

SLOTBESCHOUWINGEN

Op grond van verschillende feiten komen we tot de conclusie, dat de elektrische potentialen, welke van gehoorzenuw en slakkenhuis afgeleid kunnen worden, van verschillenden aard zijn. Hiervoor pleit ten eerste, dat er voor beide potentialen een verschillend centrum van intensiteit bestaat. Bovendien blijken er verschillende bovengrenzen te zijn en een afwijkend gedrag bij den dood van het proefdier.

Over het algemeen neemt men aan, dat de potentialen, welke van de gehoorzenuw afgeleid worden, toe te schrijven zijn aan actiestroom. De gegevens, welke ons onderzoek opgeleverd heeft, zijn hiermede in overeenstemming, doch op zichzelf genomen niet bewijzend voor deze opvatting.

Bij het bestudeeren van verschillende publicaties moet men wel tot de conclusie komen, dat de diverse kenmerken van den actiestroom, welke we in het begin van dit proefschrift bespraken, nog weinig bevredigend voor de potentialen van de gehoorzenuw aangetoond zijn.

De alles-of-niets-wet, het intensiteit-frequentie-principe, de snelheid van voortplanting zijn alle eigenschappen, waarover betreffende den actiestroom in de gehoorzenuw nog onzekerheid bestaat. De golfvorm van de potentialen wijst in de richting van den actiestroom. Het belangrijkste argument is momenteel echter wel de refractaire periode. Het principe van de „alternatie” overnemend van Davis en zijn medewerkers, meenen wij ook in de zenuwpotentialen de refractaire periode terug te vinden. Deze manifesteert zich dan in verzwakking van de potentialen bij hoge frequenties. Ook het aantoonen van „vitale” eigenschappen van de zenuwpotentialen (verdwijnen bij plaatselijke verdooving en bij den dood) moge wijzen op specifieke zenuwfunctie.

Overgaand tot bespreking van het *cochlea-effect*, zij vermeld dat cochlea- en zenuw-effect elkaar wederzijds kunnen beïnvloeden.

Doch ook voor het cochlea-effect is zoo duidelijk een centrum van intensiteit rondom de cochlea, dat zonder bezwaar de oorsprong er van in het slakkenhuis aangenomen kan worden. Is het echter, evenals de zenuwpotentialen, een aan het leven gebonden phenomenon, het mist te eenen male de refractaire periode. Dit komt tot uiting in de bovengrens, welke eerder door de apparatuur dan door het proefdier gesteld wordt. „... we find ourselves” meent Davis „limited by our apparatus quite as much as by the animal at this point.”

De verklaring van het cochlea-effect is inmiddels nog onzeker. Het is echter duidelijk, dat ze rekening moet houden met de volgende feiten: het cochlea-effect verdwijnt zoowel bij plaatselijke verdooving als ook, zooals door ons bij muizen gevonden is, geheel of gedeeltelijk bij sommige algemeene narcotica of hypnotica; het komt geheel of gedeeltelijk tot verdwijnen bij laesies in de cochlea, hetzij deze veroorzaakt worden door operatief of acustisch trauma van het slakkenhuis, hetzij door kunstmatige zenuwdegeneratie. Ten slotte moeten de afwijkingen bij diersoorten met pathologische bevindingen in de cochlea onder de oogen gezien worden. De vergiften voor het gehoororgaan deren het cochlea-effect niet.

Zooals besproken, zoekt men in drieërlei richting de verklaring voor het cochlea-effect. Er is een „cellulaire” theorie, welke het verschijnsel aan de functie van de zintuigcellen in het orgaan van Corti toeschrijft (Davis o.a.). Ook kan men er de ganglicellen of de zenuwuitloopers in de zintuigcellen voor aansprakelijk stellen; en ten slotte een gepolariseerde membraan, welke in trilling geraakt (Hallpike en Rawdon-Smith). De vroeger behandelde argumenten laten we hier rusten om ons te bepalen tot onze eigen bevindingen.

Het komt ons daarbij voor, dat het hier de plaats is terug te komen op de vroeger besproken „Electrische verschijnselen in de biologie”. En nu blijkt, dat in het kader van het phenomenon, hetwelk we voor ons hebben de deformatiestroom van Osterhout en Hill het beste passen. Deze deformatiestroom (electrische potentialen bij buigen van een cel) worden toegeschreven aan een fysisch proces in een biologisch milieu; d.w.z. het verschijnsel blijft aan de eigenschappen van het levend protoplasma gebonden.

