

Title	歩行中の視線安定を維持する頭部運動と眼球運動
Author(s)	平崎, 鋭矢
Citation	大阪大学大学院人間科学研究科紀要. 2000, 26, p. 177-193
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.18910/5672
rights	
Note	

Osaka University Knowledge Archive : OUKA

<https://ir.library.osaka-u.ac.jp/>

Osaka University

歩行中の視線安定を維持する頭部運動と眼球運動

平 崎 鋭 矢

目 次

1. はじめに
2. 歩行中の頭部の動きと安定化機構
 - 2-1 歩行中の頭部の動き
 - 2-2 Compensatory head rotation を起こす要因
 - 2-3 頭部運動における耳石と半規管の役割
3. 歩行中の眼球運動と視線の維持機構
 - 3-1 歩行中の眼球の動き
 - 3-2 眼球運動を起こす要因
 - 3-3 頭部運動における耳石系と半規管系の役割
4. 今後の展望

歩行中の視線安定を維持する頭部運動と眼球運動

平崎 鋭矢

1. はじめに

ほとんど意識することはないが、歩いている時に我々の身体は上下左右に揺れている。それにもかかわらず、我々はまわりの景色をはっきりと見ることができる。これは身体の他の部分に比べ頭部の動揺が比較的小さい範囲に押さえられ、しかもその範囲内で頭部と眼球が視線の安定を保つよう協調的に動いているためである。歩行がきわめて日常のかつ生得的な、いわば人間の最も基本的な行動であることを考えると、このような頭部と眼球の動きに関する知識は、ヒトのバランス維持能力、姿勢や視線安定のための諸反射の特性などを知る基盤として欠かせない。歩行中の頭部・眼球運動の計測には広い実験室と高い計測精度を必要とするため報告は最近までは断片的なものに限られていたが、近年の機器の発達によりデータは急速に蓄積されつつある。ここでは歩行中の頭部運動と眼球運動について最近の研究例を概観し、それらが如何にして頭部姿勢と視線の安定をもたらしているのかについて述べるとともに、それらを生起する内在メカニズムについての考察を行う。

2. 歩行中の頭部の動きと安定化機構

2-1 歩行中の頭部の動き

頭部は歩行中に下肢の動きの影響を受け2-3 cmの振幅で上下に、同程度の大きさで左右に動く¹⁻⁴⁾。この上下および左右へのリニアな動き (translation) は規則的であり、歩行周期と密接に関連した周期を持つ。つまり上下動については、両方の足が地面に着き両下肢を前後に開いた時 (両脚相) に頭部の位置は低く、一方の足のみが地面に着いている時 (単脚相) に頭部の位置は高くなる (図1A)。左右方向については、一方の足の着地時に頭部は同側へ偏移する (図1B)。こうした translation は歩行中の下肢の動きに伴うもので、ヒトが2本の下肢を用いて歩く以上避けられない。しかし、頭部と視線の安定という視点からみると外乱要因となる。

これらの translation を代償するような回転運動 (rotation) を、頭部が歩行中に行っていることが最近の研究によって明らかになってきた⁵⁻¹²⁾。例えば身体の上下動に対して、頭部はその位置が高い時に前屈 (pitch down) し、低い時に後屈 (pitch up) する (図2A)。

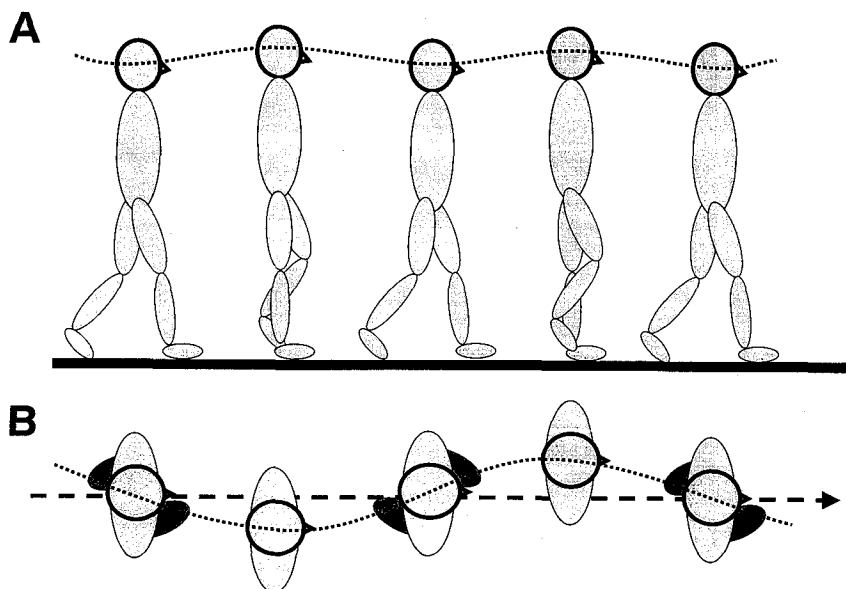


図1 歩行中の頭部の translation. A: 頭部の位置は単脚相で高く、両脚相で高くなり、周波数はステップ周期に一致する. B: 頭部は単脚相において支持脚側に偏移する. 周波数はストライド周期に一致する.

