

University of Groningen

Over het microphonisch cochlea- en christa-effect bij de duif

Ubbens, Dirk Reinder

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

1955

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

Ubbens, D. R. (1955). *Over het microphonisch cochlea- en christa-effect bij de duif*. [S.n.].

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

OVER HET
MICROPHONISCH COCHLEA-
EN CRISTA-EFFECT
BIJ DE DUIF

*

DOOR
D. R. UBBENS

CORRIGENDA

*

- pag. 9, onder Hoofdstuk II staat: Enige feiten, lees: Enige technische opmerkingen.
- pag. 29, 8e regel van boven invoegen achter **de Vries en Vrolijk 4¹**).
- pag. 45, onder figuur lezen: fig. 6.
- pag. 50, onder figuur lezen: fig. 10.

OVER HET MICROFONISCH
COCHLEA- EN CRISTA-EFFECT BIJ DE DUIF

PROMOTOR: PROF. DR. EELCO HUIZINGA

STELLINGEN.

I.

Men dient er rekening mee te houden, dat sommige kinderen, die debiel lijken te zijn, aan een ernstige slechthorendheid lijden.

II.

Bij de aanwezigheid van een slechthorende in een gezelschap behoort men bij het algemeen gesprek zich steeds te keren tot de slechthorende.

III.

Bij de behandeling van een geleidingsdoofheid tengevolge van een tuba-aandoening kan een bestraling van de nasopharynx met radium volgens **Crowe** een goed hulpmiddel zijn.

IV.

Tongbasiscarcinomen kunnen veel beter behandeld worden door middel van radiuminplantatie via pharyngotomie dan met röntgenbestralingen.

V.

Een gedurende klinische observatie volkomen normale oogtensiecurve behoeft de diagnose glaucoom niet uit te sluiten. Men noeme dit dan echter pseudo- of paraglaucoom.

VI.

De pudendus-block-anaesthesie gecombineerd met hyaluronidase en epinephrine is in de verloskunde een voortreffelijk hulpmiddel bij een uitgangforceps, bij een stuitligging met episiotomie en voor het herstel van een perineumlaesie.

VII.

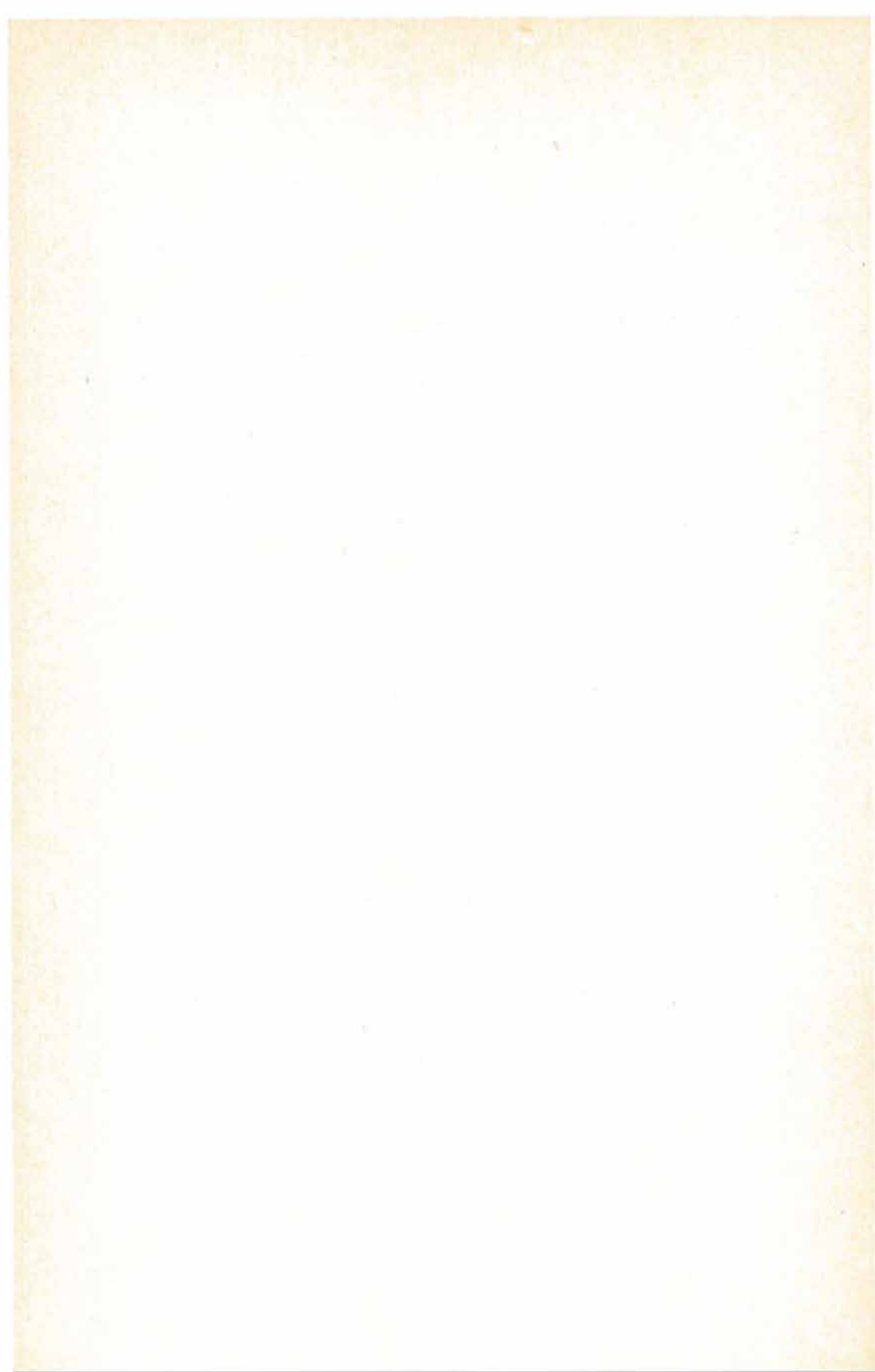
Er bestaat een verband tussen passieve bewegingen, bij distorsie en fracturen toegepast, en het optreden van de dystrophie van **Sudeck**.

VIII.

Nystagmus retractorius, een symptoom, dat berust op een aandoening van de pons komt vaker voor, dan het geringe aantal gepubliceerde gevallen aangeeft.

IX.

De grondmotieven van het huidig streven naar federalisatie van Europa zijn in strijd met de Heilige Schrift.



RIJKSUNIVERSITEIT TE GRONINGEN

OVER HET
MICROPHONISCH COCHLEA-
EN CRISTA-EFFECT
BIJ DE DUIF

*

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD VAN
DOCTOR IN DE GENEESKUNDE AAN DE RIJKS-
UNIVERSITEIT TE GRONINGEN, OP GEZAG
VAN DE RECTOR MAGNIFICUS DR. W. J. W.
KOSTER, HOOGLERAAR IN DE FACULTEIT
DER LETTEREN EN WIJSBEGEERTE, IN HET
OPENBAAR TE VERDEDIGEN, ZO DE HEERE
WIL, OP WOENSDAG 22 JUNI 1955, DES NA-
MIDDAGS TE 3 UUR PRECIES

DOOR

DIRK REINDER UBBENS
GEBOREN TE SNEEK

AAN LUCY BALLARD
AAN MIJN OUDERS
AAN MIJN SCHOONoudERS

„Mijn hulp is van den HEERE, die hemel en aarde gemaakt heeft.”

Psalm 121 : 2.

WOORD VOORAF

Nu dit proefschrift verschijnt, heb ik de gelegenheid U, mijn ouders, te danken voor alles, wat U voor mij hebt gedaan.

De Hoogleraren, oud-Hoogleraren en Docenten van de Medische Faculteit te Groningen betuig ik mijn erkentelijkheid voor het genoten onderwijs.

Hooggeleerde *Huizinga*, Hooggeachte Promotor, U ben ik veel dank verschuldigd voor het feit, dat U mij een assistentsplaats in Uw kliniek hebt willen inruimen. Moge Uw onderricht niet tevergeefs zijn geweest. Uw enthousiasme over de onderzoekingen stimuleerde steeds weer tot verder werken. Uw belangstelling voor onze persoonlijke omstandigheden heb ik gewaardeerd.

Hooggeleerde *Huizing*, voor Uw critische en leerzame opmerkingen betuig ik U mijn dank.

Hooggeleerde *de Vries*, zonder Uw initiatief en voortdurende hulp zou dit proefschrift niet hebben kunnen verschijnen. Voor deze bijzondere steun dank ik U.

Geleerde *Kuiper*, menig uur hebben wij samen doorgebracht. Het fysieke deel van onze onderzoekingen was bij U in zeer vertrouwde handen. Uw waardevolle steun was voor mij onontbeerlijk.

Dat de dames *de Groot* en *Martini* met veel geduld de onaangenaamheden van de proefnemingen hebben verdragen, waardeer ik. Zij hebben bovendien veel werk voor mij verricht.

Zeer geachte *Volckmann* en zeer geachte *Kuiter*, Uw hulp en morele steun zou ik bij de bewerking van dit proefschrift niet gaarne gemist hebben.

Onze kliniek wordt niet ten onrechte genoemd om de prettige samenwerking.

Tenslotte dank ik ieder, die mij op enigerlei wijze steun heeft verleend bij het voorbereiden van dit proefschrift.

INHOUD.

Woord vooraf	7
Inhoud	9
Inleiding	11
Hoofdstuk I.	
Algemeen historisch overzicht	13
Hoofdstuk II.	
Enige feiten	23
Eigen onderzoek	27
Hoofdstuk III.	
Het ronde venster	29
Hoofdstuk IV.	
Vermoeidheid	34
Hoofdstuk V.	
Superpositie	54
Samenvatting	67
Resumé	69
Summary	71
Zusammenfassung	73
Litteratuurlijst	75

INLEIDING

Dit proefschrift kan worden beschouwd als een voortzetting van de onderzoekingen van *Bleeker* en *Vrolijk*, die door hen tezamen met *de Vries* werden verricht over microphonische effecten in het labyrint van de duif. Tevens is aangesloten bij de proeven door *de Vries* c.s. gedaan met het electricch effect van het zijlijnorgaan van de vis.

Hoofdstuk I bevat een kort historisch overzicht van de microphonische labyrint-effecten en een bespreking van enkele meningen over de betekenis van het ronde venster.

In Hoofdstuk II worden de proefopstelling, de anatomie van het duivenoor en de operatietechniek besproken. Daarna volgt het eigen onderzoek.

In Hoofdstuk III worden de proeven met een directe belasting van de membraan van het ronde venster vermeld.

Hoofdstuk IV geeft een beschrijving van onderzoekingen over vermoeidheid. Hierbij werd uitgegaan van een proef, die reeds door *Bleeker* werd verricht. De wijze van onderzoek en de resultaten worden beschreven.

Hoofdstuk V sluit aan bij het onderzoek over het zijlijnorgaan van de vis en bespreekt een verschijnsel, dat ontstaat bij het gelijktijdig aanbieden van twee verschillende zuivere tonen.

HOOFDSTUK I. ALGEMEEN HISTORISCH OVERZICHT.

A. Wever en Bray.

In 1930 verschenen de publicaties van *Wever* en *Bray* ^{44 45)} over experimenten bij gedecerebreerde katten in diepe aethernarcose. Het was mogelijk van de blootgelegde gehoorzenuw potentiaalschommelingen af te leiden, wanneer door een rubberslang in de meatus externus aan het oor geluid werd toegediend. Deze potentiaalschommelingen werden vergroot met een versterker en via een telefoon weer omgezet in geluid. Men kon toen vaststellen, dat een zuivere toon, toegediend aan het oor van de kat, via de telefoon in een andere kamer hetzelfde karakter behield. Eveneens, dat de menselijke spraak gemakkelijk kon worden verstaan en zelfs de stem van de spreker kon worden herkend. Er werden tonen van de frequentie 105-5200 Herz toegediend.

Veel aandacht werd besteed aan de eliminatie van artefacten:

- a. als geluidsbron werd om inductie te vermijden slechts gebruik gemaakt van de menselijke stem, orgelpijpen en fluitjes;
- b. een microphonisch effect ten gevolge van trillingen van de lampen van de versterker werd vermeden door de versterker in een andere kamer te plaatsen.

Dat men hier met een *biologisch* effect te doen had, werd hierdoor waarschijnlijk:

- a. dat het effect bij de dood van het dier afnam en na 15-20 minuten geheel verdween;
- b. dat vernietiging van de cochlea een aanzienlijke vermindering van het effect aan die zijde deed zien, dat geheel verdween, als ook de andere cochlea werd vernietigd;
- c. dat na het onderbinden van de carotiden het effect sterk verminderde of verdween bij dichtdrukken van de arteriae vertebra-

les. Het verdween soms in ongeveer 30 seconden bij een stevige, constante druk op de arteriën en keerde bij opheffen van de druk in 5 à 6 seconden terug tot normale grootte.

Ter contrôle van het electricch verschijnsel werden ook experimenten met andere weefsels uitgevoerd. De actieve electrode werd gezet op of onder de huid, de gearde electrode in huid, spier of hersenweefsel. Deze weefsels toonden geen electricch effect, mits ze ver genoeg uit de buurt van de gehoorzenuw lagen. Van de perifere zenuwen werden de nervus radialis en de nervus saphenus onderzocht. Er verscheen geen electricch effect. *Wever* en *Bray* meenden dat het electricch effect werd veroorzaakt door actiestromen van de gehoorzenuw.

B. Oorsprong van het electricch effect.

*Adrian*¹⁾ heeft de experimenten van *Wever* en *Bray* herhaald en bestrijdt hun conclusie, dat het electricch effect afkomstig zou zijn van de gehoorzenuw. Zijn argumenten zijn de volgende:

1e. de electroden zijn zo ver van de zenuw verwijderd, dat de gewone actiepotentialen weinig kans hebben die te bereiken;

2e. het electricch effect is veel groter, dan zou kunnen worden verkregen van een gewone zenuw op dezelfde afstand van de electroden;

3e. het effect is het grootst, wanneer men afleidt van het foramen rotundum en het is dus waarschijnlijk, dat de electriche veranderingen hun oorsprong hebben in de *cochlea* (men zou kunnen denken aan trillingen van de membraan, overgebracht op de electroden, maar deze zijn daarvoor nauwelijks gevoelig).

Belangrijk is, dat het effect onveranderd blijft, als men de zenuw bedekt met novocaïne kristallen, stukjes ijs of de zenuw injecteert met 5 % azijnzuur (het effect van de *cochlea* aan de andere zijde wordt uitgeschakeld door deze te vernietigen). Kwetsing van de zenuw geeft weinig of geen verandering van het effect; doorsnijding doet het verminderen, maar men beschadigt dan tegelijkertijd ook de arteriën, zodat de bloedvoorziening verandert.

Tenslotte voert *Adrian* als argument aan, dat aangezien een normale sensible zenuw een refractair-periode heeft van 0,001 seconde, dus maximaal 1000 prikkels per seconde kan verwerken, déze

zenuw dan wel een buitengewoon korte refractair-periode moet hebben.

C. Componenten van het Wever-en-Bray-effect.

Davis en Saul (1932) ⁸⁾ hebben onderscheid gemaakt tussen de actiestromen van de zenuw en een electricch effect van het cochlea-gebied. Dit laatste effect (het *microphonisch cochlea-effect*) had als typische eigenschappen:

een diffuse spreiding, het effect kan afgeleid worden van elk weefsel van de kop;

er is verband met de toegevoerde prikkelenegie (sterkte geluid, golfvorm);

het effect duurt voort vele minuten, nadat hartswerking en ademhaling zijn opgehouden (*Davis, Derbyshire, Lurie en Saul, 1934, 5 6)* nog effect verminderd aanwezig 5 uur post mortem);

frequenties van 1000—3500 trillingen per seconde werden het best opgevangen.

De actiestromen van de zenuw evenwel (afgeleid van de centrale zenuwbanen in de middenhersenen van de kat):

waren scherp gelocaliseerd;

verdwenen na de dood onmiddellijk;

traden op bij frequenties tussen 200 en 1000 trillingen per seconde.

Davis, Derbyshire, Lurie en Saul ⁶⁾ voegen daar nog aan toe: latentietijd microphonisch cochlea-effect is van de orde van 0,1 m.sec., van de actiepotentialen van de gehoorzenuw daarentegen ongeveer 1 m.sec.

Conclusie: er is een microphonisch cochlea-effect, dat iets anders is dan de actiepotentialen, die van de gehoorzenuw kunnen worden afgeleid.

Wij willen ons nu in dit historisch overzicht meer in het bijzonder bezighouden met de proefnemingen op duiven, zoals deze verricht zijn door *Bleeker* ²⁾, *van Eyck* ^{12 13 14 15)} en *Vrolijk* ³⁹⁾, omdat ook wij in onze experimenten de duif tot proefdier hebben gekozen. Het gehoororgaan van de duif is gemakkelijk te bereiken en eenvoudiger van structuur dan het menselijke gehoororgaan. We komen hier later nog op terug.

Bleeker leverde een bewijs te meer voor het biologisch karakter van het cochlea-effect door zijn vermoeidheidsproeven. Bij langdurige toediening van een prikkeltoon treedt vermoeidheid op, afname van het cochlea-effect. De snelheid van afname en herstel is afhankelijk van de intensiteit. Ligt de intensiteit bóven de intensiteit van het verzadigingsniveau, dan is er na 1 minuut reeds een aanzienlijk verlies en na het stopzetten van de prikkeltoon een onvolledig herstel. Is de intensiteit van de prikkeltoon lager, maar in de buurt van het verzadigingsniveau, dan is de afname van het effect minder sterk en het herstel snel en volledig. In het eerste geval moet men dus blijvende beschadiging in de cochlea aannemen, in het laatste geval zijn er geen blijvende stoornissen aantoonbaar. Deze proeven stemmen overeen met hetgeen *Stevens* en *Davis* ³³⁾ reeds bij katten en caviae hadden aangetoond.

Van Eyck ^{12 13 14 15)} onderzocht de vermoeidheid van elk der twee componenten van het *Wever-en-Bray*-effect, het microphonisch cochlea-effect en de zenuwactiestromen. Hij regelde de prikkel-frequentie zo, dat op de oscillograaf de vervorming van de sinus door de zenuwactiepotentialen te zien was. Wanneer de prikkeltoon van ongeveer de verzadigingsintensiteit gegeven werd, ontstond er een volkomen reversibele vermindering van beide componenten van het effect.

Van Eyck bevestigde verder het feit, dat er twee componenten zijn, door zijn proeven met een korte toon, een „clic”. Sommige potentialen veranderen van teken, als de clic-polariteit verandert (bij positief positief, bij negatief negatief teken), de latentietijd blijft gelijk. Deze worden gevolgd door andere potentialen, die altijd negatief zijn met langere latentietijd, waarschijnlijk zenuwpotentialen. Deze laatste potentialen verminderden namelijk door intoxicatie met kinine, de andere potentialen niet.

Het microphonisch *crista*-effect werd het eerst beschreven door *Bleeker* en *de Vries* ⁴⁰⁾. Na het openen van een booggang ontstaat in de ampul van dit kanaal een microphonisch effect, als geluid aan het oor wordt aangeboden. Dit effect is niet afkomstig van de cochlea, aangezien deze van tevoren is vernietigd of verwijderd. Het effect verdwijnt bij vernietiging van de *crista* in de ampul en kan opnieuw worden aangetoond door fenestratie van een andere booggang.

De van de crista afgeleide potentialen hebben de volgende eigenschappen:

1. frequenties worden getrouw weergegeven; wanneer men de electrode verbindt met telefoon en luidspreker is ook weer spraak te verstaan. Een stem kan eveneens worden herkend, evenals bij de cochlea, dit als een bewijs, dat ook door het vestibulaire gedeelte van het labyrint een zeer ingewikkeld mengsel van een groot aantal frequenties zeer nauwkeurig wordt overgebracht;
2. het voltage is van dezelfde orde als bij de cochlea;
3. intensiteitscurves komen overeen met die bij de cochlea;
4. maximale gevoeligheid over het algemeen bij frequenties van 600—1200 Herz (de *Tullio*-reactie heeft de laagste drempelwaarde bij frequenties van 600—800 Herz);
5. de ampul moet voor dit phenomeen intact zijn.

Naar aanleiding van bevindingen bij lagere dieren is het waarschijnlijk, dat bij de duif ook een microphonisch effect van de sacculus bestaat.

De Vries en *Vrolijk*⁴¹⁾ hebben dit aangetoond voor de utriculus. Met behulp van de *Tullio*-reactie werd aangetoond, dat na doorsnijding van de vliezige booggangen (resp. verwijdering van de ampul bij de achterste verticale booggang) de cristae niet meer reageerden. Toch bleef er een electric effect, dat direct verdween, als met een fijn haakje de macula utriculi werd aangeraakt of de otolith naar buiten gehaald.

Om het biologisch karakter van de potentialen aan te tonen en zo mogelijk hun oorsprong nader te bepalen, vestigt *van Eyck* de nadruk op de volgende punten:

1. afkoeling doet het crista-effect verdwijnen, door verwarming herstelt het zich weer;
2. cocaïne vernietigt de potentialen in enkele minuten;
3. post mortem verdwijnen de potentialen enkele seconden na de hartstilstand;
4. bij trauma van de ampul of opvullen van het venster met was of cement verdwijnen de potentialen (*Tullio*-reactie verdwijnt ook);
5. bij fenestratie van een andere booggang komt een nieuw effect;
6. evenals *Vrolijk* kon hij een effect aantonen, wanneer alle zin-

tuigvlekken van het labyrinth werden vernietigd, behalve de crista posterior.

Van Eyck heeft het crista-effect geanalyseerd. Naar analogie van het cochlea-effect kon men veronderstellen, dat de vervorming van de sinus van het crista-effect te danken was aan de superpositie van een zenuwpotentiaal. De analyse van de crista-effecten bij vermoeidheid, kinine-intoxicatie en anoxie steunen deze hypothese.

a. Crista-effect bij vermoeidheid door een langdurige prikkeltoon. Men kiest een frequentie en een intensiteit van de prikkeltoon, waarbij men gemakkelijk op de oscillograaf een eerste golf (microphonisch effect) en een tweede golf (zenuwactiepotentiaal) kan onderscheiden. Reeds na prikkeling gedurende 1 seconde ziet men de tweede golf verschuiven naar rechts (de latentietijd wordt langer), terwijl het voltage afneemt. De verschuiving van de eerste golf is zeer gering. Na onderbreking van de toon treedt volledig herstel op.

b. Crista-effect bij kinine-intoxicatie.

De resultaten komen overeen met die bij vermoeidheid. Zoals bekend is, vermindert kinine in het algemeen de zenuwpotentialen.

c. Vermoeidheid en kinine.

Dit geeft een snellere en meer uitgesproken verschuiving van de tweede golf en ook van de eerste met een minder goed herstel door de intoxicatie.

d. Anoxie.

