

**ORIËNTATIE-DISCRIMINATIE  
EN DE VISUELE CORTEX:**

**EEN EXPERIMENTEEL ONDERZOEK  
BIJ HET KONIJN**



# ORIËNTATIE-DISCRIMINATIE EN DE VISUELE CORTEX:

## EEN EXPERIMENTEEL ONDERZOEK BIJ HET KONIJN

### PROEFSCHRIFT

ter verkrijging van de graad van doctor  
aan de Erasmus Universiteit Rotterdam  
op gezag van de rector magnificus  
Prof. Dr. A.H.G. Rinnooy Kan  
en volgens besluit van het college van dekanen.  
De openbare verdediging zal plaatsvinden op  
14 december 1988 des namiddags te 13.45 uur

door

GERARDINA CHRISTINA LAGERS-VAN HASELEN

geboren te Maarssen

1988

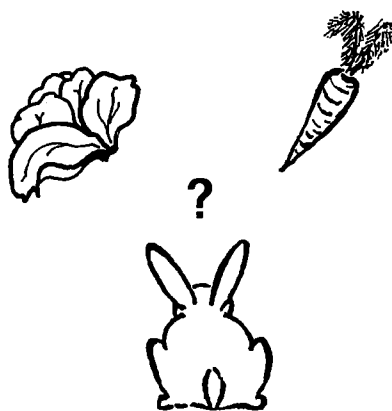
Gedrukt bij Offsetdrukkerij Kanters B.V.,  
Alblasserdam

# PROMOTIECOMMISSIE:

Promotor : Prof. Dr. M.W. van Hof

Overige leden : Prof. Dr. H. Collewyn  
Prof. Dr. A. Gramsbergen  
Prof. Dr. E.P. Köster

Alan George  
Frits  
Kees  
Roy



l'embarras du choix

## INHOUDSOPGAVE

|                                                                                                                                                                            | pagina |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|
| Inleiding                                                                                                                                                                  | 9      |
| Hoofdstuk 1 : Methodiek van visuele discriminatie bij het konijn                                                                                                           | 24     |
| Hoofdstuk 2 : Welke structuren in het visuele systeem zijn betrokken bij patroondiscriminatie                                                                              | 40     |
| Hoofdstuk 3 : Keuzestrategie tijdens visuele discriminatie                                                                                                                 | 65     |
| Hoofdstuk 4 : Twee mechanismen voor orientatie-discriminatie ?                                                                                                             | 78     |
| Hoofdstuk 5 : De nauwkeurigheid van hellingsdetectie                                                                                                                       | 86     |
| Bijlage A : The retinal fixation area in the rabbit                                                                                                                        | 96     |
| Bijlage B : Monocular pattern discrimination in rabbits after unilateral ablation of the visual cortex                                                                     | 100    |
| Bijlage C : The contribution of the rewarded and unrewarded stimulus in two-choice pattern discrimination after an unilateral ablation of the occipital lobe in the rabbit | 103    |
| Bijlage D : Eye-closure procedure and the visual deficit after unilateral ablation of the occipital lobe in the rabbit                                                     | 107    |
| Bijlage E : The temporal retina and visual discrimination in the rabbit                                                                                                    | 110    |
| Samenvatting                                                                                                                                                               | 113    |
| Summary                                                                                                                                                                    | 119    |
| Referenties                                                                                                                                                                | 121    |
| Curriculum Vitae                                                                                                                                                           | 128    |
| Postscriptum                                                                                                                                                               | 129    |





## INLEIDING

Het uitgangspunt van deze dissertatie ligt in twee artikelen die bijna 20 jaar geleden verschenen en aanleiding gaven tot een tot nu toe niet opgelost meningsverschil. Het eerste artikel ging over "mechanisms of orientation discrimination in the rabbit" (van Hof, 1970). Het tweede artikel droeg de wat onconventionele titel "single unit observations in conflict with van Hof's theory of orientation discrimination in the rabbit" (Hughes, 1971).

In het eerste deel van deze inleiding zal de aard van het meningsverschil besproken worden. Maar, het hier beschreven onderzoek reikt verder. Zoals in het tweede deel van de inleiding uiteengezet zal worden, werd door middel van gedragsexperimenten onderzocht in hoeverre het vermogen tot hellingsdetectie van het konijn begrepen kan worden uit de "triggerfeatures" van de receptieve velden behorend bij de zenuwcellen in de z.g. visuele cortex van het konijn.

De conclusie van het artikel "mechanisms of orientation discrimination in the rabbit" was dat konijnen zowel balken als rijen bollen van verschillende helling kunnen onderscheiden (fig. 1). De voornaamste bevinding bestond hieruit dat konijnen, die eerst geleerd hadden balken te onderscheiden, niet in staat bleken om rijen ronde vlekken te onderscheiden. Daarvoor was

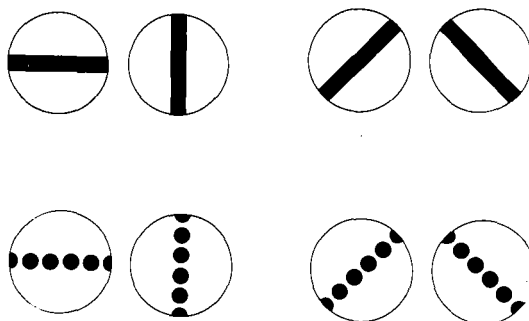


Fig. 1: Konijnen werden getraind om balken, dan wel rijen bollen van verschillende oriëntatie te onderscheiden.

uitgebreide hertraining vereist. Daarentegen hadden konijnen, die de patronen met de rijen vlekken hebben leren onderscheiden, geen moeite deze discriminatietask met balken uit te voeren. Uit het electrofysiologisch werk van Levick (1967) was gebleken dat er in de zogenaamde "visual streak" van het konijn receptieve velden voorkomen, die zo zijn gestructureerd dat de betreffende ganglioncellen actiepotentialen genereren wanneer een recht zwart-wit contrast over het veld geprojecteerd wordt en dat de frequentie van die actiepotentialen afhangt van de helling van dat contrast. Het lag voor de hand te veronderstellen dat zulke ganglioncellen iets met het detecteren van hellingen te maken hebben. De resultaten van het gedragsonderzoek echter leken erop te wijzen dat het ook zonder zulke "orientatie detectors" kan. Immers, rijen ronde vlekken bevatten geen rechte contrasten. De door Hughes veroordeelde hypothese, op grond van bovengenoemde bevindingen samengesteld, veronderstelde dat er in het visuele

systeem van het konijn twee neuronale mechanismen bestaan: één waarin rechte contrasten en de corresponderende "orientatie detectors" een rol spelen en een ander mechanisme waar deze "orientatie detectors" niet bij betrokken zijn en dat in staat is "banden" op de retina te extrapoleren, waarin een hoge dichtheid van zwart-wit contrast voorkomt, ongeacht de vorm.

Hughes meende in zijn genoemde artikel deze hypothese te kunnen ontzenuwen door in een electrofysiologische proefopstelling de door van Hof gebruikte patronen over het receptieve veld te projecteren en de actiepotentialen van enkele zenuwcellen in de occipitale hersenschors te registreren. Reeds in 1968 had Hughes beschreven dat er in de visuele cortex van het konijn zenuwcellen voorkomen, die retinale receptieve velden hebben en als orientatiegevoelig geclassificeerd moeten worden.

Het artikel uit 1971 betrof weliswaar zenuwcellen van de rat, maar de orientatiegevoelige cellen van dat dier zouden volgens Hughes niet wezenlijk verschillen van die van het konijn. Hughes onderzocht het effect van balken en rijen ronde vlekken op de orientatiegevoelige cellen en vond dat zowel een balk als een rij ronde vlekken deze cellen activeerde. Op grond hiervan meende hij de hypothese van "de twee mechanismen" te moeten verwerpen. Toch ligt de zaak niet zo eenvoudig. Hughes moest enkele kwantitatieve aannamen doen die weinig onderbouwd waren, omdat er toen nog zo weinig bekend was van het gedrag van het konijn tijdens het discrimineren van patronen. Met name was niet bekend

waar op het netvlies de patronen afgebeeld worden en hoe groot de afbeeldingen zijn tijdens de experimentele discriminatie situatie. Nog steeds vertoont onze kennis op dit gebied lacunes, vandaar dat het gedrag tijdens patroondiscriminatie het onderwerp vormt van de eerste drie hoofdstukken van dit proefschrift.

In hoofdstuk 1 worden de methodieken, zoals deze elders en bij ons zijn ontwikkeld voor het bestuderen van visuele discriminatie, vergeleken.

In hoofdstuk 2 wordt een uitbreiding van een vroeger onderzoek naar de localisatie van de netvliesbeelden tijdens het discrimineren besproken. Bovendien wordt ingegaan op de vraag welke centrale structuren bij de visuele discriminatie betrokken zijn.

In hoofdstuk 3 wordt een onderzoek naar de keuze strategie, die het konijn bij het discrimineren volgt, beschreven.

In hoofdstuk 4 wordt een discriminatie experiment beschreven, dat uitsluitsel moet geven over de vraag of de hypothese nu inderdaad verworpen moet worden. Het experiment heeft betrekking op de kernvraag of we de resultaten van de gedragsexperimenten waar de hypothese op steunt inderdaad kunnen verklaren in termen van de eigenschappen van een enkel type receptief veld, zoals door Hughes werd gesteld. In concreto wordt getracht de vraag te beantwoorden of er in de visuele cortex van het konijn enkele zenuwcellen zijn die zowel reageren op een balk als op een rij bollen.

Hiermee zijn we in het tweede deel van deze inleiding aangekomen, waarin geprobeerd zal worden de vraagstelling in een breder kader te plaatsen. Dit kan het beste door middel van een korte beschrijving van een in 1959 verschenen artikel dat het denken over het visuele systeem tot op de huidige dag diepgaand heeft beïnvloed. Het artikel was geschreven door Lettvin, Maturana, Pitts en McCulloch (1959) en droeg de sprekende titel "What the frog's eye tells the frog's brain". Met behulp van micro-electroden in de nervus opticus werden actiepotentialen afgeleid. Er werden vier verschillende typen receptieve velden onderscheiden in het netvlies van de kikker.

1. "Boundary detectors". Er treedt een respons op wanneer er zich een contrast bevindt tussen 2 grijze vlakken, aannemend dat dit contrast scherp is. Indien het contrast niet scherp is, geeft belichting geen respons. Bewegen van het contrast versterkt de reacties. De receptieve velden hebben een diameter van  $2^{\circ}$ - $4^{\circ}$ .
2. "Movement-gated, dark convex boundary detectors". De diameter van deze receptieve velden ligt tussen de  $3^{\circ}$  en  $5^{\circ}$ . Er is alleen op de scherpe contouren een reactie, op voorwaarde dat het donkere deel convex is, en dat het wordt bewogen of heeft bewogen.
3. "Moving or changing contrast detectors". Deze receptieve velden zijn aanzienlijk grover dan de twee voorgaanden, nl.  $7^{\circ}$ - $11^{\circ}$ . Ze zijn uitsluitend gevoelig voor contrasten die van vorm veranderen of bewegen.

4. "Dimming detectors". Zij zijn gevoelig voor iedere globale vermindering van lichtintensiteit in het gehele receptieve veld. Contrasten spelen geen rol. Dit is een zeldzaam type waarvan de actiepotentiaalfrequentie omgekeerd evenredig is met de gemiddelde verlichtingssterkte.

Alhoewel de auteurs in hun interpretatie van de gegevens zich beperkten tot te stellen dat de goed omschreven receptieve veldtypen de eigenschappen van het op de retina geprojecteerde beeld analyseerden, hetgeen de titel van het artikel ook weergeeft, gingen de populaire interpretaties veel verder. De gevonden eigenschappen van de receptieve velden werden in verband gebracht met het gedrag van de kikker. Zo werden bijvoorbeeld de "movement-gated, dark convex boundary detectors" in het laboratorium jargon "fly-detectors" genoemd, als verklaring voor het feit dat een kikker alleen naar een bewegende vlieg de tong uitklapt. De "boundary detectors" werden gedacht vooral te reageren op bijvoorbeeld het in de wind wuivende gras, terwijl "dimming detectors" de avondschemering, het nachtelijk duister en de ochtendschemering zouden registreren en daarmee invloed zouden hebben op de kwaak concerten.

In latere jaren begon men te denken aan "trigger features" van veel grotere complexiteit. Zo ontwikkelde Konorski (1967) het concept "gnostic units". Wat hij daarmee bedoelde kan niet beter worden beschreven dan hij zelf deed in zijn boek "The

integrative activity of the brain". Deze titel is overigens een samenvoeging van twee andere titels: Sherrington's "The integrative action of the nervous system" (1906) en Pavlov's "Conditioned reflexes: an investigation of the physiological activity of the cerebral cortex" (1927). In deze poging tot synthese van twee fysiologische werelden lezen we:

"It may be observed that stimulus-patterns that are adequate for activating the units of particular levels of the visual afferent system, although certainly complicated from the point of view of a neurophysiologist who is concerned with their analysis, are nevertheless most simple and primitive in comparison with those patterns which a subject, whether a human or an animal, actually perceives and reacts to. In fact we perceive people, human faces, animals, small objects from nearby, large objects from afar; and there is no doubt whatsoever that cats and monkeys (which were the subjects of Hubel and Wiesel's experiments) have roughly the same perceptious judging from their behavioural responses. However, neither humans nor animals notice lines, edges, corners, "tongues", or "rods", which were adequate stimuli for the units so far investigated. We are indeed able deliberately to separate these elements from the whole objects seen by us, but this process is based on the analysis of the visual pattern of these objects and not on their more primitive immediate perception. Thus, although the above elements of the objects perceived certainly do

exist in our (and animals') visual reception, we normally pay no attention to them or do not realize their existence. It may be supposed that particular units of the so-called associative areas of the cortex become interconnected in various ways, forming what Hebb has called cell assemblies corresponding to particular perceptions. These connections, according to Hebb, are so well established and multi-directional that it is sufficient to put into action one unit in order to activate the whole assembly.

But having at our disposal the recent data derived from Hubel and Wiesel's experiments we can extrapolate their findings and explain the origin of perceptions according to the same principles which were found to operate on the lower levels of the afferent systems. In other words, we can assume that perceptions experienced in human's and animals' lives, are represented not by the assemblies of units but by single units in the highest levels of particular analyzers. We shall call these levels gnostic areas and the units responsible for particular perceptions, gnostic units".

Overeenkomstige gedachten werden ontwikkeld door Barlow, die in 1985 schreef:

"If I knew what part the orientationally selective cells of Hubel and Wiesel played in perception I would say so, but although physiologists often call them bar and edge detectors, I doubt if many of us think they are directly



responsible for the perception of bars and edges, any more than we think that the red-sensitive photoreceptors are responsible for the experience of redness. For a physiologist, the important point is not how directly a subjective experience results from the activity of particular cells, but the fact that the cells in question, photoreceptors or striate neurons, have the spectral or pattern-selective property that makes it possible to distinguish redness from other colours or edges from nonedges. The ability to discriminate can be measured, whereas a subjective experience is just perceived".

Barlow verwijst dan onder meer naar een artikel van Gross, Rocha-Miranda en Bender (1972), die de eigenschappen van op retina beelden reagerende neuronen in de temporaalkwab van de aap bestudeerden. Zij vonden daar een aantal units die het sterkst reageerden op complexe gekleurde patronen, zoals foto's van gezichten of bomen. Waarschijnlijk mede als gevolg hiervan begonnen in het laboratorium jargon te spreken over "grootmoeder" cellen, "gele volkswagen" cellen, etc.

Perret c.s. (1982, 1984, 1985 a,b, 1987) heeft recent een aantal studies gepubliceerd, waarin hij beschreef, dat in een bepaald deel van de temporaalkwab van de aap in grote getale cellen voorkomen die specifiek gevoelig zijn voor gezichten. Als stimuli werden de gezichten van poppen gebruikt. Deze werden

geprojecteerd of als foto aangeboden op ware grootte. Dezelfde units reageerden niet op objecten, zoals lichte balken en bollen, of op complexere stimuli zoals andere delen van het lichaam of drie-dimensionale gekleurde objecten, etc. Het vuurpatroon van de cellen hing af van de grootte en afstand van het gezicht, de rotatie ervan en de blikrichting.

Dit denken over het receptieve veld als "feature detector" is in de loop van de tijd ook ernstig bekritiseerd. Een duidelijk standpunt omtrent deze materie is o.a. verwoord door Granit (1974). Zijn uitgangspunt was dat een receptief veld weliswaar een retinaal gebied is van waaruit exciterende en inhiberende stimuli het vuurpatroon van een ganglioncel kunnen beïnvloeden. Maar, zo waarschuwde hij, dit betekent allerm minst dat dit receptieve veld een op zichzelf functionerende eenheid is. In dit verband haalt hij het werk van McIlwain (1964) aan, waaruit blijkt dat de ruimtelijke hoek van waaruit een retinale ganglioncel van de kat door bewegende beelden beïnvloed kan worden, wel  $30^{\circ}$ - $50^{\circ}$  kan zijn. Dit betekent dat veel receptieve velden elkaar overlappen. Daar het zien van mens en dier gepaard gaat met voortdurende bewegingen van ogen, hoofd en lichaam, zal ieder patroon een complex scala van receptieve velden beïnvloeden. Granit verzette zich dan ook in genoemde publikatie tegen het trachten te verklaren van het herkennen van zelfs de eenvoudigste patronen door middel van de eigenschappen van individueel opererende receptieve velden. Hij bracht nog eens

onder de aandacht dat het waarschijnlijk is, dat al op retinaal niveau de karakteristieke kenmerken van een patroon gecodeerd worden in een mozaïk van celontladingen van nagenoeg tegelijkertijd actieve retinale ganglioncellen. In het slot van het artikel wordt het bondig samengevat als "the concept-receptive fields - has been overplayed".

Vervolgens brak hij dan een lans voor de benadering van Campbell c.s. (zie Campbell, 1974), die zich bezig hielden met "spatial frequency detectors". In hoofdstuk 5 komt deze benaderingswijze nog aan de orde.

Hoe het ook zij, het lijkt onwaarschijnlijk dat de electro-fysiologische methode ooit zelfstandig in staat zal zijn de werking van het visuele systeem te verklaren. Immers, met micro-electroden worden de enkele bouwelementen uit het systeem onderzocht (en dat, door technische omstandigheden, nog niet eens op a-selectie wijze). De gedragsmethode, met name de visuele discriminatie methode, brengt ons in contact met de relatie tussen visuele input enerzijds en de motorische output van het hele systeem anderzijds. Helaas is ook deze methode beladen met voetangels en klemmen. Een ervan is dat we niet altijd weten op grond waarvan het proefdier twee patronen discrimineert. Lashley (1938) vond reeds dat de rat uit een complexe visuele stimulus één of meerdere element(en) isoleert om als basis te dienen voor het onderscheid. Het proefdier gebruikt dus slechts een deel van het beschikbare patroon.

De discriminatie methode werd geïntroduceerd door Yerkes (1907). Door de school van Lashley bereikte deze methode grote hoogte. Het was vooral de toepassing van de "jumping stand" ontwikkeld voor de rat (Lashley, 1930), waardoor grote series systematisch onderzoek mogelijk werden (Fig. 2). De in het eerste hoofdstuk beschreven patroondiscriminatie opstellingen voor konijnen zijn alle op het principe van Yerkes en Lashley gebaseerd.

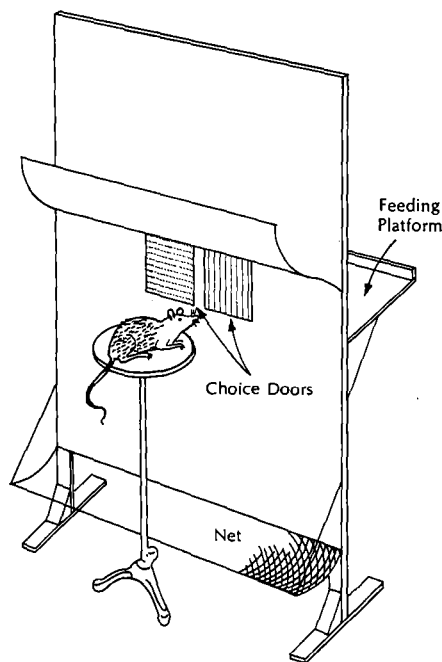


Fig. 2 De "jumping stand" ontwikkeld door Lashley om visuele discriminatie experimenten uit te voeren bij de rat.

De gedragsmethode op zichzelf is ongetwijfeld ook weer beperkt. Het is de combinatie van zowel de electrofysiologische- als de gedragsmethode en dan in het bijzonder die van de visuele

discriminatie, waarvan op den duur het meest te verwachten lijkt.

Reeds twintig jaar geleden deed Sutherland al een poging tot synthese. In 1968 publiceerde hij het nog altijd zo bekende artikel "Outlines of a theory of visual pattern recognition in animals and man". De essentie van de theorie kan nog steeds dienen om het globale beeld van het visuele systeem, verkregen door integratie van beide benaderingswijzen, te illustreren. De theorie gaat uit van het gegeven dat er in de eerste trappen van het visuele systeem, de retina, het corpus geniculatum laterale en de visuele cortex (area 17,18 en 19) een codering van de netvliesbeelden plaats vindt. De componenten van dit beeld, zoals lijnen, contrasten, uiteinden van lijnen, worden in kaart gebracht door de zogenaamde "single cells" in de visuele cortex (Hubel and Wiesel, 1962,1965,1968). In dit deel van het visuele systeem, in Sutherland's terminologie "de processor", wordt herkennen van patronen en het onthouden ervan verondersteld niet voor te komen.

Het is gebleken dat laterale verbindingen in de visuele cortex geen belangrijke rol spelen. Lashley c.s. (1951) en Sperry c.s. (1955) vonden dat kris-kras, loodrecht op het hersenoppervlak aangebrachte sneetjes bij de kat op geen enkele wijze interfereerden met het zien. Bovendien is tijdens neurochirurgische ingrepen onder locale anesthesie gebleken dat electrisch prikkelen van de visuele cortex slechts lichtflitsen oproept bij de patient. Wordt daarentegen de temporaalkwab geprikkeld, dan

worden georganiseerde, elkaar opvolgende, beelden gezien die als reëel ervaren worden (Penfield, 1952, 1959). Deze bevinding was voor Sutherland aanleiding te postuleren dat de "processor" de visuele informatie doorgeeft aan een tweede station, de "store", gelegen in de temporaalkwab, alwaar de herkenning van de beelden plaats vindt. Dankzij de neuronale processen die zich hier afspelen zou het mogelijk zijn patronen te identificeren ongeacht de plaats op het netvlies, de grootte, de helderheid, contrast-verhouding en concrete vormgeving.

Het postuleren van de "store" was niet alleen op grond van Penfield's operatiebevindingen gedaan. Het Klüver-Bucy syndroom (1939) was al lange tijd bekend. Een laesie van de temporaalkwab aan beide zijden bij de aap leidt tot een kenmerkend gedragspatroon. Deze apen zijn niet meer in staat patronen te discrimineren. Ze reageren wel op aangeboden objecten, tonen nieuwsgierigheid en betasten de objecten voortdurend. Dit geldt niet alleen voor nieuwe objecten, maar ook voor objecten die zij vroeger van andere hebben leren onderscheiden. Ze maken geenszins de indruk blind te zijn. Feilloos kunnen ze voorwerpen in hun omgeving pakken en zelfs pinda's opvangen. Hun gezichtsveld blijkt intact en de gezichtsscherpte normaal. Het is het leren onderscheiden welk voorwerp aangeraakt moet worden voor een beloning waartoe ze niet meer in staat zijn. Zelfs het leren onderscheiden van vlakken van verschillende helderheid (bijvoorbeeld een beloning voor het aanraken van het lichtste vlak) lukt niet. Deze afwijking bleek specifiek voor het visuele

systeem en was niet aanwezig wanneer de dieren reuk-, smaak-, geluids- of tactiele prikkels moesten leren discrimineren.

In feite is het onderzoek, beschreven in het vijfde hoofdstuk, ook een bescheiden poging tot synthese. Zeer in het kort komt het op het volgende neer. Uit gedragsexperimenten is gebleken dat laesies van de hersenschors bij konijnen het discrimineren van streeppatronen kunnen beïnvloeden (van Hof, van Hof-van Duin en Hobbelen, 1983, Hobbelen en van Hof, 1978 en Russell, van Hof en Hobbelen, 1978).

Het meest duidelijk is het gevolg van bilaterale ablatie van de occipitale hersenschors. Dergelijke laesies heffen het vermogen tot discrimineren van streeppatronen geheel op. Echter, de dieren blijven in staat zwarte van witte objecten te onderscheiden.

In hoofdstuk 5 wordt nu door middel van gedragsexperimenten bestudeerd hoe nauwkeurig de helling van lijnstukken door het konijn kan worden gedetecteerd en in hoeverre dit in verband gebracht kan worden met electrofysiologische reacties van enkele zenuwcellen in de cortex op soortgelijke lijnstukken geprojecteerd in het receptieve veld. Voor dit laatste wordt gebruik gemaakt van gegevens uit de literatuur (Swadlow, 1988).

## Hoofdstuk 1

### METHODIEK VAN VISUELE DISCRIMINATIE BIJ HET KONIJN.

In 1912 deden Washburn en Abbott als eersten visuele discriminatie experimenten bij konijnen. De opstelling was een houten kist, afgesloten met een deksel (fig. 1-1). In de voorzijde van de kist bevonden zich twee luikjes van 24 x 12 cm, waarop stukken papier van verschillende kleur bevestigd konden worden.

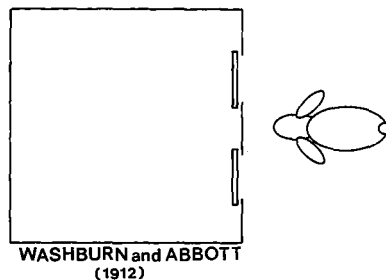


Fig. 1-1      Een schematisch bovenaanzicht van de opstelling zoals Washburn en Abbott (1912) die gebruikten.

De bedoeling van het experiment was na te gaan of het konijn objecten van verschillende kleur kan onderscheiden. Daartoe werd op één van de luiken een stuk rood papier bevestigd, de positieve stimulus, en op het andere luik een stuk grijs papier, de negatieve stimulus. Het luik waarop het grijze papier was bevestigd was altijd aan de binnenzijde vergrendeld. Achter beide luikjes



werd voedsel gelegd.

De procedure was als volgt. Het konijn werd losgelaten uit een verblijfskooi, die op ongeveer 1.5 meter afstand tegenover de testopstelling stond. De luikjes konden door het dier van heel dichtbij en vrij bewegend geïnspecteerd worden. Door met de kop tegen het luikje met de positieve stimulus te drukken kon dit geopend worden en het voedsel worden bereikt. Echter, als het konijn, al was het slechts met de snorharen, het luikje met de negatieve stimulus aanraakte, werd dit als een foute reactie genoteerd en werd de discriminatiekooi weggenomen. Na iedere keuze werden de papieren stimuli verwisseld om te voorkomen dat reuksporen een rol zouden spelen in het maken van de keuze.

Van belang voor het latere onderzoek is nog dat de auteurs, op niet geheel duidelijke gronden, meenden dat het konijn niet recht vooruit maar zijwaarts keek.

Het moet in vergelijking tot de hierna te beschrijven methodes een bewerkelijke procedure geweest zijn. Het maximum aantal keuzes, dat per dag gemaakt werd, bedroeg slechts twaalf.

Washburn en Abbott kwamen overigens tot de conclusie dat het konijn geen kleuren kan onderscheiden. In de loop van de jaren is deze conclusie onjuist gebleken. Uitvoerig onderzoek naar de luminositeitscurve en het kleuren zien werd gedaan door Brown (1936a, 1936b, 1937) en door Nuboer (1969, 1971). Hoewel konijnen in zekere mate kleuren kunnen onderscheiden, is geen tri-chromatisch kleuren zien, zoals dat bij primaten bestaat, aangetoond.

In 1966 ontwikkelde van Hof een discriminatieopstelling, die het maken van een honderdtal keuzes in ongeveer drie kwartier mogelijk maakte. Anders dan bij Washburn en Abbott werd het konijn voor de aanvang van de test in de kooi geplaatst. Het was eveneens een houten kist (50 x 50 x 35 cm.), afgesloten met een deksel en met twee openingen in de voorzijde van de kooi (fig. 1-2).

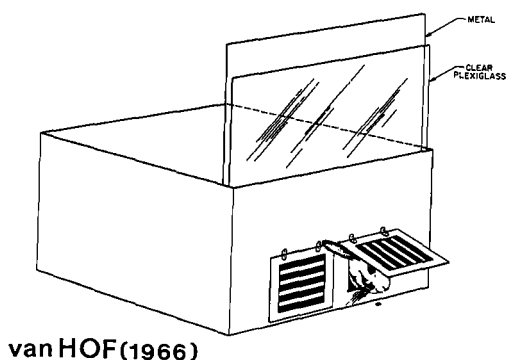


Fig. 1-2      In tegenstelling tot Washburn en Abbott's opstelling verbleef het dier tijdens de test in de kooi (van Hof 1966). In de tekst zal deze opstelling voortaan met "1966 opstelling" worden aangeduid.

