目と視覚のしくみ

Eye and Visual System

1941年生。1967年東京
慈恵会医科大学卒。現
在、東京慈恵会医科大
学眼科学教室勤務。

正会員 北原 健二
Kenji Kitahara

◀キーワード：眼球，視神経，視覚中枢，視覚情報処理

1. はじめに

我々は、対象物の形(形態覚)、明暗(光覚)、色(色覚)、動き(運動知覚)、遠近(奥行き知覚)などの外界の情報を視覚器を介して感覚・知覚・認識している。視覚器は、眼球、視神経(視覚路)および眼球付属器からなり、各構造を支配する血管系および神経系が含まれる。

視覚の反応は、光が眼球の光学系を通して網膜に達し、ここで物理的な光エネルギーが生体エネルギーに変換されることから始まる。つぎに、この情報は電気信号の形で視覚伝達系(視覚路)を介して視覚中枢に伝達され感覚としてとらえられる。さらに高次中枢において認識・記憶されるとともに他の運動中枢と連絡して手足などの効果器に出力される。同時に、これらの視覚系は眼の運動系(眼球運動、瞳孔運動、調節、閉瞼・開瞼運動)により制御されている。すなわち、視覚系は、眼球の光学系、網膜から視覚中枢に至る視覚伝達系、および眼運動系からなる情報処理機構であり脳によって統合される。光学系はカメラに、脳はテレビを備えたコンピュータに、視覚伝達系は両者をつなぐコードにたとえられる。

2. 眼球の構造(図1)

眼球 eye ball は、前後径(眼軸長)が約24mm、ちょう

図1 右眼球水平断面図

ど10円玉の直径程度で、ほぼ球状を呈する。眼球の前端と後端の中心がそれぞれ前極および後極であり、眼球の表面をとり前極と後極を結ぶ線が経線、各経線の中点を結ぶ眼球の最大円周が赤道と称される。眼球は外壁と内容に区分される。

2.1 眼球の外壁

眼球の外壁は、外膜、中膜、内膜の3層に区分される。

2.1.1 眼球外膜

外膜は、角膜と強膜からなる。角膜は、眼球外膜の前方約1/6を占める無色透明、無血管性の組織である。横楕円形で、横径が12mm、縦径が11mmで、眼球の前極に当たる頂点を角膜頂、強膜との移行部を角膜輪部(角膜縁)という。また、瞳孔に相当する角膜部分が瞳孔領である。外界からの光を眼内へ屈折・通過させ、水晶体とともに眼屈折系の主要構成要素をなす。強膜は、眼球外壁の後方約5/6を占める白色不透明な組織である。いわゆる白目とは、白色の強膜が半透明な結膜を通してみえるためである。

2.1.2 眼球中膜

中膜は、虹彩、毛様体、脈絡膜からなり、これら3者を総称してぶどう膜という。虹彩は、ぶどう膜の最前部の円板状の膜様組織であり、中央(やや下鼻側)に瞳孔が存在する。虹彩には、動眼神経内を走る副交感神経支配の瞳孔括約筋と交感神経支配の瞳孔散大筋が存在する。瞳孔括約筋は、瞳孔縁をとりまく輪状筋で収縮により縮瞳する。瞳孔散大筋は、瞳孔に対し放射状に走り、収縮により散瞳する。つまり、虹彩はカメラの絞りに相当し、眼内に入る光の量を調節している。

毛様体は、虹彩と脈絡膜の移行部に位置する帯状の組織である。毛様体には、調節をつかさどる毛様体筋が存在する。脈絡膜は、血管と色素細胞に富み暗褐色を呈し、眼球内の光を吸収し乱反射を防ぐとともに、網膜外層の栄養をつかさどる。

2.1.3 眼球内膜

内膜は、脈絡膜の内面に接する網膜である。網膜は、検眼鏡(眼底検査)によって観察される。網膜後極部にはやや陥凹した直径約2mmの横楕円形で暗黄褐色を呈した黄斑がある。黄斑の中心部には直径0.2~0.4mmのさらに陥凹した中心窩があり、点状の中心窩反射として観察される。中心窩の内側(鼻側)約4mmの部位に視神経の始まりである直径1.5mmの淡紅色で境界鮮明な円板があ

