

Heeft de uitwendige gehoorgang van walvisachtigen nog enige functie?

The external ear canal of cetaceans: vestigial or not?

¹S. De Vreese, ¹M. Doom, ²J. Haelters, ¹P. Cornillie

¹Vakgroep Morfologie,

Faculteit Diergeneeskunde, Universiteit Gent, Salisburylaan 133, B-9820 Merelbeke

²Koninklijk Instituut voor Natuurwetenschappen, Operationele Directie Natuurlijk Milieu, 3^{de} en 23^{ste} Liniergimentsplein, B-8400 Oostende

steffendevreese@gmail.com

*“Structure without function is a corpse, function without structure is a ghost”
(Vogel and Wainwright, 1969)*

SAMENVATTING

Alle walvisachtigen stammen af van landzoogdieren, waardoor het gehoorapparaat van beide in essentie uit dezelfde anatomische structuren bestaat. Zo beschikken walvissen ook over een buiten-, een midden- en een binnenoor. Deze onderdelen vertonen echter sterke evolutionaire aanpassingen aan het horen onder water. Daarenboven hebben bijkomende morfologische elementen, zoals het akoestisch vet en de onderkaaktakken, evolutionair een akoestische functie verworven in het geleiden van het geluid richting trommelholte. De oorspronkelijke functie van andere structuren, zoals de uitwendige gehoorgang, wordt daarom in vraag gesteld. Hoe het gehoorapparaat van walvisachtigen functioneert, is nog niet volledig bekend. Die inzichten zijn echter wel cruciaal. Een goede kennis van de werking kan immers helpen om de impact van antropogene geluidsvervuiling in te schatten. Hoogenergetisch onderwatergeluid kan leiden tot fysieke schade en gehoorverlies, fysiologische stress, gedragsveranderingen, communicatieve stoornissen en meer. In deze studie worden aan de hand van histologische dwarsdoorsneden, de gehoorgang van een witsnuitdolfijn (*Lagenorhynchus albirostris*) en een dwergvinvis (*Balaenoptera acutorostrata*) vergeleken en onderzocht. Deze gehoorgangen lijken rudimentair, met een klein tot afwezig lumen. Echter, de goede doorbloeding, grote spierbundels, actieve klieren en duidelijke bezenuwing kunnen bij beide onderzochte soorten duiden op enige functionaliteit van het uitwendige oor. Bovendien zijn structuurtjes aanwezig die morfologische gelijkenis vertonen met corpusculi lamellosi, i. e. lichaampjes van Vater-Pacini. De functie van deze potentiële mechanoreceptoren is niet bekend, al zouden ze een rol kunnen spelen in de waarneming van drukveranderingen bij het duiken.

ABSTRACT

Cetaceans descend from land mammals. Consequently, their hearing apparatus basically consists of the same anatomical components. Whales, as land mammals, feature an outer, middle and inner ear. However, these structures show strong evolutionary adaptations to underwater hearing. In addition, other morphological elements, such as the mandibles and the associated acoustic fat, have acquired an acoustical function in the propagation of sound waves to the middle ear. The original function of other structures such as the external auditory canal is therefore questioned. How cetaceans hear is not yet fully understood. However, it is essential to clarify this in order to assess the impact of anthropogenic underwater sound, since high-energy underwater sound may lead to physical trauma and hearing loss, physiological stress and behavioral changes. In this study, the external ear canal of a white-beaked dolphin (*Lagenorhynchus albirostris*) and a common minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*) are described and compared based on histological cross sections. These external ear canals seemed rudimentary, with a small to absent lumen. However, the blood supply, well-developed muscles, active glands and numerous nerve fibres could indicate some functionality. Moreover, the presence of numerous structures with a morphological similarity to lamellar corpuscles also could advert to a functional structure. Although the function of these potential mechanoreceptors is not known, they could play a part in pressure perception in these diving mammals.

INLEIDING

De orde van de walvisachtigen (Cetacea) wordt onderverdeeld in twee suborden, namelijk tandwalvissen (Odontoceti) en baleinwalvissen (Mysticeti). Beide maken gebruik van geluidsfrequenties die voor de mens hoorbaar zijn (20 Hz - 20 kHz), aangevuld met een subordenspecifiek geluidsspectrum dat buiten deze frequenties gelegen is. Bij tandwalvissen omvat dit ultrasone geluidsfrequenties (> 20 kHz), terwijl baleinwalvissen gebruik maken van infrasone geluiden (< 20 Hz) (Ketten, 1997). Niet enkel dit uitgebreide bereik maar tevens ook de bijzondere aanpassingen aan het horen onder water maken van het gehoororgaan bij walvisachtigen een zeer aparte en bijzonder complexe structuur.

Er is in het algemeen zeer weinig bekend over de functionele anatomie van het gehoorapparaat van walvissen. Er bestaat nog veel discussie over de functionaliteit van de verschillende onderdelen. Uiterst merkwaardig is ook de rol van een aantal bijzondere bijkomende structuren, zoals het akoestisch vet (Ketten, 1997). Dit akoestisch vet kan geluidsignalen, die via de onderkaak opgevangen worden, doorgeven richting midden- en binnenoer, waardoor het uitwendig oor volledig omzeild wordt (Norris, 1968). Bovendien kan geluid zich gemakkelijker doorheen bot of weefsel voortplanten dan doorheen de gehoorgang, waarin zich oorsmeer en afgestorven epitheelcellen bevinden (Reysenbach de Haan, 1956). Hierdoor rijst de vraag of de uitwendige gehoorgang van walvissen nog een akoestische functie heeft, dan wel een andere functie heeft verworven, of eerder een niet-functionele, voorouderlijke restant is.

Het gehoorapparaat van walvisachtigen is een uiterst cruciaal zintuig voor hun overleving. Het wordt immers onder meer gebruikt bij de communicatie met soortgenoten, de oriëntatie en bij tandwalvissen bij het lokaliseren van prooien door middel van echolocatie (Norris, 1968; Cranford et al., 2008; Southall et al., 2007; Barroso et al., 2012). Het is duidelijk dat antropogeen hoogenergetisch onderwatergeluid, zoals veroorzaakt door onderwaterontploffingen, het heien van palen, seismisch onderzoek en militaire sonar, walvisachtigen kan verstoren en dat de dieren zelfs (primaire of secundaire) fysieke schade kunnen oplopen (Cox et al., 2006; Southall et al., 2007; Bailey et al., 2010; Rolland et al., 2012; Dyndo, 2014; Gentry, 2014; Tyack, 2014). Daarom is het noodzakelijk inzicht te verwerven in de werkingsmechanismen van het gehoor.

