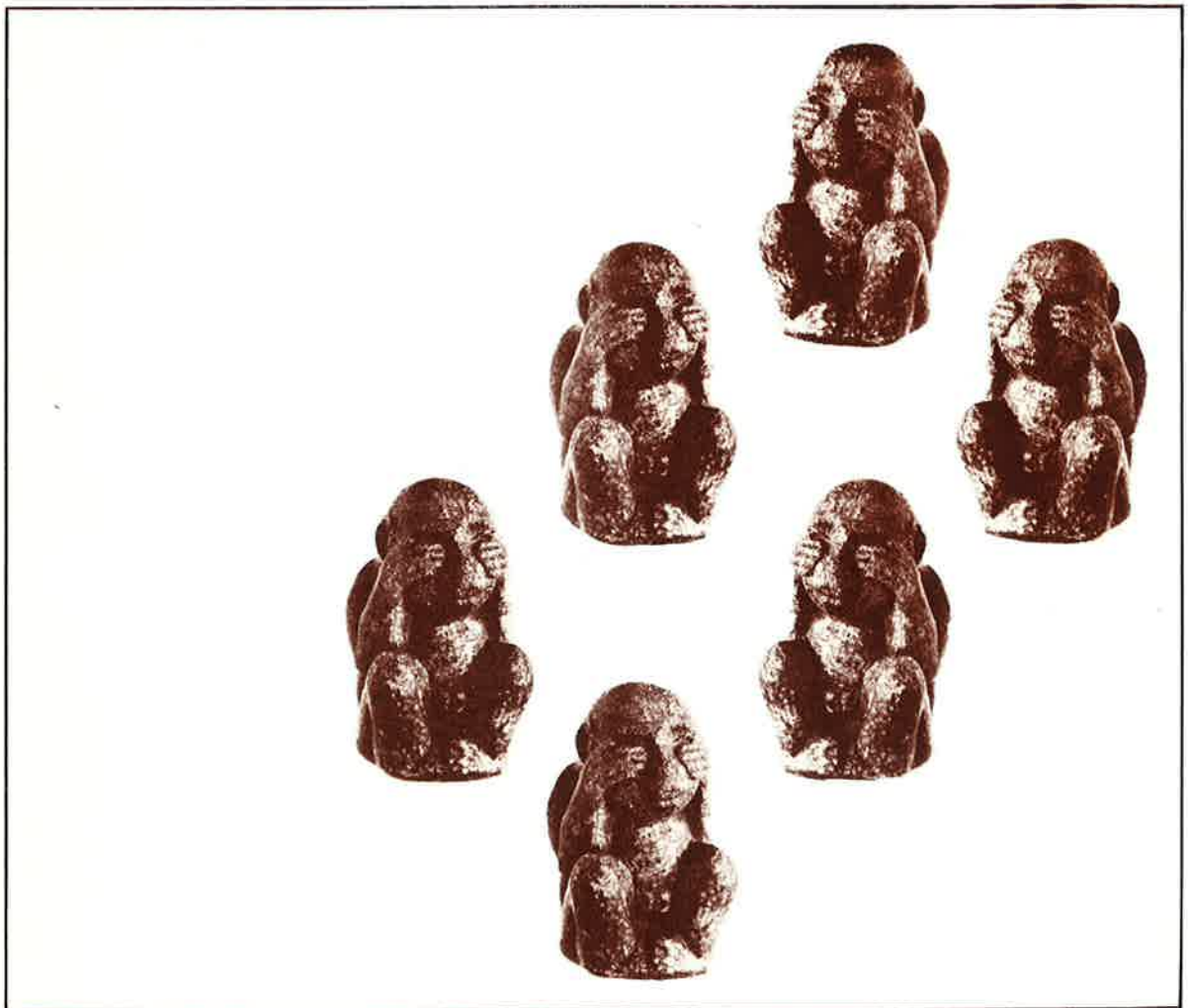


Kegeltjes interactie in het visuele systeem van de primate

Pieter Padmos



Kegeltjes interactie in het visuele systeem van de primate

An introduction to some papers, published or to be published in scientific journals, on the subject of cone interaction in the primate visual system

Proefschrift

ter verkrijging van de graad van doctor in de wiskunde en natuurwetenschappen aan de Rijksuniversiteit te Utrecht, op gezag van de rector magnificus Prof. Dr. Sj. Groenman, volgens besluit van het College van Dekanen in het openbaar te verdedigen op woensdag 29 mei 1974 des namiddags te 3 uur precies

door

Pieter Padmos

geboren op 20 september 1941 te Eindhoven

Promotor: Prof. Dr. M.A. Bouman

Het onderzoek voor de promotie werd verricht op de afdeling Visuologie
van het Instituut voor Zintuigfysiologie TNO te Soesterberg

Afdelingshoofd: Dr. J.J. Vos

Omslag: Adri Colpaart, Leusden.
Druk: Academische Pers bv, Amsterdam.

