平衡制御における空間認知*の意義†

高橋正紘

I. 背景および研究経過 — 序に代えて

日常動作においては瞬時に固視が達成され、全力疾走中も一糸乱れぬ動作と完璧な重心制御が行なわれる。これらの現象を従来の刺激-反射の概念で説明することは困難である。眼球と身体の制御は近似性よりも差異が強調されてきたが¹⁾、サイバネティクス（人工頭脳学）の観点からは両現象共に動作指向性知覚に基づいた制御が行なわれていなければならない。問題は多数の知覚系がどのような仕組みで統合され、何を認知し、複雑な運動系がどのような原則で制御されるかにある。

著者は前庭眼反射（VOR）と固視の関わりを種々の対象・条件で研究してきた。視前庭の協調非協調²⁾、一側両側迷路機能消失³⁾、受動能動回転の比較⁴⁾、一側消失後の経時変化⁵⁾、両側消失後の経時変化⁶⁾、小脳障害⁷⁾、アルコール負荷⁸⁾、歩行駆け足⁹⁾、身体上下移動¹⁰⁾、高頻度頭部運動¹¹⁾、先天性迷路機能消失¹²⁾、固視機能¹³⁾などである。これらの研究から幾つかの原則が示唆された—1) VOR は空間認知の影響を免れない、2) 明視下でのみ VOR 本来の制御が行なわれる、3) 迷路障害による固視異常は空間認知異常を反映する、4) 動揺視は VOR 代償不足のみで説明されえない、5) 能動と受動は制御の戦略が異なる¹⁴⁾。

その逆転ブリズム装着歩行実験から、空間認知異常は正常者で動揺病の成因となり、起立歩行失調を来たすことを明らかにした^{15)~17)}。平衡制御の空間認知依存性は、上の原則1)~5)を裏付け、動揺視¹⁸⁾他多様な平衡現象の理解を容易にした（生体内座標軸理論¹⁹⁾。本理論は未だ研究途上にあるが、空間認知の原理、固視と起立・歩行における制御の類似性について現時点の解釈を紹介した。

II. 目的

1. 生体内座標再現による空間認知の仕組み

生体内座標軸理論（表1）によれば¹⁹⁾、複数感覚入力

表1 生体内座標軸理論の3原則（文献19より引用）

1. 身体平衡系の最も重要な機能は自己と空間との相対的關係の認知（空間認知）である。
2. 空間認知は複数の感覚入力（視覚、迷路、深部知覚、他）を統合し、生体内に3次元座標軸を再現することにより達せられる。
3. 固視、歩行などの日常的動作は生体内の3次元座標を元に予測的に制御される。

の統合により、生体内座標が再現されると同時に空間認知が得られ、これを元に予測的且つ top-down に平衡が維持達成されるとする。本仮説が成立するためには、種々の内的外的条件に応じて生体内座標が再現されなければならない。今回は、視器、三半規管、耳石器が空間認知に占める役割を明らかにするため、頭部の水平・垂直回転、直線移動、能動・受動運動の各条件で空間認知の仕組みを検討した。

2. 固視制御と起立・歩行制御の比較（固視は起立・歩行の cartoon となり得るか）

この括弧内は平衡研究者の長らくの課題である¹⁾。今回は固視を一つの平衡現象とみなし、視線を制御する上で不可欠なシステムの構成要素、外界および生体条件の基本的なバリエーションを求めた。これを元に固視に比べ制御の複雑な起立・歩行について、同様の操作を行った。これらの過程から、起立・歩行制御の基本的な原理を見出し、固視制御との類似点・相違点を明らかにした。

III. 結果

1. 生体内座標再現による空間認知の仕組み

1) 水平回転移動（図1）

耳石から重力方向（Z軸）が投影され、三半規管から空間における自己の回転移動の合成ベクトルが座標に投影される。この結果、生体内に外界の静止空間を表すおおよその座標軸が再現される（図1左上）。視覚からは自己と相対的な周囲空間の運動や測距に必要な成分が座標に投影される（図1右上）。固有知覚は自己と周囲空間の接点の情報を提供し、空間認知が完成される。自己の回転および周囲空間の回転はそれぞれ生体内座標軸の空間的静止および回転（生体内における座標軸の回転および静止）として再現され認知される（図1中、下）。

