

身体平衡における視覚と前庭覚の統合

高橋 正紘

東海大学医学部 専門診療学系 (耳鼻咽喉科学)
〒 259-1193 神奈川県伊勢原市望星台

1. はじめに

1.1 日常動作の不思議

バスや列車がカーブを走行すると、乗客は遠心力(慣性力)にさらされ、押しやられる感覚を覚えると同時に姿勢が揺らいでしまう。同様の現象は、乗り物の発進や停止の際にも日常経験される。身体の揺らぎは、慣性力が質量をもった身体に作用した結果であり、移動感覚は、前庭器からの慣性入力に脳に投射され、大脳皮質の前庭野で鮮やかな感覚を生み出す、と理解されている。しかし、トラックで走者がコーナーを疾走すると、身体軸が自然に内側に傾斜し、直線走行と同じように安定した姿勢で走行することができる。疾走から急停止すると、身体軸は一瞬後方に傾き揺らぐことがなく、受動的な感覚も生まれない。自動車の運転中も、安定した姿勢と空間内を移動する感覚を覚える。

受動動作と異なる、能動動作の安定姿勢と自然な感覚は、どのような原理で達成されるのだろうか。福田精は反射学の観点から、この疑問に注目したことで有名である¹⁾。能動動作中も、頭部に慣性力が作用し、受動動作と同じ慣性入力が脳に投射される。異なるのは、慣性入力が安定した動作と平行して、脳に入力される点である。日常のなにげない動作、起立、歩行、駆け足、直立から前屈姿勢、重い荷物を持ち上げるなどは、健康者であれば瞬時にスムーズに実現される。一瞬も揺らぐことなく、周囲の空間があたかも自分の肉体の一部のように、自由にふるまえるのはなぜだろうか。

日常動作では、一般に予測制御という言葉が使われる。予測制御の表現には、直前の情報を

もとにこれから起こる環境変化に対応する、という意味合いが含まれる。このため、脳の高位中枢が制御に不可欠と考えられている。しかし、msecの時間やmmの距離のオーダーで制御される日常動作を、予測的に制御することは可能だろうか。予測的制御はあまりに非効率ではなからうか、という疑問が生まれる。日常の刻々と変わる状況で、少しも揺らがずに、安定した姿勢や固視が達成されるには、予測を必要としない、単純で画一的な制御システムが必要である。

1.2 Bottom-up か top-down か

教科書的には、平衡は3つの系、視覚、平衡覚、固有覚が統合し維持されるとある。周囲の景色の移動で、反射的に眼球が動き(視性眼反射、視運動性眼振)、自分が移動している感覚(vection, 擬似運動感覚)を覚え、起立姿勢も影響を受ける²⁾。耳に温水や冷水を注水すると、眼振や回転感覚が誘発され、注水後足踏みをさせると、回転歩行が起こる。これらより、前庭眼反射や前庭脊髄反射の表現が生まれた。これら視器や前庭器の刺激による効果器の反応から、3つの反射回路が統合し、合目的な動作を達成すると考えられてきた。視運動刺激単独より頭部回転中の方が視性眼反応が良好になること、遮眼よりも裸眼で起立姿勢がより安定する(Romberg)ことが、これを例証する現象と解釈された。

電気生理学と形態学を駆使して、眼球運動や姿勢制御の神経路を特定する研究が、世界中で広く行われた。これらの多くは、全身麻酔下あるいは除脳動物の実験である。これらの研究により、膨大で複雑な神経回路網が報告されてき

た。これらの知見はたとえてみると、情報社会のインフラである通信ネットワークの詳細な配線図である。ネットワークを利用してどのような情報が交換され、新たにどのような情報が生み出され制御に利用されるか、は別の次元の問題である。これに気づいた研究者は、しだいにより生理的な状態、alert な動物の能動運動中の神経系各部の活動を観察するようになった。最近、PET や fMRI、光トポグラフィーを用いた脳画像検査が、生理的研究にも利用されている。

情報の処理や統合に研究者の関心が向かって、瞬時の安定した合目的姿勢や動作を制御する原理については、いまだ定説がない。科学は客観的事実が重要であり、多くの研究者は事実を積み上げることで、全体像を構築しようとしている。身体平衡は、3つの感覚系、高位中枢を含む脳幹、小脳の中枢制御系、平衡を実現する筋骨格系や眼運動系など、多様で複雑なシステムとパーツからなる。個々の事実の断片を組み合わせて全体を構築する（一般に bottom-up と呼ばれる）には限界がある。筆者は 1980 年代末から 10 年間、専ら動揺病の研究に従事した。この研究から、平衡現象全体に当てはまる仮説、外界知覚に基づく top-down 制御の考えが生まれた。以下に、実験内容、結果の解釈、

仮説を述べる。

2. 実験的動揺病

2.1 視野逆転眼鏡の装着歩行実験

1970 年代に Melvill Jones らは左右逆転眼鏡の装着実験をヒトとネコで行った^{3,4)}。心理学者 Kohler の講演、左右逆転眼鏡を長く装着するとしだいに対象が振れずに見える、にヒントを得たものである⁵⁾。健康被験者に左右逆転眼鏡を一週間以上装着すると、前庭眼反射は不完全ながら逆転した。ネコでは 200 日間観察したが、頭部移動でも適応し、前庭眼反射は装着 5 カ月のネコと違わなかった⁴⁾。眼鏡装着直後から不快症状が現れるので被験者は室内で過ごし、移動を強制していない。眼球運動の適応と平行して、身体移動も適応することが確認された⁶⁾。われわれは、視野逆転眼鏡の装着直後の破綻現象を観察した。この結果、正常者に著しい平衡失調を観察することができた。平衡失調を誘発する条件を分析したことが、身体平衡の原理を知ることに結びついた。

