

Sinnesökologie
afrikanischer Sandgräber (Bathyergidae)
am Beispiel von Hör- und Geruchssinn

Inauguraldissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
Dr. rer. nat.

Fachbereich
Biologie und Geographie

an der
Universität Duisburg-Essen,
Campus Essen

vorgelegt von

Simone Lange
aus Recklinghausen

September 2005

Die der vorliegenden Arbeit zugrunde liegenden Experimente wurden in der Abteilung für Allgemeine Zoologie der Universität Duisburg-Essen durchgeführt.

1. Gutachter: Prof. Dr. H. Burda

2. Gutachter: Prof. Dr. H. A. Oelschläger

Vorsitzender des Prüfungsausschusses: Prof. Dr. M. Ehrmann

Tag der mündlichen Prüfung: 27.01.2006

VORABVERÖFFENTLICHUNGEN

Teilergebnisse aus den Kapiteln A.3., A.5., A.6. und B.2. wurden in folgenden Beiträgen vorab veröffentlicht:

Wissenschaftliche Publikationen

LANGE S., NEUMANN B., BURDA H. (2004) The smell of carrots: kairomone-guided food location in Zambian mole-rats (*Coetomys anselli*, *C. kafuensis* and their hybrids). *Advances in Ethology* 38, Supplements to Ethology, S. 62.

LANGE S., BURDA H., BENNETT N. C., NĚMEC P. (2005) Middle ear ossicles as a diagnostic trait in African mole-rats (Rodentia: Bathyergidae). In: Huber, Sinclair, Lampe (Hrsg.): *African biodiversity: molecules, organisms, ecosystems. Proceedings of the 5th International Symposium on Tropical Biology, Museum König, Bonn*. Springer Verlag, S. 329-337.

LANGE S., NEUMANN B., HAGEMEYER P., BURDA H. (2005) The smell of carrots: kairomone-guided food location in subterranean Zambian mole-rats (*Cryptomys* spp., Bathyergidae). *Folia Zoologica* 54: 263-268.

LANGE S., BURDA H. (im Druck) Comparative and functional morphology of the middle ear in Zambezian mole-rats (*Coetomys* - *Cryptomys*, Bathyergidae). *Belgian Journal of Zoology*.

Tagungsbeiträge

LANGE S., BURDA H.: Comparative and functional morphology of the middle ear in Zambezian mole-rats (*Cryptomys*, Bathyergidae). *9th International African Small Mammals Symposium, Morogoro (Tansania), 14.-18. 7.2003*. Abstract. S. 45.

LANGE S., BURDA H.: Morphology of the middle ear in cryptic species and its value for diagnosis and eco-functional analysis. The case of *Cryptomys* mole-rats (Bathyergidae, Rodentia). *4th European Congress of Mammalogy, Brünn (Tschechien), 27.7.-1.8.2003*. Abstract, S. 150.

LANGE S., BURDA H., BENNETT N. C., NEMEC P.: The use of middle ear ossicles as a taxonomic tool in African mole-rats. *5th international Symposium on Tropical Biology "African Biodiversity"*, Bonn (Deutschland), 2.-7. 5.2004. Abstract S. 80.

LANGE S., BURDA H.: Can we see what they hear? – Functional morphology of the inner and middle ear in African mole-rats. *9th International Conference „Rodens et spatium“*, Lublin (Polen). 12.-16.7.2004. Abstract S. 4.

LANGE S., NEUMANN B., BURDA H.: Kairomone-guided underground foraging for roots in Zambian mole-rats, *Coetomys* (Bathyergidae). *9th International Conference „Rodens et Spatium“*, Lublin (Polen). 12.-16. 7.2004. Abstract S. 50.

LANGE S.: Sensory ecology of hearing in African mole-rats (Bathyergidae). *Sensory Ecology – an international course for postgraduate students*, Lund (Schweden), 11.-24.10.2004. Abstract.

LANGE S., BURDA H., WEGNER R. E., DAMMANN P., KAWALIKA M.: Acoustics underground: First evidence of the stethoscope effect in burrows of subterranean rodents. *9th International Mammalogical Congress (IMC9)*, Sapporo (Japan), 31.7.-5.8.2005. Abstract S. 227.

LANGE S., BURDA H., WEGNER R. E., DAMMANN P., KAWALIKA M.: Living in a stethoscope: Burrow-acoustics promotes auditory specializations in subterranean rodents/Leben im Stethoskop: Die Gangakustik fördert Spezialisierungen des Gehörs bei subterranean Nagern. *Deutsche Jahrestagung der Gesellschaft für Säugetierkunde*, Essen (Deutschland), 18.-2.9.2005. Sonderheft zum Band 70 von *Mammalian Biology*. Abstract S. 25.

Außerdem wurden die Ergebnisse des Kapitels A.6 zur Publikation bei „Naturwissenschaften“ eingereicht:

LANGE S., BURDA H., WEGNER R. E., DAMMANN P., KAWALIKA M.: Living in a stethoscope: Hearing in subterranean rodents as an adaptation to burrow acoustics.

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG	VI
A. ÖKOLOGIE DES HÖRSINNS	1
1 EINLEITUNG	1
2 METHODEN	4
a. Konservierung	4
b. Mittelohrpräparation und -vermessung	4
c. Innenohr	11
i. Präparation und Vermessung des Corti-Organs	11
ii. Histologische Schnitte der Cochlea	13
d. Gangakustik	16
3 VERGLEICHENDE MORPHOLOGIE DES MITTELOHRS	18
a. Einleitung	18
b. Material und Methoden	19
c. Ergebnisse	19
d. Diskussion	25
i. Material und Methoden	25
ii. Merkmale des Mittelohrs subterranean Nagetiere	28
iii. Die Mittelohrknöchelchen als art-diagnostisches Merkmal	32
iv. Geometrische Morphometrie	36
4 VERGLEICHENDE MORPHOLOGIE DES INNENOHRS	39
a. Einleitung	39
b. Material und Methoden	39
c. Ergebnisse	40
d. Diskussion	60
i. Material und Methoden	60
ii. Vergleich innerhalb der einzelnen Arten	61
iii. Vergleich zwischen den hier untersuchten subterranean Arten	62
iv. Vergleich mit epigäischen Nagetieren	65
5 ÖKO-FUNKTIONELLE MORPHOLOGIE DES INNEN- UND MITTELOHRS DER SAND-GRÄBER	79
a. Einleitung	79
b. Material und Methoden	79
c. Ergebnisse	80
i. Sensitivität des Mittelohrs	80
ii. Frequenzeinstellung (<i>tuning</i>) des Mittelohrs und der Cochlea	82
iii. Tonotopiekarten	84
iv. Schall-Lokalisation	84
v. Morphologie, Funktion und Ökologie	86
d. Diskussion	87
i. Sensitivität des Mittelohrs	88
ii. Frequenzeinstellung (<i>tuning</i>) des Mittelohrs und der Cochlea	91
iii. Tonotopiekarten	94
iv. Übertragung des Haarzellichterverlaufs auf die Tonotopiekarten	96
v. Kleiner Exkurs zu <i>C. anselii</i> : die akustische Fovea	100
vi. Vergleich mit Audiogrammen aus der Literatur	102
vii. Schall-Lokalisation und Hörgrenzen	105
viii. Morphologie, Funktion und Ökologie	111

6	MESSUNG DER SCHALLÜBERTRAGUNG IN NATÜRLICHEN GÄNGEN DER GRAUMULLE	114
a.	Einleitung	114
b.	Material und Methoden	115
c.	Ergebnisse	116
d.	Diskussion	117
i.	Material und Methoden	117
ii.	Frequenz-Selektivität	119
iii.	Stethoskopeffekt	120
	B. ÖKOLOGIE DES GERUCHSSINNS	123
1.	EINLEITUNG	123
2.	KAIROMON-GESTEUERTE NAHRUNGSSUCHE BEI GRAUMULLEN	124
2.1.	Einleitung	124
2.2.	Material und Methoden	125
2.2.1.	Tiere	125
2.2.2.	Design des Experiments	126
2.2.3.	Ethische Anmerkungen	129
2.2.4.	Datenanalysen und Statistik	130
2.3.	Ergebnisse	130
2.4.	Diskussion	134
3.	CHEMISCH-ANALYTISCHE PILOTSTUDIEN AN KAROTTE UND KAROTTENWASSER MITTELS GC-MS	138
	C. ZUSAMMENFASSUNG	140
	D. LITERATURVERZEICHNIS	142
	E. ANHÄNGE	157
1.	ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS	157
2.	ABBILDUNGSVERZEICHNIS	159
3.	TABELLENVERZEICHNIS	162
4.	ANHANG A	163
5.	ANHANG B	164
6.	ANHANG C	167
7.	ANHANG D	168
8.	ANHANG E	170
9.	ANHANG F	171
10.	DANKSAGUNG	172
11.	LEBENS LAUF	174
12.	ERKLÄRUNG	177

EINLEITUNG

Die Familie Bathyergidae

Die afrikanischen Sandgräber (Bathyergidae) sind südlich der Sahara beheimatete subterrane Nagetiere eozänen Ursprungs (Ostafrika) und zählen zur Unterordnung der Hystricomorpha (vgl. u. a. MAIER & SCHRENK 1987, NEDBAL et al. 1994). Erst in den letzten Jahren wurde mit Hilfe verschiedener genetischer Methoden eine umfassende (molekulare) Phylogenie der heute existierenden fünf Gattungen aufgestellt (vgl. FAULKES et al. 2004, INGRAM et al. 2004, VAN DAELE et al. 2004). Eine Synthese der Ergebnisse dieser drei Publikationen, die die taxonomische Stellung der in dieser Arbeit behandelten Arten darstellt, findet man in Abbildung 1.

Die Verbreitung

Die Sandgräber sind in Afrika südlich der Sahara endemisch und dort weit verbreitet: die drei Arten der zwei Gattungen *Georychus* ILLIGER 1811 und *Bathyergus* ILLIGER 1811 sind auf Südafrika beschränkt (v. a. entlang der Küste der südlichen und südwestlichen Kap-Provinz), die beiden monotypischen Gattungen *Heliophobius* PETERS 1846 und *Heterocephalus* RÜPPELL 1842 auf Ost-Afrika (südliches Kenia bis Zentral-Mosambique bzw. Somalia, Äthiopien und Kenia); die artenreichste Gattung *Cryptomys* GRAY 1864 hat ein weites Verbreitungsgebiet in West-, Ost- und Südafrika (von Ghana bis in den Südwesten der Kap-Provinz Südafrikas). Zur Zeit werden in der Literatur (FAULKES et al. 2004, INGRAM et al. 2004, VAN DAELE et al. 2004) 16 Arten der Gattung *Cryptomys* unterschieden (*C. amatus*, *C. anelli*, *C. bocagei*, *C. damarensis*, *C. darlingi*, *C. foxi*, *C. holosericeus*, *C. hottentotus*, *C. kafuensis*, *C. mechowii*, *C. micklemi*, *C. natalensis*, *C. ochraceocinereus*, *C. pretoriae*, *C. whytei*, *C. zechi*).

Phylogenie und Verwandtschaftsverhältnisse der untersuchten Arten

Untersuchungen zur Divergenzzeit und zum Muster der Artbildung der fünf Gattungen im Kontext der Rift-Valley-Bildung in Afrika über molekulare Phylogenie und molekulare Uhren (mitochondriales Cytochrom b und 12s rRNA) waren Schwerpunkt in der Arbeit von FAULKES et al. (2004): Die Gattung *Heterocephalus* spaltete sich demnach vor 40-48 Millionen Jahren ab, *Heliophobius* vor 32-40 Millionen Jahren, die Gruppe *Georychus/Bathyergus* vor 20-26 Millionen Jahren und die Gattung *Cryptomys* vor 12-17 Millionen Jahren.

Die **Gattung *Cryptomys*** zeigt die größte geographische Verbreitung und ist gleichzeitig die artenreichste Gattung. Nach neusten Studien teilte sie sich vor 10-12 Millionen

Jahren in zwei Untergruppen auf (INGRAM et al. 2004, FAULKES et al. 2004; *C. hottentotus*- und *C. mechowii*-Gruppe), die nach INGRAM et al. (2004) zu eigenständigen Gattungen erhoben werden sollten.

Innerhalb der *C. mechowii*-Gruppe ist die Rate chromosomaler Evolution und Artenbildung auffallend hoch. So liegen dort die Karyotypen zwischen $2n = 40$ und $2n = 78$ (vgl. INGRAM et al. 2004), während die *C. hottentotus*-Gruppe karyotypisch sehr stabil ist ($2n = 54$, vgl. INGRAM et al. 2004). Man geht davon aus, dass die Artenbildung durch Vikarianz in Folge der Bildung geomorphologischer Barrieren (großer afrikanischer Grabenbruch, große afrikanische Flüsse und ihre Verlagerungen) sowie durch Habitatverinselung aufgrund von klimatischen Veränderungen vorangetrieben wurde (vgl. VAN COUVERING & VAN COUVERING 1976, BURDA 2001, FAULKES et al. 2004, INGRAM et al. 2004, VAN DAELE et al. 2004). Tatsächlich zeigen die Verbreitungsgebiete der verschiedenen Karyotypen der *C. mechowii*-Gruppe einen auffälligen Zusammenhang mit der heutigen Konfiguration der Flüsse (VAN DAELE et al. 2004).

Von den in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten kann man nach dem Stammbaum folgende Reihenfolgen von der am meisten basalen, ursprünglichen zur am meisten abgeleiteten Art aufstellen (vgl. Abb. 1):

- *C. mechowii*-Gruppe:
C. mechowii (Riesen-Graumull), *C. whytei* (Whyte-Graumull) und *C. amatus*, *C. darlingi* (Mashona-Graumull), *C. damarensis* (Damaraland-Graumull), *C. anseli* (Ansell-Graumull) und *C. kafuensis* (Kafue-Graumull)
- *C. hottentotus*-Gruppe:
C. hottentotus (Hottentotten-Graumull), *C. natalensis* (Natal-Graumull), *C. pretoriae* (Highveld-Graumull)
- andere Gattungen:
H. glaber (Nacktmull), *H. argenteocinereus* (Silbermull), *G. capensis* (Kap-Blessmull) und *B. suillus* (Kap-Strandgräber)

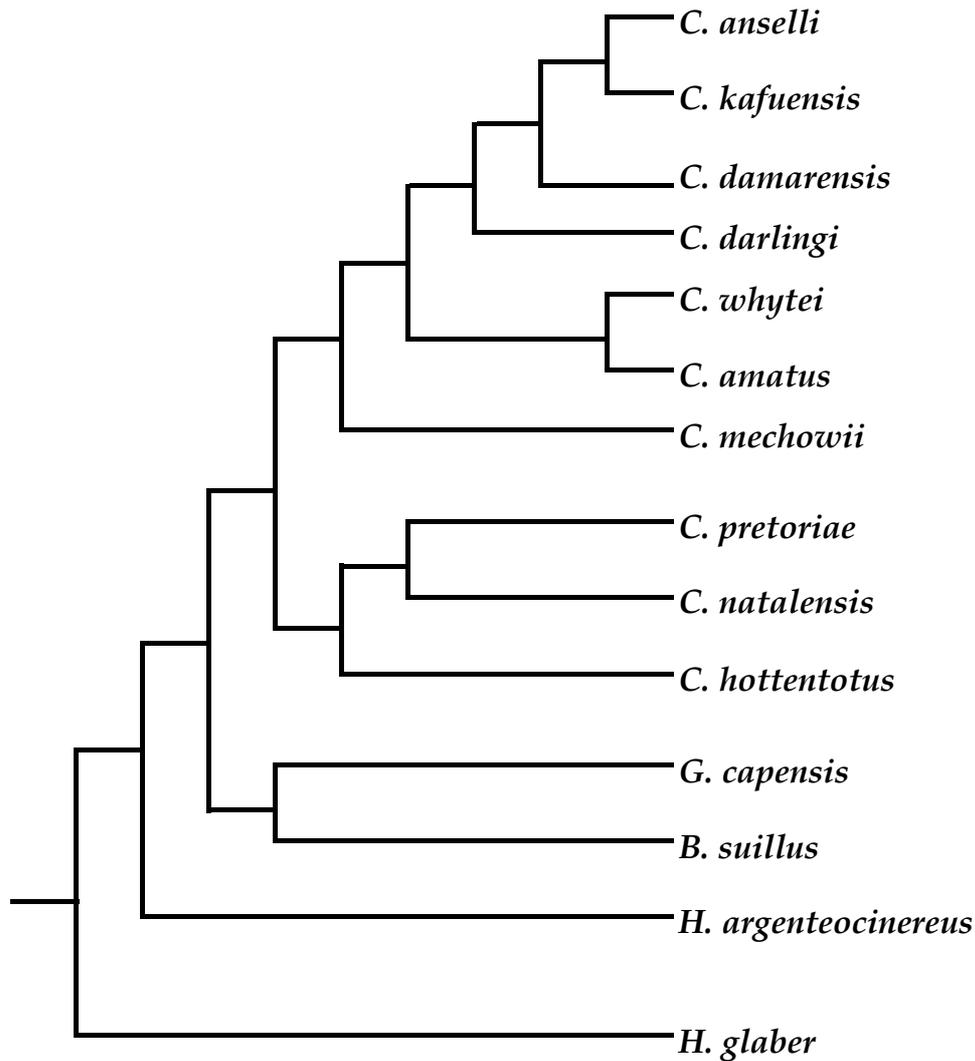


Abb. 1: Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse der untersuchten Arten. Es werden lediglich taxonomische Verwandtschaftsverhältnisse, jedoch kein zeitlicher Aspekt dargestellt (Synthese aus FAULKES et al. 2004, INGRAM et al. 2004, VAN DAELE et al. 2004).

Die subterrane Umwelt

Sandgräber leben in selbst gegrabenen Gangsystemen, je nach Art mit Nistkammer, Vorratskammer und/oder Latrine (vgl. u. a. BRETT 1991, SCHARFF & GRÜTJEN 1997, NEVO 1999, SCHARFF et al. 2001). Von Ausflügen ins oberirdische Habitat ist bisher nur episodisch berichtet worden (vgl. SCHARFF & GRÜTJEN 1997, KAWALIKA 2004). Im Vergleich zum epigäischen Lebensraum ist die subterrane Umwelt sehr monoton, stabil aber auch spezialisiert: die Tunnelsysteme sind feucht, dunkel und mit stark reduzierter Luftbewegung klimatisch sehr stabil, aber durch hypoxische und hypercapnische Bedingungen physiologisch sehr anspruchsvoll (vgl. u. a. NEVO 1979, 1999). Der subterranean Umwelt fehlt es an den meisten sensorischen Stimuli, die über der Erde verfügbar sind und sie gilt daher als

sehr reizarm (vgl. u. a. BURDA 2003). Der subterrane Raum bietet guten Schutz vor Prädatoren, erschwert allerdings die Nahrungssuche (nach Knollen, Zwiebeln, Wurzeln) erheblich. So ist das Graben durch das dichte, feste Medium Erde sehr energie-intensiv: es wurde herausgefunden, dass zur Überwindung einer Strecke von einem Meter unter der Erde im Vergleich zu oberirdischer Fortbewegung die 300–3400fache Energie nötig ist (VLECK 1979).

Merkmale der Sandgräber

Bei den subterranean Säugetieren kann man einige konvergent entstandene morphologische und physiologische Anpassungen an ihre spezielle Umwelt beobachten. So zeigen auch die Sandgräber einen zylindrischen Körperbau mit kurzem Schwanz und Extremitäten, dem kurzhaarigen Fell fehlt der Strich (vgl. REICHMAN & SMITH 1990). Die Gänge werden mit Hilfe der kräftigen, vergrößerten Incisivi gegraben, mit Ausnahme von *Bathyergus suillus*, der mit den Vorderpfoten gräbt. Während des Grabvorganges kann in den Mund keine Erde eindringen, da er durch die Lippen hinter den Schneidezähnen verschlossen wird. Die Erde wird mit den Vorderextremitäten unter den Körper geschaufelt und in regelmäßigen Abständen mit den Hinterbeinen hinter den Körper geworfen. Der Sehsinn ist stark reduziert, die Augen sind sehr klein, in Verhaltensversuchen zeigen Sandgräber keine unmittelbaren Reaktionen auf Licht und Bewegung, der Sehsinn ist jedoch nicht funktionslos (vgl. OELSCHLÄGER et al. 2000, CERNUDA-CERNUDA et al. 2003, NEMEC et al. 2004, PEICHL et al. 2004). So können Hell-Dunkel-Unterschiede erkannt werden, einige südafrikanische Sandgräber zeigen circadiane Rhythmen (z. B. LOVEGROVE & PAPENFUS 1995, VASICEK et al. 2005). Die Rolle der Orientierung und Kommunikation im Dunkeln kann demnächst nicht dem Sehen zukommen - hierbei sind Hör- und Geruchssinn wichtig. Weiterhin ist der Magnetkompass-Sinn bei Graumullen ausgeprägt, der zur räumlichen Orientierung beitragen kann (vgl. BURDA et al. 1990c). Physiologische Adaptationen an die Verhältnisse unter der Erde liegen z. B. dadurch vor, dass sie zum einen eine niedrige Stoffwechselrate aufweisen (Vorteil eines eingeschränkten Energie-, Sauerstoff- und Wasserbedarfs) und eine eingeschränkte Thermoregulation zeigen (Anpassung an das stabile thermisch gepufferte Mikroklima; vgl. z. B. BUFFENSTEIN 1996, NEVO 1999).

Sinnesökologie

Im Gegensatz zur Ökologie, die sich mit den Energieflüssen zwischen Organismen und ihrer biotischen sowie abiotischen Umwelt beschäftigt, behandelt die Sinnesökologie Informationsflüsse (DUSENBERRY 1992) und betrachtet dabei sowohl den Empfänger (ein Or-

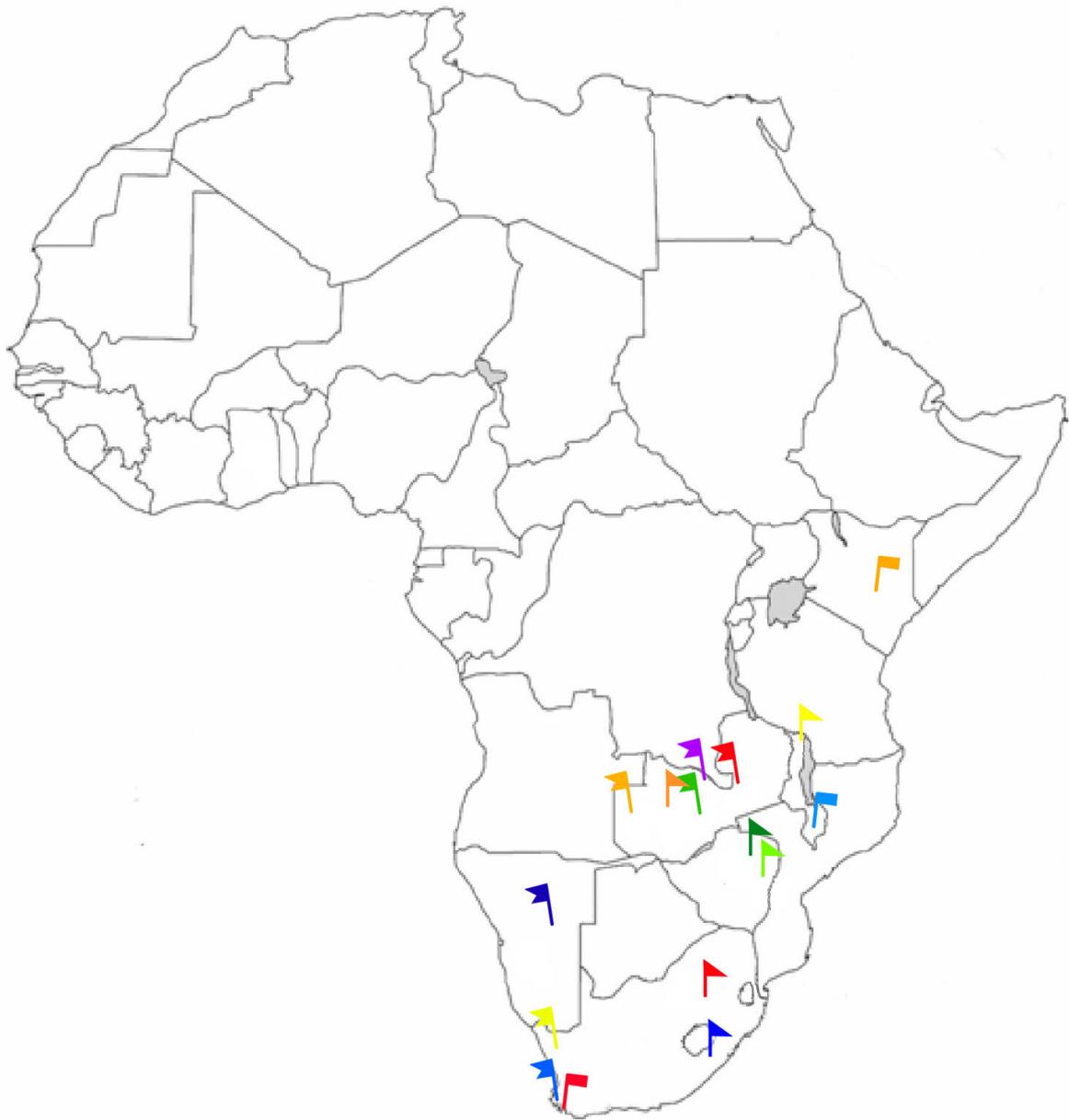
ganismus), den Informationskanal (die Umwelt, die die Übertragung beeinflusst), als auch die Informationsquelle (Teil der Umwelt, z. B. ein anderer Organismus). Im Falle der subterranean Umwelt handelt es sich um einen sehr monotonen und reizarmen Informationskanal, der in vielerlei Hinsicht noch völlig unbekannt ist.

Gegenstand und Aufbau der Arbeit

In der vorliegenden Arbeit werden sowohl soziale bzw. eusoziale Arten (10 Arten der Gattung *Cryptomys* und *Heterocephalus glaber*) als auch die drei solitär lebenden Arten *Heliophobius argenteocinereus*, *Bathyergus suillus* und *Georchus capensis* betrachtet. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich von Kenia bis Südafrika (vgl. Abb. 2).

Die Sinnesökologie wird in Hinsicht auf zwei für das subterranean Leben wichtige Sinne betrachtet: zum einen ist dies der Hörsinn und zum anderen der Geruchssinn. Dabei wird für die beiden Teile dieser Dissertation der Gebrauch der Begriffe Ökologie des Hörsinns und Ökologie des Geruchssinns vorgeschlagen, analog zum etablierten Begriff der Nahrungsökologie.

Dabei werden zwei prinzipiell verschiedene Methoden angewandt, um sich diesen beiden Sinnen zu nähern: die Morphologie (am Beispiel des Hörsinns) und die Ethologie (am Beispiel des Geruchssinns).



- | | |
|--------------------------------------|--------------------------------------|
| <i>C. kafuensis</i> | <i>C. whytei</i> |
| <i>C. anelli</i> | <i>C. natalensis</i> |
| <i>C. amatus</i> | <i>C. pretoriae</i> |
| <i>C. mechowii</i> | <i>C. hottentotus</i> |
| <i>C. damarensis</i> ,
W. Zambezi | <i>Georychus capensis</i> |
| <i>C. damarensis</i> , Dordabis | <i>Bathyergus suilus</i> |
| <i>C. darlingi</i> , Chimanimani | <i>Heterocephalus glaber</i> |
| <i>C. darlingi</i> , Goromonzi | <i>Heliophobius argenteocinereus</i> |

Abb. 2: Fanglokalitäten der untersuchten Arten.

Die **Morphologie des Gehörs** bietet vielfältige Interpretationsmöglichkeiten. Zum einen kann sie **phylogenetischen** Analysen dienen. So konnten einige Parameter des Ohrs bei *Spalax ehrenbergi* zur morphologischen Artdiagnose genutzt werden (BURDA et al. 1990b), was auch die Erfahrung von Paläontologien und Taxonomen unterstützt (z. B. ROSE & EMRY 1983). Dies wird durch LAVOCAT & PARENT (1985) reflektiert, die betonten, dass die Morphologie des Ohres hervorragend dazu geeignet ist, die Phylogenie nachzuverfolgen: „*The auditory region serves as an excellent guide for following the evolution of the dentition.*“

Da das Mittelohr ein mechanisches Schalltransmissionssystem darstellt, das nach physikalischen Prinzipien arbeitet und daher auch nach diesen gebaut sein muss, kann die Morphologie des Ohres zum anderen auch **funktionell** interpretiert werden. Schon Georg VON BÉKÉSY (1974) erkannte: „*We expect that the physical laws served as guidelines to the evolution of the structures and functions of the middle and inner ear*“. Außerdem konnte gezeigt werden, dass vor allem die Strukturen des Mittelohrs Anpassungen an die akustische Umwelt einer Art aufweisen können (vgl. z. B. BRUNS 1985, BURDA et al. 1989, 1990b, 1992, PLASSMANN & BRÄNDLE 1992, WEBSTER & WEBSTER 1975).

Der **Geruchssinn** spielt in den beiden Verhaltenskontexten Partnersuche und Nahrung bei subterranean Tieren eine große Rolle (vgl. z. B. STODDART 1980). Der zweite Teil dieser Arbeit wird sich mit Ökologie des Geruchssinns unter besonderer Berücksichtigung der Rolle des Geruchssinns bei der **Nahrungssuche** beschäftigen (die Rolle des Geruchssinns bei der Partnerwahl ist Gegenstand einer weiteren Doktorarbeit, die Petra Hagemeyer bearbeitet). Am Beispiel der Karotte werden in Verhaltensversuchen die Kairomon-gesteuerte Nahrungssuche bei sambischen Graumullen untersucht und in chemisch-analytischen Pilotversuchen mögliche Methoden zum Nachweis dieser Kairomone eingegrenzt.

A. ÖKOLOGIE DES HÖRSINNS

1. Einleitung

Seit dem Ende der 80er Jahre wird der Wahrnehmung, Kommunikation und Orientierung subterranean Säugetiere von Sinnesbiologen und Ethologen viel Aufmerksamkeit geschenkt. Da bei subterranean lebenden Tieren visuelle Reizgeber stark limitiert sind, wurde bei subterranean Säugetieren vor allem alternativen sensorischen Modalitäten Beachtung geschenkt. Für die Orientierung und Kommunikation im Dunkeln scheinen akustische Signale prädestiniert zu sein, wie man es am Beispiel der Fledermäuse und Delphine sehen kann. Daher haben sich Hörsinn, Gehörorgan und Vokalisation zu den am intensivsten untersuchten Themen der Sinnesökologie subterranean Säugetiere entwickelt.

Im Gegensatz zum epigäischen Habitat wird unter der Erde Schall hoher Frequenzen (charakterisiert durch kurze Wellenlängen), der gut von kleinen Säugetieren lokalisiert werden kann und der auch bei der Echolokation genutzt wird, schon nach einer kurzen Distanz stark abgeschwächt. Auf der anderen Seite ist von seismischen Vibrationen und Schall niedriger Frequenzen bekannt, dass sie sich über lange Distanzen durch den Boden verbreiten. Allerdings sind niedrige Frequenzen durch lange Wellenlängen charakterisiert und können daher nur schwer lokalisiert werden.

In der Tat war die **Vokalisation** der bisher untersuchten Arten, die sechs Gattungen subterranean Nager repräsentieren (*Cryptomys*, *Ctenomys*, *Heliophobius*, *Heterocephalus*, *Spalacopus* und *Spalax*), auf einen niedrigen Frequenzbereich eingestellt (NEVO ET AL. 1987, HETH et al. 1988, PEPPER et al. 1991, CREDNER et al. 1997, VEITL et al. 2000, SCHLEICH & BUSCH 2002, KNOTKOVA et al. 2005). Entsprechend zeigte das **Gehör** (basierend auf Verhaltensaudiogrammen) von Arten der sechs Gattungen subterranean Nager *Cryptomys*, *Geomys*, *Heliophobius*, *Heterocephalus*, *Spalacopus* und *Spalax* ebenfalls seine höchste Sensitivität im niedrigeren Frequenzbereich (zwischen 0.5 und 4 kHz) (HEFFNER & HEFFNER 1990, 1992a, 1993, BRÜCKMANN & BURDA 1997, BEGALL et al. 2004, KNOTKOVA et al. 2005). Dies ist ungewöhnlich für Kleinsäuger - Gehör und Vokalisation verwandter epigäisch lebender Arten vergleichbarer Körpergröße sind gewöhnlich höher eingestellt, auf Frequenzen zwischen 8 und 16 kHz oder höher (vgl. Kapitel A.5.). Außerdem ist der Hörbereich subterranean Nagern sehr eng und Frequenzen ab 20 kHz können nicht wahrgenommen werden. Generell sind die Hörschwellen bei den bisher untersuchten subterranean Nagertieren höher (d. h. die Hörsensitivität ist geringer) als bei epigäischen Vergleichstieren gleicher Grö-

ßenordnung. Einige Autoren betrachten dieses eingeschränkte Hören, die Einschränkung der Spannweite auf niedrige Frequenzen und die niedrige Sensitivität, als **degeneriert** aufgrund fehlender Nutzung (s. HEFFNER & HEFFNER 1990, 1992a, 1993). Die Morphologie des Mittel- und Innenohrs verschiedener nicht verwandter subterranean Nagetierarten (vgl. Kapitel A.3 und A.4) zeigt dagegen einige **progressive** strukturelle Spezialisierungen, die ebenfalls das Tuning des Gehörs auf die vorherrschenden niedrigeren Frequenzen erkennen lassen (SEGALL 1973, BRUNS et al. 1988, MÜLLER & BURDA 1989, BURDA et al. 1989, 1992, MÜLLER et al. 1992, WILKINS et al. 1999, MASON 2001, SCHLEICH & BUSCH 2004, BEGALL & BURDA eingereicht), auch findet man eine Ausweitung auditorischer Gehirnzentren (BRONCHTI et al. 1989).

Bisher wurde nur jeweils das Gehör oder die Ohrmorphologie einzelner Vertreter subterranean Nagetiergattungen oder -familien untersucht (s. o.). Die bisherigen Untersuchungen an Sandgräbern wurden zum größten Teil am Ansell-Graumull (*Cryptomys anseli*) durchgeführt, von anderen Arten sind nur vereinzelt einige Daten in der Literatur zu finden (vgl. z. B. FLEISCHER 1973, MÜLLER & BURDA 1989, BURDA et al. 1992, MÜLLER et al. 1992, KÖSSL et al. 1996, BRÜCKMANN & BURDA 1997, MASON 1999 in MASON 2001).

Ziel und Inhalt der vorliegenden Untersuchung ist eine umfassende und vergleichende Analyse der Ohrmorphologie bei möglichst vielen verschiedenen Arten der Familie der Sandgräber. Für einen umfangreichen Vergleich der Hörleistungen bei vielen Arten scheint die funktionell-morphologische Analyse des Ohrs die Methode der Wahl zu sein. Anders als aufwändigere Verfahren wie Verhaltensaudiogramme (vgl. BRÜCKMANN & BURDA 1997), cochleäre Audiogramme (elektrophysiologisch über *distortion thresholds* der Cochlea, vgl. KÖSSL et al. 1996) oder neuronale Audiogramme (durch evozierte Potentiale des Hirnstammes, vgl. MÜLLER & BURDA 1989), für die die Verfügbarkeit von lebenden Tieren eine Voraussetzung ist, erlaubt die morphologische Studie auch konserviertes Material in größerer Stichprobenzahl umfassend zu untersuchen. Allein der Fang, der Versand und die Haltung aller hier untersuchten Arten von Sandgräbern (vgl. Abb. 2) wäre finanziell und organisatorisch eine enorme Herausforderung.

Die Morphologie und somit die Rezeptionsfähigkeit des Gehörorgans eines Tieres wird von unterschiedlichen Faktoren beeinflusst (vgl. Einleitung). Diesen Erkenntnissen folgend wird sich Kapitel A.3. mit der vergleichenden Morphologie des Mittelohrs und ihrer Anwendbarkeit bei der Artdiagnose beschäftigen, in Kapitel A.4. wird dann die Morphologie des Innenohrs der Sandgräber untersucht. Eine öko-funktionelle Analyse des In-

nen- und Mittelohrs wird im darauf folgenden Kapitel A.5. durchgeführt. Den Abschluss des ersten Teils bildet Kapitel A.6. mit einer Untersuchung der Gangakustik natürlicher Tunnel verschiedener sambischer Graumulle, das somit die physikalischen Grundlagen des Hörens unter der Erde zum Gegenstand hat.

2. Methoden

2.1. Konservierung

Die Tiere wurden im Rahmen einer größeren Studie, die sich mit der Neuroanatomie von Bathyergiden beschäftigt in finaler Narkose (Ketamin/Rompun) durch Thorakotomie getötet und nach transkardialer Perfusion mit isotoner heparinierter Saline (0,9%) in 0,1 M Phosphatpuffer (pH 7,4) mit Paraformaldehydlösung (4%) in Aqua dest. perfundiert. Nach der Dekapitation wurde das Gehirn herauspräpariert und die Schädelbasis mit beiden Ohrregionen bis zur weiteren Präparation in 10%igem Formalin aufbewahrt. Ein Teil des hier bearbeiteten Materials stammt von Tieren, die in finaler Narkose dekapitiert wurden. Unmittelbar nach der Tötung wurde die Kopfhaut abgezogen und 10%iges Formalin in die Mittelohrhöhle, die Kaumuskulatur, Nasen- und Mundhöhle sowie auch durch das Foramen occipitale magnum in die Hirnkapsel injiziert. Die Köpfe wurden bis zur weiteren Präparation (mindestens für vier Wochen) in 10%igem Formalin per Immersion fixiert und aufbewahrt.

2.2. Mittelohrpräparation und -vermessung

Nach der Entfernung von Kopfweichteilen (mittels Skalpell und Pinzetten) wurden die Kondylobasallänge des Schädels sowie die maximale Länge, Breite und Höhe der Bulla tympanica (in situ bzw. nach der Isolation in toto) mit Hilfe einer digitalen Schieblehre vermessen (Genauigkeit 0,01 mm). Die Bulla tympanica wurde anschließend geöffnet, unter einem Binokular (Olympus, Typ SZH 10 Research Stereo) wurden die Mittelohrstrukturen präpariert und untersucht. Mit Hilfe eines Zeichentubus wurden Zeichnungen dieser Strukturen bei verschiedenen Vergrößerungen (zwischen 15x und 60x) angefertigt, sowohl in situ als auch nach dem Herauspräparieren und Isolieren der Gehörknöchelchen in toto. Die Messungen wurden unter Berücksichtigung der entsprechenden Vergrößerung an diesen Zeichnungen vorgenommen. Dabei wurden die folgenden Variablen vermessen:

- Trommelfellgröße (größerer und dazu orthogonaler kleinerer Durchmesser),
- Querschnittsfläche des Meatus acusticus osseus (größerer und dazu orthogonaler kleinerer Durchmesser),
- Hebelarm des Malleus (Länge),
- Hebelarm des Incus (Länge),

- Größe der Stapes-Fußplatte (größerer und dazu orthogonaler kleinerer Durchmesser).

Die Hebelarme von Malleus und Incus wurden als zur Rotationsachse orthogonale Abstände von der Rotationsachse bis zur Spitze des Manubriums bzw. der lenticularen Apophyse gemessen (s. Abb. 3). Die Rotationsachse verläuft dabei, wie man in situ erkennen kann, vom Processus anterior zur Spitze des Crus brevis incudis.

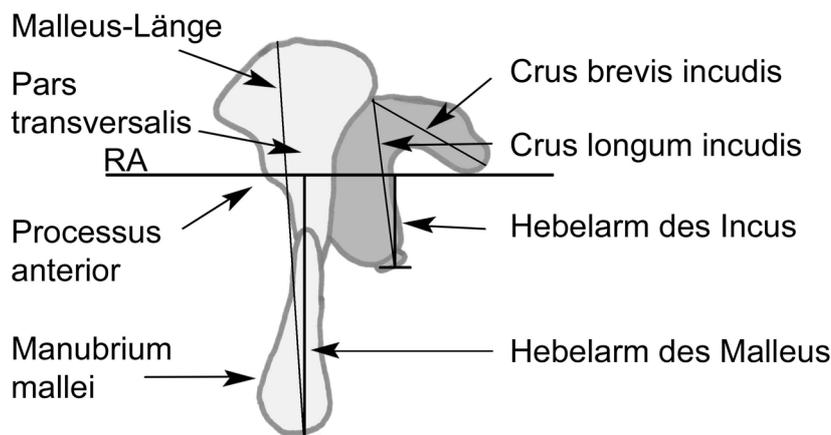


Abb. 3: Morphologische Terminologie und Messungen am Malleus-Incus-Komplex. Malleus = hell grau, Incus = dunkel grau, RA = Rotationsachse.

Die Flächen von Trommelfell, Meatus-Querschnitt und Stapes-Fußplatte wurden als ovale Flächen ($F = \pi \times r_1^2 \times r_2^2$, dabei $r = \text{Radius} = \text{Durchmesser}/2$) berechnet, das äußere Volumen der Bulla tympanica als Produkt aus Länge, Breite und Höhe angenähert. Die Mittelohrknöchelchen wurden außerdem mit einer Analysenwaage (Mettler M3) bis auf eine Genauigkeit von 0,0001 g gewogen.

Statistische Auswertung

Mit der Anwendung des Kolmogorov-Smirnov-Tests wurde die Normalverteilung der ermittelten Daten abgesichert. Die Messwerte wurden bei allen untersuchten Arten **mit der Kondylobasallänge korreliert** und so Abhängigkeiten von der Körpergröße bestimmt. Bei normal verteilten Daten wurde Pearsons Korrelationskoeffizient berechnet, bei nicht normal verteilten Daten der Spearman-Rangkorrelationskoeffizient (SPSS 11.0). Im weiteren Verlauf der statistischen Auswertung wurden die von der Kondylobasallänge abhängigen

Parameter größenkorrigiert, indem die Werte durch die entsprechende Kondylobasallänge des Individuums dividiert wurden. Es wurden **F-Tests** (einfaktorielle ANOVA) durchgeführt, um auf Unterschiede zwischen den Arten zu testen. Bei einem signifikanten Ergebnis ($p < 0,05$) wurden nach einem Testen auf Homogenitätsunterschiede als Post-hoc-Tests der Tukey- und Scheffé-Test bei homogenen Daten bzw. der Tamhane-T2-Test, wenn keine Varianzgleichheit vorlag, durchgeführt (für Details siehe E.4. Anhang A). Wenn für eine Art weniger als zwei Organe zur Verfügung standen (wie im Fall von *C. amatus*), wurden diese aus der Statistik ausgeschlossen.

Geometrische Morphometrie

Der Malleus-Incus-Komplex wurde mit der **Outline-Methode** untersucht, welche die Form ausgedrückt als x- und y-Koordinaten von Punkten der Umrisse (geschlossene zweidimensionale Konturen = *outlines*) mit Hilfe multivariater Methoden analysiert. Der Malleus-Incus-Komplex wurde gegen einen schwarzen Hintergrund bei 25facher Vergrößerung unter dem Binokular (Olympus, Typ SZH 10 Research Stereo) mit einer Digitalkamera (Nikon Coolpix 4500) direkt durch das Okular fotografiert. Hierbei wurde der Komplex stets mit dem *Crus brevis incudis* auf die Unterlage gestützt. Die digitalen Bilder von insgesamt 55 Mittelohren adulter Tiere beiderlei Geschlechts (42 der Gattung *Cryptomys* und 13 der Gattungen *Bathyergus*, *Georychus*, *Heliophobius* und *Heterocephalus*, s. Tabelle 1) wurden mit Hilfe des SHAPE-Programmpakets (IWATA & UKAI 2002) parametrisiert. Im Falle von rechten Ohren wurden die Fotos zuvor horizontal gespiegelt. Dabei extrahierte das Programm „ChainCode“ (Abb. 4) die Kontur des Objektes und gab sie als einen sogenannten *chain-code* (die Kontur kodiert in Zahlen zwischen 0 und 7; FREEMAN 1974) wieder.

Das Programm „Chc2Nef“ (Abb. 5) berechnet aus den *chain-codes* die normalisierten elliptischen Fourier Deskriptoren (EFDs) nach KUHL & GIARDINA (1982). Dabei wurde die Größe und Orientierung des Objekts standardisiert und die Koordinaten jedes Punktes auf der *outline* als eine gewichtete Summe von Sinus- und Cosinus-Termen (= *harmonics*) ausgedrückt.

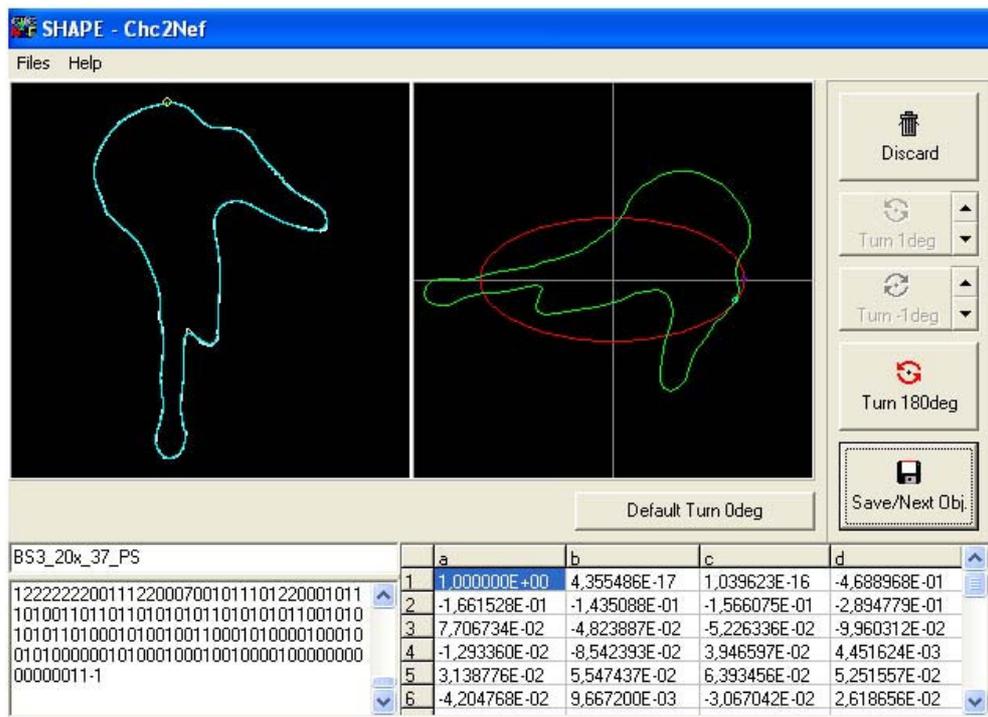


Abb. 5: Anwendung von „Chc2Nef“ am Beispiel von *B. suillus*.

Die normalisierten Koeffizienten der ersten 10 *harmonics* gingen in die anschließende statistische Analyse ein. Die Matrix der quadrierten Mahalanobis-Distanzen zwischen den Arten-Centroiden wurde als Input für die UPGMA-Cluster-Analyse genutzt. Es wurden zwei verschiedenen Analysen durchgeführt, eine Gesamtanalyse aller untersuchten Sandgräber-Arten und eine Analyse der Gattung *Cryptomys* (STATISTICA 6.0, StatSoft).

Funktionelle Interpretation

Aus den morphologischen Daten wurden folgende Korrelate der **Sensitivität** des Mittelohrs für die einzelnen Mittelohren berechnet: das Hebelarmverhältnis (*lever ratio*, LR), dem Längenverhältnis zwischen Hebelarm des Malleus und des Incus, das Flächenverhältnis (*area ratio*, AR), dem Flächen-Verhältnis zwischen Trommelfell-Fläche und Fläche der Stapes-Fußplatte und das Produkt aus beiden, das Druckübertragungsverhältnis (*pressure*

transformer ratio, PTR). Für die einzelnen untersuchten Arten wurde außerdem die akustische Impedanz des Trommelfells (Z_d nach ZWISLOCKI 1956, zitiert in WEBSTER & WEBSTER 1975), das Impedanzübertragungsverhältnis (*impedance transformer ratio*, ITR nach DALLOS 1973, vgl. WEBSTER & WEBSTER 1975) und der prozentuale Anteil der vom Trommelfell auf das ovale Fenster der Cochlea übertragenen Energie (E) im Resonanzfall (nach DALLOS 1973, vgl. WEBSTER & WEBSTER 1975) berechnet (vgl. E.5. Anhang B). Es wurden **F-Tests** (einfaktorielle ANOVA) durchgeführt, um auf Unterschiede dieser Parameter zwischen den Arten und zwischen drei Gruppen („*C. hottentotus*-Gruppe“, „*C. mechowii*-Gruppe“ und „andere Gattungen“) zu testen. Bei einem signifikanten Ergebnis wurden nach einem Testen auf Homogenitätsunterschiede dann, als Post-hoc-Tests, der Tukey- und Scheffé-Test bei homogenen Daten bzw. der Tamhane-T2-Test, wenn keine Varianzgleichheit vorlag, durchgeführt (vgl. E.4. Anhang A).

Außerdem wurde auf eine Abhängigkeit der ermittelten funktionellen Sensitivitätsparameter (AR, LR und PTR) von den klimatischen und geographischen Charakteristika der Fanglokalitäten (mittlerer monatlicher Niederschlag, minimaler und maximaler mittlerer monatlicher Niederschlag, mittlere Januar-Temperaturen, mittlere Juli-Temperaturen, Längengrad, Breitengrad und Höhe über NN) mithilfe **linearer Regressionen** getestet (SPSS 11.0).

Für die jeweiligen Arten wurden aus den morphologischen Daten folgende Parameter der **Frequenzeinstellung des Gehörs** berechnet: die Resonanzfrequenz des Mittelohrs (nach PLASSMANN & BRÄNDLE 1992), die Resonanzfrequenz des Trommelfells (nach PLASSMANN & BRÄNDLE 1992), die höchste, tiefste und am besten hörbare Frequenz (nach ROSOWSKI 1992 und HEMILÄ et al. 1995).

Resonanzfrequenz des Trommelfells und des Mittelohrs nach PLASSMANN & BRÄNDLE (1992)

Das funktionale Modell des Mittelohrs nach PLASSMANN & BRÄNDLE (1992) wurde mit Hilfe von empirischen Daten von fünf Säugetierarten (*Homo sapiens*, *Felis catus*, *Chinchilla chinchilla*, *Rattus norvegicus* und *Acomys cahirinus*) entwickelt. Mit Hilfe dessen kann man die Resonanzfrequenz des Trommelfells und des Mittelohrvolumens berechnen. Diese agieren in diesem Modell als gekoppelte Resonatoren und sollten daher dieselbe Resonanzfrequenz aufweisen.

Höchste, tiefste und am besten hörbare Frequenz nach ROSOWSKI (1992)

ROSOWSKI (1992) ermittelte die sogenannten *power functions*, die die obere und untere Frequenzgrenze des Hörbereichs und den am besten wahrgenommenen Frequenzbereich anhand einzelner morphologischer Parameter des Mittelohrs abschätzen. Sie beruhen auf Korrelationen zwischen der Größe bestimmter Mittelohrparameter und der Frequenzeinstellung basierend auf Daten aus Verhaltensaudiogrammen von 23 terrestrischen Säugetierarten. Mit zunehmender Größe des Trommelfells und der Stapes-Fußplatte verschiebt sich nach diesen der Hörbereich in Richtung tieferer Frequenzen.

Modell nach HEMILÄ et al. 1995

Aus einer Studie über die Beziehung zwischen dem Gewicht von Malleus und Incus und der oberen Hörgrenze an 28 Säugetierarten entwickelten HEMILÄ et al. (1995) ein idealisiertes Modell, das gute Übereinstimmungen mit Verhaltensaudiogrammen liefert. Es setzt die Isometrie des Mittelohrs voraus und schließt die Knöchelchen-Trägheit als wesentlichen Parameter mit ein. Demnach ist die obere Hörgrenze isometrischer Ohren limitiert durch die Trägheit der Gehörknöchelchen und umgekehrt proportional zur Kubikwurzel der Masse von Malleus und Incus.

In die Berechnungen der Gehöreinstellungen flossen Mittelwerte des Trommelfell-Radius, der Trommelfell-Fläche, der Fläche der Stapes-Fußplatte und des Gewichts des Malleus-Incus-Komplexes für die jeweilige Art ein. Die entsprechenden Formeln sind in E.5. Anhang B zu finden.

Es wurde die theoretische untere Grenze für die **Schallortung** durch Intensitätsdifferenzen und die theoretische obere Grenze für die Schallortung durch Phasendifferenzen ermittelt (nach MARLER & HAMILTON 1967 zitiert in ISLEY & GYSEL 1975). Außerdem wurde für Vergleichszwecke der funktionelle Interauralabstand nach MASTERTON et al. (1969) berechnet, indem jeweils der Interauralabstand (hier als Abstand der distalen Öffnungen der kontralateralen knöchernen Gehörgänge am Schädel gemessen) durch die Schallgeschwindigkeit (bei terrestrischen Säugern in Luft = 343 m/s) dividiert wurde.

2.3. Innenohr

2.3.1. Präparation und Vermessung des Corti-Organ

Die Bulla tympanica wurde unter dem Binokular (Olympus, Typ SZH 10 Research Stereo) von außen und von der distalen Seite unterhalb des Trommelfellrings geöffnet und die Gehörknöchelchen des Mittelohrs herauspräpariert (s. Kapitel A.3.). Die Cochlea wurde mit freier Hand mit Hilfe feinsten Uhrmacherpinzetten (Dumont), ophthalmochirurgischen Instrumenten (insbesondere Gräfe-Skalpell) und eines feinen Wasserstrahls aus der Spritzflasche präpariert. Die radiale Knochenwand sowie das darunter liegende Ligamentum spirale wurden bis zur Ebene des radialen Ansatzes der cochleären Trennwand (= Basilar-membran + Corti-Organ) entfernt. Die Reissner-Membran und die Tektorialmembran wurden (meist mit gezieltem Wasserstrahl und Pinzette) beseitigt. Die Basilar-membran mit dem Corti-Organ wurde anschließend Windung für Windung von der Radialwand mit dem Skalpell vollständig abgelöst und vom Apex bis zur Basis mit der Pinzette angehoben und entfernt. Diese Teilstücke des Corti-Organ wurden von den Resten des Modiolus gereinigt und als Häutchenpräparate in Glycerin auf Objektträgern montiert. Die Färbung erfolgte stufenweise noch während der Präparation unter visueller Kontrolle unter dem Binokular. Zur Färbung wurden Toluidinblau und Ehrlich-Hämatoxylin verwendet, differenziert wurde mit Leitungswasser unter Zuhilfenahme einer Spritzflasche.

Die Präparate wurden unter Einsatz des AnalySIS-Systems ausgewertet (AnalySIS Pro FIVE, Soft Imaging System GmbH, Farb-TV-Kamera Kappa CF15MC und Olympus-Mikroskop VANOX AHBT3). Die **Messungen** erfolgten bei 400facher Vergrößerung in jedem visuellen Feld (Bildschirm) entlang des gesamten Corti-Organ (Messgenauigkeit +/- 0,43 μm). In jedem visuellen Feld wurden folgende Parameter erhoben: die Länge des Corti-Organ (gemessen mittig über den Kutikularplatten der Pillarzellen entlang des Corti-Tunnels), die im weiteren Verlauf als Basilar-membran-Länge geführt wird, die Länge einer Reihe von 10 (mindestens 4) inneren Haarzellen (IHC) und die Länge einer Reihe von 10 (mindestens 4) äußeren Haarzellen (OHC) der ersten, d. h. inneren Reihe und die Breite der drei Reihen äußerer Haarzellen (s. Abb. 6). Aus diesen Daten wurden die Dichten und Gesamtzahlen äußerer und innerer Haarzellen bestimmt. Die Breite der Triade äußerer Haarzelle diente u. a. dazu, die richtige Auswerterichtung und -reihenfolge der einzelnen Häutchenpräparate zu gewährleisten. Diese radiale Breite des Streifens, der durch die Kutikularplättchen der drei Reihen äußerer Haarzellen gebildet wird (vgl. u. a. BURDA 1985, s. auch Abb. 6), wurde an drei Stellen pro visuellem Feld gemessen. Aus Gründen der Vergleichbarkeit wurden die erhobenen Parameter nicht auf die absolute,

sondern auf die relative Länge der Basilarmembran bezogen. Zu diesem Zweck wurde die Länge der Basilarmembran in 20 Teile gleicher Länge geteilt (= 5%-Segmente) und es wurden Mittelwerte und Standardabweichungen aus den Haarzellichten einer Art jeweils pro 5%-Segment (und somit der artspezifische Dichteverlauf der Haarzellen entlang der gesamten Basilarmembran) ermittelt. Für die Auswertung der Triadenbreite wurden die Mittelwerte auch für 10%-Segmente ermittelt. Außerdem wurde das Bild eines repräsentativen Häutchenpräparates festgehalten und nach BURDA et al. (1988) Dichtemittelwerte für Basis (5 bis 15%), Mitte (40 bis 50%) und Apex (85 bis 95%) berechnet.

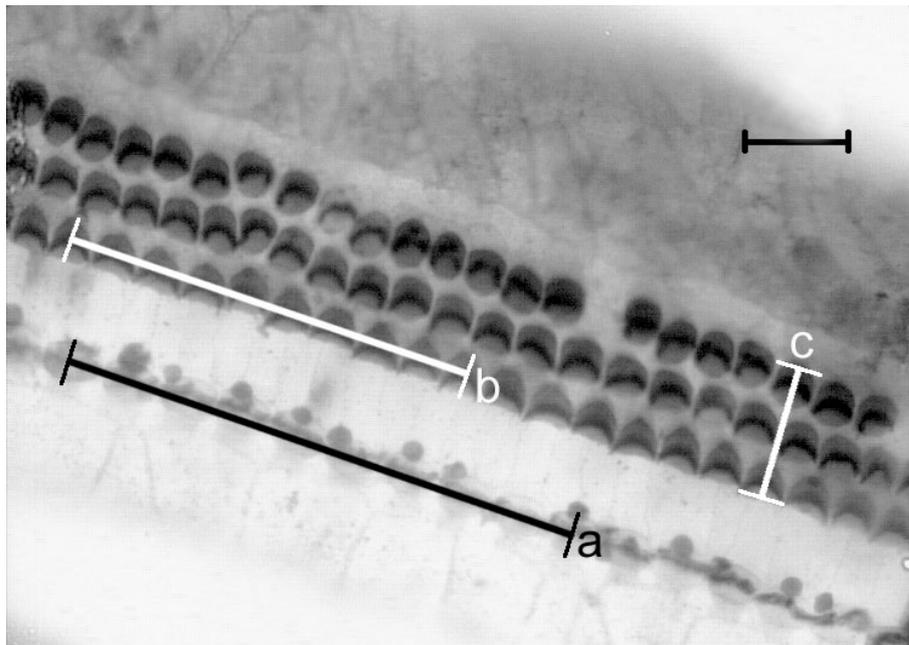


Abb. 6: Retikularlamina des Corti-Organs von *C. pretoriae*. Häutchenpräparat. Der Maßstab beträgt 20 μm . a = Messung von 10 inneren Haarzellen, b = Messung von 10 äußeren Haarzellen, c = Messung der Triadenbreite nach BURDA 1985. Zu beachten ist hier, mit welcher Deutlichkeit man einzelne Zellen erkennen kann. Bei der Auszählung der Haarzellen wurden nur Stellen ausgewertet, die das regelmäßige geometrische Muster aufwiesen und Stellen mit angeborenen Fehlbildungen im geometrischen Muster (überzählige Haarzellen oder Zellaplasie) ausgespart.

Funktionelle Interpretation

Die **höchste hörbare Frequenz** auf Basis der Länge der Basilarmembran wurde nach ROSOWSKI (1992) berechnet. Die Länge der Basilarmembran ist demnach negativ korreliert mit der oberen Frequenzgrenze des Hörbereichs. Somit treten kürzere Basilarmembranen bei Tieren auf, die sensitiv gegenüber hohen Frequenzen sind. Außerdem wurde ein Modell nach WEST (1985), der einen Zusammenhang zwischen der Länge der Basilarmembran und

der Anzahl der Cochleawindungen feststellte, angewandt, mit dessen Hilfe man die obere und untere Frequenzgrenze des Hörbereichs (bei 60 dB SPL) annähern kann (vgl. E.5. Anhang B).

Es wurden **Tonotopiekarten** (nach FAY 1992) für die untersuchten Arten auf Basis der Durchschnittslänge der Basilarmembran und des Mittelwertes aller berechneten oberen Hörgrenzen nach ROSOWSKI (1992, basierend auf Trommelfellfläche, Fläche der Stapes-Fußplatte und Länge der Basilarmembran) erstellt und mit den Dichteverläufen innerer und äußerer Haarzellen verglichen.

2.3.2. Histologische Schnitte der Cochlea

Die Cochleae wurden zunächst folgendermaßen entkalkt: nach dem Waschen in 0,1 M PBS, pH 7,4 (dreimal gewechselt, insgesamt 2 Stunden), wurden sie einzeln in Urinbecherchen für 10 Tage in 10%igem EDTA in 0,1 M PBS, pH 7,4 entkalkt, anschließend wieder für zwei Stunden in 0,1 M PBS, pH 7,4 gewaschen (wiederum mit dreimaligem Wechseln der Lösung).

Bei dem Entkalkungsvorgang wurden die Becher auf einen Schüttler (GFL 3005) gestellt, so dass sich die Lösung stetig durchmischte. So wurde verhindert, dass die schweren EDTA-Komplexe zu Boden sinken. Außerdem wurde die Entkalkungslösung täglich gewechselt. Anschließend wurden sie in einer aufsteigenden Alkoholreihe entwässert. Die Lösung wurde dabei jeweils morgens und abends gewechselt: nach 70%igem Ethanol folgte 80%iger Ethanol, 96%iger Ethanol, 100%iges 2-Propanol (Isopropyl) und Chloroform (ein mit Paraffin mischbares schonendes Lösungsmittel).

Eingebettet wurde bei 58°C für sechs Stunden in Paraffin Typ 3 (Fa. MICROM Art.-Nr. 8335) mit einem minimalen Anteil an Polymeren zur raschen Infiltration, über Nacht in Paraffin Typ 6 (Fa. MICROM Art.-Nr. 8336) mit einem höheren Anteil an Polymeren und ausgegossen wurde dann in Paraffin Typ 9 (Fa. MICROM 8337) mit einem sehr hohen Polymeranteil. Die drei Typen des Paraffins haben einen Schmelzpunkt zwischen 55°C und 57°C und einen aufsteigenden Härtegrad, d. h. die Kettenlänge nimmt von Typ 3 zu Typ 9 zu. Bei der Einbettung wurde darauf geachtet, dass der Modiolus mit dem Ganglion spirale parallel zur Schnittebene lag.

Nach einigen Minuten Kühlung bei 4°C wurde der entstandene Paraffinblock aus der Metallform gelöst und mit dem Mikrotom (MICROM Microtom mit Cool-Cut & Section Transfer System) in 5 bzw. 6 µm starke Schnitte geschnitten. Diese wurden in 37°C warmem Wasser aufgefangen und nach einigen Minuten des Streckens auf Histobond-

Adhäsionsobjektträgern montiert. Abgedeckt mit feuchtem Filterpapier wurden sie nochmals mit einer Gummiwalze fest gewalzt und auf die Streckbank gegeben. Über Nacht wurden sie im Trockenschrank bei 37,5°C getrocknet. Die Entparaffinierung erfolgte mit Xylol (2x 5 Minuten) und einer absteigenden Alkoholreihe (2x 100% Ethanol je 2 Minuten, 2x 96% Ethanol je 2 Minuten, 1x 80% Ethanol für 2 Minuten, 1x 60% Ethanol für 2 Minuten, 1x 40% Ethanol für 2 Minuten, Aqua dest. für 2 Minuten). Jeder vierte Schnitt wurde mit Hämalaun-Eosin gefärbt (HE-Färbung): Hämalaun (nach Meyer) 5 Minuten, kurzes Spülen mit Leitungswasser, Blueing Reagent 1 Minute, kurzes Spülen mit Aqua dest., 1% Eosin (mit 1-2 Tropfen Eisessig) 2 Minuten, dann jeweils unter Beobachtung kurz Aqua dest., Differenzieren in 70% Ethanol, 80% Ethanol für 1 Minute, 2x 96% Ethanol für je 2 Minuten, 2x 100% Ethanol für je 2 Minuten und 2x Xylol für je 5 Minuten. Eingedeckelt wurde mit Entellan.

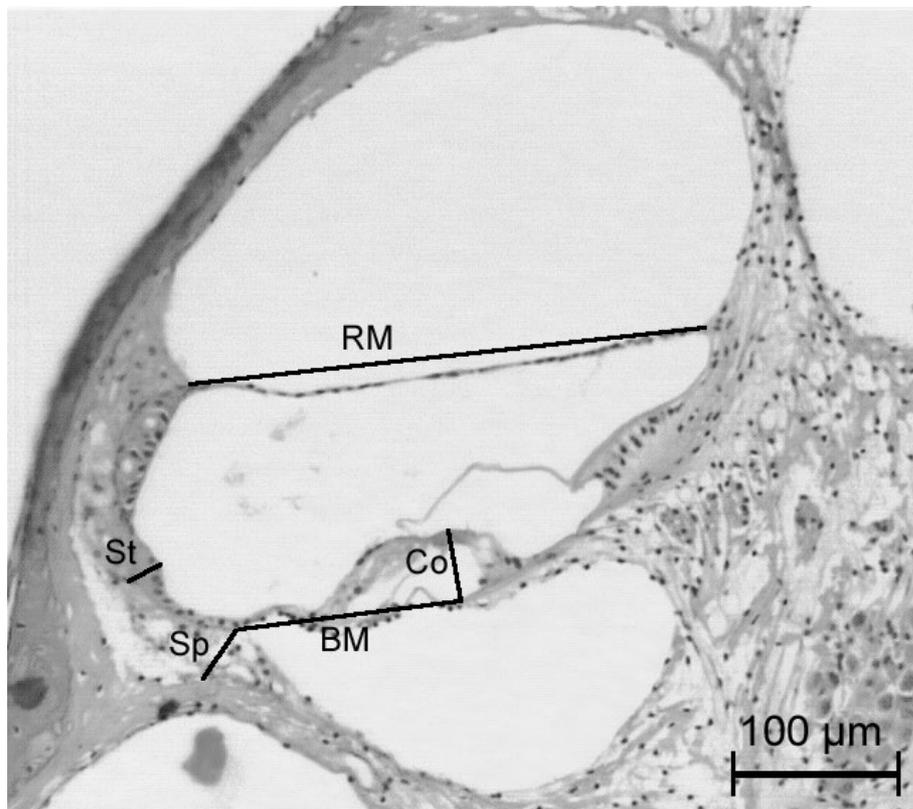


Abb. 7: Midmodiolarer Schnitt durch die fünfte Halbwindung einer Cochlea von *C. damarensis*. Eingezeichnet sind die durchgeführten Messungen. RM = Breite der Reissner-Membran, BM = Breite der Basilarmembran, Co = Höhe des Corti-Organ, St = Breite der Stria vascularis, Sp = Breite des Spiralligaments.

Nach einigen Stunden im Trockenschrank bei 37,5°C konnten die Präparate unter dem Mikroskop untersucht werden. Mit Hilfe des AnalySIS-Systems (AnalySIS Pro FIVE, Soft Imaging System GmbH, Farb-TV-Kamera Kappa CF15MC und Olympus-Mikroskop VANOX

AHBT3) wurden bei 25facher Vergrößerung (Messgenauigkeit $\pm 6,9 \mu\text{m}$) folgende Parameter gemessen:

- Höhe der Cochlea,
- Fläche des midmodiolaren Anschnittes der Cochlea
- Breite der basalen Windung

Bei 100facher Vergrößerung (Messgenauigkeit $\pm 1,9 \mu\text{m}$) wurden gemessen (vgl. Abb. 7):

- Breite der Basilarmembran
- Breite der Reissner-Membran
- Querschnittsfläche der Scala tympani
- Querschnittsfläche der Scala media
- Querschnittsfläche der Scala vestibuli

Bei 400facher Vergrößerung (Messgenauigkeit $\pm 0,43 \mu\text{m}$) wurden bestimmt (vgl. Abb. 7):

- größte Breite des Spiralligaments
- größte Breite der Stria vascularis
- Höhe des Corti-Organ.

Dabei wurden die Parameter in jeder angeschnittenen Halbwindung (von der Basis zum Apex durchgezählt von eins bis sieben entlang des Corti-Organ, s. Abb. 8) ermittelt.

Nachdem bei einer Cochlea sämtliche Parameter in allen gefärbten Schnitten bestimmt wurden, wurde die Auswertung im weiteren Verlauf auf die jeweils 9-12 midmodiolaren gefärbten Schnitte beschränkt, die einen midmodiolaren Schnitt der Cochlea mit der Dicke $175 \mu\text{m}$ (bei $5 \mu\text{m}$ -Schnitten) bzw. $180 \mu\text{m}$ (bei $6 \mu\text{m}$ -Schnitten) umfassen.