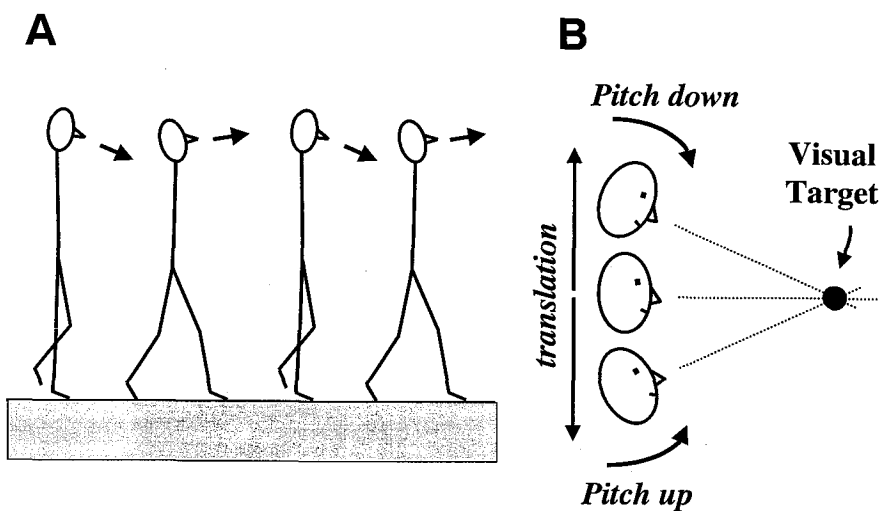


図2 Compensatory head rotation. A: 頭部はその位置が高い時に前屈 (ピッチダウン) し、低い時に後屈 (ピッチアップ) する. B: Compensatory head rotation は視線が視標を捉えるのを助けるように働く.

左右の動きに対しても同様で、身体が左に移動すると頭部は右に回旋 (yaw rotation) する。こうした頭部の回転は「代償的回転 compensatory rotation」と呼ばれ、視線の安定を助けていると考えられている (図 2 B)。

頭部に対する外乱要因は身体 translation だけではない。歩行中に体幹は前後左右に rotate する¹³⁾ ため、頭部はこれらをも代償する必要がある^{14, 15)}。Assaiante¹⁴⁾ らは成人の歩行が Stable-platform 戦略¹⁶⁾、つまり体幹に対し頭部を逆方向に回転させることによって空間内での頭部の角度位置を水平に保つ戦略 (図 3) を用いていることを示した。ただ

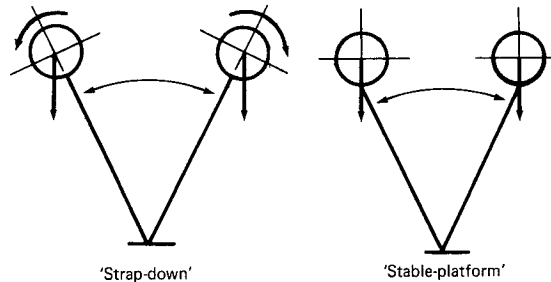


図 3 Nashner による 2 つの頭部の安定化戦略¹⁶⁾。Strap-down 戦略 (左) は頭部を体幹に対して固定する戦略で、頸部の動きが必要で無いため実行は簡単だが、体幹が揺れた場合前庭系・視覚系入力処理が複雑になる。6 歳までの子供はこの戦略を用いる¹⁴⁾。Stable-platform 戦略は頭部を空間内で安定させる戦略で、達成には複雑な頸部の動きを必要とするが、前庭系・視覚系が受ける刺激は単純になる。7 歳以上の子供と大人はこの戦略を用いることが多い¹⁴⁾。

し、体幹の角運動が完全に代償されれば、頭部の空間内での角度変化はゼロになってしまうが、実際には上述のように頭部は空間内で身体 translation を代償するようにも rotation をしている (図 2)。すなわち、歩行中には体幹 translation を代償するメカニズムと体幹 rotation を代償するメカニズムの両方が働き、その結果としての空間内での頭部の動きが視線の安定を助けていると考えられる (図 4)。

2-2 Compensatory head rotation を起こす要因

それでは、この頭部の compensatory rotation はどのようにして生じるのだろうか。動因として考えられるのは前庭系 (半規管と耳石) への刺激によって生起される vestibulo-collic reflex、固有受容器からの信号による cervico-collic reflex、随意的運動、視覚、慣性などである。しかし閉眼歩行中にも頭部の rotation が消失しないこと^{8, 10, 12)} から、視覚は少なくとも直接の動因ではない (ただし、視覚入力が存在するときにその影響を完全に無視することはできない^{17, 18)})。Cervico-collic reflex は基本的には頭部を体幹に固定するよう働くものであり、compensatory head rotation の動因とは考えにくい。慣性の影響についても否定されている。頭部の重心が大後頭穴よりも前にあることから、当初は脊椎を介して上下左右の動きが頭部に伝えられた際、慣性によって compensatory head

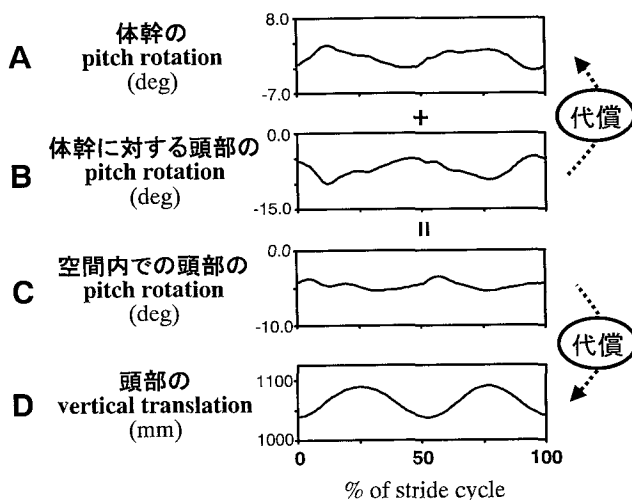


図4 自然な歩行速度 (1.4m/s) での1歩行周期における体幹の前傾・後傾 (A)、頭部の体幹に対する前屈・後屈 (pitch rotation) (B)、頭部の空間内での pitch rotation (C)、および頭部上下動 (D) の変化。頭部の体幹に対する pitch rotation (B) が体幹の動き (A) を完全に代償すれば頭部は空間内で安定するが、実際には頭部は空間内で規則的な pitch rotation を示し (C)、それが上下動 (D) を代償する。

rotation が生じ得ると考えた研究者も多かった^{8, 18)}。しかし慣性の影響力 (慣性モーメントと角加速度の積) は無視できる程度の大きさであることが Pozzo ら¹²⁾、Keshner ら^{19, 20)}、それに Guittou ら²¹⁾ の実験と計算からも明らかになった。我々のグループによるコヒーレンス解析の結果も慣性の影響を否定している²²⁾。一方、前庭障害患者で頭部の rotation のパターンが乱れること^{23, 24)}、半規管を人工的に刺激する温度検査後に頭部運動が損なわれたこと¹⁵⁾ などから、compensatory head rotation は前庭系に由来すると考えるのが現在のところ一般的である。

