低周波数フリッカー刺激に対する視覚系の非線形応答 についての検討¹

東北大学 滝 浦 孝 之・高 橋 誠²・丸 山 欣 哉

A study on nonlinearity of the visual system in response to the
flickering stimuli in the low temporal frequency domain

Takayuki Takiura, Makoto Takahashi and Kin'ya Maruyama
(Department of Psychology, Faculty of Arts and Letters,
Tohoku University, Kawauchi, Aoba-ku, Sendai 980)

From different aspects than the frequency response analysis of the visual system, we investigated characteristics of the nonlinear response of the visual system to flickering stimuli in low temporal frequency domain. We measured increment threshold curves (masking functions) for 2 Hz flicker of rectangular and sawtooth waveforms, using six and three subjects, respectively. When the amplitude of the flicker was at a supraliminal level, the increment threshold curve had on-transients for the rapid onset larger than off-transients for the rapid offset of the flicker wave. However, around a liminal amplitude level off-transients were more prominent. This result suggests that at low temporal frequencies (2 Hz) the temporal contrast sensitivity may be determined mainly by the 'off-responses' in the visual system. Moreover, we found the similar changes of increment threshold curves to the flicker stimuli for a single rectangular stimulus, which means that the results as above mentioned are not specific to the periodical stimuli.

Key words: nonlinear response, visual masking functions, temporal contrast sensitivity, stimulus waveforms.

de Lange (1958) は、様々な周波数の正弦波フリッカー刺激の振幅を変化させて、ちらつきが感じられなくなる時の閾振幅を決定するという手続きにより、いわゆる時間変調感度曲線（または時間的コントラスト感度曲線）として今日知られているグラフを求めた。また、その分析には線形システム理論を適用して、変調感度曲線の形状に基づき、視覚系は順応水準が低い場合にはローパス・フィルタ特性をもつが、順応水準が高くなれば、ピークを 10 Hz 付近にもつバンドパス・フィルタ特性となると説明した。この結果は

Kelly (1961) によって確認されることになるが、彼はその得られた変調感度曲線を検討して、高周波数領域での時間的コントラスト感度は、順応水準に依存せずにリニアに決定され、一方、低周波数領域では、それは順応水準におおよそ比例し、ノン・リニアである（ウェーバー・フェヒナーの法則に近似的にあてはまるようになる）と分析した。

ところで、正弦波以外の時間波形をもつフリッカー刺激に対しても変調感度曲線を求めることが可能である。de Lange (1954) は、4 種類の波形の刺激に対してこれを求め、正弦波刺激の場合に類する結果を得たが、装置的な理由からか、8 Hz 以下の周波数領域では台形波の場合にしか求められていない。その後 Maruyama (1976) は、矩形波、正弦波、三角波、正負鋸歯状波の 5 種類の波形刺激を用い、この領域でもコントラスト感度を求めて、10 Hz 以上の周波数領域ではフーリエ基本波成分の閾振幅は刺激波形に関係なく一定であるが、それ以下の領域ではコントラスト感度に波形差がみられ、フーリエ分析による解釈が困難

¹ 本研究は一部、昭和 53・54・55 年度文部省科学研究費一般研究 B (課題番号 345012) の助成によるものである。また、結果の一部はすでに日本心理学会第 40 回大会 (丸山・高橋, 1976) および第 41 回大会 (丸山・高橋, 1977a) において発表した。本論文はこれらの結果にデータを加えて確認し、考察を施したものである。

² 現所属、労働科学研究所。

(Institute for Science of Labour, Sugao, Miyamae-ku, Kawasaki, Kanagawa 216)

になることを示した。すなわち、5 Hz 以下の低周波数領域では、コントラスト感が矩形波、正鋸歯状波の方で正弦波、三角波、負鋸歯状波より高くなり、さらに 2 Hz で矩形波と正鋸歯状波に対する感覚が等しくなるのである。この非常に低い周波数領域では、急激な立ち下がり有する刺激に対するコントラスト感覚が、立ち上がりの急な刺激に対するそれを上回るという結果は、最近の Bowen, Pokorny, & Smith (1989), および Bowen, Pokorny, Smith, & Fowler (1992) によっても確かめられている。