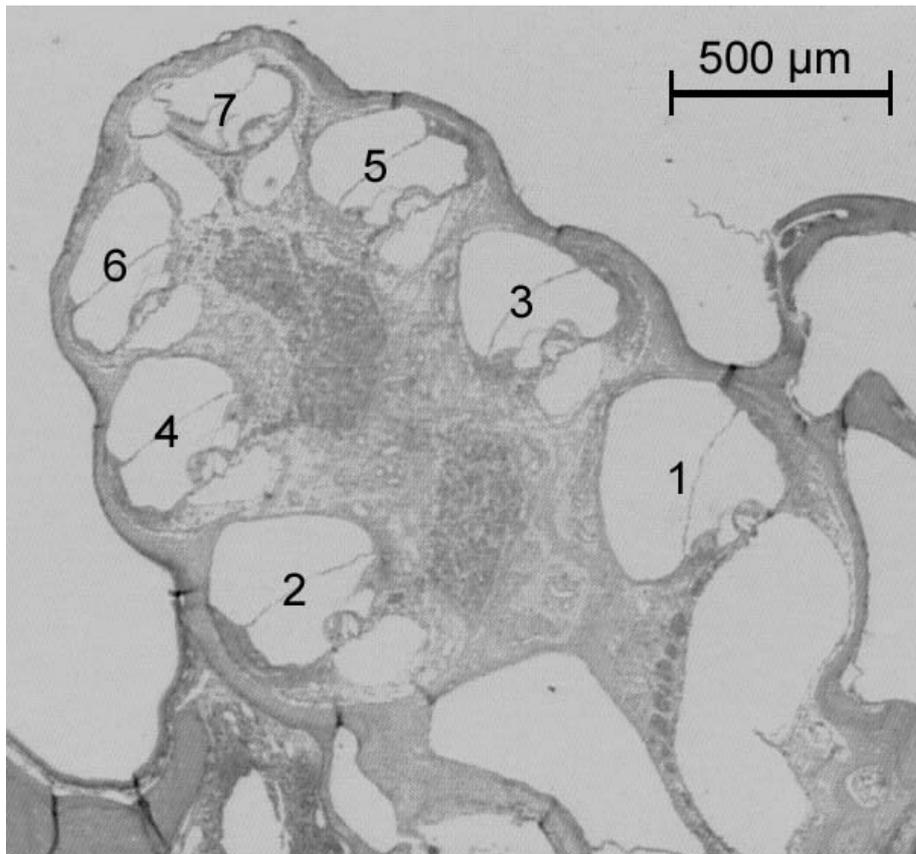


Abb. 8: Midmodiolarer Schnitt einer Cochlea von *C. damarensis* (rechtes Ohr). Die Anschnitte der Halbwindungen sind für die Auswertung von 1 bis 7 von Basis zu Apex durchnummeriert.

Es wurden Mittelwerte, Standardabweichungen und Variationskoeffizienten von sämtlichen gemessenen Parametern für jede angeschnittene Halbwindung und jeweils für die gesamte Cochlea ermittelt. Die einzelnen Parameter pro Halbwindung und pro Cochlea wurden mit Hilfe des T-Tests für unabhängige Parameter (bzw. des Mann Whitney U-Tests bei nicht vorliegender Normalverteilung) zwischen den beiden Arten statistisch verglichen. Außerdem wurde zu Visualisierungszwecken mit Hilfe des 3D-Moduls von AnalySIS Pro FIVE (SIS Soft Imaging System GmbH) für je eine Cochlea von *C. damarensis* und *G. capensis* eine dreidimensionale Rekonstruktion der Scala media durchgeführt. Die 3D-Animation ist in Kapitel E.8. Anhang E auf beiliegender CD-Rom zu finden.

2.4. Gangakustik

Im Vorfeld zu den Feldstudien wurden im Labor reine Töne von sieben Frequenzen (100, 200, 400, 800, 1600, 2400 und 3200 Hz), jeder mit einer Dauer von 60 Sekunden mit der Avi-

soft-SASLab Pro Software 4.33 produziert und auf Chromdioxid-Kassette aufgenommen (Kassettenrekorder Uher CR210 Stereo, Kassette Fuji DR11). Ein selbst konstruierter, aktiver (d. h. batteriebetriebener) Verstärker wurde außerdem im Labor so vorbereitet, dass jedes Signal mit einem Schalldruckpegel von 75 dB (gemessen in einer Entfernung von 10 cm zum Lautsprecher mit Hilfe eines CEL-383 Schalldruckpegelmessers, Typ 2) wiedergegeben werden konnte.

Im Feld wurden natürliche Tunnel mit einem geraden Verlauf (abgeschätzt anhand des Verlaufs aufgeworfener Hügel) geöffnet, so dass in situ ein ungestörter Tunnel einer Länge von 1-3 m zwischen den beiden Öffnungen vorlag. Der Lautsprecher (Conrad Electronics Lautsprecher, Durchmesser 5 cm, Impedanz 4 Ohm, 90 Hz - 20 kHz) wurde über den Verstärker mit einem Stereo-Kassettenspieler (Sony WM-35, wasser- und staubresistent) verbunden und in einen Tunnel eingeführt, dann dicht mit einem Baumwolltuch nach außen abgedichtet. An der anderen Tunnelöffnung wurde ein Stereo-Mikrofon (Sony ECM S959A, Frequenzgang 50 Hz - 18 kHz, linearer Frequenzgang 200 Hz - 5 kHz, maximaler Schalldruckpegel > 117 dB) in den Tunnel eingebracht und wiederum mit einem Baumwolltuch nach außen hin abgedichtet. Jedes Signal wurde mit einem Schalldruckpegel von 75 dB abgespielt und die durch den Tunnel geleiteten Signale am anderen Ende mit einem DAT-Rekorder (Sony TCD-D8; TDK DA-RXG DAT-Kassette), der mit dem Mikrofon verbunden war, aufgenommen.

Nach dem Beenden der Aufnahmen wurden die Tunnel geöffnet, um deren geraden Verlauf zu überprüfen. Mit Ausnahme des Tunnels #E, der nach etwa 2/3 seiner Länge eine Kurve von 60° aufwies, waren sämtliche untersuchte Gänge gerade. Außerdem wurden Länge, Durchmesser und Tiefe der Tunnel protokolliert.

Alle aufgenommenen Signale wurden mit der Avisoft Software im Labor analysiert, die Schalldruckpegel (SPL) der verschiedenen Frequenzen gemessen. Die Abschwächung wurde ermittelt als Differenz des Schalldruckpegels zwischen den Werten gemessen in 10 cm Entfernung vom Lautsprecher im Labor (75 dB) und den Werten, die im Feld an der Tunnelöffnung in situ gemessen wurden.

Um Mittelwerte und Standardabweichungen der Schalldruckpegel-Differenzen (Abschwächung in dB) für jede Signalfrequenz zu berechnen, wurden die dB-Werte in Schalldruck (N/m^2) konvertiert und nach der Berechnung die Ergebnisse rückkonvertiert in dB. Die Schalldruckpegel-Differenzen wurden mit Länge, Durchmesser und Tiefe des Tunnels korreliert (Spearman Rang-Korrelations-Test, zweiseitig, SPSS 11.0).

3. Vergleichende Morphologie des Mittelohrs

3.1. Einleitung

Bisher gibt es in der Literatur nur sehr wenige Daten zur Morphologie des Mittelohrs der Sandgräber. Die Größe des Trommelfells und der Stapes-Fußplatte ist von fünf Arten (*C. anseli*, BURDA et al. 1992, LAUBE et al. 1990; *C. mechowii*, *Georychus capensis*, BURDA et al. 1992; *Heliophobius argenteocinereus*, FLEISCHER 1973; *Heterocephalus glaber*, MASON 1999 zitiert in MASON 2001) und weiterhin sind die Längen der Hebelarme von Malleus und Incus sowie das Gewicht des Malleus-Incus-Komplexes von *H. glaber* bekannt (MASON 1999 zitiert in MASON 2001). Um dem Ziel dieser Arbeit, einer umfassenden **Analyse des Ohrs** möglichst vieler verschiedener Arten der Sandgräber, gerecht zu werden, werden im folgenden Kapitel die Morphologie von insgesamt 14 Arten der 5 Gattungen der Sandgräber vergleichend-morphologisch untersucht und Gemeinsamkeiten bzw. Unterschiede beschrieben. Diese Daten des Mittelohrs (und die des Innenohrs aus dem folgenden Kapitel A.4.) stellen die Grundlage für die funktionelle Morphologie dar, die in Kapitel A.5. behandelt wird.

Aufgrund von aus der Anpassung an die subterrane Umwelt resultierender Konvergenz und hohem inter- und intraspezifischen Polymorphismus der Sandgräber sind klassische morphologische Merkmale wie Körpergröße, Fellfarbe, Blesse oder Schädel für die **Artdiagnose** von geringem Nutzen (vgl. ROSEVEAR 1969, ANSELL 1978, HONEYCUTT et al. 1987, 1991, BURDA et al. 1999b, BENNETT & FAULKES 2000, VAN DAELE et al. 2004). Man kann zwar aufgrund des Habitus die Gattungen voneinander unterscheiden, innerhalb der Gattung *Cryptomys* - der einzigen Gattung, die mehr als zwei Arten umfasst - ist jedoch keine eindeutige Artdiagnose über morphologische Parameter möglich. Hier wird erstmals der Nutzen von morphologischen Merkmalen des Mittelohrs (das z. B. an Museumsexemplaren nach einseitigem Öffnen der Mittelohrhöhle untersucht werden kann) für die Artdiagnose innerhalb der Sandgräber untersucht.

Die Form des Malleus-Incus-Komplexes wird außerdem über die Methode der **geometrischen Morphometrie** mit phylogenetischen Daten verglichen. Diese Methode umfasst eine Anzahl von Techniken, die den Vergleich der Gesamtform von Objekten erlauben, ohne dass die Informationen über die relativen örtlichen Anordnungen während der Analyse verloren gehen. Sie können dazu dienen, die Kongruenz zwischen morphometrischen und molekularen Daten zu testen. Um die morphologischen Beziehungen zwi-

schen den Sandgräbern zu untersuchen, wurde eine geometrisch-morphometrische Analyse der Umriss (*outlines*) des Malleus-Incus-Komplexes durchgeführt und so die Eignung dieser Technik für die Unterscheidung dieser Arten, basierend auf der Morphologie der Mittelohrknöchelchen, untersucht. Sie bieten sich für die Outline-Methode an, da eindeutig zu identifizierende Landmarken kaum vorhanden sind.

3.2. Material und Methoden

Es wurden Mittelohren afrikanischer Sandgräber (Bathyergidae, Rodentia) unterschiedlicher Körpergröße (Kondylobasallänge) folgender 14 Arten untersucht: *Cryptomys amatus*, *C. anelli*, *C. damarensis*, *C. darlingi*, *C. kafuensis*, *C. mechowii*, *C. whytei*, *C. natalensis*, *C. hottentotus*, *C. pretoriae*, *Georychus capensis*, *Bathyergus suillus*, *Heterocephalus glaber* und *Heliophobius argenteocinereus*. Die Mittelohren der adulten Individuen wurden zum Teil bilateral untersucht. Eine Übersicht über die Fanglokalitäten der Arten und die Anzahl der untersuchten Organen pro Art ist in Tabelle 2 zu finden; die genaue Beschreibung der Methodik ist Kapitel A.2.2. zu entnehmen.

3.3. Ergebnisse

Beschreibung der Morphologie des Mittelohrs

EINE ÜBERSICHT ÜBER DIE ERMITTELTEN PARAMETER, MITTELWERTE, STANDARDABWEICHUNGEN UND VARIATIONSKOEFFIZIENTEN IST IM KAPITEL E.6. ANHANG C ZU FINDEN.

Die Querschnittsfläche des eine ringförmige Wulst formenden knöchernen **Meatus** acusticus externus betrug bei den Graumullen zwischen 0,45 mm² bei *C. pretoriae* und 1,42 mm² bei *C. mechowii*, bei den weiteren untersuchten Gattungen zwischen 0,46 mm² bei *H. glaber* und 1,32 mm² bei *B. suillus*. Das äußere Volumen der **Bulla tympanica** variierte von 109 mm³ bei *H. glaber* bis 1458 mm³ bei *B. suillus*, bei den Graumullen zwischen 208 mm³ (*C. amatus*) und 950 mm³ (*C. mechowii*; Tab. 2). Das **Trommelfell** war fast perfekt rund, bei allen untersuchten Arten (s. am Beispiel von *C. hottentotus*, Abb. 9) glatt aufgespannt (außer bei *C. kafuensis*, dessen Trommelfell eine leichte Trichterform aufwies) und wies keine Pars flaccida auf. Die mittlere Trommelfellfläche (Pars tensa) lag bei den Graumullen zwischen

6,2 mm² (*C. hottentotus*) und 14,2 mm² (*C. mechowii*), bei den anderen Gattungen zwischen 3,4 mm² bei *H. glaber* und 21,6 mm² bei *B. suillus* (vgl. Tab. 2).

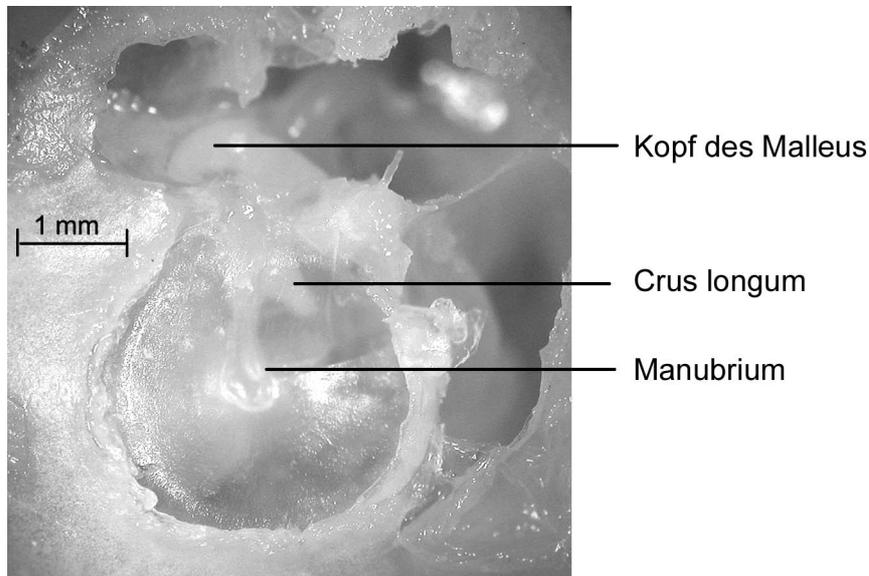


Abb. 9: Das Trommelfell von *C. hottentotus*.

Die Kette der Gehörknöchelchen wies bei allen untersuchten Individuen einen massiven **Malleus-Incus-Komplex** auf, d. h. Malleus und Incus waren fest miteinander verschmolzen. Vor allem bei *H. glaber* war die Fusion dieser beiden Mittelohrknöchelchen so extrem ausgeprägt (s. Abb. 10), dass man die Grenze zwischen beiden kaum noch erkennen konnte.

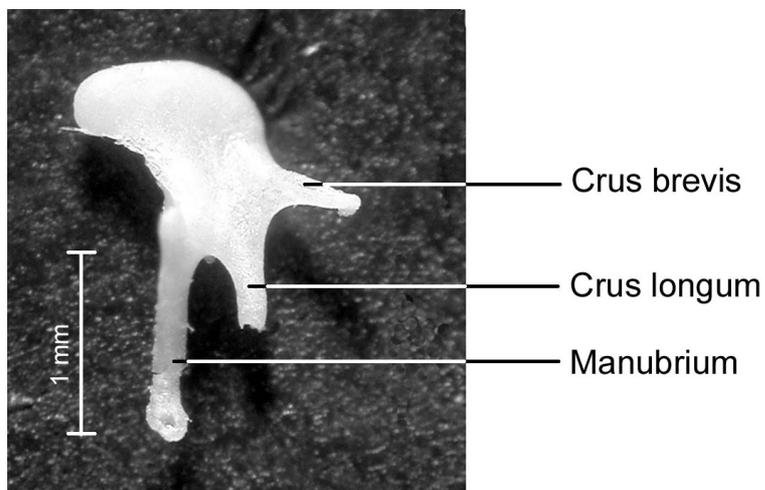


Abb.10: Malleus-Incus-Komplex bei *H. glaber*.

Der Malleus zeigte übereinstimmend eine reduzierte Pars transversalis, das Goniale fehlte, der Incus war relativ groß und massiv, wiederum mit Ausnahme von *H. glaber* (s. Abb. 10), und das Manubrium mallei und das Crus longum incudis lagen parallel zueinander (s. Abb. 10). Der Malleus war bei allen Arten bis auf *B. suillus*, *G. capensis* und *H. glaber* über ein Ligament an der Rückseite fest mit der Bulla-Wand verbunden. Alle anderen Verbindungen zwischen den Knöchelchen und dem Tympanum waren bei diesen Arten lose über sehr dünne Bänder geknüpft, mit Ausnahme eines festen Bandes zwischen Malleus und Tympanum bei *C. hottentotus* und *B. suillus* und einer festen Verbindung zwischen Incus und Tympanum bei *B. suillus*. Die Verbindung zwischen Gehörknöchelchen und Tympanum war, sowohl am Kopf des Malleus als auch am Crus brevis incudis, stets ligamentös, nie knöchern. Die Mittelohren waren nach den Kriterien von FLEISCHER (1973, 1978) vom frei beweglichen Typ („freely mobile“). Das Mittelohr von *H. argenteocinereus* war im Vergleich zu den anderen untersuchten Arten sehr massiv gebaut, Incus und Malleus waren sehr fest eingebunden. Der darüber liegende Knochen des knöchernen Meatus war sehr fest und behinderte die Rotation des Malleus-Incus-Komplexes. Schon bei leichtem Berühren des Manubriums brach dieses ab, anstatt dass der Komplex in Schwingungen geriet.

Der **Hebelarm** des Malleus wies eine Länge zwischen 1,7 mm bei *C. hottentotus* und 2,5 mm bei *C. mechowii* auf, bei den anderen Gattungen lag die Länge zwischen 1,5 mm (*H. glaber*) und 3,0 mm (*B. suillus*). Der Hebelarm des Incus wies eine Länge zwischen 0,9 mm bei *C. hottentotus* und 1,4 mm bei *C. damarensis*, *Dordabis*, auf, bei den anderen Gattungen lag sie zwischen 0,8 mm (*H. glaber*) und 1,5 mm (*B. suillus*). Die incudo-stapediale Verbindung war locker und der Malleus-Incus-Komplex trennte sich sehr leicht vom Stapes. Nur bei *B. suillus*, *H. glaber*, *C. anelli*, *C. pretoriae* und einigen Individuen von *C. kafuensis* lag eine feste Verbindung zwischen Incus und Stapes vor. Das annulare Ligament war im Allgemeinen sehr schwach, wohingegen es bei *C. anelli* stärker ausgeprägt war (d. h. der Stapes ließ sich nur mit Schwierigkeiten aus dem ovalen Fenster lösen, dabei ging er leicht zu Bruch). Die Fläche der **Stapes-Fußplatte** reichte von einer Größe von 0,21 mm² bei *H. glaber* bis zu 1,08 mm² bei *B. suillus*. Eine stapediale Arterie lag bei keiner untersuchten Art vor. Die Ergebnisse aller an den Gehörknöchelchen vorgenommenen Messungen finden sich in Tabelle 2.

Die **Mittelohrmuskeln** (M. tensor tympani und M. stapedius) fehlten bei allen untersuchten Exemplaren oder waren sehr stark reduziert. Meist war noch die Ansatzstelle vom M. tensor tympani an der medial liegenden Seite des Malleus zu erkennen. Bei *G. capensis*

und *H. glaber* fiel auf, dass kaum Bänder vorhanden und fast alle Knöchelchen sehr lose waren, sich sehr leicht voneinander trennen ließen bzw. bei der Präparation von selbst aus der in situ-Lage fielen und sich voneinander und vom Tympanum lösten.

Tab. 2: Übersicht über die Mittelwerte der wichtigsten morphologischen Parameter.

Art	Lokalität	n	CBL	MFlä	BV	TF	ML	IL	M	CB	CL	SP	GMI
<i>B. suillus</i>	Kapstadt, Südafrika	6	75,9	1,32	1458	21,6	3,0	1,5	4,4	1,6	2,7	1,08	3,8
<i>C. amatus</i>	Serenje, Sambia	1	32,5	0,48	208	8,9	1,9	1,0	2,8	1,5	1,7	0,46	
<i>C. ansellii</i>	Lusaka, Sambia	11	33,1	0,76	364	8,1	2,1	1,0	3,1	1,2	1,6	0,52	1,5
<i>C. damarensis</i>	Dordabis, Namibia	13	39,2	0,68	441	11,6	2,4	1,4	3,4	1,4	2,1	0,71	1,8
<i>C. danuarensis</i>	W. Zambezi, Sambia	4	32,2	0,74	384	11,6	2,1	1,1	3,4	1,2	1,9	0,54	1,6
<i>C. darlingi</i>	Chimanimani, Simbabwe	8	36,2	0,72	331	9,7	2,0	1,0	2,9	1,3	1,5	0,48	
<i>C. darlingi</i>	Goromonzi, Simbabwe	2	36,7	0,71	346	8,5	2,1	1,2	3,1	1,3	1,6	0,55	1,4
<i>C. hottentotus</i>	Kamieskroon, Südafrika	11	34,1	0,52	235	6,2	1,7	0,9	2,5	1,1	1,6	0,32	0,7
<i>C. kafuensis</i>	Itezhi-Tezhi, Sambia	11	31,7	0,84	363	8,3	2,2	1,1	3,1	1,2	1,6	0,53	1,3
<i>C. mechorvii</i>	Ndola, Sambia	11	45,9	1,42	950	14,2	2,5	1,2	3,6	1,4	1,9	0,67	2,3
<i>C. natalensis</i>	Glengarry, Südafrika	5	37,6	0,66	235	8,2	1,8	1,0	2,9	1,2	1,7	0,44	1,0
<i>C. pretoriae</i>	Pretoria, Südafrika	12	38,2	0,45	319	9,9	2,2	1,1	3,4	1,5	2,1	0,58	1,2
<i>C. whytei</i>	Karonga, Malawi	5	36,9	0,87	469	11,6	2,4	1,0	3,3	1,2	1,6	0,5	1,2
<i>G. capensis</i>	Darling, Südafrika	11	44,8	0,91	465	10,7	2,1	1,1	3,1	1,5	2,1	0,56	1,2
<i>H. argentocinereus</i>	Blantyre, Malawi	7	42,6	1,18	514	9,4	2,0	1,2	2,8	1,2	1,9	0,48	1,1
<i>H. glaber</i>	Lerata, Kenia	5	26,0	0,46	109	3,4	1,5	0,8	2,1			0,21	0,4

n = Anzahl der untersuchten Organe, CBL = Kondylbasallänge in mm, MFlä = Fläche des Meatus-Querschnitts in mm², BV = Volumen der Bulla tympanica in mm³, TF = Trommelfläche in mm², ML = Hebelarm des Malleus in mm, IL = Hebelarm des Incus in mm, M = Länge des Malleus in mm, CB = Crus brevis in mm, CL = Crus longum in mm, SP = Fläche des stapediale Fußplatte in mm², GMI = Gewicht des Malleus-Incus-Komplexes in mg.

Der Malleus-Incus-Komplex wog zwischen 0,7 mg (*C. hottentotus*) und 2,3 mg (*C. mechowii*) innerhalb der Gattung *Cryptomys*, bei den anderen Gattungen wog er zwischen 0,4 mg bei *H. glaber* und 3,8 mg bei *B. suillus* (s. Tab.2).

Korrelationen mit der Schädelgröße

Die statistische Analyse deckte starke Korrelationen mit der Kondylobasallänge für folgende Parameter auf. Es wurde Pearsons Korrelationskoeffizient bzw. der Spearman-Rangkorrelationskoeffizient (vgl. Kapitel A.2.2.) berechnet, das Signifikanzniveau lag jeweils bei $p < 0,001$.

- Volumen der Bulla tympanica ($r = 0,851$)
- Querschnittsfläche des knöchernen Meatus ($r = 0,760$)
- Trommelfellfläche ($r = 0,753$)
- Länge des Crus longum ($r = 0,719$)
- Gewicht des Malleus-Incus-Komplexes ($r = 0,829$)

Schwächere Korrelationen mit der Kondylobasallänge lagen vor bei:

- Hebelarm des Malleus ($r = 0,504$)
- Hebelarm des Incus ($r = 0,339$)
- Länge des Crus brevis ($r = 0,562$)
- Fläche der Stapes-Fußplatte ($r = 0,583$)

Die Länge des Malleus ($r = 0,105$, nicht signifikant) war nicht mit der Kondylobasallänge korreliert.

Die intraspezifische Variabilität der Form des Malleus-Incus-Komplexes war vernachlässigbar, wohingegen die Form des Stapes individuell sehr stark variierte. Die Primärdaten der Mittelohrmessungen zeigten innerhalb einer Art jeweils einen säugetiertypischen Variationskoeffizienten zwischen 2 und 15% (vgl. Kapitel E.6. Anhang C).

Der interspezifische Vergleich zeigte signifikante Unterschiede bei allen untersuchten Parametern (einfaktorielle ANOVA, F-Test). Die Posthoc-Tests zeigten, dass bei allen untersuchten Parametern jeweils mehrere Tiere zum signifikanten Ergebnis beitrugen. *H. argenteocinereus*, *H. glaber* und *B. suillus* waren dabei sehr häufig für einen Großteil der Signifikanz verantwortlich.

Teilt man die Tiere in die folgenden drei Gruppen: *C. hottentotus*-Gruppe (*C. hottentotus*, *C. pretoriae*, *C. natalensis*), *C. mechowii*-Gruppe (alle anderen untersuchten Arten der Gattung, s. o.), andere Gattungen (vgl. Einleitung), so zeigt die ANOVA zwischen diesen Gruppen bei allen Variablen erneut signifikante Unterschiede. Die *C. mechowii*-Gruppe ist ursächlich für die Signifikanz beim Gewicht des Malleus-Incus-Komplexes, der Trommelfellfläche und der Fläche der Stapes-Fußplatte, die *C. hottentotus*-Gruppe für die Signifikanz bei der Querschnittsfläche des knöchernen Meatus, die anderen Gattungen für die Signifikanz bei der Länge von *Crus longum* und *Crus brevis* des Incus. In allen anderen Fällen sind immer mehrere Gruppen für die Signifikanz verantwortlich.

Geometrische Morphometrie

Innerhalb der Gattung *Cryptomys* ergaben sich einige Auffälligkeiten in dem auf den *outlines* der Malleus-Incus-Komplexe beruhenden Dendrogramm (s. Abb. 11): *C. mechowii* ist von allen anderen untersuchten Arten am verschiedensten und stellt eine Schwestergruppe zu den sonstigen untersuchten Graumullarten dar. *C. hottentotus* und *C. natalensis* sind sich sehr ähnlich und bilden zusammen mit *C. whytei* die Schwestergruppe zu den restlichen Graumullarten, bei denen zwischen zwei Gruppen unterschieden werden kann: *C. darlingi* und *C. amatus* einerseits und *C. pretoriae*, *C. damarensis* und die beiden Schwesterarten *C. anelli* und *C. kafuensis* andererseits.

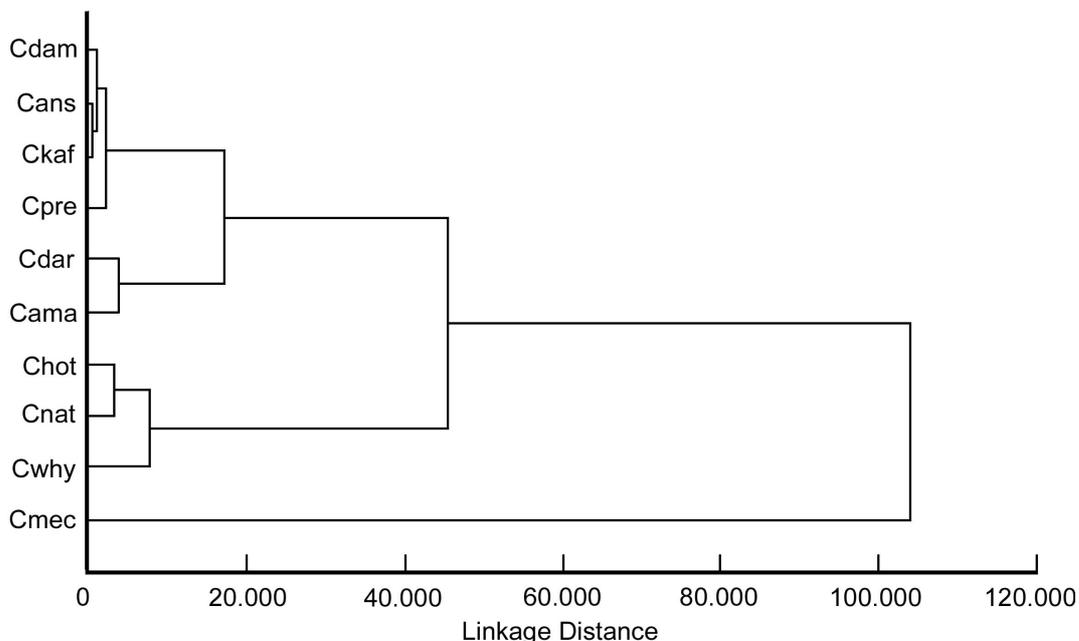


Abb. 11: Dendrogramm, basierend auf der elliptischen Fourieranalyse der Umrisse des Malleus-Incus-Komplexes aller untersuchten *Cryptomys*-Arten. Cans = *C. anelli*, Cama = *C. amatus*, Cdam = *C. damarensis*, Cdar = *C. darlingi*, Chot = *C. hottentotus*, Ckaf = *C. kafuensis*, Cmec = *C. mechowii*, Cnat = *C. natalensis*, Cpre = *C. pretoriae*, Cwhy = *C. whytei*.

Wenn man die übrigen Gattungen der Sandgräber mit in die Analyse einschloss, ergab sich folgendes Dendrogramm (Abb. 12): *H. glaber* war von den anderen Arten in der Form des Malleus-Incus-Komplexes sehr verschieden, auch *H. argenteocinereus* wurde mit keiner anderen Art zusammengruppiert sondern stand allen untersuchten Arten außer *H. glaber* gegenüber. *C. anelli* und *C. kafuensis* bildeten eine Gruppe, ebenso *C. hottentotus* und *C. pretoriae*, die zusammen mit *B. suillus* und *G. capensis* eine Gruppe bildeten, die den anderen Graumullarten gegenüberstand.

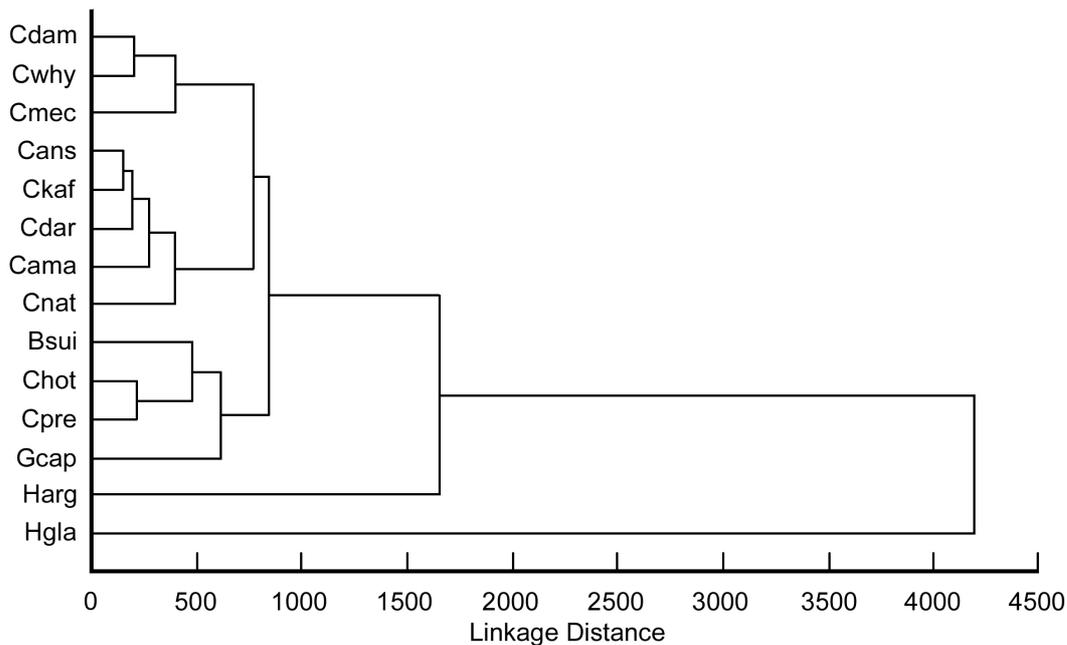


Abb. 12: Dendrogramm, basierend auf der elliptischen Fourieranalyse der Umrisse des Malleus-Incus-Komplexes aller untersuchten Sandgräber-Arten. Bsui = *B. suillus*, Cans = *C. anelli*, Cama = *C. amatus*, Cdam = *C. damarensis*, Cdar = *C. darlingi*, Chot = *C. hottentotus*, Ckaf = *C. kafuensis*, Cmec = *C. mechowii*, Cnat = *C. natalensis*, Cpre = *C. pretoriae*, Cwhy = *C. whytei*, Gcap = *G. capensis*, Harg = *H. argenteocinereus*, Hgla = *H. glaber*.

3.4. Diskussion

3.4.1. Material und Methoden

Größe der Stichprobe

Das Ohr der Säugetiere ist qualitativ weitgehend einheitlich gebaut und aus quantitativer Sicht intraspezifisch sehr konservativ, was auch oto-morphologische Studien an großen Stichprobenzahlen (vgl. BURDA 1978, BURDA 1979) bestätigen. Die Morphologie ist an die artspezifische Sinnesumwelt sehr genau angepasst, da sie - ähnlich wie die dioptrische Geometrie des Augapfels - physikalischen (mechanischen) Prinzipien unterliegt (vgl. auch

VON BÉKÉSY 1974) und somit kaum Möglichkeiten für eine intraspezifische Variabilität zulässt. Jede quantitative Abweichungen von der Norm verursacht eine Fehlfunktion (ähnlich der von der Norm abweichenden Masse des Augapfels, die zu Kurz- oder Weitsichtigkeit führt) und wird von der natürlichen Selektion schnell eliminiert. Aus diesem Grund ist es Usus in der Literatur, dass vergleichend-morphologische Studien am Mittel- und Innenohr häufig auf der Untersuchung von nur wenigen Organen beruhen (vgl. z. B. FLEISCHER 1973). Die zum Teil kleinen Stichprobenzahlen (vgl. z. B. *C. amatus*, s. Tab. 2) können daher als ausreichend und repräsentativ betrachtet werden.

Homogenität der Stichprobe

1.) Einflüsse durch das Geschlecht:

Aufgrund des vorliegenden Materials wird hier nicht zwischen Männchen und Weibchen unterschieden. Man kann außerdem davon ausgehen, dass es weder qualitative noch quantitative Geschlechtsunterschiede im Bau des Ohrs gibt. So fand z. B. NUMMELA (1995) bei der Untersuchung der Masse der Gehörknöchelchen und ihrer allometrischen Beziehung zum Schädel generell keine geschlechtsspezifischen Unterschiede. Auch stellten z. B. BURDA (1978) und WILKINS et al. (1999) in ihren Studien über das Mittelohr der Spitzmäuse bzw. der Geomyiden keine signifikanten qualitativen und quantitativen Unterschiede fest. Der Einfluss des Geschlechts auf quantitative Parameter ist zwar nicht völlig auszuschließen, aber sehr unwahrscheinlich, da er bei anderen Kleinsäugetern nicht beobachtet wurde. Geschlechtsdimorphismus ist bei den Graumullen nur bei erwachsenen alpha-Tieren zu beobachten (auch dann ist er eher unbedeutend). Bei allen Arten waren in den Stichproben beide Geschlechter vertreten, so dass keine Beeinflussung durch das Geschlecht zu erwarten ist.

2.) Einflüsse durch das Alter:

Obwohl das Alter der einzelnen Tiere nicht bekannt war und zunächst nur von der Körpergröße darauf geschlossen werden konnte, dass ein Individuum adult war, gibt es einige weitere Hinweise, die auf die Richtigkeit des über die Körpergröße geschätzten Alters deuten. Bei allen bisher untersuchten Säugetieren wurde festgestellt, dass das Ohr sehr früh reif ist (zum Zeitpunkt der Entwöhnung bei allen bisher untersuchten Nagetieren, beim Menschen bereits im 6. Monat der vorgeburtlichen Entwicklung, vgl. z. B. BURDA 1985 und gängige Lehrbücher der Anatomie wie z. B. LEONHARDT et al. 1987). Außerdem sind Graumulle sensorisch schon direkt nach der Geburt gut entwickelt - so zeigen Neugebore-

ne bereits eine negative Geotaxis (BURDA, persönliche Mitteilung), was bedeutet, dass ihr Vestibularorgan (und somit das Innenohr) auch funktionell ausgereift ist (s. a. LINDENLAUB & BURDA 1993). Alle untersuchten Individuen waren aufgrund der Körpergröße eindeutig entwöhnte Individuen. Die Mittel- und Innenohren wachsen bei Säugetieren schon kurz nach der Geburt nicht mehr (z. B. BURDA 1985, BURDA & BRANIS 1988 und die dort zitierte Literatur). Außerdem war die Bulla tympanica bereits verknöchert, die Mittelohrhöhle war frei von Mesenchym und somit luftgefüllt - Hinweise auf ein bereits ausgereiftes Mittelohr, von dem bekannt ist, dass es langsamer und später als das Innenohr reift. Daher war quantitativ und qualitativ gesehen - zumindest mit den hier verwendeten Methoden - kein feststellbarer Unterschied zu erwarten. Der Vergleich einiger Präparate juveniler Individuen mit denen adulter Individuen offenbarte in der Tat keine Größenunterschiede (eigene Beobachtungen, unveröffentlicht).

3.) Einfluss der Konservierungs- und Präparationsmethode:

Fehlerquellen bei der Bestimmung des Gewichtes des Malleus-Incus-Komplexes liegen darin, dass kleine Beschädigungen bei der Präparation nicht ausgeschlossen (z. B. Verlust von Teilen des Manubriums) und Trommelfellreste nicht immer vollständig entfernt werden konnten, ohne den Komplex zu zerstören. Da zum einen verschiedene Verfahren bei der Präparation, wie Kochen, Bleichen, Trocknen das Gewicht der Gehörknöchelchen um weniger als 5% erniedrigen (NUMMELA 1995) und zum anderen die Knöchelchen von in Alkohol oder in Formaldehyd konservierten Präparaten weniger als 3% ihres Gewichtes gegenüber unkonserviertem Material verlieren (MASON 2001), können die Gewichte aus der Literatur zum Vergleich herangezogen werden.

Das aus den äußeren Abmessungen ermittelte Bulla-Volumen stellt eine Annäherung dar und kann mit einigen in der Literatur erhältlichen Daten nicht verglichen werden, die auf verschiedenartigen Innenmessungen des Volumens basieren. Aufgrund des eingeschränkten Materials konnte hier eine solche Messung nicht durchgeführt werden, ohne eine Beschädigung der Gehörknöchelchen zu riskieren.

Die Outline-Methode der geometrischen Morphometrie wurde bereits häufig erfolgreich bei der Analyse diverser biologischer Formen bei Säugetieren angewendet (z. B. RENAUD 1999, RENAUD et al. 1999, RENAUD & MILLIEN 2001, BEOLCHINI & CORTI 2004, CARDINI & SLICE 2004). *Chain codes* wurden benutzt, da diese nicht voraussetzen, dass die Koordinatenpunkte auf den *outlines* in gleichen Abständen gesetzt werden, und somit hervorragend für die Parametrisierung sehr komplexer Kurven, wie sie beim Malleus-Incus-Komplex auftreten, geeignet sind.

3.4.2. Merkmale des Mittelohrs subterranean Nagetiere

Vergleich innerhalb der einzelnen Arten

Alle Parameter variieren intraspezifisch kaum (vgl. Variationskoeffizienten in Kapitel E.6. Anhang C). Auch qualitativ sind sich die Mittelohren innerhalb der einzelnen Arten sehr ähnlich.

Vergleich zwischen den untersuchten subterranean Arten und Literatur-Daten

Tabelle 3 stellt für eine Auswahl bisher untersuchter subterranean Nagetiere sowie epigäisch lebender, akustisch unspezialisierter Nagetiere ähnlicher Körpergröße die wichtigsten morphometrischen Parameter dar.

Da die Vibrationen des Schädels, die durch Kauen, Nagen, Graben mit dem Kopf o. ä. ausgelöst werden, auch auf das Mittel- und Innenohr übertragen werden können, könnte ein frei schwingendes Mittelohr diesen Störungen entgegenwirken (vgl. FLEISCHER 1978). Bei den Sandgräbern, die vorwiegend mit den Schneidezähnen graben und somit den Schädel ständig in Vibrationen versetzen, könnte sich so dieser Mittelohrtyp als Schutz gegen diese Vibrationen evolviert haben (vgl. auch ROSE & EMRY 1980). Die Reduktion oder der Verlust der Mittelohrmuskeln, ein ebenfalls typisches Merkmal fossorieller Säugetiere, ist mit einer Reduktion des Hörens hoher Frequenzen verbunden (BURDA et al. 1992). Auch nach FLEISCHER (1978) haben Arten mit einem frei schwingenden Mittelohrtyp oft einen reduzierten M. tensor tympani und einen in Richtung tiefere Frequenzen verschobenen Hörbereich. Generell ist die Funktion der Mittelohrmuskeln bis heute nicht geklärt, es wird aber angenommen, dass sie das Innenohr vor Schall allzu hoher Intensitäten schützen und dass sie das Gehör gegenüber hohen Frequenzen empfindlicher machen können, indem sie die Steifigkeit der Gehörknöchelchenkette erhöhen (vgl. HÜTTENBRINK 1988, LOMBARD & HETHERINGTON 1993, ROSOWSKI 1994).

Unter den Nagetieren (s. Tab. 3) zeigen die subterranean Formen eine Tendenz zu einer relativen (auf die Körpergröße bezogenen) **Vergrößerung der Mittelohrhöhle** (453 mm^3 vs. 187 mm^3) und der **Stapes-Fußplatte** ($0,57 \text{ mm}^2$ vs. $0,30 \text{ mm}^2$).

Tab. 3: Wichtige morphometrische Parameter des Mittelohrs bei subterranean und epigäischen (akustisch unspezialisierten) Nagetieren. Die Werte wurden z. T. mit Hilfe morphologischer Parameter aus der Literatur entsprechend den in Kapitel A.2.2. beschriebenen Methoden berechnet.

Art	CBL	BV	MFlä	TF	ML	IL	SP	GMI	Quelle
subterranean Nagetiere									
<i>B. suillus</i>	75,9	1458	1,32	21,6	3,0	1,5	1,08	3,8	diese Studie
<i>C. amatus</i>	32,5	208	0,48	8,9	1,9	1,0	0,46		diese Studie
<i>C. anelli</i>	33,1	364	0,76	8,1	2,1	1,0	0,52	1,5	diese Studie
<i>C. damarensis</i> , Dordabis	39,2	441	0,68	11,6	2,4	1,4	0,71	1,8	diese Studie
<i>C. damarensis</i> , W. Zambezi	32,2	384	0,74	11,6	2,1	1,1	0,54	1,6	diese Studie
<i>C. darlingi</i> , Chimanimani	36,2	331	0,72	9,7	2,0	1,0	0,48		diese Studie
<i>C. darlingi</i> , Goromonzi	36,7	346	0,71	8,5	2,1	1,2	0,55	1,4	diese Studie
<i>C. hottentotus</i>	34,1	235	0,52	6,2	1,7	0,9	0,32	0,7	diese Studie
<i>C. kafuensis</i>	31,7	363	0,84	8,3	2,2	1,1	0,53	1,3	diese Studie
<i>C. mechowii</i>	45,9	950	1,42	14,2	2,5	1,2	0,67	2,3	diese Studie
<i>C. natalensis</i>	37,6	235	0,66	8,2	1,8	1,0	0,44	1,0	diese Studie
<i>C. pretoriae</i>	38,2	319	0,45	9,9	2,2	1,1	0,58	1,2	diese Studie
<i>C. whytei</i>	36,9	469	0,87	11,6	2,4	1,0	0,50	1,2	diese Studie
<i>Ctenomys sociabilis</i>	52,2			18,8	2,6	1,1	0,71	3,1	MASON 2004
<i>Ctenomys talarum</i>	37,4	579		17,3	3,4	1,4	0,82	3,2	SCHLEICH & BUSCH 2004, JUSTO et al. 2003
<i>Ellobius talpinus</i>	29,6			8,7	1,8	0,8	0,52	1,1	BURDA et al. 1992, eigene Daten
<i>Geomys bursarius</i>	40,4	573	1,89	9,4	2,3	1,1	0,55	2,1	NUMMELA 1995, WILKINS et al. 1999
<i>G. capensis</i>	44,8	465	0,91	10,7	2,1	1,1	0,56	1,2	diese Studie
<i>H. argenteocinereus</i>	42,6	514	1,18	9,4	2,0	1,2	0,48	1,1	diese Studie
<i>H. glaber</i>	26	109	0,46	3,4	1,5	0,8	0,21	0,4	diese Studie
<i>Spalacopus cyanus</i>	40,7	395		14,2	2,5	1,2	0,53		BEGALL & BURDA, eingereicht, BEGALL mündliche Mitteilung
<i>Spalax ehrenbergi</i>	41,3			10,2	2,1	1,2	0,60	1,4	BURDA et al. 1989, BURDA et al. 1992, RADO et al. 1989, COSKUN 2004, eigene Daten
<i>Thomomys bottae</i>	35,7	322	2,41	9,0	1,8	1,0	0,45	1,1	MASON 1999 in MASON 2001, WILKINS et al. 1999
MW subterranean		453	0,94	10,84	2,2	1,1	0,56	1,6	
epigäische Nagetiere									
<i>Clethrionomys glareolus</i>	24,4	154	4,00	5,2	1,8	0,8	0,32	0,6	LANGE & STALLEICKEN 2001
<i>Microtus agrestis</i>				8,0	2,0	0,9	0,34	0,9	MASON 1999 in MASON 2001
<i>Microtus aroalis</i>	24,3	180	2,00	5,4	1,7	0,8	0,30		LANGE et al. 2004, LANGE & STALLEICKEN 2001
<i>Aroicola terrestris</i>	33,8	227	3,00	9,0	2,2	1,1	0,40		LANGE et al. 2004, LANGE & STALLEICKEN 2001
Wanderratte	48,0			10,4	2,1	0,9	0,33	1,5	BURDA et al. 1988a, 1992, MASON 1999 in MASON 2001
Hausmaus	20,5			3,1	1,4	0,6	0,11	0,3	BURDA et al. 1988a, 1992, MASON 1999 in MASON 2001
MW epigäisch		187	3,00	6,9	1,9	0,9	0,30	0,8	
Meerschweinchen				30,7	3,0	1,2	0,90	5,4	MASON 1999 in MASON 2001

CBL = Kondylobasallänge in mm, BV = Volumen der Bulla tympanica in mm³,

MFlä = Fläche des Meatus-Querschnitts in mm², TF = Trommelfellfläche in mm²,

ML = Hebelarm des Malleus in mm, IL = Hebelarm des Incus in mm, SP = Fläche des Stapes-Fußplatte in mm²,

GMI = Gewicht des Malleus-Incus-Komplexes in mg, MW = Mittelwert.

Bei einigen der hier untersuchten Arten konnten außerdem auch die im Rahmen anderer Studien erworbenen und publizierten morphometrischen Daten zum Vergleich herangezogen werden (vgl. Kapitel A.3.1. und Tab. 4). Die **Daten aus der Literatur** sind zum Großteil in derselben Größenordnung wie die hier erhobenen, d. h. innerhalb einer säugetiertypischen Schwankungsbreite bis zu 15%. Vor allem die Stapes-Fußplatte zeigt häufig stärker abweichende Größen wie bei *C. mechowii* in der Studie von BURDA et al. 1992 (+ 24%), bei *H. glaber* in der Studie von MASON (1999, zitiert in MASON 2001; -50%). Bei *H. glaber* ist bei MASON (1999, zitiert in MASON 2001) ebenfalls die Trommelfellfläche wesentlich größer (+62%) und das Gewicht des Malleus-Incus-Komplexes um 25% erhöht (vgl. Tab. 4). Die Unterschiede mögen an kleinen Abweichungen in der Messmethode liegen. Bei BURDA et al. (1992) wurden die Variablen mit einem Graphiktablett und automatischer Berechnung der Größen durch einen PC bestimmt. Aber auch allein das Nutzen verschiedener Mikroskope oder ein ungenaues Eichen kann zu kleinen Unterschieden führen. Gerade bei Flächen entstehen oft Abweichungen, da die Fläche teilweise direkt vermessen (z. B. BURDA et al. 1992), zum Teil dagegen anhand des Radius als Kreis oder Ellipse berechnet wurden.

Die Regressionsanalysen zwischen **Kondylobasallänge** und den gemessenen (wie z. B. Hebelarm von Malleus und Incus) oder berechneten Parametern des Mittelohrs (Volumen der Bulla tympanica, Trommelfellfläche, Fläche der Stapes-Fußplatte) zeigen, dass die meisten von ihnen wenigstens innerhalb der Sandgräber mit der Schädelgröße zusammenhängen (vgl. Kapitel A.3.3.3). Jedoch hat sich die Malleus-Länge (= größte Länge des Malleus, vgl. Abb. 3, Kapitel A.2.2.2) von der Abhängigkeit von der Schädelgröße emanzipiert und das Crus brevis incudis und die beiden anatomischen Hebelarme sind nur schwach von der Körpergröße abhängig. Diese Tatsache könnte auf die adaptive funktionelle Bedeutung der Größe des Malleus-Incus-Komplexes hinweisen.

Tab. 4: Vergleich erhobener Daten des Mittelohrs der Sandgräber mit Literaturdaten.

Art	Parameter	Eigene Daten	Literaturdaten	Abweichung der Literaturdaten um	Quelle
<i>C. anselii</i>	Trommelfellfläche in mm ²	8,1	8,6	+6%	LAUBE et al. 1990, BURDA et al. 1992
<i>C. anselii</i>	Stapes-Fußplatte in mm ²	0,52	0,52	+/- 0%	LAUBE et al. 1990, BURDA et al. 1992
<i>C. mechowii</i>	Trommelfellfläche in mm ²	14,2	15	+6%	BURDA et al. 1992
<i>C. mechowii</i>	Stapes-Fußplatte in mm ²	0,67	0,83	+24%	BURDA et al. 1992
<i>G. capensis</i>	Trommelfellfläche in mm ²	10,7	11,7	+9%	BURDA et al. 1992
<i>G. capensis</i>	Stapes-Fußplatte in mm ²	0,56	0,62	+11%	BURDA et al. 1992
<i>H. glaber</i>	Trommelfellfläche in mm ²	3,4	5,5	+62%	MASON 1999 in MASON 2001
<i>H. glaber</i>	Hebelarm des Malleus in mm	1,5	1,5	+/- 0%	MASON 1999 in MASON 2001
<i>H. glaber</i>	Hebelarm des Incus in mm	0,8	0,8	+/- 0%	MASON 1999 in MASON 2001
<i>H. glaber</i>	Stapes-Fußplatte in mm ²	0,46	0,23	-50%	MASON 1999 in MASON 2001
<i>H. glaber</i>	Gewicht des Malleus-Incus-Komplexes in mg	0,4	0,5	+25%	MASON 1999 in MASON 2001
<i>H. argenteocinereus</i>	Trommelfellfläche in mm ²	9,4	10,8	+15%	berechnet nach FLEISCHER 1973
<i>H. argenteocinereus</i>	Stapes-Fußplatte in mm ²	0,48	0,53	+10%	berechnet nach FLEISCHER 1973

3.4.3. Die Mittelohrknöchelchen als art-diagnostisches Merkmal

„ The auditory region can serve as an excellent guide for following the meanderings of the evolution of the dentition.“ (LAVOCAT & PARENT 1985)

Es ist bekannt, dass die Mittelohrmorphologie Informationen über die Taxonomie liefern kann, da sie sehr konservativ ist. Es gibt viele Fossilien, die auf Basis der Mittelohrmorphologie beschrieben wurden (von Ordnungen bis zu einzelnen Arten; vgl. z. B. ROSE & EMRY 1983, LAVOCAT & PARENT 1985). Frühere Arbeiten über das Mittelohr einiger Avicoliden und Muriden (COCKERELL et al. 1914), Chrysochloriden (SIMONETTA 1968), einiger fossorieller Edentaten (SEGALL 1976), Spitzmäuse (BURDA 1978) und von *Spalax ehrenbergi* (BURDA et al. 1989, 1990b, 1992) zeigten, dass die Morphologie des Mittelohrs für die Artdiagnose herangezogen werden kann. So gibt es bei *Spalax* auffällige konsistente Unterschiede in der Form des Stapes zwischen den vier Arten des *Spalax ehrenbergi*-Artkomplexes. Für die Chrysochloriden wurde ein Bestimmungsschlüssel, basierend auf der Form des Malleus, aufgestellt. Wie informativ ist also in dieser Hinsicht das Mittelohr der Bathyergiden und vor allem von *Cryptomys*?

Heterocephalus und *Bathyergus* unterschieden sich deutlich von den anderen untersuchten Gattungen in Form und Größe der Mittelohrknöchelchen. Der Malleus-Incus-Komplex von *Heliophobius* war relativ zur Körpergröße auffallend klein. Innerhalb der Gattung *Cryptomys* war die Form aller Mittelohrknöchelchen (vgl. Abb. 13) relativ ähnlich; trotzdem konnte man artspezifische Unterschiede identifizieren. So war z. B. der Kopf des **Malleus** in der *C. hottentotus*-Gruppe auffallend rund, innerhalb dieser Gruppe der Malleus-Incus-Komplex von *C. hottentotus* auffallend klein. Innerhalb der *C. mechowii*-Gruppe war der Übergang zwischen Manubrium und dem Kopf des Malleus, an dem der M. tensor tympani ansetzt, sehr flach bei *C. amatus* und *C. whytei*, dagegen war bei anderen Arten dieser Processus anterior mehr (*C. anelli*, *C. damarensis*) oder weniger (*C. kafuensis*, *C. darlingi*, *C. mechowii*) auffällig. Die Form des **Incus** war ähnlich bei allen untersuchten Arten, bei *C. mechowii* und *C. pretoriae* war er kräftiger. Der **Stapes** zeigte die für die Säugetiere klassische Steigbügel-Form. Die Stapedes waren sowohl intra- als auch interspezifisch sehr unterschiedlich geformt. Der Stapes bei *H. glaber* wies kein Foramen auf.

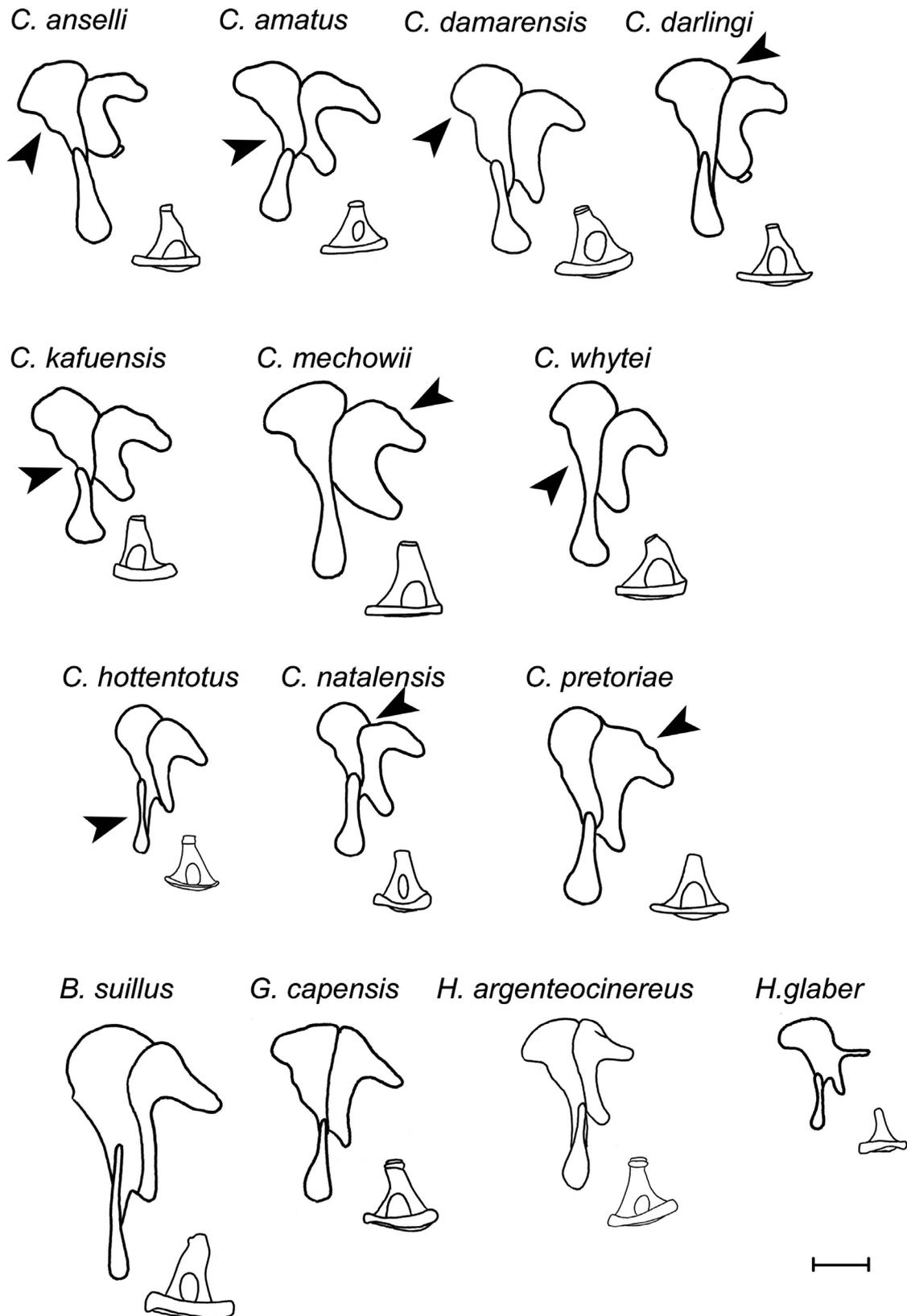


Abb. 13: Die Formen der Mittelohrknöchelchen der untersuchten Sandgräber (linker Mal-
leus-Incus-Komplex lateral und linker Stapes ventral). Der Maßstab beträgt 1 mm.

Sowohl der intra- als auch der interspezifische Vergleich der Form der Mittelohrknöchelchen lässt erkennen, dass sie als wertvolles Werkzeug bei der **Artdiagnose** dienen kann (vgl. Abb. 13). Jede Art kann durch eine einzigartige Kombination von qualitativen otomorphologischen Merkmalen identifiziert werden (vgl. Tab.5). Die Form des Malleus-Incus-Komplexes ist besonders geeignet, da sie eine nur sehr geringe Variabilität zwischen den Individuen aufweist, sich aber deutlich zwischen den Arten unterscheidet. Es besteht ein großes Potential in der Artdiagnose auf Grundlage der Form dieses Komplexes. Eine Artdiagnose basierend auf der Morphologie des Mittelohrs, ist eine schnelle, leicht zu erlernende Methode, die keine anspruchsvolle und teure Labor-Ausrüstung benötigt. Mit Hilfe von Abbildung 13 und Tabelle 5 kann unter Zuhilfenahme eines Binokulars und ein paar feiner Pinzetten eine Zuordnung zu den hier untersuchten Arten möglich sein. Sie kann an jedem Schädel angewandt werden und erfordert lediglich ein unilaterales und somit eher vernachlässigbares Beschädigen des Materials durch die Öffnung der Bulla tympanica. Selbst bei juvenilen Präparaten kann sie angewandt werden, da die Mittelohrknöchelchen schon bei Geburt voll entwickelt sind.

Die ANOVA zeigte signifikante Unterschiede eines jeden Parameters zwischen den untersuchten Arten, es konnte jedoch keine Art bestimmt werden, die sich in einem bestimmten Parameter von allen anderen Arten signifikant unterschied. Es sind demnach also qualitative Unterschiede in der Form und keine quantitativen Unterschiede zwischen bestimmten Messstrecken, die eine Unterscheidung zwischen den Arten möglich machen.

Tab. 5: Diagnostische Merkmale des Malleus-Incus-Komplexes der untersuchten Graumull-Arten. Die wichtigsten Merkmale sind in Abbildung 13 markiert (Pfeil).

Gruppen-Merkmale		Art-Merkmale	
C. mechowii-Gruppe	<ul style="list-style-type: none"> Malleus-Kopf von Pars transversalis abgesetzt Processus anterior ausgeprägt 	<i>C. anseli</i>	<ul style="list-style-type: none"> Manubrium und Kopf bilden eine Linie Malleus-Kopf setzt sich vom Incus ab auffälligster Processus anterior und sehr spitzer Kopf (Pfeil)
		<i>C. amatus</i>	<ul style="list-style-type: none"> Manubrium abgeknickt Winkel zwischen Kopf und Manubrium etwa 140° (Pfeil) Malleus-Kopf setzt sich vom Incus ab Processus anterior schwach ausgeprägt
		<i>C. damarensis</i>	<ul style="list-style-type: none"> Manubrium und Kopf bilden eine Linie Malleus-Kopf setzt sich vom Incus ab Processus anterior auffällig und Kopf auffallend rund (Pfeil)
		<i>C. darlingi</i>	<ul style="list-style-type: none"> Manubrium und Kopf bilden eine Linie glatter Übergang zwischen Kopf und Incus (Pfeil)
		<i>C. kafuensis</i>	<ul style="list-style-type: none"> Manubrium leicht abgeknickt Winkel zwischen Kopf und Manubrium etwa 160° (Pfeil) Malleus-Kopf setzt sich vom Incus ab
		<i>C. mechowii</i>	<ul style="list-style-type: none"> Manubrium und Kopf bilden eine Linie massiver Incus (Pfeil) Malleus-Kopf setzt sich vom Incus ab
		<i>C. whytei</i>	<ul style="list-style-type: none"> Manubrium und Kopf bilden eine Linie Malleus-Kopf setzt sich vom Incus ab Processus anterior schwach ausgeprägt gerade Pars transversalis (Pfeil)
C. hottentotus-Gruppe	<ul style="list-style-type: none"> runder Malleus-Kopf Processus anterior nicht ausgeprägt 	<i>C. hottentotus</i>	<ul style="list-style-type: none"> glatter Übergang zwischen Kopf des Malleus und Incus absolute Größe des Komplexes klein zartes Manubrium (Pfeil)
		<i>C. natalensis</i>	<ul style="list-style-type: none"> Malleus-Kopf setzt sich vom Incus ab (Pfeil) Manubrium massiver als bei <i>C. hottentotus</i>
		<i>C. pretoriae</i>	<ul style="list-style-type: none"> glatter Übergang zwischen Malleus-Kopf und Incus sehr massiver Incus (Pfeil) Komplex größer als bei den anderen beiden Arten

3.4.4. Geometrische Morphometrie

Der Vergleich der Dendrogramme aus der Outline-Analyse ergibt Folgendes: Die Analyse zeigt in beiden Fällen, dass *C. anelli* und *C. kafuensis* sehr ähnlich zueinander sind, was kongruent zu den molekularen Daten ist (s. Einleitung). Das **Dendrogramm der Gattung *Cryptomys*** (Abb. 11) zeigte weitere Übereinstimmungen bzw. Ähnlichkeiten zu den molekularen Daten in folgenden Punkten: *C. damarensis* war *C. anelli* und *C. kafuensis* ähnlich, *C. hottentotus* und *C. natalensis* wurden zusammen gruppiert, *C. mechowii* stand allen anderen Arten gegenüber, war also von allen anderen Arten am verschiedensten, wohingegen *C. mechowii* bei den molekularen Daten nur den anderen Arten der *C. mechowii*-Gruppe gegenüberstand. Die Aufteilung in *C. mechowii*- und *C. hottentotus*-Gruppe konnte hier nicht nachvollzogen werden. So wurde *C. pretoriae* in eine Schwestergruppe zu *C. natalensis*, *C. hottentotus* und *C. whytei* gestellt.

Das **alle Sandgräber umfassende Dendrogramm** (Abb. 12) zeigte einige Unterschiede der Stellung der Arten innerhalb der Gattung *Cryptomys* auf, was durch das Hinzufügen der zusätzlichen Gattungen und der dadurch gänzlichen Neuberechnung der Distanzmatrix verursacht wurde. Interessant ist vor allem, dass es einige Gemeinsamkeiten mit dem auf molekularen Daten basierenden Stammbaum (Abb. 1) gibt. Beiden gemeinsam ist die basale Stellung von *H. glaber* und die zweite Radiation von *H. argenteocinereus*. Weiterhin stehen *G. capensis* und *B. suillus* (zusammen mit zwei Arten der *C. hottentotus*-Gruppe) als Schwestergruppe den Graumulle der *C. mechowii*-Gruppe gegenüber. Innerhalb dieser stehen auch hier *C. mechowii*, *C. amatus* und *C. whytei* ziemlich basal und *C. anelli* und *C. kafuensis* zeigen eine sehr enge Gruppierung. Einzig die hier vorgenommene Gruppierung von *C. natalensis* innerhalb der *C. mechowii*-Gruppe (anders als im *Cryptomys*-Dendrogramm, Abb. 11, bei dem *C. pretoriae* dort angesiedelt wurde) entspricht nicht annähernd den Verwandtschaftsverhältnissen. Quantitative Aspekte wie die kleinen Gehörknöchelchen von *H. glaber* spielen hier keine Rolle, da die Größe bei der geometrisch-morphometrischen Analyse standardisiert wird (vgl. Kapitel A.2.2.) .

Die Form kann als charakteristisch für jede Art angesehen werden und ist zum Teil mit der **Phylogenie** in Beziehung zu setzen. Ein Vergleich der geographischen und klimatologischen Daten (vgl. Kapitel E.9. Anhang F) mit den Dendrogrammen lässt weder einen Zusammenhang der morphologischen Variationen mit Regenfall, Temperatur, Breiten- oder Längengrad oder Höhe über NN erkennen. Die Form scheint also ein phylogenetisches Erbe und stark genetisch beeinflusst zu sein, und es lassen sich keine offensichtlichen Zusammenhänge mit Umweltfaktoren erkennen. Die geometrische Morphometrie ange-

wandt auf die Form des Malleus-Incus-Komplexes bietet außerdem ein Potential für das Nachvollziehen des Evolutionsprozesses ausgestorbener Arten bzw. Fossilien, da alle Sandgräber unter denselben akustischen Bedingungen leben (vgl. HETH et al. 1986, LANGE et al. eingereicht, Kapitel A.6.) und auf diese Weise nur Tiere, die unter ähnlichen Bedingungen leben, beurteilt werden.

Die Entfernung der einzelnen Arten (Anzahl der Verzweigungen) von den phylogenetisch basalen und morphologisch konservativen Arten (*C. mechowii* bzw. *H. glaber*) stellen Abbildungen 14 und 15 dar. Eine Ähnlichkeit in der Form muss nicht zwingend auf nahe Verwandtschaft deuten. Klima und ähnliche akustische Bedingungen bedeuten einen ähnlichen Selektionsdruck und können so konvergente Entwicklungen verursachen (s. Mittelohr von Goldmullen und *Talpa*, z. B. SEGALL 1973, BURDA et al. 1992, VON MAYER et al. 1995, MASON 2003), die unabhängig voneinander entstehen. Auffallend ist, dass die otomorphologischen Divergenzen in Abbildung 15 bei der Gattung *Cryptomys* teilweise auch denen der Karyotypen entsprechen: Je weiter entfernt die Form von der konservativen Form (*C. mechowii*) ist, desto größer ist der Chromosomensatz. Von Karyotypen wird angenommen (vgl. NEVO 1991, NEVO 1999), dass sie die Unvorhersagbarkeit der Umweltbedingungen widerspiegeln: bei einer großen Anzahl Chromosomen gibt es mehr Rekombinationsmöglichkeiten, so dass die Anpassungsfähigkeit an eine sich verändernde Umwelt besser ist.

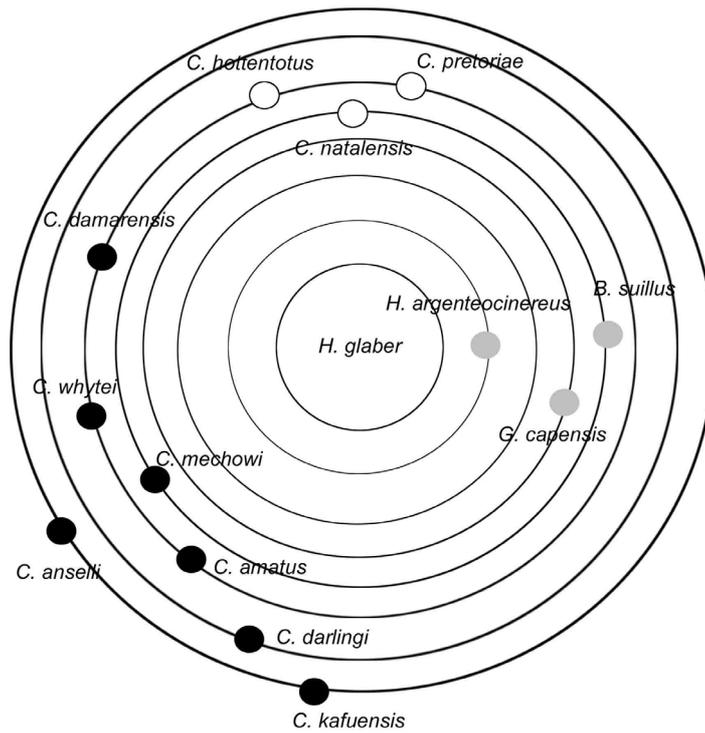


Abb. 14: Divergenz von der konservativen Form (*H. glaber*)/Anzahl der trennenden Schritte anhand der Form des Malleus-Incus-Komplexes: Bathyergidae. Schwarzen Punkte *C. mechowii*-Gruppe, weiße Punkte *C. hottentotus*-Gruppe, graue Punkte andere Gattungen.

