

Horen van waterdieren ¹

Dr. Nico A.M. Schellart ²

Inleiding

Voor veel waterdieren is het gehoor bij uitstek het zintuig om te communiceren. Immers, vanwege de beperking van de zichtafstand onder water (OW,) bijv. in troebel water, kan vaak voor de lange afstand geen beroep gedaan worden op het visuele systeem. Dit blijkt uit het functionele werkingsgebied van de 3 zintuigen van bijv vissen. (Fig. 1). Het is dan wel van belang om te beschikken over een goed gehoorsysteem en zo mogelijk een systeem om geluid te produceren. Behalve voor communicatie, meestal tussen soortgenoten, is het auditieve systeem ook van belang om zoveel mogelijk informatie, zowel van korte als lange afstand te verkrijgen om adequaat op de omgeving in te spelen.

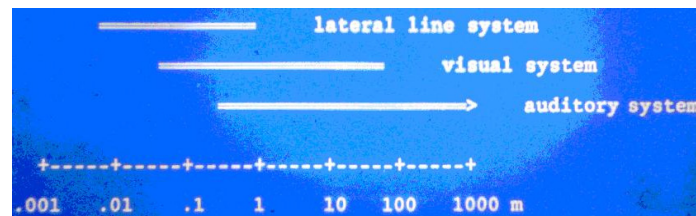


Fig. 1 Werkingsgebied van de drie zintuigsystemen van vissen.

Om het horen OW van vertebraten te begrijpen is het nodig eerst iets te weten van geluid en akoestiek boven en onder water. Dit wordt in Geluid, boven en onder water behandeld.

Comparative aspects

Fig. 2 shows the frequency range of some important taxa of vertebrates. Human is a good auditory species with a range of nearly 3 log units, definitely more than the other groups shown. However, some dolphins cover nearly 4 log unit.

Fig. 3 gives the audiograms (mostly pure tone thresholds) of fish, amphibian together with reptiles, birds and mammals. Also shown are the frequency with the highest sensitivity (best frequency) and the related best threshold presented as histograms of occurrence. The low best frequencies of the coldblooded animals, in comparison with birds is given by their lower body temperature, which restricts the extent of time resolution. It is also related to the fact that in water high frequency sounds cannot be produced in a simple way.

¹ De doelgroep van onderstaand stukje zijn artsen, medisch biologen, para-medici, duikinstructeurs en MadB-ers.

² Medisch fysicus, Biomedical Engineering and Physics (Afd. Biomedische Techniek en Fysica), Academisch Medisch Centrum, bij de Universiteit van Amsterdam, Postbus 22660, 1100 DD Amsterdam.

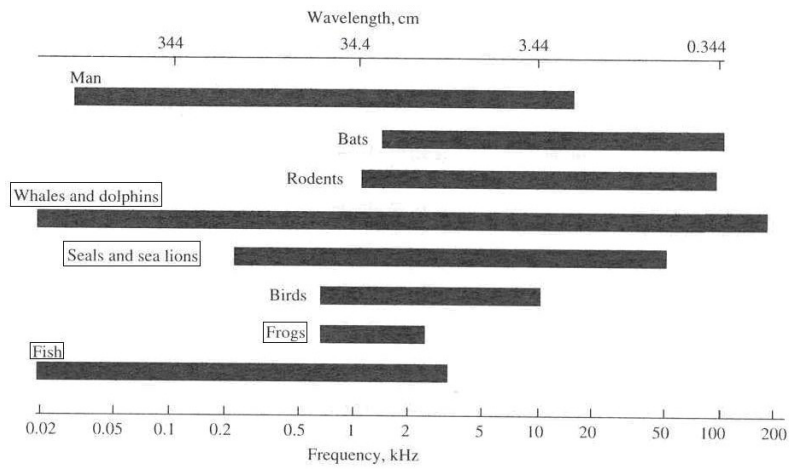


Fig. 2 Frequency range of the auditory system of various groups of vertebrates. Aquatic species are presented in boxes.

