

焦点調節と大脳視覚領

新潟大学医学部第一生理学教室 板東武彦

Lens Accommodation and Visual Cortex

Takehiko BANDO

Department of Physiology, Niigata University School of Medicine

Cerebral control of lens accommodation has long been suggested, but physiological evidence that supported this notion were only recently accumulated. In this paper, some of these evidence were reviewed, and a hypothesis was proposed that lateral suprasylvian area (LSA), one of the extrastriate visual cortex in cats, played an important role in controlling lens accommodation. The pattern of fiber connections of LSA and the properties of LSA neurons were in good agreement with the hypothesis. Lens-related neurons in LSA were found; they discharged preceding spontaneously-occurring lens accommodation, and lens responses were evoked by microstimulation at their recording sites. Lens-related LSA neurons send their axons directly to the brainstem nuclei closely related to lens accommodation. They were driven by the movement of the visual targets approaching to and/or departing from the nose of the animal, and their discharges were followed by increase of the refractive power of the lens with comparable delays to those found during spontaneous activities.

It was proposed that LSA plays one of the essential part to the central neuronal control of lens accommodation in cats.

Key words: lens accommodation, visual cortex, lateral suprasylvian area, extrastriate visual cortex.

焦点調節, 視覚領, 外有線領, 大脳, レンズ.

Reprint requests to: Takehiko Bando,
Department of Physiology, Niigata
University School of Medicine,
Asahimachi, Niigata, Nigata 951, JAPAN.

別刷請求先: 〒951 新潟市旭町通1番町
新潟大学医学部第一生理学教室
板東武彦

1. ま え お き

眼の焦点は意識的に選んだ対象に合わせることもできますが、日常的にはむしろ、意識にのぼることなくピントの調節が行われます。このような反射運動としての面を持ちながら、その性質は単純な反射系とは異なる面を多く持ち、ふるくから大脳が関与することが示唆されてきました。ピントを合わせることは自動焦点カメラでもできますので、大脳が何で要るのか、とお考えになる方も居られると思います。しかし、自動焦点カメラの場合には、基本的には専用の末梢機構でピントを調節しています。いろいろな方式がありますが、たとえば前ピント用と後ピント用に2つのセンサー面を持っているようなタイプは、フィルムの感光面を加えると、生物で申しますと網膜を3枚持っていることになります。これに対して、生物は末梢の機構を簡単にして、その代わりマルチタレントな制御機構を用い、その一部としてピントの調節もやっているところが、カメラと違うわけです。マルチタレントな機構を用いて、ソフトウェアで、その時その時に必要な機能を果してゆくことは、最近のインテリジェントな工作機械の戦略でもあります。末梢にやたらにいろいろな装置を付けないで機能が果せまうし、外部の状況が変化したときにも、部品交換をする必要がないという利点があります。このような制御機構にはコンピュータとそのソフトウェアが必要ですが、大脳はその両者をかねております。我々はこのような大脳の運動制御機構についての研究をめざしております。

2. 焦点調節系の性質

視覚は外界から入ってきた光が網膜に当たることから始まりますが、光の経路の内、神経性に調節できる要素は2つしかありません。即ち、水晶体の屈折力と瞳孔の面積であり、共に自律神経系の支配を受けます。焦点調節は水晶体前面の曲率変化と水晶体主面の移動により起こります。水晶体は弾性膜に包まれており、外力が加わらないときは球形となります。通常はチン氏帯により引っ張られて平たくなり、眼から1-2メートルのところにピントがあります。それより近くにピントを合わせるときには、毛様筋が収縮します。輪状筋の要素が強いので、その収縮によりチン氏帯が緩み、水晶体は自分自身の弾性によって厚くなり、屈折力が増えます。

焦点調節を起こす契機となるのは網膜像のぼけですが、像がぼけたことが分かっても遠近どちらの方向にピント調節したら鮮明な像が得られるかは分かりません。もし、

像のぼけのみに基づいて焦点調節をした場合には、try and errorにより制御することになり、運動のはじまりのところで50%の確立で誤った方向への調節が起こる筈です。しかし、実際には、誤った方向への調節はみられません。ピント調節の方向を知るためには、他の幾つかの視覚情報が使われます。例えば、視覚刺激の明るさや大きさの変化、立体視に関係するような変化（立方体の稜の見え方の差）などです。どの情報を用いるかについては、個人差が大きいようです。

