

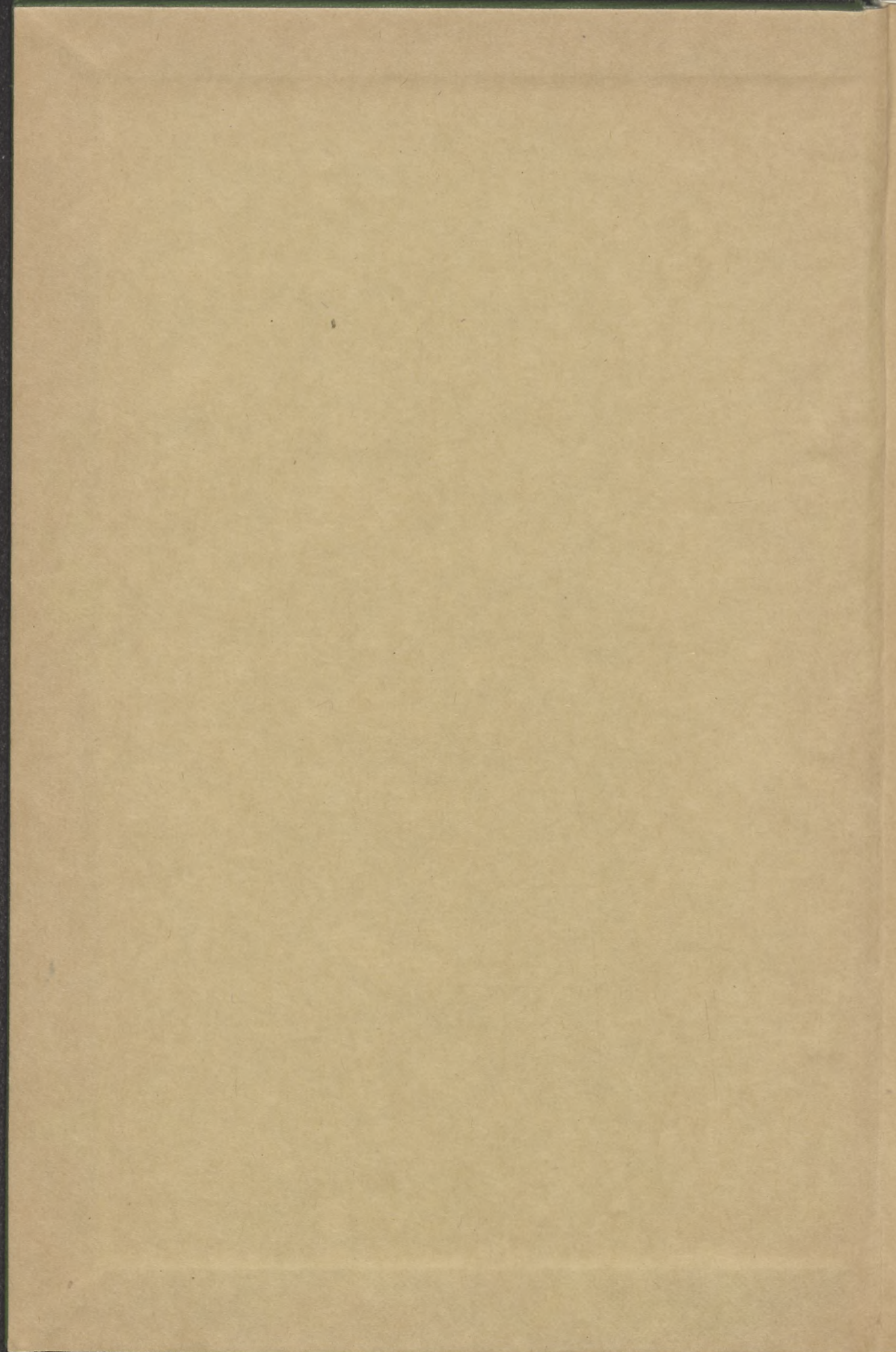
A. qu. 192, 1956

DE CETI AUDITU

OVER DE GEHOORZIN BIJ DE WALVISSSEN

(WITH A SUMMARY IN ENGLISH)

F. W. REYSENBACH DE HAAN



UNIVERSITEITSBIBLIOTHEEK UTRECHT



3986 3307

DE CETI AUDITU

OVER DE ONKNOSEN EN DE WALVISSEN

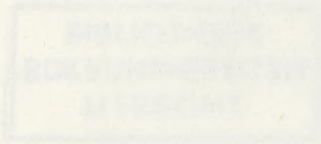
DOOR A. J. VAN DER WOUDE

INLEIDING

TER VERBODING VAN DE WAARDE VAN DE DIEREN IN DE
GENEESKUNDE EN ALLE DE WERKEN VAN DE TOEGANGELIJKE
OF GEZAG VAN DE TOEGANGELIJKE OF GEZAG VAN DE TOEGANGELIJKE
HETGEEN IN DE TOEGANGELIJKE OF GEZAG VAN DE TOEGANGELIJKE
KUNDE, WILKE
VERSTREKT
DER GEZAG VAN DE TOEGANGELIJKE OF GEZAG VAN DE TOEGANGELIJKE
IN HET JAAR 1864

DE CETI AUDITU

FREDERIK WILHELM ARNDT VAN DER WOUDE



DRUCKERIJ VAN DE WOUDE & ZONNEN - UTRECHT

STICHA 1715 80

STICHA 1715 80
STICHA 1715 80
STICHA 1715 80

91c.

Diss Utrecht 1956

DE CETI AUDITU

OVER DE GEHOORZIN BIJ DE WALVISSEN

(WITH A SUMMARY IN ENGLISH)

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD VAN DOCTOR IN DE
GENEESKUNDE AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT,
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS DR CHR. P. RAVEN,
HOGLERAAR IN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUUR-
KUNDE, VOLGENS BESLUIT VAN DE SENAAAT DER UNI-
VERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT
DER GENEESKUNDE TE VERDEDIGEN OP DINSDAG
29 MEI 1956 DES NAMIDDAGS TE 4 UUR

DOOR

FREDERIK WILLEM REYSENBACH DE HAAN

GEBOREN TE NIJMEGEN

**BIBLIOTHEEK
RIJKSUNIVERSITEIT
UTRECHT**

1956

DRUKKERIJ Fa. SCHOTANUS & JENS — UTRECHT

DE CETI AUDITU

OVER DE GEHOORZAMHEID VAN DE WALVISSEN

(WITH A SUMMARY IN ENGLISH)

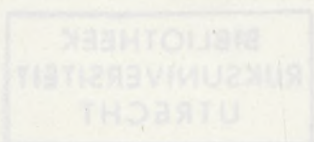
PROFFESORSHIP

TER VERRIJNING VAN HET GEDAGTE VAN DOCTOR IN DE
GENEESKUNDE AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT
OP GEZAG VAN DE RECTOR-MAGISTRUS DR. P. HAVEMAN
NOODLOOZBAAR IN DE FACULTEIT DER WET EN NATUUR
KUNDE VOLGENS BESLUIT VAN DE SENAAT DER ZEL-
VEREENDE PROMOTOR: PROF. DR. A. A. J. VAN EGMOND
DER GENEESKUNDE TE VERWIJZEN OP DINGDAG
23 MEI 1892 DES NAAMDOORZETTER FUCHS

1892

FREDERIK WILLEM REYSCHBACH DE HAAR

LEZENDEN DE RECTOR



ADRES VAN DE PROMOVEDUS: PROF. LEONHARD FUCHSLAAN 9, UTRECHT

en ik altoos een bijzonder behagen scheppe, wanneer
mij de ervaring leert, dat het Opperwezen zoms-
gelijke dingen zoo ongemein verschillend en altoos met
evengroote volmaaktheid, wel verigt van hare einden
bewerkt.

Peter Camper.

Verhandeling over het gelooft van
den Kerkeliek of Pex-Waard.

*Aan mijn Ouders
Aan Karen*

VOORWOORD.

Het tot stand komen van dit geschrift heeft mij de liefdevolle gezindheid allen te danken die het mijn wetenschappelijke vorming hebben bijgedragen.

Althans gaaf daarbij mijn gedachten aan van U. vereernde aandacht, en weder van het Streekt Comité van Haarlem.

Uw dezentende invloed maakte in mij meer het gevoel de belangstelling voor dit wetenschappelijk werk.

Ik volg mij oetrouw, dat die belangstelling zich steeds verplaatst in een studie in de Geneeskunde aan de Rijk-Universiteit te Groningen. Met de overtuiging dat ook van U. Onaf Hoogleraren, Hoogleraren, Lectoren en Docenten van deze Universiteit de belangstelling zal voortduren.

„en ik altoos een bijzonder behaagen scheppe, wanneer mij de ervaarenheid leert, dat het Opperwezen soortgelijke dingen zoo oneindig verschillend, en altoos met evengroote volmaaktheid, ten opzigt van haare eindens, bewerkt.”

Petrus Camper.

Verhandeling over het gehoor van den Cachelot of Pot-Walvisch.

De waare belangstelling, die ik ondervond, als van de voor megenomen, die ik mij verstaende voor de onderzoekten van het gehoor, maakte mij gewillig, ik ben U voor dit alles in hoge mate dankbaar.

Hoogerevende Signet, onder Uw grote bereidheid mij te willen laten op het gebied der wetenschappen, Uw dezentende en directe aandacht en de hoop die U mij verstaende bij het verkrijgen van onderzoekingsmaterieel, waer ik onderzoek met goed resultaat gewent, Gedeert dank ben ik U daarvan verschuldigd.

Gedreede Revere, Uij zij mij niet Uw belangstelling, leende op het gebied van de wetenschappen, wetenschappelijke wetenschappen, want Uw bereidheid in het aanbrengen van het behoudende en Uw belang in het wetenschappelijk onderzoek, van wetenschappelijke wetenschappen, Mijn grote dankbaarheid past niet aan U, die over de belangstelling, mijn wetenschappelijke wetenschappen, Gedeert dank ben ik U van de belangstelling, want ik ben die ik in de wetenschappelijke wetenschappen, Gedeert dank ben ik U van de belangstelling, want ik ben die ik in de wetenschappelijke wetenschappen.

Zeggenende de Wit, Uw belangstelling voor en aandacht tot dit onderzoek, dat ik niet licht verstaen.

De wijze waarop U mij aanbrengen het dank is Uw en grote leende en wetenschappelijke wetenschappen, want ik ben die ik in de wetenschappelijke wetenschappen, Gedeert dank ben ik U van de belangstelling, want ik ben die ik in de wetenschappelijke wetenschappen.

VOORWOORD.

Het tot stand komen van dit proefschrift biedt mij de welkome gelegenheid allen te danken die tot mijn wetenschappelijke vorming hebben bijgedragen.

Allereerst gaan daarbij mijn gedachten uit naar U, zeergeleerde Spoelder, oud-rector van het Stedelijk Gymnasium te Haarlem.

Uw bezielende invloed maakte in mij voor het eerst de belangstelling voor de wetenschap wakker.

Ik prijs mij gelukkig, dat die belangstelling zich mocht ontplooiën in een studie in de Geneeskunde aan de Rijks-Universiteit te Groningen. Het is vervolgens dan ook naar U, Oud Hoogleraren, Hoogleraren, Lectoren en Docenten van deze Universiteit, dat mijn grote erkentelijkheid uitgaat voor het genoten onderricht.

Dat ik gedurende mijn studie tevens lid heb kunnen zijn van het Groninger Studenten Corps „Vindicat atque Polit” heeft niet weinig tot de voltooiing van mijn academische vorming bijgedragen.

Hooggeleerde van Egmond, Hooggeachte Promotor, dat U mij de gelegenheid hebt willen geven, mij onder Uw leiding te bekwamen in de Oor-, Neus- en Keelheilkunde, zal ik altijd als een bijzonder voorrecht beschouwen. Uw wijsheid, kennis en ervaring vormen even zovele bronnen waaruit ik mag putten. Het is daarbij Uw brede kijk op de geneeskunde die mijn grote bewondering heeft. In Uw persoonlijkheid vindt de bijzondere sfeer van uw kliniek zijn oorsprong.

De warme belangstelling, die ik ondervond, als ook de vele mogelijkheden, die U mij verleende voor dit onderzoek zijn een zeer grote stimulans voor mij geweest. Ik ben U voor dit alles in hoge mate dankbaar.

Hooggeleerde Slijper, zonder Uw grote bereidheid mij te willen inleiden op het gebied der cetologie, Uw deskundige en directe adviezen en de hulp die U mij verleende bij het verkrijgen van onderzoekingsmateriaal, ware dit onderzoek niet goed mogelijk geweest. Grote dank ben ik U daarvoor verschuldigd.

Geleerde Broers, Gij zijt mij met Uw buitengewone kennis op het gebied van de anatomie, zoölogie en vergelijkende anatomie, naast Uw kundigheid in het hanteren van het ontleedmes en Uw kunst in het voeren van de tekenstift, van onschatbare waarde geweest. Mijn grote dankbaarheid gaat ook naar U uit voor de nauwgezette wijze waarop Gij het manuscript hebt willen becritiseren. Zeer erkentelijk ben ik bovendien voor het feit dat ik in dit proefschrift nog ongepubliceerde tekeningen van U heb mogen gebruiken.

Zeergeleerde de Wit, Uw belangstelling voor en stimulatie tot dit onderzoek zal ik niet licht vergeten.

De wijze waarop Gij ons assistenten laat delen in Uw zo grote kennis en vaardigheid, mag als zeer bijzonder gekenmerkt worden. Voor de moeite die U zich getroost hebt bij het bewerken van dit onderzoek kan ik U niet genoeg danken.

Geleerde Groen, Uw veelomvattende kennis, Uw kritische geest en belangstelling zijn voor het tot stand komen van dit proefschrift van zeer grote waarde geweest. De onder Uw leiding gevormde inzichten in de audiologie zijn, naast de mogelijkheden en de hulp die mij gegeven werden tijdens mijn stage op Uw afdeling, eveneens bepalend geweest voor belangrijke delen van dit onderzoek.

Geleerde Tolk, Uw hulp en altijd weer even grote bereidheid mij bij te staan en voor te lichten op gebieden die de medicus veelal met enige huivering betreedt, zijn voor mij een werkelijk zeer grote steun geweest.

Geleerde Sedee, de wijze waarop Gij mijn aandacht gericht hebt op de Oor-, Neus- en Keelheelkunde, de grote bereidheid die Gij steeds weer toont om te willen helpen, alsmede Uw belangstelling ook in dit onderzoek, zal ik me altijd blijven herinneren.

De Koninklijke Marine, met name Ltz II van Win en de Rijks Verdedigings Organisatie, met name de Ingenieurs Rijnja en Plomp dank ik ten zeerste voor de prettige, efficiënte en nauwgezette medewerking.

De leiding van de Werkgroep Walvisonderzoek T.N.O., de Heer van Utrecht, betuig ik mijn dank voor de hulp die hij mij heeft willen verlenen.

Mede-assistenten ook naar U gaat mijn dankbaarheid uit. Uw interesse en vooral ook medewerking maakte de uitvoering van dit onderzoek veel lichter. Met name wil ik U, geleerde Frederikse bedanken voor het vele en mooie werk op foto-technisch gebied, dat Gij voor mij hebt willen verrichten.

U, Mevrouw Kooper en U, Heer Laursen zeg ik van harte dank voor de vele moeite die U gedaan heeft om mij aan uiterst waardevol onderzoekingsmateriaal te helpen.

Geleerde de Groot, beste Pedro, Gij waart het die het begin van dit onderzoek mogelijk maakte en begeleidde. Mocht het uiteindelijk resultaat van dit onderzoek iets van dit zo voortreffelijke begin in zich hebben, dan zou dat een reden te meer tot dankbaarheid wezen.

Waarde van Rossum en Boin, voor de hulp die ik van U ontvangen mocht, ben ik U ten zeerste erkentelijk.

De dames, Mejuffrouw Reit en Mevrouw Willemse-van Wees dank ik hartelijk voor de moeite, die zij genomen hebben om mijn manuscript voor de drukker gereed te maken.

Waarde Wolckers, ook U betuig ik mijn erkentelijkheid voor de wijze waarop Gij de grafieken hebt verzorgd.

Moge tenslotte een ieder, die bij het tot stand komen van dit proefschrift op enigerlei wijze geholpen heeft en die niet met name in de voorgaande regels genoemd is, er van overtuigd zijn dat de medewerking door mij naar waarde geschat is.

INHOUD

HOOFDSTUK I.

	Blz.
Inleiding	13

HOOFDSTUK II.

Algemene systematische en biologische oriëntering	21
---	----

HOOFDSTUK III.

Anatomie van het gehoororgaan bij de Cetacea	39
A. Porus acusticus externus	39
B. Meatus acusticus externus (uitwendige gehoorgang)	40
C. Middenoor en omgeving	46
I. Algemeen overzicht	46
II. De tuba pharyngotympanica	51
III. Het os petrotympanicum (tymano-petromastoid)	53
IV. Het corpus cavernosum tympanicum	56
V. Het cavum tympani en middenoorsysteem	57
D. Het binnenoor	61
E. Resumé	63

HOOFDSTUK IV.

Functiemodus van het gehoororgaan bij de Cetacea	65
A. Inleiding. Vergelijkende physiologie en evolutie van het gehoororgaan	65
B. De functie van de gehoorgang	70
C. Beschouwingen over de functie van het zoogdierengehoor onder water	74
D. De aanpassing van het walvisgehoor aan het water	81
a. de functie van het petrotympanicum	81
b. de functie van de gehoorbeentjes	88
c. de functie van de middenoorspijeren	96
d. gedragingen van het menselijk oor onder water	104
E. Resumé	108

HOOFDSTUK V.

	Blz.
De ductus cochlearis en het centraal acoustische systeem der Cetacea	111
A. De ductus cochlearis	113
B. Het centrale acoustische systeem	129
Samenvatting en conclusies	140
Epiloog	145
Summary and conclusions	147
Postscript	152
Lijst van geraadpleegde literatuur	154

HOOFDSTUK I

INLEIDING.

*„Delphinum audire manifestum est; nam et cantu
mulcentur et capiuntur attoniti sono; quam audiant,
mirum”.*

Plinius.

Naturalis Historia

De orde der walvissen, die onder zijn soorten de grootste dieren telt die ooit geleefd hebben, als ook kleinere, die door hun sierlijkheid van vorm en voortbeweging de aandacht trekken, zal ongetwijfeld van de oudste tijden af de verbeelding en onderzoekingslust van de mens geprikkeld hebben.

Bewijzen hiervoor vinden wij pas, in hetgeen oude pelagische beschavingen en zeevarende volken ons hierover berichten; dat deze bijzondere diergroep hun aandacht heeft getrokken is geen wonder, wanneer men bedenkt welk een indruk deze nu nog op de hedendaagse zeeman maakt.

De Kretensische beschaving maakte reeds een dankbaar gebruik van de sierlijke vorm van de dolfijn — een vrij kleine, veelvuldig voorkomende vertegenwoordiger van deze dieren — om deze als motief te gebruiken op vaas- en muurschilderingen. Er is een voorstelling hiervan bekend, die geschat wordt ruim 3.000 jaar voor Christus gemaakt te zijn.

In de Bijbel komt ook, zij het zeer vaag, tot uiting dat het bestaan van deze waterbewoners de mens van die dagen niet ontgaan is. Bij de Etrusken (\pm 500 jaar voor Christus) ontmoeten wij ze in fraaie afbeeldingen; maar het is pas met de Griekse beschaving dat wij iets meer te weten komen over de voorstellingen die de toenmalige mens zich van deze dieren vormde, omdat de oude Griek niet alleen in beeld, doch ook in voor ons begrijpelijk schrift, hiervan heeft getuigd.

Odysseus (\pm 900 jaar voor Christus) draagt de dolfijn in zijn

wapen en heeft als epitheton ornans de bijnaam „δελφινόσημος” (RABINOVITCH, volgens PLUTARCHUS in STESICHOROS).

Pindarus (522—422 jaar voor Christus) weet ons te vertellen, dat de dolfijn niet alleen de zee lief heeft, zoals de Griek, maar ook de muziek, die hem uit de diepten der zee te voorschijn kan lokken, terwijl vooral het geluid van de fluit en de tonen van de lier hem behagen.

Herodotus (484—424 jaar voor Christus) geeft ons de sage van Arion, die op het moment dat men hem midden op zee over boord zal werpen met de wonderbaarlijke klanken van zijn lier dolfijnen weet te lokken, die hem op hun rug veilig aan land zetten.

Aristoteles (384—322 jaar voor Christus) verhaalt ons omtrent de orde der walvisachtigen, waarbij blijkt dat hij reeds verschil weet te maken tussen baard- en tandwalvissen en alhoewel hij ze min of meer onder de vissen rangschikt, is het hem zeer goed bekend geweest dat ze in vele opzichten fundamenteel daarvan afwijken. Hij deelt ons mede hoe men deze dieren door het maken van geluid in water opjaagt en vangt en hoe een gevangen dolfijn piept en kreunt in de lucht, waaraan hij toevoegt, dat ze in tegenstelling tot de vissen duidelijk een stem hebben. Het is dan ook interessant te lezen hoe hij zich erover verwondert dat er niettegenstaande dit alles bij deze dieren geen gehoorgang te vinden is.

De dolfijn is dermate verweven met de Griekse cultuur, in welke sagen en verhalen hij voornamelijk als redder van drenkelingen en later als redder in het algemeen optreedt, dat hij de mens niet alleen in het leven doch ook in de dood als redder gaat begeleiden, en vergoddelijkt wordt. Zo zelfs dat hij, als heilig beschouwd, bij de eerste Christenen het symbool van de Redder (Σωτήρ) wordt en daarbij als vis-symbool wordt afgebeeld: ΙΧΘΥΣ: Ἰησοῦς Χριστὸς Θεοῦ Υἱὸς Σωτήρ (RABINOVITCH e.a.) Ook de Romeinse beschaving weet nog van deze merkwaardige zoogdiergroep te getuigen, in afbeeldingen op muren, aardewerk en munten, doch de Romeinse en vooral de Middeleeuwse literatuur hebben niet alleen weinig nieuws toegevoegd aan de reeds door Aristoteles bestaande en gegronde kennis maar deze veelal door verdichtsels verduisterd. Het staat echter wel vast dat de mens uit de Oudheid wist, dat deze dieren goed konden horen en dat in de latere tijd deze kennis tijdelijk vervaagd is. Pas in het midden van de 16e eeuw komt weer een opleving in het wetenschappelijk onderzoek van deze bijzondere zoogdieren o.a. door het werk van RONDELET.

Hij is ook de eerste die de gehoorgang bij de dolfijn aantoonde, overtuigd zoals hij zelf zegt: „dat de dolfijn hoort en daar geen beest kan horen zonder een weg daarvoor naar de hersenen, de uitwendige gehoorgang dan ook vindt vlak achter het oog, die openstaat tot aan de hersenen alhoewel zij zo klein is dat ze haast niet te zien is.”

„Qua ratione impulsus, cum delphini cranium dilligentissime contemplatus essem, manifestissimum audiendi meatum, qui ad cerebrum usque patet, inveni, statim post oculum, tam exiguum, ut fere oculorum aciem fugiat”.

In de zeventiende eeuw verschijnen enige min of meer nauwkeurige sectieverslagen van bruinvissen, de kleinste soort walvis en naaste familie van de dolfijn, — o.a. door TYSON gepubliceerd in Schotland, door BARTHOLINUS, een Deen, in Nederland en door RAY in Engeland. TYSON vindt de gehoorgang wel. RAY ontkennt haar bestaan, evenals Aristoteles, alhoewel hij van de bevindingen van RONDELET een eeuw vroeger goed op de hoogte was.

Over het gehoororgaan zelf wordt echter nog weinig in deze publicaties gevonden en dan nog alleen als onderdeel van de algemene anatomische beschrijvingen, die nog vele lacunes bevatten. Zoals wij schreven, bestond het enige feit waarover men zeker was uit de wetenschap, dat deze diersoort goed hoort; het hoe en waarmee bleef vrijwel in duister gehuld. DE LA MOTTE komt tegen het midden van de 18e eeuw enige klaarheid in de anatomie van het gehoororgaan verschaffen, als onderdeel van de beschrijving van het anatomisch onderzoek van een bruinvis in KLEIN'S boek: *Historiae Piscium Naturalis*. Gedani 1740.

Het is pas de grote Nederlander PETRUS CAMPER geweest, die, aangetrokken als hij zich voelde tot het onderzoek naar de zintuigen in het algemeen, hetgeen reeds blijkt uit zijn dissertatie getiteld: „de visu” in 1746 en het feit dat van hem gezegd wordt dat hij de ontdekker is van de structuur van het gehoororgaan bij de vissen, als eerste in 1765 een verhandeling uitgeeft over zijn onderzoek aangaande „het gehoor van den Cachelot of Potwalvisch”.

Hij mag met recht de grondlegger genoemd worden van het onderzoek naar en onze kennis van het gehoororgaan bij de walvisachtigen of Cetacea.

Het is dan ook misschien wel juist om op deze plaats bijzondere aandacht te vragen voor deze eminente geleerde. Bij het lezen van zijn werk komt men onder de indruk van zijn veelzijdige kennis,

kunde en artistieke gaven. Geen wonder mag het dan ook heten dat hij in de Duitse uitgave van zijn kleinere werken genoemd wordt: Magister der freyen Künste, der Weltweisheit und Arzneykunst Doctors, Honorair Lehrer der Arzney, der Zergliederungs- und Wundarzneykunst bey dem Arthenaeum zu Amsterdam, der Akademien der Wissenschaften zu London, Edinburgh, Paris, Toulouse, St. Petersburg, Göttingen, Haarlem, Rotterdam und Vlissingen, der Akademie der Wundarzneykunst und der medizinischen Gesellschaft zu Paris und der Naturforscher zu Berlin Mitglieds, wie auch die Gesellschaft zur Beforderung des Landbaues und der Mahler Akademie zu Amsterdam Ehrenmitgliedes u.s.w.

Het is jammer dat hij voor zijn eerste publicatie over dit onderwerp een vrij ver vergaand gehoororgaan ter onderzoek krijgt en dit zelf ook niet heeft kunnen praepareren uit de potvis-kop. Hij ziet dan ook enige fundamentele details over het hoofd, waar hij in later werk gedeeltelijk op terugkomt. Hij vindt o.a. maar één venster en geen „ronde buizen”.

CAMPER is ook de eerste die op grond van de gegevens die hij vond, zich afvraagt, hoe de dieren hiermee kunnen horen. „Het is immers een visch, zegt hij, die met longen ademt en derhalve door middel van lucht horen moet, doch slecht”, voegt hij eraan toe, „want de uitwendige gehoorgang is nauw, de hamer zit vast, er is maar één venster, een klein portaal en geen kromme buizen!”.

Zijn tekeningen zijn mooi en goed gedetailleerd. In een latere publicatie (1776) naar aanleiding van een ander onderzoek geeft hij eerst een handleiding voor walvisvaart-commandeurs, waarin wordt vermeld hoe zij de gehoororganen van de baardwalvis uit moeten zagen en voorbereiden om voor de anatoom van waarde te blijven. Daarna gaat hij in op de anatomie van het gehoororgaan bij de walvissen, de wijze waarop het gehoorbot met de schedel verbonden is, terwijl hij tevens de mogelijkheid oppert dat de baardwalvis ook door de tuba Eustachii zou kunnen horen, als ook vaststelt dat deze soort twee vensters heeft, in tegenstelling tot de potvis, doch eveneens geen halfcirkel-vormige kanalen. MONRO verbetert CAMPER en toont als eerste duidelijk de „kromme buizen” aan, in 1785 direct gevolgd door de beroemde JOHN HUNTER, die een uitstekende beschrijving geeft van de walvissen in het algemeen waarin ook de anatomie van het gehoor zijn plaats heeft.

Hij vraagt zich echter nauwelijks af hoe ze horen; hij duidt alleen aan, dat de bulla tympanica, als onderdeel van het gehele petro-

tympanicum (tympanopetromastoid) of gehoorbot, als resonantie-kamer voor het geluid zou kunnen dienen.

Evenals CAMPER vindt hij het benige schot in de basaalwinding van de cochlea waarop wij later nog zullen terugkomen.

De 19e eeuw geeft een zeer grote opbloei van de cetologie te zien: eigenlijk heeft zich elke anatoom en bioloog van formaat, en hun aantal is niet gering, op dit terrein bewogen. Men begint zich thans af te vragen, zich baserende op de werken uit de 18e eeuw en de resultaten van de nauwkeurige en frequentere anatomische onderzoeken op dit gebied, hoe de Cetacea wel horen kunnen, beseffende dat het, gezien de gevonden anatomische gegevens, principieel anders moet geschieden dan bij de op het land en in de lucht levende zoogdieren. Alhoewel het allerm minst in de bedoeling ligt om in deze inleiding een zeer nauwgezet historisch overzicht te geven, wil ik toch globaal de verdere ontwikkeling van het onderzoek aangaande het gehoor van de walvisachtigen, in zoverre ze van principieel belang is, tot heden vervolgen.

HOME (1811) werkt het idee van HUNTER verder uit en denkt dat gehoord wordt door het trillen van de lucht in de bulla en het trillen van de bulla zelf, waardoor, via de trommelvliesstreng, de gehoorbeentjesketen zijn functie kan verrichten. In 1820 geeft de zoon van CAMPER, A. G. CAMPER, het verzamelde werk van zijn vader over de Catacea uit met noten van de beroemde CUVIER. Hij, de zoon, bracht met dit werk een posthume hulde aan zijn vader en betuigt hierin zijn spijt, dat zijn vader wegens moeilijkheden met de drukker en tengevolge van binnenlandse woelingen niet meer in staat is geweest, dit nog voor zijn dood te publiceren. P. CAMPER stierf in 1789.

BUCHANAN (1828) neemt de idee van CAMPER over dat de baardwalvissen door hun tuba Eustachii moeten horen en voegt hieraan toe, dat ze dan de uitwendige gehoorgang als tuba moeten doen fungeren!

HYRTL (1845) denkt, als CAMPER, dat ze boven water, dus in de lucht, horen via de uitwendige gehoorgang. CLAUDIUS (1858) meent dat de resonantie van het geluid in de luchtholten om en in het gehoorbot, aangedreven door de schedelbeenderen, essentieel is voor de geluidsoverdracht, die dan via het ronde venster moet gaan, al kent hij ook wel enige secundaire waarde toe aan het middenoorsysteem (de keten van gehoorbeentjes) bij de trillingoverbrenging.

Hij stelt zich op het standpunt van een volkomen geluidsisolatie van het petrotympanicum (gehoorbot), waarin binnen- en middenoor een plaats vinden, ten opzichte van de schedelbeenderen.

BEAUREGARD (1894) daarentegen is weer voorstander van een zuivere beengeleiding via schedelbot naar petrotympanicum en gehoorbeentjes-keten.

Hij is overtuigd tegenstander van de resonantie-theorie.

DENKER (1904) pleit weer voor de resonantie-theorie en BEZOLD (1904) laat de bulla (= tympanicum), aangedreven door het geluid, scharnierend trillen onder het petrosum en aldus het geluid zijn weg nemen via de gehoorbeentjes, waarvan de hamer vastzit aan deze bulla.

BOENNINGHAUS (1903) ontwerpt, niettegenstaande een anatomisch onderzoek dat diep respect afdwingt, een wonderlijke theorie, die hij de „Schalltrichtertheorie” noemt en waarbij een bepaald deel van de bulla als geluidsoptvanger dienst doet en aldus het geluid via „moleculaire” beengeleiding langs de gehoorbeenketen het binnenoor wordt aangeboden. Ook hij is een vurig verdediger van de acoustische isolatie van het petrotympanicum.

Hiermee zijn wij gekomen aan het begin van de 20ste eeuw en nog steeds is er geen bevredigende oplossing gevonden. In 1910 verkondigt LILLIE, naar aanleiding van zijn onderzoekingen op dit gebied, de mening, dat de baardwalvissen, waarbij hij de gehoorgang gesloten vond, via de neus, tuba en bulla het geluid toegevoerd krijgen.

Bij de andere Cetacea denkt hij dat de bulla als resonantiekamer dienst doet en trillend t.o.v. het petrosum de gehoorbeentjesketen aandrijft.

TURNER steunt in 1914 vrijwel de theorie van CLAUDIUS. De beengeleiding van schedelbeenderen via de processus mastoideus van het petrotympanicum naar de keten van gehoorbeentjes vindt in 1919 een voorstander in KERNAN, terwijl hij tevens de bulla als resonantiekamer beschouwt, die het geheel nog komt versterken. LANGE (1922) laat de walvis horen door de bulla te laten aandrijven door geluid, waarna dit een bijzonder ingewikkelde weg volgt.

KELLOGG in 1928 en 1938 meent de bulla weer als resonantiekamer te moeten zien, die gaat trillen en deze trillingen meedeelt aan de gehoorbeentjes.

HOWELL, in 1930, stelt ronduit vast: „we know nothing whatever about the matter”, terwijl tenslotte YAMADA in 1953 in zekere zin

teruggrijpt op de beengeleidingstheorie via de „processus mastoideus”, die met een deel van zijn oppervlakte direct tegen andere schedelbeenderen aan ligt, waarbij de bulla samen met de malleus en dus de gehoorbeentjesketen relatief stil zou staan ten opzichte van het aangedreven petrosium.

Uit het voorgaande blijkt duidelijk genoeg dat de conclusie van HOWELL nog steeds geldt en er geen duidelijk, door iedereen geaccepteerd, beeld bestaat over de wijze van horen bij de Cetacea.

De oorzaak hiervan is de discrepantie tussen het feit dat men weet dat deze dieren goed moeten kunnen horen en de conclusies van de verschillende onderzoekers over de merkwaardige anatomische veranderingen die het gehoororgaan van deze waterzoogdieren heeft ondergaan bij de overgang van „lucht-horen” naar „water-horen”. Deze conclusies berusten bovendien dikwijls op onjuiste anatomische waarnemingen. Dit vindt weer zijn oorzaak in het feit, dat het te allen tijde bijzonder moeilijk is geweest vers ongeschonden walvismateriaal, onder ideale laboratorium-toestanden, te onderzoeken. Reeds CAMPER schreef daar een verhandeling over en JOHN HUNTER verhaalt van een door hem met de walvisvangst mee gestuurde jonge chirurg, die de speciale opdracht had, goed bewaard en ongeschonden materiaal mee terug te nemen en die met niets anders terug wist te komen dan met een stukje walvishuid bezet met parasieten.

Met deze stand van zaken mag het dan ook geen wonder heten dat een poging om dit probleem op te lossen reeds lang de aandacht van onze kliniek had, dit te meer daar sinds de laatste tijd bekend was, dat zeker de tandwalvissen bijzonder gevoelig zijn voor ultrasonore geluiden in water en proeven in Amerika aannemelijk maakten, dat deze dieren zelf onder water ultrasonoor geluid produceren.

Daar de mogelijkheid van vruchtbaar onderzoek echter afhankelijk is van de aanwezigheid van voldoende volkomen vers en ongeschonden materiaal, werd deze pas reëel door een massale stranding van een kudde grienden of grindewallen (een grote soort tandwalvissen: *Globicephala melaena*) op de Deense kust in het najaar van 1954.

Dank zij de enthousiaste medewerking van de Denen met name van Mevrouw Kooper en de Heer Laursen uit Esbjerg was het mogelijk twee verse, in diepvries bewaarde, koppen van deze dieren te bemachtigen en naar Nederland te vervoeren om hier als grondslag en uitgangspunt te dienen voor een poging licht in deze zaak

te brengen. Tijdens dit onderzoek kregen wij de voortreffelijke publicatie in handen van FRASER en PURVES (1954), die, op ons inziens fundamentele wijze aannemelijk maakten, dat zoals ook door ons reeds op theoretische gronden werd vermoed, het geluid alleen via trommelvlies en keten van gehoorbeentjes het binnenoor wordt aangeboden. Wij komen hierop uitvoerig terug in hoofdstuk IV.

HOOFDSTUK II.

ALGEMENE SYSTEMATISCHE EN BIOLOGISCHE ORIENTERING

„De tous les animaux, aucun n'a reçu
un aussi grand domaine:
non seulement la surface des mers leur
appartient, mes les abîmes de l'océan
sont des provinces de leur empire”.

Lacépède.

l'Histoire naturelle des cétacés

Het gehoororgaan is, wij zullen dit nog nader uitleggen, het voornaamste zintuig van de walvisachtigen. Wij moeten ons dus in de eerste plaats oriënteren over hun plaats in het dierenrijk en vervolgens ons bezig houden met hun biologie, voor zoverre deze van belang is voor hun gehoorzin.

Daartoe menen wij eerst een, zij het sterk verkort, overzicht te moeten geven van de systematiek der gewervelde dieren (grotendeels ontleend aan SLIJPER, 1948, volgens BRONGERSMA in IHLE c.s. 1947), gevolgd door een nadere onderverdeling der zoogdieren (hiervoor is deels SIMPSON, 1945, gevolgd), waarbij bijzondere aandacht aan de Cetacea geschonken zal worden.

Phylum Vertebrata (gewervelde dieren).

Hoofdklasse I.

Agnotha of dieren zonder kaken.

Hieronder vallen de †Ostracodermi of pantservissen en de Cyclostomata of rondbekken, (*Petromyzon*, de prik of negenoog).

Hoofdklasse II

Gnathostomata of dieren met kaken.

Hiertoe behoren de volgende klassen:

Klasse: Pisces of vissen, met als onderklassen de

Elasmobranchii of kraakbeenvisen (haaien en roggen) en

de Teleostomi of beenvissen, waaronder, als een van de voornaamste orden, de Teleostei of echte beenvissen vallen, waartoe al onze bekende zee- en zoetwatervissen gerekend worden.

Klasse: Amphibia of tweeslachtige dieren

De orde der Anura: kikvorsen en padden, en de orde der Urodela: salamanders, worden hier als meest bekende vertegenwoordigers genoemd.

Klasse: Reptilia of kruipende dieren, waarvan hier genoemd worden de thans levende hoofdorden der Testudinata of schildpadden, der Squamata: hagedissen en slangen, alsook van de Crocodilia of krokodillen.

Klasse: Aves of vogels, onderverdeeld in de onderklassen

† Saururae of oervogels en Ornithurae of echte vogels, welke laatste groep alle thans levende vogels omvat (51 orden).

Klasse: Mammalia of zoogdieren, de voor ons thans belangrijkste klasse.

De Mammalia worden weer onderverdeeld in de volgende onderklassen:

Onderklasse: Monotremata of cloacadiëren (*Ornithorhynchus*, vogelbekdier; *Echidna*, mierenegel).

Onderklasse: Primitieve zoogdieren. Fossiele vormen, vaak uitsluitend bekend uit tand- en kaakresten.

Deze zijn voor ons niet belangrijk; ze worden bovendien door de systematici dikwijls bij verschillende andere groepen ondergebracht.

Onderklasse: Marsupialia of buideldieren, (Kangoeroe, Opossum etc.).

Onderklasse: Placentalia of alle andere zoogdieren.

Deze voor ons betoog belangrijkste onderklasse der Mammalia wordt gesplitst in de volgende hoofdorden, orden en onderorden.

Orde: Insectivora of insecteneters (bijv. mol en egel).

Orde: Chiroptera of vleermuizen, onderverdeeld in

Megachiroptera, kalongs, vruchtenetende vleermuizen met grote nachtogen, en Microchiroptera, de kleinere insectenetende vleermuizen met rudimentaire ogen.

Orde: Dermoptera of vliegende make's.

Hoofdorde: Edentata of tandarme zoogdieren, verdeeld in:

Orde Xenarthra: miereneters, luiaards, gordeldieren,

Orde Pholidota: schubdieren.

Orde: Rodentia of knaagdieren.

Orde: Carnivora of roofdieren, welke orde zelf weer gesplitst wordt in onderorden, nl.

de Fissipedia of landroofdieren; onder deze laatsten vallen de Herpestoidea (katten, civetkatten, hyena's) en de Arctoidea (honden, marters, otters en beren);

de Pinnipedia, vinvoetigen of waterroofdieren (zeehonden, zeeleeuwen en walrussen).

Orde: Cetacea of walvisachtigen, waarop wij uitgebreider terugkomen.

Hoofdorde: Ungulata; de thans levende vormen worden onderverdeeld in de volgende orden:

Orde: Tubulidentata, *Orycteropus*, het aardvarken.

Orde: Subungulata, welke weer onderverdeeld wordt in:

Onderorde: Hyracoidea, klipdassen.

Onderorde: Proboscidea, olifanten.

Onderorde: Sirenia, zeekoeien.

Orde: Mesaxonia (= Perissodactyla) neushorens, tapirs, paarden.

Orde: Paraxonia (= Artiodactyla),

varkens, nijlpaarden;

kameel, dromedaris, lama;

muscusdieren, herten, rendier, eland, giraffe, okapi, antilopen, runderen, schapen, geiten.

Orde: Primates met

onderorde: Prosimii of halfapen, lemurs, lori's, en *Tarsius*, het spookdiertje en

onderorde: Anthropeidea, verdeeld in:

Platyrrhina — breedneuzen of apen van de Nieuwe Wereld — capucijnaap, brulaap, slingeraap —, en

Catarrhina — smalneuzen of apen van de Oude Wereld — rhesus aap, Java-aap, bavianen, gibbons, gorilla, orang oetan, chimpansee, en tenslotte de mens.

Thans gaan we de orde der Cetacea nader beschouwen.

De orde wordt verdeeld in drie onderorden:

1. de †Archaeoceti of oerwalvissen, welke alleen de fossiele, primitieve vormen omvat;
2. de Mystacoceti of baardwalvissen, en
3. de Odontoceti of tandwalvissen.

De onderverdeling van de Archaeoceti is voor ons doel onbelangrijk; wij hebben ze alleen als zodanig vermeld, omdat wij er straks nog even op terug zullen komen. Meer interesseert ons de onderverdeling van de thans nog voorkomende soorten der twee andere onderorden.

De Mystacoceti worden gesplitst in de volgende, nog niet uitgestorven, families:

- a. de familie der Rhachianectidae, waaronder *Rhachianectes*, de grijze walvis, ressorteert;
- b. de familie der Balaenopterae, die onder zich telt *Balaenoptera musculus*, de blauwe vinvis, *Balaenoptera physalus*, de gewone vinvis, *Balaenoptera borealis*, de Noordse vinvis, *Balaenoptera acutorostrata*, de dwergvinvis, en *Megaptera*, de bultruggen;
- c. de familie der Balaenidae of echte walvissen, waarin thuis horen *Balaena mysticetus*, de groenlandse walvis, *Eubalaena* of Noordkaper en *Neobalaena*, de dwergwalvis.

De Odontoceti zijn te verdelen in drie hoofdfamilies:

- a. de hoofdfamilie der Platanistoidea of rivierdolfijnen, waaronder valt de familie der Platanistidae, onderverdeeld in de subfamilies:
 - Platanistinae (Gangesdolfijnen), Iniinae (Amazone en witte vlagdolfijnen) en Stenodelphinae (La Plata dolfinen);
- b. de hoofdfamilie der Physeteroidea, onderverdeeld in de familie der Ziphiidae of snavelwalvissen, o.a. *Hyperoodon*, de butskop, en de familie der Physeteridae of potvisachtigen, waaronder ressorteert *Physeter*, de potvis, en *Kogia*, de dwergpotvis;
- c. de hoofdfamilie der Delphinoidea, onderverdeeld in de families: de Monodontidae, bijv. *Delphinapterus*, de witte walvis, en *Monodon*, de narwal;

de Phocaenidae of bruinvisachtigen waartoe *Phocaena*, de gewone bruinvis, behoort en tenslotte de Delphinidae of dolfijnachtigen, met ondermeer: *Delphinus*, de gewone dolfijn, *Tursiops*, de tuimelaar, *Lagenorhynchus*, de langsnuitdolfijn, *Orca (Orcinus)*, de zwaardwalvis, *Globicephala*, de griend- of grindewal, *Grampus*, de gramper, en nog enige geslachten.

Delen wij de leeftijd van onze aarde in, in de Oertijd (van haar ontstaan af tot 540 miljoen jaar geleden), het Primaire Tijdperk (540—200 miljoen jaar geleden), het Secundaire Tijdperk (200—63 miljoen jaar geleden), het Tertiaire Tijdperk (63—0,6 miljoen jaar geleden) en Quartaire Tijdperk (600.000 jaar geleden tot heden), dan kunnen wij zeggen dat de eerste fossiele resten van de Cetacea, en dat waren resten van Archaeoceti, gevonden zijn in het begin van het Tertiair, n.l. in het begin van het Eoceen.

Het Tertiaire Tijdperk toch wordt weer verdeeld in het Palaeoceen (63—45), Eoceen (45—30), Oligoceen (30—19), Mioceen (19—7) en het Pliocene Tijdperk (7—0,6 miljoen jaar geleden).

Deze merkwaardige groep uitgestorven walvissen nu beleeft haar grootste ontwikkeling in het Eoceen om voorgoed te verdwijnen aan het einde van het Oligoceen.

De Odontoceti beginnen zich pas te vertonen aan het einde van het Eoceen, om hun meeste soorten te tellen in het Oligoceen en Mioceen, terwijl tenslotte de Mystacoceti verschijnen in het midden van het Oligoceen om hun in soortrijkdom grootste tijd te beleven in het Mio- en Pliocene.

De baard- en tandwalvissen weten zich echter nog, zij het sterk in soort en getal verminderd, te handhaven na het Pliocene tot in het Quartaire tijdperk, waarin dan pas in het Diluvium, 600.000 jaar geleden, de eerste primitieve mens gevonden wordt. In onze dagen zijn het de tandwalvissen die nog de verreweg grootste soortrijkdom ten toon spreiden. De baardwalvissen lopen sterk terug in soort en aantal, hetgeen zeker niet alleen te wijten is aan hun vervolging door de mens. (SLIJPER).

Er zijn vele, min of meer speculatieve, theorieën uitgewerkt omtrent het ontstaan van de drie verschillende onderorden der Cetacea. Tegenwoordig neemt men wel algemeen aan dat de Odontoceti en Mystacoceti niet ontstaan zijn uit de Archaeoceti of uit elkaar, doch dat zij zich onafhankelijk van elkaar ontwikkeld hebben uit de, in het late Krijt (einde Secundair) voorkomende, primitieve Insec-

tivora. Uit de palaeontologische vondsten laten zich enige, ook voor ons onderwerp interessante, gegevens afleiden omtrent de Archaeoceti. Het blijken nog vrij primitieve zoogdieren geweest te zijn, die alhoewel reeds in belangrijke mate aan het leven in het water aangepast (completely marine: EDINGER) toch nog niet zo gespecialiseerd waren als de huidige Cetacea, die hun hoogste vervolmaking bereiken in de Odontoceti.

