



Title	ヒトおよびテナガザルにおける樹上二足運動の分析から探る人類の直立二足歩行の進化
Author(s)	藤原, 峻宇
Citation	大阪大学, 2025, 博士論文
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.18910/101593
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

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

The University of Osaka

博　　士　　論　　文

ヒトおよびテナガザルにおける樹上二足運動の
分析から探る人類の直立二足歩行の進化

2025 年 3 月

大阪大学大学院人間科学研究科人間科学専攻
行動生態学講座生物人類学研究分野

藤原　峻宇

目次

第 1 章 序論	1
1.1 ヒトに特有な直立二足歩行	1
1.2 直立二足歩行の進化：樹上二足歩行仮説.....	3
1.3 生息環境の変化に伴い必要とされる運動変化	12
1.4 環境変化がもたらす二足歩行と形態変化.....	19
1.5 生息環境の変化に伴う人類の二足歩行変化の推定方法.....	22
1.6 問題の所在と本研究の目的	24
1.7 本論文の構成	26
第 2 章 ポールおよび平地条件におけるテナガザル二足歩行の運動学的および運動力学的戦略の比較	27
2.1 緒言	27
2.1.1 これまで行われてきた霊長類の樹上二足歩行研究	27
2.1.2 テナガザルの樹上二足歩行	27
2.1.3 問題の所在と本研究の目的	29
2.2 方法	30
2.2.1 動物	30
2.2.2 身体標点	30
2.2.3 計測条件および計測環境.....	32
2.2.4 データ解析.....	32
2.2.4.1 運動学的データの処理	32
2.2.4.2 ストライド長の計算.....	34
2.2.4.3 ステップ長の計算	34
2.2.4.4 平均速度の計算	36
2.2.4.5 Duty 比の計算.....	36
2.2.4.6 歩隔の計算	36
2.2.4.7 ストライド頻度の計算	36
2.2.4.8 時間的左右対称性の計算	37
2.2.4.9 身体重心の計算	37
2.2.4.10 重心の高さの計算	37

2.2.4.11	重心の左右変位の計算	39
2.2.4.12	重心と右足部の左右方向距離	39
2.2.4.13	重心の上下方向成分の速度の計算	40
2.2.4.14	関節角度の計算	40
2.2.4.15	支持基体反力データの処理	41
2.2.4.16	支持基体反力上下方向成分の最大値の計算	41
2.2.4.17	接地時間の計算	41
2.2.4.18	支持基体反力左右方向成分の可動域の計算	41
2.2.4.19	支持基体反力上下方向成分の力積の計算	42
2.2.4.20	統計学的分析	42
2.3	結果	42
2.3.1	時空間パラメータ	42
2.3.2	重心運動	44
2.3.3	関節角度	44
2.3.4	支持基体反力	49
2.4	考察	55
2.4.1	ポールおよび平地条件における時空間パラメータの比較	55
2.4.2	ポールおよび平地条件における前額面内の関節角度と重心の左右変位の比較	58
2.4.3	ポールおよび平地条件における矢状面内の関節角度と重心の高さの比較	62
2.5	本章の総括	65
第 3 章 ポールおよび平地条件におけるヒト二足歩行の運動学的および運動力学的戦略の比較		67
3.1	緒言	67
3.1.1	外反膝および足部把握性の有無と樹上二足歩行の関係	67
3.1.2	問題の所在と本研究の目的	67
3.2	方法	70
3.2.1	対象	70
3.2.2	身体標点	70
3.2.3	計測条件および計測環境	72
3.2.4	データ解析	74

3.2.4.1	運動学的データの処理	74
3.2.4.2	支持基体反力データの処理	76
3.2.4.3	統計学的分析	76
3.3	結果	76
3.3.1	時空間パラメータ	77
3.3.2	重心運動	77
3.3.4	関節角度	82
3.3.5	支持基体反力	87
3.4	考察	94
3.4.1	10cm、20cm および平地条件における時空間パラメータの比較	94
3.4.2	10cm、20cm および平地条件における前額面内の関節角度と重心の左右変位の比較	94
3.4.3	10cm、20cm および平地条件における矢状面内の関節角度と重心の高さの比較	98
3.4.4	10cm、20cm および平地条件における力積の比較	102
3.5	本章の総括	102
第4章	総合論議	104
4.1	ヒトとテナガザルに共通する運動学的および運動力学的変化	104
4.2	ヒトとテナガザルで異なる運動学的および運動力学的変化	105
4.3	人類の膝関節形態の経時代的变化とその要因	109
4.4	今後の課題と展望	116
4.4.1	テナガザルの個体数の増加	116
4.4.2	テナガザルの体幹・後肢関節角度における左右非対称性	116
4.4.3	ポールおよび平地上二足歩行における立脚期中の速度の統制	117
4.4.4	他の霊長類種が行う樹上二足歩行の計測	117
第5章	要約	119
	引用文献	123
	付録	136
付録 1.	10cm、20cm、平地条件における各被験者の二足歩行の様子	136
付録 2.	10cm、20cm、平地条件における各被験者の時空間パラメータ	140
付録 3.	10cm、20cm、平地条件における各被験者の重心の高さ	142
付録 4.	10cm、20cm、平地条件における各被験者の重心の左右変位	143

付録 5. 10cm、20cm、平地条件における各被験者の重心と右足部の左右方向距離	144
付録 6. 10cm、20cm、平地条件における各被験者の体幹重心の左右変位.....	145
付録 7. 10cm、20cm、平地条件における各被験者の関節角度	146
付録 8. 10cm、20cm、平地条件における各被験者の運動力学的パラメータ ...	157
付録 9. 10cm、20cm、平地条件における各被験者の支持基体反力.....	159
付録 10. ポール、平地条件におけるテナガザルの大腿・下腿関節角度	162
付録 11. シロテナガザルの右大腿骨顆角の計測方法	166
謝辞	167

第1章 序論

1.1 ヒトに特有な直立二足歩行

ヒト (*Homo sapiens*) は直立二足歩行を主な運動様式としている点について霊長類の中では極めて特徴的であり、いわゆるヒトらしい特徴の根源は直立二足歩行の獲得にある。直立二足歩行は、上肢を移動運動から解放することによって、巧みな手指運動、道具の製作や使用、調理、食料・道具・乳児の運搬、強大な下肢の獲得、蹠行した足部の獲得、乳児を抱えたままでの移動を可能にした(木村, 2014; Kimura, 2019; 香原, 1975; 図 1.1)。さらに、現生ヒトの特徴である巨大な脳の発達や音声言語の獲得、豊かな顔面の表情も直立二足歩行の獲得がゆえに可能になったと考えられている(木村, 2014; 香原, 1975; 図 1.1)。つまり、ヒトらしい特徴は直立二足歩行に発端している。

ヒトが行う直立二足歩行はヒト以外の霊長類(非ヒト霊長類)が行う二足歩行とは異なる。非ヒト霊長類は主に樹上環境に生息しており、彼らは複数の運動様式を持つ。非ヒト霊長類の中で、ヒトに最も近縁とされる類人猿(テナガザル、オランウータン、ゴリラ、チンパンジー、ボノボ)は樹上環境を主な生息域とするが、時折地上を移動することもあり、野生下で二足歩行を行うことが観察されている(Nowak and Reichard, 2016)。直立二足歩行の大きな特徴は、体幹が地面に対して垂直に立ち、股関節と膝関節が大きく伸展している点にある(Kimura, 2019; 図 1.2a)。一方、非ヒト霊長類(主に類人猿)を含む多くの哺乳類の二足歩行は体幹が前傾し、股関節と膝関節が屈曲している(Kimura, 2019; 図 1.2b)。

類人猿は二足歩行以外に、垂直木登り、前肢を用いて樹枝の下にぶら下がる懸垂(ブラキエーション)、ナックルウォークと呼ばれる四足歩行、後肢を用いて連続していない樹枝の間を木から木へと移動する跳躍などを併用する(Nowak and Reichard, 2016; 表 1.1)。つまり、二足歩行は彼らが持つ複数の運動様式の一つにすぎないため、類人猿が行う二足歩行は「偶発的」二足歩行(occasional bipedalism)として認識されている(Soluri and Agarwal, 2015)。一方で、ヒトは直立二足歩行のみ行うため、ヒトが行う二足歩行は、単なる二足歩行ではなく、「偏向的」二足歩行(obligate bipedalism)として認識されている(Harcourt-Smith and Aiello, 2004; Soluri and Agarwal, 2015)。

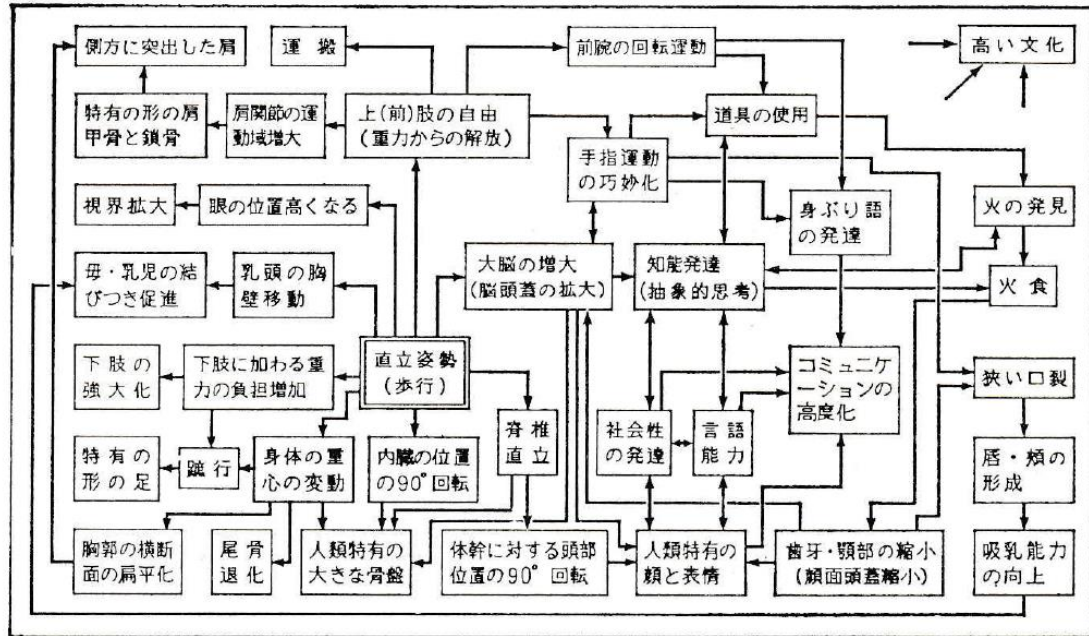


図 1.1 ヒト直立二足歩行の獲得と可能な能力およびヒト特有の身体的特徴との関連 (香原, 1975)。

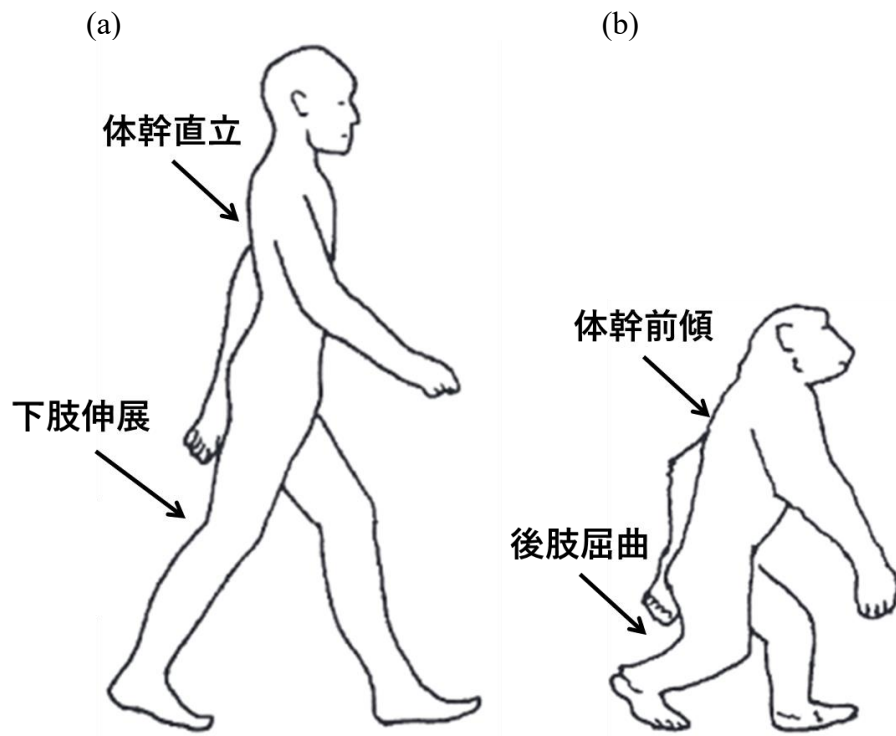


図 1.2 ヒト(a)およびチンパンジー(b)の二足歩行(Kimura, 2019 より一部改変)。
ヒトは二足歩行時に体幹が直立し、下肢が十分に伸展している。

表 1.1 類人猿における各樹上運動様式の生起頻度(Nowak and Reichard, 2016)。
 単位は%。複数の先行研究をまとめて形成された表であるため、種ごとの生起頻度の割合を合計しても 100%にはならない。*Hylobates lar*: シロテテナガザル、*Pongo abelii*: スマトラオランウータン、*Gorilla gorilla*: ニシゴリラ、*Gorilla beringei*: ヒガシゴリラ、*Pan paniscus*: ボノボ、*Pan troglodytes*: チンパンジー。

