

EEN ONDERZOEK NAAR DE GEVOLGEN VAN LICHTONTHOUDING  
OP HET NETVLIES VAN HET KONIJN.



EEN ONDERZOEK NAAR DE GEVOLGEN VAN LICHTONTHOUDING OP HET  
NETVLIES VAN HET KONIJN

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD VAN DOCTOR  
IN DE GENEESKUNDE AAN DE MEDISCHE FACUL-  
TEIT TE ROTTERDAM, OP GEZAG VAN DE DECAAN  
PROF. D. C. DEN HAAN, HOOGLEERAAR IN DE  
FACULTEIT DER GENEESKUNDE, TEGEN DE BE-  
DENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER GENEES-  
KUNDE TE VERDEDIGEN OP 10 JUNI 1970 TE  
16.00 UUR.

DOOR

JOHAN HENDRIK REUTER

GEBOREN TE BATAVIA IN 1938

PROMOTOR : PROF. DR. M. W. VAN HOF

CO-REFERENT: PROF. DR. H. E. HENKES

PROF. DR. W. STORM VAN LEEUWEN

AAN MIJN OUDERS

AAN MIJN VROUW



## INHOUDSOPGAVE

1. Vraagstelling	1
2. Literatuur overzicht	4
3. Methodiek	11
4. Het met lichtflitsen opgewekte ERG van normaal opgegroeide, volwassen konijnen	23
5. De postnatale ontwikkeling van het ERG bij konijnen die in het donker opgroeien	31
6. Het ERG bij konijnen, opgegroeid in het donker tot de leeftijd van 17 weken	47
7. 'Wavelets' gesuperponeerd op de b-golf	55
8. De amplitude-modulatie frekwentie curve van het konijn	57
9. Relatie tussen 'flits' ERG en 'sinus' ERG	73
10. Photopische en scotopische A-MF curven	89
11. De A-MF curven bij in het donker opgegroeide konijnen	92
12. Bespreking der resultaten	97
13. Samenvatting	99
14. Summary	101
15. Literatuur	103





## VRAAGSTELLING

Dit proefschrift dient beschouwd te worden als een voortzetting van het onderzoek verricht door LEGEIN (1969) en neergelegd in zijn proefschrift 'De postnatale ontwikkeling van het electroretinogram bij de cavia en het konijn'. Alvorens de vraagstelling voor het huidige onderzoek te formuleren zullen enkele van de resultaten waarop werd voortgebouwd worden geresumeerd.

Het bleek dat de in het donker geboren en opgegroeide cavia op de leeftijd van drie maanden een electroretinogram (in het vervolg aangeduid als ERG) vertoont waarin wel een normale a-golf voorkomt, maar geen normale b-golf. Deze laatste was aanzienlijk kleiner dan bij dieren van dezelfde leeftijd, opgegroeid onder normale verlichtingscondities. Het bleek dat deze kleinere b-golf niet het gevolg is van een in de ontwikkeling achterblijven van de retina.

Bij cavia's, geboren onder normale omstandigheden is het ERG 24 uur na de geboorte al vrijwel gelijk aan dat van het volwassen dier (BORNSCHEIN, 1959, VAN HOF en USAMI, 1968).

HESS (1959) vond dat de pasgeboren cavia ook 'imprinting' vertoonde. Met andere woorden, dit dier wordt met een functioneel goed ontwikkeld visueel systeem geboren.

LEGEIN (l.c.) vond dat 4 dagen oude cavia's, ongeacht of zij in het donker of in het licht geboren en opgegroeid waren, een normaal 'volwassen' ERG vertoonden. Dat betekent dus dat

de kleiner dan normale b-golf bij de drie maanden oude, in het donker opgegroeide cavia's het gevolg was van een secundaire functionele verandering na een aanvankelijk normale ontwikkeling. Deze gegevens werden verkregen bij de cavia, een dier dat geboren wordt na de voor een knaagdier van deze grootte lange dracht van ongeveer 63 dagen. In dit proefschrift komt nu de vraag aan de orde of er invloed van lichtonthouding is op het ERG van het konijn. Dit dier wordt geboren na een dracht van ongeveer 28 - 30 dagen. De oogleden zijn bij de geboorte nog gesloten en, zoals bij het literatuuroverzicht beschreven zal worden, de morfologische en electrofysiologische ontwikkeling vindt grotendeels na de geboorte plaats. De kern van de vraagstelling is: Wordt de normale postnatale ontwikkeling van het ERG van het konijn beïnvloed door lichtonthouding.

Dat voor dit onderzoek speciaal het konijn bestudeerd werd vindt zijn oorzaak in het feit dat in de afdeling waar het proefschrift bewerkt werd zowel met gedrags- als met electrofysiologische technieken het vermogen tot patroonherkennen van normale en van in het donker opgegroeide konijnen werd onderzocht. De hier te beschrijven resultaten hebben slechts betrekking op de invloed van lichtonthouding op het netvlies en vormen een onderdeel van het gehele onderzoekprogramma. Het valt buiten het bestek van dit proefschrift de vraagstelling die aan het gehele programma ten grondslag ligt te be-

spreken. Hiervoor kan o.a. verwezen worden naar HEBB's klassieke 'Organization of behavior' uit 1949. In wezen is de vraagstelling al omschreven in LOCKE's 'Essay concerning human understanding'. (1690). Hierin wordt de vraag gesteld: 'Suppose a man born blind, and now adult, and taught by his touch to distinguish between a cube and a sphere of the same metal. Suppose then the cube and sphere were placed on a table, and the blind man made to see: Query, whether by his sight, before he touched them, could he distinguish, and tell which was the globe, which the cube?

## LITERATUUR OVERZICHT

Het literatuur overzicht van BROWN (1968) geeft de huidige stand van zaken betreffende de interpretatie van de verschillende componenten van het ERG uitvoerig weer. Enkele aspecten betreffende de genese van de a-, b- en c-golf zullen, voor zover zij met betrekking tot de volgende hoofdstukken relevant zijn, in het kort worden besproken. Wanneer met micro-electroden op verschillende diepten van het netvlies afgeleid wordt blijkt dat zowel de a- als de c-golf de grootste amplitude vertonen in de laag van de receptoren, terwijl de b-golf maximaal is in de binnenste nucleaire laag. Dat de a-golf inderdaad het gevolg is van processen die zich afspelen in de receptorcellen wordt naast de argumentatie weergegeven door BROWN (l.c.) o.a. sterk gesuggereerd door een recent artikel van PENN en HAGINS (1969). Gezien de oorsprongsplaats van de b-golf kan men veilig stellen dat deze golf het gevolg is van processen die zich in het neuronale gedeelte van het netvlies afspelen, zonder dat duidelijk is of er een bepaalde cel of een bepaald synapstype in het bijzonder voor dit fenomeen verantwoordelijk gehouden kan worden.

De c-golf is evenals de b-golf cornea positief. Het verloop is echter veel langzamer. De top ligt ongeveer 0,4 - 1,0 seconde na het begin van de lichtflits. De genese is nog betrekkelijk onduidelijk. In de eerste plaats is het opvallend dat de c-golf niet voorkomt bij zuivere staafjes ogen (eekhoorn:

ARDEN en TANSLEY, 1955, CRESCITELLI, 1961; gehoornde pad: CHAFFEE en SUTCLIFFE, 1930).

Bij onderzoek met microelectroden op verschillende diepten in het netvlies is gebleken dat de amplitude van deze golf, evenals van de a-golf, maximaal is in het gebied van de receptorenlaag (BROWN en WIESEL, 1961). Verder is gevonden bij de kikker (GRANIT en MUNSTERHJELM, 1937) en bij het konijn (DODT, 1957) dat de spektrale gevoeligheidscurve van de c-golf overeenkomt met die van de lichtresorptiecurve van rhodopsine. Tezamen pleiten deze gegevens er voor dat de c-golf opgewekt wordt door de inwerking van licht op de staafjes. Toch is de c-golf niet een reactie van de staafjes zonder meer. NOELL (1954) beschreef dat Na-jodaat selektief de c-golf doet verdwijnen en bovendien selektief de pigmentcellaag destrueert. Hij concludeerde dan ook dat de c-golf een resultaat is van processen die zich in de pigmentcellaag afspelen. Dit past bij YAMASHITA's (1959) bevindingen. Deze auteur kon alle ERG componenten van het geïsoleerde netvlies afleiden, behalve de c-golf. In een meer recent onderzoek (CRESCITELLI en SICKEL, 1969) werd dit bevestigd. Bovendien wisten BROWN en WIESEL (1961) intracellulair af te leiden van cellen in de pigmentlaag. Inderdaad vonden zij, gesuperponeerd op het membraanpotentiaal, golven van een gelijk tijdsverloop als de c-golf. Zoals bij intracellulaire afleidingen te verwachten valt waren de potentialen tegengesteld

van teken aan die bij extracellulaire afleidingen en bovendien groter van amplitude. Het bovenstaande pleit er voor dat de c-golf het direkte gevolg is van processen die zich afspelen in de pigmentcellaag, maar dat deze in gang gezet worden door de inwerking van licht op de staafjes.

Dit neemt niet weg dat ook een direkte reactie van pigmentcellen op licht voorkomt. Na verwijdering van het netvlies kunnen lichtflitsen potentiaalveranderingen opwekken in de pigmentcellaag (BROWN, l.c.). Het pigment zelf (melanine) speelt hierbij een belangrijke rol, want bij albino's (ARDEN et al. 1966, BROWN et al. 1966, 1967b) treden deze verschijnselen niet op. Dat deze direkte reactie van de pigmentcel niet bijdraagt tot de c-golf blijkt uit het feit dat de direkte reactie niet zoals de c-golf een spektrale gevoeligheidscurve vertoont gelijk aan de resorptiecurve van rhodopsine. Een ander verschil is dat de direkte pigmentcel reactie niet adapteert, de c-golf wel (lichtadaptatie gaat gepaard met verkleining van de c-golf).

Wat betreft de postnatale ontwikkeling van het retinogram bij dieren die met gesloten oogleden geboren worden blijkt in het algemeen dat gedurende, ongeveer, de eerste week na de geboorte geen ERG afgeleid kan worden. Daarna begint een ontwikkeling waarbij in het algemeen eerst de a-golf, daarna de b-golf optreedt.

muis: KEELER et al. (1928); BONAVENTURA & KARLI (1968)

konijn: NOELL (1958)

rat: BONTING et al. (1961); HELLNER & UTERMANN (1965);

WEIDMAN & KUWABARA (1969)

hond: PARRY et al. (1955); HORSTEN & WINKELMAN (1960)

kat: ZETTERSTROM (1955)

Voor een korte samenvatting van deze artikelen zij verwezen naar pag. 3 - 6 van het proefschrift van LEGEIN.

Hoewel er diverse studies verricht zijn over het verband tussen de morfologische ontwikkeling van het netvlies en die van het ERG waren tot voor kort deze beschrijvingen relatief weinig verhelderend. Met het toenemend gebruik van het electronenmicroscoop kan men verwachten dat grote vooruitgang gemaakt zal worden.

Dit moge blijken uit het zeer recente onderzoek van NILSSON en CRESCITELLI (1969). Deze auteurs beschreven de ontwikkeling van het ERG van de bullfrog en trachtten een verband te leggen met de electronen microscopische bevindingen.

Zij beschrijven hoe zich eerst een uitsluitend cornea-negatieve fase (a-golf) ontwikkelt. Dit valt samen met het grotendeels ontwikkeld zijn van de receptoren. Het gedeelte van de receptorcel dat het laatst gevormd wordt is het 'synaps uiteinde' dat het contact vormt met uitlopers uit de buitenste plexiforme laag. Het tot ontwikkeling komen van dit 'synaptisch uiteinde' d.w.z. het tot stand komen van een verbinding

met het neuronale gedeelte van de retina, gaat gepaard met het ontstaan van een b-golf. Of deze ontwikkeling ook bij de zoogdieren zo verloopt zal nog moeten blijken. Het zou in ieder geval passen bij de zienswijze dat de b-golf ontstaat in de achter de receptoren geschakelde zenuwcellen.

Het effect van lichtonthouding is onderzocht bij de kat.

ZETTERSTROM (1955) vond dat lichtonthouding in de postnatale periode het ontstaan van de b-golf wat vertraagde, maar dat wanneer de lichtonthouding duurt tot 4-5 weken na de geboorte het amplitudeverschil spontaan ingehaald werd. Op die leeftijd was de grootte van de b-golf van in het donker en onder normale omstandigheden opgegroeide dieren gelijk. Verder bleek dat wanneer er op iets jongere leeftijd een achterstand in b-golf amplitude was, deze met behulp van ongeveer dertig lichtflitsen ongedaan kon worden gemaakt. D.w.z. onder invloed van enige lichtflitsen bereikte de b-golf een waarde die gelijk was aan die van onder normale omstandigheden opgegroeide dieren van dezelfde leeftijd. BAXTER en RIESEN (1961) bestudeerden het ERG van katten die tot op de leeftijd van 12 maanden in het donker verbleven en ook hier bleek het effect betrekkelijk gering en bovendien reversibel. Zij registreerden ERG's bij verschillende lichtsterkten en flitsinterval duur. Het bleek dat de b-golf bij de in het donker opgegroeide dieren niet verschilde van die bij de controle dieren wanneer de intervallen tussen de flitsen één minuut bedroeg. Anders werd dit bij



flitsintervallen van 10 seconden: de laagste flits intensiteiten gaven dan nog wel overeenkomstige b-golf amplitudes, bij de hogere intensiteiten was de amplitude significant lager bij de in het donker opgegroeide dieren dan bij de controle dieren. Verder bleek dat, ook al was de b-golf kleiner dan normaal, de a-golf niet verkleind was.

De b-golf afwijkingen konden tot verdwijnen gebracht worden door de dieren 2 dagen onder normale verlichtingscondities te brengen. Deze b-golf verkleining werd ook beschreven door GANZ, FITCH en SATTENBERG (1968). Katten die opgroeiden tot de leeftijd van 1-6 maanden met eenzijdig dichtgehechte oogleden toonden een sterk verkleinde b-golf aan die kant. Deze verkleining was zelfs zeer aanzienlijk: na 14 weken monoculaire lichtonthouding b.v. werd een amplitude reductie van ongeveer 60% gevonden.

Langduriger lichtonthouding (katten opgegroeid in het donker tot de leeftijd van 15 tot 18 maanden) geeft behalve de amplitude verkleining nog een verlenging van de refractaire periode van de b-golf. Er bleek echter geen latentieverschil of vormverschil te bestaan. De auteurs stellen nadrukkelijk dat de a-golf onder alle omstandigheden normaal van amplitude bleef en concluderen dan ook dat de lichtonthouding niet op de receptoren zelf, maar op de laag van bipolaire cellen, dan wel op de overgang van receptor naar bipolaire cellen ingrijpt. Uit een onderzoek van CORNWELL en SHARPLESS (1968) bleek boven-

dien dat deze b-golf verkleining ook optrad wanneer normaal opgegroeide dieren enige tijd in het donker werden gebracht. De verschillen in de door de diverse auteurs gebruikte proefopstellingen zijn echter van dien aard dat het niet mogelijk is na te gaan of het effect van lichtonthouding op volwassen leeftijd gelijk is aan dat in de postnatale periode.

Dit werd wel vergeleken bij de cavia door LEGEIN (l.c.).

Uit zijn onderzoek bleek dat het effect van drie maanden lichtonthouding aanzienlijk groter is bij cavia's die in het donker geboren worden en daarna in het donker verblijven, dan bij cavia's die normaal opgegroeid zijn en op de leeftijd van drie maanden gedurende een zelfde periode in het donker gebracht worden.

Wat betreft de morfologische gevolgen van lichtonthouding op de retina bestaat er een uitvoerige studie van WEISKRANTZ (1958) bij de kat. Hij beschreef de binnenste plexiforme laag als de enige plaats waar afwijkingen bestonden bij katten waar van één oog vanaf de geboorte dichtgehecht was. De retina's werden bestudeerd toen de dieren 17 weken oud waren. Het bleek dat de binnenste plexiforme laag dunner (ongeveer 15%) was dan bij de controle retina's. Bovendien bleek er een sterke afname van de dichtheid van de Müller vezels in het netvlies te bestaan. Deze vondsten zijn in overeenstemming met het feit dat de a-golf niet en de b-golf wel verkleind bij lichtonthouding.

## METHODIEK

Tenzij anders aangegeven waren de gebruikte konijnen steeds zgn. Hollandertjes. De ruimte waarin de lichtonthouding plaats vond was totaal donker. Schoonhouden van de kooien, voederen e.d. werd zonder licht verricht.

Voor controles werd af en toe een Sniper Scope (Merk: L.E.T., België) gebruikt. De dieren die onder zgn. normale verlichtingscondities opgroeiden verbleven in een ruimte waarin het licht per etmaal 12 uur aan was. De verlichtingssterkte bedroeg ongeveer 300 lux.

Behalve konijnen werden nog andere proefdieren gebruikt. Dit werd gedaan om d.m.v. vergelijking bepaalde aspecten van het konijne ERG te kunnen interpreteren. De volledige proefdierlijst was als volgt:

1. Konijn: *Oryctolagus cuniculus* (Linnaeus, 1758)  
     (Lagomorpha, Leporidae)  
     (gedomesticeerde vorm)
2. Eekhoorn: *Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758  
     (Rodentia, Sciuridae)
3. Chipmunk: *Eutamias* Spec.  
     (Rodentia, Sciuridae)
4. Hamster: *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758)  
     (Rodentia, Cricetidae)
5. Goudhamster: *Mesocricetus auratus* (Waterhouse, 1839)  
     (Rodentia, Cricetidae)

6. Chinese hamster: *Cricetulus* Spec.  
(Rodentia, Cricetidae)
7. Woestijnrat: *Meriones* spec.  
(Rodentia, Cricetidae)
8. Cavia: *Cavia porcellus* (Linnaeus, 1758)  
(Rodentia, Caviidae)  
(gedomesticeerde vorm)
9. Rat: *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769)  
(Rodentia, Muridae)  
(gedomesticeerde vorm)

De in dit proefschrift verwerkte gegevens van de cavia en de rat werden overgenomen uit het onderzoek van LEGEIN.

Het ERG werd in alle gevallen afgeleid tussen een naaldelectrode in de voorste oogkamer en één aan het oor.

Tenzij anders aangegeven werd steeds urethaan narcose gebruikt (1500 mg/kg lichaamsgewicht, intraperitoneaal). Alvorens de elektroden in te brengen was de pupil met atropine verwijfd.

Bij dieren die uit het donker kwamen werden de elektroden aangebracht bij diep rode verlichting. Twee soorten van lichtflitsprikkelers werden gebruikt:

ritmische lichtflitsen en sinusoidaal gemoduleerd licht.

A) HET ERG OPGEWEKT MET RITMISCHE LICHTFLITSEN.

De lichtflitsen werden verkregen m.b.v. een Grass fotostimulator (PS<sub>2</sub>). De individuele flitsduur bedroeg ongeveer 10 $\mu$ sec.

Het apparaat is zo uitgevoerd dat vijf lichtintensiteiten (aangeduid als 1, 2, 4, 8 en 16) ter beschikking staan. Bij iedere hogere intensiteit is de hoeveelheid licht ongeveer het dubbele van dat van de voorgaande.

De flitslamp stond steeds 40 cm voor het oog, terwijl zich een wit transparant scherm vlak voor het oog bevond. Evenals bij de door LEGEIN onderzochte cavia's werd hier gevonden dat verzwakking van de lichtintensiteit '1' m.b.v. een pakket grijsfilters dat  $2.43 \times 10^{-3}$  van het licht doorlaat, leidde tot een luminantie van het scherm die juist onvoldoende was om bij normale konijnen een ERG op te wekken.

De potentialen werden geregistreerd met behulp van een Grass Polygraaf. De gebruikte frekwentie karakteristiek was bij alle experimenten 0.22 - 300 c.p.s. (-3 dB). Steeds werden series van ruim honderd onderling gelijke lichtflitsen aangeboden. De flitsfrekwentie was steeds 1 per seconde. Per serie werd een gemiddeld ERG uit 100 flitsperioden bepaald met behulp van een Nuclear Chicago Data Retrieval Computer (D.R.C.). Tenzij anders aangegeven werd van iedere flitsperiode de eerste 250 msec geanalyseerd. De D.R.C. werd gestart door een impuls afkomstig van een naast het oog geplaatste fotocel. De gemiddelde curve werd tenslotte door een X-Y schrijver uitgeschreven.

Fig. 1 geeft schematisch de opstelling weer.

In het algemeen werd een vaste procedure voor het vastleggen van de flits ERG's gebruikt. Nadat de elektroden aangebracht waren verbleef het dier een half uur in het donker. Ook bij de dieren die uit de donkere ruimte kwamen werd, om de omstandigheden zoveel mogelijk gelijk te houden, deze tijd in acht genomen.

Daarna werden 5 flitsseries, van opklimmende intensiteit aangeboden. Van iedere serie werd m.b.v. de D.R.C. een gemiddeld ERG bepaald.

Fig. 2 geeft een voorbeeld van de aldus bij één dier verkregen gemiddelde ERG's. Per curve werden nu 4 grootheden gemeten, aV, bV, at en bt (voor verklaring zie Fig. 3).

Van een groep qua proefomstandigheden vergelijkbare dieren werden deze gegevens gemiddeld en gerangschikt in grafieken zoals Fig. 6 en Fig. 8.

Nadat de flitsseries met opklimmende lichtintensiteit gegeven waren, werden vijf flitsseries (1 t/m 5) gepresenteerd van gelijke lichtintensiteit (int. '8'). De bedoeling was na te gaan in hoeverre het ERG bij langdurig prikkelen veranderde en of een 'uitputting' min of meer analoog aan die beschreven door KNAVE (1969) bestond. De gegevens van deze flitsseries werden verwerkt als in Fig. 10.

Vervolgens werd nog een werkwijze gevolgd die het mogelijk maakte om na te gaan in hoeverre de eerste flitsen van een reeks een 'activerende' werking op het netvlies hebben in de

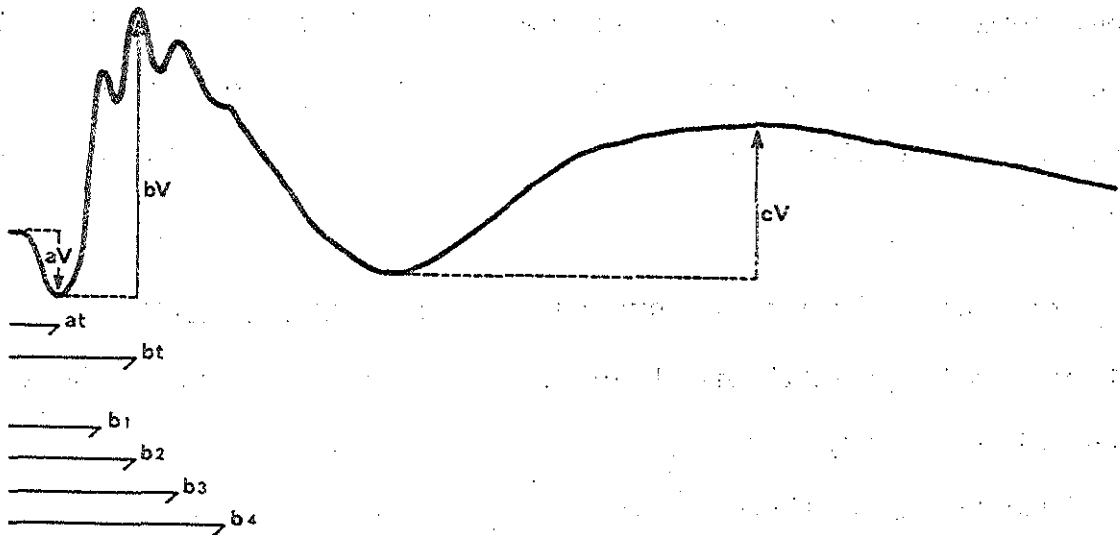


fig. 3.

- aV: spanningsverschil tussen het 0-niveau en de top van de eerste cornea negatieve deflectie (a-golf).
- bV: spanningsverschil tussen de top van de cornea negatieve deflectie en die van de hoogste daarop volgende cornea positieve deflectie (b-golf).
- cV: spanningsverschil tussen het diepste punt van het afdalende been van de b-golf en de hoogste top van de daarop volgende cornea positieve deflectie.
- at: tijd tussen het aanbieden van de lichtflits en de top van de eerste cornea negatieve deflectie.
- bt: tijd tussen het aanbieden van de lichtflits en de top van de hoogste cornea positieve deflectie.
- b<sub>1</sub>, b<sub>2</sub>, etc.: tijd tussen het aanbieden van de lichtflits en de top van de 1e, 2e, etc. 'wavelet'.

zin van het door ZETTERSTROM (1955) beschreven effect bij de in het donker opgegroeide katten (zie pag. 8). De werkwijze bestond hieruit dat in de inkschrijver curve de bV waarden per periode gemeten werd. De eerste 20 bV waarden werden uitgezet tegen het rangnummer van de flits. Voor een groep gelijkwaardige dieren kan men dan een curve uitzetten zoals in Fig. 12.

#### B) HET ERG OPGEWEXT MET SINUSVORMIG GEMODULEERD LICHT.

Sinusvormig gemoduleerd licht werd in een deel van de te beschrijven experimenten gebruikt.

De hiervoor gebruikte proefopstelling was ontwikkeld door VAN DER MARK en beschreven in het proefschrift van LEGEIN (l.c.).

Hier zullen slechts enkele hoofdpunten van de opstelling worden aangegeven.

Het oog bevindt zich op 5 cm afstand van een 35 x 35 cm .

'Helio scherm' waarvan de luminantie sinusvormig varieert. Dit wordt bereikt door een achter het scherm geplaatste halogeen lamp waarvoor een aantal condensorlenzen en een electromagnetische sluiters zijn geplaatst.

Twee gemiddelde luminantie niveaus werden gebruikt. Het hoogste, '100%', was zo dat op de plaats van het oog een verlichtingssterkte van 15 lux gemeten werd, de laagste, 0,36%, werd verkregen door tussenplaatsing van een grijsfilter pakket dat 0,36% van de lichtstroom naar het scherm doorliet. Deze laagste



luminantie lag voor het menselijk oog in het scotopisch gebied. De gebruikte modulatie diepte bedroeg bij alle experimenten 50%. Fig. 4 geeft de gehele opstelling weer. Met behulp van een funktiegenerator en een servobesturing wordt de electromagnetische sluiters bewogen. Via het Helioscherm viel het licht op het oog en op een fotocel. De signalen uit het oog passeerden na versterking (Grass Polygraaf: frekwentiebereik 0.22 - 300 c.p.s. (-3 dB), een Krohn-Hite bandpass filter ( $Q = 2$ )).

Met behulp van de Nuclear Chicago Data Retrieval Computer werd uit dit gefilterde signaal een gemiddeld ERG over 100 perioden bepaald en uitgeschreven op de X-Y schrijver. De D.R.C. werd gestart vanuit de funktiegenerator. Tijdens het experiment werden zoals het voorbeeld in Fig. 5 laat zien tegelijkertijd geregistreerd het signaal uit de fotocel (A), tijdsmarkering in seconden (B), signaal van de servobesturing der electromagnetische sluiters tussen halogeenlamp en proefdier (C), signaal uit het oog na versterking (D), signaal na filteren (E). Fig. 5 is afkomstig van een konijn.

Uit de gegevens aldus verkregen werden curven samengesteld waarin de amplitude van het door de D.R.C. gemiddelde signaal uitgezet werd tegen de modulatie frekwentie (in het vervolg aangeduid als A-MF curve).

Bij testen van de apparatuur was gebleken, dat de versterking door de opstelling constant was in het frekwentiegebied van

1 tot 50 per seconde. (c.p.s.).

Alle proefdieren adapteerden alvorens het experiment te beginnen gedurende een half uur aan het gemiddelde luminantie niveau. In die experimenten waar beide luminantie niveaus gebruikt werden, werd eerst de A-MF curve voor het laagste niveau bepaald. Alle dieren die niet aan langdurige lichtonthouding blootgesteld waren geweest werden gedurende 36 uur aan het donker geadapteerd.

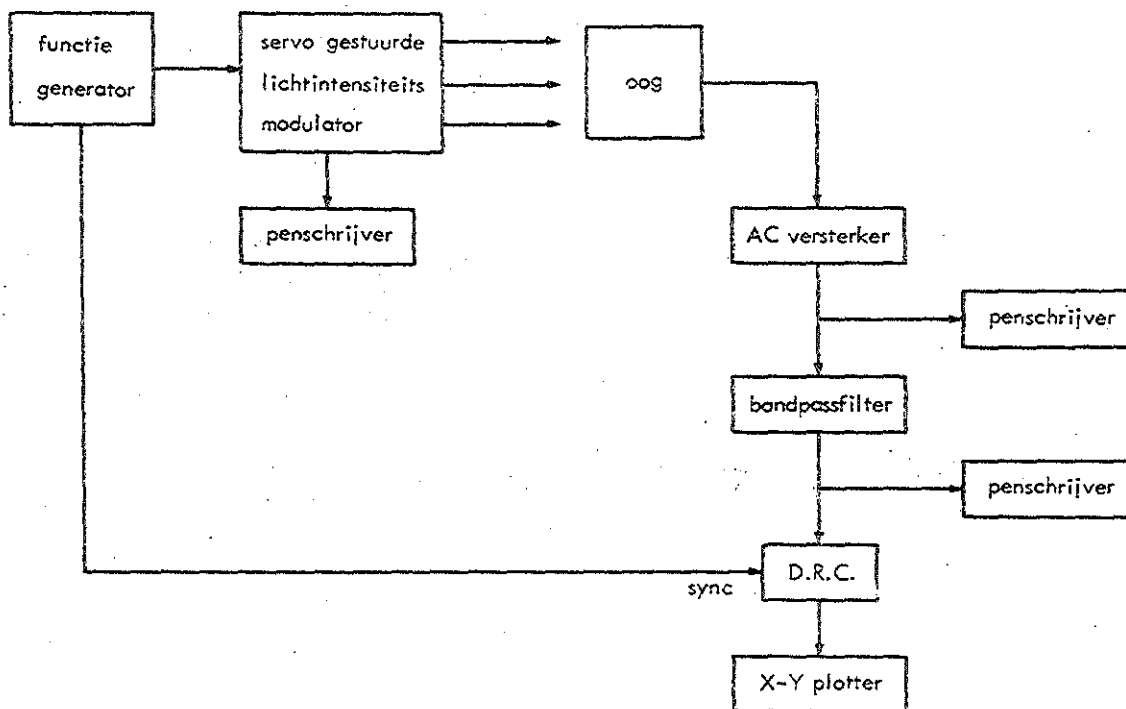


fig. 4.

