

研究資料

バランスの仕組み

2018年6月

めまいメニエール病センター

高橋正紘

日常ごく当たり前に、立ち、坐り、歩き、走る、曲がり、階段を上り、降りし、少しもゆらぐことはありません。全身の多数のパーツが協調して、一つの動作を実現しています。一見、オーケストラの演奏のように、一人の指揮者が全員を統率している（トップダウンと呼ぶ）ようにも見えます。企業は全体として、目標—より多くの利益をあげる—は一つですが、トップがいちいち末端に指令を出すことはありません。効率が悪いからです。全体の方向性を示し、階層的に下の組織にまかせ、目標を具体化してゆきます。同じように、日常的な動作はいわば反射的に実現されており、上位中枢の介在はきわめて少ないと想像されます。

ここでは、体のバランスがどのように維持され、どんな時にくずれるか、その背景にどのような規則や原理があるかを解説します。複雑に見える生体现象も、これを操る原理がシンプルなことに驚かされます。生物はリンネの分類で、異なるものから似たものまでの階層を、界 (kingdom)、門 (division)、綱 (class)、目 (order)、科 (family)、属 (genus)、種 (species) に分類します。たとえばヒトは、動物界、脊索動物門、哺乳綱、霊長目、ヒト科、ヒト属、ホモ・サピエンス種となります。空間を自由に移動するのは、すでに脊索動物門の初期、原始的なサカナで達成されており、原理が単純なことも納得できます。

1. 日常動作の観察



福田 精 運動と平衡の反射生理 1957

この図は故福田 精、岐阜大学名誉教授の著書「運動と平衡の反射生理」の中の、「バスの運転手と乗客」の有名な図です。バスが角を右にまがる時、運転手の上体は自然に右に

傾き、遠心力を感じません。しかし、乗客は反対方向に体がゆらぎ、遠心力を感じます。日常、しばしば経験する現象ですが、受動と能動の違いがなぜ生まれるかを、福田氏は深く考え、実験しました。ニワトリをシーソーの端に乗せシーソーを上下すると、初めは羽根をばたつかせ、姿勢がくずれますが（受動）、繰り返すとシーソーを乗りこなすようになり、姿勢は安定します（能動）。トレーニングが受動を能動に変化させることを観察しましたが、どのような仕組みで変わるかを特定されませんでした。

この疑問が頭の片隅にずっと残り、後年、研究テーマとして取り組むことになりました。本現象は、バランスの仕組みの舞台裏を垣間みせ、源は脊椎動物の祖、サカナが発生した時にさかのぼります。乗り物酔いもこれに起因し、めまいがおこる理由も類似の現象のためです。日常的な現象のおかげに、巧妙な仕組みが隠されています。

2. 脊椎動物の前庭器の進化

脊椎動物の祖、原始的なサカナは4億4千万年前シルル紀に出現し、4億1千万年前のデボン紀に繁栄し、このころ両棲類が出現しました。爬虫類は3億5千9百万年前の石炭紀に、恐竜と哺乳類は2億5千百万年前の三畳紀に出現しています。恐竜は2億年弱前のジュラ紀に繁栄し、続く白亜紀に絶滅します。哺乳類が多様化するのには6千5百万年前の暁新世で、3百万年前にやっと原始的な人類が出現しました（下表）。複雑動物の出現から現在までを1年間にたとえると、進化の歩みがわかりやすくなります。

表1 脊椎動物の進化の歴史

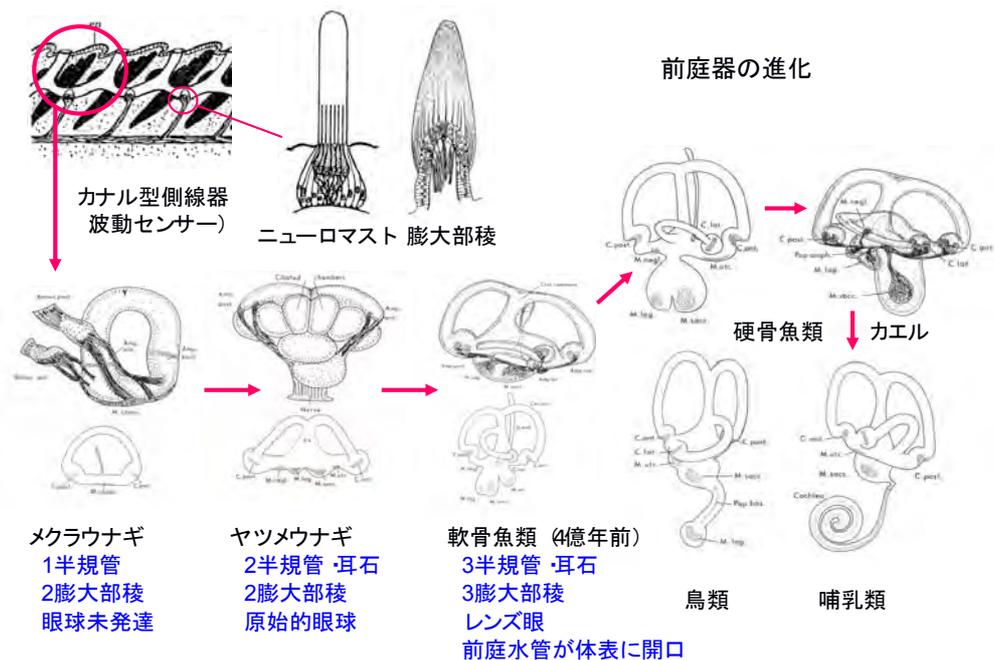
年代（年前）	1年に換算	紀	脊椎動物
580,000,000	元旦0時	前カンブリア紀	三胚葉動物の誕生
542,000,000	1月24日	カンブリア紀	カンブリア大爆発（動物門多様化）
488,300,000	2月末	オルドビス紀	脊椎動物の出現
443,700,000	3月末	シルル紀	原始的な魚類
416,000,000	4月中旬	デボン紀	両生類の出現、魚類の繁栄
359,200,000	5月後半	石炭紀	爬虫類の出現、両生類の多様化
299,000,000	6月初め	ペルム紀	爬虫類の多様化
251,000,000	7月末	三畳紀	恐竜、哺乳類の出現
199,600,000	8月末-10月初め	ジュラ紀	恐竜の繁栄（白亜紀に絶滅）
65,500,000	11月中旬	暁新世	哺乳類の多様化
6,000,000	12月28日 5 am	鮮新世	猿人（二足歩行）
3,000,000	12月30日 2 am		アウストラピテクス・アファレンシス