De zintuigen van de Archaeoceti, die ons thans het meeste belang inboezemen, blijken niet evenredig ontwikkeld te zijn geweest. De reukzin was nog goed ontwikkeld, (KELLOGG 1928, EDINGER 1955). Het gehoor daarentegen had bij deze fossiele walvissen reeds een bijzonder hoge trap van specialisatie bereikt. Dit blijkt niet alleen uit schedel- en schedelinhoud-vondsten, doch ook uit het reeds toen volkomen „modern” ontwikkelde gehoorbot: petrotympanicum of tympanopetromastoid. Opmerkelijk is echter, dat zowel het type tympanopetromastoid der Odontoceti als dat der Mystacoceti gevonden is bij de Archaeoceti (KELLOGG). Dit niettegenstaande tussen beide groepen toch duidelijk principiële verschillen bestaan. POMPECKJ zegt bij *Zeuglodon* — een Archaeoceet — een synostotische verbinding gevonden te hebben tussen het perioticum, een onderdeel van het petrotympanicum en de schedel, in casu het squamosum, doch dat verder het petrotympanicum precies zo was als bij de huidige Cetacea. YAMADA beweert dat bij de oudste bekende Archaeoceet — *Protocetus atavus* — het gehele petrotympanicum nog deel uitmaakte van de schedel en er eigenlijk geen duidelijk verschil moet zijn geweest met de situatie die thans normaal bij landzoogdieren wordt aangetroffen.

Wij gaan nu over tot de bespreking van de thans levende vormen. De in onze dagen voorkomende Cetacea, (de naam is afgeleid van het reeds door Aristoteles voor zeemonster gebruikte Griekse woord *Κητος*), zijn wel de meest extreem aan het waterleven aangepaste zoogdieren, zo zeer zelfs dat het land voor hen noodlottig wordt gelijk voor een gestrand schip. De fundamentele verschillen tussen hen en andere, zij het in geringere mate, aan het waterleven aangepaste zoogdieren (zoals Sirenia, Pinnipedia, onder de Fissipedia: *Lutra*, de otter en *Enhydra* (= *Latax*), de zeeotter, en verder de Hippopotamidae), weerspiegelen zich ook duidelijk in de bouw van hun gehoororgaan. De Sirenia staan, evenals in hun verdere aanpassingen nog het dichtst bij de Cetacea.

De Pinnipedia toch, zijn nog altijd afhankelijk van het land.

Ditzelfde geldt, echter nog in sterkere mate, voor de zeeotter, terwijl de andere otters en de nijlpaarden min of meer zelfs een amphibische levenswijze voeren, hetgeen ook in hun gehoororgaan tot uiting komt.

De *Mystacoceti* (μυσταξ = snorrebaard) of baard- of baleinwalvissen, worden zo genoemd naar de merkwaardige, door het gehemelte gevormde „prothese”, ter vervanging van hun reeds tijdens het embryonale leven geresorbeerde gebit. Dit apparaat bestaat uit rijen vlak naast elkaar transversaal geplaatste hoornplaten, de baleinen. Het dient voor het uitzeven van het in hun enorme muil met zeewater opgenomen voedsel. Deze groep walvissen hebben heel andere levensgewoonten dan hun verwanten de tandwalvissen. Zij, de baardwalvissen, komen in alle wereldzeeën voor, en hun voedsel bestaat grotendeels uit kleine kreeftjes en slakjes die een voornaam bestanddeel van het plankton vormen.

Dit laatste komt in onvoorstelbare hoeveelheden, op variërende dieptelagen, in de zee voor. Om het te bemachtigen moeten de dieren soms tot honderden meters diep duiken. Niet echter alleen voor het verkrijgen van hun enorme hoeveelheden voedsel moeten zij zich onder de wateroppervlakte begeven, hun gehele leven speelt zich, merkwaardig genoeg, onder water af, zelfs het voortbrengen en zogen hunner jongen. De oppervlakte dient hun alleen om adem te halen, en de bouw van hun neusopeningen, pharynx, larynx en longen stelt hen in staat, om maar met een zo klein mogelijk deel van hun lichaam, zo kort mogelijk boven water te komen (seconden). Zij maken hierbij, opkomende uit de diepte naar de oppervlakte en daarna weer wegduikend, een merkwaardige rollende beweging, die waarschijnlijk aan hun naamgeving ten grondslag ligt. Walvis of het Engelse Whale, oud Engels Whal, is afgeleid van het Angelsaksische Hwael hetgeen weer dezelfde stam heeft als Wheel (FELTMANN en VERVOORT). De grootste vertegenwoordiger van deze groep is de blauwe vinvis, *Balaenoptera musculus*, die tot meer dan 30 meter lang kan worden; de kleinste is de dwergwalvis, *Neobalaena*, lang \pm 6 meter. De meeste grote vinvissen bevinden zich gedurende de winter in de warmere tropische of subtropische wateren waar zij paren en jongen ter wereld brengen. In die zeeën is echter voor hen zo weinig voedsel beschikbaar, dat ze sterk vermageren, reden waarom ze daar niet gejaagd worden en men vrij slecht is ingelicht over hun levenswijze tijdens die periode. In de zomermaanden keren ze met een sterk verminderde speklaag

terug naar de ijszeeën waar ze door het in overmaat aanwezige voedsel weer snel op peil komen en dus voor de mens economisch interessant worden. Op deze variatie in speklaagdikte komen wij in verband met de gehoorgang van deze dieren in een later hoofdstuk terug.

Wat hun zintuigen betreft blijkt het, dat de reuk, zij het rudimentair, aanwezig is.

De functie van de, in het slijmvlies van de neusholten eindigende, spaarzame reukzenuwvezels is dan ook problematisch, daar deze niet in contact met water kunnen komen en slechts gedurende de zeer korte ademhaling met de buitenlucht in aanraking zijn.

Hun gezichtszin is vrij slecht ontwikkeld, hetgeen zich o.a. laat afleiden uit hun hersenanatomie. De ogen zitten opzij van de enorme stompe kop, die zich vrijwel niet bewegen kan ten opzichte van het lichaam. Zij kunnen noch voor- noch achteruit zien zonder hun gehele lichaam te wenden. Hoewel het oog ingericht is met een tapetum lucidum en gebouwd is om grote drukken te weerstaan, kan het nuttig gebruik hiervan om voedsel en soortgenoten te vinden niet groot zijn op enige honderden meters onder de zeespiegel, om van het zien in de nacht onder water maar niet te spreken.

De tastzin is bij deze dieren goed ontwikkeld, waarbij tastharen bij de kop hun tot hulp zijn, laatste overblijfselen van een verder volkomen verdwenen haarkleed.

Het gehoor is echter zeer goed ontwikkeld en speciaal ingericht op het nauwkeurig opvangen en analyseren van onderwater-geluid; wij komen hierop nader in volgende hoofdstukken terug.

Noemen we hun gehoor, dan is het haast vanzelfsprekend even stil te staan bij in zekere zin het complement ervan namelijk hun vermogen zelf geluid voort te brengen, zo men wil, hun stem. De dieren leven in kudde-verband en gezien het bovenstaande moet er toch een betrouwbaar middel zijn om contact onderling te houden al was het alleen maar (biologisch gesproken zeer belangrijk) voor de instandhouding van de soort. Dit contact moet gelegd en behouden worden in ruimten zonder landmerken, zo groot in alle dimensies dat zelfs deze reuzen der zee er in verloren gaan, als hemellichamen in het heelal.

Er is weinig bekend over hun vocaal vermogen onder water. Dit is eigenlijk niet verwonderlijk. De mens komt met walvissen alleen in aanraking tijdens de jacht, dus boven water, en in voor die dieren abnormale omstandigheden. Door hun grootte is het niet mogelijk

deze dieren in gevangenschap te houden en onder water te bestuderen. Bovendien is bij anatomisch onderzoek gebleken dat zij geen stembanden bezitten. Toch zijn er wel enige positieve berichten over. RAWITZ (1900) hoorde *Megaptera* huilen als een sirene, laag beginnend tot zeer hoog en daarna weer naar beneden. Men zou zelfs kunnen horen, zegt hij, dat in de bronstijd de stemmen van deze dieren veranderen. SCHREIBER (1952) beschrijft de geluiden opgevangen door een S O F A R Station bij Kaneohe Bay (Stille Zuidzee) met een hydrofoon hangende op 2100 voet diepte in zee. Deze geluiden bezitten een musicale kwaliteit, zijn in de lagere frequenties gelegen en komen alleen voor in het seizoen waarin de walvissen zich daar vertonen. MC CARTHY (1946) verhaalt in zijn rapport, dat de geluiden van de vinvis onder de zeespiegel lijken op een fluittoon van laag tot hoog, duur ± 1 seconde, komende met onregelmatige tussenpozen gedurende ongeveer een halve minuut. Op de Asdic van Amerikaanse onderzeeboten werden in de Stille Zuidzee gedurende de laatste Wereldoorlog dikwijls geluiden van walvissen, ook baardwalvissen opgevangen (M. POLAND FISH 1949).

De Odontoceti of tandwalvissen hebben een min of meer sterk ontwikkeld gebit, dat uit gelijke elementen bestaat en uitsluitend is gericht op het vangen en in grote brokken verwerken van een snelle prooi. Zij bevolken in min of meer grote kudden niet alleen zeeën doch ook kustwateren en komen zelfs in rivieren en riviermondingen voor. Hun voedsel bestaat uit vissen van allerlei vorm en grootte terwijl er ook soorten onder hen zijn, die zich vrijwel uitsluitend met inktvissen voeden (*Physeter*). Voor de *Orca* of zwaardwalvis zijn walrus, zeehond, pinguin en zelfs de eigen soortgenoten niet veilig, terwijl hij in troepen ook de grote baleinwalvissen aanvalt. Al naar gelang van hun meest geliefd voedsel duiken ze tot op verschillende diepten; de potvis bijv. wel tot 1000 meter op jacht naar de kraak of zeepoliep — *Architeuthis* —, welk dier een grootte van 10 meter kan bereiken. De potvis kan hiervoor wel een klein uur onder water blijven. Hij is met zijn lengte van ± 20 meter de grootste vertegenwoordiger van de Odontoceti. De kleinste is de bruinvis die ongeveer $1\frac{1}{2}$ meter lang wordt. Ook bij de tandwalvissen speelt zich het gehele leven onder water af, zelfs slapen. Aan de oppervlakte, die ook hen alleen dient voor een zo kort mogelijke gaswisseling, vallen ze de mens meer op door hun sierlijke sprongen boven het water uit, dan door hun dampwolk of

ademhalingsgeluid, zoals bij de baardwalvissen. Bij hen is eveneens de ademhalingsweg, eindigende in één neusopening boven op de kop, geheel gericht op een zeer kortdurende, veilige, ademhaling aan de oppervlakte. De epiglottis is vergroeid met de aryaenoideae tot een buis, die door een er omheen passende kringpier van het palatum molle reikt tot direct achter de choanen. Het voedsel, onder water gevangen en verwerkt, wordt om deze buis heen naar de oesophagus gestuwd, een situatie die zich enigszins laat vergelijken met die bij een zeer jong menskind.

Het reukzintuig heeft als zodanig opgehouden te bestaan bij deze dieren. De lamina cribrosa is niet eens meer geperforeerd. Hun gezichtsvermogen varieert van matig tot afwezig, zoals bij *Platanista*.

De ogen zitten ook hier opzij van de kop, die echter meest veel slanker en minder massaal is dan die van de baardwalvissen. Een uitzondering hierop vormt *Physeter* die een enorme kop heeft met stomp vooreinde. De meeste Odontoceti kunnen de kop wel in zekere mate bewegen ten opzichte van de romp. Verder geldt hetzelfde als voor de ogen van de andere groep, alleen met dit verschil, dat deze dieren kleine en dikwijls zelf goed ziende, snelle prooien moeten weten te verschalken in water waarin het zicht of door grote diepte of door nabijheid van kust of rivier (verontreinigingen) bijzonder slecht is. De visus moet hier zeker door een ander zintuig gecompenseerd worden. De tastzin is behoorlijk ontwikkeld met dien verstande dat hun huid zeer gevoelig is voor tactiele prikkels (o.a. KRITZLER 1952). Zij bezitten maar een paar tastharen bij de bek. Het gehoor heeft zich als opvangapparaat van onderwater-geluid en de verwerking daarvan ontwikkeld tot een in het dierenrijk vrijwel ongekeende hoogte, waarop wij in volgende hoofdstukken verder zullen ingaan.

Hoe is het nu met de vocalisatie van deze groep Cetacea gesteld? Deze moet theoretisch gezien nog belangrijker zijn voor hen dan voor de Mystacoceti. De argumenten immers, daar aangevoerd, gelden hier nog dringender in verband met het verschil in de manier waarop ze hun voedsel moeten bemachtigen. Niettegenstaande ook de Odontoceti geen stembanden bezitten, staat het thans wel vast dat ze zeer goed en zeer gevarieerd geluid kunnen produceren. Begrijpelijk is het dat hiervan heel wat meer met zekerheid bekend is, daar vele soorten tandwalvissen, zij het ook moeilijk, zich lenen voor biologische observering in gevangenschap. Het minst zijn wij nog

ingelicht over hun geluiden in de vrije natuur. Behalve bij de oude Grieken (Aristoteles) kunnen wij hierover nog ons licht opsteken bij schrijvers uit de jongste tijd. KULLENBORG (1947) neemt waar dat onder water spelende dolfijnen piepende geluiden maken als van vechtende muizen. FRASER (1947) haalt Capt. Parry's „Journal of a Voyage for Discovery of the North West Passage” uit 1821 aan, waarin vermeld wordt dat de White Whale (*Delphinapterus*) een „shrill ringing sound” geeft, dat het duidelijkst te horen is, wanneer het dier onder het schip doorzwemt.

Zelf deelt hij mee, dolfijnen onder water gehoord te hebben, uitende „high pitched whistles” tot zo hoog, dat de mens ze niet meer kan horen. Hij ziet in het oostelijk deel van het Kanaal onder water een stroom kleine luchtbellens uit de neus van dolfijnen komen en vraagt zich af of ze niet op dat moment geluid gaven.

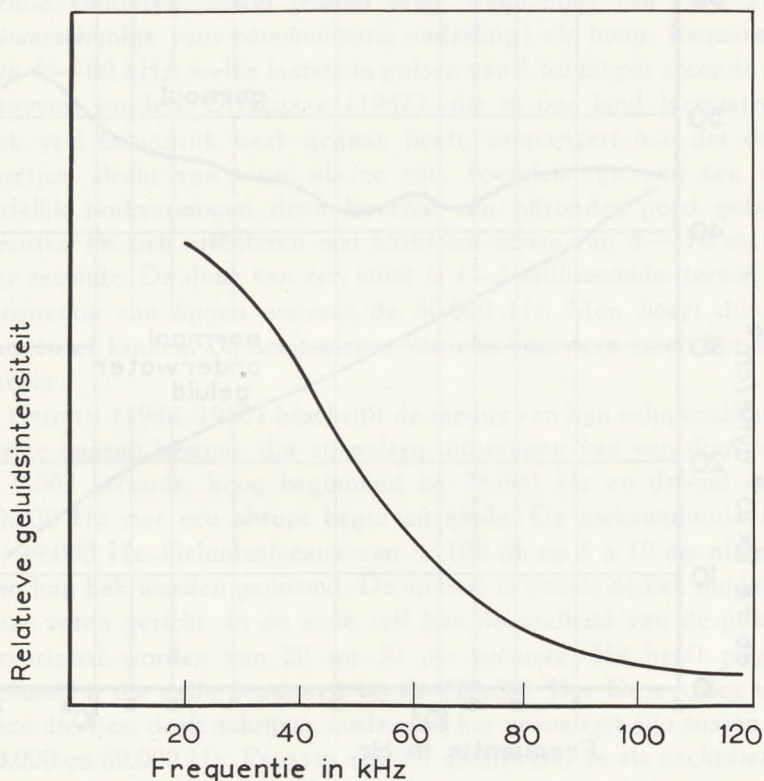
De Engelse zeevaarder noemt niet zonder reden de witte walvis of *Delphinapterus*: „sea canary” om de merkwaardige geluiden die hij onder water voortbrengt. Ook M. POLAND FISH beschrijft in haar rapport over het opvangen van geluiden onder water door onderzeebootbemanningen in de Pacific, geluiden die in verband staan met de aanwezigheid van scholen tandwalvissen. De bestudering in gevangenschap, vrijwel uitsluitend door de Amerikanen beoefend, leverde natuurlijk veel meer belangrijke gegevens op.

MC BRIDE (1940) vertelt over geluiden die dolfijnen, gehouden in grote waterbassins, onder water voortbrengen. In 1948 komt hij er met HEBB wat gedetailleerder op terug en beschrijft verschillende soorten geluiden: klappen onder water met de kaken (intimidatie), fluiten o.a. van de moeder om het kind tot zich te trekken, en blaffen. Hij deelt ons mee, dat wanneer men een mannelijk exemplaar in een waterbassin brengt, waarvan het water via een dunne pijp verbonden is met een ander bassin, waarin zich een vrouwelijk dier bevindt, het mannetje erectie vertoont en wel alleen op het geluid door het wijfje geproduceerd, daar hij niet op andere wijze, bijv. door tast, reuk en gezicht, met haar in contact kan komen.

Verbreekt men deze (geluids-) verbinding, dan blijft de erectie uit. KRITZLER (1952) beschrijft ons 5 soorten geluiden bij *Globicephala*: fluiten of piepen, gepaard gaande met het ontsnappen van luchtbellens onder water, kuggeluiden aan de oppervlakte met hun neusopening teweeg gebracht, evenals „boergeluiden” (deze laatste komen ook voor in een beschrijving van BARTHOLINUS — 1654 — waarin hij zegt dat het dier: „horrendum emittit ructum”) verder

kraakgeluiden, die men alleen onder water via een hydrofoon zou kunnen opvangen, en geëmitteerd worden bij voeding, vechten en onderzoek van voor de dieren vreemde voorwerpen onder water. Tenslotte beschrijft hij nog een soort kindergehuil ook onder de waterspiegel voortgebracht, een geluid dat dolfijnen echter weer niet schijnen te maken. De geluiden van de bottle nosed porpoise (afgeleid van *Porcus marinus*, zeevarken) of tuimelaar (*Tursiops*) worden door ESSAPIAN (1952) omschreven als onder water fluiten; het is van dien aard dat de individuen elkaar zelfs eraan kunnen herkennen. Verder een jankend geluid, dat opgevat kan worden als een soort paarkreet; tenslotte kreunen, gillen en andere moeilijk te omschrijven vocalisatie's. WOOD (1953) vertelt over *Tursiops* en *Stenella* (*Stenodelphis*) dat de geïsoleerde dieren weinig geluid maken. Naar onze mening kan dit voor solitaire dieren in gevangenschap als normaal worden beschouwd. Hij beschrijft, zegt hij, alleen de sonische geluiden, zoals kaakklappen voor intimidatie, piepend gefluit waarvan de duur ± 1 seconde bedraagt, o.a. bij spel, en kraakgeluiden, die kunnen variëren van kort toonloos tot hoog muzikaal. Deze laatste zouden voornamelijk geëmitteerd worden in de buurt van voor hen vreemde voorwerpen in het water. Volgens gemiauw bij het voedsel toedienen, blaffen bij jacht op elkaar en janken in de paartijd. Tot slot willen wij nog vermelden het uitgebreide onderzoek van KELLOGG, KOHLER en MORRIS (1953) over de onderwatergeluiden van de tuimelaar. Dit onderzoek is met zeer nauwkeurige meetmethoden en met daarvoor zeer goed geëigende apparatuur uitgevoerd. Zij stellen vast dat er velerlei soorten geluiden geproduceerd worden, doch dat er slechts twee soorten hiervan vrijwel altijd aanwezig zijn. Ten eerste een soort vogelgefluit waarvan de duur ± 5 seconden bedraagt en verschillende melodieën bevat. Dit geluid loopt in een zwiep op van circa 7.000 Hz., tot 15.000 Hz., en bevat maar weinig, en dan nog zeer zwakke, boventonen die de 20.000 Hz niet overschrijden. Deze schrijvers opperen de mogelijkheid, dat deze geluiden gebruikt kunnen worden voor echolocalisatie op de wijze van frequentie-modulatie. Het tweede soort geluid, dat nog het meest zou voorkomen, bestaat uit zeer korte tikken, die in serie's gegeven worden. Het aantal afgegeven serie's, als ook de duur van een serie, varieert, terwijl bovendien de snelheid waarmee de tikken in een serie gegeven worden sterk kan wisselen, n.l. van 5 tot ver boven de 100 per seconde. Wanneer er minder dan 15 tikken in een serie

gegeven worden, geeft deze als geheel geen geluidsindruk meer, doch valt uiteen in een reeks scherpe harde klappen. Boven de 15 per seconde heeft de serie een geluid — dat altijd natuurlijk laag is: het gekraak — afhankelijk van de frequentie van de tikken in de serie. Dit was dan ook de reden waarom men eerst niet vermoedde dat de eenheden die dit gekraak vormden: de tikken, zeer veel ultrasonore frequenties bevatten. Het bleek echter bij dit onderzoek dat de tik frequenties bevat tot ver boven de 100.000 Hz., alhoewel het schijnt dat de frequenties omtrent de 20.000 Hz, de meeste intensiteit vertonen. De tik of puls zou vrijwel een constant spectrum hebben (fig. 1).

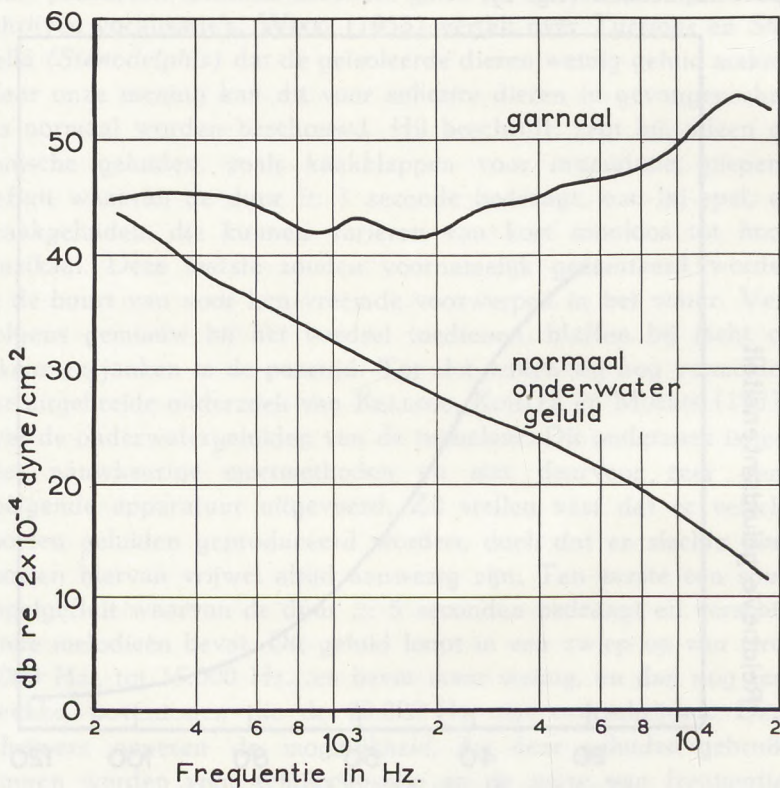


Figuur 1.

Ultrasonoor frequentie spectrum van de typische tuimelaar tik (KELLOGG c.s.).

Dit kraakgeluid wordt niet alleen vrij constant geuit, zo zeggen deze auteurs, maar treedt geheel op de voorgrond wanneer de dieren iets voor hen onbekends onder water zouden onderzoeken. Zij

achten het niet onwaarschijnlijk dat dit soort geluid als echolocalisatie gebruikt kan worden, maar dan volgens het systeem der pulsmodulatie. Dit zou inderdaad voordelen hebben doordat de ultrasone frequentie niet gestoord wordt door het normale, altijd aanwezige, onderwater geruis. Dit is laag frequent, zoals bijv. geluiden van golven, vissen, het strijken van water langs de lichamen der dieren, doch dit kan in de orde van 70 à 80 db liggen; alleen garnalen kunnen een onaangenaam hard en hoog lawaai maken, door met hun scharen te knippen, tot 20 à 25.000 Hz. (LOYE and PROUDFOOT 1947) (fig. 2).



Figuur 2.

Frequentiekaracteristiek van met hun scharen knippende garnalen vergeleken met normaal onder water geluid (LOYE and PROUDFOOT).

Verder heeft de ultrasone, dus zeer korte, golf een beter oplossend vermogen dan de langere, van lagere frequenties.

Moeilijk is thans de verleiding te weerstaan om de aandacht even te richten op wel geheel andere zoogdieren en wel de vleermuizen. Dit zijn dieren, die een zeer slechte visus hebben, in de nacht en schemering leven, en kleine objecten in een grote ruimte moeten vangen. Zij leven eveneens in groepen en bezitten weliswaar een redelijke reuk, die trouwens alleen maar belangrijk is voor het geslachtsleven, maar ze staan bekend om hun zeer bijzonder gehoor. Wij doelen hier op de insectivore Microchiroptera. GRIFFIN en GALAMBOS deden in 1941 fundamentele proeven met deze dieren, die aantoonde dat ze ultrasonoor geluid als echolocalisatie moesten gebruiken. HARTRIDGE (1945) deelt mee, dat ze verschillende soorten geluid emitteren, zowel relatief laag: frequenties van 7 à 8 kHz (waarschijnlijk voor communicatie onderling) als hoog: frequenties van 45—60 kHz, welke laatste in pulsen van 1 tot 60 per seconde afgegeven worden. DIJKGRAAF (1947), die in ons land hieromtrent ook veel belangrijk werk gedaan heeft, rapporteert o.a. dat deze diertjes, slecht van visus als ze zijn, voorzien zijn van een vrij redelijk reukvermogen doch bovenal een bijzonder goed gehoor bezitten en zich oriënteren met toonstoot series van 4—170 stoten per seconde. De duur van een stoot is 1—2 milliseconde, terwijl de frequentie zou liggen omtrent de 50.000 Hz. Men hoort dit als ratelen of kraken. Bij het naderen van een voorwerp ratelt het dier sneller.

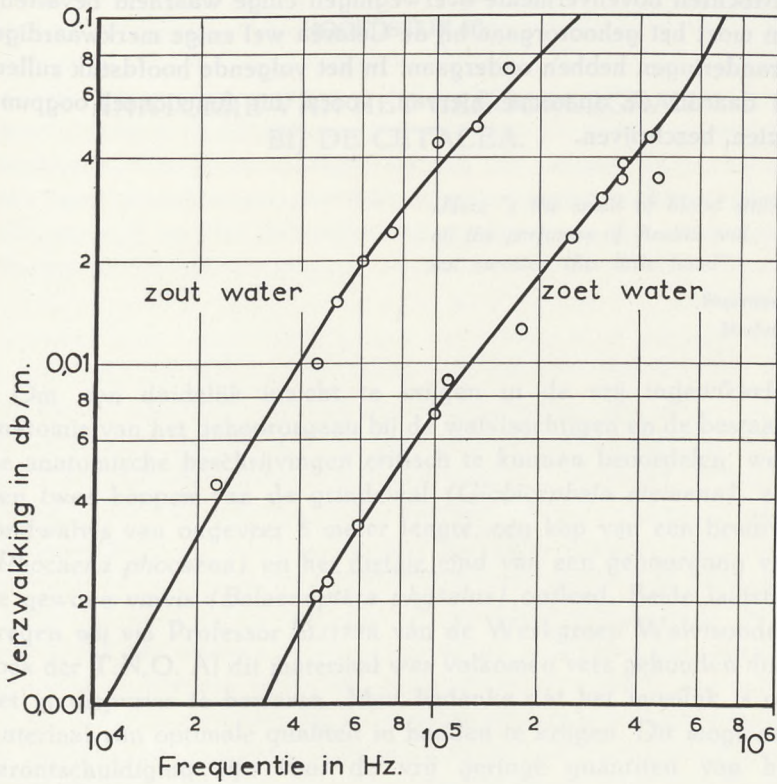
GRIFFIN (1946, 1950) beschrijft de modus van hun echolocalisatie, welke daaruit bestaat, dat zij pulsen uitbrengen van een duur van ± 0.002 seconde, hoog beginnend bij 78.000 Hz en dalend naar 30.000 Hz met een abrupt begin en einde. De piekamplitude ligt bij 49.000 Hz. Geluidsniveaux van ± 109 db op 5 à 10 cm afstand van hun bek worden genoemd. De emissie is vanuit de bek duidelijk naar voren gericht. In de serie zelf kan de snelheid van de pulsen gevarieerd worden van 20 tot 30 per seconde. Hij heeft pulsen gevonden, die zelfs begonnen bij de 120.000 Hz. De cochlea van deze diertjes, deelt schrijver mede, zou het gevoeligst zijn tussen de 50.000 en 60.000 Hz. PROSSER (1950) qualificeert ze als nachtdieren met een slechte visus, die als oponthoud-plaats geluid-absorberende grotten mijden. Zij geven geluidspulsen van 70.000 tot 30.000 Hz, waarbij de hoogste intensiteit om en nabij de 50.000 Hz ligt. De duur van de puls ligt in de orde van 1 tot 2 milliseconde. In de rusthouding, hangende aan de achterpoten, geven zij pulsen af met een frequentie van 10 per seconde, bij vliegen van 30 per seconde,

bij het naderen of aanvliegen van een object van 50 per seconde, om als ze er voorbij zijn weer op 30 per seconde terug te vallen. Ook hij zegt dat zij voor de mens hoorbare kreten kunnen uiten van circa 7000 Hz, die voor de communicatie moeten dienen. MÖHRES tenslotte publiceert in 1952 over de hoefijzerneuzen, Rhinolophoidea, die hun geluid niet door de bek afgeven, doch door de neusgaten van hun merkwaardig als hoefijzer gevormde neus. De uitgezonden frequentie, zegt hij, ligt bij de 80.000 Hz voor de grotere soorten en bij de 100.000 Hz voor de kleinere. De neusgaten liggen een halve golflengte van elkaar voor geluid bij de 80.000 Hz. Ze emitteren geheel zuivere tonen en hebben dus geen modulaties in de puls, zoals de andere Microchiroptera; bovendien is de puls van langere duur. Deze dieren werken ook met een sonar-systeem, doch weer volgens een ander principe dan hun soortgenoten. Een nader ingaan op de wijze waarop al deze geluiden geproduceerd worden, als ook op de theoriën over de wijze waarop deze ultrasone geluiden gebruikt kunnen worden voor plaats en objectbepaling, vallen thans buiten het bestek van dit werk. Volledigheidshalve dient nog opgemerkt te worden, dat de vleermuis wel over stembanden beschikt.

Door deze vergelijking nu vallen vele overeenkomsten met de walvissen op: de noodzaak voornamelijk op het oor als zintuig terug te vallen, het gebruik van hoog-sonische geluiden als onderling communicatiemiddel en de ultrasone als echolocalisatie.

Bovenstaande gegevens voor ogen hebbende, lijkt het ons dan ook het meest waarschijnlijk dat de baardwalvissen misschien, en de tandwalvissen zeker, al naar gelang van soort en levenswijze (kuddeverband, kustdieren, openwaterdieren, soort voedsel) geluiden emitteren, karakteristiek voor de soort en zelfs voor het individu, waarbij voor ons sonische frequenties gebruikt worden als communicatiemiddel. Gezien de afwezigheid van andere mogelijkheden tot onderlinge communicatie zijn deze geluiden hiervoor bij uitstek geschikt door hun relatief lage frequentie en lange golf in water: n.l. een ver doordringingsvermogen, terwijl ze bovendien een groot gebied naar alle richtingen bestrijken omdat ze nog niet sterk gebundeld zijn. De mogelijkheden voor echolocalisatie op lange afstand mogen echter ook niet uit het oog verloren worden. De ultrasone kraakgeluiden, die wij voorlopig alleen aan de tandwalvissen willen toeschrijven, niet alleen omdat ze bij hen aangetoond zijn, maar vooral ook omdat juist deze groep daar het

meeste behoefte aan heeft in verband met voedsel zoeken, lijken ons het meest waarschijnlijk dienst te doen voor objectaftasting en ruimte-oriëntatie op korte afstand daar waar oog en tastzin moeten falen. Immers het is niet alleen juist wat KELLOGG c.s. beweren, dat naarmate de gebruikte frequentie hoger wordt en dus de golflengte



Figuur 3.

Verzwakking van geluid in zout en zoet water (BERANEK).

kleiner, het geluid een des te beter oplossend vermogen krijgt — waardoor dus kleinere objecten afgeluisterd kunnen worden —, maar er kan aan toegevoegd worden dat naarmate de frequentie hoger wordt, de geluidsstraal meer gebundeld is. We kunnen naar onze mening nog een zeer belangrijk argument aanvoeren: namelijk dat de absorptie van het geluid in water vrijwel toeneemt met het kwadraat van de frequentie (BERANEK) (fig. 3).

Dat wil dus zeggen dat dit systeem alleen van dichtbij, tot zeer

dichtbij, gebruikt kan worden, naarmate de gebezigde frequentie hoger is.

Dit kan ook de oorzaak zijn, dat men de hoge componenten in de tik niet alleen niet hoort, maar ook relatief veel minder ontvangt in de hydrofoon dan de lage.

Mochten bovenvermelde overwegingen enige waarheid bevatten, dan moet het gehoororgaan bij de Cetacea wel enige merkwaardige veranderingen hebben ondergaan. In het volgende hoofdstuk zullen wij daarom de anatomie hiervan, vooral uit functioneel oogpunt bezien, beschrijven.

HOOFDSTUK III.

ANATOMIE VAN HET GEHOORORGAAAN BIJ DE CETACEA.

„Here 's the smell of blood still:
all the perfumes of Arabia will
not sweeten this little hand”.

Sheakespeare
Macbeth

Om een duidelijk inzicht te krijgen in de vrij ingewikkelde anatomie van het gehoororgaan bij de walvisachtigen en de bestaande anatomische beschrijvingen kritisch te kunnen beoordelen, werden twee koppen van de grindewal (*Globicephala melaena*), een tandwalvis van ongeveer 8 meter lengte, een kop van een bruinvis (*Phocaena phocaena*) en het distale eind van een gehoorgang van de gewone vinvis (*Balaenoptera physalus*) ontleed. Beide laatsten kregen wij via Professor SLIJPER van de Werkgroep Walvisonderzoek der T.N.O. Al dit materiaal was volkomen vers gehouden door het in diepvries te bewaren. Men bedenke dat het moeilijk is om materiaal van optimale kwaliteit in handen te krijgen. Dit moge een verontschuldiging zijn voor de vrij geringe quantiteit van het bewerkte materiaal. Hiernaast werd nog onderzoek aan schedels van verschillende walvissen verricht. Bij de bespreking van de anatomie zullen wij ons voornamelijk houden aan de situatie zoals die te vinden is bij de Odontoceti en alleen dan aandacht vragen voor de Mystacoceti wanneer het gehoororgaan van deze laatsten principiëel hiervan afwijkt.

Wij zullen het gehoororgaan van de periferie af bespreken.

A. Porus acusticus externus.

Het valt al dadelijk op dat, als offer aan de voor hen noodzakelijke stroomlijnform, bij alle Cetacea de oorschelp ontbreekt. De

porus externus van de uitwendige gehoorgang is echter wel aanwezig, doch bijzonder klein. Bij de tandwalvissen is ze zo gering van afmeting, dat ze niet of nauwelijks te vinden is. Om bij de griend (*Globicephala*) deze opening in de huid te vinden, waren wij genoodzaakt de gehoorgang eerst op te zoeken in het onderhuidse vet, de zogenaamde blubber. Hierin laat ze zich gemakkelijker opsporen, daar ze als een dun zwart pijpje door het geelwitte vetweefsel heenloopt. Terugwerkend naar de huid is de porus dan, zij het nog moeilijk, te vinden. Dit is geen wonder, gezien de diameter ervan, die in de orde van 0.5 mm ligt! Bij deze dieren bleek de uitwendige opening van de gehoorgang caudaal en iets ventraal van de caudale ooghoek te liggen, op het ventrocaudale snijpunt van twee cirkels, met een straal van respectievelijk 7.30 en 15.39 cm. De kleinste heeft de caudale ooghoek, de grootste de mondhoek als middelpunt.

B. Meatus acusticus externus (uitwendige gehoorgang).

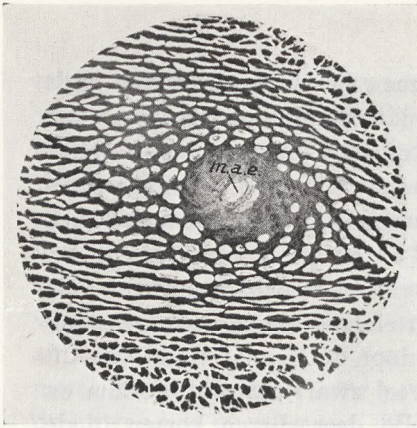
De uitwendige gehoorgang heeft een min of meer S-vormig gekronkeld verloop over een afstand van circa 10 cm. Van de porus af gaat het eerst in een horizontaal vlak caudaalwaarts, een hoek makend met het vlak van de huid, open naar rostraal, van ongeveer 120°. Deze richting wordt over ongeveer 5 cm gevolgd, waarvan het eerste deel alleen door blubber omgeven is, en het laatste omgeven gaat worden door een toenemende massa bind- en spierweefsel, welke zelf weer ligt in de olie-achtige massa van het onderhuidse vet. Daarna krijgt de gang plotseling een andere richting, het spierweefsel verdwijnt hier en maakt plaats voor het sterk in massa toenemende bindweefsel. De richtingsverandering bestaat in een scherpe bocht rostraalwaarts van circa 30°, in een horizontaal vlak alsook dorsaalwaarts in een verticaal vlak. Dit verloop houdt de gang vol over 1 à 1.5 cm, om dan weer een bocht te maken, nu caudaalwaarts in een horizontaal vlak met een hoek van ongeveer 135°, caudaalwaarts open. Deze richting wordt doorlopen over een afstand van zegge 1 cm, waarna de gang in een verticaal vlak dorsaalwaarts gaat stijgen met een hoek van 160° met het horizontale vlak, open naar dorsaal, over een lengte van ongeveer 3 à 3.5 cm, om dan tenslotte uit te lopen tegen de bulla tympanica, nog even iets naar beneden duikend, omgeven door bot van de bulla en te eindigen aan de concave basis van een weefselconus, welke basis gevat is in de sulcus tympanicus van deze bulla.

Genoemde conus komt als geheel overeen met het trommelvlies zoals wij dat kennen bij de op het land levende zoogdieren. Het lumen van de uitwendige gehoorgang, van buiten naar binnen gaande, blijft eerst nauw, in de grootte van 0.5 mm — 1 mm en enigszins ovaal van vorm, om zich dan, eerst langzamerhand en vervolgens vrij snel, trechtervormig te gaan verwijden, te weten na de eerste bocht, zo, dat het aan het eind een diameter van ongeveer 0.5 cm heeft. De vorm is daar niet meer ovaal doch driehoekig geworden. De wand van de gehoorgang wordt gevormd door de normale huid van dit dier, te weten: epidermis met zeer veel zwart pigment, corium en onderhuids vetweefsel, de blubber. Bij deze dieren komen in de huid noch zweetklieren, noch smeerklieren voor. Wij hebben deze vormsels ook niet in de huid van de gehoorgang kunnen vinden, evenmin als ceruminale klieren.

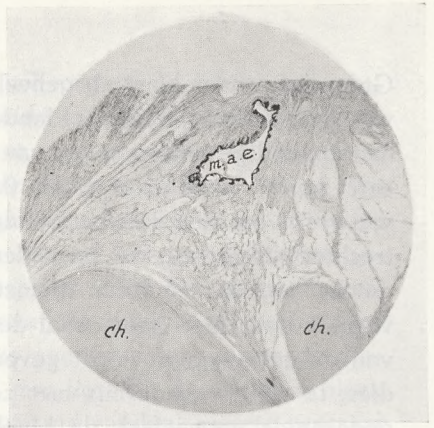
In het allereerste deel van de gang bezit de wand in zijn corium nog maar zeer weinig bindweefsel; het corium is in geringe mate ontwikkeld, wel goed echter overal van papillen voorzien, die het stratum germinativum van de epidermis voeden en steunen. Aan het corium grenst de blubber. Na enige centimeters het verloop naar binnen gevolgd te hebben, ziet men in de serie coupes het bindweefsel hand over hand in het corium toenemen.

De vezels lopen in de lengte-richting met de gehoorgang mee. Vervolgens verschijnen er ook spiervezels in toenemende mate, die eveneens eerst in de lengte van de gang meelopen om er later gedeeltelijk wat schever op te gaan staan. De spierbundels, die van het dwars gestreepte type zijn, liggen eerst aan één kant van de gang, doch omgeven deze op den duur geheel, echter in die zin, dat zij verreweg het meest in aantal blijven aan de zijde waar zij het eerst verschenen. De spiermassa neemt dan plotseling af, hetgeen ook zeer goed in het macroscopisch praeparaat te zien is, waarbij duidelijk kan worden geconstateerd, dat deze massa, die de grootte heeft van een platte dadel, zelf weer omgeven is door blubber. Het bindweefsel, waarin wij nu ook kraakbeenspangen zien verschijnen, neemt voortdurend in massa toe, terwijl het spierweefsel verdwijnt. De gehoorgang — wij zijn nu een eindje voorbij de eerste bochten — verloopt nu niet meer in blubber, doch alleen in het bindweefsel dat tot een enorme harde massa is uitgegroeid (fig. 4—9).

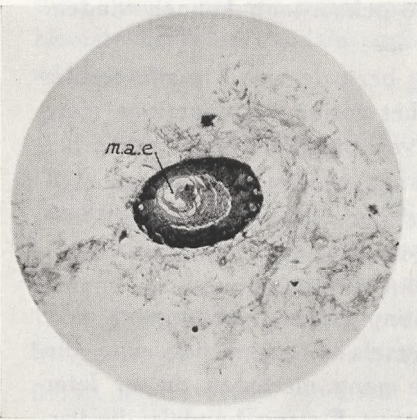
De kraakbeenspangen verenigen zich proximaalwaarts tot een goot, maar omsluiten nooit geheel de gang. Wij zijn hiermee gekomen tot aan de bulla.



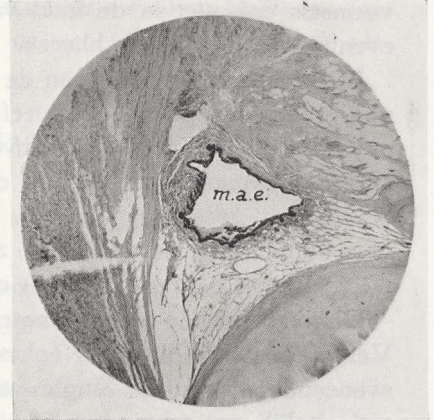
4



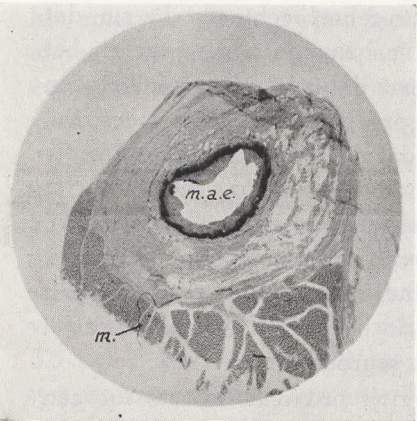
7



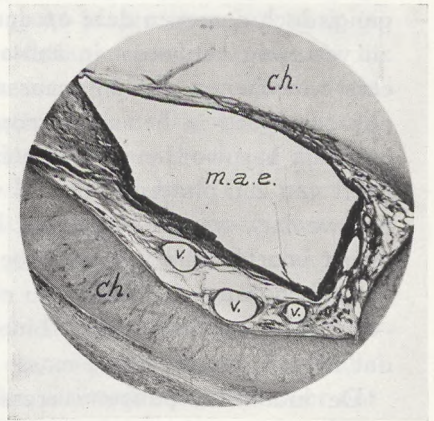
5



8



6



9

Figuur 4—9.

Dwarse doorsneden van de uitwendige gehoorgang van *Globicephala* in volgorde van lateraal naar mediaal: ch. kraakbeen, m. spier, m.a.e. meatus acusticus externus, v. vene.

Wat is nu de inhoud van het zo omsloten lumen?

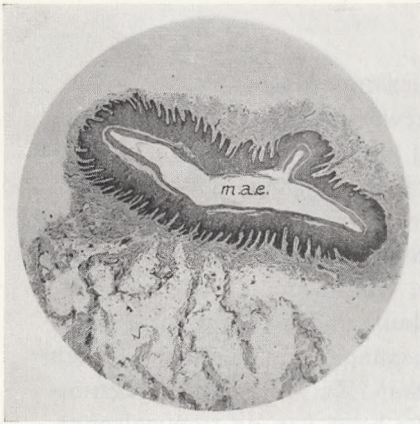
Tijdens het leven bevat dit zeewater en korrels afgestoten epitheel. Een prop die de gehoorgang afsluit is niet aanwezig, niet-tegenstaande de taps naar buiten toelopende gang. De Odontoceti hebben dus allen in principe een zeer nauwe, van buiten naar binnen wijder wordende, S-vormig kronkelende, open gehoorgang. Deze is eerst omgeven door blubber, daarna door bind- en spierweefsel en eindigt tenslotte tegen de bulla in een enorm harde bindweefselmassa, waarin zich kraakbeenspangen bevinden, die in een zekere relatie tot deze gehoorgang staan. Ze loopt dood in een inzinking van de bulla tegen de concave basis van de trommelconus.

De Mystacoceti wijken op enige punten principiëel en schijnbaar principiëel van de bovengeschetste gang van zaken af (fig. 10—15). De porus externus is hier veel eenvoudiger te vinden in een soort groeve van de huid achter het oog. De diameter van de gang echter, zodra deze de hier zeer sterk ontwikkelde blubbermassa binnendringt, is buitengewoon klein, in de orde van enkele millimeters, om zich al heel snel aanmerkelijk te vernauwen tot ze geheel verdwijnt. Daar waar de gang de blubberlaag verlaat, gaat ze over in een dunne bindweefselstreng. Na een kort verloop van deze streng manifesteert de gehoorgang zich weer, nu met een trechtervormig zich naar binnen verwijdend, afgeplat lumen, dat echter volledig is opgevuld met een compacte cerumenprop. Een cerumenprop in de zin zoals wij die bij de mens vinden is het echter niet, doch meer een compacte in lagen gecomprimeerde conglomeratie van afgestoten epitheelcellen. Dit is begrijpelijk, gezien de afwezigheid van klieren in de huid. PURVES (1955) echter, die een uitgebreide en interessante studie over de cerumenprop in de uitwendige gehoorgang bij de Mystacoceti maakte, zegt wel cerumenachtige klieren gevonden te hebben, maar dan alleen in de huidlaag van het trommelvlies dat daarin als de vinger van een handschoen, van de sulcus tympanicus der bulla af, naar buiten steekt.