Schematische weergave van de proefopstelling, gebruikt voor het afleiden van het ERG opgewekt met sinusvormig gemoduleerd licht.

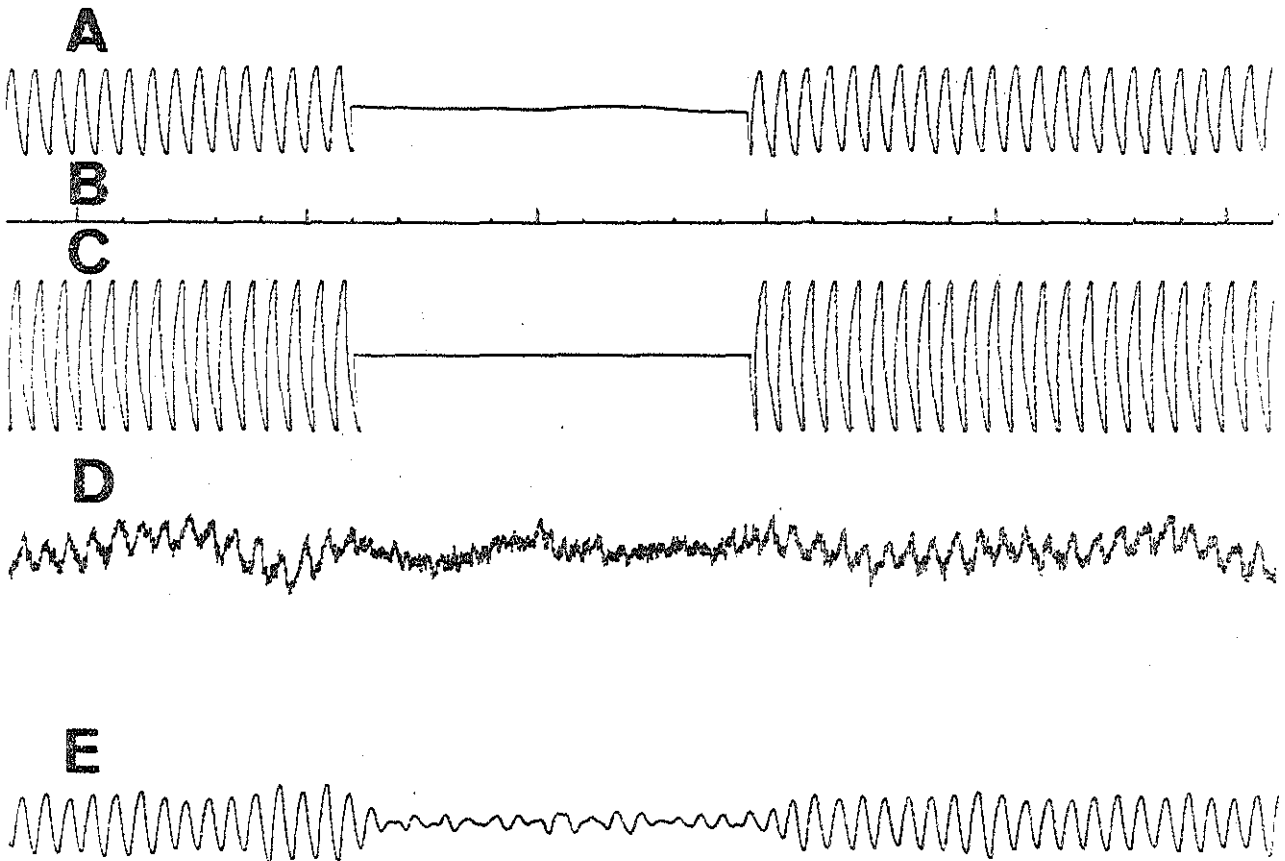


fig. 5.

Voorbeeld van de direkte pen registratie tijdens het stimuleren met sinusvormig gemoduleerd licht. Voorbeeld van stimulatie van een konijne-oog.

- A: signaal van de fotocel naast de kop van het proefdier.
- B: tijdmarkering in seconden.
- C: signaal van de servobesturing der electromagnetische sluiters tussen halogeenvlamp en proefdier.
- D: signaal afgeleid van het oog, na versterking.
- E: signaal D, na filteren.

## HET MET LICHTFLITSEN OPGEWEEKTE ERG VAN NORMAAL OPGE-GROEIDE VOLWASSEN KONIJNEN

Om als referentie te dienen voor de gegevens verkregen bij konijnen opgegroeid in het donker worden hier eerst de resultaten weergegeven verkregen bij 30 volwassen konijnen (ouder dan 3 maanden). Bovendien werden 30 konijnen bestudeerd die normaal opgegroeid waren tot de leeftijd van minstens 3 maanden en daarna gedurende lange tijd (6 maanden) in het donker verbleven.

De gemiddelde aV en bV waarden en de bijbehorende standaardfouten zijn weergegeven in Fig. 6 en Fig. 7. In Fig. 8 en 9 de bijbehorende aT en bT waarden. Vervolgens in Fig. 10 en 11 de aV en bV waarden verkregen met vijf opeenvolgende series met intensiteit '8'. Behalve dat hiermee de waarden van volwassen dieren verkregen werden die in het vervolg als referentie kunnen dienen blijkt bovendien dat bij een normaal opgegroeid volwassen dier zelfs langdurige lichtonthouding niet tot duidelijke ERG veranderingen leidt. Verder toont Fig. 12 dat de eerste flits een grote b-golf veroorzaakt. Dat deze beduidend groter is dan bij de niet uit het donker komende dieren kan verklaard worden uit het feit dat bij de flits ERG's slechts een half uur donker geadapted werd alvorens met het experiment te beginnen.

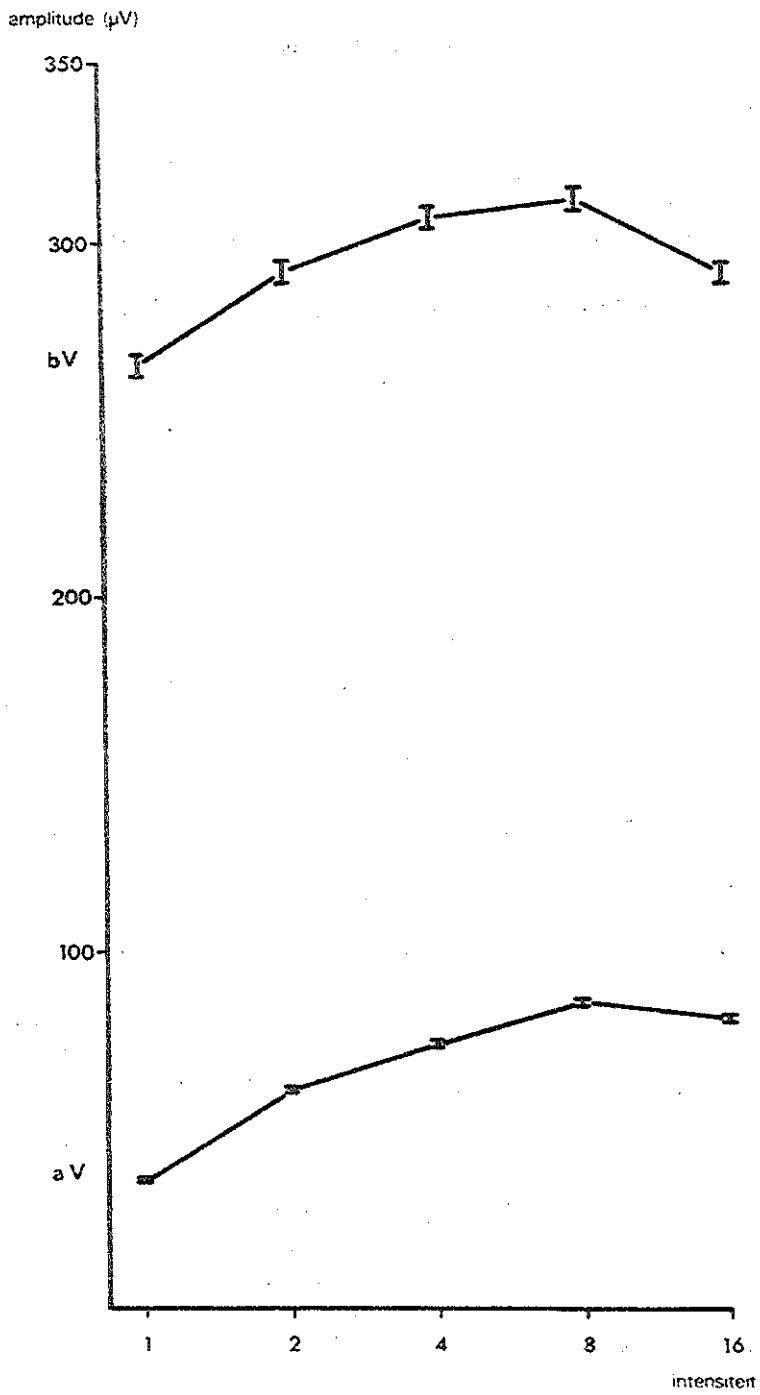


fig. 6.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
Normale, volwassen konijnen. N = 30.

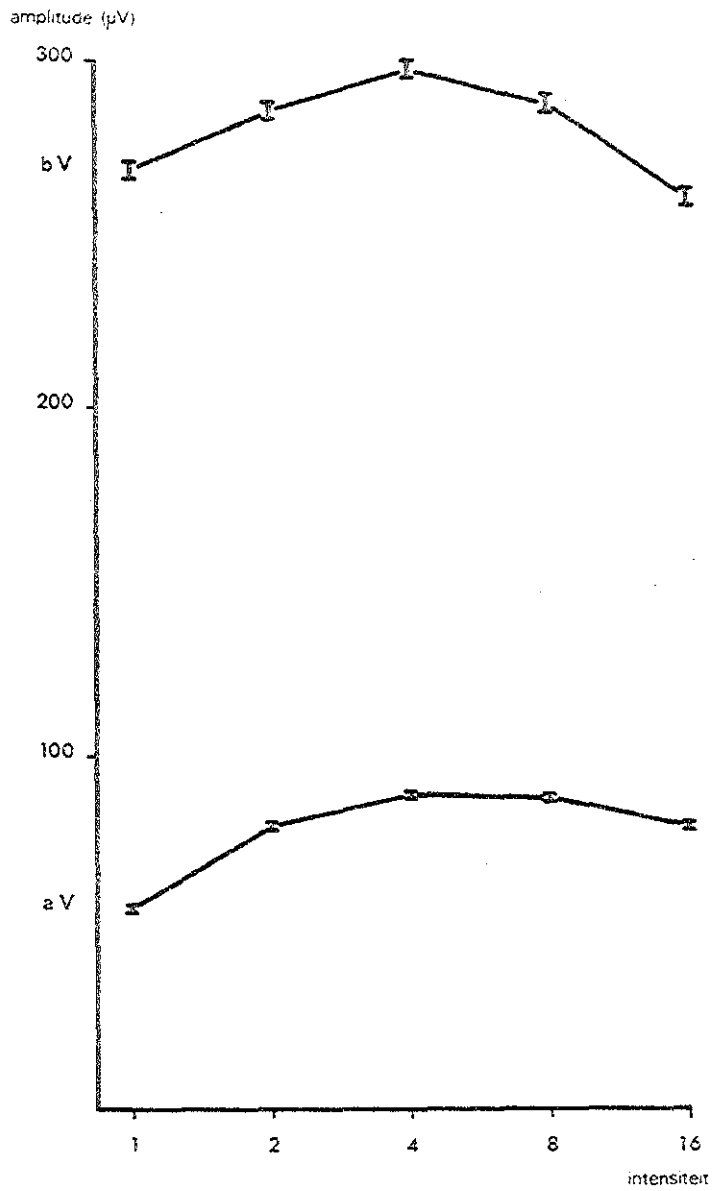


fig. 7.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout. Konijnen onder normale lichtomstandigheden opgegroeid (tenminste 3 maanden) en daarna 6 maanden in het donker. N = 30.

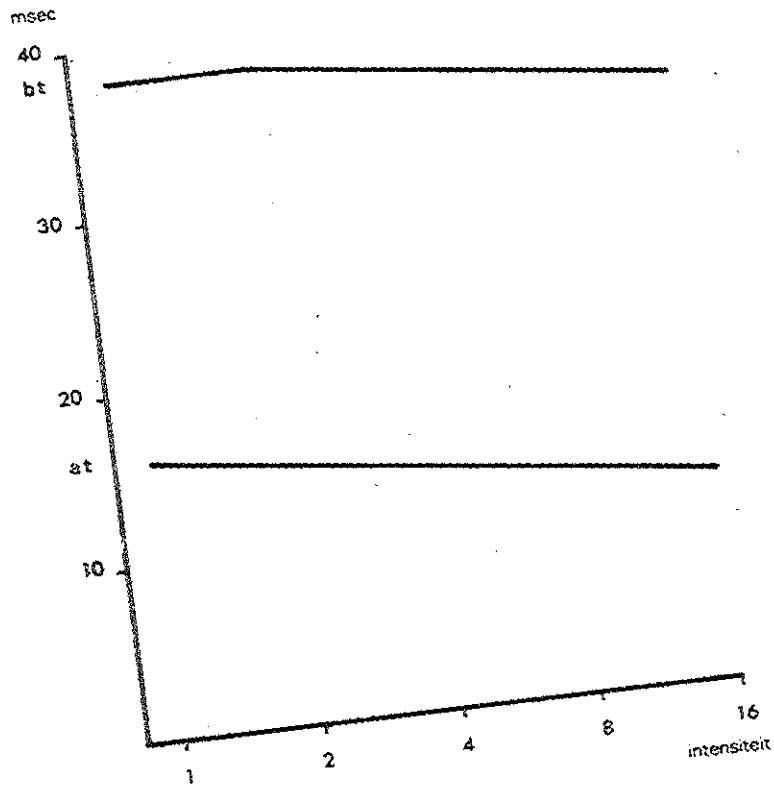


fig. 8.

De bij fig. 6 behorende at en bt waarden. Standaardfouten vallen binnen de lijndikte.



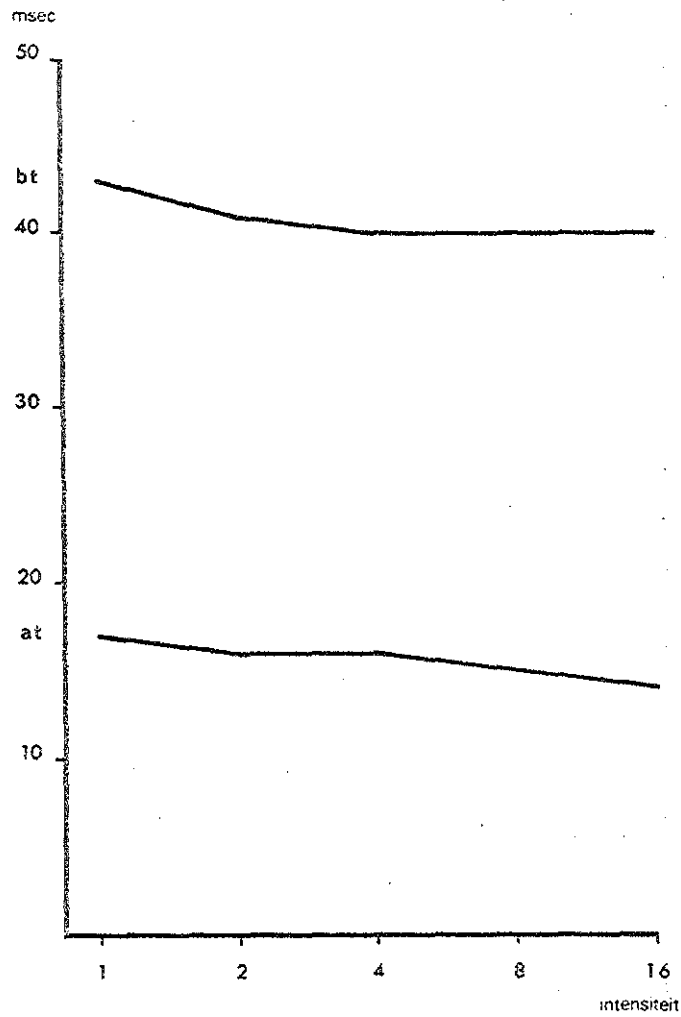


fig. 9.

De bij fig. 7 behorende at en bt waarden. Standaardfouten vallen binnen de lijndikte.

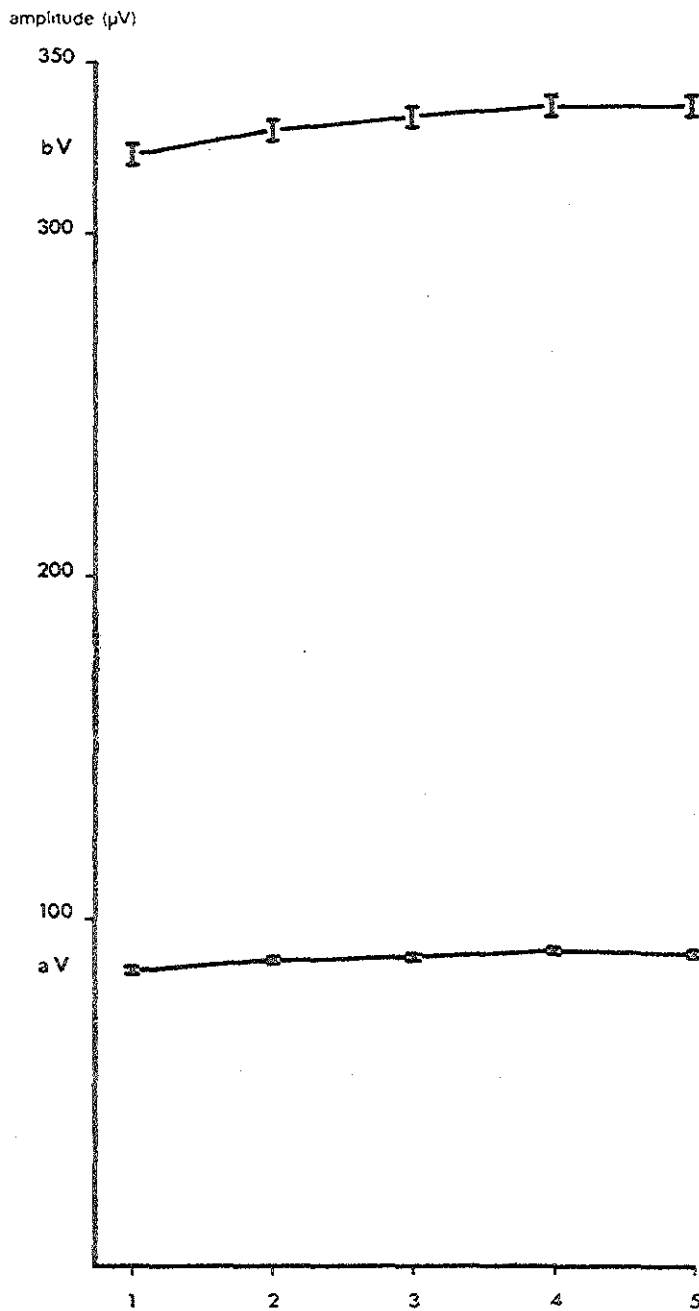


fig. 10.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
5 series bij intensiteit '8'.  
Normale, volwassen konijnen. N = 30.

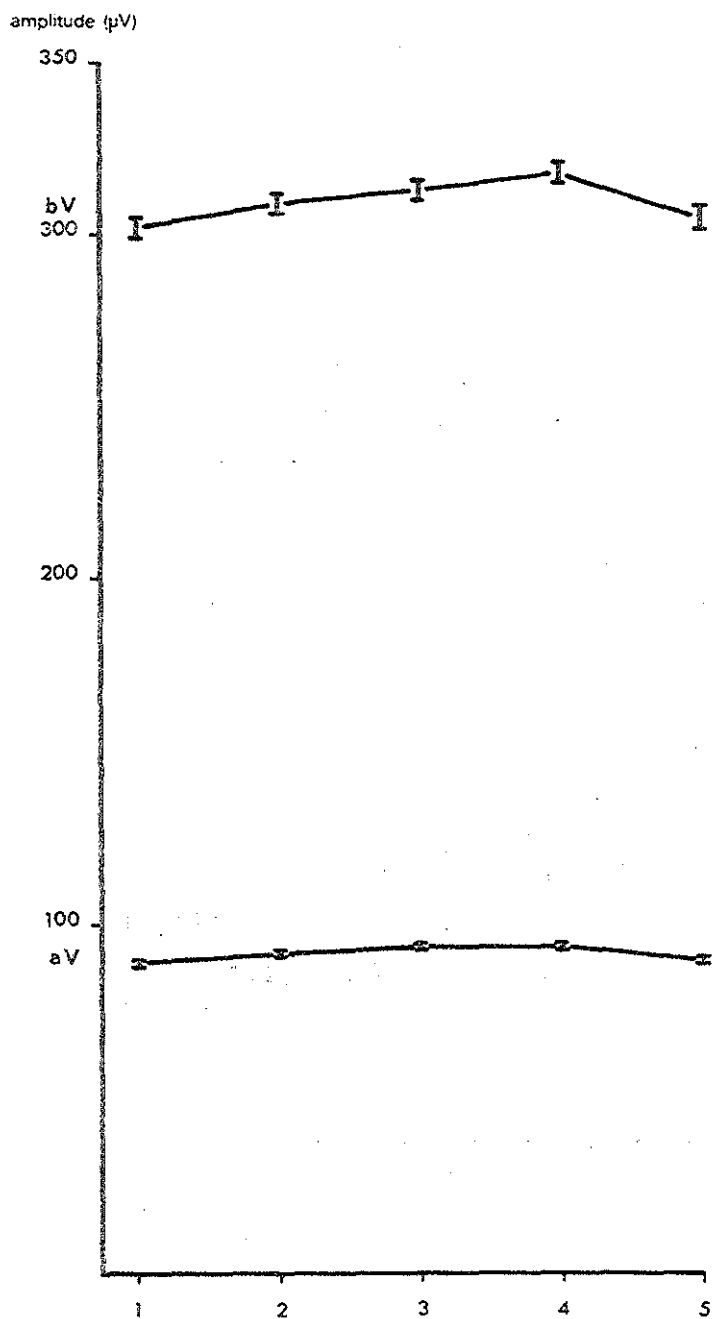


fig. 11.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
5 series bij intensiteit '8'.

Konijnen onder normale lichtomstandigheden opgegroeid  
(tenminste 3 maanden) en daarna 6 maanden in het  
donker. N = 30.

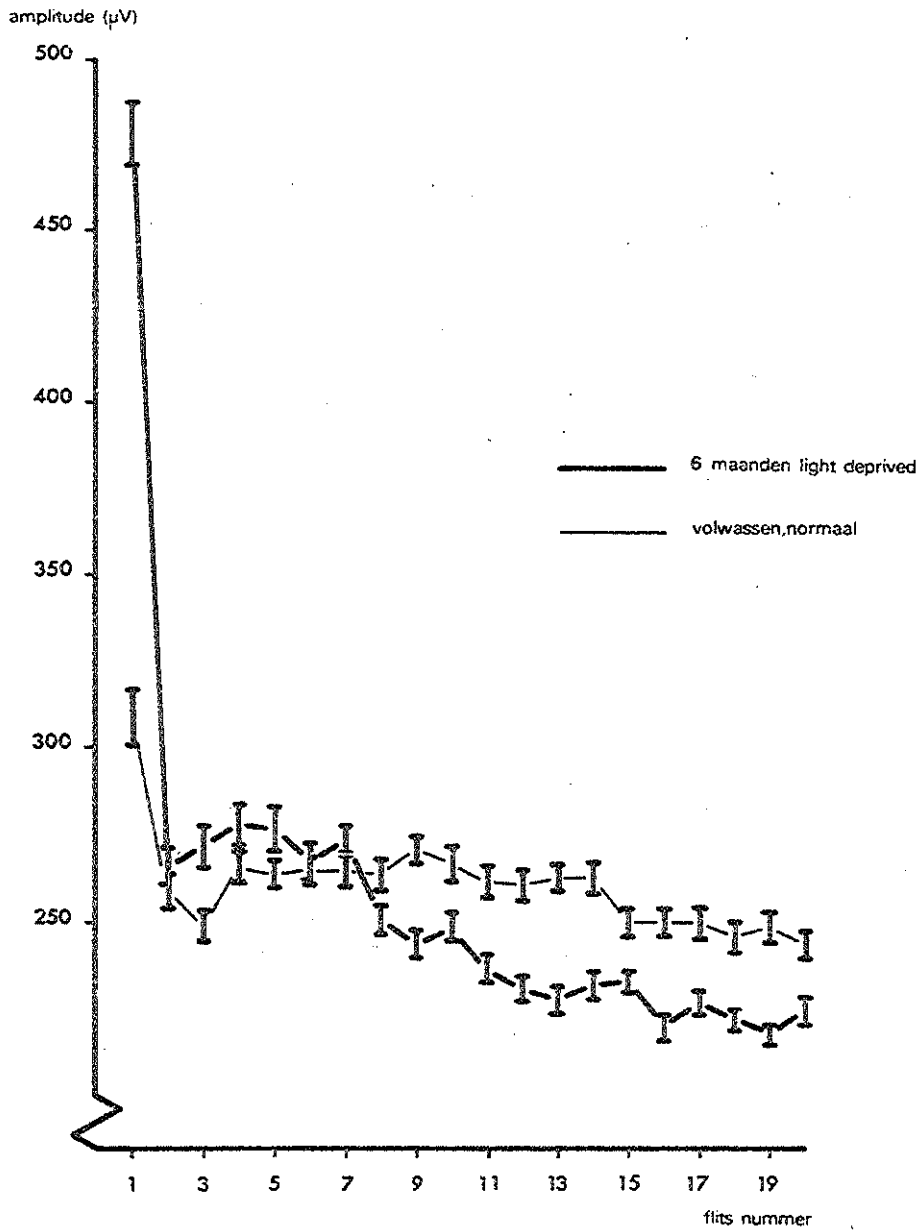


fig. 12.

Gemiddelde bV waarden en hun standaardfout. Eerste 20 flitsperiodes bij intensiteit '1'.  
 N = 13 normale en 15 in het donker opgegroeide dieren.

## DE POSTNATALE ONTWIKKELING VAN HET ERG BIJ KONIJNEN DIE IN HET DONKER OPGROEIEN

Ter beantwoording van de vraag of lichtonthouding in de postnatale fase invloed heeft op de ontwikkeling van het ERG werden konijnen die onder normale omstandigheden opgroeiden vergeleken met dieren die in het donker opgroeiden.

De vergelijkingen werden gemaakt bij 4 en 6 weken oude dieren. De leeftijd van 4 weken werd gekozen op grond van het feit dat LEGEIN gevonden had dat bij normaal opgroeiende dieren het ERG zich ontwikkelde tussen de 2e en de 4e week na de geboorte. De leeftijd van 6 weken werd gekozen om een eventueel achterblijven van de ontwikkeling verder te kunnen vervolgen.

De uitkomsten van aV en bV waarden bij 4 weken oude dieren bij verschillende lichtintensiteiten zijn weergegeven in Fig. 13 en 14, de bijbehorende at en bt waarden in Fig. 15 en 16. Fig. 17 en 18 tonen de aV en bV waarden verkregen in vijf opeenvolgende series met intensiteit '8'.

De curven laten zien ten eerste dat er geen verschil bestaat tussen de uitkomsten verkregen bij de vier weken oude in het donker en in het licht opgegroeide dieren en bovendien dat de verkregen waarden goed overeenstemmen met die verkregen bij volwassen dieren (zie Fig. 6 - 11).

In Fig. 19 zijn de b-golf amplitudines opgewekt door de eerste 20 flitsen van de intensiteit '1' serie uit Fig. 13 en 14 vergeleken. Het blijkt dat de b-golf amplitude alleen tengevolge

van de eerste flits beduidend groter is bij de 'donker' dieren dan bij de 'licht' dieren: een duidelijke aanwijzing dat de normale waarden die de gemiddelden over een hele serie te zien geven niet het gevolg zijn van een 'aktiverende' werking zoals beschreven door ZETTERSTROM (1955) bij jonge katten.

Nu de vier weken oude dieren blijkbaar geen verschil te zien geven is het weinig waarschijnlijk dat dit bij de zes weken oude dieren wel het geval zal zijn. Dit wordt bevestigd in de Figuren 20 - 26.

Uit dit alles blijkt dat lichtonthouding geen vertraging te zien geeft van de postnatale ontwikkeling van het netvlies met betrekking tot het ERG.