Maruyama (1976) はこの結果から、低周波数フリッカー刺激に対するコントラスト感覚は、主として視覚系の off-応答により決定されるという推測を行った。また Bowen et al. (1992) も、on-応答、off-応答の文脈の中で彼らの結果を解釈している。

本研究は、以上の先行研究に基づき、低周波数フリッカー刺激に対する視覚系の非線形性の問題を、視覚系の周波数応答分析とは異なる文脈から探ろうとするものである。具体的には、2 Hz の矩形波および正負鋸歯状波の振幅を変化させて、それらの刺激がはっきりとちらついて感じられる場合と、ちらつきがほとんど感じられない場合（振幅閾近傍）とで、マスキング関数がどのように異なるかを調べる。その際、Boynton (1958), Ikeda & Boynton (1965) などにより主張されたように、視覚マスキング法（増分閾法）は、視覚系の on-応答と off-応答を間接的にとらえることが可能であるとする、振幅閾近傍レベルでは、刺激の急激な立ち下がりに対するマスキング量の方が、急激な立ち上がりに対するマスキング量より多いという結果となれば、上述の低周波数フリッカー刺激に対するコントラスト感覚は視覚系の off-応答に基づいて決定されるという推測が支持されると考えられる。

方 法

刺激条件 マスク刺激の時間波形は、2 Hz 矩形波、2 Hz 正負鋸歯状波、および 250 ms 単一矩形波の 4 種類。単一矩形波は、フリッカー刺激で得られた結果が、繰り返し刺激に特有のものであるかを検討するために加えたものである。これらの刺激は、“閃光列の周波数変調法”（丸山, 1973）により作成する。すなわち、ファンクション・ジェネレータからの任意の波形電圧を VCF (voltage-controlled-frequency) 回路に入力すると、700 Hz の矩形波搬送波が入力電圧の値に応じて周波数変調されるわけであるが、その変調波をワン・ショットを介して 0.055 ms 一定幅の矩形波パルス列に変換し、さらにそれを高圧電流にスイッチして、グロー変調管 (Sylvania Type R1131C) をパル

ス駆動する。このグロー変調管からの閃光列の周波数は CFF 値よりはるかに高いので、視覚上では融合してみえ、その周波数に応じてみえの明るさも変わるので、結局、VCF 回路への入力波形通りの明るさ変化が、光源の分光組成をほとんど変化させることなしに得られることになる（但しこの方法では、刺激と同じ大きさの背景光を常にともなうことになるので、暗順応眼に刺激を提示するといった実験事態には不向きである）。

刺激は 2 チャンネルマックスウェル視光学系により被験者の右眼に提示する。マスク刺激、背景光とも直径 1.72° のスポット光であり、その中央部に、別のグロー変調管を光源とする直径 0.86°、持続時間 1 ms のテスト光が同心円状に重畳して提示される。cross-hair も提示されるので、被験者はその交点を注視することになる。フリッカーマスク刺激の平均輝度は 10 cd/m² であるが、これは網膜照度では 31.4 td となる。また振幅変調度は、ちらつきがはっきりと感じられるレベルとして 0.286、ちらつきがほとんど感じられないレベルとして、0.051 ないし 0.026 を採用した。なお、フリッカー刺激の最大輝度を $L_{\max}$ 、最小輝度を $L_{\min}$ とすると、振幅変調度は次の式で定義される。

$$\text{振幅変調度} = (L_{\max} - L_{\min}) / (L_{\max} + L_{\min}) \quad (1)$$

矩形波単一刺激では、背景強度を 31.4 td、マスク刺激の強度を 15.7 td（閾上強度レベル）と 2.4 td（明るさ弁別閾近傍レベル：これは各被験者の明るさ弁別閾より約 0.10—0.30 log unit 上の強度に相当する。但し被験者 MT では、約 0.48 log unit 上の強度である）とした（被験者 TT と MT では、これらの中間の刺激強度でも測定を行った）。なお刺激の時間制御には、主として電気刺激装置（日本光電 SEN-6100, MSE-40）を用いた。

