



Quantitatieve betrekking tusschen prikkel en effect bij het statisch orgaan

<https://hdl.handle.net/1874/255011>

Nr. 192

Med. 18 Juni 1900

**QUANTITATIEVE BETREKKING
TUSSCHEN PRIKKEL \bar{EN} EFFECT
BIJ HET STATISCH ORGAAN. ::**

W. MULDER.



**QUANTITATIEVE BETREKKING TUSSCHEN PRIKKEL
EN EFFECT BIJ HET STATISCH ORGAAN**



des Utrecht 1908

**Quantitatieve betrekking tusschen prikkel
en effect bij het statisch orgaan**

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD

VAN

Doctor in de Geneeskunde

AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT

NA MACHTIGING VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS

DR. W. II. JULIUS

Hoogleraar in de Faculteit der Wis- en Natuurkunde

VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAAT DER UNIVERSITEIT

TEGEN DE BEDENKINGEN VAN

DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE

TE VERDEDIGEN

op Donderdag 18 Juni 1908 des namiddags te 4 uur

DOOR

WILLEM MULDER

Arts

geboren te Utrecht



P. DEN BOER

Senatus Veteranorum Typographus et Librorum Editor

UTRECHT — 1908

AAN MIJNE OUDERS

Bij het eindigen mijner academische studiën wil ik een woord van dank richten tot U, Hoogleraren en Lectoren der medische en philosophische faculteit, voor alles, waarmede Gij tot mijn vorming hebt bijgedragen.

In de eerste plaats geldt dit U, Hooggeleerde ZWAARDEMAKER, Hooggeachte Promotor, die mij niet alleen bij mijn eind-taak, maar ook verder, bij iedere voorkomende gelegenheid, hebt gesteund.

Uw energieke leiding was mij een voortdurende opwekking bij mijn pogingen tot experimenteel physiologisch onderzoek.

Ik beschouw het als een voorrecht, Hooggeleerde SNEIJLEN, dat ik als assistent onder U mag werkzaam zijn, en daarbij dagelijks kan rekenen op Uw zeer gewaardeerde voorlichting.

Ten slotte gedenk ik allen, die mij bij mijn arbeid behulpzaam zijn geweest, en noem daarbij gaarne collega H. DE GROOT, die zich beschikbaar wilde stellen voor vele, niet steeds aangename proeven.

INHOUD.

	Bladz.
INLEIDING	1
HOOFDSTUK I.	
LITTERATUUROVERZICHT.	
§ 1. Statische gewaarwordingen	4
§ 2. Labyrinthreflexen	24
§ 3. Overzicht der theoriën	31
HOOFDSTUK II.	
OTOLITHEN	46
HOOFDSTUK III.	
HALFCIRKELVORMIGE KANALEN.	
§ 1. Reflexen bij dieren	59
<i>a.</i> Reflextijd van den oognystagmus bij den Snoek	59
<i>b.</i> Kikvorschen	62
1. Reflextijd.	63
2. Analyse der kopbeweging	67
<i>c.</i> Reflextijd bij de Schildpad	88
<i>d.</i> Reflextijd bij de Cavia	89
§ 2. Reflextijd van de nystagmus-bewegingen bij den mensch	89
§ 3. Gewaarwordingen	98
<i>a.</i> Minimum perceptibile	99
<i>b.</i> Unterschiedsschwelle	103
<i>c.</i> Ineensmelten van rotatie-gewaarwordingen	104
<i>d.</i> Verloop der gewaarwording	118
SAMENVATTING	139
NASCHRIFT.	
STATISCH ORGAAN EN BEWEGINGSSPELEN	144

INLEIDING.

De proeven, in deze dissertatie beschreven, kunnen onder één gezichtspunt worden samengevat: als een onderzoek naar de quantitative verhoudingen van prikkel en effect bij het statisch orgaan. Men zal er geen nieuwe bewijsvoeringen in vinden voor de theorie MACH-BREUER. Ik ben uitgegaan van de overtuiging, dat deze in hoofdzaak juist is, en heb om deze overtuiging te motiveeren aan de proeven een kort historisch overzicht der litteratuur laten voorafgaan, benevens een kritiek van de theorie, waarbij de zwakkere punten in de verklaringen op den voorgrond zijn geplaatst.

De proeven zelf zijn in twee hoofdgroepen te verdeelen:

1° experimenten op de otolithen;

2° experimenten op de half-cirkelvormige kanalen.

De versnellingsprikkel werd bij allen zoo mogelijk egaal, d. w. z. eenparig, genomen en zijn effect door registratie der reflexen of grensbepaling der gewaarwordingen nagegaan.

De technische moeilijkheden bij de progressieve bewegingen, die voor het otolithenorgaan noodig zijn, noodzaakten mij voorloopig alleen met dieren te werken. Ook

hier werd van eenparige versnellingen gebruik gemaakt en zocht ik daarmede voor de cavia den reflextijd bij verschillende graden van versnelling, benevens het minimum energie, dat nog een reflex geeft.

Het tweede gedeelte bevat twee hoofdgroepen: reflexen bij dieren, en gewaarwordingen en reflexen bij den mensch.

De gebruikte dieren zijn: snoek, kikvorsch, schildpad en cavia.

Bij den kikvorsch, die van de genoemde verreweg de geschiktste is, analyseerde ik de kopbeweging bij rotatie in het horizontale vlak en wel speciaal de verhouding tusschen de sterkte van den prikkel cenerzijds en de levendigheid der beweging anderzijds, zooals die voor de gewaarwordingen geldt in de wet van WEBER.

Bij schildpad en cavia moest ik mij om technische redenen bepalen tot den reflextijd bij rotatie, en bij den snoek tot den reflextijd voor den oognystagmus bij electriche prikkeling van bekende sterkte.

Voor den mensch wijdde ik de meeste aandacht aan de gewaarwordingen en bepaalde achtereenvolgens de quantitative voorwaarden, waaronder optraden:

1° een minimum gewaarwording, rekening houdend met het minimum energieverbruik;

2° het kleinste onderscheid in gewaarwording;

3° het ineensmelten van gewaarwordingen;

en 4° trachtte ik eene curve van het verloop eener nagewaarwording te construeeren.

Op het gebied der reflexen bij den mensch verrichtte ik eene meting van den reflextijd van den rotatie-nystagmus.

Als slot wijdde ik eenige meer algemeene opmerkingen aan de vraag, of in de uitingen van gehoor en statisch zintuig nog eigenaardige trekken zijn op te sporen, die wijzen op hun anatomische stamverwantschap. Dit hoofdstukje heeft eene meer algemeene strekking, daar ik hiervoor geen opzettelijke proeven nam, maar in het dagelijksch leven de gegevens ter bevestiging dier vraag heb gezocht.

HOOFDSTUK I.

Litteratuur-Overzicht.

Reeds in 1897 ving CH. KÖNIG in zijne dissertatie (42) over de half-cirkelvormige kanalen zijn historisch overzicht aan met de verklaring, dat een eenigszins volledig verslag van de onderzoekingen, tot op dien tijd op het gebied der niet-akustische functie van het oor gedaan, verscheidene jaren gestadigen arbeid zou kosten. Heden is het aantal werken wel verdubbeld, zooals men zien kan uit de opsommingen bij S. VON STEIN (67, 68) en A. KREIDL (44).

Ik zal mij er dus toe moeten bepalen in het kort na te gaan, langs welken weg en door wien de voornaamste feiten betreffende ons onderwerp zijn gevonden, en onder welke theoriën deze zijn ondergebracht. De vele herhalingen van proeven door verschillende onderzoekers zullen daarbij buiten bespreking blijven.

Eerst wil ik de gewaarwordingen behandelen, vervolgens de van uit het labyrinth opgewekte reflexen.

§ 1. Statische gewaarwordingen.

Deze gewaarwordingen spreken niet sterk tot ons bewustzijn; vandaar dat het aandeel, dat zij hebben in den

opbouw van onze psyche langen tijd is onderschat, of eigenlijk in het geheel niet is opgemerkt. Slechts de abnormaal sterke, samengevat onder den naam duizeling, zijn van oudsher bestudeerd. ER. DARWIN in 1795, AUTENRIETH in 1802, BROWN-SÉQUARD in 1853 verdiepten zich in verklaringen omtrent de duizeling na draaien en de daarbij behoorende reflexen als braken, onmacht, enz. RITTER vond in 1803, dat zoo'n duizeling ook kan worden opgewekt door het leiden van een galvanischen stroom door het hoofd. Hij meende, dat prikkeling der hersenen de oorzaak was. PURKYNE (55), de proeven van ER. DARWIN herhalende, analyseerde nauwkeurig bij zichzelf de gewaarwordingen na rotatie en drukte zijn bevindingen uit in de volgende conclusies:

1° de as der rotatiegewaarwording valt steeds samen met de as van het hoofd, ook al ligt de draaiingsas (parallel) daarbuiten;

2° bij verandering van den stand van het hoofd gedurende de nagewaarwording, blijft dit zoo, gaat dus de imaginaire as der gewaarwording met de hoofdbeweging mede;

3° bij eenigszins snelle draaiing treedt een zinsbedrog op, omtrent de ligging van de verticaal; wat naar buiten (van de rotatie-as af), scheef hangt, beschouwt men als loodrecht, terwijl men zelf, recht zittend of staand, het gevoel heeft naar buiten af te wijken en daardoor zich gedrongen voelt, sterker dan voor het evenwicht noodig is, naar het centrum toe over te hellen.

Wat loodrecht staat, in of buiten het draaiend geheel, ziet men scheef.

In de eerste plaats concludeerende uit 1 en 2, dat een orgaan in het hoofd hier eene rol bij speelde, achtte hij de hersenen hiervoor het meest geschikt, op grond van hun weeke consistentie. Deze zouden door de passieve verplaatsing in de cohesie hunner deeltjes wat veranderen en dit zouden ze zelf voelen.

Tot een andere localisatie der duizeling kwam MENIÈRE, die de overeenkomst opmerkte tusschen de verschijnselen bij de proefdieren van FLOURENS en een door hem behandelde oor-patiënte, die aan haar acuut verloopende aandoening overleed. Naast de reflexen, als die door FLOURENS bij doorsnijding van half-cirkelvormige kanalen waren opgemerkt, had de patiënt subjectief duizelingen en eene toenemende doofheid vertoond. MENIÈRE, die door deze symptomen geleid, zijn aandacht bij de autopsie vestigde op het labyrinth, vond een haemorrhagie in de half-cirkelvormige kanalen, terwijl de rest van het inwendig oor intact was. Ofschoon zich houdend aan de akustische theorie omtrent de labyrinthfunctie en hierbij op een dwaalspoor gebracht door de mede geconstateerde doofheid, werd MENIÈRE zoo toch de eerste, die oorsprong der duizeling in het labyrinth localiseerde.

Een scheiding van zintuigelijke functies nam eerst GOLTZ (33) aan. Hij herhaalde de proeven van FLOURENS, kreeg dezelfde resultaten, maar met uitbreiding der experimenten kon hij ook den aard der reflexen beter leeren kennen en vatte deze samen als dienend voor het evenwicht. Hij stelde zich voor, dat hoofdbewegingen, door middel van het labyrinth en met tusschenkomst van gewaarwordingen, reflexen in het leven riepen, die den stand van het hoofd

en daardoor indirect van het geheele lichaam regelden, speciaal ten opzichte van de zwaartekracht.

Deze laatste nam hij namelijk als prikkel aan. De graviteit zou, bij veranderden hoofstand, andere drukverhoudingen scheppen binnen het vliezig labyrinth. De laagst gelegen ampulle zou sterker druk der endolympe aan zijn binnenwand ondervinden dan een hooger gelegene. Deze laatste opvatting is physisch afdoend weerlegd, maar hiermede was de aandacht opnieuw op de proeven van FLOURENS gevestigd en zou van vele zijden tegelijk de studie van het labyrinth worden ter hand genomen.

De eerste, die zijn waarnemingen publiceerde, de physicus E. MACH, kwam echter in den beginne nog langs geheel anderen weg tot dit onderwerp en wel door toevallige waarneming van het zinsbedrog van PURKYNE, dat hij als physicus, dadelijk geheel mechanisch verklaarde: als een resulterende uitwerking van zwaarte- en middelpuntvliegende kracht. Hij ging, onbekend met de proeven van PURKYNE, voor zich zelf na, welke physische wetten bij passieve beweging van ons lichaam in toepassing kwamen en gaf in 1873¹⁾ eene voorloopige mededeeling, die de conclusie bevatte: „dat hij door talrijke proeven tot het inzicht was gekomen, dat men de symptomen van FLOURENS en GOLTZ, de oriëntteering voor evenwicht en beweging, de duizeling, enkele oogbewegingen, onder één gezichtspunt kon brengen, als men aannam, dat de zenuwen der booggangampullen van het labyrinth iederen prikkel

1) E. MACH, Physikalische Versuche über den Gleichgewichtssinn des Menschen.

(gewoobnlijk door een draaiingsmoment op den inhoud van den booggang uitgeoefend) met een draaiingsgewaarwording beantwoorden.”

In 1875 gaf hij deze mededeeling uitgewerkt weer in zijne „Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen”. Hij begint daarin met de physische wetten op te sommen, die voor ieder onderzoek van passieve bewegingswaarneming, den grondslag moeten vormen, leidt uit deze wetten af, welke eigenaardigheden dezen gewaarwordingen moeten aankleven, waarbij hij tegelijkertijd met zijn draaitoestel zich van de juistheid zijner redeneeringen overtuigt. Men heeft hem om deze wijze van experimenteren wel verweten, dat hij door zijn vooropstellingen zich zelf suggereerde en alles voelde zooals hij verwachtte ¹⁾, maar later bleek wel, dat, ook zonder ingelicht te zijn, ieder normaal persoon dezelfde sensaties heeft, als de omstandigheden maar even gunstig zijn, als MACH die koos.

MACH geeft dan eerst de volgende wetten:

I. Iedere versnelling van een lichaam wordt veroorzaakt door snelheidsverandering van een ander lichaam en wel in verhouding hunner massa's.

In een vrij systeem van massa's is de som van alle krachten nul.

II. Verplaatsing van het zwaartepunt van zoo'n systeem kan alleen door uitwendige krachten geschieden.

1) BÖTTCHER, Kritische Bemerkungen und neue Beiträge zur Literatur des Gehörlabyrinths. Dorpater med. Zeitschr. III p. 97. A. TOMASCEWICZ: Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths Dissertatie Zurich 1877, beide geciteerd bij VON STEIN, pag. 495 en 479.

III. De wet van het behoud der perken.

IV. Het principe van D'ALEMBERT, dat uit het voorgaande is afgeleid.

MACH construeerde een draaitoestel bestaande uit een groot overeind staand raam met een as door beide horizontale posten; daarbinnen een kleiner, in het groote draaibaar, naast en parallel aan diens as. In het kleine raam een stoel, die om een dwarse as binnen dat raam draaibaar was en dus toeliet de proefpersoon, die daarop zat, meer of minder achterover te doen hellen.

Het geheel werd door eene papieren kast omgeven, om gezichtsindrukken uit te sluiten.

Hij concludeerde uit genoemde wetten, en vond bevestigd, dat:

1° slechts versnellingen waarneembaar zijn; immers dan alleen werkt een kracht op ons lichaam. Bij rotatie blijft de middelpuntvliegende kracht, maar bij langzame draaiing (b.v. 3° per secunde) kan men die verwaarloozen.

Daar die ééne kracht op alle organen werkt, zullen zwaardere deelen bij lichtere achterblijven, zoo er beweging mogelijk is, en anders op deze drukken; dit voelt men dan.

In den vrijen val, waar de kracht evenredig is met de massa, en de versnelling dus voor alle deelen gelijk, zal de onderlinge druk der organen 0 zijn;

2° het stoppen eener rotatie zal dezelfde gewaarwording geven als het inganggaan, maar tegengesteld in richting. De kracht namelijk is hierbij identiek aan die bij rotatie in tegengestelde richting. Men kan zich geen wijze denken, waarop men, zonder gebruik der oogen, dit zou onder-

scheiden. Mutatis mutandis geldt hetzelfde voor de progressieve bewegingen in de drie dimensies;

3° draait men gelijkmatig, zoodat men niets voelt, dan zal verplaatsing van de lichaams-as een nieuwe gewaardwording veroorzaken en wel, bij draaiing 180° om een as loodrecht op die der rotatie, eene dubbel zoo sterke.

Dit licht hij proefondervindelijk toe door, met een kleine gemakkelijk draaiende schijf in de hand, op zijn toestel te gaan zitten.

Bij het in gang gaan blijft de kleine schijf achter door inertie, draait dus tegen de richting van den grooten toestel in.

Is deze door de wrijving met haar eigen as tot rust gekomen, dan roteert ze dus in werkelijkheid, evenals de proefpersoon, om de toestel-as; keert men haar nu in haar eigen vlak 180° om, zoodat de onderkant boven is, dan zet ze door inertie deze draaiing voort, nu in tegengestelden zin, van bovenaf gezien; haar as blijft echter in den zin van den toestel draaien en ten opzichte van deze heeft dus de schijf nu de dubbele snelheid, als het groote raam ten opzichte van haar as. Voor ons lichaam staat dit gelijk met een dubbel prikkel. Om dit zelf uit te voeren, moest de proefpersoon liggen op het raam en zich gedurende eene rotatie ineens van de eene zijde op de andere wentelen. Hier tusschen liggen alle mogelijke overgangen en verder bleek, dat verandering van hoofstand alleen hetzelfde effect heeft, als die van het heele lichaam.

4° draait men sneller, dan zal als verticaal gelden de resultante van de zwaartekracht en van de middelpuntvliedende kracht, die door het opdringen van de versnelling

naar het middelpunt ontstaat, ééne der twee bewegingen, waarin men de rotatie kan ontleden.

Dit is dan het reeds genoemde zinsbedrog van PURKYNE. Het kan worden opgeheven door het hoofd schreef te stellen, parallel aan deze resultante. Het lichaam neemt dus de middelpuntvliedende kracht niet waar.

De progressieve versnellingen waren minder gemakkelijk zuiver te krijgen, daar men hiervoor grootere waarden nemen moest wegens de mindere gevoeligheid, en dan licht schokken vocht. MACH gebruikte op ingenieuze wijze zijn draaitoestel ook daarvoor. Eerst draaide men met 't kleine raam in het groote gefixeerd en stopte dan, waarbij meteen dat raam werd losgemaakt en door inertie door-draaide. Had men de eerste gelijkmatige rotatie niet meer gevoeld, dan gaf deze manipulatie, voor het zintuig, alleen verandering in progressie, wanneer men afziet van de wrijving, die de tweede rotatie vertraagt. Dit voelde men dan ook als wegvliegen tegen de eerste beweging in.

Zuivere progressieve bewegingen verkreeg hij door een wagentje, dat snel kon worden voortgetrokken; voor de vertikaal door een weegschaal, waarop de proefpersoon aan eene zijde plaats nam. Volkomen verticaal is deze laatste beweging natuurlijk niet, daar bij beweging beide schalen, horizontaal gemeten, dichtcr bij het steunpunt van de balans komen.

MACH vond nu, alles bijeengenomen, zijn physische wetten geheel in de gewaarwordingen terug, maar nog gecompleteerd met de volgende eigenaardigheden:

I. Voor rotatie:

- 1° de gewaarwording duurt vaak veel langer dan de prikkel;
- 2° bij voortdurenden prikkel echter houdt ze op;
- 3° de gevoeligheid is groot: minimum perceptibile 2° tot 3° versnelling per secunde;
- 4° er treedt geen negatief nabeeld op;
- 5° de gewaarwordingen in tegengestelde richtingen verhouden zich als positief en negatief, zoodat ze elkaar kunnen opheffen.

II. Voor progressie:

dezelfde regels, maar alle gewaarwordingen zijn zwakker, korter, de nagewaarwordingen minder duidelijk, de gevoeligheid geringer (minimum perceptibile voor verticale beweging 12 c.M. per secunde) en deze neemt nog af door adaptatie van het zintuig.

In beide rubrieken wordt de richting der beweging juist herkend.

III. De gewaarwording van stand, zooals die spreekt uit het phenomeen van PURKYNE, laat hij verder buiten bespreking.

Evenals PURKYNE vond hij, dat een orgaan in het hoofd deze prikkels percipieerde; direct blijkt dit uit het feit, dat beweging van het hoofd alleen, gedurende een rotatie, voldoende is om de gewaarwording opnieuw te voelen, evenals hij dit aantoonde voor omwenteling van het geheele lichaam; hij nam een groote reeks proeven, die ten doel hadden huid- en spierzin uit te sluiten, en die alle deze opvatting bevestigden. MACH meende in tegenstelling met PURKYNE, dat het labyrinth hiervoor het meest aangewezen was en wel op grond van zijn anatomischen bouw: ronde kanalen, ieder in één vlak en met vlocibaren inhoud, die geschikt was om achter te blijven bij draaiing en de crista ampullaris te prikkelen en op grond van de proeven van

FLOURENS, waarbij gelijksoortige reflexen optraden als bij passieve beweging van mensch en dier.

Voor progressie moet een ander deel dienen, daar deze op de half ronde kanalen geen invloed kan hebben, en wel vindt hij den sacculus het meest geschikt, zonder eigenlijk argumenten te geven.

Overigens hecht MACH aan de gcheele hypothese weinig waarde, maar legt den nadruk er op, dat zijn physische uiteenzetting, met de direct daarmede corresponderende gewaarwordingen, steeds de basis van ieder onderzoek op dit gebied zullen blijven.

Zijn labyrinth-hypothese wijzigt hij reeds in zijn „Grundlinien” in dien zin, dat geen strooming der endolymphe zou plaats hebben, aangezien de kanalen daarvoor te nauw waren, maar alleen wijziging van druk op de crista ampullaris.

Door een berekening van de daarbij werkende energie tracht hij aan te toonen, dat de prikkel in sterkte niet onderdoet voor dien van het licht bij de retina.

Het waarnemen van standen stelt ons voor de moeilijkheid, dat het zintuig voortdurend moet functioneeren zonder ooit uitgeput te geraken.

Een week nadat MACH (Nov. 1873) zijn voorloopige mededeeling in de Wiener Akademie inleverde, gaf J. BREUER in de zitting der „K. K. Gesellschaft der Ärzte in Wien” de resultaten weer, waartoe hij reeds onafhankelijk van MACH was gekomen.

Hij valt daarin GOLTZ bij in zijne opvatting van het labyrinth als evenwichtsorgaan voor het hoofd en middellijk voor het geheele lichaam, maar neemt als mechanischen prikkel endolymphe-stroomingen aan.

Zijn argumenten waren :

1° die van GOLTZ ;

2° de proeven van FLOURENS; hij gaat na, wat er eigenlijk bij doorsnijding der kanalen gebeurt, en meent, dat het uitvloeiën der endolymph en het indringen van bloed prikkelend werken. Bovendien zouden reflexen van uit de andere kanalen het beeld compliceren;

3° de duizeling, wanneer het oor galvanisch wordt geprikkeld;

4° de proeven van PURKYNÉ;

5° de nauwkeurige regeling van het evenwicht in het dagelijksch leven eischt een apart daarvoor ingericht orgaan.

Tot zoover dus ongeveer conform met MACH.

Wat betreft de endolymph-strooming is hij later met MACH meegegaan.

Een belangrijke uitbreiding gaf hij echter aan de theorie, door bij de progressie en de waarneming van stand, de otolithensystemen (in utriculus en sacculus) te betrekken.

Later (12, 15) heeft hij dit op velerlei wijze waarschijnlijk gemaakt, waarbij hij volgende argumenten aanvoerde :

1° de otolithen zijn, door hun meerder specifiek gewicht, zoowel geschikt om achter te blijven bij progressie, als voortdurend te drukken onder den invloed der zwaarte- of middelpuntvliedende kracht; 1)

2° lagere dieren hebben alleen otolithen, geen half-cirkelvormige kanalen; slechts voor de bewegende dieren geldt dit. Gaan de dieren vastzitten dan verliezen ze hun otolithen;

1) Voor den snoek bepaalde ik het soortelijk gewicht van den sacculusotolith, door dezen in een mengsel van chloroform en bromoform te suspendeeren. Ik vond s. g. = 2.3.

3° evenals MACH, ziet hij in 't analoge karakter der rotatie- en progressiegewaarwordingen en hun analoge verhoudingen onderling (het optreden van nagewaarwording) een reden om een dergelijk zintuig aan te nemen, als voor rotatie. Daar de proef van PURKYNE leert, dat dit in het hoofd moet zetelen, is het labyrinth daarvoor aangewezen.

4° de maculae zijn zintuigen, zooals blijkt uit hunne innervatie en waarschijnlijk niet-akustische, daar de stellig akustische cochlea nooit otolithen heeft.

Rotatie wordt dan gecombineerde prikkeling van half-cirkelvormige kanalen en otolithen. Anatomisch heeft hij deze theorie nog meer gesteund, zooals wij later zullen zien.

Kort na BREUER kwam CRUM BROWN (19 Januari 1874) met zijn artikel: „On the sense of rotation and the anatomy and physiology of the semicircular canals of the internal ear” (18). Ook hij schonk vooral zijn aandacht aan de gewaarwordingen, nam als prikkel endolympe-strooming aan, maar gaf ook eenige nieuwe gezichtspunten.

Uitgaande van de voorstelling, dat één zenuw slechts één gewaarwording kan teweeg brengen, welken prikkel hij ook krijgt, schreef hij iedere ampulle slechts het vermogen toe één draaingsmoment te percipieeren.

Hij licht dit toe door er op te wijzen, dat beiderzijdsch de kanalen zich aldus verhouden:

- 1° beide horizontale liggen ongeveer in één vlak;
- 2° can. posterior dexter in één vlak met can. anterior sinister;
- 3° can. posterior sinister in één vlak met can. anterior dexter.

Hierdoor is, linker en rechter labyrinth samen genomen,

in alle zes mogelijkheden (3 dimensies, ieder met 2 richtingen) voorzien, ook als men aanneemt, dat iedere crista ampullaris beperkt is tot het waarnemen van rotatie in slechts ééne richting. Hij vond verder, dat het minimum perceptibile voor verschillende kanalen niet gelijk is (later door VAN ROSSEM (59) nauwkeurig bepaald).

Met dat al bleef de localisatie der gewaarwordingen een zwak punt, daar men alleen galvanische prikkeling van het labyrinth kende en deze gemakkelijk als hersenprikkeling kon worden opgevat. Slechts redeneering, grondend op den anatomischen bouw en overeenkomst van rotatiereflexen en die door labyrinthprikkeling bij dieren, gaf hier den doorslag. Kon men personen onderzoeken, bij wie men defecten in het orgaan mocht verwachten en bleken ook hun gewaarwordingen abnormaal te zijn, dan kreeg deze hypothese grooten steun. Met dit doel deelt JAMES ¹⁾ in 1882 de volgende waarnemingen bij doofstommen mede en beweert, dat inderdaad van 519 doofstommen:

186 niet duizelig waren te maken;

134 slechts licht;

199 zich vrij normaal verhielden, terwijl zes normalen allen, met slechts ééne uitzondering, onder de laatste rubriek vielen.

In het water liggend, waren zij door gebrek aan orientatie aan gevaar van verdrinken blootgesteld; zoo zag hij enkele met den rug half boven water, het hoofd op de borst gebogen angstig zoeken naar het wateroppervlak. Tusschenkomst van anderen was noodig om hen te redden;

1) JAMES The sense of dizziness in deaf-mutes. American Journal of Otology; geciteerd in CH. KÖNIC (42).

zij waren dus in volkomen verwarring omtrent de ligging van de verticaal; immers deze geeft de richting aan, waarin het oppervlak het snelst kan worden bereikt.

KREIDL (43) deed een meer gedetailleerd onderzoek onder 105 doofstommen. Hij constateerde, in overeenstemming met hetgeen MYGIND (53) op grond van 118, in de litteratuur neergelegde, sectie-verslagen bij doofstommen had gevonden, dat het percentage niet functioneerende labyrinthen overeen kwam met dat der grove anatomische afwijkingen.

Zoo vertoonde 50 % der proefpersonen, bij rotatie, een ontbreken van den oognystagmus, wat bij normalen nagenoeg niet voorkomt.

Ook de statistiek geeft 50 % onvoldoend ontwikkelde half-cirkelvormige kanalen bij doofstommen.

Het zinsbedrog van PURKYNE vond hij in 13 gevallen afwezig van de 62, die hij onderzocht (21 %).

Deze 13 hadden geen van allen oognystagmus. Ook hier overeenstemming met de pathologische anatomie, want zieke vestibula zijn in dezelfde verhouding minder frequent dan zicke kanalen. Later (14), in aansluiting aan een onderzoek van BREUER en hemzelf, waaruit bleek, dat raddraaiing der oogen den stand van de verticale voor ons gevoel bepaalt, vond hij, dat deze dan ook bij genoemde rubriek ontbrak.

Wij voelen of zien namelijk de verticaal, tusschen de resultante van zwaarte- en middelpuntvliedende kracht en de werkelijke verticaal in (resultante b.v. 14° — 15° , verticaal gezien op 8.5°); de raddraaiing der oogen gemeten door verplaatsing van een lineair nabeeld bedroeg ook ongeveer 8° .

De abnormale wijze van loopen van vele doofstommen was reeds lang bekend: ze gaan wijdbeensch, waggelend, sleepeu met de voeten (dit laatste komt misschien meer op rekening van de doofheid, daar ook later doof gewordenen dit gaan doen). Alle nu, die in de vorige rubrieken uitvalsverschijnselen vertoonden, hadden ook stoornissen in den gang, slechts een of twee uitgezonderd.

Een analogon vindt men bij de dansmuizen. Ook hier aangeboren defecten van het labyriuth: samengevallen sacculi en utriculi, slechte ontwikkeling der zenuw-elementen enz. en overeenkomstige stoornissen in de bewegingen.

Hiermede komen wij echter meer op het gebied der reflexen, en liever wil ik eerst nog de proeven vermelden, betrekking hebbende op de derde groep van gewaarwordingen, n.l. die van stand. YVES DELAGE (20) vatte in 1886 dit hoofdstuk aan. Toen ter tijd waren nog alle proeven gericht op de vraag, of de waarneming van rotatie, progressie en verticale, al dan niet, aan het labyriuth was gebonden. Om de oplossing dezer vraag nader te komen, volgde DELAGE deze eigenaardige redeneering: wanneer men het lichaam in bijzondere omstandigheden weet te plaatsen en daardoor zinsbedrog verwekt, en men is in staat de oorzaak van dit zinsbedrog te vinden, dan is daarmede ook de oorsprong der gewone, niet illusoire gewaarwordingen gevonden. Mijns inziens blijft dan toch de mogelijkheid, dat nog een andere oorzaak voor de normale gewaarwordingen bestaat, die door de bijkomende factoren uit de proef in haar werking werd gestoord. Hoe dit zij, DELAGE heeft voor het eerst den ruimtezin, waaronder te verstaan is de meerder of minder juiste voorstelling, die wij ons

zelfstandig van de ligging der drie dimensies maken, quantitatief onderzocht. Hij stelde zijn proefpersoon tegenover een richtpunt, en liet hem dan met gesloten oogen, hetzij dit punt, hetzij door middel van een stok de verticaal enz. aanwijzen. Dit geschiedt met groote nauwkeurigheid, wanneer de proefpersoon rechtop staat. Houdt hij zijn hoofd sterk om een verticale as naar rechts gedraaid, (ongeveer 60°), dan zal hij het richtpunt (A) 15° naar links aanwijzen. Verbeeldt hij zich echter met het lichaam 15° naar rechts te zijn gedraaid (behalve de werkelijke en juist beoordeelde hoofddraaiing van 60°), dan wijst hij in dit laatste geval A juist aan, maar zet een in de hand genomen stok 15° scheef op de borst, in de richting van de hoofd-rotatie. Dit geldt voor de drie draaiings-assen: verticale, transversale, zoowel als sagittale.

De beide illusies sluiten elkander uit. De eerste heeft de nieuweling in de proef, later eerst voelt men de tweede. Men kan ze algemeen aldus formuleeren: bij sterke hoofd-rotatie treedt een zinsbedrog op, dat zich voordoet:

òf als een rotatie der omgeving, 15° tegen de hoofddraaiing in;

òf als een rotatie van het lichaam, 15° met de hoofdrotatie mede.

Men kan dit nog anders formuleeren als DELAGE doet, namelijk: bij sterke hoofddraaiing heeft men een juiste voorstelling omtrent den hoek, dien de betreffende hoofdas maakt met de lichaamsas, maar men overdrijft 15° de draaiing van het hoofd ten opzichte der omgeving en geeft hierdoor de foutieve aanwijzingen, die DELAGE noemt.

Bij de proeven ter verklaring van dit feit begon DELAGE met de volgende punten uit te sluiten:

1° de oorzaak is niet, dat men de hoofdbeweging te sterk voelt en dit onthoudt, want men kan evengoed het hoofd stil laten en alleen het lichaam draaien;

2° de fout zit niet in het spiergevoel, want aanwenden van gewichten, die de antagonisten spannen, veranderen het zinsbedrog niet.

Let men op de oogbeweging, dan blijkt, dat bij rotatie om de verticale en transversale as de oogen 15° verder uitwijken dan het hoofd; eerst zelfs nog meer dan 15°, maar dan gaan ze terug en blijven op 15° staan.

Draait men alleen sterk de oogen, dan denkt men het hoofd 10° in dezelfde richting te hebben gewend; de fout is dus iets verkleind door in rust blijven der halsspieren. Voor de rotatie om de sagittale as gaat dit echter niet op, want nu compenseert het oog maar een deel, draait niet verder dan het hoofd, en toch is het bedrog er. DELAGE geeft het hier op de oorzaak te vinden, terwijl juist hier gelegenheid is voor otolithenfunctie door veranderd aangrijpen der graviteit. Men zou zich dan kunnen denken, dat, evenals de andere rotaties door den oogstand worden versterkt in het gevoel, dit nu door verandering in de otolithenwerking gebeurt. Hiervan rept hij niet.

DELAGE haalt eerst een andere, visueele, illusie aan, door AUBERT gevonden: het scheef gaan staan, tot meer dan 40° toe, van een in het duister lichtende verticale lijn, bij sterk scheef houden van het hoofd. Steekt men het licht op, dan gaat de lijn overeind staan. Volgens AUBERT en DELAGE is hier de retina de oorzaak. Het oog geeft een indruk zijn qualiteit van ligging, overeenkomstig de plaats, waarop zijn beeld in de retina valt. Hier valt de verticale op de plaats

der horizontale, maar er heeft gedeeltelijke correctie plaats:

- 1° door rollen der oogen in de richting der hoofdrotatie;
- 2° door het spiergevoel in den hals.

