

## 第三の光受容体メラノプシン神経節細胞と明るさ知覚

辻村 誠 一

### A Functional Role of Intrinsically Photosensitive Retinal Ganglion Cells in Brightness Perception

Sei-ichi TSUJIMURA

Several physiological responses have been linked to light, such as circadian rhythm and pupillary light reflex and they have recently been associated with activity of intrinsically photoreceptive retinal ganglion cells (ipRGCs) that play an important functional role in irradiance encoding process in the brain. In this study we have investigated whether ipRGCs also contribute to visual perception. It was found that there is significant contribution of ipRGCs to the brightness perception whereas negligible contributions for luminance and color perception.

**Key words:** melanopsin, cones, brightness, luminance, color

従来、光受容体は網膜錐体細胞と杆体細胞だけであると考えられていたが、新たに視物質メラノプシンを含む神経節細胞 (intrinsically photosensitive retinal ganglion cells; ipRGCs) が発見された<sup>1-4)</sup>。この神経節細胞は単体で光刺激に応答を示し、概日リズムを調節していると考えられている視交叉上核や瞳孔反射をつかさどっている視蓋前核などの、非撮像系経路 (non-image forming pathway) とよばれている生理学経路に投射している<sup>5-8)</sup>。また、この神経節細胞は、錐体細胞や杆体細胞からも入力を受けていることが報告されている<sup>6, 8-12)</sup>。さらに驚くことには、この細胞は視覚情報を伝達している外側膝状体から視覚野への経路にも投射していることが報告されている<sup>13)</sup>。このことは、この神経節細胞が視覚経路のさまざまな機能に影響を与えていることを示唆している。筆者らとマンチェスター大の研究グループは、メラノプシン神経節細胞がヒトの明るさ知覚経路に寄与していることを世界で初めて発見した<sup>14)</sup>。本稿では、メラノプシン神経節細胞によるヒトの視覚系への寄与について着目する。

メラノプシン神経節細胞は、概日リズムの調整や瞳孔の

対光反射などに密接に関わっていることから、脳内の明るさ情報符号化処理 (irradiance encoding process) を担っていると考えられている。Dacey らはメラノプシン神経節細胞が錐体や杆体からも入力を受けていることを報告しているが<sup>4)</sup>、これらの受容体の信号とメラノプシン神経節細胞からの信号がどのように明るさ情報符号化処理に寄与しているかは明らかではない。筆者らは多原色光源刺激提示装置を用いてメラノプシン神経節細胞および他の光受容体を独立に刺激し、これらの細胞が脳内の明るさ情報符号化処理へどのような機能的な寄与をしているのかを検証した (図1参照)。

先行研究では、さまざまな色の照明光を刺激光として用いて、この受容体の脳内における機能を検証している。しかしながら、このような実験手法によってメラノプシン神経節細胞の寄与を評価することは難しい。なぜなら、この光受容体と錐体・杆体細胞の分光感度曲線が波長領域で重複しているため、光刺激を与えると、メラノプシン神経節細胞を刺激すると同時に他の光受容体 (すなわち錐体と杆体細胞) も刺激するからである。この新たな光受容体の寄

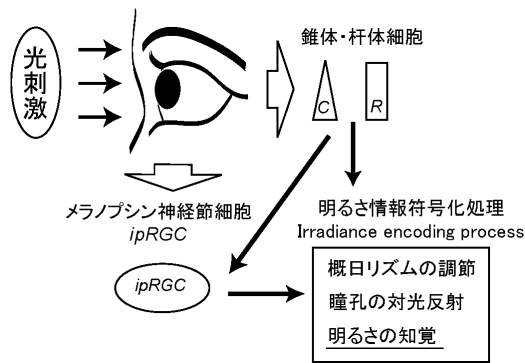


図1 網膜光受容体と明るさ情報符号化処理.

与を調べるためには、錐体や杆体細胞とは独立してこの光受容体を刺激することが必要である。筆者らは、メラノプシン神経節細胞への刺激量のみを変化させ、他の光受容体への刺激量を変化させない刺激を用いることによって、メラノプシン神経節細胞の明るさ情報符号化処理への寄与の検証に成功した。本稿ではその研究成果について概説する。

## 1. メラノプシン神経節細胞の明るさ知覚への寄与

実験では多原色光源刺激提示装置を用い、光受容体独立刺激法 (silent-substitution 法) によりメラノプシン神経節細胞を錐体細胞とは独立に刺激した。この刺激を用いて明るさ知覚への寄与を心理物理学的に測定した。