2-3 頭部運動における耳石と半規管の役割

上述のように、現在のところ compensatory head rotation は前庭反射に由来すると考えられている。ただし、前庭系には2つのサブシステム、すなわち直線加速度を検出する耳石系と角加速度を入力とする半規管系が存在し、それらの役割や相互関連についてはまだよくわかっていない。耳石への入力と頭部の rotation の関連を調べた Takahashi ら²⁵⁾ によると、椅子に座った被験者を1-3 Hzで上下に動かすと頭部は歩行時と似た rotation を示した。この rotation は視覚の影響を受けず垂直加速度の大きさによって振幅が変化したということで、compensatory head rotation の耳石由来説を裏付ける証拠となっている。しかし、一方で椅子に座った被験者の身体に pitch rotation の刺激を与えると頭部 pitch rotation が生じたという報告もある^{19, 26)}。おそらく、半規管頸反射は体幹に対する頭部の rotation を生起して頭部の角度位置を空間内で保持するように働き、

耳石頸反射は身体の translation を代償する空間内での頭部の rotation を引き起こすのだろう。実際、歩行速度を変化させることによって頭部に対する直線および角加速度刺激の大きさを統制した我々の実験から、遅い歩行では頭部は体幹の角運動をほぼ完全に代償し空間内での角度位置を保つこと（すなわち半規管頸反射が重要な役割を持つこと）、中程度から速い歩行では頭部が受ける直線化速度の増大を反映して空間内での頭部の compensatory rotation が生じることが明らかになった²²⁾。つまり、遅い歩行では半規管頸反射、中程度以上の速度で歩く際には耳石頸反射が頭部と視線の安定に重要な役割を果たすと言える。

遅い歩行では頭部が空間内での角度位置を保持するため上下動を代償する rotation は生じないが、頭部上下動の振幅も小さいため網膜上の像のゆれは最大でも0.86度と網膜中心窩の角度を下回る。また、像の網膜上でのスリップ速度も最大で2.7deg/sと許容速度の範囲内に収まるため明瞭な視覚は損なわれない。歩行中の頭部・体幹部調節戦略に対する耳石と半規管の貢献は歩行速度によって異なるが、いずれにせよ視覚の安定を助けるようなメカニズムが働いている。

3. 歩行中の眼球運動と視線の維持機構

3-1 歩行中の眼球の動き

頭部は compensatory rotation を行うが、それは視線安定を完全に達成するものではない。Pozzo ら¹²⁾ や Demer ら¹⁸⁾ によると、視標が2 m先にある時、頭部の pitch rotation によって頭部の naso-occipital axis (前後軸) が焦点を結ぶ点 (Head Fixation Point¹²⁾、図5) は視標よりも手前であったという。すなわち頭部は上下動を過度に代償しているわけである。そのずれを補うために、歩行中には周期的な眼球の compensatory rotation が必要となる。

Grossman ら⁹⁾ は足踏みの際の頭部と眼球の rotation を計測し、眼球は頭部とは逆方向に rotation することを報告した。一方、Bloomberg ら⁶⁾ は Grossman らとは逆に、眼球と頭部は協調して同方向に動くとして述べている。これら2つの相反する結果の原因は視標の距離にある。Grossman らが視標を100m先に設定したのに対し、Bloomberg らの視標距離は30cmであった。我々の計測によると、頭部のピッチ運動は視標の距離によって若干変化するがその変化量はわずかである²⁷⁾。したがって、Head fixation point の位置も大きくは変わらず、それよりも近い視標を見る際(頭部回旋が不十分な時)には眼球は頭部と協調して回転し、遠い視標を見る際(頭部が過度に回旋する時)には逆方向に rotation することになる(図5)²⁸⁾。我々が実験によって確認した歩行中の頭部と眼球の運動を図6²⁷⁾に示す。

視覚の正確さの低下は、網膜上の像の移動速度が速すぎることで、網膜中心窩から像がずれることによって引き起こされるが、歩行中においては頭部と眼球の協調的な運動

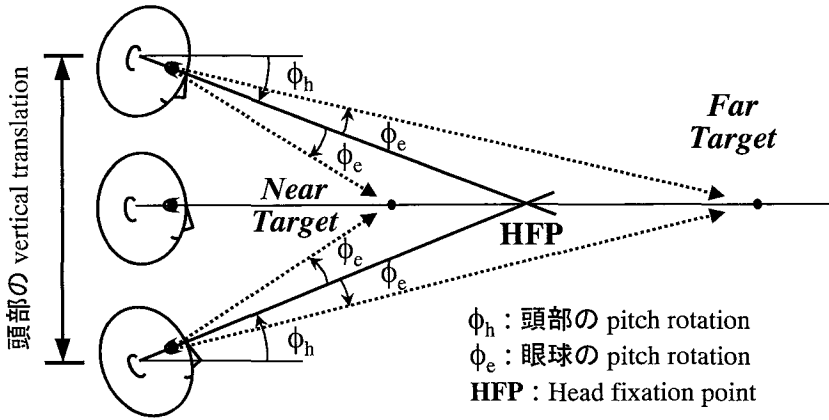


図5 視標距離と眼球運動の関係²⁸⁾。視標が Head Fixation Point より近い場合には眼球は頭部と同方向に、遠い場合は逆方向に rotation をする必要がある。