高橋正統 平衡制御に占める前庭神経核の役割 Equilibrium Res 67:170-181, 2008

脊椎動物の出現は2月末、魚類は3月末、両棲類は4月中旬、爬虫類は5月後半、恐竜

と哺乳類は7月末に現れます。哺乳類の多様化は11月中旬、猿人は12月28日、人類の祖に近いアウスラロピテクス・アフアレンシスは、12月30日午前2時となります。複雑動物の出現から、初めの16%の期間に脊椎動物が、24%に原始的な魚類があらわれ、28%に魚類が繁栄をむかえます。この時点で、水中を自由に移動するための感覚器、神経系、運動系、つまり眼球や前庭器、脊髄運動系の基本が完成しました。

サカナの祖先が誕生したころ、まず、周囲の水波動センサである体表の側線器の一部が、発生段階で頭骨に沈みこみ、前庭器が誕生しました。シンプルな構造が次第に複雑となり、耳石器と半規管に分化しますが(下図)、感覚細胞は基本的に変わりません(下図、左上、ニューロマストと膨大部稜)。耳石器は、感覚細胞の上に、水より重く微小な炭酸Caの結晶が多量にのり、重力や直線加速の信号を脳に送ります。三半規管は、静止空間で頭部が回転すると、水の慣性で感覚細胞が刺激され、ジャイロの働きをします。容器の回転中、水面の葉が動かないのと同じです。静止空間では、これらの信号に身体がしたがえば、安定姿勢がえられるよう、脳幹(もっとも古い脳)の神経回路が進化しました。硬骨魚類の段階で、前庭器は哺乳類と同じ構造になります(下図)。

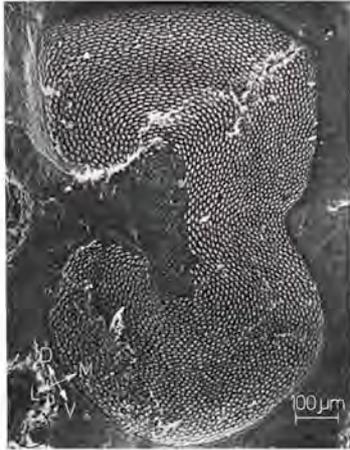


高橋正紘 平衡制御に占める前庭神経核の役割 Equilibrium Res 67:170-181, 2008

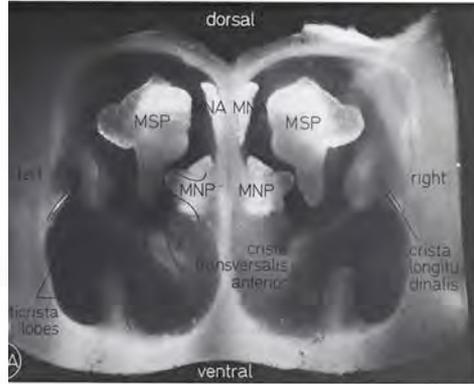
空間内を自由に移動するには、対象がはっきり見えるレンズ眼、重力センサ、回転移動センサが必要です。進化的に脊椎動物と異なる、軟体動物のイカやタコもこれらをもっています。レンズ眼は哺乳類のそれにそっくりで、耳石器も脊椎動物に酷似し、半規管ほど精緻ではありませんが、回転移動センサの平衡嚢がそなわっています(下図)。かれらは四肢をもちませんが、これらの感覚器からの情報をもとに、全身の筋肉を駆動し、水中を安

定して移動する原理は、脊椎動物のそれと遜色ありません。

3次元空間の自由移動には①レンズ眼、②回転移動センサー（慣性入力）、③重力センサー（慣性入力）、④感覚統合中枢が不可欠。



イカの平衡斑（耳石器）



イカの平衡囊（statocyst）
回転移動センサーを持つ

H Markl The perception of gravity and of angular acceleration in invertebrates. In Handbook of Sensory Physiology VI, Vestibular System, Part 1. Basic Mechanisms. 1974

3. 神経系の発達

ヒトの祖先ナメクジウオ 遺伝子は語る

脊椎動物の歩んだ道

- 1億 8000万年前 ● 哺乳類
- 3億 1000万年前 ● 爬虫類・鳥類
- 3億 4000万年前 ● 両生類
- 4億 700万年前 ● ヒレから四肢へ
- 4億 700万年前 ● 肺魚類
- 4億 2500万年前 ● シーラカンス類
- 4億 4000万年前 ● メダカなどのメダカ類
- 4億 6000万年前 ● サメなどの軟骨魚類
- 5億 4000万年前 ● ヤツメウナギ、ヌクウナギ
- 5億 6000万年前 ● 背骨とエラの骨/頭
- 5億 6000万年前 ● 呼吸がでる