### 1.1 多原色光源刺激提示装置

視覚刺激を提示するために、先行研究で開発した多原色光源刺激提示装置を用いた (図2)。装置は、刺激制御部 (stimulus control unit) および刺激表示部 (display unit) から構成される。刺激制御部では、PC上の刺激提示プログラムによって各原色の放射輝度や提示タイミングなどを計算し、その値をマイクロコンピューターに送る。マイクロコンピューターはそれらの情報をもとに、各発光ダイオード (LED) に時間的なパルス列を送る。パルス信号は電力増幅部 (power amplifier) を介して刺激表示部に送られる。刺激表示部は、積分球 (integrating sphere) および刺激投影面 (diffuser) から構成される。積分球内部には4色の異なる種類のLEDが複数個配置されている。おのおのLEDの放射輝度はマイクロコンピューターによって独立に制御されている。各LEDから放射された光は積分球内部で積分され、積分球の開口部から放射される。各LEDのピーク波長は、600 nm, 520 nm, 500 nm, 470 nmである。LEDの半値幅は15 nmから38 nmの間であった。LEDの分光放射輝度は、分光放射輝度計 (CS-1000A, コニカミノルタ社製) を用いて測定した。被験者は刺激投影

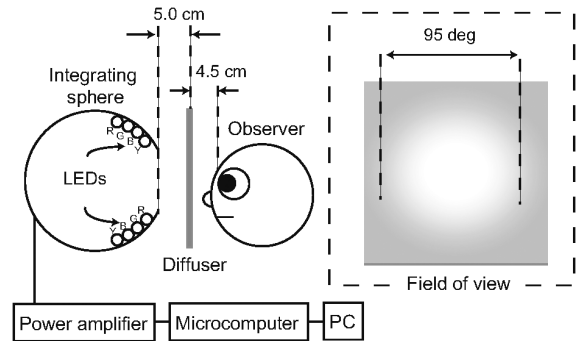


図2 実験で用いた多原色光源刺激提示装置.

面の前に座り、積分球からの光刺激を受ける。被験者は実験者の指示に従い刺激中央に提示された固視点を注視する。

実験は暗室で行った。刺激提示位置から刺激投影面までの距離を5 cm、刺激投影面から被験者までの距離を4.5 cmとした。刺激のサイズは直径9.5 cmであり、これは視野角95°に対応する。被験者は左目を眼帯で覆い、刺激投影面の正面に座る。このとき右目がテスト刺激の中心となる。刺激を変調させる前の定常状態の刺激を順応刺激とよぶ。実験は順応刺激に5分間順応させた後に実施した。杆体細胞の影響を極力抑えるために刺激は高輝度の353 cd/m<sup>2</sup>に設定し、杆体細胞の反応を飽和させている。

### 1.2 テスト刺激

刺激の輝度はStockmanらによって提案された10度視野の錐体細胞の分光感度曲線<sup>15,16)</sup>を用いて計算した。本研究では、メラノプシン神経節細胞の分光感度として、マウスとの整合性を図るためにEneziらが提案している分光感度を用いた<sup>17)</sup>。テスト刺激にはipRGC刺激とlight flux刺激の2種類を用いた。ipRGC刺激はメラノプシン神経節細胞への刺激量のみを変化させ、錐体細胞の刺激量を変化させない刺激である。錐体細胞への刺激量を変化させていないので、刺激の色度および輝度は変化していない。一方で、light flux刺激は錐体細胞への刺激量は変化させているが、メラノプシン神経節細胞への刺激量は変化させていない刺激である。Light flux刺激はすべての光受容体への刺激量を同じ割合で変化させているので、刺激の輝度は変化するが、色度は変化しない。

図3にこれらの刺激における光受容体の相対刺激量を示す。各刺激における3種類の錐体細胞 (long-wavelength sensitive cones; L錐体, middle-wavelength sensitive cones; M錐体, short-wavelength sensitive cones; S錐体) およびメラノプシン神経節細胞 (ipRGC) の相対刺激量を表している。Light flux刺激では、順応刺激を基準とした相対刺激量をすべて同じ割合で増加させている。一方、ipRGC刺

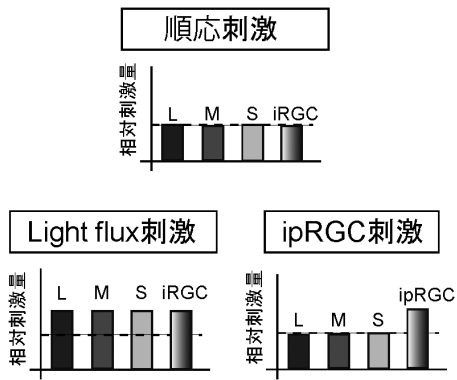
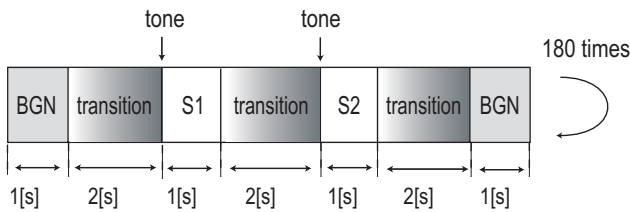


図3 各刺激における光受容体の相対刺激量.