	<i>Hylobates lar</i>	<i>Pongo abelii</i>	<i>Gorilla gorilla</i>	<i>Gorilla beringei</i>	<i>Pan paniscus</i>	<i>Pan troglodytes</i>
Quadrupedal/tripedal walk	0.0	14.4	18.9	49.0	18.4	29.4
Vertical climb	15.9	22.5	47.0	29.9	26.1	52.6
Bipedal walk	6.9	6.2	5.0	12.8	1.2	5.0
Suspend locomotion	58.1	37.5	20.6	7.0	20.0	10.5
Clamber and transfer	10.1	23.6	17.4	5.8	1.6	4.1
Drop and leap	15.8	1.4	-	0.0	11.4	0.6

1.2 直立二足歩行の進化：樹上二足歩行仮説

ヒトが偏向的二足歩行者になるまでの進化過程に関しては、従来から複数の仮説が提唱されてきた。ヒトの二足歩行の起源が樹上運動であったと 100 年以上前に最初に提案されて以来、新たな化石証拠の発見や絶滅種の生態および運動様式を復元する新たなアプローチの開発によって、二足歩行の前適応として考えられてきた樹上運動様式は根本的に変化してきた(Thorpe et al., 2014)。そのため、ヒトの直立二足歩行の前段階の運動様式については様々な仮説や現生類人猿の身体モデルがこれまで提唱されてきた(図 1.3)。例えば、樹上二足歩行がその運動様式の一つであり(図 1.3)、Tuttle (1974)によって最初に提唱された。彼は、それまでに推測されていた 4 つのヒトの祖先形態に関するモデル(Darwin's model (Darwin, 1871), Keith-Gregory's model (e.g., Keith, 1903), Morton's hylobatian model (e.g., Morton, 1924), Washburn's troglodytian model (Washburn, 1967))や二足性を示す *Australopithecus* が乾燥化の進む、開けた環境で発掘されたことを総評し、ヒトの祖先と類人猿の祖先の分岐は樹上生活の中で起こり、ヒトの祖先は二足歩行を行う素質を有していたと推測した(Tuttle, 1974)。その後 2000 年代初頭にかけてユーラシアと東アフリカの中新世の化石記録が急増し、それと並行して現生類人猿の運動生態を定量化する技術も進歩した(Thorpe et al., 2014)。

Thorpe et al. (2007)はインドネシアのスマトラ島に位置するグヌン・レウセル国立公園でオランウータンの野外調査を行った。その結果、野生のオランウータンは樹上二足歩行の 75%で手の補助を使用し、樹上二足歩行の 90%以上にて後肢が伸展していることが分かった(Thorpe et al., 2007)。後肢を伸展した二足歩行はヒトの二足歩行に類似した特徴であり、関節トルクの軽減やエネルギー消費量の削減を可能にする(Alexander, 2003)。手の補助を用いた二足歩行の利点は、手の補助による最大限の安全性を確保できることと、オランウータンが好んで採餌する果実の大部分が存在し、かつ樹冠の間を横切らなければならない枝の末端部で、採餌や体重移動、あるいはバランスをとるために、負荷のかかっていない手を伸ばすことができることにある(Thorpe et al., 2007)。樹冠を迂回するのではなく横断することは、エネルギー消費量を劇的に軽減するため効率的である(Thorpe et al., 2007)。したがって、手の補助を用いた二足歩行は強い選択圧のもとに行われ、ヒトの直立二足歩行の前適応であると Thorpe et al. (2007)は提案した。また、これは最もよく知られる初期人類の一種であり、森林環境に生息していたとされる *Australopithecus afarensis* (以下、*Australopithecus*)が短い距離では

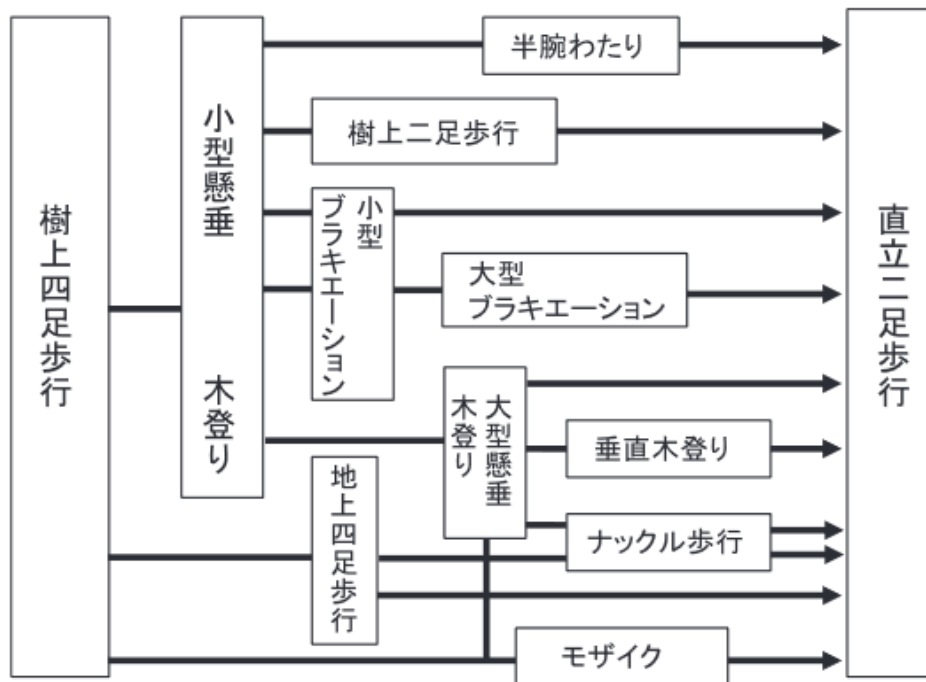


図 1.3 直立二足歩行前段階モデル(岡田,2014)。ヒトは進化の過程で、樹上での四足歩行から段階的に地上での直立二足歩行を獲得したと考えられている。

あるが効率的な二足歩行が可能であったと示唆する化石証拠 (Kovarovic and Andrews, 2007; Thorpe et al., 2007; Ward, 2002; White et al., 2006; WoldeGabriel et al., 2001) と矛盾しない仮説である。一方で、Sayers and Lovejoy (2008)はオランウータンの足趾が二足歩行に適しているとは思えないほどとても長く、把握に特殊化している点や地上を移動する際にはナックルウォークを行う点から祖先のモデルにふさわしくないと批判した。これに対し、Thorpe et al. (2014)は *Morotopithecus* や *Pierolapithecus*、*Dryopithecus*、*Orrorin* を含む初期の crown hominoid(ヒト上科(ヒトと類人猿)の祖先)の形態が体幹直立性(orthograde)を示していたことから、*Ekembo heseloni* とその関連種から得られた化石証拠や予想に反して、初期の crown hominoid が現生ヒトのように体幹直立姿勢で立ち、二足で移動する能力を有していた可能性に着目した。そして、これらの crown hominoid の化石や上述したオランウータンの樹上二足歩行に関する知見から、Thorpe et al. (2014)は懸垂から樹枝上での二足立位までの、体幹直立位で行う行動の滑らかな連続性の一部として、手を使った樹上二足歩行がオランウータンに大きな選択的利得をもたらすと反論した。さらに、樹上二足歩行は祖先の crown hominoid にとっても同様の利得があったと主張し、ヒトと大型類人猿の共通祖先がチンパンジーやゴリラのように地上でナックルウォークを行う種であったとするナックルウォーク仮説を否定した(樹上二足歩行仮説; 図 1.4)。ナックルウォーク仮説とは Washburn (1967)によって最初に提唱された仮説であり、以下のような内容である。ヒトに近縁なアフリカ類人猿の一種であるチンパンジーとゴリラはナックルウォーカーであり、地上を特殊な四足歩行で移動する(図 1.5)。さらに、ナックルウォークは四足歩行でありながら、手で物を把持し、道具を利用することができるという点において四足歩行と二足歩行の中間的な運動様式である。これらより、ヒトの祖先は人類進化の過程で地上へと適応し、ナックルウォークに適応していた可能性があるという仮説である。

初期人類の形態からもまた、樹上性や二足性を示す証拠が示唆されている。最終共通祖先(Last Common Ancestor; LCA)がヒトとチンパンジーの系譜に分岐したとされる 1000~500 万年前(Fleagle, 2013)と近い時期(700~600 万年前)に生息していたと推測される *Sahelanthropus* は頭蓋骨のみが見つかっている。この頭蓋骨の大後頭孔は類人猿よりも前方に位置することから、二足性を有していた可能性が示唆されている(Fleagle, 2013; Harcourt-Smith, 2013; Zollikofer et al., 2005)。 *Sahelanthropus* よりも近年に生息していたと推測される *Orrorin* (600 万年前)は大腿骨頸が長く、大腿骨頭が *Homo* よりも小さい点が *Australopithecus* に類似する

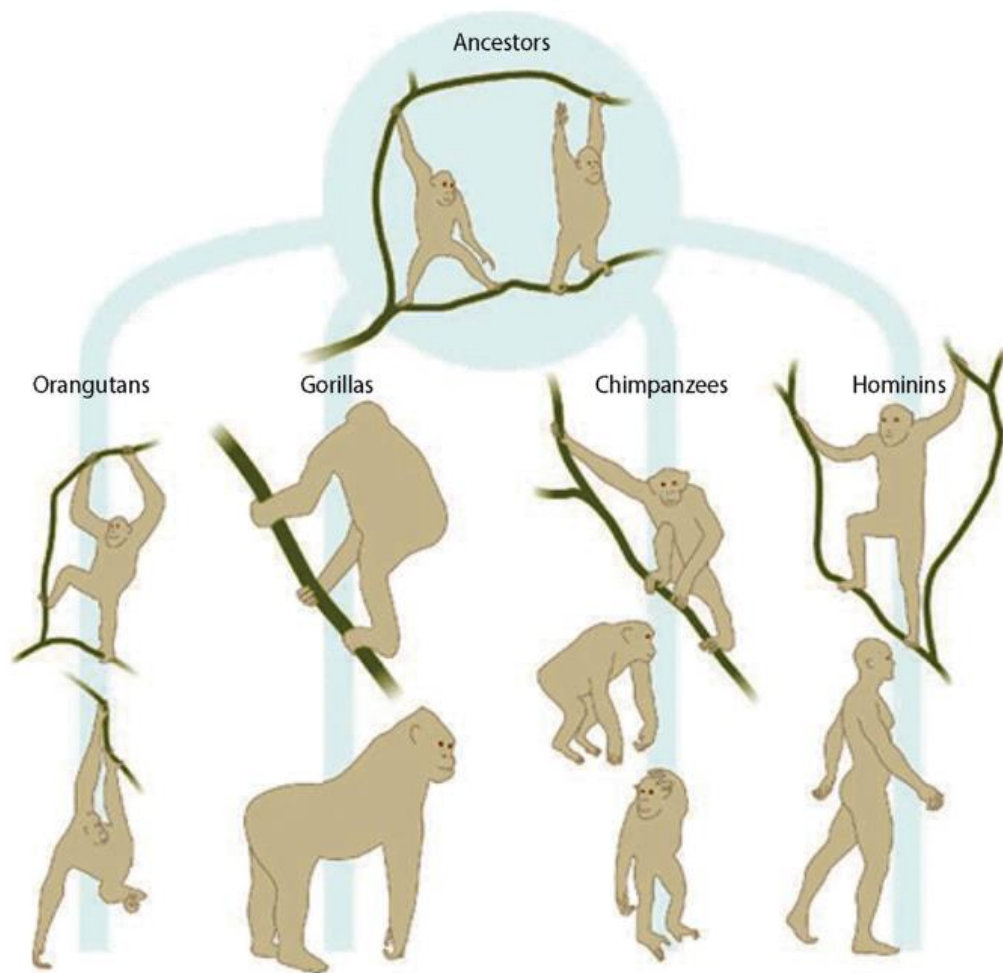


図 1.4 樹上二足歩行仮説の概要図(Thorpe et al., 2014)。ヒトと類人猿の共通祖先は各種へと分岐した。オランウータンの祖先は樹上でのスペシャリストとなった。ゴリラとチンパンジーの祖先は変化しやすく多様な森林環境で木を垂直に上り下りし、独自にナックルウォークを獲得した。ヒトの祖先は下肢が伸展した二足歩行のための既存の適応を維持し、最終的には直立二足歩行に専念するようになった。



図 1.5 チンパンジーのナックルウォーク(浜井, 1996)。

ことから二足性を有していた可能性が示唆されている (Almécija et al., 2013; Richmond and Jungers, 2008; Soluri and Agarwal, 2015)。Orrorin よりも近年に生息していたと推測される *Ardipithecus ramidus* (580~440 万年前)(以下、*Ardipithecus*) はこれまでの 2 種と比較して相対的に多くの化石証拠が見つかっており、その化石から彼らが主に樹上環境に生息し、二足歩行を運動様式の一つとして有していた可能性が示唆されている (Lovejoy et al., 2009a; White et al., 2009)。例えば、(1)母趾対向性を有し、ヒトに特有な内側縦アーチ(いわゆる土踏まず)がない足部、(2)相対的に長い前肢と湾曲した手指骨、(3) 類人猿のように長い上坐骨枝、といった特徴から主に樹上性であったことが推測されている (Lovejoy et al., 2009a; 2009b)。また、(1)前方に位置した大後頭孔、(2)ヒトのように頭尾方向に短く、外側へ広い腸骨翼、(3) 二足歩行における立脚期中に前足部内側の足底が支持基体から離れないようにする役割を持つ長腓骨筋が付着していたことを示す os peroneum と呼ばれる種子骨、(4)ヒトのように長い腰部形態、などの特徴から二足性を有していたことが推測されている (Lovejoy et al., 2009a; 2009b; 2009c; White et al., 1994)。もっとも、(3)os peroneum と(4)腰部形態については、二足歩行に対する特有の形態的適応というよりもむしろ、原初的な形質が 2 次的に二足歩行に援用されたとも解釈されていることには注意を払う必要がある (Lovejoy et al., 2009a)。*Ardipithecus* よりも近年に生息していたと推測される *Australopithecus* (340~300 万年前)はこれまでの化石と比較してより完全な骨格が分かっている (Fleagle, 2013; 図 1.6)。そしてその形態から *Australopithecus* は主に地上環境に生息し、部分的にヒトに近い形態を有していたことが示唆されている (Lovejoy et al., 2002; Stern and Susman, 1983; Ward, 2002)。例えば、(1)背側に位置した肩甲骨、(2)頭尾方向に短く、外側へ広い腸骨翼、(3)ヒトのように長い腰部形態、(3)母趾対向性や足部把握性がなく、他の四趾と平行な母趾と内側縦アーチを示す足部、(4)外反膝、といったヒトに近い特徴を有していたことが示唆されている (Aiello and Dean, 1990; Fleagle, 2013; Haile-Selassie et al., 2010; Lovejoy et al., 2009b; 荻原, 2019; White et al., 2015)。一方で、(1)湾曲した手指骨、(2)長く湾曲した足趾、(3)相対的に短い後肢、といった類人猿のような特徴も有していたため (Fleagle, 2013; Stern, 2000; Susman et al., 1984)、完全には樹上生活を放棄していないと考えられている (Stern, 2000)。