Bij licht komt de ervaring te hulp, die de verticale lijn, parallel met andere bekende verticalen (muurhoek, kast enz.), als zoodanig doet herkennen.

In het geval van DELAGE is de oogbeweging oorzaak, zooals hij aantoonst door:

1° binnen in een verticaal gestreepten cylinder te gaan zitten en nu te zien, dat maximale oogdraaiing, in het horizontale vlak, de lijn vis-à-vis 15° foutief doet kiezen in de richting dier beweging;

2° de oogen recht in de orbita te houden bij de hoofdbewegingen, wat eerst met veel moeite gelukt; het zinsbedrog verdwijnt dan. Dat dit moeite kost, is volgens hem verklaarbaar uit de strijdigheid dezer coördinatie met de gewoonte: als wij het hoofd draaien, is dat om op zij enz. iets te zien en zoeken wij dat met de oogen. We draaien dan het hoofd liefst zoo weinig mogelijk en vullen het tekort met oogbeweging aan;

3° hoofd en oogen tegengesteld te draaien; de illusie houdt zich dan aan de oogdraaiing.

Op grond hiervan brengt DELAGE den ruimtezinn terug tot een onderdeel van:

- 1° tastzin;
- 2° gezichtszin;
- 3° oogspierzin.

De half-cirkelvormige kanalen hebben met dit alles niets te maken.

Veel sterker illusies treden op bij verandering van de

houding van het lichaam. DELAGE legde de persoon op een plank, die in een scharnier draaibaar was.

Bij achteroverhellen met de plank verhouden zich:

<i>werkelijkheid</i>	<i>sensatie</i>
loodrecht	4° naar voren
5° naar achteren	loodrecht
45° " "	iets minder dan 45°
50° " "	45° naar achteren
55°—60° " "	55°—60° " "
75° " "	horizontaal
90°	10° over horizontaal heen
30° over horizontaal heen	verticaal met hoofd naar beneden.

De oogbewegingen compenseren hier gedeeltelijk de dwaling; deze komt zelf voort uit den gevoelden druk op de huid, de bloedcongestie, den angst van afglijden enz.

DELAGE herhaalde verder de proeven van MACH en meende niet alleen versnellingen, maar ook snelheden te kunnen voelen (en wel eene van 2° per secunde als minimum), waardoor men steeds precies weet, waar men gedurende eene rotatie is. Hij zegt ook „dans les mouvements de rotation nous sommes sensibles aux variations de la vitesse et non à celles de l'accélération.” Iedere snelheidsverandering eischt echter een positieve of negatieve versnelling.

Hij vindt illusies omtrent de ligging van de rotatie-as, bij scheefhouden enz. van het hoofd gedurende eene rotatie, maar deze zijn tegengesteld aan het statisch zinsbedrog (in engeren zin) en zijn sterker.

Hij meent, dat wij alle rotaties zouden voelen, zooals bij gelijke prikkeling der half-cirkelvormige kanalen bij rechten stand van het hoofd.

Bij translatie verandert het zinsbedrog, tengevolge van omdraaiing van het hoofd, niet. Slechts bij groote uitzondering voelt hij eene nagewaarwording. Deze feiten bewijzen volgens DELAGE beide, dat de progressie-gewaarwording iets geheel anders is dan die der rotatie; wanneer het labyrinth ook deze eerstgenoemde in het leven riep, dan moest de richting worden aangegeven, overeenkomstig met die bij analoge prikkeling der otolithen en recht opstaand hoofd; zoo moest men ascensie, met 90° voorover gebogen hoofd, voelen als regressie. Dit is niet het geval. Daárom verwerpt hij de otolithentheorie van BREUER en vindt waarschijnlijker, dat de progressie een algemeene gewaarwording is, die haar oorsprong vindt in kleine verplaatsingen en drukveranderingen van de ingewanden met hun deels vloeibaren inhoud. Ook de algemeene orientatie, zooals bij postduiven, wil hij niet aan het labyrinth toegeschreven zien.

Behalve de mechanische wijze van labyrinthprikkeling, die hiermede tot een afgerond geheel was uitgewerkt, al zijn vooral in de laatste groep nog vele lacunes aan te vullen, werd de galvanische opnieuw toegepast door HITZIG en EXNER. Zij zagen weer reflexen, als bij de geopereerde dieren, en gewaarwordingen, die hetzij oorzaak, hetzij gevolg daarvan zijn, of ook onafhankelijk daarnaast ontstaan, terzelfdertijd optreden. Een groote aanwinst was de vondst onlangs van BARANY, door KUBO nog eens bevestigd, dat uitspoelingen van het middenoor, met op-

lossingen boven en beneden de lichaamstemperatuur, tegen-
gestelde gewaarwordingen en reflexen teweegbrengen.

Afgezien van de merkwaardige uitwerking, heeft deze
behandeling naast klinisch nut nog de verdienste van ontwij-
felbaar een oorprikkeling te representeeren, met volkomen
uitsluiting van de mogelijkheid, dat de hersenen in de
reactie betrokken worden.

Voor de electriche prikkeling kan men dat nooit bewijzen.

§ 2. Labyrinthreflexen.

Deze reflexen, optredend bij beweging, passief en actief,
of bij experimenteele prikkeling van het labyrinth, zijn:

- 1° verandering van tonus in spieren van oogen, hals,
romp en ledematen;
- 2° contracties dier spieren;
- 3° permanente tonus (ook in rusttoestand);
- 4° vasomotorische veranderingen;
- 5° braken, machteloosheid (bij heftige prikkeling).

Op verschillende wijze kan men ze samenvatten.

Bijvoorbeeld: de eerste twee in hoofdzaak als dienende
tot behoud van het evenwicht (GOLTZ en zijn volgers) of
tot verzwakking der gewaarwording (kopnystagmus, EWALD;
loopen tegen rotatie in, van mieren, BETHE) of tot fixeeren
van het gezichtsveld (kop- en oognystagmus, correspon-
deerende hoofd- en oogstanden).

4° en 5° als krampen en paralyzen.

De geschiedenis van dit hoofdstuk wordt geopend door de waarnemingen van PURKYNÉ (55):

1° bij rotatie blijven de oogen in het vlak van rotatie achter en springen telkens met veel grootere snelheid ongeveer in hun ruststand terug (te voelen door oplegging van een vinger op de gesloten oogleden);

2° het reeds genoemde zinsbedrog, dat later gebleken is voornamelijk tot stand te komen door tusschenkomst van een rolreflex der oogen.

NAGEL (54) vond deze rolbeweging bij actieve en passieve wijziging van hoofstand, waarbij hij gewrichtsbewegingen uitsloot. Hier heeft een gedeeltelijke compensatie der afwijking plaats door den reflex.

FLOURENS (29, 30) had intusschen zijn fundamenteele proeven op dieren beschreven, bestaande uit doorsnijding van den acusticus, van half-cirkelvormige kanalen en piquur der laatste. Hij gebruikte duiven en konijnen. Zijn resultaten kwamen op het volgende neer:

1° bij de genoemde behandeling der kanalen blijft het gehoor intact;

2° er treden slingerbewegingen op van den kop, in het vlak van het gelaedeerde kanaal en

3° manegebewegingen bij doorsnijding der horizontale kanalen en analoge bewegingen van het lichaam voor de andere kanalen met hunne vlakken;

4° bij doorsnijding van alle kanalen of van den acusticus kan het dier zich niet meer overeind houden, er treedt een storm van bewegingen op.

Hij kende het orgaan een kracht toe „qui contient et

modère les mouvements"; wegval dier regeling veroorzaakte de stoornissen. Op grond daarvan verdeelde hij den nervus octavus in een acustisch en een beweging regelend gedeelte.

Zooals reeds gezegd, vond MENIÈRE dezelfde bewegingen bij zijn patiënte gecombineerd met duizeling en kwam er toe voor het eerst beider oorzaak in het labyrinth te localiseeren.

De proeven van FLOURENS zijn gaandeweg over de gcheele dierenreeks uitgebreid. Iedere soort eischt haar eigen techniek, zoodat een beschrijving der methoden hier veel te veel ruimte in beslag zou nemen. S. VON STEIN (67) geeft daarvan een overzicht tot op 1894.

De vogels bleven wel de geschiktste proefdieren, daar hun labyrinth het fijnst ontwikkeld is, betrekkelijk gemakkelijk te bereiken en de reflexen zeer sterk. De verscheidenheid der prikkels werd ook uitgebreid: chemische, thermische, electriche, mechanische prikkels deden dienst.

Spoedig kwam de vraag op den voorgrond, wanneer bij al deze proeven het zintuig werd geprikkeld, wanneer verlamd. Ook extirpatie kon als prikkeling van den zenuwstomp worden opgevat.

De voornaamste uitbreidingen der proeven nagaande, moet ik eerst BREUER noemen (11), die er in slaagde ampulle voor ampulle, geïsoleerd, electriche te prikkelen en aangaf, dat de galvanische stroom bij de proeven van RITTER enz. op het labyrinth werkte en niet op de hersenen. De stroom had bij dieren zonder labyrinth geen effect.

EWALD (24) hield de mechanische prikkeling voor nog zuiverder en zijn proeven vormen, als ware technische won-

deren, en als volkomen overtuigende bewijzen, wel het eindpunt van de lange reeks.

Hij kon bij eene duif, die geheel los onder ijzergaas zat en volkomen normaal was in hare bewegingen, in één bepaald kanaal stroomen opwekken in beide richtingen en kreeg met volkomen zekerheid steeds den reflex, als bij rotatie in het kanaalvlak. Het niet-ampullaire deel van het kanaal plombeerde hij, het andere kon hij door een pneumatisch hamertje beïnvloeden, dat door een luchttransport op willekeurigen afstand in beweging werd gebracht. Was de endolymphe-stroom gericht van kanaal naar ampulle, dan kreeg hij een sterke kopbeweging als bij rotatie naar den geprikkelden kant; de kop kwam langzaam weer in den middenstand; ging nu de hamer terug dan volgde een zwakkere beweging in de andere richting.

De kwestie, welke proeven verlamvend, welke prikkelend werken, is hiermede definitief opgelost. Door een gummi-slang over een kanaal heen te bevestigen en een vloeistof daarin op de endolymphe te laten drukken, kon EWALD standen krijgen, die geheel het tegenbeeld waren van die, bij aan die zijde labyrinthlooze duiven, of bij duiven met doorgesneden kanalen. De extirpatie stond dus gelijk met verlamming en niet met prikkeling van den zenuwstomp.

Zoowel voor lagere dieren, die alleen otolithenorganen hebben, als voor vele hoogere, werden soortgelijke feiten vastgesteld. De lagere hebben vaak het voordeel, dat hun otocyste direct communiceert met de buitenwereld.

Zoo bracht PRENTISS bij kreeften ijzervijlsel in het gehoorblaasje en verrijkte de reeks labyrinthprikkelers met een magnetischen; ook belette hij bij larven van Palaemon,

dat zij zichzelf na het vervellen otolithen van den bodem inbrachten, zooals ze anders plegen te doen. Deze dieren vertoonden dan stoornissen in het evenwicht (zwemmen met den buik naar boven, enz.).

LEE (48) en BETHE (6) kozen visschen als proefobject, SCHRADER (62) vond voor kikvorschen een zeer gemakkelijke methode om het labyrinth van uit den bek te verwijderen, VAN ROSSEM (59) opereerde het eerst schildpadden. Verder gebruikte men caviae (DREYFUSS 22), katten (KREIDL 44), konijnen (C. WINKLER), honden (EWALD).

Op de wijze van PRENTISS experimenteerde K. L. SCHÄFFER (60) met kikkerlarven, n.l. zonder operatie. Hij ontdekte, dat de „drehswindel”, waaronder EWALD alle verschijnselen, door rotatie teweeggebracht, samenvat, optreedt tegelijk met de ontwikkeling der half-cirkelvormige kanalen. Zoo werden voor talloze diersoorten allerlei bijzonderheden aan de hoofdregels van FLOURENS toegevoegd.

Zeer vermeldenswaard zijn daaronder de observaties door EWALD van duiven en honden langen tijd na de extirpatie van het labyrinth. In de eerste plaats bleek bij behoud en gebruik van de oogen, de kop na éézijdige extirpatie weer recht te gaan staan. Zij vertoonden verder:

1° spierzwakte, aan den geopreerden kant bij de extremeiten, gekruist aan hals en wervelkolom (die verdeling is niet streng door te voeren);

2° ontbreken der reactie bij rotatie naar den geopereerden kant, verzwakking vaak der andere; deze laatste symptomen zijn bij verschillende dieren verschillend, misschien een gevolg van ongelijke phylogenetische ontwikkeling van het labyrinth.

Na dubbelzijdige extirpatie met behoud der cochlea is vliegen niet meer mogelijk, eten en drinken gestoord, stem zwak, bewegingen afwisselend geremd en ongebonden; zij hebben zwakte der spieren, geen reactie meer op de draaischijf, en intact gehoor. Hierdoor kwam EWALD er toe van een labyrinthtonus te spreken, waar nagenoeg alle willekeurige spieren deel in hadden; deze zou ook in rust door het labyrinth worden onderhouden.

Voor den mensch hebben we reeds dergelijke stoornissen gezien bij de proeven van JAMES en KREIDL met doofstommen. Deze waren defect zoowel in hunne gewaarwordingen als in hunne reflexen.

VON STEIN (68) completeerde de onderzoeken door, in plaats van doofstommen, personen met gedurende het leven verworven oorziekten op hun statische nauwkeurigheid te onderzoeken. Hij lette vooral op de locomotie en vond, dat vele oorpatienten de volgende afwijkingen vertoonden, alles met gesloten oogen:

1° slingren bij staan met aaneengesloten voeten, en wel vooral van voren naar achteren en omgekeerd; hetzelfde bij staan op de teenen;

2° coordinatiestoornissen in de beenen, gekruist en gelijknamig;

3° kleineren hoek van omvallen op zijn goniometer. Dit instrument van VON STEIN is niets anders dan een plank, waarop de patient gaat staan en die langzaam een helling krijgt door opheffing van het eene uiteinde. Voor ieder vlak heeft een normaal persoon een hoek van helling, waarop bij gesloten oogen zijn evenwichtszin hem begeeft en hij omvalt. Oorpatienten bleken minder dan het ge-

middelde te kunnen verdragen. Dit geeft een eenvoudige methode om quantitatief (in aantal hoekgraden) de functie van het labyrinth uit te drukken;

4° snelle vermoeidheid bij hinken, kikkeren, enz.; ze springen zigzag, met afwisselend groote en kleine sprongen (labyrinthsprongen), volgens VON STEIN volkomen typisch;

5° Ze kunnen niet, op één been staande, omdraaien.

Ataxie is dit alles niet, want 't verdwijnt bij openen der oogen.

Deze reeks verschijnselen is nog uitgebreid met die van de voetspoorveranderingen bij labyrinthlijders en van de kracht, die noodig is om zoo iemand te doen omvallen (WANNER).

Deze meet VON STEIN door de lengte en zwaarte van een slinger, die tegen den schouder van den patient stoot. Naar den zieken kant toe is de vereischte kracht het geringst. Later deelde hij nog een geval mede (69), waarbij hij meent versnelling der ademhaling en sterke visueele duizelingen bij een oorpatiente aan het labyrinth te kunnen toeschrijven.

EGGER wist in de Salpêtrière 2 patienten op te sporen, van welke, volgens de theorie MACH-BREUER, de eene goed functioneerende half-cirkelvormige kanalen had, maar tevens een defect van de otolithen, de ander juist omgekeerd.

Wat den mensch betreft, is nog veel aanvulling wenschelijk, zelfs proeven met personen, bij wie men zeker een defect van één labyrinth mag aannemen, ontbreken bijna geheel, daar die zekerheid zoo moeilijk is te krijgen; dergelijke proeven zouden kunnen uitmaken of bij den mensch één labyrinth slechts voor één stel van drie richtingen dient en zoo niet,

in hoeverre dan voor gewaarwordingen en reflexen bij ieder kanaal voorkeur is voor ééne richting. Uit enkele zijner waarnemingen trekt VON STEIN de conclusie, dat de labyrinthen elkaar niet kunnen vervangen.

Voor de dieren met otolithen en half-cirkelvormige kanalen is het zelfs nog niet gelukt, uitsluitend het eerste systeem door operatie te verwijderen of te prikkelen; steeds worden door het uitloopen der kanalen in den utriculus deze er mede in betrokken. SEWALL (63) meende bij roggen en haaien die bezwaren eenigszins te kunnen ontgaan. Hij nam reflexen waar, als bij prikkeling der ampullen.

Na opening van den sacculus echter zag hij, dat de roggen neiging hadden te draaien om hun lengte-as, naar de zijde der laesie, en op den grond te zinken. Dit laatste is misschien als een zuiver otolithenverschijnsel te beschouwen.

§ 3. Overzicht der theoriën.

Gaan wij ten slotte na, in hoeverre men er in geslaagd is de gevonden feiten theoretisch met elkaar in verband te brengen, dan moet erkend worden, dat MACH volkomen in het gelijk gesteld is in zijn stelling, dat alle studie van bewegingsgewaarwordingen zich zou moeten baseeren op de door hem aangegeven fundamenteele wetten. De hoofdeigenschappen van de gewaarwordingen van rotatie en progressie zijn daaruit onmiddellijk af te leiden.

Ook omtrent den zetel dier gewaarwordingen, is weinig twijfel meer mogelijk; wel zijn er nog groote lacunes in de details.

Als vaststaand kan worden aangenomen, dat passieve rotatie, en prikkeling op de wijze van EWALD, precies hetzelfde effect heeft.

Daar men bij den mensch deze reflexen gecombineerd heeft met de gewaarwording, kan men de theorie van MACH wel volkomen bewezen noemen; vooral als men daar nog bijvoegt de waarnemingen van KREIDL en VON STEIN voor oorlijders.

De otolithen-theorie kan niet bogen op feiten, die haar onmiddellijk bewijzen, daar, zooals wij zagen, dieproeven niet met die onweerlegbare zuiverheid mogelijk zijn.

Hier moet meer door redeneering overtuigd worden. BREUER (12, 15) heeft in de anatomie steun trachten te vinden voor zijn theorie, waarbij hij meteen voor de half-cirkelvormige kanalen beschouwingen vastknoopt. Hij meent, dat deze zóó gebouwd zijn, dat slechts stroomtakjes, van uit de kanalen komend, de crista ampullaris treffen. De crista staat loodrecht op de kanaalas, maar daar buiten. Hoe sterker de stroom, hoe kleiner de fractie zal zijn, die als prikkel werkt. Hierdoor zou het zintuig voor te sterken prikkel worden behoed. Hij spreekt hier nog van stroom, maar neemt dien met MACH physisch oneindig klein; door een septum wordt de macula utriculi tegen drukveranderingen, uit de kanalen voortgeplant, behoed. HENSEN (40), die nog aan de akustische theorie blijft vasthouden op grond ook van de ongelijkheid der kanalen, wijst hij er op, dat iedere onregelmatigheid in het labyrinth van de duif, dat hij uitkoos als het meest ontwikkelde en best toegangbare, door een andere onregelmatigheid wordt opgeheven. De wiskunstige bouw van

het zintuig wordt streng doorgevoerd; zoo zijn volgens BREUER de functioneerende deelen der kanalen allen even lang. (CRUM BROWN en VAN ROSSEM vonden echter verschil in gevoeligheid). De haren op de cristae zijn volgens BREUER aaneen gekleefd door een cupula terminalis; HENSEN c. a., die deze voor een kunstproduct houdt, weerlegt hij op grond van zijn preparaten. Hiermede vervalt meteen de mogelijkheid van een akustische functie. Ook kan men zich dan beter voorstellen, dat verplaatsing dier cupula, al is ze minimaal, rekking der haren en cellen téngevolge moet hebben. Langzaam teruggaan dier rekking moet dan de lange gewaarwording verklaren, na ophouden van den prikkel.

Belangrijker nog zijn de anatomische argumenten voor zijn otolithen-theorie. Voor een deel werden die reeds genoemd. Eenige, ontleend aan de vergelijkende anatomie, mogen nog volgen:

1° het otolithen-orgaan is het oorspronkelijke, waaruit zowel half-cirkelvormige kanalen als cochlea zich ontwikkeld hebben;

2° er is direct nerveus verband tusschen otolithen en zij-organen bij visschen; op hetzelfde bij de Ctenophoren is door ENGELMANN gewezen;

3° dieren zonder cochlea hebben geen gehoor;

4° otolithen-proeven bij dieren geven dezelfde reflexen (speciaal rolling der oogen), als die prikkelingen bij den mensch, welke niet tot reactie der half-cirkelvormige kanalen aanleiding kunnen geven (b.v. scheeve hoofdstand).

5° bij dieren met 3 otolithen-apparaten staan deze in 3 vlakken, evenals de half-cirkelvormige kanalen. BREUER vond

visschen!!!

verder ééne glijrichting voor iederen otolith, speciaal bij de visschen (12). Dit glijden geschiedt langs de longitudinaal-spleet van den otolith, waarin de geheele papilla nervosa met dekmembraan is ingebed.

Bij den mensch is ondanks het verloren gaan van één dier systemen, door zijn ontwikkeling tot cochlea, toch het drie-dimensionale beginsel gehandhaafd. Legt men den clivus Blumenbachii horizontaal, dan zijn er 2 op elkaar loodrechte horizontale glijrichtingen: van lateraal achter naar mediaal vóór (utrículus-otolithen), en één verticale glijrichting (sacculus-otolithen). Door combinatie der 2 zintuigen kan dus progressie in iedere richting waargenomen worden. Bij dieren met een lagena, is de daarin liggende otolith verticaal en de sacculus-otolith horizontaal; gaat de lagena over in cochlea, dan richt de sacculus-otolith zich op.

Het vlak van den clivus is ook ongeveer dat van het horizontale kanaal. Hierdoor is nog een verband tusschen de twee deelen van ieder labyrinth op zichzelf genomen.

BREUER (14) bestudeerde opnieuw het phenomeen van PURKYNE en vond, dat neiging van 't hoofd $\pm 15^\circ$ naar de as (parallel aan de massa-versnelling) het zinsbedrog ophief. Verder wijst hij op het verschil in compensatie door het oogrollen:

bij rotatie, ± 0.6 van den hoek, die de resultante van zwaartekracht en middelpuntvliedende kracht maakt met de verticale, en bij neiging van het hoofd slechts 0.1 van den doorloopen hoek (NAGEL 54), terwijl bij andere spieren (schaatsenrijden) onmiddellijk volkomen gecompenseerd wordt. Misschien is dit uit de passieve houding in het eerste geval af te leiden, ofschoon los staan, gepaard met

de inspanning om evenwicht te houden, niet den reflex versterkt. Het bedrog is het duidelijkst in het frontale vlak, wat misschien met het vliegen in verband staat (voor den mensch is dat verband toch wel ver gezocht).

Deze dingen blijven voorloopig nog onverklaard.

Men zou volgens BREUER en NAGEL verwachten bij voorwaarts-beweging het gevoel te hebben achterovergebogen te worden, daar ook dan de otolith in occipitale richting drukt. Het achteroverbuigen gaat echter met een rotatie gepaard. Dit kan voldoende zijn, om deze beide te onderscheiden. De verhouding van stand en progressie zal aanstonds ter sprake komen. De huid- en ingewandssensaties doen hetzelfde bij de proeven van DELAGE met de hellende plank. Men zou deze onder water moeten overdoen om, door uitsluiting van den huidzin, bewijsmateriaal, voor of tegen een stand-percipieerend orgaan in het hoofd, te verzamelen. Veel is er zeker, wat er voor pleit. In de eerste plaats denken wij aan de proef van PURKYNE, hetzij dan, dat het labyrinth daarbij direct de voorstelling der verticaal-ligging geeft, hetzij, dat men den oogreflex voelt, die dan toch een zeer bijzondere oorzaak hebben moet in het hoofd. Uit een onderzoek van KREIDL bij doofstommen bleek, dat reflex en verticaal-voorstelling steeds samen gaan.

Voor een voelen van den oogstand pleiten ook de proeven van DELAGE. We zagen echter, dat voor het te sterk voelen der hoofd-draaiing om de sagittale as, de verklaring van DELAGE (waarnemen der oogbeweging,) in den steek laat. Dit wijst er op, dat er nog een bron is van waarneming van stand. De otolithen zijn daarvoor aange-

wezen. Bij de hoofdflexie om de transversale as wellicht ook.

BARANY (3, 4) ziet ook in de rotatiegewaarwording een voelen van den oognystagmus. Voor zoover ik, door oplegging der vingers op de gesloten oogleden, kon nagaan, eindigt de nystagmus al voor de gewaarwording. Ook is er nagewaarwording bij fixeeren met de geopende oogen; deze duurt dan alleen veel korter. Photographisch zou deze kwestie zijn uit te maken; het toestel moet dan met de proefpersoon mede draaien. In dezelfde richting wijst het feit, dat al is door onzen spierzin de ligging der ledematen ten opzichte van elkaar bekend, tóch een waarneming van de verticaal noodig blijft, om daarvan practisch nut te hebben; de mededeeling van JAMES bewijst dit treffend. Men bespeurt hieruit, dat de otolithen speciaal noodig zijn voor in het water levende dieren, daar bij hen de zwaartekracht door den waterdruk wordt opgeheven. Maar ook de half-cirkelvormige kanalen kunnen niet functioneeren, zonder dat otolithen hen te hulp komen, zooals uit een ontleding van den rotatieprikkel en zijn gewaarwording blijkt.

De rotatiebeweging (versneld) bestaat uit 2 deelen (labyrinth excentrisch gedacht);

a. een versnelde tangentielle progressie;

b. „ „ centripetale „ .

Is de rotatie gelijkmatig geworden, dan heeft men:

a' een cenparige tangentielle progressie;

b' „ versnelde centripetale „ .

Het geheel van gewaarwordingen bestaat uit vier deelen:

1° de rotatiegewaarwording in engeren zin in de half-cirkelvormige kanalen opgewekt, doordat *a* en *b* in hun

absolute grootte verschillen, naar hun afstand van de as;

2° waarneming van a door de otolithen;

3° waarneming van b en b' door de otolithen;

4° „ „ den stand van het hoofd;

is de rotatie gelijkmatig geworden dan vervallen 1° en 2°, maar blijft 4°, gewijzigd door de waarneming van b' , bestaan.

Van de eerste 3 componenten liggen de „Schwellen” verschillend: die van 1° het laagst, dan die van 2° en 3°. Voor 3° is deze, zoover ik weet niet bepaald; wel is bekend, dat de „Schwelle” in het frontaalvlak het laagst ligt. Het zinsbedrog van PURKYNE treedt daarin op, wanneer bij dezelfde rotatie dit in de andere vlakken ontbreekt.

Was deze 3° niet zoo, dan zou men in het begin, als b aanving in te werken, naast de rotatie nog het gevoel hebben naar het centrum toe bewogen te worden. Dit zou, als zijnde onvereinigbaar, waarschijnlijk een verwarde gewaarwording geven.

Nu voelen wij ons draaien en dit sluit het andere zwakkere gevoel uit. Eerst, als de rotatie-gewaarwording is verdwenen, komt 3° voor den dag.

Alleen bij snelle rotatie is het viertal compleet. Daar bij verschillende hoofstanden telkens andere kanalen geprikkeld worden bij overigens gelijke rotaties, kan uitsluitend waarneming van 4° ons het rotatievlak doen kennen. De half-cirkelvormige kanalen op zich zelf zijn alleen in staat de ligging der rotatie-as ten opzichte van het labyrinth te percipieeren. Roteert men bijvoorbeeld eerst met het hoofd 65° achterovergebogen om een sagittale as, en daarna 25° voorovergebogen om een vertikale as, dan kunnen we dat onmogelijk

onderscheiden, daar in beide gevallen de horizontale kanalen in het rotatievlak liggen en dus op precies dezelfde wijze geprikkeld worden. Bij beide rotaties blijven de vier andere kanalen geheel in rust.

Hetzelfde geldt, *mutatis mutandis*, voor het waarnemen der progressierichting.

Alleen de waarneming, sub 4^o genoemd, kan uitsluitel geven omtrent de beweging van ons geheele lichaam.

DELAGE meende, dat zijn proeven uitwezen, dat inderdaad een dergelijk paar rotaties niet werd onderscheiden. Hij ging zelfs zoover te beweren, dat iedere rotatieprikkeling geheel gevoeld wordt volgens zijn ligging ten opzichte van het hoofd alleen. Wanneer men dus op een gewone draaischijf met verticale as, den stand van het hoofd telkens anders nam, moest ook voor ons gevoel de rotatie in verschillende vlakken worden waargenomen. Dit nu is beslist niet het geval: steeds voelt men de rotatie, met slechts kleine fouten, geheel, zooals ze is. Men weet echter niet den afstand tot de as. Dat verandering van hoofdstand gedurende een rotatie verwarring geeft, vindt, zooals MACH reeds zegt, zijn oorzaak in het nieuw aanspreken van kanalen, die eerst nog in rust waren; de andere krijgen dan een nagewaarwording en dit sticht verwarring. Voert men echter telkens eenzelfde rotatie in het horizontale vlak uit, met van den aanvang af verschillende hoofdstanden, dan herkent men deze geheel juist, evenals bij de progressie.

Het zou de moeite waard zijn, met den anatomischen bouw van het labyrinth, dien DELAGE liet rusten, tot richtsnoer, zijne proeven te herhalen.

Het beste was dan te roteeren:

1° om een dwarse as, met het hoofd horizontaal gedraaid naar rechts (45°);

2° om een sagittale as, met het hoofd horizontaal naar links gedraaid (eveneens 45°);

in beide gevallen werkt de graviteit op dezelfde wijze en worden dezelfde kanalen (post. dext. en sup. sinister) geprikkeld.

Roteeren we, met beide labyrinthen zooveel mogelijk centraal, dan worden de progressieve beweging en de versnelling naar het centrum zeer klein en bemerkt men, dat toch evengoed een rotatie-gewaarwording onmiddelijk de juiste, haar toekomende, ruimte-qualiteit krijgt.

Was dit niet zoo, dan zou men kunnen denken, dat het waarnemen der progressierichting ook aan de rotatie haar ruimte-qualiteit gaf. Immers deze wordt ook volgens DELAGE bij iederen hoofstand zonder fout gevoeld. Elimineert men deze door centraal te gaan zitten, dan kan alleen gecombineerd voelen van hoofstand en rotatie uitsluitel geven. Maar dan pleit ook de zeer innige verbinding der vier gewaarwordingen in het algemeen voor een oorsprong van allen in hetzelfde zintuig.

Vreemd blijft, dat een kracht de eene maal als versnelling wordt gevoeld en straks als stand.

Waarschijnlijk beschouwen wij een plotseling aangrijpende kracht als versnelling, een voortdurende als stand.

Dan vervalt de voorstelling van MACH, als zouden wij op een hemellichaam, lichter dan de aarde, een voortdurend gevoel van verzinken hebben; dat zouden wij eerst hebben, als de graviteit vrij snel, maar geleidelijk, afnam.

We moeten dus een zintuig aannemen, dat onafgebroken

gewaarwording geeft. EWALD verklaart deze en zijn eveneens permanenten labyrinthtonus door een trillende beweging van het hoofd, tengevolge van schommelingen in de nekspierspanningen, die den druk der otolithen een periodische wijziging zou geven (23).

Hiertegen pleit m.i., dat, wanneer door lange rust, b.v. bij het ontwaken, de spierzin ons in den steek laat en we omtrent de ligging onzer extremiteiten in onzekerheid kunnen zijn, de ligging van het hoofd steeds nauwkeurig bekend is. De oogbewegingen en het oogknippen kunnen hier echter mede helpen. Zooals we zagen, schrijft DELAGE alles aan een voelen van den oogstand toe.

In ieder geval is de trilling van het hoofd dan opgeheven, zonder dat de huid ons inlicht omtrent de plaats van zwaartedruk; in de zekerheid van waarneming is geen verandering merkbaar.

Nemen we naast de hoofstand-reflexen, een gewaarwording aan, dan moet zij ongeveer een karakter hebben als bij den spierzin. Ook van dezen zijn de indrukken zóó zwak, dat wij eerst door de resulteerende storingen of door expresselijk daarop gerichte proeven haar ontbreken bemerken. (Men zal b.v. zelden een tabicus hooren klagen, dat hij de ligging van zijn beenen niet precies kent, wel, dat hij slecht loopt.)

Daar het hoofd bijna steeds voldoende door de oogen is georiënteerd, zal alleen door een eventueel ontbreken van nuttige reflexen en slechts zelden van de voorstelling, zooals bij de doofstommen van JAMES, iets abnormaals worden bespeurd. Hier vervalt het verschil in qualiteit van „Empfindung” en „Vorstellung,” dat volgens ZIEHEN (73, 74)

bestaat in den verschillende graad van „sinnliche Lebhaftigkeit“. Dat moet met iedere voortdurende gewaarwording het geval zijn, daar zij anders storend zal werken. Bij de rotatie heeft men nu het merkwaardig verschijnsel, dat de levendige rotatiegewaarwording met een duidelijken indruk omtrent het vlak van draaiing wordt gecombineerd, terwijl de indruk van den hoofstand op zichzelf wel duidelijk, maar al zeer weinig „sinnlich lebhaft“ is.

Deze eigenaardigheden van het zintuig maken de afwijkende meening van VON CYON (19) meer begrijpelijk. Deze verwerpt de theorie van MACH-BREUER, laat groote en kleine hersenen de eigenlijke bewegings-gewaarwordingen percipiëeren (als zintuig, evenals PURKYNE) en noemt het labyrinth het ruimte-zintuig.

Hij formuleert dit aldus:

1° Die eigentliche Orientierung in den drei Ebenen des Raumes d. h. die Wahl der Richtungen in denen unsere Bewegungen statt finden sollen, so wie die Koordinierung der für das Einschlagen und Einhalten der Richtungen notwendigen Nervenzentren, bildet die ausschliessliche Funktion der Bogengänge.

