

SAMENVATTING

In 1952 stelde de Vries een hypothese op — de haren hypothese — waarmee het mogelijk was een kwalitatieve beschrijving te geven van de meeste toen bekende microphonische effecten van de labyrinth organen en het zijlijn orgaan. Een nieuw effect, het superpositie effect, werd door hem ontdekt als een consequentie van de hypothese.

Volgens deze theorie is een kracht, werkend in de lengte richting van de haar op de zintuigcel, bepalend voor het microphonisch effect (zie Hoofdstuk VI). Dit idee vormde het uitgangspunt van het hier beschreven onderzoek.

De bouw van het zijlijn orgaan werd onderzocht en vergeleken met structuren in het labyrinth (hoofdstuk III). De peer-vormige zintuigcellen van deze organen vertonen duidelijke overeenkomst. Op het verdikte membraan aan de top van de cel zit bij het zijlijn orgaan één en bij de labyrinth organen meerdere haren. Deze haren staan waarschijnlijk loodrecht op het cel oppervlak. De gelatineuse cupula moet opgevat worden als een afscheidingsproduct van de steuncellen. Deze cellen vormen bovendien een mechanisch stevige onderlaag voor de zintuigcellen.

Een korte en daarom onvolledige bespreking van de literatuur over het microphonisch effect van de labyrinth organen maakt duidelijk dat het hiervan afgeleide elektrisch effect gecompliceerd is. Het bestaat uit een primair zintuigeffect en twee secundaire potentialen afkomstig van ganglia. Deze laatste ontbreken bij het zijlijnorgaan. Om deze reden en om de grotere experimentele mogelijkheden verdient het zijlijn orgaan voor het bestuderen van het microphonisch effect de voorkeur boven het labyrinth.

Een onderzoek naar de mechanica van het zijlijn orgaan wees uit dat een verplaatsing van het gehele orgaan over het zintuigepitheel effectief was voor het microphonisch effect. In een situatie waarin het orgaan de natuurlijke toestand zeer nabijkomt, is de amplitudo van de cupula zeer klein en meestal niet te meten. Zelfs wanneer het microphonisch effect reeds zijn verzadigingswaarde bereikt heeft is de amplitudo van de cupula kleiner dan één micron. De cupula gedraagt zich plastisch voor constante en elastisch voor oscillerende krachten. Hierdoor is dit orgaan een ideale trillingsperceptor. Zelfde eigenschappen waren reeds door Békésy voor het tectorial membraan gevonden. Voor trillingen gedraagt de cupula zich mechanisch als een enkelvoudige harmonische oscillator die (ongeveer) kritisch gedempt is.

Met behulp van de, in hoofdstuk VI uitgebreid besproken, harenhypothese worden een aantal experimenteel te benaderen problemen gesteld. Aangenomen wordt dat het voltage van het microphonisch effect evenredig is met de trek aan de haar. Een belangrijk gedeelte van de in hoofdstuk VII besproken experimentele resultaten zijn niet in overeenstemming met dit idee.

Essentieel is dat bij kleine amplituden de spanning van het microphonisch effect evenredig is met de amplitudo van de cupula maar dat bij een samengestelde trillingsvorm in het zelfde amplitudo gebied een niet lineair effect optreedt (superpositie effect). Met een eenvoudige model-voorstelling is het niet mogelijk hiervoor een verklaring te geven.

Bij constante verplaatsingen kon geen blijvende vergroting van de gelijkstroom potentiaal (in de stilstaande cupula reeds aanwezig), gemeten worden. Met behulp van een slipeffect is dit verschijnsel te verklaren (VIII-1). Het slipeffect is waarschijnlijk te traag om te kunnen verklaren dat bij lage frequenties slechts een klein percentage van de amplitudo effectief is voor het microphonisch effect (zie VIII-3). Gevonden werd dat bij constante amplitudo van de cupula het voltage van het microphonisch effect bij lage frequenties afneemt. Bij constante snelheid van de cupula is het microphonisch effect veel minder afhankelijk van de frequentie (zie VIII-3.2). Klaarblijkelijk speelt voor het microphonisch effect de snelheid dus een belangrijker rol dan de amplitudo.

Het phase gedrag van het microphonisch effect van een trillende cupula wijkt af van de phase van de mechanische responsie (zie fig. 43, 44 en 45). Met behulp van een latentie tijd kan hiervoor een plausibele verklaring gegeven worden (zie VIII-2.2).

Daar bleek dat de uitwijkingen zeer klein zijn ($< 1\mu$) zou bij loodrechte stand van de zintuigharen (ca. 7μ lang), indien de haren hypothese juist was, de zintuigcellen op een ineffektieve wijze geprikkeld worden. Een energetische beschouwing maakte onwaarschijnlijk dat een kracht in de lengte richting van de haar essentieel is voor de zintuigcel (pagina 102). Met een nieuw model, waarbij de haren rechtopstaan en alleen dienen om de wrijving tussen de glijdende oppervlakken te vergroten, zijn een groot deel van de experimentele resultaten te beschrijven. Het zelfde gelukt echter ook wanneer aangenomen wordt dat de haren scheef staan en evenals in het oude model een kracht in de lengterichting van de haar effectief is. Dit model is naar aanleiding van het histologisch onderzoek, waarbij men vond dat de zintuigharen rechtop staan minder waarschijnlijk. Beide modellen geven geen verklaring voor het superpositie effect.

Het probleem wordt nu van meer physiologische zijde be-

naderd. Hierbij staan de processen welke optreden in de zintuigcel centraal. In verband hiermede wordt in hoofdstuk IX een overzicht gegeven van de literatuur over membraan potentialen van zenuw en spier. Uitgaande van bij deze organen bekende processen wordt thans getracht tot een nieuwe basis voor experimenteel onderzoek te komen. Gebleken is dat evenals bij de labyrinth organen ook bij het zijlijn orgaan de bloedvoorziening, pharmaca, ionen en de temperatuur een invloed uitoefenen op de grootte van het microphonisch effect (hoofdstuk X).

Waarschijnlijk speelt acethylcholine een belangrijke rol bij het ontstaan van het microphonisch effect bij het zijlijn orgaan (XI). Naar aanleiding hiervan wordt als voorlopige werkhypothese in hoofdstuk XII een dubbel mechanisme voorgesteld. Tengevolge van de mechanische deformatie van de top van de zintuigcel wordt acethylcholine gevormd. Hierdoor treedt een locale permeabiliteits verandering op en loopt er om de cel een stroom (zie model in fig. 29) en deze stroom wordt waargenomen in de vorm van de microphonische potentiaal. De cel beschikt evenwel over een reactiemechanisme wat de gevormde acethylcholine snel inactiveert. De effectieve hoeveelheid ACh hangt dus tenslotte af van de snelheid waarmede ACh geproduceerd wordt. Het is mogelijk dat de invloed van frequentie (pag. 97) op het voltage van het microphonisch effect hierdoor wordt veroorzaakt.

Getracht wordt met behulp van deze onderstelling het superpositie effect opnieuw te analyseren.

Het laatste hoofdstuk bespreekt enige biologische proeven over de functie van het zijlijn orgaan. Het gelukte de, bij het electrophysiologisch onderzoek ook gebruikte, vissoort te dressereren op trillingen van het zijlijn orgaan. Men was hier tot nu toe nog niet in geslaagd. Aangetoond werd dat de frequentie karakteristiek van het microphonisch effect een goede maatstaf is voor hetgeen het dier met dit orgaan kan waarnemen. Het dient waarschijnlijk voor het localiseren van een prooi op korte afstand.