtes Modell des Stapes-Komplexes sowie der Einbau des Perioticums in den Schädel bei Cetacea und Sirenia.

lare) mit einer großen Referenzmasse  $M2$  (= Perioticum) verbunden.  $M2$  ist bei den Cetaceen über 1000mal größer als  $M1$ , bei den Sirenia einige 100mal größer. Daher kann man die Referenzmasse  $M2$  als unbeweglich betrachten, im Verhältnis zu  $M1$ . Die Eigenfrequenz des Stapes (Abb. 12) hängt ab von der Härte der elastischen Verbindung, also der Federkonstante des Lig. annulare, sowie von der schwingenden Masse  $M1$ . Eine hohe Eigenfrequenz wird dadurch erreicht, daß die elastische Verbindung  $E$  eine große Federkonstante hat und die schwingende Masse  $M1$  gering ist. Die Federkonstante des Lig. annulare hängt ihrerseits ab:

- von der Insertionsfläche
- von der Breite des Spaltes zwischen Stapes und Perioticum
- von der Elastizität des Materials.

Die Federkonstante ist dabei um so größer, je größer die Insertionsfläche, je schmaler der Spalt, den das Lig. annulare überbrückt und je zugfester die Fasern des Lig. annulare sind.

Die Materialeigenschaften des Lig. annulare sind unbekannt, jedoch dürfte es sich um Kollagenfasern handeln. Die Breite des Spaltes ist bislang nicht genau bekannt. Nur bei *Tursiops* konnte sie bestimmt werden. Sie beträgt etwa  $15 \mu\text{m}$ , jedoch ist noch unklar, ob dieser Wert für den gesamten Umfang gilt. Da die Vertiefungen zu beiden Seiten des Lig. annulare bei *Tursiops* wie erwähnt etwa  $10 \mu\text{m}$  betragen, wird die Faserlänge im Lig. annulare zwischen  $15 \mu\text{m}$  und  $35 \mu\text{m}$  variieren. Von den Faktoren, welche die Federkonstante der Stapes-Verankerung bestimmen, ist folglich nur die Insertionsfläche genau bekannt. Um deren Einfluß auf die Hörfähigkeit zu diskutieren, werden im Folgenden die beiden anderen Parameter (Breite des Spaltes und Material des Lig. annulare) als gleich angesehen für alle untersuchten Arten.

Unter dieser vereinfachenden Annahme hängt die Eigenfrequenz des Stapes nur noch von der Insertionsfläche des Lig. annulare sowie von der Masse des Stapes ab. Abb. 9, 10 zeigen, daß die weitaus günstigste Relation beider Parameter bei den Delphinen auftritt. Bei allen drei Gruppen verschiebt sich das Verhältnis beider Werte so, daß mit zunehmender Größe eine Verschiebung der Eigenfrequenz des Stapes zu immer tieferen Frequenzen auftritt. Die in Abb. 10 dargestellten Nähe-

rungsgeraden zeigen demnach, wie durch Veränderung morphologischer Werte die Eigenfrequenz des Stapes variiert werden kann. Da diese etwa im Bereich größter Empfindlichkeit des Gehöres liegt, läßt sich auf die genannte Weise die Hörfähigkeit verändern.

Auf eine weitere Eigenschaft des Stapes-Komplexes soll kurz eingegangen werden. Modell-Untersuchungen ergaben (FLEISCHER 1974a), daß die Funktion des Musc. stapedius darin besteht, das Lig. annulare zu spannen und so die Härte dieser Feder zu vergrößern. Der Stapes-Komplex ist folglich als ein System mit veränderlicher Federkonstante anzusehen, was in Abb. 12 durch den Pfeil angedeutet ist. Der Muskel ist in der Lage, die Eigenfrequenz des Stapes nach oben zu verschieben.