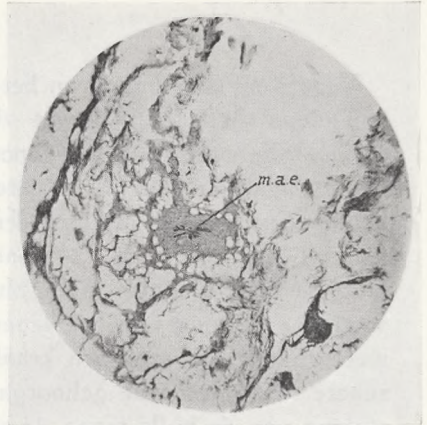
Er lijken dus twee principiële verschillen te bestaan tussen beide groepen:

1e. een open tegenover een dichte gehoorgang.

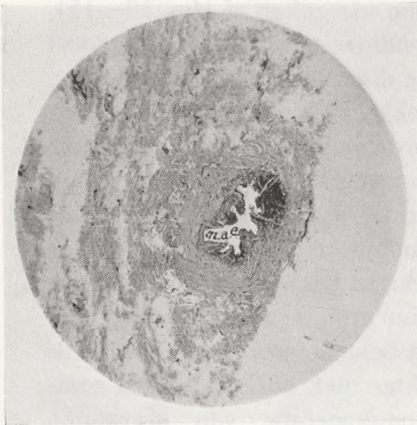
In het eerste geval staat de trommelconus in direct contact met het zeewater, bij het tweede slechts indirect door middel van bindweefselstreng en „cerumen” prop. In hoofdstuk IV zal echter blijken dat dit verschil in acoustische zin slechts schijnbaar is. Deze prop is al aanwezig tijdens het embryonale leven en groeit mee met de zich



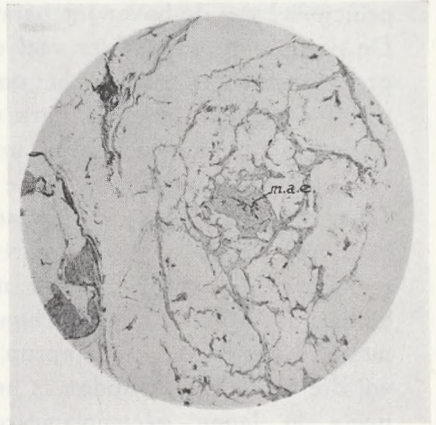
10



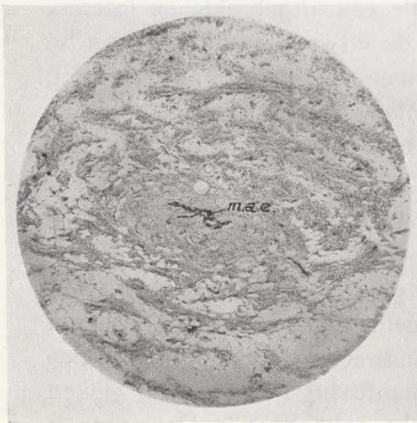
13



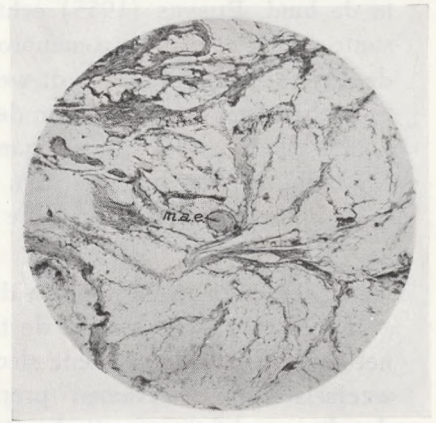
11



14



12



15

Figuur 10—15.

Dwarse doorsneden van de uitwendige gehoorgang van *Balaenoptera physalus* in volgorde van lateraal naar mediaal: m.a.e. meatus acusticus externus.

naar perifeer verlengende gehoorgang, zodat deze altijd opgevuld blijft. Zij wordt laagsgewijs afgezet, zodat men er de perioden van langzame en snelle groei, die elk jaar opnieuw weer plaats vinden en bepaald worden door het afwisselend oponthoud dezer dieren in de poolzeeën en in de warmere oceanen, uit kan aflezen (PURVES 1955). Deze verschillende seizoenen in het jaarlijkse walvisleven doen ook hun invloed gelden op de blubberlaag die daardoor sterk varieert in dikte. De gehoorgang die een vast begin heeft in de huid en een einde aan de bulla, komt, wanneer de blubberlaag dik wordt, perifeer onder tractie te staan in zijn lengte-richting. Men kan dit gemakkelijk constateren wanneer men de gang los snijdt van de huid; ze retraheert zich dan sterk in de dikke blubberlaag.

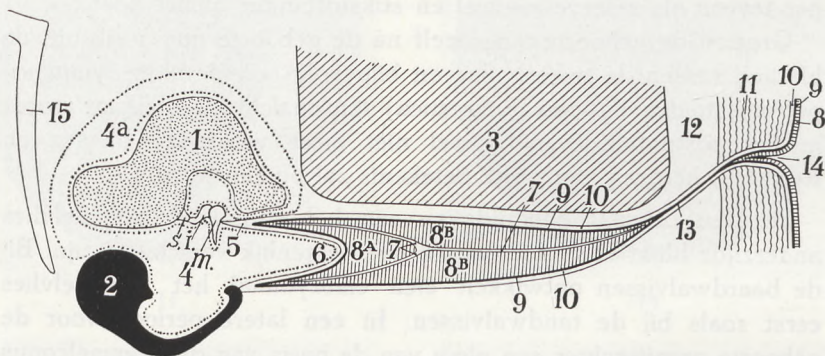
Bij kamertemperatuur bestaat deze laag reeds uit een half vloeibare olieachtige substantie, die het dier, dat zelf een temperatuur van circa 37° Celsius heeft, moet beschermen tegen de enorm afkoelende werking van het zo goed warmte geleidende water, terwijl het tevens als reserve-voedsel en stikstofbinder dienst doet.

Groeien de gehoororganen zelf na de geboorte nog sterk uit, de afstand tussen de twee bullae en bijgevolg ook de twee tympano-petromastoidea (= petrotympanica) ten opzichte van elkaar wordt in het postnatale leven vrijwel niet meer vergroot (FRASER en PURVES), hetgeen van grote betekenis zal blijken te zijn.

2e. Een concaaf enerzijds en een bol uitpuilend trommelvlies anderzijds blijkt zelfs anatomisch geen eigenlijk verschil te zijn. Bij de baardwalvissen ontwikkelt zich embryonaal het trommelvlies eerst zoals bij de tandwalvissen. In een latere periode voor de geboorte groeit echter een plooi van de basis van de trommelconus uit naar buiten in de gehoorgang. In voldragen toestand ziet men een vrij dikwandig trommelvlies (de uitgegroeide plooi) in de uitwendige gehoorgang uitpuilen van de sulcus tympanicus uit, welk vlies echter aan één kant van de sulcus overgaat in een massief ligament of bindweefselstreng, die van hieruit in het cavum tympani naar binnen loopt en insereert aan de hamer. Dit ligament heeft dus ook een concaaf distaal uiteinde of basis, die hier gedeeltelijk begrensd wordt door de naar buiten puilende wand van het trommelvlies. Deze uitpuilende wand, die men zich het best kan voorstellen als de holle vinger van een handschoen, omsluit een lucht-ruimte die met het cavum tympani in verbinding staat. Hij neemt bij de baardwalvissen de plaats in van een deel van de naar buiten puilende benige wanden van de bulla der tandwalvissen, die even-

eens luchtruimten omsluiten die tot het cavum tympani behoren (fig. 16).

BOENNINGHAUS kent aan de spiertjes, die hij uitvoerig heeft beschreven bij de bruinvis, en de kraakbeenstukjes om de gehoorgang slechts theoretische waarde toe als rudimenten van het vroegere, thans in de blubber verzonken, uitwendige oor, terwijl hij hun geen functionele waarde toekent. FRASER en PURVES daarentegen schrijven aan deze kleine spiertjes een geluidcontrolerende werking toe door de tractie die ze zouden kunnen uitoefenen op de wanden van de gehoorgang. Wij houden deze opvatting voor onjuist op grond van theoretische en proefondervindelijke overwegingen medegedeeld in hoofdstuk IV. De enige functie die hen toegedacht kan worden is het opwekken, althans bij de tandwalvissen, van een soort peristaltiek in de gehoorgang voor waterverversing en uitstoting van epitheel. Bij de baardwalvis komen ze trouwens alleen maar embryonaal voor (HANKE).



Figuur 16.

Schematische frontale doorsnede door de tymanaal regio van een baardwalvis, gewijzigd, naar HANKE en PURVES; 1 petromastoid, 2 tympanicum, 3 squamosum, 4 cavum tympani, 4a luchtkussens rondom petromastoid, 5 trommelconus, 6 uitstulping van het trommelvlies in de uitwendige gehoorgang, 7 grensvlakken van de samenstellende delen van de „cerumenprop”, 8 zona cornea, 8A en 8B „cerumenprop”, 9 zona germinativa, 10 corium, 11 „blubber”, 12 bindweefsel, 13 blind gedeelte van de uitwendige gehoorgang, 14 porus acusticus externus, 15 occipitale, i. incus, m. malleus, s. stapes.

C. Middenoor en omgeving (fig. 17, 18, 19).

I. Algemeen overzicht (fig. 17).

Wij zijn met de uitwendige gehoorgang beland tot bij en in de

bulla tympanica, die geheel gevormd wordt door het *tympanicum* (= *pars tympanica* van het os temporale bij de mens).

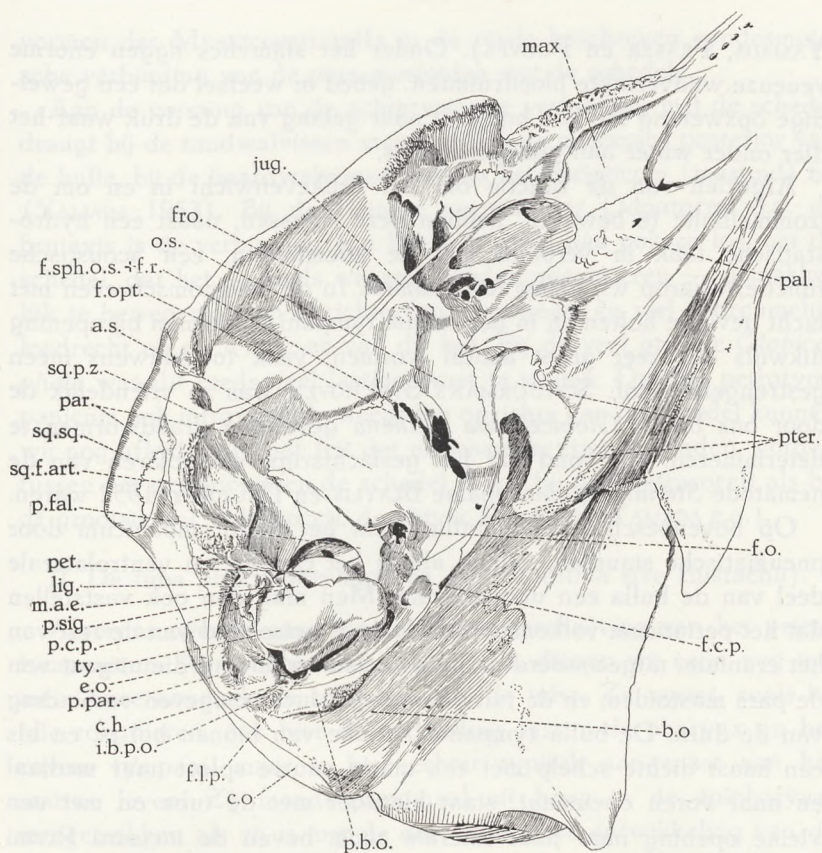
Deze *bulla* vormt met het *perioticum*, dat het os petrosum en *mastoideum* bevat, één geheel: het os petro-tympanicum (*tympano-petromastoid*) of gehoorbot. *Bulla* en *perioticum* vormen een twee-éénheid; de botten zijn op enkele plaatsen syndesmotisch en synostotisch met elkaar verbonden. Dit petrotympanicum is het normale verband met de omringende schedelbeenderen volkomen kwijt geraakt, en is als één geheel (althans bij de *Odontoceti*) slechts ligamenteus met het cranium verbonden, waar het onder aanhangt.

Het petrotympanicum omvat het middenoorsysteem, dat in de schelpvormige ruimte van de *bulla* geborgen is, en het eigenlijke binnenoor, dat in het hier met recht als „rotssteenachtig” beschreven bot van het *perioticum* gelegen is. Allereerst zal hier de relatie van dit petrotympanicum tot de schedel en de omliggende delen nagegaan worden.

De gehoorkapsel gaat zich reeds tijdens het embryonale leven in toenemende mate zo distantiëren van de omringende schedelbeenderen in de regio *occipitotemporalis* dat het latere *perioticum* met de daaraan uit dekbeen ontstane *bulla tympanica* verbonden geheel buiten het verband der schedelbeenderen komt te liggen (DE BURLET). Dit komt het sterkst en het meest extreem tot uiting bij de tandwalvissen. Bij de baardwalvissen is er nog een klein gedeelte dat als uiteinde van de *pars mastoidea* van het *tympano-petromastoid* ingewigd is tussen de schedelbeenderen, waarmee het vrij los syndesmotisch verbonden is, n.l. met het *basioccipitale* en voornamelijk het *exoccipitale* en *squamosum*. Deze komen bij de mens overeen resp. met de *pars basalis* en *lateralis* van het *occipitale* en de *squama* van het os temporale. Het gehele petrotympanicum (*tympano-petromastoid*) is als het ware opzij onder uit de schedel gevallen, een defect in diens wand achterlatend, tussen het *basioccipitale*, het *exoccipitale* en *squamosum*, genaamd het *foramen lacerum medium et posterius* overeenkomend met het *foramen lacerum + for. jugulare* bij de mens. Uit dit gat hangt de *dura* met *arachnoidea* als een tuit naar beneden, nog bevestigd als het is aan het *perioticum* dat hen eruit meenam. De *dura* insereert rondom de *porus acusticus internus*, bevattende de enorme tot allergrootste hersenzenuw uitgegroeide *nervus stato-acusticus*, verder de *nervus facialis* en *vasa labyrinthica* (= *auditiva interna*). Het *perioticum*

blijft nu ligamenteus met de schedel verbonden hangen in een holte gevormd mediaal en een weinig caudaal door een gedeelte van het basioccipitale n.l. de processus basioccipitalis, caudaal en enigszins lateraal door een deel van het exoccipitale, n.l. de processus paroccipitalis en lateraal en enigszins frontaal door het squamosum en een weinig frontaal door de processus falciformis van het squamosum. De aanhechting is zoals reeds opgemerkt bij de Odontoceti een zuiver ligamenteuze en bestaat uit zeer straf, buitengewoon hard en compact bindweefsel waar doorheen de gehoorgang en nervus facialis zich naar buiten werken. Echter is deze bindweefselverbinding zo geformeerd dat ze het tympanopetromastoid voornamelijk alleen achter met zijn pars mastoidea aan de schedel hecht in een groeve gevormd door de processus paroccipitalis van het exoccipitale en het squamosum. Naar voren, zij het in veel geringere mate, wordt door dit weefsel een verbinding gevormd tussen het rostrale laterale deel van de bulla (processus anterior) en de processus falciformis squamosi en ventraal mediaal tussen de onder- en mediale kant van de bulla (binnenste lip) en de processus basioccipitalis. Om en tussen deze verbindingen is het gehele petrotympanicum omgeven door met lucht gevulde sinussen, die met slijmvlies bekleed zijn. Deze bijholten moet men zich denken als zeer grote en vormrijke uitstulpingen van het cavum tympani, dat zelf gevat is in de bulla tympanica (BOENNINGHAUS). Genoemd systeem van luchthoudende sinussen strekt zich bij alle Cetacea aan de schedelbasis uit. De sinussen zijn veelal door bot en weke delen begrensd, zelden alleen door bot. Met toenemende ouderdom vergroot het systeem zich nog ten koste van de schedelbeenderen, waarin het usuren vormt. De verhoogde druk die bij duiken in de sinussen ontstaat zal wel mede voor deze drukusuur verantwoordelijk zijn. Met uitzondering van de familie der Delphinidae en der rivierdolfijnen (Platanistidae) waar het systeem nog veel uitgebreider is, om zijn grootste uitbreiding te hebben bij de blinde *Platanista*, zijn er normaaliter vier sinussen, waarvan de grootste de sinus pterygoideus is.

In deze sinus mondt caudaal het distale einde van de tuba Eustachii (ostium tympanicum tubae) uit waar deze overgaat in de rostrale opening van de bulla. De slijmvliesbekleding van dit pneumatische systeem is rimpelig trabeculair, waardoor het zeer sterk kan opzwellen. De hierin vervatte klieren zijn waarschijnlijk verantwoordelijk voor de opvulling van deze luchtholten met albumineus schuim zoals dat gevonden wordt bij pas gedode dieren (HOWELL,



Figuur 17.

Delphinus spec. Ventraal aanzicht van de rechterzijde van de schedel, $\times \frac{1}{2}$. (Door BROERS welwillend afgestaan uit een nog niet verschenen publicatie.)

a.s. alisphenoid,
 b.o. basioccipitale,
 c.h. canalis hypoglossi,
 c.o. condylus occipitalis,
 f.c.p. foramen caroticum posterius,
 f.l.p. foramen lacerum posterius,
 f.o. foramen ovale,
 f.opt. foramen opticum,
 fro. frontale,
 f.sph.o.s.+f.r. fissura sphenorbitalis superior + foramen rotundum,
 e.o. exoccipitale,
 i.b.p.o. incisura basiparoccipitalis,
 jug. jugale,
 lig. ligament voor het hyoid,
 m.a.e. meatus acusticus externus,
 max. maxillare,

o.s. orbitosphenoid,
 pal. palatinum,
 par. parietale,
 p.b.o. processus basioccipitalis,
 p.c.p. processus conicus posterior (BEAUREGARD) = processus posterior (BOENNINGHAUS),
 pet. petrosum,
 p.fal. processus falciformis (BEAUREGARD),
 p.par. processus paroccipitalis,
 p.sig. processus sigmoideus (BEAUREGARD),
 pter. pterygoid,
 sq.f.art. fossa articularis mandibulae van het squamosum,
 sq.p.z. processus zygomaticus van het squamosum,
 sq.sq. squama temporalis van het squamosum,
 ty. tympanicum.

YAMADA, FRASER en PURVES). Onder het slijmvlies liggen enorme veneuze wijdvertakte bloedruimten, gebed in weefsel dat een geweldige opzwellling toe kan laten, al naar gelang van de druk waar het dier onder water aan geëxponeerd is.

Afgezien van de functie om het drukevenwicht in en om de trommelholte te bewaren, hebben deze sinussen, naast een hydrostatische taak in verband met de ademhaling, een acoustische functie, waarop wij nader terugkomen. In de bovenomschreven met lucht gevulde holten en in het cavum tympani vindt men bij opening dikwijls een zeer groot aantal wormen, vaak tot kluwens ineen gestrengeld. Prof. SCHUURMANS STEKHOVEN was zo vriendelijk de door ons bij de *Globicephala melaena* gevonden draadwormen te determineren. Hij vond dat het geslachtsrijpe exemplaren van de nematode *Stenuris globicephalae* BLAYLIS en DAUBNEY, 1952 waren.

Op bovenbeschreven omhulling van het petrotympanicum door pneumatische sinussen, maken alleen het caudale en ventrolaterale deel van de bulla een uitzondering. Men mag dan ook vaststellen dat het perioticum volkomen door lucht is geïsoleerd van de rest van het cranium, uitgezonderd de bindweefselverbinding die uitgaat van de pars mastoidea, en de tuitvormige met lucht omgeven verbinding van de dura. De bulla tympanica, welke van binnen hol is, en als een haast dichte schelp met een matig nauwe spleet naar mediaal en naar voren openstaat, staat hierdoor met de tuba en met een kleine opening naar haar laterale zijde, boven de incisura Rivini van de sulcus tympanicus, met deze sinussen direct of indirect in verbinding.

De ventrolaterale zijde van de bulla wordt evenals de caudale zijde bedekt met het reeds genoemde bindweefsel, dat alleen wijkt voor een uitloper van het enorme vetlichaam dat de onderkaak in de hiatus mandibularis caudaal opvult.

Deze uitloper ligt namelijk tegen een gedeelte van het laterale vlak van de bulla aan, rostraal van de uitwendige gehoorgang. Het contactvlak van dit vetlichaam met de hier zeer dunne laterale wand van de bulla varieert bij de verschillende Odontoceti. Het is vrij groot bij de kleinere, kleiner tot vrijwel afwezig bij de grotere soorten, om te verdwijnen bij de baardwalvissen. De hierboven beschreven en moeilijk voorstelbare ligamenteuze verbinding van het gehoorbot met de schedel neemt in stevigheid toe, naarmate het achterwaartse uitsteeksel van de pars mastoidea in grootte toeneemt bij grotere walvissoorten. Deze situatie culmineert bij de reuzen-

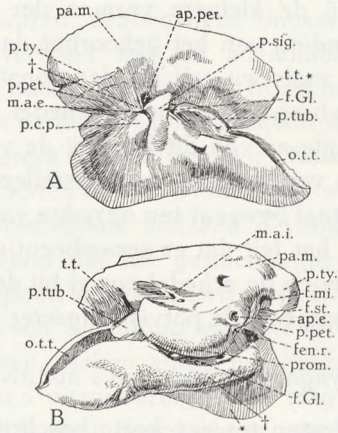
vormen der *Mystacoceti* zelfs in de reeds beschreven syndesmotische verbinding van de pars mastoidea met de schedel.

Aan de vorming van de achterwaartse verbinding met de schedel draagt bij de tandwalvissen voornamelijk de processus posterior van de bulla, bij de baardwalvissen die van het perioticum (mastoid) bij (YAMADA 1953). Bij de kleinere vormen der *Odontoceti* o.a. de bruinvis is de verbinding van het gehoorbot dan ook zo los met de schedel, dat het — zoals wij zelf konden constateren — gemakkelijk te bewegen is ten opzichte van de schedel en wel voornamelijk loodrecht op de lengte-as van dit bot. Bij de veel grotere *Globicephala* was dit reeds veel lastiger vast te stellen. Dat het petrotympanicum ook intravitaal beweegt ten opzichte van de schedel kunnen wij nog afleiden uit het feit dat er sesambeentjes gevonden worden tussen het perioticum en de schedel zowel bij de *Mystacoceti* als bij de grootste der *Odontoceti*, de potvis, *Physeter* (YAMADA e.a.).

II. De tuba pharyngotympanica (sive auditiva sive Eustachii).

Alvorens over te gaan tot een korte beschrijving van het petrotympanicum (tympanopetromastoid) zelf, dienen wij eerst nog iets meer onze aandacht te schenken aan de tuba. Zij vormt, zoals bij alle zoogdieren, ook hier de verbinding tussen de pharynx en het cavum tympani, maar is hier echter typisch aangepast aan het marine leven. Zij mondt proximaal uit hoog in de epipharynx, meegetrokken als zij is met de dorsaalwaartse ontwikkeling van de pharynx. Bij *Globicephala* verloopt ze van het rostrale uiteinde van de bulla tympanica af, waar de laterale wand van haar opening vastzit aan de processus tubarius bullae, die zelf een onderdeel is van de processus anterior bullae, terwijl haar mediale wand los van de bulla openstaat in de sinus pterygoideus. Ze loopt dan ± 7 cm rostraalwaarts, om dan dorsaalwaarts, rostraalwaarts en een weinig mediaalwaarts onder een hoek van ongeveer 120° om te buigen en over een afstand van ongeveer 9 cm verder te lopen. Tenslotte gaat ze mediaalwaarts ombuigend naar het ostium pharyngicum tubae, hoog gelegen in de epipharynx, die door de merkwaardige constructie van het strottenhoofd alleen in verbinding staat met de luchtweg van de longen naar het spuitgat boven op de kop, en dus niet met de mondholte communiceert. De buis zelf is voorzien van slijmvliekleppen, die naar het cavum tympani toe open staan. De tuba is zo geconstrueerd dat ze wijd open gaat bij gaswisseling aan de oppervlakte van het water, doch zich sluit zodra het dier, ondergedompeld,

aan de waterdruk blootgesteld is. De hier beschreven situatie van de tuba en de omgeving ervan geldt in principe voor alle Cetacea, zij het dat de tuba bij de Mystacoceti, niet direct aansluitend aan de bulba, in de sinus pterygoideus uitmondt.



Figuur 18.

Delphinus spec. Rechter tympanopetromastoid („cetolith”), $\times \frac{1}{2}$.

(Door BROERS welwillend afgestaan uit een nog niet verschenen publicatie).

A. lateraal aanzicht,

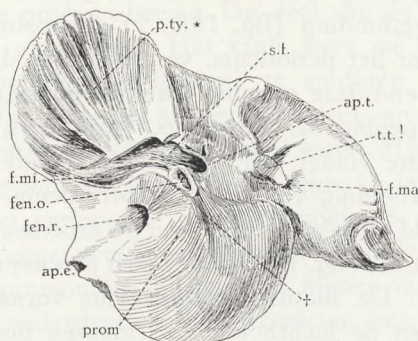
- ap.pet. apertura petrotympanica
(BEAUREGARD)
f.Gl. fissura Glaseri,
m.a.e. meatus acusticus externus,
o.t.t. ostium tympanicum tubae,
pa.m. pars mastoidea,
p.c.p. processus conicus posterior
(BEAUREGARD) = processus posterior
(BOENNINGHAUS),
p.pet. processus petrosus
(DENKER),
p.sig. processus sigmoideus
(BEAUREGARD),
p.tub. processus tubarius
(BOENNINGHAUS),
p.ty. processus tympanicus
(DENKER),
t.t. ★ laterale rand van het tegmen
tympani,
† uitsteeksel van de processus
petrosus,

B. mediaal aanzicht,

- ap.e. apertura externa aquaeductus
vestibuli,
fen.r. fenestra rotunda,
f.Gl. fissura Glaseri,
f.mi. fossa muscularis minor,
f.st. foramen stylomastoideum,
m.a.i. meatus acusticus internus,
o.t.t. ostium tympanicum tubae,
pa.m. pars mastoidea,
p.pet. processus petrosus
(DENKER),
prom. promontorium,
p.tub. processus tubarius
(BOENNINGHAUS),
p.ty. processus tympanicus
(DENKER),
t.t. tegmen tympani,
† mediale „lip” van het tympani-
cum.
★ laterale „lip” van het tympani-
cum.

III. Het os petrotympanicum, (tyimpanopetromastoid) (fig. 18 en 19).

Beschouwen we nu het petrotympanicum zelf. Het raakt vooral bij de Odontoceti na de dood in het gemacereerde cadaver los van de schedel en wordt dan als cetolith in zee gevonden. Daar het door zijn solide consistentie van zeer massief been uitermate geschikt is de tand des tijds te weerstaan vindt men ze als separate fossielen.



Figuur 19.

Tursiops truncatus. Rechter petromastoid, ventraal aanzicht, $\times \frac{1}{2}$.

(Door BROERS welwillend afgestaan uit een nog niet verschenen publicatie),

a.p.e. apertura externa aquaeductus vestibuli,

ap.t. apertura tympanica canalis facialis,

fen.o. fenestra ovalis,

fen.r. fenestra rotunda,

f.ma. fossa muscularis maior,

f.mi. fossa muscularis minor,

p.ty. ★ processus tympanicus (DENKER), op deze plaats is de processus petrosus (DENKER) er mee vergroeid,

s.f. sulcus nervi facialis,

t.t. ! tegmen tympani, vergroeiingsplaats van het petromastoid met de processus tubarius (BOENNINGHAUS) van het tympanicum,

† groeve veroorzaakt door de arteria carotis interna.

Het is een twee-eenheid waarvan de bulla tympanica (= tympanicum) enerzijds de basis en opbouw vormt, omvattend het cavum tympani, en waaraan anderzijds het perioticum (= petromastoid) als dak is toegevoegd.

Het bovenste deel, het perioticum, is slechts op twee plaatsen verbonden met het onderste, in casu: de bulla tympanica; en wel caudaal lateraal syndesmotisch over een vrij kleine oppervlakte.

waaraan de processus tympanicus van het petromastoid en de processus petrosus van het tympanicum deel nemen (fig. 19, p.ty.*). Wel dient er op gewezen te worden, dat deze syndesmotische verbinding bij de Mystacoceti vervangen is door een synostose. Gaan wij nu lateraal hiervan langs het petrotympanicum (tympanopetromastoid) rostraalwaarts over de grens van beide samenstellende delen, dan ontmoet men eerst de hiatus epitympanicus (fig. 18A, ap.pet). Deze opening wordt caudaal begrensd door genoemde syndesmotische verbinding (fig. 18A, †) (synostose bij Mystacoceti), dorsaal door het perioticum, ventraal door de bulla, die hier naar binnen buigend deze opening laat communiceren met de door haar gevormde opening van de sulcus tympanicus, n.l. de incisura Rivini. En tenslotte vinden wij rostraal de tweede en laatste, hier synostotische, verbinding van bulla en perioticum, een dun lamelletje, samengesteld uit een gedeelte van de processus anterior bullae of tubarius tympanici (fig. 18A, p. tub.) en processus anterior periotici (fig. 19 tt!). De hiatus epitympanicus vormt de verbinding naar boven tussen de luchthoudende sinussen om het perioticum en naar binnen met het cavum tympani, in de bulla onder het perioticum gelegen. Verder lateraal en rostraalwaarts gaande, buigt de rand van de bulla, de processus anterior, hier processus tubarius genoemd (zie boven), zich af naar ventraal, om dan te eindigen als de buitenste lip van de bulla. Het is van belang nog even in te gaan op de delen die de sulcus tympanicus omringen. Zij puilen als onderdelen van de dunne laterale wand van de bulla dusdanig hieromheen naar buiten, uitgehold en dus met lucht gevuld van binnen, dat ze het begin van een benige gehoorgang vormen. Deze holle uitbochtigen dragen de namen van processus sigmoideus (rostraal), (fig. 18A, p.sig.) van processus medius (ventraal) en van processus posterior (caudaal) (fig. 18A, p.c.p.). Dorsaal echter wordt de sulcus tympanicus over een kleine afstand niet benig begrensd, doch door bindweefsel, dat de wand gaat vormen van de hiatus epitympanicus. Dit wil dus zeggen dat de gehoorgang eindigt in een holte met een wand die aan alle kanten met lucht omgeven is, en voornamelijk uit zeer dun, hard, bot bestaat, om aan te sluiten op de trommelconus die van daar af geheel vrij door het cavum tympani loopt. Dit geldt voor Odontoceti; voor Mystacoceti bestaat het verschil slechts hierin dat de omgevende wand voor een groter deel uit aan de buitenzijde met epitheel bedekt bindweefsel bestaat n.l. de pars flaccida van dit

prolaberende deel van het trommelvlies: ook hier blijft het proximale deel van de gehoorgang omgeven door lucht.

Verlaten wij thans de laterale zijde van het gehoorbot en duiken wij er onder door, dan kijken wij tegen de ventrale kant aan van de bulla waarin de laterale kant, en dus ook buitenste lip, ombuigt om de basis te vormen van het petrotympanicum. Bij de tandwalvissen bevindt zich hier een groeve tussen buitenste (fig. 18B, *) en binnenste (fig. 18B, †) lip die naar voren toe doorloopt. Bij de baardwalvissen is deze groeve afwezig. Dit deel van de bulla is niet dun doch dikwandig en massief. Het krult weer om naar boven, om daarna, nu enigszins naar lateraal, te eindigen als de massieve dikke binnenste lip, waar het het onderste deel van de mediale wand van het gehoorbot en het cavum tympani vormt. Hierdoor wordt aan de mediale zijde van de trommelholte een in lengterichting van voren naar achter verlopende spleet opengelaten, die achterwaarts reikt tot aan bovengenoemde syndesmotische verbinding. Van deze zijde maakt het promontorium, dat naar binnen in het cavum tympani uitpuilt, als onderdeel van het perioticum, een belangrijke component uit van de mediale wand. Deze spleet is de *fissura tympano-periotica*. Hierdoor communiceert het cavum tympani mediaal en mediocaudaalwaarts met het systeem der met lucht gevulde sinussen, welke zich hier tussen het basioccipitale en perioticum bevinden. Rostraalwaarts gaat de *fissura* over in het *orificium* of *ostium tympanicum tubae* (fig. 18, o.t.t.), dat tevens mediaal aansluit op de *sinus pterygoideus*. Dit *orificium* wordt, rostraal gezien, gevormd door de goot die de buitenste en binnenste lip van de bulla met elkaar van onderen en aan weerskanten vormen en van boven door de *processus antierius* (*tegmental*) van het perioticum. Het bovenste deel van de mediale wand, de naar de schedel toegekeerde zijde van het, op het labyrinth en *canalis facialis* na, volkomen massieve perioticum, buigt nu lateraal om naar boven toe en vormt verder de dorsale wand van het *petromastoid* (*perioticum*), dat het dak vormt van het *tympanopetromastoid*. Men ziet aan de mediodorsale zijde van het perioticum de *porus acusticus internus* (fig. 18B, m.a.i.) liggen, en caudaal daarvan de openingen voor de *aquaeducti* (fig. 18B, ap.e., fig. 19, ap.e.). Hier hecht zich ook de reeds eerder vermelde tuit van de *dura* vast aan het perioticum, terwijl tevens van deze zijde af de *ductus endolymphaticus* en *perilymphaticus* door de *sinus*-ruimten mediaalwaarts naar de schedel verlopen. De caudale zijde van het gehoorbot wordt uiteindelijk gevormd door de proces-

sus petrosus van de bulla (typanicum) en processus tympanicus van het perioticum en hun syndesmotische verbinding, een opening overlatend voor de nervus facialis die het cavum tympani daar caudaalwaarts verlaat (fig. 18B, f.st.). Ook het ronde venster, diepliggend en gevat in het promontorium, half gelegen in de fissura tympanoperiotica en het cavum tympani, kijkt naar achteren op deze zijde uit (fig. 18B, fen.r., fig. 19, fen.r.).

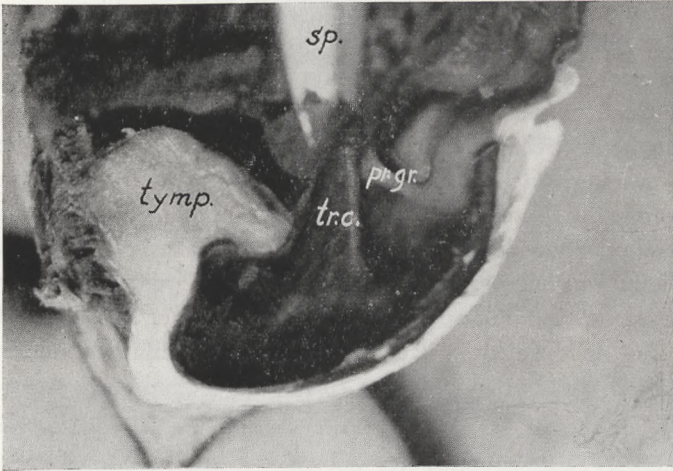
IV. Het corpus cavernosum tympanicum.

Tot besluit van de beschrijving van de uitwendige vorm van het gehoorbot moeten wij nog even de aandacht vestigen op een vormsel van de sinuswand die het basioccipitale tegenover het petrotympanicum bedekt en dat zich uitstulpt als corpus cavernosum door de fissura tympanoperiotica in het cavum tympani. Het is bedekt met het normale slijmvlies, dat de sinus bekleedt. Dit vormsel omgeeft de arteria carotis interna die er in de lengte-richting doorheen loopt. Deze arteria is echter post-embryonaal vrijwel geoblitereerd. De veneuze holten van dit caverneuse weefsel staan in verbinding met de sinus venosus petrosus inferior die zelf weer afgesplitst is van de vena jugularis interna (SLIJPER). In het corpus cavernosum tympanicum worden vele goed ontwikkelde vertakkingen van de plexus tympanicus gevonden. Door opzwellling is het corpus in staat, zeker althans gedeeltelijk, het cavum tympani te vullen. Bij de tandwalvissen komt dit caverneuze vormsel als bovenomschreven meer of minder ontwikkeld voor bij de verschillende vormen. Bij de baardwalvissen wordt het niet aangetroffen. Daarvoor in de plaats vindt men in de slijmvlieslaag, die het dak van het cavum tympani bekleedt, verschillende complexe vouwen en trosvormige uitstulpingen, die zich eveneens kunnen vergroten (YAMADA e.a.). Wij moeten in deze, aan grootteverandering onderhevige, vormsels organen zien, die de luchtdruk in het systeem der pneumatische sinussen en bijgevolg ook in het cavum tympani regelen. De arteria carotis interna ontspringt uit de arteria carotis communis of arteria anonyma. Zij loopt naar en door de incisura tympanoperiotica in het cavum tympani. Ze verlaat de trommelholte weer aan de rostrale zijde van de bulla tympanica en komt door de canalis caroticus in de schedelholte, waar zij zich verliest in het rete arteriae carotis internae (SLIJPER). Het is wellicht te boud om te beweren dat deze arterie geoblitereerd is vanwege het acoustische bezwaar dat een niet geoblitereerde grote slagader in

de trommelholte zou opleveren, maar het feit dat hij zijn lumen bijna of geheel verloren heeft moet ongetwijfeld het horen ten goede komen.

V. Het cavum tympani en middenoorsysteem.

Het cavum tympani, gevat tussen bulla en perioticum, bevat, zoals bij ieder zoogdier, het middenoorsysteem der gehoorbeentjes. Gelijk wij reeds zagen gaat de uitwendige gehoorgang bij de sulcus tympanicus over op de trommelconus bij de tandwalvissen en het daaraan analoge trommelligament bij de baardwalvissen. Wij



Figuur 20.

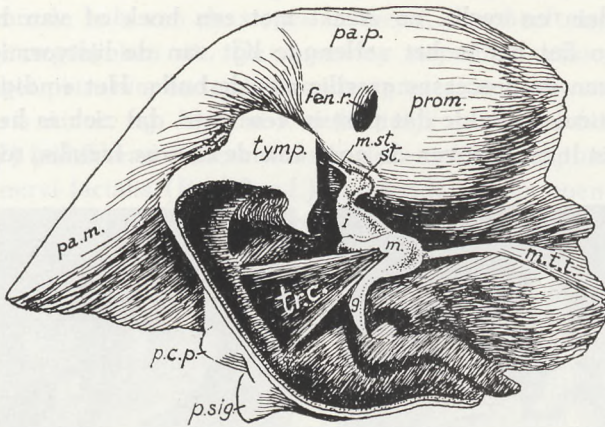
Linker tympanopetromastoid van *Globicephala*, de bulla ongeveer horizontaal doorgezaagd, aanzicht van de onderzijde:

pr.gr. processus gracilis, sp. spatel, tr.c. trommelconus, t ymp. tympanicum.

troffen deze situatie dan ook aan bij de grindwal (*Globicephala*) en de bruinvis (*Phocaena*). De conus loopt vrij door het cavum tympani naar binnen als een kegel (fig. 20, 21a, tr.c.), die dorsoventraal in de lengte is afgeplat en eindigt met zijn punt tegen een nokvormig uitsteeksel dat boven op het lichaam van de malleus als een kleine verhevenheid naar voren springt. Dit nokje is het bij deze dieren aldus gereduceerde manubrium mallei. Niet alleen dat de malleus als het ware geconcentreerd is tot niets dan caput en daarvoor een plompe massieve vorm heeft gekregen, en bovendien een relatief zware indruk maakt, alhoewel hij absoluut gezien klein is,

hij mist ook zijn normaal voorkomende processus en ophangligamenten, uitgezonderd de processus longus, sive anticus, sive Folianus, sive gracilis. Deze is bijzonder ontwikkeld. De hamer is hiermee aan de laterale wand van de bulla vergroeid, op de plaats, die bij alle zoogdieren overeenkomt met de fissura petrotympanica sive Glaseri (fig. 18, f.Gl.). Deze fissuur is hier nog als een klein gaatje aanwezig om de zeer dunne chorda tympani, die door de hamerkop heen, langs de processus gracilis loopt, door te laten, die dan haar weg buiten het cavum tympani vervolgt.

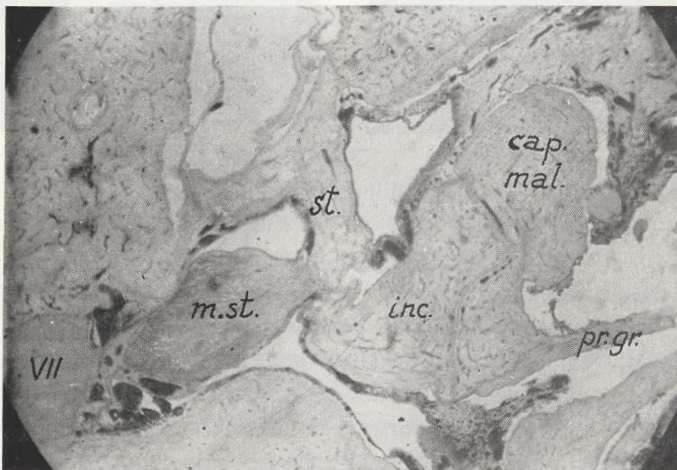
Deze vergroeiing, welke allerm minst abnormaal is in het zoogdierenrijk (o.a. bij de zeehoeien, vleermuizen, muizen, katachtigen etc.), is hier niet puntvormig, maar zelfs tot een lijst geworden. Deze lijst zelf, bestaande dus uit de processus gracilis, is dik en met een relatief brede basis met de bulla vergroeid. De hamer is dus, daar hij geen enkele andere dan bovengenoemde ophanging of bevestiging bezit, behalve zijn gewrichtscontacten met het aambeeld, als een zwaar gewicht zeer stijf opgehangen in de vrije ruimte, aan en voornamelijk langs en naast deze tot beenplaat geworden processus gracilis. Voor de hamerkop is een speciale holte uitgespaard in de wand van het perioticum om vrij te bewegen. BOENNINGHAUS merkt hierover dan ook op, dat, alhoewel de hamer bij andere dieren in principe op dezelfde wijze met het tympanicum verbonden kan zijn, het toch altijd zo is, dat deze verbinding gemakkelijk veert wanneer men er tegen aan drukt. Bij de Cetacea is dit niet mogelijk: drukt men er tegen, dan wijkt hij niet, tot de hamer bij te grote druk plotseling geheel afbreekt van de bulla. De processus muscoli tensoris tympani is in de meeste gevallen gereduceerd tot een ruwe inkeping boven op de gladde hamerkop, vlak bij en recht tegenover het nokvormig manubrium. De hamerkop bezit aan de achterzijde twee loodrecht op elkaar staande convexe gewrichtsvlakken (fig. 21) waarvan de een groot en de ander klein is. Deze articuleren met de daarop precies aansluitende concave gewrichtsvlakken van de zeer kleine doch ook plompmassieve incus. Het kleine gewrichtsvlak ligt vrijwel in het verlengde van de processus gracilis. Het grote ligt evenals eigenlijk de gehele hamer, mediaal ervan. De incus wordt voor verreweg het grootste deel door het crus longum gevormd aan welks basis zich ook de genoemde concave gewrichtsvlakken bevinden. Dit crus eindigt, zoals normaal is voor de zoogdieren, in de processus lenticularis, door rechthoekig om te buigen in een klein articulatievlakje waarmee het tegen de bijzonder kleine,



Figuur 21a.

Linker tympanopetromastoid van *Globicephala*, de bulla ongeveer horizontaal doorgezaagd, aanzicht van de onderzijde:

fen.r. fenestra rotunda, g. processus gracilis, i. incus, m. malleus, m.st. musculus stapedius, m.t.t. musculus tensor tympani, pa.m. pars mastoidea, pa.p. pars petrosa, p.c.p. processus conicus posterior, prom. promontorium, p.sig. processus sigmoideus, st. stapes in fenestra ovalis, tr.c. trommelconus, tymp. tympanicum.

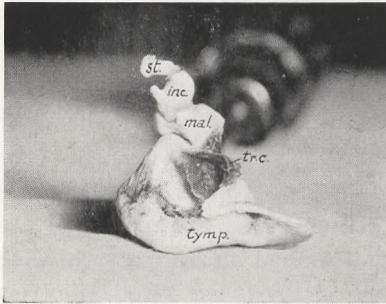


Figuur 21b.

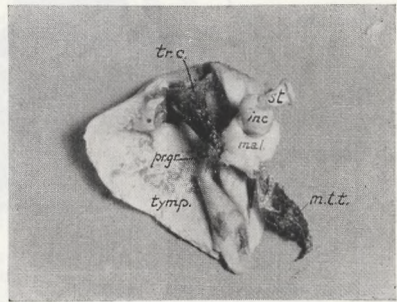
Middenoor van *Phocaena* in doorsnede:

cap.mal. capitulum mallei, inc. incus, m.st. musculus stapedius, pr.gr. processus gracilis, st. stapes, VII nervus facialis.

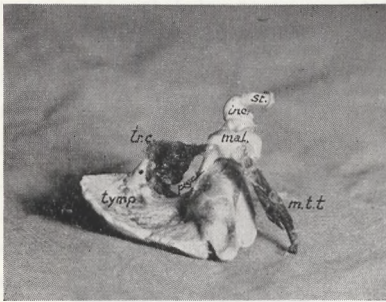
vrijwel massieve, stapes tikt (fig. 22). Het crus breve is bij *Globicephala* klein en recht, en steekt met een hoek af van het crus longum, zo dat het in het verlengde ligt van de lijstvormige aanhechting van de processus gracilis met de bulla. Het eindigt in een convex articulatievlakje dat past in een nisje, dat zich in het perioticum bevindt even boven de goot van de nervus facialis, tegenover



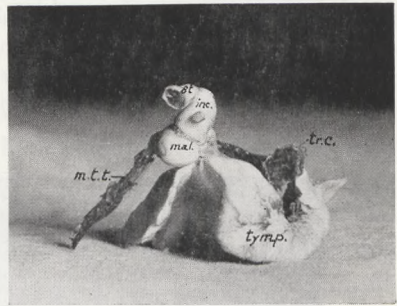
22a



22c



22b



22d

Figuur 22a, b, c en d.