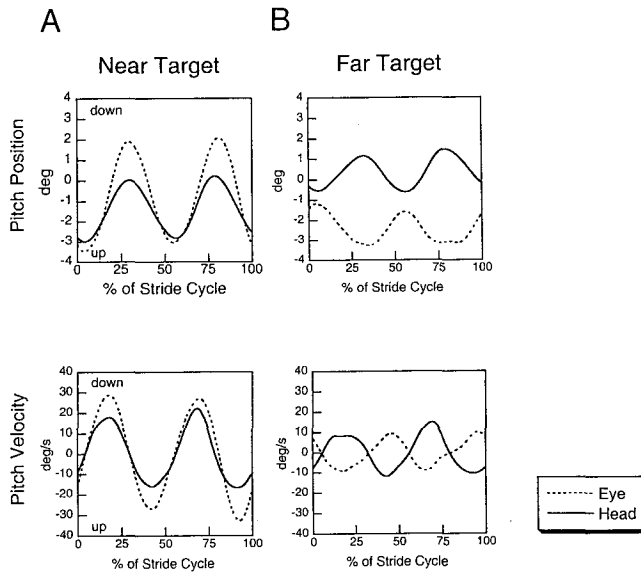


図6 歩行中の眼球と頭部の pitch rotation. A: 視標距離が近い場合には、眼球 (点線) と頭部 (実線) の動きの位相は揃っている。B: 視標が遠い場合には眼球的動きは頭部の動きから180度ずれる。Mooreら²⁷⁾より改変。

により、視線最大速度は毎秒2度以下になる⁹⁾。これは視覚の正確さの低下をまねく毎秒2-4度^{29, 30)}より小さい。また中心窩からの像のずれを見積もる視線の変位の標準偏差も0.4度以下で、中心窩の大きさ(約50分³¹⁾)に収まる値となり、頭部と眼球の協調運動が歩行中の視線安定を維持していることを裏付けている。

3-2 眼球運動を起こす要因

歩行中に眼球の compensatory rotation を生じさせるのが前庭動眼反射であることはほぼ間違いないだろう。Smooth pursuit による眼球運動は、歩行時のように動きの周波数が1 Hzを越える場合はうまく働かないことが広く知られている。一方、暗所（視覚入力の無い状態）での歩行中にも眼球運動のゲイン（眼球 rotation 速度/頭部 rotation 速度）は明所での値とほぼ同じであったことが Demer ら¹⁸⁾によって報告されている。また、Das ら^{32, 33)}が健常者と前庭障害患者を被験者に、頭部の動きに合わせて動く視標を歩行中に目で追う能力を比較したところ、健常被験者の達成度は患者のそれより低かった。つまり健常者では歩行中には前庭動眼反射が強く働き、眼球を頭部に対して回転させようとしたということである。

ただし、視覚入力は歩行中における眼球 compensatory rotation の直接動因ではないが、存在する場合はある程度の影響を持つ。Demer ら^{17, 18)}によると、拡大眼鏡をかけた被験者の前庭動眼反射のゲインは眼鏡の倍率とともに上昇した。また、ヒトでは弱いとされる視機性反応も、歩行中の眼球運動に何らかの影響を及ぼしている可能性はある。

3-3 頭部運動における耳石系と半規管系の役割

ここで頭部運動のところで取り上げたのと同様の疑問が生じる。すなわち耳石と半規管の眼球運動生成に果たす相対的な役割についてである。上述の Grossman⁹⁾と Bloomberg⁶⁾の実験結果が示す通り、視標距離によって眼球運動と頭部運動の関係は逆になる。我々は最近、歩行中に視標の距離を変化させる実験を行い、この眼球運動の位相逆転が耳石眼反射と半規管眼反射の相対的重要性の変化によるものであると提案した²⁷⁾。つまり、眼球が頭部とは逆方向に動く場合（視標が遠い場合）には、頭部の rotation による回転加速度を入力とした半規管眼反射が働いていると考えられる。一方、眼球が頭部と同方向に動くケース（視標が近い場合）では、眼球は頭部の translation を代償するように動くことになり、したがってリニアな加速度を入力とする耳石眼反射が働いていると考えられる。頭部が上方に動けば耳石眼反射により眼球は下方に回転しようとするが、同時に頭部自体も compensatory rotation により前屈するので、これによる角加速度を入力として半規管眼反射が生起され眼球を上方に回転させようとする。つまり歩行中に2つの前庭眼反射は互いに相反する働きを持つことになる（図7）。歩行中の眼球運動は視標の距離によってこれら2つの前庭眼反射を切り替えながら用いているのであろう。

しかし、2つの反射を如何にして切り替えているかについてはよくわかっていない。一般に、耳石眼反射は半規管眼反射に比べ非常に弱いとされており、遠い視標を見る際に後者が前者をマスクしているであろうことは容易に想像できる。問題は近い視標を見る場合に何故耳石眼反射によると思われる眼球運動が現れるかである。視標が近づくと耳石眼反射のセンシティブリティが高くなることが報告されている³⁴⁾が、同様に半規管眼反射のゲインも高くなる³⁵⁾ことから、これだけでは眼球運動の位相逆転を説明でき

