

EL ELECTORRETINOGRAMA DEL PERRO POR ESTIMULACION ITERATIVA *

Dr. A. BORRAS — Montevideú

1 — INTRODUCCION

En el presente trabajo se estudian algunas características del electrorretinograma (ERG) del perro obtenido por estimulación luminosa intermitente de gran intensidad.

El uso de foto estimuladores con lámparas de gas que producen destellos de gran intensidad y breve duración se ha introducido hace solo algunos años en el orden experimental y clínico para estudiar los potenciales de las vías ópticas y la respuesta cortical del área de proyección visual.

El análisis del ERG con estímulos de esta naturaleza está en pleno desarrollo. Se ha estudiado en el hombre (1, 2, 3), en la galina y en el embrión de pollo (4, 5) pero aun no se conocen las características del ERG en otros tipos de retina.

El ERG obtenido con esta forma difiere considerablemente del ERG clásico promovido con lámparas de filamento de tungsteno (2). La gran intensidad del destello asegura una estimulación supramáxima sincrónica y total de la retina.

Su funcionamiento en estas condiciones difiere considerablemente de las habituales, donde los estímulos son menos intensos y entran en juego simultánea o sucesivamente fenómenos de inhibición y facilitación. Así como el estudio de la descarga epiléptica que se traduce por una descarga masiva y sincrónica de una zona del cerebro o de su totalidad ha permitido extraer importantes con-

* Trabajo realizado en el Laboratorio de Neurofisiología del Instituto de Ciencias Fisiológicas de la Facultad de Medicina

clusiones fisiológicas, así también la estimulación total y supra-maxima de la retina podrá revelar nuevos aspectos de su fisiología.

Los fotoestimuladores electrónicos del tipo empleado en esta investigación permiten realizar una estimulación iterativa a frecuencias variables sin que se modifique la duración y la intensidad del estímulo, es decir que la energía liberada en cada destello se mantiene constante a cualquier frecuencia. Esta característica asegura una eficacia mayor en comparación con los métodos clásicos para estudiar la respuesta a la estimulación intermitente. En estos al aumentar la frecuencia se disminuye la energía del estímulo al reducir la duración del mismo (6, 7, 8).

El perro como la mayor parte de los mamíferos posee una retina de tipo excitatorio (retina-E de GRANIT) (8, 9). Además es una retina de tipo mixto con conos y bastones. Por esas características se le ha elegido como animal de experimentación.

2 — MATERIAL Y METODO

Se realizaron 9 experimentos en perros adultos de pesos comprendidos entre 4 y 6 kg. Cinco de ellos se estudiaron anestesiados con dial o nembital (0.7 y 0.35 gr. por kg. respectivamente). En los cuatro restantes se obtuvo el ERG sin anestesia general. Para ello se anestesiaron 4 horas antes con nembital (0.35 gr. por kg.) y se realizó la preparación previa infiltración local con novocaina. Una vez pasado el efecto del anestésico se curarizaron con taquiflaxin, inyectando por vía intra-venosa una dosis inicial de 0.1 mgr por kg. y manteniendo la curarización por venoclisis a razón de 0.7 por kg. por minuto. Todos los perros se intubaron o se les colocó cánula traqueal, realizándose respiración artificial.

Se fijó en forma adecuada la cabeza y se descubrió el globo ocular resecaando ambos párpados hasta el reborde orbitario. Se seccionaron los músculos recto superior, oblicuo superior y recto extremo y se disecó la región posterior y superior y externa del globo de modo de dejar una amplia superficie de esclerótica posterior libre de tejido ocular. Estas manipulaciones tuvieron la doble finalidad de exponer una superficie limpia donde colocar el electrodo posterior

y de eliminar los músculos oculares adyacentes para disminuir los movimientos oculares y anular del registro los potenciales oculares.

Se utilizaron electrodos húmedos de plata-cloruro de plata-pabilo-suero fisiológico. Se colocaron en número de dos, uno anterior en la córnea, inmediatamente por fuera o por dentro de la pupila, y uno posterior en la parte posterior del globo ocular próximo a la emergencia del nervio óptico. Con los electrodos en estas posiciones, en los polos anterior y posterior del ojo, el ERG alcanzó su mayor voltaje. La fidelidad de los electrodos se controló colocandolos en corto circuito y registrando la línea de base del aparato con el máximo de amplificación. Se mantuvieron húmedos los electrodos, la córnea y la esclerótica mediante instilación repetida de suero fisiológico.

Como aparato de amplificación y de registro se utilizó un electroencefalografo «OFFNER» de cuatro canales, con inscripción de tinta. Consta de cuatro etapas de amplificación acopladas por capacidad y resistencia. Las agujas inscriptoras se mueven por un mecanismo electromagnético. Se trata de un amplificador de corriente alterna donde no se filtraron las frecuencias más lentas. En estas condiciones el aparato amplifica a satisfacción frecuencias comprendidas entre 0.5 y 80 ciclos/segundo. La constante de tiempo que se empleó en estas experiencias fué de 180 milisegundos, la mayor que posee el aparato. La precisión de las características del amplificador es pertinente al considerar el ERG, pues durante la estimulación de la retina se producen variaciones lentas de potencial que pueden ser modificadas por el amplificador en su amplitud y polaridad.