焦点調節を起こす他の視覚刺激として、両眼視差があります。両眼視差は本来、輻輳運動の契機となる視覚刺激ですが、近見反応と呼ばれる複合反射があるため、焦点調節をも起こします。近見反応は注視している物が接近するときに起こる反射で、水晶体の屈折力増加・眼球の輻輳運動・縮瞳の3つからなります。これら3つの運動は各々、独自の制御系を持つと考えられますので、近見反応はこれら3つの反射の制御系が互いに連関して生じた複合反射であると考えられます。

視覚刺激を与えて眼の屈折力の変化を起こしますと、その応答は定型的でなく、刺激の度にかなり変動します。また、繰り返し同じ刺激を与えますと、予測に基づいた応答をするようになります。焦点調節の契機となる視覚刺激の複雑さの点からも、このような行動のパターンからも、高次神経系とくに大脳が焦点調節に関与することが示唆されます。

大脳が内眼筋運動に関係することを示す直接的な証拠としては、Jampel (1959) の実験があります。彼は軽いエーテル麻酔をしたサルの上側頭溝の周囲の大脳表面を電気刺激し、焦点調節・輻輳運動・縮瞳の3つを観察したことを報告しております。Jampel は強い表面刺激を用いましたので、どの範囲の大脳領域が刺激されたか明らかではありませんが、サルの上側頭溝の周壁には、現在、多くの高次視覚領が知られています。Jampel の追試を行い、レンズ調節に関係する領域を確かめる実験の成功例はまだ報告されていません。

3. 外側上シルビウス領

サルの上側頭溝周壁の高次視覚領に相当する領域はネコでは外側上シルビウス視覚領です。外側上シルビウス領は中上シルビウス溝の周壁にある extrastriate cortex (外有線領) の1つであり、いくつかの亜領域に分けられますが、内側壁の中央部から尾側にかけての2/3がPMLS野と呼ばれます。

PMLS野は、生理学的にも、形態学的にもよく調べ

られています。この領域は両側の脳17野・18野・19野および対側の外側上シルビウス領から入力を受けると共に、直接に視床の後外側核群をはじめ、外側膝状体のC層・内側髄板核から入力を受けます。即ち、いわゆる形状視についての入力と、空間視についての入力の両者が収束している領域です。PMLS野ニューロンは17野と比べると受容野が大きく、多くのニューロンは動く視覚刺激に対する指向性・方向選択性を示し、両眼から駆動されます。一部に両眼視差の変化や、視標の大きさの変化などに応答するものも知られています。また、サッケード眼球運動に同期して活動するニューロンも知られています。このように多彩なニューロンを含みますが、主として運動視覚に関する視覚領域であると考えられています。

焦点調節の契機となる網膜像のぼけは、像の輪郭のコントラストが鈍くなることにより起こり、形に関する視覚情報であると考えられます。一方、遠近どちらの方向へぼけたかは視覚刺激の大きさ・明るさの変化、立体視

角の変化等の空間視、運動視に関する視覚情報を基に決まります。従って、外側上シルビウス領のように形状視の入力と空間視の入力が収束する領域は焦点調節の制御に関係する可能性が大きい領域であります。

実際に PMLS 野の一部に微小電極を刺入し、刺激を行うと眼の屈折力の増加がみられます。また、同じ部位から大脳のニューロン活動を記録しますと、レンズ屈折力の自発性変化に先だって活動するニューロンが見つかります。このような PMLS 野ニューロンをレンズ調節ニューロン、また電気刺激によりレンズ屈折力の増加が誘発される領域をレンズ調節領域と呼ぶことにします。

PMLS 野のレンズ調節領域は大脳の外へ出力を送ります。すなわち、我々は PMLS 野のレンズ調節ニューロンが脳幹の視床後外側核、上丘、視蓋前野に直接その軸索を送ることを電気生理学的に示しました。また、形態学的にも PMLS 野からこれらの領域へ投射することが知られています。一方、視蓋前野から動眼神経副交感核への投射、上丘から視蓋前野への投射は形態学的にも