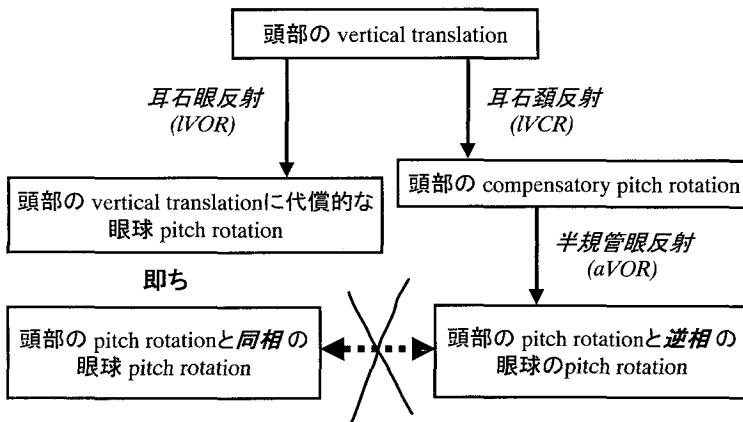


図7 歩行中に、耳石眼反射 (IVOR) は眼球を頭部と同方向に、半規管眼反射 (aVOR) は逆方向に rotation させるように働く。

ない。我々は、視覚入力による半規管眼反射の抑制が眼球運動の位相逆転を生じさせているという仮説を提唱している。というのも、我々の実験において、椅子に座った被験者に頭部に固定された視標 (30cmの距離) を見ながら 2 Hz で能動的に頭部を pitch rotation させたところ、位相が逆転した眼球運動が観察された (図 8 B, C) からである²⁷⁾。通常、視標が空間内に固定されている条件では、頭部・眼球間の位相のずれは約 180 度となる。つまり、半規管眼反射によって、眼球運動が頭部運動をよく代償するわけである。視標が頭部に固定され頭部とともに動く条件で周波数が 1 Hz と低い場合は、眼球運動はほぼ完全に抑制される (図 8 A)。いわゆる visual suppression である。ところが、この条件で周波数を歩行と同程度の 2 Hz に上げると、位相がサイクルごとに変化する眼球運動が観察され、数秒間に渡って本来の半規管反射による眼球運動 (頭部運動との位相のずれが約 180 度) から完全に逆転した眼球運動 (頭部運動との位相のずれが約 0 度) を示すこともあった (図 8 B, C)²⁷⁾。

半規管眼反射が視覚入力によって逆転しうるならば、歩行中において近い視標を固視する際の眼球運動の位相逆転、および眼球速度の増加 (図 6) も説明できる。図 8 D に示すように、我々の被験者が 25cm の距離にある視標を見ながら歩いた際の典型的な頭部運動データを用いて、半規管眼反射が逆転するという仮定に基づいて眼球運動速度を計算したところ、眼球運動の推定値 (図 8 D、破線 + 白丸) は実測値 (実線 + 黒丸) とほぼ一致した²⁷⁾。もちろん図 8 B, C に示すように、半規管眼反射は常に逆転するわけではないので、この説明だけでは近い視標を固視する際の一貫した眼球運動の位相逆転や眼球速度の増加を十分には説明しきれないが、ひとつの可能性を示したといえるだろう。

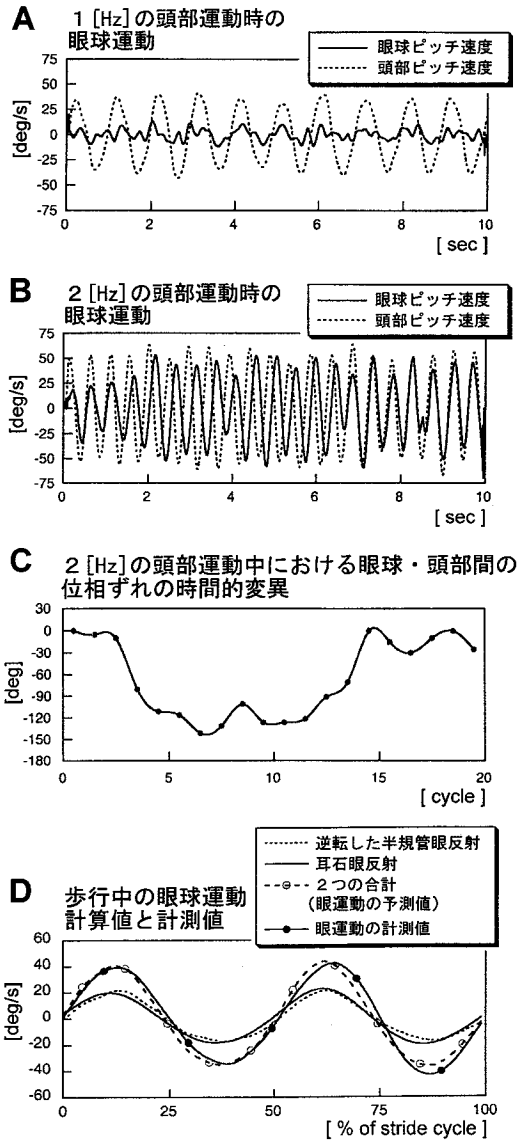


図8 視覚的抑制による眼球運動の変化。A：頭部とともに動く視標を見ながら1 Hzで能動的に頭部を rotation させた場合、眼球運動はほぼゼロになる（半規管眼反射の視覚的抑制）。B：しかし頭部 rotation の周波数を歩行時と同程度の2 Hzに上げると、抑制が不可能になり眼球運動が再び現れる。C：その位相はサイクルごとに変化し、逆転する場合もある（最初の3 cycles と最後の5 cycles）。D：半規管眼反射が逆転するという前提で計算した眼球速度と実際の計測による眼球速度の比較。まず Paige ら³⁰⁾が視標距離30cmでの値として報告している耳石眼反射のセンシティブリティ (0.65 deg/cm) を用いて、頭部上下動データから耳石眼反射による眼球速度 (実線) を計算し、次に半規管眼反射による眼球速度を、ゲインを1.0と仮定して頭部ピッチ運動から計算した後、上述の仮定に基づいてこれを逆転させた (点線)。これら2つの和が予測眼球速度となる (図8D、破線+白丸)。その結果、予測値は実際の計測による眼球速度 (実線+黒丸) とほぼ一致した。Moore ら²⁷⁾より改変。