Dezelfde resultaten als met vermoeidheid en met kinine.

Van Eyck deed tevens weer proeven met „clics”. Hij zag na volledige curarisatie, dat het crista-effect bestond uit een kleine golf, die veranderde van teken tegelijk met de clic, met steeds dezelfde latentietijd en daarna een negatieve grote golf, waarvan het voltage afnam na kinine-injectie met gelijktijdige verlenging van de latentietijd. Naar analogie van de cochleapotentialen werd de kleine golf toegeschreven aan microphonische potentialen, de grote aan zenuwactiepotentiaalen.

Bovendien bleek, dat bij de crista horizontalis de tijd tussen eerste en tweede golf langer was bij een „positieve” dan bij een „negatieve” clic. Bij de cristae verticales was de tijd tussen eerste en tweede golf korter, als de clic „positief” was. Daar een „negatieve” clic een ampullopetale lymphstroom geeft in het horizontale kanaal, komt dit

resultaat overeen met de 2de wet van *Ewald*, die zegt, dat de horizontale crista het meest gevoelig is voor een ampullopetale beweging. Daarentegen zijn de verticale cristae gevoeliger voor een ampullofugale beweging ten gevolge van een „positieve” clic.

De microphonische effecten van cochlea en crista zijn om verschillende redenen van grote betekenis. Misschien wordt hierdoor nog eens duidelijk, wat zich in de verschillende zintuigvlekken afspeelt, indien deze onder physiologische omstandigheden worden geprikkeld. Voor de verschillende gehoortheorieën is het interessant, dat het dus vaststaat, dat het binnenoor trilt synchroon met de aangeboden frequentie. Het is ook een zeer goede indicator, wat geluid doet in het binnenoor. Op deze wijze kan bijvoorbeeld objectief, ook kwantitatief, worden aangetoond, wat het resultaat is van verschillende ingrepen aan het middenoor.

Onder normale omstandigheden heeft geluid geen invloed op het vestibulaire orgaan. De bijzondere omstandigheid, waaronder het microphonisch effect ontstaat, is, dat een opening moet worden gemaakt in het bot van het vestibulaire labrynth; voor het crista-effect dus in de benige booggang. Tegelijkertijd treden ook duidelijke vestibulaire verschijnselen op, bij de duif zijn dit vooral kopbewegingen. Dit is de reactie van *Tullio*.

Tullio ³⁶⁾ meende, dat ook onder normale omstandigheden, hoewel natuurlijk in veel mindere mate, dergelijke reacties zouden ontstaan. Deze zouden van zeer grote physiologische betekenis zijn (richting horen, ontstaan van spraak en schrift). De reactie zou worden veroorzaakt door een adaequate prikkeling van de crista, dus door een stroming van de endolymph. Men kan bewijzen, dat dit onjuist is. Men kan de booggang bij een duif doorsnijden en ervoor zorgen, dat de continuïteit onderbroken blijft. In het kleine booggangstompje kan onmogelijk een endolymphestroom ontstaan. Toch treedt een reactie van *Tullio* op, indien later in deze kanaalstomp weer een opening wordt gemaakt. De reactie moet worden verklaard door een adaequate prikkeling van de crista door de geluidstrilling. Dit is mogelijk, doordat de opening een uitwijkplaats is voor deze trillingen. Hierdoor wordt de crista in dezelfde toestand gebracht als normaal de cochlea, waar het ronde venster als uitwijkplaats kan dienen.

De physiologen twifelen niet aan de juistheid van de theorie van

Weber-Helmholtz, die grote betekenis toekent aan de aanwezigheid van twee vensters. Bij geluidsopname in het binnenoor behoort bij een binnenwaartse beweging van de stapes een beweging van de membraan van het ronde venster naar buiten en omgekeerd. Zo alleen kan prikkeling optreden van het orgaan van *Corti*. In deze theorie is het ronde venster van essentiële betekenis. Belemmering van de functie zal vermindering van het gehoor veroorzaken.

Nu zijn er otologen, die aan het ronde venster een ondergeschikte betekenis toekennen. Het zou dienen als veiligheidsklep bij harde geluiden. Zelfs zou het schadelijk zijn onder normale omstandigheden door absorptie van geluid. Door blokkade van het ronde venster zou juist het gehoor verbeteren. Het waren vooral *Hughson* en *Crowe* ^{21 22}), die dit standpunt verdedigden op grond van dierexperimenten.

Hughson en *Crowe* ²¹) publiceerden in 1931 de resultaten van hun onderzoekingen bij de kat. De *nervus acusticus* werd blootgelegd. De *bulla* werd geopend, zodat zij de nis van het ronde venster konden bereiken. Er werd gebruik gemaakt van het *Wever-en-Bray*-effect. Een electrode werd op of naast de *nervus acusticus* geplaatst en de andere electrode in de nekspieren. De elektroden werden met een versterker verbonden en deze met een luidspreker. Gesproken woorden konden via de luidspreker (die in een andere kamer stond opgesteld) worden beluisterd. Allerlei laesies werden aan het middenoor aangebracht. Sommige gaven gehoorsvermindering. Andere hadden geen effect. *Hughson* en *Crowe* drukten een propje natte watten in de nis van het ronde venster. Het stemgeluid bleek nu versterkt, soms tot 50 %. Bij opheffing van de druk keerde de oorspronkelijke toestand weer terug. Een zelfde resultaat werd bereikt zelfs als gehoorbeentjes en trommelvlies weg zijn, mits de stapes gespaard bleef en het ovale venster dus intact. Volgens deze proeven moet er druk op het ronde venster uitgeoefend worden. Eenvoudige blokkering van de nis met cement zonder druk op de membraan heeft geen effect. Wel bleek dat er veel sneller vermoeidheid optrad en beschadiging van het orgaan van *Corti*.

In een volgende publicatie werd een verbeterde operatietechniek beschreven. Er werd een klein propje watten in de nis gebracht met enige druk op de membraan. Hierover werd een plastic verricht met periost. Na twee dagen tot zeven weken na de operatie werd het

gehoor getest; er was een verbetering. Daarna werden coupes gemaakt van de nis met de omgeving. Het bleek dat het periost overgroeid was met slijmvlies. Tussen periost en membraan was enige ruimte, gevuld met vloeistof. In een enkel preparaat was het goed aangesloten. De conclusie van *Hughson* en *Crowe*²²⁾ is, dat de membraan van het ronde venster fungeert als veiligheidsklep en dank zij zijn beweeglijkheid een groot percentage geluidsimpulsen, die de cochlea bereiken, absorbeert. Bovendien komen zij tot de conclusie, dat verhoging van de intra-labyrinthaire druk geen effect heeft op de geluidsoverdracht.

In 1940 deelde *Hughson*²⁰⁾ mee, dat de operatie eveneens bij mensen is toegepast. Gefixeerd werd met periost.

*Leiri*²⁸⁾ steunt de opvatting van *Hughson* en *Crowe* en neemt aan, dat de labyrinthvloeistof niet trilt tussen ovale en ronde venster, maar tussen ovale venster en de daartegenoverliggende plaats, die kan uitwijken, nl. de ductus en saccus endolymphaticus. Deze opvatting is onwaarschijnlijk, aangezien de ductus veel te lang en te smal is om als uitwijkplaats voor de trilling dienst te doen.

Culler, Finch en *Girden*³⁾ vroegen zich in de eerste plaats af of het dier, waarbij het ronde venster is geblokkeerd, wèrkelijk beter hoort. Dit werd nagegaan bij de hond met behulp van een voorwaardelijke reflex. Een prop van Arabische gom in gaas werd in de nis van het ronde venster goed aangedrukt. Vijf uur na operatie werd het gehoor bepaald. Daarna werd snel, door trekken aan een touwtje, de prop verwijderd. Onmiddellijk trad een gehoorsverbetering op. Ten tweede bepaalden zij de actiepotentialen van n. VIII. Bij een prop in de nis: verlaagd effect; na verwijdering van de prop: normaal effect. De prop werd tegen het ronde venster aangelegd, zonder druk uit te oefenen.

*Pohlman*³²⁾ verzette zich ook tegen de opvatting van *Hughson* en *Crowe*. Hij meent, dat hun successen te danken zijn aan de eigen trillingen van de prothese. Hoe efficiënter de prothese, hoe meer succes. Bij gebruik van een pleister is er geen effect; dit komt, omdat de pleister niet gemakkelijk meetrilt. Bovendien achtte *Pohlman* de gedachte van absorptie door het ronde venster niet logisch, omdat het zou gebeuren aan het verkeerde eind, nl. nà passeren van het zintuigorgaan.

*Milstein*³⁰⁾ deed de volgende proeven. Het slijmvlies rond het

ronde venster werd afgekrabd en in de nis gelegd, hetgeen de granulatievorming bevorderde. Bij langdurige inwerking van hoge tonen trad in het niet geopereerde oor wèl degeneratie op van het orgaan van *Corti*, in het geopereerde niet. Dit is in tegenstelling met de opvattingen van *Hughson* en *Crowe*, omdat hierdoor blijkt, dat het orgaan van *Corti* aan de niet-geopereerde zijde sterker wordt geprikkeld.

Volgens *Kellaway* ²⁵⁾ kregen *Hughson* en *Crowe* succes, doordat waarschijnlijk de plastic het ronde venster niet belemmerde in de bewegingen. *Culler* c.s. ³⁾ konden gehoorsvermindering krijgen door bewegingsbelemmering. Echter volgens uitdrukkelijke mededeling van *Hughson* en *Crowe* werd de plastic tegen de membraan aangedrukt. *Kellaway* vestigde de aandacht er op, dat het geluid, dat door het middenoor het ronde venster bereikt, in tegenfase is met de beweging binnen de cochlea. Doordat deze tegendruk nu uitviel, zou dit ook gehoorsverbetering geven. Maar volgens *Lawrence* ²⁷⁾, *Lindsay* en *Hemenway* ²⁹⁾ is de sterkte van dit geluid te verwaarlozen. Wel heeft het waarde onder abnormale omstandigheden, nl. in een radicaalholte. Het is dan ook een bekend feit, dat afscherming van de nis van het ronde venster in een radicaalholte verbetering van het gehoor kan geven.

In 1948 wijdden *Wever* en *Lawrence* ⁵¹⁾ aandacht aan de proeven van *Hughson* en *Crowe*. Naar hun mening zou door de natte wat meer kans bestaan op lekkage van de stroom naar de electrode. Bovendien lagen volgens *Wever* de verbeteringen van *Hughson* binnen de grens van variaties te wijten aan fouten in de methode.

Huizinga ²⁴⁾ vestigde in dit verband nog eens de aandacht op het klinisch bekende feit, dat bij doofheid, die wordt veroorzaakt door sereus vocht in het middenoor, deze plotseling kan verdwijnen, wanneer de vochtspiegel daalt onder het niveau van het ronde venster. Men moet wel aannemen, dat het vocht de bewegingen van het ronde venster heeft gedempt. Dit geeft steun aan de opvatting, dat het ronde venster dient als uitwijkplaats.

HOOFDSTUK II.

ENIGE TECHNISCHE OPMERKINGEN OVER HET ONDERZOEK.

1. Proefopstelling.

De duif wordt in narcose gefixeerd in de duivenhouder volgens *Ewald*. Het geheel wordt geplaatst in een kooi van *Faraday*, die aan één kant open is. De kooi en de duif zijn beide geaard.

Professor Dr. *Hl. de Vries* heeft veel hulp verleend bij het opstellen en controleren van de apparatuur. Dezelfde apparatuur is ook door *Bleeker* en *Vrolijk* gebruikt, te weten een toongenerator, een voorversterker, een kathodestraaloscillograaf en een condensator-microfoon.

Met de Philips-toongenerator kunnen zuivere, constante tonen worden opgewekt van 50 — 10.000 Herz. Deze staat op enige afstand van de kooi van *Faraday*. Via een trechter, die past op de luidspreker, wordt het geluid geleid in een rubberslang; het uiteinde van de slang wordt vlak voor de opening van de uitwendige gehoor-gang van de duif geplaatst. Met een fijne, zeer buigzame koperdraad als electrode worden de spanningswisselingen van het labyrint afgeleid. Twee centimeter van het draaduiteinde wordt vrijgelaten. De rest loopt door een glazen buis, die afgeschermd wordt door een er omheen gewikkelde, geaarde draad.

In de kooi van *Faraday* staat een voorversterker, waardoor de spanningen geleid worden naar de kathodestraaloscillograaf, die buiten de kooi staat. Deze voorversterker is nodig om de potentiaal-schommelingen, die tot enige tientallen millivolts kunnen zijn, op het scherm van de kathodestraaloscillograaf zichtbaar te maken. De oscillograaf heeft namelijk het vermogen door een ingebouwde versterker spanningswisselingen van 1 millivolt en meer af te beelden. Het eigen vermogen is dus te gering. Met de voorversterker wordt het bovendien door aangebrachte filters mogelijk lage frequenties tot 200 Herz uit te zeven. Dit is nodig, omdat de 50 perioden van het elektrisch net storend op de verkregen curves inwerken. Omdat er

desondanks toch nog wel enige 50 perioden storing optreedt, is de versterker zo ingericht, dat door een evengrote wisselspanning van tegengestelde phase een storing kan worden gecompenseerd.

Voor de ijking van de geluidsintensiteit wordt gebruik gemaakt van de condensatormicrofoon, die Professor Dr. *Hl. de Vries* inder-tijd geconstrueerd heeft voor de proefnemingen van *Bleeker* ²⁾). Bij de ijking wordt het uiteinde van de slang op dezelfde wijze en op dezelfde afstand voor de microfoon geplaatst als voor het oor van de duif. De spanning van de condensatormicrofoon neemt evenredig toe met de geluidsdruk. In een bepaalde berekening is uit de waarde van de spanning de intensiteit van het geluid te bepalen.

Voor de proefnemingen met de superpositie moest nog een tweede toongenerator worden ingeschakeld. Omdat gebleken was, dat bij hoge intensiteiten de toongenerator niet meer zuiver werkte, werd nog een versterker ingeschakeld tussen toongenerator en luidspreker. Overigens werd aan de intensiteit van de aan te bieden tonen paal en perk gesteld door de kooi en de duivenhouder, omdat deze bij een te sterke intensiteit meegenereerden.

2. Anatomie.

Voor een nauwkeurige beschrijving van het labyrinth van de duif verwijzen we naar het boek van *Ewald. Van Eunen* ¹⁰⁾, *Bleeker* ²⁾ en *Vrolijk* ⁴²⁾ hebben in hun proefschriften min of meer een uitgebreide beschrijving gegeven. Daarom zullen wij kort zijn en alleen dat noemen, wat nodig is.

Het labyrinth bevindt zich in een ruimte tussen de buitenste en binnenste lamel van de schedel, die hier ver uit elkaar liggen; de ruimte is doorweven met een netwerk van beenbalkjes. Door de buitenste lamel heen schemeren de canalis posterior en de canalis externus, die elkaar loodrecht kruisen (kruis van *Ewald*). Het verwijderen van de buitenste lamel gaat gemakkelijk en we hebben daarna een prachtig overzicht over het gehoororgaan.

De drie kanalen worden tegenwoordig genoemd: canalis posterior, canalis anterior en canalis externus. De ampullen van de canalis anterior en externus monden vlak bij elkaar uit in het vestibulum. De ampul van de canalis posterior ligt wat meer apart. Daarom is de crista van dit kanaal het best te gebruiken voor proefnemingen.

Wanneer we onder de canalis externus door in de diepte kijken, zien we de ampul van de canalis externus. Daaronder is het foramen

communicans waardoor de ruimte rond de kanalen in samenhang is met het middenoor. Door het foramen communicans heen is te onderscheiden de columella, het enige gehoorbeentje van de duif, dat met de voetplaat bevestigd is aan de membraan van het ovale venster. Loodrecht op het ovale venster ligt het ronde venster, waarvan we de membraan als een blaasje kunnen zien uitpuilen in het middenoor. Achter het foramen communicans bevindt zich de zgn. erker; dit is een recessus van de scala tympani van de cochlea. Voor afbeeldingen kan worden verwezen naar de proefschriften van *Bleeker* en van *Eunen*.

3. Operatietechniek.

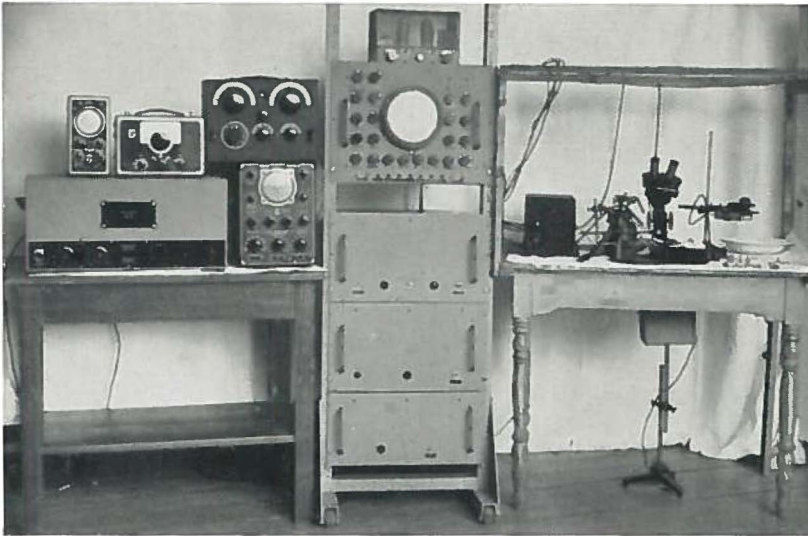
De duif wordt in narcose gebracht met $1\frac{1}{4}$ cc. 25 % urethaanoplossing door een intraperitoneale injectie. De microphonische effecten worden er niet door verminderd; het dier is rustig. Slechts door de ademhalingsbewegingen treden bij enkele duiven lichte stoornissen op. De huidsnede wordt gelegd van de bovenkant van de gehoorgang af dwars over de kop over een afstand van drie à vier cm. De schedel wordt verder vrij gelegd door de nekspieren naar achteren en beneden te schuiven. Het middenachtergedeelte moet men laten zitten om ernstige bloedingen te voorkomen. Het kruis van *Ewald* ziet men dan doorschemeren door de laterale schedelwand. In het voorste onderste quadrant wordt een opening gesneden met een fijn mesje. De opening wordt met een pincet vergroot, zodat men daardoorheen gemakkelijk het foramen communicans kan bereiken. Om een goed overzicht te verkrijgen worden de operaties altijd verricht onder een operatiemicroscoop met een vergroting van 10 x. Wij openen slechts het voorste onderste quadrant en leggen een groot deel van de canales externus en posterior vrij met het oog op de fenestraties.

Tijdens deze proefnemingen wordt na het meten van het cochlea-effect dikwijls dadelijk het crista-effect gemeten. Daarvoor dient de cochlea te worden uitgeschakeld. De meest zekere methode is de extirpatie van de cochlea. Daartoe wordt de wand van de erker geopend en de opening zover uitgebreid, dat de cochlea er door kan worden getrokken. Na verwijdering van enige perilymphe wordt een beenbrug zichtbaar, die zich tussen ronde en ovale venster bevindt. Aan deze beenbrug is een plaatje kraakbeen bevestigd, dat dient voor de aanhechting van het orgaan van *Corti*. Van achter deze

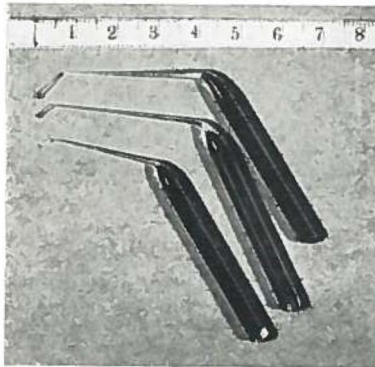
beenbrug is met een haakje de cochlea te luxeren. Na verwijdering wordt het gat in de erker geplombeerd met een stijf wattenpropje.

Voor het meten van het crista-effect is het nodig een booggang te fenestreren. We gebruiken daarvoor een fijn mesje, waarmee we voorzichtig schavend de booggang kunnen openen. Het vliezige kanaal moet hierbij gespaard blijven.

EIGEN ONDERZOEK



Afb. I. Proefopstelling. Rechts de „kooi van Faraday”. Midden
oscillograaf met 2 kanalen en de differentiaalversterker.
Links 2 toongeneratoren, 2 oscillografen
en één versterker.



Afb. II Glazen spatels.



HOOFDSTUK III.

HET RONDE VENSTER.

Naar aanleiding van verschillende opvattingen over de betekenis van het ronde venster zijn proeven verricht bij de duif met een directe belasting van de membraan van het ronde venster, waarbij het resultaat werd gecontroleerd door middel van het cochlea-effect en van het crista-effect na fenestratie van de booggang. Oorspronkelijk werd de directe belasting van de membraan toegepast met een ander doel, namelijk het nagaan van phaserelaties. *De Vries* en *Vrolijk* beschrijven metingen over de verhouding van de fasen tussen de cochlea en de cristae van de verschillende booggangen enerzijds en de stapes anderzijds. Stilzwijgend was daarbij aangenomen, dat de cupula en de stapes in dezelfde fase verkeerden (*de Vries* en *Vrolijk* 1. c. pag. 88). Omdat de onderzoekers later tot de opvatting kwamen, dat de cupula 90° achter was bij de stapes, zouden door ons de phaseverhoudingen nog eens onderzocht worden. De uitkomsten waren niet vergelijkbaar, zodat deze methode voor dit doel niet bruikbaar bleek.

Het crista-effect werd gemeten na exstirpatie van de cochlea. Onderzoekingen bij 25 duiven gaven steeds hetzelfde resultaat.

Komen wij nog even terug op de anatomie bij de duif. Het ovale en ronde venster liggen vlak bij elkaar, in twee vlakken, die loodrecht op elkaar staan. Het ronde venster bevindt zich in de laterale voorwand van de erker; in de erker is slechts perilymphe aanwezig. De membraan van het ronde venster is door het foramen communicans heen goed te zien; het is heel gemakkelijk te bereiken en de bewegingen zijn goed te beperken. Bij zoogdieren daarentegen, en ook bij de mens, ligt de membraan diep in een nis. De membraan zelf is gewoonlijk niet te zien. Bij operatie is de kans groot, dat de membraan niet bereikt wordt.