MORFOLOGIE

Aangezien walvissen afstammen van landzoogdieren heeft hun gehoorapparaat in essentie een gelijkaardige bouw. Een gedetailleerd overzicht van de typische bouw van het buitenoor, middenoor en

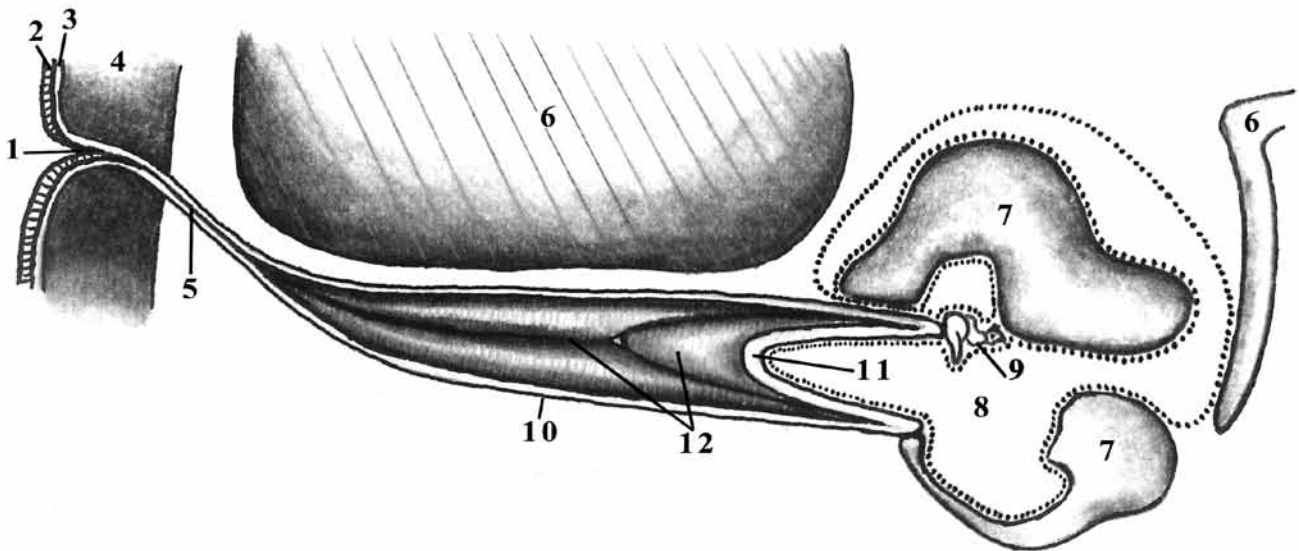
binnenoer bij deze dieren werd recent beschreven door Doom et al. (2013). Naast de klassieke geluidsreceptie via de uitwendige gehoorgang hebben tandwalvissen, en mogelijk ook baleinwalvissen, andere mechanismen ontwikkeld om geluid op te vangen en het binnenoer te laten bereiken (Ketten, 1997). Zo maken tandwalvissen gebruik van echolocatie, waarbij de weerkaatste ultrasone geluiden worden opgevangen via de onderkaken en het hiermee geassocieerde akoestisch vet dat het geluid verder geleidt tot het midden- en binnenoer (zie verder) (Norris, 1968). Anderzijds weet men nog steeds niet hoe baleinwalvissen horen. Recent werd bij de dwergvinvis wel gelijkaardig akoestisch vet gevonden dat in verbinding stond met het middenoor (Yamato et al., 2012).

Buitenoer

Bij alle walvisachtigen is de oorschelp verloren gegaan. Dit draagt bij tot de gestroomlijnde lichaamsvorm (Reysenbach de Haan, 1956, 1960; Ketten, 1998, 2000). De uitwendige gehooringang is gereduceerd tot een klein kuiltje in de huid. Deze opening heeft een diameter die zelfs bij de grootste walvissoorten slechts enkele millimeters bedraagt (Ketten, 2000). De uitwendige gehooringang is aanwezig bij alle walvisachtigen. Echter, de mate waarin de gehooringang nog enigszins een afspiegeling is van het evolutionair oorspronkelijk functioneel kanaal, varieert sterk tussen de verschillende soorten (Ketten, 2000). De verschillen zijn zelfs dermate dat in de literatuur geen unanimititeit bestaat over de vraag of de gehooringang bij walvissen überhaupt nog functioneel is (Popov en Supin, 1990; Ketten, 2000; Ridgway, 2000; Hemilä et al., 2010).

Zowel bij tand- als baleinwalvissen is de diameter over het hele verloop van de gehooringang zeer klein. De wand wordt afgelijnd door een verderzetting van de gekeratiniseerde huid (Fraser en Purves, 1960; Reysenbach de Haan, 1960; Spearman, 1972; Ketten, 1997). Bij tandwalvissen vertoont de gehooringang een typisch gekronkeld verloop (Fraser en Purves, 1960). Over de continuïteit van de gehooringang is er onduidelijkheid in de literatuur. Dit komt wellicht door de enorme variatie tussen de soorten, al wordt algemeen aangenomen dat de gehooringang van tandwalvissen een continu doorlopend kanaal vormt (Ketten, 2000). Het is onduidelijk of de gehooringang van tandwalvissen aan het mediale einde in verbinding staat met het trommelvlies dan wel dat het eindigt in een blindzak zonder verbinding met het trommelvlies (Reysenbach de Haan, 1960; Ketten, 2000).

Bij baleinwalvissen daarentegen ziet men dat de gehooringang over verschillende gedeelten van zijn verloop volledig geoblitereerd is, al is er wel unanimititeit dat deze in verbinding staat met het trommelvlies (Reysenbach, 1960; Fraser en Purves, 1960; Ketten, 1992; Ridgway, 2000) (Figuur 1). Het trommelvlies



Figuur 1. Tekening van een overlangse doorsnede doorheen de uitwendige gehoorgang van een baleinwalvis (naar Reysenbach de Haan, 1956.) Uitwendige gehooropening (1); epidermis (2); dermis (3); blubber (4); atretisch lumen (5); schedelbeenderen (6); tympanoperiotisch complex (7); trommelholte (8); gehoorbeentjes (9); wand van de gehoorgang (10); 'glove finger' (11); oorplug (12).

heeft bij tandwalvissen de vorm van een holle beker, met de bodem gericht naar het middenoor, terwijl het bij baleinwalvissen als de zogenaamde 'glove finger' sterk uitpuilt in de met oorsmeer gevulde gehoorgang (Reysenbach, 1956). Dit oorsmeer vormt bij baleinwalvissen een compacte lamellaire plug waarin afgestorven cellen en geëxcreteerde stoffen zich opstapelen en waar men onder andere de leeftijd van het dier kan uit afleiden, net als bij de jaarringen van een boom (Trumble, 2013). Bij tandwalvissen wordt ook oorsmeer geproduceerd, maar dit kan afgevoerd worden naar de buitenwereld en vormt bijgevolg geen dergelijke plug (Ketten, 1992).