2.1.1 左右逆転と上下逆転

1980 年代末に、市販の左右逆転と上下逆転の眼鏡を正常被験者に装着し、野外を歩行させた（図 1）。左右逆転は著しい起立や歩行の失調



図 1 左右逆転眼鏡の装着歩行実験。正常者の移動不能（左）、装着直後に起立不安定となった両側前庭機能消失例（右）。

と不快症状(酔い)を誘発したが、上下逆転は誘発しなかった。改めて26名の健康成人を対象に、公園および周辺の道からなる歩行順路を決め、異なる日に90分を上限として、2種類の視野逆転眼鏡の装着歩行実験を実施した^{7,8)}。実験者は被験者の脇で、歩き方、平衡失調の程度、酔いの重症度を観察し記録した。歩行中に、目標が視野から外れ、目標のあるはずの方向に頭を向けても発見できない瞬間に、吐き気が起こり、移動不可能となった。スロープの歩行中、上り方向に足を置いた途端に、身体が揺らぎ吐き気が現れた。視界で上り方向は実際には下りであり、着地のさい姿勢が崩れるのである。

起立姿勢や固視のエラーが生じた瞬間に、不快症状が現れた。不快症状が出現すると、凍りついたように移動不可能となり、それ以上歩行できなくなった。不快症状の出現後に歩行を促すと、転倒したり、しゃがみこみ、不快症状はより長く続く傾向があった。26名中、25名が不快症状を発現し、早い例では歩行開始3分で移動不能となった。一方、上下逆転眼鏡の装着歩行では、全例が予定の90分を歩行できた。歩行中、階段の昇降や頭部の上下移動を行わせたが、不快症状や揺らぎを誘発できなかった。別の実験で10名を対象に、装着歩行中に起立検査を行った⁹⁾。左右逆転で明らかな起立機能の低下が見られたが、上下逆転では機能低下は見られなかった。左右逆転では揺らぎと不快症状が100%近く観察され、上下逆転ではこれらが全く起こらない、という明快な結果であった。

2.1.2 平衡失調の時間経過

別の実験で、健康成人10名を対象に、左右逆転眼鏡を装着してテニスコート内を歩行させた。歩行前に重心動揺計で圧中心移動を記録しておく。この後、テニスコートを歩行させ、揺らぎや不快症状が現れた直後に、再び圧中心移動を記録した。歩行前10秒間に比べ、不快症状発現後の揺らぎは著しく増大した。揺らぎは秒単位で急速に減弱し、60秒後には歩行前の安定姿勢に回復した(図2)。圧中心移動記録の

時間経過から、外界知覚異常が即、姿勢異常に反映することが判明した。一連の実験から次の結論が得られた。(1)左右逆転では視覚と前庭の情報統合されず、外界を知覚できないため、姿勢制御が破綻する。(2)上下方向を重力が入力するため、視覚の上下逆転は外界知覚に影響せず、身体平衡に影響しない。(3)外界知覚の異常で動作エラーが生じると、不快症状の警報が誘発される¹⁰⁾。

2.1.3 前庭機能消失例

7年前に硫酸ストマイで両側前庭機能を消失した57歳男性は、遮眼で起立が困難であった。本例は、左右逆転眼鏡を装着したとたん起立が不安定となり、一歩進むと転倒してしまった(図1)。上下逆転では、左右逆転ほどではないがやはり歩行は著しく不安定となった。いずれも不快症状の発現はなかった。本例の観察から、(1)前庭機能を失うと外界知覚を視覚に依存し、視覚情報の歪は即、姿勢の破綻を生む、(2)固有覚のみでは姿勢維持が困難である、(3)外界知覚が欠落する前庭機能消失者では、動作エラーの警報である不快症状が発現しない、ことが判明した。内耳奇形による先天性の両側前庭機能消失の28歳男性でも同様に観察したが、左右逆転眼鏡の装着で影響されず、通常の歩行が可能であった⁷⁾。先天例では、平衡を視覚に依存していないことがわかる。

2.1.4 小児の実験

4歳から15歳の小児90名を対象に、特注の小型の逆転眼鏡を用いて、成人と同様の歩行実験を実施した¹¹⁾。成人と同様に上下逆転は歩行に影響しなかった。左右逆転が起立や歩行、酔いに与える影響は、年齢で大きな違いが見られた。4、5歳の幼児は不快症状を発現せず、平衡失調が著しかった。移動不能、酩酊歩行、無様な転倒、転倒後の起立不能(数十秒)が観察された。6歳頃より不快症状が発現し、10歳頃まで増強した。不快症状とは逆に、平衡失調の程度は成長とともに軽減し、両症状共にはほぼ思春期で成人と同様となった。乳幼児は揺りかご、おんぶやだっこ、乳母車など、受動移動の機会