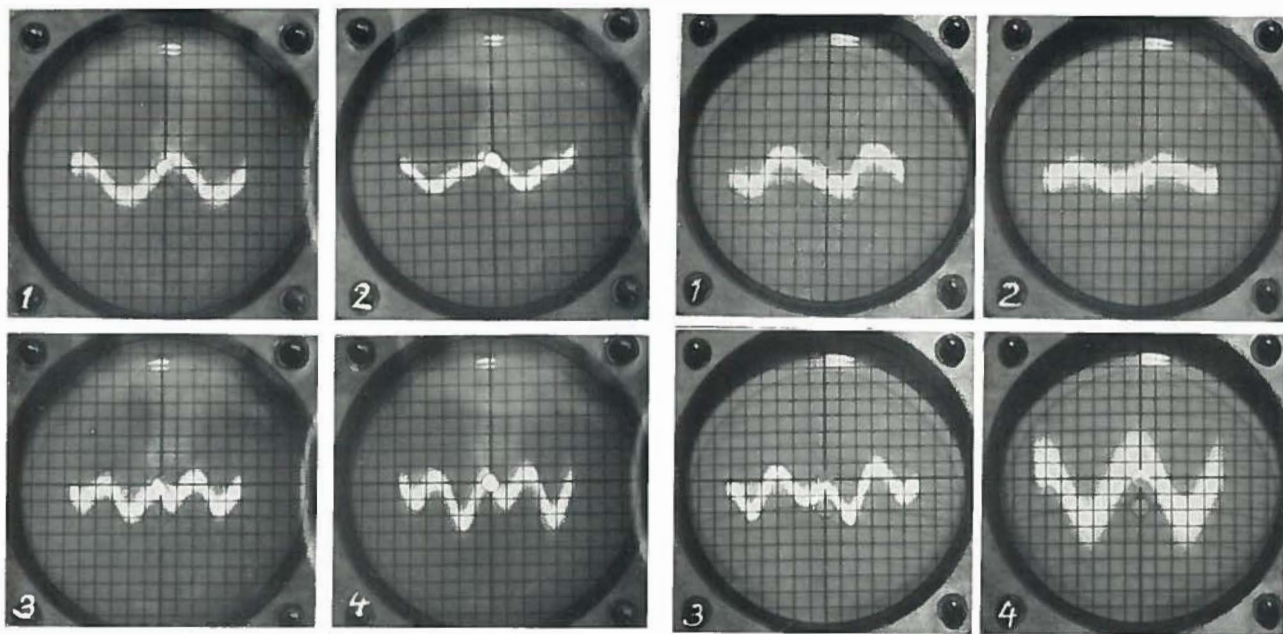
Indertijd zijn door *van Eunen*¹⁰⁾ proeven gedaan met de reactie van *Tullio*. Onder anderen trachtte hij na te gaan, wat de invloed

was van de plombering van het ronde venster op de reactie. Dit geschiedde naar aanleiding van de opvatting van *Hughson* en *Crowe*. *Huizinga* ²³) had het vermoeden uitgesproken, dat, na fenestratie van een booggang, door de uitschakeling van het ronde venster de geluidsenergie meer naar de crista zou worden gericht. Immers aan de booggangfistel moet eveneens een soort uitwijkfunctie worden toegeschreven; het voorhanden zijn van twee vensters zou dus nadelig werken op de energie, die de crista ten goede komt. Uitschakeling van het ronde venster zou op grond van deze overweging moeten leiden tot een verbetering van de reactie van *Tullio*; dit werd ook een enkele maal waargenomen.

Van Eunen gebruikte voor het plomberen van het ronde venster tandartsencement. Het nadeel van het cement was, dat het in de vochtige omgeving vaak niet hard werd, zodat het gemakkelijk uitsmeerde en op het ovale venster terecht kwam. De columella-voetplaat werd in zijn bewegingen belemmerd. Een resultaat, tegengesteld aan het beoogde, werd dan bereikt. Bovendien werd bij het bedekken van de membraan met cement nooit een goede en volledige uitschakeling van het ronde venster verkregen.

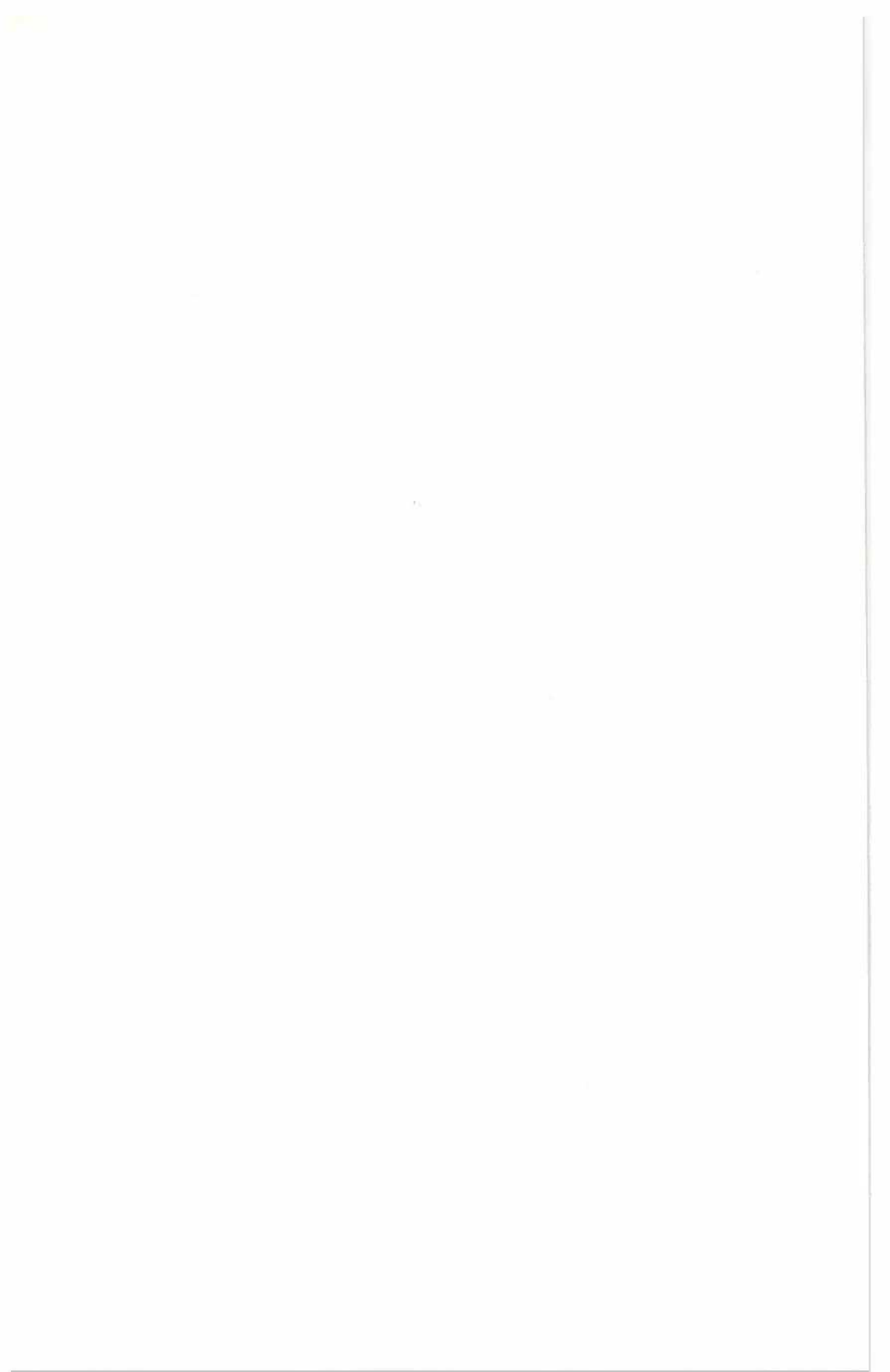
Daarom is naar een andere methode gezocht. Professor *de Vries* stelde voor gebruik te maken van glas. Deze methode werd nader uitgewerkt; tenslotte bleek het beste te voldoen een ietwat gebogen glazen staafje (zie afb. II), waarvan het einde spatelvormig was. Het kostte enige moeite om de juiste vorm van dit spateltje te vinden, omdat dit zeer nauwkeurig moest worden aangepast bij de vorm en de afmetingen van het ronde venster van de duif. Deze methode heeft verschillende voordelen. In de eerste plaats dat de proef reproduceerbaar is; men kan naar believen de membraan aandrukken of vrijlaten. Het spateltje heeft verder het voordeel, dat er geen letsels door worden veroorzaakt. Ook kan men zorgen, dat de columella niet in zijn bewegingen wordt belemmerd. Bovendien kan een behoorlijke druk uitgeoefend worden. Tenslotte bestaat het uit isolatiemateriaal, zodat niet gevreesd behoeft te worden voor lekkage van de stroom langs de spatel. De proef wordt als volgt uitgevoerd.

De electrode wordt geplaatst op de gesloten erker. Hiermee worden nog behoorlijke curves op de oscillograaf verkregen. Het spateltje wordt in de hand genomen, door het foramen communicans in het middenoor gebracht en stevig tegen de membraan van het ronde



Afb. III. Duif 995. 600 Hz. verst. 30 m. V.
 1—cochlea effect 2—aandrukken ronde venster
 3—crista effect 4—aandrukken ronde venster

Afb. IV. Duif 993. 600 Hz. verst. 30 m. V.
 1—cochlea effect 2—aandrukken ronde venster
 3—crista effect 4—aandrukken ronde venster



venster gedrukt. Dit aandrukken kan geen mechanische beschadiging veroorzaken binnen de cochlea, omdat, zoals eerder gezegd is, in de erker geen cochlea-weefsel aanwezig is. Wel treedt er enige intralabyrinthaire drukverhoging op. Maar ten eerste heeft dit volgens *Hughson* en *Crowe* in verschillende mededelingen ^{21 22)} praktisch geen invloed en ten tweede kan deze vermeerderde druk weer afnemen door uitwijken in de ductus en saccus endolymphaticus. Bij het aandrukken van de membraan zien wij een duidelijke vermindering van de output van het microphonisch cochlea-effect. Loslaten van de membraan doet de curve op de oscillograaf terugkeren tot de oorspronkelijke waarde.

Daarna wordt de cochlea geëxstirpeerd. De erker wordt afgesloten met een wattenpropje. Eén van de kanalen wordt daarna gefenestreerd, bijvoorbeeld de canalis posterior. In dit venster wordt de electrode geplaatst. Over het algemeen treedt dan een mooi microphonisch crista-effect op (als de operatie niet goed gelukt of te lang duurt, kan door te veel afvloeien van labyrintvloeistof de functie van de organen tijdelijk verminderen; deze duiven worden niet direct weer gebruikt). Opnieuw wordt het spateltje op de membraan gedrukt. Duidelijk is te zien, dat de curve op de oscillograaf in grootte toeneemt. Ook dit is ad libitum te herhalen.

Als voorbeelden kunnen dienen 3 duiven, waarvan de afbeeldingen bijgevoegd zijn (afb. III, IV en V.).

Duif 995 (afb. III). Een toon van 600 Hz wordt gebruikt als prikkel. De stand van de oscillograaf is 30. Wij zien een behoorlijke sinus van het cochlea-effect met een output van $3\frac{1}{2}$ hokje (foto 1). Na aandrukken van het ronde venster is de output $2\frac{1}{2}$ hokje (foto 2), dus een duidelijke afname. Foto 3 toont het crista-effect van de canalis posterior bij vrije membraan; output ruim 3 hokjes. Na blokkeren van de membraan is de output ruim 4 hokjes (foto 4).

Duif 993 (afb. IV). De prikkel is een toon van 600 Hz. Van de oscillograaf is de stand 30. Het microphonisch effect van de cochlea vóór fixatie van het ronde venster is ± 2 hokjes, na fixatie ± 1 hokje (foto's 1 en 2). Op foto 3 is afgebeeld het microphonisch crista-effect vóór fixatie; de grootte is $2\frac{1}{2}$ hokje, na fixatie is het 4 hokjes (foto 4).

Protocol duif 992 (afb. V). De actieve electrode wordt op

het dak van de gesloten erker geplaatst. Als input wordt gebruikt een toon van 600 Hz. Foto 1 geeft het beeld van een mooi microphonisch cochlea-effect; de output bedraagt 6 hokjes. Het foramen communicans is ruim. De knop van het spateltje is gemakkelijk in het middenoor te brengen. De membraan kan goed worden aangedrukt, zonder dat het gevaar bestaat de bewegingen van de columella te hinderen. Foto 2 toont de output bij dezelfde input; de output is 2 hokjes kleiner. Nu wordt de cochlea geëxstirpeerd en de erker afgesloten met een stijve wattenprop. Fenestratie van de horizontale booggang vindt nu plaats. De actieve electrode wordt in dit venster gezet. Op foto 3 is afgebeeld het crista-effect bij een vrije membraan van het ronde venster. De output bedraagt 6 hokjes. Na fixatie van de membraan is de output 11 hokjes, zoals op foto 4 is te zien.

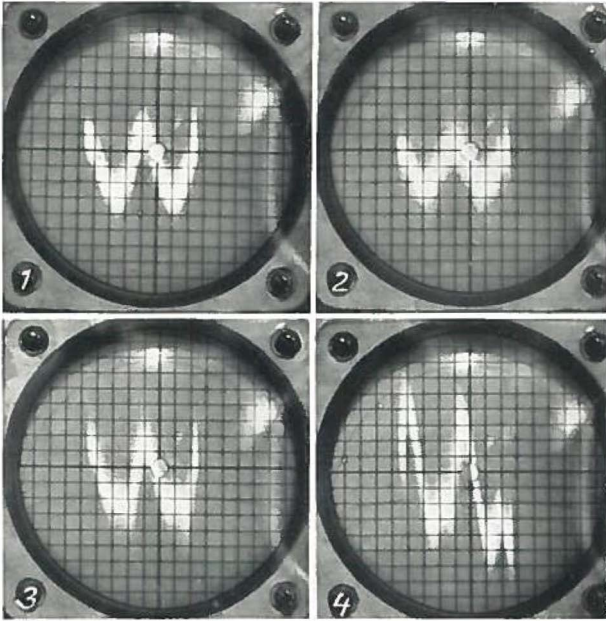
In de afbeeldingen is een wijziging van de phase te constateren. Het valt op, dat de veranderingen zeer verschillend zijn.

In afb. III is de phase van het crista-effect na blokkade nagenoeg gelijk gebleven. In afb. IV is de vorm van de curve geheel veranderd en is de phase ongeveer 180° gewijzigd. In afb. V is de phase iets achter geraakt. Wegens deze variabele resultaten werd dit onderzoek niet voortgezet.

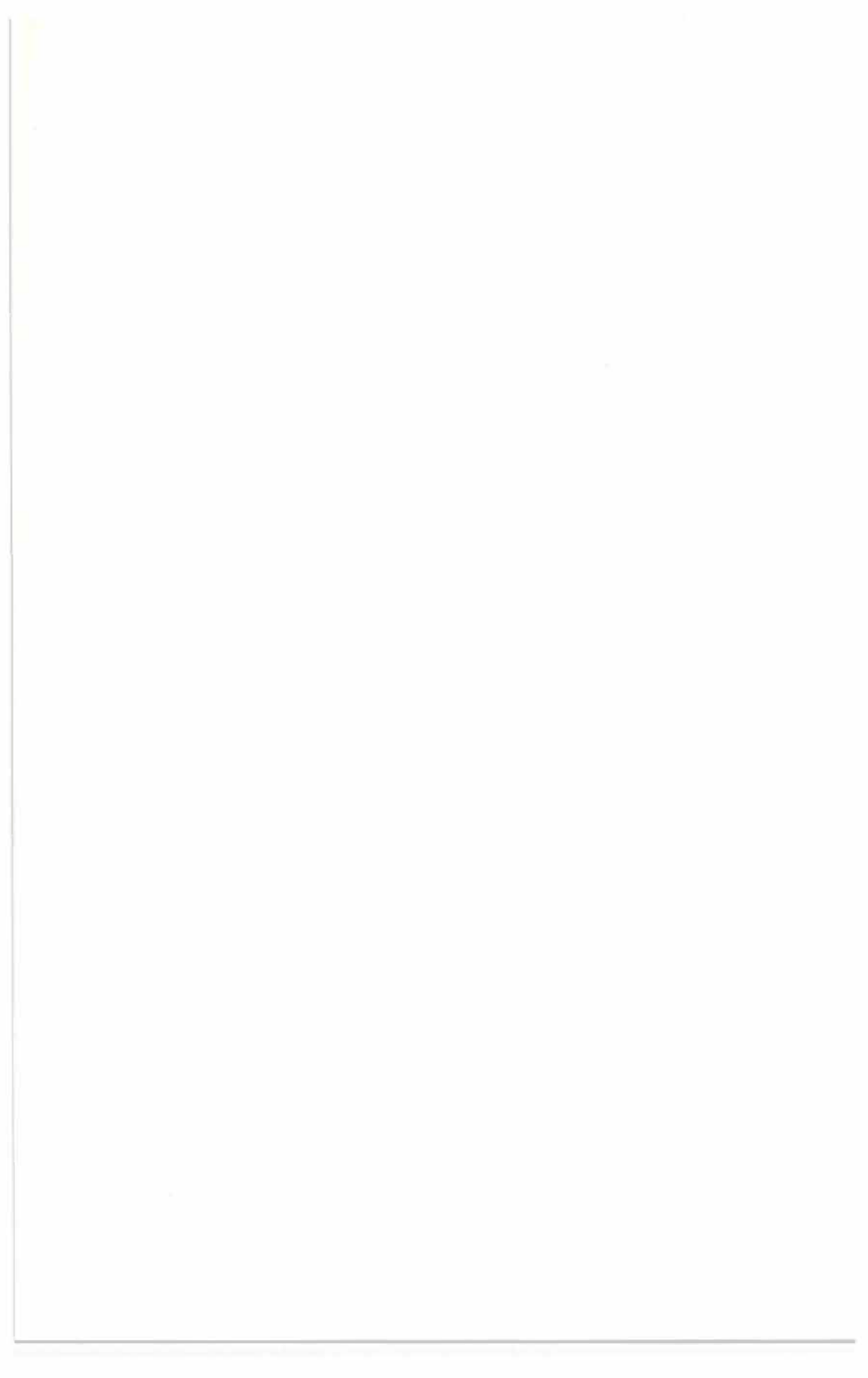
Aan het begin van dit hoofdstuk is vermeld, dat bij 25 duiven steeds na het meten van het cochlea-effect de cochlea is geëxstirpeerd. Daarna is gefenestreerd en is het resultaat voor het crista-effect gemeten.

Bij 4 duiven is de proef anders ingericht om de normale verhoudingen zo veel mogelijk intact te laten. De cochlea wordt niet verwijderd. Voor het begin van de proef wordt reeds gefenestreerd. Dit heeft het voordeel, dat de proef volledig reproduceerbaar is. De electrode wordt de ene maal op de gesloten erker, de andere maal in het booggangvenster geplaatst. De resultaten zijn dezelfde als bij de bovengenoemde 25 duiven. Na de bewegingsbelemmering van de membraan van het ronde venster neemt het cochlea-effect af en het crista-effect toe.

Een voorbeeld is duif 1112. Fenestratie van de canalis posterior. Daarna wordt het cochlea-effect afgeleid van de gesloten erker.



Afb. V. Duif 992. 600 Hz. verst. 30 m. V.
1—cochlea effect 2—aadrukken ronde venster
3—crista effect 4—aadrukken ronde venster



Fraaie curve. Na aandrukken van de membraan van het ronde venster met het spateltje sterke vermindering van de output. Er is een matig crista-effect, dat duidelijk groter wordt na blokkade van de membraan.

Conclusie uit het onderzoek.

Men stelt zich voor, dat een zekere hoeveelheid energie het labyrint bereikt via stapes en ovale venster. Het ronde venster doet dienst als uitwijkmogelijkheid. Wordt het ronde venster in zijn functie belemmerd door fixatie van de membraan, dan zal minder energie de cochlea beïnvloeden. De vrij gekomen hoeveelheid energie zal de crista ten goede komen. Uit de proefnemingen blijkt, dat inderdaad het microphonisch crista-effect toeneemt bij blokkade van het ronde venster.

Vermeld dient te worden, dat dit geldt voor normale omstandigheden. Op grond van de resultaten van bovengenoemde proefnemingen is de volgende conclusie gewettigd. De opvatting van *Hughson* en *Crowe*, dat het ronde venster een absorberende functie zou hebben en dat remming van de bewegingen een verhoogd nuttig effect zou betekenen voor de cochlea, is onjuist. De theorie van *Weber-Helmholtz* kan worden gehandhaafd.

De gehoorsverbetering van 50 %, die *Hughson* en *Crowe* vermelden, moet wel veroorzaakt zijn door het feit, dat de aangebrachte stop in de vensternis de membraan niet raakt. Dit blijkt ook op een enkele uitzondering na uit hun microscopische preparaten. Dit is te begrijpen, omdat de vensternis bij de kat moeilijk kan worden bereikt en diep is. Indien de nis slechts wordt afgesloten zonder de bewegelijkheid van de membraan van het ronde venster te belemmeren, kan men zich zeer wel een verbetering van het gehoor voorstellen. Dit is zelfs van zeer grote betekenis bij het ontbreken van het trommelvlies, waardoor op beide vensters ongeveer gelijke krachten komen te werken, die elkaar tegenwerken, zodat interferentie optreedt. Ook bij intact geleidingsapparaat zal toch steeds enige kracht het ronde venster bereiken door de lucht van het middenoor, doch deze is veel kleiner dan op het ovale venster, dat het voordeel van het geleidingsapparaat heeft.

HOOFDSTUK IV.

VERMOEIDHEID.

Wittmaack ⁵³⁾ begon in 1907 met een aantal dierexperimenten, waarbij hij naging, welke beschadiging een sterk geluid geeft in het gehoororgaan. Bij de bestudering van microscopische preparaten van de cochlea werd een tamelijk omschreven degeneratie van het orgaan van *Corti* gevonden. Het geluid van een fluit beschadigde de onderste windingen in de cochlea. Een eenmaal gegeven knal veroorzaakte een trauma in de bovenste windingen. De overgang van beschadigd naar niet beschadigd gebied was geleidelijk.

In later tijd werden functionele proeven verricht. *Horton* ¹⁹⁾ maakte gebruik van voorwaardelijke reflexen. *Davis, Derbyshire, Kemp, Lurie* en *Upton* ⁴⁾ achtten het werk met voorwaardelijke reflexen niet betrouwbaar wegens de mogelijkheid van centrale doofheid of gewenning. Zij deden het onderzoek met behulp van de actiepotentialen van de *nervus acusticus* en door middel van het microphonisch cochlea-effect.

Vele anderen hebben soortgelijk werk verricht (onder wie *Yoshii* ⁵⁴⁾, *Upton* ³⁷⁾, *Finch* en *Culler* ¹⁶⁾, *Wever, Bray* en *Horton* ⁴⁷⁾, *Davis* ⁹⁾).

Al deze onderzoekers gebruikten zulke sterke geluidsintensiteiten, dat er een blijvende beschadiging in het orgaan van *Corti* optrad. (Alleen *Finch* en *Culler* en *Davis* hebben de gebruikte intensiteit gemeten. *Finch* en *Culler* gaven tonen van 110 db; *Davis* gaf tonen van 140 db). Men heeft bij deze proeven te doen met een acoustisch trauma.