Tympano-periotisch complex

Het tympano-periotisch complex (T-P complex) is een beenderige structuur die het midden- en binnenoor omgeeft (Ketten, 1997; Nummela et al., 1999a). Bij de meeste tandwalvissen hangt dit complex volledig los van de schedel, waardoor het akoestisch geïsoleerd is (Reysenbach de Haan, 1960; Ketten en Wartzok, 1990; Ketten 1997; Nummela et al., 2007). Bij baleinwalvissen is er wel een beenderige verbinding met de schedel (Nummela et al., 1999a).

Middenoor

Het middenoor van walvissen is een open structuur die drie solide gehoorbeentjes en een corpus cavernosum bevat (Reysenbach de Haan, 1956; Sassu, 2007). Over de functie van het middenoor bestaat in de literatuur geen unanimititeit (Ketten, 1997; Hemilä et al., 1999). Bij tandwalvissen maakt de zeer dunne mediale wand van het middenoor (de tympanische plaat) contact met het akoestisch vet en zou aldus de

functie van trommelvlies hebben overgenomen (Norris, 1968).

Binnenoor

Het binnenoor omvat een sterk gereduceerd evenwichtsorgaan en een slakkenhuis (organum vestibulo-cochleare) dat soortspecifieke aanpassingen vertoont aan het horen onder water (Wever et al., 1971a, 1971b, 1971c; Ketten en Wartzok, 1990; Ketten, 1992, 1997; Kern et al., 2009).

Akoestisch vet

Akoestisch vet in de kop van tandwalvissen vertoont duidelijke moleculaire verschillen met de blubber in het lichaam. Hierdoor is het perfect geschikt om geluidsignalen door te geven (Varanasi et al., 1971). Er zijn verschillende akoestische vetlichamen geassocieerd met de onderkaak die in contact staan met de tympanische plaat van het middenoor (Norris, 1968; Ridgway, 2000). Bij de dwergvinvis, een baleinwalvis, heeft men een gelijkaardig vetlichaam gevonden dat zelfs in directe verbinding staat met de gehoorbeentjes, al is de functie hiervan nog niet bekend (Yamato et al., 2012).

GELUIDSPOLLUTIE EN 'AKOESTISCH TRAUMA'

Zeeën en oceanen worden steeds meer overspoeld met geluid afkomstig van commerciële, industriële en militaire bronnen (Southall et al., 2007). Het is duidelijk dat deze antropogene geluidspollutie een ernstige bedreiging vormt voor verschillende soorten walvis-



Figuur 2. De witsnuitdolfijn (*Lagenorhynchus albirostris*), aangespoeld te Blankenberge op 12 mei 2013, bevond zich in staat van ontbinding (Foto: Vakgroep Morfologie, Faculteit Diergeneeskunde, UGent).

achtigen (Jasny et al., 2005). Het kan een direct effect hebben met tijdelijk of definitief gehoorverlies tot gevolg, wat vaak wordt bestempeld als ‘akoestisch trauma’, maar het kan ook indirecte gevolgen hebben met secundaire pathologische effecten (Ketten, 2004; Cox et al., 2006, Doom et al., 2013).

MATERIAAL EN METHODEN

Voor het huidig onderzoek werd de gehoorgang onderzocht van een tandwalvis en een baleinwalvis, beide aangespoeld aan de Belgische kust. Het betrof een jonge witsnuitdolfijn (*Lagenorhynchus albirostris* - behorend tot de tandwalvissen) en een jonge noordelijke dwergvinvis (*Balaenoptera acutorostrata* - behorend tot de baleinwalvissen) (Figuur 2 en 3). Hoewel de witsnuitdolfijn al duidelijke tekenen van ontbinding vertoonde, was het nog goed mogelijk de gehoorgang te onderzoeken. De dwergvinvis was vers. Van beide dieren werd de linkergehoorgang vrijgemaakt. De bekomen stalen werden gefixeerd in een 3,5%-gebufferde formaldehydeoplossing en ingebed in paraffine, waarna er seriële dwarsdoorsneden van 8 μ m dikte werden gemaakt. De coupes werden vervolgens gekleurd volgens hematoxylineosine (HE) en het vangiesonprotocol en bekeken en gefotografeerd met de lichtmicroscop.

RESULTATEN

Witsnuitdolfijn

Ter hoogte van de uitwendige gehooropening was een lokale indeuking in de huid (7 x 10 mm) aanwezig en de uitwendige gehooropening zelf was macroscopisch op te merken als een kleine, donkere stip. De gehoorgang vertoonde een klein maar continu lumen

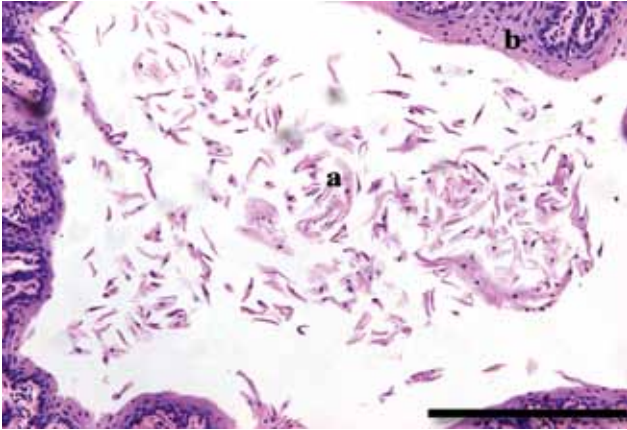
over het gehele sigmoïde verloop. Het lumen had een variabele vorm, met een diameter die nergens groter was dan 1,60 mm. In het lumen werden gedesquammeerde epitheelcellen aangetroffen, maar ondanks de aanwezigheid van twee lokale klierpakketten was er geen oorsmeer te zien (Figuur 4). Het type klieren kon niet onderscheiden worden wegens erg postmortaal verval. De aflijning van de gehoorgang bestond uit een meerlagig, gepigmenteerd plavei-epitheel als verderzetting van de huid. Naar mediaal toe werd het epitheel dunner en minder gepigmenteerd. Net onder de basaalmembraan waren er enkele lokale lymfocytinfiltraties te zien. In het rijk doorbloede omgevende weefsel werd bindweefsel aangetroffen dat een kapsel leek te vormen rondom de gehoorgang. Ongeveer halverwege het verloop kon hyalien kraakbeen aangetroffen worden dat prominenter werd naar mediaal toe. Dit kraakbeen vormde een beschermende lagune waarin de gehoorgang was ingebed (Figuur 5). Over het hele verloop waren er dwarsgestreepte spierbundels en vetweefsel aanwezig die beide in omvang afnamen naar mediaal toe. Meerdere zenuwbundels liepen parallel met de gehoorgang. Verder werden in de onmiddellijke omgeving van de gehoorgang specifieke structuurtjes aangetroffen met een lamellaire opbouw die eenzelfde structurele bouw vertoonden als bij de dwergvinvis (zie verder) (Figuur 6). De structuurtjes hadden een gemiddelde diameter van 90 μ m en waren omringd door een fijne laag bindweefsel. Het mediale einde van de gehoorgang leek te ontbreken.

