

視 覚 の 話

4. 視覚のはたらき (1) 中心視と「なに」経路－後編－

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

本号では、前号に続いて「なに」経路が中心視からの入力をどのように処理しているかについて述べる。前号において、「なに」がわかるための基本メカニズムには、「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、これらが段階的に行われているということについて述べ、さらに「色覚」について詳説した。本号においてはさらに、この「なに経路」の全体像をさらに明らかにするとともに、眼科のみならず、視機能の代表として世間一般でよく扱われる「視力」について掘り下げて考え、「形態覚」について詳しく解説してみようと思う。

視細胞で受け入れた光情報をいくつかの神経細胞で情報処理を行い、神経節細胞が網膜の出力器となって眼球を出て行く。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。これらの神経節細胞が、それぞれ特有の性質を有していることから、これらごとに視機能を切り分けて評価検討することが、視覚全体の特性をより細やかに分析することに繋がるのではないかと筆者は考えている。

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。したがって、前号からの続きである「なに」経路の

メインルートがここに存在している。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。これは、次号で述べる予定となっている「どこ」経路のメインルートになる。また、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が、現在次第にその姿が明らかにされつつある。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ことが明白だ。

4. 「なに」がわかるための形という情報

見えなくても触ったり、聞いたり、臭いを嗅いだり、味わってもそれが何であるかはわかる。つまり、手ざわり、音、臭い、味なども目の前にあるものが何であるかを知るための重要な手がかりになる。そして、これらを総動員して、本当にそれが何であるのかを知ることになる。われわれは、生まれてきてすぐに見たものが何であるかがわかるわけではない。乳幼児期の視覚体験は、触覚や聴覚など他の感覚とあいまって与えられることによって初めて有効になる。これらの多種類の感覚の整合性をうまく保ちつつ「何であるかがわかる」ための情報処理を行うことは、並大抵のものではない。乳幼児期の脳は、これを難なくやってのける。しかし、この処理は、ある時期を境にして急にうまくできなくなる。生まれながらにして、角膜や水晶体が白濁し、網膜に精密な映像が写し出されないような眼をもつ人は、その曖昧な映像をもとに他の感

覚との整合性をはかるようにして育つ。だから、成人してから手術によりその白濁を取り除いて網膜に精緻な映像を与えることができるようになって、この手がかりをうまく利用することができない¹⁾。

この「なに」がわかるための視覚的手がかりは、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。前号より、この「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いかにして処理しているかについて述べてきた。背景である「地」から、「図」として分離されるためには、色をはじめとする「質感」が重要な手がかりになっていることを述べた。しかし、その分離された視覚対象が「なに」であるかを知るためには、その質感とともに、あるいはそれ以上に「どんな形をしているか」が重要な手がかりになる。この形を知る知覚を「形態覚」という。

中心視の入り口は、中心窩に集まる視細胞だ。中心窩にある一つの錐体からの情報は、一つかまたはそれ以上の数の双極細胞を介して複数の神経節細胞に渡されて脳に送られる。この一対多の対応関係に、限られたスペースからより高い解像力を引き出すためのしくみが隠されている。これとは対照的に、網膜の周辺では、多数の視細胞からの入力の一つの神経節細胞に渡される。しかしその結果、広い範囲で生じた映像の変化を少ない情報にまとめることができるという中心視とは異なった視覚の特性が形成される。このように視細胞の分布には以上のような不均等がある。そしてさらに、中心窩には杆体が存在せず、錐体もM錐体とL錐体がほとんどで、S錐体はその中心部分には存在しない。これは、「なに」経路の主役がM錐体とL錐体であって、S錐体と杆体ではないということを意味している。つまり、M錐体・L錐体は、S錐体・杆体とは異なるタイプの視細胞だということがいえる。