In hun werk „Hearing” geven *Stevens* en *Davis* ³⁴⁾ een definitie van vermoeidheid. Ze schrijven: vermoeidheid is een tijdelijke daling van de gehoorscherptheid door een voorbijgaande geluidsprikkel. Men moet het wel onderscheiden van het trauma; het eerste is een reversibele toestand. *Van Gool* ¹⁷⁾ onderscheidt scherper en noemt een derde verschijnsel, nl. de adaptatie. De adaptatie wordt gekenmerkt door een snel tot stand komende drempelverhoging, die sym-

metrisch gelocaliseerd is rondom de prikkelende frequentie en die ook weer snel herstelt. De vermoeidheid komt volgens *van Gool* in het frequentiegebied van de vermoeiingstoon maar nauwelijks tot uiting; het maximum ligt een half octaaf hoger. Het herstel duurt vrij lang.

Stevens en *Davis* ³⁴⁾ en ook *Bleeker* ²⁾ noemen verder nog een hysteresis-effect. Het is niet duidelijk wat er onder verstaan wordt. *Stevens* en *Davis* melden dat het effect optreedt voor waarden die blijven beneden het maximum voltage van het microphonisch effect. Ze vinden steeds een herstel dat, al naar de intensiteit, duurt van enige minuten tot enige uren. *Bleeker* daarentegen wijst er op, dat bij het hysteresis-effect het maximum voltage wel is overschreden en dat er geen volledig herstel optreedt.

Het verschijnsel in dit hoofdstuk beschreven heeft een korte tijd nodig om een constante waarde te bereiken; het herstel vindt eveneens vrij snel plaats. In navolging van *Bleeker* en van *van Eyck* ¹⁴⁾ wordt van vermoeidheid gesproken. Misschien zou men het adaptatie kunnen noemen. Adaptatie is in de physiologie een bekend verschijnsel, waarbij het herstel varieert van enige seconden tot verschillende minuten. Het verdient aanbeveling de kwestie van vermoeidheid, hysteresis en adaptatie nader te bekijken!

In hoofdstuk I is reeds meegedeeld, dat *Stevens* en *Davis* ³³⁾ vermoeidheidsverschijnselen vonden bij de kat en de cavia. Ze constateerden dit bij het microphonisch cochlea-effect. Eveneens werd vermeld, dat *Bleeker* ²⁾ en *van Eyck* ¹⁴⁾ zich bezig hielden met het verschijnsel van de vermoeidheid, zowel voor het microphonisch cochlea- als crista-effect bij de duif. Beiden toonden aan, dat er een volledig reversibele afname van de output optrad, wanneer gedurende enige minuten continu een toon gegeven werd, die beneden de verzadigingswaarde bleef.

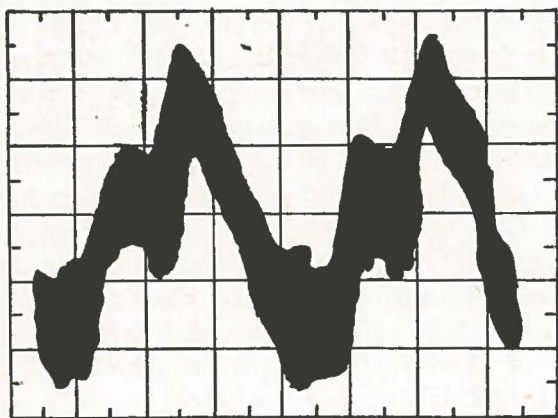
Met het eigen onderzoek is gedeeltelijk aangesloten bij wat door *Bleeker* beschreven is op pag. 73 en 74 van zijn proefschrift. Vermeld wordt, dat voor het cochlea-effect de invloed van een vermoeiingstoon van bepaalde frequentie op de maximum output en de meetdrempel van een toon van hogere frequentie nagegaan werd. Het bleek, dat de maximale spanning van de hogere frequentie minder afnam dan die van de prikkeltoon. De meetbare drempel daar-

entegen werd aanzienlijk hoger. Er trad vrij spoedig een volledig herstel op.

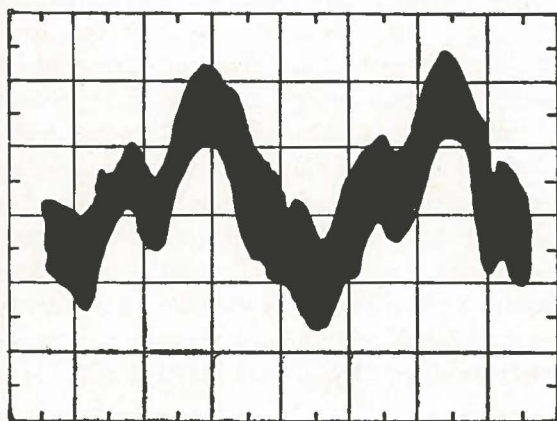
Tijdens de proefnemingen is gebruik gemaakt van drie prikkel-frequenties: 600, 900 en 1200 Hz. Deze frequenties zijn gekozen, omdat uit vroegere onderzoekingen (*Bleeker*²) is gebleken, dat dan bij 105 db de verzadigingswaarde nog niet is bereikt. Oriënterende waarnemingen tijdens het eigen onderzoek bevestigden de bevindingen van *Bleeker*.

Voor elke frequentie is gewerkt met twee intensiteiten, nl. 75 db en 105 db. Lager dan 75 db kan men niet gaan, omdat voor veel duiven dit de grens is, waarbij de output nog juist boven de ruis van de curve op de oscillograaf uitkomt. Boven de 105 db bestaat het gevaar van verzadiging. De bepalingen zijn gedaan zowel voor het cochlea- als voor het crista-effect. Na het meten van het cochlea-effect wordt de cochlea geëxstirpeerd en de erker geplombeerd. Daarna wordt het crista-effect gemeten. Wij spreken van een prikkeltoon en een testtoon. De prikkeltoon is de toon, waarmee het gehoororgaan wordt vermoeid. De testtoon is de toon, waarvan daarna het verschil in output wordt bepaald. De bedoeling is na te gaan, welke invloed de prikkeltoon heeft op de output van de testtoon, wanneer de prikkeltoon gedurende 4 minuten continu gegeven wordt, om dan het gedrag van de output van de testtoon te vergelijken met het gedrag van de output van de testtoon, als deze als prikkeltoon fungeert. Vooruitlopend op wat nog zal worden meegedeeld kan reeds worden opgemerkt, dat op een enkele uitzondering na voor elke frequentie en elke intensiteit de output, waarvan uitgegaan is, na enige tijd weer werd bereikt na uitschakeling van de prikkel. De vermindering van de output tijdens de prikkel had plaats in één tot drie minuten. Daarna bleef de output constant. Het herstel kwam heel vaak binnen één minuut tot stand; soms tot binnen drie minuten. Uit deze mededelingen kan blijken, dat men hier niet te maken heeft met een beschadiging van de cellen in het orgaan van *Corti*, daar het verschijnsel dan niet binnen enkele minuten tot de oude waarde zou zijn teruggekeerd.

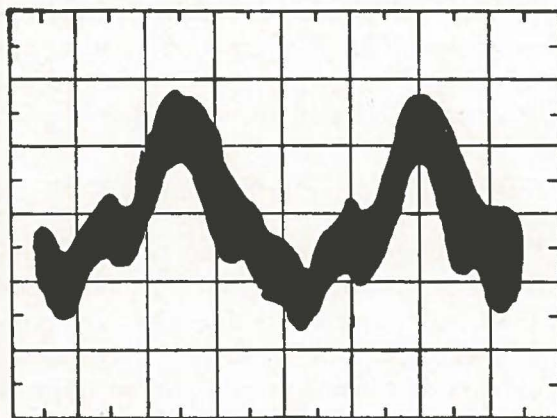
Van een aantal van 69 duiven, waarbij proeven over vermoeidheid werden verricht, zijn er 36 afgevallen door verschillende oorzaken. Een enkele maal kon door een heftige bloeding niet worden voortgegaan. Soms liep het middenoor vol met vocht, waardoor de output



a. na prikkeling van
1 seconde



b. na prikkeling van
 $\frac{1}{2}$ minuut



c. na prikkeling van
1 minuut

fig. 1. Duif 1119. - Micro-
phonisch crista-effect
(achterste verticale
kanaal)

Vermoeidheid. Prikkel
continue toon (430 Hz).
Amplitudo neemt af van
 $37 \mu V$ tot $26.6 \mu V$.
(1 hokje = $4.1 \mu V$).

veel te gering werd. Een paar duiven zijn doodgegaan tijdens de proeven. Enige keren is de operatie mislukt. Bij één duif waren de onderlinge waarden niet met elkaar in overeenstemming. Voor sommige duiven was de output bij 75 db te gering. Bij één duif bleek een trauma veroorzaakt te zijn; er trad geen herstel in. Een merkwaardig resultaat werd bij 6 duiven verkregen. Wanneer voor het crista-effect de output bepaald werd en daarna de reactie op de vermoeiingstoon werd bekeken, zagen wij tot onze verbazing de output toenemen tot een bepaalde waarde; dan bleef de uitslag constant. Na het staken van de geluidstoediening zakte de output tot de oorspronkelijke waarde. De toename werd éénmaal gezien bij 600 Hz en verder slechts bij 900 Hz; alleen ten gevolge van een toon van 105 db. Een duidelijke verklaring is er niet voor gevonden. De veronderstelling is geopperd, dat tijdens de operatie (cochlea-exstirpatie) lucht in het labrynth is gekomen. De luchtbel zou tijdens de prikkel als een versterker kunnen werken. Eenmaal is het gelukt tijdens de proef het phenomeen te doen verdwijnen. Na het wegnemen van de plombe uit de erker-opening is eerst enige lymfhe uit het labrynth weggezogen; daarna is de vloeistof in de kanalen aangevuld met fysiologisch zout. Nu trad wel vermindering van de output op. In de andere gevallen lukte dit niet. Bij één duif kon na drie maanden, bij vier duiven na twee maanden, een heroperatie verricht worden. Het vermoeidheidsverschijnsel was nu weer normaal aanwezig voor het crista-effect. Dan is een luchtbel zeker verdwenen door resorptie.

In het vervolg van dit hoofdstuk worden de resultaten bij de 33 overgebleven duiven beschreven. Van 17 dieren verkregen we een volledige serie van experimenten. Van 9 stuks zijn alleen de cochlea-effecten bepaald en niet de crista-effecten en voor 7 duiven geldt het omgekeerde.

Hieronder volgt het protocol van duif 1082 om het verloop van de proef duidelijk te maken.

Protocol duif 1082. Urethaannarcose. Voorste twee quadranten van *Ewald* links geopend. Afleidelectrode tegen het ronde venster geplaatst. Fraai microphonisch cochlea-effect. Als prikkeltonen worden gebruikt 600, 900 en 1200 Hz. Nagegaan wordt, hoe de output van de respectieve prikkeltonen reageert op continue toediening van het geluid gedurende 4 minuten,

Duif 1082. Links. Reacties op continue toon.

cochlea			
105 db	75 db	105 db	75 db
600	600	900	900
0 8 1 h	0 3 1 h	0 14 1 h	0 3 ^{1/2} 1 h
1 7 2	1 2 ^{3/4} 2	1 9 2	1 3 ^{1/4} 2
2 „ 3	2 2 ^{1/2} 3	2 7 3	2 „ 3
3 „	3 „	3 „	3 „
4 „	4 „	4 „	4 „
600-900	600-900	900-600	900-600
0 14 1 h	0 3 ^{1/2} 1 h	0 8 1 h	0 3 1 h
1 11 2	1 3 2	1 7 2	1 2 ^{3/4} 2
2 „ 3	2 „ 3	2 6 3	2 „ 3
3 „	3 „	3 „	3 „
4 „	4 „	4 „	4 „
900	900	1200	1200
0 14 1 h	0 3 ^{1/2} 1 h	0 10 1 h	0 4 1 h
1 9 2	1 3 ^{1/4} 2	1 6 2	1 3 ^{1/2} 2
2 7 3	2 „ 3	2 „ 3	2 „ 3
3 „	3 „	3 „	3 „
4 „	4 „	4 „	4 „
900-1200	900-1200	1200-900	1200-900
0 10 1 h	0 4 1 h	0 14 1 h	0 3 ^{1/2} 1 h
1 7 2	1 3 ^{1/2} 2	1 5 2	1 3 2
2 „ 3	2 „ 3	2 „ 3	2 „ 3
3 „	3 „	3 „	3 „
4 „	4 „	4 „	4 „

fig. 2

Duif 1082 Links. Reacties op continue toon.

crista			
105 db	75 db	105 db	75 db
600	600	900	900
0 11 1 h	0 4 ^{1/2} 1 h	0 11 1 h	0 7 1 h
1 7 2	1 3 ^{3/4} 2	1 10 2	1 6 ^{1/2} 2
2 „ 3	2 „ 3	2 „ 3	2 „ 3
3 „	3 „	3 „	3 „
4 „	4 „	4 „	4 „
600-900	600-900	900-600	900-600
0 11 1 h	0 7 1 h	0 11 1 h	0 4 ^{1/2} 1 h
1 9 2	1 4 ^{1/2} 2	1 6 2	1 3 ^{3/4} 2
2 „ 3	2 „ 3	2 „ 3	2 „ 3
3 „	3 „	3 „	3 „
4 „	4 „	4 „	4 „
900	900	1200	1200
0 11 1 h	0 7 1 h	0 10 1 h	0 5 1 h
1 10 2	1 6 ^{1/2} 2	1 8 2	1 4 2
2 „ 3	2 „ 3	2 „ 3	2 „ 3
3 „	3 „	3 „	3 i
4 „	4 „	4 „	4 „
900-1200	900-1200	1200-900	1200-900
0 10 1 h	0 5 1 h	0 11 1 h	0 7 1 h
1 8 2	1 3 ^{1/2} 2	1 10 2	1 4 2
2 „ 3	2 „ 3	2 „ 3	2 „ 3
3 „	3 „	3 „	3 „
4 „	4 „	4 „	4 „

fig. 2

zowel bij 105 db als bij 75 db. En verder hoe de output van 900 Hz 105 db zich gedraagt onder invloed van de toediening van 600 Hz 105 db. Eerst wordt de output 900 Hz 105 db bepaald; dan wordt 600 Hz 105 db toegediend; na 1 minuut, na 2, 3 en 4 minuten wordt snel intermitterend de output van 900 Hz 105 db bekeken. Deze zakt. Na 4 minuten wordt de toediening van 600 Hz gestaakt en iedere minuut de output van 900 Hz 105 db gecontroleerd. Er treedt volledig herstel op. Hetzelfde wordt gedaan bij 75 db. Dan wordt nagegaan de invloed van 900 Hz op 600 Hz, eerst bij 75 db dan bij 105 db. Evenzo de invloed van 900 Hz op 1200 Hz en omgekeerd. Na bepaling cochlea-effect wordt de cochlea geëxstirpeerd, wat vlot gelukt. De erker wordt geplombeerd met een stijve wattenprop. Fenestratie van de achterste verticale booggang vlak voorbij het kruis van *Ewald*. De afleidelectrode wordt in de fenestratieopening geplaatst. Dezelfde bepalingen worden voor het crista-effect verricht. De uitkomsten worden in fig. 2 gegeven.

Verklaring bij fig. 2. De cijfers 0—4 duiden het aantal minuten aan, dat de prikkeltoon gegeven wordt; de cijfers er vlak achter de output in hokjes op het oscillograafscherf voor een gevoeligheid van 100. Het rijtje cijfers 1—3 geeft aan het aantal minuten, waarin het herstel plaatsvindt; de h er achter betekent „herstel”. De waarden onder 600, 900, 1200 vermelden het gedrag van de output als deze frequenties 4 minuten gegeven worden. Bij 600 — 900, 900 — 1200, enz. fungeert de eerstgenoemde frequentie als prikkeltoon; de cursief gezette frequentie is de testtoon. De waarden er onder vormen het gedrag van de output van de testtoon. Eén hokje op het oscillograafscherf vertegenwoordigt een waarde van $4,1 \mu V$.

Duif 1082 is als voorbeeld gekozen, omdat de spanningen vrij groot zijn. Ook voor 75 db zijn de uitslagen flink. Bij deze duif bereikt de vermoeidheid meestal binnen één minuut het maximum, soms is dit binnen 2 minuten. In andere protocollen is te lezen, dat het maximum binnen 3 minuten bereikt is. Langer dan 3 minuten is niet gevonden. Het herstel duurt bij duif 1082 korter dan één minuut. Dikwijls duurt het herstel langer dan één minuut, soms is pas na 3 minuten het oorspronkelijke niveau bereikt. Het protocol van duif

1075 geeft aan, dat het herstel van het cochlea-effect voor 900 Hz 105 db prikkeltoon 3 minuten heeft geduurd. De maximale vermoeidheid van het crista-effect voor 600 Hz 105 db prikkeltoon is na 3 minuten bereikt.

Bij het nagaan van het aantal microvolts van de begin-amplitudines bij de verschillende duiven valt op, dat er een zeer sterke spreiding is. Voor het cochlea-effect voor 900 Hz 105 db bestaat een variatiebreedte van 8 tot 66 μ V. Deze bedraagt voor 600 Hz van 8 tot 61 μ V. Voor 1200 Hz is de variatie 45 μ V (8 — 53 μ V.). Bij 75 db werd ook een sterke spreiding gevonden. Het crista-effect toont het eveneens. Enig verband tussen het cochlea- en het crista-effect, wat de grootte van de output betreft, is niet aan te tonen. Van 3 duiven worden de uitslagen in hokjes gegeven voor 105 db (fig. 3). Duidelijk komt tot uiting, dat de ene maal bij een behoorlijke spanning van het cochlea-effect een matige spanning van het crista-effect aanwezig is. Een andere keer zien wij een gering cochlea-effect bij een fraai crista-effect. *Stevens* en *Davis* geven in hun boek in fig. 126 aan, dat zij tussen twee caviae voor 1500 Hz een vrij groot verschil vinden in de intensiteitscurven. Echter alleen voor lage intensiteiten. Boven 75 db zijn de curven identiek. Een verklaring van dit verschil in spanning wordt niet gegeven.

	600 Hz			900 Hz			1200 Hz		
	a	b	c	a	b	c	a	b	c
cochlea	8	6	2	9	9	2	4	8	2
crista	5	12	12	4	13	12 $\frac{1}{2}$	3	8	10

a=duif 1084; b=duif 1078; c=duif 1036

fig. 3 Spreiding van de output van het microphonisch effect

Er zijn verschillende factoren te noemen, die deze spreiding kunnen verklaren. Zeer belangrijk is het richteffect van het geluid. Een iets andere stand van het geluid-toevoerende buisje voor de gehoorgang kan een sterke verandering geven in de geluidsdruk, die het trommelmvies bereikt. Er wordt wel steeds getracht onder dezelfde

omstandigheden te werken, maar het is een onmogelijke eis te verlangen, dat voor iedere duif de stand volkomen identiek zal zijn. Bovendien moet men rekening houden met anatomische variaties in de bouw van de gehoorgang. Een tweede mogelijkheid, waar zeker aan gedacht moet worden, ligt in de wijze van de afleiding van de spanningen. De afleideselectrode wordt tegen het ronde venster aangelegd. Nu hangt van het contact af, hoeveel spanning wordt opgepikt. Kortsluiting met de omgeving heeft een duidelijke invloed. Verder zal de weerstand van de weefsels zelf een rol kunnen spelen (zie fig. 4). In de figuur stelt C het labyrinthorgaan voor (de bron van elektrische spanning). O_1 is de weerstand van het cochleaweefsel. Langs de weerstand O_2 en O_3 wordt de duif geaard. E is de electrode op het ronde venster. Wanneer de weerstand O_2 gering is, zal hier de meeste stroom langs gaan en zal de electrode weinig oppikken.

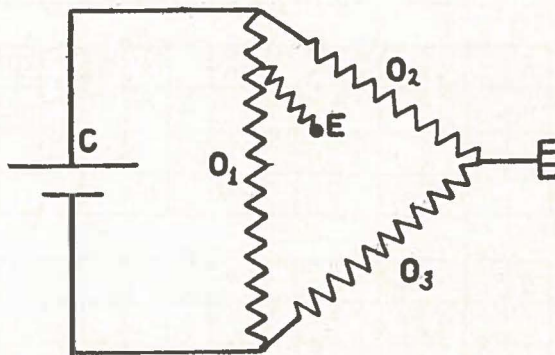


fig. 4 Schema van de weefselweerstand

Mogelijk is ook, dat de duif een slecht reagerend labyrint heeft. Tenslotte kunnen veranderingen in het middenoor van betekenis zijn. Waarschijnlijk speelt vooral een rol, hoeveel vocht in het middenoor is gelopen.

Fig. 5 geeft op een andere wijze een indruk van de spreiding, die in de resultaten te vinden is. Berekend is het percentage vermoeidheid van de output-bij-het-begin-van-de-proef door het verschil te bepalen met de output bij de maximale vermoeidheid. Voor duif 1082, waarvan de uitkomsten in fig. 2 zijn weergegeven, kan als voorbeeld genomen worden het cochlea-effect 900 Hz 105 db. De

oorspronkelijke amplitudo is $57 \mu V$. De amplitudo, die bij vermoeidheid bereikt wordt, is $28,5 \mu V$. Het verschil is $28,5$. Het percentage vermoeidheid is in dit geval 50.

In fig. 5 zijn de duiven genummerd van 1 — 33 onderaan aangegeven. Voor de verschillende frequenties en intensiteiten zijn de uitkomsten voor één duif onder elkaar van boven naar beneden opgetekend: 0 % betekent geen vermoeidheid; 50 % wil zeggen 50 % vermoeidheid, de amplitudo van het microphonisch effect nam dan dus met 50 % af. Men kan een spreiding vinden van 0 — 80 %.