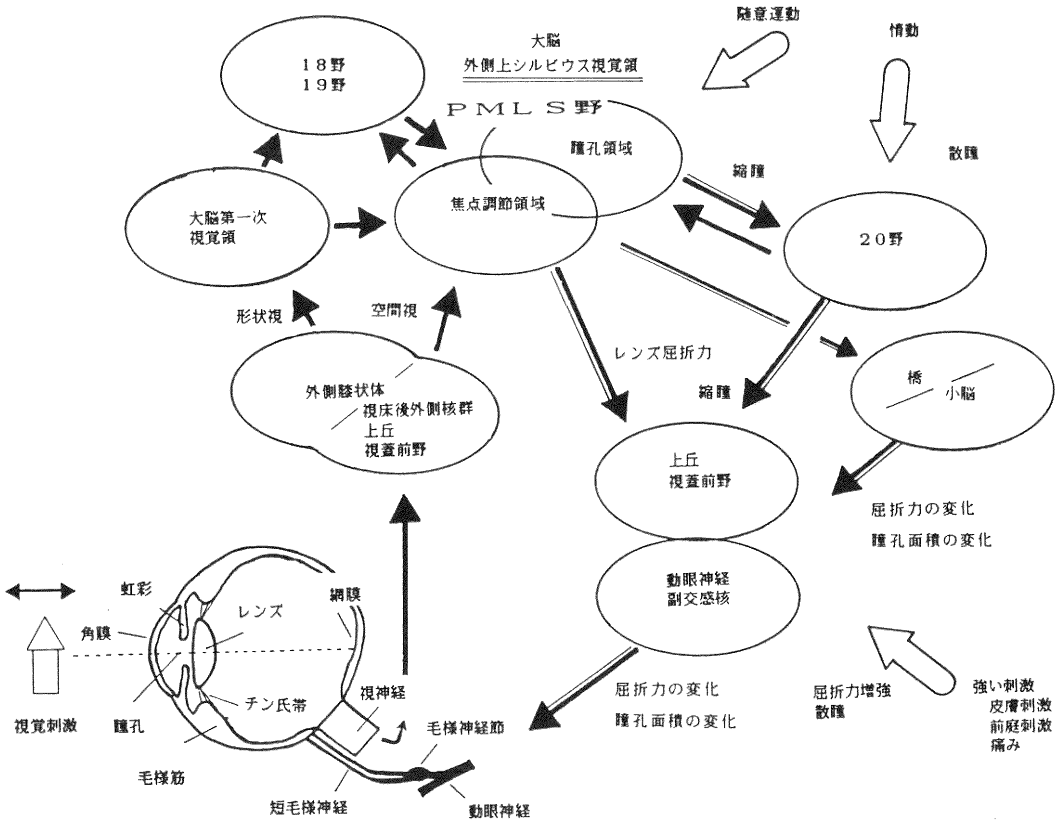


図1 焦点調節に関する神経系ブロック図

生理学的にも知られていますので、外側上シルビウス領からは視蓋前野、あるいは上丘と視蓋前野の両方を經由して動眼神経副交感核へ投射すると思われます。

PMLS 野にはレンズ調節領域の他に、微小刺激により瞳孔縮小を起こす領域がみられます。この領域を縮瞳領域と呼ぶことにします。PMLS 野にレンズ調節領域と縮瞳領域が隣接して存在することは、近見反応の中核との関連で興味深いと思われます。

末梢への経路は、動眼神経の副交感核、毛様神経節を経て毛様筋に終わります。瞳孔の場合には副交感神経と交感神経の拮抗支配が知られておりますが、レンズ調節の場合は通常は副交感神経のみが関与すると考える研究者が多いようです。

動眼神経副交感核が Edinger-Westphal の核にあるかどうかについて数年前に反論がでて、かなり議論されました。動物により種差があるようで、猫では Edinger-Westphal の核よりも背外側部に焦点調節に関する毛様神経節前細胞がありますが、猿では従来云われていたように、Edinger-Westphal の核に節前細胞があります。

4. 実験方法

ここで実験方法について申し上げます。実験動物はネ

コを用い、 α -クロラロースで麻酔し、ガラミンで不動化しました。

キャンベル型の高速赤外オプトメータを用いて水晶体の屈折力の変化を測り、焦点調節のモニターとしました。このオプトメータはイギリスの Campbell と Robson (1960) が Scheiner の原理に基づいて制作したものです。1つの光源からでた光を2連のスリットを通して2つに分け、網膜上に2つのスリットの重なり合った像をつくるようにレンズ系をおきます。眼の屈折力が変化すると、その分だけ2つのスリット像が互いにずれます。従って、網膜上で2つのスリット像の距離を測ると眼の水晶体の屈折力の変化を測ることができます。測定光は目に見えないように赤外光を用い、網膜から反射してくる測定光をビームスプリッターを通して光電素子に導き、2つのスリット像のずれを電気信号に変換して増幅します。瞳孔の面積は赤外線瞳孔計でモニターしました。