Middenoor van *Globicephala*:

inc. incus, mal. maleus, m.t.t. musculus tensor tympani, pr.gr. processus gracilis, st. stapes, tr.c. trommelconus, tymp. tympanicum.

de fenestra ovalis. De stapes is, zoals reeds werd vermeld, zeer klein, plomp en massief. Dit komt doordat er geen of slechts een zeer kleine doorboring aanwezig is in het lichaam van de stijgbeugel. Bij *Globicephala* lijkt hij, met zijn brede hoge voetplaat, meer op een stamper dan op een stijgbeugel. De voetplaat, hoog en van binnen concaaf, is als een zwaluwstaart ingeponst in het ovale venster zó dat ze er moeilijk uit te verwijderen is (fig. 21b, st.). Luxeert men echter in de tractie-richting van de musculus stapedius, die hier

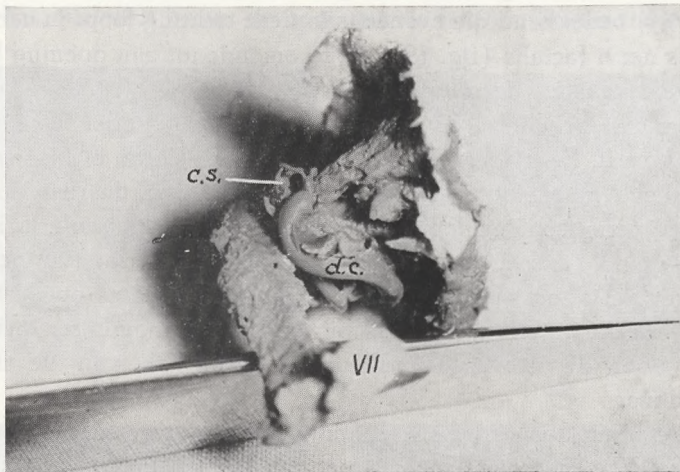
zeer goed ontwikkeld aanwezig is (fig. 21, m.st.) en op de normale plaats aan de hals van de stapes insereert, dan heeft men hem er vrij snel ongebroken uit. De musculus stapedius verloopt in een goot in het petrosum onder het ronde venster caudaalwaarts (fossa muscularis minor, fig. 19, f.mi.), gedeeltelijk de nervus facialis (fig. 21b, VII) bedekkend die eveneens in deze richting loopt in een goot (sulcus nervi facialis (fig. 19, s.f.)) komende uit zijn opening boven het ovale venster, de apertura tympanica canalis facialis (fig. 19, ap.t.). Zoals bekend wordt de musculus stapedius door deze zenuw geïnnerveerd. De musculus tensor tympani tenslotte, eveneens goed ontwikkeld, ontspringt aan het ventrale vlak van de rostrale kant van het perioticum en loopt in een geul (fossa muscularis maior, fig. 19, f.ma.) tussen promontorium en processus anterior periotici caudaalwaarts, om zich bij de reeds genoemde plaats op de hamer vast te hechten. Hij wordt, als bij de andere zoogdieren geïnnerveerd door de nervus mandibularis, derde tak van de nervus trigeminus.

In de litteratuur is er een dispuut geweest over het al dan niet bestaan van deze spier. Dit ligt niet aan het feit dat hij rudimentair zou zijn, zoals sommige schrijvers nog willen beweren, doch aan zijn moeilijk vindbare ligging onder het corpus cavernosum tympanicum, zoals YAMADA terecht opmerkt. Deze spier paste bovendien niet in de hoortheoriën die vele onderzoekers over het gehoororgaan der walvissen concipiëerden, hetgeen zijn vindbaarheid wel niet ten goede zal zijn gekomen.

Bezien wij het middenoorsysteem als geheel, dan kan men zeggen dat, wanneer men de hamer heen en weer zou kunnen laten veren op zijn verbindingslijst met de bulla door druk of tractie uit te oefenen in de richting van de trommelconus, en dus ook van de musculus tensor tympani, de incus, door de gewrichtsvlakjes van de hamer heen en weer genokt, gaat draaien om de as door zijn crus breve. Aldus is de incus met zijn processus lenticularis gedwongen tegen de stapes aan te tikken. FRASER en PURVES (1954) toonden met een model aan dat het incudomaleolaire gewricht voor deze overbrenging volkomen stijf is, maar dat voor elke andere beweging dit gewricht zo geconstrueerd is, dat het van elkaar beweegt en energie-overdracht onmogelijk maakt. Bovengeschilderde gang van zaken en anatomische verbindingen gelden in principe voor alle Cetacea, alhoewel er bij de verschillende vormen in functioneel onbelangrijke details verschillen zijn.

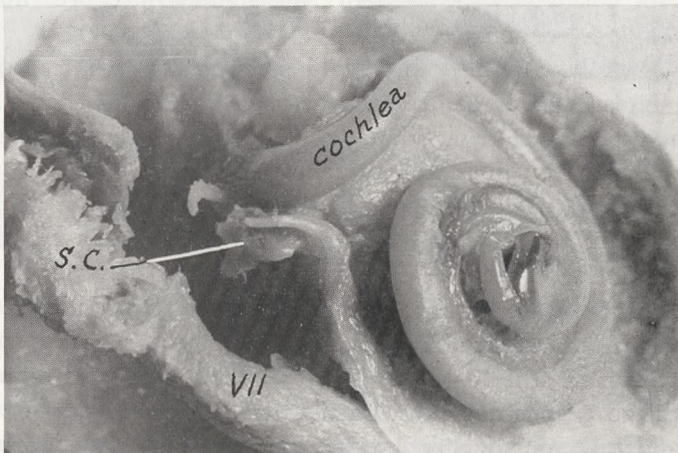
D. Het binnenoor.

De inhoud van het perioticum wacht nog tot slot op een bespreking. Het perioticum bestaat evenals de bulla uit een bijzonder compact keihard „glasachtig” bot, het zwaarste en hardste been in



Figuur 23.

Linker binnenoor van *Globicephala*, geprepareerd uit ontkalkt petromastoid: c.s. pars vestibularis van het vliezig labyrinth, d.c. ductus cochlearis, VII nervus facialis.



Figuur 24.

Linker binnenoor van *Globicephala*, geprepareerd uit ontkalkt petromastoid: s.c. pars vestibularis van het vliezig labyrinth, VII nervus facialis.

het dierenrijk bekend. Juist bij deze zoogdiergroep is het contrast wel zeer groot tussen dit bot en het lichte, met vet gevulde en door-trokken, sponsachtige bot van de overige schedel- en andere been-deren. Het bewerken ervan gaat dan ook met zeer veel moeite gepaard en nog steeds geldt wat PETRUS CAMPER er eens van zei: „In het bewerken heb ik het been zo hard en glasagtig gevonden, van geene zaag te dulden, het schilferde immers alsdan, en barstte evenals glas. Het laat zig nogthans vijlen, dog dit is een verdrietig werk”.

Het zintuigelijk deel hierin vervat: de cochlea met het vestibulair apparaat, eist slechts een kleine plaats op, waarvan de cochlea dan nog bijzonder groot is t.o.v. het vestibulaire gedeelte. De boog-gangen, alhoewel in onderlinge verhouding normaal ontwikkeld en geïnnerveerd, zijn, absoluut gezien, zo gering van afmeting dat een ervaren anatoom als CAMPER ze niet heeft kunnen vinden (fig. 23, 24). Het vestibulum is klein en pijpvormig. BOENNINGHAUS geeft op, als relatieve maten, dat de inhoudsgrootte van de booggangen plus het vestibulum staat tot die van de cochlea als 1.47 : 1 bij de mens, en als 0.057 : 1 bij de *Mystacoceti*. Het vestibulum van de bruinvis is zo groot als dat van een konijn, de booggangen zo groot als die van een hamster, de cochlea daarentegen zo groot als die van een paard. De cochlea heeft $1\frac{3}{4}$ tot 2 windingen bij de walvisachtigen, waarbij de enorme basale winding haast geheel de volgende omvat. De twee door ons onderzochte exemplaren van *Globicephala* hadden twee windingen.

Men treft in de basale winding een schijnbaar tussenschot aan dat benig is en gevormd wordt door de lamina spiralis ossea primaria, uitgaande van de modiulus, en de lamina spiralis ossea secundaria, uitgaande van de perifere wand van de cochlea, welke laatste het ligamentum spirale ondersteunt. Ze raken echter elkaar niet geheel. Er tussen is een zeer nauwe spleet, waarover de mem-brana basilaris, met daarop het orgaan van Corti, is opgehangen. Deze spleet wordt naar de top toe wijder doordat de lamina secun-daria langzamerhand naar boven toe gaat verdwijnen.

Wij vinden deze afwijkende situatie niet alleen bij de door ons geprepareerde tandwalvissen, maar ook bij de muis en de vler-muis. FRASER en PURVES schrijven deze eigenaardigheden ook toe aan de cochlea van de *Mystacoceti*. YAMADA ontkent dit. Wij konden ons hierover niet met zekerheid een oordeel vormen, daar er geen gelegenheid was een cochlea van een baardwalvis te inspec-

teren. Wij neigen er echter toe de bevindingen van FRASER en PURVES als juist aan te nemen. Op de histologische structuur van de cochlea komen wij in hoofdstuk V uitvoeriger terug.

E. Résumé.

Wij mogen zeggen, dat de Cetacea een gehoororgaan bezitten zoals dit gevonden wordt bij de andere zoogdieren, maar dat wat de details betreft in elk opzicht typisch 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 met de bulla verbonden hamer;
5. de kleine maar plumpe en relatief zware overige gehoorbeentjes. Ze zijn immers alle uit hetzelfde soort beenweefsel gevormd als de rest van het petrotympanicum *);
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 bot-structuur dan de overige walvisbeenderen;
10. de ten opzichte van het bijzonder kleine vestibulaire deel van het labyrinth enorme cochlea;
11. de benige lamina spiralis secundaria in de cochlea en tenslotte
12. de tot allergrootste hersenzenuw uitgegroeide nervus octavus, waarvan
13. de nervus cochlearis verreweg het grootste deel uitmaakt, waarover we in hoofdstuk V nader komen te spreken.

*) Hennieke geeft aan dat het gezamenlijk gewicht van de gehoorbeentjes bij de mens 0.06 gr bedraagt, bij de bruinvis, een dier van 1½ meter, 0.285 gr bedraagt, dus 5 maal zo veel, en bij de kat 0.014 gr.

HOOFDSTUK IV.

FUNCTIEMODUS VAN HET GEHOORORGAAN BIJ DE CETACEA.

„Chacun entend à sa façon, comme chacun voit, sent et goutte aussi proportionnellement à la structure particulière de ses organes. Et tout cependant n'en va pas plus mal”.

Le Cat.

Traité des Sens.

A. Inleiding. Vergelijkende physiologie en evolutie van het gehoororgaan.

Wanneer men er van overtuigd is dat de walvissen zeer goed horen, dan kan men de merkwaardige anatomische veranderingen, die hun gehoorapparaat heeft ondergaan, niet anders zien dan gericht te zijn op het zo goed mogelijk opvangen, doorgeven en verwerken van geluidsgolven in water. Toch brachten de in hoofdstuk III beschreven anatomische veranderingen vrijwel alle onderzoekers op dit gebied op een dwaalspoor. Men meende dat er in zekere zin sprake was van een teruggrijpen op de wijze van horen zoals dit bij de vissen het geval is, niettegenstaande het vrijwel allen bekend was dat de walvisachtigen in tegenstelling tot de vissen een hoog ontwikkelde gehoorzin hebben. Slechts FRASER en PURVES geven in een recente publicatie van een inzicht blijk, dat ons inziens de waarheid nog het meest benadert.

In het Devoon, onderdeel van het Primaire tijdperk ruim 300 miljoen jaren geleden, zag een gedeelte van de toen nog uitsluitend in het water levende fauna, die de Silurische zeeën tot hun domein hadden, zich voor het eerst in de historie gedwongen het water te verlaten. Dit vond zijn oorzaak in ingrijpende geologische veranderingen die toen plaats vonden. De vissen waren in dat verre verleden de hoogst ontwikkelde vertebraten. Onder deze organismen

zouden er geweest zijn, die de potenties bezaten de geweldige overgang, die deze milieuverandering met zich mee bracht, met succes te kunnen verwerken. Zij waren hiervoor genoodzaakt een ontwikkelingsgang te doorlopen naar nieuwe levensvormen, die men min of meer met die der huidige amphiënen zou kunnen vergelijken. De zeer ingrijpende „herscheping” voltrok zich voor deze wezens gelukkig in een tijd dat er in het nieuwe milieu nog geen hoger ontwikkelde organismen als potentiële vijanden wachtten.

Deze evolutie kon ook aan hun zintuigen niet ongemerkt voorbijgaan. Hun in kraakbeen of bot omsloten nog primitieve gehoororgaan was vrijwel doof voor de geluiden in hun nieuwe levensmedium, de lucht. Er vormde zich uit een van de in de tongbeenboog overbodig geworden beenderen, het hyomandibulare, een bot tot benige spang (*columella auris*) die met zijn ene uiteinde evenals het hyomandibulare tegen de gehoorcapsel lag en met zijn andere uiteinde in contact stond met het quadratum, of een ander schedelbot (*squamosum*), of zelfs wel met een lichaamsbot (*scapula*). Zo werd een eerste communicatie gelegd tussen het binnenoor en de ijle buitenwereld. De plek, waar de *columella* tegen de gehoorcapsel stootte, verdunde zich tot een membraneus venster (*fenestra ovalis*), waarin zich nu het uiteinde van dit oudste middenoorbeentje voegde.

Aldus moet men zich ongeveer de eerste poging om contact te maken met een andere wereld van geluid voorstellen. Het was een geluidsgeleiding, waarbij de geluidstrilling van de grond via de beenderen die hiermede het nauwst in contact stonden — b.v. de onderkaak bij amphiënen en vele reptielen — werd opgevangen en vervolgens via quadratum en *columella auris* naar het perceptieorgaan werd getransporteerd. Een beengeleiding, zo men wil, die al de neiging vertoont om tot middenoorgeleiding te worden. In dit stadium begon het dan ook mogelijk te worden dat het linker en rechter oor onafhankelijk van elkaar gingen werken. Dit is een absolute eis voor een kwalitatief hogere gehoorzin.

Later zien we lateraal van de benige *columella* een kraakbenige extra-*columella* zich ontwikkelen, die in verbinding staat met een deel van de huid, welke op die plaats tot het vormen van een trommelvlies (de *membrana tympani*) overgaat.

De definitieve brug is geslagen tussen de geluidstrillingen in de lucht en het perceptieorgaan in het binnenoor. Dit gaat nu regel worden bij een weer nieuwere en hogere vorm van vertebraten, welke in tegenstelling tot de amphiënen, nu vrijwel geheel van het

water als levensmedium onafhankelijk wordt, namelijk de reptielen. Alleen slangen vormen hierop een uitzondering. Zij zijn liggend met hun kop op de grond het meest gebaat bij geluid dat zich hierdoor voortplant en dat zij dus op de „ouderwetse” wijze opvangen via hun kaakbotten.

De vogels verschijnen op aarde. Zij staan in vele opzichten nog dicht bij de reptielen maar moeten toch als een duidelijk weer hoger ontwikkelde vorm beschouwd worden. Men ziet bij hen dit gehoorstelsel, dat voor de reptielen, te weten bij de krokodillen, zijn hoogste ontwikkeling bereikt, zich nog verder perfectioneren.

Dan doen, als tot nu toe laatste en meest volmaakte antwoord van de Natuur op de adaptatie-eisen die het leven op land stelt, de zoogdieren hun intrede. Volmaakt in onze ogen ook wat het gehoor betreft. Men ziet bij hen, afgezien van een bijzondere ontwikkeling van een uitwendige gehoorgang, die zich trouwens als zodanig al begon te differentieren bij de hoogste reptielen en de vogels, dat aan het middenoormechanisme, dus aan de columella, hier stapes genoemd, nog twee beentjes worden toegevoegd, namelijk de incus en de malleus. Zij worden gedacht te zijn ontstaan uit het quadratum en articulare, oorspronkelijk kaakbotten, die bij de zoogdieren als zodanig door nieuw gevormde vervangen zijn (squamosum en dentale). De musculus extracolumellaris (m. stapedius bij de zoogdieren), de spier die reeds enige tijd samen met de columella een functionele eenheid vormde bij de lagere vertebraten, krijgt in het middenoor van de Mammalia nog gezelschap van de musculus tensor tympani die aan de malleus gehecht is als afgesplitst deel van de m. adductor mandibulae, een sluitspier van de onderkaak bij de reptielen.

Gezien het bovenbeschreven ontstaan en de evolutie van het middenoorsysteem bij de vertebraten kan men zich moeilijk aan de gedachte onttrekken dat deze vervolmaking een functieverbetering met zich mee zou brengen. Dit klemt des te meer, wanneer men ook de ontwikkeling nagaat die de reeds vermelde veranderde omstandigheden het binnenoormechanisme oplegden. Het spreekt vanzelf dat deze ontwikkelingsgang parallel moest lopen met die van het middenoor, ja dat beiden elkaar steeds geïnduceerd hebben.

De omsluiting van het op primitief horen ingestelde deel van het stato-acustische apparaat van de vis, de sacculus-otolith en de macula neglecta (LÖWENSTEIN en ROBERTS), kreeg, zoals we zagen, eerst één venster (fenestra ovalis) dat via de columella op de buiten-

wereld „uitkeek”. Door de ontwikkeling van een ductus perilymphaticus die van het ovale venster naar binnen loopt en die het zich uit de sacculus uitbochtend, nieuw ontstane zintuig epitheel (papilla amphibiorum bij de amphibiën en papilla basilaris bij hogere vertebraten) gaat omspoelen, wordt het mogelijk, dit zintuigepitheel op een eigen en aparte wijze te prikkelen door middel van drukgolven toegediend door de columella (DE BURLET). Het is deze ontwikkeling die pas goed horen mogelijk gaat maken (DE BURLET, TUMARKIN). De columella neemt in zekere zin de functie van de otolith over; alleen komt nu de prikkel tot stand doordat de columella zich relatief beweegt via de perilymphe ten opzichte van het zintuigepitheel, terwijl eerst het zintuigepitheel zich relatief bewoog ten opzichte van de otolith.

Bij de amphibiën eindigt de ductus perilymphaticus in de schedel. Bij de reptielen echter, waar hij de papilla basilaris gaat omgeven, buigt hij om en gaat weer terug naar het middenoor om daar te eindigen als tweede of ronde venster (fenestra rotunda) in de oorkapsel. De aquaeductus cochleae bij de zoogdieren herinnert nog aan het oorspronkelijk verloop bij de amphibiën (DE BURLET). Bij de zoogdieren tenslotte is uit de papilla basilaris de ductus cochlearis ontstaan: het perceptie-orgaan voor geluidsprikkels bij uitnemendheid. Deze ductus wordt bij de Mammalia geheel omspoeld door de perilymphe die zich in de scala vestibuli en de scala tympani bevindt. Deze perilymphe wordt aangedreven door de stapes in de fenestra ovalis en kan uitwijken bij de fenestra rotunda, welk laatste venster afgesloten is door de membrana tympani secundaria.

Het huidige gehoorsysteem bij de zoogdieren kunnen wij in dit licht met zijn vervolmaking van het perceptieve gedeelte en die van het hieraan aangepaste transmissie systeem zowel als die van zijn opvangapparaat met uitwendige gehoorgang en pinna beschouwen als een „survival of the best of adaptations”.

Om voor ons nog steeds onbegrijpelijke redenen gingen zekere wezens, die de zoogdiertrap reeds bereikt hadden, weer terug naar het leven in water. De eerste, die deze stap terug deden en die thans dus het meest zijn aangepast aan hun toen nieuwe levenswijze, waren de Cetacea. Verschillende andere zoogdieren zouden later nog hun voorbeeld volgen.

Zou nu door de terugkeer naar het water de in de loop van miljoenen jaren verworven hoge differentiatie van de gehoorzin verloren gaan? Sommige onderzoekers, geïmponeerd door het „vis-

achtige karakter" van de Cetacea, hebben zich laten verleiden om inderdaad een enorme regressie tot het vissen-gehoororgaan aan te nemen. Een nadere bestudering van het gehoororgaan der Cetacea leert het tegendeel. Neen, deze tot hoogste ontwikkeling gekomen gehoorzin werd aangepast aan de eisen die een optimale geluids-overdracht in water aan een dergelijk bestaand systeem stelt. Dat deze adaptaties in de allereerste plaats het opvang- en transmissie-apparaat zouden veranderen, lijkt zeer waarschijnlijk.

Het nijlpaard, jongste in bovengenoemde rij van zoogdieren die het water weer opzochten, vertoont, wanneer we HANKE mogen citeren, „al duidelijke veranderingen aan dat gedeelte van zijn gehoorapparaat dat voornamelijk dienst doet om het geluid op te vangen en naar het middenoor te geleiden. De ooropeningen zijn — in vergelijking tot normale landzoogdieren — verder naar boven gekomen, duidelijk verkleind en kunnen door oorspiertjes actief gesloten worden. De uitwendige gehoorgang is hierdoor langer geworden. Bij de walrus en de zeehond is het sluiten van het oor, dat bij het nijlpaard nog actief gaat, passief geworden.

Alleen de oorrobber — die van de Pinnipedia nog het minst aan het leven in water zijn aangepast, maar natuurlijk toch belangrijk meer dan de nijlpaarden — hebben nog een oorschelpje, terwijl dit vormsel bij de zeehonden en walrussen reeds verdwenen is”.

Het uitwendige oor van de zeekoeien (Sirenia) lijkt nog het meest op dat van de walvisachtigen. Deze dieren staan trouwens ook wat hun verdere bouw betreft het dichtst bij de Cetacea. „De oorschelp is bij de Sirenia verdwenen, de gehoorgang mondt uit in een zeer kleine opening in de huid. Het lumen van de uitwendige gehoorgang is over het grootste deel van zijn verloop uitermate gering van afmeting. Het verwijdt zich echter trechtvormig vlak voor zijn proximale einde bij de bulla” (HANKE). Ook het midden- en binnenoor van de zeekoeien lijkt in constructie nog het meest op hun aequivalenten bij de walvissen.

Bovenomschreven reductie van het uitwendige gehoororgaan (pinna en gehoorgang), welke haar uiterste consequentie krijgt bij de walvisachtigen, kan niet anders dan een belangrijke adaptatie zijn, die de functie van de gehoorzin op zich zelf onder water niet mag aantasten. Bij de op het land levende zoogdieren toch zien wij het uitwendige gehoororgaan tot grote ontwikkeling komen. Hiertoe ontstaan een uitwendige gehoorgang met een oorschelp, voorzien van kraakbeen en spiertjes. — Een paard bijv. heeft zijn grazen

niet te onderbreken om het zware hoofd heen en weer te bewegen voor geluidsdetectie; het beweegt zijn oren voortdurend naar alle richtingen. Het oor heeft dan ook bij deze dieren 12 spiertjes, tegenover dat bij de mens 9, die bovendien hun functie vrijwel verloren hebben (BEATTY). — Waar het bezit van een pinna met een groot en richtbaar oppervlak voor de landzoogdieren, die de gezichtszin niet als voornaamste zintuig hebben (zoals de Primaten) belangrijk geworden is, verdwijnt, zoals we zullen zien wegens gebrek aan reële betekenis, deze nieuwvorming bij dieren met een marine levenswijze.

B. De functie van de gehoorgang.

Boven beschreven veranderingen van oorschelp en gehoorgang bij de walvisachtigen behoeven, hoe drastisch ze ook mogen zijn, geen functieverlies van de gehoorzin in zijn geheel tot consequentie te hebben, zoals dikwijls verondersteld is. Een uitwendig gehoorapparaat als in de zin van de landzoogdieren was niet alleen niet meer nodig voor de walvis, neen, het zou zijn gehoorfunctie en zelfs zijn oponthoud onder water kunnen bedreigen. Bij duiken zou door drukverschillen in de meatus externus en de lucht in het cavum tympani een ruptuur in het trommelvlies kunnen ontstaan. Ook zouden er noodlottige beschadigingen teweeg gebracht kunnen worden door de gevolgen van parasitaire begroeiing in de uitwendige gehoorgang.

FRASER en PURVES schrijven echter een acoustische functie aan de uitwendige gehoorgang toe in hun publicatie: „Hearing in Cetaceans” (1954). De nog aanwezige, in de blubber verzonken oorspiertjes zouden, door tractie op de wanden van deze gang uit te oefenen, invloed kunnen uitoefenen op de intensiteit van het door de gehoorgangswanden aan het middenoor toegevoerde geluid. Op theoretische gronden alleen al is deze mening aanvechtbaar.

Tractie van genoemde spiertjes op de wand van de uitwendige gehoorgang zou van een onmogelijk te bereiken grootte moeten zijn, wilde dit een acoustisch nuttig effect hebben. Hierbij komt, nog afgezien van de grootte van de tractie, dat, ook anatomisch gezien, het moeilijk is aan te nemen dat zij een tractie als bovenbedoeld zouden kunnen uitoefenen. En wat tenslotte te zeggen van de invloed van de periodieke dikteverandering der blubberlaag op de geluidstransmissie, die verlenging van de gang en daar-

uit voortvloeiende verhoging van de tractiespanning in de wanden zou geven?

De fysische eigenschappen van het geluid in het medium water verschillen zo weinig van die in het lichaamsweefsel, in casu spier-, bind- en vetweefsel, dat de gehoorgangen geen gewicht in de schaal kunnen leggen. Dit laatste werd op de volgende wijze experimenteel vastgesteld.

Experiment ter bepaling van de geluidsabsorptie in walvisstekten opzichte van die in water.

Opstelling (zie fig. 25):

Een aluminium bak van $10 \times 10 \times 50$ cm, van binnen geheel bekleed met vochtig schuimrubber van 2 cm dikte, werd in een bak zand geplaatst. Het zandoppervlak lag op gelijk niveau met de bovenkant van de bak. De aluminiumbak werd gevuld met water van ongeveer 20° .

Aan de ene korte kant van het bassin werd een hydrofoon onder water bevestigd, aan de andere kant een hydromicrofoon.

De geluidsbron werd aangedreven door een toongenerator. De sterkte van het microfoonsignaal werd gemeten met behulp van een oscillograaf of een buisvoltmeter.

De onderwater-geluidsbron en microfoon waren op eenvoudige wijze vervaardigd door twee kristaltelefoons voor hoortoestellen in een waterdicht, dun plastic zakje gevuld met ricinusolie te brengen. De ricinusolie had tweërlei nut:

- a. een goede vibratie overdracht tussen membraan en water;
- b. de membraantrillingen van de geluidsbron werden niet via een luchtlek buiten om de bak naar de microfoon geleid.

De grote elektrische weerstand van microfoon en meetapparatuur veroorzaakte grote gevoeligheid voor inductie. Daarom werden de leidingen, én naar de geluidsbron (zender) toe, én van de microfoon af, door een afschermkous omgeven. Deze afschermkous werd verbonden met de kapsel van de respectieve kristalmicrofoons en met de aangesloten elektrische apparaten.

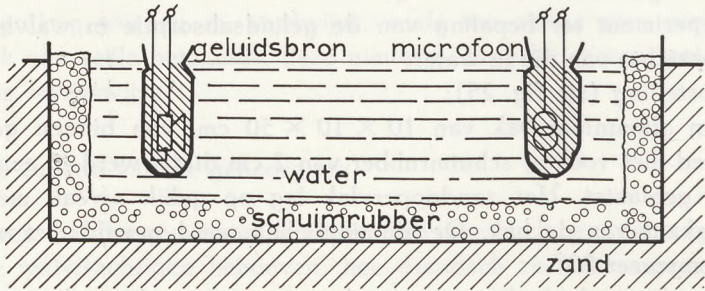
Het bleek ook noodzakelijk te zijn de toongenerator, de voltmeter en de metalen bak op elkaar te aarden.

De opstelling bleek nu voldoende brom- en inductievrij te zijn.

Tenslotte zij nog opgemerkt, dat het in de opstelling gebruikte zand en schuimrubber (beide geluidsenergie absorberend) aangebracht waren om te voorkomen dat geluidstrillingen zich o.a. via het

metaal van de bak of buiten de bak om van bron tot microfoon zouden voortplanten.

Voordien was reeds van een baardwalvis het gedeelte van de speklaag waardoor de gehoorgang liep uitgerepareerd. Daardoor kregen wij de beschikking over het voor ons doel meest interessante deel van de geluidgeleidende massa van de speklaag.



Figuur 25.

Opstelling experiment geluidsabsorptie walvispek.

Experiment.

Bij frequenties, variërend van 3.000 tot 20.000 Hz. werd de volgende procedure gevolgd met behulp van bovenomschreven opstelling.

1. Het uitgangsniveau van de toongenerator werd op een zodanige sterkte gebracht, dat het geluidsniveau bij de microfoon voldoende was om de voltmeter een 30 à 40 db boven het stoorniveau te doen uitslaan.

2. De microfoon werd uit het water gehesen om na te gaan hoe sterk de inductie en geluidsoverdracht via de lucht was. Bij alle frequenties viel de uitslag van de voltmeter op zijn minimum terug, dus de storingsspanning onder 1) genoemd was 30 db minder dan de spanning door het onderwater geluid in de microfoon veroorzaakt. Daarna werd de microfoon teruggeplaatst en de geluidsgever uit het water getild, met hetzelfde doel en hetzelfde resultaat.

3. Een zakje zand werd tussen de schuimrubber wanden midden in de bak geperst, zodanig dat de waterkolommen om geluidsbron en microfoon daardoor volledig van elkaar gescheiden waren. Bij alle frequenties daalde de uitslag van de voltmeter aan de microfoon minstens 20 db ten opzichte van de situatie onder 1) genoemd. Dit

wil zeggen dat in het geval van de bak zonder zandzak, de sterkte van het geluid, dat via de schuimrubber bekleding, de metalen bak en eventueel het zand naar de microfoon werd voortgeleid minstens 20 db zwakker was dan de sterkte van het direct via het water van geluidsbron tot microfoon geleide geluid.

Na deze controle-proeven werd tenslotte de definitieve meting verricht.

4. Na nogmaals bij geheel met water gevulde bak de spanning over de microfoon op de voltmeter afgelezen te hebben, werd midden in het bassin het stuk baardwalvisspek van ongeveer $10 \times 10 \times 10$ cm, waar middendoorheen de gehoorgang liep, in het water geplaatst op dezelfde wijze als kort te voren de zak met zand geplaatst was.

Het spek had een temperatuur van ongeveer 20° .

Het bleek nu, dat voor alle frequenties de geluidsdruk op de microfoon binnen 2 db (dit is de meetonauwkeurigheid) gelijk was aan die, welke bestond wanneer gemeten werd in de geheel met water gevulde bak zonder het stuk spek. Tevens werd opgemerkt, dat er geen verschil bestond wanneer men het spek plaatste met de gehoorgang in de lengte-richting van de bak, (lopend dus van de ene waterkolom met zender naar de andere waterkolom met ontvanger) of dwars op de lengte-richting van de bak. Bij alle experimenten werd er voor zorggedragen, dat de waterspiegel geheel bovenaan in de bak stond. De geluidsdruk bij de microfoon was namelijk zeer gevoelig voor veranderingen in waterhoogte.

Uit voorgaande controle-metingen blijkt, dat dit resultaat niet vertroebeld wordt door geluidlekken en andere storingen van de meetopstelling.

Conclusie.

Bij een temperatuur van 20° absorbeert een laag van 10 cm dik walvisspek in het frequentie-gebied van 3.000—20.000 Hz hoogstens 2 db meer dan een waterlaag van 20° en 10 cm dik, dus 25 cm niet meer dan 5 db, zijnde de grootste dikte, die de blubberlaag bij de gehoorgang bezitten kan.

Van een bijzondere geluidsgeleiding via de gehoorgang of gehoorgangwanden is dus niets gevonden.

Het experiment laat ons ook zien dat de niet benige gehoor-

gang geen acoustische functie meer bezit, uitsluitend en alleen omdat water en spek de geluidsgolven op gelijke wijze doorgeven.

Thans is het moment gekomen om ons af te vragen aan welke voorwaarden het zoogdierengehoor zou moeten voldoen, wil het onder water optimaal kunnen functioneren.

C. Beschouwingen over de functie van het zoogdierengehoor onder water.

De normale mogelijkheid tot frequentie analyse en intensiteitsdiscriminatie die inhaerent is aan het zoogdierenbinnenoor wordt verondersteld ook onder water aanwezig te zijn. Daarnaast moet, wil dit gehoor onder water optimaal kunnen functioneren, het geluid dusdanig naar de beide binnenoren overgebracht worden dat ook de mogelijkheden tot afstand en richting schatten van een geluidsbron onder water gehandhaafd blijven.

Hier stoten wij op de volgende twee problemen.

In de eerste plaats het vraagstuk van de acoustische isolatie der beide gehoororganen en wat daarmee samenhangt. Dit gaat het gehele gehoorapparaat als zodanig aan. Het tweede probleem is dat der geluidstransmissie naar het binnenoor, hetgeen voornamelijk een functie van het middenoor is.

Houden wij ons eerst bezig met het probleem van afstand en richting schatten. Het lijkt nuttig in het kort na te gaan hoe men zich denkt dat deze vraagstukken door het menselijk gehoor voor geluid in lucht worden opgelost.

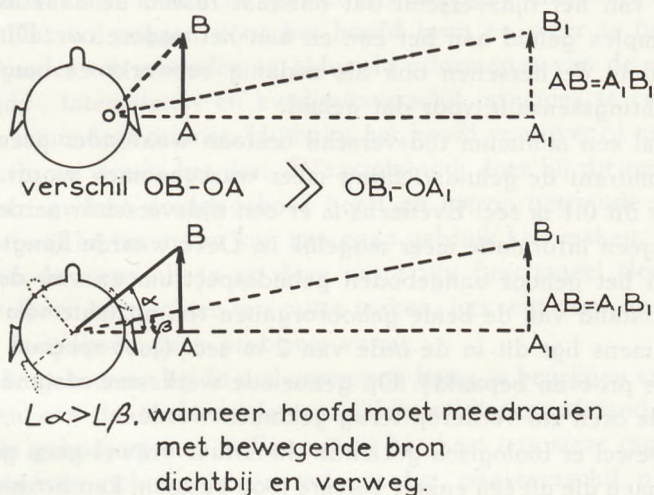
Afstand.

Afstand kan zowel mono- als binauraal geschat worden. Stel dat men een stilstaande, voor de waarnemer bekende geluidsbron heeft, die geluid van een complex karakter uitzendt. Het horen met een of twee oren kan dan voor het schatten van afstand gebruik maken van de kwaliteit van het geluid en van de intensiteitsverschillen die in dit geluid aanwezig zijn. Het procentuele gehalte namelijk van de intensiteiten van de verschillende deelfrequenties die de totale intensiteit uitmaken van een gegeven complex geluid, dat aan een oor wordt aangeboden, is verschillend al naar gelang van de afstand van de bron van dat geluid tot aan het oor. Wordt deze afstand korter dan nemen de lage tonen relatief meer aan intensiteit toe dan de

hogere; wordt zij langer dan geschiedt het omgekeerde. Dit geldt alleen in de vrije reflexieloze ruimte en voor een constant blijvende toonbron (VON BEKESY).

Veronderstellen wij nu dat wij met een bewegende geluidsbron te doen hebben. Verplaatst deze zich over eenzelfde afstand in een vlak terzijde van een oor, evenwijdig met het sagittale vlak door het hoofd, dan is het verschil tussen de afstand van deze geluidsbron tot het oor bij de beginphase van zijn beweging en de afstand van de bron tot het oor even later, groter naarmate het vlak waarin de geluidsbron zich verplaatst dichter bij het oor ligt.

Beweegt een oor zich bij het draaien van het hoofd langs een cirkelomtrek, dan zal de hoek die doorlopen moet worden om een geluidsbron in het boven geschetste geval bij te houden, veel groter zijn, naarmate deze bron zich dichter bij het oor bevindt (H. KLENSCH) (zie fig. 26).



Figuur 26.

Richting

Het richting schatten werpt weer andere problemen op. Ook dit kan op verschillende wijzen geschieden. Hier moet echter een duidelijk onderscheid gemaakt worden tussen mono- en binauraal horen waarbij het eerste verreweg inferieur is.

Om met één oor richting te kunnen horen kan alleen gebruik gemaakt worden van de trechterwerking van de oorschelp en uitwendige gehoorgang. Op deze wijze kunnen de mogelijkheden van

het bundelkarakter van geluidsgolven, dat des te meer tot uiting komt naarmate de frequenties hoger liggen, ten nutte worden gemaakt. Een complexe geluidsbron veroorzaakt een gewaarwording, welke afhangt van de meer of mindere schaduwwerking van hoofd en oorschelp, wanneer de geluidsbron zich om het hoofd zou bewegen. Dit resulteert voor het oor weer in een kwaliteitsverschil, want alleen bij optimale richtingsinstelling van het oor zal het gehele frequentiespectrum gehoord kunnen worden. Dat dieren van deze mogelijkheid een veel beter gebruik kunnen maken dan de mens met zijn rudimentaire uitwendige gehoorapparaat is uit het reeds eerder vermelde duidelijk.

Theoretisch gezien, zou van dit monaurale richting schatten weinig terecht komen bij zuivere lage tonen, alleen daarom al staat het ver achter bij de mogelijkheden van binauraal horen.

Horen met twee oren stelt ons echter in staat nog gebruik te maken van het tijdsverschil dat ontstaat tussen de aankomst van een complex geluid aan het ene en aan het andere oor. Dit wordt centraal in de hersenen ook als zodanig verwerkt en omgezet in een richtingssensatie voor dat geluid.

Er zal een minimum tijdsverschil bestaan waaronder geen informatie omtrent de geluidsrichting meer waargenomen wordt. Bij de mens is dit 0.1 m sec. Eveneens is er een tijdsverschilwaarde waarboven geen informatie meer mogelijk is. Deze waarde hangt af van het aan het gehoor aangeboden geluidsspectrum en van de werkzame afstand van de beide gehoororganen ten opzichte van elkaar. Bij de mens ligt dit in de orde van 2 m sec. (met speciaal daarop gerichte proeven bepaald). Op genoemde werkzame afstand tussen de beide oren zal verderop terug gekomen worden.

Alhoewel er biologisch gezien in de natuur vrijwel geen geluiden voorkomen die uit één enkele zuivere toon bestaan, kan het binaurale horen toch ook bij het aanbieden van deze tonen een richtingsbepaling verwezenlijken. Het phase-verschil tussen beide oren wanneer de toonbron niet in hun mediale vlak ligt is hier de bepalende grootheid. Hoe groter het verschil, hoe meer zijdelings de geluidsbron gelocaliseerd zal worden. Ook deze wijze van richting horen is aan grenzen gebonden, waarop wij verderop nader zullen ingaan.

Het nuttig effect van bovenvermelde binaurale wijzen van richting bepalen van een geluid dekt echter nog niet alle mogelijkheden waarin geluid aangeboden kan worden. Er wordt namelijk geen uitsluitel gegeven of de geluidsbron vóór of achter de oren in het

horizontale vlak ligt. Noch kan er aangegeven worden of de bron zich boven of onder dit horizontale vlak bevindt. Hebben wij te maken met een geluidsbron die een zuivere lage toon uitzendt, dan kan dit probleem alleen maar opgelost worden door het hoofd te draaien. Het doet er dan niet toe welke kant op, uit ervaring is bekend dat als het hoofd bij voorbeeld naar rechts draait en de geluidsindruk zich naar links verplaatst (linkeroor dichterbij de bron) dat de bron frontaal gelegen moet zijn. Onder normale omstandigheden, wanneer wij te maken hebben met een complex geluid kan bovendien de trechterbewerking van het oor, gesteld dat de bron een frequentie spectrum bevat dat voldoende hoge tonen bezit, te hulp komen door de reeds eerder genoemde kwaliteits- en intensiteitsverschillen uit te buiten. Ter determinatie nu, of een geluidsbron boven of onder het horizontale vlak ligt waarin zich de oren bevinden, zou vrijwel alleen het bewegen van de oren in een vlak dat hier loodrecht opstaat ons het beste uitsluitsel kunnen geven. Dat wil zeggen door het hoofd heen en weer te bewegen van schouder tot schouder en aldus de informatie van de acoustische tijds-, intensiteits- en kwaliteitsverschil principes te combineren. De mens doet dit niet. Hij buigt het hoofd voorover of neigt het achterover en draait het dan. Waarschijnlijk doet hij dit omdat hij aldus een grotere draaiingshoek heeft en hierop getrainde spieren bezit, terwijl hij tevens zo van zijn ogen gebruik kan maken. Bovendien kan de mens alleen op deze wijze zijn functioneel slechte en onverstelbare oortrechter ten nutte maken, iets wat voor de meeste andere zoogdieren geen probleem vormt.

Om de gehoorzin bij de walvissen nog beter te begrijpen en uitleg te geven aan de reeds eerder vermelde werkzame afstand tussen de beide gehoororganen willen wij in het kort iets meer ingaan op het binaurale richting horen volgens het faseverschil principe. Dit is op zichzelf weliswaar veel minder belangrijk dan het tijdsverschil principe doch voor beide geldt een beperking van hun nuttig effect, welke beperking afhankelijk is van de werkzame afstand tussen de beide oren. Het faseverschil principe leent zich echter het eenvoudigst voor deze illustratie. Onder de werkzame afstand tussen twee gehoororganen verstaan wij de kortste afstand die gemeten kan worden in het geluiddragend medium tussen de twee plaatsen waar het geluid door de oren opgevangen en verder geleid wordt. Bij de mens kunnen wij hiervoor de kortste afstand om het hoofd nemen tussen de meatus externus van het ene en het

andere oor, welke circa 21 cm bedraagt. Voor de walvisachtigen zal deze afstand variëren al naar gelang van de grootte van de soort. Ze dient bij deze dieren echter niet gemeten te worden van de huidopeningen der gehoorgangen maar tussen de laterale bulla-wanden — begin van de „benige gehoorgangen” —.

De niet benige gehoorgang of wat daarvan over is doet zich immers acoustisch gezien als water voor, evenals de omringende blubbermassa. Dat deze veronderstelling, afgezien van de argumenten die wij reeds eerder in dit hoofdstuk aanvoerden, juist moet zijn, blijkt nog uit het feit dat de variërende lengte van de uitwendige gehoorgang een acoustische inconstantheid zou meebrengen indien deze gehoorgangen wel een acoustische functie zouden hebben. De afstand tussen de beide petrotympanica echter blijkt vrijwel niet meer na de geboorte te veranderen en dus een constante grootte te bezitten (zie hoofdstuk III). Berekent men voor de mens bovengenoemde gegeven afstand, dan kan gezegd worden, gezien de golflengte van geluid in lucht, dat het binaurale richting horen met het phaseverschil principe ophoudt goed te werken boven de 800 Hz. Wordt immers het verschil tussen de afstand van de toonbron tot de twee oren groter dan een $\frac{1}{2}$ golflengte dan kan hieruit geen informatie meer worden gehaald. (STEVENS en DAVIS). Dit ontstaat wanneer de golflengte van het geluid $2 \times$ groter wordt dan de werkzame afstand. Stellen wij de snelheid van geluid in lucht p 330 m/sec. dan volgt uit de formule: snelheid is golflengte maal frequentie, ($v = \lambda\nu$), dat de grens bij een frequentie van 800 Hz moet liggen.

Ook aan het richting horen volgens het intensiteitsverschil principe zijn grenzen gesteld. Deze zijn afhankelijk van de buiging om het hoofd en de daaruit voortvloeiende schaduwwerking van het geluid. Het optreden hiervan is weer afhankelijk van de frequentie en de grootte van het schaduwgevend object. In de lucht ontstaat deze schaduwwerking voor het hoofd reeds bij frequenties boven de 2.000 Hz.

Thans moeten wij bovenbeschreven uiteenzetting over afstand en richtinghoren overbrengen op de situatie zoals die zich voordoet bij de walvis. Pas daarna kunnen wij tot behandeling van het andere opgeworpen vraagstuk overgaan, te weten de geluidstransmissie naar het binnenoer.

Laten wij eens veronderstellen dat wij het hoofd van de mens, hier als vertegenwoordiger van de landzoogdieren, onder water

brengen en het blootstellen aan geluid voortgebracht in dat water. De Natuur heeft tenslotte mutatis mutandis voor hetzelfde probleem gestaan. De hierboven besproken hoormogelijkheden zullen moeten blijven bestaan, wil de functie van de gehoorzin op zijn minst haar waarde behouden.

Deze mogelijkheden zullen echter ingrijpend beïnvloed worden door de veranderde acoustische eigenschappen die geluid in water ten opzichte van geluid in lucht heeft. De voortplantingssnelheid van het geluid in water is ruim 4 maal zo groot als die in lucht. Het gevolg hiervan is dat volgens de formule: $v = \lambda \nu$, de golflengten van de respectieve frequenties ook ruim 4 maal zo groot worden.

Het schatten van afstand van geluid onder water gebaseerd op het kwaliteitsverschil principe zal niet beïnvloed worden, omdat de veranderingen evenredig zijn voor alle golflengten. Anders is het gesteld ten aanzien van het intensiteitsverschil principe. Dit is toch in belangrijke mate afhankelijk van de schaduwwerking van het geluid. In water zal deze werking pas gaan optreden bij ruim 4 maal hogere frequenties dan in lucht bij gegeven afmetingen van het voorwerp, zegge bij $4 \times 2000 \text{ Hz} = 8.000 \text{ Hz}$.

Hoe staat het nu met de trechterwerking van het walvisoor voor geluid? Wij stelden toch vast dat er geen oorschelp is en dat de niet benige uitwendige gehoorgang of wat daarvan over is geen acoustische functie meer heeft.

Nemen wij voor een ogenblik aan dat de geluidstrillingen in water de cochlea van de walvis alleen kunnen bereiken via het middenoor-mechanisme, dus via trommelconus of -ligament en gehoorbeentjesketen. In dat geval is het distale eind van de trommelconus het enige opvang-apparaat. Deze concave trommelconusbasis staat alleen via een korte met lucht omgeven, bij de tandwalvissen geheel benige (zie hoofdstuk III) gehoorgang in contact met de wereld van geluid buiten het dier. Voor de baardwalvissen geldt principiëel hetzelfde. Het is de „Schalltrichter” van BOENNINGHAUS, doch hier functioneel geheel anders geïnterpreteerd. Er is hier toch nog een opvangmechanisme, een oorschelp zo men wil, aangepast aan het leven onder water.