り、視神経乳頭と呼ばれる。視神経乳頭部からは眼動脈の分枝である網膜中心動脈が網膜内に進入し、網膜内層の栄養をつかさどる。網膜外層には網膜血管はなく、脈絡膜血管により栄養される。静脈は、合流して網膜中心静脈として再び視神経乳頭部から眼外へ出る。

網膜には、光センサーとしての視細胞、および視覚路の第1、第2ニューロンである双極細胞と神経節細胞、横連絡を担当する介在ニューロンの水平細胞と無軸索細胞（アマクリン細胞）が存在する（図2）。

視細胞は、その形状から杆体（細胞）rodと錐体（細胞）coneに区分される。杆体は、中心窩には存在せず周辺部に多く、その数は約680万個とされる。暗い環境下で働き、とくに光覚に携わる。一方、錐体は中心窩に最も多く分布し、中心外部位では著しく減少する。その数は1億1000万から1億3000万個とされる。明るい環境下で働き、形態覚や色覚をつかさどる。視細胞の脈絡膜側の部を外節といい、杆体では細長くて円柱状（杆状）であり、錐体では短く円錐状である（図2参照）。膜様構造物が層状構造をなし、感光色素である視物質 visual pigmentを有している。杆体外節に存在する視色素はロドプシン rhodopsin であり、紫紅色を呈していることから視紅 visual purple ともよばれる。錐体にはそれぞれ赤、緑、青色光を主として吸収する視物質を有した赤錐体、緑錐体、青錐体が存在する。

2.2 眼球の内容

眼球の内容は、房水、水晶体、硝子体からなる。

図2 網膜における神経細胞の模式図

房水は、角膜と虹彩前面に囲まれた前房（前眼房）を満たす前房水と、虹彩後面、毛様体、水晶体に囲まれる後房（後眼房）を満たす後房水に区分され、両者は瞳孔で連絡する。毛様体から分泌され、眼内圧を一定に保つとともに、水晶体および角膜を栄養する。

水晶体は、無血管性で透明な両面が凸のレンズであり、厚さは4～5mm、直径は9mmである。ほぼ無色であるが、加齢とともに黄褐色に着色し透明度も低下する。水晶体の赤道部には毛様体から多数の線維（小帯線維）が付着している。これを毛様小帯（チン小帯）という。水晶体を保持するとともに、毛様体筋が収縮すると毛様小帯は弛緩し、水晶体は自己の弾性で厚くなり屈折力を増す。水晶体は加齢により硬化して、弾力性は減退しやがて消失する。

硝子体は、水晶体後方の硝子体腔を占める透明で粘稠なゲル様組織である。眼球内容の3/4を占め、眼球形状の保持および水晶体の代謝をつかさどる。

3. 眼球の光学系

眼の光学系は、外界の物体像を網膜上に結ぶための結像系をなす。角膜、前房、瞳孔、水晶体、硝子体、網膜、および瞳孔運動をつかさどる瞳孔括約筋および瞳孔散大筋、ならびに水晶体の厚さを変えて調節をつかさどる毛様体筋がこれに関与している。

なお、角膜の中央と水晶体の中央を結ぶ線が光軸、眼の注視点と中心窩を結ぶ線を視線（視軸）という（図1参照）。一般に光軸と視線の方向は異なり、視線が鼻側にある場合を（+）、耳側にある場合を（-）で表す。正視では約+5°であり、遠視眼では大きく、近視眼では小さく強度近視では-のこともある。

3.1 眼の光学的常数

眼の屈折系の主要要素は角膜および水晶体と眼軸長からなる。屈折系の光学常数は、実測値または平均的近似値を基準として、各屈折面を球面、各光学系の屈折率を均一と仮定した模型眼により定められている。一般に用いられている Gullstrand の模型眼における光学系の3主要点と眼球の回旋点の常数を表1¹⁾に抜粋した。

