

Title	明暗対比現象とその生理学的基礎
Sub Title	The neural interaction as a physiological basis of simultaneous brightness-contrast
Author	古崎, 敬(Kozaki, Takashi)
Publisher	三田哲學會
Publication year	1961
Jtitle	哲學 No.41 (1961. 12) ,p.183- 211
JaLC DOI	
Abstract	The brightness of a field (a test field) can be decreased or increased, when it is surrounded by a brighter or darker field (an inducing field). This phenomenon is called 'brightness contrast'. It seems that this phenomenon is the result of a retinal inhibition. With respect to the neural mechanism of retinal inhibition, a series of investigations were conducted by Hartline and his co-operators. The results they obtained seem to offer profitable suggestions for the physiological understanding of brightness contrast. In the present paper, an attempt has been made to summarize the psycho-physical and physiological aspects of brightness contrast and to examine their relationships (between brightness contrast phenomenon and retinal inhibition). It has been shown that the magnitude of the inhibition, measured in terms of decrease in frequency of discharge, depends upon the intensity, area, and configuration of the pattern of illumination on the retina: (1) the greater the intensity on neighboring receptors, the greater the inhibition they exert on the test receptor; (2) the greater the number of neighboring receptors illuminated-that is to say, the larger the area of illumination, the greater the inhibition exerted on the test receptor; (3) illumination of neighboring receptors nearer to the test receptor results in greater inhibition than does illumination of more distant receptors. Comparing psycho-physical facts with these physiological ones, if we replace respectively the word 'inhibition' in the above sentences with the word 'brightness contrast', 'receptor' with 'field', and 'frequency of discharge' with 'apparent brightness', such physiological facts would correspond with the facts of brightness contrast.
Notes	
Genre	Journal Article
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN00150430-00000041-0196

慶應義塾大学学術情報リポジトリ(KOARA)に掲載されているコンテンツの著作権は、それぞれの著作者、学会または出版社/発行者に帰属し、その権利は著作権法によって保護されています。引用にあたっては、著作権法を遵守してご利用ください。

The copyrights of content available on the Keio Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

明暗対比現象とその生理学的基礎

古 崎 敬

I. 序

夕暮時に薄暗い室内に入ると窓硝子がぼんやりと明るく又白く見える。今、室内の電灯をつけることによつて、突然、周囲の状況は一変する、今迄暗かつた室内は明るく、周囲の壁なども白く見えるようになる。一方、今迄明るく見えた窓硝子は暗く、黒いものになつてしまう。この様な現象は実験室内においては次の如く明瞭に観察することができる。暗室内で一定の明るさをもつ大きさの等しい二領域を並置し、この二領域の境界を凝視する。今、この領域のいずれか一方の明るさを急激に変化させる。その結果、客観的には何等変化していないもう一方の領域も同時に明るさの変化が生ずる。この場合、客観的に変化しない領域が変化する領域によつて用まれると、この変化は一層明瞭になる。一般にその変化の方向は隣接領域の輝度の変化と反対方向に生ずる。すなわち、隣接領域の輝度が増加すれば暗くなり、輝度が減少すると明るく変化する。白紙の上の灰色の紙片が黒い紙の上の同じ灰色の紙片より暗く見えるという現象も同一メカニズムによるものと考えられる。以上の如く、視野の一部の現象的明るさがその近接領域の明るさによつて影響を受け、その反対の方向に変化する時これを明暗対比 (brightness contrast) と呼ぶ。かかる現象の理解の基礎としては多々論議されているが、古くは Hering, E. と Helmholtz, H. の対立に見ることができる。Hering はその基礎を末梢の生理学的変化、即

ち、網膜要素間の相互作用に求めるに反し、Helmholtz はむしろ心理学的要因を強調する。換言すれば、前者は経験によつて影響されない生得的要因を考え、対比現象を低次の末梢的過程と見做すが、後者は、可塑的な、個人の経験に依存する獲得的要因に基く高次の中樞過程を考える。両者のこの種の対立は単に対比現象に限らず、色彩恒常現象など色彩現象一般に見られるものであり、対比のみに関しても、綿密な実験的吟味の結果に基くというより、むしろ、彼等の知覚そのものの見解もしくは彼等の色彩学説から推論されたものとみられるが、これに就いての詳述はここでは避ける。兎に角、対比現象が中枢的要因と末梢的要因のいずれにより多く負うかの論議はその後も幾度か試みられている。Katz, D. (41) は、客観的には等しいが、恒常現象によつて主観的には異つた明るさに見える背景を用いた実験の結果、対比効果に差の無いことを見出し、対比は主観的な変容色には規定されず、網膜刺激の強度と性質にのみ依存するものだと考えた。この結果は実験条件の不備を問われながらも、Katona, G. (40), Kravkok, S. W. (42) の実験結果に一致するものである。一方、形態の優位を唱えるゲンタルト学派は多くの実験例を挙げ、対比現象に関しての網膜要素間の交互作用による解釈を排した。Benary, W. (13) によつて展開され、Mikesell, W. H. & Bentley, M. (45), Jenkins, J. G. (39), Metzger, W. (44), 更に二、三の研究 (2, 3, 4, 9, 23, 46) によつて検討されている Wertheimer の十字形の実験はその一例である。Benary によれば、ある小さい灰色の領域は、それが直観的经验において、それと明るさを異にする固形の内部に含まれ、しかもそれに帰属した関係にある

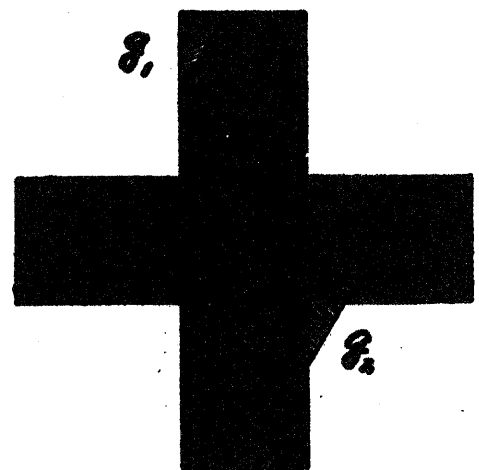


Fig. 1. g_1 の方が g_2 より明るく見える。

時、強い対比効果を受けることが示された。即ち、当該領域がその場のゲシタルト全体の如何なる部分として現われるか、本質的な問題であり、かかる形態要因を無視しては対比現象も他の現象と同様に明らかにし得ないことを示唆した (Fig. 1.)。

上述の如き対比現象に於けるその基礎の二元的分離はその後もしばしば論じられてきた。しかし、視知覚一般の多くの事実が示している如く、その個々の具体的事実に対して低次の知覚機能と高次の知覚機能、或いは、因襲的な意味での生理学的と心理学的と云う様な厳密な分離は実際上の問題からも、又、発生的見地からも不可能なことであろう。従つて、事実の正しい理解の為には、かかる因襲的な考えから離れ、新たな意味によつて解釈することが必要である。Gelb, A. が色彩恒常において述べている様に、「我々が如何にこの二元論をより進んで解釈し、又、概念的に把握するかに応じて、具体的な知覚事実というものが、或る場合には生理学的に、或る場合は心理学的な意味において解釈されるのである」。

今や、我々は二元論を論ずる必要を認めないし、夫々の立場からの一方的な憶測や推論に関心はない。我々は現象的事実を正当に体系化し、更に、生理学的方法によつて得られた事実と関係づけることは現象の理解の上に大いに役立つであろう。

本論文は明暗対比現象に関する諸実験の結果を要約して述べ、更に、この現象の生理学的基礎として十分根拠のある実験に関し、特に、視神経線維のインパルスの放電の変化を指標とする網膜受容細胞の相互作用、ここでは Summation (加重) 及び Inhibition (抑制) の過程を中心に述べる。

II. 明暗対比現象の心理物理的データ

一般に明暗対比現象を実験的に観察する場合、その実験配置としては、

1) 検査領域 (TF), 2) TF に影響を及ぼす領域; 誘導領域 (IF), 3) TF の IF による影響を測定する為に比較され, TF の明るさに一致するように調節される領域; 比較領域 (CF), 4) 上記の各領域の背景となる領域 (Bg) の四領域から成る. 又, 対比現象に影響する条件としては TF, IF, Bg, 各領域の物理的明るさ (輝度), TF と IF の面積の関係, TF と IF の空間的距離などが挙げられ, これらの諸条件を変化することによつて対比効果が測定されるのである. この他の条件として, 形や刺激布置の問題が含まれるが, これには触れないことにする. ここでは, 形態の影響を特に考慮する必要のない条件下での実験のみを問題としたい.

1. 検査領域と誘導領域の明るさの関係

一般的見地からすれば, TF と IF の明るさの関係は明暗対比を規定する最も重要な要因である. この関係の組織的变化に基く観察は Hess, C. u. Pretori, H. (38) によつて初めてなされた. 実験は単眼調節法によつて Fig. 2. の如き刺激が観察された. これは, 視角 1° の小領域と視角 10° のそれを囲む領域から成る刺激が並置されている. 測定は次のようにして行われた. 例えば, 左方の刺激の内外両

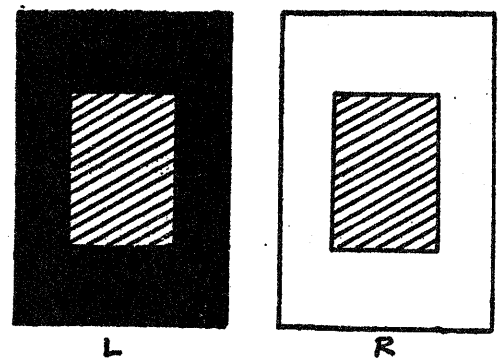


Fig. 2. Hess and Pretori の刺激配置 (1894).