2° die dabei erforderliche Regulierung der Innervationsstärken, sowohl für diese Zentren als für diejenigen, welche die Erhaltung des Gleichgewichts und die sonstigen willkürlichen Bewegungen beherrschen geschieht vorzugsweise durch die Vermittlung des Ohrlabyrinthes;

3° die durch die Erregung der Bogengänge erzeugten Empfindungen sind Richtungs-empfindungen. Sie gelangen zu bewussten Wahrnehmungen nur bei auf sie gerichteter Aufmerksamkeit. Die Empfindungen geben uns direkt die

Begriffe von den drei Hauptrichtungen des Raumes, der sagittalen (vorne und hinten), der vertikalen (oben und unten) und der lateralen oder transversalen (rechts und links).

Zijn proeven met dieren vielen vaak negatief uit; dit is dan voor hem aanleiding om de theorie MACH-BREUER te verwerpen. BREUER (13) nam de moeite, de proeven over te doen en de door CYON gemaakte fouten op te sporen. Eenige voorbeelden mogen voldoende zijn:

1° CYON beweert: een kikvorsch wendt volstrekt niet altijd zijn kop, wanneer hij passief wordt rondgedraaid. BREUER toont aan, dat het inderdaad door wat stijf vastbinden, of vasthouden van het dier gemakkelijk gelukt den reflex te onderdrukken. Dit heeft met het labrynth niets te maken.

2° CYON: strooming in de kanalen geeft volstrekt niet altijd aanleiding tot kopbewegingen. BREUER wijst er op, dat zijn methode: opzuigen der perilymphe met vlocipapier en dergelijke, geheel onvoldoende is, om met zekerheid stroomingen in de endolymphe op te wekken.

CYON schrijft van zijn kant de kopstanden na extirpatie enz. toe aan wijziging der ruimtevoorstellingen van het dier. Hij stelt zich voor, dat de half-cirkelvormige kanalen en otolithen door bewegingen, geluid en gezichts-indrukken worden geprikkeld, uit al deze prikkels een ruimte-prikkel afzonderen en wel ieder kanaal voor één dimensie en dat zóó onze ruimtevoorstelling wordt opgebouwd.

BREUER stelt daar tegenover, dat ook personen zonder labrynth door hun overige zintuigen volkomen in de

ruimte zijn georiënteerd. De ruimte-qualiteit komt bijna iederen zintuiglijken prikkel direct toe, evenals b.v. de gevoelstoon en er is geen apart zintuig noodig om deze te verwerken.

Onlangs heeft CYON op nieuw zijn theorie uitvoerig behandeld en nu ook den tijdzin met het labyrinth in verband gebracht. Dit werk kwam mij echter te laat in handen, vooral gelet op den omvang, om het hier nog te kunnen refereeren.

BREUER kent CYON gaarne de verdienste toe, voor het eerst op de groote beteekenis van het labyrinth voor onze voorstelling der ruimte de aandacht te hebben gevestigd. Volgens BREUER echter is deze slechts een onderdeel der bewegings-gewaarwording, waar ik nog bij zou willen voegen, dat het waarnemen van hoofdstand ten opzichte der verticale, bijna een zuivere ruimte-voorstelling is in den zin van CYON; deze is het, die, zich bij de andere voegend, de bewegingen in de ruimte voor ons gevoel scherp bepaalt. In zoover is er dus een aparte waarneming der ruimte-qualiteit, wat bij de andere zintuigen niet het geval is.

Ook EWALD staat op een eigen standpunt, door den nadruk, dien hij legt op den tonus der spieren, onder invloed van het labyrinth; ook hier dus weer een analogie tusschen statischen zin en spierzin. Dat deze tonus er is, blijkt ten duidelijkste uit den toestand zijner labyrinthlooze proefdieren, langen tijd na de operatie. Wijziging van dezen tonus moet dan bij rotatie enz. de reflexen geven.

In het algemeen kan men de standen na operatie en de reflexen bij passieve beweging opvatten als:

1° contractie:

α door wegvallen van een „Hemmung” (FLOURENS), bij verlamming, of extirpatie van het labyrinth,

β uitgaande van het niet geopereerde, of van het door rotatie enz. geprikkelde labyrinth;

2° tonusverlies:

α door verlamming of extirpatie (gekruist, voornamelijk aan hals en romp; ongekruist voornamelijk aan de ledematen);

β door prikkeling.

Dit tonusverlies is dan weer over de spieren ongelijk verbreid (extremiteten zijn zwak en gestrekt; buigers dus minder tonus dan strekkers). ACH (I) meent nog een aparten otolithen-tonus (den gekruisten voor den romp) te kunnen onderscheiden.

Het nut der reflexen zou zijn:

instandhouden van het evenwicht (GOLTZ, enz.);

verminderen der gewaarwording;

fixeren van het gezichtsveld.

Wanneer men dan ook bij een duif den kopnystagmus verhindert, zijn de naverschijnselen veel heftiger; ook verzwakt open zijn der oogen den nystagmus, wanneer de omgeving meedraait en versterkt ze, als de omgeving niet meedraait. Het gezichtsveld wordt zooveel mogelijk gefixeerd. Eindelijk heeft het labyrinth volgens EWALD grooten invloed op de coordinatie van oog- en kopbewegingen: een labyrinthlooze hond, vóór de operatie daarop geoefend, kan daarna stukken vleesch slecht opvangen, die hem worden toegeworpen. De verwarring door ontbreken van bewegingsgewaarwording verklaart dit misschien reeds voldoende.

De oognystagmus is volgen hem alleen voor het eerste

gedeelte labyrinthreflex; de terugslag is gevolg van den hierdoor bereikten afwijkenden stand.

De permanente tonus stelt ons voor dezelfde moeilijkheid, als het permanente waarnemen van den hoofstand; aangezien wij niet, als bij den spierzin, centripetale prikkels kunnen aannemen, die den tonus onderhouden (proef van BRONDGEEST) zoekt EWALD dezen prikkel in het labyrinth zelf.

EWALD neemt een „wimperbeweging” der haren aan op de cristae; tonusharen noemt hij ze; dit vervalt, als men met BREUER een cupula terminalis onderscheidt, die de haren verbindt.

Wij zien, dat in het hoofdstuk der gewaarwordingen vooral die van hoofstand nog problematisch blijven.

Ook van de wijze, waarop een beweging wordt ontleed door het labyrinth en in ons bewustzijn weer in ééne compacte voorstelling wordt weergegeven, is een verklaring voorshands niet mogelijk.

Voor de rotatie heb ik de moeilijkheden trachten aan te geven, waarop men daarbij stuit.

De hypothesen ter verklaring van de wijze van ontstaan en het doel der labyrinthreflexen laten eveneens nog zeer veel duisters over.

HOOFDSTUK II.

Otolithen.

Wanneer een cavia met voldoende versnelling (± 2 M. per sec.) langs een verticale lijn wordt bewogen, blijft zijn kop op de gewone wijze achter en komt, als de beweging gelijkmatig is geworden, of, als nog gedurende den afwijkenden stand gestopt wordt, in de rechte houding terug.

Den reflextijd van dezen otolithen-reflex bepaalde ik aldus:

Het dier werd geplaatst in een van binnen gewatteerd kistje en de kop door een overeind staand ovale opening in den zijkant gestoken. Zoo kwam het te zitten op een schaal, die aan een touw was opgehangen. Dit touw liep over een katrol (3 M. boven den grond) en met het andere uiteinde werd de schaal in de hoogte getrokken. Ten dien einde was de schaal, met cavia en eenige instrumenten voor de registratie, door gewichten aan de andere zijde der katrol geëquilibreerd.

Deze gewichten hingen in een frame, dat van onderen een katrol had. Om te kunnen bereiken, dat de schaal met cavia spoedig haar eindsnelheid had en deze behield, werd voor beweegkracht een vliegwiel gebruikt, door een electromotor in gang gebracht. Terwijl het wiel nog bezig was in volle vaart te komen, wond een touw, op een, tegen het wiel bevestigd, houten schijfje.

Dit touw hing, met een ijzeren staafje gespannen, door de katrol onder aan de gewichten. Eerst werd dus het staafje opgetrokken en wanneer het vlieg wiel zijn volle snelheid had bereikt, stuitte het tegen de genoemde katrol en werden ineens de gewichten naar beneden en daardoor de schaal met cavia naar boven getrokken.

Om op tijd te kunnen stoppen, werd een rem tegen het vlieg wiel gedrukt, bestaande uit een op den grond, in het vlak van het wiel, draaibaar bevestigden stok, met vilt bekleed. Deze sloot den stroom, als het wiel moest draaien; bij het remmen werd de stroom meteen verbroken.

De registratie geschiedde als volgt:

Aan den kop der cavia bevestigde ik een pleister tusschen de oogen, na het haar te hebben weggeschoren. Met een hieraan bevestigd draadje werd de kopbeweging op een wijzer overgebracht, $\pm \frac{1}{3}$ verkleind. Deze schreef op een klein kymographion, dat op de schaal stond. De schaal liep, daar ze anders te veel slingerde, aan beide kanten langs ijzerdraden, die door zware gewichten werden gespannen gehouden, terwijl weer de slingering dier gewichten, die vlak op den grond hingen, door een laag trichopiëse dat hen even raakte van onderen werd gedempt.

De ijzerdraden benutte ik bovendien om den stroom van een op den grond staand chronoscoop te leiden op de schaal en weer daaraf, telkens langs een tegen de draden schuivende veer.

Deze stroom ging door een, op de schaal staande, signaleerende electrobobine.

Eindelijk werd nog het vertrek van de schaal geregi-

streerd, doordat daarbij een andere stroom werd verbroken, wat door een tweeden wijzer op het kymographion werd aangegeven.

De groote katrol, waaraan de schaal, met tegenwicht, en de beide geleidende ijzerdraden hingen, was bevestigd aan een gedeelte van het frame van den draaitoestel, dat, om trilling en doorbuiging te voorkomen, werd gesteund door een paal tusschen grond en ophangstaaf.

Iedere proef verliep dus als volgt:

wijzers en contacten werden ingesteld, de chronoscoop en de motor met vliegwiel in gang gebracht, evenzoo het kymographion;

nu werd de schijf in eens omhoog getrokken, en nadat zij ± 2 Meter had afgelegd, het vliegwiel stop gezet, met onderbreking van den motorstroom.

Daar de cavia veel eigen bewegingen maakte, moest telkens een gunstig oogenblik afgewacht, om een proef te nemen. De reflexbeweging heeft echter een dusdanigen uitslag (ondanks de reductie door den wijzer-hefboom), dat ze op het papier onmiskkenbaar is.

De snelheid van de schaal mat ik met een aftikhorloge.

De gevonden reflex tijden waren:

TABEL I.

Versnelde progressieve beweging.

CAVIA A.

Snelheid (bereikt in $\pm 0.3''$) per seconde.	Reflex tijd in seconden.	Gemiddeld.
1.40 M.	0.1; 0.11; 0.12;	0.11
1.50 „	0.1; 0.12; 0.13;	0.12
1.75 „	0.1; 0.1; 0.18;	0.13
2.— „	0.09; 0.08; 0.05;	0.07
2.20 „	0.1; 0.14; 0.1;	0.12
2.50 „	0.09; (0.25); 0.13;	0.11

Algemeen gemiddelde 0.11

CAVIA B.

Snelheid (bereikt in $0.4''$).	Reflex tijd.	Gemiddeld.
1.50 M.	0.1; 0.14; 0.12;	0.12
1.60 „	0.11; 0.1; 0.09;	0.1
1.85 „	0.08; 0.09; 0.12;	0.1
2.10 „	0.09; 0.1; 0.1;	0.1
2.40 „	0.1; 0.07; 0.16;	0.11
2.40 „	0.11; 0.13; 0.08;	0.11

Algemeen gemiddelde 0.1

De gevonden reflex tijd is dus bij beide dieren ± 0.10 sec. ¹⁾

1) Ondanks de aanzienlijke versnelling was er nooit sprake van een beweging zonder latentie, gelijk aan mechanisch achterblijven van den kop zou zijn eigen geweest.

De reflex tijden bij beweging (van het dier) van boven naar beneden vindt men in tabel II.

De kleine wijzigingen hierbij in de opstelling behoeven wel niet beschreven te worden:

TABEL II.
Versnelde progressieve beweging.
CAVIA A.

Snelheid (bereikt in 0.3").	Reflex tijd.	Gemiddeld.
1.40 M.	0.12; 0.11;	0.11
iets meer	0.08; 0.1; 0.13;	0.1
" "	0.1; 0.11; 0.09; 0.2;	0.12
" "	0.1; 0.08; 0.1;	0.09
" "	0.19; 0.12; 0.11; 0.2;	0.16
2.50 M.	0.2; 0.16; 0.12;	0.16

Algemeen gemiddelde 0.12

CAVIA B.

Snelheid (bereikt in 0.4').	Reflex tijd.	Gemiddeld.
1.50 M.	0.13; 0.1; 0.07;	0.1
iets meer	0.18; 0.12; 0.1; 0.18;	0.14
" "	0.1; 0.14; 0.09;	0.11
" "	0.2; 0.11; 0.2;	0.17
" "	0.25; 0.12; 0.16;	0.17
2.50 M.	0.13; 0.2; 0.05;	0.12

Algemeen gemiddelde 0.13

Voor beide dieren dus een reflex tijd van \pm 0.12 sec.

De boven beschreven proefopstelling had het bezwaar, dat het touw, waardoor de schaal werd opgetrokken, ten-

gevolge van den plotselingen ruk doorzwepte, zoodat de beweging van de schaal onregelmatig was. Bovendien kwam ik terug van mijn pogingen om den prikkel momentaan te maken, aangezien dan zijn nuttig effect gering is. Daarom zocht ik een andere beweegkracht, waarvan ik de sterkte en den duur geheel in de hand had.

Pneumatisch scheen mij dat probleem het beste op te lossen. Ik nam daarvoor een ketel, inhoudende 300 Liter, en bestand tegen een druk van 6 atmosferen. Deze ketel moest, na gevuld te zijn, dienen als voorraad van energie. In de deksel werd een gat geboord met een middellijn van 2 c.M. In den schroefdraad van dat gat werd een buis geschroefd, 2.50 M. lang, loodrecht, en van boven aan den muur gefixeerd. In deze buis paste een tweede buis, wier lumen van onderen was afgesloten en die tot even boven de deksel van den ketel reikte. Aan de binnenste buis werd van boven de reeds vroeger gebruikte schaal bevestigd.

Vlak boven de deksel van den ketel werd de toevoer van het samengeperste gas tot de lift geregeld door twee kranen. De bovenste kraan werd eerst ingesteld op een bepaalde eindsnelheid van het tafeltje; was nu de ketel gevuld onder een zekeren druk, hetgeen geschiedde uit een reservoir met vloeibaar koolzuur, en was de bovenste kraan ingesteld, dan kon door plotseling wijd openen van de onderste kraan het tafeltje de gewenschte beweging krijgen.

Door verschillende drukkingen in den ketel te nemen en het tafeltje verschillend te belasten (van 1—20 K.G.), was het mogelijk versnellingen tot stand te brengen, afwisselend in grootte van 1.3 tot 140 c.M. per secunde en in duur

van 0.04 tot 2 seconden. Door goed invetten van de binnenste buis werd de wrijving gering gemaakt, en bleek bij registratie de beweging voor alle niet te geringe snelheden eenparig versneld te beginnen. Deze registratie had plaats op een kymographion, dat naast het tafeltje om een verticale as draaide. Dit ging gemakkelijk, daar de ketel in de benedengang kon staan en de lengte der buis zóó genomen was, dat het tafeltje juist op de hoogte van den corridor der eerste verdieping reikte. Op dit kymographion schreef een stilstaande wijzer en een tijdwijzer (0.1 sec.), welke beide aan het tafeltje bevestigd waren. Hierdoor was de versnelling in haar aard en duur onmiddellijk af te lezen.

In de eerste plaats bleek zij eenparig te zijn. De groote, gelijkblijvende kracht van het samengeperste koolzuur onderging niet den invloed der wrijving.

Door de instelling der kraan, was de toevoer van koolzuur beperkt en werd de versnelling na eenigen tijd en bijna plotseling 0. Ondanks de groote en gelijkmatig werkende kracht was de duur der versnelling buiten werking der wrijving om gelimiteerd. Eerst was de versnelling bijna volkomen eenparig, maar door het stijgen van het tafeltje veranderde deze in onmeetbaar korten tijd in een eenparige snelheid.

Het draaien van het tafeltje bij het naar boven gaan werd even als vroeger verhinderd door een verticaal gespannen draad, waar het met een zij sleuf in liep. Ik begon met de vroeger genomen proeven te herhalen, met name die ter bepaling van den reflex-tijd der kopbeweging van de cavia. Het oogenblik van vertrek werd door het verbreken van een contact geregistreerd op het kleine kymo-

graphion, dat met de cavia op de schaal stond en waarop diens bewegingen, benevens den tijd werden opgeschreven.

Deze bepalingen gaven de volgende resultaten:

TABEL III.

Eenparig versnelde progressieve beweging.

CAVIA 1.

Versnelling (c.M. per secunde.)	Reflex tijden.	Gemiddeld.
4.3	0.08; 0.1; 0.12; 0.05; 0.09; 0.14;	0.09
5.2	0.13; 0.14; 0.09; 0.1; 0.1; 0.1;	0.11
8.3	0.1; 0.2; 0.18; 0.1; 0.1; 0.08; 0.06;	0.12
9.4	0.1; 0.1; 0.1; 0.1; 0.1; 0.1; 0.08;	0.1
11	0.12; 0.14; 0.16;	0.14
16	0.14; 0.16; 0.18;	0.16
83	0.2; 0.1; 0.16;	0.15
132	0.1; 0.1; 0.06; 0.09;	0.09

Algemeen gemiddelde 0.12

CAVIA 2.

Versnelling (c.M. per secunde.)	Reflex tijden.	Gemiddeld.
4.6	0.1; 0.05; 0.07;	0.07
6.3	0.2; 0.18; 0.12;	0.17
9	0.09; 0.11; 0.1;	0.10
13	0.13; 0.1; 0.1;	0.11
16	0.13; 0.17; 0.09;	0.13
137	0.1; 0.1; 0.12;	0.1

Algemeen gemiddelde 0.13

CAVIA 3.

Versnelling (c.M. per seconde.)	Reflextijden.	Gemiddeld.
4.6	0.11; 0.16; 0.14;	0.14
4.9	0.4?; 0.1; 0.09;	0.1
7.2	0.08; 0.1; 0.18;	0.1
9	0.05; 0.1; 0.12;	0.09
13	0.07; 0.2; 0.16;	0.14
19	0.08; 0.1; 0.18;	0.12
68	0.13; 0.09; 0.07;	0.09
125	0.1; 0.1; 0.1;	0.1

Algemeen gemiddelde 0.11

Gemiddelde over de 3 proeven: 0.12 seconde.

Vervolgens leende zich het toestel, wegens de mogelijkheid van een nauwkeurige doseering van den prikkel, zeer goed tot eene bepaling van de absolute gevoeligheid van het otolithen-orgaan.

Ik nam de verschillende combinaties van prikkelsterkte en prikkelduur, die in staat waren nog juist een reflex op te wekken.

Wanneer ik op het oog een dergelijke combinatie meende gevonden te hebben, werd ter contrôle de beweging van den kop geregistreerd, en tegelijkertijd de beweging van de schaal op het tweede kymographion. Deze bepalingen gaven de volgende uitkomsten:

TABEL IV.

CAVIA 1.		CAVIA 2.		CAVIA 3.	
Versnelling.	Duur.	Versnelling.	Duur.	Versnelling.	Duur.
5	0.40	8.1	0.35	5.4	0.40
6.3	0.35	7.2	0.30	5.3	0.40
7.2	0.35	6.9	0.30	8.1	0.40
7	0.30	7.3	0.25	7.3	0.03
7	0.25	7.3	0.20	10.2	0.25
9.4	0.2	10	0.20	8.7	0.20
9.6	0.20	9.2	0.20	9.2	0.18
10	0.20	11	0.20	9.6	0.15
27	0.15	11.3	0.18	12.2	0.10
29	0.15	28	0.15	15.1	0.1
30	0.15	25.3	0.12	45	0.1
50	0.1	30	0.1	70	0.1
28	0.1	45	0.1	120	0.08
60	0.1	90	0.1	130	0.08
125	0.08	85	0.09	110	0.08
132	0.05	130	0.07	115	0.08
240	0.04	139	0.07	135	0.06
237	0.04	140	0.05	140	0.06
		142	0.05	137	0.06
		140	0.05	142	0.05
		137	0.05	260	0.04
				200	0.04

Daar in tabel III geen verband is aan te wijzen tusschen reflextijd en bedrag der versnelling, kunnen wij dezen tijd overal 0.12 sec. lang rekenen.

De in dien tijd gebruikte kracht alleen is reeds voldoende om een reflex op te wekken. Nemen wij den prikkel, als

bij den drukzin, evenredig aan het product van tijd en kracht, dan vinden we als minima voor de eenheid van massa:

CAVIA 1.	CAVIA 2.	CAVIA 3.
$0.12 \times 5 = 0.60$;	$0.12 \times 6.9 = 0.83$;	$0.12 \times 5.4 = 0.65$.

Dit zijn de producten van den reflextijd met de kleinste gevonden versnellingen, die nog reflex gaven.

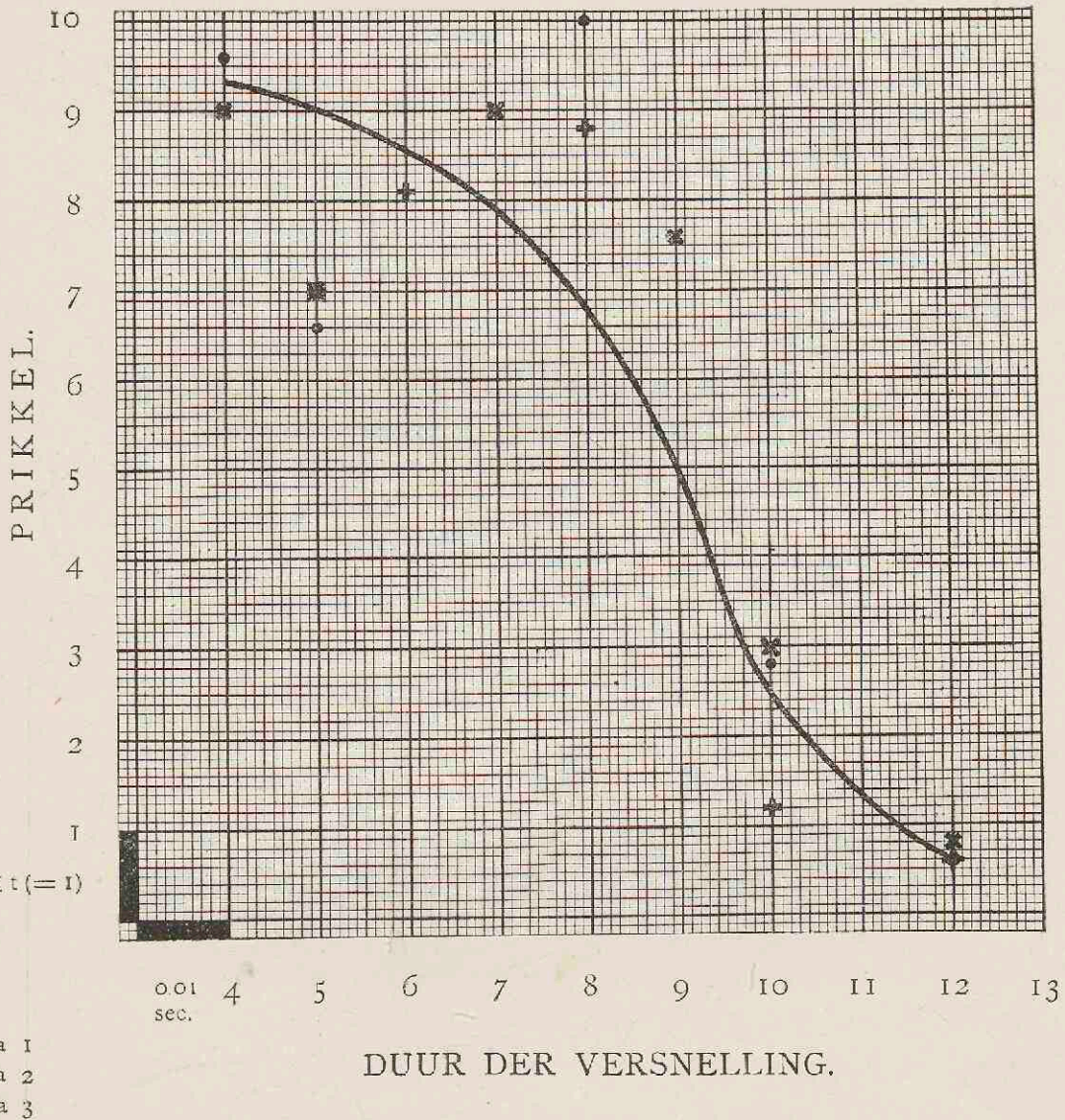
De versnelling, die nog na den reflextijd inwerkte, is daarbij overbodig beschouwd en dus niet medegerekend.

De absolute hoeveelheid hangt dan af van de samenstellende deelen van het otolithenorgaan, speciaal van het soortelijk gewicht der otolithen vergeleken met dat der endolymphe, die hen omgeeft.

Duidelijk blijkt uit de tabel, dat zoodra de prikkelduur binnen den reflextijd valt, de sterkte van den prikkel enorm toe moet nemen, wil nog een reflex volgen. Het voordeeligst is dus een gelijkmatige verdeling van den prikkel over den geheelen reflextijd. De kracht, die daarna nog werkt, is voor den minimum reflex overbodig en breidt alleen den reflex uit. Dat grootere versnellingen wat korter duurden dan kleinere, was een eigenaardigheid van het toestel, te verklaren uit de wijze van toestroomen van het koolzuur. De buis van het tafeltje moest gevuld worden en schoof deze snel naar boven, dan werd de aanvoer van het koolzuur eerder aan de vermeerdering der ruimte gelijk. Dit had echter het voordeel, dat zeer korte versnellingen konden bereikt worden.

In onderstaande curve springt de betrekking tusschen prikkelgrootte en duur, voor een minimum reflex vereischt, nog meer in het oog.

FIGUUR 1.



Op de abscis zijn de tijden, op de ordinaat is het betrekkelijk bedrag van den prikkel uitgezet.

De curve is uit tabel IV afgeleid en wel uit het gedeelte, dat binnen den reflextijd valt. De kleinste versnel-

lingen zijn dus genomen, en als tweede factor van het product de reflextijd.

Dat de curve binnen den reflextijd niet een meer vasten afnemenden loop heeft, is te wijten aan de onzekerheid in het meten bij kleine bedragen, als 0.04 sec.

De prikkel-waarden zijn minimaal gekozen.

Het ware minimum moge iets hooger liggen, voor de onderlinge verhouding, waar het om is te doen, is dit van geen belang.

HOOFDSTUK III.

Halfcirkelvormige kanalen.

§ 1. Reflexen bij dieren.

a. *Reflextijd van den oognystagmus bij den snoek.*

Bij een snoek werden, boven het labyrinth, de huid en het schedeldak verwijderd, tot de contouren van het horizontale kanaal zichtbaar waren. Dan werd aan weerszijden daarvan, op 0.75 c.M. van elkaar, eene fijne naald in het kraakbeen van de labyrinth-nis gestoken. Een inductiestroom werd nu geleid door de ééne naald, welke stroom na het labyrinth geprikkeld te hebben door de andere werd weggevoerd.

Een signaal in den primairen stroom gaf het oogenblik aan van sluiting.

Door de conjunctiva van het oog van het dier haalde ik een draadje, dat, aan een hefboomwijzer met tegenwicht vastgemaakt, de beweging daarop overbracht. Signaalwijzer en deze wijzer, benevens een wijzer van een chronoscoop (0.1 sec.), schreven op een kymographion.

De inductietoestel was dezelfde als door J. GEWIN met waterinterruptie werd gebruikt (dissert. Utrecht 1906). De stroom werd momentaan genomen. Het oog bewoog zeer

snel naar voren en iets naar boven. Deze oogreflex kon wel speciaal tot de werking van het horizontale kanaal worden teruggebracht. Nauwkeurig zijn, zooals reeds gezegd, otolithen- en kanalenfunctie niet te onderscheiden.

De uitslag van den wijzer van het oog had twee perioden: ééne zonder merkbare latentie en zeer klein; ééne grootere met reflextijd.

De eerste was blijkbaar te wijten aan stroomlissen, die direct oogspierzenuw of oogspier zelve prikkelden. Hierop werd dus verder niet gelet.

De met * gemerkte reflexen vertoonden deze voorbeweging. Een elementje werd gebruikt van: 2 volt.

TABEL V.

SNOEK I.

Stand van den klos.	Reflextijd (in sec.).
55	0.15; 0.2; 0.19; 0.2; 0.2; 0.08; Gemiddelde 0.17
45	0.04; 0.04; 0.05; 0.05; Gemiddelde 0.05
10	0; 0; 0;

De laatst gemeten beweging is waarschijnlijk uitsluitend door stroomlissen veroorzaakt, de voorlaatste misschien ook; wat dan gemeten werd, was de latentie; 0.05 sec. is wat lang, maar het dier was toen al in abnormalen toestand door de operatie.

Bij de volgende proef ging het opzoeken van het horizontale kanaal sneller.

SNOEK 2.

Stand van den klos.	Reflex tijd (in sec.).
55	0.18*; 0.16*; 0.18*; 0.20*; 0.17*;
45	0.16*; 0.14*; 0.14*; 0.18*; 0.14*;
25	0; 0.01; 0.04; 0.01; 0; 0;
10	0; 0; 0.1; 0.13; 0.1; 0; 0;

Nemen wij alleen die curven, waarbij de eigenlijke reflex duidelijk te onderscheiden was van onmiddellijke spierprikkeling, dan is het gemiddelde 0.17 sec.

SNOEK 3.

Stand van den klos.	Reflex tijd (in sec.).
30	0.1*; 0.1*; 0.1*;
55	0.1*; 0.1*;
40	0.18*; 0.1*; 0.18*;
20	0.1*; 0.1*; 0.1*;
10	0.1*; 0.1*; 0.1*;
0	0.1*; 0.1*; 0.18*; 0.1*; 0.1*; 0.1*; 0.18*;

Gemiddelde 0.12 sec.

Verband tusschen stroomsterkte en reflex tijd is er niet, dan door den invloed der stroomlissen.

Gemiddelde der drie proeven 0.15 sec.

Summatie van den inductieprikkel is zeer gering. Ik gebruikte den stroom van de chronoscoopklosjes als primären stroom en kreeg zoo prikkeling van $\frac{1}{20}$ sec. periode

(10 maal openen en 10 maal sluiten in ééne secunde). Deze werd door den oogwijzer als door een electricch signaal opgeschreven, eenige secunden lang; prikkeling met een rhytmus van 50 maal per secunde (25 sluitingen en 25 openingen) gaf tetanus.

b. *Kikvorschen.*

Wanneer een kikvorsch, rustig zittend, om een verticale as wordt gedraaid, wekt dit, door middel van het labyrinth, een reflexbeweging op van zijn kop en wel eveneens een draaiing, tegengesteld aan de eerste, onverschillig, of hij met den kop van het centrum af, of daar naar toe gericht is. Draait de schijf naar rechts (in den zin van den horlogewijzer) dan wendt het dier zijn kop steeds naar links; zit hij naar buiten met den kop, dan is de kopreflex tegen de schijfdraaiing in gericht; zit hij centraalwaarts, dan is de reflex met die draaiing mede. Ook in standen daartusschen in wordt dit volgehouden. Bij dieren, bij welke het zien meer invloed heeft, moet men om de schijf een hoogen rand bevestigen; anders wordt al naar gelang van den stand van het dier, naar de as toe of daar van af, de reflex verzwakt of versterkt.

Voor de horizontale kanalen is de richting van de kopas natuurlijk onverschillig; de reflex moet hoofdzakelijk steeds dezelfde zijn, bij uitsluiting van het gezicht. Alleen de middelpuntvliedende kracht zou door middel der otolithen een onderscheid kunnen geven. Den aard dezer beweging trachtte ik door registratie nader te bestudeeren.

1. Reflextijd.

In de eerste plaats bepaalde ik den reflex-tijd op de volgende wijze:

De kikvorsch werd op een kleine draaischijf gezet, met de achterpooten door zachte bandjes vastgebonden op een plankje.

Strak aanhalen der banden werd bij deze proef en bij alle volgende vermeden, daar dit remmend op den reflex werkt.

In het kraakbeen der bovenkaak werd een naald gestoken, waar een geleiddraad voor electriciteit aan was gesoldeerd. Deze draad bracht door de as der schijf den stroom over.

De kop van de naald kwam vlak naast een metalen plaatje, dat, eveneens met eenen geïsoleerden koperdraad verbonden, den stroom door den blikken opstaanden rand der schijf en vandaar door buiten daartegen wrijvende koperen borsteltjes naar een signaal voerde en zoo naar het element terug.

Bewoog nu het dier den kop naar opzij, dan sloot hij den stroom en werd dit geregistreerd door het signaal.

Het kymographion, dat hiertoe diende, bracht meteen de schijf in beweging.

Ik overtuigde mij, dat trommel en schijf tegelijk in gang kwamen. De schijf had nagenoeg onmiddellijk haar eindsnelheid.

Op deze wijze vond ik de volgende getallen (alles in seconden).

TABEL VI.

a. Bij het in gang zetten.		
Rotatiesnelheid (per seconde).	Reflextijd.	Gemiddeld.
18°	0.7; 0.7; 0.7; 0.7; 0.8; 0.8; 0.8; 0.8; 0.8; 0.8; 0.9; 0.9; 0.9;	0.8
36°	0.6; 0.6; 0.6; 0.6; 0.6; 0.6; 0.6; 0.6; 0.6; 0.6; 0.9;	0.6
72°	0.5; 0.5; 0.5; 0.5; 0.6; 0.6; 0.6; 0.6; 0.6; 0.6; 0.6;	0.6
80°	0.5; 0.5; 0.5; 0.5; 0.5; 0.5; 0.5; 0.5; 0.5; 0.5; 0.5; 0.5; 0.6; 0.6;	0.5
b. Stoppen.		
Rotatiesnelheid (per seconde).	Reflextijd.	Gemiddeld.
18°	0.6; 0.7; 0.7; 0.8; 0.8; 0.8; 0.8; 0.8; 0.9; 0.9;	0.8
36°	0.6; 0.6; 0.6; 0.7; 0.7; 0.8; 0.8;	0.7
72°	0.6; 0.6; 0.6; 0.6; 0.7; 0.7;	0.6
80°	0.4; 0.4; 0.4; 0.5; 0.5; 0.5; 0.5; 0.6; 0.6;	0.5

Het blijkt dus, dat grootere rotatiesnelheid een korteren reflextijd geeft.