Vergleicht man die hier dargestellten Resultate mit der Hörfähigkeit der entsprechenden Tiergruppe, so stellt man eine sehr gute Übereinstimmung fest. Für die Odontoceti gilt, daß sie die Fähigkeit zur Ultraschall-Orientierung besitzen, wobei die kleineren Arten offenbar höhere Frequenzen benützen. Aus der sehr großen Zahl von Untersuchungen sollen nur einige erwähnt sein: DUDOCK VAN HEEL (1962), KELLOGG (1965), BACKUS und SCHEVILL (1966), BUSNEL und DZIEDZIC (1966), JOHNSON (1966), NORRIS (1966), SCHEVILL und WATKINS (1966), CALDWELL und CALDWELL (1969), POULTER (1971), DIERCKS (1972), HALL und JOHNSON (1972), HERMAN und ARBEIT (1972), JACOBS und HALL (1972), MÖHL und ANDERSEN (1973) und EVANS (1973). Von den Mysticeti liegen leider keine Audiogramme vor, infolge bislang unüberwindlicher experimenteller Schwierigkeiten, jedoch sind deren Lautäußerungen oft untersucht worden. Da diese im Bereich von tiefen bis sehr tiefen Frequenzen liegen, gelten die Mysticeti allgemein als Spezialisten für tiefe Frequenzen. Eine Ultraschall-Orientierung wurde bei ihnen nicht festgestellt: SCHEVILL et al. (1964), PERKINS (1966), CUMMINGS et al. (1968), POULTER (1968), CUMMINGS und PHILIPPI (1970), CUMMINGS und THOMPSON (1971), PAYNE und McVAY (1971), WINN et al. (1971), CUMMINGS et al. (1972), BEAMISH und MITCHELL (1973). Lediglich BEAMISH und MITCHELL (1971) berichten über Laute im tiefen Ultraschall-Bereich „in Gegenwart eines Blauwales“. — Am spärlichsten sind die Daten über das Hörvermögen der Sirenia. Audiogramme liegen noch nicht vor, jedoch läuft derzeit ein Forschungsprogramm in Florida, das Audiogramme von *Manatus* liefern soll. Als einzige solide Untersuchung liegt SCHEVILL und WATKINS (1965) vor, die zeigt, daß die „Gesänge“ von *Manatus* im Hörbereich des Menschen liegen. Bei *Hydrodamalis* fehlen direkte Anhaltspunkte bezüglich der Hörfähigkeit.

Außer den physiologischen Daten bietet auch der Bau der Cochlea gute Anhaltspunkte für die Hörfähigkeit. Eine vergleichende Untersuchung der Feinstruktur der Cochlea (FLEISCHER 1976) ergab, daß die Mysticeti an die Perzeption von tiefen Tönen besonders angepaßt sind, ganz im Gegensatz zu den ebenfalls untersuchten Odontoceti. Wie bei der vorliegenden Untersuchung war zu beobachten, daß die Riesenformen jeder Gruppe an den jeweils tiefsten Frequenzbereich angepaßt sind. Das hängt z. T. damit zusammen, daß solche Tiere aufgrund des großen Abstandes zwischen ihren Gehörorganen, bereits mit tieferen Tönen denselben akustischen Trennwinkel erreichen, wie Kleinformen erst bei wesentlich höheren Frequenzen. Der Vorteil tiefer Töne ist die große Reichweite, was bei den Mysticeti von besonderer Bedeutung ist, da sie sich über große Entfernungen verständigen oder wenigstens wahrnehmen können.

Wie aus Abb. 12 ersichtlich, ist das Perioticum der Cetacea und Sirenia elastisch mit dem Schädel verbunden, es ist folglich mit letzterem nicht knöchern verwachsen. Bei den Sirenia sitzt das Perioticum in einer Höhlung des Squamosums, wie der Kopf eines Kugelgelenkes in der Gelenkpfanne. Beide sind nur durch eine dünne Knorpelschicht getrennt. Bei den Mysticeti ist die Anlagerungsfläche stark zerklüftet. Perioticum und Schädel sind auch bei ihnen nur durch einen verhältnismäßig schmalen Spalt