In het eerste onderzoek van van Hof (1966) waren deze openingen vierkant (10 x 10 cm.); in alle latere onderzoeken waren de openingen rond, met een diameter van 10 cm. De afstand tussen de twee openingen was 6,5 cm. Deze openingen waren afgedekt met twee aan de bovenzijde scharnierende plexiglas luikjes waarop lichtdoorlatende zwart-wit patronen konden worden bevestigd. Aan de binnenzijde bevonden zich twee schuifpanelen. Het eerste paneel,

op 0,5 cm. afstand van de luikjes, was van helder perspex en het tweede, op een cm. afstand van de luikjes, was van metaal.

Per patroonpresentatie verliep de procedure als volgt. Eerst werd het metalen paneel opgetrokken, zodat het konijn de patronen wel kon zien maar deze niet kon aanraken. Pas als vijf seconden later het doorzichtige paneel werd opgetrokken, kon één van de luikjes worden geopend. In latere experimenten is het tijdsinterval van vijf seconden verkleind tot 1,5 seconde. Achter beide luikjes lag een voedselkorrel. Door met hun kop tegen het luikje met de positieve stimulus te duwen, kon het konijn dit openen en de voedselkorrel bereiken. Wanneer tegen het luikje met de negatieve stimulus werd geduwd, werden de panelen onmiddellijk neergelaten. Correctie was dus niet mogelijk. Na iedere keuze werden de patronen van de plexiglas luikjes afgehaald en, gebruikmakend van de Gellerman reeks (1933), al dan niet links en rechts verwisseld. Dat betekent dus dat, ook al werden de patronen niet verwisseld, dit uit de geluiden door het konijn niet opgemerkt kon worden. Voortaan wordt deze opstelling de "1966 opstelling" genoemd.

In 1967 werd de zojuist beschreven opstelling gewijzigd, zodanig dat de patronen ook op een zekere afstand voor de doorzichtige luikjes konden worden gepresenteerd. Deze zal met "afstands-opstelling" worden aangeduid (fig. 1-3).

Aanvankelijk was die afstand 30 cm., later 25 cm. Zoals in Hoofdstuk 2 beschreven zal worden, is er een verschil in

procedure tussen het aanleren van een patroondiscriminatie op nul centimeter en het aanleren van een patroondiscriminatie op 30 (25) cm.

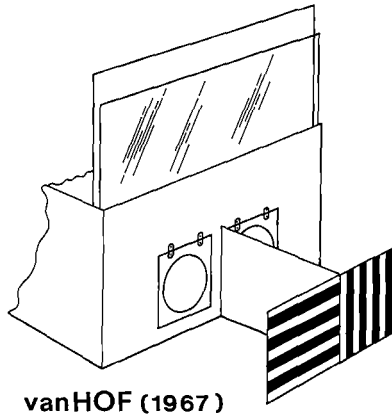


Fig. 1-3      Hier zijn de patronen niet op de doorzichtige luikjes zelf bevestigd, maar worden op afstand aangeboden. De beloning ligt direct achter het luikje als in de "1966 opstelling" (van Hof 1967). Deze opstelling zal kortweg "afstands-opstelling" worden genoemd.

Later werden de beide trainopstellingen geautomatiseerd met behulp van een PDP 8 computer. De hele opstelling in deze vorm werd uitvoerig beschreven door van der Mark en Meyer (1974). Bij deze opstellingen werden de handelingen niet langer door de onderzoeker verricht, maar gestuurd vanuit de computer met behulp van electropneumatische plunjers. De schuifpanelen kwamen te vervallen, maar in essentie veranderde er niets in de openvolging van de gebeurtenissen. Een sluiters in de projector verving het metalen paneel. Nadat de projector de patronen

projecteerde op de daarvoor aanwezige panelen van Kodatrace, kon het konijn 1,5 sec. lang de luikjes zonder consequenties aanraken. Na 1,5 sec. werd het luikje met het positieve patroon ontgrendeld. De plunjer achter het negatieve luikje bleef in de vergrendelde stand staan. Werde er druk op het negatieve luikje uitgeoefend, dan viel onmiddellijk het licht uit en werd het positieve luikje weer vergrendeld.

In de essentieel andere testopstelling van Schneider (1968) werden de twee stimuli niet simultaan aangeboden maar successief. In het midden van de voorwand van de kooi zat een gaatje van 1,5 cm doorsnede, waardoor door middel van een Sylvania "glow-modulator" al dan niet flikkerend licht als stimulus kon worden aangeboden (fig. 1-4).

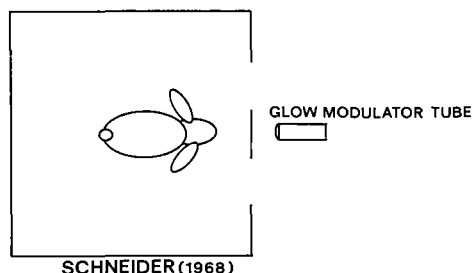


Fig. 1-4 De te discrimineren stimuli waren continue licht versus flikkerend licht, die nooit tegelijk te zien waren. (Schneider 1968).

Links en rechts van dit gaatje zat een ovale opening van 10 x 12,5 cm waarvoor aan de buitenzijde een klein pedaal aanwezig

was. Als het konijn zijn kop door de opening stak, werd dit pedaal naar beneden gedrukt. Dit activeerde bij juiste keuze het omhoog komen van een "dipper", die 10 cm buiten de voorwand onder beide openingen aanwezig was. Deze dipper was gevuld met water. Als het licht pulserend was, werd het konijn beloond wanneer het de kop door bijvoorbeeld de rechter, bij continue licht door de linker opening stak. Er werden 60 presentaties per sessie gegeven, 30 maal licht van gelijkblijvende- en 30 aanbiedingen met sinusvormige gemoduleerde intensiteit, in willekeurige volgorde.

In een kleurdiscriminatie onderzoek bij het konijn gebruikte Nuboer in 1971 een variatie op de "Lashley jumping stand" (1930). Vanuit een hoger gelegen verblijfskooi sprong het konijn over een greppel naar een lager gelegen verlicht platform, waarvan de linker en rechter helft verschillend van kleur waren. De twee helften waren door een tussenschot gescheiden (fig. 1-5).

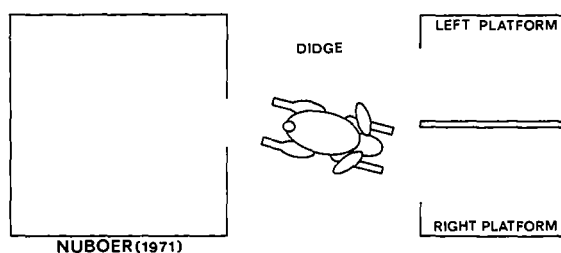


Fig. 1-5

Het konijn moest zijn keuze maken door een sprong van de startkooi naar het lager gelegen linker of rechter platform (Nuboer 1971).

Een van de twee kleuren fungeerde als positieve stimulus en werd met voedsel beloond. Van het platform naar de verblijfskooi terugspringen was niet mogelijk. Het dier kon van het platform via een gangetje terugkeren naar de verblijfskooi. Nuboer is de enige geweest die deze opstelling bij konijnen heeft gebruikt, wellicht door de, in vergelijking tot andere opstellingen, zeer tijdrovende voortrainingsprocedure.

Hoewel stoelend op de "1966 opstelling" heeft de visuele discriminatie opstelling van Zilbert en Riesen (1971) daarentegen een start- en een keuzegedeelte. Ook hier werd begonnen met het optrekken van het ondoorzichtige schuifpaneel (33 cm breed), dat vanuit de startkamer gezien het dichtsbijzijnde was, en vervolgens het doorzichtige schuifpaneel. De "keuzekamer" was 27,3 x 33 cm. met in het midden een tussenschot (fig. 1-6).

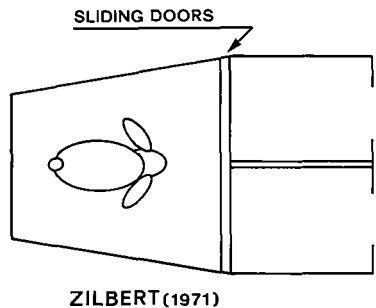
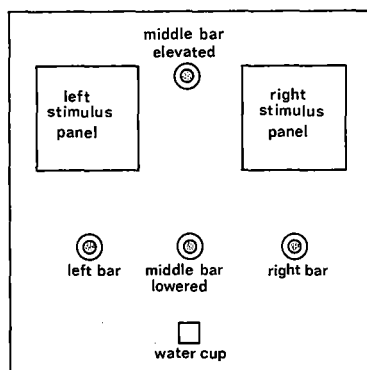


Fig. 1-6 Opstelling van Zilbert en Riesen 1971. Het dier krijgt het negatieve patroon nooit van dichtbij te zien.

Links en rechts van het schot bevonden zich twee vierkante

openingen van 10,2 x 10,2 cm. waarvoor aan de bovenzijde scharnierende luikjes waren bevestigd met daarop de stimuli. Na het optrekken van beide schuifpanelen kon een keuze worden gemaakt. Koos het konijn de kamer met de "negatieve stimulus", dan werden, zodra hij slechts een neuslengte in de kamer was, de schuifpanelen neergelaten. Deze opstelling houdt in dat de patronen op een afstand van 27,5 cm. beoordeeld moesten worden en het dier niet in staat was met name het negatieve patroon van dichtbij te inspecteren. Het positieve patroon echter kon vanzelfsprekend wel van dichtbij geïnspecteerd worden.

In een geheel andere opstelling deed Towns (1972) helderheids- en patroondiscriminatie onderzoek. De afmetingen van de kooi waren 35 x 35 x 35 cm. De twee stimuluspanelen waren 7 x 7 cm., 13 cm van elkaar verwijderd (fig. 1-7).



TOWNS (1972)

Fig. 1-7

Het dier bepaalde door zijn activiteit zelf de snelheid waarmee de aanbiedingen elkaar opvolgden (Towns 1972).



In het midden van de wand bevond zich een hendel, die aanvankelijk op 10 cm. boven de grond gesitueerd was. In de loop van de training werd deze hendel hoger gesteld tot een maximum van 23 cm. boven de vloer. Dan kon alleen met de kop de hendel omlaag worden gedrukt. Door het neerdrukken van deze hendel werd de aanbieding gestart en werden de stimuli zichtbaar. Midden onder elk stimulus paneel zat een "response" hendel, 5 cm. onder het paneel, 10 cm. boven de vloer. In het midden van de voorwand, 4,5 cm. boven de vloer, was een kommetje aanwezig waarin, als beloning bij het maken van een juiste keuze, met een luide klik 1 ml. water stroomde. Bij een verkeerde keuze kwam er niet alleen geen water maar ging gedurende 2 sec., ook de verlichting in de kooi uit. Deze methode werkte kennelijk goed, want in 20 à 25 minuten konden 100 aanbiedingen worden gegeven. Omdat voor het begin van het maken van iedere keuze de midden-hendel naar beneden moest worden gedrukt, was de positie van het proefdier ten opzichte van de stimuli min of meer bepaald.

Kersch gebruikte in 1977 een kooi die veel overeenkomsten vertoonde met die van van Hof uit 1966. De afmetingen waren 100 x 70 x 50 cm. Echter het ondoorzichtige schuifpaneel en het doorzichtige paneel bevonden zich op 20 cm. afstand voor de stimulus panelen (fig. 1-8).

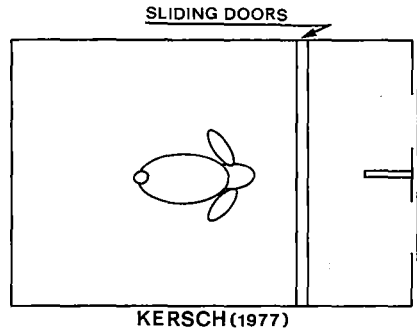


Fig. 1-8      Aanvankelijk werden de patronen op afstand aangeboden, maar konden van dichtbij bekeken worden (Kersch 1977).

In een onderzoek naar mogelijke stereopsis bij het konijn gebruikte Vaney (1979, 1980) aanvankelijk de afstandsofstelling van van Hof (1967), zij het met enkele modificaties.

Om gezichtsscherpte te meten heeft Vaney de opstelling verder gewijzigd en geautomatiseerd. Fig. 1-9 geeft hiervan een schematisch overzicht.

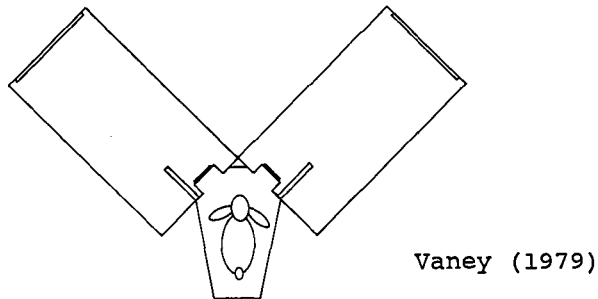


Fig. 1-9      In deze opstelling was de afstand van het luikje tot het geprojecteerde patroon 105 cm. (Vaney 1979).

Resumerend kan men zeggen dat er drie typen twee-keuzen-proefopstellingen te onderscheiden zijn waarin het konijn patronen kan leren discrimineren.

1. Keuze uit twee patronen, die direct op de luikjes worden geprojecteerd vlak voor de neus van het dier. Hierbij is het mogelijk dat beide patronen tegelijkertijd op de retinae afgebeeld worden (fig. 1-10).
2. Proefopstellingen waarbij aan de binnenzijde een scheidingswand tussen beide luikjes is aangebracht. Hierdoor kan het dier, bij het naderen van een van de luikjes slechts het daarbij behorende patroon zien (fig. 1-11).
3. In deze opstelling kunnen de patronen nooit bereikt worden; de keuze wordt op afstand gemaakt (fig. 1-12).

In het volgende hoofdstuk zal het gedrag in deze verschillende opstellingen beschreven worden.

Een aspect dat door de verschillende hierboven aangehaalde auteurs niet wordt besproken is dat van de grootte van de stimuli. Blazek en Harlow (1955) onderzochten bij apen of de grootte van het oppervlak van de stimulus invloed had op de discriminatie resultaten. Zij werkten met stimuli van verschillende kleur en afmetingen, aangebracht op witte kaarten van 3 x 3 in., waarvan de stimuli 100%, 50%, 25% of 12% van dit oppervlak bedroegen. De afmetingen van de gekleurde vlakken waren in alle gevallen ver boven de gezichtsscherpte grens.

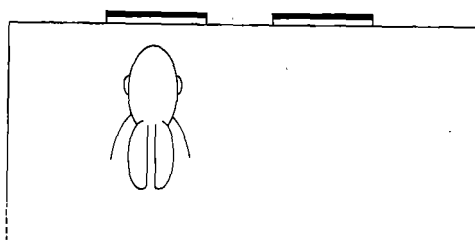


Fig. 1-10

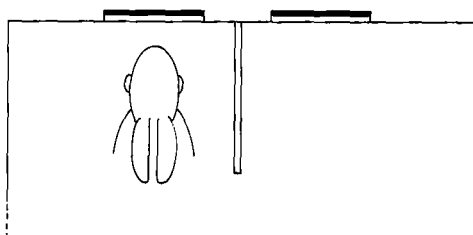


Fig. 1-11

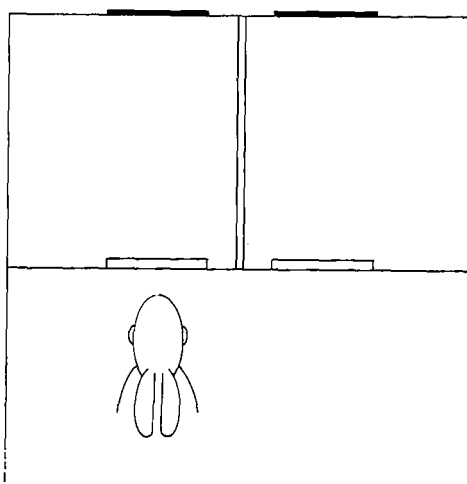


Fig. 1-12

In de figuren 1-10, 1-11 en 1-12 zijn de essenties van de drie typen discriminatie opstellingen weergegeven. In 1-10 bestaat een situatie waarin het in beginsel niet uitgesloten is dat patronen simultaan op de retina worden afgebeeld. In fig. 1-11 en 1-12 is slechts successief afbeelden van de patronen op de retinae mogelijk, aangezien het konijn altijd vlak voor de luikjes zit.

Ook na lang trainen bleef er een verschil bestaan in het aantal goede keuzen tussen de verschillende stimulus oppervlaktes, in deze zin dat met de kleine vlakken meer fouten werden gemaakt.

In een onderzoek in de afstandsopstelling werd door ons het volgende gevonden. Negen konijnen werden getraind horizontale van vertikale strepen op 25 cm afstand te discrimineren. De procedure is elders beschreven (van Hof, 1982) en komt ook in hoofdstuk 2 aan de orde. Per dag werden 100 aanbiedingen gegeven. Na op twee dagen achtereen 90% of meer juiste keuzen gemaakt te hebben, werd de diameter van de patronen verkleind tot 7 cm doorsnede. Na vijf dagen, of wel 500 aanbiedingen, werd de diameter verder verkleind naar 5 cm en na weer vijf dagen trainen naar 3,5 cm diameter.

De eerste twee punten in fig. 1-13 geven de gemiddelde resultaten en de daarbij behorende standaardfout van de laatste twee dagen van de training met de patronen van 10 cm diameter. Op de eerste dag met de patronen van 7 cm doorsnede zakte het gemiddelde percentage juiste keuzen. Deze daling ging verder naarmate de diameter van de stimuli afnam.

Het is natuurlijk niet gezegd dat het uitsluitend de ruimtelijke hoek is waaronder de stimuli gezien worden, die de oorzaak is van de daling van het aantal juiste keuzen. Ook de hoeveelheid contrast zou een rol kunnen spelen. De bedoeling van dit voorlopig experiment was alleen om te laten zien dat bij het vergelijken van onderzoeksresultaten, verkregen met verschillende

proefopstellingen, de grootte van de gezichtshoek waaronder de stimuli gezien worden, in beschouwing moet worden genomen.

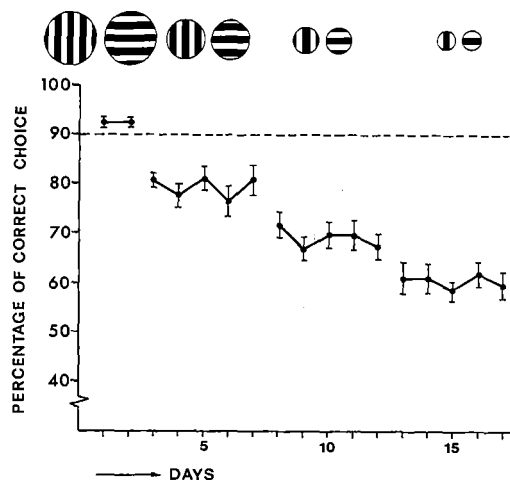


Fig. 1-13

Bij het verkleinen van de diameter van de patronen daalt het percentage juiste keuzen. Ieder punt geeft het gemiddelde percentage juiste keuzen en de daarbij behorende standaard fout van 9 konijnen weer. Per dag werden 100 presentaties gegeven. De eerste twee punten zijn de gemiddelde resultaten (92,6%, SE =  $\pm 1,13$  en 92,4%, SE =  $\pm 1,02$ ) van de laatste twee trainingdagen met de patronen van 10 cm diameter op 25 cm afstand. Vervolgens werden vijf dagen lang patronen met een diameter van 7 cm aangeboden. Op de eerste dag zakte het gemiddelde percentage juiste keuzen naar 80,9% (SE =  $\pm 1,60$ ); het gemiddelde over de vijf dagen schommelde rond de 80%. De resultaten van de vijf daaropvolgende dagen met patronen van 5 cm doorsnee lagen nog 10% lager, terwijl het gemiddelde over de vijf trainingdagen op de 3,5 cm patronen rond de 60% juiste keuzen lag.

In de literatuur betreffende patroondiscriminatie bij konijnen zijn vele verschillende patronen gebruikt. Met name Kersch (1977) heeft een groot aantal figuren bestudeerd. In de

experimenten, gedaan voor deze dissertatie, zijn hoofdzakelijk streeppatronen gebruikt.

Uit de al eerder genoemde publikatie van Kersch (1977) blijkt dat verschillende konijnenrassen te gebruiken zijn als proefdier. Onze experimenten zijn alle met het "Hollandertje" gedaan. In ons laboratorium is gebleken dat ook de Chinchilla zich goed leent voor patroondiscriminatie. Echter voor het maken van hersenlaesies is dit ras minder geschikt vanwege de nogal brosse schedel. De ervaringen met New Zealand White zijn minder gunstig. Tot drie maanden zijn ze goed te trainen, daarna worden ze te traag.

## Hoofdstuk 2

### WELKE STRUCTUREN IN HET VISUELE SYSTEEM ZIJN BETROKKEN BIJ PATROONDISCRIMINATIE.

Zoals in het vorige hoofdstuk beschreven werd, hadden Washburn en Abbott (1912) het idee, dat het konijn tijdens visuele discriminatie in feite zijwaarts keek (Fig. 2-1).

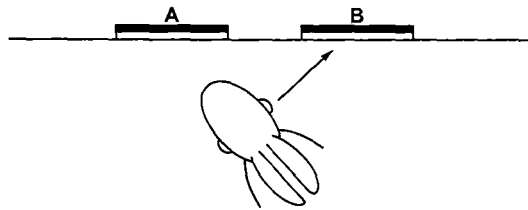


Fig. 2-1 De kop van een konijn van bovenaf gezien. De pijl geeft de door Washburn en Abbott veronderstelde blikrichting aan.

In een publikatie toegevoegd als bijlage A (van Hof en Lagers-van Haselen, 1973) werd gevonden dat het konijn de neiging heeft patronen te fixeren met het temporale gedeelte van de retina, hetgeen betekent dat het konijn niet naar opzij, maar naar voren kijkt. Aangezien Washburn en Abbott niet aangaven op grond waarvan zij hun conclusie trokken en geen experimenten hebben verricht waarbij delen van het gezichtsveld werden afgedekt, mag aan de juistheid van hun conclusie getwijfeld worden. Echter, de



veronderstelling dat patronen met het frontale gezichtsveld gefixeerd worden, moet beperkt blijven tot die proefopstellingen, waarin het konijn de patronen tot op neuslengte kan benaderen, zoals van Washburn en Abbott (1912), van Hof (1966), Towns (1972) en Kersch (1977). Het is immers geenszins uitgesloten dat het zijwaarts kijken wel optreedt in proefopstellingen waarbij de beslissing "op afstand" genomen moet worden, zoals in proefopstellingen weergegeven in Fig. I-3 (van Hof, 1967). Fig. I-5 (Nuboer, 1971), Fig. I-6 (Zilbert, 1971) en Fig. 1-9 (Vaney, 1979).

In concreto zullen experimenten beschreven worden waarbij het konijn zich bevindt in de afstandsofstelling (fig. 1-3). Met behulp van plexiglas kappen konden verschillende gedeelten van het gezichtsveld geblindeerd worden. Deze kappen waren dezelfde als in een vorig onderzoek in ons laboratorium gebruikt werden (van Hof en Russell, 1977). De invloed van het gedeeltelijk afdekken van het gezichtsveld op het visueel discrimineren werd bestudeerd.

De zogenaamde "voortraining", in de Engelstalige literatuur de "shaping procedure" genoemd, is voor de afstandsofstelling in de eerste fase gelijk aan die voor de opstelling uit 1966. Na één dag voedselonthouding wordt het dier in een houten kooi geplaatst, waarin zich twee melkwitte plexiglas luikjes bevinden die op een kier staan. Aan de buitenzijde voor de luikjes liggen voedselkorrels. De metalen en de doorzichtige plexiglas schuif

zijn opgetrokken zoals in Fig. 1-2. Het dier kan het voedsel bereiken door de kop door één van de twee gaten te steken. Zodra de dieren hieraan gewend zijn worden de luikjes op de volgende, veelal tweede dag, niet meer opengezet, maar hangen, scharnierend aan de bovenzijde, recht naar beneden. De luikjes moeten dus opengeduwdd worden om het voedsel te bereiken. Meestal doen de dieren dit na één of twee dagen. Daarna wordt het konijn dagelijks in de automatische trainingsopstelling geplaatst en worden 50 presentaties gegeven zonder dat daarbij patronen geprojecteerd worden. Beloning vindt altijd plaats, ongeacht welk luik het dier kiest. De periode tussen het aangaan van het licht en de ontgrendeling is, evenals later in de test-situatie, 1,5 seconde. De aanbieding wordt vijf seconden na het openduwen van een luik beeindigd door het uitgaan van het licht en vergrendeling van beide luiken. De periode tussen twee presentaties duurt zes seconden. Het dier verblijft maximaal 40 minuten in de opstelling. Indien niet op alle presentaties binnen deze tijd is gereageerd, wordt de serie afgebroken. Als op twee achtereenvolgende dagen op iedere aanbieding is gereageerd, wordt de procedure herhaald, maar nu is willekeurig het rechter of linker luikje vergrendeld. Als er tegen het geblokkeerde luikje geduwdd wordt gaat het licht onmiddellijk uit en worden beide luikjes vergrendeld. Correctie is dus niet mogelijk.

Na deze voortraining werd begonnen met een helderheidsdiscriminatie taak, (helderheidsverhouding wit : zwart = 100 : 1).

Per dag werden 50 aanbiedingen gegeven. Wit was altijd de beloonde stimulus. In de volgorde van de "Gellerman-reeks" (Gellerman, 1933) was het linker of rechter luikje wit.

In het algemeen bereikten konijnen het "90% juiste keuzen niveau" in 4 tot 10 dagen. Daarna werd op dezelfde wijze de discriminatie tussen verticale en horizontale strepen aangeleerd. Arbitrair werden altijd de verticale strepen beloond. De diameter van het patroon was 10 cm en de breedte van zowel de witte als zwarte strepen bedroeg 1,25 cm.

Pas nadat op deze manier het 90% criterium was behaald, werd begonnen met de afstandstraining (Fig. 1-3). In de praktijk is gebleken dat wanneer de patronen zonder tussenstappen verschoven worden naar een afstand van 25 cm, de scores naar het kansniveau dalen en ook na langdurig trainen niet stijgen. Daarom werd een andere procedure gevolgd. Eerst werden de patronen op een afstand van 10 cm geplaatst. Het bleek dan dat hertraining in sommige gevallen gedurende een aantal dagen nodig was eer het 90% criterium opnieuw werd bereikt. Daarna werd de afstand van de patronen vergroot in stappen van 2,5 cm. Tot een volgende stap werd overgegaan, nadat vijf dagen op de betreffende afstand was getraind, of eerder, wanneer op twee achtereenvolgende dagen 90% of meer juiste keuzen werden gemaakt. Dieren, waarvan de scores met de patronen op 25 cm afstand beneden het 90% juiste keuzen niveau lagen, werden niet gebruikt.

Na de hiervoor beschreven training werd bij elf dieren het al

dan niet fixeren met de temporale retina in de afstandopstelling bestudeerd.



Fig. 2-2

De konijnen droegen heldere plexiglas, cylinder-  
vormige doppen, waarvan de zijwand of de bodem  
met ondoorzichtig materiaal bedekt kon worden.

De in Fig. 2-2 afgebeelde heldere cylindervormige perspex doppen waren op een katoenen masker vastgenaaid, zodanig dat de lateraal geïmplanteerde ogen van de konijnen afgedekt konden worden.

De binnendiameter was 3,6 cm, de binnenhoogte 2,0 cm. Wanneer we afzien van het feit dat de kop iets uitpuilde in de cylinder en tevens uitgaan van een volledig naar lateraal wijzende optische as van het oog, kunnen we bij goede benadering aangeven welke gedeelten van het gezichtsveld in de hierna te beschrijven experimenten afgedekt werden.

