

SAMENVATTING EN CONCLUSIES.

„All our present guesses are likely to prove a but very pale shadow of the real thing”.

F. Hoyle.

Nature of the Universe.

De Cetacea, speciaal de Odontoceti, moeten over een efficient en zeer gedifferentieerd gehoororgaan beschikken.

Ons onderzoek heeft zich bezig gehouden met de vragen:

1. hoe is het mechanisme van de geluidstransmissie naar het binnenoor;
2. in welke orde ligt het maximale frequentiebereik van hun gehoor;
3. wat is de betekenis van de gehoorzin voor deze diergroep?

Het uiteindelijke doel van de oplossing van deze vragen was een dieper inzicht te krijgen in de gehoorzin in het algemeen, hetgeen de kennis van de gehoorzin bij de mens moet verrijken.

In hoofdstuk I wordt een inleiding tot de problemen gegeven en een overzicht over de reeds gedane onderzoeken aangaande het walvisoor met de daaraan verbonden conclusies. De Nederlander PETRUS CAMPER wordt hierin als eerste onderzoeker van het walvisoor als zintuigorgaan genoemd.

Hoofdstuk II bevat eerst een verkort systematisch overzicht over het dierenrijk, in casu over de vertebraten, met het doel de onderlinge verhoudingen van de in dit werk genoemde en onderzochte dieren in het algemeen, en van de walvissen in het bijzonder, duidelijk te maken.

Vervolgens wordt in het kort ingegaan op de biologie van de wal-

vissen, althans in zoverre deze verband houdt met de gehoorzin. Tenslotte wordt wat uitgebreider gesproken over het stemvermogen van de Cetacea waarbij, wat dit betreft, deze diergroep met de Microchiroptera vergeleken wordt.

In hoofdstuk III wordt, ook op grond van eigen onderzoeken, de anatomie van het gehoororgaan der walvissen beschreven. Hierbij wordt vooral op de functionele anatomie de nadruk gelegd. Er is hierbij uitgegaan van het gehoororgaan van de Odontoceti. Alleen daar waar het principiële afwijkt van dat van de Mystacoceti wordt ook dit laatste beschreven. Hierbij kwamen wij tot de volgende conclusies:

De Cetacea bezitten een gehoororgaan zoals dit gevonden wordt bij de andere zoogdieren, maar dat, wat de details betreft, in elk opzicht walvisachtig te noemen is.

Men ziet dit gemanifesteerd in de volgende eigenaardigheden:

1. De afwezigheid van een oorschelp.
2. Een dichte of nauwelijks open uitwendige gehoorgang.
3. Het tot ligament of conus geworden trommelvlies dat hier de enige verbinding vormt tussen de gehoorgang en de
4. absoluut gezien, kleine, doch relatief massieve, stijf synostotisch met de bulla verbonden hamer.
5. De kleine, maar plompe en relatief zware, overige gehoorbeentjes.
6. De stijve verbinding van de stapes in het ovale venster.
7. De opzwellbare slijmvliesplooien in het cavum tympani.
8. De typische door lucht, in casu schuim, geïsoleerde ophanging van het petrotympanicum, dat zelf weer
9. bijzonder zwaar is en van geheel andere botstructuur dan de overige walvisbeenderen.
10. De enorme cochlea ten opzichte van het bijzonder kleine vestibulaire deel van het labyrinth.
11. De benige lamina spiralis secundaria in de cochlea en tenslotte
12. de tot allergrootste hersenzenuw van het dierenrijk uitgegroeide nervus octavus, waarvan
13. de nervus cochlearis verreweg het grootste deel uitmaakt.

De wijze waarop, naar wij menen, het gehoor van de walvis moet functioneren wordt uiteengezet in hoofdstuk IV. Dit wordt allereerst gedaan op grond van de anatomische gegevens uit hoofdstuk III. Vervolgens worden de conclusies mede opgebouwd uit gegevens van phylogenetische en vergelijkend anatomische aard. Tenslotte worden zij getoetst aan enige fysisch-acoustische experimenten die enerzijds met dood, vers walvismateriaal genomen werden en anderzijds de levende mens als object hadden.

Hieruit kwamen de volgende resultaten naar voren:

1. De verdwijning van de oorschelp en de rudimentatie van de uitwendige gehoorgang vinden hun oorzaak in het feit dat hun functionele taak verloren is gegaan. Hun aanwezigheid zou bovendien de dieren alleen tot nadeel strekken.
2. De kleine, benige en met lucht omgeven gehoorgang van de bulla („Schalltrichter“ van BOENNINGHAUS) vangt het geluid onder water op, verzamelt het en voert het de trommelconus toe.
3. De trommelconus der Odontoceti of het analoge trommelligament der Mystacoceti vormen met hun aansluiting naar lateraal op de uitwendige gehoorgang en naar mediaal op het manubrium mallei, de voortzetting van de „Schalltrichter“ in het middenoor. Zij geleiden het geluid en concentreren het op het manubrium.
4. De met schuim gevulde luchtholten om en in het petrotympanicum, welke met de tuba in verbinding staan, vormen de acoustische isolatie van het gehele gehoororgaan. Deze isolatie is een conditio sine qua non voor de gehoorzin van de walvis, mede in verband met zijn vermogen tot richting horen.
5. De mogelijkheid tot opzwellen van het sinus slijmvlies en het corpus cavernosum tympanicum is een voorziening voor de drukregeling in en om het middenoor bij het duiken.
6. De geankyloseerde ophanging van het middenoorsysteem dat daardoor zeer stijf is en de plompe, relatief zeer zware uitvoering van de gehoorbeentjes zijn een absolute voorwaarde voor een transmissie-systeem dat aangepast moet zijn aan geluid in water en dat tevens hoge frequenties moet kunnen doorlaten.
7. De buitengewoon grote massa van het petrotympanicum is een noodzakelijkheid omdat hieromheen de walvis, aangedreven door onderwatergeluid, trilt.

