

ZIEN EN BEWEGEN

REDE

UITGESPROKEN BIJ DE AANVAARDING VAN
HET AMBT VAN GEWOON LEKTOR IN DE
FYSIOLOGIE AAN DE MEDISCHE FACULTEIT TE
ROTTERDAM OP DONDERDAG 16 APRIL 1970.

DOOR

Dr. H. Collewyn

Bij het analyseren van de functie van fysiologische systemen wordt een onderzoeker voortdurend geconfronteerd met het probleem van de besturing en regulatie van bepaalde grootheden op grond van de informatie welke aan het systeem ter beschikking staat. Voor de neurofysioloog spitst dit probleem zich veelal toe op de vraag, hoe spieractiviteit gereguleerd wordt op grond van sensibele informatie en eventueel bewust afgegeven commando's.

Bij het ontwikkelen van een impliciet of expliciet model van een systeem waarbij een grootte een andere grootte beïnvloedt, kan men gebruik maken van twee fundamentele grondprincipes. Dit zijn de zgn. *open loop* en *closed loop* systemen.

Een 'open loop' systeem is afgebeeld in Fig. 1.

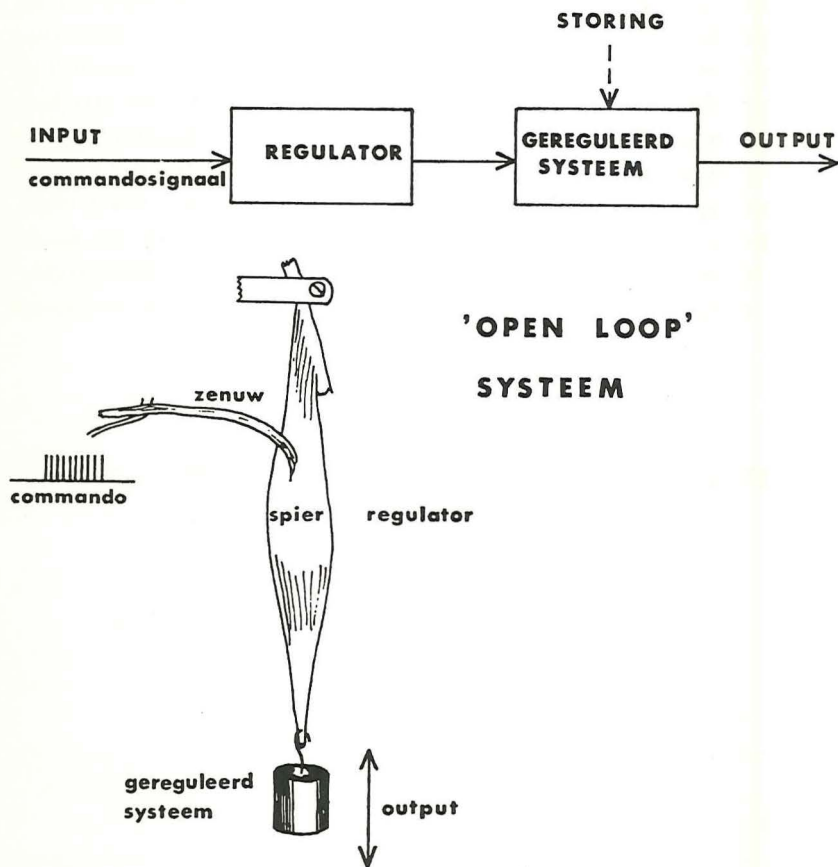
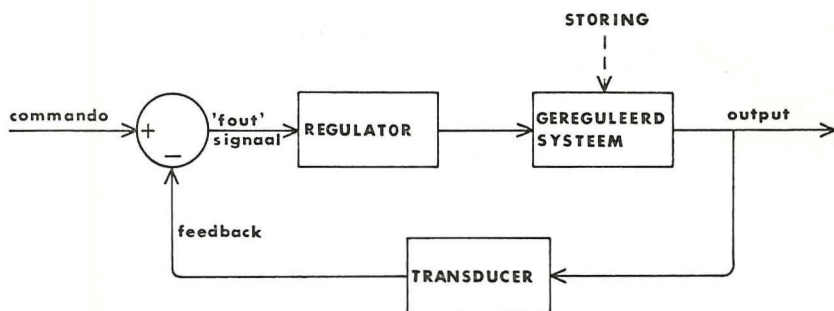


Fig. 1

Een input signaal, dat men ook het commandosignaal kan noemen, bestuurt rechtstreeks een 'regulator', die een bepaalde invloed zal uitoefenen op het gecontroleerde systeem, teneinde de 'output' hiervan te beïnvloeden. Het vermogen van de uitgeoefende invloed is vaak groter dan dat van het controlesignaal; er is dan sprake van versterking. De uitgeoefende invloed wordt echter niet aangepast aan de feitelijke verandering in de output. Het systeem is niet gevoelig voor het feit of het bedoelde uiteindelijke effect bereikt wordt of niet; om anders te werken moet het systeem een ander commando krijgen.