S1, S2: Test or Reference stimulus

図4 刺激の提示順序.

激では錐体細胞への刺激量は順応刺激と変わらないが、ipRGCへの刺激量のみ変化している。ipRGC刺激は、順応刺激と同じ3刺激値（輝度および色度）をもつメタマー刺激対である。

### 1.3 刺激提示

メラノプシン神経節細胞の明るさ知覚への寄与を調べるために、ipRGC刺激の明るさを恒常法で測定した。刺激の提示順序を図4に示す。順応刺激から2秒間かけ、最初の提示刺激S1に移行する。S1は1秒間提示され、その後2秒間をかけた2番目の提示刺激であるS2に移行する。S2も同様に1秒間提示される。その後2秒間をかけた順応刺激に移行する。錐体細胞は急峻な変化をする刺激に反応し、一方でメラノプシン神経節細胞は遅い刺激に反応する<sup>18)</sup>。した

がって、本実験でも順応刺激からテスト刺激への移行を2秒間とすることによって、錐体細胞からの影響を少なくしている。被験者はS1もしくはS2に提示された刺激を比較し、どちらの刺激が明るく感じたかを報告する(2IAFC; two-interval alternative forced choice method)。各テスト刺激が提示されるタイミングは、トーンによって被験者に知らされた。このとき、被験者はS1もしくはS2のどちらがipRGC刺激なのか分からない。本実験では、ipRGC刺激をさまざまな輝度をもつ9種類のlight flux刺激と比較した。被験者がipRGC刺激よりもlight flux刺激を明るいと回答した割合がコンピューターに記録される。比較は9種類のlight flux刺激に対してそれぞれ20回ずつ行い、合計180回比較した。

実験では3種類のメラノプシン刺激(ipRGC刺激)を用いた。それぞれ、順応刺激のメラノプシン神経節細胞への刺激量を-11%、+0%、+11%変調させた刺激である。Light flux刺激は、順応刺激の各光受容体への刺激量から最小で-54%、最大で+54%変調させる刺激から9種類を選んで用いた。すなわち、light flux刺激の輝度は最も暗い刺激が-54%、最も明るい刺激では+54%の輝度範囲であった。

### 1.4 実験結果

図5に、ipRGC刺激とlight flux刺激を比較した際の被験者2名の恒常法の結果を示す。横軸は比較したlight flux刺激の相対刺激量を示し、縦軸は比較したlight flux刺激がipRGC刺激に対して明るいと感じた割合を示している。○、△、□はそれぞれ、ipRGC刺激の相対刺激量を示している。測定点はロジスティック関数