実験手続き 実験は換気をした暗室内で行われた。15 分間の暗順応の後、直径 1.72°、31.4 td の刺激に 5 分間順応し、練習試行の後、閾値測定に入る。被験者はオプティカル・ウェッジを回転させることによりテスト光の強度を変化させ、調整法によりその消失閾を求める。2 Hz フリッカーマスク刺激条件では 1 秒に 1 回、250 ms 矩形波単一刺激条件では 2 秒ないし 5 秒に 1 回の割合で、マスク刺激とテスト刺激が所定の時間関係をもって提示される、この時間関係である SOA（マスク刺激とテスト刺激との立ち上がり時間差）の設定はランダムに順で行った。なお、SOA は、25, 50, 100, 150, 200, 225, 250, 275, 300, 350, 400, 450, 475 ms の計 14 個である。

実験は同一セッション内で、閾上強度レベルと閾近傍レベルの 1 つの波形のマスク刺激に対する増分閾を各 SOA につき数個ずつ測定し、それが 1 人の被験者

につき日をかえて数セッション繰り返された。こうして、最終的には各 SOA につき 6—12 個の閾値が求められ、その平均値がマスク関数としてプロットされた。他の波形のマスク刺激に対しても同様である。また、各セッションの前後の 2 回にわたり、マスク刺激を提示しない場合のテスト刺激の閾値 (resting threshold) も測定する。1 セッションの所要時間は約 2 時間。被験者は 40 代半ばの KM を除いては大学生および大学院生であり、全員が測定前に判断基準の確立等について十分練習を積んでいる。

結 果

得られたマスク関数を Figure 1, Figure 2, Figure 3 に示す。Figure 1 は 2 Hz 鋸歯状波マスク刺激に対するマスク関数であり、a は正鋸歯状波の場合の 3 人の被験者の結果、b は負鋸歯状波の場合の

同じ 3 人の結果である。Figure 2 は 2 Hz 矩形波マスク刺激の場合の 6 人の結果であり、これらのグラフでは、縦軸がテスト光の閾値の相対値 (各 SOA での閾値の平均値から resting threshold の平均値を引いた値) の対数変換値を、また、横軸がマスク刺激の明るさが変化する点 (立ち上がり時点) を 0 としたテスト刺激の時間的位置 (SOA) を表している。

結果のグラフは条件ごとにほとんど同じパターンを与えており、この種の実験においては通常期待されるように、個人差はあまりみられない。そこでマスク刺激の立ち上がり時および立ち下がり時付近でのマスク関数のオーバーシュートをそれぞれ on-効果, off-効果と呼称することになると、これら Figure 1, Figure 2 のグラフから主たる結果は次のようにまとめられる。

① いずれの波形のマスク刺激の場合も、振幅変調度

Figure 1. Masking functions for the 2 Hz positive (a) and negative (b) sawtooth flickering stimuli for three subjects. Relative threshold values for the test flash are indicated along the ordinate in log td, and the intervals between the flickering stimulus and the test flash are shown in terms of stimulus onset asynchrony (SOA) in ms on the abscissa. Modulation ratios of the flickering stimulus are 0.286 (circles), 0.143 (squares), 0.026 (for subjects TT and TS; triangles), and 0.051 (for MT; triangles). The mean illuminance of the flickering stimulus is 31.4 td. Open symbols represent the actually obtained threshold data. Filled symbols are from extrapolation of the data. Graphs for subject MT were reproduced from Maruyama and Takahashi (1976). The standard deviations (*SDs*) of the data points are in almost all cases smaller than 0.30 log unit, and a typical *SD* ($\pm 1SD$) is shown in TS's graph (Figure 1b).