getrennt. Im Gegensatz dazu stehen die Odontoceti, bei denen das Gehörorgan durch ein dreidimensionales Netzwerk von Bändern an der Schädelbasis befestigt ist. Der Zweck dieser Einrichtung besteht darin, das Gehörorgan vom Schädel so zu isolieren, daß Schwingungen des letzteren nicht auf das Gehörorgan übertragen werden. Da es sich um eine Stabilisierung durch Trägheit handelt, ist um so mehr Masse erforderlich, je tiefer der hauptsächliche Hörbereich eines Tieres liegt. Aus diesem Grunde sind die Periotica besonders der Mysticeti so außerordentlich groß und schwer. Teilweise nimmt bei ihnen das Volumen des Labyrinthes weniger als  $1/1000$  des Perioticum-Volumens ein! Bei Delphinen läßt sich das Gehörorgan aufgrund des besseren Aufhangesystems und des weit im Ultraschallgebiet liegenden Haupt-Hörbereiches mit wesentlich weniger Masse stabilisieren.

Die bei den Cetacea zu beobachtende ungefähre Isometrie zwischen der Insertionsfläche des Lig. annulare und der Fläche der Fußplatte (Abb. 11) läßt sich nicht sicher deuten. Ob es sich um eine funktionell wichtige Werte-Relation handelt, muß offen bleiben. Die abweichenden Befunde an Sirenia harren noch der Erklärung.

Die oft zitierte Tatsache, daß Meeres-Säuger im allgemeinen schwerere Ossicula auditus besitzen, als terrestrische Arten vergleichbarer Größe, beruht darauf, daß eine Schallwelle im Wasser bei gleicher akustischer Energie einen Schalldruck ausübt, der 62mal größer ist als eine entsprechende Welle in Luft. Zudem ist das Impedanz-Verhältnis zwischen Wasser und dem schallaufnehmenden Körpergewebe sehr günstig, so daß unter Wasser ein größerer Teil der akustischen Energie aufgenommen werden kann, als in Luft. Mit anderen Worten: bei gleicher akustischer Energie steht unter Wasser eine wesentlich größere Kraft zum Antrieb des Mittelohres zur Verfügung, als in Luft.

So ziemlich das Gegenstück zu den Cetacea sind die an Niederfrequenzen angepaßten, terrestrischen Kleinsäuger. Die anatomische Präparation zeigt tatsächlich, daß z. B. bei *Talpa*, *Gerbillus*, *Microdipodops* und *Chinchilla* der Stapes extrem leicht gebaut ist. Zudem ist bei ihnen der Spalt zwischen Stapes und Fen. vestibuli relativ weit, und der Stapes läßt sich sehr leicht bewegen. Obwohl eine genauere Untersuchung noch aussteht, deutet das darauf hin, daß die für Cetacea und Sirenia gefundenen Beziehungen (Abb. 10) auch für terrestrische Säuger zutreffen.

#### Danksagungen

Untersuchungsmaterial wurde zur Verfügung gestellt von: Dr. S. ANDERSON, American Museum of Natural History, New York, Dr. F. BRAESTRUP, Univ. Zoologiske Museum, Kopenhagen, Dr. W. MARQUETTE, National Marine Fisheries Service, Seattle, Wash., Dr. J. MEAD, Smithsonian Institution, Washington, D. C., Dr. D. ODELL, Univ. of Miami, Florida, Dr. P. PURVES, British Museum of Natural History, London, Dr. P. VALENTIN-JENSEN, Univ. Zoologiske Museum, Kopenhagen. Die REM-Aufnahmen fertigte Frau R. KLETT an. Allen Genannten möchte ich hiermit meinen Dank zum Ausdruck bringen.

#### Zusammenfassung

Bearbeitet wurden insgesamt 18 Arten. Die Untersuchung mit dem Raster-Elektronenmikroskop ergab, daß die Insertionsfläche des Lig. annulare, sowohl am Stapes wie an der Fen. vestibuli, durch eine starke Oberflächenvergrößerung des Knochens charakterisiert ist. Die Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes wächst negativ allometrisch mit dem Gewicht des Stapes, und zwar bei Odontoceti, Mysticeti und Sirenia in unterschiedlicher Weise. Beziehungen zur Hörfähigkeit lassen sich aufzeigen: Hochfrequenz-Tiere (Delphine) haben leichte Stapedes mit relativ großer Insertionsfläche des Lig. annulare, Niederfrequenz-Tiere (Mysticeti und Sirenia) haben schwere Stapedes mit relativ kleiner Insertionsfläche. Bei den Cetacea wächst die Insertionsfläche des Lig. annulare am Stapes etwa isometrisch mit der Fläche der Stapes-Fußplatte.