$$y = \frac{1}{1 + \exp\left(-\frac{x-a}{b}\right)}$$

でフィッティングした。 $a$ は横軸でのシフト量を表し、 $b$ は関数の傾きを表している。△はipRGC刺激の相対刺激

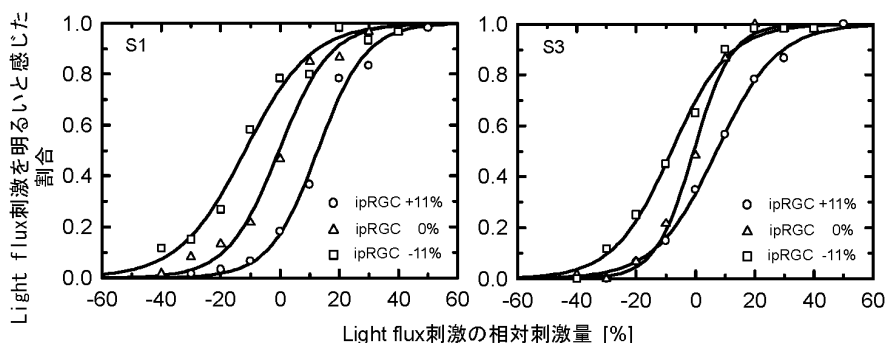


図5 恒常法によるipRGC刺激とLight flux刺激の明るさ比較結果。Brownら<sup>14)</sup>を一部改変。

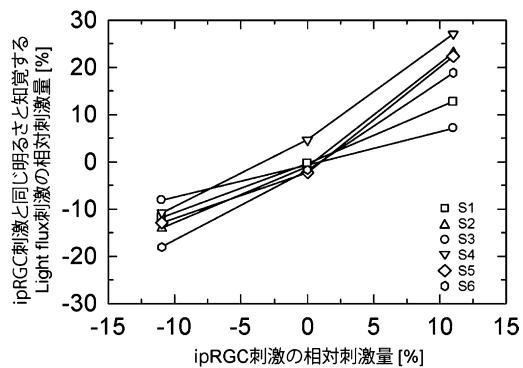


図6 明るさ知覚実験の結果. Brownら<sup>14)</sup>を一部改変.

量, 0% を表しているが, これは light flux 刺激 0% および 順応刺激と同じ刺激である. したがって, 比較する light flux 刺激の相対刺激量が 0% のときには 2つの刺激は同じであった. その際, light flux 刺激を明るいと感じた割合は 0.5 付近となっている. この結果は, この測定法によって明るさ感が正確に測定可能であることを示唆している. 一方で, ipRGC 刺激の相対刺激量が +11% もしくは -11% の刺激では, 関数が右および左にシフトしていることがわかる. これは例えば, +11% の ipRGC 刺激と同じ明るさ感を得るためには, おおよそ +10% 程度の相対刺激量をもつ Light flux 刺激が必要であるということを示している. 同様に -11% の ipRGC 刺激と同じ明るさ感を得るためには, おおよそ -10% 程度の相対刺激量をもつ light flux 刺激が必要である.

図5において light flux 刺激を明るいと感じた割合が 0.5 になるときは, ipRGC 刺激と light flux 刺激によって生じる明るさ感が等しいといえる. 換言すれば, おのおのの ipRGC 刺激と同じ明るさ感を生じさせる light flux 刺激の輝度を推定できる. 図6は実験に参加した全被験者6名について, ipRGC 刺激と同じ明るさ感を生じさせる light flux 刺激の相対刺激量を表している. 横軸は ipRGC 刺激の相対刺激量を示し, 縦軸は ipRGC 刺激と同じ明るさ感を生

じさせる light flux 刺激の相対刺激量を示している. すべての被験者において, ipRGC 刺激の相対刺激量が大いほど, 同じ明るさだと知覚する light flux 刺激の相対刺激量が大きくなっていることがわかる. これらの結果は ipRGC への相対刺激量が大いほど, 明るさ感が増強されていることを示している.

### 1.5 網膜照度を一定にした条件での明るさ知覚実験

前述のようにメラノプシン神経節細胞は瞳孔の対光反射経路にも大きく寄与している. したがって, ipRGC 刺激の提示によって瞳孔径が変化し, その瞳孔径変化によって生じる網膜照度変化が原因で明るさ感の変化が生じたかもしれない. そこで本実験では人工瞳孔を用い, 網膜照度を一定とした条件で実験を実施した. 人工瞳孔の大きさは 1.5 mm であった. 他の条件は先の実験と同じである. 被験者 2名がこの実験に参加した. 両被験者ともに明るさ実験に参加している. 図7に結果を示す. 両被験者ともに前述の実験と同じ傾向であることがわかる. ipRGC 刺激の相対刺激量が増えるに従い, 明るさ感が増強されている. 以上の結果は, 瞳孔径変化によって生じる網膜照度の影響のみによって明るさ感の変化が生じているわけではないことを示している.

## 2. 輝度経路への寄与

明るさ知覚実験において, ipRGC 刺激はメラノプシン神経節細胞への刺激量のみを変化させており, 錐体細胞への刺激量は測的には変化させていない. この際, 錐体細胞への刺激量は標準観測者の分光感度をもとに計算したものである. 一方で, 加齢による水晶体の分光吸収特性の違いや, 錐体細胞の分光感度や網膜上での分布の個人差によって, 知覚する見かけの輝度が標準観測者とは異なる可能性もある. このように被験者の眼光学特性が標準観測者で仮定した分光特性と異なっていると, ipRGC 刺激は錐体細胞をも刺激し, その結果, 明るさ感が変化しているというこ