INHOUDSOPGAVE

CONE SPECTRAL SENSITIVITY AND CHROMATIC ADAPTATION AS REVEALED
BY HUMAN FLICKER-ELECTRORETINOGRAPHY

THE VECTOR VOLTMETER AS A TOOL TO MEASURE ELECTRORETINOGRAM
SPECTRAL SENSITIVITY AND DARK ADAPTATION

CONE SYSTEMS INTERACTION IN SINGLE NEURONS OF THE LATERAL
GENICULATE NUCLEUS OF THE MACAQUE

VISUALLY EVOKED CORTICAL POTENTIALS TO PATTERNED STIMULI IN
MONKEY AND MAN

IDENTIFICATION OF CONE MECHANISMS IN GRADED RESPONSES OF
FOVEAL STRIATE CORTEX

INCREMENT SPECTRAL SENSITIVITY AND COLOUR DISCRIMINATION IN
THE PRIMATE, STUDIED BY MEANS OF GRADED POTENTIALS FROM THE
STRIATE CORTEX

VOORWOORD

Het hier beschreven onderzoek is mogelijk geworden dankzij het beleid van het Instituut voor Zintuigfysiologie TNO dat er vanaf het begin op is gericht om het toegepaste onderzoek te ondersteunen met een aanzienlijke hoeveelheid fundamenteel werk. Dat de vroegere directeur van dit instituut thans mijn promotor is ervaar ik als een plezierige omstandigheid.

Dat deze studie geen solo-werk is zal duidelijk zijn. Naast de intensieve samenwerking met Drs. D. van Norren hebben de goede kontakten met kollega's in het instituut mijn vreugde in, en inspiratie voor, het werk vergroot. Vele anderen buiten het instituut hebben essentiële bijdragen geleverd tot het onderzoek. Zonder de toegewijde technische en administratieve hulp die is verleend door vele instituutmedewerkers was dit werk niet mogelijk geweest. Dr. J.J. Vos heeft wellicht nog meer tot mijn vorming bijgedragen dan ik mij nu kan realiseren.

P. Padmos

EEN OVERZICHT VAN HET ONDERZOEK DAT ALS BASIS DIENT VOOR DE PROMOTIE

Inleiding

Het doel van de onderzoeken die in het volgende worden beschreven, is te begrijpen hoe het licht dat in ons oog valt uiteindelijk leidt tot kleurgewaarwordingen. Het onderzoek maakt deel uit van de activiteiten van de afdeling Visuologie van het Instituut voor Zintuigfysiologie TNO. Terwijl in deze groep traditioneel veel van de metingen geschieden door proefpersonen te laten oordelen of zij bijvoorbeeld een flitsje van een bepaalde intensiteit kunnen zien, of twee vlakjes gelijk van kleur vinden, kortom met zgn. "psychofysische" methoden, wordt in het onderhavige geval voornamelijk gebruik gemaakt van elektrofysiologische methoden.

In de elektrofysiologie wordt de activiteit van zenuwcellen gemeten door middel van elektroden die zo dicht mogelijk in de buurt van de te onderzoeken cellen zijn aangebracht. Dit kan bij de mens geschieden door een elektrode op het hoornvlies van het oog aan te brengen (elektroretinografie, ERG) of op de achterkant van het hoofd te plakken (elektroencefalografie, EEG). Wanneer men dicht bij de cellen wil meten is men aangewezen op dierproeven. De hieronder beschreven dierexperimenten zijn gedaan met rhesusapen (*Macaca mulatta*) omdat uit gedragsexperimenten met deze dieren was gebleken dat zij functioneel op vrijwel dezelfde wijze kleuren waarnemen als de mens.