Bij het schatten van richting van geluid onder water wordt zowel het faseverschil als ook het veel belangrijker tijdsverschil principe aan de veranderde normen onderworpen. Willen deze principes kunnen werken, dan moet er een acoustische isolatie zijn van het ene gehoororgaan ten opzichte van het andere. De werkzame af-

stand toch tussen beide oren onder water wordt relatief 4 maal zo klein daar de golflengten 4 maal zo groot worden. Door de grote golflengten van de lagere geluidsfrequenties in water wordt aan het faseverschil principe nog een extra beperking opgelegd. Naarmate namelijk de golflengte langer wordt ten opzichte van de „de werkzame afstand” tussen de beide oren wordt het faseverschil weer kleiner. Er bestaat dus voor dit principe van richting horen behalve een begrenzing naar de hogere frequenties, in dit geval ook een grens naar beneden voor lage frequenties. Deze beide grenzen hangen af van de werkzame afstand tussen beide gehoororganen. Deze varieert naar soortgrootte. Bij de enorme baardwalvis is de afstand die de beide gehoorbotten scheidt veel groter (circa 100 cm) dan bij bijv. een *Globicephala* (circa 40 cm). De onderste grens van het nuttig effect van het faseverschil principe zou dan bij de baardwalvis naar lagere frequenties verschoven zijn (circa 750 Hz). Physiologisch gezien is dit volkomen onbelangrijk omdat het faseverschil principe maar een secundaire rol speelt. Er is alleen ter illustratie van de geluidsproblemen onder water en de werkzame oorafstand wat nader op ingegaan.

Aangaande het richtinghoren met behulp van het tijdsverschil nog in het kort het volgende:

bij de mens met een werkzame oorafstand van 21 cm in de lucht, bedraagt het kleinst waarneembare tijdsverschil 3×10^{-5} seconde overeenkomende met een richtingseffect van 3° ter zijde van de sagittale. Bij *Globicephala* met een werkzame oorafstand van 40 cm : 4 = 10 cm en een verondersteld zelfde kleinste tijdsverschil, zou het richtingseffect circa 6° moeten bedragen. Het richtinghoren via het tijdsverschil wordt in het hoge tonengebied (boven de circa 10.000 Hz) nog in toenemende mate ondersteund door het intensiteitsverschil. Deze overweging maakt een intensief gebruik van ultrasonore frequentiegebieden door de walvissen beter begrijpelijk.

Wij hebben zojuist hierboven verondersteld dat de beide gehoororganen van een landzoogdier onder water acoustisch van elkaar geïsoleerd zouden zijn en dat mede daardoor het geluid onder normale omstandigheden alleen via het middenoor aangeboden zou worden aan het binnenoor. Dit kon wel eens allerm minst het geval zijn. Het op geluidstrillingen in lucht ingestelde middenoormechanisme kan onmogelijk gelijkelijk geadapteerd zijn aan dezelfde trillingen, maar nu in het medium water. Het zal er vrijwel doof voor

zijn. De schedel waarin de beide gehoororganen onwrikbaar gevat zijn zal als één geheel aangedreven door het geluid in water gaan trillen ten opzichte van de daarin opgehangen middenoorapparatuur. Hij wordt als het ware door een massale beengeleiding aangedreven. Indien dit juist is, is er van een acoustische isolatie geen sprake en moet enig richting horen, volgens welk principe dan ook, onmogelijk zijn. Een acoustische isolatie van de gehoororganen is dus een *conditio sine qua non*, wil de gehoorzin onder water ten aanzien van richtinghoren reden van bestaan hebben.

D. De aanpassing van het walvisgehoor aan het water.

Thans kunnen wij de diepere betekenis begrijpen van de merkwaardig anatomische veranderingen die het gehoororgaan bij de walvissen heeft ondergaan. De Natuur heeft immers al die voorzieningen getroffen die nodig waren om de gehoorzin haar reden van bestaan te laten behouden. Mogen wij, refererende naar de anatomische beschrijvingen in hoofdstuk III, hier nader op ingaan.

a. de functie van het petrotympanicum.

In hoofdstuk II werd onder meer de acoustische sfeer waarin de walvis blijkt te leven beschreven. Hieruit valt af te leiden, dat deze diergroep over een zeer goed gehoorvermogen zou moeten beschikken. Deze dieren moeten geringe geluidsintensiteiten in een, van menselijk standpunt bezien, zeer brede frequentieband kunnen waarnemen, waarbij de frequentieanalyse ook zeer goed moet zijn, wil tenminste het herkenningsvermogen van de Cetacea voor zeer speciale geluiden begrepen kunnen worden.

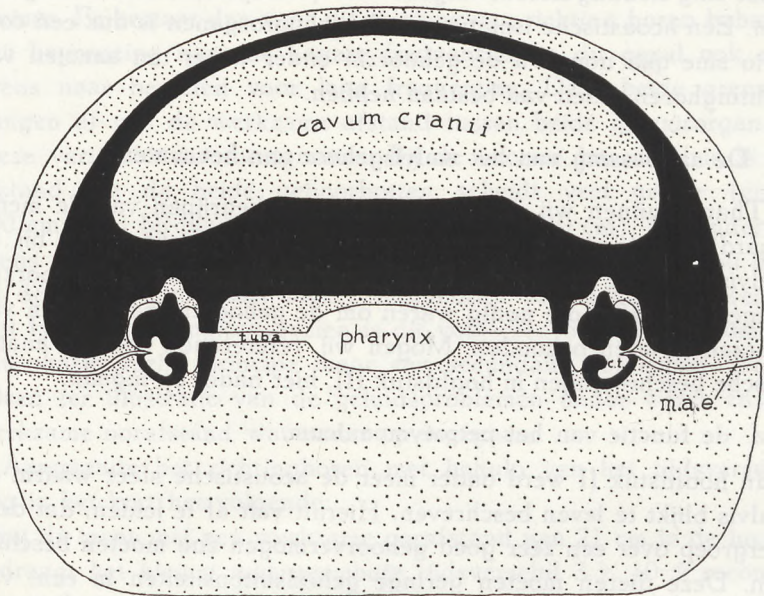
Bovendien lijkt het zeer waarschijnlijk dat althans de tandwalvissen — zonder de mogelijkheid goed gebruik te kunnen maken van andere zintuigen dan de gehoorzin — op zichzelf geen geluid gevende objecten onder water kunnen detecteren zowel ten aanzien van de richting, als van de afstand en de vorm van die objecten.

Anatomisch gezien is het binnenoer van de Cetacea een echte zoogdieren cochlea, waaraan de consequenties verbonden kunnen worden, dat de intensiteitswaarneming zich over een groot gebied uitstrekt en de frequentiewaarneming eveneens over een breed gamma kan plaats vinden.

Afgezien van bovengenoemd voorondersteld vermogen tot intensiteitsdiscriminatie en frequentie-analyse, zal, waarop reeds eerder in dit hoofdstuk is ingegaan, de mogelijkheid tot richting en afstand

horen onder water tot in hoge perfectie aanwezig moeten zijn. Zoals reeds gezegd zijn het richting- en afstand horen gebonden aan een gescheiden waarnemingsmogelijkheid voor beide oren, hetgeen bij alle landzoogdieren dan ook het geval is.

Is aan deze voorwaarden voldaan bij de Cetacea?



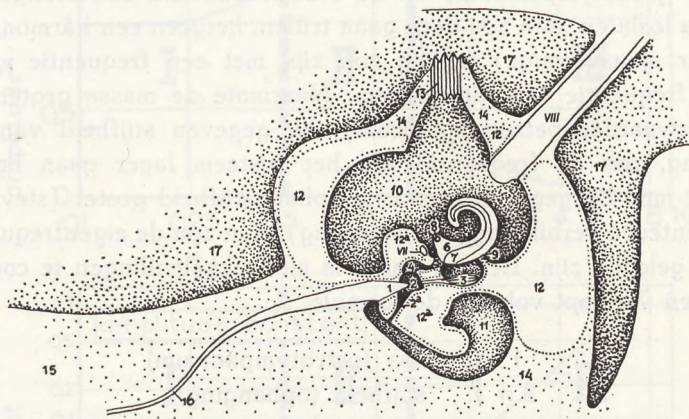
Figuur 27.

Schematische dorsoventrale doorsnede door de schedel der Odontoceti ter hoogte van het gehoorapparaat. c.t. cavum tympani, m.a.e. meatus acusticus externus.

Vanuit het standpunt van een geluidsgolf in water, is het walvisachtige dier slechts belangrijk wat zijn skelet en luchtruimten betreft. De kop betekent acoustisch gezien slechts een relatief licht geconstrueerde schedel waaraan onafhankelijk van elkaar twee massieve beenmassa's (petrotympanica) opgehangen zijn door middel van een meestal ligamenteuze verbinding en waarvan ieder omgeven is door een luchtbel. Het gehele gehoororgaan zelf is in deze zware beenmassa ondergebracht. De geluidsgolf, komende uit water kan dit gehoororgaan niet direct bereiken, hoogstens ten koste van een enorm intensiteitsverlies wegens reflexie tegen de overgangen weefsel — lucht — weefsel (zie fig. 27).

Hoe bereikt de geluidsgolf dan wel het gehoororgaan, in casu

het binnenoor? De in de sulcus tympanicus uitgespannen trommelconus-basis verbindt de acoustische buitenruimte via de in de luchtruimte (cavum tympani) en aan de zware massa (petrotympanicum) opgehangen keten van gehoorbeentjes met het binnenoor.



Figuur 28.

Schematische dorsoventrale doorsnede door het gehoorapparaat der Odontoceti.

- | | |
|-------------------------------------|---------------------------------------|
| 1 trommelconus, | 10 petromastoid sive perioticum, |
| 2 malleus, | 11 tympanicum sive bulla tympanica, |
| 2a processus gracilis, | 12 luchtzakken in cavum tympani (12a) |
| 3 m. tensor tympani, | en rondom het perioticum, |
| 4 incus, | 13 ligamenteuze ophanging van het |
| 5 stapes in fenestra ovalis, | perioticum via de pars mastoidea |
| 6 perilympatische ruimte van het | aan de schedel, |
| labyrinth, | 14 bindweefsel, |
| 7 endolymfatische ruimte in de duc- | 15 blubber, |
| tus cochlearis, | 16 meatus acusticus externus, |
| 8 canalis semicircularis lateralis, | 17 schedelbeenderen, |
| 9 fenestra rotunda, afgesloten door | VII n. facialis, |
| de membrana tympani secundaria, | VIII n. octavus. |

Van belang is dus slechts de relatieve beweging van de blubber, het weefsel of het water ten opzichte van de trommelconus, tot uitdrukking gebracht in de beweging van deze conus ten opzichte van het petrotympanicum, in casu de bulla tympanica. Hierdoor kan de stapes op zijn beurt zich weer bewegen ten opzichte van het perioticum en de zich hierin bevindende perilymphe (zie fig. 28).

Het principe van deze trillingsoverdracht is terug te brengen tot de eigenschappen van een aangedreven slingersysteem. De slinger kan op eenvoudige wijze voorgesteld worden als een massa (petro-

tympanicum) die met een stijve draad (ligament) verbonden is aan een zeer grote massa (walvisschedel). De stijve draad houdt de massa (petrotympanicum) steeds zoveel mogelijk in dezelfde positie ten opzichte van het ophangpunt (walvisschedel). Indien men de massa (petrotympanicum) uit de evenwichtsstand zou brengen en daarna loslaten, dan zou deze gaan trillen, hetgeen een harmonische (zuiver sinusvormige) trilling zou zijn met een frequentie ν_0 , de eigen frequentie van dit systeem. Naarmate de massa groter zou zijn (zwaarder petrotympanicum), bij gegeven stijfheid van ophanging, zou de frequentie van het systeem lager gaan liggen. Maakt men bij gegeven massa de ophangstijfheid groter (stevigere ligamenteuze verbinding — beenspan), dan zou de eigenfrequentie hoger gelegen zijn. Een en ander is met tokkeltrillingen te constateren en verloopt volgens de formule:

$$\nu_0 = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{\text{massa (petrotympanicum)}}{\text{stijfheid (ophanging)}}}$$

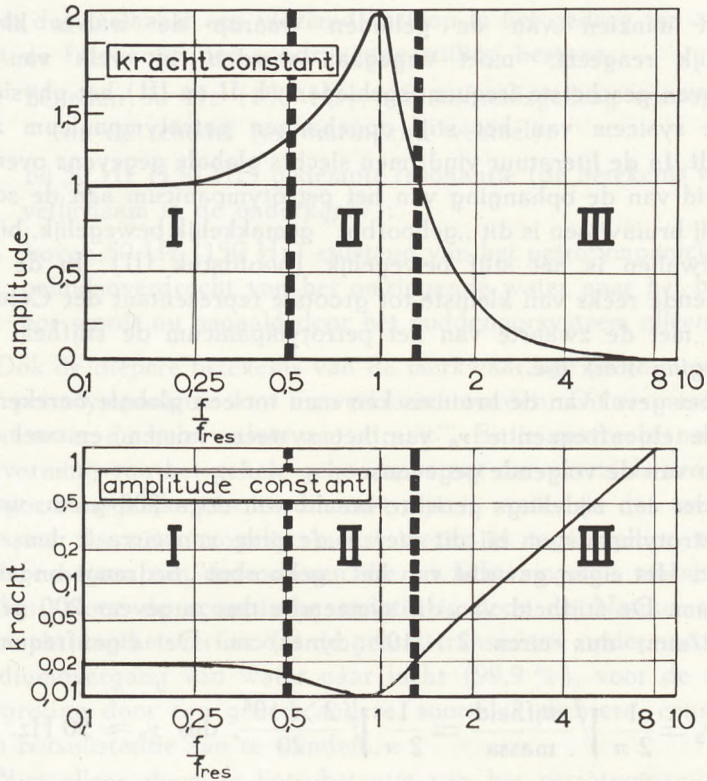
Bij de trillingsoverdracht naar het petrotympanicum gaat de schedel (ophangpunt) trillen onder invloed van de geluidsgolven in het water. Hoe gedraagt het petrotympanicum zich nu, indien de schedel gaat trillen?

Hiertoe moeten we eerst de theorie van de aangedreven slinger bezien (fig. 29).

Hoe gedraagt zich, de via de ophanging aangedreven massa (petrotympanicum) indien het ophangpunt trilt? Dit gedrag hangt ten sterkste van de frequentie der opgedwongen trilling af.

Deze opgedwongen trillingen kunnen we in drie frequentiegebieden bezien die in een zekere relatie staan tot de eigenfrequentie van het slingersysteem ν_0 .

- I. de aandrijvende trilling heeft een zeer lage frequentie ($\nu \ll \nu_0$). In dit geval gaat de aangedreven massa geheel in phase mee met het ophangpunt (de schedel). Daarbij zal de massa een uitslag uit zijn evenwichtsstand komen door de traagheidskrachten, die op deze massa werken. Naarmate de frequentie van de aandrijvende trilling hoger wordt, zal de massa meer en meer achter gaan lopen bij de aandrijving (schedel), de uitslag zal voorlopig nog wel constant blijven. Naderen wij echter de eigenfrequentie van het systeem, dan zal de uitslag groter en groter worden totdat



Figuur 29.

In de bovenste figuur is de gebruikelijke amplitudedefrequentie relatie bij constante aandrijving weergegeven, van een verend systeem dat minder dan kritisch gedempt is.

In de onderste figuur zijn de reciproke waarden van de eerstgenoemde figuur uitgezet op logaritmische schaal, teneinde een vergelijkbare voorstelling te verkrijgen met de gebruikelijke drempelcurve van het gehoororgaan.

- II. bij ν_0 (de resonantie van het systeem) de massa (petrotympanicum) zeer grote uitslagen zal gaan maken, wier grootte bepaald wordt door de demping, die tenslotte in ieder systeem in meer of mindere mate aanwezig is.
- III. Voorbij de eigenfrequentie van het slingersysteem wordt de gedwongen beweging van de massa niet meer geholpen door de stijve draad of veer van de ophanging; de aandrijving moet voorzien in alle krachten, die de massa heen en weer moeten bewegen. De inertie maakt, dat de massa (petrotympanicum) op den duur ($\nu \gg \nu_0$) stil blijft staan ten opzichte van de ruimte.

Ten aanzien van de geluiden waarop de walvis klaarblijkelijk reageert, moet nagegaan worden, in welk van de hierboven geschetste frequentiegebieden (I, II en III) het fysiologische systeem van het stijf opgehangen petrotympanicum zich bevindt. In de literatuur vindt men slechts globale gegevens over de stijfheid van de ophanging van het petrotympanicum aan de schedel. Bij bruinvissen is dit „gehoorbot” gemakkelijk bewegelijk, bij de grindwallen is het stijf bewegelijk (hoofdstuk III). In de opklimmende reeks van kleinste tot grootste representant der Cetacea neemt met de zwaarte van het petrotympanicum de stijfheid der ophanging sterk toe.

In het geval van de bruinvis kan men tot een globale berekening van de eigenfrequentie ν_0 van het systeem komen, en wel met behulp van de volgende gegevens.

Onder een zijdelings gerichte kracht van circa 200 gram, wordt het petrotympanicum bij dit dier in de orde van circa 1 mm. verplaatst. Het eigen gewicht van het „gehoorbot” bedraagt ongeveer 20 gram. De stijfheid van dit systeem is dus ongeveer 200 gramkracht/mm, dus circa 2×10^6 dynes/cm. De eigenfrequentie

$$\nu_0 = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{\text{stijfheid}}{\text{massa}}} = \frac{1}{2\pi} \sqrt{\frac{2 \times 10^6}{20}}, \text{ dus } \nu_0 \approx 50 \text{ Hz.}$$

Bij de grootste Cetacea is de massa van het petrotympanicum ongeveer $100 \times$ de hierboven genoemde. Zelfs bij de allergrootste is het bot bewegelijk volgens de onderzoekers FRASER en PURVES, die de gelegenheid hadden met veel vers materiaal te werken. De stijfheid zal dan ook ongeveer in dezelfde verhouding toegenomen zijn (20 kg/mm) waardoor de eigenfrequentie dezelfde blijft als voor de veel kleinere exemplaren. Mocht de stijfheid echter zelfs $10 \times$ meer bedragen dan hier verondersteld werd, dan nog zou de eigenfrequentie zich in de omgeving van slechts 150 Hz afspelen. Het gaat hier niet om een exacte bepaling van deze eigen frequentie maar slechts om een benadering, teneinde een inzicht te geven inzake de functie van het petrotympanicum. Men mag dus aannemen dat in de gehele reeks der Cetacea, het petrotympanicum boven ten hoogste 150 Hz stilstaat. Daar het petrotympanicum bij alle dieren dezer reeks wegens het contact met het omliggende weefsel, onder andere het vetlichaam van de onderkaak, sterk gedempt opgehangen is, kan de resonantie nooit leiden tot grote uitslagen. Er

moet dus welhaast een vloeiend verloop in het gedrag ten aanzien van de frequentie der aandrijvende trilling bestaan:

- I. beneden 50 Hz (150 Hz) het stijfheidsgedrag ten opzichte van de schedel (en omringend weefsel);
- II. bij 50 Hz (150 Hz) gedempte resonantie (de betekenis van het vetlichaam in de onderkaak?);
- III. boven 50 Hz (150 Hz) stilstand van het petrotympanicum. De geluidsoverdracht van het omringende water naar het binnenoer wordt nu bepaald door het middenoorsysteem alleen.

Ook de diepere betekenis van de merkwaardige grote massa van het petrotympanicum kan nu verklaard worden. Dit is immers het punt waar de hele walvis om „draait”. Er is gestreefd naar een vervorming van het gehele gehoorapparaat dat enerzijds acoustisch zo goed mogelijk geïsoleerd moest zijn in water en dat tevens zo massaal als maar mogelijk moest wezen in tegenstelling tot alle andere botten van deze dieren die zo licht mogelijk moesten uitvallen. Voor de acoustische isolatie is door de Natuur gebruik gemaakt van het verlies dat de geluidstransmissie ondervindt bij de mediumovergang van water naar lucht (99,9 %), voor de massavergroting door een geheel andere, soortelijk dichtere, constructie van botssubstantie aan te wenden.

Niet alleen door de botssubstantie van het petrotympanicum zo massaal mogelijk te maken streefde de Natuur naar een hoog soortelijk gewicht, doch ook door het perioticum, dat het binnenoer moest bevatten, zo min mogelijk uit te hollen. Hierbij ontstond een grote moeilijkheid. In verband met de zeer bijzondere functie die de gehoorzin voor de walvis zou gaan krijgen moest de ruimte door de cochlea ingenomen groot zijn. Alleen op het vestibulaire gedeelte van het labirynth zou dus uitgespaard kunnen worden. Dit zou echter niet ten koste kunnen gaan van de functie van dit deel. Immers zo enig dier goed geïnformeerd moet zijn over zijn plaats en beweging in de ruimte dan is dit wel de waarlijk driedimensionaal onder water levende walvis die toch aangewezen blijft op de lucht boven het wateroppervlak, welke hij van tijd tot tijd moet weten te vinden. Reeds PANSE (1902) vermoedde dat de functie van het vestibulair apparaat niet afhankelijk was van zijn absolute grootte. GROEN berekende dat voor een gegeven gevoeligheid van de halfcirkelvormige kanalen een verkleining van de inhoud van het labirynth gecompenseerd kan worden door vergroting van de cupula.

De totale grootte is dus niet direct belangrijk voor de vestibulaire functie, als de onderlinge verhoudingen maar goed zijn. Aan deze laatste voorwaarde blijkt volgens de onderzoekers op dit gebied voldaan te zijn (KOLMER o.a.). Hier staan wij voor de verklaring waarom de walvis van een zo klein mogelijk vestibulair apparaat voorzien kon worden zonder dat de werking er van aan efficiëntie inboette. De theorie van GRAY die nog in 1953 door MYGIND wordt overgenomen, n.l. dat het vestibulair apparaat daarom zo slecht bij de walvis ontwikkeld is omdat de ontwikkeling van dit apparaat afhankelijk is van de mate waarin de kop van een dier zich ten opzichte van de romp kan bewegen, en die inderdaad gering of afwezig is bij deze dieren, is nu onwaarschijnlijk geworden!

b. de functie van de gehoorbeentjes.

Nemen wij de hierboven ontwikkelde redenering als juist aan, dan volgt daaruit dat alle geluidsgolven het binnenoor van de Cetacea alleen via het middenoorsysteem bereiken kunnen. Wij worden nu geconfronteerd met het tweede soort probleem waarvoor wij ons eerder in dit hoofdstuk gesteld zagen, namelijk het transmissie- of middenoovraagstuk.

Wat kan het dierenrijk ons hierover leren?

De vis heeft geen middenoor. De gehoorperceptie komt hier tot stand doordat het dier met het zintuigepitheel van de sacculus vibreert om de otolith die in de sacculus gelegen is. Dit is een trillingswaarneming berustend op beengeleiding volgens het traagheidsprincipe. Functioneel gezien heeft dit maar een zeer laag ontwikkelde gehoorzin tot resultaat, doch het is de eerste stap op de weg die zal leiden naar het machtige acoustische systeem van de zoogdieren.

Bij de amphiënen en de reptielen ziet men het middenoor ontstaan. In het begin verdient de ontwikkelde constructie niet of nauwelijks de naam middenoor. De trillingsoverdracht van buitenwereld tot zintuigepitheel vindt nog steeds plaats door acoustisch gelijkwaardige materialen. Laten wij de slang als voorbeeld nemen. Dit is een reptiel dat, wat de ontwikkeling van zijn geluidstransmissie systeem aangaat, nog op een laag niveau staat, maar een typisch voorbeeld vormt voor genoemd principe. De slang heeft een middenoorontwikkeling die aansluit bij die van de lagere amphiënen. Dit vindt zijn oorzaak in het feit dat de slang, evenals zij, aangewezen is op de massale geleiding; het geluid, dat zich via de grond voortplant,

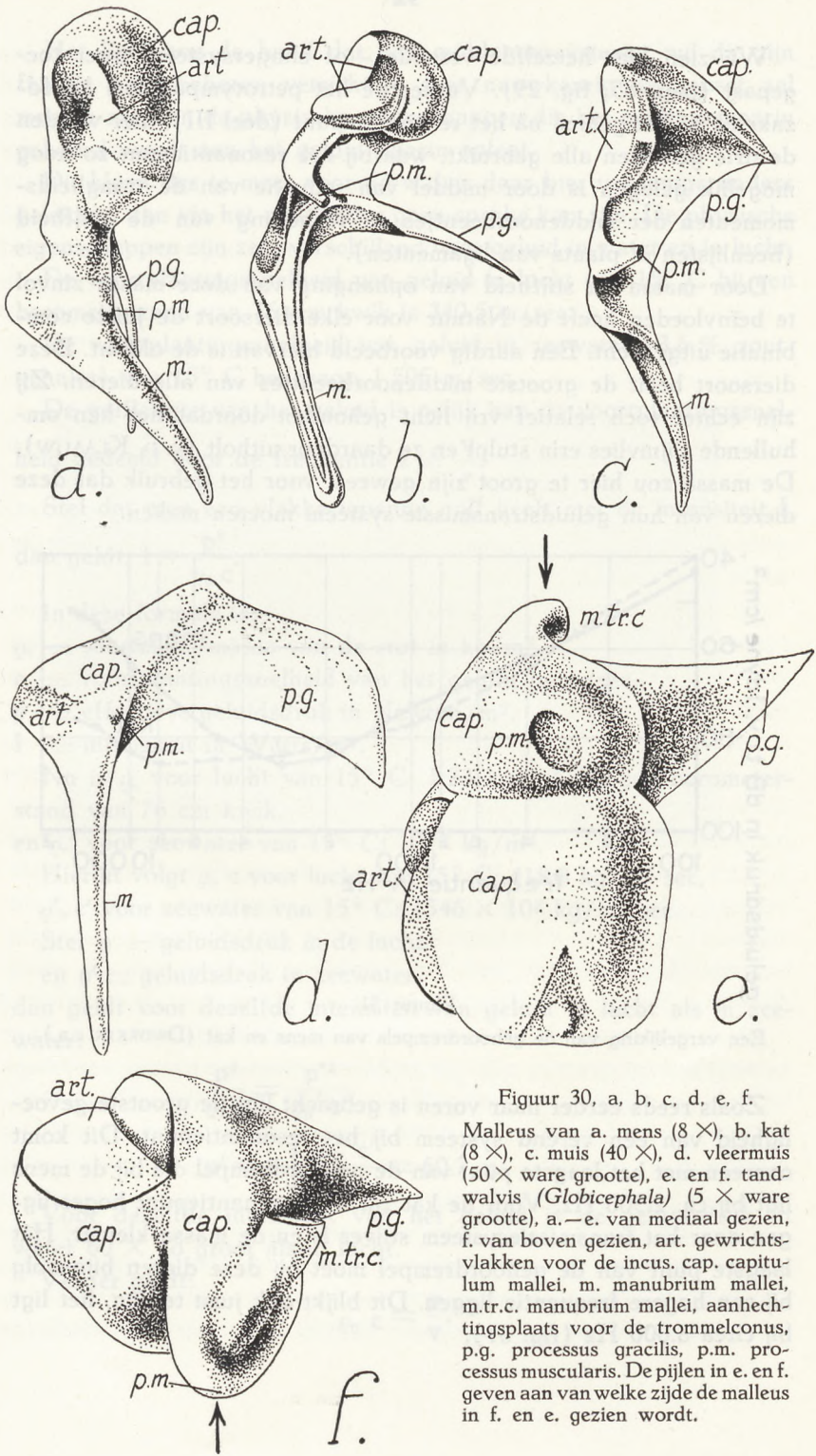
wordt opgevangen door de op de grond liggende botten van de kaak, welke weer in verbinding staan met de columella, die op haar beurt aangedreven, zich beweegt ten opzichte van het binnenoor. Legt de columella nu geen verbinding meer tussen het binnenoor enerzijds en de buitenwereld anderzijds door contact met kaak- of lichaamsbotten, doch is zij met de huid verbonden, eerst dan gaat het principe van de massale geleiding over in de luchtgeleiding. Dit zien wij bij de hogere amphibiën (kikvors), de meeste reptielen, en alle vogels. Hoe hoger wij in de evolutie komen hoe minder wij dit systeem belast zien met de resten van de massale benige geleiding. Bij de zoogdieren ontstaat een vernieuwing in het middenoor-mechanisme die thans twee aspecten bevat, enerzijds volledige aanpassing van luchttrilling tot vloeistoftrilling, anderzijds het vermijden van een schedeltrillingsbijdrage via traagheidstrillingen van de middenoorbeentjes. Dit laatste is een traagheidsbegeleiding. BARANY deelt ons in zijn uitgebreide studie over de physiologie van de beengeleiding mee, dat de traagheidsbeengeleiding nadelig is voor het goed functioneren van de luchtgeleiding. Hij ziet in de constructie van het middenoor bij de zoogdieren dan ook de oplossing van dit probleem. De gehoorbeentjes zijn zo opgehangen in het cavum tympani dat zij bij geluiden van normale intensiteit een rotatoire beweging om slechts één as kunnen maken. Deze as loopt door het korte been van de incus en de processus longus, sive gracilis van de hamer. Doordat het zwaartepunt van dit bewegingssysteem nagenoeg in de rotatie-as ligt, wordt de traagheidsbeengeleiding zoveel als mogelijk is geëlimineerd.

Het is noodzakelijk, wil men het middenoorsysteem analyseren, eerst een inzicht te krijgen in het overdrachtsrendement van luchttrillingen in vloeistoftrillingen en vervolgens in het frequentiespectrum dat getransporteerd wordt.

Wanneer wij de middenoorsystemen der landzoogdieren, waarvan wij het frequentiebereik thans kennen, gaan vergelijken met dat van de mens, valt ons iets zeer bijzonders op. Het blijkt dat, al naar gelang de diersoort die wij onderzoeken hoger kan horen, zijn middenoorsysteem stijver is opgehangen. Dit volgt uit de bevestiging van de malleus in de fissura petrotympanica. Het frequentiebereik van de volwassen mens reikt naar boven tot circa 16.000 Hz. Zoals reeds aangeduid is in de beschrijving van BARANY's interpretatie over de werking van het middenoor-mechanisme, is de hamer bij de mens dusdanig in de trommelholte opgehangen dat hij,

samen verbonden als één eenheid met het aambeeld en de stijgbeugel, slechts kan roteren om één as. Die as loopt zoals reeds gezegd is door de processus longus sive gracilis mallei en het crus breve van de incus. Deze processus longus gaat bij de volwassen mens over in een ligament dat voert naar de fissura petrotympanica sive Glaseri. Bij het jonge kind, dat nog kan horen tot ca. 20.000 Hz, is bovengenoemde processus niet gedeeltelijk geresorbeerd tot ligament zoals bij ouder worden zal geschieden, maar nog direct verbonden met de fissura petrotympanica. Bij de apen (bijv. de chimpansee) die hun gehoorrens bij circa 33.000 Hz hebben liggen (PROSSER) is deze verbinding nog steviger geworden; bovendien wordt de processus gracilis hier niet meer gedeeltelijk tot ligament geresorbeerd. Van de kat (*Felis domestica*) is bekend dat ze wel tot 50.000 Hz horen kan (PROSSER). De processus gracilis is bij deze dieren niet meer een puntvormig beenspangetje, doch is uitgegroeid tot een stevig dolkvormig uitsteeksel dat al een behoorlijk stijve verbinding vormt met de bulla tympanica (ARDOUIN e.a.).

De muis (*Mus musculus*) en rat (*Rattus norvegicus*) vertegenwoordigers van de Rodentia, horen zeer hoog en wel tot circa 90.000 Hz (PROSSER, DICE, BARTO e.a.). De bevestiging van de hamer door middel van de processus gracilis is bij deze dieren tot een hele, zij het zeer dunne, beenplaat geworden, die volkomen stijf met de bulla tympanica verbonden is „plaquette osseuse” (ARDOUIN). De vleermuis tenslotte spant de kroon. Het zijn de Microchiroptera of insectenetende vleermuizen, die voor zover thans bekend, het hoogst horen van alle zoogdieren. Zij reageren nog op geluiden van circa 120.000 Hz (GALAMBOS, DAVIS, DIJKGRAAF e.a.). Bij deze dieren vindt bovengenoemde bevestiging van de hamer zijn hoogste ontwikkeling (fig. 30d). De hamer bestaat voor het grootste deel uit een benige lamel, die vergroeid is met de bulla tympanica (HYRTL, BEAUREGARD, DORAN, V. D. KLAUW, ARDOUIN e.a.). Het transmissie-systeem is hier wel zeer stijf opgehangen. Bezien wij nu de massa van dit systeem dan blijkt het dat deze in dezelfde reeks veel lichter wordt. De muis en de vleermuis hebben zeer kleine, lichte en ook relatief gezien bijzonder subtiele gehoorbeentjes. De hamerkop is als zodanig vrijwel verdwenen. De stapes bij de vleermuis zit diep en zeer vast in het ovale venster. Zij breekt veelal af bij een poging om haar uit het venster te luxeren (BEAUREGARD). Ook bij de walvis ontmoeten wij die moeilijkheid!

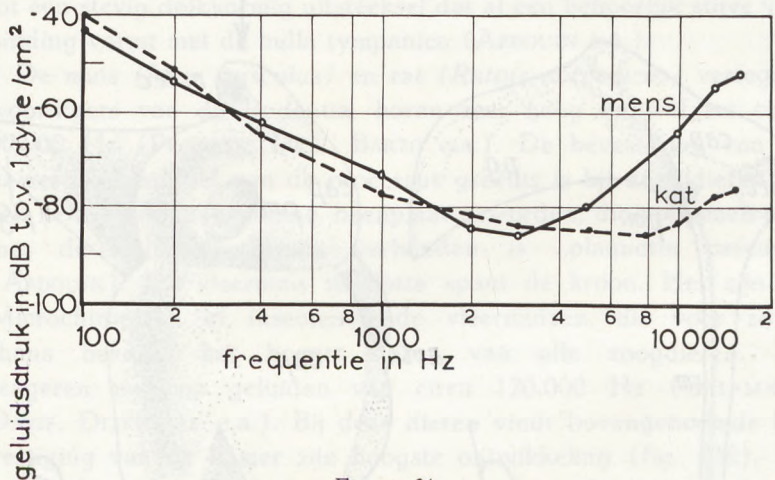


Figuur 30, a, b, c, d, e, f.

Malleus van a. mens (8 X), b. kat (8 X), c. muis (40 X), d. vleermuis (50 X ware grootte), e. en f. tandwalvis (*Globicephala*) (5 X ware grootte), a.—e. van mediaal gezien, f. van boven gezien, art. gewrichtsvlakken voor de incus, cap. capitulum mallei, m. manubrium mallei, m.tr.c. manubrium mallei, aanhechtingsplaats voor de trommelconus, p.g. processus gracilis, p.m. processus muscularis. De pijlen in e. en f. geven aan van welke zijde de malleus in f. en e. gezien wordt.

Wij zien hier hetzelfde verende - of slingersysteem weer toegepast (pag. 85, fig. 29). Verkeerde het petrotympanicum hoofdzakelijk in het gebied nà het resonantiepoint (deel III), hier worden de drie gebieden alle gebruikt, waarbij het resonantiepoint zo hoog mogelijk gelegen is door middel van reductie van de traagheidsmomenten der middenoorbeentjes en verhoging van de stijfheid (beenlijsten in plaats van ligamenten).

Door massa en stijfheid van ophanging van deze massa zinvol te beïnvloeden heeft de Natuur voor elke diersoort de juiste combinatie uitgezocht. Een aardig voorbeeld hiervan is de olifant. Deze diersoort bezit de grootste middenoorbeentjes van alle dieren. Zij zijn echter toch relatief vrij licht gehouden doordat het hen omhullende slijmvlies erin stulpt en ze daardoor uitholt (v. D. KLAUW). De massa zou hier te groot zijn geweest voor het gebruik dat deze dieren van hun geluidstransmissie-systeem moeten maken.



Figuur 31.

Een vergelijking van de gehoordrempels van mens en kat (DWORKIN e.a.).

Zoals reeds eerder naar voren is gebracht ligt de grootste gevoeligheid van een verend systeem bij het resonantiepoint. Dit komt overeen met het laagste punt van de gehoordrempel die bij de mens ligt bij ca. 2.500 Hz. Voor de kat zal het resonantiepoint hoger liggen daar het transmissiesysteem stijver is en de massa kleiner. Het laagste punt van de gehoordrempel moet bij deze dieren bijgevolg bij een hogere frequentie liggen. Dit blijkt ook juist te zijn, het ligt bij circa 8.000 Hz (fig. 31).

Het ligt voor de hand dat een middenoorsysteem, wil dit zijn functie naar behoren verrichten, zeer nauwkeurig aangepast zal moeten zijn aan de fysische eigenschappen die het medium waarin gehoord wordt aan het geluid daarin oplegt.

Dit klemt des te meer voor de walvis daar hier van enige andere geleiding dan via het middenoor geen sprake kan zijn. De fysische eigenschappen zijn zeer verschillend voor geluid in water en in lucht.

De voortplantingssnelheid van geluid in lucht van 15° C bij een barometerstand van 76 mm kwik is 340,5 m/sec.

De voortplantingssnelheid van geluid in zeewater (3,6 % zoutgehalte) van 15° C bedraagt: 1,505 m/sec.

De golflengte van het geluid is gelijk aan de voortplantingssnelheid gedeeld door de frequentie $\lambda = \frac{v}{\nu}$.

Stel dat men een vlakke lopende golf heeft met de intensiteit I, dan geldt: $I = \frac{p^2}{\rho_0 c}$.

In deze formule is:

ρ_0 = soortelijke massa van de stof in kg/m^3 .

c = voortplantingssnelheid van het geluid in m/sec.

p = effectieve geluidsdruk in Newton/m².

I = intensiteit in Watts/m².

Nu is ρ_0 voor lucht van 15° C: 1.23 kg/m^3 , bij een barometerstand van 76 cm kwik,

en ρ_0' voor zeewater van 15° C: 1027 kg/m^3 .

Hieruit volgt $\rho_0 c$ voor lucht van 15° C: $418,8 \text{ kg/m}^2 \text{ sec}$,

$\rho_0' c'$ voor zeewater van 15° C: $1546 \times 10^3 \text{ kg/m}^2 \text{ sec}$.

Stel p = geluidsdruk in de lucht.

en p' = geluidsdruk in zeewater,

dan geldt voor dezelfde intensiteit van geluid in lucht als in zeewater:

$$\frac{p^2}{\rho_0 c} = \frac{p'^2}{\rho_0' c'}$$

$$p' = p \sqrt{\frac{\rho_0' c'}{\rho_0 c}} = 60,7 p.$$

Voor dezelfde intensiteit van het geluid is de geluidsdruk in water $60 \times$ zo groot als in lucht.

Verder geldt:

$$\rho_0 c = \frac{p}{v}.$$

$v =$ effectieve snelheid van de deeltjes

$$p = \varrho_0 c v \text{ en ook}$$

$$p' = \varrho_0' c' v'$$

$$\varrho_0' c' v' = \varrho_0 c v \sqrt{\frac{\varrho_0' c'}{\varrho_0 c}}$$

$$\text{of } v' = \sqrt{\frac{\varrho_0 c}{\varrho_0' c'}} v.$$

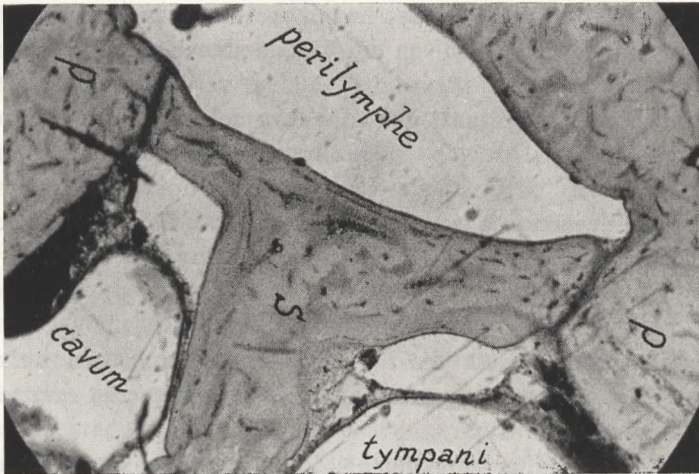
$$v' = \frac{1}{60,7} v.$$

Voor dezelfde intensiteit van geluid in water als in lucht is de snelheid van de deeltjes in water dus $60 \times$ zo klein. Nu is de effectieve amplitude bij elke frequentie direct evenredig met de effectieve snelheid der deeltjes. Daar in water de snelheid $1/60$ van die in lucht is, is dus ook de maximale amplitude in water $1/60 \times$ de maximale amplitude in lucht voor geluid van dezelfde intensiteit in beide media.

Bij de in lucht levende zoogdieren ziet men een middenoorstelsel dat aan de luchtzijde graciel is uitgevoerd en dat aan de binnenzijde door oppervlakte verkleining van de stapes voetplaat ten opzichte van het trommelvlies de druktransformatie lucht-vloeistof tot stand brengt. Bij de in water levende zoogdieren ziet men, dat de uitvoering van het transmissiesysteem veel zwaarder en veel stijver is aan de waterzijde, (grote massa van de gehoorbeentjes, de mate van ankylosering van de hamer via de processus gracilis en de zeer vaste bevestiging van de stijgbeugel in het ovale venster): de krachten zijn zeer groot, de bewegingen klein (grote stijfheid). Uit het voorgaande wordt de onderhavige constructie begrijpelijk betreffende het doel en het rendement van de overdracht.

Phylogenetisch gezien neemt men dit ook duidelijk waar. Een belangrijke verzwaring van de middenoorbeentjes treedt reeds op bij de nog „jonge” waterzoogdieren als de oorrobben. De verdere Pinnipedia hebben al zeer zwaar uitgevoerde beentjes, terwijl de nog „oudere” groep der Sirenia een middenoor heeft dat zeer zwaar en massief is uitgevoerd. Worden nu aan een middenoormechanisme dat aan geluid in water is aangepast nog bijzondere eisen gesteld in verband met het over te brengen frequentiespectrum — zeer hoge frequenties — dan zal er ook een bijzondere relatie moeten zijn tussen stijfheid van ophanging en opgehengene massa. Dit hebben

wij immers ook zien optreden bij de landzoogdieren. Het is ook het geval bij de Cetaceën. De massa van hun gehoorbeentjes is groot ten opzichte van die van landzoogdieren, zij is kleiner dan die van de Pinnipedia en Sirenia (zie hoofdstuk III, HENNICKE). De bevestiging echter is van een stijfheid die nergens in het dierenrijk zo groot gevonden wordt. De processus gracilis is geworden tot een botlamel, die met een brede basis vergroeid is met de bulla. Hetzelfde principe dus als bij de vleermuis, echter nog veel stijver uitgevoerd. De stapes is bijzonder stijf verankerd in het ovale venster (fig. 32). Verder kan nog medegedeeld worden dat het gewrichts-



Figuur 32.

Stapes in ovale venster, bruinvis (*Phocaena*) p. perioticum, s. stapes.

vlakje aan het uiteinde van het korte been van het aambeeld de torsiebeweging ten goede komt. Een dergelijke constructie van het middenoor is als geheel gezien uitermate geschikt voor de transmissie van zeer hoge tonen in het water. De Natuur heeft voor de Cetacea het compromis gevonden door de, ten opzichte van landzoogdieren zeer zware doch ten opzichte van waterzoogdieren lichte gehoorbeentjes, zeer stijf op de wijze zoals bij de muis en de vleermuis op te hangen. Bij een bestudering van de relatie, die het zwaartepunt van het geluidstransmissieapparaat der Cetacea inneemt ten opzichte van zijn torsie-as blijkt dit nogal verwijderd van zijn as te liggen. Het zal ongeveer in de orde van 1 à 2 mm liggen bij *Globicephala*, d.w.z. 10 à 20 maal zo ver van de draaiingsas

als dat bij de mens het geval is. Het groter aandeel dat de traagheidsbeengleiding volgens BARANY hierdoor zou krijgen ten nadele van de normale geluidsgeleiding kan hier echter niet optreden, daar de massa's der middenoorbeentjes hier niet belangrijk zijn ten opzichte van de massa van de aandrijving.

Het geluid, geconcentreerd in de proximale punt van de trommelconus, drijft op zijn beurt door middel van het manubrium de hamer aan. Deze is voor deze beweging van aandrijving volkomen stijf verbonden met het aambeeld. De koppeling is van dien aard dat het lange been van het aambeeld nu de stapes heen en weer beweegt.

Bij *Globicephala* is het oppervlak van de basis van de trommelconus ongeveer 35 mm² en dat van de stapes voetplaat 4.3 mm². Deze verhouding geeft dus een 8-voudige versterking. De afstand van het aangrijpingspunt van de trommelconushefboom tot de draaiings-as (proc. gracilis — crus breve incus) is circa 6 mm; het zwaartepunt van de voetplaat van de stapes ligt ten opzichte van deze zelfde draaiingsas op circa 3 mm afstand. Dit geeft een drukversterking van 2 ×. Samen dus een versterking van 16 ×.

c. de functie van de middenoorspielen.

De middenoorspielen, die bij de landzoogdieren een wezenlijk onderdeel van het middenoormechanisme uitmaken, zijn eveneens in het walvisoor aanwezig.

Zowel de musculus stapedius als de musculus tensor tympani zijn goed ontwikkeld. Naast het probleem van de geankyloseerde hamer en de schijnbaar vastzittende stijgbeugel van het walvisoor, waarvoor de onderzoekers zich gesteld zagen, deed de aanwezigheid van middenoorspielen en vooral de tensor tympani hen voor raadselen staan. Wat kon toch immers nog hun functie zijn, waarom waren zij niet verdwenen of gedegeneerd?

Bezien wij van dit oogpunt uit de functie van de middenoorspielen in het algemeen.

De middenoorspielen werken zoals elke spier, door zich te contracteren. De prikkel hiertoe ontvangt de musculus stapedius via de nervus facialis en de musculus tensor tympani via de nervus trigeminus. Algemeen wordt thans aangenomen dat de aanleiding voor hun in werking treden gelegen is in tactiele prikkels die de kop van het dier en speciaal de oorschelp worden aangeboden alsook alle geluidsprikkels die het betrokken dier kan waarnemen. De musculus

stapedius reageert eerder, d.w.z. bij een lagere geluidssterkte voor een zelfde frequentie, dan de musculus tensor tympani. Men kan zeggen dat de latentietijd voor de reflex in de orde van 0.06 sec. voor de musculus stapedius en van 0.15 sec. voor de musculus tensor tympani ligt (WEVER en LAWRENCE).