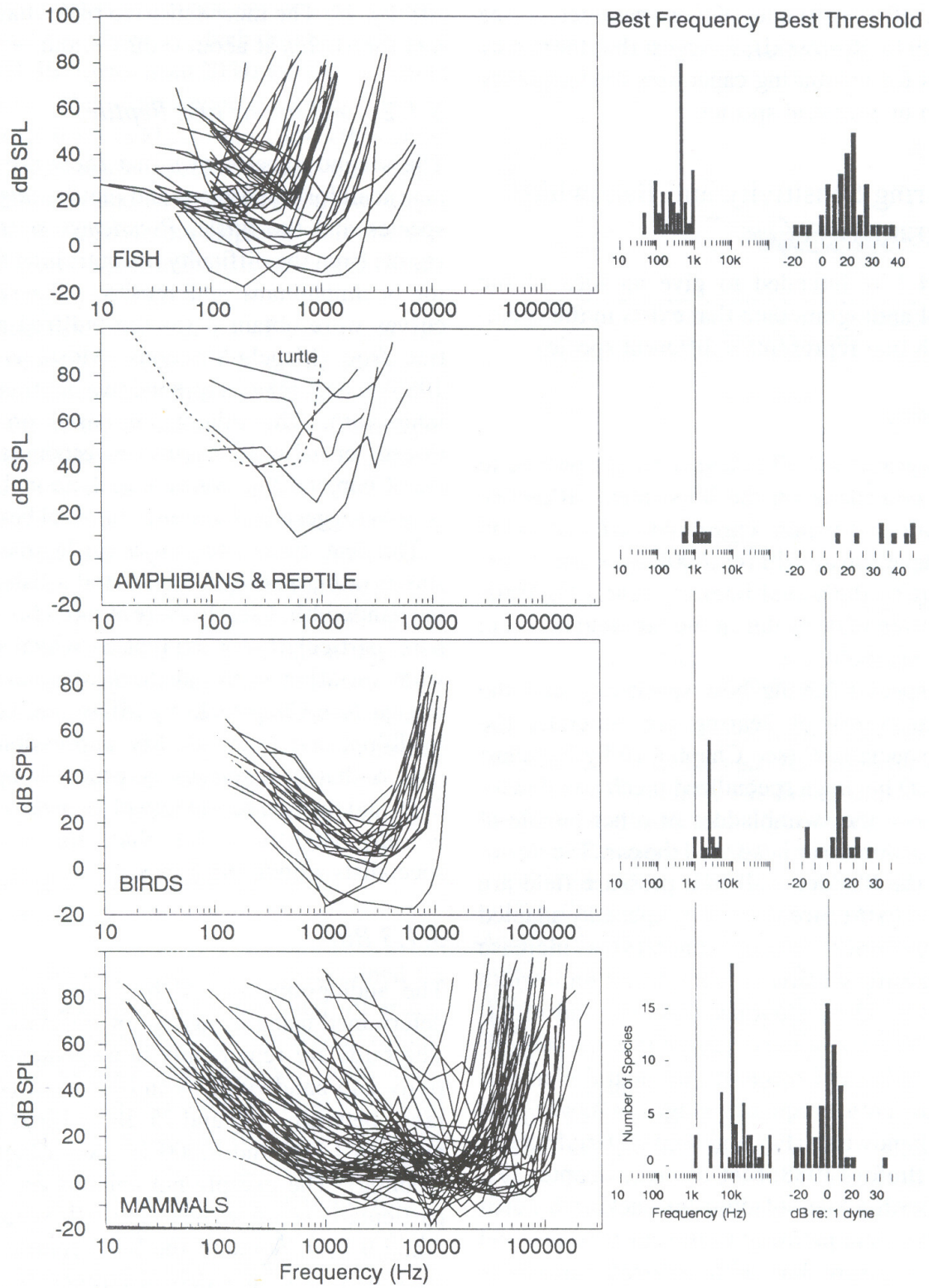


Fig. 3 Audiograms of diverse vertebrates the frequency with histograms of occurrence of the highest sensitivity (best frequency) and the related best threshold. (From Fay, 1992.)