領域の明度を夫々一定に保ち, 右方の周辺領域の明度を種々変えた場合, 左方の内部と現象的に等しい明るさになる様に右方の内部領域が調節された. その結果, 内部領域の明るさは, その周囲の明度にはほぼ正比例して減少する. 従つて, 対比によつて生ずる明るさの変化を B_m と刺激の内部の明度を夫々 B_t, B_i とすれば $B_m = k (B_t - B_i)$ である. ここでは刺激が全て同一視野に提示されたが, 各領域の相互作用を考慮し, この不備を補つて実験したのが Diamond, A. L. (17) 及び Hein-

emann, E. G. (36) による実験である。Diamond は両眼調節法により、被験者の右眼に TF と IF が並置して提示され、左眼に CF が示され、両眼の各凝視点を融合することによつて TF と CF の比較がなされた。この方法で、7段階の TF 明度に対して、種々の IF 明度の影響を測定した。その結果、TF の現象的明るさは IF の明度の増加に伴い減少する。その変化は、IF 明度が TF 明度より低い場合には IF 明度の増加に対して僅かに減少するか又はほとんど変化を示さないが、IF 明度が TF のそれを越えると、IF 明度の増大に対し TF の明るさは殆ど正比例に減少する。Heinemann も Diamond と同様な方法で、且、ほぼ同一明度範囲内で測定したところ、凡そ一致した結果をみた (Fig. 3.)。ここでも IF 明度が TF より小なる場合には殆んど対比効果が見られないが、むしろ TF の低い明度条件では、TF と IF が等しい明度の辺りにおいては現象的明るさの増大を示している (enhancement)。しかし、IF 明度が更に増加すると TF は著しい対比効果を受け、その明るさは極端に減少する。

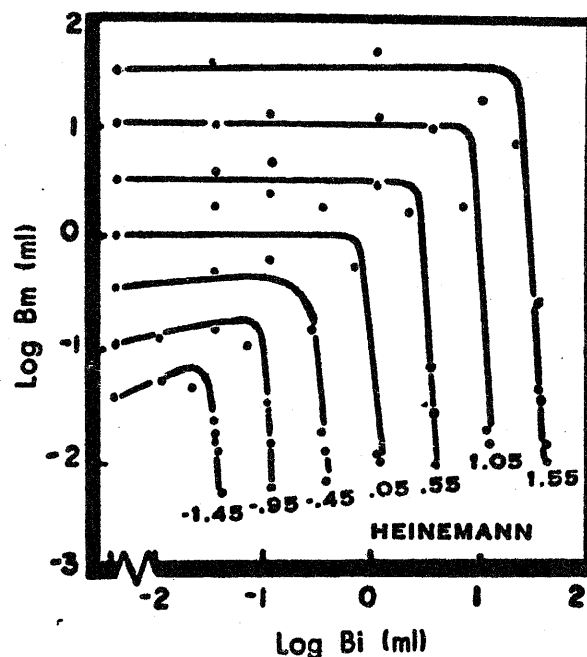


Fig. 3. TF と IF の明るさの関数としての TF の現象的明るさ (Heinemann, 1955).

上述の三実験の結果は必ずしも量的には一致しないが、TF と IF の明度関係について、凡そ次のように要約されよう。すなわち、IF が TF より暗い場合には TF の現象的明るさは IF の明るさによつてほとんど影響されないか、むしろ明るく変化する。しかし、IF が TF より明

るくなると IF 明度の増加に伴い TF の現象的明るさは著しく減少する。しかし、一定の明るさの背景を有する場合には、IF と Bg の明度勾配が重要な要因となることが示されている (1)。

2. 検査領域と誘導領域の面積の関係

Diamond (18) は前述の方法によつて IF 面積の増大による効果を測定した。TF として視角 $16.5' \times 33'$ の矩形を用い、その長辺に接して IF が並置され、IF の短辺が 0 から $33'$ 迄変化された。従つて、IF の面積は TF の面積の 2 倍迄増大される。その結果は Fig. 4. の如く、

TF の現象的明るさは IF の面積の増大に伴い減少する。その変化の経過は IF の面積の小なる範囲ではその面積の増大に伴い TF の現象的明るさは著しい減少を示すが、漸次その勾配は減少し、遂には全く影響が見ら

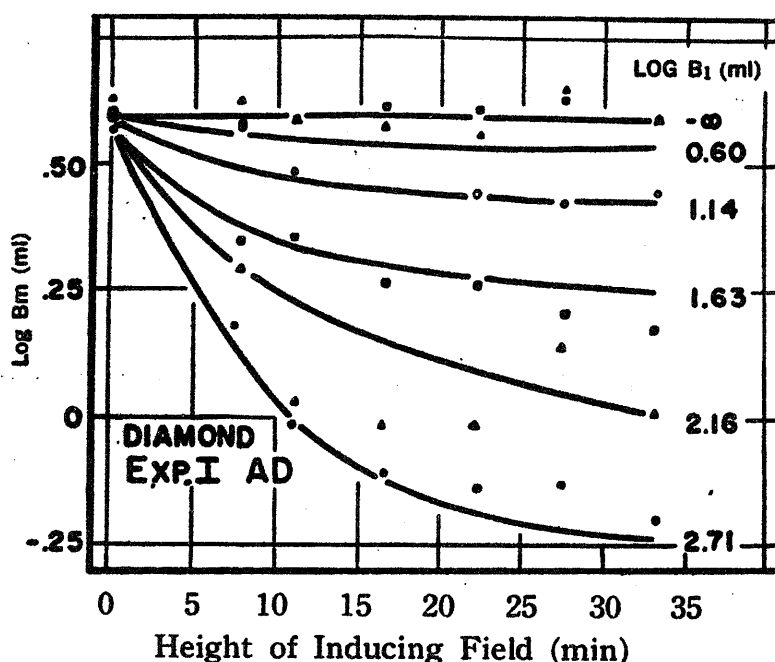


Fig. 4. IF の面積の関数としての TF の現象的明るさ (Diamond, 1955).

れない。この傾向は特に IF の明るさの大なる場合に顕著であり、小なる時には面積の増大の効果は非常に少ないといえる。

3. 検査領域と誘導領域の空間距離

二領域間の相互作用が問題となる諸現象に見られると同様に、明暗対比の場合も二領域の空間距離の増大によつてその効果は減ずる。これは前述の増大による対比量の変化の経過（面積の増大によつて対比量の増分は次第に小となる）からも予想されるが、この関係の組織的研究は

Fry, G.A. & Alpern, M. (22) 及び Leibowitz, H. et al. (43) によつてなされた。Fry 等によれば、各領域は全て視角 $0.5^\circ \times 2.5^\circ$ で、TF の左右対称の位置に IF が提示され、TF と IF の空間距離は視角 0.75° から 4.5° 迄変化された。観察は両眼調節法により、一定の明るさの CF に対して、TF の明るさが調節された。結果は、TF と IF の空間距離の増加にしたがつて、TF に及ぼす対比効果は低下し、その勾配は IF の明るさの大なる程大きい。すなわち、IF の明るさの大なる程、空間距離の変化に対して TF の明るさは鋭敏に変化する。又、対比効果は IF の明るさの大なる場合は視角 4.5° 以上に於いても見られるが、小なる場合には 3° 乃至 4° において消失することが示された。(Fig. 5.)

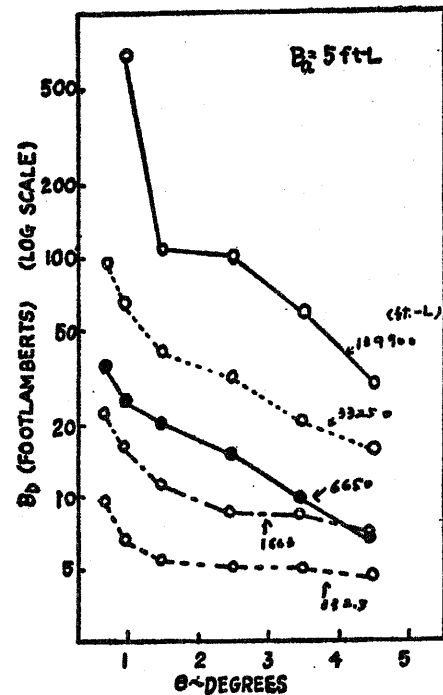


Fig. 5. TF と IF の空間距離の関数としての対比効果、縦軸は一定の CF の明るさに調節された TF の値 (Fry, G.A. and Alpern, M., 1953).