Figure 2. Masking functions for the 2 Hz rectangular flickering stimulus for six subjects. Modulation ratios of the flicker are 0.286 (circles), 0.143 (squares), 0.086 (diamonds), 0.026 (for subjects TT, TS, and KS; triangles), and 0.051 (for subjects MT, ST, and AO; triangles). The mean illuminance of the flicker is 31.4 td. Graphs for subjects MT, ST, and AO were reproduced from Maruyama and Takahashi (1977b). A typical SD ($\pm 1SD$) is shown in KS's graph.

の減少にともない、on-効果は急激に減少し、振幅閾近傍ではほとんど完全に消失してしまうが、マスク刺激の立ち下がりが急激である場合の off-効果は、振幅変調度が小さくなくてもその大きさを余り変えず、振幅閾近傍でもはっきり残っている。

②その場合、振幅変調度の減少にともなうマスク関数のピークの遅れはみられない。しかしこれは、SOA 設定の粗さに起因するものかもしれない。なお、正鋸歯状波では SOA=200–300 ms 時に、また、負鋸歯状波では SOA=300 ms 前後にそれぞれ on-効果、off-効果様のふくらみがマスク関数上に現れる場合がある。

③矩形波マスク刺激の場合、SOA=150 ms 付近に 1 つの隆起が認められる (Figure 2 中に矢印で表示)。被験者 KS と TS のグラフではこのふくらみがはっきりしないが、SOA=150 ms 付近でグラフは低下していないので、この付近でやはり閾値を上昇させるような応答が生じていることを示唆している。

④同時にマスク刺激の立ち上がり直前では矩形波の場合、閾値は一時急激な低下を示す。③と④はマスク刺激の強度が振幅閾近傍の場合に、より顕著となるようである。

Figure 3 はフリッカー刺激ではなく、250 ms 矩形波単一刺激に対するマスク関数であるが、2 Hz 矩形波フリッカーマスク刺激の場合と同様の結果となっていることがわかる。但し、マスク刺激の強度が閾近傍レベルでもフリッカーマスク刺激の場合と異なり、わずかながら on-効果が認められるが、これは刺激提示間隔がフリッカーの場合より長くなったために、刺激の立ち上がりに応答するメカニズムの順応が弱まったためと説明できよう。この場合、マスク刺激の強度が低下すると、on-効果のピークが幾分遅れている。しかし off-効果の場合、ピークの遅れはみられない。さらに、前述の③、④の現象もまた認められる。

考 察

フリッカー刺激に対するマスク関数を求めたのは、Boynton, Sturr, & Ikeda (1961) に始まり、その後 Shickman (1970) や Maruyama & Takahashi (1977b) などの研究があるが、それらはいずれも、フリッカー刺激が低周波数領域にあれば、マスク関数は正弦波状にならず、刺激の 1 周期分に対してグラフは 2 つのピークをもつという結果を報告している。これは低周波領域での視覚系の応答は非線形性を示すという de Lange (1958), Kelly (1961), Maruyama (1976) などの結果を支持するものであると同時に、一歩進んで、その非線形性の原因の一部が視覚系の on-応答お

よび off-応答に帰せられることを示唆するものである。しかし、これらの研究では、一般に報告されている視覚マスキングの場合と同様に、on-効果の方が off-効果より大きくなっている。一方、今回の結果は、刺激の強度をさらに下げて、閾近傍レベルに設定すると、これらの大小関係が逆転し、off-効果の方が大きくなるというものであった。従ってもし Boynton (1958), Ikeda & Boynton (1965) の言うように、視

覚マスキングの手法により、視覚系の on-応答と off-応答とを、間接的にはあるがとらえることができる。とすれば、この結果は、低周波数領域での視覚系の感度は、変調感度といった閾レベルでは、主として off-応答の大きさにより規定されるという Maruyama (1976) の推測に合致するものと言えよう。しかし、それを言うためにはやはり Boynton (1958), Ikeda & Boynton (1965) の説の妥当性について考えておく必要がある。