Een aan de fysiologie ontleend voorbeeld van zo'n systeem is het geïsoleerde spier-zenuwpreparaat. Prikkeling van de zenuw (commandosignaal) veroorzaakt activiteit van de spier (regulator). De spier kan b.v. een gewichtje opheffen (gecontroleerde systeem). Onder constante omstandigheden zal een bepaalde prikkelfrekventie en intensiteit maken dat het gewichtje over een bepaalde hoogte wordt opgeheven. Wordt de spier echter vermoeid of op het gewichtje een storende kracht uitgeoefend, dan verandert deze hefhoogte en wordt het gewenste resultaat niet bereikt. Een 'closed loop' systeem maakt gebruik van 'feedback', d.w.z., informatie over de feitelijke toestand van de te regelen variabele (verkregen d.m.v. een 'transducer') wordt voortdurend vergeleken met het commandosignaal; het systeem zal op een discrepantie tussen deze twee signalen zodanig reageren, dat de afwijking kleiner wordt. (Fig. 2). De toevoegingen, noodzakelijk om de *loop* te kunnen



'CLOSED LOOP' SYSTEEM

Fig. 2

sluiten zijn de 'transducer', die de te regelen parameter meet, en de *fout-*

detector, welke alleen een signaal afgeeft indien er verschil bestaat tussen de gewenste en feitelijke output. (Afhankelijk van het teken van de diverse signalen kan dit vergelijken neerkomen op optellen dan wel aftrekken). Dit 'foutsignaal' vervangt nu het commandosignaal in de open loop situatie. De 'regulator' *versterkt*; d.w.z. een klein foutsignaal veroorzaakt een grote correctie. Het systeem werkt namelijk alleen bevredigend indien de *correctie* belangrijk groter is dan de *fout*.

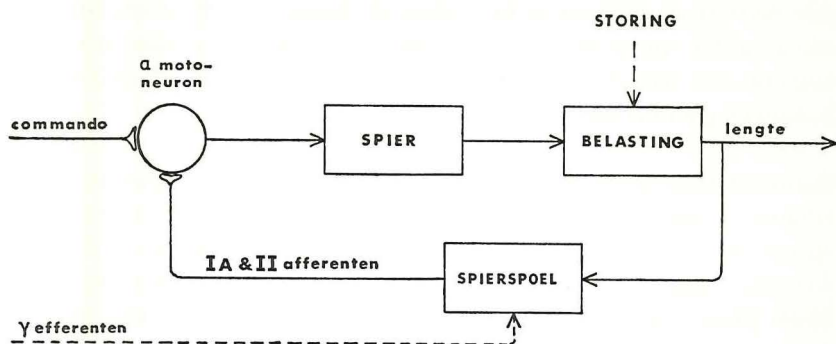
Een opvallende eigenschap van dit systeem is, dat storende invloeden, welke dreigen de output van de gewenste waarde te laten afwijken, door het systeem tot op grote hoogte gecorrigeerd worden. Op grond van de door de transducer geleverde informatie omtrent de werkelijke output wordt de laatste geheel automatisch in de juiste richting bijgestuurd, zonder dat aan het commandosignaal iets veranderd hoeft te worden. Men kan ook zeggen dat het systeem een 'filter effect' heeft: het reageert wel op het commandosignaal, doch niet of weinig op storende invloeden. De selectiviteit van het 'filter' wordt voor een groot deel bepaald door de *specificiteit* van de transducer voor de te regelen parameter.

Dient een dergelijk systeem voornamelijk om een bepaalde waarde op een gewenst niveau te stabiliseren dan spreekt men van een *regelsysteem*. Dergelijke systemen zijn in de fysiologie reeds lang geleden herkend, in het bijzonder op vegetatief gebied, ondermeer in de regulatie van bloeddruk, arteriële CO₂ spanning, lichaamstemperatuur, glucosegehalte van het bloed en vele andere variabelen. Men vat dit soort mechanismen samen onder de term *homeostasis*. Dat sommige van deze systemen zonder expliciet commandosignaal functioneren en het bestaan hiervan in andere gevallen problematisch is, zij hier slechts terloops aangestipt.

Het closed loop systeem heeft evenwel niet alleen regelende kwaliteiten maar ook *storende*. Ook een *wijziging in het commandosignaal* veroorzaakt een foutsignaal dat er toe zal leiden dat de output in overeenstemming hiermee gewijzigd zal worden. Wanneer het systeem in belangrijke mate dient om wisselende commando's uit te voeren spreekt men van een *servo-systeem*. In feite is het onderscheid tussen servo- en regelsysteem een nuancekwestie; een servo-systeem werkt alleen dank zij het feit dat het tevens regelt en zo storende invloeden tegenwerkt.

Bij de illustratie van de toepassing van deze conceptie op het motorische systeem zal ik grotendeels de gedachtengang volgen, ontwikkeld door

HOUK en HENNEMAN (1967). Allereerst wil ik de welbekende strek-reflexen van de skeletspieren als voorbeeld nemen (Fig. 3).



LENGTE REGULATIE / SERVO SYSTEEM

Fig. 3.

Deze reflexkring heeft als regelende functie het constant houden van de lengte van een spier. Deze lengte komt overeen met een bepaalde stand van een gewricht, en is uiteraard onderhevig aan storende invloeden, zoals een wisselende belasting.

De spierlengte wordt gemeten door de spierspoeltjes, welke via hun afferente vezels — de snelste zenuwvezels die wij hebben — voortdurend de werkelijke lengte van de spier aan het zenuwstelsel rapporteren. Onder andere wordt dit signaal direkt toegevoerd aan de motorische zenuwcellen die de betreffende spier innervieren. Men kan zich nu voorstellen dat het motoneuron als 'fout-detector' fungeert: een discrepantie tussen het commandosignaal (afkomstig van hogere centra) en het feedbacksignaal veroorzaakt een verandering in de activiteit van het neuron. Wordt de spier b.v. door een of andere oorzaak langer, dan zal de activiteit van de spierspoelen toenemen. Dit signaal werkt exciterend op het motoneuron, dat hierdoor aktiever zal worden en de spier sterker zal laten contraheren. Indien de versterkingsfaktor van het systeem groot genoeg is zal de verstoring hierdoor grotendeels gecorrigeerd worden.

