Utrecht University Library
Partner in Science
Universiteit Utrecht

Gewaarwordingen en reflexen, opgewekt vanuit de halfcirkelvormige kanalen

https://hdl.handle.net/1874/255417

A.A. 192, 1907.

Gewaarwordingen en reflexen, opgewekt vanuit de halfcirkelvormige kanalen.

A. VAN ROSSEM.

Gewaarwordingen en reflexen, opgewekt vanuit de halfcirkelvormige kanalen.

Diss. Utrecht 1907

Gewaarwordingen en reflexen, opgewekt vanuit de halfcirkelvormige kanalen.

PROEFSCHRIFT TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN **DOCTOR IN DE GENEESKUNDE** AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE **UTRECHT** NA MACHTIGING VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS DR. S. D. VAN VEEN HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER GODGELEERDHEID VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE TE VERDEDIGEN OP DINSDAG 19 MAART 1907 DES NAMIDDAGS TE 4 UUR DOOR **ADRIAAN VAN ROSSEM** ARTS GEBOREN TE ROTTERDAM.

J. VAN BOEKHOVEN. UTRECHT. — 1907.

AAN MIJNE OUDERS.

Bij de voltooiing van dit proefschrift voel ik mij gedrongen, in de eerste plaats U, Hooggeleerde ZWAARDEMAKER, *Hooggeachte Promotor, mijn diepgevoelden dank te brengen voor de welwillendheid en hulp, mij in zoo ruime mate betoond. Dat mijne belangstelling in physiologisch onderzoek zich gedurende dezen arbeid ontwikkeld heeft, is aan uwe bezielende leiding te danken.*

Ook U, Hoogleeraren en Lectoren van de Medische en Philosophische Faculteit, breng ik voor het genoten onderwijs mijn welgemeenden dank.

De tijd, in Groningen doorgebracht, heeft veel tot mijne vorming bijgedragen. Gaarne betuig ik daarom mijn dank aan U, Klinische Hoogleeraren aldaar.

U, Zeergeleerde WERNDLY, *ben ik ten zeerste verplicht voor de hulp en voorlichting, bij het wiskundig gedeelte van dit proefschrift van U ontvangen.*

Eveneens ben ik U, Waarde CANNEGIETER, *hoogst erkentelijk voor de bewerking der theoretisch mechanische bijlage. Wees overtuigd, dat ik den tijd en de moeite, door u hieraan besteed, ten zeerste op prijs stel.*

Allen, die mij bij het verrichten der proeven op eenigerleiwijze behulpzaam waren, mijn hartelijken dank!

INHOUD.

Bladz.

INLEIDING 1

HOOFDSTUK I.

OPHEFFING DER FUNCTIE VAN DEN LABYRINTHUS VESTIBULARIS BIJ DIEREN.

A. Kikvorschen 3
B. Schildpadden 8
C. Duiven 12
D. Cavia's 16

HOOFDSTUK II.

ROTATIEPROEVEN BIJ DIEREN.

A. Kikvorschen 38
B. Schildpadden 47
C. Duiven 49
D. Cavia's 55

HOOFDSTUK III.

DE HYPOTHESE VAN MACH-BREUER. 60

HOOFDSTUK IV.

ROTATIEPROEVEN BIJ MENSCHEN.

§ 1. Hulpmiddelen van onderzoek 80
§ 2. Qualitatief onderzoek 85
§ 3. Quantitatief onderzoek 89
α. Door hoofdstandswijziging 89
β. Door in gang gezetten van het toestel 91
γ. Betreffende controversia BREUER-SARAI . . . 100
δ. Bij verschillende hoofdhelling 116
ε. Gemiddelde waarde van het minimum perceptibile 127

HOOFDSTUK V.

REACTIETIJD.

§ 1. Bepalingen van den reactietijd 129
§ 2. Aangroeiende gewaarwording? 139
§ 3. Aanhangsel: Duur der gewaarwording bij momentaneelen prikkel 141

HOOFDSTUK VI.

BESLUIT. 143

PLAAT.

BIJLAGE.

Beweging van een vloeistof in een ringvormig kanaal, bevestigd op een draaiende schijf, door H. G. CANNEGIETER.

NOMENCLATUUR,

bij de beschrijvingen der dierexperimenten gebruikt.

Kopbewegingen:

1°. **Rotatie** of draaiing: beweging om de verticale as, ook wel kruinas genoemd; we spreken b.v. van rotatie naar links als het dier den bek naar links beweegt.

2°. **Inclinatie** of neiging: beweging om de sagittale as, waarbij we weer spreken van inclinatie naar links als de schedeltop naar links gaat.

3°. **Flexie** en **extensie**, bewegingen om de oogas.

De bewegingen in de richting naar den ruststand, die meest sneller plaats vinden, heeten **nystagmusbewegingen.**

Oogbewegingen:

1°. **Wending**: beweging in het horizontale vlak van den schedel (het vlak, dat loodrecht op de kruinas staat) b.v. oogwending naar links is: beweging van het linker oog naar het linker oor, van het rechter oog naar den neus; deze bewegingen komen overeen met rotatie van den kop naar links.

2°. **Inclinatie** of neiging: beweging in het frontale vlak van den schedel (het vlak, dat, door de oogas gaande, loodrecht op de sagittale as staat) b.v. inclinatie der oogen naar links is: beweging van het linker oog naar beneden en van het rechter oog naar boven.

De bewegingen in den ruststand terug heeten **nystagmusbewegingen.**

Rotatie op de draaischijf:

Bij het aangeven der **rotatierichting** denk ik mij in de plaats van het dier op de draaischijf te bevinden en spreek dus van rotatie naar links als mijn linker schouder achteruit zou gaan (de beweging tegengesteld aan de wijzers van een uurwerk).

Reactie is de beweging, die een dier in den aanvang der rotatie maakt. De **reactiehoek** geeft de afwijking van den ruststand aan. **Nystagmusbeweging** is de beweging terug, in de richting van den ruststand en de **nystagmusphase** geeft den uitslag dezer beweging aan.

Na-reactie is de beweging, die bij het stilhouden der rotatie optreedt; de **hoek der na-reactie** geeft den uitslag aan; de beweging in de richting van den ruststand heet **na-nystagmus**, waarvan de breedte door **phase van den na-nystagmus** wordt aangeduid.

INLEIDING.

Doel van het onderzoek was, de gewaarwordingen, die bij passieve draaiing optreden en sinds MACH, BREUER en CRUM-BROWN door de meeste onderzoekers met de functie der halfcirkelvormige kanalen in verband worden gebracht, nader en met name in hare quantitatieve verhoudingen te leeren kennen.

Ter orienteering in het onderwerp ging vooraf een onderzoek naar de gevolgen eener opheffing der labyrinthfunctie bij enkele dieren, n.l. kikvorschen, duiven, schildpadden en cavia's.

Vervolgens werden aan deze dieren, normale en geopereerde, de verschijnselen onderzocht, die bij passieve rotatie optreden, waarop een qualitatief en quantitatief onderzoek der rotatie-gewaarwordingen bij den mensch volgde.

Aan het begin van elk onderdeel vindt men een kort litteratuur-overzicht, dat echter, wegens de enorm

uitgebreide litteratuur over dit onderwerp nergens aanspraak op volledigheid kan maken.

Uitgebreide opgaven vindt men in:

Von Stein: Die Lehren von den Funktionen der Einzelnen Theile des Ohrlabyrinths; Duitsche vertaling van C. v. Krzywicki. (1894).

Stern: Die Literatur über die nicht akustische Funktion des inneren Ohres bis zum Jahre 1895. Archiv für Ohrenheilkunde Bd. 39. S. 248—284. (1895).

Von Stein: Ueber Gleichgewichtsstörungen bei Ohrenleiden. Sammelreferat. (1905). Internationales Centralblatt für Ohrenheilkunde. Bd. III. N°. 12. p. 407.

A. Kreidl. Die Funktionen des Vestibularapparates Ergebnisse der Physiologie. Bd. V. p. 572. 1906. (het laatste kwam mij intusschen eerst tijdens den druk in handen).

HOOFDSTUK I.

Opheffing der functie van den labyrinthus vestibularis bij dieren.

A. Kikvorschen.

Litteratuur-overzicht.

Goltz [1]) (1870) was de eerste, die constateerde, dat na doorsnijding der beide nervi acustici, kikvorschen niet meer in staat zijn, op een hellend vlak hun evenwicht te bewaren. Hij zag ook, dat een dergelijk dier na een sprong op den rug terecht kwam.

Dit laatste vond ook Hasse [2]) (1873), die beiderzijds na aanboring van den bovenwand van de gehoorkapsel het labyrinth met een naald verwoestte. Na eenzijdige verwoesting is de kop naar den geopereerden kant geneigd.

Schrader [3]) (1887) gaf eene eenvoudige methode aan, om het labyrinth te exstirpeeren n.l. vanuit de mondholte.

Volgens deze methode nam Breuer [4]) (1891) beide

---

[1]) Ueber die physiologische Bedeutung der Bogengänge des Ohrlabyrinths. Pflüger's Archiv. Bd. III. pag. 172.

[2]) Die vergleichende Morphologie und Histologie des häutigen Gehörorganes der Wirbelthiere. (Supplement zu den Anatomischen Studiën Bd. I). pag. 63.

[3]) Zur Physiologie des Froschgehirns. Pflüger's Archiv. Bd. 41. pag. 75.

[4]) Uber die Function der Otolithen-apparate. Pflüger's Archiv. Bd. 48. pag 195.

labyrinthen weg. De kikvorschen liggen en zwemmen dan op den rug. Hij komt tot de conclusie, dat door verwoesting der beide labyrinthen de waarneming van den stand van het lichaam verloren is gegaan.

SCHIFF [1]) (1891) constateerde, dat na de doorsnijding van den nervus acusticus aan één zijde bij een sprong de achterpoot aan de intacte lichaams helft van de mediaanlijn afweek en langzamer werd ingetrokken. Bij verontrusting der dieren gleed de voorpoot aan dien kant vaak wat uit, zoodat deze verder werd uitgestrekt dan de andere en de kop iets geneigd werd naar de geopereerde zijde. De doorsnijding van den tweeden n. acusticus deed deze afwijkingen verdwijnen. Kort na de operatie sprong het dier zeldzamer dan een normaal en later meer in verticale richting. In het water nam het een verticalen stand in.

GIRARD [2]) (1892) doorsneed eveneens den n. acusticus en vond in hoofdzaak dezelfde verschijnselen, die hij uitvoerig beschrijft. Uit het onderzoek van eenzijdig geopereerde kikvorschen besluit hij, dat de spierkracht aan den geopereerden kant zwakker is dan aan den intacten.

EWALD [3]) (1892), die de labyrinthen zoowel van de rugzijde als van de mondholte uit exstirpeerde, constateerde hetzelfde, als de vorige onderzoekers; hij vestigt

---

[1]) Sur le rôle des rameaux non auditifs du nerf acoustique. Archives des sciences physiques et naturelles. Periode III. Tome XXV. pag. 194.

[2]) Recherches sur la fonction des canaux semicirculaires de l'oreille interne chez la grenouille. Archives de Physiologie normale et pathologique. Ve. serie. Tome IV. pag. 353.

[3]) Physiologische Untersuchungen uber das Endorgan des Nervus octavus. pag. 185.

in 't bijzonder de aandacht op den abnormalen stand, die na eenzijdige operatie optrad: de kop was naar den geopereerden kant geneigd, de voorpoot van de gezonde zijde stond uitgestrekt en geproneerd [1]) In het water hing het lichaam aan de geopereerde zijde lager.

Ach [2]) (1901) vestigde de aandacht op eigenaardige ooglidreflexen, die verdwijnen na exstirpatie der beide labyrinthen.

Emanuel [3]) (1903) beschrijft nader eene reeds in 1894 door Ewald [4]) gevonden verandering in de spiercurve, na labyrinth-exstirpatie optredend.

Eigen onderzoek.

Dit bevestigde enkele belangrijke feiten, boven beschreven; iets nieuws leverde het niet op.

Ik exstirpeerde de labyrinthen op de door Schrader aangegeven, door Breuer, Ewald en Ach [5]) nader

---

[1]) Volgens (1904) Henri en Stodel komt deze stand, die na verloop van tijd verdwijnt, weer onmiddellijk terug na exstirpatie der groote hersenen:
Rôle des hémisphères cérebraux dans la disparition des troubles résultant de la déstruction du labyrinthe chez les grenouilles. Comptes rendus de la société de biologie. T. LVI. pag. 232.

[2]) Ueber die Otolithen-function und den Labyrinthtonus. Pflüger's Archiv. Bd. 86. pag. 122.

[3]) Ueber die Wirkung der Labyrinthe und des Thalamus Opticus auf die Zugcurve des Frosches. Pflüger's Archiv. Bd. 99. pag. 363.

[4]) Deutsche Med. Wochenschrift 1894. pag. 69.

[5]) Zie litteratuuroverzicht.

beschreven methode. Deze heeft bij haren eenvoud het groote voordeel, dat het laedeeren der hersenen is uittesluiten.

Men kieze bij voorkeur vrouwelijke exemplaren van Rana esculenta, want bij deze ziet men het duidelijkste het otolithenzakje als een wit vlekje doorschemeren. Eene kleine snede in het mondslijmvlies op die plaats legt de basaalvlakte van het labyrinth bloot. De hier verloopende carotis wordt op zijde geschoven; in het kraakbeen, dat de benedenwand van de labyrinthkapsel vormt, wordt eene opening geboord; daarna wordt zoo mogelijk het labyrinth geëxstirpeerd of, zoo dit niet gelukt, in zijn geheel verwoest.

Eenzijdige wegname veroorzaakte zonder uitzondering den abnormalen stand, boven aangegeven: de voorpoot aan de intacte zijde staat gestrekt en geproneerd, de kop is naar den geopereerden kant geneigd. Wanneer deze stand somtijds niet aanwezig was, was eene geringe prikkeling voldoende om hem op te wekken. Eenmaal constateerde ik na de operatie den tegenovergestelden stand, n.l. extensie van de voorpoot der geopereerde zijde en kopneiging naar den intacten kant. Dit verdween echter na enkele uren, om over te gaan in den gewoonlijk na eenzijdige exstirpatie optredenden stand. Waarschijnlijk berustte deze afwijking op eene voorbijgaande prikkeling van den nervus vestibularis. Kort na de operatie loopt de kikvorsch soms rond naar de geopereerde zijde, doordat de pooten aan dien kant zwakker bewogen worden.

De exstirpatie van het tweede labyrinth doet den abnormalen stand verdwijnen. Wordt dan de kop niet

rechtuit gehouden, dan is dit te wijten aan eene onvolledige wegname.

Een onderzoek over den invloed van enkele vergiften op den eenzijdig labyrinthloozen kikvorsch leverde voor ons onderwerp geen nieuwe gezichtspunten op.

Met het oog op de toxicologische bijzonderheden laat ik hier een kort verslag der experimenten volgen:

1 Chloroform: Eerst als na de operatie de kikvorsch uit de narcose ontwaakt, treedt de beschreven stand op; eene nieuwe narcose doet dezen weer verdwijnen. De chloroformnarcose geschiedt zeer eenvoudig, n.l. door den kikvorsch enkele minuten in met chloroform verzadigd water te plaatsen.

2 Chloralose: De kikvorsch wordt in verzadigde chloralose oplossing ($^1/_4$ %) geplaatst. Na drie uur begint hij in slaap te geraken; dan is de kopneiging nog aanwezig; zij verdwijnt eerst, als de narcose dieper wordt ($^1/_2$ uur later). Het dier vertoont dan geen spontane bewegingen; de kop ligt niet op den grond. Prikkeling wekt onmiddellijk de vroegere kopneiging op, ook dan, als de beweging der pooten verhinderd wordt. De kopinclinatie wordt dus niet uitsluitend veroorzaakt door het uitsteken van een voorpoot en draagt duidelijk het karakter van een reflex.

3 Hydrochloras morphini: 10 m.g. werd in den lymphzak gespoten. Na 20 uur was de kopneiging verdwenen, de kop rustte op den grond.

4 Carbol (3 m.g.) en [5 Pricrotoxin (2 m.g.) geven beide beiderzijds gelijke clonische krampen. Deze verschillen niet van die, welke bij normale dieren door deze vergiften veroorzaakt worden.

6 Lobeline: Bij een eenzijdig labyrinthloozen kikvorsch geeft injectie van 2 m.g. zwavelzure lobeline het volgende beeld, hetzelfde dat lobeline bij een normaal dier opwekt:

Na 7 minuten springt het dier minder makkelijk; *geen* coördinatie-stoornissen [1]).

[1]) Edmunds American Journal of Physiology. vol. XI. pag. 79.

Na 15 minuten verlies van spontane bewegingen, kopneiging verdwenen. Prikkeling wekt clonische krampen op in pooten en tong, beiderzijds volkomen gelijk.

Na 20 minuten is dit verdwenen en de reflex-prikkelbaarheid verloren gegaan; totale paralyse.

De kikvorsch herstelt zich langzaam, n.l. in 3 dagen; de kopneiging keert weer terug.

B. Schildpadden.

Onderzoekingen aan de labyrinthen van schildpadden worden nergens vermeld. Toevallig in de gelegenheid hiertoe, verrichtte ik ook op deze dieren (n.l. Emys orbicularis) eenige experimenten. Opheffing der labyrinthfunctie gelukte op de volgende wijze: [1])

Proef I. 13 Dec. 1906.

Het rechter trommelvlies [2]), vlak onder de huid gelegen wordt aan den bovenrand losgemaakt en opgelicht. Men ziet dan in de ruime holte van het middenoor [3]) en bemerkt in het onderste deel de columella, los met het trommelvlies verbonden. Nadat het trommelvlies is vrij gemaakt, wordt het verwijderd. De columella, die door eene nagenoeg kanaalvormige [4]) uitstulping der trommelholte gaat en aan het einde met hare basis in het foramen ovale vastzit, dient nu

---

[1]) Hierbij betuig ik nog mijn hartelijken dank aan den heer J. W Switters, assistent aan het Tandheelkundig Instituut, die op zoo bereidwillige wijze mij bij het gebruik der odontologische boormachine terecht wees.

[2]) Zie voor de Anatomie: C. Hasse, Anatomische Studiën (1873). Bd. I. pag. 225.

[3]) Hasse l. c. pag. 233.

[4]) Hasse l. c. pag. 230.

als wegwijzer naar het labyrinth.[1]) Dit kanaal verwijden we met behulp van boortjes, door eene boormachine in beweging gebracht. Wanneer op deze wijze het oorspronkelijk zeer nauwe kanaal zoo wijd is geworden, dat wij met een excavator in de labyrinthholte kunnen dringen, dan brengen we hierin, en wel zoo diep mogelijk, eene cauteriseerende stof n.l. arsenikpasta[2]); bij het diep inbrengen zagen we oogbewegingen optreden, vervolgens tamponneeren we zoo stijf mogelijk het kanaal, en, voor zoover bereikbaar, de labyrinthholte. Het beenige labyrinth sluit bij de schildpad niet om het vliezige labyrinth, maar vormt eene groote holte, onregelmatig van vorm. Wij mochten dus verwachten, dat op deze wijze de labyrinthfunctie zou opgeheven worden.

Werkelijk begon een uur later de schildpad den kop naar rechts te draaien, wat na een uur nog sterker uitgesproken was; oogbewegingen waren er niet; soms bewoog zij zich naar rechts.

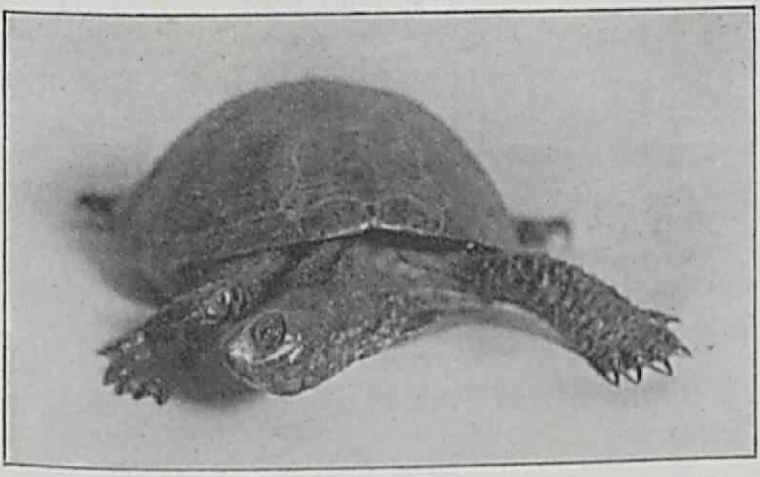


Fig. 1. Schildpad, wier rechter labyrinth buiten functie is gesteld.

Den volgenden dag (14 Dec.) is de kopverdraaiing naar rechts nog sterker (± 45°); de kop is ver en krampachtig

[1]) Men kan ook het foramen ovale bereiken langs de basis van den schedel. Wegens de groote bloedvaten, die zich daar bevinden, is echter eene belangrijke bloeding moeilijk te vermijden.

[2]) Bestaande uit acidum arsenicosum met 3 % solutio lysoli tot eene pasta vermengd.

uitgestoken, rust ook meest niet op den grond. Om hem in het schild terug te duwen is eene kracht noodig van ± 75 gram. Af en toe is er zwakke oognystagmus te zien. De pooten zijn uitgestrekt (de voorpooten geheel) en worden bij gevoelsprikkels, op de huid van de pooten aangebracht, niet ingetrokken. Het dier beweegt zich slechts zeer zelden en dan nog doet het slechts enkele stappen en wel naar rechts; meest blijft het onbeweeglijk op dezelfde plaats zitten of doet af en toe vergeefsche pogingen om te loopen, waarbij de pooten uitglijden, zonder dat zij eene verplaatsing der schildpad veroorzaken.

Op den rug gelegd kan zij zich niet omkeeren, niettegenstaande enkele vergeefsche pogingen. De kop komt daarbij zelfs onder het schild te liggen, met den schedel daartegen aan.

15 Dec. Toestand dezelfde; de kracht in de voorpooten is minimaal; trek ik er aan, dan ondervind ik hoegenaamd geen weerstand; de linker voorpoot wordt reeds door 10 gram gestrekt, de rechter door 25 gram. Ook de kracht in de achterpooten is gering: 75 gram strekt reeds den linker, 100 gram den rechter achterpoot. Eene normale schildpad kan een gewicht van 425 gram, aan een achterpoot bevestigd, nog even omhoogtrekken.

18 Dec. Kop 25° naar rechts geroteerd, 45° naar rechts geneigd; meestal vrij in de lucht stekend, soms een oogenblik op den grond rustend. Linker oog is naar rechts gewend, rechts is dit minder duidelijk.

19 Dec. 2 uur. Gedurende enkele minuten nam ik clonische en tonische krampen in de pooten waar, zij zijn krampachtig uitgestoken.

2 u. 30 is de toestand als voren; spieren totaal slap; beide oogen naar links gewend, af en toe nystagmusbewegingen.

Proef II. 7 Jan. 3 u. 30.

Op dezelfde wijze als bij proef I worden beide trommelvliezen weggenomen en de kanalen, die naar het rechter en linker labyrinth voeren, verwijd. Nadat in de linker labyrinthholte watjes met arsenikpasta zijn gebracht, treedt eene neiging tot koprotatie naar links op; af en toe wijkt

de kop naar links af, maar wordt dan weer in den ruststand teruggebracht. Het dier loopt nagenoeg recht uit. [1])

8 Jan. 11 u. Kop naar links geroteerd (± 20°). Geen kopinclinatie. Rechter voorpoot geheel uitgestrekt. Het dier beweegt zich zelden; eene afname in de kracht der extremiteiten is niet duidelijk. Nu en dan zijn er kopbewegingen in den ruststand terug: deze nystagmusbewegingen geschieden echter zeer langzaam en in geringe frequentie (éénmaal in 5 à 10 seconden). Oogbewegingen zijn aanwezig, evenzoo in een zeer langzaam rhythmus (tot eenmaal in 20 seconden) en wel wending naar links met nystagmus naar rechts.

In de rechter labyrintholte breng ik nu arsenikpasta.

9 Jan. 2 u. De kop staat rechtuit [2]) (half uitgestoken).

Of de in het oog loopende vermindering in spierkracht in proef I aan het verlies der labyrinthfunctie moet worden toegeschreven, is niet uit te maken. Het meest typische symptoom, na buiten functie stellen van een der labyrinthen optredend, is ook hier de abnormale kopstand, [3]) afgebeeld op figuur 1, welke de schildpad uit proef I (op 15 Dec.) in rust voorstelt; men krijgt den indruk, dat zij bezig is, zich naar rechts te bewegen.

Proef II demonstreert, dat de koprotatie, optredend na eenzijdige opheffing der labyrinthfunctie, weer verdwijnt, wanneer ook het tweede labyrinth met arsenik wordt behandeld.

---

[1]) Zie verder de beschrijving eener rotatieproef (pag. 48).

[2]) Zie de beschrijving eener rotatieproef (pag. 48).

[3]) Dat dit symptoom niet aan prikkeling, maar aan functieverlies moet toegeschreven worden, hiertoe mogen wij met het oog op het resultaat, dat het analoge onderzoek op cavia's opleverde (zie pag. 25) wel besluiten.

C. Duiven.

Litteratuur-overzicht.

Zeker zijn van de vele proeven, op duiven verricht, die van EWALD het belangrijkste. De labyrinth-exstirpatie, zooals hij die uitvoerde en in zijn werk: Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus (1892) beschreef, komt in hoofdzaak hierop neer: [1])

Na de huidsnee worden de nekspieren op zijde geschoven. Onder de Westien'sche binoculaire loupe werkende, verwijdert men uiterst voorzichtig het schedeldak, cauteriseert de langs de canales semicirculares loopende sinus, breekt de beenige kanalen open en neemt successievelijk de vliezige canales semicirculares met hunne ampullen, den utriculus en den sacculus met de lagena weg. Op deze wijze werkende is men absoluut zeker, de hersenen niet te laedeeren. De symptomen, die in aansluiting aan de operatie optreden, kunnen dus niet aan eene verwonding van het cerebellum worden toegeschreven, wat bij de experimenten, voor EWALD verricht, niet volkomen uit te sluiten was. 6—8 Dagen na de eenzijdige operatie begint eene kopverdraaiing, bij voorkeur in aanvallen optredend, en wel hoofdzakelijk bestaande in eene neiging naar de geopereerde zijde, gevolgd door rotatie- en flexiebewegingen. Eenige maanden na de operatie is de kop-

[1]) L. c. kapitel V. pag. 191.

verdraaiing verdwenen [1]) en vallen er nog slechts zeer geringe afwijkingen van een normaal dier te constateeren. De duiven leeren weer vliegen als vroeger. Uit vele proeven leidt Ewald af, dat de extremiteiten aan den geopereerden kant minder beweeglijk zijn en zwakker dan aan de andere zijde. Ook met de overige spieren zou elk labyrinth in verbinding staan en de normale spiertonus gedeeltelijk opwekken, waaruit de beschreven kopverdraaiing verklaard moet worden. Wegname van het tweede labyrinth doet eene bestaande kopverdraaiing verdwijnen, evenzoo de asymmetrie in spierkracht. Door bijzondere proeven bewijst hij, dat labyrinthlooze duiven eene algemeene spierzwakte bezitten. Zij kunnen niet meer vliegen en moeten in den eersten tijd na de operatie kunstmatig gevoed worden.

Ewald komt tot de conclusie, dat alle beschreven symptomen door verlies der normale labyrinthfunctie en niet door prikkeling veroorzaakt worden.

Na Ewald's onderzoek is er over den invloed der labyrinth-exstirpatie bij duiven niets nieuws van beteekenis gevonden. Latere onderzoekers geven grootendeels enkel bevestiging zijner proeven.

Zoo Matte [2]) (1894); nieuw is zijn resultaat, dat na exstirpatie der beide lagenae, met behoud van het overige deel van het labyrinth, in de bewegingen van kop noch lichaam eenige stoornis optreedt.

---

[1]) Bij duiven zonder groote hersenen verdwijnen de kopverdraaiingen niet meer; Hijde en Ewald, (1895).

Die Beziehungen des Grosshirns zum Tonuslabyrinth. Pflüger's Archiv. Bd. 60. pag. 492.

[2]) Experimenteller Beitrag zur Physiologie des Ohrlabyrinths. Pflüger's Archiv. Bd. 57. pag. 437.

Von Marikovszky [1]) (1903) beschrijft den toestand van labyrinthlooze duiven, $3^1/_2$ jaar na de operatie. Zij leerden weer vliegen, maar zeer onvolkomen.

De reflexprikkelbaarheid door inductiestroomen was bij labyrinthlooze duiven afgenomen, na eenzijdige exstirpatie slechts in de extremiteiten der gezonde lichaamshelft. In een later artikel geeft hij een schema [2]) dat den invloed der labyrinthen op de verschillende spieren verduidelijkt.

Een sterk bewijs voor de juistheid van Ewald's opvatting, dat de kopverdraaiing, na eenzijdige labyrinthexstirpatie optredend, aan functieverlies en niet aan prikkeling moet toegeschreven worden, hebben experimenten met cocain opgeleverd. (Koenig (1897), Gaglio (1899), Breuer (1903). [3]) In aansluiting aan cocainiseering van een labyrinth treedt gedurende enkele uren dezelfde kopverdraaiing op als na eenzijdige exstirpatie.

Dergelijke verschijnselen (zoo vond Ewald [4]) in 1905)

---

[1]) Beitrage zur Physiologie des Ohrlabyrinths Pflüger's Archiv. Bd. 94 pag. 449.

[2]) Ueber den Zusammenhang zwischen der Musculatur und dem Labyrinth. Pflüger's Archiv. Bd. 98. pag. 284.

[3]) Zie in het byzonder:

Breuer, Studiën über den Vestibularapparat. Wiener Sitzungsberichte. (Abt. III) Bd. CXII. pag. 353.

Hij cocainiseert het geheele labyrinth, terwijl Koenig en Gaglio zich meer toeleggen op het cocainiseeren van één of meer canales semicirc.

Koenig, Contribution à l'étude expérimentale des canaux semicirculaires. Diss. Paris 1897.

Gaglio, Experiences sur l'anaesthesie des canaux semi-circulaires de l'oreille. Archives italiennes de biologie. Tome 31. pag. 377.

[4]) Centralblatt für Physiologie. Bd. XIX N°. 10.

worden ook veroorzaakt door de inwerking van Radium op een labyrinth.

Eigen onderzoek.

Voor labyrinth-exstirpatie op de door EWALD aangegeven methode kon ik zijn resultaat bevestigen.

Ook na onvolledige exstirpatie aan één zijde (drie canales semicirculares met hunne ampullen) trad in één geval eene kopverdraaiing op; toen deze na verloop van eenige weken verdwenen was, nam ik gedeeltelijk het tweede labyrinth weg, dat is te zeggen canales ant. et ext. s. horiz. met ampullen, waarop na 5 dagen eene kopverdraaiing in de tegengestelde richting als eerst volgde.

In twee andere gevallen van onvolledige exstirpatie aan één zijde (drie canales met hunne ampullen) vertoonden de dieren niet meer dan een geringen graad van kopneiging en zulks slechts bij uitsluiting van het gezicht. [1])

---

[1]) Dat, wanneer de operatie beperkt blijft tot eenzijdige exstirpatie der drie kanalen en ampullen, de kopverdraaiïng vaak uitblijft, vermeld ook STEFANI: Sur la fonction non acoustique ou fonction d'orientation du labyrinthe de l'oreille (IIe communication). Archives italiennes de biologie. T. XL. pag. 189.

Hij voegt er de opmerking bij, dat dit zeer goed past in de opvatting van BREUER, dat de kopverdraaiïng in verband staat met de functie der Otolithen.

D. Cavia's.

Litteratuur-overzicht.

Minder vaak dan op het labyrinth van duif en kikvorsch is er op dat der cavia's geëxperimenteerd.

Gellé, Corradi en von Stein verwoestten de cochlea.

Gellé [1]) (1881) perforeerde het trommelvlies met een priem, die op 1 c.M. afstand van het einde 45° gebogen is, en vernielde dan door hefboombewegingen de cochlea.

Corradi (1891) ging op ongeveer dezelfde manier te werk, maar gebruikte een geknopt myringotoom, waarmee hij langs den voorsten wand van den uitwendigen gehoorgang glijdt, het voorste deel van het trommelvlies perforeert, het instrument naar binnen en iets naar beneden schuift, tot de cochlea bereikt is en dan door bewegingen van boven naar beneden deze verwoest. Volgens eene andere methode verwijderde hij de oorschelp; na extractie van hamer en aambeeld overzag hij de trommelholte, waardoor de verwoesting van de cochlea op het gezicht mogelijk was.

Von Stein [3]) (1887) ging op drie manieren te werk:

1°. met den galvanocautor maakte hij eene opening in het trommelvlies en daardoorheen laedeerde hij de cochlea.

---

[1]) Gellé, Suite d'études d'otologie. Paris 1881. pag. 323—328; vermeld in von Stein l. c. pag. 606.

[2]) Corradi, Ueber die funktionelle Wichtigkeit der Schnecke. Archiv für Ohrenheilkunde. Bd. 32. pag. 1.

[3]) von Stein, l. c. pag. 611.

2°. achter de oorschelp perforeerde hij de bulla ossea; hiervoor nam hij jonge cavia's, waarbij een blauw kraakbeenstukje zichtbaar is; aan den onderrand hiervan opende hij de bulla. Vlak er boven ligt n.l. de canalis horizontalis, dien hij wilde sparen. De verdere beschrijving van de laesie der cochlea is voor ons van minder belang.

3°. door de voorste bijholte, die met het middenoor in verbinding staat en door middel van incisie en beenperforatie vóór de oorschelp bereikbaar is, kwam hij in 't middenoor en laedeerde de cochlea als boven onder 2°. Daar de holte klein is, nam hij hiervoor volwassen dieren.

De resultaten betreffende de gehoorfuntie laten wij rusten. Het is slechts ter wille van de gebruikte methode's, dat ik deze experimenten vermeld.

Op den labyrinthus vestibularis werden proeven genomen door DREYFUSS [1]) (1900), die de door hem gebruikte operatiemethode als volgt beschrijft:

Na incisie boven en achter het oor wordt dit naar beneden gedrongen, de gehoorgangbekleeding met een tangetje er uit gehaald, en dan de boven- en achterwand van de uitwendige gehoorgang door eene fijne, spitse beentang verwijderd; het trommelvlies scheurt meestal in bij de verwijdering van het boven- en achtergedeelte der margo tympani. Hamer en aambeeld worden verwijderd, de stapes met een excavator weggenomen en

[1]) R. DREYFUSS, Experimenteller Beitrag zur Lehre von den nichtakustischen Funktionen des Ohrlabyrinths. Pflügers Archiv. Bd. 81. pag. 614.

met hetzelfde instrument wordt het vestibulum opengebroken. Nadat de bloeding gestelpt is, zijn de uitmondingen der canales zichtbaar; deze afzonderlijk verwoesten gaat niet; het moet gezamenlijk geschieden, waarbij men moet oppassen de groote schedelholte niet te openen. Bij deze operatie treedt er vaak exitus op door bloeding of narcose, die nog het best met aether plaats heeft. Na 100 operaties deed DREYFUSS het op het gevoel af, hij perforeerde het trommelvlies en verwoestte het vestibulum, zonder het operatieveld bloot te leggen. Volgens hem geven de daarop volgende symptomen absoluten waarborg, dat de operatie gelukt is en zou ook dan histologisch onderzoek niet noodig zijn.

Onmiddellijk na de operatie aan één kant, vertoonen zijne cavia's sterke kop- en oogbewegingen, loopen zij in een kring rond en rollen ze over den vloer. Hoogstens 24 uur later zijn deze verschijnselen verdwenen en is er alleen eene lichte kopinclinatie aan de geopereerde zijde over, benevens eene abnormale reactie op de draaischijf. Deze laatste symptomen blijven in afnemende mate bestaan.

Opereert hij eene cavia, die de aanvankelijk heftige bewegingen vertoont, ook aan de andere zijde, dan houden deze symptomen onmiddellijk op. De cavia kan dan niet staan, de pooten knikken door. Na eenige uren staat het dier weer overeind; de kop hangt naar voren en wordt bij iedere beweging heen en weer geslingerd; hij schiet als 't ware door. Als men het dier omgooit, kan het slechts met moeite opstaan; het loopt slechts enkele centimeters vooruit; de gang is onzeker. De stem is zeer zwak. Kauw- en slikspieren zijn verzwakt,

waardoor voedselopname niet mogelijk is en ook bij kunstmatige voeding na 1 tot hoogstens 5 dagen, de exitus optreedt. Ze sterven niet, als er maar eene geringe rest van het labyrinth overblijft. DREYFUSS sluit zich aan bij de meening van EWALD, dat de labyrinthen in de spieren een tonus opwekken. Bij wegvallen van hunne functie beiderzijds treedt dus de bovenbeschreven toestand van spierslapte op. De symptomen, die optreden na eenzijdige operatie, worden volgens DREYFUSS alle veroorzaakt door het wegvallen der labyrinthfunctie aan die zijde en daardoor van den tonus in bepaalde spieren, waardoor de antagonisten de overhand verkrijgen.

Eigen onderzoek.

Operatiemethode. Terwijl voor duif en kikvorsch de operatiemethode nauwkeurig aangegeven was, was mij voor 't opereeren van 't vestibulum der cavia niets dan de onvolledige beschrijving van DREYFUSS bekend. [1])

De groote bezwaren van zijne methode zijn:

1°. Dat het wegbreken van de uitwendige gehoorgang met groote bloeding gepaard gaat; mij gelukte het niet, op deze wijze een behoorlijk overzicht van het middenoor te verkrijgen. Dit laatste reken ik absoluut noodzakelijk. Op 't gevoel af deze operatie verrichten, is m. i. ten eenemale onnauwkeurig.

