

**DE INVLOED VAN HET STATOLIETEN
ORGAAN OP DE RUIMTE ORIENTATIE
VAN DE MENS**

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD VAN DOCTOR
IN DE WISKUNDE EN NATUURWETENSCHAPPEN
AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE LEIDEN,
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS DR. J. GOSLINGS,
HOUGLERAAR IN DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE,
TEN OVERSTAAN VAN EEN COMMISSIE UIT DE SENAAT

TE VERDEDIGEN

OP WOENSDAG 28 JANUARI 1970 TE KLOKKE 14.15 UUR

DOOR

HELIAS ARTHUR UDO DE HAES

geboren in Zeist in 1941

LEIDEN MCMLXX

st lucas society

DE INVLOED VAN HET STATOLIEBEN
ORGAAN OP DE RIJNTE ORIENTATIE
VAN DE MENS

Promotor: Prof. Dr. J. J. A. van Iersel

Coreferenten: Dr. H. Schöne

Prof. Dr. H. P. Wolvekamp

LEIDEN, MCMXX

at Leiden society

CURRICULUM VITAE

Na het behalen van het eindexamen gymnasium- β aan de "Werkplaats Kindergemeenschap" van Kees Boeke te Bilthoven begon ik in 1960 mijn studie in de biologie aan de Rijksuniversiteit te Leiden.

Het kandidaatsexamen (K') legde ik in juni 1964 af. Voor het doktoraalexamen bewerkte ik onderwerpen bij:

prof. dr. J. J. A. van Iersel, over de motivatie van het sociale gedrag van de driedoorn stekelbaars; dit onderzoek stond onder de directe leiding van dr. P. Sevenster;

prof. dr. E. L. Noach, over de werking van enkele psychotrope farmaka op het sociale gedrag van de laboratorium rat; dit onderzoek werd opgezet na een korte studiereis naar het ethologisch-farmakologisch instituut van dr. M. R. A. Chance in Birmingham;

prof. dr. H. P. Wolvekamp, over de samenwerking van statolieten orgaan en somatoreceptoren bij de zwaartekracht orientatie van de mens; dit werk vond plaats in het Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie te Seewiesen (Duitsland) en stond onder de directe leiding van dr. H. Schöne.

Het doktoraalexamen legde ik af in januari 1968. Na dit examen zette ik het onderzoek in Seewiesen voort. Sinds juni 1969 ben ik in ZWO verband werkzaam in Delft aan het Laboratorium voor Werktuigkundige Meet- en Regeltechniek van prof. ir. R. G. Boiten, in de werkgroep mens-machine-systemen van dr. H. G. Stassen. Het onderzoek betreft een studie van het elektro-encephalogram van de mens bij het regelen van een technisch systeem.

Bij zijwaartse neiging van het hoofd blijft, ondanks de rotatie van het beeld op het netvlies, de waargenomen orientatie van de omgeving onveranderd. Dit verschijnsel berust niet alleen op het feit, dat de zichtbare wereld opgebouwd is uit objecten, waarvan ons de orientatie ten opzichte van de zwaartekracht bekend is. Ook in het donker verandert de waargenomen orientatie van een enkele lichtende lijn betrekkelijk weinig bij neiging van het hoofd; wanneer bij verschillende standen van het hoofd een lichtende lijn subjektief loodrecht wordt ingesteld, is de afwijking van de richting van de zwaartekracht meestal gering. Dit verschijnsel wordt loodlijn konstantie genoemd.

Bij een kausaal onderzoek van het loodlijn konstantie verschijnsel is het van belang, dat de richting van de ingestelde lijn gemeten wordt t. o. v. de proefpersoon en niet t. o. v. de zwaartekracht. Het subjektief loodrecht instellen van de lijn dient namelijk beschouwd te worden als responsie van de proefpersoon; het is een responsie op prikkeling van verschillende zintuigen, die informatie over onze stand in de ruimte leveren. Wanneer zodoende bij toenemende neiging van het hoofd de lijn toch bij benadering juist wordt ingesteld, houdt dit een toenemend terugdraaien van de lijn door de proefpersoon in, en daarmee een in grootte toenemende responsie. Uit talrijke onderzoeken is gebleken, dat, althans bij afwezigheid van visuele informatie, deze responsie in hoofdzaak berust op de invloed van het evenwichtsorgaan, en met name op de invloed van het statolieten (otolieten) orgaan. Daarnaast spelen onder meer drukreceptoren in de huid en gewrichtsreceptoren een rol bij het tot stand komen van deze responsie.