上記の実験は各領域とも可成り大であるが、小なる場合も同様な結果が Leibowitz et al. によつて示された。ここでは、各領域とも視角 $30'$ の正方形であり、TF と IF の空間距離が $0'$ から $540'$ 迄の 6 条件の下で測定された。その結果は Fry & Alpern による結果とほとんど同一傾向を示した。

III. 網膜における神経メカニズムとその交互作用

1. 前述の如き対比現象の諸条件下の変化に対応して、網膜のレベル、更には視神経繊維を通じての神経伝達 (Nerve message) にどのような変化

が生じているのであろうか。物理的刺激強度に基く網膜上の変化を考えるならば、散乱光に依る網膜の順応水準の変化及び網膜受容細胞、視神経の交互作用が問題となる。散乱光に関しては、問題の性質上本稿では触れないので鳥居 (5) 及び Boynton, R. M. 等の一連の研究 (14, 15, 16) があることを記すにとどめる。ここでは後者の問題のみを論じるであろう。Graham, C. H. & Granit, R. (25) は隣接する網膜上の二領域が異つた水準で刺激された場合に於ける両領域の相互作用を研究する為に、視角約 $4'$ 離れて隣接せる二つの半円の夫々のフリッカーの臨界融合頻度 (cff) を測定した。両半円の明るさを共に 139 ml にして、一方の半円の cff を測定したところ、それが単独の時の cff 55.8 から 60.6 と約 8.6 % の増加をみた。今、一方の半円の明るさを他方の 50 % 暗くし、夫々の半円の cff の変化を測定すると、暗い方の半円はそれが単独の場合より 1.5 % の減少を示し、他方、明るい方の半円は 5.4 % の増加を生じた。この様に二つの隣接領域が異つた明るさの水準に於いては、両領域が等しい明るさの場合に見られる様な cff の増加 (summation) は見られず、むしろ暗い方の領域は cff の減少を示した。すなわち、両領域の相互作用はそれらの差異を強調するような方向に生ずる。そして、暗い方の半円の cff の減少は retinal inhibition の過程に基くものだとし、ここに見られた相互作用は明暗対比の基礎を与えるものだと考えた。又、同時に、一般に inhibition (cff の減少) は網膜中心窩に於いて著しく、summation (cff の増大) はむしろ周辺部の方が大であることを示した。そして、この様な網膜に於ける inhibition は、恐らく中心窩で特に発達している amacrine cell の特殊な機能に依るものだと論じた。Beitel, R. J. (12) は隣接領域のある場合とない場合の明度閾を測定することにより、inhibition の効果を検討し、それを確認した。彼は、中心窩及び網膜周辺部に於いて、両領域の明るさの変化、空間距

離の変化の二点について実験し、隣接領域の明るさの大なる場合に閾値は増加し、又、空間距離の小なる程閾値が大 (inhibition の効果大) なることを認めた。

本川 (47) は電気刺激法により、その感電性を指標とする所謂網膜誘導 retinal induction の変化から対比現象の網膜的基礎に対して多くの示唆を与えた。この方法は、被験者の眼を矩形電流によつて刺激すると閃光を感じるが、この閃光を生ずるための閾電圧を求め、その閾電圧 (この逆数を感電性と呼ぶ) の前照射光によつて起る変化を指標とする。誘導の強さは、前照射による感電性の増加が暗視眼の感電性に対する百分率 (ζ で示す) で表わされる。彼の実験によれば、0.05 lux の一様な背景の上に直径 1 cm の黒刺激を 2 sec 間、前刺激として提示し、その直後に 84 lux の同一の大きさの検査光を提示する。その結果は Fig. 6.

に示される。横軸は検査光と電気刺激の間の時間、縦軸は ζ 値であり、前刺激の与えられない場合と比較されている。黒刺激が提示された場合の感電性の増加が Fig. 6. から明らかである。

この結果は検査光に先立つ黒刺激が網膜興奮を高めること、更にこれが暗順応に依るものでないことを示すことによつて、継次対比を意味するものだとされる。又、同時対比に関しても次の如き実験がなされた。1 cm 直径の明

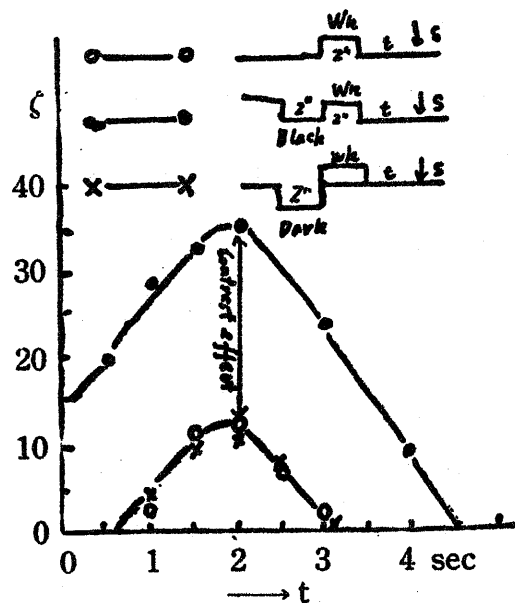


Fig. 6. 前刺激の感電性に及ぼす影響 (Motokawa, K., 1949).

るさ 84 lux の円があり、これに対する ζ 値は 13 であつた。今、その周囲を巾 1 cm の暗い輪環で囲むことによつて、34.5 の ζ 値を得た。即ち、21.5 の増加をみたわけである。更に誘導光が明るい場合も確かめられ

た．直径 1 cm の半円 (A) と直径 2 mm の小円 (B) が並置され，その明るさは 84 lux であった．条件として，1) B のみ 2 sec, 2) A と B が同時に 2 sec, 3) A と B が継次的に各 2 sec, 4) A のみが 4 sec であり，その 2 sec 後に電気刺激が与えられる．その結果， ζ 値は夫々，4.0, 7.0, 16.5, 6.5 であった．即ち，条件 (2) と (3) の ζ 値の増加は刺激 A によつてその隣接領域に黒を誘導したことを示し，前実験と同じ意味で対比効果を示すものだとする．

上述の諸実験は明暗対比の現象的变化との間に対応関係が見られることを明示している．しかしながら，これらの実験結果は何等かの形で我々の判断に基いて得られたものであり，果して網膜事象とのみ考えてよいか，高次の過程が如何に関与しているのか，遠心性神経繊維 (centrifugal fiber) を通じての feed back mechanism は，等々の疑問に答えることは困難である．しかし，網膜に何等かの変化が生じていることは疑問の余地のない所であり，上述の推論を更に進める段階として考えられるのは，網膜から生ずる視神経繊維を通じてどのような形で大腦の中枢へ信号が送られているかということである．microdissection 法，更に microelectrode 法の発達はこの点を徐々に明らかにしつつある．以下，これらの方法によつて得られた視神経繊維に於ける nerve message について見ていきたいと思う．

- 2 これに関する研究としては Adrian, E. D. & Matthews, R. (6, 7) によるウナギの眼による多数の視神経インパルスの放電の同時的記録，及び Hartline, H. K. & Graham, C. H. (32) のカブトガニ (Limulus) の眼の一本の視神経繊維を取り出して同種の記録が得られている．更に，Hartline (28) は蛙の眼の単一視神経繊維からの網膜光刺激による電気的变化を記録した．Hartline によれば，蛙の眼を視神経繊維と共に摘出し，眼の前半部（角膜，レンズ，コロイド体）が除去され，次に，

長さ数 mm の神経繊維束に二個の電極（塩化銀）をつけ、それは増巾器の入力につながれた。更に、神経束は一本の神経繊維になるまで分離される。そこで、この神経繊維につながる感覚細胞を光によつて刺激し、それによつて起る神経繊維の活動電位が増巾器の出力につながれたオシログラフによつて記録さ

れた。かかる方法により種々の神経繊維について記録された、結果は Fig. 7. に示される。その結果、光に対する神経繊維の反応に三つの型があることが明らかにされた。

Fig. 7. に於いて、A の神経繊維は光の照射 (on) によつて反応する型 (on-type)。すなわち、光の照射に対し或る潜伏期後、最初高頻度でインパルスが生じ、やがて一定の頻度になる。そして、光の消滅 (off) により頻度は急激に低下しもとの定常状態に戻る。Limulus では全ての繊維がこの型を示すが、蛙では20%以下である。B の繊維は光の照射により高頻度のインパルスを放電するが、たとえ光

が与えられていてもその頻度は漸次減少し、光の消滅と同時に再び頻度

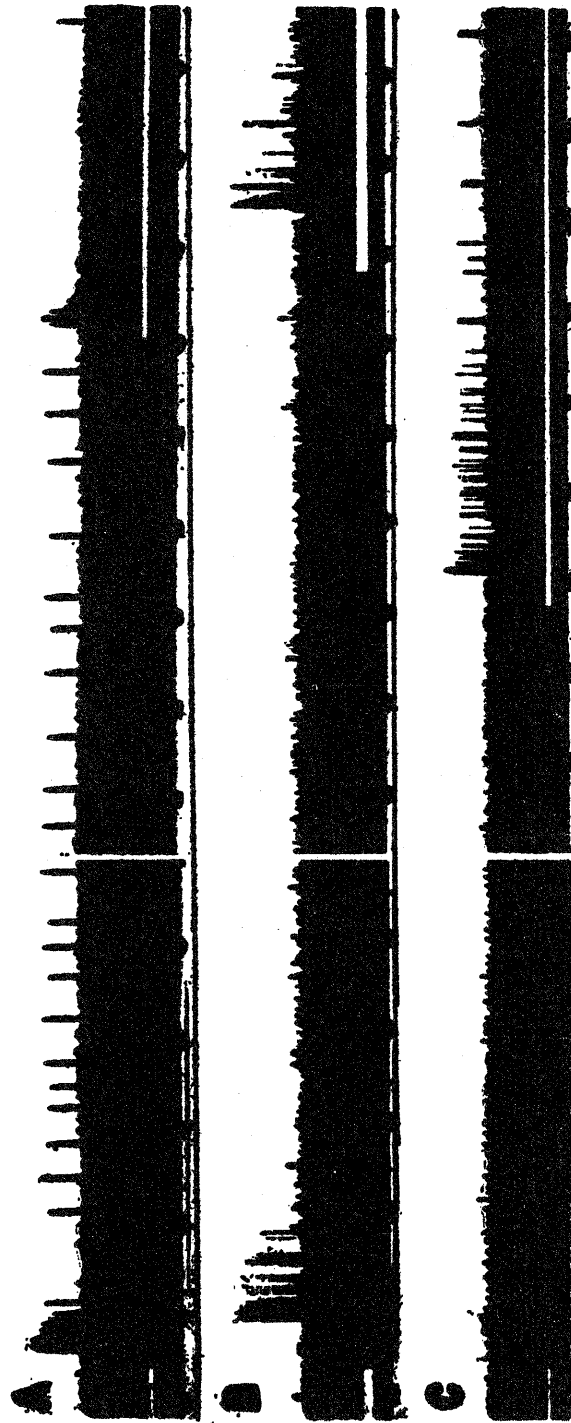


Fig. 7. 蛙の眼の単一視神経線維におけるインパルスの放電のオシログラフによる記録、時間線は 0.2 sec. (Hartline, 1938).