2) 垂直回転移動（図2）

† Regulation of Gaze and Body Equilibrium on the Basis of Spatial Orientation
Masahiro Takahashi
慶応義塾大学医学部耳鼻咽喉科学教室

* 自己と周囲空間の相対的關係の認知（recognition of the relationship between self and surrounding space）の意。

図1 頭部の水平回転移動における座標軸再現。
以下の図は全て生体内に再現される外界空間をXYZ座標軸で表し、Gは重力を、円盤は頭部を表す。

図2 頭部の垂直回転移動における座標軸再現。
水平回転と基本的に同様である。図でX軸を頭部前後軸とすれば pitch、左右軸とすれば roll となる。

基本的に水平回転と同様であるが、重力方向を横切るため、耳石器の重力知覚によるZ軸再現が空間認知に極めて重要となる(図2左上)。座標軸理論からは、耳石器は回転運動に影響されずに重力・慣性力を投影するセンサーでなければならない。耳石機能が低下した場合は、生体内座標Z軸の再現が不完全となり、前屈や頭部の側方傾斜中の空間認知精度の低下が予想される。

3) 直線移動(図3)

直線移動は回転移動における三半規管入力に耳石入力に置き換えて考えればよい。耳石入力から自己の移動、視覚から周囲の相対的移動、固有覚から自己と周囲の境界情報が生体内座標に投影され、自己の移動か(図3中)周囲の移動か(図3下)が区別され、空間的移動が認知される。回転移動と同様に受動運動においては、自己の移動と周囲空間の移動の区別が困難となる(linearvection)。日常の頭部、周囲空間の移動は一見極めて複雑であるが、生体内3次元座標が各移動成分のベクトル合成を忠実に反映すれば、生体内に頭部移動に影響されずに周囲静止空間が正確に再現される。この座標再現のためには耳石、三半規管、視覚の各入力はいずれも空間地図的に座標に投影され、頭部移動中、座標軸は万華鏡的に変動し

ている筈である。

4) 能動運動と受動運動

座標軸理論から能動と受動の間に見られる運動感覚、制御の違いを空間認知の違いとして説明できる。能動運動中、生体内座標軸は周囲空間(通常静止、時に移動)を再現するようセットされ、生体内でダイナミックに変動する。この移動頭部内における空間座標軸の変化は固有知覚に基づいた身体座標に投影され、後者は空間座標のスケールで変換される。これらの過程により認知は即、予測制御の準備状況を作り出すと考えられる。

一方、受動運動では通常、静止空間の認知が不要か不可能なため、生体内座標軸は静止空間を再現せず、生体自身あるいは移動中の周囲空間を表す。このため迷路からの入力は生体内の座標軸を移動させるが、周囲空間の同時移動や予測外の移動のため、座標軸移動が静止空間を再現せず、受動的移動感覚が生まれる。従って、座標軸の変化が固有知覚に基づいた身体座標に投影されても、後者は空間座標のスケールで変換されず失調を来す。

周囲視野移動で生じる移動感覚(vection)は、座標に投影する視覚入力の移動が相対的な座標軸移動を来とし、受動的移動感覚を生じる。

図3 頭部の直線移動における座標軸再現。
直線移動における耳石入力役割は回転移動における三半規管入力に等しい。

図4 固視における生体内座標再現。
前庭入力、視覚入力から再現された生体内座標(左上)上に、視覚から視標(右上)、外眼筋固有知覚から視線(中)が投影され、周囲空間における頭部(H)、視標(T)、視線(G)の関係が認知される(下)。