Niet alleen de (gemiddelde) richting van de waargenomen loodlijn is een functie van de positie van het hoofd, maar ook de mate waarin deze richting in de tijd konstant is. Vele onderzoeken wijzen er op dat de richting van de ingestelde lijn konstanter blijft in de tijd met het hoofd omhoog (0°), dan met het hoofd zijwaarts geneigd. Enkele onderzoekers bestudeerden ook lichaamsposities met omlaaghangend hoofd (150° - 180°). Het bleek, dat vooral bij deze posities de instelling van de lijn een zeer grote variabiliteit kan vertonen. Vaak ging dit gepaard met een gewaarwording van desorientatie van de proefpersoon.

Quix en Eijsvogel legden in 1929 als eersten een verband tussen deze toenemende desorientatie en een afnemen van de invloed van het statolieten orgaan. Zij zochten de oorzaak hiervan geheel perifeer. Zij gingen uit van de hypothese, dat de druk van de statoconien membranen de adequate prikkel vormt voor het zintuigepitheel van het statolieten orgaan (de maculae van utriculus en sacculus). Nu oefent bij omlaaghangend hoofd geen der membranen druk uit op de bijbehorende macula, en zou zodoende het statolieten orgaan buiten werking zijn (de "blinde vlek" van het statolieten orgaan).

In 1950 publiceerde von Holst zijn onderzoek over de zwaartekracht orientatie bij vissen. Met dit werk maakte hij het in hoge mate waarschijnlijk, dat niet de druk van de statoconien membranen als prikkel werkzaam is, maar de schuifkrachten, die zij in het vlak van het epitheel op de zintuigcellen uitoefenen. Deze hypothese werd vervolgens

door onderzoek op een aantal verschillende gebieden bevestigd, en wordt nu algemeen geaccepteerd. Zij houdt in, dat het statolieten orgaan zowel bij 0° als bij 180° een optimaal werkpunt heeft. Dientengevolge is Quix' verklaring van de desorientatie bij omlaag hangend hoofd niet te handhaven, althans niet in haar oorspronkelijke vorm.

Het doel van het hier te beschrijven onderzoek is in eerste instantie na te gaan, in hoeverre de toenemende variabiliteit van de waargenomen loodlijn berust op een afname van de invloed van het statolieten orgaan; want ook andere, minder specifieke factoren zouden van betekenis kunnen zijn, zoals bijvoorbeeld een toename van de bloeddruk in het hoofd.

Er werd gebruik gemaakt van een draaibed, waarin de proefpersoon op zijn buik ligt met opgericht hoofd; een draaiing om een horizontale as heeft daarbij een positie verandering van het hoofd in het frontale vlak tot gevolg, waarbij romp en ledematen in het horizontale vlak blijven. Het hele lichaam, in het bijzonder het hoofd, was onbeweeglijk aan het draaibed bevestigd. Dit laatste stond in een donkere ruimte. Vóór de proefpersoon bevond zich een lichtlijn, die met behulp van een knop subjectief loodrecht kon worden ingesteld.

Bij een aantal proefpersonen werd nauwkeurig de variabiliteit van de waargenomen loodlijn vastgesteld als functie van de zijwaartse neigings positie van de proefpersoon. Zij nam voor alle proefpersonen toe met toenemende neiging. Bij de meeste proefpersonen werd een maximale variabiliteit gevonden bij omlaaghangend hoofd, met name bij 150° . Bovendien vertoonde ook de variabiliteit in de instelling tussen de verschillende proefpersonen een maximum bij deze positie (3)*

Bij het optreden van de toenemende variabiliteit van de waargenomen loodlijn speelt een prikkeling van de somatoreceptoren in de huid geen rol van betekenis. Ook onder water, waar de drukreceptoren alzijdig geprikkeld worden, werd een toenemende variabiliteit gevonden (Schöne, 1964), en bovendien bleek deze bijna uitsluitend van de positie van het hoofd afhankelijk, en niet van de positie van de romp (1). Dit vormt een indicatie, dat inderdaad primair veranderingen in de prikkeling van het statolieten orgaan een rol spelen.