大脳細胞のユニット記録および脳内の微小刺激のためには、硝子管に封入したダングステン電極を用いました。レンズ屈折力変化、瞳孔面積、大脳細胞活動はデータレコーダを用いて磁気テープに蓄え、オフラインでデータ処理を行いました。また、細胞の記録部で、記録電極を通じて微小刺激を行い、レンズ屈折力の変化あるいは瞳孔面積の変化が誘発されるかどうかを確認しました。

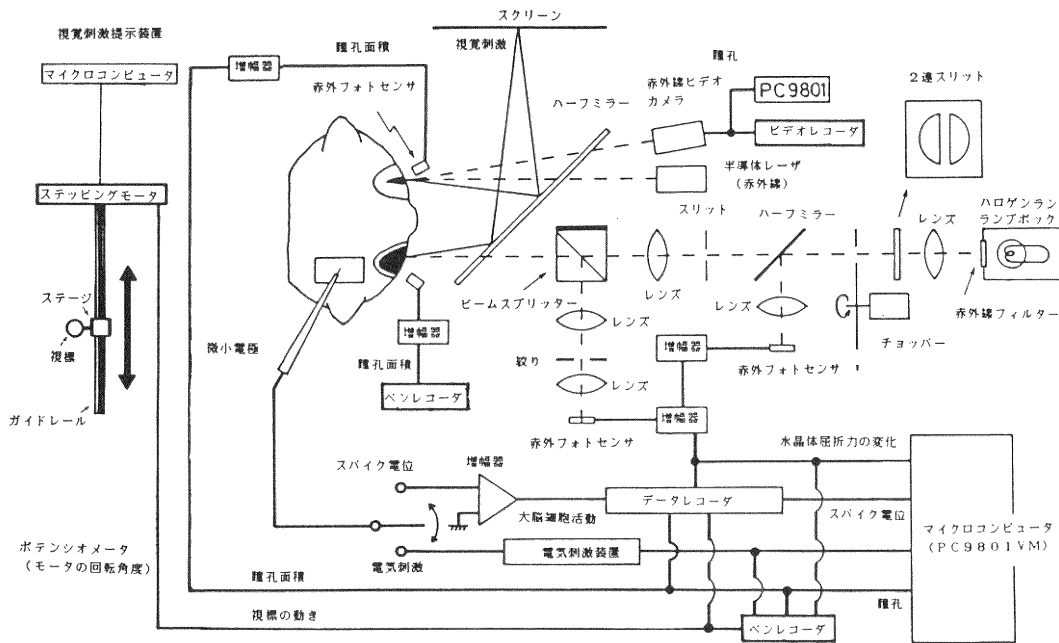


図2 実験装置

自発性に起こる応答を扱いますので、自発性の応答の始まる時点をおフラインの計算により決めました。このため、カーブフィッティングによりレンズの応答を放物線、ベースラインを直線で近似し、その交点をレンズ応答の立ち上がり点としました。この点を基準として、応答の重ね描きや平均加算を行い、また神経活動のラスタ表示やヒストグラムの作成を行いました。

実際の実験のセットアップをスライドに示します。視覚刺激を提示するスペースが動物の前面に取れないため、眼前にハーフミラーを45度の角度でおき、これを通して1 mの距離に置いたスクリーン上で視覚刺激を与えます。大脳細胞の視覚受容野を決めた後、スクリーンを視覚刺激装置と代え、視覚刺激装置を用いて視標を奥行き方向へ動かし、視標の動きに伴う大脳細胞活動の変化を記録しました。データはおフラインで処理し、視標の動きと大脳細胞活動・レンズ屈折力変化との時間関係を求めました。