進化の過程

イクチオステガ★
最初期に陸にあがった脊椎動物

シーラカンス類
ワニ、肉腫類の代表種。両生類に進化した有力候補のひとつ

イクモニステオン★
石炭紀のサメ。りっぱなアゴもヒレもある

アストラスピス★
オルドビス紀のアゴのない魚。近い子孫はヤツメウナギなどとして生き残った

ナメクジウオ
脊椎動物の共通祖先に最も近い

2008年(平成20年)6月19日

ヒトの祖先はナメクジウオ

「ヒトの祖先はナメクジウオ」の定説を覆す

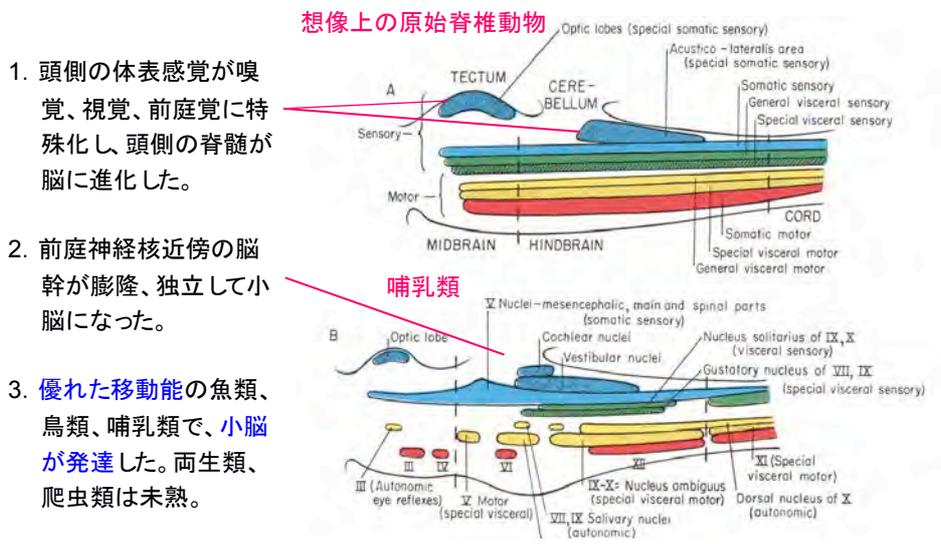
京都大学など「ホヤ」の定説覆す

21,600個の遺伝子

2008年、脊椎動物の祖は頭索類（ナメクジウオ）であり、尾索類（ホヤ）でないことがゲノム解析で決着しました（上新聞記事）。ナメクジウオ（以前は *Amphioxus*、現在は *Branchiostoma* と呼ばれる）の祖先は、5億6千万年前にあらわれました。構造をほとんど変えずに現在も棲息し、生きた化石で、進化生物学者にとってダイヤモンドのような存在です。脊椎をもちませんが、原始的な脊索をもち、心臓も、眼も（眼点のみ）、脳（脊髄のわずかな膨らみだけ）も存在しません。しかし、驚くべきことに、ヒトの遺伝子の9割をナメクジウオがもっていたのです（上記事）。進化の過程で、遺伝子が重複し（二倍体）、複雑な構造と機能を獲得してきました。

水中で移動する場合、進行方向が多く刺激を受け、頭側の脊髄が感覚中枢として発達、複雑化し、脳に特殊化したと考えられています。下図はハーバード大学動物学教授であった Alfred S Romer 氏の著書（1962）に掲載された図です。上は想像上の原始脊椎動物、下は初期哺乳類の脳、脊髄の基本構造をしめし、頭側の体表感覚が嗅覚、視覚、前庭覚に特殊化し、脊髄が脳に進化しました。脳の構造は一見、脊髄と大きく異なりますが、感覚中枢や運動中枢が発達してスペースを占拠し、種々の中枢をむすぶネットワークが生まれ、基本構造が乱された結果です。

頭側脊髄が特殊化して脳に進化

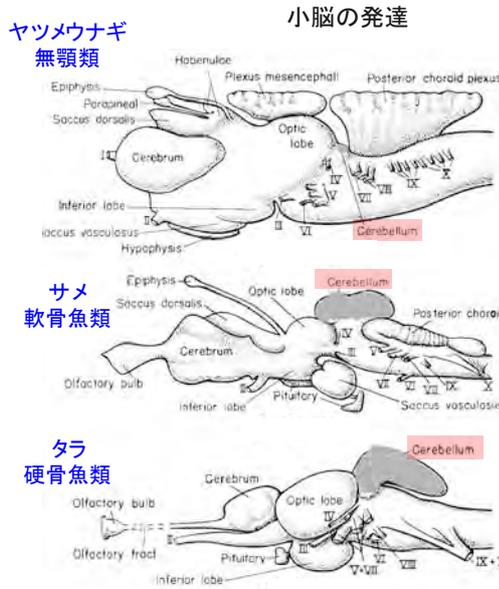


1. 頭側の体表感覚が嗅覚、視覚、前庭覚に特殊化し、頭側の脊髄が脳に進化した。
2. 前庭神経核近傍の脳幹が膨隆、独立して小脳になった。
3. 優れた移動能の魚類、鳥類、哺乳類で、小脳が発達した。両生類、爬虫類は未熟。

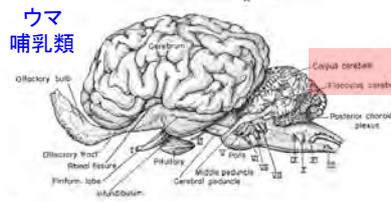
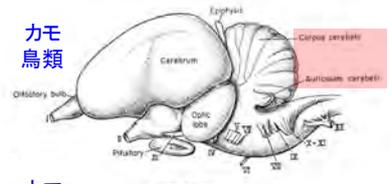
Alfred S. Romer "The Vertebrate Body" (1962) より引用

もともと、バランスは脳幹（もっとも原始的な脳）内の神経ネットワークで処理されていましたが、移動能が大きくなるにしたがい、協調運動が複雑化し、前庭器が入力する核（前庭神経核）の一部が膨隆し、その後、独立して小脳に進化します。下図は同じく Romer の著書中のもので、小脳はヤツメウナギでは痕跡程度、軟骨魚類で明らかに隆起し、運動能の優れた硬骨魚で独立し、鳥類、哺乳類で高度に進化しています（図中の赤いシャドー

が小脳)。運動能の低い両棲類、爬虫類は小脳が未発達です。左下の写真は動物の見事な集団行動 (Collective Animal Behavior) の研究者 Ian Couzin の web から引用した、サカナの大群のスナップです。空間内で自由に敏捷に移動し、姿勢を安定させる機能が、サカナですでに高度に完成していることをしめします。