8. De zowel absoluut als relatief kleine afmetingen van het vestibulaire apparaat zijn alleen begrijpelijk wanneer men bedenkt dat het gehele petrotympanicum zo massaal mogelijk (zo min mogelijk uitgehold) moet zijn. De functie van dit apparaat boet hierdoor evenwel geheel niet aan kwaliteit in.
9. Het verschil in ophangstijfheid van het gehoorbot bij de verschillende walvissoorten is een uiting van de afhankelijkheid van de functionele relatie tussen stijfheid van ophanging van dit bot en de massa van het petrotympanicum in de reeks der walvisachtigen.

Naast deze conclusies, die het gehoor van de walvissen direct aangaan, komen wij nog tot de volgende, die het gehoor als zodanig bij alle zoogdieren aangaat, te weten: de constructie van het middenoorsysteem heeft zich bij de Mammalia zo gedifferentieerd van die bij de lagere Vertebrata, dat de traagheidsbeengleiding zoveel als mogelijk geëlimineerd wordt (BARANY).

De mate van stijfheid van de ophanging der middenoorbeentjes, bepaald vooral door de wijze van bevestiging van de malleus aan het tympanicum en de stapes in het ovale venster, alsook de grootte van de totale massa der gehoorbeentjes varieert sterk bij de zoogdieren onderling. Hoe stijver deze ophanging is, hoe hoger het dier hoort. Speciaal bij landzoogdieren moet daarbij de massa zo klein mogelijk gehouden worden. Tenslotte wordt als mogelijk verondersteld dat door middel van de middenoorspiertjes elk dier de stijfheid van zijn middenoorsysteem reflectoir naar behoefte kan regelen. Deze regeling zou vooral voor de perceptie van hoge tonen van belang zijn.

Tot slot wordt in hoofdstuk V door vergelijkend histologisch onderzoek aan de cochlea van een tandwalvis, vleermuis, muis, kat en mens, nader ingegaan op de mogelijkheden die het binnenoor van de walvis als perceptieorgaan biedt. Wij menen op grond hiervan te mogen aannemen dat de Cetacea — en van deze diergroep de Odontoceti zeker — ultrasonore geluiden kunnen horen en dat hun frequentiebereik naar de hoge frequenties toe wellicht nog hoger reikt dan dat van de Microchiroptera.

Hoofdstuk V wordt afgesloten met een vergelijkend anatomisch onderzoek over het centraal acoustisch systeem der Cetacea. De gegevens uit dit laatste onderzoek maken het in hoge mate waarschijnlijk dat de Odontoceti hun gehoorzin op een zeer bijzondere

wijze gebruiken en wel analoog aan de manier waarop de Microchiroptera dit doen („Sonar” systeem).

Conclusies.

- I. De anatomische bouw van het walvisoor wijst erop dat deze dieren het geluid uitsluitend via het middenoor percipiëren. Een geluidsgeleiding naar het binnenoor via de schedel moet dan ook functioneel als uitgeschakeld beschouwd worden.
- II. Door de onder I genoemde bouw van het gehoororgaan worden richtingbepaling en localisatie van geluid onder water voor de Cetacea mogelijk.
- III. Men kan het petrotympanicum met zijn ophanging aan de walvisschedel beschouwen als een aangedreven slingersysteem. Het wordt aangedreven doordat de schedel (het ophangpunt) gaat trillen onder invloed van de geluidsgolven in water. Het gedrag van het via zijn ophanging aangedreven petrotympanicum (de aangedreven massa) hangt ten sterkste af van de frequentie van de opgedwongen trilling (pag. 85 fig. 29).
- IV. De zowel absoluut als relatief zeer kleine afmetingen van het vestibulaire deel van het walvislabyrinth zijn een functionele noodzaak voor de ontplooiing van de bijzonder ontwikkelde gehoorzin. Aan de functie van het vestibulaire apparaat behoeven deze kleine afmetingen in het geheel geen afbreuk te doen.
- V. Zowel de bouw van het middenoor als die van het binnenoor maken het aannemelijk dat het gehoororgaan der walvissen speciaal gedifferentieerd is voor het horen van ultrasonore frequenties. Een vergaande analogie in de anatomische bouw van het walvis midden- en binnenoor met dat van andere zoogdieren waarvan bekend is dat zij ultrasonore frequenties kunnen waarnemen, versterkt deze mening, vooral de analogie met het gehoororgaan van Microchiroptera is opvallend.
- VI. Het buitengewoon sterk ontwikkelde centrale acoustische systeem wijst erop dat het gehoor bij de Odontoceti — in mindere mate ook bij de Mystacoceti — een zeer belangrijke rol speelt o.a. bij de oriëntatie. Ook hierin is de analogie met de Microchiroptera treffend.