2°. dat het verwoesten van den labyrinthus vestibularis groote moeielijkheden oplevert; de cochlea kan men gemakkelijk wegbreken, maar het vestibulum is door zijne ligging moeielijk bereikbaar, en door de

[1]) Voor de Anatomie, zie VON STEIN. l. c. pag. 606.

hardheid van 't been is het verwoesten niet gemakkelijk; bovendien, dit bleek mij bij 't praepareeren aan 't cadaver, kan men om dezelfde reden een verder inscheuren van 't been en veroorzaken van hersenlaesies niet uitsluiten, terwijl men van eene volledige verwoesting van het vestibulaarlabyrinth toch volstrekt niet zeker is. Eigenlijk is 't mij uit DREYFUSS' beschrijving niet duidelijk geworden, hoe hij haar bereikt heeft.

Er moest dus naar eene nieuwe methode gezocht worden en na enkele vergeefsche pogingen gelukte het eene eenvoudige en zekere te vinden.

Het verwoesten van het labyrinth werd beproefd door eene cauteriseerende stof (n.l. eene pasta bestaande uit arsenik en lysol) [1]) in de opengebroken cochlea (of nog beter in het foramen rotundum) te brengen. En dit gaf verrassend resultaat. Nu was het tweede en grootste bezwaar weggenomen. Want het is mogelijk om met hulp van oorspeculum en reflector met intact laten van den gehoorgang het trommelvlies weg te nemen, de cochlea open te breken en hierin pasta te brengen. Dit gelukt wel, maar het is vrij moeielijk. Eene groote vereenvoudiging in de operatie was de volgende: De bulla ossea achter het oor door een beenboor te openen en daarna op de boven beschreven methode de arsenikpasta in te brengen, (òf in de opengebroken cochlea, òf, nog beter, met intact laten der cochlea, in het foramen rotundum, wat door de ligging van het foramen naar boven toe bij deze methode niet moeielijk is). Men krijgt bij het aanboren van de bulla ossea geen

[1]) Zie pag. 9.

bloeding, wat er toe bijdraagt, deze methode tot eene hoogst eenvoudige te maken.

Hier volgt de volledige beschrijving:

Een volwassen cavia wordt achter 't oor geknipt en gewasschen; ook verder wordt de operatie zooveel mogelijk aseptisch verricht, dan volgt aethernarcose, die volwassen dieren altijd goed verdragen. Men maakt nu de huidsnee achter het oor, daar, waar men de bulla ossea duidelijk kan aftasten, er voor wakende, de snee met 't oog op de groote vaten niet te ver naar beneden uit te strekken. Als men nu stomp met pincet alleen werkt, kan men met geringe bloeding de spieren wegprepareeren en de bulla blootleggen.

Met de beenboor, door een electromotor in beweging gebracht (echter niet te snel, daar zij anders licht afglijdt) maakt men eene opening, die vergroot wordt met een excavator, of beter met een beentangetje, waarmee men precies kan wegnemen, wat men wil, terwijl een excavator het been iets doet inscheuren, wat echter op deze plaats, wegens het ontbreken van sinus geen groot bezwaar geeft. Is de opening groot genoeg, zoodat men cochlea en foramen rotundum met behulp van een reflector goed in het vizier kan krijgen, dan breekt men de cochlea open en brengt er arsenikpasta in, of respectievelijk in 't foramen rotundum.

Men kan nu tamponneeren met jodoformgaas en de wond hechten of met watten en collodium sluiten.

Voor het resultaat volgen hier de beschrijvingen van eenige proeven, waarbij, zooals men zien zal, het onverschillig is, of men door het trommelvlies dan wel door de bulla ossea de cochlea bereikt.

Proef I. 3 April 11.30.

Volwassen cavia: aethernarcose.

Met hulp van een klein oorspeculum en reflector wordt het linker trommelvlies geperforeerd. Daarna wordt de cochlea opengebroken en arsenikpasta ingebracht. Kort er op ontwaakt de cavia uit de narcose en wordt losgemaakt. Nu rolt zij

snel verscheidene malen achter elkaar om de lengteas en wel naar links, waarna zij een kring naar links beschrijft met de voorpooten, terwijl het achterlijf niet van plaats verandert. Dan blijft het dier uitgeput een oogenblik rustig zitten, met de voorpooten naar rechts gestrekt, (n.l. rechter poot in abductie, linker in maximale adductie). Nu komen de kopbewegingen voor den dag, n.l. koprotatie naar links [1]) en nystagmus tot in den ruststand. 't Rhythmus is ± 1 per seconde. Soms houdt zij den kop stil, dan komt voor den dag eene kopinclinatie naar links, die constant blijkt te zijn, maar zonder nystagmusbewegingen.

Bij oplettend beschouwen zijn er ook duidelijk oogbewegingen te zien, en wel aanvankelijk wending naar links met nystagmus terug, later inclinatie naar links, eveneens met nystagmus. Tusschen deze beide perioden is er eene tusschenperiode, waarin oogbewegingen in schuine richting optreden, n.l. linkeroog van boven voor naar beneden achter (oorwaarts) en terug; het rechter oog voert de overeenkomstig symmetrische beweging uit.

2 uur 's middags:

De rollingen om de lengteas zijn zeer sterk. Bij aandachtig beschouwen valt het volgende op te merken:

1°. dat wanneer de cavia tegen eene hindernis rolt, b.v. een tafelpoot, zij toch nog eenige malen doorrolt, natuurlijk dan op dezelfde plaats blijvende;

2°. dat soms onder het rollen naar links onverwachts eene rolling in tegengestelden zin plaats heeft, waarna zij weer naar rechts rolt;

3°. dat, als men het achterlijf vasthoudt, het rollen overgaat in een kring naar links beschrijven;

4°. dat, als zij vermoeid een oogenblik stil heeft gezeten, zij plotseling, zooals boven aangegeven een kring naar links begint te beschrijven en dit, als het tempo zeer snel wordt, overgaat in rollen;

5°. dat, als de cavia rustig zit, de eene of andere willekeurige beweging haar weer aan 't rollen kan brengen, b.v. het uitrekken naar een stukje wortel.

---

[1]) Zie Nomenclatuur.

Gedurende de volgende dagen blijven dezelfde symptomen in afwisselende mate bestaan. Eene afname in den graad der symptomen valt niet te constateeren.

4 April vertoont de cavia nog iets bijzonders, n.l. gedurende korten tijd eene zeer sterke kopinclinatie naar links tot 90° toe, echter weer zonder nystagmus en gepaard gaande met sterke, daarmee correspondeerende inclinatie en nystagmus der oogen.

7 April: Dood. De pooten zijn alle gelijk gestrekt, de kop staat rechtuit, de rug is recht.

Proef II, 5 April 12 u.

Volwassen cavia: aethernarcose.

Op de wijze, als boven beschreven is, wordt de bulla ossea geopend en met een excavator de cochlea opengebroken, waarna de wond gesloten wordt door watten en collodium. Na ontwaking is de cavia volkomen normaal; [1]) ook om 2 uur nog. Dan wordt, na verwijdering van het verband, onder aethernarcose, in de cochlea arsenikpasta gebracht.

Na 15 minuten ontwaakt, vertoont zij neiging naar links om te rollen. Deze verdwijnt spoedig en dan is zij eenige minuten normaal. Daarop verschijnt eene sterke koprotatie naar links met nystagmus (1—2 per sec.) en oogwending naar links met nystagmus, echter met een sneller rhythmus dan de kopbewegingen (3 per sec.). Bij de oogbewegingen was nog eene kleine bijzonderheid op te merken n.l. dat wel links de beweging in het horizontale vlak plaats had (wending), maar rechts duidelijk in schuine richting (langzame beweging neuswaarts en naar boven, nystagmusbeweging oorwaarts en naar beneden). De oogbewegingen zijn dus niet altijd gecoördineerd.

De cavia beschrijft soms een kring naar links. Geen rollingen om de lengteas

6 April: Sterke rollingen. Overigens toestand als vorigen dag (2 uur); de oogbewegingen zijn nu weer gecoördineerd: beiderzijds wending naar links.

7 April: dood. Kop en rug recht.

[1]) Ook op de draaischijf geen afwijkingen (zie Hoofdstuk II).

Uit de laatste proef bleek, dat openbreken der cochlea zonder meer geen abnormale standen en bewegingen geeft en we deze dus direct aan de werking van de arsenikpasta mogen toeschrijven.

Met geringe verschillen kreeg ik in het algemeen na het inbrengen van arsenikpasta in cochlea of foramen rotundum dezelfde oog-, kop- en rompbewegingen, als hierboven beschreven zijn. Eén dier bleef nog 9 dagen na de operatie leven; langer kon ik ze niet in het leven houden. Soms, maar lang niet altijd, was er wondinfectie ingetreden. Mogelijk is de oorzaak van den dood uitputting door de dwangbewegingen, die de dieren ook in de mand vertoonen en waardoor zij in het stroo verward raken. Sectie gaf nooit opheldering. De operatie op zichzelf doet het waarschijnlijk niet, want na eene dergelijke operatie, zonder dat arsenikpasta werd ingebracht, [1]) bleven de dieren veel langer leven. Van eene arsenik-intoxicatie was nooit eenig symptoom aanwezig.

Bovenbeschreven symptomen kunnen, waar er slechts sprake kan zijn van eene arsenikwerking op een der labyrinthen, veroorzaakt worden òf door eene prikkeling, uitgaande van dit labyrinth, òf door het wegvallen van zijne functie [2]). De beschrijving, in het bijzonder die der

---

[1]) Zie pag. 26 en v.v.

[2]) Men zal misschien opmerken, dat niet is uit te sluiten, dat het arsenik verder inwerkte in cerebellum en medulla en hierdoor de genoemde symptomen veroorzaakte. Zekerheid kan alleen het histologisch onderzoek der hersenen geven, wat weer een gansch afzonderlijk onderzoek uitmaakt; waar nu onmiddellijk in aansluiting aan het inbrengen van arsenikpasta de symptomen optreden, is deze mogelijkheid zeker zeer onwaarschijnlijk en het hieronder volgende resultaat met cocaine en aether geeft ons het recht haar uit te sluiten.

rollingen (proef I pag. 22) zal ook sterk aan prikkeling doen denken. Intusschen, overeenkomstige verschijnselen bij duiven moeten, zoo leerden o. a. experimenten met cocaine verricht, aan verlies der labyrinthfunctie worden toegeschreven [1]).

Het lag dus voor de hand, ook hier te trachten, door cocainiseering een beter inzicht in den aard dezer verschijnselen te krijgen, wat op uiterst eenvoudige wijze gelukte. Voldoende was, de bulla ossea te openen en in 't foramen rotundum een kristalletje cocaine te brengen. Nog eenvoudiger is, eene oplossing van Hydrochloras Cocaini met een Pravatz' spuitje door het trommelvlies in het middenoor te brengen. Beide methodes geven hetzelfde resultaat; n.l. dat men juist dezelfde syptomen krijgt als met arsenikpasta, met dit verschil alleen, dat bij eene goede doseering die door cocaine opgewekt, voorbijgaande zijn. Na hoogstens 12 uur zijn de dieren weer volkomen normaal. Daar de voornaamste werking van cocaine eene verlammende [2]) is (hoogstens alleen in de allereerste oogenblikken prikkelt het), moet men wel de opvatting, dat hier prikkeling in het spel zou zijn, laten vallen en blijkt het, dat de bovenbeschreven verschijnselen veroorzaakt worden door een functieverlies van het geopereerde labyrinth. Bovendien, als men bij eene cavia, die de verschijnselen vertoont door cauteriseering met arsenikpasta opgewekt, het intacte labyrinth cocainiseert, dan verdwijnen deze dwangbewegingen geheel; intusschen slechts tijdelijk, want bij eene goede

[1]) Zie pag. 14.

[2]) Stokvis. Voordrachten over Geneesmiddelleer. Dl. III. pag. 412.

doseering van het cocaine komen ze weer terug. Hieruit volgt, dat de genoemde bewegingen behalve in het functieverlies van het eene, hunne oorzaak hebben in het behoud der functie van het andere labyrinth.

De beschrijving dezer proeven moge hier volgen:

Proef III. 6 April 3 uur.

Volwassen cavia: aethernarcose.

Nadat de bulla ossea geopend is en de cochlea met een excavator is opengebroken, wordt een klein cocainkristalletje ingebracht. Bijgekomen vertoont de cavia neiging tot rollen naar links; na enkele minuten treedt eene koprotatie naar links met nystagmus op; daarna loopt zij in een kring naar links rond, dat overgaat in snel rollen om de lengteas naar links. In rust weer koprotatie met nystagmus als voren, waarbij zich eene kopinclinatie naar links voegt; nu zijn ook oogbewegingen duidelijk n.l. wending naar links met nystagmus terug: het rhythmus is zeer frequent, zoodat het niet goed te tellen is.

8 uur 's avonds: bewegingen van kop en oogen, evenzoo rollingen als 's middags.

7 April 10 uur 's morgens: de cavia is volkomen normaal. [1])

9 April 2 uur: De cavia is volkomen normaal, als op 7 April; als men haar wil vangen, b.v. door haar eene kist voor te houden, ontwijkt zij naar beide kanten even gemakkelijk. Dit vermeld ik, omdat Dreyfuss het bij voorkeur uitwijken naar den geöpereerden kant als een der laatste overblijfselen van gestoorde labyrinthfunctie opgeeft.

Onder aethernarcose wordt nu de rechter bulla ossea geopend en in het foramen rotundum arsenikpasta gebracht. Onmiddellijk na de operatie vertoont de cavia eene geringe helling van het lichaam naar rechts; overigens niets abnormaals.

5 uur: rotatie van kop en wending der oogen naar rechts, met nystagmus naar links.

10 April: kop en oogbewegingen als vorigen dag. Er zijn

---

[1]) Ook op de draaischijf vertoont zij geen afwijkingen (zie Hoofdstuk II).

bijgekomen eene lichte kopinclinatie en rompcaviteit, beide naar rechts. Rolbewegingen treden spontaan niet op; door vrij sterke prikkels is het mogelijk ze op te wekken, maar dan nog slechts hoogstens drie achter elkaar; ook zijn deze veel langzamer en minder intensief dan die, welke boven beschreven zijn.[1]) Ook naar rechts rondloopen nam ik niet waar. Soms liep de cavia rechtuit en keerde zich eene enkele maal zelfs naar links. Er is dus verschil tusschen deze verschijnselen en die, welke optreden bij een eenzijdig met arsenikpasta behandeld dier, wiens andere labyrinth volkomen intact was. Eene zeer aannemelijke verklaring hiervan is, dat door de cocaine het linker labyrinth toch iets geleden heeft en dus nu, nadat met arsenik het rechter labyrinth buiten werking is gesteld, niet in die mate als bij intacten toestand de bekende oog-, kop- en rompbewegingen kon veroorzaken.

Ten einde na te gaan, of het mogelijk was het linker labyrinth voor de tweede maal te verlammen, bracht ik (denzelfden dag om 3 uur) weer in de linker cochlea een cocainkristalletje. Afwisselend zijn nu koprotatie en oogwending aan- en afwezig; om 7 uur is de volgende toestand ingetreden:

Kop en oogen staan normaal en in rust; slechts eene lichte inclinatie van den kop naar rechts is overig; soms schommelt het dier heen en weer, ook wel met den kop alleen. Spontaan beweegt het zich niet. Na sterke prikkels loopt het achteruit, nooit vooruit. Als men het voedsel voorhoudt, knabbelt het er wel aan, maar slikt het niet door. Ligt het voedsel op geringen afstand, dan doet de cavia wanhopige pogingen, om het te bereiken, wat niet gelukt; daarbij wordt het kopschudden sterker. Het dier houdt moeielijk evenwicht en rolt licht omver. Geluid geeft het niet. De spieren voelen slap aan. Deze toestand blijft bestaan, tot 17 April de dood optreedt.

Dit alles wijst er weer op, dat de symptomen (9 April), die optreden na door 't inbrengen van arsenikpasta het rechter labyrinth buiten functie gesteld te hebben, veroor-

[1]) Proeven I en II.

zaakt werden door het uitsluitend functionneeren van het linker labyrinth. Door dit met cocaine te verlammen verdwijnen de symptomen. De toestand, die dan optreedt (10 April 7 uur 's avonds) komt geheel overeen met dien, welken ik verkreeg, door bij eene andere cavia beide labyrinthen met arsenikpasta te behandelen. In dat geval is de toestand blijvend (na enkele dagen sterft het dier). Deze overeenkomst verwondert ons niet; immers bij de cavia uit proef III zijn beide labyrinthen buiten functie gesteld, het rechter door arsenik, het linker door cocaine.

Proef IV. Om na te gaan, of ook het meest opvallende symptoom, dat na eenzijdige labyrinthverwoesting optreedt, n.l. de rollingen om de lengteas door cocainiseering van het andere labyrinth verdwijnt, behandelde ik eene cavia links op de gewone wijze met arsenikpasta en den volgenden dag, toen deze behalve kop- en oogbewegingen duidelijk rollingen (naar links) vertoonde, spoot ik door het rechter trommelvlies 0,7 c.M³. 10 %, door toevoeging van 0.6 % keukenzoutoplossing nagenoeg isotonisch gemaakte cocainoplossing. Na een halfuur verdwenen nu alle symptonen. Eerst wordt de koprotatie zwakker, dan verdwijnt de kopnystagmus, daarop verdwijnen koprotatie, kopinclinatie, oogbewegingen en ten slotte ook het rollen om de lengteas. Terwijl deze symptomen verdwijnen, treden op die, welke na opheffing der functie van beide labyrinthen waargenomen worden [1]), n.l. het heen en weer schudden van kop en geheele lichaam, de spierzwakte enz., en dit gebeurt al voor de andere symptomen, b.v. de kopinclinatie en oognystagmus geheel verdwenen zijn. Dus is er een overgangstijd, waarin de cavia afwisselend heen en weer schudt en over den grond rolt. De kop-, oog- en rompbewegingen komen niet weer terug en de toestand, door de cocaininspuiting veroorzaakt, blijft dezelfde; na 2 dagen sterft de cavia. Ook nu was blijkbaar de dosis cocaine te groot; dat dan de labyrinthfunctie niet tijdelijk verlamd, maar voor goed vernietigd wordt, behoeft ons niet te verwonderen. Het is immers

[1]) Zie boven; pag 27.

bekend, dat eene geconcentreerde cocainoplossing het weefsel doodt, waarmee het in aanraking komt. [1])

Proef V. Voorbijgaande waren de symptomen van eenzijdige cocainwerking, wanneer ik bij eene normale cavia eene kleine dosis van geringe concentratie, n.l. enkele druppels 5 % cocainoplossing inspoot. Kop- en oogbewegingen benevens de rollingen, daardoor opgewekt, waren nu na 12 uur geheel verdwenen. De cavia vertoonde dan geen enkele afwijking.

Proef VI. Spoot ik dezelfde hoeveelheid als bij proef V door het rechter trommelvlies in het middenoor van eene cavia, die, nadat haar linker labyrinth met arsenikpasta was gecauteriseerd, de boven beschreven hierbij optredende symptomen vertoonde, dan verdwenen deze, echter tijdelijk. Na 12 uur waren ze weer aanwezig.

Waar ik tot nu toe slechts eene verlamming van het labyrinth kon bewerken, lag het voor de hand te onderzoeken, of ook eene prikkeling mogelijk was. In deze richting deed ik echter slechts enkele proeven; het bleek, dat eene prikkeling moeilijk is op te wekken en een gansch nieuwe techniek vereischt. [2])

Proef VII. Door het linker middenoor van eene cavia na opening der bulla ossea met koude 0,6 % keukenzoutoplossing te doorstroomen, wekte ik gedurende een oogenblik eene geringe oogwending naar rechts met nystagmus naar links op, dus de tegenovergestelde beweging als door cocaine.

Proef VIII. Hetzelfde veroorzaakte enkele druppels

[1]) Stokvis. Voordrachten over Geneesmiddelleer III. pag. 413.

[2]) Zie de proeven over prikkeling van Kubo (1906): Uber die vom N. acusticus ausgelösten Augenbewegungen. Pflüger's Archiv. Bd. 114. pag. 143 en II Mitteilung: Versuche an Fischen. Pflüger's Archiv. Bd. 115. pag. 457, waarin hij o.a. tot het merkwaardige resultaat komt, dat prikkeling der halfcirkelvormige kanalen (resp. ampullen) door koude en warmte oognystagmus van onderling tegengestelde richting geeft (met name bij konijnen en duiven.)

5 % zwavelzuur met daarbij eene geringe koprotatie naar rechts met nystagmus.

Beide, kop- en oogbewegingen, gingen echter in het laatste geval zeer spoedig, 6 minuten na het inspuiten, over in bewegingen in tegenovergestelde richting. Deze laatste bewegingen van kop en oogen, die dus weer in denzelfden zin zijn als na cocaine en arsenikbehandeling en klaarblijkelijk hare oorzaak hebben in eene verwoesting der labyrinthfunctie door het zwavelzuur, werden steeds sterker; ten slotte gaat de cavia ook nog in een kring naar links rond loopen; tot rollen komt het echter niet. Na eenige dagen sterft het dier.

Dat verlamming veel makkelijker optreedt dan prikkeling, hierop wijzen de experimenten, die ik met aether verrichtte, en waartoe mij de volgende waarneming leidde:

Proef IX. Met het doel, prikkelingsproeven te nemen, was bij eene cavia de linker bulla ossea geopend, zonder meer en de wond door watten-collodiumverband gesloten. Bijzondere symptomen werden dus niet verwacht. Ontwaakt uit de narcose vertoonde de cavia nu eenen geringen graad van koprotatie naar rechts, wat na 15 minuten overging in koprotatie naar links met nystagmus, inclinatie der oogen naar links met nystagmus, in een kring naar links rondloopen, ja zelfs traden eenige rollingen (naar links) op. Wat was hiervan de oorzaak, eene onopzettelijke verwonding van het labyrinth, of misschien eene werking van den aether uit de collodium?

Den volgenden dag, 22 Mei 11 uur, toen de cavia weer geheel normaal was, spoot ik $^1/_{10}$ c.M³. aether door het linker trommelvlies en zag analoge verschijnselen: direct na de inspuiting wending der oogen naar rechts met nystagmus, binnen enkele minuten overgaand in inclinatie naar links en daarna in wending naar links (beide met nystagmus), tegengesteld dus aan de onmiddellijk na de inspuiting optredende bewegingen. De kop is dadelijk sterk naar links geneigd en na enkele minuten zien we ook koprotatie naar links met nystagmus.

Het rhythmus is langzamer dan dat van de oogbewegingen. De cavia loopt in een kring naar links; door prikkeling zijn

er ook enkele rollingen op te wekken. Ons vermoeden, dat de symptomen van den vorigen dag door aetherwerking waren veroorzaakt, was dus waarschijnlijk juist.

Het bleek, dat inspuiting van aether in het middenoor van de cavia dezelfde bewegingen van oogen, kop en romp veroorzaakt als cocaine, met dit verschil, dat onmiddellijk na de inspuiting gedurende enkele minuten oogbewegingen in tegenovergestelden zin optreden.

Deze laatste komen dus overeen met die, welke optreden door koude zoutsolutie en in het begin der werking van zwavelzuur, in het laatste geval nog vergezeld van analoge kopbewegingen. Het vermoeden ligt zeker voor de hand, dat deze alle veroorzaakt werden door prikkeling van het labyrinth. Onze proeven zijn echter onvoldoende voor eene afdoende conclusie.

Dat aether prikkelend zou werken, is zeker best te begrijpen. Het verwondert ons eer, dat het resultaat van deze prikkeling zoo gering is (immers alleen oogbewegingen treden op) en zoo spoedig plaats maakt voor geheel dezelfde bewegingen, die cocaine opwekt.

Eene werking als van cocaine op periphere zenuwelementen is van aether niet bekend en, waar het hier eene gesloten holte geldt, is moeilijk aan te nemen, dat aether kou zou veroorzaken en zoo verlammend zou werken. Hoe aether hier op het labyrinth werkt, zoodat het dezelfde symptomen als cocaine veroorzaakt, is niet duidelijk. Wel blijkt al vast dit, dat verlamming van een labyrinth veel lichter optreedt dan labyrinthprikkeling, wat de experimenteele moeilijkheden, aan zuivere prikkelingsproeven verbonden, niet geringer maakt. Men zou kunnen vragen, of misschien de aether niet ver-

nietigend op het labyrinth heeft gewerkt. Dat dit niet zoo is, maakt het volkomen herstel na de vermoedelijke aetherinwerking van den vorigen dag onwaarschijnlijk, en wordt bewezen door het verdwijnen der thans aanwezige symptomen. Immers na drie uur zijn wel de kop en oogbewegingen dezelfde, maar in een kring rondloopen is verdwenen, de rollingen zijn niet meer op te wekken en 6 dagen later (28 Mei) zijn ook de bewegingen van kop en oogen verdwenen; alleen eene kopinclinatie en eene geringe koprotatie (beide naar links) zijn overgebleven; de cavia blijft nog steeds onbeweeglijk zitten.

Overwegen we, wat gebeurd kan zijn, dan zien we twee mogelijkheden: òf de functie van het rechter labyrinth is zwakker geworden, misschien compensatorisch, òf de functie van het linker labyrinth is ten deele teruggekomen.

Ik spuit nu $^1/_{10}$ c.M^3 5 % cocainoplossing door het rechter trommelvlies. Een half uur later is de koprotatie naar links verdwenen, terwijl de inclinatie nog aanwezig is; nu verschijnt eene koprotatie naar rechts met nystagmus. Ook zien we eene analoge oogwending naar rechts met nystagmus; rompbewegingen ontbreken.

De laatste verklaring is dus zeker de meest aannemelijke. Was n.l. de functie van het linker labyrinth blijvend verdwenen, hoe zouden dan deze oog- en kopbewegingen te verklaren zijn? Wij zouden dan verwachten de symptomen, die optreden na beiderzijdsche labyrinthverwoesting. Dat slechts ten deele de toestand optreedt, die na het buiten functie stellen van het rechter labyrinth bij een normaal dier te wachten is (immers wel kop- en

oogbewegingen, maar geen bewegingen van romp of extremiteiten treden op, terwijl de kopinclinatie naar links is gebleven) is ook uitstekend verklaarbaar. Het linker labyrinth toch heeft zich slechts voor een deel hersteld en dus kon na verlamming van het rechter door cocaine slechts eene geringe werking van het linker voor den dag komen. Er is ook een typisch verschil tusschen dezen kopnystagmus en dien, welke we anders zien, bij eene volledige werking van één labyrinth; we merken n.l. tusschen de nystagmusbewegingen op, dat de kop en soms het geheele lichaam heen en weer schudt, zooals na dubbelzijdige wegname.

29 Mei 10 uur 's morgens is de werking van het cocaine weer verdwenen en de toestand van de cavia geheel als den vorigen dag voor het inspuiten van het cocaine.

De symptomen waren n.l. als volgt: koprotatie naar links met nystagmus, kopinclinatie naar links, die niet weg is geweest, de oogen zijn stil en rompbewegingen ontbreken; de cavia blijft voortdurend op dezelfde plaats zitten. Eene geringe neiging, naar links om te vallen, blijkt hieruit, dat de cavia op den rug gelegd steeds over de linker zijde weer overeind komt en daarbij soms een extra keer omrolt; dit symptoom is dus als laatste overblijfsel der rollingen te beschouwen. Deze toestand is constant; na een maand is zij nog dezelfde. Dat de cavia gezond is, blijkt wel hieruit, dat zij begin Juni een jong kreeg, dat bleef leven; zij overleefde de operatie $1^1/_2$ maand.

Ook na aetherwerking kan eene cavia zich geheel herstellen.

Dit blijkt uit de volgende proef:

Proef X. 28 Mei 3 u. 30.

Onder aethernarcose wordt bij eene normale cavia $^2/_{10}$ c.M^3. aether door het rechter trommelvlies ingespoten. Onmiddellijk

na het ontwaken zien we koprotatie naar rechts met nystagmus naar links en kopinclinatie naar rechts; de cavia loopt in een kring rond naar rechts, wat soms overgaat in enkele rollingen.

3 uur 45. Zeer snelle oogbewegingen; inclinatie naar rechts met nystagmus naar links.

4 uur 5. Sterke rollingen naar rechts.

29 Mei. De rollingen zijn verdwenen; inclinatie, rotatie en nystagmus van den kop zijn nog dezelfde, evenzoo de oognystagmus.

30 Mei. De cavia is normaal, alleen is de kop iets naar rechts geneigd en geroteerd (zonder nystagmus). De oogen staan rustig.

2 Juni. Het dier is volkomen normaal; de kop staat recht, het loopt vlug rond enz.

Uit de proeven volgen dus de volgende conclusies:

1°. Het inbrengen van arsenik in het labyrinth van eene cavia geeft typische bewegingen van kop, oogen, romp en pooten.

2°. De laesie van de cochlea zonder meer geeft geen enkele dezer symptonen.

3°. Cocaine geeft dezelfde symptonen als arsenik, die echter in tegenstelling met de onder 1° vermelde bij goede doseering volkomen of grootendeels teruggaan.

4°. De abnormale bewegingen verdwijnen door eveneens het andere labyrinth met arsenik te behandelen, om plaats te maken voor een nieuw symptomencomplex.

5°. Een tijdelijk verdwijnen dezer bewegingen wordt teweeggebracht door het andere labyrinth met cocaine te behandelen.

Vergelijken wij het resultaat door mij verkregen met arsenik met dat van DREYFUSS na labyrinthverwoesting,

dan is het meest opvallende verschil, dat bij mijne cavia's de onmiddellijk na de operatie optredende symptomen tot aan den dood bleven bestaan, terwijl die bij zijne dieren reeds na 24 uren grootendeels verdwenen waren; daarentegen correspondeeren de door mij waargenomen verschijnselen ongeveer geheel met die, welke hij onmiddellijk na de operatie waarnam. Bij mijne cocaine en aetherproeven kon ik opmerken, dat het labyrinth zich gemakkelijk herstelt; zelfs nadat in het foramen rotundum een cocainkristalletje gebracht was, kwam de functie grootendeels terug. Ik vermoed dan ook, dat DREYFUSS het labyrinth niet verwoestte maar eene laesie toebracht, waardoor wel tijdelijk de functie verloren ging, doch waarvan het dier zich echter weer grootendeels herstelde. Het resultaat, dat hij verkreeg bij beiderzijds geopereerde dieren, kon 'ik geheel bevestigen. Het door hem beschreven beeld komt overeen met dat uit onze proeven (zie proef III blz. 27). In dit geval bleef ook bij zijne dieren de toestand ongeveer dezelfde tot zij stierven. Mogelijk leefden zij na deze operatie te kort (1 tot hoogstens 5 dagen) voor eene gedeeltelijke terugkeer der labyrinthfunctie. Hoe dit ook zij, uit bovenstaande proeven blijkt, dat het verwoesten der labyrinthfunctie door arsenik een toestand in het leven roept, die niet weer verdwijnt. M. i. mist DREYFUSS in zijne proeven voldoenden grond, om aan te nemen, dat de symptomen bij zijne eenzijdig geopereerde cavia's alle veroorzaakt worden door het wegvallen der labyrinthfunctie. Ook al worden spierzwakte en de daarmede samenhangende symptomen bij dubbelzijdig geopereerde dieren veroorzaakt door het

functieverlies van beide labyrinthen, dan is daarmee nog niet gezegd, dat alle symptomen door wegvallen der labyrinthfunctie veroorzaakt worden. Waarom kunnen de kop- en oogbewegingen en speciaal de rollingen uit zijn eerste stadium niet hare oorzaak hebben in eene tijdelijke prikkeling van het gelaedeerde labyrinth? Ook het verdwijnen van deze bewegingen door operatie aan de intacte zijde sluit deze opvatting niet uit. Eene prikkeling van dit laatste labyrinth zou met die van het eerste wel evenwicht kunnen maken en zoo de bewuste kop-, oog- en rompbewegingen doen verdwijnen. Eene dergelijke opvatting zou bij mijne proeven met arsenik (conclusie 1°) al veel bezwaarlijker zijn. Immers dan zouden we een blijvenden prikkelingstoestand moeten aannemen. De onhoudbaarheid wordt echter eerst aangetoond door het resultaat met cocaine verkregen (conclusie 3° en 5°) en hiermee is de juistheid dezer opvatting bewezen: de bewuste kop-, oog- en rompbewegingen (conclusie 1°) optredende na eenzijdige labyrinthverwoesting (s. behandeling met arsenik) worden veroorzaakt door het wegvallen der functie van het geopereerde labyrinth.

Uit de bovenbeschreven proeven zal ook duidelijk zijn geworden, hoe uitstekend alle verschijnselen passen in de voorstelling van Ewald over de labyrinth-functie, die luidt: de labyrinthen veroorzaken voor een deel den tonus der spieren; bij wegvallen der functie van een der labyrinthen gaat de tonus in bepaalde spieren verloren, waardoor de antagonisten de overhand verkrijgen en typische bewegingen veroorzaken.

Ook een eenigszins afwijkend resultaat was (bij proef

III op pag. 27 en proef IX op pag. 32 en 33 wees ik er reeds op) met deze opvatiing zeer goed te rijmen.

Toch zal ik allerminst beweren, dat deze merkwaardige verschijnselen nu hierin eene bevredigende verklaring hebben gevonden. Het blijft bevreemdend, dat bewegingen, die zoo beslist het karakter van krampen hebben, alleen zouden veroorzaakt worden door het overwicht, dat spieren met tonus zouden bezitten op spieren zonder tonus.

HOOFDSTUK II.

Rotatieproeven bij dieren.

Bekend is de enge betrekking tusschen het labyrinth en de verschijnselen, die bij ronddraaien optreden. Waar nu het plan was, om speciaal bij menschen passieve rotatie nader te onderzoeken, lag het voor de hand, deze verschijnselen eerst na te gaan aan de dieren, in het vorige hoofdstuk behandeld, normale en geopereerde.

Voor deze proeven is noodig eene draaischijf, die makkelijk en zonder schokken ronddraait. Om den invloed van het gezicht uit te sluiten, is er om de schijf een 1 d.M. hooge rand bevestigd, wat voor kikvorschen, schildpadden en cavia's voldoende is.

Voor de benaming der rotatierichtingen en de bewegingen zie de Nomenclatuur achter den Inhoud.

A. Kikvorschen.

Litteratuur-overzicht.

Met deze dieren zijn het eerst proeven over de verschijnselen bij passieve rotatie verricht en wel door

GOLTZ [1]) (1869). Een kikvorsch, op eene schijf, die naar rechts draait, beweegt zich naar links en andersom. Hetzelfde heeft plaats, wanneer de groote hersenen zijn uitgeschakeld. Voorts werden dergelijke experimenten o. a. verricht door STEINER, SCHRADER, SCHIFF en EWALD, die echter op belangrijke punten elkaar tegenspreken.

STEINER [2]) (1885) vond, dat de kikvorschen (teneinde spontane bewegingen uit te sluiten zijn de groote hersenen uitgeschakeld, maar dit is op het resultaat van geen invloed) bij het begin der rotatie zich bewegen in de richting tegengesteld aan die der draaischijf; als de rotatie eenparig is geworden, stil zitten met kop en pooten in normale houding en bij vertraging of stilhouden eene beweging in denzelfden zin als de schijf uitvoeren. Van belang is zijne conclusie over de beteekenis van het labyrinth bij deze reacties. Volgens zijne opgaven zouden na beiderzijds doorsnijden der nervi acustici bovenbeschreven verschijnselen dezelfde blijven. Als dit zoo was, zou STEINER gelijk hebben met zijne conclusie, n.l. dat de canales semicirculares met de verschijnselen, optredende bij passieve rotatie, niets te maken hebben. Maar volgens SCHRADER [3]) (1887) en evenzoo volgens SCHIFF [4]) (1891) is er wel degelijk

---

[1]) Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervencentra. pag. 71.

[2]) Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns pag. 127.

[3]) Zur Physiologie des Froschhirns. Pflüger's Archiv. Band 41. pag. 75.

[4]) Sur le rôle des rameaux nou auditifs du nerf acoustique. Archives des sciences physiques et naturelles. XXV. 1891. pag. 207.

eene betrekking tusschen beide. Nam SCHRADER het labyrinth beiderzijds weg, dan was er geen spoor van beweging van kop, romp noch pooten bij rotatie te bespeuren. Hetzelfde resultaat gaf doorsnijding der nervi acustici. SCHIFF [1]) deed proeven, die nog nader de betrekking tusschen reacties bij rotatie en de beide labyrinthen vaststelden; hij doorsneed n.l. aan één kant b.v. rechts den nervus acusticus en constateerde, dat bij rotatie naar links de bovenbeschreven bewegingen naar rechts optraden; bij stilhouden zag hij echter geen spoor van beweging. Bij rotatie naar rechts bleef de kikvorsch onbeweeglijk, vertoonde echter bij stilhouden eene duidelijke rotatiebeweging naar rechts. Doorsnijding van den linker nervus acusticus gaf geheel overeenkomstige verschijnselen.

EWALD, [2]) die weer in plaats van de nervi acustici te doorsnijden de labyrinthen exstirpeerde, bestrijdt SCHIFF's resultaat. Volgens EWALD zijn na eenzijdige operatie de bovenbeschreven bewegingen *alle* verzwakt; wel is waar in sterker mate die, welke optreden bij rotatie naar den geopereerden kant en bij stilhouden na rotatie naar de gezonde zijde. Maar alle vier bovenbeschreven bewegingen zouden aanwezig zijn.

Eigen onderzoek.

Zonder uitzondering kreeg ik nu bij eenzijdige labyrinthverwoesting het resultaat van SCHIFF en bij dubbelzijdige

[1]) Sur le rôle des rameaux non auditifs du nerf acoustique. Archives des sciences physiques et naturelles. XXV. 1891. pag. 207.

