

HET RICHTINGSMEECHANISME
VAN DE VESTIBULAIRE NYSTAGMUS

DOOR

H. FERMIN

HET RICHTINGSMECHANISME VAN DE VESTIBULAIRE
NYSTAGMUS

HET RICHTINGSMECHANISME VAN DE VESTIBULAIRE NYSTAGMUS

ACADEMISCH PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD VAN DOCTOR
IN DE GENEESKUNDE AAN DE UNIVERSITEIT
VAN AMSTERDAM, OP GEZAG VAN DE RECTOR
MAGNIFICUS DR N. A. DONKERSLOOT, HOOG-
LERAAR IN DE FACULTEIT DER LETTEREN
EN WIJSBEGEERTE IN HET OPENBAAR TE
VERDEDIGEN IN DE AULA DER UNIVERSITEIT
OP DONDERDAG 18 JANUARI 1951, DES NA-
MIDDAGS TE 3 UUR

DOOR

HUBERT FERMIN

GEBOREN TE PALOE (CELEBES)

1951

SCHELTEMA & HOLKEMA'S BOEKHANDEL
EN UITGEVERSMAATSCHAPPIJ N.V. — AMSTERDAM

Promotor: .
PROF. DR L. B. W. JONGKEES

AAN MIIN OUL

AAN MIJN OUDERS

INHOUD

HOOFDSTUK I. — Inleiding. Gegevens uit de literatuur. Doel van het onderzoek	1
HOOFDSTUK II. — Onderzoek van de richting van de draainanys-tagmus bij proefdieren in verschillende standen in de ruimte . .	12
HOOFDSTUK III. — Geïsoleerde uitschakeling van booggangen bij konijnen	27
HOOFDSTUK IV. — De wet van FLOURENS-EWALD en het draaiingsvlak	47
HOOFDSTUK V. — Invloed van de blikrichting en van de compensatoire oogreacties. Registratie van de afzonderlijke oogspierverrichtingen in verschillende posities in de ruimte	50
HOOFDSTUK VI. — Het richtingsmechanisme van de vestibulaire nystagmus. Slotconclusies	57
AANHANGSEL. — Vector-analyse van de impulsverhoudingen in de halfcirkelvormige kanalen bij een constante draaiprikkel . . .	60
SAMENVATTING	72
SUMMARY	76
RÉSUMÉ	80
LITERATUUROVERZICHT	84

VOORWOORD

De beëindiging van dit proefschrift biedt mij gelegenheid dank te zeggen aan de Hoogleraren van de Natuurphilosophische en de Medische Faculteiten te Leiden en de Medische Faculteit te Amsterdam voor het genoten onderwijs, en tevens aan diegenen die mijzelf en vele anderen tijdens de bezetting gelegenheid hebben gegeven onze studie voort te zetten en te voltooien ook nadat de universiteiten gesloten waren.

Met dit onderzoek is een aanvang gemaakt onder de inspirerende leiding van wijlen Professor DE KLEIJN. Zijn heengaan was ook voor mij een groot verlies, aangezien ik mij hierdoor van een hoogstaand en zeer bekwaam raadgever beroofd zag. Hoe moeilijk was het aanvankelijk het werk voort te zetten zonder de resultaten aan zijn kritiek te kunnen toetsen, zonder de beschikking te hebben over zijn kennis van de literatuur en zijn ervaringen van een mensenleeftijd lang wetenschappelijk onderzoek, maar bovenal zonder zijn beminnelijke persoonlijkheid, waarvan hij — door velerlei in beslag genomen — toch ieder zijn deel wist te geven.

Hooggeleerde JONGKEES, reeds voor Uw intrede als hoogleeraar te Amsterdam heb ik veel van U kunnen leren, doordat de publicaties uit de Utrechtse kliniek, die de laatste jaren aan zoveel nieuwe onderzoekingen over het labyrinth bekendheid hebben gegeven, mij een bron van kennis verschaften. Daarna is mij duidelijk geworden hoezeer het contact tussen promotor en promovendus van belang is. Uw veelzijdige kennis en de mathematisch-fysische fundering van uw meningen hebben mij aanvankelijk met enige verbazing, daarna met bewondering vervuld. Uw grote routine in het bewerken van wetenschappelijk materiaal maakte een verantwoorde rangschikking van de verkregen uitkomsten mogelijk. Op Uw aanwijzingen werden de proefnemingen nog met een aantal uitgebreid, wat het algehele resultaat zeer ten goede kwam. Het spreekt wel vanzelf dat ik U voor dit alles zeer dankbaar ben. Eveneens acht ik het een voorrecht aan het einde van mijn opleiding kennis te kunnen nemen ook van de klinische opvattingen en werkwijzen van de Utrechtse school en van U zelf in het bijzonder.

Zeergeleerde BIJTEL, van de practische Oor-Neus- en Keelheekunde bracht U mij de beginselen en ook de uitgebreidere ingrepen bij. U leerde mij het stellen van een nauwkeurige diagnose en het verrichten van een

zorgzame behandeling. Van Uw uitgebreide ervaring en de bereidwilligheid waarmee U mij in vele omstandigheden terzijde stond heb ik groot profijt gehad.

Zeergeleerde GERLINGS, dat U mij steeds een willig oor leende voor problemen op dit proefschrift betrekking hebbende, speciaal wat betreft de microscopie, is voor mij van grote waarde geweest. Ook voor de adviezen die U mij welwillend op andere gebieden gaf ben ik U zeer dankbaar.

Ook U, geleerde STRUBEN en zeergeleerde VAN DEINSE hebt tot mijn klinische en practische kennis veel bijgedragen. Zeer op prijs stel ik hierbij de prettige sfeer die U door Uw aanwezigheid in de kliniek schept, waardoor goede samenwerking en onderzoek mogelijk is.

Zeergeleerde VERVEEN, door de bereidwillige wijze waarop U Uw hulp verleende, kwam de oplossing van de in het Aanhangsel van dit proefschrift uitgewerkte probleemstelling tot stand. Onze vele gesprekken met het labyrinthmodel op tafel, en ook over andere zaken zullen mij steeds een aangename herinnering blijven.

Zeergeleerde WEERSMA, de opgewekte wijze waarop U destijds leiding gaf aan de Otologische Afdeling van het Militair Hospitaal te Utrecht, maakte mijn assistentschap aldaar tot een leerzame en prettige periode.

Eveneens, zeergeleerde WASSINK, waren de ervaringen, opgedaan in de kliniek van het Antoni van Leeuwenhoek-huis, voor mij zeer nuttig. Een groot deel van mijn dank gaat bij de beëindiging van dit experimentele onderzoek uit naar U, zeer geachte KLOMPENHOUWER. U vervaardigde het benodigde instrumentarium en hebt mij bij bijna alle proefnemingen geassisteerd. Dat ik U hiertoe ieder uur van de dag bereid vond, stemt mij zeer erkentelijk.

Geachte Mejuffrouw SLAPPENDEL, de keurige bewerking en fotografie van de microscopische coupe's, waarvoor U zich veel moeite getroost heeft, heb ik zeer op prijs gesteld.

Tenslotte wil ik dank uitspreken aan mijn echtgenote die, nadat de consequentie van onze verbintenis haar eigen werk als medica een belangrijke beperking had opgelegd, mij op velerlei wijze behulpzaam is geweest.

HOOFDSTUK I

INLEIDING

Aan het evenwichtszintuig, dat tezamen met andere zintuigen dienst doet om evenwicht en lichaamshouding te bewaren, worden bij de mens als rechtopgaand wezen grote eisen gesteld. De mens blijkt echter beter in staat zich aan het verlies van dit orgaan aan te passen dan de meeste dieren. Wanneer bij de mens het labrynth aan één of beide zijden verloren gaat, geeft dit aanvankelijk zeer hinderlijke klachten. In vrijwel alle gevallen is echter na kortere of langere tijd een behoorlijke compensatie mogelijk door de optische- en de spier- en gewrichtszin, zodat de uiteindelijke bezwaren, die de labrynthloze mens ondervindt, meevallen. Anders is dit bij de dieren. Beiderzijdse labrynthexstirpatie geeft bijna steeds een blijvende functiestoornis, waardoor een aantal normale levensverrichtingen als vliegen, lopen, springen, voedselopname etc. niet goed meer mogelijk zijn.

In de otologische kliniek wordt men echter veelvuldig aan het bestaan ook van het menselijk labrynth herinnerd, en wel door de vele patienten lijdende aan de een of andere vorm van duizeligheid, waaraan een stoornis van het complexe vestibulaire systeem ten grondslag ligt. De vestibulaire nystagmus, vanouds een van de meest spectaculaire labrynthaire uitingen, is voor de kliniek nog altijd van groot practisch belang. Het zoeken naar spontane nystagmus en positienystagmus en het verwekken van nystagmus door meer of minder physiologische prikkels behoort tot het dagelijkse routinewerk van de oorarts.

Voor al bij de door de onderzoeker opgewekte nystagmus is de duur, de frequentie en de grootte van deze nystagmus van belang, doch ook de vorm of richting van de nystagmus kan hem belangrijke aanwijzingen geven. Zo is een spontane verticale nystagmus wel steeds van centrale origine. Ook het ontstaan van nystagmusvormen welke afwijken van de normale reacties geeft veelvuldig aanleiding tot diagnostische bespiegelingen, doch stelt ons helaas ook vaak voor nog onoplosbare problemen.

De reden dat hier van de nystagmus speciaal het richtingsmechanisme ter bestudering werd gekozen is, dat de onderzoekingen hierover weinig talrijk en bovendien de conclusies niet gelijkloidend zijn.

GEGEVENS UIT DE LITERATUUR ¹⁾*Booggangen.*

De hedendaagse kennis van het labyrinth neemt een aanvang in 1842, toen FLOURENS bij zijn studies over het zenuwstelsel opmerkte, dat doorsnijding van de booggangen bij duiven eigenaardige reacties gaf. Doorsnijding van de horizontale booggangen gaf heen- en weergaande bewegingen van de kop in een horizontaal vlak, en een rondwenteling van het dier om zijn eigen lengte-as. Doorsnijding van de verticale booggangen gaf brusque bewegingen van de kop naar boven en beneden. FLOURENS scheidde op grond hiervan de nervus octavus in „le vrai nerf auditif” voor het gehoor, en „le nerf des canaux semicirculaires qui modère les mouvements”.

Ongeveer 30 jaar later deden MACH, BREUER en CRUM-BROWN hun proeven en kwamen naar aanleiding van hun onderzoekingen, vooral wat betreft de halfcirkelvormige kanalen, tot ongeveer gelijklopende conclusies. MACH, die physicus was, construeerde een draaiende kooi, waarin hijzelf of anderen als proefpersoon plaats namen. Door de sensaties na te gaan die ontstaan gedurende rotaties, kon hij vaststellen dat hoekversnellingen en -vertragingen wel worden waargenomen, en rotaties met eenparige snelheid niet. Met een andere proefopstelling bleek, dat ook bij lineaire bewegingen slechts versnellingen worden waargenomen en geen constante snelheden. Bij deze proefnemingen was de optische gewaarwording uitgeschakeld. MACH concludeerde hieruit dat er organen moeten bestaan voor het waarnemen van versnellingen en dat deze zich in het hoofd moeten bevinden. Hij stelde op grond van fysische overwegingen zijn hydro-dynamische theorie op, volgens welke de prikkels tot het waarnemen van hoekversnellingen geleverd worden door de relatieve beweging van de vloeibare inhoud van de booggangen ten opzichte van deze booggangen zelf.

CRUM-BROWN deed een gelijksoortig onderzoek. BREUER verrichtte proeven op dieren en concludeerde, dat de endolympe-stromingen in de zes kanalen de adequate prikkels moeten geven voor de draai-gewaarwording in verschillende vlakken.

Een bevestiging van deze theorieën werd gevonden door EWALD in 1892. Door middel van zijn klassiek geworden proeven met de pneumatische hamer, waarmee hij kunstmatig stromingen in de kanalen bij duiven opwekte, stelde hij vast dat:

¹⁾ Uit de literatuur zijn alleen die gegevens vermeld die voor het eigen onderzoek van belang zijn. Voor uitvoeriger overzichten verwijzen we naar andere schrijvers (b.v. VAN DEINSE, Academisch proefschrift, Amsterdam, 1946, en VAN DEN BOORN, Academisch proefschrift, Amsterdam, 1942).

1. een kunstmatige endolymphestroming in een kanaal een reactieve beweging van de kop te voorschijn roept, die uitgevoerd wordt in het vlak van dat kanaal.
2. De beweging van de kop in dezelfde richting plaats vindt als de endolymphestroom.
3. In de horizontale kanalen een ampullopetale stroming een sterkere reactie geeft dan een even sterke ampullofugale stroom.
4. Bij de verticale kanalen het omgekeerde het geval is: een ampullofugale stroom sterker reactie geeft dan een ampullopetale stroom.

Het valt op dat EWALD bij deze proefnemingen nergens over een nystagmus spreekt, maar slechts over een enkele uitslag van de kop, waarna deze in de uitgangsstand terugkeert. EWALD heeft, aangezien uitslag en endolymphestroom als gelijkgericht beschreven worden, kennelijk slechts de deviatie waargenomen en geen nystagmus.

Voortbouwende op deze physiologische experimenten beschreef BÁRÁNY zijn klinisch draaistoelonderzoek en de calorische methode van prikkeling van het labirynth, die endolymphestromingen en daardoor nystagmus veroorzaken. (1908).

Het gelukte STEINHAUSEN (1927-1935) door het inbrengen van Oost-Indische inkt in de endolympe van de halfcirkelvormige kanalen, de cupula bij vissen zichtbaar te maken. Zonder hulpmiddelen is deze niet zichtbaar, aangezien de brekingsindices van endolympe en cupula gelijk zijn. Het bleek dat de cupula, wat voorheen onbekend was, de ampulla naar boven geheel afsluit, terwijl bewegingsuitslagen van de cupula bij hoekversnellingen waar te nemen en te filmen zijn.

De MACH-BREUERSE opvatting, eerst een fraaie theorie, door EWALD zeer aannemelijk gemaakt, vond in de proeven van STEINHAUSEN een sluitend bewijs. Deflectie van de cupula is de adaequate prikkel voor de cupulazenuw.

ROSS (1935), LÖWENSTEIN en SAND (1936-1940) bestudeerden het mechanisme van de booggangen nader door van de efferente vestibulaire zenuwvezels van het overlevende labirynth actiestromen af te leiden; de eerste bij kikvorsen, de laatsten bij roggen. Het bleek dat van de cristae in de booggangen uit voortdurend ontladingen afgegeven worden naar het centrale zenuwstelsel, ook in volkomen rust. Bij rotatie nu treedt een verandering in het rythme van deze continue stroom van impulsen op en wel zo dat ipsilaterale rotatie van het labirynth (= ampullopetale prikkeling van de betrokken booggang) een verhoogde frequentie van ontladingen geeft, en contralaterale rotatie (= ampullofugale prikkeling) een vermindering teweeg brengt. LÖWENSTEIN en SAND konden verder een lineair verband constateren tussen de grootte van de hoek-

versnelling en de rythmeverandering van de elektrische impulsen. Bij rotatie met een constante snelheid keert de frequentie, die aanvankelijk bij de beginversnelling een maximum of minimum bereikt heeft, geleidelijk tot de rustwaarde terug. Dit geschiedt in een tijdsbestek dat tot 20 à 30 seconden kan duren, afhankelijk van de grootte van de aanvangsversnelling. De gevonden verschijnselen bevestigden wederom de MACH-BREUERSE theorie en zijn ook in overeenstemming met de door STEINHAUSEN aangetoonde fysische eigenschappen van de cupula en met de duur van de draainanystagmus, welke bij grote prikkels ook ongeveer 20 tot 30 seconden bedraagt.

Het is begrijpelijk, daar de gehele theorie van MACH op een fysisch principe berust, dat men trachtte het gebeuren in de kanalen op fysisch-mathematische wijze volledig te bepalen. Zo is de invloed, die de centrifugale kracht op de endolymphestroming in de kanalen bij excentrische rotatie kan uitoefenen, een onderwerp van discussie geweest. Het oordeel van CANNegiETER, GAEDE, SCHMALTZ en LORENTE DE NÓ is hierover gelijkkluidend, dat de centrifugale kracht geen invloed heeft op de endolymphestroom bij excentrische draaiing, mits men aanneemt dat de wanden van het kanaal weinig of niet samendrukbaar zijn. Een bewegingsvergelijking van de endolympe bij hoekversnellingen werd door SCHMALTZ opgesteld, die eveneens de theoretische endolympeverplaatsing berekende tengevolge van temperatuurswisseling in de uitwendige gehoorgang bij calorisch onderzoek. Ook GAEDE en ROHRER en MASUDA gaven wiskundige analyses op dit gebied. Deze onderzoekers konden echter nog geen rekening houden met het toen nog onbekende feit, dat de cupula de gehele ampulla afsluit en een eigen richtkracht heeft. De bewegingen van endolympe en cupula zijn volkomen aan elkaar gebonden. De mechanische analyse van deze beweging moest dus worden herzien. VAN EGMOND, GROEN en JONGKEES toonden aan dat het cupula-endolymphesysteem zich gedraagt als een z.g. kruipend gedempte slinger, waarbij geen natrillen plaats vindt. De grote wrijving van de in het kanaal bewegende endolympe maakt dat de cupula-bewegingen sterk vertraagd worden. Na oneindig lange tijd bereikt de cupula echter altijd een eindstand alsof er geen wrijving was. De wrijving bij stilstand is bij dit systeem verwaarloosbaar klein, er is dynamische doch geen statische wrijving. Wanneer de bewegingen snel veranderlijk zijn, krijgt de cupula daarom maar fracties van de uitslagen, welke na lange inwerking zouden ontstaan. De grootte van de uitslag bepaalt de duur van de draainanysatie, daar de tijd, nodig voor het terugkeren in de evenwichtsstand afhankelijk is van de grootte van de deviatie van de cupula. Tussen de uitklinktijd en de logaritmisch uitgezette impuls blijkt een lineair verband te bestaan. Deze onderzoekingen zijn de basis voor het fijnere

moderne draaistoelonderzoek, dat thans in de kliniek zijn intrede doet (cupulometrie).

Labyrinthaire reflexen.

Er zijn vanouds twee methoden om de labyrinthaire werkzaamheid na te gaan, en wel bestudering van labyrinthaire reflexen, en onderzoek van gewaarwordingen. In de kliniek heeft men de beschikking over beide methoden, bij proefdieren is men alleen aangewezen op de eerste groep. Van het vele wat er op dit gebied gepresteerd is noemen wij alleen de fundamentele onderzoeken van MAGNUS en DE KLEIJN, omdat hiervan ook door ons bij het onderzoek gebruik is gemaakt. Door MAGNUS en DE KLEIJN en hun medewerkers werden in een reeks van jaren (1912-1936) de lichaamshoudingsreflexen zowel van labyrinthaire als van niet-labyrinthaire aard in hun onderlinge samenhang nauwkeurig nagegaan bij verschillende diersoorten.

De indeling van de labyrinthaire reflexen stelden zij als volgt op:

- I. Bewegingsreflexen (= booggangsreflexen), rotatoire reacties en nareacties van de ogen en het hoofd, en de „Progressivreaktionen”, reacties op rechtlijnige versnelde bewegingen.
- II. Positiereacties (= otolithreflexen), de tonische labyrinthreflexen op de kop en op de lichaamsmusculatuur en de compensatoire oogreacties. Al deze reflexen zijn gebonden aan een bepaalde stand van de kop in de ruimte en houden zolang aan, als deze stand blijft bestaan.

Men vindt een aantal van deze reflexen uitvoeriger beschreven in hoofdstuk III. Het is gebleken dat de indeling in bewegingsreacties en positiereacties niet meer met de tegenwoordige inzichten in overeenstemming is.

HUIZINGA vestigde er reeds de aandacht op, naar aanleiding van proefnemingen bij duiven, dat het onderscheid tussen de dynamische en de tonische reflexen maar betrekkelijk is en men dit niet te scherp moet stellen.

JONGKEES en GROEN hebben uiteengezet, dat er tussen de prikkels, die aanleiding geven tot de dynamische en de statische reflexen geen wezenlijk verschil bestaat. Ook de zwaartekracht doet zich gelden als een versnelling ¹⁾ en het onderscheid tussen de werking van de zwaartekracht en een toegediende versnelling is alleen van kwantitatieve aard, omdat de zwaartekracht voortdurend werkzaam is, en een door de onderzoeker toegediende lineaire versnelling slechts gedurende een korte tijd. Het is het evenwichtsorgaan ook niet mogelijk een onderscheid te maken

¹⁾ (vergelijk de Wet van Newton: $k = ma$).

tussen de werking van de zwaartekracht, een willekeurige versnelling bij een lineaire beweging of de versnelling van de centrifugale kracht. Deze worden alle waargenomen als een positie of positieverandering. Het gelukte door middel van proefnemingen op de parallelschommel en met excentrische rotaties deze feiten aan te tonen. Een indeling van de labyrinthaire werkzaamheid die met de fysische principes van het evenwichtsorgaan in overeenstemming is, is daarom volgens JONGKEES en GROEN:

1. *Reflexen en sensaties veroorzaakt door hoekversnellingen.*
2. *Reflexen en sensaties veroorzaakt door lineaire versnellingen* (zwaartekracht, centrifugale kracht, versnelde rechte bewegingen).

Nystagmus.

We kunnen nystagmus definiëren als een serie geconjugeerde oogbewegingen, waaraan een langzame en een snelle phase te onderscheiden is. De nystagmus kan van vestibulaire en van non-vestibulaire origine zijn. Het effect zowel van de vestibulaire als van de optokinetische nystagmus is het vasthouden van het blikveld en daardoor het behouden van de oriëntatie in de ruimte ¹⁾. Een proefdier, b.v. een konijn, dat op een draaitafel geplaatst, met eenparige snelheid rondgedraaid wordt, vertoont eerst een per-rotatoire nystagmus (de cupula blijft door de traagheid achter, devieert.) Wanneer de rotatie met eenparige snelheid door blijft gaan, houdt deze nystagmus na enige omwentelingen op (de gedeflecteerde cupula is in de uitgangsstand teruggekeerd). Indien wij daarna plotseling afremmen en de rotatie stopzetten, volgt weer een nystagmus, de draainanystagmus, die tegengesteld gericht is aan de per-rotatoire nystagmus (de cupula heeft door de traagheid bij het afremmen een tegengestelde uitslag gekregen en keert langzaam in de normale stand terug).

We hebben bij ons onderzoek deze draai-nanystagmus nagegaan.

Nystagmuscentrum.

De nystagmus bestaat uit een langzame phase (= deviatie) en een snelle phase. De eerste is waarschijnlijk primair, wat o.a. blijkt in narcose, wanneer alleen de deviatie nog op te wekken is; verder uit het feit dat iedere nystagmus altijd met een deviatie begint. Voor het rhythmisch aflopen van de snelle phase moet een nystagmuscentrum aansprakelijk gesteld worden, waarvan de localisatie echter een strijdpunt is. Men kan dit n.l. zoeken geheel peripheer in het labyrinth, in de hersenstam of elders in het cerebrum (corticaal).

¹⁾ Een uitvoerig onderzoek naar de ingewikkelde verhoudingen tussen optokinetische en vestibulaire nystagmus is verricht door VAN DER MEULEN (Dissertatie, Groningen, 1950).

Reflexboog.

Uit experimenten van DE KLEIJN en SCHENK is nu gebleken, dat een nystagmus nog is op te wekken indien slechts de volgende reflexboog aanwezig is: labyrinth — nervus vestibularis — vestibulair kerngebied — fasciculus longitudinalis — nervus abducens — musculus rectus externus. We zouden dus ergens in deze reflexboog het nystagmus-regulerend centrum moeten projecteren. Het optreden van de z.g. BECHTEREW-nystagmus na achtereenvolgende uitschakeling van beide labyrinthen doet als meest waarschijnlijke localisatie het vestibulaire kerngebied in aanmerking komen, daar zowel periphere labyrinth als grote hersenen niet noodzakelijk blijken te zijn voor het ontstaan van de nystagmus (SPIEGEL).

Men moet hieruit echter stellig niet afleiden, dat andere delen van het centrale zenuwstelsel geen invloed zouden hebben op de nystagmus. Op de verschillende eigenschappen van de nystagmus hebben factoren van buiten de reflexboog wel degelijk invloed, zoals b.v. optische prikkels.

Eigenschappen van de nystagmus.

Een nystagmus bezit de volgende eigenschappen:

1. intensiteit; *a.* frequentie, *b.* duur, *c.* amplitudo.
2. richting.

Nu blijken op de onder 1. genoemde eigenschappen extra-labyrinthaire en centraal-nerveuze invloeden van grote betekenis te zijn (BÁRÁNY).

Hoewel bepaalde wetmatigheden hierbij konden worden aangetoond, b.v. de invloed van beide hemisferen op de nystagmusvoorkeur naar één zijde (DE KLEIJN) en de afhankelijkheid van de stand van de kop in de ruimte (THORNVAL), is toch uit velerlei onderzoek de betrekkelijk grote wisselvalligheid en de afhankelijkheid van de nystagmus-intensiteit van andere factoren komen vast te staan. Minder uitgebreid en zelfs opmerkelijk weinig is in dit verband de richting van de nystagmus onderzocht.

Richting van de nystagmus.

Volgens de klassieke opvattingen voldoet het richtingsmechanisme van de nystagmus aan de wet van FLOURENS, ook wel genoemd wet van FLOURENS-EWALD, of wet van EWALD. Men vindt deze wet, die grondvest is op de boven beschreven proefnemingen van deze onderzoekers, meestal geformuleerd: „Iedere booggang veroorzaakt een nystagmus in zijn eigen vlak” of „De nystagmus slaat in het vlak van de geprikkelde booggang”.

Men vindt in de literatuur ook als wet van EWALD genoemd dat voor

de horizontale booggangen geldt, dat een ampullopetale prikkel een sterkere reactie geeft dan een ampullofugale prikkel en dat voor de verticale booggangen het omgekeerde het geval is. Dit z.g. tweede gedeelte van de wet van EWALD komt bij ons onderzoek slechts terloops ter sprake. Wanneer wij in het vervolg niet speciaal anders vermelden is daarom steeds bedoeld de wet van FLOURENS-EWALD betreffende de nystagmusrichting.

Wanneer we deze wet nu bij een proefpersoon op de draaitafel nagaan indien deze het hoofd in de normale stand houdt, waarbij de horizontale kanalen ongeveer in het horizontale vlak gelegen zijn, dan is het duidelijk dat de opgewekte horizontale nystagmus van de recht vooruitziende ogen hier inderdaad slaat in het vlak van de geprikkelde booggangen. Eveneens is het duidelijk dat bij de volvoering van deze nystagmus de laterale oogspieren in hoofdzaak werkzaam moeten zijn. Een schema van de veronderstelde zenuwbanen van de beide horizontale booggangen via de fasciculus longitudinalis naar de vier laterale oogspieren is vrij eenvoudig voor te stellen en aannemelijk te maken. Men kan een dergelijk schema dan ook in de meeste otologische en neurologische leerboeken vinden.

Brengen we de proefpersoon van de normale houding uit in rechter of linker zijligging en verrichten weer het rotatieonderzoek, dan blijkt een verticale nystagmus opgewekt te worden. Leggen we de proefpersoon op de rug, dan nemen we een rotatoire nystagmus waar. In deze beide posities worden slechts de verticale booggangen geprikkeld omdat de horizontale booggangen zich loodrecht op het draaiingsvlak bevinden, en hierin dus geen vloeistofstroming plaats heeft. Dat nu bij een verticale nystagmus de musculi recti superiores en inferiores, en bij de rotatoire nystagmus de schuine oogspieren het voornaamste werk zullen doen, is weer begrijpelijk. Ook dit vindt men nog in otologische leerboeken vermeld. Minder eenvoudig is het echter thans het verband tussen de geprikkelde booggangen en de bij de verticale en de rotatoire nystagmus actieve oogspieren in een schema samen te brengen. Evenmin ligt de relatie voor het grijpen tussen de periphere prikkel en de vorm van de nystagmus bij alle mogelijke andere standen in de ruimte, die men de proefpersoon tijdens de rotatieproef kan laten innemen. Om enig inzicht in deze kwestie te krijgen moet men in de eerste plaats weten hoe het mechanisch effect in de kanalen is, wanneer het labyrint willekeurige hoeken met het draaiingsvlak maakt. In de tweede plaats moet proefondervindelijk nagegaan worden hoe de vorm en de richting van de nystagmus in werkelijkheid is bij alle mogelijke standen van het hoofd in de ruimte. Men vindt op dat gebied in de literatuur enkele onderzoeken vermeld, die wij in verband met ons onderzoek iets uitvoeriger bespreken willen. LORENTE DE NÓ experimenteerde met konijnen. Deze werden in ver-

schillende standen tussen 0° en 360° achterover gefixeerd en daarna gerooteerd, waarbij grafische registratie van de vrijgeprepareerde oogspieren op een kymografion het effect vastgelegde. Uit de tientallen nystagmuscurven, die op deze wijze verkregen werden besluit DE NÓ, als voor ons belangrijkste conclusie, dat er geen direct en eenvoudig verband bestaat tussen de stroming in een booggang en de oogspierreacties.