Kuffler (1953) がネコの網膜神経節細胞には on-中心型のものと off-中心型のものがあり、それぞれ拮抗的な周辺部を有する同心円的受容野構造をしていることを見出したのは周知のことであるが、on-メカニズムと off-メカニズムは機能的にも生理的・解剖学的にも異なっていることを示唆するような研究は多くある (Anstis, 1967; Gernandt & Granit, 1947; Fiorentini, Baumgartner, Magnussen, Schiller, & Thomas, 1990; Helmholtz, 1867; Krauskopf, 1980; Peichl & Wässle, 1981; Schiller, 1982, 1984; Schiller, Sandell, & Maunsell, 1986; Slaughter & Miller, 1981; Wässle, Peichl, & Boycott, 1983). 特に Schiller (1982, 1984), Schiller et al. (1986), Slaughter & Miller (1981) などは、視覚皮質以前では両メカニズムは独立していることを示しており、刺激の立ち上がり、および立ち下がりに対する情報は独立して伝達されることを示唆している。また、今回の実験で用いられたテスト光のような非常に短い光刺激に対しては、視覚系は on-応答が優勢となり、off-応答はほとんどあるいは全く生じないということも電気生理学的に明らかにされている (Baumgartner, 1955; Efron, 1973; Scheich & Korn, 1971; Servière, Miceli, & Galifret, 1977). 従ってマスキング関数に現れたピークのうち、on-効果はマスク刺激に対する on-応答とテスト刺激に対するそれが同一径路内で干渉するために、マスク刺激に対する on-応答の時間的経過をなぞっていると考えることができるが、off-効果の場合は、マスク刺激の立ち下がりに対して生じた off-応答と、テスト光に対して生じた on-応答とが、同一径路内で相互作用するとは考えにくい。

しかし、Stelmach, Bourassa, & Di Lollo (1984, 1987) が精神物理学的に示したように、輝度変化方向の異なる 2 刺激間には確かに相互作用が存在する。また、Schiller (1982) は、視覚皮質では on-メカニズムと off-メカニズムとが相互作用することを生理学的に明らかにしており、Singer & Creutzfeldt (1970) は、ネコの LGN のレベルで、受容野の重なる、あるいは隣接する on-中心型ニューロンと off-中心型ニューロンとは相互抑制することを報告している。これら

Figure 3. Masking functions for a single rectangular masking stimulus of 250 ms in duration for five subjects. The intensities of the masking stimulus are 15.7 td (circles), 4.7 td (for subjects KM and TT; squares), 6.3 td (for MT; squares), and 2.4 td (triangles). The adapting level of the eye is 31.4 td. Graphs for subjects MT and KM are reproductions from Maruyama and Takahashi (1977b). A typical SD ($\pm 1SD$) is shown in TS's graph.

を考えに入れると、閾近傍の弱いごく短いテスト刺激に対する弱い on-応答を伝達する on-メカニズムが、マスク刺激の立ち下がりによって活性化した off-メカニズムからの抑制を受け、結果的に生じた増分閾の上昇が off-効果にほかならないという推測が可能となる。すなわち、off-効果の反映しているものは、正確には視覚系の off-応答そのものに大きさというよりは、off-メカニズムの on-メカニズムに対する抑制の強さであるということになるが、それは off-応答の強さに比例するから、結果的には off-応答の時間的経過を間接的に反映していると考えることができる。生理学的にも、刺激強度がごく低くなると、on-応答より off-応答の方が大きくなるという知見が古くから知られており (Hartline, 1938)、この考えに基づく解釈の妥当性を示している。したがって Boynton (1958)、Ikeda & Boynton (1965) の説の妥当性は保証されると考えてよいであろう。