Interessanter is echter wat er gebeurt wanneer het commandosignaal, afkomstig van andere centra (b.v. de cortex) verandert. Laten we aannemen, dat het commandosignaal sprongsgewijs toeneemt tot een nieuw niveau. De nu ontstane discrepantie tussen feedbacksignaal en commandosignaal zal er toe leiden dat de activiteit van het neuron toeneemt en de spier verder

contraheert, waardoor het feedbacksignaal afneemt. Wanneer de eindtoestand bereikt wordt zijn feedback en commando wederom met elkaar in evenwicht. Om het systeem wat realistischer te maken is het zinvol om tenminste twee spieren, nl. twee antagonisten, met elkaar te combineren tot een *spiersysteem*. Op grond van de bekende reciproke innervatie zal een verkorting van de ene spier altijd samengaan met een verlenging van de andere. Via een commando aan deze combinatie kan nu een positie van een lichaamsdeel gespecificeerd worden. Hoe de uitvoering van zo'n commandoverandering in de tijd zou kunnen verlopen is aangegeven in Fig. 4. Hier is het verloop van commando-signaal, netto activiteit van de gezamenlijke neuronen, netto spierkracht, netto activiteit van de gezamenlijke neuronen, netto spierkracht, positie en feedbacksignaal, als berekend voor het totale systeem van de antagonisten, weergegeven. Hierbij zijn tevens de delays in rekening gebracht, welke onvermijdelijk optreden als gevolg van de eindige voortplan-

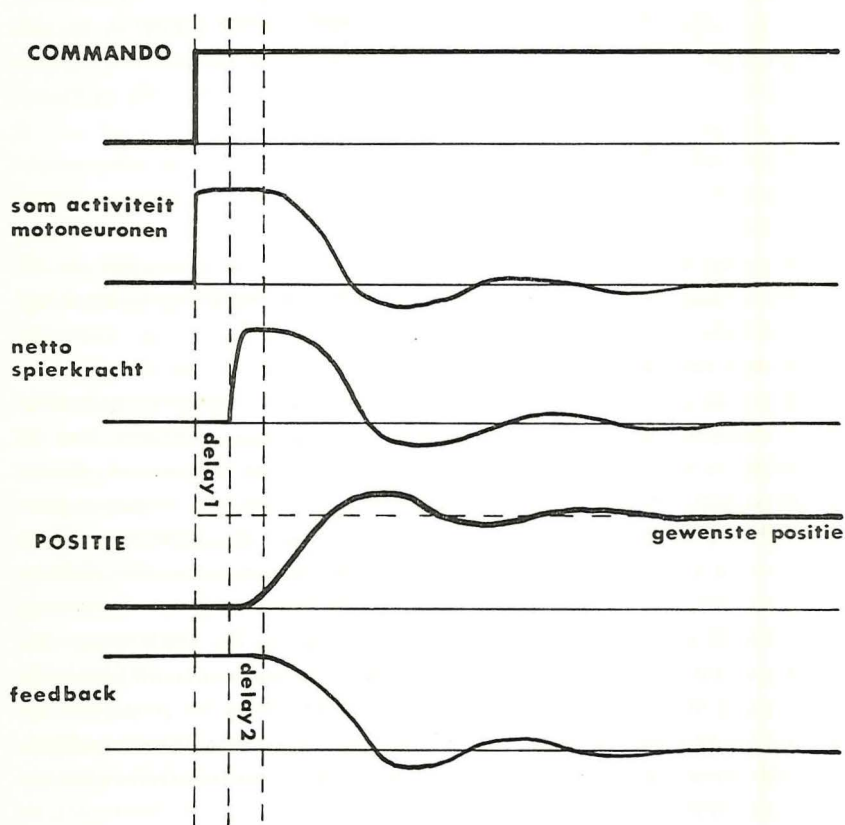


Fig 4

positie en feedbacksignaal, als berekend voor het totale systeem van de antagonisten, weergegeven. Hierbij zijn tevens de delays in rekening gebracht, welke onvermijdelijk optreden als gevolg van de eindige voortplan-

tingssnelheid van signalen in zenuwvezels. Terloops wil ik opmerken dat de gevolgen van deze vertraging deels weer voorkomen kunnen worden doordat het feedbacksignaal in werkelijkheid niet alleen *positie*informatie, maar ook *snelheid*informatie bevat. Zonder nu te veel in details te treden kunnen we vaststellen, dat de gewenste positie (lengteverhouding) door het servo-systeem wordt bereikt, zonder dat het commandosignaal verder hoeft te specificeren op welke wijze de diverse spieren moeten contraheren.

We zien uit Fig. 4 dat de weg waarlangs deze eindpositie bereikt wordt niet altijd de kortste is. Afhankelijk van factoren als delays, mechanische demping en versterkingsfaktor van het systeem kan het einddoel direkt, dan wel met enige *overshoot* (slingerend) of *undershoot* (kruipend) bereikt worden. Een belangrijke eis aan het systeem is uiteraard, dat het stabiel is, en niet op hol slaat. Bij neurologische aandoeningen die het systeem beschadigen komen b.v. veelvuldig tremoren voor, die men kan opvatten als oscillaties van servo-systemen.

Het grote voordeel van het beschreven servo-systeem is dat de commando's afkomstig van hogere centra niet hoeven te specificeren hoe bepaalde spieren in de loop van de tijd moeten contraheren om een bepaalde positie te bereiken, doch kunnen volstaan met het specificeren van het einddoel. De servo-systemen zorgen dan automatisch dat dit bereikt wordt. De commando's kunnen hierdoor aanmerkelijk eenvoudiger zijn.