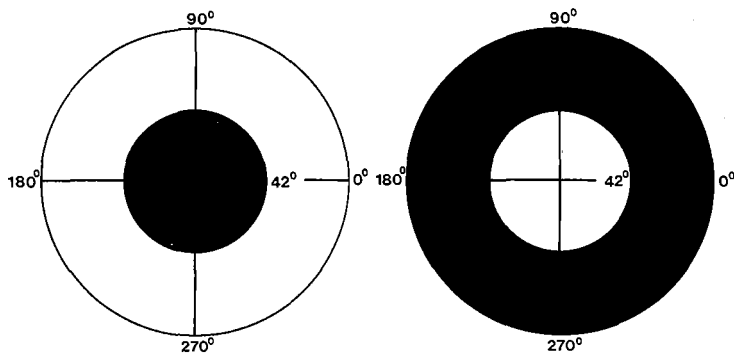


Fig. 2-3

Wanneer in de cylindervormige dop de bodem met niet-lichtdoorlatend materiaal wordt afgedekt, is het centrale deel van het gezichtsveld uitgeschakeld (diameter  $84^{\circ}$ ) hetgeen een rand aan de periferie van  $48^{\circ}$  openlaat (zie linker figuur, situatie C uit Fig. 2-4). Bij afdekken van de binnenwand is de situatie juist omgekeerd (rechter figuur en situatie B in Fig. 2-4).

Bevindt het oog zich in het middelpunt van de opening van de cylinder, dan zal bij aanbrengen van een stukje niet licht doorlatend materiaal op de bodem van de cylinder het centrale

deel van het gezichtsveld afgedekt worden (diameter  $84^{\circ}$ ), hetgeen een rand aan de periferie van  $48^{\circ}$  openlaat. Bij afdekken van de binnenwand aan de binnenzijde en met onbedekte bodem is de situatie juist omgekeerd en is het centrale deel van het gezichtsveld ( $84^{\circ}$ ) open (Fig. 2-3).

In Fig. 2-4 is per dag het gemiddelde van de resultaten van de elf dieren geïllustreerd. De doorzichtige doppen (A) bleken geen enkele belemmering te vormen: de scores van de eerste twee dagen lagen boven het 90% criterium. Daarna werd gedurende 10 dagen afwisselend de ene dag de zijwand afgedekt (B) terwijl de andere dag de doppen geheel onbedekt waren (A). Het is duidelijk dat de resultaten in de situatie B dichtbij het kansniveau lagen, terwijl in situatie A de scores op het 90% niveau bleven. Vervolgens werden de situaties A en C vergeleken: bedekken van de bodem en dus het centrale deel van het visuele veld had nauwelijks effect.

Bij observatie van de konijnen bleek, dat tijdens het patroon-discrimineren de lengteas van het lichaam min of meer loodrecht op het frontpaneel gepositioneerd was. Met andere woorden: ook met patronen op 25 cm afstand vond het patroondiscrimineren plaats via het temporale deel van het netvlies.

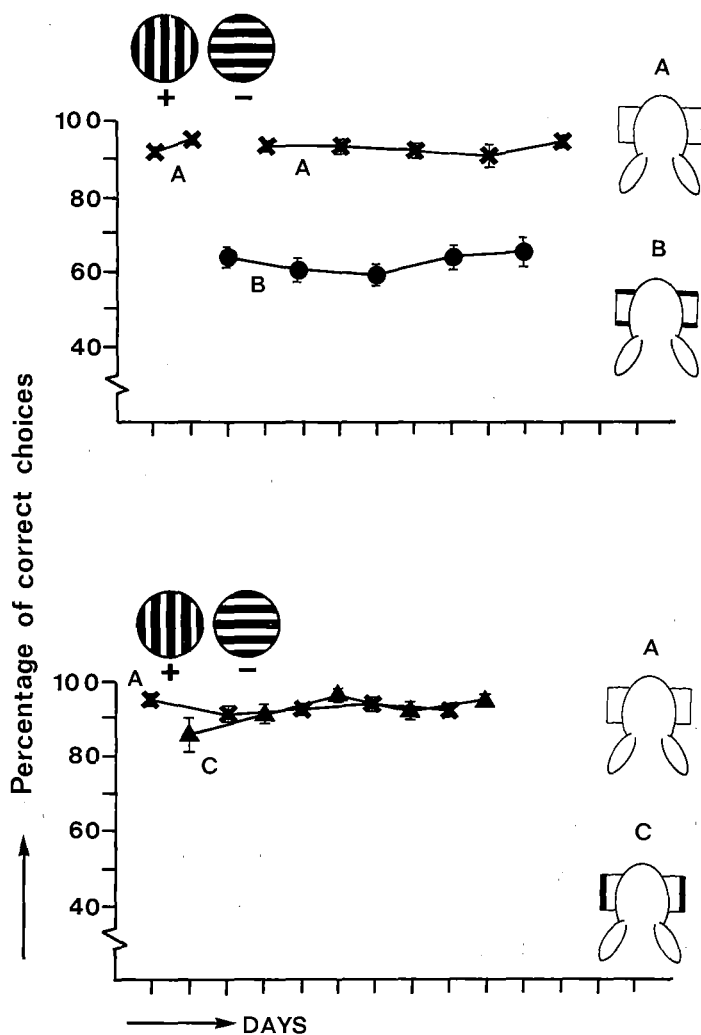


Fig. 2-4 Gemiddelde waarden en standaardfout van elf dieren. Op de X-as zijn de trainingsdagen (50 aanbiedingen per dag), op de Y-as het percentage juiste keuzen uitgezet. De eerste twee punten representeren de laatste twee dagen waarop met de heldere doppen werd getraind (A in de bovenste curve). Daarna werd om de dag, tien dagen lang, situatie A afgewisseld met situatie B. In de onderste curves zijn de resultaten te zien van situatie A, afgewisseld met situatie C.

Bij zes van de bovengenoemde elf dieren werd nagegaan of dit ook het geval was wanneer één oog volledig was afgedekt (Fig. 2-5). Drie dieren werden met het linker en drie met het rechter oog getraind. In feite was de procedure daarna dezelfde als in het voorafgaande experiment. Zoals figuur 2-5 laat zien, heeft afdekken van het centrale deel van het gezichtsveld geen invloed op de resultaten (C), afdekken van de periferie daarentegen wel (B). Aangezien het dier in deze situatie eveneens met de lichaamsas ongeveer loodrecht op het frontpaneel zat, geldt ook hier dat bij monoculair trainen de patronen op de temporale retina van het open oog worden afgebeeld.

Het beschreven resultaat van de monoculaire discriminatie is anders dan wat in het artikel in bijlage A te vinden is. Daar bleek, dat bij monoculair discrimineren het afdekken van dat deel van het gezichtsveld, wat met de temporale retina correspondeert, nauwelijks invloed op het percentage juiste keuzen had.

Er zijn meerdere verschillen tussen het onderzoek van toen en nu, maar het meest in het oog springende is wel, dat toen gebruik gemaakt werd van de 1966-opstelling waarbij het oog van het dier zich op enkele centimeters afstand van de patronen bevond. Dat betekent, dat de patronen onder een veel grotere hoek gezien werden en dat een kleine draaiing van de kop reeds voldoende is om althans een deel van het patroon op de retina af te beelden, in tegenstelling met de opstelling waarbij de patronen op 25 cm afstand staan.



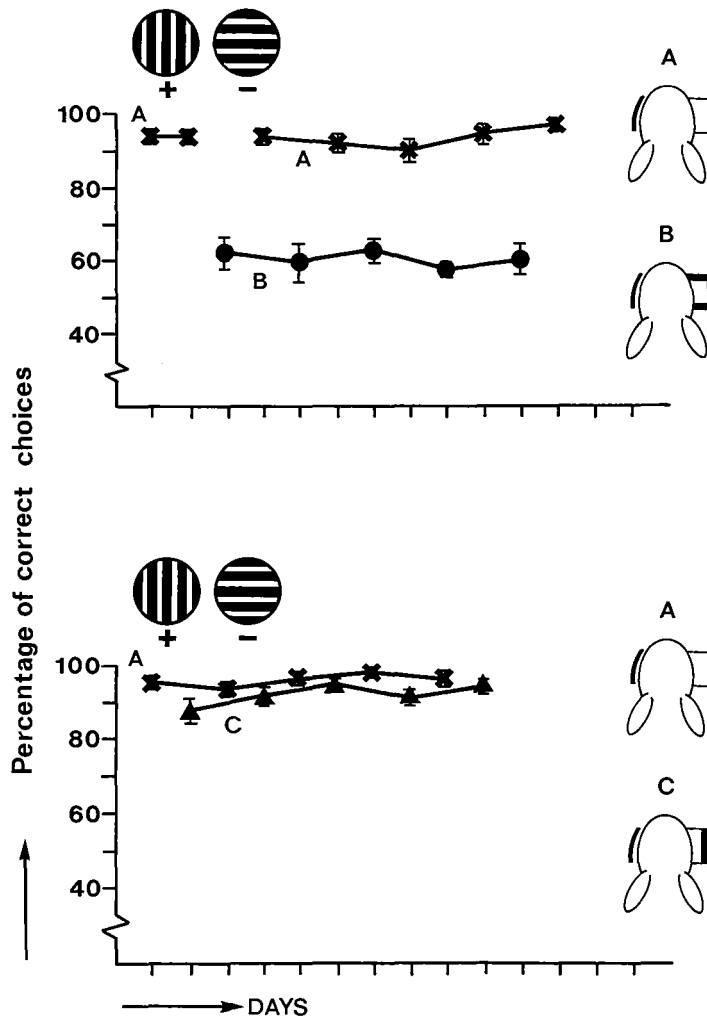


Fig. 2-5

Zes van de elf konijnen werden op dezelfde manier getraind als beschreven in figuur 2-4, maar nu was één oog (bij drie het linker en bij de andere drie het rechter oog) gedurende alle trainingssessies geheel bedekt.

Enkele jaren geleden is gebleken dat bilaterale ablatie van de occipitale hersenschors van het konijn interfereert met het discrimineren van streeppatronen, maar niet met dat van vlakken van verschillende helderheid (van Hof, van Hof-van Duin, Hobbelen, 1983). Over "subcorticaal discrimineren" is in de loop van de jaren nog al veel te doen geweest (zie bijvoorbeeld het werk van Schneider bij goudhamsters "Two visual systems" (1969). Reeds meer dan 10 jaar geleden waren wij in de gelegenheid patroondiscriminatie experimenten te doen bij dieren, waarbij om andere redenen de colliculus superior verwijderd was (Collewyn, 1975). Het betrof hier een onderzoek naar het effect van laesies in verschillende gebieden in de hersenstam op de optokinetische nystagmus. In deze publikatie is geïllustreerd dat de colliculi aan beide zijden inderdaad volledig of nagenoeg volledig verwijderd waren. Voordat de dieren geperfundeed werden was het mogelijk om bij zes konijnen visuele discriminatie experimenten te verrichten.

Na de gebruikelijke voortraining werden de dieren eerst getraind om verticale van horizontale strepen te onderscheiden en vervolgens strepen van  $45^{\circ}$  ten opzichte van  $135^{\circ}$ . Per dag werden 100 presentaties gegeven in de 1966 opstelling. De resultaten van deze experimenten werden destijds niet gepubliceerd. Sinds bekend is dat bilaterale verwijdering van de occipitaal kwab het vermogen tot het discrimineren tussen lijnstukken van verschillende orientatie zo verstoort, zijn de resultaten verkregen bij de colliculusloze dieren interessant geworden (Fig. 2-6).

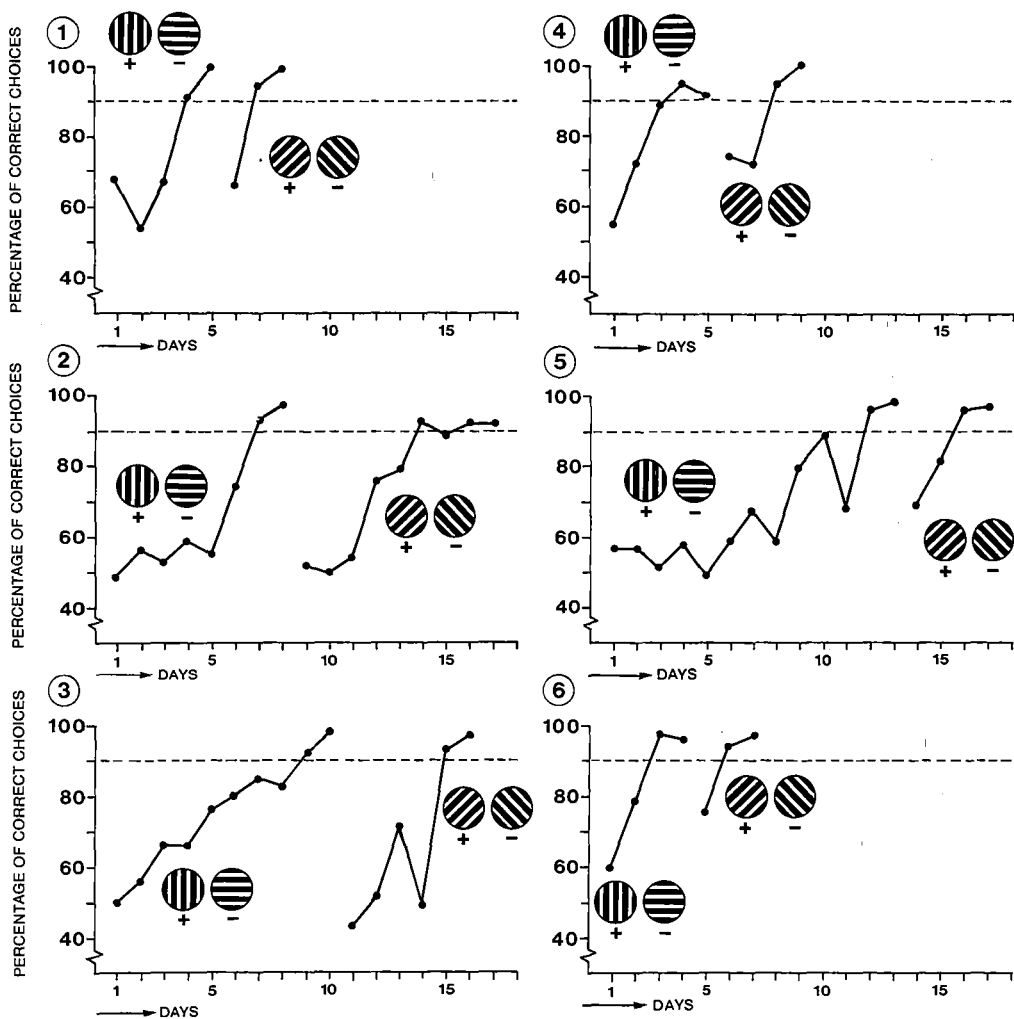


Fig. 2-6 De resultaten van zes konijnen, die na een bilaterale colliculus superior laesie werden getraind horizontale van verticale strepen en vervolgens strepen onder  $45^\circ$  vs  $135^\circ$  te onderscheiden. Per dag werden 100 presentaties gegeven. Op de X-as zijn de trainingsdagen, op de Y-as het percentage juiste keuzen uitgezet.

Alle dieren met een bilaterale colliculus laesie leerden beide taken. Wanneer we het aantal hiervoor noodzakelijke presentaties bezien en dit vergelijken met het feit dat de corticaal gelae-deerde dieren geen van alle het 90% criterium behaalden binnen 15 maal 100 presentaties, dan blijkt wel, dat het neuronale traject : corpus geniculatum - - - occipitaal kwab bij uitstek bij het discrimineren van streeppatronen van ongelijke orientatie betrokken is.

Gegeven het bovenstaande is het van belang voor het verdere onderzoek een overzicht te geven van de structuren die bij het discriminatie proces betrokken zijn.

Door middel van de lichtreflexie methode heeft Hughes (1972) de gezichtsvelden van beide ogen in kaart gebracht (Fig. 2-7).

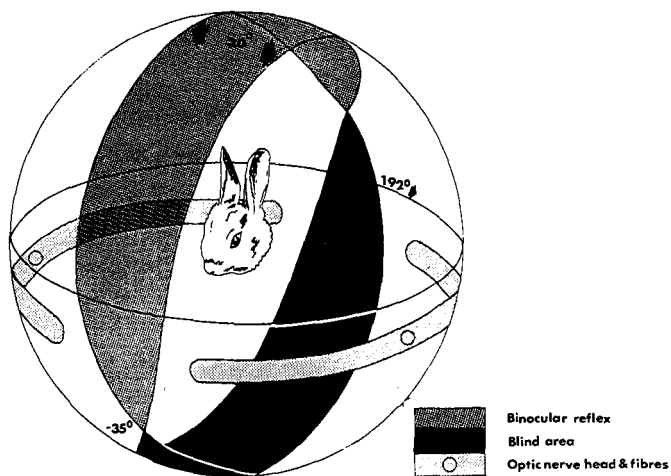


Fig. 2-7 Het visuele veld van het konijn onderverdeeld in een binoculaire zone (het gespikkelde gebied), een monoculaire zone (het witte gebied) en een blinde zone (het zwarte gebied). Ontleend aan Hughes (1972).

Er bleek een bescheiden binoculair gebied te bestaan van ongeveer 30°.

De structuur van het netvlies is sterk afwijkend van die welke bij de meeste zoogdieren wordt aangetroffen. In Fig. 2-8 is een tweedimensionale weergave van de binnenzijde van het oog te zien. Het cirkeltje ("disc") stelt de intredeplaats van de oogzenuw voor.

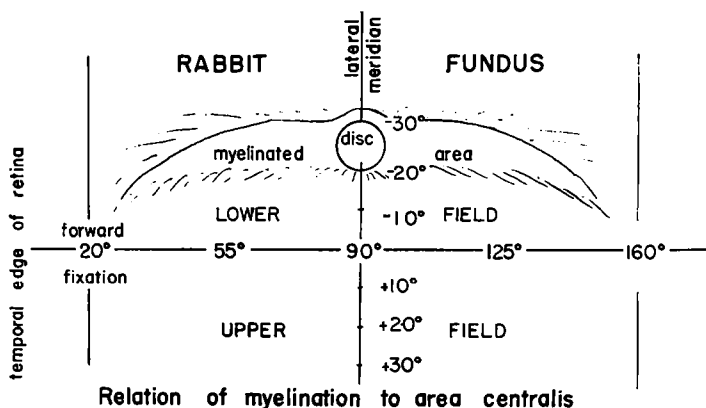


Fig. 2-8 Dit is een schema van de fundus van het rechter oog. De getallen op de X- en Y-as komen overeen met punten onder die gezichtshoek in het visuele veld. De positieve getallen op de Y-as corresponderen met punten boven de horizontale as in het gezichtsveld, de negatieve getallen met punten beneden deze as. Ontleend aan Thompson, Woolsey en Talbot (1950).

De vezels zijn afkomstig uit de "visual streak" ("myelinated area"): dat is het met een stippellijn aangegeven gebied dat een grote dichtheid van ganglioncellen heeft. De van de retinale ganglioncellen afkomstige vezels verlaten het netvlies via de N.

opticus en kruisen voor 85-90% in het chiasma opticum. Vrijwel alle niet-kruisende - ipsilaterale - vezels gaan via de geniculocorticale projectie. De subcorticale projectie ontvangt uitsluitend gekruiste vezels (Giolli en Pope, 1971). Met andere woorden de cortex ontvangt voornamelijk, het tectum uitsluitend, gekruiste vezels.

De eerste electrofysiologisch bepaalde kaart is die van Thompson, Woolsey en Talbot (1950) (Fig. 2-9).

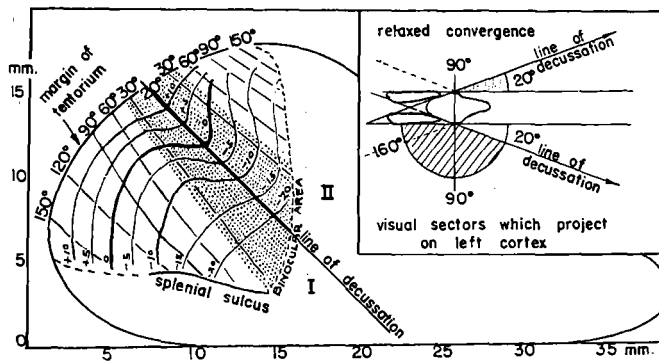


Fig. 2-9 De projectie van het rechter visuele veld op de linker cortex. Het gestippelde gebied rond de decussatielijn is het gebied waar binoculaire projecties uit het in de inzet gestippelde frontale gezichtsveld van  $20^{\circ}$  aankomen. De visuele gebieden I en II zijn gespiegeld ten opzichte van de decussatielijn. Ontleend aan Thompson, Woolsey en Talbot (1950).

In dit onderzoek werd een puntvormige lichtbron gebruikt en een verplaatsbare electrode (macro-electrode) op de cortex. Bij een bepaalde positie van de electrode werd dan gezocht bij welke

plaats van het flikkerende lichtpunt de grootste evoked response optrad.

Alvorens deze kaart te bespreken moeten eerst de coördinaten in Fig. 2-8 worden doorgenomen. We kijken hier tegen de bodem van het rechter oog aan: het temporale randgebied (achterrand) van het oog is datgene waarmee "naar voren gekeken wordt". De aanduiding "forward 20° fixation" wordt duidelijk door middel van de inzet in Fig. 2-9: 0° voorwaarts komt in Fig. 2-8 niet, in de inzet van Fig. 2-9 wél voor. Het woord fixatie moet hier niet als fixatie in de zin van "de fovea op een object gericht", zoals bij het oog van de mens, opgevat worden, maar eenvoudig als "een punt geplaatst daar wordt geprojecteerd daar". De optische as van het oog is aangeduid als 90°. De horizontale coördinaten zijn aangegeven als -30°, -20°, -10°, 0, +10°, +20°, +30°. Wat onder de horizontale getrokken lijn ligt in het gezichtsveld wordt op de bovenhelft van het netvlies afgebeeld (vandaar dat we -10°, -20°, en -30° boven de horizontale lijn in Fig. 2-8 aantreffen en omgekeerd +10°, +20° en +30° onder de horizontale lijn). Deze horizontale coördinaten uit Fig. 2-8 zijn terug te vinden in de corticale projectie van Fig. 2-9 in de vorm van sterk golvende lijnen (zie b.v. +5° en -5° lijnen). Het onderste gedeelte van het gezichtsveld, dus de bovenste helft van het netvlies, ligt corticaal rostraal van het bovenste gedeelte van het gezichtsveld geprojecteerd.

Om de projectie van de verticale coördinaten in fig. 2-9 te

begrijpen is het het gemakkelijkst om de "line of decussation" in de inzet en in de grote figuur te bekijken. Datgene wat mediaal van deze lijn ligt (in de inzet) wordt ipsilateraal op de cortex geprojecteerd. Beginnend met de heterolaterale projectie blijkt dat voor ieder gedeelte van het gezichtsveld twee spiegelbeeldige projecties bestaan ter weerszijden van de "line of decussation". In werkelijkheid is de corticale projectie groter dan op Fig. 2-9 te zien is, want hij zet zich over de rand ("margin of tentorium") voort. De verticale coördinaten lopen in I en II tamelijk recht. Hoe meer een punt ten opzichte van het lichaam van het konijn naar achteren ligt, des te verder ligt de corticale projectie van de "line of decussation" (d.i. zowel de scheidingslijn tussen datgene wat ipsi-, resp. heterolateraal geprojecteerd wordt vanuit het oog, als de scheidingslijn tussen de corticale projecties I en II) af. Anderzijds wordt datgene wat "van voren komt" dichtbij deze decussatielijn afgebeeld. De ipsilaterale projectie overlapt de heterolaterale projectie. D.w.z. datgene wat ongeveer tussen  $0^{\circ}$  en  $20^{\circ}$  ligt in het gezichtsveld van het ene oog, valt samen met wat ruwweg tussen  $20^{\circ}$  -  $40^{\circ}$  ligt in het andere gezichtsveld. Zou het konijn de ogen iets binnenwaarts roteren, dan zouden corresponderende punten uit beide ogen op hetzelfde punt in de cortex aankomen.

In Fig. 2-10 is een corticale kaart, gemaakt door Hughes (1971), weergegeven. Ten opzichte van die van Thompson is de zaak vergelijkbaar als men bedenkt dat de kaart van Thompson c.s. in



de linker-, die van Hughes in de rechter hemisfeer is geprojecteerd.

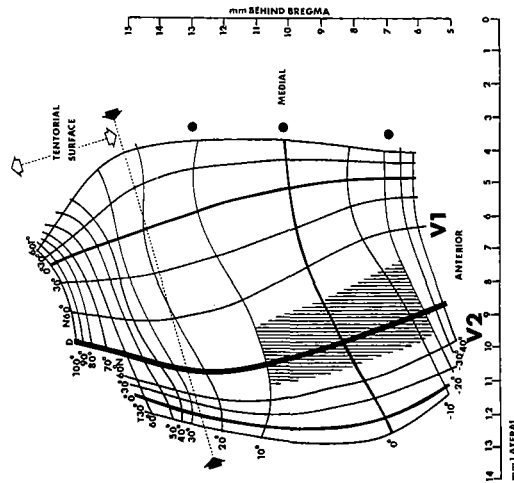
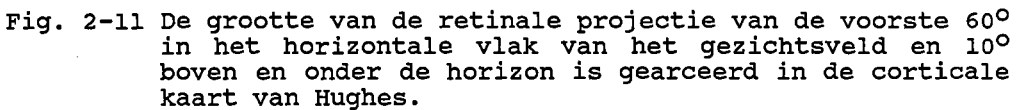


Fig. 2-10 Projectie kaart van het visuele veld op het rechter corticale oppervlak van het konijn. Ook hier geeft de gestreepte zone het gebied aan van waaruit binoculaire responsen gemeten werden. Het over het tentorium lopend stuk is uitgeklaapt getekend. Ontleend aan Hughes (1971).

Om de zaak zo goed mogelijk vergelijkbaar te maken is de figuur van Hughes een kwart slag gedraaid (ten opzichte van de weergave in zijn publikatie) en wel zo, dat de mediaanlijn ook horizontaal verloopt. Verder is de over het tentorium lopende stuk uitgeklaapt getekend. De cortex wordt hier niet van boven gezien, maar van  $30^\circ$  vanuit het midden. In essentie is er goede overeenstemming tussen Fig. 2-9 en Fig. 2-10. Men moet echter bedenken dat "opzij" bij Thompson c.s.  $90^\circ$ , bij Hughes  $0^\circ$  is. Het

58



In Fig. 2-11 is het "temporale" deel van de retina (in het gezichtsveld  $60^{\circ}$  in het horizontale vlak,  $+10^{\circ}$  boven en  $10^{\circ}$  beneden de horizon) gearceerd en het overeenkomstige stuk is gearceerd in de corticale kaart.

Er zijn drie publikaties over de enkele zenuwcellen in het binoculaire gedeelte van de visuele cortex van het konijn (van Sluyters en Stewart, 1974, Vaney en Hughes, 1982, en Swadlow, 1988). In verband met de onderzoeken, die in de volgende hoofdstukken beschreven worden, is het van belang een overzicht te geven van hetgeen er bekend is van de receptieve velden van de neuronen in de visuele cortex. Omdat de indeling in de loop van de tijd nogal gewijzigd is, wordt voor de duidelijkheid begonnen met de oudere publikaties, waarin vooral het centrale deel van de retina onderzocht werd.

De meest invloedrijke oudere publikatie is waarschijnlijk die van Chow, Masland and Stewart (1971). Het betrof cellen in de visuele cortex van het konijn, waarvan de receptieve velden in het centrum van de retina lagen.

De volgende typen werden onderscheiden :

1. "Concentrically organized fields".

Dit zijn velden met hetzij een exciterend hetzij een inhiberend centrum, omgeven door een antagonistische zone. De reactie op een niet bewegend lichtpunt hangt af van de locatie daarvan in het receptieve veld. Door de

antagonistische zone is er bijna of in het geheel geen reactie op diffuus licht.

2. "Uniform fields".

Deze velden zijn gevoelig voor het aan- en uitgaan van een niet bewegend lichtpunt, maar missen de omgevende antagonistische zone.

3. "Movement selective cells".

Deze cellen reageren niet of nauwelijks op een statisch lichtpunt, noch op diffuse belichting van het netvlies, maar wel op een bewegend licht- of donker object.

4. "Directionally selective cells".

Een niet bewegend lichtpunt wekt nauwelijks, een bewegend contrast daarentegen wekt sterke reactie op, mits dit contrast in de voor de cel optimale richting, de zogenaamde "preferred direction" beweegt.

5. "Simple cells", "Complex cells", "Hypercomplex cells".

De drie categoriën komen overeen met de gelijknamige cellen die zo bekend zijn uit het werk van Hubel en Wiesel (1962, 1965, 1968), zij het dat de term "hypercomplex cells" tegenwoordig niet meer gebruikt wordt.

6. "Indefinite response cells".

Deze cellen reageerden niet, of niet consistent, waardoor classificatie niet mogelijk was.

De tweede belangrijke publikatie die vermeld dient te worden is van Murphy en Berman (1979). Het ging hier eveneens om

zenuwcellen in de visuele cortex met receptieve velden in het centrale deel van de retina. Hun indeling was als volgt:

1. "Concentric cells".

2. "Uniform cells".

Deze beide categoriën komen overeen met de beschrijving van Chow e.a. (1971).

3. "Movement sensitive cells".