AS Romer. The Vertebrate Body, 1968



Ian Couzin, Collective Animal Behavior, webより

4. 能動と受動の違い



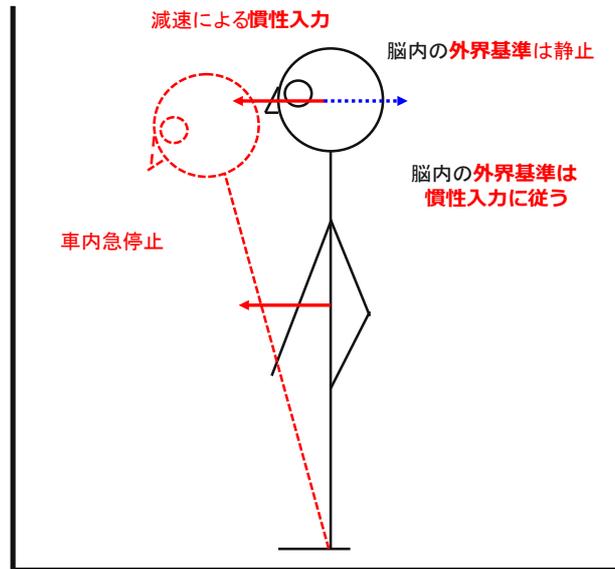
上図は全力疾走するランナーが急停止した時のスナップです。急激に減速、停止しても

ランナーは減速を感じません。走行中は、視覚と下肢の感覚（固有覚）から、外界基準が後方に移動する情報が脳に入力します。急停止すると、減速により耳石器に前方への慣性力が生まれ、この入力と外界基準の後方移動が、脳でベクトル統合します（上図、二つの矢印）。脳内の外界基準は瞬時に停止し、この情報が感覚中枢に投影されて、減速を感じません。

下図は同じランナーの急停止と、カーブ走行時のスナップです。前者の急停止では、一瞬体軸が後ろに傾きますが、すぐに直立にもどり、姿勢は終始、安定しています（下図、右）。後者では、体軸が自然に内側に傾斜し（下図、左）、遠心力を感じずに、姿勢は安定しています。姿勢を力学的に見ると、急停止では、減速による前方への慣性力ベクトルと、重力ベクトルの合力方向に、体軸が傾斜します。カーブ走行では、求心加速の慣性力（遠心力）と重力の合力方向に、体軸が傾斜します。カーブ走行時も、三半規管の慣性入力により、脳内の静止基準は空間的に静止を維持します。姿勢が安定するのは、空間的に静止した外界基準上に、慣性力と重力の合成ベクトルが投影され、これに体軸がしたがうためです。



一方、バスや電車の定速走行中は、乗客の脳内の外界基準は車内空間にあり、後方に移動しません。急停止すると、減速にともなう前方への慣性力が、外界基準を前方に移動させ、感覚中枢と姿勢がこれにしたがいます。減速を感じると同時、前方に姿勢がゆらぎます（下図）。運転手はランナーの走行と同じく、視覚から脳内の外界基準が後方に移動しており、急停止による前方への慣性力とベクトル合成され、瞬時に停止し、減速感覚や姿勢のゆらぎはおこりません。

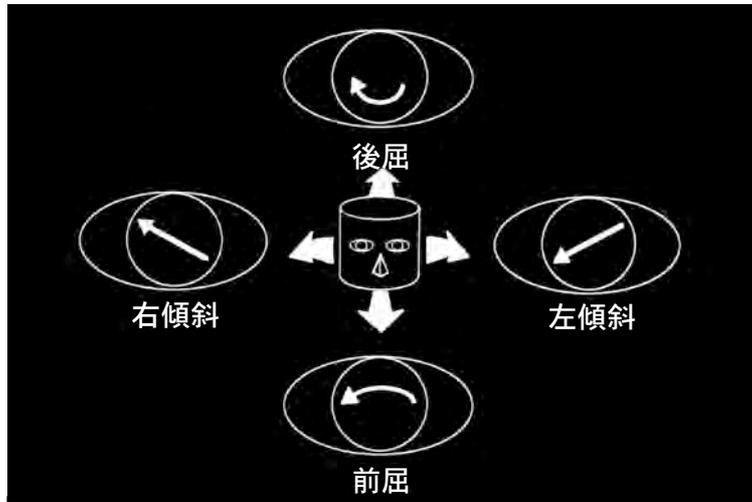


5. 能動と受動の再現実験

日常経験される能動と受動の違いを、部屋の中で再現することができます。回転起立台上に重心動揺計をのせ、この上に起立した被験者に、眼球運動を記録する赤外線 CCD カメラのゴーグルを装着します（片眼は裸眼）（下図）。台が右方向に毎秒 60 度で回転中、被験者に頭部を 30 度前屈、後屈、右傾斜、左傾斜してもらい、眼球運動を記録し、頭部傾斜前後で 10 秒間、重心移動（厳密には圧中心移動）を記録します。

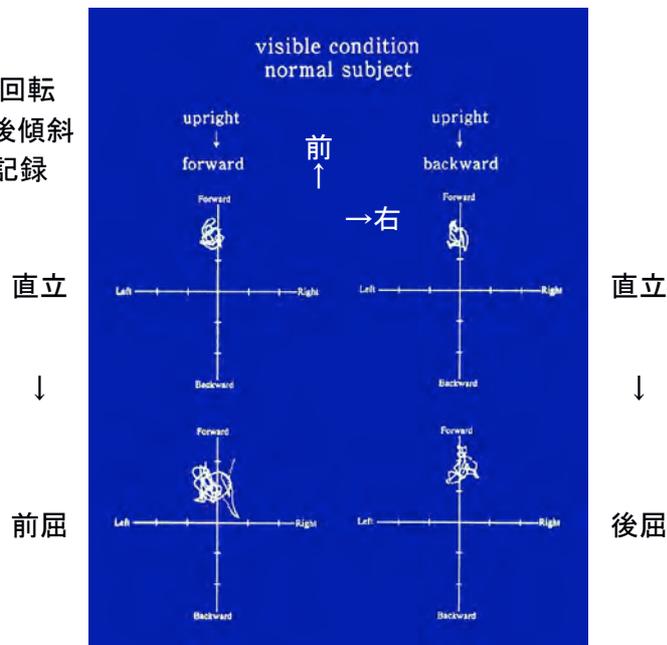


裸眼 右回転で持続的に誘発される眼振 (急速相)