Uit hieronder beschreven proeven kan men zien, dat dit is toe te schrijven aan de grootere snelheid der beweging bij vlugger draaien van de schijf, en niet aan een verkorting van den reflextijd bij snellere draaiing; immers in dat geval wordt de afstand tusschen de twee contacten (naald en plaatje) in korteren tijd afgelegd en wordt, ook bij

gelijke reflextijd, de reflex eerder geregistreerd. Al stelt men de contacten zoo dicht mogelijk bijeen, toch blijft dit merkbaar.

Alleen door registratie van de geheele beweging kon deze fout worden ontgaan.

De rotatieschijf, beschreven in de dissertatie van VAN ROSSEM, blz. 81 e. v., werd hiervoor gebruikt.

De kikvorsch werd van een wijzer voorzien (een naald in de bovenkaak, waaraan een rietje met papieren punt). Afstand van den kop tot de wijzerpunt was: 8 c.M. Deze wijzer schreef onmiddellijk de geheele beweging op een, vóór den kikvorsch neergezette, horizontaal draaiende trommel, die mede rustte op de schijf. Het dier werd even als boven bevestigd. Meestal konden de voorpooten vrij blijven. De invloed van het binden op den reflex was zelden merkbaar, in elk geval gering.

Nauwkeurig moest het oogenblik worden geregistreerd, waarop de schijf begon te draaien. Dit gebeurde door 't verbreken van een electrischen stroom. Twee onbuigzame contacten werden respectievelijk naast en op de schijf vastgemaakt en tegen elkaar geplaatst; bij draaiing der schijf gingen ze vaneen.

De contact-verbreking teekende zich door een electrobiline af op de met de schijf meegaande trommel.

De volgende getallen zijn gevonden bij 3 kikvorschen.

TABEL VII.

Snelheid schijf.	Reflex tijd (in $\frac{1}{10}$ sec.) gemiddeld.	Aantal waarnemingen.
8°	3.3	8
10°	3.3	4
15°	2.9	7
18°	2.2	9
22°	2.2	4
24°	3.2	6
30°	2.2	8
35°	3.2	8
72°	3.1	3

Ik vond dus geen verband tusschen rotatie-eindsnelheid en reflex tijd. Daarom kan men hieruit voor alle snelheden als gemiddelde afleiden een reflex tijd van 0.3 sec.

Om na te gaan, of het cerebrum invloed uitoefende op den reflex tijd, deed ik een reeks proeven met kikvorschen, bij wie de verbinding van middenhersenen en medulla oblongata met 't mes was opgeheven.

Vóór de operatie 0 3" reflex tijd.

TABEL VIII.

I. 1 uur na operatie

Rotatie.	Reflex tijd (o.1 n).	Gemiddeld.
10°	4; 4; 4; 4; 5; 5;	5
	5; 5; 5; 5; 5; 5;	
	6; 6; 6;	

Rotatie.	Reflextijd (0.1").	Gemiddeld.
28°	2.5; 2.5; 2.5; 2.5; 2.5; 2.5; 3; 3; 3; 3; 3; 3; 3.5; 3.5; 4;	3
45°	2.5; 2.5; 2.5; 3; 3; 3.5; 4; 4; 4; 4; 4; 4; 4.5; 4.5; 4.5; 4.5;	4

II. Volgenden dag.

3°	3; 3; 3.5; 3.5; 3.5; 4; 4; 4; 4; 4; 5; 5; 5; 5;	4
15°	2.5; 2.5; 3; 3; 3; 3; 4;	3
20°	2.5; 2.5; 2.5; 2.5; 3; 3.5;	2.5
30°	2; 2; 2.5; 2.5; 3; 3; 3; 3; 3.5; 4;	3
40°	2; 2; 2.5; 2.5; 2.5; 2.5; 2.5; 3; 3; 4;	2.5

Daar er weer geen betrekking is tusschen de getallen uit de eerste en derde kolom, kunnen we als gemiddelde nemen voor I: 0.4 sec.;

„ II: 0.30 sec.

Dadelijk na de operatie vertoont het dier dus een langere latentie, maar den volgenden dag was hij weer als vóór de operatie. Dit kan waarschijnlijk aan remmende werking van de pasgemaakte wond worden toegeschreven.

2. Analyse der kopbeweging.

Ik bestudeerde bij verschillende snelheden van rotatie de reflex-beweging, en wel in de eerste plaats de grootte van den uitslag.

TABEL IX.

Rotatie eind- snelheid.	Uitslag.	Gemid- delde uitslag.
14°	1.5; 1.5; 1.5; 1.5; 1.5; 1.5; 2; 2; 2; 2; 2; 2; 2;	1.75
18°	1.5; 1.5; 1.5; 2; 2; 2; 2; 2; 2.5; 2.5; 2.5; 2.5; 2.5;	2.1
26°	1.5; 1.5; 1.5; 1.5; 2; 2; 2; 2.5; 2.5;	1.9
36°	1.5; 1.5; 1.5; 1.5; 2; 2; 2; 2; 2; 2; 2; 2; 2; 2;	1.9
51°	2; 2; 2; 2.5; 2.5; 2.5; 2.5; 2.5; 2.5; 3; 3; 3; 3; 3;	2.6
72°	2; 2; 2; 2.5; 2.5; 2.5; 2.5; 2.5; 2.5; 3; 3; 3;	2.5
90°	3; 3; 3; 3; 3; 3; 3; 3; 3.5; 3.5; 3.5; 3.5; 3.5; 3.5; 4; 4; 4; 4;	3.4

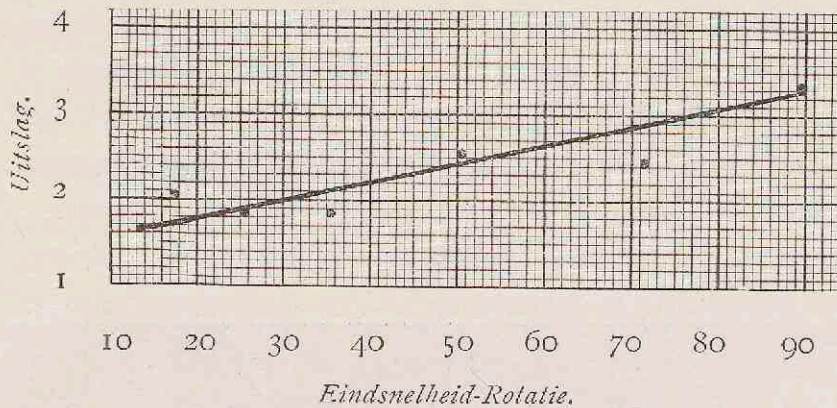
Gemiddelden:

Rotatiesnelheid 14°—18°—26°—36°—51°—72°—90°.

Uitslag (in c.M.) 1.75—2.1—1.9—1.9—2.6—2.5—3.4.

Zet men op verdeeld papier de gevonden getallen uit en wel de eindsnelheden op de abscis, den uitslag op de ordinaat, dan ziet men hoe deze laatste ongeveer lineair toeneemt met het klimmen der snelheid.

FIGUUR 2.



Geheel iets anders levert de vergelijking op van de levendigheid der bewegingen. Iedere curve werd door een hier niet nader aan te geven kunstgreep verdeeld in vijf gelijke stukken en op de grenspunten tusschen die stukken een raaklijn getrokken. De hoek werd gemeten, dien deze raaklijn maakte met de as der abscissen.

TABEL X.

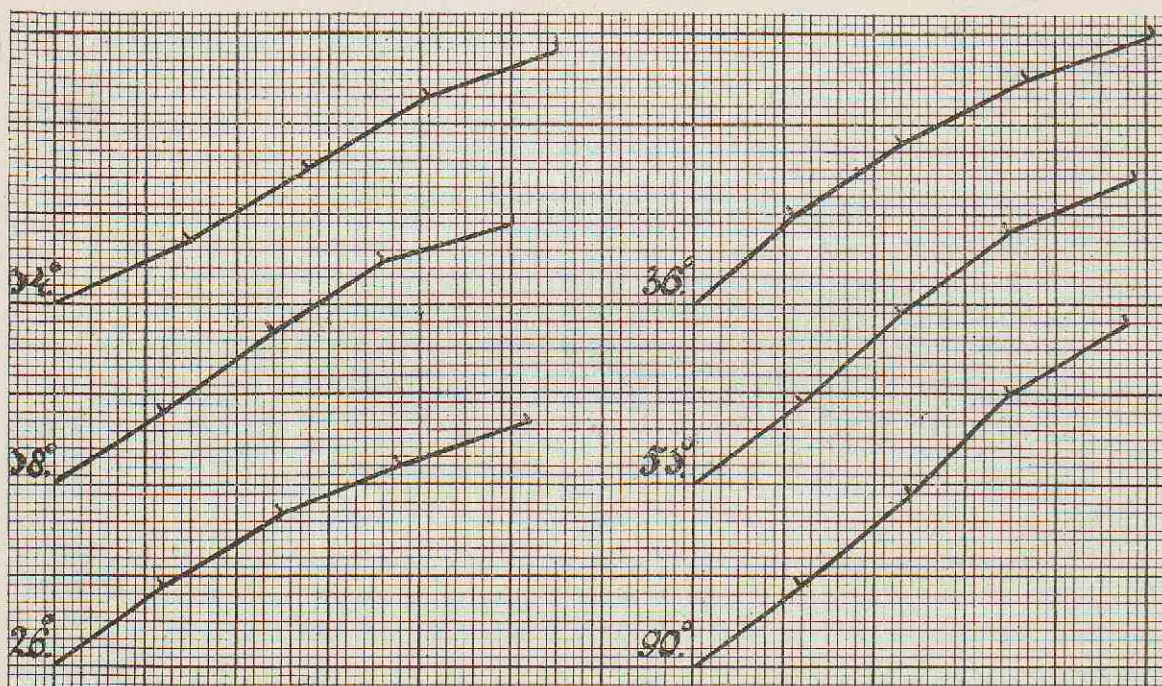
Snelheid.	Hoekgraden.				Gemiddeld.
14°	26	31	31	22	27.5°
18°	33	37	30	18	29.5°
26°	36	31	23	18	27°
36°	40	34	24	19	29.25°
51°	36	40	34	26	34°
90°	37	39	44	28	27°

Deze getallen zijn gemiddelden uit ± 10 waarnemingen voor iedere snelheid. De extremen lagen nooit meer dan 4° uiteen.

4 kikvorschen werden gebruikt.

Men ziet uit de tabel, dat de aard der beweging bij zeer uiteenlopende snelheden bijna dezelfde blijft, wat nog duidelijker wordt, wanneer men op verdeeld papier curven teekent, bestaande uit 4 gelijke stukken met een helling, overeenkomend met de gevonden gemiddelde hoekwaarden.

FIGUUR 3.



De curven van snelheid 14° , 18° , 51° en 90° komen in zóóver het meest overeen, dat de beweging eerst na het begin haar grootste intensiteit bereikt, om tegen het einde weer af te nemen. Bij snelheid 26° en 36° is het begin het steilste en gaat de curve dan langzaam in de horizontale over.

In hoofdzaak zijn ze echter alle zes gelijk en kan men dus zeggen, dat wèl een grootere rotatie-snelheid den kikvorsch zijn kop verder doet afwenden, maar dat die grootere uitslag steeds door een beweging van gelijk karakter wordt bereikt. Voor een grootere excursie neemt het dier dus een evenredig langeren tijd.

Deze laatste uitkomst bracht mij er toe, nauwkeuriger den aard van den prikkel te onderzoeken. Ik bevestigde daarom een wijzer aan de draaischijf en registreerde den aanvang eener rotatie op een horizontaal naast den toestel geplaatst kymographion.

Mij bleek uit de aldus verkregen curven, dat kleine eindsnelheden in relatief zeer kleine tijden werden bereikt; maar bij de groote snelheden, die ik gebruikte, omdat daarbij de reflex van den kikvorsch pas voldoende duidelijk was, waren de versnellingen geringer en liepen ze weinig uiteen.

In plaats, dat de beschreven proevenreeks kon dienen, om het effect van prikkels van verschillende sterkte na te gaan, bleek alleen de invloed van den duur:

Eindsnelheid (per secunde).	Duur der versnelling (in seconden).
14°	1
18°	1.5
26°	3
36°	3
51°	3.5
90°	4

Bovendien was de versnelling niet eenparig.

Alleen een eenparige versnelling is voor het labyrinth een gelijkblijvende prikkel. De grootte en duur van deze eenparige versnelling moest ik kunnen regelen. Een eenparige versnelling verkrijgt men bij inwerking van een gelijkblijvende kracht.

De zwaartekracht was niet zoo geschikt, daar de overbrengingen, die hiervoor noodig zijn, veel wrijving hebben. Deze wrijving neemt toe met de snelheid en werkt de eenparigheid der versnelling tegen, maakt den prikkel, in plaats van egaal, afnemend. Ik moest dus een toestel hebben met minimale wrijving, in beweging gebracht, door een gelijkblijvende, gemakkelijk te regelen en te onderbreken kracht. Daarom keerde ik terug tot het gebruik van de reeds genoemde kleine draaischijf. Deze liep op een fiets-as, dus zeer licht en was door zijn hoogen (20 c.M.) blikken rand bijzonder geschikt, om den invloed van het gezicht, bij den kikvorsch wel is waar gering, geheel uit te sluiten. Ik bracht de schijf in beweging door een uitgetrokken spiraalveer, die, recht overeind staande, in het centrum van de schijf vast zat en wier rotatie, bij draaiing van de schijf, van boven werd belemmerd door fixatie in een statief.

De veer werd dus getordeerd bij beweging der schijf en deze torsie gaf bij loslaten der schijf de drijfkracht. Buiten op den blikken rand plakte ik beroet papier, liet een wijzer een tijdverdeeling in 0.1" daarop schrijven, en kon nu de beweging aflezen.

De afgelegde weg (s) bij eenparige versnelling (a) is $s = \frac{1}{2} a t^2$; de wegen verhouden zich dus als de kwadraten der tijden. Door de wegen te meten en te vergelijken

met die bij eenparig versnelde beweging, kon ik de standen van de veer opzoeken, die de verschillende eenparige versnellingen gaven. Het is duidelijk, dat, om den duur van deze verschillende prikkels te regelen, eene inrichting bedacht moest worden, waardoor op gezette tijden de spanning der veer werd opgeheven en de schijf met eenparige, niet versnelde, beweging voortliep. De prikkel was dan opgehouden.

Om de torsie plotseling te kunnen opheffen, werd het boven-eind van de veer aan een as vastgemaakt, die tusschen twee plaatjes (2 c.M. van elkaar), dus met weinig wrijving, draaibaar gefixeerd was. De as had, rustend op het bovenste plaatje, een klein dwarsstukje, dat bij spanning van de veer door een hefboompje werd tegengehouden, waardoor bij fixatie van de schijf het geheel dus stil bleef staan ondanks de torsie. De schijf werd nu losgelaten en na 0.5 seconde het hefboompje door het sluiten van een electrischen stroom weggetrokken, zoodat de veer zich boven in eens ontspande en de schijf zonder versnelling verder draaide. De twee bewegingen: loslaten der schijf en sluiten van den stroom door een sleutel, voerde ik uit op het geluid van een metronoom, die halve seconden tikte.

Het bleek, dat wel de beweging der draaischijf ongeveer eenparig versneld was, maar het losspringen van de veer gaf aan den tocstel een hinderlijke, trillende beweging. Dit bracht mij op de gedachte, de veerinrichting aan het pantokymographion van ENGELMANN te gebruiken. (Zie figuur 4).

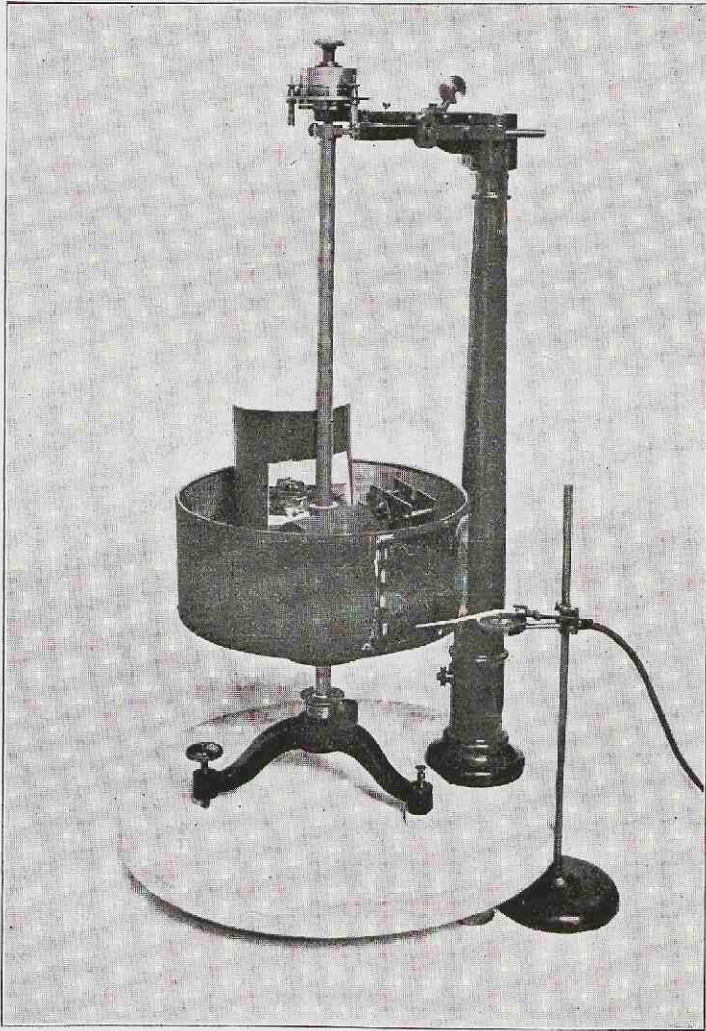
Hierbij ligt een spiraalveer in een bus, welke bus een horizontalen rand met gaten heeft. In deze gaten kan men

pennen steken. De eene pen duwt het vangstuk voor zich uit van de as, dat daar loodrecht op zit; de andere dient om de werking der veer op te heffen, doordat ze, korten tijd na het loslaten van het kymographion, gevangen wordt. De eerstgenoemde pen werd na den eersten omgang der schijf verkort, doordat het vangstuk bij zijn draaiing het onderste stukje daarvan naar voren kon omklappen en bij den volgende omgang dan ongestoord er onder door kon draaien. Daarvoor werd het kleine veertje in die pen verwijderd. De duur der versnelling kon geregeld worden door de andere pen; ik deed dat, door hier een caoutchouc slangetje op te schuiven, welks dikte het oogenblik van vangen vervroegde. De peiler van het kymographion werd losgeschroefd, op een eikenhouten plank, evenals vroeger, bevestigd en de draaischijf er onder gezet. Aan het centrum van de schijf werd een as vastgemaakt, die van boven, op dezelfde wijze als de as van het kymographion, door de spiraalveer werd bewogen.

De gewone veer moest door een slappere worden vervangen, daar anders de snelheid te groot was, te meer, daar de vermindering der veerkracht door de ontspanning tot een minimum moest worden gereduceerd door de veer flink op te winden; dan bleef haar kracht gedurende het drijven van de schijf gelijk. ¹⁾ Als duur der versnelling werd 0.5 sec. gekozen. Gedurende dien tijd werkte de

1) Bij de uitvoering van deze veranderingen, was ik zoo gelukkig de hulp te hebben van den Heer D. B. KAGENAAR Sr., den vervaardiger van het oorspronkelijke mechanisme. Een beschrijving hiervan vindt men in de dissertatie van Dr. W. A. BOEKELMAN (Utrecht 1894).

FIGUUR 4.



veer, werd dan gevangen, waarna de draaischijf met eenparige snelheid doorliep.

Evenals vroeger werd de beweging van de draaischijf geregistreerd door buitenop een beroet papier te plakken en hierop een wijzer 0.1" te laten schrijven.

Volkomen eenparigheid was, zooals wel verwacht werd, niet te bereiken, daar de wrijving in den beginne groot is, dan afneemt om, daarna weer, met het stijgen der snelheid, eveneens toe te nemen en dus de versnelling tegen te werken.

De uitkomst der metingen was dan ook deze, dat in den beginne de schijf wat langzamer ging dan eenparig versneld, een tweede gedeelte volkomen naar wensch, om dan langzaam haar versnelling te verliezen; vóór het afnemen der versnelling sterk was, werd echter de veer reeds gevangen, zoodat de werking der wrijving de curve der uitgezette wegen weinig van de theoretische curve deed afwijken.

Verskillende versnellingen konden door verandering van de massa der schijf worden verkrègen en door verandering der yeerspanning. Afgezien van de wrijving is de versnelling:

$a = \frac{k}{m}$; zoowel k als m waren te veranderen. Met het

oog hierop waren reeds van te voren eenige zwaardere gedeelten van de schijf verwijderd en door aluminium vervangen; iedere vermeerdering van massa had dan meer invloed.

Deze vermeerdering verkreeg ik door gewichten binnen den opstaanden rand, zoover mogelijk van het centrum af, op de schijf te plaatsen.

Bij meting der curven bleek dit toestel bijna ideaal te

loopen. Een versnelling van 8 c.M. van den buitenrand (31°) per secunde, die theoretisch wegeu moest geven, zich verhoudend als:

1 4 9 16 25

dus met waarden van:

4 16 36 64 100

gaf in werkelijkheid:

5 17 38 64.5 98;

in het begin dus iets te snel, daarna iets te langzaam.

Ik kon versnellingen krijgen van 20° — 70° per secunde, gedurende 0.5 secunde.

Het dier zat bij deze proeven, evenals vroeger, op een plankje vastgebonden en nu centraalwaarts gericht; wij zagen reeds, dat dit voor het labyrinth geen verschil kan maken. Behalve door den blikken rand om de schijf, werd de invloed van het gezicht nog uitgesloten door een kartonnen koker met deksel, die over hem heen werd gezet. Deze koker had van voren eene opening om den wijzer door te laten. In fig. 4 is deze opening wat vergroot, om den kikvorsch beter zichtbaar te maken.

De wijzer draaide om een verticale as, naast de as der schijf en was aan den kant van het dier 4.5 c.M., aan den anderen kant 4 c.M. lang; de beweging werd dus iets verkleind. De kikvorsch kreeg weer een fijne naald in het neuskraakbeen en hieraan werd een pincetje dwars bevestigd, dat aan den wijzer gebonden was, die op een kleine registreertrommel schreef. Aan den anderen kant van het draaipunt der naald werd deze door een zeer slap elastiekje, tegen de kopbeweging in, aangetrokken. De rana trok nu aan het, rechts van zijn kop geplaatste, uiteinde der naald.

De draaiing was in den zin van den horlogewijzer; daar het dier naar het centrum toe zat, had ook de reflex deze richting. Ik overtuigde mij eerst, dat de schijf bij gelijken veerstand en belasting, ook dezelfde beweging maakte; dat geschiedde onberispelijk.

Nu het instrumentarium zoo was volmaakt, kon ook scherper een doel omljnd worden, waarop de proeven werden gericht. Het meest lag voor de hand een verhouding te zoeken van den reflex tot den prikkel, als in de wet van WEBER—FECHNER voor de gewaarwording geldt. De groote uitslag van den reflex en de mogelijkheid hem geheel te registreeren, benevens de nauwkeurige dosceering van den prikkel, maakte dit geval zeer geschikt om de betrekking op te sporen. 1)

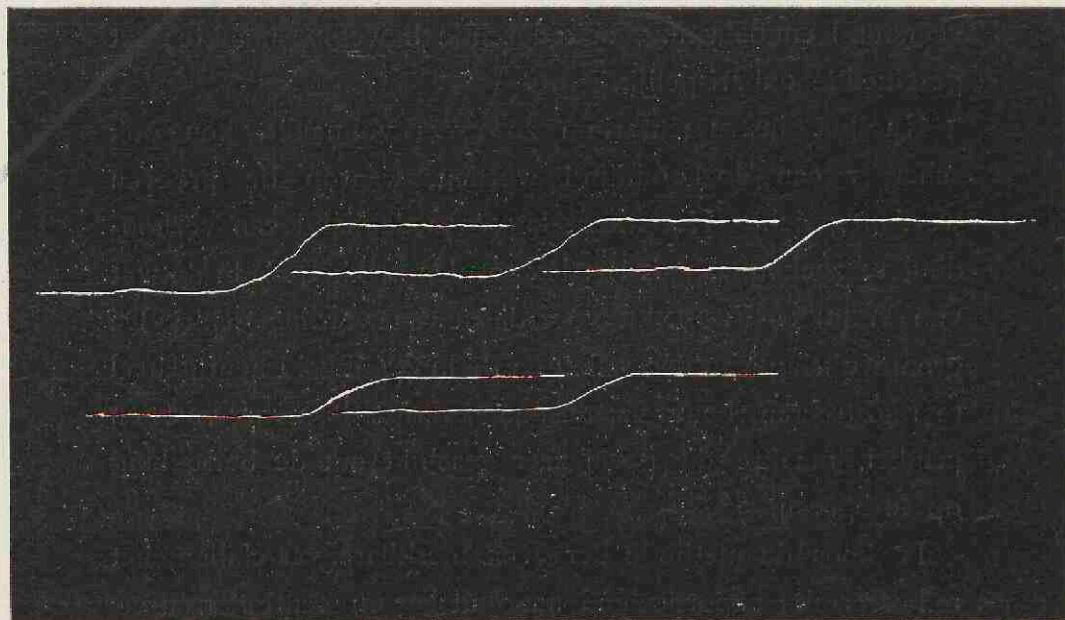
Ik koos de methode der even merkbare verschillen, het reflexverschil beoordeelend naar uitslag en stelde der curve.

1) In de litteratuur vond ik de beschouwingen van STIRLING (LUDWIG'S Arbeiten 1874 p. 245), die evenals PFLÜGER den nadruk legt op de uitbreiding van den reflex door toename van den prikkel.

WAYENBURG (dissertatie Amsterdam 1897) meende de wet van WEBER bij de reflexen, door chemische huidprikkelers bij kikvorschen, terug te vinden, zoo ook LANGELAAN (Archiv f. Physiologie Suppl. Bd. 1903 S. 370), die echter wijst op eenige constante afwijkingen. PARI (Archives italiennes de biologie t. 42 p. 109) vond, behalve uitbreiding, ook versterking der reactie voor iedere betrokken spier afzonderlijk, terwijl SHERRINGTON (Journal of experimental Physiology vol. 1 p. 67, Journal of Physiology vol. 31 p. 334 and vol. 34 p. 1) wel vaste verhoudingen vindt, maar niet zoodanige, dat hij ze in een enkele formule zou kunnen uitdrukken. Hij bepaalt zich er toe zijne curven weer te geven. Zoo ook HERMANN (Archiv f. Anatomie und Physiologie bd. 61) en MERZBACHER (PFLÜGERS Archiv bd. 81 p. 604).

Figuur n^o. 5 geeft van die curven eenige voorbeelden.

FIGUUR 5.



Reeds bij oppervlakkige beschouwing frappeerde het verschil in vorm van deze lijn met de vroeger gevondene. Nu verhief zij zich tamelijk plotseling uit de abscis en bleef de in dien tijd verkregen helling behouden, tot de maximum-uitslag was bereikt; een summatie van den prikkel, zich uitend in toename der helling, werd niet waargenomen. Later zullen wij zien, dat bij den mensch in de gewaarwordingen een sterke summatie wordt gevoeld. Door helling en uitslag is de geheele reflex bepaald. De uitslag is behalve van de steilte ook afhankelijk van den duur van den prikkel. Daar in de regeling van den duur weer een kleine bron van fouten was gelegen, leek het mij beter alleen rekening te houden met de helling, daar deze de directe uitdrukking

is van de uitwerking van de versnelling naar hare grootte. Deze helling had nog een kleine convexiteit, die door het draaien van den wijzer veroorzaakt werd. Hiervan kon worden afgezien.

De vroeger gevonden bochten in de curven waren dus een uitdrukking van het vermeerderen of verminderen der versnelling. Bij eenparige versnelling is de reflex gelijkmatig snel en wordt de helling dus door één getal uitgedrukt. Bijvoorbeeld:

Versnelling = 34.8° per sec.						Gemiddeld.	
Uitslag:	1	1	1	1.5	0.95	2	1.2 c.M.
Helling:	26°	26°	25°	27°	26°	27°	26°
Versnelling = 30.9° per sec.							
Uitslag:	0.95	0.95	0.9	1	1.5		1 c.M.
Helling:	25°	25°	26°	25°	23°		25°

Een dergelijk verschil in de reflexen beschouwde ik als juist merkbaar. Vergelijkt men de versnellingen, dan blijkt hun verhouding: 9 tot 8. De „Unterschiedsschwelle” is dus $\frac{1}{9}$ of 11 $\frac{0}{10}$.

Voor 3 kikvorschen nam ik de reflexen op bij de versnellingen:

34.8° en 30.9° (verhouding 9 en 8)
en 69.6° en 61.8° (zelfde verhouding).

Hieronder volgen eerst de getallen, betrekking hebbend op de beweging der schijf, waarbij ik, ter vergelijking,

onder de gevonden randversnellingen (zie blz 76) de theoretische heb gevoegd:

Versnelling (a) = 18 = 69.6° per sec.

	9	37.5	84	155	227
theor.:	9	36	81	144	225

$a = 16 = 61.8^\circ$ per sec :

	8	32	72	128	200
theor.:	9	34	72	132	198

$a = 9 = 34.8^\circ$ per sec.:

	4	17	39	71	111
theor.:	4.5	18	40.5	72	112.5

$a = 8 = 30.9^\circ$ per sec.:

	3	16	37	66	102
theor.:	4	16	36	64	100

De onvermijdelijke meetfouten en de schrijffout van den tijdwijzer door de verandering van zijn wrijving tegen het beroet papier, benevens de onzekerheid omtrent de periode der wijzerbeweging, waarin de schijf haar beweging begon en de daardoor grootere fout in de eerste getallen maken, bijeen genomen, dat wij den gang van de schijf volgens deze getallen als zuiver eenparig versneld mogen beschouwen.

De proeven werden nu aldus uitgevoerd: eerst werd versnelling 18 genomen, dan de schijf bezwaard tot bijna 16 was bereikt, vervolgens telkens gewichten toegevoegd

tot 16 was bereikt, en nog eenige malen met toevoegen doorgedaan.

Zoo ook met 9 en 8. Ik zocht nu uit de waarden der hellingen, of de even merkbare verschillen (die niet te klein werden genomen met het oog op de meetfouten) op 16 en 8 vielen.

De versnelling is in de tabel, die het resultaat weergeeft, genoemd naar het aantal gemeten centimeters. De getallen 18, 16, 9 en 8 geven dus slechts de verhouding der versnelling aan; de hoekwaarden hebben betrekking op de hellingen der curven.

TABEL XI.

Kikvorsch *a*.

Versnelling.	Hoeken.	Gemiddelden.
18	36°; 39°; 36.5°;	37°
> 16	37.5°; 20°; 40°;	32°
16	30°; 40°; 45°;	38°
< 16	30°; 25°; 30°;	28°
9	29°; 25°; 32°;	28°
> 8	28.5°; 30°; 31°;	30°
8	29°; 26°; 27°;	27°
< 8	25°; 26°; 20°;	23°

Kikvorsch *δ*.

18	34°; 40°; 28°;	34°
> 16	30°; 20°; 35°;	28°
16	38°; 28.5°; 36°;	34°
< 16	34°; 25°; 27°;	28°

Versnelling.	Hoeken.			Gemiddelden.
9	25°;	28.5°;	21.5°;	25°
< 8	26°;	23.5°;	29°;	26°
8	35°;	20°;	23.5°;	26°
< 8	15°;	20°;	22°;	19°

Kikvorsch α .

18	39°;	41°;	42°;	40°
> 16	30°;	38°;	39°;	36°
16	28.5°;	35°;	38°;	33.8°
< 16	27°;	25°;	24.5°;	25°
9	20.5°;	22°;	24°;	22°
> 8	23°;	25°;	21°;	23°
8	22°;	24°;	18°;	21°
< 8	16°;	17°;	22°;	18°

De getallen loopen vrij sterk uiteen en daardoor ook hunne gemiddelden. Of men werkelijk een vaste verhouding van hoekwaarde en versnelling hieruit mocht afleiden, bleef daardoor twijfelachtig.

Ik veranderde de wijze van proefneming: Van eenige kikvorschen werd de snelheid van den reflex gemeten bij een opklimmende reeks versnellingen. Telkens werden 0.1 sec. buiten op de trommel geschreven, wanneer door vermindering der belasting de versnelling weer vergroot was.

Hierop heeft onderstaande tabel betrekking.

TABEL XII.

Kikvorsch *d.*

Versnelling.	Hoeken.	Gemiddelden.
4	14°; 13°; 20°;	16°
5	28°; 20°; 23°; 22°; 19°; 20°; 35°; 30°; 25°;	} 24.7°
6	22°; 17°; 18°; 25°; 24°;	
7	27°; 34°; 29°; 32°; 31°;	31°
8	40°; 35°; 37°; 40°; 38°; 35°;	} 37.5°
9	34°; 35°; 35°;	

Kikvorsch *e.*

5	10°; 13°; 15°;	12.6°
7	25°; 25°; 30°;	26.6°
8	23°; 20°; 25°; 32°; 38°; 33°; 30°; 28°; 33°;	} 29°
11	35°; 38°; 33°; 32°;	
15	40°; 42°; 35°;	42°

Kikvorsch *f.*

4	15°; 16°; 20°;	17°
5	20°; 22°; 19°;	23.6°
7	21°; 23°; 19°;	21°
8	20°; 20°; 20°; 18°;	20°
9	30°; 38°; 30°;	32°
13	30°; 40°; 40°;	36°
15	45°; 40°; 45°;	43°

Gemiddelden der drie kikvorschen:

Versnelling.	Hoeken.
4	15.6°
5	20.3°
6	21.2°
7	26.2°
8	28.8°
9	33.3°
11	34.5°
13	36°
15	42.5°

De volgende tabel geeft gelegenheid tot vergelijking van de beide getallenreeksen:

De tangens van den hock is: uitslag gedeeld door tijd, want de abscis wordt door het kymographion getrokken. De tangens geeft dus de snelheid van den reflex aan;

TABEL XIII.

