

2) V1 での入出力と V2 のはたらき

メインルートを通る 3 つの神経節細胞は、V1 との連絡を持つが、その入り口は前述のようにそれぞれ異なっている。V1 の 2, 3 層のプロップにはミジエット細胞と小型二層性神経節細胞からの入力が主に入り、ここから出る線維の一部は、その次の段階の視覚野である V2 の細い縞 (thin stripe) に入る。ここでは、見ているものの色をはじめとする質感に関連する情報処理が行われている。一方、2, 3 層のプロップ以外の場所であるインターブロップ (interblob) にはミジエット細胞とパラソル細胞からの入力があり、V2 の淡い縞 (pale stripe) への出力がある。ここでは、線分の繋がり具合の情報処理が行われている。ここに形態覚の基礎がある。また、V1 の 4C α 層を介して 4B 層に入ったパラソル細胞からの情報は、2, 3 層を経由せずに直接 V2 の広い縞 (thick stripe) へ出力される。ここでは、短時間における位置の情報が処理される。このように V1 では、これら 3 つの神経節細胞から得られた情報が下処理され、その一部は合流し、後述の高次視覚野へ振り分けられる (図 3)。また、同時に各高次視覚野からのフィードバックをも受けている¹⁴⁾。V1, V2 への信号入力は、「見ていることが意識に昇ること」に関連するようである¹⁵⁾。脳損傷で、V1 または V2 の損傷があると同名半盲を生じるが、V3 や V4 単独の障害では同名半盲は生じない。

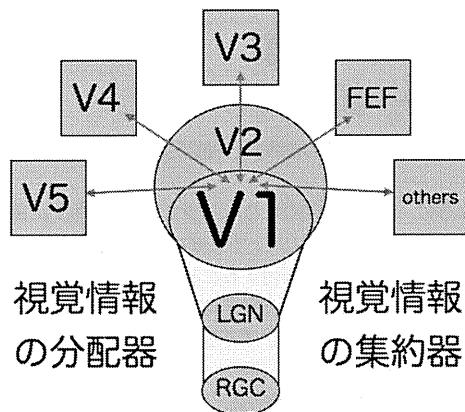


図 4. V1 は視覚情報の分配器兼集約器

V1 では、神経節細胞から得られた情報が下処理され、その一部は合流し、高次視覚野へ振り分けられる。また、同時に各高次視覚野からのフィードバックをも受けている。

3) V3 以降の視覚野

V3 は V2 を取り囲んで存在するが、この機能については、実はまだ全くと言ってよいほどわかっていない。fMRI 研究によると、これまでにわかっているサルの結果とも一致せず、意見がまとまっている。V3 の外側には頭頂葉方向と側頭葉方向に異なる視覚野が同定されている。頭頂葉側には V3A と V3B が、側頭葉側には LO と hV4 が存在する。V3A と V3B では、空間内での対象の位置や運動に関連する情報処理がなされている¹⁶⁾。これらは、V1, V2, V3 とは異なるグループを形成する。それは、網膜部位再現の視野中心が全く異なる位置に存在することから推測できる¹⁷⁾。一方、LO と hV4 は、V1, V2, V3 と共に視野中心を持つ。したがって、これら 5 つの視覚野はより緊密な関係にあることが想像できる。LO では、形態知覚に関連する情報処理が行われているようである¹⁸⁾。また、hV4 は、色や質感の情報を活用して背景から対象を分離するための情報処理がなされている^{19,20)}。

さらに、V3A の前方には V6 が存在する。V6 は周辺視野からの投射を多く受け、オプチカルフロー（身体の移動に伴って生じる網膜像の規則的な流れ）の知覚と関連する²¹⁾。V3A の上前方には IPS と呼ばれる領野が存在する。IPS は IPS-0 から IPS-4 までの 5 つが網膜部位再現により区分されており、IPS-0 は從来から V7 と呼ばれているものと同じである。V7 は視覚的注意と関連している²²⁾。しかし、V7 の位置は頭頂間溝 (intraparietal sulcus) の後端であり、IPS-1