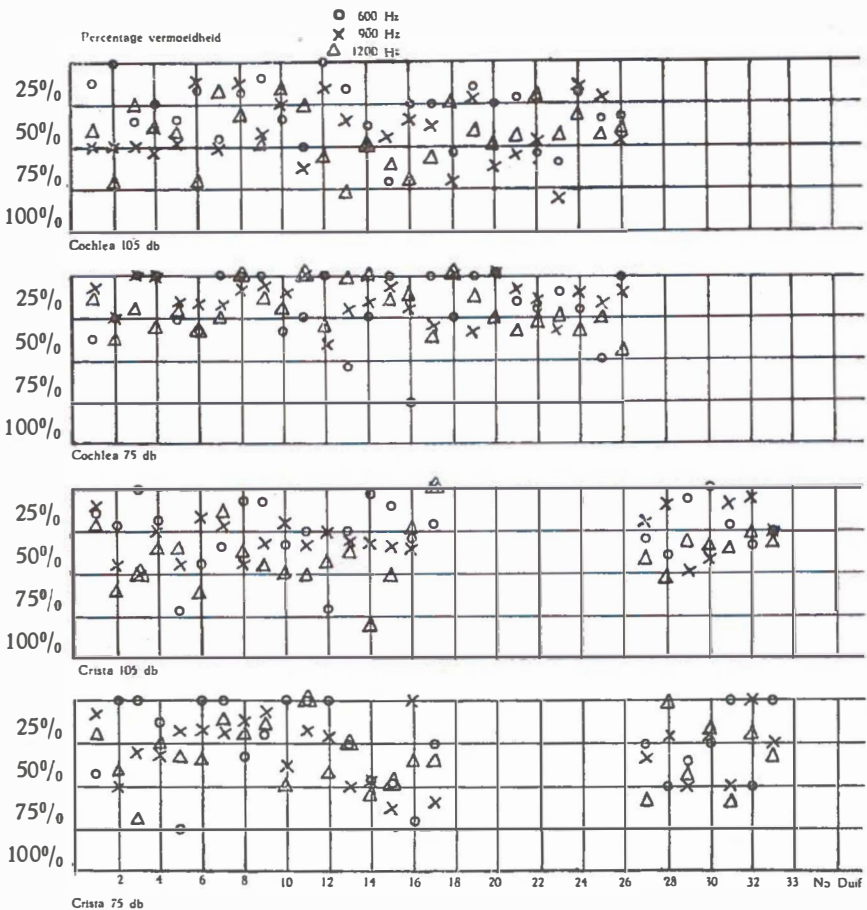
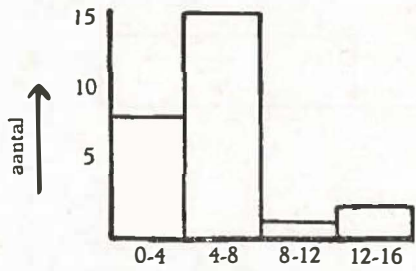
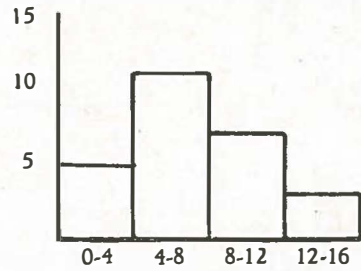


fig. 5 Spreiding van de output van het microphonisch effect.

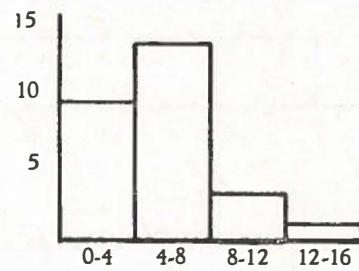
Amplitudo in klassebreedtes van 4 hokjes



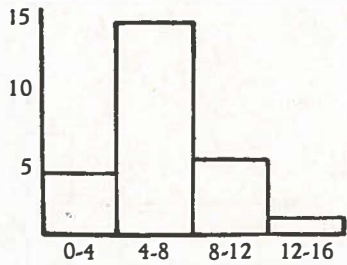
Cochlea 1200 Hz 105 db



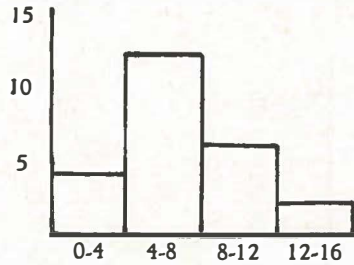
Cochlea 900 Hz 105 db



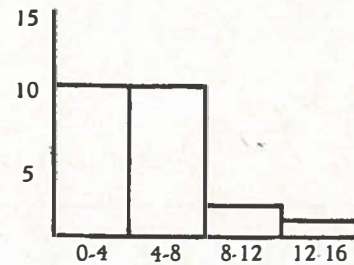
Cochlea 600 Hz 105 db



Crista 1200 Hz 105db



Crista 900 Hz 105 db



Crista 600 Hz 105 db

→ Amplitudo in klassebreedte van 4 hokjes

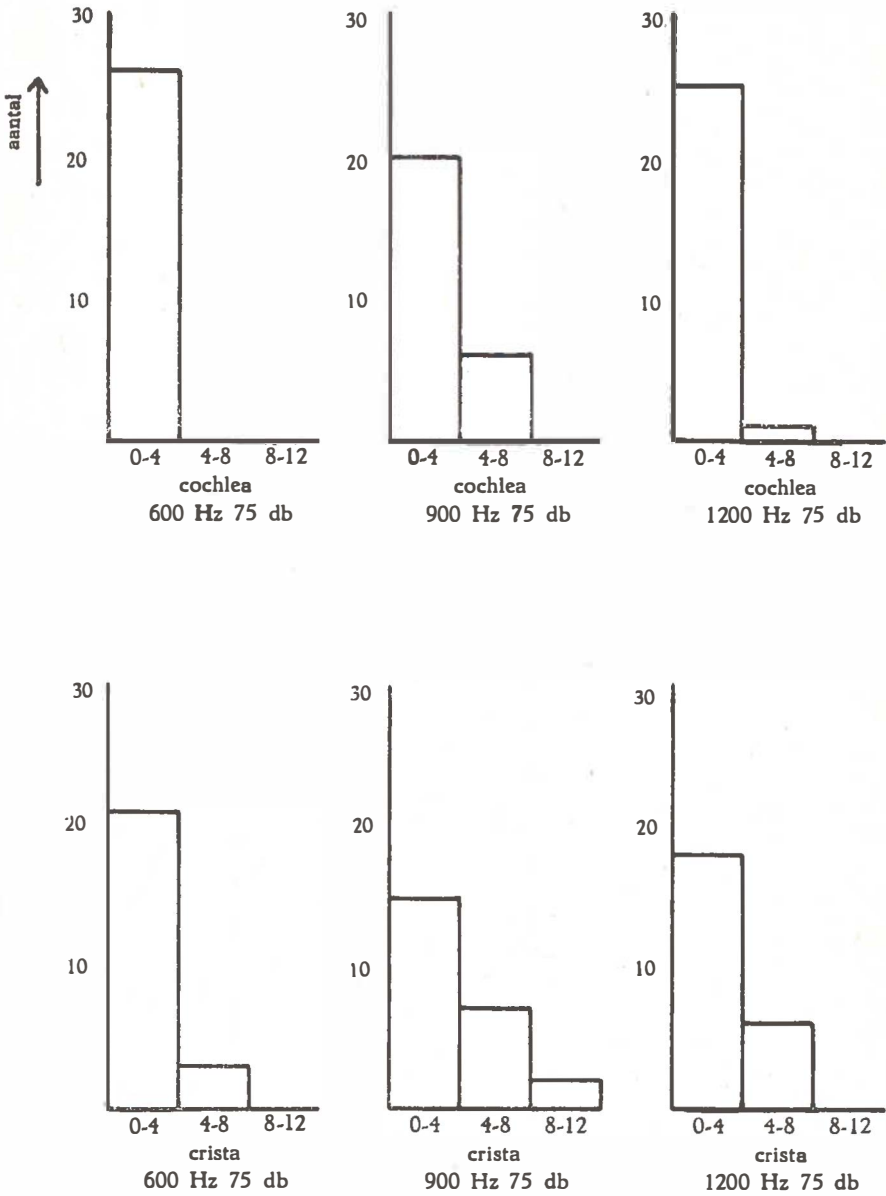


fig. 7

Voordat op het eigenlijke doel van het onderzoek kan worden ingegaan, dienen nog enige vragen beantwoord te worden. En wel de volgende. a. Hangt de amplitudo van het microphonisch effect af van de frequentie? b. Wat is het verband tussen de aanvangsamplitudo en de vermoeidheid? c. Hoe is de verhouding tussen vermoeidheid en frequentie? d. Hoe verhouden zich intensiteit van het gebruikte geluid en vermoeidheid?

De beantwoording van vraag a kan worden verduidelijkt door de blokdiagrammen van fig. 6 en 7. In deze diagrammen zijn horizontaal uitgezet de amplitudo van het microphonisch effect en verticaal is uitgezet het aantal duiven, dat een dergelijke, op de horizontale lijn uitgezette, output had. De amplitudines 0 — 4 hokjes zijn verzameld in één klasse. De amplitudines 4 — 8 hokjes in een volgende, enz. Uit de diagrammen kan men dus lezen, hoeveel duiven in een bepaalde klasse voorkomen. Opvallend is, dat de crista in de reacties grote overeenkomst vertoont met de cochlea. Hierop wees ook reeds *Bleeker* ²⁾). De verschillen tussen de frequenties zijn niet groot. Men zou de voorzichtige conclusie kunnen trekken, dat in alle gevallen een opschuiving naar de grotere amplitudines te zien is voor 900 Hz. De uitkomsten voor 600 en 1200 Hz zijn vrijwel vergelijkbaar. Dit zou dus betekenen, dat het systeem bij 900 Hz gemakkelijker aanspreekt.

Dit is, althans wat de cochlea betreft, in strijd met wat *Bleeker* vond bij de equal response curven. Uit genoemde curven blijkt namelijk de grootste gevoeligheid bij 2000 Hz te liggen en bij 900 Hz de geringste. Voor de crista ligt het tussen 600 en 1200 Hz. Het is interessant er op te wijzen, dat *van Eunen* ¹⁰⁾ aantoonde, dat de reactie van *Tullio* bij bepaalde frequenties een maximum vertoonde. De drempelwaarde van de reactie is bij 100 Hz bijna steeds in de buurt van 100 db, daalt met het toenemen van de frequentie snel, om bij 600 — 800 Hz het laagste punt te bereiken. Dit punt komt heel goed overeen met de in dit hoofdstuk gevonden frequentie van 900 Hz. Dit geldt dus voor de crista.

Met behulp van de curven van fig. 8 en 9 kan de tweede vraag beantwoord worden. Tegen elkaar zijn uitgezet horizontaal de be-

gin-amplitudo en verticaal van boven naar beneden de grootte van vermoeidheid, i.c. het verschil tussen begin- en eind-amplitudo, in hokjes uitgedrukt. De punten, die de curven vertegenwoordigen, zijn gemiddelde waarden; de klassebreedte is 4 hokjes voor 105 db en 2 hokjes voor 75 db. Omdat de spreiding groot was (zie fig. 5), zijn ook nog de grenzen van de klassen 2 hokjes verschoven voor 105 db;

Curven vermoeidheid na indeling in klassen

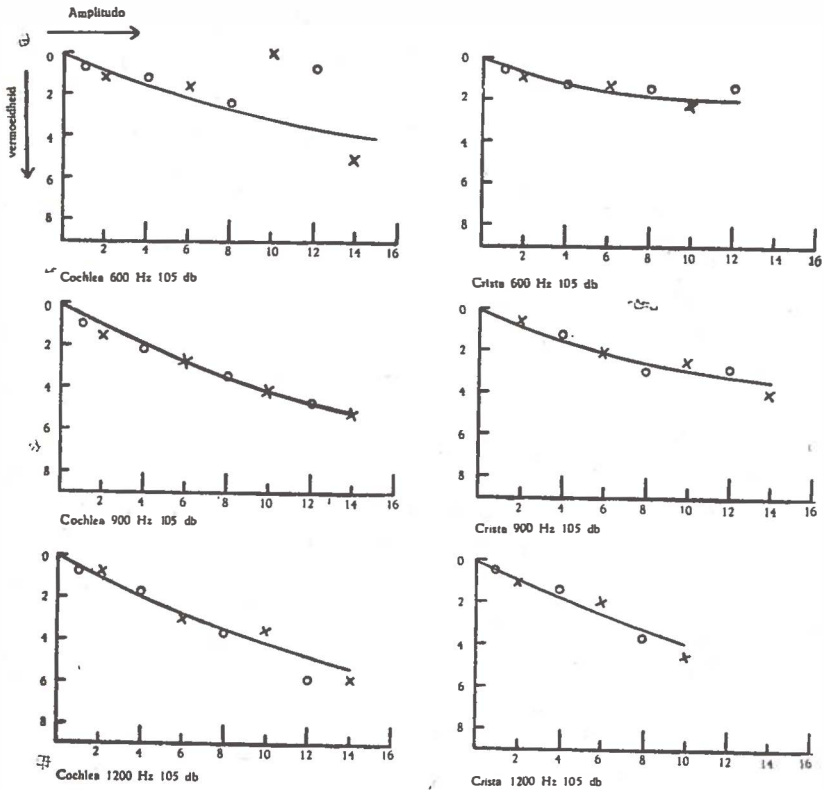


fig. 8

voor 75 db is de verschuiving van 1 hokje toegepast. Dit had echter geen invloed op het verloop van de curven. De uitkomst geeft voor 105 db curven, die een iets gebogen verloop hebben. Dat wil zeggen,

dat wel met toenemende output ook de vermoeidheid sterker wordt, maar dat verhoudingsgewijs voor de hogere spanningen de vermoeidheid geringer is. Hieruit valt te concluderen, dat over het geheel genomen het verschil in output niet uitsluitend te wijten is aan de af-

Curven vermoeidheid na indeling in klassen

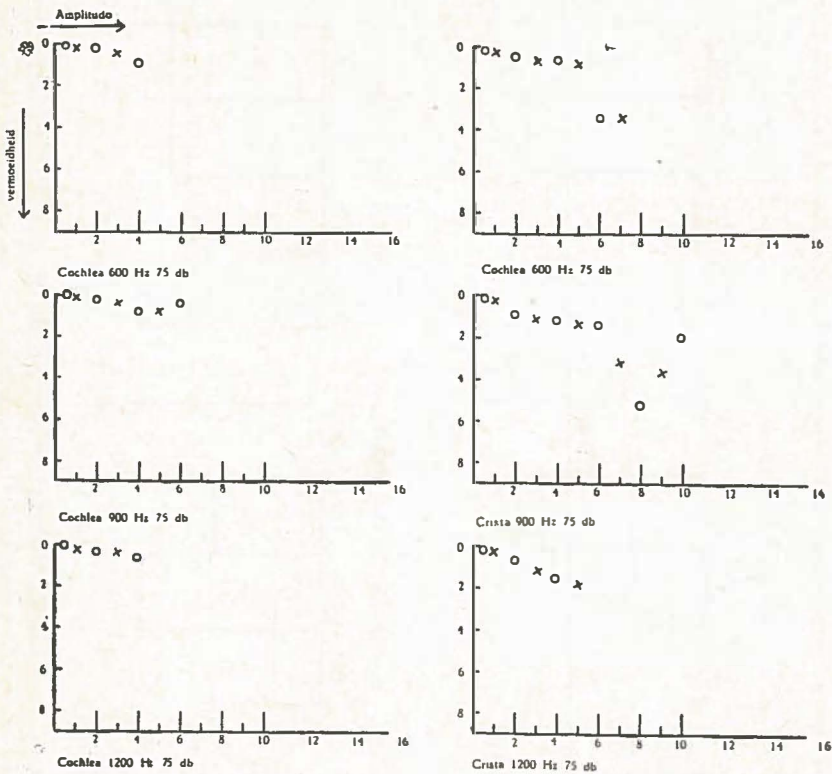
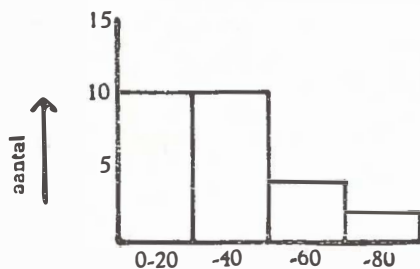


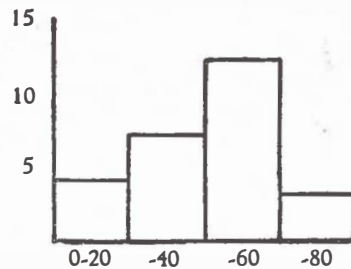
fig. 9

leiding. Zou het laatste het geval zijn, dan zou ook de vermindering evenredig toenemen met de spanning. Het gaat hier om de vraag of dit een fysisch of een biologisch vraagstuk is. Zou dit biologisch zijn, dan betekent het, dat duiven, die beter reageren (een grotere output hebben), minder sterk vermoeid raken. Het is een kwestie, die nader bekeken kan worden. Men moet wel begrijpen, dat de curven niet gelden voor één duif, maar voor de gemiddelde duif.

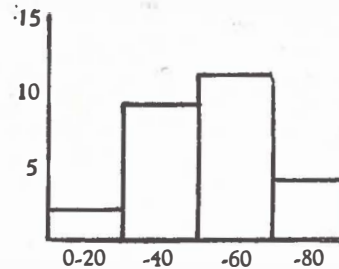
→ Percentage vermoeidheid in klassebreedtes van 20%



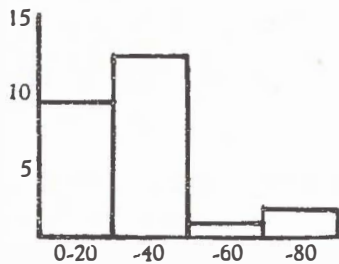
Cochlea 600 Hz 105 db



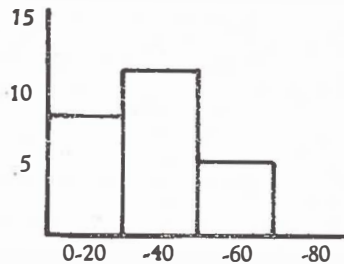
Cochlea 900 Hz 105 db



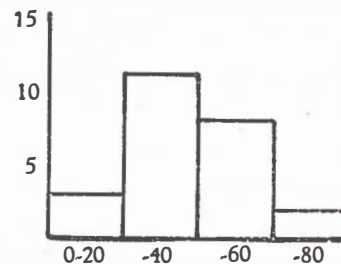
Cochlea 1200 Hz 105 db



Crista 600 Hz 105 db



Crista 900 Hz 105 db



Crista 1200 Hz 105 db

Uit de waarden, gevonden bij 75 db prikkeltoon, kunnen geen curven worden samengesteld; over de richting van de verbinding tussen de berekende gemiddelden kan niets met zekerheid worden gezegd. Bij het overzien van de krommen zou men kunnen concluderen, dat er een verband bestaat tussen de amplitudo, waar van uitgegaan wordt, en de vermoeidheid. Grotere amplitudo brengt mee een sterkere vermoeidheid, wanneer de getallen in hokjes uitgedrukt worden. Percentsgewijs bekeken blijkt bij toenemende amplitudo de vermoeidheid af te nemen. Het maakt verder de indruk, dat naar verhouding van 600 naar 1200 Hz de vermoeidheid toeneemt, al zijn de verschillen gering. Ook hier is weer op te merken de grote overeenkomst tussen het cochlea- en het crista-effect.

Nu kan worden gezien, hoe het staat met de verhouding tussen het percentage vermoeidheid en de frequentie (vraag c). Fig. 10 bestaat uit een aantal blokdiagrammen. Daarin zijn uitgezet horizontaal: vermoeidheid, klassebreedte 20 %, en verticaal het aantal duiven, dat in de verschillende klassen gevonden is. Voor cochlea en crista zijn alleen de uitkomsten van 105 db uitgezet. De verschillen zijn niet groot. Men kan een geringe verschuiving waarnemen van 600 Hz naar 1200 Hz in de richting van een groter percentage vermoeidheid.

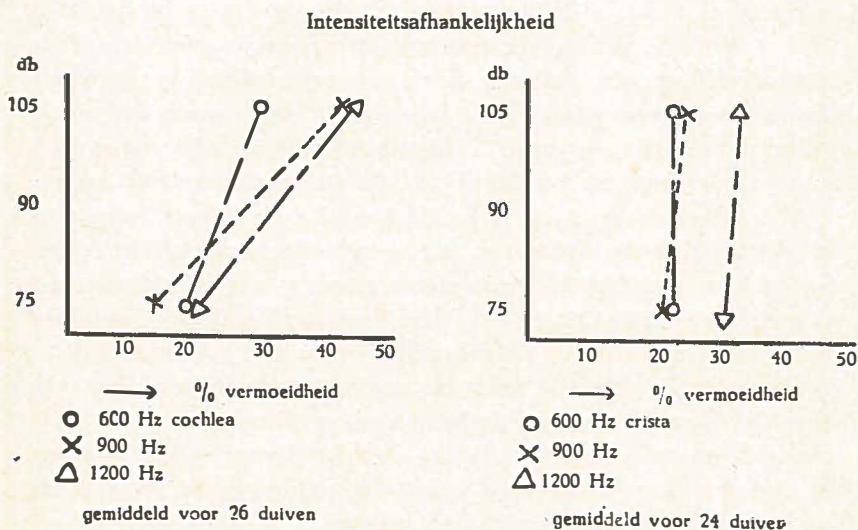


fig. 11

Wanneer men fig. 11 bekijkt, vindt men het antwoord op vraag d. Voor de 3 frequenties is de gemiddelde vermoeidheid genomen in percenten uitgedrukt voor 75 db en 105 db. De intensiteit is aangegeven op de absis. De ordinaat geeft het percentage vermoeidheid aan. Voor de cochlea is een duidelijke toename te vinden bij de sterkere intensiteit. Voor de crista zien wij practisch geen verschil tussen beide intensiteiten. Het is zeer de vraag, of wij aan deze curven veel waarde kunnen hechten. Voor een volgende onderzoeker zal het interessant zijn deze gegevens nader te toetsen. Bij 75 db, aan de lage kant van de curven, reageert de crista anders dan de cochlea. Misschien dat in deze curven toch nog uitkomt, dat de cellen van cochlea en crista verschillen. Conclusies durven wij nu nog niet te trekken.

Al de genoemde punten zijn van belang geacht voor de eigenlijke vraagstelling. Onderzocht zou worden, wat sterker wordt vermoeid — het microphonisch effect van de prikkeltoon zelf, als deze 4 minuten wordt aangehouden, of dat van de testtoon onder invloed van de prikkeltoon. Als testtonen zijn gebruikt 600, 900 en 1200 Hz. Als prikkeltonen respectievelijk 900 Hz, 600 en 1200 Hz, 900 Hz. Dit onderzoek bracht teleurstelling. Enige regelmaat in de uitkomsten is niet te vinden. Terwijl bij bepaalde duiven voor de cochlea 105 db 900 Hz de testtoon sterker vermoeid is geraakt dan de prikkeltoon en bij 75 db de testtoon minder gezakt is dan de prikkeltoon, werd bij een andere duif het tegengestelde gevonden. Voor de andere frequenties en voor de crista werden dezelfde tegenstrijdige resultaten verkregen. Een oplossing van bovengenoemde vraagstelling is nog niet te geven. Deze onbevredigende uitkomsten kunnen ook niet worden verklaard met de eerder behandelde vragen a — d. Uit de proeven is wel gebleken, dat de hogere frequentie invloed heeft op de lagere; een feit, waar zeker de aandacht op gevestigd moet worden. Het zou niet verstandig zijn hier momenteel vergaande conclusies te trekken. Het kan zijn, dat deze invloed een gevolg is van het feit, dat de gebruikte frequenties betrekkelijk dicht bij elkaar liggen. Het zal zeker de moeite waard zijn over een uitgebreidere frequentieschaal de beïnvloeding na te gaan.