Gaan we nu onze vondsten na. We zagen bij plaatselijke ver-

dooving in de cochlea het effect verdwijnen. Het is goed denkbaar, dat het anaestheticum de eigenschappen van protoplasma verandert. Hetzelfde geldt voor de algemeene narcotica, waarvan ons ook bleek, dat het effect er door aangetast wordt. Deze vondsten passen weinig bij de theorie van de gepolariseerde membranen, doch worden zonder moeite verklaard door het buiten werking stellen van een cel, een zintuigcel b.v. welke bij een mechanisch moment, hetgeen een geluidsprikkel is, potentialen vertoont evenals de cellen van Osterhout en Hill. We wezen er op, dat de lipoiedaffiniteit van de narcotica ook een affiniteit voor bepaalde lipoiedhoudende cellen waarschijnlijk maakt. *Op grond van diverse overwegingen schrijven we het cochlea-effect toe aan de functie van de eindorganen in de cochlea.*

Wat verder de bevindingen bij *operatieve letsels* in de cochlea betreft, in dezelfde mate als ze een argument zijn voor de resonantie-theorie pleiten ze tegen de hypothesen van de gepolariseerde membraan. Immers, een membraan trilt als een geheel, zoodat er van resonantie geen sprake kan zijn.

De pathologische cochleae:

Bij de pathologische muizen beschrijven de verschillende onderzoekers (Tatsumi, Van Lennep, Ting-Hsin Meng) afwijkingen in het orgaan van Corti en het ganglicellenapparaat. Niet aan de membraan van Reissner en membrana tectoria. Welk van de elementen met pathologische verandering van beteekenis is voor het cochlea-effect, is zonder meer niet te zeggen. Yasuhara beschrijft een normaal orgaan van Corti bij zijn Japansche dansmuizen. Het is de bedoeling onze dansmuizen hierop nader te onderzoeken.

De hoorthorieën. Hoe staan de nieuwe bevindingen hier tegenover? We zullen eerst de uitkomsten van het zenuw-effect nagaan. Vooraf laten we nog even de korte formuleering van de grondslagen:

Periphere analyse: De diverse frequenties worden over de recipieerende cochlea-elementen gedistribueerd, van waar uit de impulsen in de bijbehorende zenuwvezels opgewekt worden. Deze impulsen hebben niet de frequentie van den geluidsprikkel — ze dragen geen kwalitatief karakter. De zenuwvezel is beslissend voor de kwaliteit en de impulsen zelf geven alleen de intensiteit aan. De frequentie

van de impulsen kan dit dan bepalen volgens het intensiteit-frequentieprincipe.

Centrale analyse: De zenuwimpulsen dragen de kwalitatieve en quantitatieve kenmerken van den geluidsprikkel. De frequentie van den geluidsprikkel wordt teruggevonden in de impulsfrequentie. Doch daardoor is tevens die frequentie niet aan een limiet gebonden en noch de refractaire periode, noch het intensiteit-frequentieprincipe kan tot zijn recht komen.

Bij de afleiding van de zenuwpotentialen blijkt nu, dat de frequentie van de potentialen overeenstemt met die van den geluidsprikkel. Dit voert tot centrale analyse, en tevens tot een afzien van refractaire periode en intensiteit-frequentieprincipe!

Wever (1930¹) heeft zich op ingenieuze wijze uit deze impasse weten te redden door de z.g. *volleytheorie*. Deze komt op het volgende neer: Gesteld, dat een bepaalde frequentie het gehoororgaan bereikt; een complex van zenuwvezels geeft deze met impulsen van dezelfde frequentie door. Dit gaat echter op de volgende wijze in zijn werk: op de eerste prikkeltrilling reageert elke zenuwvezel van het complex, op de tweede echter een beperkt aantal, op de derde weer een ander beperkt aantal enz. Het zenuwvezelcomplex als geheel geeft dus impulsen van dezelfde frequentie als de geluidsprikkel, doch elke zenuwvezel afzonderlijk is volkomen „vrij” in zijn gedragingen. Dat wil dus zeggen, de vezel kan zich aan bepaalde wetten houden en b.v. refractaire periode en intensiteit-frequentieprincipe respecteren. Men kan deze „volleytheorie” (zooals trouwens ook de telefoontheorie) combineren met resonantie. Bij de „niet-resonantie-volleytheorie” reageert op elke geluidsfrequentie het recipieerende cochleadeel in toto. En de zenuw reageert ook in toto volgens de volleytheorie. Bij de „resonantie volleytheorie” reageert op een bepaalde frequentie slechts een bepaald cochleadeel; en alleen het hiermede corresponderende zenuwvezelcomplex komt in reactie volgens de volleytheorie.