これらの知見を踏まえると、樹上環境に生息していた初期人類において、二足歩行への適応は樹上生活を営む中で徐々に進化していった可能性がある。また、



図 1.6 *Australopithecus afarensis* (通称”Lucy”)の全身骨格(Fleagle, 2013)。これは化石ヒト科の中で最も完全な骨格である(Fleagle, 2013)。

樹上で共存する初期人類種の増加や気候変動に伴う森林の後退といった選択圧がかかったことによって生息環境を徐々に樹上から地上へと移すだけでなく、森林の後退によって開けた開放的な草原地帯での生活や食料、道具および子供の運搬といった選択圧がかかったことによって四足歩行やナックルウォークよりもむしろ二足歩行が好まれ(Soluri and Agarwal, 2015)、頻度が増加した可能性が示唆される。また、*Australopithecus* が生息していた時期に近い約 340 万年前のエチオピアの地層で発見された初期人類の中足骨の形態的特徴は、母趾対向性を有していたことを示唆しており(Haile-Selassie et al., 2012)、400 から 300 万年前には複数の初期人類が共存していたと考えられている(Haile-Selassie et al., 2012; 松村, 2012)。そのため、*Australopithecus* は樹上で生息する他の初期人類種と共存する中で、新たな生息環境を求めて生態的ニッチを樹上から地上へ徐々に移し、樹上での二足歩行よりも木から地上に降りて地上での二足歩行を選択する頻度が増え、ヒトに近い形態的特徴を獲得したのかもしれない。

1.3 生息環境の変化に伴い必要とされる運動変化

樹上環境と地上環境では支持基体の性質が大きく異なる。地上環境で支持基体となる地面は、平坦で手足の接地位置に制限がない。一方で、樹上環境は葉や樹枝などが三次元的に入り組んでいる。また、支持基体となる樹枝は細くて柔軟で非連続であり、地上から高い位置にある(図 1.7)。そのため、動物が樹上で二足歩行を行うには、樹枝から転落するリスクに対して何らかの運動調節を必要とされるだろう。例えば、Cartmill(1985)は細い樹枝を用いて移動する動物が必要となり得る形態学的・運動学的戦略として、①身体重心位置を支持基体に接近させるために四肢を屈曲する、②樹枝を握って転落モーメントに抗するために把握性のある手足を用いる、③樹枝の下にぶらさがる、④支持基底面を広げるために身体サイズを減らす、の 4 点を挙げている(図 1.8)。実際、Schmitt(1999)はアカゲザル(*Macaca mulatta*)、カニクイザル(*Macaca fascicularis*)、サバンナモンキー(*Cercopithecus aethiops*)、アヌビスヒヒ(*Papio anubis*)、パタスモンキー(*Erythrocebus patas*)の 5 種の四足性霊長類を用いて、ポール状支持基体と地上支持基体の 2 つの支持基体条件における四足歩行を運動学的かつ運動力学的に解析し、条件間で比較した。その結果、ポール条件は地上条件よりも四肢が支持基体に接地する時間が長く、肘関節を深く屈曲して肩を支持基体に近づけ、鉛直方向の支持基体反力のピーク値を低くする傾向にあることを明らかにした



図 1.7 非ヒト霊長類が生息する樹上環境(Fleagle, 2013)。樹上環境は葉や樹枝などが三次元的に入り組んでいる。樹枝は細くて柔軟で非連続であり、地上から高い位置にある。

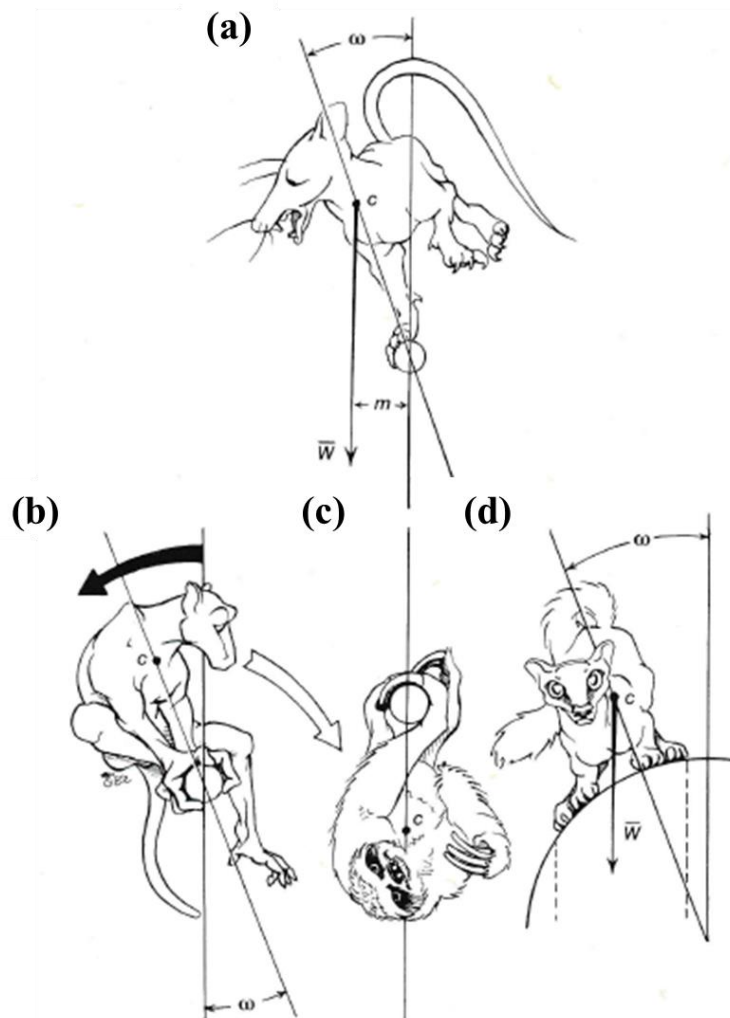


図 1.8 樹枝を用いて移動する動物に必要な形態学的・運動学的戦略 (Cartmill, 1985 より一部改変)。動物に要する戦略は、四肢を屈曲して重心を支持基体に近づけること(a)、把握性のある手足を用いること(b)、樹枝の下にぶら下がること(c)、身体サイズを小さくすること(d)が考えられる(Cartmill, 1985)。

(Schmitt, 1999; 図 1.9)。これらの樹上四足歩行者がポール条件で見せた運動戦略は、2つの理由から樹枝上を転落することなく移動することに寄与すると考えられている。まず、1歩行周期に占める接地時間が長いと、ある距離を移動するのに必要な歩数は減少する。柔軟な樹枝上では、手足が支持基体に接触するごとに樹枝を揺らす衝撃が生じるから、歩数の減少は樹枝を極力揺らさないという目的において適応的である(Larson, 1998; Larson et al., 2000; Schmitt, 1999; Young et al., 2016)。また力積の観点から考えると、接地時間の増加は支持基体反力上下方向成分の最大値を低減させることに寄与する。樹枝に与える力の最大値を減らすという点から見ても、これは樹枝を極力揺らさないという目的において合理的である。2つ目は、四肢を屈曲することによって重心位置を支持基体に接近させることができる(Schmitt, 1999)。具体的に、支持基体の真上に位置する動物が支持基体を中心に回転して転落すると仮定すると、重心位置から支持基体までの距離を短くすることによって、樹枝の中心から身体重心までのモーメントアームを短くすることができる(図 1.8)。そのため、動物が制御しなければならない樹枝の長軸回りに働く左右へのトルクを減らすことができ、転落するリスクを減らすことができる(図 1.10)。以上より、樹上四足歩行は種によらない、一般的な戦略があることが知られている。

樹枝上での左右安定性をもたらす運動は、上述したもの以外にも存在する。例えば、Schmidt and Fischer(2010)はポール上と地上におけるラットの四足歩行を計測した。そして、ラットはポール上で四肢を内転して支持基体を把握するが支持基底面が狭く重心位置の左右方向の調節が困難になるため、体幹の側屈運動によって左右方向への重心位置を制御し、支持基体からの転落リスクを軽減することが示唆された(Schmidt and Fischer, 2010)。一方、四足性霊長類の一種であるリスザルはポール上四足歩行中に大腿をわずかに外転し、下腿を内反することによって足部を体幹の直下に配置して支持基体を把握することが知られている(Schmidt, 2005)。また、ニホンザルが直径 10cm のポール支持基体上で行う四足歩行中の前額面内における後肢関節運動を計測したところ、彼らは股関節を内転して支持基体を把握することが分かった(図 1.11)。このように見ると、四足歩行者は支持基体環境の変化に応じて前額面内で運動を変化させるが、どのように変化するかは種によって異なると考えられる。

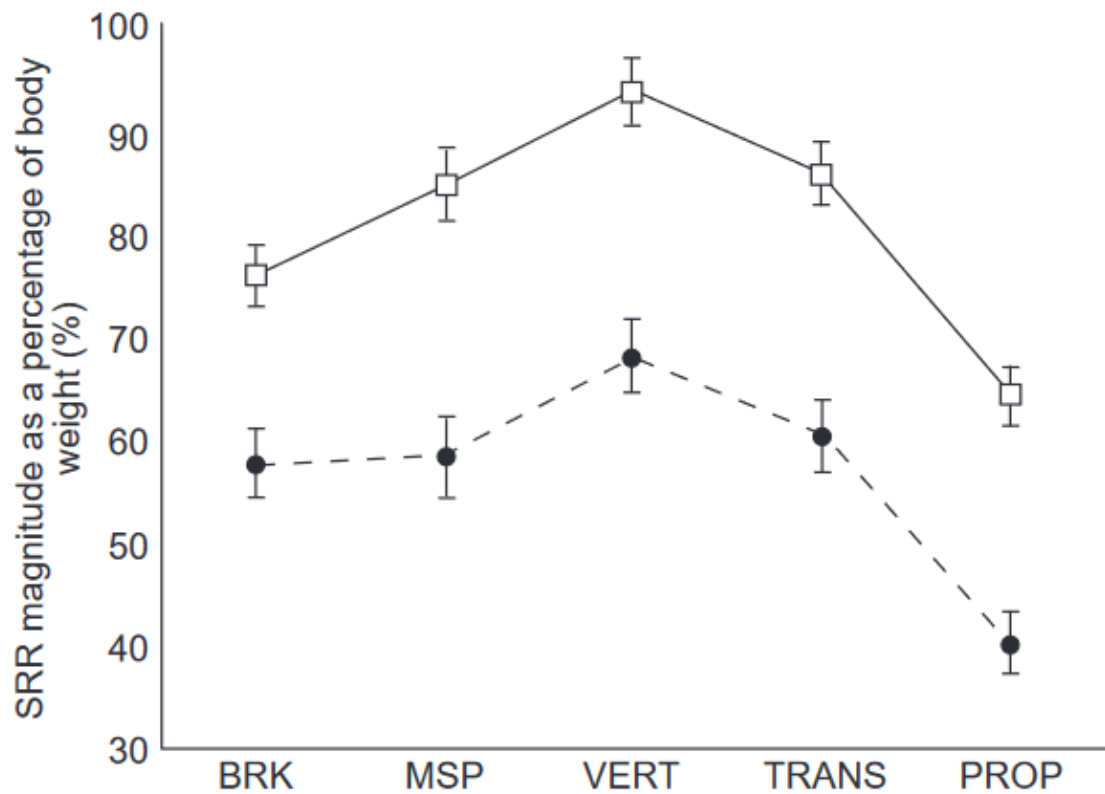


図 1.9 四足性霊長類のポール(破線)および平地(実線)条件における体重で標準化された支持基体反力の合力の時系列変化(Schmitt (1999)より一部改変)。横軸は立脚期を示す。BRK: braking peak; MSP: midsupport; VERT: vertical peak; TRANS: braking / propulsive transition; PROP: propulsive peak。