I.	II.	III.	IV.	V.	VI.
Versnelling.	Versnelling × 4.	Hoeken.	Logarithmus versnelling : 0.0365.	Versnelling × 7.	Tangenten der hoeken (× 100).
4	16	16.5	16.5	28	29
5	20	20.3	19.1	35	36
6	24	21.2	21.6	42	38
7	28	26.2	23.1	49	48
8	32	28.8	24.7	56	54
9	36	33.3	26.1	63	65
11	44	34.5	28.5	77	68
13	52	36	30.5	91	72
15	60	42.5	32.2	105	91.5

molt dit niet zijn 15° h.

De eerste 4 kolommen geven gelegenheid de hoekwaarden te vergelijken met die der versnelling en haar logarithmus.

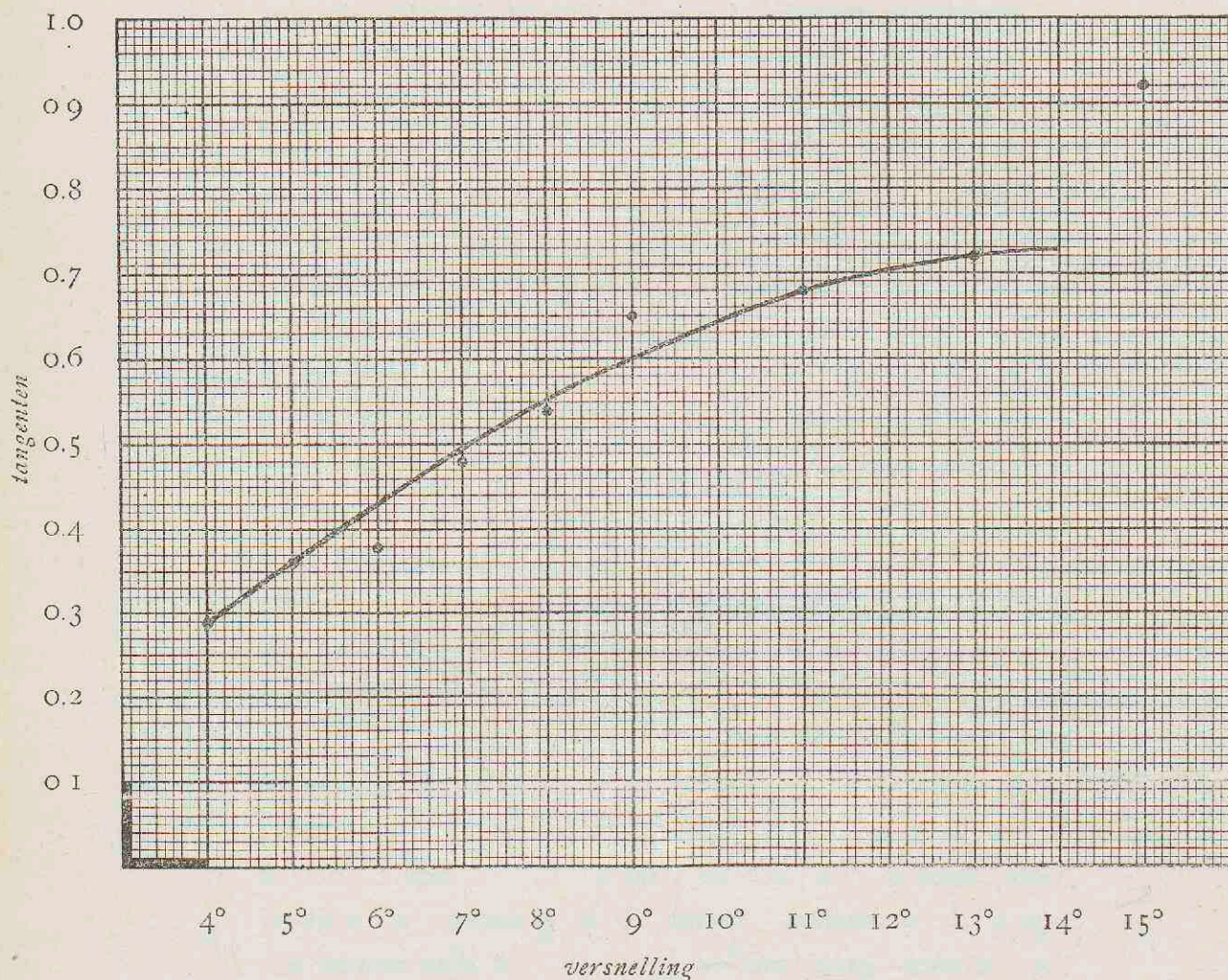
Tusschen de getallen van kolom III eenerzijds en die van kolom II en IV anderzijds is geen duidelijk verband te vinden.

Neemt men bovendien nog de getallen der 4^{te} kolom dubbel (log. versnelling: 00365) en vergelijkt deze met de tangenten, dan ziet men dat deze niet gelijk opgaan. Het meest stemmen kolom V en VI overeen, tenminste tot versnelling 10 (= 38.7° per sec.); dan nadert men het maximum, dat individueel nogal verschilt (bij kikvorsch d gaf vermeerdering vanaf versnelling 9 al geen verandering meer in den reflex).

In hoofdzaak kan men uit deze proeven concludeeren, dat de snelheid van den reflex (gemeten door den tangens van den hoek, die de door den kikvorsch getrokken lijn maakt met de abscis) recht evenredig is met de grootte der eenparige versnelling.

Een logarithmische betrekking, zooals ik geneigd was uit de eerste proeven-reeks aan te nemen, is uit deze tweede meer nauwkeurige niet te vinden. Bij de eerste proeven waren de versnelling 18 en 16 te groot om vergelijking der reflexen geoorloofd te maken. Het dier wordt dan onrustig en de reflexen verschillen onderling te veel. Beter is het niet boven $\pm 40^\circ$ per sec. te gaan, ook met het oog op de wrijving in den aanvang, die een veel grootere versnelling in de eerste 0.1 seconde niet toelaat, waardoor de prikkel niet geheel egaal wordt.

FIGUUR 6.



Figuur 6 geeft de betrekking tusschen versnelling en snelheid van reflex nog eens graphisch weer. Deze wordt voor de middelbare waarden van den prikkel uitgedrukt door een nagenoeg rechte lijn.

Bij de grootste versnelling is de reflex versterkt door een schrikreflex, tengevolge van het geluid van het lospringen van de draaischijf. Deze reflex is ook aanwezig

als men de schijf onmiddellijk tegenhoudt en er dus geen rotatie is. Bij de rotatie is de invloed van het geluid somtijds zichtbaar door een kleine extraververheffing in het begin.

De curve, die een dier beschrijft, volgens de eerste boven aangegevene methode, krijgt een ander karakter, wanneer men de versnelling langer laat duren.

De versnelling werd verkregen door weerstandsvermindering in den stroom van den electromotor. Zij werd gemeten, doordat de groote schijf van een veerend contact werd voorzien, dat 2 andere, op den grond staande, aanraakte bij iederen omgang.

Dit werd op de draaiende trommel, die op de schijf stond, geregistreerd, tegelijk met tijd- en kopbeweging.

Een in getallen uit te drukken betrekking tusschen versnelling en vorm der curven werd op deze wijze niet gevonden.

De kikvorsch bracht zijn kop van de mediaanlijn af, als bij één korte versnelling, bleef dan om dat uiterste punt schommelen en keerde eerst bij stoppen in den evenwichtsstand terug. Bovendien werd vaak de kop wat opgeheven; de beweging was niet volkomen horizontaal.

Ook werd het dier vaak onrustig.

Het blijkt dus, dat de blijvend versnelde beweging een sterkere prikkel is voor het opwekken van den reflex, maar dat te veel willekeurige, of althans andere invloeden, beletten nauwkeurig de werking van den prikkel uit de curve af te lezen.

Ik gebruikte de volgende versnellingen:

Versnelling per seconde.	Duur in seconden.
16	4
9	8
8	9
4	12
5	15

Het gelukte mij niet het punt te bereiken, waarop de versnelling niet meer werkte, door vermoeidheid van het zintuig. Daar de versnelling vrij groot moest zijn, werd na eenigen tijd de snelheid van den toestel te groot en moest hij tegengehouden worden.

Evenmin kon de versnelling op deze wijze eenparig worden gemaakt.

Het eenige, wat men kan concludeeren uit deze proeven is, dat binnen 15 seconden het zintuig nog niet voor den prikkel was afgestompt.

c. Reflaxtijd bij de Schildpad.

De groote draaischijf werd voor de bepaling gebruikt.

Bij deze proeven moest ik de schijf met de hand bewegen, om dadelijk gebruik te kunnen maken van een oogenblik, waarop de schildpad haar kop stil hield. De schrijvende naald werd in de neushuid gestoken.

De rotatiesnelheid was naar schatting $\pm 40^\circ$; tijd in deciseconden.

Schildpad 1:

2; 2; 3; 3; 4; 5; gemiddeld 3.

Schildpad 2:

1.5; 2; 2; 2; 2; 2; 2; 3; 3.5; 4; gemiddeld 2.5.

reflaxtijd dus 0.27 sec.

d. *Reflextijd bij de Cavia.*

Ook hier werd de groote draaischijf met de hand bewogen.

De cavia werd in een kistje gezet met den kop door eene liggend ovale opening aan de smalle zijde. Over den kop ging een kapje, dat 't gezicht afsloot en meteen diende om de naald vast te houden. Bij de cavia was dit noodig, daar het zien een duidelijk remmende werking op den reflex heeft.

rotatie $\pm 40^\circ$; tijd in decisekunden.

Cavia 1.

1; 1; 1; 2; 2; 2; 3; 3; 3.5; 3.5; 3.5;

gem. 0.23".

Cavia 2.

1: 1: 1: 1.5: 1.5; 2: 2: 2; 3.5: 3.5: 3.5;

gem. 0.2".

andere richting

1: 1; 1.5; 2: 2: 2: 2: 2; 3: 3: 3;

gem: 2".

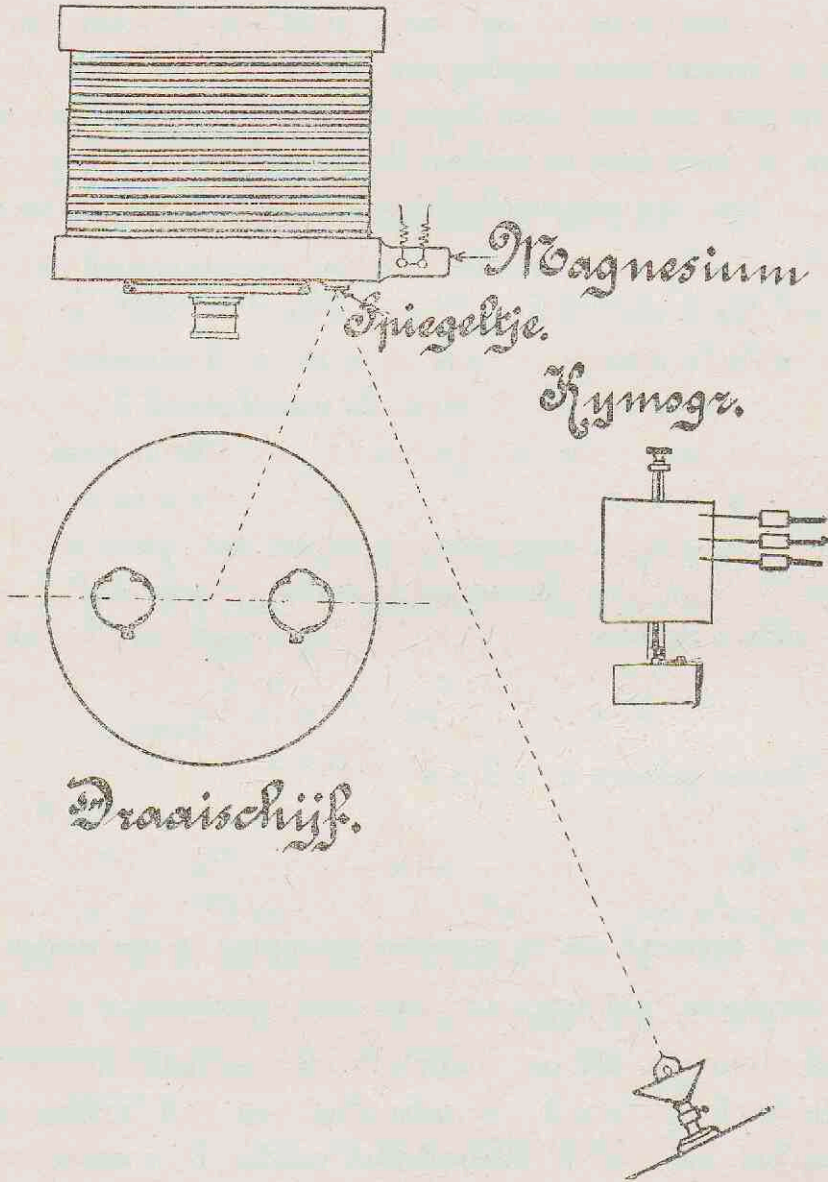
Totaal gemiddelde 0.2 sec.

§ 2. Reflextijd van de nystagnus-bewegingen bij den mensch.

Nadat ik mij door eenige proeven georiënteerd had en mij overtuigd, dat een studie van den nystagnus volkomen duisternis gedurende de uitvoering van den nystagnus eischte, koos ik de moment-photographie bij magnesiumlicht als hulpmiddel, om in de eerste plaats den reflextijd bij den mensch te bepalen.

Het photographietoestel werd voor de draaischijf opgesteld. (Zie fig. 7).

FIGUUR 7.



OPMERKINGEN.

De dwarse lijn op de draaischijf, loopt door de as en door de draaipunten der beide oogen.

De oogen zijn, om de ligging ten opzichte van het draaipunt aan te geven, voor de duidelijkheid op wat grotere schaal geteekend, dan de rest.

De lens bevond zich 0.75 M. van het oog van den proefpersoon en wierp op de plaat een beeld van natuurlijke grootte. Eerst werd de draaischijf vastgezet en werd alleen een passieve hoofddraaiing uitgevoerd door middel van een pet. Deze had van boven loodrecht op haar deksel een as, die parallel aan de as der schijf draaide. De pet sloot door een daaraan bevestigd contact achtereenvolgens twee elektrische stroomen; de eene gaf bij verbreking het vertrek aan, het sluiten van den tweeden deed een uiterst dun koperdraadje doorbranden, dat door magnesium geleid was en dit aanstak.

De plaats van het tweede contact werd zóó gekozen, dat bij sluiting van diens stroom het hoofd zich gedurende de rotatie recht tegenover de lens bevond; daardoor was de afwijking in stand van de oogen duidelijk op de plaat te zien.

De as der rotatie van het hoofd werd genomen loodrecht op het midden van de lijn, die de beide draaipunten van de oogen verbindt. Dit draaipunt ligt volgens **DONDERS** en **DOYER** 13.5 m.M. achter de voorvlakte der cornea.

Hierdoor kon iedere photographie voor beide oogen dienen, wanneer de lens gericht was op de rotatie-as van het hoofd.

Om zeker te zijn, dat de rotatie ingeleid werd met richtigen oogstand, werd tegenover den proefpersoon op de verschillende punten, waarop de rotatie aanving, een stukje spiegelglas geplaatst, waarin een rood licht weerkaatste, van een lamp, die 3 M. achter hem aan den muur hing. De oogen waren dan parallel en rechthoek gericht; latente afwijkingen in den oogstand (heterophorie) werden daardoor

onderdrukt; het licht ging uit door verbreking van zijn electrischen stroom, tengevolge van het draaien van de schijf. Soms ook werd door den helper het licht vlak voor het in gang zetten van den motor gedoofd.

Verschil leverde dit niet op.

Ter vergelijking maakte ik eenige platen, waarbij de personen recht in het toestel keken en eenige voor een afwijking van den oogstand van 1° , 2° , 3° , 4° , 5° en 6° .

Door deze platen te leggen op degene, waarop ik de afwijking van den oogstand wilde meten, hetgeen door den scherpen buitensten irisrand zeer gemakkelijk was, wist ik voor iedere plaat de afwijking van den oogstand.

De standaarden werden gemaakt door vizieren te plaatsen op een afstand van 0.75 tot 1 Meter van den proefpersoon, in het verlengde van den straal. Hij keek daar zonder accommodatie en convergentie langs. De tijden van sluiten van het contact tot aan het doorbranden van het koperdraadje en van dan af tot aan het ontstaan der photographie waren zoo kort, dat deze konden worden verwaarloosd. De tijd van ontbranden van het magnesium was langer. Hiervan overtuigde ik mij door eenige keeren photographieën te nemen bij sluiting van den stroom, die het magnesium aanstak, door een zoo snel mogelijk uitgevoerde hoofdbeving. De ontbrandingsduur van het magnesium maakte dan wel is waar het beeld op de plaat diffuus, maar het oogenblik van sluiting van den stroom was duidelijk als stand van het gezicht tegenover de lens op de plaat weergegeven.

De wijze van proefneming met de pet bleek onpractisch door de remming van den reflex, tengevolge van het gewrichtsgevoel in den hals. Daarom wijzigde ik de proef

door de rotatie met de geheele schijf te doen plaats hebben; het contact werd nu aan de schijf bevestigd. De beide andere contacten werden in verband daarmede ook verplaatst.

De schijf werd bewogen door een motor, evenals vroeger, en op een kymographion werd het verbreken van den stroom bij het begin der beweging, en het sluiten van een tweeden stroom, die het magnesium moest ontsteken, door 2 signalen aangegeven.

De reflextijd bleek spoedig zeer kort te zijn; om duidelijk een afwijking van de oogen te kunnen zien, moest de excursie een zeker bedrag hebben. Het was dus wenschelijk groote snelheden te gebruiken, opdat de nystagnus daarmede in evenredigheid zou zijn en de oogen in een korten tijd een zichtbare afwijking na het begin der reflex zouden vertoonen.

De motor liet mij hierbij in den steek, zooals men zien kan uit onderstaande tabel. De rotatierichting was negatief (tegen den horlogewijzer in).

TABEL XIV.

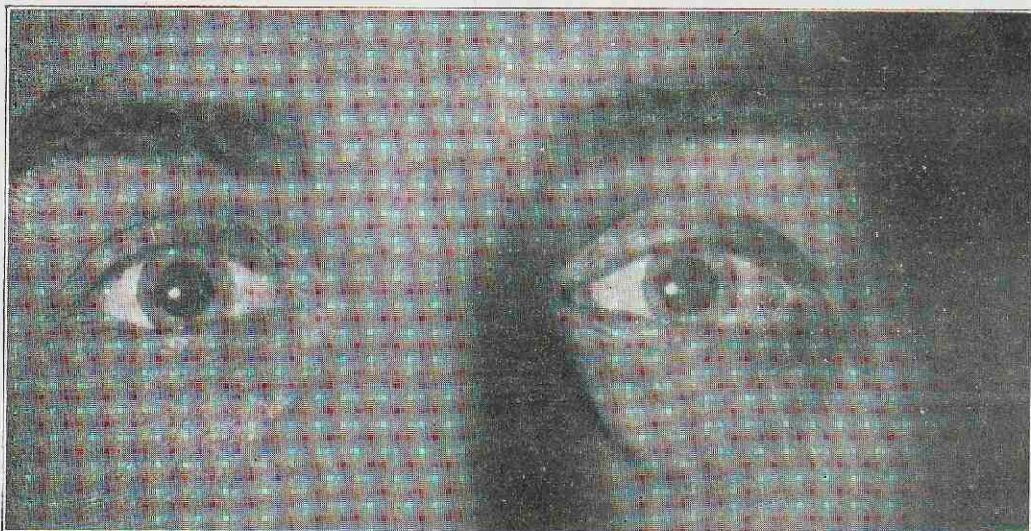
Proef- persoon.	Versnelling (berekend alseenparig)	Duur rotatie in sec.	Uitkomst		Datum en nummer.
			rechts.	links.	
					7 II
De G.	12.4	1.7	<i>b</i> 7°	<i>b</i> 6,5°	2
					11 II
—	?	1.1	<i>b</i> 5°	<i>b</i> 6°	4
—	?	0.8	<i>b</i> 5°	<i>b</i> 5°	5
—	?	0.7	2°	2°	6

Proef- persoon.	Versnelling (berekend alseenparig)	Duur rotatie in sec.	Uitkomst		Datum en nummer.
			rechts.	links.	
—	?	0.35	1°	0°	7 12 II
—	18	1	<i>b</i> 4.5°	<i>b</i> 4.5°	2
—	18	1.1	4°	4°	3
—	16	0.5	4°	4°	4 13 II
—	7.5	2	5°	5°	5
—	7	1.6	5°	5°	7
—	15	1	4°	4°	8 15 II
—	13	0.55	4°	4°	1
—	20	0.7	<i>b</i> 4.5°	<i>b</i> 4.5°	2
—	22	0.3	<i>b</i> 1°	<i>b</i> 0°	3 18 II
—	9.8	0.9	<i>b</i> 6°	<i>b</i> 6°	2
—	25	0.4	4°	4°	3
—	50	0.2	<i>b</i> 3°	<i>b</i> 3°	4
—	19	0.65	<i>b</i> 5.5°	<i>b</i> 5.5°	8
—	20	0.45	4°	4°	9
—	50	0.2	<i>b</i> 1°	<i>b</i> 1°	10

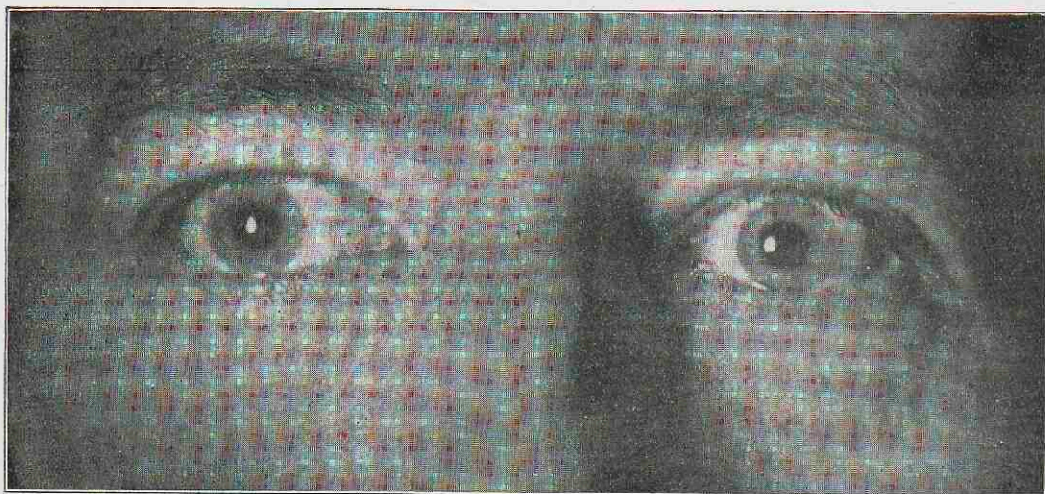
Zooals we zien wordt nergens de reflex tijd bereikt, behalve dubieus bij den rotatieduur 0.3 seconde plaat 11 II n° 7 en 15 II n° 3. Ik zocht, of de associatie der oogen ergens eene onvolkomenheid vertoonde, berustend op sterker werken van het labyrinth op het meest naburig oog. Zooals men in de tabel ziet, is eerder een omgekeerd effect waargenomen.

Nemen wij aan met EWALD, dat bij draaiing naar links

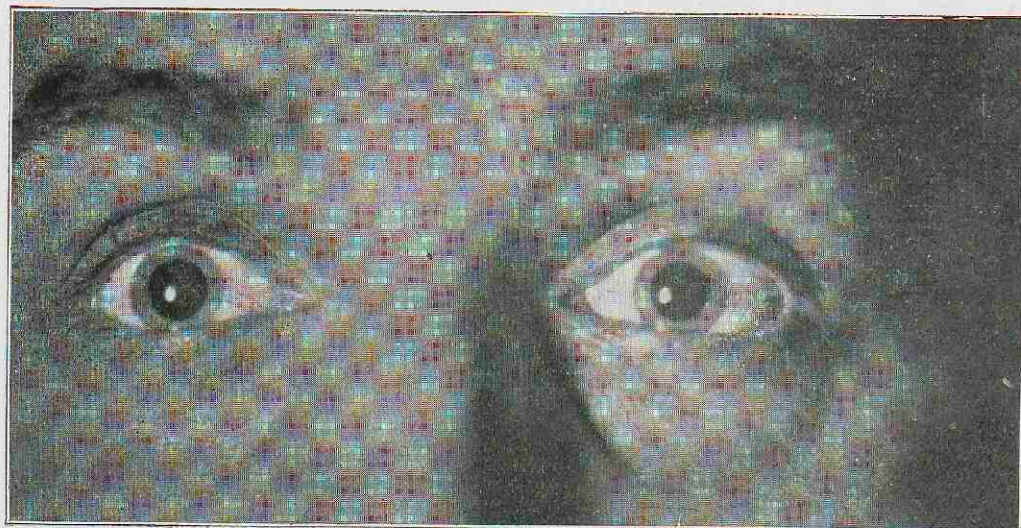
FIGUUR 8.



Afwijking 4,5°.



Afwijking 6,5°.



Afwijking 5° lateraal en iets naar boven.

het linker labyrinth het sterkst geprikkeld wordt, dan zou men verwachten, dat het linker oog het meeste afweek, zooals men bij vogels e. a. dieren ook ziet. Het had eerder den schijn (plaat 7 II n^o 2, 11 II n^o 4), dat zoo nu en dan het rechter oog sterker naar buiten stond; ook vond ik dat in de gevallen, waarbij ik een δ bij de gradenafwijking voegde, dat de oogen, behalve in het horizontale vlak, ook in het verticale en wel naar boven afweken.

Het bedrag dezer afwijking was nooit meer dan 1 à 2 graden.

Als voorbeeld zijn naar eenige platen nevenstaande figuren afgedrukt.

Om een snellere beweging van de schijf te kunnen krijgen, werd de motor vervangen door gewichten.

Het touw, waarin deze hingen was met zijn eene einde boven aan het frame vastgemaakt, hing met een lus naar beneden, liep boven en ook beneden over een katrol en met zijn andere einde om de houten schijf, waarover anders de riem van den motor liep. In de lus hingen de gewichten aan een losse katrol, zoodat deze bij beweging naar beneden de halve snelheid hadden van het vrije einde, dat om de draaischijf was vastgemaakt.

Wanneer de gewichten waren opgehangen, werd het rotatie-toestel in den gewenschten stand gefixeerd door een dun sterk touw, dat aan het frame werd vastgemaakt en door de trekking der gewichten begrijpelijkerwijze gespannen.

Het toestel werd in beweging gebracht door dit touwtje door te branden of door te knippen. Het laatste was beter, wegens het handhaven van volkomen duisternis gedurende de draaiing.

Op deze wijze verkreeg ik de volgende resultaten:

TABEL XV.

Proef- persoon.	Afgelegde weg.	Duur der rotatie.	Uitkomst		Datum en nummer.
			rechts.	links.	
					5 III
De Gr.	2°	0.15	1°	1°	1
—	2°	0.1	1°	1°	2
—	2°	0.5	< 1°	< 1°	3
—	2°	0.06	< 1°	< 1°	4
					9 III
M.	1°	0.17	0	0	1
—	1°	0.1	0	0	2
—	1°	0.225	0	0	3
					10 III
—	1°	0.16	0	0	1
—	2°	0.3	0	0	2
—	1°	0.25	0	0	3
					13 III
Zw.	1°	0.09	1°	1°	2
					14 III
—	1°	0.12	2°	2°	1
—	1°	0.11	1°	1°	2
—	1°	0.1	< 1°	< 1°	3
—	1°	0.1	1°	1°	4
—	1°	0.11	1°	1°	5
—	1°	0.09	< 1°	< 1°	6
—	1°	0.13	2°	2°	7
—	1°	0.12	2°	2°	8

Het verschil in den reflextijd bij M. is te groot, dan dat wij dit niet zouden verklaren door een inhouden van den reflex. Slechts zelden gelukte het mij op deze wijze een groote snelheid te verkrijgen; vermeerdering van verschil in snelheid der beweging van de gewichten en de schijf gaf geen verbetering, wegens het vermeerderen der wrijving. Daarom nam ik als laatste toevlucht, in plaats van de gewichten een zeer sterke spiraalveer als trekkracht. Hiermede werden rotaties bereikt, waarbij soms 1° in 0.04 seconde werd doorlopen:

Gr. 0.06, 0.05, 0.05, 0.04;
 Zw. 0.04, 0.05, 0.04, 0.06, 0.06;
 M. 0.07, 0.06;

dan speelde ons echter de ontbrandingsduur van het magnesium weer parten; deze werd nog verkort door het magnesium en het plankje, waarop het lag, van tevoren te verwarmen, maar bij een rotatieduur < 0.06 sec. bleef het beeld diffuus en daardoor was niet uit te maken, hoe de oogen in de orbita hadden gestaan in het begin van de verlichting der plaat. Bij 0.06 sec. en daar boven was meestal een afwijking der oogen van het midden nog even te zien.

Terugkeer tot de eerste wijze van proefneming, n.l. draaiing van het hoofd alleen, maar nu door de beiderzijds vlak aangelegde handen van den helper, gaf geen verbetering, daar de oorzaak bleef: te lange brandingsduur van het magnesium. Wel werden de tijden nog korter:

Proefpersoon.	duur der rotatie van 1°.
Zw.	0.03
	0.04
	0.03
de Gr.	0.05
	0.04
	0.04
M.	0.03

Maar of de oogen bewogen hadden, vóór het draadje doorbrandde, was niet uit te maken.

We kunnen uit deze proeven het besluit trekken, dat de reflexijtjd korter is dan 0.06 secunde.

§ 3. Gewaarwordingen.

Het best vindt men de betrekking tusschen prikkel en effect bij den mensch, door de gewaarwordingen na te gaan bij verschillende rotaties. Bij deze proeven moeten de gewone voorzorgen genomen worden: de kamer wordt door een lamp boven de proefpersoon verlicht en de oogen worden gesloten gehouden; het hoofd wordt gefixeerd. Dit deed ik met een beugel, die het gezicht omvatte. Daarbij was het hoofd $\pm 25^\circ$ naar voren gebogen, waardoor dus het horizontale kanaal werkelijk horizontaal kwam te liggen en alleen dit geprikkeld werd.

a *Minimum perceptibile.*

In de eerste plaats trachtte ik den minimum prikkel te vinden, die gepercipieerd werd. Dat minimum kan in het algemeen bereikt worden door vermindering van den prikkel in kracht of in duur. Beide methoden werden reeds toegepast.

MACH gebruikte de torsie van een touw als beweegkracht, mat duur en maximum der versnelling in ééne periode, en vond zoo een minimum gewaarwording bij 2° — 3° versnelling en gedurende 14—16 sec. De prikkel was dus veranderlijk, niet egaal.

DELAGE mat alleen de eindsnelheid, daar hij de versnelling van weinig belang achtte en vond bij 2° eindsnelheid de kleinste gewaarwording.

VAN ROSSEM stelde zich een momentane prikkeling ten doel en slaagde er boven verwachting in, den duur tot 0.02" te beperken; daardoor moest het bedrag der versnelling groot zijn (80°).

Als aanvulling van deze proeven en naar analogie der reflexproeven, nam ik de kleinste eenparige versnelling, die gewaarwording gaf, daar ik dan door de gelijkmatige en preciese verdeeling der aangewende kracht binnen een gekozen tijd, niet alleen de gewaarwording, maar ook den prikkel zoo klein mogelijk hoopte te krijgen.

Het lag voor de hand, om tot het verkrijgen van een langer durende, maar zeer geringe, eenparige versnelling

mijn toevlucht te nemen tot de graviteit als beweegkracht. Bij mijn dierproeven moest de prikkel te groot zijn en werd door de wrijving der overbrengingen dan de eenparigheid der versnelling opgeheven.

Aan een touw, dat met zijn middengedeelte om de houten schijf onderaan het rotatie-toestel was gelegd, werden 2 gewichten opgchangen. De beide einden van het touw liepen daarvoor over katrollen, resp. over een op den grond en een 2 Meter er boven. Maakte men nu het eene gewicht belangrijk zwaarder dan het andere, dan zakte dit versneld naar beneden, de draaischijf meenemend. Op deze wijze vond ik, dat een zeer geringe versnelling geen gewaarwording geeft; een iets grootere geeft de gewaarwording van gelijkmatig draaien; een nog grootere doet de proefpersoon vrijwel de werkelijkheid kennen: de prikkel wordt nu gesummeerd, men krijgt een steeds sterker gevoel van rotatie, maar toch schat men de snelheid steeds iets te laag, zooals men bemerkt bij 't openen der oogen.

De rotatie-gewaarwording neemt in 't begin der beweging zeer snel af en de voortdurende versnellingsprikkel brengt nu alleen tot stand, dat de gewaarwording op dezelfde sterkte blijft. De duur der versnelling was technisch beperkt, daar de lengte van het touw en de uitslag der gewichten slechts 2 omgangen toelieten; daardoor kon niet nader worden aangetoond, hoe de gewaarwording afneemt, bij gelijkblijvenden prikkel. Volgens MACH wordt deze eindelijk 0. Wel trachtte ik nog door verandering van den weerstand in den electricischen stroom versnellingen (en ook vertragingen) tot stand te brengen, maar het gelukte mij niet, deze per secunde een gelijke waarde te geven; een

gelijkmatig verschuiven van den weerstand heeft een toenemende versnelling tengevolge. Alleen op de beschreven methode met gebruikmaking van de zwaartekracht was het mij tot dusver mogelijk een eenparige versnelling aan de draaischijf te geven.

Den gang van het toestel registreerde ik door een uitstekend koperen contact aan de schijf te bevestigen en deze op 4 plaatsen bij zijn rondgang andere contacten te laten aanraken, die allen met een element verbonden waren. Door een der slepringen ging de stroom van het contact der schijf naar een signaal, dat iedere aanraking van dit met een der vier andere op een kymographion aangaf.