Dwergvinvis

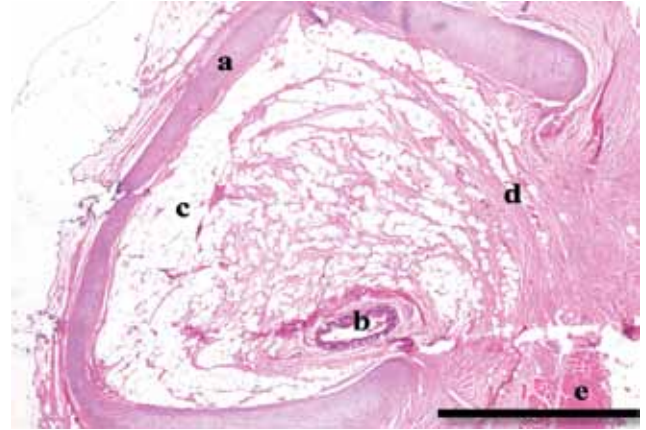
De uitwendige gehooropening was niet zichtbaar of afwezig. De gehoorgang van de dwergvinvis was geoccludeerd tot atretisch ter hoogte van de blubberlaag (Figuur 7). Verder naar mediaal toe verwijdde het lumen geleidelijk. Ongeveer 6 cm onder het huidoppervlak nam de omvang van het lumen snel af tot het opnieuw verdween. Waar aanwezig, werd het lumen afgelijnd door een verderzetting van de huid en was het opgevuld met oorsmeer en afgestorven epitheelcellen (Figuur 8). Er waren meerdere kleine klierpakketjes aanwezig, waarvan de afvoergangen uitliepen in het lumen van de gehoorgang (Figuur 9). De kliertjes toonden zowel apocrien als holocrien secre-



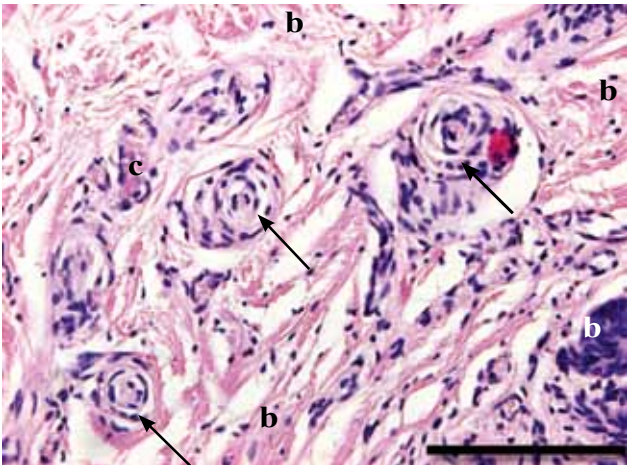
Figuur 3. De dwergvinvis (*Balaenoptera acutorostrata*) spoelde mogelijk nog levend aan te Nieuwpoort op 10 maart 2013 (Foto: KBIN).



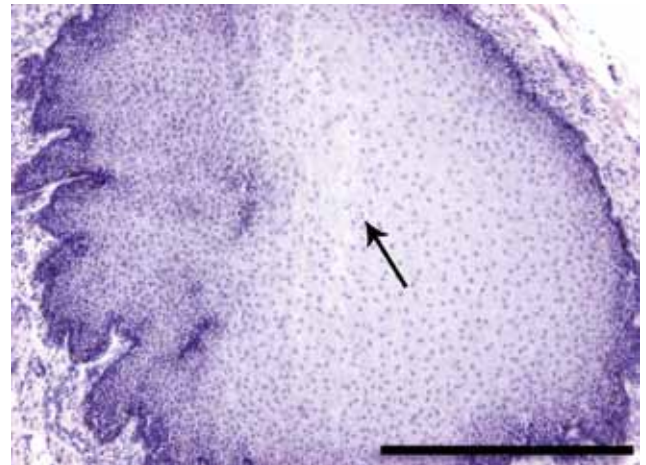
Figuur 4. Histologische dwarsdoorsnede doorheen de gehoorgang van een witsnuitdolfijn (ongeveer 5 cm onder het huidoppervlak) (HE-kleuring). Aanwezigheid van gedessquameerde, verhoornde epitheelcellen (a) met kernen in het lumen van de gehoorgang. De aflijning van de wand (b) is een meerlagig plavei-epitheel dat hier bestaat uit enkele pigmentloze lagen (maatstrep = 200 μ m).



Figuur 5. Histologische dwarsdoorsnede doorheen de gehoorgang van een witsnuitdolfijn (ongeveer 5 cm onder het huidoppervlak) (HE-kleuring). Een wijde halfgesloten kraakbeenboog (a) vormt een lagune waarin de gehoorgang (b) is ingebed in vet- (c) en bindweefsel (d). Er is ook dwarsgestreept spierweefsel (e) aanwezig (maatstrep = 2000 μ m).



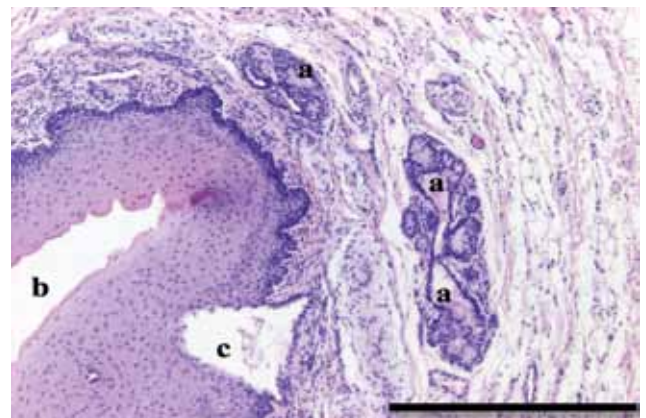
Figuur 6. Histologische detailopname van de nabije omgeving van de gehoorgang van een witsnuitdolfijn (ongeveer 6 cm onder het huidoppervlak) (HE-kleuring). De basale lagen van de wand van de gehoorgang komen nog net in beeld (a). Aanwezigheid van meerdere lamellaire structuurtjes (pijlen). Losmazig bindweefsel (b); bloedvat (c) (maatstrep = 200 μ m).



Figuur 7. Histologische detailopname van een dwarsdoorsnede van de gehoorgang van een dwergvinvis (net mediaal van de blubber) (HE-kleuring). Het lumen is geocludeerd tot atretisch. Centraal in het beeld is nog een minimale restant van het lumen op te merken (pijl). De wand van de gehoorgang bevat pigment en de onderlinge lagen zijn niet te onderscheiden (maatstrep = 200 μ m).



