

視野の時間特性の臨床的評価 (7)

DFR と CFF の生理的意義 (図3)

安 間 哲 史 (名古屋市)
 山 本 憲 明 (豊橋市民病院眼科)
 山 崎 淳 (小牧市民病院眼科)
 長 坂 智 子 (国立名古屋病院眼科)

Clinical Applications of Time-Dependent Perimetry (7)
 Mechanisms of DFR and CFF

Tetsushi Yasuma^{1*}, Noriaki Yamamoto^{2*}, Jun Yamazaki^{3*}
 and Tomoko Nagasaka^{4*}

^{1*} Nagoya City

^{2*} Toyohashi City Hospital

^{3*} Komaki City Hospital

^{4*} Nagoya National Hospital

要 約

視野中心部ならびに3度耳側視野部位において、2刺激分解能 (DFR) とフリッカー融合閾 (CFF) をそれぞれの閾値付近で求め、両者間の相違について検討した。3度耳側視野部位では DFR と CFF は同じ時間特性を示していたことから、両者は同じ視覚機構によって主に仲介されていることが明かとなった。また、視野中心部においても、CFF は傍中心部での CFF あるいは DFR と同じ時間特性を示していたことから、視野中心部の CFF は傍中心部での DFR あるいは CFF と同じ視覚機構によって主に仲介されていることがわかった。一方、視野中心部の閾値付近の DFR は以上に述べた時間特性とは異なっており、何らかの別の視覚機構が働いていることがわかった。これらのことを現在までに知られている各種の生理学的な所見と照し合せた結果、視野中心部の DFR は主として sustained 系の機能を反映し、視野中心部の CFF ならびに傍中心部の DFR あるいは CFF は、主として transient 系の機能を反映していると考えられた。また、現在までに得られた DFR と CFF の機能差についての所見を説明するための感覚モデルを、DFR と CFF それぞれについて考察した。(日眼 92: 584—590, 1988)

キーワード: 2 刺激分解能, フリッカー融合閾, 視野, 時間特性, 閾値

Abstract

The perceptual thresholds of the test lights for double flash resolution (DFR) and flicker fusion threshold (CFF) were determined separately, in order to measure the sensitivity of DFR or CFF as a function of the test light intensity around the perceptual thresholds. At the 3° temporal visual field (v. f.) the function of DFR was the same as that of CFF, indicating that both DFR and CFF functions were controlled by the same mechanism. The function of CFF at the center of the v.f. was also the

別刷請求先: 460 名古屋市中区大須 4—10—50 安間 哲史 (昭和62年9月29日受付)

Reprint requests to: Tatsushi Yasuma, M.D.

4-10-50 Ohsu, Nakaku, Nagoya 460, Japan

(Accepted September 29, 1987)

same as that of DFR or CFF at the paracentral v.f. However, the function of DFR at the center was very different from these functions mentioned above, indicating that this function was controlled by different mechanism from those mentioned above. These results suggest that the DFR function at the center may be controlled by sustained mechanisms, whereas the DFR function at the paracentral v.f. and the CFF function at the center and the paracentral v.f. would reflect the transient mechanism. From these conclusions, we proposed a perceptual model of DFR and CFF. (Acta Soc Ophthalmol Jpn 92: 584—590, 1988)

Key words: Double flash resolution, Flicker fusion frequency, Visual field, Sustained & transient functions, Perceptual model

I 緒 言

2つの刺激光が分離されて認知され得る最小の時間間隔を測定する2刺激分解能 (DFR) と、多くの刺激光が連続して与えられた時にそのちらつきを認知し得る最小の時間間隔を測定するフリッカー融合閾 (CFF) との間には多くの生理的な相異がある¹⁾。その最大のものは、刺激光の数が違うことによる確率加算の問題である。その他、刺激光に対する順応の違いや、神経伝達系の疎通性の違いなどがあげられているが、これらだけで、DFR と CFF との間に見られた様々な機能差^{2)~6)}を説明することは困難である。