Deze vereenvoudiging van de commando's kan verder worden doorgevoerd, naarmate de afzonderlijke spieren meer onderling functioneel verbonden zijn in systemen, die als geheel een bepaalde beweging verzorgen. Om dit te realiseren zal het basisschema aanmerkelijk moeten worden uitgebreid. Is het principe van dit schema echter eenmaal aanvaard, dan bestaat er geen enkel theoretisch bezwaar om hieruit een hiërarchisch stelsel van closed loop systemen op te bouwen waarin niet alleen de diverse soorten strekreceptoren, met inbegrip van hun eigen motorische innervatie (het *gamma* systeem), maar ook de spanningsreceptoren (Golgi peeslichaampjes) opgenomen zijn. In feite is dit alles slechts een voortbouwen op de reeds door SHERRINGTON onderkende reciproke innervatie. Ook de ledematen als geheel kunnen onderling verbonden worden, wat b.v. het lopen sterk kan vereenvoudigen. Een belangrijk deel van het ruggemerg bestaat uit dit soort onderling hiërarchisch verbonden regelkringen. De vereenvoudiging van de commando's, en het delegeren van de uitvoering hiervan aan servo-systemen is een groot voordeel. Bovendien worden hogere systemen dan niet belast met een overdaad aan detail informatie van b.v. lengte- en spanningreceptoren. Het is ook inderdaad zo dat de signalen van de spierspoelen nimmer aanleiding geven tot een bewuste sensatie, ook al is een corticale projectie wel aangetoond.

Wel zijn we ons echter bewust van de stand van onze gewrichten, en wel met een grote mate van nauwkeurigheid. De hiervoor verantwoordelijke receptoren liggen niet in de spieren, maar in en om de gewrichtskapsel. Dit lijkt niet onlogisch, daar het voor een subjekt wel van belang is te weten hoe zijn elleboog staat, maar niet hoe lang zijn biceps is.

Het is nu niet zo'n grote sprong om een hiërarchisch systeem van servosystemen b.v. in de volgende vorm voor te stellen (Fig. 5):

sensorimotore cortex - descenderende banen - spierlengte en spannings-servosysteem - gewrichtsreceptoren - sensorimotore cortex.

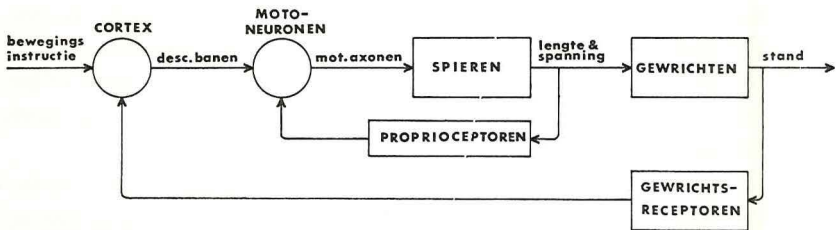


Fig. 5

De gewenste positie of beweging kan op het corticale niveau uiteraard op geheel andere wijze gespecificeerd zijn dan bij het simpele strekreceptor-systeem. Het specificeren van een gewrichtsstand of beweging kan op dit niveau kennelijk bewust geschieden; men kan immers bewust een bepaald gewricht in een bepaalde stand zetten. De meeste van onze bewegingen worden echter niet op een dergelijke manier gespecificeerd, doch veeleer in de vorm van een commando als: 'pak het potlood van de tafel'. De benodigde bewegingen hiertoe worden hierop automatisch uitgevoerd. Men kan zich aan de top van dit totale systeem een kring voorstellen welke zowel de visuele als de sensorimotore cortex bevat.

Op deze wijze hebben we dan een koppeling verkregen tussen het visuele systeem en het motorische systeem, welke het mogelijk maakt dat op het 'zien' van een bepaald voorwerp gereageerd wordt met het 'bewegen' van een lichaamsdeel, b.v. een hand, in de richting van dat voorwerp.

De gedetailleerde uitwerking van de organisatie van een dergelijk stelsel van regelkringen is een uiterst gecompliceerde opgave, aangezien er zoveel systemen tegelijk in actie zijn, die men niet of moeilijk van elkaar kan loskoppelen. Bovendien bestaat er bij een zo gecompliceerd mechanisme als het reiken naar een gezien voorwerp een grote mate van flexibiliteit en onvoorspelbaarheid van het gedrag; dit maakt het onderzoek van zo'n situatie in dierproeven nog extra moeilijk.

Voor een vruchtbaar onderzoek naar sensori-motorische integratie is het dan ook zeer gewenst een alternatief systeem te vinden, dat zich beter leent voor experimentele neurofysiologische benadering.

Een toegankelijker systeem met een koppeling tussen zien en bewegen wordt gevormd door het bewegingsapparaat van het oog zelf: het *oculomotorisch systeem*.

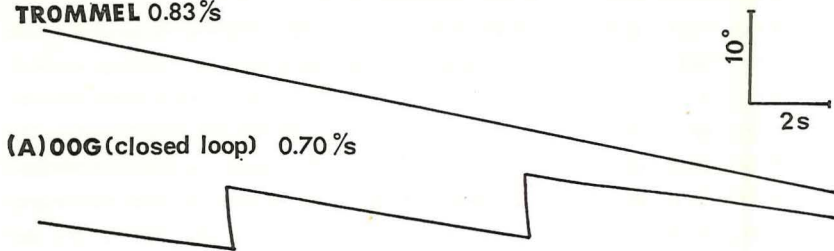
Het oog ziet en beweegt en het kan het een niet zonder het ander. De oogbewegingen staan sterk onder invloed van de visuele waarneming; omgekeerd is een goede visuele perceptie onmogelijk indien de oogbewegingen niet perfect onder controle staan. Het visueel-oculomotorisch systeem vormt daarom een model van sensori-motorische integratie. De oogpositie is eenvoudig te kwantificeren; beperkt men zich tot één bewegingsrichting (b.v. horizontaal) dan is één getal zelfs al voldoende. In het laatste geval is het aantal bij de beweging betrokken spieren ook zeer klein, en voor de praktijk gelijk te stellen aan twee (*M. rectus lateralis* en *-medialis*).