[2]) Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus octavus. (1892), pag. 152.

dat van SCHRADER. De kikvorschen, die hierop onderzocht werden, zijn te verdeelen in vier categoriën:

1°. Normale;

2°. Beiderzijds Labyrinthlooze;

3°. Links Labyrinthlooze;

4°. Rechts Labyrinthlooze.

De proeven bij deze dieren deed ik bij uitsluiting van den invloed van het gezicht.

1°. *Een normale kikvorsch* draait bij langzame rotatie naar links zijn kop naar rechts, tot de beweging eenparig is geworden, op welk oogenblik de rotatie van den kop ophoudt en deze òf, zooals meestal, langzaam in den evenwichtsstand terugdraait òf in geroteerden toestand blijft staan; bij stilhouden draait de kop in den zin der oorspronkelijke beweging. [1])

fig. 2. Schema der kopbewegingen, die bij passieve rotatie bij een normalen kikvorsch optreden.

Geeft *a* de ruststand van den kop aan, dan is *b* de stand bij aanvang en *c* die bij stilstand der rotatie, wanneer de richting der rotatie is, als pijl *l* aanwijst (n.l. naar links).
De gestippelde pijl (*e*) is dus de kopbeweging, die bij stilstand optreedt (terwijl pijl *f* de kopbeweging in het begin der rotatie aangeeft).

Bij grooter snelheid loopt de kikvorsch rond in den zin, waarin hij bij langzame beweging zijn kop draait; vaak zal hij dan wegspringen. Dit kan men door vastbinden verhinderen, indien men zich wil beperken tot het onderzoek der kopbewegingen.

Ter vereenvoudiging noemen we de koprotatie, die optreedt na het in gang zetten

[1]) In het laatste geval eerst in den ruststand en dan naar links. Oogbewegingen laten wij rusten, omdat die bij den kikvorsch bij oppervlakkige beschouwing te onduidelijk zijn.

der draaischijf, reactie en die veroorzaakt wordt door het stilhouden, na-reactie. [1])

Evenals de reactie gaat ook de na-reactie vaak slechts zeer langzaam terug. De kikvorsch blijkt dus geen groote neiging te bezitten zijn kop in den ruststand terug te brengen en wij behoeven ons niet te verwonderen, dat de reactie van den kop ook bij 't begin der rotatie vaak nog een geruimen tijd aanhoudt, nadat de rotatie eenparig is geworden.

Dit feit is niet in tegenspraak met hetgeen algemeen opgegeven wordt (zoo bij STEINER [2]) n.l., dat het alleen de versnelling respectievelijk de vertraging is, die eene reactie geeft. Wanneer wij dan ook den kop tijdens de eenparige rotatie weer in den ruststand terugbrengen, blijft hij onveranderd in dien stand.

2°. *Kikvorschen zonder labyrinth* vertoonen noch bij 't begin, noch bij 't einde van eene rotatie eenig spoor van kopbeweging.

3°. *Links labyrinthlooze:* Deze vertoonen allen den in Hoofdstuk I beschreven typischen stand.

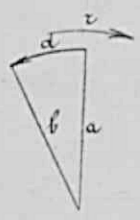


fig. 3. Schema der kopbewegingen bij een links labyrinthloozen kikvorsch bij passieve rotatie naar rechts.

a geeft ruststand aan; (geen rotatie);
b de stand na het begin der rotatie;
pijl *d* stelt de reactie voor;
pijl *r* geeft de richting der rotatie aan.

Bij rotatie naar rechts zien we kopreactie naar links, bij stilhouden geen beweging van den kop naar rechts. Is deze op dit oogenblik nog geroteerd, dan zal stilstand meestal aanleiding zijn, dat hij in den ruststand terugkeert. De

[1]) Zie nomenclatuur.
[2]) l. c. pag. 128.

kop wordt echter nooit verder dan tot in den ruststand bewogen; na-reactie naar rechts **treedt nooit op.** (zie fig. 3.)

fig. 4. Schema der kopbewegingen bij hetzelfde dier (fig. 3) bij passieve rotatie naar links.

a geeft ruststand aan;
c den stand na den stilstand der schijf;
pijl *c* stelt de na-reactie voor;
pijl *l* geeft de richting der rotatie aan.

Bij rotatie naar links blijft de kop **steeds in rust**, terwijl stilstand eene koprotatie naar links (na-reactie) opwekt. (zie fig. 4).

Draaiing kan dus alleen rotatie van den kop naar de geopereerde zijde, nooit naar den normalen kant opwekken. Tevens zij hier opgemerkt, dat de aanwezige kopbewegingen niet verzwakt waren, maar even groot als voor de operatie. Ook hierin verschilt dit resultaat van dat van EWALD, die opgeeft dat na éénzijdige operatie deze kopbewegingen alle verzwakt zijn.

4°. Bij de *rechts labyrinthlooze* vinden wij geheel dezelfde verschijnselen, met tegengesteld teeken.

De onder 2°, 3° en 4° vermelde resultaten werden onmiddellijk in aansluiling aan de operatie geconstateerd en bleven in verloop van tijd dezelfde.

Ten eerste werd dus dit bevestigd, waarover alle onderzoekers het eens zijn, dat alleen versnelling en vertraging (stilstand) in de rotatie, bewegingen der kikvorschen opwekken en deze gedurende eene gelijkmatige rotatie stilzitten; verder blijkt tegenover STEINER, SCHRADER's resultaat juist te zijn, volgens hetwelk na exstirpatie der labyrinthen alle reactie of na-reactie uitbleef en ten slotte kon ik tegenover EWALD SCHIFF's uitkomst over den invloed van eenzijdige verwoesting

stellig handhaven. Mogelijk had op EWALD's resultaat invloed het bovengenoemde aanhouden der koprotatie, als de versnelling of vertraging al verdwenen zijn.

Om nog eens te herhalen: constant, zonder uitzondering, vertoonden de eenzijdig labyrinthlooze kikvorschen bij rotatie naar den normalen kant alleen eene reactie, bij afwezigheid van eene na-reactie, en bij rotatie naar de geopereerde zijde slechts eene na-reactie en geen reactie; anders uitgedrukt: bij rotatie zijn alleen de kopbewegingen naar den geopereerden kant intact, die naar de normale zijde verdwenen.

Eene poging werd nog verricht, om de minimumversnelling te bepalen, die noodig is, om eene reactie of na-reactie op te wekken. Ten einde de draaischrijf een langzamen regelmatigen gang te kunnen geven, werd deze door middel van een drijfriempje met een uurwerk verbonden. Het duurde echter eenige seconden, voordat het uurwerk, in gang gebracht, de schijf zijne regelmatige eindsnelheid gegeven had. De snelheidsverandering per seconde, d. i. zooals wij zagen datgene, waarop het bij de rotatieproeven aankomt, is dus kleiner, dan de eindsnelheid aangeeft.

Er was derhalve eene inrichting noodig, waardoor men den kikvorsch plotseling de regelmatige snelheid kon geven. Dit is mogelijk door het dier op eene kurk gebonden boven de schijf, die in regelmatigen gang is, te laten zweven en dan de kurk door middel van een eenvoudig toestelletje plotseling en zonder schok neer te zetten. Een plotselingen stilstand bewerkt men op eenvoudige wijze, door de schijf tegen te houden.

Het resultaat van het onderzoek vindt men in de volgende tabellen:

Tabel I. *Minima der hoeksnelheden, (graden per seconde),* [1]) *waarbij kopbewegingen optreden bij een normalen kikvorsch (rotatie naar links).*

	Kikvorsch N°. I.		Kikvorsch N°. II.
Datum	14/2/06	15/2/06	
Reactie	6½°	10°	5°
Na-reactie	14°	10°	8°

Tabel II. *Minima bij kikvorschen, wier linker labyrinth was geexstirpeerd.*

De reactie treedt op bij rotatie naar rechts (n.l. in 't begin), de na-reactie bij rotatie naar links (bij 't stilhouden); beide bestaan in koprotatie naar links (zie boven).

Proefdier:	N°. III.				N°. IV.		N°. V.			
Datum:	12/2	7/2	8/2	16/2	9/2	10/2	13/2 's morg.	13/2 's midd.	14/2	id. na 7 bepalingen:
Reactie:	12°	12°	36°		11°	15°		24°	12°	15°
Na-reactie:	9½°	12°		7°	7°	9°	2½°	12°	7°	

De cijfers loopen blijkbaar onderling vrij sterk uiteen.

[1]) De omloopstijd der draaischijf werd gemeten met het aftikhorloge, waaruit de hoeksnelheid per seconde onmiddellijk is af te leiden.

De hoogste waarde (36° op 8/2) werd reeds bij den aanvang der proef gevonden, zoodat vermoeienis niet ter verklaring van dat hooge minimum kan dienen; wel kan genoemde factor de oorzaak zijn der stijging (op 14/2) van het mimimum voor de reactie van 7° op 15°. In tabel I zijn de waarden voor de na-reactie hooger dan die voor de reactie, in tabel II omgekeerd. Het laagste minimum is $2^1/_2°$ (n.l. voor de na-reactie op 13/2 bij Kikvorsch N°. V). Vreemd is, dat dienzelfden dag 's middags het minimum 12° bedraagt.

Mogelijk hebben de groote hersenen invloed op deze reflexen en wordt daardoor veroorzaakt, dat de waarden der minima zoo uiteenloopen. Inderdaad leverde het onderzoek constanter waarden op, ten minste voor de reactie [1]), als door den steek van GOLTZ [2]) deze cerebrale invloed was opgeheven [3]):

Tabel III.

Proefdier:	N°. VI.				N°. VII.		Na wegname van het rechter labyrinth.	
Datum:	22/2	22/2	23/2	24/2	22 2	26/2	28/2	28/2
Richting der draaiing. .	*l.*	*r.*	*r.*	*l.*	*l.*	*r.*	*l.*	*r.*
Reactie:	3°45′	4°15′	5°	3°30′	3°45′	2°30′	5°24′	
Na-reactie:								5°24

[1]) De na-reacties waren zeer onregelmatig.

[2]) Beiträge zur Lehre von den Funktionen der Nervencentra (1869.) pag. 2.

[3]) Merkwaardig is, dat deze cijfers en evenzoo het laagste uit Tabel II ($2^1/_2$ %) naderen tot de minima perceptibilia bij den mensch. (zie Hoofdstuk IV).

B. Schildpadden.

Eene *normale* schildpad (Emys orbicularis), in passieve rotatie gebracht, draait haren rechtuit gestoken kop (tot ± 45°) in de richting, tegengesteld aan die der draaiing. Is de kop bij het begin der draaiing ingetrokken, dan wordt hij meestal na enkele oogenblikken uitgestoken. Nystagmusbewegingen van den kop zijn niet aanwezig. Hij blijft geroteerd staan en keert slechts langzaam in den ruststand terug. Bij stilhouden beweegt het dier steeds den kop in de richting der voorafgaande rotatie: dan zijn ook enkele oogbewegingen te zien in een zeer langzaam rhythmus en wel: wending in de richting der voorafgaande rotatie met nystagmus in tegengestelden zin.

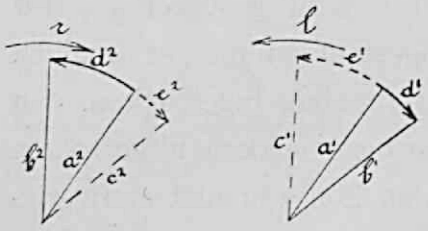
Somtijds begint bij hoekversnelling of vertraging de schildpad in een kring rond te loopen en wel in dezelfde richting, waarin zij den kop beweegt. De bewegingen der schildpad bij passieve rotatie gelijken dus het meest op die der kikvorschen, (zie pag. 41 het schema daar gegeven (fig. 2) kan evenzeer voor de normale schildpad dienst doen).

De schildpad, bij wie in beide labyrinthholten arsenikpasta gebracht was, (Proef II 8 Januari pag. 10) reageerde den volgenden dag (9 Jan.) niet meer op rotatie. Noch bij aanvang, noch bij ophouden der draaiing traden kopbewegingen op.

De schildpad, wier rechter labyrinth buiten functie was gesteld, (proef I pag. 8) vertoonde de volgende symptomen op de draaischijf (fig. 5):

Bij passieve draaiing naar rechts werd de koprotatie (naar rechts) een oogenblik verminderd of opgeheven; dan stond de kop recht; stilhouden werd gevolgd door eene sterke koprotatie naar rechts, sterker dan de in rust aanwezige.

fig. 5. Schema der kopbewegingen eener schildpad, wier rechter labyrinth buiten functie was gesteld.



l richting van de rotatie der schijf: naar links;
r idem naar rechts;
a^1 en a^2 stand van den kop bij rust;
b^1 en b^2 grootste afwijking daarvan in het begin der rotatie;
c^1 en c^2 idem bij ophouden der rotatie;
d^1 en d^2 reactiehoek;
e^1 en e^2 hoek der na-reactie;
(c^1 en b^2 is de stand van den kop, wanneer deze rechtuit is gestoken).

Bij rotatie naar links nam eveneens de kopdraaiing toe, om bij stilhouden een oogenblik geheel te verdwijnen. Werd de in rust aanwezige koprotatie door hoekversnelling derhalve opgeheven, eene rotatie naar de normale zijde trad nooit op.

Het blijkt dus, dat bij de schildpad, bij wie één der labyrinthen buiten functie was gesteld, kopbewegingen optraden bij rotatie zoowel naar rechts als naar links en derhalve het tweede, intacte, labyrinth functionneerde bij draaiingsmomenten in *beide* richtingen.

Vermelding verdient nog de volgende waarneming: Bij de schildpad uit proef II (pag. 10), wier kop onmiddellijk, nadat in de linker labyrinthholte arsenik was gebracht, nog vaak rechtuit werd gehouden, wekte passieve rotatie (7 Januari) bij rechten kopstand slechts rotatiebewegingen van den kop naar links op, niet naar rechts d.w.z eene draaiing naar rechts veroorzaakte koprotatie naar links, stilhouden daarna echter geen

beweging naar rechts; bij draaiing naar links bleef de kop in rust, stilhouden veroorzaakte draaiing naar links. De bewegingen kwamen dus geheel overeen met die bij een links labyrinthloozen kikvorsch werden waargenomen (zie pag. 43), de schema's daar gegeven gelden ook hier. (fig. 3 en 4.).

Toen echter de koprotatie naar links duidelijk uitgesproken was, reageerde de schildpad op de naar analogie met de vorige proef te verwachten wijze.

C. Duiven.

Het uitvoerigste bestudeerde EWALD [1]) de verschijnselen, die bij rotatie van duiven optreden.

Alvorens deze te beschrijven, ga hier de methode vooraf, die ik gebruikte bij het herhalen van enkele zijner onderzoekingen.

Eene duif werd geplaatst in een koker van bordpapier, die zoodanig op de draaischijf gezet wordt, dat de lengteas van het proefdier met de rotatieas samenvalt of daarmee parallel loopt. Men kan ook de duif binden op dat stuk van EWALD's duivenhouder, waarin het lichaam van het dier bij de operaties rust, en dit stuk verticaal op de draaischijf bevestigen. Hoe de stand van den romp ook is, de kop staat steeds horizontaal. Om practische redenen echter zetten wij de duif met hare lengteas bij onze proeven meestal verticaal [2]). Ten einde de rotatie

[1]) EWALD. Hoofdstuk VII. pag. 133.

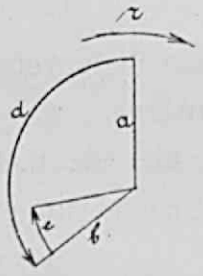
Zie verder o.a. MACH. Grundliniën der Lehre von den Bewegungsempfindungen pag. 36 en J. BREUER, Beiträge zur Lehre vom statischen Sinne. Wiener Medicinische Jahrbücher 1875. pag. 87.

[2]) Zooals te verwachten is, geeft het onderzoek bij horizontale plaatsing geen verschil in resultaat.

van den kop te meten, was deze omringd door een ring van bordpapier met eene graadverdeeling, welke ring door een eveneens op de schijf neergezet statiefje werd vastgehouden. Om den invloed van het gezicht uit te sluiten, kan men op verschillende manieren te werk gaan.[1])

Men kan òf een kapje om den kop bevestigen, waarbij dus de oogen bedekt worden, òf een kleine huls van bordpapier over den kop plaatsen, waardoor de duif met open oogen nagenoeg in 't donker zit, òf wel men kan haar plaatsen in eene groote electrisch verlichte huls, van boven voorzien van eene opening voor de waarneming, zoodat de verlichte omgeving meedraait. (v. EWALD pag. 144).

fig. 6. Schema der kopbewegingen van eene normale duif tijdens rotatie, bij onbedekt laten der oogen.



r : richting der rotatie (naar rechts);
a : ruststand van den kop;
b : grootste uitwijking;
d : reactiehoek;
e : nystagmusphase;

Roteert men eene duif (met eene hoeksnelheid van ± 72°) b.v. naar rechts, dan draait deze haren kop 120° — 130° naar links (met EWALD noemen we dit den reactiehoek) daarop in sneller beweging 10°--30° terug naar rechts (nystagmusphase) en tusschen deze uiterste standen blijft de kop tijdens de rotatie heen en weer schommelen in een rhythmus van

[1]) Al heeft de volgende waarneming niet onmiddellijk met ons onderzoek te maken, zoo lijkt zij mij toch de vermelding waard.

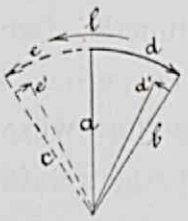
Doet men een kapje over den kop van eene normale duif, wier lengteas verticaal staat, zoo kan men vaak waarnemen, dat haar kop langzaam achterover zakt, tot de snavel in de lengteas der duif staat, d. w. z. verticaal is.

Daar EWALD (l. c. pag. 12) dit verschijnsel als typisch voor eene labyrinthlooze duif aangeeft, is het wel van belang, te constateeren, dat ik hetzelfde herhaalde malen bij eene normale duif kon waarnemen.

MATTE deed dezelfde waarneming bij normale duiven (Experimenteller Beitrag zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. Pflüger's Archiv Bd. 57. pag. 457).

± 2 per seconde. Bij stilhouden wordt deze beweging gestaakt en keert de kop in den ruststand terug. Aldus bij onbedekt laten der oogen. Sluit men op eene der genoemde manieren den invloed van het gezicht uit, dan ziet men in 't begin der rotatie koprotatie en nystagmus in de richting, als boven is aangegeven, echter van geringen uitslag: de reactiehoek bedraagt hoogstens 30° en de nystagmusphase 2°-5°. Deze rhythmische bewegingen verdwijnen, als de rotatie eenparig is geworden; de kop is dan in rust, maar in geringen graad (tot ± 20°) geroteerd in de richting, tegengesteld aan die der draaiïng. Bij stilhouden beweegt de kop zich in de richting der rotatie tot 20°, waarop volgen ± 10 nystagmus-bewegingen van 2°– 5°; daarna komt hij weer in den ruststand terug.

fig. 7. Schema der kopbewegingen eener normale duif bij uitsluiting van het gezicht.



Gestippelde lijnen geven de na-reactie aan.
l : richting der rotatie (naar links);
a : ruststand van den kop;
b : grootste uitwijking bij het begin der rotatie;
c : idem bij stilstand;
d : reactiehoek;
d' : nystagmusphase;
e en *e'* : zelfde uitslagen bij ophouden der rotatie

In hoofdzaak komt dit resultaat overeen met Ewald's opgaven, enkele ondergeschikte punten daargelaten; zoo vindt hij, dat bij de meeste duiven tijdens eenigszins langdurige rotatie ook bij open oogen de kop ten slotte in rust komt. In dat geval treden constant bij stilhouden eenige kopbewegingen op in de richting der rotatie, met nystagmus in de tegengestelde richting. De conclusie, die Ewald hieruit trekt, volgt echter ook uit hetgeen wij constant bij uitsluiting van het gezicht waarnamen:

De na-reactie wordt door de tijdens de rotatie optredende kopbewegingen verhinderd; bij afwezigheid van

deze laatsten treedt de eerste zonder uitzondering op.

Zeker is belangrijk het feit, het eerst door BREUER, [1]) later door EWALD [2]) geconstateerd, n.l., dat bij eene labyrinthlooze duif elke reactie bij rotatie verdwenen is. Ook ik vond bij uitsluiting van den invloed van het gezicht, noch bij aanvang, noch bij stilstand der rotatie eenig spoor van kopbeweging. Evenals het overeenkomstig resultaat bij kikvorschen bewijst dit feit voor duiven, dat de bij rotatie optredende kopbewegingen veroorzaakt worden door de labyrinthfunctie. Dat bij open oogen soms tijdens de draaiing een geringe kopnystagmus optreedt, is geheel op dezelfde wijze te verklaren als de nystagmus tijdens eenparige rotatie bij normale duiven n.l. door de verschuiving van het netvliesbeeld. Want zooals zooeven meegedeeld, is er bij uitsluiting van het gezicht geen sprake van kopbewegingen. Hetzij echter de kop, ook bij open oogen in rust is, of heen en weer roteert, **nooit** treedt bij stilhouden eenige beweging op.

In verband met hetgeen het onderzoek van eenzijdig labyrinthlooze kikvorschen opleverde, vragen zeker overeenkomstige proeven bij duiven onze belangstelling.

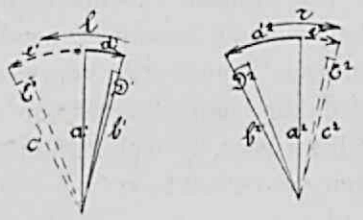
EWALD [3]) exstirpeerde bij eene blinde duif het rechter labyrinth. Voor deze operatie is bij rotatie in beide richtingen de reactiehoek 80° met eene nystagmusphase van 20° en de rhythmus 15 per 5 seconden. Na de operatie bedragen deze waarden bij rotatie naar links:

---

[1]) BREUER. Wiener Med. Jahrbücher 1875. pag. 97.
[2]) EWALD. l. c. pag. 142.
[3]) l. c. pag. 152.

reactiehoek 60°, nystagmusphase 18° en rhythmus 11 slagen per 5 seconden, bij rotatie naar rechts: 20°, 15° en 7 slagen per 5 seconden; dus de bewegingen naar de gezonde zijde zijn kleiner. Hiermee in overeenstemming is het feit, [1]) dat eenzijdig labyrinthlooze duiven wel is waar bij rotatie alle kopbewegingen in beide richtingen vertoonen, maar tot aan haren dood de reactiehoek en nystagmusphase naar de normale zijde, zoowel bij 't begin als eventueel bij het einde der rotatie kleiner blijven dan naar den geopereerden kant. (fig. 8.)

fig. 8. Schema der kopbewegingen eener labyrinthlooze duif. (v. EWALD)



l : richting van de rotatie der schijf (naar links);
r : richting van de rotatie der schijf (naar rechts);
a^1 en a^2 : ruststand van den kop;
b^1 en b^2 : grootste uitwijking bij het begin der rotatie;
c^1 en c^2 : idem bij stilstand;
d^1 en d^2 : reactiehoek; D^1 en D^2 nystagmusphase;
e^1 en e^2 : na-reactiehoek; E^1 en E^2 : phase der nanystagmus.

Daar ik mij in deze proeven eenigszins beperkte, heb ik dit volgens EWALD vaak zeer geringe verschil niet waargenomen. Voor een nauwkeurig onderzoek beveelt EWALD o.a. de cyclostaat aan. [2])

Wel kan ik EWALD's en ook BREUER's [3]) onderzoekingen op dit belangrijke punt bevestigen, dat bij eenzijdig labyrinthlooze duiven bij rotatie de kopbewegingen in beide richtingen aanwezig waren, in tegenstelling dus met hetgeen wij bij den kikvorsch vonden.

[1]) EWALD. l. c. pag. 29.

[2]) MACH. Analyse der Empfindungen. pag. 109. EWALD. l. c. pag. 138.

[3]) BREUER. Wiener Med. Jahrbücher 1875. pag. 99.

De volgende proef is nog de vermelding waard:

Onmiddellijk na de linkszijdige labyrinthexstirpatie bleef bij rotatie naar links de kop in rust, waarna het stilhouden door beweging naar links met nystagmus naar rechts gevolgd werd; terwijl draaiing naar rechts de normale koprotatie naar links met nystagmus naar rechts veroorzaakte en bij stilstand de kop terstond in rust kwam. Vreemd is, dat bovenstaand resultaat gevonden werd bij onderzoek zonder uitsluiting van het gezicht en deze asymmetrie verdween bij uitsluiting van gezichtsindrukken; dan bleef de kop bij rotatie naar links en naar rechts rustig, terwijl stilhouden in beide gevallen kopbewegingen veroorzaakte.[1])

Na 5 dagen reageerde dit dier weer als een normaal dier. Geheel hetzelfde constateerde ik bij eene andere duif.

Hoewel deze feiten teveel op zich zelf staan, zoo hebben zij toch wel eenige waarde, te meer, daar de richting, in welke de kopbewegingen tijdelijk en onder bepaalde omstandigheden waren opgeheven, dezelfde was als die, waarin volgens Ewald blijvend de kopbewegingen de geringste uitslagen behouden, n.l. die naar de gezonde zijde.

Hoewel in dezen nog lang geen volledige klaarheid [2])

[1]) Ook bij Breuer vind ik vermeld, dat onder dezelfde omstandigheden (uitsluiting van het gezicht) soms deze kopbewegingen eerst bij grootere rotatie-snelheid of zelfs in 't geheel niet op te wekken zijn. Eene asymmetrie in den uitslag der bewegingen vermeldt hij echter niet. (Wiener Med. Jahrbücher 1875. pag. 100, protocol 2).

[2]) von Marikovsky (1903) vindt wel eene asymmetrie in de kopbewegingen van eenzijdig geopereerde duiven, maar in tegengestelde richting als de bovengenoemde (Ueber den Zusammenhang zwischen der Muskulatur und dem Labyrinth. Pflüger's Archiv. Bd. 98. pag. 284.

Weer tot een ander resultaat komt Boutan (Comptes rendus de l'Académie des sciences. T. 134. pag. 1601).

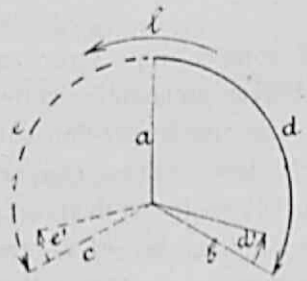
heerscht, zoo stellen wij toch de volgende conclusie [1]):

Elk labyrinth bij de duif functionneert bij rotatie in beide richtingen, maar waarschijnlijk in sterker mate, wanneer het dier gedraaid wordt in eene richting, gelijknamig met de lichaamshelft, die behouden is gebleven.

D. Cavia's.

Gaan wij na, welke bewegingen passieve rotatie bij eene normale cavia opwekt, die geplaatst is op eene draaischijf [2]), ter uitsluiting van het gezicht omgeven door een rand, terwijl de cavia zich vrij in deze ruimte kan bewegen: In den aanvang der rotatie beweegt zij den kop over een hoek van 90—120° in de richting tegengesteld aan die der draaiing, welke beweging gevolgd wordt door eene nystagmusphase van ± 10° in de richting der rotatie; de oogen volbrengen correspondeerende bewegingen, n.l. wending tegengesteld en nystagmus in denzelfden zin als die der rotatie. Na een oogenblik, wanneer de snelheid van

fig. 9. Schema der kopbewegingen eener normale cavia, bij rotatie optredende.



De gestippelde lijnen geven de na-reactie aan.
a : ruststand;
b : grootste uitwijking } bij het
d : reactiehoek } begin d.
*d*¹: nystagmusphase } rotatie.
c, *e*, *e*¹ idem als *b*, *d* en *d*¹ bij ophouding der draaiing (na-reactie.)

[1]) Zie Ewald l. c. pag. 152.
[2]) Zie ook Dreyfuss l. c.

de schijf eenparig is geworden, houdt de heen en weer gaande beweging van den kop en (voor zoover dit te zien is, n.l. bij langzame draaiing) ook die der oogen een oogenblik op; somtijds keert de kop in den evenwichtsstand terug, soms blijft hij in den geroteerden stand. Wordt hij dan echter tijdens de rotatie passief in den ruststand teruggebracht, dan blijft hij daar, alsof er geen draaiing plaats had. Behalve de kop- en oogbewegingen zien we nog in den aanvang der rotatie eene scoliose met de convexiteit in de richting der rotatie.

Somtijds, bij langzame draaiing, loopt de cavia rond in een kring in de richting, waarin zij anders den kop wendt. Bij het stilhouden der draaischijf constateeren we, dat de kop tot 90° zich beweegt in de richting der rotatie en daar enkele nystagmusbewegingen van $\pm$ 10° uitvoert; evenzoo bij het stilstaan soortgelijke oogbewegingen, n.l. wending in denzelfden, met nystagmus in tegengestelden zin.

Hetzelfde onderzoek op eene schijf zonder rand levert niet veel verschil op. Bij langzame rotatie blijven de bovenbeschreven kop- en oogbewegingen na aanvang der draaiing langer dan boven aangegeven werd, om ten slotte toch steeds tijdens eenparige beweging der draaischijf te verdwijnen. Dit heeft des te spoediger plaats, naarmate de rotatiesnelheid grooter is. Wordt de draaischijf tegengehouden, wanneer de bewegingen van kop en oogen nog aanwezig zijn, dan gaan deze in den ruststand terug, zonder bewegingen in den tegengestelden zin uit te voeren. De laatste traden echter steeds op, als kop en oogen tijdens de rotatie in rust waren gekomen.

Wij constateeren voor de cavia dus hetzelfde als Ewald voor de duif, dit is te zeggen:

Bevinden zich tijdens de rotatie kop en oogen in rust,

dan treden constant bij stilhouden bewegingen in den zin der rotatie op; bij aanwezigheid van dergelijke bewegingen gedurende de rotatie, komen kop en oogen onmiddellijk na stilstand in rust.

Eene vergelijking der kopbeweging van cavia en duif bij rotatie leert ons, dat deze in karakter geheel overeenkomen. Het eenige verschil is, dat de duif de beweging der omgeving door kopdraaiing veel beter kan compenseeren dan de cavia. Immers de eerste beweegt tijdens vrij snelle eenparige rotatie, terwijl het gezicht niet uitgesloten is, de kop heen en weer, waardoor bij stilstand deze onmiddellijk in rust komt, terwijl de laatste dit vermogen slechts in zeer beperkte mate bezit en slechts gedurende een korten tijd en bij zeer langzame rotatie kan ontwikkelen.

Opheffing der functie van beide labyrinthen, hetzij door middel van arsenik, hetzij van cocaine, heeft ook bij cavia's volkomen hetzelfde effect als bij kikvorschen, schildpadden en duiven, n.l. volkomen afwezigheid van eenige kop- of oogbeweging bij rotatie.

Dit vermeldt DREYFUSS [1]) en mijne proeven bevestigden het volkomen:

> De cavia, in proef III vermeld (Hoofdstuk I pag. 27), op de draaischijf gebracht, vertoont noch bij aanvang, noch bij stilstand der rotatie eenig spoor der bovenbeschreven bewegingen van kop, oogen of lichaam (de ook in rust aanwezige schuddende bewegingen van kop en lichaam natuurlijk niet meegerekend)

Ook bij cavia's hebben dus de bij rotatie optredende bewegingen haren oorzaak in de labyrinthfunctie.

---

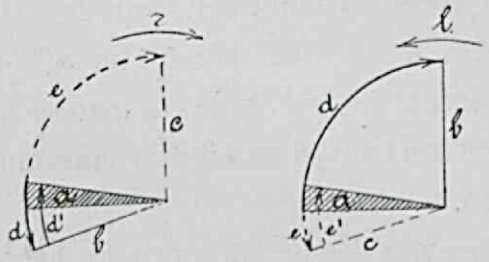
[1]) l. c.

Zeker vraagt het onze belangstelling, hoe eene cavia, die slechts één functionneerend labyrinth bezit, op de draaischijf reageert.

Cavia uit Proef I pag. 22, geopereerd 3 April 11.30: in het linker labyrinth is arsenikpasta gebracht; ten 2 ure, wanneer de in aansluiting aan de operatie opgetreden kop- en oogbewegingen in vollen gang zijn, wordt zij op de draaischijf geplaatst. Bij rotatie naar rechts wordt de aanwezige koprotatie en nystagmus benevens de rugscoliose gedurende een oogenblik sterker, om, als de beweging der schijf eenparig is geworden, dezelfde te worden als vóór de rotatie. Bij stilhouden komt de kop weer in den ruststand, houden kop- en oogbewegingen op en vermindert de scoliose; dit duurt echter slechts enkele seconden. Bij rotatie naar links zien wij in het eerste oogenblik ongeveer hetzelfde, als zooeven beschreven werd n.l. dat de bewegingen van den kop en, voor zoover dit te zien is, ook van de oogen zeer sterk in intensiteit afnemen, soms volkomen verdwenen zijn, dat de kop weer in den ruststand komt, hoogstens echter dezen stand bereikt, nooit naar rechts daarvan bewogen wordt. Dit duurt echter slechts een oogenblik. Zoodra de beweging der schijf eenparig is geworden, treedt weer de oude toestand op. Bij links geopereerde dieren kon ik vrij wel steeds hetzelfde consta-

E. Schema der kopbewegingen eener cavia, wier linker labyrinth buiten functie was gesteld.

A bij rotatie naar rechts. **B** bij rotatie naar links.



a : kopbewegingen als de schijf in rust is;
De doorgetrokken lijnen geven kopbewegingen bij het begin (reactie), de gestippelde die bij het ophouden der rotatie aan (na-reactie).

A.		**B.**
r : richting der rotatie (naar rechts)		*l* : idem naar links;
b : grootste uitwijking *d*, *d'* : nystagmus	**kop-bewegingen bij aanvang der rotatie.**	*b* : terugkeeren *d* : i.d.ruststand;
c : terugkeeren in den ruststand *e* :	**kop-bewegingen b. ophouden der rotatie.**	*c* : grootste afwijking; *e*, *e'* : nystagmus.

(*c* (bij A) en *b* (bij B) is de stand van den kop, wanneer deze rechtuit is gestoken).

teeren (bij rechts geopereerde: bewegingen, die met de bovenbeschrevene symmetrisch waren) en zooals in verband met het blijven der dwangbewegingen te verwachten was, [1]) was ook korter of langer tijd na de operatie het resultaat bij onderzoek op de draaischijf hetzelfde.

Hoekversnelling naar de gezonde zijde geeft versterking, naar de geopereerde zijde verzwakking, respectievelijk opheffing der kop- en oogbewegingen.

Hieruit kunnen wij ten opzichte der labyrinthfunctie van cavia's in ieder geval dit besluiten, dat elk labyrinth bij rotatie in beide richtingen functionneert. Of het in beide richtingen even goed geschiedt, laten wij rusten.

---

[1]) Zie Hoofdstuk I. pag. 35.

HOOFDSTUK III.

De hypothese van Mach-Breuer.

Nu wij aan het einde onzer dierexperimenten zijn gekomen, is op hare plaats eene korte theoretische uiteenzetting over de functie der canales semicirculares. Tevens dient deze ter inleiding van een nader onderzoek hunner functie bij den mensch.

Bij het verder onderzoek zullen wij de MACH-BREUER'sche Theorie tot richtsnoer nemen, die trouwens ook in nauw verband staat met de in het vorige hoofdstuk behandelde feiten. Wij beperken ons hierbij tot het allernoodzakelijkste en laten b.v. rusten de oogbewegingen, die in zoo'n nauw verband staan met de labyrinthfunctie; immers ook bij den mensch zullen wij ons beperken tot het onderzoek der rotatie-gewaarwordingen. Deze zijn het ook, die MACH [1]) in 1873 tot het opstellen van zijne theorie voerden (evenzoo CRUM-BROWN [2]), terwijl

[1]) Physikalische Versuche über den Gleichgewichtssinn des Menschen. Wiener Sitzungsberichte. Bd. LXVIII. Abt. III. (6 Nov. 1873) pag. 124.

[2]) Preliminary note on the sense of rotation and the function of the semi-circular canals of the internal ear. Proceedings of

Breuer [1]) meer door dierproeven daartoe geleid werd. Zijne beschouwingen vatte Mach samen in zijne Grundliniën der Lehre von den Bewegungsempfindingen (1875) Als leiddraad van dit hoofdstuk volgt hier een kort overzicht van de voor ons belangrijkste proeven uit deze monographie, waarbij wij tevens, als er aanleiding is, enkele andere beschouwingen zullen vermelden [2]).

Mach begint met eenige mechanische grondbeginselen in het geheugen zijner lezers terug te roepen, zoo dat van massa, versnelling enz.; in het bijzonder zal ons nog te pas komen het principe van het behoud der perken:

Als twee massa's een kracht op elkaar uitoefenen, en men trekt van uit een willekeurig punt radiënvectoren, zoo is de som der producten van de door deze doorloopen vlakken, met de daarbij behoorende massa's $= 0$.

Uitgaande van het feit, dat mechanische wisselwerking der massa's in wederzijdsche versnelling bestaat, is het zeer waarschijnlijk, dat het onderzoek zal uitmaken, dat

---

the Royal Society of Edinbourgh. (19 Jan. 1874). Vol. VIII. pag. 225.
Voorloopige mededeeling tot:
On the sense of rotation and the anatomy and physiology of the semi-circular canals of the internal ear. Journal of anatomy and physiology. Vol. VIII. pag. 327.

[1]) Ueber die Bogengänge des Labyrinths. Wiener Med. Jahrbücher 20 Nov. 1873 pag. 15.
Voorloopige mededeeling tot:
Ueber die Function der Bgg. des Ohrlabyrinths. Wiener Med. Jahrbücher 1874. pag 72.