DFR と CFF は共に時間特性を検査するものでありながら、同時に、空間特性によっても明らかに影響されている⁵⁾。網膜内での統合される部位ならびに主に仲介する神経細胞の種類が異なっている可能性などについては前報⁵⁾で述べたが、生理的な意味については未だ明らかではない。刺激伝達の潜時は刺激光の明るさが変化すると、神経細胞の種類によって系統的に変化することが知られていることから^{7~9)}、仮に、DFR と CFF が、sustained 系あるいは transient 系の機能を主として反映しているものであるとするならば⁵⁾、刺激光の明るさを下げることによってそれぞれの刺激伝達系の潜時を変化させた場合、その変化に伴って DFR ならびに CFF はその機能を変えていく可能性がある。そこで、今回は刺激光の明るさを閾値近くまで低下させた時の DFR および CFF の機能変化を調べ、DFR と CFF の間の機能差を明らかにしようとした。また、同時に DFR と CFF の感覚モデルを検討したので併せて報告する。

II 方 法

2 刺激分解能 (DFR) あるいはフリッカー融合閾

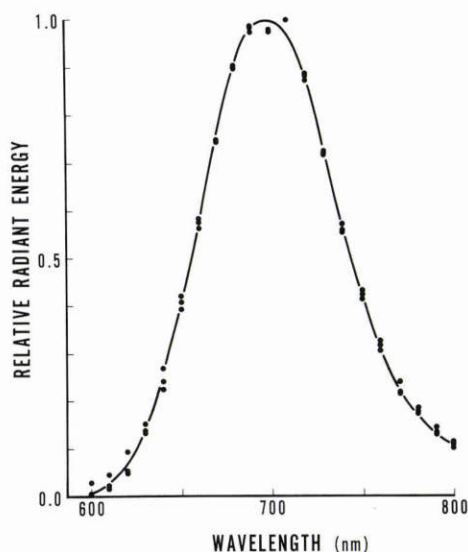


図1 Relative spectral energy distributions of the LED we used.

(CFF)を測定する場合には、マイクロコンピュータによってその露光時間ならびに露光間隔をコントロールできる LED (視角約34分、平均輝度210nit、主波長700 nm: 図1) を視標として使用した¹⁾。すなわち、DFR 測定の場合には、露光時間を10msec に定めた LED を2回連続して点灯させ、この2つのパルスが分離して知覚される時間間隔を、点灯開始から点灯開始までの時間 (SOA: stimulus onset asynchrony) として求め、CFF 測定の場合には、LED を1:1の明暗比で矩形波状に点滅させ、その融合閾値を1周期の時間 (periodic time) として求めた¹⁾。実験は視標部が約80 lux となる暗室内で十分順応した後に行った。

視標である LED は、背景となる黒色板に開けられた小孔に挿入し、その LED が中央になるように視角

約5.4度の方形の中性濃度フィルター(Wratten 96)を背景黒色板上に設置してその明るさをコントロールした。したがって、濃い中性濃度フィルターが挿入されている閾値付近では、LEDが点灯していない時はLEDの輪郭は認知されなかった。ただ、今回のように同じ明るさの視標を用いた場合でも、DFRとCFFとはその刺激様式が異なっているために、それぞれの閾値は当然異なってくる。そこで、閾値となるLEDの輝度をDFRとCFFそれぞれについて求める必要がある。DFRの場合には、SOAが短いと2つのパルスが時間的に寄せ集められて光覚閾が低くなるために見やすくなるが、SOAが長くなると2つのパルス同志の時間的な寄せ集めができなくなるために、同じ輝度であるにもかかわらず光覚閾付近では見えなくなってしまう。したがって本論文では、SOAを長くしても分離した2つのパルスが認知され得る最も暗い明るさをDFRの光覚閾値として定義した。一方CFFの場合には、周波数を下げると1回のパルスの持続時間が長くなるために見やすくなる。したがって、周波数を上げて刺激光が融合した時にも辛うじて光が認知され得る最も暗い明るさをCFFの光覚閾値とした。被験者は、裸眼視力1.5の、心理物理測定に熟練した正常者1名(TY: 37歳)である。

III 結 果

視野中心部ならびに中心から3度の耳側視野部位において、閾値から約2 log 範囲で求めたDFRとCFFの値を図2A, Bに示した。横軸は刺激光の明るさをDFRあるいはCFFのそれぞれの閾値にした場合を0とし、それよりどの程度明るい光を検査光として用いたのかを対数表示したものであり、縦軸は、DFRの場合には点灯開始から点灯開始までの時間(SOA)、CFFの場合には1周期の時間を示したものである。DFRあるいはCFFの感度は刺激光強度が弱まるとともに徐々に低下し³⁾、閾値に近づくと急激に低下することが明らかであった。