表2 固視、起立・歩行、指示運動の比較

	固 視	起立・移動	指示運動
目的対象	視標	足底中心	空間の一点
生体指標	視線	重心	指先
主な入力	視・前庭覚	固有覚・耳石	視・固有覚
効果器	外眼筋	四肢・躯幹筋	上肢・手指筋
制御様式	予測top-down	予測top-down	予測top-down
対象の静止	静止点固視	立位の維持	静止点指示
変換	固視点の変換	歩行・駆け足	指示点の変換
移動	視標の移動	起立面の移動	指示点の移動
代償性運動	頭部回転中の	上体移動中の	上体移動中の
	代償性眼運動	腰部運動	上腕運動
制御容易	視標静止	足底静止	指示点静止
	規則的移動	能動移動	規則的移動
	低速移動固視	低速受動移動	低速移動指示
制御困難	不規則移動	受動移動	不規則移動
	高頻度移動	足底面積小	高頻度移動

2. 固視制御と起立・歩行制御の比較

生体内座標軸理論では、1) 周囲空間および生体指標が生体内座標上に投影再現され、2) 同時に自己と空間の関係が認知され(空間認知)、3) 生体内座標はさらに

能動運動制御の指針となる。この観点から種々の項目について、固視と起立・歩行の制御を比較した(表2)。

1) 固視制御(図4)

生体内座標が再現されている(周囲空間が座標上に投影されている)場合(図4左上)、固視対象は静止、移動を問わず視覚から座標上に投影再現される(図4右上)。同様に視線位置は外眼筋自己受容器から座標上に投影される(図4中)。頭部や周囲空間の移動は生体内座標軸再現の過程で較正されるので、頭部運動や周囲空間の移動に影響されずに固視対象は生体内座標上に再現される(図4下)。

固視は生体および目的対象の条件により、3つに分類できる。第1は静止空間上の対象を認知し頭部運動に影響されずに固視する(図5左上)、第2は新たな対象を認知し視線を変換する(図5左中)、第3は空間的に移動する対象を認知し視線を持続的に対象に維持することである。(図5左下)。

いずれの条件においても生体内座標が正確に再現され

図5 固視（左）と起立・歩行（右）の対応。
目的対象の静止（上），対象の変換（中），
対象の移動（下）。H, G, T は頭部，視
線，視標を，F, C は足底，重心を表す。

れば，頭部移動中も対象は座標上に再現され，視線制御が可能となる。ただし対象の空間的移動を伴う第3の条件は，規則的移動以外は対象を座標上に予測再現することができない。しかし，本条件においても視線の制御は生体内座標上で予測された目的対象を元にした feedforward 制御と言える。

2) 起立・歩行制御（図6，表2）

固視における固視対象，視線は起立・歩行においてはそれぞれ足底中心，重心に相当する。固有知覚により足底面（重心移動許容面）および足底における荷重分布，従って重心位置が知覚される（図6中）。自己受容器により足底と頭部の関係が知覚されれば（図6右上），生体内座標上に足底および重心位置が再現される（図6下）。生体内座標が正しく再現されていれば（図1—3，図6左上），頭部を移動しても足底の認知は影響を受けない。

先の固視の3つの条件を起立・歩行に求めると，第1の空間的固視は足底位置を変えずに起立姿勢を維持することに相当する（図5右上）。空間的固視において頭部回転中起こる代償性眼球運動は，起立時前屈運動で起こる代償性の腰部後退運動などの重心維持運動に対応する。第2の固視対象の変化は一つの足から他の足に重心を乗

図6 起立・歩行における生体内座標再現。
生体内座標（左上）に，自己受容器から足
底位置（右上），足底深部知覚から重心位
置（中）が投影され，空間における足底
（F），重心位置（C）が再現される（下）。

り換える動作（歩行，駆け足など）に近い（図5右中）。さらに第3の移動視標の固視は，対象が生体の意志と無関係に移動しその間生体指標を維持する点で，移動物体上で起立姿勢を維持する動作に近い（図5右下）。いずれの条件も足底支持面および重心の認知が重要であり，固視と同様に予測制御が原則である。

起立・歩行において多くの項目で固視と対応する事象を見出すことができるが（表2），動作の難易度を左右する因子は性質が異なる。難易度の高い動作は，固視では視標の高頻度運動或不規則運動であり，起立・歩行では受動運動や小さな足底支持面積である。しかしこれらの動作は，1) 対象を座標上で認知し予測制御することが困難な条件（不規則視標運動，受動運動）か，2) 生理的制御精度の上限（高頻度運動の固視，足底支持面積の減少）のいずれかである。これら各項目の対応は日常的動作においても可能である（表2）。