Eveneens werd het resultaat nagegaan van geïsoleerde calorische prikkeling van de blootgelegde benige booggangen met een verwarmde naald. Hierbij bleek dat een op deze wijze geprikkelde booggang niet alleen reacties geeft in de oogspieren, die men er volgens de wet van FLOURENS-EWALD dacht bij te kunnen betrekken. Zo ziet men bij prikkeling van een horizontale booggang inderdaad nystagmus van de laterale oogspieren, echter ook contracties en nystagmusbewegingen van de vier andere oogspieren. Verder bleken de afzonderlijke oogspierverrichtingen in hoge mate afhankelijk van de stand van de kop in de ruimte. Ook op de intensiteit van de nystagmus bleek de stand van de kop invloed uit te oefenen. Volgens DE NÓ's experimenten staat dus in ieder geval elke afzonderlijke booggang met alle oogspieren in verbinding, hetgeen een schematische voorstelling niet eenvoudig maakt.

NAVIS nam met de door hem gewijzigde nystagmograaf volgens STRUYCKEN de veranderingen in de nystagmusrichting waar bij een proefpersoon die gerooteerd werd in verschillende standen tussen 0° en 90° achterover gekiept. Een geleidelijke afneming van de horizontale, tezamen met een toeneming van de rotatoire nystagmus-component werd hierbij geconstateerd.

DE JUAN ging de wet van FLOURENS-EWALD na bij konijnen. Na een fistel in het benige kanaal geboord te hebben, oefende hij mechanisch druk uit op de vliezige inhoud. Het bleek hem, dat druk op de verticale kanalen geen nystagmus geeft in het vlak van de geprikkelde booggang. De hoofdcomponent van de nystagmus blijft dan horizontaal. DE JUAN vond ook dat de richting van de op deze wijze opgewekte nystagmus afhankelijk is van de stand van het proefdier in de ruimte. Hij kent daarom aan de wet van FLOURENS-EWALD slechts een beperkte geldigheid toe.

MEES TEN OEVER deed een onderzoek naar de geldigheid van de wet van FLOURENS-EWALD bij normale en eenzijdig labyrinthloze proefpersonen. Hierbij werd gebruik gemaakt van de standstoel volgens GRAHE-QUIX, waarmee men de proefpersonen passief alle mogelijke standen kan doen innemen op de draaischijf. Onderzocht werd de — achter de bril van FRENZEL waargenomen — draainanystagmus in posities tussen 0° en 135° achterover; 0° en 135° voorover; 0° en 90° zijligging; 90° achterover en 90° zijligging. Hoewel de werkzaamheid van de kanalen

in al deze standen afhankelijk is van individuele verschillen in anatomische bouw, waarvoor MEES naar de publicaties van SCHÖNEMAN en PEET verwijst, kon toch een wetmatig verband gelegd worden tussen de richting van de nystagmus en het draaiingsvlak. Draaiingsvlak en nystagmusrichting blijken namelijk in allerlei standen ten naastenbij samen te vallen. Bij geïsoleerde prikkeling van de verticale kanalen door draaiing, kon MEES de wet van FLOURENS-EWALD niet bevestigen. Zijn conclusie is dan ook dat deze wet in het algemeen onjuist is, en slechts voor de horizontale kanalen opgaat, omdat toevallig blikrichting, kanalenvlak en draaiingsvlak samen vallen. Tegenover de wet van FLOURENS-EWALD stelt MEES TEN OEVER de wetmatigheid van het samenvallen van draaiingsvlak en nystagmusrichting: (geciteerd naar MEES) „De nystagmus slaat in het vlak van draaiing”. Voor het verband tussen één afzonderlijk geprikkeld kanaal en de daaruit resulterende nystagmus vond MEES geen directe oplossing.

De door MEES TEN OEVER genoemde wetmatigheid dringt zich als fysiologisch volkomen aanvaardbaar naar voren. Ook DE JUAN trekt de wet van FLOURENS-EWALD in twijfel, zoals vermeld werd vooral wat betreft de verticale kanalen.

Legt men hiernaast nu het standaardwerk van EWALD met de minutieuze proefnemingen, welke tot de omstreden wet hebben geleid, dan laat zich een onbevredigd gevoel bij de lezer niet onderdrukken. Is het mogelijk dat EWALD dit alles verkeerd waargenomen heeft? Of moeten we de ongelijke uitkomsten toeschrijven aan het feit dat EWALD zijn waarnemingen verrichtte bij duiven, DE JUAN bij konijnen, en MEES TEN OEVER bij mensen? Het is, gezien de gelijksoortige bouw van het labirynth door het gehele dierenrijk heen, moeilijk aan te nemen dat een fundamentele wet betreffende het mechanisme niet in feite algemene geldigheid zou bezitten. Men vraagt zich daarom af of niet een verkeerde interpretatie in het spel is, en mogelijk de tegenstrijdigheid tussen de waarnemingen van MEES en de klassieke opvattingen slechts schijnbaar is.

Wij hebben dit probleem als uitgangspunt voor ons onderzoek genomen. Als doel stelden we ons hierbij dan voor ogen:

1. Allereerst na te gaan of de bij de mens gevonden wetmatigheid betreffende nystagmus en draaiingsvlak ook geldig is voor proefdieren. Om later te vermelden redenen werden hiervoor konijnen en honden genomen.
2. De geldigheid van de wet van FLOURENS-EWALD opnieuw aan een eigen onderzoek te toetsen. Dit werd gedaan door middel van geïsoleerde uitschakeling van booggangen bij konijnen.

3. De invloed na te gaan, die de otolithen hebben op de richting van de nystagmus.
4. Op grond van deze proefnemingen tot een nader oordeel te komen over de tegenstrijdigheid tussen de waarnemingen van EWALD, DE JUAN en MEES TEN OEVER.

HOOFDSTUK II

BEPALING VAN DE RICHTING VAN DE DRAAI-NA-NYSTAGMUS BIJ PROEFDIEREN IN VERSCHILLENDE STANDEN IN DE RUIMTE

BESCHRIJVING VAN DE PROEFOPSTELLING EN DE KEUZE VAN DE PROEFDIEREN

De bedoeling van dit gedeelte van het onderzoek is een systematische bestudering van de nystagmusqualiteiten in verschillende standen van het proefdier in de ruimte, en wel speciaal het verband tussen nystagmusrichting en draaiingsvlak.

De standtafel, voor dit doel gebezigd, is geconstrueerd volgens hetzelfde principe, als die waarmee VAN DER HOEVE en DE KLEIJN de compensatoire oogstanden onderzochten, en als de „Vestibulartisch” van VOSS en GRAHE. Het blad van de tafel is gevat in twee ramen en daarin om twee onderling loodrechte assen draaibaar (zie fig. 10). Men is daardoor in staat het blad met het daarop gefixeerde proefdier in iedere gewenste stand in de ruimte te brengen. Voor fixatie van de kop van het proefdier werd bij de konijnen van een Czermak-se kopklem gebruik gemaakt, en bij de honden van een kopklem van gewijzigd model, aangepast aan de vorm van kop en snoet. De draaischijf, waarop deze opstelling geplaatst is, kan door middel van een electromotor gedraaid worden. Afremmen dient met de hand te geschieden.

Het was nu in de eerste plaats van belang tot een juiste keuze van proefdieren te geraken. Behalve dat het proefdier de goede afmetingen moet hebben om op de draaitafel bevestigd te worden, moet het een behoorlijk afleesbare nystagmus produceren en er zich naar aard en karakter toe lenen om vele malen opgespannen en in ongemakkelijke houdingen geroteerd te worden. Om deze laatste reden mislukten b.v. proefnemingen met katten, welke trouwens ook geen fraaie nystagmus vertonen.

Een ander punt van belang bij de keuze van het proefdier is de wijze waarop de ogen in de kop geplaatst zijn. Het maakt n.l. physiologisch een groot verschil of de ogen zich frontaal in de kop bevinden, zoals

bij honden en katten, en ook bij de mens, of aan de zijkanten van kop zoals bij konijnen. Dieren, waarbij de ogen frontaal geplaatst zijn, maken bij het binoculaire overzien van de omgeving willekeurige oogbewegingen. Bij dieren, die de ogen zijdelings geplaatst dragen, heeft ieder oog een afzonderlijk gezichtsveld, terwijl de oogbewegingen hier op volkomen onwillekeurige wijze labyrinthair geregeld zijn (otolithreacties). Deze compensatoire oogreacties werden door VAN DER HOEVE en DE KLEIJN onderzocht. Zij worden onderscheiden in verticale en rotatoire bewegingen en zijn bij konijnen uitsluitend afhankelijk van de stand van de kop in de ruimte. Bij iedere stand van de kop behoort een bepaalde stand van de ogen in de oogkas. De excursies, die de ogen bij deze compensatoire bewegingen maken, kunnen zeer aanzienlijk zijn. Een draaiing van het oog tot 90° — 100° is geen zeldzaamheid. Ook de verticale bewegingen zijn groot.

Bij dieren, die de ogen frontaal geplaatst dragen, is eveneens een labyrinthaire raddraaiing aan te tonen; deze is echter gering, terwijl de statische invloed van de otolithen op de verticale oogbewegingen — zo al aanwezig — uitermate klein is.

Bij ons onderzoek moesten wij er rekening mee houden dat bij deze dieren dus een vrij constante stand van de oogbollen in de kassen te verwachten is, welke houding we het proefdier ook op de draaitafel doen innemen. Doordat zij echter wel in staat zijn willekeurige oogbewegingen te maken, kan dit bij het aflezen van de nystagmus een storende invloed hebben.

Wij kozen uit de groep met frontaal geplaatste ogen als proefdieren jonge honden.

Voor de tweede categorie, waar de ogen zijdelings geplaatst zijn, valt het bezwaar van de willekeurige oogbewegingen weg, maar moet in aanmerking genomen worden, dat de stand van de oogbollen in de kassen aan sterke wisselingen onderhevig is, afhankelijk van de positie van het dier in de ruimte.

De keuze viel hier op konijnen.

De proefnemingen vallen dus in twee gedeelten uiteen:

- a. Onderzoek van de draai-na-nystagmus in verschillende posities bij honden.
- b. Idem bij konijnen.

a. *Resultaten van het onderzoek bij honden.*

De bepalingen werden als volgt uitgevoerd:

De honden kregen van te voren 10 à 15 mg morphine subcutaan ingespoten. Deze dosis neemt het onaangename van het experiment voor een belangrijk gedeelte weg, terwijl de nystagmus niet beïnvloed wordt. Na verdoving van het oog met pantocaine wordt een ooglidhouder inge-

bracht en een wit eivliesje met een zwart kruis op de cornea gebracht, waardoor de nystagmus duidelijk kan worden waargenomen. Uitgegaan werd van de normale stand = stand 0° , waarbij het proefdier op het horizontale blad ligt opgespannen, de mondspleet horizontaal en het centrum van de kop circa 24 cm van de draaiingsas verwijderd. Daarna werd systematisch in stappen van 15° de nanystagmus onderzocht in standen tussen 0° en 180° achterover, voor bestudering van de overgang van de horizontale in de rotatoire nystagmus en omgekeerd; tussen 0° en 90° rechter- of linker zijligging, voor de overgang van horizontale in verticale nystagmus; tussen 90° achterover en 90° rechter- of linker zijligging voor de overgang van rotatoire in verticale nystagmus. Tevens nog in enkele andere posities.

De experimenten werden in het algemeen niet te lang achtereen voortgezet, omdat de dieren dan onrustig worden, wat van invloed is op de nystagmus. Ook werd tussen twee series bepalingen bij één dier altijd een week tussenruimte genomen om gewenning aan de draaiprikkels en beschadiging van het labyrint te voorkomen, ook al menen wij dat deze voorzorg wellicht overbodig is, daar in het dagelijkse leven een zo grote hoeveelheid labyrintaire prikkels verwerkt moet worden, dat een draaionderzoek met prikkels welke binnen de perken blijven, daarbij nauwelijks een factor van betekenis behoeft te worden geacht.

De electrisch gedreven draaischijf werd na 10 omwentelingen in 32 seconden, met de hand afgeremd over een hoek van ongeveer 60° . (een impuls van circa $120^\circ/\text{sec}$. Volgens de tegenwoordige opvattingen dus toch nog een vrij grote prikkel). De nystagmus werd door twee personen afgelezen zowel bij draaien naar rechts als bij draaien naar links. Het bleek verder nodig voor het verkrijgen van een optimale na-nystagmus de ogen tijdens de rotatie af te dekken, om optokinetische invloeden welke de na-nystagmus remmen, uit te schakelen. De optokinetische na-reactie en de vestibulaire na-reactie zijn n.l. tegengesteld gericht en werken elkaar daardoor tegen (VAN DER MEULEN).

We laten hier het protocol van een serie bepalingen volgen. (tabel I). Behalve de richting van de nystagmus werd telkens eveneens de duur en het aantalslagengenoteerd. Het bleek nadat ook spreidings-bepalingen waren gedaan, statistisch niet verantwoord omtrent de nystagmus- intensiteit (d.i. duur en frequentie) in verschillende standen gevolgtrekkingen te maken.

In het algemeen kon wat dit betreft bij alle vier de honden wel worden geconstateerd dat:

- a. de verticale nystagmus naar beneden in intensiteit altijd overweegt over de verticale nystagmus naar boven,
- b. de intensiteit in de normale stand of daaraan grenzende posities groter is dan in sterk van de norm afwijkende houdingen,

Hond No. IV.

TABEL I

Datum: 23-5-49.

15 mgr. morphine
mondspleet horizontaal

0° tot 90° achterover

Draai- rich- ting.	Tafelhelling		Omw.	Duur Ny. sec.	Aantal slagen	Ny-richting t.o.v. de oog- spleet			Kop-stand	Opmerkingen.
	front	sag.				R	B O	L		
R.	-	-	10	-	22	→				Hor.
R.	15°	-	10	16	30	→				
R.	30°	-	10	15	18	→				
R.	45°	-	10	12	16	↪				Hor. rot.
R.	60°	-	10	12	13	↪				Hor. rot.
R.	75°	-	10	8	9	↩				Rot.
R.	90°	-	10	11	8	↩				
L.	-	-	10	-	32	←				Hor.
L.	15°	-	10	18	20	←				
L.	30°	-	10	18	20	←				
L.	45°	-	10	12	18	←				
L.	60°	-	10	9	12	↩				Hor.-rot.
L.	75°	-	10	9	11	↩				Rot. met bene- denwaartse comp
L.	90°	-	10	18	10	↩	↓			1 vert. slag

c. de intensiteit bij vermoeienis van het proefdier afneemt.

We laten hier de resultaten uitsluitend wat betreft de nystagmus-*richting* bij vier honden, tabellarisch samengebracht, volgen (tabel II). De richting werd bepaald ten opzichte van de oogspleet.

TABEL II. *Onderzoek van de draai-na-nystagmus in verschillende posities bij vier honden*

Kanteling proefdier	Nystagmus-richting ten opzichte van de oogspleet	
Van 0° tot 90° achterover Overgang horizontale nystagmus in verticale nystagmus	0°, 15°, 30°: horizontaal 45°, 60°: horizontaal-rotatoir 75°, 90°: rotatoir	→ ↻ ↻
Van 90° achterover tot 180° achterover. Overgang rotatoire nystagmus in horizontale nystagmus	90°, 105°, 120°: rotatoir (120°), 135°, 150°: rotatoir-horizontaal 165°, 180°: horizontaal	↻ ↻ →
Van 0° tot 90° zijligging Overgang horizontale nystagmus in verticale nystagmus	De nystagmus wordt geleidelijk van horizontaal verticaal	
Van 90° naar rechts tot 180° naar rechts. Overgang verticale nystagmus in horizontale nystagmus	Geleidelijke overgang van verticale in horizontale nystagmus.	
Van 180° naar rechts tot 270° naar rechts (= 90 l.z.l.) Overgang horizontale nystagmus in verticale nystagmus	Geleidelijke overgang van horizontale in verticale nystagmus	
Van 90° achterover tot 90° zijligging. Overgang rotatoire nystagmus in verticale nystagmus	90°, 75°, 60°: rotatoir (60°), 45°: rotatoir-verticaal 30°, 15°, 0°: verticaal	↻ ↻ ↓
Van 90° zijligging tot 180° zijligging. Overgang verticale nystagmus in rotatoire nystagmus	90°, 105°, 120°: verticaal (120°), 150° verticaal-rotatoir 165°, 180°: rotatoir	↓ ↻ ↻

De nystagmus-veranderingen bij honden blijken in grote lijn overeenkomstig met die bij de mens. Wanneer we de gevonden resultaten vergelijken met die van MEES TEN OEVER, voorlopig zonder ons bezig te houden met de ontstaanswijze van de verschillende nystagmusvormen, hetgeen later aan de orde komt, dan blijkt ook bij honden:

Ad 1. de overgang van horizontale in rotatoire nystagmus een overgang te hebben bij 45° en 60°, waarbij de nystagmus gemengd is. Deze gemengd horizontaal-rotatoire vorm, welke MEES slechts bij uitzondering

waarnam, werd door ons echter als regel gezien. Ditzelfde namen JONGKEES en HULK, in tegenstelling tot MEES, ook bij mensen waar.

Ad 2. de overgang van rotatoire in verticale nystagmus eveneens plaats te vinden in dezelfde standen, n.l. 60° en 45° . Naast de gemengd rotatoir-verticale vorm werd in de overgangsstanden ook betrekkelijk veelvuldig een z.g. *schakelings-nystagmus* gezien, d.w.z. de nystagmus is in een zelfde serie achtereenvolgens zuiver rotatoir en zuiver verticaal of omgekeerd. Wij zouden dit, gezien het regelmatige voorkomen, niet als een pathologisch phenomeen willen opvatten.

Abnormale reflexschakeling werd tweemaal waargenomen, beide keren in de stand waarbij de kop loodrecht naar beneden gericht was. Hierbij was de nystagmus plotseling verticaal of diagonaal, waar verwacht werd dat zij rotatoir zou zijn.

Ad 3. bij kanteling van het proefdier om een longitudinale as bleek de horizontale nystagmus geleidelijk in de verticale nystagmus over te gaan.

Deze laatste bepalingen geven eigenlijk de mooiste demonstratie van „het slaan van de nystagmus in het draaiingsvlak”. Bij Ad 1. en Ad 2. werd regelmatig een omslag gevonden, hetzij met gemengde vormen hetzij via reflexschakelingen. Dat ook hier echter de nystagmus steeds de neiging vertoont in het draaiingsvlak te slaan, is zeker aannemelijk.

Wij kunnen dus voorlopig concluderen dat het richtingsmechanisme van de nystagmus bij honden overeenkomt met dat bij mensen, en het onderzoek van MEES TEN OEVER op deze wijze bevestigd achten.

b. Resultaten van het onderzoek bij konijnen.

Voor de konijnen werd van dezelfde proefopstelling gebruik gemaakt. Konijnen laten zich gemakkelijker opspannen dan honden, mede dank zij de Czermak-se kopklem, welke voor het konijn ontworpen is en de kop uitmuntend fixeert. Mede in verband met later te verrichten proefnemingen werd bij ieder konijn eerst nagegaan of de verschillende labyrinthaire reflexen normaal waren op te wekken. (Voor de beschrijving hiervan zie Hoofdstuk III).

Ook bij de konijnen werd voor het aflezen van de nystagmus van een ooglidhouder en eivliesje gebruik gemaakt. Het was nu niet mogelijk de beide zijdelings geplaatste ogen gelijktijdig gade te slaan, zodat in een aantal bepalingen volstaan werd met de verrichtingen van één oog te noteren; in andere werden de excursies van beide ogen gevolgd, hetzij door twee personen gelijktijdig, hetzij door middel van dubbele bepalingen.

De kopklem werd zo gesteld dat de mondspleet 40° tot 45° onder het horizontale vlak uitwijst, wat met de natuurlijke houding van het proefdier overeenkomt. Morphine werd niet gegeven. De gang van onderzoek

was verder overeenkomstig met dat bij de honden. In de samenvattende tabellen: III, IV, V en VI, van het onderzoek bij zes konijnen, is slechts de nystagmusrichting verwerkt, en zijn de gegevens betreffende de intensiteit van de nystagmus weggelaten. De tabellen moeten zo gelezen worden dat de waarnemer het rechter oog van rechts beziet, zoals in het bij getekende konijnenfiguurtje is aangegeven.

Om het geheel overzichtelijker te maken zijn ook de verrichtingen van het linker oog zo getekend als de onderzoeker deze — door de konijnenkop heen — van rechts zou zien.

Dus: R. oog van rechts gezien.

L. oog van *rechts* gezien.

De richting van de nystagmus is aangegeven t.o.v. het draaiingsvlak (n.l. de horizontale rand van het frame van de draaitafel).

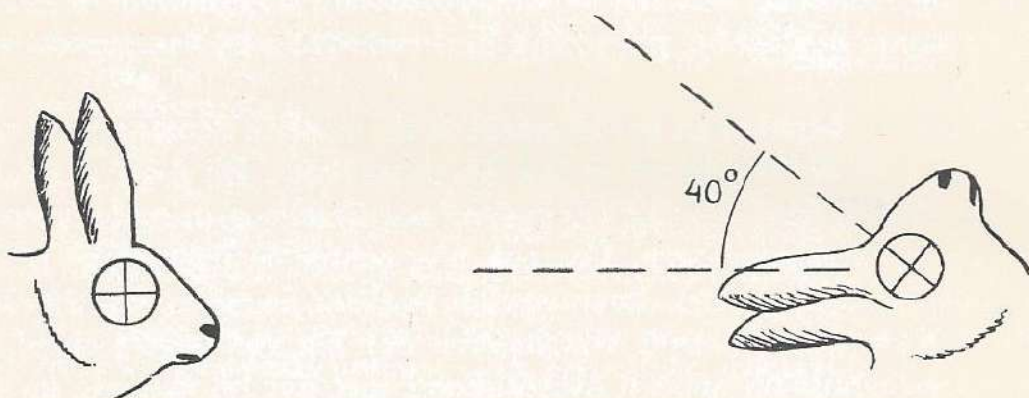


Fig. 1. *Compensatoire raddraaiing van het oog*

A. Proefdier in de normale stand.

B. Proefdier 90° achterover gewenteld. Het oog is in deze positie ongeveer 40° naar voren gedraaid.

Wanneer wij nu deze tabellen nagaan, dan blijken de afwijkingen van de nystagmusrichting t.o.v. het draaiingsvlak in het algemeen talrijker te zijn dan bij de honden. Zo ziet men in *tabel III*, bij kanteling van 0° tot 90° achterover, herhaaldelijk kleine richtingsafwijkingen.

Het valt echter moeilijk enige regelmaat hierin te ontdekken, of een bepaalde invloed van de compensatoire raddraaiing van de ogen. Deze is b.v. in stand 90° maximaal in nasale richting en bedraagt dan 30° tot 40°, zoals hiernaast schematisch is aangegeven (Fig. 1).

In deze stand, waarin het oog dus sterk gedraaid is t.o.v. stand 0°, blijkt nochtans de nystagmus bij proefdier I, II, IV en VI in het draaiingsvlak te liggen, bij III en V hiervan slechts in geringe mate af te wijken (een aantal rotatoire nystagmusslagen aan het einde van een horizontale serie bij konijn VI buiten beschouwing gelaten). De neiging van het oog om zich in het draaiingsvlak te blijven bewegen is dus zeker aanwezig, ondanks de sterk veranderde oogstand.

Ook in de tussenliggende standen blijkt er niets van een constante afwijking in de een of andere richting tengevolge van de compensatoire raddraaiing. Integendeel, zijn afwijkingen „met de klok mee” ↻ en „tegen de klok in” ↺, in ongeveer gelijk aantal op tabel V a te vinden. Wel blijkt dat indien er een afwijking is, de richting hiervan voor beide ogen steeds dezelfde is (↻ en ↻) of (↺ en ↺). Wij zouden daarom de afwijkingen op tabel III als toevallig willen zien, omdat zij slechts klein zijn en geen bepaalde regelmaat te ontdekken geven. Het streven van de nystagmus om zich in het draaiingsvlak te blijven bewegen, blijkt tussen de afwijkingen door voortdurend.

Tabel IV, kanteling van 90° tot 180° achterover, laat een soortgelijk beeld zien. Ook hier herhaaldelijk kleine richtingsuitslagen onder of boven het horizontale vlak. Het facultatieve karakter blijkt b.v. ook uit het feit dat de afwijking van richting kan wisselen in één serie bij één konijn (stand 150° No. VI, en stand 165° No. III l.draaien).

Men kan zich echter bij het overzien van de tabel niet aan de indruk onttrekken, dat het aantal onnauwkeurigheden toeneemt naarmate stand 180° genaderd wordt.

Evenals in tabel III werd enige malen een paradox nystagmus gezien (aangegeven met een uitroepteken).

Tabel V, 180° tot 270° achterover, geeft een geheel ander beeld. De afwijkingen van het horizontale vlak zijn niet alleen talrijker, maar ook veel groter. Dit wordt vooral duidelijk nadat stand 195° gepasseerd is. Bij 210° , 225° en 240° wijkt de nystagmus bij alle konijnen op belangrijke wijze, tot 90° toe, van het draaiingsvlak af.

Bij 270° worden de afwijkingen geringer, en *tabel VI* laat zien dat de nystagmus zich behoudens een kleine afwijking weer aan het draaiingsvlak houdt tot het proefdier in zijn oorspronkelijke stand $360^\circ = 0^\circ$ is teruggekeerd.

In de cirkel die het proefdier dan beschreven heeft, kan men zeggen dat de nystagmus zich aan het draaiingsvlak houdt, zij het met een aantal kleine afwijkingen, in de quadranten:

$0^\circ - 90^\circ$

$90^\circ - 180^\circ$

$270^\circ - 360^\circ$.

Voor het quadrant $180^\circ - 270^\circ$ is dit zeker niet het geval, speciaal over het traject 195° t/m 255° .

Wat kan de oorzaak zijn dat de nystagmus in dit quadrant zo sterk van het draaiingsvlak afwijkt?

Wij kunnen ons hierover verschillende voorstellingen maken. Zo kan men zich afvragen of de otolithfunctie hiermee wat heeft uit te staan, b.v.

hoe de stand van de ogen tengevolge van de compensatoire oogreacties is.

Voor deze compensatoire oogstanden beschikken wij over de bepalingen van VAN DER HOEVE en DE KLEIJN. De in figuur 2 afgebeelde curve geeft

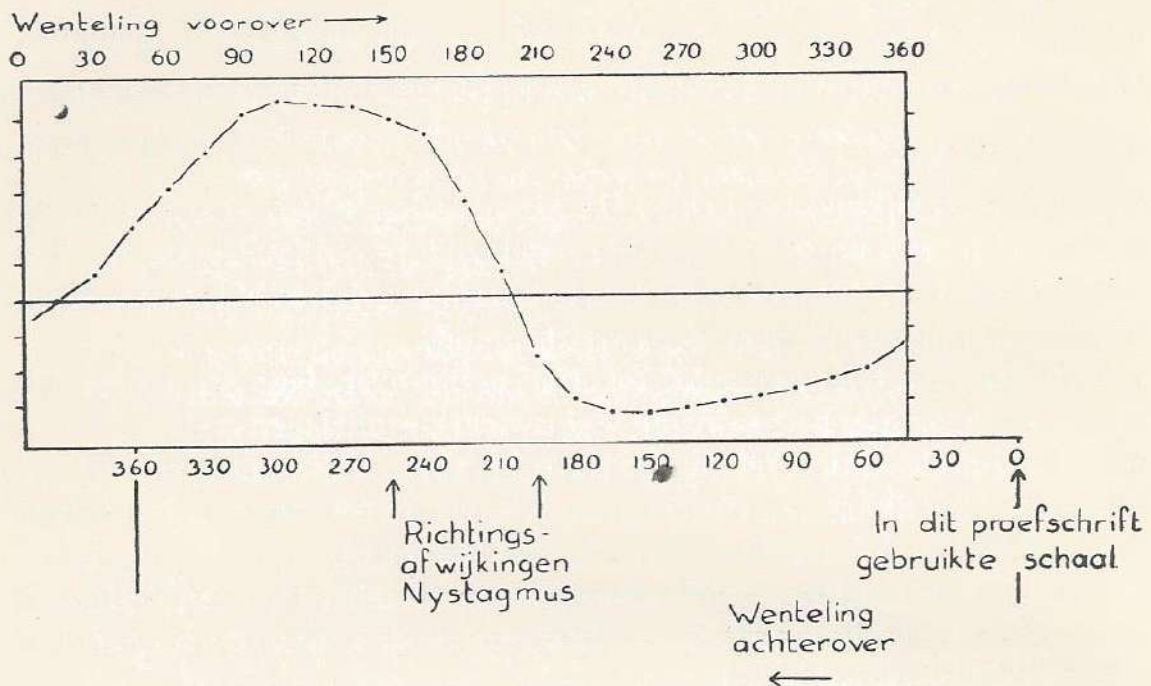


Fig. 2. *Compensatoire raddraaiing van de ogen naar VAN DER HOEVE en DE KLEIJN*

Bovenaan is de door deze onderzoekers gebruikte schaal, onderaan de in dit proefschrift gebruikte schaal aangegeven.

volgens deze onderzoekers de compensatoire raddraaiing aan bij wenteling om een bitemporale as, (gemiddelde van zes konijnen).