Om verschillende redenen heeft het hier beschreven onderzoek zich niet beperkt tot één deelgebied van het visuele systeem. Aanvankelijk werd gewerkt aan het elektroretinogram van de mens, voortbouwende op een ervaring van enkele jaren op het Instituut. Dit onderzoek geschiedde eerst in samenwerking met Dr. N.M.J. Schweitzer, naderhand samen met Drs. D. van Norren. Doordat in diezelfde periode Dr. R.L. DeValois zijn "sabbathical year" op het Instituut doorbracht werd de mogelijkheid aangegrepen om van deze deskundige de techniek te leren van het meten van afzonderlijke hersencellen in het corpus geniculatum laterale (c.g.l.) van de rhesusaap (het c.g.l. is een hersenkern waar de signalen van het oog een bewerking ondergaan alvorens verder te worden getransporteerd naar de visuele hersenschors). In de periode 1969-1970 bracht ik een jaar door bij Dr. P. Gouras (Bethesda, USA) met de bedoeling om daar meer te leren van het meten van de signalen die worden afgegeven door afzonderlijke neuronen in het netvlies van het oog, ter ondersteuning en uitbreiding van het elektroretinografische werk. Intussen bleek Dr. Gouras zich te hebben toegelegd op metingen in de visuele hersenschors. Na het verblijf in de Verenigde Staten heeft mijn onderzoek zich dan ook meer toegespitst op de metingen aan de hersenschors van de aap, terwijl Van Norren de hoofdverantwoordelijkheid kreeg voor het elektroretinografische werk. Toch zijn de onderzoeken van Van Norren en mij steeds nauw met elkaar verweven gebleven.

Een gedeelte van het onderzoek van de afgelopen jaren is reeds gepubliceerd in wetenschappelijke tijdschriften, een ander deel wordt binnenkort gepubliceerd. In het onderstaande wordt de essentie weergegeven van de verschillende artikelen waarop de promotie is gebaseerd. Tevens wordt duidelijk gemaakt hoe elk van deze studies bijdraagt tot meer begrip over het koderingsproces dat - ook in het zenuwstelsel van de mens - plaats vindt tussen de ontvangst van de fysische prikkel en de kleurgewaarwording. Voor een meer gedetailleerd overzicht van het hier beschrevene wordt in de tekst steeds verwezen naar de oorspronkelijke tijdschrift-publicaties (zie de lijst achter in dit boekje); de artikelen die als basis dienen voor deze promotie worden aangegeven met een *.

Kegeltjesfunctie gemeten met elektroretinografie bij de mens

Met de elektroretinografische techniek worden elektrische verschijnselen van het netvlies globaal gemeten, door middel van een uitwendige elektrode ter plaatse van het hoornvlies, vaak aangebracht in een kontaktlens. Door de lichtstimulus te moduleren met een frekwentie van 40 Hz, en ook weer de opgewekte spanningen met die frekwentie te registreren, werd bij de mens de activiteit van de daglichtreceptoren van het oog (de kegeltjes) gemeten. Men meet de gevoeligheid voor monochromatisch licht door voor een aantal golflengten de energie te bepalen die aan het oog moet worden aangeboden om een bepaalde grootte van de responsie (bijvoorbeeld 1 μ V) op te wekken. De energie als functie van de golflengte levert de zgn. spektrale gevoeligheid op.

Een belangrijke uitkomst van het onderzoek (Padmos en v. Norren, 1971)* was dat de spektrale gevoeligheid volgens het elektroretinogram dezelfde was als die met een psychofysische methode gemeten. Bij deze laatste methode vraagt men de proefpersoon om voor elke golflengte de intensiteit in te stellen waarbij hij nog juist de flikkering van het licht kan waarnemen.

Het is bekend dat er voor het kleurenzien bij de mens drie soorten receptoren in het netvlies zijn, hierna te noemen de L(ong), M(iddle) en S(hort) kegeltjes. De namen L, M en S duiden er op dat de spektrale gevoeligheidsfuncties van de receptoren respektievelijk in het lang-, midden- en kortgolfige deel van het zichtbare spektrum hun maximum hebben. De met ERG en psychofysica gemeten spektrale gevoeligheid is een resultante van de activiteit van de drie soorten kegeltjes. Door aanbieden van gekleurde stationaire achtergronden van hoge intensiteit was het met psychofysische experimenten mogelijk gebleken om bepaalde kegeltjessoorten minder actief te maken (chromatische adaptatie) en uit de optredende veranderingen van de ooggevoeligheid kon men schattingen maken van de spektrale gevoeligheden van de drie receptorsoorten. De psychofysische methode heeft echter als nadeel dat men als het ware aan de uitgang van het totale systeem meet, en dat interacties tussen de kegeltjes-systemen slechts indirect zijn na te gaan.