これらの視細胞のもつ視物質のタイプが、進化の過程のどこで生じてきたかというこ

とが、実は、そのDNA配列から推定できる。二つの遺伝子のDNA配列を比較して、その配列が似ているものほど二つの遺伝子の類縁関係は近く、つまりは両者の違いは比較的最近生じたと言える。たとえば、ABCDEという配列は、一気に変わるのではなく、ABCDFなどとなり、次にABGDFなどとなり、さらにHBGDFなどと次第に変化する。だから、それぞれの類似度を解析すると共通祖先がどれで、どれとどれが新しいものかということがわかる。この手法を利用して視細胞の視物質のDNAから、その系統樹を調べた研究がある。これを根拠に以下のような物語が進化の過程に存在していたことが浮き彫りになっている。

第一話で紹介したように、5億4千万年前に起こったカンブリア爆発の頃、われわれの祖先は海の浅瀬に生息していた（弱視教育48(1), 30, 2010)。そのころの魚類の祖先は4つの視物質を持っていたという。いずれも錐体の視物質であり、紫、青、緑、赤に感受性のあるものであった。その後、進化に伴い陸に上がり、ほ乳類になったばかりの頃、われわれの祖先は、恐竜から身を守るために夜行性になった。そのため、錐体の視物質は退化し、青に感受性のあるものが消失し、緑に感受性のあったものも消失するが、そこから夜でもはたらくことのできる杆体の視物質であるロドプシンが生まれた。紫と赤はそのまま残り、前者がS錐体で、後者がL錐体だ。この進化の前にわれわれと別の道を選んだ鳥類のほとんどは遠い祖先の4色型の色覚を今でも有していて、トリはわれわれに比べ、ずっと精密に色相の弁別ができる。一方、地上のほ乳類のほとんどは、われわれの祖先がそうであったように錐体を退化させ、色覚を弱めた状態で今に至っている。ヒトが第三の錐体視物質を再獲得したのは、意外にも最近のことで、サルとの共通祖先になった頃のことだった。L錐体の視物質が突然変異を起こしてM錐体の視物質が生まれたのだ。これにより木の上で生活していたわれわれの祖先

は、緑の堅い葉から美味しい軟らかい赤い新芽を区別することができるようになった。まだDNAが分岐して間もないために、その配列がほとんど同じであるだけでなく、L錐体とM錐体は構造も、分布もそしてそのはたらきもほとんど同じなのだ。

以上のような物語を背景として、改めてわれわれの視覚について考えると、杆体のはたらき、S錐体のはたらき、M・L錐体のはたらきが自ずと違い、眼の中の分布も神経経路も違っているのが当然だということが明白になる。真っ暗闇で細かいものはよく見えない。これは杆体だけではよい視力が出ないことを意味しており、形態覚と杆体の関係が薄いことを示唆している。また、黒背景に青い文字を表示すると輪郭がぼやけてよく見えない。この現象は、S錐体が形態覚にあまり寄与していないことを意味している。その一方で、緑色で書かれた文字はくっきりと見える。M・L錐体が形態覚に大きく関わっていることは一目瞭然と言えよう。M・L錐体からの信号は、ミゼット細胞からの神経線維（視神経の一部）を介し、外側膝状体の小細胞層を介してV1に入る。ここには、単純細胞、複雑細胞、超複雑細胞と呼ばれる神経細胞が存在する。

視細胞レベルでは、2つの点を見分けるといって単純な二点弁別課題についての生理学的基礎がある。しかし問題は、そこから如何にして形態を認識するかということだ。まず、視野の局所における線分の切り出しが必要になる。網膜の神経節細胞とそれが繋がっている外側膝状体の神経細胞の反応性を調べると、いずれも円形の受容野を持っていることが知られている。受容野とは、その神経の守備範囲のことだ。たとえば、網膜に小さな光をあてて、ある一つの神経節細胞の反応する範囲を調べたとしよう。このとき、ある神経節細胞が反応する網膜領域をその神経節細胞の受容野という。円形の受容野をもつ一つの神経では、そこにかかる映像に線分があってもその存在も方向も区別することはできない。し