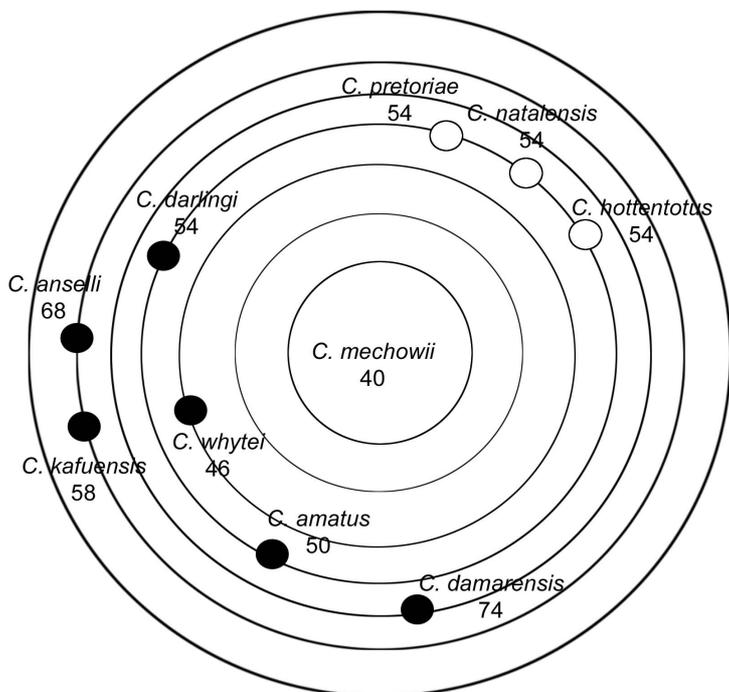


Abb. 15 : Divergenz von der konservativen Form (*C. mechowii*)/Anzahl der trennenden Schritte anhand der Form des Malleus-Incus-Komplexes: *Cryptomys*. Schwarzen Punkte *C. mechowii*-Gruppe, weiße Punkte *C. hottentotus*-Gruppe. Zusätzlich ist die Zahl der Chromosomen ($2n$) angegeben.

4. Vergleichende Morphologie des Innenohrs

4.1. Einleitung

Das Innenohr subterranner Nagetiere wurde bisher wenig untersucht. Bei PYE (1977) findet man einige Daten aus Querschnitten der Cochlea von *Octodon degu* und *Ctenomys talarum*. Neben ausführlichen Arbeiten am Innenohr von *C. anelli* (BURDA et al. 1988c, MÜLLER et al. 1992) und *Spalax ehrenbergi* (BRUNS et al. 1988, BURDA et al. 1989) wurden erst kürzlich Untersuchungen an *Ctenomys talarum* (SCHLEICH et al. eingereicht) und *Spalacopus cyanus* (BEGALL & BURDA eingereicht) durchgeführt.

Im folgenden Kapitel soll, analog zum vorhergehenden Kapitel, das Innenohr der Sandgräber - insgesamt sechs Arten der Gattung *Cryptomys* und *Georychus capensis* - vergleichend-morphologisch untersucht und Gemeinsamkeiten bzw. Unterschiede beschrieben werden. Dabei wird zum einen die Morphologie der Cochlea anhand von Querschnitten betrachtet, zum anderen wird das Verteilungsmuster der Haarzellen, den mechanischen Rezeptoren des Hörprozesses, auf dem Corti-Organ bestimmt. Zusammen mit den Daten des Mittelohrs sollen die folgenden Ergebnisse die Basis für die funktionelle Interpretation des Mittel- und Innenohrs in Kapitel A.5. darstellen.

4.2. Material und Methoden

Häutchenpräparate des Corti-Organs

Es wurden folgende Arten in der Studie berücksichtigt:

Cryptomys mechowii-Gruppe:

C. anelli (gefangen in Lusaka, Sambia, 4 Cochleae), *C. damarensis* (gefangen in Dordabis, Namibia, 10 Cochleae) und *C. darlingi* (gefangen in Goromonzi, Simbabwe, 5 Cochleae).

Cryptomys hottentotus-Gruppe:

C. hottentotus (gefangen in Kamieskroon, Südafrika, 4 Cochleae), *C. natalensis* (gefangen in Glengarry, Natal Midlands, Südafrika, 2 Cochleae) und *C. pretoriae* (gefangen in Pretoria, Südafrika, 6 Cochleae).

Querschnitte der Cochlea

Je drei Cochleae von *Cryptomys damarensis* (Dordabis, Namibia) und *Georychus capensis* (Darling, Western Cape, Südafrika) wurden vergleichend untersucht.

Die genaue Methodik sowohl der Präparation und Auswertung der Häutchenpräparate als auch der histologischen Schnitte der Cochlea ist Kapitel A.2. zu entnehmen.

4.3. Ergebnisse

MITTELWERTE, STANDARDABWEICHUNGEN UND VARIATIONSKOEFFIZIENTEN DER HIER ERHOBENEN PARAMETER FINDEN SICH IM KAPITEL E.7. ANHANG D.

Cochlea

Die Cochlea ist turmförmig zylindrisch, aber nicht freistehend. Sie lag in der unteren Hälfte an der medialen Wand der Mittelohrhöhle an und war mit einigen Trabekeln gestützt (s. Abb. 16). Die Anzahl der während der Häutchen-Präparation bestimmten Windungen der Cochlea lag bei den untersuchten Arten zwischen 3 und 3,5 (vgl. Tab. 6). Mit Hilfe der 3D-Rekonstruktion der Scala media ergab sich für *C. damarensis* und *G. capensis* jeweils eine Windungszahl von 3,2 (vgl. Abb.17 und 3D-Animation auf beiliegender CD-Rom in Anhang E, Kapitel E.8.).

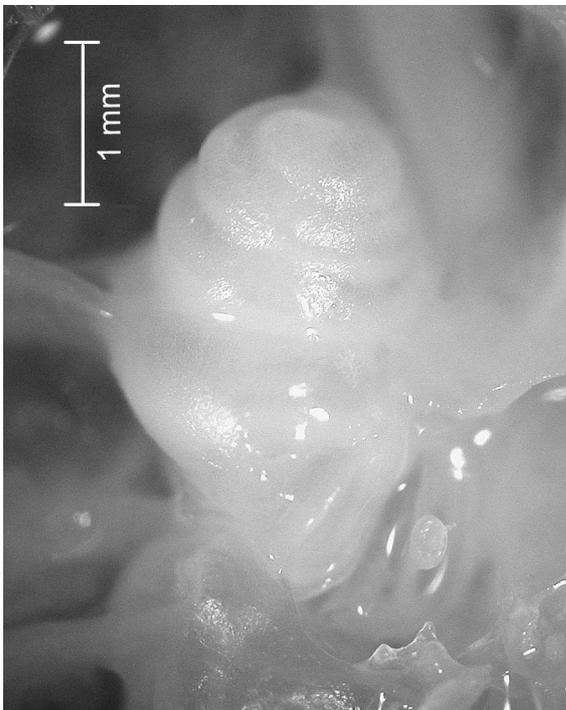


Abb. 16: Die Cochlea bei *C. pretoriae*.

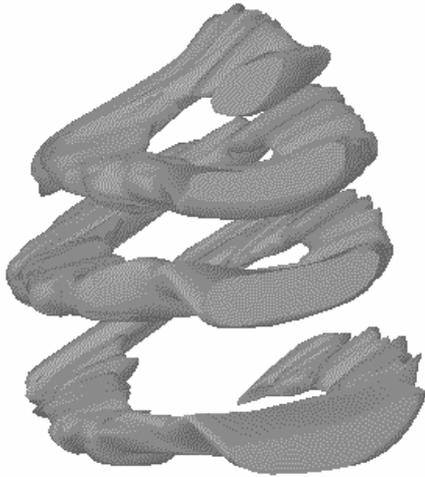
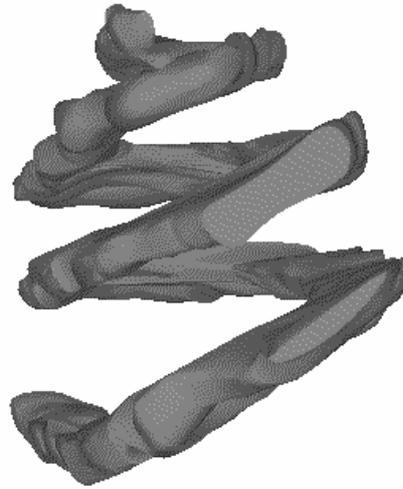
G. capensis*C. damarensis*

Abb. 17: 3D-Modelle der Scala media von *C. damarensis* und *G. capensis*.

Die Höhe der Cochlea (gemessen an den midmodiolaren Schnitten) betrug sowohl bei *G. capensis* als auch bei *C. damarensis* 2,0 mm. Die Cochlea von *C. damarensis* war allerdings breiter: die Breite, gemessen am Anschnitt der basalen Windung, betrug 1,5 mm bei *C. damarensis* und 1,4 mm bei *G. capensis*. Folglich war auch die Fläche des midmodiolaren Anschnitts bei *C. damarensis* mit 2,3 mm² größer als bei *G. capensis* mit 2,1 mm² (T-Test, $p < 0,001$).

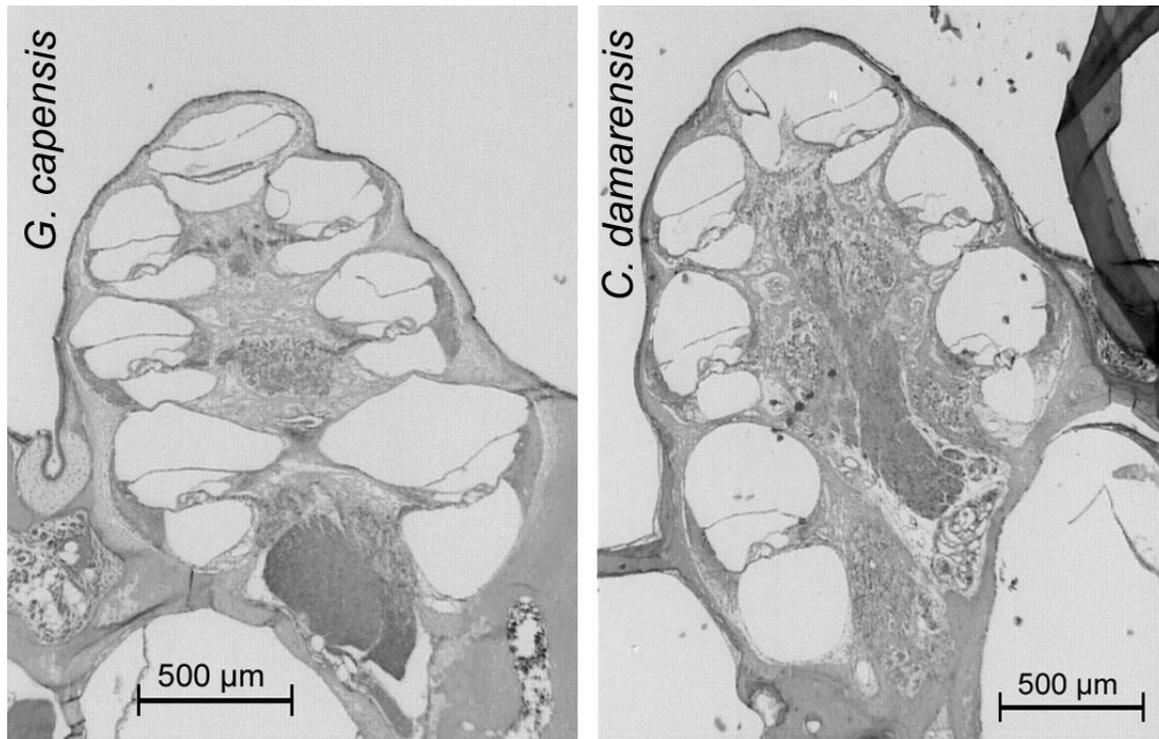


Abb. 18: Cochlea von *G. capensis* (rechtes Ohr) und *C. damarensis* (linkes Ohr) im midmodi-olaren Schnitt.

Scalae

Der Aufbau der Cochlea, mit der Einteilung in die drei Kammern Scala vestibuli, Scala media und Scala tympani, entspricht dem typischen Säugetiermuster (Abb. 18, 22, vgl. gängige Lehrbücher der Anatomie wie z. B. LEONHARDT et al. 1987).

Die Fläche der Scala vestibuli (von 118.275 μm^2 auf 19.133 μm^2), der Scala media (von 41.291 μm^2 auf 19.856 μm^2) und der Scala tympani (von 139.660 μm^2 auf 14.359 μm^2) nahmen bei *C. damarensis* zum Apex hin ab (vgl. Abb. 19-21). Bei *G. capensis* nahm die Fläche von Scala vestibuli und Scala tympani von der Basis aus schnell ab, blieb zwischen Abschnitt 3 und 7 etwa auf gleich bleibender Höhe. Die Fläche der Scala media zeigte einen unregelmäßigen Verlauf. Die mittlere Fläche der drei Scalae war signifikant verschieden zwischen den Arten (U-Tests, $p < 0,05$), die einzelnen Halbwindungen unterschieden sich nur zum Teil voneinander (Scala tympani Windung 1, 5, 6; Scala media Windungen 1-5 und 7; Scala vestibuli Windungen 3, 4 und 6).

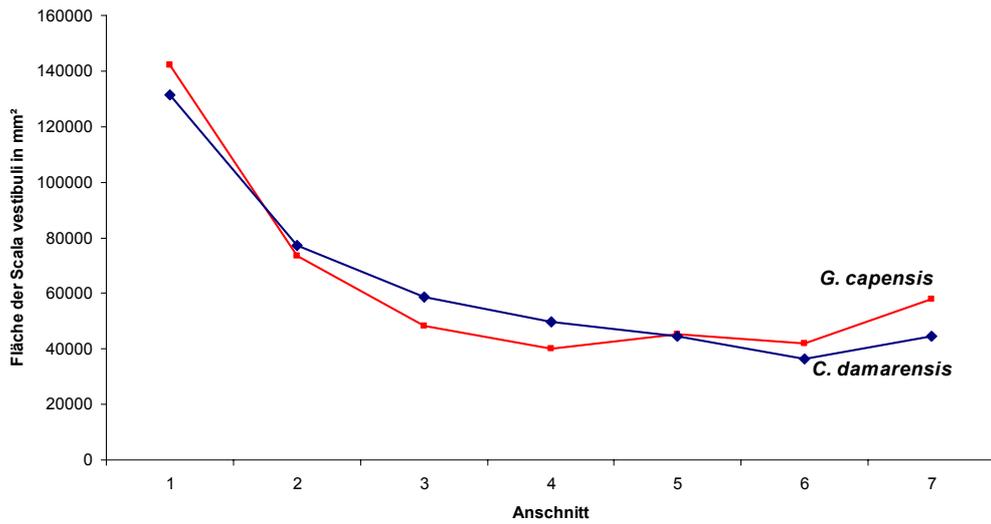


Abb. 19: Fläche der Scala vestibuli in den einzelnen Halbwindungen.

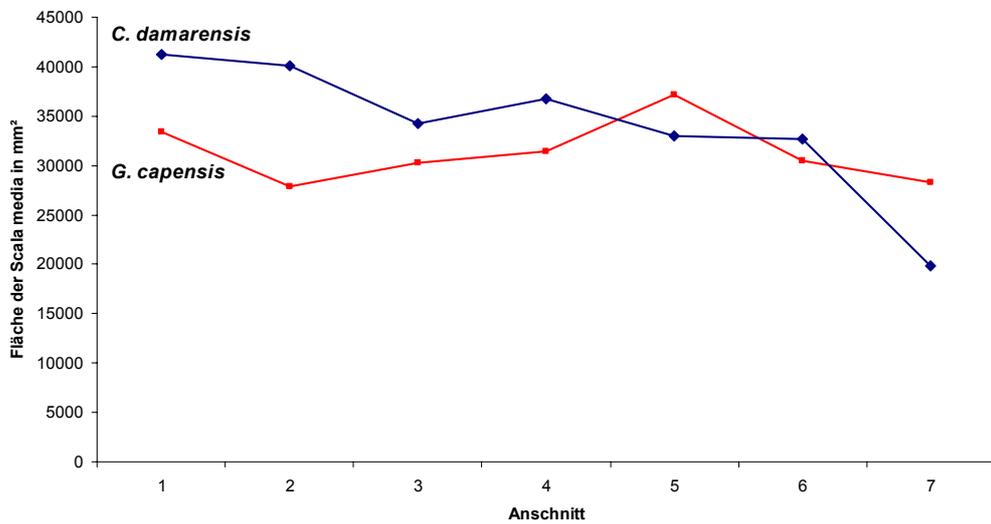


Abb. 20: Fläche der Scala media in den einzelnen Halbwindungen.

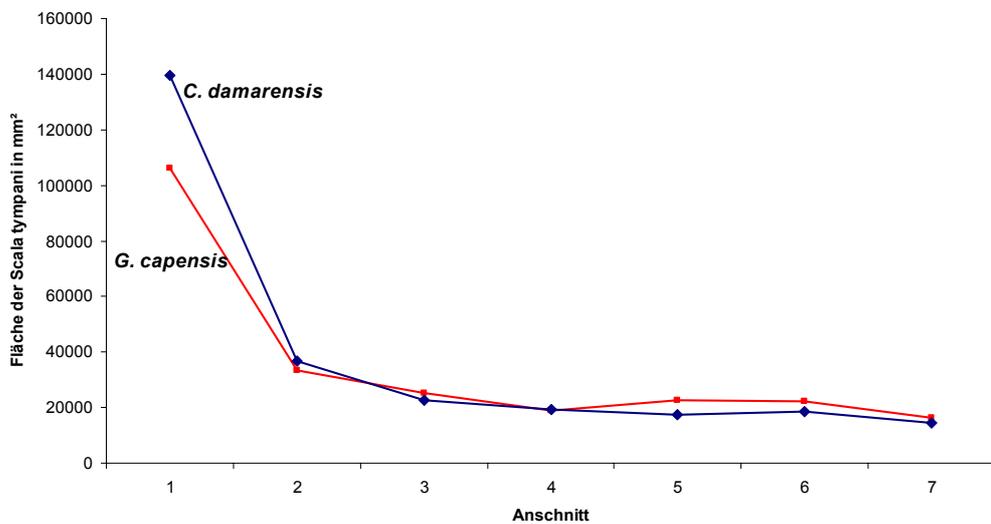


Abb. 21: Fläche der Scala tympani in den einzelnen Halbwindungen.

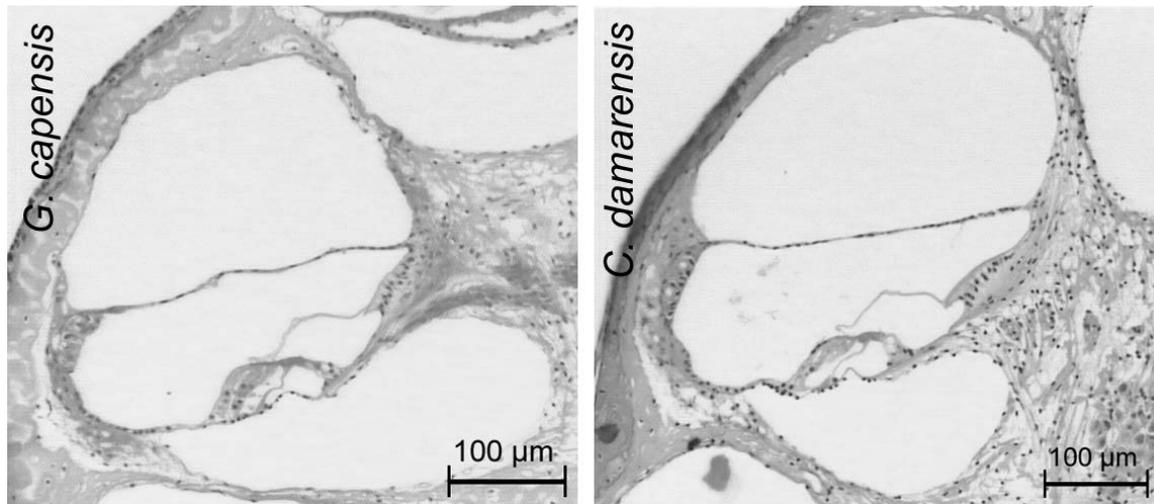


Abb. 22: Die sechste Halbwindung einer linken Cochlea von *G. capensis* und *C. damarensis* im midmodiolaren Schnitt.

Die Lamina spiralis ossea primaria war bei *G. capensis* und *C. damarensis* gut ausgeprägt, die Lamina spiralis ossea secundaria ist bei beiden Arten nicht vorhanden.

Reissner-Membran

Die Breite der Reissner-Membran nahm von der Basis zum Apex hin ab, von 386 μm auf 181 μm bei *C. damarensis* und von 369 μm auf 245 μm bei *G. capensis* (vgl. Abb. 23). Sie war in den einzelnen Halbwindungen (2-7, mit Ausnahme von Halbwindung 1; T-Tests, $p < 0,05$) signifikant verschieden zwischen den Arten. Aber auch die mittlere Breite der Reissner-Membran war zwischen den beiden Arten signifikant verschieden (*C. damarensis* 319 $\mu\text{m} \pm 70 \mu\text{m}$ gegenüber *G. capensis* 288 $\mu\text{m} \pm 51 \mu\text{m}$; U-Test, $p < 0,001$).

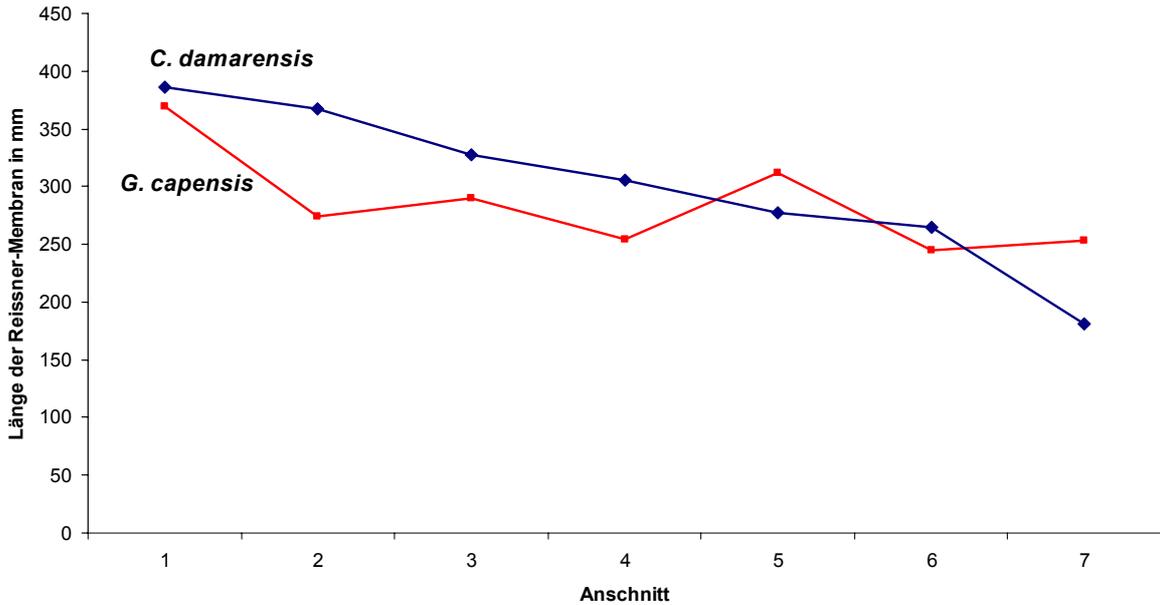


Abb. 23: Breite der Reissner-Membran in den einzelnen Halbwindungen.

Ligamentum spirale

Die Dicke des Spiralligaments nahm bei *C. damarensis* in Richtung Apex ab, blieb in den oberen drei apikalen Anschnitten 5-7 etwa gleich (50–53 μm , s. Abb. 24). Im Mittel betrug sie 88,4 μm +/- 37,8 μm . Bei *G. capensis* nahm die Dicke des Spiralligaments von Basis zu Apex stark ab (von 142 μm auf 27 μm). Im Mittel war es hier 89,8 μm +/- 45,2 μm dick und unterschied sich nicht von *C. damarensis*. In den Windungen 1 und 3-7 unterschieden sich dagegen die beiden Arten signifikant voneinander (T-Tests, $p < 0,05$).

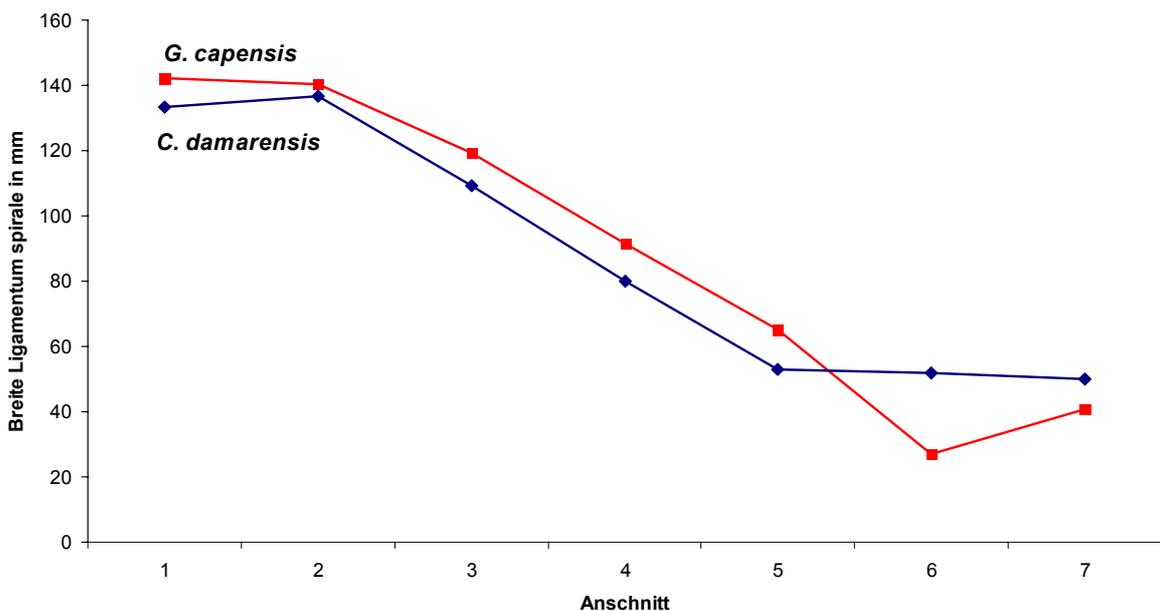


Abb.24: Breite des Spiralligaments in den einzelnen Halbwindungen.

Stria vascularis

Die Stria vascularis war bei beiden Arten stark vaskularisiert (viele Vasa capillara) und enthielt viele Melaningranula. Bei *G. capensis* war dieses Erscheinungsbild stärker ausgeprägt als bei *C. damarensis*. Die Stria vascularis war vor allem bei *G. capensis* gedrunken und knubbelig. Die Breite der Stria vascularis nahm bei *C. damarensis* von 43 μm auf 16 μm (Mittelwert 32,6 μm +/- 11,4 μm), bei *G. capensis* von 37 μm auf 11 μm ab (Mittelwert 26,2 μm +/- 10,2 μm ; vgl. Abb. 25). Die Mittelwerte unterschieden sich signifikant zwischen den beiden Arten (T-Test, $p < 0,001$), ebenso wie die Mittelwerte der einzelnen Halbwindungen 2 bis 7 (T-Tests, $p < 0,01$).

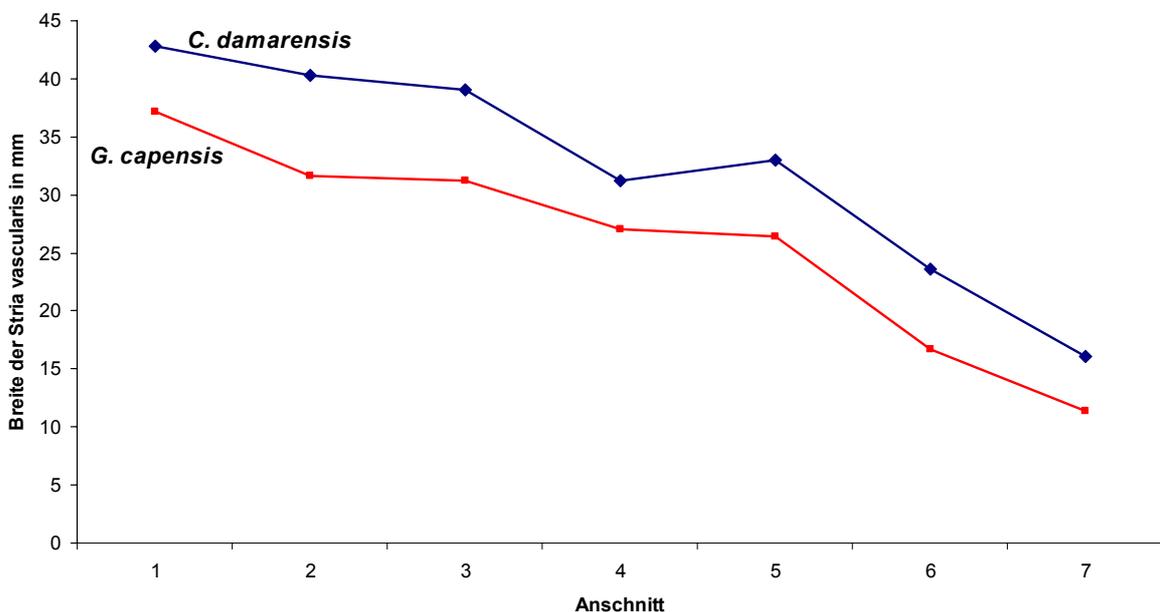


Abb. 25: Breite der Stria vascularis in den einzelnen Halbwindungen.

Basilarmembran

Die Basilarmembran wies eine Länge zwischen 9,1 mm (*C. hottentotus*) und 11,9 mm (*C. darlingi*) auf (vgl. Tab. 6). Sie nahm mit zunehmender Kondylobasallänge zu (Spearman-Korrelationskoeffizient 0,345, $p < 0,05$). Die (größenkorrigierte) Basilarmembranlänge war zwischen den Arten signifikant unterschiedlich (ANOVA, $p < 0,05$), wobei die Post-Hoc-Tests ermittelten, dass mehrere Arten zu dem signifikanten Ergebnis beitrugen (Tukey-HSD und Scheffé-Prozedur).

Die Basilarmembranbreite nahm bei *C. damarensis* von Basis in Richtung Apex zunächst zu (von 105 μm auf 128 μm), um dann direkt am Apex auf 64 μm abzufallen. Die mittlere Breite der Basilarmembran betrug 115 μm +/- 24 μm . Bei *G. capensis* war sie an der

Basis 97 μm breit, wurde dann Richtung Apex bis Abschnitt 5 breiter (142 μm), um dann anschließend zum Apex hin wieder schmaler zu werden (103 μm ; vgl. Abb. 26). Im Mittel war sie 115 μm +/- 23 μm breit. Die beiden Arten unterschieden sich im Mittel nicht voneinander, jedoch in den Halbwindungen 5 und 7.

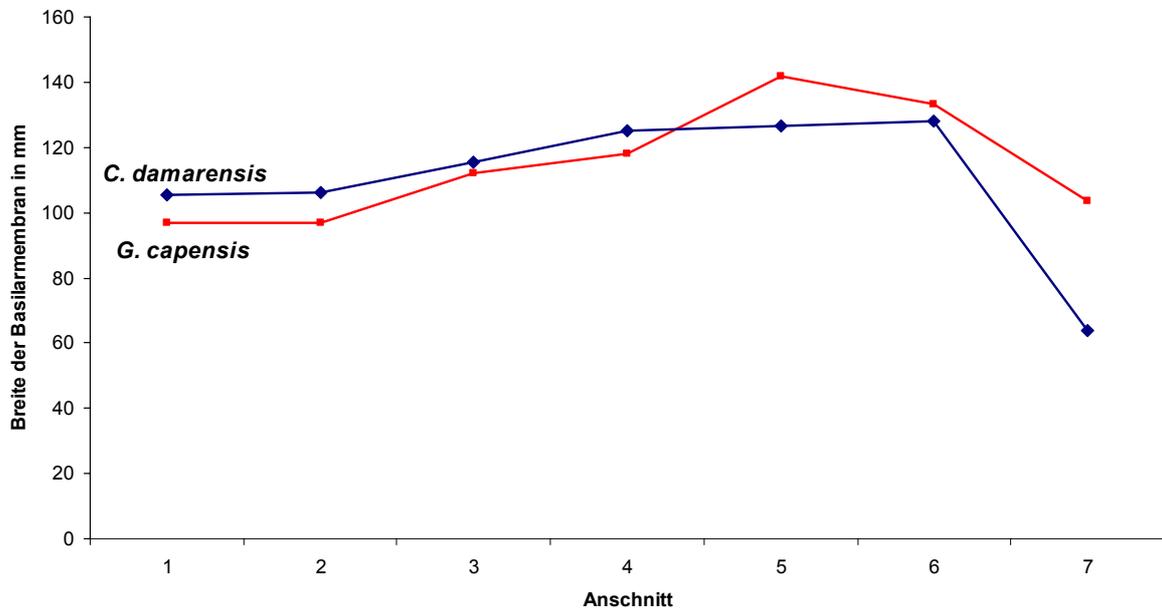


Abb. 26: Breite der Basilararmembran in den einzelnen Halbwindungen.

Corti-Organ

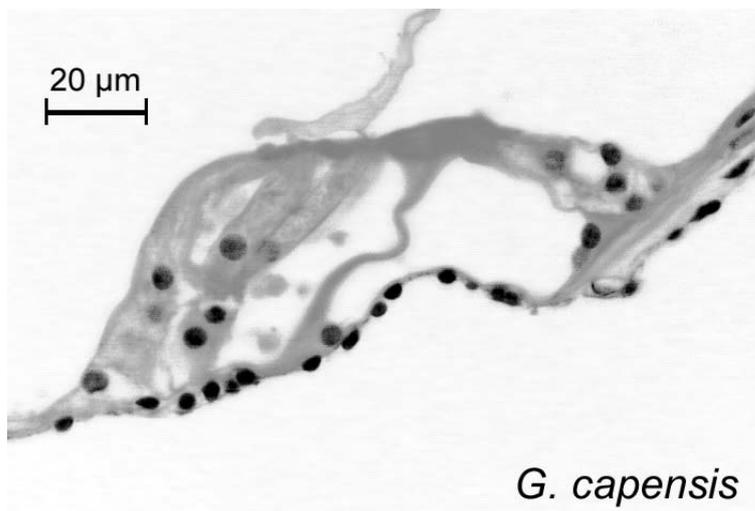


Abb. 27: Corti-Organ von *G. capensis* im midmodiolaren Schnitt (rechtes Ohr, sechste Halbwindung).

Das Corti-Organ wies bei beiden untersuchten Arten den für Säugetiere typischen Bau auf (Abb. 27, vgl. gängige Lehrbücher der Anatomie wie z. B. LEONHARDT et al. 1987). Bei

C. damarensis war es im basalen Bereich höher als im apikalen; im Mittel betrug die Höhe 61,0 μm +/- 11,2 μm . Bei *G. capensis* hatte die Höhe des Corti-Organs im mittleren Bereich ihr Maximum (57 μm), zum Apex (38 μm) und zur Basis (36 μm) hin nahm sie ab (vgl. Abb. 28). Im Mittel war es 45,7 μm +/- 10,3 μm hoch und damit signifikant niedriger als bei *C. damarensis* (T-Test, $p < 0,001$), ebenso wie im gesamten Verlauf des Corti-Organs unterschiedlich von *C. damarensis*.

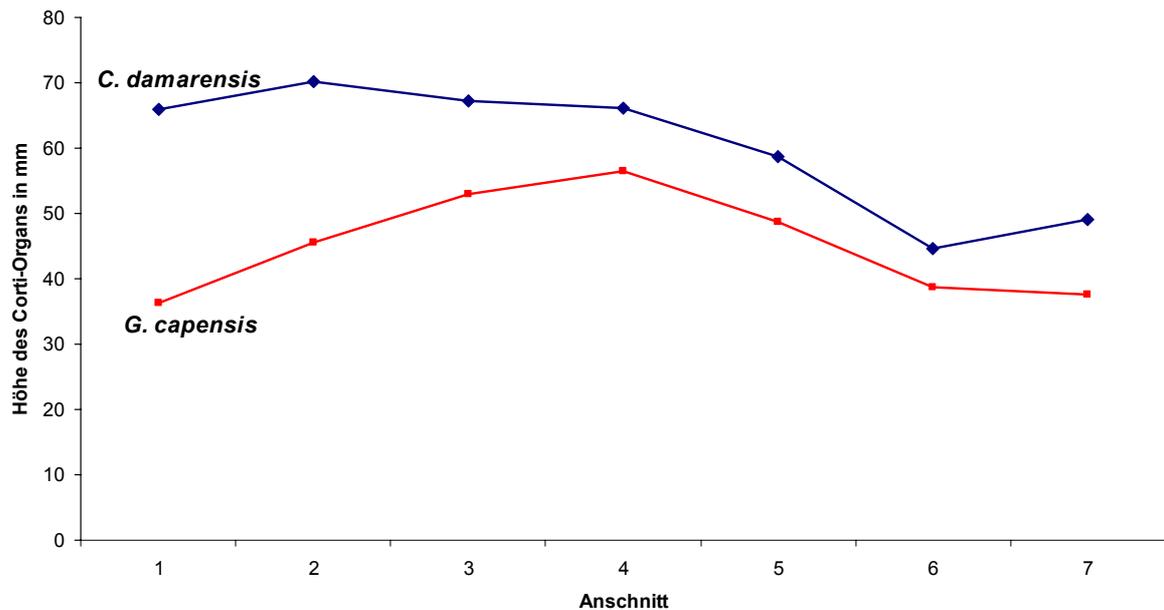


Abb. 28: Höhe des Corti-Organs in den einzelnen Halbwindungen.

Die Haarzellen bildeten bei allen untersuchten Arten das säugetiertypische Muster aus drei parallelen Reihen äußerer Haarzellen und einer Reihe innerer Haarzellen getrennt durch den Corti-Tunnel (s. Abb. 29, vgl. gängige Lehrbücher der Anatomie wie z. B. LEONHARDT et al. 1987).

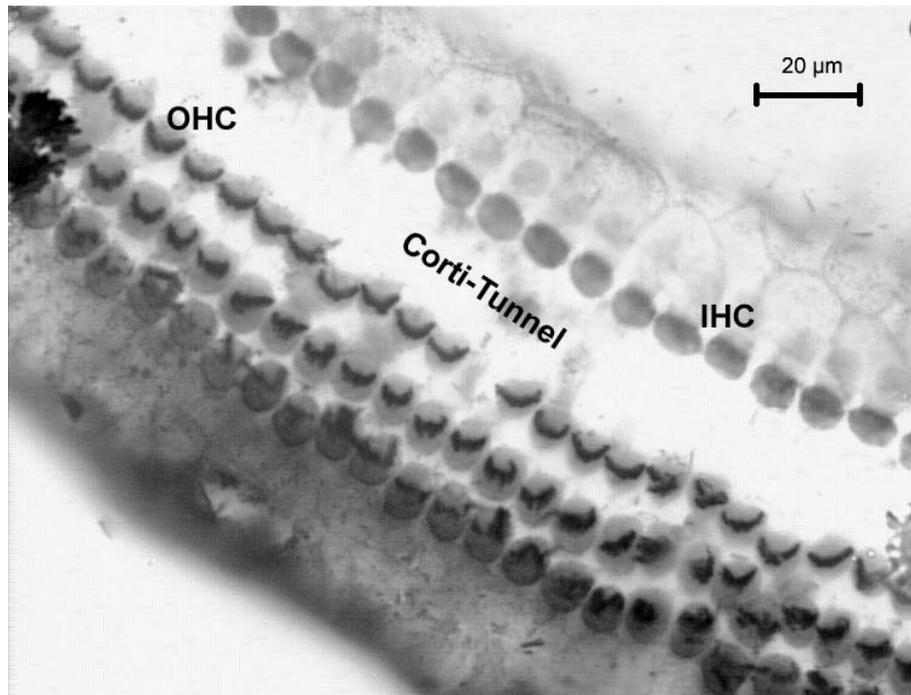


Abb. 29: Aufsicht auf das Corti-Organ von *C. anelli* mit der säugetiertypischen Anordnung der Haarzellen in drei Reihen äußerer (OHC) und eine Reihe innerer Haarzellen (IHC). Man beachte die auffälligen Abweichungen vom geometrischen Muster (z. B. durch einzelne ausgefallene äußere Haarzellen).

Die durchschnittliche Dichte äußerer Haarzellen lag zwischen 447 Zellen/mm bei *C. pretoriae* und 475 Zellen/mm bei *C. darlingi*. Die durchschnittliche Dichte innerer Haarzellen lag zwischen 116 Zellen/mm bei *C. damarensis* und *C. darlingi* und 121 Zellen/mm bei *C. hottentotus*. Somit befanden sich auf dem Corti-Organ zwischen 5169 (*C. hottentotus*) und 7033 Haarzellen (*C. darlingi*). Eine Übersicht über die mittleren Dichten äußerer und innerer Haarzellen, die Verhältnisse zwischen äußerer und innerer Haarzellendichte und die Gesamtzahl an Haarzellen auf der Basilarmembran einer jeden Art befindet sich in Tabelle 6.

Die Triadenbreite (Abb. 30) nahm bei *C. damarensis* und *C. darlingi* von der Basis zum Apex entlang des Corti-Organs kontinuierlich zu (von 21 μm auf 31 μm bei *C. darlingi*, bzw. von 23 μm auf 34 μm bei *C. damarensis*). Bei *C. anelli* stieg sie von der Basis bis auf etwa 70% der Länge der Basilarmembran an (von 19 μm auf 32 μm) und nahm dann wieder leicht ab (vgl. Tab. 7). Bei *C. pretoriae* (Abb. 31) war das Maximum im mittleren Bereich zu finden (Anstieg von 18 μm auf 30 μm) und die Breite nahm zum Apex hin wieder ab (21 μm). Bei *C. natalensis* nahm die Breite zunächst zu, blieb dann ab 30% bis 40% konstant (um 31 μm) mit Ausnahme eines Maximums von 36 μm bei 60% bis 70%. Bei *C. hottentotus*

Tab. 6: Übersicht Innenohr.

	C. mechowii-Gruppe						C. hottentotus-Gruppe					
	C. anselli		C. damarensis		C. darlingi		C. hottentotus		C. pretoriae		C. natalensis	
	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD	MW	SD
Durchschnittsdichte OHC (Zellen/mm)	448	35	448	39	475	39,7	447	23	447	25,4	473	28
min. Dichte OHC (Zellen/mm)	355		392		434		380		385		411	
max. Dichte OHC (Zellen/mm)	485		560		550		507		500		537	
Durchschnittsdichte IHC (Zellen/mm)	118	12	116	12,5	116	9,3	121	10	117	13,8	120	10,3
min. Dichte IHC (Zellen/mm)	106		100		94		106		93		104	
max. Dichte IHC (Zellen/mm)	135		144		144		144		146		153	
OHC/IHC im Durchschnitt	3,8		3,9		4,1		3,7		3,8		3,9	
Länge der Basilarmembran (mm)	9,3		10,4	1,1	11,9	0,9	9,1	1,3	9,3	1,5	10,7	0,3
Zahl IHC	1097		1206		1380		1101		1088		1284	
Zahl OHC	4166		4659		5653		4068		4157		5061	
Zahl Haarzellen Gesamt	5263		5866		7033		5169		5245		6345	
Anzahl der Windungen	3,5		3,5		3,25		3		3,5		3,5	

IHC = innere Haarzellen, OHC = äußere Haarzellen, BM = Basilarmembran, MW = Mittelwert, SD = Standardabweichung.

nahm die Breite zunächst zu und blieb ab 30% etwa konstant (29 μm bis 31 μm , vgl. Tab. 7).

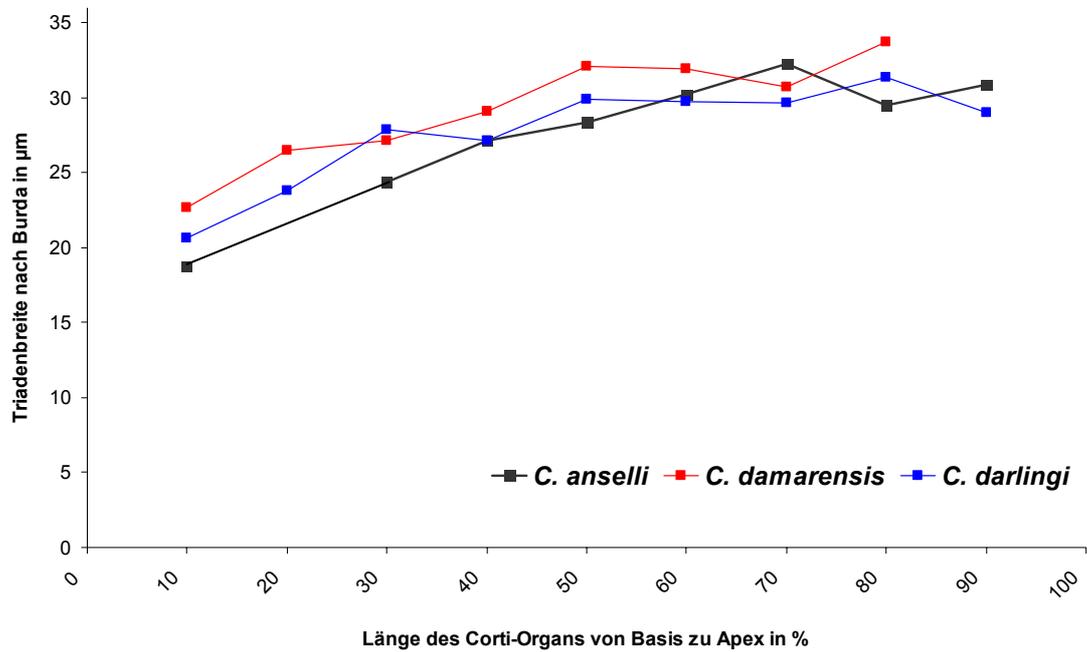


Abb. 30: Änderung der Triadenbreite entlang des Corti-Organ: *C. mechowii*-Gruppe.

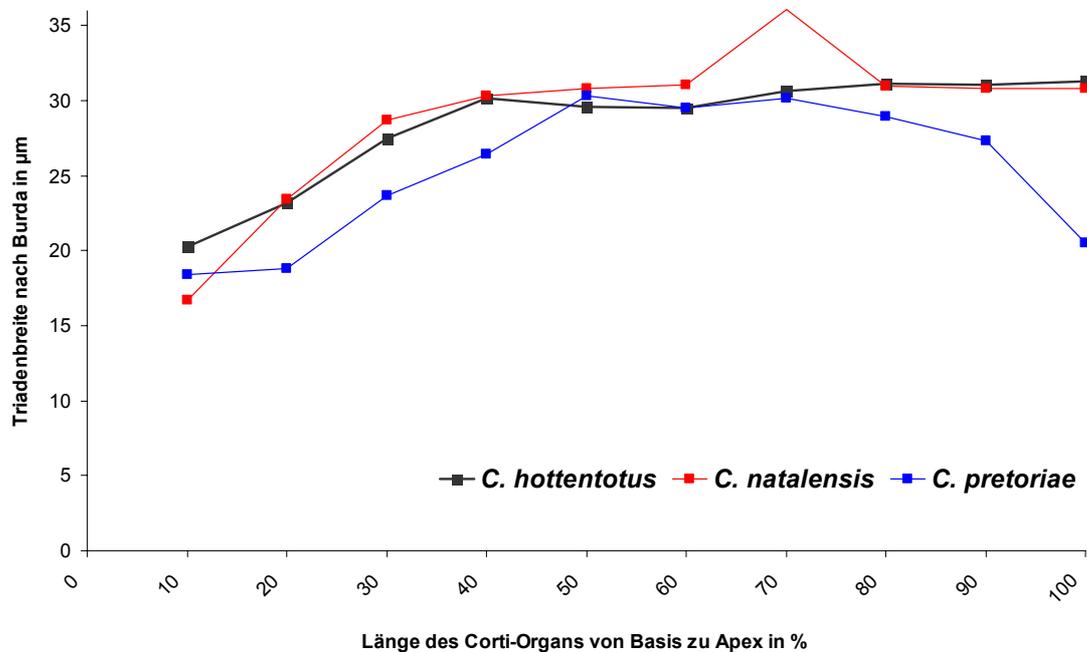


Abb. 31: Änderung der Triadenbreite entlang des Corti-Organ: *C. hottentotus*-Gruppe.

Tab. 7: Änderung der Triadenbreite entlang des Corti-Organ.

%	<i>C. anelli</i>			<i>C. damarensis</i>			<i>C. darlingi</i>			<i>C. hottentotus</i>			<i>C. natalensis</i>			<i>C. pretoriae</i>		
	MW	SB	VK	MW	SB	VK	MW	SB	VK	MW	SB	VK	MW	SB	VK	MW	SD	VK
-10	19			23			21	1,6	8	20	1,9	9	17	0,3	2	18	3,3	18
-20				27			24	2,6	11	23	3,1	13	23	2,5	10	19	3,8	20
-30	24	2,1	9	27			28	4,6	17	27	2,4	9	29	2,7	9	24	0,9	4
-40	27	4,4	16	29			27	1,0	4	30	2,0	7	30	3,8	13	26	2,2	8
-50	28	4,7	17	32			30	0,7	2	30	1,9	6	31	4,0	13	30	1,7	6
-60	30	2,3	8	32			30	2,1	7	29	0,4	1	31	5,0	16	30	1,7	6
-70	32	0,5	1	31			30	3,2	11	31	2,8	9	36			30	3,8	13
-80	29	4,0	13	34			31	1,9	6	31	2,2	7	31	5,0	16	29	6,0	21
-90	31	0,7	2				29	2,5	8	31	3,0	10	31	3,3	11	27	2,8	10
-100										31	2,7	9	31			21	3,6	17

MW = Mittelwert in μm , SD = Standardabweichung in μm , VK = Variationskoeffizient in %.

Dichteverteilungen der Haarzellen

C. anelli

Die Dichte äußerer Haarzellen stieg tendenziell von der Basis zum Apex hin an. Im basalen Bereich schwankte sie sehr stark, blieb dann zwischen 40% und 65% der Länge ziemlich konstant (Schwankungen zwischen 443 und 458 Zellen/mm) und nahm dann nochmals leicht zu (auf das Maximum von 485 Zellen/mm bei 85%), um im apikalen Abschnitt wieder abzufallen.

Die Dichte innerer Haarzellen schwankte bis auf eine Länge von 65% etwa auf gleicher Höhe (106-119 Zellen/mm), nahm dann in Richtung Apex zu. Bei 70% befand sich das Maximum von 135 Zellen/mm (vgl. Abb. 32, Tab. 8)

C. damarensis

Die Dichte äußerer Haarzellen nahm von Basis zu Apex zu, mit einem Minimum an der Basis von 392 Zellen/mm und einem Maximum von 560 Zellen/mm im apikalen Bereich bei 90% bis 95% der Länge der Basilarmembran.

Die Dichte innerer Haarzellen schwankte im basalen Bereich bis 55% zwischen 100 und 113 Zellen/mm und stieg dann in Richtung Apex an. Das Maximum lag bei 80% bis 85% mit 144 Zellen/mm, das Minimum bei 20% bis 30% mit 100 Zellen/mm (vgl. Abb. 32, Tab. 8).

C. darlingi

Die Dichte der äußeren Haarzellen nahm tendenziell von der Basis zum Apex zu. Im Bereich der basalen 40% der Länge schwankte sie zunächst um etwa 440 Zellen/mm mit einem Dichteminimum bei 25% bis 30% (407 Zellen/mm), dann nahm sie bis auf 550 Zellen/mm zwischen 90% und 95% zu.

Die Dichte innerer Haarzellen zeigte generell einen ähnlichen Verlauf, mit der Abweichung, dass zunächst die Dichte bis zu einer Länge von 25-30% abnahm (von 115 Zellen/mm bis auf ein absolutes Minimum von 100 Zellen/mm) und anschließend bis auf eine Dichte von 144 Zellen/mm zwischen 85% und 90% wieder anstieg (vgl. Abb. 32, Tab. 8).

C. hottentotus

Die Dichte äußerer Haarzellen nahm von der Basis zum Apex zu. Das Minimum befand sich bei 5% bis 10% (380 Zellen/mm), das Maximum bei 90% bis 95% (507 Zellen/mm).

Die Dichte innerer Haarzellen nahm bei *C. hottentotus* ebenfalls zu, schwankte aber sehr viel stärker, so dass der Eindruck entstand, dass zunächst bis auf eine Länge von 40% die Dichte weitgehend gleich blieb (sie schwankte zwischen 106 und 120 Zellen/mm) und anschließend bis zum Apex anstieg. Das Maximum befand sich bei 90% bis 95% mit einer Dichte von 144 Zellen/mm (vgl. Abb. 32, Tab. 9).

C. natalensis

Die Dichte äußerer Haarzellen schwankte bei *C. natalensis* stark. Bis auf eine Länge von 70% schwankte sie um etwa 460 Zellen/mm, nahm dann prinzipiell zu mit einem Maximum von 537 Zellen/mm bei 80% bis 85%. Das Minimum befand sich bei 30% bis 35% mit 411 Zellen/mm.

Die Dichte innerer Haarzellen schwankte ebenso stark, blieb ebenfalls zunächst gleich bleibend hoch (bis zu einer Länge von 55% zwischen 104 und 121 Zellen/mm) und nahm dann bis zum Maximum am Apex nochmals auf 153 Zellen/mm zu (vgl. Abb. 32, Tab. 9).

C. mechowii-Gruppe

C. hottentotus-Gruppe

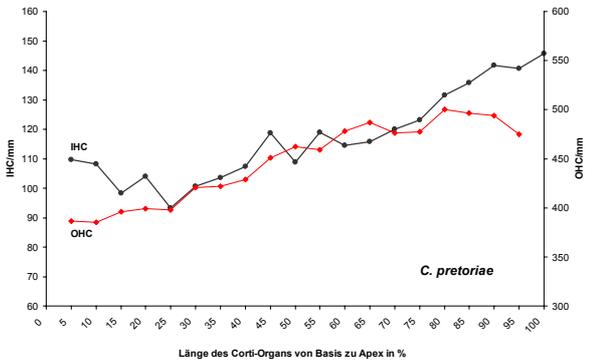
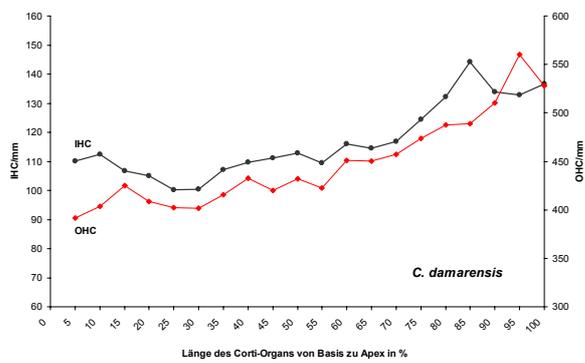
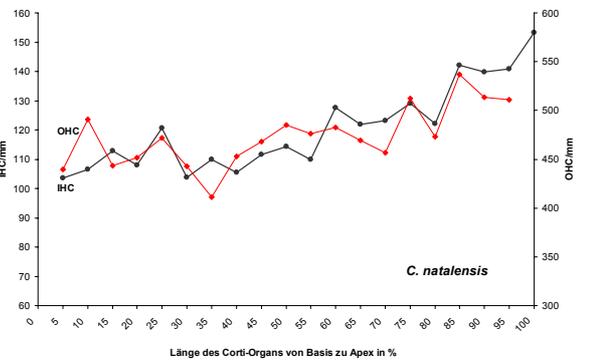
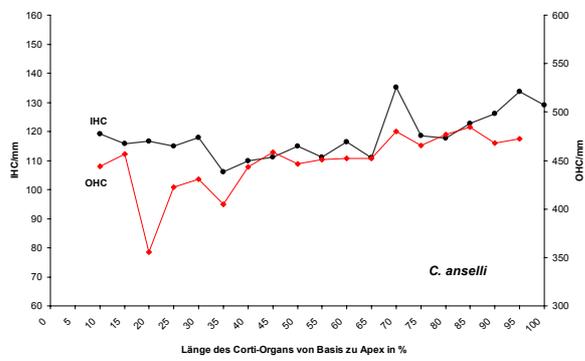
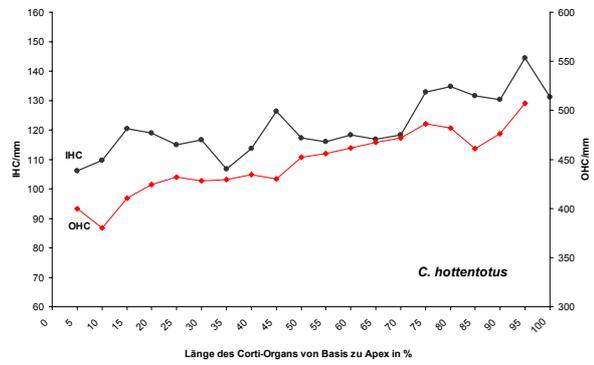
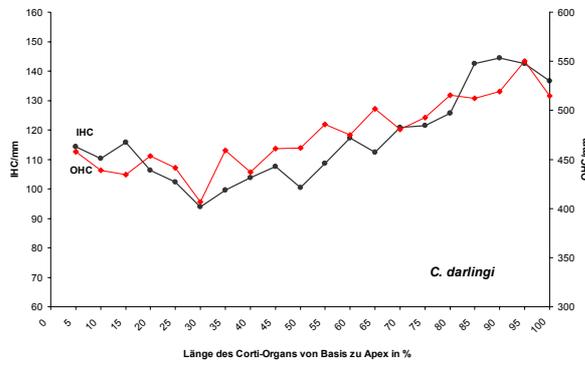


Abb. 32: Haarzellichteverlauf entlang der Basilarmembran.

C. pretoriae

Die Dichte äußerer Haarzellen nahm von der Basis zum Apex der Cochlea zu. Das Minimum befand sich bei 5% bis 10% mit 385 Zellen/mm, das Maximum bei 75% bis 80% mit 500 Zellen/mm.

Die Dichte innerer Haarzellen nahm zunächst von 110 Zellen/mm auf 98 Zellen/mm bei 20% bis 25% der Länge der Basilarmembran ab (Minimum), um anschließend bis auf das Maximum von 146 Zellen/mm am Apex zu steigen (vgl. Abb. 32, Tab. 9).

Basal (5-15%) lag die durchschnittliche Dichte innerer Haarzellen zwischen 103 Zellen/mm bei *C. pretoriae* und 116 Zellen/mm bei *C. anseli*, im mittleren Bereich (40-50%) zwischen 104 Zellen/mm bei *C. darlingi* und 122 Zellen/mm bei *C. hottentotus* und im apikalen Bereich (85-95%) zwischen 129 Zellen/mm bei *C. anseli* und 144 Zellen/mm bei *C. darlingi*. Die Dichte äußerer Haarzellen betrug im basalen Bereich zwischen 391 Zellen/mm bei *C. pretoriae* und 467 Zellen/mm bei *C. natalensis*, zwischen 425 Zellen/mm bei *C. anseli* und 477 Zellen/mm bei *C. natalensis* im mittleren Bereich und im apikalen Bereich der Cochlea zwischen 452 Zellen/mm bei *C. anseli* und 535 Zellen/mm bei *C. damarensis*.

Tab. 8: Verlauf der Haarzellichten bei Graumullarten der *C. mechowii*-Gruppe.

	<i>C. anselli</i>									<i>C. damarensis</i>									<i>C. darlingi</i>								
	IHC			OHC			O/I	IHC			OHC			O/I	IHC			OHC			O/I						
	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK						
-5%							110	16,1	15	392	27,4	7	3,6	114	16,3	14	458	26,3	6	4							
-10%	119	5,4	5	444	17,9	4	112	10,8	10	403	38,3	9	3,6	110	4,9	4	439	37,2	8	4							
-15%	116	4,3	4	457	6,1	1	107	10,9	10	425	41,9	10	4	116	10,3	9	434	22,1	5	3,8							
-20%	117	2,9	2	355			105	9,3	9	408	44	11	3,9	106	8,2	8	453	27,5	6	4,3							
-25%	115	8,5	7	422	51,1	12	100	7,1	7	402	12,5	3	4	102	1,6	2	442	24	5	4,3							
-30%	118	19,8	17	431	33,3	8	100	11,3	11	402	28,7	7	4	94	18,2	19	407	57,1	14	4,3							
-35%	106	11,2	11	405	17,1	4	107	15,4	14	415	29,5	7	3,9	100	6,2	6	459	79,9	17	4,6							
-40%	110	16,3	15	443	48,5	11	110	15,7	14	432	42,2	10	3,9	104	7,1	7	437	18,8	4	4,2							
-45%	111	8,9	8	458	33,6	7	111	14,1	13	420	13,8	3	3,8	108	9,1	8	461	18,5	4	4,3							
-50%	115	14,3	12	447	35,8	8	113	20,3	18	432	29,8	7	3,8	100	1,7	2	462	23,7	5	4,6							
-55%	111	9	8	451	37,8	8	110	9,1	8	422	18	4	3,9	109	7,1	7	486	84,9	17	4,5							
-60%	116	11,5	10	452	53,3	12	116	17,2	15	451	38,2	8	3,9	117	6,6	6	475	30	6	4,1							
-65%	111	12,5	11	452	56,9	13	115	8,5	7	450	39,1	9	3,9	112	7,8	7	502	72,5	14	4,5							
-70%	135	43	32	480	55,7	12	117	13,4	12	457	43	9	3,9	121	11,5	10	481	22,3	5	4							
-75%	119	9,2	8	466	25,2	5	124	13,3	11	474	51,8	11	3,8	121	9,6	8	493	45,3	9	4,1							
-80%	118	3,9	3	477	55	12	132	13,8	10	488	42,4	9	3,7	126	2,9	2	515	55,2	11	4,1							
-85%	123	6,3	5	485	25,2	5	144	16,4	11	489	36,5	7	3,4	143	1,9	1	512	27,6	5	3,6							
-90%	126	12	10	468	4,6	1	134	11,5	9	510	3	20	3,8	144	22,8	16	519	37	7	3,6							
-95%	134	16	12	473	31,5	7	133	9,6	7	560	42,1	8	4,2	143	23,2	16	550	44,6	8	3,9							
-100%	129	3,2	2				137	6	4	528	58,1	11	3,9	137			515			3,8							

IHC = Dichte innerer Haarzellen, OHC = Dichte äußerer Haarzellen, O/I = Verhältnis zwischen OHC und IHC, MW = Mittelwert in Zellen/mm, SD = Standardabweichung in Zellen/mm, VK = Variationskoeffizient in %

Tab. 9: Verlauf der Haarzellichten bei Graumullarten der *C. hottentotus*-Gruppe.

	<i>C. hottentotus</i>										<i>C. pretoriae</i>										<i>C. natalensis</i>									
	IHC			OHC			O/I	IHC			OHC			O/I	IHC			OHC			O/I	IHC			OHC			O/I		
	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK			
-5%	106	0,6	1	399	13	3	3,8	110	8,3	8	387	20	5	3,5	103	24	23	439	6,9	2	4,2									
-10%	110	7,9	7	380	20,4	5	3,5	108	6,2	6	385	7,8	2	3,6	107	6,1	6	491	89,5	18	4,6									
-15%	120	7,8	7	411	23,4	6	3,4	98	3,7	4	396	16,8	4	4	113	6,5	6	443	18,1	4	3,9									
-20%	119	13	11	425	63	15	3,6	104	8,4	8	399	13	3	3,8	108	4,1	4	451	34	8	4,2									
-25%	115	5,7	5	432	18	4	3,8	93	11	12	398	15	4	4,3	121	19	16	472	22	5	3,9									
-30%	117	8,9	8	428	18,9	4	3,7	101	10,5	10	421	28,9	7	4,2	104	10,1	10	442	2,2	1	4,3									
-35%	107	10	10	429	9,4	2	4	104	16	15	422	19	5	4,1	110	7,3	7	411	57	14	3,7									
-40%	114	11,2	10	435	31,3	7	3,8	107	15,5	14	429	16,5	4	4	106	6,8	6	453	15,7	3	4,3									
-45%	126	15	12	430	15	4	3,4	119	19	16	451	22	5	3,8	112	5	4	468	16	4	4,2									
-50%	117	10	9	452	45	10	3,9	109	17	16	462	36	8	4,2	114	1,1	1	485	30	6	4,2									
-55%	116	2,8	2	456	14,2	3	3,9	119	21,3	18	459	25,3	6	3,9	110	5,6	5	476	19	4	4,3									
-60%	118	11,7	10	462	14,5	3	3,9	115	18,1	16	478	47,6	10	4,2	128	29,1	23	482	18,3	4	3,8									
-65%	117	14	12	468	3	1	4	116	21	18	487	31	6	4,2	122	14	11	469	2,1	0	3,8									
-70%	118	13	11	472	5,3	1	4	120	16	14	476	27	6	4	123	5	4	456	34	7	3,7									
-75%	133	17,5	13	486	22,4	5	3,7	123	8,3	7	477	34,7	7	3,9	129	14,7	11	512	15,8	3	4									
-80%	135	14	10	482	28	6	3,6	132	17	13	500	36	7	3,8	122	4,9	4	473	8	2	3,9									
-85%	132	12,6	10	461	25,2	5	3,5	136	15,7	12	496	40,9	8	3,7	142	9,3	7	537	97,9	18	3,8									
-90%	130	9,8	8	476	13	3	3,7	142	14	10	494	32	6	3,5	140	16	12	514	40	8	3,7									
-95%	144	12	8	507	53	10	3,5	141	14	10	475	13	3	3,4	141	7,9	6	511	6,2	1	3,6									
-100%	131	3,2	2					146	15,4	11					153															

IHC = Dichte innerer Haarzellen, OHC = Dichte äußerer Haarzellen, O/I = Verhältnis zwischen OHC und IHC, MW = Mittelwert in Zellen/mm, SD = Standardabweichung in Zellen/mm, VK = Variationskoeffizient in %

Veränderungen des OHC/IHC-Dichteverhältnisses entlang der Basilarmembran

C. mechowii-Gruppe

Das Verhältnis der Dichten äußerer zu innerer Haarzellen schwankte bei *C. anelli* zwischen 3,1 und 4,1 und zeigte kein auffallendes Muster. Der Mittelwert betrug 3,8.

Bei *C. damarensis* schwankte das OHC/IHC-Verhältnis zwischen 3,4 und 4,2 etwa gleichmäßig um den Mittelwert von 3,9. Der Verlauf des Verhältnisses der Dichte äußerer zu innerer Haarzellen schwankte bei *C. darlingi* ziemlich unregelmäßig zwischen 3,6 und 4,6 um den Mittelwert von 4,1 (vgl. Abb. 33).

C. hottentotus-Gruppe

Der Verlauf des Verhältnisses der Dichte äußerer zu innerer Haarzellen schwankte bei *C. hottentotus* zwischen 3,4 und 4,0 um den Mittelwert von 3,7, bei *C. pretoriae* zwischen 3,4 und 4,3 um den Mittelwert von 3,8. Bei *C. natalensis* schwankte das OHC/IHC-Verhältnis zwischen 3,6 und 4,6 um den Mittelwert von 3,9 (vgl. Abb. 34).