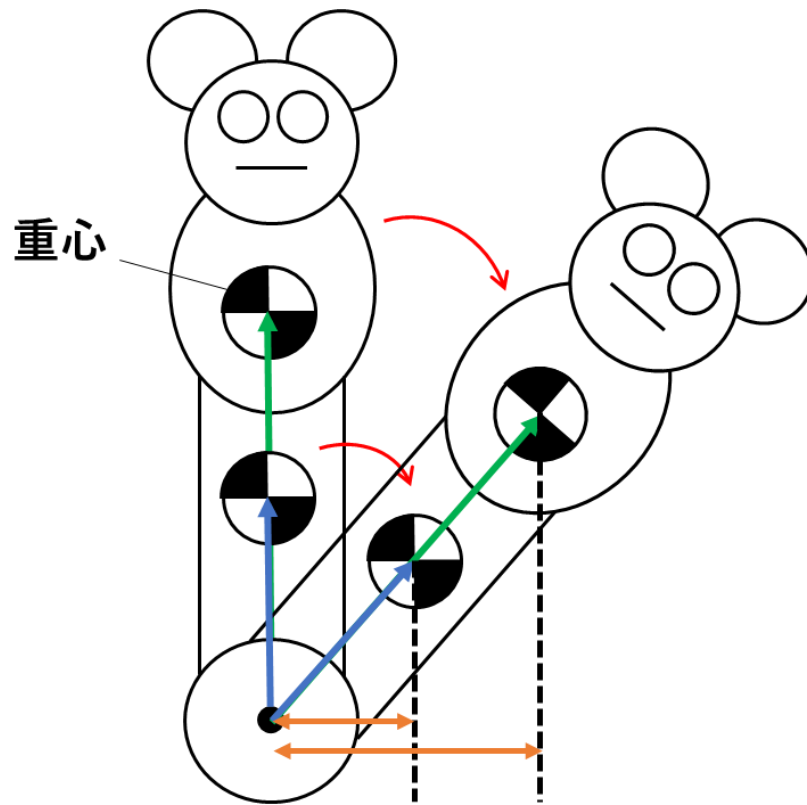


図 1.10 動物の樹上運動時における支持基体の長軸回りに働く回転トルク。重心位置と支持基体の間の距離を短くすることによって、支持基体中心から重心までのモーメントアーム(茶色の矢印)が短くなり、支持基体の長軸回りに働く左右への回転トルクが減少する。

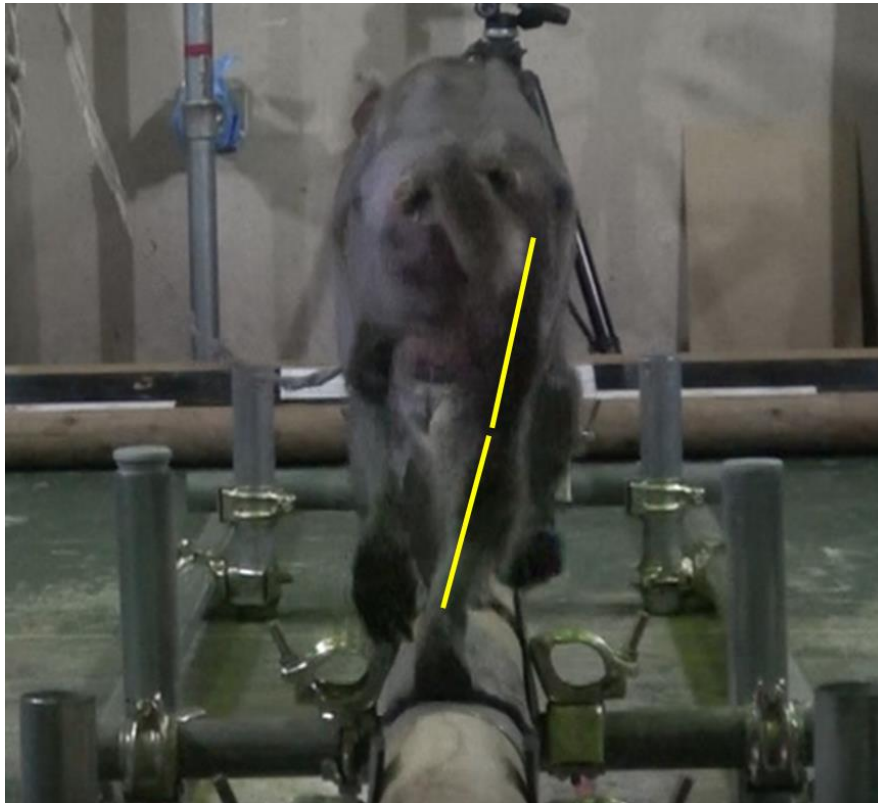


図 1.11 後方から見たニホンザルポール上四足歩行の立脚中期における後肢関節運動。黄色の線分はそれぞれ大腿および下腿セグメントを指す。ニホンザルの右後肢は股関節内転角度が増加する。

1.4 環境変化がもたらす二足歩行と形態変化

樹上および地上間での二足歩行における運動変化もまた、四足歩行と同様に種によらず起こる運動変化と種によって異なる運動変化が見られると考えられる。まず、種によらず起こる運動変化が起きる理由は1.3節でも概観したように、樹上と地上における違いが及ぼす物理的特性やそれが及ぼすリスクの変化は二足歩行も四足歩行も同様だからである。次に種によって異なる運動変化が起きる理由の一つは、二足歩行を行うヒトと類人猿では後肢の形態が大きく異なることにある。その根拠として、偏向的な直立二足歩行を行うヒトは類人猿には見られない、ヒト特有の形態的特徴を有する。その一つとして、ヒトは大きな大腿骨の顆角(bicondylar angle)を持ち(Aiello and Dean, 1990; Shefelbine et al., 2002)、近位から遠位にかけて内側へ傾斜している。顆角とは、大腿骨の内外側顆下面の垂線と大腿骨軸とのなす角を指す(Shefelbine et al., 2002; 図 1.12)。具体的に、ヒトの顆角は $10.9 \pm 2.6^\circ$ である一方で、チンパンジーは $-0.3 \pm 2.1^\circ$ 、ゴリラは約 1.7° であることが知られている(Aiello and Dean, 1990; Hunt et al., 2021; Shefelbine et al., 2002)。Walmsley (1933)は、ヒト、ゴリラ、チンパンジー、テナガザルの顆角を計測し、大腿骨の解剖学的長軸が前額面内で大きく外側に傾斜しているのはヒトだけであることを明らかにした。また、ヒトは大腿骨の大きな顆角に関連して現生霊長類の中で唯一外反した膝を有する(Kikel et al., 2020; 図 1.13)。このようなヒトに特有の大腿骨や膝の形態的特徴は足部の接地位置を身体の中線に近づけることを可能にし(O'Neill et al., 2015; Saunders et al., 1953)、歩行中に立脚側への身体重心の側方移動量を減少することにも寄与する(Donelan et al., 2004)。一方で、非ヒト霊長類は大きな大腿骨顆角を有していないため、歩隔が広くなり、重心の側方移動量が増加する(Thompson et al., 2018)。実際、Thompson et al. (2018)はヒトとチンパンジーの地上二足歩行中における前額面内での歩隔と体幹側屈角度と身体重心の左右方向変位を計測して種間で比較し、ヒトは歩隔や体幹側屈角度、身体重心の左右方向変位量がチンパンジーと比較して顕著に小さいことが分かった。この結果からヒトは内転した大腿骨と膝の外反角を有することによって歩隔が狭いため、立脚側への体幹側屈角度や身体重心の変位量が小さかったと示唆された(Thompson et al., 2018)。これらの知見から、原始的な類人猿の形態とヒトの形態の違いをもたらす要因の一つは、二足歩行中における前額面内での運動変化であると考えられる。

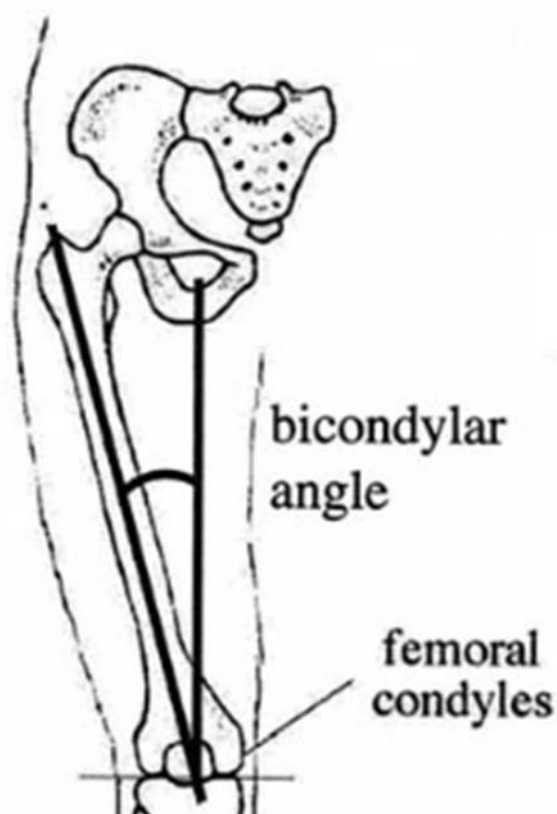


図 1.12 ヒトの顆角(bicondylar angle)(Shefelbine et al., 2002)。顆角とは、大腿骨の内外側顆下面の垂線と大腿骨軸とのなす角を指す(Shefelbine et al., 2002)。ヒトの顆角は $10.9 \pm 2.6^\circ$ 、チンパンジーは $-0.3 \pm 2.1^\circ$ 、ゴリラは約 1.7° である(Aiello and Dean, 1990; Hunt et al., 2021; Shefelbine et al., 2002)。

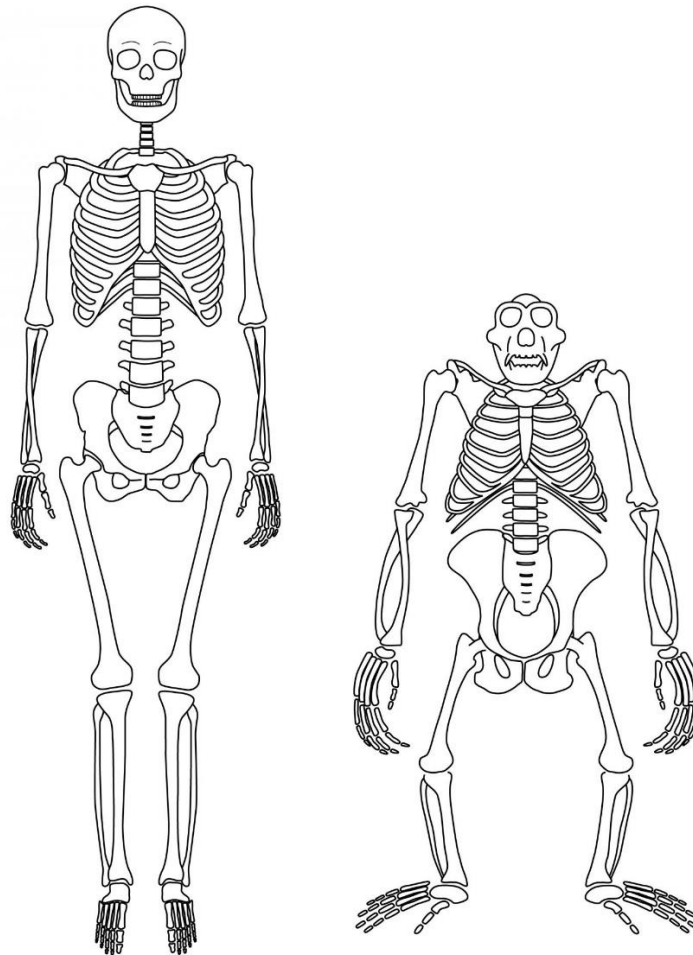


図 1.13 前から見たヒトとチンパンジーの骨格。ヒトは大腿が内転し、膝が外反している一方で、チンパンジーは大腿が外転し、膝が内反している。

1.5 生息環境の変化に伴う人類の二足歩行変化の推定方法

1.4 節より、支持基体環境の変化に伴う二足歩行中の前額面内の運動変化は種間で多様である可能性があり、この運動変化と、類人猿とヒトの形態差をもたらす要因には関係性があると考えられた。しかし、そもそも樹上および地上環境間で二足歩行中にどのような前額面内での運動変化が必要になるのかについては、ヒトを含む現生霊長類や初期人類においても全く知られていないのが現状であった。また、樹上二足歩行時の力学についても全く知られていない。確かに、これまでの霊長類ロコモーション研究において、力計測は様々な種・運動様式を対象に行われてきた(ヒト二足歩行: e.g., Donelan et al.(2004); Franz et al. (2012); Mackinnon and Winter (1993); McIntosh et al. (2006); Nilsson and Thorstensson (1989); Wade and Redfern (2007)、テナガザル二足歩行: Vereecke et al. (2006c)、ニホンザル二足歩行: Ogiwara et al. (2007); (2011); (2018)、および四足歩行: Goto et al. (2021); Higurashi et al. (2018); Ogiwara et al. (2012)、チンパンジー二足および四足歩行: Pontzer et al. (2014)、リスザル四足歩行: Schapker et al. (2022)、カプチンモンキー二足歩行: Demes and O'Neill (2013); Hanna et al. (2015))。しかし、これらはすべて地上での計測であって、樹上移動時の力計測はなされていない。初期人類が樹上二足歩行から地上二足歩行へと移った際にどのような前額面内での運動変化が必要となったのかを明らかにするためには、樹上と地上を二足で行き来していた初期人類と地上二足歩行者であるヒトを対象として樹上および地上二足歩行を計測し、条件間の運動変化を比較する必要がある。しかし、初期人類は現存しないため、近縁種のモデルと比較し、支持基体の変化に伴う二足歩行運動の違いと形態の違いの関係性を推察することが有効である。その際に、初期人類のモデルは①主な樹上二足歩行者であり、②初期人類と近縁な形態を有している必要がある。

そこで、本研究ではヒトと初期人類のモデルとしてシロテナガザル(*Hylobates lar*)を対象とした(図 1.14)。ヒトは系統的に初期人類と近縁な地上二足歩行者であり、骨盤形態や腰部形態、体幹直立性においては *Ardipithecus* や *Australopithecus* の形態的特徴に類似している。さらに、骨盤・腰部形態や体幹姿勢に加えて大腿骨形態や足部形態においては *Australopithecus* の形態的特徴に類似している(Haile-Selassie et al., 2010; Lovejoy et al., 2009a; 2009b; White et al., 2015)。シロテナガザルは霊長目・ヒト上科・テナガザル科に属する昼行性かつ樹上性の小型類人猿の一種である(岡、熊倉, 2013)。テナガザルは東南アジアに分布し、