Many mammals have higher best frequencies than birds. This is related to the outer hair cell function of mammals, which is explained in "Physics of the human hearing organ". For the same reason mammalian best thresholds are lower.

De diverse diergroepen, waarbij we ons beperken tot Vertebraten hebben verschillende aanpassingen voor het onder water horen. Vissen en zoogdieren zijn als aquatisch soorten het meest vertegenwoordigd, de reden om ons tot deze dieren te beperken.

Het horen van vissen wordt uitgebreid behandeld in "The auditory system of fish". Hieronder volgt evenwel een korte behandeling die als inleiding geldt op de genoemde (Engelstalige) bijdrage. Het horen van marine zoogdieren wordt daarna besproken terwijl het humane OW horen apart besproken wordt. Vooruitlopend hierop wordt opgemerkt dat onze auditieve prestaties OW alles bijeen maar matig zijn, maar we zijn er niet voor geschapen. Vissen met zwembalzen, met name karpers brengen het er veel beter af. Karpers kunnen het achtergrondgeluid en bovendien duikers op grote afstand in een rimpelloos meertje prima horen. Kabeljauwen horen langs de kust de achtergrond bij vlakke zee onder de 400 Hz, en laten het in de oceaan dan geheel afweten. De zalm hoort langs de kust de achtergrond alleen bij windkracht 4 en meer. Vergelijkenderwijs doet de mens het nog niet zo slecht.

Vissen

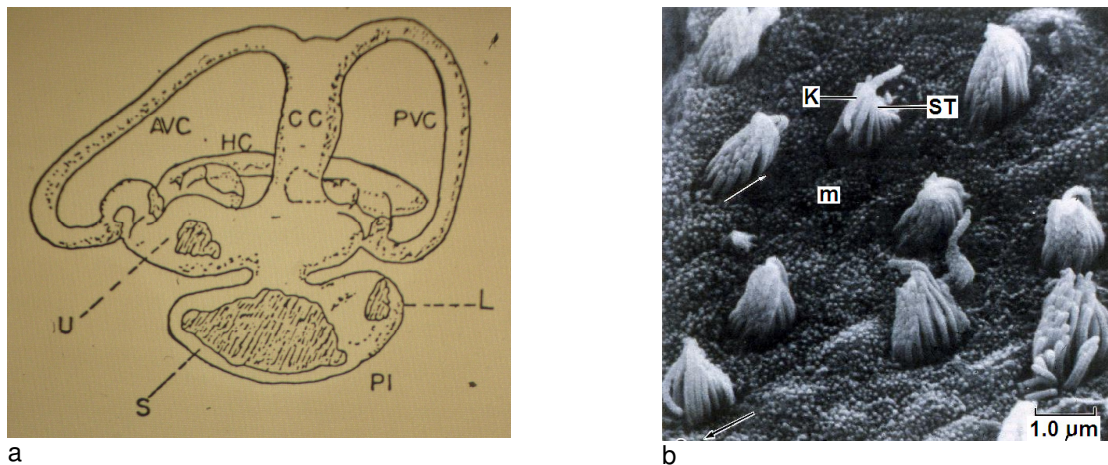


Fig. 4 a Binnenoor van vis met L lagena, S sacculus, U utriculus, Evenwichtsorgaan met HC halfcirkelvormig horizontaal kanaal, AVC halfcirkelvormig anteroventrale kanaal, PVC halfcirkelvormig posterior-ventrale kanaal. b. Haarcelen van de macula van een otolietsysteem. K kinocilium, ST stereocilia, m microvilli. Pijlen geven de richtingsgevoeligheid.