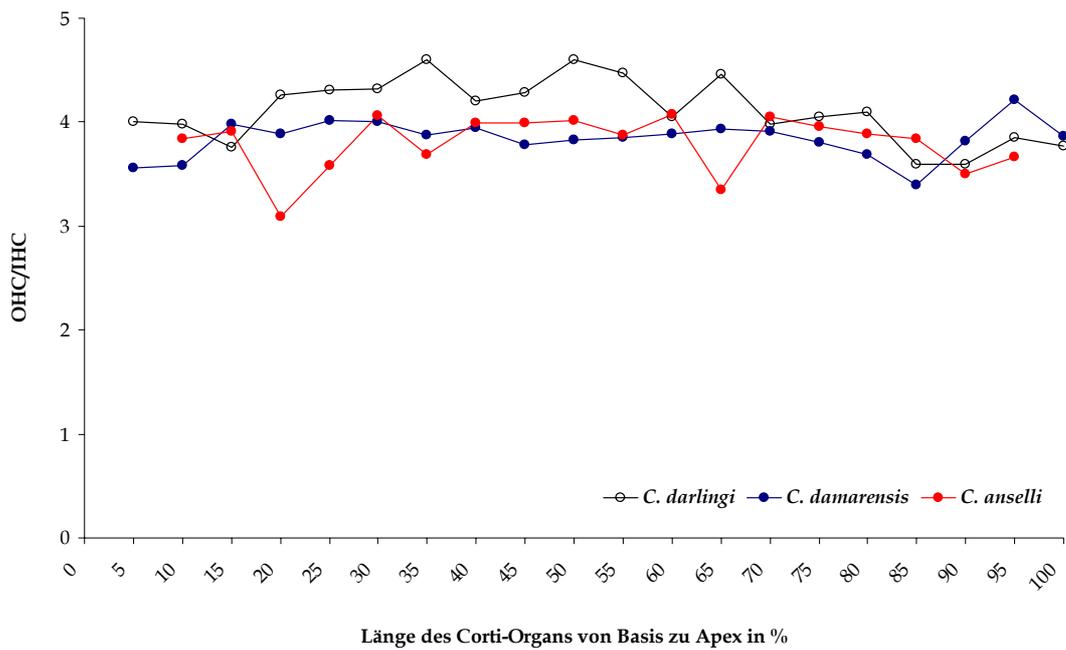


Abb. 33: Verlauf des OHC/IHC-Verhältnisses entlang der Basilarmembran bei der *C. mechowii*-Gruppe.

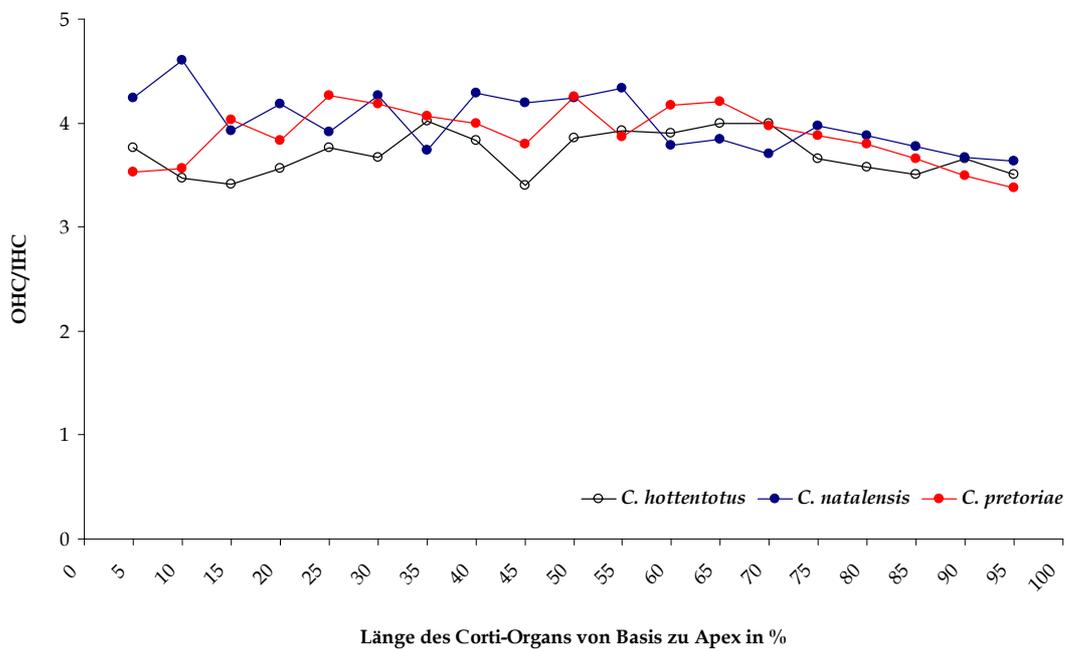


Abb. 34: Verlauf des OHC/IHC-Verhältnisses entlang der Basilarmembran bei der *C. hottentotus*-Gruppe.

4.4. Diskussion

4.4.1. Material und Methoden

Größe der Stichprobe

Für eine vergleichend-morphologische Studie des Ohrs reichen aufgrund des konservativen Baus kleine Stichprobenzahlen aus (vgl. Kapitel A.3.4.1.)

Darüber hinaus wurden bei der Auswertung der Breite der Triade äußerer Haarzellen sowie bei der Ermittlung der Haarzellichten Mittelwerte für längere Abschnitte (10%- bzw. 5%-Segmente) berechnet. Dies war insbesondere deswegen wichtig, da diese Parameter nicht entlang des gesamten Corti-Organs gleich bleibend gut zu erfassen waren (u. a. aufgrund von Beschädigungen durch die Präparation und dem Montieren auf den Objektträgern).

Bei den Querschnitten der Cochlea wurden nur die mittleren Schnitte berücksichtigt, da die Strukturen, je weiter die Schnitte außen liegen, mehr und mehr tangential angeschnitten werden. Aus den so gewonnenen Daten wurden Mittelwerte berechnet. Leichte Verschiebungen bei der Einbettung, genauer gesagt: Abweichungen des Modiolus zur Parallelen zur Schnittebene, welche dazu führen, dass die Cochlea nicht perfekt angeschnitten wurde, können auf diese Weise berücksichtigt werden. Mit diesen Methoden werden die Parameter in Halbwindungs-Abständen erhoben. Eventuell dazwischen liegende Abweichungen (Minima, Maxima) werden nicht erfasst; daher ist die Kombination mit den Häutchenpräparaten besonders interessant.

Homogenität der Stichprobe

1.) Einflüsse durch das Geschlecht:

Man kann davon ausgehen, dass es weder qualitative noch quantitative Geschlechtsunterschiede im Bau des Ohrs gibt (vgl. Kapitel A.3.4.1.). Bei allen Arten waren in den Stichproben beide Geschlechter vertreten, so dass keine Beeinflussung durch das Geschlecht zu erwarten ist.

2.) Einflüsse durch das Alter:

Neben den bereits in Kapitel A.3.4.1 aufgeführten Hinweisen gibt es weitere, die auf die Richtigkeit des über die Körpergröße geschätzten Alters deuten: BURDA (1985) stellte fest, dass bei der Wanderratte (*Rattus norvegicus*) die Breite der Triade äußerer Haarzellen bei adulten Tieren von der Basis zum Apex steigt und vermutet, dass dies auch auf andere

Säugetiere zutrifft. Bei allen untersuchten Tieren war eine solche Zunahme zu erkennen. Somit kann davon ausgegangen werden, dass diese Tiere ein ausgereiftes Innenohr besitzen. Auch ist von Nesthockern wie Mäusen und Ratten bekannt, dass das Wachstum der Retikularlamina schon wenige Tage nach der Geburt abgeschlossen ist (vgl. BURDA 1985, BURDA & BRANIS 1988 und die dort zitierte Literatur).

3.) Einfluss der Konservierungs- und Präparationsmethode:

Bei der Untersuchung des Innenohrs muss die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, dass bei der Fixierung in Formaldehyd sowie bei der histologischen Schneideprozedur Schrumpfungen auftreten könnten. Allerdings besteht die Cochlea aus Geweben unterschiedlicher Herkunft und mechanischer Eigenschaften, die in einem festen Knochenrahmen eingespannt sind. Falls eine differenzierte Schrumpfung aufgetreten wäre, hätte das Gewebe zerrissen sein müssen, was hier nicht der Fall war. Außerdem wurden alle untersuchten Präparate (und auch Präparate von Vergleichstieren aus der Literatur) derselben Fixierungsprozedur unterzogen, so dass in jedem Fall die Vergleichbarkeit der Daten gegeben ist. Da die Färbung der Häutchenpräparate manuell erfolgte, konnten leichte Unterschiede in der Qualität der Färbung nicht ausgeschlossen werden, was bei der Auswertung unter dem Mikroskop eine Fehlerquelle darstellen könnte. Zusätzlich tritt bei der Auswertung ein subjektiver Fehler auf, der zufällig verteilt ist und immer in der gleichen Größenordnung liegen sollte, da nur eine einzelne Person an der Auswertung beteiligt war. Daher sind alle Präparate (und damit alle Arten) mit demselben Fehler belastet. Die Häutchenpräparate weisen ein geometrisches Muster auf (vgl. Abb. 29). Abweichungen in diesem regelmäßigen Muster, seien sie erworben oder angeboren, fallen sofort ins Auge, so dass man die Haarzellen mit einer so großen Genauigkeit wie bei kaum einem anderen Organ zählen und vermessen kann.

4.4.2. Vergleich innerhalb der einzelnen Arten

Die intraspezifische Variabilität ist bei der Auswertung der histologischen Schnitte der Cochlea leicht erhöht (zwischen 8% und 37% bei *C. damarensis*, zwischen 7% und 38% bei *G. capensis*, durchgehend zum größten Teil zwischen 10% und 20%). Diese ist methodisch bedingt, da der absolute midmodiolare Schnitt nicht exakt bestimmt werden kann und daher mehrere midmodiolare Schnitte, die einen midmodiolaren Streifen einer Dicke von 175 bzw. 180 μm umfassen, ausgewertet wurden (s. Kapitel A.2.). Die Innenohrdaten der Häutchenpräparate sind innerhalb der Arten sehr konsistent. Hier lag die intraspezifische

Variabilität zum größten Teil im säugetiertypischen Bereich zwischen 5% und 10%. Bei den Dichtererhebungen der Haarzellen auf dem Corti-Organ liegen die Variabilitätskoeffizienten innerhalb eines 5%-Segments zwischen 1% und 23% (vgl. Tab. 8, 9), im Mittel über alle Arten zwischen 5% und 12% (vgl. Tab. 6) und somit im normalen Schwankungsbereich für Säugetiere. Bei der Breite der Triade äußerer Haarzellen lagen die Variationskoeffizienten pro 10%-Segment zwischen 1% und 21%, insgesamt lagen sie zwischen 2% und 5%.

4.4.3. Vergleich zwischen den hier untersuchten subterranean Arten

Die **Anzahl der Windungen** (und somit Halbwindungen) der Cochlea liegt innerhalb der Sandgräber in einem sehr ähnlichen Bereich zwischen 3 und 3,5 (bzw. bei 7). Dies spiegelt wider, dass sie artspezifisch und die Größenordnung innerhalb einer Familie gleich ist (vgl. BURDA et al. 1988a). Auch die **Breite der basalen Windung** liegt bei den Bathyergiden in einer ähnlichen Größenordnung (zwischen 1,4 mm bei *G. capensis* und 1,7 mm bei *C. anelli*; MÜLLER et al. 1992). Die **Flächen der drei Scalen** verhalten sich qualitativ und quantitativ in den Halbwindungen bei *C. damarensis* und bei *G. capensis* annähernd gleich, im Mittel unterscheiden sich ihre Größen aber signifikant voneinander. Die **Breite der Reissner-Membran** zeigte zwar bei *C. damarensis* und *G. capensis* einen ähnlichen Verlauf (Abnahme in Richtung Apex), unterschieden sich aber quantitativ signifikant voneinander. Die **Dicke des Spiralligaments** zeigt bei *C. damarensis* einen von *G. capensis* verschiedenen Verlauf entlang der Basilarmembran, im Mittel unterscheidet sie sich jedoch nicht voneinander.

Wenn man **Basilarmembranbreite und Dicke des Spiralligaments** nach BURDA (1982) ins Verhältnis setzt, zeigt sich im Gegensatz zu *C. damarensis* bei *G. capensis* in der sechsten Halbwindung ein auffälliges Maximum (vgl. Abb. 35). Nach BURDA (1982) steht der Wert dieses Verhältnisses in enger Verbindung mit der Tonotopie: er ist stark negativ korreliert mit der Tonotopie, d. h. mit der an dem entsprechenden Ort wahrgenommenen Frequenz. Dieser Zusammenhang gilt für Frequenzen oberhalb von 1 kHz, was einem Verhältnis von $< 2,3$ entspricht. Das Maximum von *G. capensis* liegt somit im Bereich unterhalb von 1 kHz, in dem kein linearer Zusammenhang mehr zwischen dem Verhältnis zwischen Basilarmembranbreite und Dicke des Spiralligaments und der dargestellten Frequenz besteht. Man kann daher daraus den Schluss ziehen, dass in diesem Frequenzbereich bei *Georchus* eine Abweichung, eine Spezialisierung, gegenüber anderen Säugetieren besteht.

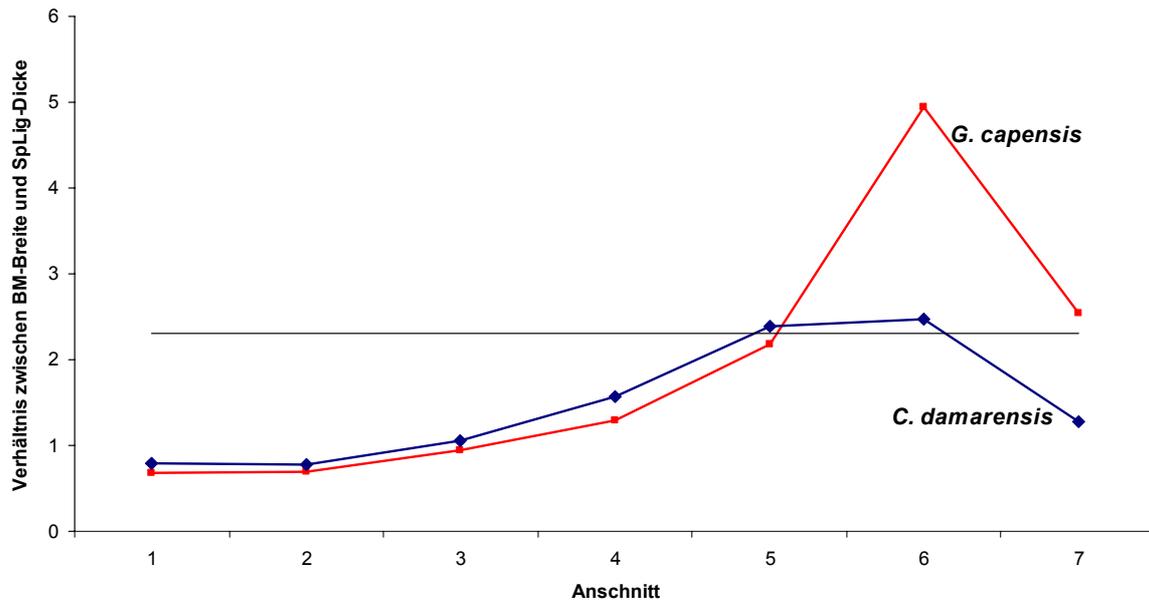


Abb. 35: Das Verhältnis zwischen Basilarmembranbreite und Dicke des Spiralligaments in den einzelnen Anschnitten bei *C. damarensis* und *G. capensis*. Unterhalb der schwarzen Linie (die einer Frequenz von 1 kHz entspricht, BURDA 1982) korreliert das Verhältnis negativ mit der dargestellten Frequenz, d. h. je niedriger das Verhältnis ist, desto höher ist die dargestellte Frequenz.

Tab. 10: Das Verhältnis zwischen Basilarmembranbreite und Dicke des Spiralligaments bei den untersuchten Sandgräbern in den einzelnen Halbwindungsanschnitten.

Anschnitt	<i>C. damarensis</i>	<i>G. capensis</i>
1	0,789	0,682
2	0,776	0,691
3	1,059	0,940
4	1,563	1,293
5	2,385	2,177
6	2,475	4,950
7	1,285	2,548

Die **Länge der Basilarmembran** korreliert bei Säugetieren primär mit der Körpergröße (vgl. z. B. FIEDLER 1983, BALLAST 1984, GRAYBEAL et al. 1989), wobei der y-Achsenabschnitt und die Steigung der Regressionsgerade taxonomisch bzw. sinnesökologisch bedingt sind. Innerhalb der hier untersuchten Arten korreliert sie nicht mit der Kondylobasallänge (Pearsons Korrelationskoeffizient $r = 0,248$, nicht signifikant), die hier als Korrelat der Körpergröße dient. Die Regressionsgerade lautet $y = 0,09x + 10,9$. Bei LAUBE et al. (1990) findet man Vergleichsdaten der Basilarmembranlänge für *C. anelli* (bei Veröffentlichung als *C.*

hottentotus bezeichnet, BURDA, persönliche Mitteilung). Sie beträgt dort 9,2 mm und ist somit vergleichbar mit der hier bestimmten Basilarmembranlänge von 9,3 mm. Bei BURDA et al. (1988c) und MÜLLER et al. (1992) findet man dagegen eine Basilarmembranlänge von 11,1 mm vor, die allerdings anhand von Rekonstruktionen aus Schnitten ermittelt wurde. Auch ist nicht mehr nachvollziehbar, inwieweit die unterschiedlichen Werte auf Unterschiede im Material zurückzuführen sind, die damals noch nicht richtig bewertet (Artbestimmung) wurden (BURDA, persönliche Mitteilung).

Bei der **Breite der Basilarmembran** treten bei den untersuchten Bathyergiden Schwankungen zwischen 64 und 128 μm bei *C. damarensis*, bei *G. capensis* zwischen 97 und 142 μm auf. Bei *C. anseli* wird der Verlauf als zunehmend zwischen Basis und Apex, mit nur kleinsten Änderungen in der Breite zwischen 40% (entspricht etwa Halbwindung 3) und 85% (Halbwindung 6) der Länge der Basilarmembran beschrieben (vgl. Abb. 41a; MÜLLER et al. 1992). Er entspricht somit dem Verlauf der hier untersuchten Arten. Die absoluten Werte liegen allerdings bei *C. anseli* etwas höher (125-190 μm ; MÜLLER et al. 1992).

Beim Verlauf der Triadenbreite fällt auf, dass bei allen untersuchten Arten ab etwa 40% die Breite gleich bleibt. Eine Ausnahme von der Regel stellt *C. pretoriae* dar, dessen Triadenbreite zum Apex hin ab etwa 70% der Länge der Basilarmembran wieder abnimmt. Im apikalsten Bereich der Cochlea herrscht allerdings bei vielen, eher auf niedrige Frequenzen spezialisierte Säugetieren (RAPHAEL et al. 1991) eine ungeordnete Situation vor, das regelmäßige geometrische Muster ist stark gestört (vgl. z. B. KAWABATA & NOMURA 1978, LENOIR et al. 1980, BRUNS et al. 1988). Zusätzlich ist der apikale Bereich (die letzten 15% der Länge) schwieriger anzufärben und häufiger durch das Öffnen der Cupula beschädigt, so dass weniger Messwerte dieses Bereichs gewonnen werden können als in den übrigen Abschnitten. Das Verhältnis zwischen apikaler und basaler Triadenbreite liegt für die Bathyergiden zwischen 1,1 (= 21 μm /18 μm) bei *C. pretoriae* und 1,8 (= 31 μm /17 μm) bei *C. natalensis*. Bei den Triadenbreiten liegt der Variationskoeffizient meist unter 15% (vgl. Tab. 7), so dass man von säugetiertypischen Schwankungen sprechen kann.

Bei allen untersuchten Arten verliefen die **Dichten der inneren und äußeren Haarzellen** weitgehend parallel. Die absoluten Dichten waren sehr ähnlich innerhalb der Sandgräber. Auffallend waren die niedrigeren Dichten v. a. des Minimums und Maximums äußerer Haarzellen bei *C. anseli* (vgl. Tab. 6). Generell nahm bei den untersuchten Graumullarten die Dichte sowohl der inneren als auch der äußeren Haarzellen von Basis zu Apex zu. Allen untersuchten Graumullarten der *C. mechowii*-Gruppe war gemeinsam, dass durchge-

hend im mittleren Teil eine Art Plateau erreicht wurde; dort nahm die Dichte nur sehr langsam in Richtung Apex zu.

Das **OHC/IHC-Verhältnis** schwankt bei allen untersuchten Arten ziemlich gleichmäßig um den Mittelwert, was wiederum den parallelen Verlauf der OHC- und IHC-Dichten widerspiegelt. Es treten keine auffälligen Unterschiede zwischen den untersuchten Arten auf.

4.4.4. Vergleich mit epigäischen Nagetieren

Beim Vergleich mit unspezialisierten, epigäisch lebenden Nagern sind die **höheren Zahlen der Windungen der Cochlea** bei den subterranean Nagern auffällig. Eine solche erhöhte Zahl findet man allerdings bei allen Hystrognathen, unabhängig von ihrer morphoökologischen Spezialisierung (wie z. B. beim Meerschweinchen, s. Tab. 11). Auch der turmförmige, schlanke Bau der Cochlea ist ein weiteres typisches Merkmal subterranean Nagetiere im Vergleich mit akustisch generalisierten, epigäischen Nagern wie Ratten oder Mäusen (vgl. BURDA et al. 1988a, BEGALL & BURDA eingereicht).

Die Funktion der Cochlea-Aufwindung ist nicht vollständig geklärt. So reichen Hypothesen von Korrelationen zwischen einem erhöhtem Hörbereich und einer hohen Anzahl von Windungen (WEST 1985) über das mehr sensitive Wahrnehmen niedriger Frequenzen (WEST 1985) bis zur Erhöhung der Frequenzdiskriminierung durch eine hohe Anzahl von Windungen (RUZEK & VOLDRICH 1977 in BURDA et al. 1988a). Eine hohe Anzahl an Windungen wird als abgeleitetes Merkmal angesehen (vgl. FLEISCHER 1973, BURDA 1979). Nach FLEISCHER (1978) gibt es auch bei Walen (Cetacea) eine Korrelation zwischen einer hohen Zahl an Cochlea-Windungen, was einer konischen, turmartigen Cochlea entspricht, und dem Hören niedriger Frequenzen (und umgekehrt). Dies wird durch die Arbeiten von MÜLLER et al. (1992) und BRUNS et al. (1988) an subterranean Säugern bestätigt. Diese Regel gilt beim Vergleich von verwandten Arten, die sich an verschiedene akustische Umwelten adaptiert haben.

Alle untersuchten Bathyergiden weisen die identische **Anzahl an Halbwindungen** von 7 auf. Die Cochleae auditorisch unspezialisierter Muriden (Hausmaus, Hausratte, Wanderratte) haben dagegen nur 4-5 Halbwindungen (BURDA et al. 1988a).

Tab. 11: Übersicht der ermittelten Haarzellzahlen und -dichten im Vergleich mit Daten epigäischer Nagetiere.

	IHC	OHC	O/I	HC	Zahl Zellen	BM	CW	Quelle
subterrane Nagetiere								
<i>C. anselli</i>	118	448	3,8	566		9,3	3,5	diese Studie
<i>C. damarensis</i> , Dordabis	116	448	3,9	564	5866	10,4	3,5	diese Studie
<i>C. darlingi</i> , Goromonzi	116	475	4,1	591	7033	11,9	3,25	diese Studie
<i>C. hottentotus</i>	121	447	3,7	568	5169	9,1	3	diese Studie
<i>C. natalensis</i>	120	476	4,0	596	6377	10,7	3,5	diese Studie
<i>C. pretoriae</i>	117	447	3,8	564	5245	9,3	3,5	diese Studie
<i>Ctenomys talarum</i>	101	400	4,0	501	5311	10,6	3,25	SCHLEICH et al. eingereicht SCHLEICH, persönl. Mitteilung
<i>Spalacopus cyanus</i>	109	397	3,6	506	5920	11,7	3,5	BEGALL & BURDA eingereicht
<i>Spalax ehrenbergi</i>	93	386	4,2	479	6035	12,6	3,5	BURDA et al. 1989, BRUNS et al. 1988
Durchschnitt	112	433	3,9	545	5797	10,7	3,4	
unspezialisierte epigäisch lebende Nagetiere								
Hausmaus	121	411	3,4	532	3193	6,0	2,0	BURDA et al. 1988a
Wanderratte	98	364	3,7	462	4939	10,7	2,2	BURDA et al. 1988a
Hausratte	107	372	3,5	479	5801	12,1	2,1	BURDA et al. 1988a
Durchschnitt	109	382	3,5	491	4644	9,6	2,1	
Meerschweinchen	100	360	3,6	460	9430	20,5	4,0	BURDA 1985, FERNÁNDEZ 1952
Säugetierdurchschnitt	103	378	3,7	481				BURDA et al. 1988b

IHC = Dichte innerer Haarzellen in Zahl/mm, OHC = Dichte äußerer Haarzellen in Zahl/mm, O/I = Verhältnis zwischen OHC und IHC, HC = Dichte aller Haarzellen in Zahl/mm, BM = Länge der Basilarmembran in mm, CW = Zahl der Windungen der Cochlea.

Die **Breite der basalen Windung** liegt bei den Bathyergiden zwischen 1,4 mm (*G. capensis*) und 1,7 mm bei *C. anselli* (MÜLLER et al. 1992) und ist damit auffällig schmal im basalen Bereich gegenüber anderen subterranean Nagern wie *Ctenomys* (2,44 mm) und *Octodon* (2,71 mm; beide aus PYE 1977), was die schlanke Turmform der Cochlea unterstreicht. Bei den Muriden lag die Breite zwischen 1,0 mm bei der Hausmaus und 1,7 mm bei der Wanderratte (BURDA et al. 1988a). Man beachte jedoch auch die geringere Anzahl an Windungen, was die eher gedrungene Form der Muriden-Cochlea bewirkt. Das Verhältnis aus Höhe und basaler Breite der Cochlea ist daher auch für die Muriden kleiner (1,24 für Wanderratte und 1,30 für die Hausmaus) als für die Sandgräber (1,43 für *G. capensis* und 1,33 für *C. damarensis*).

Vergleicht man die **Dicke der Wände der Cochlea** anhand eines typischen midmodiolarer Schnittes, so weist die Cochlea von *G. capensis* in Relation zur Höhe der Cochlea (Koeffizient aus mittlerer Dicke der Cochleawand zur Höhe der Cochlea¹; 0,31) dickere Wände auf als *C. damarensis* (0,19) oder das Meerschweinchen (0,22; vgl. Abb. 36). Beim Betrachten dieser drei Schnitte zeigt sich, dass die Cochlea der Sandgräber im Vergleich zu der des Meerschweinchens nicht so dünnwandig ist, wie es bei der Präparation den Eindruck macht. Eine weitere Auffälligkeit gibt es beim **Modiolus**, der bei *G. capensis* im Bereich der Basalwindung auffällig **eingeschnürt** ist (s. Abb. 36). Diese Einschnürung tritt durchgehend in allen untersuchten Schnitten auf, bei *C. damarensis* und anderen bisher untersuchten Nagetieren dagegen nie. Für eine genauere Untersuchung und Bestätigung dieses Phänomens wäre eine detaillierte 3D-Gesamtrekonstruktion der einzelnen Strukturen der Cochlea von *G. capensis* nötig.

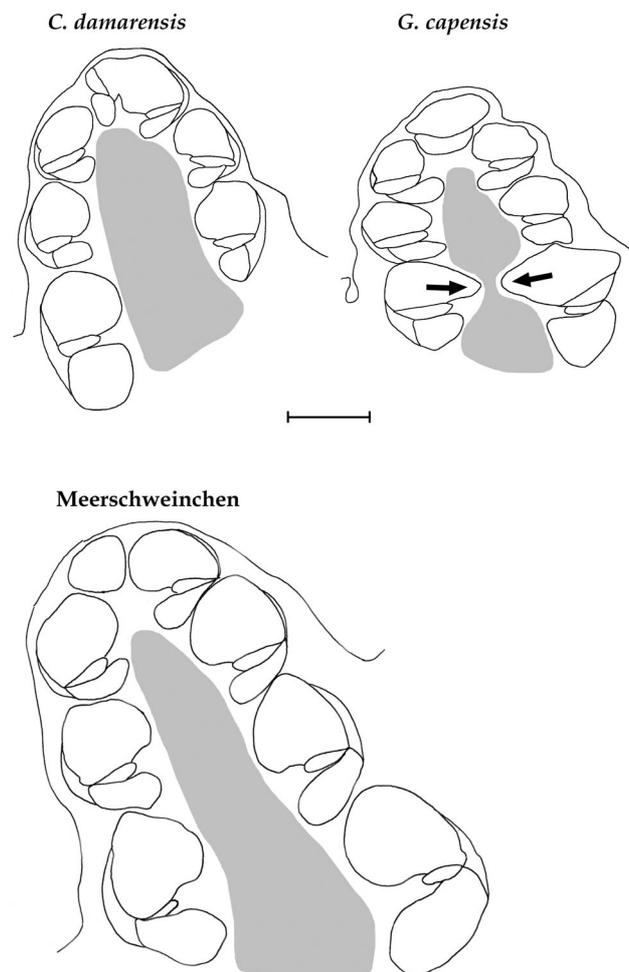


Abb. 36: Umrisszeichnungen midmodiolarer Schnitte der Cochlea (rechtes Ohr). Die Form des Modiolus ist grau eingefärbt. Der Maßstab beträgt 500 μm .

¹ gemessen an Cupula, apikaler und mittlere Windung (bei den Sandgräbern Halbwindungen 3-7, beim Meerschweinchen Halbwindungen 4-8)

Die **Fläche der drei Scalen** nimmt generell von Basis zu Apex ab (BRUNS et al. 1983, BRUNS 1985, BURDA et al. 1988a, z. B. Hausmaus, Hausratte, Wanderratte), wobei im basalen Drittel die Abnahme besonders steil ist. Ähnlich verhält es sich auch bei *C. damarensis* und bei *G. capensis*. Bei *Spalax* fällt die extrem kleine Scala tympani in der mittleren und apikalen Region auf (BRUNS et al. 1988). Eine extrem kleine Scala tympani findet man auch bei *C. damarensis* und *Georychus* (vgl. Abb. 37). Im Vergleich zu Wanderratte und Hausmaus haben diese beiden Arten auch absolut sehr kleine Flächen der Scalen. Das Verlaufsmuster von *Georychus* entspricht eher dem der Hausmaus, die Flächen oberhalb der Basilarmembran sind größer als unterhalb. Bei den anderen hier verglichenen Arten (*C. damarensis*, *Spalax* und Wanderratte; vgl. Abb. 37) ist es umgekehrt; die Flächen unterhalb der Basilarmembran sind größer als die oberhalb.

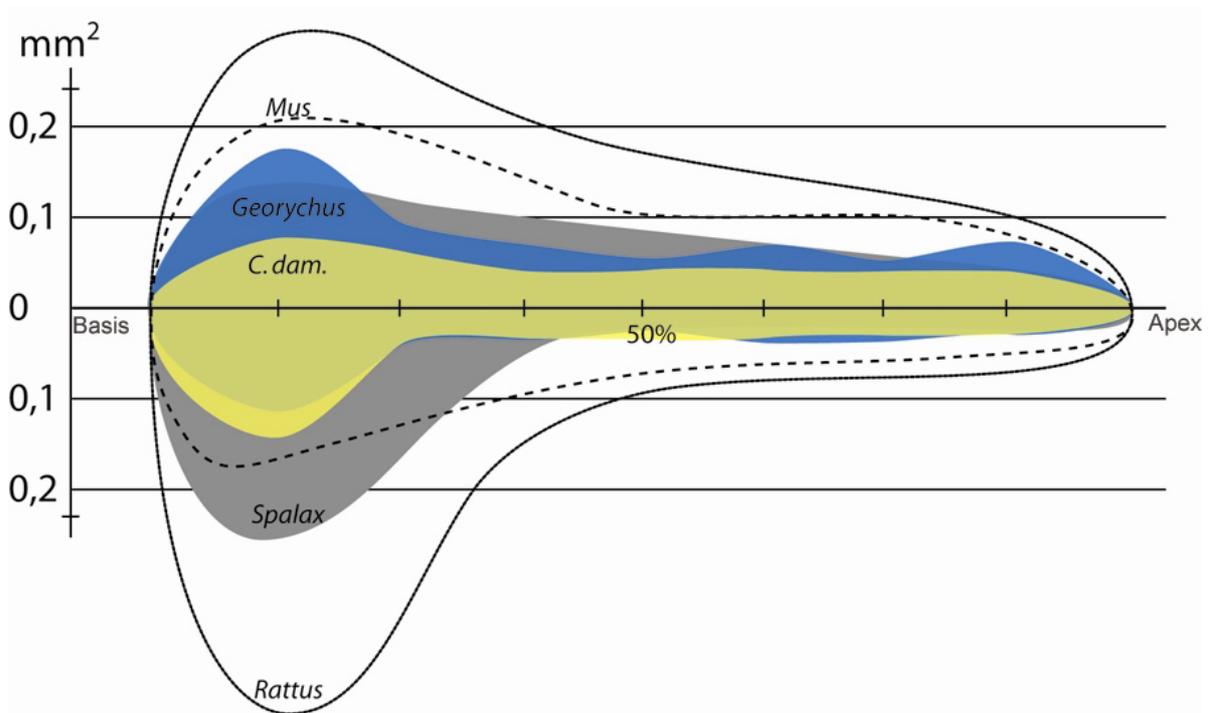


Abb. 37: Querschnittsfläche der cochleären Flüssigkeitskanäle oberhalb (Scala vestibuli und Scala media) und unterhalb (Scala tympani) der Basilarmembran im Vergleich. Die Basilarmembran ist entwunden als eine horizontale Linie dargestellt. Ordinate: Fläche in mm^2 . Abszisse: Abstand auf der Basilarmembran, dargestellt in Prozent der jeweiligen totalen Länge; das apikale Ende entspricht 100%. Dargestellt sind **Wanderratte** (*Rattus*, **schwarze Linie**) und **Hausmaus** (*Mus*, **gestrichelte Linie**; beide aus BURDA et al. 1988a), *Spalax* (als **graue Fläche**; aus BRUNS et al. 1988), *Georychus* (als **blaue Fläche**) und *C. damarensis* (*C. dam.*, **gelbe überlagerte Fläche**). Die Werte für die sieben Halbwindungen wurden zu Vergleichszwecken auf die Länge der Basilarmembran übertragen, indem sie in acht Teile geteilt wurde und so deren Orte auf der Basilarmembran angenähert wurden.

Die Dicke des **Spiralligaments** nahm bei *C. damarensis* und *Georychus* in Richtung Apex ab. Der Verlauf der Dicke unterschied sich bei ihnen nur im apikalen Drittel der Basilarmembranlänge, wo sie bei *C. damarensis* etwa gleich blieb. Bei *Ctenomys* und *Octodon* (PYE 1977) dagegen liegt in der Mitte der Cochlea ein Bereich, in dem die Dicke sich kaum ändert. Insgesamt ist bei ihnen das Spiralligament dicker als bei den untersuchten Sandgräbern (vgl. Abb. 38).

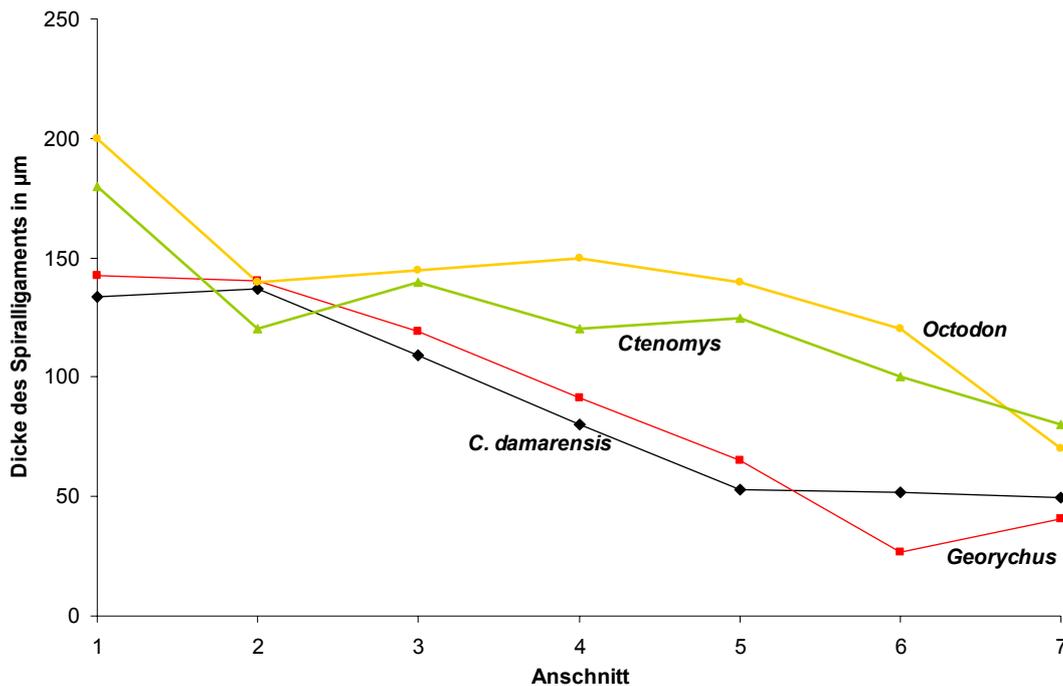


Abb. 38: Die Dicke des Spiralligaments im Vergleich: *Octodon degu* und *Ctenomys talarum* (PYE 1977) und die hier untersuchten Sandgräber *C. damarensis* und *G. capensis*.

Das **Verhältnis zwischen Basilarmembranbreite und Dicke des Spiralligaments** nach BURDA (1982) zeigt bei *G. capensis* in der sechsten Halbwindung ein auffälliges Maximum (vgl. Abb. 39). Ein Maximum dieses Verhältnisses oberhalb von 1 kHz, in dem Bereich, in dem die Frequenzen logarithmisch auf der Basilarmembran verteilt sind (s. o.), findet man z. B. bei Laborratten des Wistar-Stamms (BURDA 1982). Das Maximum von *G. capensis* liegt dagegen im Bereich unterhalb von 1 kHz. Man kann daher annehmen, dass in diesem Frequenzbereich bei *Georychus* eine Abweichung, eine Spezialisierung gegenüber anderen Säugetieren besteht (s. o.).

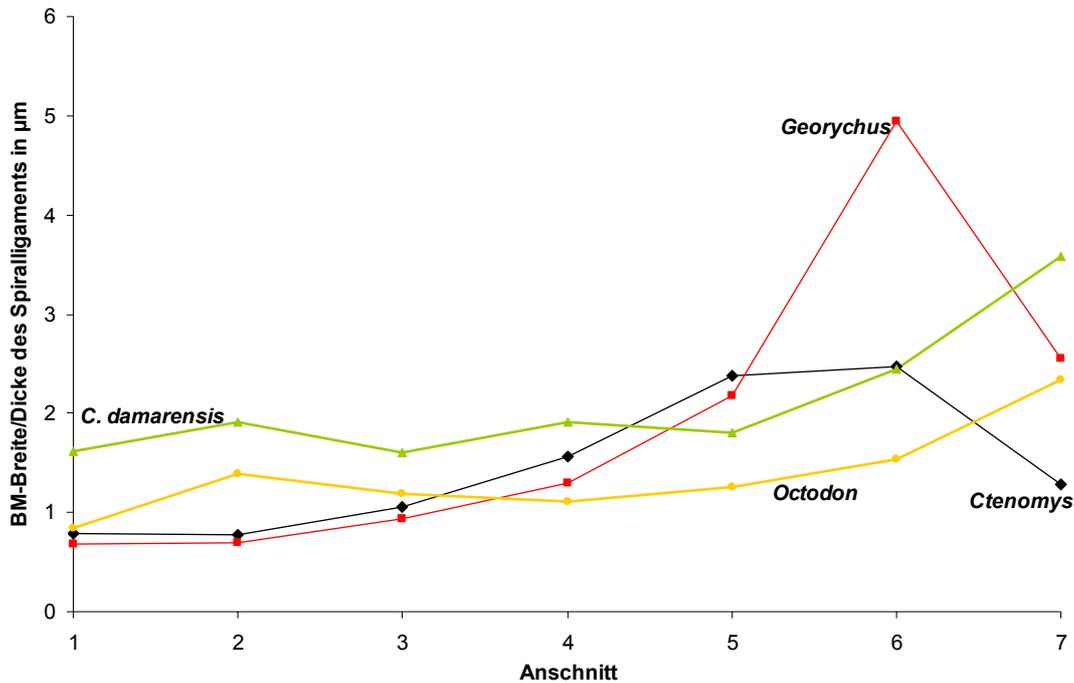


Abb. 39: Das Verhältnis zwischen Basilarmembranbreite und Dicke des Spiralligaments im Vergleich. Die Werte für *Octodon degu* und *Ctenomys talarum* wurden mit Hilfe von Daten aus PYE (1977) berechnet. Die Werte für die sieben Halbwindungen wurden zu Vergleichszwecken auf die Länge der Basilarmembran übertragen, indem sie in acht Teile geteilt wurde und so die Orte auf der Basilarmembran angenähert wurden.

Die **Länge der Basilarmembran** unterliegt bei Säugetieren einer allometrischen Abhängigkeit, d. h. sie korreliert primär mit der Körpergröße (vgl. u. a. FIEDLER 1983, BALLAST 1984), wobei die Größe des y-Achsenabschnitts und die Steigung der Regressionsgerade taxonomisch bzw. sinnesökologisch bedingt sind. Nachdem innerhalb der hier untersuchten Arten keine signifikante Korrelation mit der Körpergröße erkannt wurde, werden hier die Vergleichsarten mit in die statistische Analyse integriert. Die Kondylobasallänge wird erneut als Korrelat der Körpergröße genutzt; außerdem werden Mittelwerte der Basilarmembranlänge von 17 Nagetierarten eingesetzt. Es ergibt sich eine höchst signifikante starke Korrelation (Pearsons Korrelationskoeffizient $r = 0,855$, $p < 0,01$), die Regressionsgerade lautet $y = 0,2x + 2,6$ (s. Abb. 40). Die Sandgräber sind durch die Regressionsgerade gut vertreten, sie zeigen keine auffallenden Abweichungen zu dieser. Somit scheint die Basilarmembranlänge im Verhältnis zur Körpergröße und im Vergleich zu anderen Nagetierarten in der selben Größenordnung zu liegen.

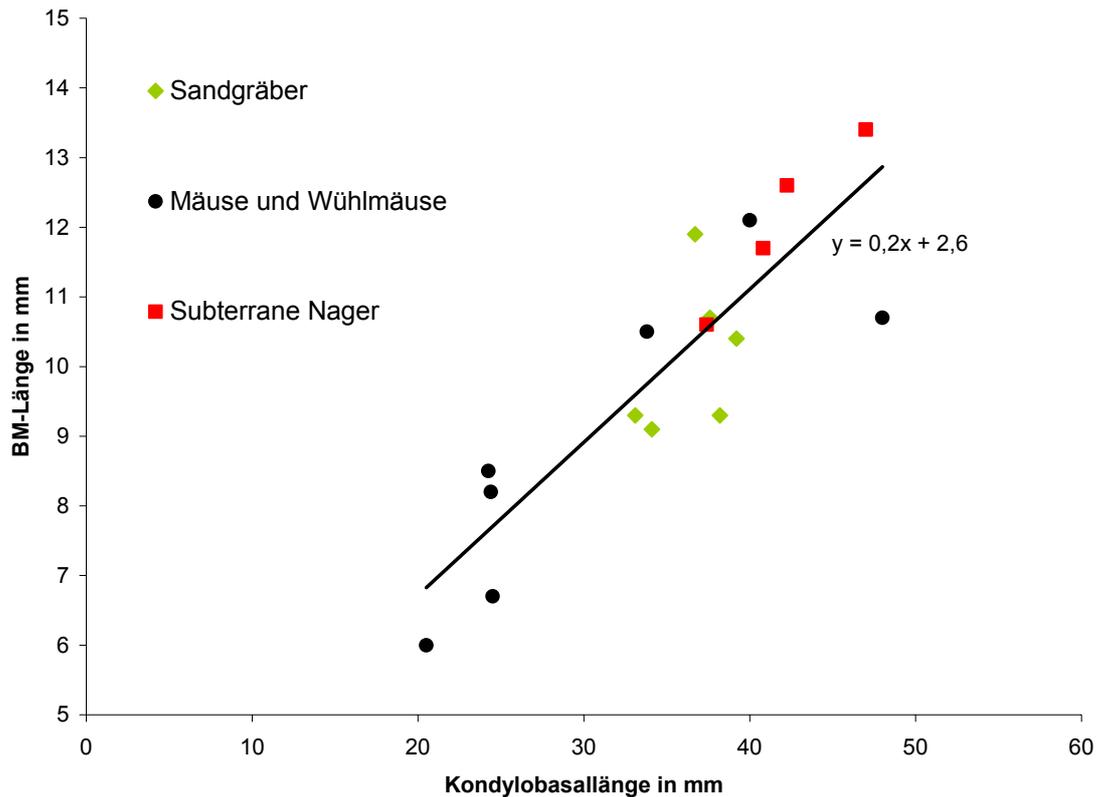


Abb. 40: Korrelation zwischen Kondylobasallänge und Basilarmembranlänge (BM-Länge) bei Nagetieren. Die Grafik enthält Werte der hier untersuchten Sandgräber sowie Werte aus der Literatur (subterranean Nager: *Ctenomys talarum* – SCHLEICH et al. eingereicht, *Geomys* – BURDA et al. 1988c, *Spalacopus* – BEGALL & BURDA eingereicht, *Spalax* – BRUNS et al. 1988, BURDA et al. 1989; Mäuse und Wühlmäuse: Hausmaus, Waldmaus, Hausratte, Wanderratte – BURDA et al. 1988a, Feldmaus, Schermaus – LANGE et al. 2004, Rötelmaus – LANGE & STALLEICKEN 2001)

Der **Breite der Basilarmembran** zeigt bei den bisher untersuchten Nagetieren einen sehr unterschiedlichen Verlauf. Als typisch für Säugetiere gilt ein Verlauf, wie man ihn bei Hausmaus und Ratte findet: die Breite steigt von Basis zu Apex annähernd linear an. Ausnahme ist der Bereich oberhalb von 85%, wo die Breite wieder absinkt. Im apikalen Bereich des Corti-Organ treten oft Abweichungen vom üblichen Säugetiermuster auf (vgl. u. a. BRUNS et al. 1988, RAPHAEL et al. 1991). Er ist zusätzlich schwieriger anzufärben und wird bei der Präparation bei der Öffnung der Cupula häufiger beschädigt. Daher ist ein Abweichen von der Linearität in diesem Bereich nicht ungewöhnlich. Einen sehr ähnlichen Verlauf weist die Basilarmembranbreite bei *G. capensis* auf. Beim Meerschweinchen steigt die Breite basal zunächst sehr steil an, dann weniger steil und nimmt apikal wieder extrem stark ab (BRUNS et al. 1983).

Bei der Gattung *Cryptomys* ergibt sich dagegen ein abweichender Verlauf: bei *C. anelli* und *C. damarensis* nimmt die Breite zunächst zu, bleibt zwischen 40% und 85%

etwa gleich und sinkt dann wieder ab. Auch bei *Ctenomys* und *Octodon* bleibt die Breite im mittleren Bereich der Cochlea etwa gleich, bei *Ctenomys* wird sie basal und apikal davon breiter, bei *Octodon* dagegen schmaler (vgl. Abb. 41).

Beim Betrachten der absoluten Werte der Basilarmembranbreite fällt auf, dass sie bei den untersuchten Sandgräbern (zwischen 64 μm und 128 μm bei *C. damarensis* und 97 μm und 142 μm bei *G. capensis*) wesentlich schmaler ist als z. B. bei *Ctenomys* (220-290 μm , PYE 1977) oder *Octodon* (164-195 μm , PYE 1977). Sie liegen eher im Bereich der Muriden (Hausmaus: 97-168 μm , BRUNS & BALLAST 1984; Wanderratte: 120-200 μm , WALTHER 1987). Die bei *C. anseli* erhobenen Werte aus MÜLLER et al. (1992) liegen über den hier ermittelten (125-190 μm). Das Meerschweinchen zeigt die größte Spannweite in der Breite der Basilarmembran, die zwischen 70 μm und 250 μm liegt (BRUNS et al. 1983). Bei allen in dieser Arbeit diskutierten Fällen, die zum Vergleich herangezogen werden, wird die Basilarmembranbreite in Querschnitten nach der auch hier angewandten Methode vermessen.

Die Basilarmembranbreite wird seit VON BÉKÉSY (1960) als ein wichtiges morphologisches Korrelat der Funktion des Innenohrs angesehen. Da man diese aber nur an histologischen Schnitten der Cochlea sicher messen kann und somit mit der klassischen Methode nur wenige Messwerte, einen pro Halbwindung, ermitteln kann, hat man nach Korrelaten gesucht, die anhand von Häutchenpräparaten zu ermitteln sind. Häutchenpräparate bieten den Vorteil, dass Änderungen lückenlos im gesamten Verlauf gemessen werden können und man den Messwerten ihre genaue Position auf der Basilarmembran zuordnen kann. Außerdem ist es bei dieser Methode möglich, den kürzesten, radialen Abstand zu bestimmen, was bei Schnitten problematisch ist. Die Bestimmung des idealen midmodiolar-radialen Schnittes ist praktisch unmöglich. Der Nachteil der Häutchenpräparate liegt darin, dass man aufgrund von präparatorischen Artefakten (die Gesamtbreite wird meist während der Präparation beschädigt) nicht die Basilarmembranbreite messen kann. Man kann aber die Breite der Retikularlamina messen oder noch sicherer und einfacher (wie hier geschehen) die Triadenbreite (nach BURDA 1985).

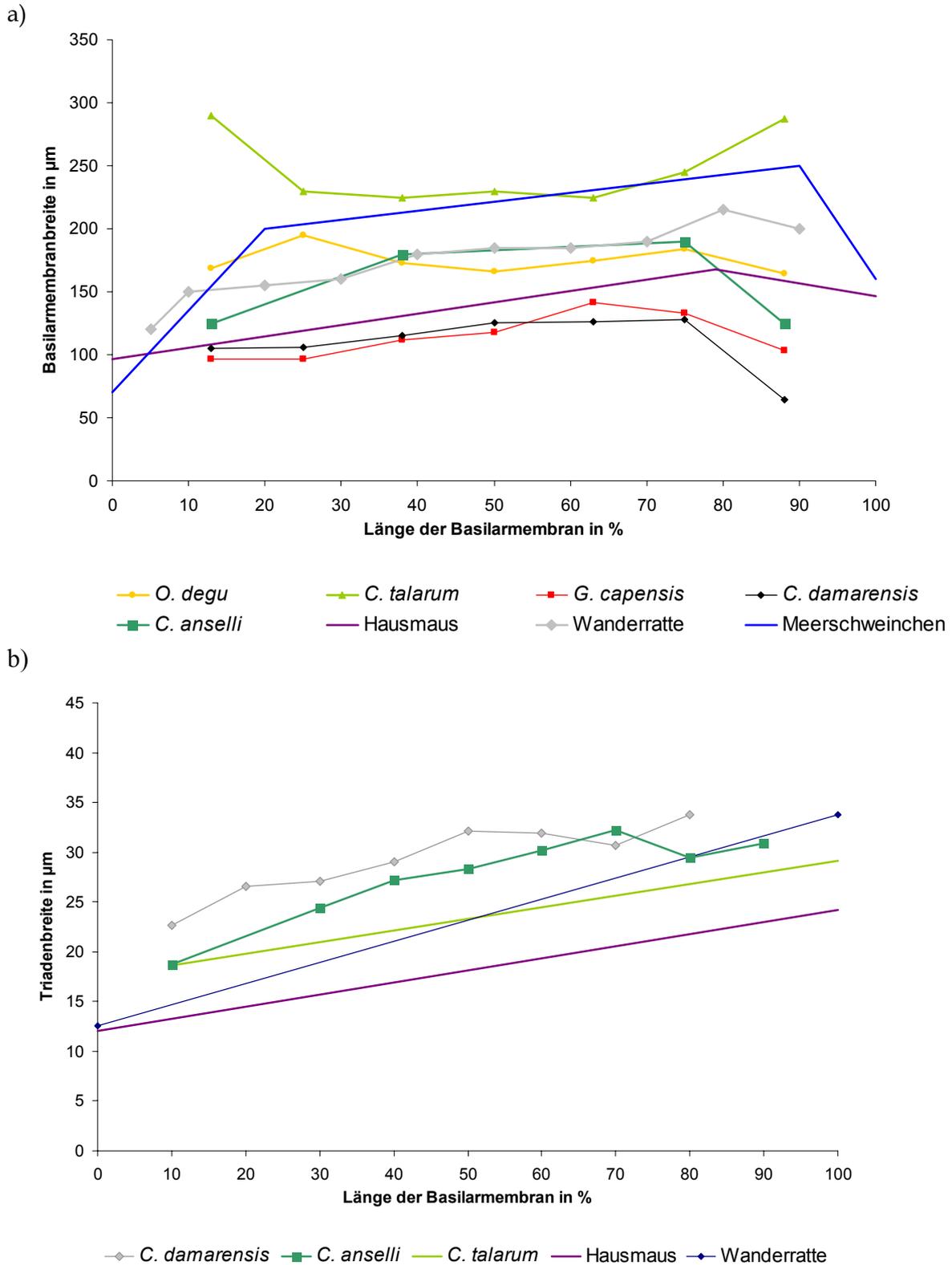


Abb. 41: Der Verlauf von Basilar membranbreite (a) und Triadenbreite (b) im Vergleich: Hausmaus, Wanderratte (BALLAST et al. 1983, BRUNS & BALLAST 1984, WALTHER 1987, BURDA et al. 1988a), Meerschweinchen (BRUNS et al. 1983), *C. talarum* (PYE 1977; SCHLEICH et al. eingereicht), *O. degu* (PYE 1977) und die hier untersuchten Arten *G. capensis*, *C. damarensis* und *C. anelli* (Basilar membranbreite aus MÜLLER et al. 1992).

Man geht davon aus, dass Basilmembranbreite und Triadenbreite korrelieren. Im Folgenden sollen beide miteinander verglichen werden. Der **Verlauf der Triadenbreite** verhält sich bei den Muriden in etwa parallel zur **Basilmembranbreite** (s. Abb. 41a, b). Bei den subterranean Arten ist dies dagegen nicht der Fall: bei *C. anelli* und *C. damarensis* nimmt die Triadenbreite zunächst zu und bleibt dann etwa gleich, wohingegen die Basilmembranbreite im apikalen Bereich wieder abnimmt. Bei *Ctenomys* nimmt nach SCHLEICH et al. (eingereicht) die Triadenbreite von Basis zu Apex zu, wohingegen die Basilmembranbreite nach PYE (1977) zunächst steil abnimmt, dann gleich bleibt und im apikalen Bereich wieder stark ansteigt. Bei subterranean Arten scheint somit ein weiteres Innenohrmerkmal vom Säugetiermuster abzuweichen, indem Basilmembranbreite und Triadenbreite nicht korrelieren.

Bei *Spalax* wird beschrieben, dass dort ebenfalls die Triadenbreite zunächst zunimmt und in der apikalen Hälfte konstant bleibt (BURDA et al. 1989). Die absolute Triadenbreite der Sandgräber liegt größtenteils höher als bei anderen Nagetieren (vgl. Abb. 41b). Sie liegt bei den Sandgräbern zwischen 18 μm und 34 μm (vgl. Kapitel A.4.3.), wohingegen sie bei *Ctenomys* zwischen 19 μm und 29 μm (SCHLEICH et al. eingereicht), bei der Wanderratte zwischen 13 μm und 34 μm und bei der Hausmaus zwischen 12 μm und 24 μm (BURDA et al. 1988a) liegt.

Das **Verhältnis zwischen apikaler und basaler Triadenbreite** kann als Korrelat für die Spannweite des Hörbereichs dienen (vgl. u. a. BURDA 1985, BURDA & BRANIS 1988). Bei den untersuchten Bathyergiden und bei *Ctenomys* ist es kleiner als bei den Vergleichsmuriden: Für die Bathyergiden liegt es zwischen 1,1 (= 21 $\mu\text{m}/18 \mu\text{m}$) bei *C. pretoriae* und 1,8 (= 31 $\mu\text{m}/17 \mu\text{m}$) bei *C. natalensis*. Bei *Ctenomys* liegt es bei 1,6 (= 29,1 $\mu\text{m}/18,6 \mu\text{m}$), bei den Muriden zwischen 2,0 (= 24 $\mu\text{m}/12 \mu\text{m}$) bei der Hausmaus und 2,7 (= 34 $\mu\text{m}/13 \mu\text{m}$) bei der Wanderratte (berechnete nach Werten aus BURDA et al. 1988a, s. Abb. 41b). Demnach sollte der Hörbereich der subterranean Nager kleiner als der der Muriden sein. Dabei sollte aber beachtet werden, dass der Verlauf der Triadenbreite bei den Bathyergiden nicht dem typischen Säugetiermuster entspricht sondern es zu einer Überrepräsentation bestimmter Frequenzen (akustische Fovea, vgl. Kapitel A.4.4.5) und daher zu einer Verringerung dieses Verhältnisses kommt.

Bei den subterranean lebenden Nagern findet man **leicht erhöhte Dichten innerer und äußerer Haarzellen**. Diesen Trend kann man auch bei den hier untersuchten Arten im Vergleich mit den unspezialisierten Arten erkennen (vgl. Abb. 43, 44), sie liegen sämtlich über dem Säugetierdurchschnitt (378 +/- 20 äußere Haarzellen/mm, 103 +/- 10 innere

Haarzellen/mm, BURDA et al. 1988b). Die Dichten innerer und äußerer Haarzellen nehmen mit der Körpergröße bei verwandten Tierarten (innerhalb einer Familie) ab (BURDA & BRANIS 1988, BURDA et al. 1988a, 1990b), denn innerhalb einer Familie werden die Zellen mit zunehmender Körpergröße größer. Diesen Trend kann man innerhalb der Sandgräber allerdings nur bei den inneren Haarzellen erkennen (vgl. Abb. 42). Es ist anzunehmen, dass sich die Größe der Haarzellen erst bei extremeren Unterschieden in der Körpergröße verändert.

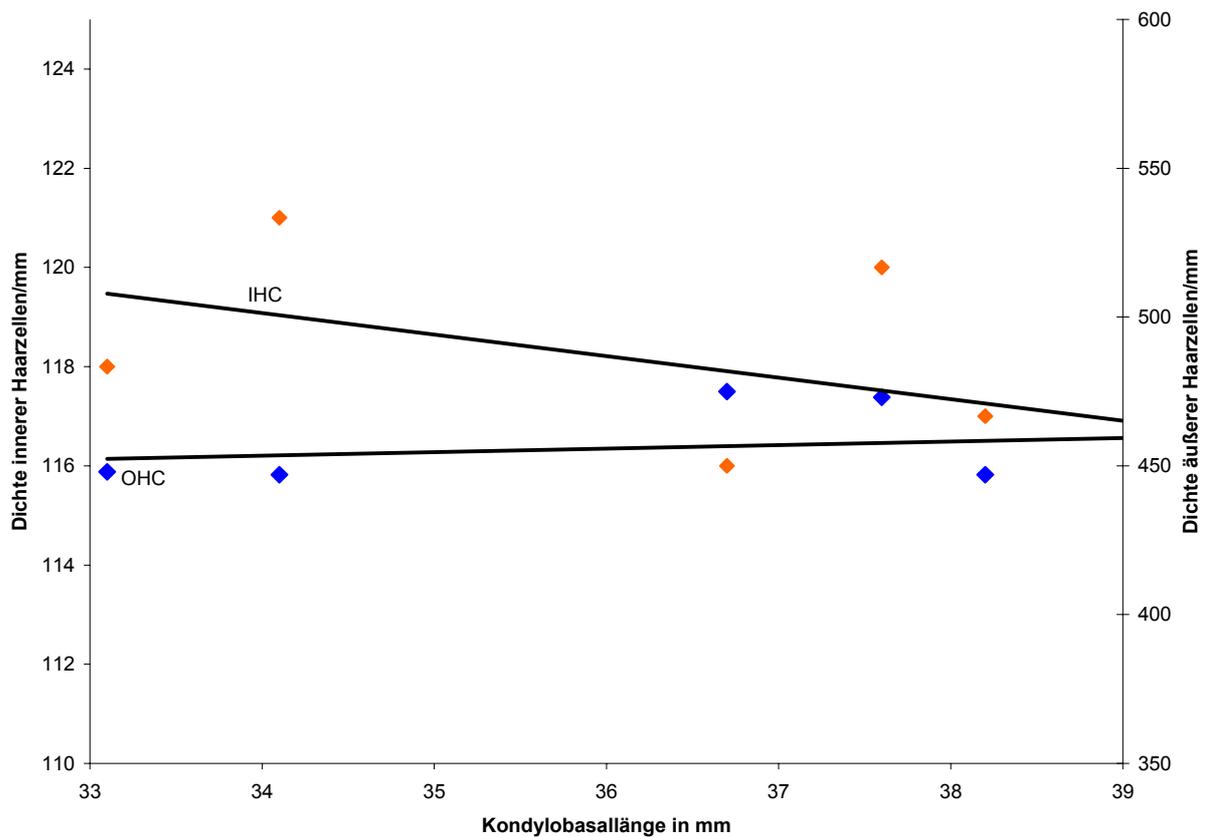


Abb. 42: Die mittlere Dichte innerer und äußerer Haarzellen (IHC rot und OHC blau) in Relation zur Kondylobasallänge bei den untersuchten Sandgräbern. Eingefügt wurden Trendlinien für beide Haarzelltypen.

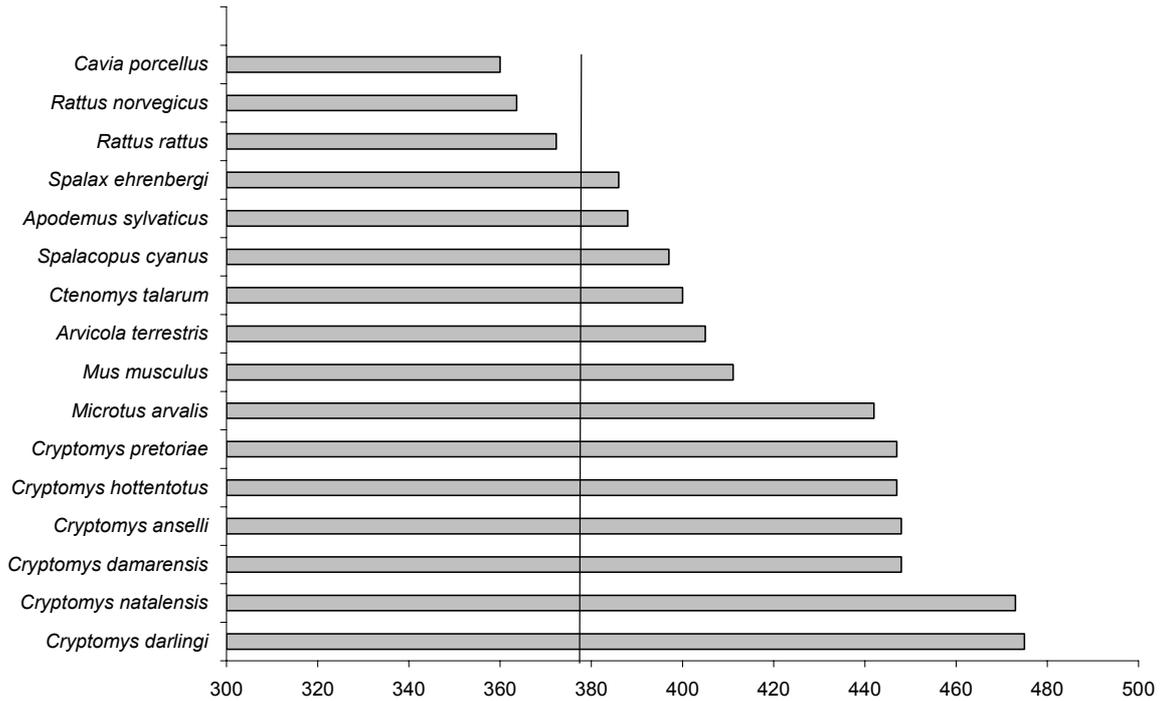


Abb. 43: Mittlere Dichte der äußeren Haarzellen im Vergleich. Die schwarze Linie markiert den Säugetierdurchschnitt von 378 Zellen/mm (BURDA et al. 1988b).

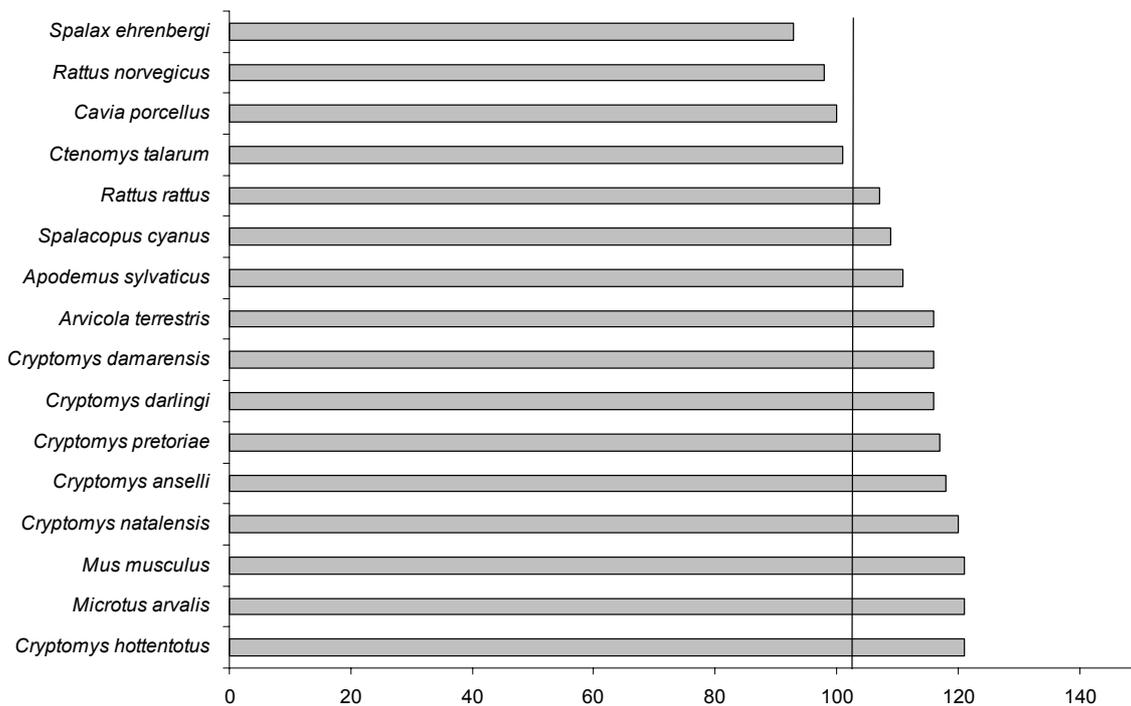


Abb. 44: Mittlere Dichte der inneren Haarzellen im Vergleich. Die schwarze Linie markiert den Säugetierdurchschnitt von 103 Zellen/mm (BURDA et al. 1988b).

Zu Vergleichszwecken wurden bisher die mittleren Dichten der Haarzellen betrachtet, da diese Werte auch für andere Arten in der Literatur zu finden sind (s. o.). Aussagekräftiger sind jedoch die Verläufe der Haarzellendichten entlang der Basilarmembran. Da man die Dichten auf relative Längenabschnitte bezieht, können die Präparate trotz teilweise weniger gut erhaltenen Stellen, die bei der Präparation beschädigt wurden oder schlecht angefärbt waren, sinnvoll ausgewertet werden. Diese Methode kann als Standardmethode angesehen werden und wird seit mehr als 25 Jahren erfolgreich eingesetzt.

Bei allen untersuchten Arten verliefen die **Dichten der inneren und äußeren Haarzellen** weitgehend parallel. Dieses Phänomen findet man z. B. auch beim Meerschweinchen (BURDA 1985) und bei *Spalacopus* (BEGALL & BURDA eingereicht), nicht aber bei den Muriden (BURDA et al. 1988a). Generell nahm bei den untersuchten Graumullarten die Dichte sowohl der inneren als auch der äußeren Haarzellen von Basis zu Apex zu. Allen untersuchten Graumullarten der *C. mechowii*-Gruppe war gemeinsam, dass durchgehend im mittleren Teil eine Art Plateau erreicht wurde; dort nahm die Dichte nur sehr langsam in Richtung Apex zu.

Einen ähnlichen Verlauf der Dichten innerer und äußerer Haarzellen (leichte Erhöhung der Dichte in Richtung Apex, annähernd paralleler Verlauf) fand man bei *Spalacopus* (BEGALL & BURDA eingereicht), beim Meerschweinchen dagegen gab es zwei Dichtemaxima bei 10-20% und bei 65-85% der Länge der Basilarmembran (BURDA 1984). *Ctenomys* (SCHLEICH et al. eingereicht) und *Spalax* (BURDA et al. 1989) zeigten beide eine Zunahme der Dichte äußerer und innerer Haarzellen zum apikalen Bereich, wobei bei *Ctenomys* die Dichte innerer Haarzellen bis auf eine Länge von 80% auf gleich bleibender Höhe lag, bei *Spalax* die Dichte äußerer Haarzellen ab 65% gleich blieb. Eine apikale Dichteerhöhung der Haarzellen spricht für eine erhöhte Sensitivität im Bereich niedriger Frequenzen, da diese dort abgebildet werden. Bei den Muriden nahm die Dichte zur Mitte (Maximum der Dichte äußerer Haarzellen bei 65%, der Dichte innerer Haarzellen z. B. zwischen 25% und 40% bei der Hausratte und bei 50% bei der Hausmaus) hin zu, anschließend wieder ab (BURDA et al. 1988a).