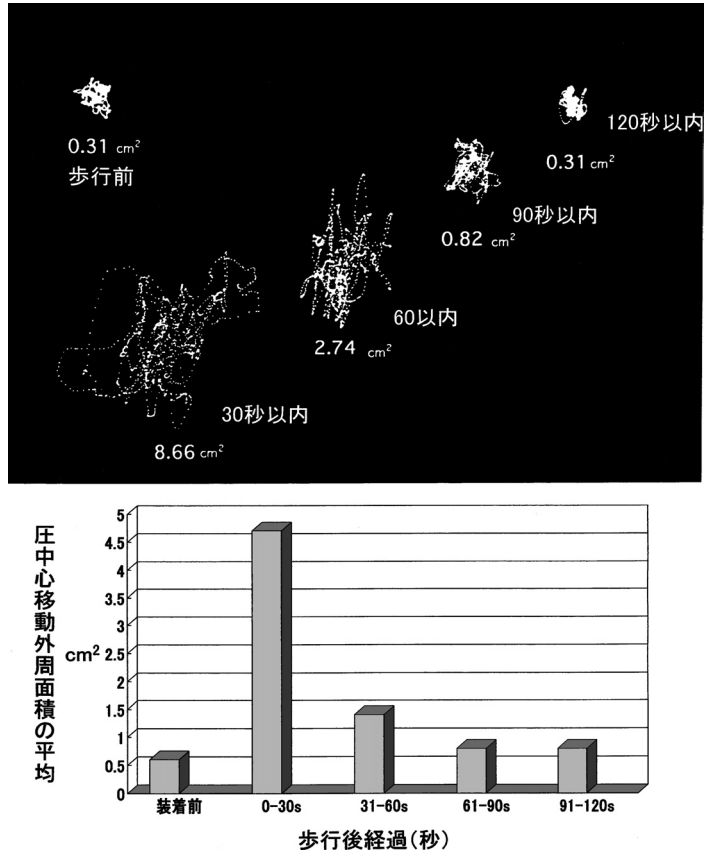


図2 左右逆転眼鏡の装着歩行で、酔い発現前後の圧中心移動記録（上）、10名の圧中心移動外周面積の平均値の時間推移（下）。

が多く、能動移動は少ない。これらより、(1) 乳幼児は外界知覚を視覚に依存し、静止空間をもとにした制御が未熟である、(2) 乳幼児を動揺病誘発条件にさらすと、成人よりも著しい平衡失調をきたす、(3) 成長とともに能動動作が増加し、静止空間をもとにした制御に移行する、(4) 静止空間をもとにした制御が成熟するに従い、酔い感受性が増大し、平衡失調は軽減する、これらが結論された。

2.1.5 身体平衡の仮説

以上の逆転眼鏡装着下の歩行実験から、次の仮説が生まれた。(1) 脳内で視覚と前庭覚が統合し、主観的な外界空間（空間識）が再現される。(2) 起立や歩行など日常動作は、外界空間をもとに画一的に制御される。(3) 知覚される外界が現実と乖離すると、これをもとにした制

御は破綻し、揺らぎが起こる。(4) 揺らぎは危険なので、この環境から遠ざかるよう、警報として不快症状が誘発される^{10,12,13}。本実験は野外を自由歩行させ、姿勢や歩行、酔いの程度を観察するというラフなものであった。しかし、身体平衡や日常動作の要が外界空間の知覚であることが、強く示唆された。

2.2 コリオリ刺激実験—眼球運動

外界知覚と動作の関係をより客観的に知るために、コリオリ刺激を利用した。等速回転する空間の中で静止していれば、求心加速の慣性力、つまり遠心力を感じるだけである。しかし、回転空間内で移動すると、奇妙な移動感覚を覚える。被験者の等速回転中に頭部を傾斜させると、奇妙な移動感覚を覚え、吐き気や嘔吐が誘発される¹⁴。左右逆転眼鏡の装着歩行が視覚を利用



図3 コリオリ刺激実験風景. CCDビデオカメラによる眼球運動記録(左), 回転起立台上の圧中心移動記録(右).

した動揺病とすれば, コリオリ刺激は前庭覚を利用したものである. 嘔気は頭部傾斜で誘発され, 前方への平行移動では起きない¹⁵⁾. コリオリ刺激中の奇妙な感覚や眼球運動, 姿勢変化は長らく研究対象となってきた¹⁴⁻¹⁸⁾. 本刺激中に, 眼球運動と起立姿勢を遮眼と裸眼で記録分析した. この結果, 脳内の外界空間を想定すると, 多様な条件の眼球運動や起立姿勢を, 単純な一つの原理で説明可能なことが判明した.

2.2.1 遮眼の眼球運動

健康被験者 10 名を回転椅子に座らせ, ゴーグルに装着した CCD ビデオカメラで, 眼球運動を記録し分析した(図3)¹⁹⁾. 毎秒 120 度で右方向に等速回転中する椅子上で, 遮眼で頭部を前屈させると, 向かって反時計方向の回旋成分の強い眼振が数秒間記録される. 後屈では眼振方向が逆転する. 右傾斜では上眼瞼向き成分の強い眼振が, 左傾斜では下眼瞼向き成分の強い眼振が起こる(図4, 上). いずれも奇妙な感覚を伴い, 反復すると吐き気を伴った. 前屈と後屈では, 頭部を前後に貫く軸を中心とする回旋性眼振, 左右傾斜では, 左右の耳を貫く軸を中心とする垂直性眼振が起こる. 空間的な眼球運動の回転面を想定すると, 頭部傾斜方向に対

し垂直な面で眼球運動が誘発されていることがわかる. 回旋性, 垂直性の違いは, 眼窩面で見ることによる見かけ上の違いで, 空間的には同じ眼球運動が誘発されている.