5. PMLS 野のレンズ調節/瞳孔調節ニューロン

レンズ調節に関係する大脳領域の範囲を決めるために、PMLS 野およびその周辺の大脳領域で系統的な電気刺激を行い、レンズの応答の誘発される領域を検索しました。PMLS 野は中上シルビウス溝の内側壁にあります。溝の内側壁の広い範囲では微小刺激によりレンズ屈折力の増加が得られました。一方、内側壁の浅い部分にはレンズ屈折力の増加とともに瞳孔面積の減少が得られる部分あるいは瞳孔面積の減少のみが誘発される部分が見られました。この結果から、PMLS 野にはレンズ調節領域と縮瞳領域が隣接し、一部は重なっていることを結論しました。

次に、PMLS 野のニューロン活動を記録し、レンズ屈折力・瞳孔面積の自発性変動に先だって活動するニューロンを検索しました。その結果、レンズ調節領域では、レンズ屈折力の増加に先だって活動する細胞が記録されました。一方、レンズ調節領域と縮瞳領域が重なっている部分では、約半数のニューロンがレンズ屈折力の増加に先だって活動し、残りの約半数のニューロンは瞳孔面積の縮小に先だって活動しました。レンズ屈折力の変化と瞳孔面積の変化の両方に先立って活動するニューロンは非常に少数でした。従って脳内の微小電気刺激によるマクロなマッピングでは、レンズ調節領域と縮瞳領域が互いに重なっているように見えたが、ニューロンのレベルではレンズ調節系と瞳孔調節系は互いに独立であることが結論されました。この結論は、レンズ調節系と

瞳孔調節系がそれぞれ独自の制御系を持ち、視覚刺激を与えられた場合に制御系相互の関連が起こるといふ、近見反応系のマクロな性質とよく一致します。

PMLS 野を中心としてレンズ調節に関する神経回路の枠組みを考えることができますが、このような神経回路が実際のレンズの調節に際して、どのように働くかが問題となります。PMLS 野がこの系のセンターとして

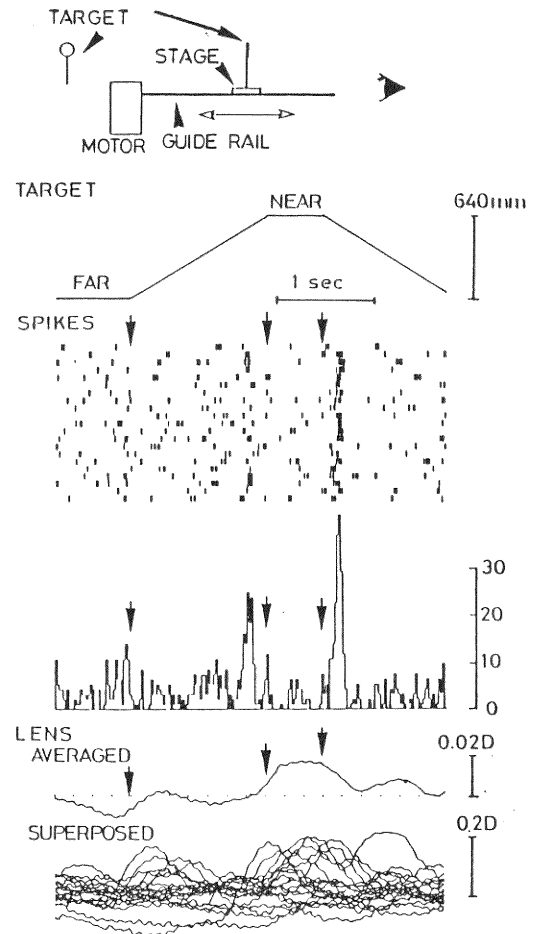


図 3 PMLS 野レンズ調節ニューロンの視覚刺激に対する応答と同時に測定されたレンズ屈折力の変化。上から、視覚提示装置の概略、視標の位置の変化 (FAR: 眼から 84cm, NEAR: 眼から 20cm の距離)、ニューロンのスパイク電位の生起時刻のラスタ表示 (21試行)、そのヒストグラム、レンズ屈折力の平均値 (21回加算平均)、各試行でのレンズ屈折力変化の重ね描き。横軸は時間。時間の校正は全トレースに共通。下向きの矢印は視標の動きの開始時と停止時を示す。

働くとすると、その役割として、視覚入力を受け、情報処理をし、脳幹部にある内眼筋の運動センターに対して運動指令を出すことが考えられます。この可能性を検討するため、奥行き方向へ動く視覚刺激を与え、誘発された大脳細胞活動とレンズ屈折力の変化の関係を求めました。