Er valt nog te vermelden, dat bij duif 1130 voor andere proeven het trommelvlies geëxstirpeerd werd. Het middenoor functioneerde dus niet meer. Als bijkomstigheid was op te merken, dat bij een continue prikkeltoon duidelijk vermoeidheid optrad, welke reversibel

was. De conclusie is gewettigd, dat de vermoeidheid in het binnenoor is gelocaliseerd.

Het is dus zo, dat uit de onderzoeken van *Bleeker* en *de Vries* is gebleken, dat er een grote overeenkomst is tussen crista en orgaan van *Corti*, wat betreft het microphonisch effect.

Men heeft gezocht naar een gemeenschappelijke plaats van oorsprong. *De Vries* heeft eerst gedacht aan cupula en membrana tectoria, maar deze opvatting moest worden gewijzigd naar aanleiding van proeven bij vissen, waarbij gedeelten van de cupula konden worden verwijderd, zonder dat dit uiteindelijk schade deed. *De Vries* ³⁹⁾ en medewerkers namen waar, dat de amplitudo van het microphonisch effect na de ingreep eerst wel gedaald was, maar na enige dagen de oorspronkelijke grootte weer bereikte en dat de golfvorm dezelfde bleef.

Daardoor werd de aandacht veel meer gevestigd op de eigenlijke zintuigcellen. Deze proeven met een vermoeiingstoon, die een volkomen gelijk verloop aantonen tussen crista en orgaan van *Corti*, geven een aanwijzing, dat het zo belangrijke phenomeen van vermoeidheid in het orgaan van *Corti* in de specifieke zintuigcellen is gelocaliseerd.

HOOFDSTUK V.

SUPERPOSITIE.

Von Helmholtz ¹⁸⁾ houdt zich in zijn beroemde werk „Die Lehre von Tonempfindungen” uitvoerig bezig met het ontstaan van boven-tonen en combinatietonen. Dat bij het waarnemen van een toon ook boventonen gehoord worden, was al sinds lang bekend aan musici. *Von Helmholtz* schrijft, dat *von Sorge* in 1740 als eerste combinatie-tonen, en wel de verschiltönen, ontdekte, wanneer twee tonen gelijk-tijdig gegeven worden. *Von Helmholtz* zelf ontdekte de somtonen, die zwakker zijn dan de verschiltönen.

Newman, Stevens en *Davis* ³¹⁾ publiceerden in 1937 een artikel over een onderzoek van het microphonisch cochlea-effect bij de cavia. Zij gebruikten een zuivere toon als prikkel. Wanneer de intensiteit sterker werd dan 50 db, ontstonden de harmonischen. Voor vergelijking werd gebruik gemaakt van een kwartskristal als microfoon. De harmonischen, die hiermee gevonden werden, waren een te verwaarlozen fractie van die bij het cochlea-effect. Deze niet-lineaire reactie van het oor werd door de schrijvers toegekend aan de functie van het geleidingsapparaat. Het werd niet onmogelijk geacht, dat in de cochlea de oorzaak gezocht zou moeten worden, maar dit leek zeer onwaarschijnlijk.

Stevens en *Davis* ³⁴⁾ vonden, ook bij de cavia, dat in het microphonisch cochlea-effect, afgeleid van het ronde venster, harmonischen en combinatietonen konden worden aangetoond. De schrijvers neigen er toe het middenoor verantwoordelijk te stellen voor de niet-lineaire reactie.

Wever, Bray en *Lawrence* ^{50 51 52)} hebben zich eveneens bezig gehouden met het niet-lineaire effect. Zij maten cochlea-effecten bij de cavia. Twee zuivere tonen werden als gelijktijdige prikkel gebruikt bij intact middenoor. Nadien werd het gehele middenoorapparaat verwijderd, behalve de stapes. Een trilapparaat werd direct met de stapes verbonden. In beide gevallen bleken de combinatietonen gelijk te zijn. Dezelfde onderzoekers pasten bij katten drukverhoging

toe in het middenoor, waardoor de spanning van het microphonisch effect verlaagd werd. Werde de intensiteit van de prikkeltoon opgevoerd, totdat de oorspronkelijke spanning werd bereikt, dan keerde ook de distorsie terug tot de beginwaarde, wat de grootte en het karakter betreft. De onderzoekers concludeerden hieruit, dat het middenoor de trillingen getrouw overbrengt. Volgens hen is de mening van *von Helmholtz* en anderen, dat er een sterke distorsie door trommelvlies en gehoorbeentjesketen wordt veroorzaakt, onjuist. Distorsie zou hier niet geheel uit te sluiten zijn, maar zou onbelangrijk zijn tegenover de vervorming achter de stapes. Zij achtten het meest waarschijnlijk, dat de oorzaak van de niet-lineaire reactie zou zijn die processen in het binnenoer, waardoor mechanische trillingen worden omgezet in elektrische effecten.

Wever en *Lawrence* ⁵²⁾ namen bij katten het middenoorapparaat weg op de stapes-voetplaat na. Met metingen van het cochlea-effect bleek, dat dit een verlies opleverde van gemiddeld 28 db. Door hen werd het aandeel van een ideale transformator voor de gevoeligheid berekend; een waarde van 30 db werd gevonden. Hieruit werd de conclusie getrokken, dat het middenoor goed is aangepast aan zijn functie. In dit verband is het de moeite waard er op te wijzen, dat *van Eunen* ¹⁰⁾ met zijn proeven met de reactie van *Tullio* bij de duif eveneens trachtte na te gaan, wat de betekenis van het middenoorapparaat was. Ook hij vernietigde het middenoor en vond daarna een drempelverhoging van 28 db.

Davis, *Derbyshire*, *Lurie* en *Saul* ⁶⁾ gingen na of het ontstaan van som- en verschiltonen niet te danken was aan enige activiteit van het centrale zenuwstelsel dan wel aan een mechanisme in het perifere oor. Zij maakten gebruik van twee zuivere tonen, die tegelijkertijd aangeboden werden, nl. 900 en 1000 Hz. Het microphonisch effect werd van het ronde venster afgeleid. Zij vonden een afwisselend groter en kleiner worden van de amplitudo van de resulterende elektrische golven — zweving — en ook een periodieke golving van de basislijn — een verschilton was daarmee aangetoond. Een condensatormicrofoon geeft bij dezelfde frequenties wel de wisseling in amplitudo, maar de excursies zijn symmetrisch rondom de basislijn. Zie fig. 12.

Tasaki, *Davis* en *Legoux* ³⁵⁾ deden een onderzoek naar de localisatie van de verschillende frequenties in de cochlea met behulp



(April 11, 1933.) Upper, condenser microphone response to two tones (1000 and 900), showing beats without difference tone. Lower, round window response, same stimulation, showing beats and difference tone (retouched)

fig. 12 (Naar Davis c.s.)

van het cochlea-effect. Ook zij gaven gelijktijdig twee zuivere tonen van telkens andere frequenties. De curven vertonen geen bijzonderheden. In het vervolg van dit hoofdstuk zal nog gewezen worden op het werk van *Davis* c.s. en *Tasaki* c.s.

In 1952 publiceerde *de Vries* ³⁹⁾ met zijn medewerkers een artikel over de microphonische activiteit van het zijlijnorgaan van de vis. Dat elektrische effecten waren af te leiden was reeds in 1948 bekend gemaakt door *de Vries* ³⁸⁾. Het effect werd opgewekt door watertrillingen langs de organen van de zijlijn te leiden. In 1952 werd een nader onderzoek vermeld. Aan de hand van fig. 13 kunnen verschillende eigenaardigheden worden nagegaan.

Onder a ziet men afgebeeld een sinus, die voorstelt de beweging van het water bij een lage frequentie. Bij c ziet men dezelfde sinus, waarover heen nu een golf loopt van een hogere frequentie, maar met een kleinere amplitudo dan die van de lage frequentie. Beide frequenties zijn gelijktijdig gegeven. De beelden a en c stellen voor, wat respectievelijk de zijlijnorganen mechanisch wordt aangeboden.

A stelt voor het microphonisch effect van het zijlijnorgaan van de vis als antwoord op de prikkel a. B is het elektrische effect bij een hoge frequentie. Het merkwaardige van het microphonisch effect van het zijlijnorgaan is de dubbele frequentie. Waar de prikkel een enkele sinus is, daar is het antwoord een meervoudige. Dit verschil tussen

beide valt ook af te lezen in a en A. Hierop zal nog nader worden ingegaan. C stelt voor het effect van het zijlijnorgaan, als reactie op de input bij c afgebeeld. Behalve de dubbele frequentie valt hier een tweede eigenaardigheid op. Bij het bekijken van het beeld c ontdekt men een volledig regelmatig verloop van de gesuperponeerde hoge frequentie over de lage. In het antwoord is een verandering opgetreden. In de negatieve toppen van de curve is het antwoord op de hoge frequentie sterk vergroot; duidelijk groter dan het effect is, wanneer de hoge frequentie alleen gegeven wordt; er is een versterking opgetreden. Op een andere plaats in de curve — de positieve toppen — kan men bijna geen superpositie ontdekken; deze plaats is het „nulpunt” genoemd. Met D uit fig. 13 wordt vooruit gelopen op de gang van het betoog. Het stelt schematisch het cochlea- en crista-effect van de duif voor als antwoord op 2 gelijktijdig aangeboden zuivere tonen van verschillende frequentie — ook hier vallen op de versterking en het „nulpunt”.

In het voorgaande werd gewezen op het merkwaardige feit, dat het microphonisch effect van het zijlijnorgaan een dubbele frequentie heeft. *De Vries* heeft dit in de genoemde publicatie van 1952 verklaard met de zogenaamde haarhypothese.

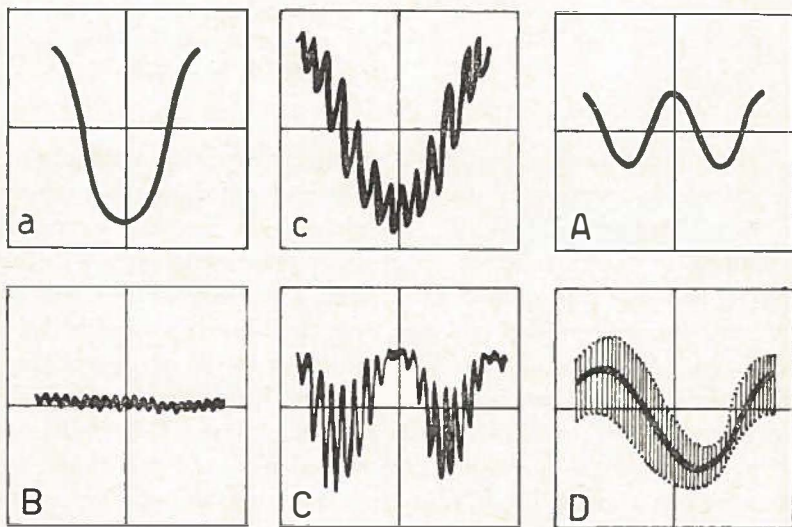


fig. 13 (Naar de Vries en Kuiper)

Fig. 14a geeft een schematische voorstelling van de cupula met de zintuigharen. Het idee is nu, dat de spanningen verband houden met de rekking van de zintuigharen. De rekking wordt begeleid door een negatieve spanning aan de bovenkant van het orgaan. Wanneer de cupula door een watertrilling in beweging gebracht wordt, buigt de cupula niet alleen, maar schuift ook in zijn geheel iets opzij. Het gevolg van deze verplaatsing is, dat de haren gerekt worden. Wordt het water in trilling gebracht, dan beweegt de cupula door de evenwichtsstand van de ene kant naar de andere en terug. Zodoende worden de haren elke periode tweemaal uitgerekt; er ontstaat dus tweemaal een negatieve piek — de dubbele frequentie (b uit fig. 14). Het betekent verder, dat, wanneer de haren in een scheve stand gezet worden, zodat de evenwichtsstand niet meer overschreden kan worden, de frequentie enkel zal zijn. Immers vindt de rekking elke periode dan slechts eenmaal plaats. De Vries c.s. hebben dit ook bewezen. Door nl. water tegen de cupula te spuiten werd deze verhinderd door de evenwichtsstand heen te komen. Eén piek uit de curve verdween dan (fig. 14c).

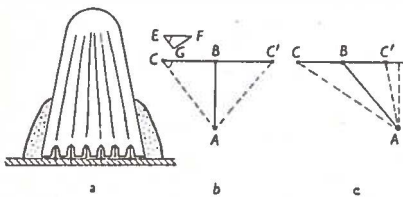


fig. 14 Schematische voorstelling van het mechanisme van de haren (Naar de Vries c. s.)

Op een tweede eigenaardigheid werd ook reeds de aandacht gevestigd, nl. de onregelmatigheid in de output van de gesuperponeerde hoge frequentie. Ook dit verschijnsel is met de genoemde hypothese te verklaren. Fig. 15 geeft nogeens schematisch de beweging van een zintuighaar weer. Men moet zich voorstellen, dat een haar door een prikkel van lage frequentie heen en weer beweegt van C naar C¹ en terug. Op deze beweging wordt gesuperponeerd een tweede prikkel van hoge frequentie met kleine amplitudo E—F. Stel, dat zo'n haar zich juist in de evenwichtsstand B bevindt, dan zal er een geringe uitrekking plaats vinden door hoge frequentie (nl. over een afstand K—M). Is tengevolge van de lage frequentie de uiterste stand bereikt, bv. C¹, dan zal door de hoge frequentie een extra sterke rekking optreden (nl. over afstand L—N). Zoals

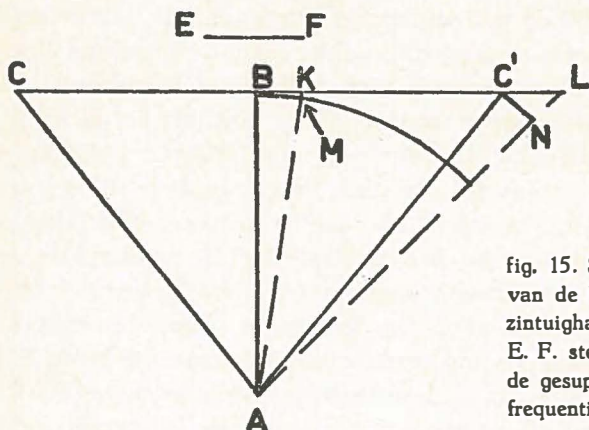


fig. 15. Schematische voorstelling van de beweging van een zintuighaar. E. F. stelt voor de amplitudo van de gesuperponeerde hoge frequentie.

eerder te lezen valt, werd van de gedachte uitgegaan, dat rekking met een negatieve potentiaal gepaard gaat. Geringe rekking betekent een lage potentiaal; sterke rekking een hoge potentiaal. In overeenstemming hiermee is bij C van fig. 13 in de evenwichtsstand een geringe, in de uiterste standen, d.w.z. in de negatieve toppen, een versterkte superpositie te zien. Hier is sprake van een niet-lineair mechanisme.

Voor de labyrinthorganen heeft het microphonisch effect niet de dubbele frequentie en dat werd verklaard, doordat hier de haren vanzelf al scheef staan. Enkele quantitative details leverden nog moeilijkheden op — zie publicatie — en bij zorgvuldige studie door *Kuiper* bleek het niet mogelijk de verschillende hypothesen met elkaar te verzoenen. Op een zeker moment leek het mogelijk, dat het merkwaardige superpositie-effect een eigenaardigheid van de zintuigcellen zelf was; dat het dus niet een bijzondere eigenschap van de zintuigcellen van de vis was, maar dat er een meer algemene betekenis aan moest worden toegekend.

Het lag voor de hand te onderzoeken of het duivenlabyrinth een soortgelijk verschijnsel zou vertonen. Dit is gebeurd bij een dertigtal duiven. En inderdaad tonen zowel het cochlea- als het crista-effect bij de duif het „nulpunt” en de versterking.

Het verloop van de proef is als volgt. Er wordt gebruik gemaakt van 2 toongeneratoren, die beide verbonden zijn met dezelfde ver-

sterker. Door één luidspreker wordt het geluid geproduceerd en via het buisje, dat ook bij de vorige proeven werd gebruikt, wordt het oor bereikt. De frequenties moeten in voldoende mate uit elkaar liggen, omdat anders de superpositie niet duidelijk is. Voor de lage frequenties worden gebruikt tonen van 300 tot 1000 Hz en als hoge de tonen van respectievelijk 1200 tot ongeveer 2800 Hz. De intensiteit wordt sterk gevarieerd bij elke duif, zowel van de lage als van de hoge frequentie. Eerst wordt bij een lage frequentie met betrekkelijk geringe intensiteit voor bv. het cochlea-effect de amplitudo bepaald. Daarna wordt gelijktijdig gegeven een hoge frequentie met zwakke intensiteit. Op dat punt van de kromme, waar de versterking maximaal is, wordt de amplitudo van de superpositie bepaald. Tevens wordt de plaats van de maximale versterking aangetekend en die van het „nulpunt”, en eveneens de eventuele lengte van het gebied, waarover het „nulpunt” zich uitstrekt. Nu wordt de lage frequentie uitgeschakeld en de amplitudo van het microphonisch effect van de gesuperponeerde toon bepaald. Het verschil tussen deze laatste bepaling en de amplitudo van de gesuperponeerde toon tijdens de superpositie maakt de versterking uit. Vervolgens wordt met toenemende intensiteiten van de lage frequentie bij constante intensiteit van de gesuperponeerde toon het gedrag van de verschillende momenten van het verschijnsel bekeken. Daarna wordt omgekeerd bij een constante intensiteit van de lage toon de intensiteit van de hoge toon gevarieerd en de verhoudingen bepaald.

Protocol duif 1125. Urethaanarcose. Geen bijzonderheden bij de operatie. Fraai cochlea-effect af te leiden van bovenste deel van het ronde venster. Onderzoektonen 600 Hz en 2800 Hz. Er is een duidelijk „nulpunt” aanwezig en wel op de stijgende lijn van de curve. De versterking is maximaal op de dalende tak, maar is gering; ligt even boven 1. Bij toenemende intensiteit van 600 Hz en constante intensiteit van 2800 Hz neemt versterking nog iets toe, tot een bepaald optimum; daarna neemt de versterking weer af. Bij snelle wisseling van de intensiteit van 600 Hz bij constante superpositie is te zien, dat de plaats van het „nulpunt” smaller en breder wordt. Bij sterke intensiteit van de hoge toon verdwijnt het verschijnsel geheel.

Protocol duif 1118. Twee maanden geleden was de cochlea geëxstirpeerd. Heroperatie onder urethaannarcose. Normaal verloop. Fenestratie van achterste verticale booggang. Er is een mooi crista-effect af te lezen. Als onderzoektonen worden gebruikt 430 en 1400 Hz. „Nulpunten” worden gevonden, zowel op de stijgende als op de dalende tak. De curve bij 430 Hz vertoont een sterke vervorming. De versterking van de superpositie is maximaal 3. Wordt de intensiteit van de hoge frequentie opgevoerd, dan neemt langzaam de versterking af; bovendien valt te zien, dat het gehele beeld verandert; de „nulpunten” verdwijnen.

Van duif 1138 is een versterkingskromme opgetekend in fig. 16. Het achterste verticale kanaal is gefenestreerd. De lage frequentie is 850 Hz, de hoge 2200 Hz. Er is een fraai effect — „nulpunt” en versterking. De output van 850 Hz wordt opgevoerd van 1 tot 13 hokjes op het oscillograafscherf; in fig. 14 aangegeven op de absis. De output van 2200 Hz wordt, afzonderlijk aangeboden, gesteld op 1 hokje en dan gesuperponeerd met deze constante sterkte. Wat bepaald wordt, is dus de versterking van de constant gehouden gesuperponeerde toon als functie van de output van de gevarieerde lage frequentie, aangegeven op de ordinaat. Men ziet de versterking eerst toenemen, een maximum bereiken en daarna weer afnemen. De maximale versterking bedraagt 3.

Om een indruk te geven van de beelden, die kunnen ontstaan op het oscillograafscherf wordt verwezen naar de afbeeldingen VI en

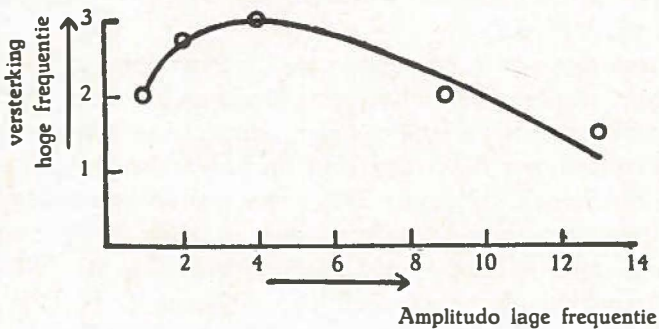


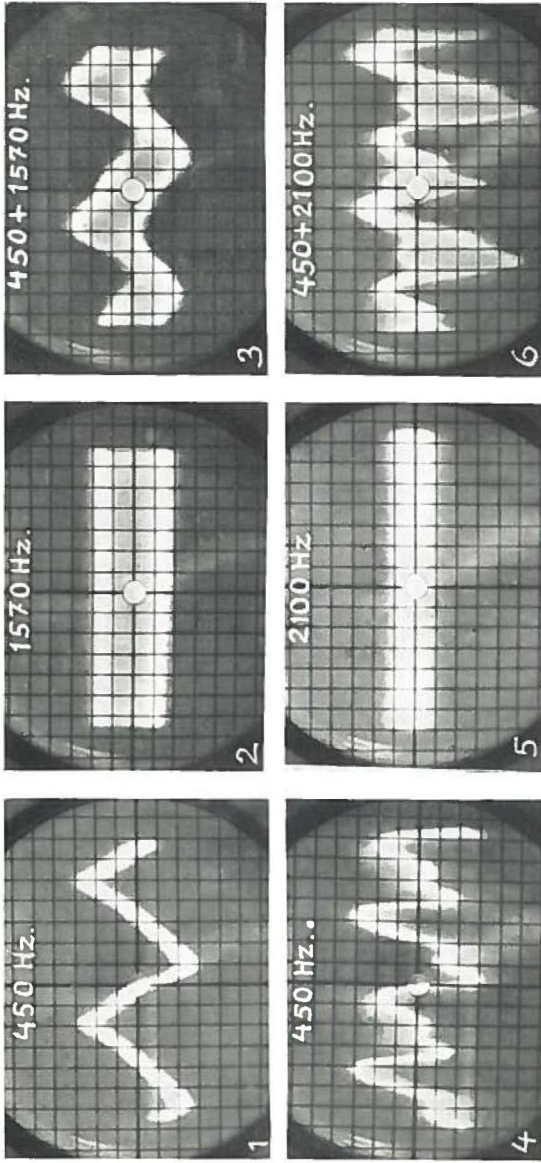
fig. 16 Curve versterking bij superpositie

VII. Van afb. VI stelt no. 1 voor het microphonisch cochlea-effect van een zuivere toon van 450 Hz; de zaagtand van de oscillograaf was gezet op 225 trillingen; er zijn dus 2 perioden afgebeeld. No. 2 stelt voor het effect van een toon van 1570 Hz. Een zodanig hoge frequentie is gekozen, dat deze niet het veelvoud is van de lage, zodat de hoge frequentie niet gesynchroniseerd is. Daardoor is geen stilstaand beeld ontstaan. Dit is gedaan om bij de superpositie een duidelijker beeld te verkrijgen. Omdat de frequenties nog niet zo erg ver uit elkaar liggen, is bij twee staande beelden het „nulpunt” niet goed te bepalen en ook niet de versterking. Het 3e beeld geeft het microphonisch cochlea-effect bij het simultaan geven van 450 en 1570 Hz. Op de stijgende takken is het „nulpunt” te vinden; op de dalende takken vindt men de versterking, die hier maar nauwelijks boven 1 uitkomt. No. 4 beeldt af het crista-effect van 450 Hz; eveneens in 2 perioden. De sinus is behoorlijk vervormd. Iedere periode vertoont een zeer sterke vervorming. Beeld no. 5 is het effect van de hoge frequentie. Het laatste beeld is het antwoord van de crista op de gelijktijdige aanbieding van 450 en 2100 Hz. Het „nulpunt” is viermaal waar te nemen, telkens in het bovenste deel van de dalende tak. De maximale versterking bevindt zich viermaal praktisch ter plaatse van de negatieve top. De output van de hoge frequentie alleen is $2\frac{1}{4}$ hokje. De output van maximale superpositie is 7 hokjes. De versterking is dus (7 gedeeld door $2\frac{1}{4}$) 3,1.