Er bestaat een adaptatie van de middenoorspier contractie. Dit wil zeggen dat de reactie op een geluid dat constant aanhoudt na circa 15 seconden verdwijnt (METZ) en de rusttonus overblijft. LORENTE DE NO en HARRIS gaven enige curven waaruit de relatie van de middenoorspier reflex zowel van de musculus stapedius als van de musculus tensor tympani, ten opzichte van de aangeboden frequentie en intensiteit blijkt. Hieruit ziet men dat de musculus stapedius bij de lagere frequenties eerder reageert dan de musculus tensor tympani. Na 4.000 Hz reageren ze beide even gevoelig en wel ruim 40 db boven de drempel om na de 10.000 Hz reeds bij de geluidsdrempel in werking te treden. De reflexbaan voor de musculus tensor tympani loopt zeer laag. Ze blijft in stand bij gedecerebreerde dieren, een lobus temporalis is er niet voor nodig. De baan zou via de nuclei cochlearis ventralis en dorsalis direct naar de ipsi- en contralaterale trigeminus kernen lopen (HAMMERSLAG).

Er zijn verschillende theoriën ontwikkeld over de betekenis van de middenoorspier reflex. Men heeft hierbij de meeste aandacht geschonken aan de werking van de musculus tensor tympani. De musculus stapedius is meestal als een synergist van de musculus tensor tympani opgevat, soms als antagonist. WEVER en LAWRENCE noemen als theorieën:

1e. De intensiteitsremmingstheorie, of beschermingstheorie. Deze is oorspronkelijk gebaseerd op de gedachte, geformuleerd door MOLINETIUS en overgenomen door MORGAGNI, dat de werking van de musculus tensor tympani de harde geluiden afremt en de zachte versterkt. Later wordt zij vooral onder invloed van MÜLLER (1838) veranderd, waarbij alleen gedacht werd aan een bescherming van het oor voor te grote geluidsintensiteiten. In deze laatste versie wordt zij tegenwoordig nog als de algemeen geldende theorie aanvaard.

2e. De frequentieselectie theorie.

DUVERNAY (1683) is de vader van deze zienswijze. Zij houdt in volgens MACH (1863) dat het oor door de werking van zijn midden-

oorspiertjes zijn resonantie frequentie kan regelen. MACH kwam echter later op deze theorie terug.

3e. De fixatie theorie.

Deze stelt, dat de middenoorspiere het middenoorsysteem in de juiste tensie houden om excessieve bewegingen tegen te gaan. VALSALVA stond deze mening voor, evenals HELMHOLTZ.

4e. De labyrinthdruk theorie.

Volgens deze theorie zou de spierwerking in het middenoor de druk van de vloeistof in het labyrinth verhogen en aldus invloed uitoefenen op de intensiteit van de door te geven frequenties.

VON BEKESY, LEMPert, WEVER, LAWRENCE en MELTZER konden echter proefondervindelijk aantonen dat een dergelijk effect door verhoogde intralabyrinthaire druk niet bestaat. De beschermingstheorie heeft zoals gezegd het pleit momenteel gewonnen en ook WEVER en LAWRENCE hangen deze theorie aan. Het komt hierbij voornamelijk erop aan, dat de schadelijke werking van grote geluidsintensiteit in de lagere frequenties te niet wordt gedaan.

Wanneer men de experimenten nagaat die uitgevoerd zijn om deze theorie kracht bij te zetten, komt men tot de conclusie dat deze weinig overtuigend zijn. De proeven bepaalden zich veelal alleen tot de musculus tensor tympani, waarbij men werkte met veel te grote en dus onphysiologische krachten op deze spier. Dit geven WEVER en LAWRENCE ook toe. Tevens werd alleen het lage tonengebied afgetast zegge tot 5.000 Hz. De proefdieren hoorden gemiddeld tot over de 30.000 Hz. Anderzijds werd alleen de musculus stapedius onderzocht op zijn werking. Ook hier werd weer met onphysiologische krachten gewerkt en alleen de lagere frequenties onderzocht.

Theoretisch gezien is de enig juiste wijze van onderzoeken: de werking van beide spieren als één geheel na te gaan en wel over het gehele frequentiebereik van het te onderzoeken oor.

Afgezien van wat nog volgt, noemen ook WEVER en LAWRENCE enkele door de beschermingstheorie moeilijk te verklaren feiten.

Wanneer namelijk het mechanisme van de midden-oorspiertjes beschermend zou optreden zou het geen bescherming kunnen vormen voor het plotseling harde geluid. De energie wordt hierbij aangeboden in een scherp golf front en bereikt zijn volle effect voordat het reflexmechanisme in werking kan treden. Zelf kunnen wij

hieraan toevoegen, dat ook het adaptatieverschijnsel van de reflex tegen de beschermingsopvatting pleit.

Bovendien zal een dier zich tegen hard geluid beschermen door zijn oren ervan af te wenden en weg te vluchten.

De oude theorie van DUVERNAY-MACH lijkt ons het waarschijnlijkst en wel op grond van de volgende overwegingen. In de evolutie van de gehoorzin verloopt de ontwikkeling van het binnenoor parallel aan die van het middenoor, ja, zij induceren elkaar. Het is ongeloofwaardig, dat zich naast de verfijning en kwaliteitsverhoging van het binnenoor, een transmissieapparaat zou ontwikkelen, dat de aldus gevormde cochlea niet de gelegenheid zou bieden optimaal van haar mogelijkheden gebruik te maken.

Wij hebben gemeend in het middenoorsysteem van de zoogdieren al twee eigenschappen ontdekt te hebben, die het in kwaliteit principiël verheffen boven dat van de lager ontwikkelde vertebraten, zoals de vogels, reptielen en amphiënen.

Ten eerste, de opstelling tot maximale beperking van de beengeleiding (BARANY). Door toepassing van dit principe is voor goed gebroken met de nog vrij primitieve geluidsoverdracht door middel van de massale benige geleiding. Een geleidingsmechanisme uitsluitend aangepast aan geluidstrillingen in lucht (luchtgeleiding) is de keuze bij uitstek voor het zoogdierenrijk.

Ten tweede, het subtiele gebruik van de gerichte afweging van stijfheid ten opzichte van de massa in het middenoorsysteem der zoogdieren. Een kwaliteitsverschil tussen de verschillende zoogdiergroepen onderling wordt nu mogelijk (mens—vleermuis). Er is echter nog een derde eigenschap mogelijk. Deze zou gelegen zijn in de functie van de middenoorspijeren. Hierdoor wordt het de zoogdieren individueel mogelijk het gegeven transmissie systeem naar omstandigheden tijdelijk aan te passen. Het meest voor de hand liggend is om door middel van spiercontractie een variabele stijfheid aan het middenoorsysteem te geven.

Wij willen thans duidelijkheidshalve iets verder ingaan op het middenoormechanisme hetgeen wij grotendeels ontleenen aan het werk van WEVER en LAWRENCE (Physiological Acoustics 1954): „het middenoormechanisme is een mechanische transformator om het geluid te helpen de barrière lucht/water (vloeistof in het labrynth) zo goed mogelijk te doorbreken. Het moet de geluidsdruk vermenigvuldigen zonder enig ander effect. Dat wil zeggen in het systeem moet zo min mogelijk energiedissipatie en reflectie zijn. Zou dit wel

het geval zijn, dan zou de karakteristiek van het door te geven geluid veranderen.

Elk transmissie-systeem heeft echter zijn eigen bijzondere eigenschappen, die het superponeert op zijn werking. Het gevolg hiervan is frequentie distorsie van het door te geven geluidspatroon.

Hoe groter het acoustisch gebied is dat dit transmissie-systeem bestrijkt hoe groter de kans zal zijn op meer distorsie.

Men heeft verschillende soorten distorsie:

1. Frequentie distorsie.

Deze is het gevolg van de variatie in gevoeligheid voor bepaalde frequentiegebieden.

2. Phase distorsie.

Deze ontstaat door verschillende mate van vertraging in transmissie voor de verschillende frequenties.

3. Amplitude of niet-lineaire distorsie.

Deze is afhankelijk van het intensiteitsniveau van het geluid.

Elk mechanisch transmissie systeem (zoals dus het middenoor ook er een is) heeft zijn eigen massa, stijfheid van ophanging van deze massa en wrijving bij beweging. De massa met de stijfheid geven het systeem zijn eigen resonantie, hetgeen automatisch frequentie en phase distorsie tot gevolg heeft. Voor de opbouw van het middenoor is gebruik gemaakt van massa's, hefboomarmen en elastische elementen. Zij kunnen bij uitstek een bron voor amplitude distorsie zijn. Het incudo-malleolaire gewricht zal, als het vrij los zou zitten, eveneens een grote bron voor deze distorsie zijn evenals het gewricht tussen stapes en incus. Het zal tevens duidelijk zijn dat amplitude distorsie des te meer op de voorgrond zal treden naarmate de krachten die op een dergelijk systeem werken groter zijn. Nogmaals gezegd: het is juist deze distorsie die het meest op de voorgrond treedt bij grote intensiteiten van de vooral lage tonen omdat voor deze frequenties de amplituden bij gelijke intensiteit veel groter zijn dan voor hoge frequenties. Lage harde geluiden zijn dubbel ongunstig. Zij kunnen beschadigend werken op het binnenoor en ze geven een grote distorsie. Er komt nog als derde inconvenient bij dat zij door hun maskering de perceptie van de hoge tonen belemmeren.

Bij deze opsomming mogen wij tenslotte nog een ander belangrijk punt niet over het hoofd zien. Niet alleen het middenoor als zodanig

is verantwoordelijk voor de geluidstransmissie, ook binnenoorcomponenten spelen een rol. Immers niet alleen trommelvlies, hamer, aambeeld, stijgbeugel en middenoorspiereën maken deel uit van het gehele geluidstransmissie systeem, maar ook de vloeistofzuil van het ovale naar het ronde venster, de basilair membraan en het ronde venster zelf."

Tot zover deze schrijvers.

Het voert te ver om in te gaan op de theoretische beschouwing in welke mate het deel van het transmissiesysteem dat in het binnenoor ligt bijdraagt aan de karakteristiek van het totale systeem. Wij zullen ons voor de eenvoud en met het oog op de middenoorspiereën alleen bepalen tot het transmissie mechanisme, dat door het middenoor gevormd wordt.

De functie van een skeletspier is zich bij prikkeling te verkorten. Het gevolg hiervan is dat hij tractie uitoefent op de delen waaraan hij is vastgehecht. In het algemeen zal de spier trachten het ene deel ten opzichte van het andere te bewegen. Hiervoor moet de zwaartekracht, de wrijving en de tractie van de bevestigingen van het te bewegen deel met zijn omgeving overwonnen worden. Voor de stapes zowel als voor de malleus bestaan deze bevestigingen voornamelijk uit bindweefselbanden, die deze botjes op hun plaats trachten te houden. De ophanging komt dientengevolge onder spanning te staan. De contractie van de middenoorspiereën verhoogt de stijfheid van het gehele middenoor mechanisme, waarvan de massa hetzelfde blijft.

Zoals gebleken is bevoordeelt dit de transmissie van de hogere tonen ten opzichte van de lagere. Voor geluiden van physiologische sterkte heeft dit een dubbele betekenis: meer hoge tonen komen door en wegens het reduceren van de amplitude van de lage tonen worden de hoge tonen minder gemaskeerd.

Voor onphysiologische harde geluiden heeft het tot gevolg, dat zowel de eventuele hieruit voortvloeiende mechanische schade voor het binnenoor als ook de amplitude distorsie worden tegen gegaan. De contractie van de middenoorspiereën treedt voor lage frequenties pas op bij ruim 60 db boven de drempel.

Wat de eerst genoemde betekenis betreft, deze is voor het zoogdier van groot belang. Het uitwendige gehoorapparaat vraagt erom. De naar alle richtingen bewegende oorschelpen (motorische innervering der spiereën: nervus facialis!) spitsen zich tegelijk met de contractie van de middenoorspiertjes bij enige geluid in de natuur.

De oorschelpen zoeken zo snel mogelijk, geholpen door de intensiteitsverschillen, veroorzaakt door het bundelkarakter van de hoge tonen die het geluid bevat, de richting van de geluidsbron op. Door de onderlinge verhouding der frequenties, die het geluid bevat dat in de oorschelp wordt opgevangen (qualiteitsverschil) wordt bovendien de afstand geschat. Onmiddellijk worden dan de ogen en de neus in die richting aan het werk gezet om de informatie zo volledig mogelijk te maken. Gezamenlijk zullen deze de informatie geven of de lichaamsspieren het dier naar de geluidsbron toe of er van af zullen bewegen. Dit moeten zeer snelle, dus subcorticale reacties zijn. KOLMER weet ons tenslotte nog mede te delen dat de histologische structuur van de middenoorspiertjes met hun daarin eindigende zenuwen van dien aard is, dat men kan aannemen dat ze zich gedoseerd kunnen contraheren!

Hiermee dringen wij de beschermingstheorie terug naar het tweede plan en wij stellen daar tegenover de zienswijze dat de functie van de middenoorspiertjes er primair een is van selectieve gehoorsverbetering. Dit heeft tot noodzakelijk gevolg dat de lage tonen bij aanspanning minder goed waargenomen worden. Wij hebben hiervoor ook nog de volgende overweging. Bescherming van het gehoor is in de natuur helemaal niet nodig. De onphysiologische harde geluiden waarbij de spiertjes een „toevallige” beschermende werking zouden vertonen zijn zeer grote uitzondering. Een dier is in normale biologische omstandigheden nooit blootgesteld aan te veel geluid, hoogstens is er enig geluid, zo weinig dat het hem nauwelijks waarschuwt voor naderend gevaar of hem informeert over de aanwezigheid van eventuele prooidieren. Het dier zelf maakt ook zo min mogelijk geluid tenzij als lokroep of waarschuwingkreet. Direct daarna speurt het dier echter de terugkerende stilte af naar een eventuele reactie. Het zou bovendien zeer onwaarschijnlijk zijn, dat het geluid dat hij zelf veroorzaakt beschadigend voor zijn eigen gehoor zou zijn. De gezichtszin is verreweg de mindere van de gehoor- en reukzin bij haast alle andere zoogdieren, uitgezonderd de Primates. De effectieve werking van het optische zintuig strekt zich trouwens ook over een veel kleinere afstand uit dan het gehoor en is bovendien afhankelijk van de aanwezigheid van licht. De reukzin is dikwijls te veel beperkt in het uitoefenen van haar taak door de vigerende omstandigheden (windrichting en vochtigheidsgraad bijv.). Het is het gehoor dat het eerst en het snelst en dus het best kan alarmeren. De beschermingstheorie

is alleen te verklaren en als logisch te zien van een anthropomorphisch standpunt uit. Het is alleen het zoogdier: mens, dat leeft in een voor hem biologisch gezien, pathologische wereld, ook en vooral door het lawaai. Het zal dan ook moeilijk, zo niet onmogelijk zijn om door experimenten met de mens als object gegevens in handen te krijgen die de qualiteitsadaptatie-theorie steunen. In tegenstelling immers tot de andere zoogdieren reageert de mens via de cochlea al niet meer op tonen boven de 16.000 Hz, bovendien mag ons uitwendig gehoorapparaat als een rudimentair aanhangsel betiteld worden. Daarbij komt nog dat de frequenties waar onze gehoorzin zich op gespecialiseerd heeft tussen de circa 300 en 5.000 Hz liggen — de spraak. Hoe zou het dan gesteld zijn met de eventuele werking van onze middenoorspiertjes voor hoge tonen?

Nog een kort woord over de relatie tussen de middenoorgewrichtjes enerzijds en de middenoorspiertjes anderzijds. Vrijwel alle onderzoekers zijn het er over eens dat wanneer genoemde gewrichten los zouden zijn, zij aanleiding zouden geven tot grote amplitude-distorsie. De meesten veronderstellen dat de gewrichten tussen de gehoorbeentjes voor geluiden van normale intensiteit als één geheel reageren (DAHMANN, FUMAGALLI, PROSSER etc.). HELMHOLTZ reeds, en anderen later, zien er alleen een bron van distorsie in voor harde lage geluiden. Gezien deze feiten en de veronderstelling reeds geopperd in de fixatietheorie over de werking der gehoorspiertjes en onze anatomische bevindingen in het middenoor, lijkt het zeer waarschijnlijk dat de musculus tensor tympani naast de reeds genoemde functie ook de voor lage harde tonen wellicht niet mooi stijve gewrichten helpt stijf te houden.

Resumerend kan men zeggen dat de werking van de middenoorspiereen moet gezien worden als een van reflectoire qualiteitsverhoging, aangepast aan de omstandigheden waarin het individu zich bevindt. Contractie zal tot gevolg hebben:

1. een betere transmissie voor hoge tonen door verstijving van de gehele ophanging van het middenoor:
2. een onderdrukken van de lage tonen en daardoor verminderde maskering voor de door te geven hoge tonen;
3. een verminderde amplitude distorsie door gewrichtsverstijving zodat de gehoorbeentjes ook bij lage tonen als een geheel blijven werken.

Hoe moeten wij nu van dit standpunt uit de spieren in het walvis-

middenoor verklaren? Spreken de gevonden feiten in het walvismiddenoor vóór of tegen de zo juist ontwikkelde theorie?

Het middenoor is hier aangepast aan de transmissie voor geluidsgolven in water waarbij bovendien zeer hoge frequenties moeten kunnen doorkomen.

De musculus tensor tympani is goed ontwikkeld, hij spant de trommelconus en de processus gracilis. Hij verstevigt nog voor zover nodig het gewricht tussen de malleus en de incus voor de physiologische bewegingsrichting. Hij drukt de processus lenticularis van de incus in het gewricht van de incus met de stapes nog vaster aan. Dit laatste komt mooi tot uiting wanneer men een praeparaat maakt van het middenoor en de musculus tensor tympani wegneemt. Door uitdroging wordt de trommelconus korter en deze trekt het stapedincudale gewricht van elkaar (BEAUREGARD, CLAUDIUS).

De musculus stapedius tenslotte oefent met de stapes als hefboom een tractie uit op de ligamenten die de stapes in het ovale venster verankeren.

De contractie van deze spier maakt zeker niet het gewricht van de stapes met de incus losser en is dus een synergist van de musculus tensor tympani. De werking is hier dus dezelfde als bij de landzoogdieren en heeft dezelfde zin.

De last die het walvisoor van amplitude distorsie zal ondervinden is zeer klein daar de verplaatsingsamplitude van geluid in water ten opzichte van geluid in lucht $60 \times$ zo klein is, en het middenoor een zeer stijve eenheid vormt.

d. gedragingen van het menselijk oor onder water.

In het voorgaande betoog hebben wij dikwijls de veronderstelde gedragingen van een landzoogdierengehoor onder water vergeleken met het zoveel beter aan deze omstandigheden geadapteerde waterzoogdieren-gehoor.

Om deze veronderstellingen te staven, namen wij, onszelf als exponenten van het landzoogdier beschouwend, de volgende hieronder beschreven proeven.

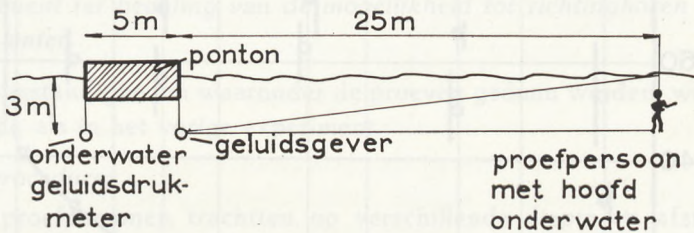
Experimenten ter bepaling van het gevoeligheidsverlies van het menselijke gehoororgaan in water, vergeleken bij het horen in lucht.

Proefopstelling.

Enige proefpersonen met een normaal gehoor werden met behulp

van de vrije veld methode onder water geaudiometreerd. Dit geschiedde als volgt:

In een diepe (circa 18 m), grote (Opp. ca. 120.000 m²) waterplas, die door zijn vorm, afmetingen, bodem- en oever-configuratie voor geluid onder water als vrij veld kon worden beschouwd, was aan een ponton 3 m onder het wateroppervlakte een onderwatergeluidsbron opgehangen. Op 5 m afstand van deze geluidsbron hing op dezelfde hoogte aan de ponton een onderwatergeluidsdrukmeter. In het verlengde van de lijn drukmeter—geluidsbron lag, op 25 m afstand van de geluidsbron de proefpersoon in het water (zie fig. 33).



Figuur 33.

Proefopstelling ter bepaling van het drempelaudiogram van de mens onder water.

Meetprocedure.

De geluidsbron werd met zijn optimum-as gericht naar de proefpersoon. Deze luisterde met het hoofd onder water naar de door de geluidsbron gegeven toon.

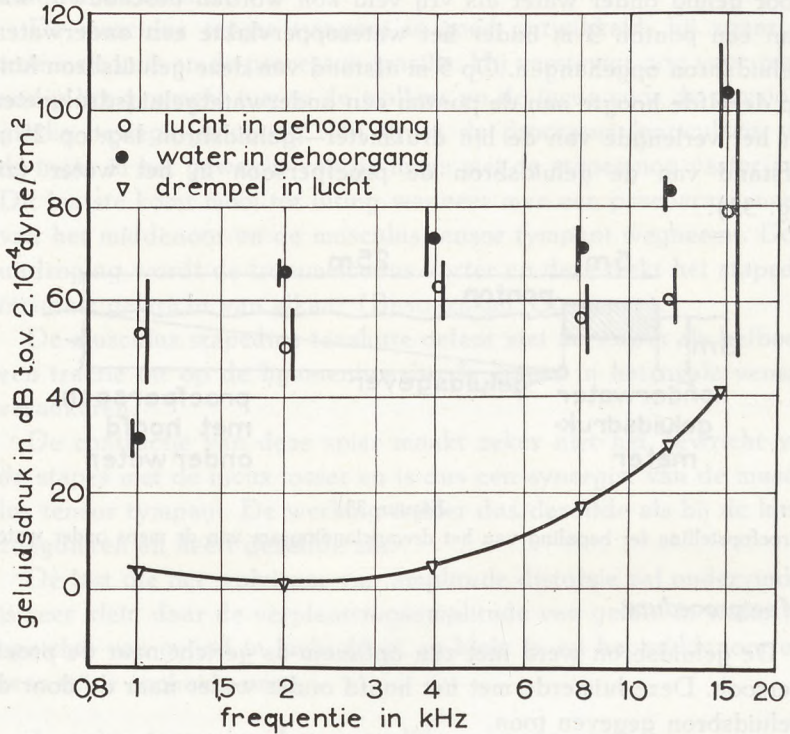
De sterkte van deze toon werd gelijkmatig verminderd tot dat de proefpersoon door zijn hand op te steken de waarnemer op de ponton aangaf de toon niet meer te horen.

Vervolgens werd de toonbron 180° gedraaid, zodat nu zijn optimum-as op de drukmeter gericht was. Hiermee werd dan de druk gemeten, welke nog juist voor de proefpersoon hoorbaar was. Dit geschiedde, door de aflezing op de drukmeter door een factor 5 te delen (d.i. $\frac{\text{afstand bron—proefpersoon}}{\text{afstand bron—drukmeter}}$).

Bovendien werd nog rekening gehouden met de, tegen het wateroppervlak vrijwel volledig gereflecteerde geluidsgolf; deze maakt, dat de geluidsdruk in het oor van de waarnemer (direct onder de oppervlakte) $2 \times$ de druk wordt, die er zou geweest zijn indien slechts de directe golf de druk veroorzaakt zou hebben. Eveneens

werd met reflecties aan de zijde van de geluidsdrukmeter rekening gehouden.

De stralingshoek waarbinnen deze meting goed is, was groter dan $3/25 = 0,12$ radiaal = 7° .



Figuur 34.

Een vergelijking van het drempelaudiogram van de mens in lucht en onder water met en zonder water in de gehoorgang.

Deze procedure werd met 3 proefpersonen bij verschillende frequenties uitgevoerd en herhaalde malen ter controle van de resultaten overgedaan. Het over de 3 personen gemiddelde meetresultaat is aangegeven in de grafiek, zowel voor het geval dat er geen water in de uitwendige gehoorgang was, als met een met water gevulde gehoorgang, teneinde na te gaan of dit van grote invloed zou zijn op de resultaten. Aangezien het hier een binaurale bepaling betreft is ook de drempel voor binauraal horen in het vrije veld in de lucht, voor normale personen, zoals gemeten door SIMIAN en WHITE, in deze grafiek aangegeven (fig. 34).

Discussie.

De drempel in water — in geluidsdrukeenheden aangegeven — blijkt voor de gemeten frequenties ongeveer 60 db hoger te liggen dan in de lucht; in water is de mens dus ongevoeliger voor geluid dan in lucht. De nauwkeurigheid van de meetpunten bedraagt circa 10 db, een resultaat dat, gezien de moeilijke meetomstandigheden, niet slecht te noemen is. Er werd een verschil gevonden tussen de metingen met en zonder water in de uitwendige gehoorgang, welke gezien kan worden als een uiting van een verzwaring van het middenoorsysteem door de watermassa tegen het trommelvlies.

Experiment ter bepaling van de mogelijkheid tot richtinghoren onder water.

De omstandigheden waaronder de proeven gedaan werden, waren dezelfde als in het vorige experiment.

Meetprocedure:

De proefpersonen trachtten op verschillende diepte en afstand van de geluidsbron de richting van deze bron te bepalen; noch met korte toonstoten, noch met zwieptonen kon enige geluidsrichting door de proefpersonen vastgesteld worden. Dit werd gecontroleerd in het frequentiegebied van 1000—16.000 Hz.

Conclusies.

- 1e. Richting horen onder water is voor de mens, hier als exponent van het landzoogdier, onmogelijk.
- 2e. De mens heeft een verlies in gevoeligheid van ongeveer 60 db onder water. Dit komt overeen met het verlies dat de mens heeft in lucht voor geluid zonder uitwendig- en middenoorsysteem. Wanneer men bedenkt dat het uitwendig- en middenoorsysteem volledig aangepast moet zijn aan het medium waarin het functioneert dan is deze uitkomst zeer begrijpelijk.

Onder water heeft de mens en elk landzoogdier geen nut van zijn uitwendig- en middenoorsysteem.

De uitkomsten zijn in lijn met de reeds geopperde veronderstel-

De meetinstrumenten bestonden uit een Brush Standard Hydrofoon en hierop geijkte bolhydrofoons van de types: AZ50, SX20 en SX25. Deze instrumenten en de verdere gebruikte meet-opstellingen waren het eigendom van de Kon. Marine en de R.V.O. Voor het gebruik hiervan en de hulp hierbij verleend willen wij nogmaals onze hartelijke dank uitspreken.

lingen over de functiemodus van het walvisoor, dat wel een geschikte aanpassing heeft.

E. Resumé.

In de Inleiding (hoofdstuk I), is een overzicht gegeven over de verschillende opvattingen die er geweest zijn, ten aanzien van de functiemodus van het walvisgehoor. Al deze dikwijls zeer uiteenlopende meningen zijn in principe terug te brengen tot vier verschillende theorien, te weten:

Ten eerste de theorie der luchtgeleiding. Deze zienswijze gaat van de gedachte uit dat de dieren alleen via lucht horen, hetzij via de uitwendige gehoorgang, hetzij via de tuba Eustachii. Deze theorie is reeds lang obsoleet en de onjuistheid hiervan is voor de moderne onderzoeker zo in het oog lopend dat een bestrijding overbodig is.

Ten tweede de resonantiethorie. Deze opvatting gaat evenals de volgende theorieën uit van de juiste gedachte dat de Cetacea voornamelijk onder water moeten kunnen horen. Het geluid opgewekt in water zou via het lichaamsweefsel de lucht in het pneumatisch systeem in en om het petrotympanicum bereiken. Hier zou het geluid tot resonantie gebracht worden om dan direct het binnenoor te bereiken via het ronde venster of indirect, door de bulla met de daaraan vast zittende keten van gehoorbeentjes ten opzichte van het perioticum in trilling te brengen.

Het pneumatisch systeem is wel bijzonder ongeschikt voor resonantie. Het zijn holtes bekleed met rimpelig trabeculair slijmvlies dat bovendien opzwellt bij duiken. Zij zijn met schuim gevuld, dat wil zeggen met ontelbare kleine luchtbelletjes. Een betere geluidsdemping is moeilijk te bedenken. Bovendien is een bewegen van de bulla ten opzichte van het perioticum door de synostotische verbinding ten ene male onmogelijk.

Ten derde de „Schalltrichtertheorie” van BOENNINGHAUS. Deze interpretatie van het horen der walvissen heeft de charme gebruik te maken van de acoustische isolatie van het petrotympanicum en de als „Schalltrichter” benoemde reeds beschreven benige gehoorgang in de bulla.

De verdere weg die BOENNINGHAUS echter het geluid laat nemen via het bot van de bulla en de processus gracilis naar de hamer om aldus als „moleculaire trilling” via de gehoorbeentjes het binnenoor te bereiken is acoustisch gezien volkomen onmogelijk.

Ten vierde, en tenslotte, de beengeleidingstheorie. Deze theorie is de tegenhanger van de vorige. Niet alleen ontkent ze de acoustische isolatie van het gehoorbot, doch ze staat zelfs de geluidsgeleiding via de schedelbeenderen en de pars mastoidea van het petrotympanicum voor. De onjuistheid van deze zienswijze berust op een onjuiste acoustische interpretatie van anatomische feiten.

Uit bovenstaande opsomming valt op te merken dat men, afgezien van de volkomen onjuiste gedachte van luchtgeleiding via het uitwendige oor, alle mogelijke moeite gedaan heeft het middenoor-mechanisme, bestaand uit trommelconus, malleus, incus, stapes en hun spieren, als geluidstransmissiesysteem te elimineren.

Het waren FRASER en PURVES die als eersten op grond van anatomische observaties meenden dat de geluidstransmissie via het middenoor moest plaats hebben. Zij hebben deze mening kracht bijgezet door middel van geluidspoeven met vers dood walvismateriaal.

Onze mening sluit zich niet alleen in hoofdzaak bij die van FRASER en PURVES aan, wij hebben tevens getracht het hoe en waarom van deze mening zoveel als mogelijk te benaderen. Vatten wij ons betoog samen dan kunnen wij thans de diepere betekenis van de merkwaardige anatomische veranderingen van het walvisoor beschreven en opgesomd in hoofdstuk III beter begrijpen.

1. De rudimentatie van uitwendige gehoorgang en de afwezigheid van oorschelp.
De functionele taak hiervan is verloren gegaan, de aanwezigheid zou alleen tot nadeel strekken.
2. De kleine benige met lucht omgeven gehoorgang van de bulla: „Schalltrichter” van BOENNINGHAUS. Zij vangt het geluid op, verzamelt het en brengt het naar de trommelconus.
3. De trommelconus of het trommelligament, zijn wijze van aansluiting op de „Schalltrichter” en uitlopen in een punt tegen het manubrium mallei.
Het is de voortzetting van de „Schalltrichter” in het middenoor die het geluid geleidt en concentreert op het manubrium.
4. De met schuim gevulde luchtholten om en in het petrotympanicum die in verbinding met de tuba staan. Zij zijn een voorwaarde voor acoustische isolatie van het gehele gehoororgaan. Deze isolatie is een *conditio sine qua non* voor de gehoorzin van de walvis (zie 7).

5. De mogelijkheid tot opzwellen van het sinus slijmvlies en van het corpus cavernosum tympanicum.
Dit is een voorziening die de druk heeft te regelen in en om het middenoor bij duiken.
 6. De stijve geankyloseerde ophanging van het middenoorsysteem dat zelf plomp en relatief zeer zwaar is.
Het voldoet aan de eisen voor een transmissiesysteem dat aangepast moet zijn aan geluid in water en tevens hoge frequenties moet kunnen doorlaten.
 7. De buitengewoon grote massa van het gehele petrotympanicum. De noodzakelijkheid hiervan ligt in het feit dat hieromheen de walvis trilt. Het is „de walvis otolith” in de eigenlijke zin van het woord.
 8. Het kleine vestibulaire apparaat.
De geringe afmetingen hiervan volgen uit de noodzakelijkheid van het onder 7. genoemde: zo min mogelijk uitholling bij een gegeven botvolume.
 9. Het verschil in ophangstijfheid van het gehoorbot voor de verschillende walvissoorten. Dit kan gezien worden als uiting van de gelijkheid in de relatie tussen stijfheid van ophanging en massa van het petrotympanicum in de reeks der walvisachtigen. De betekenis van de verbazend grote cochlea met eveneens bijzonder ontwikkelde nervus acusticus willen wij echter nog uitzetten in het volgende hoofdstuk.
-

HOOFDSTUK V.

DE DUCTUS COCHLEARIS EN HET CENTRAAL ACOUSTISCHE SYSTEEM DER CETACEA.

„Le laboratoire reste la source féconde de la biologie humaine. L'anatomie, l'histologie, seront toujours la base de la science de l'homme”.

G. Portmann.

l'Oreille moyenne (Ardouin).

In het vorig hoofdstuk is op anatomische, vergelijkend anatomische en fysisch-acoustische gronden uiteengezet hoe de walvis hoort. Hierbij werd, onder meer op grond van de bouw van het middenoor, gewezen op de mogelijkheid dat deze diergroep voor zeer hoogfrequente geluidstrillingen gevoelig moet kunnen zijn. Ook de uiteenzettingen in hoofdstuk II, waarbij nader op de acoustische sfeer waarin de Cetacea leven werd ingegaan, wijzen in dezelfde richting. Mocht dit vermoeden juist zijn, dan ligt het voor de hand, dat wij in de walviscochlea bijzondere structuren zullen aantreffen die op de mogelijkheid van supersonoor horen wijzen.

Het staat wel vast dat het zintuigepitheel gelegen in de basaalwinding van de cochlea ingesteld is op de perceptie van de hoogste geluidsfrequenties en dat naarmate men hoger in de ductus cochlearis komt, dus meer apicaal, de adaequate prikkel voor het daarin gelegen Corti's orgaan steeds lager frequent geluid wordt.

Deze opvatting over de frequentie perceptie staat als de „plaats-theorie” bekend.

Er zijn vele argumenten die voor deze theorie pleiten. Bij voorbeeld gegevens uit de menselijke pathologie en de resultaten verkregen uit experimenten waarbij, na doelbewust plaatselijk in de cochlea schade te hebben aangebracht, — hetzij door expositie van dieren aan traumatiserend geluid van bepaalde frequenties, hetzij door chirurgische ingrepen, hetzij door applicatie van toxi-

sche stoffen —, de gevoeligheden van het gehoor voor bepaalde geluidsfrequenties werd nagegaan (STEVENS en DAVIS, SCHUKNECHT en NEFF, e.a.). Het deel van de ductus cochlearis gelegen in de basaalwinding bij de walvis zal dus het meest onze aandacht moeten vragen. Wij mogen veronderstellen dat de walvis supersonore geluiden hoort, indien wij in deze winding van de cochlea een speciale differentiatie vinden, die dat waarschijnlijk maakt. Ons vermoeden zal echter nog aanzienlijk versterkt worden, indien bovendien blijkt, dat dezelfde soort veranderingen gevonden worden bij andere zoogdieren waarvan bekend is dat zij supersonoor horen, zoals de vleermuis en de muis.

Een vergelijkend onderzoek van de ductus cochlearis van de walvis, de vleermuis, de muis, de kat en de mens kan hier verhelderend werken. Onderzoekingen in deze richting zullen tevens een dieper inzicht kunnen verschaffen over de wijze waarop de Natuur naar perfectie en kwaliteitsverbetering in het perceptie-orgaan zelf streeft.

Naast de vraag naar het maximale frequentie-bereik van het walvisgehoor rijst het probleem, wat toch wel de zin van een dergelijk gedifferentieerd gehoororgaan mag zijn. Met andere woorden, welk gebruik kan of zal de walvis van een zodanig gehoor maken, gegeven zijn biologisch milieu en de mate van ontwikkeling van zijn andere zintuigen.

Deze laatste vraagstelling kan o.a. biologisch, fysisch als ook neuro-anatomisch benaderd worden.

Biologisch omdat de Cetacea evenals de Microchiroptera de gehoorzin als zintuig in optima forma gebruiken (hoofdstuk II).

Fysisch, door nader in te gaan op de merites die ultrasone trillingen in water voor een gehoorzin kunnen hebben, wil deze in de plaats treden daar, waar tast-, gezichts- en reukzin falen.

Tenslotte ook neuro-anatomisch, namelijk door een eventueel aanwezige, bijzondere opbouw van het centraal acoustische systeem in de hersenen aan te tonen. Zou deze opbouw tevens een zelfde soort architectuur blijken te hebben als aangetroffen wordt bij de Microchiroptera, dan zou men kunnen aannemen dat de Cetacea inderdaad over een soortgelijk sonarsysteem als deze vliegende zoogdierjes beschikken. Immers alleen van de Microchiroptera is met zekerheid bekend dat zij, in afwijking van andere zoogdieren, dus ook van dieren die zeer hoog kunnen horen (bijv. de muis), door gebruik te maken van sonar, als verreweg voornaamste zintuig de gehoorzin hebben.

Deze laatste wijze van probleembenadering willen wij thans volgen om dieper in te gaan op de betekenis die de gehoorzin als totaliteit voor de Cetacea kan en moet hebben.

A. De ductus cochlearis.

De cochlea van de Cetacea is bijzonder groot, ook relatief gezien. Ze heeft $1\frac{3}{4}$ tot 2 windingen waarbij de basale de volgende winding vrijwel geheel omsluit.

In principe wijkt de bouw van de walviscochlea niet af van die bij de overige zoogdieren. Grootte-opgaven, ook van de verschillende onderdelen van de cochlea worden hier achterwege gelaten, omdat deze maten bij de verschillende soorten Cetacea verschillen; alleen de onderlinge verhoudingen in één cochlea kunnen voor ons, functioneel gezien, interessant zijn. Bij DENKER, GRAY en anderen zijn deze maten bovendien uitvoerig te vinden.

Wij richten onze aandacht nu uitsluitend op de inhoud van de ductus cochlearis der tandwalvissen, omdat wij niet de beschikking konden krijgen over een vers petrotympanicum van een baardwalvis.

Deze ductus ligt, zoals bij alle zoogdieren, tussen de perilymphatische ruimten gevormd door de scala vestibuli en scala tympani.

Hij bevat endolymfhe en bestaat uit elementen die analoog zijn aan die waaruit elke normale ductus cochlearis bij de zoogdieren is opgebouwd. Het zijn de details die duidelijke verschillen te zien geven.

BOENNINGHAUS (1903) heeft naast zijn uitgebreide studie over het uitwendig en middenoor van de tandwalvis ook het binnenoor onderzocht. Hij had echter geen voldoende vers materiaal ter beschikking, waardoor de resultaten ongunstig beïnvloed werden.

Hij ziet dat in een corrosiepraeparaat van de cochlea de scala tympani en de scala vestibuli over de gehele lengte gescheiden zijn door een diepe spleet, welks buitenste benige begrenzing door HYRTL de lamina spiralis ossea secundaria genoemd werd. Ook CAMPER en HUNTER hadden deze lamel reeds opgemerkt. In de scala tympani toont hij een grote boezemvormige uitpuiling van de mediale zijde aan, die het ganglion spirale bevat. Er is, zo zegt hij, te weinig plaats voor dit ganglion in de modiolus. De membraan van Reissner zou volgens hem ongelijkmatig verdikt zijn, terwijl hij in de ductus cochlearis het orgaan van Corti vindt. Hij vraagt de aandacht voor het zeer stevige ligamentum spirale en de membraan

van het ronde venster, die zich gezamenlijk gemakkelijk in toto laten verwijderen. De membraan van het ronde venster heeft een trechtervorm.

KOLMER (1908) is de enige, voor zover ons bekend, die nogmaals en met meer succes een onderzoek heeft ingesteld naar de histologische structuur van het vliezig labyrinth der tandwalvissen.

Hij bracht ons op het spoor van eigenaardigheden die er in de histologische structuren van de ductus cochlearis der Odontoceti zouden bestaan, en die naar onze mening wel eens een duidelijk functioneel karakter konden dragen.

De gegevens voor ons van belang uit zijn artikel: „Über das häutige Labyrinth des Delphinus” kan men als volgt samenvatten.

„De breedte van de membrana basilaris bedraagt aan de basale zijde 50μ , ter halverhoogte 100μ , en aan de top van de ductus cochlearis 270μ ” (Bij de mens resp. 160, 340 en 520μ — WRIGHTSON en KEITH). Ze neemt dus vijfvoudig toe. De scala tympani wordt bijna volkomen benig van de scala vestibuli gescheiden, doordat de buitenste benige wand van de cochlea een, het ligamentum spirale ondersteunende, rand ontwikkelt, die zich tot de oorsprong van de vezels van de membrana basilaris uitstrekt. Op deze wijze zijn de vezels van de membrana basilaris tussen twee volkomen starre randen uitgespannen. In het bovenste gedeelte van de ductus cochlearis zijn echter de verhoudingen zoals men ze normaal aantreft bij de zoogdieren. Het ligamentum spirale, dat bij de meeste zoogdieren uit tamelijk teer, los bindweefsel bestaat, wordt hier door zeer krachtige, stevige, in scheve richting op de aanhechtingsplaats van de membrana basilaris lopende bindweefselbundels gevormd, die, door zwakkere gekruist, lymphruimten omsluiten. Men ziet hierdoor een typische waaiersfiguur ontstaan.

Het orgaan van Corti is aanwezig, doch postmortaal reeds sterk gedegeneerd. De limbus spiralis is zoals bij alle zoogdieren, met de daarop vastzittende membrana tectoria aanwezig. De sulcus spiralis internus wordt opgevuld gevonden met reeds geschrompelde ongeveer kubische epitheelcellen.

De pijlcellen van Corti's orgaan zijn kort en gedrongen zoals bij de Carnivoren, en zijn circa 40μ lang. Ze verheffen zich 30μ boven de basilaarmembraan. De binnenste en buitenste haarcellen zijn slecht bewaard gebleven, wel echter zijn de Deiterscellen nog goed te zien. De celementen die het orgaan van Corti in de basale winding, naar perifeer begrenzen, namelijk de steun-

cellen van Hensen en de cellaag van Claudius, welke laatste de sulcus spiralis externus opvult, blijken een geheel afwijkend beeld te geven.

Hier bevindt zich een groot aantal, opvallend grote epitheelcellen, die celrijen vormen. Deze elementen nemen tot in het midden van de afstand tussen de cellen van Deiters en de stria vascularis sterk in hoogte toe, om daarna tamelijk snel tegen de stria weer af te nemen.

De cellen van Hensen en Claudius zouden hier te differentieren zijn doordat de celkernen van Hensen meer in het midden van de cel liggen en die van Claudius meer onder de bovenste celgrens. Bovendien vertonen alleen de cellen van Hensen een cuticulaire staafjeszoom aan hun bovenste celrand. De hier gevonden cellen van Claudius zouden de grootste epitheelcellen van het zoogdierenrijk zijn. De grootste onder deze cellen zijn 24μ breed en 180μ hoog, dus $5 \times$ hoger dan de pijlcellen van de papilla basilaris (orgaan van Corti).

In het bovenste deel van de ductus cochlearis zijn de zoëven genoemde epitheelcellen niet meer in die mate ontwikkeld en zijn de verhoudingen gelijk aan die bij de andere zoogdieren. De membraan van Reissner is niet verdikt zoals Boenninghaus aangeeft, doch heeft de gebruikelijke configuratie."

Deze gegevens van KOLMER deden ons besluiten een eigen onderzoek te verrichten aan de walviscochlea en dit tevens uit te breiden over de cochlea van andere, supersonoor horende, dieren zoals de vleermuis, de muis en de kat, om de hierbij opgedane bevindingen te toetsen aan de gegevens die bekend zijn over de menselijke (relatief laag horende) ductus cochlearis.

Speciaal werd aandacht besteed aan de verschillen tussen de onderlinge verhoudingen en structuren van het basale deel en het apicale deel van de cochlea, te weten: het ligamentum spirale, de lamina spiralis secundaria, de cellaag van Claudius (sulcus spiralis externus), de cellen van Hensen en de celbekleding van de sulcus spiralis internus (de mediale begrenzing van de papilla basilaris). De onderlinge verhouding van massa van het orgaan van Corti ten opzichte van zijn ophanging en omgeving had onze bijzondere belangstelling.

Het histologisch onderzoek van het vliezig labyrinth is niet eenvoudig. Teer zintuigepitheel is hier omgeven door bijzonder hard bot. Fixatievloeistoffen bereiken de vliezige cochlea niet gemakkelijk

en om deze zo te praepareren, dat ze voor histologisch onderzoek toegankelijk wordt, is het nodig dit harde beenweefsel volledig te ontkalken. Dit duurt lang, hetgeen een ongunstige invloed kan uitoefenen op de fijnere epitheliale structuren door zuurinwerking en gasontwikkeling. Geldt dit voor elk histologisch onderzoek van het rotsbeen, in bijzondere mate is dit wel het geval voor het bij uitstek zo harde en grote perioticum van de Cetacea, waarin bovendien het hoge epitheel in de basaalwinding nog bijzonder teer is. Dit, en het feit dat een vers petrotympanicum zo bijzonder moeilijk te verkrijgen is zullen wel de oorzaak zijn dat een dergelijk onderzoek nog maar zo zelden is uitgevoerd. Het is tevens de reden, naar onze mening, dat wij er zelf niet in geslaagd zijn histologisch mooie resultaten te boeken.

Toch zijn, naar wij menen, de resultaten van dien aard, dat ze genoeg interessante gegevens opleveren.

Dit, en het feit dat een dergelijk onderzoek vrijwel nooit gedaan is, gaf ons de moed de resultaten toch te vermelden.

Kort overzicht van de gebruikte techniek.

Walvis (*Globicephala melaena*, *Phocaena phocaena*),

fixatie: volgens WITTMACK, ontkalking: 10 % salpeterzuur
sg 1.4, insluiting: celloidine.

Gekleurd werd met aluin-haematoxyline-eosine (naar
BÖHMER).

Vleermuis (*Myotis daubentoni*),

fixatie: 8 % formol, ontkalking: 5 % salpeterzuur,
insluiting: celloidine.

Gekleurd werd met aluin-haematoxyline-eosine (naar
BÖHMER).

Muis (*Mus musculus*).

als bij vleermuis.

Kat (*Felis domestica*).

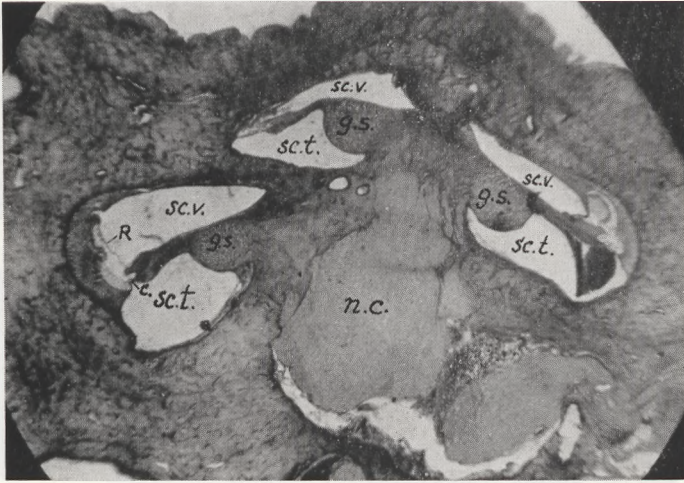
fixatie: Müllerse vloeistof-formol 10 %,

ontkalking: salpeterzuur 10 %, insluiting: celloidine.