Ook de optische input van het systeem is zeer toegankelijk voor experimentele benadering. Andere invloeden waarvoor het systeem gevoelig is, zoals vestibulaire en proprioceptieve prikkels, kan men in het experiment goed controleren of constant houden. Aangezien het oculomotorisch patroon van de mens dan toch nog altijd vrij gecompliceerd is, is het aantrekkelijk om het systeem nogmaals te vereenvoudigen door een proefdier te kiezen met een beperkter repertoire van oogbewegingen. Het konijn blijkt een zeer geschikt objekt te zijn. Over het oculomotorisch systeem van het konijn zijn de laatste tijd een aantal gegevens verzameld, welke het op dit moment mogelijk maken een vrij gedetailleerde hypothese op te stellen omtrent de werking van het systeem; de onderdelen van dit model lenen zich goed voor verdere experimentele bevestiging, dan wel verwerping. Bovendien lijken de experimentele data, verkregen bij het konijn, een vruchtbaar uitgangspunt voor een scherpere vraagstelling bij de benadering van ingewikkelder systemen, zoals dat van de mens. Het blijkt dat men de oogbewegingen weer vatten kan in een aantal regelsystemen, waarvan een aantal zeker closed loop en andere mogelijk open loop systemen zijn.

Een zeer fundamentele en universele oculomotorische reactie is de *opto-kinetische nystagmus*; deze is aanwezig bij vrijwel alle diersoorten met beweeglijke ogen, tot de inktvis (*Sepia*) toe (COLLEWIJN, 1970). Deze reactie wordt opgewekt door het proefdier in het centrum te plaatsen van een roterende visuele omgeving, b.v. een vertikale, langzaam draaiende cylinder, welke van strepen voorzien is. Het proefdier zal deze roterende beweging met de ogen volgen; dit vormt de 'langzame fase' van de nystagmus. Van tijd tot tijd schieten de ogen snel terug naar nabij de middenstand;

dit vormt de 'snelle fase' van de nystagmus. (Fig. 6A). Ik wil nu allereerst de langzame fase bespreken.

TROMMEL 0.83%/s



(A) OOG (closed loop) 0.70%/s

(B) OOG (open loop) 33%/s

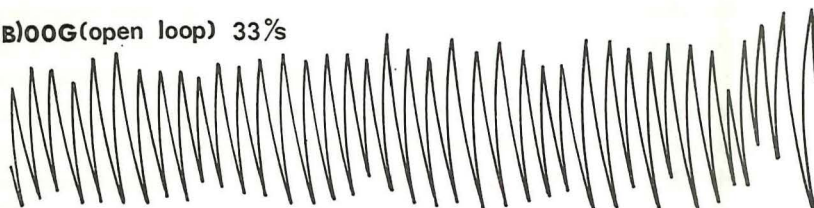


Fig. 6

Het is reeds lang bekend, onder andere uit de onderzoeken van TER BRAAK (1936) bij het konijn, dat de hoeksnelheid van het oog tijdens de langzame fase de hoeksnelheid van de bewegende omgeving benadert. Bij nauwkeurige metingen blijkt het oog in werkelijkheid altijd wat bij de omgeving achter te blijven (COLLEWIJN, 1969a). Men kan zich dit snelheidsvolgsysteem nu als volgt voorstellen (Fig. 7). Een beweging van beelden

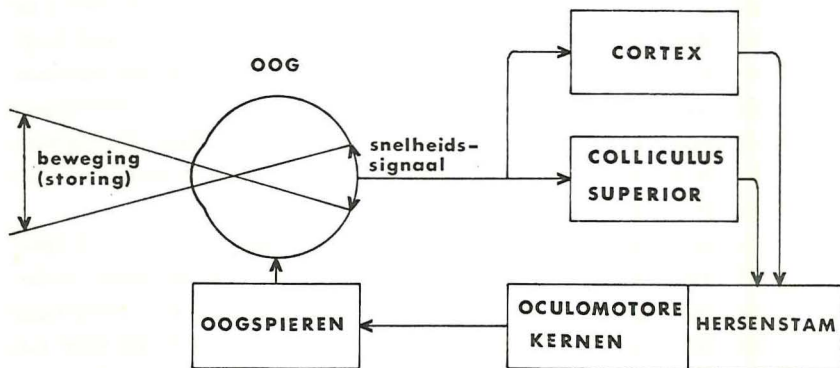


Fig. 7

over de retina wordt bij het konijn reeds richtingsspecifiek gedetecteerd op het niveau van de ganglioncellen in de retina zelf (BARLOW, HILL &

LEVICK, 1969). Beweging van de omgeving t.o.v. het oog wordt dus door de oogzenuw reeds doorgegeven als een *snelheidssignaal*. Via cortex en colliculus superior en slecht bekende tussenstations in de hersenstam veroorzaakt dit snelheidssignaal activiteit van de motorische kernen van de oogspierzenuwen, welke een oogbeweging van zodanige richting veroorzaakt, dat de verschuiving van de beelden op de retina tegengewerkt wordt. Het oog draait dus wel met de trommel mee, doch op een wat lagere snelheid. De resterende 'slipsnelheid' houdt de volgreactie in stand. Zou het oog sneller bewegen dan de trommel, dan zou het snelheidssignaal van teken omkeren, en derhalve ook de bewegingsrichting van het oog. Onder de gegeven experimentele omstandigheden blijft de volgsnelheid (correctie) altijd wat kleiner dan de omgevingsnelheid (verstoring). Het resterende (slip)snelheidssignaal (foutsignaal) is noodzakelijk om de correctie in stand te houden. Dit is karakteristiek voor eenvoudige proportionele feedbacksystemen. Ik laat hierbij nu even in het midden in hoeverre een continue snelheidsinput een fysiologisch geheel verantwoorde prikkel is.