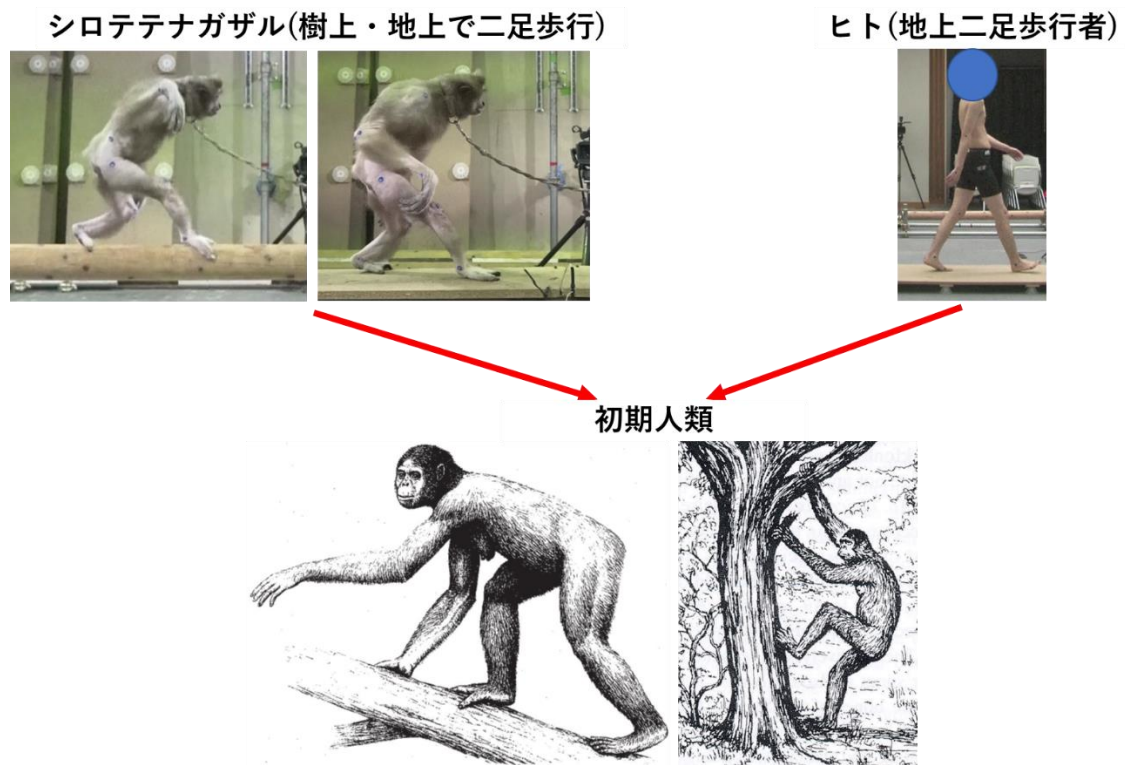


図 1.14 本研究の対象動物と初期人類との関係性。シロテテナガザルとヒトはそれぞれ初期人類の一部の形態と類似した形態的特徴を有する。初期人類のイラストは Fleagle (2013)より引用した。

熱帯雨林や常緑雨林、半落葉樹林などの森林環境の樹冠部に主に生息している (Baldwin and Teleki, 1976; Fleagle, 1976; 2013; Gitten, 1983; Nowak and Reichard, 2016)。テナガザルは多くの果実を中心に葉や虫なども食べ、成熟した雌雄各 1 個体と未成熟個体 0~4 個体からなる小さな社会集団で生息する (Fleagle, 2013; Soluri and Agarwal, 2015)。テナガザルは頻繁に「歌」と呼ばれる複雑な発声を行い、集団のテリトリーの防衛に役立つ (Soluri and Agarwal, 2015)。テナガザルは複数の運動様式を有しており (表 1.1)、主にブラキエーションを行うが偶発的な二足歩行者としても知られている (Fleagle, 2013; Gitten, 1983; Vereecke et al., 2006a; 2006b)。実際、テナガザルの二足歩行は飼育下においては類人猿の中で最も高頻度であることが知られている (Rosen et al., 2022)。テナガザルの二足歩行は主に直径 10cm 以上かつ傾斜角度 $16.2 \pm 2.5^\circ$ の樹枝上で生成される (Fleagle, 1976; Nowak and Reichard, 2016; Tanaka, 2024)。一方で、テナガザルは低頻度で地上二足歩行を行うことも知られている (Rosen et al., 2022)。さらに、テナガザルのポール上二足歩行時の股関節および膝関節屈伸運動の傾向がヒトの直立二足歩行に類似すると示唆されている (Yamazaki and Ishida, 1984)。また、テナガザルは腰部形態や二足歩行中の体幹姿勢が初期人類と類似する (Aiello and Dean, 1990; Lovejoy et al., 2009c)。以上より、初期人類が行っていたであろう支持基体条件間における二足歩行運動変化と化石形態との関係性を明らかにする上でシロテナガザルが有用なモデル動物になり得ると考えられた。

1.6 問題の所在と本研究の目的

人類進化史におけるヒトの直立二足歩行の進化過程において、最も重要な点は生息環境の変化である。1.3 節で見たように、樹上と地上では支持基体の物理的特性が大きく異なり、樹上四足歩行は地上四足歩行と比較して運動が異なるだけでなく、種によって運動変化の様相が多様であった。さらに、樹上二足歩行においても四足歩行と同様に、地上二足歩行と比較して運動変化が必要になると考えられた。したがって、樹上二足歩行を運動様式の一つとして有していた初期人類は、樹上と地上を二足で行き来しつつ生息環境を徐々に樹上から地上へと移す中で、環境変化に伴う物理的特性の変化に適応すると同時に、二足歩行頻度が増加することによって、直立二足歩行を獲得した可能性がある。また 1.5 節より、支持基体環境の変化によって必要となる二足歩行中の前額面内での運動調節と、二足歩行中において前額面内での運動調節に寄与する外反膝といった

ヒトと *Australopithecus* に特有な形態の獲得には関係性があると考えられた。したがって、このような樹上から地上への生息環境の変化に伴う力学的状況の変化に適応するために必要となる前額面内での運動調節は、原始的な形態を持ち、樹上二足歩行を行っていた可能性のある *Ardipithecus* と、比較的現生ヒトに近い形態を持ち、主に地上二足歩行を行っていたとされる *Australopithecus* の形態学的差異の要因の解明を可能にするだろう。しかし、今日の化石研究は形態の経時代的变化の記述が中心となっており(1.2 節)、*Ardipithecus* と *Australopithecus* の形態学的差異の原因については全く明らかにされていないのが現状である。この形態学的差異の原因を解明する上で、樹上および地上環境間で二足歩行中にどのような前額面内での運動変化が必要になるのかを解明することは必要不可欠であり、ヒトに特有の形態の獲得過程を推定する上で重要な知見となり得る。

そこで本研究では、ヒトとシロテナガザルが行う樹上および地上二足歩行を種ごとに支持基体条件間で比較し、両種に共通する運動変化と異なる運動変化を解明することによって、①*Ardipithecus* と *Australopithecus* に必要とされたであろう樹上および地上二足歩行間の運動変化の解明、②ヒトおよび *Australopithecus* に特有な膝関節形態の獲得機序の解明、の二つを目的とした。1.5 節でも概観したように、両種に共通する支持基体条件間での運動変化は支持基体条件の変化に伴う物理的特性の違いに対して必要となる運動変化を示し、比較的原始的な形態を有していた *Ardipithecus* や比較的ヒトに近い形態を有していた *Australopithecus* においても必要とされた可能性がある。一方、ヒトとテナガザルで異なる支持基体条件間での運動変化は種間における形態や適応の違いを反映し、生息環境や形態の変化の原因となるだろう。また、支持基体条件の違いに伴って必要とされる前額面内での後肢関節運動は大腿骨形態の差からヒトとテナガザルでは異なることが推測され、種間で異なる後肢関節運動の変化はヒトや *Australopithecus* に特有な膝関節形態の獲得機序を解明する上で重要である。さらに、crown hominoid の体幹直立性やオランウータンの樹上二足歩行中の後肢姿勢がヒトに類似することからヒトの直立二足歩行の前適応が樹上二足歩行であると推測された樹上二足歩行仮説は生息環境に応じた姿勢や運動の変化が加味されていないため、本研究は樹上二足歩行仮説に新たな知見を提供すると考える。

1.7 本論文の構成

本論文は全 5 章で構成されている。第 1 章は序論である。直立二足歩行の特徴やヒトの身体的特徴との関連、進化、前適応と考えられる樹上二足歩行についてこれまでの先行研究を紹介したうえで本研究が扱う人類学的な問題点および研究目的について述べる。第 2 章では、シロテテナガザルのポール上および平地上二足歩行を運動学的および運動力学的に計測して支持基体条件間で比較し、支持基体環境の変化に応じて必要とされる運動学的および運動力学的戦略について述べる。第 3 章では、ヒトのポール上および平地上二足歩行を運動学的および運動力学的に計測して支持基体条件間で比較し、支持基体環境の変化に応じて必要とされる運動学的および運動力学的戦略について述べる。第 4 章は総合論議で、第 2・3 章で見てきた 2 種のポール上二足歩行で必要とされる運動学的および運動力学的戦略を踏まえて樹上二足歩行時の運動戦略について考察し、樹上二足歩行を行っていたとされる初期人類がどのようにして地上環境に適応し、直立二足歩行を獲得したのかについて推察する。また、本研究の課題と今後の展望を述べる。第 5 章は要約である。

第 2 章 ポールおよび平地条件におけるテナガザル二足歩行の運動学的および運動力学的戦略の比較

2.1 緒言

2.1.1 これまで行われてきた霊長類の樹上二足歩行研究

樹上二足歩行は、主に類人猿によって行われる運動様式の一つである。いくつかのフィールド研究を通じて、野生下や動物園で飼育されている類人猿の観察から、樹上二足歩行の生起頻度や(表 1.1)、実生活上における役割(例えば、採餌行動やバランス保持など)が解明されてきた(e.g., Drummond-Clarke et al., 2022; Fleagle, 1976; Nowak and Reichard, 2016; Thorpe et al., 2007; 2014)。しかし、そもそも樹上二足歩行が運動学的および運動力学的にみて、どのような移動運動であるのかに関しては、ほとんど注意が向けられてこなかった。より正確に運動を計測するには、動物の体毛を剃毛して骨特徴点をマーカーで描くことや、計測空間内に床反力計のような機器を設置することも必要不可欠となる。フィールド研究では、対象となる類人猿は生息環境内を自由に移動するため、動物の運動を三次元的に計測することが困難で、樹上二足歩行の運動学的様相を正確に記述することが困難であった。さらに、そもそも野生下で樹上二足歩行の生起頻度が少ないことも樹上二足歩行の理解を妨げる障壁として存在し、結果として樹上二足歩行中に必要とされる運動戦略は、ほとんど未解明のままであった。

2.1.2 テナガザルの樹上二足歩行

しかし、類人猿の樹上二足歩行のキネシオロジーを記述しようとする試みは、数少ないながらも行われている(図 2.1)。例えば Yamazaki and Ishida (1984)は、テナガザルが行うポール上および平坦な支持基体上での二足歩行を運動学的に計測し、テナガザルが地上と比べて樹上では股関節および膝関節を大きく屈曲させることを示した。また、Vereecke et al. (2006a)は、テナガザルが行うポール上および平坦な支持基体上での二足歩行を計測して時空間パラメータ(無次元)を算出し、テナガザルがポール上でストライド長と速度を増加させることを示し



図 2.1 シロテテナガザル樹上二足歩行の様子(Vereecke et al., 2006a)。

た。しかし、これらの研究は矢状面内での分析に留まっており、第 1 章でも概観したように、樹上空間を安全に移動するうえで重要と考えられる前額面内および水平面内での運動学的適応戦略についてはよくわかっていない。

また運動力学的に考えて、樹上を安全に移動するためには 1.3 節でも概観したように、接地時間を増加することで支持基体反力上下方向成分の最大値を減少させる戦略が適応的だろう。非ヒト霊長類は樹上性であり主に樹枝の上を移動するため、非ヒト霊長類が本来行う運動中の支持基体反力を理解するには、樹枝上あるいはポール上で行われる運動を計測する必要がある。これまで樹上運動中の支持基体反力を計測した先行研究では、四足歩行(Lammers and Biknevicius, 2004; Lammers and Gauntner, 2008; Schmitt, 1999)や垂直登攀(Hanna et al., 2017; Hirasaki et al., 2000)が対象とされてきた。例えば 1.3 節でも概観したが、四足歩行を行う霊長類は平地条件と比較してポール条件にて立脚期を通して支持基体への接地時間を増加することで支持基体反力の合力を有意に軽減することが知られている(Schmitt, 1999; 図 2.2)。こういった運動力学的変化は細い樹枝の振動を軽減し、支持基体から転落するリスクを軽減することが示唆されている(Larson, 1998; Larson et al., 2000; Schmitt, 1999; Young et al., 2016)。しかし、本研究で注目する樹上二足歩行においてどのような運動力学的戦略が必要とされるのかについては、これまで明らかにされていないのが現状である。樹枝から転落するリスクに対して運動学および運動力学的な調節を必要とすることは樹上二足歩行と樹上四足歩行で同様であるが、二足歩行は後肢のみで体重を支持し、四足歩行に対して重心位置は顕著に高い位置にあるため(Kimura, 2019; 図 1.10)、運動力学的戦略は樹上二足歩行と樹上四足歩行では異なる可能性がある。

2.1.3 問題の所在と本研究の目的

テナガザルが行う樹上二足歩行は矢状面内での運動解析によっていくつかの運動学的戦略が知られてきた。しかし、これまで行われてきたテナガザルの樹上二足歩行の運動学および運動力学的戦略に関する先行研究には主に 2 つの問題点がある。1 つ目として、これまでのテナガザルの樹上二足歩行に関する知見は矢状面内の域を出ておらず、樹上二足歩行における前額面・水平面内での運動調節についてはこれまでどの種においても知られていない。2 つ目として、樹上二足歩行中に行われる運動力学的戦略についてはこれまでどの種においても全く知られていない。