Bei allen untersuchten Arten schwankt das **OHC/IHC-Verhältnis** ziemlich gleichmäßig um den Mittelwert, bei den Muriden dagegen ist es am Apex größer und nimmt zur Basis hin ab (BURDA et al. 1988a). Bei *Ctenomys* nimmt es leicht zum Apex hin zu (SCHLEICH et al. eingereicht), bei *Spalax* ist es zunächst konstant und nimmt dann ab 65% zum Apex linear ab (BURDA et al. 1989). Die absoluten Durchschnittswerte liegen für die subterranean Nager

höher als für die epigäisch lebenden und als der Säugetierdurchschnitt (vgl. Tab. 11). Generell findet man niedrigere Werte eher bei Tieren mit einer guten Hörsensitivität im Hochfrequenz-Bereich (BURDA et al. 1988a), so dass das erhöhte OHC/IHC-Verhältnis einen Hinweis auf einen in Richtung tiefere Frequenzen verschobenen Hörbereich darstellt.

5. Öko-funktionelle Morphologie des Innen- und Mittelohrs der Sandgräber

5.1. Einleitung

Die Morphologie des Mittel- und Innenohrs bietet vielfältige Interpretationsmöglichkeiten. Nachdem in den vorherigen beiden Kapiteln Unterschiede und Gemeinsamkeiten in der Morphologie des Ohrs der Sandgräber im Hinblick auf vor allem phylogenetische Zusammenhänge untersucht wurden, soll nun eine öko-funktionelle Interpretation folgen.

Viele morphometrische Parameter des Mittelohrs und der Cochlea (vgl. Kapitel A.3. und A.4.) korrelieren mit der Hörfunktion (vgl. u. a. BURDA et al. 1988a) und können somit Hinweise auf die Frequenzeinstellung (*tuning*) sowie die Sensitivität des Gehörs liefern. In der Literatur findet man dazu zum einen Daten von vielen weiteren subterranean und epigäischen Nagetieren und die Darstellung genereller morphologischer Merkmale des Ohrs, die Hinweise auf die Hörcharakteristika der Tiere liefern (vgl. z. B. die Übersichtswerke FLEISCHER 1973, BURDA et al. 1988a, 1992, MASON 2001). Zum anderen gibt es in der Literatur auch Modelle, die konkrete quantitative Aussagen liefern (z. B. WEVER & LAWRENCE 1954, DALLOS 1973, WEST 1985, ROSOWSKI 1992, HEMILÄ et al. 1995).

Im folgenden Kapitel werden aus den ermittelten morphologischen Daten der Sandgräber, basierend auf den bekannten Zusammenhängen zwischen Morphologie und Funktion des Ohrs, Hörcharakteristika bestimmt. Diese werden mit bereits publizierten funktionellen Eigenschaften des Ohrs bzw. von Gehör und Vokalisation zum einen von Sandgräbern (z. B. HUNT & KORTH 1980, MÜLLER & BURDA 1989, BURDA et al. 1992, MÜLLER et al. 1992, KÖSSL et al. 1996, BRÜCKMANN & BURDA 1997, CREDNER et al. 1997) und zum anderen von weiteren subterranean Nagetieren (z. B. RADO et al. 1989, WILKINS et al. 1999, MASON 2004, SCHLEICH & BUSCH 2004) und einigen epigäischen Nagetieren (z. B. BURDA et al. 1992, LANGE et al. 2004) verglichen. Weiterhin werden über die Relation zu einigen ökologischen Parametern sinnesökologische Interpretationen abgeleitet.

5.2. Material und Methoden

Es wurden die in den Kapiteln A.3. und A.4. behandelten morphologischen Daten genutzt, also Mittelohrdaten folgender 14 Arten afrikanischer Sandgräber (Bathyergidae, Rodentia): *Bathyergus suillus*, *Cryptomys amatus*, *C. anelli*, *C. damarensis*, *C. darlingi*, *C. hottentotus*, *C. kafuensis*, *C. mechowii*, *C. natalensis*, *C. pretoriae*, *C. whytei*, *Georychus capensis*, *Heterocephalus glaber* und *Heliophobius argenteocinereus* und Innenohrdaten von sechs Arten aus der

Gattung *Cryptomys*: *C. anelli*, *C. damarensis*, *C. darlingi*, *C. hottentotus*, *C. natalensis* und *C. pretoriae*.

Den Fanglokalitäten wurden Quadranten einer Kantenlänge von 0,25 Grad zugeordnet, die den 1:50000 Kartenblättern entsprechen und in der gleichen Art und Weise durchnummeriert wurden (vgl. ANSELL 1978, ANSELL & DOWSETT 1988, BURDA 2001). Die Niederschlagsdaten wurden der Global Historical Climatological Network-Datenbank (www.ncdc.noaa.gov/ol/climate/research/ghcn/ghcn.html; Stand 10/2003) entnommen. Es wurde die der jeweiligen Fanglokalität nächstgelegene Wetterstation (möglichst im gleichen Quadranten) herausgesucht und die Monatsmittel von Messreihen einer Dauer von mindestens 14, im Durchschnitt 68 Jahren, zu langjährigen Monatsmitteln addiert und daraus ein gewichteter Jahresmittelwert des monatlichen Regenfalls mit Standardabweichung und Variationskoeffizienten berechnet. Außerdem wurden aus den langjährigen Monatsmitteln die mittlere Jahressumme des Niederschlags und die Spannweite zwischen dem niedrigsten und höchsten Monatsmittel ermittelt. Durchschnittstemperaturen der Monate Januar und Juli wurden für sämtliche Lokalitäten dem Klimaatlas Afrikas entnommen (JACKSON 1961, vgl. Kapitel E.9. Anhang F).

5.3. Ergebnisse

5.3.1. Sensitivität des Mittelohrs

Das Flächenverhältnis (*area ratio*, AR) lag bei den untersuchten Sandgräbern im Mittel zwischen 15,4 (*C. darlingi*, Goromonzi) und 23,2 (*C. whytei*). Das Hebelarmverhältnis (*lever ratio*, LR) lag zwischen 1,7 und 2,2. Das daraus resultierende Druckübertragungsverhältnis (*pressure transformer ratio*, PTR) variierte zwischen 28 bei *C. darlingi*, Goromonzi und 52 bei *C. whytei* (s. Tab. 12). Das Impedanzübertragungsverhältnis (*impedance transformer ratio*, ITR) und der Anteil der zur Cochlea übertragenen Energie E (beide nach DALLOS 1973) wurde aus den Mittelwerten jeweils für die untersuchten Arten berechnet (vgl. Kapitel A.2. und E.5. Anhang B). Das ITR lag zwischen 0,009 bei *C. whytei* und 0,020 bei *C. darlingi*, Goromonzi. Der Anteil der zur Cochlea übertragenen Energie E lag zwischen 79% für *C. darlingi*, Goromonzi und 99% für *C. whytei* (vgl. Tab.12).

Die interspezifischen Unterschiede in den ermittelten funktionellen Parametern Flächenverhältnis, Hebelarmverhältnis und Druckübertragungsverhältnis waren signifikant (einfaktorielle ANOVA, F-Test, $p < 0,05$). Die Post-hoc-Tests deckten auf, dass jeweils

mehrere Arten zu dem signifikanten Ergebnis beitragen. Beim Hebelarmverhältnis zeigte der Post-hoc-Test, dass *H. argenteocinereus* am stärksten zur Signifikanz der ANOVA beitrug, beim Flächenverhältnis trug *C. mechowii* wesentlich zur Signifikanz bei und beim Druckübertragungsverhältnis trugen im Wesentlichen *C. darlingi*, Goromonzi und *H. glaber* zur Signifikanz bei. Im Vergleich zwischen den drei Gruppen (*C. hottentotus*-Gruppe, *C. mechowii*-Gruppe und andere Gattungen) konnten mit Hilfe der ANOVA keine signifikanten Unterschiede erkannt werden.

Tab. 12: Funktionelle Parameter des Mittelohrs der untersuchten Arten und die Umweltparameter der entsprechenden Fanglokalität im Vergleich. Dargestellt werden die Berechnungen aus den Mittelwerten einer Art bzw. einer Population.

Art	Lokalität	n	Koo	H	Ni	T Jan	T Jul	LR	AR	PTR	ITR	E
<i>B. suillus</i>	Kapstadt	6	3318C4	55	777	15	10	2,0	20,0	40	0,013	93
<i>C. amatus</i>	Serenje	1	1330A1	1428	944	25	15	2,0	19,5	39	0,013	93
<i>C. anelli</i>	Lusaka	11	1529A4	1291	681	25	15	2,1	15,5	33	0,015	89
<i>C. damarensis</i>	Dordabis	13	2217D3	1530	307	32,5	12,5	1,8	16,3	29	0,019	80
<i>C. damarensis</i>	W. Zambezi	4	1526A1	1026	789	25	15	1,8	21,5	40	0,014	91
<i>C. darlingi</i>	Chimanimani	8	1932D4	1547	1157	25	12,5	2,0	20,2	41	0,012	95
<i>C. darlingi</i>	Goromonzi	2	1731C4	1455	690	25	12,5	1,8	15,4	28	0,020	79
<i>C. hottentotus</i>	Kamieskroon	11	3017B4	800	111	25	5	1,9	19,3	37	0,014	90
<i>C. kafuensis</i>	Itezhi-Tezhi	11	1526C1	1185	746	25	12,5	1,9	15,8	31	0,017	85
<i>C. mechowii</i>	Ndola	11	1328B1	1276	988	25	15	2,0	21,3	43	0,012	95
<i>C. natalensis</i>	Glengarry	5	3029B3	1099	572	30	12,5	1,7	18,4	31	0,019	81
<i>C. pretoriae</i>	Pretoria	12	2528C1	1395	589	27,5	10	2,0	17,0	34	0,015	88
<i>C. whytei</i>	Karonga	5	0933D4	1139	989	25	15	2,2	23,2	52	0,009	99
<i>G. capensis</i>	Darling	11	3318C4	128	777	15	5	2,0	19,0	38	0,013	92
<i>H. argenteocinereus</i>	Blantyre	7	1535C3	1025	927	22,5	15	1,7	19,5	33	0,018	83
<i>H. glaber</i>	Lerata	5	0037B1	1622	1138	27,5	5	2,0	16,5	32	0,016	87

n = Stichprobengröße, Ni = mittlerer monatlicher Regenfall in mm, LR = lever ratio, AR = area ratio, PTR = pressure transformer ratio, ITR = impedance transformer ratio, E = Anteil der zur Cochlea übertragenen Energie in %, Koo = Koordinaten der Fanglokalität, H = Höhe über NN in m, T Jan = mittlere Temperatur im Januar in °C, T Jul = mittlere Temperatur im Juli in °C.

5.3.2. Frequenzeinstellung (*tuning*) des Mittelohrs und der Cochlea

Die auf Grundlage morphometrischer Parameter bestimmten Frequenz-Charakteristika des Mittelohrs und der Cochlea sind in Tabelle 13 (s. u.) zusammengefasst, die angewandten Formeln findet man in Kapitel E.5. Anhang B.

Die Resonanzfrequenz des Trommelfells (nach PLASSMANN & BRÄNDLE 1992) lag zwischen 5,1 kHz bei *B. suillus* und 14,0 kHz bei *H. glaber*. Die Resonanzfrequenz des Mittelohrs (nach PLASSMANN & BRÄNDLE 1992) lag zwischen 1,3 kHz bei *B. suillus* und 2,9 kHz bei *H. glaber* (s. Tab. 13).

Der **Frequenzbereich besten Hörvermögens** (berechnet nach ROSOWSKI 1992 auf Grundlage sowohl der Fläche der Stapes-Fußplatte als auch der Trommelfellfläche) lag zwischen 6,4 bei *B. suillus* (6,0 kHz/6,8 kHz) und 17,4 bei *H. glaber* (14,0 kHz/20,9 kHz, vgl. Tab. 13). Die **untere Frequenzgrenze des Hörbereichs** (ermittelt nach ROSOWSKI 1992 auf Grundlage von Stapes-Fußplatte bzw. Trommelfellfläche) lag zwischen 0,4 kHz bei *B. suillus* (0,4 kHz/0,5 kHz), und 3,1 kHz bei *H. glaber* (2,2 kHz/ 3,9 kHz; vgl. Tab. 13). Die **obere Frequenzgrenze des Hörbereichs** (ermittelt nach ROSOWSKI 1992 auf Grundlage von Stapes-Fußplatte bzw. Trommelfellfläche) lag zwischen 34,1 kHz bei *B. suillus* und 66,7 kHz bei *H. glaber*. Für die untersuchten Arten der Gattung *Cryptomys* ergaben sich auf Grundlage der Länge der Basilarmembran nach ROSOWSKI (1992) eine obere Frequenzgrenze des Hörbereichs zwischen 48 kHz (*C. darlingi*, Goromonzi) und 60 kHz (*C. hottentotus*), vgl. Tab. 13).

Unter Berücksichtigung des Gewichtes des Malleus-Incus-Komplexes (nach HEMILÄ et al. 1995) lag die **obere Frequenzgrenze des Hörbereichs** zwischen 64 kHz bei *B. suillus* und 136 kHz bei *H. glaber*.

Aufgrund der Basilarmembranlänge und der Anzahl der Cochlea-Windungen (nach WEST 1985) haben die untersuchten Tiere eine **obere Frequenzgrenze des Hörbereichs** zwischen 72 kHz bei *C. darlingi*, Goromonzi und 100 kHz bei *C. pretoriae*, eine **untere Frequenzgrenze des Hörbereichs** zwischen 0,1 kHz und 0,2 kHz (vgl. Tab. 13).

Tab. 13: Übersicht über die berechneten Hörcharakteristika der Sandgräber (jeweils in kHz angegeben; vgl. Kapitel E.5. Anhang B).

einfließende Parameter	RP des Trommelfells		RF des Mittelohrs		Frequenzbereich bes- ten Hörvermögens				untere Frequenzgrenze				obere Frequenzgrenze des Hörbereichs			
	TDiam ¹	BV, MFlä ¹	SP ²	TF ²	MW M	BM, CW ³	SP ²	TF ²	MW M	BM ²	M W	MW M	GMI ⁴	BM, CW ³		
<i>C. kafuensis</i>	8,3	2	8,6	12,1	10,4		0,8	1,5	1,1		44	50	47	47	92	
<i>C. anselli</i>	8,3	2	8,7	12,3	10,5	0,2	0,8	1,5	1,2	0,2	44	51	51	47	87	
<i>C. anatus</i>	7,8	2,2	9,3	11,6	10,4		0,9	1,4	1,1		46	49	48	48	-	
<i>C. mechowii</i>	6,3	1,6	7,6	8,7	8,2		0,6	0,8	0,7		40	41	41	41	76	
<i>C. damarensis</i> , W.Zambezi	7	1,8	8,5	9,9	9,2		0,8	1	0,9		44	44	44	44	85	
<i>C. damarensis</i> , Dordabis	7	1,8	7,4	9,9	8,6	0,1	0,6	1	0,8	0,1	39	44	46	42	82	
<i>C. darlingi</i> , Chi- manimani	7,6	2	9,1	11	10		0,9	1,2	1,1		46	47	47	47	-	
<i>C. darlingi</i> , Goro- monzi	8,1	2	8,5	11,9	10,2	0,1	0,8	1,4	1,1	0,1	43	50	47	47	89	
<i>C. wufuytei</i>	7	1,9	8,9	9,9	9,4		0,9	1	0,9		45	44	45	45	94	
<i>C. natalensis</i>	8,3	2,2	9,5	12,2	10,8	0,1	1	1,5	1,2	0,1	47	50	50	49	100	
<i>C. pretoriae</i>	7,6	1,8	8,2	10,9	9,5	0,2	0,7	1,2	1	0,2	42	47	49	45	94	
<i>C. hottentotus</i>	9,5	2,1	11,2	14,5	12,8	0,2	1,4	2	1,7	0,2	54	56	56	55	113	
<i>G. capensis</i>	7,2	1,9	8,4	10,4	9,4		0,8	1,1	0,9		43	46	44	44	94	
<i>B. swillus</i>	5,1	1,3	6	6,8	6,4		0,4	0,5	0,4		33	35	34	34	64	
<i>H. glaber</i>	14	3	14	21	17		2	4	3		63	70	67	67	136	
<i>H. argenteocinererus</i>	7,8	2	9,1	11	10		0,9	1,3	1,1		46	48	47	47	94	

MWM = Mittelwerte der auf Grundlage von Mittelohrparametern (Stapes-Fußplatte und Trommelfläche) berechneten Größen, MW = Mittelwerte der auf Grundlage von Mittel- und Innenohrparametern (Stapes-Fußplatte, Trommelfläche und Basilarmembranlänge) berechneten Größen, RF = Resonanzfrequenz, einfließende Parameter: BV = Volumen der Bulla tympanica, MFlä = Querschnittsfläche des Meatus, SP = Fläche der Stapes-Fußplatte, TF = Fläche des Trommelfells, BM = Länge der Basilarmembran, GMI = Gewicht des Malleus-Incus-Komplexes, CW = Zahl der Cochlea-Windungen.

¹ PLASSMANN & BRÄNDLE 1992, ²ROSOWSKI 1992, ³ WEST 1985, ⁴ HEMILÄ et al. 1995.

5.3.3. Tonotopiekarten

Die Tonotopiekarten (*place frequency maps* nach FAY 1992 basierend auf VON BÉKÉSY 1960 und GREENWOOD 1961) sind in Abbildung 45 dargestellt. Als obere Hörgrenze wurde die mittlere nach ROSOWSKI (1992) bestimmte Hörgrenze eingesetzt.

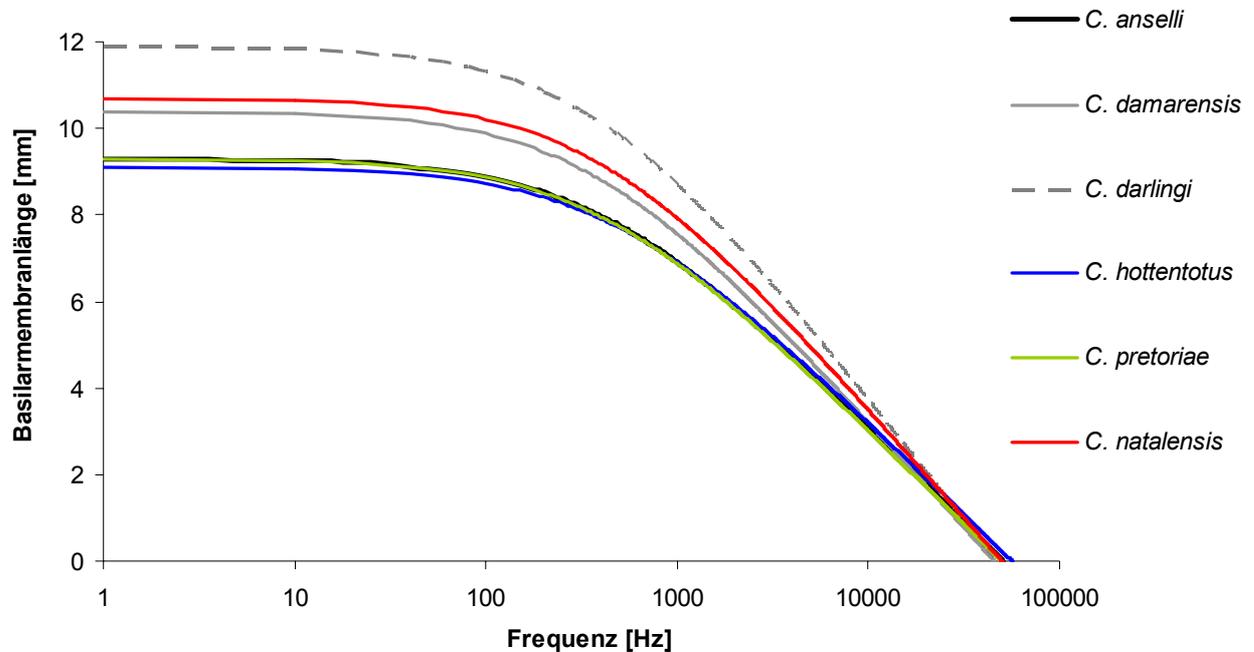


Abb. 45: Tonotopiekarten der untersuchten Sandgräber.

5.3.4. Schall-Lokalisation

Die theoretische untere Grenze für die Lokalisierung durch Intensitätsdifferenzen lag zwischen 10 kHz bei *B. suillus* und 24 kHz bei *C. amatus*, die theoretische obere Grenze für die Lokalisierung durch Phasendifferenzen lag zwischen 5 kHz bei *B. suillus* und 12 kHz bei *C. amatus*. (vgl. z. B. MASTERTON et al. 1969, ISLEY & GYSEL 1975; s. Tab. 14). Der funktionelle Interauralabstand (vgl. HEFFNER et al. 2001) lag zwischen 48,4 μ s bei *C. darlingi*, Chimanimani und 101,52 μ s bei *B. suillus*.

Tab. 14: Grenzen der Schall-Lokalisation und funktioneller Interauralabstand (IA).

	IA	untere Grenze für die Lokalisierung durch Intensitäts- differenzen	obere Grenze für die Lokalisierung durch Phasen- differenzen	funktionaler IA
	mm	kHz	kHz	μ s
<i>B. suillus</i>	34,82	10	5	101,52
<i>C. amatus</i>	14,30	24	12	41,69
<i>C. anSELLi</i>	16,62	21	10	48,45
<i>C. damarensis</i> , <i>W. Zambezi</i>	17,20	20	10	50,13
<i>C. darlingi</i> , <i>Chimanimani</i>	16,60	21	10	48,40
<i>C. kafuensis</i>	16,72	21	10	48,74
<i>C. mechowii</i>	22,39	15	8	65,27
<i>C. whytei</i>	18,48	19	9	53,88
<i>H. argenteocinereus</i>	20,56	17	8	59,93

5.3.5. Morphologie, Funktion und Ökologie

Die Empfindlichkeit des Mittelohrs, ausgedrückt als Druckübertragungsverhältnis, Flächenverhältnis bzw. Hebelarmverhältnis (basierend auf den untersuchten morphofunktionellen Parametern), nimmt mit steigendem Jahresniederschlag zu ($p < 0,05$, s. Abb. 46). Ein Zusammenhang zwischen der Sensitivität des Mittelohrs und anderen Umweltparametern wurde nicht aufgedeckt.

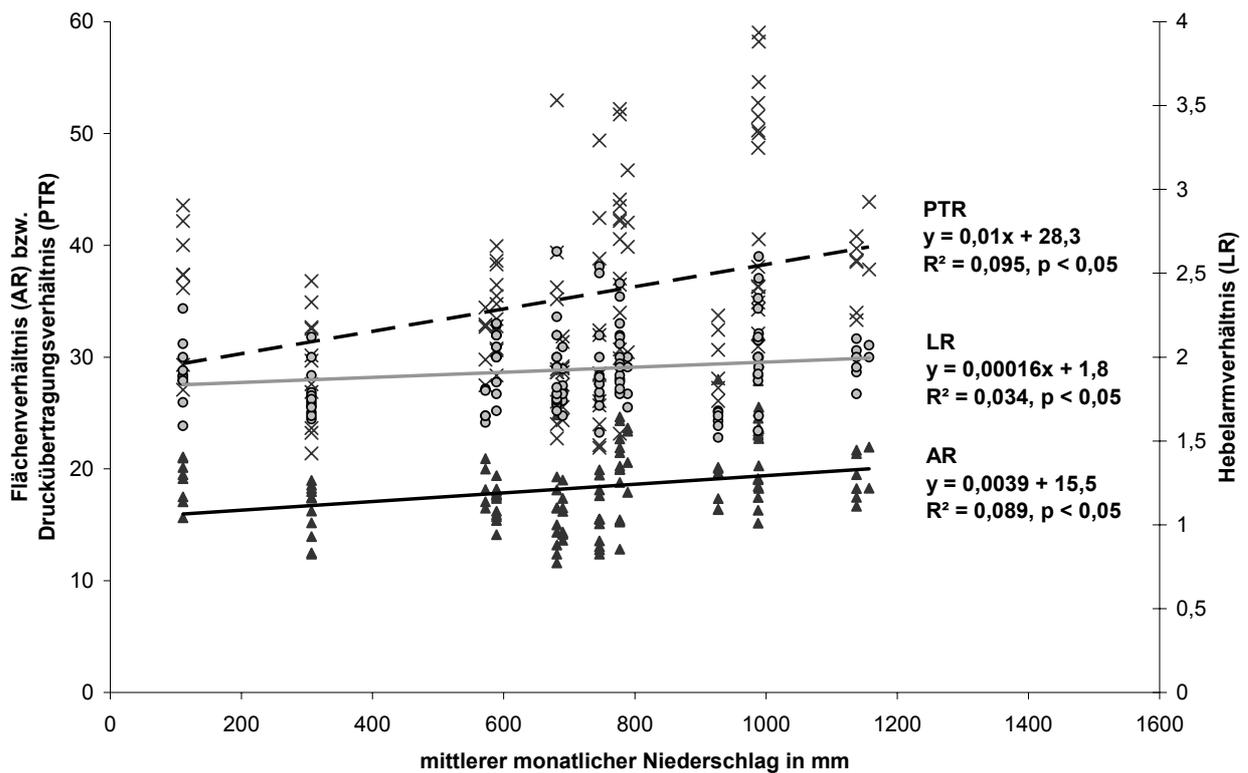


Abb. 46: Regressionsgeraden zwischen mittlerem monatlichem Niederschlag und der Sensitivität des Mittelohrs auf Grundlage der Mittelohrmorphologie. PTR = Druckübertragungsverhältnis, LR = Hebelarmverhältnis, AR = Flächenverhältnis.

5.4. Diskussion

Im Mittelohr der Bathyergiden findet man einige morphologische Merkmale, die auch das Mittelohr anderer Säugetiere charakterisieren, die vor allem im niedrigen Frequenzbereich sensitiv hören. Dazu zählen sowohl andere subterrane, aber auch epigäisch lebende Arten wie z. B. das Meerschweinchen (vgl. z. B. MASON 2001). Zu diesen Merkmalen gehören der Malleus-Incus-Komplex, bei dem Malleus und Incus zu einer Einheit verschmolzen sind, ein nicht vorhandenes bzw. stark reduziertes Goniale, ein rundes Trommelfell, eine fehlende Pars flaccida, eine vergrößerte Stapes-Fußplatte, reduzierte bis fehlende Mittelohrmuskeln, ein vergrößerter Incus-Hebelarm und ein verkleinerter Malleus-Hebelarm sowie die parallele Position von Manubrium und Crus longum (vgl. BURDA et al. 1990a, 1992, MASON 2001). Einige dieser Merkmale wie das reduzierte Goniale sowie die parallele Lage von Crus longum und Manubrium sind Merkmale des frei schwingenden Mittelohrtyps (nach FLEISCHER 1973, 1978). Bei den hier für das Mittelohr der Bathyergiden ermittelten Werten (vgl. Kapitel A.3.) erkennt man durchgehend einen Trend zu vergrößerten Stapes-Fußplatten und Mittelohrvolumina. Auch die turmförmige, schlanke Cochlea (vgl. Kapitel A.4.) ist ein weiteres typisches Merkmal subterraneaner Nagetiere im Vergleich mit auditorisch generalisierten, epigäischen Nagern wie Ratten oder Mäusen (vgl. BURDA et al. 1988a, BEGALL & BURDA eingereicht).

Nach BURDA et al. (1988c) ist auch die erhöhte Zahl an Windungen charakteristisch für die Cochlea subterraneaner Nager. Dieses Merkmal findet man jedoch auch bei anderen Hystricognathen (z. B. beim Meerschweinchen, Kapitel A.4.), so dass man nicht beurteilen kann, ob es sich um ein Merkmal subterraneaner oder hystricognather Nager handelt. Die Dichte der Haarzellen wird allgemein als ein Korrelat angesehen für das Unterscheidungsvermögen des Corti-Organs, Frequenzen und/oder Intensitäten des Schalls zu analysieren (vgl. z. B. WEVER 1974, BURDA 1984). Die erhöhte Dichte im apikalen Bereich sowie das Verhältnis zwischen der Dichte äußerer und innerer Haarzellen, das bei den meisten untersuchten Arten größer ist als im Säugetierdurchschnitt ($3,65 \pm 0,25$, BURDA et al. 1988b), spricht somit ebenfalls für eine Einstellung des Innenohrs auf niedrige Frequenzen. Das Verhältnis zwischen apikaler und basaler Triadenbreite kann als Korrelat für die Spannweite des Hörbereichs dienen (BURDA 1985, BURDA & BRANIS 1988), wonach der Hörbereich der subterraneanen Nager kleiner sein sollte als der seiner epigäischen Verwandten (MASTER-TON et al. 1969, HEFFNER & MASTERTON 1980). Neben solchen allgemeinen Aussagen über die Frequenz-Einstellung des Innenohrs, gibt es in der Literatur auch Ansätze, mit denen

man konkrete quantitative Aussagen treffen kann. Diese werden im weiteren Verlauf dieses Kapitels diskutiert.

5.4.1. Sensitivität des Mittelohrs

Für das Verständnis der funktionellen Interpretation sollen hier zunächst die theoretischen Grundlagen kurz rekapituliert werden: im Mittelohr werden Schwingungen des Trommelfells über den Malleus-Incus-Komplex auf den Stapes übertragen, der sie über das ovale Fenster auf die Perilymphe der Cochlea überträgt. Durch die Anordnung dieser Gehörknöchelchenkette werden Kraft und Druck verstärkt. Dies wird im Wesentlichen durch zwei physikalische Mechanismen erreicht: dem Größenunterschied zwischen Trommelfell-Fläche und Fläche der Stapes-Fußplatte, dem sogenannten Flächenverhältnis (AR), sowie dem Längenunterschied zwischen dem Malleus-Hebelarm und dem Incus-Hebelarm, dem Hebelarmverhältnis (LR; vgl. z. B. RELKIN 1988). Flächen- und Hebelarmverhältnis sind die wichtigsten Faktoren bei der Fähigkeit des Mittelohrs, Schall zur Cochlea verstärkt zu übertragen. Das Produkt beider Verhältnisse, das Druckübertragungsverhältnis (PTR), ist daher schon lange als Ausdruck für die Effizienz der Schalltransmission des Mittelohrs und somit für die Mittelohr-Sensitivität (WEVER & LAWRENCE 1954; WEBSTER & WEBSTER 1975) bekannt. Das Impedanzübertragungsverhältnis (ITR, DALLOS 1973) berücksichtigt zusätzlich die Veränderung des Schallenergieflusses. Wenn man weiterhin annimmt, dass die Impedanz der Stapes-Fußplatte des Menschen auf andere Säugetiere übertragbar ist (5600 dynes s/cm³ nach ZWISLOCKI 1965 zitiert z. B. in PETERSON et al. 1974), kann man die akustische Impedanz des Trommelfells Z_d annähern, die wiederum in die Berechnung des prozentualen Anteils der zur Cochlea übertragenen Energie E (DALLOS 1973) einfließt, einem sehr anschaulichen Maß für die Effizienz des Mittelohrs.

Innerhalb der untersuchten Sandgräber hebt sich keine Art durch auffallende Hebelarm- oder Flächenverhältnisse und somit besonders effiziente Mittelohren von anderen Arten ab (ANOVA). Obwohl die Post-Hoc-Tests zeigen, dass sich *H. argenteocinereus* beim Hebelarmverhältnis und *C. mechowii* beim Flächenverhältnis am stärksten von den anderen Arten unterscheiden, treten sie beim Druckübertragungsverhältnis nicht in den Vordergrund.

Mittelohren subterranean Säugetiere weisen niedrige Flächenverhältnisse und eine Tendenz zu einem vergrößerten Incus-Hebelarm und verkleinertem Malleus-Hebelarm, also einem niedrigen Hebelarmverhältnis auf (vgl. BURDA et al. 1992, MASON 2001).

Tabelle 15 stellt für die schon vorher zum Vergleich herangezogenen Arten die berechneten Effizienzmaße des Mittelohrs dar. Auch hier kann man diese bekannten Tendenzen gut erkennen. So weisen die hier aufgeführten subterranean Nagetierarten Hebelarmverhältnisse um 2,0 (1,6 - 2,4) auf, wohingegen es bei den dargestellten epigäischen Nagetierarten 2,2 (2,1-2,5) beträgt. Das Flächenverhältnis beträgt bei den subterranean Nagern 19,4 (bei den untersuchten Bathyergiden 18,6), bei den epigäischen Nagern 23,7. Als Konsequenz liegt das Druckübertragungsverhältnis subterranean Nagetierarten bei 39, das epigäischer Nagetierarten dagegen bei 54. Nach MØLLER (1974) liegt das optimale Druckübertragungsverhältnis bei 63. Das Mittelohr subterranean Arten liegt somit weit unter einer optimalen Schallübertragung und kann als unempfindlich gelten. Dasselbe Bild findet man beim Vergleich fossorieller Arten gegenüber nicht-fossoriellen Arten: das Druckübertragungsverhältnis, ermittelt aus den von MASON (2001) ermittelten mittleren Hebelarm- und Flächenverhältnissen, beträgt für fossorielle Arten 35, für nicht-fossorielle Arten 62. Man findet somit durchgehend eine gegenüber epigäischen Kleinsäugetieren erniedrigte Effizienz des Mittelohrs bei subterranean Tieren.

Auch das Impedanzübertragungsverhältnis (ITR) und der prozentuale Anteil der vom Trommelfell auf das ovale Fenster übertragenen Energie (E) im Resonanzfall (beide nach DALLOS 1973, vgl. WEBSTER & WEBSTER 1975) liegt bei subterranean Arten etwas niedriger als bei den epigäischen Vergleichsarten (s. Tab. 15). Da E weitaus anschaulicher ist und auf ITR aufbaut, werden im weiteren Verlauf ausschließlich Vergleiche von E vorgenommen. Nach HUNT & KORTH (1980) liegt E bei Säugetieren durchschnittlich bei 81%, bei subterranean Arten weitaus tiefer: so findet man Werte für den Silbermull von 57% (HUNT & KORTH 1980) und für die Blindmaus von 67% (RADO et al. 1989). Diese Werte stimmen nicht mit den hier ermittelten Vergleichswerten (aus der Literatur entnommenen, morphologischen Daten des Mittelohrs, eingesetzt in die Formel von HUNT & KORTH 1980) überein. Zwar liegt auch hier der „subterranean Mittelwert“ unterhalb der epigäischen Arten (90% gegenüber 96%, vgl. Tab. 15), ein derart großer Unterschied wie bei HUNT & KORTH (1980) wurde jedoch nicht ersichtlich. Auch der dort angegebene Wert für den Silbermull konnte nicht bestätigt werden, sondern wurde hier mit 83% bestimmt, was darauf zurückzuführen ist, dass HUNT & KORTH (1980) eine kleinere Trommelfellfläche (2/3 der vermessenen Trommelfellfläche) in die Berechnung einsetzten.

Tab. 15: Vergleich der Sensitivität des Mittelohrs der Bathyergiden und anderer subterranean Nagetiere mit verwandten epigäischen (auditorisch unspezialisierten) Arten sowie dem Meerschweinchen (*Cavia porcellus*).

Art	entnommen aus	LR	AR	PTR	ITR	E
subterrane Nagetiere						
<i>B. suillus</i>	diese Studie	2,0	20,0	40	0,013	93%
<i>C. amatus</i>	diese Studie	2,0	19,5	39	0,013	93%
<i>C. anelli</i>	diese Studie	2,1	15,5	33	0,015	89%
<i>C. damarensis</i> , Dordabis	diese Studie	1,8	16,3	29	0,019	80%
<i>C. damarensis</i> , W. Zambezi	diese Studie	1,8	21,5	40	0,014	91%
<i>C. darlingi</i> , Chimanimani	diese Studie	2,0	20,2	41	0,012	95%
<i>C. darlingi</i> , Goromonzi	diese Studie	1,8	15,4	28	0,020	79%
<i>C. hottentotus</i>	diese Studie	1,9	19,3	37	0,014	90%
<i>C. kafuensis</i>	diese Studie	1,9	15,8	31	0,017	85%
<i>C. mechowii</i>	diese Studie	2,0	21,3	43	0,012	95%
<i>C. natalensis</i>	diese Studie	1,7	18,4	31	0,019	81%
<i>C. pretoriae</i>	diese Studie	2,0	17,0	34	0,015	88%
<i>C. whytei</i>	diese Studie	2,2	23,2	52	0,009	99%
<i>Ctenomys sociabilis</i>	MASON 2004	2,4	26,5	63	0,007	100%
<i>Ctenomys talarum</i>	SCHLEICH & BUSCH 2004	2,4	21,1	51	0,008	100%
<i>Ellobius talpinus</i>	BURDA et al. 1992	1,6	16,7	27	0,012	95%
<i>Geomys bursarius</i>	NUMMELA 1995, WILKINS et al. 1999	2,1	17,1	36	0,013	92%
<i>G. capensis</i>	diese Studie	2,0	19,0	38	0,013	92%
<i>H. argenteocinereus</i>	diese Studie	1,7	19,5	33	0,018	83%
<i>H. glaber</i>	diese Studie	2,0	16,5	32	0,016	87%
<i>Spalacopus cyanus</i>	BEGALL & BURDA eingereicht	2,1	26,8	56	0,009	99%
<i>Spalax ehrenbergi</i>	BURDA et al. 1989, BURDA et al. 1992, RADO et al. 1989 & eigene Daten	1,7	17,0	29	0,019	80%
<i>Thomomys bottae</i>	MASON 1999 in MASON 2001, WILKINS et al. 1999	1,8	20,0	36	0,015	88%
MITTELWERT Sandgräber		1,9	18,6	36	0,015	89%
MITTELWERT subterrane Nagetiere		2,0	19,4	39	0,014	90%
epigäische, unspezialisierte Nagetiere						
<i>Clethrionomys glareolus</i>	LANGE & STALLEICKEN, 2001	2,3	16,3	37	0,012	94%
<i>Mastomys natalensis</i>	BURDA et al. 1992	2,2	24,7	54		
<i>Microtus agrestis</i>	MASON 1999 in MASON 2001	2,2	23,5	52	0,009	99%
<i>Microtus aroalis</i>	LANGE et al. 2004	2,1	18,0	38	0,012	94%
Hausmaus	BURDA et al. 1992	2,5	28,2	70		
Wanderratte	BURDA et al. 1992	2,2	31,5	69		
MITTELWERT epigäische Nagetiere		2,2	23,7	54	0,011	96%
Meerschweinchen	MASON 1999 in MASON 2001	2,5	34,1	85	0,005	95%

LR = Hebelarmverhältnis, AR = Flächenverhältnis, PTR = Druckübertragungsverhältnis, ITR = Impedanzübertragungsverhältnis, E = prozentualer Anteil der zur Cochlea übertragenen Energie

5.4.2. Frequenzeinstellung (*tuning*) des Mittelohrs und der Cochlea

Neben allgemeinen relativen Aussagen über die Frequenzeinstellung des Gehörs (s. o.) finden sich in der Literatur einige Modelle, mit deren Hilfe man diese genauer quantifizieren kann. Mit ihrer Hilfe kann man zum einen die am besten wahrgenommene Frequenz berechnen, also die Frequenz, die bei geringstem Schalldruckpegel wahrgenommen werden kann und bei der somit das Gehör die höchste Sensitivität zeigt. Zum anderen lassen sich die obere und untere Frequenzgrenze des Hörbereichs, also die höchsten bzw. tiefsten wahrnehmbaren Frequenzen (nach ROSOWSKI 1992 bei 30 dB SPL über dem am sensitivsten wahrgenommenen Schall, in Audiogrammen meist bei 60 dB SPL, unabhängig vom absolut niedrigsten Schalldruckpegel, vgl. u. a. FAY 1992, HEFFNER & HEFFNER 1993, BRÜCKMANN & BURDA 1997) berechnen. Da es sich um Modelle handelt, die jeweils nur auf einem oder wenigen morphologischen Parametern beruhen, sollte man beachten, dass diese Berechnungen zwar gute Annäherungen an die Realität liefern, die akustische Wahrnehmungsfähigkeit aber vom Zusammenwirken aller Komponenten des Gehörsystems abhängt (vgl. u. a. ROSOWSKI 1992).

Vergleicht man die berechneten Frequenzeinstellungen mit auf gleicher Weise berechneten Werten für die schon oben zum Vergleich herangezogenen subterranean Nager bzw. epigäisch lebenden, unspezialisierten Nager (vgl. Tab. 16), so kann man durchgehend folgende Tendenz erkennen: Andere subterranean Nager weisen sehr ähnliche, in Richtung tiefe Frequenzen verschobene Werte auf wie die Sandgräber, wohingegen epigäische Nager durchgehend abweichende Werte aufweisen. So liegen z. B. die Mittelwerte der oberen Frequenzgrenzen des Hörbereichs, berechnet nach ROSOWSKI (1992), bei den subterranean Säugern zwischen 45 kHz und 51 kHz, bei den epigäischen Kleinsäugetieren dagegen zwischen 58 kHz und 66 kHz. Der Frequenzbereich besten Hörvermögens liegt im Mittel zwischen 8,9 kHz und 11,3 kHz bei den subterranean Nagern im Vergleich zu einem Bereich von 12,8-15,4 kHz bei den epigäischen Nagetieren. Die untere Frequenzgrenze des Hörbereichs lag nach ROSOWSKI (1992) zwischen 0,9 kHz und 1,3 kHz gegenüber 2,0-2,3 kHz.

Bei der Anwendung des einfachen, auf dem Gewicht von Malleus und Incus basierenden Modells von HEMILÄ et al. (1995), zeigten sich stark abweichende Ergebnisse der oberen Frequenzgrenze des Hörbereichs: 93 kHz bei den subterranean gegenüber 112 kHz bei den epigäischen Nagetieren. Dieses Phänomen wurde auch von HEMILÄ et al. (1995) beobachtet: bei Nagetieren lieferte das Modell im Vergleich zu Verhaltensaudiogrammen nach oben abweichende Ergebnisse.

Basierend auf Daten des Innenohrs (Basilarmembranlänge und Anzahl der Windungen der Cochlea) ergeben sich nach WEST (1985) eine untere Frequenzgrenze des Hörbereichs von 0,2 kHz und eine obere Frequenzgrenze von 82 kHz bei den subterranean Nagern, bei den epigäischen Nagetieren liegt die untere Frequenzgrenze bei 0,6 kHz und die obere bei 70 kHz.

Auffallend ist, dass sämtliche ermittelten Hörcharakteristika des Meerschweinchens, von dem bekannt ist, dass es vor allem niedrige Frequenzen gut wahrnehmen kann, noch unterhalb der Werte der subterranean Nagetiere liegen (vgl. Tab. 16).

MASON (2004) betonte bei der Anwendung der Modelle nach DALLOS (1973, E) und HEMILÄ et al. (1995) auf fossorielle Säuger, dass man nicht zu stark auf diese vertrauen könnte und der Hörbereich wesentlich eingeschränkter als vorhergesagt sein kann. Dies kann hier auch für die subterranean Sandgräber bestätigt werden (s. Kapitel A.5.4.6.). Sämtliche Modelle lieferten für die subterranean Nagetiere höhere Werte als verschiedene Audiogramme. Offenbar ist bei ihnen die Sensitivität im Bereich hoher Frequenzen limitiert, ohne dass die Modelle es berücksichtigen können. Daher ist anzunehmen, dass die Ursachen dafür im Bereich der Mikromechanik des Innenohrs oder der neuronalen Verarbeitung akustischer Signale liegen (vgl. auch MASON 2004, HEFFNER & HEFFNER 1993). Ein Vergleich der Resonanzfrequenz des Mittelohrs und des Trommelfells mit Literaturdaten ist leider nicht möglich, da für die Vergleichsarten die dazu erforderlichen Angaben (Bulbavolumen, Meatusfläche und Trommelfelldurchmesser) in der Literatur nicht vollständig erfasst sind.

Tab. 16: Vergleich der theoretischen Gehöreinstellung der Bathyergiden und anderer subterranean Nagetiere mit verwandten epigäischen (auditorisch unspezialisierten) Arten und dem Meerschweinchen (*Cavia porcellus*). Alle Werte werden in kHz angegeben.

Art	untere Frequenzgrenze des Hörbereichs			Frequenzbereich besten Hörvermögens		obere Frequenzgrenze des Hörbereichs				
	SP ¹	TF ¹	BM, CW ²	SP ¹	TF ¹	SP ¹	TF ¹	BM ¹	GMI ³	BM, CW ²
<i>B. suillus</i>	0,4	0,5		6,0	6,8	33	35	-	64	
<i>C. amatus</i>	0,9	1,4		9,3	11,6	46	49	-		
<i>C. ansellii</i>	0,8	1,5	0,17	8,7	12,3	44	51	57	87	95
<i>C. damarensis</i> , Dordabis	0,6	1,0	0,15	7,4	9,9	39	44	53	82	89
<i>C. damarensis</i> , W. Zambezi	0,8	1,0		8,5	9,9	44	44	-	85	
<i>C. darlingi</i> , Chimanimani	0,9	1,2		9,1	11,0	46	47	-		
<i>C. darlingi</i> , Goromonzi	0,8	1,4	0,13	8,4	11,9	43	50	48	89	72
<i>C. hottentotus</i>	1,4	2,0	0,24	11,2	14,5	54	56	60	113	87
<i>C. kafuensis</i>	0,8	1,5		8,7	12,1	44	50	-	92	
<i>C. mechowii</i>	0,6	0,8		7,6	8,7	40	41	-	76	
<i>C. natalensis</i>	1,0	1,5	0,14	9,5	12,2	47	51	52	100	87
<i>C. pretoriae</i>	0,7	1,2	0,18	8,2	10,9	42	47	59	94	100
<i>C. whytei</i>	0,9	1,0		8,9	9,9	45	44	-	94	
<i>Ctenomys sociabilis</i>	0,6	0,6		7,4	7,3	39	37	-	69	
<i>Ctenomys talarum</i>	0,5	0,7	0,16	6,9	7,7	37	38	53	68	81
<i>Ellobius talpinus</i>	0,8	1,4		8,7	11,8	44	49	-	97	
<i>Geomys bursarius</i>	0,8	1,3		8,5	11,2	43	48	43	78	
<i>G. capensis</i>	0,8	1,1		8,4	10,4	43	46	-	94	
<i>H. argenteocinereus</i>	0,9	1,3		9,1	11,2	46	48	-	97	
<i>H. glaber</i>	2,3	3,9		14,1	20,9	64	70	-	136	
<i>Spalacopus cyanus</i>	0,8	0,8	0,12	8,6	8,7	44	41	48		79
<i>Spalax ehrenbergi</i>	0,7	1,2	0,09	8,1	10,7	42	47	45	89	68
<i>Thomomys bottae</i>	1,0	1,3		9,4	11,5	47	49	-	97	
MITTELWERT subterrane Nager	0,9	1,3	0,2	8,9	11,3	45	48	51	93	82
<i>Clethrionomys glareolus</i>	1,4	2,4	0,55	11,2	16,1	54	60	65	122	65
<i>Microtus agrestis</i>	1,3	1,5		10,9	12,4	52	51	-	102	
<i>Microtus arvalis</i>	1,5	2,3	0,41	11,6	15,7	55	59	63		72
Hausmaus	4,5	4,3	0,93	19,5	22,1	82	72	85		88
Wanderratte	1,4	1,1	0,30	11,0	10,5	53	46	52		55
MITTELWERT epigäische Nager	2,0	2,3	0,6	12,8	15,4	59	58	66	112	70
Meerschweinchen	0,4	0,3	0,04	6,5	5,4	35	31	30	57	52

SP = Fläche der Stapes-Fußplatte, TF = Fläche des Trommelfells, BM = Länge der Basilarmembran, GMI = Gewicht des Malleus-Incus-Komplexes, CW = Zahl der Cochlea-Windungen.

¹ ROSOWSKI 1992, ² WEST 1985, ³ HEMILÄ et al. 1995.

Die Literaturquellen für die in die Berechnung einfließenden Daten sind Tabelle 3 und 11 zu entnehmen.

5.4.3. Tonotopiekarten

Mit Hilfe einer von FAY (1992) entwickelten Funktion, die auf VON BÉKÉSY (1960) und GREENWOOD (1961) basiert, kann man mit Hilfe der beiden Parameter „obere Hörgrenze“ und „Basilarmembranlänge“ eine Tonotopiekarte erstellen. Diese gibt die an jedem Ort auf dem Corti-Organ abgebildete Frequenz an.

Normalerweise sind die Frequenzen logarithmisch auf der Basilarmembran verteilt, was bedeutet, dass Oktaven durch konstante Distanzen repräsentiert werden (VON BÉKÉSY 1960, LIBERMAN 1982). Auf dieser Grundregel beruhen auch die theoretischen Tonotopiekarten nach FAY (1992). So zeigen die Tonotopiekarten (vgl. Abb. 45) der untersuchten Sandgräber keine auffälligen Unterschiede zwischen den Arten. Sie spiegeln die verschiedenen Längen der Basilarmembran und die auf ROSOWSKI (1992) beruhenden oberen Frequenzgrenzen des Hörbereichs wider.

Man muss berücksichtigen, dass die Definition des Hörlimits bei FAY (1992) nicht der von ROSOWSKI entspricht (s. o.). Außerdem liegt eine Voraussetzung für die hier dargestellten Tonotopiekarten in der Annahme begründet, dass die Antwort des gesamten Hörsystems grundsätzlich mit der Antwort des Mittelohrs übereinstimmt, da die berechneten Hörlimits nach ROSOWSKI (1992) zum Großteil auf morphologischen Daten des Mittelohrs beruhen. Für *C. anselli* werden daher im Folgenden die Tonotopiekarte, die MÜLLER et al. (1992) mit Hilfe evozierter Potentiale direkt bestimmten, die Tonotopiekarte nach FAY (1992) beruhend auf der nach ROSOWSKI (1992) berechneten oberen Frequenzgrenze des Hörbereichs (vgl. Abb. 47) und eine weitere Tonotopiekarte nach FAY (1992) beruhend auf der in Verhaltensaudiogrammen von BRÜCKMANN & BURDA (1997) bestimmten oberen Frequenzgrenze des Hörbereichs verglichen.

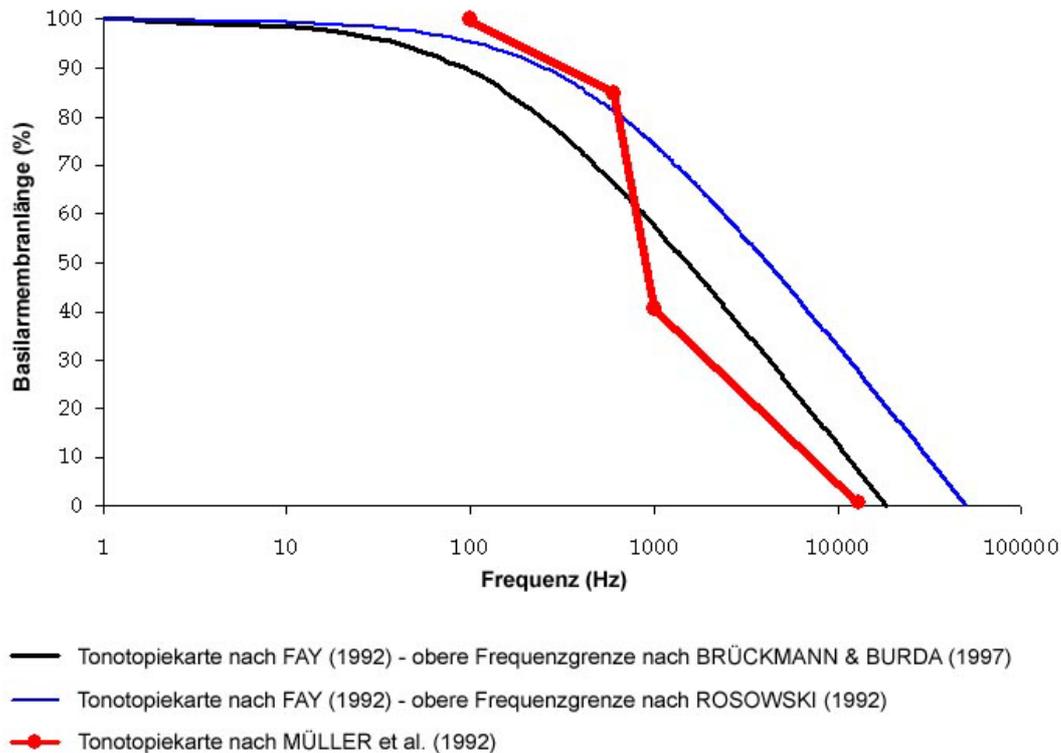


Abb. 47: Tonotopiekarten für *C. anselli* im Vergleich. Die Basilarmembranlänge ist von der Basis (0%) zum Apex (100%) angegeben.

Man kann im Vergleich (Abb. 47) gut erkennen, dass die nach ROSOWSKI (1992) berechnete obere Frequenzgrenze des Hörbereichs wesentlich höher liegt, als die objektiv bestimmte. Beide nach FAY (1992) berechneten Tonotopiekarten geben ansonsten den theoretisch angenommenen logarithmischen Verlauf der Frequenzen auf der Basilarmembran wider. Die Tonotopiekarte nach MÜLLER et al. (1992) zeigt, dass man bei *C. anselli* keinen logarithmischen Verlauf der Frequenzabbildung auf der Basilarmembran vorfindet, sondern dass dem Frequenzbereich zwischen 600 und 1000 Hz ein besonders großer Anteil der Basilarmembranlänge (zwischen 40% und 85%) gewidmet wird. Nach MÜLLER et al. (1992) und BRÜCKMANN & BURDA (1997) handelt es sich dabei um eine akustische Fovea. Eine solche wird definiert als die räumliche Überrepräsentation eines engen Frequenzbereichs entlang der Längsausdehnung des Corti-Organs in der Cochlea (Online-Lexikon der Neurowissenschaft: www.wissenschaft-online.de/abo/lexikon/neuro/325, Stand: 6/2005). Bei echoortenden Fledermäusen findet man in diesem Bereich eine extreme Verschärfung des Frequenzauflösungsvermögens und neuronaler Tuningkurven, was bei den akustischen Foveae von Graumull und Schleihereule nicht bestätigt werden konnte (Online-Lexikon der Neurowissenschaft: www.wissenschaft-online.de/abo/lexikon/neuro/325, Stand: 6/2005, KÖSSL et al. 1996). Bei der angewandten oberen Frequenzgrenze nach BRÜCKMANN & BUR-

DA (1997) liegt dagegen dieses Frequenzband nur zwischen 55% und 65% und bei der oberen Frequenzgrenze nach ROSOWSKI (1992) zwischen 75% und 82%. Den Frequenzen oberhalb von 1000 Hz wird dagegen im Vergleich zur annähernd logarithmischen Verteilung nach FAY (1992) weniger Platz eingeräumt (s. Abb. 47): nach MÜLLER et al. (1992) sind es 40%, nach FAY (1992) und BRÜCKMANN & BURDA (1997) etwa 60% und nach FAY (1992) und ROSOWSKI (1992) gar 75%. Frequenzen unterhalb von 600 Hz nehmen bei der Tonotopiekarte nach MÜLLER et al. (1992) besonders viel Platz ein (65-100%).

5.4.4. Übertragung des Haarzelllichteverlaufs auf die Tonotopiekarten

Es wird angenommen, dass die Dichte innerer sowie äußerer Haarzellen, als eigentliche Sinnesrezeptoren, mit der Hörsensitivität und/oder dem Frequenz-Unterscheidungsvermögen in Beziehung stehen (vgl. BURDA & VOLDRICH 1980). Danach korreliert die Haarzelllichte mit der Fähigkeit des Corti-Organs Frequenzen zu analysieren. Schwankungen in der Haarzelllichte spiegeln daher funktionelle Unterschiede zwischen verschiedenen Abschnitten des Corti-Organs wider (vgl. u. a. BURDA 1984, BURDA et al. 1988a).

Verschiedene Untersuchungen (z. B. am Meerschweinchen, BURDA 1984, 1985 und an der Hausmaus, EHRET & FRANKENREITER 1977) legten dar, dass der Bereich maximaler Dichte innerer Haarzellen mit dem in Verhaltensaudiogrammen bestimmten Bereich niedrigsten wahrnehmbaren Schalldrucks, also dem Bereich besten, sensitivsten Hörvermögens, übereinstimmt. Auch die Auflösungsfähigkeit von Intensitäten sowie Frequenzen korreliert mit der Dichte innerer Haarzellen (vgl. u. a. EHRET & FRANKENREITER 1977, BURDA & VOLDRICH 1984, BURDA 1984, 1985). Dagegen ist weiterhin unklar, ob und wie die Dichte äußerer Haarzellen mit der Hörfähigkeit zusammenhängt. Eine Beziehung zwischen dem Dichteverlauf äußerer Haarzellen und Verhaltensaudiogrammen wurde bisher nicht festgestellt (vgl. BURDA & VOLDRICH 1980, BURDA 1982 zitiert in BURDA 1985). Es ist bekannt, dass bei sehr niedrigen Intensitäten das Gehörssystem nicht in der Lage ist, ohne die äußeren Haarzellen zu arbeiten. Somit unterstützen die äußeren Haarzellen die eigentliche Informationsweitergabe durch die inneren Haarzellen (RYAN & DALLOS 1975). Sie besitzen die Fähigkeit, zu kontrahieren und so bei niedrigem Schalldruckpegel die Wanderwelle in einem engen Bereich um das bis zu 1000fache zu verstärken (cochleärer Verstärker) und können ein besonders scharfes Wanderwellenmaximum erzeugen (*tuning*; vgl. u. a. ZENNER 1998, SMITH 2000, SNYDER et al. 2003).

Projiziert man die ermittelten Haarzelldichteverläufe der verschiedenen Arten der Sandgräber auf die Tonotopiekarten, ermittelt nach FAY (1992) und ROSOWSKI (1992), ergeben sich folgende Zusammenhänge (vgl. Abb. 48): Die Maxima der Dichte innerer und auch äußerer Haarzellen liegen bei allen untersuchten Arten im apikalen Bereich und entsprechen den Frequenzorten, an denen nach der Tonotopiekarte 0,2 kHz bis 0,6 kHz wahrgenommen werden. Da in exakt diesem Frequenzbereich der Schall in den Gangsystemen subterranean Nagetiere am besten transmittiert wird (vgl. HETH et al. 1986, Kapitel A.6.), kann diese Sensitivitätserhöhung als eine Adaptation an die akustische Umwelt gewertet werden. Auffällig ist außerdem eine erhöhte Dichte innerer und äußerer Haarzellen bei *C. anseli* in der Region, die dem Frequenzort von etwa 2 kHz entspricht und bei *C. hottentotus* in der Region, die 1-1,5 kHz entspricht. Bei *C. anseli*, *C. hottentotus* und *C. damarensis* findet man am Frequenzort von etwa 0,25 kHz ein weiteres Maximum innerer Haarzellen, bei *C. natalensis* am Frequenzort von etwa 1 kHz und bei *C. pretoriae* bei etwa 2,5 kHz Dichtemaxima äußerer Haarzellen.

In Verhaltensaudiogrammen von *C. anseli* liegt der Bereich besten Hörens zwischen 600 und 1000 Hz, was der akustischen Fovea der Basilarmembran entspricht (s. o.). Das zweite Dichte-Maximum bei *C. anseli* und *C. hottentotus* könnte diesen Bereich widerspiegeln. Die Vokalisation letztendlich hat ebenfalls ihren Hauptfrequenzanteil im niedrigfrequenten Bereich: vier der bei *C. anseli* ermittelten 13 Vokalisationsarten haben ihren Hauptfrequenzanteil zwischen 0,8 kHz und 1,6 kHz, sieben zwischen 1,6 kHz und 3,2 kHz (CREDNER et al. 1997). Bei adulten Graumullen findet man mit einer einzigen Ausnahme bei allen Rufen Hauptfrequenzanteile zwischen 0,5 kHz und 2 kHz (CREDNER et al. 1997). Die Dichte-Maxima in diesem Bereich könnten somit eine Anpassung an die Lautgebungen darstellen. Bei *C. hottentotus* findet man bei den äußeren Haarzellen ein Dichtemaximum, das 7 kHz entspricht. Im Bereich zwischen etwa 8 und 10 kHz zeigen sehr viele Säuger eine hohe Sensitivität (ermittelt in Verhaltensaudiogrammen). Es könnte sich somit um ein pleiomorphes Säugetiermerkmal handeln.

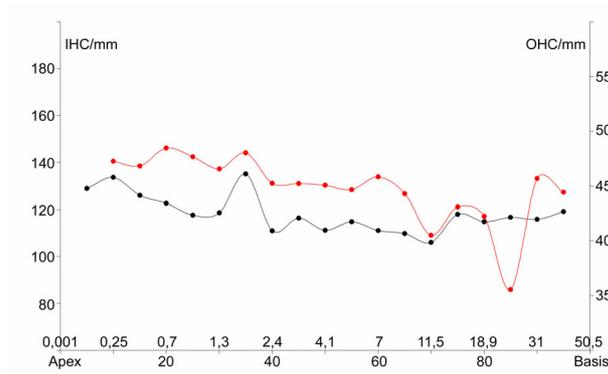
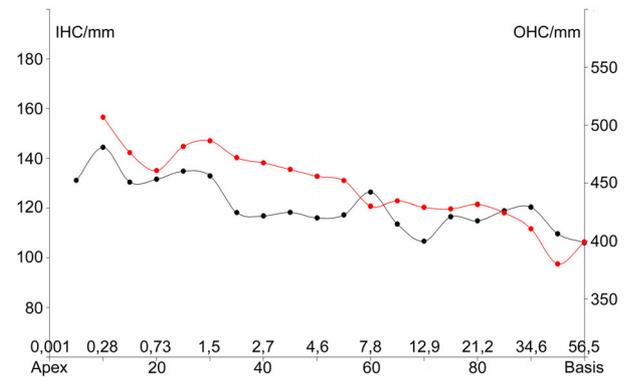
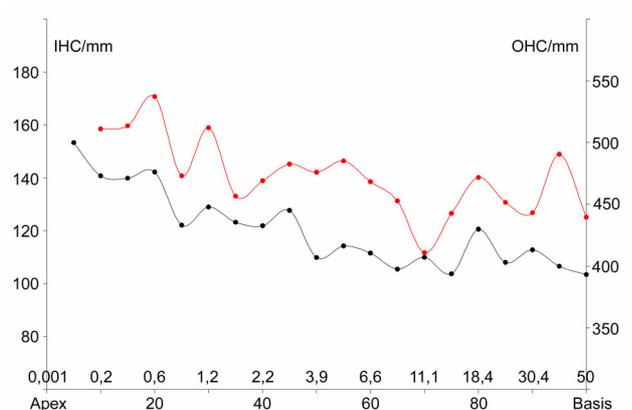
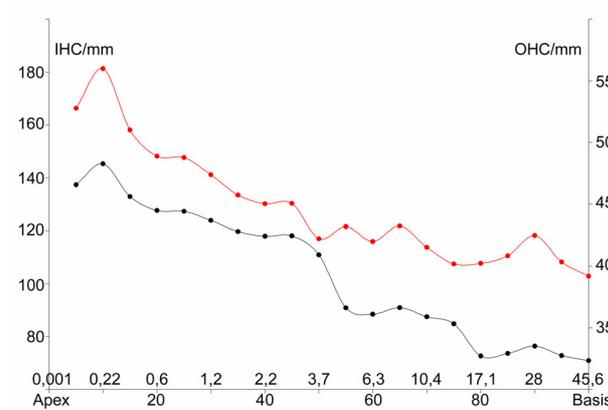
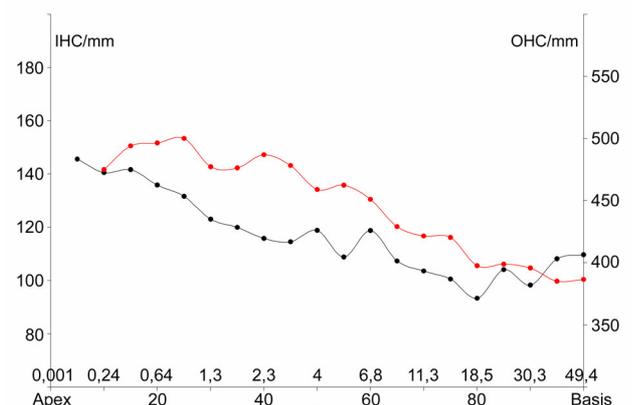
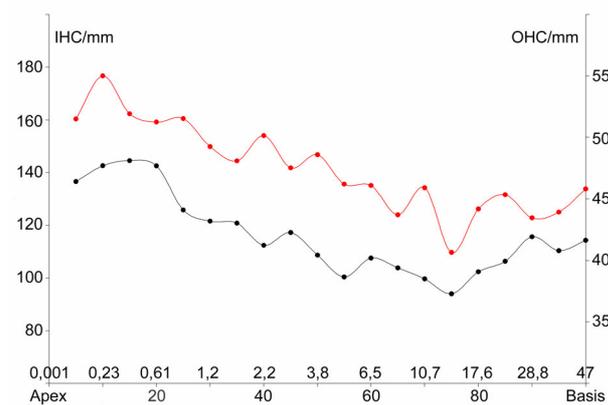
C. mechowii-Gruppe*C. hottentotus*-Gruppe*C. anelli**C. hottentotus**C. damarensis**C. natalensis**C. darlingi**C. pretoriae*

Abb. 48: Dichteverlauf innerer (schwarz) und äußerer (rot) Haarzellen bei *C. anelli* und dargestellte Frequenzorte (in kHz), basierend auf der oberen Hörgrenze nach BRÜCKMANN & BURDA (1997) aus Verhaltensaudiogrammen. Ordinate: Dichte in Zellen/mm. Abszisse: Frequenzort auf der Basilarmembran, dargestellt in Prozent der jeweiligen totalen Länge; das basale Ende entspricht 100%.

Eine Voraussetzung für die hier aufgezeigten Zusammenhänge ist die Annahme, dass die Antwort des gesamten Hörsystems grundsätzlich mit der Antwort des Mittelohrs übereinstimmt, da die berechneten, in die Formel nach FAY (1992) eingesetzten Hörlimits zum Großteil auf morphologischen Daten des Mittelohrs beruhen. Wie bereits oben beschrieben, stimmen im Fall von *C. anselli* und anderen subterranean Nagern (vgl. LANGE et al. 2004) diese berechneten Werte nicht mit den durch Verhaltensaudiogramme berechneten überein. Sie liegen wesentlich höher.

Zum Vergleich wurde daher für *C. anselli* eine Tonotopiekarte auf Grundlage der in den Verhaltensaudiogrammen ermittelten oberen Frequenzgrenzen des Hörbereichs erstellt und die Frequenzorte bestimmt, an denen die Dichtemaxima innerer und äußerer Haarzellen auftreten. Die Dichtemaxima verschieben sich dadurch sämtlich in den tieferfrequenten Bereich: die Maxima innerer und äußerer Haarzellen liegen dann um etwa 0,1 kHz und bei 0,7 kHz (gegenüber 0,25 kHz und 1,5 kHz, vgl. Abb. 48, 49). Dies verdeutlicht, dass die mit Hilfe morphometrischer Parameter ermittelten Gehöreinstellungen im-

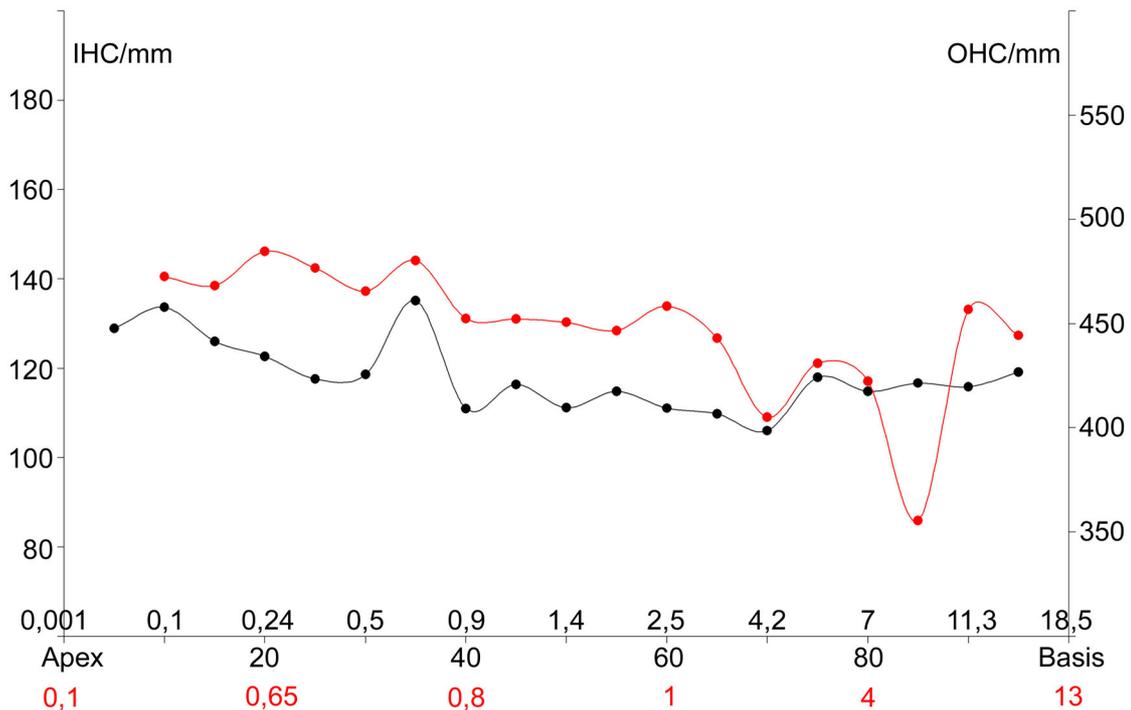


Abb. 49: Dichteverlauf innerer (schwarz) und äußerer (rot) Haarzellen bei *C. anselli* und dargestellte Frequenzorte (in kHz), basierend auf der oberen Hörgrenze nach BRÜCKMANN & BURDA (1997; schwarz, obere Reihe) bzw. aus MÜLLER et al. (1992; rot, untere Reihe). Ordinate: Dichte in Zellen/mm. Abszisse: Frequenzort auf der Basilarmembran, dargestellt in Prozent der jeweiligen totalen Länge; das basale Ende entspricht 100%.

mer nur Annäherungen darstellen können und zeigt, dass die besonders sensitiven Bereiche auf dem Corti-Organ mit hohen Haarzellendichten generell tiefer liegen, als anhand der diskutierten Tonotopiekarten beschrieben.