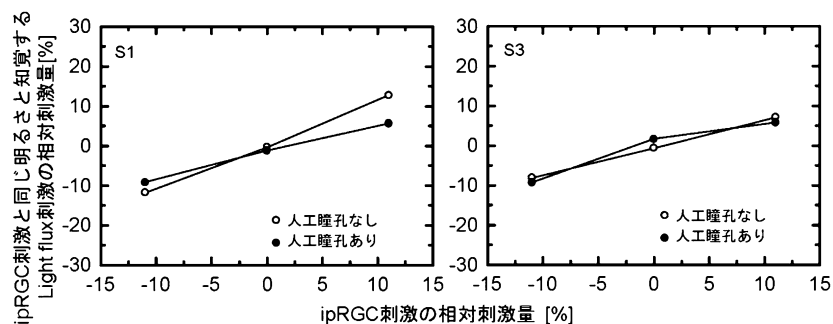


図7 人工瞳孔実験の結果. 人工瞳孔 (直径 1.5 mm) を用い, 網膜照度を一定にして明るさ知覚実験を実施した. 他の条件は明るさ知覚実験と同じである. Brownら<sup>14)</sup>を一部改変.



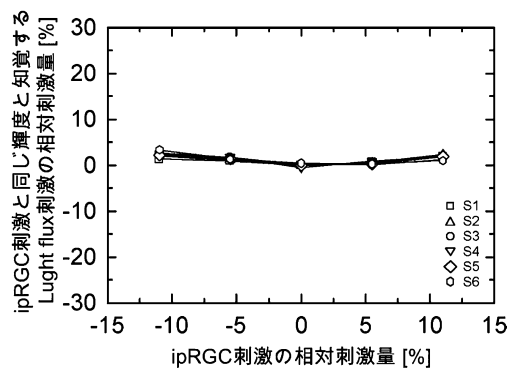


図8 交照法によるipRGC刺激の相対輝度測定の結果。Brownら<sup>14)</sup>を一部改変。

とも否定できない。したがって、本実験では、各被験者の輝度を測定するために、実験に参加した全被験者に対してipRGC刺激の輝度を交照法によって確認した。実験では、ipRGC刺激とlight flux刺激を30 Hzで交互に提示し、被験者はちらつき感が最小になるようにlight flux刺激の輝度を調整する。明るさ知覚実験で使用した3種類の相対刺激量をもつipRGC刺激を用いた。6名の被験者が実験に参加した。

図8に交照法によるipRGC刺激の相対輝度の測定結果を示した。横軸はipRGC刺激の相対刺激量を示し、縦軸はipRGC刺激とちらつきが一致したlight flux刺激の相対刺激量を示している。ipRGC刺激の相対刺激量を-11%から+11%に変化させても、light flux刺激の相対刺激量はほとんど一定であった。さらにその値は、おおむねlight flux刺激の相対刺激量0%であった。ipRGC刺激の輝度はlight flux刺激の相対刺激量0%と測色的に一致するように補正している。したがってこの結果から、被験者間の眼光学特性の違いによる輝度の個人差は小さく、かつ分光感度特性も標準観測者と類似していることが示唆される。以上の結果は、明るさ実験で生じたipRGC刺激による明るさ感の増強は、ipRGC刺激の輝度変化によって生じているのではないことを示している。さらにこれらの結果は、メラノプシン神経節細胞は輝度経路にはほとんど寄与がないことを示している。

### 3. 色覚経路への寄与

先に指摘したように標準観測者と各被験者における眼光学特性の違いによって、網膜の光受容体への刺激量が推定した値と異なる可能性がある。このような被験者の眼光学特性の個人差からipRGC刺激が錐体細胞を刺激して色の变化を生じさせ、この色変化によって明るさ感が生じている可能性も否定できない。実際、色信号は明るさ知覚に影響

することは古くから知られている(例えばヘルムホルツ・コールラウシュ効果<sup>19)</sup>)。

本実験では、ipRGC刺激に色変化が生じているか否かをipRGC刺激と色刺激を用い、色弁別閾値を測定することによって検証した。テスト刺激として、ipRGC刺激と色刺激をさまざまな割合で足し合わせた刺激を用いた。色刺激は、緑色もしくは赤色の色変化を生じさせるM-L刺激と青色もしくは黄色の色変化を生じさせるS刺激であった。M-L刺激とは、M錐体とL錐体によって構成される錐体反対色メカニズム(|M-L| cone-opponent mechanism)を選択的に刺激する等輝度色刺激であり、S刺激は青黄色反対色メカニズム(|S-(L+M)| cone-opponent mechanism)を選択的に刺激する等輝度色刺激である。図9に実験で使用したテスト刺激をM-L, ipRGCコントラスト平面で表した(上パネル)。横軸はM-L色刺激のコントラストを示し、縦軸はipRGC刺激のコントラストを示す。M-L色刺激のコントラストはcone-contrast空間で定義している<sup>20)</sup>。原点はコントラストがゼロである順応刺激を示し、角度はM-L色刺激とipRGC刺激を足し合わせた割合を示している。原点からの距離は刺激のコントラストを示している。下のパネルではこれらのテスト刺激に対する閾値を平面上にプロットし、さらに閾値から推定している|M-L|色メカニズムによる閾値直線を表している。この例では、推定した色メカニズムにとって、最も感度の低い方向はipRGC軸方向であることがわかる。すなわち、ipRGC刺激には色成分が含まれていないことを示している。