Bij wenteling naar voren draait het oog langzaam met de bovenpool naar caudaal, tot bij 90° de raddraaiing maximaal is en ongeveer 50° bedraagt. Bij verder doorwentelen volgt er, zoals de curve laat zien, bij 165° een snelle omslag, waarin het oog van maximaal caudaal tot bijna maximaal nasaal gedraaid wordt. Voorbij 270° keert het oog daarna weer langzaam tot de uitgangspositie terug bij 360° = 0°.

Met deze curve zijn mijn eigen waarnemingen niet direct te vergelijken omdat VAN DER HOEVE en DE KLEIJN bij hun metingen voorover wentelden en ik dit toevalligerwijze achterover deed. Bovendien verschilden de uitgangsstand, daar door VAN DER HOEVE en DE KLEIJN hierbij de mondspleet in het horizontale vlak gebracht werd en door ons zoals vermeld 40° tot 45° eronder. Onder de curve van VAN DER HOEVE en DE KLEIJN zijn de getallen omgerekend op onze schaal aangegeven.

Vergelijken we de waarnemingen over de richting van de nystagmus met deze curve dan ziet met dat het traject van de richtingsafwijkingen van de nystagmus en het traject van de snelle omslag tussen de beide

uiterste oogstanden praktisch samenvallen. De foutengrens van beide waarnemingen in aanmerking genomen mag men ze zeker identiek stellen.

Wij hebben dit nog gecontroleerd door bij een aantal konijnen de compensatoire raddraaiing na te meten met een gradenboog, die voor het kruis op de cornea gehouden wordt. Het bleek toen dat bij de door ons gebruikte opstelling inderdaad de omslag begint bij ongeveer 200° achterover en bij 260° achterover geëindigd is.

Hierbij viel ook nog wat anders op. Wanneer men een konijn vanuit de normale stand zeer langzaam achterover kantelt is aan het kruis op de cornea ook zonder gradenboog de compensatoire raddraaiing waar te nemen. Deze draagt een sterk regelmatig en vast karakter. Draait men het konijn weer wat terug dan reageert ook onmiddellijk het oog hierop met in tegengestelde richting te roteren. Draait men weer door dan volgt ook het oog deze beweging prompt. Wanneer de 180° gepasseerd zijn verandert dit echter. Herhaaldelijk ontstaat er dan een verticale spontane nystagmus. Verder draagt de compensatoire raddraaiing voorbij 180° een minder gedoseerd karakter. Een lichte terugdraaiing geeft geen prompte reactie, een weer iets verder doordraaien evenmin. Dan volgt bij ongeveer 200° vrij plotseling de omslag. Wanneer men nu weer iets terugdraait heeft geen directe terugslag plaats; men moet om dit te bereiken opnieuw de 180° naderen. Kortom, de fijne wisselwerking tussen de positie van het konijn en de positie van het oog in de kas is verdwenen. Bij ongeveer 260° herstelt zich het evenredige karakter van de raddraaiing en ook een eventuele positie-nystagmus verdwijnt.

Men kan uit deze waarnemingen in ieder geval afleiden dat de richtingsafwijkingen van de nystagmus blijkbaar samenhangen met de otolithenfunctie, die in het besproken traject juist een overgangspunt schijnt te hebben.

Wij willen in dit verband nog wijzen op een ander onderzoek uit de literatuur, n.l. de blinde vlek der otolithen van QUIX. EYSVOGEL en QUIX verrichtten bij proefpersonen op de standstoel een onderzoek naar de orientatie in de ruimte in verschillende posities. Het bleek dat er een vrij nauwkeurige orientatie tenopzichte van de verticale bestaat tussen kanteling 120° achterover en kanteling 135° voorover. In de tussengliggende sector wordt het schatten van de juiste positie moeilijker. Tussen 135° achterover en 195° achterover treedt een volledige desorientatie in de ruimte op. QUIX spreekt dan van de „blinde vlek der otolithen”, daar de otolithen geen druk meer op de maculae uitoefenen. Verandering van stand zal hier dan geen verandering van signaal meer geven.

Wanneer wij het traject van de nystagmus-onregelmatigheden met deze blinde vlek vergelijken, dan blijkt de stand van de labyrinthen in de ruimte niet identiek te zijn, maar ongeveer 90° te verschillen. Wel is

de positie van het *lichaam* in de ruimte in beide gevallen hetzelfde. Verdere bespiegelingen hierover brengen ons echter op speculatief terrein. Men kan slechts zeggen dat beide onderzoeken op een desintegratie van de otolithen wijzen.

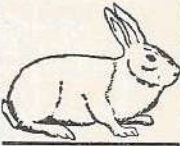
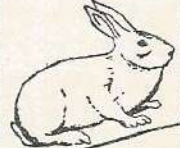
De rol die de otolithen spelen bij de bepaling van de nystagmusrichting komt in het vijfde hoofdstuk nogmaals ter sprake.

De nystagmus werd verder nog onderzocht bij kanteling van de uitgangsstand tot 90° zijligging, en in posities tussen 90° achterover en 90° zijligging. Ook hier bleek de neiging van de nystagmus zich in het draaiingsvlak te bewegen, zij het niet zo nauwkeurig als bij honden.

TABEL III

Kanteling van 0° tot 90° achterover.

Overgang horizontale in verticale nystagmus.

Konijn I		II		III		IV		V		VI	
	rechter oog	rechter oog	linker oog	rechter oog	linker oog	rechter oog	linker oog	rechter oog	linker oog	linker oog	
0°	R →	→	↔ !	→	←	→	←	→	←	←	
	L ←	←	→	←	→	←	→	←	→	→	
15°	R →					→	←	→	←	↘	
	L ←					↙	↗		→		
30°	R →	→	←	→	←	↗	↖	→		↘	
	L ←	↙	↗	↖	→	←	→		↗	↗	
45°	R →	→	←	→	↖	↗	↖	→	←	↘	
	L ↖	↖	↗ !	←	→	↖	→		→	↗	
60°	R ↘	→	→ !	→	←	→	←	↘	↖	↘	
	L ↖	←	→	←	→	←	→		↘	↗	
75°	R →							↘	↖	↘ !	
	L ←			←	→	↖	→		↘	↗	
90°	R →	→	←	↘	↖	→	←	↘	↖	←	
	L ←	←	→	↖	↘	←	→	↖	↘	↘ !	

De nystagmusrichting is aangegeven t.o.v. het horizontale draaiingsvlak.

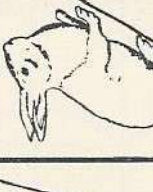
R = draaien in wijzerrichting

L = draaien in tegenwijzerrichting.

TABEL IV

Kanteling van 90° tot 180° achterover.

Overgang verticale in horizontale nystagmus.

Konijn		I		II		III		IV		VI		
		rechter oog	linker oog	rechter oog	linker oog	rechter oog	linker oog	rechter oog	linker oog	rechter oog	linker oog	
90°	R	→	←	→	←				←			
	L	←	→	←	→				↗			
105°	R							→	←			
	L							←	→			
120°	R	→	↖	→	←	→	←	↗	↖		←	
	L	←	→	←	→	←	→	←	→		→	
135°	R	↗	↖	→	←	→	←	↗	↖		↖	
	L	←	↗	←	→	←	↗	←	→		↗	
150°	R	↖	!	↖	↖	→	←	↗	↖		↖	
	L	←	↗	←	↖	←	!	←	↗		↗	
165°	R					↖	↖	→	↖			
	L					←	↖	←				
180°	R	→	←	→	↖	→	←	→			←	
	L		→	←	↖	←	→	←			↖	

De nystagmusrichting is aangegeven t.o.v. het horizontale draaiingsvlak.

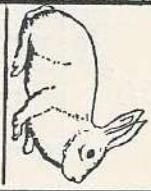
R = draaien in wijzerrichting

L = draaien in tegenwijzerrichting.

TABEL V

Kanteling van 180° tot 270° achterover.

Overgang horizontale in verticale nystagmus.

Konijn		II		III		V		VI		
		rechter oog	linker oog	rechter oog	linker oog	rechter oog	linker oog	rechter oog	linker oog	
180°	R	↘			↙		g.r.		←	
	L	←			↘		↘		→	
195°	R	↘			←		←		←	
	L	←			↘		→		↗	
210°	R	↘↘			↙↙		↻		↙	
	L	↙			↗		↗		↗	
225°	R	g.r.			↙		↙		↘↘	
	L	↗			↗		↗		→	
240°	R	g.r.			↙		↙↘		↙↘	
	L	↙↘			↘↗		↗		↗	
255°	R				↘↗		↙		←	
	L	←			↗↘		→↗		→	
270°	R	↘			↙		↙		←	
	L	←			↘		→		→	

De nystagmusrichting is aangegeven t.o.v. het horizontale draaiingsvlak.

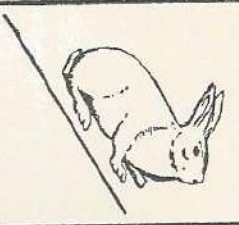
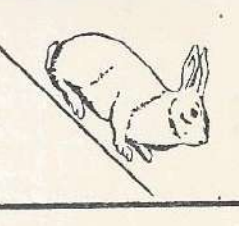
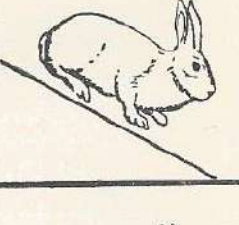
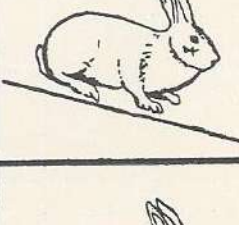
R = draaien in wijzerrichting

L = draaien in tegenwijzerrichting.

TABEL VI

Kanteling van 270° tot 360° achterover.

Overgang verticale in horizontale nystagmus.

Konijn II		III		V		VI			
	rechter oog	linker oog	rechter oog	linker oog	rechter oog	linker oog	rechter oog	linker oog	
285° R L									
300° R L				←		←		←	
	←			↗		→		→	
315° R L	↘			↙				←	
	←			→		→		→	
330° R L	→			←		←			
	←			→		→			
345° R L				←					
				→					
360° R L	→			←		←		←	
	←			→		→		→	

De nystagmusrichting is aangegeven t.o.v. het horizontale draaiingsvlak.

R = draaien in wijzerrichting

L = draaien in tegenwijzerrichting.

HOOFDSTUK III

GEISOLEERDE UITSCHAKELING VAN BOOGGANGEN BIJ KONIJNEN

Het in het voorafgaande hoofdstuk beschreven gedeelte van ons onderzoek heeft het bij de mens vastgestelde verband tussen nystagmusrichting en draaiingsvlak ook bij proefdieren grotendeels kunnen bevestigen. Honden, met de ogen als bij de mens frontaal in de kop geplaatst, demonstreerden dit verband in het algemeen vrij goed. Konijnen, met de ogen zijdelings geplaatst, vertoonden afwijkingen indien zij 180° — 270° achterover waren gekanteld. Indien we dan met deze experimentele uitbreiding van het onderzoek van MEES TEN OEVER als juist aannemen, dat de nystagmus zich normaliter in het draaiingsvlak beweegt, althans dit met een aantal geringe afwijkingen steeds poogt te doen, ligt de volgende vraag voor de hand:

Hoe wordt dit mogelijk gemaakt? Zijn de zes booggangen op zichzelf in staat door een verfijnde differentiatie dit zeer complexe mechanisme te verzorgen, of komen hier nog andere oorzakelijke factoren bij te pas? We denken dan in de eerste plaats aan de invloed van het statische vestibulaire apparaat: de otolithen; verder aan andere invloeden dan van het periphere labyrinth, namelijk de proprioceptieve sensibiliteit van de oogspieren of eventueel de optische controle en de diepte-sensibiliteit van andere delen van het lichaam. Tenslotte valt het nog uit te maken welke delen van het centrale zenuwstelsel speciaal bij het richtingsmechanisme van de vestibulaire nystagmus betrokken zijn.

Om nu bij het periphere labyrinth te beginnen, hoe werken de booggangen tezamen bij de bepaling van de nystagmusrichting, of met andere woorden: wat zijn de prestaties van de afzonderlijke booggangen hierbij?

Men kan, om zich een oordeel te vormen over de functie van een orgaan, of een gedeelte van een orgaan (in dit geval een booggang) in de experimentele physiologie twee wegen bewandelen. Men kan het orgaan geïsoleerd op de een of andere wijze prikkelen en zien wat er dan gebeurt. Men kan ook trachten het orgaan geïsoleerd uit te schakelen en nagaan welke wijzigingen dit brengt in het geheel van de te onderzoeken functie.

Beide methoden hebben hun bezwaren, zeker voor een zo klein en ingewikkeld gebouwd apparaat als het labyrinth.

Indien men de eerste methode kiest, nl. die van geïsoleerde prikkeling van een booggang, zoals door LORENTE DE NÓ is gedaan, bestaat het bezwaar, dat men niet nauwkeurig weet wat men doet. DE NÓ bracht na blootleggen van het labyrinth een verwarmd of afgekoeld staafje tegen de afzonderlijke booggangen en registreerde de reactie van de oogspieren kymografisch. Een bezwaar is nu, dat het, de kleine afmetingen van het labyrinth in aanmerking genomen, niet uitgemaakt is of bij deze methode alléén de te onderzoeken booggang geprikkeld wordt, of dat de zich voortplantende thermische verandering ook in de andere booggangen endolymphestromingen teweegbrengt.

Bij geïsoleerde uitschakeling van delen van het labyrinth kan men door microscopische controle nagaan wat men in ieder geval vernietigd heeft en wat intact is gebleven. Niet te controleren is, of aan andere delen van het labyrinth mogelijk functioneel schade is toegebracht, zonder dat dit in de microscopische beelden tot uitdrukking komt. Wij meenden in deze laatste methode toch nog de beste kansen te zien en hebben het genoemde bezwaar trachten te ondervangen door de proefdieren eerst enige dagen na de ingreep te onderzoeken, wanneer zij zich van het onmiddellijke operatietrauma hersteld hadden.

BESCHRIJVING VAN DE OPERATIETECHNIEK

Er bestaan twee toegangswegen tot het konijnenlabyrinth:

1. Door DE KLEIJN werd een methode uitgewerkt voor het verrichten van labyrinthexstirpatie, waarbij van de hals uit de bulla ossea opgezocht wordt en via het middenoor het labyrinth wordt geopend. Men bereikt op deze wijze de pars inferior van het labyrinth. De methode leent zich niet voor fijnere ingrepen aan de kanalen.

2. Een andere methode, waarmee men de kanalen wel kan bereiken, is die waarbij men het labyrinth van de achterzijde benadert. Deze weg werd door LORENTE DE NÓ gevolgd, echter niet uitvoerig door hem beschreven.

Wij zijn bij onze experimenten als volgt te werk gegaan:

Onder aethernarcose wordt een retroauriculaire incisie vlak achter de kraakbenige oorschelp gemaakt. Van de laterale zijde af worden de nekspieren losgemaakt, naar mediaal geschoven en met een wondhaak weggehouden. Met een beenkrabber wordt het planum mastoideum ontbloot. Konijnen bezitten geen processus mastoideus. Wel hebben zij achter de uitwendige gehoorgang als homologon een gedeelte waar het bot wat poreus is en een geringe pneumatisatie vertoont. Men slaat nu met

een ronde beitel van boven naar beneden tangentieel van dit planum mastoideum kleine schilfers af totdat de er achter gelegen ruimte, de fossa mastoidea, geopend is. Deze fossa mastoidea is een uitstulping van de schedelholte, waarin zich de pars floccularis van het cerebellum bevindt. Schedelholte en fossa mastoidea staan met elkaar in verbinding door middel van een tunneltje onder het voorste verticale kanaal door. (Deze hiatus subarcuatus is ook bij de mens nog terug te vinden en kan in de pathologie een rol spelen, als infectieweg van het slaapbeen naar de schedelholte (GERLINGS).

Het is duidelijk, dat het openen van de fossa mastoidea voorzichtig dient te geschieden om beschadiging van de inhoud te voorkomen. De flocculus cerebelli wordt met een wattepropje voorzichtig teruggeschoven in de schedelholte. Na afknabbelen van de botranden naar boven en beneden ligt de pars superior van het benige labyrinth bloot.

Van het achterste verticale kanaal is de boven-achterkant zichtbaar; in de diepte kijkt men van opzij tegen het voorste verticale kanaal aan. Het horizontale kanaal bevindt zich lateraal tegen de zijwand. Hiervan is geen duidelijke contour zichtbaar. De doorsnede van het lumen van een benig kanaal bedraagt 0,25 mm. Met een boor kan nu het gewenste kanaal of de gewenste combinatie van kanalen aangeboord worden. Om een kanaal buiten werking te stellen gingen we daarna als volgt te werk: met een voor dit doel zeer fijn getrokken draadje van belien-zilver werd het benige kanaal via de gemaakte opening over een afstand van enige millimeters gesondeerd in de richting van de ampulla, om de inhoud over die afstand te vernietigen. Daarna werd het kanaal met beenwas geplombeerd.

Met het achterste verticale kanaal gelukt deze bewerking het gemakkelijkst. De canalis horizontalis is moeilijker te vinden, omdat hiervan geen contour zichtbaar is. Bij te ver lateraal aanhouden schiet de boor in de koepelholte van het middenoor; indien teveel mediaal begonnen wordt ontmoet deze slechts de harde labyrinthkapsel. Het voorste verticale kanaal is door zijn ligging in de diepte niet te sonderen, zodat men tijdens de operatie een belangrijke controle op het welslagen ervan mist. Wij moesten volstaan met te trachten het aan te boren en te plomberen.

Na het wegnemen van de mediale wondhaak vallen de nekspieren weer over het defect heen. De wond kan met twee of drie hechtingen gesloten worden. De gehele operatie is slechts mogelijk met gebruik van goede verlichting en vergroting.

Aanvankelijk hebben we gezocht naar een methode om behalve het kanaal zelf ook de bijbehorende ampulla met crista uit te schakelen. Daartoe werd, nadat het kanaal was aangeboord en de sonde ampullairwaarts ingeschoven, op de soude een kortdurende zwakke diathermiestroom ge-

geven. Het bleek ons echter niet mogelijk op deze wijze de ampulla te vernietigen zonder de vlak daarnaast gelegen utriculus te beschadigen, en de verschijnselen van een totale labyrinthuitval te doen ontstaan.

Ook zagen wij wel, nadat de operatie aanvankelijk alle schijn had geslaagd te zijn, de volgende dag tengevolge van een voortschrijdende labyrinthitis toch nog een totale labyrinthuitval ontstaan.

Wij moesten ons dus bij de experimenten tevreden stellen met een uitschakeling van de kanalen als zodanig, terwijl de afzonderlijke cristae intact bleven.

Zoals uit de experimenten bleek, heeft uitschakeling van de kanalen, ook al blijven de cristae anatomisch intact, een opheffing van het nystagmusmechanisme van het betrokken kanaal tengevolge.

Volledigheidshalve vermelden we nog, dat een theoretische mogelijkheid om kanaal en crista tezamen buiten werking te stellen bestaat, door de betrokken nervus ampullaris te onderbreken. Slechts de nervus ampullaris posterior loopt over enige afstand gescheiden van de andere zenuwbundels. Wij hebben in deze richting geen pogingen gedaan.

METHODE VAN ONDERZOEK

Bij de aanvang van het onderzoek werden bij ieder proefdier een aantal labyrinthaire reflexen nagegaan, welke indertijd in de school van MAGNUS zijn bestudeerd en uitgewerkt.

Achtereenvolgens werden onderzocht:

1. De *per- en postrotatoire nystagmus* in horizontale, verticale en rotoire richting. De proefopstelling is beschreven in hoofdstuk II (pag. 12).

2. De *labyrinthaire oprichtreflexen op de kop* („Stellreflexe”). Zij maken dat het proefdier, vrij in de ruimte vastgehouden, steeds tracht de kop weer in de normale stand te brengen.

3. De *compensatoire oogreacties* die in hoofdstuk II uitvoerig besproken zijn (pag. 20). Zij bewerken, dat de ogen bij verandering van positie het blikveld blijven vasthouden, waarbij zij tezamen werken met de halsreflexen op de ogen.

4. De *liftreactie en de sprongreactie*, door MAGNUS en DE KLEIJN tezamen „Progressivreaktionen” genoemd. Dit zijn reflexbewegingen van de extremiteiten op „versnelde bewegingen” in op en neergaande richting. De normale liftreactie wordt door een konijn vertoond wanneer het op een horizontaal blad gezeten is, en dan deze ondergrond plotseling in verticale richting omhoog of omlaag bewogen wordt. Beweegt men het blad omhoog, dan worden de extremiteiten eerst gebogen, daarna volgt een krachtige strekking, vooral van de voorpoten. Bij plotseling omlaag

bewegen van de ondergrond speelt deze reactie zich in omgekeerde volgorde af: eerst strekken, dan buigen.

De sprongreactie vertoont een normaal konijn, wanneer het, bij het bekken vastgehouden, met de kop naar beneden hangend, in verticale richting naar beneden bewogen wordt. Het strekt hierbij de voorpoten en spreidt de tenen, om een eventuele val op te vangen. Daarbij maken de achterpoten een uitslaande beweging.

De „Progressivreaktionen” zijn volgens MAGNUS en DE KLEIJN booggangsreacties, omdat zij bij *caviae* nog op te wekken zijn na afslingeren van de otolithmembranen volgens de centrifugeermethode van WITTMACK. Indien men aanneemt dat dan de otolithen buiten werking gesteld zijn, moeten de reacties dus verzorgd worden door het overblijvende gedeelte van het labyrinth: de booggangen.

Intussen zijn er bezwaren tegen de opvatting, dat de cristae van de booggangen in staat zouden zijn ook rechtlijnige versnellingen te percipiëren. Er blijkt o.a. een belangrijk verschil in aanwijstijd te bestaan tussen het perceptieorgaan voor hoekversnellingen en dat voor lineaire versnellingen (GROEN en JONGKEES). Een combinatie van deze functies in één eindorgaan zou op grond hiervan niet waarschijnlijk zijn. Het is verder de vraag of de otolithen na afslingeren van de otolith-membranen geen signaal meer geven, aangezien boven de maculae dan nog altijd een kolom vloeistof staat (endolympe), die druk uitoefent. Ook andere overwegingen en proefnemingen (b.v. van NELISSEN) doen de otolithen meer zien als het orgaan om rechtlijnige versnellingen en dus ook de versnelling van de zwaartekracht te percipiëren, dan de cristae. Tenslotte zijn er door McNALLY en TAIT op dit gebied onderzoeken gedaan, die uitwezen dat, althans bij de kikyors, de booggangen geen organen zijn voor de waarneming van rechtlijnige versnellingen, maar uitsluitend voor hoekversnellingen.

5. De *kipreacties*. Met behulp van de kipreacties weet het dier zijn evenwicht te bewaren, wanneer men het op een horizontaal vlak geplaatst, snel om een longitudinale as kiept. Het slaat hierbij de poten uit, en wel voornamelijk de voorpoten, om zich staande te houden.

Na labyrinthexstirpatie aan beide zijden zijn deze reacties verdwenen. Na afslingeren van de otolithmembranen zijn ze bij *caviae* nog op te wekken, en eveneens na vernietiging van de nervus utricularis en de sacculus bij konijnen. DE KLEIJN en VERSTEEGH concludeerden hieruit, dat de kipreacties booggangsreacties zijn. Bij een *cavia*, waarbij aan de ene zijde labyrinthexstirpatie was verricht en aan de andere zijde het achterste verticale kanaal beschadigd was, constateerden zij stoornis van de kipreacties. Het mechanisch gebeuren is hier een zuiver rotatoire versnelling om een horizontale as.

Naast deze z.g. snelle kipreacties kan men ook nog onderzoeken de reacties die optreden bij *langzaam* kiepen om een longitudinale of dwarse as. Ook dan zet een normaal konijn zich schrap. Waarschijnlijk treden de booggangen hierbij niet in actie, maar werken de otolithen tezamen met de diepe sensibiliteit. Mechanisch gesproken is de rotatoire versnelling te gering om effect te sorteren en wordt het effect bereikt door een verandering van de richting van de inwerkende lineaire versnelling (g) ten opzichte van de kop.

Behalve de genoemde labyrinthaire reacties werden ook de *lichaams-oprichtreflexen* nagegaan. Deze zijn niet van labyrinthaire aard, maar worden opgewekt door druk op de romphuid; zij staan echter in nauwe samenhang met de besproken reacties.

De gang van zaken bij het onderzoek was nu aldus: nadat de verschillende reflexen normaal waren bevonden, werden het rechter en linker labyrint op de boven beschreven wijze in twee zittingen geopereerd en een combinatie van kanalen buiten werking gesteld. Daarna volgde een observatieperiode variërende van twee weken tot twee maanden, gedurende welke de spontane verrichtingen werden gadeslagen, het proefdier enige malen volgens het schema werd onderzocht, en de veranderingen in het nystagmusmechanisme werden nagegaan. Daarna volgde sectie en microscopische controle van de labyrinten.

DE RESULTATEN

Bij vier konijnen konden de experimenten als geheel of gedeeltelijk geslaagd beschouwd worden, zodat wij daarvan het resultaat kunnen mededelen.

Konijn No. X

Alle reflexen normaal. Draainanystagmus horizontaal, verticaal en rotatoir normale waarden met geringe spreiding.

19-5-'49 *Operatie canalis horizontalis linker labyrint* (C.H.) (gesondeerd + diathermie).

20-5-'49 Totale labyrintuitval links; „Grunddrehung” en rollen naar links, typische oogdeviatie, uitvalsnystagmus naar rechts.

9-6-'49 Gedeeltelijke compensatie. Het proefdier kan normaal lopen en zitten en zich voeden, geen spontane nystagmus, geen rolbewegingen meer. De blijvende verschijnselen van de eenzijdige labyrintuitval zijn aanwezig: sterke „Grunddrehung” met draaiing van kop en hals naar de linker zijde, sterke oogdeviatie, L.oog naar beneden, R. oog naar voor-boven.

Per-rotatoire nystagmus naar rechts en links niet op te wekken.

7-7-'49 Spontane houding en oogdeviatie als 9-6

Het proefdier heeft zich nog meer aangepast aan het eenzijdig labyrinthverlies.

Lab. oprichtreflexen: aanwezig.

Comp. oogreacties: verticaal: R. oog en L. oog aanwezig; rotatoir: R. en L. aanwezig, maar verzwakt.

Liftreactie en sprongreactie: aanwezig.

Kipreacties: aanwezig, naar links zwakker dan naar rechts.

Lichaamsoprichtreflexen: aanwezig.

Per-rotatoire nystagmus: *niet* op te wekken.

Post-rotatoire nystagmus:

Horizontaal 10 n.L. 18 slagen in 15 sec., nyst. n. rechts.

10 n.L. 16 slagen in 13 sec., nyst. n. rechts.

10 n.R. *geen reactie*

10 n.R. *geen reactie*

Verticaal 10 n.R. 2 slagen

10 n.R. 1 slag

10 n.L. 1 slag

10 n.L. deviatie

Rotatoir 10 n.R. deviatie

10 n.R. idem

10 n.L. 2 slagen

10 n.L. 1 slag

7-7-'49 *Operatie canalis horizontalis, rechter labyrinth (C.H.)* (kanaal gesondeerd).

9-7-'49 Spontane houding en reflexen als tevoren, geen tekenen van rechtszijdige labyrinthuitval.