Letztendlich zeigt der Vergleich dieser Maxima mit den Werten der Tonotopiekarte nach MÜLLER et al. (1992) folgende Ergebnisse: beide Maxima liegen bei etwa 0,3 kHz und 0,75 kHz. Die Ergebnisse unterscheiden sich demnach nicht wesentlich voneinander.

5.4.5. Kleiner Exkurs zu *C. anseli*: die akustische Fovea

Im Hinblick auf das Gehör ist der Ansell-Graumull (*C. anseli*) eines der am besten untersuchten wildlebenden Säugetiere. Es wurden sowohl cochleäre (KÖSSL et al. 1996), neuronale (MÜLLER & BURDA 1989) als auch Verhaltensaudiogramme (BRÜCKMANN & BURDA 1997) erstellt, die Tonotopiekarte der Basilarmembran ermittelten MÜLLER et al. (1992) und die Vokalisation analysierten CREDNER et al. (1997). Die Ergebnisse zeigen übereinstimmend, dass das Gehör zwischen 500 und 1000 Hz am sensitivsten ist und die meisten Rufe Haupt-Frequenzkomponenten zwischen 500 Hz und 2 kHz enthalten. Die Morphologie des Ohrs war dagegen bisher, im Vergleich z. B. mit *Spalax* (BRUNS et al. 1988, BURDA et al. 89, 90b), weniger untersucht worden.

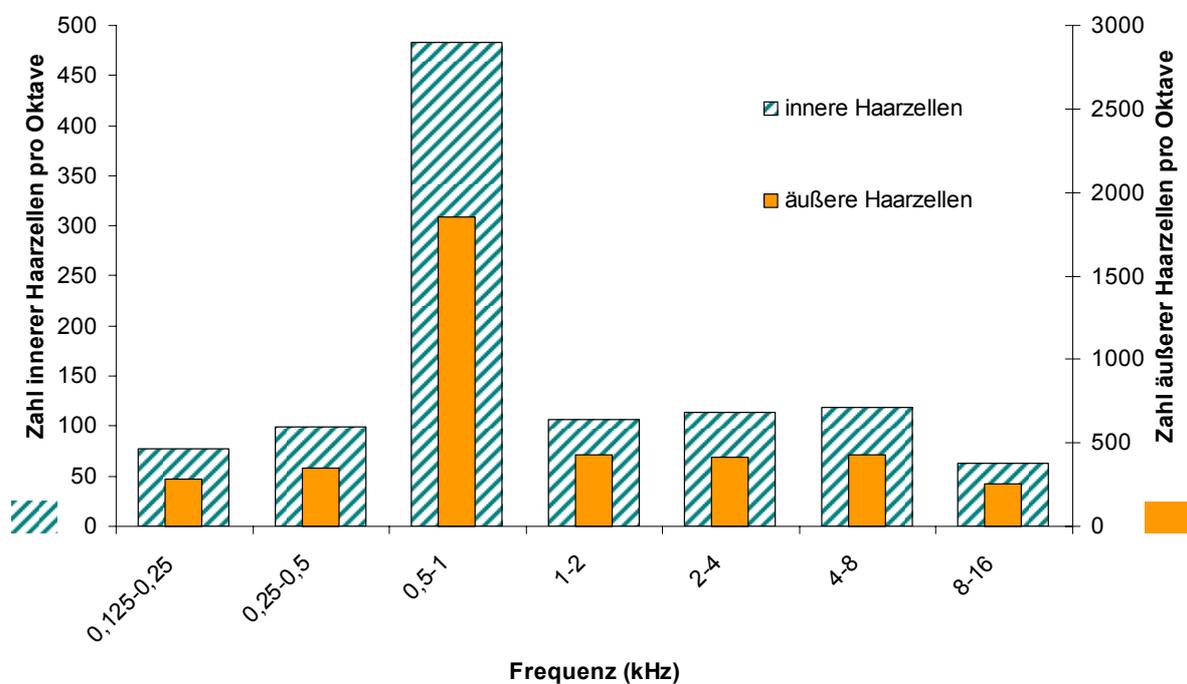


Abb. 50: Zahl innerer und äußerer Haarzellen pro Oktave ermittelt mit Hilfe der empirisch erhobenen Tonotopiekarte nach MÜLLER et al. (1992).

Die empirisch ermittelte Tonotopiekarte von *C. ansellii* zeigt, dass Frequenzen zwischen 0,6 kHz und 1 kHz auf dem Corti-Organ überrepräsentiert sind (MÜLLER et al. 1992), so dass fast die Hälfte der Länge der Basilarmembran der Analyse dieses engen Frequenzbandes dient. Die Ergebnisse der vorliegenden morphologischen Untersuchungen des Innenohrs decken auf, dass auch die höchste Zahl von Haarzellen pro Oktave in diesem Bereich, genauer in der Oktave zwischen 0,5 und 1 kHz zu finden ist (vgl. Abb. 50). Diese akustische Fovea (s. o.) korrespondiert genau mit den niedrigsten Hörschwellen in Verhaltensaudiogrammen (0,8 kHz) und neuronalen Audiogrammen (MÜLLER & BURDA 1989, BRÜCKMANN & BURDA 1997) und reflektiert außerdem den Haupt-Frequenzanteil der Vokalisation (CREDNER et al. 1997). Da aber diese Frequenz-Expansion im cochleären Audiogramm nicht in einem erhöhten Tuning reflektiert wird, wurde die Verwendung des Begriffs akustische Fovea bei *Cryptomys* von KÖSSL et al. (1996) in Frage gestellt. Dennoch ist die akustische Fovea des Graumulls in die Lehrbücher eingegangen (s. o., Online-Lexikon der Neurowissenschaft: www.wissenschaft-online.de/abo/lexikon/neuro/325, Stand: 6/2005).

Ein weiteres interessantes Phänomen im Bereich der akustischen Fovea betrifft die Breite der Triade äußerer Haarzellen. Die Triade stellt ein Korrelat für die Breite der Basilarmembran dar (s. Kapitel A.4.). Diese nimmt bei akustisch unspezialisierten Tieren wie Wanderratte und Hausmaus von der Basis bis zum Apex der Cochlea zu. Bei den untersuchten Graumullen hingegen blieb die Triadenbreite im Bereich der akustischen Fovea (zwischen 40% und 85% der Länge der Basilarmembran) konstant (s. Abb. 51). Man kann daher eine Beziehung zwischen der Breite der Triade an einem gewissen Ort auf der Basilarmembran und der Frequenz, die dort abgebildet wird, vermuten.

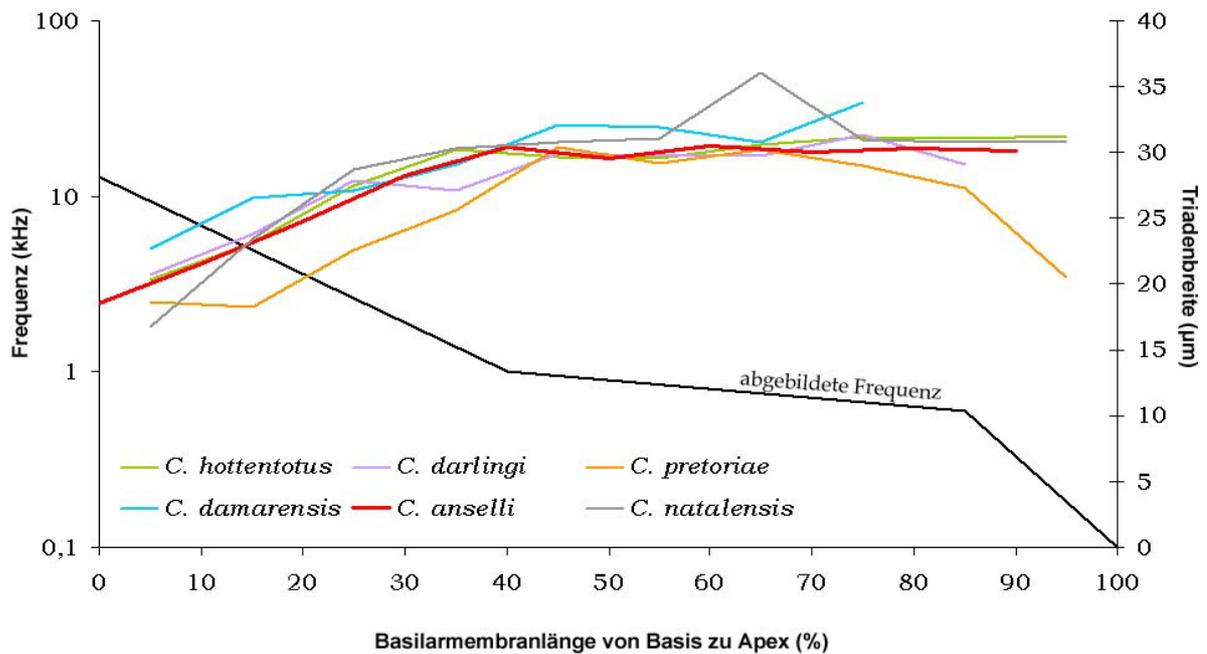


Abb. 51: Breite der Triade äußerer Haarzellen im Vergleich mit der abgebildeten Frequenz entlang der Basilarmembran (bei *C. anseli* nach MÜLLER et al. 1992).

5.4.6. Vergleich mit Audiogrammen aus der Literatur

Die Morphologie des Mittelohrs der Sandgräber zeigt viele Gemeinsamkeiten mit dem anderer subterranean Tiere. Sie lässt darauf schließen, dass das Gehör wenig sensitiv und auf, im Vergleich zu epigäischen Nagetieren ähnlicher Größenordnung, niedrige Frequenzen eingestellt ist (s. o.). Eine mögliche Erklärung ist, dass die Tiere gezwungen sind, ihre Gehörsensitivität zu reduzieren oder zumindest nicht zu erhöhen, um ihre Innenohren zu schützen (vgl. BURDA et al. 1990a). So könnte die geringere Hörsensitivität vieler subterranean Säugetiere als wahre Adaptation an die spezifische subterranean Umwelt betrachtet werden. Im Jahr 1966 postulierte QUILLIAM einen Stethoskop-Effekt in den Gangsystemen subterranean Säuger, der gewisse Frequenzen verstärken sollte. Auf diese Hypothese und deren Überprüfung wird im weiteren Verlauf dieser Arbeit (im Kapitel A.6.) noch genauer eingegangen werden.

Verhaltensaudiogramme, evozierte Potentiale oder morphologische Studien deckten nicht nur bei Sandgräbern sondern auch bei vielen anderen subterranean Nagern (z. B. Tuco-tucos (*Ctenomys talarum*), Blindmäuse (*Spalax ehrenbergi*)) ein gegenüber Luftschall unsensitives, auf Frequenzen unterhalb von 20 kHz beschränktes, besonders im niedrigfrequenten Bereich sensitives Gehör auf (vgl. BRUNS et al. 1988, BURDA et al. 1989, HEFFNER &

HEFFNER 1990, 1992a, 1993, SCHLEICH & BUSCH 2004). Bei *Coruros* (*Spalacopus cyanus*) dagegen ist dies nicht der Fall, sie zeigten eine höhere Sensitivität und auch eine bessere Wahrnehmungsfähigkeit höherer Frequenzen als andere subterrane Nager, zeigten aber zumindest einen zweiten Bereich erhöhter Sensitivität unterhalb von 1 kHz (BEGALL et al. 2004). Auch wurde bei fossoriellen Säugetieren ein intermediäres Hörvermögen, zwischen dem epigäischer und subterranean Säugetiere gefunden (HEFFNER et al. 1994, LANGE et al. 2004). All diese Ergebnisse unterstützen die Annahme des Verlustes der biologischen Signifikanz hoher Frequenzen in der subterranean Umwelt.

Vergleicht man die Werte aus Verhaltensaudiogrammen mit den berechneten (s. o.), so ist der allgemeine Trend zu erkennen, dass bei den subterranean Tieren die berechneten Werte durchgehend weitaus höher liegen als die der Verhaltensaudiogramme (vgl. Tab. 17, Abb. 52). Bei Wanderratte, Hausmaus und auch beim Meerschweinchen, das eher im niedrigfrequenten Bereich hört, ist dies dagegen nicht der Fall. Die oberen Frequenzgrenzen des Hörbereichs werden bei ihnen z. B. nach ROSOWSKI (1992) sogar etwas niedriger als im Verhaltensaudiogramm ermittelt. Es soll somit nochmals betont werden, dass Modelle vor allem bei subterranean Nagern nur Tendenzen aufzeigen können, auf keinen Fall jedoch zuverlässige absolute Werte. Das Gehör ist als Einheit weitaus komplexer, als die Modelle annehmen und jede Stufe, von Außen- über Mittel- und Innenohr bis zur neuronalen Verarbeitung, kann dabei frequenzselektiv wirken.

Tab. 17: Verhaltensaudiogramme und berechnete Frequenzeinstellungen nach ROSOWSKI (1992) im Vergleich*.

		untere Frequenzgrenze [kHz]	obere Frequenzgrenze [kHz]	bestes Hören [kHz]	
Wanderratte	<i>Rattus norvegicus</i>	0,25	70	8	HEFFNER et al. 1994
		1,4	51/-	11,6	berechnet nach MASON 1999 in MASON 2001
Hausmaus	<i>Mus musculus</i>	2,3	92	16	HEFFNER & MASTERTON 1980
		4,4	77/-	20,8	berechnet nach BURDA et al. 1992
Meerschweinchen	<i>Cavia porcellus</i>	0,09	47	8	HEFFNER et al. 1971
		0,4	33/30	6	berechnet nach MASON 1999 in Mason 2001,
					BURDA 1985
Blindmaus	<i>Spalax ehrenbergi</i>	0,054	5,9	1	HEFFNER & HEFFNER 1992a
		0,9	44/-	9,4	berechnet nach BURDA et al. 1989, 1992
Graumull	<i>Cryptomys anselli</i>	0,225	18,5	0,8	BRÜCKMANN & BURDA 1997
		1,2	48/51	10,5	diese Studie
Nacktmull	<i>Heterocephalus glaber</i>	0,065	11,5	4	HEFFNER & HEFFNER 1993
		3,1	67/-	17,5	diese Studie
Taschenratte	<i>Geomys bursarius</i>	0,27	8,7	2	HEFFNER & HEFFNER 1990
		1	46/-	9,8	berechnet nach WILKINS et al. 1999
Coruro	<i>Spalacopus cyanus</i>	<0,25	>20	1.25-1.6	BEGALL et al. 2004
		0,8	43	8,7	berechnet nach BEGALL & BURDA, eingereicht
Säugetiere	Mammalia	0,4	58	10	HEFFNER et al. 1971

* Dargestellt werden Mittelwerte. Obere Frequenzgrenze: Mittelwerte der Berechnungen, die Parameter des Mittelohrs verwenden/Mittelwerte der Berechnungen, die Parameter des Mittel- und Innenohrs verwenden (vgl. Kapitel A.5.4.2.).

Ob das Hören niedriger Frequenzen bei fossoriellen und subterranean Säugern ein verkümmertes Merkmal ist, d. h. als eine Degeneration gewertet werden kann (vgl. HEFFNER & HEFFNER 1990, 1992a, 1993) oder eine progressive Anpassung des Gehörs an seine spezifische akustische Umwelt darstellt (vgl. BURDA et al. 1992), kann nicht eindeutig beantwortet werden. Die zweite Hypothese wird allerdings unterstützt durch die Tatsache, dass komplexe morphologische Spezialisierungen des Hörorgans wie ein frei schwingender Mittelohrtyp, reduzierte oder fehlende Mittelohrmuskeln und niedrige anatomische Flächen- und Hebelarmverhältnisse des Mittelohrs, die eine schlechte Sensitivität des Mittelohrs bewirken, konvergent in den Hörorganen nicht-verwandter Formen subterranean Säugetiere auftreten (vgl. BURDA et al. 1988c, 1990a, 1992, MÜLLER et al. 1992, WILKINS et al. 1999, MASON 2001, SCHLEICH & BUSCH 2004) und somit das Mittelohr an die akustische Umwelt, die nur bestimmte eher niedrige Frequenzen bevorzugt oder gar verstärkt (vgl. Kapitel A.6.) angepasst zu sein scheint. Ebenso zeigt das Innenohr einige Hinweise auf diese Anpassung, wie z. B. eine erhöhte Haarzellichte im Bereich der unterirdisch gut übertragenen Frequenzen (s. o.).

5.4.7. Schall-Lokalisation und Hörgrenzen

Säugetiere können prinzipiell zwei Möglichkeiten nutzen, Schall zu lokalisieren: Man unterscheidet zwischen monauraler und binauraler Lokalisation (vgl. u. a. HEFFNER & HEFFNER 1992b). Die Ohrmuschel spielt eine wichtige Rolle beim monauralen direktionalen Hören und verstärkt Schall, der entlang seiner akustischen Achse auftritt. Das **monaurale Lokalisieren** verhindert Vorne-hinten-Verwechslungen und ermöglicht im Gegensatz zur binauralen Lokalisation auch ein Bestimmen der Höhe einer Schallquelle, also die vertikale Lokalisation (HEFFNER & HEFFNER 1992b). Das Fehlen einer Ohrmuschel bei den untersuchten Sandgräbern und vielen anderen subterranean Säugern kann daher dorthin gehend interpretiert werden, dass die Fähigkeit einer (vertikalen) Lokalisation sowie auch einer Schallverstärkung in der subterranean Umwelt eine untergeordnete Rolle spielen, so dass kein selektiver Druck in der Ausbildung oder dem Erhalt einer Pinna entsteht.

Bei der binauralen Schall-Lokalisation wird der einkommende Schall beider Ohren verglichen. So kann aus Differenzen in der Ankunftszeit (bzw. bei reinen Tönen aus Differenzen in der Phase) oder im Frequenz- und Intensitätsspektrum (bei reinen Tönen ausschließlich im Intensitätsspektrum) auf den horizontalen Richtungswinkel der Schallquelle geschlossen werden. Durch den von Kopf (und Ohrmuschel) produzierten Schallschatten entstehen Unterschiede im **Frequenz- und Intensitätsspektrum** des Schalls zwischen den

Ohren. Eine Analyse dieser Unterschiede ist besonders effizient bei **höheren** Frequenzen, da nur bei Wellenlängen, die kleiner als der Interauralabstand sind, ein effektiver Schallschatten erzeugt wird (vgl. u. a. MARLER & HAMILTON 1967, zitiert in ISLEY & GYSEL 1975). Die Analyse von **Phasendifferenzen** funktioniert nur im **tiefen** Frequenzbereich, wird allerdings ungenau, wenn die Wellenlänge kleiner wird als der doppelte Interauralabstand (vgl. z. B. MASTERTON et al. 1969, ISLEY & GYSEL 1975). Außerdem gibt es hier eine physiologische Obergrenze: oberhalb von 1 kHz wird die Lokalisation mit Hilfe von Phasendifferenzen schlechter, jenseits von 5 kHz ist bisher keine Lokalisation mit Hilfe von Phasendifferenzen bei Säugetieren berichtet worden. Daher ist vor allem bei Kleinsäugetern, wie auch den Sandgräbern, der Vergleich von Phasendifferenzen des einkommenden Schalls physiologisch limitiert, obwohl theoretisch physikalisch aufgrund des kleinen Interauralabstandes eine Lokalisation bei höheren Frequenzen möglich wäre (vgl. u. a. MASTERTON et al. 1969, HEFFNER & HEFFNER 1992b). Im Gegensatz zu reinen Tönen können Säugetiere mit Hilfe von **Unterschieden in der Ankunftszeit** des Schalls sowohl hoch- als auch niedrigfrequente Signale lokalisieren (HEFFNER & HEFFNER 1992b). Nach MASTERTON et al. (1969) kann man anhand der Größe des Kopfes auf den maximal unterscheidbaren Zeitunterschied schließen (s. u.). Generell kann bei der binauralen Lokalisation das Fehlen einer der beiden Möglichkeiten (Ankunftszeit bzw. Frequenz- und Intensitätsspektrum) durch die zweite kompensiert werden (MASTERTON et al. 1969).

Für die Sandgräber ergibt sich eine theoretische **untere Frequenzgrenze für die Lokalisierung durch Intensitätsdifferenzen** zwischen 10 kHz bei *B. suillus* und 24 kHz bei *C. amatus*, eine theoretische **obere Frequenzgrenze für die Lokalisierung durch Phasendifferenzen** zwischen 5 kHz bei *B. suillus* und 12 kHz bei *C. amatus*. Da oberhalb von 5 kHz Phasendifferenzen neuronal nicht mehr aufgelöst werden können (s. o.), liegt die obere Frequenzgrenze für die Lokalisierung durch Phasendifferenzen allerdings für alle Sandgräber bei 5 kHz. Betrachtet man erneut als Beispiel *C. anseli*, so zeigt sich, dass die Tiere unterhalb von 5 kHz durch Phasendifferenzen, aber erst oberhalb von 21 kHz durch Intensitätsdifferenzen lokalisieren können. Da sie im Verhaltensaudiogramm (BRÜCKMANN & BURDA 1997) eine obere Frequenzgrenze des Hörbereichs von 18,5 kHz haben, scheint kein besonderer Selektionsdruck auf der Lokalisierungsfähigkeit zu bestehen. Verhaltenstests an fossoriellen bzw. subterranean Nagetieren zeigen in der Tat sowohl ein reduziertes Hörvermögen im Bereich hoher Frequenzen als auch eine schlechte Lokalisationsfähigkeit (s. *Geomys bursarius*, *Spalax ehrenbergi* und *Heterocephalus glaber* in HEFFNER & HEFFNER 1990, 1992a, 1993 und *C. anseli* in MÜLLER & BURDA 1989).

Der **maximale binaurale Zeitunterschied** (maximales Delta T; MASTERTON et al. 1969), ist ein Maß für die Nutzbarkeit von Unterschieden in der Ankunftszeit des Schalls für die Lokalisation. Für ihn gibt es ein morphologisches Korrelat in Form des Interauralabstandes, mit dessen Hilfe man den maximalen binauralen Zeitunterschied berechnen kann. Für diese, auch **funktionaler Interauralabstand** genannte Größe dividiert man den Interauralabstand durch die Schallgeschwindigkeit. MASTERTON et al. (1969) messen diesen Interauralabstand um den Kopf herum, nähern aber ebenfalls Werte mit direkt durch den Kopf gemessenen Interauralabständen an, wenn nur dieser verfügbar ist, wie es auch hier der Fall ist.

Zwischen dem funktionellen Interauralabstand und dem sensitiven Hören im hochfrequenten Frequenzbereich besteht eine enge Korrelation (MASTERTON et al. 1969). Je kleiner der funktionelle Interauralabstand ist, und somit auch die Spannweite der möglichen binauralen Zeitunterschiede, die ein Tier erfahren kann, desto höher ist dessen obere Frequenzgrenze des Hörbereichs, die somit aus einer morphologischen Größe (Interauralabstand) angenähert werden kann. Dieser Zusammenhang fiel schon früh auf ($r = -0,83$, $p < 0,01$, MASTERTON et al. 1969) und bestärkte sich im Laufe der Jahre mit zunehmender Anzahl verfügbarer Verhaltensaudiogramme ($r = -0,786$, $p < 0,001$, HEFFNER et al. 2001). Zu beachten ist dabei, dass Verhaltensaudiogramme subterraneaner Nager jedoch stets stark abweichende Ergebnisse zeigten und deshalb nicht mit in diese Korrelation eingeschlossen wurden.

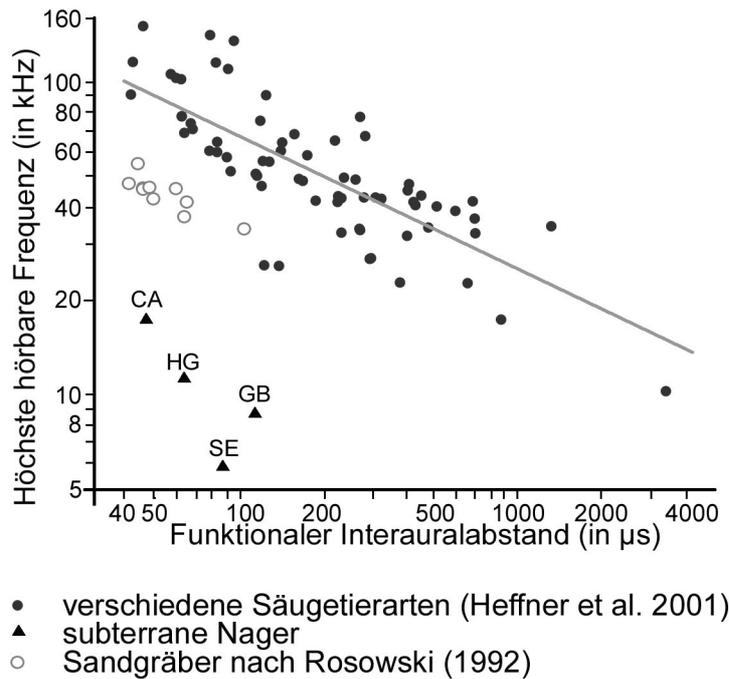


Abb. 52: Das Verhältnis zwischen funktionellem Interauralabstand und oberer Hörgrenze. Das auf Verhaltensaudiogrammen basierende Diagramm aus HEFFNER et al. (2001) wurde ergänzt durch Daten des Verhaltensaudiogramms (BRÜCKMANN & BURDA 1997) von *C. anselli* und die nach ROSOWSKI (1992) berechneten Werte aus Tabelle 17. Bei den hinzugefügten Daten muss beachtet werden, dass der funktionelle Interauralabstand mit dem innen gemessenen Abstand angenähert wurde und somit etwas zu klein angesetzt ist. CA = *C. anselli*, HG = *H. glaber*, SE = *Spalax ehrenbergi*, GB = *Geomys bursarius*.

Wenn man in das Diagramm von HEFFNER et al. (2001), das den Zusammenhang zwischen Interauralabstand und oberer Frequenzgrenze des Hörbereichs darstellt, zusätzlich die Daten von *C. anselli* (BRÜCKMANN & BURDA 1997) und die nach ROSOWSKI (1992) berechneten Werte aus Tabelle 17) einfügt, ergibt sich folgendes Bild (vgl. Abb. 52): alle subterranean Nager weichen wie schon oben erwähnt von den Werten epigäisch lebender Arten ab. Wenn man aber dagegen die berechnete obere Hörgrenze nach ROSOWSKI (1992) einfügt, liegen diese nahe der Regressionsgeraden. Wie schon oben erwähnt, scheinen also die Modelle nach ROSOWSKI (1992) für subterranean Tiere nicht zu gelten und stets höhere Werte zu liefern. Bei subterranean Tieren, die in engen, langen Tunneln leben, in welchen Schall stets nur von vorne oder hinten kommen kann, sollte kein selektiver Druck auf die Schall-Lokalisation vorhanden sein. Daher liegt hier auch nicht der Zwang vor, möglichst hohe Frequenzen wahrnehmen zu können, um noch mit Hilfe von Intensitätsdifferenzen lokalisieren zu können (s. o.).

Obere Hörgrenze und untere Hörgrenze sind bei terrestrischen Säugetieren miteinander korreliert (vgl. z. B. MASTERTON et al. 1969, HEFFNER & HEFFNER 1985, HEFFNER ET AL. 2001, s. Abb. 53). So haben Säuger mit gutem hochfrequenten Hören ein eingeschränktes Hören niedriger Frequenzen und umgekehrt (vgl. u. a. HEFFNER & MASTERTON 1980, KOAY et al. 1998). Nach HEFFNER et al. (2001) kann man daher zwischen zwei Gruppen unterscheiden (Abb. 53), basierend darauf, ob sie ein gutes oder schlechtes Hörvermögen im Bereich niedriger Frequenzen haben: Tiere mit eingeschränktem niedrigfrequenten Hören, also einer eher hohen unteren Hörgrenze (Korrelationskoeffizient $r = 0,567$, $p < 0,001$) und Tiere mit ausgeprägtem Hören niedriger Frequenzen (Korrelationskoeffizient $r = 0,691$, $p < 0,01$), einer tiefen unteren Hörgrenze. Subterrane Nager wurden nicht mit in die Kalkulation eingeschlossen.

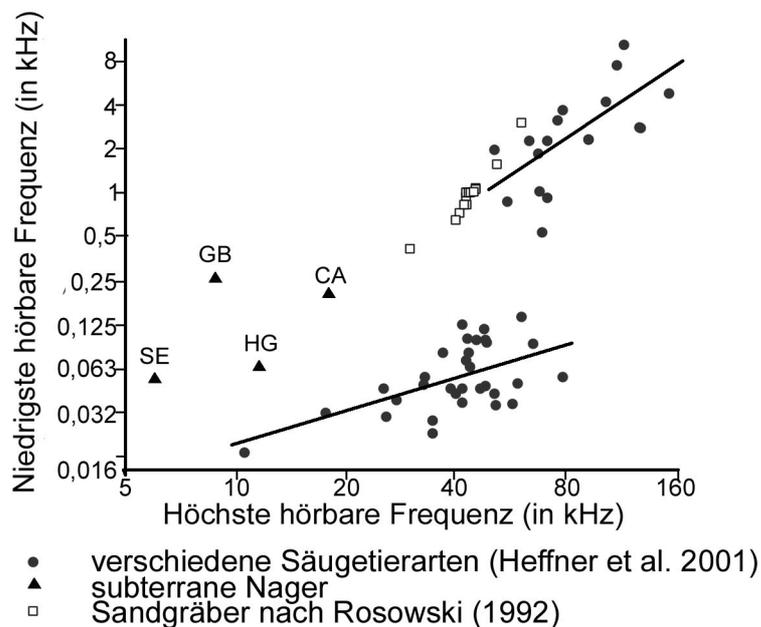


Abb. 53: Das Verhältnis von oberer zu unterer Frequenzgrenze des Hörbereichs. Das auf 51 Verhaltensaudiogrammen verschiedener Säugetiere basierende Diagramm aus HEFFNER et al. (2001, Details zu den Daten sind dort zu entnehmen) wurde durch Daten aus Verhaltensaudiogrammen (BRÜCKMANN & BURDA 1997) von *C. anselli* und nach ROSOWSKI (1992) berechneten Werten aus Tabelle 17 (s. o.) ergänzt. CA = *C. anselli*, HG = *H. glaber*, SE = *Spalax ehrenbergi*, GB = *Geomys bursarius*.

HEFFNER et al. (2001) schließen Ursachen der Körpergröße, Phylogenie und Ökologie aus und vermuten, dass die Ursache in einer unterschiedlichen Kodierung liegt. Sie gehen davon aus, dass Tiere, die nicht unterhalb von 500 Hz hören, für die Frequenzanalyse auch keine auf *phase-locking* basierenden, zeitlichen Mechanismen nutzen. Unter *phase-locking*

versteht man, dass sich die Neuronen stets an einer bestimmten Phase der stimulierenden Wellenform entladen und somit die Intervalle zwischen den aufeinander folgenden Nervenimpulsen Vielfache der Periode des Tons sind ($= 1/\text{Frequenz}$). Diese zeitliche Kodierung ist allerdings auf niedrige Frequenzen beschränkt. Bei der Wahrnehmung höherer Frequenzen wird ausschließlich das Tonotopie-Prinzip genutzt, bei dem Töne verschiedener Frequenzen Haarzellen an verschiedenen Stellen der Basilarmembran anregen (vgl. Kapitel A.4.). Auffallend ist, dass erneut die untersuchten Bathyergiden in die Reihe der Tiere fallen, die keine besonderen Hörfähigkeiten im niedrigfrequenten Bereich aufweisen, wenn man die nach ROSOWSKI (1992) berechneten Werte hinzufügt (s. Abb. 53). Die Werte aus den Verhaltensaudiogrammen subterranean Tiere scheinen dagegen eher zur Gruppe der Säugetiere mit ausgeprägtem niedrigfrequenten Hören zu gehören. Man findet hier somit einen weiteren Hinweis gegen die Anwendbarkeit der im Bereich der funktionellen Morphologie angewandten Modelle auf subterranean Nagetiere. Vielmehr wird hier offensichtlich, dass es sich bei ihnen um eine besondere Gruppe Säuger handelt, deren Gehör in keine der beiden von HEFFNER et al. (2001) vorgeschlagenen Gruppen passt.

Der Zusammenhang zwischen oberer und unterer Frequenzgrenze des Hörbereichs ist im Gegensatz zu dem zwischen Interauralabstand und oberer Frequenzgrenze noch nicht vollständig verstanden. Es wird angenommen, dass anatomische Zwänge im Mittelohr ein Hören sowohl hoher als auch niedriger Frequenzen nicht zulassen (vgl. z. B. HEFFNER & MASTERTON 1980, Kapitel A.3.) und die besondere Ausprägung des Hörens niedriger Frequenzen einiger Säugetiere durch für die jeweiligen Arten einzigartigen selektiven Druck geformt wurde (vgl. HEFFNER & HEFFNER 1985). So findet man bei vielen Wüstentieren wie der Sandkatze (HUANG et al. 2002) und der Wüstenrennmaus (vgl. z. B. LAY 1972) ein besonders empfindliches niedrigfrequentes Hören, das allgemein als Adaptation an die akustische Umwelt der Wüste interpretiert wird. Auch bei den hier untersuchten Sandgräbern scheint kein Druck in Richtung der Wahrnehmung hoher Frequenzen vorhanden zu sein, sondern im Gegenteil, das Gehör scheint sich auf die Wahrnehmung tieferer Frequenzen spezialisiert zu haben. Dies liegt offenbar zum einen an der fehlenden Notwendigkeit, Schallquellen exakt zu lokalisieren, da sie in einer nur eindimensionalen Umwelt leben, zum anderen auch an der guten Weiterleitung tieferer Frequenzen in den Gangsystemen dieser subterranean Nager. Mit den akustischen Eigenschaften dieses speziellen Habitats wird sich Kapitel A.6. beschäftigen.

5.4.8. Morphologie, Funktion und Ökologie

Im Folgenden soll der Zusammenhang zwischen der Morphologie des Gehörs, den daraus abgeleiteten funktionellen Parametern und ökologischen Eigenschaften des jeweiligen Lebensraums einer Art näher betrachtet werden. Die Ergebnisse der Regressionsanalysen legen dar, dass die Sensitivität des Mittelohrs mit steigendem mittleren monatlichen Niederschlag leicht zunimmt (vgl. Abb. 46, Kapitel A.5.3.5.). Dagegen besteht zwischen der Sensitivität und anderen Umweltparametern wie Temperatur, Breitengrad oder Höhe über NN kein Zusammenhang. Der Zusammenhang ist für das Druckübertragungsverhältnis (PTR) zwar deutlicher als für das Hebel- und das Flächenverhältnis, trotzdem jedoch sehr schwach ($R^2 = 0,095$, $p < 0,05$). Da die Luftfeuchtigkeit aber in der Tat Einfluss auf die Akustik hat (BASS et al. 1995, SUTHERLAND & DAIGLE 1997), soll hier der Zusammenhang zwischen Niederschlag und Sensitivität des Mittelohrs weiter diskutiert werden. Leider ist über den Zusammenhang der Luftfeuchtigkeit in unterirdischen Gangsystemen mit der auftretenden Akustik nichts bekannt, so dass weitere Überlegungen lediglich Spekulationen sein können.

Eine Unterscheidung zwischen den beiden Untergruppen der Gattung *Cryptomys* liefert weitere interessante Ergebnisse: die Regressionsanalysen zeigen, dass vor allem bei den Arten der *C. mechowii*-Gruppe ein Zusammenhang zwischen Sensitivität des Mittelohrs, ausgedrückt im Druckübertragungsverhältnis (PTR), und Feuchte des Habitats, ausgedrückt im mittleren monatlichen Niederschlag, besteht ($y = 0,023x + 18,3$, $p < 0,01$, $R^2 = 0,28$, vgl. Abb. 54). In der *C. hottentotus*-Gruppe dagegen ist dies nicht der Fall ($R^2 = 0,02$, $p = 0,5$).

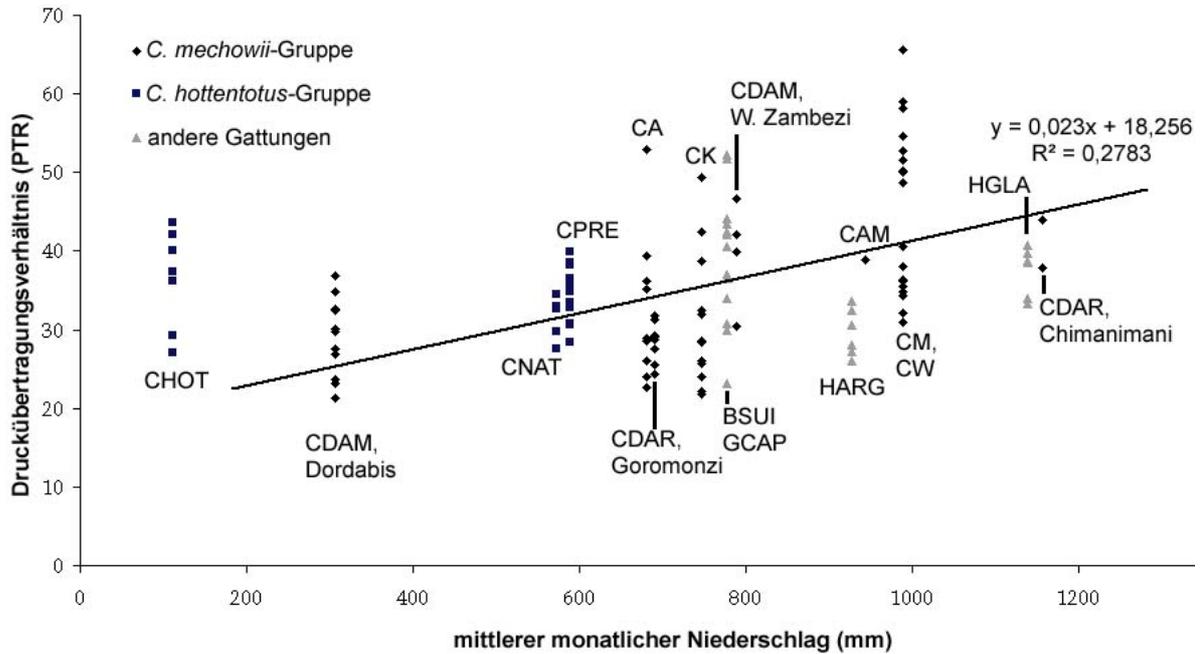


Abb. 54: Beziehung zwischen dem langjährig mittleren monatlichen Regenfall der Fanglokalität und der Sensitivität (Druckübertragungsverhältnis, PTR) der einzelnen untersuchten Mittelohren der verschiedenen Arten. Dargestellt ist die Regressionsgerade der *C. mechowii*-Gruppe.

BSUI = *B. suillus*, CA = *C. anelli*, CAM = *C. amatus*, CDAM = *C. damarensis*, CDAR = *C. darlingi*, CHOT = *C. hottentotus*, CK = *C. kafuensis*, CM = *C. mechowii*, CNAT = *C. natalensis*, CPRE = *C. pretoriae*, CW = *C. whytei*, GCAP = *G. capensis*, HGLA = *H. glaber*.

Interessanterweise steht diese hier entdeckte Beziehung zwischen Feuchtigkeit des Habitats, ausgedrückt im mittleren monatlichen Niederschlag, und der biomechanischen Sensitivität des Mittelohrs (ausgedrückt im Druckübertragungsverhältnis PTR) in starkem Kontrast zu den Befunden bei Heteromyiden und bei dem *Spalax ehrenbergi*-Artkomplex (WEBSTER & WEBSTER 1975, BURDA et al. 1990b). Innerhalb der *C. mechowii*-Gruppe findet man ein effizienteres Mittelohrsystem in feuchteren Gebieten. Dieser Trend ist selbst im Vergleich zwischen Populationen erkennbar (hier am Beispiel von *C. damarensis* und *C. darlingi*). Innerhalb der *C. hottentotus*-Gruppe und bei den anderen Gattungen war die Sensitivität des Mittelohrs unabhängig vom Niederschlag. Dagegen war bei den untersuchten Heteromyiden (WEBSTER & WEBSTER 1975) und bei der *Spalax ehrenbergi*-Superspecies (BURDA et al. 1990b) die Mittelohrsensitivität in trockeneren Gebieten höher.

Mittelohren von Graumullen stellen ein exzellentes Beispiel dar, um Interaktionen von adaptiven Radiationen und phylogenetischen Zwängen zu studieren, wie auch schon VON BÉKÉSY (1974) und LAVOCAT & PARENT (1985) feststellten (s. o.). Phylogenetische Zwänge sowie auch adaptive Radiationen in verschiedenen Klimaten könnten die Evolution des Mittelohrs bzw. Gehörs von *Cryptomys* beeinflusst haben. Die biologische Bedeu-

tung der Beziehung zwischen Niederschlag und Mittelohrsensitivität bleibt unklar. Es ist anzunehmen, dass der Niederschlag indirekten Einfluss auf die Akustik der Gangsysteme und somit auf das Hörvermögen hat. Leider wurden der Gehörsinn und seine Rolle in der Sinnesökologie bei den verschiedenen *Cryptomys*-Arten bisher noch nicht ausreichend untersucht. Daher wäre es höchst spekulativ, über kausale Verhältnisse zu diskutieren.

6. Messung der Schallübertragung in natürlichen Gängen der Graumulle

6.1. Einleitung

Im Vergleich zu einer Vielzahl von Veröffentlichungen über die Anatomie und Physiologie des Ohrs (BURDA et al. 1989, 1992, MÜLLER et al. 1992, KÖSSL et al. 1996, WILKINS et al. 1999, MASON 2001, SCHLEICH & BUSCH 2004), das Gehör (MÜLLER & BURDA 1989, HEFFNER & HEFFNER 1990, 1992a, 1993, BRÜCKMANN & BURDA 1997, BEGALL et al. 2004) und die Vokalisation (NEVO et al. 1987, HETH et al. 1988, PEPPER et al. 1991, CREDNER et al. 1997, FRANCESCOLI 1999, VEITL et al. 2000, SCHLEICH & BUSCH 2002, KNOTKOVA et al. 2005) subterranean Säugetiere existiert nur eine einzige Veröffentlichung (HETH et al. 1986), die sich mit der Schallübertragung in unterirdischen Gangsystemen beschäftigt. In dieser Arbeit zeigten die Autoren, dass in Gängen der Blindmaus (*Spalax ehrenbergi*) in Israel Schall der Frequenz 440 Hz effizienter weitergeleitet wurde als Schall niedrigerer und höherer Frequenzen. Bis heute ist allerdings über den Einfluss von Tunneldurchmesser, Bodeneigenschaften, Temperatur und Feuchte auf die Akustik von Tunnelsystemen nichts bekannt. Die große Ähnlichkeit von Vokalisation, Gehör und oto-morphologischen Charakteristika zwischen verschiedenen Nagetier-Arten, die sich unabhängig und konvergent an das unterirdische Leben angepasst haben, lässt vermuten, dass die akustische Umwelt aller subterranean Säugetiere ähnlich ist. Entsprechend wird allgemein angenommen, dass die akustischen Eigenschaften aller Gänge den von HETH et al. (1986) beschriebenen entsprechen.

Das Gehör subterranean Säuger stellt einen auf niedrige Frequenzen spezialisierten Empfänger dar, bei dem aber dennoch die Evolution offenbar nicht alle Möglichkeiten ausgeschöpft hat, dessen Sensitivität zu erhöhen (was man z. B. im Vergleich mit den Hörorganen einiger Wüstennagetiere erkennt, vgl. LAY 1972, WEBSTER & WEBSTER 1975, 1980, 1984, WEBSTER & PLASSMANN 1992). Im Gegenteil, einige Merkmale des äußeren Gehörgangs, des Trommelfells und der Gehörknöchelchen subterranean Säugetiere weisen darauf hin, dass die Sensitivität sekundär reduziert wurde (BURDA et al. 1990b, 1992, MÜLLER et al. 1992, WILKINS et al. 1999, MASON 2001, SCHLEICH & BUSCH 2004). Vor vierzig Jahren wies QUILLIAM (1966) darauf hin, dass Schall in Gangsystemen wie durch ein Hörrohr verstärkt werden kann. Sollte in der Tat ein solcher Stethoskop-Effekt existieren, müsste die Reduzierung der Sensitivität (um eine Überreizung zu vermeiden) auf gleiche Weise als eine Adaptation betrachtet werden wie ihre Erhöhung bei anderen Arten (s. z. B. LAY 1972, WEBSTER & WEBSTER 1975, 1984, WEBSTER & PLASSMANN 1992). Bisher wurde diese Idee (postuliert von BURDA et al. 1990b) nicht getestet und bisher sind auch keine vergleichen-

den akustischen Messungen in Gängen anderer Arten subterranean Säuger als *Spalax ehrenbergi* (HETH et al. 1986) in anderen Habitaten verfügbar.

Im folgenden Kapitel werden die Ergebnisse von Messungen der Schalltransmissionseigenschaften natürlicher Gänge der Graumulle (*Cryptomys* sp.) in Sambia vorgestellt. Mit dieser Studie kann die allgemeine Anwendbarkeit der Ergebnisse der früheren Arbeit an Gangsystemen der Blindmaus unterstützt werden, indem gezeigt wird, dass Gänge einer anderen subterranean Art, mit anderen Durchmessern, in anderen Habitaten und unter verschiedenen pedologischen Bedingungen ähnliche, wenn nicht identische, akustische Eigenschaften aufweisen. Weiterhin wird ein erster Beweis dafür erbracht, dass der Stethoskop-Effekt (s. o.) tatsächlich existiert.

6.2. Material und Methoden

Die Weiterleitung von Luftschall diverser Frequenzen (reine Töne) wurde in natürlichen Gängen der Graumulle in Sambia im März 2003 an verschiedenen Lokalitäten untersucht:

Gänge von Riesen-Graumullen (*C. mechowii*), Copperbelt-Provinz

- Mansansa I (13°01.32S, 28°29.40E), Maisfeld, Sandveld-Boden (Gänge #A, #B)
- Mansansa II (13°00.62S, 28°30.63E), *Eucalyptus cloeziana*, Sandveld-Boden (Gänge #C, #D)

Gänge von Klein-Graumullen (*C. kafuensis*-Artengruppe), Südprovinz

- Umgebung von Nega Nega (15°58.29S, 28°8.10E), Grünland mit Büschen und wenigen kleinen Bäumen, Tonboden (Gang #E)
- Kaleya (15°53.06S; 27°43.06E), Feld mit Kassava und Süßkartoffeln, Tonlehm (Gang #G, #H)
- Kalamba (17°37.85S, 25°41.00E), Ruderalfläche, Barotse-Boden (Gänge #F)

Die Maße der getesteten Tunnel werden in Tabelle 18 angegeben. Die Bodenklassifikationen wurden CHIKUMA et al. (1985) entnommen.

6.3. Ergebnisse

In den Aufnahmen #A, #D, #F und #G wurden die 200 Hz-Signale am besten weitergeleitet, in den Aufnahmen der Lokalitäten #B, #D, #E und #H die 400 Hz-Signale. In Tabelle 18 ist eine Übersicht der Ergebnisse aller Messungen zu finden. Sie enthält die Schalldruckpegel-Differenz jeder untersuchten Frequenz jedes untersuchten Tunnels.

Tab. 18: Eigenschaften der untersuchten Tunnel und Ergebnisse der Aufnahmen. CM = *C. mechowii*, CK = *C. kafuensis*-Artengruppe, L = Länge in cm, Ø = Durchmesser in cm, D = Tiefe in cm.

#	Lokalität	Art	Abmessungen des Tunnels			Abschwächung (dB SPL)	Frequenz (Hz)						
			L	Ø	D		100	200	400	800	1.600	2.400	3.200
B	Mansansa 1	CM	100	8	55		8,3	-1,5	-2,0	1,0	15,0	13,2	-
H	Kaleya	CK	100	5,5	25		4,8	0,6	-6,5	-3,6	12,1	20,3	32,5
F	Kalamba	CK	100	5	15		10,4	1,5	3,1	9,4	28,7	35,2	50,4
G	Kaleya	CK	150	6	15		5,1	-1,0	0,5	6,9	25,1	38,7	79,9
D	Mansansa 2	CM	190	8	30		9,8	3,1	4,7	6,9	18,5	15,2	23,1
A	Mansansa 1	CM	200	8	55		13,9	6,8	10,5	16,6	42,9	62,0	110,5
C	Mansansa 2	CM	300	9	30		23,4	18,1	17,8	26,6	46,1	111,2	116,5
E*	Nega Nega	CK	175	4,5	10		25,1	23,5	22,9	26,4	41,4	32,7	43,4
MW** (SD)							13,3 (± 13,3)	7,0 (± 8,3)	7,5 (± 8,1)	14,6 (± 17,4)	35,3 (± 38,1)	94,4 (± 102,8)	104,9 (± 109,1)

* Alle Tunnel waren gerade, Tunnel #E war dagegen mit einem Winkel von 60° auf etwa 2/3 seiner Länge abgeknickt. Die Aufnahmen dieses Tunnels wurden nicht in den Mittelwert eingeschlossen.

** MW = Mittelwerte (Berechnung s. Kapitel A.2.), SD = Standardabweichung

Die Abschwächung der Signale war in kurzen Gangabschnitten (1-1,5 m) generell niedriger als in längeren Gängen (1,9-3 m; vgl. Abb. 55). Der geknickte Tunnel (#E) zeigte eine größere Abschwächung aller Frequenzen als die geraden Tunnel. Dennoch wurde auch hier das 200 Hz-Signal am wenigsten abgeschwächt, gefolgt vom 400 Hz-Signal.

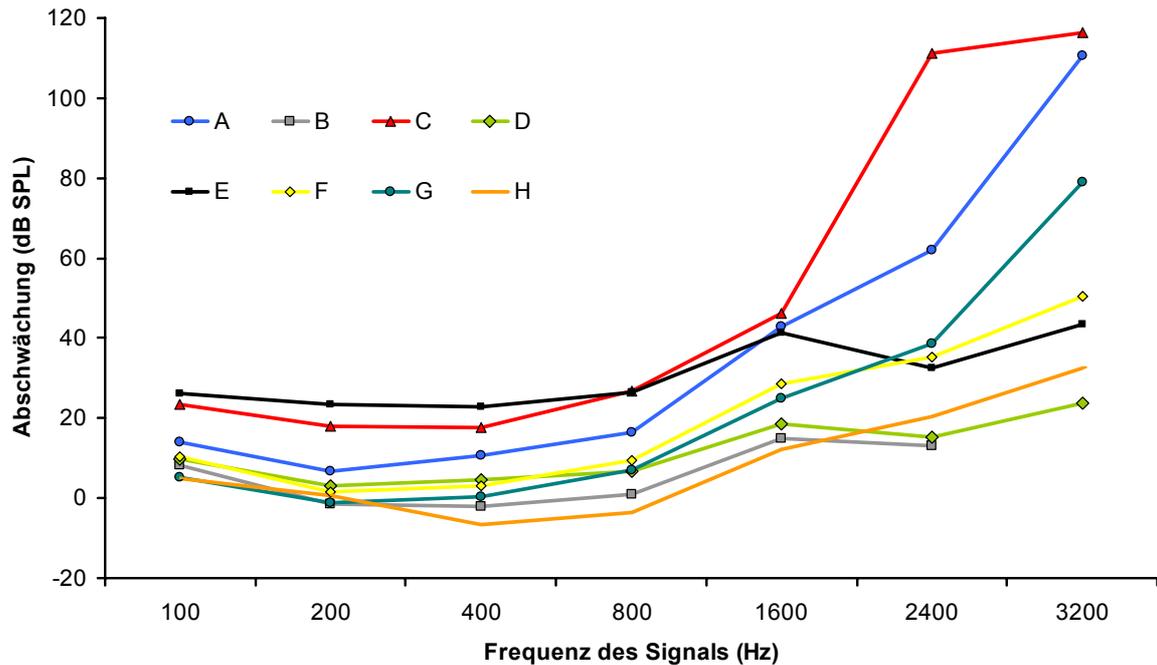


Abb. 55: Abschwächung (oder Verstärkung) des übertragenen Schalls bei den einzelnen Aufnahmen. Frequenz = getestetes Signal (reiner Ton), Abschwächung = Unterschied im Schalldruckpegel (in dB) zwischen den Aufnahmen in 10 cm Entfernung und denen, die an der zweiten Tunnelöffnung gemessen wurden (vgl. Kapitel A.2.)

Bei kurzen Tunnelabschnitten (1-1,5 m) kam es bei den am besten weitergeleiteten Frequenzen, in einem Fall auch bei 800 Hz zu einer Verstärkung des Schalldrucks. So zeigten das 200 Hz-Signal in Aufnahme #B und #G, das 400 Hz-Signal in Aufnahme #B und #H und das 800 Hz-Signal in Aufnahme #H einen höheren Schalldruckpegel am Ende des Tunnels im Vergleich zu der 10 cm-Distanz-Aufnahme. Die statistische Analyse zeigte keinerlei Korrelationen zwischen der Frequenzeinstellung des Gangabschnitts und den untersuchten Eigenschaften der Gangsysteme (Länge, Durchmesser und Tiefe des Tunnels).

6.4. Diskussion

6.4.1. Material und Methoden

Die vorliegenden Ergebnisse beruhen auf Daten aus dem Feld, die im März 2003 im Rahmen einer Forschungsreise nach Sambia mit Hilfe verhältnismäßig einfacher, feldgeeigneter Technik erhoben wurden (vgl. Abb. 56). Diese Untersuchungen sollten während weiterer Aufenthalte vertieft werden: so sollten die Längen der getesteten Tunnelabschnitte und die Frequenzabstufungen feiner unterschieden werden, die Stichprobenzahl insgesamt

erhöht werden, die Luftfeuchtigkeit in den Gängen der Bodentyp exakter bestimmt werden. Die Bodentypen waren bei den Lokalisationen eindeutig von verschiedenem Typus. Diese Unterschiede scheinen sich in den absoluten Werten wiederzuspiegeln, nicht jedoch in den dargestellten Tendenzen. Die Luftfeuchte und -temperatur in den Gängen wurde nicht erhoben. Generell ist die Luftfeuchte in Gangsystemen ein stabiler Parameter, der unabhängig von Temperatur, Bodentyp oder Tiefe ist (vgl. u. a. NEVO 1999, SUMBERA et al. 2004). Die Temperaturschwankungen in den Gängen sind ebenfalls im Vergleich zur Situation über der Erde abgeschwächt (BENNETT et al. 1988): in oberflächennahen Gängen schwanken sie leicht im Tagesverlauf, während in tieferen Gängen nur Schwankungen im Jahresverlauf auftreten (vgl. u. a. SCHARFF 1998, SUMBERA et al. 2004). Zwischen den akustischen Eigenschaften flacher und tiefer Gänge wurde hier kein systematischer Unterschied gefunden. Zusammengefasst ist somit die Frequenzselektivität der Abschwächung bzw. Verstärkung, also die Frequenz-Einstellung eines Gangabschnittes, stabil, ein Einfluss des Tunnel-Mikroklimas auf die Höhe der Abschwächung bzw. Verstärkung kann allerdings allein durch die vorliegenden Daten nicht ausgeschlossen werden. Im Gegenteil, hier sollte die Ursache der variablen absoluten Werte der Aufnahmen zu finden sein. Außerdem soll angemerkt sein, dass hier die Übertragung von reinen Tönen, nicht etwa komplexer biologischer Signale getestet wurde. Der Vergleich mit Audiogrammen ist dennoch gerechtfertigt, da auch hier die Hörschwellen durch das Testen reiner Töne festgestellt werden.



Abb. 56: Arbeitssituation im Feld (Mansansa II). Foto: Regina E. Wegner.

6.4.2. Frequenz-Selektivität

Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen die bisher einzige Studie zur Schalltransmission in Gangsystemen (HETH et al. 1986) und somit die Annahme, dass diese sehr ähnlich bei den verschiedenen Arten subterranean Säugetiere ist. HETH et al. (1986) zeigten, dass in Gängen der Blindmaus (*Spalax ehrenbergi*) 440 Hz-Signale am besten weitergeleitet wurden und dass die Schallübertragung nur auf kurzen Distanzen (bis zu wenigen Metern) effizient war.

Diese Veröffentlichung ist seitdem in allen Arbeiten, die sich mit unterirdischer Akustik beschäftigen, zitiert worden. Bis heute ist allerdings unklar, ob diese Daten tatsächlich auf Gangsysteme anderer subterranean lebender Tiere übertragbar sind.

Die hier vorliegenden Ergebnisse zeigen, dass Gänge verschiedener Durchmesser, in verschiedenen Habitaten und verschiedenen Bodentypen, sehr ähnliche akustische Eigenschaften aufweisen. In Gängen von drei Arten subterranean Nagetiere mit Tunneldurchmessern zwischen 4,5 und 9 cm (die Gänge von *Spalax ehrenbergi* haben einen mittleren Durchmesser von 7 cm, HETH 1989) wurden einheitlich die niedrigen Frequenzen (zwischen 200 und 800 Hz) am wenigsten abgeschwächt, d. h. besser weitergeleitet als die getesteten Signale höherer und niedrigerer Frequenzen.

Obwohl nicht ausgeschlossen werden kann, dass sich die Höhe der Abschwächung oder Verstärkung mit dem Mikroklima des Tunnels, Unterschieden in der Textur der Tunnelwände und kleinen Unterschieden in der Geometrie des Gangabschnitts ändert (was in der Tat die variablen absoluten Werte der Aufnahmen erklären könnte), war die Frequenzselektivität der Gänge konstant. Erst diese Eigenschaft der Gänge ermöglicht eine effektive Nutzung des akustischen Informationskanals, da ansonsten die Graumulle ihr Gehör- und Vokalisationstuning ununterbrochen in Raum und Zeit ändern müssten.

Die Übertragung von Frequenzen unterhalb von 100 Hz wurde aufgrund technischer Schwierigkeiten nicht untersucht. Interessant ist, dass die Hörschwellen subterranean Nagetiere (MÜLLER & BURDA 1989, HEFFNER & HEFFNER 1990, 1992a, 1993, KÖSSL et al. 1996, BRÜCKMANN & BURDA 1997) eine Verschlechterung in Richtung niedrigere Frequenzen erfahren. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass dennoch niedrigere Frequenzen gut wahrgenommen werden können. Es stellt sich allerdings als sehr schwierig dar, zwischen Wahrnehmung von Schall durch das Gehör (Luftschall) und Substratvibrationen durch das somatosensorische System (Substratschall) zu unterscheiden.

Hohe Frequenzen (> 800 Hz) wurden sehr stark abgeschwächt. Sie würden also im Vergleich zu den 200- und 400 Hz-Signalen einen höheren Schalldruckpegel benötigen, um

über dieselbe Entfernung mit demselben Schalldruckpegel aufgenommen werden zu können (vgl. HETH et al. 1986). Diese Tatsache wird offensichtlich sowohl in der Frequenz besten Hörens und der eher niedrigen oberen Hörgrenze (MÜLLER & BURDA 1989, HEFFNER & HEFFNER 1990, 1992a, 1993, KÖSSL et al. 1996, BRÜCKMANN & BURDA 1997, BEGALL et al. 2004) als auch den Frequenzbereichen der Vokalisation subterranean Nager (NEVO et al. 1987, HETH et al. 1988, PEPPER et al. 1991, CREDNER et al. 1997, FRANCESCOLI 1999, VEITL et al. 2000, SCHLEICH & BUSCH 2002, KNOTKOVA et al. 2005) widergespiegelt.

Die Abschwächung war in gekrümmten Gängen generell größer und nahm mit der Länge des Tunnels zu.

6.4.3. Stethoskopeffekt

Die Messungen belegen die tatsächliche Existenz des Stethoskop-Effekts, einer selektiven Verstärkung des Schalldruckpegels bestimmter Frequenzen (200, 400 und 800 Hz) über kurze Entfernungen (bis zu 1,5 Metern). Die Gänge und ein medizinisches Stethoskop weisen in der Tat vergleichbare akustische Eigenschaften auf: 1.) sie schließen Lärm aus, 2.) sie übertragen Schall vom Sender zu den Ohren des Empfängers, 3.) sie verstärken Schall bestimmter Frequenzen (112,5 Hz im Falle des medizinischen Stethoskops) selektiv um 5-10 dB und 4.) sie schwächen Schall höherer und niedriger Frequenzen ab (zum medizinischen Stethoskop vgl. z. B. PASTERKAMP et al. 1997, WELSBY et al. 2001, 2003).

Es trat maximal eine Verdoppelung des Schalldruckpegels (6,5 dB) über eine Entfernung von einem Meter auf (#H, s. Tab. 18, Abb. 55). Wenn man berücksichtigt, dass die niedrigste Hörschwelle eines Graumulls bei 7 dB SPL (BRÜCKMANN & BURDA 1997) festgestellt wurde, würde der Stethoskop-Effekt eine Hörhilfe darstellen, die diese Schwelle auf 0,5 dB SPL erniedrigt (vgl. Abb. 57).

Man kann annehmen, dass auf kürzeren Entfernungen, die denen des experimentellen Designs der Verhaltenstests im Labor entsprechen, diese Verstärkung noch stärker ist. Das würde bedeuten, dass Graumulle in ihrer natürlichen Umwelt eine Hörsensitivität vorweisen, die innerhalb ihres Frequenzbereichs besten Hörens, so gut oder besser als die der meisten anderen Säugetiere einschließlich des Menschen ist. Dies zeigt, dass die Auswertung der Sinnesleistungen im Labor ihre Fähigkeiten in der natürlichen Umwelt unter Umständen nicht naturgetreu widerspiegelt, in der gewisse Signale verstärkt werden. Während die Akustik mancher Gänge ein Schallfenster einer Frequenzbereiche von etwa drei Oktaven (etwa 200-1400 Hz, s. Abb. 57) öffnet und den Tieren innerhalb dieser Spannweite eine meist effektive Hörhilfe bietet (s. Abb. 57, dunkel graue Fläche), enthalten

sie diesen eine Schallstimulation durch höhere Frequenzen vor (s. Abb. 57, hell graue Fläche).

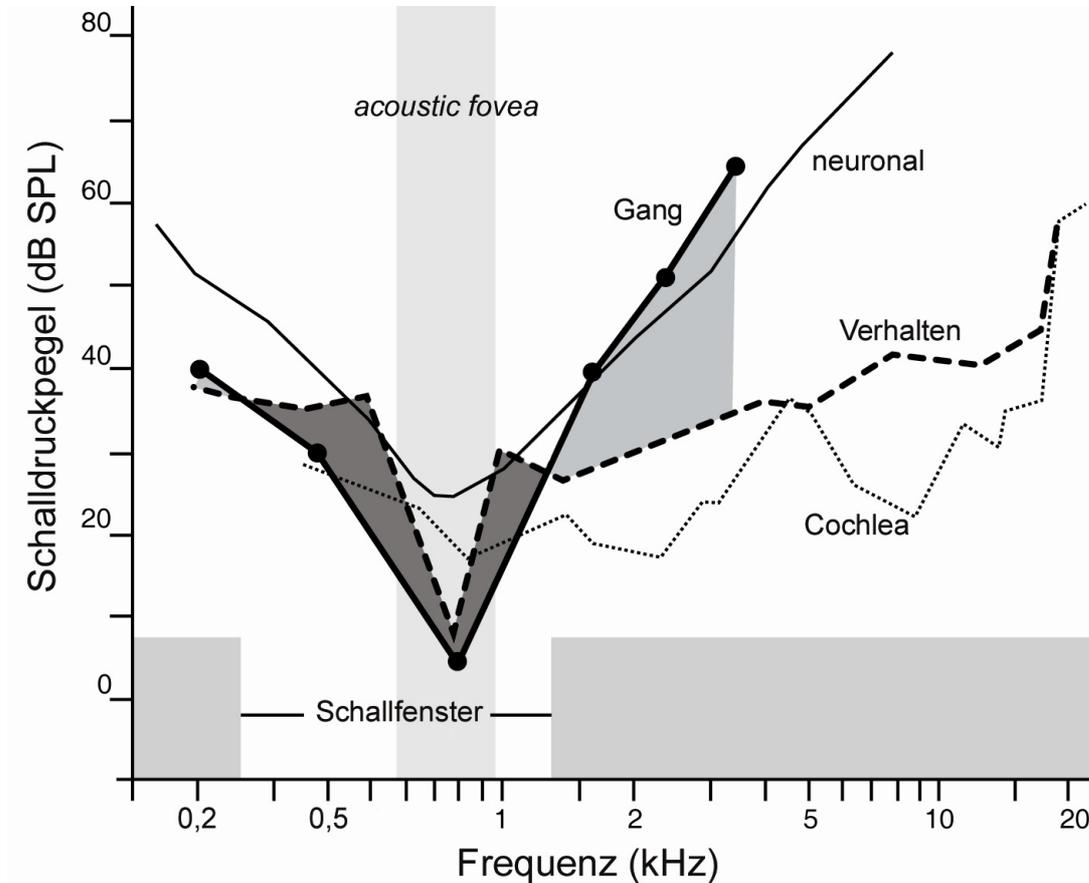


Abb. 57: Stethoskop-Effekt eines Ganges im Vergleich mit den Audiogrammen von *Cryptomys anselli*. Verhalten = Verhaltensaudiogramm (BRÜCKMANN & BURDA 1997), Cochlea = cochleäres Audiogramm (KÖSSL et al. 1996), neuronal = neuronales Audiogramm (MÜLLER & BURDA 1989), *acoustic fovea* = Frequenzbreite der *acoustic fovea* (d. h. Frequenzregion des cochleären Tunings; MÜLLER et al. 1992), Gang = Abschwächung oder Verstärkung der einzelnen Frequenzen eines ausgewählten Gangabschnittes (#H, Kaleya) projiziert auf das Verhaltensaudiogramm (d. h. addiert oder subtrahiert von den Werten der Gehörschwellen entsprechender Frequenzen – dargestellt durch schattierte Flächen, begrenzt durch beide Kurven). Die Kurve „Gang“ stellt somit das Verhaltensaudiogramm korrigiert für die Effekte der Gangakustik dar. Man beachte die Ähnlichkeit des neuronalen Audiogramms und des „Gang“-Audiogramms.

Wenn man diese natürliche Abschwächung berücksichtigt und daran das Verhaltensaudiogramm des Graumulls anpasst (vgl. Abb. 57), erhält man eine Kurve, die dem neuronalen Audiogramm auffallend ähnelt. Die auffällige Diskrepanz zwischen Verhaltens- und Cochlea-Audiogramm (KÖSSL et al. 1996, BRÜCKMANN & BURDA 1997) einerseits und dem neuronalen Audiogramm andererseits (MÜLLER & BURDA 1989), mit einer sehr viel steile-

ren Sensitivitätsabnahme in Richtung höherer Frequenzen, konnte bisher nicht zufriedenstellend erklärt werden (KÖSSL et al. 1996, BRÜCKMANN & BURDA 1997). Unter Einbezug der nun vorliegenden neuen Daten soll diese Auffälligkeit erneut aufgegriffen werden und es ist zu vermuten, dass die Erklärung in der Herkunft der Tiere liegt. Wie in den entsprechenden Artikeln dargelegt wird, wurde das neuronale Audiogramm mit frisch gefangenen Mullen erstellt, während Verhaltens- und Cochlea-Audiogramme auf in Gefangenschaft geborenen und unter epigäischen Bedingungen aufgezogenen Mullen basieren. Man könnte daher spekulieren, dass sich bei den Tieren, die unter natürlichen Bedingungen im Tunnelsystem aufwuchsen, d. h. in einer Umwelt, der es an Stimulationen durch hohe Frequenzen fehlt, weniger Neuronen im Hirnstamm entwickeln, die hohe Frequenzen codieren.

Die Ergebnisse unterstützen die Annahme, dass die akustische Umwelt in den Gängen aller subterranean Nagetiere sehr einheitlich ist. Die bekannten Ähnlichkeiten in Ohrmorphologie, Hörsinn und Vokalisation zwischen verschiedenen Arten, die zu verschiedenen Taxa subterranean Säugetiere zählen, stellen ein perfektes Beispiel für Konvergenz durch sensorische Umwelt dar. Während die Frequenztonung von Vokalisation, Hörsinn und Ohrstrukturen den Frequenzeigenschaften der Gänge folgt, scheint die erniedrigte Hörsensitivität (vgl. Kapitel A.5.) eine negative Kompensation darzustellen, die eine Überstimulation in der natürlich „bereicherten“ Umwelt vermeidet (vgl. BURDA et al. 1990a, WILKINS et al. 1999).