Los electrodos se conectaron a las grillas de entrada de tal manera que leyendo lo trazados de izquierda a derecha, un desplazamiento hacia arriba de la aguja indica positividad del electrodo corneano con respecto al escleral y viceversa. Esta convención que se emplea en electroretinografía desde el siglo pasado es opuesta a la empleada corrientemente en neurofisiología donde los desplazamientos hacia arriba indican negatividad del electrodo activo.

Se estimuló la retina con un fotoestimulador «Vareclat II». Este aparato está compuesto por un circuito electrónico que alimenta

una lámpara de destellos de gas. La energía liberada en cada destello es constante para cualquier frecuencia, de 0.3 joule. La duración de cada destello es constante, de 100 microsegundos. Tienen un pico de máxima intensidad en la primera mitad del ciclo (antes de los 50 microsegundos). Se trata de una eliminación más intensa que la de la radiación solar, que se percibe claramente con los ojos cerrados. Un solo destello deslumbra durante varios segundos y es suficiente para desadaptar totalmente a la oscuridad al ojo humano, durante varios minutos (2). La lámpara está colocada en el foco de un espejo parabólico recubierto por un vidrio convexo blindado para evitar los artificios de la chispa.

El dispositivo electrónico comprende : (1) un circuito oscilador de bloqueo seguido de un tubo de inversión que produce impulsos de frecuencia variable; (2) un segundo circuito oscilador destinado a producir la repetición del impulso provocado por el primer oscilador; (3) un «thyatron» y bobina de alta tensión para desencadenar los destellos. La lámpara está montada en los bornes de un condensador alimentado por una válvula de alta tensión. La constante de tiempo del circuito de carga es tal que en 10 milisegundos el condensador se ha cargado al 93 p.100 de su tensión de funcionamiento.

Se emplearon destellos simples a una frecuencia variable de 1.2 a 70 por segundo. El foco se colocó a 15 cm. del ojo. Se utilizó por consiguiente en todas las experiencias un estímulo luminoso constante en su energía y en área de retina estimulada.

La fuente luminosa es de un color blanco azulado pero cubre toda la banda del espectro visible.

En todas las experiencias se procedió en la misma forma, registrando en un canal el ERG y en el inmediato inferior el estímulo por intermedio de una célula fotoeléctrica. La señal del estímulo registró una duración constante de 12 milisegundos, 120 veces mayor que la duración real del mismo. Esta diferencia es debida a las características del amplificador y la inercia del sistema mecánico.

El papel de registro se desplazó a velocidades variables de 0.5 a 5 cm/seg.

3 — RESULTADOS

1) **Características generales** — Con estímulos intensos y breves el ERG del perro presentó dos ondas fundamentales que han sido descritas en todos los animales de experimentación y en el hombre: una primera onda negativa, onda **a**; y una segunda onda positiva, onda **b**. La onda **c** positiva que continúa a la onda **b** y el efecto «off» no fueron registrados.

Se considera onda **a** a la deflexión negativa inicial desde su comienzo en la línea de base hasta su retorno a la misma. La onda **b** continúa directamente a la rama ascendente de la onda **a**, y, forma una deflexión positiva y termina alcanzando nuevamente la línea de base (Fig. 1, 2 e 3). La onda **a** es profunda y breve. Es la onda de mayor amplitud del ERG. Sus valores oscilan en las diversas experiencias entre 100 y 200 microvoltios. Su duración es de 20 a 40 milisegundos. La onda **a** siempre es simple, con una rama descendente y otra ascendente que no presentan accidentes dignos de mención (Fig. 1,5A).

La onda **b** es de menor amplitud y mucho mayor duración en comparación con la onda **a**. Sus valores están comprendidos entre 70 y 150 microvoltios y 180 a 220 milisegundos. La rama ascendente no presenta accidentes y es casi vertical, alcanzando la onda **b** su amplitud máxima en pocos milisegundos. La rama descendente tiene una pendiente más suave y generalmente presenta una o más escotaduras poco profundas (ondas b1, b2, etc.). (Fig. 1 y fig. 5A).

Estas características descritas se observan claramente a frecuencias bajas de estimulación de 1,2 a 3 por segundo (Figs. 2, 3, 4, 5, 11). A mayores frecuencias se modifican la duración, la amplitud y la forma de las ondas.

2) **Modificaciones durante el aumento de la frecuencia** — El hecho más notable es la disminución de la amplitud general del ERG a medida que se aumenta la frecuencia. A una frecuencia de 50-60 por segundo denominada **frecuencia de fusión** el ERG desaparece totalmente (Figs. 1, 2, 3). Con frecuencias ligeramente

menores el ERG aparece y desaparece por momentos (Fig. 3D). La desaparición del ERG a la frecuencia de fusión es brusca y no puede explicarse en función de una reducción progresiva de la amplitud hasta sobrepasar los límites de amplificación del aparato.

En algunas experiencias (Figs. 3, 4) no se observó la disminución gradual con el aumento de la frecuencia sino que a ciertas frecuencias de 5-10 por segundo la amplitud comienza a aumentar y se mantiene hasta una frecuencia de 25 por segundo, para disminuir nuevamente hasta la frecuencia de fusión. Este aumento paradójico inesperado del voltaje no es suficiente sin embargo para que el ERG obtenido a estas frecuencias sobrepase en amplitud al determinado con las frecuencias menores (1,2 a 3 por segundo).