Figuur 8. Histologische dwarsdoorsnede van de gehoorgang van een dwergvinvis (ongeveer 4 cm onder het huidoppervlak) (HE-kleuring). Licht eosinofiele slijten oorsmeer en kernloze afgestorven epitheelcellen in het lumen van de gehoorgang (maatstrep = 500 μ m).



Figuur 9. Histologisch beeld van een dwarsdoorsnede van de gehoorgang en zijn directe omgeving bij een dwergvinvis (ongeveer 6 cm onder het huidoppervlak) (HE-kleuring). Klierpakketjes (a) in de omgeving van de gehoorgang (b) en een klierafvoergang met inhoud (c) die doorheen de wand dringt (maatstrep = 500 μ m).

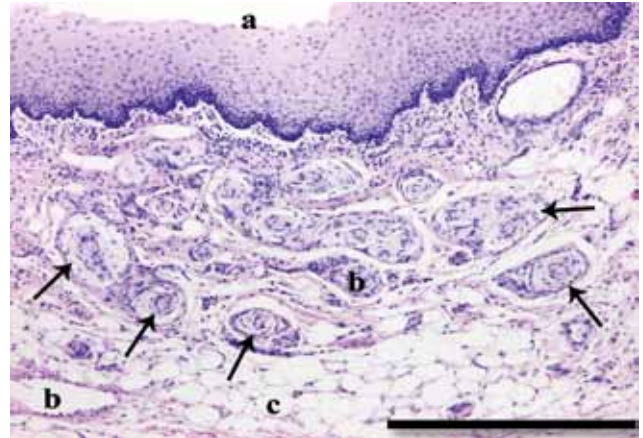
terende cellen, met eromheen myo-epitheliale cellen. Er was een lokale lymfocytinfiltratie net onder de basaalmembraan. Het omgevend weefsel vertoonde zeer gelijkaardige kenmerken als bij de dolfijn, inclusief de aanwezigheid van zenuwen en gelijkaardige structuurtjes met lamellaire opbouw, echter veel hoger in aantal (Figuur 10). Centraal in deze structuurtjes was een kernloze opklaring aanwezig met daaromheen concentrische lagen met kernen (Figuur 11). Bovendien lagen deze zowel solitair als in groepjes van drie tot vijf geclusterd (Figuur 12). De gemiddelde diameter van een dergelijk lamellair structuurtje bedroeg 87 μm . Het mediale einde van de gehoorgang leek te ontbreken.

DISCUSSIE

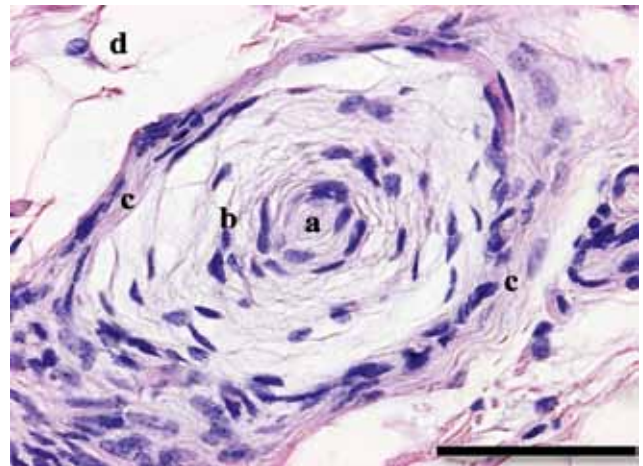
De anatomie van het gehoorapparaat van tandwalvissen is door een beperkt aantal onderzoekers vrij goed beschreven, echter over de specifieke functie van de verschillende onderdelen bestaan nog twijfel en discussie (Dudok van Heel, 1962; Bullock et al., 1968; McCormick et al., 1970; Ketten, 1997, 1998, 2000; Popov en Supin, 1990; Hemilä et al., 2010). Het gehoorapparaat van baleinwalvissen is veel minder onderzocht en laat dan ook meer vragen onbeantwoord (Ketten, 1992). In dit onderzoek komen de morfologische bevindingen van de uitwendige gehoorgang van zowel de witsnuitdolfijn als van de dwergvinvis grotendeels overeen met de literatuurbevindingen. Echter, de resultaten zijn slechts preliminair omwille van het beperkt aantal stalen, de moeilijkheid om de gehoorgang volledig vrij te prepareren zonder het weefsel te schaden en omwille van het postmortaal verval van het weefsel van de witsnuitdolfijn.

Zowel bij tand- als baleinwalvissen worden de lokalisatie en grootte van de uitwendige gehooringopening zelden beschreven (Yamato et al., 2012). Men zou deze gehooringopening bij een strandings makkelijk kunnen fotograferen en opmeten, wat zou helpen om de anatomische database uit te breiden en verschillen tussen de soorten te documenteren.

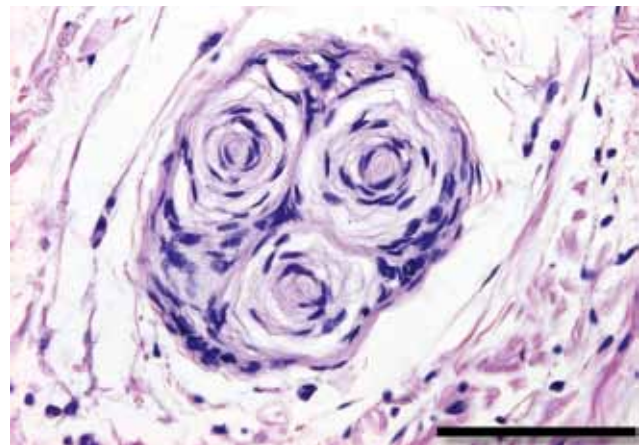
Bij de witsnuitdolfijn vertoonde de gehooring een sigmoïd verloop en was het lumen continu aanwezig, wat overeenkomt met de literatuurbevindingen (Fraser en Purves, 1960; Ketten, 2000). Bij de dwergvinvis was de gehooring afwezig net mediaal van de blubberlaag, maar ook dieper mediaal verdween het lumen opnieuw. Die eerste bevinding komt overeen met de literatuur (Reysenbach de Haan, 1956). Dat het lumen ook verder mediaal afwezig is, werd volgens de auteurs van de huidige studie nog niet beschreven, al kan men niet uitsluiten dat deze observatie een onderdeel van de 'glove finger' zou kunnen zijn. Anderzijds zou het kunnen dat de gehooring bij dit onvolwassen dier nog verder diende te ontwikkelen, of dat dit een van de vele onbeschreven verschillen tussen de soorten betreft.