かし、そのような受容野をもつ神経細胞でも直線上に二つ以上が並んでいるとより高度な情報処理ができる。つまり、この一連の神経細胞が同時に反応するのを監視する神経細胞があれば、線分の存在やその方向を判定することができる。そして、このような様々な傾きに反応する神経が、その傾きの角度の順に整列している。この神経細胞が単純細胞だ。そして、さらに複数の単純細胞からの報告を受けて大ざっぱな方向を判断できるのが複雑細胞で、さらに大きな受容野を有し、線分の端を判断し線分の長さまで判断するのが超複雑細胞だ。これらの線分の知覚が、形態覚の基礎になっていることは間違いない。

しかし、その次が問題だ。線と線の繋がりや曲線の認識、線ではなく面の判断、そして立体構造と実際に見ているものの形態は非常に複雑だ。V2では線と線のなす角度に応じた反応を示す神経細胞があることがわかっている。また、サルの側頭葉には、特定のパターンに対して反応する神経細胞が見つかっている。このように形態覚においても、何段階かの情報処理を経て、形が認識されていることがわかる。ただ、この辺りになると不明な点が多く、詳細はこれからの研究に頼るしかない。

5. 視力とは何か

形態覚の能力を表す代表値として一般的に用いられているものに「視力」がある。視力検査では、ランドルト環と呼ばれる一部が切れた輪を見せて、その切れ目の方向を答えさせる方法が汎用されている。通常、ランドルト環は黒で描かれ、白背景に提示される。そして、その切れ目の大きさが、観察者の眼の位置になす角にして、何度まで小さくしてもその切れ目の位置がわかるかを評価している。この角度を視角という。わが国では、標準検査距離は5mで、1.5mmの切れ目のある直径7.5mmのランドルト環の方向がわかるとき、視力1.0としている。このときのランドルト環の切れ目が作る視角が60分の1度、す

なわち1分^{ぶん}になる。視力は「分単位で表した最小視角の逆数を小数で表したもの」と定義されているため、 $1/1=1.0$ となる。角度を表す「分」という単位は、日常あまり使用されていないが、時間では60分が1時間であるのと同様に角度では60分が1度に相当する。

視力には、近づいた2点を見分ける能力、^{さいしやうぶんりのう}最小分離能、小さな文字を読むことができる能力、^{さいしやうかどくのう}最小可読能、近づいた線分のずれの有無を判断する能力、^{ふくしゃくしりよく}副尺視力、小さなものがあるかどうか分かる、^{さいしやうしにんのう}最小視認能などがあり、細かなものの形を把握するための能力と言っても様々な局面があるということがわかる。

細かなものの形を把握するためには、高い視力が必要となる。それにはまず、網膜上にきれいな像が映らなくてはならない。このために、光学系も情報処理系もそして制御系も最適な状態を求めて進化してきた。なぜなら、視力がいいほど、早く敵を見つけることができ、多くの食物を見つけ出すことができるからだ。そのためには、網膜像はピントがぴったりと合い、十分な明るさがあり、位置も安定していなければならない。これらのお膳立ての上に、よく見えるための基本的な道具だとなる視細胞、とくに錐体が働いて、「なに」がわかるための最初の情報処理が始まる。

光学系と情報処理系と制御系が最適な状態になったとしても、網膜の光受容器が視細胞であることを考えると、視力には自ずと限界が生じる。それは、中心窩の錐体の密度によって決まる。網膜の中心窩の直径1.25度以内には杆体がなく、錐体で埋め尽くされている。中心窩では、視角1分に相当する網膜には約2個の錐体がある。したがって、ここから単純に算定される最高視力は視力1.0が限界になる。しかし、実際には視力が4.0くらいの人もある。これがどうして生じるのか。前述の中心窩における神経細胞の一对多の対応関係に加え、また別のしくみとして、目が小さく震えていることもこれに関係している。この小さな揺れを^{こしびどう}固視微動という。固視微動そ