色弁別閾値測定実験の結果を図10に示す。左パネルに赤緑反対色メカニズムによる色弁別閾値を示し、右パネルに青黄色反対色メカニズムによる色弁別閾値を示す。全被験者一貫して推定したメカニズムは縦軸に平行であり、最も感度の低いほうはipRGC軸方向であることがわかった。これは、ipRGC刺激には色成分が含まれていないことを示している。さらに、この結果は、ipRGC刺激のコントラストを増やしても色弁別閾値に影響を与えないことを示している。すなわち、メラノプシン神経節細胞は色覚経路に寄与しないことを示している。

### 4. 瞳孔の対光反応経路への寄与

前述のように、メラノプシン神経節細胞は瞳孔反応経路に寄与している。本実験では、ipRGC刺激およびlight flux刺激の2種類の刺激に対する瞳孔反応を測定した。測定には6名の被験者が参加した。先行研究によると<sup>3,18)</sup>、ipRGCを刺激した場合の瞳孔反応は錐体を刺激した場合の瞳孔反応と比較して反応潜時が長い。刺激のコントラストは、

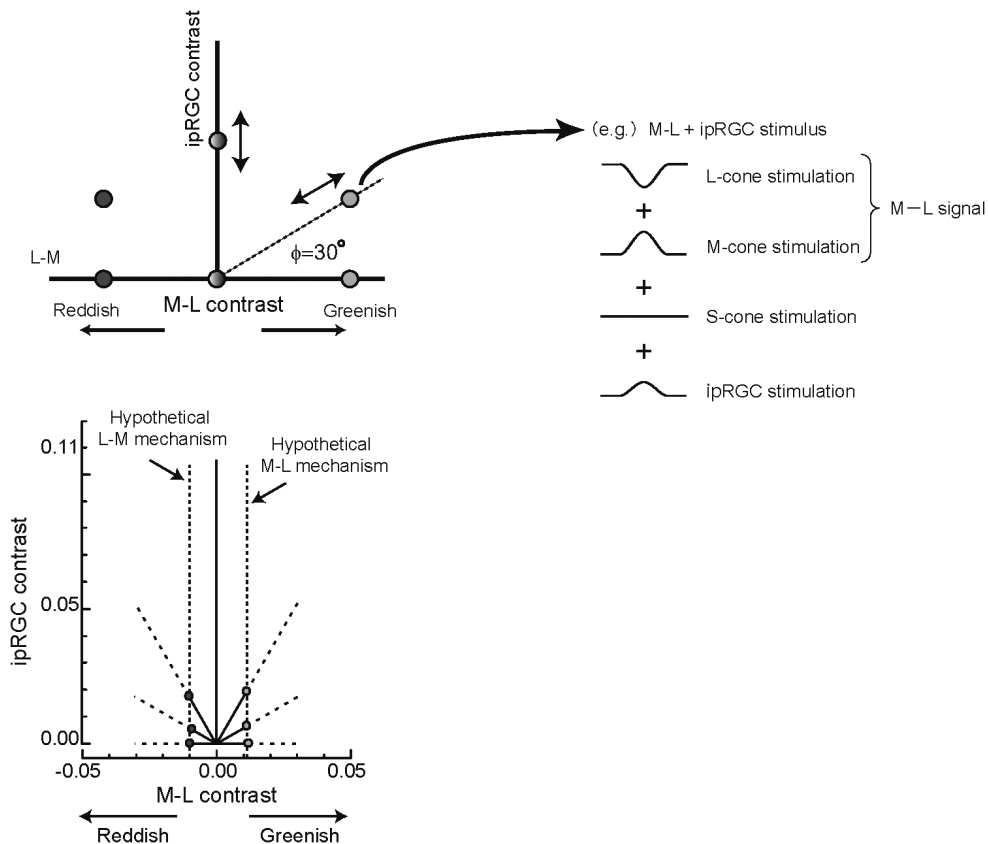


図9 色弁別閾値測定実験で用いたテスト刺激（上パネル）および M-L, ipRGC 平面におけるコントラスト閾値と推定した閾値直線（下パネル）.

light flux 刺激は 50%, ipRGC 刺激は 11% であった.