Het gehoororgaan van vissen bestaat uit 3 otoliet systemen, sacculus, utriculus, en lagena (Fig. 4). De 1^{ste} twee komen ook bij zoogdieren voor, als otoconiasystemen, en de laatste heeft zich wellicht ontwikkeld tot de cochlea. De haarcellen van de otoliet systemen, die in soortspecifieke patronen zijn gerangschikt, zijn vanwege hun morfologie richtingsgevoelig. Zij hebben een gevoeligheid die te beschrijven is met een cirkel, zie Fig. 5.

+90

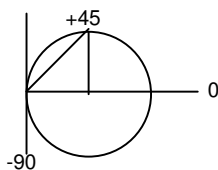


Fig. 5 Grootte van sensorische stimulatie bij zijwaartse uitbuiging van kinocilium waarbij de stereocilia naar het kinocilium toe buigen. Getallen geven de richting (graden) van uitbuiging. Uitbuiging langs de positieve horizontale as geeft maximale stimulatie. Onder hoeken van $+90^\circ$ en meer en van -90° en

minder is er geen stimulatie. Uitbuigen onder $+45^\circ$ is een half-effectief (de projectie van de schuine lijn op de x-as).

De drie otoliet systemen hebben primair een auditive functie, maar ze werken ook voor het detecteren van versnelling (bijv. voor auto-acceleratie). Bij meerdere soorten is het waarnemen van infrasound ook frequenties ook mogelijk. Daarnaast is er een labyrint wat in principe niet anders is dan dat van zoogdieren.

De werking van de otoliet systemen is als volgt. De haarcel macula, die vrijwel een soortelijke dichtheid van water heeft, trilt net als het hele vissenlichaam mee met de deeltjesverplaatsing van het onderwater geluid zoals geïllustreerd in Fig. 6a (zie voor deeltjesverplaatsing Geluid, boven en onder water). De otoliet met zijn veel zwaardere soortelijke massa trilt, afhankelijk van de frequentie helemaal niet of veel minder (en blijft in het laatste geval ook achter in fase). Hierdoor buigen de haren van de haarcellen uit, want de haren zitten verkleefd aan de otoliet. De stimulatie door de deeltjesverplaatsing is de zgn. *directe stimulatie*. De haarcellen die hun richtingsgevoeligheid in de richting van de geluidsbron hebben worden maximaal gestimuleerd en de groep met de gevoeligheid tegengesteld eveneens (maar met een temporeel faseverschil van 180°).

De meeste beenvissen hebben een zwemblaas. Als deze zich in een geluidsveld bevindt gaat de zwemblaas resoneren (dit is inkrimpen en uitzetten) met de frequentie van het geluid (fig. 6b). De beweging van de zwemblaaswand wordt door het vissenlichaam als deeltjesverplaatsingsgolf voortgeleid naar de otoliet systemen. Deze *indirecte stimulatie* komt altijd uit dezelfde richting, nml. vanuit de apex van de zwemblaas. Zwemblaas-vissen hebben dus altijd een directe en indirecte auditive stimulatie. Kraakbeenvissen (haaien, roggen) en tonijnachtigen en platvissen hebben geen zwemblaas en kennen derhalve alleen de directe stimulatie.