のものは、眼球を動かす神経や筋肉の生物学的ノイズかもしれないが、これを視覚系は逆手にとって映像を精緻化するために利用している。

ランドルト環の方向を識別するには、どのような情報処理がなされているのか。この形態の識別は、V1やV2のレベルではどうも完結していそうにない。より高次の形態情報処理が必要になる。一方で、視力検査の別の視標に Teller Acuity Cards というものがある。灰色の横長のボードに白黒の縦縞で敷き詰められた正方形がボードの端から1/4ほどの偏った位置に描かれている視標を用いて視力を測定するものだ。背景の灰色は、正方形の白黒の平均輝度で描かれている。ボードは多数有り、様々な太さの縞のものがある。縞が細いと背景の灰色に溶け込んで見えなくなるのがこの検査票のみそだ。ボードを回転させ、縞が右にあるか左にあるかを答えさせる。視力が悪いと太い縞もグレーに見えてしまいこれに答えられない。この検査はランドルト環による視力検査に比べると容易で、乳幼児の視力を測定することもできる。乳幼児では、どちらにしましまの正方形があるかを口頭や指差しで答えることはできなくても、ついそちらを見てしまうという習性がある。だから、その視線を観察することで見えているかどうかを判定することができる。

Teller Acuity Cards では、通常の視力検査との整合性がとれることが確認されているが、低視力の患者ではランドルト環で測定した視力と乖離することが指摘されている。筆者らは、ロービジョン患者や脳損傷患者の視力をこの両検査で測定し比較した^{2, 3)}。その結果、ロービジョン患者でとくに中心暗点のある事例では、Teller Acuity Cards で測定した視力の方が良い値をとることがわかり、また、脳損傷患者の中にこの差が非常に大きい事例があるということを示した。中心暗点で両者が乖離する理由は、中心窩で見ることができないため、周辺網膜におけるランドルト環の形態認知能力と白黒線分でできた正方

形の検出力の能力の対応関係が中心窩での場合とは異なるからであると考えられる。一方、脳損傷患者の場合は、V1やV2が無傷でも高次の視覚情報処理に不調があるとランドルト環の方向はわからないにもかかわらず、白黒線分の正方形はわかるという状況が生じる。そのため、そのような事態に陥っている患者には、その二つの視力値に10倍もの差を生じる場合がある。また、前号で紹介した視覚失認では、ランドルト環の向きがわかるのに、見ているものが何であるかを言い当てるができない。これは、あたかも Teller Acuity Cards がわかるのにランドルト環がわからないというのと処理レベルの違いを単に表しているように感じる。

以上のように考えてくると、ランドルト環で測定している視力とはいったい何なのだろうと改めて思わざるをえない。本来、視力検査というものは、「なに」経路のはたらきを評定するために使うものではなかったのか。視力がよければ、小さい文字も、遠くにいる人の顔もわかる。視力が下がると文字も顔もわかりにくくなり生活に支障をきたす。視覚が損なわれ、生活に影響する度合を推定する一つの指標として、視力は大変重要な数値と信じられている。しかし、今回紐解いてきたように、視覚は幾つもの段階的な情報処理を経て成り立って行くものであり、ランドルト環の向きがわかるというのと、日常生活で不自由のない中心視があるというとは必ずしも同義ではないということは明らかだ。

しかし、そうかといって「視力」以上に「なに」経路の機能を代表できる手軽な指標があるかと問われるとすぐにそれを提案することもできない。視覚に関連した生活の質 (Quality of life) を数値化したものを指標にして、黄斑変性の患者の視力がどれだけ患者の生活に影響しているかを調べた研究がある⁴⁾。これによると確かに、視力の低下に対応して生活の質も統計学的には有意に低下している。しかし、データを詳しく検討すると、個人差が大きく、「視力」がすべてではない

のではないかと思わざるをえない。

生活の質には、日常生活動作に影響を与える基本的な機能障害が影響を及ぼす。その機能障害の一つに視覚障害があり、現在、視覚障害には視力障害と視野障害があると理解されている。これは概ね正しい。視力は「なに」経路の代表値であり、視野は次号で述べる「どこ」経路の代表値と考えることができるからだ。しかし、今一つしっかりとこない部分がある。これがどうしてなのかを筆者はずっと考えてきた。そして、神経節細胞の特有の性質に着眼し、これらごとに視機能を切り分けて評価検討することが、視覚全体の特性をより細やかに分析することに繋がるのではないかと考えるようになった。今回、形態覚として切り出した視機能は、M・L錐体を発端としたミゼット細胞系の特性として理解することができる。しかし、「なに」経路は、これのみでは完結できない。ミゼット細胞系に加えてS錐体・杆体を発端とし小型二層性神経節細胞系の特性が絡み合って、「なに」経路が完成する。さらに、これに他の系が絡んでくる場合もないわけではない。このミゼット細胞系以外に依存する部分の存在が「なに」経路の機能を「視力」によって代表としきれない理由があるのではないだろうか。また、「どこ」経路においては、さらに単なるパラソル細胞系の機能の一部を反影するに過ぎない「視野」で、「どこ」経路の機能を代表させようとするところに無理が生じているものと考えられる。この点については次号で詳述したい。