Postrotatoire nystagmus (zie tabel VII pag. 34).

Dit rotatie onderzoek verschaft ons enige belangwekkende gegevens. Het proefdier, waarvan achtereenvolgens het gehele linker labyrinth en de canalis horizontalis rechts uitgeschakeld is, beschikt dus nog slechts over twee functionerende kanalen, namelijk de canalis verticalis anterior (C.V.A.) en de canalis verticalis posterior (C.V.P.) van de rechterzijde. Het proefdier is blijkbaar in staat hiermee een normale verticale en rotatoire nystagmus in beide richtingen te produceren.

In de normale stand echter, wanneer er geen vloeistofbeweging in de verticale kanalen is, blijkt het niet mogelijk een horizontale nystagmus, noch een geringe deviatie in deze richting op te wekken. Reeds bij een kanteling van 15° achterover valt er iets waar te nemen, namelijk bij draaien naar rechts twee kleine slagen nystagmus naar beneden en bij draaien naar links één deviatie naar beneden.

TABEL VII. Post-rotatoire nystagmus

Draai- rich- ting	Tafelhelling front. sag.		Omw. no.	Nyst. tijd sec.	Nyst. aant. sl.	Nyst. richting R. oog t.o.v. de oogspleet
R.	—	—	10	geen reactie		
R.	—	—	10	geen reactie		
L.	—	—	10	geen reactie		
L.	—	—	10	geen reactie		
R.	15° achterover		10		2 zeer kl. sl.	↓
R.	30°	„	10	3	3	↓
R.	45°	„	10	5	3	↓
R.	60°	„	10	4,5	3	↓
R.	90°	„	10	6	4	↓
R.	90°	„	10	6	5	↓
L.	15°	„	10		dev.n. beneden	↓
L.	30°	„	10		2	↑
L.	45°	„	10	2,5	2	↑
L.	60°	„	10	2	2	↑
L.	90°	„	10	4	3	↑
L.	90°	„	10	3,5	3	↑
R.	—	90° l.z.l.	10	6	5	↺
R.	—	idem	10		2	↺
R.	—	idem	10	4	3	↺
L.	—	idem			2	↺

Vanaf 30° tot 90° achterover is er een duidelijk nystagmus, echter, deze is, zoals in de tabel is aangegeven, voortdurend *verticaal* gericht ten opzichte van de oogspleet. Deze verticale nystagmus beweegt zich dus pas in het draaiingsvlak, wanneer het dier uiteindelijk 90° achterover is gekanteld, terwijl van 15° tot 90° van een samenvallen van nystagmusrichting en draaiingsvlak geen sprake is.

Draaionderzoek tussen 0° en 90° voorover¹⁾ gaf een soort gelijk resultaat. Van 30° af bleek hier de endolymphestroming intensief genoeg om een nystagmus op te wekken, eveneens volkomen afwijkend van het draaiingsvlak.

Onderzoek tussen 0° en 90° linker zijligging¹⁾ liet zien, dat bij 15° nog geen reactie ontstaat. Bij achtereenvolgens 30°, 45°, 60°, 75°, 90° treedt zowel na rechts draaien als na links draaien een duidelijke rotatoire na-nystagmus op. Het onderzoek tussen 0° en 90° achterover werd met overeenkomstig resultaat nog eens herhaald op 11-7 en 26-7. Daarna overleed het proefdier tengevolge van een ingewandsstoornis.

¹⁾ Niet aangegeven in een tabel.

Microscopisch onderzoek van de labyrinthen Konijn X (Fig. 3 en 4) ¹⁾.

Rechts C.V.A. Ampulla intact, lumen normaal.

C.V.P. Ampulla intact, niet fraai getekend.

C.H. Ampulla wat misvormd. Lumen geoblitereerd over een vrij grote afstand.

Utriculus intact. Sacculus intact.

Links. Uitgebreide labyrinthitis, overal in het labyrinth neerslagen.

C.V.A. ampulla gelaedeerd. C.H. ampulla beschadigd, kanaal geoblitereerd. Utriculus en sacculus beschadigd.

Konijn XI.

Alle labyrinthaire reflexen normaal, draainanystagmus horizontaal, verticaal en rotatoir normale waarden.

6-7-'49 *Operatie linker labyrinth*, canalis horizontalis en canalis verticalis posterior. (C.V.P. met de boor dwars doorgezaagd, C.H. gesondeerd).

7-7-'49 Geen tekenen van totale labyrinth uitval.

9-7'49 Tonische reflexen, „Progressivreaktionen”, kipreacties, lichaamsoprichtreflexen: ongestoord.

Per-rotatoire nystagmus (horizontaal): naar rechts en links *zwak*.

TABEL VIII. Post-rotatoire nystagmus.

Draai- rich- ting	Tafelhelling	Omw. no.	Nyst. tijd sec.	Nyst. aantal slagen	Nyst. richting (R. oog t.o.v. de oogspleet)
R.	—	10		5	→
R.	—	10	7	5	→
R.	—	10	4	4	→
L.	—	10	11	16	←
L.	—	10	10	12	←
L.	—	10	11	12	←
R.	90° achterover			10 + 15	↘ 10 sl. diago- naal, daarn na nog 15 sl vert. in an- der tempo
R.	90° achterover	10			idem
R.	idem	10			idem
L.	idem	10		2	←
L.	idem	10		deviatie	→
R.	90° l.zl.	10	8	5	↪ daarna en kele sl ↪
R.	idem	10	5,5	5	na 8 sec. enkele sl.
L.	idem	10			nyst. ↪
L.	idem	10			idem

¹⁾ De labyrinthen werden op de gebruikelijke wijze gefixeerd en ontkalkt. Coupe-richting frontaal. Kleuring met haematoxiline-eosine.

De horizontale draainanystagmus is wat de richting betreft normaal op te wekken. De nystagmus is ongeveer driemaal zo intensief na links draaien (waarbij in de overgebleven canalis horizontalis dextra een ampullopetale stroom ontstaat) als na rechts draaien. Dit levert dus een bevestiging van het z.g. tweede gedeelte van de wet van EWALD, dat in de horizontale kanalen een ampullopetale stroom een sterkere reactie te voorschijn roept dan een gelijke ampullofugale stroom.

Onderzoek bij kanteling 90° achterover en 90° linker zijligging liet abnormale nystagmusvormen zien. Alleen bij R. draaien 90° achterover en L. draaien 90° linker zijligging ontstond respectievelijk een normale verticale en rotatoire nystagmus in het draaiingsvlak.

9-7-'49 *Operatie rechter labyrinth canalis horizontalis en canalis verticalis posterior* (C.H. en C.V.P., beide kanalen gesondeerd).

Na de operatie heftige nystagmus van ogen en kop naar rechts.

De stand van de kop is normaal.

10-7-'49 Normale houding, geen tekenen van totale labyrinthuitval, geen nystagmus.

12-7-'49 Compensatoire oogreacties: verticaal en rotatoir intact.

Per-rotatoire nystagmus naar rechts en links afwezig.

TABEL IX. Postrotatoire nystagmus

Draai- rich- ting	Tafelhelling	Omw. no.	Nyst. tijd sec.	Nyst. aantal	Nyst. richting R. oog t.o.v. de oogspleet
R.	—	10	geen reactie		
R.	—	10	geen reactie		
L.	—	10	geen reactie		
L.	—	10	geen reactie		
R.	90° achterover	10	8,5	6	↓
R.	idem	10	9	4	↓
L.	idem	10		5	↑
L.	idem	10	8	5	↑
R.	90° L.Z.L.	10	deviatie		↺
R.	idem	10	deviatie een kl. sl.		↺
L.	idem	10	geen duid. reactie		
L.	idem	10	geen duid. reactie		
R.	90° R.Z.L.	10		2 en 2	(L. oog) ↺ rot. daarna 2 sl. vert.
R.	idem	10	10	4 en 2	↺ rot. daarna 2 sl. vert.
L.	idem	10	15	10	↺
L.	idem	10	11	5	↺

Draai- rich- ting	Tafelhelling	Omw. no.	Nyst. tijd sec.	Nyst. aantal slagen	Nyst. richting R. oog t.o.v. de oogspleet
L.	5° achterover	10	geen reactie		
L.	10° „	10	spoortje deviatie		
L.	15° „	10		3	↑
R.	15° „	10		3	↓
R.	45° „	10	5	4	↓
R.	50° „	10	6	4	↓
R.	15° voorover	10	geen reactie		
R.	30° „	10	6	4	↑
R.	45° „	10		4	↑
R.	60° „	10	geen reactie		
L.	15° „	10	geen reactie		
L.	30° „	10	dev. n. boven		↖
L.	45° „	10		2	↓
L.	60° „	10	geen duid. reactie		
					Nyst. richting L. oog t.o.v. de oogspleet
R.	15° R.Z.L.	10	geen reactie		
R.	30° „	10	geen reactie		
R.	45° „	10		1	↻
R.	60° „	10		4	↻
L.	30° „	10	geen reactie		
L.	45° „	10	deviatie		↻
L.	60° „	10	deviatie		↻

Microscopisch onderzoek van de labyrinthen Konijn no. XI.

De coupes zijn te kort afgesneden zodat niet alle kanalen over hun gehele verloop te volgen zijn.

De microscopische beoordeling van de horizontale kanalen schiet hierdoor te kort, zodat wij wat deze betreft alleen konden steunen op het feit, dat zij tijdens de operatie duidelijk gesondeerd werden en deze handeling bij andere, wel gecontroleerde gevallen inderdaad geslaagd bleek.

Het lumen van de C.V.P. is rechts en links gedeeltelijk geoblitereerd. Utriculus en sacculus schijnen intact.

Na de tweede operatie beschikte dit konijn evenals het voorafgaande No. X. nog slechts over twee loodrecht op elkaar staande verticale booggangen, nl. de canalis verticalis anterior van het linker labyrinth en de canalis verticalis anterior van het rechter labyrinth.

De uitkomsten van het draaionderzoek zijn overeenkomstig aan die bij konijn no. X, dat de twee verticale kanalen van één zijde behouden had.

Ook hier is wel een verticale en rotatoire nystagmus produceerbaar, maar geen horizontale nystagmus.

Het vermogen overgangen te vormen en de nystagmus in het draaiingsvlak te bewegen, is verdwenen. Vanaf 15° achterover tot 90° achterover is de nystagmus verticaal, bij kanteling 45° voorover eveneens. Tussen 15° achterover en 30° voorover is er geen nystagmus. Zodra in zijligging een nystagmus optreedt, is deze rotatoir.

Onderzoek tussen normale stand en 90° linker zijligging gaf geen waarneembare reacties.

We kunnen uit de gegevens van konijn X en XI berekenen hoe groot ongeveer de hoek mag zijn tussen de verticale kanalen en het draaiingsvlak om nog een nystagmus te produceren. Tussen 15° achterover en 30° voorover bleken de labyrinthen niet prikkelbaar. De gemiddelde kanteling t.o.v. het horizontale vlak is 22,5°. Uit grafiek fig. 21 kunnen we aflezen, dat de stroomsterkte dan $\frac{1}{4}$ is van de stroomsterkte indien het kanaal in het draaiingsvlak ligt.

De hoek, die de verticale kanalen met het horizontale vlak maken, kan afgeleid worden uit:

$$\cos \alpha_1 = \frac{\sin a}{\sqrt{2}} \text{ waarin } a = 22,5$$

$$\cos \alpha_1 = 0,266 \quad \alpha_1 = \text{ongeveer } 75^\circ$$

Konijn XV.

Labyrinthaire reflexen en draainystagmus (horizontaal, verticaal, rotatoir) normaal.

8-8-'49 *Operatie rechter labyrinth, canalis verticalis anterior en canalis verticalis posterior* (C.V.A. en C.V.P.) (de C.V.P. kan niet gesondeerd worden.)

Na de operatie geen draaineiging, de kop wordt 45° scheef naar rechts gehouden. Er is een in intensiteit wisselende nystagmus naar rechts.

10-8-'49 Spontane houding: normaal.

Geen spontane nystagmus.

Labyrinthaire oprichtreflexen en lichaamsoprichtreflexen normaal.

Compensatoire oogreacties: normaal.

Progressivereaktionen normaal.

Kipreacties: naar beide zijden ongestoord.

17-8-'49 *Operatie Linker labyrinth canalis verticalis anterior en canalis verticalis posterior.*

De C.V.P. wordt gesondeerd.

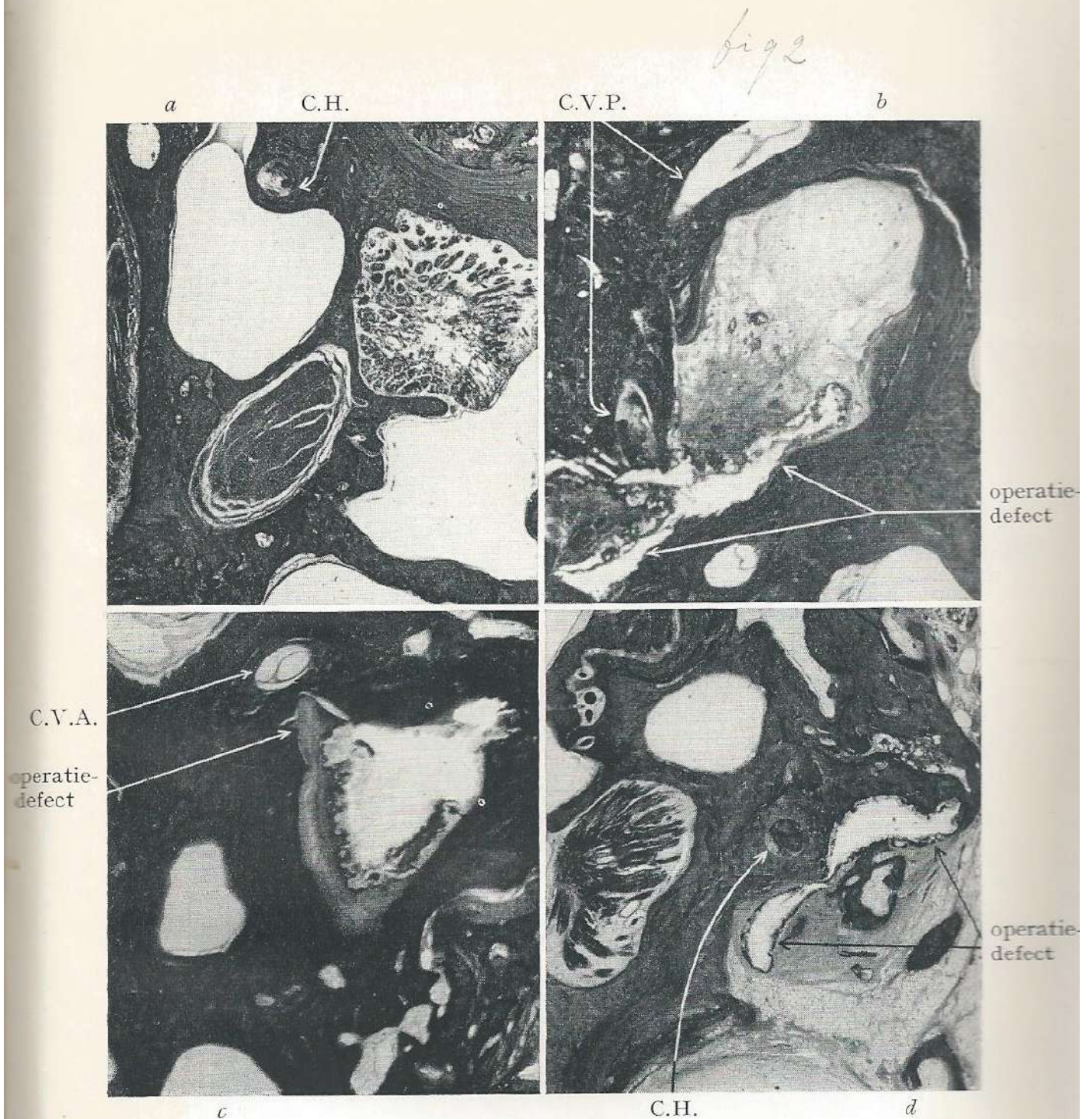


Fig. 3.

- a. Konijn X, rechter labyrinth. De canalis horizontalis is geoblitereerd.
- b. Konijn XVIII, rechter labyrinth. De canalis verticalis posterior is tangentieel getroffen, het kanaal is bij het operatiedefect geoblitereerd.
- c. Konijn XVIII, linker labyrinth, canalis verticalis anterior. Het operatiedefect loopt tot vlak bij het kanaal, heeft dit echter niet bereikt.
- d. Konijn XVIII, rechter labyrinth. De canalis horizontalis is geoblitereerd.

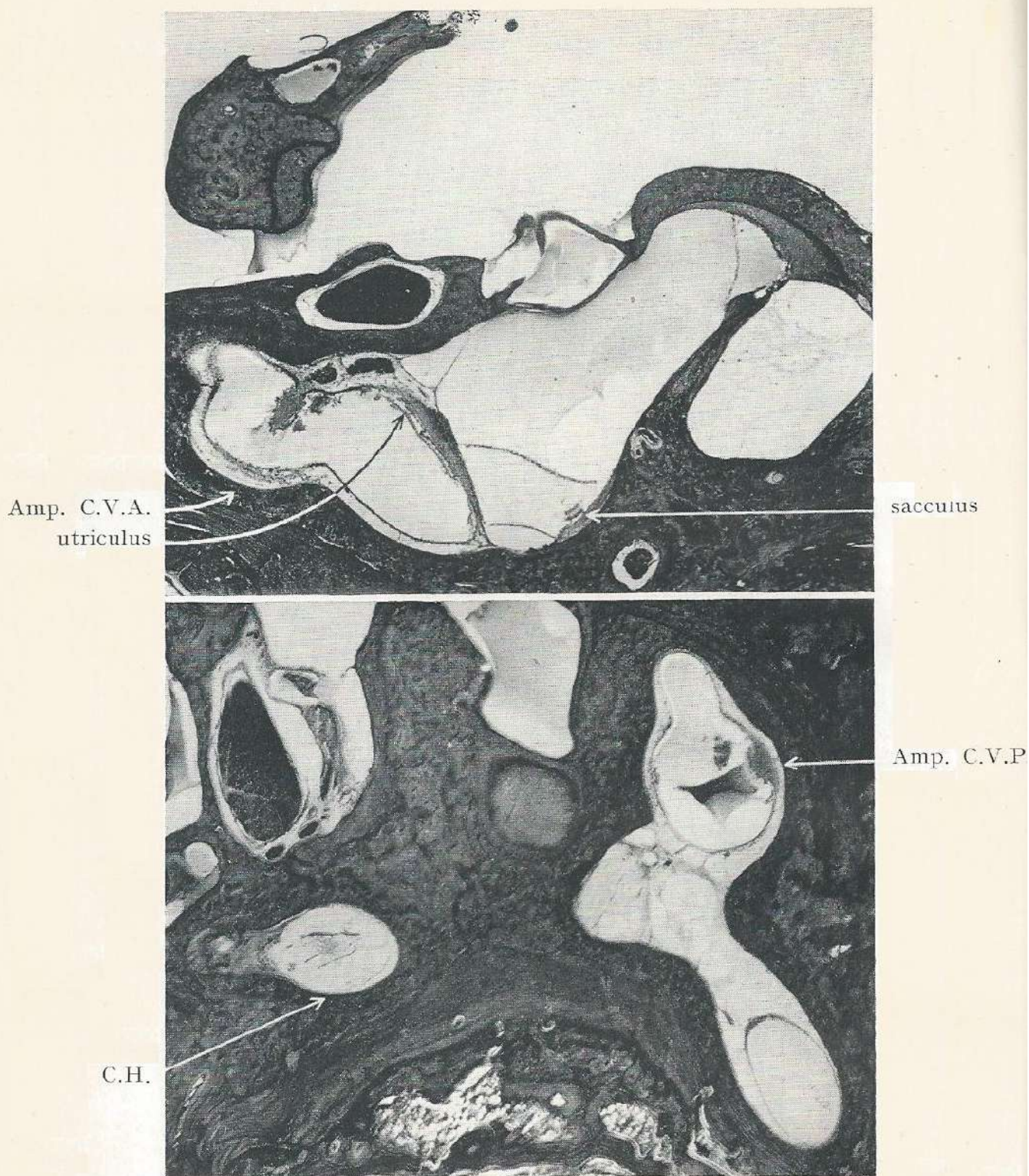


Fig. 4. *Konijn X, linker labyrinth.*

Boven: serocellulaire labyrinthitis, cellig neerslag bij de utricleus en de sacculus, de cupula van de ampulla canalis verticalis anterioris is geladecerd. Daarboven de nervus facialis en het aambeeld. Rechts van de nervus facialis de stapes.

Onder: De canalis horizontalis, welke juist bij het begin van het geoblitereerde gedeelte is getroffen. Rechts de ampulla canalis verticalis posterioris.

Na de operatie: spontane nystagmus naar links $\curvearrowright$. Het proefdier waggelt heen en weer van links naar rechts. Geen draaiing om een longitudinale as. Wanneer de kop stil wordt gehouden vermindert de spontane nystagmus sterk.

Na een half uur is de nystagmus practisch verdwenen.

18-8-'49 Geen spontane nystagmus. Proefdier heeft geen draaineiging, het houdt de kop recht, maar vrij laag, er is geen afwijkende oogstand. De spontane houding in rust is normaal, het lopen is echter niet gecoördineerd. Zodra het proefdier zich in beweging zet, maakt de kop op en neer gaande bewegingen en waggelt het beestje ook wat heen en weer.

Labyrinthaire oprichtreflexen: normaal; lichaamsoprichtreflexen: normaal.

Sprongreactie en liftreactie: normaal.

Kipreacties: naar rechts *afwezig*; naar links *sterk gestoord*.

De langzame kipreacties zijn naar rechts en naar links aanwezig.

22-8-'49 Onderzoek als op 18-8-'49.

Compensatoire oogreacties: verticaal en rotatoir normaal.

Per-rotatoire nystagmus: naar rechts en links aanwezig.

TABEL X. Post-rotatoire nystagmus

Draai- rich- ting	Tafelhelling	Omw. no.	Nyst. tijd sec.	Nyst. aantal slagen	Nyst. richting L. oog t.o.v. de oogspleet
L.	—	10	9	21	$\leftarrow$
L.	—	10	8,5	19	$\leftarrow$
R.	—	10	6	11	$\rightarrow$
R.	—	10	6,5	12	$\rightarrow$
R.	90° achterover	10	geen reactie		
R.	idem	10		1	$\uparrow$
L.	idem	10	deviatie		$\uparrow$
L.	idem	10	deviatie		$\uparrow$
L.	90° R.Z.L.	10	deviatie		$\curvearrowright$
L.	idem	10	deviatie		$\curvearrowright$
R.	idem	10		5	$\curvearrowright$
R.	idem	10		3	$\curvearrowright$

Microscopisch onderzoek van de labyrinthen konijn XV.

Rechts. C.V.A. De wand is niet over de gehele lengte gaaf, op enkele coupes ligt om de wand geregenereerd bot. Het operatiedefect ligt dicht bij het kanaal. In coupe II 8 ligt het kanaal er buiten.

C.V.P. Gedestruerd.

C.H. Intact.

Utriculus, sacculus, cochlea: intact.

Links. C.V.A. Ampulla intact.

Lumen intact. Het bot er om heen is wat onregelmatig en de wand verdikt.

Het operatiedefect komt tot dicht bij het kanaal.

C.V.P. Ampulla intact.

Lumen geoblitereerd bij het operatiedefect.

C.H. Ampulla intact. Lumen intact.

Utriculus, en sacclus: intact. Wel wat neerslagen.

Over het richtingsmechanisme van de nystagmus levert dit konijn ons geen belangrijk nieuws op. De horizontale kanalen zijn intact gelaten en de horizontale nystagmus blijft normaal uitvoerbaar, hetgeen te verwachten was. De rotatoire en verticale nystagmus is duidelijk verminderd, echter wel uitvoerbaar. Het microscopisch onderzoek in aanmerking genomen, moeten we aannemen, dat de beide voorste verticale kanalen nog prikkelbaar zijn en evenals bij konijn XI in staat een verticale en rotatoire nystagmus te produceren.

Van de verdere observaties bij dit konijn is te vermelden de evidente stoornis in de kipreacties na de operaties aan de verticale kanalen, wat in volledige overeenstemming is met het onderzoek van DE KLEIJN en VERSTEEGH. Verder de coördinatiestoornis bij het lopen, wat aansluit bij de observaties van McNALLY en TAIT bij de kikkers en door hen is beschreven als het vert-utriculaire mechanisme.

Konijn XVIII.

Alle labyrinthaire reflexen normaal. Per-rotatoire nystagmus (horizontaal) naar rechts en naar links normaal op te wekken.

TABEL XI. Postrotatoire nystagmus:

Draai- rich- ting	Tafelhelling	Omw. no.	Nyst. tijd sec.	Nyst. aantal slagen	Nyst. richting R. oog t.o.v. de oogspleet
R.	—	10	15	32	→
R.	—	10	12	28	→
R.	—	10	17	41	→
L.	—	10	14	46	←
L.	—	10	19	46	←
L.	—	10	17	36	←
R.	90° achterover	10	14	13	↓
R.	idem	10	10	11	↓
L.	idem	10	8	6	↑
L.	idem	10	7	4	↑
R.	90° L.Z.L.	10	7	6	↻
R.	idem	10	6	4	↻
L.	idem	10	6	11	↻
L.	idem	10	5,5	9	↻

9-9-'49 *Operatie rechter labyrinth, canalis verticalis anterior, canalis verticalis posterior en canalis horizontalis* (C.V.P. en C.H. gesondeerd). Na de operatie spontane nystagmus naar rechts. Geen tekenen van totale labyrinthuitval.

10-9-'49 Geen totale uitval.

13-9-'49 Spontane houding: geen afwijkingen, geen nystagmus.
Lichte oogdeviatie: R. oog wijkt iets af naar beneden. L. oog wijkt iets af naar boven.
Oprichtreflexen: normaal.
Progressivreaktionen: normaal.
Kipreacties: intact, wat traag.
Compensatoire oogreacties: R. en L. aanwezig, rotatoir echter verminderd.
Per-rotatoire nystagmus: naar rechts zeer zwak (enkele slagen) naar links zwak.

TABEL XI. Post-rotatoire nystagmus.

Draai- rich- ting	Tafelhelling	Omw. no.	Nyst. tijd sec.	Nyst. -aantal slagen	Nyst. richting R. oog t.o.v. de oogspleet
R.	—	10	9,5	20	→
R.	—	10	13	22	→
L.	—	10	2,5	2	←
L.	—	10		2	←
R.	90° achterover	10	3	5	↓
R.	idem	10	4	5	↓
L.	idem	10	7	8	↑
L.	idem	10	7,5	6	↑
R.	90° L.Z.L.	10	12	18	↪
R.	idem	10		10	↪
L.	idem	10	4	5	↩
L.	idem	10	3	4	↩

gevolgd
door pos.
nyst hor. →
naar links

21-9-'49 *Operatie linker labyrinth, canalis verticalis anterior, canalis verticalis posterior en canalis horizontalis*. (C.V.P. en C.H. gesondeerd).

Na de operatie: spontane nystagmus naar links.

Geen verschijnselen van totale uitval.

22-9-'49 Totale labyrinthuitval? Konijn draait naar links en heeft een uitvalsnystagmus naar rechts.

23-9-'49 Het konijn heeft zich hersteld, zit nog iets scheef, geen spontane nystagmus meer.

26-9-'49 Van een totale labyrinthuitval blijkt nu zo goed als niets meer. Spontane houding: normaal. Geen nystagmus. Hangen met de kop naar beneden: enige draaiing van de kop naar links, echter

veel minder dan bij een totale uitval het geval is. Geen typische oogdeviatie.

Bij lopen is het proefdier onzeker, waggelt wat van links naar rechts.

Labyrinthaire oprichtreflexen normaal.

Compensatoire oogreacties: R. oog: rot. zwak; vert. zwak
L. oog: rot. pathologisch, geen duidelijk omslagpunt, vert. aanwezig.

Lifreactie ongestoord.

Sprongreactie: aanwezig, de voorpoten normaal, de achterpoten slaan niet uit.

Kipreacties: naar alle zijden *opgeheven*.

Per-rotatoire nystagmus: afwezig.

TABEL XIII. Post-rotatoire nystagmus.

