

視覚の話

4. 視覚のはたらき (1) 中心視と「なに」経路 - 前編 -

国立障害者リハビリテーションセンター病院第二診療部長

仲 泊 聡

1. はじめに

北原健二 (1941-2008) は、生涯、「青」にこだわった。彼は、東京慈恵会医科大学眼科学講座第七代目の教授だ。彼の父も眼科医で、現在は中心性漿液性脈絡網膜症ちゅうしんせいしょうえきせいみやくらくもうまくしょうと呼ばれる病気を1930年代に研究し、その功績から外国では今でも Chorioretinitis centralis Serosa by Kitahara と か、Kitahara-Horniker disease と呼ばれているほどだ。北原は若い頃、父から、「不思議なことがあるんだ。例の病気で中心窩がやられると、青錐体がすっかり効かなくなるんだが、そういう人の色感覚で、青は消えない。むしろ、緑がなくなるんだ。」と聞かされた。これを北原は生涯探求し続けることになる。

北原は、1977年から3年間、色覚研究の世界的メッカだったミシガン大学に留学した。主任教授のマシュー・アルパーン博士は、黙々と仕事をこなす日本人をいたく気に入る、北原もその弟子の一人として、たいそう可愛がられた。そのとき、北原は父の発見した現象を確認したいと思った。まず、中心性漿液性脈絡網膜症で片眼だけS錐体が機能しなくなった患者の色覚の特性が先天的にS錐体のない人と同じだということを実験的に証明した。そして、その患者のいい方の目と病気の目のそれぞれ片方ずつで見たときの自覚的な色の見え方を評価した。その結果、父の観察が正しいということがわかった。S錐体ははたらかなくても「青」は見えたのだ。

北原は、弟子たちから「なぜ色覚を研究するのか」と問われると「色は視覚を通しての

み感じられる感覚だから」と答えた。触っても聞いても色はわからない。見て初めてわかるものが色なのだ。眼科医たるもの、視覚の本質を探求すべきであり、視覚でしか研究できない対象が色だというのだ。

ごく最近になって、「質感しつかん」という用語が視覚研究者の中でしばしば使用されている。質感とは、まさに見ている対象が、どんな材質でできているのかを知るための、色、明るさ、肌理きめ、光沢、透明感といったものを意味する。その中でも特に「色」は、見ているものが何であり、そしてしばしばどのような状態なのかをわれわれに伝えてくれる。ときに、食べられるか食べられないのかを。また、危険かそうでないかを。そして、恋の対象としてふさわしいか否かを。

また、「形態けいたい」も見ているものが何かを教えてくれる重要な手がかりになる。これらの「なに」がわかるための視覚の手がかりは、視線を向けた方向から得られた映像、すなわち中心視によってもたらされる。本号と次号では、「なに経路」と呼ばれる眼から大脳に至る神経系が中心視からの入力をどのように活用しているかについて紐解いてみたい。まず本号では、この基本メカニズムを述べ、さらに「色覚」について詳説する。そして次号においては、眼科でよく扱われる「視力」について掘り下げ、「形態覚」について詳説することで、この「なに経路」の全体像を明らかにしてみたい。

2. 「なに」がわかるための基本メカニズム

脳損傷の患者の中に、視覚失認^{しかくしつにん}という症状を有する者がいる。視覚失認は、「視力も視野も普通の生活が充分できる程度」であるにもかかわらず、「見たものが何であるかがわからなくなる」という稀な症状だ。視覚失認の患者は、その物を叩いたときに出る音を聞いたり、その物に触れば、それが何であるかがわかる。まるで、全盲の人のようだ。視覚失認には、患者によって様々なバリエーションがある。最も衝撃的なタイプは、見ているものをスケッチしたり、上手に模写することができるにもかかわらず、自分の描いているものが何であるかを言うことができない。これは、見ている映像とそれを指し示す概念とが結びつかないために生じる。顔だけがわからなくなる、街並だけがわからなくなる、文字だけがわからなくなるというようなタイプもある。これらは、視覚映像と特定のジャンルの概念が結びつかないために生じる。このように、視覚映像が脳に蓄えられた概念と照合されることで、われわれは、見ているものが何であるかを知ることになるらしい。