[2]) Voor eene uitvoerige uiteenzetting der Theoriën van Mach, Breuer en Crum-Brown en de daartegen ingebrachte bezwaren, zie ook von Stein: Die Lehren von den Funktionen der Einzelnen Theile des Ohrlabyrinths. pag. 471.

slechts versnellingen worden waargenomen. Ten opzichte van de rotatiebeweging bevestigde MACH deze veronderstelling door zijn onderzoek met een toestel, waardoor een persoon met gesloten oogen in passieve draaiing wordt gebracht. [1])

Uit proeven hiermee verricht trok hij de volgende conclusies:

1°. Eenparige rotatie wordt niet waargenomen.

2°. Hoekversnelling wordt wel waargenomen.

3°. Evenzoo eene vertraging. De vertraging is als negatieve versnelling op te vatten en zoo is het begrijpelijk, dat, als de positieve hoekversnelling als prikkel optreedt, de negatieve dit eveneens moet doen.

4°. De rotatie-gewaarwording duurt veel langer dan het aanhouden der versnelling (respectievelijk vertraging).

5°. De rotatie-gewaarwording wordt door eene tegengestelde hoekversnelling opgeheven.

6°. Verandert men tijdens eene regelmatige draaiing, die niet wordt waargenomen, den stand van het hoofd, dan treedt opnieuw eene rotatie-gewaarwording op

7°. De as, waarom men zich de rotatie denkt, die bij stilhouden optreedt, maakt bij verandering van hoofdstand al deze hoofdbewegingen mee.

Eene reeks interessante proeven geeft MACH als bewijs, dat het onwaarschijnlijk is, dat deze rotatie-gewaarwordingen afkomstig zouden zijn: van bindweefsel en been, van de huid, van spieren of van het bloed. Uit het bovengegeven resultaat der rotatie-proeven bleek

---

1) Zie MACH Grundlinien pag. 24 en ook NAGEL: Handbuch der Physiologie des Menschen. Bd. III. pag. 750.

het echter reeds, dat de bron dezer waarnemingen in het hoofd moet gelegen zijn. Ofschoon het niet absoluut is uit te sluiten, dat de hersenen in deze als zintuig zouden optreden, is dit toch zeer onwaarschijnlijk, en zoo komt MACH ook per exclusionem tot de stelling:

De rotatie-gewaarwordingen worden opgewekt in een eigen orgaan, dat zetelt in het hoofd.

Denken wij ons eene met zenuwuiteinden voorziene holte in een lichaam B, met eene vaste of vloeibare inhoud A. Bij elke hoekversnelling, die B aanneemt, zal A trachten in tegengestelden zin te draaien: dit volgt uit het bovengegeven (pag. 61) principe van het behoud der perken. Beschouwen wij nader de booggangen, dan valt op, dat deze wel bijzonder geschikt zijn, dit principe te vervullen. Bij elke hoekversnelling om de op het vlak der booggang loodrecht staande as, moet de inhoud een draaiingsmoment in tegengestelden zin uitvoeren. De hypothese van MACH [1]) is nu deze:

De zenuwen der ampullen hebben de specifieke energie, op iederen prikkel met eene rotatie-gewaarwording te reageeren. In het licht hiervan worden ons vele feiten duidelijk, zoo de door MACH geconstateerde bij passieve rotatie; tevens, wanneer wij aannemen, dat de prikkeling der ampullen reflexen kan opwekken, de reactiebewegingen, die bij rotatie van dieren optreden. In het vorige hoofdstuk zagen wij, dat na het verlies der beide labyrinthen bij kikvorschen, schildpadden, duiven, en cavia's bewegingen bij hoekversnelling volkomen verdwenen zijn Dit feit, door MACH [2]) in 1875 reeds

[1]) Grundliniën pag. 103.
[2]) Grundliniën pag. 126.

vermoed. werd kort daarop het eerst door BREUER [1]) geconstateerd en wel voor duiven. Later is het op vele wijzen bevestigd (zie vorig Hoofdstuk).

Gaan wij nu verder na, hoe deze prikkeling der ampullenzenuw kan plaats hebben.

CRUM-BROWN [2]) meent, dat dit geschiedt door een verschuiven van het membraneuze kanaal in zijn geheel te midden der perilymphe, eene veronderstelling die nog slechts eene historische beteekenis heeft. MACH [3]) en BREUER [4]) nemen beide aanvankelijk eene strooming der endolymphe als adaequate prikkel aan. In zijne „Grundliniën" komt MACH echter reeds hiervan terug en ziet in de geringe wijdte [5]) der halfcirkelvormige kanalen een onoverkomelijk bezwaar tot het veronderstellen dezer strooming. Hij meent, dat het draaiingsmoment van den inhoud der booggang zonder merkbare draaiing op de zenuwen in de ampulle werkt [6]).

Ook BREUER [7]) laat daarop in 1875 de veronderstelling eener endolymphestrooming varen.

In later tijd is het EWALD [8]), die haar in eenigszins anderen vorm weer op den voorgrond brengt; hij neemt n.l. aan, dat er eene continuëele strooming in de

---

[1]) Beiträge zur Lehre von statischen Sinne. Wiener Med. Jahrbücher, (1875) pag. 97.

[2]) Preliminary note on the sense of rotation enz. Proceedings of the Royal Society of Edinbourgh. Vol. VIII. p. 255.

[3]) Wiener Sitzungsberichte. Bd. LXVIII. Abt. III. pag. 124.

[4]) Wiener Medicin. Jahrbücher 1874 pag. 92.

[5]) Bij den mensch 0.103 m.M². volgens BINER WULF (Archiv. für Anatomie und Physiologie Anat. Abt. 1901 pag. 57).

[6]) Grundliniën pag. 115.

[7]) BREUER. Wiener Medicin. Jahrbücher (1875) pag. 123.

[8]) Nervus octavus pag. 300.

kanalen plaats heeft, die hare oorzaak zou hebben in de trilling der ciliën en bij rotatie versneld, respectievelijk vertraagd zou worden. Het bestaan eener strooming is echter niet aangetoond, en als BREUER's [1]) opvatting juist is, dat de ciliën niet vrij in de endolymphe uitsteken, maar ook tijdens het leven samen een geheel vormen, n.l. de cupula terminalis, die men na den dood steeds aantreft, dan is het ook onmogelijk deze ciliën als trilharen te beschouwen. Hoe dit ook zij, voor de theorie is het zeker van groot belang, dat MACH [2]) uiteenzette, dat het draaiingsmoment van den kanaalinhoud evengoed voor eene prikkeling der nervi ampullares mag aansprakelijk gesteld worden als eene eventueele strooming.

Zooals bekend is, liggen de canales anterior (s. sup.) sinister en posterior (s. inf.) dexter in onderling evenwijdige vlakken, evenzoo de canal. ant. dext. en post. sin., bevinden zich de beide canales externi (s. horizontales) nagenoeg in hetzelfde vlak en staan deze drie stellen vlakken onderling loodrecht op elkaar, terwijl de beide verticale kanalen hoeken van 45° met het sagittale vlak maken [3]).

Daar wij ons eene bepaalde rotatiebeweging ontbonden kunnen denken in de componenten volgens deze drie vlakken, zoo is het duidelijk, dat in deze kanalen de mogelijkheid der waarneming voor elke rotatiebeweging gegeven is. Immers, al naar de ligging der rotatieas

[1]) Wiener Sitzungsberichte. Abt. III. Bd. CXII. pag. 322.

[2]) Grundliniën pag. 117.

[3]) Zie ó.a. MACH: Grundliniën pag. 106. EWALD: Nervus octavus pag. 78.

ten opzichte van het hoofd zullen de componenten in deze drie vlakken verschillende grootte bezitten. Deze elementen der gewaarwording komen niet tot bewustzijn bij onze waarneming. Wij voelen slechts eene draaiing om één bepaalde as met één bepaalde versnelling en in één richting. Dat bij aanwezigheid van drie elementen van waarneming het slechts tot eene enkele waarneming komt, is volgens MACH [1]) te vergelijken met het feit, dat volgens de Young-Helmholtz'sche kleurtheorie bij aanwezigheid der drie kleurwaarnemingen de kleur toch als eenheid en niet in zijne samenstellende waarnemingselementen wordt gepercipieerd.

In dit opzicht zou de verklaring makkelijker worden, wanneer de hypothese van BARANY [2]) (1906) mocht blijken juist te zijn, volgens welke we in de canales semicirculares slechts een reflexwekkend, geen zintuigelijk orgaan bezitten en de bij rotatie reflectorisch optredende oogbewegingen noodzakelijke voorwaarde zijn voor het ontstaan eener rotatie-gewaarwording. Immers deze zijn bij iedere rotatie slechts aanwezig in eene bepaalde richting.

De vraag doet zich nu voor: hoe wordt de richting der rotatie (respect. hoekversnelling) waargenomen? (bij dieren: hoe ontstaat het verschil in reactiebeweging?) Bij tegengestelde richting der rotatie ontstaan wel is waar tegengestelde draaiingsmomenten in de canales semicirculares, maar daarmee is het verschil in teeken der gewaarwording (of reactiebeweging) nog niet verklaard.

---

[1]) Grundliniën pag. 113.

[2]) Beitrag zur Lehre von den Funktionen der Bogengänge. Zeitschrift für Sinnesphysiologie. Bd. 41. pag. 37.

MACH [1]) nam aanvankelijk aan, dat iedere ampulle twee soorten zenuwvezels bezit, waarvan de eene op rotatie naar rechts, de andere op die naar links reageert; later sloot hij zich aan bij de opvatting van CRUM BROWN, [2]) dat elke ampulle slechts reageert op rotatie in één richting. Elk kanaal kan, zoo zegt CRUM BROWN, slechts in functie treden en eene gewaarwording geven bij eene rotatie om één bepaalde as en slechts in één bepaalde richting; voor de waarneming van iedere rotatie in elke richting bestaan er zes kanalen in drie paren, terwijl telkens twee kanalen in hetzelfde of in evenwijdige vlakken liggen en de ampullen van zoo'n stel zich aan tegengestelde einden bevinden.

Deze opvatting is door haren eenvoud zeker zeer aantrekkelijk. MACH werkt haar, zich steunende op de proeven van FLOURENS, als volgt uit:

Doorsnijding van den canalis externus (s. horiz.) sinister (bij een konijn) geeft eene koprotatie naar links. Uitgaande van de veronderstelling, dat hierbij het linker kanaal (respectievelijk de linker ampulle) geprikkeld wordt, komt dus deze beweging overeen met die, welke bij passieve rotatie naar rechts optreedt; dus de linker ampulle geeft de reactie bij rotatie naar rechts; bij menschen: in de linker ampulle wordt de rotatie-gewaarwording naar rechts opgewekt.

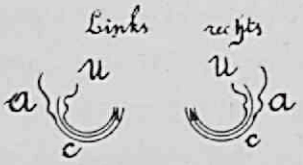
Geeft fig. 11 schematisch de ligging aan van de ampullae externae (s. horiz.) met bijbehoorende canales en utriculi, dan veroorzaakt dus links een draaiings-

[1]) Wiener Sitzungsberichte. Bd. LXVIII. Abt. III. pag. 136.

[2]) Journal of anatomy und physiology. Vol. VIII. pag. 327.

moment in de richting van de ampulle naar het kanaal (↳) eene rotatie-gewaarwording naar rechts (resp. bij dieren eene reactie naar links) en rechts evenzoo een draaiingsmoment in de richting van *a* naar *c* (↵) een gevoel van rotatie naar links. Dus alleen het draaiingsmoment in de richting van de ampulle naar het kanaal wordt als rotatie waargenomen, niet die van het kanaal naar de ampulle. Daar nu later deze opvatting aangaande de Flourens'sche symptomen onjuist is gebleken [1]) en wij weten, dat de doorsnijding van can. ext. sinister dit kanaal juist buiten functie stelt, moet deze voorstelling van MACH in ieder geval in dien zin gewijzigd worden, dat wij onbeslist laten, welk kanaal bij rotatie naar links of naar rechts in functie treedt. Maar het blijft de vraag, of wij met deze wijziging de voorstelling CRUM BROWN-MACH niet kunnen aanvaarden en iedere ampulle slechts eene prikkeling bij rotatie in ééne richting mogen toeschrijven. Nu hebben latere proeven de onhoudbaarheid dezer opvatting aangetoond:

fig. 11. Schema van beide canal. semic. ent. (s. hor.) van een kikvorsch.



u : utriculus;
a : ampulle;
c : canalis.

In 1875 vindt n.l. BREUER [2]), dat, na eenzijdige labyrinthexstirpatie bij duiven, de kopbewegingen bij rotatie in beide richtingen aanwezig blijven. In het bijzonder

[1]) Zie o.a. de proeven met cocaine van KOENIG, GAGLIO en BREUER pag. 14.

[2]) BREUER: Wiener Med. Jahrb. 1875 pag. 99. (zie ook vorige hoofdstuk pag. 52.

is de volgende proef van EWALD wel een afdoend bewijs, dat in elk horizontaal kanaal eene endolympheverschuiving in beide richtingen reactiebewegingen kan opwekken.

De pneumatische hamer [1]) bevindt zich boven het rechter vliezige horizontale kanaal; aan de zijde van het gladde einde van het kanaal is in de booggang eene plombe gezet, waardoor, wanneer men den hamer laat neerslaan, zoodat deze den canal. ext. samendrukt, de endolymphe slechts in de richting der ampulle kan uitwijken. Dit heeft constant eene koprotatie naar links ten gevolge, die ook, wanneer het kanaal gecomprimeerd blijft, na een oogenblik verdwijnt.

Is de kop weer in den normalen stand teruggekomen, dan heft EWALD den hamer op en onmiddellijk draait de duif den kop naar rechts. Deze beweging is echter duidelijk zwakker dan die naar links.

Moeten wij dus de zooeven genoemde voorstelling CRUM BROWN-MACH wel loslaten, zoo vragen wij, wat de resultaten van onze proeven uit het vorige hoofdstuk in dezen aangaven.

Daar wij ons bij het onderzoek beperkten tot rotatie in het horizontale vlak, bij horizontalen kopstand, waarbij in hoofdzaak de canales externi (s. hor.) in functie treden [2]), zoo beschouwen wij hier ook slechts de functie dezer kanalen.

---

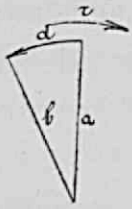
[1]) Zie voor nadere beschrijving EWALD, l. c. pag. 264 proef 81.

[2]) Volgens EWALD (Nervus octavus pag. 80) liggen bij de duif de can. ext. (s. hor.) bij normalen kopstand nagenoeg horizontaal.

Voor een duidelijk overzicht geven wij nogmaals de hierop betrekking hebbende schema's uit het vorige hoofdstuk (fig. 12).

Fig. 12.

A. Schema der kopbewegingen bij een links labyrinthloozen kikvorsch bij passieve rotatie naar rechts.

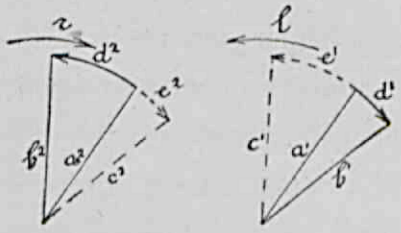


a geeft ruststand aan; (geen rotatie);
b den stand na het begin der rotatie;
pijl *d* stelt de reactie voor;
pijl *r* geeft de richting der rotatie aan.

B. Schema der kopbewegingen bij hetzelfde dier bij passieve rotatie naar links.

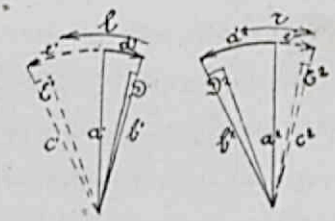
a geeft ruststand aan;
c den stand na den stilstand der schijf;
pijl *c* stelt de na-reactie voor;
pijl *l* geeft de richting der rotatie aan.

C. Schema der kopbewegingen eener schildpad wier rechter labyrinth buiten functie was gesteld.



l : richting van de rotatie der schijf naar links;
r : idem naar rechts;
a^1 en a^2 : stand van den kop bij rust;
b^1 en b^2 : grootste afwijking daarvan in het begin der rotatie;
c^1 en c^2 : idem bij ophouden der rotatie;
d^1 en d^2 : reactiehoek;
e^1 en e^2 : hoek der na-reactie;
(c^1 en b^1 is de stand van den kop, wanneer deze rechtuit is gestoken).

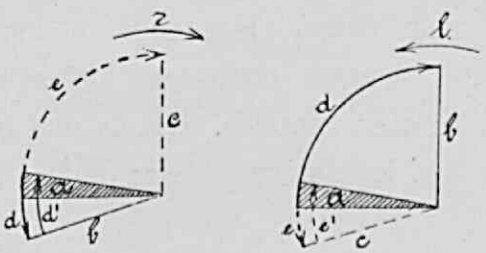
D. Schema der kopbewegingen eener links labyrinthlooze duif. (v. Ewald).



l : richting van de rotatie der schijf (naar links);
r : richting van de rotatie der schijf (naar rechts);
a^1 en a^2 : ruststand van den kop;
b^1 en b^2 : grootste uitwijking bij het begin der rotatie;
c^1 en c^2 : idem bij stilstand;
d^1 en d^2 : reactiehoek; D^1 en D^2 nystagmusphase;
e^1 en e^2 : na-reactiehoek; E^1 en E^2 phase der nanystagmus.

E. Schema der kopbewegingen eener cavia, wier linker labyrinth buiten functie was gesteld.

A bij rotatie naar rechts. **B** bij rotatie naar links.



a : kopbewegingen als de schijf in rust is;
De doorgetrokken lijnen geven kopbewegingen bij het begin (reactie), de gestippelde die bij het ophouden der rotatie aan (nareactie).

A.

r : richting der rotatie (naar rechts)

b : grootste uitwijking
d, *d*' : nystagmus
} **kopbewegingen bij aanvang der rotatie.**

c : terugkeeren in den ruststand
e :
} **kopbewegingen b. ophouden der rotatie.**

B.

l : idem naar links;

b : terugkeeren
d : i.d. ruststand;
} **kopbewegingen bij aanvang der rotatie.**

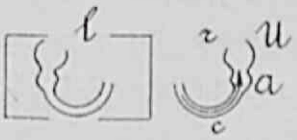
c : grootste afwijking;
e, *e*' : nystagmus
} **kopbewegingen b. ophouden der rotatie.**

(*c* (bij A) en *b* (bij B) is de stand van den kop, wanneer deze rechtuit is gestoken).

De beschouwing dezer schema's voert ons tot het volgende resultaat:

De veronderstelling, dat iedere ampulle slechts zou functionneeren bij rotatie in één richting, wordt ten opzichte der kikvorschen door onze proeven niet weêrsproken, slechts met deze wijziging in de voorstelling van MACH, dat niet het draaiingsmoment in de richting van de ampulle naar het kanaal, maar het moment in de omgekeerde richting, n l. van het kanaal naar de ampulle eene koprotatie opwekt.

fig. 13. Schema van de canalis externus (s. hor.) dexter. (draaiing naar rechts, resp. stilstand na + draaiing).



N.B. Het tusschen haken plaatsen van het linker (*l*) geeft aan, dat dit geëxstirpeerd is.
U : utriculus. *a* : ampulle.
c : canal. semicirc. ext. (s. hor.) dext.

Fig. 13 stelle n.l. schematisch de canalis externus (s. horiz.) dexter bij een kikvorsch voor, wiens linker labyrinth geëxstirpeerd is, dan geeft het draaiings-moment in de richting van het pijltje eene koprotatie naar links; immers èn bij begin

van draaiing naar rechts èn bij stilstand na draaiing naar links heeft het rotatiemoment daardoor optredende de richting van het aangegeven pijltje. De conclusie voor een normalen kikvorsch ligt voor de hand:

De kopbewegingen naar links, optredende bij hoekversnelling naar rechts, worden uitsluitend opgewekt door de functie der rechter ampulle. Het is dus het draaiingsmoment van het kanaal naar de ampulle, dat als prikkel optreedt.

Schiff [1]) wil nu deze opvatting algemeene geldigheid geven, maar dat dit niet geoorloofd is, volgt uit het resultaat onzer proeven op schildpadden, duiven en cavia's (fig. 12, C, D, E.) Na eenzijdige opheffing der labyrinthfunctie wekken in beide richtingen optredende draaiingsmomenten kopbewegingen op.

Is het nu ook mogelijk, deze zoo scherp tegenover elkaar staande resultaten onder één gezichtspunt te beschouwen?

In de eerste plaats zij er de aandacht op gevestigd, dat het functionneeren bij rotatie in één of beide richtingen samenvalt met den graad van ontwikkeling, waarin het labyrinth verkeert. Juist bij den kikvorsch met een lager ontwikkeld labyrinth reageert eene ampulla externa (s. hor.) immers slechts bij een draaiingsmoment der endolymphe van het kanaal naar de ampulle. Het verschil in dezen (het sterkst uitkomende bij vergelijking van kikvorsch en duif) wordt begrijpelijker bij de vol-

[1]) Sur le rôle des rameaux non auditifs du nerf acoustique. Archives des sciences physiques et naturelles. Bd. XXV. 1891 pag. 207.

gende rangschikking der hierop betrekking hebbende schema's:

I. Kikvorsch (fig. 12 A. en B.).

II. Schildpad (met den kop rechtuit, onmiddellijk na de operatie [1]); evenzoo fig. 12 A. en B.).

III. Schildpad (met geroteerden kop [2]) (fig. 12 C.).

IV. Cavia. . . (fig. 12 E.).

V. Duif. . . . (fig. 12 D.).

Een element van ontwikkeling is zeer zeker niet te miskennen.

Een ander punt, dat hier ter sprake moet komen, is het volgende:

Men denke zich een glazen model van een halfcirkelvormig kanaal, ampulle en utriculus, voorgesteld als in fig. 13, maar vergroot (middellijn ± 13 c.M.)) de inhoud is water en in de ampulle bevindt zich een penseel, dat bij strooming van het water in beweging komt. Gaat men nu aan dit model den invloed van rotatie na, dan valt het op, dat een draaiingsmoment in de richting van het kanaal naar de ampulle steeds eene uitwijking van het penseel veroorzaakt, echter een in tegengestelde richting eerst bij grooter snelheid of in 't geheel niet. Is nu de veronderstelling niet gerechtvaardigd, dat bij voorkeur een draaiingsmoment in de richting van het kanaal naar de ampulle in deze ampulle eene prikkeling veroorzaakt? Dan begrijpen wij, dat op een kikvorschlabyrinth, dat in een lageren graad van ontwikkeling

[1]) Proef II (zie pag. 10 en 48).

[2]) Zie pag. 10 en 48.

verkeert, slechts dit draaiingsmoment effect heeft, niet dat in tegengestelde richting, dat daarentegen bij de duif met haar buitengewoon gevoelig labyrinth een overblijvend canal. externus (s. hor.) in staat is, kopbewegingen in beide richtingen op te wekken.

Mogelijk vormen een overgang de schildpad en cavia, waarbij wel één labyrinth klaarblijkelijk bij rotatie in beide richtingen functionneert, doch echter slechts in staat blijkt te bewerken, dat de kop rechtuit komt te staan, niet, dat hij roteert naar de niet geopereerde zijde.

Dat bij de proef van EWALD met den pneumatischen hamer (bij de duif) de kunstmatige strooming van het kanaal naar de ampulle een sterker effect heeft dan de tegengestelde, lijkt ook voor onze opvatting te spreken. De beteekenis hiervan wordt echter zeer verzwakt door het feit, dat bij eenzelfde prikkeling der ampulla anterior EWALD juist het omgekeerde constateert; daar geeft n.l. eene strooming in de richting van de ampulle naar het kanaal de sterkste kopbeweging.

Grooter steun aan deze opvatting geeft het verschil, dat volgens EWALD ook langen tijd na eene eenzijdige labyrinthexstirpatie in den uitslag der oogbewegingen blijft bestaan. Immers de reactiehoek en nystagmusphase [1]) naar den labyrintloozen kant, optredende bij een draaiingsmoment der endolymphe van het kanaal naar de ampulle, zijn grooter dan die naar de gezonde zijde. Ook eene tijdelijke opheffing dezer laatste bewegingen, die in het vorige hoofdstuk (pag. 54) ter sprake kwam, zou uitstekend in deze opvatting passen.

---

[1]) Zie pag. 52.

Na deze uiteenzetting willen wij trachten, de feiten bij *cavia's* geconstateerd eenigszins nader te analyseeren. In de hoofdstukken I en II zal het zeker de aandacht hebben getrokken, dat de symptomen, veroorzaakt door b.v. het linker labyrinth buiten functie te stellen, zooveel overeenkomst vertoonen met die, bij eene normale cavia door rotatie naar rechts opgewekt. Met uitzondering der inclinatie van kop en oogen en der sterke rollingen correspondeeren de verschillende symptomen geheel; in het bijzonder gelijken de verschillende rotatiebewegingen van den kop met de correspondeerende oogbewegingen in beide gevallen volkomen op elkaar.

Bij rotatie zullen nu in hoofdzaak de canales externi (s. hor.) functionneeren, dus mogen wij aannemen, dat dezelfde reacties, na de operatie optredende, door den intacten canalis externus (s. hor.) worden opgewekt; immers in hoofdstuk I was onze conclusie, [1]) dat deze symptomen niet veroorzaakt werden door prikkeling, maar door verlies der functie van het geopereerde labyrinth en behoud van die van het intacte. Of de inclinatie van kop en oogen met de functie der canales anteriores en posteriores in verband staat, laten wij daar; dit zou een nader onderzoek moeten uitmaken.

Hoe dit zij, wij mogen voor eene links geopereerde cavia aannemen, dat de canalis ext. (s. hor.) dexter in rust de kop en oogbewegingen naar links opwekt. Op welke wijze dit geschiedt, is zeker nog duister. Met Ewald voor deze tonusgevende werking eene door trilling der ciliën opgewekte strooming der endolymphe

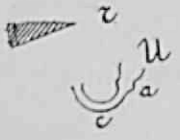
[1]) Pag. 25.

aan te nemen, daartegen zijn te groote bezwaren in het midden te brengen. Voor eene bevredigende verklaring is onze kennis nog te gebrekkig. Wel ligt het voor de hand, alleen voor de oog- en kopbewegingen naar de geopereerde zijde het intacte labyrinth verantwoordelijk te stellen en de nystagmusphase terug als eene reactie tegen dezen bewegingsdrang te beschouwen, welke correctie het dier slechts onvolkomen gelukt. Moesten wij aannemen, dat het labyrinth beide bewegingen opwekte, dan zou dit zeker de moeielijkheden in de verklaring nog vergrooten. Hiertegen pleit ook, dat de kop zich vaak, naar de geopereerde zijde geroteerd, in rust bevindt (evenzoo staan de oogen soms in rust naar dien kant gewend). EWALD komt bij duiven tot de conclusie, dat van de bij rotatie optredende bewegingen alleen die tegengesteld aan de richting der rotatie door het labyrinth veroorzaakt worden, terwijl de nystagmusphasen als willekeurige bewegingen met opvolgenden nieuwen reflex zijn op te vatten.

Stelt in fig. 14A *c* schematisch het can. ext. dext. (s. hor.) van eene linkszijdige geopereerde cavia voor, dan zijn de in rust aanwezige oog- en kopbewegingen, die de intacte rechter horizontale ampulle veroorzaakt, voor te stellen door de pijltjes in het aangegeven schema. Deze bewegingen worden nu, zoo zagen wij, versterkt door een draaiingsmoment der endolymphe in de richting van het kanaal naar de

fig. 14. Schema van het rechter halfcikelvormige kanaal bij eene cavia, wier linker labyrinth buiten functie was gesteld en der kopbewegingen vanuit dit kanaal opgewekt.

A. in rust.



U : utriculus;
a : umpulle;
c : can. semicirc. ext. (s. hor.) dexter.

ampulle, dat optreedt, zoowel bij versnelling naar rechts als bij vertraging naar links (fig. 14 B). Daarentegen heft een draaiingsmoment in de tegengestelde richting deze beweging gedurende een oogenblik op, of vermindert ze; hoogstens echter komen kop en oogen in den evenwichtstand terug, rotatie van kop of wending van oogen naar rechts treden nooit op (fig. 14 C). Een draaiingsmoment als in fig. 14 B, van kanaal naar ampulle schijnt dus de spieren, die kop en oogen naar links richten, in hunne contractie te versterken.

B. bij hoekversnelling naar rechts.

De werking van een draaiingsmoment in de richting van de ampulle naar het kanaal (fig. 14 C) kan men zich op tweederlei wijze denken:

C. bij hoekversnelling naar links.

1°. òf het doet de door het rechter kanaal opgewekte tonus der genoemde spieren verdwijnen, zoodat dan voor een oogenblik de functie der beide canales externi (s. hor.) is weggenomen.

2°. òf het prikkelt de spieren, die kop en oogen eene beweging naar rechts geven, echter in zoo geringe mate, dat deze spieren slechts in staat zijn den tonus der linksche spieren op te heffen. Eene beweging van kop en oogen naar rechts geven zij niet.

Welke dezer beide mogelijkheden de juiste is, laten wij onbeslist.

De hier gegeven beschouwing over de eenzijdig geopeerde cavia's geldt in hoofdzaak ook voor de *schildpad*,

wordt zelfs eenvoudiger, daar, na wegname der functie van één labyrinth, nystagmusbewegingen van den kop nagenoeg afwezig waren. Wij hebben hier te doen met een blijvenden rotatiestand van den kop in rust, versterkt of opgeheven door hoekversnellingen van bepaalde richting. [1])

Dat onmiddellijk na eenzijdige operatie, toen de kop nog rechtuit stond, door rotatie geen kopbewegingen naar de gezonde zijde waren op te wekken, [2]) pleit, wat de schildpad aangaat, zeer zeker voor de eerste aan het eind der beschouwing over de cavia's genoemde mogelijkheid.

Derhalve:

Wanneer één labyrinth der schildpad zijne functie verloren heeft, is het overblijvende niet meer in staat, contractie op te wekken in de spieren, die den kop naar de niet geopereerde zijde roteeren. Dat de dwangstand, die later optreedt en bestaat in koprotatie naar de geopereerde zijde, door hoekversnelling opgeheven wordt, moet veroorzaakt worden door verdwijnen van den tonus in de spieren, welke dien stand aan den kop geven.

De boven bediscussieerde veronderstelling van eene althans sterkere werking van het draaiingsmoment der endolymphe in de richting van het kanaal naar de ampulle, dient zeker op velerlei wijze bevestigd te worden, voor wij haar als zeker mogen aannemen.

Zeer belangrijk zal hiervoor het onderzoek zijn van patiënten, wier labyrinthfunctie aan ééne zijde is ver-

[1]) Voor bijzonderheden pag. 9 en 48.
[2]) Zie pag. 48.

loren gegaan. Het zal b.v. belangrijk zijn vast te stellen, of dan de minimum-hoekversnelling, die nog wordt waargenomen bij rotatie in beide richtingen gelijk van grootte is.

De boven gegeven uiteenzettingen beschouwe men alleen als eene poging, om de elkaar schijnbaar zoo tegensprekende resultaten uit het vorige hoofdstuk onder één gezichtspunt saam te vatten.

Moge er ten opzichte van verscheidene punten in de theorie over de functie van het vestibulaarlabyrinth nog onzekerheid heerschen, de hypothese, dat „de nervi ampullares de specifieke energie hebben op iederen prikkel met eene rotatie-gewaarwording te reageeren" (Mach), berust wel op zoo goede gronden, dat dit deel van het labyrinth bij den mensch als zintuigorgaan mag beschouwd worden. Dit aannemend is eene nauwkeurige bepaling van het minimum perceptibile zeker gewenscht.

HOOFDSTUK IV.

Rotatieproeven bij menschen.

§ 1. Hulpmiddelen van onderzoek.

Litteratuur.

In de litteratuur zijn de volgende toestellen beschreven, bestemd om den invloed der passieve rotatie op den mensch te onderzoeken:

1. Het apparaat van MACH [1]) (1875) is zoo ingericht, dat men al naar verkiezing in of buiten de rotatieas kan plaats nemen. Het wordt door de hand in beweging gebracht.

2. Dat van DELAGE [2]) (1886) bestaat uit eene houten kast, die aan een touw van 6 M. lengte hangt; men draait de kast, waarin zich de proefpersoon bevindt,

---

[1]) Grundliniën der Lehre von den Bewegungsempfindungen pag 24. Ook afgebeeld in NAGEL: Handbuch der Physiologie des Menschen. Bd. III. pag. 750.

[2]) Études expérimentales sur les illusions statiques et dynamiques de direction pour servir à déterminer les fonctions des canaux demicirculaires de l'oreille interne. Duitsche vertaling van H. AUBERT onder den titel: Physiologische Studiën über die Orientierung pag. 50.

rond; laat men haar los, dan wordt eene nagenoeg gelijkmatige draaiing verkregen.

3. AUBERT [1]) (1888) construeerde eene eenvoudige draaischijf met een rad, waarom een touw loopt. Door aan dit touw een gewicht te bevestigen wordt de schijf in beweging gebracht (op de wijze als een draaitol).

4. KREIDL [2]) (1892) gebruikte eene plank, waarop twee personen plaats konden nemen en die door middel van touwen aan den zolder is opgehangen. Evenals bij het apparaat van DELAGE wordt eene gelijkmatige rotatie opgewekt door de torsie van het touw.

5. VON STEIN [3]) (1905) gebruikte eene met de hand in beweging te brengen draaischijf, waarop zich twee zetels bevinden, die naar centrum, peripherie en tangentiaal verplaatsbaar zijn. Het onderzoek kan plaats hebben bij alle houdingen van den proefpersoon.

Eigen Hulpmiddelen.

Ons onderzoek had plaats met het op de plaat afgebeelde toestel (fig. I). Het voornaamste deel is eene draaischijf (*S*), wier as op kogels loopt, waardoor een uiterst lichte gang verkregen wordt. [4]) De kogelas (*k*[1]) is bevestigd op het ijzeren kruis (*kr*[1]), dat op den vloer van het vertrek vast zit.

---

[1]) l. c. pag. 50.

[2]) Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths auf Grund von Versuchen an Taubstummen. Pflüger's Archiv. Bd. 51. pag. 126.

[3]) Ueber Gleichgewichtsstörungen bei Ohrenleiden. Sammelreferat Internationales Centralblatt für Ohrenheilkunde. Bd. III. N°. 12.

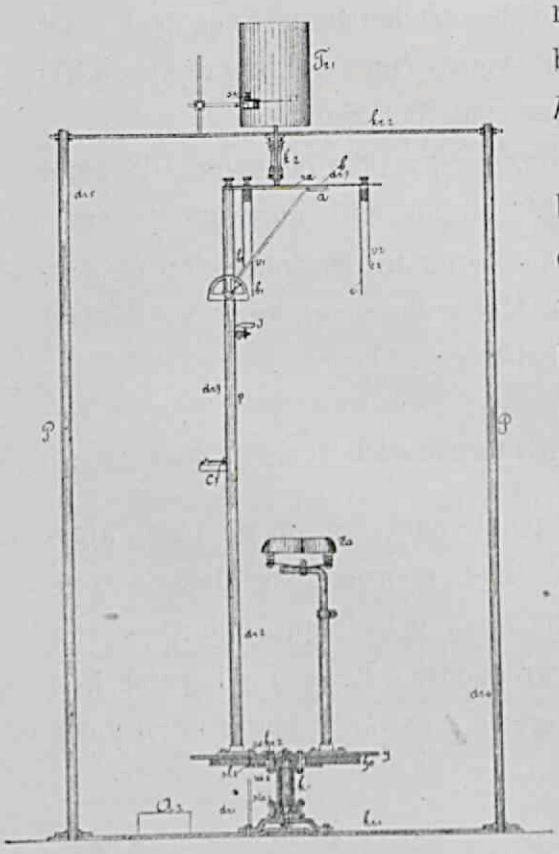
[4]) De constructie van schijf en kogelas blijkt uit fig. II. De schijf bestaat uit een houten (*ho*) en een ijzeren deel (*ij*).

De proefpersoon is gezeten op het zadel (*Za*).

De pijlers *p* zijn op de schijf bevestigd en dragen een raam (*ra*).

De vier pijlers *P* zijn onder met kruis kr^1 en boven met kruis kr^2 verbonden. In het centrum van dit laatste is een kogelas k^2 bevestigd, waarin de as, op raam *ra* aangebracht, draaibaar is. Het geheel (schijf *S*, zadel *Za*, pijlers *p* en raam *ra*) is dus draaibaar om de kogelassen k^1 en k^2.

fig. 15.

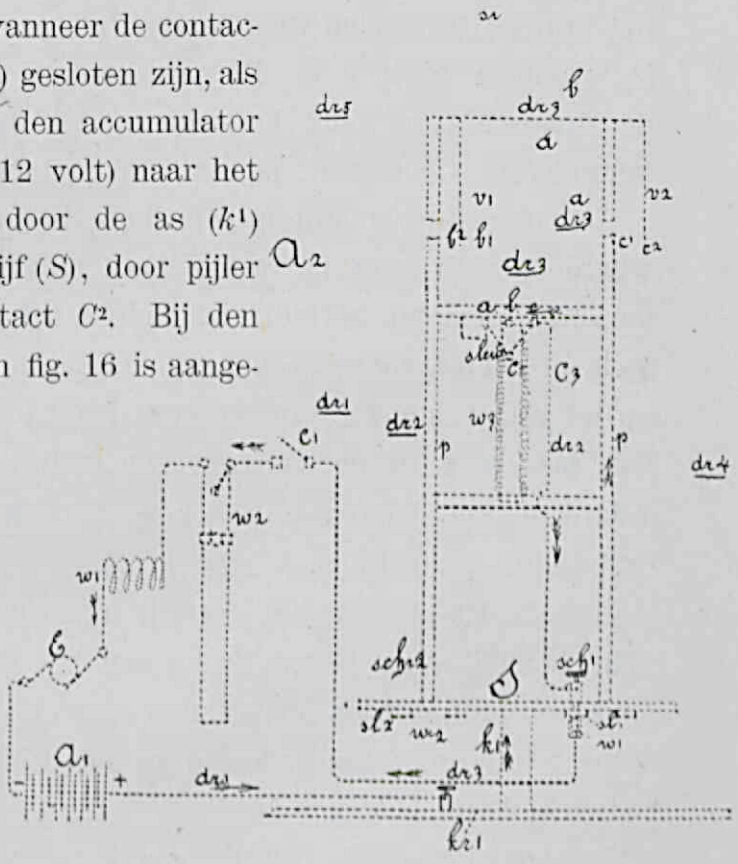


Het kruis is nog bovendien met de wanden van het vertrek verbonden, zoodat het bovenste draaipunt (bij k^2) bij rotatie der schijf zich niet heen en weer kan bewegen. Uit fig. 15 is duidelijk, hoe de as door het kruis (kr^2) gaat en daar de trommel Tr^1 draagt, welke dus meedraait bij rotatie van de schijf.