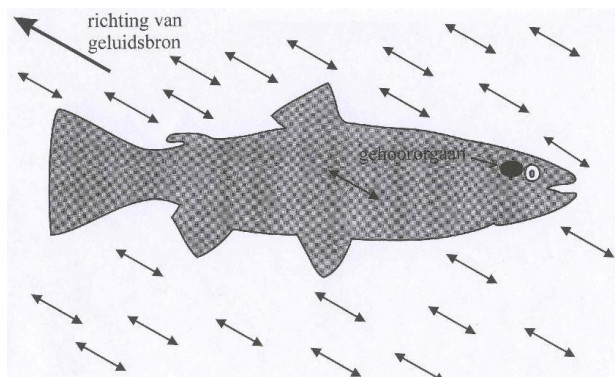


Fig. 6a. Principe van directe stimulatie van otoliet systeem

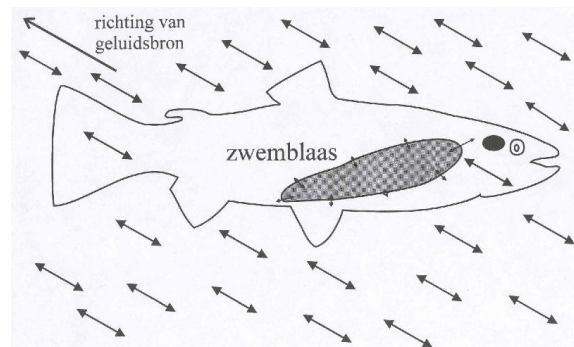


Fig. 6b Principe van indirecte stimulatie van otoliet systeem

De rol van de zwemblaas voor het horen is een belangrijke adaptatie, vooral in het zgn. farfield (zie Geluid boven en onder water) waar de druk/deeltjesverplaatsing verhouding met de frequentie toeneemt. Hierdoor vergroot de zwemblaas het auditive werkingsgebied in het partiële en in het frequentie domein en de Weberse botjes (zie The auditory system of fish), zo aanwezig, doen dit nog een extra. Deze vissen presteren auditief niet minder dan de gemiddelde landvertebraat.

Aquatische zoogdieren

De aquatische zoogdieren worden als volgt ingedeeld:

Cetacea

Odontoceti (dolfijnen, kust-tandwalvissen, witte walvissen, "sperm whale", orca's en de narwal, rivierdolfijnen en nog een paar soorten)

Mysticety (de echte walvissen, zoals de vinvissen, bultrug, Noorse walvis).

Pinnipedia (zeehonden, zeeleeuwen, walrussen)

Sirenia (zeekoeien, de “manatees” (zoet water) en “dugongs” (marien))

Al deze taxonomische groepen hebben auditieve specialisaties. Die van de dolfijnen en walvissen zijn het meest bijzonder en deze zullen daarom behandeld worden.

Dolphins

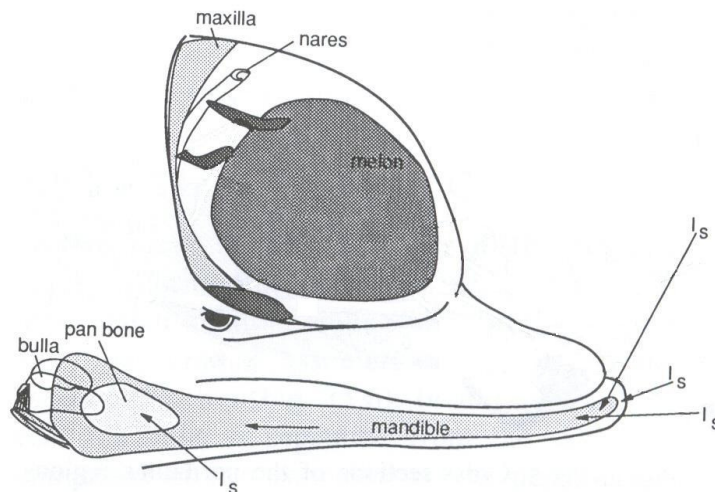


Fig. 7 Incoming sound path of odontocete. Incident sound, echoed by an object enters the lower jaw, which is filled by a waxy tissue. The propagation through the waxy tissue can be considered as wave propagation in fiber optics for frequencies in the echolocation range (100 kHz has a wavelength of about 1.3 cm). (Modified after Ketten, 1992.)

The ear canal of odontocetes is located just behind the eye with a small inconspicuous opening and there is no external pinna. Dolphins have a very well-developed, acute sense of hearing which is only just surpassed by the bats, the most remarkable other mammalian taxon with echolocation. The hearing ranges of odontocetes are from about 75 Hertz to over 150 kHz, with peak sensitivities between 8 and 32 kHz. The hearing range of the harbor porpoise goes up to about 180 kHz. The bottlenose dolphin has best frequencies at 45 and 120 kHz, the first for communication and the second for echolocation. The weight of the tympanic bone plus the ossicles limits the upper hearing frequency.¹ Unlike terrestrial mammals, a dolphin's inner ear is encased in a separate bone, called auditory bulla (ear bone complex), which is connected to the skull with fibrous tissue.²

The perfect uncoupling of the ear bones from the skull obviously was an essential prerequisite for directional hearing, for effective ultrasound orientation and communication, and finally, for the striking development of the dolphin brain.