Meer directe informatie kwam voort uit proeven, waarbij de interactie tussen het statolieten orgaan en enkele andere zintuigen onderzocht werd met betrekking tot de loodlijn responsie: de romp werd asymmetrisch ingesteld ten opzichte van het hoofd, een visueel patroon werd aangeboden en de halfcirkelvormige kanalen werden geprikkeld. Het voornaamste doel van deze proeven was een bepaalde konstante interfererende prikkel toe te dienen bij verschillende posities van de proefpersoon, d. w. z. bij verschillende prikkeltoestanden van het statolieten orgaan.

Somatoreceptoren in de romp. De posities van het hoofd (van 0° tot

*De cijfers tussen haakjes verwijzen naar de literatuur opgaven op pag. 13

180°) werden alle gekombineerd met drie verschillende posities van de romp: de romp symmetrisch ten opzichte van het hoofd, en de romp resp. 45° verder en 45° minder ver geneigd dan het hoofd. Het effect van dit asymmetrisch instellen van de romp op de waargenomen loodlijn was klein bij hoofdposities van 0° tot 90°; bij omhooghangend hoofd was dit effect groter (1).

Als visueel patroon werd een veld van 8 parallelle zwak lichtende strepen aan de proefpersoon aangeboden. Wanneer de richting van dergelijke strepen niet samenvalt met de subjektieve loodlijn, zoals deze in het donker wordt waargenomen, wordt deze laatste door het strepenveld als het ware "aangetrokken". Het strepenveld was als achtergrond aan de in te stellen lijn bevestigd, en wel in een vaste hoek van hetzij + of -15° ten opzichte van deze laatste. Dit heeft tot gevolg, dat, na subjektief loodrecht instellen van de lijn, de strepen steeds over deze vaste hoek gedraaid scheef stonden voor de waarnemende proefpersoon. Zodoende werd een konstante visuele interfererende prikkel toegediend bij verschillende lichaamsposities van de proefpersoon. Er werd nu gemeten in welke mate de waargenomen loodlijn door dit voor de proefpersoon konstant scheve strepenveld werd "meegetrokken" in de richting waarin het veld was scheef gezet. Deze invloed van het strepenveld nam toe met toenemende lichaamsneiging, en bereikte een maximum bij 150° (4).

De (vertikale) halfcirkelvormige kanalen werden post-rotatorisch geprikkeld, dat wil zeggen door een plotseling stoppen van het bed na een periode van draaiing met konstante snelheid. Na het stoppen, hetzij na draaiing met de klok mee hetzij tegen de klok in, werd de lijn op de gebruikelijke manier ingesteld. De prikkeling van de kanalen heeft een tijdelijke uitslag van de waargenomen loodlijn tot gevolg in de richting van de voorafgaande draaiing. Deze uitslag was minimaal na stoppen bij 0°; na stoppen bij 150° bereikte hij een maximum (2).

Het feit, dat de invloed van de interfererende prikkels toenam met toenemende neiging, wijst er op dat de invloed van het statolieten orgaan overeenkomstig afneemt bij het tot stand komen van de waargenomen loodlijn responsie. Andere minder specifieke factoren, zoals een toename van de bloeddruk, kunnen moeilijk de oorzaak vormen van de relatieve toename van de invloed van de interfererende prikkels. Bovendien kunnen zij bij de gebruikte proefopstelling nauwelijks een rol gespeeld hebben, aangezien in het draaibed het grootste deel van het lichaam (romp en ledematen) horizontaal bleef liggen.