De schijf wordt bewogen door een electromotor (*E*), wiens beweging door middel van de geruischloos loopende raderen (R^1, R^2, R^3) en de koorden (Ko^1, Ko^2, Ko^3) zoodanig op de schijf (*S*) wordt overgebracht, dat deze bij een snellen gang van den motor slechts langzaam ronddraait.

Hoe de stroom loopt, die den motor in beweging brengt, zal het duidelijkste blijken bij de beschouwing van fig. I der plaat en fig. 16.

fig. 16.



Hij loopt, wanneer de contacten (C^1 en C^2) gesloten zijn, als volgt: Van den accumulator (A^1) (10 à 12 volt) naar het kruis kr^1, door de as (k^1) naar de schijf (S), door pijler p naar contact C^2. Bij den stand, als in fig. 16 is aangegeven, gaat de stroom direct door, langs de draad dr^2 naar de schroef sch^1, die door de schijf heen in verband staat met een koperen sleepring (sl^1). Deze is (zie fig. II der plaat) door het houten deel der schijf (ho) geïsoleerd van het ijzeren (ij).

Tegen den sleepring wrijft, ook bij rotatie der schijf, een koperen wieltje (wi^1), dat door een veertje voortdurend tegen den sleepring aangedrukt wordt. Van het statiefje sta^1, waarin het wieltje wi^1 bevestigd is, gaat de stroom door draden dr^3, contact C^1, dr^4, naar verkiezing al of niet langs weerstand w^2 en w^1, naar den electromotor E en vandaar naar den accumulator (A^1) terug.

Contact C^2 (fig. I der plaat en fig. 16) is zoo ingericht, dat, wanneer de sleutel (*sle*) in *a* staat, de stroom direct doorgaat, wanneer hij zich in *b* bevindt langs de door het stuk *st* te regelen weerstand (w^3) loopt en verbroken is, wanneer hij in *c* is. De proefpersoon kan dus zelf de draaischijf in gang brengen en zelf hare snelheid veranderen. Contact C^1 is een kwikcontact.

Aan den electromotor is eene inrichting aangebracht, waardoor men hem in verschillende richting kan laten loopen. De motor bevindt zich buiten het vertrek (*Wa* stelt de wand voor), zoodat zijn geruisch niet storend op de waarnemingen kan werken; is dit niet voldoende, dan laat men in het vertrek een waterkraan loopen, waardoor het hooren van het geluid van den moter onmogelijk gemaakt is.

Het daglicht is van het vertrek uitgesloten en kunstlicht bevindt zich boven de as van het toestel (boven trommel Tr^1), zoodat bij gesloten oogen de proefpersoon eene rotatie niet kan afleiden uit de zijde, waarvan het licht komt.

Tambour ta^1 (met wijzer *wij*^{1}) staat door de caoutchoucslang sla^1 in verbinding met den chronoscoop (*chr*), door element *el* in trillingen van $^1/_{10}$ seconde gebracht. Eene tweede methode, om den tijd op trommel Tr^1 bij rotatie van het toestel te registreeren, hebben we in slinger *sli*, die in *a* aan stang *sta* is opgehangen, en wien we door middel van het verstelbare gewicht *G* een slingertijd van $1^1/_2$ seconde geven. Bij beweging van den slinger drukt het, aan diens boveneinde bevestigde, stukje *c* de, door middel van *b* met stang *sta* vast verbonden tambour ta^3 in. Deze tambour staat door

slang sla^2 in verbinding met tambour ta^2, wiens wijzer (wij^2) derhalve de slingeringen van *sli* en daarmee den tijd op de draaiende trommel registreert. [1])

---

§ 2. Qualitatief onderzoek.

Het lag voor de hand, allereerst met het in § 1 beschreven toestel na te gaan, welke gewaarwordingen het ronddraaien opwekt:

1. Bevindt men zich met gesloten oogen in zadel *za* en sluit men contact C^2, waardoor de motor in beweging wordt gebracht, zoodat b.v. het toestel met eene niet te geringe snelheid ($\pm$ 10° per seconde) naar links ronddraait, dan voelt men in die richting eene in intensiteit toenemende draaiing, die na een oogenblik haar maximum bereikt en zeer geleidelijk afneemt, tot men meent, weer in rust te zijn gekomen; het toestel draait ondertusschen met eenparige snelheid door.

2. Zet men nu, door den stroom in C^2 af te breken, het toestel stil, dan voelt men eene rotatie in tegengestelden zin, welke, behalve wat richting aangaat, geheel gelijk is aan die, welke bij het begin der beweging werd waargenomen; ook nu voelt men eene rotatie, die in het eerste oogenblik in snelheid toeneemt, dan, na haar maximum bereikt te hebben, geleidelijk langzamer wordt, tot weer elke gewaarwording verdwenen is.

Deze waarnemingen geven ons eene bevestiging van

---

[1]) De beteekenis van inbijtstuk J en veeren v^1 en v^2 komt later ter sprake.

MACH's conclusies (1, 2 en 3 zie Hoofdstuk III pag. 62): Eenparige rotatie (dus hoeksnelheid) wordt niet, hoekversnelling daarentegen wel waargenomen. De bij stilstand optredende gewaarwording ligt ook in dezen regel opgesloten; immers eene vertraging is negatieve hoekversnelling. Bovendien volgt uit bovenstaande proeven, dat, waar de hoekversnelling als prikkel is te beschouwen (MACH), de waarneming langer duurt dan de prikkel (conclusie 4 van MACH, zie pag. 62). Daar het toestel onmiddellijk stilstaat, kan dit bij vertraging aan geen enkelen waarnemer ontsnappen en daar zeker binnen enkele seconden de eindsnelheid bereikt is, blijft de aanvangsversnelling in duur ver beneden de gewaarwording.

3. Brengt men het toestel in beweging en zet men het nu kort daarop weer stil, terwijl men de rotatie nog in volle sterkte voelt, dan verdwijnt op ditzelfde oogenblik de gewaarwording, zonder over te gaan in die in tegengestelde richting.

4. Zet men weer als in 2 het toestel stil, maar brengt het dan na 1 à 2 seconden weer in dezelfde richting in beweging, dan verdwijnt op ditzelfde oogenblik de gewaarwording, zonder over te gaan in een gevoel van draaiing in den zin, waarin het toestel zich beweegt; men meent in rust te zijn.

Uit 3 en 4 volgen de volgende conclusies:

Eene rotatie-gewaarwording wordt door eene hoekversnelling in tegengestelden zin opgeheven (conclusie 5 van MACH: zie pag. 62) (proef 3 wordt niet door MACH beschreven, maar is a priori volgens zijne conclusies te wachten).

Zonder nadere uiteenzetting is zeker ook dit resultaat begrijpelijk, dat geheel dezelfde verschijnselen optreden, als men de snelheid van het toestel vermeerdert of vermindert (met weerstand w^3.) Van beteekenis is immers alleen eene snelheids-verandering.

Den voor de theorie zoo belangrijken invloed van den stand van het hoofd op de rotatie-gewaarwording kon ik ook geheel bevestigen:

5. Men denke zich in rotatie; maar de aanvankelijk opgetreden gewaarwording is verdwenen en men meent in rust te zijn. Wordt nu de stand van het hoofd veranderd, dan treedt wederom een gevoel van rotatie op, in karakter en intensiteit geheel gelijk aan de in het begin der rotatie opgetreden gewaarwording (conclusie 6 van MACH: zie pag. 62).

6. Beweegt men het hoofd tijdens de rotatie-gewaarwording, opgewekt door stilzetten van het toestel, dan beweegt ook de as, waarom men meent te draaien (conclusie 7° van MACH: zie pag. 62). Volgens MACH maakt deze as als het ware alle bewegingen van het hoofd mee; dit verschijnsel trad echter niet altijd even duidelijk op, men kan vaak deze as niet zoo precies aangeven. Wel verandert in het algemeen bij hoofdbeweging de richting der bij vertraging optredende rotatie-gewaarwording.

Dat beneden eene bepaalde waarde der versnelling geen gewaarwording optreedt (met het oog op het plan, het minimum perceptibile te bepalen, van het grootste belang) komt o.a. duidelijk uit in de volgende proef:

7. Aan het toestel wordt eene zoo geringe snelheid

gegeven, dat een proefpersoon geen rotatie voelt; dan vermeerdert een ander de snelheid door den weerstand in w^1 te verminderen. Dit kan nu zoo geleidelijk geschieden, dat geen rotatie wordt waargenomen en dus de versnelling beneden de grens van waarneming blijft. Op deze wijze kan men in vrij snelle rotatie komen, zonder er iets van te bemerken. Theoretisch is het dus mogelijk eene oneindig groote hoeksnelheid te bereiken, zonder dat eene rotatie-gewaarwording optreedt.

Een tegenhanger tot deze proef vormt de volgende:

8. Men is in snelle rotatie, zonder deze te bemerken (proef 1). Nu wordt de hoeksnelheid door vermeerdering van den weerstand verminderd, zoodanig, dat door deze vertraging eene rotatie-gewaarwording in tegengestelden zin optreedt (proef 2) en onmiddellijk daarop, als deze nog hare volle sterkte bezit, vermindert men weer de rotatiesnelheid. Deze nieuwe vertraging veroorzaakt, dat de snelheid der waargenomen rotatie toeneemt; men kan dit nog enkele malen herhalen, tot het toestel stilstaat; dan is dus de schijnbare snelheid steeds toegenomen, terwijl de werkelijke snelheid tot 0 verminderde.

9. Evenzoo neemt de door stilstand opgewekte rotatiegewaarwording toe (proef 2), als men tijdens deze gewaarwording het toestel eene beweging in de andere richting geeft. Dit is trouwens te verwachten. Immers, wanneer het toestel van links naar rechts draait, treedt bij stilstand eene versnelling van rechts naar links op en bij het daarop in gang brengen eene in tegengestelden zin d. i. wederom eene versnelling van rechts naar links, die zich dus bij de eerste voegt.

Ten slotte nog de opmerking, dat behalve het onder-

scheid in richting ook het meer of minder snelle der draaiing is op te merken. Beide behooren tot de qualiteitsonderscheidingen der gewaarwording.

§ 3. Quantitatief onderzoek.

Reeds vroeger werden er enkele pogingen gedaan, om den mechanischen prikkel, die op dit zintuig inwerkt, eenigermate te meten. MACH [1]), die de versnelling als prikkel beschouwt, bepaalt de minimum-hoekversnelling, die nog eene rotatie-gewaarwording teweegbrengt op 2° à 3°, maar beschouwt zelf deze bepaling als eene terloops verrichtte.

DELAGE [2]), die naast hoekversnellingen ook hoeksnelheden aanneemt, bepaalt de minimum-hoeksnelheid, waarbij nog eene rotatie gevoeld wordt, op 2°.

Wegens het onvolledige dezer uitkomsten en met het oog op de zekerheid, die wij met toestellen van volkomen gelijkmatige snelheid hebben verkregen [3]), dat niet de hoeksnelheid, maar alleen de hoekversnelling als prikkel in aanmerking komt, blijft eene nadere bepaling van het minimum perceptibile gewenscht. Deze heeft plaats

α. door hoofdstandswijziging.

β. door in gang zetten van het toestel.

α. Door hoofdstandswijziging.

Eene verandering in hoofdstand tijdens eene regelmatige rotatie, die niet gepercipieerd wordt, geeft eene

[1]) Grundliniën pag. 126.

[2]) l. c. (Duitsche vertaling van AUBERT pag. 51).

[3]) Zie ook MACH: Grundliniën pag. 24 en boven § 2 pag. 86.

rotatie-gewaarwording (proef 5 op pag. 87). De bepaling van de minimum-hoeksnelheid, waarbij onder die omstandigheden nog eene rotatie gevoeld wordt, gaf de volgende cijfers:

Tabel IV. (Proefpersoon v. R.)

Datum.	Minimum.	Gemeten snelheden (hoeksnelheid per seconde).
14 Mei	*l.* **1°34′**	*r.* 2°24′; *r.* **2°34′**; *r.* 2°34′; *l.* **2°39′**; *l.* **2°39′**; *l.* **2°34′**; *r.* **2°9′**; 1 uur rust: *l.* **6°**; *l.* **3°17′**; *l.* 1.34′; *l.* **1°34′**; *r.* **1°34′**;
15 Mei	*l.* **1°30′** *r.* **1°**	*l.* **2°30′**; *l.* **1°30′**; *l.* 1°30′; *l.* 1°12′; *l.* 54′; *l.* 40′; *r.* 40′; *r.* 1°; *r.* **1°**; *r.* **1°**; *r.* **1°**.

De proefpersoon draaide rond met gesloten oogen in verlichte omgeving (zie pag. 84).

De snelheid werd gemeten met het aftikhorloge.

Slechts bij de **vet** gedrukte hoeksnelheden werd er eene rotatie gevoeld.

l : rotatie naar links.

r : rotatie naar rechts.

Een groot bezwaar bij deze proeven zijn de hallucinaties, die na eenigen tijd experimenteerens optreden. Ook in rust meent men eene rotatie waar te nemen. De bepaling is daarom het nauwkeurigst, als men niet te voren weet, in welke richting men na de hoofdstandsverandering eene rotatie zal voelen; dit werd bereikt, door den motor zeer geleidelijk in beweging te brengen [1]),

[1]) Zie proef 7 pag. 88.

omdat men in dat geval in het geheel geen overgang van rust in beweging bespeurt. Op deze wijze werden de volgende cijfers verkregen:

Tabel V. (Proefpersoon v. R.); 13 Juni.

Minimum.	Gemeten snelheden (per seconde).
1°54'	*r.* 2°21'; *r.* 2°27'; *l.* 3°; *r.* **3°6'**; *l.* **3°9'**; *l.* **3°9'**; *l.* **3°**; *r.* **2°28'**; *r.* **2°25'**; *l.* **2°44'**; *l.* **2°3'**; *r.* 1°35'; *r.* 1°19'; *l.* **1°54'**.

De hoeksnelheid werd geregistreerd met behulp van den slinger (op pag. 84 beschreven). Overigens is de proef ingericht als in Tabel IV is aangegeven.

Uit de gevonden minimumwaarden zou slechts dan de minimumversnelling onmiddellijk volgen, als de duur der hoofdbeweging bekend, deze gelijkmatig en de invloed op de endolymphe niet aangroeiende ware. Wel is de duur eenigermate bekend, zij is nl. kleiner dan 0.6 seconde (zie Hoofdstuk V pag. 135), maar, wat de andere voorwaarden aangaat, is het evident, dat ze niet vervuld zijn.

β. Door in gang zetten van het toestel.

Het is met het oog op de groote massa van het toestel à priori niet waarschijnlijk, dat dit onmiddellijk na het in gang zetten zijne eindsnelheid bereikt. Daar de versnelling dus niet zonder meer uit de eindsnelheid kan worden afgeleid, heb ik door graphische nasporingen [1]) getracht, de snelheidsveranderingen te leeren kennen:

[1]) Bij de zeer langzame rotatie, ter bepaling van het minimum noodzakelijk, kan de registratie van den tijd door middel van den chronoscoop geen dienst doen, daar de curven dan te dicht op elkaar komen.

Door middel van een uurwerk (U) (zie fig. 17) rad O en gewichtje p wordt met eenparige snelheid een 67 c.M. lange hefboom ($a\,b$), draaiende om a, aan het eind voor de registratie voorzien van eene aluminiumnaald, geheschen langs de beroette trommel Tr^1 (d. i. de trommel van het draaitoestel, zie de Plaat fig. I). Deze hefboom ($a\,b$) neemt geen deel aan de rotatie der draaischijf (S). Als deze laatste en dus ook de trommel stilstaat, beschrijft de naald een boog ($f\,l$ en $d\,e$) waarvan de straal $= a\,b$ is. Strikt genomen geldt dit alleen voor het door $a\,b$ getrokken raakvlak aan de trommel en zullen er hieronder en boven geringe afwijkingen in den genoemden boogvorm aanwezig zijn, des te sterker, naarmate $a\,b$ meer van den horizontalen stand afwijkt (in fig. 17 en 18 dus, naarmate men op curve I verder van b [1]) verwijderd is). Bij draaiing van het toestel naar links, terwijl de hefboom ($a\,b$) in rust is, beschrijft de naald b.v. de horizontale rechte lijn $p\,r$; wanneer de hefboom horizontaal staat, krijgt

fig. 17. Hijschtoestel.

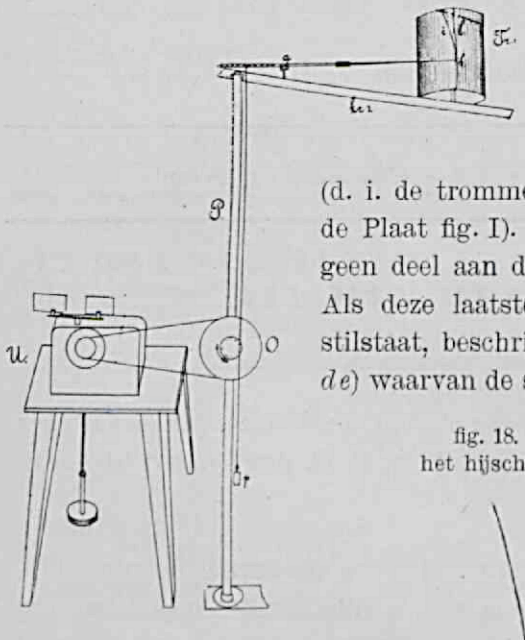
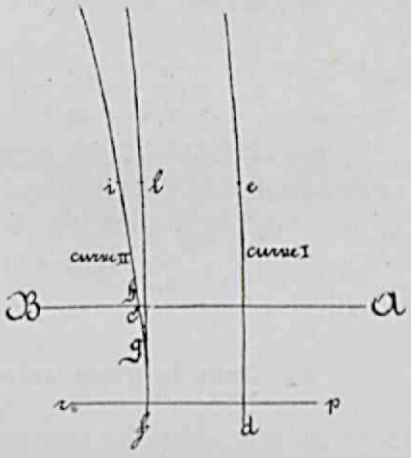


fig. 18. Curven, verkregen met het hijschtoestel, in fig. 17 afgebeeld.



$d\,e$ en $f\,l$ zijn beschreven, wanneer de naald langs de trommel geheschen werd en de draaischijf stilstond;

$p\,r$ en $A\,B$ daarentegen, als de naald in rust was, maar het toestel naar links draaide; beide loopen horizontaal.

$A\,B$ is beschreven bij horizontalen stand van den hefboom $a\,b$.

$f\,i$ (curve II) is beschreven wanneer de naald zich langs de trommel bewoog en bij g het toestel in rotatie naar links (curve I) werd gebracht.

N.B. Bij het kruispunt van $e\,d$ met $A\,B$ moet een b staan.

[1]) Het kruispunt van $d\ e$ en $A\ B$.

men op dezelfde wijze $A\ B$. Maar wordt het toestel in rotatie gebracht, terwijl de naald in f beginnende in regelmatige hijschsnelheid dezelfde curve als $d\ e$ beschrijft, dan wijkt deze curve af (g) naar $A\ B$ (in de richting tegengesteld aan die der rotatie) en wel des te meer, naarmate de rotatie sneller, het hijschen langzamer plaats heeft. In deze curve II zijn nu uitgedrukt de veranderingen in den bewegingstoestand van het draaitoestel na het in gang komen.

Evenals voor curve I hare afwijking van den boog, beschreven met den hefboomsarm $a\ b$ als straal, in de buurt van b [1]) het geringst is, zoo is ook curve II bij het correspondeerende punt c het zuiverst; het is dus aanbevelenswaard te zorgen, dat daar zich bevindt dat deel van curve II, dat beschreven wordt onmiddellijk, nadat het toestel in beweging is gebracht, d. i. dus, waar de curve van hare eerste richting ($f\ g$) afwijkt (g). Immers in het daarop volgende stuk zijn uitgedrukt de versnellingen, die na het in beweging komen optreden. Dit voor ons vraagstuk zoo belangrijk deel, eindigt, wanneer de rotatie eenparig is geworden.

Uit voorloopige proeven bij eene hoeksnelheid van $\pm 6°$, waarbij de tijd door middel van den chronoscoop geregistreerd werd, was het gebleken, dat het toestel in ieder geval zeer kort na het in gang zetten zijne regelmatige eindsnelheid bereikte, nl. binnen één seconde. Daar nu curve II is geregistreerd bij de minimumrotatiesnelheid, waarbij nog eene rotatie-gewaarwording optreedt, (eene hoeksnelheid van 1° à 2°) is ons vraagstuk, om de minimum-hoekversnelling te leeren kennen, teruggebracht tot dit: de kromming van de curve, beschreven in de eerste seconde na het in gang zetten van het rotatietoestel, op elk punt te bepalen; wij noemen dit stuk $g\ h$; bij de gebruikte hijschsnelheid van 21 m.M. per seconde is $g\ h = 21$ m.M. Is dit opgelost, dan is hiermee de versnelling op elk onderdeel in de eerste seconde der rotatie bekend, waaruit we dan het moment kunnen bepalen, waarop de versnelling haar maximum heeft, benevens hoe groot dit maximum is.

Wij nemen nu de horizontale door g loopende als X as. Dus zou de Y as zijn de lijn loodrecht daarop; de x-waarden, die wij

[1]) Het kruispunt van $d\ e$ en $A\ B$.

op deze manier zouden verkrijgen, zouden echter niet geheel juist zijn. Immers de naald van het hijschtoestelletje schrijft geen rechte lijn, maar een boog en dit veroorzaakt eene extra kromming in curve II, onafhankelijk van den gang van het rotatietoestel. Deze fout vermijden we door als Y as te nemen den boog, dien de naald bij rust van het rotatietoestel beschrijft, in welke curve dus juist die bewuste kromming is uitgedrukt. Dit verkrijgen we, door, voordat we den motor in gang brengen, de naald curve $f\,l$ $(= e\,d)$ te laten beschrijven, dan de naald weer in f terug te brengen en daarna, als deze b.v. in g is, den motor te laten loopen. Onze Y as $f\,l$ is dus eene kromme lijn; dit geeft echter geen bezwaar. Immers het is duidelijk, dat wij de zoo verkregen x-waarden zonder bezwaar mogen gebruiken in een stelsel, waarin de Y as de *rechte* lijn is, die in g loodrecht op de X as is getrokken en dat de dan geconstrueerde lijn curve II voorstelt, waarin de bewuste kromming geëlimineerd is. Het stuk $h\,i$, geregistreerd bij eenparige rotatiesnelheid, zal dan eene rechte lijn zijn. Dit stelsel (II) met een *rechte* Y as wordt in het vervolg uitsluitend gebruikt. Hoewel zonder deze correctie de kromming op de x-waarden nog een merkbaren invloed zou hebben, is deze voor de y-waarden te verwaarloozen en meten we deze, alsof de Y as eene rechte is.

Wanneer wij nu de een of andere bekende lijn, het eenvoudigste eene der kegelsneden, konden vinden, waaraan onze lijn $g\,h$ beantwoordde, zou niet alleen de kromming van $g\,h$ in elk punt bekend zijn, maar waarschijnlijk ook gemakkelijk zijn te bepalen de krommingstoestand van lijnen, bij andere rotatiesnelheid geregistreerd. [1])

Om zulk eene lijn te vinden, was het van belang den krommingstoestand van onze oorspronkelijke lijn $g\,h$ zoo nauwkeurig mogelijk te kennen. Ten einde nu vele punten op $g\,h$ te bepalen en de coördinaten zoo nauwkeurig mogelijk te meten, maakte ik gebruik van een toestel, bestemd voor het uitmeten van phonograafrollen [2]). Hiermee was de meting tot in $^1/_{30}$ m.M.

---

[1]) De bepaling dezer kromme lijn ben ik aan Dr. WERNDLY verschuldigd.

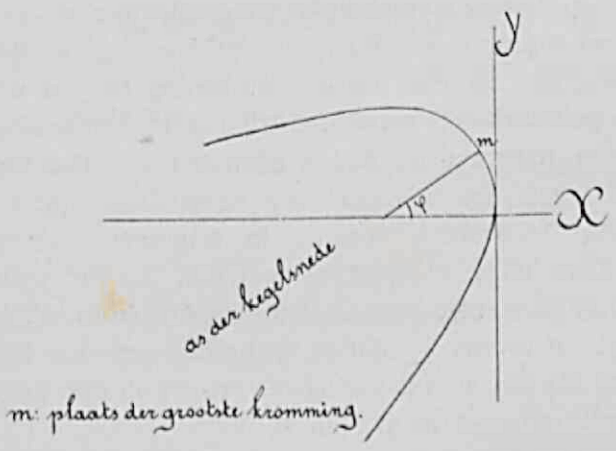
[2]) Beschreven in: A. VERSCHUUR: Zur Charakteristik der Vokale eines niederländischen Dialekts.

Onderzoekingen Physiologisch Laboratorium der Utrechtsche Hoogeschool. Ve. reeks V. pag. 15.

nauwkeurig te verrichten, en bepaalde ik op $g\,h$ 45 punten, op onderling gelijken afstand gelegen.

Om de onvermijdelijke meetfouten te elimineeren werden deze punten op vergroote schaal op millimeterpapier uitgezet. (De Y as is weer eene rechte lijn). Daarna trok ik de zooveel mogelijk met deze punten overeenkomende gestrekte lijn, waardoor voornamelijk enkele sterk afwijkende uitvielen, koos van deze lijn dat gedeelte uit, dat oogenschijnlijk de sterkste kromming had, en bepaalde van 12 punten in, boven en beneden dit gebied, de coördinaten.

fig. 19.



Wij veronderstelden nu, dat onze lijn eene kegelsnede zou zijn, in den oorsprong aan de Y as rakende (fig. 19), welke kegelsnede, lieten wij in het midden. Ellips, parabool en hyperpool hebben echter alle hunne maximum-kromming aan den top. Wij mochten niet van de veronderstelling uitgaan, dat de top in den oorsprong zou liggen. Immers denken wij aan de vele overbrengingen met koorden en schijven, dan moest het zeker onwaarschijnlijk voorkomen, dat de maximum-versnelling onmiddellijk na het begin der beweging zou optreden. Wij stelden daarom, dat de hoofdas van de te vinden kegelsnede een zekeren hoek φ maakte met de X-as. Wanneer nu de vergelijking der kromme bekend was, zouden wij de maximale kromming en hare plaats kunnen vinden.

Ter oplossing van dit vraagstuk gaan wij uit van de algemeene vergelijking eener kegelsnede, die door den oorsprong gaat en daar de Y as tot raaklijn heeft:

$$x^2 + a\,x\,y + b\,y^2 + c\,x = 0.$$

Hierin substitueeren wij achtereenvolgens voor x en y de coördinaten der 12 hierboven bepaalde punten. Wij hebben dus 12 vergelijkingen met 3 onbekenden (a, b, c.) Lossen wij volgens

de methode der kleinste quadraten a, b en c op dan vinden wij:

$$x^2 - 0{,}24365\, xy + 0{,}01486\, y^2 - 4{,}97184 = 0$$

$$a = -0{,}24365.$$

$$\left(\frac{1}{2}a\right)^2 = 0{,}01473$$

$$b = 0{,}01486.$$

Dus $\left(\frac{1}{2}a\right)^2 \pm = b$; de kromme is nagenoeg eene parabool.

Wij gaan nu over tot de bepaling van de ligging van den top dezer parabool; $\angle\ ?$ blijkt dan te bedragen 6°56'45". Het punt van grootste kromming zal liggen bij eene waarde van $y = 600'$ d. i. $^{600}/_{360}$ m.M. op het oorspronkelijke trommelpapier en dit geeft aan, dat de maximum-versnelling zou optreden $^{1}/_{45}$" na den aanvang der beweging. Bij deze laatste berekening hadden wij eenige decimalen verwaarloosd; verrichten wij dezelfde berekening tot in 5 decimalen nauwkeurig, dan vinden wij voor dezelfde y 15000; hieruit volgt, dat de maximale versnelling eerst na $2^2/_9$" zou optreden. Dit enorme verschil in uitkomst, door in enkele decimaalcijfers meer te werken, bewijst, dat het punt van maximum-kromming niet op deze wijze te vinden is. Maar dit resultaat wijst er tevens op, dat de kromming van onze lijn (gh in assenstelsel II) zoo uiterst gering is, dat wij mogen aannemen, dat zij practisch eene rechte lijn is.

Dat het resultaat in deze richting zou uitvallen, daarop wees reeds het feit, dat de curve, geteekend in assenstelsel II (met eene rechte Yas) zeer op eene rechte lijn geleek. Door de berekening hebben wij nu echter de zekerheid, dat dit practisch juist is.

Het resultaat geeft deze onverwachte uitkomst, dat het rotatietoestel onmiddellijk, nadat het met behulp van den motor in beweging is gebracht, zijne eenparige eindsnelheid bereikt (d. w. z. bij de geringe hoeksnelheid, hier onderzocht (1° à 2° per sec.) [1]).

[1]) Ten overvloede deel ik hier nog mee, dat het uitmeten van een overeenkomstig stuk (gh) van eene andere curve, echter in plaats van in 45 in 9 punten in het rechte assenstelsel (II) weer eene oogenschijnlijk rechte lijn gaf. Het blijkt dat het toestel vrijwel ideaal loopt. Dit zal zijn oorzaak hebben in de plotseling optredende groote kracht van den snelloopenden motor.

Wij weten nu, dat de rotatie-gewaarwording wordt veroorzaakt door de verandering in snelheid. De mate dezer verandering kan in ons geval worden afgeleid uit de eindsnelheid; want eerst is de snelheid = *o*, onmiddellijk daarop heeft zij een bepaald bedrag gekregen, dat niet meer verandert. Die overgang is hetgeen we zoeken. Om van eene versnelling in physischen zin te spreken, daarvoor zouden wij den tijd moeten kennen, waarin de verandering plaats heeft. Wij weten slechts, dat deze kleiner is dan een meetbaar bedrag, in ons geval $^1/_{45}$ seconde [1]). Eindsnelheid gedeeld door den tijd, waarin zij wordt bereikt, geeft kaarblijkelijk de versnelling.

In de volgende tabel vindt men nu de minimum-hoeksnelheid, waarbij nog eene rotatie bemerkt werd.

Nadat nagegaan was, of bij eene bepaalde snelheid nog eene rotatie-gewaarwording optrad, werd deze snelheid met een aftikhorloge gemeten: deze cijfers vindt men in de laatste kolom van onderstaande tabel (VI). Bij de vetgedrukte hoeksnelheden was er eene rotatie-gewaarwording, bij de andere niet; *l.* beteekent rotatie naar links, *r.* naar rechts. Bij elke opgegeven snelheid werd meer dan éénmaal onderzocht, of de rotatie werd waargenomen. De motor werd door een ander dan den proefpersoon in beweging gebracht (met contact C^1, fig. I der plaat), zoodat het moment, waarop de beweging begint, aan den proefpersoon onbekend is. Dit is noodig, omdat men zich zoo licht eene rotatie inbeeldt.

---

[1]) Zie uiteenzetting pag. 93—95.

Tabel VI.

Datum.	Proef-persoon.	Minimum-eind-snelheid.	Waarde der gemeten snelheden (per seconde.)
22 Juni	W.	*l* 2°6′; *r* 1°52′	*l.* 1°52′; *r.* 1°44′; *l.* **2°6′**; *r.* **1°52′**.
18 Juni 's morgens.	R.	*l.* **1°52′**.	*l.* **1°52′**; *r.* **1°52′**; *l.* 1°30′: *r.* **1°48′**.
18 Juni 's middags.	R.	*l* 1°44′ *r* 1°12′	*l.* 1°12′; *r.* **1°12′**; *l.* 51′; *r.* 51′; *l.* 1°30′; *r.* 1°30′; *l.* 1°9′; *r.* 1°9′; *l.* **1°44′**; *r.* **1°44′**.
18 Juni 's morgens.	v. R.	*l.* **1°52′**.	*l.* **3°45′**; *l.* **3°**; *r.* **1°52′**; *l.* **1°52′**; *l.* 1°17′; *r.* **2°6′**.
18 Juni 's middags.	v. R.	*l* 1°30′ *r* 1°12′	*l.* 1°12′; *r.* **1°12′**; *l.* 51′; *r.* 51′; *l.* **1°30′**; *r.* **1°30′**; *l.* 1°9′; *r.* 1°9′.
20 Juni	v. R.	*l* 1°52′ *r* 1°52′	*l.* **1°52′**; *r.* **1°52′**; *l.* 1°17′: *r.* 1°17′.
22 Juni	v. R.	*l.* **2°6′**; *r.* **1°52′**.	*l.* 1°52′; *r.* 1°44′; *l.* **2°6′**; *r.* **1°52′**.

Bij deze bepalingen was het een bezwaar, dat de draaiingssnelheid niet op denzelfden tijd gemeten werd, waarop onderzocht werd, of de proefpersoon eene rotatie bemerkte. Al is de gang van het toestel nagenoeg regelmatig, zoo is men toch niet volstrekt zeker, dat de snelheid op beide oogenblikken dezelfde is. Dit bezwaar ontgaat men door den tijd te registreeren. Op eene eenvoudige wijze geschiedt dit met behulp van den slinger (zie fig. I der plaat, de beschrijving vindt men op pag. 84).

Op deze wijze worden de volgende cijfers verkregen:

Tabel VII. *Rotatie naar rechts.*

Datum.	Proef-persoon.	Minimum.	Gemeten snelheden (per sec.)
30 Oct.	F. Z. (14 jaar.)	**1°23″**	**3°9′**; **2°33′**; **2°33′**; 1°46′; (½ uur rust) **3°44′**; **3°9′**; **2°51′**; **2°22′**; (5 min. rust) **3°**; **2°22′**; **2°28′**; 1°40′; **1°40**; **1°58′**; **1°23′**; 1°23′; 1°40′; 1°34′.

(*Vervolg Tabel VII.*)

Datum.	Proef-persoon.	Minimum.	Gemeten snelheden.
30 Oct.	A. R. (13 jaar).	< **1°34′**	**2°57′**; **3°21′**; **2°39′**; 2°28′; **2°22′**; **2°22′**; **1°58′**; **1°34′**.
na 1½ uur.	A. R.	**1°46′**	1°11′; 1°52′; 1°52′; **2°39′**; **2°39′**; 2°39′; 3°33′; **3°33′**; **4°20′**; **3°27′**; **3°27′**; **3°27′**; **3°21′**; **2°33′**; **2°33′**; **1°46′**; 48′; 48′.
27 Nov.	A. R.	**1°13′**	1°45′; **1°37′**; 1°31′; 1°31′; **1°31′**; 1°31; 1°45′; **1°51′**; **1°49′**; **1°31′**; **1°33′**; 1°25′; **1°21′**; **1°33′**; **1°13′**; 1°13′; 1°9′; 1°9′; 1°17′; **1°25′**; **1°25′**.

Slechts bij de **vet** gedrukte hoeksnelheden, werd eene rotatie gevoeld. Hier geeft elk cijfer één bepaling aan. Tusschen twee bepalingen verliepen 1 à 2 *minuten*.

Opvallend was het, dat beide knapen zich zoo vaak eene draaiing verbeeldden, en wel in beide richtingen. Mogelijk heeft hierop de leeftijd invloed (14 en 13 jaar). De eerste kon toch aangeven, wanneer het toestel werkelijk draaide. Hij onderscheidde deze gewaarwording van eene ingebeelde, door de grootere snelheid, die de eerste heeft. Wanneer men het minimum nadert, wordt deze onderscheiding moeielijker. De tweede heeft tijdens de eerste bepaling (30 Oct.) geen hallucinaties; later op den middag en bij de bepaling van 27 Nov. echter wel. De minima konden ten naastebij bepaald worden, door nauwkeurig te letten, of de opgegeven rotatie-gewaarwording samenviel met het in beweging komen van het toestel.

7. Betreffende Controversia Breuer-Sarai.

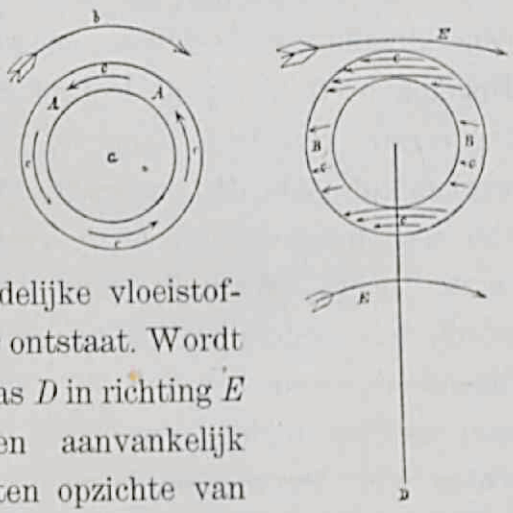
Bij de bovenvermelde bepalingen werd er op den stand van het hoofd niet bijzonder gelet; dit bevond zich ongeveer in de rotatieas.