と共通の視野中心を持つため、IPS-0 の呼称が推奨されている²³⁾。また、hV4 の前方には VO がある²⁴⁾。VO は、特に色覚との関係が研究されており、研究者によっては V4 α と呼んでいる場合もある²⁵⁾。高次になるにつれ、視覚野の呼称が研究者によってまちまちで論文を読むのが大変になる。LO の前方には TO が存在するが、これは早くから V5 あるいは MT として注目されていた。それは、動きのある物を見た場合に非常に活発に反応する。サルの MT と MST という領野に相当すると考えられ、hMT+などと呼ばれる場合もある²⁶⁾。VO, LO と TO はそれぞれ網膜部位再現を 2 つずつ有しており、それ VO-1, VO-2, LO-1, LO-2, TO-1, TO-2 と区別されるが、詳細な機能分化の報告はこれからといえる。

4) 「どこ経路」と「なに経路」

Ungerleider と Mishkin は、V1 以降の視覚経路を「どこ経路」と「なに経路」に二分して理解するとよいと提案した²⁷⁾。「どこ経路」は、概ね頭頂葉に向かうルートで、見ている物がどこにあり、見ている自分がどこにいて、互いの関係がどうなっているかを知るための情報処理が行われる。一方、「なに経路」は見ている物が何かを同定するための情報処理が行われる。これに則って前述の視覚野を分類すると V3A, V3B, TO, V6, V7 は「どこ経路」で、hV4, LO, VO は「なに経路」である。ここで、この考え方の妥当性を端的に示す研究を紹介する。

Neri は、両眼視差を「絶対視差」と「相対視差」に分けて考えた²⁸⁾。視線を向けたところのものが視差 0 であるのに対して、任意の場所にはそれぞれ視線との間の視差が生じる。これを絶対視差という。絶対視差はいわば視線に対してできる空間座標である。それに対して、空間内の二物体の位置の相対的な視差は、その物体間の距離が変わらなければ一定であり、任意の立体の部分と部分の関係と同じである。この相対的な視差を相対視差といい、これは視線によらず、空間内に存在する物体の形状などの位置関係に依存することになる。Neri らは、単純な線分図形を両眼分離提示して fMRI 実験を行い、相対視差を変えずに絶対視差を変えると「どこ経路」が、相対視差を変えると「なに経路」がより反応することを示した。

5) 後頭葉底部の特別なはたらき

筆者は、北原健二前東京慈恵会医科大学眼科学講座教授の指導の下、1993 年より大脳性色覚異常についての研究を続けてきた。両側の後頭葉底部が障害されると視力低下を伴わない色覚の喪失が起こることが 100 年以上前から指摘されている²⁹⁾。しかし、典型例は、生命を司る脳幹部にも分布している後大脳動脈の両側性の脳梗塞で生存した場合であるため、極めて稀である。この 18 年間で筆者が出会った典型例はわずか 3 名であった。その 3 名には、大脳性色覚異常の他に、ランダムドットステレオグラムで奥行きがわかるのに、その奥行きで定義された形態がわからない³⁰⁾、まぶしがらない³¹⁾という奇妙な症状が共通してみられた。また、大脳性色覚異常の特徴として色恒常性の異常がみられる³²⁾。色照明が当たった場合のホワイトバランスをとることができなくなるのである。大脳性色覚異常の病巣は hV4 と VO の近くにあることがわかっている³³⁾。「なに経路」は、hV4, VO からさらに前方の側頭葉に向かって続いている。その先では、文字の認知、顔の認知、場所の認知、身体部分の認知、物体の認知などに関連する情報処理、すなわち対象認知の情報処理が行われていることがわかっている。この 3 名の両側後頭葉底部梗塞例にみられたランダムドットからの形態覚障害は、心理学でいうところの図地分離の情報処理が後頭葉底部で行われている可能性を示している。また、まぶしさを感じないということは、視野全体のダイナミックレンジを動かすような機能が壊れていることを示唆している。さらに、色恒常性も全画面的な調整という意味でこれと共通する情報処理であると考えられる。すなわち、hV4 から VO にかけての大脳性色覚異常の病巣に当たる後頭葉底部では、色をはじめとする質感の抽出だけではなく、その前段階となる図地分離とさらにそれを効果的に行うための視野全体にわたる色や明るさのダイナミックレンジを調整するような順応・恒常性の情報処理が行われていると考えられる。