Figuur 10. Histologische detailopname van de nabije omgeving van de gehooring van een dwergvinvis (ongeveer 6 cm onder het huidoppervlak) (HE-kleuring). Aanwezigheid van meerdere solitaire en gegroepeerde lamellaire structuurtjes (pijlen) in de directe omgeving van de gehooring (a). Bloedvat (b); vetcellen (c) (maatstrep = 500 μm).



Figuur 11. Histologische detailopname (HE-kleuring) van een lamellair structuurtje in de omgeving van de gehooring van een dwergvinvis. Het centrale deel (a) bevat geen kernen en is omringd door een fijne lichtroze laag. Daaromheen zijn er concentrische lamellen (b) met kernen. Het geheel is omgeven door een dunne bindweefsellaag (c). Vetcellen (d) (maatstrep = 100 μm).



Figuur 12. Histologische detailopname (HE-kleuring) van drie gegroepeerde lamellaire structuurtjes in de omgeving van de gehooring van een dwergvinvis (maatstrep = 100 μm).

De diameter van de gehoorgang was bij beide soorten zeer klein in vergelijking met andere zoogdieren. Het is beschreven dat in het lumen oorsmeer en afgestorven epitheelcellen aanwezig zijn (Reysenbach de Haan, 1960). De bevindingen bij de dwergvinvis kwamen hiermee overeen, maar de witsnuitdolfijn vertoonde geen oorsmeer. Dit kan een artefact zijn door de manipulatie van het broze weefsel. Doordat er een verbinding is met de buitenwereld, wordt de gehoorgang bij dolfinen opgevuld met zeewater, wat ook de afwezigheid van oorsmeer kan verklaren. Daar waar de witsnuitdolfijn twee lokale klierpakketten bezit, die in het voorliggend geval echter moeilijk te beoordelen waren wegens postmortaal verval, had de dwergvinvis meerdere kleine klierpakketjes, verspreid over een grotere afstand. Hoe deze klieren er uitzien bij zeezoogdieren is niet beschreven. Deze klieren produceren oorsmeer en bij baleinwalvissen vormen ze de oorplug die mediaal aansluit op de 'glove finger' (Reysenbach de Haan, 1960). Geen van beide structuren kon waargenomen worden in dit onderzoek. De primaire functie van oorsmeer is de afvoer van afgestorven epitheelcellen naar de buitenwereld (Guest, 2004). Deze functie is verloren gegaan bij baleinwalvissen, aangezien er geen uitwendige opening is. Of oorsmeer bij deze dieren een andere (akoestische) functie heeft aangenomen, dan wel een niet-functioneel restant is, is niet bekend (Popov en Supin, 1990).

De aflijning van de gehoorgang bestond bij beide dieren uit een verderzetting van de gepigmenteerde huid die dunner werd naar mediaal toe. Dit komt overeen met de algemene beschrijvingen (Reysenbach de Haan, 1956). Bij beide dieren werden echter enkele lokale lymfocytinfiltraties net onder de basaalmembraan vastgesteld. Aangezien er geen andere indicaties waren voor ontsteking, moet men er rekening mee houden dat deze misschien een andere rol spelen bij walvisachtigen, mogelijk als onderdeel van het immuunsysteem. Men mag echter geen conclusies trekken uit deze interpretatie, gezien de aanwezigheid van postmortaal verval, zeker in het geval van de witsnuitdolfijn.

Het omgevende weefsel was bij beide dieren opvallend goed doorbloed. Er was een duidelijke omkapseling van gehoorgang met vet- en bindweefsel. Bij beide dieren, maar meer uitgesproken bij de tandwalvis, was kraakbeen aanwezig, wat een soort lagune vormde omheen de gehoorgang. Dit kraakbeen is ook in de literatuur beschreven (Reysenbach de Haan, 1960). De hoeveelheid bindweefsel nam toe naar mediaal, terwijl het spierweefsel afnam (Reysenbach de Haan, 1960; Fraser en Purves, 1960). Dit spierweefsel leek geen aanhechting te vertonen met het kraakbeen, wat in de literatuur wel wordt beschreven (Fraser en Purves, 1960), maar deze aanhechting kan gemist zijn met de gebruikte onderzoekstechnieken. Er wordt gespeculeerd dat deze spiertjes een akoestische functie zouden hebben (Fraser en Purves, 1960).

Het is opvallend hoezeer het omgevende weefsel bij beide dieren bezenuwd was. Er waren veel zenuwen aanwezig die parallel liepen met de gehoorgang en die niet afweken in richting met de perifere spierbundels. Hierdoor is een afferente (sensibele) of gemengde functie meer waarschijnlijk. Bij beide dieren waren er meerdere structuurtjes aanwezig met een typische lamellaire opbouw. Deze bevonden zich in de onmiddellijke omgeving van de gehoorgang en waren duidelijk meer aanwezig bij de dwergvinvis dan bij de witsnuitdolfijn. De structuurtjes vertoonden grote gelijkenis met lichaampjes van Vater-Pacini (ook bekend als lamellaire lichaampjes). Echter, het grote verschil is dat lamellaire lichaampjes tot enkele millimeter groot kunnen zijn, terwijl de structuurtjes in dit onderzoek gemiddeld kleiner waren dan 100 µm. Bovendien kan niet definitief bevestigd worden dat die structuurtjes wel degelijk mechanoreceptoren zijn; hiervoor zijn bijkomende studies aangewezen.

Er is in de literatuur geen beschrijving van gelijkwaardige structuurtjes in het uitwendig oor van walvisachtigen. Ze worden wel vermeld in het gehoorkanaal van andere zoogdieren, zoals de mens en de rat, maar hun functie is ook daar niet bekend (Folan-curran et al., 1994; Chartrand, 2005).

Speculaties en hypothesen

Hoewel meerdere auteurs de functionaliteit van de uitwendige gehoorgang afwijzen, is hierover geen eenduidigheid (Popov en Supin, 1990; Ketten, 2000; Ridgway, 2000; Hemilä et al., 2010). De goede doorbloeding, grote spierbundels, actieve klieren, actieve bezenuwing en de mogelijke aanwezigheid van mechanoreceptoren duiden op enige functionaliteit, maar of het een akoestische functie betreft, kan men aan de hand van deze preliminaire resultaten niet aantonen.

Indien men ervan uitgaat dat de waargenomen lamellaire structuren wel degelijk mechanoreceptoren zijn, kan men speculeren over hun functie. Zo zouden ze een rol kunnen spelen in de waarneming van druk. Bijgevolg zou de diameter van het lumen actief kunnen worden aangepast met behulp van de spiertjes in de omgeving van het kanaal. Anderzijds zouden ze mogelijk de algemene sensitiviteit van het gehoorapparaat kunnen aanpassen aan de extreme drukveranderingen die zich voordoen bij het duiken.