図 11 に, ipRGC 刺激および light flux 刺激に対する瞳孔反応の時間特性を示す. ipRGC 刺激に対する反応を実線で示し, light flux 刺激に対する反応を点線で示している. 解析の際, 瞬目が生じた試行のデータは省いているが, すべての条件において 60 回以上の試行データから平均を求めている. 横軸は時間を示し, 縦軸は瞳孔の直径を示す. 横軸上にテスト刺激の提示タイミング (2 秒間: 正弦波オンセット) を示している. 瞳孔反応の潜時を比較するために, 瞳孔の反応振幅および反応前の瞳孔径を規格化している. ipRGC 刺激に対する瞳孔反応の潜時は  $722 \text{ ms} \pm 15 \text{ ms}$ , 一方で light flux 刺激に対する瞳孔潜時は  $552 \text{ ms} \pm 28 \text{ ms}$  であり, 有意な差があった ( $n = 6$ ,  $\text{mean} \pm \text{SD}$ ,  $p < 0.01$ , 対応のある T 検定). ipRGC 起因と考えられる瞳孔反応は錐体起因の瞳孔反応よりも潜時が長いという結果は先行研究と一致している<sup>3)</sup>. 以上の結果は, 本実験装置によるテスト刺激が ipRGC と錐体を独立に刺激していることを支持している.

ヒトを対象に各光受容体を独立に刺激することが可能な光受容体独立刺激法を用いて, メラノプシン神経節細胞の

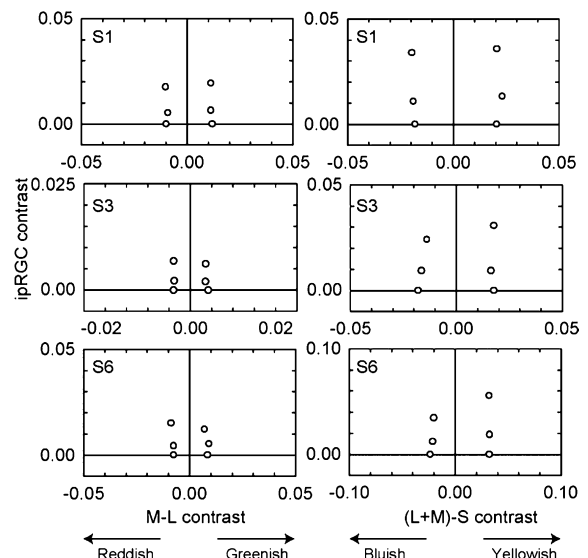


図 10 色弁別閾値測定実験結果. Brown ら<sup>14)</sup> を一部改変.

みを刺激し, メラノプシン細胞が明るさ知覚に寄与していることを明らかにした. また, メラノプシン神経節細胞は輝度経路にはほとんど寄与していないことがわかった.

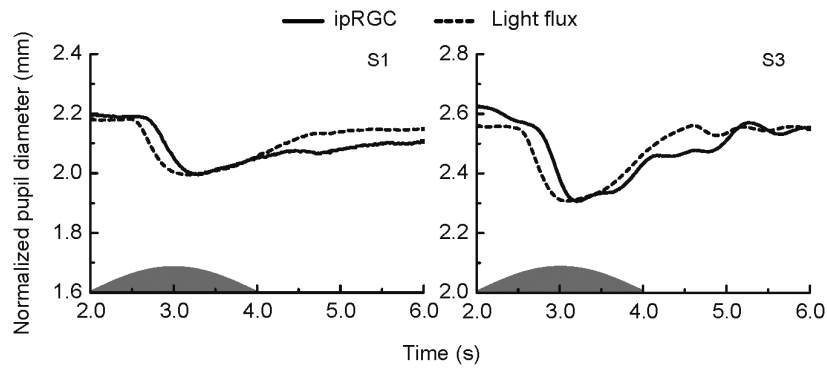


図 11 瞳孔反応測定結果. Brown ら<sup>14)</sup> を一部改変.