上図は裸眼で頭部を傾斜した時の眼球運動です。前屈と後屈では、回転方向の逆の回旋成分の強い眼振（緩徐と急速な二相をもつ律動的眼球運動）が観察されます。一方、左右の傾斜では、下右方向と上右方向の斜行性の眼振が観察されます。下図は裸眼で頭部を前後（下図、上段）と、左右（下図、下段）に傾斜したときの、傾斜前後の重心動揺記録です。前屈、後屈、右傾斜、左傾斜いずれも重心は移動せず、姿勢が安定していることがわかります。裸眼では終始、奇妙な感覚をおぼえません。

裸眼、右回転
頭部の前後傾斜
10秒間記録

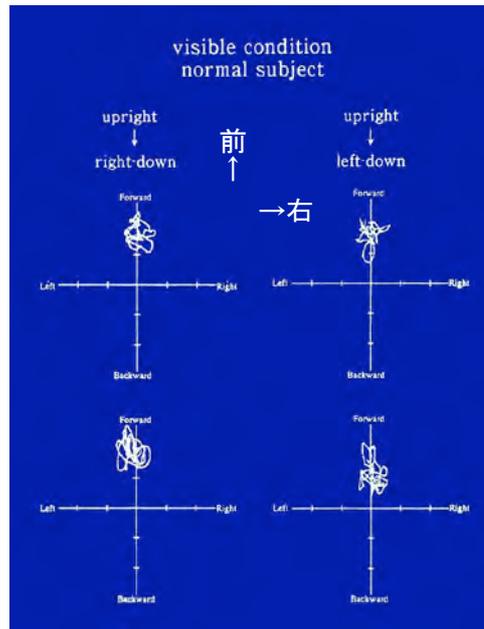


裸眼、右回転
頭部の左右傾斜
10秒間記録

直立



右傾斜



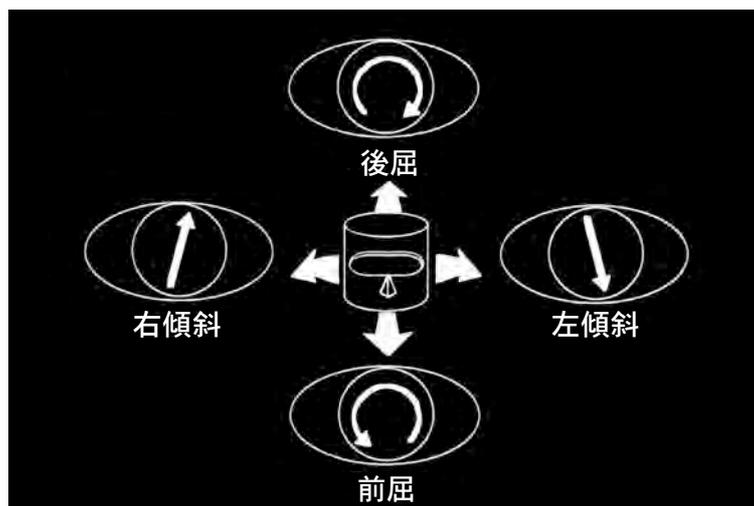
直立

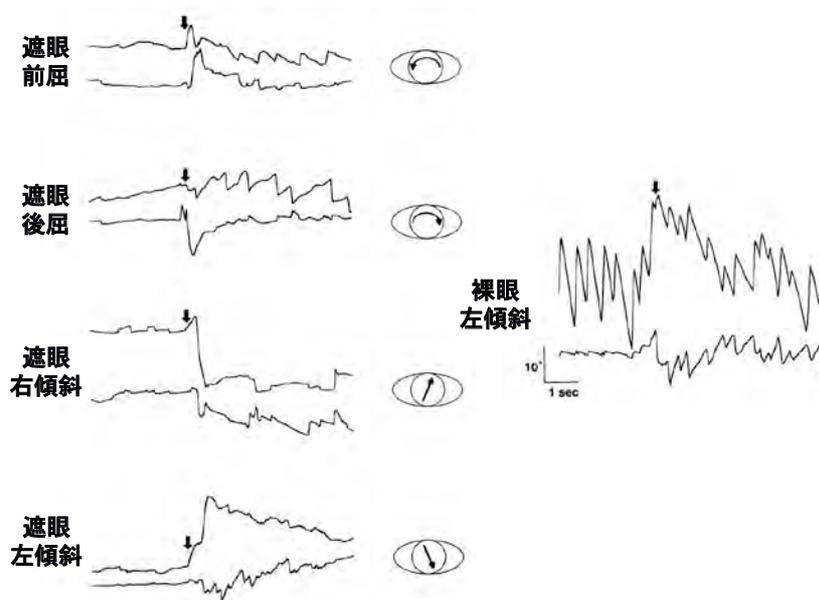


左傾斜

下図は裸眼の側も遮蔽し、裸眼と同様に、頭部を前後、左右に傾斜した時の眼球運動です。前屈と後屈で、方向が逆となる回旋性眼振が、左右傾斜で、方向が逆となる斜行性眼振が、数秒間観察されます。この後、眼球運動は消失し、静止位をたもちます。これらの眼球運動は裸眼とまったく異なります。