Ik kon zoo controleeren, of de versnelling gelijkmatig was en het bedrag uit de tijden berekenen. Was bij voorbeeld de eerste omloopstijd 15", dan was de versnelling, volgens de formule: $s = \frac{1}{2} a t^2$, in dat geval 3.3° per secunde. De tweede omloopstijd moest dan bij gelijk blijven der versnelling zijn: 6.6', maar was 9". De oorzaak was, dat de touwen, bij het zakken van het zandgewicht, meer wrijving kregen langs de katrol, daar de hoek, gemaakt tusschen de beide daarover hangende einden, scherper werd, onverminderd de wrijving door de toename der snelheid. Alleen de eerste omloop kon gelden. De gewaarwording gedurende den tweeden was een uitvloeien der eerste en zinsbedrog, doordat geluid, luchtstroom, kleine schommelingen, enz. bij de dan tamelijk groote snelheid, de proefpersoon duidelijk inlichtten, dat hij in rotatie was.

Onderstaande tabel geeft de resultaten weer:

TABEL XVI.

Proefpersoon.	Versnelling.	Gewaarwording.
Zw.	1°;	Geen.
	2° 20';	Egaal.
	3°;	Toenemend.
v. d. H.	1° 30';	Geen.
	2°;	Egaal.
	3°;	Toenemend.
M.	1°; 1° 20'; 1° 30'; 1° 30';	Geen.
	1° 30'; 1° 40'; 1° 49'; 1° 45';	Egaal.
	2° 40'; 2° 35'; 2° 55';	Toenemend.

Bij het ontbreken en het egaal zijn der gewaarwording werden de maximum prikkels gemeten, die dit tot stand brachten; bij het toenemen de minimum prikkel.

Het gemiddelde minimum van de drie personen is een versnelling van 2°, inwerkend gedurende den reactietijd: 0.8 secunde, want om de totale hoeveelheid prikkel te kennen, die hier de minimale sensatie gaf, stelde ik deze, evenals vroeger bij de otolithen-proeven, gelijk aan het product van kracht en duur.

Nemen wij, om een absolute waarde van den prikkel te vinden, de maten der kanalen (1.65 c.M.) en der massa ($m = 0.005$ g) uit de berekening van VAN ROSSEM over (dissert. blz. 148) dan is de kracht (k)

$$k = m \times a \text{ (versnelling)}$$

$$a \text{ is in lengtemaat} = \frac{2}{360} \times 1.65 \text{ c.M.}$$

$$\text{prikkel } (S) = k \times t \text{ (in dyne-secunden)}$$

$$\text{dus } S = 0.005 \times \frac{2}{360} \times 1.65 \times 0.8 = 35.10^{-6}$$

Berekenen we S op dezelfde wijze als bij VAN ROSSEM, dan is $a = 80^\circ$; $t = 0.02$ sec. dus:

$$S = 0.005 \times \frac{80}{360} \times 1.65 \times 0.02 = 35 \cdot 10^{-6} \text{ dyne-sec.}$$

De sterke, kort durende versnelling bij VAN ROSSEM staat dan gelijk met mijn geringeren, gedurende den geheelen reactietijd aangewend.

Beide geven een minimale gewaarwording.

Bij proefpersoon M. ligt het minimum nog iets lager.

b. *Unterschiedsschwelle.*

Een volgende rij proeven diende ter bepaling van de *Unterschiedsschwelle*.

De proefpersoon kreeg een rotatie zóó lang, tot geen gewaarwording meer werd gevoeld; daarop werd de schijf gestopt door langzame vergrooting van den weerstand en wel zóó langzaam, dat deze vertraging onder den prikkel-drempel bleef. Dan kreeg hij een tweede rotatie in dezelfde richting en moest aangeven, of deze sneller of langzamer was dan de eerste.

Van te voren werd de weerstand geijkt, zoodat het mogelijk was de bepaalde snelheid te geven, welke men in verband met de vorige verkoos.

Tabel n° XVII geeft de resultaten dezer proeven weer. Men vindt daarin de kleinste verschillen in snelheid, waarbij de proefpersoon de betrekking tusschen de beide waarden juist aangaf.

TABEL XVII.

Proefpersoon.	Snelheid I (in sec. van één ronste).	Snelheid II. dito.	Prikkelverschil.
R.	280	300	1 : 15
	168	184	1 : 10
	80	89	1 : 10
N.	88	80	1 : 10
	128	120	1 : 15
	52	59	1 : 7 4
M.	48	44	1 : 11
	180	196	1 : 11
	20	23	1 : 7
S.	32	28	1 : 7
	34	40	1 : 5 8
	52	60	1 : 6 5

Persoon S. is minder gevoelig, de anderen hebben als
Unterschiedsschwelle gemiddeld: $\frac{1}{10}$ van den prikkel. ¹⁾

c. Ineensmelten van rotatie-gewaarwordingen.

De waarneming van het feit der summatie van gewaarwordingen in denzelfden zin en der opheffing, de subtractie, bij samentreffen van elkaar tegengestelde gewaarwordingen, bracht mij er toe na te gaan, wat men zou voelen, wanneer een rotatie periodisch werd onderbroken. Om dit met den

1) De duur der versnelling is voor ieder paar nagenoeg gelijk en daar $v = at$ is, kan men uit de eindsnelheden de verhouding der versnellingen kennen.

Tusschen de paren onderling verschilt t sterk.

draaitoestel uit te voeren gebruikte ik een overeind staanden stok, waaraan een dwarslat, met vilt bekleed, gespijkerd was. Deze stok draaide met zijn eene uiteinde op den grond in een scharnier, terwijl de dwarslat daarbij tegen den rand der draaischijf werd aangedrukt; de stok werd door een helper met de hand bewogen.

Het bleek noodig ook den motor stil te zetten gedurende de perioden van stilstand der schijf, daar anders de touwen van de overbrengingen te veel werden gespannen en de schijf met te grooten schok haar nieuwe rotatie aanving.

Aan de zijde, van de schijf afgekeerd, werd daarom aan den stok een gebogen staafje bevestigd, dat in een op den grond staand reageerbuisje met kwik gedompeld werd, wanneer het vilt de schijf losliet; bij het aandrukken werd het staafje uit het kwik gelicht en zoo de motorstroom verbroken; tevens werd het kwik zóó gesteld, dat de stroom even lang gesloten was als verbroken. Liet men de schijf met een bepaalde snelheid draaien b. v. 24° per sec. en varieerde daarbij de lengten der perioden van gaan en stilstaan, dan bleken 3 groepen van gewaarwordingen te ontstaan.

I. Wordt de onderbrekingstijd lang genomen dan voelt men de werkelijkheid: men voelt zich draaien en voelt ook het stilstaan. Ontleedt men dit nauwkeuriger dan volgen elkander op:

Rotatie 1.

toenemende rotatiegewaarwording	
maximale	”
afneming der	”

Stoppen.

toenemende nagewaarwording	
maximum	”
afnemende	”
stilstaan	”

Rotatie 2.

toenemende rotatiegewaarwording enz.

Ware de wijze van in gang gaan van de schijf geheel gelijk aan die van het stoppen, dan moest men ook gedurende de rotatie een oogenblik hebben, waarop men niets voelde. Het stoppen is echter plotselinger dan het aan den gang gaan. De nagewaarwording neemt dienvolge sneller toe dan haar antagonist, haalt deze om zoo te zeggen in, waardoor bij 't stilstaan een nulpunt in de golving der sensaties wordt bereikt.

II. Versnelt men de heen en weergaande beweging van den stok, dan gaan de gewaarwording tengevolge der rotatie en nagewaarwording door het stoppen in elkaar over en men voelt een heen en weer schommelen om een denkbeeldig punt van evenwicht; m. a. w. rotatie- en nagewaarwording wisselen elkaar af.

III. Bij nog vlugger bewegen van den stok verandert de combinatie der twee sensaties nog eens: Ze vloeien ineen, heffen elkaar op. Men denkt stil te staan, terwijl men in werkelijkheid met korte rotatiebewegingen, afgewisseld door stilstaan, in één richting voortgaat.

Onderstaande tabel geeft voor één snelheid den daarbij behoorenden duur der stopperiodes en de gewaarwordingen.

Gemiddelde snelheid draaischijf 24°
(gedurende rotatieperiode).

Gewaarwording.

Duur perioden.

0 44"

stilstaan

0.7"

heen en weer.

0.9"

werkelijkheid

Bij deze proef wordt men herinnerd aan een analoge zintuigwerking, optredend bij periodieke prikkeling van de retina. Verlicht men de retina met korte tusschenpoozen en laat in de pauzen het gezichtsveld zwart, dan vervloeien de contrasteerende indrukken tot één: grijs.

HELMHOLTZ (39) verdeelde daartoe de oppervlakte eener schijf in elkaar afwisselende witte en zwarte sectoren. Draait men nu die schijf voldoende snel rond, dan ziet het geheel er egaal grijs uit en wel van een gehalte aan wit, gelijk aan het gemiddelde van alle sectoren te zamen genomen (regel van TALBOT).

Om nauwkeurig de perioden gelijk te kunnen maken werd de stok excentrisch aan een vliegwiel verbonden, en, daar hij meeveerde bij 't aandrukken tegen de schijf, konden nu ook de tijden van stilstaan en draaien gelijk blijven.

Bij het stoppen veerde hij naar de schijf toe en weer terug, bij het draaien werd het bovengenoemde contact in het kwik gedompeld. Het is nu mogelijk voor iedere snelheid, waarbij de motor snel genoeg aan den gang gaat, een onderbrekingstijd te vinden, die het ineenvloeien geeft.

P. P.	Gemiddelde	
	snelheid draaischijf per sec.	Onderbrekingstijd.
M	1°	0.60 0.85 0.75
"	2°	0.55 0.52 0.59
"	5°	0.45 0.45 0.45
"	12°	0.44 0.45 0.44
"	24°	0.45 0.44 0.43

De getallen in de eerste kolom geven de gemiddelde snelheden aan gedurende iedere rotatieperiode. Beter ware het natuurlijk de versnellingen te kennen, maar die zou men dan ieder voor zich door registratie der beweging moeten vinden.

Onderstelt men, dat de versnelling eenparig was, dan wordt deze tabel volgens de formule: $a = \frac{2m}{t}$, waarin a = acceleratie, m = gemiddelde snelheid ($= \frac{1}{2} v$), en met omrekening van den periode-duur in aantal onderbrekingen per secunde (intermissiegetal):

TABEL XVIII.

Versnelling.	Intermissiegetal.
3°	1.4
7°	1.81
22°	2.22
55°	2.27
109°	2.27

Terwijl dus de prikkels in de reeks telkens ongeveer verdubbelen, nemen de intermissiegetallen slechts langzaam toe. Zooals ik reeds bij de proeven met kikvorschen vermeldde, laat bij groote snelheden, de kracht van den motor ons in zoover in den steek, dat de versnelling niet evenredig toeneemt bij grootere eindsnelheden. Door de grootere massa, die nu met de draaischijf moest worden medegenomen, was dit bezwaar nog meer merkbaar.

Duidelijk is echter, dat bij grootere snelheden der schijf kortere onderbrekingstijden worden vereischt. De getallen, waaruit de gemiddelden zijn afgeleid, loopen bij grootere snelheden minder uiteen; het verschijnsel was dan ook het duidelijkst bij snelheid 24°.

De verschillen bij verschillende personen zijn soms vrij aanzienlijk. Maar hierbij komen allerlei andere factoren in het spel: zooals het ongewone der gewaarwordingen, de kleine schokken tegen de schijf door het aandrukken van het vilt, de ongewoonte zijn aandacht op rotatiegwaarwordingen te concentreeren en het onaangename van de geheele proef. Ik was in de gelegenheid bij ± 20 leden der Nederlandsche Oto-laryngologische vereeniging te kunnen constateeren, dat geregeld de gewaarwording ontstond van stilstaan, en dat bij ieder voor een grootere rotatiesnelheid een kleinere onderbrekingstijd noodig was om dit gedaan te krijgen. De tabel XVIII heeft alleen op mij zelf betrekking.

Bij de proef van HELMHOLTZ zijn de tijden van onderbreking van den indruk wit door zwart, bij gemiddeld sterke verlichting, 0.04."

Een schijf, in 6 sectoren wit en 6 zwart verdeeld, moet dus minstens 4 keer per secunde ronddraaien, wil de menging tot grijs volkomen zijn. Roteert men langzamer, dan treedt flikkeren op, da wil zeggen: men herkent niet de sectoren ieder voor zich, maar ziet soorten grijs, verschillend in gehalte aan wit en zwart, snel elkaar opvolgen.

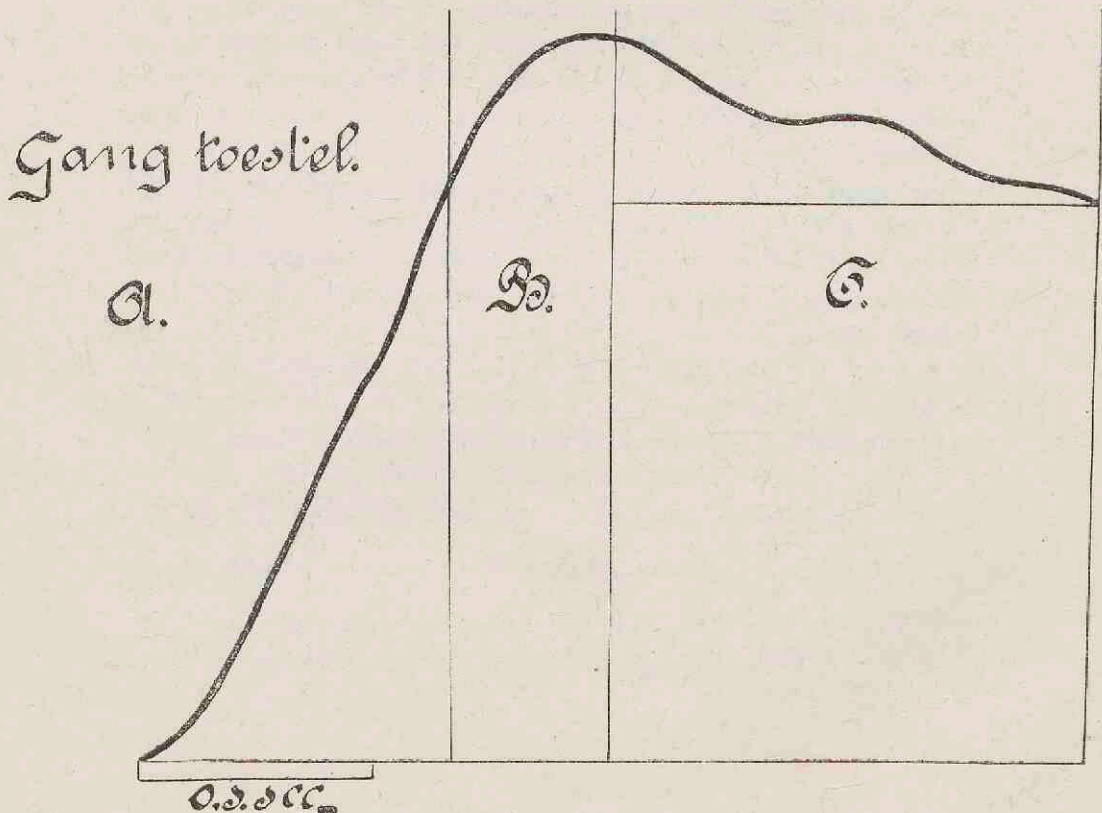
De intensiteit der belichting heeft invloed op den intermissietijd, vereischt om het flikkeren te voorkomen. Hoe sterker het licht, hoe eerder het flikkeren optreedt. Hierop berusten photometrische methoden, die zoowel voor wit (38), als voor gekleurd (58) licht dienst kunnen doen.

BAADER (2) ging stelselmatig na, hoe zich lichtsterkte en onderbrekingstijd verhielden en gaf als resultaat van dat onderzoek de volgende tabel, die als pendant van tabel XVIII kan dienen.

Lichtsterkte.	Intermissiegetal (per sec.)
1	19
4	24
18	30
193	41
1800	50

Om tot een verklaring te komen van het verschijnsel, wilde ik, althans voor ééne snelheid, een nauwkeurig inzicht hebben in het verloop van de aan het statisch orgaan toegediende prikkels. Daartoe werd een wijzer met zijn uiteinde bevestigd aan den riem, die de schijf rondtrok, welke wijzer een draaipunt kreeg, dat hem in twee deelen verdeelde, zich verhoudende als 1 : 4. Deze horizontale wijzer schreef de beweging van de schijf, terwijl ik mij daarop bevond, op een eveneens horizontaal draaiende trommel. Ook de tijd werd in 0.1" hier op geschreven; behalve de gewenschte contrôle omtrent de werking van de rem-inrichting, was nu de beweging nauwkeurig te ontleden en kon ik uit die curve, een curve van de versnelling afleiden.

FIGUUR 9.



Bij het aandrukken van het vilt loopt de schijf iets terug (fig. 9 C), wordt dus de nagewaarwording wat versterkt. De perioden van rotatie en stilstand bleken precies gelijk te zijn. Aan het stoppen gaat echter eene kleine periode vooraf, waarin de rotatie vertraagd is (fig. 9 B).

De abscis van de bewegingscurve verdeelde ik in gelijke stukken en mat, hoeveel telkens de wijzer zich bij ieder deelpunt had verplaatst in de richting loodrecht op de abscis. De verschillen dezer stukken achtereenvolgens gaven den afgelegden weg, de verschillen dier verschillen de (positieve of negatieve) versnellingen en deze uitgezet als ordinaten de prikkelingscurve, waaruit weer de gewaarwordingscurve is af te leiden; hierbij wordt dan verwaarloosd, dat de prikkel functie is van versnelling en van tijd, daar mij niet bekend was, in welke verhouding tot de versnelling de tijd zijn invloed doet gelden. In 't algemeen heeft een grootere versnelling natuurlijk minder tijd noodig om een zelfde gewaarwording te geven.

Nu nauwkeurig bekend is, onder welke omstandigheden de proef werd genomen, kan ik trachten tot een verklaring te komen.

I. Men zou zich kunnen voorstellen, dat de prikkels bij deze proeven onder den prikkeldrempel liggen door hun korten duur.

Om deze mogelijkheid uit te sluiten, nam ik de volgende proef; ik registreerde den tijd, waarin de toestel een eindsnelheid van 4° bereikte en kon de overbrengingen tusschen den electromotor en de draaischijf zóó stellen, dat deze tijd $0.55''$ bedroeg. Dit komt dus overeen met de interruptie-proef n^o 2 uit tabel XVIII, want noemen wij: eindsnelheid = v en gebruiken verder de gewone verkor-

tingen en stellen we eindelijk de versnelling eenparig, dan is in dat geval (n^o 2)

$$v = a t = 7 \times 0.55 = \pm 4^{\circ}.$$

Een enkele dergelijke rotatie wordt duidelijk waargenomen en ligt voor het gevoel belangrijk boven de minimum gewaarwording.

Ook voor de kortere onderbrekingstijden, waarbij men zou kunnen vermoeden, dat, ondanks de grootere versnelling, het verminderen van den duur een onvoldoende gewaarwording zou geven, werd hetzelfde aangetoond.

Zoo kan b. v. de beweging zoo worden geregeld, dat in 0.4" $v = 5^{\circ}$ werd bereikt; a is dan $= 12.5^{\circ}$.

Ook deze gewaarwording is zeer duidelijk; a fortiori moet dit gelden voor een versnelling van 55° en meer, inwerkend gedurende dien tijd.

Alleen wat betreft de eerste combinatie: $m = 1^{\circ}$; $a = 3^{\circ}$; $t = 0.7''$, kan twijfel bestaan, of hier de versnelling wel groot genoeg is, om binnen zulk een tijd gewaarwording te geven.

De eindsnelheid werd dan met groote versnelling ($\pm 40^{\circ}$) bereikt en ik kon voor deze combinatie dus niet de controleproeven doen. Denkende aan het vroeger gevonden minimum van 2° versnelling, inwerkend gedurende minstens 0.8 secunde, is het beter n^o 1 uit tabel XVIII verder buiten beschouwing te laten.

II. Verder zou de vermoënis, door al te sterke prikkeling van het labyrinth, tot verklaring kunnen strekken. Het is waar, dat de proef zeer vermoeit en dat Schwellen-bepalingen uitgevoerd daarna, belangrijke afwijkingen vertoonen, maar aan den anderen kant zal vermoënis toch niet zóó onmid-

dellijk optreden en zou men verwachten minstens van de eerste twee prikkels iets te voelen.

De onjuistheid van zoodanige verklaring kan ten overvloede door een zeer eenvoudige variatie op de proef worden bewezen, door namelijk, na eenigen tijd de interrupties te hebben uitgevoerd, den stok met vilt tegen te houden op het oogenblik, dat deze de schijf loslaat en de proefpersoon door te laten draaien. De touwen werden zóó gesteld, dat de eindsnelheid bereikt was in een tijd gelijk aan dien der onderbrekingsperiode. De laatste rotatie wordt dan duidelijk gevoeld.

III. MACH heeft er reeds in zijn eerste verhandeling op gewezen, dat de rotatie-gewaardingen in één vlak zich voor de twee richtingen verhouden als positief en negatief en elkander kunnen opheffen. Ik meen nu uit deze proef te kunnen concludeeren, dat hetzelfde ook onder de Reizschwelle kan geschieden. Het komt dan niet tot een gewaarwording, al was iedere prikkel op zichzelf ruim voldoende deze te geven.

De reactietijd voor een rotatie-prikkel is lang (volgens VAN ROSSEM ± 0.8 sec.) en de onderbrekingstijd is in mijn geval nooit langer dan 0.55 sec. Vóór dat dus één prikkel gelegenheid gehad heeft tot het bewustzijn door te dringen, treedt reeds een tweede, aan hem tegengestelde prikkel op, die dit blijkbaar kan verhinderen. Wordt de onderbrekingstijd t langer genomen b.v. tot de combinatie genoemd op blz. 108:

$$a = 68^{\circ} \quad t = 0.7''$$

dan treedt het gevoel van schommelen op.

Een positieve prikkel (hieronder verstaan in den zin der

rotatie) heeft dan al een gewaarwording gegeven, eer de hem opvolgende negatieve sterk genoeg is geworden om dit te verhinderen. De beide prikkels kunnen alleen nog hunne wederzijdsche uitwerking verzwakken.

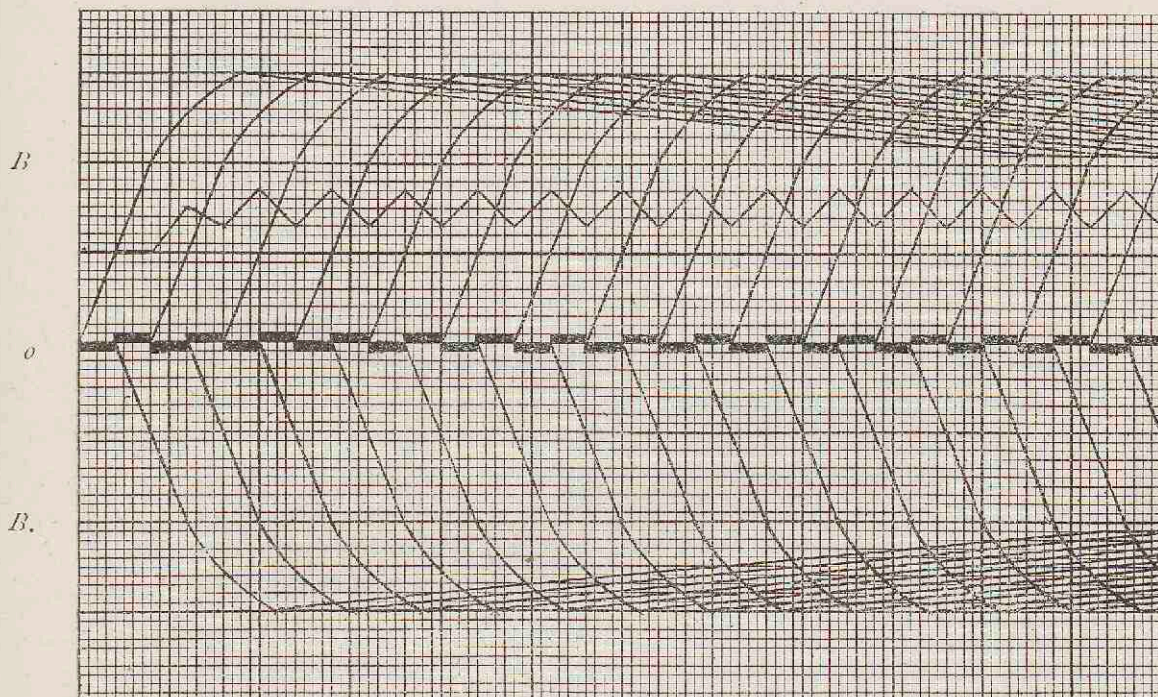
De verklaring van het optisch verschijnsel van HELMHOLTZ, door FICK (27, 28) uitgebreider geformuleerd en graphisch voorgesteld, komt op hetzelfde neer: de lichtindruk bereikt evenmin onmiddellijk zijn maximum; draait dus de sector, die dezen indruk geeft, dan zal zijn voorste rand (gerekend in den zin der draaiing), niet volkomen scherp zijn, daar hij al weggedraaid is, eer hij in maximale duidelijkheid is gezien; is de indruk eenmaal tot op zekere hoogte gekomen en wordt deze dan door den volgenden sector afgebroken, dan zal ook de afname geleidelijk zijn, ofschoon onmiddellijk na eindigen van den prikkel vrij steil; met andere woorden: de achterste sectorrand zal evenmin scherp zijn: het wit van den eenen zal over het zwart van den volgenden heenvloeien.

Door eene graphische voorstelling van de statische stimuli en hunne effecten wordt de redeneering veel duidelijker; in fig. 10 heb ik die beproefd.

Onder de abscis, die den tijdsduur aangeeft, staan in de eerste plaats de versnellingen (als zwarte blokjes), ieder 0.4" lang en de bij hen behorende gewaarwordingen, die na 0.8" de „Schwelle" van het bewustzijn, (lijn B.) overschrijden, na 1 sec. haar maximum bereiken en dan langzaam afnemen, tot na 90 sec. weer de „Schwelle" is bereikt. De vorm van deze curven berust op proeven, die later ter sprake komen. Voor de verklaring is het feit voldoende, dat de prikkelduur 0.4 en de reactietijd 0.8 sec. bedraagt.

Boven de nullijn zijn de vertragingsprikkels met hunne gewaarwordingen afgebeeld. Deze verlopen geheel overeenkomstig, maar negatief ten opzichte der eerste.

FIGUUR 10.



Berekent men nu door meting en aftrekking de resultante van beide groepen van gewaarwordingen voor verschillende oogenblikken en verbindt de uitgezette punten, dan ontstaat de zig-zaglijn, die tusschen nullijn en bewustzijns-drempel zich beweegt, zonder ooit den laatsten te overschrijden. Het geheele proces blijft dus onbewust: men heeft het gevoel van stilstaan. Wat de proef in de eerste plaats mogelijk maakt, is het voortgaan van het prikkelingsproces na eindigen van den prikkel; daardoor alleen kan een volgende tegengestelde den eersten in zijn uitwerking onderdrukken, vóór dat daarvan iets is gevoeld.

Hierin is de proef te vergelijken met die van EXNER op het gebied van het gezicht, berustend op onderdrukking van het positieve nabeeld. Hij geeft eerst een zeer korten, zwakken lichtprikkel, dien men nog even zien kan. Dan geeft hij denzelfden prikkel, maar onmiddellijk daarop een sterkeren. Dit heeft tengevolge, dat men alleen dien tweeden ziet. Er was dus de eerste maal na den zwakkeren blijkbaar nog een positieve nawerking.

De tijd van positieve nawerking is bij de retina echter zeer kort. Er moet nog iets anders bij komen om een ineenvloeiën mogelijk te maken. Hierop heeft de graphische voorstelling, die FICK van de proef van HELMHOLTZ gaf, betrekking. Hij teekent daarin, hoe een prikkelingstoestand eerst stijgt, dan afneemt door afbreken van den prikkel, dan weer stijgt enz. tot een evenwicht is bereikt, waarbij de afname gedurende de pauze even sterk is, als de toename gedurende den prikkel: de indruk is dan egaal. Dit evenwicht wordt bereikt, doordat de prikkelingstoestand in den beginne steiler toeneemt dan later.

Dit is bij de retina het beslissende punt. FICK was daardoor in staat uit de intermissieproef een curve van het verloop van den prikkelingstoestand in de retina af te leiden.

Duidelijk kan men zich met fig. 10 voor oogen denken, hoe door verlenging der prikkel-perioden de toppen der resultantelijn verder van de abscis komen af te liggen, daar het waarnemingsproces gelegenheid heeft verder voort te schrijden. Eindelijk zullen beide lijnen B gepasseerd worden. Dit geeft een voorstelling van het schommelgevoel: positieve en negatieve gewaarwording wisselen elkaar af. Ook is duidelijk, dat hoe steiler de curve stijgt, hoe korter de onderbrekingstijden moeten zijn, om dit te voorkomen. De plaats van het maximum zal later van twee versnellingen bepaald worden. Hierbij bleek, dat de curve steiler stijgt bij grooter bedrag der versnelling, zoodat fig. 10 nu ook Tabel XVIII kan verklaren.

Evenzoo de tabel van BAADER, die als tegenhanger werd gegeven. Blijft bij de optische proef de uitslag van stijgen en afnemen der

gewaarwording onder de Unterschiedschwelle voor die prikkelsterkte, dan is de indruk gelijkmatig. Wordt zij overschreden, dan heeft men het flikkeren. De overschrijding gebeurt, evenals bij de statische proef:

òf door verlenging der perioden;

òf door versterking der prikkeling.

De Unterschiedschwelle stijgt wel met den prikkel (wet van WEBER), maar de toename in steilheid der curve is blijkbaar nog grooter; zoowel deze laatste als de betrekking volgens de wet van WEBER zijn dus in de tabel van BAADER de grondslag voor de verhouding der cijfers in beide kolommen.

De noodzakelijkheid bij grootere versnellingen de perioden van rotatie en stilstand kleiner te nemen kan ook verklaard worden, doordat de reactietijden daarbij korter zijn (wat door VAN ROSSEM ook reeds wordt vermeld); veel korter zijn zij niet.

Een met de retinaproef volkomen analoge proef te nemen is voor het labyrinth technisch niet goed mogelijk. Ik trachtte met een rheotoom, onder verschuiving van een weerstand, achtereenvolgens toenemende versnellingen en eenparige snelheden te krijgen. Deze moesten dan bij voldoende korten duur een egale rotatie-gewaarwording geven. De snelheid wordt dan echter spoedig te groot.

Resumeerende merken wij bij vergelijking van de statische proef met die van HELMHOLTZ de volgende punten op:

a. overeenkomst:

1° bij beide versmelten van periodicken, contrasteerenden, zintuiglijken prikkel;

2° bij beide is het intermissiegetal in dezelfde zin functie van de sterkte van den prikkel

- 3° bij beide schommelende
flikkerende gewaarwording bij verlenging
der perioden;
- b. verschil:
- 1° bij de retina ligt alles boven de „Reizschwelle”, bij het
labyrinth er onder;
- 2° bij retina wordt in geval 3 de „Unterschiedsschwelle”,
bij 't labyrinth de „Reizschwelle” overschreden;
- 3° de periode is bij de retina $\pm 0.04''$
bij het labyrinth $\pm 0.4''$;
- 4° bij de retina heeft menging, bij het labyrinth aftrek-
king der beide processen plaats.

d. *Verloop der gewaarwording.*

In aansluiting aan de studie van het verloop van den prikkelingstoestand in het labyrinth, voor zoover deze onder den prikkeldrempel ligt, en daardoor niet door proeven nader kan worden vastgelegd, heb ik getracht het deel boven de „Reizschwelle” te volgen, door de prikkels te meten, die, in de verschillende fasen van haar bestaan, de gewaarwording konden opheffen.

Voor het eerste gedeelte van de gewaarwording is mij dat niet gelukt, en kon ik slechts indirect bepalen, waar het maximum lag. Hoe de opheffing technisch werd uitgevoerd, zal met de daarbij gevonden uitkomsten straks worden beschreven. Het zal dan meteen blijken, waardoor deze methode voor het begin der curve mij in den steek liet. Voor de bepaling van het oogenblik, waarop de gewaarwording het sterkst was, moest ik dus een andere combinatie van

prikkels vinden, en hierdoor kwam ik tot de volgende proef:

Als inleiding draait men, tot geen rotatie meer wordt gevoeld;

dan begint de eigenlijke proef, die uit drie deelen bestaat, en wel:

1° stoppen en een kort oogenblik stilstaan;

2° nieuwe rotatie met dezelfde snelheid, maar in tegengestelden zin, gedurende een even kort oogenblik als sub 1°.

3° omkeeren der rotatie, met behoud der zelfde snelheid.

Het resultaat is, dat, bij bepaalde verhouding van rotatiesnelheid en perioden de omkeering gevoeld wordt, als verdwijnen van alle gewaarwording.

Dit resultaat kan alleen worden bereikt, wanneer zoowel de sensatie door 1° als die door 2° op haar maximum zijn gekomen, vóór ze respectievelijk worden versterkt en afgebroken door den volgenden prikkel. Immers bij 3° worden 1° en 2° gecombineerd, maar in tegengestelden zin en wordt steeds gewacht tot deze zijn volle werking heeft kunnen ontvouwen; was dus een der voorafgaande gewaarwordingen vóór haar maximum reeds versterkt of afgebroken, dan zou bij de omkeering nooit volkomen opheffing kunnen ontstaan, maar rotatie in de richting vóór 1° worden gevoeld.

Het doet er niet toe, wie op de draaischijf zit, want dezelfde aard van beweging, die door zijn gewicht en anderszins bij 1° en 2° voor den dag komt, moet zich ook bij 3° doen gelden.