Cuando disminuye regularmente la amplitud del ERG al aumentar la frecuencia disminuye más la de **a** que la de **b** (Fig. 2B). Cuando el voltaje aumenta al aumentar la frecuencia lo hace sobre todo a expensas de un aumento de **b**. La amplitud de **a** en estas condiciones permanece estacionaria o disminuye; más raramente aumenta (Fig. 4).

La duración de las ondas **a** y **b** disminuye al aumentar la frecuencia. Esta reducción se efectúa dentro de ciertos límites de tal modo que a una frecuencia de aproximadamente 15 por segundo la rama descendente de **b** ya es casi vertical y se continúa directamente con la rama descendente de **a** del ciclo siguiente (Figs. 3 y 7). El ERG adquiere así el aspecto de una corriente alterna sinusoidal rectificadora por un rectificador de doble onda y no se modifica hasta que desaparece a la frecuencia de fusión (Figs. 1, 2, 3, 4 y 5).

Al aumentar la frecuencia la onda **b** se hace en general más regular y se simplifica desapareciendo las ondas **b** secundarias (Figs. 1, 2 y 3.)

3) Modificaciones consecutivas a la estimulación por alta frecuencia — Cuando se estimula durante 1 segundo o más a la frecuencia de fusión o a mayor frecuencia y se vuelve bruscamente a la frecuencia inicial, durante varios segundos el ERG presenta modificaciones en forma constante, con respecto a las caracteris-

ticas previas a la estimulación a alta frecuencia (Figs. 8, 9, 10 y 11). Estas modificaciones consisten en una reducción considerable o mismo en una desaparición de la onda **a**. La onda **b** también generalmente se reduce aunque en algunos casos aumenta. El ERG recupera en algunos segundos sus características tanto mayor cuanto mayor es el periodo de estimulación a alta frecuencia (Figs. 8 y 9). El fenómeno es independiente de la frecuencia previa de estimulación pues se observa empleando distintas frecuencias (Fig. 10).

4 — DISCUSION

Los ERG descritos en este trabajo tienen una forma más simple que la establecida clásicamente. No se observa la onda **c** ni el efecto «off». Esto es debido a dos razones: a) La onda **c** es de duración muy grande y sobrepasa abiertamente la constante de tiempo del amplificador; b) con los destellos intensos de breve duración se reduce considerablemente o desaparece la onda **c**, y desaparece el efecto «off» que de por sí es muy poco evidente en las retinas de tipo E de GRANIT.

Entre las características del ERG de tipo E se destaca clásicamente el escaso desarrollo de la onda **a**. Esta onda tiene sin embargo en el perro una amplitud considerable, mayor que la onda **b** apesar de poseer una retina de tipo E de GRANIT. La contradicción se explica porque los estímulos de gran intensidad aumentan apreciablemente el voltaje de esta onda. El hecho ha sido bien determinado en el hombre que también posee una retina de tipo E (2). Los estímulos de gran intensidad tienen por efecto igualar los ERG de ambos tipos de retina E e I.

Se ha sostenido que en las retinas de tipo I la estimulación repetitiva produce solo ondas **a** y en las de tipo E solo ondas **b** (7, 8, 10). Se ha visto al exponer los resultados que durante la estimulación iterativa se delimitan perfectamente en el perro las ondas **a** y **b**. Esta observación es concordante con los datos obtenidos otros animales (4, 5) y en el hombre (3).

La frecuencia de fusión del ERG del perro es elevada y muy superior a la descrita clásicamente (6). Esta diferencia puede ex-

plicarse porque como ya se dijo, la energía del estímulo es constante y independiente de la frecuencia, y porque la frecuencia de fusión del ERG así como la frecuencia de fusión subjetiva son tanto mayores cuanto más intensa es la estimulación.

El aumento inesperado del voltaje del ERG al aumentar la frecuencia aproximadamente a 15 por segundo es probablemente, un hecho particular al perro, ya que no ha sido descrito en otros animales que en el hombre. En lo que se refiere a su explicación poco puede conjeturarse con los presentes datos experimentales. Posiblemente sea la expresión de un efecto facilitatorio que aparece a ciertas frecuencias. Es un hecho bien conocido en el hombre, que para la activación fotocardiálica la frecuencia más eficaz es de 15 por segundo cuando se emplean destellos simples y que los destellos acoplados tienen su máxima eficacia cuando están separados 70 milisegundos (11) — que es aproximadamente la separación que existe entre un destello y otro a 15 por segundo.

La reducción de la onda **a** y las modificaciones de la onda **b** consecutivas a la estimulación por encima de la frecuencia de fusión representan también un hecho particular que no ha sido descrito en el hombre y en otros animales, utilizando la misma técnica de estimulación. Es probable que la intensa iluminación provocada por la alta frecuencia inhiba transitoriamente a la retina y bien podría ser esta modificación del ERG la expresión objetiva de la sensación subjetiva de deslumbramiento.

5 — CONCLUSIONES Y SUMARIO

1. Se estudia el electroretinograma (ERG) en el perro provocado por destellos de energía constante, a distintas frecuencias.
2. El ERG presenta una onda **a** breve, simple y muy desarrollada, y una onda **b** de menor voltaje, mayor duración y frecuentemente múltiple.
3. Ocasionalmente al aumentar la frecuencia el ERG disminuye regularmente de amplitud hasta llegar a la frecuencia de fusión que es muy elevada (50-60 por segundo). En la mayoría de las experiencias se produce a una frecuencia de aproximadamente 15 por segundo un aumento de la amplitud con respecto

a la frecuencia más baja. Las ondas **a** y **b** disminuyen su duración al aumentar la frecuencia.