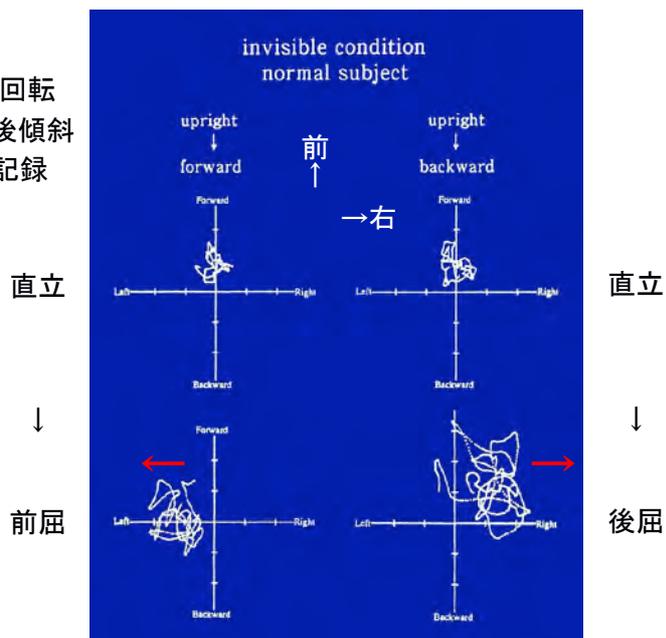
遮眼 右回転で一瞬、誘発される眼振 (急速相)



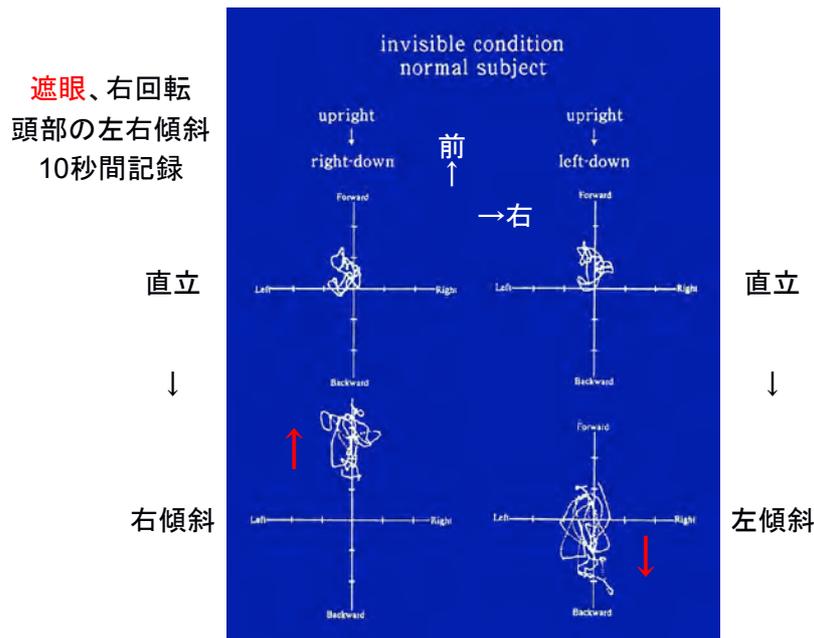


この記録は赤外線 CCD カメラで記録した眼球運動を、眼球運動解析ソフト (NIH Image program) を用いて再現したものです。各記録の上は水平成分、下は垂直成分をあらわします。遮眼 (上図、左) の頭部の前屈と後屈、右傾斜と左傾斜の記録が、たがいに鏡像になっているのがわかります。同じ左傾斜でも、裸眼の記録 (上図、右) は遮眼の記録 (下図、左下) とまったく異なり、水平成分の強い斜行性眼振で、固視が維持されていることがわかります (視運動性眼振)。

遮眼、右回転
頭部の前後傾斜
10秒間記録



上図は遮眼して頭部を前屈、後屈した時の、下図は右傾斜、左傾斜した時の、それぞれ重心動揺記録です。前屈では重心が左方に、後屈では右方に、右傾斜では前方に、左傾斜では後方に移動することがわかります。遮眼では頭部傾斜のさい、一瞬、奇妙な感覚を覚えます。これら遮眼の頭部傾斜でおこる感覚、眼球運動、姿勢の変化は、裸眼時のそれぞれとまったく異なり、かつ一貫性のあることがわかります。