Al is deze verklaring van Wever wat gecompliceerd, ze heeft veel aantrekkelijks. Doch er is een belangrijk argument tegen in te brengen. Voor de lagere frequenties zijn er geen moeilijkheden. Doch we hebben gezien, dat de hogere frequenties (boven 1000 v.d.) niet of niet verzwakt afgeleid worden. De refractaire periode voegt

zich niet in het schema van de volleytheorie en verzet zich tegen de hoge frequenties!

En als de volleytheorie voor de hoge frequenties niet opgaat, wordt ze ook voor de lage problematisch.

Wij zijn van meening, dat we nog te weinig gegevens hebben, om een afdoend oordeel over aard en wezen van de zenuwpotentialen uit te spreken. Het meest voelen we nog voor de actiestroom-alternatie-theorie van Davis. Doch ook dan zijn er nog veel onbeantwoorde vragen; vooral: waarom wordt bij het stijgen der frequentie de potentiaalintensiteit geringer doch de subjectieve geluidsgewaardiging niet minder sterk?

Vroeger werd reeds besproken, dat de eigenschappen van den zenuwimpuls, indien wij die voldoende kenden in kwalitatief en quantitatief opzicht, beslissend zouden zijn voor de eene of de andere geluidstheorie. Voor het cochlea-effect geldt dit niet. Integendeel, juist omdat dit een afspiegeling is van de geluidsprikkel zal het ons in dit opzicht wellicht niet verder brengen.

Doch de gelaedeerde en pathologische cochlea wijzen wel degelijk in een bepaalde richting. Bij periphäre analyse, waar dus de diverse frequenties gedistribueerd worden over de cochlea-elementen, kan men bij laesie van een deel hiervan uitvallen van bepaalde frequenties verwachten. Bij centrale analyse, waar het recipieerende cochleadeel in zijn geheel reageert, kan men daarentegen bij letsel een stoornis van alle frequenties verwachten. Absoluut zeker is dat niet — wij wezen hier reeds op — maar toch wel hoogst waarschijnlijk.

Verschillende onderzoekers — en ook onze eigen experimenten stemmen hierin overeen — vinden dat bij laesie van de cochlea de functioneerende stoornis een partieel karakter draagt. Een aanwijzing dus voor periphäre analyse. Ook zijn er zelfs aanwijzingen gevonden voor localisatie van de frequenties langs de membrana basilaris.

PROTOCOLLEN

Protocolen van de katten

Kat A.

Aethernarcose; decerebratie en toegankelijk maken van de gehoorzenuw. De actieve electrode wordt onder de gehoorzenuw geschoven en de andere in het hersenweefsel, dat weer in situ gebracht was. Electroden via versterkingslampen verbonden met den luidspreker. Als geluidsbron wordt de toongenerator gebruikt. Alle frequenties zijn in den luidspreker te hooren tot een bovengrens van ongeveer 4000 v.d.

Kat B.

Aethernarcose; beide caritoden afgeklemd. Bulla rechts wordt geopend en blijkt met normaal slijmvlies bekleed te zijn. Op het foramen rotundum wordt een actieve electrode met een watje gefixeerd. Daarna decerebratie. Een tweede actieve electrode wordt onder de gehoorzenuw geschoven, de indifferente in hersenweefsel. Versterking als bij kat A. Als geluidsbron toongenerator. Afleiding: van gehoorzenuw worden frequenties afgeleid tot ± 4000 v.d. en van foramen rotundum tot ± 6500 v.d.

Kat C.

Aethernarcose; één actieve electrode op het promontorium gefixeerd als bij kat B en een tweede na decerebratie onder de gehoorzenuw. Bij deze laatste manipulatie komt het verlengde merg waarschijnlijk onder druk, waardoor de algemeene toestand van het proefdier slecht wordt. Het sterft als het goed en wel in opstelling is. Van de gehoorzenuw kan niet worden afgeleid, wel van de cochlea (promontorium).