5. 視覚を失った場合の ADL

ADL の評価は、「障害」の程度判定を目的として現在様々な分野で行われている。特に肢体不自由の身体障害者、高齢者の身体状況の把握には不可欠である。評価に際して用いられている代表的な評価表に機能的自立度評価表 (Functional Independence Measure、以下、FIM)³⁴⁾がある。FIM は、「運動 ADL」13 項目と「認知 ADL」5 項目からなる。それぞれの項目ごとに 7 (完全自立) から 1 (全介助) の 7 段階評価を行う。6 は修正自立を意味し、適切な道具などを使用することで自立が可能な状態を意味する。5 以下になると介助が必要になる。5 は、助言や見守りなどですむが、4 以下になると実際に手を貸す必要がでてくる。自分でできる程度に応じて 4 (75%以上)、3 (50%以上 75%未満)、2 (25%以上 50%未満)、1 (25%未満) と判定される。すなわち、必要とする介助量により ADL 評価を行う。この評価表は、国内外で入院患者や施設入所者の評価に広く活用されている。

しかし、これらの項目に占める視覚関連行動はわずかであり、また、視覚が損なわれても、日常的に繰り返される行動は、次第に記憶によってそれなりにできるようになる。そのため、視覚障害者や眼疾患患者の ADL を評価するために FIM を用いるとほとんどの者がほぼ正常として評価されてしまう。そこで、我々はまず、FIM を「慣れた場所」と「初めての場所」の二つの場面について日頃の状態について聴き取りを行った。その結果、初めての場所での「移動」が明らかに低値を示すことがわかった³⁵⁾。これにより、自明のことではあるが、視覚の役割として「移動」に必要な空間認知に関連が大きいということが改めて確認された。しかし、FIM で評価される項目には、視覚を利用する行動があまりにも少ないため、視覚障害者や眼疾患患者の ADL を評価するには、他の評価方法を用いることが必要であると思われた。

そこで、これまでに視覚障害者、眼疾患患者の日常生活上の不自由さを知るために開発された質問表について調査し、それらの質問表における主要な質問項目をもれなく網羅し、さらに必要と考えられる項目を加えた 200 を越える質問項目による調査を、視覚に障害を持つ患者 180 名に行った。そしてその結果から、視覚障害者や眼疾患患者を評価するにはどのような視点で行うのがよいか、探索的因子分析を行い推定した³⁶⁾。その結果、第一因子として、明らかに「視覚」に関連すると思われる要因を検出した。そして、第二因子として「室内での移動」、以下、第三因子として欲求不満、第四因子として外出、第五因子として食事動作、さらには不健康感、排泄、更衣、明・暗順応、キーパーソン、羞明、触覚、整容、社会性、夜盲など計 33 の主因子を同定した。また、第一因子を特に多く持つ質問項目だけを選び、再度因子分析を行うと、さらに 5 つの主因子（遠見視・色覚・近見視・自覚的見え方・視野）を分離することができた。このことは、これまで専門家によって視覚に障害がある場合に注目すべきであると考えられ評価表の項目として挙げられた項目に対する実際のデータから、本解析によって推定された上述の個々の因子が、実際に患者に影響を及ぼしていることを意味している。言い換えれば、これらの因子は、視覚に内包される生活機能の本質を意味している。見るとはどういうことか。何のために見るのか。といった「視覚の本質」がここにあると言える。

6. 視覚皮質の機能局在と ADL

本稿前半で視覚生理学の知識を復習した後、前項の解析で示された項目をみると、視覚の情報伝達経路と前項で示した因子の関連が見えてくる。^①第一因子「視覚」の主因子うちの遠見視・色覚・近見視・自覚的見え方は、ミジエット細胞と小型二層性神経節細胞に端を発する「なに経路」すなわち「対象認知」に関連する。^②第一因子「視覚」のもう一つの主因子「視野」と第二因子「室内での移動」ならびに第四因子「外出」は、パラソル細胞と眼球運動反射に関連する神経節細胞から始まる「どこ経路」すなわち「空間認知」との関連が大きい。^③第三因子「欲求不満」は、「不健康感」「社会性」とともに視覚を失うと精神的な影響が生じる場合があることを示している。このことは、松果体に投射してメラトニンの分泌に関連するメラノプシン含有神経