A fat-filled cavity in the left and right lower jawbone (mandibule) appears to conduct sound incident from

¹ In terrestrial mammals, the high-frequency hearing limit (f_H) is roughly inversely proportional to the cubic root of the mass of the vibrating structures, i.e. $f_H \sim W^{-3}$, where W is the summed mass of malleus and incus. (Does *ossiculoplasty* in humans with super-light materials improve f_H ? See e.g. [Otol Neurotol.](#) 2002;23:836-9).

² In the evolution of the odontocetes the periotic and tympanic were successively uncoupled from the skull and combined to a new morphological and functional unit (tympanoperiotic complex). This uncoupling was mainly achieved by shortening the periotic processes and simultaneously extending the tympanic air sacs. For functional reasons, however, the periotic (posterior process) stayed in immediate contact with the mastoid, the latter remaining in the lateral wall of skull. In advanced marine dolphins, the bony sheaths of the accessory air sacs are largely reduced, presumably because of volume fluctuations in the tympanic cavity during diving.

especially forward directions to the left and right tympanic bulla and to create sharp maxima against the lateral surfaces of each respective bulla. A focal property of the lower jaw pan bones appeared to contribute to the creation of distinct forward receptivity peaks for each ear, a kind of “fast” lens mechanism. This all holds for high frequencies (> 32 kHz) used in echolocation. This theory is based on modeling (Aroyan, 2001). For example, the simulations indicate that as frequency decreases, the directions of peak hearing sensitivity drop down from the forward horizon to point (at 12.5 kHz) in lateral-ventral directions for each ear. It now appears that this frequency dependence is actually supported in principle by recent jaw-phone sensitivity data for a bottlenose dolphin (see Brill RL et al., 2001)³. Based on acoustic brain stem potentials, there appears to be two acoustic receiving areas: near a proximal part of the lower jaw near the head midline (the mandibular acoustic window for frequencies > 32 kHz) and for lower frequencies the best-sensitivity direction was laterally, near the tympanic bulla. Results of experiments with auditory evoked potential thresholds point to the same two windows. These data were interpreted as indicating different axis directions of the two receiving apertures. Modeling of echo discrimination by dolphins makes likely that mechanical and neurological filtering in the peripheral auditory system precedes central nervous system processing of echoes.

For lower frequencies the acoustic window is probably the fatty tissue surrounding the bullae. This window, especially of importance for communication is much broader in horizontal and vertical direction such that directional hearing in many directions is possible. The angle of resolution of directional hearing of the Bottle nose is $8^\circ \pm 2^\circ$ for the level of -3dB and for higher levels about 8° what is similar to that of human in air.

A dolphin's middle ear cavity is filled with a highly vascularized tissue. When a dolphin dives, this tissue helps adjust pressure on the middle ear.

