

In comparison with the findings by other authors in the vestibular nuclei of the cat, the discharge rate in the primary afferents proved to be on a slightly higher level. The variety of response patterns in the vestibular nuclei can be attributed to participation of intercalated neurons.

Upon static stimulation of the macular receptors no evidence was found of adaptation in the primary afferent fibres. This constitutes a distinct difference between primary and secondary neurons in the vestibular system.

## SAMENVATTING

Vestibulair onderzoek, o.a. naar de functie van de otoliet-organen (utricleus en sacculus), beruiste gedurende lange tijd voornamelijk op waarnemingen van labyrinthaire reflexen en de veranderingen die hierin ontstaan na gedeeltelijke of totale labyrinthectomie.

Met behulp van de electronenmicroscop werd het morfologische polarisatiepatroon van de zintuigcellen in de maculae ontdekt. Tezamen met de invoering van electrofysiologische technieken, met behulp waarvan de informatie van het geïsoleerde perifere orgaan duidelijk werd, kon een volledig beeld van de functie van de otolieten verkregen worden.

Sinds betrekkelijk korte tijd wordt door de meeste auteurs de schuifkracht van de otoliet langs de macula aangegeven als de adequate prikkel voor de maculareceptoren, waarmee de oorspronkelijke opvatting van Breuer (1891) bevestigd werd.

De huidige kennis van de electrofysiologische eigenschappen van de verschillende zenuwen van de vestibulaire receptoren berust grotendeels op proeven bij lagere vertebraten.

Lowenstein en Roberts (1950) publiceerden kwantitatieve gegevens over afleidingen uit de afzonderlijke zenuwtakken van de otoliet-organen bij de rog. Ofschoon vele electrofysiologische gegevens beschikbaar zijn over prikkelverwerking in de vestibulaire kernen bij zoogdieren, werden slechts enkele artikelen over afleidingen van primair afferente vezels in de nervus vestibularis gepubliceerd.

Zo nam Wing (1963) aan, op grond van afleidingen uit het vestibulaire ganglion, dat de utricleus en de sacculus bij de kat waarschijnlijk rudimentaire organen zijn zonder functionele betekenis voor de ruimtelijke oriëntatie.

In dit proefschrift wordt de codering van de perifere prikkel in het otoliet-systeem onderzocht door middel van afleidingen van primair afferente vezels in de nervus utricularis bij de kat.

Om exacte afleidingen uit de nervus utricularis te verkrijgen moest een techniek worden ontwikkeld voor het functioneel uitschakelen van de laterale en voorste halfcirkelvormige kanalen, met behoud van de functie van de utricleus. Na doorsnijden van de laterale en de voorste ampullaire zenuw links, werd een totale labyrinthectomie rechts verricht. Pre- en postoperatief electronystagmografisch onderzoek op torsie- en parallelschommel bevestigde een ongestoorde functie van de utricleus (links) en een functionele uitschakeling van de bovengenoemde kanalen.

Enkele weken na deze operaties werd de achterste schedelgroeve aan de linkerzijde benaderd via een uitgebreide craniotomie. Vervolgens werd een microelectrode in het utriculaire deel van de nervus vestibularis superior geplaatst. Dit geschiedde onder visuele controle, omdat exacte afleiding van primair

afferente vezels net binnen de meatus acusticus internus op stereotactische wijze niet mogelijk was.

Ter verificatie van de localisatie van de micro-electrode in de nervus utricularis werd de "fast-green" methode (Thomas en Wilson 1965) gebruikt. In de vries-coupees (gesneden evenwijdig aan de nervus vestibularis) werd de gekleurde plaats in de nervus utricularis aangetoond door middel van gecombineerde observatie met rood licht en phase-contrast microscopie.

— De utriculus werd geprikkeld door de kat in het transversale vlak te kantelen om de rostro-caudale as, naar beide zijden over een hoek van  $45^\circ$  ten opzichte van het horizontale vlak.

De kwantitatieve gegevens hebben alleen betrekking op dit gebied. In de normale houding werd een vrij regelmatige spontane ontlading waargenomen. Indien de gegevens worden bewerkt in de vorm van een interval-histogram, zien we echter een meer gespreide verdeling van de intervallen tussen de actie-potentialen dan bij observatie met conventionele onderzoeksmethoden.

Bij kantelen naar de ipsilaterale zijde ontstond een duidelijke toeneming van de ontladingsfrequentie, terwijl een kanteling in tegenovergestelde richting een afname van de spontane activiteit te zien gaf.

In de richting van de kanteling die tot verhoogde activiteit leidt, werd een bij benadering lineaire verhouding van de ontladingsfrequentie tot de schuifkracht gevonden. Kanteling in tegenovergestelde richting toont geen voor de positie karakteristieke ontladingsfrequentie. Dit houdt in dat de macula-receptoren die betrokken zijn bij statische prikkeling een eenzijdige richtingsgevoeligheid tonen.

In enkele vezels werden afwijkingen gevonden van een lineaire verhouding van de ontladingsfrequentie tot de schuifkracht. Deze zouden kunnen worden toegeschreven aan begeleidende invloed van een drukgradiënt zoals door von Békésy (1966) werd aangegeven.

— De afleidingen bij normale katten toonden geen verschil in vergelijking met de reacties van de tevoren geopereerde katten (o.a. totale labyrinthectomie aan de contralaterale zijde). Bij onze experimenten werd dus geen invloed van het contralaterale labyrint op de reactie bij statische prikkeling aangetoond.

— Voorts werden geen tekenen van adaptatie bij statische prikkeling van de macula-receptoren gevonden. Als we aannemen dat adaptatie van de otoliet-organen zou optreden ten gevolge van de efferente activiteit, zoals dit voor de halfeirkelvormige kanalen beschreven werd door Goetmakers (1968), dan moeten wij vaststellen dat in onze experimenten geen effect van efferente activiteit werd waargenomen.

— Aanvullend onderzoek waarbij in het sagittale vlak werd gekanteld gaf een kwalitatieve bevestiging van de kwantitatieve bevindingen bij kantelen in het transversale vlak.

— Enkele inleidende experimenten worden beschreven betreffende de reactie op lineaire versnellingen in het horizontale vlak, opgewekt door prikkeling op

een parallelschommel. De sinusvormige bewegingen gaven een duidelijke frequentiemodulatie van de ontladingen te zien, zodanig dat een toeneming ontstond wanneer de traagheidsbewegingen van de otoliet naar lateraal gericht waren. Deze voorlopige, kwalitatieve indrukken dienen nader geanalyseerd te worden.

De interval-histogrammen, beoordeeld in samenhang met beelden van de opeenvolgende actiepotentialen, maken een betere analyse mogelijk van de tijdspatronen der ontladingen bij kantelen in het transversale vlak.

De resultaten van deze bevindingen en het verband met het morfologische polarisatie-patroon van de macula utriculi worden besproken.

Ons onderzoek heeft de evenwichtsfunctie van de utriculus voor de ruimtelijke oriëntatie bij de kat bevestigd. De reacties tonen grote overeenkomst met de beschrijving van "statische" positie-receptoren bij de rog.

In de primair afferente vezels wordt een hoger niveau van de ontladingsfrequentie waargenomen dan in het vestibulaire kerncomplex van de kat, zoals dit door anderen is beschreven.

De verscheidenheid van reactiepatronen in de vestibulaire kernen kan worden toegeschreven aan de aanwezigheid van coördinerende neuronen.

In de primair afferente vezels kon bij statische prikkeling geen adaptatie worden aangetoond. Dit vormt een duidelijk verschil tussen neuronen van de eerste en de tweede orde in het vestibulaire systeem.