IV. 考 察

生体内座標軸理論においては，平衡現象を反射の集合体ではなく空間認知を元にした予測制御系と理解する。従って，本来の平衡制御は日常的能動運動において初め

て発揮され、その際空間認知が最も重要である。複数感覚入力が統合され、自己と外界の関係が再現されて初めて空間認知が得られる。能動動作はすべて動作が起動する以前に座標軸上で予測的制御の基本プログラムが組まれ、上位から下位への階層的指令により制御が具体化されると考える。実際の日常的動作においては、制御プログラムは確立したメニューとしてあり、認知と連動して運動系が駆動されるのであろう。本仮説によれば、受動運動で経験される移動感覚や、エラーによる制御は副次的な現象と位置付けられる。

空間認知が実現されるためには、生体内座標を再現する脳機構が存在しなければならない。本機構は視器、耳石、三半規管、固有受容器から自己と空間の関係を再現するための入力を同時に得る筈である（解剖学的に同一構造とは限らない）。この際、各感覚器の機能は厳密に区別されるべきである。視覚は外界の3次元情報（頭部と相対的に静止あるいは移動空間）を、耳石入力（空間内の重力方向および頭部の直線移動）を、三半規管は空間内の頭部の回転移動を、それぞれ生体内座標に投影する。固有知覚からは足底の移動・圧分布、身体各部の空間的姿勢が投影される。実際に脳の各部で空間的・身体的地図性が見出されており^{20) 21)}、前庭・視覚（聴覚）入力は空間地図的に、固有知覚からは身体地図的に脳に投影されると考えられる。これより、頭部・生体の移動に伴う静止空間の再現は、生体内座標の万華鏡的变化により達成されるであろう。視覚は鉛直方向、生体の移動情報も与える点で耳石、三半規管の機能に近似するが、生体移動を直接投影することはできず、運動制御にも反映される²³⁾。

能動運動中は通常、回転、加速、傾斜などの感覚を欠くが、バランスを崩したり空間認知の不良な際、これらの感覚が生じる。受動運動中はこれらの感覚が生じやすいが、空間認知が必須な場合、良好な場合（車の運転、ベテランのバス車掌など）は生じない。視運動刺激中、周囲の回転から自己の回転への感覚の移行（circularvection）はその逆の例と言える。これらの事実から、能動・受動間に見られる感覚の差は、動作に伴う本質的な差ではなく、空間認知の戦略（動作指向性か否か）の差と言える。この点、空間認知に高位中枢の介在する余地がある。

生体内座標軸が静止空間を反映せず、空間認知に支障を来すと、正常者においてもめまいと同時に身体平衡維持に支障を来す。これは水平逆転ブリズムの実験から明らかである^{15)~17)}。これより、日常的動作においては正しい空間認知が即、適切な運動制御に連なる。このためには、ある動作、例えば一点固視、起立、駆け足、前屈などの指令は空間的移動や時間的・空間的タイミング

から成る基本的メニューを呼び出し、これが万華鏡的に変化する生体内座標を通過することにより、効果器が合目的に選択・調節されると考えられる。この仮定により、知覚入力と運動出力の種々の関わり^{24)~26)}や合目的制御^{27) 28)}の説明が可能である。

起立・歩行など身体平衡現象は眼球運動と一見極めて異なる。眼球は移動中心（関節）が一点で、回転運動のみであり、駆動モーメントは一定で、駆動筋は3対のみ、筋肉の性質はlinearであり、stretch reflexを有しない。一方、身体骨格系は多数の関節を有し、無数の運動をとり、駆動モーメントは不定で、多数の駆動筋から成り、骨格筋はnon-linearで、stretch reflexを有する¹⁾。しかし、目的対象および生体指標にそれぞれ視標と視線、足底中心と重心を選ぶと、1) 目的対象に対し、2) 空間認知を元に、3) 予測的に、4) 不随意的に、5) 生体指標を一致させるという点で両現象は等しい。眼球と身体骨格系で最も異なる筋肉の性質は、維持駆動する対象の質量および実現すべき運動の差に応じて特殊化したものである。起立・歩行制御における骨格筋と視線制御における外眼筋の役割は、top-downに複数筋肉が協調的に制御される点で等しいので、両者の制御様式も基本的に等しいと考えられる。