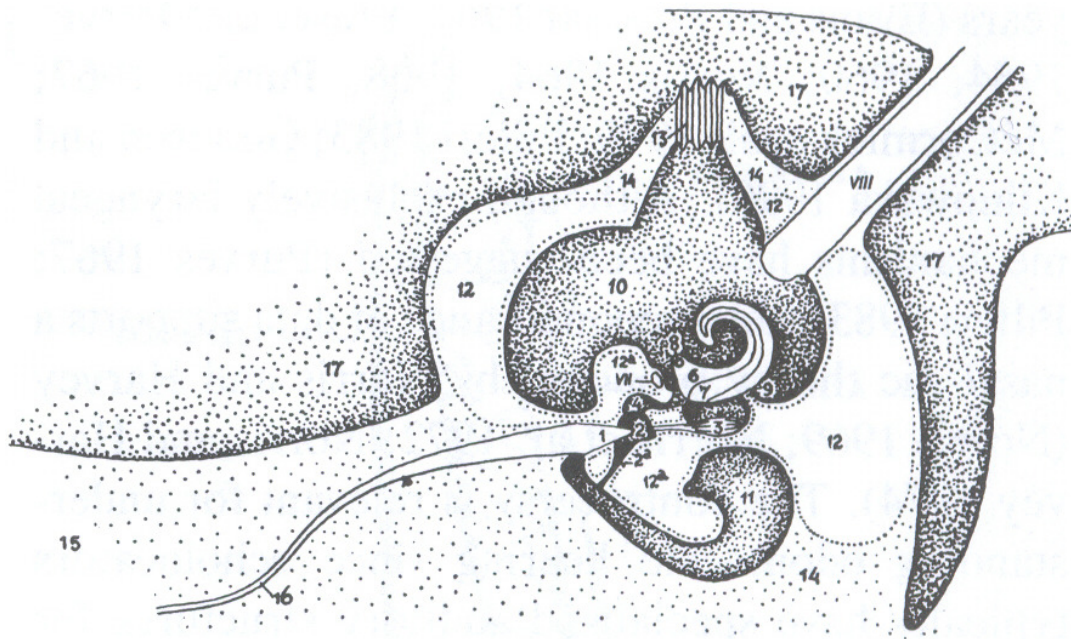


Fig. 8 Cross-sections of the auditory apparatus and the peribullar regions with the relationship of the periotic -tympanic complex to surrounding cranial elements and to the external auditory canal of the

3

Relative hearing thresholds measured with jawphones (small sound projectors attached to the jaw skin) suggest high-frequency sensitivity along the lower jaw with greater sensitivity forward of the panbone area and low-frequency sensitivity in the area of the external auditory meatus, and an asymmetry in sensitivity favoring the left side of the head. (Brill et al. 2002). In owls left-right asymmetry allows good elevation discrimination.

Odontoceti. (1) tympanic conus; (2) malleus; (2a) processus gracilis; (3) tensor tympani; (4) incus; (5) stapes in oval window; (6) scala vestibuli; (7) scala media; (8) vestibule; (9) round window; (10) periotic; (11) tympanic; (12) peribullar sinus; (13) one of five ligamentous bands suspending the periotic in the sinus; (14) peribullar plexus; (15) blubber; (16) external auditory meatus; (17) squamosal and basioccipital; (VII) facial nerve; (VIII) acousto-vestibular nerve. (From Ketten, 1992.)

Fig. 9 shows hearing thresholds for bottlenose dolphins and white whales.