細胞や、縫線核に投射して脳内のセロトニン量に関係する神経節細胞が、このような「精神への影響」を有していることを意味しているのかもしれない。^④第五因子「食事」「更衣」「整容」という眼と手の協応動作には、視線の反射的変換が必要とされるため、「眼球運動反射」に関する神経節細胞の関与が大きい。^⑤「明・暗順応」「羞明」「夜盲」は、後頭葉底部での視野全体にわたる画面調整の情報処理、すなわち「順応・恒常性」との関連が強い。これが瞳孔の対光反射を司る神経節細胞をはじめとする他の神経節細胞が運ぶ視覚情報によるものである。以上、筆者の推定を多く含むが、これが正しければ、今回の因子のほとんどが既知の神経節細胞に端を発する視覚情報で説明がつくことになる（図 5）。

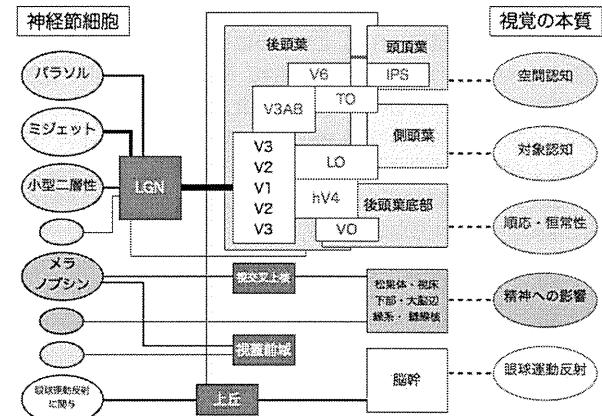


図 5. 視覚の 5 つの本質と神経節細胞との関係

以上のように、かなりの割り切りは必要であるが、視覚に障害を持つ人の特性を評価する項目として、代表的な神経節細胞とそこから端を発して行われる情報処理に着目することで、視覚の本質的な 5 つの様相をとらえることができた。「対象認知」「空間認知」「精神への影響」「眼球運動反射」「順応・恒常性」である。現在、身体障害者福祉法において、視覚障害は「視力」と「視野」の基準で判定されている。「視力」はミジエット細胞からの「対象認知」の代表値であり、「視野」はパラソル細胞からの「空間認知」の代表値ではないだろうか。「視力」「視野」と ADL との相関は高い³⁵⁾。しかし、現行の基準に不満を感じている視覚障害当事者は少なくない。視覚障害の様相は、同じ視力であっても、同じ視野であっても、ひとりひとり大きく異なる。これは、「視力」と「視野」以外の視覚の要因が障害に影響を及ぼしていると考えられる。今回のように主な神経節細胞の機能と情報伝達経路を整理すると、確かに上記二つの情報処理系が視覚の重要な要素であることには違いないが、それだけではないということがわかる。今後、「精神への影響」「眼球運動反射」「順応・恒常性」の面からの評価を併せて行うこと、より ADL との整合性がとれる視覚評価が可能になるのではないかだろうか。

7. おわりに

本稿では、かなり大胆な交通整理を行い、視覚経路を解説した。実際の視覚経路はもっと複雑に絡み合っているし、さらに今回注目しなかった視覚経路も存在する。しかし、今回取り上げた 5 つの要素について評価できるような検査パッティーの開発と最適化を行い、さらにはその個々の要素について機能改善をはかる方策を考案していくことが、視覚に障害を持つ者の支援に繋がると確信している。

筆者は現在、眼球運動反射に関する神経節細胞からの情報について最も注目している。ほとんどの眼球運動は不随意に生じる。とくに周辺視野に新規なものが出現したとき、我々はそれが危険かどうかをとっさに判断しなければならない。これは、野生動物では生死に関わる重大事項である。眼球運動反射に関する神経節細胞からの情報は、このような場合に活用される。我々人間の生活では、そのような場面は多くはないが、ちょっとした行動を行う場合、たとえば、食事をするときに、その都度視線をどこに向けるかなどと意識して行っていな

い。これをスムーズに行うことができなくなると、こういった目と身体の反射的協応を必要とする行動に支障をきたすにちがいない。筆者らは、この機能を評価する方法の一つとして視線移動軌跡を計測して、ここから視野を表記する方法を考案した³⁷⁾。ただし、この方法の実用化には、十分に精度を上げなければならない。