物理現象としてベクトル解析すると²⁰⁾, 椅子の右回転運動は, 床向きの回転速度ベクトルで表される(図5, ω_1). 頭部の傾斜で頭部を貫く回転軸方向が変化し($\omega_1 \rightarrow \omega_2$), この2つのベクトルの差, 頭部を後ろから前に貫く回転加速度ベクトルが, 一瞬頭部に加わる($\Delta\omega$). コリオリの力として知られる慣性力である. この結果, 三半規管が刺激され, 同一面の慣性入力($\phi\Delta\omega$)で眼球運動が誘発されるはずである^{19,21,22)}. ビデオで記録された眼球運動は, 理論的に頭部傾斜で起こるはずの眼球運動に極めて類似していた. 記録眼球運動をパソコンにより3D解析した結果もこれを裏づけた²²⁾. これより, 等速回転中, 遮眼で頭部傾斜したときの眼球運動は, 頭部に加わった回転加速度を忠実に反映することが判明した. 本現象は従来の前庭眼反射でも説明可能である.

2.2.2 裸眼の眼球運動

同一装置を用いて, 同一被験者を裸眼条件で眼球記録した. 一眼に CCD ビデオカメラを装

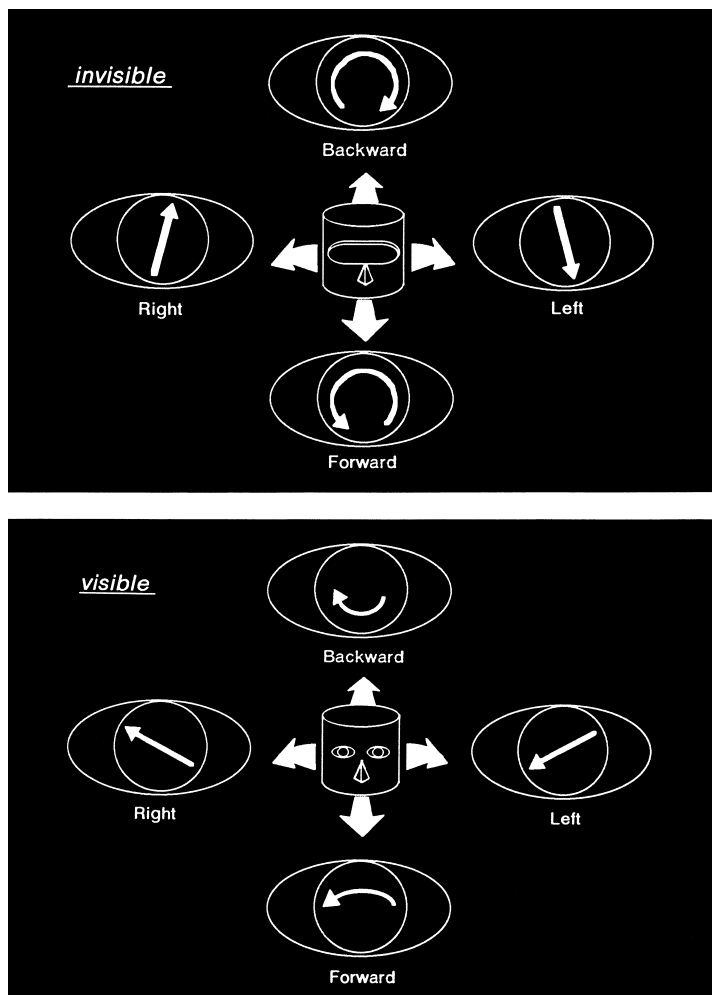


図4 右回転中の頭部傾斜に伴う眼球運動。矢印は眼振方向を表す。遮眼（上）では、図の眼球運動が短時間誘発される。裸眼（下）では、直立頭位で見られる水平性の視運動性眼振が、図の性状に変化し、頭位を続ける限り持続する。

着し、他眼は室内を見える条件で、回転中に頭部傾斜させた。頭部傾斜時の奇妙な感覚や不快症状は軽微で、遮眼と異なる眼球運動が記録された。頭部直立位では、水平性の視運動性眼振が記録された。頭部の前後屈では、直後から眼振に回旋成分が加わり、左右傾斜では、眼振が斜行性となった（図4，下）²²⁾。裸眼の場合も、空間的な眼球運動を想定すると、直立頭位と傾斜頭位で同一で、眼球は垂直軸を中心とした回転運動をしていることがわかった。つまり、頭部姿勢が空間的に変化しても、常に周囲の室内空間を固視できるように、眼球の回転軸は直立

に維持されているのである。

遮眼の反応は前庭眼反射で説明できた。裸眼の眼球運動は、従来の考え方では、視性眼反射で説明されるのであろう。しかし、遮眼の反応と裸眼の反応が互いにどう関わるか、奇妙な感覚はなぜ生まれないか、を説明できない。反射の概念では異なる現象を包括的には説明できないが、外界知覚を導入すると、単純に説明が可能である。裸眼で室内を回転すると、被験者に自分が室内空間を回転移動している感覚が生まれる。室内は空間的に静止しているので、脳内に室内空間を想定すると、この空間は椅子と逆