Het verdere onderzoek betrof de vraag welke processen aan de afname van de invloed van het statolieten orgaan ten grondslag liggen. Allereerst werd daarbij toch naar een perifere verklaring gezocht, d. w. z. naar een verklaring die berust op een slechter functioneren van het statolieten orgaan zelf. Daartoe werd de tegenrollings reflex van de ogen onderzocht: bij neiging van het hoofd in het frontale vlak draaien de ogen iets terug, waardoor de rotatie van het beeld op het

netvlies gereduceerd wordt. Deze reflex is voornamelijk afhankelijk van de invloed van het statolieten orgaan en omvat eenvoudiger neurale banen dan die welke een rol spelen bij de waargenomen loodlijn responsie. Aan de hand van enkele duizenden foto's werd de variabiliteit van deze reflex vastgesteld in verschillende lichaamsposities bij twee proefpersonen. Een konstante variabiliteit werd gevonden van 30° tot 180° neiging, hetgeen er op duidt, dat bij omlaaghangend hoofd het statolieten orgaan even goed funktioneert als bij opgericht hoofd (3). Dit wordt bevestigd door elektrofysiologische gegevens van Trincker (5) omtrent de regelmaat van de ontladingsfrequentie van afzonderlijke afferente vezels van de utriculus macula. Bij neiging van 0° tot 90° wordt de ontladingsfrequentie iets onregelmatiger; van 90° tot 180° neemt de regelmaat weer toe, terwijl juist in dit gebied de sterkste desorientatie verschijnselen optreden.

Vervolgens werd de invloed van het statolieten orgaan op een andere oogreflex onderzocht, en wel de post-rotatorische nystagmus. De (vestibulaire) nystagmus is in eerste instantie afhankelijk van prikkeling van de halfcirkelvormige kanalen. Wanneer echter de hoekversnellingen plaats vinden in een vertikaal in plaats van een horizontaal vlak heeft ook het statolieten orgaan een invloed op deze reflex. Nauwkeuriger: een aantal gegevens wijzen er op, dat bij post-rotatorische prikkeling van het kanaal systeem in een vertikaal vlak de nystagmus ten dele door het statolieten orgaan wordt onderdrukt (Guedry, 1965). Met deze hypothese als uitgangspunt werd de intensiteit van de nystagmus gemeten na stoppen in verschillende posities in het (vertikale) frontale vlak. De reflex was het zwakst na stoppen bij 0° , en het sterkst in de posities 150° en 180° (2). Deze proef wijst daarmee op een afnemende onderdrukking van de nystagmus door het statolieten orgaan.

De nystagmus reflex verloopt via banen in de hersenstam. De hypothese is dan ook te formuleren, dat de afname van de invloed van het statolieten orgaan, zoals deze zich uit bij de waargenomen loodlijn responsie en de onderdrukking van de nystagmus, veroorzaakt wordt door processen op het hersenstam niveau. Als werkhypothese kan gedacht worden aan de interactie tussen de afferente signalen van de maculae van utriculus en sacculus. Er zijn namelijk aanwijzingen dat de sacculi speciaal van betekenis zijn bij een onderscheiden verwerking van de utriculus signalen tussen het normale neigingsgebied en het gebied met omlaaghangend hoofd.

- (1) Schöne, H. and Udo de Haes, H. A. : Perception of gravity-vertical as a function of head and trunk position. *Z. vergl. Physiol.*, 60, 440-444, 1968.
- (2) Udo de Haes, H. A. and Schöne, H. : Interaction between semi-circular canals and statolith organs on apparent vertical and nystagmus. Investigations on the effectiveness of the statolith organs. *Acta oto-laryng.* (Stockh.), in press.
- (3) Udo de Haes, H. A. : Stability of apparent vertical and ocular countertorsion as a function of lateral tilt. *Percept. & Psychophys.*, in press.
- (4) Udo de Haes, H. A. : Interaction between visual and gravi-receptor stimulation with respect to the apparent vertical. In prep.
- (5) Udo de Haes, H. A. : The effectiveness of the statolith organs in human spatial orientation. In prep.