## Summary

*On the anchoring system of the stapes in the ear of cetaceans and sirenians*

A total of 18 species has been examined. Studies with the scanning electron microscope revealed that there is a large increase in the surface of the bone where the annular ligament is attached to the stapes, as well as to the oval window. The area of insertion of the annular ligament to the stapes increases negatively allometrical, relative to the weight of the stapes.

These ratios show different patterns for Odontoceti, Mysticeti, and Sirenia. There are relations to the hearing capability: high-frequency animals (dolphins) have light stapes and relatively large areas of attachment of the annular ligament. Low-frequency animals, on the other hand (baleen whales and sirenians), have heavy stapes and relatively small attachments. In cetaceans the area of insertion of the annular ligament to the stapes increases about isometrically, relative to the area of the footplate.

## Literatur

- ANSON, B. J.; DONALDSON, J. A. (1973): Surgical anatomy of the temporal bone and ear. Philadelphia.
- BACKUS, R. H.; SCHEVILL, W. E. (1966): *Physeter* clicks. In: NORRIS, K. S. (Ed.), Whales, Dolphins, and Porpoises. 520—527. Berkeley and Los Angeles.
- BEAMISH, P.; MITCHELL, E. (1971): Ultrasonic sounds recorded in the presence of a blue whale, *Balaenoptera musculus*. Deep-Sea Research 18, 803—809.
- (1973) Short pulse length audio frequency sounds recorded in the presence of a minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*). Deep-Sea Research 20, 375—386.
- BEAUREGARD, H. (1894): Recherches sur l'appareil auditif chez les Mammifères. J. de l'anatomie et de la physiologie (Paris) 366—413.
- BÉKÉSY, G. v. (1942): Über die Schwingungen der Schneckenrennwand beim Präparat und Ohrenmodell. Akustische Z. (Leipzig) 7, 173—186.
- BOENNINGHAUS, G. (1904): Das Ohr des Zahnwales. Zool. Jb., Abt. Anat. 19, 189—360.
- BRUNNER, H. (1954): Attachment of the stapes to the oval window in man. Arch. Otolaryngol. 59, 18—29.
- BUSNEL, R. G.; DZIEDZIC, A. (1966): Acoustic signals of the pilot whale *Globicephala melana* and of the porpoises *Delphinus delphis* and *Phocaena phocaena*. In: NORRIS, K. S. (Ed.), Whales, Dolphins, and Porpoises. 607—646. Berkeley and Los Angeles.
- 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.
- CLAUDIUS, M. (1858): Physiologische Bemerkungen über das Gehörorgan der Cetaceen und das Labyrinth der Säugetiere. Kiel.
- (1867): Das Gehörorgan von *Rhytina stelleri*. Mém. Acad. Imp. Sciences St. Petersburg, 7<sup>e</sup> série, 11, 1—15.
- 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.; PHILIPPI, L. A. (1970): Whale phonations in repetitive stanzas. Naval Undersea Center Technical Paper 196, 1—4. San Diego.
- CUMMINGS, W. C.; THOMPSON, P. O. (1971): Underwater sounds from the blue whale, *Balaenoptera musculus*. J. Acoust. Soc. Amer. 50, 1193—1198.
- CUMMINGS, W. C.; FISH, J. F.; THOMPSON, P. O. (1972): Sound production and other behavior of southern right whales, *Eubalaena glacialis*. Transactions San Diego Soc. Nat. Hist. 17, 1—14.
- DAVIES, D. V. (1948): A note on the articulations of the auditory ossicles and related structures. J. Laryngol. Otol. (London) 62, 533—536.
- 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.
- DORAN, A. (1878): Morphology of mammalian ossicula auditus. Trans. Linnean Soc. London, 2 Ser. 1, Zool. 371—497.
- 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.
- EYSELL, A. (1870): Beiträge zur Anatomie des Steigbügels und seiner Verbindungen. Arch. Ohrenheilkunde (Würzburg) 5, 237—249.
- FLEISCHER, G. (1973a): Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschließlich des Menschen. Säugetierkundl. Mitt. 21, 131—239.
- (1973 b): On structure and function of the middle ear in the bottle-nosed dolphin (*Tur-*