4. Después de estimularla durante más de 1 segundo a la frecuencia de fusión, se observa transitoriamente una reducción de la onda **a** y modificaciones de la onda **b**. El ERG recupera su aspecto inicial a la misma frecuencia en forma paulatina luego de un plazo de unos pocos segundos. Este plazo de recuperación es tanto mayor cuanto mayor es el periodo de estimulación a la frecuencia de fusión.

6 — REFERENCIAS

- 1) GASTAUT, H. — Manifestations électrographiques de l'activité des voies optiques — *Rivista di Neurologia*, 21, 1-27;1951.
- 2) CORB, W. y MORTON, H. B. — The human retinogram in response to high-intensity flashes — *EEG Clin. Neurophysiol.*, 4:547-556;1952.
- 3) ADRIAN, E. D. — The electric response of the human eye — *J. Physiol.*, 104,84-104;1945.
- 4) GARCIA AUSTT, E. y PATETTA QUEIROLO, M. A. — Aparición del electrorretinograma en el embrión de pollo. Presentado a la Sociedad de Biología de Montevideo, 1953.
- 5) PATETTA QUEIROLO, M. A. y GARCIA AUSTT, E. — Desarrollo ontogénico del electrorretinograma en la gallina. Presentado a la Sociedad de Biología, 1953.
- 6) PIPER, H. — Ueber die Nitzhautströme — *Arch. Anat. Physiol. Lpz.*, 85:132;1911.
- 7) CREED, R. S. y GRANIT, R. — Observation on the retinal action potential with special reference to the response to intermittent stimulation. *J. Physiol.*, 78:419-41; 1933.
- 8) GRANIT, R. — Sensory mechanisms of the retina — Oxford, University Press, 1947.
- 9) GRANIT, R. — Two types of retinae and their electrical responses to intermittent stimuli in light and dark adaptation. — *J. Physiol.*, 85,421-38;1935.

- 10) GRANIT, R. y RIDDELL, H. A. — The electrical responses of light — and dark — adapted frog's eyes to rhythmic and continuous stimuli. *J. Physiol.*, 81,1-28; 1934.
- 11) REMOND, A. y GASTAUT, H. — L'“épilepsie” ou l'activation chimico-physique dans l'étude et le diagnostic de l'épilepsie — *Rev. Neurol.*, 81:503-506;1949.

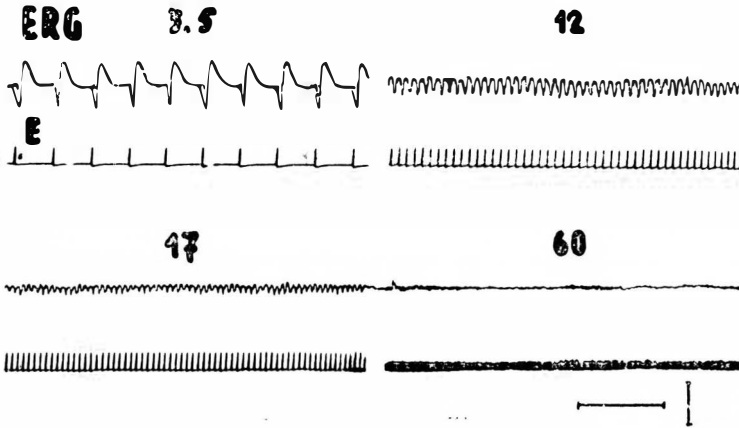


Figura 1. — **Electrorretinograma obtenido a distintas frecuencias de estimulación.** — Perro; anestesia con dial intraperitoneal. ERG : electroretinograma; E : estimulo. Calibración horizontal : 1 segundo; vertical : 300 microvolts. Los números indican la frecuencia de los destellos por segundo. En esta figura y en las siguientes la primera onda negativa (dirigida hacia abajo) es la onda **a** y la onda positiva que le sigue (dirigida hacia arriba) es la onda **b**. Se observa una reducción progresiva de la amplitud del ERG a medida que aumenta la frecuencia. A 3.5 por segundo se individualizan bien las ondas en cada complejo. A 12 por segundo las ondas no se distinguen una de otra, pues la onda **a** de cada complejo continua directamente a la onda **b** del complejo anterior. A 60 por segundo el ERG desaparece por instante : frecuencia de fusión.