Deze categorie wordt door Murphy en Berman beschreven als "distinguishable from concentric and uniform cells in that their response to stimuli moving through the field was more vigorous than their response to stationary stimuli".

4. "Direction selective cells".

Hier ligt een wezenlijk verschil tussen de classificatie van Chow e.a. en die van Murphy en Berman.

Chow noemde "directionally selective cells" die cellen, die heftig reageerden op een lichtprikkel bewegend in een bepaalde richting. Murphy en Berman gingen hier weliswaar ook van uit, maar sloten van de "direction selective cells" alle cellen uit die tevens "orientation selective" waren (categorie 5).

5. "Orientation selective cells".

In deze categorie vallen bij Murphy en Berman een groot deel van de cellen die bij Chow e.a. in de categorie van de "direction selective cells" vallen, alsmede Chow's categoriën van de simple, complex en hypercomplex cellen. Deze laatste drie groepen zijn bij Murphy en Berman slechts

subcategoriën van de "orientation selective cells".

Het criterium voor "orientation selective" was tweëerlei.

- a. wanneer het receptieve veld belicht werd met een "flitsende balk" en de respons sterk afhing van de orientatie van de balk
- b. wanneer de respons op een bewegende balk van optimale orientatie duidelijk groter was dan op een bewegend lichtpunt (de gebruikte balkbreedte was  $2^{\circ}$ , de balklengte varieerde tussen de  $5^{\circ}$  en  $25^{\circ}$ ).

De indeling gevolgd door Swadlow en Weyand (1987) voor receptieve velden gelegen van  $20^{\circ}$  (frontaal) tot  $110^{\circ}$  (lateraal) is vrijwel gelijk aan die van Murphy en Berman. De "uniform cells" en de "movement sensitive cells" worden in één categorie ondergebracht, omdat beide categoriën reageren op bewegende stimuli zonder richtingsselectiviteit.

De oudste publikatie over de zenuwcellen in het binoculaire gebied van de visuele cortex is die van van Sluyters en Stewart (1974). Deze publikatie volgt een geheel andere indeling dan hiervoor aangegeven. Bovendien beschreven deze auteurs dat 50% van de binoculaire cellen in het contra- en ipsilaterale veld zulke verschillende "triggerfeatures" vertoonden, zodat effectieve binoculaire prikkeling door een enkel object zeer onwaarschijnlijk lijkt. Ook bleek dat de binoculaire receptieve velden een gemiddelde horizontale en verticale dispariteit vertoonden

van respectievelijk  $24,5^{\circ}$  en  $21^{\circ}$ . De auteurs tekenden daar wel bij aan, dat het niet uitgesloten was dat deze grote dispariteiten ontstaan zouden kunnen zijn door oogbewegingen tijdens het in kaart brengen van de receptieve velden. De ongewone indeling en het feit dat oogbewegingen niet uitgesloten waren, maakt deze publikatie onbruikbaar voor het leggen van verbanden met gedragsstudies.

Zowel Hughes en Vaney (1982) als Swadlow (1988) vonden slechts bij uitzondering geringe verschillen in de eigenschappen van de ipsilaterale en contralaterale receptieve velden van de binoculaire neuronnen in de visuele cortex.

In hoofdstuk 4, waarin de kernvraag betreffende de kritiek op de "twee mechanismen-hypothese" wordt behandeld, wordt voornamelijk gebruik gemaakt van het artikel van Vaney en Hughes (1982).

Hoofdstuk 5, over hellingsdetectie en receptieve velden, stoelt, wat de interpretatie van de gedragsexperimenten betreft, voornamelijk op het zeer recente en gedetailleerde artikel over binoculaire cellen van Swadlow (1988).

Met betrekking tot de zojuist besproken dispariteiten zij vermeld dat Swadlow (1988) vond dat een convergentie van slechts  $7^{\circ}$  (dus  $3,5^{\circ}$  per oog) voldoende was om de meeste contralaterale en ipsilaterale velden met elkaar te doen corresponderen.

De vraag is natuurlijk of dergelijke convergentiebewegingen inderdaad voorkomen. Zuidam en Collewyn (1979) hebben met behulp

van een electromagnetische techniek aangetoond dat dit tijdens visuele discriminatie bij vrij bewegende konijnen inderdaad het geval is. De convergentiebeweging begon wanneer de patronen zichtbaar werden en nam toe wanneer de dieren zich in de richting van de patronen bewogen. De amplitude van de convergentie lag in gemiddelden over 50 presentaties tussen  $2^{\circ}$  en  $11^{\circ}$ . In dit onderzoek van Zuidam en Collewyn werd de 1966 discriminatie opstelling gebruikt. In een dergelijke situatie zitten de dieren enkele centimeters voor de patronen en het is dus niet te zeggen of bij patronen op de afstand, tijdens de metingen gebruikt door Swadlow, een bij die afstand passende convergentie gevonden zal worden. In ieder geval zijn convergenties als zodanig mogelijk. Er is het nodige onderzoek gedaan over patroondiscriminatie via de ipsilaterale projectie. Onder andere de aan dit proefschrift toegevoegde bijlagen B, C en D, zijn hieraan gewijd. Patroondiscriminatie via de ipsilaterale projectie is zonder meer mogelijk, zij het na een langdurige trainingsperiode. Wat de functionele betekenis is van de ipsilaterale projectie is een raadsel. Met name is het onduidelijk of er een binoculaire interactie bestaat, in de vorm van wat men zou moeten noemen "midline" stereopsis. Dit blijft een open vraag. Een poging hier een antwoord op te geven werd door Vaney (1979) ondernomen. Helaas leidde zijn gedragsonderzoek, dat alleen in zijn dissertatie beschreven werd, in dit opzicht niet tot een resultaat.



### Hoofdstuk 3

#### KEUZESTRATEGIE TIJDENS VISUELE DISCRIMINATIE

In het vorige hoofdstuk is beschreven dat de temporale retina een belangrijke rol speelt in het discriminatie proces. Het mag dan ook niet verbazen dat bij het bestuderen van video-opnamen, die soms gemaakt werden tijdens de training, bleek dat, zodra de patronen zichtbaar werden en voordat één van de luikjes geopend werd, het konijn in een positie zat, waarbij de lengteas van kop en lichaam min of meer loodrecht stond op het frontpaneel van de discriminatie opstelling.

Er van uitgaande dat de nasale  $60^{\circ}$  van beide ogen betrokken zijn bij het discrimineren van patronen, zijn in beginsel twee uitgangsposities denkbaar (fig. 3-1a,1b): of het dier zit zo, dat beide patronen, althans gedeeltelijk, tegelijkertijd op de retinae worden afgebeeld (fig. 3-1a) of er wordt maar één patroon afgebeeld (zoals in fig. 3-1b). Globale inspectie van de video-opnamen leert, dat de uitgangspositie, zoals in fig. 3-1a, zelden voorkomt.

Alvorens hier verder op in te gaan, zij opgemerkt, dat dit in overeenstemming is met het feit, reeds in 1966 door van Hof beschreven, dat konijnen in het beslissingsproces geen gebruik maken van de configuratie van de twee patronen. Bij discriminatie

tussen strepen onder  $45^\circ$  en  $135^\circ$  vormen deze twee patronen tesamen een pijl naar boven als het  $45^\circ$  patroon op het linker en het  $135^\circ$  patroon op het rechter luikje wordt geprojecteerd. In de omgekeerde situatie vormen ze een pijl naar beneden. Het laat zich denken dat bij dieren die geleerd hadden deze patronen te onderscheiden en waarbij het  $45^\circ$  patroon het beloonde was, zo'n configuratie "pijl naar boven: het linker luik is ontgrendeld" en "pijl naar beneden: het rechter luik is ontgrendeld", kan leiden tot de juiste beslissing. Het bleek echter dat bij konijnen, die zowel horizontale versus verticale als  $45^\circ$  versus  $135^\circ$  strepen hadden leren onderscheiden, verwisselen van de beloonde patronen geen aanleiding gaf tot daling van het percentage juiste keuzen. Met andere woorden, de configuratie van beide patronen is niet hetgene waar de dieren zich op oriënteren.

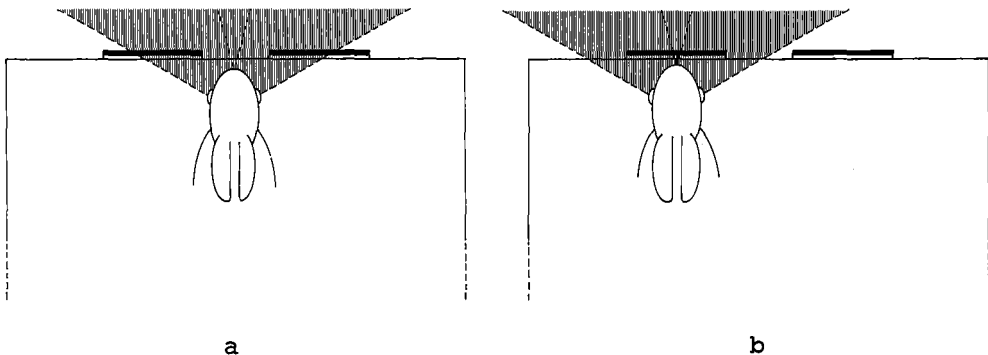


Fig. 3-1 De discriminatiekooi waar hier van uit is gegaan, is die afgebeeld in fig. 1-2. Het gedeelte van het gezichtsveld dat vooral betrokken is bij het discrimineren van patronen, is gearceerd. Wanneer het dier in de positie zit zoals in a, zullen delen van beide patronen tegelijk op de retinae geprojecteerd worden, terwijl in de positie b slechts één patroon op de retinae geprojecteerd wordt.

Om het gedrag experimenteel te kunnen analyseren werden zeven konijnen eerst getraind vlakken van verschillende helderheid te discrimineren in de 1966 opstelling. Nadat het 90% juiste keuzen criterium was bereikt, volgde training met verticale versus horizontale strepen. Per dag werden 50 presentaties gegeven. In hoofdstuk II is de procedure van de voortraining en de training al beschreven.

Figuur 3-2 laat een voorbeeld zien van het verloop van de training.

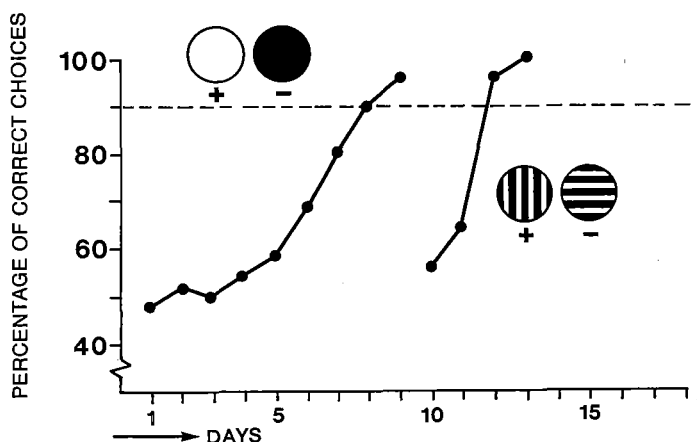


Fig. 3-2 Een voorbeeld van het verloop van de wit-zwart, respectievelijk de verticale versus horizontale strepen discriminatie. Op de y-as is het percentage juiste keuzen uitgezet, op de x-as de trainingsdagen. Per dag werden 50 aanbiedingen gegeven.

In de opstelling was een camera gemonteerd, zodanig, dat het gedrag vlak voor de luikjes gefilmd kon worden.

Deze video-opnamen waren moeilijk te interpreteren vanwege de

snelheid van de bewegingen. De indruk werd echter gewekt, dat het dier zat te wachten voor één van de luikjes. Verscheen het positieve patroon op dat luikje, dan werd het zonder meer geopend; verscheen het negatieve patroon, dan ging het naar het andere luikje. Met andere woorden, het leek erop dat het dier altijd uitging van een situatie geïllustreerd in Fig. 3-1b en dat in geval van het verschijnen van het negatieve patroon de volgorde van de kopstanden was zoals weergegeven in Fig. 3-3.

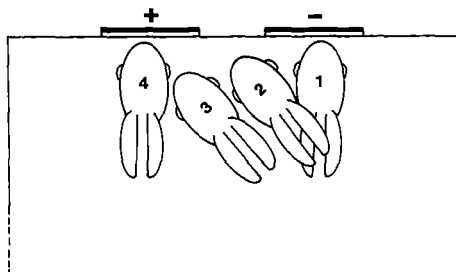


Fig. 3-3 Hier is schematisch de verandering van de kopstand te zien in de situatie, waarin het niet beloonde patroon (het z.g. negatieve patroon) op het luikje verschijnt vlak voor de kop van het dier.

Om de bewegingen beter te kunnen analyseren werd een kunstgreep ingevoerd die het discriminatieproces vertraagde. Er werd een schot aan de binnenzijde van de kooi geplaatst tussen de twee luikjes (Fig. 1-11). Dit eist een veel complexer motorisch gedrag.

Het bleek dan ook dat een aantal dieren op de eerste dag vaak bij het verschijnen van het negatieve patroon niet naar de andere kant gingen, maar het luik trachtte te openen. Dit leidde tot een

gemiddelde score van 80% ( $SE = \pm 5,2$ ) (Fig. 3-4).

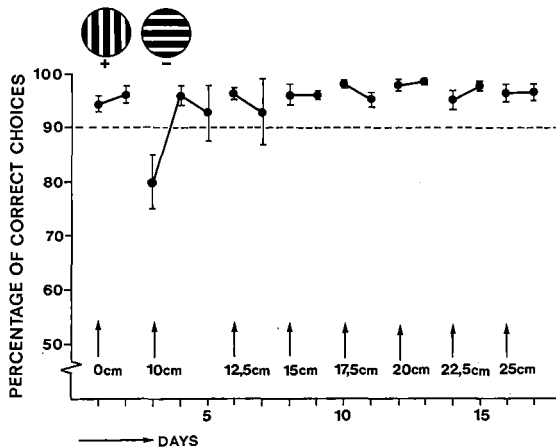


Fig. 3-4 Gemiddelde resultaten en standaard fout van zeven konijnen die verticale van horizontale strepen discrimineerden. De eerste twee punten zijn de gemiddelde resultaten van de laatste twee dagen zonder dat er in de kooi een schot aanwezig was. De daar aan voorafgaande leercurves zijn niet aangegeven. Daarna werd een schot van 10 cm lengte aangebracht (zoals in fig. 1-11). Nadat 90% of meer juiste keuzen op twee achtereenvolgende dagen was behaald werd het schot met 2,5 cm verlengd tot uiteindelijk 25 cm. De schotlengte staat met pijlen langs de x-as aangegeven. Op de y-as is het percentage juiste keuzen uitgezet.

Op de tweede dag echter was de score 96,2% ( $SE = \pm 1,69$ ). Stapsgewijs werd de schotlengte met 2,5 cm vergroot en zoals Fig. 3-4 laat zien bleef de gemiddelde score boven het 90% niveau. Het schot van 25 cm lengte vertraagde het discriminatieproces zodanig dat een goede beschrijving van het discriminatiegedrag mogelijk was. De indruk die de oorspronkelijke figuur reeds wekte werd volledig bevestigd. De volgorde van de kopstanden met een schot

van 25 cm is geïllustreerd in Fig. 3-5. Het dier zat altijd voor één van de luikjes : verscheen het positieve patroon dan werd dit luik geopend, verscheen het negatieve, dan volgden de posities die in Fig. 3-5 te zien zijn.

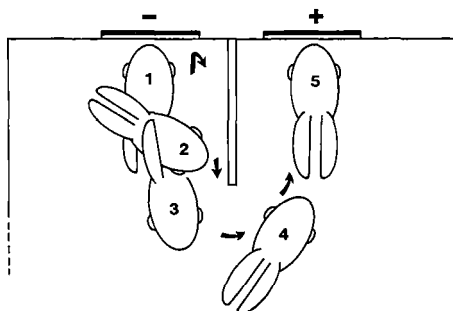


Fig. 3-5 Training met tussenschot. Vijf kop posities nadat in positie 1 het negatieve patroon voor het konijn verscheen.

Heen en weer gaan van negatief naar positief en terug kwam niet voor. Ter verdere illustratie van het gedragspatroon is in Fig. 3-6 schematisch een willekeurig gedeelte van een video-opname weergegeven.

Wij menen te kunnen concluderen dat visueel discrimineren succes- sief discrimineren is en niet simultaan. De beslissing wordt in feite genomen op grond van het zien van één patroon. De vraag blijft of in het geval van het verschijnen van het negatieve patroon het additionele zien van het positieve patroon aan de andere kant invloed heeft op het uiteindelijk openen van dat luik

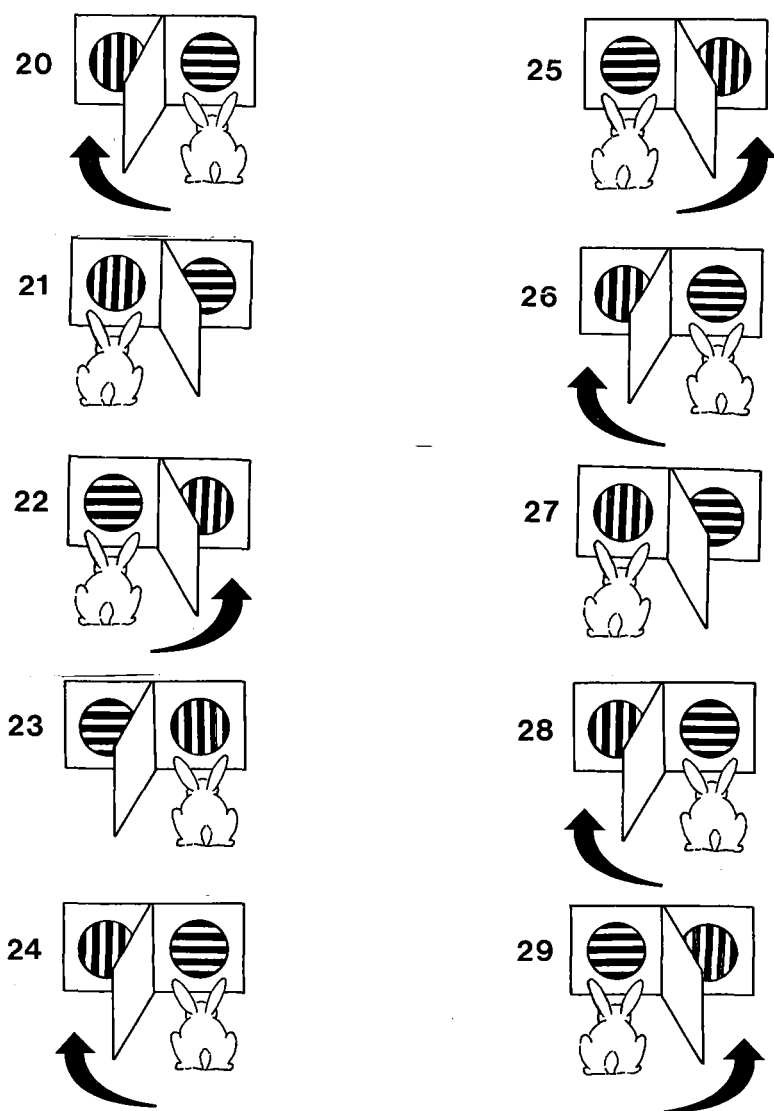


Fig. 3-6 Het gedrag van één van de konijnen schematisch getekend tijdens tien opeenvolgende presentaties (aanbieding 20 t/m 29) met een schot van 25 cm lengte alle foutloos gediscrimineerd. In deze serie is alleen tussen aanbieding 27 en 28 zichtbaar dat soms in de periode tussen de aanbiedingen van het ene naar het andere patroon werd gegaan in afwachting van de volgende presentatie.

In hier niet verder te beschrijven experimenten werd de motoire strategie bestudeerd bij konijnen, die vertikale versus  $15^{\circ}$  van vertikaal afwijkende (willekeurig met de klok mee en tegen de klok in) patronen discrimineerden. Ook bij dit kleine hoekverschil werd dezelfde motoire strategie gevonden: na plaatsing van het schot, als boven beschreven bij de horizontaal - vertikaal discriminatie, werd er niet vergeleken.

In een publikatie van van Hof en van Hof-van Duin (1981) werd geconcludeerd dat in het discriminatieproces de bijdrage van het negatieve patroon groter is dan van het positieve patroon. Het zou met name de positie van het negatieve patroon zijn die het gedrag in een twee keuzen discriminatie bepaalt. In dit onderzoek werden konijnen onder andere getraind om vertikale versus horizontale strepen te discrimineren (de vertikale strepen werden beloond). Nadat het 90% juiste keuzen niveau bereikt was, werd de training voortgezet: willekeurig werd het beloonde en het niet beloonde patroon door een schuin gestreept patroon vervangen (fig. 3-7). Uit het feit dat de patrooncombinatie van de vertikale met de schuine strepen veel lagere scores opleverden dan de horizontale met de schuine strepen, werd bovenstaande conclusie getrokken.

Soortgelijke conclusies waren reeds getrokken uit onderzoeken bij de rat, waarbij willekeurig de beloonde en de niet-beloonde stimulus door een betekenisloze stimulus was vervangen. Het bleek



steeds, dat vervangen van de niet-beloonde stimulus tot de sterkste daling van het percentage juiste keuzen aanleiding gaf (Mackintosh, 1974).

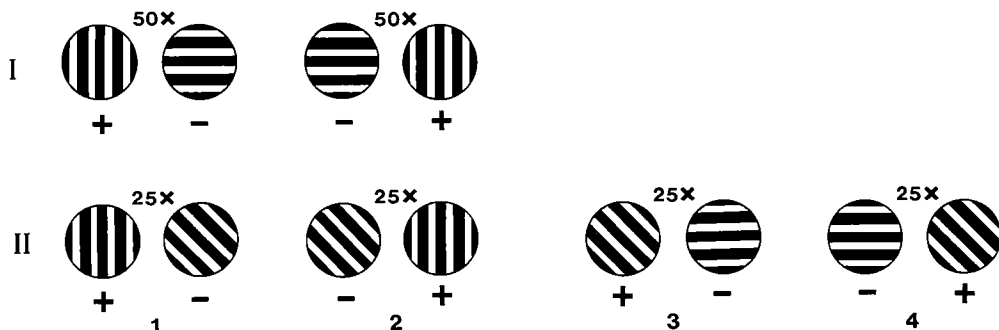


Fig. 3-7 I : allereerst werden 15 dieren getraind verticale van horizontale strepen te discrimineren (vertikaal beloond). Per dag werden 100 presentaties gegeven, waarbij in willekeurige volgorde het positieve patroon zich 50 x links en 50 x rechts bevond. Nadat het 90% criterium bereikt was, werd of het verticale of het horizontale patroon door schuine strepen vervangen. II: Dit leidde tot 4 patrooncombinaties, die in willekeurige volgorde ieder 25 maal aangeboden werden. Naar van Hof en van Hof-van Duin (1981).

Om deze hypothese nogmaals te testen zal hier een herhaling van een deel van het oorspronkelijke experiment beschreven worden, maar nu met een schot van 15 cm tussen de patronen. Deze lengte was al voldoende om de voor analyse van de video-opnamen vereiste vertraging te bereiken. Als patronenpaar werd uitgegaan van verticale en horizontale strepen (vertikaal beloond). Vijf konijnen volgden de procedure die geïllustreerd is in fig. 3-8.

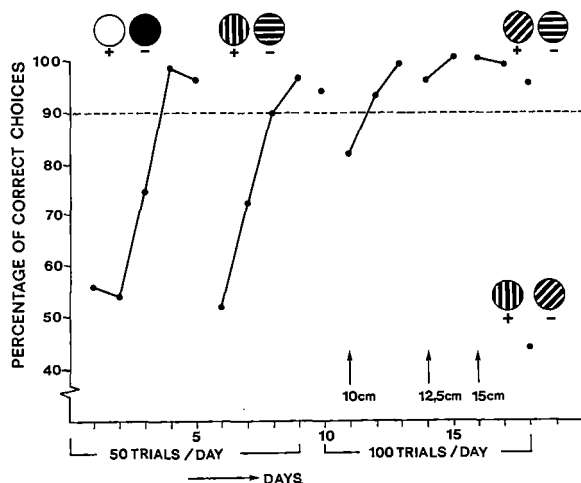


Fig. 3-8 Resultaten van één konijn. Na de helderheidsdiscriminatie (wit werd beloond) volgde de vertikaal-horizontaal gestreepte patroondiscriminatie. Per dag werden 50 presentaties gegeven. De training werd met 100 presentaties per dag voortgezet en een schot van 10 cm werd tussen de luiken in de kooi gezet. Dit werd, nadat op twee achtereenvolgende dagen 90% of meer juiste keuzen werden gemaakt, in twee stappen tot 15 cm verlengd. Tenslotte werd willekeurig het beloonde of niet beloonde patroon vervangen door schuine strepen (45°), zoals in Fig. 3-7 II. Op de combinatie horizontaal vs schuin werd hoog gescoord, op de vertikaal-schuin combinatie laag.

De resultaten van de vijf konijnen op de laatste dag waren :

| Nr | situatie I en II<br>uit Fig. 3-9<br>vertikaal vs schuin |         | situatie III en IV<br>uit Fig. 3-9<br>horizontaal vs schuin |         |
|----|---------------------------------------------------------|---------|-------------------------------------------------------------|---------|
|    |                                                         |         |                                                             |         |
| 1  | 44%                                                     | correct | 96%                                                         | correct |
| 2  | 54%                                                     | "       | 98%                                                         | "       |
| 3  | 46%                                                     | "       | 94%                                                         | "       |
| 4  | 68%                                                     | "       | 96%                                                         | "       |
| 5  | 58%                                                     | "       | 80%                                                         | "       |

De conclusie dat de keuze voornamelijk op de positie van het negatieve patroon berust, lijkt dus op het eerste gezicht bevestigd. Echter, de video-opnamen, gemaakt tijdens deze laatste dag uit het trainingsschema (Fig. 3-8) geven globaal het volgende te zien.

Verscheen het vertikaal gestreepte patroon voor het dier (fig. 3-9 I) dan werd het luik zonder meer geopend. Verscheen het negatieve patroon (fig. 3-9 III) dan ging het dier direct naar de andere kant en opende dat luik. Met andere woorden, ook hier werd de juiste keuze gemaakt op basis van het zij het positieve of het negatieve patroon.

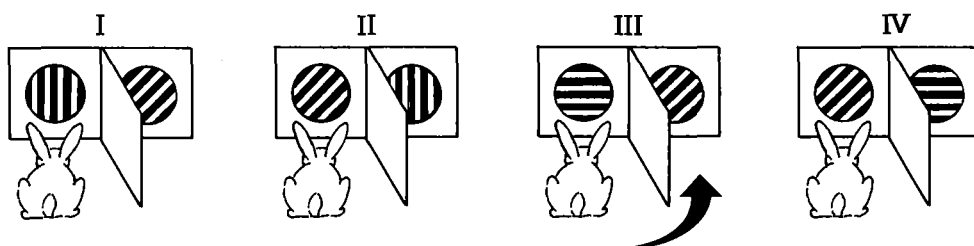


Fig. 3-9 Vier mogelijke situaties zijn hier geschetst voor een dier dat voor het linker luik zit. Slechts in situatie III wordt een beweging naar de andere kant gemaakt. Uiteraard zijn er vier analoge situaties voor het geval het dier voor het rechter luik zit.

Wat betreft de situaties II en IV laten de getalswaarden in de hierboven gegeven tabel zien (de video-opnamen bevestigden dit) dat wanneer het schuine patroon geprojecteerd werd op het luik, waarvoor het dier zat, dit in het algemeen op dezelfde wijze behandeld werd als ware het het positieve patroon. Uiteraard

leidde dit in de combinatie van de situatie I en II tot een laag percentage juiste keuzen, in het geval van de combinatie van de situatie III en IV tot een hoog percentage.

De conclusie in het artikel uit 1984 (van Hof, van Hof-van Duin): "the rabbit's choice is mainly controlled by the unrewarded stimulus", of populair gezegd: "het dier kijkt waar het niet moet zijn" is niet langer houdbaar. Immers, in die gevallen waar het beloonde patroon voor het dier geprojecteerd wordt, wordt de beslissing genomen, zonder dat het kijkt naar het niet-beloonde patroon.

De vraag waardoor het 45° patroon vrijwel onmiddellijk geïdentificeerd wordt met het positieve patroon, is niet te beantwoorden. Het laat zich denken dat dit inherent is aan het feit dat gewerkt wordt met een systeem van beloning in plaats van bestraffing.

Tot nu toe werd de strategie beschreven van konijnen die patronen discrimineerden in de 1966 opstelling. Aangezien vele experimenten in de afstandsopstelling zijn uitgevoerd, is gekeken of in deze opstelling een zelfde strategie toegepast werd.