このようにみえてくると、今回の実験結果は、やはり前述の Maruyama (1976) の主張 (低周波数フリッカー刺激に対するコントラスト感度は、主として視覚系の off-応答により決定される) を支持するものであるといえる。低周波数領域での視覚系の応答が非線形性を示すことはよく知られているものの、それがどのようなメカニズムによるのかを精神物理学的に明らかにした研究は少ない。本研究は視覚マスクングという手法を用い、視覚の周波数応答研究とは別な面からこの現象を探ろうとしたものであり、この低周波数領域では、刺激の立ち下がりに対する視覚系の応答が中心視での閾振幅刺激に対する感受性を決定していることを明らかにした。しかも、このことはなにも繰り返し刺激に特有ではない。Figure 3 の結果にみられるように、非周期的刺激の場合にも同様に言えるのである。ということは、少なくとも眼が明順応状態にあるときには、われわれにとって、強い光刺激はその出現が、ごく弱い光刺激ではその消失がより大きな意味をもつということになるだろう。

要 約

本研究では、de Lange (1958) の時間変調感受曲線にみられる低周波数領域の刺激に対する視覚系の非線形性を、視覚系の周波数応答分析とは異なる、視覚マスクング (増分閾法) という手続きにより検討した。すなわち、閾上振幅と閾近傍振幅とをもつ 2 Hz の矩形波および正負鋸歯状波フリッカー刺激に対するマスクング関数を求め、その振幅が関数形におよぼす影響を調べたところ、閾上振幅では刺激の急激な立ち上がりに対する増分閾の上昇が急激な立ち下がりに対するその程度を上回ったのに対して、閾近傍振幅の場合

はこの大小関係が逆転した。本論中の考察をふまれば、このような閾値の上昇の程度が視覚系の on-応答と off-応答の大きさを反映していると考えられるので、この結果は、2 Hz といった超低周波数領域では、視覚系は刺激の立ち下がりに対してより感度が高いことを示していると解することができる。従って、低周波数領域での視覚系の非線形性の少なくとも一部は視覚系の off-応答に起因するという推論が成り立つ。

引用文献

- Anstis, S. M. 1967 Visual adaptation to gradual change of intensity. *Science*, **155**, 710-711.
- Baumgartner, G. 1955 Reaktionen einzelner Neurone im optischen Cortex der Katze nach Lichtblitzen. *Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, **261**, 457-469.
- Bowen, R. W., Pokorny, J., & Smith, V. C. 1989 Sawtooth contrast sensitivity: Decrements have the edge. *Vision Research*, **29**, 1501-1509.
- Bowen, R. W., Pokorny, J., Smith, V. C., & Fowler, M. A. 1992 Sawtooth contrast sensitivity: Effects of mean illuminance and low temporal frequencies. *Vision Research*, **32**, 1239-1247.
- Boynton, R. M. 1958 On-responses in the human visual systems as inferred from psychophysical studies of rapid-adaptation. *A. M. A. Archives of Ophthalmology*, **60**, 800-810.
- Boynton, R. M., Sturr, J. F., & Ikeda, M. 1961 Study of flicker by increment threshold technique. *Journal of the Optical Society of America*, **51**, 196-201.
- de Lange, H. 1954 Relationship between critical flicker frequency and a set of low frequency characteristics of the eye. *Journal of the Optical Society of America*, **44**, 380-389.
- de Lange, H. 1958 Research into the dynamic nature of the human fovea → cortex systems with intermittent and modulated light. I. Attenuation characteristics with white and colored light. *Journal of the Optical Society of America*, **48**, 777-784.
- Efron, R. 1973 An invariant characteristic of perceptual systems in the time domain. In S. Kornblum (Ed.), *Attention and performance IV*. New York: Academic Press. Pp. 713-736.
- Fiorentini, A., Baumgartner, G., Magnussen, S., Schiller, P. H., & Thomas, J. P. 1990 The perception of brightness and darkness. Relations to neuronal receptive fields. In L. Spillmann & J. S. Werner (Eds.), *Visual perception: The neurophysiological foundations*. New York: Academic Press. Pp. 129-161.
- Gernandt, B., & Granit, R. 1947 Single fibre analysis of inhibition and the polarity of the retinal elements. *Journal of Neurophysiology*, **10**, 295-301.