生体内座標を元に予測的に視線、重心が制御されるとすると、同一動作であっても従来とは異なった意味を持つ。例えば、頭部の能動運動では前庭性あるいは頸性の眼反射や脊髄反射が眼球、姿勢を制御するのではなく、空間認知、予測制御、効果器のモニターに前庭・固有知覚情報が利用されると理解する。平衡維持機構は理論的には、1) 空間認知の過程、2) 目的対象の認知・予測過程、3) 各運動ユニットの時間的・空間的調整過程、4) 効果器の駆動過程に区別されるが、知覚系としての平衡系の認知精度は1) 2) の過程に依存すると考えられる。我々は現在、視覚の有無、頭部位置・移動（傾斜、回転、前屈）、足底支持面積（単脚、マン、閉脚、開脚）の各条件の組み合わせで起立制御精度を計測し、認知に占める各入力の役割、制御の規則性を調べている²⁹⁾。

V. まとめ

1. 平衡制御における空間認知の意義・仕組み、固視と起立・歩行の制御様式について、生体内座標軸理論の解釈を紹介した。

2. 空間認知は、耳石から重力を、三半規管・耳石から自己の回転・直線移動を、視覚から三次元空間を知覚し、生体内に頭部運動に影響されずに周囲空間を再現する過程である（生体内座標軸再現）。

3. 起立・歩行は空間認知を元に重心を足底に予測的に制御する現象であり、固視制御に類似する。静止足底面上の起立は静止点の固視、歩行・駆け足は固視点の変

換, 移動車内の起立は移動視標の固視に対応する。

4. 平衡現象の本質は, 知覚の統合による空間認知の達成, 空間認知を元にした目的対象・生体指標の認知・予測にある。平衡制御機構の解明は能動動作中の認知・予測・複数運動系の統合的指令の観点から行なうべきである。

文 献

- 1) Robinson DA: Is the oculomotor system a cartoon of motor control? Prog Brain Res 64: 411-417, 1986
- 2) Takahashi M, Uemura T, Fujishiro T: Studies of the vestibulo-ocular reflex and visual-vestibular interactions during active head movements. Acta Otolaryngol 90: 115-124, 1980
- 3) Takahashi M, Uemura T, Fujishiro T: Compensatory eye movement and gaze fixation during active head rotation in patients with labyrinthine disorders. Ann Otol Rhinol Laryngol 90: 241-245, 1981
- 4) Takahashi M, Uemura T, Fujishiro T: Compensatory eye movement and gaze fixation upon passive head-and body rotation and active rotation. Arch Otorhinolaryngol 238: 157-166, 1983
- 5) Takahashi M, Uemura T, Fujishiro T: Recovery of vestibulo-ocular reflex and gaze disturbance in patients with unilateral loss of labyrinthine function. Ann Otol Rhinol Laryngol 93: 170-175, 1984
- 6) Takahashi M, Saito A, Okada Y, et al: Recovery of gaze disturbance in bilateral labyrinthine loss. ORL 51: 305-310, 1989
- 7) Takahashi M, Saito A, Okada Y, et al: Disorders of gaze during head rotation. ORL 246: 195-199, 1989
- 8) Takahashi M, Akiyama I, Tsujita N, et al: The effect of alcohol on the vestibulo-ocular reflex and gaze regulation Arch Otorhinolaryngol 246: 195-199, 1989
- 9) Takahashi M, Hoshikawa H, Tsujita N, et al: Effect of labyrinthine dysfunction upon head oscillation and gaze during stepping and running. Acta Otolaryngol 106: 348-353, 1988
- 10) Takahashi M, Head stability and gaze during vertical whole-body oscillations. Ann Otol Rhinol Laryngol 99: 883-888, 1990
- 11) Takahashi M, Akiyama I, Tsujita N: Failure of gaze stabilization under high-frequency head oscillation. Acta Otolaryngol 107: 166-170, 1989
- 12) Takahashi M, Tsujita N, Akiyama I: Vestibulo-ocular reflex and gaze functions in a patient with congenital inner ear anomalies. Arch Otorhinolaryngol 245: 255-258, 1988
- 13) Takahashi M, Tsujita N, Akiyama I: Evaluation of the vestibulo-ocular reflex by gaze function. Acta Otolaryngol 105: 7-12, 1988
- 14) 高橋正紘: 頭部運動と固視機能. 慶応医学 66: 697-703, 1989
- 15) Takahashi M, Saito A, Okada Y, et al: Locomotion and motion sickness during horizontally and vertically reversed vision. Aviat Space Environ Med 62: 136-140, 1991
- 16) 齊藤 晶, 高橋正紘, 岡田行弘, 他: 視野逆転リズムによる動揺病の研究(第1報). 日耳鼻 94: 198-202, 1991
- 17) Takahashi M, Takei Y, Saito A, et al: Motion sickness and equilibrium ataxia. Aviat Space Environ Med (in press)
- 18) Takahashi M, Okada Y, Saito A, et al: Roles of head, gaze, and spatial orientation in the production of oscillopsia. J Vestibular Res 1: 215-222, 1991
- 19) 高橋正紘, 岡田行弘, 齊藤 晶, 他: 生体内座標軸理論—空間認知による固視, 歩行の制御. 日耳鼻 94: 161-169, 1991
- 20) Sparks DL, Martha FJ: The functional organization of the primate superior colliculus: A motor perspective. Prog Brain Res 64: 235-241, 1986
- 21) Strick PL: The organization of thalamic inputs to the "premotor" area. Prog Brain Res 64: 99-109, 1986
- 22) Wiesendanger M: Experimental evidence for the existence of a proprioceptive transcortical loop. Prog Brain Res 64: 67-74, 1986
- 23) Marchand AR, Amblard B, Cremieux J: Visual and vestibular control of locomotion in early and late sensory-deprived cats. Prog Brain Res 76: 229-238, 1988
- 24) Collewijn H: The vestibulo-ocular reflex: an outdated concept? Prog Brain Res 80: 197-