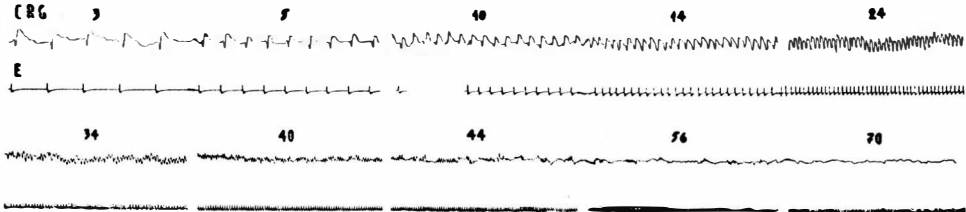


Figura 2 — **Electrorretinograma obtenido a distintas frecuencias de estimulación.** — Perro despierto curarizado. ERG : electrorretinograma; E: estímulo. Calibración horizontal: 1 segundo; vertical: 300 microvolts. Se observa una reducción de la amplitud del ERG al pasar de 3 a 5 por segundo que se acentúa más al pasar de 5 a 10. Las ondas **a** y **b** están bien individualizadas. Cuando la frecuencia pasa de 10 a 14 y a 24 la amplitud se mantiene estacionaria y las ondas están cada vez menos definidas. A medida que se continúa aumentando la frecuencia a 30, 40 y 44 la amplitud vuelve a disminuir progresivamente y ya no es posible la diferenciación de **a** y **b**. Cuando se alcanzan frecuencias de 44 y 56, antes de extinguirse totalmente el ERG desaparece en forma interminente. Frecuencia de fusión : 70 por seg.

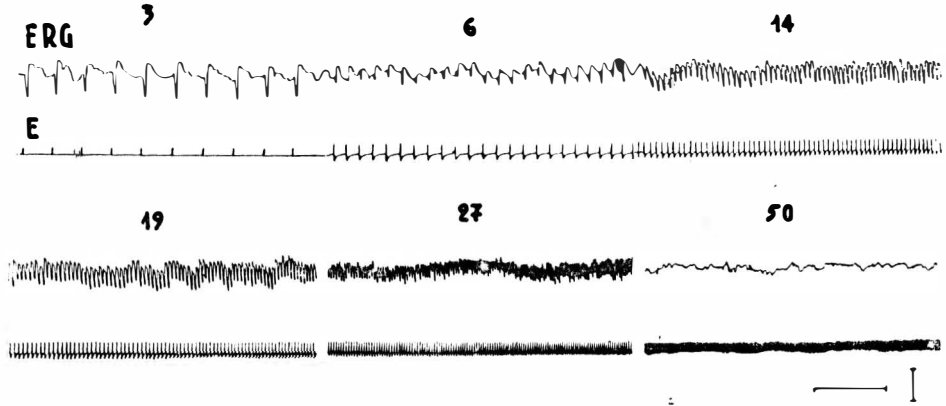


Figura 3. — **Electrorretinograma obtenido a distintas frecuencias de estimulación.** — Perro despierto curarizado. ERG : electrorretinograma. E : estímulo. Calibración horizontal : 1 segundo; vertical : 300 microvolts. Los números indican la frecuencia de los destellos por segundo. A 3 estímulos por segundo se observan bien las ondas de cada complejo; al pasar a 6 por segundo las ondas siguen bien individualizadas pero la amplitud del ERG ha disminuido; a 14 y 19 por segundo ya no es posible diferenciar la onda **a** de la onda **b** y la amplitud general del ERG ha aumentado; a 27 por segundo la individualización de las ondas es aún más difícil y su amplitud ha vuelto a disminuir; a 50 por segundo : frecuencia de fusión (las oscilaciones observadas son artificios). Se destaca el hecho de que a cierta frecuencia el ERG aumenta de amplitud para disminuir nuevamente el último si se continua aumentando la misma.

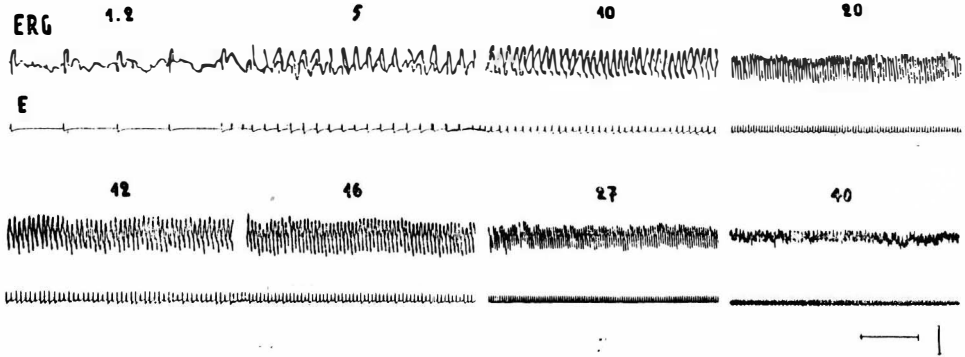


Figura 4 — Electrorretinograma obtenido a distintas frecuencias de estimulación. — Perro despierto, curarizado. ERG : electrorretinograma; E : estímulo. Calibración horizontal : 1 segundo; vertical : 300 microvolts. Los números indican la frecuencia de los destellos por segundo. A 1. 2. estímulos por segundo se observan las ondas **a** y **b** además de algunos artificios de movimientos. A 5 por segundo las ondas aun se individualizan y la amplitud del ERG ha aumentado. A 10 por segundo las ondas se hacen cada vez más difíciles de diferenciar y la amplitud del ERG continua aumentando. Este aumento se produce por el desarrollo mayor de la onda **b** apesar de que la onda disminuye. A 12 y 16 por segundo ya es difícil distinguir ambas ondas pero se conserva la amplitud del ERG. A 27 por segundo la amplitud comienza a disminuir y a 40 la disminución es muy fraca. Se destaca el mismo hecho que en la figura anterior y se muestra además que el aumento de la amplitud es debido al mayor desarrollo que adquiere la onda **b**.