## 文 献

- 1) I. Provencio, G. S. Jiang, W. J. De Grip, W. P. Hayes and M. D. Rollag: "Melanopsin: An opsin in melanophores, brain, and eye," *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. A.*, **95** (1998) 340-345.
- 2) I. Provencio, I. R. Rodriguez, G. Jiang, W. P. Hayes, E. F. Moreira and M. D. Rollag: "A novel human opsin in the inner retina," *J. Neurosci.*, **20** (2000) 600-605.
- 3) R. J. Lucas, R. H. Douglas and R. G. Foster: "Characterization of an ocular photopigment capable of driving pupillary constriction in mice," *Nat Neurosci.*, **4** (2001) 621-626.
- 4) D. M. Dacey, H. W. Liao, B. B. Peterson, F. R. Robinson, V. C. Smith, J. Pokorny, K. W. Yau and P. D. Gamlin: "Melanopsin-expressing ganglion cells in primate retina signal colour and irradiance and project to the LGN," *Nature*, **433** (2005) 749-754.
- 5) D. M. Berson, F. A. Dunn and M. Takao: "Phototransduction by retinal ganglion cells that set the circadian clock," *Science*, **295** (2002) 1070-1073.
- 6) N. F. Ruby, T. J. Brennan, X. Xie, V. Cao, P. Franken, H. C. Heller and B. F. O'Hara: "Role of melanopsin in circadian responses to light," *Science*, **298** (2002) 2211-2213.
- 7) S. Hattar, H. W. Liao, M. Takao, D. M. Berson and K. W. Yau: "Melanopsin-containing retinal ganglion cells: Architecture, projections, and intrinsic photosensitivity," *Science*, **295** (2002) 1065-1070.
- 8) R. J. Lucas, S. Hattar, M. Takao, D. M. Berson, R. G. Foster and K. W. Yau: "Diminished pupillary light reflex at high irradiances in melanopsin-knockout mice," *Science*, **299** (2003) 245-247.
- 9) S. Hattar, R. J. Lucas, M. Takao, D. M. Berson, R. G. Foster and K. W. Yau: "Diminished pupillary light reflex at high irradiances in melanopsin-knockout mice," *Invest. Ophthalmol. Visual Sci.*, **44** (2003) U205-U205.
- 10) N. Mrosovsky and S. Hattar: "Impaired masking responses to light in melanopsin-knockout mice," *Chronobiol. Int.*, **20** (2003) 989-999.
- 11) S. Panda, T. K. Sato, A. M. Castrucci, M. D. Rollag, W. J. DeGrip, J. B. Hogenesch, I. Provencio and S. A. Kay: "Melanopsin (*Opn4*) requirement for normal light-induced circadian phase shifting," *Science*, **298** (2002) 2213-2216.
- 12) S. Panda, I. Provencio, D. C. Tu, S. S. Pires, M. D. Rollag, A. M. Castrucci, M. T. Pletcher, T. K. Sato, T. Wiltshire, M. Andahazy, S. A. Kay, R. N. Van Gelder and J. B. Hogenesch: "Melanopsin is required for non-image-forming photic responses in blind mice," *Science*, **301** (2003) 525-527.
- 13) T. M. Brown, C. Gias, M. Hatori, S. R. Keding, M. Semo, P. J. Coffey, J. Gigg, H. D. Piggins, S. Panda and R. J. Lucas: "Melanopsin contributions to irradiance coding in the thalamo-cortical visual system," *Plos. Biology*, **8** (2010) e1000558.
- 14) T. M. Brown, S. Tsujimura, A. E. Allen, J. Wynne, R. Bedford, G. Vickery, A. Vugler and R. J. Lucas: "Melanopsin-based brightness discrimination in mice and humans," *Curr. Biol.*, **22** (2012) 1134-1141.
- 15) A. Stockman and L. T. Sharpe: "The spectral sensitivities of the middle- and long-wavelength-sensitive cones derived from measurements in observers of known genotype," *Vision Res.*, **40** (2000) 1711-1737.
- 16) A. Stockman, L. T. Sharpe and C. Fach: "The spectral sensitivity of the human short-wavelength sensitive cones derived from thresholds and color matches," *Vision Res.*, **39** (1999) 2901-2927.
- 17) J. Enezi, V. Revell, T. Brown, J. Wynne, L. Schlangen and R. Lucas: "A "melanopic" spectral efficiency function predicts the sensitivity of melanopsin photoreceptors to polychromatic lights," *J. Biol. Rhythms.*, **26** (2011) 314-323.
- 18) S. Tsujimura and Y. Tokuda: "Delayed response of human melanopsin retinal ganglion cells on the pupillary light reflex," *Ophthalmic Physiol. Opt.*, **31** (2011) 469-479.
- 19) G. Wyszecki and W. S. Stiles: "Color science: Concepts and methods, quantitative data and formulas, 2nd Edition-Wyszecki, G, Stiles, Ws," *Opt. Eng.*, **22** (1983) S116-S117.
- 20) M. Sakurai and K. T. Mullen: "Cone weights for the two cone-opponent systems in peripheral vision and asymmetries of cone contrast sensitivity," *Vision Res.*, **46** (2006) 4346-4354.

(2014年7月10日受理)