Met behulp van de bovenbeschreven elektroretinografische methode werd nu onderzocht in hoeverre het verschijnsel van chromatische adaptatie te meten was aan het oog zelf. De konklusie van het onderzoek was dat elektroretinografisch dezelfde verschijnselen werden gemeten als met analoge psychofysische metingen, hetgeen een versterking inhoudt van de drie-receptortheorie van het kleurenzien. Analoge metingen aan een kleurzien-gestoorde proefpersoon (protanoop) bevestigden dat bij deze kleurzienstoornis de L kegeltjes in het netvlies niet functioneren. Uit het feit dat de ERG-spektrale gevoeligheid van de protanoop niet veranderde bij een rode of blauwe achtergrond bleek dat hier slechts de activiteit van één receptorsoort (M) gemeten werd. Bij de protanoop en dus ook bij de normale proefpersoon is de bijdrage van het S kegeltje tot de spektrale gevoeligheid blijkbaar zeer gering. Door de metingen te herhalen met een verbeterde techniek op apen die onder narcose waren gebracht, waardoor een betere verhouding tussen het signaal en de elektrische "ruis" werd verkregen, konden de resultaten in een later onderzoek meer verfijnd worden, waarmee tevens de relatie werd verstevigd tussen het kleurenzien-mechanisme van de aap en dat van de mens (v. Norren, 1972).

De metingen van het herstel van de responsie na het uitschakelen van de intense achtergrondverlichting suggereerden dat dit herstel deels een fotochemische oorsprong had (langzaam regenereren van lichtgevoelig pigment), en deels een neurale oorsprong (snel proces). Anderzijds had het gemeten verschijnsel van chromatische adaptatie reeds zijn volledige sterkte bereikt bij achtergrondintensiteiten waarbij de pigmenten in de kegeltjes nog vrijwel niet "gebleekt" waren. Chromatische adaptatie moet dus in eerste instantie een neurale oorsprong hebben.

De vector-voltmeter als meetinstrument bij het elektroretinografisch onderzoek

Het vector-voltmetersysteem is ontwikkeld om met behulp van het elektroretinogram snel en nauwkeurig de gevoeligheid van het oog voor periodieke lichtstimuli te meten.

Het probleem van het meten van kleine elektrische signalen (in de orde van mikrovolts) aan levende systemen is dat de signalen vaak verscholen gaan in signalen van andere oorsprong, bijvoorbeeld in elektrische spanningen van spieren. Bij metingen van de spektrale gevoeligheid zoals beschreven in de vorige paragraaf, is de golfvorm van de elektroretinografische responsie vaak niet belangrijk; men wil slechts de grootte van de responsie op een periodieke lichtstimulus meten. Hiervoor werd in ons laboratorium reeds enige tijd een zgn. lock-in voltmeter gebruikt, die werkt volgens het principe van een fase-gevoelige gelijkrichter. De gezochte amplitude van het ERG signaal is meetbaar als een gelijkspanning aan de uitgang van het apparaat, waarbij de stoorsignalen sterk onderdrukt zijn.

De spektrale gevoeligheidsmeting bestond daaruit dat de onderzoe-

ker voor elke stimulus-golflengte de intensiteit zó regelde dat de wijzer van de lock-in voltmeter een bepaalde vaste uitslag had, korresponderende met de amplitude van de responsie. Doordat de fase van de ERG-responsie afhankelijk is van de intensiteit was dit een arbeidsintensief werk vanwege het steeds moeten bijregelen van de fase.

Het hierna ontwikkelde vector-voltmetersysteem (Padmos en v. Noren, 1972)* automatiseert de gevoeligheidsmeting. De hierdoor behaalde tijdswinst blijkt een groot voordeel te zijn, vooral bij metingen van de donkeradaptatie waarbij de gevoeligheid in de tijd snel kan veranderen. Aan de ontwikkeling van het systeem op het Instituut voor Zintuigfysiologie is veel bijgedragen door de elektronici J. Veneman en J. Varkevisser. Ik volsta hier met het aanduiden van het principe. Allereerst werd de lock-in voltmeter zodanig verbeterd dat de voorwaarde van een vaste fase-relatie van stimulus tot responsie kwam te vervallen. Fase en amplitude zijn nu als twee onafhankelijke grootheden aan de uitgang van het instrument beschikbaar; vandaar de naam vector-voltmeter voor deze verbeterde versie (inmiddels is een soortgelijk apparaat in de handel verkrijgbaar). Verder werd het systeem uitgebreid met een elektronisch bestuurd "grijs"-wig, die de lichtintensiteit regelt. Een elektronische stuureenheid vergelijkt de amplitude van het ERG signaal met een ingesteld responsiekriterium en stuurt de wig, en daarmee de stimulusintensiteit zó, dat het ERG signaal op het kriterium wordt gehouden. De wig-stand is dan een maat voor de gevoeligheid van de ERG-responsie en kan worden geregistreerd als functie van de tijd.

De zo verkregen spektrale gevoeligheidsfuncties en donker-adaptatiekrommen zijn nauwkeuriger te meten dan de overeenkomstige psychofysische functies. Een extra voordeel is tevens dat deze functies nu routinematig op geanestheerde dieren kunnen worden gemeten. Van de zijde van de oogheelkundige klinieken is ook reeds belangstelling gebleken; onderzoek van deze functies is nu immers mogelijk geworden op niet-koöperatieve patiënten zoals zuigelingen.