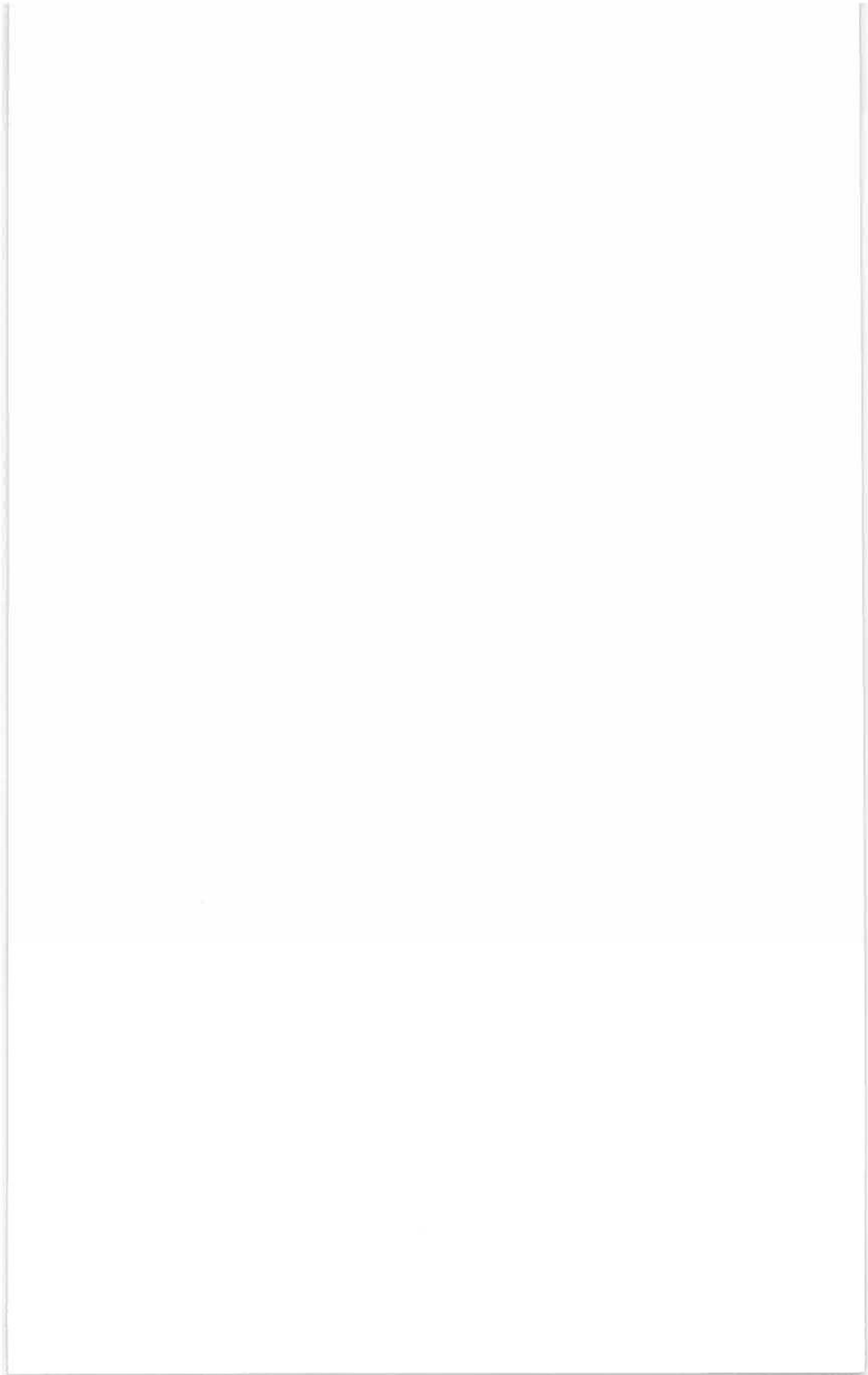
Afb. VII geeft de effecten gevonden bij duif 1098. No. 1, 2 en 3 stellen cochlea-effecten voor op dezelfde wijze als die van afb. VI. De nummers 4 tot 9 zijn crista-effecten. No. 4 geeft 2 perioden weer. No. 7 een enkele periode. Voor de laatste serie is de versterking te zien op no. 9, nl. 3,2.

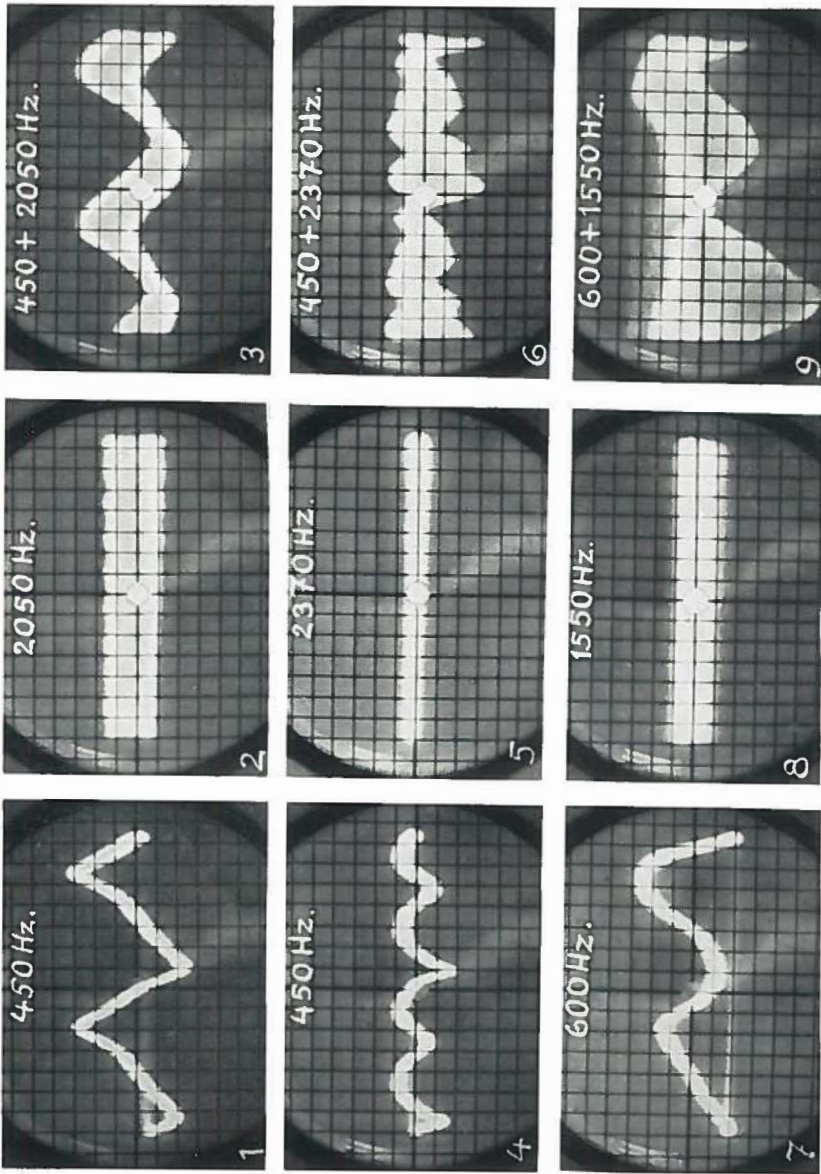
Dat men niet aan interferentie van 2 frequenties moet denken, is te bewijzen met afb. VIII. Op deze afbeelding zijn weergegeven de cochlea-effecten van verschillende frequenties in twee perioden. Zou de interferentie een rol spelen, dan zouden de beelden afhankelijk moeten zijn van de frequentie. Maar men ziet bij verschillende lage frequenties gecombineerd telkens met dezelfde hoge frequentie steeds een overeenkomstig beeld. Bij de 30 gebruikte proefdieren zijn talloze frequentie-combinaties gebruikt; de gevonden beelden komen alle met elkaar overeen.

In het voorgaande is in zijn kwalitatieve verhoudingen beschreven

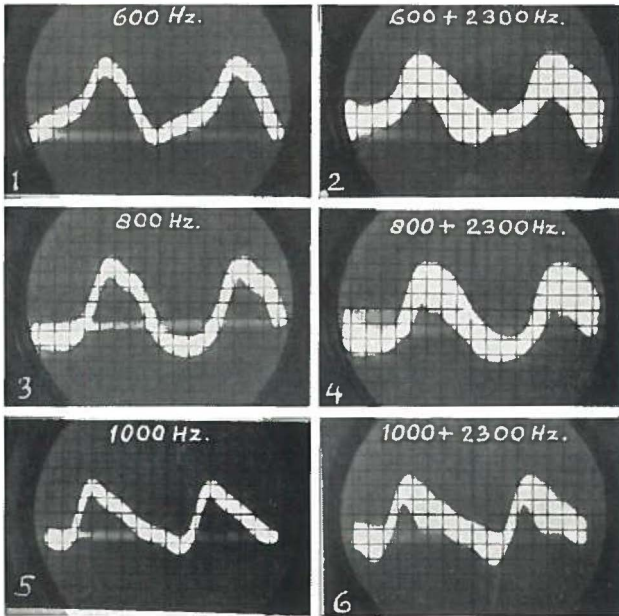


Afb. VI. Curven van de microphonische effecten afgeleid bij duif 1097.
Zie de tekst.

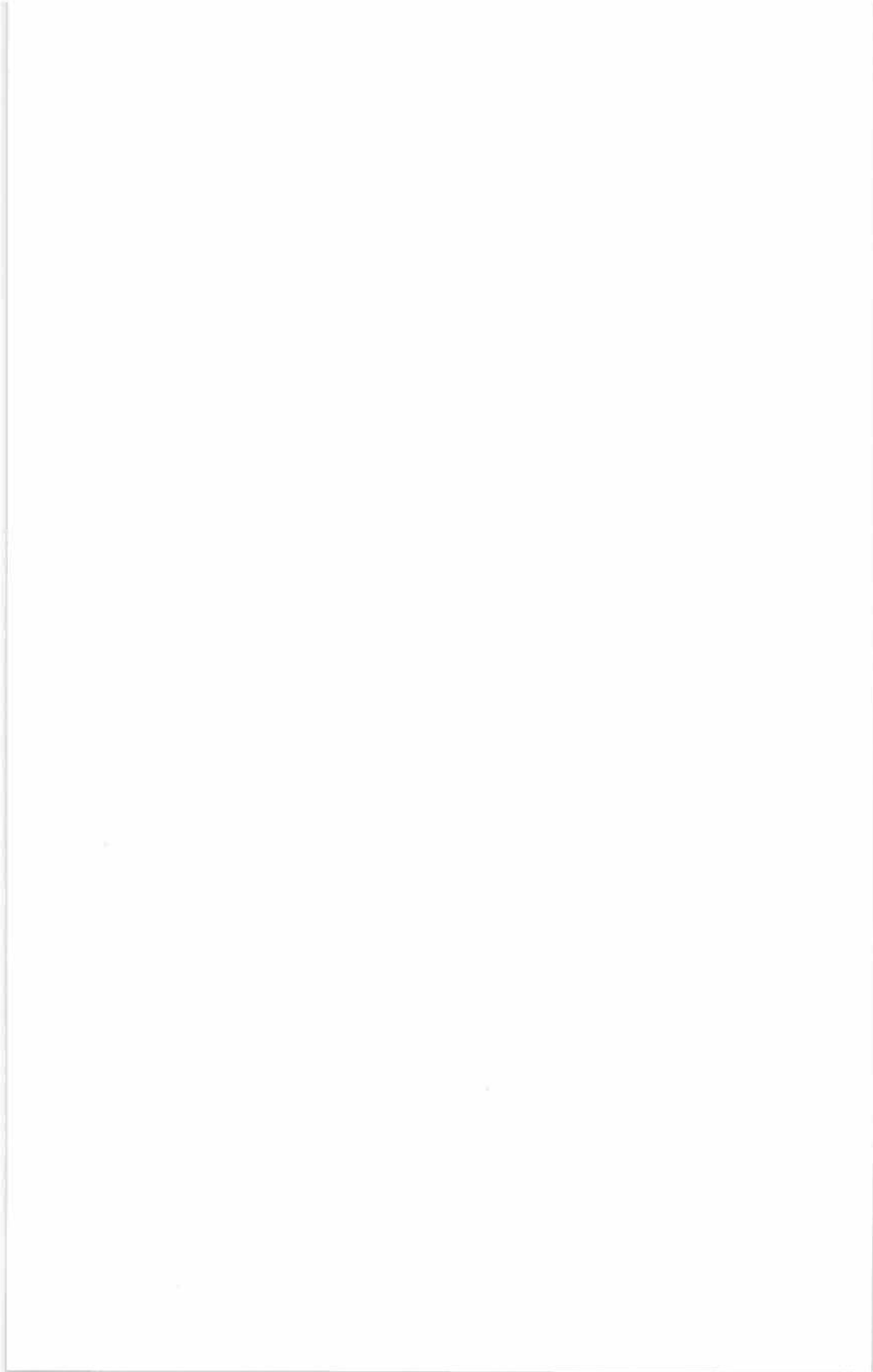


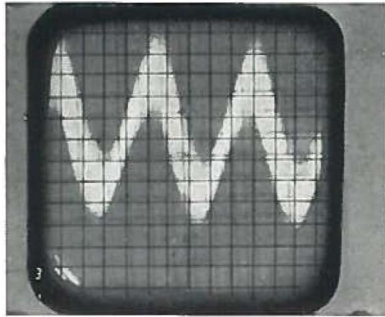
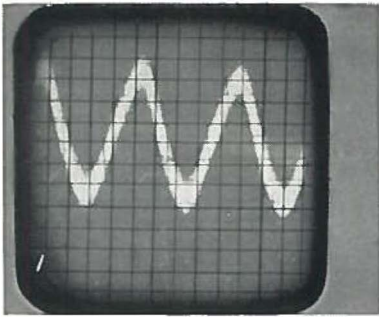


Afb. VII. Curven van de microphonische effecten afgeleid bij duif 1098.
Zie de tekst.



Afb. VIII. Curven van de microphonische effecten afgeleid bij duif 1124. Zie de tekst.





Afb. IX. Curven van de microphonische effecten afgeleid bij de kat. Zie de tekst.

een fenomeen, dat door *de Vries* c.s. is gevonden bij de vis. Een fenomeen, dat getuigt van niet-lineaire reactie op een prikkel. Behalve deze publicatie is, voorzover ons bekend, in de literatuur over dit verschijnsel geen vermelding te vinden. In dit verband zij gewezen op de publicaties van *Davis* c.s. ⁶⁾ en *Tasaki* c.s. ³⁵⁾. Zij hebben, naast anderen, zich bezig gehouden met het gelijktijdig aanbieden van 2 zuivere tonen. Van een „nulpunt” of een versterking is bij hen niets te vinden. Zie ook fig. 10.

Kort samengevat is dus het volgende gevonden. Wanneer een prikkel bestaat uit 2 zuivere trillingen (van water, respectievelijk lucht), vindt men in het microphonisch effect: 1. een gebied, waar het antwoord op de hoge frequentie zeer gering is en een ander gebied, waar dat antwoord groot is; 2. een antwoord in het grote gebied, dat groter is dan wanneer de hoge frequentie alleen gepresenteerd wordt. Het quotient tussen de beide antwoorden onder 2. vermeld is de versterking genoemd. De plaats van het „nulpunt” van de hoge frequentie wordt bij de vis in de buurt van de top van de curve gevonden. In het cochlea-effect bij de duif vindt men het op de stijgende tak van de curve. De crista geeft het „nulpunt” meestal ook op de stijgende tak; enkele keren werd het op de dalende lijn gevonden. Het „nulpunt” varieert in de uitbreiding over de curve met de amplitudo, zowel van de lage als van de hoge frequentie. De maximale versterking is bij de vis ongeveer 6; bij de duif voor de cochlea maximaal 1,7 en voor de crista meestal 3, in een enkel gunstig geval zelfs 10. Bij de vis vindt men de versterking in de buurt van de negatieve top van de curve. Bij de duif voor de cochlea op de stijgende lijn; voor de crista meest ook op de stijgende tak; soms op de dalende. Onder stijgende tak wordt verstaan dat deel van de curve, dat van links naar rechts omhoog loopt; onder dalende, dat van links naar rechts naar beneden loopt. Voor nadere gegevens van het quantitative onderzoek, dat samen met *Kuiper* werd gedaan, zij verwezen naar een publicatie van *Kuiper* en *Ubbens* ²⁶⁾.

In het kort wordt nog melding gemaakt van proeven met 6 duiven. De bedoeling is na te gaan, of het middenoor mede verantwoordelijk is voor deze niet-lineaire reactie. De proef is als volgt ingedeeld. Voordat de microphonische effecten worden bepaald, wordt een fenestratie-opening gemaakt in één van de kanalen. Dan wordt eerst het cochlea-effect bepaald voor 2 zuivere tonen; daarna het crista-

effect. Nu wordt het trommelvlies in zijn geheel geëxstirpeerd, zodat de columella als een kale stok in de middenoorruimte steekt. De functie van het middenoor is vernietigd. Hierna wordt weer het cochlea-effect bepaald voor dezelfde 2 zuivere tonen, zodat dezelfde amplitudo wordt bereikt. Berekend wordt tevens het verlies aan decibels. Voor de crista wordt hetzelfde gedaan. Na de exstirpatie van het trommelvlies vindt men hetzelfde antwoord terug als men vóór de exstirpatie vond.

Protocol duif 1139. Urethaannarcose. Operatie verloopt vlot. Cochlea niet verwijderd. Fenestratie van het achterste verticale kanaal. Onderzoektonen 640 Hz als lage frequentie en 2300 Hz als hoge frequentie. Cochlea-effect 640 Hz 71 db ong. $1\frac{1}{2}$ hokje; 2300 Hz als superpositie 64 db 1 hokje. Crista-effect 640 Hz 71 db ong. $1\frac{1}{2}$ hokje; 2300 Hz 64 db $\frac{3}{4}$ hokje. Exstirpatie trommelvlies. Cochlea-effect 640 Hz 99 db $1\frac{1}{4}$ hokje; 2300 Hz 95 db $\frac{3}{4}$ hokje. Crista-effect 640 Hz 99 db ong. 2 hokjes; 2300 Hz 95 db $\frac{3}{4}$ hokje. Het verlies aan decibels is voor 640 Hz zowel voor het cochlea- als voor het crista-effect 28 db. Voor 2300 Hz 31 db.

Bij de andere duiven komen de gevonden waarden hier ongeveer mee overeen. Eenmaal werd een verschil gevonden van 21 db. Overigens varieert het tussen 26 en 31 db. Deze waarden komen heel goed overeen met wat *Wever* en *Lawrence* ⁵²⁾ vonden na exstirpatie van het middenoorapparaat bij de kat, namelijk een verlies van gemiddeld 28 db, zoals aan het begin van dit hoofdstuk is vermeld. En ook *van Eunen* ¹⁰⁾ vond ongeveer dezelfde drempelverhoging. Men kan uit deze proeven de conclusie trekken, dat het middenoor niet verantwoordelijk is voor de beschreven distorsie. Men kan zich, wat dit verschijnsel betreft, aansluiten bij de opvatting van *Wever, Bray* en *Lawrence* ⁴⁸⁾, dat de distorsie plaats vindt achter de stapes. Uit de sterke analogie van de reactie bij de duif met die van het zijlijnorgaan van de vis is het wel geoorloofd te concluderen, dat de nu beschreven niet-lineaire reactie in het zintuigorgaan moet worden gelocaliseerd.

Naar aanleiding van het feit, dat het meeste onderzoek van het microphonisch effect aan zoogdieren (katten) werd gedaan, werd

ook onderzocht, of de kat in het microphonisch effect het verschijnsel van de superpositie vertoonde. In Groningen had men geen ervaring met zoogdieren. Dank zij de medewerking van Professor Dr. *L. B. W. Jongkees* *) kon een onderzoek verricht worden in de Keel-Neus-Oorheekundige Kliniek te Amsterdam. De assistenten *Six* en *de Boer* verrichtten de operatie en stelden de apparatuur beschikbaar, zodat deze proeven door ons gedaan konden worden. De beide Amsterdamse collegae hadden al verscheidene malen twee zuivere tonen tegelijk gegeven met het oog op bepaalde proeven met het cochlea-effect, maar zij hadden het in dit hoofdstuk besproken effect niet opgemerkt, evenmin als vele andere onderzoekers, die zich met het cochlea-effect bezig hielden. De proeven met het cochlea-effect van de kat gaven hetzelfde resultaat als met de cochlea van de duif. Door deze proeven is zeer waarschijnlijk gemaakt, dat wij hier met een algemeen (d.w.z. bij alle labyrint- en zijlijnorganen) verschijnsel te maken hebben. De foto's, die genomen werden van het microphonisch effect van de kat zijn bijgevoegd. Zie afb. IX.