Vijf konijnen, die eerder getraind waren in situaties als in fig. 3-3 en 3-5, werden zonder schot in de opstelling getraind patronen op 25 cm afstand van de doorzichtige luikjes geprojecteerd te onderscheiden. De daartoe gevolgde procedure is reeds in hoofdstuk 2 beschreven. Vervolgens werd een schot van 10 cm in de kooi geplaatst. De video-opnamen toonden ook hier dat er post werd

gevat voor één van de luikjes en vervolgens een gedragspatroon werd gevolgd identiek aan dat wat boven werd beschreven.

Bij patroondiscriminatie in de beschreven proefopstellingen hebben we dus te maken met successief discrimineren. Dat wil zeggen dat niet meer dan één patroon tegelijkertijd op de retinae is afgebeeld. In beginsel is dit dezelfde situatie die in de meeste electrofysiologische experimenten voorkomt. Immers, ook daar wordt een stimulus op de retina geprojecteerd terwijl de opgewekte elektrische signalen in bijvoorbeeld de visuele cortex worden geregistreerd. Dat betekent dus dat wanneer de patronen in een gedragsexperiment overeenkomen met die uit electrofysiologische experimenten, op indirecte wijze, resultaten van patroondiscriminatie experimenten in verband gebracht kunnen worden met de signalen afgegeven door de enkele zenuwcellen in de visuele cortex. Uiteraard met het voorbehoud dat de electrofysiologische bevindingen betrekking hebben op de temporale retina.

## Hoofdstuk 4

### TWEE MECHANISMEN VOOR ORIENTATIEDISCRIMINATIE ?

Zoals in de inleiding reeds aangegeven werd, zal in dit hoofdstuk nader worden ingegaan op de hypothese dat er bij het konijn twee verschillende orientatiediscriminatie mechanismen bestaan (van Hof, 1970).

De oorspronkelijke omschrijving van de twee mechanismen was: "a bar mechanism, which detects straight contrasts and a dot mechanism which extrapolates bands of high density of black or contrast (or both)".

Deze hypothese was in essentie gebaseerd op de volgende bevindingen:

- a. konijnen, die getraind waren om balken van verschillende orientatie te discrimineren (Inleiding, fig. 1) waren daarna niet in staat rijen van elkaar gescheiden bollen van overeenkomstige orientatie te onderscheiden. Dit werd pas mogelijk na uitgebreide hertraining.
- b. konijnen, die primair getraind waren om rijen bollen te discrimineren, waren daarna zonder hertraining in staat balken van overeenkomstige orientatie te discrimineren. Bovendien hadden deze dieren geen enkele moeite rijen

onregelmatige vlekken van overeenkomstige orientatie te onderscheiden.

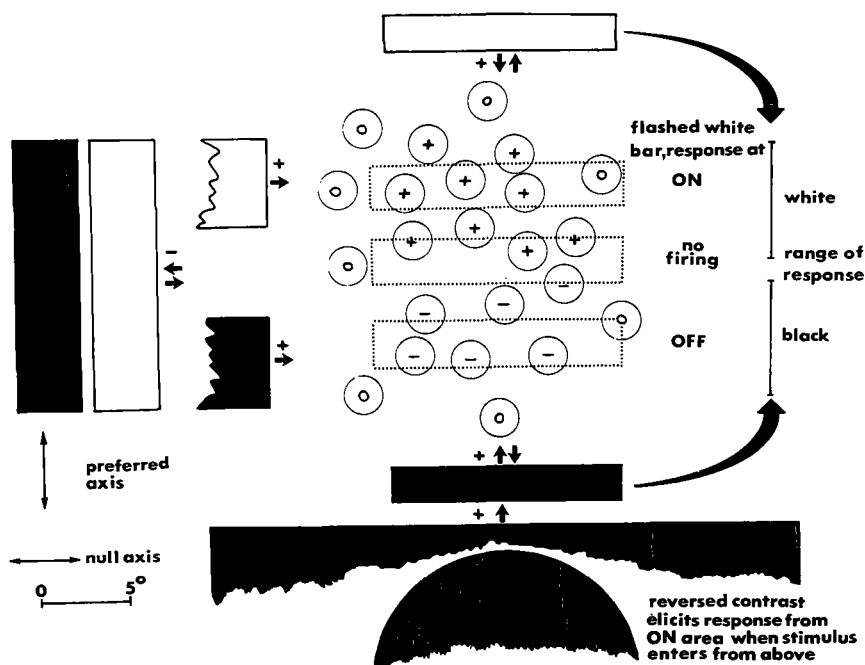


FIG. 1. An orientated edge selective unit of the rat visual cortex. The diagram summarizes the analysis described in the text. The receptive field is marked out by an array of circles of the same scale size as the spots of light flashed at the equivalent points in the rat's visual field. + indicates that an "on" response was obtained, - an "off" response, and  $\circ$  "no" response. The dotted bars indicate the location of projected white bar stimuli giving rise to the responses printed to the right.

The set of black stimuli in the lower part of the figure elicit firing when they enter the "off" area of the field. The bar gives rise to firing for back and forth movement as indicated by + sign and the two small arrows whereas the extended edge and circle elicit firing only on entry into the "off" area from below. The large curved arrow points to a line indicating the range over which firing is obtained for these stimuli. The reversed contrast stimuli, white on a black background, elicit response from the "on" area when entering from above. Only the bar is shown.

Stimuli moving along the null axis which extend into the "on" and "off" area, such as the vertical bars to the left, do not give rise to a response as is indicated by the two small arrows and the - sign. Shorter tongues confined to the "on" or the "off" area elicit a response if of the appropriate contrast as long as they do not overlap the border between the regions.

Fig. 4-1 Ontleend aan Hughes (1971).

Hughes (1971) bekritiseerde deze hypothese met behulp van een electrofysiologisch experiment bij de rat. Hij leidde actie-potentialen af in de visuele cortex en vond daar cellen die dezelfde orientatiegevoeligheid hadden als die eerder door hem gevonden waren bij het konijn (Hughes 1968). In feite beschreef hij in zijn kritiserende artikel maar één receptief veld. De bijbehorende figuur en het onderschrift zijn weergegeven in fig. 4-1. Deze figuur illustreert een veld waarin een horizontale grens is tussen het exciterende (on) en het inhiberende (off) gedeelte. Wanneer een vertikale zwarte of een witte balk heen en weer bewogen wordt loodrecht op de horizontale grens tussen het exciterend en inhiberend gedeelte, treedt geen respons op. Wordt een witte of zwarte balk heen en weer bewogen parallel aan de genoemde grens, dan treedt wel een respons op. Hughes liet in zijn experiment zien, dat een rij bollen in beide standen heen en weer bewogen een zelfde orientatiefenomeen opwekte. Hieruit concludeerde hij dat één zelfde veld orientatiegevoelig was voor zowel balken als rijen bollen en meende daarmee de hypothese van de twee mechanismen te hebben ontzenuwd.

Het experiment van Hughes is nog altijd zeer belangrijk. Het was waarschijnlijk de eerste maal dat iemand trachtte een eenvoudig patroon, dat gedragsmatig onderzocht was, in verband te brengen met een resultaat behaald door middel van het afleiden van actie-potentialen van enkele zenuwcellen in de visuele cortex. Helaas zijn er maar weinig van dergelijke pogingen in latere jaren



ondernomen.

Achteraf bezien, met alles wat we nu van visuele discriminatie bij het konijn weten, waren er in 1971 lacunes in de toen bestaande kennis die een werkelijke integratie van de twee benaderingswijzen onmogelijk maakten.

In de eerste plaats was nog niet bekend in hoeverre de occipitale schors bij het discrimineren van streeppatronen betrokken was. Dat ligt nu anders. Na beiderzijdse ablatie van de occipitale schors kunnen konijnen nog wel vlakken van verschillende helderheid onderscheiden, maar geen streeppatronen (van Hof, van Hof-van Duin, Hobbelen, 1983). Het ligt dus voor de hand om patronen in verband te brengen met responsen van corticale neuronen.

In de tweede plaats weten we nu (zie hoofdstuk 3) dat de temporale retina van cruciaal belang is in het discriminatie proces. Het verdient dus de voorkeur om speciaal die corticale neuronen in beschouwing te nemen, die liggen in het binoculaire gebied. Reeds eerder werd vermeld dat er drie publikaties zijn over de binoculaire cellen, waarvan één van Vaney en Hughes (1982). In deze publikatie wordt beschreven dat orientatie gevoelige velden een gemiddelde diameter hebben van  $2,8^{\circ} \pm 1,9^{\circ}$ .

Uit een onderzoek van de Graauw en van Hof (1980) is bekend geworden dat, ten gevolge van een frontale myopie van het konijn, beelden op 25-30 cm afstand voor het oog scherp op de temporale

retina worden afgebeeld. Met deze gegevens in gedachten werd het meest essentiële element uit het gedragsexperiment van 1970 herhaald: dieren die geleerd hadden balken te discrimineren moesten hertraint worden om een rij bollen van overeenkomstige orientatie te discrimineren.

In fig. 4-2 is het experiment geïllustreerd, dat uitsluitel moet geven over de vraag of onder optimale omstandigheden een rij bollen een orientatie gevoelige cel kan prikkelen.

Twaalf konijnen werden getraind vertikale van horizontale streeppatronen te onderscheiden op een afstand van 25 cm. Deze procedure is hiervoor reeds uitvoerig beschreven en zal daarom niet worden herhaald. Nadat het 90% juiste keuzeniveau bereikt was, werd op twee achtereenvolgende dagen de patrooncombinatie I (fig. 4-2) aangeboden. In willekeurige volgorde werden 50 presentaties gegeven van vertikale en horizontale streeppatronen en 50 van aaneengesloten rijen bollen. De diameter van de bollen was dezelfde als de breedte van de strepen, nl. 12,5 mm. Op de daarop volgende vijf dagen werd hetzelfde gedaan met de combinatie II uit fig. 4-2. Hier was de afstand tussen de bollen 6,25 mm. De patrooncombinaties III en IV (bolafstand was resp. 12,5 mm en 18.75 mm) werden daarna, ieder gedurende vijf dagen, aangeboden.

De gemiddelde resultaten op de rijen aaneengesloten bollen (I) lagen, zoals te zien is in fig. 4-2, boven de 90%. De scores met een bolafstand van een halve diameter lagen rond de 80% juiste

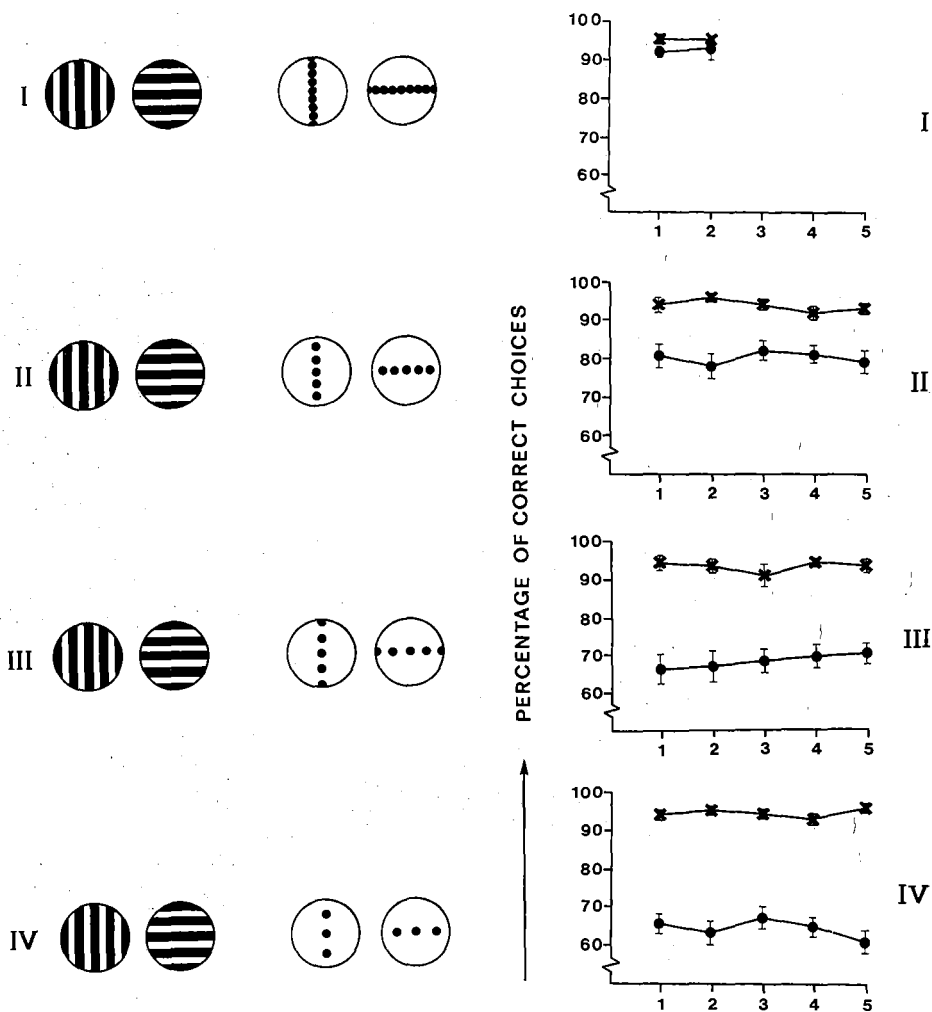


Fig. 4-2 Twaalf konijnen waren getraind horizontale van vertikale, gestreepte, patronen - op 25 cm afstand gepresenteerd - te discrimineren, waarna de procedure werd voortgezet met 50 gestreepte patronen, willekeurig gemengd met 50 bolpatronen. Diameter van de bol was 12,5 mm. In I werden twee dagen patronen met elkaar juist rakende bollen gebruikt, in II was de afstand tussen de bollen 6,25 mm, in III was deze 12,5 mm en in IV 18,75 mm. Fase II, III en IV duurden ieder 5 dagen. De gemiddelde percentages juiste keuzen + standaard fout per dag van de streppatronen zijn met kruisjes aangegeven, die van de bollenpatronen met punten.

keuzen. In III en IV lagen de scores aanzienlijk lager. Om zeker te zijn dat deze resultaten niet het gevolg waren van het feit dat de bollen in de retinale projectie in elkaar overvloeiden, werden foto's gemaakt van de sclera beelden van geënnucleëerde albino ogen. Wanneer de patronen 25 cm voor het oog gehouden werden, waren de afbeeldingen op het temporale gedeelte van de sclera scherp. In situatie II wordt de afstand tussen de twee bollen gezien onder een hoek van  $1,43^{\circ}$ . In situatie III wordt de bolafstand gezien onder een hoek van  $2,86^{\circ}$ . Aangezien was gevonden dat de grootte van de orientatiegevoelige receptieve velden gemiddeld  $2,8^{\circ} \pm 1.9$  bedraagt, zal het aantal velden, waarbinnen simultane afbeelding van twee bollen plaatsvindt, relatief gering zijn. De resultaten weergegeven in fig. 4-2 zijn dan precies degene die men zou verwachten als een mechanisme voorgesteld door Hughes (fig. 4-1) zou bestaan. Immers, dit mechanisme veronderstelt dat tegelijkertijd tenminste de randen van de bollen binnen het receptieve veld geprojecteerd worden. Uiteraard kunnen we vanuit het gedragsexperiment niet bewijzen dat een en ander zo verloopt. Daarvoor zou een nieuw electro-fysiologisch experiment nodig zijn.

Betekent dit nu, dat hiermee de hypothese van de twee mechanismen verworpen is? Dit lijkt allerm minst het geval. Immers, in tegenstelling tot het resultaat van II uit fig. 4-2 was er in het 1970 gedragsexperiment een hertraining met de rijen bollen nodig. Het experiment werd toen gedaan in de 1966 opstelling, waarbij de

afstand tussen patronen en oog maximaal 5 cm bedraagt. Bollen worden dan gezien onder een hoek van tenminste  $14,25^{\circ}$ . In dat gedragsexperiment werd toen een onderlinge afstand van de bollen gebruikt van een derde van de boldiameter, hetgeen overeenkomt met een hoek van tenminste  $4,77^{\circ}$ , aanzienlijk groter dan de gemiddelde diameter van de door Vaney en Hughes beschreven orientatiegevoelige cellen. Dit feit, tesamen met het al genoemde hertrainingsproces met bollen, vormt een sterke aanwijzing dat het door Hughes aangegeven mechanisme de "twee mechanismen hypothese" niet ontzenuwt.

Er is echter in de wijze waarop de "twee mechanismen" hypothese geformuleerd werd, één grote zwakte, namelijk dat het "dot-mechanisme" banden zou extrapoleren waarin een hoge dichtheid van zwart en/of contrast voorkomt.

Reeds uit het werk van Lashley (1938) is bekend, dat ratten hun keuze in een discriminatie opstelling soms baseren op een deel van het patroon. Als een rat bijvoorbeeld leert om een cirkel van een driehoek met een horizontale basis te onderscheiden, betekent dit nog allerm minst dat de figuren als zodanig vergeleken worden. Gebleken is dat het dier veelal slechts kijkt "of de basis recht of niet recht is". Iets dergelijks zou ook bij het leren discrimineren van een rij bollen het geval kunnen zijn. Immers, op basis van de positie van de laagste bol kunnen de patronen theoretisch gediscrimineerd worden. Nader onderzoek hieromtrent wordt thans op onze afdeling uitgevoerd (zie A.J.A. Elferink, abstract EBBS bijeenkomst, Zürich, 1988).

## Hoofdstuk 5

### HELLINGSDETECTIE EN RECEPTIEVE VELDEN

Dit hoofdstuk gaat in de eerste plaats over de nauwkeurigheid waarmee het konijn lijnstukken van verschillende helling kan detecteren. In de tweede plaats wordt getracht de nauwkeurigheid van hellingsdetectie in verband te brengen met de eigenschappen van de orientatiegevoelige cellen in de visuele cortex.

In het verleden is reeds het nodige onderzoek verricht naar de nauwkeurigheid van hellingsdetectie bij het konijn. We zullen ons beperken tot die experimenten waarbij werd onderzocht hoe nauwkeurig verticale en schuine strepen door het konijn kunnen worden onderscheiden. In 1967 beschreven van Hof en Wiersma een experiment waarbij konijnen per dag 100 presentaties te zien kregen van verticale vs schuine streeppatronen (willekeurig met de klok mee of tegen de klok in). Er werd gebruik gemaakt van de 1966 opstelling. Het verticale streeppatroon werd steeds beloond. Na iedere vijf dagen werd het hoekverschil verkleind. Tenslotte bleek dat de drempelwaarde tussen  $5^{\circ}$  en  $10^{\circ}$  lag. Dit werd later (van Hof, 1969) bij een groter aantal dieren bevestigd. Hierbij dient bedacht te worden dat bij de 1966 opstelling het retinale beeld niet erg scherp kan zijn geweest, omdat de beelden op de luikjes werden geprojecteerd met als gevolg een afstand tussen

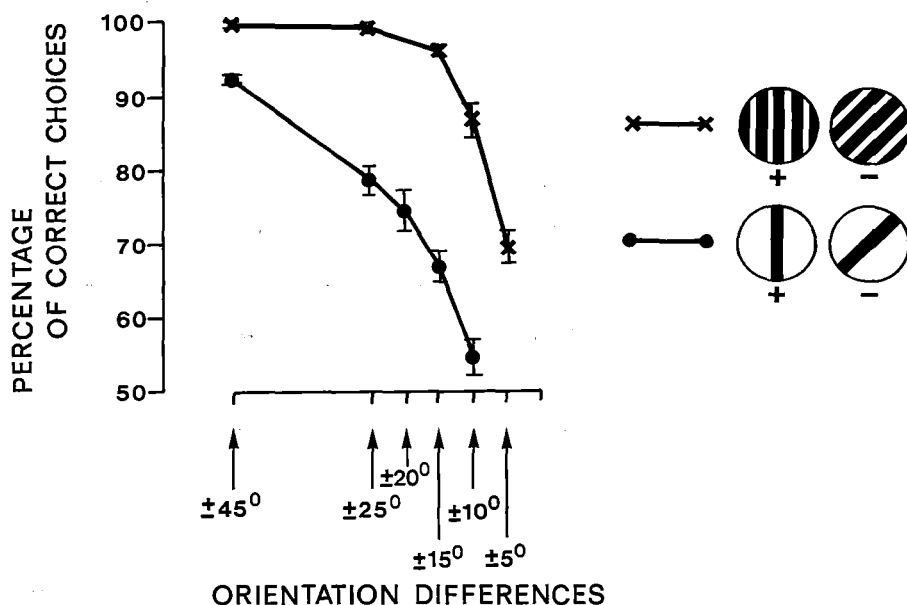
patroon en oog van 5 cm of minder. In 1982 werden deze metingen nog eens herhaald, zowel in de 1966 opstelling als in de afstandsoptelling. Er werd verrassend weinig verschil gevonden tussen de resultaten die in deze twee opstellingen verkregen werden. Door middel van lineaire interpolatie werd de "75% correct" waarde berekend bij 19 konijnen. Het gemiddelde resultaat voor de 1966 opstelling was  $8,97^{\circ}$  ( $SE = \pm 0,79^{\circ}$ ) en voor de afstandsoptelling  $7,14^{\circ}$  ( $SE = \pm 0,47^{\circ}$ ). Blijkbaar heeft focusering slechts een geringe invloed op de nauwkeurigheid van hellingsdetectie.

Bij de gedragsexperimenten werd altijd gebruik gemaakt van zwart-wit gestreepte patronen met streepbreedten van 1,25 cm. In de electrofysiologische experimenten echter was dit steeds een enkele witte of zwarte balk. Hierdoor kan geen verband gelegd worden tussen de gedragsresultaten en de eigenschappen van de neuronen in de visuele cortex. De vraag kwam nu op of er een kwantitatief verschil bestaat in de hellingsdiscriminatie tussen resultaten met de gestreepte patronen en die met enkele balken, in de afstandsoptelling uitgevoerd.

Hiertoe werd een onderzoek gedaan bij elf konijnen. Allereerst werden de dieren op de reeds besproken wijze getraind verticale van horizontale strepen te onderscheiden op een afstand van 25 cm voor de luikjes.

De diameter van de patronen was 10 cm, de gebruikte streepbreedte

1,25 cm. De helderheidsverhouding van zwart : wit was 1 : 100. De helderheid van wit was 0,04 cd per cm<sup>2</sup>. Vervolgens werden gedurende vijf dagen 100 presentaties gegeven van vertikaal vs 45° (met de klok mee of tegen de klok in). Een zelfde procedure werd gevolgd met hoekverschillen van 25°, 15°, 10° en 5°. Per dier werd het gemiddelde gedurende de laatste twee dagen van ieder hoekverschil genomen als de optimale prestatie. Het gemiddelde percentage juiste keuzen en standaardfout werd uitgezet tegen de hoekverschillen. Zoals Fig. 5-1 (bovenste curve) laat zien, lag het gemiddelde percentage juiste keuzen bij 5° beneden het 75% niveau.



5-1 De resultaten van elf konijnen die getraind waren vertikale van niet-vertikale strepen te onderscheiden. Daarna werd hetzelfde gedaan met vertikale vs niet-vertikale enkele balken. De gemiddelde percentages juiste keuzen en standaard fout zowel voor de gestreepte patronen (kruisjes) als de enkele balken (stippen) werden uitgezet tegen het hoekverschil tussen vertikaal en niet-vertikaal.



Vervolgens werd bij dezelfde dieren de gehele procedure herhaald maar nu met een enkele zwarte balk van 10 cm lang en 1,25 cm breed op een wit vlak van 10 cm diameter.

Omdat het gemiddelde percentage juiste keuzen bij  $25^{\circ}$  reeds zoveel lager was dan bij  $45^{\circ}$ , werd een hoekverschil van  $20^{\circ}$  in het trainingsschema ingelast. De resultaten zijn eveneens in Fig. 5-1 (onderste curve) weergegeven. Bij  $15^{\circ}$  ligt de gemiddelde score reeds beneden 75%.

We zullen allereerst trachten een verband te leggen tussen de orientatiegevoelige cellen in de visuele cortex enerzijds en de resultaten met de enkele balken anderzijds.

Toen de hierboven beschreven gedragsexperimenten uitgevoerd werden, was de publikatie van Swadlow (1988) over de binoculaire cortex nog niet verschenen. Wel waren de kwantitatieve gegevens betreffende de orientatiegevoelige receptieve velden bekend van de publikatie van Murphy en Berman (1979). Deze auteurs vonden in het algemeen een sterkere respons op donkere balken tegen een lichte achtergrond dan op lichte balken tegen een donkere achtergrond. Uiteraard werd dit vergeleken bij dezelfde orientatie. Zij stelden zelfs dat het hoge percentage cellen met een voorkeur voor donkere balken één van de verschillen was tussen het visuele systeem van het konijn en de kat. In het artikel van Swadlow (1988) blijkt uit de techniek beschrijving dat voor het bepalen van de orientatiegevoeligheid een witte balk gebruikt werd van optimale lengte, een breedte van één graad,

bewegend met optimale snelheid en in verschillende orientaties.

In Fig. 5-2 is schematisch een zogenaamde "tuning curve" van een cel weergegeven. In dit geval geeft een verticale balk het hoogste aantal actiepotentialen per tijdseenheid.

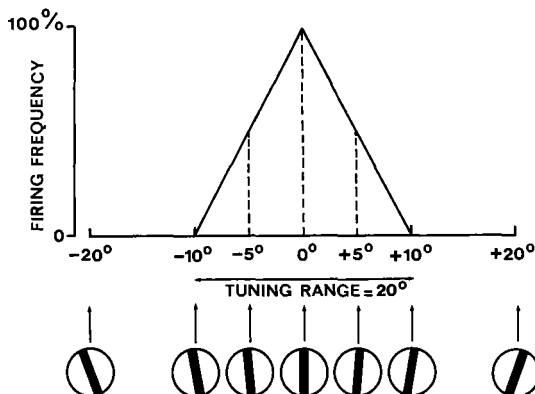


Fig. 5-2

Een zogenaamde "tuning curve" van een oriëntatie gevoelige zenuwcel. In dit voorbeeld is de ontladingsfrequentie maximaal voor een balk die in een verticale positie staat. Wanneer de balk in een naar links gedraaide, dan wel een naar rechts gedraaide positie staat, neemt de ontladingsfrequentie af. Onder de "tuning range" wordt de volledige breedte verstaan van de hoek waar-binnen de ontladingsfrequentie afhangt van de stand van de balk. Buiten deze "tuning range" heeft de stand van de balk geen invloed op de ontladingsfrequentie.

Wanneer we er voorlopig van uitgaan dat tijdens het gedrags-experiment de stand van het oog in de ruimte stabiel is, dan zal deze cel "optimaal vuren" wanneer de balk vertikaal staat en "niet vuren" indien de balk  $10^\circ$  of meer van vertikaal afwijkt. Met andere woorden: het visueel systeem kan uit "maximaal vuren" vs "niet vuren" een afwijking van  $10^\circ$  detecteren. Ter illustratie

van deze gedachtengang zijn in Fig. 5-3 de "tuning curves" getekend van zes cellen, die alle vertikaal als optimale orientatie hebben, maar met "tuning curves" van verschillende breedte.