Het koppelen van functionaliteit aan een anatomische bevinding bij een beperkt aantal stalen moet met enige omzichtigheid gepaard gaan. Verder onderzoek naar de uitwendige gehoorgang en meer bepaald deze potentiële mechanoreceptoren bij meerdere walvissoorten en andere zeezoogdieren is dan ook aangewezen om een beter inzicht te verkrijgen in de algemene werking van het gehoorapparaat.

DANKWOORD

De auteurs wensen dr. Thierry Jauniaux (Vakgroep Morfologie en Pathologie, Faculteit Diergeneeskunde, ULg) te bedanken voor de praktische bijdrage tot dit onderzoek en Bart de Pauw (Vakgroep Morfologie, Faculteit Diergeneeskunde, UGent) voor de laboassistentie.

REFERENTIES

- Bailey H., Senior B., Simmons D., Rusin J., Picken G., Thompson P.M. (2010). Assessing underwater noise levels during pile-driving at an offshore windfarm and its potential effects on marine mammals. *Marine Pollution Bulletin* 60, 888–897.
- Barroso C., Cranford T.W., Berta A. (2012). Shape analysis of odontocete mandibles: functional and evolutionary implications. *Journal of Morphology* 273, 1021–1030.
- Chartrand M.S. (2005). Identifying “neuro-reflexes” of the external ear canal. <http://www.audiologyonline.com/articles/identifying-neuro-reflexes-external-ear-1030> (geconsulteerd op 21 maart 2014).
- Cranford T.W., Krysl P., Hildebrand J.A. (2008). Acoustic pathways revealed: simulated sound transmission and reception in Cuvier’s beaked whale (*Ziphius cavirostris*). *Bioinspiration en Biomimetics* 3, 10.
- Cox T.M., Ragen T.J., Read A.J., Vos E., Baird R.W., Balcomb K., Barlow J., Caldwell J., Cranford T., Crum L., D’Amico A., D’Spain G., Fernández A., Finneran J., Gentry R., Gerth W., Gulland F., Hildebrand J., Houser D., Hullar T., Jepson P.D., Ketten D., MacLeod C.D., Miller P., Moore S., Mountain D.C., Palka D., Ponganis P., Rommel S., Rowles S., Taylor B., Tyack P., Wartzok D., Gisiner R., Mead J., Benner L. (2006). Understanding the impacts of anthropogenic sound on beaked whales. *Journal of Cetacean Research and Management* 7(3), 177–187.
- Dellmann H.D., Brown E.M. (1981). *Textbook of Veterinary Histology*. Tweede editie, Philadelphia, p. 128–436.
- Doom M., Cornillie P., Gielen I., Haelters J. (2013). De invloed van geluidspollutie op zeezoogdieren. *Vlaams Diergeneeskundig Tijdschrift* 82, 265–272.
- Dyndo M. (2014). Impact assessments for specific anthropogenic activities: shipping noise. *Introducing Noise to the Marine Environment: What are the Requirements for an Impact Assessment for Marine Mammals?* ECS/ASCOBANS/ACCOBAMS Workshop, Luik, 6 april 2014.
- Fleischer G. (1978). Evolutionary principles of the mammalian middle ear. *Advances in Anatomy, Embryology and Cell Biology* 55, 1–70.
- Folan-curran J., Hickey K., Monkhouse W.S. (1994). Innervation of the rat external auditory meatus: a retrograde tracing study. *Somatosensory en Motor Research* 11, 65–68.
- Frantzis A. (1998). Does acoustic testing strand whales? *Nature* 392, 29–30.
- Fraser F.C., Purves P.E. (1960). Anatomy and function of the cetacean ear. In: *Proceedings of the Royal Society B* 152, 62–77.
- Gentry R. (2014). Impact Assessments for Specific Anthropogenic Activities: Seismic. Voordracht: *Introducing Noise to the Marine Environment: What are the Requirements for an Impact Assessment for Marine Mammals?* ECS/ASCOBANS/ACCOBAMS Workshop, Luik, 6 april 2014.
- Guest J.F., Greener M.J., Robinson A.C., Smith A.F. (2004). Impacted cerumen: composition, production, epidemiology and management. *The Quarterly Journal of Medicine Association of Physicians of Great Britain and Ireland* 97, 477–488.
- Haelters J., Van Roy W., Vigin L., Degraer S. (2012). The effect of pile driving on harbour porpoises in Belgian waters. In: Degraer S., Brabant R., Rumes B. (editors). *Offshore Wind Farms in the Belgian Part of the North Sea, Heading for an Understanding of Environmental Impacts*. Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Management Unit of the North Sea Mathematical Models, Marine Ecosystem Management Unit. pp. 127–143.
- Harland E.J. (2003). Introduction to active sonar. In: Evans P.G.H. en Miller L.A. (editors). In: *Proceedings of the Workshop on Active Sonar and Cetaceans*. 17th European Cetacean Society Conference, Las Palmas, Gran Canaria, 2003, pp. 4–7.
- Hemilä S., Nummela S., Reuter T. (2010). Anatomy and physics of the exceptional sensitivity of dolphin hearing (*Odontoceti: Cetacea*). *Journal of Comparative Physiology A* 196, 165–179.
- Horowitz C., Jasny M. (2007). Precautionary management of noise: lessons from the u.s. marine mammal protection act. *Journal of International Wildlife Law en Policy* 10, 225–232.
- Jasny M., Reynolds J., Horowitz C., Wetzler A. (2005). *Sounding the Depths II: The Rising Toll of Sonar, Shipping and Industrial Ocean Noise on Marine Life*, pp. 1–63.
- Jepson P.D., Arbelo M., Deaville R., Patterson I.A.P., Castro P., Bakers J.R., Degollada E., Ross H.M., Herræz P., Pocknell A.M., Rodríguez F., Howiell F.E., Espinosa A., Reid R.J., Jaber J.R., Martin V., Cunningham A.A., Fernández A. (2003). Gas-bubble lesions in stranded cetaceans. *Nature* 425, 575–576.
- Kern A., Seidel K., Oelschläger H.H.A. (2009). The central vestibular complex in dolphins and humans: functional implications of Deiters’ nucleus. *Brain, Behavior and Evolution* 73, 102–110.
- Ketten D.R., Wartzok D. (1990). Three-dimensional reconstructions of the dolphin ear. In: Thomas J., Kastelein R. (editors). *Sensory Abilities of Cetaceans*. New York, pp. 81–105.
- Ketten D.R. (1992). The marine mammal ear: specializations for aquatic audition and echolocation. In: Webster D.B., Fay R.R., Popper A.N. (editors). *The Evolutionary Biology of Hearing*. Springer-Verlag, pp. 717–750.
- Ketten D.R. (1993). The cetacean ear: form, frequency and evolution. PhD Dissertation. In: Thomas J., Kastelein R., Supin A. (editors). *Marine Mammal Sensory Systems*. Plenum Press, New York, pp. 77–95.
- Ketten D.R. (1997). Structure and function in whale ears. *The International Journal of Animal Sound and its Recording* 8, 103–135.
- Ketten D.R. (1998). *Marine Mammal Auditory Systems: a Summary of Audiometric and Marine Mammal Anatomical Data and its Implications for Underwater Acoustic Impacts*. Boston, 75pp.
- Ketten D.R. (2000). Cetacean ears. In: Au W.W.L., Popper A.N., Fay R.R. (editors). *Hearing by Whales and Dol-*