そこで本研究では、テナガザルがポール上および平地上で行う二足歩行を運動学的かつ運動力学的に計測して三次元的に解析して支持基体条件間で比較し、樹上と地上の変化に応じてどのような運動学的および運動力学的戦略が必要になるのかを解明することを目的とした。1.2 節でも概観したように、*Ardipithecus* の時点ではヒトや *Australopithecus* と比較して形態が原始的であったため、本研究で明らかとなるテナガザルの知見は初期人類種の中でもより古い種が樹上および地上を二足で移動する際に必要とされたであろう運動変化を推定する上で重要な知見を提供するだろう。

2.2 方法

2.2.1 動物

大阪大学大学院人間科学研究科生物人類学研究分野において、運動実験を目的に飼育されているシロテテナガザル 1 個体(29.0 歳、メス、7.12kg)を用いた。運動データは 2023 年 6 月 14 日に収集された。実験は大阪大学人間科学研究科動物実験委員会(承認番号:動人科-R2-1-0)の承認を得て行われた。

2.2.2 身体標点

計測に用いた身体標点は、眉上隆起、外後頭隆起、第 1 胸椎棘突起、左右上腕骨大結節、左右尺骨肘頭、左右尺骨茎状突起、左右第 3 指尖、左右腸骨稜の最も頭側の点(以下、腸骨稜)、左右坐骨結節、左右大腿骨大転子、左右大腿骨外側上顆、左右大腿骨内側上顆、左右脛骨外側顆、左右腓骨外果、左右脛骨内果、左右踵骨隆起、左右第 1 中足骨頭、左右第 5 中足骨頭、左右第 3 趾尖の計 35 点とした(Crompton et al. (1996)より一部改変、図 2.2)。

身体セグメントはそれぞれ、頭部セグメントを眉上隆起と外後頭隆起を結ぶ線分、体幹セグメントを第 1 胸椎棘突起と左右坐骨結節の midpoint を結ぶ線分、前腕セグメントを尺骨肘頭と尺骨茎状突起を結ぶ線分、手部セグメントを尺骨茎状突起と第 3 指尖を結ぶ線分、大腿セグメントを大腿骨大転子と大腿骨外側上顆を結ぶ線分、下腿セグメントを脛骨外側顆と腓骨外果を結ぶ線分、足部セグメントを踵骨隆起と第 3 趾尖を結ぶ線分として定義した(Crompton et al. (1996)より一部改変、図 2.2)。

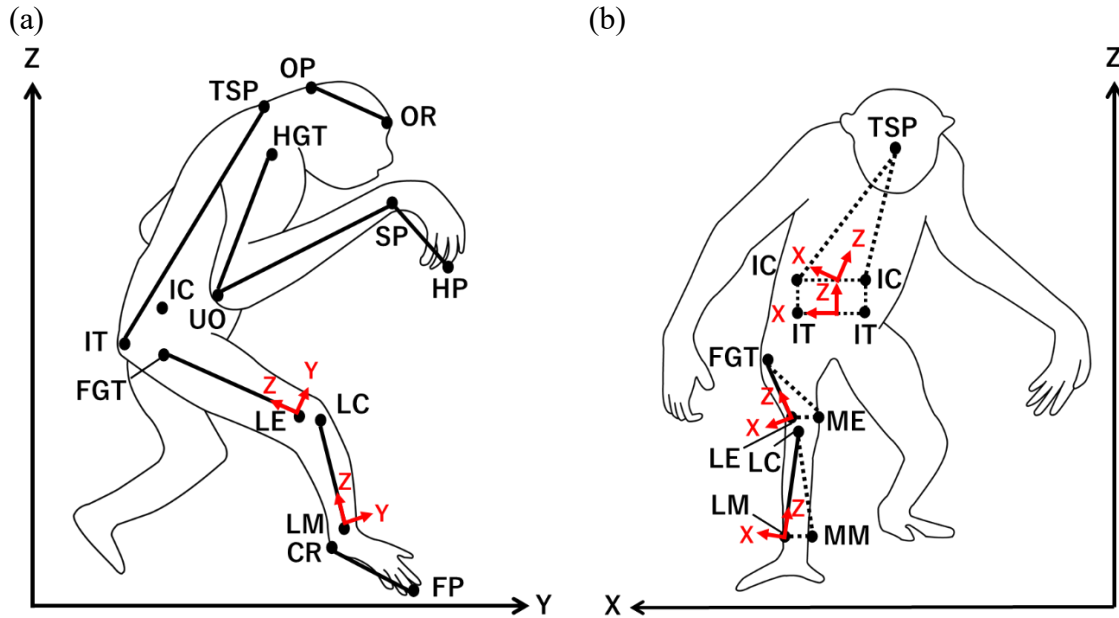


図 2.2 矢状面(a)と前額面(b)から見たサルの身体標点。X 軸：左右方向軸(右が正)、Y 軸：前後方向軸(前が正)、Z 軸：上下方向軸(上が正)。身体標点は右側のみ図で示しているが、計測時には両側を指標した。赤色の矢印は解剖学的肢位に基づく骨盤・大腿・下腿の局所座標系を示す。(a) OP：外後頭隆起、OR：眉上隆起、TSP：第1胸椎棘突起、IT：坐骨結節、IC：腸骨稜、HGT：上腕骨大結節、UO：尺骨肘頭、SP：尺骨茎状突起、HP：第3指尖、FGT：大腿骨大転子、LE：大腿骨外側上顆、LC：脛骨外側顆、LM：腓骨外果、CR：踵骨隆起、FP：第3趾尖。(b) ME：大腿骨内側上顆、MM：脛骨内果。

2.2.3 計測条件および計測環境

大阪大学大学院人間科学研究科行動生態学講座生物人類学研究分野の人間生態学実験室にて実験を行った(図 2.3)。シロテテナガザルの二足歩行を計測する支持基体条件はそれぞれ、ポール条件と平地条件とした。1.3 節で述べたように、テナガザルやチンパンジーは主に直径 10cm 以上の太い樹枝を用いて二足歩行を行うことが知られている。そのためポール条件の支持基体は、直径 10cm の木製の丸太および金属製のポールを用いた。2 本の長さ 200cm の木製の丸太を用いて、長軸が進行方向に一致するように直列に並べ、単管パイプで構築された構造物を用いて地上から支持基体の頂点までの高さが約 26cm になるように固定した(図 2.5a; b)。2 本の丸太の間に、特注のアルミ製の直径 10cm、長さ 30cm、高さ約 25cm(床反力計の高さを含む)のパイプ台をボルトでねじ止めした床反力計(TF-3040-C、テック技販、日本、計測周波数 1000Hz)を設置した(図 2.3a; b)。平地条件の歩行路には、幅 60cm、長さ約 180cm、高さ約 9cm の木板を 2 枚用いた(図 2.3c; d)。2 枚の木板を進行方向に並べ、その間に床反力計を設置した(図 2.3c; d)。

計測に先立ち、吸入麻酔下で体毛を除去し、無毒性塗料で直接皮膚上に身体標点を描いた。動物が覚醒した後、支持基体の上をポール・平地条件の順に二足歩行している様子を 8 台のデジタルビデオカメラ(NXCAM、SONY 社、日本)を用いて計測周波数 60Hz で撮影した。8 台のカメラは、支持基体と動物を囲むように設置された(図 2.3)。

各支持基体条件において、一側下肢で床反力計を踏んだ試行が 15 回以上になるまで繰り返し試行を行った。実験中に動物がリードを保持しながら歩行する様子が見られたため、実験者はリードの張力を与えて歩行を支えることが無いように気を付けた。

2.2.4 データ解析

2.2.4.1 運動学的データの処理

動画編集ソフト EDIUS Pro9(Grass Valley 社、カナダ)を用いて各試行の映像データの切り出しを行った。定常な二足歩行時のデータを解析するために、支持基体の全長にわたり途中で立ち止まることなく歩行した試行を選択した。歩行開始時の加速と歩行終了時の減速の影響が比較的少ないと考えられる歩行路の中央付近のストライド(ポール条件では 5 から 7 歩目の右足初期接地から次の初

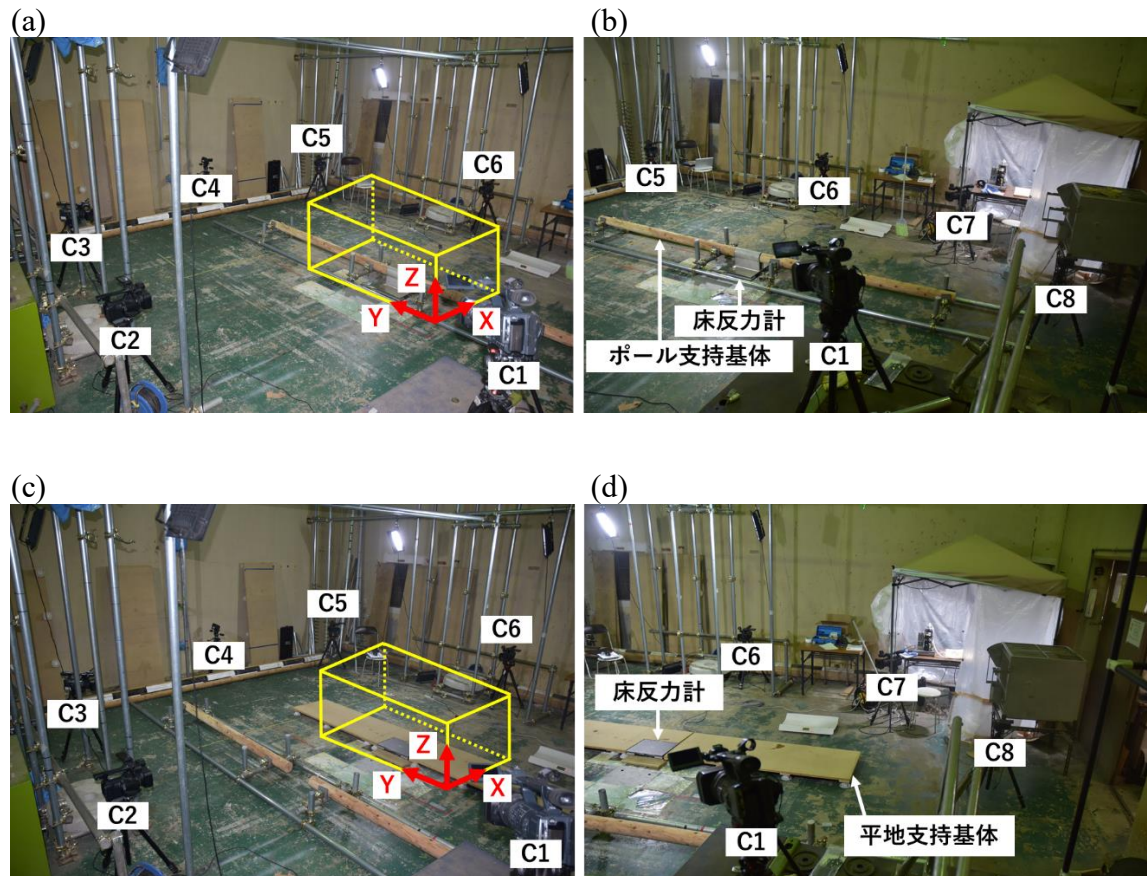


図 2.3 ポール(a, b)および平地(c, d)条件におけるサル二足歩行の実験環境。C はカメラ、黄色の直方体は計測空間、赤色の矢印は世界座標系を示す。ポール・平地条件ともに写真上で向かって手前から奥に移動する試行を計測した。

期接地まで、平地条件では 3 から 5 歩目までの右足初期接地から次の初期接地まで) を解析対象として切り出した。解析対象となる試行数はポール上、平地上ともにそれぞれ 10 試行であった。また、映像データから歩行が左右非対称であることが確認されたため、左足初期接地から次の初期接地までをポール(9 試行)および平地(8 試行)条件で解析対象として追加した。その際、ポール条件における最初の左初期接地は右ストライドにおける最初の初期接地の 1 歩前とし、平地条件は 1 歩後とした。切り出した映像データから、三次元運動解析ソフト Frame Dias V(Q'sfix 社、日本)を用いて、図 2.2 で定義された身体標点をフレームごとにデジタイズし、身体標点の三次元座標値を得た。三次元座標値は、右手座標系に基づいて算出され、X 座標は身体の左右方向(右側が正)、Y 座標は身体の前方向(前方が正)、Z 座標は身体の上下方向(上方が正)としてそれぞれ定義された。

身体標点の三次元座標値は 7Hz ローパスフィルタで平滑化し(Vereecke et al., 2006a)、1 歩行周期が 100%となるように時間再分割された。得られた三次元座標値を用いて、ポールおよび平地条件で歩く方向を統制するためにポール条件では水平面内における支持基体の傾斜角度分だけ座標変換した。平地条件では支持基体の長軸に対して斜めに歩いたため、1 ストライドの 0%と 100%の踵骨隆起の点の X 座標が一致するよう水平面内で α° 座標変換した(図 2.4)。ストライド長、ステップ長、平均速度、Duty 比、時間的左右対称性、歩隔、重心位置、重心の高さ、重心の左右変位、重心と右足部の左右方向距離、関節角度を計算した。また、ストライド頻度は計算の都合上、時間再分割前の座標値を用いて計算した。フィルタ処理、各種運動変数の計算には統計計算ソフト R4.2.2 (R Core Team, 2022)を用いた。

2.2.4.2 ストライド長の計算

ストライド長(m)は、初期接地時の踵骨隆起から次の初期接地時の踵骨隆起までの前後方向距離として算出された(Vereecke et al., 2006a)。

$$l_{stride} = |H_y(101) - H_y(1)| \quad (2.1)$$

l はストライド長、 $H_y(101)$ と $H_y(1)$ はそれぞれ、101 フレーム目と 1 フレーム目における同側の踵骨隆起の Y 座標(前後方向成分)であった。