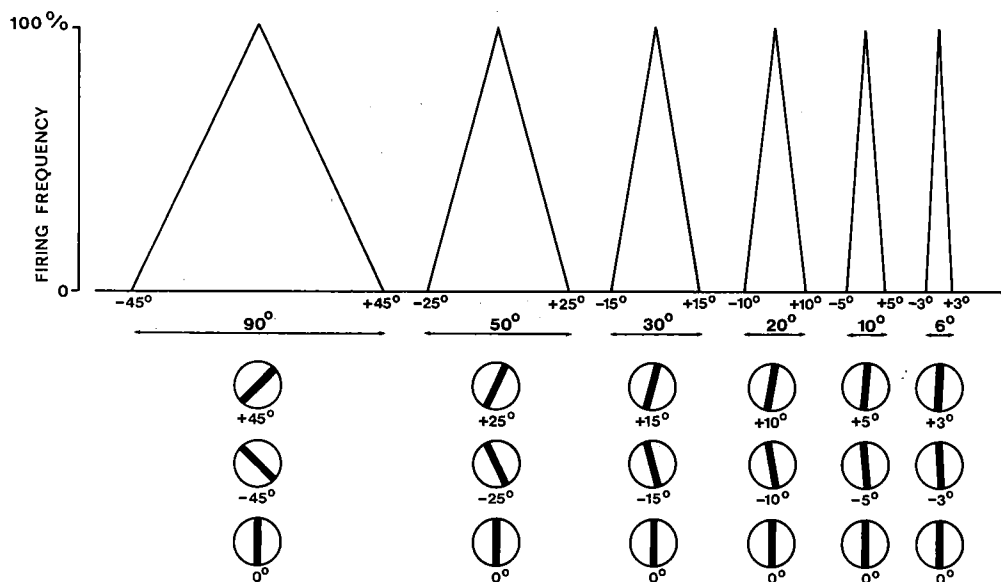
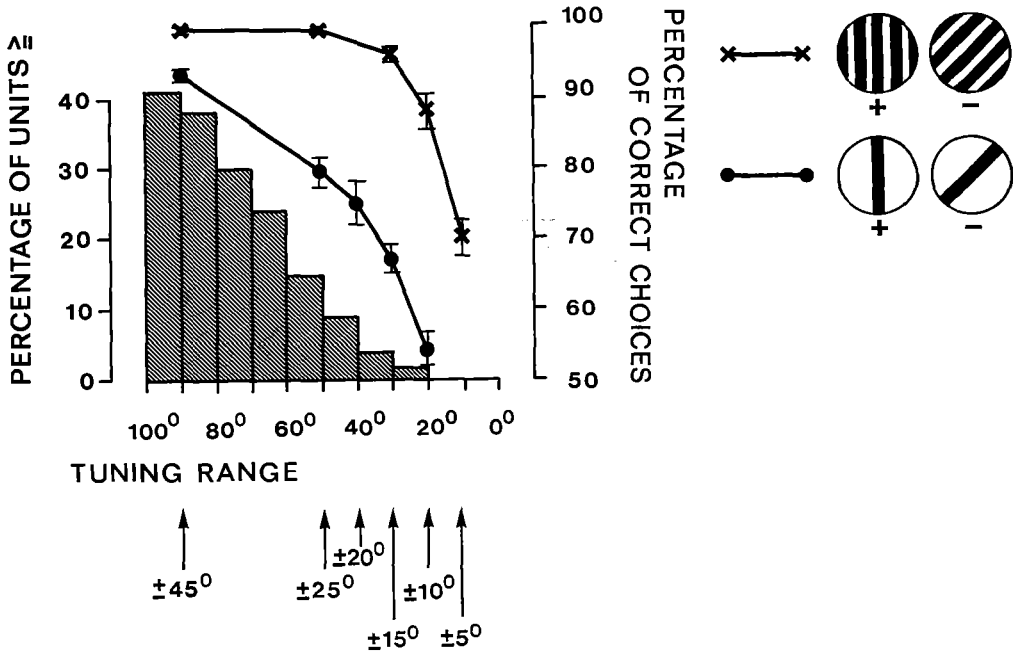


Fig. 5-3 Deze figuur illustreert dat bij verschillende oriëntatiegevoelige cellen met gelijke, in dit geval weer verticale, voorkeursoriëntatie, de breedte van de "tuning range" sterk kan verschillen.

Door maximaal vuren te vergelijken met niet vuren (onder dezelfde condities als bij Fig. 5-2) zal het visuele systeem uit het vuurpatroon van cellen met een smalle curve kleinere afwijkingen van vertikaal kunnen detecteren dan van cellen met een brede curve.

Het is echter niet uitgesloten dat het visuele systeem subtieler werkt en niet alleen maximaal of niet vuren detecteert, maar ook vuurfrequenties vergelijkt. In dat geval zouden, aannemend dat de oogstand stabiel is, hoekverschillen kleiner dan de halve "tuning range" gedetecteerd moeten kunnen worden.



5-4 De gedragsgegevens uit Fig. 5-1 zijn hier uitgezet tesamen met de electrofysiologische gegevens betreffende de orientatiegevoelige neuronen in de binoculaire cortex (Swadlow, 1988). De linker ordinaat geeft het percentage orientatiegevoelige cellen weer met een tuning range gelijk aan of kleiner dan de waarde op de X-as. De rechter ordinaat geeft de percentages juiste keuzen aan uitgezet tegen de gedetecteerde hoekverschillen (vertikaal wijzende pijlen). De gegevens zijn zo uitgezet, dat op de X-as het hoekverschil uit het gedragsexperiment correspondeert met een tuning range van de dubbele waarde.

Om de electrofysiologische resultaten van Swadlow (1988) en de gedragsgegevens met elkaar in verband te brengen, zijn in Fig. 5-4 op de X-as zowel de tuning ranges van de orientatiegevoelige cellen als de te detecteren hoekverschillen uitgezet.

Uitgaande van de gedachtengang dat met het verwerken op een "alles of niets" wijze - dat wil zeggen maximaal vuren vs niet vuren - van de respons van een cel met een tuning range van  $X^0$ , hoekverschillen van plus en min  $1/2X^0$  gedetecteerd kunnen worden, correspondeert op de X-as steeds de halve tuning range met het hoekverschil uit het gedragsexperiment.

De Y-as geeft wat betreft de enkele cellen het percentage weer dat een tuning range heeft gelijk aan of kleiner dan de waarde op de X-as. De gegevens zijn ontleend aan de som van de vier histogrammen uit Fig. 10 in Swadlow's publikatie (1988). Bij voorbeeld ongeveer 25% van alle onderzochte cellen heeft een tuning range kleiner of gelijk aan  $60^0$ . Wat betreft de gedragsgegevens zijn de percentages juiste keuzen uit Fig. 5-1 uitgezet tegen de hoekverschillen uit het gedragsexperiment, zowel voor de enkele balken als voor de gestreepte patronen.

De experimenten van Swadlow werden verricht met witte balken op een donkere achtergrond, terwijl in de gedragsexperimenten zwarte balken werden gebruikt. Daar Murphy en Berman vonden dat zoveel meer cellen op donkere stimuli dan op lichte stimuli reageerden en bovendien dikwijls een sterkere reactie gaven, is het niet

waarschijnlijk dat het gebruik van de zwarte balk ten nadele van de gedragsresultaten zal werken.

Wanneer we de gedragsresultaten in verband brengen met de door Swadlow gevonden celeigenschappen, blijkt dat de resultaten van hoekverschillen van  $10^{\circ}$  op het 50% juiste keuzen niveau liggen, terwijl tevens door Swadlow geen tuning ranges kleiner dan  $20^{\circ}$  werden gevonden. Dit pleit voor een "alles of niets" verwerking van de responsen van de orientatiegevoelige cellen. Het percentage juiste keuzen stijgt naarmate het percentage cellen met een tuning range gelijk aan of kleiner dan twee maal het te detecteren hoekverschil toeneemt. Het 90% juiste keuzen niveau wordt pas bereikt wanneer bijna 40% van de cellen een tuning range heeft gelijk aan of kleiner dan twee maal het te detecteren hoekverschil. Dit zou er op kunnen wijzen dat zelfs in deze simpele discriminatiesituatie het zenuwstelsel een beslissing neemt op basis van de "output" van een groot aantal cellen in de visuele cortex.

In hoeverre de instabiliteit van de oogbol een rol speelt in dit resultaat is moeilijk vast te stellen. Weliswaar is er veel onderzoek gedaan naar de oculaire stabiliteit bij actieve en passieve bewegingen van de kop (van der Steen, 1981, van der Steen en Collewyn, 1984), maar deze werden niet tijdens patroondiscriminatie gedaan.

Trouwens, al werden dergelijke studies tijdens het discriminatie-

proces verricht, dan zou het nog niet zo eenvoudig zijn aan te geven wanneer het dier de beslissing neemt. Ook al is er een eenvoudige motoire strategie, dan nog is niet bekend of er een beslissingsperiode is met mogelijk optimale stabiliteit.

Opvallend zijn de veel hogere scores verkregen met de streep patronen vergeleken met die van enkele balken (Fig. 5-4). Hoekverschillen van  $10^{\circ}$  werden gedetecteerd op het 70% niveau. Helaas ontbreken electrofysiologische gegevens betreffende "tuning curves" samengesteld op grond van experimenten met gestreepte patronen geprojecteerd op de temporale retina.

Er lijkt weinig reden om aan te nemen dat de stabiliteit van de ogen bij gedragsexperimenten met streep patronen groter zou zijn dan met enkele balken. Gegeven de veel betere resultaten bereikt met strepen dan met enkele balken is het niet aannemelijk dat de slechte scores met enkele balken het gevolg zijn van instabiliteit van het oog.

Analoog aan het werk van Albrecht c.s. (1980) zou men verwachten dat electrofysiologische experimenten met streep patronen bij de orientatiegevoelige cellen tot een versmalling van de "tuning ranges" en daarmee tot een verlaging van de drempelwaarde voor hellingsdetectie zal leiden. Of dit juist is zal moeten blijken uit nader electrofysiologisch onderzoek.

## RESEARCH NOTE

### The Retinal Fixation Area in the Rabbit

M. W. VAN HOF AND G. C. LAGERS-VAN HASELEN

*Department of Physiology, Erasmus University, Rotterdam, The Netherlands*

*Received April 17, 1973*

The rabbit's eyes are almost bilaterally implanted. However, with the retinal light reflex method a frontal binocular field of some 30° has been found (2). From the posterior part of the retina a relatively small binocular cortical projection originates (1-4) and single units receiving input from both retinae have been described (6). Therefore the possibility exists that, analogous to animals with frontally implanted eyes, binocular interaction is present. If this process is of functional significance one would expect that the rabbit would have a tendency to fixate objects with the posterior parts of the retinae. The only behavioral data on this are found in a study by Washburn and Abbott (7). In an investigation on the discrimination between test cards of different colors mounted on two different doors, these authors claimed that the rabbit watched the cards monocularly: ". . . in turning the head from side to side, the rabbit is really looking at the object from which its face is turned." This would mean that corresponding parts of the retinae are not stimulated simultaneously. Until now, the validity of this statement has never been tested. In the present report it is studied whether the rabbit looks forward or sideways.

The details of the discrimination box and the training procedure have been described (5). In this box two clear Plexiglas gates, on which patterns can be mounted, are covered by a metal sliding door and a clear Plexiglas one. After the doors are lifted the animal is allowed to open the gate carrying the rewarded pattern, while the other one is kept locked. In the present experiments 100 striated pattern exposures were offered per day (45° vs 135°). The rewarded pattern was placed randomly left or right (Fig. 1). The animals were wearing a textile mask on which two clear Plexiglas half



#### RETINAL FIXATION AREA

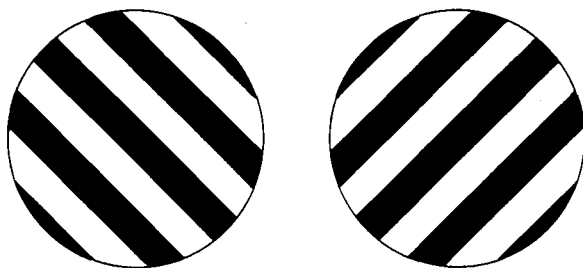


FIG. 1. Patterns as seen by the animal. Stripe width 1.25 cm, diam 10 cm, distance between patterns 2.5 cm.

spheres, each covering one eye, could be attached. Since the rabbit has almost no spontaneous eye movements, any desired area of the visual field can be occluded by painting parts of these Plexiglas caps.

In Fig. 2 the learning curves of three animals are given. Each dot represents the score reached in 100 exposures. Training was started with both eyes open ("A") and continued until the score was 90% or better. Thereafter the mask was applied and training was continued for 4 days. As the graph shows, the mask had no effect on the performance of the animals.

Thereafter parts of the visual fields were covered by painting the caps. At first only the anterior eye fields of both eyes ( $60^\circ$  as measured in the horizontal plane) were left open ("B"). This occlusion did not affect the scores. Then the situation was reversed ("C"): the anterior  $60^\circ$  of the visual fields were occluded and the posterior  $120^\circ$  left open. Even after 1500 exposures the 90% criterion was not reached. This shows that the posterior part of the retina is the preferred retinal fixation area.

The low scores in "C" could have been due to insufficient lateral rotation of the head or to an inability of the central part of the retina to transmit the information necessary to discriminate between mirror image striations. As a working hypothesis we assumed that insufficient rotation of the head, if present, was due to a competition between both eyes for maximal light flux. If so, closure of one eye would be expected to stimulate head rotation in such a way that the open eye becomes more exposed to the targets. We therefore repeated "A," "B," and "C" with one eye closed ("D," "E," and "F"). Watching the animals it was obvious that in "F" the eye was more adequately exposed to the targets. In other words the low scores in "C" were not due to an insufficiency of the central part of the retina. After monocular retraining, the animals could also look sideways in a binocular situation: in "G," which is a repetition of "C," criterion was reached. In terms of the working hypothesis this would mean that 12 days of monocular retraining brought the binocular flux competition mechanism out of balance.

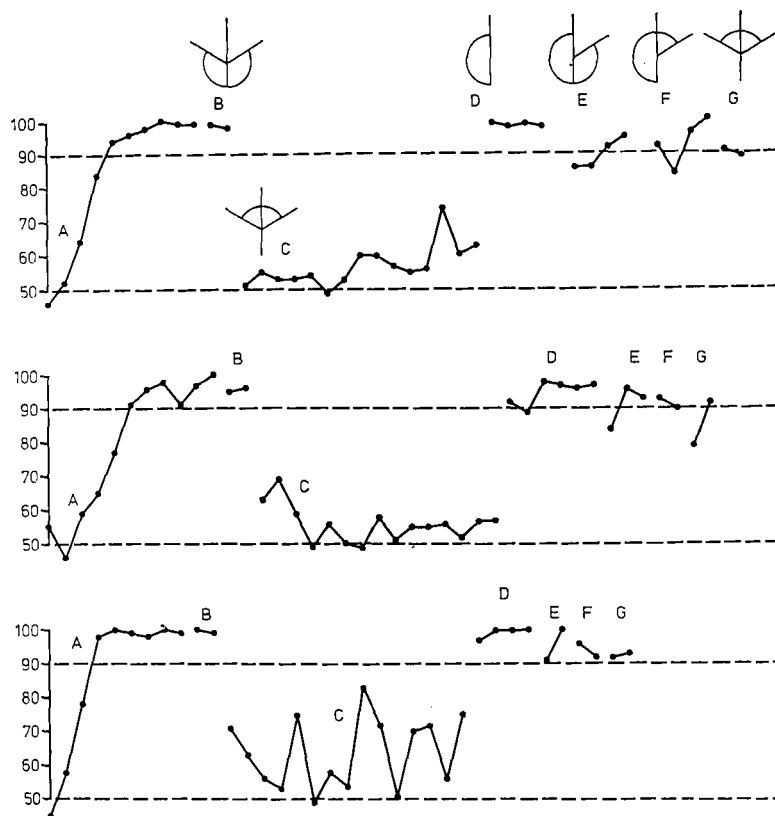


FIG. 2.  $45^\circ$  vs  $135^\circ$  striations,  $45^\circ$  rewarded. 100 exposures per day. Each dot represents the percentage of correct choices on one day. The figures on top of the graph indicate which parts of the visual field were occluded by painting the Plexiglas caps covering the eyes.

Whether or not this speculation is correct, the finding that before monocular training was introduced, the rabbit had a tendency to look forward supports the view that binocular interaction exists in this species. As long as more complex targets, which require a binocular input for recognition, have not been studied an assessment of the functional significance of this process cannot be made.

## REFERENCES

1. CHOUDHURY, B. P., and D. WHITTERIDGE. 1965. Subcortical and cortical projection of the rabbit's visual field. *J. Physiol. (London)* **176**: 14P.
2. HUGHES, A. 1971. Topographical relationships between the anatomy and physiology of the rabbit visual system. *Doc. Ophthalmol.* **30**: 33-159.

#### RETINAL FIXATION AREA

3. ROSE, J. E., and L. I. MALIS. 1964. Geniculo-striate connections in the rabbit. II. Cytoarchitectonic structure of the striate region and of the dorsal lateral geniculate body; organization of the geniculo-striate projections. *J. Comp. Neurol.* 125: 121-140.
4. THOMPSON, J. M., C. N. WOOLSEY, and S. A. TALBOT. 1950. Visual areas I and II of the cerebral cortex of the rabbit. *J. Neurophysiol.* 13: 277-288.
5. VAN HOF, M. W. 1966. Discrimination between striated patterns of different orientation in the rabbit. *Vision Res.* 6: 89-94.
6. VAN SLUYTERS, R. C. 1972. Binocular vision in the rabbit: Cortical electrophysiology and behavior in normal and monocularly deprived animals. Thesis Indiana University, 1972.
7. WASHBURN, M. F., and E. ABBOTT. 1912. Experiments on the brightness value of red for the light adapted eye of the rabbit. *J. Anim. Behav.* 2: 145-180.

## RESEARCH NOTE

### Monocular Pattern Discrimination in Rabbits After Unilateral Ablation of the Visual Cortex

M. W. VAN HOF AND G. C. LAGERS-VAN HASELEN

*Department of Physiology, Erasmus University, Rotterdam, The Netherlands*

*Received September 7, 1974*

In the chiasm of pigmented rabbits some 10% of the optic nerve axons remain undecussated (1). In spite of the fact that each hemisphere receives an input from both eyes (2, 4, 6), rabbits trained to discriminate vertical vs horizontal striations with one eye and 45° vs 135° ones with the other eye, show little interocular transfer (8). Besides that normal rabbits are able to learn a task with one eye which is conflicting with a task learned with the other eye (8). This suggests that the relatively small ipsilateral projection is of little functional significance in monocular pattern discrimination. In the experiments to be described here this assumption was verified. In 16 rabbits the left visual cortex (areas V I and V II) was removed. Monocular training of these animals gave the opportunity to test the heterolateral and ipsilateral projection separately. The lesion was made some 3 mo before training was started. The discrimination box and training procedure were the same as described previously (7). In this box the animal is exposed to two striate patterns (9) mounted on clear Plexiglass gates (stripe width 1.25 cm, diameter 10 cm, distance between patterns 2.5 cm). Opening of the gate carrying the positive pattern is rewarded with a food pellet. By means of a textile mask one eye was covered. Each eye received 100 presentations of the patterns per day. One eye was trained with vertical vs horizontal striations (vertical rewarded), the other eye with 45° vs 135° striations (45° rewarded).

In Fig. 1 an example of the scores obtained in one animal is given. The left eye was exposed to 45° vs 135° striations, the right one to vertical vs horizontal striations. As the curve shows the rate of learning differed considerably between both eyes. In Table 1 (subjects 1-12) the results obtained in this way are summarized. The number of exposures required

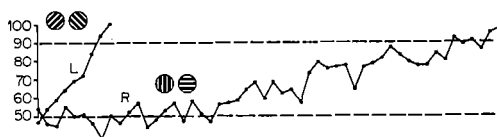


FIG. 1. Results obtained in one animal (no. 8, Table 1). Percentage of correct choices on the vertical axes. Both eyes received 100 exposures (left eye  $45^\circ$  vs  $135^\circ$ , right eye vertical vs horizontal) per day. Each dot represents the percentage of correct choices per 100 exposures.

to reach criterion with the left eye varied from 300–1300. No systematic difference between horizontal vs vertical and  $45^\circ$  vs  $135^\circ$  is present. The values are in agreement with those found previously in monocular training of normal rabbits in the same situation (8). In other words, the absence of the ipsilateral projection does not influence the rate of learning. With the right eye, which had access to the ipsilateral projection, only five out of 12 animals reached criterion after a relatively long training period.

In four other rabbits (no. 13–16) training was started with both eyes open (horizontal vs vertical striations). After criterion was reached the left and right eye were tested separately. On the first day of monocular testing the 90% level was reached with the left eye. With the right eye this level had not yet been reached after 3000 exposures.

The poor performance with the right eye indicates that in monocular training the ipsilateral projection is unlikely to be effective in memory trace formation (subjects 1–12) and activation (subjects 13–16).

With respect to pattern discrimination by way of subcortical pathways some discrepancy seems to exist between our results and those obtained by Murphy and Chow (3) in a study on bilaterally ablated rabbits. These authors found that animals with striate lesions could still learn to discriminate striations differing by  $90^\circ$  and  $45^\circ$ , be it with more prolonged training. No rabbits with this lesion were able to discriminate striations differing by  $22^\circ$ . In our experiments only five out of 16 animals learned to discriminate the striated patterns with the right eye. One explanation could be that in our experiments the complete visual cortex was removed on one side, whereas Murphy and Chow (3) removed either the striate cortex (V I) or the parastriate cortex (V II). However, in a study by Towns (5), rabbits with large bilateral lesions were found to relearn vertical vs horizontal bar discriminations. Therefore we consider it more likely that the discrepancy is due to an essential difference between monocular and binocular training. As shown previously (7), in our training set-up, the response is determined by a combination of the positive effect of the rewarded stimulus, and the negative effect of the unrewarded one. This means that in monocular training, in which the over-all visual field is almost halved, a certain motor strategy is required in order to expose the eye, simultaneously or successively, to both patterns. In accordance with this, monocular

# VISUAL CORTEX

TABLE 1  
NUMBER OF PATTERN EXPOSURES IN BINOCULAR  
AND MONOCULAR TRAINING<sup>a</sup>

| Subjects | Binocular | Left eye   | Right eye  |
|----------|-----------|------------|------------|
| 1        |           | OBL + 900  | HV - 3600  |
| 2        |           | OBL + 500  | HV - 7500  |
| 3        |           | HV + 600   | OBL - 2500 |
| 4        |           | HV + 300   | OBL - 6100 |
| 5        |           | OBL + 1200 | HV - 3800  |
| 6        |           | OBL + 900  | HV - 4300  |
| 7        |           | OBL + 1300 | HV - 4000  |
| 8        |           | OBL + 700  | HV + 5000  |
| 9        |           | HV + 400   | OBL + 2700 |
| 10       |           | OBL + 900  | HV + 3400  |
| 11       |           | OBL + 300  | HV + 3200  |
| 12       |           | HV + 500   | OBL + 5500 |
| 13       | HV + 600  | HV 0       | HV - 3000  |
| 14       | HV + 800  | HV 0       | HV - 3000  |
| 15       | HV + 800  | HV 0       | HV - 3000  |
| 16       | HV + 700  | HV 0       | HV - 3000  |

<sup>a</sup> Abbreviations. OBL, oblique striations; HV, horizontal vs vertical; +, number of responses before criterion (90% on two successive days) was reached; -, number of exposures after which training was discontinued before criterion was reached.

training in normal animals requires more pattern exposures than binocular training (8). Consequently, in animals with cortical lesions, binocular discrimination is likely to give better results than monocular discrimination.

## REFERENCES

- GIOLLI, R. A., and M. D. GUTHRIE. 1969. The primary optic projections in the rabbit. An experimental degeneration study. *J. Comp. Neur.* **136**: 99-126.
- HUGHES, A. 1971. Topographical relationship between the anatomy and physiology of the rabbit's visual system. *Doc. Ophthalmol.* **30**: 33-159.
- MURPHY, E. H., and K. L. CHOW. 1974. Effects of striate and occipital cortical lesions on visual discrimination in the rabbit. *Exp. Neurol.* **42**: 78-88.
- ROSE, M. W. 1931. Cytoarchitektonischer Atlas der Grosshirnrinde des Kaninchens. *J. Psych. Neur.* **42**: 353-440.
- TOWNS, L. C. 1972. Visual discrimination in the rabbit before and after visual cortex ablation. Thesis Indiana Univ.
- THOMPSON, J. N., C. N. WOOLSEY, and S. A. TALBOT. 1950. Visual areas I and II or cerebral cortex of rabbit. *J. Neurophysiol.* **13**: 277-288.
- VAN HOF, M. W. 1966. Discrimination between striated patterns of different orientation in the rabbit. *Vision Res.* **6**: 89-94.
- VAN HOF, M. W. 1970. Interocular transfer in the rabbit. *Exp. Neurol.* **26**: 103-108.
- VAN HOF, M. W., and G. C. LAGERS-VAN HASELEN. 1973. The retinal fixation area in the rabbit. *Exp. Neurol.* **41**: 218-221.

## **The contribution of the rewarded and unrewarded stimulus in two-choice pattern discrimination after a unilateral ablation of the occipital lobe in the rabbit**

M.W. VAN HOF, W.H. DE VOS-KORTHALS and G.C. LAGERS-VAN HASELEN

*Dept. of Physiology I, Erasmus Universiteit Rotterdam, Rotterdam (The Netherlands)*

(Received May 16th, 1985)

(Revised version received August 20th, 1985)

(Accepted August 21st, 1985)

**Key words:** pattern discrimination – reward – unilateral occipital cortex lesion – rabbit

The contribution of the rewarded and unrewarded stimulus in two-choice pattern discrimination after a unilateral ablation of the occipital lobe was studied in 14 rabbits. With the eye contralateral to the intact hemisphere the correct decision is mainly based on avoidance of the unrewarded stimulus. The results with the eye contralateral to the lesion suggest that both the unrewarded and rewarded stimulus play a role in the decision.

After a unilateral ablation of the occipital lobe rabbits learn to discriminate striated patterns less well with the eye contralateral to the damaged hemisphere than they do with the eye with its major projection to the intact hemisphere<sup>7</sup>. This finding is congruent with the fact that 90% of the rabbit optic nerve fibres cross in the optic chiasm and project to the opposite hemisphere<sup>1,2</sup>.

Recently, the relative contribution of the rewarded ( $S^+$ ) and unrewarded stimulus ( $S^-$ ) to a two-choice visual discrimination was studied in normal rabbits. It was found that in the discrimination apparatus used in these experiments, the rabbit's visual choice was mainly controlled by the  $S^-$  information source<sup>9</sup>. This raised the question of whether the same behavioural strategy would be deployed by brain-lesioned animals. For example, would a rabbit with a unilateral visual cortex lesion use only  $S^-$  information when tested with the contralateral eye. If this were the case such animals with their restricted visual field<sup>1–4</sup> would require a complex scanning technique in order to locate and identify  $S^-$ . This would

further explain why many animals fail to learn pattern discrimination with the eye contralateral to the lesion despite extended training.

Accordingly, the left occipital lobe was removed under halothane anaesthesia using suction in 14 experimentally naive rabbits. The lesion in all cases included the visual cortex and extended beyond the  $V_1$  and  $V_2$  boundaries<sup>2</sup>. Following a postoperative recovery period of 6 weeks the animals were trained to discriminate vertical vs horizontal striations.

The visual testing apparatus and discrimination training procedure have been described in detail elsewhere<sup>5,6,8</sup>. Essentially, the apparatus consisted of a box with one wall having two panels on which visual patterns could be backprojected. To make a correct choice, the animal was required to press the panel illuminated by the  $S^+$ . This response was automatically rewarded by a food pellet. Responding to the panel with the  $S^-$  display produced no reward but terminated the trial, as a non-correction procedure was used. The patterns were projected on a 10 cm diameter

*Correspondence:* M.W. van Hof, Erasmus Universiteit Rotterdam, Dept. of Physiology I, P.O. Box 1738, 3000 DR Rotterdam, The Netherlands.

circular window in each panel, which consisted of Kodatrace foil covered by clear glass. The patterns were composed of 1 cm wide white striations on a dark background.

The results obtained during the training and test procedure are illustrated by the performance of one animal given in Fig. 1. Here, the percentage of correct choices are plotted for each training

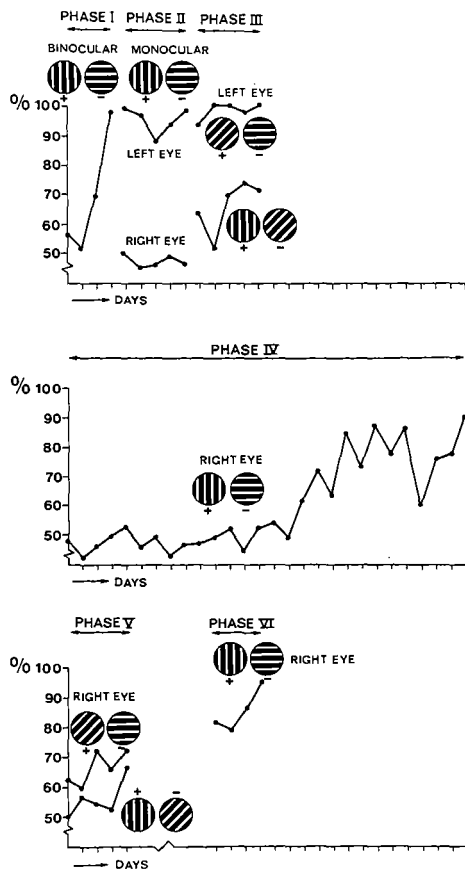


Fig. 1. Results obtained in one animal. One hundred trials per day. Phase I: binocular training with vertical vs horizontal striations. Phase II: monocular training: left eye and right eye separately. Phase III: left eye, vertical vs horizontal. One of the patterns randomly replaced by 45° striations. Phase IV: training with the right eye, vertical vs horizontal. Phase V: right eye, same patterns as in phase III. Phase VI: right eye, vertical vs horizontal.

day. Throughout the entire experiment each daily session consisted of 100 trials.

In phase I the animal was binocularly trained to discriminate between vertical and horizontal striations. The vertical striations were the  $S^+$  and were food rewarded. For this particular animal the 90% correct criterion level was reached on the fourth training day after a total of 124 errors, including those made during the criterion trials on day four.