Interactie van kegeltjes-systemen in afzonderlijke zenuwcellen van het corpus geniculatum laterale (c.g.l.)

Hoewel het hiervoor besproken werk aan het elektroretinogram vooral informatie oplevert over de functie van de L, M en S kegeltjes in het netvlies, is het voor de studie van de interacties die leiden tot een kleurgewaarwording van groot belang te meten aan "hogere" centra in de visuele baan. Het c.g.l. (de eerste hersenkern waar het signaal van het oog arriveert) van de rhesusaap leent zich bij uitstek voor het onderzoek aan afzonderlijke hersencellen met behulp van mikroelektroden (diameter in de orde van 1 μm). Dr. DeValois introduceerde deze vorm van onderzoek op het Instituut. Aan het onderzoek werkten in de loop van de tijd ook Mevr. N.H. Blokland, Dr. H. Spekrijse, Ir. T.H.M.T. van Lierop en Drs. T.J.T.P. van den Berg mede. Door de vele technische problemen kon slechts op enkele punten de reeds be-

staande kennis van dit hersengedeelte worden uitgebreid. In het volgende zal kort worden besproken wat reeds bekend was en wat hieraan toegevoegd is door de metingen op het Instituut.

Een belangrijke bijdrage van DeValois is de klassificering van de cellen in verschillende typen naar hun ontladingspatroon op gekleurde stimuli. De klasse van de "non-opponent" cellen heeft eenzelfde soort reactie op monochromatische stimuli van elke golflengte van het spectrum: zij verhogen (excitators) of verlagen (inhibitors) hun ontladingsfrequentie. De gemiddelde spektrale gevoeligheid lijkt op de spektrale ooggevoeligheid zoals psychofysische bij de mens gemeten, en wordt verondersteld te zijn veroorzaakt door een samenwerking van de activiteit van L en M kegeltjes. De tweede klasse bestaat uit "R-G opponent" cellen. Deze cellen verhogen hun ontladingsfrequentie wanneer een rode stimulus wordt aangeboden, zij verlagen hun ontladingsfrequentie bij groene of blauwe stimuli, of omgekeerd. Voor gele stimuli zijn deze cellen ongevoelig. De activiteit wordt verondersteld te zijn veroorzaakt door elkaar tegenwerkende bijdragen van L en M kegeltjes. De derde klasse, die der "Y-B opponent" cellen, hebben tegengestelde responsies op blauwe en gele stimuli; voor het groene deel van het spectrum zijn zij ongevoelig. De activiteit van deze cellen wordt verondersteld te zijn veroorzaakt door elkaar tegenwerkende bijdragen van L en S kegeltjes. Een aantal vernuftige experimenten door DeValois en zijn medewerkers leidden tot de stelling dat de non-opponent cellen de boodschappers zijn van de psychofysische eigenschap "helderheid" van de stimulus, en dat de R-G cellen en de Y-B cellen de kleurgewaarwording verzorgen. Deze zienswijze sloot aan bij het op psychofysische metingen gebaseerde model van Walraven.

De metingen op dit Instituut verricht aan het c.g.l. (Padmos en v. Norren, 1974a)* concentreerden zich op het nagaan van de bijdragen die de verschillende kegeltjessystemen leveren tot het ontladingspatroon van de verschillende celtypen. Door de monochromatische stimuli te superponeren op gekleurde stationaire achtergronden werden de kegeltjes-systemen selektief onderdrukt. De ervaring met het elektroretinografische onderzoek van de chromatische adaptatie bij de aap (v. Norren, 1972) was hierbij van groot nut.

De resultaten van onze metingen verstoren het beeld dat DeValois van het c.g.l. gaf. De individuele spektrale gevoeligheid van de cellen die als non-opponent waren geklassificeerd wijkt vaak sterk af van de psychofysische helderheidsfunctie. Uit de chromatische adaptatie-experimenten bleek dat de non-opponent cellen vaak een tegengestelde ontlading hadden voor stimuli uit een bepaald deel van het spectrum. Veel van de non-opponents, zo niet alle, ontvangen dus tegengestelde bijdragen van de verschillende kegeltjes-soorten. Dit verstoort het "klassieke" beeld van de non-opponent cel als helderheidskanaal. Bij een aantal opponent cellen bleek dat zij bijdragen van drie verschillende kegeltjessystemen ontvingen. Door deze konstatering wordt ook het eenvoudige beeld van de R-G en de Y-B kanalen gekompliceerder dan tot dusver was aangenomen.