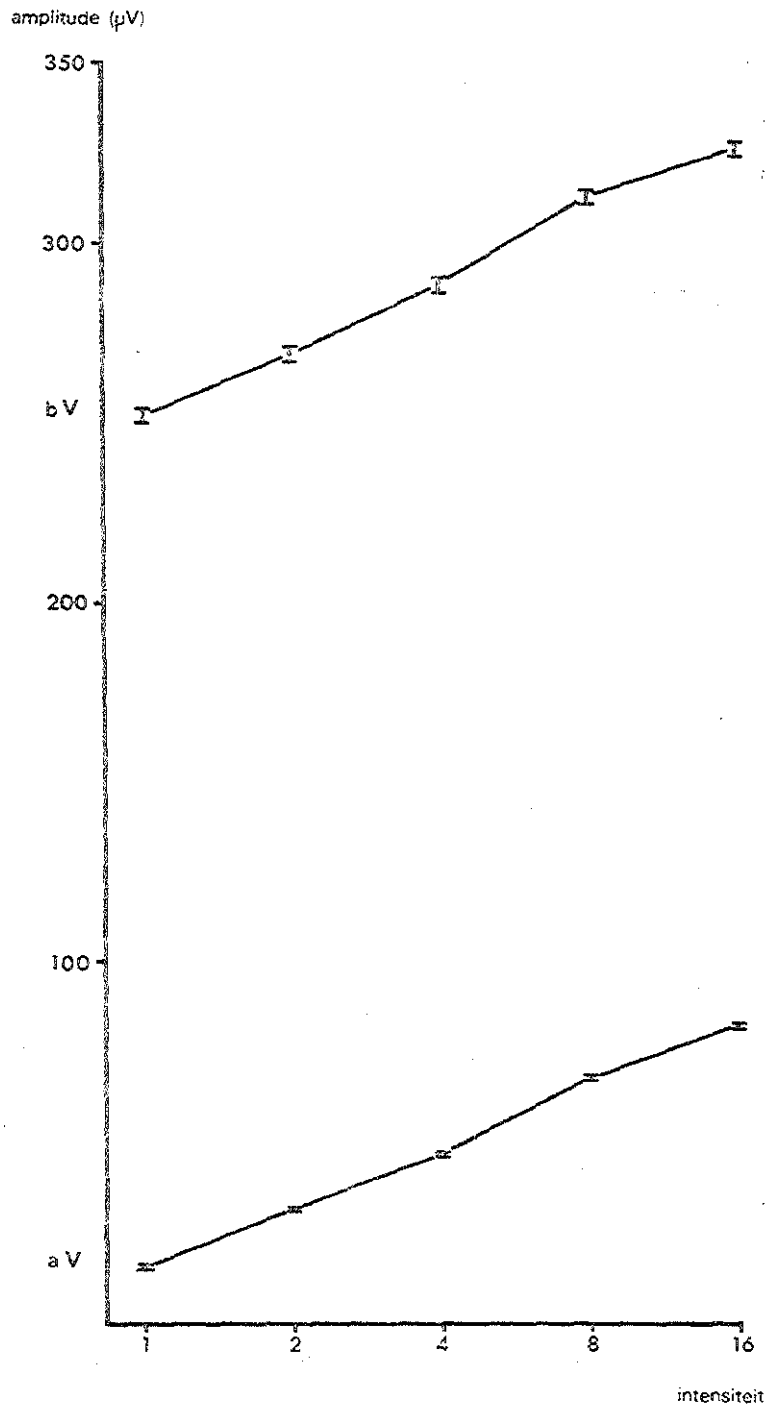


fig. 13.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
Konijnen, 4 weken oud, normaal. N = 29.

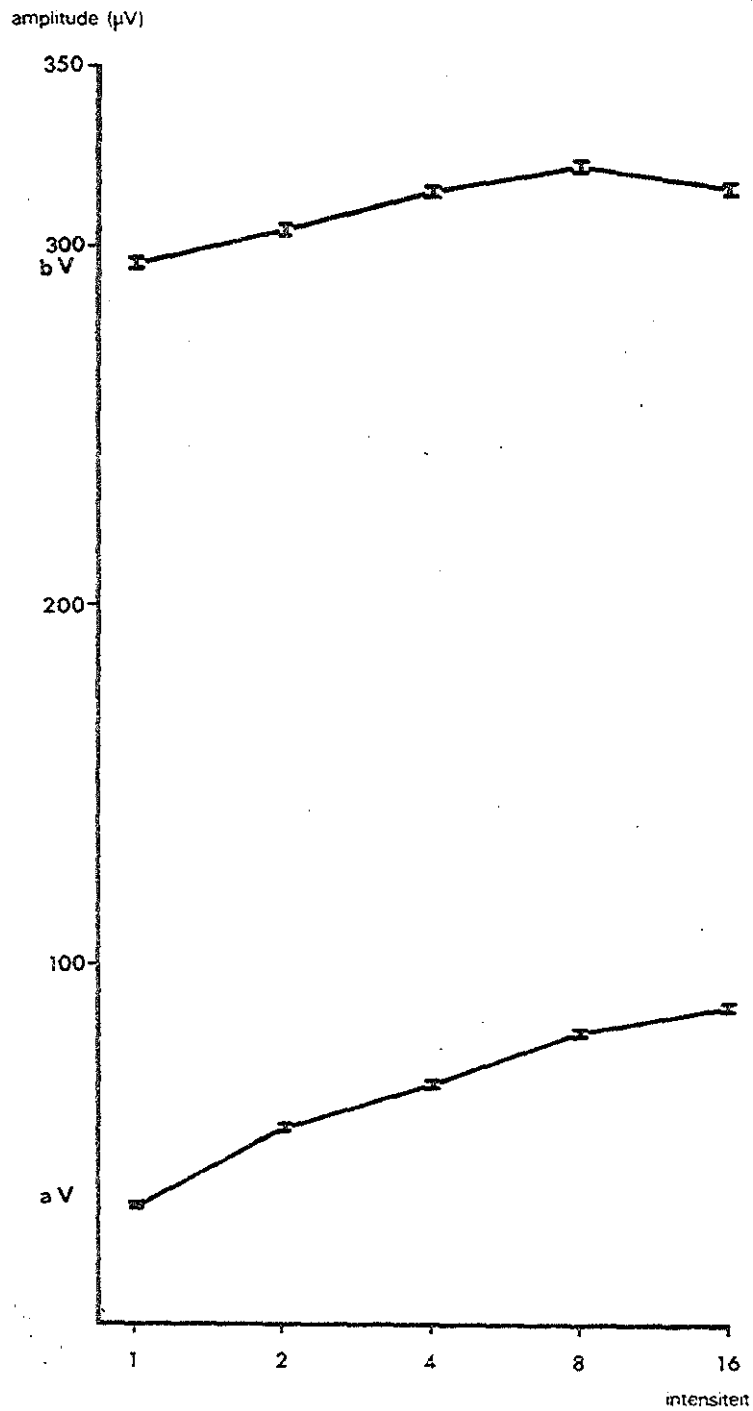


fig. 14.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
Konijnen, 4 weken in donker opgegroeid. N = 31.



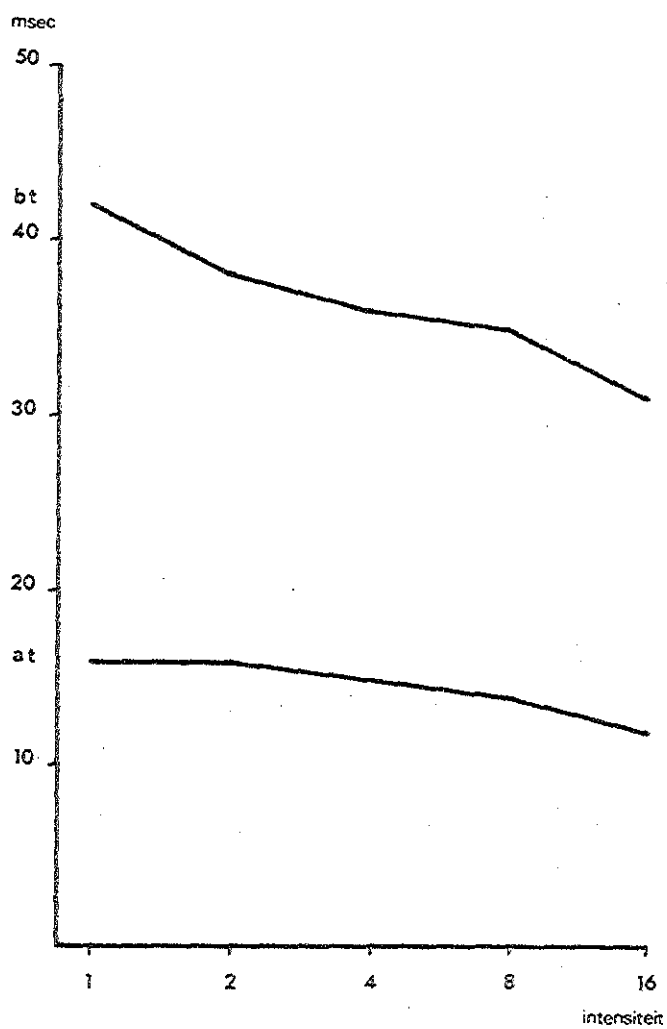


fig. 15.

Gemiddelde at en bt waarden behorende bij fig. 13.  
Standaardfouten vallen binnen de lijndikte.

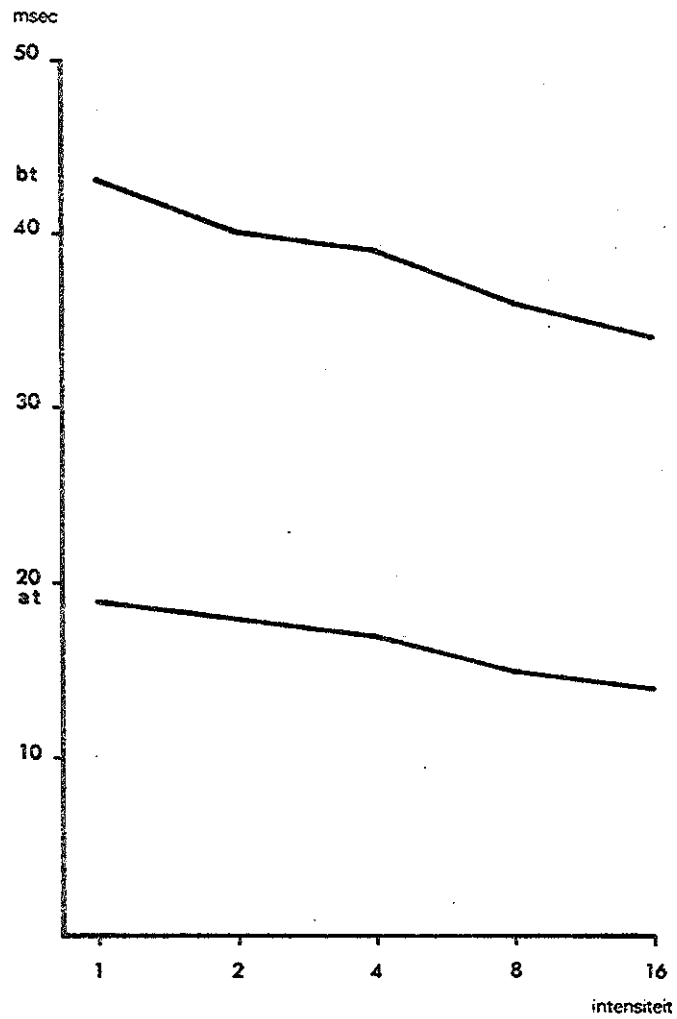


fig. 16.

Gemiddelde at en bt waarden behorende bij fig. 14.  
Standaardfouten vallen binnen de lijndikte.

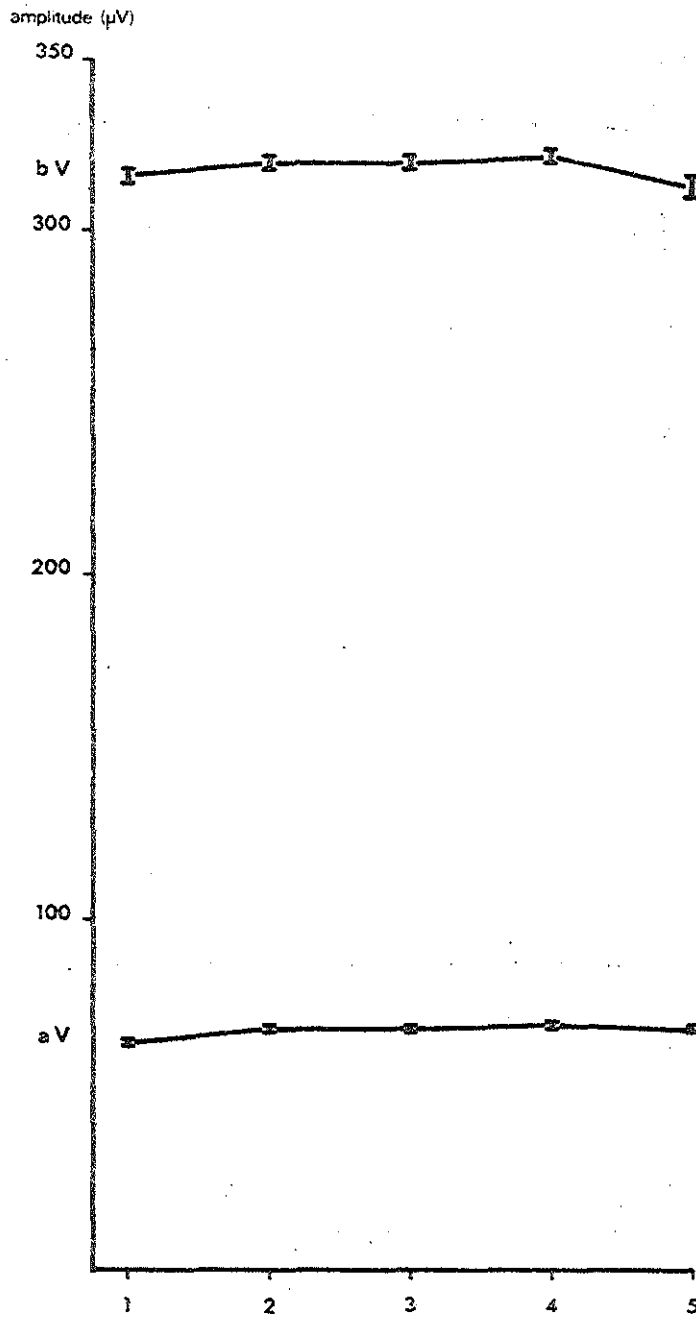


fig. 17.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
5 series bij intensiteit '8'.  
Konijnen, 4 weken oud, normaal. N = 29.

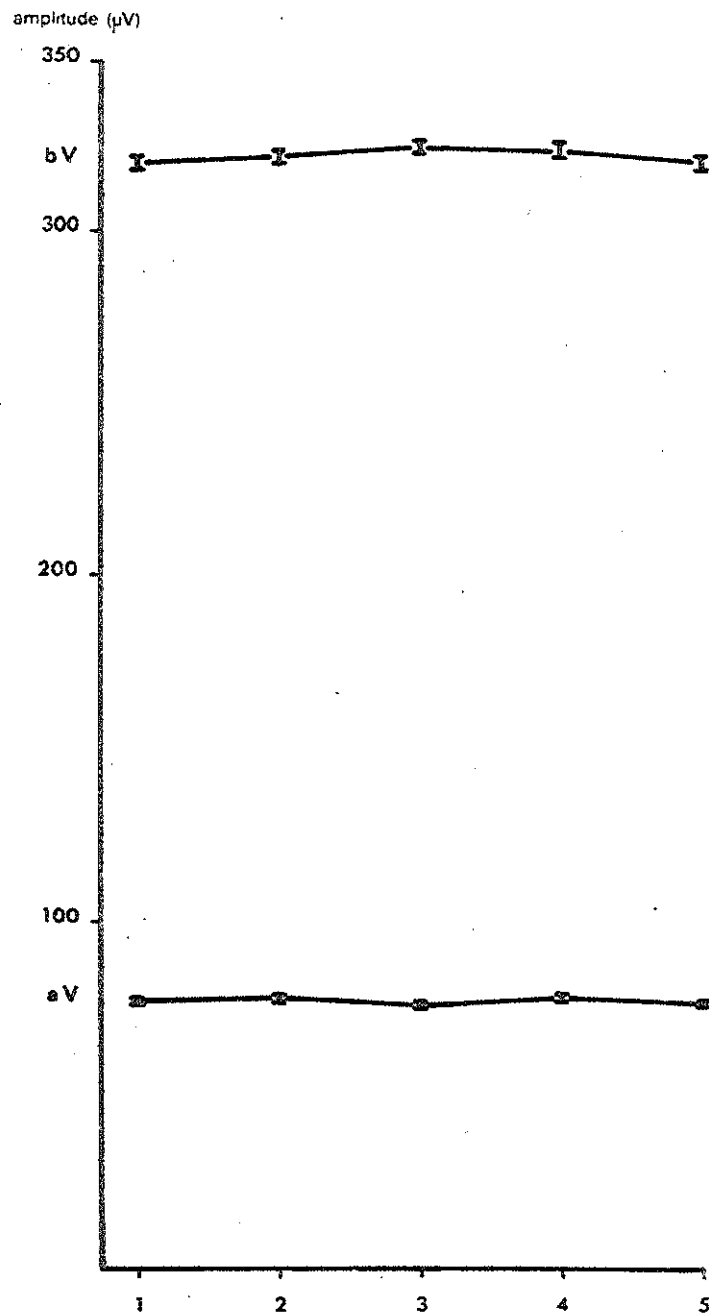


fig. 18.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
5 series bij intensiteit '8'.  
Konijnen, 4 weken in donker opgegroeid. N = 31.

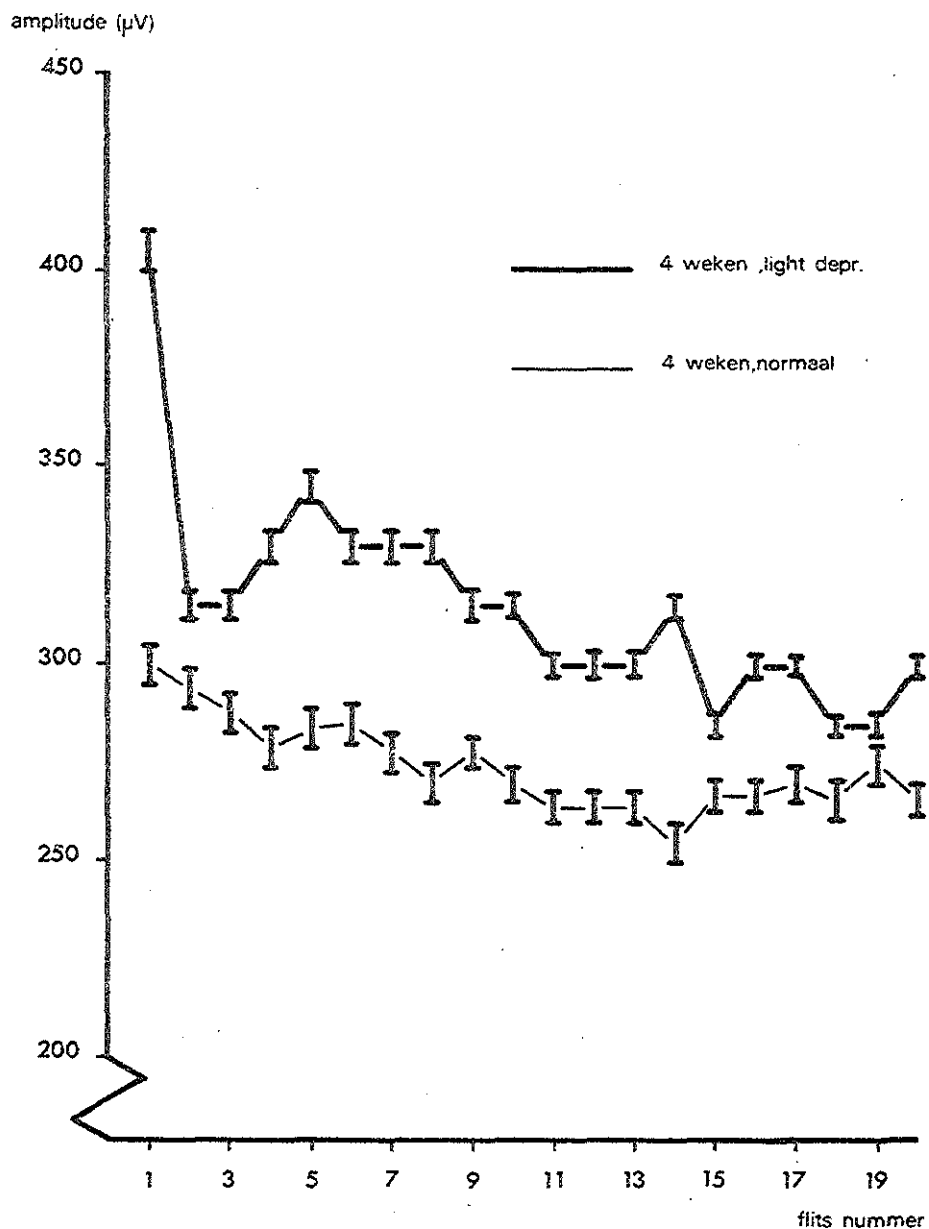


fig. 19.

Gemiddelde bV waarden en hun standaardfout. Eerste 20 flitsperiodes bij intensiteit '1'.

Konijnen, 4 weken oud. N = 22 normale en 22 in het donker opgegroeide dieren.

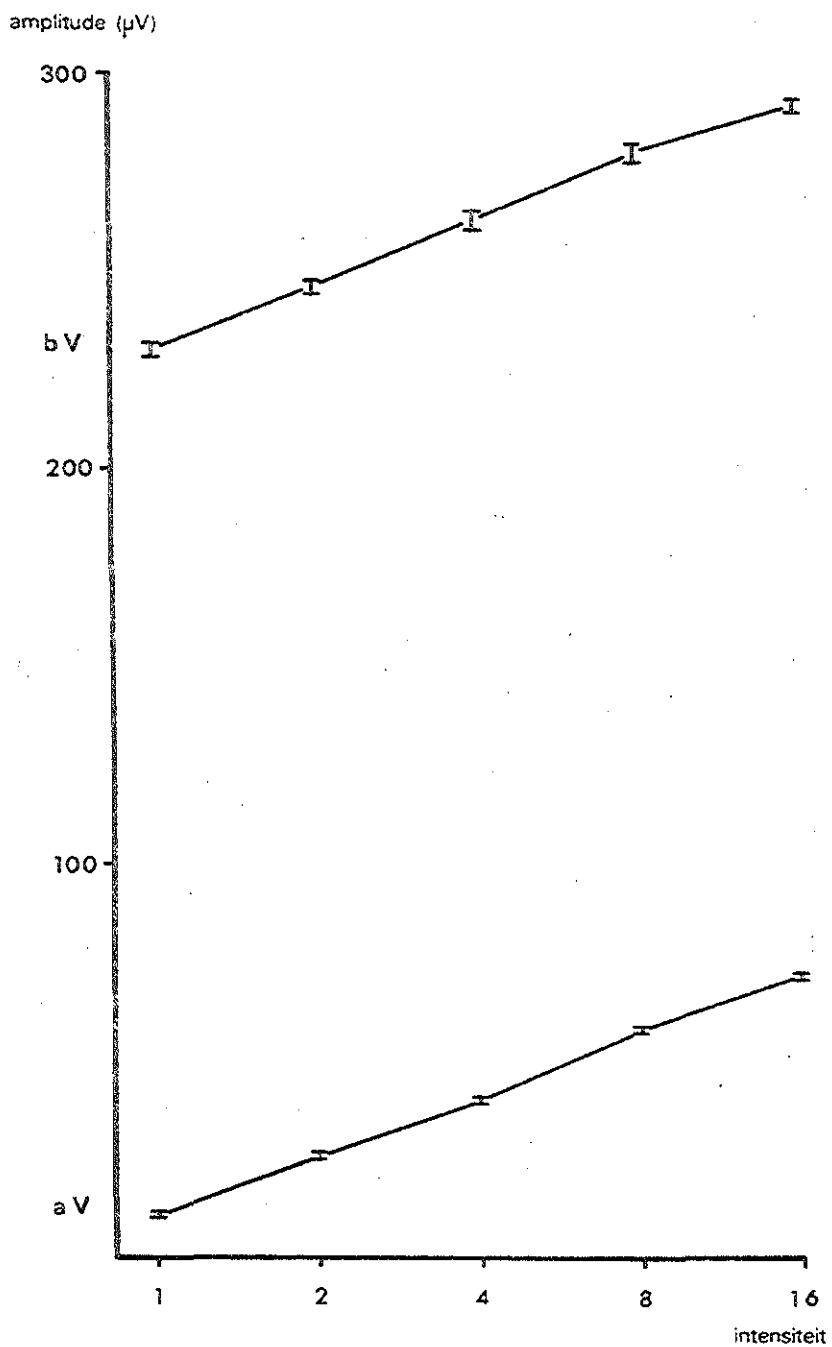


fig. 20.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
Konijnen, 6 weken oud, normaal. N = 30.

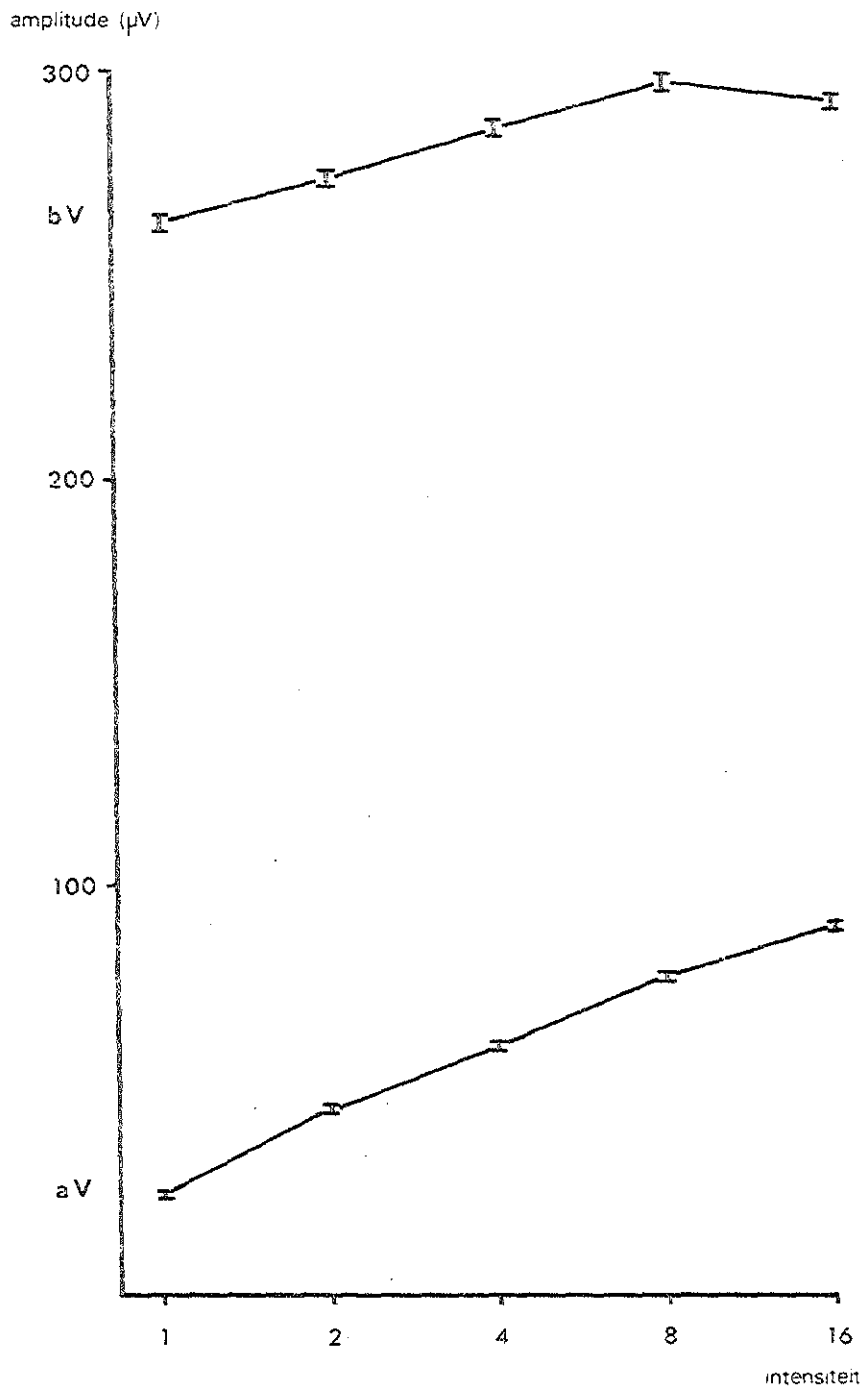


fig. 21.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
Konijnen, 6 weken in donker opgegroeid. N = 28.