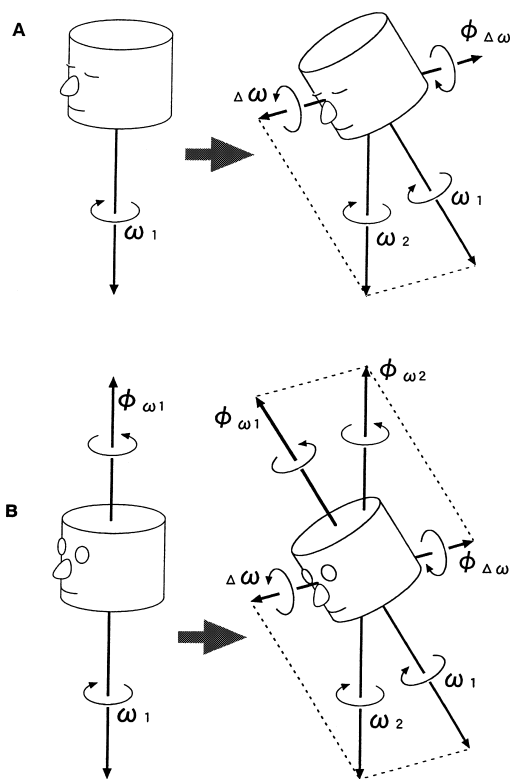


図5 コリオリ刺激における，頭部運動と知覚する外界空間のベクトル分析。右回転中の遮眼（A）と裸眼（B）。右向き等の速回転では，頭部運動をベクトル ω_1 で表せる。頭部を前屈すると，頭部運動は ω_1 から ω_2 に変化し，頭部に一瞬 $\Delta\omega$ の回転加速度が加わる。三半規管が刺激され， $\phi\Delta\omega$ の慣性入力に脳に投影される。

遮眼では，空間的に $\phi\Delta\omega$ に一致した眼球運動と，起立姿勢では台上で左方への圧中心の移動が誘発される。同時に， $\phi\Delta\omega$ に一致した受動的な移動感覚が起こる。裸眼では，回転中の室内空間が脳内に $\phi\omega_1$ として知覚されている。前屈で $\phi\omega_1$ も空間的に傾斜するが，同時に入力される慣性入力 $\phi\Delta\omega$ とベクトル統合し，外界空間は $\phi\omega_2$ に，つまり頭部傾斜前と同じ状態に維持される。

方向の左に回転することになる。この運動をベクトルで表すと，天井向きの回転速度ベクトルとなる（図5B, $\phi\omega_1$ ）。頭部を傾斜すると，脳内の室内空間ベクトルも空間的に傾斜するが，同時に三半規管からコリオリの力による回転加速度が入力される（ $\phi\Delta\omega$ ）。傾斜した回転速度ベクトル（室内空間）にこの回転加速度ベクトル

を加算すると，脳内には直立した室内空間のベクトルが再現される（ $\phi\omega_2$ ）²²⁾。

回転空間内の現象は，回転空間を基準に考えると，見かけ上のコリオリの力が作用するが，静止空間から見ると，物理的には何の力も作用せず，慣性の力は無力となる。被験者は回転空間内にいるので，遮眼でも裸眼でも同様に，慣性の力を受け前庭器も刺激される。しかし，脳内に静止空間の基準を持っていれば，慣性入力がこの静止空間の維持再現に利用される，ということである。遮眼では室内空間を知覚できないので，脳内の外界は回転椅子と同様に空間内を回転している。このため，前庭器からの慣性入力はこの空間を一瞬回転移動させ，感覚と眼球がこれに従う。一方，裸眼では，静止空間が脳内に再現されているので，慣性入力は静止空間を再現維持する。

2.3 コリオリ刺激実験一起立姿勢

コリオリ刺激下の眼球運動は，遮眼も裸眼も，脳内の外界空間を想定すると，単純なベクトルの加算で説明可能であった。感覚や動作は，脳内の外界知覚内容が画一的に反映された結果に過ぎない可能性がある。眼球運動で成立する現象が，脊髄運動系において成立するか否かを実験した。回転起立台上に重心動揺計を設置した。被験者10名は台上に両足をそろえて起立し，毎秒60度の右方向の等速回転中に，遮眼と裸眼で，頭部を約40度傾斜するよう指示された（図3，左）^{21,22)}。裸眼では室内空間を見ることができる。まず回転中の安定した姿勢で10秒間圧中心移動を記録し，頭部傾斜開始と同時に10秒間記録した。圧中心移動記録の傾斜前後の変化を比較した。

2.3.1 遮眼記録

遮眼で，頭部を前屈すると圧中心は左方に移動し，後屈すると右方に移動した（図6，左）。右傾斜すると前方に，左傾斜すると後方に移動した。これらの結果は，遮眼の眼球運動と同様に，頭部傾斜に伴う慣性入力でも単純に説明される^{21,22)}。頭部の傾斜方向に垂直の面で，慣性入力の回転加速度が脳に投影される。前屈では，