視野中心部におけるDFRの強度は、図2Aに示した如く、今回測定した全測定範囲においてCFFの感度よりも低く、また、閾値から1 log 以上明るい刺激光を用いた場合の、刺激光強度に対するDFR感度の上昇率は、CFFの場合ほどには強くなく、我々が前報³⁾で報告した視野中心部の特性と一致していた。一方、3度耳側視野部位においては、DFRとCFFの値はほとんど一致しており(図2B)、さらにこれらの値は視野中

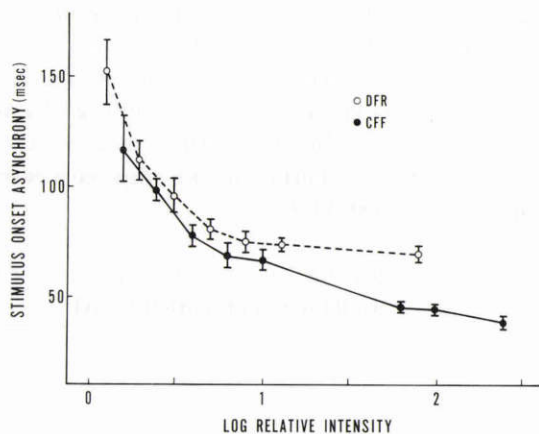


図2A

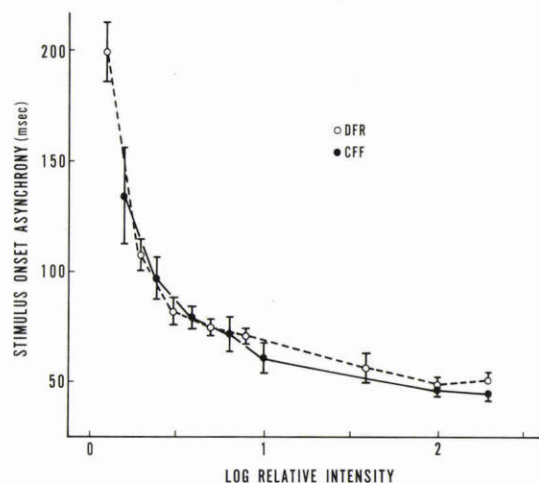


図2B

図2 The double flash resolution (DFR; open circles) and critical flicker fusion threshold (CFF; closed circles) around their own perceptual thresholds are displayed as a function of light intensity. Abscissa: log relative intensity above their perceptual thresholds; ordinate: stimulus onset asynchrony (msec) in DFR and CFF. (A) measured at the center of the visual field; (B) measured at 3° temporal visual field from the center.

心部でのCFFの値とも一致していた。

以上のことから、今回のようにDFRあるいはCFFの閾値を基準としてそれぞれの検査光強度を設定した場合には、CFFでは視野中心部と傍中心部での値が同じであり、DFRの値も傍中心部ではこれらのCFFの

値と同じであることが分った。つまり、視野中心部の DFR に反映する視機能を除けば、DFR と CFF は何らかの同一のメカニズムにより制御されていることが明らかとなった。

IV 考 按

1. DFR と CFF の生理的意義

使用した LED の波長特性は図 1 に示した如く、600 nm 以下の波長光は含まれていないために桿体に吸収される光量はごく僅かである。また、錐体と桿体は同じ神経節細胞に入力され、その潜時はどんな条件下においても錐体からの潜時の方が桿体からのものよりも短かく、錐体の信号は桿体の信号よりも閾においては約 50 msec 早く到達することが知られている¹⁰⁾。すなわち、明所視下では、錐体から入力を受けて節細胞が興奮している不応期に桿体からの信号が到達するために、桿体からの興奮は伝達されないことになる。したがって、今回行った実験条件下では錐体の信号が桿体の信号を抑えている筈であり、桿体の関与は考慮しなくても良いと考えられる¹¹⁾。