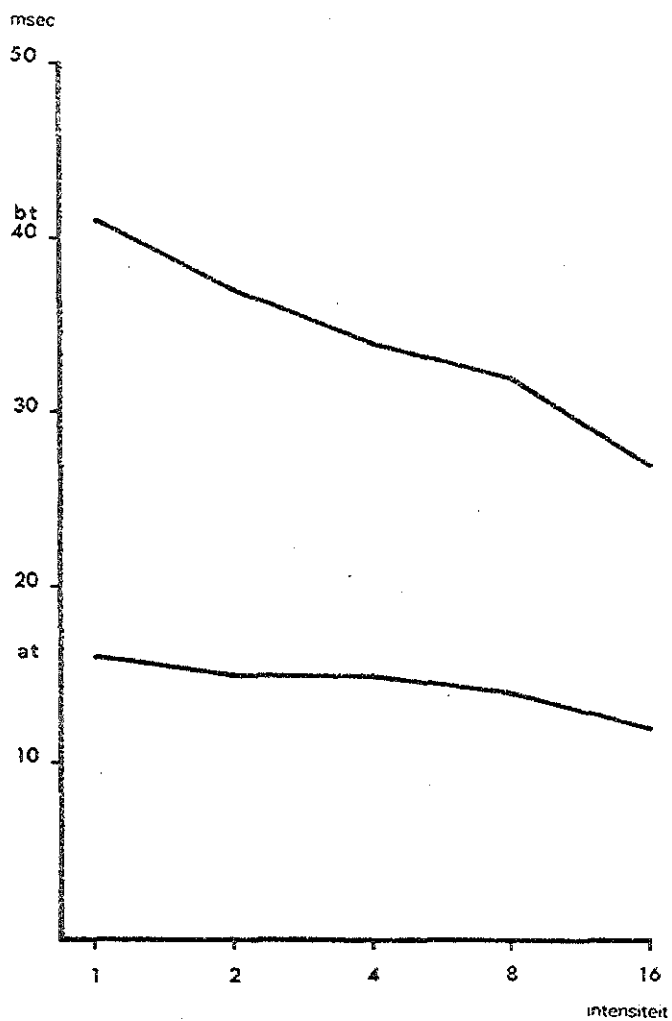


fig. 22.

Gemiddelde at en bt waarden behorende bij fig. 20.  
Standaardfouten vallen binnen de lijndikte.



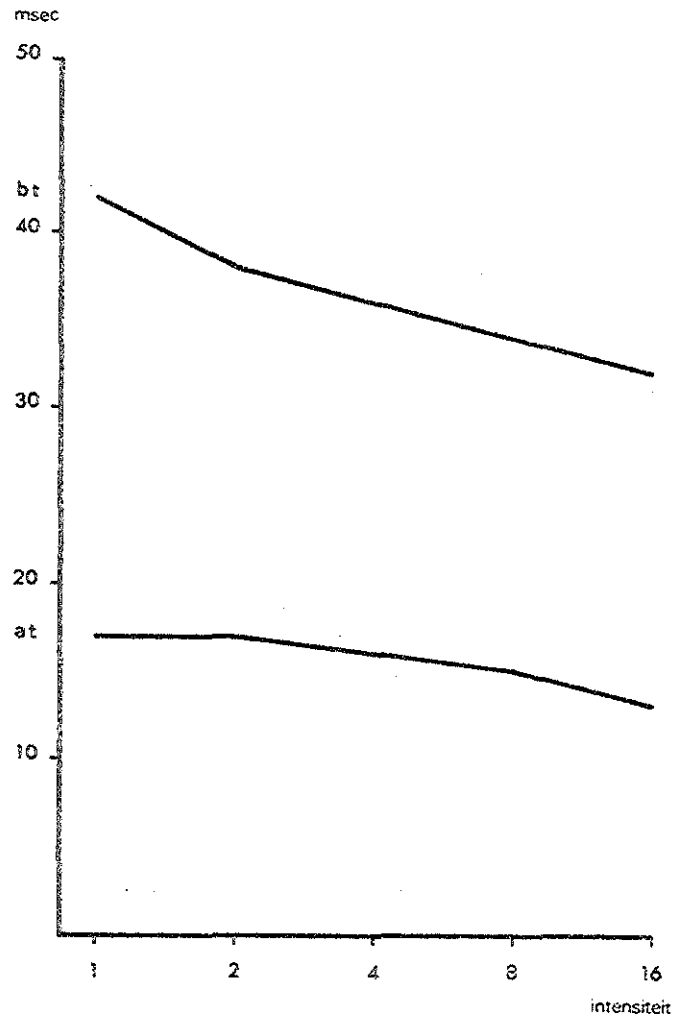


fig. 23.

Gemiddelde at en bt waarden behorende bij fig. 21.  
Standaardfouten vallen binnen de lijndikte.

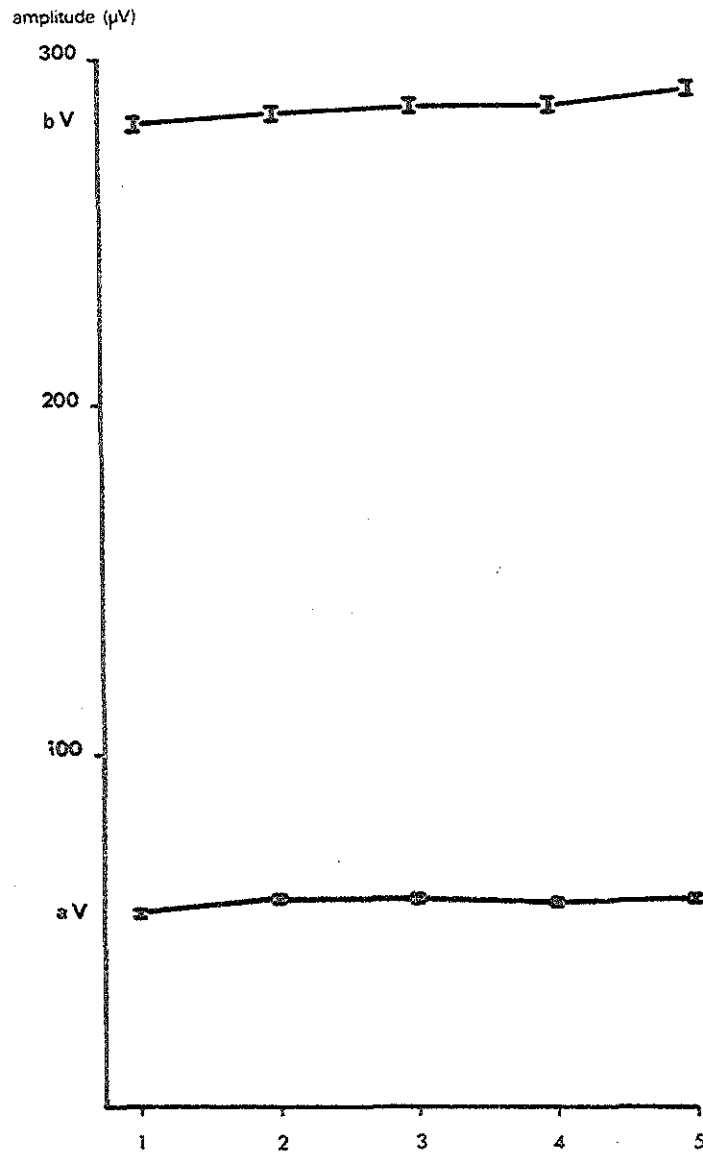


fig. 24.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
5 series bij intensiteit '8'.  
Konijnen, 6 weken oud, normaal. N = 30.

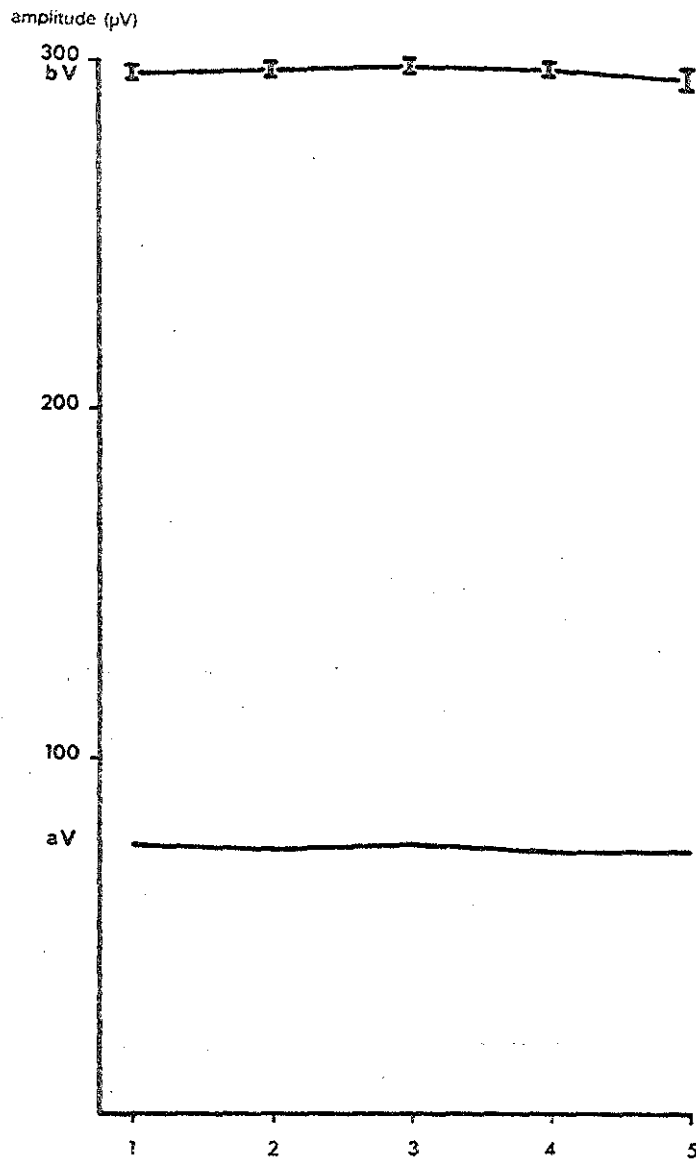


fig. 25.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
5 series bij intensiteit '8'.  
Konijnen, 6 weken in donker opgegroeid. N = 28.

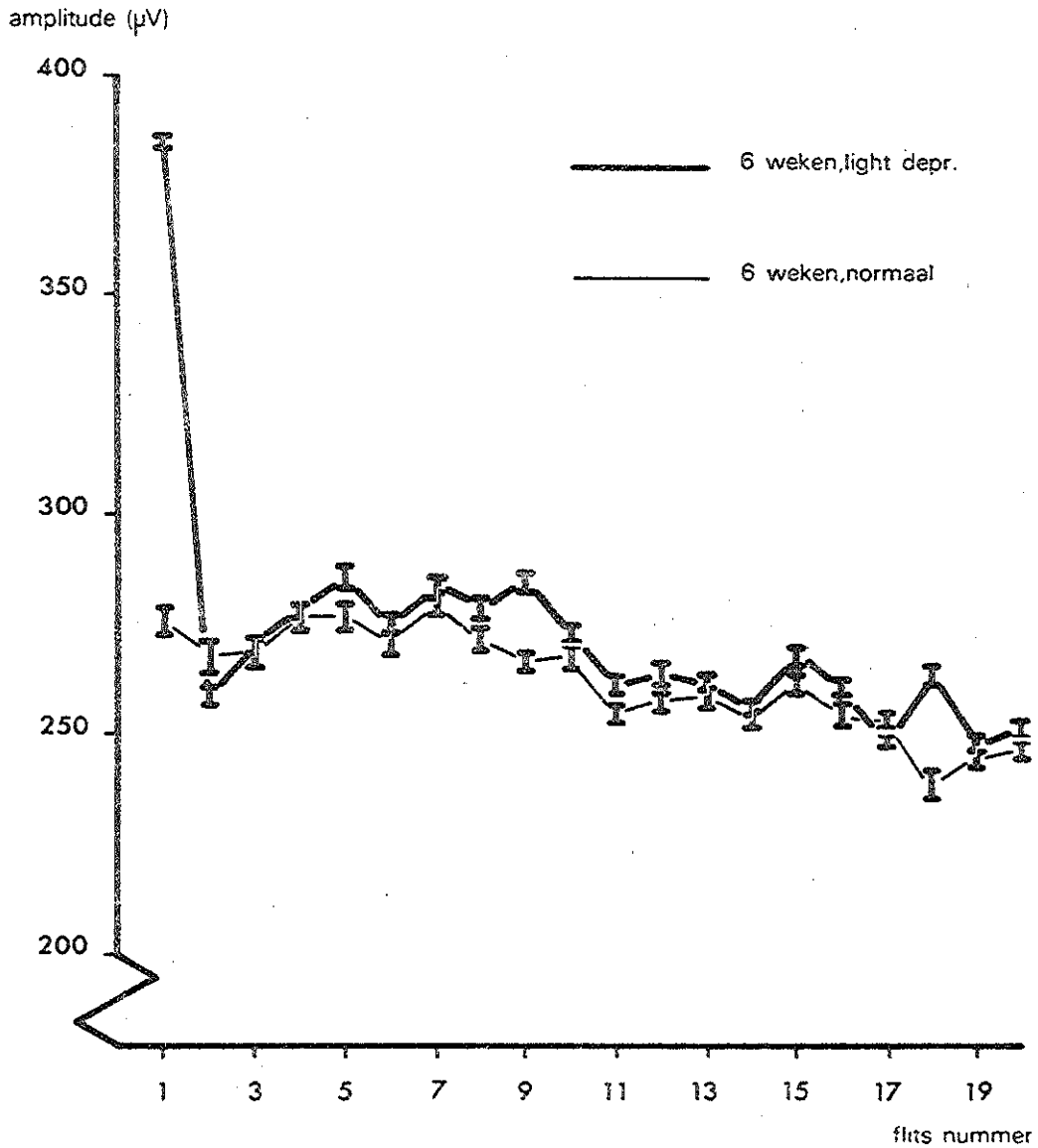


fig. 26.

Gemiddelde bV waarden en hun standaardfout. Eerste 20 flitsperiodes bij intensiteit '1'.  
 Konijnen, 6 weken oud. N = 29 normale en 26 in het donker opgegroeide dieren.

## HET ERG BIJ KONIJNEN OPGEGROEID IN HET DONKER TOT DE LEEFTIJD VAN 17 WEKEN

Zoals uit het voorgaande blijkt heeft de lichtonthouding geen invloed op de ontwikkeling van het ERG. Een bevinding in overeenstemming met hetgeen door LEGEIN (l.c.) bij de cavia beschreven werd. De vraag rees nu in hoeverre langdurige lichtonthouding secundair de ERG amplitude doet verminderen. Bij de cavia bleek dat 12 weken postnatale lichtonthouding de b-golf amplitude sterk reduceerde. Om gegevens te verkrijgen van het konijn die vergelijkbaar zijn met die van de cavia lijkt het onjuist om 12 weken oude in het donker opgegroeide konijnen te bestuderen. Immers het netvlies van het konijn (met een dracht van  $\pm 4$  weken) ontwikkelt zich in belangrijke mate postnataal, terwijl diezelfde ontwikkeling bij de cavia (dracht  $\pm 9$  weken) zich in utero afspeelt (zie inleiding). Zou men 12 weken oude, in het donker opgegroeide, cavia's en konijnen vergelijken dan was het licht in feite langer aan de zich ontwikkelende retina van de cavia dan aan die van het konijn onthouden. Om de duur van lichtonthouding aan de zich ontwikkelende retina's gelijk te trekken zou men de konijnen langer in het donker moeten laten.

Een redelijke correctieduur lijkt 5 weken: nl. het verschil in duur der dracht tussen cavia en konijn. Dit is uiteraard alleen verantwoord wanneer men mag aannemen dat de retina van de cavia zich inderdaad in de laatste 5 weken van de dracht voltrekt en

niet eerder. Dat dit inderdaad met grote waarschijnlijkheid het geval is moge blijken uit enkele voorlopige gegevens van een nog in gang zijnd onderzoek naar de ontwikkeling van het cavia oog in utero. Bij een aantal cavia's (14) waarvan de dekkingsdatum bekend was, werden de foeten verwijderd en het hersen-, oog- en lichaamsgewicht bepaald, hetzelfde werd tevens bij een aantal jonge cavia's gedaan. In Fig. 27 werden deze gewichten uitgezet tegen de tijd (d.w.z. aantal dagen na dekking). Zowel oog- als hersengewicht nemen in de laatste 5 weken zeer sterk toe. Het opengaan van de oogleden vindt bij de cavia in utero plaats en wel omstreeks de 56e - 58e dag in utero. Dit blijkt uit Fig. 28 waarin foeten in de leeftijd van 55 tot 61 dagen onderzocht werden op al dan niet geopende oogleden. Zwarte blokjes geven gesloten, witte blokjes open oogleden aan.

Worden nu de ERG's van 17 weken oude in het donker opgegroeide konijnen geregistreerd, dan blijkt dat ook in dit geval de verkregen uitkomsten overeenkomen met die van normaal opgegroeide volwassen dieren.

Fig. 29 toont de aV en bV waarden bij verschillende lichtintensiteiten, Fig. 30 de bijbehorende at en bt waarden, terwijl in Fig. 31 de aV en bV waarden weergegeven zijn bij aanbieden van 5 series met intensiteit '8'.

Uit deze gegevens blijkt dus dat er verschil bestaat tussen het

netvlies van de cavia en het konijn, nl. dat, wat het ERG betreft, de retina van het konijn niet die gevoeligheid voor lichtonthouding vertoont die voor de cavia door LEGEIN werd beschreven.

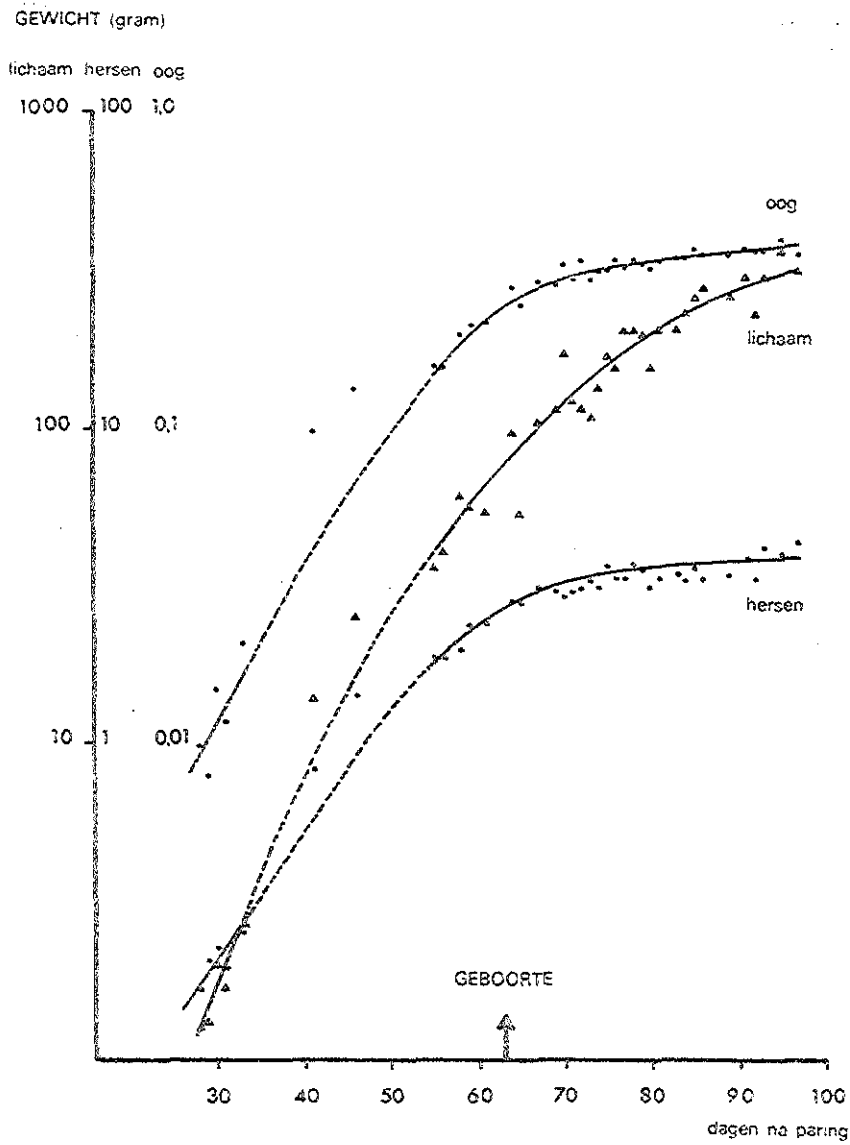


fig. 27.

Lichaams-, oog- en hersengewicht van cavia's in utero en na de geboorte.



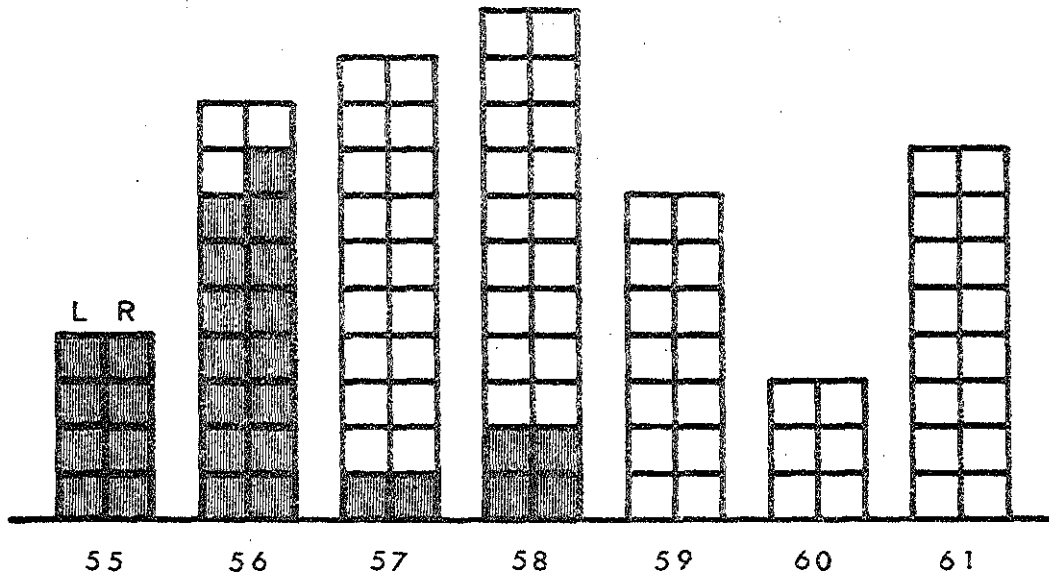


fig. 28.

Het al dan niet open zijn van de oogleden van  
cavia's in utero. Horizontaal: aantal dagen na  
de paring; vertikaal: aantal dieren.

L = linker- en R = rechteroog.

wit = open; gearceerd = gesloten.

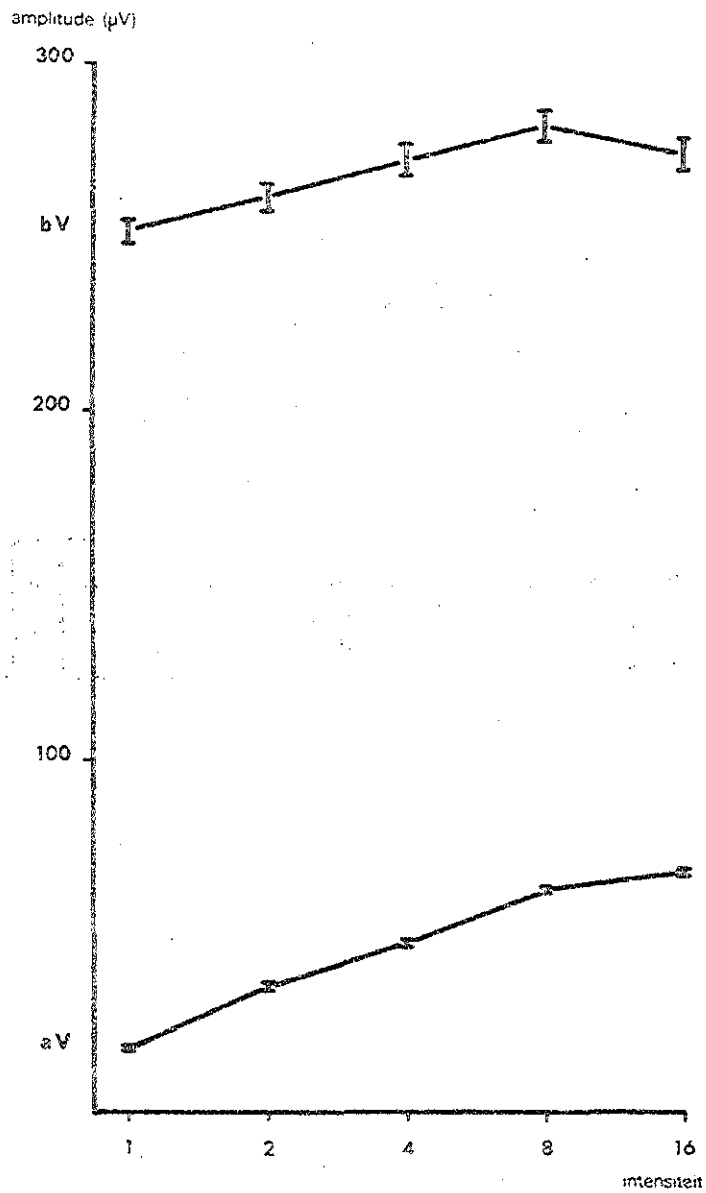


fig. 29.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
Konijnen 17 weken in donker opgegroeid. N = 16.

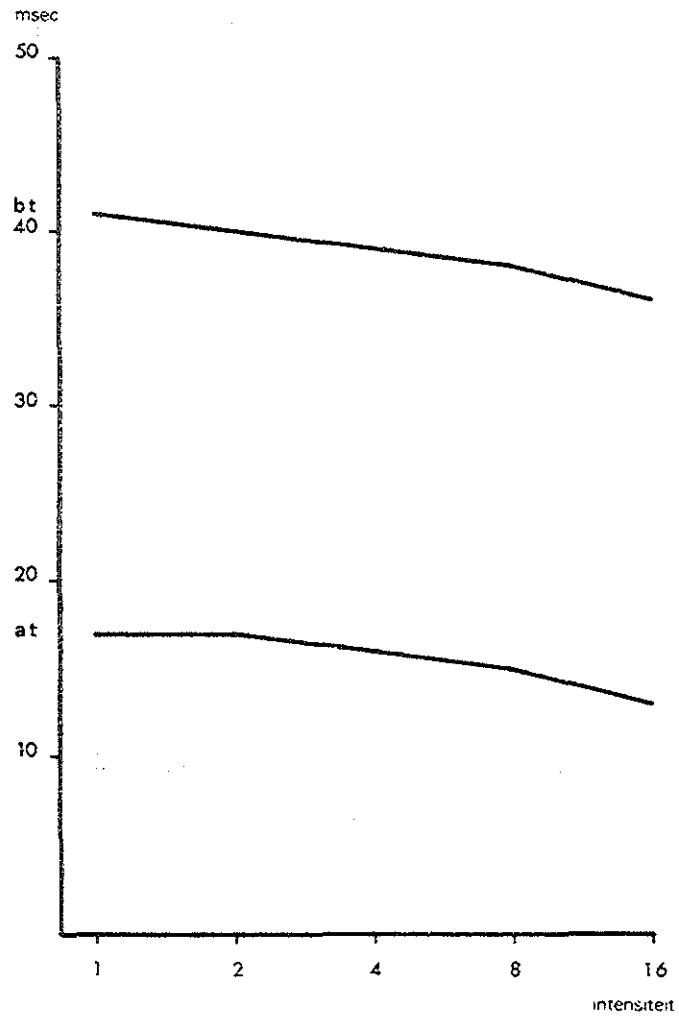


fig. 30.

Gemiddelde at en bt waarden behorende bij fig. 29.  
Standaardfouten vallen binnen de lijndikte.

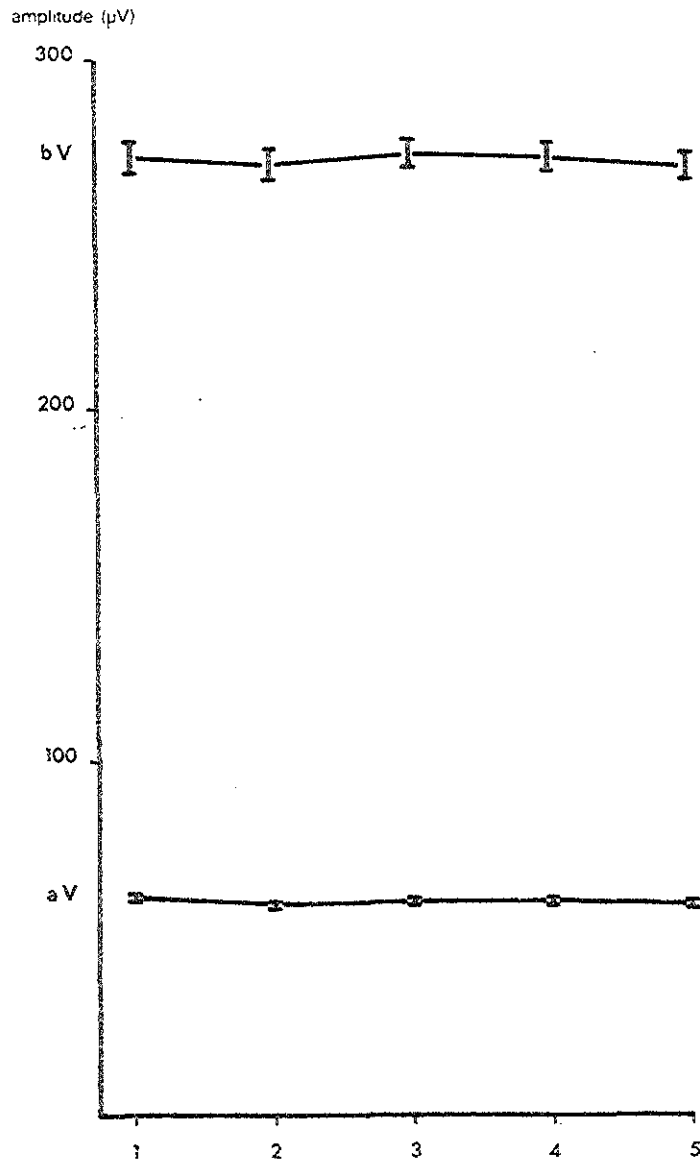


fig. 31.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
5 series bij intensiteit '8'.  
Konijnen 17 weken in het donker opgegroeid.  
N = 16.