Om werkelijk aan te tonen dat er sprake is van een closed loop, moeten we met een kunstgreep de loop openmaken. Dit kan door de normale koppeling tussen oogbeweging en beeldbeweging op de retina los te maken. Bij het konijn is dit b.v. mogelijk door één oog te laten zien maar mechanisch te immobiliseren, en het andere oog te laten bewegen maar optisch af te sluiten. Biedt men nu aan het ziende oog een beweging aan, dan treedt een volgreactie van het niet-ziende oog op. Als gevolg van het ontbreken van de koppeling tussen prikkel en reactie is de snelheid van het bewegende oog nu *veel groter* dan die van de trommel. (Fig. 6B). Dit bewijst dat normaliter de correctie veel groter is dan de resterende fout (slipsnelheid), wat geheel in overeenstemming is met de interpretatie van het systeem als een closed loop systeem. Wil men het systeem interpreteren als een regelsysteem, dan kan men stellen dat het dient om het snelheidssignaal steeds *minimaal* te houden, dus de beweging van de retina t.o.v. de omgeving zoveel mogelijk tegen te gaan. Men kan ook zeggen dat bij het konijn het commandosignaal voor de snelheids-servo altijd gelijk aan nul is (dus in feite niet bestaat).

Deze regulatie moet van fundamenteel belang zijn voor het visuele proces, daar hij bij vrijwel alle dieren met beweeglijke ogen gevonden wordt. Voorwaarde voor het opwekken is echter, dat vrijwel de *gehele* visuele omgeving t.o.v. de retina roteert. De reactie is dan ook geenszins adequaat voor het volgen van geïsoleerde bewegende objecten, of deze nu voor het dier interessant zijn of niet. De functie van het optokinetisch mechanisme lijkt dan ook te liggen in het stabiliseren van het oog ten opzichte van de omgeving. In het dagelijks leven van het dier ligt de bron van verstoringen van deze

stabiliteit waarschijnlijk niet zo zeer in beweging van de omgeving, maar in instabiliteit van het oog zelf! Dit blijkt uit experimenten waarbij de visuele input van het konijn werd uitgeschakeld, hetzij door duisternis, afdekken van de ogen, fotocoagulatie van de retina of verwijdering van de cortex en de colliculus superior. Onder dergelijke omstandigheden is het konijn niet langer in staat zijn ogen stil te houden; deze dwalen voortdurend, nu eens naar links, dan weer naar rechts (COLLEWIJN, 1970b). Dit wijst erop dat de optokinetische loop essentieel is voor de stabilisatie van het oog. Dit is ook de meest doeltreffende oplossing, daar op deze wijze *alle* verschuivingen van het netvliesbeeld hetzelfde foutsignaal opleveren, onverschillig of deze door omgevingsbeweging, kop- en lichaamsbeweging of instabiliteit van het oculomotorisch systeem zelf veroorzaakt worden. Aan de andere kant kan het foutsignaal even goed gecorrigeerd worden door *oogbewegingen* als door *kopbewegingen*; bij het vrij beweeglijke dier ziet men dan ook beide optreden. ('kopnystagmus').

In verband met de voorgaande beschouwingen over de strekreceptoren in de skeletspieren zult U zich wellicht afvragen wat de rol van deze receptoren in de oogspieren is. Helaas zijn de gegevens uit de literatuur op dit punt nog erg onduidelijk, hoewel het voorkomen van streksignalen als zodanig bij verschillende dieren wel is aangetoond. Het gebruik van deze signalen voor de regulatie van de optokinetische nystagmus als geheel lijkt echter wel noodzakelijk, met name bij het starten van de *snelle fase* van de nystagmus, waar ik nu enige aandacht aan wil besteden.

Aan de amplitude van de oogbewegingen in de orbita zijn uiteraard mechanische grenzen gesteld; een uitwijking van meer dan enkele tientallen graden is niet mogelijk. De volgreactie wordt dan ook onderbroken door snelle terugbewegingen, ook wel 'saccades' genoemd, naar de middenstand. Deze terugslag geschiedt zeer snel (duur 100-200 msec, max. snelheid tot 400°/sec) en wordt veroorzaakt door een korte uitbarsting van activiteit van de oogspieren, welke in de richting van de snelle slag werken, en een onderdrukking van de activiteit van de antagonisten. Begin- en eindpunt van deze snelle slagen vertonen nogal wat spreiding, maar staan in geen enkele relatie tot de lokalisatie van de contrasten op de bewegende cylinder. Ook wanneer de optokinetische stabilisatie uitgeschakeld is wordt de dan optredende 'zwerfbeweging' van het oog op de normale wijze begrensd door snelle slagen; dit is ook het geval na verwijdering van de optische cortex en de colliculus superior. Het snelle slagen mechanisme funktioneert dus geheel onafhankelijk van de langzame volgbeweging, is niet optisch bepaald en heeft een geheel eigen taak: het begrenzen van de oogbeweging in de orbita. Wel zijn er aanwijzingen, dat tijdens een saccade het visuele proces