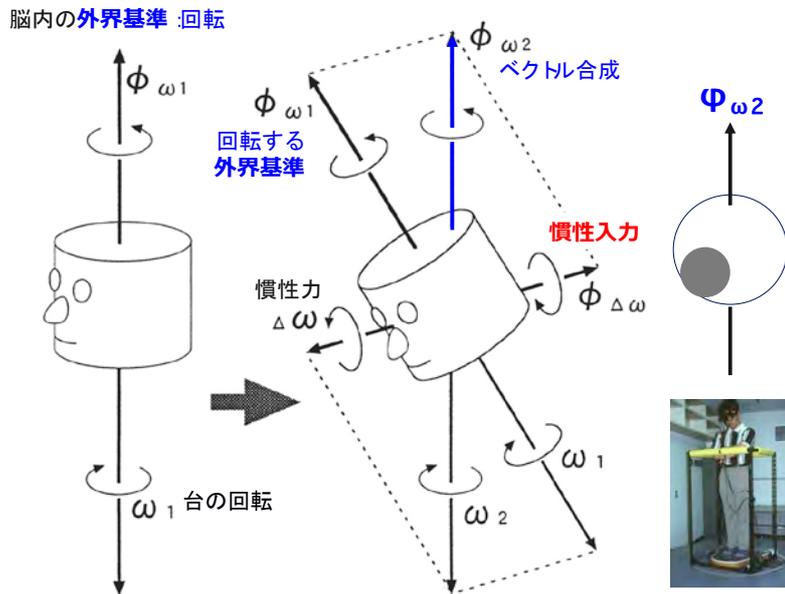


6. 理論的な説明

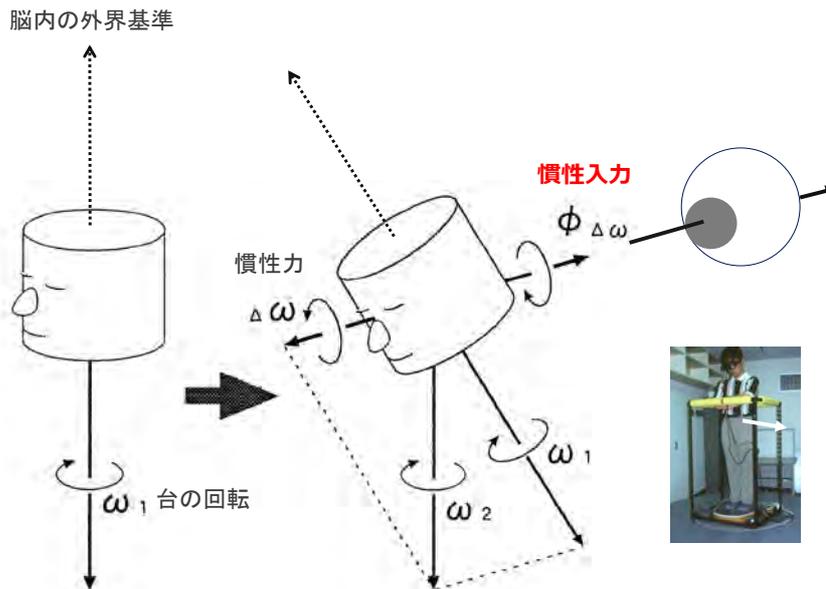
前項の能動と受動の再現実験は、単純な規則で説明できます。下図で、台の右回転は床向きのベクトル ω_1 (オメガ 1)、裸眼時の視覚から入力する室内の左回転は、天井向きのベクトル $\phi \omega_1$ (ファイ・オメガ 1) で表せます。頭部を前屈すると、頭部を貫く回転軸が ω_1 から ω_2 に変わり、頭部に慣性力 $\Delta \omega$ (デルタ・オメガ) が加わり (頭部傾斜で慣性力と作り出している)、三半規管の慣性入力 $\phi \Delta \omega$ (ファイ・デルタ・オメガ) が脳に入力します。同時に、脳内の外界基準 $\phi \omega_1$ も頭部とともに空間的に前屈します。 $\phi \omega_1$ と $\phi \Delta \omega$ がベクトル合成した $\phi \omega_2$ は、前屈前の $\phi \omega_1$ と変わらないので、感覚も、眼球運動も、姿勢も影響されません。

頭部前屈後も、眼球の空間的な回転軸方向は変わらず、周囲を固視するため回転しつづけ (視運動性眼振)、姿勢は直立に安定しています。頭部の後屈では、下図の顔面側が後頭部となるため、眼球運動の水平成分は影響されませんが、弱い回旋成分の方向が逆転します。右傾斜、左傾斜の場合も、下図の顔面側を変化することで、同様に説明できます。

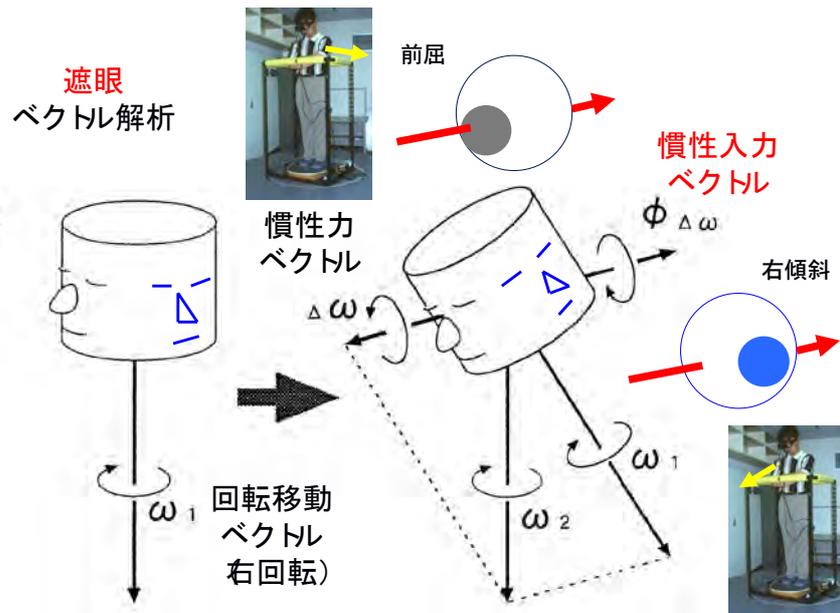
回転台上、裸眼で頭部傾斜



下図は遮蔽時のベクトル図です。視覚から室内の左回転は入力されず、前屈時の慣性入力 $\phi \Delta \omega$ (ファイ・デルタ・オメガ) だけが脳に入力します。この結果、脳の外界基準は $\phi \Delta \omega$ で移動させられ、感覚、眼球運動、姿勢がこれにしたがいます。 $\phi \Delta \omega$ にしたがった、空中を舞う感覚、回旋性眼振 (観察者から見て、反時計方向の回旋性眼振、上図、右上)、左方へのゆらぎ (上図、右下の白矢印) が起こります。後屈では、上図の顔面側が後頭部となるため、眼球回転方向とゆらぐ方向が逆転します。



頭部の右傾斜でも、慣性入力ベクトルの空間的方向は変わりません（下図）。しかし、右傾斜では、傾斜方向に対し顔面側が変わるため、前屈の時の回旋成分の強い眼球運動（下図、灰色の瞳）から、垂直成分の強いもの（下図、青色の瞳）に変化し、姿勢は前方にゆらぎます（下図、右下）。左傾斜でも同様に、慣性入力 $\phi \Delta \omega$ の方向が逆転するため、眼球運動の垂直方向が逆転し、姿勢は後方にゆらぎます。



以上の結果から、脳内の外界基準が空間的に静止していると、能動感覚、安定した固視と安定姿勢が、空間的に移動すると、受動感覚、眼振と体のゆらぎのおこることが立証されます。福田 精博士の疑問は解消されました。これらの結果から、体のバランスが単純な原理で制御され、日常動作（立つ、坐る、歩く、走る、階段を上る、下りる、跳ぶ）中のバランスは大部分、反射的に制御され、上位脳の介在は少ないと考えられます。これはむしろ当然で、水中を自由に移動するサカナは、脳幹レベルですべてを実現しています。四肢が発達し、より複雑な動作の可能となった哺乳類も、バランスの制御は基本的にサカナと変わらないのです。