Draai- rich- ting	Tafelhelling	Omw. no.	Nyst. tijd	Nyst. aantal slagen	Nyst. richting L. oog t.o.v. de oogspleet
R.	—	10	geen reactie		
R.	—	10	geen reactie		
L.	—	10	geen reactie		
L.	—	10	geen reactie		
R.	90° achterover	10	geen reactie		
R.	idem	10		1	 fronto-sagit- tale nystag- mus
R.	idem	10		1	
L.	idem	10		2	
L.	idem	10	deviatie		
L.	idem	10	deviatie		
R.	90° R.Z.L.	10	geen reactie		
R.	idem	10	deviatie		
R.	idem	10	geen reactie		
L.	idem	10		2	 ?
L.	idem	10		1	
L.	idem	10		1	

18-10-'49 Spontane houding: geen afwijkingen. Hangt recht met de kop naar beneden. Loopt normaal. Oprichtreflexen: normaal.

Spronggereedheid en lifreactie: aanwezig.

Kipreacties: naar alle zijden *gestoord*.

Microscopisch onderzoek van de labyrinthen. Konijn XVIII (Fig. 3).

Rechts De couperichting is iets scheef.

C.V.A. Het operatiedefect loopt tot vlak bij het kanaal. Er is geen destructie van het kanaal zichtbaar in de coupes. Ampulla intact.

- C.H. Gedestrueerd in het ampullaire einde en geoblitereerd.
Ampulla intact.
- C.V.P. Gedestrueerd en geoblitereerd in het ampullaire einde.
Ampulla intact.
- Utriculus en sacculus: intact.
- Cochlea intact.
- Links.* C.V.A. Operatiedefect komt tot vlak bij het kanaal.
Ampulla intact. Lumen intact.
- C.H. Ampullaire einde geoblitereerd en gedestrueerd.
Ampulla intact.
- C.V.P. Buiten de coupes.
- Utriculus, sacculus, cochlea: intact.

Bij konijn XVIII blijken volgens de microscopische controle in ieder geval uitgeschakeld te zijn de canalis horizontalis en de canalis verticalis posterior van het rechter labyrinth en de canalis horizontalis van het linker labyrinth.

Evenals bij konijn XV is de continuïteit van de voorste verticale kanalen in de coupes niet verstoord, hoewel het operatiedefect telkens tot vlak bij het kanaal komt. Of het kanaal in de tussenliggende, niet gekleurde coupes ¹⁾ toch even geraakt is, en in hoeverre dit op de functie van het kanaal van invloed is geweest, valt niet te zeggen.

Het gedeelte van het praeparaat, waarin de canalis verticalis posterior van het linker labyrinth zich bevindt, ging helaas verloren. Aangezien bij de vorige gevallen de destructie van het achterste verticale kanaal steeds gelukt bleek, en ook hier tijdens de operatie het lumen duidelijk gezien en gesondeerd werd, menen we het waarschijnlijk te mogen achten ook dit kanaal uitgeschakeld te hebben.

De nystagmus bleek in horizontale richting niet op te wekken, in zijligging werd een enkele rotatoire slag gezien. Bij rotatie in de positie 90° achterover hield de nystagmus zich niet aan het draaiingsvlak, maar had het meest weg van een z.g. frontosagittale nystagmus (QUIX).

Deze nystagmusvorm is bij de mens waar te nemen, wanneer men de proefpersoon roteert in de volgende positie: 60° achterover en 45° op de zij gekanteld. Dan worden twee tegenover elkaar gelegen verticale kanalen in het draaiingsvlak gebracht en geïsoleerd geprikkeld.

JONGKEES en HULK merkten op, dat wanneer men dan van draairichting wisselt, de nystagmusrichting ook verandert, en wel zo, dat de beide richtingen ongeveer loodrecht op elkaar staan. De twee nystagmusvormen, die ieder afzonderlijk de indruk maken diagonaal te zijn, vormen

¹⁾ De coupes werden om de zes gekleurd.

tezamen de frontosagittale nystagmus, die in het vlak ligt van de geprikkelde booggangen.

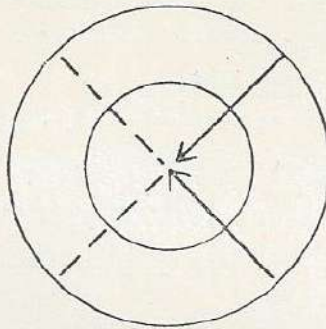


Fig. 5. *Fronto-sagittale nystagmus naar JONGKEES en HULK.*

Bij omkeer van de draairichting staan de nystagmus-richtingen ongeveer loodrecht op elkaar. Ieder op zichzelf maken zij de indruk diagonaal te zijn.

Aangezien bij dit konijn het linker oog bekeken werd, lag de fronto-sagittale nystagmus in het vlak van de waarschijnlijk nog intacte *linker* voorste verticale booggang, maar — in overeenstemming met de voorafgaande observaties — *niet* in het draaiingsvlak.

De kipreacties waren evenals bij konijn XV afwezig.

De liftreactie en de sprongreactie waren normaal op te wekken.

Konijn no. XII (controle konijn).

Rechts en links wordt het labyrint op de boven beschreven wijze blootgelegd en de flocculus van het cerebellum teruggeschoven. De labyrinten worden niet geopend. De draainanystagmus blijft normaal op te wekken in alle richtingen. Na de controle-operatie aan de rechter zijde bestaat er tijdelijk een nystagmusvoorkeur naar rechts.

Andere labyrintaire reflexen: geen afwijkingen.

Microscopisch onderzoek van de labyrinten: geen bijzonderheden.

Wanneer we de resultaten van het onderzoek van de booggangen door middel van geïsoleerde uitschakeling nu nog eens overzien (tabel VII) mogen we concluderen:

1. Een kanaal is wel prikkelbaar voor hoekversnellingen in een ander vlak dan dat van het kanaal, maar niet voor hoekversnellingen in een vlak loodrecht op dat kanaal. De maximale hoek die men draaiingsvlak en kanaal met elkaar kan laten maken om nog een waarneembare nystagmus op te leveren, bedraagt volgens onze experimenten ongeveer 75° .
2. Indien een geïsoleerd kanaal en het draaiingsvlak een hoek met elkaar maken, levert dit wel de prikkel tot een nystagmus, maar deze kan slechts worden uitgevoerd *in het vlak van dat kanaal* of indien er nog

twee loodrecht op elkaar staande kanalen functioneren *in een van de* combinatievlakken van die beide kanalen. (De vector van het nystagmusvlak = de resultante van de vectoren van de beide kanalen vlakken, zie de berekening in het Aanhangsel).

De nystagmus slaat dan in het algemeen *niet* in het draaiingsvlak.

3. Verder mogen we nog opmerken, dat de opvatting dat de kipreacties vanuit de verticale booggangen worden opgewekt, bevestigd werd.

Onze observaties bevestigen niet, dat de sprongreactie en de lift-reactie tot de booggangsreflexen gerekend moeten worden.

We zijn zo langs indirecte weg — nl. door middel van geïsoleerde uitschakeling — weer onomstotelijk aangeland bij de op grond van geïsoleerde prikkeling opgestelde wet van EWALD: „*De nystagmus slaat in het vlak van de geprikkelde booggang*”, terwijl we het vorige hoofdstuk met enige tevredenheid konden besluiten met de conclusie; „*De nystagmus slaat in het vlak van draaiing*”.

Zijn deze beide uitspraken nu met elkaar in strijd? Zo neen, waarom niet, en hoe komt het dat men ze tegenover elkaar heeft willen stellen?

We zullen trachten in het volgende hoofdstuk een critische beschouwing hierover te geven.

TABEL XIV. Geïsoleerde uitschakeling van booggangen.

Konijn	UITGESCHAKELDE KANALEN		DRAAI-NA-NYSTAGMUS		ANDERE REACTIES
	Rechts	Links	t.o.v. oogspleet	t.o.v. draaiingsvlak	
X	C.H. C.V.P. C.V.A.	C.V.P. C.V.A. C.H.	Hor.: — Vert.: + Rot.: +	Niet in het draaiingsvlak, maar kan slechts uitgevoerd worden in een van de combinatie-vlakken van de beide verticale kanalen.	
XI	C.H. C.V.P. C.V.A.	C.V.P. C.V.A.	Hor.: — Vert.: + Rot.: +	Niet in het draaiingsvlak. Kan slechts uitgevoerd worden in een van de combinatie-vlakken van de beide overgebleven verticale kanalen.	
XV	C.H. C.V.P. C.V.A.	C.V.P. C.V.A.	Hor.: + Vert.: + Rot.: + (zwak)		Kipreacties: <i>afwezig</i> Lifreactie: aanwezig Sprongreactie: aanwezig
XVIII	C.H. C.V.P. ? C.V.A.	C.V.P. C.V.A.	Hor.: — Vert.: zwak Rot.: Een enkele slag waargenomen.	Niet in het draaiingsvlak, maar in het vlak van de linker voorste verticale booggang.	Kipreacties: <i>afwezig</i> Lifreactie: aanwezig Sprongreactie: aanwezig

HOOFDSTUK

DE WET VAN FLOURENS-EWALD EN HET DRAAIINGSVLAK

Voor we enige verdere gedachtengang over het richtingsmechanisme van de nystagmus naar voren brengen, dienen we een aantal onjuiste en daardoor misleidende uitdrukkingen, die echter voor het gemak in de voorafgaande hoofdstukken door ons ook zijn gebruikt en aangehaald, opnieuw te definiëren. Allereerst: wat is een nystagmus? Dit is een serie oogbewegingen, waarbij de oogbol in de oogkas *roteert*. Een bol nu, kan roteren om een *as*, en niet in een vlak. Rotatie van een bol blijft n.l. niet tot één vlak beperkt. Iedere nystagmus is daarom in wezen *rotatoir*. (JONGKEES en HULK).

Omdat we van de oogbol maar een klein gedeelte kunnen overzien, en de cornea het belangrijkste aanwijspunt is, hebben we de gewoonte de nystagmus te benoemen naar de bewegingen die de cornea ten opzichte van de oogspleet uitvoert: horizontaal, verticaal, rotatoir of gemengd.

Zo komt men tot de inderdaad gemakkelijke, maar niet correcte uitdrukking: de nystagmus slaat in een bepaald vlak, waarmee bedoeld wordt het vlak waarin de cornea beweegt.

We zagen proefondervindelijk dat de nystagmus „slaat in het vlak van draaiing”, waarmee omschreven wordt dat de oogbol roteert om een as loodrecht op het vlak van draaiing of wel om een as evenwijdig aan de draaiingsas.

We moeten, om na te gaan of dit feit in tegenspraak is met de wet van FLOURENS-EWALD, de oorspronkelijke bewoordingen van deze onderzoekers aanhalen.

FLOURENS P. (*Recherches expérimentales sur les Propriétés et les Fonctions du Système Nerveux*, 1842).

Doorsnijding van de horizontale kanalen bij duiven geeft:

„.... un branlement horizontal de la tête” (p. 452).

Doorsnijding van de verticale kanalen:

„.... un mouvement brusque et impétueux de la tête de bas en haut et de haut en bas”.

Doorsnijding van horizontale en verticale kanalen:

„.... un mouvement brusque et impétueux de la tête de droite à

gauche et de gauche à droite en tantôt de bas en haut et de haut en bas" (p. 455).

EWALD R. (Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus Octavus, 1892).

Prikkeling met de pneumatische hamer van het rechter horizontale kanaal: „.... so erfolgt eine starke bis 90° betragende Drehung des Kopfes nach links, genau in der Ebene des horizontalen Kanals" (p. 264). En van de verticale kanalen: „.... nur erfolgen Bewegungen in der ihm (het kanaal) entsprechenden Ebene. Mit den Kopfbewegungen sind auch Augenbewegungen verbunden".

Lettende op de verrichtingen van de cornea tijdens de nystagmus heeft men hiervan gemaakt — onnauwkeurig uitgedrukt — „ieder kanaal geeft een nystagmus in zijn eigen vlak" ¹⁾ en — wat niet alleen onnauwkeurig, maar onjuist is — „prikkeling van de horizontale kanalen geeft altijd een horizontale nystagmus, prikkeling van de voorste verticale kanalen een rotatoire nystagmus en prikkeling van de achterste kanalen een verticale nystagmus" ²⁾. Het vraagstuk wordt nog verwarder, wanneer men op deze wijze afgedwaald, zoekt bepaalde booggangen met bepaalde oogspierkernen te verbinden in ingewikkelde schema's, en zo de verschillende nystagmusvormen te verklaren ³⁾.

Het is duidelijk dat door onjuiste beschrijving van de oogbewegingen tengevolge van het feit dat alleen de corneabeweging goed te volgen is, en door verkeerde interpretatie van de oorspronkelijke observaties van FLOURENS en EWALD, deze z.g. wet en wat daaruit is afgeleid, niet meer overeenstemt met de eenvoudige werkelijkheid, dat de oogbol roteert om een as evenwijdig aan de draaiingsas. Dit laatste feit werd bij proefpersonen vastgesteld door ARELLANO, MEES TEN OEVER en GÖTHLIN.

Twijfel aan de wet van EWALD kan men voorts vinden bij DE JUAN, die de proefnemingen van EWALD herhaalde en concludeert dat de geldigheid beperkt is, en afhankelijk van de positie van het proefdier in de ruimte.

Verder bij DE KLEYN en VERSTEEGH, die een nystagmus in drie richtingen konden opwekken (horizontaal, rotatoir en verticaal) bij een cavia, die nog slechts twee intacte booggangen bezat (C.H. en C.V.P. van één zijde).

¹⁾ b.v. LAURENS G., AUBRY M. et LEMARIE Y, Précis d' Oto-rhinolaryngologie, Masson et Cie. Paris 1940.

PORTMANN G. L., Exploration clinique en Oto-rhino-laryngologie, Masson et Cie. 1940.

²⁾ LEDERER, F. L., Diseases of the Ear, Nose and Throat, Davis, Co., Philadelphia 1942.

³⁾ OHM J. Klin. Monat. bl. f. Augenheilk. LXII, 289, 1919.

SPIEGEL E. A. SOMMER, Ophthalmo-Oto-Neurologie 1931.

BALLENGER e.a. Diseases of the Nose, Throat and Ear.

Lea & Febiger, Philadelphia 1947.

MEES TEN OEVER is van mening dat de wet alleen geldt voor de horizontale kanalen.

JONGKEES en HULK publiceerden kortgeleden een onderzoek naar de verschillende nystagmusvormen die men bij proefpersonen in de draai-bare kamer kan waarnemen. De oogbeweging bleek in het draaiingsvlak uitgevoerd te worden. Zij vestigden er de aandacht op dat dit niet in strijd is met de wet van EWALD, mits men de oorspronkelijke versie neemt en niet een verkeerde aanhaling, die, zoals hierboven is uiteengezet, tot tegenstrijdigheden aanleiding geeft. Zij achten daarom het onderzoek van MEES TEN OEVER een bevestiging van de wet van EWALD, indien men slechts met alle bovengenoemde factoren rekening houdt.

Uit de proefnemingen waar wij ons mee bezig hebben gehouden moet men hetzelfde afleiden. Wanneer één booggang geprikkeld wordt, roteert de oogbol inderdaad om een as loodrecht op het vlak van de booggang (onafhankelijk van de hoek die deze t.o.v. het draaiingsvlak maakt). Indien we slechts twee booggangen kunnen prikkelen, doordat de andere zoals in onze experimenten uitgeschakeld zijn, blijkt het oog te roteren om een as loodrecht op een van de middenvlakken tussen die beide booggangen. Indien drie booggangen van een labyrinth gelijktijdig geprikkeld worden, roteren de oogbollen om een as loodrecht op het draaiingsvlak.

Uit de in het Aanhangsel toegevoegde berekening blijkt dat de resultante van de acties in de in drie vlakken loodrecht op elkaar geplaatste kanalen altijd een resultante in het draaiingsvlak moet geven.

Het feit dat de draaiingsas van de ogen tijdens de nystagmus bij mens en proefdier altijd evenwijdig is aan de draaiingsas van de draaistoel, of — minder correct uitgedrukt — „de oogbeweging altijd plaats heeft in het vlak van draaiing” is dus niet in tegenspraak met, maar vormt integendeel wiskundig zowel als experimenteel, juist een volkomen bevestiging van de wet van EWALD-FLOURENS.

HOOFDSTUK V

INVLOED VAN DE BLIKRICHTING EN VAN DE COMPENSATOIRE OOGREACTIES

REGISTRATIE VAN DE AFZONDERLIJKE OOGSPIERVERRICHTINGEN IN VERSCHILLENDE POSITIES IN DE RUIMTE

We weten dat tijdens de nystagmus de ogen roteren om een as evenwijdig aan de draaiingsas, of, in de ouderwetse onnauwkeurige terminologie, dat de vestibulaire nystagmus zich in het draaiingsvlak beweegt.

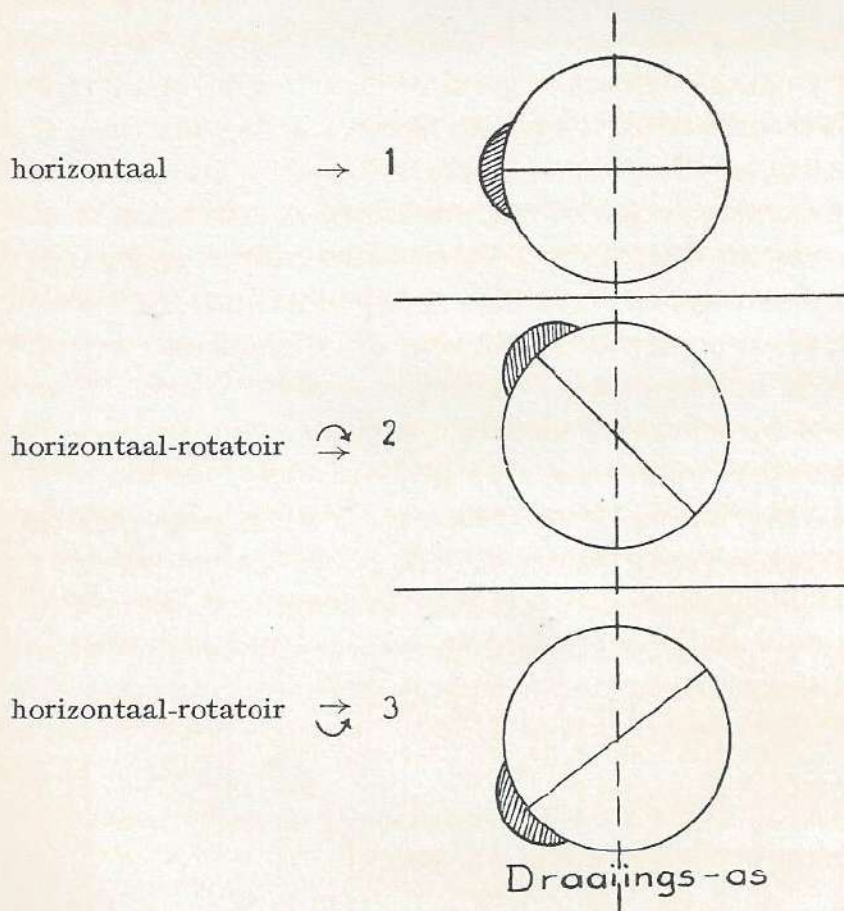


Fig. 6. *Invloed van de blik-richting op de vorm van de nystagmus.*

1. Blikrichting recht vooruit, nystagmus horizontaal.
2. Blikrichting naar boven, nystagmus horizontaal-rotatoir.
3. Blikrichting naar beneden, nystagmus horizontaal-rotatoir. De as waar het oog tijdens de nystagmus om roteert blijft constant in de ruimte in 1, 2 en 3.

We weten ook dat dit niet in strijd is met de wet van FLOURENS-EWALD, maar als het logische gevolg hiervan moet worden opgevat. Hiermee is evenwel het richtingsmechanisme van de nystagmus nog niet doorgrond.

Uit de proefnemingen die we in hoofdstuk II beschreven hebben bleek reeds, dat de otolithen in bepaalde omstandigheden invloed op de richting van de nystagmus kunnen hebben. Er is verder nog een ander belangrijk punt, namelijk de blikrichting van de ogen, of meer mechanisch uitgedrukt, de stand die deze in de oogkassen innemen op het moment dat een nystagmus wordt opgewekt. We laten hier als voorbeeld nog een observatie van JONGKEES en HULK volgen. Wekt men bij een proefpersoon, die met het hoofd in de normale stand recht vooruit ziet, een nystagmus op (verticale draaiingsas), dan zal deze zo uitgevoerd worden dat ook de ogen om een verticale as roteren. Beoordeeld naar de cornea-verplaatsing binnen de oogspleet, is de vorm van de nystagmus dan horizontaal. Wekken we op dezelfde wijze een draaianaystagmus op, waarbij we de proefpersoon de blik omhoog laten richten, dan blijft de rotatie van de ogen om een verticale as plaats vinden. Het type van de nystagmus echter is nu van voren gezien horizontaal-rotatoir. Laten we de blik naar beneden richten dan treedt hetzelfde verschijnsel op.

We moeten uit deze eenvoudige proefneming wel de conclusie trekken dat het oog blijkbaar de kunst verstaat op eenzelfde vestibulaire prikkeling (N.B. de stand van kanalen en otolithen is in fig. 6, 1, 2, en 5 niet gewijzigd) om anatomisch verschillende assen te roteren. De as van rotatie in de ruimte blijft wel dezelfde, maar ten opzichte van het oog is deze as telkens belangrijk van richting gewijzigd.

Het is niet mogelijk zonder een directe registratie van de afzonderlijke oogspieren iets over hun activiteit bij verschillende blikrichting te zeggen. Men is geneigd aan te nemen dat voor het uitvoeren van een horizontale nystagmus de musculus rectus externus en musculus rectus internus in actie treden en dat bij een gemengd rotatoir-horizontale nystagmus behalve deze twee, ook de schuine oogspieren betrokken zijn.

Het is waarschijnlijk beter ook deze voorstelling te laten vervallen en er ons toe te bepalen, dat blijkbaar eenzelfde vestibulaire prikkeling in staat is het oog door middel van de gezamenlijke actie van zes oogspieren om anatomisch verschillende assen te doen roteren.

Dat bij geïsoleerde prikkeling van een booggang in alle oogspieren een reactie waar te nemen is, zij het niet in alle een typische nystagmus-contractie, werd reeds door L. DE NÓ opgemerkt. We moeten uit het bovenstaande wel tot het inzicht komen dat het zinloos is om te trachten, op schematische wijze de verschillende booggangs-receptoren via de

fasciculus longitudinalis met speciale oogspieren in functionele samenhang te brengen. Nogmaals blijkt dat de voorstelling: prikkeling van een horizontaal kanaal kan slechts een horizontale nystagmus geven met alternerende contracties van de musculus rectus externus en internus, en prikkeling van de verticale kanalen slechts een rotatoire of verticale nystagmus enz. — onjuist is.

We hebben in dit verband nog een aantal proefnemingen verricht. Wanneer men een proefpersoon roteert met het hoofd b.v. 90° voorover gebogen, en hem na stoppen van de rotatie voorzichtig het hoofd laat opheffen, dan kan men waarnemen dat de opgewekte rotatoire nystagmus nog enige tijd blijft aanhouden om daarna geleidelijk over te gaan in een horizontale nystagmus.

Physisch gebeurt er hierbij het volgende:

1. In de booggangen doet zich dan een combinatie van krachten gelden, waardoor waarschijnlijk wervels ontstaan. Deze krachten worden ook te voorschijn geroepen wanneer het opheffen van het hoofd langzaam geschiedt, zodat deze beweging op zichzelf subliminaal zou blijven.

2. De otolithen veranderen van stand in de ruimte en zijn dus op een andere wijze aan de versnelling van de zwaartekracht onderhevig.

De zeer gecompliceerde (en onaangename) sensatie die de proefpersoon bij dit alles ondervindt, wijst ook op een complexe prikkeling van het labyrinth, doch wordt door ons verder buiten beschouwing gelaten. Van invloed hierop is ook of de ogen tijdens en na de rotatie geopend of gesloten blijven (optokinetische invloeden). Het is verder de vraag of de primaire nasensatie en de nystagmus parallel gaan. Voor de secundaire draai nasensatie zou gelden dat zij de oorspronkelijke draaiingsas ten opzichte van het hoofd blijft behouden.

Wat betreft de nystagmus blijkt bij deze proef, dat de draaiingsas ten opzichte van de schedel nog een aantal slagen gehandhaafd blijft en mee beweegt met het hoofd in de ruimte; daarna volgt weer een nystagmus om de oorspronkelijke draaiingsas van de draaistoel. Dit is begrijpelijk wanneer men de reactietijd van het gehele systeem (peripheer zintuigelijk en centraal) in aanmerking neemt. Ook bij honden konden we deze verschijnselen bij standveranderingen na rotatie waarnemen. Bij konijnen wordt het probleem weer gecompliceerd door de optredende compensatoire oogreacties. Voorbeeld: Van een konijn wordt het linker oog waargenomen, na rotatie in rechter zijligging. De nystagmus wordt door het oog, dat tengevolge van de compensatoire oogreactie naar verticaal beneden is afgeweken, uitgevoerd om een verticale as. Dat is ten opzichte van de konijnschedel een bitemporale as. Brengt men nu na afloop van de rotatie het proefdier voorzichtig in de normale stand terug, dan blijft de nystagmus om een bitemporale as nog een aantal slagen doorgaan.

De stand van het oog in de kas is inmiddels veranderd, het oog is tengevolge van de compensatoire oogreactie weer in de normale stand teruggekeerd, en het type van de nystagmus, zoals we dit aan het op de cornea geplaatste eivliesjes kunnen nagaan, duidelijk gewijzigd.

De bijgaande figuren mogen een en ander verduidelijken.

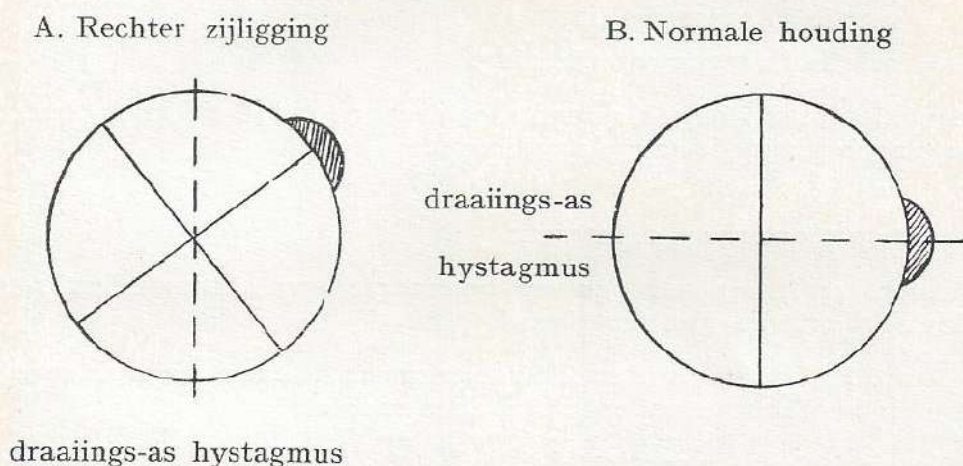


Fig. 7. *Invloed van de compensatoire oogreacties op de vorm van de nystagmus.*

- A. Proefdier in rechter zijligging. Het waargenomen linker oog is naar verticaal-beneden afgeweken. De draaiingsas en de as van de draainanyastagmus is verticaal, dat is t.o.v. de konijnschedel bitemporaal.
- B. Het proefdier wordt na stoppen van de rotatie teruggebracht in de normale stand. De nystagmus blijft doorgaan om een bitemporale as, de vorm van de nystagmus wijzigt zich hierbij omdat het oog tengevolge van de compensatoire oogreactie weer in de normale stand is teruggekeerd. (vgl. ook fig. 6).

De compensatoire oogreacties, die bij het konijn onwillekeurig geregeld zijn, kunnen we analoog stellen aan de willekeurige verandering van blikrichting bij de mens. De as waar het oog tijdens de nystagmus om roteert blijkt niet onveranderlijk, maar afhankelijk van de blikrichting c.q. optredende compensatoire oogreactie.

Ook bij het konijn is de voorstelling, bepaalde booggangen aan een bepaalde oogbeweging te koppelen, verwerpelijk. Veeleer is men geneigd alle booggangsreceptoren functioneel te koppelen aan alle oogspieren van beide zijden, waardoor de ogen in staat zijn op de een of andere niet verder te volgen wijze, te allen tijde de adaequate reactie uit te voeren.

Fig. 8. *Registratie van de afzonderlijke oogspierverrichtingen in verschillende posities in de ruimte.*

W.R. = rotatie in wijzerrichting.

T.W.R. = rotatie in tegenwijzerrichting.

Bij contractie van de betrokken spier beweegt de curve zich naar beneden, bij verslapping beweegt de curve naar boven.

Musculus rectus externus en internus.