1) var. $\left\{ \begin{array}{l} \text{mita?} \quad \underline{\text{on draaic}} \\ \underline{\text{pre liisw.}} \end{array} \right.$

reflex? lay same refl ⁵⁵

reima lineas

lvaing ..
0:

STELLINGEN

I

De toenemende variabiliteit van de waargenomen loodlijn bij toenemende zijwaartse neiging van het lichaam berust op de verwerking van de signalen van het statolieten orgaan in de hersenstam.

II

Het verdient aanbeveling te onderzoeken in hoeverre bij neiging van het hoofd laterale inhibitie in het vestibulaire systeem een rol speelt ten aanzien van het tot stand komen van de gewaarwording van de neigingsrichting.

III

In het dynamische statolieten model van Meiry wordt een onvoldoende scheiding aangebracht tussen de overbrengingsverhouding m. b. t. de perceptie van beweging en de perceptie van de loodlijn; dit zelfde geldt ook voor de door Young en Meiry herziene versie van dit model.

J. L. Meiry, Doctoral Thesis, MIT, 1965.

L. R. Young en J. L. Meiry, NASA SP-152, 363-368, 1967.

IV

De begrippen "Aubert-Müller" effect en "oculogravic" effect (verg. Day en Wade, 1969) staan een analyse van de invloed van het statolieten orgaan op de waargenomen loodlijn in de weg.

R. H. Day en N. J. Wade, Psychol. Bull., 71, 33-42, 1969.

V

Ten onrechte stellen von Holst en Mittelstaedt, dat een "efferentie kopie" ook werkzaam zou zijn bij reflektorische langzame oogbewegingen.

E. von Holst en H. Mittelstaedt, Naturwiss., 37, 464-476, 1950.

VI

Het is te betreuren, dat Williams in zijn boek "Adaptation and natural selection" de begrippen "aangepastheid" en "biologische functie" niet scherp definieert.

G. C. Williams: Adaptation and natural selection; 1966.

VII

Het begrip "doel" in de biologie is meerzinnig en kan dan ook beter niet gehanteerd worden; dit begrip kan ondermeer betrekking hebben op "functie", in de zin van dat effect van een proces waaraan dat proces is aangepast, en op het cybernetische begrip "norm-waarde".

- (3) meer effectieve
dit effectieve.
(4) activ.

(1) over men. vs. will.
(2) vb: alleen norm-waarde

VIII

De opmerking van Jacobs, dat experimentele genetische methoden weinig of niets hebben bij te dragen tot de vooruitgang van de systematiek als geheel zolang niet alle organismen globaal bekend zijn, lijkt in strijd met de lijn van zijn verdere betoog.

M. Jacobs, Vakblad voor Biologen, 48, p. 60, 1968.

IX

Ten onrechte stellen Goodman en Gilman, dat mono-animoxydase remmers bij eenmalige dosering geen werking uitoefenen op het gedrag van proefdieren; deze mening berust hier op, dat bij het gebruikelijke farmakologische onderzoek geen ethologische methoden worden toegepast.

L. S. Goodman en A. Gilman: The pharmacological basis of therapeutics; 3e editie, 1965.

X

Wanneer rekening gehouden wordt met de "recovery functions" van kortikale responsies op afzonderlijke lichtflitsen, heeft van Hof's verklaring van "photic driving" in het elektro-encephalogram wellicht geldigheid over een groter frekwentiegebied.

M. W. van Hof, Acta Physiol. Pharmacol. Neerlandica, 9, 210-224, 1960.

XI

De doktoraal studie in de biologie dient een korte cursus bibliografie en een daarbij aansluitend literatuur onderzoek te omvatten.

XII

Bij eventuele fluoridering van het drinkwater dient meer dan thans het geval is rekening gehouden te worden met het bestaan van andere fluor bronnen, zoals met fluoride verontreinigde lucht en gekonserveerde voedingsmiddelen.

Verg. F. E. Reitsma, T. soc. Geneesk., 47, 350-358, 1969.

XIII

De voortschrijdende uitbreiding van het wegennet kan niet als bijdrage tot de dwingend noodzakelijke bestrijding van de verkeersonveiligheid worden beschouwd.

XIV

De betekenis, die systematisch parapsychologisch onderzoek voor de biologie en zelfs voor de fysika kan hebben, wordt onderschat.