は高くなり漸次定常状態に戻る型 (on-off type). すなわち, 光刺激の変化に応ずる神経繊維であり, 脊椎動物の視神経繊維に最も多く見られる型である. C の繊維は A とは逆に光の照射に於いては全く反応を示さず消滅によつて高い頻度の放電が見られ. この放電は数秒続き, やがてもとの状態に戻る型 (off type). 蛙の場合約 30 % の繊維がこれに属する. この様に, 脊椎動物では通常この三つの反応の型が見られる. 純粋な on-type の繊維では常に光の照射で興奮し, 消滅に於いて制止する. 一方, 純粋な off type は光の照射で制止され, 消滅で興奮するという様な明確な対立が特徴づけられる (Granit (27) p. 69—72 参照). しかし, 刺激強度, 光の波長, 順応状態の変化に応じて, しばしば反応の型が変移する. 例えば, 光の強度小なる場合には “on” type を示した或る繊維が強度の増大と共に “on-off” type へ変化する. 同様に “on-off” type から “off” type への変化も見られる (20). 又, 不規則に on-off type から on type へ, 又は off-type へ変化する場合もある (28). この様なある type から他の type への変化は蛙 (28, 29), 鳩 (20) などでは比較的少ないが, 猫などの哺乳動物では顕著に見られる (21, 26). しかし, 暗順応状態, 網膜全体を均一に刺激した場合など特殊な条件下では Hartline による前述の反応の類型を区別することが可能とされている (27).

3. 一般に光の強度が増加する程 (1) 潜伏期は短くなり, (2) インパルス放電の頻度は高く, (3) インパルスの数が増大することが特徴づけられる (28, 31). これは Granit (27, p. 67, 68) によつて猫及びネズミ (guinea pig) の単一視神経繊維からも得られている. しかし, 蛙の場合, 刺激強度が非常に大となるとインパルスの放電の数及び頻度はしばしば減少する. この特性は特に “off” 反応に顕著である (28). 又, 100 msec 内では, 刺激の持続時間の延長は刺激強度の増加と同一の効果を

もつ。この関係は Fig. 8. から明らかである。この図の対角線の関係を見ると、略同一のインパルスの放電を生じ、この範囲では 刺激強度×持続時間＝一定 の関係が成立つ。従つて、視感覚細胞のこの特性は受容器に対する光刺激の作用の最初に現れる光化学的反応にその因を求められるであろう。

4. 一個の感覚細胞は単に一本の視神経に結びついているだけではない。人間の場合、約 800,000 から 1,100,000 の神経繊維が更に 1:100 のオーダーで感覚細胞と結びついている。更に、これらは一つの単位をなしているだけでなく複雑な横の連絡 (amacrine cell など) をしている (48)。従つて、網膜に対する光の分布と視神経繊維内部の活動の分布の対応関係に関する研究は、視力 (visual acuity) の問題、明暗対比の如き明るさの異なる領域間の相互作用、更には、現象的明るさと面積の関係

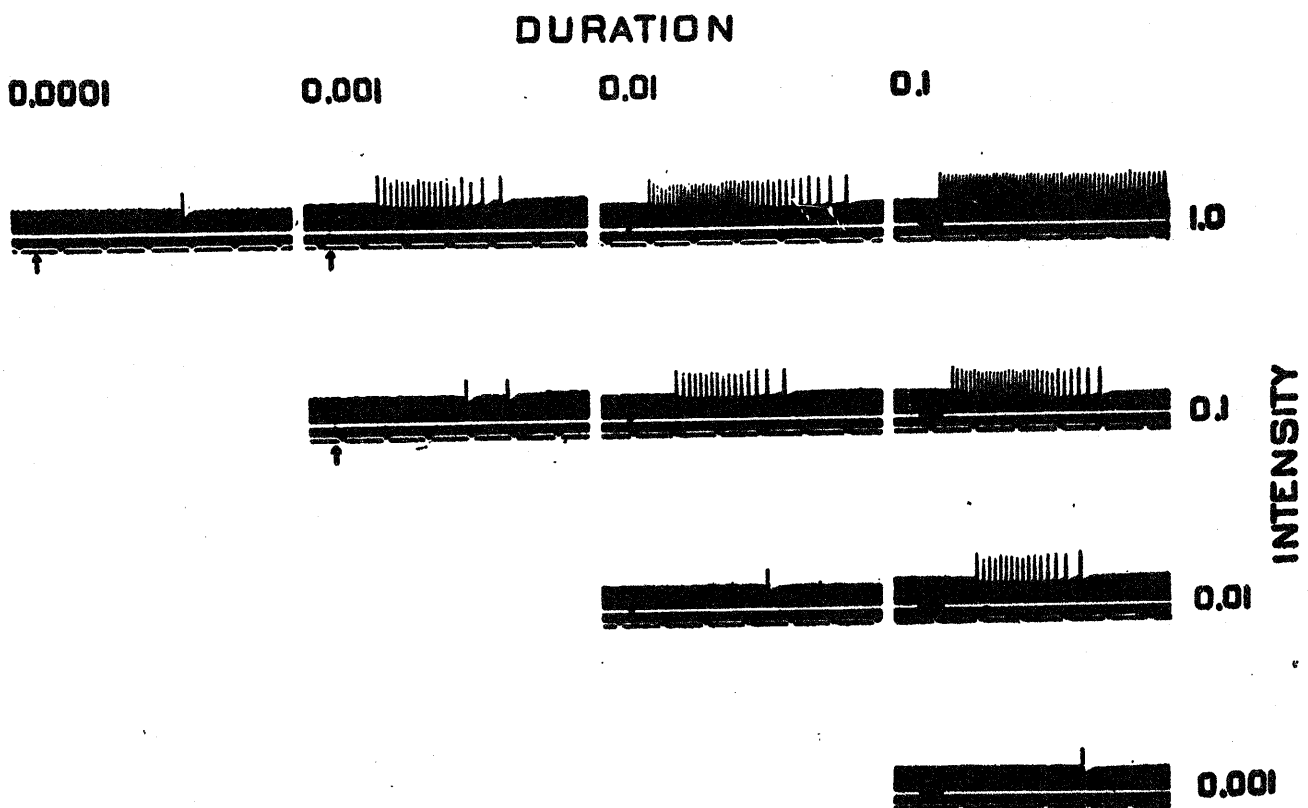


Fig. 8. 照射時間及び強度を変化した時の単一視神経に於けるインパルスの放電 (Linulus). 矢印及び白線上の黒い部分は照射を示す。時間線は 0.2 sec. (Hartline, 1934).

などの諸問題に対し重要な生理学的基礎を提供するものであろう。この対応関係は網膜の種々な位置を光で刺激した際の単一視神経の活動を記録することによつて直接求められる。すなわち、或る視神経繊維は網膜の特定の範囲内の部位が照射された時にのみ光に対する反応を生ずる。この様な単一視神経繊維の反応に対応する網膜の領域をその繊維の感受領域 (receptive field) という。

この感受領域の範囲は Adrian & Matthews (6, 7) によりウナギの眼の全神経のインパルス放電の記録から、ウナギに於いては約 1 mm であることが見出されている。又、Hartline (29) 及び Barlow, H. B. (10) は蛙に関し、又、Thomson, L. C. (52) は兎の眼について測定している。前述の如き小光点を用いて、単一神経繊維のインパルス放電の閾値 (threshold) 及び潜時 (latency) を測定することによりその繊維の感受領域が規定される。この様にして得られた結果は、Fig. 9. a と b に示される。これらの結果は視神経繊維の光に対する感受性がその繊維の感受領域の全域にわたつて均等でないことを示している。即ち、その領域の中央で閾値は低く、周辺にいくに従い高くなることがわかる。しかもこの領域は、両結果とも直径約 1 mm の円又は楕円になることを見出した。Thomson, Hartline により得られたこの結果は、前述の Adrian & Matthews 及び Barlow の結果とも一致する。更に、Hartline は小光点を動かすことによつて生ずる on-off type の繊維のインパルスの放電から感受領域を測定した (29)。一般に、網膜像の動きに対する反応はその変移の大なる程又急激に与えられる程大であるが、最も感受性の高い位置を中心に約 1 mm 以上の領域では如何に光点を動かしても反応は生じない。同様な結果は、光点の変移でなく、均一照明下の網膜上の陰影の変移に関しても得られている。