Om deze proef technisch mogelijk te maken, en den duur der bewegingen en der pauzen te kunnen registreeren, werd in de aangrenzende kamer bij den motor een opstelling

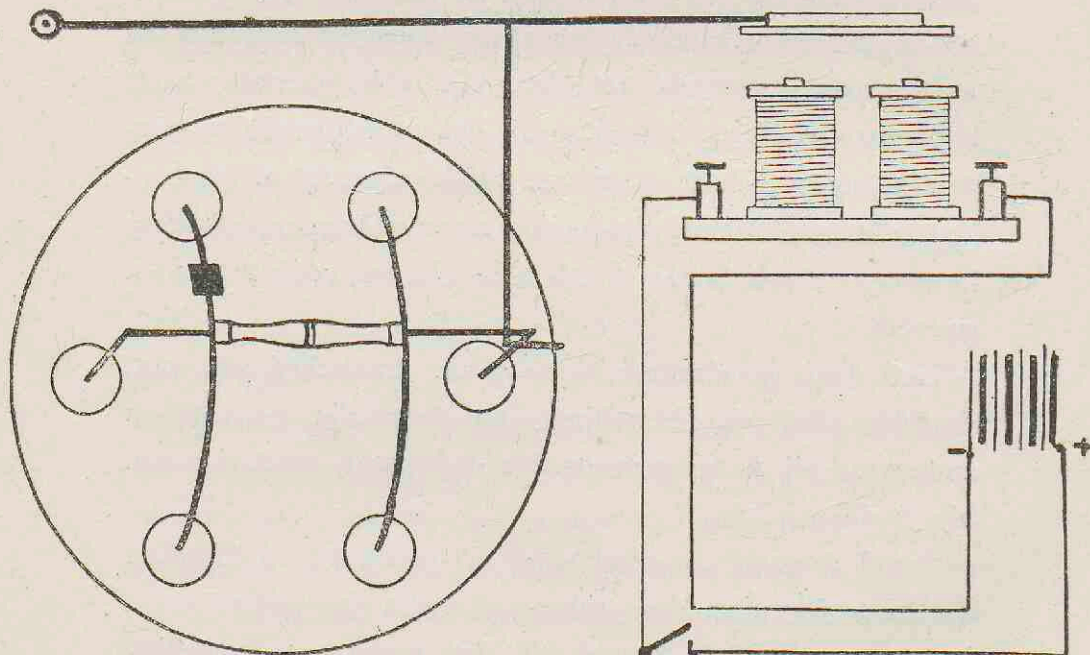
ingericht, die door den profpersoon van af de draaischijf kon worden beheerscht.

Door sleepringen onderaan de draaischijf was het reeds mogelijk 2 stroomen naar 2 sleutels te voeren, die zich vóór den profpersoon bevonden en door hem gehanteerd konden worden. Beide stroomen gingen door het frame terug.

De ééne was nu de stroom van den electromotor; de opzittende kon dus zichzelf aan 't draaien brengen.

De tweede stroom kwam ook in de aangrenzende kamer, en ging door een magnetischen klos (zie fig. II); deze trok, wanneer zijn stroom gesloten werd, een hefboom aan, die een wip van POHL omwierp, waar de motorstroom doorliep.

FIGUUR II.



Werd de stroom van den klos verbroken, dan viel de wip door een verzwaring weer terug in haar eersten stand, en draaide de motor in zijn oude richting. De proefpersoon kon dus zelf, op de schijf zittend, de beweging van de schijf plotseling omkeeren. Bovendien gaven shunts van beide stroomen, door signalen loopend, 't verbreken en openen op een kymographion aan, waarop ook de tijd in 0.1" werd geregistreerd.

Eindelijk nog kon ik met een draad, (door een gat in den muur gaande) vanaf de schijf het kymographion aan den gang brengen, wanneer de inleidende rotatie lang genoeg had geduurd. Zoo kon ik voor mijzelf eerst bepalen, wanneer bij verschillende snelheden opheffing werd verkregen, om daarna anderen, vanuit het nevenvertrek aan dezelfde bewegingen te onderwerpen en de uitkomsten te vergelijken.

Waar het maximum van den prikkel lag, was mij bij deze proeven eerst niet precies bekend; ik nam daarom eenvoudig het oogenblik, waarop deze begon; in werkelijkheid ligt het even er na ($\pm 0.1''$), tengevolge van de adhaesie der rakende deelen van de as, die eerst moet worden overwonnen. De versnelling neemt daarna af, door het toenemen der wrijving. Door de vele overbrengingen was deze toename aanzienlijk, bij iedere toename der snelheid.

Weten wij dus door uitmeting van de zooeven beschreven registratie, hoe lang de stilstand duurt (gerekend van *begin* stoppen) en hoelang de 2^{de} rotatie (eveneens gerekend van af haar *begin*) dan kennen we onder aftrek van den reactietijd, den duur van het stijgend verloop der gewaarwording.

De reactietijd nam ik 0.8", met verwaarloozing van de kleine verschillen bij verschil van snelheid.

TABEL XVII.

Proefpers.	Snelheid.	Duur stilst.	Duur rot. II.
M. C.	15°	2"	1.25"
—	15°	2 25"	1 5"
N.	15°	2"	1.5"
Z.	35°	1 5"	1.5"
Z.	15°	2"	2"
M.	35°	1.5"	1.5"
—	35°	1.5"	1 5"
—	—	1.5"	1"
—	15°	2 5"	2 5"
—	15°	1 5"	1.5"
—	15°	1.5"	1.5"
R.	15°	2"	2 25"
R.	15°	2"	2 25"
v. d. M.	35°	1"	1.25"

Gemiddelden der 6 proefpersonen:

Snelheid.	Stilstand.	Rotatie.
15°	1.9"	1.8"
35°	1.3"	1.3"

of onder aftrek van den reactietijd: 1)

15°	1 1"	1"
35°	0.5"	0.5"

1) Ik nam eenige proeven met vergrooting eener versnelling door verandering van weerstand en kon daarbij globaal opmerken, dat iedere vergrooting weer een eigen reactietijd heeft. Deze moet dus voor elk apart hier worden afgetrokken.

of, daar de meting slechts op 0.05" nauwkeurig is:

15°	1"	1"
35°	0.5"	0.5"

De stand der touwen werd zóó gekozen, dat bij eindsnelheden 15° en 35°, de versnellingen ook ongeveer zich als 1 : 2 verhielden, althans in het begin.

Dan was, bij eindsnelheid 15°, één secunde na aanvang de snelheid $\pm 10^\circ$,

dus de versnelling $\pm 10^\circ$,

en bij eindsnelheid 35°: op dien tijd $\pm 20^\circ$,

dus de versnelling $\pm 20^\circ$;

hierbij is verwaarloosd de invloed, die de na den reactietijd nog voortdurende versnelling op het stijgen der gewaarwording heeft.

Duidelijk blijkt, dat de gewaarwording langer stijgt dan de prikkel; van gelijk opgaan van deze twee is geen sprake.

Wij zien verder, dat, hoe grooter versnelling en vertraging plaats vindt, hoe eerder de gewaarwording haar maximum bereikt. Er is echter ook een klein onderscheid tusschen de stijging der gewaarwording van stoppen en die van de tweede rotatie. Dit moet hierin gezocht worden, dat het stoppen wat minder plotseling geschiedt, dan het aan den gang gaan.

Dit trachte ik te verhelpen door tegen het wiel van den motor een borstel te plaatsen; die werkt wel is waar ook het bereiken der eindsnelheid tegen, maar er is toch een instelling van zoo'n rem te vinden, waarop het verschil van de beide prikkels belangrijk wordt verkleind; er bleef een verschil, dat ondanks de gelijke eind- en beginsnelheden

bij rotatie en stoppen maakte, dat bij de rotatie iets eerder het maximum van gewaarwording werd bereikt. Verdeelt men den prikkel zoodanig, dat hij eerst sterk toeneemt, en dan snel afneemt, en in een tweede geval langzamer toeneemt en dan langzaam afneemt, dan kan bij de eerste wijze van toedienen een hooger maximum van sensatie worden bereikt en korter na het begin, terwijl toch de prikkels in hun geheel gelijk zijn.

Het ware wenschelijk geweest nog eenige snelheden te nemen, maar de motorbeweging levert dan te weinig versnellingsverschillen op in het begin, zoodat die grootere en kleinere snelheden toch in respectievelijk grootere en kleinere tijden worden bereikt. De prikkel verandert dan alleen van duur, doch geeft niet voldoende onderscheid in de mate van gewaarwording.

Anders had ik kunnen nagaan, of hier dezelfde betrekking bestond als EXNER vond voor het licht n. l., dat bij geometrische stijging van den prikkel de tijden der maxima arithmetisch afnemen. Daarvoor had ik mijn toevlucht moeten nemen tot een veer als beweegkracht, evenals vroeger bij de kleine draaischijf voor dieren werd toegepast.

Het dalend gedeelte der curve is gemakkelijk in zijn verloop te volgen. De methode, die ik daarbij toepaste, berustte eveneens op de opheffing van de gewaarwording door een nieuwen tegengestelden prikkel; deze tweede is nu zwakker dan de eerste.

Ik koos het oogenblik van zijn aanwending zóó, dat het maximum kwam op de hoogte van een afnemende nagewaarwording.

Daar uit de vorige proeven de ligging van dat maximum

t. o. v. het uitgangspunt bekend is, is hiermede telkens een punt van de curve der nagewaarwording bepaald. Men voelt dit samenvallen van maximum van zwakker sensatie met de afnemende eerste, als opheffing. Die opheffing duurt zelf eenigen tijd; na de beschrijving van de proef kom ik daarop nog terug.

Daar bij verschillende snelheden de motor deze telkens met kleine verschillen in de versnellingen bereikt en ook niet volkomen zekerheid bestond, of de prikkel telkens wel dezelfde was, besloot ik liever het verloop der nagewaarwording bij stoppen te nemen als doel van onderzoek. Het was nu zaak een wijze van stoppen toe te passen, die waarborgde, dat dezelfde persoon bij dezelfde snelheid ook steeds volgens eenzelfde vertraging stilhield. Om onafhankelijk te zijn van den motor, werd diens stroom vóór het stoppen verbroken en nu de schijf op de wijze stilgezet, die ook aan het groote kymographion van ENGELMANN in gebruik is en waarvan de beschrijving te vinden is in de dissertatie van Dr. W. A. BOEKELMAN (Utrecht 1894).

Het vangstuk met de twee dwarse veeren zat aan de as der schijf boven bevestigd, de vaste veeren aan het frame. Deze konden weggedraaid worden, zoodat het vangstuk dan ongestoord er langs liep. Werd stilstand gewenscht, dan draaide men deze terug, tot ze in een arrêt bleven steken, en het vangstuk liep er tusschen in, waardoor de toestel stilhield. Bij het uiteen wijken dezer laatste door het binnenloopen van het vangstuk werd bovendien nog een spiraalveer ingedrukt, die verstelbaar was, zoodat ik de stop-inrichting in haar uitwerking kon reguleeren bij de verschillende snelheden.

Het stoppen geschiedde zeer gelijkmatig en kon nauwkeurig worden geregistreerd. Een wijzer werd bevestigd aan de metalen schijf, \pm 40 c.M. daar buiten stekend.

Een kymographion stond met zijn as horizontaal en parallel aan een denkbeeldige raaklijn aan de schijf opgesteld en de wijzer beschreef daarop een boog; de plaats van het kymographion werd verder zóó gekozen, dat bij het stoppen de wijzer juist daarop kwam en nog bleef, als de schijf stilstond.

Voor het registreeren nam de proefpersoon, wiens nagevaarwording ik later wilde bestudeeren, op de schijf plaats, en op het nu draaiende kymographion beschreef de wijzer een curve, waaruit ik het verloop der vertraging kon afmeten, door vergelijking met de curven opgenomen bij doordraaiende schijf en stilstaande trommel (1) en doordraaiende schijf en draaiende trommel (2).

Bij alle opnamen werd ook de tijd in 0.1 seconden opgeschreven.

Deze meting geschiedde aldus:

Noemen wij de curve bij stoppen 3; de wijzer maakt daarbij drie bewegingen:

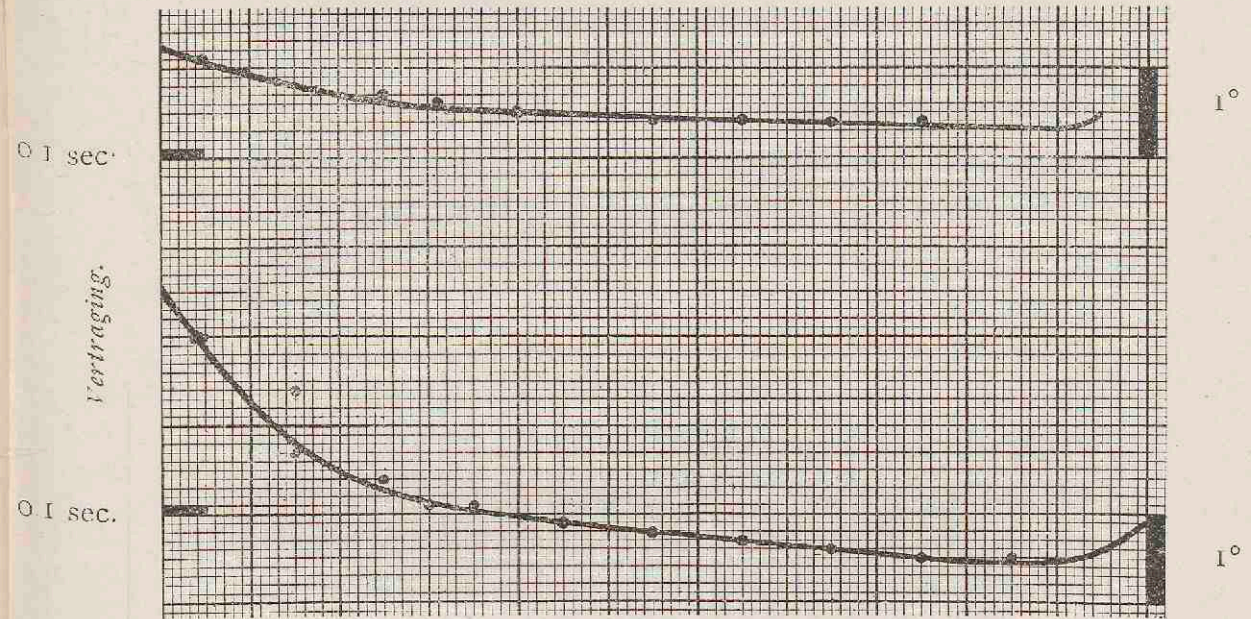
- a.* eene voortgaande tangentialc, met eenparige snelheid;
- b.* eene naar het centrum gerichte, versnelde;
- c.* eene door het draaien van het kymographion, loodrecht op diens as en tegen de draaiing in.

Het was voldoende *a* te kennen; daarom elimineerde ik eerst de kromming door curve 1 van 3 af te trekken tot curve 3'. Uit vergelijking van 3' en 2 kon ik zien, waar het stoppen begon (waar ze niet meer parallel liepen), en hoe lang dit duurde (door vergelijking met den geregistreerden tijd).

Door nu een abscis te trekken, als verlengde van de lijn na 't stoppen, en de loodlijnen, van uit curve 3' daarop volgens de tijdsindeeling neergelaten, onderling te vergelijken, kreeg ik de afgelegde wegen in die tijdseenheden; daaruit vond ik de snelheden en uit hun verschillen de vertragingen d. w. z. den prikkel.

Fig. 12 geeft het verloop dier vertragingen weer.

FIGUUR 12.



Duur.

In de eerste plaats blijkt de curve zeer gelijkmatig te zijn; ook was ze bij opeenvolgende opnamen steeds gelijk. Eenparig vertraagd was het stoppen niet, daar, behalve de spankracht der veeren, ook hun wrijving onderling meewerkte.

De vertraging nam na de snelheid 24° (onderste curve) eerst sterk af ($0.3''$) en bleef dan vrij gelijk, behalve op het

allerlaatste oogenblik. Door de groote wrijving in het begin, tusschen de veeren van het vangstuk en de beide andere veeren, en de sterke toename der adhaesie, wanneer de schijf bijna stilstond, zijn deze afwijkingen van de eenparigheid volkomen verklaard.

Na de snelheid 12° nam de vertraging in het begin iets af ($0.2''$) en bleef, het allerlaatste oogenblik uitgezonderd, verder eenparig; de duur der vertraging was voor snelheid 12° : 2.1 sec. en voor snelheid 24° : 2.2 sec. Beter ware het wellicht geweest, in plaats van dit veermechanisme met wrijving, een spiraalveer te gebruiken, zooals vroeger bij de kleine draaischijf (blz. 74). Een snapinrichting had dan het terugdraaien der schijf door de spanning kunnen verhinderen.

De verhouding tusschen prikkel en gewaarwording werd nu voor snelheid 24° te ingewikkeld om haar volkomen te kunnen overzien.

Het stoppen was nu in orde, maar voor de opheffing moest een rotatie gemaakt worden in de richting der eerste rotatie en dan kwam weer dezelfde moeilijkheid omtrent het aan gang gaan van den motor. Dit bezwaar werd ondervangen door nu alleen het hoofd te roteeren, en wel in een as parallel aan die der schijf. Om van dit laatste volkomen zeker te zijn en deze rotatie passief te kunnen doen, werd aan het frame een pet, met zijn deksel, draaibaar bevestigd.

Op den grooten toestel zelf werd een electromotor geplaatst met een weerstand. Deze motor dreef de beweging van de pet en daarmee van het hoofd.

Parallel aan de as der schijf, stond een tweede as, boven en onder in planken draaiende, die op het frame horizontaal

vastgeschroefd zaten en zoover uitstaken, als de om de schijf staande ijzeren steunpalen gedoogden. Een stukje vilt, onder aan het onderste plankje uitstekend, diende om een sleutel om te zetten, die in den motorstroom was ingelascht en die even vóór het stoppen met zijn statief binnen een op den vloer getimmerd raam werd gezet. Ook dit waarborgde dus, dat altijd op hetzelfde oogenblik vóór het stoppen de stroom werd verbroken.

Onder en boven aan de bij-as zaten schijven. De beweging van den motor werd eerst met eenige overbrengingen op de onderste schijf en via de stang door de bovenste schijf weer met een tusschenschijf op de pet overgebracht. Dit laatste deed een zijden draad, die eenerzijds om de as van den overbrenger liep, dan door een houder, die hem aan den kant van de overbrenging strak hield, en anderzijds los naar de pet, waar hij eenige malen om een schijf bovenop den deksel was heengeslagen. Maakte men den motor aan den gang, dan werd eerst dus het draadje gespannen en wanneer de motor in vollen gang was (met groote snelheid), plotseling de pet met het hoofd van den proefpersoon omgedraaid.

De overbrengingen met vertraging hebben het voordeel, dat de motor snel kan loopen en daardoor regelmatig, terwijl het hoofd slechts langzaam bewogen wordt, maar door zijn weerstand geenerlei verandering brengt in den loop van den motor. Daar de zijden draad eerst aangespannen wordt, wanneer de motor in vollen gang is, wordt de prikkel kort en steeds gelijk bij gelijke instelling van de motorbeweging; bij uitmeting der bewegingscurve bleek de hockversnelling van het hoofd hoogstens 0.02 seconde te duren.

De registratie geschiedde op de gewone wijze, n.l. door een wijzer aan de pet te bevestigen en deze op een horizontaal draaiend kymographion de beweging te laten opschrijven.

In plaats van de elektrische bewegingskracht, zou ook voor het hoofd een spiraalveer misschien beter hebben voldaan; dit is echter moeilijk praktisch uit te voeren.

Nu rest mij nog de beschrijving te geven van de registratie der proef.

De snelheid van de draaischijf werd met het aftikhorloge bepaald.

Tegelijk met den sleutel van den motorstroom haalde het bovengenoemde stuk vilt een tweeden sleutel over en verbrak daarmede den stroom van een elektrisch signaal.

Boven aan de pet was een contact vastgemaakt, dat in rust een tweede, dat aan het frame geïsoleerd was bevestigd, aanraakte; zoodra het hoofd werd gedraaid, verbrak ook hier een stroom, wat door een tweede signaal werd aangegeven. Beide signalen schreven op een kymographion. De beweging van de pet werd ook met het aftikhorloge gemeten.

Vóór ik overga tot de resultaten der bepalingen, wil ik nagaan, of deze methode nog fouten aankleefden.

1° moest de pet excentrisch draaien t. o. v. van de as der draaischijf, in een as parallel aan de andere. Hiermede behoefde geen rekening te worden gehouden (zie VAN ROSSEM dissert. pag. 113); ik kon mij gemakkelijk overtuigen, dat draaiing van hoofd met pet (actief, of passief door den motor) gedurende een rotatie, wanneer de gewaar-

wording hiervan was verdwenen, absoluut geen nieuwe waarneming der rotatie tengevolge had, zooals wanneer men het hoofd in een ander dan het horizontale vlak beweegt; had men daarentegen nog gewaarwording of nagewaarwording, dan was een lichte draaiing van het hoofd met de pet voldoende, om deze op te heffen resp. te versterken, al naar de gekozen richting.

2° Was het mogelijk, dat het hoofd in de pet draaide bij het omtrekken door den zijden draad.

Op voorhoofd en pet werden daarom twee verticale lijnen getrokken, in elkaars verlengde. Verschuiving dier lijnen ten opzichte van elkaar had niet plaats.

Het was dus zeker, dat bij de proeven geen andere rotatieprikkel aan den oorspronkelijken werd toegevoegd, dan die, welke direct aan den eersten tegengesteld was en te meten was door de petdraaiing.

3° Een werkelijk bezwaar was echter, dat bij de eerste rotatie alleen het statisch orgaan functioneerde, maar bij de hoofdbeweging zich daarbij voegde het gevoel in het atlanto-epistropheus-gewricht, dat de tweede gewaarwording versterkte.

Dit had tot gevolg, dat, wanneer, ondanks die versterking, de tweede zwakker werd gehouden dan de eerste, men tegelijk rotatie-gevoel naar links in den hals en naar rechts als nagewaarwording in het labyrinth kon hebben. Slechts door oefening kon dit worden overwonnen. 1)

4° Nog een laatste bezwaar wil ik behandelen, dat ik

1) Een eerste vereischte bij de uitvoering was deskundige hulp, wilde ik niet geheel beperkt zijn tot het waarnemen van mijn eigen gewaarwordingen. Ik had het voorrecht mij van zoodanigen bevoegden bijstand te kunnen verzekeren.

vroeger even noemde, n.l., dat de opheffing zelf eenigen tijd eischt. Men voelt als het ware, hoe de twee gewaarwordingen samentreffen, en is eenige oogenblikken in het onzekere, welke rotatierichting, als sensatie, overweegt, tot alles snel verdwenen is, en alleen het gevoel in het halsgewricht overblijft. Deze tijd van versmelting is $\pm 0.2''$. Ik trachtte dezen te registreeren door signaleeren van den proefpersoon aan de beide uiteinden dezer periode. Zoodra echter de proefpersoon zich nog met iets anders heeft bezig te houden, dan met het nauwkeurig volgen zijner sensaties, worden deze onderdrukt, en blijft slechts iets onduidelijks over.

Denkt men zich nu de proef graphisch voorgesteld, dan heeft men eerst de curve der gewaarwording, die, volgens het gevoel, eerst snel, dan langzaam, daalt; van de eerste stijging voelt men niets duidelijk. Op verschillende punten treft haar nu de tweede curve van de hoofdbeweging.

Van de sterkte dezer tweede hangt af, wat er gebeurt. Is ze sterker, dan heft ze de eerste gewaarwording op en blijft verzwakt voortbestaan.

Is ze even sterk, dan zal alle gewaarwording verdwijnen; de curven hebben dan één punt gemeen, t. w. een punt van de dalende nagewaarwordings-curve en het hoogtepunt der hulpcurve van de hoofddraaiing.

Is ze zwakker, dan wordt alleen de gewaarwording verminderd en raken beide curven elkaar niet.

De tweede gewaarwording zal echter, evenmin als de eerste, onmiddellijk haar maximum bereiken, de snijpunten bij opheffing, d. w. z. bij samenvallen van dat maximum met eenig punt van de eerste curve, zullen dus naar rechts

liggen van de voetpunten, als men den tijd van links naar rechts op de abscis uitgezet denkt.

Daar vroeger het maximum werd bereikt resp. na 1 en 0.5 sec., rekende ik nu hiervoor, met den reactietijd mede, 1.8 en 1.3 sec. na begin van het stoppen. Daar de prikkel in het begin het sterkst was en ongeveer aan den toen aangewenden gelijk, kon het maximum wel op dezelfde plaats in de curve worden aangenomen. Bij deze proef was de vertraging 6° en 11° per sec. gemiddeld, maar in het begin ongeveer tweemaal zoo groot en zodoende ongeveer gelijk aan de versnelling bij de andere proef. Geregistreerd werd het oogenblik van begin der hoofdbeweging; deze versnellingsprikkel was zóó kort, dat de beweging wel naar haar eindsnelheid alleen kon beoordeeld worden. Voor bepaling van het snijpunt der twee curven (hoofdcurve en hulpcurve), werd alleen met den reactietijd rekening gehouden en deze met het oog op een stijging der gewaarwording wat ruim genomen: 1 sec.

Bij de uitvoering der proef zocht ik eerst, welke combinaties van tijden en snelheden de opheffing gaven, en registreerde dit dan bij een nieuwe opname. De vermoeienis deed zich zeer sterk gelden. Wij namen daarom iederen middag slechts een paar proeven, daar anders door afstomping de gewaarwordingen te snel verdwenen.

Mijn pogingen tot compensatie mislukten, wanneer ik dicht bij het maximum kwam. De twee sensaties gaven een verwarring, die vrij lang duurde, en het was niet uit te maken, welke in die twee de overhand had.

Het gewrichtsgevoel in den hals werd dan door de snellere hoofddraaiing ook storend.

De tabellen die hieronder staan, geven dus de voorwaarden van opheffing der gewaarwording bij een niet vermoeid persoon.

De kolommen bevatten achtereenvolgens: proefpersoon, snelheid van hoofdbeweging, tijd, waarop deze begon, gerekend na het begin van het stoppen en dit in tabel XVIII voor rotatie-snelheid der schijf van 12° , in tabel XIX van 24° per seconde.

TABEL XVIII.

Rotatiesnelheid der schijf 12° .		
Duur van het stoppen 2.1 sec.; vertraging dus $\pm 6^\circ$ per sec.		
Proefpersoon.	Snelheid der hoofdbeweging.	Tijd tusschen begin stoppen en begin hoofdbeweging (in sec.)
De Gr.	8°	2.6
—	7.2°	3
—	6°	2.9
—	5°	3.9
—	4.3°	4.7
—	3.2°	6.7
—	2.6°	7.1
—	1.5°	9.1
M.	8°	2.4
—	7.2°	2.4
—	6°	3.1
—	5°	3.5
—	4.3°	4.5
—	3.2°	5.3
—	2.6°	8.3
—	1.5°	9.1

TABEL XIX.

Rotatiesnelheid der schijf 24°.

Duur van het stoppen 2.2 sec.; vertraging dus $\pm 11^\circ$ per sec

Proefpersoon.	Snelheid der hoofdbeweging.	Tijd tusschen begin stoppen en begin hoofdbeweging (in sec.)
De Gr.	8°	2.2
—	7.2°	2.6
—	6°	3
—	5°	3.4
—	4.3°	3.9
—	3.9°	4.1
—	2.2°	6.2
—	1.5°	14.2
M.	8°	2.2
—	7.2°	2.4
—	6°	3.7
—	5°	4.1
—	4.3°	4.7
—	3.9°	5.2
—	2.2°	10.2
—	1.5°	14.2

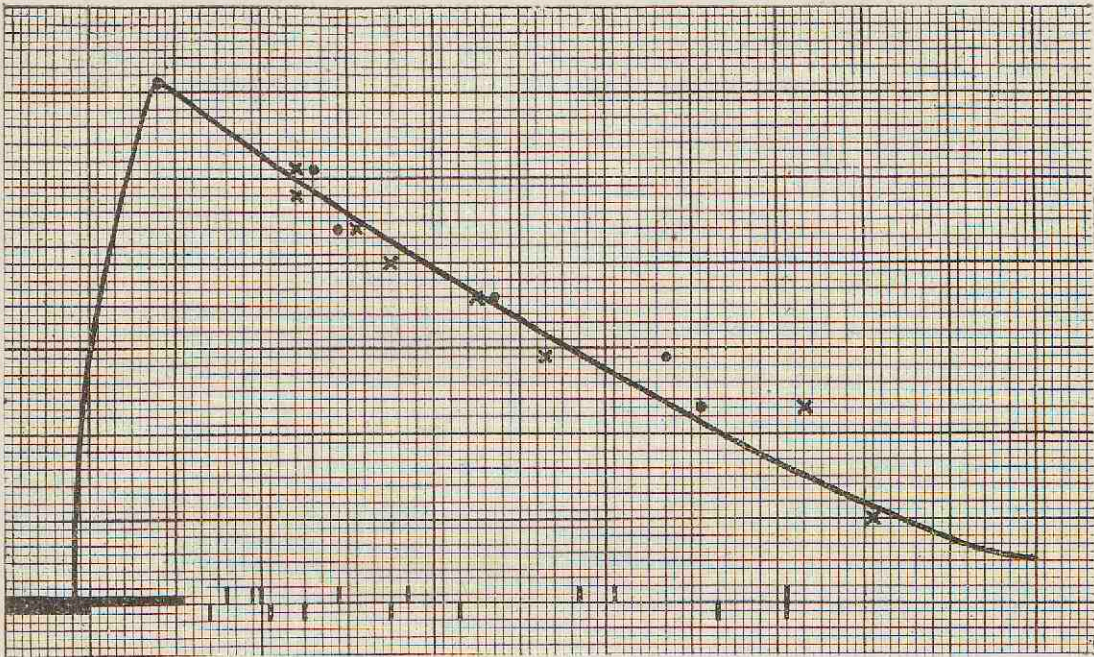
Wanneer wij nu resumeeren, op welke wijze ik uit deze gegevens eene curve afleidde, dan dient gewezen te worden op de volgende punten.

- 1° den reactietijd, dien ik voor alle snelheden 0.8" nam;
- 2° den tijd voor bereiken van het maximum, die voor de hulpcurven 0.2" werd genomen, terwijl voor de hoofdcurve (uit de directe bepaling) 0.5 en 1 seconde gold;
- 3° de verwaarloozing van den tijd, benut voor het ineensmelten der gewaarwordingen.

4° Bij het teekenen van figuur 10 (blz. 115) bemerkte ik, dat uit de experimenteel gevonden getallen volgde, dat het maximum niet lag in het verlengde van de lijn, die het begin van den prikkel met het punt van overschrijden der „Schwelle” verbond, maar daaronder; plaatste ik de maxima wël in het verlengde der aanvankelijke gewaarwordingscurve, dan kwam de resultante boven de als bewustzijnsgrens aangenomen lijn te liggen. Dit streed met de waarneming bij de proef (versmelting onder den drempel). Ik kan dus uit de proef afleiden, dat de curve een bocht vertoont, convex naar boven. Het bedrag dezer hellingsvermindering moet minstens 25⁰/₁₀ zijn, wat door berekening uit de figuur is af te leiden, met eenige kleine verwaarloozingen. Daar in figuur 10 de prikkeltijd voor het gemak 0.4 sec. is genomen in plaats van 0.44 sec., zooals in de proef, kwam de resultante niet vlak onder de „Schwelle,” maar ruim er onder. Bij de proef zocht ik echter den langsten prikkeltijd, die nog versmelting gaf; daarbij kwam dus de resultante vlak onder de „Schwelle” en had de curve een iets geringere kromming dan in figuur 10. In de gewaarwordingscurve (figuur 13) werd daarom een zwakkere kromming aangebracht, tusschen het vertrekpunt der lijn en het maximum.

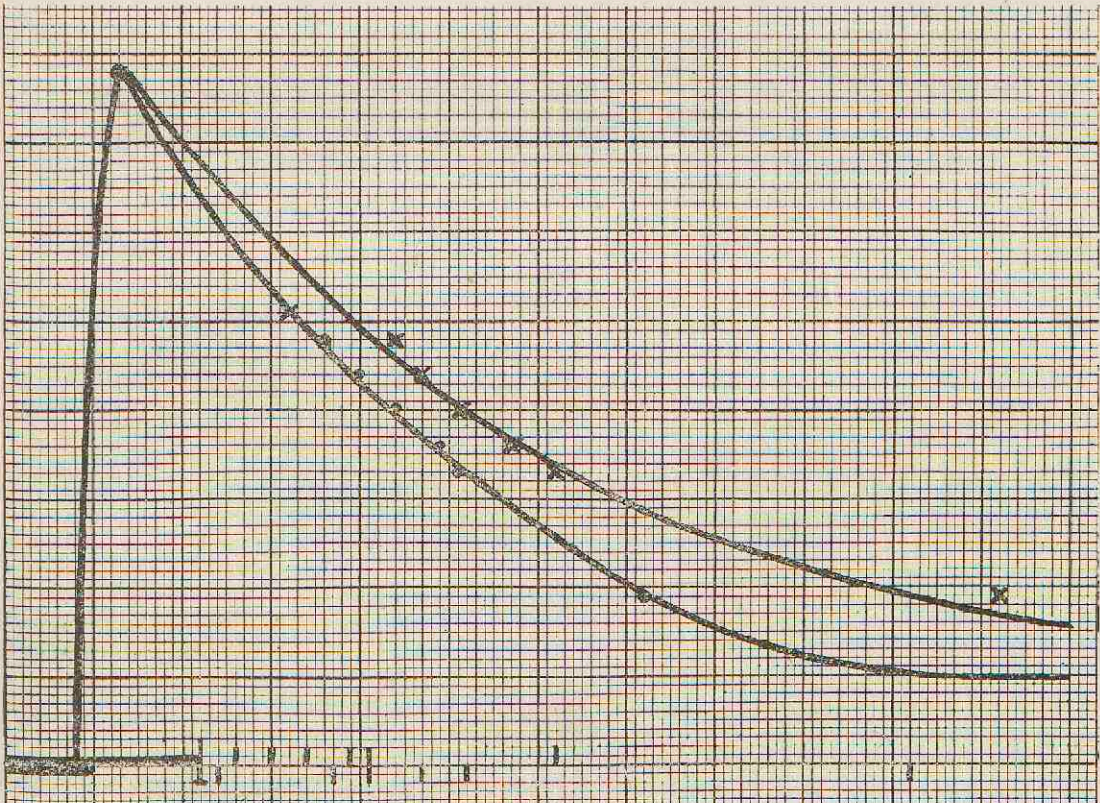
Dit is een punt van overeenkomst met de prikkelingscurve der retina bij eveneens onderbroken prikkel. FICK (27, 28) construeerde deze, uitgaande van de flikkerproef van HELMHOLTZ, die ik vroeger al met de statische vergeleek. Hij ging daarbij uit, van wat ik de resultante noemde en leidde een curve af, die in vorm groote overeenkomst met de statische vertoont en speciaal ook die eerste kromming heeft, vóór het maximum.