Als laatste wordt nog vermeld een onderzoek bij 8 duiven over de vorm van de kromme. Meer dan een aanduiding kan het niet zijn, omdat het zou gaan buiten het bestek van dit proefschrift. Zowel *Bleeker* ²⁾ als *van Eyck* ¹⁴⁾ en *Vrolijk* ⁴²⁾ wijzen op de vervorming van de curve van het crista-effect. *Bleeker* uit de veronderstelling, dat de sacculus en de utriculus oorzaak zouden kunnen zijn; *Vrolijk* volgt *Bleeker* hierin na. *Van Eyck* wijt de vervorming aan de actiepotentialen van de zenuw. Ook de in deze bladzijden beschreven crista-effecten vertoonden dikwijls de vervorming. Het merkwaardige daarbij was, dat het „nulpunt”, dat ontstond ten gevolge van de gesuperponeerde hoge frequentie, juist dikwijls lag op de knik in de curve van het crista-effect. Bij het doornemen van de protocollen van het onderzoek van *Vrolijk* is gebleken, dat enkele malen in het microphonisch effect van een solitaire crista een vervorming te zien was. In het Natuurkundig Laboratorium te Groningen was kort voordat de proevenreeks werd afgesloten een oscillograaf met twee kanalen en een differentiaalversterker gebouwd. Het apparaat was bestemd voor de kliniek van Professor Dr. *J. Droogleever Fortuyn*.

*) Prof. Dr. *L. B. W. Jongkees* zijn wij erkentelijk voor de medewerking.

Onze kliniek kon er een korte tijd de beschikking over krijgen **). Door de twee afleidelectroden aan weerszijden van een ampul te plaatsen werd gehoopt selectief een solitair crista-effect te meten. Dan zou nagegaan kunnen worden, hoe de curve van zo'n solitair crista-effect zich zou gedragen. Helaas is dit nog niet gelukt, doordat kennelijk ook nog effecten van andere organen werden gemeten. Mogelijk kan te zijner tijd naar de oorzaak van de vervorming van het crista-effect een onderzoek worden ingesteld, mede in verband met de verdubbeling van de frequentie van het zijlijnorgaan van de vis. Wel is gebleken, dat met een bipolaire afleiding nauwkeuriger gewerkt kan worden dan met de unipolaire afleiding.

**) Prof. Dr. J. Droogleever Fortuyn zijn wij zeer erkentelijk voor het gebruik.

SAMENVATTING.

In dit proefschrift worden verdere onderzoekingen over het microphonisch cochlea- en crista-effect in het labyrinth van de duif beschreven. Het cochlea-effect is sinds 1930 bekend (*Wever en Bray*). In 1948 ontdekten *Bleeker en de Vries* het microphonisch crista-effect in het labyrinth van de duif. *Bleeker, van Eyck en Vrolijk* hebben een onderzoek ingesteld naar de verschillende eigenschappen van deze elektrische effecten. *Bleeker en van Eyck* verrichtten reeds proeven over vermoeidheid.

De microphonische effecten van cochlea en crista zijn om verschillende redenen van grote betekenis. Het elektrische verschijnsel is een zeer goede indicator, wat geluid doet in het binnenoor. Objectief, ook kwantitatief, kan worden aangetoond, wat het resultaat is van verschillende ingrepen aan het middenoor. In dit verband wordt de opvatting van *Hughson en Crowe* besproken, die van oordeel zijn, dat het ronde venster een ondergeschikte betekenis heeft en dat blokkade van de membraan het gehoor verbetert. Zij bestrijden de theorie van *Weber-Helmholtz*, volgens welke het ronde venster van essentiële betekenis is voor het horen.

Een directe belasting van de membraan van het ronde venster met een glazen spateltje werd uitgevoerd bij 29 duiven. Contrôle van het cochlea- en crista-effect leverde het bewijs, dat, bij bewegingsbelemmering van de membraan, de hoeveelheid energie, die de cochlea beïnvloedt, verminderd is en de spanning van het crista-effect groter wordt. Hierdoor wordt aangetoond, dat de opvatting van *Hughson en Crowe* onjuist is.

Bij een 69-tal duiven werden proeven verricht over vermoeidheid. Het doel was de invloed na te gaan, die een toon van een zekere frequentie heeft op de amplitudo van het cochlea- en crista-effect van dezelfde frequentie en van een hogere en een lagere frequentie. In de resultaten bleek een sterke spreiding te bestaan. Eén van de oorzaken van deze spreiding kan liggen in het richteffect van het geluid, dat natuurlijk nooit volkomen gelijk is. Wel kwam vast te staan, dat de vermoeidheid toeneemt bij grotere amplitudo. Het maakte de indruk, dat de vermoeidheid tevens verband houdt met de frequentie. Zeer opvallend is, dat het crista-effect eenzelfde verloop heeft als het cochlea-effect, wat overeenkomt met de bevin-

dingen van *Bleeker* en *Vrolijk*, die samenwerkten met *de Vries*. Deze overeenkomst zou een aanwijzing kunnen zijn, dat het zo belangrijke verschijnsel van de vermoeidheid in het orgaan van *Corti* en in de crista in de specifieke zintuigcellen is gelocaliseerd.

Door *de Vries* c.s. werd aangetoond, dat van het zijlijnorgaan van de vis ook een electricisch effect is af te leiden, wanneer de cupula door trillingen van het water in beweging wordt gebracht. Worden gelijktijdig twee trillingen van verschillende frequentie langs de cupula geleid, dan treedt een merkwaardig verschijnsel op. In de negatieve top van de curve van de lage frequentie wordt de amplitudo van een hogere frequentie sterk vergroot. In de positieve top wordt deze daarentegen bijna geëlimineerd. Dit werd verklaard met een haarhypothese. De vraag was of deze eigenschap algemeen zou zijn of iets bijzonders van de vis. Daarom werd een soortgelijk onderzoek bij 38 duiven verricht. Twee zuivere tonen van verschillende, op voldoende afstand van elkaar liggende, frequentie werden gebruikt. Zowel het cochlea- als het crista-effect gaven een beeld, dat overeenkomt met dat bij de vis. Tevens werd het verschijnsel gevonden in het cochlea-effect van de kat. Buiten de publicatie van *de Vries* c.s. over het zijlijnorgaan van de vis is dit effect, voor zover ons bekend, in de litteratuur nog niet beschreven.

RÉSUMÉ.

Il a été décrit dans cette thèse de nouvelles recherches sur l'effet microphonique de la cochlée et de la crête dans le labyrinthe du pigeon. L'effet de la cochlée est connu depuis 1930 (*Wever et Bray*). En 1948 *Bleeker et de Vries* ont découvert l'effet microphonique de la crête dans le labyrinthe du pigeon. *Bleeker, van Eyck et Vrolijk* ont procédé à un examen des différentes propriétés de ces effets électriques. *Bleeker et van Eyck*, déjà, firent des essais sur la fatigue.

Les effets microphoniques de la cochlée et de la crête sont, pour différentes causes, de grande importance. Le phénomène électrique est un très bon indicateur de ce que le son fait dans l'oreille interne. Il peut être démontré, objectivement et quantitativement, ce qu'est le résultat de différentes interventions dans l'oreille moyenne. C'est dans cet ordre d'idées qu'il est discuté sur l'interprétation de *Hughson et Crowe*, qui sont d'avis que la fenêtre ronde a une importance secondaire et que le blocage de la membrane améliore la faculté auditive. Ils contestent la théorie de *Weber-Helmholtz*, selon laquelle la fenêtre ronde est pour l'ouïe d'une signification essentielle.

Une surcharge directe de la membrane de la fenêtre ronde au moyen d'une petite spatule de verre fut exécutée chez 29 pigeons. Le contrôle de cet effet de la cochlée et de la crête fournit la preuve que, dans le cas d'obstruction du mouvement de la membrane, la quantité d'énergie, qui influence la cochlée, a diminué et que la tension électrique de l'effet de la crête a augmenté. Il fut démontré par cela que la conception de *Hughson et Crowe* est erronée.

On fit sur 69 pigeons des essais sur la fatigue. Le but était d'examiner l'influence qu'a un son d'une certaine fréquence sur l'amplitude de l'effet de la cochlée et de la crête de la même fréquence, et soit d'une plus haute, soit d'une plus basse fréquence. Il appert dans les résultats, qu'il existe une forte dispersion. Une des causes de cette dispersion peut provenir d'un effet de pointage du son qui, naturellement, n'est jamais complètement pareil. Mais on peut bien établir que la fatigue augmente par suite d'une plus grande amplitude. Et cela donnait l'impression que la fatigue était aussi en rapport de la fréquence. Ce qui est très frappant c'est que l'effet de la crête ait la même marche que l'effet de la cochlée ce qui concorde avec les résultats de *Bleeker et Vrolijk*, qui collaboraient avec *de Vries*. Cette

conformité pourrait indiquer que le phénomène si important de la fatigue dans l'organe de *Corti* et dans la crête est localisé dans les cellules spécifiques de l'organe sensoriel.

Il a été démontré par *de Vries* e.c. que l'on trouve un effet électrique dans l'organe de la ligne latérale du poisson, quand la cupule est mise en mouvement par des vibrations de l'eau. Quand en même temps deux vibrations de différents fréquences sont conduites le long de la cupule, il apparaît alors un remarquable phénomène. Dans le sommet négatif de la courbe de la basse fréquence l'amplitude d'une plus haute fréquence est fortement augmentée. Dans le sommet positif, par contre, celle-ci est presque éliminée. Ceci s'expliquait par une hypothèse capillaire. La question était de savoir si cette propriété était générale ou une particularité du poisson. C'est pourquoi on a fait un examen semblable chez 38 pigeons. On employa deux sons purs de différentes fréquences, placés à une distance suffisante l'un de l'autre. L'effet de la cochlée de même que celui de la crête donnèrent une image semblable à celle trouvée chez le poisson. Le phénomène fut aussi constaté dans l'effet de la cochlée du chat. En dehors de la publication de *de Vries* e.c. sur l'organe de la ligne latérale du poisson, cet effet, pour autant que nous sachions, n'a pas encore été décrit dans la littérature.

SUMMARY.

In this thesis further investigations into the microphonic effect of the cochlea and the crista in the labyrinth of a pigeon are described. The action of the cochlea has been known since 1930 (*Wever and Bray*). In 1948 *Bleeker* and *de Vries* discovered the microphonic effect of the crista in the labyrinth of the pigeon. *Bleeker, van Eyck* and *Vrolijk* investigated into the various properties of these electric effects. *Bleeker* and *van Eyck* already carried out experiments about fatigue.

For various reasons the microphonic responses of cochlea and crista are of great importance. The electric phenomenon indicates quite well what sound does in the inner ear. Objectively and also quantitatively it can be demonstrated what the result is of various interfering treatments of the middle ear. In this connection the views are discussed of *Hughson* and *Crowe*, who believe that the round window plays only a secondary part and that the sense of hearing is improved by obstruction of the membrane. They argue against the theory advanced by *Weber-Helmholtz* according to which the round window is of essential importance for audition.

A glass spatula was fitted as a direct load against the membrane of the round window with 29 pigeons. When checking the response of the cochlea and crista it was proved that, when the motion of the membrane was obstructed, the quantity of energy influencing the cochlea decreased and the difference of potential of the effect of the crista increased. By this experiment it was demonstrated that the views held by *Hughson* and *Crowe* are incorrect.

On a number of 69 pigeons experiments were made with respect to fatigue. The purpose intended was to ascertain the influence exercised by a tone of a certain frequency on the amplitude of the response of the cochlea and the crista of the same and of a higher and lower frequency. There was a great diversity in the results. One of the causes of this diversity may be the direction in which the sound is applied, which, of course, is never quite the same. What, indeed, was settled, is that fatigue increases with a greater amplitude. The impression was that at the same time there was some relation between fatigue and frequency. It is very noticeable that the action of the crista proceeds in the same way as the action of the cochlea, which

corresponds with the experiences of *Bleeker* and *Vrolijk* (in cooperation with *de Vries*). This correspondence might be an indication that the so important occurrence of fatigue in the organ of *Corti* and in the crista is localised in the specific sensory cells.

By *de Vries* e.a. it was demonstrated that from the lateral line organ of a fish an electric effect can be led off, when the cupula is set in motion by vibrations of the water. If simultaneously two vibrations of different frequency are conducted along the cupula, something remarkable occurs. In the negative peak of the curve of low frequency the amplitude of a higher frequency is greatly increased. In the positive peak, on the other hand, it is almost eliminated. This was explained by means of a hair-hypothesis. The question to settle was whether this was general or peculiar to a fish. Therefore a similar investigation was made on 38 pigeons. Two pure tones were used of different frequency, lying at a sufficient distance from each other. The response of both the cochlea and the crista correspond with that of a fish. The same phenomenon was found in the effect of the cochlea of a cat. If we except the reference of *de Vries* e.a. about the lateral line organ of a fish, this phenomenon, as far as we know, has not yet been described in the technical literature.

ZUSAMMENFASSUNG.

In dieser Dissertation werden weitere Untersuchungen über den mikrophonischen Kochlea- und Crista-Effekt im Labyrinth der Taube beschrieben. Der Kochlea-Effekt ist seit 1930 bekannt (*Wever und Bray*). 1948 entdeckten *Bleeker* und *de Vries* den mikrophonischen Crista-Effekt im Labyrinth der Taube. *Bleeker, van Eyck* und *Vrolijk* haben eine Untersuchung über die verschiedenen Eigenschaften dieser elektrischen Effekte angestellt. *Bleeker* und *van Eyck* machten schon Experimente über Ermüdung.

Die mikrophonischen Effekte der Kochlea und Crista sind aus verschiedenen Gründen von groszer Bedeutung. Die elektrische Erscheinung zeigt sehr deutlich, was der Schall im Innenohr tut. Objektiv, auch quantitativ, kann gezeigt werden, was das Ergebnis verschiedener Eingriffe am Mittelohr ist. In diesem Zusammenhang wird die Ansicht von *Hughson* und *Crowe* besprochen, die der Meinung sind, dass das runde Fenster eine untergeordnete Rolle spielt und dass Blockade der Membran das Gehör verbessert. Sie bestreiten die Theorie von *Weber-Helmholtz*, nach welcher das runde Fenster für das Hören von wesentlicher Bedeutung ist.

Bei 29 Tauben wurde mit einem Glasspatel eine unmittelbare Belastung von der Membran des runden Fensters ausgeführt. Kontrolle vom Kochlea- und Crista-Effekt wies nach, dass, bei Bewegungshemmung der Membran, die Energiemenge, welche die Kochlea beeinflusst, abgenommen hat und die Spannung des Crista-Effektes stärker wird. Durch dieses Experiment wurde nachgewiesen, dass die Ansicht von *Hughson* und *Crowe* nicht richtig ist.

Mit 69 Tauben wurden Experimente über Ermüdung gemacht. Zweck war dem Einfluss nachzugehen, den ein Ton mit einer bestimmten Frequenz auf die Amplitude des Kochlea- und Crista-Effektes mit derselben Frequenz und mit einer höheren und einer niederen Frequenz ausübt. Es stellte sich heraus, dass in den Ergebnissen eine grosse Verschiedenheit bestand. Eine von deren Ursachen mag sein der Richteffekt des Schalles, der natürlich nie vollkommen gleich ist. Es wurde wohl nachgewiesen, dass die Ermüdung bei grösserer Amplitude zunimmt. Der Eindruck war, dass die Ermüdung zugleich im Zusammenhang mit der Frequenz steht. Sehr auffallend ist, dass der Crista-Effekt und der Kochlea-Effekt beide

denselben Verlauf hatten, was mit den Befunden von *Bleeker* und *Vrolijk*, die zusammenarbeiteten mit *de Vries*, übereinstimmt. Diese Übereinstimmung könnte eine Andeutung sein, dass die so sehr bedeutende Erscheinung von der Ermüdung im Organ von *Corti* und in der *Crista* in den spezifischen Sinneszellen lokalisiert ist.

Von *de Vries* c.s. wurde nachgewiesen, dass man auch von dem Seitenlinieorgan des Fisches einen elektrischen Effekt ableiten kann, wenn die Kupula durch Schwingungen des Wassers in Bewegung gesetzt wird. Werden gleichzeitig zwei Schwingungen mit verschiedener Frequenz an der Kupula entlang geführt, dann tritt eine merkwürdige Erscheinung auf. Im negativen Gipfel der Kurve mit der niederen Frequenz wird die Amplitude mit einer höheren Frequenz stark vergrößert. Im positiven Gipfel hingegen, wird diese fast eliminiert. Dieses wurde erklärt mit einer Haarhypothese. Es war die Frage, ob diese Eigenschaft allgemein sein würde oder nur etwas Besonderes beim Fische. Deshalb wurde eine ähnliche Untersuchung bei 38 Tauben angestellt. Zwei reine Töne mit verschiedener, in genügender Entfernung voneinander liegender Frequenz, wurden genommen. Sowohl der Kochlea- wie der *Crista*-Effekt gaben ein Bild, das dem beim Fische entspricht. Gleichfalls wurde die Erscheinung im Kochlea-Effekt der Katze gefunden. Ausser der Veröffentlichung von *de Vries* c.s. über das Seitenlinieorgan des Fisches ist dieser Effekt, insofern uns bekannt, in der Literatur noch nie beschrieben worden.

LITTERATUURLIJST.

- 1) Adrian E. D. — *J. of Physiol.* **71**, 28 (1931).
- 2) Bleeker J. D. J. W. — *Acad. Proefschrift*, Groningen (1949).
- 3) Culler E. A.; Finch G.; Girden E. S. — *Science* **78**, 269 (1933).
- 4) Davis H.; Derbyshire A. J.; Kemp E. H.; Lurie M. H.; Upton M. — *J. of General Psychol.* **12**, 251 (1935).
- 5) Davis H.; Derbyshire A. J.; Lurie M. H.; Saul L. J. — *Am. J. of Physiol.* **107**, 311 (1934).
- 6) Davis H.; Derbyshire A. J.; Lurie M. H.; Saul L. J. — *Am. J. of Physiol.* **107**, 319 (1934).
- 7) Davis H.; Saul L. J. — *Science* **74**, 205 (1931).
- 8) Davis H.; Saul L. J. — *Am. J. of Physiol.* **101**, 28 (1932).
- 9) Davis H. c.s. — *J. Acoust. Soc. Am.* **25**, 1180 (1953).
- 10) Eunen A. J. H. van — *Acad. Proefschrift*, Groningen (1942).
- 11) Ewald J. R. — *Physiol. Untersuch. über das Endorgan des Nervus Octavus*. Wiesbaden 1892.
- 12) Eyck M. van — *Acta O.R.L. Belgica* **3**, 459 (1949).
- 13) Eyck M. van — *Acta O.R.L. Belgica* **4**, 233 (1950).
- 14) Eyck M. van — *Acad. Proefschrift*, Brussel (1951).
- 15) Eyck M. van — *Acta O.R.L. Belgica* **6**, 7 (1952).
- 16) Finch G.; Culler E. — *Science* **80**, 41 (1934).
- 17) Gool J. van — *Acad. Proefschrift*, Leiden (1952).
- 18) Helmholtz H. von — *Die Lehre von Tonempfindungen*, 5te Ausgabe 1896.
- 19) Horton G. P. — *Psychol. Bulletin* **30**, 458 (1933).
- 20) Hughson W. — *Annals of Otol.* **49**, 384 (1940).
- 21) Hughson W.; Crowe S. J. — *J. Am. med. Assoc.* **96**, 2027 — 2028 (1931).
- 22) Hughson W.; Crowe S. J. — *Annals of Otol.* **41**, 332 (1932).
- 23) Huizinga E. — *Acta Oto-Laryng.* **24**, 82 (1936).
- 24) Huizinga E. — *Arch. f. Ohrenheilkunde* **145**, 447 (1939).
- 25) Kellaway P. — *Archives of Otol.* **41**, 252 (1945).
- 26) Kuiper J.; Ubbens D. R. — *Nog in bewerking*.
- 27) Lawrence M. — *Annals of Otol.* **59**, 1020 (1950).
- 28) Leiri F. — *Acta Oto-Laryng.* **22**, 111 (1935).
- 29) Lindsay J. R.; Hemenway W. G. — *Laryngoscope* **64**, 10 (1954).
- 30) Milstein T. N. — *Acta Oto-Laryng.* **25**, 388 (1937).
- 31) Newman E. B.; Stevens S. S.; Davis H. — *J. Acoust. Soc. Am.* **9**, 107 (1937).
- 32) Pohlman A. G. — *Annals of Otol.* **45**, 351 (1936).
- 33) Stevens S. S.; Davis H. — *J. Acoust. Soc. Am.* **8**, 6 (1936).
- 34) Stevens S. S.; Davis H. — *Hearing* 1938.
- 35) Tasaki I.; Davis H.; Legoux J. P. — *J. Acoust. Soc. Am.* **24**, 502 (1952).
- 36) Tullio P.; Jellinek A. — *Handb. d. biol. Arbeitsmethoden*, Abt. V, 1222 (1932).
- 37) Upton M. — *J. of General Psychol.* **2**, 397 (1929).
- 38) Vries Hl. de — *Experientia* **4**, 205 (1948).
- 39) Vries Hl. de — *J. of Physiol.* **116**, no. 2, 137 (1952).
- 40) Vries Hl. de; Bleeker J. D. J. W. — *Acta Oto-Laryng.* **37**, 298 (1949).
- 41) Vries Hl. de; Vrolijk J. M. — *Acta Oto-Laryng.* **43**, 80 (1953).
- 42) Vrolijk J. M. — *Acad. Proefschrift*, Groningen (1951).
- 43) Weber E. — *Königl. Sächs. Ges. Wiss., Leipzig Ber. Math. usw.* **1**, 29 (1851).

- 44) Wever E. G.; Bray C. W. — *J. Exper. Psychol.* **13**, 373 (1930).
- 45) Wever E. G.; Bray C. W. — *Science* **71**, 215 (1930).
- 46) Wever E. G.; Bray C. W. — *J. of Comp. Psychol.* **22**, 353 (1936).
- 47) Wever E. G.; Bray C. W.; Horton G. P. — *Science* **80**, 18 (1934).
- 48) Wever E. G.; Bray C. W.; Lawrence M. — *J. Acoust. Soc. Am.* **11**, 427 (1940).
- 49) Wever E. G.; Bray C. W.; Lawrence M. — *J. Acoust. Soc. Am.* **12**, 468 (1941).
- 50) Wever E. G.; Bray C. W.; Lawrence M. — *J. Acoust. Soc. Am.* **13**, 182 (1941).
- 51) Wever E. G.; Lawrence M. — *Annals of Otol.* **57**, 579 (1948).
- 52) Wever E. G.; Lawrence M. — *Annals of Otol.* **59**, 5 (1950).
- 53) Wittmaack K. — *Ztschr. f. Ohrenheilkunde* **54**, 37 (1907).
- 54) Yoshii M. — *Ztschr. f. Ohrenheilkunde* **58**, 20 (1909).