- siops truncatus*). Proc. 9th Ann. Conf. on Biol. Sonar and Diving Mammals (Menlo Park, Cal.) 137—179.
- (1974 a): Structural analysis of the tympanicum complex in the bottle-nosed dolphin (*Tursiops truncatus*). J. Auditory Res. (im Druck).
- (1974 b): On a mechanical model of a bat's middle ear. J. Auditory Res., Suppl. 3, 1—76.
- (1975): Über das spezialisierte Gehörorgan von *Kogia breviceps* (Odontoceti). Z. Säugetierkunde 40, 89—102.
- (1976): Hearing in extinct cetaceans as determined by cochlear structure. J. Paleontology 50, 133—152.
- FRASER, F.; PURVES, P. (1954): Hearing in cetaceans. Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Zool. 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.
- FREY, H. (1911): Vergleichend-anatomische Studien über die Hammer-Amboß Verbindung der Säuger. Anat. Hefte, 1. Abt., 44, 363—437.
- GIRAUD-SAUVEUR, D. (1969): Recherches biophysiques sur les osselets des cétacés. Mammalia 33, 285—340.
- GLANINGER, J. (1961): Untersuchungen zur Festigkeit der Gehörknöchelchen und ihrer Gelenke. Monatsschr. f. Ohrenheilk. und Laryngo-Rhinologie (Wien) 95, 353—375.
- HALL, J. D.; JOHNSON, C. S. (1972): Auditory thresholds of a killer whale, *Orcinus orca*, L. J. Acoust. Soc. Amer. 51, 515—517.
- HENSON, O. (1961): Some morphological and functional aspects of certain structures of the middle ear in bats and insectivores. Univ. Kansas Science Bull. 42, 151—265.
- HERMAN, L. M.; ARBEIT, W. R. (1972): Frequency difference limens in the bottlenose dolphin: 1—70 KC/s. J. Auditory Res. 12, 109—120.
- HINCHCLIFFE, R.; PYE, A. (1968): Variations in the middle ear of the Mammalia. J. Zool. (London) 157, 277—288.
- HYRTL, J. (1844): Vergleichend anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugetiere. Prag.
- JACOBS, W. D.; 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, W. N. (Ed.), 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. Scientific Repts Whales Res. Inst. (Tokyo) 25, 1—103.
- KELLOGG, W. (1965): Porpoises and sonar. Chicago—London.
- KOBAYASHI, M. (1955): The articulations of the auditory ossicles and their ligaments of various species of mammalian animals. Hiroshima J. Med. Sci. 4, 319—349.
- KOBRÁK, H. G. (1948): Construction material of the sound conduction system of the human ear. J. Acoust. Soc. Amer. 20, 125—130.
- 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., Ed., (1966): Whales, Dolphins, and Porpoises. Berkeley and Los Angeles.
- PAYNE, R. S.; McVAY, S. (1971): Songs of humpback whales. Science 173, 585—597.
- PERKINS, P. J. (1966): Communication sounds of finback whales. Norsk Hvalfangst Tidende (Sandefjord) 55, 199—200.
- PERKINS, P. J.; FISH, M. P.; MOWBRAY, W. H. (1966): Underwater communication sounds of the sperm whale. Ibid. 55, 225—228.
- POULTER, T. C. (1968): Vocalization of the gray whales in Laguna Ojo de Liebre (Scammon's lagoon) Baja California, Mexico. Ibid. 57, 53—62.
- (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.; UTRECHT VAN, W. (1963): The anatomy and function of the ear of the bottle-nosed dolphin, *Tursiops truncatus*. Beaufortia (Amsterdam) 9, 241—256.
- (1966): Anatomy and physiology of the outer and middle ear in cetaceans. In: NORRIS, K. S. (Ed.), Whales, Dolphins, and Porpoises. 320—376. Berkeley and Los Angeles.
- PYE, A.; HINCHCLIFFE, R. (1968): Structural variations in the mammalian middle ear. Medical and Biological Illustration (London) 18, 122—127.
- RAMPRASHAD, F.; COREY, S.; RONALD, K. (1972): Anatomy of the seal's ear (*Pagophilus groenlandicus*). In: HARRISON, R. J. (Ed.), Functional Anatomy of Marine Mammals. 263—306. London and New York.