以上の結果により一本の視神経繊維は多くの感覚細胞を含む領域に結

合していることが明らかになり、その感受性に関する機能的分布が示された。これは決して散乱光に基因するものではないことは、陰影を動かした場合の結果から明らかである。かゝる事実により、網膜の ganglion cell は多くの感覚要素に基く神経活動の共通の伝導路であり、脊椎動物の解剖学的結果と一致すると考えられている (29)。

5. 前節に於いて、脊椎動物の眼の ganglion cell は、網膜の感受領域 (約 1 mm^2) に分布する感覚要素から集まる伝導路の活動によって興奮することが示された。従つて、感受領

域の如何なる部分の照射も ganglion cell の軸索 (axon) にインパルスの放電を生ぜしめる。そして、この cell の興奮の強度はそれ集まる感覚要素の数及び活動の強さに依存するであらう。従つて、一本の視神経繊維の活動はその感受領域に対する照射面積に依存すると考えられる。この様な照射面積の増加に伴う興奮の増大は spatial summation

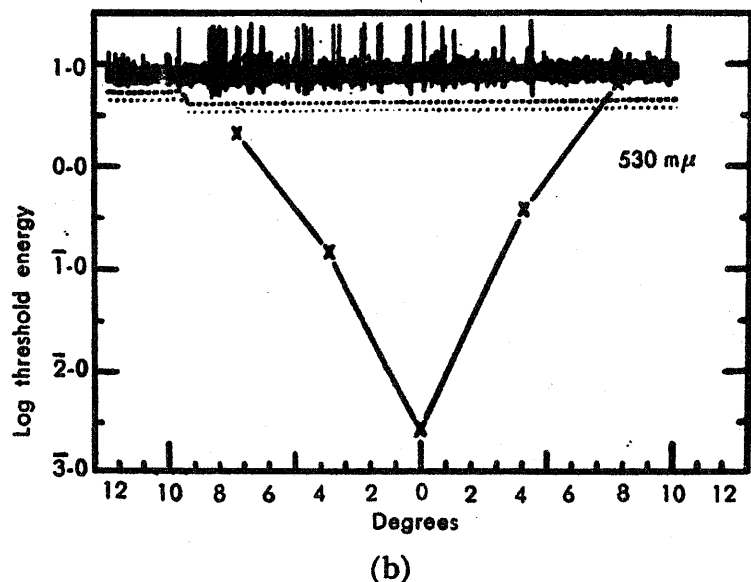
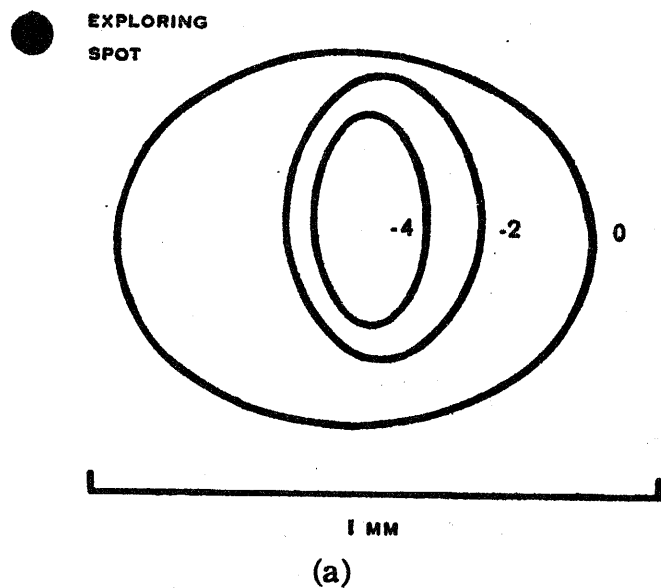


Fig. 9. 単一視神経繊維の感受領域. (a) 各曲線は等感度線, 値は光点の相対的強度 (対数), 左上の黒点は検査光点の相対的大きさ (Hartline, 1940, 蛙による). (b) 兎の off response. (Thomson, 1953).

(空間的加重)として知られ、それに関しては多くの研究が見られる。Adrian & Matthews (6, 7, 8) はウナギの全視神経のインパルス放電の潜時を測定し、照射時間の長くなる程、潜時が短いことを見出した。彼等は視神経繊維の反応に対し、網膜の刺激強度 (I) の増大と照射領域 (A) の増大は同一効果を持つこと、従つて、 $A \times I = \text{一定}$ の関係があることを見出した。これは刺激閾の刺激強度と光点の大きさに関する Ricco 及び Piper の法則と一致するものである。又、直径約 0.22 mm の小光点を直径 1 mm の円周上に等距離に配置し、これらの 4 点により同時に照射された場合の潜時と、1 点の場合の潜時が比較された。その結果、4 点が同時に照射された時の方が、光点の中のいずれか 1 点が照射された場合より潜時が短いことを示した。しかし、4 点の位置する円の直径が 2~3 mm の間では全く潜時の短縮は見られない。更に、ストリキニーネで処理した場合には、上述の光点の増加による影響の生ずる範囲は約 1.2 mm 増大した。以上の結果から、照射領域の増大に伴う効果は nervous summation によるものであり、又、ストリキニーネによる処理はインパルスのシナプスに於ける通過を促進させることから、その効果は網膜ノイロンの内部結合に基くものであると結論された。Hartline (28, 29) 及び Barlow (10) によつて、蛙の単一視神経繊維による記録から同様な summation の効果が見出された。Hartline は照射面積が網膜の 1 mm 範囲内では、その閾刺激と面積の積が一定であるという関係を確認した (Fig. 10)。しかし、照射面積が 1 mm を越えると閾刺激の場合には面積の効果は全く

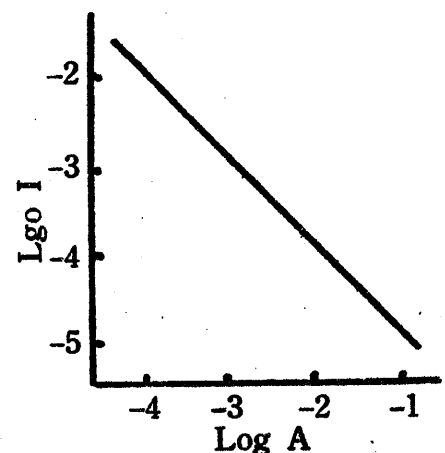


Fig. 10. 単一視神経線維の刺激に対する、網膜照射面積 (A) と閾値 (I) との関係 $\log I = 0$ は 3.10^5 m.c. (Hartline, 1940, 蛙による)。

生じない。閾以上の刺激では或る範囲迄は閾刺激と同様な summation の効果が得られるが、それを越すと、たとえ感受領域の限界内であつても、面積の増大に対し反応は逆に減少する、この変曲点は刺激が強い程、面積の小なる点にくる。この様なむしろ制止的效果は、Barlow によつても “on-off” type の神経繊維から見出されている。

先に、単一視神経繊維の感受領域に於いては、その全ての点の感受性は均一でなく、中心部に比して周辺部ではその感受性は低下を示すことが見られた。従つて、感受領域の周辺部は summation に関してもその関与が少ないと考えられる。Hartline は、感受領域内の一領域を等面積の正方形に分割し、その小領域が照射された場合の個々の反応と小領域の幾つかが同時に照射された時の反応を、同じ単一視神経から記録しその閾値を比較した。Fig 11. は小領域が別々に照射された時の感受性（閾刺激値の逆数）の相対的な値が

示されている。今、4 個の小領域を含む正方形（図の太線で囲まれた領域）が同時に照射されると閾値は $\frac{1}{5}$ に低下し（上記相対値は 5）、9 個の小領域が同時に照射されると閾値は $\frac{1}{10}$ （相対値 10）となり、面積の増大による効果は著しい。しかし、周辺部を含む 25 すべて的小領域の同時照射では閾値は $\frac{1}{10}$ であり、9 個

の場合の閾値と等しい。これは、感受領域の周辺部程 spatial summation への関与が少なく、こゝでは全く効果をもたないことがわかる。

以上の諸結果は、閾刺激のみならず、閾上刺激によつても spatial summation の効果が生ずることを示すものである。しかし、上述の

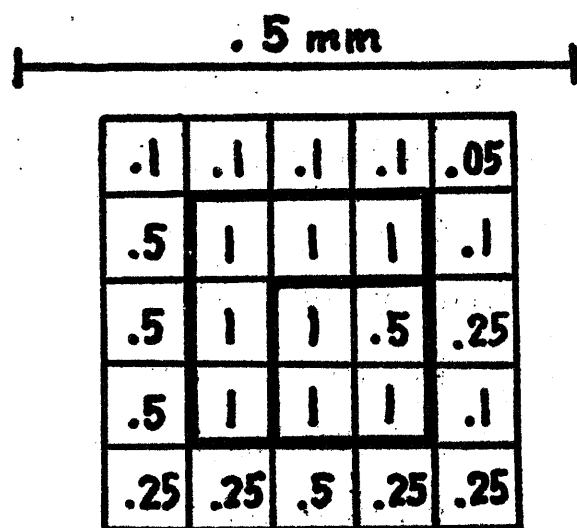


Fig. 11. 単一視神経線維の感受領域内の種々な部分の相対的感受性 (Hartline, 1940, 蛙による)。

Hartline 等の結果は単一視神経の感受領域内で得られたものであり、又、Adrian 等の結果も非常に限られた範囲内で得られたものである。従つて、網膜の広範囲を照射した場合には、尚、多くの問題を残している。たとえ、感受領域内でも照射光が強い場合には summation とは逆に inhibition が生じたと思わせる様な結果が得られているということ、事実、隣接領域の興奮は後述の如く相互に抑制作用をもつこと、カブトガニ (Limulus) の如き視神経の組織的構造の単純な個眼 (ommatidium) に於いては summation が見られないこと (後述の Hartline 等の一連の研究)、これ等の問題についての更に詳細な検討が求められねばならない。特に、summation と inhibition の関係は重要な問題であらう。