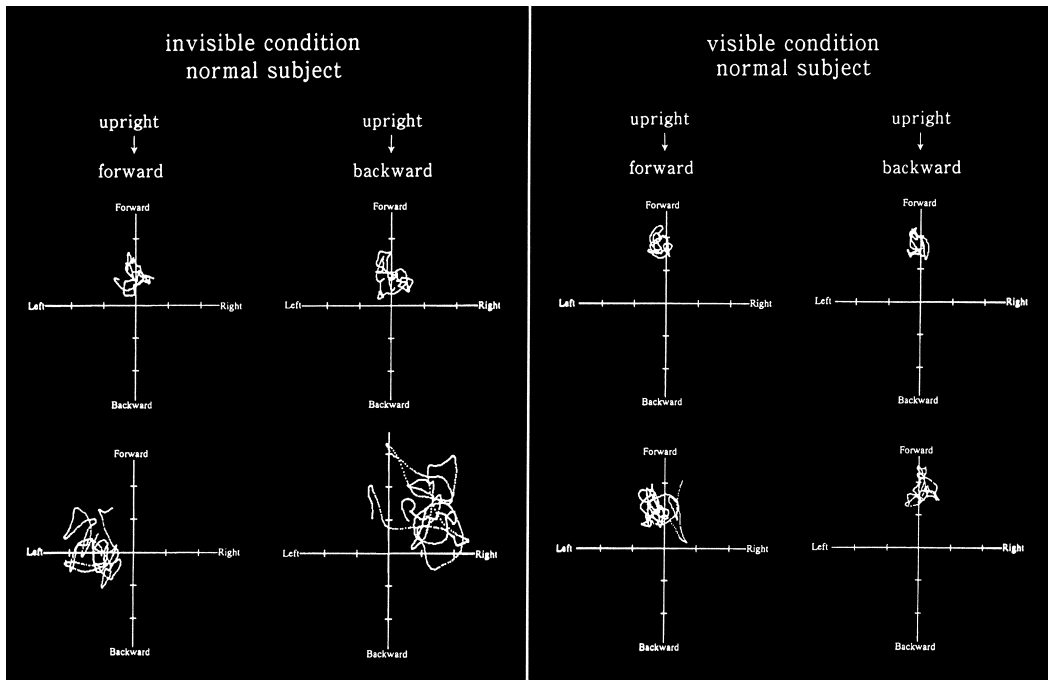


図6 右回転の台上で記録された、圧中心移動の10秒間の記録。遮眼（左）と裸眼（右）。頭部直立時の記録（上）と傾斜時の記録（下）。各図の左は直立から前屈，右は直立から後屈の際の記録。

被験者にとって前額面に時計回転の慣性力が加わり，反時計方向の慣性入力が脳内の外界空間を移動させる。起立では足底は摩擦が大きいのので移動せず，重心が左方向に移動する。眼球で回旋運動が，起立姿勢では左右方向への移動として揺らぎが記録される。回転速度を上げると，被験者は転倒してしまう。

2.3.2 裸眼記録

同一装置を用いて裸眼で記録すると，異なる記録が得られた。等速回転中に頭部を傾斜しても，圧中心記録の位置も移動せず，安定した起立姿勢が維持されていた（図6，右）^{21,22}。遮眼では妙な移動感覚が訴えられたが，裸眼では静止時の頭部傾斜に似た自然な感覚であった。眼球運動で述べたように，裸眼では静止外界が知覚されているので，頭部傾斜に伴う慣性入力が，この静止外界を再現維持するのに利用されている。この結果，姿勢もこれに従い，頭部傾斜の影響を受けない。眼球運動で成立した原理が，起立姿勢においても同様に成立し，現象を単純に説明できることが判明した。

3. 外界知覚を元にした top-down 制御仮説

3.1 平衡現象の規則とシステムの条件

左右と上下の視野逆転眼鏡の装着歩行実験，遮眼と裸眼のコリオリ刺激による眼球運動と起立姿勢の観察から，外界知覚と動作制御の間に密接な関係のあることが判明した。

3.1.1 外界知覚と動作の間の単純な規則

1) 知覚する外界が空間的に移動する場合は，奇妙な移動感覚，揺らぎ（平衡失調），酔いが誘発される。具体的には，左右逆転眼鏡の装着歩行，遮眼におけるコリオリ刺激，閉鎖空間の移動（乗り物酔い）など。

2) 知覚する外界が空間的に静止する場合は，空間内を移動する能動感覚が起り，固視や姿勢は安定する。上下逆転眼鏡の装着歩行，裸眼におけるコリオリ刺激，運転手などがこれに相当する。

3) 日常動作中の自然な感覚，安定姿勢，固視ばかりでなく，動揺病誘発条件における受動

感覚、眼球と姿勢の不安定は、これらが知覚する外界に画一的に従うことで説明可能である。

これら実験的に証明された単純な規則と画一的な制御が成立するためには、(1) 各感覚の守備範囲、(2) 外界空間を知覚するための感覚統合の原理、(3) 画一的な制御を実現するシステムの骨格、がおのずから規定される。以下に項目別にこれらについて述べる。

3.1.2 各感覚系の守備範囲

1) 視覚から身体平衡に利用される要素は、所属する 3D 空間のフレームの静止や傾斜、移動である。これら基本的なフレームは、高位中枢や記憶を介しても最終的には、前庭器からの慣性入力と統合するために、脳幹レベル（前庭神経核）に集約される必要がある。

2) 前庭覚は、頭部が空間的に移動した際に、慣性入力を脳幹に投影する。また静止中も、重力慣性力を脳に投影する。能動でも受動でも、前庭器からの入力に違いはない。

3) 固有覚は、身体の 3D 空間の情報を小脳に投影する。同時に、指 1 本を静止台に触れると姿勢がより安定する事実から^{23,24)}、身体空間情報は外界空間レベルの情報に変換されて、外界空間知覚に利用されている。

4) 3つの感覚系は全く異なる情報を脳に入力し、互いに代用しえない。

3.1.3 外界知覚のための感覚統合

1) 脳幹（前庭神経核）に、外界空間を表す一種の座標が再現されている。

2) 外界座標に、視覚から所属空間の静止・移動情報が、前庭覚から慣性情報が入力され、ベクトル的に加算統合される。

3) 外界座標が空間的に静止していれば、慣性入力は静止外界を再現し続け、大脳前庭野で能動感覚を生む。

4) 外界座標が空間的に移動していると、慣性入力は脳内の外界を移動させ、受動感覚を生む。

5) 小脳に投影される身体の 3D 空間情報は、小脳前庭路を介して、所属空間情報の修正に利用される^{23,24)}。

3.1.4 動作への画一的変換

1) 身体移動中の脳幹前庭神経核では、外界座標が万華鏡的に変化している。

2) 前庭小脳路を介して、脳幹レベルの外界座標が小脳レベルの身体座標に、常時、画一的に変換されている。外界座標は身体座標に対し、あたかも鋳型のように機能する。

3) 外界座標が静止空間を表せば、必然的に安定姿勢や固視、スムーズな動作が生まれる。外界座標が移動空間であれば、出力される姿勢や動作は現実に合わず、揺らぎや失調動作が生まれる。