door centrale neuronale processen gemodificeerd is; mogelijk is er dan een inhibitie van bepaalde optische inputs (de zgn. 'saccadic suppression') (zie COLLEWIJN, 1969b). Het lijkt wel zeer waarschijnlijk dat de lengte-receptoren van de oogspieren een rol spelen bij de initiatie van de snelle slag. Het is echter lang niet zeker dat ook het *verloop* en *einde* van een snelle slag nog door feedback informatie beïnvloed wordt. Door velen wordt aangenomen dat het gehele verloop van de saccade gepreprogrammeerd is op grond van de vooraf beschikbaar staande informatie, en niet bijgestuurd kan worden. We zouden in dit geval dus met een *open loop* regelsysteem te maken hebben. In het voorgaande werd reeds geconstateerd dat zo'n systeem belangrijke nadelen heeft, indien de uitwendige omstandigheden wisselen en er vele onvoorspelbare storingen optreden. In het geval van het oog zijn de mechanische omstandigheden echter zeer constant, en lijkt een open loop systeem dan ook in principe wel bruikbaar. Een open loop systeem kan veel *sneller* werken; om het doel met redelijke zekerheid te bereiken is echter een goede 'computer' nodig. Het lijkt waarschijnlijk dat deze 'computer' zetelt in het *cerebellum*. Om deze mogelijkheid te onderzoeken werd bij een aantal konijnen het cerebellum grotendeels verwijderd, en werden enige maanden later de optokinetisch reacties gemeten. (COLLEWIJN, 1970c). Het bleek dat de volgreactie van de langzame fase geheel normaal was, doch dat de amplitude en het startmoment van de snelle slagen, zo deze al aanwezig waren, volledig inadekwaat waren. Tengevolge van deze insufficiëntie van de snelle slagen liep het oog spoedig vast in een stand van uiterste deviatie, welke moeilijk corrigeerbaar was. Het lijkt dan ook aantrekkelijk om cerebellum en strekreceptoren in het oogbewegingsschema op te nemen (Fig 8).

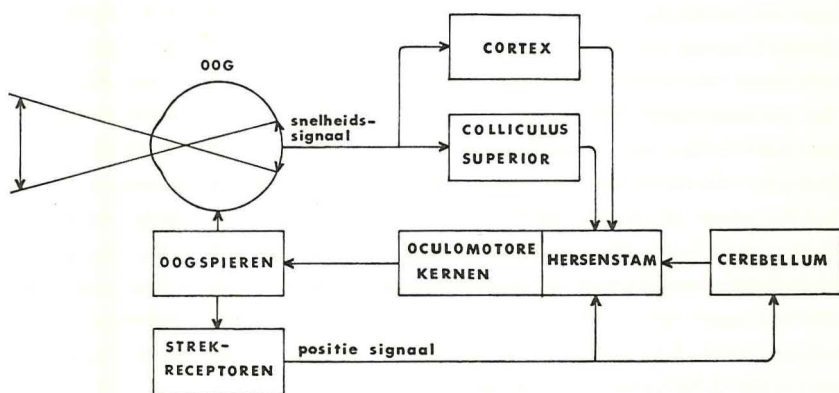


Fig. 8

Verdere steun voor deze hypothese vormt de vondst van FUCHS & KORNHUBER (1969) dat strekreceptoren van de oogspieren van de kat op het cerebellum projekteren, evenals dat voor de overige strekreceptoren het geval is. Het lijkt dan ook niet onmogelijk, dat het cerebellum in het algemeen de rol vervult van computer van het motorische systeem voor het geval dat snelle bewegingen moeten worden uitgevoerd die geen tijd laten voor een correctie door feedback. Het is moeilijk om gedocumenteerde voorbeelden van dergelijke bewegingen buiten het oculomotorisch systeem te geven. Wellicht vormt de snelle slag van de 'kopnystagmus' er een. Een meer kwantitatieve benadering van de bekende motorische stoornissen bij cerebellaire dysfunctie lijkt nu vruchtbaar.

Bij het konijn is de gehele retina min of meer gelijkwaardig van structuur, met uitzondering van de langgerekte horizontale 'visual streak'. Het dier heeft dan ook geen reden om een voorwerp van speciale interesse op een voorkeursplaats in de retina af te beelden, indien zulke visueel interessante objecten al bestaan voor een konijn. In elk geval is er geen spoor van een fixatie- of volgmechanisme voor geïsoleerde objecten. Het menselijk oog echter bevat een *fovea*, waar de gezichtsscherpte vele malen beter is dan in de perifere retina. Hoewel er geen reden is om te veronderstellen dat de bij het konijn gevonden mechanismen niet ook bij de mens aanwezig zijn, wordt het menselijke oculomotorische patroon overheerst door het voortdurend richten van de fovea op het object dat op dat moment de speciale interesse heeft. Dit richten van de fovea gebeurt merendeels door saccades, die qua vorm het karakter hebben van de snelle terugslagen van de optokinetische nystagmus bij het konijn.

Bij het konijn dienen de saccades uitsluitend om het oog terug te brengen naar de middenstand in de orbita: bij het menselijk fixeren dienen de saccades er toe om de fovea op een specifiek punt in de visuele omgeving te richten. Men kan de zaak ook omkeren en stellen dat de saccade dient om een gekozen onderdeel van de retinale projectie naar de fovea te brengen. Het doel is dan niet de middenpositie in de orbita, maar de fovea; de benodigde informatie voor de sprong komt niet van de strekreceptoren, maar van de retina. Als stuurprobleem zijn de twee bewegingen met deze formulering echter zeer gelijksoortig geworden. Ook bij het foveaal fixeren wordt de sprong waarschijnlijk gepreprogrammeerd, en hebben we dus te maken met een open loop systeem. Er zijn aanwijzingen dat ook bij de mens cerebellaire stoornissen leiden tot stoornissen in de programmering van saccades (ALAJOUANINE et al. 1958; HOYT & DAROFF, 1970).