- a.* 30° achterover. Alternerende curven, bij contractie van de *musculus internus* verslapt de *externus*, en omgekeerd.
- b.* en *c.* Resp. 180° achterover en 215° achterover; de curven zijn alternerend, maar van karakter veranderd vergeleken met *a.*
- d.* Rotatie om een bitemporale as van 0° tot 360° achterover; gelijktijdige contracties van de beide spieren. In het onderbroken gedeelte is de schrijver van de rol afgelopen.
- e.* 45° linker zijligging; nystagmuscurve van de *musculus rectus externus*.
- f.* 90° linkerzijligging; contracties in beide spieren.

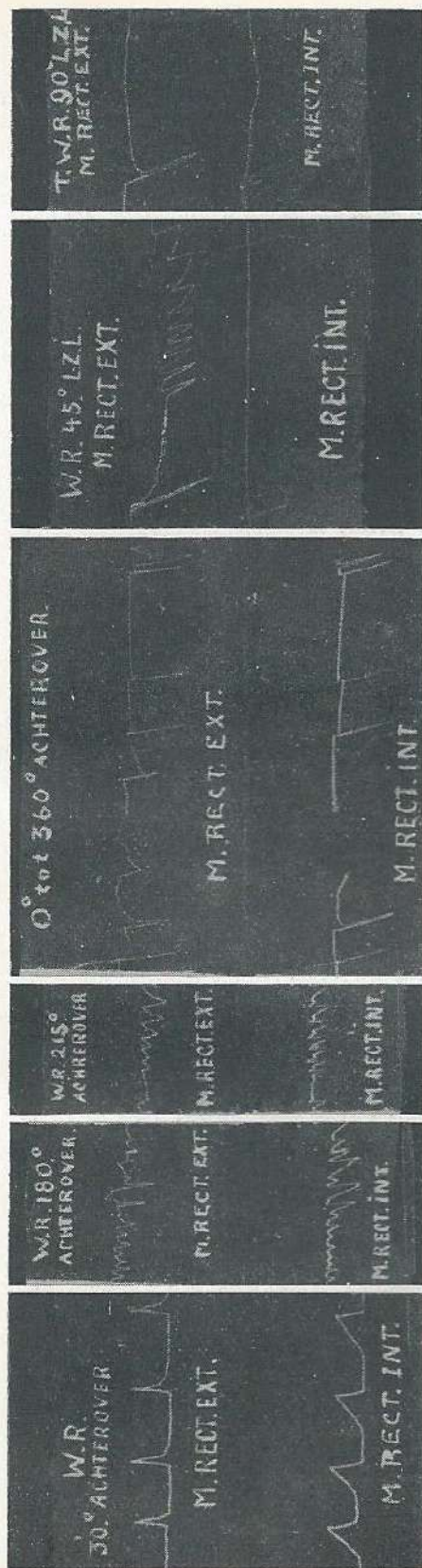
Musculus obliquus superior en inferior.

- g.* Langzame rotatie om een bitemporale as van 0° tot 360° achterover; gelijktijdige verslapping en contractie van de spieren (Compensatoire raddraaiing).
- h.* 90° achterover; langzame contractie met aanduiding van nystagmus van de *musculus obliquus superior*, snelle contractie van de *musculus obliquus inferior*.
- i.* 90° achterover, tegengestelde draairichting als *h*; nystagmuscurve van de *musculus obliquus inferior* en snelle contractie van de *musculus obliquus superior*.

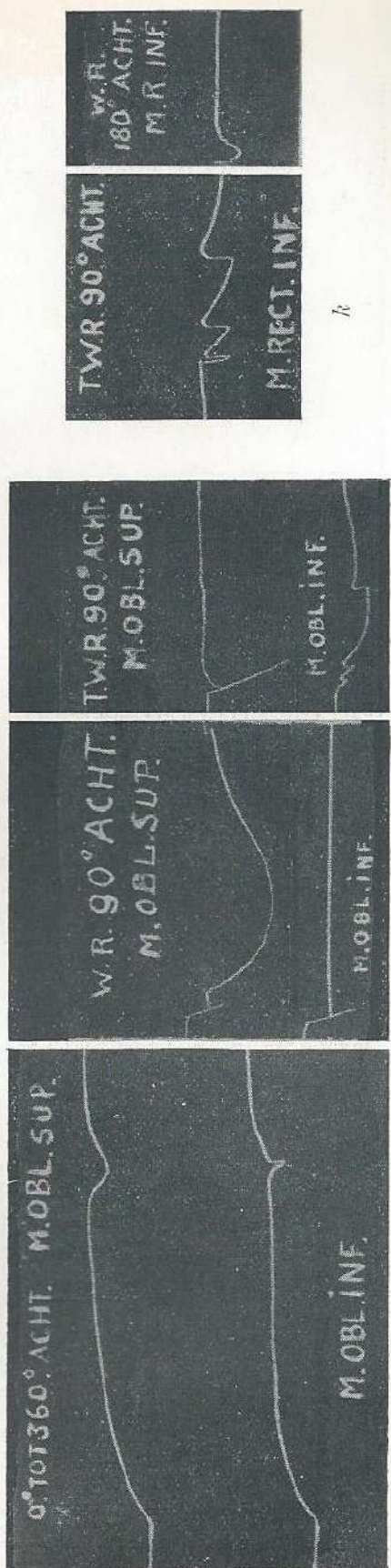
Musculus rectus inferior.

- k.* 90° achterover; nystagmuscurve.
- l.* 180° achterover; duidelijke contractie.

(Voor verdere uitleg zie de tekst).



a b c d e f



g h i j k

Fig. 8

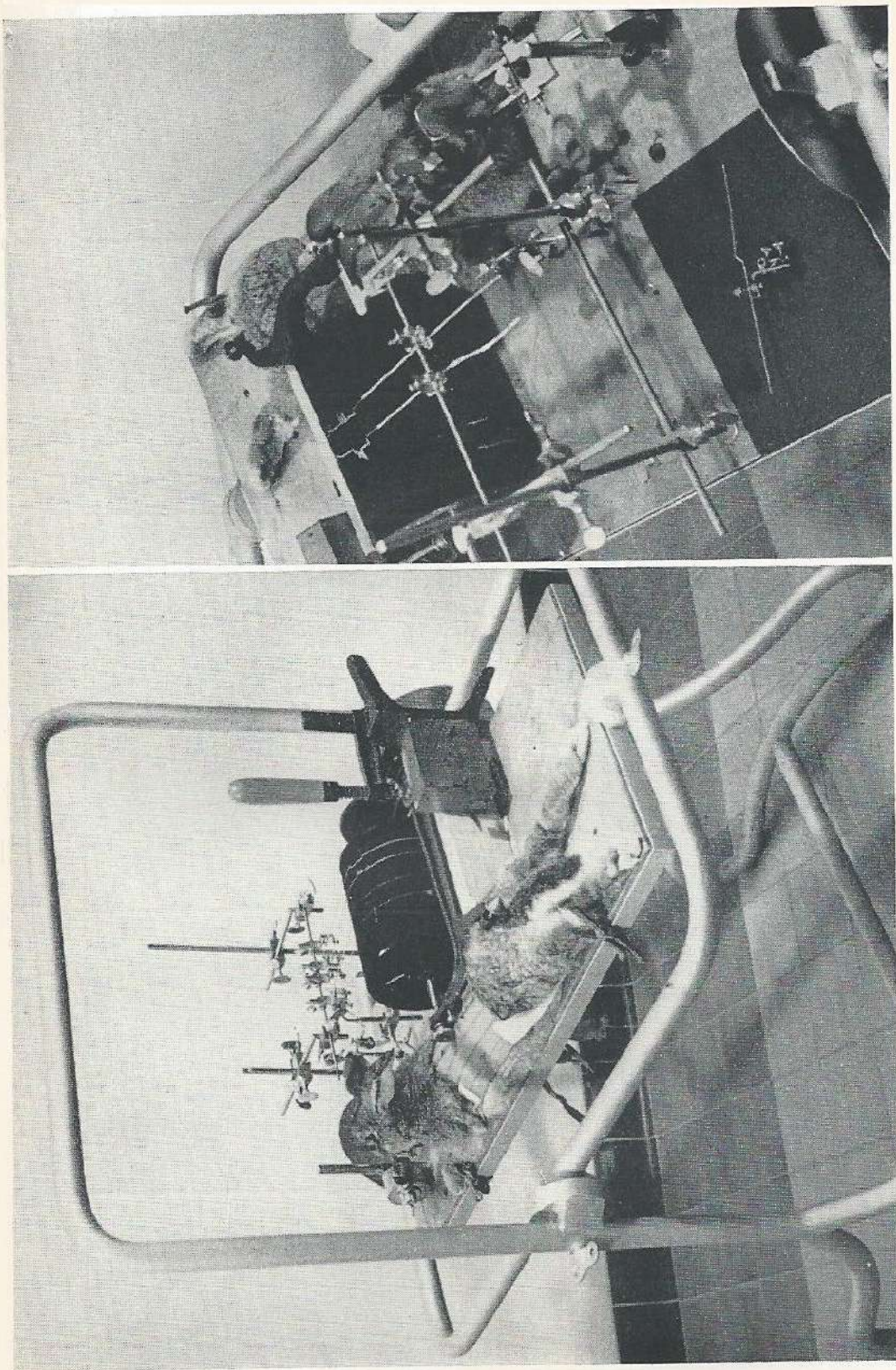


Fig. 9. *Proefopstelling.*

Het blad van de tafel is om twee assen draaibaar. De gehele opstelling kan op de draaischijf geplaatst worden.

Rechts: kymografion met schrijvers, op de voorgrond een schrijver van opzij gezien.

REGISTRATIE VAN DE AFZONDERLIJKE OOGSPIERCONTRACTIES VOLGENS TOPOLANSKY-BARTELS

Door SHERRINGTON is uiteengezet dat de locomotore reflexen van de extremiteiten zich afspelen volgens de wet van de reciproke innervatie, dat wil zeggen een contractie van de agonist gaat gepaard met een ver-slapping van de antagonist en omgekeerd.

Door DE KLEIJN is de reciproke innervatie voor de musculus rectus externus en internus van het oog aangetoond tijdens de koud-water nystagmus.

Men kan zich in verband met onze proefnemingen afvragen of deze alternerende activiteit ook aanwezig is bij de twee andere paren oogspieren, en tevens in hoeverre de musculus rectus externus en internus tijdens de draainystagmus in verschillende posities in de ruimte aan de wet der reciproke innervatie voldoen. Door middel van registratie van de afzonderlijke oogspiercontracties werd geprobeerd hieromtrent nog wat te weten te komen.

Operatie-techniek en proefopstelling.

Onder aethernarcose wordt tracheotomie verricht en via de canule kunstmatige ademhaling toegepast en de narcose voortgezet. De arteria carotis communis wordt rechts en links onderbonden. Daarna wordt de schedel getrepaneerd en exstirpatie van de grote hersenen verricht. De hersenstam en de thalamus blijven intact. De narcose kan daarna gestaakt worden.

Vervolgens worden de oogspieren vrijgeprepareerd en de uiteinden van draadjes voorzien. Op de reeds eerder beschreven draaitafel worden daarna de uiteinden van deze draadjes met mechanische schrijvers in verbinding gebracht, die zo geconstrueerd zijn dat zij de contracties van de oogspieren op een beroete trommel kunnen weergeven zonder daarbij invloed van de zwaartekracht te ondervinden. Dit laatste was natuurlijk zeer belangrijk, omdat het juist de bedoeling was de effecten in verschillende posities in de ruimte na te gaan. ¹⁾ Het kymografion heeft eveneens op de draaitafel een plaats gevonden en kan alle bewegingen

¹⁾ Deze zeer gevoelige en fijn regelbare mechanische schrijvers werden, evenals alle andere bij dit onderzoek gebruikte apparaten, geconstrueerd door den Heer KLOMPENHOUWER.

van het proefdier in de ruimte meemaken. (Fig. 9). De oogspierbewegingen werden daarna twee aan twee geregistreerd. Het gelukte op deze wijze bij verschillende konijnen een aantal curven te verkrijgen.

Resultaten (zie fig. 8).

1. *Musculus rectus externus en internus.*

Het bleek dat deze beide oogspieren in het algemeen zeer actief bij de nystagmus betrokken zijn, en niet alleen in de normale stand = stand 0° .

Fig. 8 laat de regelmatige alternerende contracties zien bij b.v. kanteling 30° achterover. Bij 180° achterover en 215° achterover zijn de contracties eveneens duidelijk alternerend. De curven hebben dan echter een geheel ander karakter. Ook bij kanteling 45° op de zijde ziet men contracties, echter maar in één van de beide spieren. Dit hangt af van de draairichting. Er is eveneens een duidelijke activiteit bij kanteling 90° op de zijde, wanneer dus de beide horizontale kanalen niet geprikkeld worden. Bij kanteling van 0° tot 360° achterover (dat is dus draaien om een dwarse as waarbij een rotatoire nystagmus te verwachten is) worden er door de *musculus rectus externus* en *internus* gelijktijdig contracties en nacontracties uitgevoerd. Er is dan dus geen alternerende activiteit.

2. *Musculus obliquus inferior en superior.*

Deze zijn in het algemeen minder actief, er kwamen geen mooie alternerende curven te voorschijn. Men kan in zoverre wel van een alternerende functie spreken, dat bij omkeer van de draairichting de „antagonist” werkzaam blijkt te worden en de „agonist” tot rust komt. Het rythme van de nystagmus is wel in de curven te herkennen. Bij langzame wenteling van 0° tot 360° voorover (waarbij compensatoire raddraaiing van de ogen uitgevoerd wordt) is er geen alternerende werking, maar contraheren en verslappen de spieren gelijktijdig.

3. *Musculus rectus inferior en superior.*

Ook deze spieren zijn minder actief dan de *musculus rectus externus* en *internus*. Bij 90° achterover worden mooie nystagmuscontracties verkregen, waarbij het echter weer van de draairichting afhangt welke van de beide spieren in actie treedt.

Bij kanteling 180° achterover, wanneer uitsluitend de horizontale booggangen geprikkeld worden, treden eveneens contracties op.

HOOFDSTUK VI

HET RICHTINGSMECHANISME VAN DE VESTIBULAIRE NYSTAGMUS

SLOTCONCLUSIE

Hoewel het laatste deel van dit onderzoek (de registratie van de oogspierverrichtingen) niet de pretentie heeft volledig te zijn, omdat men daartoe deze vrij moeizame en kostbare bepalingen nog in een groot aantal andere posities zou moeten herhalen, kunnen wij er toch conclusies uit trekken, die zeker passen in hetgeen tevoren betoogd werd over het mechanisme van de oogspierreacties.

De musculus rectus externus en internus blijken niet alleen te reageren wanneer de horizontale booggangen geprikkeld worden, maar ook wanneer er uitsluitend vloeistofstroming in de verticale booggangen is. De musculus rectus superior en inferior blijken op hun beurt niet uitsluitend gebonden aan prikkeling van de verticale kanalen.

Het alternerende „reciproke” karakter van de spiercontracties, dat voor de musculus rectus externus en internus in de normale positie zo fraai is aan te tonen, blijkt in andere ruimtelijke omstandigheden soms geheel afwezig te zijn. Ook voor de beide andere paren oogspieren hangt het van de ruimtelijke positie af, of er alternerende activiteit is. Dit komt alles in grote trekken wel overeen met de proefnemingen van De N6 bij geïsoleerde calorische prikkeling van de booggangen. De grotere activiteit van de musculus rectus externus en internus laat zich zeer goed begrijpen, als men bedenkt, dat door de compensatoire oogreacties het oog zoveel mogelijk in dezelfde stand in de ruimte wordt gehouden. Het effect van de samentrekking van de beide horizontale oogspieren zal dus verschillend zijn ten opzicht van de oogspleet van het proefdier al naar de positie van het konijn in de ruimte. Doch anderszins is het juist deze compensatoire draaiing van het oog waardoor het effect ten opzichte van de buitenwereld van samentrekking van de musculus rectus externus en internus gelijk blijft, dat wil zeggen alleen reeds hierdoor zal het oog de neiging hebben steeds „in het vlak van draaiing” te blijven bewegen, ook als alleen de musculus rectus externus en internus contracteren.

Er valt wel niet anders te besluiten dan dat de schakeling tussen de periphere booggangsreceptoren en de verschillende oogspieren in ieder geval zeer ingewikkeld en zeker niet eenvoudig schematisch is.

Het bijna onveranderlijke gezamenlijke effect echter is door MEES TEN OEVER, door JONGKEES en HULK en door mijzelf duidelijk vastgesteld, namelijk een nystagmus om de rotatie-as.

Is er nu nog een zienswijze waarmee we al het bovenstaande enigszins kunnen verklaren en benaderen?

We doen daartoe naar het ons lijkt goed, het nystagmusmechanisme te zien in groter verband, namelijk als een reflex waarvoor dezelfde wetmatigheden gelden als voor andere reflexen. SHERRINGTON toonde aan dat een reflex niet onveranderlijk op een bepaalde wijze afloopt, maar dat deze afhankelijk is van centraal verwerkte remmende en activerende factoren.

We willen in dit verband wijzen op twee uit de literatuur bekende proefnemingen, van UEXKÜLL en van MAGNUS.

MAGNUS. Bij honden met een volledige dwarslaesie van het ruggemerg is de zogenaamde gekruiste kniepeesreflex op te wekken. Kloppen op de kniepees geeft behalve een reflex aan de geprikkelde zijde ook een reactie in de andere achterpoot. Aangetoond werd dat deze reactie afhankelijk is van de positie waarin men de extremititeit van te voren brengt. Is deze namelijk gebogen, dan volgt een strekking. Is de poot van te voren gestrekt, dan contraheren de antagonisten en volgt een buiging.



Fig. 10. *Gekruiste kniepees reflex naar MAGNUS.*

Het effect is afhankelijk van de positie waarin het been van tevoren gebracht wordt. In A volgt op prikkeling van de contra-laterale kniepees een strekking, in B een buiging.

Vóór MAGNUS liet UEXKÜLL zien dat een soortgelijk mechanisme bij de armen van zeesterren in werking treedt. Men spreekt in dit opzicht van de wet van UEXKÜLL-MAGNUS.

Uit beider proefnemingen blijkt duidelijk, dat de door eenzelfde sensibele prikkel opgewekte reflex niet altijd eenzelfde onveranderlijke afloop

heeft, maar dat deze afloop afhankelijk is van de contractietoestand van de betrokken musculatuur op dat ogenblik. Deze legt in het centrale kerngebied een bepaalde reactiewijze klaar, welke kan volgen zodra de sensibele prikkel het kerngebied bereikt. Voor zoogdieren is aangetoond dat dit geschiedt via de sensibele zenuwen van de spieren.

Ook op het zoveelgecompliceerdere reflexmechanisme van de vestibulaire nystagmus moeten we aannemen dat het bovenstaande van toepassing is.

De periphere toestand van de oogmusculatuur beïnvloedt de status van het centrale kerngebied, zodat bij iedere positie van het oog in de kas, de adaequate reactie op de vestibulaire prikkel kan volgen, dat is een nystagmus om de draaiingsas. Niet uitgemaakt is in hoeverre hier ook andere sensibele prikkels op enigerlei wijze toe bijdragen. Het periphere labyrinth geeft een opdracht — en we zagen dat deze, door de bijzondere constellatie van de in drie vlakken loodrecht op elkaar staande booggangen, altijd dezelfde is — namelijk een oogbeweging uit te voeren in het draaiingsvlak.

Deze opdracht wordt uitgevoerd, hoe ook op dat moment de positie van de ogen is, doordat de proprioceptieve sensibiliteit van de oogspieren zorgt dat de prikkel slechts één bepaalde weg kan inslaan, namelijk alleen diegene die leidt tot een rotatiebeweging van de ogen om een as evenwijdig aan de rotatie-as. De richting van de na-nystagmus is hierbij zoals bekend, onder alle omstandigheden tegengesteld aan de draairichting.

Het moet wel illusoir geacht worden, deze uitgebalanceerde wisselwerking tussen de zes oogspieren aan beide zijden en het gezamenlijke oogspier-vestibulaire kerngebied in een schema voor te stellen.

Het richtingsmechanisme van de nystagmus is echter in algemene zin begrijpelijk en de reactiewijze van de ogen op de vestibulaire prikkels verschilt in wezen niet van die bij iedere andere reflexschakeling.

AANHANGSEL

VECTOR-ANALYSE VAN DE IMPULSVERHOUDINGEN IN DE HALFCIRKEL-VORMIGE KANALEN BIJ EEN CONSTANTE DRAAIPRIKKEL ¹⁾

Naar de opvatting van MACH, BREUER e.a. is de adaequate prikkel voor de booggangen een hoekversnelling. Bij draaiing van de proefpersoon om een verticale as, gevolgd door plotseling afremmen, zoals dit bij het vestibulair onderzoek geschiedt, werkt op de endolymphe in de kanalen een impulsmoment, voldoende aan de vergelijking: $M.t = q\omega$, waarin M = grootte van het koppel, t = tijd, q = traagheidsmoment, ω = hoeksnelheid (rad./sec.). Tengevolge van dit impulsmoment ontstaat een stroming van de endolymphe, welke weer een uitslag van de cupula ten gevolge heeft. Het booggangssysteem met cupula gedraagt zich hierbij als een kruipend gedempte slinger. (van EGMOND, GROEN, JONGKEES). De grootte van de uitslag van de cupula bepaalt de duur van de draainasensatie en de draainanystagmus.

Dit impulsmoment zal in de verschillende kanalen een optimaal effect hebben wanneer het betrokken kanaal zich bevindt in het vlak van draaiing, en een minimaal effect indien het betrokken kanaal loodrecht op het vlak van draaiing staat. Dit is begrijpelijk omdat de tangentielle kracht in de booggang in het eerste geval maximaal is en in het tweede geval = 0 gesteld moet worden.

Het doel van de volgende berekening is nu om bij een constante prikkel, voor verschillende standen van het labirynth in de ruimte de grootte van deze tangentielle kracht in iedere booggang na te gaan, en zo een idee te hebben over de grootte van de impuls in elk van de zes halfcirkelvormige kanalen.

Hierbij wordt er van uitgegaan dat de kanalen in drie vlakken loodrecht op elkaar staan, zoals schematisch in projectie op het horizontale vlak is voorgesteld in fig. 11. De draaiing wordt gedacht om een verticale as met het hoofd in het centrum geplaatst. De grootte van de impuls hangt in het algemeen af van de hoek φ die de betrokken booggang met het horizontale vlak maakt. $K' = K \cos \varphi$ (fig. 12 en fig. 13). Om dit voor alle

¹⁾ Bij de uitwerking van dit probleem had ik de hulp van Dr D. Verveen.

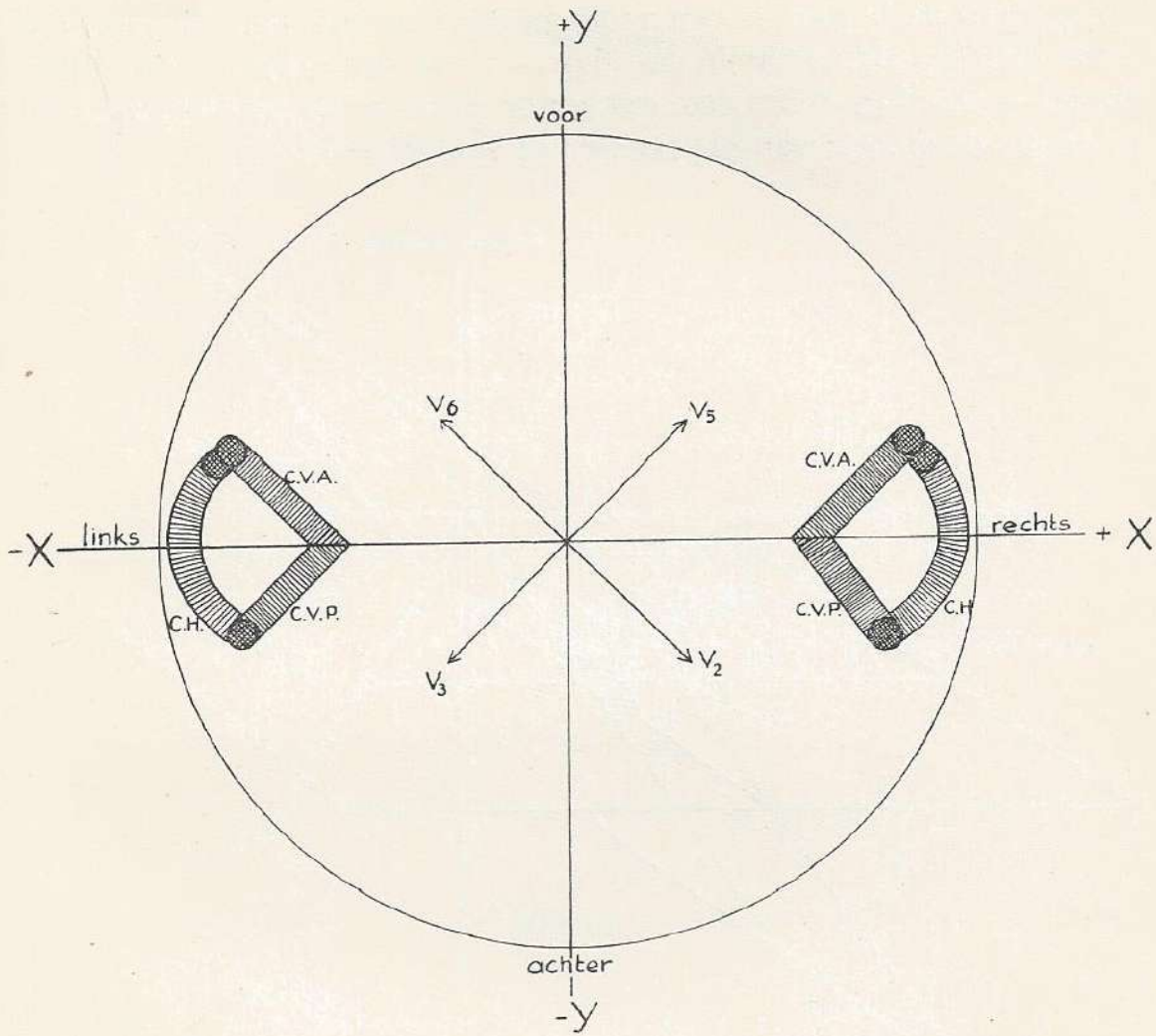


Fig. 11.

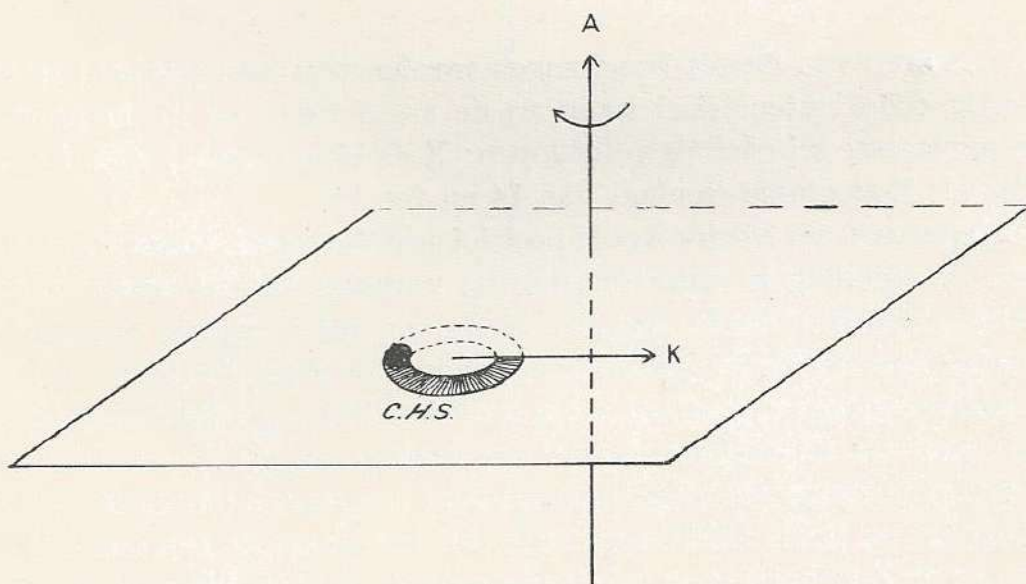


Fig. 12.