De elektrische responsie op patroon-stimuli, gemeten met EEG elektroden bij aap en mens

Deze experimenten werden verricht als voorbereiding op de metingen van de kleurgevoeligheid van de visuele hersenschors van de aap. Vooral uit metingen van Hubel en Wiesel was gebleken dat een groot aantal van de afzonderlijke cellen van de hersenschors niet erg gevoelig was voor lichtflitsen op het oog, maar een voorkeur had voor bewegende lichtdonker kontoeren. EEG elektroden bij de mens registreren volgens een aantal publikaties een grotere responsie op stimuli met een spatieel patroon dan op ongestructureerde lichtflitsen. Indien ook bij de aap een aanzienlijke vergroting van de responsie op patroon-stimuli zou worden gemeten zou deze stimulus de voorkeur verdienen in experimenten over kleurkodering. In samenwerking met drs. J.J. Haaijman en Drs. H. Spekrijse, een pionier op het gebied van patroon-responsies bij de mens, werd een vergelijkend onderzoek gedaan bij aap en mens naar de responsies op stimuli met een "schaakbord-patroon" en de responsies op ongestructureerde stimuli (Padmos, Haaijman en Spekrijse, 1973)*. De beginfase van dit onderzoek werd mede door Ir. T.H.M.T. van Lierop verricht.

De stimuli bestonden enerzijds uit homogene velden waarvan de helderheid werd veranderd als functie van de tijd, anderszijds waren de stimuli schaakbord-patronen die werden afgewisseld met ongestructureerde velden van dezelfde gemiddelde helderheid. De elektrische hersenactiviteit werd afgeleid via een hoofdhuid-elektrode op de plaats waar de signalen van het centrale deel van het netvlies arriveren.

Bevestigd werd dat de meeste mensen een specifieke responsie vertonen op veranderingen van het contrast over de kontoeren van de schaakbord-patronen, hoewel de grootte van deze responsie in verhouding tot de responsie op simpele veranderingen van de lichthoeveelheid sterk van proefpersoon tot proefpersoon verschilt.

Bij apen bleek het niet mogelijk om een specifieke kontoer-responsie met hoofdhuid-elektroden te meten. De responsie op de schaakbord-patronen kan grotendeels verklaard worden door de responsie op lokale helderheidsveranderingen van de schaakbordvelden. Hoewel bovengenoemde experimenten het inzicht verdiepten in het mechanisme van de EEG-responsies op patroon-stimuli vormden de resultaten onvoldoende aanleiding om deze gekompliceerde stimulus toe te passen bij het onderzoek naar de kleurkoderingseigenschappen van de visuele hersenschors.

De kleurkodering bij de aap, bestudeerd met elektroden op de visuele hersenschors

Het signaal van de kegeltjes heeft reeds een groot aantal "bewerkingen" ondergaan als het arriveert in de visuele hersenschors. Bovendien wordt het centrale deel van het netvlies, waar het kleurenzien het sterkst is ontwikkeld, bij de rhesus aap in een relatief groot en gemakkelijk toegankelijk deel van de hersenschors vertegenwoordigd.

Deze factoren maken dit hersengedeelte tot een aantrekkelijk gebied voor het onderzoek van de kleurkodering. Kleurenzien-onderzoek aan afzonderlijke neuronen in de visuele hersenschors is vooral gedaan door Gouras. Tijdens de periode die ik doorbracht op zijn laboratorium werd echter duidelijk dat metingen met elektroden aan de oppervlakte van de hersenschors extra informatie kunnen geven (Gouras en Padmos, 1974)*. De potentialen die men met deze elektroden registreert vertegenwoordigen de activiteit van een groot aantal hersencellen tegelijk, maar toch in een beperkt gebied van de hersenen. De metingen worden in mindere mate dan bij afleidingen van afzonderlijke cellen verstoord door de niet-stationaire toestand van de preparatie, waardoor nauwkeuriger gegevens kunnen worden verkregen.

Het onderzoek bestond ook in dit geval uit het meten van de spectrale gevoeligheid voor monochromatische flitsen aangeboden op gekleurde achtergronden. Bij de latere experimenten (Padmos en Graf, 1974; Padmos en v. Norren, 1974b)* werden permanente elektroden geïmplanteerd bij de aap, zodat de experimenten vele malen herhaald konden worden bij één proefdier. Deze techniek werd geleerd van Dr. F.H. Lopes da Silva. Dr. V. Graf (Hanover, U.S.A.) heeft medegewerkt aan een deel van de beschreven experimenten.