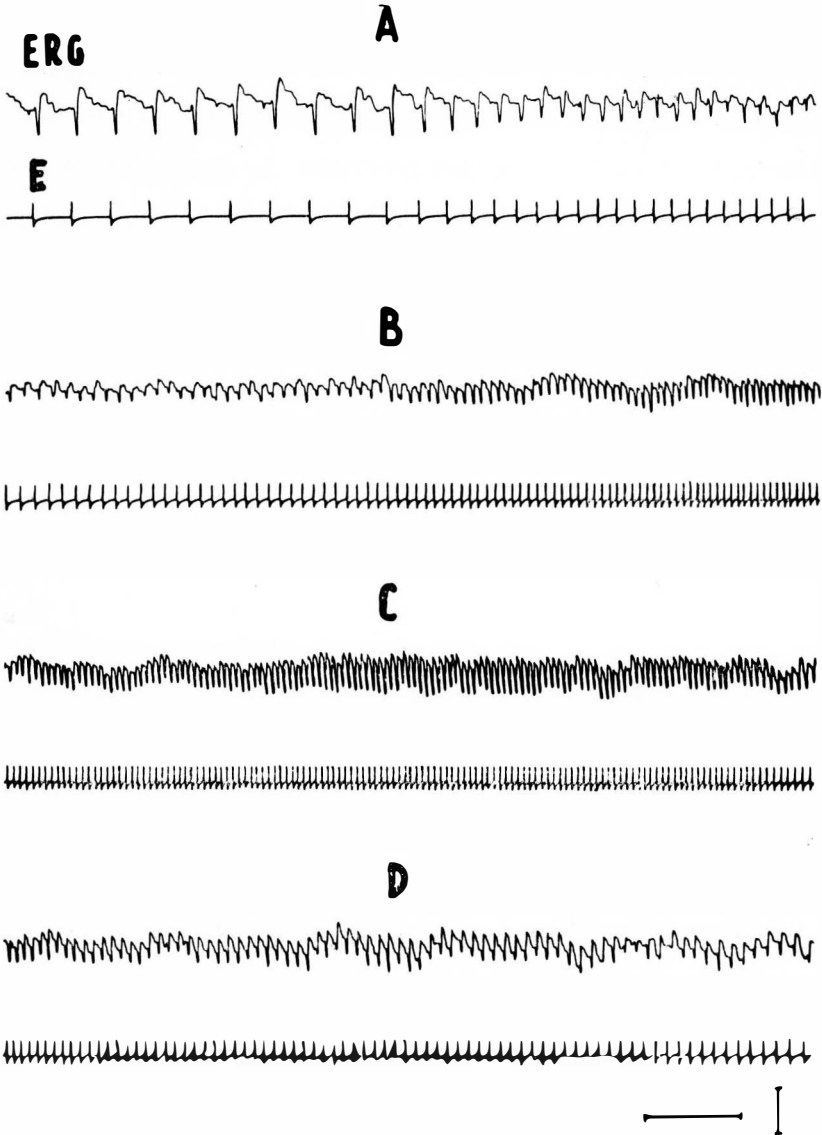


Figura 5. — Leyenda en la página siguiente.

Figura 5. — **Electrorretinograma obtenido a distintas frecuencias de estimulación.** Perro despierto, curarizado. ERG : electrorretinograma; E : estimulo. Calibración horizontal : 1 segundo; vertical : 300 microvolts. A — D : trazados continuos. Se observa de A a C, a medida que aumenta la frecuencia de estimulación una primera etapa de menor amplitud del ERG y luego una segunda con aumento de la misma. Finalmente en D cuando la frecuencia disminuye nuevamente la amplitud vuelve a hacerse menor.

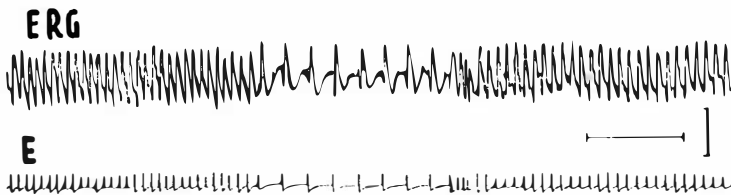


Figura 6. — **Disminución de la amplitud del electrorretinograma al reducir la frecuencia.** — Perro despierto, curarizado. ERG : electrorretinograma; E : estimulo. Calibración horizontal : 1 segundo; vertical : 300 microvolts. En la parte media del trazado se observa una reducción de la amplitud del ERG al disminuir la frecuencia de estimulación.

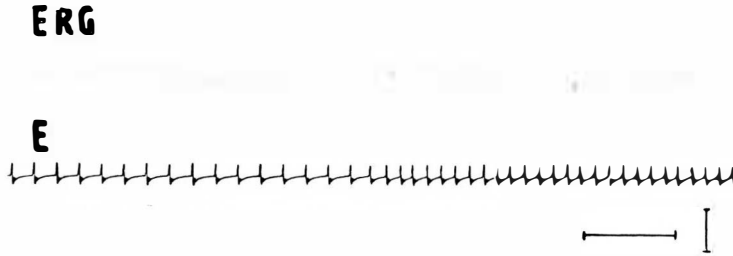


Figura 7 — Aumento de la amplitud del electrorretinograma al aumentar la frecuencia. — Perro despierto, curarizado. ERG : electrorretinograma; E : estimulo. Calibración horizontal: 1 segundo; vertical : 300 microvolts. La frecuencia del estimulo es menos en la parte derecha de la figura. A la izquierda la frecuencia ha aumentado y la amplitud del ERG se ha hecho mayor.