Echter doet zich nu in verband met de theorie van MACH-BREUER de vraag aan ons voor, of de plaats der halfcirkelvormige kanalen ten opzichte der rotatieas ook eene beteekenis heeft bij de bepalingen van het minimum.

In de litteratuur zijn aangaande dit punt tegenover elkaar staande beschouwingen gegeven.

SARAI [1]) meent, dat het van groot belang is, of een halfcirkelvormig kanaal gedraaid wordt om zijn eigen, dan wel om eene buiten het kanaal gelegen as. Om dit aan te toonen geeft hij bij nevenstaande schematische figuren de volgende beschouwing:

fig. 20. Schema's van SARAI.



Draait ring A om de as a in de richting van pijl b, dan blijft overal in het kanaal de vloeistof ten opzichte van den wand zoodanig achter, dat er eene tijdelijke vloeistofstrooming in richting c ontstaat. Wordt echter ring B om de as D in richting E gedraaid, dan blijven aanvankelijk alle vloeistofdeelen ten opzichte van

[1]) Untersuchungen über die Lage der Bogengänge des Labyrinthes im Schädel und über die Flüssigkeitsverschiebung in den Bogengängen bei Kopfbewegungen. Diss. ROSTOCK 1903.

den wand in richting *c* terug. Men kan nu uit de figuur opmaken, hoe de beweging, die de rotatie aan al deze deeltjes moet geven, aanvankelijk tegen den wand van den ring is gericht en hoe deze als 't ware elkander tegenwerken. Nu is echter het bewegingsmoment der, het verst van *D* verwijderde, deeltjes grooter dan dat der tegengestelde zijde en dus zal er toch eene vloeistofstrooming optreden, en wel in dezelfde richting als bij A, maar in geringer intensiteit. SARAI bevestigt dan door proeven met een model de juistheid dezer beschouwingen. Daar nu de draaiing van ons hoofd nooit plaats heeft om de as van een der halfcirkelvormige kanalen, acht SARAI de verwaarloozing van dezen factor eene fundamenteele fout.

BREUER [1]) merkt hiertegenover op, dat deze voorstelling beslist onjuist is en enkel en alleen de *hoek*snelheid van het betrokken kanaal voor de vloeistofstrooming (resp. het draaiingsmoment) beteekenis heeft. Is deze hoeksnelheid gelijk, dan is de vloeistofstrooming, of de kanaal-as in, dan wel buiten de rotatieas valt, steeds dezelfde. BREUER geeft de stelling echter zonder nader bewijs, en al verzuimt SARAI mede te deelen, of in zijne proeven de hoeksnelheid dezelfde was, zoo zal men toch, bovengegeven beschouwingen als juist erkennende, misschien meer overhellen tot SARAI's opvatting, dan tot die van BREUER en dus met den eersten aannemen, dat bij rotatie van een halfcirkelvormig kanaal om een buiten dat kanaal gelegen as de daardoor optredende vloeistofstrooming (resp. het draaiingsmoment) geringer

[1]) Centralblatt für Physiologie. Bd. XVIII. pag. 382.

is, dan wanneer rotatieas en kanaalas samenvallen.

Het was nu zeker aanbevelenswaard, niet bij deze theoretische beschouwingen te blijven stilstaan, maar na te gaan, of het minimum perceptibile wisselt, al naarmate een der can. ext. (s. hor.) in of buiten de rotatieas valt. Immers, is SARAI's opvatting juist, dan is van dit onderzoek een positief resultaat te verwachten.

Wij moeten dus in staat zijn, linker en rechter canalis externus (s. hor.), die immers bij rotatie der draaischijf in functie treden, al naar verkiezing in of buiten de rotatieas van het toestel te brengen, om, bij verschillende plaatsing ten opzichte van de as, de minimum-versnelling te bepalen, waarbij nog eene rotatie-gewaarwording optreedt. Daarom is het allereerst noodzakelijk, de ligging der beide canales externi (s. hor.) in den schedel, speciaal in dien van den proefpersoon, te bepalen

In MÜLLER's atlas[1]) is de ligging van het middenoor in verscheidene schedels op horizontale, sagittale en frontale vlak geprojecteerd (alles linkszijdig). Ik bepaal nu met behulp van modellen en afbeeldingen[2]) de plaats van den can. ext. sin. ten opzichte van stapes, can. Fallopii, annulus tympanicus enz., welke deelen in MÜLLER's projecties zijn geteekend, en ben op die wijze in staat, de ligging van den can. ext. sin. in deze projecties aan te geven.

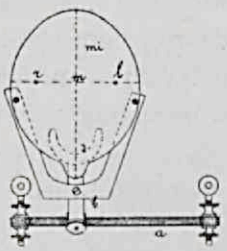
Van mijn schedel wordt nu met een looden band opgenomen de horizontale omtrek (n.l. de Duitsche of Frankforter horizontale, die loopt langs de benedenranden der orbitae en de bovenranden der meatus auditorii externi). Ik zet dezen op eene micaplaat (*mi*)

[1]) Dr. Fr. W. MÜLLER. Uber die Lage des Mittelohres im Schädel.

[2]) SCHÖNEMANN, die Topographie des menschlichen Gehörorganes.

fig. 21) uit en geef hierin de plaats aan, waar volgens de horizontale projectie van MÜLLER de can.ext.(s.hor.) sin. ligt.

fig. 21. Schedelmodel van boven gezien (aan stang *a* van het draaitoestel bevestigd). (vgl. fig. I der plaat.)



mi : micaplaat;
l : plaats van het linker horizontale kanaal;
r : plaats van het rechter horizontale kanaal;
m : midden tusschen *l.* en *r.*
I : inbijtstuk;
b : schroefje, waarmee de micaplaat (met steunsels) op eene constante wijze met het inbijtstuk (*J*) kan bevestigd worden.

Hoe dit geschieden moet, is na het bovenstaande duidelijk: men legt de micaplaat op eene horizontale schedelprojectie; de ligging van het middenoor is dan onmiddellijk aan te geven, en daardoor ook de plaats van de can. ext. (s. hor.) sin. (fig. 21 *l.*)

In de frontrale en sagittale projecties zijn ook de doorsneden van het Duitsche horizontale vlak aangegeven. De can. ext sin. blijkt nu in beide projecties slechts 3 à 5 m.M. boven de horizontale te liggen d.w.z. boven onze micaplaat, waarop dus zijne ligging door eene kleine verhooging is aan te geven (fig. 22 en 23 (*l*)). De can. ext. (s. hor.) dext. ligt op de symmetrische plaats.

fig. 22. Schedelmodel van terzijde gezien.

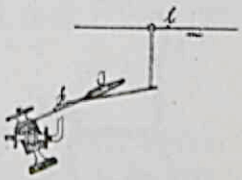
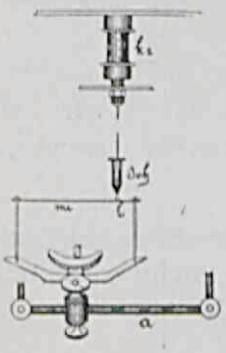


fig. 23. Schedelmodel van voren gezien.



Het schietlood (*sch*) en de kogelas (k_1) zijn er boven aangegeven. (vgl. fig. I der plaat).

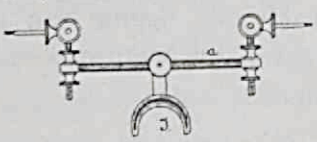
Ik bijt nu in een afdruk van mijn gebit in caoutchouc [1]) en fixeer de plaats van enkele punten van mijn horizontalen schedelomtrek ten opzichte van dit inbijtstuk. Op den schedelomtrek van de micaplaat worden aangegeven de punten, die met de genoemde correspondeeren en daarna in deze punten de micaplaat met het inbijtstuk bevestigd.

In dit model (fig. 21, 22, 23) is nu de ligging van *l.* en *r.* ten opzichte van het inbijtstuk dezelfde, als die van de can. ext. in mijn schedel ten opzichte van het gebit. Het inbijtstuk is verstelbaar langs

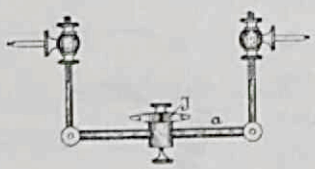
[1]) Den Heer W. J. C. FUYT, die zoo vriendelijk was mij dit inbijtstuk te verschaffen, betuig ik hiervoor mijn hartelijken dank.

a en daardoor kunnen de punten $l.$ en $r.$ van het model op verschillenden afstand van de as van het toestel gebracht worden. De plaats van de as wordt aangegeven door een schietlood (*sch*) onder aan kogelas k^2 te bevestigen (fig. 23). Micaplaat en steunsels worden nu verwijderd (schroefje b): door daarop mijn gebit op de plaats van het inbijtstuk te brengen, komen mijne can. semic. ext. (s. hor.) juist op dezelfde plaats als een oogenblik te voren de punten $l.$ en $r.$ van het model (fig. 21).

fig. 24. Inbijtstuk (I) met verbindingsstukken.
A. bij horizontalen stand van $I.$



B. bij verticalen stand van $I.$



Met behulp van een graadboog, die een schietlood als wijzer heeft, kan aan de micaplaat eene helling van eene bepaalde waarde gegeven worden. (Hoe het stuk a en de verbindingsstukken verstelbaar zijn, blijkt uit fig. 24 en fig I der Plaat). Door mijn schedel in de plaats van het model te brengen, krijgen mijne can. semic. ext. den verlangden stand ten opzichte van het horizontale vlak.

Deze inrichting is daarom gewenscht, omdat misschien de helling invloed zal blijken te hebben op de minimum-waarde. Daarom zullen we ons onderzoek verrichten bij horizontalen stand der can. ext. (s. hor.). De helling der can. ext., die, zooals we weten, ten naastenbij in hetzelfde vlak liggen, wordt verschillend opgegeven.

Gradenigo [1]) en Schönemann [2]) geven op, dat zij horizontaal in den schedel liggen, Mach [3]) en Kessel, dat zij eene helling hebben van 45° naar achteren; Sato [4]) geeft na eene nauwkeurige

[1]) Sur les suppurations du labyrinthe consécutives aux Léxions purulentes de l'oreille moyenne (inleiding). Archives internationoles de Laryngologie, d'Otologie et de Rhinologie. Tome XXI. No. 2.

[2]) Die Topographie des menschlichen Gehörorganes. pag. 11.

[3]) Beitrage zur Topographie und Mechanik des Mittelohres. Wiener Sitz. ber. 1873. pag. 221.

[4]) Richtung und Benennung der Bogengänge des menschlichen Labyrinthes

beschrijving van zijne onderzoekingsmethode voor deze helling op 23° à 25° naar achteren. (De Duitsche horizontale (zie pag. 102) werd als horizontale vlak aangenomen). Nemen wij deze laatste waarde aan.

Door het hoofd $\pm$ 25° voorover te buigen, worden de can. ext. (s. hor.) in het horizontale vlak gebracht. Terwijl het hoofd deze helling heeft, breng ik op de bovenbeschreven manier respectievelijk linker en rechter can. semicirc. ext. (s. hor.) en daartusschen gelegen plaatsen in de rotatieas en bepaal de minimum-snelheid, waarbij nog eene waarneming optreedt.

Bij al deze proeven werden op de op pag. 92 beschreven wijze hijschcurven op de trommel (Tr^1, zie de plaat) geregistreerd. Uit deze curven kan bij bekende hijschsnelheid de rotatiesnelheid berekend worden.

Immers wordt in fig. 18 bij stilstand van het rotatietoestel b.v. gl in a seconden door den hefboom afgelegd, dan komt, wanneer het rotatietoestel bij g in beweging (naar links) wordt gebracht, punt l van de trommel na a seconden in i. Uit de de verhouding van $l\ i$ tot den trommelomtrek is de hoeksnelheid onmiddellijk af te leiden.

Tabel VIII. (Proefpersoon v. R.)

A. Rotatie naar rechts.

I is aanvankelijk minimum; II, eenigen tijd later, na eenige waarnemingen.

In de snelheden zit geen systeem. Alleen bij de vet gedrukte hoeksnelheden trad eene rotatie-gewaarwording op.

Tusschen de waarnemingen verliepen ± 2 minuten.

Datum.	Afstand in m.M. van r. can. ext. tot rotatieas.	Afstand van l. can. ext. tot rotatieas.	Punten uit schema (fig. 25) die achtereenvolgens in de rotatieas liggen.	Minimum.	Gevonden hoeksnelheden (per seconde).
29/6	0	90	*a*	I **1°49′** aan het eind der proef II **2°25′**	**1°49′**; **1°49′**; 1°49′; 1°49′; **1°49′**; **1°49′**; **1°49′**; 1°49′; **2°7′**; **2°7′**; **1°49′**; **2°7′**; 2°7′; **2°7′**; **2°7′**; 2°7′; **2°7′**; **2°7′**; **2°7′**; 2°7′; **2°7′**; **2°7′**; 2°7′; **2°25′**; **2°25′**; 2°25′; **2°25′**; 2°25′; **2°25′**; **2°25′**.
2/7	90	0	*b*	**1°31′**	1°43′; 1°43′; 1°43′; **1°31′**; 1°31′; **1°31′**; **1°31′**.
	45	45	*c*	**1°31′**	**1°43′**; **1°43′**; **1°43′**; **1°43′**; 1°49′; **1°43′**; 1°43′; **1°43′**; **1°43′**; **1°43′**; **1°31′**; 1°31′; 1°31′; 1°31′; **1°31′**; **1°31′**; 1°31′; 1°31′; **1°31′**; 1°31′; **1°31′**.
	68	22	*d*	**1°43′**	1°31′; **1°43′**; **1°43′**; **1°43′**; 1°31′; 1°31′; 1°31′; **1°49′**; **1°49′**; **1°49′**;
	22	68	*e*	**1°49′**	**1°49′**; **1°49′**; **1°49′**; 1°31′.
3/7	22	68	*e*	**1°31′**	**2°08′**; **2°08′**; **2°08′**; **1°49′**; **1°49′**; **1°49′**; **1°49′**; 1°31′; **1°31′**; 1°31′; **1°31′**; 1°13′; 1°13′; 1°13′.
	11	79	*f*	**1°49′**	**1°49′**; **1°49′**; **1°49′**; 1°22′; 1°22′; 1°22′; 1°22′; 1°22′; **1°49′**; **1°49′**.
	79	11	*g*	I **1°20′** II **1°31′**	**1°49′**; **1°49′**; **1°49′**; **1°20′**; **1°20′**; 1°31′; 1°31′; **1°31′**; 1°31′; 1°31′.

Datum.	Afstand in m.M. van r. can. ext. tot rotatieas.	Afstand van l. can. ext. tot rotatieas.	Punten uit schema (fig. 25) die achtereenvolgens in de rotatieas liggen.	Minimum.	Gevonden hoeksnelheden (per seconde).
3/7	34	56	*h*	I 1°43′ II 2°14′	**1°43′**; 1°43′; 1°43′; 1°35′; 1°35′; 1°35′; 1°49′; 1°49′; 1°49′; 1°49′; 1°49′; 1°49′; **3°**; **3°**; **2°14′**.
	56	34	*i*	I 1°49′ II 2°44′	**2°14′**; **1°49′**; 1°49′; **2°8′**; **2°50′**; 1°43′; 2°26′; 2°26′; 2°14′; 2°26′; **2°44′**; **2°44′**.

B. *Rotatie naar links.*

10 m.r. = na 10 minuten rust.

3/7	90	0	*a*	1°7′	**2°8′**; **2°8′**; **2°8′**; **2°8′**; **2°8′**; **2°8′**; **2°8′**; **2°8′**; **2°8′**; **2°8′**; **1°25′**; **1°25′**; **1°25′**; 1°7′; 1°7′; **1°7′**; 1°7′.
	79	11	*b*	I 1°7′ II 1°25′	**2°**; **1°7′**; 1°7′; 1°7′; **1°7′**; **1°7′**; 1°7′; 1°7′; 1°39′; **1°39′**; 1°39′; **1°39′**; **1°25′**; 1°31′; 1°31′; 1°31′.
	68	22	*c*	I 1°25′ II 2°38′	**1°31′**; **1°25′**; **1°25′**; 1°45′; 1°45′; **1°45′**; 1°45′; **2°38′**; **2°38′**; 1°45′; 2°38′; 2°38′.
10 m.r.	56	34	*d*	2°14′	2°14′; 2°14′; **2°14′**; **2°14′**; 1°37′; 1°37′; **2°14′**; **2°14′**; 2°14′; **2°14′**; 2°14′.
	45	45	*e*	1°49′	**2°14′**; **2°14′**; **2°14′**; **2°14′**; **1°49′**; 1°49′; **1°49′**; 1°49′.
	0	90	*f*	1°49′	**1°49′**; **1°49′**; **1°49′**; **1°49′**; **1°49′**; 1°49′; **1°49′**; **1°49′**; 1°25′; **1°49′**.
5/7	34	56	*g*	2°	**2°**; 2°; **2°**; **2°**; **2°**; **2°**; **2°**; **2°**; 2°; 2°.
	22	68	*h*	2°	2°; 2°; 2°; 2°; 2°; 2°; **2°14′**; **2°**; 2°; **2°**; **2°**; **2°**; **2°**; **2°**; **2°38′**; 2°; 2°.
	11	79	*i*	2°14′	**2°38′**; **2°26′**; 2°; 2°14′; **2°14′**; **2°14′**; 2°14′.

Een invloed van verschillenden afstand der can. ext. (s. hor.) tot de rotatieas valt uit deze cijfers niet af te leiden. Voor de verschillen in deze cijfers moet blijkbaar

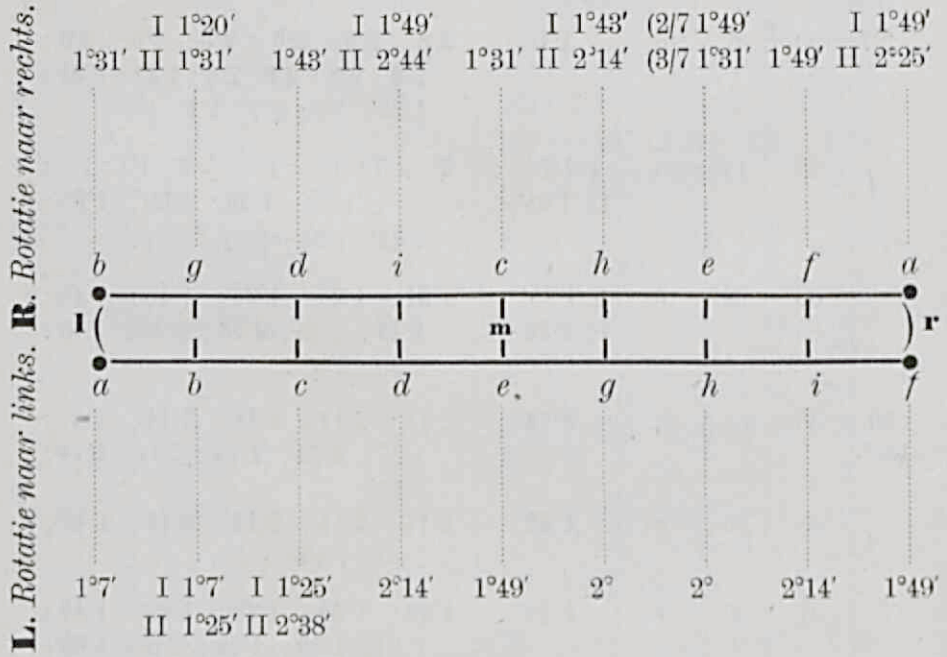
fig. 25. Schema der gevonden minima bij verschillenden afstand der can. ext. (s. hor.) tot de rotatieas.
R. *bij rotatie naar rechts.* **L.** *bij rotatie naar links.*

De afstanden m—l en m—r zijn op natuurlijke grootte geteekend. (zie het model fig. 21j).

I en II achtereenvolgens gevonden waarden.
l = can. semic. ext. (s. hor.) sinistra.
r = can. semic. ext. (s. hor.) dextra.
m = midden tusschen l en r.

De aangegeven punten werden naar alphabetische volgorde in de rotatieas gebracht.

Datum: *a* op 29/6 '06; *b—e* op 2/7; *e—i* op 3/7.



L. *Rotatie naar links.* **R.** *Rotatie naar rechts.*

Datum: *a—f* op 3/7 '06; *g*, *h*, *i* op 5/7.

de vermoeienis aansprakelijk gesteld worden. Immers bij de bepaling van 29/6 rijst bij onveranderden hoofdstand het minimum tijdens 29 waarnemingen van 1°49′

op 2°25′ en vaak is bij een bepaalden hoofdstand het minimum in den aanvang hooger (waarde I) dan na eenige waarnemingen (waarde II). Er is slechts ééne waarde, die belangrijk afwijkt n.l. van g op 3/7. Tegenover dit cijfer staan echter alle andere.

Het schema (fig. 25) geeft een overzicht der gevonden minima.

Uit deze experimenten blijkt dus afwezigheid van een invloed van de plaats der halfcirkelvormige kanalen ten opzichte der rotatieas op de waarde der minimumversnelling.

Nu blijft de mogelijkheid over, dat deze invloed wel bestaat, maar de plaatsverandering te gering was, om een merkbaar verschil in minimum te geven. Het is dan ook niet uit te sluiten, dat, wanneer de proefpersoon bij voorbeeld één meter buiten de rotatieas gezeten was, het resultaat een ander geweest zou zijn. Maar volgens SARAI's meening moest men toch verwachten, dat eene verplaatsing van de kanaalassen ten opzichte der rotatieas, als boven werd uitgevoerd, wel degelijk een verschil in de waarden van het minimum perceptibile gegeven had. De uitkomsten van mijne proefnemingen zijn dus in tegenspraak met SARAI's opvattingen, strooken met die van BREUER. Het is intusschen duidelijk, dat de zaak ook door physische beschouwingen is toe te lichten. [1])

Wij hebben voor ons het volgende vraagstuk:

Op een draaibaar systeem A met as M en straal R is geplaatst een tweede draaibaar systeem a met straal

[1]) Voor eene oplossing van dit vraagstuk volgens de theoretische Mechanica verwijzen wij naar de Bijlage.

r en as O, die op verschillende plaats met systeem A vast verbonden kan worden.

Gevraagd: Welken invloed zal eene verschillende plaatsing van O, ten opzichte van M uitoefenen op de bewegingen, die systeem a bij rotatie van A zal uitvoeren?

De oplossing hiervan bespreken we het beste aan de hand van eenige proeven.

Het is duidelijk, dat men in plaats van een ring met vloeistof, een ander willekeurig draaibaar systeem mag nemen.

Proef I. Als systeem A dient het draaitoestel, en als a een schijfje, dat met geringe wrijving kan draaien en dat ik elke willekeurige plaatsing op het toestel kan geven. Het schijfje staat steeds horizontaal. Wordt nu het toestel in beweging gebracht, dan draait het schijfje in eene richting, tegengesteld aan die van het toestel. De uitslag is te bepalen uit de verplaatsing der aan den rand van het schijfje aangebrachte gaten. Deze tegendraaiing heeft bij eenparige snelheid van het toestel slechts plaats in het eerste oogenblik der rotatie. Zetten we het toestel stil, dan beweegt het schijfje zich een oogenblik in den tegengestelden zin van vroeger, maar in de oorspronkelijke draaiingsrichting van het toestel; de uitslag is ongeveer even groot, als die der tegendraaiing.

De bewegingen van systeem a (het schijfje) om zijne as blijken onafhankelijk van de plaatsing op systeem A (het draaitoestel).

Ook op de volgende wijze kan men hierover eenvoudige proeven nemen:

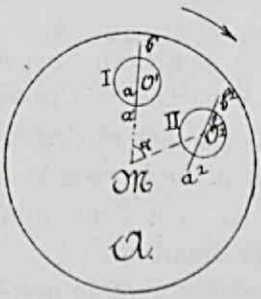
Proef II. Voor systeem a nemen wij een cylindervormig drinkglas, dat omgekeerd op de punt van een, in een statiefje bevestigde, stopnaald geplaatst wordt, zoodanig, dat ongeveer het middelpunt van den bodem op de naald rust. Het glas is dan in een vrij stabiel evenwicht, daar het zwaartepunt zich aanmerkelijk beneden het steunpunt

bevindt. Tevens zal het gemakkelijk op de naald als as draaibaar zijn. Als indicator der rotatie dient een op het glas bevestigd strootje.

Het statiefje wordt geplaatst op de schijf van het draaitoestel, dat als systeem A dienst doet. Boven den indicator bevindt zich een doorzichtige graadboog, die aan systeem A bevestigd is. Eene draaiing van systeem a, ten opzichte van A, is dus hiermee af te lezen.

Wanneer nu het toestel bijv. in de richting van een uurwerk begint te draaien (fig. 26) dan zal het glas ten opzichte van de schijf eene tegengestelde rotatie aanvangen. Deze rotatie houdt echter slechts kort aan en is b.v. verdwenen als systeem A $\alpha°$ heeft afgelegd.

fig. 26. (Proef II.)



Als a^1 b^1 in het begin der beweging samenviel met den straal (M O^1), maakt a^2 b^2 na $\alpha°$, als O^1 in O^2 is gekomen, een hoek $\beta°$ met den straal M O^2. Blijft systeem A met dezelfde snelheid draaien, dan blijft β dezelfde. Bij stilstand van het toestel, zal het glas in denzelfden zin gaan draaien en ongeveer weer met even grooten uitslag, als bij het begin der rotatie, β zal namelijk $\pm$ 0 worden.

Wanneer echter systeem A stilgezet wordt, vóór het $\alpha°$ doorloopen heeft en systeem a (het glas) ten opzichte van het toestel nog aan 't draaien is, dan houdt deze laatste draaiing op, zonder dat eene beweging in denzelfden zin als het toestel optreedt. Tegelijk met het laatste komt het glas in rust. Wij hebben hierin eene *mechanische demonstratie van proef 3, op pag. 86* voor ons: Brengt men het toestel in beweging, en zet het nu kort daarop weer stil, terwijl men de rotatie nog in volle sterkte voelt, dan verdwijnt op ditzelfde oogenblik de gewaarwording, zonder over te gaan in die van tegengestelde richting.

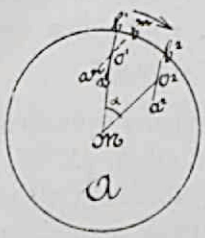
Keeren wij terug tot ons oorspronkelijk vraagstuk, dan moeten ook de proeven met het om eene naald draaibare glas uitwijzen, in hoever de plaatsing van

systeem a invloed uitoefent op zijne draaiing ten opzichte van systeem A bij beweging van dit laatste. Ook hier bleek deze invloed niet te bestaan.

(β is nl. dezelfde bij verschillende waarden van $M\,O$.)

De draaiing van het glas is grooter dan die van het draaiend schijfje uit de vorige proef (pag. 110). Daar was dan ook de wrijving belangrijk grooter. Nog veel geringer, bijna minimaal, is de wrijving in de volgende proef:

fig. 27. (Proef III.)



Proef III. Op de punt van eene naald, die in de kurk van eene flesch is bevestigd, balanceert een boogje, aan de uiteinden voorzien van koperstukken. Deze boog is in vrij stabiel evenwicht en met eene minimale wrijving op de naald draaibaar.

Brengen wij het rotatietoestel in beweging, dan zal $a\,b$ (zie fig. 27), waar systeem a zich ook op de schijf moge bevinden, naar dezelfde hemelstreek blijven wijzen; als systeem A $\alpha°$ heeft afgelegd, is $a^1\,b^1 \,//\, a^2\,b^2$.

Eerst als het toestel langer gedraaid heeft, zal $a\,b$ van deze richting afwijken en wel in de richting der rotatie; nadat de schijf eenmaal rondgedraaid is, zal de stand van $a\,b$ bijv. door $a_n\,b_n$ voorgesteld worden. Systeem a blijft dus ten opzichte van de schijf om O draaien in eene richting, tegengesteld aan die van systeem A. Eerst nadat het toestel geruimen tijd gedraaid heeft, zal de rotatie van systeem a ten opzichte van de schijf ophouden en $a\,b$ haren stand ten opzichte van $O\,M$ niet meer veranderen.

Wordt systeem A stilgezet, dan zal $a\,b$ gedurende enkele minuten eene rotatie in de oorspronkelijke draaiingsrichting behouden.

Het resultaat van deze proef is eenigszins verrassend. Wij zouden verwachten, dat onder invloed van de middelpuntvliedende kracht $a\,b$ zou streven, de richting van den straal $O\,M$ in te nemen. Het blijkt echter, dat bij de gebruikte snelheid (6 à 10°) deze kracht te gering is, om een merkbaren invloed op de beweging van $a\,b$ uit te oefenen.

De proef illustreert, hoe de verhoudingen zouden zijn, wanneer

alle viscositeit der endolymphe ontbrak. Dieren met eene zeer beweeglijke endolymphe zullen tot het laatst beschreven geval, die met eene taaie endolymphe tot het eerst beschreven geval (pag. 110) naderen.

Uit de medegedeelde proeven volgt als antwoord op de op pag. 110 gestelde vraag:

In den aanvang eener draaiing van systeem A zal systeem a ten opzichte van systeem A in tegengestelden zin roteeren; **deze rotatie is bij gelijke hoeksnelheid van systeem A bij verschillenden afstand tusschen O en M dezelfde.**

De uitslag dezer rotatie is des te grooter en duurt des te langer, naarmate de wrijving in O geringer is.

De rotatie van systeem a, die daarna bij stilstand van systeem A optreedt, is eveneens, wat duur en uitslag betreft, onafhankelijk van den afstand der assen O en M [1].

Mocht er iets vreemds in dit resultaat zijn, het wordt begrijpelijk, als men bedenkt, dat systeem a door te roteeren in den zin tegengesteld aan die van systeem A, afgescheiden van het beschrijven van den cirkel, zijne plaatsing in de ruimte tracht te behouden.

---

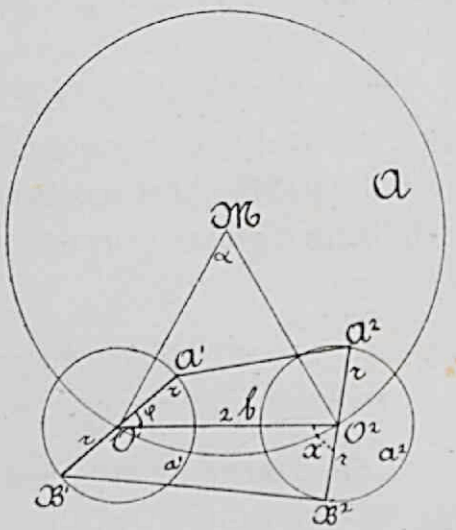
[1]) In deze conclusie is vet gedrukt, wat op de kwestie Breuer-Sarai betrekking heeft.

Op dit beginsel berust de volgende verklaring:

Wij stellen het vraagstuk [1]) aldus:

Een cirkel a is zonder wrijving draaibaar om O^1, zijn middelpunt, tevens vast punt van de schijf A, die zelf om het punt M draait. $A^1\ O^1\ B^1$ is een willekeurige middellijn van den cirkel a en neemt een nog onbekenden stand $A^2\ O^2\ B^2$ in, als het punt O^1 in O^2 gekomen is.

fig. 28.



Te bewijzen

$A^2\ O^2\ B^2 \parallel A^1\ O^1\ B^1$

mits de som der afgelegde wegen $A^1\ A^2 + B^1\ B^2$ een minimum zij.

Gegeven:

$O^1\ O^2$ = willek. constante lengte $2\ b$.

$\angle\ A^1\ O^1\ O^2$ = willek. constante grootte φ.

$$A^1\ O^1 = O^1\ B^1 = A^2\ O^2 = O^2\ B^2 = r.$$

Bovendien gegeven:

$A^1\ A^2 + B^1\ B^2$ = minimum ten opzichte van $\angle\ O^1\ O^2\ B^2 = \angle\ x$.

Te bewijzen $\varphi = x$.

$$A^1\ A^2 = \sqrt{[2\ b + r\ (\cos x - \cos \varphi)]^2 + r^2\ (\sin x - \sin \varphi)^2}$$

$$= \sqrt{4\ b^2 + 2\ r^2 - 2\ r^2 \cos\ (x - \varphi) + 4\ br\ (\cos x - \cos \varphi)}$$

$$B^1\ B^2 = \sqrt{[2\ b - r\ (\cos x - \cos \varphi)]^2 + r^2\ (\sin x - \sin \varphi)^2}$$

$$= \sqrt{4\ b^2 + 2\ r^2 - 2\ r^2 \cos\ (x - \varphi) - 4\ br\ (\cos x - \cos \varphi)}$$

Uit $A^1\ A^2 + B^1\ B^2$ = minimum volgt:

$$\frac{d}{dx}\left[A^1\ A^2 + B^1\ B^2\right] = 0$$

of

$$\frac{r^2 \sin\ (x - \varphi) - 2\ br \sin x}{A^1\ A^2} + \frac{r^2 \sin\ (x - \varphi) + 2\ br \sin x}{B^1\ B^2} = 0$$

---

[1]) De oplossing van dit vraagstuk dank ik aan Dr. WERNDLY.

Men ziet onmiddellijk, dat $x = \varphi$ hieraan voldoet, omdat voor $x = \varphi$ $A^1 A^2 = B^1 B^2$ wordt.

Rest nog te bewijzen, dat wij hier met een minimum en niet met een maximum te maken hebben, m.a.w. dat het tweede differentiaalquotient positief is voor $x = \varphi$.

$$\left[\frac{r^2 \cos(x-\varphi) - 2br\cos x}{A^1 A^2}\right] - \frac{[r^2 \sin(x-\varphi) - 2br \sin x]^2}{(A^1 A^2)^3}$$

$$+\left[\frac{r^2 \cos(x-\varphi) + 2br\cos x}{B^1 B^2}\right] - \frac{[r^2 \sin(x-\varphi) + 2br \sin x]^2}{(B^1 B^2)^3}$$

$$= (x = \varphi \text{ invoerende})$$

$$= \frac{4b^2(r^2 - 2br\cos\varphi) - 4b^2 r^2 \sin^2\varphi}{8b^3}$$

$$+ \frac{4b^2(r^2 + 2br\cos\varphi) - 4b^2 r^2 \sin^2\varphi}{8b^3} = \frac{r^2\cos^2\varphi}{b}$$

Deze waarde is steeds positief: wij hebben dus hier met een minimum te doen.

Noemen we $\angle O^1 M O^2 \angle \alpha$ en $\angle M O^1 O^2 = M O^2 O^1 \angle \beta$ dan is

$$\angle A^1 O^1 M = \beta - \varphi.$$

$$\angle A^2 O^2 M = 180° - x - \beta = 180° - 2\beta + \beta - \varphi = \alpha + \beta - \varphi$$

d. w. z.:

Als systeem A $\alpha°$ heeft afgelegd, dan heeft systeem a ten opzichte van den straal OM van systeem A $\alpha°$ in den tegengestelden zin afgelegd, en dit bij elke waarde van OM.

Het is duidelijk, dat geheel hetzelfde geldt voor een ring r, vast op systeem A bevestigd, met vloestof gevuld, wanneer er geen wrijving tusschen vloeistof en wand is. Zonder wrijving zal, wanneer systeem A plotseling van rust eene eenparige beweging met eene snelheid ω krijgt, de vloeistof in systeem a ten opzichte van den wand van den ring zich bewegen in tegengestelde richting met eenparige snelheid ω.

Eene wrijving W zal deze beweging tegengaan en in plaats van de eenparige beweging zal eene vertraagde beweging optreden met beginsnelheid ω.

Het is zonder nadere uiteenzetting duidelijk, dat de invloed

dezer wrijving onafhankelijk is van OM. De W speelt zich immers af in systeem a. [1])

Èn de bepalingen der minimumversnelling, èn het onderzoek aan modellen, èn de theoretische beschouwing leiden ons tot deze conclusie:

Op de waarden der draaiingsmomenten, die door hoekversnelling in de halfcirkelvormige kanalen worden opgewekt, heeft de afstand der kanaalassen tot de rotatieas geen invloed.

δ. Bij verschillende hoofdhelling.

In de volgende tabel vindt men bij geringe verschillen in hoofdhelling de minimum-rotatiesnelheden, waarbij nog eene gewaarwording optrad.

Tabel IX.

Proefpersoon A. v. R.; rotatie naar links.

De cijfers van de tweede kolom geven den hoek aan, dien de Duitsche horizontale (zie pag. 102) van den schedel met het horizontale vlak maakte. De meting had plaats met het schedelmodel, als op pag. 104 beschreven is. De rotatiesnelheid werd uit de hijschcurven berekend (zie pag. 105). Tusschen de waarnemingen verliepen ± 2 minuten.

De proefpersoon draait rond met gesloten oogen, terwijl de omgeving verlicht is (zie pag. 84). Een ander brengt den motor

---

[1]) Uit proef III (pag. 112) bleek, dat de invloed van de middelpuntvliedende kracht bij de gebruikte snelheid (± 10°) niet merkbaar is. Bovendien namen wij bij deze verklaring een gecentreerd systeem a aan.

in beweging en gaat na, of op het juiste oogenblik gesignaleerd wordt.

Datum.	Helling.	Minimum.	Gemeten hoeksnelheden (per sec.)
7 Juli.	25° n. v.	**1°43'**	2°14'; 2°14'; **2°14'**; 2°14'; **2°14'**; **2°14'**; 1°43'; **1°43'**.
	horiz.	**1°43'**	**2°20'**; **2°20'**; **2°20'**; **2°20'**; 1°43'; **1°43'**; 1°43'; **2°20'**; **2°20'**.
9 Juli.	10° n. a.	**1°13'**	**1°49'**; **1°49'**; **1°31'**; 1°13'; **1°13'**; 54'; 1°13'; **1°13'**; 1°13'; **1°13'**.
	7° n. v.	**1°13'**	1°13'; **1°13'**: **1°13'**; 1°1'; 1°1'; **1°13'**; 1°1'.

n. v. = naar voren.
n. a. = naar achteren.