DFR と CFF は一つの連続する現象を別の見地から捉えたものである。つまり、刺激光の数が増えることによって時間分解能が向上するという現象を最初の時点で捉えたものが DFR であり、十分に安定した状態で見たものが CFF である。したがって、このような DFR と CFF の特性の一部は共通の因子で説明されることが考えられる。網膜から大脳皮質までの伝達系を大別すると、刺激の時間的な要因を伝達する神経機構(transient 系)と、空間的な要因を伝達する神経機構(sustained 系)の 2 つの機構が考えられており、しかもこの両者は 2 つの独立した並列のチャンネルであることが現在までの多くの研究によって明らかにされている^{12)~14)}。また、両系は相互干渉によって抑制し合い¹⁵⁾¹⁶⁾、transient 系が sustained 系を抑制したり¹⁷⁾¹⁸⁾、反対に、sustained 系が transient 系を抑制することが知られている¹⁹⁾²⁰⁾。したがって、sustained 系からの抑制の減少を仮定した場合には、transient 系反応が増加すると考えることができる。

sustained 系と transient 系の反応潜時を比較すると、一般的には transient 系の方が短いとされているが¹⁵⁾、今回使用したような小さな視標を用いた場合には sustained 系の方が反応潜時は短くなっている²¹⁾。したがって今回の実験条件下では、一つの刺激光に対してまず sustained 系の反応が現れ、それに次いで

transient 系反応が現れたと考えられる。一方、興奮反応と抑制反応を考えた場合、刺激光が点灯したときに最初に抑制性の反応が現れるとする報告もあるが²²⁾、まず興奮性の反応が現れ、それに引続いて抑制性の反応が現れるとする報告が圧倒的に多い²³⁾²⁴⁾。抑制性の反応が受容野周辺からの空間的な側抑制によって形成されると仮定した場合には²⁵⁾²⁶⁾、受容野中心からの反応の潜時は周辺からの潜時に比して短いために²¹⁾²⁷⁾²⁸⁾抑制性の反応潜時は長くなるし²⁹⁾、あるいは、抑制性の反応シナプスを 1 つ余計に介したとしても³⁰⁾、抑制性の反応が興奮性の反応に引続いて現れてくる筈である。したがって、sustained 系からは、複雑な非線形の相互干渉機構が認められている³¹⁾この 2 つの興奮性と抑制性の transient 系機能に抑制をかけている可能性がある。このうち抑制性の反応はより多くのシナプスを介していることから、他からの干渉を受けやすいことが予想され、sustained 系から transient 系反応に対する抑制は、興奮性反応に対するよりは、その抑制性反応に対する抑制の方が強いと考えることができる。

刺激光の数が増えることによる根本的な変化の一つとして、sustained 系機能と transient 系機能の興奮の比率が変わってくることがあげられる。つまり、最初に刺激が与えられた時には、sustained 系と transient 系の両者が同等に興奮していた筈であるが、刺激を連続的に受けることによって追従速度の遅い sustained 系機能が消失し、時間変化に追従する transient 系機能だけが残存してくる。Sustained 系は transient 系に抑制をかけていると考えられているため¹⁹⁾²⁰⁾、sustained 系機能が減弱するということは、transient 系、ことに抑制性の transient 系反応に対する抑制が減少することを意味しており、それによって抑制性の transient 系反応が強まり、前の刺激によった発生した興奮性の transient 系反応の持続が短縮されるために、次の transient 系反応が生じると考えることも可能である。

以上のことから、DFR の感覚モデルを考えたものが図 3A である。Sustained 系から transient 系の抑制波への抑制現象は、刺激光の数が増加するにつれて弱まり、同時に transient 系の抑制波が強まると考えられるが、刺激光の数が約 10 個以上になると³²⁾³³⁾、sustained 系の興奮が弱まって一定となるために、transient 系の抑制性反応と興奮性反応の両者の相互関係によってのみ融合閾が決められると考えられる。つまり、sustained 系機能が弱まることによって transient 系の興奮反応の持続が短くなり、時間分解能が向上す