## 'WAVELETS' GESUPERPONEERD OP DE B-GOLF

Gezien het feit dat in het donker opgegroeide cavia's (USAMI en VAN HOF, 1968) wel zgn. 'wavelets' op de b-golf gesuperponeerd vertonen, maar van duidelijk afwijkende latente tijden in vergelijking tot normaal opgegroeide dieren, werd een onderzoek hiernaar ingesteld bij de verschillende groepen onderzochte konijnen. In het algemeen kan gezegd worden dat de zgn. 'wavelets', d.w.z. kleine golfjes gesuperponeerd op de b-golf, bij de meeste dieren en de mens voorkomen (COBB & MORTON, 1953; YONEMURA, MASUDA & HATTA, 1963; HONDA, 1969). In het algemeen zijn zij het duidelijkst bij zeer hoge intensiteiten. De wavelets zijn zeer gevoelig voor  $O_2$  gebrek (HONDA l.c.). Volgens BROWN (1968) is het niet uitgesloten dat de ganglioncellen in de generatie van deze wavelets een rol spelen.

Over de plaats van en wijze waarop deze wavelets gegenereerd worden is niets met zekerheid bekend. Men vermoedt dat neuronale feed-back systemen een rol spelen.

In Fig. 32 zijn nu de latente tijden aangegeven van de 4 bij het konijn het duidelijkst te onderscheiden wavelets, terwijl op een arbitraire schaal de rangnummers van de toppen zijn aangegeven. Zoals Fig. 32 toont zijn er geen verschillen tussen de diverse groepen konijnen. M.a.w. ook in dit opzicht vertoont het konijne ERG vergeleken met dat van de cavia een sterke ongevoeligheid voor lichtonthouding.

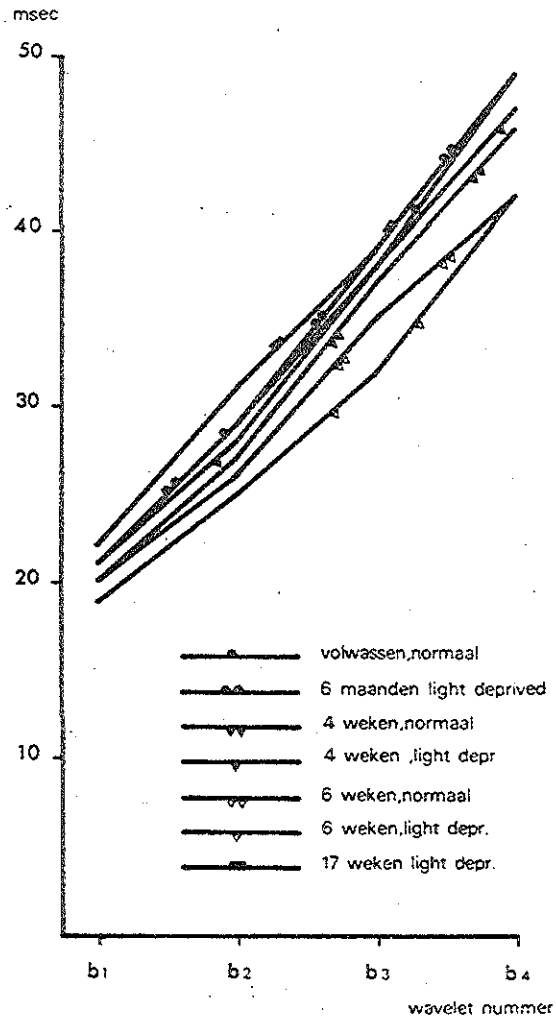


fig. 32.

Gemiddelde latente tijden der 'wavelets' (b1, b2, b3, b4) van de gemiddelde konijnen-ERG's bij licht-intensiteit '16'.

## DE AMPLITUDE-MODULATIE FREKWENTIE CURVE VAN HET KONIJN

De zgn. A-MF curven van het konijn werden uitvoerig bestudeerd door LEGEIN (l.c.). Geconcludeerd werd dat de frequenties waarbij de amplitudes de hoogste waarden bereikten lagen tussen die waarbij de rat (overwegend staafjes retina) en de eekhoorn (overwegend kegeltjes retina) de hoogste waarden vertoonden.

De gegevens van de rat en de eekhoorn werden echter primair verkregen uit de literatuur (GOURAS en GUNKEL, 1962). Alleen die voor de rat werden door LEGEIN geverifieerd en bleken met die uit de literatuur overeen te stemmen.

In de nu volgende bladzijden wordt de A-MF curve van een aantal knaagdieren onderzocht en onderling vergeleken (Fig. 34 - 39). De bedoeling hiervan is om na te gaan of er een relatie bestaat tussen de ligging der maxima in de A-MF curve enerzijds en het domineren van resp. staafjes of kegeltjes anderzijds.

Allereerst werd de A-MF curve van volwassen, normaal opgegroeide konijnen nogmaals bepaald en wel bij 10 dieren bij de zgn. 100% luminantie van het scherm. Fig. 33 geeft het resultaat weer.

In de nu volgende bladzijden worden de onderzochte diersoorten besproken en de gevonden A-MF curven weergegeven.

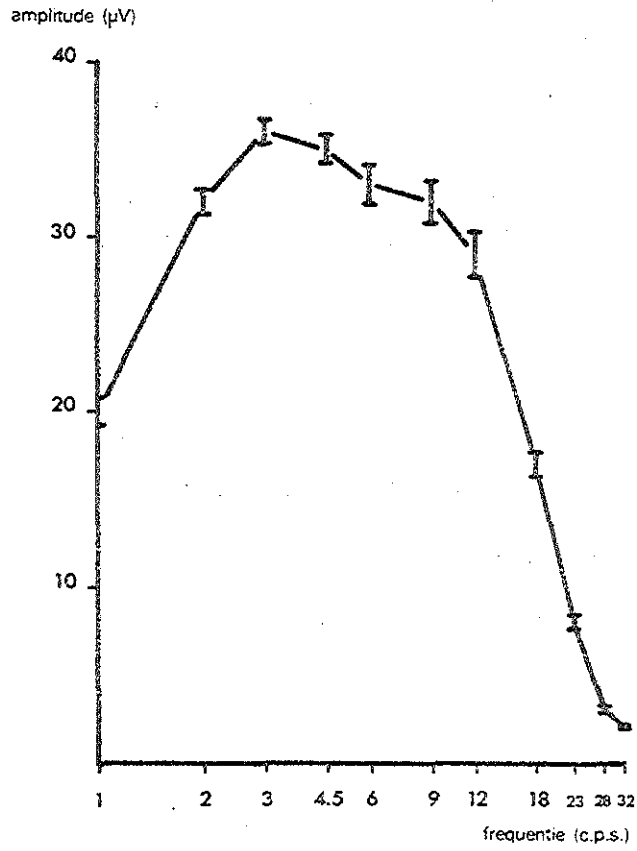


fig. 33.

Gemiddelde A-MF curve en standaardfouten van 10  
volwassen konijnen. luminantie: 100%.



## EEKHOORN

De eekhoorn bewoont bij voorkeur naaldhoutbossen waar deze dieren gedurende de vroege ochtend en late middag de meeste activiteit vertonen, met een rustpauze daar tussen in. Van geen van de tot de tribus Sciurini behorende eekhoorns is bekend dat ze 's nachts actief zijn. De 5-7 jongen worden naakt en blind geboren, na een gestatieperiode van 38-39 dagen. De ogen gaan pas 30-32 dagen na de geboorte open (WALKER, 1968, LENDELL COCKRUM, 1962).

De retina bevat kegeltjes en staafjes. De kegeltjes zijn zeer groot. Het buitenste lid van de kegeltjes is klein. Het aantal staafjes is veel groter dan dat der kegeltjes, maar in verse preparaten blijkt het oppervlak beslagen door de staafjes minder dan een tiende te zijn van het oppervlak beslagen door de kegeltjes. De buitenste nucleaire laag is minder dicht dan de binnenste, terwijl de ganglioncellen over een groot oppervlak in twee lagen liggen (ROCHON-DUVIGNEAUD, 1943).

Het aantal onderzochte dieren bedroeg zes. A-MF curve in Fig. 34.

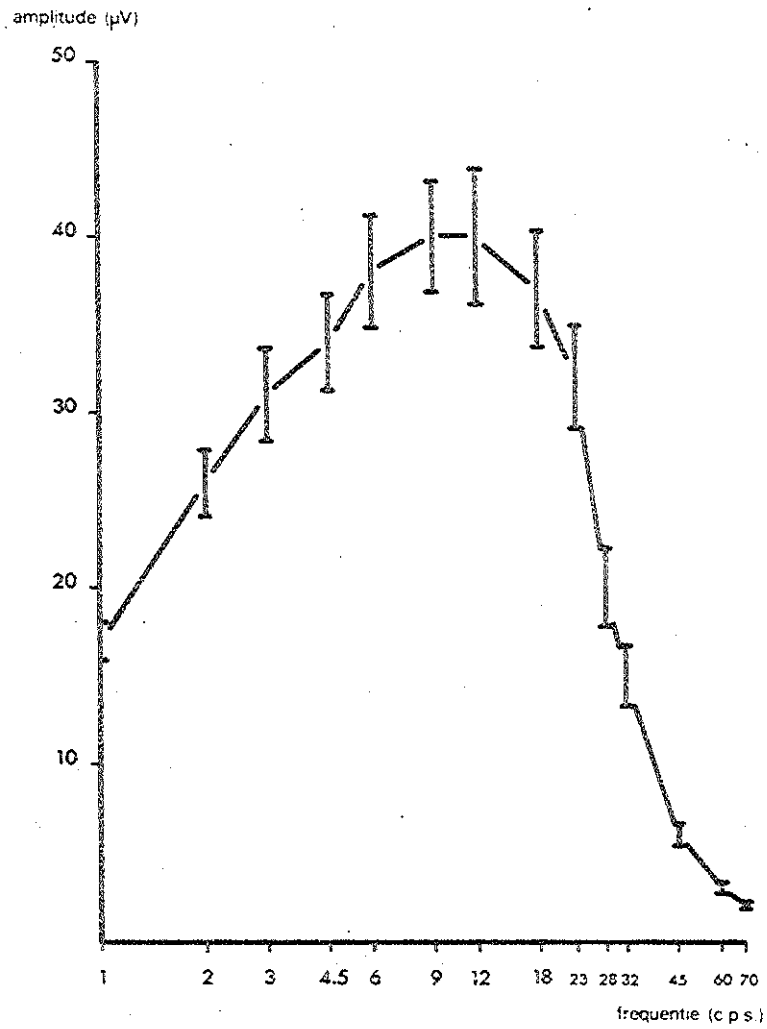


fig. 34.

Gemiddelde A-MF curve en standaardfouten van 6  
volwassen eekhoorns. luminantie: 100%.

## CHIPMUNK

De tot het tribus Marmotini der Sciuridae behorende Chipmunk's zijn voornamelijk grond bewonende dieren die af en toe wel klimmen. Ze komen in Noord- en Zuid-Amerika en in Noord-Azië voor in vrijwel elke habitat. Ze zijn overdag actief. (WALKER, 1968, LENDELL COCKRUM, 1962). In het netvlies domineren de kegeltjes. Negen dieren werden onderzocht. A-MF curve in Fig. 35.

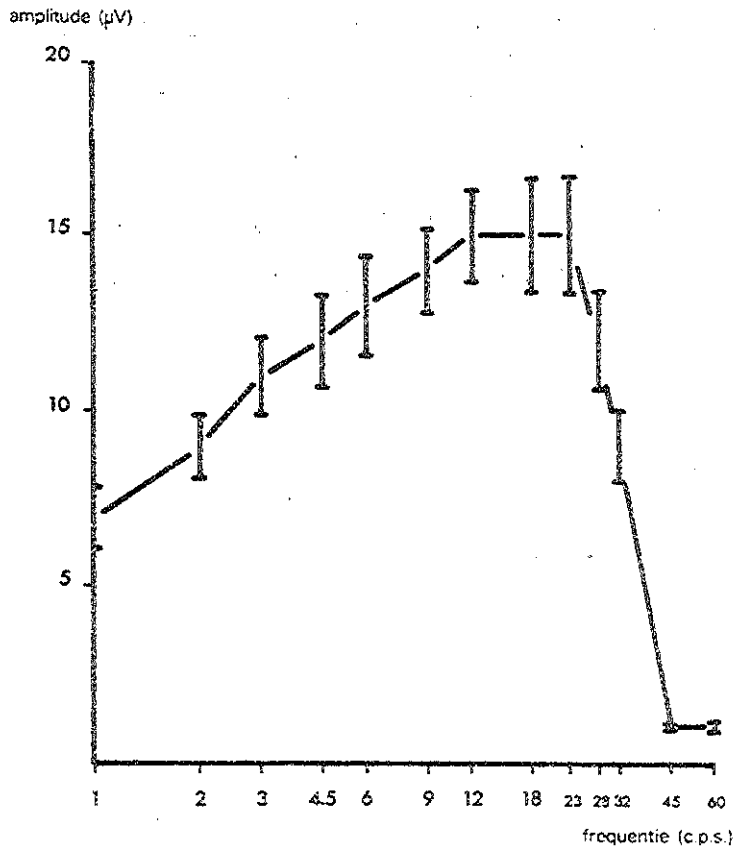


fig. 35.

Gemiddelde A-ME curve en standaardfouten van 9 chipmunks. luminantie: 100%.

## WOESTIJNRAT

Het uit 12 species bestaande genus *Meriones* heeft een verspreiding van Noord-Afrika tot Centraal-Azië. Het zijn dieren van vooral droge gebieden, waar zij kolonies vormen. Deze herbivoren schijnen overdag maar vooral 's nachts actief te zijn. De gemiddeld 3-8 jongen worden voornamelijk tussen april en september naakt en blind geboren na een gestatieperiode van 21-29 dagen. (WALKER, 1968, LENDELL COCKRUM, 1962, UFAW HANDBOOK, 1967). De ogen gaan, afhankelijk van de soort, open tussen de 12e en 19e dag na de geboorte. (UFAW HANDBOOK, 1967). Staafjes domineren het netvlies. Tien dieren werden onderzocht. De A-MF curve is weergegeven in Fig. 36.

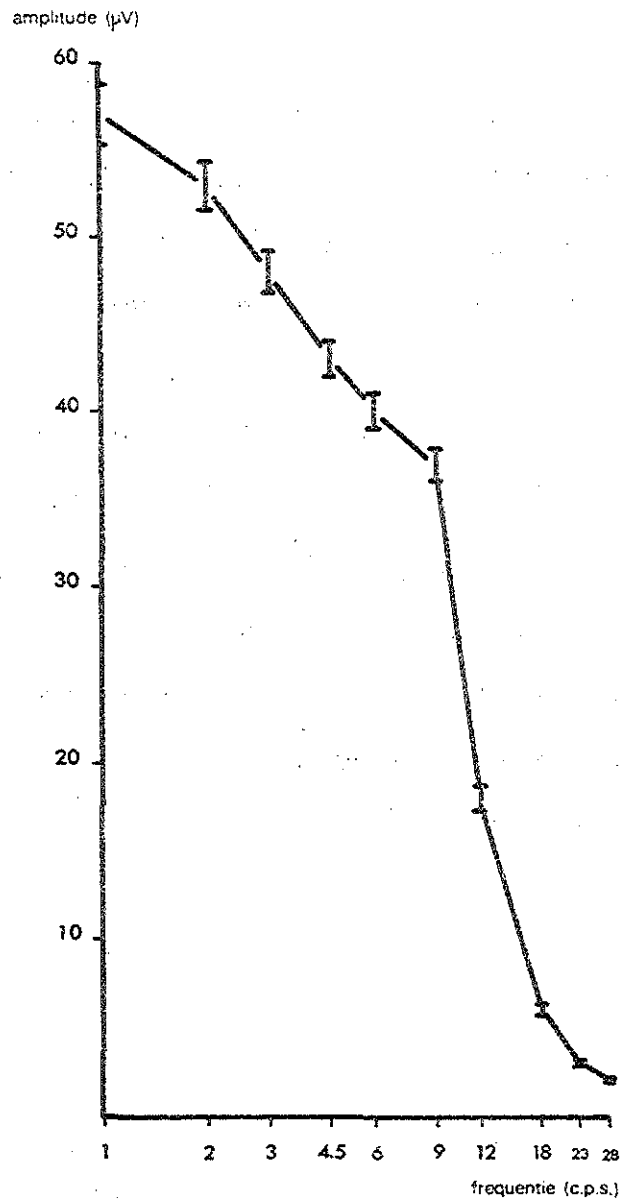


fig. 36.

Gemiddelde A-MF curve en standaardfouten van 10  
woestijnratten. luminantie: 100%.

## HAMSTER

De hamster komt in ons land in de lössgebieden voor. Deze dieren zijn vooral 's nachts actief, hoewel ook overdag van enige aktiviteit sprake is (DEMOULIN, VAN LOO, VAN MOURIK, WALKER, 1968). De retina bezit zeer veel kleine staafjes en maar heel weinig kegeltjes. De ganglioncellen liggen in één laag (ROCHON-DUVIGNEAUD, 1943).

Tien dieren werden onderzocht. Fig. 37 geeft de A-MF curve weer.

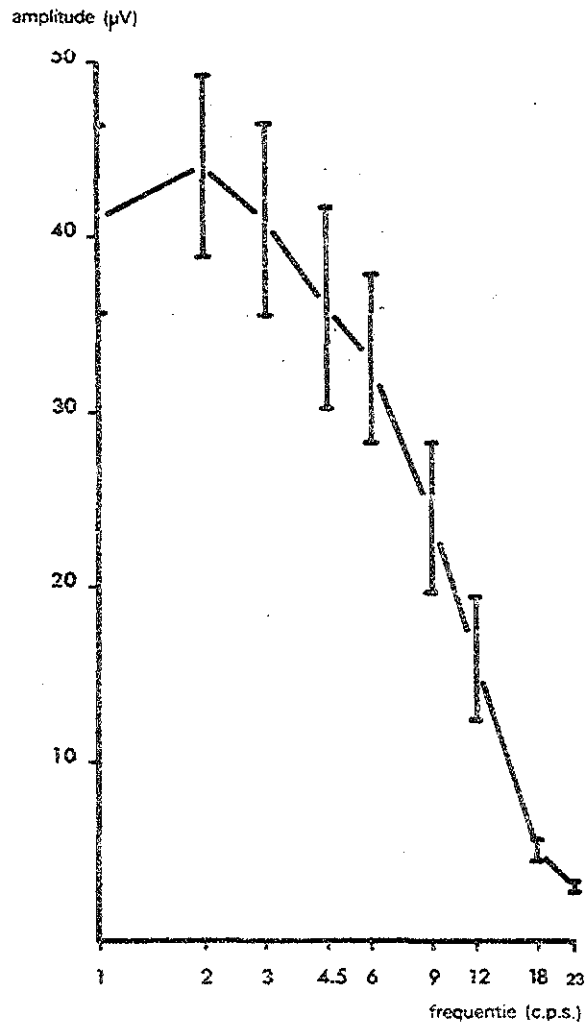


fig. 37.

Gemiddelde A-MF curve en standaardfouten van 10 hamsters. luminantie: 100%.



## GOUDHAMSTER

De enige soort van het genus *Mesocricetus* leeft in Zuid-Oost-Europa en Klein-Azië in steppeachtige gebieden. Ze zijn overwegend 's nachts actief, maar zijn dat soms ook overdag (WALKER, 1968).

De 4-15 jongen worden na een gestatieperiode van 15-16 dagen naakt en blind geboren. Na 6-8 weken zijn ze volwassen. (UFAW HANDBOOK, 1967). In de retina worden vnl. staafjes aangetroffen. De A-MF curve werd bepaald (Fig. 38) bij 12 dieren.

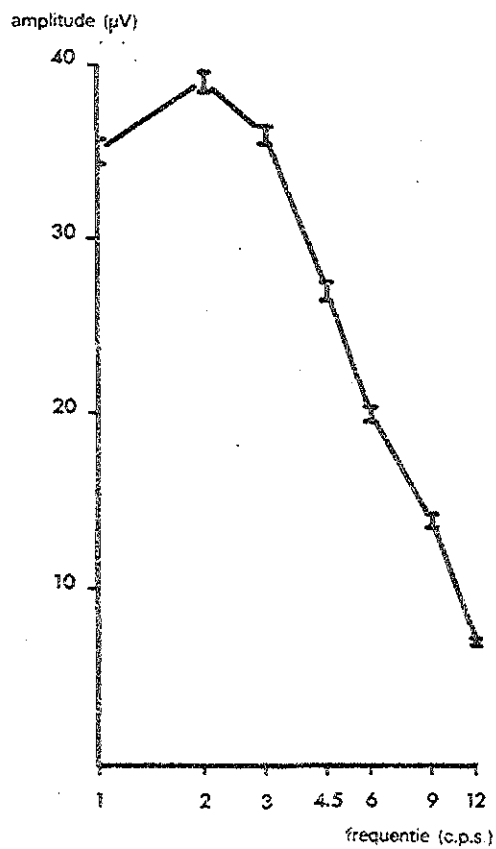


fig. 38.

Gemiddelde A-MF curve en standaardfouten van 12 goudhamsters. luminantie: 100%.

## CHINESE HAMSTER

Het genus bewoont open, aride gebieden van Zuid-Oost-Europa tot in Noord-Azië.

De dieren zijn in het voorjaar en in de zomer zowel overdag als 's nachts actief, maar verleggen hun activiteit naar de nachtelijke uren gedurende de winter (WALKER, 1968). De jongen worden naakt en blind geboren na een gestatieperiode van 20-21 dagen.

In de retina domineren de staafjes. De A-MF curve (Fig. 39) werd bij 14 dieren bepaald.

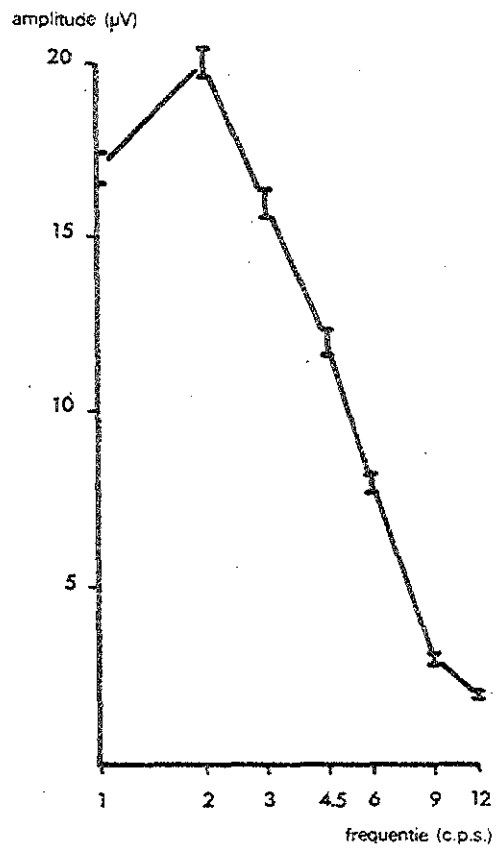


fig. 39.

Gemiddelde A-MF curve en standaardfouten van 14 Chinese hamsters. luminantie: 100%.

De A-MF curven van alle door ons geteste diersoorten zijn in Fig. 40 verzameld. Het valt direkt op dat bij de twee diersoorten met overwegend kegeltjes retina's (eekhoorn en chipmunk) het maximum der A-MF curven (Fig. 40, nr. 5 en 9) valt omtrent de 9-23 c.p.s. Dit is in goede overeenstemming met de door GOURAS en GUNKEL (1962) gegeven waarde bij de ground squirrel.

De maxima der A-MF curven van diersoorten met overwegend staafjes retina's liggen onder de 3 c.p.s. (hamster, goudhamster, Chinese hamster, rat, woestijnrat, cavia) (Fig. 40, nr. 2, 3, 7, 8, 1 en 6). De A-MF curve van het konijn (Fig. 40, nr. 4) vertoont een maximum van ongeveer 2-12 c.p.s.

De veronderstelling lijkt gerechtvaardigd dat de ligging van het maximum der A-MF curve iets zegt over de funktionele participatie van staafjes en kegeltjes aan de vorming van de response op sinusvormig gemoduleerd licht.

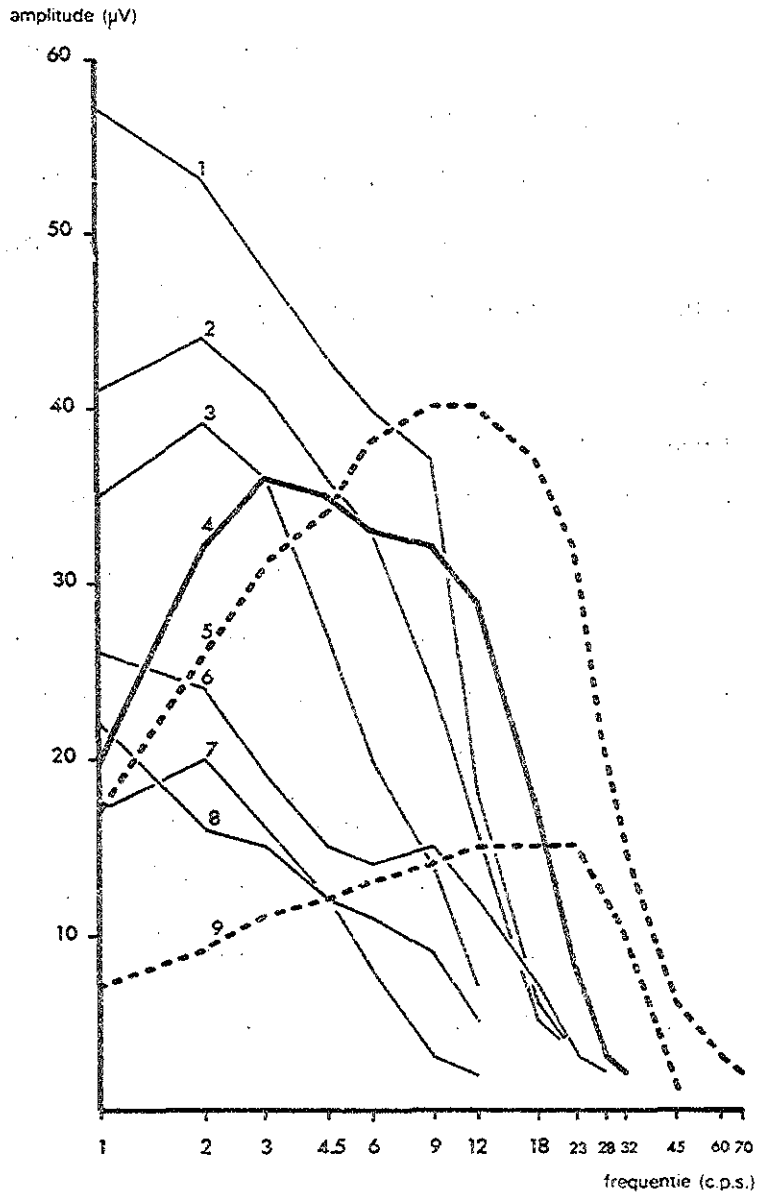


fig. 40.

Gemiddelde A-MF curven van 1: woestijnrat; 2: hamsters; 3: goudhamsters; 4: konijnen; 5: eekhoorns; 6: cavia's; 7: Chinese hamsters; 8: rat; 9: chipmunk.

## RELATIE TUSSEN 'FLITS' ERG EN 'SINUS' ERG

Nadat in het voorgaande onderzoek waarschijnlijk gemaakt werd dat het verloop van de A-MF curve verband houdt met het domineren van resp. staafjes en kegeltjes, rees de vraag of het flits ERG bepaalde parameters bezit die samenhangen met de ligging van het maximum van de A-MF curve.

Fig. 41 geeft representatieve voorbeeld van met lichtflitsen opgewekte gemiddelde ERG's van resp. eekhoorn, chipmunk, woestijnrat, Europese hamster, goudhamster en Chinese hamster.

Iedere curve is een gemiddelde uit 100 flitsperioden. In de figuren 42-53 zijn de aV en bV waarden alsmede de at en bt waarden voor deze dieren uitgezet. Noch de latente tijden, noch de amplitudes vertonen kenmerken die systematisch verschillen tussen de staafjes en kegeltjes dieren. In Fig. 54 werd de latente tijd van de zgn. wavelets voor de verschillende dieren uitgezet (op een wijze analoog aan die bij Fig. 32). Ook hier komt geen systematisch verschil tussen kegeltjes en staafjes dieren tevoorschijn.