209, 1989

- 25) Thoden U, Mergner T : Effects of proprioceptive inputs on vestibuloocular and vestibulo-spinal mechanisms. *Prog Brain Res* 76 : 109-120, 1988
- 26) Xerri C, Borel L, Barthelemy J, et al : Synergistic interactions and functional working range of the visual and vestibular systems in postural control : neuronal correlates. *Prog Brain Res* 76 : 193-203, 1988
- 27) Keshner EA, Peterson BW : Motor control strategies underlying head stabilization and voluntary head movements in humans and cats. *Prog Brain Res* 76 : 329-339, 1988
- 28) Droulez J, Berthoz A, Vidal PP : Use and limits of visual vestibular interaction in the control of posture. In ed Igarashi M, Black FO. *Vestibular and visual control on posture and locomotor equilibrium*. pp 14-21, Karger, Basel, 1983
- 29) 岡田行弘, 高橋正紘, 竹内 泉, 他 : 能動動作における予測的起立制御の研究. *日耳鼻* 95 : 352-359, 1992

Abstract

To clarify the role of spatial orientation in maintaining balance during everyday activities,

I present a spatial coordinates hypothesis and discuss the mechanisms controlling gaze, posture and locomotion. The self-space relationship may be recognized by reproducing surrounding space in the brain, irrespective of head movement, on the basis of perceiving gravity from the otolith endorgans, rotational and linear displacements from the semicircular canals and otoliths, and three-dimensional space from vision.

Control of stance and upright locomotion should resemble control of gaze, both of which seem to be accomplished by feedforward regulation of a biological index (the center of gravity, gaze) toward a target (supporting foot, visual target). These mechanisms must be clarified from the viewpoint of cognition, prediction and simultaneous programming of multiple motor systems during voluntary actions.

Key words : gaze, stance, locomotion, active, spatial orientation

(原稿到着 : 平成 4 年 1 月 22 日
別刷請求先 : 高橋正紘
〒160 東京都新宿区信濃町35番地
慶応義塾大学医学部耳鼻咽喉科学教室)