2.2.4.3 ステップ長の計算

ステップ長(m)は、一側後肢の初期接地時の踵骨隆起から対側後肢の初期接地



図 2.4 平地条件における上から見たテナガザル二足歩行中の両足部と支持基体の位置関係。進行方向は図の下から上である。テナガザルは平地条件で支持基体に対して斜めに歩いたため、1 ストライドの 0% と 100% の踵骨隆起の点の X 座標が一致するよう水平面内で α° 座標変換した。

時の踵骨隆起までの前後方向距離として算出された。

$$l_{step} = |H_y^{ips} - H_y^{cont}| \quad (2.2)$$

l_{step} はステップ長、 H_y^{ips} と H_y^{cont} はそれぞれ同側および対側後肢の初期接地時における、踵骨隆起の Y 座標(前後方向成分)であった。

2.2.4.4 平均速度の計算

平均速度(m/s)は、(2.1)式で計算されたストライド長を一歩行周期にかかった時間で除して算出された。

$$\bar{v} = \frac{l_{stride}}{F_{stride} \cdot \frac{1}{f}} \quad (2.3)$$

\bar{v} は平均速度、 l_{stride} はストライド長、 F_{stride} は生データの一步行周期にかかったフレーム数、 f はカメラのフレームレートであった。

2.2.4.5 Duty 比の計算

Duty 比とは、一步行周期に要した時間の内、注目する肢が接地している時間が占める比のことであり、一般に歩行速度と反比例の関係にある運動学的変数である。Duty 比は、右立脚期にかかった時間を一步行周期に要した時間で除して算出された。

$$r_{duty} = \frac{T_{stance}}{T_{stride}} \quad (2.4)$$

r_{duty} は Duty 比、 T_{stride} は一步行周期に要した時間、 T_{stance} は立脚期にかかった時間であった。

2.2.4.6 歩隔の計算

歩隔(m)は、両脚が接地している時期(両脚支持期)における、両側踵骨隆起の左右方向距離として計算された(Thompson et al., 2018)。

$$w = H_x^{right}(t) - H_x^{left}(t) \quad (2.5)$$

w は歩隔、 $H_x^{right}(t)$ は時刻 t における右踵骨隆起の X 座標(左右方向成分)、 $H_x^{left}(t)$ は時刻 t における左踵骨隆起の X 座標(左右方向成分)であった。

2.2.4.7 ストライド頻度の計算

ストライド頻度(Hz)とは歩行の頻度を示す変数であり、歩行周期の数を一步行

周期にかかった時間で除して算出された。

$$s = \frac{1}{F_{stride} \cdot \frac{1}{f}} \quad (2.6)$$

s はストライド頻度、 F_{stride} は生データの一步行周期にかかったフレーム数、 f はカメラのフレームレートであった。

2.2.4.8 時間的左右対称性の計算

時間的左右対称性とは一步行周期にかかる時間に占める、一步行周期の始めから対側後肢が接地するまでの時間の比である。もし、時間的左右対称性が 0.45 から 0.55 の間であれば、その試行は時間的に対称であるとみなされた(Cartmill, 2002)。

$$r_{synt} = \frac{T_{stance}^{cont}}{T_{stride}} \quad (2.7)$$

r_{synt} は時間的左右対称性、 T_{stride} は一步行周期に要した時間、 T_{stance}^{cont} は一步行周期の初めから対側後肢が接地するまでの時間であった。

2.2.4.9 身体重心の計算

身体重心は、図 2.5 で定義された各セグメントの重心の位置ベクトルと各セグメントの質量の積を全てのセグメント分だけ足し合わせて身体質量で除すことで算出された(Winter, 2009)。各セグメントの質量は先行研究によって定義されたシロテテナガザル(Isler et al., 2006; 表 2.1)の身体質量に対する各身体セグメントの質量の割合を実験動物に用いて算出された。各セグメントの重心の位置ベクトルと質量はシロテテナガザル(Isler et al., 2006)の身体モデルを本研究で用いた動物にあてはめることで算出された。

$$\mathbf{b}(t) = \sum_{i=1}^{14} \frac{\mathbf{p}_i(t) \cdot m_i}{M} \quad (2.8)$$

$\mathbf{b}(t)$ は時刻 t における身体重心の位置ベクトル、 $\mathbf{p}_i(t)$ は時刻 t における i 番目の身体セグメントの重心の位置ベクトル、 m_i は i 番目の身体セグメントの質量、 M は身体質量であった。

2.2.4.10 重心の高さの計算

各霊長類種が支持基体にどの程度身体を近づけて二足歩行を行っているのか

表 2.1 テナガザルの各身体セグメントの質量(Isler et al. (2006)より一部改変)。
Isler et al. (2006) によって算出された 3 個体のテナガザルの各セグメントの質量
の割合および近位点からの位置の平均値、本研究のテナガザルの体重から算出
される各セグメントの質量を表す。なお、前後肢の質量は一側のみの質量を表す。

	頭部	体幹	上腕	前腕	手部	大腿	下腿	足部
セグメント内の重心位置[%]	44.50	46.90	48.00	44.40	50.60	45.90	46.90	48.50
セグメントの質量の割合[%]	7.20	65.90	3.40	2.60	1.00	3.70	1.70	1.00
セグメントの質量[kg]	0.51	4.69	0.24	0.19	0.07	0.26	0.12	0.07

を確認するために、重心の高さを算出した。重心の高さ(cm)は重心から立脚肢の腓骨外果までの高さとし、矢状面内における腓骨外果から重心に向かうベクトルと世界座標系の鉛直軸とのベクトルの内積によって(2.9)式より計算された。

$$h(t) = \mathbf{d}_{yz}(t) \cdot \mathbf{z} \quad (2.9)$$

$h(t)$ は時刻 t における重心の高さ、 $\mathbf{d}_{yz}(t)$ は時刻 t における立脚肢の腓骨外果から身体重心に向かうベクトル、 \mathbf{z} は世界座標系の鉛直軸であった。本来、重心の高さは力学的に重心から足圧中心までの距離として算出されるが、本研究では足圧分布を計測しなかったため、足圧中心を算出することができなかった。テナガザルはポール上二足歩行中に支持基体を把握するため、足圧中心は支持基体の側面にあると考えられる。足圧中心の高さが低くなると、足関節もまた高さが低くなるため、本研究では重心の高さを重心から立脚肢の腓骨外果までの高さとした。

2.2.4.11 重心の左右変位の計算

重心の左右変位(cm)は、支持基体条件・試行ごとに計測空間内で歩く位置が異なっていたため、ベースラインを揃えるために(2.8)式で計算した身体重心の X 座標の 1 ストライドの平均に対する時系列変化として(2.10)式より計算された。

$$m(t) = b_x(t) - \overline{b_x(t)} \quad (2.10)$$

$m(t)$ は時刻 t における重心の左右変位、 $b_x(t)$ は時刻 t における身体重心の X 座標、 $\overline{b_x(t)}$ は身体重心の X 座標の 1 ストライドの平均値であった。1 ストライドにおける重心の左右変位の可動域を算出するために、左右変位の最大値と最小値の差をとった。また、体幹の質量は全体重の 65.9%を占め(表 2.1)、体幹重心の左右変位が全身の重心の変動に強く影響すると考えられたことから、(2.10)式を用いて、体幹重心の左右変位も併せて算出した。

2.2.4.12 重心と右足部の左右方向距離

重心と右足部の左右方向距離(cm)は、両支持基体条件間における左右方向のバランス戦略に関連するため計算された(Fujiwara et al., 2025)。(2.6)式で算出される重心の左右方向成分と右踵骨隆起の左右方向成分の差の時間変化とした。

$$c(t) = b_x(t) - H_x^{right}(t) \quad (2.11)$$

$c(t)$ は時刻 t における重心と右足部の左右方向距離である。 $b_x(t)$ と $H_x^{right}(t)$ はそれぞれ、時刻 t における重心および右踵骨隆起の X 座標(左右方向成分)であった。

2.2.4.13 重心の上下方向成分の速度の計算

本来、歩行運動解析にて対象となるべき試行は加減速の無い定常歩行であり、それによって 1.3 節で概観したように力積は両支持基体条件にて差がないことが実現される。そこで、対象となる試行が定常的な歩行であることを確認するために重心の上下方向成分の速度を算出した。重心の上下方向成分の速度(m/s)は、(2.9)式で算出される重心の上下方向成分を用いて、注目する時間の前後フレーム間の変位を微分することによって(2.11)式のように算出した。

$$v(t) = \frac{b_z(t+1) - b_z(t)}{F_{stride} \cdot \frac{1}{f} \cdot \frac{1}{100} \cdot 2} \quad (2.12)$$

$v(t)$ は時刻 t における重心の上下方向成分の速度、 b_z は重心の上下方向成分、 F_{stride} は一歩行周期にかかったフレーム数、 f はカメラのフレームレートであった。計算により算出された速度の時間変化は、2.2.4.1 のデータ解析時に身体標点の三次元座標値に行った 7Hz のローパスフィルタで平滑化した(Vereecke et al., 2006b)。

2.2.4.14 関節角度の計算

関節角度(deg)はカルダン角を用いて(2.13)式より計算された(Kadaba et al., 1990; Ogihara et al., 2010; O'Neill et al., 2015)。股関節角度は骨盤セグメントの局所座標系と大腿セグメントの局所座標系の相対角度、膝関節角度は大腿セグメントの局所座標系と下腿セグメントの局所座標系の相対角度とした。局所座標系を定義する際の姿勢は解剖学的肢位とした(Shitara et al., 2022)。

$$\begin{aligned} \mathbf{R}(t) &= [\mathbf{M}_{pro}(t)]^{-1} \mathbf{M}_{dis}(t) \\ &= \begin{bmatrix} c\theta c\psi & -c\theta s\psi & s\theta \\ s\phi s\theta c\psi + c\phi s\psi & -s\phi s\theta s\psi + c\phi c\psi & -s\phi c\theta \\ -c\phi s\theta c\psi + s\phi s\psi & c\phi s\theta s\psi + s\phi c\psi & c\phi c\theta \end{bmatrix} \end{aligned} \quad (2.13)$$

$\mathbf{R}(t)$ は時刻 t における $x-y-z$ の回転順序(すなわち屈伸軸、内外転軸、内外旋軸の順)に基づく回転行列であった。 $\mathbf{M}_{pro}(t)$ と $\mathbf{M}_{dis}(t)$ はそれぞれ時刻 t における、世界座標系における近位セグメントと遠位セグメントの局所座標系の向きであった(図 2.5)。骨盤の局所座標系は、世界座標系における骨盤の三軸方向の局所座標系の時間変化とした。各局所座標系の詳細な定義については Fujiwara et al. (2025)を参照されたい。

2.2.4.15 支持基体反力データの処理

支持基体反力データは動物が左足で床反力計に接地している間の支持基体反力を解析対象とした。足が床反力計に接地している時期のデータを切り出すために、支持基体反力上下方向成分が 1N より大きい値を示したフレームを切り出した。解析対象となる試行数はそれぞれ、ポール条件が 11 試行、平地条件が 16 試行だった。計測によって得られた支持基体反力データの 3 軸方向は X 座標が左右方向(左側が正)、Y 軸が前後方向(前方が正)、Z 軸が上下方向(下方が正)成分として定義された。支持基体反力データは 30Hz のローパスフィルタで平滑化された(Granatosky et al., 2017)。得られた支持基体反力データを用いて、力積を計算した。さらに、支持基体反力データを時間再分割して、支持基体反力上下方向成分の最大値、支持基体反力左右方向成分の可動域、接地時間を計算した。フィルタ処理、各種変数の計算には統計計算ソフト R4.2.2 (R Core Team, 2022)を用いた。

2.2.4.16 支持基体反力上下方向成分の最大値の計算

支持基体反力上下方向成分の最大値(N)は、支持基体反力の上下方向成分の時系列変化の最大値とした。

$$MF_z = \max(F_z) \quad (2.14)$$

MF_z は支持基体反力上下方向成分の最大値、 F_z は時刻 t における支持基体反力上下方向成分であった。

2.2.4.17 接地時間の計算

接地時間(s)は、支持基体反力上下方向成分の時系列変化を示す時間とした。

$$C = \frac{F_{stance}}{e} \quad (2.15)$$

C は接地時間、 F_{stance} は立脚期におけるフレーム数、 e は計測周波数であった。

2.2.4.18 支持基体反力左右方向成分の可動域の計算

支持基体反力左右方向成分の可動域(N)は支持基体反力左右方向成分の時系列変化の最大値と最小値の差とした。

$$RF_x = \max(F_x) - \min(F_x) \quad (2.16)$$

RF_x は支持基体反力左右方向成分の可動域、 F_x は支持基体反力左右方向成分であった。

2.2.4.19 支持基体反力上下方向成分の力積の計算

支持基体反力上下方向成分の力積(N_s)は、支持基体反力上下方向成分の時系列変化を用いて、注目時間の前後フレーム間の台形の面積を全フレーム分だけ足し合わせて算出された。

$$I = \sum_{n=1}^t \left\{ (F_z(n) + F_z(n+1)) \cdot \frac{1}{1000} \cdot \frac{1}{2} \right\} \quad (2.17)$$

I は力積、 F_z は支持基体反力の上下方向成分、 t は時刻であった。

2.2.4.20 統計学的分析

ストライド長、ステップ長、平均速度、Duty 比、時間的左右対称性、歩隔、ストライド頻度、重心の左右変位の可動域、初期接地、立脚中期、立脚後期における重心の高さと関節角度、支持基体反力上下方向成分の最大値、接地時間、支持基体反力左右方向成分の可動域および力積の結果に対して 2 群間比較を行った。各運動変数は正規分布しなかったため、ノンパラメトリック検定の一つであるマンホイットニーの U 検定を用いて、ポールおよび平地条件間で有意差の有無を調べた。統計学的有意水準は 5%とした。