Gekleurd werd met aluin-haematoxyline-eosine (naar
BÖHMER).

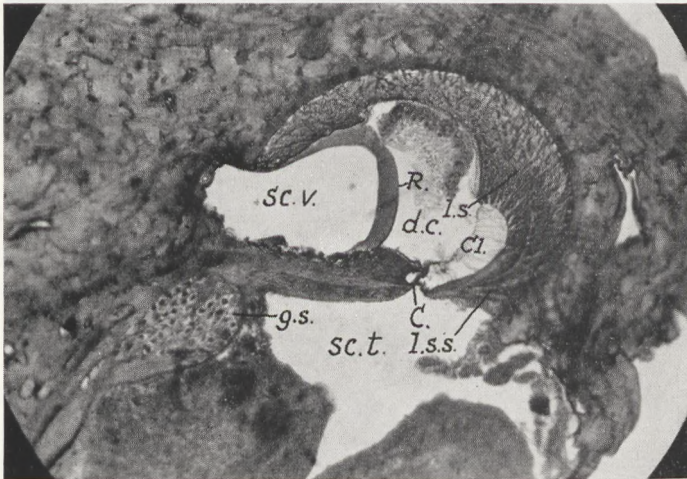
Mens (*Homo Sapiens*), als bij walvis.

Dikte van de coupes variëren tussen de 25 en 17 μ .



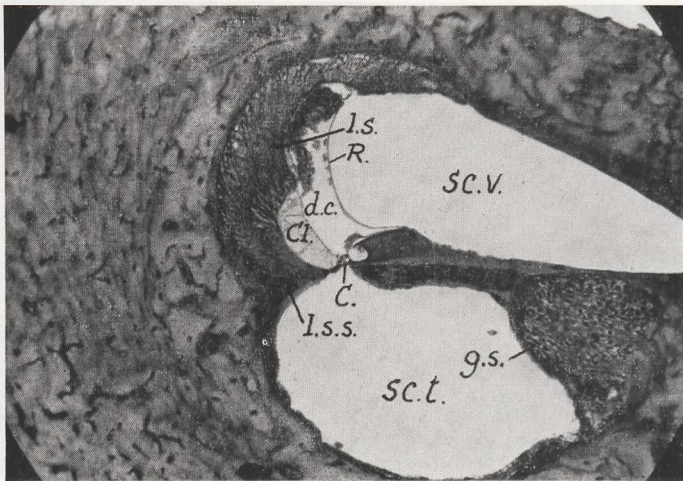
Figuur 35a.

Overzicht doorsnede cochlea bruinvis (*Phocaena*).

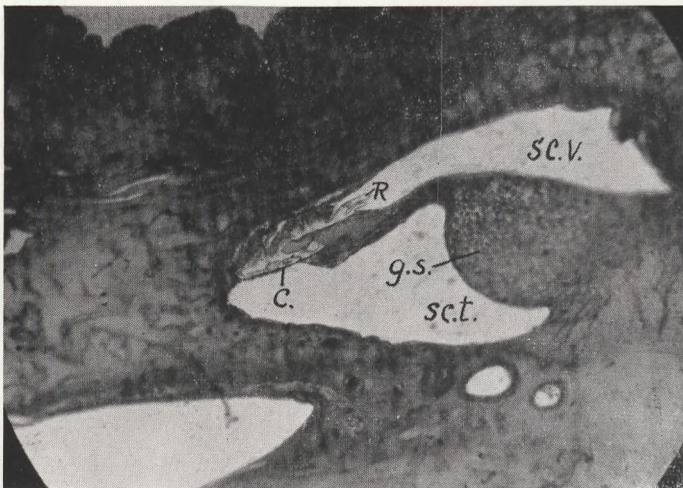


Figuur 35b1.

Doorsnede basale winding cochlea bruinvis (*Phocaena*).

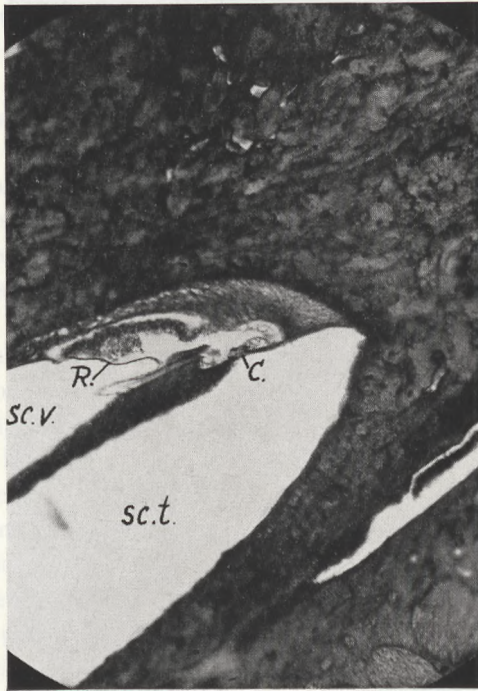
Figuur 35b₂.

Doorsnede basale winding cochlea bruinvis (*Phocaena*), iets hoger dan 35b₁.



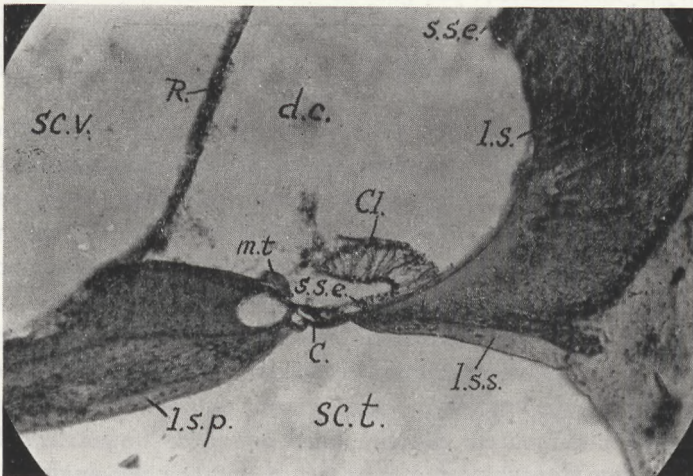
Figuur 35c.

Doorsnede apicale winding cochlea bruinvis (*Phocaena*).



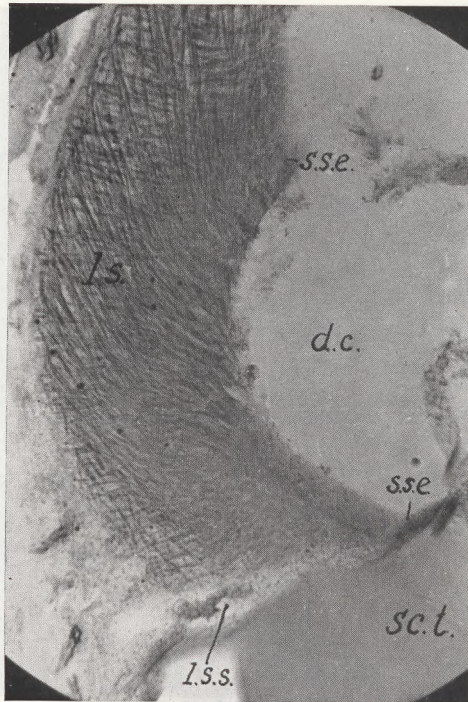
Figuur 35d.

Doorsnede apicale winding cochlea bruinvis (*Phocaena*), detail van 35c.



Figuur 35e.

Doorsnede basale winding cochlea bruinvis, los gescheurde cellen van Claudius.



Figuur 35f.

Ligamentum spirale uit de basale winding cochlea grindewal (*Globicephala*). C. orgaan van Corti, Cl. cellen van Claudius, d.c. ductus cochlearis, g.s. ganglion spirale, l.s. ligamentum spirale, l.s.p. lamina spiralis ossea primaria, l.s.s. lamina spiralis ossea secundaria, m.t. membrana tectoria, n.c. nervus cochlearis, R. membrana Reissneri, sc.t. scala tympani, sc.v. scala vestibuli, s.s.e. sulcus spiralis externus.

Voor de Odontoceti konden wij de bevindingen van KOLMER bevestigen (fig. 35, a, b₁ en b₂, c, d, e, f). Het ligamentum spirale is van een bijzondere en opvallend stevige structuur, welke echter van basaal naar apicaal lichter wordt. De lamina spiralis secundaria is het meest ontwikkeld in het basale gedeelte van de ductus cochlearis. Zij reikt hier haast tot aan de lamina spiralis primaria. Naar boven toe wordt zij kleiner om apicaal geheel te verdwijnen. In de basaalwinding vertoont de cellaag van Claudius zeer hoge celementen met een kern onder de bovenste celrand. De cellen van Hensen waren in onze praeparaten niet duidelijk meer te onderscheiden van de cellen van Claudius.

De hoogte van het orgaan van Corti is klein ten opzichte van de

hoogte van de daaraan perifeer grenzende epitheelcellen van Hensen en Claudius.

Er zijn als het ware twee happen uit de mediale wand van het ligamentum spirale. De bovenste wordt opgevuld door de stria vascularis, de onderste, grootste: de sulcus spiralis externus, wordt opgevuld door het hoge epitheel van Claudius. De cellen die de sulcus spiralis internus bekleden waren niet voldoende bewaard gebleven in onze praeparaten om er een oordeel over te vormen.

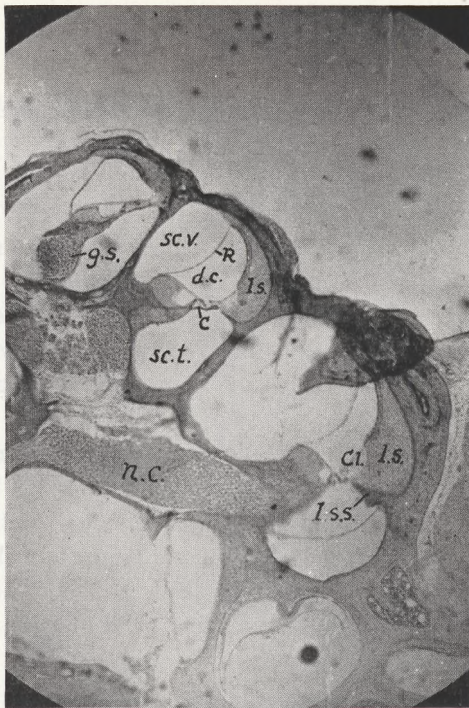
De membrana tectoria is basaal kort en dik, apicaal langer en dunner.

De membrana basilaris is basaal buitengewoon smal, zeer strak gespannen door het ligamentum spirale tussen de beide laminae spirales en lijkt een zeer stugge, harde consistentie te hebben. Apicaal is ze breder en relatief slapper. In het apicale deel van de cochlea worden de cellen van Claudius veel lager, het orgaan van Corti hoger en groter, alhoewel ook hier nog niet die verhoudingen zijn bereikt die men zelfs basaal bij de mens vindt!

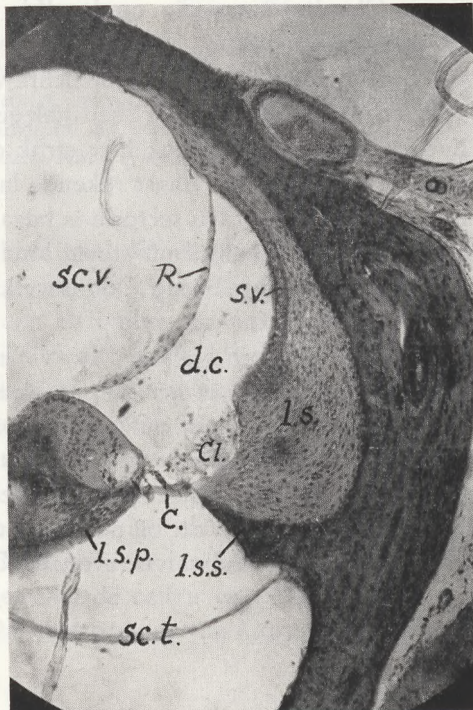
Het soortgelijk onderzoek bij de vleermuis leverde resultaten op die een grote gelijkenis met die van de walvis vertoonden (fig. 36a, b, c en d). Zij zijn alleen iets minder uitgesproken van aard. In het basale deel van de ductus cochlearis zijn ook hier bijzonder hoge cellen van Hensen en Claudius aanwezig, op dezelfde wijze gearrangeerd als bij de Odontoceti.

Het orgaan van Corti is klein en laag ten opzichte van zijn naaste omgeving. Het is evenals bij de tandwalvissen gelegen op een zeer smalle, stugge basilaïr-membraan, die ook hier strak opgehangen is in de basaalwinding tussen de elkaar haast rakende laminae spirales primaria en secundaria. De membrana tectoria is basaal kort en dik. Het ligamentum spirale bestaat basaal uit stevig bindweefsel. Toch is het niet zo sterk uitgevoerd als bij de Odontoceti. Naar apicaal neemt het weer in stevigheid af.

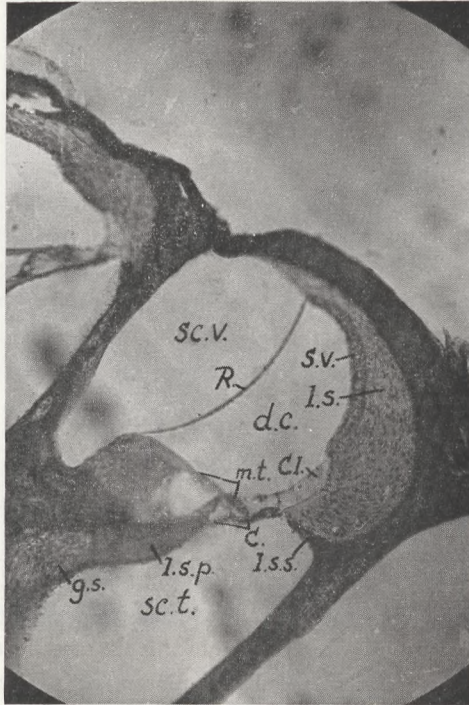
De cellen van Hensen hebben volgens IWATA een cuticulaire staafjeszoom. In onze praeparaten is het niet te zien, hetgeen ongetwijfeld een kwaliteitsgebrek is. Apicaal zagen wij ook bij de vleermuis weer hetzelfde aspect zoals dat gebruikelijk is voor zoogdieren. IWATA vond bij de vleermuis ook een sterk ingetrokken trechtervormig rond venster. Wij hebben dit bij de vleermuis niet onderzocht, wel vonden wij dit bij de tandwalvis, evenals KOLMER.



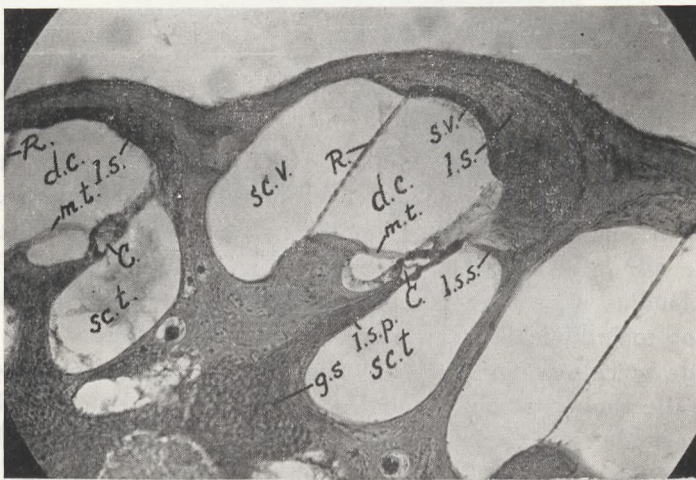
Figuur 36a.
 Overzicht doorsnede cochlea vleermuis.



Figuur 36b.
 Doorsnede basale winding cochlea vleermuis.



Figuur 36c.
Doorsnede midden en apicale winding cochlea vleermuis.



Figuur 36d.
Doorsnede midden en apicale winding cochlea vleermuis.

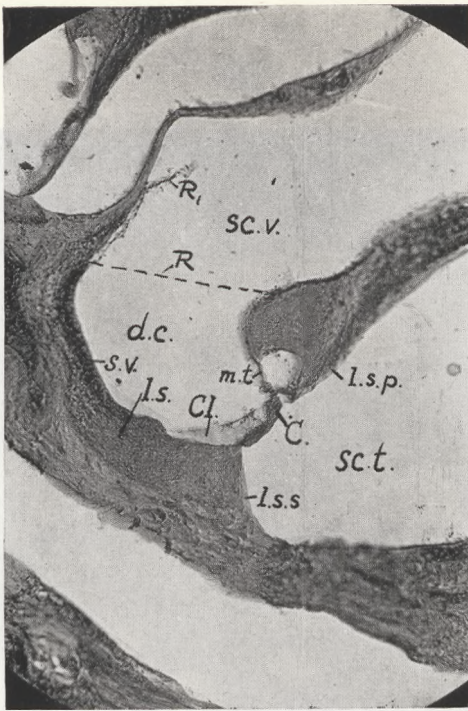
C. orgaan van Corti, Cl. cellen van Claudius, d.c. ductus cochlearis, g.s. ganglion spirale, l.s. ligamentum spirale, l.s.p. lamina spiralis ossea primaria, l.s.s. lamina spiralis ossea secundaria, m.t. membrana tectoria, n.c. nervus cochlearis, R. membrana Reissneri, s.v. stria vascularis, sc.t. scala tympani, sc.v. scala vestibuli.

De muis vertoonde in zijn ductus cochlearis het beeld van de vleermuis, doch in weer mindere mate (fig. 37a en b). Het orgaan van Corti is basaal nog duidelijk lager dan de daaraan perifeer grenzende cellaag van Hensen en Claudius. Er is een lamina spiralis secundaria aanwezig, doch alleen in het begin van de onderste winding. De structuur van het ligamentum spirale is stevig, doch maakt geen bijzondere indruk meer. Wij zien bij de muis evenals trouwens bij de vleermuis, de zogenaamde cellen van Boettcher optreden. Deze liggen als een klein hoopje contrastrijke cellen met duidelijke kernen op de membrana basilaris, tussen de papilla basilaris en de sulcus spiralis externus in, onder de cellen van Claudius. Zij werden alleen in het onderste deel van de ductus cochlearis aangetroffen, apicaal waren zij verdwenen. Bij de walvis vonden wij deze cellen niet, hetgeen ons inziens niet aan de praeparaten lag. Kolmer beschrijft ze ook niet. De betekenis van deze cellen is niet bekend, het zouden volgens Kolmer „Ersatzzellen” kunnen zijn.

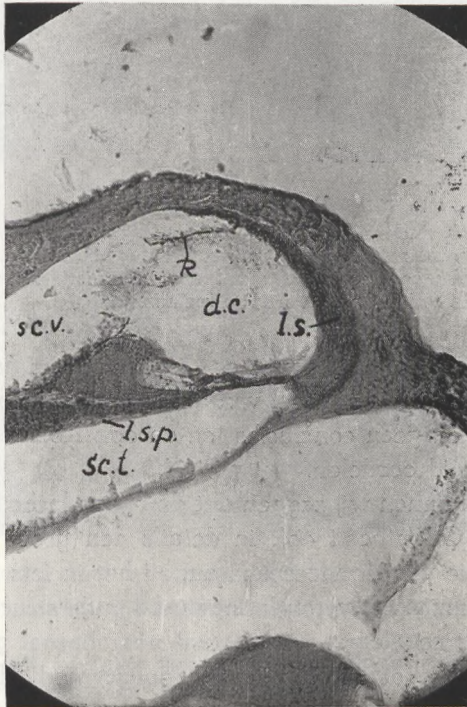
Bij de kat, die toch ook nog hoog hoort, alhoewel veel minder dan de muis, troffen wij geen lamina spiralis secundaria meer aan (fig. 38). Het ligamentum spirale is niet meer van een opvallende stevigheid. De cellen van Claudius zijn niet meer zo hoog in de basaalwinding. Wel zijn ze hier nog veel hoger dan bij de mens, doch het orgaan van Corti is niet meer lager dan het aangrenzende perifere epitheel, maar vrijwel even hoog. De cellen van Boettcher zijn basaal duidelijk aanwezig.

Bij de mens tenslotte is er noch sprake van een lamina spiralis secundaria, noch van een stevig ligamentum spirale in de basaalwinding van de cochlea, noch van hoog epitheel van Claudius (fig. 39a en b). Het orgaan van Corti is hier zelfs prominenter opzichte van zijn omgeving. De cellen van Hensen begrenzen de papilla basilaris naar perifeer en hebben basaal vrijwel dezelfde hoogte als de cellen van het orgaan van Corti, waarna de celrij van Claudius volgt naar de sulcus spiralis externus die in de basaalwinding toch duidelijk lager is dan de papilla basilaris.

In de apicale winding is het orgaan van Corti zelfs een grote massa die hoog uitsteekt te midden van zeer laag epitheel, gelegen op een brede relatief slappe, basilair membraan. Cellen van Boettcher konden wij niet vinden (de praeparaten waren van een volwassen man en een kind van 4 jaar). KOLMER zegt echter dat ze soms aanwezig kunnen zijn in de basaalwinding, hetgeen ook te zien is op de afbeeldingen van zijn microfoto's. Uit onze eigen prae-



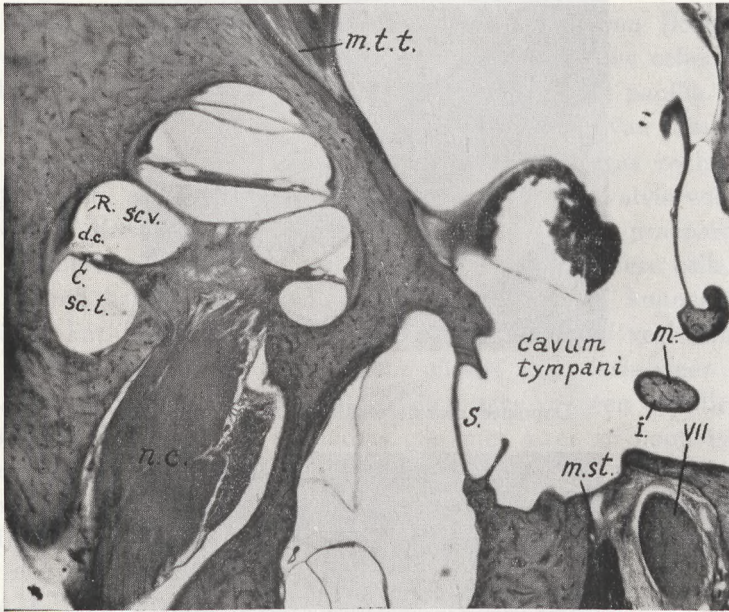
Figuur 37a.
Doorsnede basale winding cochlea muis.



Figuur 37b.
Doorsnede apicale winding cochlea muis.

C. orgaan van Corti, Cl. cellen van Claudius, d.c. ductus cochlearis, l.s. ligamentum spirale, l.s.p. lamina spiralis ossea primaria, l.s.s. lamina spiralis ossea secundaria, m.t. membrana tectoria, R. membrana Reissneri, s.v. stria vascularis, sct. scala tympani, sc.v. scala vestibuli.

paraten van de vleermuis, doch zeker uit die van IWATA krijgen wij de indruk dat de epitheelcellen die de sulcus spiralis internus bekleeden en aan de papilla basilaris grenzen basaal ook hoog zijn, zo hoog dat ze gelijk of hoger zijn dan de papilla basilaris. Zij nemen dan duidelijk in hoogte af naar apicaal waar zij laagcellig epitheel vormen.

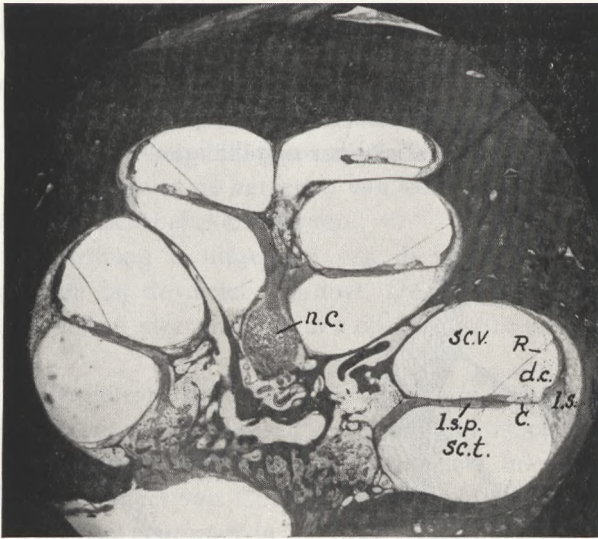


Figuur 38.

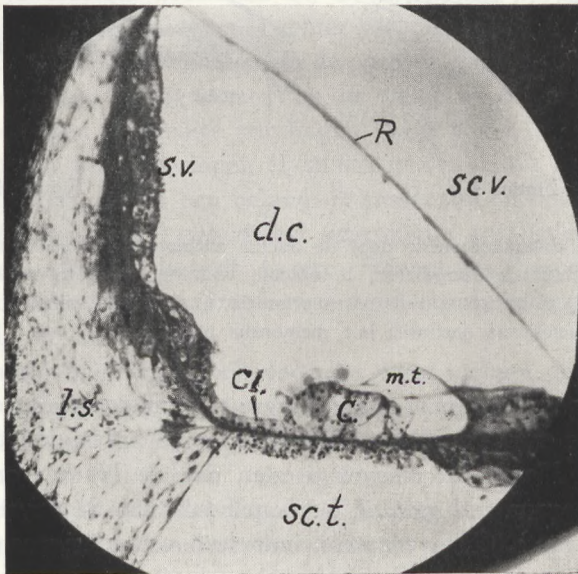
Overzicht doorsnede midden- en binnenoer kat. C. orgaan van Corti, d.c. ductus cochlearis, i. incus, m. malleus, m.st. musculus stapedius, m.t.t. musculus tensor tympani, n.c. nervus cochlearis, R. membrana Reissneri, s. stapes, sc.t. scala tympani, sc.v. scala vestibuli, VII. nervus facialis.

Deze cellen zijn mogelijkerwijs ook in deze vorm aanwezig bij de Odontoceti in het onderste deel van de ductus cochlearis, doch onze praeparaten lieten geen conclusies toe en ook KOLMER kon hierover niet met zekerheid oordelen.

Resumerend kunnen wij zeggen dat de bijzonderheden van ductus cochlearis der Odontoceti ook in details een grote overeenkomst vertonen met die van de vleermuis en, zij het in iets mindere mate, met die van de muis. De veranderingen die in de structurele opbouw van elke ductus cochlearis van apicaal naar basaal gezien worden zijn bij deze dieren tot in het extreme doorgevoerd. Het orgaan van



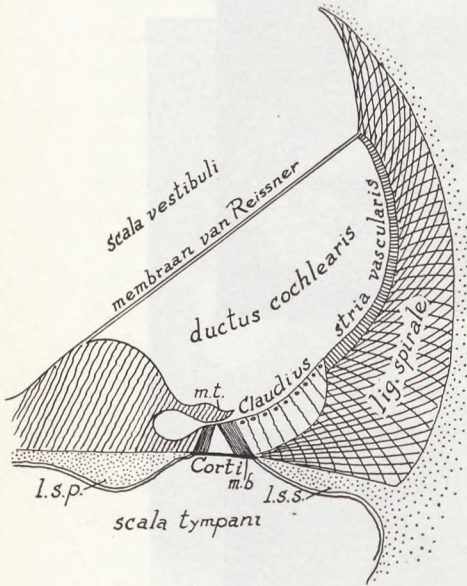
Figuur 39a.
Overzicht doorsnede cochlea mens.



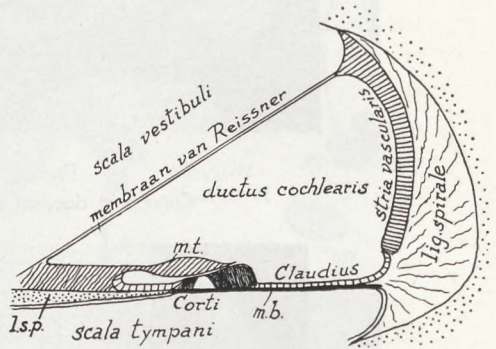
Figuur 39b.
Doorsnede basale winding cochlea mens.

C. orgaan van Corti, Cl. cellen van Claudius, d.c. ductus cochlearis, l.s. ligamentum spirale, l.s.p. lamina spiralis ossea primaria, m.t. membrana tectoria, n.c. nervus cochlearis, R. membrana Reissneri, s.v. stria vascularis, s.c.t. scala tympani, s.c.v. scala vestibuli.

Corti is basaal zo klein en licht mogelijk gemaakt ook ten opzichte van zijn directe omgeving. Het is opgehangen op een zo kort en stug mogelijke, veerkrachtige membrana basilaris. Apicaal wordt het orgaan van Corti massiever en groter ten opzichte van zijn omgeving en bovendien veel slapper opgehangen.



Figuur 40a.



Figuur 40b.

Schematische dwarsdoorsnede door de ductus cochlearis. a. basale winding van supersonoor horende zoogdieren, b. apicale winding van laag-sonoor horende zoogdieren, l.s.p. lamina spiralis ossea primaria, l.s.s. lamina spiralis ossea secundaria, m.b. membrana basilaris, m.t. membrana tectoria.

Wij mogen naar onze mening hieruit concluderen dat de Odonotoceti zeker even hoog zo niet hoger kunnen horen dan de Microchiroptera. Het is interessant te zien dat de Natuur ook in het perceptie-orgaan zelf gebruik heeft gemaakt van de fysieke consequenties die stijfheid en massa voor een verend systeem hebben. De te bewegen (= tegen de membrana tectoria te verschuiven) massa van het orgaan van Corti wordt voor de hoogste tonen-perceptie zo klein mogelijk gemaakt, de stijfheid van de ophanging ervan zo hoog mogelijk opgevoerd! (fig. 40).

B. Het centrale acoustische systeem.

Voor de beschrijving hiervan zijn grotendeels METTLER 1948, VILLIGER 1946, VAN DEN BROEK 1940 en BING 1945 gevolgd, tenzij anders vermeld. Ter vergelijking en als onderzoekingsmateriaal konden wij beschikken over de hersenen van *Globicephala melaena* die alleen macroscopisch bekeken werden.

Bij de beschrijving is uitgegaan van de situatie zoals die zich in het algemeen bij de mens voordoet. De bijzonderheden aange troffen bij walvis en vleermuis kunnen op deze wijze het best tot hun recht komen.

Het ganglion spirale, gelegen in de cochlea is het perifere ganglion voor het centraal acoustisch systeem. Het is opgebouwd uit bipolaire zenuwelementen, wier perifere vezels in contact staan met het zintuigepitheel van Corti's orgaan en die hun centripetale vezels als primaire neuronen in de radix cochlearis van de nervus stato-acusticus de hersenstam laten binnendringen. Hier splitsen zich dan alle vezels in tweeën, zo, dat ze alle zowel eindigen in de dorsale- (tuberculum acusticum bij de mens) als in de ventrale acoustische kern. De splitsing is echter van dien aard, dat de vezels komende uit de basale winding van de cochlea voornamelijk naar de ventrale kern gaan (hoge tonen), en die welke in contact staan met de hoger gelegen cochleaire windingen (lage tonen) voornamelijk naar de dorsale kern doorlopen (LORENTE DE NO, LEWY en KOBRAK). De ventrale kern is dus een belangrijk tussenstation voor de geleiding van hoog frequent geluid, het tuberculum acusticum ontvangt daarentegen stimuli die uit lagere frequenties bestaan en is dus voor de menselijke spraak van zeer groot belang (ARIENS KAPPERS, LEWY en KOBRAK).

Bij de amphiëën waar zich voor het eerst uit een gedeelte van de sacculus, als geluidperciperend orgaan, een papilla basilaris ontwikkelt, ziet men in het myelencephalon de zogenaamde nucleus magnocellularis verschijnen, ventraal van de nucleus Deitersi (ARIENS KAPPERS, LEWY en KOBRAK). In deze nucleus magnocellularis dringt het dorsocaudale deel van de achtste zenuw binnen; vezels die dus overeenkomen met die welke uitgaan van de basale cochleaire winding bij de zoogdieren (LEWY en KOBRAK). De nucleus ventralis ontwikkelt zich later bij hoger ontwikkelde dieren uit bovengenoemde nucleus magnocellularis (RAMON Y CAJAL). Bij reptielen met hun hoger gedifferentieerd gehoororgaan ziet men een

tweede kern verschijnen, n.l. de nucleus angularis, waarheen de meer frontaal gelegen bundels van de achtste zenuw zich begeven. De nucleus angularis bedekt bij de vogels de nucleus magnocellularis oraal en caudaal, en is te beschouwen als de voorloper van het tuberculum acusticum of nucleus cochlearis dorsalis bij de zoogdieren (ARIENS KAPPERS, LEWY en KOBRAK).

Vanuit de nucleus dorsalis gaan acoustische vezels verschillende wegen:

- a. naar het complex van de bovenste olijfkern aan de homolaterale kant;
- b. naar het complex van de bovenste olijfkern aan de contralaterale kant (striae van Monakow of striae acusticae dorsales);
- c. naar de lemniscus lateralis van de contralaterale kant.

Vanuit de nucleus ventralis gaan eveneens acoustische vezels verschillende wegen:

- a. als tractus van Held of striae acusticae intermediae en wel
 1. naar het complex van de bovenste olijfkern, homolateraal en
 2. naar het complex van de bovenste olijfkern, contralateraal en
 3. naar de lemniscus lateralis, contralateraal;
- b. als corpus trapezoides (striae acusticae ventrales), namelijk:
 1. naar de bovenste olijfkern, homolateraal;
 2. naar de bovenste olijfkern, contralateraal en
 3. naar de lemniscus lateralis, contralateraal.

Het complex van de bovenste olijfkern bestaat uit:

1. de bovenste olijfkern (nucleus olivae superior);
2. de bijkern van de bovenste olijf (nucleus accessorius olivae superior);
3. de trapeziuskern (nucleus trapezoides);
4. de mediale en laterale voor-olijfkernen;
5. de achter-olijfcellen (cellulae retro-olivares).

Vanuit dit complex lopen reflexvezels naast vezels die naar de lemniscus lateralis en het tegmentum gaan, te weten:

- a. vanuit de mediale voor-olijfkernen en trapeziuskern naar de abducenskern;
- b. vanuit de bovenste olijfkern naar de formatio reticularis die in verbinding staat met de motorische kernen van de hersenzenuwen;

- c. vanuit de bij-olijfkern naar de motorische kern van de nervus facialis;
- d. vanuit de bij-olijfkern en de trapeziuskern naar de fasciculus longitudinalis medialis (voornamelijk aan de homolaterale kant) welke in contact staat met de motorische zenuwen van het verlengde merg en het ruggemerg.
- e. vanuit de achter-olijfcellen vezels die naar de contralaterale kant gaan en naar perifeer (centrifugaal) gaan lopen in het vestibulaire deel van de nervus stato-acusticus en die via de bundel van Oort het ganglion spirale bereiken;
- f. tenslotte vezels die vanuit het gehele complex van de bovenste olijfkern, een gedeelte van het corpus trapezoides vormend, zowel naar het bovenste olijfc-complex als naar de lemniscus lateralis van de contralaterale kant lopen.

Het corpus trapezoides bestaat dus uit kruisende vezels van de ventrale nuclei en van de complexen van de bovenste olijfkernen. De lemniscus lateralis wordt gevormd uit vezels van het bovenste olijfc-complex van de homolaterale kant, vezels van het corpus trapezoides en vezels uit de ventrale cochlearis kern (laterale deel) — tractus van Held of striae acusticae intermediae — en de reeds gekruiste striae acusticae dorsales (Monakow) uit de nuclei dorsales.

Uit het bovenstaande volgt dat hier al (dus zo laag in het centraal acoustisch systeem) een gekruist en ongekruist mechanisme aanwezig is van motorische reflexverbindingen, die op geluidsimpulsen reageren. Vanuit dit gebied gaan tevens geleidingspaden voor geluidsimpulsen naar centraal, waarin elk van de beide cochlea geheel vertegenwoordigd is.

Het complex van de bovenste olijfkern vertegenwoordigt het centrum van een ingewikkeld reflexsysteem voor oorschelp, middenoor, oog, hoofd- en lichaamsspieren, reagerend op geluidsimpulsen (LEWY, KOBRAK, POLYAK, YOSHIDA en METTLER). Het schijnt ook of is, beter gezegd, juist door zijn lage (= relatief perifere) ligging in het centraal acoustisch systeem het meest geëigend voor het tot stand brengen van geluidslocalisatie (LEWY, KOBRAK en POLYAK).

Bekijken wij thans de lemniscus lateralis. Hierin verlopen vezels van het acoustische systeem die verder naar centraal gaan en te vervolgen zijn tot in

- a. de homolaterale nucleus lemnisci lateralis,

- b. de homolaterale mesencephaal gelegen colliculus inferior sive caudalis en
- c. het homolaterale corpus geniculatum mediale.

Van de nucleus lemnisci lateralis uit lopen weer reflexvezels naar dezelfde nucleus doch nu contralateraal gelegen, als ook naar de contralaterale colliculus inferior en thalamus. De colliculus inferior onderhoudt op zijn beurt weer vele verbindingen te weten met:

1. de contralaterale colliculus inferior (commissuur van Probst) en via het brachium van deze colliculus met het contralaterale corpus geniculatum mediale;
2. het homolaterale corpus geniculatum mediale via het brachium colliculi;
3. de colliculus superior sive rostralis (tectum opticum) hetwelk een belangrijk mesencephaal optisch centrum is. Van hieruit gaan o.a. centrifugale banen (tractus tectospinalis) waarlangs reflexen lopen die hoofd- en nekbewegingen kunnen beïnvloeden;
4. de ponskernen (tractus tectopontinus);
5. de motorische mesencephale-, metencephale-, myelencephale en ruggemerkskernen via de fasciculus longitudinalis medialis;
6. het cerebellum, via de tractus tecto-cerebellaris.

De colliculus inferior is dan ook „het” subcorticale gehoorcentrum bij uitnemendheid.

Het corpus geniculatum mediale staat weer in nauw contact met de in het diencephalon gelegen thalamus (nucleus reuniens, nucleus supra geniculatum etc.). In het corpus geniculatum liggen de zenuwvezels naar de frequentie die ze geleiden gerangschikt. In het dorsale deel zijn die voor de hoogste tonen aan te treffen; in de pars anterior die voor iets lagere tonen; de pars externa bevat vezels die impulsen geleiden die naar beneden toe in frequentie daarop volgen. Weer lagere frequenties worden doorgegeven door zenuwelementen in de pars posterior; de pars medialis volgt daarop. De pars ventralis tenslotte bestaat uit vezels die de laagste tonen geleiden.

Vanuit het corpus geniculatum mediale gaan de acoustische vezels via de capsula interna naar de temporale cortex. In de temporale cortex uiteindelijk liggen de gebieden naar frequentie gerangschikt, namelijk van caudaal hoge naar oraal lage toengebieden. Hieronder

ligt een zône die alhoewel hij een hogere prikkeldrempel heeft, eveneens samengesteld is uit gebieden voor de verschillende frequenties, welke hier juist andersom liggen. Men heeft dit o.a. voor de kat aangetoond. In elke temporaalkwab zijn beide cochleae geheel ver-tegenwoordigd. Vanuit de cortex gaan ook weer vezels (centrifugaal) naar het corpus geniculatum mediale en van hieruit naar de colliculus inferior en zelfs naar de lemniscus lateralis.

Wat is er nu bekend, voor zover dit voor ons thans belangrijk is, over het centrale acoustische systeem van de andere zoogdieren-niet-Primaten, en vooral van de Cetacea en de Microchiroptera?

De ramus cochlearis is bij de vleermuizen relatief zeer groot en veel groter dan de ramus vestibularis van de nervus stato-acusticus (POLYAK). De nucleus ventralis treedt van de twee cochlearis kernen verreweg het meest op de voorgrond bij goed (= hoog)horende dieren zoals de Carnivora en Rodentia; zijn grootste ontwikkeling bereikt hij echter bij de Microchiroptera en Cetacea (ARIENS KAPPERS, POLYAK). De zeer bijzondere ontwikkeling die de nucleus ventralis bij de vleermuis vertoont, zo zelfs dat deze kern een lamellaire structuur aanneemt die als zodanig karakteristiek is voor het tuberculum acusticum bij de mens (FUSE o.a.), wordt begrijpelijk wanneer men beseft dat de nucleus ventralis vooral betekenis heeft voor hoge tonen (ARIENS KAPPERS). Het tweede acoustische centrum, het complex van de bovenste olijkern begint op te treden bij de amphibiën. Dit centrum ondergaat een grote ontwikkeling bij blinde of slechtziende dieren bijv. bij *Spalax* (de blindmol, een knaagdier) en *Talpa* (de mol, een insecteneter), om bij de Microchiroptera en Cetacea (hoofdzakelijk bij de Odontoceti, OGAWA en ARIFUKU) tot een geweldig systeem uit te groeien. De ontwikkeling van het complex van de bovenste olijf is echter gering bij dieren met een goed gezicht, zoals de Megachiroptera (o.a. kalongs) en de Primaten (o.a. de mens) (POLYAK). Men vindt dat, naast de ontwikkeling van een groot primair cochleair centrum (de nucleus ventralis) en een bijzonder groot systeem van de bovenste olijf, ook de rest van het centrale acoustische systeem bij de Microchiroptera hoog is opgevoerd. De corpora quadrigemina posteriores (colliculi inferiores) zijn zeer groot, evenals de corpora geniculata medialis. Van de corpora geniculata lateralia (optische baan) is weinig te zien, de colliculi superiores zijn gering ontwikkeld (POLYAK).

Het centrale zenuwstelsel van de Cetacea vertoont vele merk-

waardigheden (fig. 41). De nervus olfactorius en het gehele centrale reuksysteem zijn rudimentair aangelegd bij de Mystacoceti, geheel afwezig zijn zij bij de Odontoceti (RIES en LANGWORTHY). De nervus opticus is vrij klein, het centrale optische systeem gering tot matig ontwikkeld. De nervus stato-acusticus daarentegen is de grootste hersenzenuw, op hem volgen in grootte de nervus trigeminus en daarna de nervus facialis. De nervus cochlearis maakt verreweg het grootste deel uit van de stato-acusticus, het vestibulaire aandeel is maar klein (KELLOGG, RIES, LANGWORTHY, OGAWA, ARIFUKU en EDINGER).

Alhoewel de nervus vestibularis relatief klein is, wil dit allerminst zeggen dat het centrale vestibulaire kernensysteem niet of slecht ontwikkeld zou zijn. Alle kernen hiervan zijn normaal aanwezig, de nucleus Deitersi is bepaald goed ontwikkeld, terwijl het cerebellum zelfs bijzonder groot en gedifferentieerd is (EDINGER). De grootte van het cerebellum is in zekere zin afhankelijk van de levensgewoonten van een dier. Het is vrijwel verdwenen bij sommige zich nauwelijks bewegende dieren, het is bij matige zwemmers (bijv. de aal) klein, doch het is zeer goed ontwikkeld bij goede zwemmers en vogels (RIES en LANGWORTHY).

Daarom verwonderen ons deze gegevens over het centrale vestibulaire systeem ook niet. Het perifere vestibulaire orgaan van de Cetacea is functioneel normaal ontwikkeld. De dieren bewegen zich evenals de vissen, de vogels en de vleermuizen meer drie-dimensioneel dan de meeste op het land levende dieren en ze zullen daarom goed geïnformeerd moeten zijn over hun lineaire en angulaire versnellingen. Het centrale vestibulaire systeem van de Cetacea maakt alleen maar een weinig imponerende indruk omdat het aanwezig is naast een enorm ontwikkeld acoustisch systeem!

Vervolgen wij thans dit acoustische systeem verder en wel eerst voor de Odontoceti van perifeer naar centraal. De nucleus ventralis is groot en bijzonder goed ontwikkeld. De nucleus dorsalis daarentegen is zo gering van omvang dat hij niet of moeilijk te vinden is (FUSE, RIESE en OGAWA). Het corpus trapezoides heeft een bijzonder volumen bereikt (RIESE, LANGWORTHY). OGAWA en ARIFUKU zeggen: „het corpus trapezoides komt mediaal van de nucleus ventralis op en is in een zeer goede staat van ontwikkeling. Zijn transversale vezels nemen ongeveer de helft van de raphe in beslag. Hetzelfde geldt voor de tractus van Held, welke geheel gescheiden loopt van het corpus trapezoides en zich pas in de mediaanlijn er

mee verenigt en aldus het dorsale deel van het corpus trapezoides vormt”.

ARIENS KAPPERS schrijft: „de dolfijnen bezitten een enorme ventrale en maar een kleine dorsale kruising van de nuclei cochleares”.

Het complex van de bovenste olijkern heeft de allergrootste graad van ontwikkeling bereikt. Het vormt op het ventrale oppervlak van de hersenstam een grote prominentie (LANGWORTHY, OGAWA en ARIFUKU).

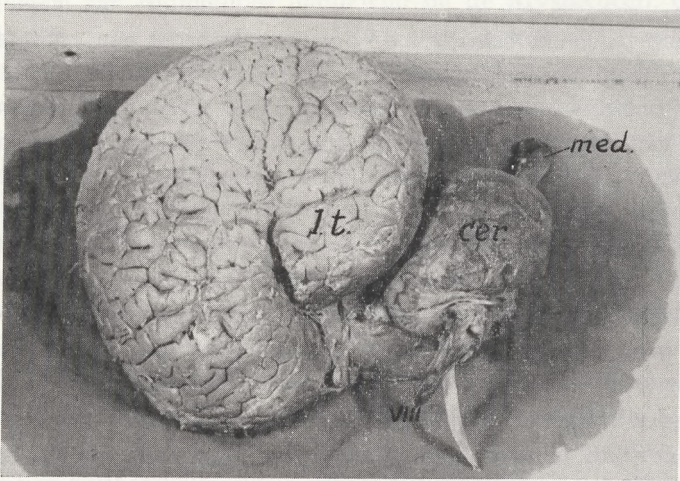
De lemniscus lateralis is zeer groot, de nucleus lemnisci lateralis is buitengewoon ontwikkeld. De colliculi inferiores prominieren op een bijzondere wijze uit het dak van het mesencephalon en zijn vele malen groter dan de colliculi superiores (fig. 41c en d). De colliculi inferiores zijn onderling verbonden door de commissuur van Probst die hier ook weer een grote ontwikkeling heeft ondergaan.