- Hartline, H. K. 1938 The response of single optic nerve fibers of the vertebrate eye to illumination of the retina. *American Journal of Physiology*, **121**, 400-415.
- Helmholtz, H. von 1867 *Handbuch der physiologischen Optik*. Leipzig: Leopold Voss.
- Ikeda, M., & Boynton, R. M. 1965 Negative flashes, positive flashes, and flicker examined by increment threshold technique. *Journal of the Optical Society of America*, **55**, 560-566.
- Kelly, D. H. 1961 Visual responses to time dependent stimuli. I. Amplitude sensitivity measurements. *Journal of the Optical Society of America*, **51**, 422-429.
- Krauskopf, J. 1980 Discrimination and detection of changes in luminance. *Vision Research*, **20**, 671-677.
- Kuffler, S. W. 1953 Discharge patterns and functional organization of mammalian retina. *Journal of Neurophysiology*, **16**, 37-68.
- 丸山欣哉 1973 閃光列の周波数変調法により形成された刺激波形のフリッカー視 日本心理学会第 37 回大会発表論文集, 16-17.
- Maruyama, K. 1976 Stimulus wave form and modulation sensitivity curve. *Tohoku Psychologica Folia*, **35**, 122-129.
- 丸山欣哉・高橋 誠 1976 フリッカー刺激の波形差と視覚マスキング 日本心理学会第 40 回大会発表論文集, 317-318.
- 丸山欣哉・高橋 誠 1977a 矩形波刺激における視覚マスキングの on-, off-効果 日本心理学会第 41 回大会発表論文集, 176-177.
- Maruyama, K., & Takahashi, M. 1977b Wave form of flickering stimulus and visual masking function. *Tohoku Psychologica Folia*, **36**, 120-133.
- Peichl, L., & Wässle, H. 1981 Morphological identification of on- and off-centre brisk transient (Y) cells in the cat retina. With an appendix 'Neurofibrillar staining of cat retinae,' by B. B. Boycott & L. Peichl. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, **212**, 139-156.
- Scheich, H., & Korn, A. 1971 Timing properties and temporal summation in the retina. *Pflügers Archiv*, **327**, 16-36.
- Schiller, P. H. 1982 Central connections on the retinal ON- and OFF-pathways. *Nature*, **297**, 580-583.
- Schiller, P. H. 1984 The connections of the retinal ON- and OFF-pathways on the lateral geniculate nucleus of the monkey. *Vision Research*, **24**, 923-932.
- Schiller, P. H., Sandell, J. H., & Maunsell, J. H. R. 1986 Functions of the ON and OFF channels of the visual system. *Nature*, **322**, 824-825.
- Servière, J., Miceli, D., & Galifret, Y. 1977 Electrophysiological correlates of the visual perception of "instantaneous" and "durable." *Vision Research*, **17**, 65-69.
- Shickman, G. M. 1970 Visual masking by low-frequency sinusoidally modulated light. *Journal of the Optical Society of America*, **60**, 107-117.
- Singer, W., & Creutzfeldt, O. D. 1970 Reciprocal lateral inhibition of on- and off-center neurones in the lateral geniculate body of the cat. *Experimental Brain Research*, **10**, 311-330.
- Slaughter, M. M., & Miller, R. F. 1981 2-Amino-4-phosphonobutyric acid: A new pharmacological tool for retina research. *Science*, **211**, 182-184.
- Stelmach, L. B., Bourassa, C. M., & Di Lollo, V. 1984 Detection of stimulus change: The hypothetical roles of visual transient responses. *Perception & Psychophysics*, **35**, 245-255.
- Stelmach, L. B., Bourassa, C. M., & Di Lollo, V. 1987 On and off systems in human vision. *Vision Research*, **27**, 919-928.
- Wässle, H., Peichl, L., & Boycott, B. B. 1983 A spatial analysis of on- and off-ganglion cells in the cat retina. *Vision Research*, **23**, 1151-1160.