FIGUUR 13.



rotatie-
snelheid
12° per
sec.

1 sec.



rotatie-
snelheid
24° per
sec.

1 sec.

• De Gr. × M.

Aan de abscis zijn de oogenblikken van begin der hoofdbeweging nog eens aangegeven.

Op de ordinaten zijn de logarithmen der versnellingen uitgezet (op grond van de wet FECHNER (26)). Deze versnellingen zijn evenredig met de eindsnelheden, daar wij den prikkel steeds even lang namen (± 0.02 sec.). Als eenheid is daarbij log. nat. eindsnelheid 1.5° genomen, daar deze ongeveer de „Schwelle” vertegenwoordigt.

Zoodoende zijn de beide curven der fig. 13 uit de tabellen XVIII en XIX afgeleid. Bij de onderste curven valt het laatste der bepaalde punten buiten de figuur.

Tot goed begrip van de curven is het bovendien gewenscht, ze te vergelijken met die in fig. 12 (blz 127), welke de beide prikkels voorstellen, die de gewaarwordingen veroorzaakten.

SAMENVATTING.

Een korte opsomming van de verkregen resultaten moge hier ten slotte volgen.

Deel I. OTOLITHEEN.

Voor dit orgaan deed ik 2 groepen van bepalingen bij de cavia, namelijk betreffende den reflextijd en betreffende de voordeeligste toediening van den prikkel voor het geval, dat de beweging verticaal was. Deze *reflextijd* bedroeg gemiddeld 0.12 sec. Bij zeer uiteenlopende versnellingen werd geen merkbaar verschil in duur gevonden.

Een *minimum quantum prikkel* kon het best bij eenparige versnelling worden bepaald.

De beweging werd daarom pneumatisch geregeld. De drijvende kracht was eerst gelijk, nam door de verkregen snelheid plotseling af, tot zij nog slechts eene eenparigheid der snelheid verzekerde. De versnelling was dus eerst gelijkmatig en daarna 0.

Het bleek, dat een minimale reflexbeweging door zeer uiteenlopende hoeveelheden kon worden teweeggebracht, dit bedrag berekend uit den duur en de grootte der versnelling.

Verreweg de spaarzaamste toediening bereikt men bij eene gelijkmatig over den reflextijd verdeelde prikkeling; verkorting

van den prikkelduur kan tot 18-voudige verspilling leiden.

Deel II. HALFCIRKELVORMIGE KANALEN.

§ 1. *Reflexen*. De verschillende van hieruit opgewekte reflexen hadden onderstaande *reflextijden*:

Proefobject.	Reflex.	Prikkel.	Reflextijd (in seconden).
Snoek.	Oogbeweging.	Electrisch.	0.15
Kikvorsch.	Kopdraaiing.	Rotatie.	0.3
Schildpad.	"	"	0.27
Cavia.	"	"	0.2
Mensch.	Oogbeweging.	"	< 0.06

Bij den snoek moest geopereerd worden, om het zintuig te bereiken en zooveel mogelijk zekerheid te hebben, dat in hoofdzaak het horizontale kanaal werd geprikkeld. Voor de andere gevallen werd dit, op grond van de in het litteratuur-overzicht vermelde proeven, als vaststaand aangenomen.

Bij snoek, kikvorsch, schildpad en cavia, kon de reflex onmiddellijk geregistreerd worden.

De oogbeweging van den mensch nam ik photographisch op, maar kon wegens voorloopige technische bezwaren, niet een kleineren duur dan 0.06 sec. bepalen.

Terwijl de getallen voor den reflextijd der dieren weinig uiteenloopen en ook niet veel verschillen met de overeenkomstige bij het otolithen-orgaan, is de reflextijd bij den mensch opvallend korter en wat van meer belang is, veel korter dan de reactietijd (0.8 sec.)

Op zich zelf zou dit de mogelijkheid openen, dat de

rotatiegewaarwording niets anders was dan een voelen van den reflex; in dat geval is echter de latentie van dit voelen ($0.8 - < 0.06 =$ minstens 0.7 sec.) wel zeer lang; bovendien maakt het gelijkmatig verloop der gewaarwording onwaarschijnlijk, dat een rythmisch schommelende reflex als de nystagmus, de laatste oorzaak daarvan zou zijn.

Voor een *analyse der kopbeweging* in zijn geheel, leende zich de kikkorsch het best. Daar de eigenaardigheden dier beweging slechts waarde hadden, wanneer de veroorzakende prikkel nauwkeurig bekend was, nam ik eenparige versnellingen. De uitkomsten schenen eerst meer te wijzen op eene analoge verhouding tusschen prikkel en reflex, als tusschen dezen en de statische gewaarwording, waarbij aan de wet van WEBER wordt voldaan. Een nadere vergelijking van een stijgende reeks prikkels met de door hen opgewekte kopbeweging toonde aan, dat de snelheid dier beweging recht evenredig is aan de intensiteit van den prikkel.

Bereikt de versnelling grootere waarden (38° per sec.) dan vertoonen verschillende ranæ onderling en icder op zichzelf te groote verschillen om bruikbare gemiddelden op te leveren; de reflex is dan reeds dicht bij haar maximum van levendigheid (reflexhoogte).

§ 2. *Gewaarwordingen.* In overeenstemming met de resultaten der otolithen-proeven, trachtte ik, door gelijkmatige verdeling van de versnelling over den geheelen reactietijd een *minimum bedrag* aan *prikkeling* te bereiken, dat nog gewaarwording gaf. Het bedrag van den prikkel drukte ik uit door het produkt van kracht en tijd van aanwending. Op deze wijze berekend was de prikkel even groot als de momentane door VAN ROSSEM toegepast.

Het *minimum aangroeiing van prikkel*, dat nog gevoeld werd, bleek in de gewone vaste verhouding te staan tot het bedrag van den prikkel, zooals voor de meeste zintuigen geldt (wet van WEBER). Deze verhouding was hier 11 op 100.

Periodiek toedienen van afwisselende rotatieprikkels van tegengestelde richting kon bij bepaalde keuze der quantitative verhoudingen een *ineensmelting* geven van hun effect. De versmelting geschiedde onder de bewustzijngrens analoog met de bekende versmelting daarboven, bij het stoppen eener rotatie, terwijl ze nog gevoeld wordt.

Vergrooting der versnelling eischte verkorting der periode, wilde de versmelting volkomen zijn. Werd aan die quantitative voorwaarden niet voldaan, dan trad gevoel van schommelen op; een en ander leidde mij tot eene vergelijking van deze statische verschijnselen met reeds bekende optische.

Om de bij deze proef opgewekte gewaarwordingen graphisch te kunnen weergeven moest ik over meer gegevens beschikken omtrent haar verloop. Een volledige *curve der gewaarwording* trachtte ik op de volgende wijze te construeeren. Ik ging uit van 2 bekende prikkels (stoppen op steeds gelijke wijze na bepaalde snelheden).

Bekend was mij de reactietijd, en ook de duur der gewaarwording was onmiddellijk te bepalen.

In de eerste plaats zocht ik nu de ligging van het maximum. In overeenstemming met de verhouding van versnelling en onderbrekingstijd bij de proef van het incensmelten,

vond ik, dat bij grootere versnelling zulk een maximum eerder wordt bereikt. Nu bleef nog het stijgend en dalend gedeelte der curve tusschen de drie bekende punten: overschrijding van den prikkeldrempel, bereiken van het maximum en verdwijning. Voor het dalend gedeelte vond ik een aantal punten door tegengewaarwordingen op te wekken, die graphisch als hulpcurven dienst deden, wier maxima telkens met een punt van de gezochte curve samenvielen. Gevoeld werd dit als opheffing van de gewaarwording.

Dicht na en vóór het maximum liet deze methode mij in den steek. De graphische voorstelling van de proef van het ineenvloeien wees uit, dat de curve vóór het maximum nog een afname in steilte moest vertoonen; alleen dan lag, uitgaande van de empirisch gevonden getallen, de resultante der 2 groepen van sensatie onder de „Schwelle,” zooals uit de waarneming het geval bleek te zijn. Deze afname moest minstens 25⁰/₀ bedragen. Hiermede was de gehele curve in hoofdzaak bekend. Bij de graphische voorstelling werd de sterkte der gewaarwording uitgedrukt in den logarithmus van den prikkel, die haar teweeg bracht of, zoo hij tegengesteld was, ophief, waarbij de prikkeldrempel als eenheid dienst deed.

NASCHRIFT.

Statisch orgaan en bewegingsspelen.

Bij een behandeling van de spelen schijnt het op het eerste gezicht praktisch deze te verdeelen volgens de daarbij heerschende drijfveeren. Er zijn echter zóóvele uiteenloopende factoren, die mensch en dier tot spelen drijven, dat dit spoedig ondoenlijk blijkt. Bewegingsdrang, lust in het oefenen van en uitmunten in behendigheid, sociale neigingen, opwekken van bepaalde zintuiglijke gewaarwordingen bij speler of toeschouwer, al deze dingen doen nu eens sterk dan minder sterk hun invloed gelden; zeer heterogene spelen zouden dan bijeen worden gebracht. Andere indeelingen leiden dan ook beter tot het doel, een geordend overzicht van de spelen te krijgen.

CARL GROOS (35, 36) verdeelt de spelen der menschen o. a. volgens de daarbij betrokken zintuigen. Hij neemt het begrip spel ruim, maar noemt er geen enkel, dat op het statisch orgaan betrekking zou hebben. Alle spelen, die daarvoor in aanmerking komen, vat hij samen onder den naam bewegingsspelen, waarvan hij weer twee groepen onderscheidt: passieve en actieve.

Zijne opsomming moge (met eenige wijzigingen en aanvullingen) hier volgen:

I. *Passieve.*

Schommelen (schommel, hobbelpaard, hangmat) wiegen, wippen, caroussel-draaien, rijden (paardrijden, rutschbaan), varen, sleden (tobogganning, lugeeren), sprongen te water van af een hoogte.

II. *Actieve.*

Dansen, schaatsenrijden, springen, stelten-, ski- en sprietloopen.

Toetsen wij zijn verdeeling aan de functie van het statisch orgaan, dan valt direct op, dat de veelzijdige werking van het zintuig hierin geheel weergegeven wordt.

De passieve spelen berusten op gewaarwordingen door prikkeling van de halfcirkelvormige kanalen, der otolithen (wippen) of, meestal, van beiden (typisch bij het schommelen).

De actieve sluiten zich direct aan de labyrinth-reflexen aan, speciaal die reflexen, welke dienen tot het in stand houden van het evenwicht. Scherp is de scheiding tusschen de beide groepen niet: volkomen passief zijn slechts enkelen (wiegen); bij de actieve is het lichaam soms een tijd lang aan passieve beweging onderworpen (ski-loopen).

§ 1. *Passieve spelen van het statisch orgaan.*

Het meest karakterstiek is de groep der passieve, daar zij berusten op de specifieke gewaarwordingen van het

betrokken zintuig. Hierbij komt de belangrijke rol van het statisch opgaan het duidelijkst uit, en zij zijn door hun eigenaardige werking op de stemming van den speler met geen andere te vergelijken. De laatste vormt dan de eigenlijke drijfveer tot het spel.

Het is wel merkwaardig, dat des ondanks de beteekenis van het zintuig voor ons bewustzijn zoo is onderschat. Misschien ligt het daaraan, dat het niet gemakkelijk is deze gewaarwordingen te beschrijven, dat ze weinig levendig zijn en meer door een algemeen invloed op de psyche zich doen gelden. Dezen geeft PURKYNE (55) voor het schommelen met de volgende woorden weer:

Heiterkeit des Sinnes, erleichtertes Athmen (als Folge der Ableitung des Blutes von den oberen Theilen gegen die Füße), ein angenehmes Gefühl im Mittelfleische und im Unterleibe. Diess Anfangs. Nach und nach steigt das Gefühl aus dem Unterleibe gegen den Magen, und wandelt sich in Ekel um; nach und nach wird auch der Kopf eingenommen von demselben Gefühle, welches den Ekel überhaupt begleitet.

De statische gewaarwording zelf noemt hij dus niet. Het ligt in mijn bedoeling juist hiervan bij mijn beschouwingen uit te gaan.

Op het eerste gezicht verwondert ons in hooge mate de algemeene gangbaarheid van het spelend bewerken van het labyrinth. Ieder, die, als proefpersoon onderzoekingen over de functie van het labyrinth meemaakt, bemerkt spoedig, dat al zijn waarnemingen met een onaangenaam gevoel vergezeld gaan. Het uitsluiten van het gezicht, de nage-
waarwordingen, soms 't opwekken van gezichtsbedrog, de

onzekerheid omtrent den werkelijken bewegingstoestand van zijn lichaam, alles leidt tot negatieve affecten. Het scherpst treffen al deze onaangename gevolgen samen bij de zeezichte, als uitwerking van de zeer sterke en meestal onregelmatige labyrinthprikkeling.

Hoe is het nu mogelijk, dat een zoo geheel andere gevoelston wordt bereikt door de spelen? De uitsluiting van het gezicht speelt hierbij geen rol, want zoo goed als dit bij de proeven het onaangename versterkt, ziet men bij de spelen (schommelen, wiegen) de menschen hun oogen sluiten om de aangename gewaarwordingen zuiverder te voelen.

Het carousseldraaien maakt hierop een uitzondering. Dit is een optisch spel; de geringe eenparige snelheid laat het labyrinth in rust; eerst de moderne techniek heeft daarbij het labyrinth weten te betrekken, door het aanbrengen van wiegende schuitjes en galop-nabootsende paarden. Het optisch spel alleen was blijkbaar onbevredigend.

Het cardinale punt van verschil moet gelegen zijn in de wijze, waarop de prikkel wordt toegediend. Iedere eenparige versnelling, tenzij zeer gering, is voor de half-cirkelvormige kanalen, zoowel als voor de otolithen bij uitstek onaangenaam.

Bij de spelen komen de verschijnselen, die hiermede gepaard gaan (hersenaemie, misselijkheid, nablijvende duizeling) bij niet overgevoelige personen eerst na langen tijd. Eenparig is dan ook de versnelling bij geen der spelen. Deze is integendeel steeds geleidelijk toe- en afnemend:

Gaan wij bij de genoemde spelen na, in hoeverre die bewering juist is, dan blijken het schommelen in al zijn vormen, het wiegen, paardrijden (galop) haar volkomen te bevestigen.

Typisch ziet men dit ook aan de paarden van een caroussel, waarbij door het aanbrengen van een excentriek een regelmatig toe- en afnemende versnelling is bereikt, in plaats van de eenparige snelheid, die vervelend was.

§ 2. *Actieve spelen van het statisch orgaan.*

Bij de actieve spelen is het toe- en afnemen der versnelling meer in de spierbewegingen merkbaar dan in de labyrinth-verplaatsingen, die gering zijn.

Enkele, zooals het springen en sleden vanaf een hoogte, het ski-, stelten- en sprietloopen derven deze toe- en afname geheel en al.

Voor vele geldt verder een tweede eigenaardigheid, die misschien belangrijker is: om een uitgesproken aangenaam effect te bereiken, moet het spel rhythmisch worden uitgevoerd.

Binnen de perioden van dien rhytmus ligt dan de zoo evengenoemde toe- en afname. Bij het schommelen, wiegen, wippen, paardrijden, dansen en schaatsenrijden is de rhytmus volkomen regelmatig.

De vereischte lengte eener periode staat in nauw verband met het optreden der nagewaarwordingen. Gaat de zacht deinende beweging over in eene, met snel toe- en afnemende versnellingen, waardoor het conflict tusschen gewaarwording en nagewaarwording heftig wordt, dan komen de onaangename secundaire verschijnselen het spel verstoren. Bij een schommel, waar de periode afhankelijk is van de touwlengte, kan dat direct worden aangetoond. De touwen van een schommel moeten minstens 3 M. lang zijn; worden deze, en daarmee de slingerperiode korter gemaakt, dan bederft

het genoemde conflict, nog gecompliceerd met de gezichtsindrukken de door PURKYNE beschreven aangename gevoelens.

De diepere beteekenis van den rhytmus, als economischen verdeeler van energieverbruik, kan begrijpelijk maken, dat bij de gewaarwordingen van een zintuig, dat willekeurige beweging regelt, die rhytmus gaarne gezocht wordt.

Rhythmische bewegingen, blijkbaar ook de onwillekeurige (hart, ademhaling), leveren maximaal nuttig effect met een minimum vermoeienis. Door de rhythmische gewaarwordingen van het statisch orgaan wordt de neiging tot zulke bewegingen nog versterkt. Geen wonder dan ook, dat speciaal bij de actieve (dansen, schaatsenrijden), die niet zoo sterk een behoefte aan toe- en afnemende versnelling vertoonen, de rhytmus het spel beheerscht. Eenvoudiger kan men misschien dezen hang naar rhytmus verklaren door de actieve als variaties op het gewone loopen te beschouwen. Ook dit is rhythmisch en wordt door het labyrinth geregeld. Waarom het loopen (vliegen, zwemmen) rhythmisch is, blijve dan buiten beschouwing. Men zou kunnen tegenwerpen, dat de spieren op zichzelf die neiging tot rhytmus hadden, en dat er iets gedwongens in ligt, het labyrinth, al regelt het die spierbeweging, speciaal rhythmisch aangelegd te noemen.

In de eerste plaats gaat dat echter voor de passieve spelen niet op; hier is geen spierbeweging; ook bij de actieve vertoonen de spieren wel neiging tot rhytmus op grond van de daardoor bereikte grootere productiviteit, maar in sommige gevallen is deze duidelijk van den labyrinth-rhytmus te scheiden. Ieder schaatsenrijder kent het hemelsbreed verschil tusschen het gewone rechtuit rijden en het z.g. „overrijden.” Bij beide is de spierbeweging rhythmisch, maar

alleen bij het overrijden wordt, door de verplaatsing van het zwaartepunt naar links en rechts het labyrinth rhythmisch sterk geprikkeld; dan eerst treedt ook het typische psychische effect op, dat het doel is van de handeling.

Bij nadere beschouwing van dit psychisch effect bij de verschillende spelen treedt een duidelijker scheiding tusschen de twee groepen op.

Bij de passieve spelen wordt men tengevolge van de beweging onder een soort hypnose gebracht, die zooals bij 't wiegen, den slaap kan inleiden.

Bij de actieve werkt het spel exciteerend. Excessieve passieve bewegingen, zooals bij de hoogtesprongen, het lugeeren, het rijden in een rutschbaan, werken ook exciteerend. Dit kan verklaard worden door de heftigheid der sensatie, door het actieve karakter tengevolge van het bemoeijekte equilibreeren, door de prikkeling van het gevaar en andere secundaire factoren.

Wij kunnen in het algemeen zeggen: rhythmisch golvende labyrinthprikkeling werkt narcotiscerend of exciteerend, naar gelang deze tot zuivere statische gewaarwordingen of tot rhythmische bewegingen leidt.

De tegenstelling is eigenlijk reeds vervat in de begrippen passief en actief, maar de eigenaardige taak van het labyrinth is het, de beide psychische toestanden: hypnose (narcose) en excitatie, ondanks hun contrast, in ieder geval voor zich te versterken.

Zooals ik opmerkte, werkt bij de passieve spelen het labyrinth direct door zijn gewaarwordingen, bij de actieve meer indirect door zijn reflexen. In beide werkingen wordt

het labyrinth gaarne gesteund door het aan hem verwante gehoororgaan.

De twee eigenschappen van de prikkels, die aangename gewaarwording geven, vinden wij in de muziekkunst terug.

Ja zelfs staan de twee uit het gehoorblaasje ontwikkelde zintuigen in dit opzicht op een geheel apart standpunt, waarvan geen enkel ander zintuig ons een analogie geeft. In de muzick vinden wij het toe- en afnemen van den stimulus terug in het crescendo en decrescendo en de rhytmus vormt de basis van alle muzick.

Deze vergelijking schijnt wat ver gezocht; in zijn uitwerking is het zooveel hooger ontwikkelde gehoororgaan, door haar onoverzienbare veelzijdigheid niet met het primitieve labyrinth op één lijn te stellen, maar het feit, dat zóó gaarne de gelijksoortige prikkels van beide zintuigen te zamen worden aangewend, bewijst, dunkt mij, dat deze gelijkenis niet godwongen is, maar op den feitelijken aard van de beide zintuigen berust.

Bij het wiegen (in een wieg of in de armen) hebben wij het wiegelied en bij het dansen de dansmuziek, die den rhytmus ondersteunt; in het eerste geval dient dit voor subject en object van de handeling, in beide gevallen wordt bovendien door crescendo en decrescendo het toe- en afnemen der bewegingen begeleid.

Het dansen wordt dan de meest complete uiting van beide zintuigen in hun geheel. Daarbij wordt de labyrinthwerking van spel tot kunst. Het psychisch effect is hier ook maximaal. Het karakter van de begeleidende muziek geeft in meer verfijnden vorm de stemming, door het labyrinth gewekt, weer.

Wanneer wij het bovenstaande nog kort resumeeren, vinden wij de volgende punten:

1° De bewegingsspelen ontleenen hun beteekenis aan de daarbij uitgeoefende prikkeling op het labyrinth; bij de passieve zijn de gewaarwordingen, bij de actieve vooral de reflexen het doel der prikkeling.

2° De gewaarwording wordt specifiek aangenaam, wanneer zij langzaam toe- en afneemt binnen streng regelmatige perioden.

Hetzelfde geldt van de reflexen.

3° Passieve prikkeling werkt narcotiseerend, het opwekken van reflexen, ondersteund door willekeurige beweging, exciteerend.

4° In de muziek vinden wij een analoge functie van het gehoororgaan, waarbij de prikkel dezelfde eigenschappen vertoont, en in zijn effect zich gaarne bij den vorigen aansluit.

5° Daar geen zintuig iets van dien aard vertoont, mogen wij hierin een uiting zien van de stamverwantschap van het statisch en akustisch zintuig.

Lijst der aangehaalde Litteratuur.

1. ACH. Ueber die Otolithenfunction und den Labyrinthtonus. — Pflügers Archiv, Bd 86, S. 122. 1901.
2. BAADER. Die Empfindlichkeit des Auges gegen Lichtwechsel. — Dissert. Freiburg i. Baden. 1891.
3. BARANY. Beitrag zur Lehre von der Funktion der Bogengänge. — Zeitschrift für Sinnesphysiologie, Bd 41, S. 37. 1906.
4. BARANY. Physiologic und Pathologie des Bogengäng-apparates beim Menschen. 1907.
5. BETHE. Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? — Pflügers Archiv, Bd 70, S. 15. 1898.
6. BETHE. Die Locomotion des Haifisches (Scyllium) und ihre Beziehungen zu den einzelnen Gehirnteilen und zum Labyrinth. — Pflügers Archiv, Bd 76, S. 470. 1898.
7. BONNIER. Le sens de l'orientation. — Communication à la Société de Biologie, 11 Dec. 1897.
8. BONNIER. L'oreille. Encyclopédie des aides-mémoires. 1896.
9. BONNIER. Le sens des attitudes. — Nouvelle Iconographie de la Salpêtrière, N° 2, p. 146. 1902.
10. BÖTTCHER. Ueber die Durchscheidung der Bogengänge des Gehörlabyrinths und die sich daran knüpfenden Hypothesen. — Archiv für Ohrenheilkunde. N. F. ~~37~~ S. 1. IX.
11. BREUER. Neue Versuche an den Ohrbogengängen. — Pflügers Archiv, Bd 44, S. 135. 1889.
12. BREUER. Ueber die Funktion der Otolithenapparate. — Pflügers Archiv, Bd 48, S. 195. 1891.
13. BREUER. Ueber Bogengänge und Raumsinn. — Pflügers Archiv, Bd 68, S. 596. 1897.

14. BREUER und KREIDL. Ueber die scheinbare Drehung des Gesichtsfeldes während der Einwirkung einer Centrifugalkraft. — Pflügers Archiv. Bd 70. S. 494. 1898.
15. BREUER. Studien über den Vestibularapparat. — Wiener Sitzungsberichte. Bd 112. 3^e Abtheilung. p. 322. 1903.
16. CHAMBERLAIN. The Child. A study in the evolution of man. — London. 1900.
17. CLAPARÈDE. A propos du soi-disant sens des attitudes. — Nouvelle Iconographie de la Salpêtrière. N^o 4. 1903.
18. CRUM BROWN. 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. 8. pag. 327. 1874.
19. CYON. Ueber die Funktionen der halbzirkelförmigen Kanäle. — Pflügers Archiv. Bd 8. S. 306. 1873.
20. DELAGE. Etudes expérimentales sur les illusions statiques et dynamiques de directions. — Archives de Zoologie expérimentale. 2^{me} Série IV. p. 535. 1886.
21. DELAGE. Sur les mouvements de torsion de l'oeuil. — Archives de Zoologie expérimentale. 4^{me} Série I. p. 261—306. 1903.
22. DREYFUSS. Zur Lehre von der nicht-akustischen Funktion des Ohrlabyrinths. — Pflügers Archiv. Bd 81. S. 604. 1900.
23. EWALD. Zur physiologie der Bogengänge. — Pflügers Archiv. Bd 41. S. 463. 1887 und Bd 44. S. 319. 1889.
24. EWALD. Physiologische Untersuchungen über das Endorgan des Nervus Octavus. 1892.
25. EXNER. Ueber die zu einer Gesichtswahrnehmung nöthige Zeit. — Wiener Sitzungsberichte. Bd 58. 2^{te} Abtheil. 1868.
26. FECHNER. Elemente der Psychophysik. — Leipzig. 1860.
27. FICK. Ueber den zeitlichen Verlauf der Erregung von der Netzhaut. — Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin. 1863. S. 739.
28. FICK. Zeitlicher Verlauf der Erregung im Sehnerven. — Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Sinnesorgane. 1864.
29. FLOURENS. Expériences sur les canaux semi-circulaires de l'oreille, dans les oiseaux. — Mémoires de l'institut de France. Tome IX. p. 455. — Expériences dans les mammifères. p. 467. — Nouvelles expériences sur le système nerveux. p. 478. 1830.

30. FLOURENS. Nouvelles expériences sur l'indépendance respective des fonctions cérébrales. — Comptes rendus de l'Académie des sciences. Tome 52. p. 673. 1861.
31. FREY. Untersuchungen über die Sinnesfunctionen der menschlichen Haut. Erste Abhandlung: Druckempfindung und Schmerz. 1896.
32. GAGLIO. Expériences de l'anesthésie des canaux semi-circulaires de l'oreille. — Archives italiennes de biologie. Tome 31. p. 377. 1899.
33. GOLTZ. Ueber die physiologische Bedeutung der Bogengänge des Ohrlabyrinths. — Pflügers Archiv. Bd 3. S. 172. 1870.
34. GRIJNS en NOYONS. Ueber die absolute Empfindlichkeit des Auges für Licht. — Archiv für Anatomie und Physiologie. Physiologische Abtheilung. 1905.
35. GROOS. Die Spiele der Menschen. — Jena. 1899.
36. GROOS. Der ästhetische Genuss. — Giessen. 1902.
37. HAMAKER. Over Nabeelden. — Dissertatie. Utrecht. 1899.
38. HAYCRAFT. Luminosity and Photometry. — Journal of Physiology. Vol. 21. 1897.
39. HELMHOLTZ. Handbuch der physiologischen Optik. S. 338. 1867.
40. HENSEN. Experimente an den halbzirkelförmigen Kanälen. — Hermann, Handbuch der Physiologie. 3. Theil 2. S. 137.
41. JAMES. Principles of Psychology. 2 Vol. — London. 1890.
42. KOENIG. Contribution à l'étude expérimentale des canaux semi-circulaires. — Thèse. Paris. 1897.
43. KREIDL. Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths auf Grund von Versuchen an Taubstummen. — Pflügers Archiv. Bd 51. S. 118. 1892.
44. KREIDL. Die Funktion des Vestibularapparates. — Ergebnisse der Physiologie. 1906. S. 572.
45. KRIES. Ueber die zur Erregung des Sehorgans erforderlichen Energiemengen. — Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane. Bd 41. II S. 373. 1907.
46. KUNKEL. Ueber die Abhängigkeit der Farbenempfindung von der Zeit. — Pflügers Archiv. Bd 9. 1874.

47. LAUDENBACH. Zur Otolithenfrage. — Pflügers Archiv. Bd 77. S. 311. 1899.
48. LEE. Study of the equilibrium in fishes. — Journal of Physiology. Vol. 17. 1894.
49. MACH. Physikalische Versuche über den Gleichgewichtssinn des Menschen. — Wiener Sitzungsberichte. Bd 68. Abt. 3. S. 124. 1873.
50. MACH. Grundlinien der Lehre von den Bewegungsempfindungen. 1875.
51. MACH. Beiträge zur Analyse der Empfindungen. — Jena. 1886.
52. MÜNSTERBERG. Beiträge zur experimentellen Psychologie. — Freiburg i. B. 1889—1892.
53. MYGIND. Kapittel Taubstummheit in Schwartz's Handbuch der Ohrenheilkunde. 2^{ter} Theil. S. 670. 1892.
54. NAGEL. Handbuch der Physiologie. 1905. Bd 3. S. 735.
55. PURKYNĚ. Beiträge zur näheren Kenntniss des Schwindels, nach heautognostischen Daten. — Med. Jahrb. des österr. Staates. Bd VI. Theil II. S. 79—125. — Wien. 1820.
56. RETZIUS. Anatomie des Gehörorgans bei Thieren und Menschen. 1884.
57. REYNAUD. Les lois de l'orientation chez les animaux. — Revue des deux Mondes. p. 380. 1898.
58. RIVERS. Photometry of coloured paper. — Journal of Physiology. Vol. 22. 1895.
59. v. ROSSEM. Gewaarwordingen en reflexen, opgewekt van uit de halfcirkelvormige kanalen. — Dissert. Utrecht. 1907.
60. SCHÄFER. Beiträge zur vergleichenden Psychologie. Das Verhalten Wirbelloser Thiere auf der Drehscheibe. — Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane. Bd 3. S. 185. 1892.
61. SCHÖNEMANN. Topographie des Gehörorgans. 1904.
62. SCHRADER. Zur Physiologie des Froschgehirnes. — Pflügers Archiv. Bd 41. S. 75.
63. SEWALL. Experiments upon the ears of fishes with reference to the function of equilibrium. — Journal of Physiology. Vol. 4. p. 339.
64. SHERRINGTON. On the proprioceptive system, especially in its reflex aspect. — Brain: a journal of neurology. Part 116. p. 467.

65. SHERRINGTON. Some comparisons between reflex-inhibition and reflex-excitation. — *Journal of experimental Physiology*. Vol. I. p. 67.
 66. STEIN. Gleichgewichtsstörungen bei Ohrenleiden. — *Zeitschrift für Ohrenheilkunde*. Bd 27. S. 114. 1895.
 67. STEIN. Die Lehren von den Funktionen der einzelnen Theile des Ohrlabyrinths. — Jena. 1894.
 68. STEIN. Ueber Gleichgewichtsstörungen bei Ohrenleiden. Sammelreferat. — *Internationales Centralblatt für Ohrenheilkunde*. Bd 3. N^o 12. S. 407. 1905.
 69. STEIN. Eine neue Funktion des Labyrinthes. (Licht-Labyrinth). St. Petersburg. 1906. Besprochen von Dr. A. de Forestier. — *Archiv für Ohrenheilkunde*. Bd 71. Heft 3 und 4. S. 293.
 70. THOMAS. Le cervelet. — Paris 1897.
 71. v. WAYENBURG. De beteekenis van reflectorische bewegingen voor de zintuiglijke waarneming, in verband met de wetten van Weber en Fechner. — *Proefschrift*. Amsterdam. 1897.
 72. WINKLER, ZWAARDEMAKER en TEN SIETHOFF. De ziekte van Menière. — *Nederlandsch Natuur- en Geneeskundig Congres*. XI. 6 April 1907.
 73. ZIEHEN. Leitfaden der Physiologische Psychologie. — Jena. 1900.
 74. ZIEHEN. Psychophysiologische Erkenntnistheorie. — Jena. 1907.
 75. ZWAARDEMAKER. Die physiologisch wahrnehmbaren Energiewanderungen. — *Ergebnisse der Physiologie*. Bd IV. S. 423. 1905.
-

STELLINGEN.

STELLINGEN

I.

De kopreflex van den kikvorsch bij rotatie is, in snelheid van beweging, evenredig aan de prikkelsterkte.

II.

Twee tegengestelde rotatieprikkel kunnen elkaars werking opheffen, eer zij een gewaarwording hebben gegeven.

III.

De gewaarwording van rotatie neemt vóór haar maximum minder sterk toe, dan onmiddellijk na haar ontstaan.

IV.

Bij een indeeling der spelen naar de daarbij gebruikte zintuigen behoort voor een groep „spelen van het statisch orgaan” een plaats te worden ingeruimd.

V.

Het statisch en het akustisch zintuig geven in hun functies duidelijke blijken van hun phylogenetische stamverwantschap.

VI.

Bij de aetiologie van den buphthalmus spelen congenitale afwijkingen in den canalis Schlemmii de voornaamste rol.

VII.

De blijvende gezichtsstoornissen na bloedverlies vinden haar oorzaak in veranderingen van den Nervus Opticus door ontsteking.

VIII.

De smaakvezels van de tong loopen door de trommelholte en bereiken het centrum door den Nervus Glossopharyngeus.

Een klein gedeelte volgt den nervus laryngeus superior en Nervus Vagus.

IX.

Normaal voor een volwassen persoon is de verticaal gelegene, siphonvormige maag.

X.

Het dieet van VOIT is, wat eiwit betreft, te hoog.

XI.

De infectie der galblaas bij typhus abdominalis geschiedt descendeerend.

XII.

Poliomyelitis anterior acuta en meningitis cerebro-spinalis epidemica zijn verwante ziekten.

XIII.

De lumbale stovaine-anaesthesie komt eerst in aanmerking, wanneer tegen andere anaesthesiën afdoende bezwaren bestaan.

XIV.

Dysmennorrhoea membranacea verschilt slechts gradueel van normale menstruatie.