De corpora geniculata medialis hebben grote proporties aangenomen. Zij gaan op in de thalamus en vormen er zelfs een deel van (RIES, LANGWORTHY, OGAWA en ARIFUKU).

Het ventriculaire systeem heeft een merkwaardige uitbreiding in de richting van het mesencephalon ondergaan in verband met de bijzondere ontwikkeling van de hier gelegen acoustische colliculi en commissuren (RIES en LANGWORTHY).

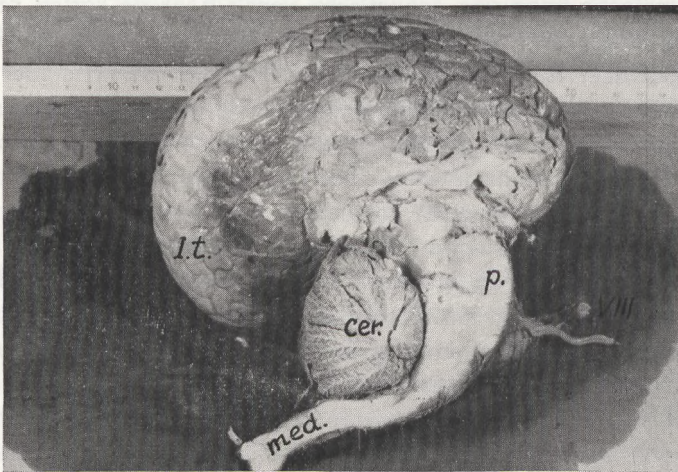
Van het corpus geniculatum mediale en de thalamus gaat een grote projectie-baan van acoustische vezels naar de cortex cerebri, waar zij eindigen in de temporaalkwab. Ook deze kwab zelf neemt een groot deel van het cerebrum in beslag. De cortex is zeer goed ontwikkeld en laat een bewonderenswaardig gecompliceerd patroon van convolutie's zien; er zijn er zelfs meer dan bij de mens. Om de acoustische zone in de cortex heen ligt een gebied van correlatievelden, waarschijnlijk om de cochleaire stimuli te correleren met die vanuit de andere zintuigen (RIES en LANGWORTHY).

De cortex cerebri en het cerebellum zijn nauw gecorreleerd door reflexbanen (cortico-ponto-cerebellaire banen) en vezels die van het cerebellum via het brachium conjunctivum naar de thalamus en vandaar naar de cortex lopen. Ook deze reflexbanen zijn zeer goed ontwikkeld. De samenwerking tussen het cerebrum en het cerebellum is van zeer groot belang voor de tandwalvis en wordt bespeeld door cochleaire impulsen (LANGWORTHY). Volgens o.a. RIES, LANGWORTHY en EDINGER heeft bij de Primaten de neocerebrale cortex een buitengewoon snelle groei ondergaan die zijn hoogtepunt bereikt heeft bij de mens. Aangenomen wordt dat hierbij invloeden van het



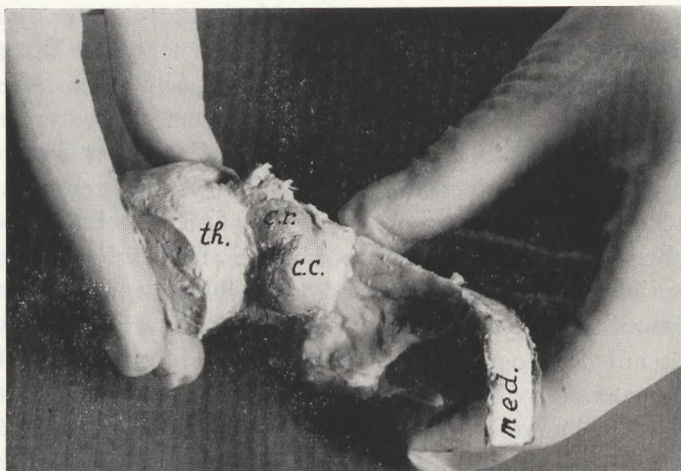
Figuur 41a.

Hersenen *Globicephala* van lateraal.

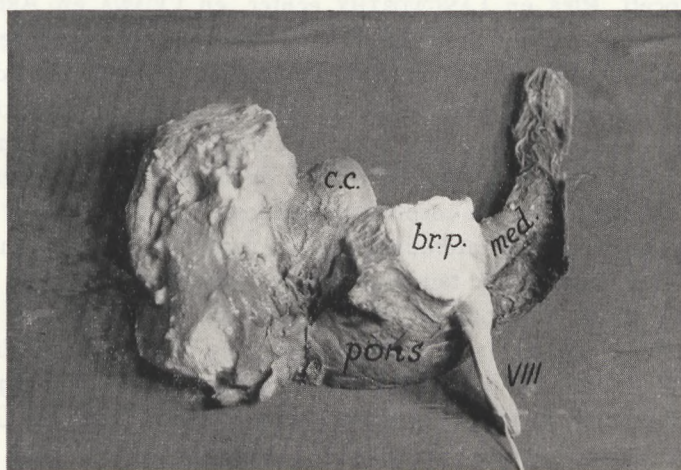


Figuur 41b.

Hersenen *Globicephala* van mediaal.



Figuur 41c.

Hersenstam *Globicephala* van dorsaal.

Figuur 41d.

Hersenstam *Globicephala* van lateraal.

br. p. brachium pontis, c.c. colliculus caudalis, cer. cerebellum, c.r. colliculus rostralis, l.t. lobus temporalis, med. medulla, p. pons, th. thalamus, VIII. nervus octavus.

optische apparaat een dominerende rol speelden. Met de regressie van de grootte van de snuit en verplaatsing van de ogen naar het voorhoofd werd uitgebreidere binoculaire visie mogelijk. Dit gaf op zijn beurt de mogelijkheid tot diepte en perspectief zien. Hierdoor konden de voorpoten beter gebruikt worden om voedsel te pakken en in bomen te klimmen. Deze ledematen werden hoe langer hoe meer bevrijd van hun locomotie functie. De cortex cerebri ging onder invloed van de afferente impulsen van het optisch apparaat de fijnere bewegingen van de hand coördineren. Edinger voegt hier nog aan toe, dat bij de Odontoceti de zoogdierhersens voor de tweede maal, nu echter langs een andere weg (de acoustische in plaats van de optische) de hoogste trap, namelijk die van de Primaten, bereiken. De tuimelaar (*Tursiops*) wordt, in dit licht gezien, geplaatst tussen de hond en de chimpansee en in sommige opzichten zelfs nog dichter bij de mens. Het acoustische systeem is enig in zijn soort bij de Odontoceti. Alleen bij vleermuizen en walvissen, en bij de laatste in nog hogere mate, zijn de acoustische colliculi groter dan de optische (fig. 41c en d).

Tot nu toe is de aandacht voornamelijk gericht geweest op de Odontoceti. RIES en LANGWORTHY echter, en OGAWA en ARIFUKU onderzochten ook de hersenen van de Mystacoceti en vergeleken deze met die van de Odontoceti. De laatste onderzoekers deden dit later en uitgebreider dan de eersten. Uit hun onderzoekingen blijkt dat ook bij de baardwalvissen het gehele acoustische apparaat goed ontwikkeld is, met name vooral de hoge toon gebieden: de nucleus ventralis en het corpus trapezoides.

Doch de lemniscus lateralis geeft een mindere mate van ontwikkeling te zien dan bij de tandwalvissen en vooral de reflex- en coördinatie-stations, het complex van de bovenste olijkern en de colliculus inferior zijn wel goed gevormd aanwezig doch in veel geringere mate ontwikkeld dan het geval is bij de Odontoceti. Ook hun gehele herseninhoud is relatief gezien veel kleiner dan die van de Odontoceti.

Wanneer wij het bovenstaande resumeren komt naar voren dat het gehele centrale acoustische systeem bij de Cetacea tot een ongekende hoogte is ontwikkeld, te weten de nucleus ventralis, het corpus trapezoides, het complex van de bovenste olijkern, de colliculus inferior, het corpus geniculatum mediale en de lobus temporalis met hun verbindingen, zo zelfs dat de verdere hersenen eromheen opgebouwd schijnen.

Deze ontwikkeling bereikt haar hoogtepunt bij de Odontoceti en vindt een analogon bij de Microchiroptera.

Het zijn vooral de kerngebieden die belangrijk zijn voor de hoge tonen die speciaal tot grote ontwikkeling zijn gekomen. Bij de Mystacoceti vertonen de kernsystemen die vooral als reflex coördinatie centra gezien moeten worden en o.a. voor richting horen dienst moeten doen een veel geringere ontwikkeling dan die waarover de Odontoceti beschikken, waar ze wel zéér bijzonder zijn.

Wij mogen, naar onze mening, hieruit concluderen dat het niet onwaarschijnlijk is dat alle Cetacea zeer hoog kunnen horen en dat de Odontoceti bovendien van deze gespecialiseerde gehoorzin nog een bijzonder gebruik maken (Sonar).

Het heeft wellicht enige zin in het licht van de gehoorzin de verhouding tandwalvis—baardwalvis te vergelijken met die tussen vleermuis en muis.

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 onderzoekingen 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 onderzoekingen, 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 principiëel 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 geluidsgleiding 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 walvislabrynth 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 vèrgaande 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.

EPILOOG

Alleen een tipje van de sluier die hangt om de problemen van het walvisoor is opgelicht.

Er is aannemelijk, wij mogen wel zeggen waarschijnlijk gemaakt, dat de walvis zeer goed hoort, bijzonder hoge frequenties hoort en zijn gehoorzin op een vrijwel unieke wijze moet kunnen gebruiken; bewezen is er echter weinig. Ook het recente, mooie onderzoek van FRASER en PURVES op dit gebied kan, ook al omdat met dood materiaal gewerkt werd, geen echte bewijzen leveren. Verdere onderzoekingen zullen derhalve gedaan moeten worden. Deze onderzoekingen zullen naast elkaar op verschillende terreinen moeten liggen en dan dieper op de materie moeten en ook kunnen ingaan dan het ons mogelijk was. Dit laatste lag trouwens ook niet in de opzet van ons eigen onderzoek; wij hebben het vooral in het horizontale vlak willen zoeken in een overkoepeling. Thans zal het onderzoek verticaal uitgebreid moeten worden.

Als verticale wegen voor verder onderzoek zouden wij o.a. willen noemen:

1. De biologische: een uitgebreid onderzoek gericht op het gehoor in al zijn aspecten van andere waterzoogdieren, als daar zijn de zeekoeien (*Sirenia*), de zeeroofdieren (*Pinnipedia*), de zeeotter (*Latax = Enhydra*) en de nijlpaarden (*Hippopotamidae*).
2. De physiologische: een onderzoek naar het microphonisch effect bij de tandwalvissen. In Nederland is dit jammer genoeg nog niet mogelijk gebleken daar men hiervoor levende dieren nodig heeft. In Amerika waar men verschillende soorten kleinere tandwalvissen in grote tanks houdt zou dit mogelijk wel te realiseren zijn. Het is daarom zo belangrijk, omdat de resultaten uit een dergelijk goed verricht onderzoek veel, van dat wat wij slechts waarschijnlijk konden maken, zouden kunnen bewijzen. Vervol-

gens, voortzetting en uitbreiding van de geluidsproeven die al gedaan worden met de bovengenoemde in tanks gehouden dieren.

3. De audiologische: aansluitend op 2; het bepalen van gehoordrempels van vleermuizen en walvissen. Verder fysisch-acoustische onderzoeken over de stijfheden en de massa's van het walvis- en vleermuis-middenoor.
4. De histologische: een fijner en diepergaand, vergelijkend histologisch onderzoek van de ductus cochlearis van alle Cetacea (ook de Mystacoceti), andere waterzoogdieren en landzoogdieren die in staat zijn ultrasonore frequenties te percipiëren.
5. De neuroanatomische: een uitgebreid vergelijkend onderzoek over de hersenen van de Cetacea en de Microchiroptera.

SUMMARY AND CONCLUSIONS.

In connection with their way of living, the Cetacea, especially the Odontoceti, must have an efficient and highly differentiated organ of hearing.

Our investigation was concerned with the following problems:

1. How is the mechanism of sound transmission towards the inner ear?
2. What is the order of the maximum frequency range of their hearing?
3. What is the significance of the sense of hearing for this group of animals?

The ultimate purpose of the solution of these problems was to obtain a deeper understanding of the sense of hearing in general, as this would appear to enrich the knowledge of the sense of hearing in man in particular.

Chapter I gives an introduction into the problems and a survey of the former investigations of the whale ear with the conclusions derived from them. The Dutchman PETRUS CAMPER is mentioned as the first investigator of the whale ear as a sense organ.

Chapter II first gives a brief systematic survey of the animal kingdom, i.e., of the Vertebrates, with the purpose of elucidating the mutual relationships between the animals mentioned and studied in his thesis in general, and the whales in particular. Subsequently the biology of the whales is briefly dealt with, in so far as this has any bearing to the sense of hearing. Finally the capacity of producing vocal sound of the Cetacea is somewhat more extensively discussed, in which respect this group of animals is compared with the Microchiroptera.

Chapter III deals with the anatomy of the whale ear, also on the basis of personal investigations, special emphasis being placed on

the functional anatomy. The starting point was the organ of hearing of the Odontoceti, that of the Mysticoceti only being described if there are fundamental differences from the Odontoceti.

The following conclusions were arrived at:

The Cetacea possess an organ of hearing largely similar to that of the other mammals; as regards the details, however, it is to be called 'whalish' in every respect. This is demonstrated by the following peculiarities:

1. the absence of a concha;
2. a closed or hardly open external auditory canal;
3. the tympanic membrane has changed into a ligament or conus, and forms the only connection between auditory canal and
4. the in an absolute sense small but relatively massive malleus, with a rigidly synostotic connection with the bulla;
5. the small, but plump and relatively heavy other auditory ossicles;
6. the stiff connection of the stapes in the fenestra ovalis;
7. the mucosal folds in the cavum tympani, which are able to swell;
8. the typical air-insulated (foam-insulated) suspension of the os petrotympanicum, which itself is
9. very heavy and of quite another osseous structure than the other bones of the whale;
10. the enormous size of the cochlea as compared with the particularly small vestibular part of the labyrinth;
11. the bony lamina spiralis secundaria in the cochlea, and finally;
12. the eighth nerve, which has grown into by far the largest cerebral nerve of the animal kingdom, and of which
13. the cochlear nerve constitutes by far the greater part.

The method in which, in our opinion, the hearing of the whales functionates, is discussed in Chapter IV. This is first done on the basis of the anatomical data from Chapter III, and subsequently the conclusions are drawn, also with the help of data of a phylogenetic and comparative-anatomical nature. Finally these conclusions are tested in some physical-acoustic experiments, on the one hand on

dead but fresh whale material, on the other on living persons. The following results were obtained:

1. The disappearance of the pinna and the rudimentary state of the external auditory canal were caused by the loss of their functional task. Their presence would only form a disadvantage for these animals.
2. The small, bony and air-surrounded auditory canal of the bulla ('Schalltrichter' of BOENNINGHAUS) catches the sound under water, concentrates it and conducts it to the tympanic conus.
3. The tympanic conus of the Odontoceti or the analogous tympanic ligament of the Mystacoceti form, with their lateralward connection with the external auditory canal and their medialward connection with the manubrium mallei, the continuation of the 'Schalltrichter' in the middle ear. They conduct the sound and concentrate it on the manubrium.
4. The foam-filled air cavities around and in the os petrotympanicum, which are in connection with the tuba, form the acoustic insulation of the whole organ of hearing. This insulation forms a sine qua non for the sense of hearing of the whale, also in connection with the ability to 'hear direction'.
5. The possibility of swelling of the sinusal mucosa and the corpus cavernosum tympanicum serves as a regulation of pressure in and around the middle ear during diving.
6. The ankylosed suspension of the middle ear system, which is very rigid, and the plump, relatively very heavy auditory ossicles form an absolute condition for a transmission system which must be adapted to sound in water and that must also be able to conduct very high frequencies.
7. The extraordinary great mass of the os petrotympanicum is a necessity, because the whale around it is in vibration, caused by underwater sound.
8. The both in an absolute and a relative sense small dimensions of the vestibular apparatus can only be understood if it is realized that the whole os petrotympanicum must be as massive as possible (i.e., with as little cavitation as possible). This does not lead to any loss of functional quality of this apparatus, however.

9. The difference in suspension stiffness of the os petrotympanicum in the various whale species is a manifestation of the dependence on the functional relationship between rigidity of suspension of this bone and the mass of the os petrotympanicum.

In addition to these conclusions, which directly concern the hearing of the whales, we arrived at the following which concerns hearing as such in all mammals, namely: the construction of the middle ear system in the mammals has differentiated to such an extent from that in the lower Vertebrates that the inertia-bone conduction has been eliminated as far as possible (BARANY).

The degree of stiffness of the suspension of the middle ear ossicles, especially dependent on the method by which the malleus is attached to the tympanicum and the stapes in the fenestra ovalis as also the size of the total mass of the auditory ossicles, shows wide variations within the group of mammals. The more rigid this suspension and the smaller the mass (especially in land-mammals), the higher the tones heard by the animal.

It is thought possible that, by means of the middle ear muscles, each animal can, as a reflex, regulate the stiffness of its middle ear system according to requirements. This regulation appears to be of especial importance for the perception of high tones.

Chapter V finally deals with a comparative histological investigation of the cochlea of tooth whale, bat, mouse, cat and man. The possibilities offered by the whale inner ear as an organ of perception are studied in detail. This led us to the assumption that the Cetacea — and of this group of animals most certainly the Odontoceti — can perceive ultrasonic vibrations, and that as regards the high frequencies their range of hearing may reach higher values than that of the Microchiroptera.

This chapter is concluded with a comparative-anatomical investigation of the central acoustic system of the Cetacea. The findings obtained in this study make it very probable that the Odontoceti use their sense of hearing in a very particular manner, analogous to the manner of the Microchiroptera ('Sonar' system).

Conclusions

- I. The anatomical structure of the whale ear suggests that these animals perceive sound only via the middle ear. Conduction of

sound to the inner ear via the skull must therefore, also functionally, be considered excluded.

- II. The structure of the hearing organ mentioned sub I enables the Cetacea to define the direction of sound under water and to localize it.
- III. The os petrotympanicum with its suspension at the whale skull can be regarded as a propelled pendulous system. It is propelled because the skull (the point of suspension) starts to vibrate under the influence of sound waves in water. The behaviour of the os petrotympanicum (the propelled mass), propelled via its suspension, greatly depends on the frequency of the vibrations forced upon it (pag. 85, fig. 29).
- IV. The both absolutely and relatively very small dimensions of the vestibular part of the whale labyrinth are a functional necessity for the use of the particularly developed sense of hearing. The smallness of the dimensions need not imply that the function of the vestibular apparatus is impaired.
- V. Both the structure of the middle ear and that of the inner ear make it acceptable that the organ of hearing of the whale is especially differentiated for hearing ultrasonic frequencies. This opinion is strengthened by a far-reaching analogy in the anatomical structure of the middle and inner ear of the whale with that of other mammals of which it is known that they can perceive ultrasonic frequencies. There is an especially striking analogy with the organ of hearing of the bat.
- VI. The particularly strongly developed central acoustic system suggests that hearing in the Odontoceti — to a less extent also in the Mysticoceti — is of very great importance, e.g. for orientation. Here also the analogy with the Microchiroptera is remarkable.

POSTSCRIPT

Only a tip of the veil hanging around the problems of the whale ear, has been lifted.

It has been made acceptable, we may say probable, that the whale hears very well, hears very high frequencies and that the animal must be able to use its sense of hearing in an almost unique manner; there has been little proof of this, however. The recent, clever investigation of these problems by FRASER and PURVES did not render real proofs either, also because they worked with dead material. These problems are therefore subject to further study. These new investigations will have to be carried out independently of each other in various fields, and they must be able to deal with the problems in a more profound way than was possible for us. The latter was, properly speaking, not the intention of our own investigation; we wished especially to study the problems in a horizontal plane, i.e., in a comprehensive way: the future investigations will have to be extended in a vertical direction, for which we wish to mention the following ways:

1. The biological way: An extensive investigation aimed at all aspects of hearing in other water mammals, such as the sea cows (Sirenia), the aquatic carnivores (Pinnipedia), the sea otter (Latax = Enhydra) and the hippopotami (Hippopotamidae).
2. The physiological way: A study of the microphonic effect in the Odontoceti. Unfortunately this has so far proved impossible in the Netherlands, as living animals are required for this purpose. This might be possible in America, where various species of smaller Odontoceti are kept in large tanks. This is very important, because the results of such an investigation, if well-conducted, might provide proofs for much of what we could only make probable. Subsequently, continuation and extension of the sound experiments already carried out with the above-mentioned animals kept in tanks.

3. The audiological way: This links up with the previous method: the determination of the auditory thresholds in bats and whales. Further, physical-acoustic investigation of the rigidities and masses in the middle ear in whales and bats.
4. The histological way: A finer and more profound, comparative-histological study of the cochlear duct of all Cetacea (the Mysticoceti included), other water mammals and land mammals which are able to perceive ultrasonic frequencies.
5. The neuro-anatomic way: An extensive comparative investigation of the brains of the Cetacea and Microchiroptera.

LIJST VAN GERAADPLEEGDE LITERATUUR.

- Abel, O., Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbelthiere, 1912.
- Ardouin, P., l'Oreille moyenne, 1941.
- Aristoteles, *Historia Animalium* IV 241, in: *The works of Aristotle Vol IV* translated into English by D'Arcy Wentworth Thompson, 1910.
- Bartholinus Thomas, *Historiarum anatomicarum rariorum*, Cent. I en II, Amstelodami 1654.
- Beatty, R. T., *Hearing in man and animals*, 1932.
- Beauregard, H., *Recherches sur l'appareil auditif chez les mammifères*. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1894.
- Beranek, L. L., *Acoustic Measurements*, New York, 1949.
- Bezold, F., *Weitere Untersuchungen über „Knochenleitung“ etc.* (on the structure and function of the ear of whales). *Zeitschr. f. Ohrenheilk.* V-48, 1904.
- Bing, R., *Kompendium der topischen Gehirn- und Rückenmarksdiagnostik*, Basel 1945.
- Boenninghaus, G., *Das Ohr des Zahnwales*, 1903.
- Boettcher, A., *Über Entwicklung und Bau des Gehörlabyrinths nach Untersuchungen an Säugethiere*, 1869.
- Idem, *Weitere Beiträge zur Anatomie der Schnecke*. *Virch. Arch. f. Path. Anat. u. Phys. u. f. Klin. Med.* Bd 17, 1859.
- Bondy, G., *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Gehörorgans der Säuger*. *Anat. Hefte*, 106 Heft, 1907.
- Broek, A. J. P. van den, *Zenuwstelsel in: Leerboek der beschrijvende ontleedkunde van den Mensch. v. d. Broek, Boeke en Barge*, 1940.
- Buchanan, T., *Physiological illustrations of the organ of hearing*, 1828.
- Burlet, H. M. de, *Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels I-V*. 1914.
- Idem, *Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des perilymphatischen Raumes*. *Acta Oto-Laryng.* Vol. XIII Fasc. 2, 1929.
- Idem, *Vergleichende Anatomie des stato-akustischen Organs in Handbuch der Vergl. Anat. der Wirbelthiere*. Bolk e.a. 1934.
- Camper, P., *Verhandeling over het gehoor van de Cachelot of Pot-Walvisch*. *Verh. Hollandsche Maatschappij der Weetenschappen*, DI IX, st. 3, 1765.
- Camper, P., *Abhandlung über den Sitz der beineren Gehörwerkzeugs und über einen der vornehmsten Theile des Werkzeugs selbst in den Wallfischen*. Klein Lankum 1776. *Campers Sammtliche Kleinere Schrifte* Bd II, st. 1, 1784.
- Camper, P., *Observations anatomique sur la structure interieure et squelette des plusieurs espèces de Cétacés*. Paris (Flower) 1820.
- Clara, M., *Entwicklungsgeschichte des Menschen*, 1940.
- Clarke, R., *Hearing in Cetacea*. *Nature* 161, 1948.
- Claudius, M., *Bemerkungen über die Bau der häutigen Spiralleiste der Schnecke*. *Zeitsch. f. Wissenschaftl. Zoologie*, Bd VII, 1856.

- Claudius, M., Physiologische Bemerkungen über das Gehörorgan der Cetaceen und das Labyrinth der Säugethiere, 1858.
- Cockerell, T. D. A., Miller, L. I. and Printz, M., The auditory ossicles of American rodents. Bull. Amer. Mus. of Nat. Hist. Vol. XXXIII, 1914.
- Corti, A., Recherches sur l'organe de l'ouïe des mammifères. Premier Partie: Limaçon. Zeitschr. f. Wissenschaftl. Zoologie, Bd 3, 1851.
- Culler, E. A., Symposium: Tone localisation in the cochlea. Ann. Otol., Rhin. and Laryngology 44, p. 807—813, 1935.
- Culler, E. A., Finch G. and Girden E., Function of the round window in hearing. Amer. Journ. Physiol. 111, 416—425, 1935.
- Cuvier, G., Leçon d'anatomie comparée dl. 3., 1809.
- Deinse, A. B. van, De Nederlandsche Tuimelaar. De levende Natuur, jaargang 29, 1924.
- Idem, De fossiele en recente Cetacea in Nederland. Dissertatie, Utrecht, 1931.
- Deiters, O., Untersuchungen über die Lamina Spiralis Membranacea. Bonn, 1860.
- Denker, A., Zur Anatomie des Gehörorgans der Cetacea. Anat. Hefte Bd XIX, 1902.
- Dice, L. R. and Barto, E., Ability of Mice of the Genus *Peromyscus* to hear Ultrasonic Sounds. Science 116, 1952.
- Dishoek, H. A. E. van, and de Wit, G., Loading and covering of the tympanic membrane and obstruction of the external auditory canal. Acta Oto-Laryng. vol. XXXII Fasc. 1, 1944.
- Dobrin, M. B., Measurements of underwater noise produced by Marine Life. Science 105, 1947.
- Doran, A. H. G., Morphology of the Mammalian Ossicula Auditus. Trans. Linn. Soc. London, second ser. Vol. I, 1879.
- Drüner, L., Ueber die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Mittelohres beim Mensch und bei der Maus. Anat. Anz. Bd XXIV, 1904.
- Dijkgraaf, S., Het orientatievermogen van vleermuizen. Vakblad voor biologen 27, 1947.
- Idem, Untersuchungen über die Funktionen des Ohrlabyrinths bei Meeresfischen. Internat. Journ. of Comp. Physiol. and Ecology Vol. II, 1, 1950.
- Idem, Bau und Funktion der Seitenorgane und des Ohrlabyrinths bei Fischen. Experientia Vol. VIII 6, 1952.
- Edinger, T., Hearing and smell in cetacean History. Monatschr. f. Psych. u. Neur. Vol. 129, 1955.
- Egmond, A. A. J. van, Groen, J. J. and Jongkees, L. B. W., The mechanics of the semicircular canal. Journ. of Physiol. Vol. 10, no. 1, 1949.
- Engström, H., Microscopical Anatomie of the Inner Ear. Acta Oto-Laryng. Vol. XL, 1951—1952.
- Engström, H. and Wersäll, J. Structure of the organ of Corti, 1 en 2. Acta Oto-Laryng. Vol. XLIII, Fasc. IV—V, 1953.
- Essapian, F. S., The birth and growth of a porpoise. Nat. Hist. Vol. 62, 1953.
- Ewer, D. W., Acoustic control of flight: Bats, Nature 156: 692, 1945.
- Feltmann, C. F. en Vervoort, W., Walvisvaart, 1949.
- Fischer, J., Der feinere Bau des Lig. spirale. Zeitschr. Hals-, Nase- und Ohrenheilkunde, Bd 11, H. 1, 1925.
- Fraser, F. C., Sounds emitted by Dolphins, Nature 160, 1947.

- Fraser, F. C. and Purves, P. E., Hearing in Cetaceans. Bull. British Museum (Nat. Hist.), Zoology Vol. 2, no. 5, 1954.
- Fuse, G., Das Ganglion ventrale und das Tuberculum acusticum bei einigen Säugethiere und Menschen. Arb. a. d. Hirnanat. Inst. in Zürich, Bd 7, s. 1, 1913.
- Galambos, R., Cochlear potentials elicited from bats by supersonic sounds. Journ. Acoustic Soc. America, Vol. 13, p. 41, 1942.
- Galambos, R. and Davis, H., The response of single auditory nerve fibers to acoustic stimulation. Journ. of Neurophysiol. 6, 38—58, 1943.
- Galambos, R. and Griffin, D. R., Obstacle avoidance by flying bats. The cries of bats. Journ. Exp. Zool. V. 89, 1942.
- Gaupp, E., Beiträge zur Kenntnis des Unterkiefers der Wirbelthiere. I Der Processus anterior (Folii) des Hammers der Säuger und das Goniale der Nichtsäuger. Anat. Anz. Band XXXIX no. 4 und 5, 1911.
- Gray, A. A., The labyrinth of animals. Vol. I en II, 1907.
- Griffin, D. R., Measurements of the ultrasonic cries of bats. J.A.S.A. Vol. 22, 1952.
- Idem, The supersonic mechanism: Bats. Anat. Rec. 96: 519, 1946.
- Griffin, D. R. and Galambos, R. The sensory basis of obstacle avoidance: Bats. Journ. Exp. Zool. 86: 481—506, 1941.
- Groen, J. J., De evenwichtszintuigen, in Medische Physica, Burger, H.C., 1949.
- Idem, Leerboek der Audiologie, deel I, 1955.
- Guild, S. R., The width of the basilar membrane. Science. XI, 5, 65, 1937.
- Hanke, H., Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie des äusseren und mittleren Ohres der Bartenwale. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. Bd 51, 1914.
- Hartridge, H., Acoustic control in bats. Nature 156: 692—693, 1945.
- Hasse, C., Die vergleichende Morphologie und Histologie des häutigen Gehörorgans der Wirbelthiere. Suppl. zu den Anat. Studien von C. Hasse, Leipzig, 1873.
- Held, H., Untersuchungen über den feineren Bau des Gehörorgans der Wirbelthiere.
- I. Zur Kenntnis des Cortischen Organs und der übrigen Sinnesapparate des Labyrinths bei Säugethiere. Abhandl. Mathem.-Phys. Klasse der Königl. Sächsischen Gesellsch. d. Wiss. Leipzig. V. 28, 1902.
- Idem. II. Zur Entwicklungsgeschichte des Cortischen Organs und der Macula acustica bei Säuger und Vögeln. Ibid. V. 31, 1909.
- Idem. III. Die Cochlea der Säuger und der Vögel, ihre Entwicklung und ihr Bau in: Bethe et al. Handbuch der norm. und pathol. Physiol, XI, 1926.
- Hennicke, Ueber die Anpassung des Gehörorgans der Wassersäugethiere an das Leben im Wasser. Monatschr. Ohrenheilk., 1902.
- Hensen, V., Zur Morphologie der Schnecke des Menschen und der Säugethiere. Zeitschr. f. Wissenschaft. Zoologie, Bd 13, 1863.
- Home, E., An account of some peculiarities in the structure of the organ of hearing in the Balaena mysticus of Linnaeus, 1811.
- Hosokawa, H., On the Cetacean Larynx, with Special Remarks on the Laryngeal Sack of the Sei Whale and the Aryteno-Epiglottidal Tube of the Sperm Whale. Scient. Rep. of the Whales Res. Inst. 3, 1950.
- Howell, A. B., Aquatic Mammals; Their adaptation to the life in the water, 1930.

- Hunter, J., Observations on the structure and oeconomy of whales. Phil. Trans. Roy. Soc. London V. 77, 1787.
- Hyrtil, J., Vergleichend anat. Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere. Prag, 1845.
- Iwata Nobuhisa, Über das „Wurzelepithel“ des Ligamentum spirale der Schnecke. Folia Anat. Japon. Bd 3, H. 2, 1925.
- Idem, Über das Labyrinth des Fledermaus mit besonderen Berücksichtigung des Statischen Apparates. The Aichi Journ. of Exp. Med. I no. 4, 1924.
- Kampen, P. N. van, De typanaalstreek van de zoogdierschedel, Amsterdam 1904.
- Ariens Kappers, C. U., Anatomie comparée des connexions centrales du huitième nerf dans la serie des vertébrés, in: Relationes Vestibularis Labyrinthus, Soc. Oto-Rhino-Laryng. Lat. 1939.
- Ariens Kappers, C. U., Huber G. C. and Crosby, E. C., Comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man. New York (Mac Millan), 1936.
- Keen, J. A., A note on the comparative size of the cochlear canal in mammals. Journ. Anat. V. 73, 1939.
- Idem, A note on the length of the basilar membrane in man and in various mammals. Journ. Anat. V. 74, 1940.
- Kellogg, R., The history of whales. Their adaptation to life in the water. The Quart. Review of Biol. Vol. III, 1928.
- Idem, Adaptation of structure to function in whales. Publ. Carneg. Inst. 50, 1938.
- Kellogg, W. N., Ultrasonic Hearing in the porpoise. (*Tursiops truncatus*). Journ. of Comp. and Physiol. Psychology, Vol. 46, no. 6, 1953.
- Kellogg, W. N. and Kohler, R., Reactions of the porpoise to Ultrasonic Frequencies. Science N.S. 116, 1952.
- Kellogg, W. N., Kohler, R. and Morris H. N., Porpoise sounds as sonar signals. Science 117, 1953.
- Kernan, J. D., Bone conduction of sound in Cetacea. Laryngoscope 29, 1919.
- Klaauw, C. J. van der, Bau und Entwicklung der Gehörknöchelchen. Ergeb. der Anat. und Entwicklungsgesch. Bd 25, 1924.
- Killian, G., Zur vergleichenden Anatomie und vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Ohrmuskeln. Anat. Anzeiger, V. 1890.
- Klein, J. Th., Historiae Piscium Naturalis. Gedani 1740.
- Klensch, H., Die lokalisation des Schalles im Raum. Die Naturwissenschaften. Jahrg. 36, 1949.
- Kolmer, W., Über das häutige Labyrinth des Delphinus. Anat. Anzeiger, Jena 1908.
- Idem, Gehörorgan. in: Möllendorf Handbuch d. mikrosk. Anat. des Menschen V. 3. 1927.
- Kosteljik, P. J., Theories of hearing. A critical study of theory and experiments on sound conduction and sound analysis in the ear. Diss. 1950.
- Kritzler, H., Observations on the Pilot Whale in captivity. Journal of mammalogy, vol. 33, no. 3, 1952.
- Kükenthal, Vergleichend Anat.- und Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthiere. Jenaische Denksch. V. 3, 1893.
- Kullenborg, J. B., Sounds emitted by Dolphins. Nature, vol. 160, 1947.

- Lange, Zur Physiologie des Walohres. Zeitschr. f. Hals-, Nasen- und Ohrenkrankheit, V. 3, 1922.
- Langworthy, O. A., A description of the central nervous system of the porpoise (*Tursiops truncatus*). Journ. of Comp. Neurol. 54, 1932.
- Lavdowsky, M., Untersuchungen über den akustischen Endapparat der Säugthiere. Archif. f. Micros. Anat. Bd 13, 1876.
- Laville de Lacépède, B. G. E., Oevres comprenant l'histoire naturelle des quadrupèdes ovipares, des serpents des poissons et des cetacés. Tome III, Paris, 1836.
- Lawrence, B. and Schevill, W. E., Tursiops as an experimental subject, Journ. of Mammalogy 35, 1954.
- Idem, The functional anatomy of the Delphinid Nose, Bull. Mus. Comp. Zoology, Vol. 114, no. 4, 1956.
- Lewy, F. H. and Kobrak, H., The neural projection of the cochlea spirals on the primary acoustic centers. Arch. of Neur. and Psych. Vol. 35, no. 4, 1936.
- Lillie, D. G., Observations on the anatomy and general biology of some members of the larger Cetacea. Proc. Zool. London 1910.
- Idem, Cetacea in British Antarctic „Terra Nova“ Exped. 1910. Nat. Hist. rep. Zool. vol. 1, no. 3, 1910.
- Lorente de No, R., Anatomy of the eighth nerv. General plan of structure of the primary cochlear nuclei. The Laryngoscope vol. XLIII, no. 1, 1933.
- Loye, D. P. and Proudfoot, O. A., Underwater noise due to Marine life. J.A.S.A. 18, 1946.
- Löwenstein, O. and Roberts, T. D. M., The localisation and analysis of the responses to vibration from the isolated elasmobranch labyrinth. A contribution to the problem of the evolution of hearing in vertebrates. Journ. of Physiol. Vol. 114 no. 4, 1951.
- Mc. Bride, A. F. and Hebb, D., Behavior of the captive bottlenosed dolphin (*Tursiops truncatus*). Journ. of Comp. and Physiol. Psychol. 41, 1948.
- Mc. Carthy, W. J., The application of Asdics to Whalecatching. Admiralty Establ. Report 14, 1946.
- Mettler, F. A., Neuroanatomy, St. Louis, 1948.
- Möhres, F. P., Über die Ultraschallorientierung der Hufeisennasen (Chiroptera-Rhinolophinae). Zeitschrift f. Verg. Physiol. 34, 1953.
- Monro, A., Vergleichung des Baues und der Physiologie der Fische mit dem Bau der Menschen und der uebrigen Thiere. Aus dem Englischem übersetzt mit Anmerkungen von P. Camper 1787.
- Idem, On the Brain, The Eye and Ear, Edinburgh 1797.
- Motte, Dn. de la, Anatome Phocaena. In Klein: Historiae Piscium Naturalis 1740.
- Mygind, S. H., Function and desases of the labyrinth. Acta Oto-Laryngologica, Vol. XLI. Fasc. V—VI, 1952, Copenhagen.
- Nuel, P. J., Recherches microscopiques sur l'anatomie du limaçon des mammifères. Memoires couronnés et memoires des savants étrangers, publié par l'Academie Royale de Belgique, T. XLII, 1878.
- Ogawa, T. and Arifuku, S., On the Acoustic System in the Cetacean Brains. Scientific Reports of the Whales Research Institute no. 2, 1949.
- Panse, Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Gleichgewichts- und Gehörorgans. Klin. Vorträge 1899.

- Parlevliet, E. J., Het duikbedrijf bij de Kon. Marine.
- Perekalin, W., Über die Funktion des M. Stapedius. Zeitsch. f. Hals-, Nasen- und Ohrenheilk. Bd 8, 1924.
- Poland-Fisch, M., Marine mammals of the Pacific with particular reference to the production of underwater sound. Techn. Report 208. Off. of Naval Research 1949.
- Polyak, S., Untersuchungen am Oktavusssystem der Säugethiere und an den mit diesen koordinierten motorischen Apparaten des Hirnstammes. Journ. of Psychol. und Neurol. V. 32, 1926.
- Idem, Über den allgemeinen Bauplan des Gehörsystems etc. Zeitsch. f. d. Gesam. Neur. und Psych. Band 110, p. 1, 1927.
- Idem, The connections of the acoustic nerve. Journ. Anat. Vol. 60, 1926.
- Polyak, S., Mc. Hugh, G. and Judd, D. K., The human ear, 1946.
- Pompecky, I. F., Das Ohrskelett von Zeuglodon. Senckenbergiana 4, 1922.
- Prosser Cl., c.s., Comparative Physiology. Philadelphia 1950.
- Purves, P. E., The Wax Plug in the external auditory meatus of the Mysticeti. Discovery Rep. Vol. XXVII, Nat. Inst. of Oceanography, 1955.
- Rabinovitch, M., Der Delphin in Sage und Mythos der Griechen. Basel, 1947.
- Rapp, W., Die Cetaceen zoologisch-anatomisch dargestellt. Stuttgart-Thüringen 1837.
- Rawitz, B., Über Megaptera boops Fabr. nebst Bemerkungen zur Biologie der Norwegische Mysticoceti. Archif. f. Naturgesch. 66 Bd I, 1900.
- Idem, Die Anatomie des Kehlkopfs und der Nase von Phocoena communis.
- Ray, J., An account of the Dissection of a Porpess. Philos. Trans. Roy. Soc. London vol. 6, no. 76, p. 2274—2279, 1671.
- Retzius, G., Das Gehörorgan der Wirbelthiere Bd II Reptilien, Vögel und Säugethiere, 1884.
- Ries, F. A. and Langworthy, O. R., A study of the surface structure of the brain of the whale (Baleoptera physalus and Physeter catodon). Journ. Comp. Neurol. vol. 68, no. 1, p. 1—47, 1937.
- Riese, W., Über den Bau und die Leistungen des akustischen Systems der Wale. Journ. f. Psychology und Neurol. Bd 34, Heft 3—4, 1926.
- Romer, A. S., Vertebrate Paleontology 1933, 5e druck, 1953.
- Rondelet, G., Libri de Piscibus Marinis, in quibus verae Piscium effigies expressae sunt. De Delphini, de Phocaena, de Tursione, de Balaena vulgo dictu sive de musculo, de Balaena vera, de Orca, de Physetera. Lugduni 1554.
- Schevill, W. E. and Lawrence, B., Under water listening to the white porpoise (Delphinapterus leucas). Science 109, 1949.
- Idem, Auditory response of a bottlenosed porpoise (Tursiops truncatus) to frequencies above 100 kc. Journ. Exper. Zool. 124, 1953.
- Idem, High Frequency Auditory Response of a bottlenosed Porpoise. J.A.S.A. Vol. 25, 1954.
- Schreiber, O. W., Some sounds from Marine life in the Hawaiian Area. J.A.S.A. Vol. 24, 1952.
- Schwalbe, G., Lehrbuch der Anatomie des Ohres, 1887.
- Shambough, G. E., Bau und Funktion des Epithels im Sulcus spiralis externus. Zeitschr. f. Ohrenheilk. Bd. 58, 1908.

- Siebenmann, F., Handbuch der Anatomie des Menschen II. Das äussere Ohr, Mittelohr und Labyrinth, 1887.
- Simpson, G. G., The principles of classification and a classification of mammals. Bull. of the American Mus. of Nat. Hist. Vol. 85, 1945.
- Slijper, E. J., Die Cetaceen, vergleichend anatomisch und systematisch. Dissertation 1936.
- Idem, Mens en huisdier, 1948.
- Stevens, S. S. and Davis, H., Hearing, its Physiology and Psychology, 1938, 4e dr. 1954.
- Stricht, van der, Sur l'existence d'une rangée spirale de foramina et de dents externes au niveau du sillon spirale externe du canale cochleaire Cpt. rend. des Séances de la Soc. de Biol. Bd 83, 1920.
- Tumarkin, A., The evolution of the auditory conducting apparatus. Proc. Roy. Soc. Med. Vol. XLI no. 12, 1948.
- Idem, What can we deduce from quantitative estimations of bone conduction. Journal of Laryngology and Otology. Vol. 61, 1946.
- Tunturi, R., Audiofrequency localisation in the acoustic cortex of the dog. Amer. Journ. of Physiol. 141, p. 397—403, 1944.
- Turner, W., Observations on the auditory organ in the Cetacea. Proc. Roy. Soc. Edinb. XXXIV 10—26.
- Tyson, E., Phocaena, or the Anatomy of a Porpoise dissected at Gresham Colledge. London. Printed for Benjamin Tooke, at the Ship in St. Paul's church-yard, 1680. The Dublin Phil. Journ. Vol. II no. III, 1826.
- Villinger, E., Gehirn und Rückenmark, Basel, 1946.
- Viret, J., Sur la Brèche à Chiroptères de Bouziques. Bull. de la Soc. Geologique, Tome 10, 1940.
- Weber, M., Die Säugethiere. Band I 1927, Band II, 1928.
- Wever, E. G., Bray and Lawrence, M. The nature of cochlear activity after death. Ann. Oto., Rhino- and Laryngology 50 p. 317—324, 1941.
- Wever, E. G. and Lawrence, M., Physiological Acoustics. Princeton 1954.
- Wood, F. G., Underwater sound production and concurrent behavior of captive porpoise. Tursiops truncatus and Stenella plagiodon. Bull. of Marine Science of the Gulf and Caribbean, vol. 3, no. 2, 1953.
- Woolsey, C. N. and Walzl, E. M., Topical projection of nerve fibers from local regions of the cochlea to cerebral cortex of the cat. Bull. John. Hopkins. Hosp. 71 p. 315—343, 1942.
- Yamada, M., Contribution to the Anatomy of the Organ of Hearing in Whales. Scient. Rep. of the Whales Res. Inst. Tokyo, 8, 1953.
- Idem, Auditory organ of the whalebone whales. Scient. Rep. of the Whales Res. Inst. Tokyo, 2, 1948.
- Yoshida, I., Ueber die funktionelle Bedeutung der oberen Olive nebst ihrer Faserbahnen. Folia Anat. Japon. Band 3, Seite 111, 1925.
- Idem, Eine Beitrage zur Anatomie des Oktavus. Folia Anat. Japon. 1924.
- Ysseling, M. A. en Scheygrond, A., De Zoogdieren van Nederland. Zutphen, 2e druk, 1950.

STELLINGEN

I

Het gehoororgaan is de telereceptor bij uitnemendheid.

II

Een vergelijkend anatomisch en fysiologisch onderzoek naar het stemvermogen van de Odontoceti en Microchiroptera kan belangrijke resultaten afwerpen.

III

De audiologie, zoals die voor het menselijk gehoororgaan ontwikkeld is, is ook voor de zoologie van groot belang.

IV

De hardhorende mens is het best gediend door een nauwe samenwerking tussen keel-, neus- en oorarts, physicus, acoupaedist(e) en sociale nazorg.

V

Een goed ontwikkelde en gestandaardiseerde vectorcardiographie is een waardevol hulpmiddel voor de algemene keuringsarts.

VI

De taak van de bedrijfsarts en die van de bedrijfscontrolearts kunnen pas optimaal uitgevoerd worden wanneer zij in één persoon verenigd zijn.

VII

De steeds minder bevredigende situatie, zowel voor patient als voor arts, teweeggebracht door het huidige ziekenfondssysteem in Nederland, vindt onder andere zijn oorzaak in het feit dat sociaal-economische, administratieve en politieke belangen hoe langer hoe meer boven geneeskundige gaan praevaleren.

VIII

De compensatie, die het verpleegsterswerk als liefdewerk kan geven, mag nooit resulteren in een argument voor de, in vergelijking met andere vrouwelijke beroepen van een gelijke opleidingsduur, veel ongunstiger financiële en sociale positie van de verpleegster.

IX

De geneeskundige behandeling van de ziekenhuisverpleegster behoort te berusten bij een arts die geheel onafhankelijk is van het ziekenhuis waar zijn patiënten werken.

X

Het ware nuttig te eisen, dat enige jaren van algemene practijk een specialistische opleiding vooraf moeten gaan, in welk geval deze jaren, althans gedeeltelijk, in mindering van de totale opleidingsduur behoren te worden gebracht.



U

1