眼軸長は約24mmであり、角膜の屈折力は、表面が空気

表1 眼の光学的主要点(Gullstrand 模型眼)¹⁾
(角膜頂点からの距離mm)

物側焦点距離	-15.707 (-12.397)
像側焦点距離	24.387 (21.016)
物側主点位置	1.348 (1.772)
像側主点位置	1.602 (2.086)
物側節点位置	7.078 (6.533)
像側節点位置	7.332 (6.847)
回旋点位置	13.0

に接することから最も大きく約43ジオプトリー (dioptr ; D), 水晶体が約20D、眼球全体では約60Dである。ジオプトリーとは、焦点距離(メートル:m)の逆数であり、物体側および像側の屈折率をそれぞれ n_1 、 n_2 とすると次式で表される。

$$D=-n_1/f_1=n_2/f_2$$

通常はレンズが真空(空気)中 ($n_1=n_2=1$) に置かれているとき、焦点距離が1 mのレンズの屈折力を1 Dと規定する。

焦点とは、レンズの光軸に平行に入射した光線が屈折して、光軸上の1点に集まる点をいい、主点から焦点までの距離が焦点距離である。焦点には物体側にある物側焦点(第1焦点)と像側にある像側焦点(第2焦点)がある。したがって、焦点距離も物側(第1)焦点距離と像側(第2)焦点距離があり、前者は-、後者は+で表される。

第1および第2主点で光軸に垂直の平面をそれぞれ第1主平面、第2主平面という。第1焦点からの光線は、第1主平面で屈折して平行になる。一方、光軸に平行に入射する光線は第2主平面で屈折し第2焦点に向かう。節点は物体と像の張る角が等しくなる光軸上の点である。

3.2 調節 accommodation

調節とは、水晶体の厚さを変えて屈折力を変化させ、網膜に鮮明な像を結ぶ機能である。つまり、ピント合わせの機能をいう。

毛様体筋の輪状筋が収縮すると、毛様体突起は内方に移動し毛様体と水晶体に張られた毛様小帯が弛緩して水晶体は自己の弾性によりその厚さを増す。その結果、水晶体の屈折力は増し、近くの物体が網膜に明瞭な像を結ぶ。とくに水晶体の前面の曲率半径が変化(10mmから6 mmまで)し、後面はほとんど変わらない。

3.3 調節域と調節力

調節することなく明視できる最大の距離を遠点、調節によって明視できる最小の距離を近点という。正確には眼の第1主点から像までの距離である。近点と遠点の間の物体像は調節によって明視でき、この間の距離を調節域という。調節域を屈折力(ジオプトリー)で表したものが調節力である。遠点距離を $p(m)$ 、近点距離を $q(m)$ とすれば、調節力 A (D) は下記の式で表される。

$$A=(1/q)-(1/p)$$

なお p または q は眼前では+、球後では-である。例えば、近点が10cmのとき、正視では遠点は無限遠であるから、調節力 $A=(1/0.1)-(1/\infty)=10$ (D) となる。

老眼(老視)とは、加齢とともに調節力が低下して近見障害をきたした状態をいう。年齢とともに水晶体の弾性は次第に低下し、毛様体筋の輪状筋が収縮しても水晶体がふくらまず、屈折力が増強しないために生じる老化

現象である。

4. 視覚情報処理(視覚路)

視覚情報伝達に携わる視覚路において、網膜神経節細胞の軸索突起は外側膝状体に入力するが、解剖学的には、視神経、視交叉、視索、外側膝状体に区分される(図3参照)。外側膝状体の神経節細胞の軸索突起が視放線を形成して視覚中枢に入る。

4.1 網膜における視覚情報処理

網膜の錐体には長波長(赤)、中波長(緑)、短波長(青)領域の光にそれぞれ感度の高い視物質をもつ3種類が存在し、それぞれ赤、緑、青錐体と呼称されている。一方、杆体に含まれる視物質は1種類であり、視紅(ロドプシン)と呼ばれる。

これらの視物質は、オプシンという蛋白質に、発色団としてビタミンAのアルデヒド型であるレチナールが結合した色素蛋白体である。各視物質の発色団は同一であることから、蛋白質(オプシン)の違いによって各視物質の最大吸収波長が決定されている。