- phins. SHAR Series for Auditory Research, Springer-Verlag, New York, pp. 43-108
- Ketten D.R., Rowles T., Cramer S., O'Malley J., Arruda J., Evans P.G.H. (2004). Cranial trauma in beaked whales. In: *Proceedings of the Workshop on Active Sonar and Cetaceans 42* (Special Issue), 21-27.
- McCormick J.G., Wever E.G., Palin J., Ridgway S.H. (1970). Sound conduction in the dolphin ear. Abstract in *Journal of the Acoustical Society of America* 48, 1418.
- Norris K.S. (1968). The evolution of acoustic mechanisms in odontocete cetaceans. In: Drake E.T. (editor). *Evolution and Environment*. Yale University Press; New Haven. pp. 297- 324.
- Nummela S., Wägar T., Hemilä S., Reuter T. (1999a). Scaling of the cetacean middle ear. *Hearing Research* 133, 71-81.
- Nummela S., Wägar T., Hemilä S., Reuter T. (1999b). The anatomy of the killer whale middle ear (*Orcinus Orca*). *Hearing Research* 133, 61-70.
- Nummela S., Thewissen J.G.M., Bajpai S., Hussain T., Kumar K. (2007). Sound transmission in archaic and modern whales: anatomical adaptations for underwater hearing. *The Anatomical Record* 290, 716-733.
- Pabst D.A., Rommel S.A., McLennan W.A. (1999). The functional morphology of marine mammals. In: Reynolds J.E., Rommel S.A. (editors). *Biology of Marine Mammals*. Washington, pp. 15-72.
- Popov V.V., Supin A.Y. (1990). Localization of the acoustic window at the dolphin's head. In: Thomas J.A. en Kastelein R.A. (Editors). *Sensory Abilities of Cetaceans: Laboratory and Field Evidence*. New York, pp. 417-426.
- Reysenbach de Haan F.W. (1956). De Ceti Auditu (Hearing in Whales), *Acta Oto- laryngologica: Supplementum*, 134, 1-114.
- Reysenbach de Haan F.W. (1960). Some aspects of mammalian hearing under water. In: *Proceedings of the Royal Society*, Londen, 152, 54-62.
- Ridgway S.H. (2000). The auditory central nervous system of dolphins. In: Au W.W.L., Popper A.N., Fay R.R. (Editors). *Hearing by Whales and Dolphins*. New York, pp. 273-293.
- Rolland R.M., Parks S.E., Hunt K.E., Castellote M., Corkeron P.J., Nowacek D.P., Wasser S.K. en Kraus S.D. (2012). Evidence that ship noise increases stress in right whales. In: *Proceedings of the Royal Society of Biological Sciences* 279, 2363-2368.
- Rommel S.A., Costidis A.M., Fernández A., Jepson P.D., Pabsta D.A., McLellana W.A., Houser D.S., Cranford T.W., Vanheldena A.L., Allen D.M., Barroso N.B. (2006). Elements of beaked whale anatomy and diving physiology and some hypothetical causes of sonar-related stranding. *Journal of Cetacean Research and Management* 7(3), 189-209.
- Sassu R., Cozzi B. (2007). The external and middle ear of the striped dolphin (*Stenella coeruleoalba*). *Anatomia, Histologia, Embryologia* 36, 197-201.
- Spearman R.I.C. (1992). The Epidermal Stratum Corneum of the Whale. *Journal of Anatomy* 113(3), 373-381.
- Southall B.L., Bowles A.E., Ellison W.T., Finneran J.J., Gentry R.L., Greene Jr. C.R., Kastak D., Ketten D.R., Miller J.H., Nachtigall P.E., Richardson W.J., Thomas J.A., Tyack P.L. (2007). Marine mammal noise exposure criteria: initial scientific recommendations. *Aquatic Mammals* 33, 415-481.
- Spoor F., Bajpai S., Hussain S.T., Kumar K., Thewissen J.G.M. (2002). Vestibular evidence for the evolution of aquatic behaviour in early cetaceans. *Nature* 417, 163-166.
- Taylor B., Barlow J., Pitman R., Balance L., Klinger T., DeMaster D., Hildebrand J., Urban J., Palacios D., Mead J.G. (2004). A call for research to assess risk of acoustic impact on beaked whale populations. *56th Meeting of the International Whaling Commission*. 29 June–10 July 2004, Sorrento, Italy, SC46/E36.
- Thewissen J.G.M., Cooper L.N., George J.C., Bajpai S. (2009). From Land to Water: the Origin of Whales, Dolphins, and Porpoises. *Evolution: Education and Outreach* 2, 272-288.
- Trumble S.J., Robinson E.M., Berman-Kowalewski M., Potter C.W., Usenko S. (2013). Blue whale earplug reveals lifetime contaminant exposure and hormone profiles. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110, 16922-16926.
- Tyack P. (2014). Impact assessments for specific anthropogenic activities: pile driving. *Introducing noise to the marine environment: what are the requirements for an impact assessment for marine mammals?* ECS/ASCOBANS/ACCOBAMS Workshop, Liège, 6 april 2014.
- Varanasi U. en Malins D.G. (1971). Unique lipids of the porpoise (*Tursiops gilli*): Differences in triacyl glycerols and wax esters of acoustic (mandibular canal and melon) and blubber tissues. *Biochemica et Biophysica Acta* 231, 415.
- Vogel S., Wainwright S.A. (1969). *A Functional Bestiary*. Reading, Massachusetts. Adisson-Wesley, pp. 106.
- Wever E.G., McCormick J.G., Palin J., Ridgway S.H. (1971a). The Cochlea of the Dolphin, *Tursiops truncatus*: General Morphology. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 68, 2381-2385.
- Wever E.G., McCormick J.G., Palin J., Ridgway S.H. (1971b). The cochlea of the dolphin, *Tursiops truncatus*: The basilar membrane. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 68, 2706-2711.
- Wever E.G., McCormick J.G., Palin J., Ridgway S.H. (1971c). The cochlea of the dolphin, *Tursiops truncatus*: hair cells and ganglion cells. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 68, 2908-2912.
- Yamato M., Ketten D.R., Arruda J., Cramer S., Moore K. (2012). The auditory anatomy of the minke whale (*Balaenoptera acutorostrata*): a potential fatty sound reception pathway in a baleen whale. *The Anatomical Record* 295, 991-998.