同名半盲の患者には、半盲側の障害物に衝突する者がいるが、まったく難なく避けることができる者もいる。これは、従来「盲視現象（blind sight）」によると考えられてきた。片側の後頭葉が機能しなくても網膜から眼球運動への反射が生じていれば、周辺視野で障害物をとらえたことを無意識に察知し、視線が反射的にそちらに向くことができ、その結果、意識できる視線方向に障害物をとらえることができる。最近の研究はで、サルを使ってこの現象を実証し、しかもこの眼球運動反射が訓練により精度が上がるこを示している³⁸⁾。そして、眼球運動訓練を行い、その訓練効果判定のために、視線移動軌跡を計測し眼球運動反射に関係する神経節細胞に始まる視覚情報処理機能を評価することができるようになる日も遠くはないであろう。

同様に、「順応・恒常性」の機能の評価法ならびに改善法、さらには「精神への影響」に関わる光学療法に関して、今後多くの視覚研究者が関わる余地があるものと考えられる。

本稿で紹介したデータの一部は、厚生労働科学研究費補助金、障害者対策総合研究事業、感覚器障害分野（H22—感覚—一般—005）により行われた研究による。利益相反なし。

文献

- 1) グリックステイン N: 視覚野の発見と井上達二の業績. サイエンス 18, 9-19, 1988.
- 2) Inoue T. (translated by Glickstein M, Fahle M): Visual disturbances following gunshot wounds of the cortical visual area. Special supplement to Brain 123, 2000.
- 3) Dacey DM, Peterson BB, Robinson FR, Gamlin PD: Fireworks in the primate retina: in vitro photodynamics reveals diverse LGN-projecting ganglion cell types. Neuron 37: 15-27, 2003.
- 4) Dacey DM, Lee BB: The 'blue-on' opponent pathway in primate retina originates from a distinct bistratified ganglion cell type. Nature 367: 731-735, 1994.
- 5) Berson DM, Dunn FA, Takao M: Phototransduction by Retinal Ganglion Cells That Set the Circadian Clock. Science 295: 1070-1073, 2002.
- 6) Perry VH, Cowey A: Retinal ganglion cells that project to the superior colliculus and pretectum in the macaque monkey. Neuroscience 12: 1125-1137, 1984.
- 7) Horton JC, Hoyt WF: The Representation of the Visual Field in Human Striate Cortex: A Revision of the Classic Holmes Map. Arch Ophthalmol 109: 816-824, 1991.
- 8) Zeki SM: Representation of central visual fields in prestriate cortex of monkey. Brain Res. 14: 271-91, 1969.
- 9) Engel SA, Rumelhart DE, Wandell BA, Lee AT, Glover GH, Chichilnisky EJ, Shadlen MN: fMRI of human visual cortex. Nature 369: 525, 1994.
- 10) Nassi JJ, Callaway EM: Parallel processing strategies of the primate visual system. Nature Reviews Neuroscience 10: 360-372, 2009.
- 11) Glickman G, Byrne B, Pineda C, Hauck WW, Brainard GC: Light Therapy for Seasonal Affective Disorder with Blue Narrow-Band Light-Emitting Diodes (LEDs). Biol Psychiatry 59: 502-507, 2006.
- 12) Luan L, Ren C, Lau BWM, Yang J, Pickard GE, So KF, Pu M: Y-Like Retinal Ganglion Cells Innervate the Dorsal Raphe Nucleus in the Mongolian Gerbil (Meriones unguiculatus). PLoS ONE 6: e18938, 2011.
- 13) Lyon DC, Nassi JJ, Callaway EM: A disynaptic relay from superior colliculus to dorsal stream visual cortex in macaque monkey. Neuron 65: 270-279, 2010.
- 14) Masuda Y, Dumoulin S, Nakadomari S, Wandell B: V1 projection zone signals in human macular degeneration depend on task, not stimulus. Cerebral Cortex 18: 2483-2493, 2008.
- 15) Yoshida M, Takaura K, Kato R, Ikeda T, Isa T: Striate cortical lesions affect deliberate decision and control of saccade: implication for blindsight. J Neurosci 28: 10517-10530, 2008.
- 16) Larsson J, Heeger DJ, Landy MS: Orientation Selectivity of Motion-Boundary Responses in Human Visual Cortex. J Neurophysiol 104: 2940-2950, 2010.
- 17) Wandell BA, Dumoulin SO, Brewer AA: Visual field maps in human cortex. Neuron 56: 366-383, 2007.
- 18) Larsson J, Heeger DJ: Two retinotopic visual areas in human lateral occipital cortex. J Neurosci 26: 13128-13142, 2006.
- 19) Brewer AA, Liu J, Wade AR, Wandell BA: Visual field maps and stimulus selectivity in human ventral occipital cortex. Nature Neuroscience 8: 1102-1109, 2005.
- 20) Hiramatsu C, Goda N, Komatsu H: Transformation from image-based to perceptual representation of materials along the human ventral visual pathway. Neuroimage 57: 482-494, 2011.
- 21) Pitzalis S, Sereno MI, Committeri G, Fattori P, Galati G, Patria F, Galletti C: Human V6: The Medial Motion Area. Cerebral Cortex 20: 411-424, 2010.
- 22) Tootell RB, Hadjikhani N, Hall EK, Marrett S, Vanduffel W, Vaughan JT, Dale AM: The retinotopy of visual spatial attention. Neuron 21: 1409-1422, 1998.
- 23) Swisher JD, Halko MA, Merabet LB, McMains SA, Somers DC: Visual topography of human intraparietal sulcus. J. Neurosci. 27: 5326-5337, 2007.
- 24) Brewer AA, Liu J, Wade AR, & Wandell BA: Visual field maps and stimulus selectivity in human ventral-occipital cortex. Nature Neuroscience 8: 1102-1109, 2005.
- 25) Zeki S, Bartels A: The clinical and functional measurement of cortical (in) activity in the visual brain, with special reference to the two subdivisions (V4 and V4α) of the human colour centre. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 354: 1371-1382, 1999.
- 26) Amano K, Wandell BA, Dumoulin SO: Visual Field Maps, Population Receptive Field Sizes, and Visual Field Coverage in the Human MT+ Complex. J Neurophysiol 102: 2704-2718, 2009.
- 27) Mishkin M, Ungerleider LG, Macko KA: Object vision and spatial vision: two cortical pathways. Trends Neurosci 6: 414-417, 1983.
- 28) Neri P, Bridge H, Heeger DJ: Stereoscopic Processing of Absolute and Relative Disparity in Human Visual Cortex. J Neurophysiol 92: 1880-1891, 2004.
- 29) Mackay G, Dunlop JC: The cerebral lesions in a case of complete acquired colour-blindness. Scot Med Surg J 5: 503-512, 1899.
- 30) 仲泊聰、浅川晋宏：大脳性色覚異常とその合併症。神経眼科 18: 384-397, 2001.
- 31) Horiguchi H, Kubo H, Nakadomari S: Lack of photophobia associated with bilateral ventral occipital lesion. Jpn J Ophthalmol 55: 301-303, 2011.
- 32) Zeki S: A century of cerebral achromatopsia. Brain 113:

- 1721-1777, 1990.
- 33) Wandell BA, Dumoulin SO, Brewer AA, 仲泊聰, 増田洋一郎, 浅川晋宏: 視覚伝達路における色情報に関する神経機構の画像処理. 神経眼科 23: 344-356, 2006.
 - 34) Keith RA, Granger CV, Hamilton BB, Sherwin FS: The functional independence measure: a new tool for rehabilitation. Adv Clin Rehabil 1: 6-18, 1987.
 - 35) 仲泊聰, 西田朋美, 飛松好子, 小林章, 吉野由美子, 小田浩一: 視覚障害者に適合した機能的自立度評価表の改変. 臨床眼科.
 - 36) 仲泊聰: 総合的視覚リハビリテーションシステムプログラムの開発. 平成 22 年度総括・分担研究報告書 (厚生労働科学研究費補助金 障害者対策総合研究事業 感覚器障害分野). 2011.
 - 37) 仲泊聰, 小川景子, 古田歩: 衝動性眼球運動による視野検査法. 日本眼科学会雑誌 114 (臨時増刊); 322. 2010.
 - 38) 吉田正俊: 見えないのにわかる-「盲視」の脳内メカニズム. 視覚の科学 30: 109-114, 2010.

厚生労働科学研究費補助金 障害者対策総合研究事業 感覚器障害分野
総合的視覚リハビリテーションシステムプログラムの開発
平成23年度 総括・分担研究報告書

発行日 平成24(2012)年3月

発行者 「総合的視覚リハビリテーションシステムプログラムの開発」
研究代表者 仲泊 聰

発行所 国立障害者リハビリテーションセンター研究所
〒359-8555 埼玉県所沢市並木4-1
tel 04-2995-3100 fax 04-2995-3132