3.2 Top-down 制御の意義

本研究は、日常動作が即時に合目的に達成されるのはなぜか、能動動作と受動動作の違いをどのように説明するか、の疑問から始まった。平衡現象は、複数の感覚系や運動系が関わり、多数のパーツを動員して、寸分の狂いもなく目的を達成する点で、驚異的といえる。前庭系の微視的な研究成果は膨大であるが、これらを一元的に説明できる、単純な制御仮説は提唱されていない。本稿で述べてきた、単純で画一的な外界知覚をもとにした身体制御仮説は、左右逆転眼鏡の装着歩行で誘発される平衡失調が原点である。各システム、各パーツすべてが正常であるにもかかわらず、所属空間を錯覚すると、遮眼の両側前庭機能消失者のように、高度の平衡失調が観察された。この仮説は、コリオリ刺激下の感覚、眼球運動、起立姿勢の観察で確認され、より信憑性が強まった。

脊椎動物は魚類のレベルから、三半規管、3対の外眼筋を有する眼球駆動装置、身体筋骨格系をもち、平衡動作は基本的に魚類レベルで完成している。魚類は 3D の水中空間を自在に移動する点で、陸上の哺乳類や空中の鳥類に等しく、同様に乗り物酔いにかかる。乗り物酔いは移動空間を静止空間と錯覚し、移動空間が制御の基準となることで動作が破綻する現象である。脊椎動物は静止空間を基準に身体を制御しているので、これ以外の条件では平衡失調を起こす。無重力の宇宙空間では、宇宙酔いが一時的に起

こり、成因として様々な仮説が提唱されてきた²⁵⁾。

外界知覚が感覚と制御の基準であれば、重力軸をZ軸とする外界空間の基準が失われるので、静止外界を基準とする脊椎動物で酔いが起こるのは当然である。筆者らはパラボリックフライトを利用して、20秒間の無重力条件でもコリオリ刺激実験を実施した。地上と同様にCCDカメラで眼球運動を記録し、姿勢の変化を被験者の前胸部に添付した3D直線加速度計で記録した²⁶⁾。微小重力中、眼球運動は地上記録に類似していた。しかし、慣性入力による身体移動は地上では記録されたが、微小重力下では記録されなかった。この結果は、微小重力下では外界基準が喪失するため、姿勢変化が起こりえないことで説明可能である。

ミリ秒単位で制御が実現されるシステムでは、周囲の外界空間を一種の座標として脳幹に再現し、これを身体座標に画一的に変換する制御は、システム制御の視点からもシンプルで合理的といえる。すでに魚類発生の時点で、このシステムは完成されている。これを妨げる所属空間の移動に対しては、不快によりこの条件を忌避するよう、酔い誘発機構が発達したのであろう。この制御仮説は、これまで未知であった機能や現象を理解する上でも有用である。前庭神経核の構造や機能は形態学的、電気生理学的に詳細に研究されてきた。しかし、前庭神経核でどのように情報が処理され、新たな情報が生み出されているかについては、いまだ統一的な見解はない。

筆者の実験による現象観察からは、外界空間座標そのもの、視覚と前庭覚の入力統合の場であることが示唆される。前庭神経核の規則正しいニューロンの配列、眼運動系、頸部運動系、下部脊髄運動系と独立した核の存在、視覚入力と前庭入力の収束、小脳への太い神経路などは、これらを支持している。覚醒サルの小脳室頂核ニューロンの単一記録で、ほとんどすべてのニューロンが種々の前庭入力、視運動刺激、頭位の変化に反応することが証明されている²⁷⁾。

この多様な感覚に反応するニューロンの情報源は、前庭神経核の外界座標が相応しく、下流で運動系に出力されるのであろう。前庭小脳路と小脳前庭路は、外界座標と身体座標の相互変換の神経路として機能しているのであろう。

身体空間情報が外界空間情報に変換されることは、触覚情報が外界知覚に利用される事実から立証されている^{23,24)}。外界空間が画一的に身体空間に変換される可能性は、コリオリ刺激下の遮眼と裸眼の違いで明快に示された。この結果は同時に、従来不明とされ予測制御の概念で説明されてきた能動制御も、画一的に外界から身体への座標変換で実現されることを、強く示唆している。コリオリ刺激実験は、回転移動についての視覚と前庭入力の統合を調べた。コーナーを走行する走者の体軸が内側に傾斜する現象や、急停止で体軸が後方に傾斜する現象では、慣性力の直線加速と重心加速のベクトル統合を、同様に想定すればよい。

従来の平衡をめぐる実験は、少し以前では大部分が、前庭器の刺激や受動刺激時の神経応答や眼球や姿勢の変化を観察していた。生体の外界知覚と無関係な、せいぜい所属空間が移動したときの、効果器の反応である。外界空間をもとにしたtop-down制御は、いまだ仮説であるが、多様な平衡現象をすべて単純に説明でき、近年の覚醒動物を用いた基礎研究の結果はこの仮説を支持する方向に向かっている。基礎研究者によるこの方面の発展を期待したい。

文 献

- 1) T. Fukuda: Studies on human dynamic postures from the viewpoint of postural reflexes. *Acta Otolaryngologica (Stockholm)*, **161** (supplement), 1961.
- 2) J. Dichgans and T. Brandt: Visual-vestibular interactions: effects on self-motion perception and postural control. *R. Held, H. Leibowitz and H. L. Teuber (eds.): Handbook of Sensory Physiology, Perception. Vol. VIII*, 755-804, Springer, Berlin, 1978.