では、この視覚映像はどのようにして作られ、その実態はどうなっているのか。実は、視覚科学にとって最も肝心なこのところが、現在でもほとんどわかっていない。ただ、たとえば、目の前に誰かがいるとき、その人の顔は、背景から区別して認識される。つまり、目の前にあって、それが何であるかを知ろうとする対象は、視覚映像の全体ではなく、その部分にある。心理学では、古くからこの認知の対象を「^ず図」と言い、それに対して背景にあたる部分を「^じ地」と言い、これらを見分けることを「^{ずじぶんり}図地分離」と言った。見ている映像のどこに「^ず図」があるのか、これが分離できなければ、「^ず図」が何であるかはわからない。

図を切り出すための有効な手がかりとなるものは何だろうか。これが、まさに「質感」であり、その結果得られる「^ず図」の輪郭や立体構造が、見ている対象の形態となる。質感

や形態の情報処理には、前回紹介した網膜の神経節細胞のうち、ミゼット細胞からの情報が主に利用される。復習になるが、神経節細胞というのは、網膜の出力器であり、その足が集まって視神経を形成する。ヒトの神経節細胞のうち、比較的よくわかっているものとして、ミゼット細胞、パラソル細胞、小型二層性神経節細胞、メラノプシン含有神経節細胞、上丘へ直接投射する神経節細胞の5つを挙げることができる。ミゼット細胞は小型の細胞で、比較的少数の視細胞からの情報を受け、色や形態の情報処理の元データを集める働きをもつ。一方、パラソル細胞は大型で、広い範囲の視細胞からの情報を受け、位置・速度・加速度の情報処理の元データを集める。小型二層性神経節細胞とメラノプシン含有神経節細胞は、ごく最近に同定されたもので、まだそのはたらきの詳細は不明だ。そして、上丘へ直接投射する神経節細胞は眼球運動に関わる。

一つのミゼット細胞に比較的少数の視細胞からの入力があるということは、それだけ限局した網膜からの精緻な情報が入ってくるということだ。視細胞のうち、錐体の網膜上の分布は、きわめて偏っていて、視線方向からの光が照射される中心窩には極めて密に分布しているが、視線方向を中心として半径10度より周辺になるとほんのわずかしかな存在していない。この錐体が、「なに経路」の主たる入り口になる。ミゼット細胞は、視神経の中に長い神経線維を伸ばし、外側膝状体の小細胞層^{しょうさい}という部分に繋がって、そこで別の神経細胞に情報を渡し、これがまた長い神経線維を伸ばして後頭葉の^{ぼうそう}大脳皮質のV1に繋がる。

大脳皮質は、大脳表面にあるシート状の組織で、わずか1立方ミリメートルの中に約5万個の神経細胞が密集している。限られた容積の頭蓋骨の中で、この表面積を大きくするために折れ曲がり皺になって、われわれの脳の外観ができ上がっている。この大脳皮質は、どの部位でも6層構造をもっていて、V1では、ミゼット細胞からの情報を表面か

ら4番目の層の神経細胞が受けている。この第4層は、大脳のどの部分でも、遠いところにある神経からやってきた情報を受け取る入り口にあたるところで、V1のそれは、他のどの大脳領域よりも厚い。6層構造の縦方向は、いわば集積回路の1単位となっていて、この中での情報処理が行われた後、その出力信号が第2、第3層からV2や他の高次視覚野へ向かって発信される。

V1の集積回路の中には、網膜で受けた光の周波数(色相)を分析する回路と方向(線分の向き)を分析する回路がある。この二つが質感と形態の知覚の素になっている。一方、V1を取り囲むように存在するV2では、質感と形態の情報が、それぞれ細い縞、淡い縞と呼ばれる別の場所で処理される。淡い縞の神経細胞には、二つの線分のなす角度に応じた反応をするものがあり、V1に比べV2での情報処理は形態の認知に一歩近づいている。その後、後頭葉の底部にある領野にこれらの情報が渡され情報処理が進み、さらに側頭葉に蓄えられた「概念」情報との照合が行われると想像されている。

以上のように、「なに」がわかるための基本メカニズムは、「視覚映像」が概念と照合されるレベル、「視覚映像」を「図」と「地」に分離するレベル、そして、「視覚映像」の元になる情報を取り込むレベルがあって、「なに」がわかるための情報処理が段階的に行われている。