Alleen bij de vet gedrukte snelheden werd de rotatie waargenomen.

Blijkt bij hellingveranderingen van 17° à 25° niets van een invloed op de waarde der minima, het blijft de vraag, of ook bij grootere veranderingen de minima gelijk zullen zijn.

Bij de proeven hierover werd de hoofdstand bepaald door de Duitsche horizontale (pag. 102) op het gelaat van den proefpersoon af te teekenen en daarlangs den met een schietlood voorzienen graadboog te leggen. Ter fixatie der hoofdstanden deden in plaats van het inbijtstuk een paar hoofdsteunsels dienst. Bij onderling sterk afwijkende standen is deze methode nauwkeurig genoeg.

De volgende tabellen geven het resultaat:

Tabel X. (Proefpersoon v. R.)

De rotatiesnelheid werd geregistreerd met den op pag. 84 beschreven slinger. Overigens is de inrichting der proef, als bij tabel IX.

Tusschen twee rotatie's verliep ± 1 minuut, tenzij rust vermeld is.

10 min. *r* = 10 minuten rust.
n. v. = naar voren.
n. a. = naar achteren.
l = rotatie linksom.
r = rotatie rechtsom.

Alleen bij de vet gedrukte snelheden werd eene rotatie gevoeld.

N°.	Datum.	Hoofdstand.	Richting.	Minimum.	Gemeten hoeksnelheden (per sec.)
1	9/7	30° n. v.	*l*	**1°35′**	**2°**; 1°41′; **1°41′**; **1°41′**; **1°41′**; **1°47′**; **1°47′**; **1°47′**; 1°35′; 1°35′; **1°35′**; 1°35′; 1°35′; 1°28′; **1°53′**; **1°53′**.
2	10/7	15° n. v.	*l*	**1°41′**	1°21′; 1°21′; **1°47′**; **1°47′**; 1°47′; 1°47′; **1°57′**; 1°57′; **1°57′**; **1°57′**; 1°41′; 1°41′; **2°**; **2°**; **1°50′**; **1°47′**; **1°41′**; 1°31′; 1°28.
3	10 min. r.	60° n. a.	*l*	**47′**	**1°16′**; **1°16′**; **1°16′**; **57′**; **51′**; 51′; 51′; **1°18′**; 47′; **47′**; 47′; 1°16′; 1°21′; 1°21′.
4		25° n. v.	*l*	**1°25′**	1°13′; 1°47′; **1°53′**; **1°28′**; **1°25′**; 1°10′; 1°6′.
5	5 min. r.	25° n. v.	*l*	**1°**	**1°6′**; 57′; 1°; **1°**; 51′.
6		25° n. v.	*r*	**54′**	**54′**; **54′**; 51′; 44′; 44′.
7		60° n. a.	*r*	**57′**	1°28′; **1°28′**; **1°18′**; **1°16′**; 1°16′; **1°16′**; 1°10′; **1°16′**; **1°3′**; **57′**; 57′; 57′.
8		10° n. v.	*r*	**1°47′**	1°; 57′; 1°38′; **2°13′**; **1°47′**; 1°31′; **1°50′**; 1°28′.

(*Vervolg Tabel X.*)

N°.	Datum.	Hoofd-stand.	Richting.	Mini-mum.	Gemeten hoeksnelheden (per sec.)
9	5 min. r.	25° n. v.	*r*	**1°31′**	1°38′; 1°41′; **1°53′**; 1°38′; **1°31′**; 1°3′; 1°29′.
10		25° n. v.	*l*	**1°13′**	**1°25′**; **1°21′**; **1°13′**; 1°3′; 57′.
11		25° n. v.	*r*	**1°31′**	1°3′; **1°31′**; **1°31′**; 1°28′.

60° n. a. is de sterkste graad van achteroverbuigen van het hoofd, die zonder veel moeite is vol te houden; deze stand vormt nagenoeg een rechten hoek met eene helling van 15° à 25° n. v., waarbij de canales externi (s. hor.) ongeveer horizontaal staan. Derhalve zal er bij 60° n. a. in de can. ext. (s. hor.) geen, en in de 4 verticale kanalen (2 can. ant. en 2 can. post.) wel een draaiingsmoment optreden. Het valt nu op, dat waarde 3 (47′) zooveel lager is dan 2 (1°41′) en dat bij de verdere bepalingen niet zoo'n laag cijfer voorkomt [1]). Is de oorzaak hiervan de 10 minuten rust (7 is niet lager dan 6) of mogelijk het functionneeren van vier in plaats van twee kanalen? Zoo niet, wat kan dan ter verklaring dienen?

Dit werd nader onderzocht, door tusschen de bepalingen bij verschillenden hoofdstand niet langer dan 1 à 2 minuten te laten verloopen, en bij achterover gebogen hoofd in hoofdzaak twee verticale kanalen in het hori-

[1]) Voor het verschil tusschen 9 en 10 zie pag. 125.

zontale vlak te brengen, wat min of meer bereikt wordt, door bij eene extensie van 60° n. a. het hoofd 45° naar rechts of links te neigen. Bij eene inclinatie van 45° naar links staan dan can. ant. sin. et post. dext. ongeveer horizontaal. (bij 45° naar rechts: can. ant. dext. et post. sin.).

Tabel XI. (12 Juli).

Proefpersoon: v. R., die met open oogen in volkomen donkere omgeving ronddraait. Overigens is de proef ingericht als bij tabel X

N°.	Hoofd-stand.	Richting van rotatie.	Mini-mum.	Gemeten hoeksnelheden.
1	25° n. v.	*l*	**1°28′**	**1°54′**; 1°51′; 1°54′; 1°54′; **1°51′**; **1°44′**; **1°28′**; 1°22′.
2	60° n. a. 45° n. l.	*l*	**1°6′**	**1°25′**; **1°16′**; **1°6′**; 57′; 57′.
3	60° n. a. 45° n. r.	*l*	**51′**	44′; **51′**; 47′; 51′; **54′**.
4	60° n. a.	*l*	**1°**	54′; **1°**.

Ook hier wordt het laagste minimum gevonden bij eene achteroverbuiging van 60°, al of niet met inclinatie verbonden. Rust, noch het functionneeren van 4 kanalen is dus de oorzaak der lage cijfers bij 60° n. a. in tabel X en XI.

Dit laatste in het bijzonder behoeft niet te verwonderen. Immers treedt er in vier kanalen een draaiingsmoment op, dan zijn deze momenten zooveel kleiner dan twee

momenten bij 't functionneeren van slechts twee kanalen.

Ook bij een ander proefpersoon is het minimum lager bij achterovergebogen hoofd:

Tabel XII. (13 Juli).

Proefpersoon R. draait rond met open oogen in volkomen donkere omgeving.

Proef is ingericht als bij tabel XI. > bet. grooter dan; voor verdere afkortingen zie tabel X.

N°.	Hoofd-stand.	Richting.	Mini-mum.	Gemeten hoeksnelheden.
1	25° n. v.	*l.*	**3°9′**	**3°9′**; 3°22′; 2°38′; 2°38′; 2°38′.
2	60° n. a.	*l.*	**2°44′**	2°32′; **2°44′**; 2°44′; **2°44′**; **2°44′**; 2°51′; 2°51′; **2°51′**; **2°51′**; **2°44′**.
3	25° n. v.	*l.*	> **2°44′**	2°44′; 2°44′; 2°32′.
4	40° n. a.	*l.*	> **2°32′**	2°32′; 2°32′; 2°6′.
5	60° n. a.	*l.*	**2°6′**	**2°6′**; **2°38′**; **2°32′**; 2°19′; **2°25′**; **2°19′**.

Voor de bepaling van het minimum perceptibile is het niet noodzakelijk van den ruststand van het toestel uit te gaan. Men kan evengoed onderzoeken, welke de geringste verandering in snelheid is, die nog eene rotatie-gewaarwording geeft. Dit kan als volgt geschieden:

De proefpersoon wordt geleidelijk in eene regelmatige rotatie gebracht, zonder iets van de draaiing te bemerken (zie proef 7 pag. 87); dan schakelt een helper een zekeren weerstand (w^2, zie de plaat) door contact C^1 uit en gaat na, of bij de hierdoor optredende snelheids-

vergrooting eene rotatie-gewaarwording wordt aangegeven. Op deze wijze werden er slechts enkele waarnemingen gedaan en wel de volgende:

Tabel XIII. (10 Juli).

De snelheid wordt geregistreerd door den slinger.

De proefpersoon draait rond met gesloten oogen in verlichte omgeving. Hoofdstand horizontaal. Overigens inrichting als voren.

Proefpersoon.	Gemeten snelheidsveranderingen.
R.	*r.* 44′; *l.* 51′; *l.* 2°25′.
v. R.	*r.* 1°3′; *r.* 2°44′; *l.* 51′.

Ook hier liggen de minima in de buurt van 1°.

Sneller en eenvoudiger komt men tot zijn doel, als men het toestel onmiddellijk de snelheid geeft, waarvan men wil uitgaan. De proefpersoon bemerkt dan wel eene rotatie en weet dus de richting, die bij vergrooting der snelheid de rotatie-gewaarwording zal hebben, maar, wanneer de snelheidsverandering eerst plaats heeft, als de eerst opgetreden gewaarwording volkomen verdwenen is, en er op gelet wordt, of de tweede rotatie-gewaarwording onmiddellijk op de weerstandsverandering volgt, is de nauwkeurigheid voldoende gewaarborgd.

De bepalingen werden bij deze proef weer verricht bij een hoofdstand van 25° n. v. en 60° n. a.

De inrichting der proef was overigens als bij tabel XIII 10/7.

Tabel XIV. (11 Juli).

Proefpersoon v. R.

N°.	Hoofd-stand.	Richting.	Mini-mum.	Gemeten snelheidsveranderingen.
1	60° n. a.	*l.*	**57′**	**2°**; **2°**; **1°54′**; **2°42′**; 51′; **1°6′**; **1°12′**; 5 m. r.: **2°19′**; 38′; **1°9′**; 51′; 57′; 57′; **57′**; **1°3′**.
2	25° n. v.	*l.*	**2°**	51′; 51′; 38′; 1°28′; 1°47′; **2°**; 5 m. r.: **2°**; 1°28′.
3	25° n. v.	*r.*	**1°16′**	**1°16′**; 1°16′; **1°28′**; 1°28′; 1°16′.
4	60° n. a.	*r.*		1°16′; 1°16′.
5	25° n. v.	*r.*		**1°41′**.
6	60° n. a.	*r.*	**1°28′**	**1°54′**; **1°28′**; 1°16′.

n. a. = naar achteren; n. v. = naar voren.
5 m. r. = na 5 minuten rust.
l. = rotatie naar links.
r. = rotatie naar rechts.

Weer wordt bij achterover gebogen hoofd het laagste minimum gevonden. Dit wordt niet voldoende verklaard door vermoeienis, omdat deze factor niet in aanmerking komt bij tabel X, XI en XII, waar men het onderzoek juist met 25° n. v. begon, terwijl de lage waarde daar weer niet uit eene oefening in het waarnemen is te verklaren, om de lage waarde (57′) in de laatste tabel (XIV), waar de eerste bepaling reeds plaats had bij 60° n. a.

Voor het lage minimum bij 60° n. a. in tabel X, XI en XII, zou ook nog de volgende verklaring in aanmerking kunnen komen: Terwijl door vermoeienis de

horizontale kanalen in mindere mate functionneeren, treden na eene achteroverbuiging van het hoofd in de vertikale kanalen (can. ant. en post.) voor het eerst tijdens de proef draaiingsmomenten op. De laatste tabel (XIV) maakt echter deze verklaring onwaarschijnlijk. Want, was zij juist, dan zouden we hier verwachten, dat de waarde 2, bij eene helling van 25° naar voren, lager zou zijn dan die bij achterover gebogen hoofd (1), terwijl het omgekeerde het geval is.

Waar nu gebleken is, dat noch rust, noch vergrooting van het aantal functionneerende kanalen [1]), noch oefening in het waarnemen, noch vermoeienis der andere kanalen [2]) voor eene verlaging van het minimum bij achterovergebogen hoofd aansprakelijk mogen gesteld worden, daar blijft er niets anders over, dan aan te nemen,

dat de verticale kanalen (ant. en post.) een lager minimum hebben dan de horizontale (can. ext.) [3]).

Uit de laatste tabel (XIV) is ook de invloed van een anderen factor af te leiden; de waarde 3 bij rotatie naar rechts is n.l. aanmerkelijk lager dan 2 bij rotatie naar links; evenzoo is in tabel X N°. 10 lager dan 9 en 11. Dit wijst op het volgende:

---

[1]) Tabel XI. pag. 120.

[2]) Tabel XIV. pag. 123.

[3]) Crum-Brown vermeldt, dat de minima bij verschillenden hoofdstand verschillend zijn; hij geeft echter geen cijfers.

(On the sense of rotation etc. Journal of anatomy and physiology VIII. pag. 327.)

Na gedurende eenigen tijd, b. v. $^1/_2$ uur, hoekversnellingen van eene bepaalde richting ondergaan te hebben, is de gevoeligheid voor eene versnelling in den tegengestelden zin grooter dan voor eene in de tot nu toe onderzochte richting. Het ligt voor de hand, hier aan den invloed van vermoeienis te denken: er heeft eene afstomping plaats tegen eene rotatie-gewaarwording in een bepaalden zin.[1]) Bij versnelling in tegengestelden zin blijkt het minimum lager te liggen. Dit is wel begrijpelijk. Immers, hoe men zich de perceptie der rotatierichting ook te denken hebbe, zeker zal deze op eene verschillende manier tot stand moeten komen. Bij eene uitputting voor eene versnelling in een bepaalden zin, zal dus de gevoeligheid voor eene in tegengestelde richting nog onverzwakt zijn.

Deze uitputting blijkt eenigen tijd aan te houden; immers na 5 bepalingen bij rotatie naar links is het minimum naar rechts nog niet gedaald (Tabel X N°. 10).

De invloed van beide factoren èn van den hoofdstand èn van de richtingverandering ziet men nog in de volgende tabel:

---

[1]) Bij de onderzochte geringe snelheden geeft de stilstand van het toestel, die niet plotseling geschiedt, geen rotatie-gewaarwording.

Tabel XV. (13 Juli).

Proefpersoon: v. R., die in 't donker ronddraait met open oogen: overigens is de proef ingericht als boven. Voor afkortingen zie tabel XIV.

N°.	Hoofd-stand.	Rotatie-richting.	Mini-mum.	Gemeten snelheidsveranderingen.
1	25° n. v.	*r.*	**1°16′**	2°13′; **2°25′**; **2°19′**; 2°6′; **1°54′**; **2°6**; 1°54′; **1°41′**; **1°41′**; **1°16′**; 1°3′; 1°16′.
2	25° n. v.	*l.*	**1°3′**	**1°16′**; 1°3′; **1°3′**; **1°3′**; 51′; 51′.
3	60° n. a.	*l.*	**38′**	**47′**; **47′**; **38′**; 25′; 19′; 25′.

In 't bijzonder trekt hier onze aandacht de lage waarde (3) bij 60° n. a., de laagste, die bij de bepalingen van het min. percept. gevonden werd. Geheel in overeenstemming met de uitkomst der bovenstaande proeven is, dat, als bij 25° n. v. het minimum bepaald was, na achterover buigen van het hoofd, de rotatiegewaarwording bij eene zelfde versnelling zoo aanmerkelijk veel duidelijker was.

ε. Gemiddelde waarde van het minimum perceptibile.

Het onderzoek naar aanleiding van de onder γ en δ ter sprake gekomen vraagstukken heeft ons een groot aantal waarden voor het minimum perceptibile, naast de reeds in α en β bepaalde, opgeleverd.

Wij willen nu het gemiddelde nemen uit al deze cijfers en rekenen daarbij niet met de factoren, die invloed

bleken te hebben op het minimum, zooals vermoeienis, verschil in hoofdstand, verandering van rotatierichting:

Tabel XVI.

Proef-persoon.	Tabel.	Waarden der minima perceptibilia (eindhoeksnelheid, resp. snelheids-verandering).	Gemiddeld min. perc.
W.	VI	2°6′; 1°52′.	1°59′
R.	VI	1°52′; 1°44′; 1°12′.	
	XII	3°9′; 2°44′; 2°6′.	2°8′
F. Z.	VII	1°23′.	1°23′
A. R.	VII	1°34′; 1°46′; 1°13′.	1°31′
v. R.	IV	1°34′; 1°30′; 1°.	
	V	1°54′.	
	VI	1°52′; 1°30′; 1°12′; 1°52′; 1°52′; 2°6′; 1°52′.	
	VIII	1°49′; 2°25′; 1°31′; 1°31′; 1°43′; 1°49′; 1°31′; 1°49′; 1°20′; 1°31′; 1°43′; 2°14′; 1°49′; 2°44′; 1°7′; 1°7′; 1°25′; 1°25′; 2°38′; 2°14′; 1°49′; 1°49′; 2°; 2°; 2°14′.	
	IX	1°43′: 1°43′; 1°13′; 1°13′.	
	X	1°35′; 1°41′: 47′; 1°25′; 1°; 54′; 57′; 1°47′: 1°31′; 1°13′; 1°31′.	
	XI	1°28′; 1°6′; 51′; 1°.	
	XIV	57′; 2°; 1°16′; 1°28′.	
	XV	1°16′; 1°3′; 38′.	1°34′
Gemiddelde waarde uit alle bepalingen (74).			**1°36′**
Individueel gemiddelde			1°43′

Het individueele gemiddelde (1°43′) verschilt dus slechts weinig van het gemiddelde uit alle bepalingen (1°36′ uit 74 bepalingen).

De hoogste waarde van het min. perc. was 3°9′ (bij proefpersoon R.) de laagste 38′ (bij proefpersoon v. R.,

(Tabel XV). Voor v. R. was de hoogste waarde 2°44′ (Tabel VIII), zoodat ook bij eenzelfden persoon het minimum blijkbaar belangrijk kan uiteenloopen. Voor de hooge waarde 2°44′ mag waarschijnlijk de invloed van vermoeienis aansprakelijk gesteld worden [1]), terwijl de waarde 38′ [2]) een minimum voor de verticale kanalen (can. ant. en post.) voorstelt.

Zooals wij boven (pag. 97) vonden, is de tijd, waarin, na het in gang zetten der rotatieschijf, de eindsnelheid bereikt wordt $< \frac{1}{45}$ seconde. [3])

Uit $a = \frac{dv}{dt}$, waarin a de versnelling is, terwijl wij voor dv de gemiddelde minimum-eindsnelheid (1°36′) en voor dt 0,02 seconde (d. i. $\frac{1}{45}$ seconde afgerond) nemen, volgt: $a = \frac{1{,}6°}{0{,}02} = 80°$.

Derhalve: de gemiddelde waarde voor de minimum-versnelling is minstens 80° per seconde.

Volgens Biner Wulf [4]) bedraagt de omtrek van den cirkel, die gaat door den can. ext. (s. hor.) en den utriculus, bij den mensch 16,5 m.M. Het minimum der lineaire versnelling voor de (horizontale) halfcirkelvormige kanalen bedraagt dus, volgens bovenstaande approximatieve berekening, $80 \times \frac{1{,}65}{360}$ c.M. = 0,37 c.M.

---

[1]) Zie pag. 108.

[2]) Zie pag. 124.

[3]) Na aftrekking der minima uit tabel IV, V, XIV en XV bedraagt de gemiddelde waarde 1°39′.

[4]) Archiv. für Anatomie und Physiologie. Anat. Abt. 1901 pag. 66.

HOOFDSTUK V.

Reactietijd.

§ 1. Bepalingen van den reactietijd.

De reactietijd voor de rotatie-gewaarwordingen d. i. de tijd, die verloopt tusschen het optreden der hoekversnelling en de daardoor opgewekte gewaarwording, werd langs twee wegen bepaald:

Methode I

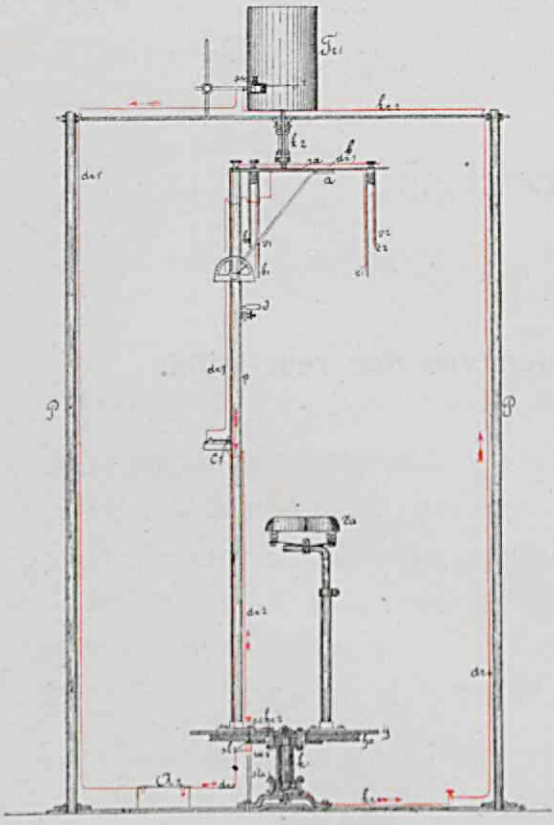
door hoofdstands-wijziging tijdens eene regelmatige rotatie.

Zooals op pag. 87 onder proef 5 beschreven is, treedt tijdens eene regelmatige draaiing bij verandering van hoofdstand eene rotatie-gewaarwording op. De tijd, die verloopt tusschen hoofdbeweging en rotatie-gewaarwording, geeft den reactietijd aan. Ten einde dezen te meten, werd de proef als volgt ingericht: (fig. 29; ook fig. I der plaat.)

Terwijl de proefpersoon zijn hoofd ± 25° voorover gebogen houdt, wordt het draaitoestel in beweging

gebracht. Is de aanvankelijk opgetreden rotatie-gewaarwording verdwenen, dan buigt men het hoofd achterover (tot ± 60° achterwaarts van de verticaal), tegelijk met deze beweging (met de hand) het contact C^3 sluitende, waardoor dit moment op de meedraaiiende trommel (Tr^1) wordt gesignaleerd. Zoodra de proefpersoon eene rotatie waarneemt, verbreekt hij het contact weer, waardoor ook dit tijdstip geregistreerd wordt. Wordt nu tevens op de trommel de tijd met den chronoscoop (*Chr*) in $^1/_{10}$ seconde opgeschreven, dan is de reactietijd uit den afstand der twee signalen op de trommel af te lezen. Hoe de signaalinrichting, hiervoor noodig, is ingericht, blijkt uit fig. 29 en 30.

fig. 29. Inrichting ter bepaling van den reactietijd bij verandering van hoofdstand, tijdens eene regelmatige rotatie.



De loop van den stroom is bij sluiting van contact C^3 als volgt: Van accumulator A^2 langs draad dr^1 naar wieltje wi^2, dat tegen sleepring sl^2 wrijft.[1]) De sleepring (sl^2) staat door de schijf (S) heen met schroef $schr^2$ in verbinding.[2]) Vandaar gaat

[1]) Inrichting als van wieltje *wit*. Zie pag. 83.
[2]) Zie pag. 83.

de stroom door dr^2 naar contact C^3 en dan langs draden dr^3 (de inrichting met de veeren v^1 en v^2 was bij deze methode nog niet in gebruik) langs pijler p, schijf S, as k^1, kruis kr^1, en draden dr^4 naar het signaal si, vandaar door draden dr^5 naar accumulator A^2 terug. Het magneetje van signaal si trekt bij sluiting van contact C^3 den wijzer naar beneden, die bij verbreking weer omhoog veert.

Op deze wijze werden de volgende cijfers verkregen:

Tabel XVII.

Proefpersoon en datum.	Richting.	Rotatie-snelheid.	Reactietijden in seconde.	Gemiddelde.
1. Z. 5 Juli '06.	*l.*	6°	1,2; 1; 1,4; 1,3; 1,3; 1,6; 2,1.	1,41
2. v. R. 3 Juli.	*r.*	4°	1,9; 1,7; 1,2; 1,4; 1,5; 1,4.	1,52
3. id.	*r.*	2°30′	2,4; 2; 2,1; 2,1; 1,9; 2,1.	2,10
4. id.	*r.*	4°	2,1, 2,3; 2,2.	2,20
5. v. R. 4 Juli.	*r.*	5 à 7°	1,6; 1,7; *1,5;* 1,5; 1,5; *1,4;* 1,5; 1,3; 1,4; 1,4; 1,4; *1,6;* 1,6.	1,49
6. v. R. 5 Juli.	*l.*	6°	1,8; 1,2; 1; 1,2; 1,1.	1,26

Bij de cursief gedrukte cijfers was het eerste moment bijzonder duidelijk aan te geven.

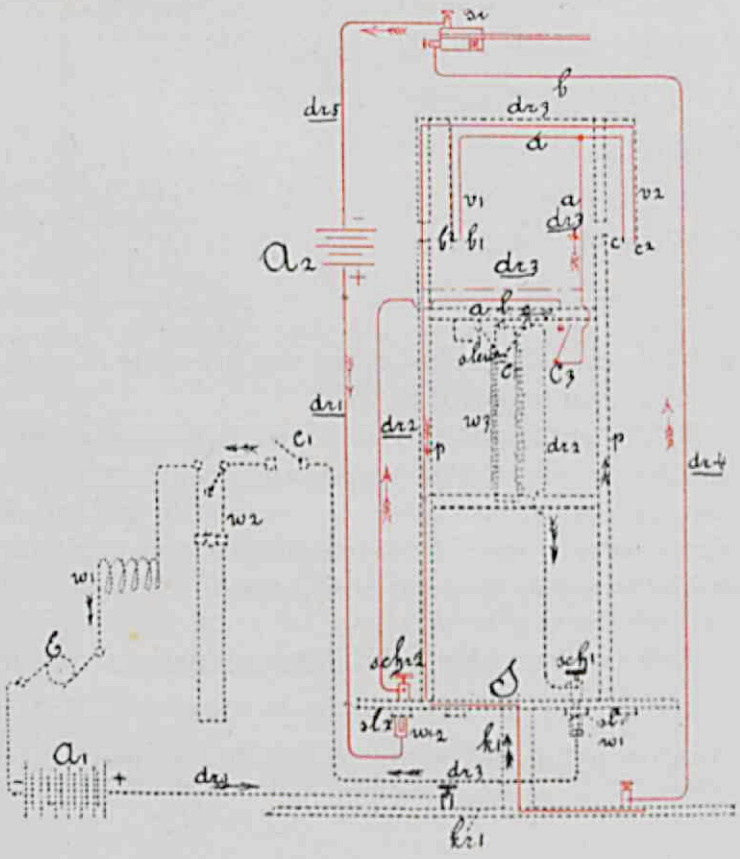
Bij 2°30′ snelheid (N°. 3) zijn de reactietijden aanmerkelijk langer dan bij de onmiddellijk voorafgaande bepalingen bij 4° snelheid (N°. 2). Dat hieraan alleen het verschil in snelheid schuld zou zijn, daartegen pleit, dat de reactietijden even lang blijven, als de snelheid weer op 4° wordt teruggebracht (N°. 4).

Een bezwaar der gebruikte methode is, dat men niet zeker is van de juistheid in de opgave van het moment, waarop het hoofd achterover gebogen wordt. Dit hangt

hiervan af, of de proefpersoon precies tegelijkertijd met deze hoofdbeweging het contact sluit. Bovendien wordt de duur der hoofdbeweging voor een deel in den gemeten tijd opgenomen. Daarom moest de bepaling zoo ingericht worden, dat èn het moment, waarop de hoofdbeweging begon èn dat, waarop zij eindigde, automatisch gere-registreerd werden. Dit werd op de volgende wijze verkregen:

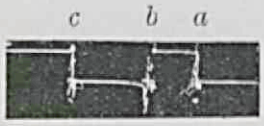
Twee paar stalen veeren (v^1 en v^2) werden zoo bevestigd, dat het hoofd, 25° naar voren gebogen (noemen wij dit stand A), tegen de voorste veeren v^1 rustte en daardoor, wanneer het contact C^3 neergedrukt was, den stroom sloot, (die door dr^{3a}, a, veeren b^1 en b^2 van v^1, pijler p bereikte).

fig. 30. Loop van den stroom,
..... die den motor in beweging brengt.
——— der signaalinrichting (vgl. fig. 29.)



Door hoofdbeweging naar achteren wordt de stroom verbroken, om, wanneer het hoofd c^1 tegen c^2 drukt, weer gesloten te worden (immers dan loopt hij door draad dr^3, c^1, c^2 en dr^{3b} naar pijler p.)

Drukt de proefpersoon nu het contact C^3 neer tijdens eene regelmatige rotatie (zie pag. 129) met het hoofd in stand A (25° naar voren), beweegt hij dan, bij afwezigheid van eenige rotatie-gewaarwording, het hoofd naar stand B (± 60° achterover) en verbreekt hij, zoodra hij de rotatie waarneemt, door middel van contact C^3 den stroom, dan krijgen we de volgende curve, waarin de drie belangrijke momenten zijn geregistreerd nl.:



a is het oogenblik, waarop het hoofd stand A (25° voorover) verlaat.

b oogenblik, waarop het in stand B aankomt (ongeveer 60° achterover).

c oogenblik, waarop de waarneming der rotatie wordt gesignaleerd.

Is de tijd weer in $^1/_{10}$ seconde geregistreerd, dan is uit *a b* de duur der hoofdbeweging en uit *b c* de reactietijd af te leiden. Bij juiste aangifte van *c* is de gevonden waarde van den reactietijd stellig niet te hoog, waarschijnlijk zelfs iets te laag. Immers zal het draaiingsmoment in de in functie tredende kanalen reeds optreden, voor het hoofd stand B heeft bereikt.

De volgende tabel geeft het resultaat:

Tabel XVIII. (11 Juli '06).

Proefpers. v. R., rotatie naar links; hoeksnelheid 5° à 6° per sec.

	1	2	3	4	9	10	11	Gemiddelde.
Duur der hoofdbeweging *a b*	0,5	0,7	0,7	0,5	0,5	0,7	0,5	0,58
Reactietijd. . . *b c*	1,5	0,8	*1*	0,7	*0,8*	1,6	*1,1*	**1,07**

Bij de cursief gedrukte cijfers was het eerste moment der waarneming bijzonder duidelijk aan te geven.

Tusschen waarneming 4 en 9 werden er 4 bepalingen gedaan, terwijl de proefpersoon, als boven (Tabel XVII pag. 131) zelf de hoofdbeweging signaleerde; de cijfers waren dan:

	5	6	7	8	Gemiddelde.
Reactietijd.	1,1	1,9	1,1	1,1	1,30

De tweede methode, waarbij de hoofdbeweging automatisch geregistreerd werd, bleek werkelijk iets lagere waarden te geven.

Bij het in beweging komen van het toestel heeft men in bovenstaande proeven eene rotatie gevoeld en weet dus, welke richting de rotatie-gewaarwording bij verandering van hoofdstand zal bezitten. Vooral, waar inbeelding bij deze gewaarwordingen zoo'n groote rol bleek te spelen, moet dit een bezwaar genoemd worden: een te vroeg aangeven van het eerste moment der waarneming, is niet volkomen uit te sluiten. De bepaling wordt zeker zuiverder, als de beginsnelheid zoo gering is en men haar zoo geleidelijk laat toenemen, dat men de gewenschte snelheid bereikt, zonder eenige rotatie gevoeld te hebben. Eerst bij de verandering van hoofdstand bemerkt de proefpersoon de richting der rotatie. Te vroeg aangeven door inbeelding is hier uitgesloten. Wij laten eenige onder deze voorzorg genomen proeven volgen:

Tabel XIX. (12 Juli). Proefpersoon v. R.

Behalve wat het geleidelijk in beweging komen aangaat, is de proef ingericht als die van 11 Juli. De cursief gedrukte cijfers geven aan, dat het eerste moment van die waarneming bijzonder duidelijk was.

r. : rotatie naar rechts. *l.* : rotatie naar links.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Gemidd.
Richting der rotatie	*r.*	*r.*	*l.*	*r.*	*l.*	*r.*	*r.*	*l.*	*r.*	
Hoeksnelheid per sec.	6°	6°	6°	6°	3°	3°30'	4°30'	4°30'	4°30'	
Duur der hoofdbeweging in sec.	0,8	0,6	0,5	0,5	0,8	0,7	0,7	0,7	0,5	0,64
Reactietijd i. sec.	0,7	0,6	*0,8*	*0,9*	*1*	*0,9*	*0,7*	0,5	0,6	**0,74**

Richting noch snelheid geven hier eenig verschil van beteekenis in de waarden van den reactietijd.

Methode II

door in gang zetten van het rotatietoestel.

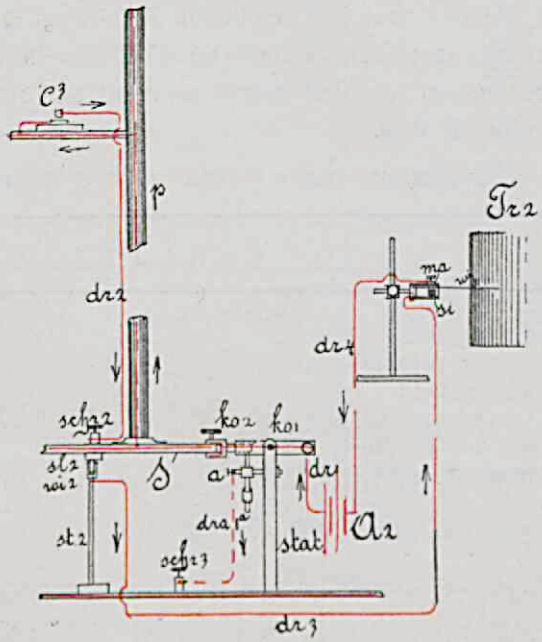
Men kan ook den reactietijd bepalen, door den tijd te meten, die verloopt tusschen het in beweging komen van het toestel en de daarop volgende rotatie-gewaarwording. Immers, wij mogen aannemen, dat de versnelling, waardoor de gewaarwording wordt opgewekt, nagenoeg valt in het eerste oogenblik der rotatie [1]). Dat dit moment automatisch wordt aangeteekend, wordt bereikt op de volgende wijze (zie fig. 31).

Aan de draaischijf (*S*) is een koperstukje (*ko*²) bevestigd, dat in het begin der proef vlak tegen een, op statiefje *stat.* bevestigd

[1]) Zie pag. 96.

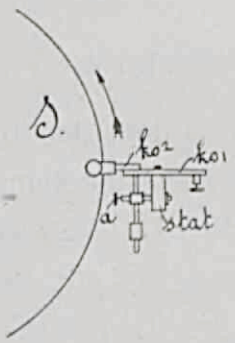
koperstuk ko^1 staat aangedrukt. Wanneer contact C^3 gesloten is, loopt de stroom, als in fig. 31 is aangegeven: van accumulator A^2, door koperstuk ko^1 en ko^2 naar schijf S, door pijler p naar contact C^3, langs draad dr^2, schroef $schr^2$, sleepring sl^2, wieltje wi^2 en draad dr^3 naar signaal si en vandaar naar accumulator A^2 terug.

fig. 31. Inrichting ter bepaling van den reactietijd bij in gang zetten van het rotatietoestel (S.)



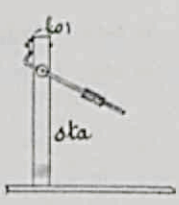
Komt de schijf in beweging, als in fig. 32 is aangegeven, dan is het duidelijk, dat dit eene verbreking van den stroom veroorzaakt; immers ko^2 verwijdert zich van ko^1.

fig. 32. Schema der inrichting uit fig. 31, van boven gezien.



Onder tegen ko^2, maar daarvan geisoleerd, rustte nu een koperen haakje, draaibaar om as a, welke door draad dra^{1a} verbonden is met schroef $schr^3$, die op kruis kr^1 zit. Door deze inrichting wordt bewerkt, dat de stroom, bij het in beweging komen van het toestel verbroken, onmiddellijk daarop weer gesloten wordt: immers het haakje valt dan tegen koperstuk ko^1, waardoor de stroom langs het haakje, draad dra^{1a} en schroef $schr^3$ naar kruis kr^1 gaat en vandaar door kogelas k^1 (zie fig. 30) naar schijf S en verder, als boven is aangegeven.

fig. 33. Statiefje uit fig. 20 en 21 (stat.) van terzijde gezien.



Op de onafhankelijk van het toestel ronddraaiende trommel (Tr^2) van een

kimographion, waarop de tijd in $^1/_{10}$ seconde wordt geregistreerd, worden nu de beide door ons gezochte momenten opgeteekend, het oogenblik, waarop de schijf (*S*) in beweging komt, en dat, waarop de proefpersoon eene rotatie voelt.

Dit geschiedt op de volgende wijze:

De proefpersoon drukt contact C^3 neer, het toestel staat als fig. 32 en 31 aangeven (ko^2 tegen ko^1). De stroom is dan gesloten, wijzer *wij* is door het magneetje *ma* aangetrokken. De schijf wordt in rotatie naar links gebracht, wat een onmiddellijk verbreken van den stroom ten gevolge heeft, maar slechts gedurende een oogenblik, waardoor het moment der eerste beweging van het toestel door de wijzer *wij* op trommel Tr^2 wordt aangeteekend. De proefpersoon laat, zoodra hij eene rotatie voelt, contact C^3 los, waardoor de stroom wederom verbroken wordt, de wijzer naar boven veert en dit moment opschrijft.

Tabel XX.

Rotatie naar links; tusschen twee achtereenvolgende bepalingen verliepen minstens twee minuten.