6. 明暗対比現象は先に述べた如く抑制機制 (inhibitory mechanism) によつて生ずる効果に基くものと考えられている。即ち、暗い背景上の白い光点は明るいものに囲まれた場合より明るく見える。これは視神経繊維から得られるインパルスの放電の増減又はその頻度の増減に対応が見られる。

Barlow (10) は蛙の眼に於いて、半径 0.067 mm の検査光による興奮が、0.8 mm 離れた位置にある 0.3×0.04 mm の隣接光刺激によつて受ける影響を、インパルス放電の閾刺激の増大によつて測定した。Fig. 12. は隣接刺激の増大に伴う on 反応及び off 反応の inhibition の増大を示している。図の横軸は隣接刺激の強度であ

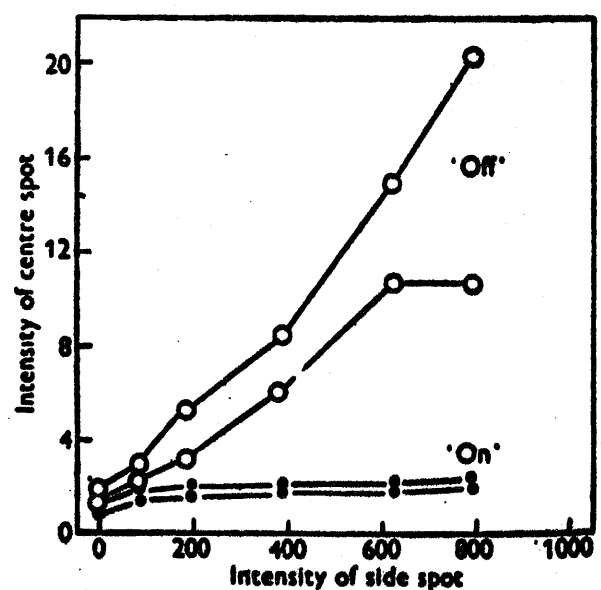


Fig. 12. 蛙の単一視神経線維に於ける inhibition. (Barlow, 1953).

り、それが検査刺激の位置に照射された時の閾値の相対的強度として表わされている。縦軸は検査光の閾値であり、検査光のみの場合の閾値に対する相対値として示されている。図の如く、inhibition の効果は隣接刺激の強度の増加に伴いほぼ直線的に増大する。そして、この効果は off 反応に於いて特に顕著であることが明らかにされた

Hartline, Ratliff その他の共同研究者達は inhibition に関する一連の研究をカブトガニ (Limulus) の標本によつて行つている (33, 34, 35, 49, 50)。Limulus の眼は約 800~1000 の個眼 (ommatidium) をもつ複眼である。各個眼は直径約 0.1 mm であり、中心間約 0.3 mm 離れて複眼を形成している。この神経組織の構造は脊椎動物の網膜に比して比較的単純である。各個眼は網膜細胞 (retinular cell) 及び偏心細胞 (eccentric cell) を含み、これらの細胞の軸索は共に神経束を形成し、又それらの分枝は又各個眼から生ずる軸索の分枝と相互に側結合して神経叢を形成している (詳細は 35, 49 を参照)。実験方法は前述の microdissection により、視神経から単一の神経繊維をとり出し、その活動電位の変化がオシログラフによつて記録された。このインパルスは偏心細胞に発することが知られている (49)。

Limulus においても、照射光の強度の増加は照射された個眼につながる単一視神経繊維のインパルスの数の増加及び頻度の増大を生ずる。今、この様に活動せる個眼の周辺部を照射するとその活動は抑制される。即ち、検査光の周辺部の照射によつて急激にインパルス放電の頻度に著しい低下が生じ (初期抑制)、その後部分的に回復を示すが周辺の照射が続く限りその頻度は非常に低い。そして、その照射が消滅すると再び放電頻度は以前の状態に回復する。この様に inhibition の効果は閾上刺激の検査光に対しては、インパルスの数の減少及びその頻度の低下としてあらわれ、閾刺激については、その閾値が増大することによつ

て示される。又、inhibition は単に光の照射によつて起る活動に対してのみでなく、暗黒の状態に於いて生ずる活動にも働くことが示された。

inhibition を規定する主条件としては、a) 抑制光の強度、b) 抑制光の面積、c) 検査光と抑制光の空間距離が挙げられる。

a) 一般に抑制光の強度が強い程、inhibition は大である。これは前述の光刺激における Barlow の結果と一致する。その効果は抑制光の強さの対数に比例するか、又は、緩かな S 状の経過を示す。又、先に述べた初期抑制も抑制光の強さに比例して大きく、その時間も長い。

b) 制止光の面積に関しては、面積の増大に伴い inhibition の効果は大である。Hartline 等 (35) は 20 lumens/cm^2 、直径 0.25 mm の検査光の周囲を同心的に 2 lumens/cm^2 の制止光の環で囲み、外径を増大させることにより、検査光によるインパルスの放電頻度の変化を見た。その結果は、抑制光の面積の増大に対し、インパルスの頻度は最初急激に減少し、次第に緩慢な減少を示している。この様な面積の増大による inhibition の効果の増加は、先の興奮の summation に対し、こゝでは抑制の summation と考えられる。この実験では抑制光内部に於ける各受容細胞間の inhibition も同時に生じていると思われるが、この様な制止光内の相互作用を統制した実験がその後なされた (34)。即ち、検査光の両側に二個の抑制光を配置し、検査光には影響を与えるが、抑制光の間では殆んど相互作用が生じない様な条件を設定した。この条件下で、二個の抑制光が別々に与えられた場合の検査光の領域に対する inhibition の強さを測定し、次いで、両抑制光によつて同時に刺激された場合の効果が測定された。その結果、Fig. 13. の如く、相互作用の少ない二個の抑制光による効果は、両者が独立に与えられた時の効果の単純な代数的加算関係にあることが示

された。以上の結果から、抑制光がある拡がりをもつ場合の検査領域に及ぼす inhibition の効果は、抑制光の領域内の各受容細胞間の交互作用を考慮した（抑制効果を減じた）時の、受容細胞の検査領域に及ぼす個々の抑制効果の単純な和になると考えられる。

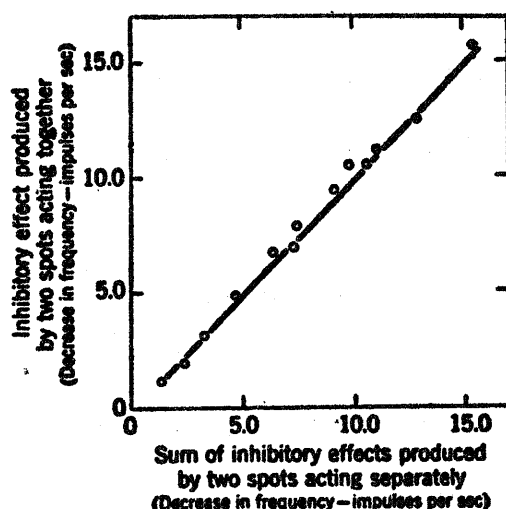


Fig. 13. 抑制効果の Summation. (Hartline and Ratliff, 1958).

c) 検査光と抑制光の間の空間距離と inhibition の関係は Ratliff &

Hartline (35, 50) によつて検討された。一般に両者の距りの増大と共に inhibition の効果は減少する。たとえば、検査光と抑制光の距離が 2 mm 以上離れていても抑制光の強度が大であればこの相互作用が見られる。但し、空間距離が小なる場合には inhibition の程度は、抑制光の強度に著しく依存するが（グラフでの勾配大）、空間距離が大なる時には、その依存性は前者に比して小なることが示された (Fig. 14.)。

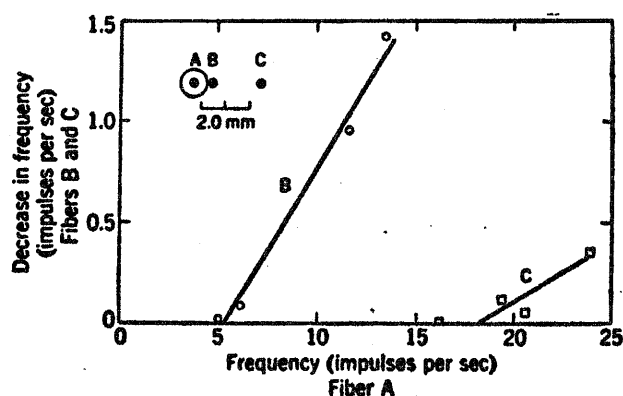


Fig. 14. inhibition の強さと空間距離との関係 (Ratliff and Hartline, 1959).