4. 今後の展望

調整された頭部と眼球の動きは、歩行という日常的な動作中の明確な視覚の維持に中心的役割を持つ。Grossman ら⁸⁾や Takahashi ら³⁷⁾先駆的研究から10年あまりを経て、現在はそのメカニズムの特性を探る入り口によりやくたどり着いたといえる。我々は、歩行中の頭部と眼球運動における前庭系の2つのサブシステム(耳石と半規管)の相対的な重要性について既に述べたような仮説を提唱した^{22, 27)}が、それらは現在のところ周波数解析から導き出された仮説に過ぎない。その検証には、耳石のみ、あるいは半規管のみに選択的に何らかの影響を与えられた被験者を用いて実験を行う必要である。そういった被験者として最も適切な候補のひとつは、微小重力空間に適應した宇宙飛行士であろう。微小重力空間においては、重力という直線加速度が無視できる程度になるため、耳石(特に球形囊)への入力が大きく変化する。一方、半規管は重力加速度の有無によってほとんど影響を受けない。したがって、地上へ帰還した宇宙飛行士においては、耳石の反応特性のみが選択的に変化していることになる。実際、帰還直後には彼らは歩行を行うことが困難であると報告されている^{7, 38-47)}。帰還した宇宙飛行士が歩行する際の頭部と眼球運動を計測することは、耳石と半規管の関連についての我々の仮説を検証する有効な手段となるだろう。こうした研究は、新しい平衡機能検査法や宇宙飛行士の地上再適應トレーニングプログラムの開発にも役立つという実用的な意義も持ち、重要な今後の課題のひとつと言える。

もうひとつの課題は、角を曲がる、あるいはカーブを描くような歩行中の頭部・眼球運動の解析である。知見が少ないこともあり今回は割愛したが、日常において頻繁に行われるこうした歩行を調べる重要性は言うまでもない。このような歩行中には求心加速度という新たな要素が付け加わるため、姿勢の制御にも大きな変化が生じる⁴⁸⁻⁵⁰⁾。求心加速度は耳石(特に卵形囊)のみに影響を与えるので、上記の耳石と半規管の役割について考える手がかりももたらす。またカーブを描く際には風景が視野を横に流れるため、視線を安定させるための眼球運動にも直線歩行には無い動き(眼振)が生じることになる⁴⁹⁾。円盤型トレッドミル、三次元位置計測装置等の普及により、ここ数年で弧を描く歩行中の頭部と眼球運動についての成果も徐々に報告されつつある⁴⁸⁻⁵⁵⁾。今後が期待される研究対象である。

注

- 1 Cappozzo, A. Analysis of the linear displacement of the head and trunk during walking at different speeds. *J. Biomech.* 14: 411-425, 1981.
- 2 Murray, M. P., Drought, A. B., and Kory R. C. Walking patterns of normal men. *J. Bone & Joint Surg.* 46-A: 335-360, 1964.

- 3 Perry, J. *Gait Analysis. Normal and Pathological Function*. New Jersey, Slack Inc., 1992.
- 4 Waters, R. L., Morris, J., and Perry, J. Translational motion of the head and trunk during normal walking. *J. Biomech.* 6: 167–172, 1973.
- 5 Berthoz, A. and Pozzo, T. Intermittent head stabilization during postural and locomotory tasks in humans. In: *Development, Adaptation and Modulation of Posture and Gait*, edited by B. Amblard, A. Berthoz, and F. Clarac. Amsterdam: Elsevier, 1988, p.189–198.
- 6 Bloomberg, J. J., Reschke, M. F., Huebner, W. P., and Peters, B. T. The effects of target distance on eye and head movement during locomotion. In: Cohen, B., Tomko, D. L. and Guedry, F.(eds.). *Sensing and Controlling motion: Vestibular and Sensorimotor Function*, *Ann. NY Acad. Sci.* 656, pp. 699–707, 1992.
- 7 Bloomberg, J. J., Peters, B. T., Smith, S. L., Huebner, W. P., and Reschke M. F. Locomotor head–trunk coordination strategies following space flight. *J. Vestibular Res.* 7: 161–177, 1997.
- 8 Grossman, G. E., Leigh, R. J., Abel, L. A., Lanska, D. J., and Thurston, S. E. Frequency and velocity of rotational head perturbations during locomotion. *Exp. Brain Res.* 70: 470–476, 1988.
- 9 Grossman, G. E., Leigh, R. J., Bruce, E. N., Huebner, W. P., and Lanska, D.J. Performance of the human vestibuloocular reflex during locomotion. *J. Neurophysiol.* 62: 264–272, 1989.
- 10 Hirasaki, E., Kubo, T., Nozawa, S., Matano, S., and Matsunaga, T. Analysis of head and body movements of elderly people during locomotion. *Acta Otolaryngol.* (Stockholm) Suppl. 501: 25–30, 1993.
- 11 Pozzo, T., Berthoz, A., and Lefort, L. Head kinematics during various motor tasks in humans. *Progr. Brain Res.* 80: 377–383, 1989.
- 12 Pozzo, T., Berthoz, A., and Lefort, L.. Head stabilization during various locomotor tasks in humans. I. Normal subjects. *Exp. Brain Res.* 82: 97–106, 1990.
- 13 Thorstensson, A. L. F., Nilsson, J., Carlson, H., and Zomlefer, M. R. Trunk movements in human locomotion. *Acta Physiol. Scand.* 121: 9–22, 1984.
- 14 Assaiante, C. and Amblard, B. Ontogenesis of head stabilization in space during locomotion in children: influence of visual cues. *Exp. Brain Res.* 93: 499–515, 1993.
- 15 Kubo, T., Kumakura, H., Hirakawa, Y., Yamamoto, K., Imai, T., and Hirasaki, E. Three–dimensional Analysis of human locomotion before and after caloric stimulation. *Acta Otolaryngol.* (Stockholm) 117: 143–148, 1997.
- 16 Nashner, L. M. Strategies for organization of human posture. In: *Vestibular and Visual Control on Posture and Locomotor Equilibrium*, edited by Igarashi M, Black FO. Basel: Karger, 1985, p.1–8.
- 17 Demer, J. L., Goldberg, J., and Porter, F. I. Effect of telescopic spectacles on head stability in normal and low vision. *J. Vestibular Res.* 1: 109–122, 1991.
- 18 Demer, J. L. and Viirre, E. S. Visual–vestibular interaction during standing, walking, and running. *J. Vestibular Res.* 6: 295–313, 1996.
- 19 Keshner, E. A., Cromwell, R. L., and Peterson, B. W. Mechanisms controlling human head stabilization. II. Head–neck characteristics during random rotations in the vertical plane. *J. Neurophysiol.* 73: 2302–2312, 1995.
- 20 Keshner, E. A. and Peterson, B. W. Mechanisms controlling human head stabilization. I. Head–neck dynamics during random rotations in the horizontal plane. *J. Neurophysiol.* 73: 2293–2301, 1995.
- 21 Guitton, D., Kearney, R. E., Wereley, N., and Peterson, B. W. Visual, vestibular and voluntary