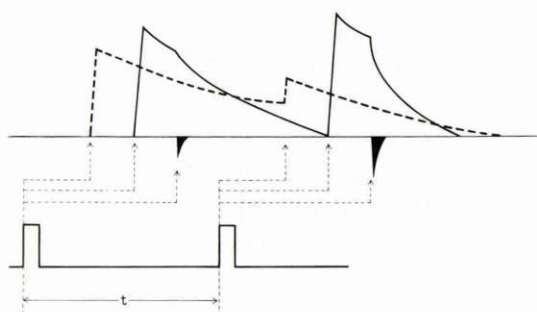


図 3A

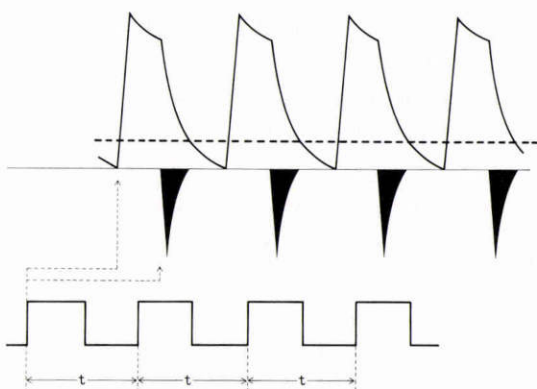


図 3B

図 3 Perceptual models of (A) DFR and (B) CFF.

The positive waves indicate the excitatory responses of the sustained mechanisms (dotted line) or the transient mechanisms (solid line), and the negative waves illustrate the inhibitory responses of the transient mechanisms schematically.

と考えられる (図 3B)。

刺激光が大きくなった場合には transient 系の潜時が sustained 系の潜時よりも短くなるために、図 3A とは反対に、transient 系の興奮波が早く現れることになるが、抑制波の現れることについては同様であろうと考えられる。

図 3A では、sustained 系の反応も transient 系の反応と同様に、刺激光の消灯後もかなり長時間持続すると仮定しているが、sustained 系の場合でも刺激がついた直後には transient 成分が発現し、数 100msec は持続するとされていることから²¹⁾³⁴⁾、今回用いた 10 msec だけの露光の場合にも、sustained 系の反応が数 100msec 続くと考えることは妥当であろう。

2. 刺激伝達系

DFR あるいは CFF は、視覚マスキングの問題³⁵⁾として捉えることができる。マスキングには後の刺激光が最初の刺激光を抑制する backward マスキング³⁶⁾と、最初刺激光が後の刺激光を抑制する forward マスキングの 2 種類があるが、今回行った DFR では、用いた刺激光は 2 つとも大きさと強度が同じものであるため、2 つの刺激光の伝達速度ないしは潜時の差であると考えられている backward マスキング³⁷⁾は影響せず、forward マスキングだけが影響していると考えられる。マスキングには網膜内の受容野特性³⁸⁾、神経細胞間の相互干渉¹⁷⁾、あるいは大脳皮質での干渉が重大であると考えられており⁷⁾³⁹⁾、視物質の褪色と回復などだけでは説明できない。

刺激光の強度が上がるとその対数に直線的に比例してフリッカー融合頻度が上昇することは Ferry-Porter 則として知られている。しかし、視物質レベルでの反応の大きさを考えた場合、刺激光の強度が上がればその分だけ反応は大きくなるために、次の刺激に対する反応が抑制され、融合頻度は低下すると考えられるが、実際には逆で、刺激光の強度が上がれば融合頻度は上昇する。このことを説明するには何らかのプール機構あるいは抑制反応を考える必要があり、古くは、最初の刺激の off 反応に対する反応潜時と次の刺激の on によって起こされる、潜時の短い抑制反応との時間差が、丁度 2 つの刺激間隔と一致した時にフリッカーが融合するとの考えがあった²²⁾⁴⁰⁾。

しかし、抑制反応は一般的には、より多くのシナプスを介しているとされているため、その潜時が興奮反応の潜時よりも短いと考えるのには無理がある。受容野周辺機構が抑制反応に係わっているとする報告は多くあり²⁶⁾²⁶⁾、さらに、その潜時は刺激光が受容野の中心から離れるに連れて長くなると考えられている²¹⁾²⁹⁾。これらのことは、抑制反応の潜時が興奮反応の潜時よりも遅いことを支持する所見の一つである。