In phase II the animals were tested monocularly with each eye. Using a textile mask either the right or the left eye was occluded for half of the training session. Thus each eye received 50 trials on each day. The results of the animal shown in Fig. 1 were typical for the group. High scores were obtained with the left eye which had its main projection to the intact hemisphere. Low scores were consistently found with the right eye.

In phase III stimulus control tests were given to evaluate the choice strategies used when the animal was making a visual discrimination using the left eye. During each daily session a randomly mixed series of 100 test trials was given. On half of the trials the  $S^+$  was replaced by a novel stimulus of 45° striations and on the other half it was the  $S^-$  that was substituted by the novel stimulus. This procedure was identical to that described previously<sup>9</sup>. As can be seen in Fig. 1 criterion performance was found on those trials when the novel stimulus replaced the  $S^+$  (oblique vs horizontal striations). When the  $S^-$  was replaced by the novel stimulus (vertical vs obliques) then performance was severely disrupted.

In phase IV monocular training was continued using the eye which was contralateral to the lesion. During this period the animals were monocularly trained using only the right eye. After prolonged training the animal shown in Fig. 1 slowly improved and finally reached criterion on the 28th training day.

In phase V stimulus control tests were given to evaluate the choice strategies underlying the discrimination performance with the right eye. Similar to the results in phase III the animal performed better when the combination of novel stimulus and  $S^-$  than with that of the  $S^+$  and novel stimulus. However, unlike phase III where the  $S^-$



combination maintained the discrimination at the 90% criterion, here both combinations resulted in considerable impairment of performance (see Fig. 1).

In phase VI monocular training of the right eye was resumed. After 4 days of retraining the 90% criterion was reached in the animal shown in Fig. 1.

The procedure illustrated in Fig. 1 was followed in all of the 14 animals in which the left occipital lobe had been removed. The average number of training days in phase I was 5.6 (S.E.  $\pm 0.6$ ), with an average of 168 errors (S.E.  $\pm 23.3$ ) being made.

In phase II when the animals were tested for retention with each eye separately, a clear difference emerged. All animals showed criterion performance with the left eye and responded at chance levels with the right eye (see Fig. 2).

The results of the stimulus control tests to determine the choice strategies of the animal when using the left eye during phase III are given in Fig. 3. These results show that all animals reacted in the same way as was seen in the individual example given in Fig. 1. The performance fell to chance when the animals were deprived of the  $S^-$  information, but remained at criterion levels when the  $S^+$  was replaced by a novel stimulus. These results are essentially the same as those found in normal animals trained and tested binocularly

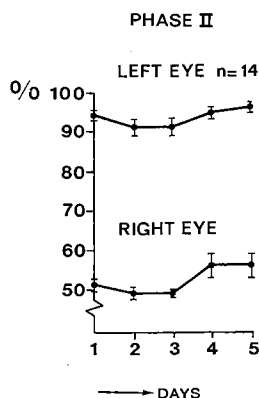


Fig. 2. Average results and standard errors of all 14 animals in Phase II.

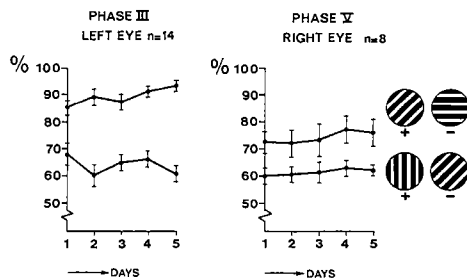


Fig. 3. Left graph: average results and standard errors of all 14 animals in Phase III. Right graph: average results and standard errors in Phase IV of the 8 animals which reached criterion in Phase IV.

with the patterns. The conclusion seems justified that the animal, when tested with its eye contralateral to the intact hemisphere, basis its choice behaviour mainly on the strategy of avoiding the  $S^-$  display.

In phase IV a maximum of 50 daily sessions were given to determine the optimal discrimination performance using the eye contralateral to the lesion. Out of the 14 animals only 8 reached the 90% criterion within that period. The other 6 remained at chance levels at the end of 50 training sessions. The 8 successful animals reached criterion after 3, 4, 10, 10, 12, 18, 28 and 36 days of training.

These animals were then given the same stimulus control tests to determine the nature of their choice strategies when using their right eye. As can be seen from Fig. 3 all animals consistently followed the same pattern as seen in the animal shown in Fig. 1.

Performance was better when there was access to  $S^-$  information compared to using the combination of the  $S^+$  and the novel stimulus. However, unlike the results of phase III access to the  $S^-$  information alone was not adequate to enable the animal to perform at the 90% criterion level. These results suggest that visual performance with the right eye used a different visual strategy where both stimulus displays were used.

This suggestion is supported by the retraining results in phase VI. Only 2 out of the 8 animals successful in phase IV showed retention of the criterion performance on the first day. The

remaining 6 animals required various amounts of retraining before regaining the 90% criterion. One animal reached criterion after 3 days, 3 after 4 days, 1 after 6 days, and the last after 7 days.

The present results clearly show that animals with a unilateral visual cortex lesion (occipital lobe removal) can use the same visual choice strategies as normal rabbits. If tested with the eye with its main projection to the intact hemisphere both they and normal animals solve a visual two-choice discrimination by mainly tracking the  $S^-$  and avoiding it.

The situation is more complex if the eye contralateral to the lesion is tested. The removal of either the  $S^+$  or  $S^-$  information produces large discrimination deficits.

One explanation could be that the animal with its poor vision confuses the stimuli because the oblique grating is more similar to  $S^-$  than was the original  $S^+$ . But then both graphs would have been at chance level. Another possibility seems more likely. As the visual angle corresponding to the ipsilateral cortical projection is very narrow only part of one target at a time could be seen by the animal. It is probable that discrimination learning with the eye contralateral to the lesioned hemisphere resembles more closely a successive learning paradigm, although the  $S^+$  and  $S^-$  patterns were offered simultaneously. This could explain why the scores, when one of the stimuli was substituted, were both at the  $\pm 70\%$  correct level<sup>8</sup>. In order to attain criterion level in the

original learning the animal obviously had to use both sources of information, from the  $S^+$  as well as the  $S^-$ .

The authors are greatly indebted to Mrs. I. van Aalst-de Bloois. Mr. B.L.F. Weijer and Mr. H. Dronk for their technical assistance.

- 1 Giolli, R.A. and Gunthrie, M.D., The primary optic projections in the rabbit. An experimental degeneration study, *J. Comp. Neurol.*, 136 (1969) 99-126.
- 2 Hughes, A. and Vaney, D.I., The organization of binocular cortex in the primary visual area of the rabbit, *J. Comp. Neurol.*, 204 (1982) 151-164.
- 3 Swadlow, H.A., Interhemispheric communication between neurons in visual cortex of the rabbit. In I. Steele Russell, M.W. van Hof and G. Berlucchi (Eds.), *Structure and Function of Cerebral Commissures*, MacMillan, London, 1979.
- 4 Thompson, J.M., Woolsey, C.N. and Talbot, S.A., Visual areas I and II of cerebral cortex of rabbit, *J. Neurophysiol.*, 13 (1950) 277-288.
- 5 Van der Mark, F. and Meijer, J.H.C., Automatic control of installations for experiments relating to physiological research of the visual system, *Comput. Prog. Biomed.*, 4 (1974) 35-41.
- 6 Van Hof, M.W., Discrimination between striated patterns of different orientation in the rabbit, *Vision Res.*, 6 (1966) 89-94.
- 7 Van Hof, M.W. and Lagers-van Haselen, G.C., Monocular pattern discrimination in rabbits after unilateral ablation of the visual cortex, *Exp. Neurol.*, 46 (1975) 257-259.
- 8 Van Hof, M.W. and Steele Russell, I., Binocular vision in the rabbit, *Physiol. Behav.*, 19 (1977) 121-128.
- 9 Van Hof, M.W. and Van Hof-van Duin, J., The contribution of the rewarded and unrewarded stimulus in two-choice pattern discrimination in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 11 (1984) 135-143.

## Eye-closure procedure and the visual deficit after unilateral ablation of the occipital lobe in the rabbit

M.W. van Hof, W.H. de Vos-Korthals and G.C. Lagers-van Haselen

*Department of Physiology I, Erasmus Universiteit Rotterdam, Rotterdam (The Netherlands)*

(Received 29 October 1986)

(Revised version received 9 February 1987)

(Accepted 9 February 1987)

*Key words:* Visual deficit; Occipital lobe; Rabbit

In the rabbit, unilateral ablation of the occipital lobe leads to a severe impairment of striated pattern discrimination with the eye contralateral to the lesion. In the present report it is studied whether the acute reduction of the overall visual field, due to closure of the eye contralateral to the intact hemisphere shortly before each testing session, leads to results which underestimate the animal's capability to discriminate striated patterns via the ipsilateral fibres. The experiment described in the present report suggests that this is not the case and that there is a genuine visual discrimination deficit after unilateral ablation of the visual cortex.

In the rabbit, unilateral ablation of the occipital lobe leads to a severe impairment of visual discrimination of striated patterns with the eye contralateral to the lesion. It has been shown that whenever the animals learn to discriminate vertical vs horizontal striations after prolonged training with the eye contralateral to the lesion, this process is mediated by the relatively small ipsilateral cortical projection to the intact occipital lobe<sup>1–4,7,8,10</sup>.

However, it cannot be excluded that the contribution of the ipsilateral projection to the discrimination process is underestimated due to the eye-closure procedure. In all previous studies, after surgical removal of one occipital lobe, the animals were kept for several weeks under standard animal room conditions with both eyes open. When

the training procedure was started the eye contralateral to the intact hemisphere was occluded by a cloth mask before each daily training session began.

The question arises whether this acute reduction of the overall visual field somehow interfered with the animal's visuomotor behaviour and led to results which underestimated the animal's capability to discriminate striated patterns via the ipsilateral fibres.

Normal rabbits were trained binocularly to discriminate vertical vs horizontal striations. The pattern-discrimination apparatus and the shaping procedure have been described elsewhere<sup>5,6,9</sup>. The apparatus essentially consists of a box with one wall having two hinged panels on which visual patterns can be backprojected. To make a correct

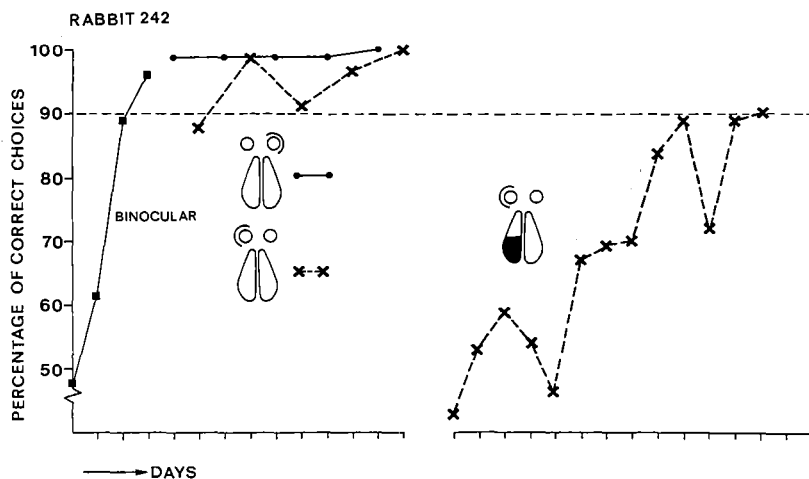
choice, the animal was required to press the panel illuminated by the correct pattern. This response was automatically rewarded by a food pellet. Responding to the panel with the incorrect pattern produced no reward but it terminated the trial, as a non-correction procedure was used. The patterns were projected on a 10 cm diameter circular window covered by glass and Kodatrace foil. The patterns were composed of white striations with a width of 1 cm on a dark background.

After the 90% correct level had been reached they were alternately trained with the left and right eye ( $5 \times 100$  trials for each eye). The average number of errors to criterion during binocular training was  $128.8$ , S.E.M.  $\pm 10.9$ . Thirty animals were selected which had done almost equally well with both eyes<sup>9</sup>. After this, one of the occipital lobes was removed<sup>7,10</sup>. The size of these lesions was the same as illustrated in an earlier paper<sup>11</sup>. Half the animals were placed in a dark room before recovery from anaesthesia. The other animals were kept under normal animal-room conditions (12 h of light per day). Three weeks after the

operation, training was started again with the eye contralateral to the lesion. The animals were retrained for 15 days. In all animals the mask was put on and taken off in the animal-rooms. This means that in the group which was kept under normal illumination conditions, the visual field, corresponding to the cortical projection, was reduced to a visual 'keyhole' a few minutes before the training session. In the group kept in darkness the opposite was the case. Here the visual field was opened up to a 'keyhole'.

In each group of 15 rabbits, only 2 reached the 90% correct criterion during postoperative testing. Training was discontinued after the session in which the 90% correct level was reached. The average number of errors made by the animals kept in darkness was 674 (S.E.M.  $\pm 35$ ). In the group kept under normal animal-room conditions it was 658 (S.E.M.  $\pm 42$ ). Previous experiments have shown that with the eye ipsilateral to the lesion, criterion would have been reached after less than 20 errors<sup>1</sup>.

In Fig. 1 an example is given of an animal which relearned the discrimination task after the



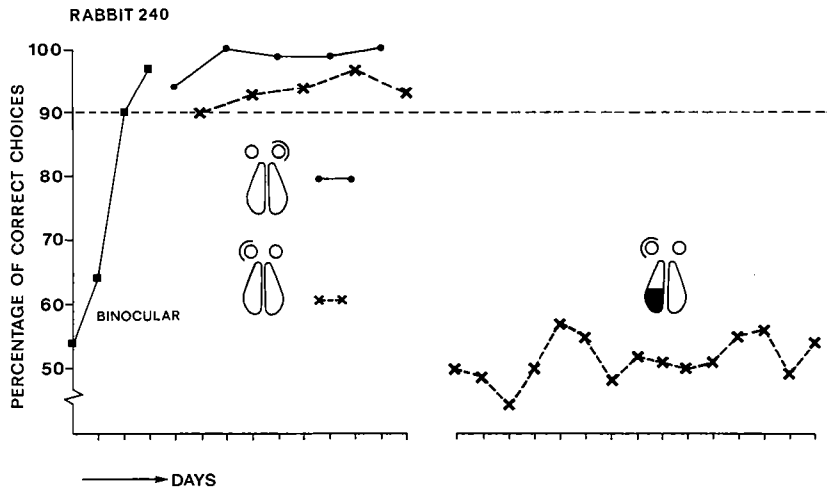


Fig. 2. As in Fig. 1. Here the results with the eye contralateral to the lesion were still at chance level after 15 days of training with 100 trials per day.

operation. The results shown in Fig. 2 are taken from an animal which failed to relearn and which remained at chance level during the 15 postoperative training sessions.

The purpose of the experiment was to investigate whether the impairment was attenuated by the eye-patching procedure. The present results indicate that this is not the case and that there is a genuine visual discrimination deficit after unilateral ablation of the visual cortex.

#### ACKNOWLEDGEMENT

The authors are greatly indebted to Mrs. I. van Aalst-de Bloois, Mr. B.L.F. Weijer and Mr. H. Dronk for their technical assistance.

#### REFERENCES

- 1 De Vos-Korthals, W.H. and Van Hof, M.W., Pattern discrimination after unilateral and bilateral ablation of the occipital lobe in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 2 (1981) 219-222.
- 2 Giolli, R.A. and Guthrie, M.D., The primary optic projections in the rabbit. An experimental degeneration study, *J. Comp. Neurol.*, 136 (1969) 99-126.
- 3 Hughes, A. and Vaney, D.I., The organization of binocular cortex in the primary visual area of the rabbit, *J. Comp. Neurol.*, 204 (1982) 151-164.
- 4 Thompson, J.M., Woolsey, C.B. and Talbot, S.A., Visual areas I and II of cerebral cortex of rabbit, *J. Neurophysiol.*, 13 (1950) 277-288.
- 5 Van der Mark, F. and Meijer, J.H.C., Automatic control of installations for experiments relating to physiological research of the visual system, *Comput. Programs Biomed.*, 4 (1974) 35-41.
- 6 Van Hof, M.W., Discrimination between striated patterns of different orientation in the rabbit, *Vision Res.*, 6 (1966) 89-94.
- 7 Van Hof, M.W. and Lagers-van Haselen, G.C., Monocular pattern discrimination after unilateral ablation of the visual cortex, *Exp. Neurol.*, 46 (1975) 257-259.
- 8 Van Hof, M.W. and Steele Russell, I., Binocular vision in the rabbit, *Physiol. Behav.*, 19 (1977) 121-128.
- 9 Van Hof, M.W. and Van der Mark, M.W., Monocular pattern discrimination in normal and monocularly light-deprived rabbits, *Physiol. Behav.*, 16 (1976) 775-781.
- 10 Van Hof, M.W., De Vos-Korthals, W.H. and Lagers-van Haselen, G.C., The contribution of the rewarded and unrewarded stimulus in two-choice pattern discrimination after a unilateral ablation of the occipital lobe in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 18 (1985) 75-78.
- 11 Van Hof, M.W., Van Hof-van Duin, J. and Hobbelen, J.F., Visual discrimination after bilateral removal of the visual cortex in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 9 (1983) 257-262.

## The temporal retina and visual discrimination in the rabbit

G.C. Lagers-van Haselen and M.W. van Hof

*Department of Physiology I, Medical School, Erasmus University, Rotterdam (The Netherlands)*

(Received 18 April 1988)

(Accepted 10 May 1988)

**Key words:** Visual discrimination; Temporal retina; Rabbit

Two types of visual discrimination apparatus for rabbits can be distinguished: one in which the animal is free to move close to the targets and another in which the choice has to be made at a distance. Previously, it had been found that rabbits have a tendency to fixate the patterns with the temporal retina for visual discrimination in the first type of apparatus. The present experiments show that this is also the case in an apparatus where the rabbit discriminates at a distance.

Since 1912 a number of discrimination apparatuses for rabbits have been described<sup>4,6,7,10,11,13,14,19,20</sup>, all of which have used food reward rather than punishment (see Fig. 1). Basically two types of apparatus can be distinguished: (a) one in which the animal is free to move very close to the visual target<sup>4,7,10,13,19</sup>, and (b) another, requiring a much more complicated shaping procedure<sup>17</sup>, as in the Lashley jumping stand for the rat<sup>5</sup>, where the choice has to be made at a certain distance from the target<sup>6,11,14,20</sup>. The advantage of this second type of apparatus is that the retinal image of the visual targets will be much better focussed<sup>2</sup>.

Rabbits have almost laterally sited eyes. A relatively small binocular cortical projection originates from the temporal part of the retina<sup>1,3,9</sup>. It has been shown that in a discrimination apparatus in which the rabbit is free to move close to the targets, the animal has a strong tendency to fixate the targets with the temporal part of the retina<sup>15</sup>.

In the present report experiments will be described that show that this is also the case in a

discrimination apparatus in which the visual choice is made at a distance of 25–30 cm<sup>14</sup>.

Eleven Dutch belted rabbits were trained to discriminate vertical vs horizontal striations in a discrimination apparatus shown in Fig. 1 (upper right corner). This apparatus essentially consists of a test-chamber with one wall having two top-hinged transparent panels. Twenty-five cm in front of these panels striated patterns were back-projected on a translucent screen. To make a correct choice the animal was required to press the panel in front of the vertical striations. This response was automatically rewarded by the delivery of a 100-mg pellet of food and at the same time the displays were turned off and the trial ended. Responses made to the panel in front of the horizontal striations produced no reward but did terminate the trial, as a non-correction training procedure was used. The shaping and training procedures have been described elsewhere<sup>14,17</sup>.

After the animals had learned to discriminate the vertical vs horizontal patterns, training was continued for 2 days with the animals wearing

*Correspondence:* M.W. van Hof, Department of Physiology I, Medical School, Erasmus University, P.O. Box 1738, 3000 DR Rotterdam, the Netherlands.

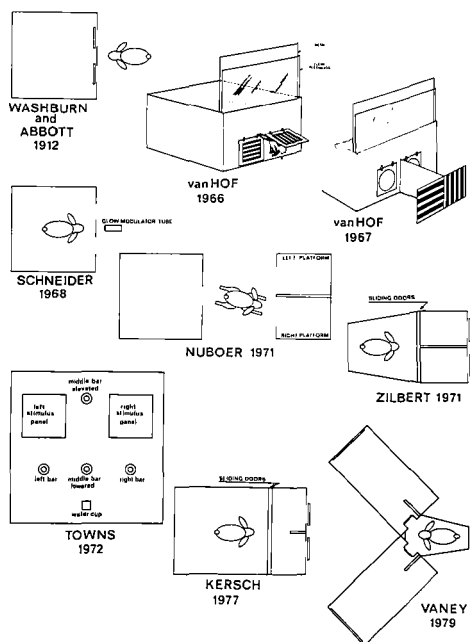


Fig. 1. Various types of discrimination apparatus for rabbits described in the literature.

clear plexiglass goggles. Fifty trials were given per day. The details of these cylindrically shaped goggles were described before<sup>16</sup> and are schematically shown in Fig. 2. In Fig. 3 the first 2 days of training wearing goggles are shown (upper graph). It can be seen that the presence of the goggles did not interfere with the training procedure. As in the previous study<sup>16</sup> the present results clearly show that no significant visual distortion was produced by the goggles. Thereafter, on alternate days, the sides of the cylindrically shaped goggles were covered by opaque material (Fig. 2B). The size of the goggles was such that an area of 42° around

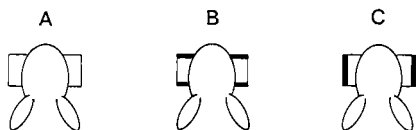


Fig. 2. Rabbits wearing clear plexiglass cylindrically shaped goggles. In B, the side of the goggles is covered with opaque material; in C, the bottom of the cylinders is covered.

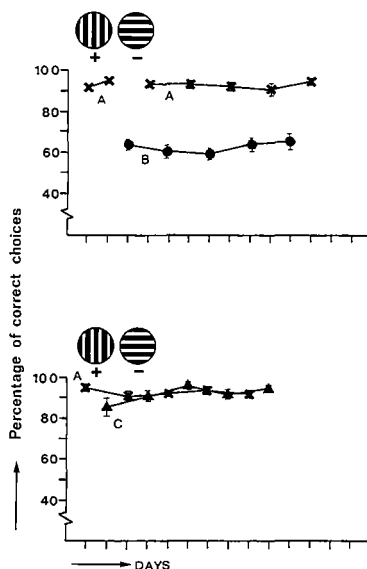


Fig. 3. Eleven rabbits were trained to discriminate striated patterns in a discrimination apparatus in which the animal could not approach the targets closer than 25 cm. The abscissa gives the training days; the ordinate gives the average percentages of correct choices and standard errors obtained in 11 rabbits. After the 90% correct level had been reached, the rabbits were trained for 2 days wearing the plexiglass goggles without opaque material (first 2 scores marked A in the upper graph). After that, on alternate days the rabbits were trained with the sides of the goggles covered (B). In the lower graph, the results are shown of covering the bottom of the cylinder (C).

the optical axis of the eyes remained non-occluded. The upper graph of Fig. 3 shows that on the days that the peripheries of the visual fields of each eye were occluded, the percentage of correct responses was close to chance.

After this, training was continued with the central parts of the visual field occluded on alternate days (see Fig. 2C). As the lower graph of Fig. 3 shows, this had no effect on the percentage of correct choices during visual discrimination.

In 6 of the 11 animals used in this study the procedure, illustrated in Figs. 2 and 3, was repeated with one eye occluded completely (see Fig. 4). As can be seen in Fig. 5, essentially the same results were obtained as in the binocular

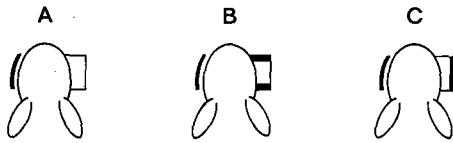


Fig. 4. Six of the 11 rabbits went through the same procedure as in Figs. 2 and 3, but now one eye was covered completely in all training sessions.

testing shown in Fig. 3. This means that the rabbit has a strong tendency to fixate the patterns with the temporal part of the retina, both in apparatus in which it is free to move very close to the targets<sup>4,7,10,13,15,19</sup> and in those in which the choice has to be made at a distance<sup>6,11,14,20</sup>. These findings make it clear that the visual discrimination is mediated by the central pathways which originate from the temporal retina<sup>3,8,12,18</sup>.

The authors are greatly indebted to Mr. B.L.F. Weyer, Mrs. I. van Aalst-de Bloois and Mr. H.W. Dronk for their technical assistance.

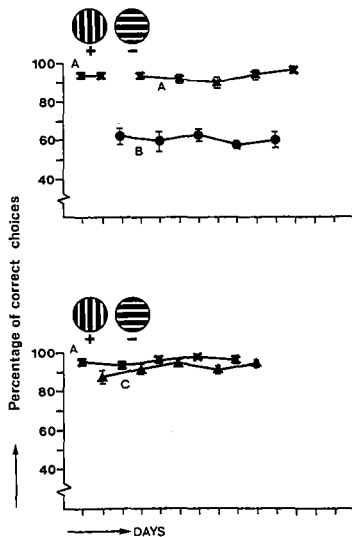


Fig. 5. Same procedure as in Fig. 3, but with one eye completely covered.

- 1 Choudhury, B.P. and Whitteridge, D., Subcortical and cortical projection of the rabbit's visual field, *J. Physiol. (Lond.)*, 176 (1965) 14.
- 2 De Graauw, J.G. and Van Hof, M.W., Frontal myopia in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 1 (1980) 339-341.
- 3 Hughes, A. and Vaney, D.I., The organization of binocular cortex in the primary visual area of the rabbit, *J. Comp. Neurol.*, 204 (1982) 151-164.
- 4 Kersch, R., Vergleichende Untersuchungen zum Lernverhalten von Hauskaninchenrassen unterschiedlicher Körpergrösse. In 'Säugetierkundliche Mitteilungen', B.L.V., München, 1977, pp. 114-159.
- 5 Lashley, K.S., The mechanism of vision. I. A method for rapid analysis of pattern vision in the rat, *J. Genet. Psychol.*, 37 (1930) 453-460.
- 6 Nuboer, J.F.W., Spectral discrimination in the rabbit, *Doc. Ophthalmol.*, 30 (1971) 279-298.
- 7 Schneider, C.W., Behavioral determinations of critical flicker frequency in the rabbit, *Vision Res.*, 8 (1968) 1227-1234.
- 8 Swadlow, H.A., Efferent neurons and suspected interneurons in binocular visual cortex of the awake rabbit: receptive fields and binocular properties, *J. Neurophysiol.*, 59 (1988) in press.
- 9 Thomson, J.M., Woolsey, C.N. and Talbot, S.A., Visual areas I and II of the cerebral cortex of the rabbit, *J. Neurophysiol.*, 13 (1950) 277-288.
- 10 Towns, L.C., *Visual Discrimination in the Rabbit Before and After Visual Cortex Ablation*, unpublished Ph.D. dissertation, Indiana University, 1972.
- 11 Vaney, D.I., The grating acuity of the wild European rabbit, *Vision Res.*, 20 (1980) 87-89.
- 12 Vaney, D.I. and Hughes, A., Single unit receptive fields in rabbit primary binocular cortex, *Exp. Brain Res.*, 46 (1982) 257-262.
- 13 Van Hof, M.W., Discrimination between striated patterns of different orientation in the rabbit, *Vision Res.*, 6 (1966) 89-94.
- 14 Van Hof, M.W., Visual acuity in the rabbit, *Vision Res.*, 7 (1967) 749-751.
- 15 Van Hof, M.W. and Lagers-van Haselen, G.C., The retinal fixation area in the rabbit, *Exp. Neurol.*, 41 (1973) 218-221.
- 16 Van Hof, M.W. and Russell, I.S., Binocular vision in the rabbit, *Physiol. Behav.*, 19 (1977) 121-128.
- 17 Van Hof, M.W., The accuracy of tilt discrimination in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 4 (1982) 315-318.
- 18 Van Sluyters, R.C. and Stewart, D.L., Binocular neurons of the rabbit's visual cortex: receptive field characteristics, *Exp. Brain Res.*, 19 (1974) 166-195.
- 19 Washburn, M.F. and Abbott, E., Experiments on the brightness value of red for the light-adapted eye of the rabbit, *J. Anim. Behav.*, 2 (1912) 146-180.
- 20 Zilbert, D.E. and Riesen, A.H., A comparison of the effects of infant and adult retinal lesions upon visual acuity in the rabbit, *Exp. Neurol.*, 33 (1971) 445-458.



## SAMENVATTING

Het zenuwstelsel van mens en dier wordt met verschillende methoden bestudeerd. Dit leidt er vaak toe dat de onderzoeksresultaten met die methoden verkregen, resulteren in het ontstaan van onderling gescheiden subdisciplines. Dit geschiedt ook daar waar in beginsel integratie van vakgebieden technisch wel degelijk mogelijk is.