以上述べてきた結果は、検査領域に及ぼす抑制刺激による抑制作用に関して

あるが、抑制光下の受容細胞は検査光の受容細胞に対して一方的に作用するだけではなく、逆に検査光の受容細胞による影響も存在すると考えられる。即ち、相互に抑制的作用をもつのである、Hartline & Ratliff

(33) は Limulus の二個の個眼から生ずる視神経繊維による記録から、それらの相互的抑制効果を観察した。その結果、両視神経繊維からのインパルスの頻度は、共に独立に照射された場合よりも低下を示した。各々の inhibition の度合は他の神経繊維の活動性の程度に依存し、これらは抑制作用をもち得る以上の活動状態では直線的関係をもつことが明らかにされた (Fig. 15). Fig. 15. の左図は実験配置を示し、各グラフの横軸は各繊維のインパルスの頻度であり、縦軸は異なる繊維の inhibition 度合を頻度の減少によつて示されている。この様な相互的抑制作用は更に次の様な実験からも示される。即ち、検査光と抑制光に加え、更に第三の領域を照射する。この第三の光刺激は検査光の領域には影響を与えないが、抑制光の領域を抑制する様な位置に与えられた。その結果、抑制光と第三の光刺激の再領域の相互作用によつて抑制光も又抑制され、検査光の領域に及ぼす抑制効果は減少する (脱抑制: disinhibition)。それは、抑制光のみが照射された時の検査光の領域の受容器からのインパルスの放電頻度に対しての増大によつて示された (33, 35)。

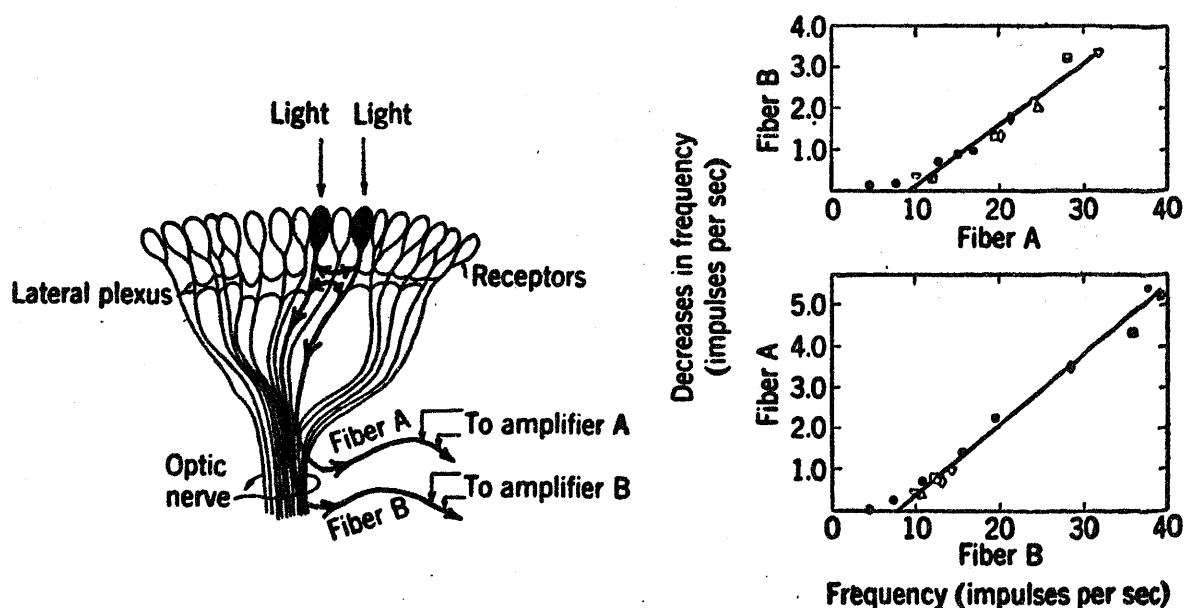


Fig. 15. 2 受容単位の相互的 inhibition. 左図は実験方法、他の線織の活動の強さの関数としての inhibition 大きさ (Hartline and Rartliff, 1957).

以上述べた様な相互に抑制作用をもつ二個の個眼の夫々の反応は、次の式によつて示される (33).

$$r_1 = e_1 - k_{1,2} (r_2 - r_{1,2}^0) \quad (1)$$

$$r_2 = e_2 - k_{2,1} (r_1 - r_{2,1}^0) \quad (2)$$

上式によれば、各個眼の反応 (r) はその神経繊維に於けるインパルスの頻度によつて規定される、この反応は光刺激による興奮の強さ (e) から他の隣接領域の活動によつて引起される抑制効果の影響を減じたものである。即ち、式の右辺の第二項は inhibition の度合を示す。 r^0 は他を抑制するのに必要な最少の興奮の度合、即ち、その時の閾頻度を表す。従つて、 $r_{1,2}^0$ は受容器 1 を抑制するに必要な受容器 2 の最少の頻度を示す。 $k_{1,2}$ は受容器 1 に及ぼす受容器 2 の抑制作用の係数であり、 $k_{2,1}$ はこれと逆の関係の係数である。

(1), (2) 式は二個の受容器の間関係のみから得られたものであるが、多くの受容器が同時に活動している場合の個々の受容器の反応に関しては、次の如き式で示される (34).

$$r_p = e_p - \sum_{j=1}^n k_{p,j} (r_j - r_{p,j}^0) \quad (3)$$

こゝで、 $p=1, 2, \dots, n$, $j \neq p$, $r_j < r_{p,j}^0$ である。(3) 式の抑制効果の影響を示す第 2 項は、前述の抑制効果の直線的加算関係 (Fig. 13. 参照) から与えられる。又、検査光と抑制光との距離の増大に伴う inhibition の効果の減少は、(3) 式に於いて、 $r_{p,j}^0$ の増大と係数 $k_{p,j}$ の減少によつて示されるであろう。以上の関係式の妥当性は Limulus による実験結果との対応によつて確認された。

IV. 心理物理的データと生理学的データとの対応関係

以上述べた如く、単一視神経繊維から記録されるインパルスの放電の頻度の減少、又は、閾値の増大によつて示される inhibition の量は網膜の

隣接領域の照射光の強度、面積及び空間関係に依存することが示された。すなわち、(1) 隣接領域の照射光の強度が大なる程、(2) 照射される隣接領域の大なる程、又 (3) 照射される領域が検査領域に空間的に接近している程、隣接領域の検査領域に及ぼす inhibition は大である。これらの結果は主として、神経組織の比較的単純な Limulus の観察から得られたものであり、したがって直ちに複雑な網膜構造をもつ人間や他の脊椎動物に結びつけることは出来ないかもしれない。しかしながら、inhibition のみならず種々の神経活動及びその交互作用に関する脊椎動物から得られた諸結果を参照するとき、疑いなく同一メカニズムが基本的に働いていることが看取される。又、網膜は写真のフィルムの如き、単なる受容細胞のモザイクではない。二個以上の細胞が興奮すれば、常にそこに神経的交互作用が生じ、刺激される細胞の数、又はその分布や興奮の強度に応じて夫々新たな体制を形づくっていることが実験的事実から明らかである。このような nerve message が中枢において如何に受け入れられ且修正されるかは未だ明瞭でない。しかし、一応このレベルでの事実と現象的事実との対応関係を見ることは決して無意味なことではない。

Diamond, A. L. (19) は前述の如き生理学的実験結果を基礎に明暗対比現象を理解しようとする。確かに、現象的明るさの変化及び視神経インパルスの放電の頻度は物理的刺激量に依存するという事実を基礎に、両者の機能的関係を認めるならば、明暗対比現象と網膜における inhibition の過程はその傾向において、非常に一致していることは先の心理物理的データと Harline 及び Ratliff による一連の研究を比較することによつて容易に認めることが出来る。すなわち、明暗対比現象においては、その対比量は (1) 誘導領域の明るさが大なる程、(2) 誘導領域の面積が大なる程、(3) 検査領域と誘導領域の空間的距離が小なる程、大なるのであり、これは inhibition における隣接領域の刺激強度、面積及び空間的關係につい

ての結果と全く同一の関係にある。そこで、Diamond は次の様に仮定する。対比現象によつて TF の明るさが減ずるのは、Fig. 16. に示される様に、TF の on-fiber の興奮が

(a) IF の on-fiber, (b) TF 内の他の on-fiber, (c) 自発的に放電している Bg (図では discharge-field) の off-fiber によつて抑制される。TF の明るさが一定で IF の明るさが増大すれば、IF の on-fiber による TF の on-fiber に

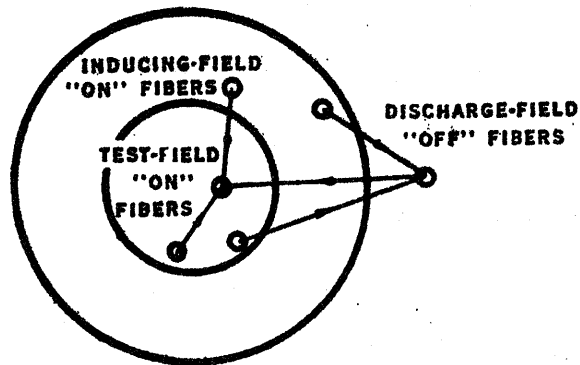


Fig. 16. 検査領域及び誘導領域、周辺領域の間の抑制作用の図解 (Diamond, 1960).