また、閾値付近では潜時が非常に長くなるため²¹⁾、刺激によって起こされた反応の持続時間も長くなり、融合頻度が低下すると考えられるが、フリッカー融合閾は網膜レベルではなく皮質レベルで決定されるとの考えも強く⁴¹⁾⁴²⁾、融合閾の決定には非常に複雑な神経機構が関与しているとされている。しかし、今回行った 3 度周辺部視野での実験で、DFR あるいは CFF のそれぞれの閾値を基準として測定した場合には、DFR と CFF とは全く同じ態度を示すことが明らかにされ

たことから、傍中心部では同じ神経機構が働いている可能性が強く示唆された。すなわち、フリッカーは transient 系機構により決められるとされていることから(図3B)、殊に傍中心部の閾値付近では DFR と CFF はいずれも、主として transient 系機構によって決められると考えた。

一方、視野中心部での閾値付近の DFR の値は、同部位での CFF の値、あるいは3度耳側視野部位での DFR あるいは CFF の値とは異なっていた。このことから、視野中心部では transient 機構とは異なった別の機構が強く影響していることが示唆された。視野中心部では sustained 系が優位に出現することが多くの研究から明らかであることから、視野中心部で認められた transient 機構とは異なった機構の本体は sustained 機構であり、視野中心部の DFR は主に sustained 系機構によって決められるのではないかと考えた。

本論文は視覚生理光学研究会(昭和62年7月、恵那)、第23回日本眼科学学会(昭和62年10月、金沢)ならびに第92回日本眼科学会総会(昭和63年3月、京都)において発表したものをまとめたものである。

文 献

- 1) 安間哲史, 寺崎浩子, 横山健二郎他: 視野の時間特性の臨床的評価。(1)装置の試作と正常者の特性。日眼 90: 535—541, 1986.
- 2) 宮川典子, 安間哲史: 視野の時間特性の臨床的評価。(3)網膜視機能の加齢について。日眼 90: 1550—1556, 1986.
- 3) 山崎 淳, 安間哲史: 視野の時間特性の臨床的評価。(4)上下視野における非線形性。日眼 90: 1557—1563, 1986.
- 4) 安間哲史, 山崎 淳, 山本憲明: 視野の時間特性の臨床的評価。(5)極早期緑内障における視機能異常の検出。日眼 91: 277—285, 1987.
- 5) 安間哲史, 山崎 淳, 山本憲明他: 視野の時間特性の臨床的評価。(6)受容野特性との関連。日眼 91: 1235—1243, 1987.
- 6) 山本憲明, 安間哲史: 視野の時間特性の臨床的評価。(8)中心部と傍中心部の加齢の相違について。日眼 92: 591—602, 1988.
- 7) Shickman GM: Time-dependent functions in vision, in Moses RA (ed): Adler's Physiology of the Eye. 7th ed, St Louis, CV Mosby Co, 663—713, 1981.
- 8) Stone J: Parallel processing in the visual system. New York, Plenum Press, 1983.
- 9) 松永 功: 視覚誘発反応(VER)によるヒト視路の伝導系に関する研究。日眼 85: 146—155, 1981.
- 10) Gouras P: The effects of light-adaptation on rod and cone receptive field organization of monkey ganglion cells. J Physiol 192: 747—760, 1967.
- 11) Alexander KR, Fishman GA: Rod influence on cone flicker detection: variation with retinal eccentricity. Vision Res 26: 827—834, 1986.
- 12) Cleland BG, Dubin MW, Levick WR: Sustained and transient neurones in the cat's retina and lateral geniculate nucleus. J Physiol 217: 473—496, 1971.
- 13) Hoffman KP, Stone J, Sherman SM: Relay of receptive-field properties in dorsal lateral geniculate nucleus of the cat. J Neurophysiol 35: 518—531, 1972.
- 14) Keesey UT: Flicker and pattern detection: A comparison of thresholds. J Opt Soc Am 62: 446—448, 1972.
- 15) Kulikowski JJ, Tolhurst DJ: Psychophysical evidence for sustained and transient detectors in human vision. J Physiol 232: 149—162, 1973.
- 16) Singer W, Bedworth N: Inhibitory interaction between X and Y units in the cat lateral geniculate nucleus. Brain Res 49: 291—307, 1973.
- 17) Breitmeyer BG: Metaccontrast with black and white stimuli: evidence for inhibition of on- and off-sustained activity by either on- or off-transient activity. Vision Res 18: 1443—1448, 1978.
- 18) Breitmeyer BG, Ganz L: Implications of sustained and transient channels for theories of visual pattern masking, saccadic suppression, and information processing. Psychol Review 83: 1—36, 1976.
- 19) von Grünau MW: Interaction between sustained and transient channels: form inhibits motion in the human visual system. Vision Res 18: 197—201, 1978.
- 20) Breitmeyer BG: Disinhibition in metaccontrast masking of vernier acuity targets: sustained channels inhibit transient channels. Vision Res 18: 1401—1405, 1978.
- 21) Ikeda H, Wright MJ: Receptive field organization of 'sustained' and 'transient' retinal ganglion cells which subserve different functional roles. J Physiol 227: 769—800, 1972.
- 22) Enroth C: The mechanism of flicker and fusion studied on single retinal elements in the dark-adapted eye of the cat. Acta Physiol Scand 27(Suppl 100): 1—67, 1952.
- 23) Ikeda M: Temporal summation of positive