Somit müssen sowohl das Hören niedriger Frequenzen als auch das generell niedrigsensitive Hören bei subterranean Säugetieren als echte Adaptationen an die spezifischen akustischen Charakteristika der subterranean Umwelt angesehen werden.

B. ÖKOLOGIE DES GERUCHSSINNS

1. Einleitung

Die Sinnesumwelt subterranean Säugetiere ist sehr monoton und reizarm. Dennoch müssen sich auch subterranean Tiere im Labyrinth ihres Gangsystems orientieren, ihren Zeitrhythmus an die Außenbedingungen anpassen, die Nahrungssuche optimieren, Gefahren wahrnehmen und miteinander kommunizieren (zur Revierabgrenzung, Partnerfindung, Erkennung von Kolonienmitgliedern, Erstellung einer Rangordnung usw.). Kommunikation und Orientierung in dieser monotonen Umwelt ohne zeitliche und räumliche Anhaltspunkte stellt eine schwierige Aufgabe dar. Erst unlängst haben Burda und Mitarbeiter (BURDA et al. 1999a, HETH et al. 2002) auf einen Problemkomplex sowie auch auf offensichtliche, bis jetzt nicht erkannte und nicht berücksichtigte Sinnesleistungen aufmerksam gemacht: Wie finden und erkennen subterranean Tiere ihre Nahrung?

Viele subterranean Tiere sind blind, in unterirdischen Gängen herrscht zudem Dunkelheit, potentielle Nahrung, ob Regenwurm oder Pflanzenknolle, ist vom suchenden Tier durch eine (undurchsichtige) Erdschicht getrennt. Optische Signale können daher bei der Nahrungssuche und -erkennung keine Rolle spielen. Auch das Gehör kann herbivoren Nagern bei der Suche nach Wurzeln, Knollen oder Zwiebeln nicht weiterhelfen. Da in den Gängen keine Luftströmungen (vgl. BURDA & BEGALL 2002) registrierbar sind, und damit auch eine schnelle Übertragung von Duftmolekülen über größere Entfernungen über die Luft ausgeschlossen werden kann, hat man allgemein angenommen, dass die Nahrungssuche bei subterranean Nagetieren blind ist, die Nahrung also nur per Zufall gefunden und dann mit Hilfe des Tast-, Geruchs- und Geschmacksinns erkannt wird.

Bei der Erkennung der Nahrung selbst spielt der Geruchssinn eine große Rolle. So können viele Wurzelfresser, wie auch der Graumull und die einheimische Schermaus, sogar mit Hilfe des Geruchs die beiden Enden einer Karottenwurzel (also die Basis und die Spitze) voneinander unterscheiden (BURDA et al. 1999a). Bei Blindmäusen wurde die Fähigkeit nachgewiesen, essbare von giftigen oder ungenießbaren Pflanzen olfaktorisch zu unterscheiden (HETH et al. 2000). Außerdem ist bekannt, dass beim Futtersuchverhalten und bei der Nahrungsökologie nachtaktiver und/oder grabender Säugetiere der Geruchssinn die dominante Rolle spielt (vgl. STODDART 1980).

2. Kairomon-gesteuerte Nahrungssuche bei Graumullen

2.1. Einleitung

Subterrane Nagetiere verbringen ihr gesamtes Leben unter der Erde und ernähren sich ausschließlich von Wurzeln, Zwiebeln und Knollen, die sie während des Grabens finden. Die Nahrungssuche erfordert dabei das Graben langer Strecken durch festen Boden, ein Vorgang, der sehr viel Energie kostet (vgl. VLECK 1979, LOVEGROVE 1989). Trotzdem wurde bis vor kurzem angenommen, dass subterrane Säugetiere zufällig und „blind“, d. h. ohne das Ausnutzen eines sensorischen Reizes, nach Nahrung suchen, eine Hypothese, die stark dem Optimalitätsprinzip widerspricht. Eine zufällige Nahrungssuche schien trotzdem wahrscheinlich, da das Gehör und der Sehsinn als ungeeignet bei der Suche nach unterirdischen Knollen galten und von Geschmacks- und Geruchssinn angenommen wurde, dass sie nur in direktem Kontakt effektiv sind (vgl. z. B. auch BATEMAN 1959). Der Geruchssinn wurde über nennenswerte Distanzen (über Distanzen von mehr als 10 cm im Fall des Nacktmulls, *Heterocephalus glaber*, BRETT 1991) als ineffektiv angenommen, obwohl die professionelle Suche mit Schweinen oder Hunden nach Trüffeln beispielsweise, die etwa in einer Tiefe von etwa 30 cm wachsen, eine allgemein bekannte Praxis ist.

Eine kürzlich veröffentlichte Studie beschrieb, dass subterrane Nagetiere verschiedener Arten in der Lage waren, mit Hilfe des Geruchsinnes zwischen frischer Erde und Erde, in der zuvor Pflanzen wie z. B. Karotten wuchsen zu unterscheiden (HETH et al. 2002). Die Tiere bevorzugten den Boden, der Substanzen enthielt, die von den Wurzeln der wachsenden Pflanzen abgegeben wurden (Wurzelexudate). Diese chemischen Signalstoffe kann man als Kairomone bezeichnen, d. h. Allelo-Chemikalien³, die eine Interaktion vermitteln, die ausschließlich dem Empfänger zum Vorteil gereicht (vgl. DICKE & SABELIS 1988). Nach RUTHER et al. (2002) handelt es sich, genauer unterschieden, um *foraging kairomones*, Kairomone, die eine Funktion bei der Nahrungssuche übernehmen, und gleichzeitig um *releaser kairomones*, Kairomone, die Verhaltensreaktionen auslösen.

Während die Studie von HETH et al. (2002) zeigte, dass Boden, in dem Pflanzen wuchsen, biologisch aktive Kairomone enthielt, lies sie weiterhin einige Fragen offen. Der die biologisch aktiven Substanzen enthaltende Boden wurde durch Mischen mit bestimmten Volumina Bodens „verdünnt“, nachdem zuvor die Wurzeln entfernt wurden. Diese Mischprozedur, die Experimente zum Bestimmen der Wahrnehmungsschwellen und des

³ Allelo-Chemikalien nennt man chemische Signalstoffe, die bei der Informationsübertragung zwischen verschiedenen Arten wirken (vgl. z. B. DICKE & SABELIS 1988)

Auflösungsvermögens der Tiere erlaubte, stellte im Rahmen dieser Pilotstudie eine eher grobe Methode dar. Im Test zeigten Blindmäuse als maximales Unterscheidungsvermögen die Fähigkeit zwischen 50%iger Karottenerde und 25%iger Karottenerde zu unterscheiden (HETH et al. 2002). Zusätzlich handelte es sich bei dem Boden um eine komplexe Mischung, die viele Mikroorganismen enthielt, so das nicht mit Sicherheit bestimmt werden konnte, ob die Tiere primär auf die Wurzelexudate (d. h. auf primäre Kairomone) reagierten, oder ob die Attraktivität der Pflanzenerde auf eine mikrobielle Aktivität in der Rhizosphäre zurückzuführen war (d. h. auf sekundäre Kairomone, durch Mikroorganismen veränderte Wurzelexudate). Die Möglichkeit, dass die Erde außerdem feine Wurzelhärchen enthielt, die durch Geschmack oder Geruch entdeckt worden sein könnten, konnte nicht ausgeschlossen werden (dazu hätte der Boden fein durchgeseibt werden müssen). Die chemisch-analytische Suche nach biologisch aktiven Kairomonen in einer solchen Mixtur von Komponenten stellt eine große Herausforderung dar.

Die vorliegende Studie hatte zum Ziel, das experimentelle Design so zu ändern und weiterzuentwickeln, dass die Kairomone späteren chemischen Analysen einfacher zugänglich werden würden. So sollte untersucht werden, ob in der Tat geruchlich aktive, von Mikroorganismen unbeeinflusste Moleküle der Wurzelexudate die Wegweiser sind, und ob sich Kairomone über entscheidende Distanzen um die Wurzel herum aktiv verbreiten können. Erste Versuche der chemischen Klassifizierung potentieller Kairomone unterstrichen die Schwierigkeit, den verantwortlichen Substanzen auf die Spur zu kommen (s. Kapitel B.3.).

2.2. Material und Methoden

2.2.1. Tiere

Klein-Graumulle zweier Schwesternarten, *Cryptomys anselli* und *C. kafuensis*, sowie deren Hybride, dienten als Studienobjekte dieser Experimente. Individuen beiderlei Geschlechts wurden im Freiland gefangen (Zentral-Sambia) und ins Labor gebracht oder aber in Gefangenschaft geboren. Sie wurden im Familienverband (2-15 Tiere) in einem Tierraum mit Fenstern bei natürlichem Hell-Dunkel-Rhythmus und einer Raumtemperatur von 22°C in Glas-Terrarien verschiedener Größe (abhängig von der Größe der jeweiligen Familie) auf einer dicken Schicht Gartentorf gehalten. Zusätzlich wurden zur Anreicherung der Gehege Strukturen wie Ziegelsteine oder Kunststoffröhren angeboten. Unter diesen Bedingungen war es den Tieren möglich, regelmäßig zu graben. Die Labortiere wurden mit Kartoffeln

und Karotten ad libitum gefüttert. Blattsalat, Äpfel und Getreidekörner wurden einmal wöchentlich angeboten. Die frischen Wildfänge wurden mit Kartoffeln und Süßkartoffeln ad libitum gefüttert, kamen somit vor dem Durchführen der Versuche nicht mit Karotten in Kontakt. Adulte Tiere beiderlei Geschlechts wurden getestet, die entweder an Karotten gewöhnt waren („erfahrene“ Labortiere“) oder nicht („naive“ Wildfänge). In jeder Versuchsreihe wurde jedes Tier einmal getestet. Die Tiere hatten zwischen den Versuchsreihen jeweils eine Pause von mindestens einer Woche.

2.2.2. Design des Experiments

Drei Typen von Experimenten wurden durchgeführt und werden im weiteren Verlauf der Arbeit mit „Karottenwasser“, „Exudat-Gradient“ und „Aromastoffe“ bezeichnet.

1.) „Karottenwasser“

Die Tests wurden in einem transparenten Plexiglas-T-Labyrinth durchgeführt, das einen quadratischen Querschnitt von 7 cm x 7 cm hatte. Es bestand aus einem offenen Laufgang (20 cm lang) der von einer Startbox ausging (20 cm x 20 cm) und zu einem 40 cm langen Querstück führte (s. Abb. 58). Jeder Arm des T-Labyrinths (jeweils 20 cm lang) war mit 12 cm Gartentorf gefüllt, wobei beim Füllen ein Vermengen des Torfs der beiden Seiten vermieden wurde (vgl. HETH et al. 2000), indem beim Befüllen eine Metallscheibe zwischen beiden Seiten eingeschoben wurde und erst direkt vor dem Durchführen eines jeden Tests entfernt wurde. Vor dem Befüllen wurde der Torf angefeuchtet – in jedem Arm mit identischen Flüssigkeitsvolumina – eine Seite wurde mit Leitungswasser, die andere entweder mit a) Wasser aus einer Hydrokultur von Karotten (im weiteren Verlauf Karottenwasser genannt) oder b) gefiltertem Karottenwasser befeuchtet.

Das Karottenwasser erhielt man, indem man ein Bund von 5-7 feldfrischen Karotten (etwa 600 g) für drei Tage in 3,5 Liter Wasser wachsen ließ. Dieses Wasser wurde zum einen als 100%iges Karottenwasser direkt getestet, zum anderen als 50%iges Karottenwasser (nach Verdünnung mit Leitungswasser um 50%). Durch Filterung mit Membranfiltern der Porengröße 0,6 µm wurde das gefilterte Karottenwasser erhalten. Es wurde bei 8 °C im Kühlschrank für einen Zeitraum von weniger als einer Woche gelagert, einige Stunden vor Durchführung der Versuche herausgenommen und so langsam auf Raumtemperatur erwärmt.

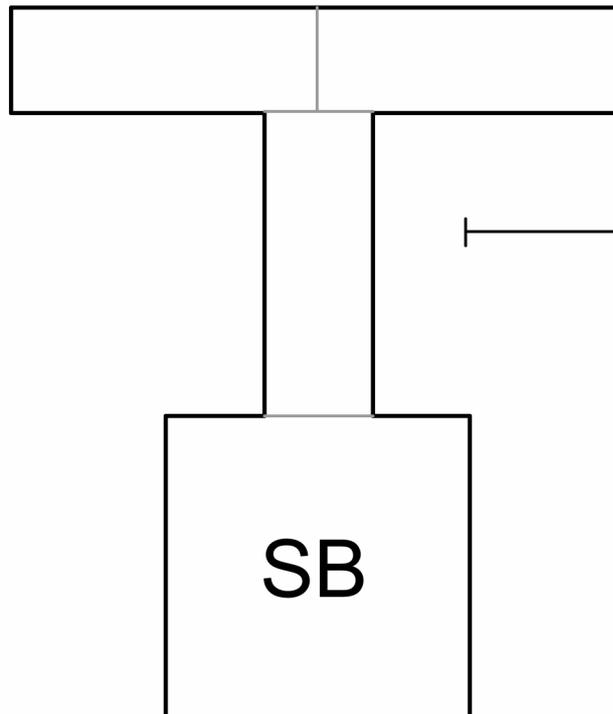


Abb. 58: T-Labyrinth des Experiments „Karottenwasser“ und „Aromastoffe“. Maßstab: 10 cm. SB = Startbox.

Der Test- oder Kontrollarm sowie die Kompassorientierung des gesamten T-Labyrinths wurden zufällig gewählt. Der offene Laufgang erlaubte den Tieren vor der Richtungsentscheidung, am Torf zu schnuppern. Die Versuche wurden wie folgt durchgeführt: das Test-Tier wurde zur Eingewöhnung für die Dauer von zwei Minuten in die Startbox gesetzt. Dann wurde das Türchen zum Laufgang geöffnet. Latenzzeit und Gesamtzeit wurden festgehalten. Ein Durchlauf war beendet, wenn sich das Tier in einen der beiden Arme mit seiner gesamten Körperlänge gegraben hatte, sich also eindeutig für eine der beiden Möglichkeiten entschieden hatte. Nach jedem Versuch wurde die Startbox und das Labyrinth mit heißem Wasser sorgfältig gereinigt, mit MELISEPTOL desinfiziert und mit Zellstoff getrocknet. Während der Versuche wurden Einmalhandschuhe getragen, um jegliche geruchliche Kontaminationen zu vermeiden.

2.) „Exudat-Gradient“

Das T-Labyrinth aus der ersten Versuchsreihe wurde auch hier eingesetzt. Zusätzlich wurde am Ende eines Armes eine weitere Box (20 cm x 20 cm) befestigt und mit einem feinen Gitter abgetrennt. Eine Woche vor der Durchführung eines jeden Versuchs wurde eine

einzelne Karotte (etwa 14-16 cm lang und 40-70 g) in diese Box gepflanzt, die wie der entsprechende Arm zuvor mit Gartentorf gefüllt wurde. Es wurde angenommen, dass sich innerhalb dieser Woche die Wurzelexudate von der Wurzel weg ausbreiten würden und sich ein Exudat-Gradient in dem angrenzenden Arm des Labyrinths entwickeln würde (s. Abb. 59, 60). Kurz vor der Versuchsdurchführung wurde der andere Arm mit Torf annähernd identischer Feuchte (angefeuchtet mit Leitungswasser und bestimmt durch eine Fühlprobe) befüllt. Der Abstand zwischen der Karotte und der Mitte des T-Labyrinthes, d. h. dem Punkt, an dem das Tier sich für eine der beiden Richtungen entscheiden musste, betrug entweder a) 30 cm oder b) 50 cm (in diesem Fall wurde jeder Arm um eine Plexiglastunnel-Zwischenstück der Länge 20 cm verlängert). Der Test selbst wurde wie der zuvor beschriebene durchgeführt und bestimmt, ob sich das jeweilige Tier für den mit Leitungswasser angefeuchteten Torf oder den Arm, an dessen Ende die Karotte wuchs, entschied.

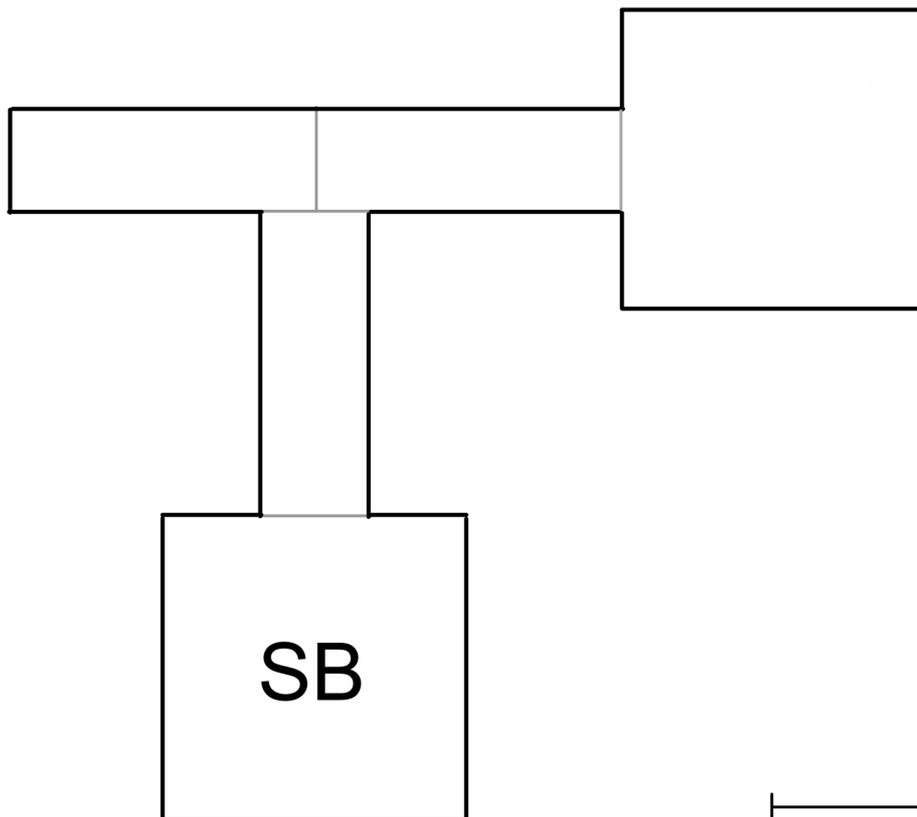


Abb. 59: T-Labyrinth im Experiment „Exudat-Gradient“. Maßstab: 10 cm. SB = Startbox.



Abb. 60: T-Labyrinth mit einer wachsenden Karotte während des Versuchs „Exudat-Gradient“.

3.) „Aromastoffe“

Erneut wurde ein einfaches T-Labyrinth aus Plexiglas eingesetzt und der Torfinhalt eines Armes (12 cm) mit Wasser angefeuchtet, der des anderen Armes mit einer definierten Lösung eines Aromastoffes der Karotte. Es wurden zwei in der Lebensmittelindustrie als Hauptaromastoffe der Karotte bekannte Pyrazine (Hammerschmidt, Symrise GmbH & Co., Holzminden) 2-Methoxy-3-Isobutylpyrazin (= Aromastoff A) und 2-Isopropyl-3-Methoxypyrazin (= Aromastoff B) ausgewählt und in einer Konzentration von 0,1 µg/kg Wasser getestet. Die Versuchsdurchführung entspricht exakt der oben beschriebenen (s. 1.) „Karottenwasser“). Es wurde festgehalten, ob sich das Tier für die Richtung des Torfes mit Karottengeruch (d. h. Karottenwasser oder Aromastoff) oder für die Richtung des Torfes, der mit Wasser angefeuchtet war, entschied. Die Versuchsreihen wurden während des gesamten Jahres durchgeführt.

2.2.3. Ethische Anmerkung

Es wurden alle Bemühungen unternommen, um den Stress der Tiere zu minimieren. Die Tierhaltung und alle experimentellen Verfahren standen im Einklang mit den Regularien Sambias und der Europäischen Union zu Haltung und Nutzen von Labortieren. Die Verhaltensversuche waren vergleichbar mit Situationen, die die Tiere während der Haltung

und dem assoziierten Handeln erleben und benötigten keine besondere Genehmigung. Export- und Fanggenehmigungen wurden von der *Zambian Wildlife Authority* (Nr. 013508 & 009534) ausgestellt. Die Genehmigungen für Import und Haltung der Graumulle an der Universität Duisburg-Essen wurde von der Bezirksregierung Düsseldorf ausgestellt.

2.2.4. Datenanalyse und Statistik

Einseitige χ^2 -Tests wurden durchgeführt, um die Nullhypothese zu testen, dass die Tiere ihre Richtung in den T-Labyrinthen zufällig (im Verhältnis 50:50) gruben gegenüber der Alternativhypothese, dass sie die Richtung der Karotten-Exudate bzw. Aromastoffe bevorzugten. Außerdem diente ein χ^2 -Test nach Pearson dazu, zu testen, ob sich die Labortiere unterschiedlich zu den Wildfängen und die Männchen abweichend von den Weibchen in ihrer Reaktion auf die Testsituationen verhielten. Die Statistiken wurden mit Hilfe von SPSS 11.0 durchgeführt.

2.3. Ergebnisse

In den meisten Fällen nahmen die Tiere, sobald die Tür der Startbox geöffnet wurde, den direkten Weg durch den Laufgang und stießen auf die Torfwand (s. Abb. 61). Die mittlere Latenzzeit war 6,9 Sekunden (+/- 10,3 s, 0 s - 50 s, n = 259). An der Torfwand angekommen, schnüffelten sie intensiv an beiden Torfarten und atmeten dabei auffällig schnell durch die sich bewegendenden Nasenöffnungen. Dann begannen sie vorwärts geradeaus zu graben, wobei sie regelmäßig pausierten und wiederholt an beiden Seiten schnupperten. Sobald sie sich für einen der beiden Arme des T-Labyrinthes entschieden hatten, gruben sie sich bis zu dessen Ende durch. Die Versuche wurden nach einer mittleren Gesamtzeit von 236 Sekunden (+/- 135,6 s, 54 s - 735 s; n = 259) beendet. In einigen wenigen Fällen gruben die Tiere zunächst kurz in einem Arm und änderten dann ihre Grabrichtung nochmals. Die Tiere schienen während keiner der Versuche den Torf in ihren Mund zu nehmen, der bei ihnen hinter den vier Nagezähnen mit den Lippen verschlossen wird.



Abb. 61: Graumull in der Testapparatur während er auf den Torf stößt.

1.) „Karottenwasser“

Erfahrene Labortiere wie auch naive Wildfänge bevorzugten den mit Karottenwasser angefeuchteten Torf gegenüber dem neutralen Torf, der nur mit Leitungswasser angefeuchtet war (χ^2 -Test, einseitig, Labortiere: $\chi^2 = 14,969$, $p < 0,001$, Wildfänge: $\chi^2 = 3,903$, $p < 0,05$, vgl. Tab. 19, Abb. 62). Es gab keinen statistisch signifikanten Unterschied in der Reaktion der erfahrenen und der naiven Tiere bezüglich ihrer Präferenz für das Karottenwasser (χ^2 -Test nach Pearson, $\chi^2 = 1,066$, $p = 0,221$), obwohl einzeln betrachtet die erfahrenen Tiere ein besseres Unterscheidungsvermögen (bzw. eine höhere Motivation) zeigten. Auch zwischen Männchen und Weibchen der erfahrenen Tiere wurde kein signifikanter Unterschied gefunden (χ^2 -Test nach Pearson, $\chi^2 = 0,165$, $p = 0,484$), bei den naiven Wildfängen konnte aufgrund ihrer erhöhten Aggressivität das Geschlecht nicht genau bestimmt werden. Der Test mit dem um 50% verdünnten Karottenwasser zeigte keinen signifikanten Unterschied im Wahlverhalten: 13 der 31 getesteten Tiere wählten das Leitungs-, 18 das Karottenwasser

(χ^2 -Test, einseitig, $\chi^2 = 0,806$, nicht signifikant). Es zeigte sich dabei kein Unterschied zwischen Männchen und Weibchen (χ^2 -Test nach Pearson, $\chi^2 = 0,396$, $p = 0,396$). Labortiere bevorzugten außerdem den mit gefiltertem Karottenwasser angefeuchteten Torf im Vergleich zum mit Leitungswasser angefeuchteten Torf (χ^2 -Test, einseitig, $\chi^2 = 3,33$, $p < 0,05$, vgl. Tab. 19). Es gab keine Unterschiede in der Reaktion zwischen Männchen und Weibchen (χ^2 -Test nach Pearson, $\chi^2 = 1,794$, $p = 0,175$).

2.) „Exudat-Gradient“

In den Experimenten zum Exudat-Gradienten zeigten die Tiere eine Präferenz für den Arm, an dessen Ende über einen Zeitraum von einer Woche eine Karotte wuchs und machten positive (pro Karotte) Entscheidungen, wenn der Abstand zur Karotte 30 cm betrug (χ^2 -Test, einseitig, $\chi^2 = 8,533$, $p < 0,05$, vgl. Tab. 19, Abb. 62). Auf einer Distanz von 50 cm zeigten sie keine Präferenz (χ^2 -Test, einseitig, nicht signifikant, vgl. Tab. 19). Weder auf eine Distanz von 30 cm noch von 50 cm war ein Unterschied zwischen dem Wahlverhalten der Weibchen und Männchen erkennbar (χ^2 -Test nach Pearson, 30 cm: $\chi^2 = 0,719$, nicht signifikant; 50 cm: $\chi^2 = 0,040$, nicht signifikant).

3.) „Aromastoffe“

Die Tiere zeigten weder gegenüber 2-Methoxy-3-Isobutylpyrazin (A) noch 2-Isopropyl-3-Methoxy-pyrazin (B) eine Präferenz im Vergleich zum Leitungswasser, ihr Wahlverhalten war zufällig (χ^2 -Test, einseitig, 2-Methoxy-3-Isobutylpyrazin (A): $\chi^2 = 0,133$, nicht signifikant; 2-Isopropyl-3-Methoxy-pyrazin (B): $\chi^2 = 0,533$, nicht signifikant). Es gab dabei keine Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen (χ^2 -Test nach Pearson, 2-Methoxy-3-Isobutylpyrazin (A): $\chi^2 = 0,536$, nicht signifikant; 2-Isopropyl-3-Methoxy-pyrazin (B): $\chi^2 = 1,510$, nicht signifikant, vgl. Tab. 19, Abb. 62).

Tab. 19: Überblick über die durchgeführten Verhaltensversuche. Die mit einem Sternchen (*) gekennzeichneten Werte zeigen auf dem Niveau von $p < 0,05$ statistisch signifikante Ergebnisse an.

Experiment	Tiere	n	Entscheidung pro : kontra Karotte	% pro Karotte	χ^2	asymptotische χ^2 - Wahrscheinlichkeit für $p = 0,05$ (einseitiger Test)
„Karottenwasser“ 100%iges Karottenwasser filtriertes Wasser 50%iges Karottenwasser	naiv	31	21:10	68	3,903	0,024*
	erfahren	46	36:10	78	14,969	0,000*
	erfahren	30	20:10	67	3,333	0,034*
	erfahren	31	13:18	58	0,806	0,185
„Exudat-Gradient“ 30 cm 50 cm	erfahren	30	23:7	77	8,533	0,002*
	erfahren	31	19:12	61	1,581	0,105
„Aromastoffe“ 2-Methoxy-3-Isobutylpyrazin 2-Isopropyl-3-Methoxypyrazin	erfahren	30	16:14	53	0,133	0,715
	erfahren	30	17:13	57	0,533	0,465

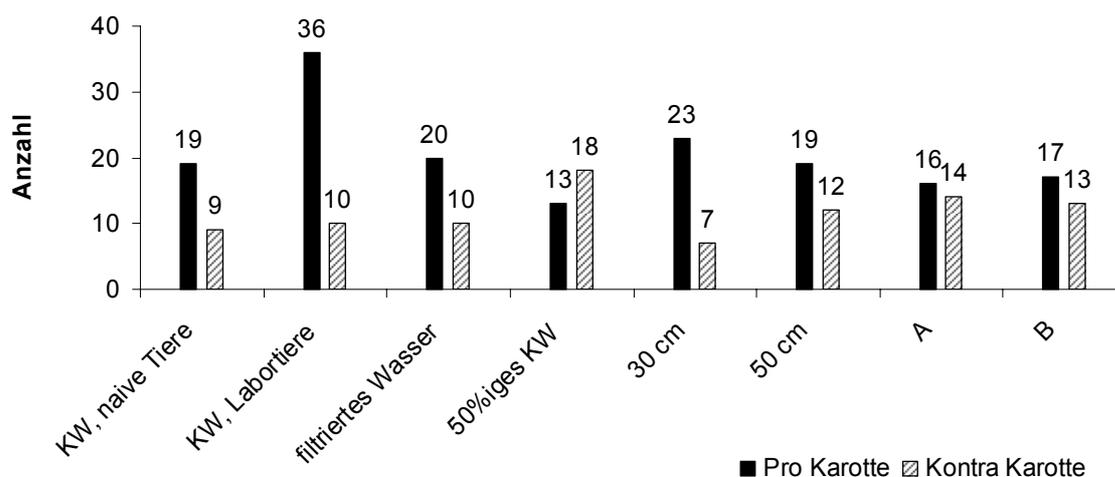


Abb. 62: Wahlverhalten der Graumulle in den durchgeführten „Kairomon-Versuchen“. KW = Karottenwasser. A = 2-Methoxy-3-Isobutylpyrazin, B = 2-Methoxy-3-Isopropylpyrazin.

2.4. Diskussion

In dieser Studie wurden zwei verschiedene Arten und ihre Hybride involviert. Die Ergebnisse dieser Versuche, die mit diesen drei Gruppen erreicht wurden, wurden zusammengefasst, um die Stichprobenzahl zu erhöhen und die Aussagen festigen zu können. Dieses Vorgehen ist aus vielerlei Hinsicht gerechtfertigt: beide Schwesterarten wurden auf Grundlage von genetischen und geographischen Daten beschrieben. Morphologisch, verhaltensbiologisch und ökologisch sind sie nicht zu unterscheiden und wurden bis vor einigen Jahren als zu einer einzelnen Art zugehörig beschrieben (BURDA et al. 1999b). Aufgrund der identischen Ökologie, vor allem in der Nahrungssuche und der Nahrungswahl und dem Teilen derselben Herausforderungen und Probleme des subterranean Lebens, gibt es keinen Grund, anzunehmen, dass es artspezifische Unterschiede in der Motivation oder den sensorischen Fähigkeiten geben sollte. Die Absicht dieser Studie war, herauszufinden, ob Mulle im Allgemeinen in der Lage sind, Kairomone zu detektieren und nicht, ob eine Art dazu besser in der Lage ist als die andere.

Karotten als Testwurzeln und Gartentorf als Testsubstrat wurde aus verschiedenen Gründen gewählt: Karotten sind ganzjährig in einer vergleichbaren Qualität erhältlich, die Labortiere sind an Karotten gewöhnt, so dass Verhaltensäußerungen, die mit Xenophobie oder auch Neugier in Zusammenhang stehen, ausgeschlossen werden können. Torf ist ein reines, sauberes und sehr homogenes Substrat, an das die Tiere gewöhnt sind, da ihre Käfige damit ausgestreut sind.

1.) „Karottenwasser“

Das Experiment „Karottenwasser“ zeigte, dass Kairomone der Karotte wasserlöslich sind, da sie in die Wasserphase übergehen, und eine maximale Größe von 0,6 μm aufweisen. Auch für Menschen hatte das Karottenwasser noch nach der Membran-Filterung den starken würzig-süßlichen Eigengeruch der Karotte. Das Karottenwasser erlaubte eine sehr homogene Behandlung des Substrates. Dieses war gleichmäßig mit dem Karottenwasser vermischt worden, so dass keine horizontalen oder vertikalen Konzentrationsunterschiede vorlagen. Da der Torf unmittelbar vor der Versuchsdurchführung angefeuchtet wurde, sollte die positive Antwort aufgrund von Kairomon-Molekülen, d. h. auf Wurzelexudate per se und nicht aufgrund von geruchsaktiven Substanzen, die eventuell von Boden-Mikroorganismen in der Erde wachsender Pflanzen produziert werden, ausgelöst worden sein. Auch kann mit diesem Versuchsansatz das Vorhandensein von feinsten Wurzelhärchen ausgeschlossen werden. Gefiltertes Karottenwasser kann letztendlich wesentlich ein-

facher chemisch-analytisch untersucht werden als ein komplexes Boden-Exudat-Gemisch. Zudem könnte dieser erste Versuchsansatz in Zukunft als Bioassay dienen, um mit Hilfe verschiedener Fraktionen des Karottenwassers auf potentielle Exudate zu testen. Bei sam-bischen Graumullen hängt die Attraktivität dieser Kairomone, die als Wurzelexudate von Karotten in das Wasser abgegeben werden, nicht mit einer Gewöhnung an diese Wurzel zusammen. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass entweder die Exudate von Futterpflanzen chemisch ähnlich sind und es ein gemeinsames „Wurzelkairomon“ gibt oder dass der „Geruch der Karotte“ ein höchstattraktives Kairomon oder Bukett von Kairomonen ist, das jeden Wurzelfresser, unabhängig von vorheriger Vertrautheit mit der Karotte, anspricht.

2.) „Exudat-Gradient“

Das Experiment „Exudat-Gradient“ simuliert eine natürliche Situation dadurch, dass es den Aufbau eines natürlichen Gradienten in der Horizontalebene erlaubt. Der absolute Wert des Ergebnisses („Eine Karotte, die für einen Zeitraum von einer Woche in Torf gepflanzt wurde, produziert eine detektierbare Konzentration über eine Distanz von 30 cm.“) ist trotzdem nicht auf das Freiland übertragbar, da verschiedene Pflanzen in verschiedenen Bodentypen verschiedener Dichte und Feuchte Wurzelexudate in unterschiedlichen Mengen produzieren und die Diffusionsverhältnisse und daher auch ihre Reichweite sehr unterschiedlich sind. Dieses Experiment zeigt, dass grundsätzlich eine Pflanze in der Lage ist, eine solche wahrnehmbare Konzentration über die beachtliche Entfernung von 30 cm innerhalb nur sehr kurzer Zeit zu produzieren. Ebenso kann das Ergebnis, dass die Pflanze innerhalb von einer Woche keine ausreichende Kairomon-Konzentration über eine Entfernung von 50 cm erzeugen konnte, nur innerhalb der experimentellen Bedingungen gelten. Dennoch kann dies als erster Hinweis dafür gewertet werden, dass subterrane Nager – obwohl ihr visueller Sinn stark limitiert ist – nicht „blind“ und rein zufällig graben, sondern ihre Nahrung über gewissen Entfernungen geruchlich wahrnehmen können. Schon die Fähigkeit, eine Pflanze auf 30 cm Entfernung zu erkennen, kann dabei entscheiden, ob sie gefunden oder verfehlt wird. Der Versuchsansatz kann dabei allerdings keine Aussage darüber treffen, ob die Tiere einem Exudat-Gradienten folgen können. Die Tatsache, dass nicht eindeutig zwischen dem 50%igem Karottenwasser und Leitungswasser unterschieden werden konnte, spricht eher für die Tatsache, dass dies nicht der Fall ist. Ein möglicher Versuch, der erkennen lässt, ob einem Gradienten gefolgt werden kann, müsste in größeren Freigehegen stattfinden, in die Karotten gepflanzt werden.

Freilandbeobachtungen deuten ebenfalls darauf hin, dass über gewissen Entfernungen eine Erkennung von Nahrungsquellen möglich ist. So beobachteten z. B. YEBOAH & DAKWA (2002) bei Zech-Graumullen (*C. zechi*) aus Ghana, dass die Tiere zielgerichtet mit hoher Präzision von einer Knolle zur nächsten gruben und folgerten daraus, dass bei Lokalisation und Erkennung von Nahrung eine Art der sensorischen Wahrnehmung eine Rolle spielen muss. Andere Studien (JARVIS & SALE 1971, HETH 1989, BRETT 1991, JARVIS et al. 1998, SPINKS et al. 1999) zeigten, dass von subterranean Nagern wie Blindmäusen oder *C. damarensis* bei der Nahrungssuche gerade verlaufende Gänge angelegt werden, bis sie auf eine geeignete Nahrungsquelle (Anhäufung von Geophyten, ein Süßkartoffelfeld o. ä.) stoßen. Erst dann wird die Suchstrategie geändert, und es werden Seitentunnel gegraben und das Gangsystem vernetzt, da erwartungsgemäß eine Knolle nie allein wächst. Ein mehrmaliges Absuchen eines Ortes wird dadurch vermieden (HETH 1989, JARVIS et al. 1998).

3.) „Aromastoffe“

Im dritten Versuchsteil wurden zwei geruchsaktive Aromastoffe getestet, die in der Lebensmittelindustrie (Hammerschmidt, Symrise GmbH & Co., Holzminden, persönliche Mitteilung) als die geruchaktivsten Aromakomponenten der Karotte gelten und einen äußerst starken erdig-herben Eigengeruch haben. In der Karotte hat man mehr als 100 flüchtige Aromastoffe nachweisen können, ihr erdiges, wurzelartiges Aroma wird den 2-Methoxy-3-Alkyl-Pyrazinen zugeschrieben (HERMANN 1995), zu denen auch die beiden getesteten Aromastoffe gehören. Es handelt sich dabei um 2-Methoxy-3-Isobutylpyrazin (oder auch Vertinisobutytrat, dessen Geschmack von Symrise mit Erbse, Bohne, Paprika grün, krautig umschrieben wird, = Aromastoff A) und 2-Methoxy-3-Isopropylpyrazin (oder auch Vertinpropionat, dessen Geschmack von Symrise mit Erbse, Bohne, Erdnuss, grün, krautig umschrieben wird, = Aromastoff B). Die Konzentration von Aromastoff B liegt laut Literatur (LUND 1994) bei 0,32 µg/kg in geraspelten frischen Karotten und bei 0,176 µg/kg in getrockneten Karotten. Der Wahrnehmungsschwellenwert beider Aromastoffe in Wasser liegt beim Menschen bei 0,002 µg/kg (SEIFERT et al. 1970). Erste Pilotversuche mit einer Konzentration von 0,5 µg/kg führten zu keinen Ergebnissen. Das für den Menschen sehr stark und fast unerträglich nach Karotte riechende Wasser schreckte die Mulle ab, die im T-Labyrinth zwar noch bis zum Torf liefen, aber dann, nachdem sie kurz mit der Schnauze in den Torf gestupst hatten, ungewöhnlich schnell wieder in die Startbox flüchteten, in der sie dann verblieben. Daher wurde die Konzentration stark erniedrigt auf

die hier getesteten 0,1 µg/kg. Die Tiere zeigten weder bei Aromastoff A noch bei Aromastoff B eine Präferenz im Vergleich zu Leitungswasser. Die Ursache könnte zum einen darin liegen, dass Mikroorganismen, die im Wurzelbereich in Symbiose mit der Karotte leben, Exudate in ihrem Geruch verändern und somit die Tiere diese ohne den Einfluss von Mikroorganismen nicht erkennen. Viel wahrscheinlicher ist, dass ein anderer der vielen flüchtigen Bestandteile der Karotte oder gar eine bestimmte Duftkomposition aus verschiedenen Aroma- bzw. Geruchsstoffen von den Tieren als attraktiv empfunden wird, für die Fähigkeit der Mulle verantwortlich ist, das Karottenwasser (Versuchsteil 1) oder die Karotte auf eine gewisse Entfernung (Versuchsteil 2) wahrzunehmen. Nicht nur die Tatsache, dass selbst naive Wildfänge auf Karottenexudate reagieren (s. o.), sondern auch die Tatsache, dass die beiden wichtigste Hauptaromakomponenten nicht als Kairomone wirken, sollten dahingehend interpretiert werden, dass die Kairomone nicht karotten-, sondern wurzelspezifisch sind.

Eine chemisch-analytische Untersuchung ohne Zielsubstanz bei mehr als 100 flüchtigen Aromastoffen und einer unbekanntem Anzahl sonstiger in Frage kommender potentieller Kairomone ist sehr aufwendig. Im folgenden Kapitel wird daher auf einige Pilotstudien eingegangen, die diese Suche nach dem Stoff oder den Stoffen, die den Tieren eine Orientierung zu den Karotten ermöglichen, thematisieren.

3. Chemisch-analytische Pilotstudien an Karotte und Karottenwasser mittels GC-MS

Das Aroma der Karotte (*Daucus carota*, Apiaceae) wird von verschiedenen Faktoren bestimmt. Es besteht aus geschmackgebenden, nicht-flüchtigen Stoffen wie Zuckern, Säuren und aus geruchgebenden flüchtigen Substanzen (mehr als 100, vgl. HERRMANN 1995, HABEGGER et al. 1996, HABEGGER & SCHNITZLER 2000). Letztere gehören vorwiegend zur Stoffklasse der Terpene (BUTTERY et al. 1968, HEATHERBELL et al. 1971, HERRMANN 1995, ALA-SALVAR et al. 1999, KJELDSEN et al. 2003) und haben leicht-, mittel- bis schwerflüchtigen Charakter. Zu ihnen zählen Terpene (wie z. B. Terpinolen, gamma-Terpinen, Limonen, Caryophyllen, beta- und gamma-Bisabolen, alpha- und beta-Pinen, Camphen, Myrcen, alpha-Terpinen, Sesquiterpene) neben einer Reihe von Aldehyden (HERRMANN 1995). In besonders hohen Konzentrationen mit über 1 mg/kg findet man Myrcen, Terpinolen, Caryophyllen und gamma-Bisabolen (HERRMANN 1995). Die Apiaceae sind unter anderem dadurch charakterisiert, dass sie in allen Pflanzenteilen ein gut entwickeltes Exkretsystem für Ölablagerungen haben, in dem sich lipophile Terpene befinden (HABEGGER & SCHNITZLER 1997). Über die Exudate der Karotte dagegen ist nichts bekannt.

Exudate sind wasserlösliche Exkrete der Wurzeln, die eine vielfältige Zusammensetzung aufweisen und vor allem aus Zuckern, Aminosäuren, organischen Säuren, Hormonen, Enzymen, Vitaminen, Phenolen und Wuchsstoffen bestehen (LYNCH & WHIPSS 1990, HELDT 2003). Außerdem fand man Flavonoide, die u. a. Einfluss auf das Pilzwachstum haben (POULIN et al. 1993), Sesquiterpenoide (NAGAOKA et al. 2001) und verschiedene Aldehyde und Alkohole (GISI 1997), die z. B. für die Anlockung von Zoosporen einiger Wurzelpilze verantwortlich sind. Die Exudate sind u. a. verfügbare Nährstoffe für Mikroorganismen und werden als Hauptgründe dafür angesehen, dass in der Rhizosphäre eine erhöhte mikrobielle Aktivität auftritt (LYNCH 1990). Mit zunehmendem Abstand von der Wurzeloberfläche nimmt die Exudatkonzentration exponentiell ab (GISI 1997).

Aus den Bestandteilen der Karotte wurden für diese Pilotstudie einige flüchtige Stoffe als Zielsubstanzen herausgesucht und es wurde untersucht, ob diese in den Karottenexudaten nachzuweisen sind. Dazu wurden zunächst Kalibrationsgeraden der als Zielsubstanzen gewählten Terpene und Aldehyde (der im Handel erhältlichen Substanzen Citral, alpha-Pinen, Limonen, gamma-Terpinen, Octanal), der inneren Standards (Undecanal und 4-Fluorbenzaldehyd, die in der Natur nicht vorkommen) und der beiden oben getesteten Pyrazine (2-Methoxy-3-Isobutylpyrazin und 2-Methoxy-3-Isopropylpyrazin) erstellt. Die Nachweisgrenzen lagen zwischen 16 und 58 pg/ μ l. Als Lösungsmittel diente

Hexan. Das Vermessen der Realprobe (Ausschütteln des Karottenwassers mit Hexan, Einspritzen der organischen Phase in die GC-MS) zeigte kein Ergebnis, die Zielsubstanzen konnten nicht nachgewiesen werden. Daraufhin wurde die Karotte selbst auf die Zielsubstanzen hin untersucht, um zu überprüfen, ob die GC-MS-Methode prinzipiell für einen Nachweis von Terpenen und Aldehyden geeignet ist: zum einen wurde eine Soxhlet-Extraktion (Soxtherm 2000, Gerhardt) der Möhre mit Hexan durchgeführt (warme Extraktion), zum anderen wurden Karotten püriert, verdünnt, mit Hexan ausgerührt (kalte Extraktion), zentrifugiert und der Überstand vermessen. Bei beiden Extraktionsmethoden konnte auch hier (mit Ausnahme eines alpha-Pinen-Peaks bei der Soxhlet-Extraktion) keine der Zielsubstanzen nachgewiesen werden. Bei der Kaltextraktion lagen die Peaks allerdings sehr viel deutlicher voneinander getrennt vor.

Da sämtliche Realproben subjektiv (für das menschliche Geruchsorgan) stark nach Karotte rochen und trotzdem die Zielsubstanzen objektiv nicht nachgewiesen werden konnten, scheint die gewählte Methode entweder a) nicht fein genug zu sein, um die Zielsubstanzen in Karotte und Karottenwasser zu detektieren oder b) sind die gewählten Zielsubstanzen nicht für den Geruch verantwortlich. Außerdem könnten die geruchgebenden Substanzen in den Wurzelexudaten von höherer Polarität als die verwendeten Zielsubstanzen sein und beim Ausschütteln in der wässrigen Phase verblieben sein. Man kann somit bisher nicht ausschließen, dass in den Wurzelexudaten die Zielsubstanzen enthalten sind; somit kommen sie weiterhin als potentielle Orientierungsgeber für die Graumulle in Frage. Für weitere Analysen müssten vor allem weitaus schonendere Extraktions- und Aufkonzentrierungsmethoden gewählt werden wie z. B. Purge&Trap- oder Headspace-Techniken, deren Vorteil darin liegt, dass kein Lösungsmittel zwischengeschaltet werden muss. So könnten die Exudate auch in einzelne Fraktionen aufgeteilt und diese in den T-Labyrinthen in einem Bioassay getestet werden. Leider scheiterte die Weiterverfolgung dieses Themas an mangelnder Finanzierung.

C. ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurde die Sinnesökologie afrikanischer Sandgräber (Bathyergidae) in Hinsicht auf zwei für das subterrane Leben entscheidende Sinne bearbeitet. Teil A stellte umfassend den Gehörsinn auf Grundlage verschiedener morphologischer Methoden dar und charakterisierte die akustische Umwelt; Teil B untersuchte am Beispiel der Nahrungssuche den Geruchssinn auf Grundlage von Verhaltensversuchen und gab erste Ansätze zu chemisch-analytischen Untersuchungsmöglichkeiten der Wurzelexudate, die in diesem Zusammenhang als Kairomone wirken.

Es wurden insgesamt 14 der 21 beschriebenen Arten von Sandgräbern in diese Arbeit einbezogen: *Bathyergus suillus*, *Georchus capensis*, *Heliophobius argenteocinereus*, *Heterocephalus glaber* und 10 Arten der Gattung *Cryptomys*.

Die **Morphologie des Gehörorgans** wies bei den Sandgräbern sowohl im Mittelohr als auch im Innenohrbereich viele gemeinsame Merkmale mit anderen subterranean Nagetieren auf (vgl. BURDA et al. 1988c, 1990a, 1992, MASON 2001). Dazu gehörten z. B. im Mittelohr ein Malleus-Incus-Komplex, bei dem Malleus und Incus zu einer Einheit verschmolzen sind, ein nicht vorhandenes bzw. stark reduziertes Goniale, ein rundes Trommelfell, eine fehlende Pars flaccida, eine vergrößerte stapediale Fußplatte, eine Tendenz zu einem vergrößerten Incus-Hebelarm und verkleinerten Malleus-Hebelarm und die parallele Position von Manubrium und Crus longum. Einige dieser Merkmale wie das reduzierte Goniale oder die parallele Lage von Crus longum und Manubrium, die den frei schwingenden Mittelohrtyp ausmachen, wurden auch bei einigen epigäischen Arten (z. B. beim Meerschweinchen, MASON 2001) festgestellt. Diese sind allerdings ebenfalls sensitiv gegenüber niedrigeren Frequenzen, so dass diese Merkmale als Anpassungen des Mittelohrs an die Wahrnehmung niedriger Frequenzen gewertet werden können.

Der turmförmige, schlanke Bau der Cochlea ist ein weiteres typisches Merkmal subterranean Nagetiere (vgl. BURDA et al. 1988a, BEGALL & BURDA eingereicht). Weiterhin weist der apikale Bereich des Corti-Organ, in dem niedrige Frequenzen abgebildet werden, höhere Haarzellichten auf.

Diese Merkmale können durchgehend als Spezialisierungen auf die besondere **akustische Umwelt** der Gangsysteme interpretiert werden, in der im Vergleich zum epigäischen Habitat niedrige Frequenzen effektiver übertragen werden. Bisher waren nur die akustischen Eigenschaften der Gangsysteme von *Spalax* bekannt. Hier konnten die Ergebnisse anhand der Untersuchung der Akustik von Gangsystemen der Graumulle bestätigt werden. Der

bereits im Jahr 1966 von QUILLIAM postulierte Stethoskopeffekt konnte erstmals experimentell nachgewiesen werden. In den unterirdischen Gangsystemen wurde der Schalldruck von Frequenzen zwischen 200 und 800 Hz nicht nur am besten übertragen, sondern über kurze Distanzen sogar verstärkt.

Das Potential morphologischer Merkmale des Mittelohrs für die Art-Diagnose der ansonsten morphologisch schwer zu unterscheidenden Sandgräber wurde aufgezeigt. Die Unterschiede in der Form des Malleus-Incus-Komplexes auf Basis der geometrischen Morphometrie zeigten einige interessante Gemeinsamkeiten mit der Phylogenie der Sandgräber.

Die wichtige Rolle des **Geruchssinns** im Kontext der **Nahrungssuche** konnte bestätigt und ausgeweitet werden. Die hier durchgeführten Labor-Verhaltensversuche unterstreichen die Rolle von Wurzel-Exudaten als Orientierungsgeber unter der Erde, die somit als Kairomone wirken. Sie konnten als wasserlöslich mit einer Molekülgröße kleiner als 0,6 µm charakterisiert werden. Außerdem wurde gezeigt, dass (Ansell- und Kafue-) Graumulle in der Lage sind, Wurzeln lebender Pflanzen bis auf eine Entfernung von mindestens 30 cm zu lokalisieren. Die Graumulle sind somit sinnesökologisch an die unterirdische Nahrungssuche angepasst und stoßen nicht zufällig auf ihre Nahrung (vgl. HETH et al. 1986). Chemisch-analytische Pilotstudien gaben erste Hilfestellungen für die Suche nach der chemischen Natur der Wurzel-Kairomone: zukünftigen GC-MS-Analysen sollten schonende Extraktions- und Aufkonzentrierungsmethoden (z. B. Purge&Trap- oder Headspace-Techniken) vorgeschaltet werden, die Exudate in einzelne Fraktionen aufgeteilt und diese an den Tieren in T-Labyrinthen (als Bioassay) getestet werden.

D. LITERATURVERZEICHNIS

- ALASALVAR C., GRIGOR J. M., QUANTICK P. C. (1999) Method for the static headspace analysis of carrot volatiles. *Food Chemistry* 65: 391-397.
- ANSELL W. F. H. (1978) *The mammals of Zambia..* Chilanga: National Parks and Wildlife Service.
- ANSELL W. F. H., DOWSETT R. J. (1988) *Mammals of Malawi. An annotated checklist and atlas.* Cornwall: Trendrine Press.
- BALLAST L. (1984) Funktionelle und vergleichende Morphologie der Cochlea von Wildformen und Laborstämmen der Muridae. Dissertation, J.-W. Goethe-Universität Frankfurt am Main.
- BALLAST L., BRUNS V., ELTER G. (1983) Vergleichende Morphologie des Innenohrs von Säugtieren aus den Ordnungen Insectivora, Scandentia, Chiroptera und Rodentia. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 76: 267.
- BASS H. E., SUTHERLAND L. C., ZUCKERWAR A. J., BLACKSTOCK D. T., HESTER D. M. (1995) Atmospheric absorption of sound: further developments. *Journal of the Acoustical Society of America* 97: 680-683.
- BATEMAN J. A. (1959) Laboratory studies of the golden mole and the mole-rat. *African Wild Life* 13: 65-71.
- BEGALL S., BURDA H. (eingereicht) Acoustic communication and burrow acoustics are reflected in the ear morphology of the coruro (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae), a social fossorial rodent. *Journal of Morphology*.
- BEGALL S., BURDA H., SCHNEIDER B. (2004) Hearing in coruros (*Spalacopus cyanus*): special audiogram features of a subterranean rodent. *Journal of Comparative Physiology A* 190: 963-969.
- BÉKÉSY, G. VON (1960) *Experiments in hearing.* New York: Mac Graw-Hill.
- BÉKÉSY, G. VON (1974) Introduction. In: Keidel & Neff (Hrsg.) *Handbook of sensory physiology. Vol. V/1, Auditory system, anatomy physiology (ear).* Berlin: Springer, S. 1-8.
- BENNETT N. C. & FAULKES C. G. (2000) *African Mole Rats: Ecology and Eusociality.* Cambridge: Cambridge University Press.
- BENNETT N. C., JARVIS J. U. M., DAVIES K. C. (1988) Daily and seasonal temperatures in the burrows of African rodent moles. *South African Journal of Zoology* 23: 179-195.
- BEOLCHINI F., CORTI M. (2004) The taxonomy of the genus *Tachyoryctes*: a geometric morphometric approach. *Italian Journal of Zoology* 71: 356-42.

- BRETT R. A. (1991) The ecology of naked mole-rat colonies: burrowing, food and limiting factors. In: Sherman, Jarvis & Alexander (Hrsg.) *The biology of the naked mole-rat*. Princeton: Princeton University Press, S. 137-184.
- BRONCHTI G., HEIL P., SCHEICH H., WOLLBERG Z. (1989) Auditory pathway and auditory activation of primary visual targets in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*): I. 2-deoxyglucose study of subcortical centers. *Journal of Comparative Neurology* 284: 253-274.
- BRÜCKMANN G., BURDA H. (1997) Hearing in blind subterranean Zambian mole-rats (*Cryptomys* sp.): collective behavioural audiogram in a highly social rodent. *Journal of Comparative Physiology A* 181: 83-88.
- BRUNS V. (1985) Adaptations of the inner ear of mammals. In: Duncker & Fleischer (Hrsg.) *Vertebrate Morphology*. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, S. 653-356.
- BRUNS V., BALLAST L. (1984) Morphology and mechanics of the housemouse cochlea. *Acta Zoologica Fennica* 171: 129-131.
- BRUNS V., HOFER W., WELTZIEN P. (1983) Quantitative Feinstruktur-Analyse der Cochlea des Meerschweinchens. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 76: 272.
- BRUNS V., MÜLLER M., HOFER W., HETH G., NEVO E. (1988) Inner ear structure and electrophysiological audiograms of the subterranean mole rat, *Spalax ehrenbergi*. *Hearing research* 33: 1-10.
- BUFFENSTEIN R. (1996) Ecophysiological responses to a subterranean habitat: a bathyergid perspective. *Mammalia* 60: 591-605.
- BURDA H. (1978) Population der Haarzellen des Cortischen Organs der Spitzmäuse. *Zeitschrift für mikroskopisch-anatomische Forschung*, Leipzig 92: 514-528.
- BURDA H. (1979) Morphology of the middle and inner ear in some species of shrews (Insectivora, Soricidae). *Acta Scientiarum Naturalium Brno* 13:1-46.
- BURDA H. (1982) Relation of the spiral ligament form to the auditory function. In: Jakobi, Kuhl & Lotz (Hrsg.) *Cochlea-Forschung*. Martin Luther Universität. Halle-Wittenberg Wissenschaftliche Beiträge R 76, 49: 89-94.
- BURDA H. (1984) Guinea pig cochlear hair cell density: its relation to frequency discrimination. *Hearing Research* 14: 315-317.
- BURDA H. (1985) Qualitative assessment of postnatal maturation of the organ of Corti in two rat strains. *Hearing Research* 17: 201-208.
- BURDA H. (2001) Determinants of the distribution and radiation of African mole-rats (Bathyergidae, Rodentia): Ecology or geography?. In: Denys, Granjon & Poulet

- (Hrsg.) *African Small Mammals. Proceedings of the 8th International Symposium on African Small Mammals, Paris, July 1999*. Paris: IRD Éditions, S.263-277.
- BURDA H. (2003) Adaptations for subterranean life. In: Kleiman, Geist, Hutchins & McDade (Hrsg.) *Mammals I. Vol. 12 of Grzimek's Animal Life Encyclopedia*. Farmington Hills: Gale Group, S. 69-78.
- BURDA H., BEGALL S. (2002) Sinnesökologie subterraneaner Säugetiere. *Praxis der Naturwissenschaften – Biologie in der Schule* 51: 16-20.
- BURDA H., BRANIS M. (1988) Postnatal development of the organ of Corti in the wild house mouse, laboratory mouse, and their hybrid. *Hearing Research* 36: 97-106.
- BURDA H., VOLDRICH L. (1980) Correlations between hair cell density and auditory threshold in the white rat. *Hearing Research* 3: 91-93.
- BURDA H., VOLDRICH L. (1984) The mechanics of the organ of Corti in the mammalian ear. *Acta Zoologica Fennica* 171: 119-122.
- BURDA H., BALLAST L., BRUNS V. (1988a) Cochlea in Old World Mice and Rats (Muridae). *Journal of Morphology* 198: 269-285.
- BURDA H., BEGALL S., GRÜTJEN O., SCHARFF A., NEVO E., BEILES A., CERVENY J., PRUCHA K. (1999a) How to eat a carrot? Convergences in the feeding behavior of subterranean rodents. *Naturwissenschaften* 86: 325-327.
- BURDA H., BRUNS V., HICKMAN G. C. (1992) The ear in subterranean insectivora and rodentia in comparison with ground-dwelling representatives. I. Sound conducting system of the middle ear. *Journal of Morphology* 214: 46-61.
- BURDA H., BRUNS V., NEVO E. (1989) Middle ear and cochlear receptors in the subterranean mole-rat, *Spalax ehrenbergi*. *Hearing Research* 39: 225-230.
- BURDA H., BRUNS V., MÜLLER M. (1990a) Sensory adaptations in subterranean mammals. In: Nevo & Reig (Hrsg.) *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels*. New York: Wiley-Liss, S. 269-293.
- BURDA H., FIEDLER J., BRUNS V. (1988b) The receptor and neuron distribution in the cochlea of the bat, *Taphozous kachhensis*. *Hearing Research* 32: 131-136.
- BURDA H., MARHOLD S., WESTENBERGER T., WILTSCHKO R., WILTSCHKO W. (1990c) Magnetic compass orientation in the subterranean rodent *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae). *Experientia* 46: 528-530.
- BURDA H., MÜLLER M., BRUNS V. (1988c) The auditory system in subterranean mammals. In: Elsner & Barth (Hrsg.) *Sense organs – Interfaces between environment and behaviour*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag, S. 182.

- BURDA H., NEVO E., BRUNS V. (1990b) Adaptive radiation of ear structures in subterranean mole-rats of the *Spalax ehrenbergi* superspecies in Israel. *Zoologisches Jahrbuch Systematik* 117: 369-382.
- BURDA H., ZIMA J., SCHARFF A., MACHOLAN M., KAWALIKA M. (1999b) The karyotypes of *Cryptomys anselli* sp. nova and *Cryptomys kafuensis* sp. nova: new species of the common mole-rat from Zambia (Rodentia, Bathyergidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 64: 36-50.
- BUTTERY T. G., SEIFERT R. M., GUADAGNI D. G., BLACK D. R., LING L. C. (1968) Characterization of some volatile constituents of carrots. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 16: 1009-1015.
- CARDINI A., SLICE D. E. (2004) Mandibular shape in the genus *Marmota* (Rodentia, Scuridae): preliminary analysis using outlines. *Italian Journal of Zoology* 74: 17-25.
- CERNUDA-CERNUDA R., GARCÍA-FERNÁNDEZ J. M., GORDIJN M. C. M., BOVEE-GEURTS P. H. M., DEGRIP W J (2003) The eye of the african mole-rat *Cryptomys anselli*: to see or not to see? *European Journal of Neuroscience* 17: 709-720.
- CHIKUMA V. G., CHILESHE W. M. A., PUNGWA L. (1985) *Ressource atlas for Zambia*. London: George Philip & Sons.
- COCKERELL T. D. A., MILLER L. I., PRINTZ M. (1914) The auditory ossicles of American rodents. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 33: 347-364.
- COSKUN Y. (2004) Morphological and karyological characteristics of *Nannospalax ehrenbergi* (Nehring, 1898) (Rodentia: Spalacidae) from Hatay Province, Turkey. *Turkish Journal of Zoology* 28: 205-212.
- CREDNER S., BURDA H., LUDESCHER F. (1997) Acoustic communication underground: vocalization characteristics in subterranean social mole-rats (*Cryptomys* sp., Bathyergidae). *Journal of Comparative Physiology A* 180: 245-255
- DALLOS P. (1973) *The auditory periphery: biophysics and physiology*. New York: Academic Press.
- DICKE M., SABELIS M. W. (1988) Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? *Functional Ecology* 2: 131-139.
- DUSENBERRY D. B. (1992) *Sensory Ecology - How organisms acquire and respond to information*. New York: Freeman.
- EHRET G., FRANKENREITER M (1977) Quantitative analysis of cochlear structures in the house mouse in relation to mechanisms of acoustical information processing. *Journal of Comparative Physiology* 122: 65-85.

- FAULKES C. G., VERHEYEN E., VERHEYEN W., JARVIS J. U. M., BENNETT N. C. (2004) Phylogeographic patterns of speciation and genetic divergence in African mole-rats (Family Bathyergidae). *Molecular Ecology* 13: 613-629.
- FAY R. R. (1992) Structure and function of sound discrimination among vertebrates. In: Webster, Fay & Popper (Hrsg.) *The evolutionary biology of hearing*. New York: Springer, S. 229-259.
- FERNÁNDEZ C. (1952) Dimensions of the cochlea (guinea pig). *Journal of the Acoustical Society of America* 24: 519-523.
- FIEDLER J. (1983) Vergleichende Cochlea-Morphologie der Fledermausarten *Molossus ater*, *Taphozous nudiventris kachhensis* und *Megaderma lyra*. Dissertation, J.-W. Goethe-Universität Frankfurt am Main.
- FLEISCHER G. (1973) Studien am Skelett des Gehörorgans der Säugetiere, einschließlich des Menschen. *Säugetierkundliche Mitteilungen* 21: 131-239.
- FLEISCHER G. (1978) Evolutionary principles of the mammalian middle ear. *Advances in anatomy, embryology and cell biology* 55: 1-65.
- FRANCESCOLI G. (1999) A preliminary report on the acoustic communication in the Uruguyan *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae): basic sound types. *Bioacoustics* 10: 203-218.
- FREEMAN H. (1974) Computer processing of line drawing images. *Computer Survey* 41: 56-78.
- GISI U. (1997) *Bodenökologie*. 2. Auflage. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- GRAYBEAL A., ROSOWSKI J. J., KETTEN D. R., CROMPTON A. W. (1989) Inner ear structure in *Morganucodon*, an early Jurassic mammal. *Zoological Journal of the Linnean Society* 96: 107-117.
- GREENWOOD D. D. (1961) Critical bandwidth and the frequency coordinates of the basilar membrane. *Journal of the Acoustical Society of America* 33: 1344-1356.
- HABEGGER R., MÜLLER B., HANKE A., SCHNITZLER W. H. (1996): Geruchsgebende Inhaltsstoffe im ätherischen Öl von verschiedenen Möhrensornten. *Gartenbauwissenschaft* 61: 225-229.
- HABEGGER R., SCHNITZLER W. H. (1997) Die Verteilung von aromagebenden Inhaltsstoffen in der Möhre. *Die industrielle Obst- und Gemüseverwertung* 82: 39-42.
- HABEGGER R., SCHNITZLER W. H. (2000) Aroma compounds in the essential oil of carrots (*Daucus carota* L. ssp. sativus). 1. Leaves in comparison with roots. *Journal of Applied Botany* 74: 220-224.
- HEATHERBELL D. A., WROLSTAD R. E., LIBBEY L. M. (1971) Carrot volatiles. 1. Characterization and effects of canning and freeze drying. *Journal of Food Science* 36: 219-224.

- HEFFNER H. E., HEFFNER R. S. (1985) Hearing in two cricetid rodents: wood rat (*Neotoma floridana*) und grasshopper mouse (*Onychomys leucogaster*). *Journal of Comparative Psychology* 99: 275-288.
- HEFFNER H. E., HEFFNER R. S. (1990) Vestigial hearing in a fossorial mammal, the pocket gopher (*Geomys bursarius*). *Hearing Research* 46: 239-252.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E. (1992a) Hearing and sound localization in blind mole rats (*Spalax ehrenbergi*). *Hearing Research* 62: 206-216.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E. (1992b) Evolution of sound localization in mammals In: Webster, Fay & Popper (Hrsg.) *The evolutionary biology of hearing*. New York: Springer, S. 691-715.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E. (1993) Degenerate hearing and sound localization in naked mole rats (*Heterocephalus glaber*), with an overview of central auditory structures. *Journal of Comparative Neurology* 331: 418-433.
- HEFFNER R. S., MASTERTON B. (1980) Hearing in glires: domestic rabbit, cotton rat, feral house mouse, and kangaroo rat. *Journal of the Acoustical Society of America* 68: 1585-1599.
- HEFFNER R. S., HEFFNER H. E., CONTOS C., KEARNS K. (1994) Hearing in prairie dogs: transition between surface and subterranean rodents. *Hearing Research* 73: 185-189.
- HEFFNER H. E., HEFFNER R. S., MASTERTON B. (1971) Behavioral measurements of absolute and frequency-difference thresholds in guinea pig. *Journal of the Acoustical Society of America* 49: 1888-1895.
- HEFFNER R. S., KOAY G, HEFFNER H. E. (2001) Audiograms of five species of rodents: implications for the evolution of hearing and the perception of pitch. *Hearing Research* 157: 138-152.
- HELDT H.-W. (2003) *Pflanzenbiochemie*. 3. Auflage. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- HEMILÄ S., NUMMELA S., REUTER T. (1995) What middle ear parameters tell about impedance matching and high frequency hearing. *Hearing Research* 85: 31-44.
- HERRMANN K. (1995) Inhaltsstoffe der Möhren. *Die industrielle Obst- und Gemüseverwertung* 80: 266-274.
- HETH G. (1989) Burrow patterns of the mole rat, *Spalax ehrenbergi*, in two soil types (terra-rossa and rendzina) in Mount Carmel. *Israel Journal of Zoology* 217: 39-56.
- HETH G., FRANKENBERG E., NEVO E. (1986) Adaptive optimal sound for vocal communication in tunnels of a subterranean mammal (*Spalax ehrenbergi*). *Experientia* 42: 1287-1289.
- HETH G., FRANKENBERG E., NEVO E. (1988) "Courtship" call of subterranean mole rats (*Spalax ehrenbergi*): physical analysis. *Journal of Mammalogy* 69: 121-125

- HETH G., TODRANK J., BEGALL S., KOCH R., ZILGIGER Y., NEVO E., BRAUDE S. H., BURDA H. (2002) Odours underground: subterranean rodents may not forage "blindly". *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52: 53-58.
- HETH G., TODRANK J., NEVO E. (2000) Do *Spalax ehrenbergi* blind mole-rats use food odours in searching for and selecting food? *Ethology, Ecology & Evolution* 12: 75-82.
- HONEYCUTT R. L. , ALLARD M. W., EDWARDS S. V., SCHLITTER D. A. (1991) Systematics and evolution of the family Bathyergidae. In: Sherman, Jarvis & Alexander (Hrsg.) *The biology of the naked mole-rat*. Princeton: Princeton University Press, S. 46-65.
- HONEYCUTT R. L., EDWARDS S. V., NELSON K., NEVO E. (1987) Mitochondrial DNA variation and the phylogeny of African mole-rats (Rodentia: Bathyergidae). *Systematic Zoology* 36: 280-292.
- HUANG G. T., ROSOWSKI J. J., RAVICZ M. E., PEAKE W. T. (2002) Mammalian ear specializations in arid habitats: structural and functional evidence from sand cat (*Felis margarita*). *Journal of Comparative Physiology A* 188: 663-681.
- HÜTTENBRINK K. B. (1988) The mechanics of the middle-ear at static ear pressures: the role of the ossicular joints, the function of the middle-ear muscles and the behaviour of stapedial prostheses. *Acta Oto-Laryngologica Supplement* 451: 3-35.
- HUNT R. M., KORTH W. W. (1980) The auditory region of Dermoptera: morphology and function relative to other living mammals *Journal of Morphology* 164: 167-211.
- INGRAM C. M., BURDA H., HONEYCUTT R. L. (2004) Molecular phylogenetics and taxonomy of the African mole-rats, Genus *Cryptomys* and the new genus *Coetomys* Gray, 1864. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 997-1014.
- ISLEY T. E., GYSEL L. W. (1975) Sound-source localization by the red fox. *Journal of Mammalogy* 56: 397-404.
- IWATA H., UKAI Y. (2002) SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation in biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity* 93: 384-385.
- JACKSON S. P. (1961) *Climatological Atlas of Africa*. Nairobi: CCTA/CSA.
- JARVIS J. U. M., SALE J. B. (1971) Burrowing and burrow patterns of East African mole-rats, *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. *Journal of Zoology, London* 163: 451-479.
- JARVIS J. U. M., BENNETT N. C., SPINKS A. C. (1998) Food availability and foraging by wild colonies of Damaraland mole-rats (*Cryptomys damarensis*): implications for sociality. *Oecologia* 113: 290-298.
- JUSTO E. .R, DE SANTIS L. J., KIN M. S. (2003) *Ctenomys talarum*. *Mammalian Species* 730: 1-5.