Uit de verkregen spectrale gevoeligheidskrommen bleek dat de responsies in de hersenschors voor het grootste deel bepaald worden door elkaar tegenwerkende (opponent) interacties van de L en M kegeltjes. Dit is in overeenstemming met onze metingen in het corpus geniculatum laterale (c.g.l.) van de aap, waar immers werd gevonden dat een grote meerderheid van de cellen een "colour-opponent" karakter hadden. Er kon een kwantitatief verband worden gelegd tussen de elektrofysiologisch gemeten verschijnselen en psychofysische meetresultaten betreffende het kleur-onderscheidingsvermogen bij de mens: zoals de mens blauwe of rode flitsen op een witte achtergrond veel beter kan waarnemen dan gele of witte flitsen van dezelfde helderheid, zo zijn ook de responsies van de hersenschors veel gevoeliger voor blauwe of rode dan voor gele of witte stimuli op een witte achtergrond. In tegenstelling echter tot de responsies vanuit het c.g.l., die een verschillend teken hebben (inhiberend of exciterend) al naar gelang de kleur van de stimulus, hebben in de hersenschors de responsies steeds dezelfde golfvorm. Dit wijst erop dat de eigenschap "kleur" van de stimulus reeds in een eerder stadium dan in de hersenschors wordt vastgelegd. De hersenschors gebruikt deze kleurinformatie om objecten te detecteren die anders door hun geringe helderheidsverschil met de omgeving niet zouden worden "opgemerkt".

Een interessante toegift van deze experimenten is dat analoge experimenten met het ERG erop wezen dat kleurkodering reeds begint in een zeer vroeg stadium van de gegevensverwerking in het visuele systeem, mogelijk zelfs reeds op het niveau van de receptor (Padmos en Graf, 1974).

LIJST VAN PUBLICATIES

- * Gouras, P. and Padmos, P. (1974). Identification of cone mechanisms in graded responses of foveal striate cortex. *J. Physiol.*, Lond., ter perse.

- Norren, D.V. (1972). Cone spectral sensitivity studied with an ERG method. In: Arden, G.B. ed., *The Visual System: Neurophysiology Biophysics and their clinical applications*. pp. 207-212. Plenum, New York.

- Padmos, P. and Graf, V. (1974). Colour vision in rhesus monkey, studied with subdurally implanted cortical electrodes. *Proc. 11th ISCERG symp.*, Junk, den Haag, ter perse.

- * Padmos, P., Haaijman, J.J. and Spekrijse, H. (1973). Visually evoked cortical potentials to patterned stimuli in monkey and man. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 35, 153-163.

- * Padmos, P. and Norren, D.v. (1971). Cone spectral sensitivity and chromatic adaptation as revealed by human flicker-electroretinography, *Vision Res.* 11, 27-42.

- * Padmos, P. and Norren, D.V. (1972). The vector-voltmeter as a tool to measure electroretinogram spectral sensitivity and chromatic adaptation. *Invest. Ophthalmol* 11, 783-788.

- * Padmos, P. and Norren, D.V. (1974a). Cone systems interaction in single neurons of the lateral geniculate nucleus of the macaque. *Vision Res.*, ter publikatie aangeboden.

- * Padmos, P. and Norren, D.V. (1974b). Increment spectral sensitivity and colour discrimination in the primate, studied by means of graded potentials from the striate cortex. *Vision Res.*, ter publikatie aangeboden.

De met * gemerkte artikelen dienen als basis voor de promotie.

STELLINGEN

1

De spektrale gevoeligheidsfunctie van het elektroretinogram, gemeten door het aanbieden van monochromatische flitsen op witte achtergrond, geeft aanwijzing dat reeds op dit niveau van spektraal antagonisme sprake is.

2

In het corpus geniculatum laterale van de rhesusaap hebben alle of bijna alle neuronen een spektraal-antagonistisch karakter. Het bestaan van een apart kanaal voor de codering van de helderheid van de stimulus wordt hierdoor onwaarschijnlijk.

3

In de primaire visuele hersenschors van de rhesusaap worden de elektrische responsies op lichtflitsen voor het grootste deel bepaald door een spektraal antagonisme van kegeltjes-systemen.

4

De verhouding tussen de kontoer-specifieke responsie en de responsie op lichtflitsen, gemeten met occipitale hoofdhuid-elektroden, kan bij de mens per individu sterk verschillen. Zonder speciale voorzorgen maakt dit een klinische toepassing van de kontoer-responsie van het EEG tot een hachelijke zaak.

Spekreijse, H., Estévez, O. and van der Tweel, L.H. (1973).
Doc. Ophthalmol., proc. ser., 205-211.

5

Bij de interpretatie van de cortico-corticale coherentie van frequentie componenten van het EEG, gemeten met elektroden geïmplanteerd in de hersens of in de schedel, moet men rekening houden met kortsluitingseffekten tussen de elektroden door passieve elektrische geleidingseigenschappen van het preparaat.