- and negative flashes in the visual system. *J Opt Soc Am* 55: 1527—1534, 1965.
- 24) **Breitmeyer BG, Ganz L**: Temporal studies with flashed gratings: Inferences about human transient and sustained channels. *Vision Res* 17: 861—865, 1977.
 - 25) **Ikeda M**: Temporal impulse response. *Vision Res* 26: 1431—1440, 1986.
 - 26) **Meijer JG, van der Wildt GJ, van den Brink G**: Twin-flash response as a function of flash diameter. *Vision Res* 18: 1111—1116, 1978.
 - 27) **Maffei L, Cervetto L, Fiorentini A**: Transfer characteristics of excitation and inhibition in cat retinal ganglion cells. *J Neurophysiol* 33: 276—284, 1970.
 - 28) 安田 稔: 視覚情報の時間的処理を行う網膜受容野のモデル. 電子通信学会論文誌 58-D: 192—199, 1975.
 - 29) **van der Wildt GJ, Vrolijk PC**: Propagation of inhibition. *Vision Res* 21: 1765—1771, 1981.
 - 30) **Prestrude AM**: Visual latencies at photopic levels of retinal illuminance. *Vision Res* 11: 351—361, 1971.
 - 31) **Ikeda H, Wright MJ**: Functional organization of the periphery effect in retinal ganglion cells. *Vision Res* 12: 1857—1879, 1972.
 - 32) **Mahneke A**: Fusion thresholds of the human eye as measured with two or several light flashes. *Acta Ophthalmol* 36: 12—18, 1958.
 - 33) **Anderson DA, Huntington J, Simonson E**: Critical fusion frequency as a function of exposure time. *J Opt Soc Am* 56: 1607—1611, 1966.
 - 34) **Cleland BG, Levick WR, Sanderson KJ**: Properties of sustained and transient ganglion cells in the cat retina. *J Physiol* 228: 649—680, 1973.
 - 35) **Crawford BH**: Visual adaptation in relation to brief conditioning stimuli. *Proc Roy Soc Lond B* 134: 283—302, 1947.
 - 36) **Sperling G**: Temporal and spatial visual masking. I. Masking by impulse flashes. *J Opt Soc Am* 55: 541—559, 1965.
 - 37) **Hart WM**: The temporal responsiveness of vision. in **Moses RA, Hart WM Jr** (ed): *Adler's Physiology of the Eye*. 8th ed, St Louis, CV Mosby Co, 429—457, 1987.
 - 38) **Frumkes TE, Sturr JF**: Spatial and luminance factors determining visual excitability. *J Opt Soc Am* 58: 1657—1662, 1968.
 - 39) **Battersby WS, Wagman IH**: Neural limitations of visual excitability. IV. spatial determinants of retrochiasmal interaction. *Am J Physiol* 203: 359—365, 1962.
 - 40) **Davson H**: *Physiology of the eye*. 4th ed, Edinburgh, Churchill Livingstone, 298—310, 1980.
 - 41) **Walker AE, Woolf JI, Halstead WC, et al**: Mechanism of temporal fusion effect of photic stimulation on electrical activity of visual structures. *J Neurophysiol* 6: 213—219, 1943.
 - 42) **Brindley GS**: Beats produced by simultaneous stimulation of the human eye with intermittent light and intermittent or alternating electric current. *J Physiol* 164: 157—167, 1962.