Samengevat komt het bovenstaande erop neer, dat de eigenschappen van de a- en de b-golf geen verband met ligging van de topwaarden van de A-MF curven vertoonden. Een mogelijkheid die in de toekomst nog onderzocht dient te worden is of er parallellen te vinden zijn tussen het verloop van de A-MF curve enerzijds en de grootte van de c-golf anderzijds. Het

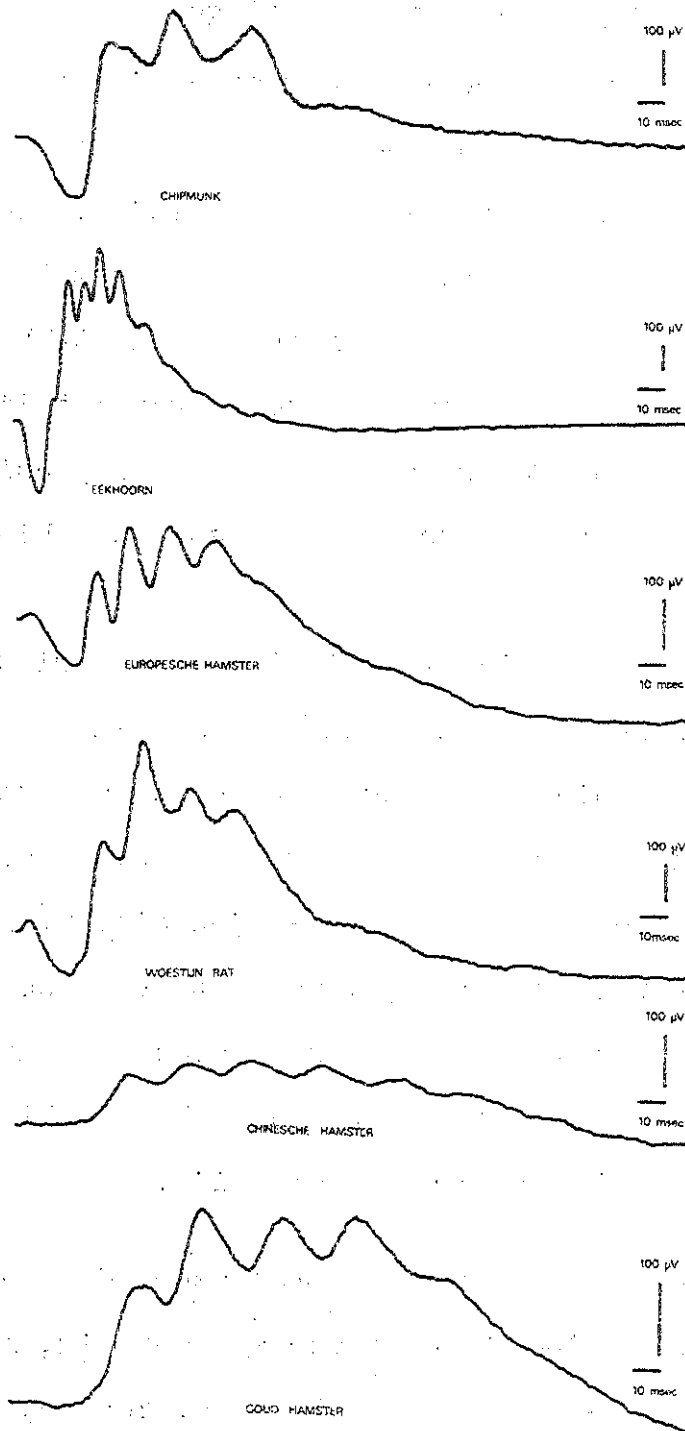


fig. 41.

Voorbeelden van gemiddelde ERG's der verschillende soorten proefdieren. Intensiteit '16'.



bleek in de curven die met de elektronische lichtflitsen verkregen werden dat in het algemeen gezegd kan worden dat de overwegend staafjes ogen een duidelijke c-golf hebben en de kegeltjes ogen (eekhoorn en chipmunk) niet. Dit is in overeenstemming met wat CRESCITELLI (1961) en ARDEN & TANSLEY (1955) bij eekhoorns hebben beschreven. Een verdere kwantificering van de c-golf is op het ogenblik nog in werking.

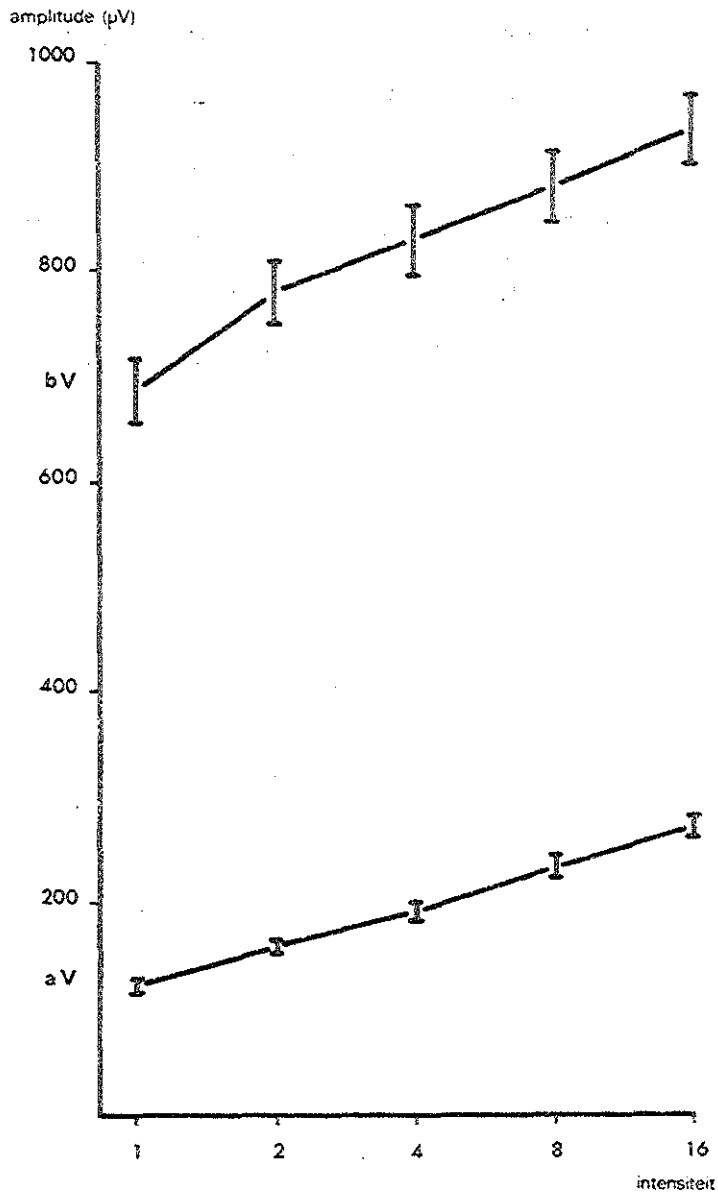


fig. 42.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
Eekhoorn. N = 6.

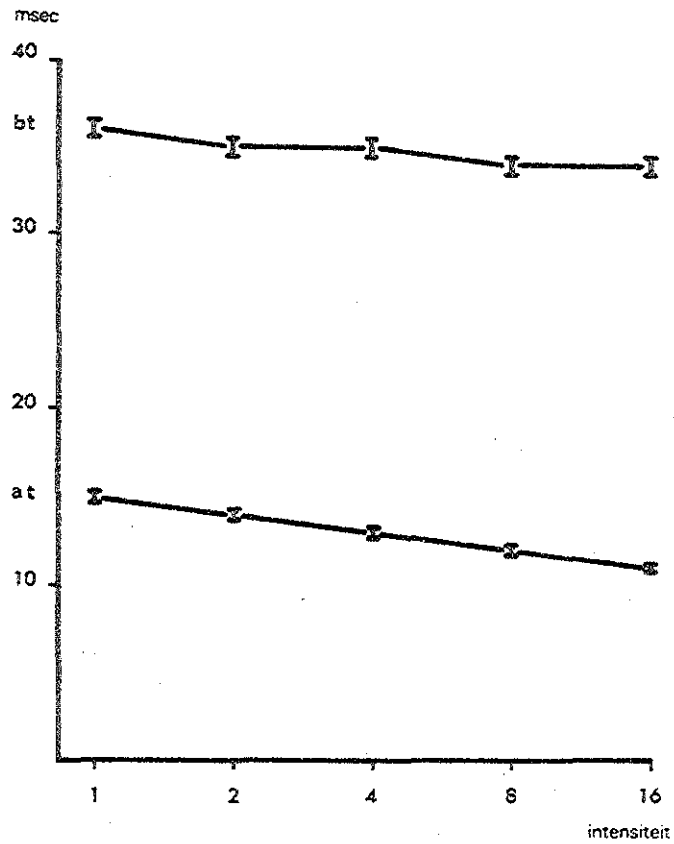


fig. 43.

Gemiddelde at en bt waarden en hun standaardfout,  
behorende bij fig. 42.

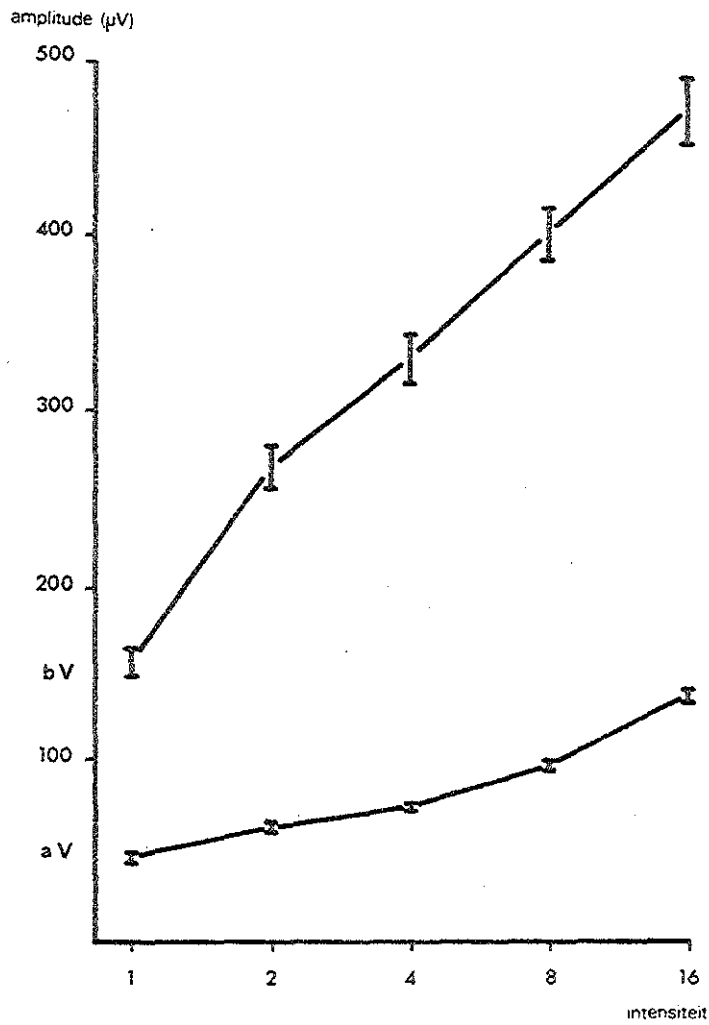


fig. 44.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
Chipmunk. N = 9.

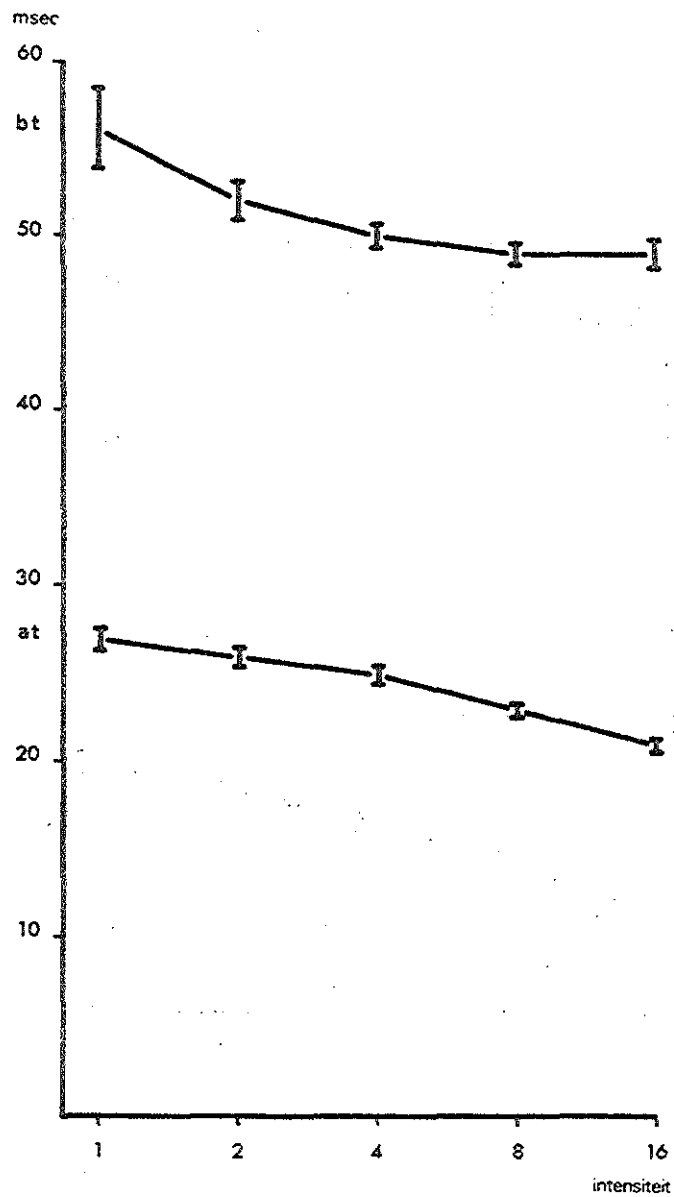


fig. 45.

Gemiddelde at en bt waarden en hun standaardfout,  
behorende bij fig. 44.

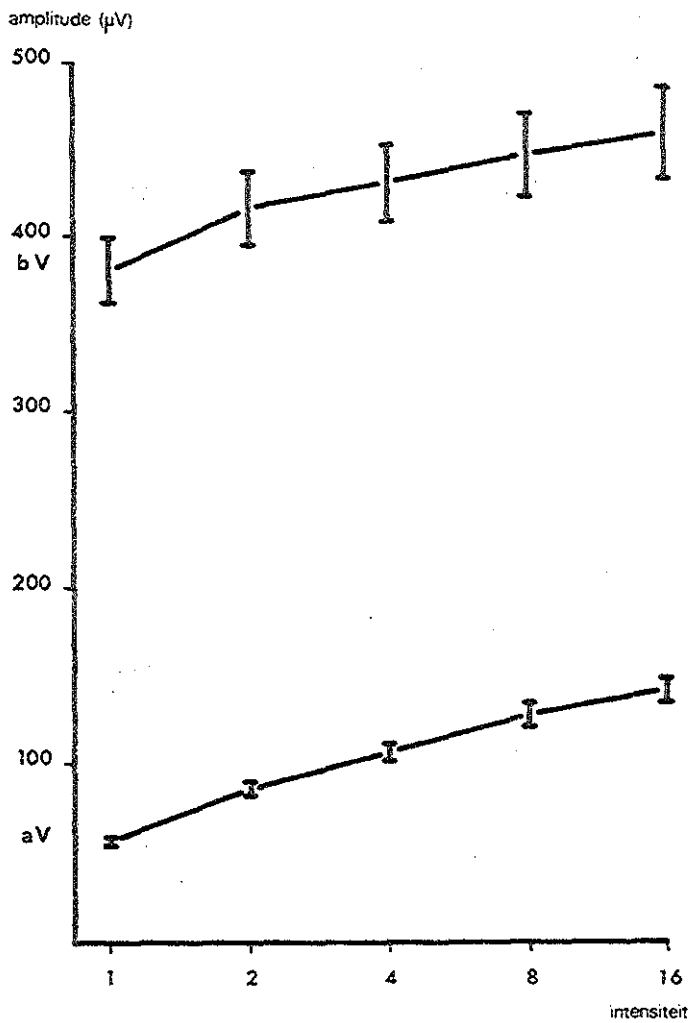


fig. 46.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
Woestijnrat. N = 9.

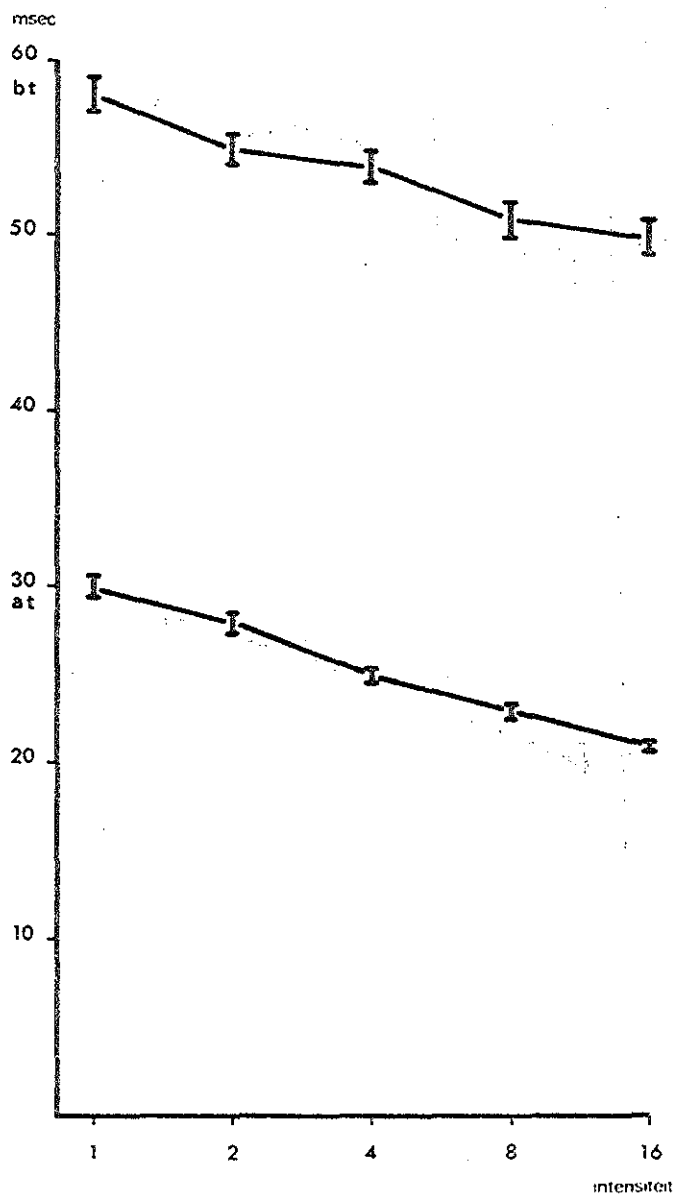


fig. 47.

Gemiddelde at en bt waarden en hun standaardfout,  
behorende bij fig. 46.

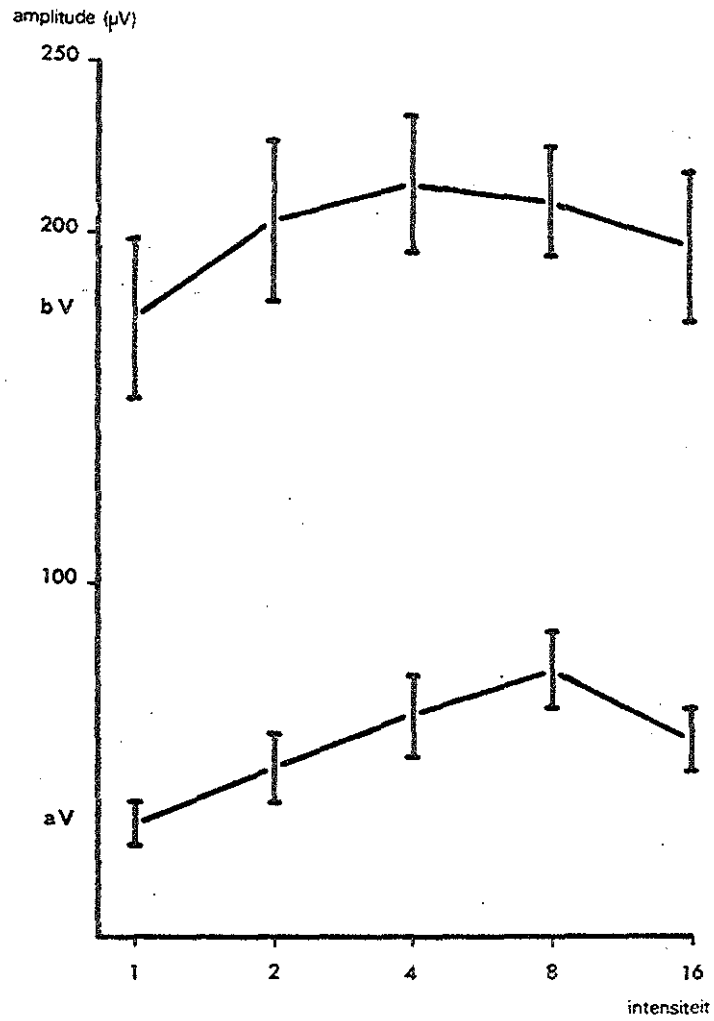


fig. 48.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
Hamster. N = 10.



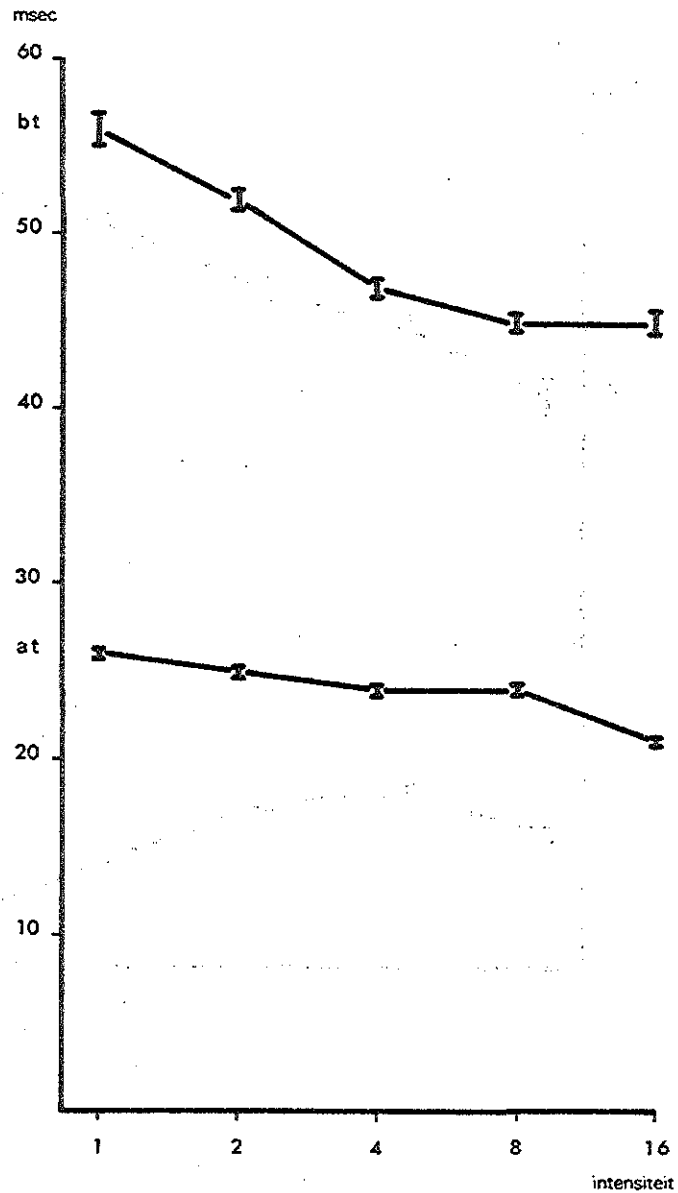


fig. 49.

Gemiddelde at en bt waarden en hun standaardfout, behorende bij fig. 48.

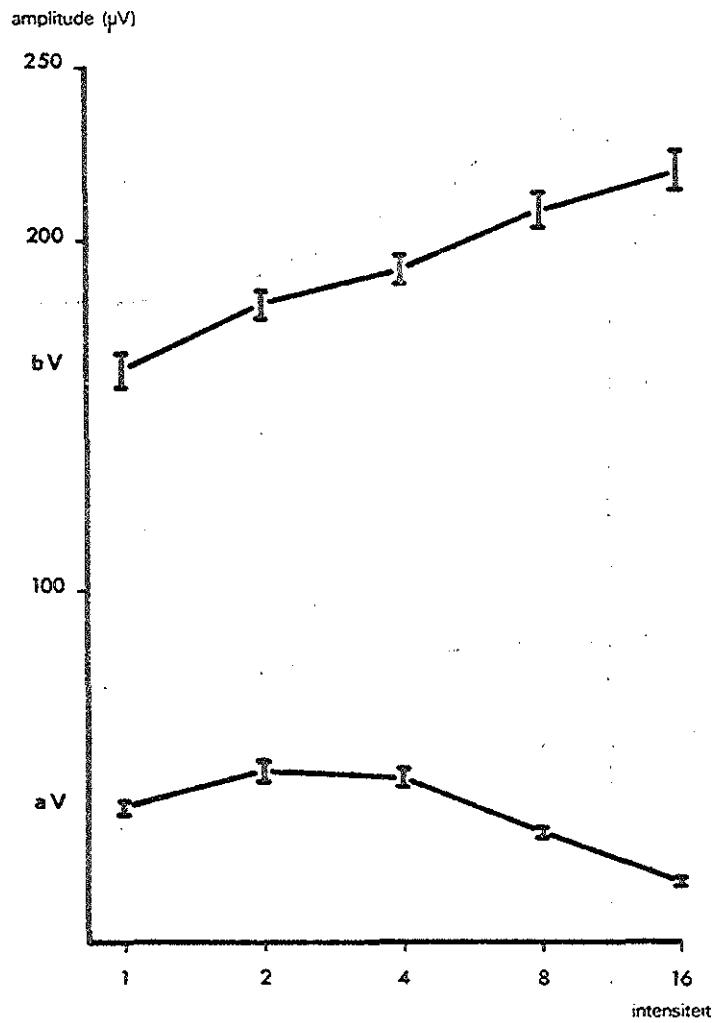


fig. 50.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
Goudhamster. N = 12.

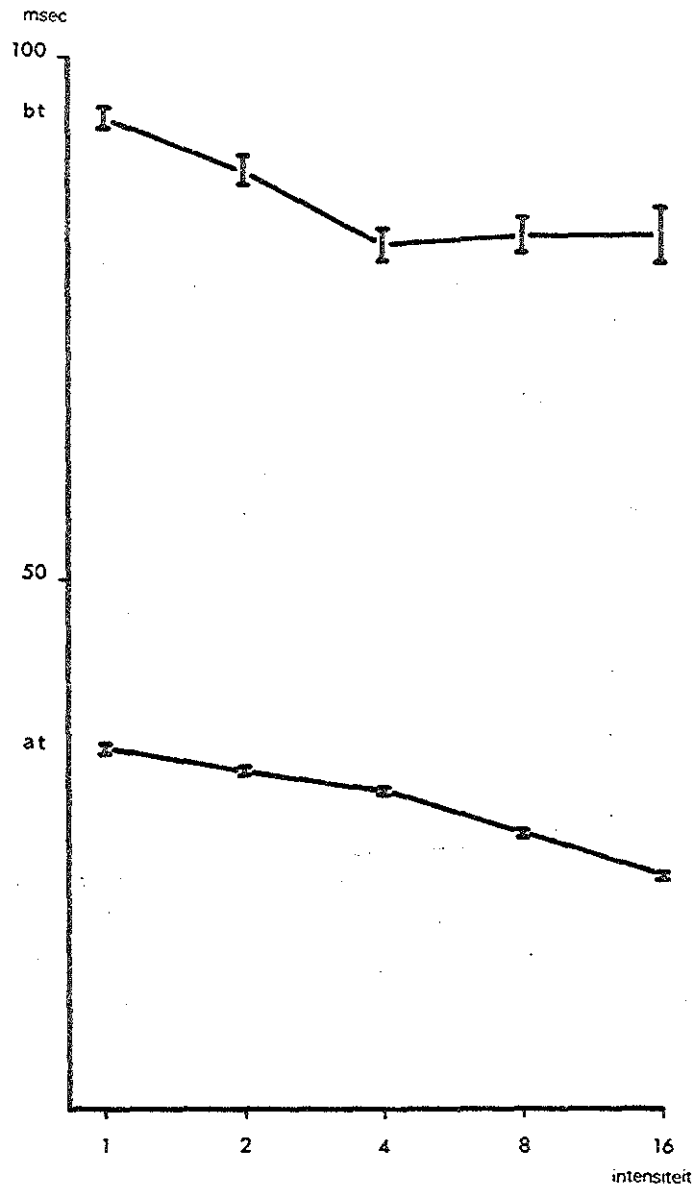


fig. 51.

Gemiddelde at en bt waarden en hun standaardfout,  
behorende bij fig. 50.

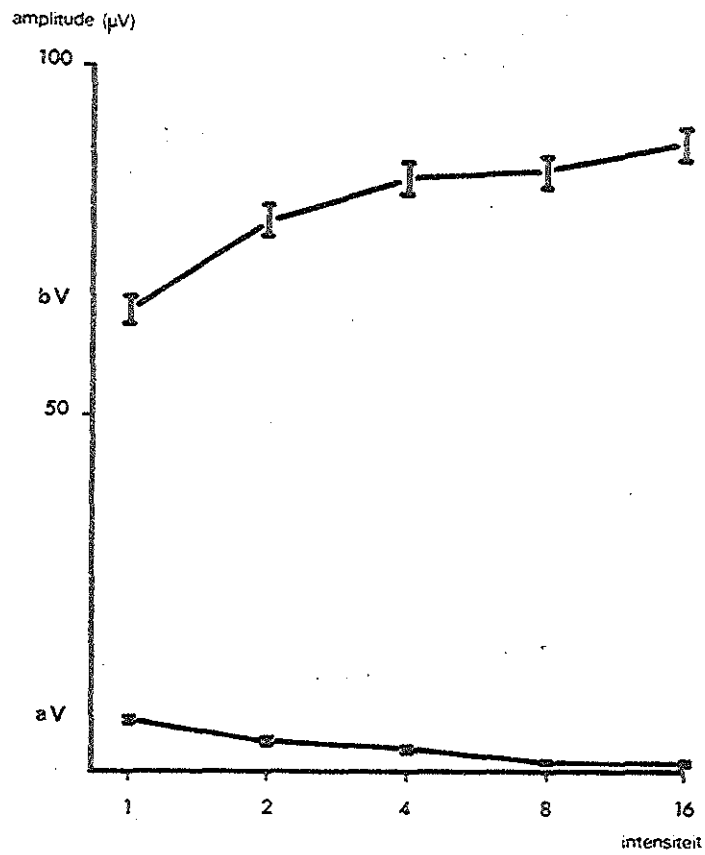


fig. 52.

Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
Chinese hamster. N = 14.

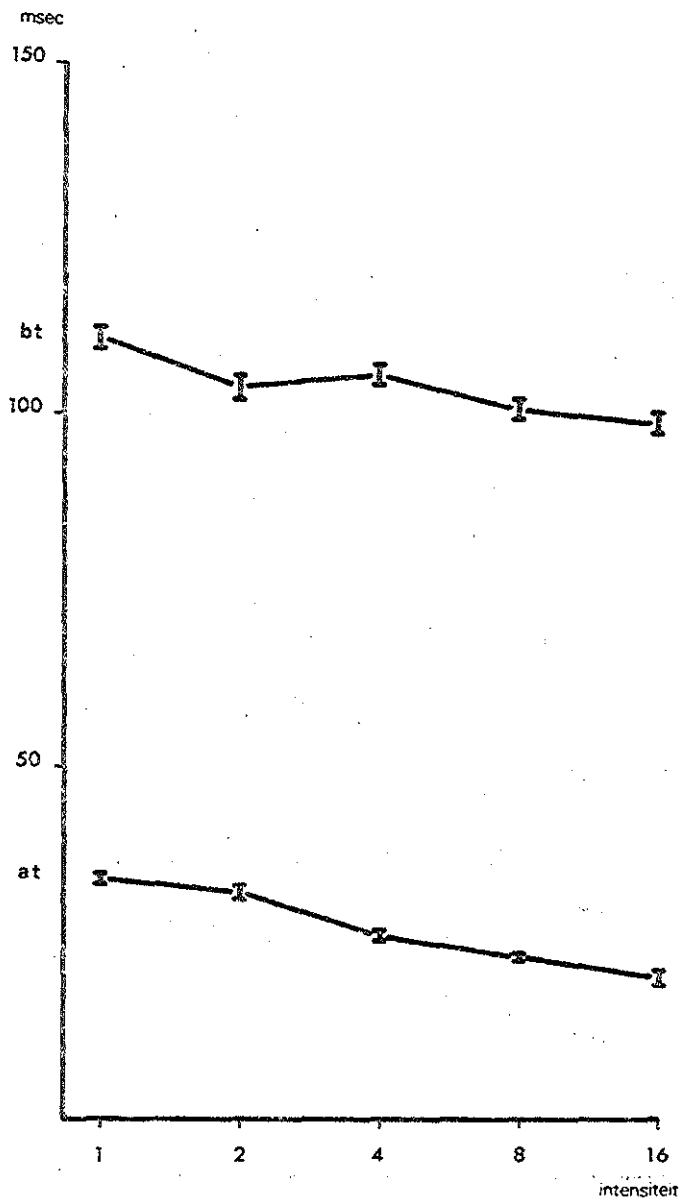


fig. 53.

Gemiddelde at en bt waarden en hun standaardfout, behorende bij fig. 52.

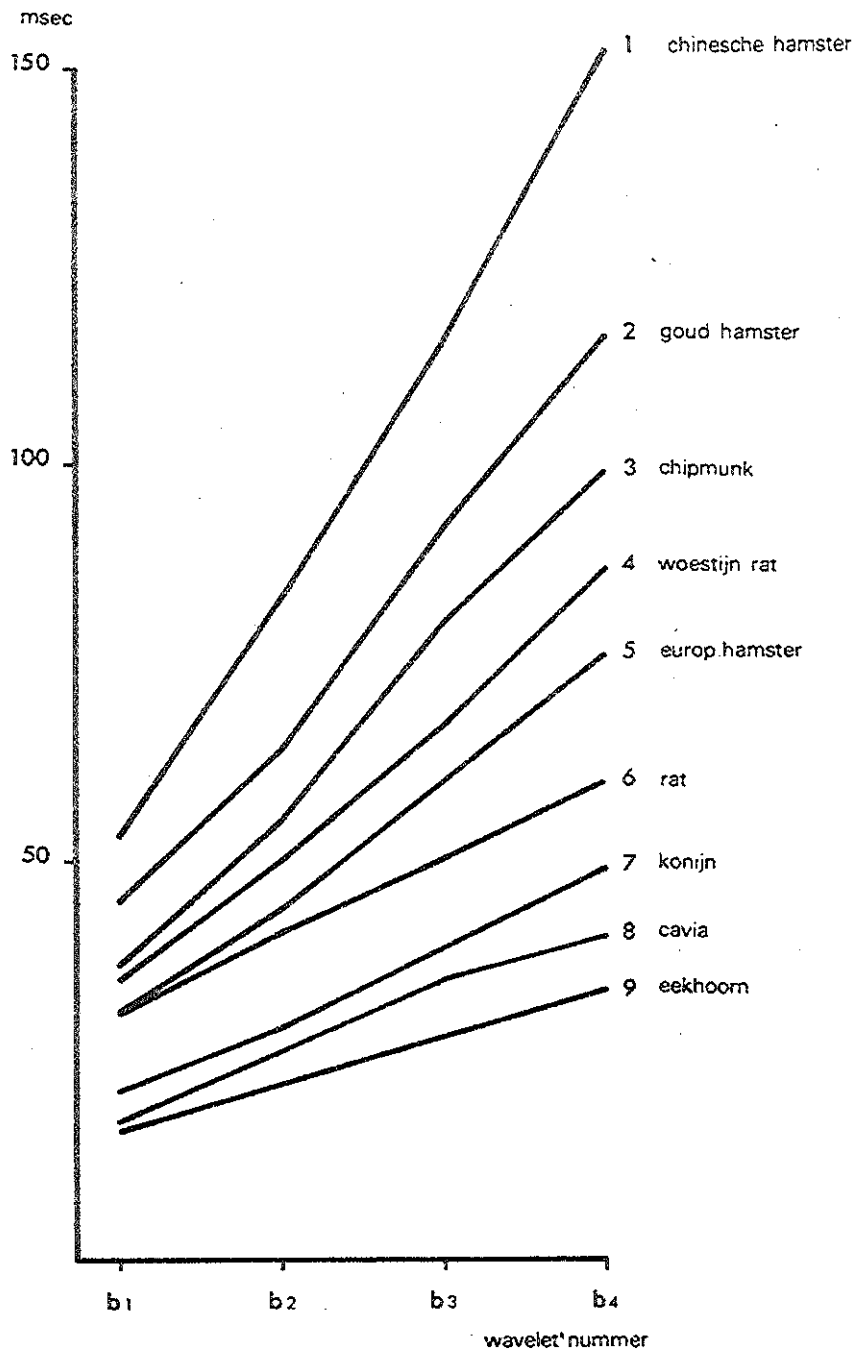


fig. 54.

Gemiddelde waarden der latente tijden der wavelets (b1, b2, b3, b4) bij de verschillende proefdieren. Intensiteit '16'.

## PHOTOPISCHE EN SCOTOPISCHE A-MF CURVE

Wanneer men veronderstelt dat het konijnne-oog een gemengd staafjes en kegeltjes oog is ligt het voor de hand dit te verifiëren door A-MF curven te bepalen bij verschillende luminanties. Immers, uit psychofysisch werk is bekend dat scotopische DE LANGE (1964) curven een lager optimale frekwentie hebben dan de photopische.

De hier weer te geven resultaten werden verkregen met twee luminanties: 100% en 0.36% (zie beschrijving van de methodiek). De lage luminantie lag voor het menselijk oog in het scotopisch gebied.

In Fig. 55 zijn de A-MF curven verkregen met beide luminanties weergegeven. Van alle dieren (30) werd na 36 uur donker adaptatie eerst de 0.36% A-MF curve bepaald, daarna de 100% curve. Zoals de figuur aangeeft is het verloop van de 0.36% curve inderdaad zoals men zou verwachten, het heeft een naar links verschoven maximum t.o.v. de 100% A-MF curve.

Verder valt op dat de 0.36% A-MF curve qua verloop zeer grote overeenkomst vertoont met die van de verschillende overwegend staafjes ogen (Fig. 36, 37, 38, 39, 40).

Deze bevinding steunt o.i. eens te meer de veronderstelling dat het konijnne-oog een gemengd staafjes en kegeltjes oog is.

Uiteraard kan men het gebruik van de termen 'staafjes en kegeltjes' aanvechten. Juister is het wellicht te spreken van 'scotopische' en 'photopische' elementen, in die zin dat hiermee

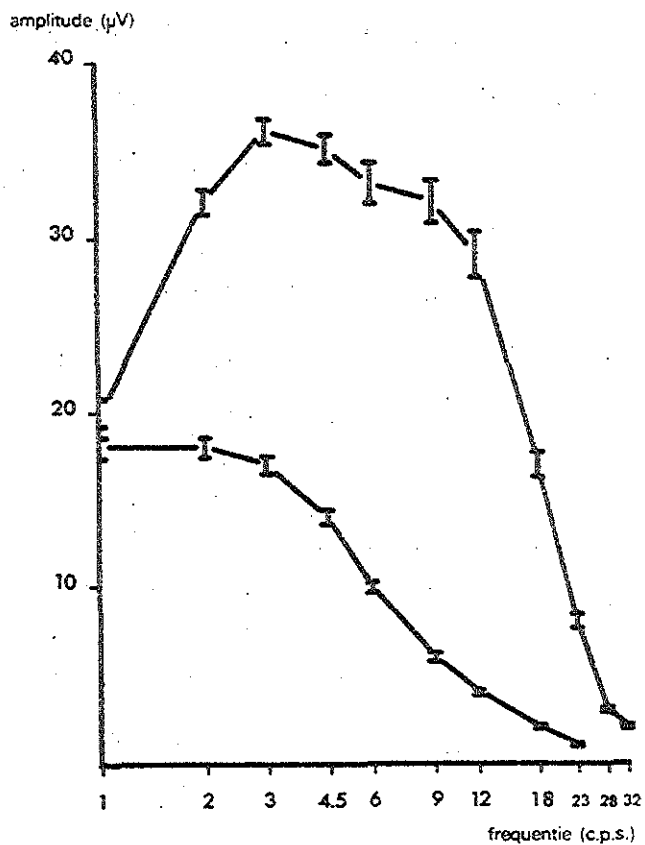


fig. 55.

Gemiddelde A-MF curve en standaardfouten.  
 Volwassen, normale konijnen.

Luminantie: bovenste curve 100%, onderste  
 curve 0,36%. N = 10.



bedoeld wordt elementen die zich onderscheiden wat betreft hun drempelwaarde na maximale donker adaptatie. Zoals in het voorgaande reeds is opgemerkt zijn er duidelijk morfologische aanwijzingen (o.a. SJOSTRAND & NILSSON, 1964) voor twee verschillende soorten receptoren bij het konijn. Ook is uit gedragsexperimenten van BROWN (1936, 1937) gebleken dat de luminantie curve onder photopische condities verschoven is t.o.v. die onder scotopische condities.

## DE A-MF CURVEN BIJ IN HET DONKER OPGEGROEIDE KONIJNEN

Zoals reeds door LEGEIN (l.c.) gevonden werd, ontwikkelt de A-MF curve zich, bij zich onder normale omstandigheden ontwikkelende konijnen, evenals het ERG opgewekt met lichtflitsen, tussen de 2e en 4e week na de geboorte.

In het voorafgaande werd beschreven dat het met lichtflitsen opgewekte ERG bij 4 weken oude, in het donker opgegroeide, konijnen zich normaal ontwikkeld bleek te hebben.

Hier worden nu de A-MF curven weergegeven verkregen bij 4 weken oude, in het donker opgegroeide dieren en 4 weken oude in het licht opgegroeide dieren (Fig. 56 en 57). Ieder van deze curven werd verkregen bij 10 dieren. Het algemeen verloop, zowel van de 100% als de 0.36% curve komt overeen met dat van de volwassen dieren (Fig. 55).

In de eerste plaats toont deze bevinding nog eens te meer dat het ERG zich normaal ontwikkelt, ondanks lichtonthouding. Het feit dat ook de 0.36% A-MF curve bij 4 weken oude dieren overeenkomt met die van volwassen dieren pleit o.i. tegen de opvatting dat de staafjes bij het konijn eerst bij 90 dagen oude dieren volledig ontwikkeld zouden zijn (NOELL, 1958).

Vervolgens werd de A-MF curve bepaald bij 17 konijnen die tot de leeftijd van 17 weken in het donker opgegroeid waren. Ook hier weer (Fig. 58) blijkt dat zowel de 100% als de 0.36% curve een met die van normaal ontwikkelde dieren overeenkomend

verloop hebben. Een bevinding die overeenstemt met hetgeen m.b.v. lichtflitsen werd gevonden.

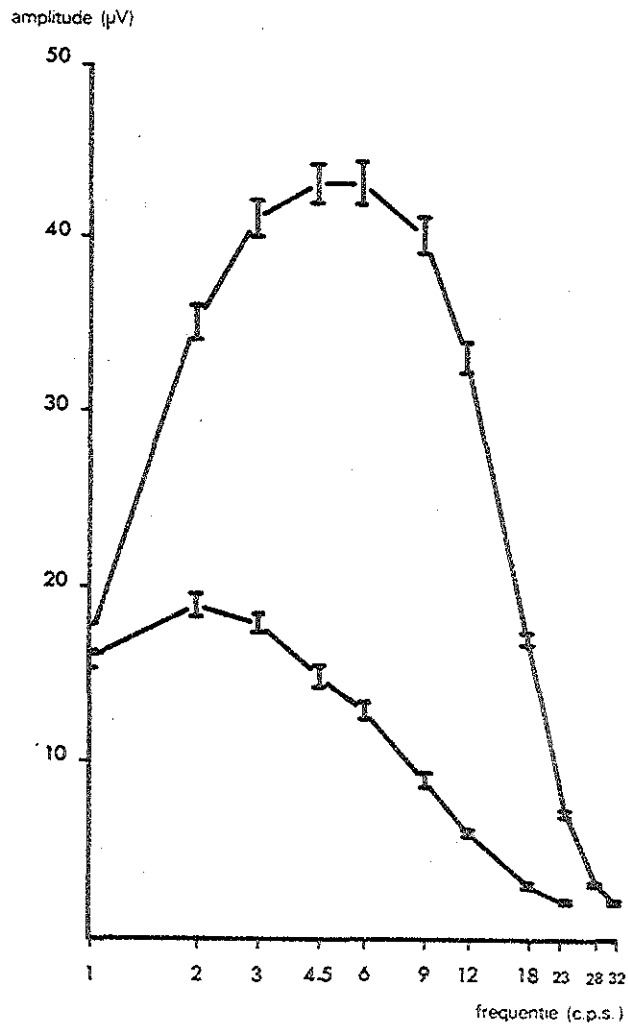


fig. 56.

Gemiddelde A-MF curve en standaardfouten.  
 Konijnen, normaal, 4 weken oud.  
 Luminantie: bovenste curve 100%, onderste  
 curve 0,36%. N = 10.

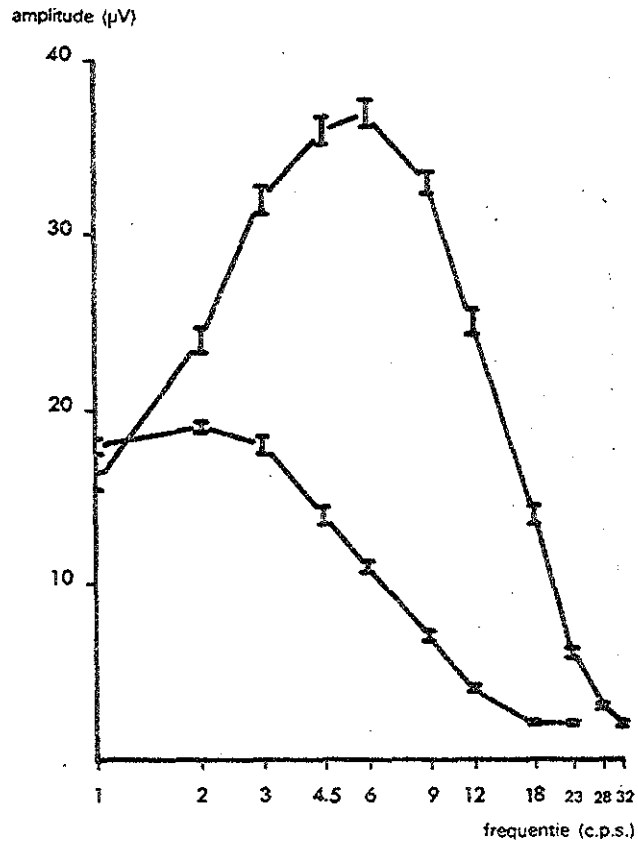


fig. 57.

Gemiddelde A-MF curve en standaardfouten.  
 Konijnen, 4 weken in donker opgegroeid.  
 Luminantie: bovenste curve 100%, onderste  
 curve 0,36%. N = 10.

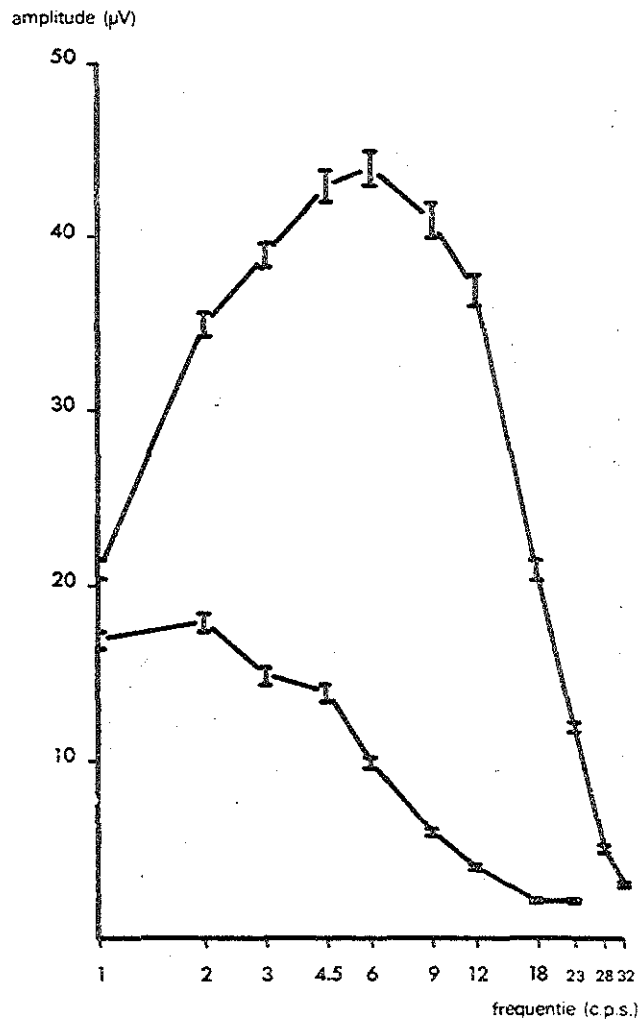


fig. 58.

Gemiddelde A-MF curve en standaardfouten.  
 Konijnen, 17 weken in donker opgegroeid.  
 Luminantie: bovenste curve 100%, onderste  
 curve 0,36%. N = 17.

## BESPREKING VAN DE RESULTATEN

Zowel met lichtflitsen als met sinusvormig gemoduleerd licht bleek dat de ontwikkeling van het ERG door lichtonthouding bij het konijn niet geremd wordt. Dit is in grote lijnen in overeenstemming met wat reeds voor de kat door ZETTERSTROM (1955) werd beschreven, en komt ook overeen met LEGEIN's bevindingen bij de cavia.

Een duidelijk verschil komt echter naar voren wanneer we de gevoeligheid voor lichtonthouding ná de ontwikkeling bestuderen. Het ERG van de kat blijkt wel degelijk gevoelig voor lichtonthouding. Een periode van 14 weken donker postnataal reduceert de amplitude van de b-golf in aanzienlijke mate (GANZ, FITCH & SATTENBERG, 1968). Hetzelfde geldt, zoals in de inleiding besproken werd, voor de cavia. Dit dus in tegenstelling tot het konijn.

Ook in gedragsexperimenten levert de kat die postnataal in het donker verbleef (GANZ & FITCH, 1968) duidelijk mindere prestaties dan normaal opgegroeide dieren.

Bij het konijn is dit anders. Zoals beschreven door VAN HOF (Exp. Neurol. 1969) is het orientatie discriminatie vermogen bij konijnen, die de eerste zes weken na de geboorte in het donker verbleven op de leeftijd van 6 maanden even goed als van onder normale omstandigheden opgegroeide dieren.

Volgens sommigen is het diskutabel of soortverschillen met

betrekking tot lichtonthouding bestaan. (WIESEL & HUBEL, 1966, 4th ISCERG symp., p. 332).

Op grond van het bovenstaande lijkt ons dit echter wel degelijk het geval. Het fenomeen van het bestaan van soortverschillen in dit opzicht zou mogelijkerwijs in de toekomst een bruikbaar gegeven kunnen blijken bij de analyse van de neurochemische achtergrond van de gevolgen van lichtonthouding.



## SAMENVATTING

1. De postnatale ontwikkeling van het konijné ERG opgewekt met lichtflitsen blijkt niet te veranderen onder invloed van lichtonthouding.
2. Postnatale lichtonthouding gedurende 17 weken doet het lichtflits ERG niet veranderen.
3. De op de b-golf gesuperponeerde 'wavelets' blijken bij het konijn niet beïnvloed te worden door lichtonthouding.
4. Het ERG opgewekt met behulp van sinusvormig gemoduleerd licht en uitgezet als 'Response Amplitude vs. Modulatie Frekwentie' (A-MF curve) vertoont een maximum dat bij een hogere frekwentie ligt dan dat van een aantal eveneens onderzochte 'staafjes-dominante' dieren (hamster, goudhamster, Chinese hamster, rat, woestijnrat, cavia) en lager dan bij 'kegeltjes-dominante' dieren (eekhoorn en chipmunk).
5. Bij zeer lage luminantie (scotopisch voor het menselijk oog) verschuift de top van de A-MF curve van het konijn naar links en vertoont hetzelfde verloop als dat van de dieren met overheersend staafjes ogen. Het ligt dus voor de hand het konijné-oog als een gemengd staafjes-kegeltjes oog te beschouwen.

6. Het met sinusvormig gemoduleerd licht opgewekte ERG is eveneens niet gevoelig voor lichtonthouding gedurende 17 weken na de geboorte. Dit geldt zowel voor de 'photopische' als 'scotopische' A-MF curve.
7. De resultaten wijzen er op dat er met betrekking tot de gevolgen van lichtonthouding soortverschillen bestaan.

## SUMMARY

1. The postnatal development of the electroretinogram in the rabbit is not affected by light deprivation.
2. Postnatal dark rearing for 17 weeks does not influence the ERG.
3. The so-called 'wavelets', superimposed on the b-wave do not alter during light deprivation.
4. Electrical responses to sinusoidally modulated light were plotted as 'Response-Amplitude vs. Modulation-Frequency' curves (A-MF curves). The optimal response frequency in the rabbit is higher than that found in a number of rod-dominant eyes (guinea pig, rat, hamster, golden hamster, Chinese hamster, jird) and lower than that in the cone-dominant eyes of the chipmunk and the squirrel.
5. With low luminance (scotopic to a human observer) the peak value of the A-MF curve in the rabbit shifts to a lower frequency and becomes more or less identical to the curves obtained in rod-dominant eyes. From this it is concluded that the rabbit retina is of a mixed nature.
6. Neither the high-luminance A-MF curve nor the low-luminance one are affected by a postnatal light deprivation period of 17 weeks.

7. It is argued that species differences (rabbits vs. guinea pigs and cats) with regard to the effect of light deprivation exist.

## LITERATUUR

- Arden, G.B. en K. Tansley (1955). The spectral sensitivity of pure-cone retina of the grey squirrel (*Sciurus carolinensis leucotis*).  
J. Physiol. 127, 592-602.
- Arden, G.B., H. Ikeda en I.M. Siegel (1966). New components of the mammalian receptor potential and their relation to visual photochemistry. Vision Res. 6, 373-384.
- Baxter, B.L. en A.H. Riesen (1961). Electroretinogram of the visually deprived cat. Science 134, 1626-1627.
- Bonaventura, N. en P. Karli (1968). Maturation des potentiels ERG et évoqués visuels chez la souris. C.R. Soc. Biol. 162, 553-555.
- Bonting, S.L., L.L. Caravaggio en P. Gouras (1961). The rhodopsin cycle in the developing vertebrate retina. I. Relation of rhodopsin content, electroretinogram and rod structure in the rat. Exp. Eye Res. 1, 14-24.
- Bornschein, H. (1959). Zur postnatalen Entwicklung der Netzhautfunktion. Wiener klin. Wochenschrift 71, 956-958.
- Brown, K.T. en T.N. Wiesel (1961a). Analysis of the intraretinal electroretinogram in the intact cat eye. J. Physiol. 158, 229-256.

Brown, K.T. en T.N. Wiesel (1961b). Localization of origins of electroretinogram components by intraretinal recording in the intact cat eye. *J. Physiol.* 158, 257-280.

Brown, K.T. en J.M. Crawford (1966). Intracellular recording of rapid light-evoked responses from pigment epithelium cells of the frog eye. *The Physiologist* 9, 146.

Brown, K.T. en J.M. Crawford (1967b). Melanin and the rapid light-evoked responses from pigment epithelium cells of the frog eye. *Vision Res.* 7, 149-163.

Brown, K.T. (1968). The electroretinogram: its components and their origins. *Vision Res.* 8, 633-677.

Brown, R.H. (1936). The dim visibility curve of the rabbit. *J. Gen. Psychol.* 14, 62-82.

Brown, R.H. (1937). The bright visibility curve of the rabbit. *J. Gen. Psychol.* 17, 323-338.

Chaffee, E.L. en E. Sutcliffe (1930). The differences in electrical response of the retina of the frog and horned toad according to the positions of the electrodes. *Am. J. Physiol.* 95, 250-261.

Cobb, W.A. en H.B. Morton (1953). A new component of the human electroretinogram. *J. Physiol.* 123, 36P.

- Cornwell, A.C. en S.K. Sharpless (1968). Electrophysiological retinal changes and visual deprivation. *Vision Res.* 8, 389-401.
- Crescitelli, F. (1961). The electroretinogram of the antelope ground squirrel. *Vision Res.* 1, 139-153.
- Crescitelli, F. en E. Sickel (1968). Delayed off-responses recorded from the isolated frog retina. *Vision Res.* 8, 801-816.
- De Lange, H. (1957). Attenuation characteristics and phase-shift characteristics of the human fovea-cortex system in relation to flicker fusion phenomena. Diss., Delft.
- Demoulin, H.H.J. (1969). Persoonlijke mededeling.
- DoDt, E. (1957). Ein Doppelinterferenzfilter-Monochromator besonders hoher Leuchtdichte. *Bibliotheca ophthalm.* 48, 32-37.
- Ganz, L., M. Fitch en J.A. Sattenberg (1968). The selective effect of visual deprivation on receptive field shape determined neurophysiologically. *Exp. Neurol.* 22, 614-637.
- Ganz, L. en M. Fitch (1968). The effect of visual deprivation on perceptual behavior. *Exp. Neurol.* 22, 638-660.
- Gouras, P. en R.D. Gunkel (1962). The resonant frequencies of rod and cone electroretinograms. *Inves. Ophthalm.* 1, 122-126.
- Gouras, P. en R.D. Gunkel (1964). The frequency response of normal, rod achromat and nyctalope ERG's to sinusoidal monochromatic light stimulation. *Doc. Ophthalm.* 18, 137-150.

- Granit, R. en A. Munsterhjelm (1937). The electrical responses of dark-adapted frogs' eyes to monochromatic stimuli. *J. Physiol.* 88, 436-458.
- Hebb, D.O. (1949). *Organization of Behavior*. John Wiley & Sons. Inc.
- Hellner, K.A. en D. Utermann (1965). Quantitative elektretinographische Untersuchungen über die Entwicklung der Normalen und dystrophischen Rattennetzhaut. *Vision Res.* 5, 535-544.
- Hess, H. (1959). Imprinting. *Science* 130, 133-141.
- Honda, Y. (1969). Rhythmic wavelets recorded from an in vitro preparation of mammalian retina. *Experientia* 25, 551-553.
- Horsten, G.P.M. en J.E. Winkelman (1960). Development of the ERG in relation to histological differentiation of the retina in man and animals. *A.M.A. Arch. Ophthalm.* 63, 232-242.
- Keeler, C.E., E. Sutcliffe en E.L. Chaffee (1928). A description of the ontogenetic development of retinal action currents in the house mouse. *Proc. Nat. Acad. Sci* 14, 811-815.
- Knave, B. (1969). Long term changes in retina function induced by short high intensity flashes. *Experientia* 25, 379.
- Leguin, Ch.P.J.J.M.M. (1969). De postnatale ontwikkeling van het elektoretinogram bij de cavia en het konijn. Diss., R'dam.