- contributions to human head stabilization. *Exp. Brain Res.* 64 : 59–69, 1986.
- 22 Hirasaki, E., Moore, S., Raphan, T., and Cohen, B. Effect of walking velocity on vertical head and body movements during locomotion. *Exp. Brain Res.* 127 : 117–130, 1999.
- 23 Grossman, G. E. and Leigh, R. J. Instability of gaze during locomotion in patients with deficient vestibular function. *Ann. Neurol.* 27 : 528–532, 1990.
- 24 Pozzo, T., Berthoz, A., Lefort, L., and Vitte, E. Head stabilization during various locomotor tasks in humans. II. Patients with bilateral peripheral vestibular deficits. *Exp. Brain Res.* 85 : 208–217, 1991.
- 25 Takahashi, M. Head stability and gaze during vertical whole-body oscillations. *Ann. Otol. Rhinol. Laryngol.* 99 : 883–888, 1990.
- 26 Keshner, E. A., Cromwell, R. L., Rovai, G., and Peterson, B. W. Mechanisms of head stabilization during random rotations in the pitch plane. In : Cohen, B., Tomko, D. L. and Guedry, F. (eds.). Sensing and Controlling motion : Vestibular and Sensorimotor Function, *Ann. NY Acad. Sci.* 656, pp. 937–939, 1992.
- 27 Moore, S. T., Hirasaki, E., Cohen, B., and Raphan, T. Effect of viewing distance on the generation of vertical eye movements during locomotion. *Exp. Brain Res.* 129 : 347–361, 1999.
- 28 平崎鋭矢. 歩行中の頭部と視線の安定は如何にしてなされるか. バイオメカニズム学会編、バイオメカニズム15 (印刷中) .
- 29 Barnes, G. R. and Smith, R. The effect on visual discrimination of image movement across the stationary retina. *Aviat. Space Environ. Med.* 52 : 466–472, 1981.
- 30 Westheimer, G. and McKee, S. P. Visual acuity in the presence of retinal-image motion. *J. Opt. Soc. Am.* 65 : 847–850, 1975.
- 31 Millodot, M. Variation of visual acuity in the central region of the retina. *Brit. J. Physiol. Opt.* 27 : 24–29, 1972.
- 32 Das, V. E., Zivotofsky, A. Z., DiScenna, A. O., and Leigh R. J. Head perturbations during walking while viewing a head-fixed target. *Aviat. Space Environ. Med.* 66 : 728–732, 1995.
- 33 Das, V. E., Thomas, C. W., Zivotofsky, A. Z., and Leigh, R. J. Measuring eye movements during locomotion : Filtering techniques for obtaining velocity signals from a video-based eye monitor. *J. Vestibular Res.* 6 : 455–461, 1996.
- 34 Paige, G. W. The influence of target distance on eye movement responses during vertical linear motion. *Exp. Brain Res.* 77 : 585–593, 1989.
- 35 Viirre, E. S. and Demer, J. L. The human vertical vestibulo-ocular reflex during combined linear and angular acceleration with near-target fixation. *Exp. Brain Res.* 112 : 313–324, 1996.
- 36 Paige, G. D. Barnes, G. R., Telford, L. and Seidman, S. H. Influence of sensorimotor context of the linear vestibulo-ocular reflex. In : Highstein, S. M., Cohen, B. Buettner-Ennever, J. A. (eds.) *New Directions in Vestibular Research, Ann. N.Y. Acad. Sci., New York*, 781, pp.322–331, 1996.
- 37 Takahashi, M., Hoshikawa, H., Tsujita, N., and Akiyama, I. Effect of labyrinthine dysfunction upon head oscillation and gaze during stepping and running. *Acta Otolaryngol.* (Stockholm) 106 : 348–353, 1988.
- 38 Reschke, M. F., Bloomberg, J. J., Harm, D. L., and Paloski, W. H. Space flight and neurovestibular adaptation. *J. Clin. Pharmacol.* 34 : 609–617, 1994.
- 39 Homick, J. L. and Reschke, M. F. Postural equilibrium following exposure to weightless space flight. *Acta Otolaryngol.* 83 : 455–464, 1977.