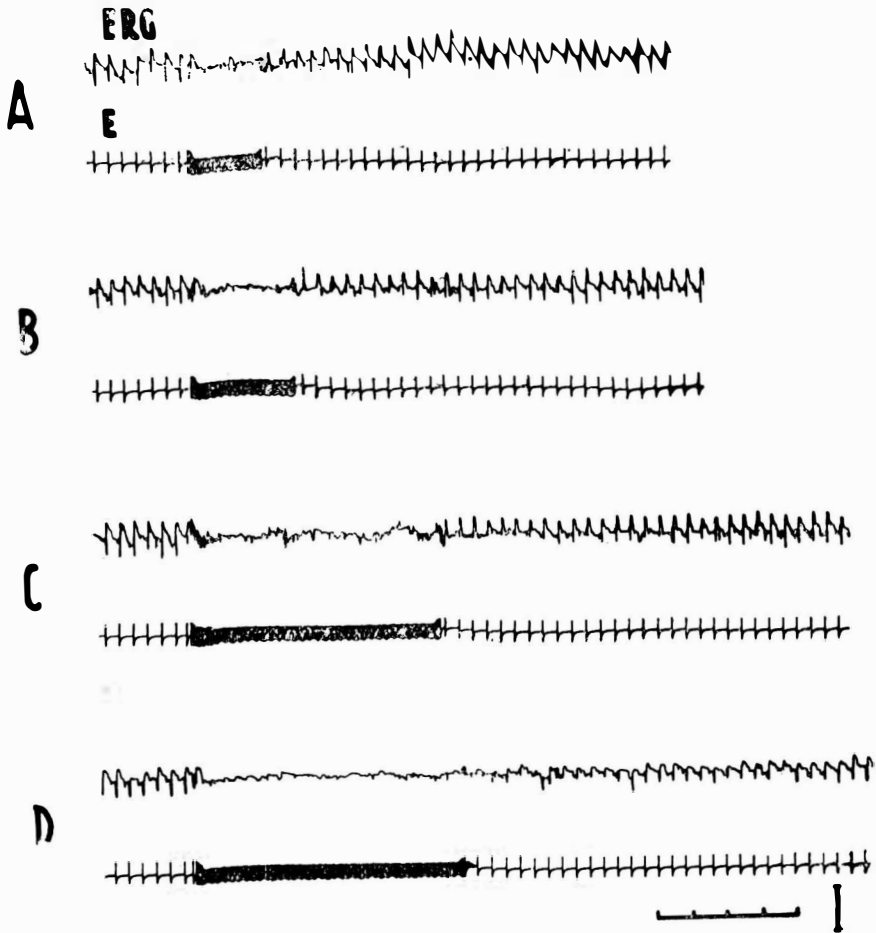


Figura 8. — Leyenda en la página siguiente.

Figura 8. — Modificaciones del electroretinograma consecutivas a la estimulación con elevada frecuencia. — Perro despierto, curarizado. ERG: electroretinograma; E: estímulo; Calibración horizontal : 1 segundo; vertical : 300 microvolts. A, B, C y D : estimulación a alta frecuencia por encima de la frecuencia de fusión durante 2, 3, 7 y 8 segundos respectivamente. En todos los casos se comenzó a estimular a 3 por segundo y se volvió luego bruscamente a la misma frecuencia. A : cuando se vuelve a la frecuencia anterior se comprueba una disminución transitoria de la amplitud de todo el ERG pero predominado en la onda A. Recuperación progresiva y gradual. B : estimulación a alta frecuencia de mayor duración. Mismo efecto. Periodo de recuperación más prolongado. C : periodo de estimulación más prolongado. Se comprueba una disminución de la amplitud más evidente y muy marcada para la onda A. Plazo de recuperación más prolongado que en los casos anteriores. D : semejante a la anterior pero con una marcada disminución no solo de la onda A sino también de la B.

Se destaca en esta experiencia la disminución transitoria del ERG luego de un periodo de estimulación por encima de la frecuencia de fusión y su recuperación progresiva proporcional a ese periodo.