- Lendell Cockrum, E. (1962). Introduction to mammology.  
Roland Press Cy.
- Locke, J. (1690). Essay concerning human understanding, Book II, Chapt. 9, Sect. 8.
- Nilsson, S.E.G. en F. Crescitelli (1969). Changes in ultra-structure and electroretinogram of bullfrog retina during development. J. Ultrastruct. Res. 27, 45-62.
- Noell, W.K. (1954). The origin of the electroretinogram. Am. J. Ophthalm. 38, 78-90.
- Noell, W.K. (1958). Studies on visual cell viability and differentiation. Am. N.Y. Acad. Sci. 74, 337-361.
- Parry, H.B., K. Tansley en L.C. Thomson (1955). Electroretinogram during development of hereditary retinal degeneration in the dog. Brit. J. Ophthalm. 39, 349-352.
- Penn, R.D. en W.A. Hagins (1969). Signal transmission along retinal rods and the origin of the electroretinographic a-wave. Nature 223, 201-205.
- Rochon-Duvigneaud, A. (1943). Les yeux et la vision des vertébrés. Masson & Cie, Paris.
- Sjöstrand, F.S. en S.E. Nilsson (1964). The rabbit in eye research. J.H. Prince ed., Charles C. Thomas Publ.

U.F.A.W. Handbook on the care and management of laboratory animals. 3d edition 1967. E.G.S. Livingstone Ltd.

Usami, E. en M.W. van Hof (1968). Oscillatory potentials in the ERG of the guinea pig. Acta Soc. Ophthalm. Jap. 72, 200-204.

Van Hof, M.W. en E. Usami (1968). The ERG in the normal and dark reared guinea pig. Acta Soc. Ophthalm. Jap. 72, 283-286.

Van Hof, M.W. (1969). Discrimination of striated patterns of different orientation in rabbits deprived of light after birth. Exp. Neurol. 23, 561-565.

Van Loo, W.J.H. (1969). Persoonlijke mededeling.

Van Mourik, W.R. (1962). De Hamster (*Cricetus cricetus* L.) in Nederland. RIVON rapport.

Walker, E.P. (1968). Mammals of the world. 2d edition. Johns Hopkins Press.

Weidman, T.A. en T. Kuwabara (1969). Development of the rat retina. Invest. Ophthalm. 8, 60-69.

Weiskrantz, L. (1958). Sensory deprivation and the cat's optic nervous system. Nature 181, 1047-1050.

Wiesel, T.N. en D.H. Hubel (1966). Changes in the visual system of kittens through modifications of normal sensory input. Proc. 4th ISCERG symp. Tokyo, 332-335.

Yamashita, E. (1959). Some analyses of slow potentials of toad's retina. *Tohoku J. Exp. Med.* 70, 221-233.

Yonemura, D., Y. Masuda en M. Hatta (1963). The oscillatory potential of the ERG and the histology of the retina in mammals, birds and cold-blooded vertebrates. *Acta Soc. Ophthalm. Jap.* 67, 339-344.

Zetterström, B. (1955). The effect of light on the appearance and development of the electroretinogram in newborn kittens. *Acta Physiol. Scand.* 35, 272-279.





## Curriculum vitae

op verzoek van de Medische Faculteit.

De schrijver dezes werd in 1938 te Batavia in het voormalig Nederlands Indië geboren. Het diploma H.B.S.-B werd in 1956 in Utrecht behaald, waar in datzelfde jaar begonnen werd met de studie in de biologie. Begin 1964 werd aldaar met succes het doctoraal examen afgelegd.

Van 1964-1965 was hij als officier van speciale diensten werkzaam in het Instituut voor Zintuig Fysiologie (RVO-TNO) te Soesterberg. Hier werd meegewerkt aan de onderzoekingen van Dr. A. Troelstra en Prof.Dr. N.M.J. Schweitzer over het ERG bij de mens en het konijn. Daarnaast werd enige tijd samengewerkt met Dr. J.H. Rietjens (arts K.N.O.) bij zijn onderzoek over microphonische effecten in het oor.

Eind 1965 tot eind 1966 was schrijver werkzaam in het Rijksinstituut voor Visserij Onderzoek te IJmuiden, (directeur Prof.Dr. P. Korringa) waar zijn belangstelling uitging naar de effecten van onderwater explosies op vis, vis-systematiek en de relatie tussen praedator and prooidieren.

Sinds eind 1966 is hij als wetenschappelijk medewerker verbonden aan de afdeling Fysiologie der Medische Faculteit te Rotterdam.

Appendix I

De conclusie getrokken uit de resultaten van ons onderzoek naar een effect van lichtonthouding op het netvlies van het konijn, luidde dat, in tegenstelling tot de cavia en tot de kat, bij dit dier geen vermindering van amplitude van a-, of b-golf optreedt.

Ook de latente tijden van a- en b-golf vertoonden geen verandering. De nu volgende gegevens hebben betrekking op een aanvullend onderzoek, gedaan bij konijnen die in het donker opgegroeid waren tot de leeftijd van 7 maanden.

Uit de in de figuren A1 - A4 weergegeven resultaten blijkt, dat een zo lange lichtonthoudingstijd geen invloed heeft op de grootte van de a- en de b-golf. De in figuur A4 weergegeven resultaten wijzen er evenals de in het proefschrift beschreven resultaten op, dat de grootte der amplitude van de b-golf in de response op de eerste flits veroorzaakt wordt door een betere donker adaptatie.

In fig. A5 is de A-MF curve van deze konijnen weergegeven op de in het proefschrift reeds beschreven manier. Ook deze resultaten zijn in overeenstemming met het in het proefschrift gestelde.

Deze resultaten verkregen bij 7 maanden oude en in donker opgegroeide dieren zijn hierom zo van belang, omdat bij recent onderzoek (VAN HOF, in publikatie) was gebleken, dat orientatie discriminatie bij dergelijke langdurig in het donker opgegroeide dieren volkomen overeenkomt met dat van normale dieren.

Deze gegevens, zowel die verkregen uit het ERG, als het gedragsexperiment, tonen duidelijk dat het konijn m.b.t. de kat (HUBEL & WIESEL, 1970; DEWS & WIESEL, 1970) zeer onge-

---

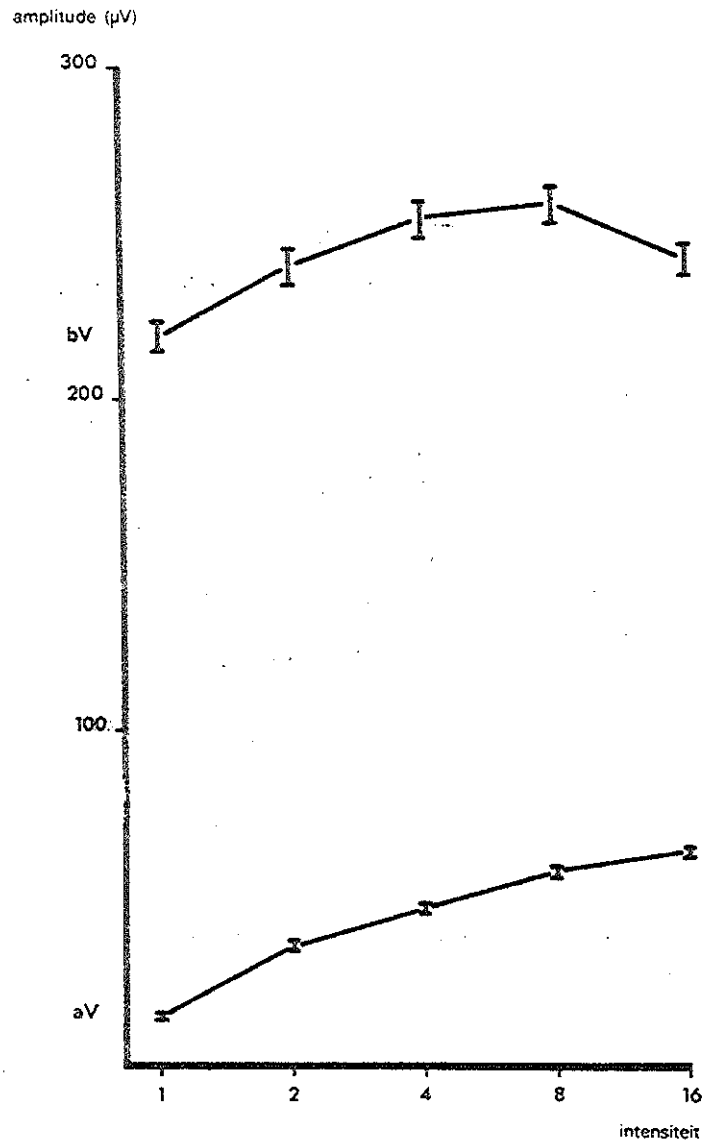
voelig is voor lichtonthouding.

Wij menen, dat de vraag of soortverschillen met betrekking tot de effecten van lichtonthouding op het visuele systeem bestaan, hiermede positief beantwoord is.

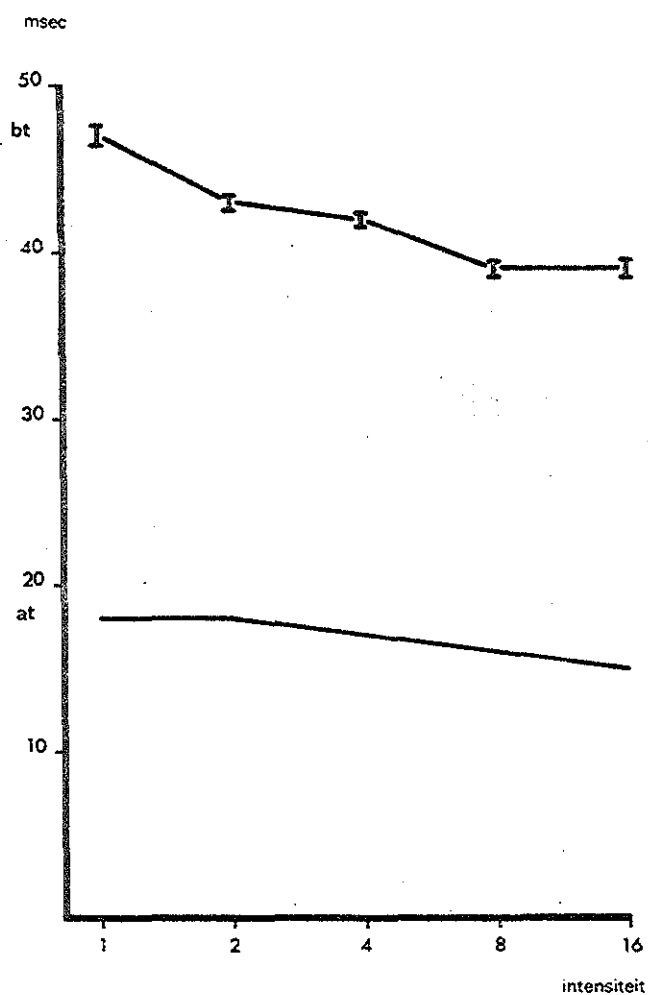
Hubel, D.H. & T.N. Wiesel (1970). The period of susceptibility to the physiological effects of unilateral eye closure in kittens. J. Physiol. 206, 419-436

Dews, P.B. & T.N. Wiesel (1970). Consequences of monocular deprivation on visual behaviour in kittens. J. Physiol. 206, 437-455

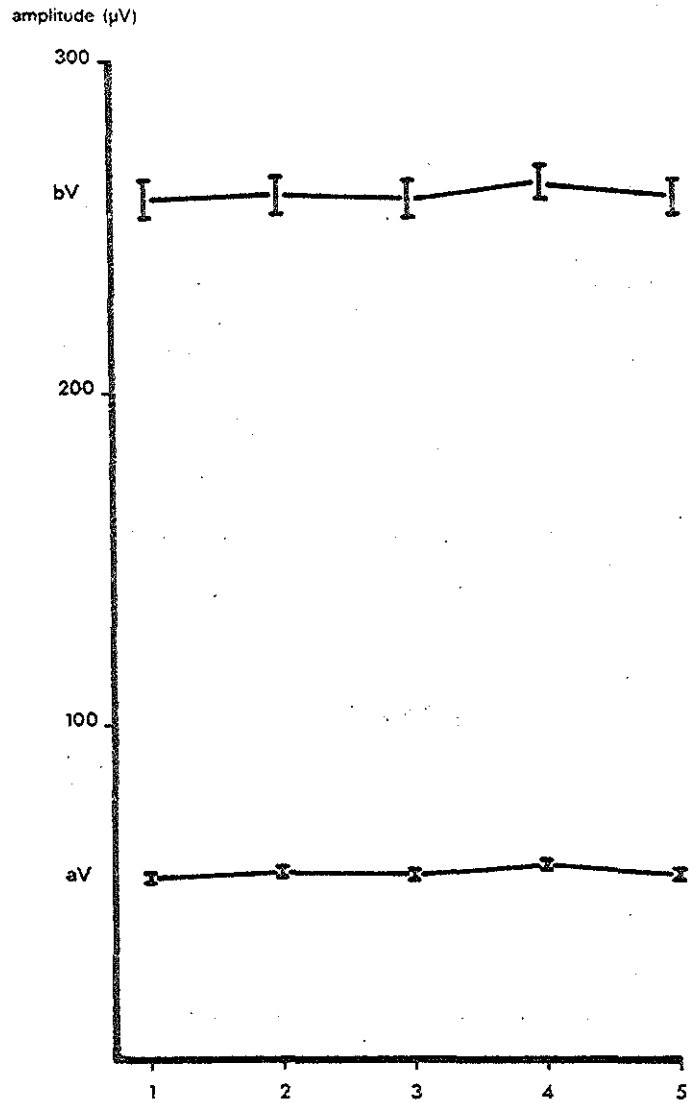




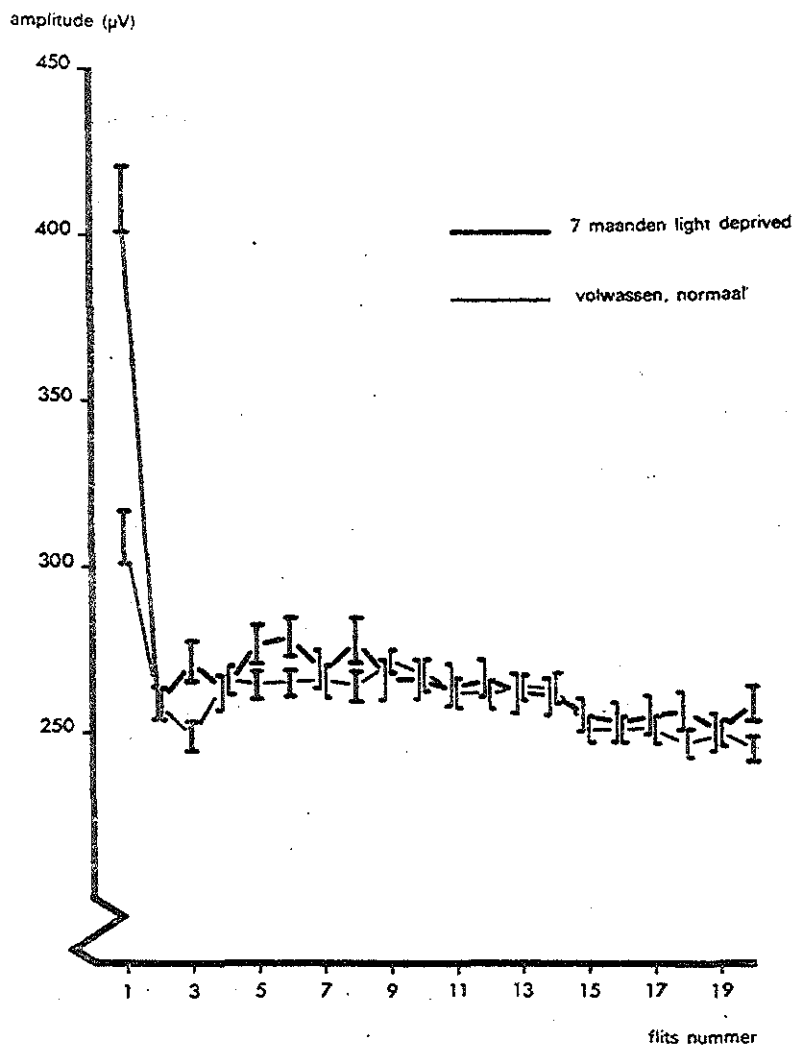
A1 Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
Konijnen, 7 maanden in donker opgegroeid. N = 15



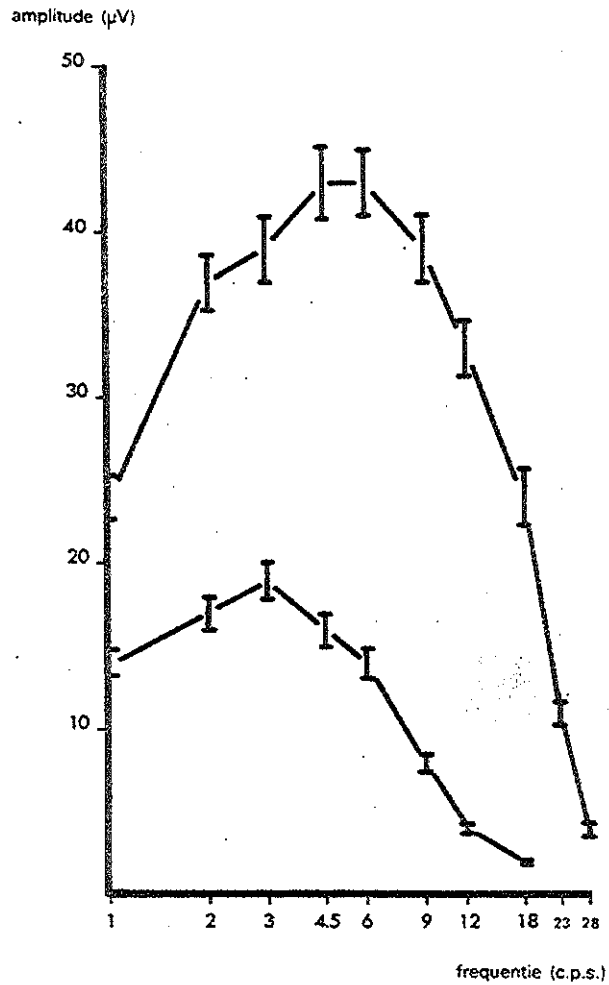
A2 Gemiddelde at en bt waarden behorende bij fig. A1. Standaardfouten van at waarden vallen binnen de lijndikte.



A3 Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
5 series bij intensiteit '8'  
Konijnen, 7 maanden in donker opgegroeid. N = 15



A4 Gemiddelde bV waarden en hun standaardfout. Eerste 20 flitsperioden bij intensiteit '1'. Konijnen, 7 maanden oud. N = 13 normale en 13 in het donker opgegroeide dieren.



A5 Gemiddelde A-MF curve en standaardfouten. Konijnen, 7 maanden in donker opgegroeid. Luminantie: bovenste curve 100%, onderste curve 0,36%. N = 9.

Appendix II

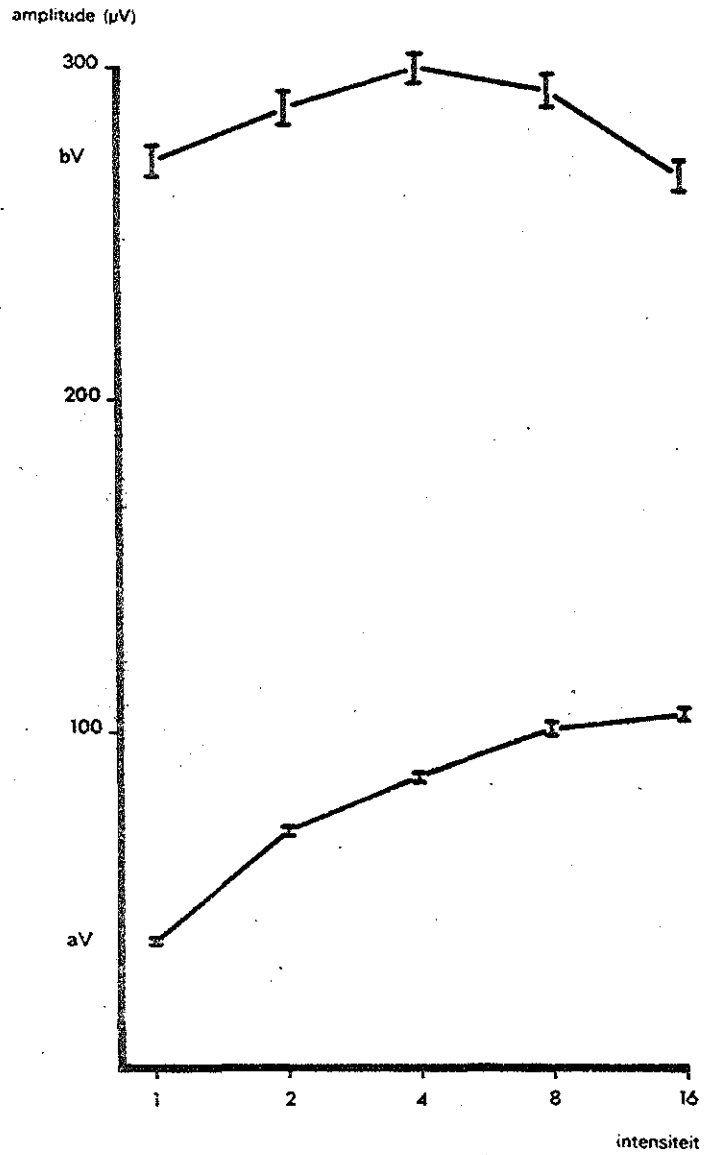
In de figuren A6 - A9 zijn weergegeven de resultaten van onderzoeken bij de Europese haas (*Lepus europaeus* (L.)), een dier dat evenals het konijn in het bezit is van een duplex retina (ROCHON-DUVIGNEAUD, 1943).

De verschillen der responsen op flitsen tussen het konijn en de haas zijn gering. De A-MF curve (fig. A9) vertoont dezelfde vorm als die van het konijn, n.l. een maximale response bij 2-12 c.p.s.

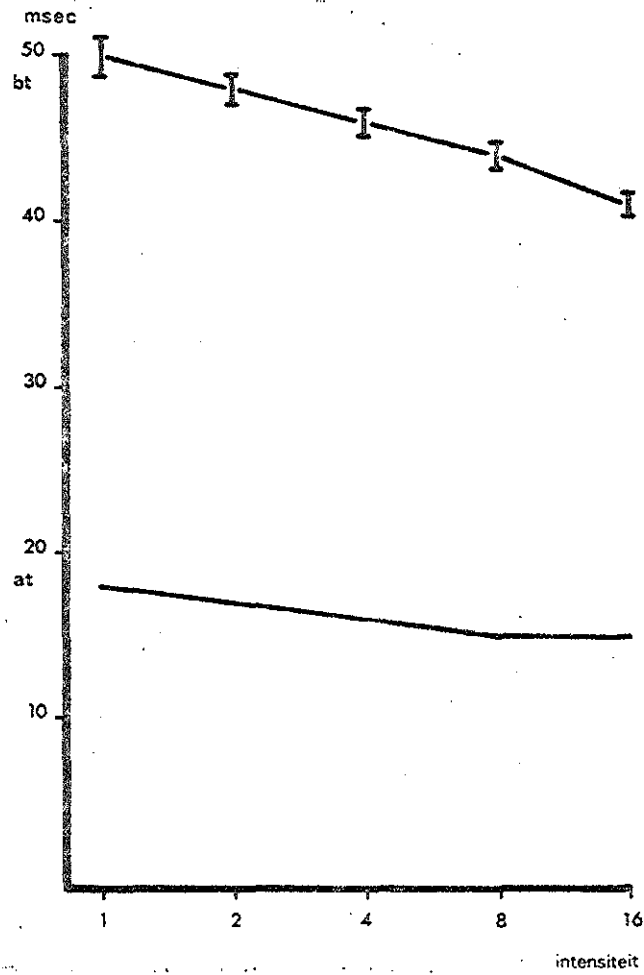
Dat de amplitude der responsen bij de lagere frekwenties hoger zijn, kan zijn oorsprong vinden in het feit dat ROCHON-DUVIGNEAUD (l.c.) stelt, dat er meer staafjes aanwezig zijn dan in het konijne oog.

De in deze appendix vermelde resultaten van onderzoeken bij een konijn, dat tot volwassen leeftijd in het donker gezeten heeft, en een tweede species met een duplex retina, bevestigen de in het proefschrift getrokken conclusies dat:

- a. er soortverschillen zijn met betrekking tot de gevoeligheid voor lichtonthouding
- b. dat bovenstaande geldt voor zowel de flits als de sinus ERG's
- c. het steunt de mening dat de plaats van het maximum in de A-MF curve bepaald wordt door de mate van participatie van het photopische en scotopische systeem.

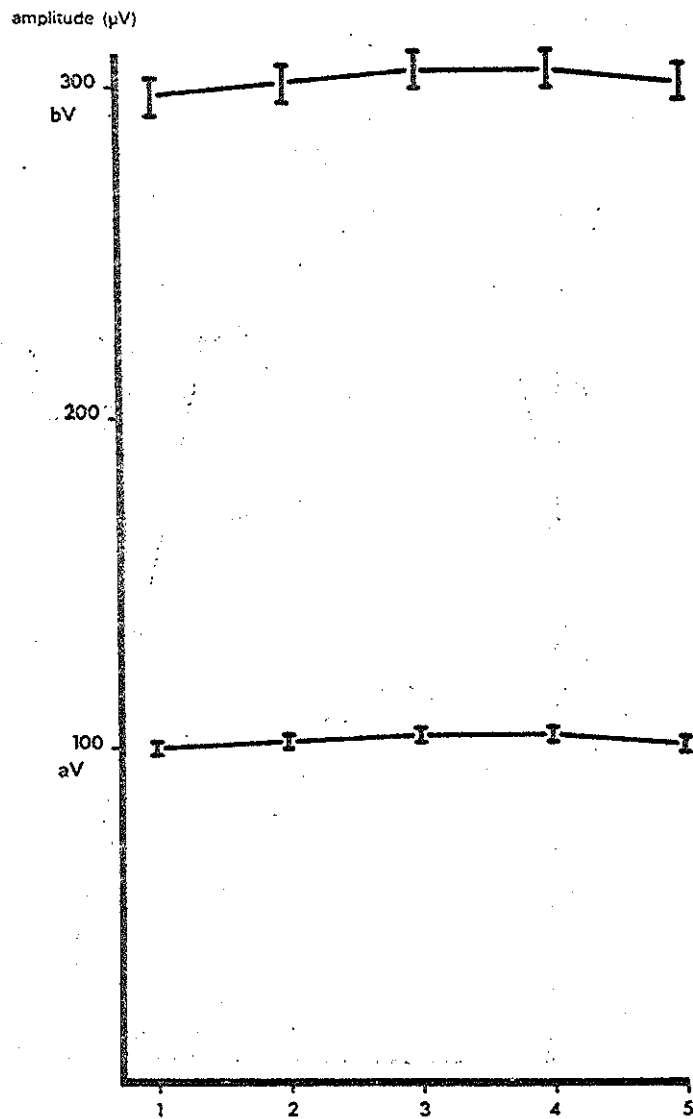


A6 Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
Hazens, normaal volwassen. N = 10

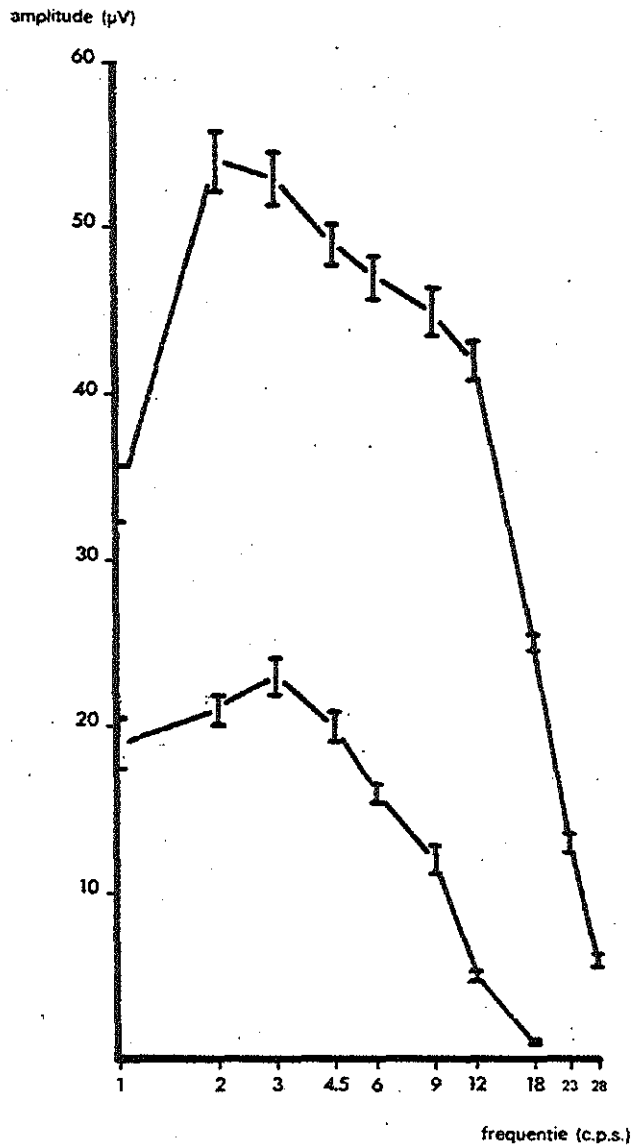


A7 Gemiddelde at en bt waarden behorende bij fig. A6 en hun standaardfouten.





A8 Gemiddelde aV en bV waarden en hun standaardfout.  
5 series bij intensiteit '8'.  
Hazen, volwassen normaal. N = 10



A9 Gemiddelde A-MF curve en standaardfouten. Hazen, normaal volwassen. Luminantie: bovenste curve 100%, onderste curve 0,36%. N = 10