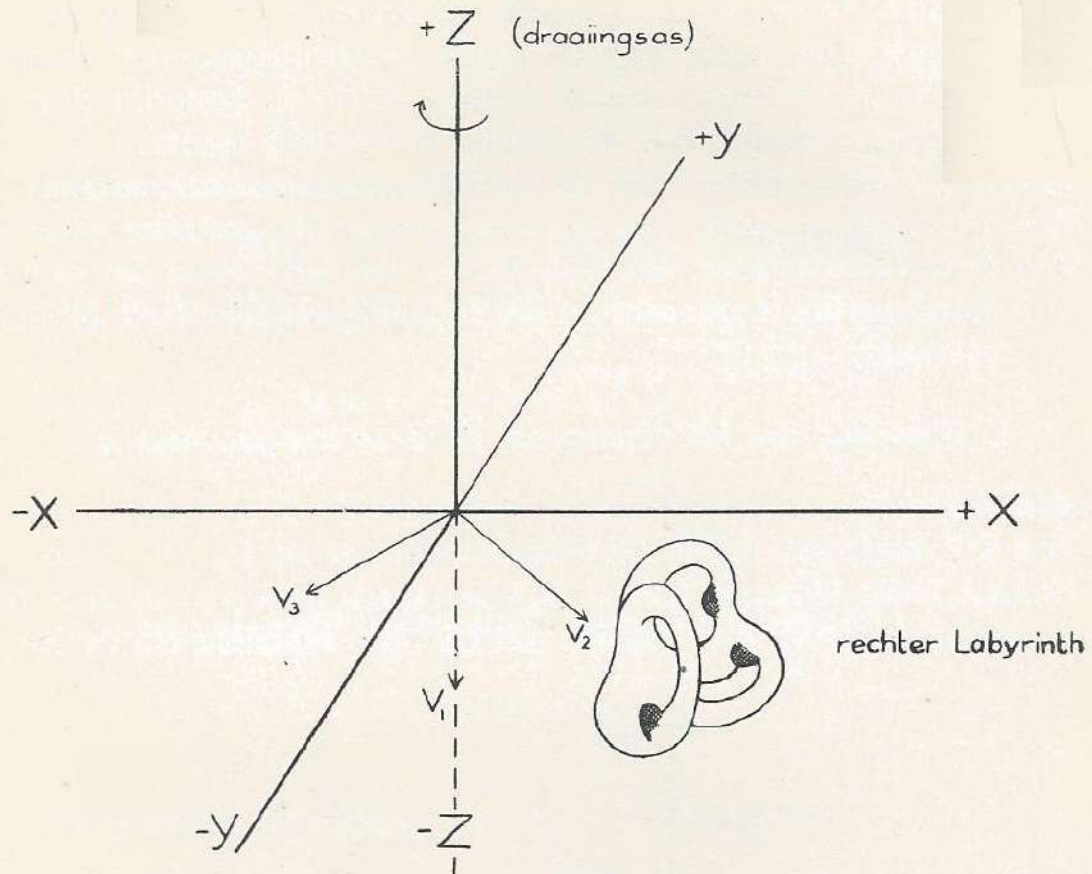


Fig. 14.

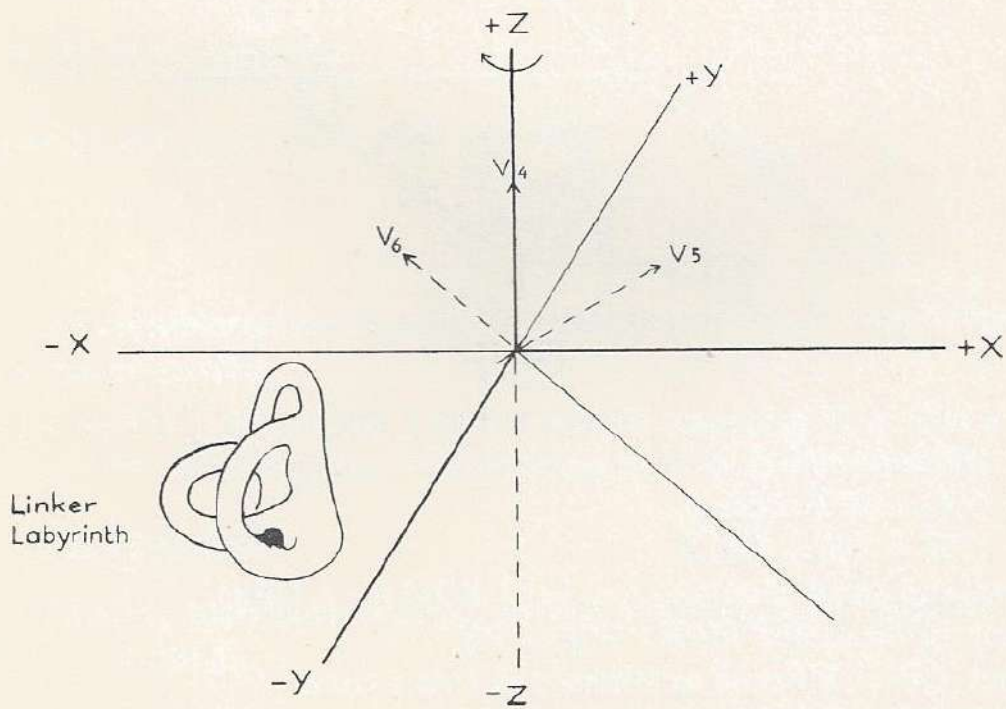


Fig. 15.

In de rechthoekige $\triangle OQR$ is:

$$OQ^2 = QR^2 + OR^2 = l^2 \sin^2 \varphi \cos^2 \alpha + l^2 \cos^2 \varphi$$

$$OQ = l \sqrt{\cos^2 \varphi + \sin^2 \varphi \cos^2 \alpha} \quad (1)$$

In de rechthoekige $\triangle P'QR$ is:

$$P'Q = P'R \sin \alpha = PR \sin \alpha = l \sin \varphi \sin \alpha \quad (2)$$

Uit (1) en (2) volgt in $\triangle OQP'$:

$$\operatorname{tg} \alpha_1 = \frac{OQ}{P'Q} = \frac{\sqrt{\cot^2 \varphi + \cos^2 \alpha}}{\sin \alpha}$$

$$\text{Dus } \cos \alpha_1 = \frac{\sin \alpha}{\sqrt{1 + \cot^2 \varphi}}$$

Aangezien $\varphi = 45^\circ$ (topografisch gegeven), wordt dit:

$$\cos \alpha_1 = \frac{\sin \alpha}{\sqrt{2}}$$

De gezochte betrekking voor $V_2 = V \cos \alpha_1$ is nu:

$$V_2 = \frac{V \sin \alpha}{\sqrt{2}}$$

Vc.v.p.d. Het enige verschil is, dat $\angle \varphi$ hier 90° groter is dan bij V_2 .

$$\text{Dus } \cos \alpha_2 = \frac{\sin \alpha}{\sqrt{1 + \operatorname{tg}^2 \varphi}}$$

Aangezien $\angle \varphi = 45^\circ$ geldt ook hier:

$$V_3 = \frac{V \sin \alpha}{\sqrt{2}}$$

Voor het *linker labyrinth* geldt een zelfde redenering als voor het rechter, met tekenwisseling.

II. Wenteling van het systeem om de Y-as over eenhoek β

Rechter labyrinth

Vc.h.d. V_1 blijft zich bewegen in het X-Z vlak, zodat (fig. 17):

$$V_1 = -V \cos \beta.$$

Vc.v.a.d. In fig. 18 wordt de vector V_2 weer door OP aangegeven. Na

wenteling over een hoek β om de Y-as komt P in P'. Op soortgelijke wijze als bij wenteling om de X-as wordt afgeleid dat $\cos \beta_1 = \frac{\sin \beta}{\sqrt{1 + \operatorname{tg}^2 \varphi}}$, waarin $\varphi = 45^\circ$.

$$V_2 = V \cos \beta_1 = \frac{V \sin \beta}{\sqrt{2}}$$

Vc.v.p.d. Als Vc.v.a.d., doch met tegengesteld teken:

$$V_3 = -\frac{V \sin \beta}{\sqrt{2}}$$

Linker labyrinth. Als rechts, met tekenwisseling.

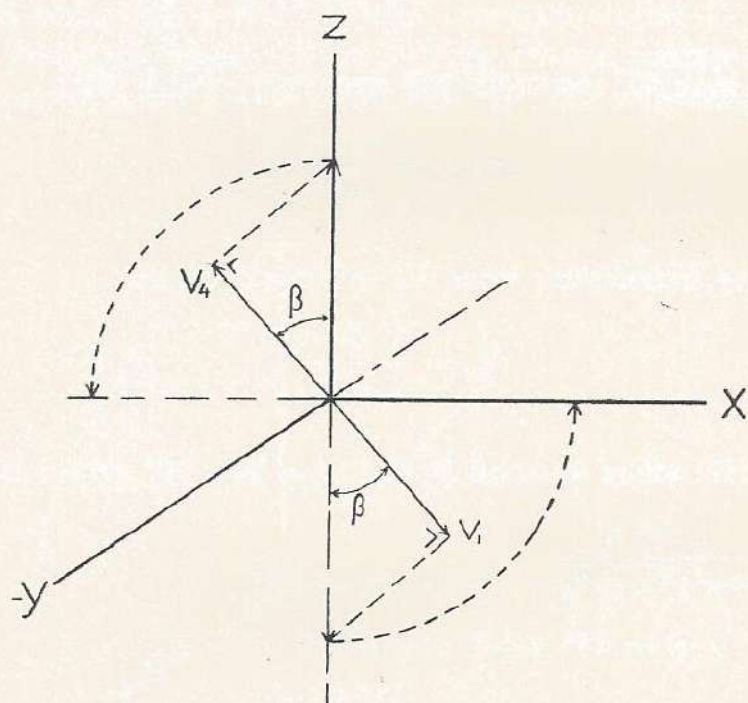


Fig. 17.

III. Combinatie van I en II

Wenteling om de X-as over een hoek α en wenteling om de Y-as over een hoek β .

Rechter labyrinth.

Vc.h.d. In fig. 19 is $V_1 = OP$ gewenteld om de X-as over een hoek α en vervolgens om de Y-as over een hoek β .

P komt dan via P_1 in P_2 .

In de rechthoekige boldriehoek $P P_1 P_2$ is:

$$\cos \gamma = \cos \alpha \cos \beta$$

$$V_1 = -V \cos \alpha \cos \beta$$

Vc.v.a.d. Uitgaande van fig. 16, waarin V_2 om de X-as is gewenteld over een $\angle \alpha$, wordt V_2 vervolgens nog om de Y-as gewenteld over een $\angle \beta$. In fig. 20 komt hierdoor P_1 in P_2 .

Neergelaten wordt $P_1Q \perp XY$ -vlak en $P_2T \perp XY$ -vlak.

QS is $\perp OY$ en $SP_1 = SP_2$

$\angle P_2SP_1 = \beta$ $\angle P_1SQ = \delta$

Te berekenen $\angle ZOP_2 = TP_2O = \gamma$.

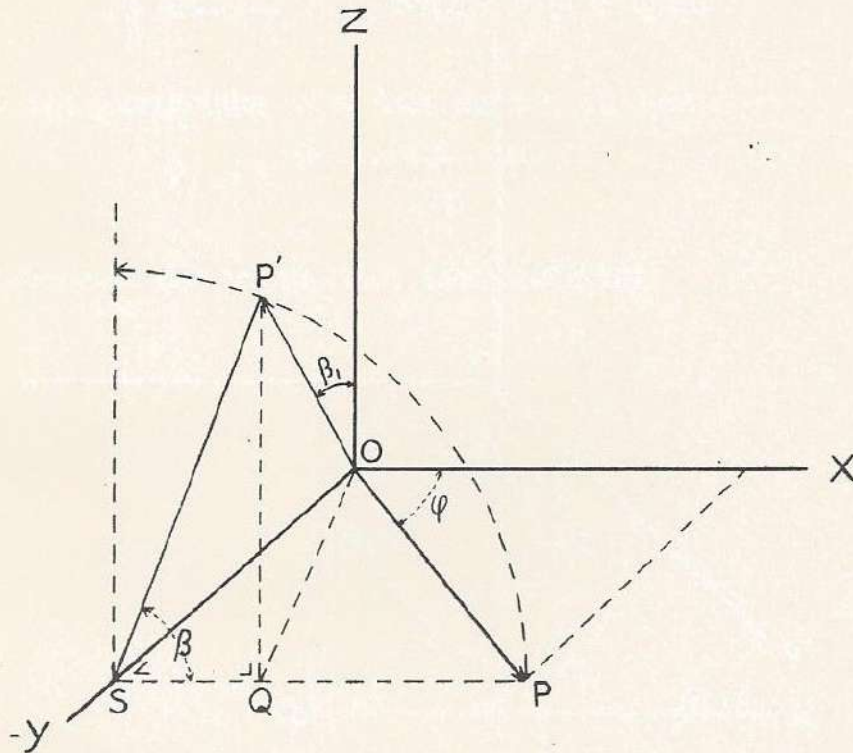


Fig. 18.

$$OS = QR = l \sin \varphi \cos \alpha \text{ (vgl. fig. 16)} \quad \dots \quad (1)$$

$$P_1Q = l \sin \varphi \sin \alpha \quad SQ = l \cos \varphi \quad \text{tg } \delta = \frac{P_1Q}{SQ}$$

In de rechthoekige $\triangle SQP_1$ is:

$$SP_1 = l \sqrt{\sin^2 \varphi \sin^2 \alpha + \cos^2 \varphi} = l \cos \varphi \sqrt{1 + \text{tg}^2 \varphi \sin^2 \alpha}$$

$$ST = SP_2 \cos (\beta + \delta) = SP_1 \cos (\beta + \delta)$$

$$= l \cos \varphi \sqrt{1 + \text{tg}^2 \varphi \sin^2 \alpha} \times \cos (\beta + \delta) \quad \dots \quad (2)$$

$$P_2T = SP_2 \sin (\beta + \delta) = l \cos \varphi \sqrt{1 + \text{tg}^2 \varphi \sin^2 \alpha} \times \sin (\beta + \delta) \quad (3)$$

$\cos (\beta + \delta)$ en $\sin (\beta + \delta)$ moeten nader uitgewerkt worden.

$$\text{tg } \delta = \frac{P_1Q}{SR} = \frac{l \sin \varphi \sin \alpha}{l \cos \varphi} = \text{tg } \varphi \sin \alpha$$

Met behulp van (7) en (8) is nu, met substitutie van 45° voor φ , te berekenen:

$$\operatorname{tg} \gamma = \frac{OT}{P_2T} = \frac{\sqrt{(\cos \beta - \sin \beta \sin \alpha)^2 + \cos^2 \alpha}}{\sin \beta + \sin \alpha \cos \beta}$$

$$\text{en dus } \cos \gamma = \frac{\sin \beta + \sin \alpha \cos \beta}{\sqrt{2}}$$

$$V_2 = V \cos \gamma = V \frac{\sin \beta + \sin \alpha \cos \beta}{\sqrt{2}}$$

Vc.v.p.d. Op soortgelijke wijze kan worden afgeleid:

$$V_3 = V \frac{\sin \alpha \cos \beta - \sin \beta}{\sqrt{2}}$$

Linker labyrinth. Als rechts, met tekenwisseling.

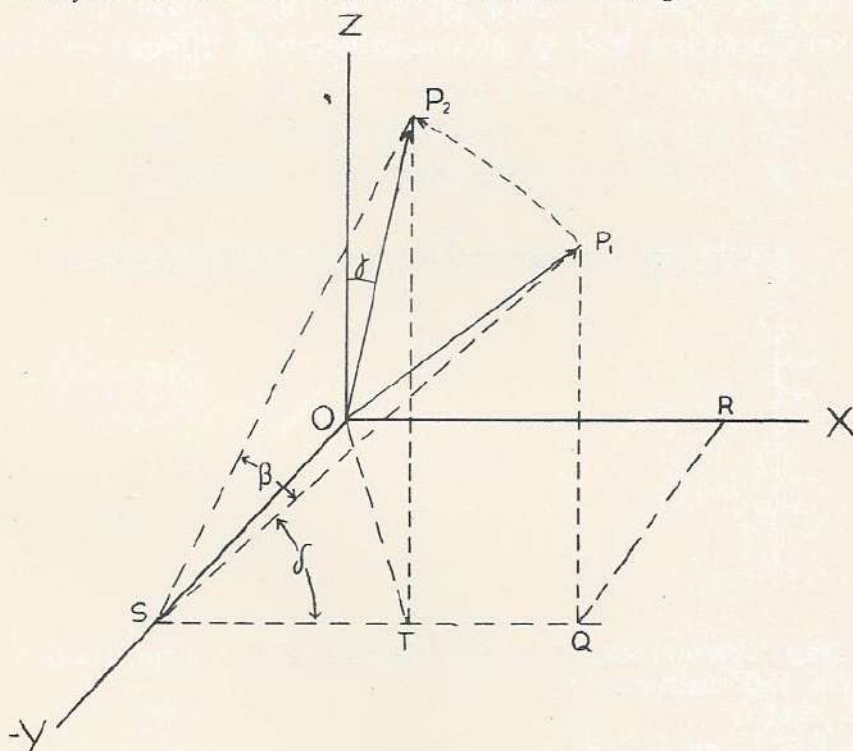


Fig. 20.

Samenvatting

Bij rotatie om de Z-as kunnen voor de 6 kanalen de volgende formules worden opgesteld:

Can. horizontales. $V_{c.h.d.} = -V \cos \alpha \cos \beta$

$V_{c.h.s.} = +V \cos \alpha \cos \beta$

Can. vert. post. dextr. $V_{c.v.p.d.} = +V \frac{\sin \alpha \cos \beta - \sin \beta}{\sqrt{2}}$

$$\text{Can. vert. ant. sin.} \quad V_{c.v.a.s.} = -V \frac{\sin \alpha \cos \beta - \sin \beta}{\sqrt{2}}$$

$$\text{Can. vert. ant. dextr.} \quad V_{c.v.a.d.} = +V \frac{\sin \alpha \cos \beta + \sin \beta}{\sqrt{2}}$$

$$\text{Can. vert. post. sin.} \quad V_{c.v.p.s.} = -V \frac{\sin \alpha \cos \beta + \sin \beta}{\sqrt{2}}$$

Hierin is $+V$ de standaardvector, d.i. de vector van een kanaal dat in het draaiingsvlak is gebracht en een ampullopetale prikkel ontvangt ($V_{c.h.s.}$ in fig. 15).

Wanneer men de impulsverhoudingen grafisch uitzet, krijgt men b.v. bij wenteling van het hoofd van 0° tot 180° achterover de curven van fig. 21¹⁾.

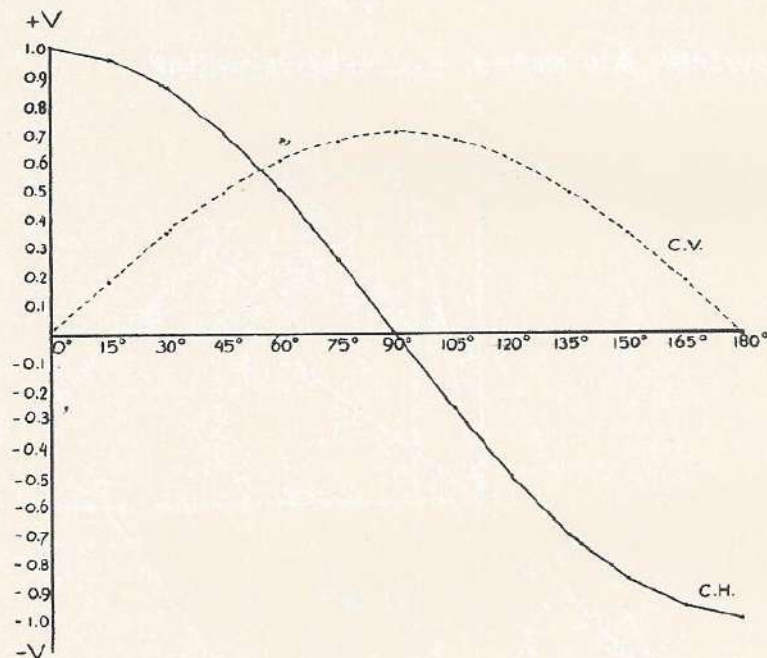


Fig. 21. Impulsverhoudingen in de drie halfcirkelvormige kanalen voor het traject 0° tot 180° achterover.

— = C.H.

----- = C.V.A. en C.V.P.

De grafiek is van toepassing op het rechter labyrint bij draaien in tegenwizerrichting, en op het linker labyrint bij draaien in wizerichting.

¹⁾ Het traject 0° tot 180° achterover is gekozen, omdat dit bij de proefnemingen op pag. 38 speciaal ter sprake komt. Ter wille van de nauwkeurigheid moeten we vermelden dat dit naar de gevolgde wiskundige nomenclatuur feitelijk is 360° tot 180° in de richting van de $-Z$ -as. De tekenbepaling doet in verband met de proefnemingen niet ter zake, omdat zowel naar rechts als naar links gedraaid werd.

Berekent men nu uit de formules de resultante-vector R , die de drie kanalen van een labyrinth in iedere positie in de ruimte moeten opleveren, dan krijgt men:

$$\begin{aligned} R^2 &= V_1^2 + V_2^2 + V_3^2 = \\ &= [-V \cos \alpha \cos \beta]^2 + \left[V \frac{\sin \alpha \cos \beta + \sin \beta}{\sqrt{2}} \right]^2 + \\ &\quad + \left[V \frac{\sin \alpha \cos \beta - \sin \beta}{\sqrt{2}} \right]^2 \\ &= V^2 \end{aligned}$$

$$R = \pm V. \quad \text{q. e. d.}$$

Deze berekening is de proef op de som van de gevonden formules. De resultante-vector blijft dus altijd gelijk aan de standaard-vector V , d.w.z. het gezamenlijk impulsmoment in de drie kanalen blijft constant, en aangezien $R = V \cos \gamma$, vallen R en V ook wat richting betreft samen.

De resultante-vector blijft bij rotatie om een verticale as bij iedere positie van het labyrinth in de ruimte loodrecht op het horizontale vlak gericht.

Voor de physiologische betekenis hiervan zie Hoofdstuk IV.

SAMENVATTING

In de inleiding wordt het doel van het onderzoek meegedeeld. Volgens de klassieke opvattingen wordt de nystagmus geacht zich af te spelen volgens de wet van FLOURENS-EWALD, zo genoemd naar deze beide onderzoekers, die respectievelijk in 1842 en 1892 proefnemingen over het labyrinth verrichtten.

Men vindt de wet van FLOURENS-EWALD meestal geformuleerd: „Iedere booggang veroorzaakt een nystagmus in zijn eigen vlak” of „De nystagmus slaat in het vlak van de geprikkelde booggang”. De juistheid van deze wet, die jarenlang van het ene leerboek in het andere onveranderd gehandhaafd bleef, is de laatste tijd in twijfel getrokken. O.a. is naar voren gebracht dat de geldigheid afhankelijk zou zijn van de positie van het labyrinth in de ruimte (DE JUAN). Tevens is er de aandacht op gevestigd, naar aanleiding van observaties bij mensen, dat er een wetmatig verband bestaat tussen het draaiingsvlak en de nystagmusrichting. De draainanystagmus blijkt zich bij alle posities van de proefpersoon te bewegen in het vlak van draaiing (MEES TEN OEVER). Voortbouwende op deze onderzoekingen, heeft de schrijver getracht om in dit probleem een nader inzicht te verkrijgen, door ook bij proefdieren het verband tussen draaiingsvlak en nystagmusrichting nauwkeurig na te gaan, en tevens de geldigheid van de wet van FLOURENS-EWALD aan een eigen onderzoek opnieuw te toetsen.

In Hoofdstuk II worden proefnemingen beschreven bij honden en konijnen, waarbij de richting van de draainanystagmus in vele posities in de ruimte systematisch is nagegaan. Er wordt gewezen op het in dit verband belangrijke verschil tussen honden, die in staat zijn met de frontaal geplaatste ogen willekeurige oogbewegingen te maken, en konijnen, bij welke de bewegingen van de zijdelings geplaatste ogen op volkomen onwillekeurige wijze door middel van de compensatoire oogreacties geregeld zijn.

Inderdaad werd gevonden, dat bij beide soorten proefdieren de nystagmus zich in het algemeen in het draaiingsvlak beweegt, d.w.z. dat de oogbollen tijdens de nystagmus rotatoire bewegingen maken om een as evenwijdig aan de draaiingsas.

Bij de konijnen werden over een bepaald traject afwijkingen gezien.

Tussen kanteling 195° en 255° achterover bleek de nystagmus zich niet in het draaiingsvlak te bewegen.

Dit traject wordt vergeleken met de curve, die VAN DER HOEVE en DE KLEIJN geven voor de compensatoire raddraaiing van de ogen. Het blijkt, dat het besproken traject vrij nauwkeurig samenvalt met het gebied waarin de ogen een snelle omslag van de ene uiterste stand in de andere volbrengen. Dit werd bevestigd door de compensatoire raddraaiing met een gradenboog na te meten. Het viel de schrijver hierbij op, dat de raddraaiing in dit traject een overgangspunt schijnt te hebben en een minder fijne aanpassing vertoont.

Een samenhang van de waargenomen afwijkingen met de otolithfunctie wordt daarom aangenomen. In dit verband wordt ook gewezen op de „blinde vlek der otolithen” van QUIX.

In Hoofdstuk III wordt de methodiek beschreven volgens welke het gelukte om bij konijnen de wet van FLOURENS-EWALD — opgesteld op grond van geïsoleerde prikkeling van booggangen — op indirecte wijze, nl. door geïsoleerde uitschakeling van booggangen, nogmaals te bewijzen. De oogbewegingen blijken uitsluitend uitgevoerd te worden om een as loodrecht op het vlak van de intact gebleven booggang of, indien er twee booggangen intact zijn, om een as loodrecht op één van de middenvlakken tussen die booggangen. De nystagmus beweegt zich, indien niet tenminste drie onderling loodrecht op elkaar staande kanalen functioneren, in het algemeen niet in het draaiingsvlak.

Tevens kon door deze proefnemingen bevestigd worden, dat de kipreacties opgewekt worden vanuit de verticale booggangen (DE KLEIJN en VERSTEEGH). Dat de z.g. „Progressivreaktionen” booggangreacties zijn, kon echter niet bevestigd worden. Deze reacties waren namelijk bij dieren met gedestruëerde booggangen normaal op te wekken.

Hoofdstuk IV is gewijd aan een critische beschouwing over de gezamenlijke, schijnbaar tegenstrijdige uitkomsten van de voorafgaande onderzoeken. De schrijver verwijst hierbij eveneens naar een recent onderzoek van JONGKEES en HULK, waarbij verschillende nystagmusvormen in verband met de wet van FLOURENS-EWALD in de draaikamer werden nagegaan. Voor een beoordeling van de geldigheid van de wet van FLOURENS-EWALD moet men de oorspronkelijke versie van deze onderzoekers nemen. De gebruikelijke uitdrukking „de nystagmus slaat in een bepaald vlak” is niet nauwkeurig, omdat rotatie van een lichaam ruimtelijk niet tot één vlak beperkt blijft. Gedurende de nystagmus voeren de ogen een serie rotatiebewegingen om een as uit, zodat iedere nystagmus in wezen rotatoir is (JONGKEES en HULK). Omdat van het oogoppervlak slechts een gedeelte te overzien is en de cornea het belangrijkste aanwijspunt vormt, is het de gewoonte de nystagmus te

benoemen naar de bewegingen die de cornea ten opzichte van de oogspleet uitvoert (rotatoir, horizontaal, verticaal, gemengd etc.). Deze niet correcte omschrijving is mede oorzaak geweest van een verkeerde interpretatie van de wet van FLOURENS-EWALD, waardoor men de in de literatuur verspreide mening tegenkomt, dat de horizontale kanalen slechts de prikkel zouden kunnen leveren tot een horizontale nystagmus, en de verticale tot een rotatoire, respectievelijk verticale nystagmus enz.. Dit is gebleken onjuist te zijn. De oorspronkelijke observaties van FLOURENS en EWALD echter, konden wel bevestigd worden. Het feit, dat de ogen tijdens de nystagmus in het algemeen bewegingen uitvoeren om een as evenwijdig aan de draaiingsas (= „de nystagmus slaat in het draaiingsvlak”) is niet in strijd met de wet van FLOURENS-EWALD maar slechts het logische gevolg hiervan. Dit wordt nader toegelicht, waarbij gewezen wordt op de in het Aanhangsel bijgevoegde berekening. Daaruit blijkt dat de combinatie van de effecten in de, in drie vlakken loodrecht op elkaar geplaatste, kanalen altijd een resultante in het draaiingsvlak moet geven.