- 3) P. Davies and G. Melvill Jones: An adaptive neural model compatible with plastic changes induced in human vestibulo-ocular reflex by prolonged optical reversal of vision. *Brain Research*, **103**, 546–550, 1976.
- 4) G. Melvill Jones: Adaptation of cat vestibulo-ocular reflex to 200 days of optically reversed vision. *Brain Research*, **103**, 551–554, 1976.
- 5) I. Kohler. Experiments with goggles. *Scientific American*, **206**, 62–72, 1962.
- 6) A. Gonshor and G. Melvill Jones: Postural adaptation in prolonged optical reversal of vision in man. *Brain Research*, **192**, 239–258, 1980.
- 7) M. Takahashi, A. Saito, Y. Okada, Y. Takei, I. Tomizawa, K. Uyama and J. Kanzaki: Locomotion and motion sickness during horizontally and vertically reversed vision. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, **62**, 136–140, 1991.
- 8) M. Takahashi, Y. Okada, A. Saito and J. Kanzaki: Locomotion and motion sickness under horizontal and vertical reversal of vision. *Acta Otolaryngologica (Stockholm)*, **481** (supplement), 1991
- 9) M. Takahashi, Y. Takei, A. Saito, Y. Okada and J. Kanzaki: Motion sickness and equilibrium ataxia. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, **63**, 486–490, 1992.
- 10) M. Takahashi, M. Ogata and M. Miura: Teleology of motion sickness. *Acta Otolaryngologica (Stockholm)*, **115**, 130–133, 1995.
- 11) M. Takahashi, I. Toriyabe, Y. Takei and J. Kanzaki: Study of experimental motion sickness in children. *Acta Otolaryngologica*, **114**, 231–237, 1994.
- 12) M. Takahashi, M. Ogata and M. Miura: The significance of motion sickness in the vestibular system. *Journal of Vestibular Research*, **7**, 815–818, 1997.
- 13) M. Takahashi: Vestibular function and the autonomic nervous system - versatile nature of motion sickness. *O. Appenzeller (ed.): The Autonomic Nervous System. Part I. Normal Functions, Handbook of Clinical Neurology, Vol. 74*, 351–362, Elsevier Science, Amsterdam, 1999.
- 14) P. Dizio, J. R. Lackner and J. N. Evanoff: The influence of gravito-inertial force level on oculomotor and perceptual responses to Coriolis, cross-coupling stimulation. *Aviation, Space Environmental Medicine*, **58**, 218–223, 1987.
- 15) N. Isu, M. A. Yanagihara, S. Yoneda, K. Hattori and J. Koo: The severity of nauseogenic effect of cross-coupled rotation is proportional to gyroscopic angular acceleration. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, **67**, 325–332, 1996.
- 16) P. J. Dowd: Factors affecting vestibular nystagmus in Coriolis stimulation. *Acta Otolaryngologica (Stockholm)*, **61**, 228–236, 1965.
- 17) G. Melvill Jones: Origin significance and amelioration of Coriolis illusions from the semicircular canals: a non-mathematic appraisal. *Aerospace Medicine*, **41**, 483–491, 1970.
- 18) F. E. Guedry Jr.: Visual counteraction of nauseogenic and disorienting effects of some whole-body motions: a proposed mechanism. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, **49**, 36–41, 1978.
- 19) 三浦正子：コリオリ刺激で誘発される眼球運動と動揺病症状の研究. *Equilibrium Research*, **56**, 338–346, 1997.
- 20) W. Bles: Coriolis effects and motion sickness modeling. *Brain Research Bulletin*, **47**, 543–549, 1998.
- 21) M. Takahashi, K. Watanuki and T. Ikeda: Sensation and action during active and passive movement. *Acta Otolaryngologica (Stockholm)*, **119**, 121–125, 1999.
- 22) K. Watanuki, M. Takahashi and T. Ikeda: Perception of surrounding space controls posture, gaze, and sensation during Coriolis stimulation. *Aviation, Space, and Environmental Medicine*, **71**, 381–387, 2000.

- 23) M. Holden, J. Ventura and J. R. Lackner: Stabilization of posture by precision contact of the index finger. *Journal of Vestibular Research*, **4**, 285–301, 1994.
- 24) J. J. Jeka and J. R. Lackner: Fingertip contact influences human postural control. *Experimental Brain Research*, **100**, 495–502, 1994.
- 25) M. Reschke, D. Harm, D. Parker, G. Sandoz, J. Homick and J. M. Vanderploeg: Neurophysiological aspects: space motion sickness. *A. E. Nicogossian, C. L. Huntoon and A. L. Pool (eds.): Space Physiology and Medicine*, 228–260, Lea & Febiger, Philadelphia, 1994.
- 26) M. Takahashi, M. Sekine, T. Ikeda, K. Watanuki, S. Hakuta and H. Takeoka: Effect of microgravity on spatial orientation and posture regulation during Coriolis stimulation. *Acta Otolaryngologica (Stockholm)*, **124**, 495–501, 2004.
- 27) U. Buttner, S. Glasauer, L. Glonti, Y. Guan, E. Kipiani, J. Kleine, C. Siebold, T. Tchelidze and A. Wilden: Multimodal signal integration in vestibular neurons of the primate fastigial nucleus. *Annals of New York Academy of Science*, **1004**, 241–251, 2003.