Naast deze sprongvormige fixatiebewegingen komen bij de mens ook gladde volgbewegingen voor, in het bijzonder bij het volgen van geleidelijke,

voorspelbare bewegingen. In tegenstelling tot het konijn kan de mens echter ook kleine objecten die tegen een stilstaande, contrastrijke achtergrond bewegen, met een gladde beweging volgen. Hoe komt het dat deze beweging niet krachtig tegengewerkt wordt door relatieve achtergrondbeweging?

Blijkbaar is het voor het menselijke visuele systeem mogelijk om een bepaald object te selekteren, en de rest van de visuele wereld als achtergrond te beschouwen. De snelheid van dit geïsoleerde object wordt gemeten ten opzichte van de achtergrond en deze snelheid wordt zoveel mogelijk door het oog gevolgd. Dit volgsysteem zou hetzelfde kunnen zijn als dat van het konijn, met dit verschil dat het systeem nu niet noodzakelijkerwijze 'nul' als commando heeft, maar naar verkiezing ook een bepaalde object - achtergrondssnelheid. Een dergelijke hypothese is in overeenstemming met waarnemingen van TER BRAAK (1957) bij 'ambivalente' prikkeling van de fovea. Wanneer onder deze omstandigheden de achtergrond naar *rechts* bewoog, werd een nystagmus met de langzame fase naar *links* opgewekt en zag de proefpersoon de naar links lopende strepen van de ambivalente centrale prikkel. De gladde volgbeweging wordt bij de mens vaak aangevuld met snelle instelbewegingen (saccades) die ertoe bijdragen om de fovea zo nauwkeurig mogelijk op het doel gericht te houden. Het blijkt voor een proefpersoon mogelijk te zijn de strategie van zijn oogbewegingen naar willekeur te beïnvloeden. Met enige oefening is het mogelijk de saccades vrijwel achterwege te laten, en een object uitsluitend met een gladde beweging te vervolgen (STEINMAN, CUNITZ, TIMBERLAKE & HERMAN, 1967; PUCKET & STEINMAN, 1969). Het merkwaardige is dat onder deze omstandigheden de oogsnelheid altijd *lager* is dan de objektsnelheid, in tegenstelling tot vroegere rapporten. De oogsnelheid is niet meer dan circa tachtig procent van de objektsnelheid, zodat van een echte positie-stabilisatie geen sprake is. Dit alles wijst er op dat ook bij de mens de gladde volgbeweging een snelheidsvolger is, en geen positievolger, evenals bij het konijn het geval is. Zelfs de prestatie van het systeem is kwantitatief niet beter dan die van het konijn. Het is dus voor de mens blijkbaar mogelijk vrijwillig afstand te doen van een in de evolutie verworven volgmechanisme, en het blijkt dat hij onder die omstandigheden enigszins op een konijn gaat lijken. Ik beschouw dit zeker als een aanmoediging om het fundamentele experimentele onderzoek bij het konijn voort te zetten.

LITERATUUR

ALAJOUANINE, Th.; LHERMITTE, F.; REMOND, A.; GEBERSEK, V. & LESEVRE, N. (1958).

Enregistrements oculographiques des mouvements oculaires dans le syndrome cérébelleux.

Revue Neurol. 98, 714-722.

BARLOW, H. B.; HILL, R. M. & LEVICK, W. R. (1964).

Retinal ganglion cells responding selectively to direction and speed of image motion in the rabbit.

J. Physiol. 173, 377-407.

TER BRAAK, J. W. G. (1936).

Untersuchungen über optokinetischen Nystagmus.

Arch. néerl. Physiol. 21, 309-376.

TER BRAAK, J. W. G. (1957).

'Ambivalent' optokinetic stimulation.

Folia Psych. Neurol. Neurochir. Neerl. 60, 131-135.

COLLEWIJN, H. (1969a).

Optokinetic eye movements in the rabbit: input-output relations.

Vision Res. 9, 117-132.

COLLEWIJN, H. (1969b).

Changes in visual evoked responses during the fast phase of optokinetic nystagmus in the rabbit.

Vision Res. 9, 803-814.

COLLEWIJN, H. (1970a).

Oculomotor reactions in the cuttlefish, *Sepia officinalis*.

J. Exp. Biol., in the press.

COLLEWIJN, H. (1970b).

The normal range of horizontal eye movements in the rabbit.

Exptl. Neurol, submitted.

COLLEWIJN, H. (1970c).

Dysmetria of fast phase of optokinetic nystagmus in cerebellectomized rabbits.

Exptl. Neurol, submitted.

FUCHS, A. F. & KORNHUBER, H. H. (1969).

Extraocular muscle afferents to the cerebellum of the cat.

J. Physiol. (London), 200, 713-722.

HOUK, J. & HENNEMAN, E. (1967).

Feedback control of skeletal muscles.

Brain Res. 5, 433-451.

HOYT, W. F. & DAROFF, R. B. (1970).

Neurophysiological- Neuro-ophthalmological correlations in eye movement.

Proceedings of the Symposium on the Control of Eye Movements, San Francisco 1969.

Academic Press, in the press.

PUCKETT, J. de W. & STEINMAN, R. M. (1969).

Tracking eye movements with and without saccadic correction.

Vision Res. 9, 695-703.

STEINMAN, R. M.; CUNITZ, R. J.; TIMBERLAKE, G. T. & HERMAN, M. (1967).

Voluntary control of microsaccades during maintained monocular fixation.

Science 155, 1577-1579.