- KAWABATA I., NOMURA Y. (1978) Extra internal hair cells. A scanning electron microscopic study. *Acta Otolaryngologica* 85: 342-348.
- KAWALIKA M. (2004) Rodents of Ndola (Copperbelt Province, Zambia). Dissertation, Fachbereich Biologie und Geographie, Universität Duisburg-Essen.
- KJELDSEN F., CHRISTENSEN L. P., EDELENBOS M. (2003) Changes in volatile compounds of carrots (*Daucus carota* L.) during refrigerated and frozen storage. *Journal of Agricultural and Food chemistry* 51: 5400-5407.
- KNOTKOVA E., SUMBERA R., SEDLACEK F. (2005) Vocalization and behavioral hearing range in silvery mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). *9th International Mammalogical Congress (IMC9)*, Sapporo (Japan), 31.7.-5.7.2005. Abstract S. 222 .
- KOAY G., HEFFNER R. S., HEFFNER H. E. (1998) Hearing in a megachiropteran fruit bat (*Rousettus aegyptiacus*). *Journal of Comparative Psychology* 112: 371-382.
- KÖSSL M., FRANK G., BURDA H., MÜLLER M. (1996) Acoustic distortion products from the cochlea of the blind African mole rat, *Cryptomys spec.* *Journal of Comparative Physiology A* 178: 427-434.
- KUHL F. P., GIARDINA C. R. (1982) Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing* 18: 236-258.
- LANGE S., STALLEICKEN J. (2001) Ökologie des Hörsinns ausgewählter heimischer Säugetiere. Diplomarbeit, Fachbereich Bio- und Geowissenschaften, Landschaftsarchitektur, Universität Essen.
- LANGE S., BURDA H., WEGNER R. E., DAMMANN P., KAWALIKA M. (eingereicht) Living in a stethoscope: Burrow-acoustics promotes auditory specializations in subterranean rodents. *Naturwissenschaften*.
- LANGE S., STALLEICKEN J., BURDA H. (2004) Functional morphology of the ear in fossorial rodents, *Microtus arvalis* and *Arvicola terrestris*. *Journal of Morphology* 262: 770-779.
- LAUBE B., MÜLLER M., BURDA H., DANNHOF B., BRUNS V. (1990) Zur Hörbiologie des Graumulls *Cryptomys hottentotus*. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 83: 415.
- LAVOCAT R., PARENT J. P. (1985) Phylogenetic analysis of middle ear features in fossil and living rodents. *NATO ASI Series A, Life Sciences* 92: 333-354.
- LAY D. M. (1972) The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of gerbilline rodents. *Journal of Morphology* 138: 41-120.
- LEONHARDT H., TILLMANN B., TÖNDURY G., ZILLES K. (Hrsg.) (1987) *Rauber/Kopsch – Anatomie des Menschen, Band III Nervensystem, Sinnesorgane*. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.

- LENOIR M., PUEL J.-L., PUJOL R. (1987) Stereocilia and tectorial membrane development in the rat cochlea. A SEM study. *Anatomy and Embryology* 175:477-487.
- LIBERMANN M. CH. (1982) The cochlear frequency map for the cat. Labelling auditory-nerve fibers of known characteristic frequency. *Journal of the Acoustical Society of America* 72: 1441-1449.
- LINDENLAUB T., BURDA H. (1993) Morphometry of the vestibular organ in neonate and adult African mole-rats *Cryptomys* species. *Anatomy & Embryology*. 188:159-162.
- LOMBARD R. E., HETHERINGTON T. E. (1993) Structural basis of hearing and sound transmission. In: Hanken & Hall (Hrsg.) *The skull*. Chicago: University of Chicago Press, S. 241-302.
- LOVEGROVE B. G. (1989) The cost of burrowing by the social mole-rats (Bathyergidae) *Cryptomys damarensis* and *Heterocephalus glaber*: The role of soil moisture. *Physiological Zoology* 62: 449-469.
- LOVEGROVE B. G., PAPENFUS M. E. (1995) Circadian activity rhythms in the solitary cape mole-rat (*Georychus capensis*, Bathyergidae) with some evidence of splitting. *Physiology & Behavior* 58: 679-685.
- LUND E. D. (1994) Determination of 2-methoxy-3 alkylpyrazines in carrot products by gas chromatography/nitrogen-phosphorous detection. *Journal of AOAC International* 77: 416-420.
- LYNCH J. M. (1990) *The Rhizosphere*. New York: Wiley.
- LYNCH J. M., WHIPPS J. M. (1990) Substrate flow in the rhizosphere. *Plant and Soil* 129: 1-10.
- MAIER W., SCHRENK F. (1987) The hystricomorphy of the Bathyergidae, as determined from ontogenetic evidence. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 52: 156-164.
- MASON M. J. (2001) Middle ear structures in fossorial mammals: a comparison with non-fossorial species. *Journal of Zoology* 255: 467-486.
- MASON M. J. (2003) Morphology of the middle ear of golden moles (Chrysochloridae). *Journal of Zoology, London* 260: 391-403.
- MASON M. J. (2004) Functional morphology of the middle ear in *Chlorotalpa* golden moles (Mammalia, Chrysochloridae): predictions from three models. *Journal of Morphology* 261: 162-174.
- MASTERTON B., HEFFNER H., RAVIZZA R. (1969) The evolution of human hearing. *The Journal of the Acoustical Society of America* 45: 966-985.
- MÜLLER M., BURDA H. (1989) Restricted hearing range in a subterranean rodent, *Cryptomys hottentotus*. *Naturwissenschaften* 76: 134-135.

- MÜLLER M., LAUBE B., BURDA H., BRUNS V. (1992) Structure and function of the cochlea in the African mole rat (*Cryptomys hottentotus*): evidence for a low frequency acoustic fovea. *Journal of Comparative Physiology* 171: 469-476.
- MØLLER A. R. (1974) Function of the middle ear. In: Keidel & Neff. (Hrsg) *Handbook of sensory physiology. Auditory system. Anatomy physiology (ear)*. New York: Springer, S. 491-517.
- NAGAOKA T., GOTO K., WATANABE A., SAKATA Y., YOSHIHARA T. (2001) Sesquiterpenoids in root exudates of *Solanum aethiopicum*. *Zeitschrift für Naturforschung* 56: 707-713.
- NEDBAL M. A., ALLARD M. W., HONEYCUTT R. L. (1994) Molecular systematics of hystricognath rodents: evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 3: 206-220.
- NEMEC P., BURDA H., PEICHL L. (2004) Subcortical visual system of the African mole-rat *Cryptomys anselli*: to see or not to see? *European Journal of Neuroscience* 20:757-768.
- NEVO E. (1979) Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 269-308.
- NEVO E. (1991) Evolutionary theory and processes of active speciation and adaptive radiation in subterranean mole rats, *Spalax ehrenbergi* superspecies in Israel. *Evolutionary Biology* 25: 1-125.
- NEVO E. (1999) *Mosaic evolution of subterranean mammals. Regression, progression and global convergence*. Oxford: Oxford University Press.
- NEVO E., HETH G., BEILES A., FRANKENBERGER E. (1987) Geographical dialects in blind mole-rats: role of vocal communication in active speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 84: 3312-3315.
- NUMMELA S. (1995) Scaling of the mammalian middle ear. *Hearing Research* 85: 18-30.
- OELSCHLÄGER H. H. A., NAKAMURA M., HERZOG M., BURDA H. (2000) Visual system labeled by c-Fos immunohistochemistry after light exposure in the "blind" subterranean Zambian mole-rat (*Cryptomys anselli*). *Brain, Behavior and Evolution* 55:209-220.
- PASTERKAMP H., KRAMAN S. S., WODICKA G. R. (1997) Respiratory sounds. Advances beyond the stethoscope. *American Journal of Respiratory and Critical Care Medicine* 156: 974-987.
- PEICHL L., NEMEC P., BURDA H. (2004) Unusual cone and rod properties in subterranean African mole-rats (Rodentia, Bathyergidae). *European Journal of Neuroscience* 19: 1545-1558.
- PEPPER J. W., BRAUDE S. H., LACEY E. A. SHERMAN P. W. (1991) Vocalizations of the naked mole-rat. In: Sherman, Jarvis & Alexander (Hrsg.) *The Biology of the Naked Mole-Rat*. Princeton: Princeton University Press, S. 241-274.

- PETERSON E. A., LEVISON M., LOVETT S., FENG A., DUNN S. H. (1974) The relation between middle ear morphology and peripheral auditory function in rodents, I. Sciuridae. *The Journal of Auditory Research* 14: 227-242.
- PLASSMANN W., BRÄNDLE K. (1992) A functional model of the auditory system in mammals and its evolutionary principles. In: Webster, Fay & Popper Hrsg.) *The evolutionary biology of hearing*. New York: Springer, S. 637-653.
- POULIN M. J., BEL-RHLID R., PICHÉ Y., CHENEVERT R. (1993) Flavonoids released by carrot (*Daucus carota*) seedlings stimulate hyphal development of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in the presence of optimal CO₂ enrichment. *Journal of Chemical Ecology* 19: 2317-2327.
- PYE A. (1977) The structure of the cochlea in some myomorph and caviomorph rodents. *Journal of Zoology, London* 182:309-321.
- PYE A., HINCHCLIFFE R. (1978) Comparative anatomy of the ear. In: Hinchcliffe & Harrison (Hrsg.) *Scientific foundations of otolaryngology*. London: Heinemann, S. 184-202.
- QUILLIAM T. A. (1966) The mole's sensory apparatus. *Journal of Zoology, London* 149: 76-88.
- RADO R., HIMMELFARB M., ARENSBURG B., TERKEL J., WOLLBERG Z. (1989) Are seismic communication signals transmitted by bone conduction in the blind mole-rat? *Hearing Research* 41: 23-30.
- RAPHAEL Y., LENOIR M., WROBLEWSKI R., PUJOL R. (1991) The sensory epithelium and its innervation in the mole rat cochlea. *The journal of Comparative Neurology* 314: 367-382.
- REICHMAN O. J., SMITH S. C. (1990) Burrows and burrowing behavior by mammals. In: Genoways (Hrsg.) *Current Mammalog. Volume 2*. New York: Plenum Press, S. 197-244.
- RELKIN E. M. (1988) Introduction to the analysis of middle-ear function In: Jahn & Santos-Sacchi (Hrsg.) *Physiology of the ear*. New York: Raven Press, S. 103-123.
- RENAUD S. (1999) Size and shape variability in relation to species differences and climatic gradients in the African rodent *Oenomys*. *Journal of Biogeography* 26: 857-865.
- RENAUD S., BENAMMI M., JAEGER J.-J. (1999) Morphological evolution of the murine rodent *Paraethomys* in response to climatic variation (Mio-Pleistocene of North Africa). *Palaeobiology* 25: 369-382.
- RENAUD S., MILLIEN V. (2001) Intra- and interspecific morphological variation in the field mouse species *Apodemus argentus* and *A. speciosus* in the Japanese archipelago: the role of insular isolation and biogeographic gradients. *Biological Journal of the Linnean Society* 74: 557-569.

- ROSE K. D., EMRY R. J. (1983) Extraordinary fossorial adaptations in the Oligocene palaeodonts *Epoicotherium* and *Xenocranium* (Mammalia). *Journal of Morphology* 175: 33-56.
- ROSEVEAR D. R. (1969) *The Rodents of West Africa*. London: British Museum of Natural History.
- ROSOWSKI J. J. (1992) Hearing in transitional mammals: predictions from the middle-ear anatomy and hearing capabilities of extant mammals. In: Webster, Fay & Popper (Hrsg.) *The evolutionary biology of hearing*. New York: Springer, S.615-631.
- ROSOWSKI J. J. (1994) Outer and middle ears. In: Fay & Popper (Hrsg.) *Comparative hearing: mammals*. New York: Springer, S.172-247.
- RUTHER J., MEINERS T., STEIDLE J. L. M. (2002) Rich in phenomena-lacking in terms. A classification of kairomones. *Chemoecology* 12: 161-167.
- RYAN A., DALLOS P. (1975) Effect of absence of cochlear outer hair cells on behavioural auditory threshold. *Nature* 253(5486): 44-46.
- SCHARFF A. (1998) Systematik und Verhaltensökologie sambischer Sandgräber (Bathyergidae, Rodentia). Dissertation, Fachbereich Bio- und Geowissenschaften, Landschaftsarchitektur, Universität-Gesamthochschule Essen.
- SCHARFF A., GRÜTJEN O. (1997) Evidence for aboveground activity of Zambian molerats (*Cryptomys*, Bathyergidae, Rodentia). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 62: 253-254.
- SCHARFF A., LOCKER-GRÜTJEN O., KAWALIKA M., BURDA H. (2001) Natural history of the giant mole-rat, *Cryptomys mehowi* (Rodentia: Bathyergidae), from Zambia. *Journal of Mammalogy*, 82: 1003-1015.
- SCHLEICH C. E., BUSCH D. C. (2002) Acoustic signals of a solitary subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae): physical characteristics and behavioural correlates. *Journal of Ethology* 20: 123-131.
- SCHLEICH C. E., BUSCH D. C. (2004) Functional morphology of the middle ear of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Mammalogy* 85: 290-295.
- SCHLEICH C. E., BEGALL S., BURDA H. (eingereicht) Morpho-functional parameters of the inner ear in *Ctenomys talarum* (Rodentia, Ctenomyidae). *Journal of Mammalogy*.
- SEGALL W. (1973) Characteristics of the ear, especially the middle ear in fossorial mammals, compared with those in the Manidae. *Acta Anatomica* 86: 96-110.
- SEGALL W. (1976) Further observations on the ear in fossorial mammals with special considerations of *Chlamyphorus truncatus* (Harlan). *Acta Anatomica* 94: 431-444.
- SEIFERT R. M., BUTTERY R. G., GUADAGNI D. G., BLACK D. R., HARRIS J. G. (1970) Synthesis of some 2-methoxy-3-alkylpyrazines with strong bell pepper-like odors. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 18: 246-249.

- SIMONETTA A. M. (1968) A new golden mole from Somalia with an appendix on the taxonomy of the family Chrysochloridae (Mammalia, Insectivora). *Monitore Zoologico Italiano*, 2: 27-55.
- SMITH C. U. M. (2000) *Biology of sensory systems*. Chichester: John Wiley & Sons Ltd.
- SNYDER K. V., SACHS F., BROWNELL W. E. (2003) The outer hair cell: a mechano-electrical and electromechanical sensor/actuator. In: Barth, Humphrey & Secomb (Hrsg.) *Sensors and sensing in biology and engineering*. Wien: Springer, S. 71-95.
- STODDART M. (1980) *The ecology of vertebrate olfaction*. London: Chapman & Hall.
- SPINKS A. C., BRANCH T. A., CROESER S., BENNETT N. C., JARVIS J. U. M. (1999) Comparative patterns of philopatry and dispersal in two common mole-rat populations: implications for the evolution of mole-rat sociality. *Journal of Animal Ecology* 69: 224-234.
- SUMBERA R., KUBOVA J., CHITAU KALI W. N., BURDA H. (2004) Microclimatic stability in burrows of an Afrotropical solitary bathyergid rodent, the silvery mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). *Journal of Zoology*, London 263: 409-416.
- SUTHERLAND L. C., DAIGLE G. A. (1997) Atmospheric sound propagation. In: Crocker (Hrsg) *Encyclopedia of acoustics*. New York: Wiley, S. 341-365.
- VAN COUVERING J. A. H., VAN COUVERING J. A. (1976) Early Miocene mammal fossils from East Africa: aspects of geology, faunistics and paleoecology. In: Isaac & McCown (Hrsg.) *Human Origins: Louis Leakey and the East African evidence*. Menlo Park: WA Benjamin, S. 155-207.
- VAN DAELE P. A. A. G., DAMMANN P., KAWALIKA M., MEIER J.-L., VAN DE WOESTIJNE C., BURDA H. (2004) Chromosomal diversity in *Cryptomys* mole-rats (Rodentia: Bathyergidae) in Zambia with the description of new karyotypes. *Journal of Zoology*, London, 264: 317-326.
- VASICEK C. A., MAPAUX B., FLEMING P. A., BENNETT N. C. (2005) Melatonin secretion in the Mashona mole-rat, *Cryptomys darlingi* - influence of light on rhythmicity. *Physiology & Behavior* 83: 689-697.
- VEITL S., BEGALL S., BURDA H. (2000) Ecological determinants of vocalization parameters: the case of the coruro *Spalacopus cyanus* (Octodontidae), a fossorial social rodent. *Bioacoustics* 11:129-148.
- VLECK D. (1979) The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae*. *Physiological Zoology* 52: 122-136.
- VON MAYER A., O'BRIEN G., SARMIENTO E. E. (1995) Functional and systematic implications of the ear in golden moles (Chrysochloridae). *Journal of Zoology*, London 236: 417-430.

- WALTHER Y. (1987) Quantitative morphologische Analyse des cortischen Organs von *Rattus norvegicus*, *Tupaia belangeri*, *Crocidura russula*, *Sorex araneus*. Diplomarbeit, Fachbereich Biologie der Goethe-Universität Frankfurt am Main.
- WEBSTER D. B., WEBSTER M. (1975) Auditory systems of heteromyidae: functional morphology and evolution of the middle ear. *Journal of Morphology* 146: 343-376.
- WEBSTER D. B., WEBSTER M. (1980) Morphological adaptations of the ear in the rodent family Heteromyidae. *American Zoologist* 20: 247-254.
- WEBSTER D. B., WEBSTER M. (1984) The specialized auditory system of kangaroo rats. *Contributions to Sensory Physiology* 8: 184-196.
- WEBSTER D. B., PLASSMANN W. (1992) Parallel evolution of low-frequency sensitivity in old world and new world desert rodents. In Webster, Fay & Popper (Hrsg.) *Evolutionary Biology of Hearing*. New York: Springer, S. 633-636.
- WELSBY P. D., EARIS J. E. (2001) Some high pitched thoughts on chest examination. *Postgraduate Medical Journal* 77: 617-620.
- WELSBY PD, PARRY G, SMITH S (2003) The stethoscope: some preliminary investigations. *Postgraduate Medical Journal* 79: 695-698.
- WEST C. D. (1985) The relationship in the spiral turns of the cochlea and the length of the basilar membrane to the range of available frequencies in ground dwelling mammals. *Journal of the Acoustical Society of America* 77: 1091-1101.
- WEVER E. G., LAWRENCE M. (1954) *Physiological acoustics*. Princeton: Princeton University Press.
- WEVER E. G. (1974) The evolution of vertebrate hearing. In Keidel & Neff (Hrsg.) *Handbook of Sensory Physiology, Volume V/1. Auditory System. Anatomy - Physiology (Ear)*. New York: Springer, S. 423-454.
- WILKINS K. T., ROBERTS J. C., ROORDA C. S., HAWKINS J. E. (1999) Morphometrics and functional morphology of middle ears of extant pocket gophers (Rodentia: Geomyidae). *Journal of Mammalogy* 80: 180-198.
- YEBOAH S., DAKWA K. B. (2002) Aspects of the feeding habits and reproductive biology of the Ghana mole-rat *Cryptomys zechi* (Rodentia, Bathyergidae). *African Journal of Ecology* 40: 110-119.
- ZENNER H.-P. (1998) Hören. In: Schmidt (Hrsg.) *Neuro- und Sinnesphysiologie*. Berlin: Springer, S. 305- 328.

Hyperlinks und elektronische Medien

Online-Lexikon der Neurowissenschaft (26.06.2005)

www.wissenschaft-online.de/abo/lexikon/neuro/325

Global Historical Climatological Network-Datenbank (21.10.2003)

www.ncdc.noaa.gov/ol/climate/research/ghcn/ghcn.html

Brockhaus multimedial 2004

E. Anhänge

1. Abkürzungsverzeichnis

ANOVA	Varianzanalyse (<i>analysis of variance</i>)
AR	Flächenverhältnis (<i>area ratio</i>)
Aromastoff A	2-Methoxy-3-Isobutylpyrazin
Aromastoff B	2-Isopropyl-3-Methoxypyrazin
BM	Länge der Basilarmembran
BV	Volumen der Bulla tympanica
CB	Länge des Crus brevis
CBL	Kondylobasallänge
CL	Länge des Crus longum
Co	Höhe des Corti-Organs
CW	Zahl der Cochlea-Windungen
D	Tiefe in cm
E	prozentualer Anteil der zur Cochlea übertragenen Energie
EDTA	Ethylendiamintetra-Essigsäure (<i>ethylenediaminetetraacetic acid</i>)
EFDs	elliptischen Fourier Deskriptoren
GC-MS	Gaschromatographie-Massenspektrometer
GMI	Gewicht des Malleus-Incus-Komplexes
H	Höhe über NN in m
HE	Hämalaun-Eosin
IA	Interauralabstand
IHC	innere Haarzellen (<i>inner hair cells</i>)
IL	Hebelarm des Incus
ITR	Impedanzübertragungsverhältnis (<i>impedance transformer ratio</i>)
Koo	Koordinaten der Fanglokalität (vgl. BURDA 2001)
KW	Karottenwasser
L	Länge in cm
LR	Hebelarmverhältnis (<i>lever ratio</i>)
M	Länge des Malleus
MFlä	Querschnittsfläche des Meatus
ML	Hebelarm des Malleus

MW	Mittelwert
MWM	Mittelwerte der auf Grundlage von Mittelohrparametern (Stapes-Fußplatte und Trommelfellfläche) berechneten Größen,
n	Stichprobengröße
ns	nicht signifikant
Ni	mittlerer monatlicher Niederschlag
OHC	äußere Haarzellen (<i>outer hair cells</i>)
O/I	Verhältnis zwischen äußeren und inneren Haarzellen
p	Wahrscheinlichkeit
PTR	Druckübertragungsverhältnis (<i>pressure transformer ratio</i>)
PBS	Phosphatpuffer (<i>phosphate buffered saline</i>)
r	Korrelationskoeffizient
R ²	Bestimmtheitsmaß
RA	Rotationsachse
RF	Resonanzfrequenz
RM	Breite der Reissner-Membran
SB	Startbox
SD	Standardabweichung
Sp	Breite des Spiralligaments
SP	Fläche des Stapes-Fußplatte
SPL	Schalldruckpegel (<i>sound pressure level</i>)
St	Breite der Stria vascularis
T	Temperatur
TF	Fläche des Trommelfells
UPGMA	<i>unweighted pair-group-method with arithmetic averaging</i>
VK	Variationskoeffizient
Z _d	akustische Impedanz des Trommelfells

2. Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse der untersuchten Arten.	IX
Abb. 2: Fanglokalitäten der untersuchten Arten.	XII
Abb. 3: Morphologische Terminologie und Messungen am Malleus-Incus-Komplex.	5
Abb. 4: Anwendung von „ChainCode“ am Beispiel von <i>B. suillus</i> .	7
Abb. 5: Anwendung von „Chc2Nef“ am Beispiel von <i>B. suillus</i> .	8
Abb. 6: Retikularlamina des Corti-Organes von <i>C. pretoriae</i> .	12
Abb. 7: Midmodiolarer Schnitt durch die fünfte Halbwindung einer Cochlea von <i>C. damarensis</i> .	14
Abb. 8: Midmodiolarer Schnitt einer Cochlea von <i>C. damarensis</i> (rechtes Ohr).	16
Abb. 9: Das Trommelfell von <i>C. hottentotus</i> .	20
Abb. 10: Malleus-Incus-Komplex bei <i>H. glaber</i> .	20
Abb. 11: Dendrogramm, basierend auf der elliptischen Fourieranalyse der Umrisse des Malleus-Incus-Komplexes aller untersuchten <i>Cryptomys</i> -Arten.	24
Abb. 12: Dendrogramm, basierend auf der elliptischen Fourieranalyse der Umrisse des Malleus-Incus-Komplexes aller untersuchten Sandgräber-Arten.	25
Abb. 13: Die Formen der Mittelohrknöchelchen der untersuchten Sandgräber.	33
Abb. 14: Divergenz von der konservativen Form (<i>H. glaber</i>)/Anzahl der trennenden Schritte anhand der Form des Malleus-Incus-Komplexes: Bathyergidae.	38
Abb. 15: Divergenz von der konservativen Form (<i>C. mechowii</i>)/Anzahl der trennenden Schritte anhand der Form des Malleus-Incus-Komplexes <i>Cryptomys</i> .	38
Abb. 16: Die Cochlea bei <i>C. pretoriae</i> .	40
Abb. 17: 3D-Modelle der Scala media von <i>C. damarensis</i> und <i>G. capensis</i> .	41
Abb. 18: Cochlea von <i>G. capensis</i> (rechtes Ohr) und <i>C. damarensis</i> (linkes Ohr) im midmodiolareren Schnitt.	42
Abb. 19: Fläche der Scala vestibuli in den einzelnen Halbwindungen.	43
Abb. 20: Fläche der Scala media in den einzelnen Halbwindungen.	43
Abb. 21: Fläche der Scala tympani in den einzelnen Halbwindungen.	43
Abb. 22: Die sechste Halbwindung einer linken Cochlea von <i>G. capensis</i> und <i>C. damarensis</i> im midmodiolareren Schnitt.	44
Abb. 23: Breite der Reissner-Membran in den einzelnen Halbwindungen.	45
Abb. 24: Breite des Spiralligaments in den einzelnen Halbwindungen.	45

Abb. 25: Breite der Stria vascularis in den einzelnen Halbwindungen.	46
Abb. 26: Breite der Basilarmembran in den einzelnen Halbwindungen.	47
Abb. 27: Corti-Organ von <i>G. capensis</i> im midmodiolaren Schnitt.	47
Abb. 28: Höhe des Corti-Organs in den einzelnen Halbwindungen.	48
Abb. 29: Aufsicht auf das Corti-Organ von <i>C. anseli</i> mit der säugetiertypischen Anordnung der Haarzellen in drei Reihen äußerer (OHC) und eine Reihe innerer Haarzellen (IHC).	49
Abb. 30: Änderung der Triadenbreite entlang des Corti-Organs: <i>C. mechowii</i> -Gruppe.	51
Abb. 31: Änderung der Triadenbreite entlang des Corti-Organs: <i>C. hottentotus</i> -Gruppe.	51
Abb.: 32: Haarzellichte Verlauf entlang der Basilarmembran.	54
Abb. 33: Verlauf des OHC/IHC-Verhältnisses entlang der Basilarmembran bei der <i>C. mechowii</i> -Gruppe.	59
Abb. 34: Verlauf des OHC/IHC-Verhältnisses entlang der Basilarmembran bei der <i>C. hottentotus</i> -Gruppe.	59
Abb. 35: Das Verhältnis zwischen Basilarmembranbreite und Dicke des Spiralligaments in den einzelnen Anschnitten bei <i>C. damarensis</i> und <i>G. capensis</i> .	63
Abb. 36: Umrisszeichnungen midmodiolarer Schnitte der Cochlea (rechtes Ohr).	67
Abb. 37: Querschnittsfläche der cochleären Flüssigkeitskanäle oberhalb (Scala vestibuli und Scala media) und unterhalb (Scala tympani) der Basilarmembran im Vergleich.	68
Abb. 38: Die Dicke des Spiralligaments im Vergleich: <i>Octodon degu</i> und <i>Ctenomys talarum</i> (PYE 1977) und die hier untersuchten Sandgräber <i>C. damarensis</i> und <i>G. capensis</i> .	69
Abb. 39: Das Verhältnis zwischen Basilarmembranbreite und Dicke des Spiralligaments im Vergleich.	70
Abb. 40: Korrelation zwischen Kondylobasallänge und Basilarmembranlänge bei Nagetieren.	71
Abb. 41: Der Verlauf der von Basilarmembranbreite (a) und Triadenbreite (b) im Vergleich.	73
Abb. 42: Die mittlere Dichte innerer und äußerer Haarzellen (IHC rot und OHC blau) in Relation zur Kondylobasallänge bei den untersuchten Sandgräbern.	75
Abb. 43: Mittlere Dichte der äußeren Haarzellen im Vergleich.	76
Abb. 44: Mittlere Dichte der inneren Haarzellen im Vergleich.	76
Abb. 45: Tonotopiekarten der untersuchten Sandgräber.	84
Abb. 46: Regressionsgeraden zwischen mittlerem monatlichen Niederschlag und der Sensitivität des Mittelohrs auf Grundlage der Mittelohrmorphologie.	86
Abb. 47: Tonotopiekarten für <i>C. anseli</i> im Vergleich.	95
Abb. 48: Dichteverlauf innerer (schwarz) und äußerer (rot) Haarzellen bei <i>C. anseli</i> und dargestellte Frequenzorte, basierend auf der oberen Hörgrenze nach	98

BRÜCKMANN & BURDA (1997) aus Verhaltensaudiogrammen.	
Abb. 49: Dichteverlauf innerer (schwarz) und äußerer (rot) Haarzellen bei <i>C. anselli</i> und dargestellte Frequenzorte, basierend auf der oberen Hörgrenze nach BRÜCKMANN & BURDA (1997; schwarz, obere Reihe) bzw. aus MÜLLER et al. (1992; rot, untere Reihe).	99
Abb. 50: Zahl innerer und äußerer Haarzellen pro Oktave ermittelt mit Hilfe der empirisch erhobenen Tonotopiekarte nach MÜLLER et al. (1992).	100
Abb. 51: Breite der Triade äußerer Haarzellen im Vergleich mit der abgebildeten Frequenz entlang der Basilarmembran (bei <i>C. anselli</i> nach MÜLLER et al. 1992).	102
Abb. 52: Das Verhältnis zwischen funktionellem Interauralabstand und oberer Hörgrenze.	108
Abb. 53: Das Verhältnis von oberer zu unterer Frequenzgrenze des Hörbereichs.	109
Abb. 54: Beziehung zwischen dem langjährig mittleren monatlichen Regenfall der Fanglokalität und der Sensitivität (Druckübertragungsverhältnis, PTR) der einzelnen untersuchten Mittelohren der verschiedenen Arten.	112
Abb. 55: Abschwächung (oder Verstärkung) des übertragenen Schalls bei den einzelnen Aufnahmen.	117
Abb. 56: Arbeitssituation im Feld (Mansansa II).	118
Abb. 57: Stethoskop-Effekt eines Ganges im Vergleich mit den Audiogrammen von <i>Cryptomys anselli</i> .	121
Abb. 58: T-Labyrinth des Experiments „Karottenwasser“ und „Aromastoffe“.	127
Abb. 59: T-Labyrinth im Experiment „Exudat-Gradient“.	128
Abb. 60: T-Labyrinth mit einer wachsenden Karotte während des Versuchs „Exudat-Gradient“.	129
Abb. 61: Graumull in der Testapparatur während er auf den Torf stößt.	131
Abb. 62: Wahlverhalten der Graumulle in den durchgeführten "Kairomon-Versuchen".	133

3. Tabellenverzeichnis

Tab. 1: Übersicht über die Anzahl ausgewerteter Ohren.	7
Tab. 2: Übersicht über die Mittelwerte der wichtigsten morphologischen Parameter.	22
Tab.3: Wichtige morphometrische Parameter des Mittelohrs bei subterranean und epigäischen (akustisch unspezialisierten) Nagetieren.	29
Tab. 4: Vergleich erhobener Daten des Mittelohrs der Sandgräber mit Literaturdaten.	31
Tab. 5: Diagnostische Merkmale des Malleus-Incus-Komplexes der untersuchten Graumull-Arten.	35
Tab. 6: Übersicht Innenohr.	50
Tab. 7: Änderung der Triadenbreite entlang des Corti-Organs.	52
Tab. 8: Verlauf der Haarzellichten bei Graumullarten der <i>C. mechowii</i> -Gruppe.	56
Tab. 9: Verlauf der Haarzellichten bei Graumullarten der <i>C. hottentotus</i> - Gruppe	57
Tab. 10: Das Verhältnis zwischen Basilmembranbreite und Dicke des Spiralligaments bei den untersuchten Sandgräbern in den einzelnen Halbwindungsanschnitten.	63
Tab. 11: Übersicht der ermittelten Haarzellzahlen und -dichten im Vergleich mit Daten epigäischer Nagetiere.	66
Tab. 12: Funktionelle Parameter des Mittelohrs der untersuchten Arten und die Umweltparameter der entsprechenden Fanglokalität im Vergleich.	81
Tab. 13: Übersicht über die berechneten Hörcharakteristika der Sandgräber.	83
Tab. 14: Grenzen der Schall-Lokalisation und funktioneller Interauralabstand (IA).	85
Tab. 15: Vergleich der Sensitivität des Mittelohrs der Bathyergiden und anderer subterranean Nagetiere mit verwandten epigäischen (auditorisch unspezialisierten) Arten sowie dem Meerschweinchen (<i>Cavia porcellus</i>).	90
Tab. 16: Vergleich der theoretischen Gehöreinstellung der Bathyergiden und anderer subterranean Nagetiere mit verwandten epigäischen (auditorisch unspezialisierten) Arten und dem Meerschweinchen (<i>Cavia porcellus</i>).	93
Tab. 17: Verhaltensaudiogramme und berechnete Frequenzeinstellungen nach ROSOWSKI (1992) im Vergleich.	104
Tab. 18: Eigenschaften der untersuchten Tunnel und Ergebnisse der Aufnahmen.	116
Tab. 19: Überblick über die durchgeführten Verhaltensversuche.	133

4. Anhang A

Übersicht über die angewandte Statistik bei der einfaktoriellen ANOVA.

a) Vergleich zwischen den Arten.

Parameter	Varianzen homogen?	F	Signifikanz	Post-Hoc-Tests
BV	nein	13,2	p < 0,001	Tamhane
MFlä	ja	4,6	p < 0,001	Tukey, Scheffé
TF	ja	13,8	p < 0,001	Tukey, Scheffé
ML	ja	49,6	p < 0,001	Tukey, Scheffé
IL	nein	21,7	p < 0,001	Tamhane
CL	ja	28,6	p < 0,001	Tukey, Scheffé
CB	ja	21,8	p < 0,001	Tukey, Scheffé
SP	nein	21,5	p < 0,001	Tamhane
GMI	nein	35,5	p < 0,001	Tamhane
AR	ja	4,3	p < 0,001	Tukey, Scheffé
LR	ja	2,9	p < 0,001	Tukey, Scheffé
PTR	nein	5,1	p < 0,001	Tamhane

b) Vergleich zwischen den Gruppen.

Parameter	Varianzen homogen?	F	Signifikanz	Post-Hoc-Tests
BV	nein	8,4	p < 0,001	Tamhane
MFlä	nein	11,9	p < 0,001	Tamhane
TF	ja	20,2	p < 0,001	Tukey, Scheffé
ML	nein	59,5	p < 0,001	Tamhane
IL	nein	49,4	p < 0,001	Tamhane
CL	ja	6,6	p < 0,001	Tukey, Scheffé
CB	nein	12,7	p < 0,001	Tamhane
SP	nein	29,4	p < 0,001	Tamhane
GMI	nein	21,5	p < 0,001	Tamhane
AR	nein	2,0	ns	
LR	ja	0,4	ns	
PTR	nein	0,3	ns	

BV = Volumen der Bulla tympanica [mm³], MFlä = Querschnittsfläche des knöchernen Meatus [mm²], TF = Fläche des Trommelfells [mm²], ML = Hebelarm des Malleus [mm], IL = Hebelarm des Incus [mm], CL = Crus longum des Incus [mm], CB = Crus brevis des Incus [mm], SP = Fläche der Stapes-Fußplatte [mm²], GMI = Gewicht des Malleus-Incus Komplexes [g], AR = Flächenverhältnis, LR = Hebelarmverhältnis, PTR = Druckübertragungsverhältnis, ns = nicht signifikant

5. Anhang B

In Kapitel A.5 angewandte Formeln:

Druckübertragungsverhältnis (PTR) nach WEVER & LAWRENCE (1954)

$$PTR = \frac{A_d}{A_s} \cdot \frac{l_m}{l_i}$$

A_s = Fläche der Stapes-Fußplatte (mm²)

A_d = Trommelfellfläche (mm²)

l_i = Hebelarm des Incus (mm)

l_m = Hebelarm des Malleus (mm)

Impedanzübertragungsverhältnis (ITR) nach DALLOS (1973)

$$ITR = \frac{Z_d}{Z_s} = \frac{A_s}{A_d} \cdot \left(\frac{l_i}{l_m} \right)^2$$

A_s = Fläche der Stapes-Fußplatte (mm²)

A_d = Trommelfellfläche (mm²)

l_i = Hebelarm des Incus (mm)

l_m = Hebelarm des Malleus (mm)

Z_s = akustische Impedanz des Innenohrs = 5600 dynes s/cm³

Z_d = akustische Impedanz des Trommelfells

akustische Impedanz des Trommelfells (Z_d)

$$Z_d = ITR \cdot Z_s \quad [\text{dynes s/cm}^3]$$

ITR = Impedanzübertragungsverhältnis

Z_s = akustische Impedanz des Innenohrs = 5600 dynes s/cm³

Anteil der zur Cochlea übertragenen Energie (E) nach DALLOS (1973)

$$E = \frac{4 \cdot \left(\frac{Z_d}{41,5} \right)}{\left(1 + \frac{Z_d}{41,5} \right)^2} \quad [\%]$$

Z_d = akustische Impedanz des Trommelfells

Resonanzfrequenz des Mittelohrs nach PLASSMANN & BRÄNDLE (1992)

$$f_{AM} = 56,166 \cdot \sqrt{(m/VL)}$$

V = Mittelohrvolumen (mm³)

m = Meatusfläche (mm²)

L = 1,5 · r + 0,96

r = Meatusradius (mm)

Resonanzfrequenz des Trommelfells nach PLASSMANN & BRÄNDLE (1992)

$$f_T = \frac{13,32}{r}$$

r = Radius des Trommelfells (mm)

Modelle nach ROSOWSKI (1992)

Frequenz besten Hörvermögens

$$y = 44 \cdot g^{-0,61}$$

g = Trommelfellfläche (mm²)

$$y = 6,2 \cdot s^{-0,52}$$

s = Fläche der Stapes-Fußplatte (mm²)

untere Frequenzgrenze des Hörbereichs

$$y = 0,4 \cdot s^{-1,1}$$

s = Fläche der Stapes-Fußplatte (mm²)

$$y = 15 \cdot g^{-1,1}$$

g = Trommelfellfläche (mm²)

obere Frequenzgrenze des Hörbereichs

$$y = 34 \cdot s^{-0,4}$$

s = Fläche der Stapes-Fußplatte (mm²)

$$y = 110 \cdot g^{-0,37}$$

g = Trommelfellfläche (mm²)

$$y = 391 \cdot x^{-0,85}$$

x = Länge der Basilarmembran (mm)

Höchste hörbare Frequenz nach HEMILÄ et al. (1995)

$$y = W^{-\frac{1}{3}} \cdot 100$$

W = Masse von Malleus und Incus (mg)

Obere und unter Frequenzgrenze des Hörbereichs nach WEST (1985)

$$\log(\text{untere Hörgrenze bei 60 dB}) = 1,76 - 1,66 \log(BM \cdot CW)$$

$$\log(\text{obere Hörgrenze bei 60 dB}) = 2,42 - 0,994 \log(BM/CW)$$

BM = Länge der Basilarmembran (mm)

CW = Zahl Cochlea-Windungen

Tonotopiekarte nach FAY (1992)

$$P_{mm} = (1 - (\log_{10}(f_{Hz}/(0,008 \cdot F_{max}) + 1)/2,1)) \cdot L_{mm}$$

P_{mm} = Position auf der Basilarmembran (Entfernung von der Basis in mm)

L_{mm} = Länge der Basilarmembran (mm)

f_{Hz} = abgebildete Frequenz (Hz)

F_{max} = höchste hörbare Frequenz (Hz)

6. Anhang C

Übersicht über die ermittelten Parameter des Mittelohrs.

Art	n	CBL			BV			MFlä			TF			ML			IL		
		MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK
<i>B. suillus</i>	6	75,9	10,41	14	1458	162,7	11	1,5	0,51	34	21,6	2,41	11	3,0	0,39	13	1,5	0,23	15
<i>C. amatus</i>	1	32,5			208			0,5			8,9			1,9			1,0		
<i>C. anseli</i>	11	33,1	1,92	6	364	72,2	20	0,8	0,27	35	8,1	1,47	18	2,1	0,22	10	1,0	0,08	8
<i>C. damarensis</i> , W. Zambezi	4	32,2	1,65	5	384	48,6	13	0,7	0,12	16	11,6	1,03	9	2,1	0,08	4	1,1	0,12	11
<i>C. damarensis</i> , Dordabis	13	39,2	2,80	7	441	112,0	25	0,7	0,2	29	11,5	1,85	16	2,4	0,16	7	1,4	0,14	10
<i>C. darlingi</i> , Chimanimani	2	36,2	3,39	9	331	11,3	3	0,7	0,28	39	9,7	2,25	23	2,0	0,14	7	1,0	0,09	9
<i>C. darlingi</i> , Goromonzi	8	36,7	3,89	11	346	63,5	18	0,7	0,26	36	8,5	1,39	16	2,1	0,10	5	1,2	0,11	9
<i>C. hottentotus</i>	11	34,1	1,49	4	235	53,6	23	0,5	0,12	23	6,2	1,16	19	1,7	0,14	8	0,9	0,09	10
<i>C. kafuensis</i>	11	31,7	1,79	6	363	44,3	12	0,8	0,18	21	8,3	1,30	16	2,2	0,11	5	1,1	0,17	15
<i>C. mechowii</i>	11	45,9	6,66	15	950	256,3	27	1,4	0,27	19	14,2	2,10	15	2,5	0,14	6	1,2	0,11	9
<i>C. natalensis</i>	5	37,6	4,16	11	235	55,8	24	0,6	0,16	27	8,2	0,48	6	1,8	0,04	2	1,0	0,08	8
<i>C. pretoriae</i>	12	38,2	2,27	6	319	42,2	13	0,5	0,16	32	9,9	1,27	13	2,2	0,11	5	1,1	0,14	12
<i>C. whytei</i>	5	36,9	1,87	5	469	109,4	23	0,9	0,09	10	11,6	1,43	12	2,4	0,13	6	1,0	0,10	10
<i>G. capensis</i>	11	44,8	3,40	8	465	68,9	15	0,9	0,28	31	10,7	1,79	17	2,1	0,24	11	1,1	0,10	9
<i>H. argenteocinereus</i>	7	42,6	2,48	6	514	90,0	18	1,2	0,09	8	9,4	1,25	13	2,0	0,10	5	1,2	0,08	7
<i>H. glaber</i>	5	26	0,82	3	109	6,9	6	0,4	0,1	25	3,4	0,44	13	1,5	0,15	10	0,8	0,05	7

Art	n	M			CL			CB			SP			GMI		
		MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK	MW	SD	VK
<i>B. suillus</i>	6	4,4	0,49	11	2,7	0,29	11	1,6	0,20	13	1,08	0,12	11	3,8	0,4	10
<i>C. amatus</i>	1	2,8			1,7			1,5			0,46					
<i>C. anseli</i>	11	3,1	0,22	7	1,6	0,12	8	1,2	0,08	7	0,52	0,11	21	1,5	0,2	13
<i>C. damarensis</i> , W. Zambezi	4	3,4	0,12	4	1,9	0,14	7	1,2	0,09	7	0,54	0,10	19	1,6	0,1	6
<i>C. damarensis</i> , Dordabis	13	3,4	0,23	7	2,1	0,12	6	1,4	0,12	9	0,71	0,09	13	1,8	0,2	11
<i>C. darlingi</i> , Chimanimani	2	2,9	0,18	6	1,5	0,09	6	1,3	0,18	14	0,48	0,05	10			
<i>C. darlingi</i> , Goromonzi	8	3,1	0,12	4	1,6	0,15	9	1,3	0,16	12	0,54	0,07	13	1,4	0,2	14
<i>C. hottentotus</i>	11	2,5	0,15	6	1,6	0,09	6	1,1	0,10	9	0,32	0,06	19	0,7	0,1	14
<i>C. kafuensis</i>	11	3,1	0,14	4	1,6	0,14	9	1,2	0,13	11	0,53	0,07	13	1,3	0,2	15
<i>C. mechowii</i>	11	3,6	0,25	7	1,9	0,19	10	1,4	0,17	12	0,67	0,07	10	2,3		
<i>C. natalensis</i>	5	2,9	0,25	9	1,7	0,03	2	1,2	0,11	9	0,44	0,05	11	1,0	0,1	10
<i>C. pretoriae</i>	12	3,4	0,18	5	2,1	0,14	7	1,5	0,12	8	0,58	0,04	7	1,2	0,4	33
<i>C. whytei</i>	5	3,3	0,13	4	1,6	0,17	10	1,2	0,10	8	0,50	0,04	8	1,2		
<i>G. capensis</i>	11	3,1	0,27	9	2,1	0,18	9	1,5	0,22	15	0,56	0,11	20	1,2	0,1	9
<i>H. argenteocinereus</i>	7	2,8	0,11	4	1,9	0,07	4	1,2	0,06	5	0,48	0,05	10	1,1	0,2	18
<i>H. glaber</i>	5	2,1	0,08	4							0,21	0,03	15	0,4	0,1	26

MW = Mittelwert, SD = Standardabweichung, VK = Variationskoeffizient, n = Anzahl der untersuchten Organe,
 CBL = Kondylobasallänge [mm], BV = Bullavolumen [mm³], MFlä = Fläche des Meatusquerschnitts [mm²],
 TF = Trommelfellfläche [mm²], M = Länge des Malleus [mm], ML = Hebelarm des Malleus [mm], IL = Hebelarm des Incus [mm],
 CL = Länge des Crus longum [mm], CB = Länge des Crus brevis [mm], SP = Fläche der Stapes-Fußplatte [mm²]

7. Anhang D

Maße der Cochlea-Strukturen. Es werden die Windungsanschnitte 1-7 von Basis bis Apex angegeben, erhoben an midmodiolaren Schnitten.

	<i>C. damarensis</i>				<i>G. capensis</i>			
	MW	SD	VK	n	MW	SD	VK	n
Höhe Cochlea (μm)	2010	208	10	28	1992	92	5	30
Fläche Cochlea (μm^2)	2263388	167520	7	28	2055833	213502	10	30
Durchmesser basale Windung (μm)	1467	217	15	28	1433	105	7	30
Fläche der Scala vestibuli (μm^2)								
1	118275	43275	37	20	142318	26300	18	19
2	68658	26759	39	27	73339	11571	16	31
3	58833	11857	20	28	48427	5128	11	29
4	49717	8245	17	28	40196	4988	12	31
5	44487	7596	17	28	45155	4391	10	29
6	24156	24744	102	12	41774	5626	13	21
7	19133	24744	129	7	58063	17126	29	4
Fläche des Scala media (μm^2)								
1	41291	10526	25	26	33385	7628	23	28
2	40105	3732	9	28	27866	2946	11	31
3	34291	2935	9	28	30287	2925	10	29
4	36706	2952	8	28	31453	4159	13	31
5	32964	4150	13	28	37173	3556	10	29
6	32693	7071	22	18	30505	2432	8	28
7	19856	4304	22	8	28265	4394	16	17
Fläche der Scala tympani (μm^2)								
1	139660	17030	12	16	106300	19001	18	17
2	36780	13481	37	28	33285	9332	28	31
3	22668	4695	21	28	25260	7299	29	29
4	19200	3564	19	28	19111	4810	25	31
5	17270	2953	17	28	22503	4047	18	29
6	18666	2928	16	22	22318	4642	21	27
7	14359	1918	13	8	16244	6174	38	13
Länge der Reissner-Membran (μm)								
1	386	77	20	27	369	38	10	29
2	368	95	26	27	274	31	11	31
3	327	30	9	28	290	17	6	29
4	306	19	6	28	254	27	10	31
5	277	19	7	28	312	16	5	29
6	265	27	10	19	245	26	11	28
7	181	41	23	8	253	59	23	17

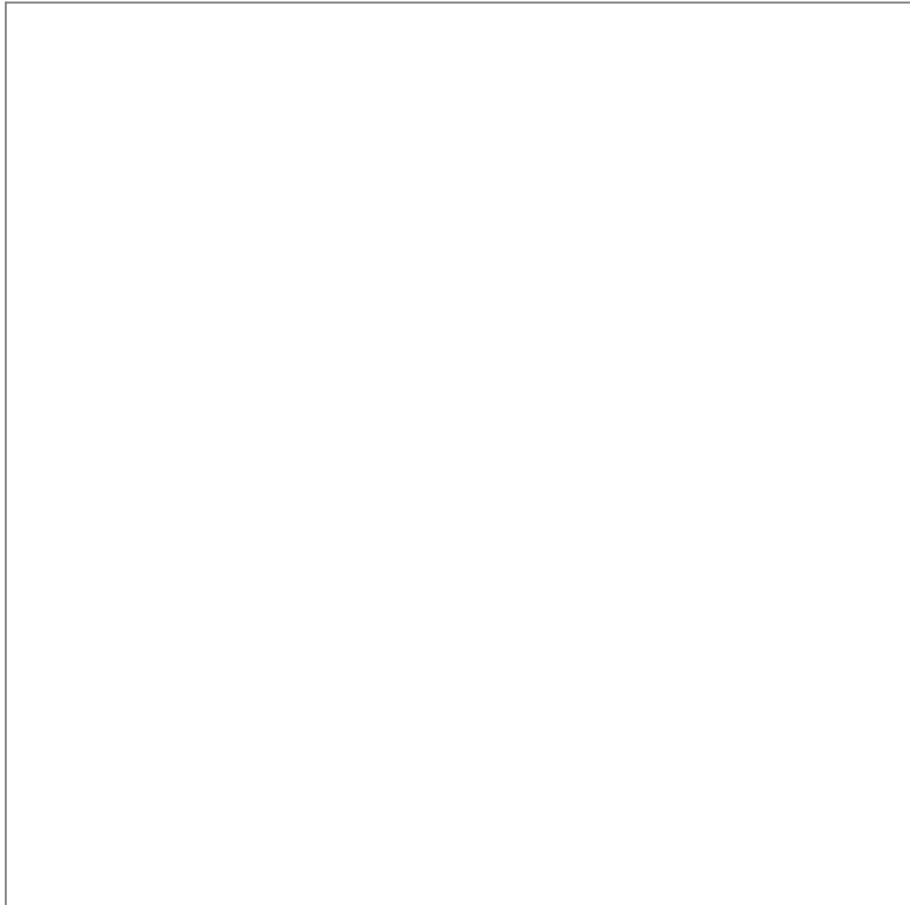
	<i>C. damarensis</i>				<i>G. capensis</i>			
	MW	SD	VK	n	MW	SD	VK	n
Breite des Spiralligaments (μm)								
1	133	8	6	16	142	18	13	30
2	137	20	15	16	141	19	14	30
3	109	16	15	16	119	10	8	29
4	80	7	9	16	91	9	10	30
5	53	10	19	16	65	11	17	30
6	52	9	17	16	27	8	31	29
7	50	9	18	14	41	7	16	29
Breite der Stria vascularis (μm)								
1	43	9	21	16	37	10	26	28
2	40	12	29	16	32	7	21	30
3	39	10	25	16	31	7	22	29
4	31	5	16	16	27	4	14	30
5	33	6	18	16	26	6	21	30
6	24	3	13	16	17	4	21	29
7	16	3	21	14	11	3	30	28
Breite der BM (μm)	14	0			17	1		
1	105	27	26	27	97	21	22	29
2	106	23	22	28	97	18	18	31
3	115	18	16	28	112	12	10	29
4	125	10	8	28	118	16	14	27
5	127	10	8	28	142	11	8	29
6	128	22	17	26	133	10	8	30
7	64	8	12	8	103	24	23	16
Höhe des Corti-Organs (μm)								
1	66	5	7	16	36	8	22	28
2	70	4	6	15	46	8	18	29
3	67	7	10	16	53	8	15	29
4	66	6	9	16	57	5	9	30
5	59	9	15	16	49	8	17	30
6	45	4	10	16	39	7	19	29
7	49	13	26	8	38	5	12	18

MW = Mittelwert der midmodiolaren Schnitte, SD = Standardabweichung, VK = Variationskoeffizient, n = Anzahl der untersuchten Schnitte

8. Anhang E

Animierte 3D-Rekonstruktionen der Scala media von *Cryptomys damarensis* und *Georychus capensis*.

Es empfiehlt sich, die Animationen mit dem Viewer „Irfan View“ in einer Endlosschleife zu betrachten.



9. Anhang F

Klimadaten der Fanglokalitäten.

Art	Fanglokalität	B	L	H	Niederschlag												T				
					Ni	SD	VK	SW	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Dez	Jan
<i>B. swillus</i>	Kapstadt Südafrika	3345	1815	55	540	69	1448	222	240	295	810	1414	1670	1432	1271	812	549	358	251	15	10
<i>C. amatus</i>	Serenje Sam-bia	1300	3000	1428	944	1147	2692	2695	2508	1812	411	43	5	3	7	18	136	1021	2665	25	15
<i>C. anselli</i>	Lusaka Sam-bia	1500	2800	1291	681	846	2134	2135	1724	1043	218	32	4	1	2	9	143	860	2005	25	15
<i>C. danarensis</i>	Dordabis Namibia	2230	1700	1530	307	324	796	781	804	787	378	67	12	8	9	28	118	269	417	32,5	12,5
<i>C. danarensis</i>	W. Zambezi Sambia	1500	2300	1026	789	893	2168	2170	2047	1498	381	46	5	2	5	37	375	898	2001	25	15
<i>C. darlingi</i>	Chimanimani Simbabwe	1945	3245	1547	1157	925	2451	2335	2341	1971	849	343	541	268	325	306	733	1152	2719	25	12,5
<i>C. darlingi</i>	Goromonzi Simbabwe	1745	3115	1455	690	755	1892	1904	1767	1068	325	102	29	12	24	66	318	932	1731	25	12,5
<i>C. hottentotus</i>	Kamieskroon Südafrika	3015	1745	800	111	71	64	213	37	63	125	166	240	174	206	100	88	64	44	25	5
<i>C. kafuensis</i>	Itezi-Tezhi Sambia	1530	2600	1185	746	905	2187	2188	1904	1061	215	33	3	2	1	21	178	1186	2157	25	12,5
<i>C. mechoi</i>	Ndola Sam-bia	1300	2830	1276	988	1173	2827	2827	2447	1805	372	46	3	0	5	18	242	1318	2768	25	15
<i>C. natalensis</i>	Glengarry Südafrika	3030	2915	1099	572	402	978	1107	1103	929	305	233	138	129	163	321	563	847	1025	30	12,5
<i>C. pretoriae</i>	Pretoria Süd-afrika	2530	2800	1395	589	465	1221	1289	962	875	445	197	70	68	70	211	668	1084	1126	27,5	10
<i>C. tohytei</i>	Karonga Malawi	945	3345	1139	989	1148	3356	1998	1715	3362	2174	363	61	17	17	6	23	413	1722	25	15
<i>G. capensis</i>	Darling Süd-afrika	3345	1815	128	777	540	1448	222	240	295	810	1414	1670	1432	1271	812	549	358	251	15	5
<i>H. argenteocinctus</i>	Blantyre Ma-lawi	1545	3515	1025	927	978	2574	2593	1990	1906	723	155	140	136	45	19	191	1025	2200	22,5	15
<i>H. glaber</i>	Lerata Süd-afrika	30	3700	1622	1138	1110	3079	541	323	1194	2808	1397	91	111	106	192	2298	3170	1429	27,5	5

B = geographischer Breitengrad, L = geographischer Längengrad, H = Höhe über NN in m, Niederschlag in mm, T = Temperatur in °C, Ni = mittlerer monatlicher Niederschlag, SD = Standardabweichung, VK = Variationskoeffizient in %, Jan bis Dez = Januar bis Dezember, Breiten- und Längengrad sowie die Höhe über NN wurden „Brockhaus multimedia 2004“ entnommen.

10. Danksagung

Ich möchte mich an dieser Stelle ganz herzlich bei allen bedanken, die mir bei der Erstellung dieser Arbeit auf unterschiedlichste Weise geholfen haben.

Ganz besonders möchte ich meinem Doktorvater Prof. Dr. Hynek Burda für die Überlassung des interessanten Themas und seine fachliche und persönliche Unterstützung danken. Seine Anleitung zum wissenschaftlichen Arbeiten, zahlreiche Diskussionen und die Einarbeitung in die Präparation von Häutchenpräparaten des Corti-Organes waren für mich bei der Erstellung dieser Arbeit sehr wertvoll.

Die Arbeit wäre ebenfalls nicht möglich gewesen ohne Herrn Prof. Dr. Nigel C. Bennett (Universität Pretoria, Südafrika), Dr. Pavel Němec (Karlsuniversität Prag, Tschechien) und Dr. Radim Šumbera (Südböhmische Universität Budweis, Tschechien), die mir Material für die morphologischen Untersuchungen des Ohrs überlassen haben und bei der Euthanasierung der Tiere zur Seite standen.

Für das Herstellen der Schnitte der Cochlea war die Hilfe von Svanhild Heger und Daniel Labbé (Innenohrlabor, Universitätsklinikum Köln) unerlässlich, die mir dafür zum einen ihre Laborausstattung und die erforderlichen Chemikalien überließen und zum anderen den Umgang mit dem Mikrotom beibrachten.

Meinen Kollegen Dr. Mathias Kawalika, Regina E. Wegner, Philip Dammann und vielen einheimischen Helfern möchte ich für die Unterstützung bei den Freilandarbeiten in Sambia danken. Sie halfen mir, Lokalitäten der Graumulle und passende Stellen für die akustischen Untersuchungen der Gangsysteme zu finden und die harte afrikanische Erde zu öffnen.

Technische Unterstützung erhielt ich vor allem von Gerd Hamann, der stets und zuverlässig mit tatkräftiger Hilfe und Diskussionsbereitschaft zur Seite stand; Karl-Heinz Drüsedau (Elektronikwerkstatt) half beim Bau eines freilandtauglichen Verstärkers, Frau Heike Wenzel (Arbeitssicherheit) stellte mir einen Schalldruckpegelmessgerät zur Verfügung.

Rolf Hohmeister, Dimitrij Netzer und Birgit Neumann unterstützten mich bei der Durchführung der Verhaltensversuche und sorgten dafür, dass Torf und Karotten immer in ausreichender Menge und Frische zur Verfügung standen.

Mit Hilfe von Dr. Kai Bester, Roland Diaz-Bone und Veronika Fischer (Institut für Instrumentelle Analytik), ihrer Diskussionsbereitschaft und der Bereitstellung ihrer Geräte und Laborausrüstung waren die chemisch-analytischen Pilotuntersuchungen an Karotten und Karottenwasser möglich.

Außerdem danke ich Dr. Sabine Begall für ihre Hilfe bei der statistischen Auswertung, Petra Hagemeyer und Dr. Josephine Todrank für anregende Diskussionen zum Thema Kairomone, Lenka Barciova für die Hilfe bei der Einarbeitung und Durchführung der geometrischen Morphometrie und Jan Burda für die Hilfe bei der Erstellung der etwas aufwändigeren Abbildungen.

Diese Arbeit wurde durch ein Stipendium der Graduiertenförderung der Universität Essen für eine Dauer von zwei Jahren gefördert.

Meinem Partner Thomas Goral und meiner Familie (Mechthild, Bernd und Frank Lange, Irene Scheich, Maria Schlegemann) danke ich dafür, dass sie stets ein offenes Ohr und viel Verständnis hatten und mich zum anderen auch finanziell unterstützten.

11. Lebenslauf

PERSÖNLICHE DATEN Simone Lange
 Bahnhofstr. 149
 45770 Marl
 geboren am 30. Juli 1976 in Recklinghausen, NRW

SCHULISCHE AUSBILDUNG

08/1983 – 07/1987 Johannes-Grundschule, Marl
 09/1987 – 06/1996 Gymnasium „Im Loekamp“, Marl
 Abschluss: Allgemeine Hochschulreife

WISSENSCHAFTLICHE AUSBILDUNG

10/1996 – 10/2001 Studium der Ökologie an der Universität Essen
 Abschluss: **Diplom-Umweltwissenschaftlerin**

07-09/1999 Studentische Hilfskraft, Abteilung Mikrobiologie, Universität Essen

2000 Studienarbeit in der Abteilung Allgemeine Zoologie, Universität Essen

2001 Diplomarbeit „Ökologie des Hörorgans ausgewählter heimischer Säugetiere“

06/2001 und 10-11/2001 Freilandpraktikum in Tschechien an der Südböhmischen Universität Budweis und im Nationalpark Šumava, Kašperské Hory
 Mitarbeit bei verschiedenen Forschungsprojekten

seit 05/2002 Doktorandin der Abteilung Allgemeine Zoologie, Universität Duisburg - Essen. Betreuer: Prof. Dr. Hynek Burda

03-05/2003 Wissenschaftliche Hilfskraft, Abteilung Allgemeine Zoologie

03/2003 vierwöchiger Freilandaufenthalt in Sambia zwecks Sammlung freilandökologischer Daten im Rahmen der Promotion

03/2004 Teilnahme am Neurobiologischen Blockpraktikum „Hörforschung“ der Universitäts-Hals-Nasen-Ohren-Klinik Tübingen

07/2004 Workshop „*Field methods for the study of olfactory interactions among rodents*“, Kampinoski Nationalpark und Kathol. Universität Lublin, Polen

11/2004 Wissenschaftliche Hilfskraft im Büro der Gleichstellungsbeauftragten, Universität Duisburg-Essen, Campus Essen

12/2004 Workshop „Geometrische Morphometrie“ (interne Fortbildung), Südböhmische Universität, Budweis

seit 4/2005 Biologisch-technische Assistentin (Elternzeitvertretung, Teilzeit), Abteilung Allgemeine Zoologie, Universität Duisburg-Essen

AKTIVE TEILNAHME AN KONFERENZEN

- 07/2002 8TH INTERNATIONAL CONFERENCE "RODENS ET SPATIUM",
Louvaine-la-Neuve, Belgien.
Poster "Hearing in voles as estimated from the ear morphology"
- 07/2003 9TH INTERNATIONAL AFRICAN SMALL MAMMALS SYMPOSIUM,
Morogoro, Tansania.
Vortrag "Comparative and functional morphology of the middle ear in
Zambezi mole-rats (*Cryptomys*, Bathyergidae)"
- 07/2003 4TH EUROPEAN CONGRESS OF MAMMALOGY, Brünn, Tschechien.
Poster "Morphology of the middle ear in cryptic species and its value for
diagnosis and eco-functional analysis. The case of *Cryptomys* mole-rats
(Bathyergidae, Rodentia)"
- 05/2004 5TH INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON TROPICAL BIOLOGY "AFRICAN BIODI-
VERSITY", Bonn.
Poster "The use of middle ear ossicles as a taxonomic tool in African mole-
rats"
- 07/2004 9TH INTERNATIONAL CONFERENCE „RODENS ET SPATIUM“, Lublin, Polen.
Vortrag „Can we see what they hear? – Functional morphology of the inner
and middle ear in African mole-rats“
Poster "Kairomone-guided underground foraging for roots in Zambian
mole-rats, *Coetomys* (Bathyergidae)"
- 09/2004 5TH INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON PHYSIOLOGY, BEHAVIOUR AND CON-
SERVATION OF WILDLIFE, Berlin.
Poster "The smell of carrots: kairomone-guided food location in Zambian
mole-rats (*Coetomys anelli*, *C. kafuensis* and their hybrids)
- 10/2004 SENSORY ECOLOGY – AN INTERNATIONAL COURSE FOR POSTGRADUATE STU-
DENTS, Lund, Schweden
Vortrag "Sensory ecology of hearing in African mole-rats (Bathyergidae)"
- 08/2005 9TH INTERNATIONAL MAMMALOLOGICAL CONGRESS (IMC9), Sapporo, Japan
Poster "Acoustics underground: first evidence of the stethoscope effect in
burrows of subterranean rodents"
- 09/2005 79. JAHRESTAGUNG DER DEUTSCHEN SÄUGETIERKUNDLICHEN GESELLSCHAFT,
Essen
Vortrag "Living in a stethoscope: Burrow-acoustics promotes auditory spe-
cializations in subterranean rodents"

STIPENDIEN

- 10-11/2001 SOKRATES Stipendium für Tschechien
- 08/2002 - 07/2004 GraFöG-Doktorandenstipendium der Universität Essen
- 07/2003 Teilnahmestipendium der Europäischen Union/Flemish Interuniversity
Council ("9th International African Small Mammals Symposium")
- 10/2004 Reisekostenbeihilfe der GlaxoSmithKline Stiftung, München für den Post-
graduiertenkurs Sensory Ecology in Lund, Schweden

08/2005 Reisekostenbeihilfe der GlaxoSmithKline Stiftung, München für den IMC9, Sapporo

WISSENSCHAFTLICHE PUBLIKATIONEN

LANGE S., STALLEICKEN J., BURDA H. (2004) Functional Morphology of the ear in fossorial rodents, *Microtus arvalis* and *Arvicola terrestris*. *Journal of Morphology* 262: S. 770-779.

LANGE S., NEUMANN B., BURDA H. (2004) The smell of carrots: kairomone-guided food location in Zambian mole-rats (*Coetomys anselli*, *C. kafuensis* and their hybrids). *Advances in Ethology* 38, Supplements to *Ethology*, p. 62.

LANGE S., BURDA H., BENNETT N. C., NĚMEC P. (2005) Middle ear ossicles as a diagnostic trait in African mole-rats (Rodentia: Bathyergidae). In: Huber, Sinclair, Lampe (Hrsg.): *African biodiversity: molecules, organisms, ecosystems. Proceedings of the 5th International Symposium on Tropical Biology, Museum König, Bonn*. Springer Verlag, S. 329-337.

LANGE S., NEUMANN B., HAGEMEYER P., BURDA H. (2005): The smell of carrots: kairomone-guided food location in subterranean Zambian mole-rats (*Cryptomys* spp., Bathyergidae). *Folia Zoologica* 54: 263-268.

LANGE S., BURDA H.: Comparative and functional morphology of the middle ear in Zambebian mole-rats (*Coetomys* - *Cryptomys*, Bathyergidae). *Belgian Journal of Zoology* (angenommen).

LANGE S., BURDA H., WEGNER R. E., DAMMANN P., KAWALIKA M.: Living in a stethoscope: Hearing in subterranean rodents as an adaptation to burrow acoustics. *Naturwissenschaften* (eingereicht).

SONSTIGES

1993 - 2001 Schülernachhilfe in Mathematik, Englisch, Latein und Französisch bei Schülern und Schülerinnen verschiedenen Alters und verschiedener Schulformen

2000/2001 Studentische Hilfskraft im Ingenieurbüro „Dames & Moore GmbH & Co. KG“, Essen. Mitarbeit bei Umweltgutachten

2002-2005 Mitwirkung bei verschiedenen Vorlesungsreihen und Großpraktika und bei der Betreuung von Abschlussarbeiten der Abteilung Allgemeine Zoologie, Universität Duisburg-Essen

FREMDSPRACHEN Englisch (fließend in Wort und Schrift), Französisch und Spanisch (Schulwissen), Tschechisch (Grundkenntnisse)

Essen, 24.09.2005

12. Erklärung

Erklärung

Hiermit erkläre ich, gem. § 6, Abs. 2, Nr. 7 der Promotionsordnung der Fachbereiche 6 bis 9 zur Erlangung des Dr. rer. nat., dass ich das Arbeitsgebiet, dem das Thema „Sinnesökologie afrikanischer Sandgräber (Bathyergidae) am Beispiel von Hör- und Geruchssinn“ zuzuordnen ist, in Forschung und Lehre vertrete und den Antrag von Frau Simone Lange befürworte.

Essen, 24.09.2005

(Prof. Dr. Hynek Burda)

Erklärung

Hiermit erkläre ich, gem. § 6, Abs. 2, Nr. 6 der Promotionsordnung der Fachbereiche 6 bis 9 zur Erlangung des Dr. rer. nat., dass ich die vorliegende Dissertation selbständig verfasst und mich keiner anderen als der angegebenen Hilfsmittel bedient habe.

Essen, 24.09.2005

(Simone Lange)

Erklärung

Hiermit erkläre ich, gem. § 6, Abs. 2, Nr. 8 der Promotionsordnung der Fachbereiche 6 bis 9 zur Erlangung des Dr. rer. nat., dass ich keine anderen Promotionen bzw. Promotionsversuche in der Vergangenheit durchgeführt habe und dass diese Arbeit von keiner anderen Fakultät abgelehnt worden ist.

Essen, 24.09.2005

(Simone Lange)