Om den invloed van inbeelding bij deze bepalingen uit te sluiten, is het noodig, dat de proefpersoon niet weet, wanneer het toestel in beweging zal komen.

Proefpersoon en datum.	Hoeksnelheid per seconde.	Reactietijden per seconde.	Gemiddelde.
I. 1 Nov. '06.	5°	0,9; 0,8; 0,7; 0,7; 0,5; 0,6; 0,6; 0,6; 0,5; 0,45.	**0,64**
v. R., 1 Nov.	5°	0,75; 0,8; 0,65; 0,4; 0,9; 1,05; 0,6; 0,9; 1,0; 0,75; 0,7.	**0,77**
v. R., 2 Nov.	2°30'	1,7; 0,8; 0,8; 0,75; 0,9; 1,0; 1,0; 1,1; 0,6; 0,7; 0,8; 1,0; 0,65.	**0,90**
v. R., 5 Nov.	11°	0,8; 0,7; 0,65; 0,8; 0,6; 0,75; 0,75; 0,5; 0,7; 0,7; 0,65; 0,6.	**0,68**

De reactietijden uit tabel XX zijn bij grooter snelheid iets korter dan bij langzamen gang; dit verschil is echter gering.

Alle bepalingen, verricht volgens de verschillende methodes, boven beschreven, leverden ons een bijzonder langen reactietijd op, langer dan die voor andere zintuigen; de reactietijd voor den reuk nadert de boven gevonden waarden: volgens onderzoekingen, op het Utrechtsch Laboratorium verricht, is hij gemiddeld 0,65 seconde; alleen de reactietijd van den smaak voor bitter, volgens Beaunis 2 seconden, zou belangrijk langer zijn.

Trachten wij dit te verklaren.

In zijne laatste publicatie over den labyrinthus vestibularis beschrijft Breuer de histologische bouw der ampulle als volgt: [1])

De ciliën steken niet vrij in de endolymphe uit, maar zijn door eene geleiachtige massa tot de cupula terminalis saamgepakt. Aan hare basis is eene ruimte, waar deze massa tusschen de ciliën ontbreekt (n.l. over een afstand van 0,01 tot 0,02 m.M.). Het bovenste stuk der cupula kan daardoor heen en weer schuiven. De nervi ampullares zouden nu geprikkeld worden, doordat bij eene verschuiving der cupula de ciliën (en wel aan eene zijde) aan de epitheelcellen zouden trekken en daardoor den vorm dezer cellen veranderen. Tot zoover Breuer.

Van deze voorstelling uitgaande zou mogelijk de lange duur van den reactietijd hierin hare verklaring kunnen vinden, dat een zekere graad van verschuiving der cupula, daardoor veroorzaakte tractie aan de ciliën en vormverandering der epitheelcellen moet plaats hebben,

---

[1]) Wiener Sitzungsberichte. Abt. III Bd. CXII pag. 322.

voordat er eene rotatie-gewaarwording wordt opgewekt. Verschuiving der cupula zou dus binnen zekere grenzen mogelijk zijn, zonder dat eene gewaarwording optreedt. Hiervoor pleit de volgende waarneming:

Houdt men in het begin eener rotatie-gewaarwording het toestel stil, dan verdwijnt deze gewaarwording zonder meer (proef 3 pag. 86). Wordt echter het toestel iets later stil gezet, als men al eenige seconden de rotatie gevoeld heeft, dan kon ik soms het volgende waarnemen: eerst verdwijnt de rotatie-gewaarwording, dan voelt men een oogenblik niets en *daarna* treedt eene kortdurende maar duidelijke rotatie-gewaarwording in tegengestelden zin op.

Daar echter over de wijze van prikkeling der nervi ampullares nog niets met zekerheid bekend is, laten wij het bij deze opmerkingen.

§ 2. Aangroeiende gewaarwording?

In § 2 van het vorige hoofdstuk vermeldden wij onder proef 1 (pag. 85) dat, wanneer de draaischijf eene niet te langzame beweging begint ($\pm$ 10° per seconde), men eene in intensiteit toenemende draaiing voelt, die na een oogenblik haar maximum bereikt, om dan zeer geleidelijk af te nemen, tot ze geheel verdwenen is. Op dezelfde wijze nu, als waarop bij de bepaling van den reactietijd het eerste moment eener rotatie-gewaarwording geregistreerd werd (pag. 136), kon ook opgeteekend worden het oogenblik, waarop men meende, de grootste draaiingssnelheid bereikt te hebben. Werd tegelijkertijd op de trommel Tr^1 de gang van de draaischijf met behulp van den chronoscoop (*Chr*) [1]) in $^1/_{10}$ seconde

[1]) Zie fig. 1 der plaat.

geregistreerd, dan waren in de curven der beide trommels alle gegevens aanwezig, om te onderzoeken, of de geleidelijke toename in snelheid, die men waarneemt, overeenkomt met den gang van het toestel, of in het karakter der waarneming zelf ligt. Wij kregen dan de volgende cijfers:

Tabel XXI.

I. Proefpersoon.	II. Tijd, na verloop waarvan het maximum in de waargenomen snelheid bereikt is, (gemeten van af het begin der draaiing) (in seconden).	III. Tijd, waarin het toestel zijne eindsnelheid bereikt (gemeten van af het begin der draaiing) (in seconden).	IV. Eindsnelheid (hoeksnelheid per seconde.)	I. Proefpersoon.	II. Tijd, na verloop waarvan het maximum in de waargenomen snelheid bereikt is, (gemeten van af het begin der draaiing) (in seconden).	III. Tijd, waarin het toestel zijne eindsnelheid bereikt (gemeten van af het begin der draaiing) (in seconden).	IV. Eindsnelheid (hoeksnelheid per seconde).
E.	5,7	3	14°38′	M.	8	0,4	6°6′
	2,8	1	13°25′		4,4	0,4	5°
	2,8	2	12°12′		4,1	0,4	5°
					4,6	0,4	5°
R.	4,7	2,5	25°		4,2	0,4	5°
	4,3	3	24°24′		4,4	0,4	5°
	3,9	3	24°24′		3,3	0,4	5°
	3,9	3	24°24′		4,4	0,3	5°
	4,4	2	21°57′		4	0,4	5°
	3,6	2	21°57′		4,5	0,3	5°
					4,4	0,3	5°
v. R.	3	1,5	21°57′		3,1	0,3	5°
	3,2	3	21°57′				
				v. R.	1,3	0,3	6°6′
v. d. H. L.	7,8	4	20°44′		1,2	0,3	6°6′
	5,5	2	18°18′		1,1	0,3	6°6′
	6,5	4	18°18′		1,0	0,4	6°6′
	6,3	2,5	18°18′		1,1	0,4	6°6′
	5,6	3	18°18′		1,6	0,4	6°6′
					1,4	0,3	6°6′

Slechts bij de waarnemingen van den proefpersoon M is er een verschil van beteekenis in de cijfers van kolom II en III. Volgens hemzelf was echter de toename eene schijnbare.

Bedenken wij, dat, waar de reactietijd minstens 0,6 seconde bedraagt, de snelheidsverandering, die het laatst optreedt, voor de eindsnelheid bereikt is, nog 0,6 seconde later eene gewaarwording kan geven; [1]) voorts, dat het aangeven van het moment uit de tweede kolom toch eerst zal plaats hebben, als reeds weer eene afname in snelheid gevoeld wordt; ten slotte, dat men bij eene zeer geringe rotatiesnelheid (1° à 2° per seconde) de geleidelijke toename niet waarneemt; dan komen wij tot deze conclusie, dat de toename in snelheid, die men in het begin der beweging bij groote rotatiesnelheid voelt, niet in de gewaarwording ligt, maar berust op den gang van het toestel bij die snelheden d. w. z. berust op den prikkel zelven.

---

§ 3. Aanhangsel.

Duur der gewaarwording bij momentaneelen prikkel.

Geheel op dezelfde wijze als in § 1 beschreven is, (pag. 136) kon de proefpersoon ook het moment signaleeren, waarop eene bij het in gang komen van het toestel opgetreden rotatie-gewaarwording weer verdwenen was. Tevens werd, als boven, het moment opgeteekend, waarop

---

[1]) Bij vergelijking van kolom II en III moet dus bij de cijfers uit kolom III 0,6 seconde worden opgeteld.

de draaiing der schijf begon. Het is duidelijk, dat de tijd, die verloopt tusschen de beide gesignaleerde oogenblikken en op de trommel (Tr^2) af te lezen is (*a* in tabel XXII), verminderd met den reactietijd, de duur der gewaarwording aangeeft (*b*).

Voor den reactietijd nemen wij het gemiddelde van de volgende waarden (in sec.)

1,07 . . . . . Tabel XVIII
0,74 . . . . . Tabel XIX
0,64, 0,77, 0,90, 0,68 . . . . . Tabel XX

d. i. **0,80** seconde.

Tabel XXII.

Proef-persoon.	Tijd, waarin het toestel zijne eindsnelheid bereikt (in seconden.)	Eindsnelheid (hoeksnelheid per seconde.)	Tijd, na verloop waarvan de rotatie-gewaarwording verdwenen is (gemeten van af het begin der draaiing).	*a.* Gemiddelde van vorige kolom.	*b.* Gemiddelde duur der gewaarwording.
v. R.	$\frac{3}{10}$ à $\frac{4}{10}$	5°	8,4; 8; 9,5; 9; 7,7; 7,7; 7.1;	8,20	**7,40**
M.	$\frac{3}{10}$ à $\frac{4}{10}$	6°	9,9; 14; 24; 28; 18; 15; 11,5; 16,7; 18,3; 11,2; 15,5; 19; 15,7.	16,68	**15,88**

Zooals blijkt, loopen de waarnemingen van proefpersoon v. R. onderling sterk uiteen. De afname in intensiteit der gewaarwording had bij hem echter zoo geleidelijk plaats, dat moeielijk precies het moment was aan te geven, waarop de gewaarwording verdween.

Daar de eindsnelheid in deze proeven wel niet zoo spoedig als bij langzame rotatie, maar toch in elk geval reeds na $^3/_{10}$ à $^4/_{10}$ seconde bereikt werd, mogen wij hier van een momentaneelen prikkel spreken.

HOOFDSTUK VI.

BESLUIT.

Uit ons onderzoek valt o. a. het volgende af te leiden:

Ook al lijken verschijnselen, die na opheffing der labyrinthfunctie optreden, sterk op krampen, zooals bij cavia's, toch kunnen zij, zoo leerden cocaine-proeven, uitsluitend berusten op verlies der labyrinthfunctie.

Ten opzichte van de vraag, in hoeverre één labyrinth in staat is, de bij passieve rotatie optredende reflexen op te wekken, bestaat er blijkbaar een onderscheid in ontwikkelingsgraad bij verschillende diersoorten.

Bij den mensch leverde het onderzoek der rotatie-gewaarwordingen in de eerste plaats eene volkomen bevestiging der door MACH gevonden feiten, welke den grondslag vormden voor zijne hypothese, omtrent de functie der half-cirkelvormige kanalen.

Dat rotatie-gewaarwordingen zich tot elkaar kunnen verhouden als positief tot negatief (MACH) [1]) hetgeen blijkt uit het verdwijnen van eene, door eene bepaalde hoekversnelling opgewekte, gewaarwording door eene versnelling in tegengestelden zin, daarvoor vonden wij,

[1]) Grundliniën pag. 114.

als mechanische analogie, dat een, door een bepaald rotatiemoment veroorzaakte beweging van een draaisysteem opgeheven wordt door een moment van tegengesteld teeken.

Wat het quantitatief onderzoek betreft, zoo vonden wij, dat de afstand der half-cirkelvormige kanalen tot de rotatieas geen invloed heeft op de waarde der draaiingsmomenten, door eene bepaalde hoekversnelling in de kanalen opgewekt.

Wel bleek de hoofdhelling eene beteekenis te hebben, in dezen zin, dat het minimum perceptibile voor de verticale kanalen (ant. en post.) lager ligt dan voor de horizontale.

Ten opzichte van den reactietijd der rotatie-gewaarwording valt op te merken, dat deze langer is dan die bij andere zintuigen (uitgezonderd reuk en smaak).

De minimum-eindsnelheid, waarbij nog eene rotatiegewaarwording optrad, bedroeg gemiddeld 1° 36′ (per seconde), waaruit eene gemiddelde minimum-versnelling van minstens 80° per seconde werd afgeleid.

Wij zijn nu in staat, het minimum der energie te berekenen, voor eene prikkeling der nervi ampullares noodzakelijk.

In de formule E (energie) $= \frac{1}{2} m v^2$, kunnen wij voor v nemen de gemiddelde minimum-eindsnelheid (uit 1°36′ in lineaire maat te berekenen) en voor m de massa, die b.v. werkt op de cupula terminalis der amp. ext. (s. hor.) en wordt voorgesteld door den vloeistofring, die de doorsnede heeft dier ampulla en tot lengte den omtrek van den geheelen cirkel, die gaat door den can. ext. (s. hor.).

Geen beteekenis hierbij heeft de wrijving; immers in de afleiding, die MACH in zijne „Grundliniën" hierover geeft, valt de wrijvingscoëfficient uit [1]). Daar ter plaatse zet MACH ook uiteen, dat bij eene bepaalde snelheidsverandering de totale hoeveelheid energie, die op de zenuw werkt, dezelfde is, hetzij de labyrinthinhoud deze snelheid langzaam of snel verkrijgt.

Door meting bij een menschelijk foetus vond ik voor de cupula terminalis der amp. ext. (s. hor.):

Gemiddelde breedte = 496 μ.

hoogte = 576 μ.

De omtrek van den geheelen cirkel, die gaat door den can. ext. (s. hor.), bedraagt volgens BINER WULF bij den mensch [2]) 16,5 m.M.

Combineeren wij deze getallen en stellen we het soortelijk gewicht der endolymphe = 1, dan is dus:

$m = 0{,}496 \times 0{,}576 \times 16{,}5$ m.M^3. = 4,719 m.M^3. =

= 0,005 c.M^3. (afgerond)

$v = 1{,}6 \times \frac{16{,}5}{360}$ m.M. = 0,073 m.M. = 0,007 c.M.

$v^2 = 0{,}00005$ c.M^3. (afgerond).

$E = \frac{1}{2} m v^2 = 12{,}5 \times 10^{-8}$ Ergs.

$12{,}5 \times 10^{-8}$ Erg is dus de minimum-energie voor eene prikkeling bij eene versnelling van minstens 80°. Het is duidelijk, dat, hoe grooter de versnelling is,

[1]) MACH komt tot dit resultaat (pag. 121): „Es fällt der Reibungscoëfficiënt K ganz aus. Die Gesammtarbeit ist immer dieselbe, sie wird mit kleinen Kräften auf einer grössern Strecke und natürlich auch in längerer Zeit geleistet, wenn die Reibung gering ist. Bei grosser Reibung wird sie mit grossen Kräften auf kurzer Strecke und in kurzer Zeit geliefert".

[2]) Archiv. für Anatomie und Physiologie; Anat. Abt. 1901. pag. 66.

des te voordeeliger eene bepaalde energie wordt aangewend. Bij eene geringe versnelling, dan die bij onze bepalingen verkregen werd, zal dus waarschijnlijk de vereischte hoeveelheid energie grooter blijken te zijn.

Meting van de cupulae der amp. ant. en post. bij ons foetus gaf de volgende cijfers:

Voor de cupula ant. . gemiddelde breedte = 560 μ.
hoogte = 560 μ.
Voor de cupula post. gemiddelde breedte = 616 μ.
hoogte = 400 μ.

Berekenen wij de massa als boven, dan is voor de can. ant.

$m = 0{,}56 \times 0{,}56 \times 21{,}7$ m.M^3. = 6,814 m.M^3. =
= 0,007 c.M^3. (afgerond).

voor de can. post:

$m = 0{,}616 \times 0{,}4 \times 22{,}8$ m.M^3. = 6,019 m.M^3. =
= 0,006 c.M^3. (afgerond).

De massa, die op de cupulae der verticale kanalen werkt, is derhalve grooter dan de op de horizontale cupulae werkende massa. Daar niet verwacht mag worden, dat de gelijkwaardige eindorganen verschillende minima van energie zullen vorderen, is het hiermee in overeenstemming, dat wij voor de verticale kanalen voor de minimum-eindsnelheid eene lagere waarde vonden dan voor de horizontale.

Onbeslist blijft in bovenstaande redeneering natuurlijk, welk deel van de berekende energie op het eindorgaan zelf wordt aangewend. Een grooter of kleiner deel wordt door de wrijving tusschen vloeistofas en wandlagen gebruikt.

CONCLUSIES.

1°. Van één labyrinth uit kunnen bij kikvorschen tonische reflexen naar één kant, bij duiven naar twee kanten opgewekt worden. Schildpadden en cavia's houden in dit opzicht het midden.

2°. De plaatsing van de rotatieas in het vlak van draaiing oefent geen invloed op de waarde van het min. perceptibile.

3°. De hoofdhelling heeft beteekenis wegens de verschillende gevoeligheid der drie kanalen.

4°. De gemiddelde reactietijd bedraagt 0,8 seconde.

5°. Als prikkeldrempel moge voorloopig $1.25 \cdot 10^{-7}$ Erg gelden; deze wordt overschreden, wanneer met eene versnelling van minstens 80' eene eindsnelheid van 1° 36' wordt verkregen.

Fig. I.

Rotatieschijf.

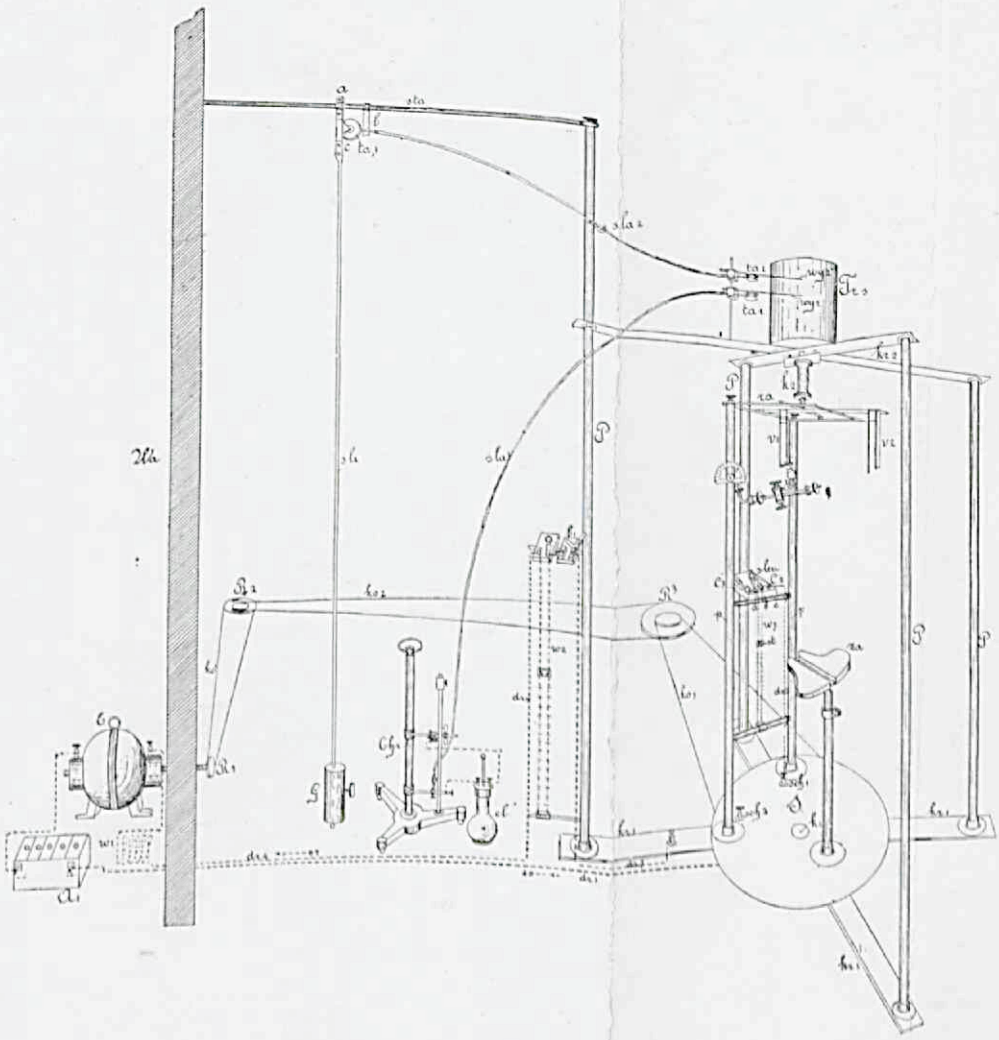


Fig. II.

Doorsnede der kogelas (k^1) en der schijf (S).

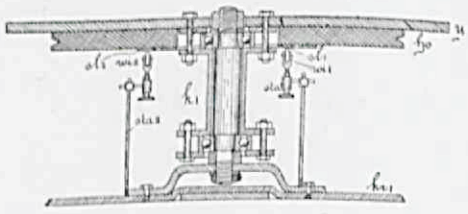
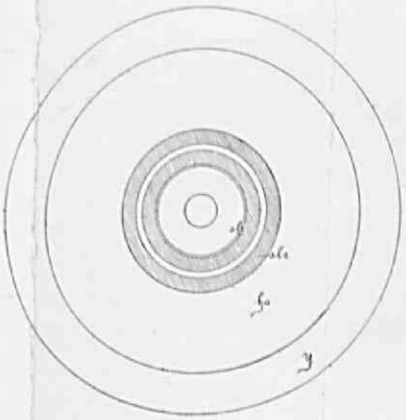


Fig. III.

Schijf S, van onderen gezien.



BIJLAGE.

Beweging van een vloeistof in een ringvormig kanaal, bevestigd op een draaiende schijf

DOOR

H. G. CANNEGIETER.

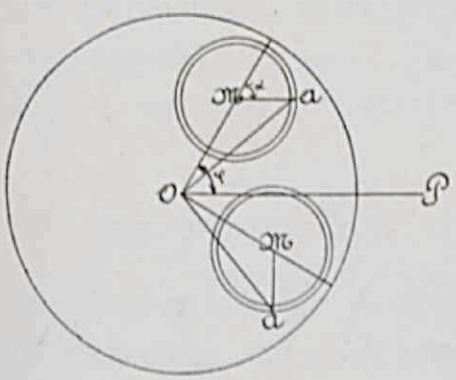
We stellen ons voor de bestudeering van het volgende probleem:

Op een draaischijf is excentrisch bevestigd een ringvormig kanaal met onwrikbaar vaste wanden, gevuld met een wrijvinglooze onsamendrukbare vloeistof.

Wanneer de schijf zich beweegt met een veranderlijke hoeksnelheid ω, vraagt men, welke bewegingen de vloeistof onder invloed daarvan zal krijgen. [1])

Gaan we na, welke bewegingen in de vloeistof mogelijk zijn, dan merken we op, dat de deeltjes kunnen draaien om het centrum M, onafhankelijk van de rotatie van M om O.

figuur I. [2])



De wand daarentegen zal steeds met dezelfde hoeksnelheid om M draaien, als waarmede M draait om O. Geven we de ligging van een punt A van den wand aan door den hoek α tusschen OM en MA (gemeten van af OM in den zin van den horloge-

[1]) Dit vraagstuk deed zich voor bij onderzoekingen van den heer A. VAN ROSSEM naar aanleiding van zijn dissertatie.

[2]) Lees in de figuur — ? waar staat ?.

wijzer), en de ligging van M in het vlak van de schijf, door den hoek φ tusschen OP en OM (gemeten van af OP in denzelfden zin), dan zien we, dat met een bepaalde aangroeiing van den hoek φ een zelfde aangroeiing van den hoek $\varphi + \alpha$, tusschen OP en MA, gepaard gaat, en dat wij $\frac{d\varphi}{dt} = \omega$ kunnen stellen.

De massa van de vloeistof M is gelijkelijk over de ringvormige ruimte verdeeld en blijft dat ook, daar we de wanden van het kanaal niet elastisch en de vloeistof onsamendrukbaar hebben ondersteld. Binnen een hoekelement $d\alpha$ ligt dus een hoeveelheid massa: $\frac{M}{2\pi} d\alpha$.

Stellen we de (absolute) versnelling van dat massaelement voor door $\mathfrak{a}_a$, en nemen we aan, dat er een kracht op de vloeistof werkt, welke wij binnen ieder hoekelement als constant mogen beschouwen, dan is, als we deze kracht per hoekeenheid door $\mathfrak{F}$ voorstellen:

$$\frac{M}{2\pi} d\alpha \times \mathfrak{a}_a = \mathfrak{F}\, d\alpha.$$

Nemen we van deze beide gelijk gestelde vectoren het moment t. o. v. het punt M en stellen we den voerstraal van M naar het beschouwde massaelement bij A voor door r, dan komt er:

$$\frac{M}{2\pi} d\alpha\, [\mathrm{r} \,.\, \mathfrak{a}_a] = [\mathrm{r} \,.\, \mathfrak{F}\, d\alpha] \quad \text{(perkenwet)} \qquad 1.)$$

Daar er een beweging van de vloeistof mogelijk is, onafhankelijk van de beweging der schijf, moeten we bij de vloeistofdeeltjes onderscheid maken tusschen absolute en relatieve bewegingen en kunnen we het theorema van Coriolis toepassen. Volgens dit theorema wordt de absolute versnelling $\mathfrak{a}_a$ gevonden door de relatieve versnelling

samen te stellen met de versnelling, die een gevolg is enkel van de beweging der schijf, en voorts met het dubbele van het vectorprodukt van de relatieve snelheid van het deeltje en de rotatie der schijf. We kunnen dit uitdrukken door de vectorvergelijking:

$$\mathfrak{a}_a = \mathfrak{a}_r + \mathfrak{a}_e + 2\,[\mathfrak{v}_r \,.\, \mathfrak{R}]. \qquad 2.)$$

Door substitutie van 1.) vinden we dan:

$$\frac{M}{2\pi}\, d\alpha \,\{[\mathrm{r} \,.\, \mathfrak{a}_r] + [\mathrm{r} \,.\, \mathfrak{a}_e] + 2\,[[\mathrm{r} \,.\, [\mathfrak{v}_r \,.\, \mathfrak{R}]]\} = [\mathrm{r} \,.\, \mathfrak{F}\, d\alpha]. \qquad 3.)$$

De tensor van $\mathfrak{a}_r$ is $r\,\frac{d^2\alpha}{dt^2}$, zoodat, daar de factoren van het vectorprodukt $[\mathrm{r} \,.\, \mathfrak{a}_r]$ loodrecht op elkaar staan, de grootte daarvan wordt $r^2\,\frac{d^2\alpha}{dt^2}$.

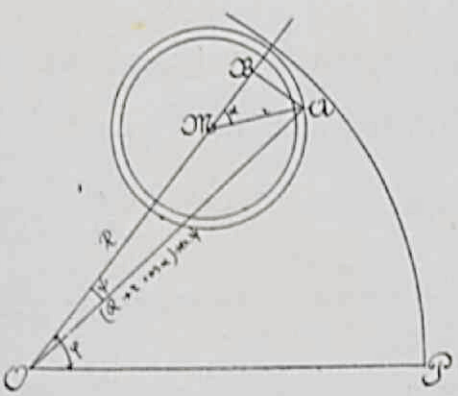
In den derden term van den vorm tusschen $\{\}$ is $[\mathfrak{v}_r \,.\, \mathfrak{R}]$ gelijk gericht met r, daar $\mathfrak{v}_r$ in het vlak van de schijf loodrecht staat op r, terwijl $\mathfrak{R} \perp$ staat op het vlak van de schijf. Dus wordt

$$[\mathrm{r} \,.\, [\mathfrak{v}_r\, \mathfrak{R}]] = 0$$

als vectorprodukt van twee gelijkgerichte vectoren.

In den tweeden term ontbinden we $\mathfrak{a}_e$ in een component $\perp\ O\,A$ en een gericht volgens $A\,O$, een tangentiëele en een radiëele component, en berekenen van beide het vectorprodukt met r.

figuur *II*.



Noemen we den hoek $M\,O\,A$ ψ en $O\,A$ ϱ dan is de

waarde van den tangentiëele component van a_e:

$$\frac{d}{dt}(\omega \varrho)$$

de hoek tusschen de vectoren r en tang. comp. van a_e is $90 \pm \angle MAO = 90 \pm (\alpha - \psi)$.

We krijgen dus voor de waarde van het vectorprodukt van de tang. comp.:

$$r \cdot \frac{d}{dt}(\omega \varrho) \cdot \sin(90 \pm \alpha - \psi)$$

$$= r \cdot \varrho \frac{d\omega}{dt} \cdot \cos(\alpha - \psi)$$

Nu is echter:

$$\cos(\alpha - \psi) = \cos\alpha \cos\psi + \sin\alpha \sin\psi$$

$$= \cos\alpha \frac{R + r\cos\alpha}{\varrho} + \sin\alpha \times \frac{r \sin\alpha}{\varrho}$$

$$= \frac{R\cos\alpha + r}{\varrho}.$$

Dus wordt de gezochte waarde:

$$r \frac{d\omega}{dt}(R\cos\alpha + r.)$$

De grootte van de radieele component van a_e is

$$\frac{d}{dt}(\omega^2 \varrho)$$

de hoek, die zij maakt met r is $\alpha - \psi$.

De waarde van het vectorproduct met r wordt dus:

$$r \cdot \frac{d}{dt}(\omega^2 \varrho) \cdot \sin(\alpha - \psi) =$$

$$= 2 r \omega \varrho (\sin\alpha \cos\psi - \cos\alpha \sin\psi) \frac{d\omega}{dt}$$

$$= 2 r \omega [\sin\alpha (R + r\cos\alpha) - r\cos^2\alpha \sin\alpha] \frac{d\omega}{dt}$$

$$= 2 r \omega R \sin\alpha \frac{d\omega}{dt}.$$

Substitueeren we dit alles in de vergelijking 3.) dan wordt de waarde het rechterlid

$$\frac{M}{2\pi} d\alpha \times \left\{ r^2 \frac{d^2\alpha}{dt^2} + r^2 \frac{d\omega}{dt} + Rr\cos\alpha \frac{d\omega}{dt} + \right.$$

$$\left. + 2r\omega R \sin\alpha \frac{d\omega}{dt} \right\}.$$

Integreeren we vervolgens verg. 3.) tusschen 0 en 2π. Het rechterlid wordt dan, als we onder $\mathfrak{F}_t$ verstaan de ontbondene van $\mathfrak{F}$ in de richting van de raaklijn aan den cirkel:

$$\int_0^{2\pi} [r \,.\, \mathfrak{F}\, d\alpha] = \int_0^{2\pi} r \,.\, \mathfrak{F}_t\, d\alpha = r \int_0^{2\pi} \mathfrak{F}_t\, d\alpha$$

waarin $\int_0^{2\pi} \mathfrak{F}_t\, d\alpha$ de lijnintegraal van $\mathfrak{F}$ over den omtrek van den cirkel voorstelt, terwijl de termen van het linkerlid resp. worden:

$$\frac{M}{2\pi} \begin{cases} \int_0^{2\pi} r^2 \frac{d^2\alpha}{dt^2} d\alpha = \frac{M}{2\pi} r^2 \frac{d^2\alpha}{dt^2} \left[\alpha\right]_0^{2\pi} = M r^2 \frac{d^2\alpha}{dt^2}. \\ \int_0^{2\pi} r^2 \frac{d\omega}{dt} d\alpha = \frac{M}{2\pi} r^2 \frac{d\omega}{dt} \left[\alpha\right]_0^{2\pi} = M r^2 \frac{d\omega}{dt}. \\ \int_0^{2\pi} Rr \frac{d\omega}{dt} \cos\alpha\, d\alpha = -\frac{M}{2\pi} Rr \frac{d\omega}{dt} \left[\sin\alpha\right]_0^{2\pi} = 0. \end{cases}$$

$$\frac{M}{2\pi} \int_0^{2\pi} 2r\omega R \sin\alpha \frac{d\omega}{dt} d\alpha = \frac{M}{2\pi} \times 2r\omega R \frac{d\omega}{dt} \left[\cos\alpha\right]_0^{2\pi} = 0.$$

We hebben dus:

$$M r^2 \frac{d^2\alpha}{dt^2} + M r^2 \frac{d\omega}{dt} = r \int_0^{2\pi} \mathfrak{F}_t\, d\alpha. \qquad 4.)$$

De krachten, die op de vloeistof werken, bestaan, daar wrijving uitgesloten is, uit drukkingen van den wand en drukverval in het kanaal. De eersten zijn loodrecht op den wand gericht en leveren dus geen bijdrage tot de lijnintegraal.

Ook de integraal voor het drukverval wordt, over den geheelen omtrek genomen, nul, zoodat 4.) overgaat in:

$$M r^2 \left(\frac{d^2\alpha}{dt^2} + \frac{d\omega}{dt}\right) = 0 \qquad \text{of, daar } \frac{d\omega}{dt} = \frac{d^2\varphi}{dt^2}$$

$$\frac{d}{dt}\left(\frac{d\alpha}{dt} + \frac{d\varphi}{dt}\right) = 0, \qquad 5.)$$

$$\frac{d(\alpha + \varphi)}{dt} = \textit{constante} \qquad 6.)$$

m. a. w. de totale hoeksnelheid van de vloeistof is een constante, onafhankelijk van de draaiing van de schijf.

($\alpha + \varphi$ is de hoek, die de voerstraal naar een bepaald vloeistofdeeltje maakt met een vaste richting $O P$ in het vlak van de schijf (zie fig. *I*).)

Was aanvankelijk alles in rust, dan is de constante $= 0$ en gaat 6.) over in:

$$\frac{d(\alpha + \varphi)}{dt} = 0;$$

de voerstraal naar een bepaald vloeistofdeeltje blijft steeds denzelfden hoek maken met $O P$, verplaatst zich dus evenwijdig aan zichzelf in het vlak van de schijf.

Voor de relatieve snelheid van de vloeistof t. o. v. den wand volgt uit 6.):

$$\frac{d\alpha}{dt} = -\frac{d\varphi}{dt} + \textit{constante} = -\omega + \textit{constante}.$$

Is weer de constante $= 0$, dan is dus de relatieve snelheid voortdurend gelijk maar tegengesteld aan de rotatiesnelheid der schijf.

Dit alles is volkomen onafhankelijk van R en r. De afstand van het centrum van de ring van de draaiingsas, noch de grootte van den straal van het kanaal, hebben hierop eenigen invloed.

Bestudeeren we tot slot den invloed van de wrijving.

Stroomt een vloeistof door een buis, dan treden er t. g. v. de onderlinge wrijving der vloeistoflagen tegenwerkende krachten op, welke bij eerste benadering kunnen worden gesteld evenredig met de stroomingssnelheid en met de 2e macht van het oppervlak van de doorsnede van het kanaal.

Passen we dit toe op ons geval, dan is:

$$\mathfrak{F}_t = - k \frac{d\alpha}{dt}$$

waarin k nog afhangt van de viscositeit van de vloeistof.

Dus wordt 4.):

$$M r^2 \left(\frac{d^2\alpha}{dt^2} + \frac{d\omega}{dt} \right) = r \int_0^{2\pi} \mathfrak{F}_t \, d\alpha = - 2\pi k r \frac{d\alpha}{dt}.$$

Wordt op een gegeven oogenblik $\frac{d\omega}{dt} = 0$, dan wordt

$$M r^2 \frac{d^2\alpha}{dt^2} = - 2\pi r k \frac{d\alpha}{dt}.$$

Deze differentiaalvergelijking geïntegreerd geeft:

$$\frac{d\alpha}{dt} = \left(\frac{d\alpha}{dt} \right)_0 \times e^{- C(t - t_0)}.$$

$\left(\frac{d\alpha}{dt}\right)_0$ is de snelheid op den tijd $t = t_0$. Uit de eindvergelijking zien we, dat de strooming van de vloeistof in het kanaal, bij toenemen van t, afneemt, en tot nul nadert.

Is $\frac{d\omega}{dt}$ niet nul, doch constant of veranderlijk, dan wordt de oplossing der differentiaalvergelijking moeielijker. Het effect van de wrijving is echter in alle gevallen een afname van $\frac{d\alpha}{dt}$.

Utrecht, Februari 1907.

STELLINGEN.

STELLINGEN.

I.

De verschijnselen, bij dieren na opheffing der labyrinthfunctie waargenomen, moeten uitsluitend als wegvalsymptomen beschouwd worden.

II.

Op de waarden der draaiingsmomenten, die door hoekversnelling in de halfcirkelvormige kanalen worden opgewekt, heeft de afstand der kanaalassen tot de rotatieas geen invloed.

III.

Het minimum perceptibile ligt voor de verticale halfcirkelvormige kanalen (ant. en post.) lager dan voor de horizontale.

IV.

De langste enkelvoudige reactietijd is die der rotatiegewaarwording (uitgezonderd die van reuk en smaak).

V.

Ook bij den volwassen mensch is er soms nog een canalis craniopharyngëus aanwezig.

VI.

De door ADLER voorgestelde benzidineproef is voor het opsporen van bloed in faeces ten eenenmale onbetrouwbaar.

VII.

Bij gonorrhoïsche gewrichtsontsteking verdient de stuwing volgens BIER krachtige aanbeveling.

VIII.

De behandeling van stotteraars zij in hoofdzaak eene psychische.

IX.

Bij het microscopisch onderzoek op pathologische veranderingen in de nier lette men op de aanwezigheid van „protagon".

X.

De ontwikkeling der armen volgens MÜLLER verdient bij een niet vernauwd bekken aanbeveling.

XI.

Ook in het volwassen lichaam worden de haematoblasten uit kleurlooze cellen gevormd.

XII.

Bij accommodatie vermeerdert de intra-oculaire druk niet.

XIII.

Van de afschaffing van den suikeraccijns is geen enkel nadeelig gevolg op de volksvoeding te verwachten.