3. 「なに」がわかるための色という情報

ニュートン(1642-1727)は、リンゴが木から落ちるのを見て万有引力ばんゆういんりょくを発見したとされ、それが彼のシンボルになった。しかし、彼はそれだけでなく、光に関する業績も多く残している。たとえば、彼は、初めてプリズムで白色光を七色に分解して見せ、初めて反射望遠鏡を作成した。「光学」(1704年)という著書の中で、彼は「光には色はなく、あの色やこの色といった感覚を生じさせる力や性質を持っているだけだ」と述べ、色は光にあ

るのではなく、われわれの感覚という意識の中に存在すると明言した。その頃、彼が示した七色は、赤、オレンジ、黄、緑、青、藍あい、すみれ 堇じゆようたいであり、そのそれぞれに応じる受容体が眼球内にあるということを予言した。受容体とは、感覚の元になる特定の刺激を受け入れる組織のことだ。

ニュートンの七色の説は、後にケンブリッジ大学の後輩のヤング(1773-1829)によって三色説さんしよくせつに改められた。すべての色は、赤と緑と堇色の3色の光によって再現可能なことをヤングは発見し、眼内の受容体の数は3種だと予言した。そして、さらにその説を発展させたのが、ヘルムホルツ(1821-1894)だ。そのため、これは「ヤング・ヘルムホルツの三色説」と呼ばれるようになった。3種の錐体の実体が発見されたのは、実はつい最近のことで、1986年にネイサンスが赤緑視物質の遺伝子を明らかにしたことによる。現在では、アダプティブ・オプティクスという最先端の光学技術を使って、3種の錐体の眼底での分布を写真に撮ることができるまでになった。ヤングの予言は現代科学により実証されたのだ。

しかし、現代科学はヤングの予言の矛盾点をも明らかにした。網膜の中心の0.35度以内にはS錐体がない。それにもかかわらず、どうして視野の中心でも青が見えるのか。また、錐体の数の比率はL>M>Sの順で、S錐体は全体の6%程度にすぎず、L錐体とM錐体の比は、1:1~17:1と個人差が非常に大きい。このようなアンバランスな比率で、しかも個体差が大きいのに、どうして皆が同じように一様な視覚映像を共有できているのかは、謎としか言いようがない。

一方、別の色覚理論を唱える学者もいた。ヘリング(1834-1918)だ。彼は、青っぽい赤や黄色っぽい赤は存在するのに緑っぽい赤が存在しないこと、赤っぽい青や緑っぽい青は存在するのに黄色っぽい青が存在しないことを根拠として反対色説ほんたいしよくせつを唱えた。赤と緑を両極とした、いわば赤らしさの物差しと青

と黄色を両極とした、青らしさの物差しがあれば、すべての色相が再現でき、これに明るさのモードが加われば、すべての色が表現できるというのだ。ヤング・ヘルムホルツの三色説では、赤色光と緑色光を混色すると黄色になるということに無理があると指摘し、ヘリングはこの反対色説の優位性を訴えた。

反対色説は、神経節細胞のレベルで実在していることが後にわかった。赤緑チャンネルと呼ばれるミゼット細胞の1種は、L錐体からの信号（赤情報）とM錐体からの信号（緑情報）の割合を神経信号に乗せて運び、青黄チャンネルとも呼ばれる小型二層性神経節細胞は、青と黄色のそれを運んでいる。青の情報はS錐体からの信号であり、黄色の情報は、L錐体とM錐体からきた情報が加算されて作られている。したがって、仮に錐体の一種類が不調になり、神経節細胞に通常の信号を送り届けられない場合、神経節細胞から先の神経の色に対する反応も当然変化することになる。

ヒトには、色覚において遺伝子多型が存在する。遺伝子多型とは「遺伝子を構成しているDNAの配列の個体差であり、集団の1%以上の頻度に起きている場合」と定義される。たとえば、血液型も遺伝子多型の一つだ。これを生物学では、多型という用語を用いて表現するのだが、色覚の場合は、その機能により社会生活に影響が出てくるため、色覚異常と言われ、まるで病気扱となる。実は、これは「血液型O型の人には血液異常」と言っているのに等しい。生まれる前から異常が確定している場合を先天異常という。したがって、色覚の遺伝子多型を持って生まれた人は、「先天色覚異常をもつ」と表現されてしまう。

先天色覚異常は、有効にはたらく錐体の種類で3つに分けられる。錐体がないか、S錐体だけの1色覚、錐体が2種の2色覚、錐体が3種の3色覚だ。1色覚は、かつては全色盲と呼ばれていたもので、通常、色覚だけでなく視力も悪く、まれな病態だ。2色覚は、