しかし、ヒト錐体視物質は量が少ないこと、また不安定で変性しやすいことなどから、生化学的抽出には成功しておらず、蛋白質の基本構造であるアミノ酸配列も不明であった。近年、錐体視物質蛋白(オプシン)を規定する遺伝子が解明され、蛋白の1次構造であるアミノ酸配列が明らかされた²⁾。さらに、分子生物学的に3種類の錐体視物質が作成され、それぞれの分光吸収特性が明らかにされている^{3,4)}。表2に、これらの各錐体視物質の最大吸収波長を Dartnall ら⁵⁾の顕微分光光度計による結果とともに示した。いずれの方法においても近似した値が得られている。

視細胞からの情報は第1ニューロンの双極細胞、および介在ニューロンである水平細胞やアマクリン細胞によって情報処理が行われ、第3ニューロンの網膜神経節細胞に伝達される。神経節細胞の軸索突起は網膜神経線維層を形成し、視神経乳頭部に進入する。網膜から外側膝状体までの神経線維の走行を模式図で示した(図3)⁶⁾。網膜中心部の神経線維はいわゆる乳頭黄斑線維束を形成し、乳頭耳側部に進入する。また、中心窩を通る垂直線を境とし、耳側の神経線維は弓状に、鼻側の線維は放射状にそれぞれ視神経乳頭に入る。

視神経乳頭部に進入した神経線維は強膜(篩状板)を

表2 視物質の最大吸収波長 (nm)

視物質	青	緑	赤
Oprian ら ³⁾	424	530	560
Merbs ら ⁴⁾	426.3	529.7	556.7
Dartnall ら ⁵⁾	419	531	559

図3 網膜から外側膝状体に至る神経線維走行の模式図。
R：網膜，D：視神経乳頭，N：視神経，C：視交叉，
T：視索，LGB：外側膝状体（文献17から改変）

直角に貫き、眼窩内を後走し、視神経管を通過して、頭蓋内に入り視交叉に移行する。このとき乳頭耳側部に進入した乳頭黄斑線維束は徐々に視神経中心部に移行する。

視交叉部において、耳側からの神経線維はそれぞれ同側の視索に向うが、鼻側からの線維は互いに交叉し、おのおの反対側の視索に移行する。このとき下鼻側線維の一部は反対側の視神経内に入り込むようにループを形成して交叉する。一方、上鼻側線維の一部は同側の視索に入り込むようにしてから反対側の視索に移行する（図3）。

4.2 外側膝状体における視覚情報処理

外側膝状体背側核 dorsal lateral geniculate nucleus (LGNd) は、最腹側から最背側まで6層に区分され、1～2層は大きな細胞体からなるため大細胞層 magnocellular layer、4～6層は小さな細胞体からなり小細胞層 parvocellular layer と呼ばれる。なお、小細胞層には小型の網膜神経節細胞である B(X)細胞 ($P\beta$, midgen cell)，大細胞層には大型の A (Y) 細胞（または $P\alpha$, parasol cell）の軸索がそれぞれ入力する（図4）⁷⁾。

大・小細胞層は機能的にも異なり、小細胞系は空間分解能が高く、主として形態覚と色覚、一方、大細胞系は時間分解能が高く、主としてコントラスト知覚、運動知覚、奥行き知覚の情報伝達に関与するとされる^{8,9)}。このように LGNd において、小細胞系と大細胞系という2つの独立した並列の情報処理経路が構成され、ここからの情報は脳後頭葉の第一次視覚野 (V 1 野) に送られる。

4.3 視覚中枢の構造と情報の流れ

近年、とくにサルを用いた Zeki¹⁰⁾の研究により、視覚野 (Brodman 17 野) および視覚前野 (18, 19 野) が V 1～V 5 野に区分されて以来、視覚関連領域はさらに細分化されマッピングが試みられ、各領域の神経細胞の反

