

SAMENVATTING

Dit proefschrift behandelt verschillende facetten van de mechanica van het inwendig oor, vanuit een wiskundige invalshoek. De functie van een wiskundig model in dit vakgebied is het verklaren van experimenteel waargenomen verschijnselen, en het aanreiken van suggesties voor nieuwe experimenten. Op deze wijze kan een samenhangend begrip verkregen worden van de werking van het inwendig oor.

Het *inwendig oor* (*slakkehuis*, *cochlea*) van zoogdieren heeft een ingewikkelde structuur. Het is een spiraalvormige, met vloeistof gevulde buis, waarin drie kanalen te onderscheiden zijn (zoals een dwarsdoorsnede, Fig. 1.1.4 op blz. 11, laat zien). Voor het doel van het proefschrift mag men zich de cochlea evenwel vereenvoudigd voorstellen als een rechte, langgerekte buis, die door een scheidingswand in twee kanalen verdeeld wordt (zie bijv. Fig. 3.1.1 op blz. 58, waar de buis een rechthoekige doorsnede heeft). In de grotendeels benige scheidingswand is in de lengterichting een smalle strip uitgespaard waarin zich een vlies bevindt, het *basilair membraan*. De wanden van de buis zijn alle hard, behalve aan het begin waar de kanalen worden afgesloten door vliezen, vensters geheten. Het *ovale venster* sluit het bovenste kanaal af, het *ronde venster* het onderste kanaal.

De werking van het gehoororgaan is globaal als volgt (zie ook Fig. 1.1.1 op blz. 8). Een geluidstrilling wordt opgevangen door de oorschelp en naar het trommelvees getrechterd door de uitwendige gehoorgang. De beweging van het trommelvees wordt via de drie middenoorbeentjes (hamer, aambeeld en stijgbeugel, welke laatste verankerd is in het ovale venster) overgebracht op de vloeistof in het bovenste kanaal van het slakkehuis. Hierdoor ontstaat een drukverschil tussen de twee kanalen, wat een verplaatsing van het basilair membraan teweegbrengt.

Doordat het membraan in de lengterichting in dikte afneemt en in breedte toeneemt, is het in de buurt van de vensters veel stijver dan aan het eind van de buis. Als gevolg hiervan is de plaats waar het membraan zijn maximale uitwijking heeft, afhankelijk van de frekwentie van de geluidstrilling: voor hoge tonen ligt het maximum dichtbij de vensters, voor lage tonen aan het eind van het slakkehuis. Dit is de eerste stap van het proces waardoor het mogelijk is trillingen van verschillende frekwentie als zodanig waar te nemen.

Een verdergaande frekwentiescheiding vindt plaats bij de omzetting van de beweging van het basilair membraan in zenuwprikkels. Deze omzetting komt tot stand in het zogenaamde *orgaan van Corti/tectoriaal membraan complex*, een gekompliceerd geheel van zintuigcellen, steuncellen en vliezen (zie Fig. 1.1.4).

De zenuwen geleiden tenslotte het signaal naar de hersenen.

Het proefschrift beperkt zich tot de genoemde eerste stap van het proces in het inwendig oor. Het doel is een wiskundig model te ontwikkelen dat het gedrag van het basilair membraan goed beschrijft. Hiertoe mag het model niet te sterk van het echte slakkehuis afwijken. Het model mag echter ook niet te ingewikkeld zijn, omdat dan de vergelijkingen die het model beschrijven niet meer oplosbaar zijn.

Het is derhalve belangrijk na te gaan welke vereenvoudigingen toegepast kunnen worden, zonder dat daardoor het bewegingspatroon van het basilair membraan veel verandert. Voorbeelden van zulke vereenvoudigingen zijn de in het begin aangegeven verwaarlozing van de spiraalvorm van de cochlea en het terugbrengen van

het aantal kanalen binnen de buis van drie naar twee.

Het model dat uiteindelijk resteert heeft een uiterst simpele geometrie (Fig. 4.1.1 op blz. 74), terwijl bovendien de vloeistof- en membraaneigenschappen zo eenvoudig mogelijk weergegeven zijn. Het model is twee-dimensionaal: de vloeistof wordt geacht alleen te bewegen in de lengterichting van de buis en loodrecht op het basilair membraan; de vloeistofverplaatsing in de dwarsrichting van het membraan is van ondergeschikt belang.

De vergelijkingen die dit twee-dimensionale model beschrijven kunnen op diverse bekende manieren worden opgelost. Er zijn exacte methoden, waarbij niets aangenomen wordt over de aard van de oplossing, en benaderende methoden, waarbij zo'n aanname wel wordt gedaan.

Een exacte oplossingstechniek die de werking van het model goed weergeeft is de *eindige elementen methode*. Met deze konstatering lijkt het probleem afdoende behandeld.

Een complicatie is echter dat er te weinig betrouwbare gegevens zijn van de mechanische eigenschappen (massa, stijfheid, weerstand) van het basilair membraan. Bij het vergelijken van de uitkomsten van het model met meetresultaten is het daarom onvermijdelijk de waarden van deze grootheden net zolang te variëren totdat de beste overeenkomst verkregen is. Zo'n aanpak zou met een exacte techniek veel te tijdrovend zijn.

Het is daarom noodzakelijk een goede benaderende oplossing te hebben. Deze zal weliswaar minder nauwkeurig zijn dan een exacte, maar vraagt ook aanzienlijk minder rekentijd op de computer. Benaderende oplossingen hebben als bijkomend voordeel dat zij bij uitstek geschikt zijn om te verduidelijken welke fysische mechanismen ten grondslag liggen aan de waargenomen verschijnselen.

Er worden in het proefschrift verschillende benaderende methoden behandeld om het twee-dimensionale model op te lossen, waarvan er een, de *LG methode*, nauwkeurig genoeg blijkt te zijn. Deze wordt dan ook gebruikt bij het toetsen van het model aan de meetresultaten.

De beweging van het basilair membraan is gemeten in preparaten van menselijke cochlea's, en in cochlea's van levende en dode katten, apen en cavia's. De vergelijking van modelresultaten en meetgegevens laat zien dat de overeenkomst kwalitatief (wat betreft de vorm van het uitwijkingspatroon van het basilair membraan) zeer goed is, kwantitatief (wat betreft de grootte van de uitwijking) evenwel te wensen overlaat.

Verbetering van het model is mogelijk door het tot dusverre weggelaten orgaan van Corti/tectoriaal membraan complex erin op te nemen. Een dergelijke uitbreiding vereist tevens dat de vloeistofbeweging in de dwarsrichting van het basilair membraan in de beschouwingen betrokken wordt. Het aldus geschetste model kan, wanneer de bijbehorende vergelijkingen oplosbaar zijn, niet alleen het gedrag van het basilair membraan beter beschrijven, maar ook inzicht geven in de tweede stap van de frekwentiescheiding in het inwendig oor, de omzetting van de membraanbeweging in zenuwprikkels.