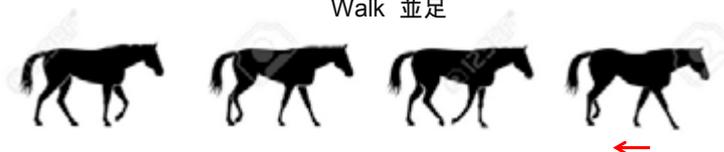
7. ロコモーションの原理

下図は web から転載した、ウマの異なる走行様式をしめします。獣は四肢で移動するので、前脚と後脚の関係、これらの接地様式の違いで、移動様式がいくつか分類されています。一見、複雑ですが、走行速度にもっとも効率のよい、四肢移動の組合せをとっているにすぎません。並足 walk は、三脚か四脚が同時に接地し、右前肢→右後肢→左前肢→左後肢の順に前方に動かします。少し速い速歩 trot は、対角線上の前肢と後肢を同時に接地し、右前肢と左後肢→左前肢と右後肢と前方に動かします。さらに走行速度が速くなると、

左右の前肢、左右の後肢で接地し、四肢すべての遊脚期をもつようになります（下図）。脳内の外界基準の後方移動（上図、赤い矢印）の速度に応じて、四肢の協調運動を変化させていますが、基本的なストラテジーは共通です。

移動空間における四足起立 (Webより)

Walk 並足



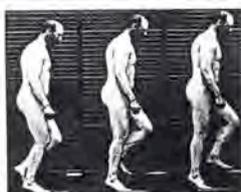
Trot 速歩



Gallop しゅう歩



歩行、走りはなぜ容易なのか？



健康者は起立、歩行、走行の難易度がほぼ等しい



歩行、走行は移動空間における両脚起立である



起立動作を外界基準の後方移動が画一的に修正

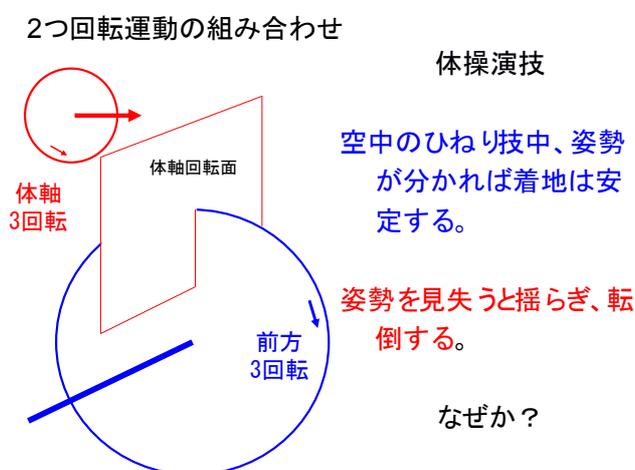


Alain Berthoz, 1991より

上図は、パリ、コレジ・ド・フランスの Berthoz 博士の論文に引用された、先人の論文の図です。階段を上る時と、歩く時の頭の位置を基準に、体の輪郭を重ねたものです。歩

行がいかにかに単純な反復運動であるかがわかります。めまいやゆらぎで受診する患者さまを観察すると、起立と歩行の難易度が、ほぼ等しいことがわかります。起立できれば歩けませんが、歩けない場合は起立もきわめて不安定です。先のウマの例と同様にヒトでも、起立面の外界が静止していれば起立、後方移動すると歩行に変わり、さらに速くなると、両下肢の遊脚期が生まれて走りになります。これら日常のロコモーションは、下肢移動を伝える固有覚→小脳→外界基準を再現する脳幹→下肢を駆動する脊髄運動系と、ループを作って反射的に制御され、上位の脳はほとんど関与しないと考えられます。

8. 難易度の高い体操演技



体操の難易度の高い演技はすべて、「5. 能動と受動の再現実験」と「6. 理論的な説明」で紹介したコリオリ刺激を利用しています、いわゆる「ひねり」です。上図は演技の模式図で、跳び箱を前方向に回転しながら移動中（実際の演技では後方回転）、体軸を回転させています。二つの回転運動を同時進行的におこない、しかも複数回にわたり回転します。コリオリの力（Coriolis' force）とは、[回転座標系](#)上を移動する場合、移動方向と垂直な方向に移動速度に比例した大きさで受ける慣性力（見かけ上の力）を意味し、1835年にフランスの Gaspard-Gustave de Coriolis（ガスパール＝ジュスターヴ・コリオリ）が提唱しました（web より引用）。

ビル屋上の回転展望レストランを歩行すると、奇妙な感覚を覚えます。室内閉鎖空間のため、視覚的には室内は静止していますが、部屋が回転するため、直線で歩行しても遠心力が脳に入力されるためです。体操演技では、前方への回転も体軸の回転も、自分で作り出しており、外力が加わってはいません。しかし、空中を高速で回転すると、下肢固有覚からの情報は絶たれ、視覚からも高速のため室内空間を知覚しにくくなります。脳内の静止外界（室内）の基準が一瞬でも失われると、能動運動は受動運動に変わり（「5. 能動と受動の再現実験」「6. 理論的な説明」の閉眼に相当する）、受動感覚とゆらぎが生まれます。

体操演技では、終始、外界を知覚しつづけないと、安定した着地ができなくなるので、難易度が高まるのです。

2012年7月15日NHKスペシャルとして「内村航平 驚異の空中感覚」がテレビ放映されました。なぜこれほど難易度の高い演技が可能なのかを、科学的に検証したものです。番組の中のインタビューで、内村選手は、①空中遊泳中でも周囲の室内が見えていて、②頭の中の小さな自分が体を動かしている、と語っています。この発言①から、空中の高速移動中も、優れた動体視力で静止外界が見えており、発言②から、演技中、意識しなくても反射的に安定姿勢が制御されていることがわかります。さらに、優れた重力方向感覚で、空中を遊泳中も、重力と慣性力が正確にベクトル合成され、ゆらぐずに着地できることがわかります。これらの現象は、回転起立台上で頭部を傾斜した時、裸眼であればゆらぐず、遮眼であるとゆらぐのと、同じ原理で説明できます。