図4 外側膝状体背側核の大・小細胞層と網膜神経節細胞との連絡。

第1, 4, 6層は対側眼、第2, 3, 5層は同側眼からの入力をそれぞれ受ける（文献7より引用）。

応選択性とその連携が明らかにされつつある。ここでは、これらの視覚情報処理に関してヒトに最も類似しているマカク属サルにおける知覚を主体に紹介する。

第一次視覚野 (V 1 野) は、他の新皮質と同様に外層の軟膜側表面から白質境界部まで6層に分けられ、さらに4層は4 A, 4 B, 4 C α , 4 C β の4つの垂層に区分される。一方、チトクローム酸化酵素 (cytochrome oxidase) の活性を利用した組織染色法により、V 1 はブロッブ (blob) と呼ばれる斑点模様に濃染される領域（とくに第2層と3層）とブロッブ間隙 (interblob) に、V 2 は濃染される太い縞 (thick stripe) と細い縞 (thin stripe)，および染色されない淡い縞 (pale stripe) の3領域に区分される。

形の知覚は、網膜神経節細胞 (X 細胞) → 外側膝状体小細胞層 → 4 C β → ブロッブ間隙 → V 2 (淡い縞) → V 3 → V 4 が想定されている⁸⁾。細かい形の判別に有利なように神経節細胞自体も小さく、受容野も小さい。色知覚の経路としては、外側膝状体小細胞層 → V 1 (4 C β) → V 1 (2・3層のブロッブ) → V 2 (細い縞) → V 4 である⁸⁾。一方、運動知覚と奥行き知覚に関しては、網膜神経節細胞 (Y 細胞) → 外側膝状体大細胞層 → V 1 (4 B 層) → V 2 (太い縞) → V 5 (MT) の経路が想定されている⁸⁾。

図5に、色情報処理経路とともに形態、動きや奥行き知覚の経路の概略図を示した⁷⁾。これらの情報は、物体視および空間視に大別され、それぞれ下側頭連合野および頭頂連合野などの視覚認知領、さらに言語領や他の感覚系と連携し、視覚性記憶領 (脳辺縁系) で記憶される。

図5 視覚情報の流れ (文献7より引用)

5. おわりに

以上、視覚情報処理に関して、その解剖学的経路とともに視覚のしくみの概略について紹介した。視覚の成立に関しては、多くの知見が得られているが、なお、形態覚、色覚、奥行き知覚、運動知覚などの視覚の統合システムなど不明な点が多く残されている。今後の研究に期

待したい。

参考文献

- (1) 大頭仁：眼光学，眼科学体系，眼科診断学・眼機能，中山書店 P. 284, (1993)
- (2) J. Nathans, D. Thomas and D. S. Hogness : "Molecular genetics of human color vision, The genes encoding blue, green, and red pigments," Science., 232 : 193-202. (1986)
- (3) D. D. Oprian, A. B. Asenjo and N. Lee and S. L. Pelletier. "Design, chemical synthesis, and expression of genes for the three human color vision pigments," Biochemistry, 30 : 11367-11372, (1991)
- (4) S. L. Merbs and J. Nathans : "Absorption spectra of human cone pigments," Nature, 356 : 433-435. (1992)
- (5) H. J. A. Dartnall, J. K. Bowmaker and J. D. Mollon : "Human visual pigments : microspectrophotometric results from the eyes of seven persons," Proc R Soc Lond B., 220 : 115-130. (1983)
- (6) J. P. Patten, : Neurological differential diagnosis. New York, Springer-Verlag, P17, (1977)
- (7) 北原健二，色覚の成立(中枢)，本田孔士編，眼科診療プラクティス17，眼科診療に必要な生理学，東京：文光堂 274-278, (1995)
- (8) M. S. Livingstone D. H. Hubel : Psychophysical evidence for separate channels for the perception of from, color, movement, and depth. J Neurosci, 7 : 3416-3468, (1987)
- (9) M. S. Livingstone D. H. Hubel : Segregation of from, color, movement, and depth : anatomy, physiology, and perception. Science, 240 : 740-749, (1988)
- (10) S. Zeki : A vision of the brain. Blackwell Scientific Publications, London, (1993)