- REPENNING, C. A. (1972): Underwater hearing in seals: functional morphology. *Ibid.* 307 bis 331.
- REYSENBACH DE HAAN, F. W. (1957): Hearing in whales. *Acta Oto-Laryngologica*, Suppl. 134, 1—114.
- ROBINEAU, D. (1965): Les osselets de l'ouïe de la Rhytine. *Mammalia* 29, 412—425.
- SCHEVILL, W. E.; WATKINS, W. A.; BACKUS, R. H. (1964): The 20-cycle signals and *Balaenoptera* (fin whales). In: TAVOLGA, W. N. (Ed.), *Marine Bio-Acoustics*. 1, 147—152. New York.
- (1965): Underwater calls of *Trichechus* (manatee). *Nature* 205, 373—374.
- (1966): Sound structure and directionality in *Orcinus* (killer whale). *Zoologica* 51, 71—76.
- WEBSTER, D. (1961): The ear apparatus of the kangaroo rat, *Dipodomys*. *Amer. J. Anat.* 108, 123—147.
- WERNER, C. F. (1960): Das Gehörorgan der Wirbeltiere und des Menschen. Leipzig.
- WEVER, E. G.; McCORMICK, J. G.; PALIN, J.; RIDGWAY, S. H. (1971): The cochlea of the dolphin, *Tursiops truncatus*: General morphology. *Proc. National Acad. Sciences (Washington, D. C.)* 68, 2381—2385.
- 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.
- WOLFF, D.; BELLUCCI, R. J.; EGGSTON, A. A. (1971): Surgical and microscopic anatomy of the temporal bone. New York.
- 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, im Umweltbundesamt, Bismarckplatz 1, D-1000 Berlin 33

## Bemerkung zur Arbeit von R. Brownell „Taxonomic status of the dolphin *Stenopontistes zambezicus* Miranda-Ribeiro, 1936“

Von G. PILLERI und M. GIHR

Hirnanatomisches Institut der Universität Bern, Ostermundigen, Schweiz

Eingang des Ms. 24. 7. 1975

In der oben erwähnten Arbeit versucht BROWNELL zu beweisen, daß *Stenopontistes zambezicus* synonym mit *Sousa plumbea* ist. Er führt dazu die allgemeine Form des Schädels und die biometrischen Vergleiche mit den von PILLERI und GIHR (1972a) und TRUE (1889) für *S. plumbea* angegebenen Schädelmaße an. Das mag in sehr beschränktem Grade stimmen, obwohl eine rein osteologische quantitative Taxonomie gerade bei Cetaceen und speziell bei der Gattung *Sousa* ohne die Heranziehung äußerer Körpermerkmale fragwürdig bleibt (PILLERI und GIHR 1972a). Bei dem heutigen Stand der Kenntnisse kann man u. E. rein osteologisch nicht behaupten, daß der Schädel von *Stenopontistes zambezicus* z. B. auch eine *Sousa lentiginosa* sein könnte, nachdem sowohl die Form des Schädels als auch die Maße von *plumbea* und *lentiginosa* beinahe identisch sind.

# 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: 1975

Band/Volume: [41](#)

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

Artikel/Article: [Über die Verankerung des Stapes im Ohr der Cetacea und Sirenia 304-317](#)