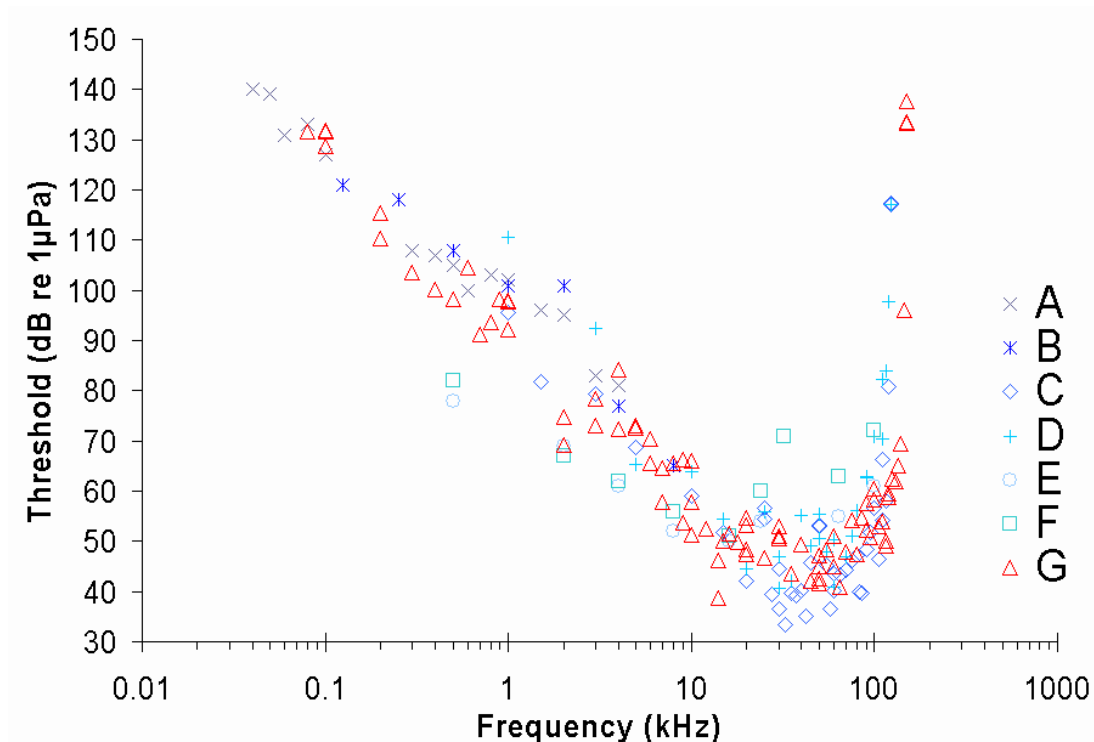


Fig. 9 (A)

White whale from Johnson et al. (1989), (B) White whale from Awbrey et al. (1988), (C)&(D) White whale female and male from White et al. (1978), (E)&(F) White whale female and male from Ridgway et al. (2001), (G) Bottlenose dolphin from Johnson (1967), see <http://onlinezoologists.com/topics/mmsound/heartest/> for the references..

The hearing system of dolphins is characterized by sharp lowering of masked thresholds depending on the noise spectrum (high frequencies). The same effect is shown in man, but not so evidently.⁴

Mysticety

Mysticete ossicles are as dense as those of the odontocetes to resist the enormous pressure changes when diving. However, in contrast to the odontocetes, they are not fused to the bulla. The right whales have also a freely suspended periotympanic complex but lack the specific properties of the odontocete mandible. Basilar membranes are exceptionally wide and thin which is in line with report about well developed infrasound hearing. However, the acoustic path for infrasound, sound and ultrasound is not

⁴ In the bottlenose dolphin the modulation frequency of high frequency amplitude modulated sound was markedly suppressed by addition of another sound with an intensity down to 40 dB lower than that of the amplitude-modulated signal. Only the sustained response to the modulator was suppressed. This effect was called paradoxical lateral suppression. This prevents weak sounds from being masked by stronger ones.

known. Their audiograms range from about 10 Hz to some tens of kHz.

References

- Aroyan JL (2001) Three-dimensional modeling of hearing in *Delphinus delphis*. J. Acoust. Soc. Am. 110, 3305-3318. [Click here to view](http://www2.cruzio.com/~jaroyan/research.html). <http://www2.cruzio.com/~jaroyan/research.html>
- Brill RL, Moore PWB, Helweg DA, Dankiewicz LA (2001) Investigating the Dolphin's Peripheral Hearing System: Acoustic Sensitivity About the Head and Lower Jaw," unpublished data, Space and naval warfare systems center, San Diego). SPAWAR Technical Report No. 1865. <http://www.spawar.navy.mil/sti/publications/pubs/tr/1865/tr1865.pdf>
- Fay RR.Webster DB, Fay RR and Popper AN (eds.), 1992, p 717-750. Springer, New York.
- Ketten DR. The marine mammal ear: specializations for aquatic audition and echolocation. In The evolutionary biology of hearing, Webster DB, Fay RR and Popper AN (eds.), 1992, p 717-750. Springer, New York.
- Popov VV, Supin Y and Klishin OV. Lateral suppression of rhythmic evoked responses in the dolphin's auditory system , [Hearing Research](#) 126,1998,126-134).