PMLS 野のニューロンの一部が奥行き方向へ動く視覚刺激に伴って活動することがすでに知られ、また、奥行き方向へ動く視覚刺激を動物が見ていれば、レンズ屈折力の変化が起こることが期待されます。従って、大脳ニューロンの視覚応答とレンズ屈折力の変化との間に直接の因果関係がなくとも、みかけ上の相関が成立する可能性があります。見かけ上の相関を真の相関と区別するためには、ニューロン活動とレンズ屈折力変化との因果関係を保証する他の状況証拠を採る必要があります。我々はこのような状況証拠として第一に、自発性のレンズ屈折力変動に先だってニューロンが活動すること、第二にニューロンの記録部位で微小刺激を行うとレンズ屈折力の変化が誘発されることの2つを用いました。この研究ははじめたばかりですのでまだ結論が出るには至っていませんが、その結果の一部を紹介させていただきます。

6. 視覚刺激を与えた場合の 大脳細胞活動とレンズ調節

PMLS 野のレンズ調節ニューロンの視覚受容野は、PMLS 野の他の視覚ニューロンの受容野よりも大きく、その視野内での位置は中心野から少しはずれたところにありました。これらのニューロンは奥行き方向へ動く視標を見せた場合にも活動しましたが、多くのものは視標が近づくとするときのみでなく、遠ざかるときにも活動を示しました。このスライドのニューロンは視標が動かないときには活動しませんが、視標が奥行き方向へ動くとき、近づく場合も遠ざかる場合も、一過性の活動を示しました。レンズ屈折力は自発的な変動が大きいので、視標の動きを基準に20回の試行について平均しました。レンズ屈折力の平均値は視標の動きと一致して変化し、視標が近づくと増加し、遠ざかると元に戻りました。ニューロン活動とレンズ屈折力変化との関係をみますと、視標が近づくとときには、ニューロンがレンズ屈折力の増加に先だって活動します。その先行時間は約 300msec で、自発性に起こるレンズ応答とニューロン活動との間の時間関係

とよく一致します。しかし、遠ざかる場合には屈折力の減少がみられるのに、大脳細胞活動は強い応答を示し、両者が乖離してしまいます。ただし、よくみますと、遠ざかる場合のニューロン活動は屈折力の減少に先行してはおりません。このニューロンは自発性のレンズ屈折力増加に先立って活動しましたので、視標が遠ざかるときのニューロン活動は、屈折力の減少にブレーキをかけるような効果を持つと考えられます。

視覚刺激装置は音をだしますので、聴覚のような視覚以外の要素が大きく働き、驚愕反射のような形でニューロンが活動したり、レンズ屈折力が増加した可能性があります。この可能性をチェックするため、普通の実験条件と同様に視標を見せながら視覚刺激装置を動かした場合と、視覚刺激装置から視標を取り外して、ステージだけを動かした場合とを比較しました。条件の違いは視標があるかないかだけですが、視標のあるときは、視標の運動に応じたニューロン活動の変化がみられ、視標がないときは活動の変化はみられませんでした。従って、このニューロン活動は視覚刺激によって引き起こされたものと考えられます。レンズの屈折力の変化についても、視標がないときは自発性の変動のみで、ステージの動きに伴う変化はみられませんでした。従って、これらのニューロン活動もレンズ屈折力変化も、視覚刺激により引き起こされたものと考えられます。

以上のような実験から、このニューロンは奥行き方向への視覚刺激に応じて、レンズ屈折力が増加することに寄与したと結論しました。PMLS 野には逆にレンズ屈折力の減少に寄与するレンズ調節ニューロンもありますので、この両者のバランスの上に実際のレンズ屈折力の変化が決まると考えられます。これら両ニューロンがPMLS 野の中で収束し、その結果レンズ調節の指令信号が作られれば、この領域がレンズ調節系の中核であると考えてもよいわけですが、現在のところ、そのようなニューロンがPMLS 野にあるか、上丘や視蓋前野にあるか、あるいは動眼神経副交感核のニューロンに至ってはじめてそのような収束が起るのかについては分りません。いずれにしても、現在得られているデータは少なくとも、PMLS 野がレンズ調節系の入力センターであることを指し示していると思われます。

以上、レンズ調節系の中枢神経支配について私どもの研究を中心として、最近の知見を紹介いたしました。