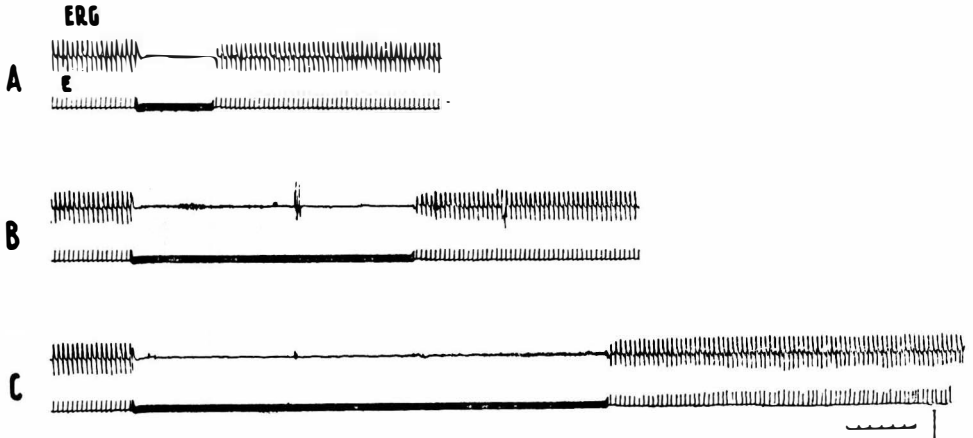


Figura 9. — **Modificaciones del electroretinograma consecutivas a la estimulación con alta frecuencia.** — Perro; anestesia con nembutal. ERG : electroretinograma; E : estímulo. Calibración horizontal : 1 segundo; vertical : 300 microvolts. A B y C : estimulación por encima de la frecuencia de fusión durante 3, 12 y 20 segundos respectivamente. Se observa una disminución de la amplitud de las ondas a y b que se normalizan progresivamente, después de suspendida la estimulación. En C durante el periodo de normalización aparecen diferencias de amplitud de la onda a con cierta ritmicidad. En B los accidentes de alto voltaje son artificios. Frecuencia inicial y terminal : 3 por segundo.

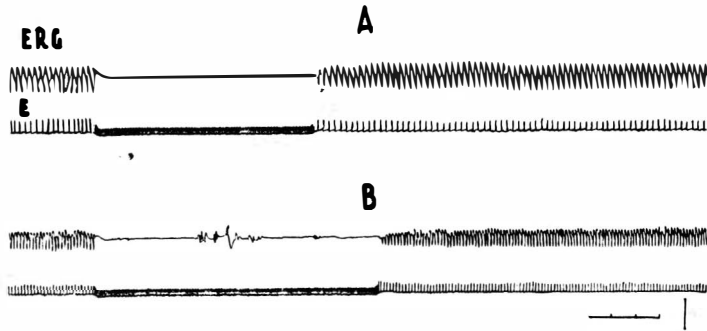


Figura 10. — **Modificaciones del electroretinograma consecutivas a la estimulación con alta frecuencia.** — Mismo animal de la experiencia anterior. ERG : electroretinograma; E : estímulo. Calibración horizontal : 1 segundo; vertical : 300 microvolts. A : frecuencia inicial de 5 por segundo. Luego de estimulación a alta frecuencia durante 9 segundos se observa una disminución de las ondas **a** y **b** con recuperación gradual. B : frecuencia inicial de 8 por segundo. Luego de 12 segundos de estimulación a alta frecuencia se observa una disminución del ERG con recuperación gradual. A esta frecuencia de 8 por segundo las ondas no están claramente individualizadas.

Se destaca en esta experiencia que el fenómeno de la disminución de la amplitud del ERG luego de la estimulación con alta frecuencia es independiente de la frecuencia inicial y terminal.

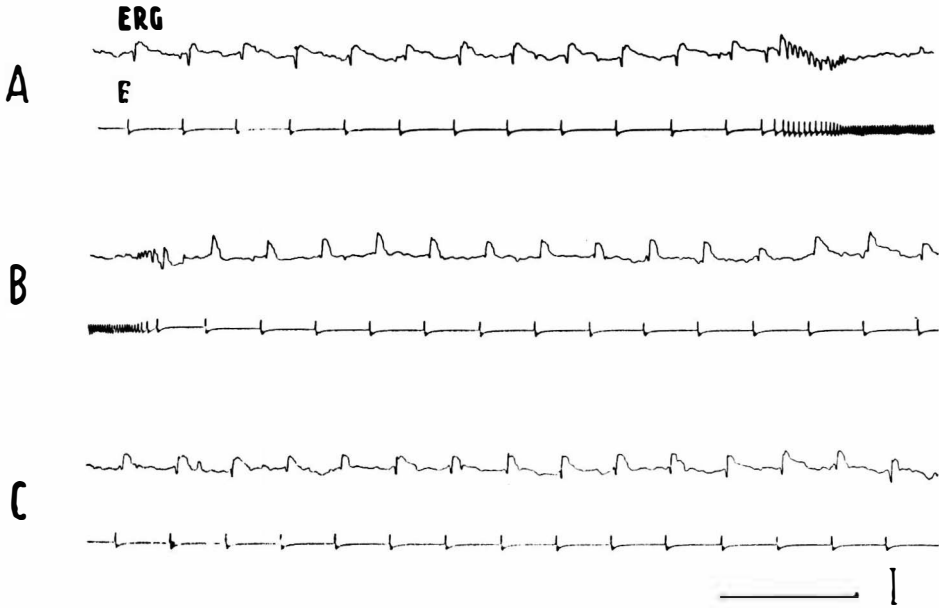


Figura 11. — **Modificaciones del electrorretinograma consecutivas a la estimulación con alta frecuencia.** — Perro despierto, curarizado. ERG : electrorretinograma; E : estímulo. Calibración horizontal : 1 segundo; vertical : 300 microvolts. Entre A y B 10 segundos de estimulación a alta frecuencia. B y C trazados continuos. Mayor velocidad de registro que en experiencias anteriores. Luego de la estimulación a alta frecuencia de comprueba la desaparición casi total de la onda **a** y su recuperación progresiva y gradual. Opuestamente la onda **b** aumenta para ir aproximandose luego progresiva y gradualmente a los valores previos.