対する inhibition は強くなり、TF の明るさが減ずると考える。又、Fig. 3. に示された TF の enhancement (IF が TF よりやゝ暗いか、同じ場合に TF の明るさはむしろ増大する) は Bg の自発的放電をする off-fiber の脱抑制 (disinhibition) によつて解釈する。すなわち、IF の明るさが 0 なる時には、TF に直接接する Bg の off-fiber によつて、TF は或る程度の inhibition を受ける。しかし、IF の明るさが増大すると、IF 内での off-fiber の活動は減じ、その為に TF に対する抑制作用も減じ、同時に TF は明るくなる。すなわち、TF は IF によつて Bg からの抑制を解かれると考えるのである。ところで、この enhancement と同じ様な結果は、隣接領域の明るさの関数としての光覚閾 (12), 弁別閾 (37), cff (51) などにも見られる現象であり多くの関心を集めているが、Diamond の脱抑制で解釈するには困難である様に思う。Heinemann の場合、IF の明るさが増大するにしたがい、Bg の off-fiber を抑制すると同時に、TF の on-fiber も当然抑制されるのであり、若し、脱抑制で解釈するならば、それが TF の on-fiber に対する IF の抑制より大なることを示さねばならない。むしろ、前述の Adrian, et al., Thomson, Bar-

low などの結果から, summation によつて解釈する方が妥当かもしれない。

以上の如く, 尙問題を残しながらも対比現象の生理学的基礎として網膜に於ける神経的交互作用を考え, この線に沿つて比較研究を進めることはかゝる現象理解の一段階であるように思う。

【文 献】

1. 古崎敬 現象的明るさに及ぼす刺激強度並びに形態の影響 (1) —現象的明るさに関する実験的研究 (I) 心研, 29, 189—198, 1958.
2. 古崎敬 現象的明るさに及ぼす刺激強度並びに形態の影響 (2) —現象的明るさに関する実験的研究 (I) 横山先生古稀記念論文集, 51—58, 1960.
3. 毛利昌三 明るさの同化, 異化に就いての一考察, 心研, 15, 399—423, 1940.
4. 佐藤哲夫 色彩対比に於ける形態の影響, 心研, 18, 353—372, 1944.
5. 鳥居直陸 視知覚における散乱光効果について, 心研, 32, 10—20, 1961.
6. Adrian, E.D. and Matthews, R. The action of light on the eye. Part I. The discharge of impulses in the optic nerve and its relation to the electric change in the retina. J. Physiol., 63, 378—414, 1927.
7. Adrian, E.D. and Matthews, R. The action of light on the eye. Part II. The processes involved in retinal excitation. J. Physiol., 64, 279—301, 1927.
8. Adrian, E.D. and Matthews, R. The action of light on the eye. Part III. The interaction of retinal neurons. J. Physiol., 65, 273—298, 1928.
9. Atwater, D. The effect of form on color contrast. J. gen. Psychol., 8, 472—478, 1933.
10. Barlow, H.B. Summation and inhibition in the frog's retina. J. Physiol., 119, 69—88, 1953.
11. Bartly, S.H. Vision: A study of its basis. D. Van Nostrand Co. 1941.
12. Beitel, R.J. Inhibition of threshold excitation in the human eye. J. gen. Psychol., 14, 31—61, 1936.
13. Benary, W. Beobachtungen zu einem Experiment über Helligkeitskontrast. Psychol. Forsch., 5, 131—142, 1924.
14. Boynton, R.M. Stray light and the human electroretinogram. J. opt.

- Soc. Amer., 43, 442-449, 1953.
15. Boynton, R.M. and Riggs, L.A. The effect of stimulus area and intensity upon the human retinal response. *J. opt. Soc. Amer.*, 42, 217-226, 1951.
 16. Boynton, R.M., Enoch, J.M. and Bush, W.R. Physical measures of stray light in excised eyes. *J. opt. Soc. Amer.*, 44, 879-886, 1954.
 17. Diamond, A.L. Foveal simultaneous brightness contrast as a function of inducing- and test-field luminances. *J. exp. Psychol.*, 45, 304-314, 1953.
 18. Diamond, A.L. Foveal simultaneous contrast as a function of inducing-field area. *J. exp. Psychol.*, 50, 144-152, 1955.
 19. Diamond, A.L. A theory of depression and enhancement in the brightness response. *Psychol. Rev.*, 67, 168-200, 1960.
 20. Donner, K.O. The spectral sensitivity of the pigeon's retinal elements. *J. Physiol.*, 122, 524-537, 1953.
 21. Donner, K.O. and Willmer, E.N. An analysis of the response from single visual-purple-dependent elements in the retina of the cat. *J. Physiol.*, 111, 160-173, 1950.
 22. Fry, G.A. and Alpern, M. The effect of a peripheral glare source upon the apparent brightness of an object. *J. opt. Soc. Amer.*, 43, 189-195, 1953.
 23. Fuchs, W. Experimentelle Untersuchungen über die Änderung von Farben unter dem Einfluss von Gestalten. *Z. Psychol.*, 92, 249-325, 1923.
 24. Gelb, A. Die "Farbenkonstanz" der Sehdinge. *Bethe's Handbuch norm. path. Physiol.*, 12, 1, 594-678, 1930.
 25. Graham, C.H. and Granit, R. Comparative studies on the peripheral and central retina. VI. Inhibition, summation and synchronization of impulses in the retina. *Amer. J. Physiol.*, 98, 664-673, 1931.
 26. Granit, R. Stimulus intensity in relation to excitation and pre-and post-excitatory inhibition in isolated elements of mammalian retinae. *J. Physiol.*, 103, 103-118, 1944.
 27. Granit, R. *Receptors and sensory perception*. New Haven: Yale Univ. Press, 1955.
 28. Hartline, H.K. The response of single optic nerve fibers of the vertebrate retina. *Amer. J. Physiol.*, 121, 400-415, 1938.
 29. Hartline, H.K. The receptive fields of optic nerve fibers. *Amer. J. Physiol.*, 130, 69-69, 1940.

30. Hartline, H.K. The effects of spatial summation in the retina on the optic nerve. *Amer. J. Physiol.*, 130, 700-711, 1940.
31. Hartline, H.K. The nerve messages in the fibers of the visual pathway. *J. opt. Soc. Amer.*, 30, 239-247, 1940.
32. Hartline, H.K. and Graham, C.H. Nerve impulses from single receptors in the eye. *J. cell. comp. Physiol.*, 1, 277-29, 1932.
33. Hartline, H.K. and Ratliff, F. Inhibitory interaction of receptor units in the eye of *Limulus*. *J. gen. Physiol.*, 40, 357-376, 1957.
34. Hartline, H.K. and Ratliff, F. Spatial summation of inhibitory influences in the eye of *Limulus*, and the mutual interaction of receptor units. *J. gen. Physiol.*, 41, 1049-1066, 1958.
35. Hartline, H.K., Wagner, H.G. and Ratliff, F. Inhibition in the eye of *Limulus*. *J. gen. Physiol.*, 39, 651-673, 1956.
36. Heinemann, E.G. Simultaneous brightness induction as a function of inducing and test field luminances. *J. exp. Psychol.*, 50, 89-96, 1955.
37. Heinemann, E.G. The relation of apparent brightness to the threshold for differences in luminance. *J. exp. Psychol.*, 61, 389-399, 1961.
38. Hess, C. and Pretori, H. "Messende Untersuchungen über die Gesetzmässigkeit des simultanen Helligkeits-Contrastes." *Arch. Ophthalmol.*, 40, 1-24, 1894.
39. Jenkins, J.G. Perceptual determinants in plane designs. *J. exp. Psychol.*, 13, 24-46, 1930.
40. Katona, G. Color-contrast and color-constancy. *J. exp. Psychol.*, 18, 49-63, 1935.
41. Katz, D. The world of color. London: Kegan Paul, 1935.
42. Kravkov, S.W. und Pauken-Baschmakowa, W.A. Über die kontrast erregende Wirkung der transformierten Farben. *Psychol. Forsch.*, 12, 88-93, 1929.
43. Leibowitz, H., Mote, F.A. and Thurlow, W.R. Simultaneous contrast as a function of separation between test and inducing field. *J. exp. Psychol.*, 46, 453-456, 1953.
44. Metzger, W. Gestalt und Kontrast. *Psychol. Forsch.*, 15, 374-386, 1931.
45. Mikesell, W. and Bentley, M. Configuration and brightness contrast. *J. exp. Psychol.*, 13, 1-23, 1930.
46. Mori, t. and Okazaki, K. Experimental studies on the influence of

configuration upon perceived brightness. Jap. psychol. Rev., 2, 38-51, 1955.

47. Motokawa, K. Physiological induction in human retina as basis of color and brightness contrast. J. Neurophysiol., 12, 475-488, 1949.
48. Polyak, S.L. The retina. Chicago Univ. Press, 1941.
49. Ratliff, F. Inhibitory interaction and the detection and enhancement of contours. In Rosenblith, W.A. (Editor), Sensory communication. Wiley, 1961.
50. Ratliff, F. and Hartline, H.K. The responses of Limulus optic nerve fibers to patterns of illumination on the receptor mosaic. J. gen Physiol., 42, 1241-1255, 1959.
51. Ripps, H. and Kaplan, I. T. Influence of extratest illumination on the critical flicker frequency of the human fovea. J. exp. Psychol., 60, 255-262, 1960.
52. Thomson, L.C. The localization of function in the rabbit retina. J. Physiol., 119, 191-209, 1953.