Bij het bestuderen van het visueel systeem vormen de resultaten van electrofysiologisch onderzoek met behulp van micro-electroden een vakgebied op zichzelf. Slechts bij uitzondering wordt getracht verbanden te leggen met resultaten van gedragsexperimenten.

In dit proefschrift wordt een poging gedaan om te onderzoeken in hoeverre er verband gelegd kan worden tussen visuele discriminatie experimenten bij het konijn en resultaten van electrofysiologisch onderzoek zoals beschreven in de literatuur.

De gedachtengang is eenvoudig. Het konijn is in staat lijnstukken van verschillende helling te onderscheiden. Dit is aangetoond door middel van visuele discriminatie experimenten. Verder is uit dergelijke experimenten gebleken dat na ablatie van de visuele cortex het vermogen om lijnstukken van verschillende orientatie

te detecteren - in tegenstelling tot het vermogen om vlakken van verschillende helderheid te discrimineren - verloren is.

Er is bij het konijn veel onderzoek gedaan naar electrofysiologische reacties van enkele zenuwcellen in de visuele cortex op lichtprikkel. Onder andere is onderzocht hoe deze cellen reageren op de grootte van de helling van streep patronen op het netvlies geprojecteerd.

De vraag is nu of de resultaten van beide onderzoeksmethoden met elkaar in verband gebracht kunnen worden. Of, anders gezegd: is het gedragsresultaat te verklaren uit de electrofysiologische eigenschappen van de enkele zenuwcellen in de visuele cortex ?

De eerste drie hoofdstukken van dit proefschrift behandelen voornamelijk technische aspecten van visuele discriminatie bij het konijn, die bestudeerd moesten worden om uiteindelijk relaties te kunnen leggen met de uit de literatuur bekende studies over de electrofysiologische eigenschappen van het visuele systeem.

In hoofdstuk 1 worden de methodieken van visuele discriminatie vergeleken. Ondanks de grote verschillen kunnen drie grondtypen onderscheiden worden:

1. Keuze uit twee patronen die direct op de luikjes worden geprojecteerd vlak voor de neus van het dier. Hierbij is het

mogelijk dat beide patronen tegelijkertijd op de retinae afgebeeld worden (Fig. 1-10).

2. Proefopstellingen waarbij aan de binnenzijde van de kooi een scheidingswand tussen de luikjes is aangebracht. Hierdoor kan het dier, bij het naderen van een van de luikjes, slechts het daarbij behorende patroon zien (Fig. 1-11).
3. In deze opstelling kunnen de patronen nooit bereikt worden; de keuze wordt op afstand gemaakt (Fig. 1-12).

Hoofdstuk 2 is gebaseerd op een vroeger uitgevoerd onderzoek waarin was gebleken dat tijdens patroondiscriminatie in een trainingsopstelling, waarbij de patronen direct op de luikjes - dus enkele centimeters voor het oog - geprojecteerd worden, het dier in een zodanige positie zit, dat de patronen op de temporale retina worden afgebeeld (zie ook bijlage A). Aangezien de meeste gedragsexperimenten, beschreven in de volgende hoofdstukken, uitgevoerd waren in de proefopstelling afgebeeld in Fig. 1-12, waarin de patronen 25 cm voor de luikjes geprojecteerd werden, met als gevolg een goed gefocusseerd retinaal beeld, was het van belang na te gaan of in deze situatie de beelden ook op de temporale retina worden afgebeeld. Door middel van gedeeltelijke occlusies van het gezichtsveld tijdens patroondiscriminatie werd aangetoond dat dit inderdaad het geval was. Dit heeft als gevolg dat bepaalde gedeelten van de visuele cortex, die impulsen ontvangen uit de temporale retina, in het bijzonder betrokken zijn bij het patroondiscrimineren. Voor integratie van de

resultaten van gedrags- en electrofysiologische studies moet dus gebruik worden gemaakt van gegevens van neuronen in en om de binoculaire cortex. Als bijlagen (A,B,C,D, en E) zijn copieën van publikaties toegevoegd die alle betrekking hebben op de temporale retina.

In hoofdstuk 3 is de keuzestrategie tijdens visuele discriminatie beschreven. Het bleek uit video-opnamen dat in alle drie typen trainingsopstellingen, zoals hierboven aangegeven, sprake is van successief discrimineren. Bij het begin van iedere presentatie zat het dier voor één van de luikjes. Verscheen het negatieve patroon, dan ging het naar het andere luik; verscheen het positieve patroon, dan werd dit direct geopend. Dit betekent dat de beslissing gebaseerd kan zijn op zowel het verschijnen van het positieve als het negatieve patroon. Met andere woorden, na één of maximaal twee op elkaar volgende presentaties van de patronen op de temporale retina werd de beslissing gemaakt. Dit is een relatief eenvoudige situatie, die - optisch gezien - zich in feite in het electrofysiologisch experiment bij bestudering van enkele zenuwcellen in en om het binoculaire corticale gebied ook voordoet.

In hoofdstuk 4 zijn de gedragsresultaten beschreven van konijnen die getraind waren vertikale van horizontale gestreepte patronen te onderscheiden onder omstandigheden van optimale focusering. Het bleek dat de dieren daarna zonder hertraining rijen vertikale

van horizontale bollen konden onderscheiden, mits de afstand tussen de bollen niet groter was dan de gemiddelde diameter van de door Vaney en Hughes (1982) in het binoculaire corticale gebied onderzochte orientatiegevoelige cellen. Dit kan een uitgangspunt zijn voor nader electrofysiologisch onderzoek.

In hoofdstuk 5 wordt allereerst een verband gelegd tussen de nauwkeurigheid waarmee in het gedragsexperiment hellingsverschillen tussen enkele balken van 12,5 cm breed op 25 cm afstand gedetecteerd kunnen worden en de gemeten electrofysiologische reacties van enkele zenuwcellen op zulke balken. De nauwkeurigheid van hellingsdetectie laat zich verklaren wanneer men aanneemt dat het visuele systeem de ontladingen van de orientatiegevoelige cellen interpreteert op een "alles of niets" wijze. Hiermee wordt het volgende bedoeld. De orientatiegevoelige cellen met als optimale orientatie vertikaal, zullen maximaal ontladen als een op de temporale retina geprojecteerde balk vertikaal staat en niet zullen ontladen als de balk een afwijking van vertikaal vertoont gelijk aan of groter dan de halve tuning range. Wanneer het zenuwstelsel slechts acht zou slaan op maximaal vs niet vuren van orientatiegevoelige cellen, dan ontstaat het volgende beeld. Tuning ranges kleiner dan  $20^{\circ}$  zijn electrofysiologisch in de visuele cortex corresponderend met de temporale retina niet gevonden. Hellingsdetectie discriminatie met hoekverschillen kleiner dan  $10^{\circ}$  geeft inderdaad resultaten op kansniveau. Naarmate het hoekverschil groter wordt gemaakt zullen

er meer cellen mee gaan doen aan dit "alles of niets" proces en stijgen de percentages juiste keuzen.

Anders ligt het met streeppatronen van 10 cm diameter bestaande uit witte en zwarte strepen van 1,25 cm breed. Hiermee liggen de scores in het gedragsexperiment aanzienlijk hoger (Fig. 5-4). Er zijn geen electrofysiologische experimenten gedaan waarbij het effect van dit soort patronen op de responsen van de enkele cel van orientatiegevoelige cellen bestudeerd werden. Het laat zich denken dat bij presentatie van streeppatronen in plaats van balken de tuning range versmalt, zoals dit is beschreven door Albrecht c.s. (1980) en passend in de benadering van het visuele systeem, zoals gevolgd door Campbell (1974) en de Valois c.s. (1980).

Ondanks het feit dat dit alles nieuwe vragen oproept, heeft het onderzoek in dit proefschrift een aantal resultaten opgeleverd die erop wijzen dat de visuele cortex van het konijn een veelbelovend object is voor geïntegreerd gedrags- en fysiologisch onderzoek betreffende informatieverwerking in het visuele systeem.

## SUMMARY

The purpose of this thesis is to try to establish a correlation between results from behavioural studies concerning the visual discrimination process in the rabbit and results from electrophysiological studies in this species.

Several two-choice discrimination apparatus are described in chapter 1.

It had been shown earlier that in a discrimination apparatus in which the rabbit is free to move close to the targets, the animal has a strong tendency to fixate the targets with the temporal part of the retina. To investigate whether this also applied to a discrimination apparatus with patterns projected at 25 cm distance from the gates, Dutch belted rabbits were trained to discriminate striated patterns of different orientation at this distance. Covering of the lateral part of the visual field did not disturb the learned behaviour, but covering of the frontal visual field reduced the percentage of correct choices to chance level. This means that also in this situation the temporal part of the retina appeared to be pre-eminently important in the discrimination process. Animals with bilateral lesions of the colliculus superior were as capable to discriminate striated patterns as normal ones (chapter 2).

In chapter 3 the motor strategy during visual discrimination is described. It was found that "two-choice" discrimination in the rabbit is basically "successive discrimination".

In the experiments reported on in chapter 4, rabbits were trained to discriminate vertical versus horizontal bars. There was immediate transfer to vertical and horizontal rows of dots, provided that the visual angle, under which the distance between the individual dots was seen, was smaller than the mean size of the cortical orientation sensitive fields in the binocular area (Vaney and Hughes, 1982).

A comparison was made between the rabbit's ability to discriminate striated patterns as well as single bars of different orientation (chapter 5, Fig. 5-4). An attempt was made to correlate these results with tuning curves of the orientation sensitive cells as described by Swadlow (1988).



## REFERENTIES

- Albrecht, D.G., De Valois, R.L. and Thorell, L.G., Visual Cortical Neurons: are bars or gratings the optimal stimuli?, Science, 207 (1980), 88-90.
- Barlow, H.B., The twelfth Bartlett memorial lecture: the role of single neurons in the psychology of perception, Quarterly Journ. Exp. Psych., 37A (1985) 121-145.
- Blazek, N.Ch. and Harlow, H.F., Persistence of performance differences on discriminations of varying difficulty, J. Comp. and Physiol. Psychol., 48 (1955) 86-89.
- Bradley, A., Skottun, B.C., Ohzawa, I., Sclar, G. and Freeman, R.D., Visual orientation and spatial frequency discrimination: a comparison of single neurons and behavior, J. Neurophysiol., 57 (1987) 755-772.
- Brown, R.H., The dim visibility curve of the rabbit, J. Gen. Psychol., 14 (1936) 62-82.
- Brown, R.H., Color vision in the rabbit, J. Gen. Psychol., 14 (1936) 83-97.
- Brown, R.H., The bright visibility curve of the rabbit, J. Gen. Psychol., 17 (1937) 323-338.
- Campbell, F.W. and Maffei, L., Contrast and spatial frequency, Scientific Am., 231 (1974) 106-115.
- Campbell, F.W., The transmission of spatial information through the visual system, the Neurosciences, 3rd studyprogram, The MIT Press, (1974) 95-103.
- Choudhury, B.P. and Whitteridge, D., Subcortical and cortical projection of the rabbit's visual field, J. Physiol. (London), 176 (1965) 14.
- Chow, K.L., Masland, R.H. and Stewart, D.L., Receptive field characteristics of striate cortical neurons in the rabbit, Brain Res., 33 (1971) 337-352.
- Collewijn, H., Oculomotor areas in the rabbit's midbrain and pretectum, J. Neurobiol., 6 (1975) 3-22.
- Elferink, A.J.A. and van Hof, M.W., Visual discrimination of a row of dots of different orientation in the rabbit, abstract EBBS meeting, Zürich (1988).

Gellermann, L.W., Chance orders of alternating stimuli in visual discrimination experiments, *J. Genet. Psychol.* 42 (1933) 206-208.

Giolli, R.A. and Pope, J.E., The anatomical organization of the visual system of the rabbit, *Doc. Ophthalmol.*, 30 (1971) 9-31.

de Graauw, J.G. and M.W. van Hof, Frontal myopia in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 1 (1980) 339-341.

Granit, R., The concept "Receptive Field", *Doc. Ophthalmol. Proc. Ser. 4* (1974), 3-9.

Gross, C.G., Rocha-Miranda, C.E. and Bender, D.B., Visual properties of neurons in inferotemporal cortex of the macaque, *J. Neurophysiol.*, 35 (1972) 96-111.

Hobbelen, J.F. and van Hof, M.W., Monocular pattern discrimination in rabbits with unilateral lesions of the motor cortex, *Physiol. Behav.* 21 (1978) 119-124.

van Hof, M.W., Discrimination between striated patterns of different orientation in the rabbit, *Vision Res.*, 6 (1966) 89-94.

van Hof, M.W., Visual acuity in the rabbit, *Vision Res.*, 7, (1967) 749-751.

van Hof, M.W., Mechanisms of orientation discrimination in the rabbit, *Exp. Neurol.*, 28 (1970) nr 3, 494-500.

van Hof, M.W. and Lagers-van Haselen, G.C., The retinal fixation area in the rabbit, *Exp. Neurol.*, 41 (1973) nr 1, 218-221.

van Hof, M.W. and Lagers-van Haselen, G.C., Monocular pattern discrimination in rabbits after unilateral ablation of the visual cortex, *Exp. Neurol.*, 46 (1975) nr 1, 257-259.

van Hof, M.W. and Russell, I.S., Binocular vision in the rabbit, *Physiol. Behav.*, 19 (1977) 121-128.

van Hof, M.W., Orientation acuity in the rabbit, In: L. Maffei (Ed.) *Pathophysiology of the visual system*, (1981) 75-81.

van Hof, M.W., The accuracy of tilt discrimination in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 4 (1982) 315-318.

van Hof, M.W., van Hof-van Duin, J. and Hobbelen, J.F., Visual discrimination after bilateral removal of the visual cortex in the rabbit, *Behav. Brain Res.* 9 (1983) 257-262.

van Hof, M.W. and van Hof-van Duin, J., The contribution of the rewarded and unrewarded stimulus in two-choice pattern discrimination in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 11 (1984) 135-143.

van Hof, M.W., de Vos-Korthals, W.H. and Lagers-van Haselen, G.C., The contribution of the rewarded and unrewarded stimulus in two-choice pattern discrimination after an unilateral ablation of the occipital lobe in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 18 (1985) 75-78.

van Hof, M.W., de Vos-Korthals, W.H., and Lagers-van Haselen, G.C., Eye-closure procedure and the visual deficit after unilateral ablation of the occipital lobe in the rabbit, *Behav. Brain Res.*, 24 (1987) 157-159.

Hubel, D.H. and Wiesel, T.N., Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex, *J. Physiol.*, 160 (1962) 106-154.

Hubel, D.H. and Wiesel, T.N., Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat, *J. Neurophysiol.*, 28 (1965) 229-289.

Hubel, D.H., and Wiesel, T.N., Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex, *J. Physiol.*, 195 (1968) 215-243.

Hughes, A., Single units of the rabbit visual cortex, *Proc. Physiol. Soc., J. Physiol.*, 198 (1968) 120-121.

Hughes, A., Single unit observations in conflict with van Hof's theory of orientation discrimination in the rabbit, *Exp. Neurol.*, 33 (1971) 528-534.

Hughes, A., Topographical relationships between the anatomy and physiology of the rabbit's visual system, *Doc. Ophthalmol.*, 30 (1971) 33-159.

Hughes, A., A schematic eye for the rabbit, *Vision Res.*, 1 (1972) 123-138.

Hughes A. and Vaney, D.I., The refractive state of the rabbit eye: variation with eccentricity and correction for oblique astigmatism, *Vision Res.*, 18 (1978) 1351-1355.

Hughes, A. and Vaney, D.I., The organization of binocular cortex in the primary visual area of the rabbit, *J. Comp. Neurol.*, 204 (1982) 151-164.

Kersch, R., Vergleichende Untersuchungen zum Lernverhalten von Hauskaninchenrassen unterschiedlicher Körpergrösse, Säugetierkundliche Mitteilungen, 2 (1977) 114-158.

Klüver, H. and Bucy, P., Preliminary analysis of functions of the temporal lobes in monkeys, Arch. Neurol. & Psychiat., 42 (1939) 979-1000.

Konorski, J., Integrative activity of the brain, the University of Chicago Press, (1967).

Lagers-van Haselen, G.C. and van Hof, M.W., The temporal retina and visual discrimination in the rabbit, Behav. Brain Res., in press.

Lashley, K.S., The mechanism of vision: I. A method for rapid analysis of pattern vision in the rat, J. Genet. Psychol., 37 (1930) 453-460. Zie ook: The neuropsychology of Lashley, eds Beach, F.A., Hebb, D.O., Morgan, C.T. and Nissen, H.W., McGraw-Hill Book Comp. Inc. (1960).

Lashley, K.S., The mechanisms of vision XV Preliminary studies of the rat's capacity for detail vision, Journ. Genet. Psychol., 18 (1938) 123-193.

Lashley, K.S., Conditional reactions in the rat, J. Psychol., 6 (1938) 311-324. Zie ook: The neuropsychology of Lashley, eds Beach, F.A., Hebb, D.O., Morgan, C.T. and Nissen, H.W., McGraw-Hill Book Comp. Inc. (1960).

Lashley, K.S., Chow, K.L. and Semmes, J., An examination of the electrical field theory of cerebral integration, Psychol. Rev., 58 (1951) 123-136.

Lettvin, J.Y., Maturana, H.R., McCulloch, W.S. and Pitts, W.H., What the frog's eye tells the frog's brain, Proc. Inst. Radio Eng., 47 (1959) 1940-1951.

Levick, W.R., Receptive fields and trigger features of ganglion cells in the visual streak of the rabbit's retina, J. Physiol. 188 (1967) 285-307.

van der Mark, F. and Meyer, J.H.C., Automatic control of installations for experiments relating to physiological research of the visual system, Comput. Progr. Biomed., 4 (1974) 35-41.

McIlwain, J.T., Receptive fields of optic tract axons and lateral geniculate cells: peripheral extent and barbiturate sensitivity, J. Neurophysiol., 27 (1964) 1154-1173.

McKintosh, N.J., The Psychology of animal learning, Acad. Press, London (1974) 730.

Murphy, E.H. and Berman, N., The rabbit and the cat : a comparison of some features of response properties of single cells in the primary visual cortex, *J. Comp. Neurol.*, 188 (1979) 401-427.

Nuboer, J.F.W., Photometry in a wild rabbit, *Acta Physiol. Pharmacol. Neerl.*, 15, (1969) 61-62.

Nuboer, J.F.W., Visual acuity, spectral sensitivity and spectral discrimination in the rabbit, Thesis, (1971) Utrecht.

Nuboer, J.F.W., Spectral discrimination in the rabbit, *Doc. Ophthalmol.*, 30 (1971) 279-298.

Pavlov, I.P., Conditioned reflexes: an investigation of the physiological activity of the cerebral cortex, translated and edited by Anrep, G.V., London: Oxford University Press (1927).

Penfield, W. and Rasmussen, Th., The cerebral cortex of man; a clinical study of localization of function, The Macmillan Company, New York (1952).

Penfield, W., The interpretive cortex, *Science* 129 (1959) 1719-1725.

Perrett, D.I., Rolls, E.T. and Caan, W., Visual neurones responsive to faces in the monkey temporal cortex, *Exp. Brain Res.*, 47 (1982) 329-342.

Perrett, D.I., Smith, P.A.J., Potter, D.D., Mistlin, A.J., Head, A.S., Milner A.D. and Jeeves, M.A., Neurones responsive to faces in the temporal cortex: studies of functional organization, sensitivity to identify and relation to perception, *Human Neurobiol.* 3 (1984) 197-208.

Perrett, D.I., Smith, P.A.J., Mistlin, A.J., Chitty, A.J., Head, A.S., Potter, D.D., Broennimann, R., Milner, A.D. and Jeeves, M.A., Visual analysis of body movements by neurones in the temporal cortex of the Macaque monkey: a preliminary report, *Behav. Brain Res.* 16 (1985) 153-170.

Perrett, D.I., Smith, P.A.J., Potter, D.D., Mistlin, A.J., Head, A.S., Milner, A.D. and Jeeves, M.A., Visual cells in the temporal cortex sensitive to face view and gaze direction, *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 223 (1985) 293-317.

Perrett, D.I., Mistlin, A.J. and Chitty, A.J., Visual neurones responsive to faces, *Tins*, 10 (1987) nr 9, 358-364.

Russell, I.S., van Hof, M.W. and Hobbelen, J.F., Visual discrimination learning in corpus callosum sectioned rabbits, *Physiol. Behav.* 21 (1978) nr 4, 629-637.

Russell, I.S., van Hof, M.W. and Collewyn, H., Visual and oculomotor function in optic chiasma-sectioned rabbits, *Exp. Brain Res.*, 66 (1987) 61-73.

Schneider, C.W., Behavioural determinations of critical flicker frequency in the rabbit, *Vision Res.*, 8 (1968) 1227-1234.

Schneider, G.E., Two visual systems, *Science*, 163 (1969) 895-902.

Sherrington, Ch., The integrative action of the nervous system, Yale University Press (1906).

Skottun, B.C., Bradley, A., Sclar, G., Ohzawa, I. and Freeman, R.D., The effects of contrast on visual orientation and spatial frequency discrimination : a comparison of single cells and behavior, *J. Neurophysiol.*, 57 (1987) 773-786.

van Sluyters, R.C. and Stewart, D.L., Binocular neurons of the rabbit's visual cortex: receptive field characteristics, *Exp. Brain Res.*, 19 (1974) 166-195.

Sperry, R.W., Miner, N. and Myers, R.E., Visual pattern perception following subpial slicing and tantalum wire implantations in the visual cortex, *J. Comp. Physiol.*, 48 (1955) 50-58.

van der Steen, J., Oogbewegingen in drie dimensies bij het konijn onder passieve en actieve omstandigheden, Ph.D. thesis (1981) Erasmus Universiteit Rotterdam.

van der Steen, J. and Collewyn, H., Ocular stability in the horizontal, frontal and sagittal planes in the rabbit, *Exp. Brain Res.*, 56 (1984) 263-274.

Sutherland, N.S., Outlines of a theory of visual pattern recognition in animals and man, *Proc. Roy. Soc. B.*, 171 (1968) 297-317.

Swadlow, H.A. and Weyand, T.G., Corticogeniculate neurons, corticotectal neurons and suspected interneurons in visual cortex of awake rabbits : receptive-field properties, axonal properties and effects of EEG arousal, *J. Neurophysiol.*, 57 (1987) 977-1001.

Swadlow, H.A., Efferent neurons and suspected interneurons in binocular visual cortex of the awake rabbit: receptive fields and binocular properties, *J. Neurophys.*, 59 (1988) nr 4, 1162-1188.

Thompson, J.M., Woolsey, C.N. and Talbot, S.A., Visual areas I and II of the cerebral cortex of the rabbit, *J. Neurophysiol.*, 13 (1950) 277-288.

Towns, L.C., Visual discrimination in the rabbit before and after visual cortex ablation, unpublished Ph.D. thesis (1972) dept. of Psychology, Indiana University.

Vandenbussche, E. and Orban, G.A., Meridional variations in the line orientation discrimination of the cat, *Behav. Brain Res.*, 9 (1983) 237-255.

de Valois, R.L. and de Valois, K.K., Spatial vision, *Ann. Rev. Psychol.*, 31 (1980) 309-341.

Vaney, D.I., Studies on the visual system of the rabbit, unpublished Ph.D. thesis (1979) Australian National University, Canberra.

Vaney, D.I., The grating acuity of the wild European rabbit, *Vision Res.*, 20 (1980) 87-89.

Vaney, D.I. and Hughes, A., Single unit receptive fields in rabbit primary binocular cortex, *Exp. Brain Res.*, 46 (1982) 257-262.

de Vos-Korthals, W.H. and van Hof, M.W., Pattern discrimination after unilateral and bilateral ablation of the occipital lobe in the rabbit, *Behav. Brain. Res.*, 2 (1981) 219-222.

Washburn, M.W. and Abbott, E., Experiments on the brightness value of red for the light-adapted eye of the rabbit, *J. Animal Behav.*, 2 (1912) nr 3, 145-180.

Yerkes, R.M., *The dancing mouse*, (1907) New York: McMillan.

Zilbert, D.E. and Riesen, A.H., A comparison of the effects of infant and adult retinal lesions upon visual acuity in the rabbit, *Exp. Neurol.* 33 (1971) 445-458.

Zuidam, I. and Collewyn, H., Vergence eye movements of the rabbit in visuomotor behavior, *Vision Res.*, 19 (1979) 185-194.

CURRICULUM VITAE van Gerardina Christina Lagers-van Haselen,  
geboren te Maarssen, 10 maart 1946.

- November 1948 : verhuisd naar Soesterberg.
- Juni 1964 : Eindexamen HBS-B, Eerste Christelijk Lyceum  
te Zeist.
- Januari 1969 : Kandidaatsexamen psychologie,  
Rijksuniversiteit Utrecht.
- Mei 1969 : Huwelijk met George H.G. Lagers  
te Loosdrecht.
- November 1972 : Geboorte van Frits Jan George  
te Vlaardingen.
- April 1975 : Geboorte van Cornelis Johannes (Kees)  
te Gouda.
- Februari 1977 : Doctoraal examen Psychologie in de  
vakken : Functieleer en Technopsychologie  
Fysiologische Psychologie  
Wetenschapstheorie  
Algemene Fysiologie  
Katholieke Hogeschool Tilburg
- December 1979 : Geboorte van Roderick Clemens Jurian (Roy)  
te Mountain View, Californië, VS.



## POSTSCRIPTUM

Bij mijn afstuderen drukte Professor Brunia mij de hand en zei: "Nu ga je zeker promoveren?". Ik heb dat toen hartgrondig ontkend.

Dat het toch zover is gekomen, is te danken aan mijn promotor Professor Dr M.W. van Hof. Hij heeft bij mij de interesse gewekt en heeft grote bewondering afgedwongen voor zijn vermogen mensen te stimuleren en te sturen. Het waren zijn enthousiasme voor het wetenschappelijk onderzoek en het vertrouwen dat hij in mij stelde, die me de energie hebben gegeven om door te zetten. Ik ben hem veel dank verschuldigd voor zijn bezielende leiding.

Voor het aandachtig en kritisch lezen van het manuscript ben ik Professor Dr H. Collewyn, Professor Dr A. Gramsbergen en mijn Utrechtse leermeester Professor Dr E.P. Köster zeer erkentelijk.

De tekst van dit proefschrift bestaat uit 131970 aanslagen. Dit getal mag gerust met tien vermenigvuldigd worden om een idee te geven hoeveel werk mevrouw E. Benckhuijsen-Bongers eraan heeft gehad. "Liesbeth, je bent geweldig! Je doet altijd alles "even" en op een hartelijke en zonnige manier. Heel veel dank voor al je raad en daad".

In de beginperiode hebben mevrouw Y.Th. Aberson-Kap en mevrouw I. van Aalst-de Bloois ook heel wat typewerk verricht en toen ging dat nog zonder tekstverwerker. "Dank je Yvonne en Irene".

Bovendien wil ik Irene bedanken voor de nauwgezetheid waarmee ze de training van de konijnen uitvoerde en de heer W.H. Dronk (Henk) voor de verzorging van de dieren.

Alle tekeningen zijn gemaakt door de heer B.L.F. Weijers. Hij tekende met grote precisie en waar het kon kwam zijn artistieke aanleg aan het licht. Dat heeft sommige plaatjes extra leuk gemaakt. "Heel veel dank Ben!".

Het Audiovisueel Centrum heeft op zeer hulpvaardige wijze de fotografische reproductie verzorgd.

Dr J.H. Reuter heeft met grote nauwkeurigheid de foto's gemaakt van de projecties van diverse patronen op de sclera van geënucléeerde albino-ogen. "Hans, je hebt me daar enorm mee geholpen, nogmaals veel dank!".

Iemand, die vanaf 1971 binnen en later ook buiten "het werk" een grote rol heeft gespeeld is Dr W.H. de Vos-Korthals. "Wil, je bent altijd een grote steun en toeverlaat voor me geweest. Het heeft geresulteerd in een dikke vriendschap, die voor mij veel betekent".

Margreet (Manshot), met wie ik na zoveel jaren vierhandig pianospelen een hechte band heb gekregen, en Wil nemen samen het paranimfschap op zich. "Jullie waren beiden onmiddellijk

enthousiast en bereid het te doen, geweldig!"

Een heel bijzondere plaats wordt ingenomen door George en de kinderen. George heeft me altijd gesteund en de ruimte gegeven, die nodig was. Frits, Kees en Roderick waren en zijn, ieder op zijn manier, bereid te helpen en laten dikwijls zelfs iets van trots blijken. Het is mede dankzij hun instelling dat het werken aan dit proefschrift mogelijk was.

Ook wil ik mijn moeder, die altijd bereid is te komen oppassen, bedanken voor haar lieve zorg.

Dieke