- 40 Kenyon, R. V. and Young, L. R. M.I.T./Canadian vestibular experiments on the Spacelab-1 mission. 5: Postural responses following exposure to weightlessness. *Exp. Brain Res.* 64: 335-346, 1986.
- 41 Kozlovskaya, I. B., Kriendich, Y. V., Oganov, V. S. and Koserenko, O. P. Pathophysiology of motor functions in prolonged manned space flights. *Acta Astoronautica* 8: 1059-1072, 1981.
- 42 Chekirda, I. F., Bogdashevskiy, A. V., Yeremin, A. V. and Kolosov, I. A. Coordination structure of walking of Soyuz-9 crewmembers before and after flight. *Kosmicheskaya Biologiya i Medistina* 5: 48-52, 1971.
- 43 Chekirda, I. F. and Yeremin, A. V. Dynamics of cyclic and acyclic locomotion of the Soyuz-18 crew after a 63-day space mission. *Kosmicheskaya Biologiya i Aviakosmicheskaya Meditsina* 4: 9-13, 1977.
- 44 Paloski, W. H., Reshcke, M. F., Black, F. O., Doxey, D. D., and Harm, D. L. Recovery of postural equilibrium control following space flight. In: Cohen, B., Tomko, D. L. and Guedry, F. (eds.). Sensing and Controlling motion: Vestibular and Sensorimotor Function, *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 656, pp.747-754, 1992.
- 45 Reschke, M. F., Bloomberg, J. J., Paloski, W. H., Harm, D. L. and Parker, D. E. Physiological adaptation to space flight; neurophysiological aspects: sensory and sensory-motor function. In: Nicogossian, A. E., Leach-Huntoon, C. and Pool, S. L. (eds.). *Space Physiology and Medicine*. 3rd edition, Philadelphia, Lea and Febiger, pp.261-285, 1994.
- 46 McDonald, P. V., Basdogan, C., Bloomberg, J. J. and Layne, C. S. Lower limb kinematics during treadmill walking after space flight: Implications for gaze stabilization. *Exp. Brain Res.* 112: 325-334, 1996.
- 47 Layne, C. S., McDonald, P. V. and Bloomberg, J. J. Neuromuscular activation patterns during locomotion after space flight. *Exp. Brain Res.* 113: 104-116, 1997.
- 48 Grasso, R., Glasauer, S., Takei, Y., and Berthoz, A. The predictive brain: anticipatory control of head direction for the steering of locomotion. *Neuroreport* 7: 1170-1174, 1996.
- 49 Hirasaki, E., Moore, S. T., Raphan, T., Weinberger, J. and Cohen B. Head movements during circular locomotion in normal subjects. *Soc. Neurosci. Abstr.* 23: 153, 1998.
- 50 Imai, T., Hirasaki, E., Moore, S. T., Raphan, T. and Cohen, B. Stabilization of gaze when turning corners during overground walking. *Soc. Neurosci. Abstr.* 23: 415, 1998.
- 51 Grasso, R., Assaiante, C., Prévost, P. and Berthoz, A. Development of anticipatory orienting strategies during locomotor tasks in children. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 22: 533-539, 1998.
- 52 Grasso, R., Prévost, P., Ivanenko, Y. P. and Berthoz, A. Eye-head coordination for the steering locomotion in humans: An anticipatory synergy. *Neurosci. Letter* 253: 115-118, 1998.
- 53 Ito, S., Odahara, S., Hiraki, M., and Idate, M. Evaluation of imbalance of the vestibulo-spinal reflex by "The circular walking test." *Acta Otolaryngol.* (Stockholm) Suppl. 519: 124-126, 1995.
- 54 Takei, Y., Grasso, R., Amorim, M. A., and Berthoz, A. Circular trajectory formation during blind locomotion: a test for path integration and motor memory. *Exp. Brain Res.* 115: 361-368, 1997.
- 55 Takei, Y., Grasso, R., and Berthoz, A. Quantitative analysis of human walking trajectory on a circular path in darkness. *Brain. Res. Bull.* 40: 491-496, 1996.

Eye–Head–Trunk Coordination Strategies for Gaze Stabilization during Locomotion.

Eishi HIRASAKI

This article summarizes newly published findings of eye–head–trunk coordination strategies during walking. I attempt to place them including our findings within the historical framework of previous studies, and discuss underlying mechanisms that control head and eye movements during walking.

Walking is a natural daily behavior that induces linear and angular head perturbations. The head oscillates vertically and horizontally, and rotates in three planes to compensate for its translations. This “compensatory head rotation” during walking has been considered to be induced by the vestibulo–collic reflexes. The relative contribution of the otolith organs and semicircular canals, however, is not clear. Our study of head and trunk movements while walking throughout the range of possible speeds enabled us to obtain a clearer picture of the motor mechanisms responsible for head movements and their relationship to trunk motion during locomotion. It suggests that two mechanisms are used to maintain a head stability, and the relative contribution of each mechanism to head orientation depends on the frequency of head movement and consequently on walking velocity. Considering the frequency characteristics of the compensatory head rotation, it is postulated that the angular vestibulocollic reflex (aVCR) achieves head stability at low walking speeds, while the linear vestibulocollic (IVCR) reflex is predominately responsible for producing compensatory head pitch movement at higher speeds.

To stabilize the gaze orientation during locomotion coordinated eye and head movements are essential. During natural walking the phase of eye rotation relative to head rotation is dependent on the viewing distance, while head translation and rotation are relatively unaffected and tend to maintain the “head fixation point” despite changing viewing distance. When viewing a far target, the vertical eye pitch rotation is 180° out of phase with the head pitch rotation, indicating that the angular vestibuloocular reflex (aVOR) is generating the eye movement response. With a close target, eye pitch rotation is in phase with head pitch rotation and compensates for vertical head translation, suggesting that activation of the linear vestibuloocular reflex (IVOR) contributes to the eye movement response. The results of our experiments using fixed–body active head pitch rotation while viewing a head–fixed target indicated that visual suppression modifies both the gain and phase characteristics of the aVOR at frequencies encountered during locomotion. We proposed that visual suppression may shift the phase of the aVOR to

augment the IVOR when viewing close targets during locomotion.

In this context, I have taken the view that correct transduction and integration of signals from otoliths and canals is essential to maintaining stable vision and head orientation control during natural linear walking. One of the best ways to verify this hypothesis is to investigate head and eye movements during postflight locomotion of the astronauts. Such a study will provide us with the information about the influence of the microgravity environment on the otolith organs, and consequently on the relative contribution of the otoliths and semicircular canals to the head and gaze stability during locomotion, and is one of the major topics of future studies.