6. おわりに

北原健二は、研究、教育に留まらず、厚生労働省や文科省などの委員会に積極的に参加し、視覚の専門家としての意見を多く行政に反影させた。とくに色覚異常の方の社会的不利益を少しでも減らすようと様々な制度の改正に精力を注いだ。その結果、近年、多くの職業や免許制度において、かつてあった色覚異常に関する規制が緩和されることになっ

た。しかし、その一方で、学校教諭の認識不足等によって生じてくる色覚異常の生徒への配慮不足を大変心配し、日本眼科医会を通じて、学校医に向けた啓発のためのパンフレットを整備した。

教授退官の年が迫った頃、北原は後進に対し、「青は藍より出て藍より青し」という中国の儒家荀況^{じゆんきやう}の言葉をことあるたびに繰り返し唱えた。弟子達は叱咤激励の言葉として、毎回、耳の痛い思いでその言葉を聞いた。しかし、実はこの言葉には、以下のような所以があった。『南北朝時代の北朝に李謐^{りひつ}という人物が居た。李謐は孔潘^{こうはん}に就いて学び、その進歩はめざましかった。数年の後、孔潘は李謐の方が自分より学問が進んだと考え、自ら進んで李謐の弟子になった。この時、同門のものは荀況のこの言葉を引用して、李謐の優秀さと孔潘の実直さを褒め称えた。』

北原が2008年10月に亡くなってからこの故事を筆者は知った。そして、「青は藍より出て藍より青し」は、単なる弟子への叱咤激励ではなかったということに気がついた。北原は、教授時代、弟子たちにいろいろなテーマを与えた。当初は、北原が師匠であったが、後に、弟子が頑張って第一線に到達すると、するりと北原はその弟子の弟子になっていた。つまり、孔潘を規範として後進の教育にあたったのだ。北原はそうやって大学の眼科学講座を作っていた。師匠として弟子が優秀に育って巣立つことほど、喜ばしいことはないはずだ。しかし、師匠はいつまでたっても師匠であって、弟子はいつまでたっても弟子であることが医学界での慣例だ。するりと師匠

が弟子の弟子になる。この教育スタイルに感銘をうけたのは筆者だけではあるまい。

謝辞

北原先生は、筆者の師匠であり、本稿の内容は北原先生から教えていただいた膨大な事柄の一部です。お亡くなりになったとき、北原先生は67歳で、これからもたくさんの方を教えて頂きたいと思っていたところでしたので残念でしかたがありません。この場をお借りして、北原健二先生に改めて感謝の意を表します。

文献

- 1) 鳥居修晃, 望月登志子. 知覚と認知の心理学 2. 視知覚の形成 2 - 開眼手術後の視空間と事物の識別. 培風館. 東京. 1997.
- 2) 角田亮子, 仲泊聡, 斉藤奈緒子, 堀口浩史. Teller Acuity Card による脳損傷患者の視力評価. 弱視教育2007; 44: 12-15.
- 3) 角田亮子, 仲泊聡, 関口愛. ロービジョン患者と脳損傷患者におけるランドルト環と Teller Acuity Cards による視力値の乖離について. 日本ロービジョン学会誌 2008; 8: 97-101.
- 4) Revicki DA, Rentz AM, Harnam N, Thomas VS, Lanzetta P. Reliability and validity of the National Eye Institute Visual Function Questionnaire-25 in patients with age-related macular degeneration. Invest Ophthalmol Vis Sci. 2010; 51: 712-7.