Lopes da Silva, F.H. et al. (1973). Electroenceph. clin.
Neurophysiol. 35, 627-639.

6

Er zijn tegenstrijdige uitspraken te vinden in het overzichtsartikel van Creutzfeld en Kuhnt over de samenhang tussen enerzijds elektrische verschijnselen gemeten aan de oppervlakte van de hersenschors en an-

derzijds de verschijnselen gemeten in afzonderlijke zenuwcellen. Dit versterkt de mening dat over dit onderwerp minder bekend is dan vaak wordt gepretendeerd.

Creutzfeld, O.D. and Kuhnt, U. (1973): In: Handbook Sensory Physiol. VII/3, 594-646, Springer, Berlin.

7

De wiskundige techniek van Kruskal (1964) kan, zoals bekend, met succes worden aangewend om niet-metrische multidimensionele meetgegevens te reduceren tot een metrisch model met lage dimensionaliteit. De kwaliteit van de analyse kan sterk worden bevorderd door op de uitkomsten een statistiek toe te passen afkomstig van analyses van toevalsverdelingen van synthetische data.

Kruskal, J.B. (1964). Psychometrika 29, 1-27 *ibid.* 115-129.

Wagenaar, W.A. and Padmos, P. (1971). Br.J.math.statist.

Psychol. 24, 101-110.

8

De elektroretinografisch gemeten responsies op kleurveranderingen worden door Riggs e.a. (1966) op onvoldoende gronden verklaard met een drie-dimensionaal model. Een één-dimensionaal model verklaart de gevonden verschijnselen niet significant slechter.

Riggs, L.A., Johnson, E.P. and Schick, A.M.L. (1966).

J.opt.Soc.Am. 56, 1621-1627.

9

De aanbevelingen van het Visual Aids Panel (1972) voor de intensiteit van naderingslichten van vliegtuig-landingsbanen hebben, door het maskerend effect van de door de lichten zelf veroorzaakte strooilichtsluier, te hoge waarden voor slecht zicht des nachts.

Visual Aids Panel (1972). Report of the International Civil Aviation Organization no. 9005-VAP/6.

10

Een betere kwantificering van het begrip "discomfort glare" kan verkregen worden door de meting van de detektie van een objekt in aanwezigheid van een verblindingsbron zō in te richten dat de blikrichting van de waarnemer regelmatig samenvalt met de richting van de verblindingsbron.

De Boer, J.B., ed. (1967). Public Lighting. Philips techn.

Libr. Eindhoven.

11

Het gebruik van een logaritmische maat voor de lichtintensiteit, met als eenheid de weber - naar analogie van de decibel voor de geluidsterkte - sluit aan bij de fysiologie van het gezichtsorgaan.

12

Dierproeven moeten zō worden uitgevoerd dat het proefdier daarbij "zo min mogelijk" angst, pijn of ander ongemak ondervindt. Opdat de onderzoeker steeds zijn normen dienaangaande kan toetsen aan gangbare opvattingen, dient hij verslagen van de afzonderlijke dierproeven, met vermelding van de toegepaste anesthesie, voor een ieder ter inzage beschikbaar te houden.

13

Een akademisch proefschrift op basis van tijdschriften-artikelen dient in het algemeen niet verspreid te worden in binnen- en buitenlandse wetenschappelijke bibliotheken.

14

Het voor de leek in begrijpelijke taal weergeven van wetenschappelijk onderzoek is voor de onderzoeker méér dan alleen een nuttige oefening; het vergroot op den duur ook zijn bestaanszekerheid.

15

Uitbreidingen van woongebieden mogen slechts plaats vinden indien zij gekoppeld zijn aan een volledige werkgelegenheid op fietsafstand. Ten-einde zo ook kleine gemeenten enige uitbreiding toe te kunnen staan zullen bedrijven meer gesplitst moeten worden in kleine, ruimtelijk gespreide eenheden.

16

Zich uitbreidende gemeenten moeten voor landschapsverbetering een bedrag beschikbaar stellen dat tenminste gelijk is aan het bedrag dat nodig is om de bouwgronden te verwerven.

CURRICULUM VITAE

- 1958 Eindexamen HBS-B aan het Lorentz Lyceum te Eindhoven.
- 1965 Doctoraal examen experimentele natuurkunde aan de Rijks Universiteit te Utrecht.
- 1965-heden Wetenschappelijk medewerker aan het Instituut voor Zintuigfysiologie TNO te Soesterberg.
- 1969-1970 Gast medewerker aan het National Eye Institute (National Institute of Health) te Bethesda (USA).