In Hoofdstuk V wordt achtereenvolgens ingegaan op de invloed van de blikrichting en van de compensatoire oogstanden bij de uitvoering van de nystagmus. Zoals uit proefnemingen van anderen bleek (JONGKEES en HULK) kan bij de mens een prikkeling van bv. de horizontale kanalen zowel een horizontale als een rotatoire nystagmus geven, afhankelijk van de blikrichting. Bij konijnen blijkt de nystagmus aan dezelfde invloed onderhevig te zijn. Hier is het echter niet de willekeurige verandering van blikrichting, die op de oogbewegingen invloed uitoefent, maar zijn het de door de otolithen op onwillekeurige wijze geregelde compensatoire oogreacties. Dit werd door de schrijver aangetoond door middel van proefnemingen, waarbij de stand van het proefdier na stoppen van de rotatie gewijzigd werd.

Vervolgens worden de resultaten besproken van een onderzoek naar de afzonderlijke oogspierbewegingen tijdens de nystagmus in verschillende ruimtelijke posities van het proefdier. Bij een aantal konijnen werden na exstirpatie van de grote hersenen de zes oogspieren vrij geprepareerd volgens TOPOLANSKY-BARTELS en daarna op de draaitafel in verbinding gebracht met mechanische schrijvers. De speciale constructie van deze schrijvers maakt het mogelijk de activiteit van de oogspieren bij draai-prikkel in iedere positie te registreren.

De musculi recti externus en internus toonden zich in vergelijking met de andere oogspieren het meest actief in verschillende posities en niet alleen in de normale stand. Het karakter van de contracties is afhankelijk van de positie in de ruimte. Over het algemeen zijn de contracties van de musculi recti externus en internus alternerend volgens de wet der

reciproke innervatie (SHERRINGTON). Dit werd door DE KLEIJN voor deze spieren reeds voor de koud-water nystagmus aangetoond. Het bleek, dat op rotatieprikkels om een bitemporale as de musculi recti internus en externus gelijktijdig contraheren en er dus geen reciprociteit is. Ook treden er contracties op wanneer uitsluitend de verticale booggangen geprikkeld worden en er in de horizontale booggangen geen endolymfhe stroming is. De musculi recti superior en inferior en de musculi obliqui zijn in het algemeen veel minder actief bij de uitvoering van de nystagmus dan de beide laterale oogspieren. Er werden geen fraaie alternerende curven verkregen. Een alternerende functie bestaat hier in zoverre, dat bij omkeer van de draairichting de tegengestelde spier in actie treedt. Er werden ook contracties geregistreerd wanneer uitsluitend de horizontale booggangen geprikkeld worden en in de verticale booggangen geen vloeistofstroming ontstaat.

Deze resultaten sluiten aan bij de onderzoekingen van LORENTE DE NÓ, volgens wie men één booggang met alle oogspieren verbonden moet denken.

In Hoofdstuk VI worden een aantal slotconclusies toegevoegd.

Het feit, dat de musculi recti externus en internus het meest actief zijn bij de nystagmus zou verklaard kunnen worden, doordat de compensatoire oogreacties de ogen in dezelfde positie ten opzichte van de buitenwereld trachten te houden. Dientengevolge zal de actie van de musculi recti externus en internus op zich zelf reeds in een groot aantal posities van het proefdier in de ruimte de voornaamste factor vormen voor een oogbeweging in het draaiingsvlak. Een schematische koppeling van bepaalde booggangen aan bepaalde oogspieren echter, is verwerpelijk. Men moet aannemen, dat alle booggangsreceptoren functioneel gekoppeld zijn aan alle oogspieren van beide zijden en op deze wijze onder iedere ruimtelijke omstandigheid de prikkel tot de adaequate reactie kunnen geven, d.i. een nystagmus om de rotatie-as — volgens de wet van FLOURENS-EWALD.

Naar voren wordt gebracht de betekenis, die men hierbij aan de proprioceptieve sensibiliteit van de oogspieren moet toekennen. In dit verband wordt gewezen op de analogie met eenvoudige reflexschakelingen.

SUMMARY

The object of the investigation is communicated in the introduction. According to classical conceptions the nystagmus is thought to be produced according to the law of FLOURENS-EWALD, named after both investigators who, respectively in 1842 and 1892 performed experiments on the function of the labyrinth. Usually the law of FLOURENS-EWALD is formulated as follows: "Each semicircular canal causes a nystagmus in its own plane", or "the nystagmus beats in the plane of the stimulated semicircular canal". The correctness of this law, for years invariably upheld in every textbook, has been questioned of late. A.o. the opinion has been expressed that the validity should be dependent on the position of the labyrinth in space (DE JUAN). Moreover, as a result of observations in men, the attention has been drawn to the fact that a constant relation exists between the plane of rotation and the direction of the nystagmus. It appears that in all positions of the test person, the after-nystagmus moves in the plane of rotation (MEES TEN OEVER). Continuing these investigations, the author has tried to gain a further insight into this problem by closely examining in animals the connection between the plane of rotation and nystagmus-direction. Further, the validity of the law of FLOURENS-EWALD was investigated.

In Chapter II experiments in dogs and rabbits are described. In these experiments the direction of the turning-after-nystagmus in many positions in space has been closely examined. The important difference between dogs, able to make voluntary movements with the frontally placed eyes and rabbits, in which the movements of the laterally placed eyes are regulated by means of the compensatory eye reactions in an absolutely involuntary way, is stressed. In fact it was found that in both kinds of test animals the nystagmus generally moves in the plane of rotation, i.e. that during the nystagmus the eyeballs make rotatory movements about an axis parallel to the axis of rotation.

In rabbits disturbances were seen along a certain stretch. It appeared that between tilting 195° and 255° backwards, the nystagmus does not move in the plane of rotation. This stretch is compared with the curve given by VAN DER HOEVE and DE KLEIJN for the compensatory movements of the eyes. It appears that the mentioned stretch coincides fairly

exactly with the region in which the eyes perform a quick turn from one extreme position into the other. This was confirmed by measuring the compensatory movements with a graduated arc. The author observed that the compensatory movements in this stretch seem to have a point of transition and show a less subtle adaptation.

Consequently a connection between the otolith function and the observed disorders is accepted. In this connection "the blind spot of the otoliths" of QUIX is mentioned.

Chapter III deals with the method which enabled the author to prove in rabbits once more the law of FLOURENS-EWALD, drafted on the ground of isolated stimulation of semicircular canals in an indirect way, i.e. by isolated elimination of the semicircular canals. The movements of the eyes appeared to be performed exclusively about an axis perpendicular to the plane of the semicircular canal which remained intact, or, if two semicircular canals are intact, about an axis, perpendicular to one of the middle planes between these semicircular canals. Generally the nystagmus does not move in the plane of rotation, provided that less than three semicircular canals function mutually perpendicular to one another. At the same time these experiments proved that the tilting reactions are produced from the vertical semicircular canals (DE KLEIJN and VERSTEEGH). It could, however, not be confirmed that the so-called „Progressivreaktionen" are reactions of the semicircular canals, because these reactions could be normally evoked in animals with destructed semicircular canals.

In Chapter IV a critical view is given of the results of these investigations. The author also refers to a recent investigation by JONGKEES and HULK in which different forms of nystagmus were examined in connection with the FLOURENS-EWALD law in the turning room. For a judgment of the validity of the law of FLOURENS-EWALD the original text of these investigators must be taken. The usual expression "The nystagmus beats in a certain plane" is not correct, because rotation of a body in space is not confined to one plane. During the nystagmus the eyes perform a series of rotatory movements about an axis, so that each nystagmus is essentially a rotatory movement. Since only part of the eye-surface can be seen and the cornea is the most important point of indication, the nystagmus is usually named after the movements performed by the cornea with regard to the eye-split (rotatory, horizontal, vertical, mixed etc.). This incorrect definition has been a contributory cause to a wrong interpretation of the law of FLOURENS-EWALD, and in literature the opinion may be found that the horizontal canals can supply a stimulation to a horizontal nystagmus only, and the vertical ones to a rotatory or vertical nystagmus etc. This appears to be incorrect. The

original observation of FLOURENS and EWALD, could however be confirmed. The fact that during a nystagmus the eyes generally perform movements about an axis parallel to the turning axis („the nystagmus beats in the plane of rotation”) is not in defiance of the law of FLOURENS-EWALD, but is only its logical consequence. This is further explained and the calculations subjoined in the appendix are pointed out. From this it appears that the combination of effects in the canals, in three planes perpendicular to one another, should always produce a resultant in the turning plane.

In Chapter V the influence of the direction of gaze and of the compensatory eye positions in producing a nystagmus are successively discussed. As appeared from the experiments of JONGKEES and HULK, stimulation of ~~the~~ horizontal canals in human beings may produce both a horizontal as well as a rotatory nystagmus, dependent on the direction of gaze. In rabbits the nystagmus appears to be subject to the same influence. However, here the eye movements are not influenced by a voluntary change of the direction of gaze but by the compensatory eye reactions, involuntarily regulated by the otoliths. This was demonstrated by experiments in which the position of the test animal was changed after stopping the rotation. Next the results are discussed of an investigation about the separate movements of the eye muscles during the nystagmus in different positions in space of the test animal. In a number of rabbits, after extirpation of the cerebrum, the six eye muscles were laid free according to TOPOLANSKY-BARTELS, and then connected with mechanic writers on the turning table. The special construction of these writers enabled the author to register the activity of the eye muscles in every position while rotatory stimulation was applied. As compared with other ocular muscles, the muscoli recti externus and internus proved to be the most active ones, not only in the normal posture but also in different positions. The character of the contractions is dependent on the position in space. In general the contractions of these muscles are alternating according to the law of reciprocity innervation (SHERRINGTON). This has already been demonstrated for these muscles by DE KLEIJN as far as the frigoric nystagmus was concerned. It appeared that the muscoli recti externus and internus contract simultaneously after rotatory stimulation about a bitemporal axis, consequently a reciprocity is then not present. Contractions also occur when only the vertical semicircular canals are stimulated and no endolymph-current is present in the horizontal semicircular canals. The muscoli recti superior and inferior and the muscoli obliqui are generally much less active in executing the nystagmus than both lateral eye muscles. No beautiful alternating curves could be obtained. An alternating function is present in that when the direc-

tion of rotation is changed, the opposite muscle becomes operative.

Contractions were registered, also when only the horizontal semicircular canals were stimulated and in the vertical semicircular canals no liquid current develops.

The results join the investigations of LORENTE DE NÓ, according to whom one semicircular canal must be thought connected with all eye muscles.

In Chapter VI some final conclusions are given. The fact that the musculi recti internus and externus are most active when a nystagmus is produced, might be explained by the fact that the eyes try to maintain the same position with regard to the outer world by means of the compensatory eye reactions. Therefore a contraction of the musculi recti externus and internus in itself, in a large number of different positions of the test animal in space, has to provoke movements of the eye in the plane of rotation. A schematic coupling of certain semicircular canals to certain eye muscles, however, is to be rejected. It has to be assumed that all receptors of the semicircular canals are functionally coupled to all eye muscles on both sides. In this way, under every position in space, they can produce the stimulation to the appropriate reaction, i.e. a nystagmus about the axis of rotation, according to the law of FLOURENS-EWALD.

The importance which has to be attached to the proprioceptive sensibility of the eye muscles, and the analogy with simple reflex connections is pointed out.

RÉSUMÉ

Dans l'introduction l'auteur nous informe du but de son examen. D'après les conceptions classiques le nystagmus se réaliserait selon la loi de FLOURENS-EWALD, nommée des deux expérimentateurs qui se sont occupés d'examens labyrinthiques respectivement en 1842 et en 1892.

La loi de FLOURENS-EWALD est le plus souvent formulée ainsi: „chaque canal semi-circulaire produit un nystagmus dans son propre plan", ou „le nystagmus bat dans le plan du canal semi-circulaire". Les derniers temps la justesse de cette loi qui, pendant de longues années a été maintenue inchangée dans les manuels, a été mise en doute. DE JUAN a mis en avant, entre autres choses, que la validité de cette loi devait dépendre de la position du labyrinthe dans l'espace. A propos d'observations chez les hommes l'attention a été dirigée en outre sur le fait qu'il existe un rapport légal entre le plan de la rotation et la direction du nystagmus. Dans toutes les positions de la personne en expérience le nystagmus rotatoire paraît se réaliser dans le plan de la rotation (MEES TEN OEVER).

S'inspirant de ces expérimentations l'auteur a essayé de se former une opinion plus précise de ce problème en observant minutieusement, aussi chez des animaux en expérience, le rapport entre le plan de la rotation et la direction du nystagmus, en confrontant la justesse de la loi de FLOURENS-EWALD aux résultats d'un examen personnel.

Le chapitre II traite les expérimentations chez les chiens et les lapins, où la direction du nystagmus rotatoire a été systématiquement observée dans plusieurs positions spatiales. Dans cet ordre d'idées l'auteur signale la différence considérable qui existe entre les chiens qui, les yeux en position frontale, sont à même de faire des mouvements oculaires volontaires, et les lapins, chez qui les mouvements des yeux en position latérale sont ajustés au moyen de réactions oculaires compensatrices.

Il trouve en effet que chez les deux espèces d'animaux en expérience le nystagmus se réalise dans le plan de la rotation, c'est-à-dire que pendant le nystagmus les globes oculaires font des mouvements rotatoires autour d'un axe parallèle à l'axe de rotation. Chez les lapins l'auteur observe des déviations sur un trajet déterminé. Entre un renversement de 195° à 255° en arrière le nystagmus paraît ne pas se réaliser dans le plan de la rotation. Ce trajet est comparé à la courbe établie par VAN DER HOEVE

et DE KLEYN pour la contra-rotation des yeux. Il paraît que le dit trajet rentre d'assez près dans le champ où les yeux réalisent un revirement rapide allant d'une position extrême à l'autre, ce qui a été confirmé par la vérification du mouvement compensateur de roulement des yeux à l'aide d'un rapporteur. L'auteur a été frappé par le fait que le mouvement de roulement paraît avoir un point de transition dans ce trajet et qu'il fait preuve d'une adaptation moins subtile. Aussi accepte-t-il des rapports entre la fonction otolithique et les déviations observées. Dans cet ordre d'idées il signale aussi la „tache aveugle des otolithes" de QUIX.

Le chapitre III traite la méthodologie d'après laquelle l'auteur a réussi à prouver une fois de plus chez les lapins la loi de FLOURENS-EWALD — établie en vertu d'excitation isolée de canaux semi-circulaires — de façon indirecte, à savoir par élimination isolée. Il paraît que les mouvements des yeux s'effectuent exclusivement autour d'un axe perpendiculaire au plan du canal semicirculaire resté intact, ou, si deux canaux semi-circulaires sont restés intacts, autour d'un axe perpendiculaire à l'un des plans du milieu entre ces canaux semi-circulaires. Le nystagmus ne se réalise pas en général dans le plan de la rotation, à moins que trois canaux semi-circulaires perpendiculaires l'un à l'autre fonctionnent.

Ces expérimentations ont pu confirmer que les réactions provoquées par l'épreuve de la table basculante sont engendrées par les canaux semi-circulaires verticaux (DE KLEIJN et VERSTEEGH).

Il n'a pas été possible toutefois de confirmer que les dites „Progressivreaktionen" soient des réactions provenant des canaux semicirculaires, puisqu'on pouvait exciter normalement ces réactions chez les animaux dont les canaux semi-circulaires étaient détruits.

Le chapitre IV est consacré à un examen critique de l'ensemble des résultats des expérimentations précédentes. L'auteur s'en réfère également à un examen récent de JONGKEES et HULK, où plusieurs formes de nystagmus, eu égard à la loi de FLOURENS-EWALD, ont pu être examinées dans la chambre de rotation. Pour être en mesure de juger la validité de la loi de FLOURENS-EWALD, il faut prendre la version primitive de ces expérimentateurs. L'expression courante que „le nystagmus bat dans un plan déterminé" n'est pas exacte, par ce que, du point de vue spatiale, la rotation ne reste pas limitée à un seul plan. Pendant le nystagmus les yeux réalisent une série de mouvements rotatoires autour d'un axe, de sorte que chaque nystagmus est rotatoire par essence (JONGKEES et HULK). Comme une partie de la surface oculaire est visible seulement et comme la cornée forme le principal point d'indication, nous avons l'habitude de nommer le nystagmus d'après les mouvements que fait la cornée par rapport à la fente oculaire (rotatoire, horizontal, vertical, mixte etc). Cette définition imprécise a donné lieu également à une fausse interprétation

de la loi de FLOWERS-EWALD, d'où résulte que nous rencontrons fréquemment dans la littérature la conception que les canaux horizontaux ne pourraient provoquer qu'un nystagmus horizontal et les canaux verticaux seulement un nystagmus rotatoire, respectivement vertical, etc Cette conception s'est révélée fausse. Toutefois les observations primitives de FLOURENS et EWALD ont pu être confirmées. Le fait que les yeux réalisent en général pendant le nystagmus des mouvements autour d'un axe parallèle à l'axe de rotation (= "le nystagmus bat dans le plan de la rotation") n'est pas en contradiction avec la loi de FLOURENS-EWALD, mais en est la conséquence logique seulement. L'auteur en fait un commentaire détaillé en signalant le calcul joint à l'Appendice. Il en résulte que la combinaison des effets dans les trois canaux placés dans trois plans perpendiculaires l'un à l'autre doit toujours donner une résultante dans le plan de la rotation.

Dans le chapitre V l'auteur insiste sur l'influence de la direction du regard et des positions compensatrices des yeux pendant le nystagmus. Comme il a résulté d'autres expérimentations (JONGKEES et HULK) une excitation des canaux horizontaux, par exemple, peut engendrer chez l'homme aussi bien un nystagmus horizontal que rotatoire. Chez les lapins le nystagmus paraît être sujet à la même influence. Cependant ce n'est pas ici le changement volontaire de la direction du regard qui influe sur les mouvements des yeux, mais ce sont les réactions oculaires compensatrices réglées de manière involontaire par les otolithes. Ceci a été démontré à l'aide d'expérimentations où la position de l'animal en expérience a été changée après l'arrêt de la rotation.

Ensuite l'auteur traite les résultats d'un examen des mouvements séparés des muscles oculaires pendant le nystagmus dans diverses positions spatiales de l'animal en expérience. Chez un certain nombre de lapins les six muscles oculaires furent préparés libres après extirpation du cerveau selon TOPOLANSKY-BARTELS et ensuite ils furent reliés aux enregistreurs mécaniques sur la table tournante. La construction spéciale de ces enregistreurs rend possible d'enregistrer l'activité des muscles oculaires pendant les excitations rotatoires dans chaque position. Comparés aux autres muscles oculaires les muscles droits interne et externe se sont montrés les plus actifs dans diverses positions et non seulement dans la position normale. Le caractère des contractions dépend de la position spatiale. En général les contractions des muscles droits interne et externe alternent selon la loi de l'innervation réciproque (SHERRINGTON)

En ce qui concerne ces derniers muscles DE KLEIJN l'a déjà démontré pour le nystagmus causé par l'épreuve à l'eau froide. L'auteur a trouvé que les muscles droits interne et externe se contractent simultanément autour d'un axe bitemporal par suite d'excitations rotatoires et il ne

s'agit donc pas de réciprocité. Il se présente aussi des contractions quand ce sont exclusivement les canaux semi-circulaires verticaux qui ont été excités et quand il n'y a pas de courant endolymphatique dans les canaux semi-circulaires horizontaux. Les muscles droits supérieur et inférieur et les muscles obliques sont en général beaucoup moins actifs pendant le nystagmus que les deux muscles oculaires latéraux. Nous n'avons pas obtenu de belles courbes alternantes. Il existe ici une fonction alternante en tant que le muscle opposé se met en action quand on change la direction de la rotation. Nous avons enregistré des contractions aussi là où ce ne sont que les canaux semi-circulaires horizontaux qui ont été excités et où il ne se produit pas de courant de liquide dans les canaux semi-circulaires verticaux.

Ces résultats se raccordent aux expérimentations de LORENTE DE NÓ d'après lequel il faut croire qu'un canal semi-circulaire est lié à tous les muscles oculaires.

Dans le chapitre VI l'auteur ajoute un certain nombre de conclusions finales. Le fait que les muscles droits interne et externe sont les plus actifs pendant le nystagmus pourrait être expliqué par ce que les yeux s'efforcent de garder la même position vis-à-vis du monde extérieur par des réaction oculaires compensatrices. Par conséquent la contraction d'un muscle droit externe ou interne donnera en soi déjà lieu à un mouvement oculaire dans le plan de la rotation, dans un grand nombre de positions de l'animal en expérience dans l'espace. Il faut rejeter cependant une connexion schématique de certains canaux semi-circulaires avec certains muscles oculaires. Il faut admettre que tous les récepteurs de canaux semi-circulaires sont liés de façon fonctionnelle à tous les muscles oculaires des deux côtés et qu'ils peuvent ainsi donner, dans toute circonstance spatiale, l'excitation à une réaction adéquate, à savoir un nystagmus autour de l'axe de rotation — selon la loi de Flourens-Ewald. L'auteur met en avant la signification qui doit être attribuée à la sensibilité proprioceptive des muscles oculaires. Dans cet ordre d'idées il faut signaler l'analogie avec de simples enchaînements de réflexe.

LITERATUUR

- ADRIAN, E. D., J. Physiol., 101, 389, 1943.
- ARELLANO, E. R., Acta Otolar. 26, 367, 1938.
- BÁRÁNY, R. und WITTMAACK, K., Verhandl. d. Dtsch. Otologischen Gesellsch. etc., 2 und 3 Juni 1911.
- BÁRÁNY, R., Monatschr. f. Ohrenheilk., 41, 477, 1907.
- BOORN, M. C. J. v. D., Dissertatie, Amsterdam, 1942.
- BIEMOND, A., Kon. Ned. Ak. Wetensch., Proc. Vol. XLII, Nr. 4, 1939.
- BOK, S. T., De gedachtengang van de statistica, Stenfert Kroese, 1948.
- TER BRAAK, J. W. G., Pflüg. Archiv 238, 327, 1936.
- BREUER, J., Pflüg. Archiv. 44, 135, 1889.
- BIJTEL, J., N.T.v.Gen. 87, 1042, 1942.
- TEN CATE, J., Physiologie van het centrale zenuwstelsel van de gewervelde dieren en van de mens. Dl. I Erven Bohn, Haarlem, 1947.
- DEINSE, J. B. v., Dissertatie, Amsterdam, 1946.
- DOHLMAN, G., Royal Soc. Med., Proc. XXVIII p. 65, 1935.
- EWALD, J. R., Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus Octavus, Wiesbaden, 1892.
- EGMOND, A. A. J. v., GROEN, J. J., en JONGKEES, L. B. W., N.T.v.G., 87, 1793, 1943.
- EGMOND, A. A. J. v., GROEN, J. J., and JONGKEES, L. B. W., J. Physiol., 110, 1-17, 1949.
- FLOURENS, P., Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux etc., Paris, 1842.
- GAEDE, W., Archiv f. Ohrenheilk. 110, 6, 1922.
- GERLINGS, P. G., Acta Oto-laryng., XXX, 183, 1942.
- GÖTHLIN, F., Acta Oto-laryng. 34, 230, 1946.
- GRAHE, K., Ztschrift. f. Hals-Nasen- und Ohrenheilk. III, 550, 1922.
- GROEN J. J., Medische Physica, Burger H. C., en Burger, G. C. E. N.H.U.M. 1949.
- GROEN J. J., en JONGKEES, L. B. W., J. Physiol., 107, 1., 1948.
- GROEN, J. J., en JONGKEES, L. B. W., N.T.v.G., 88, 531, 1944.
- HUIZINGA, E., Acta Oto-laryng. 20, 76, 1934.
- HUIZINGA, E., Acta Oto-laryng. 24, 82, 1936.
- HOEVE, J. v. D. und KLEYN, A. DE, Arch. f. ges. Physiol., 169, 241, 1917.
- JONGKEES, L. B. W., N.T.v.G., 88, 198, 1944.
- JONGKEES, L. B. W., en GROEN, J. J., J. of Laryng. and Otol. LXI, 529, 1946.
- JONGKEES, L. B. W., en HULK, J., Acta Otolar. 38, 274, 1950.
- JONGKEES, L. B. W., Acta Otolar. 38, 18, 1950.
- DE JUAN, P., Acta Otolar. 14, 337, 1930.
- DE JUAN, P., Travaux du laboratoire de recherches biologiques de l'université de Madrid. S.R. Cajal. 25, 307, 1927-1928.
- DE KLEIJN, A., J. Lar. 38, 646, 1923.
- DE KLEIJN, A., Confinia neur. 2, fasc. 5.
- DE KLEIJN, A. en SCHENK, Acta Otolar. 15, 439, 1931.
- DE KLEIJN, A. en VERSTEEGH, C., J. Lar. and Otol. 42, 649, 1927.
- DE KLEIJN, A. en VERSTEEGH, C., Acta Otolar. 22, 327, 1935.

- DE KLEIJN, A. en VERSTEEGH, C., *Acta Otolar.* 24, 34, 1936.
- LÖWENSTEIN, O., *J. Exp. Biol.* 14, 473, 1937.
- LÖWENSTEIN, O., and SAND, A., *Proc. Royal Soc. London.* 129, 251, 1940.
- LÖWENSTEIN, O., and SAND, A., *J. Phys.* 99, 89, 1940.
- MACH, E., *Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen.* Engelmann, Leipzig 1875.
- MAGNUS, R., *Körperstellung.* Verl. Jul. Springer. Berlin 1924.
- MAXWELL, S. S. *Am. J. Phys.* 68, 125, 1924.
- MAXWELL, S. S., and HUDDLESTON, O. L., *J. Gen. Phys.* 8, 441, 1928.
- MEES TEN OEVER, J., *Diss.* Amsterdam. 1947.
- VAN DER MEULEN, P., *Diss.* Groningen. 1950.
- MOWRER, O. H., *Acta Otolar.* 22, 1, 1935.
- MYGIND, S. H., *Acta Otolar. Suppl.* 70, 1948.
- MC. NALLY, W. J., *J. Lar. Otol.* 349, Juni 1926.
- MC. NALLY, W. J. and TAIT, J., *Transactions Am. Otol. Soc.* 1934.
- NAVIS, H., *Diss.* Leiden, 1938.
- NELISSEN, A.A.M., *Diss.* Utrecht. 1934.
- DE NÓ, R. L. *Travaux Inst. Cajal* 25, 1927—1928.
- DE NÓ, R. L., *Ergeb. d. Phys.* 32, 1931.
- DE NÓ, R. L., *Laryngoscope.* 43, 1, 1933.
- DE NÓ, R. L., *Acta Otolar.* 21, 416, 1934.
- OHM, J., *Klin. Mon. blttr. f. Augenheilk.* 62, Mrt. Apr. 1919.
- QUIX, F. H., *J. Lar. and Otol.* 40, 425, 1925.
- QUIX, F. H., *N.T.v.G.* 72, No. 16, 1928.
- QUIX, F. H., *Leerboek der Zenuwziekten*, Bouwman en Brouwer. Erven F. Bohn. 1930.
- QUIX, F. H., *N.T.v.G.* 81, 3912, 1937.
- QUIX, F. H. en EYSVOGEL, M.H.P.M., *Ztschft. f. H.N.O.-heilk.* 23, 68, 1929.
- ROSS, D. A., *J. Phys.* 86, 117, 1936.
- ROSSUM, A. v., *Diss.* Utrecht, 1907.
- SCHMALTZ, G., *Proc. Royal Soc. Med.* 25, 1, 1932.
- SCHÖNEMAN, A., *Schläfenbein und Schädelbasis.* Zürcher & Furrer. 1906. Zürich.
- SHERRINGTON, CH., *The integrative Action of the Nervous System.* Cambridge University Press, repr. 1947.
- SPIEGEL, E. A. en SOMMER, I., *Ophthalmo-Oto-Neurologie* 1931.
- SPIEGEL, E. A. en AROSON, L., *Am. J. Phys.* 109, 693, 1934.
- STEINHAUSEN, W., *Arch. f.d. Ges. Phys.* 228: 322, 1931.
- STEINHAUSEN, W., *Ztschft. f. Lar., Rhin., Otol.* 26, 29, 1935.
- TAIT, J., *Medicine of the Ear.* Fowler Jr. Nelson and Sons, New York 1947.
- THORVAL, A., *Etudes experimentales sur la Fonction des Organes des Canaux Semicirculaires et celle des Otolithes.* Levin & Muncksgaard, Kopenhagen.
- THORVAL, A., *Acta Otolar.* 14, 333, 1930.
- VERSTEEGH, C., *Acta Otolar.* 11 393, 1927.
- WODAK, E. und FISCHER, M. H., *Mon. schrft. f. Ohrenheilk.* 58, 70, 1924.
- WOLETZ, F., *Ztschft. f. H.N. O. heilk.* 33, 476, 1933.

