

SAMENVATTING

In dit proefschrift wordt een overzicht gegeven van onderzoek om het bestaan van richtingshoren bij twee soorten mariene beenvissen: de gevlekte lipvis, *Labrus berggylta* en de kabeljauw, *Gadus morhua*, aan te tonen. Tegen bestaande theoretische verwachtingen in kon dit vermogen bij beide soorten onomstotelijk worden aangetoond. Door onvolledige proefopzetten en/of door ongeschikte stimulus situaties waren de uitkomsten en conclusies van vele vroegere onderzoeken bij uiteenlopende vissoorten sterk wisselend, hetgeen zijn weerslag vond in uitvoerige overzichtsartikelen, waarin de conflictstof werd uitgesponnen.

Vooraf om akoestische redenen zijn de hier gerapporteerde dressuurproeven in noorse fjorden uitgevoerd onder een speciaal daartoe geconstrueerd vlot. In een dergelijke situatie konden de afstanden tussen het proefdier en de geluidsbronnen enerzijds en die tot de oppervlakte (die een vlakke geluidsspiegel vormt) anderzijds, tot circa 5 m. opgevoerd worden.

Deze omstandigheden laten toe dat met laag frequente tonen (meestal 75 Hz) gestimuleerd kan worden, hetgeen vermoedelijk de sleutel tot succes is geweest. Zowel de fysiologische als de fysische controle op de toegepaste geluidsvelden hebben sterk de aandacht gekregen. Er is rekening mee gehouden, dat de akoestische aspecten slechts volledig konden worden overzien door fysici en het kleine aantal onderzoekers op het gebied van het gehoor van vissen, door deze zaken nader te bespreken in een afzonderlijke sectie III. De lezer zal met behulp van 1.1. zelf moeten uitmaken welke delen uit de inleiding van zijn gading zijn.

Het fysiologische onderzoek leverde de volgende resultaten op:

- (1) *Labrus berggylta* is in staat een verandering waar te nemen in de geluidsrichting van een samengestelde toon met een grondtoon van 115 Hz: zie de overdruk in 2.1.
- (2) *Gadus morhua* is in staat een geluidsbron te lokaliseren, die een zuivere toon met een frequentie van 75 Hz uitzendt (bron in hetzelfde horizontale vlak; afstanden tot de bron 4 of 5.3 m): 2.2.
- (3) Psychofysiologisch onderzoek van het minimale hoekverschil in geluidsrichting, dat door de kabeljauw onderscheiden kan worden, leidde tot een voorlopige schatting van circa 20° (onderscheiding in 50% van de gevallen); waarschijnlijk vormt deze waarde een bovengrens.
- (4) Voor het richtingshoren zijn twee labyrinten nodig. De zijlijn is er niet essentieel bij betrokken (resultaten verkregen met chirurgische uitschakelingsproeven). Deze uitkomsten zijn in strijd met het niet geverifieerde model van Van Bergeijk (lokalisatie van de geluidsbron met de zijlijn): zie 2.2.
- (5) Er is een model opgesteld om de detectie van de geluidsrichting bij vissen te verklaren: 2.2. (discussie). Het model heeft twee varianten respectievelijk voor vissen met en zonder zwemblaas. In beide varianten liggen de receptoren uitsluitend in de labyrinten. De modellen zijn gebaseerd op de functionele eis dat er geen 180° onzekerheid in de detectie van de geluidsrichting zou bestaan.

- (6) Vervolgens wordt deze laatste veronderstelling bij een vis met een zwemblaas bewezen. De kabeljauw onderscheidt geluiden, die op de kop invallen van die, welke op de staart invallen (frequentie 75 Hz): 2.3.
- (7) In dressuurexperimenten wordt de rol van de faseanalyse van de geluidsdruk t.o.v. een kinetische parameter aangetoond bij de kabeljauw. Zuivere tonen met een frequentie van 75 Hz werden als stimulus toegepast. De resultaten vormen een gedeeltelijke verifiëring van het model voor een vis met een zwemblaas vermeld in (5): zie 2.3.
- (8) Het model voor het richtinghoren wordt verder uitgewerkt tot een aantal "voorspellingen", die in toekomstige onderzoeken empirisch getoetst kunnen worden: discussie in sectie IV.

Aangezien reeds in het begin van het onderzoek te verwachten was dat de deeltjessnelheid of de deeltjesverplaatsing in de geluidsgolf een essentiële rol bij het (eventuele) richtinghoren van een vis zou spelen, werd een deeltjessnelheidsmeting ontwikkeld. Mede in verband hiermee kunnen in akoestisch opzicht de volgende stadia worden onderscheiden:

- (A) constructie van een bolvormige deeltjessnelheidsmeter (snelheidshydrofoon); de gevoeligheid wordt theoretisch berekend: zie 2.1.
- (B) meting van de geluidsdrukken en de deeltjessnelheden in de geluidsvelden onder het vlot; vergelijking van de meetwaarden met een theoretisch model van het geluidsveld: zie 2.2.
- (C) reciprociteitsijking van de snelheidshydrofoon onder het vlot; afleiding van de reciprociteitsparameter: 3.1.
- (D) synthese van geluidsvelden, waarin de geluidsrichting voor de vis schijnbaar omkeert: 2.3.
- (E) vergelijking van amplituden en fasen relaties in dergelijke geluidsvelden met de theoretische simulaties, die met een computer werden gegenereerd: 2.3.; 3.2.3.

Voor de beloningsdressuren van de vissen waren voedersystemen nodig, die vanaf het vlot te bedienen waren. De mechanische constructie van deze voedersystemen wordt beschreven in 2.4. De latere ontwikkeling tot losse eenheden, die op verschillende plaatsen boven de kooi met de vis konden worden geplaatst, wordt besproken in 3.3.

De relaties tussen de diverse stimuli S_i ($i = 1, 2, \dots, m$) en de frequenties van voorkomen van de diverse responsie alternatieven R_j ($j = 1, 2, \dots, n$) werden in een dressuurexperiment i.h.a. beschreven met $S \times R$ matrices. De proefopzetten gaven veelal aanleiding tot toetsing van statistische hypothesen (veel controle experimenten). In één geval leek het toetsingsprobleem ook voor andere toepassingen van belang. Het is daarom afzonderlijk gepubliceerd (2.5.).