かつては色盲しきもうと呼ばれていたもののほとんどで、L錐体が欠落しているものを1型2色覚、M錐体が欠落しているものを2型2色覚、S錐体が欠落しているものを3型2色覚という。また、錐体が欠落しているのではないが、一つの錐体のはたらきが通常と異なっている場合がある。このように、錐体は3種存在するが正常色覚と異なる場合を異常3色覚といい、2色覚と同様に、はたらきが通常と異なっている錐体の種類によって、1型3色覚、2型3色覚、3型3色覚と3つに分けられる。これらのタイプに属する人の多くは、かつて色弱しきじやくと呼ばれた。そして、単に3色覚と言った場合は、色覚正常すなわち最も頻度の高い型を意味する。

とくに多くみられる先天色覚異常は、1型、2型の2および3色覚である。これを先天赤緑異常あかみどり いじょうという。これらは、X染色体劣性遺伝えつくすせんしよくたいれつをすることがよく知られている。X染色体というのは、ヒトが持っている46本の染色体のうち、性別を決めているもので、女性はこれを2本、男性は1本持っている。劣性遺伝というのは、それぞれ一対ある染色体の片方に遺伝子が乗っているだけでは、他方の染色体に乗っている相同の遺伝子のはたらきでその性質が表に出ることはなく、一対の両方に乗ったときに初めて表に出るような遺伝形式のことだ。したがって、X染色体を2本持っている女性が先天赤緑異常になるためには、その両方のX染色体に同じ色覚異常の遺伝子が乗っていないと表には出ないことになり、そうなる確率は大変小さく僅か0.2%にすぎない。しかし、男性の場合は、唯一のX染色体に何らかの赤緑異常の遺伝子が乗っているとすぐにそれが表に出てしまう。したがって、日本人男性の5%にこの性質が発生する。この数値から、一般に「色覚異常は男性の問題」と考えられがちだが、実は女性の10%は保因者だ。保因者とは、一対の染色体のうち片方のみに問題の遺伝子が乗っている場合をいう。保因者に男子が生まれると、50%の確率でその遺伝子の司る性質が現れるこ

とになる。昨今、色のバリアフリー化が叫ばれているが、これはこのような事情を考えると、至極当然のことと言える。

さて、視細胞の段階に三色説を、神経伝達の段階に反対色説を取り入れたモデルを「段階説」という。現在、色覚のメカニズムは、この段階説で考えられている。しかし、このモデルをもってしても解決できない色彩現象がある。赤い夕日に照らされた緑の木々の色を色度計で測定すると、緑ではなくて赤に近い。それにもかかわらず、われわれはそれを緑色に感じる。これは色恒常性^{いろこうじょうせい}というはたらきによる。見ている対象の大切な属性である色が、照明光によって簡単に変わっては、「なに経路」にとって不都合なことになる。われわれの視覚システムには、このように照明光を視覚映像から差し引くデジタルカメラのホワイトバランスのような情報処理を行うしくみがあるのだ。

ゼキは、1970年代にサルに白い色を見せた場合に活動する白ニューロンやピンク色を見せたときに活動するピンクニューロンがV1とV4のそれぞれにあることを突き止めた。彼は、それらのニューロンに注目して、赤い照明下で白いものを見せたときの反応を記録

した。その結果、V1ではピンクニューロンが、V4では白ニューロンが活動することを発見した。すなわち、V1のニューロンは刺激光の波長に対して反応し、V4のニューロンは視対象が本来もっている色に対して反応した。さらに、彼は、ポジトロン断層法と呼ばれる装置を用いて、ヒトの脳でも色に対してよく反応する部位が両側の後頭葉の底部に存在することを突き止めた。ここは、脳梗塞などで色がわからなくなる^{だいのうせいしきかくいじょう}大脳性色覚異常の患者の病巣に一致している。つまり、属性としての色を、照明光によらず正確に判断するためのシステムとしての色恒常性が、われわれの脳の中ではたらいっており、錐体で捉えられた色情報は、脳内で、「見ているものが何であるか」がわかるためのさらなる処理が行われていることが明らかとなった。

以上のように、色覚の情報処理は、網膜から大脳皮質まで段階的に行われており、その極めて巧みなシステムによって、外界にある対象が何であるかを知るための画像処理がなされているということがわかる。次号では、これに続いてさらに「なに」経路の本質となる「形態覚」のメカニズムについて述べよう。