2.3 結果

矢状面内におけるテナガザルのポール上および平地上二足歩行の様子を図 2.5 に示した。歩く方向を統制するために算出された α° は以下ようになった。ポール条件で支持基体は水平面内にて 1.1° 右側へ傾斜していた。平地条件でテナガザルは水平面内にて右ストライドでは $2.9 \pm 2.7^\circ$ 、左ストライドでは $2.8 \pm 2.3^\circ$ 右側へ歩行していた。

2.3.1 時空間パラメータ

平均速度は左右ストライドにて 2 つの支持基体条件間で有意な差は見られなかった(右: $p = 0.50$ 、左: $p = 0.34$; 表 2.2)。歩隔と左ストライドの Duty 比を除く全てのパラメータは両条件間で有意な差は見られなかった(表 2.2)。歩隔は平地条件と比較してポール条件で有意に小さかった($p < 0.01$; 表 2.2)。時間的左右対称性は左右ストライドにて条件間で有意差はなかった(右: $p = 0.25$ 、左: $p = 0.69$; 表 2.2)。また、0.45 から 0.55 の範囲内であり、左右ストライド・両条件にて歩

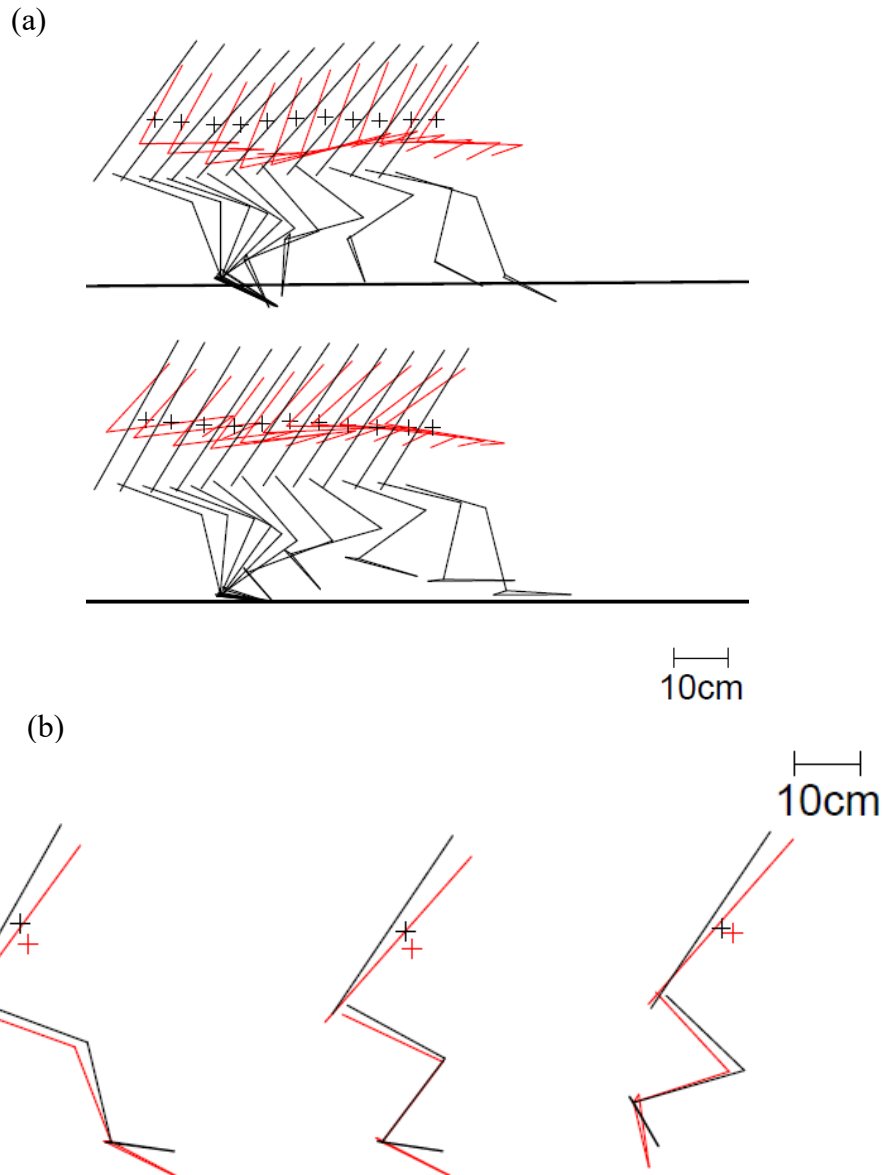


図 2.5 ポール(上段)および平地(下段)条件の各代表 1 試行における二足歩行の様子(a)とポール(赤線)および平地(黒線)条件の各代表 1 試行における立脚期の体幹および右後肢姿勢の比較(b)。(a): 体幹および右前後肢の姿勢を一步行周期の 10% 刻みで表す。赤色の線分は右前肢、+ は計算で求めた重心位置をそれぞれ示す。両条件にて右初期接地時の右第 3 趾尖の前後位置が一致するように描画した。(b): 支持基体の表面に対する身体の姿勢を示し、右腓骨外果の位置が条件間で一致するように位置合わせをした。(左): 初期接地(立脚期の 0%)、(中央): 立脚中期(立脚期の 50%)、(右): 立脚後期(立脚期の 100%)。

行は時間的に対称であることが示された。しかし、ステップ長は左右ストライドにて非対称性が確認された。具体的に、右足ステップ長は左足ステップ長よりも大きい傾向を示した(表 2.2)。さらに、左足ステップ長はポール条件で有意に大きかった(右: $p < 0.05$ 、左: $p < 0.05$; 表 2.2)。

2.3.2 重心運動

重心の高さは両条件において、初期接地から立脚中期にかけて重心が下降し、立脚中期から立脚後期にかけて上昇する傾向にあった(図 2.6a)。両条件にて立脚期のおよそ 70%以降の重心は、足関節底屈角度の増加に伴う腓骨外果の上昇によって下降した。重心の高さはポール条件で初期接地と立脚中期に有意に低かった($p < 0.01$; 表 2.3)。

重心および体幹重心の左右変位は条件間で異なる傾向を示した(図 2.6b, c)。平地条件で、重心は初期接地から立脚中期にかけて立脚側へ変位し、立脚中期から立脚後期にかけて遊脚側へ変位し、立脚後期から次の初期接地にかけて再び立脚側へ変位した(図 2.6b, c)。一方ポール条件で、重心は初期接地から立脚中期にかけて遊脚側へ変位し、立脚中期から次の初期接地にかけて立脚側へ変位した(図 2.6b, c)。重心の左右変位の可動域はポール条件で有意に小さかった($p < 0.01$; 表 2.4)。

重心と右足部の左右方向距離は、条件間で異なった。平地条件では、初期接地から立脚中期にかけて重心位置が立脚側へ変位し、立脚中期から立脚後期にかけて遊脚側へ変位した(図 2.6d)。一方、ポール条件では、初期接地時から立脚期を通して重心位置が立脚側に維持された(図 2.6d)。

重心の上下方向成分の速度は両条件において、立脚初期に減少し、立脚後期に増加する傾向にあった(図 2.7)。また、テナガザルの二足歩行が両条件にて定常的であるかを確認するために波形の 100%から 0%を引いたところ、両条件ともに立脚期の 0%と 100%がほぼ一致した(ポール: -0.002 ± 0.004 m/s、平地: -0.002 ± 0.005 m/s; 図 2.7)。この結果から、テナガザルは定常な二足歩行の試行を選択して解析することができていたことが確認された。

2.3.3 関節角度

骨盤前後傾角度は左右ストライドに共通してポール・平地条件では 1 ストライドを通して前傾した(図 2.8a, d)。骨盤傾斜角度は左右ストライドに共通する両

表 2.2 左右ストライドでのテナガザルの平地上およびポール上二足歩行における時空間パラメータの比較。(右)、(左)はそれぞれ、右ストライドと左ストライドを示す。**: $p < 0.01$ 、*: $p < 0.05$ 。

	平地条件	ポール条件	p
平均速度 [m/s] (右)	1.03±0.10	1.10±0.17	0.50
平均速度 [m/s] (左)	1.08±0.07	1.13±0.16	0.34
ストライド長 [m] (右)	0.53±0.04	0.56±0.05	0.45
ストライド長 [m] (左)	0.57±0.02	0.60±0.06	0.25
右足ステップ長[m] (右)	0.33±0.03	0.30±0.03	0.08
左足ステップ長[m] (右)	0.20±0.04	0.25±0.02	*
右足ステップ長[m] (左)	0.32±0.03	0.32±0.04	0.92
左足ステップ長[m] (左)	0.25±0.01	0.27±0.02	*
Duty 比 [] (右)	0.69±0.02	0.66±0.03	0.11
Duty 比 [] (左)	0.68±0.02	0.64±0.03	*
時間的左右対称性 [] (右)	0.49±0.03	0.51±0.01	0.25
時間的左右対称性 [] (左)	0.50±0.02	0.49±0.02	0.69
歩隔 [m] (右)	0.09±0.01	0.03±0.01	**
歩隔 [m] (左)	0.09±0.01	0.03±0.01	**
ストライド頻度 [Hz] (右)	1.94±0.11	1.97±0.16	0.62
ストライド頻度 [Hz] (左)	1.89±0.11	1.89±0.14	0.62

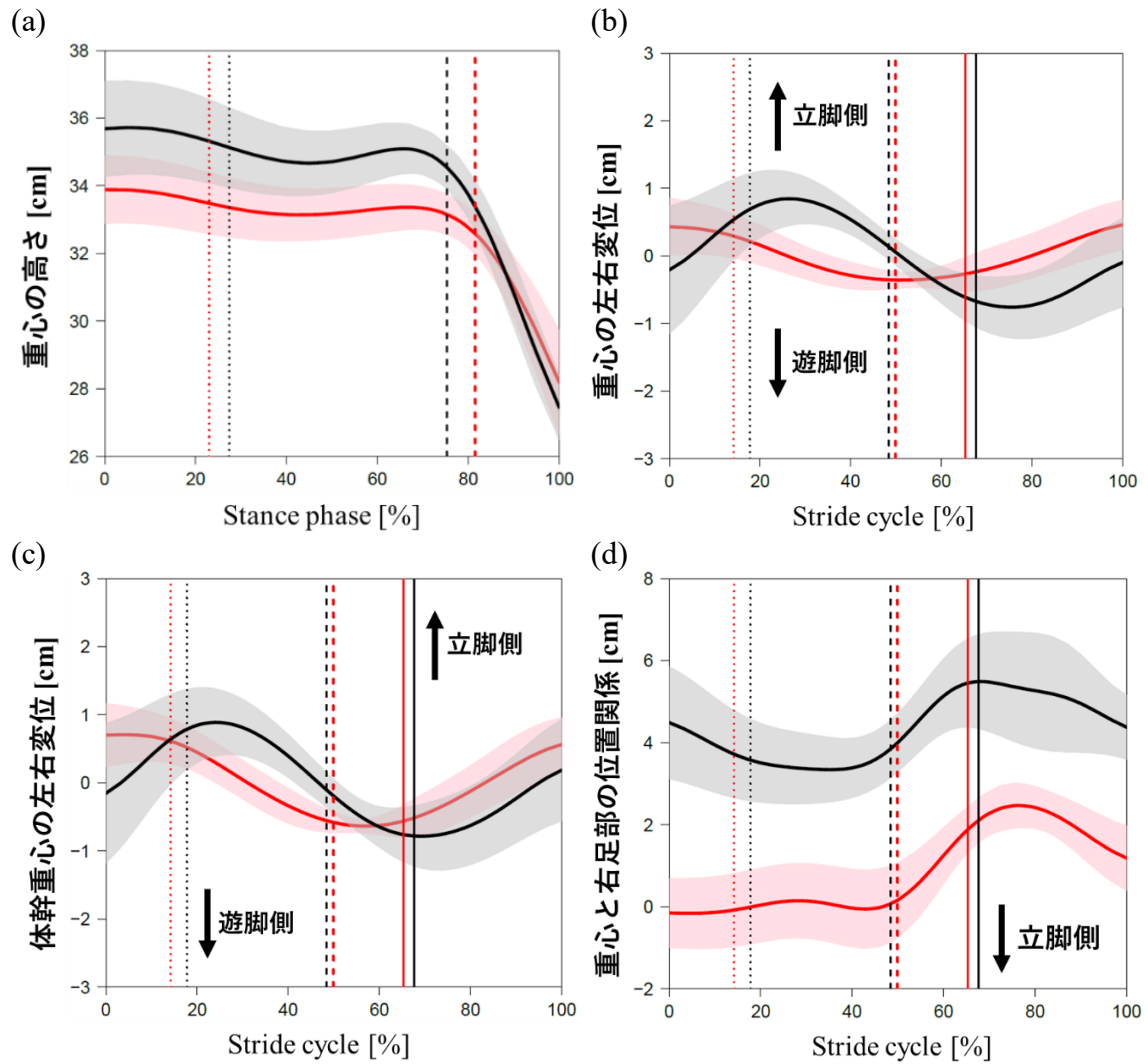


図 2.6 ポール(赤色)および平地(黒色)条件におけるテナガザル二足歩行中の重心の高さ(a)、左右変位(b)、体幹重心の左右変位(c)、重心と右足部の左右方向距離(d)。横軸は右立脚期(a)と1ストライド(b-d)を示す。(a)の0%は右初期接地、100%は右立脚後期を示す。(b-d)の0%は右初期接地を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。

表 2.3 テナガザルの平地上およびポール上二足歩行における初期接地・立脚中期・立脚後期の重心の高さの比較。**: $p < 0.01$ 、*: $p < 0.05$ 。

初期接地			立脚中期			立脚後期		
平地条件	ポール条件	P	平地条件	ポール条件	P	平地条件	ポール条件	P
35.7±1.4	33.9±1.0	*	34.7±0.9	33.2±0.7	**	-	-	-

表 2.4 テナガザルの平地上およびポール上二足歩行における 1 ストライドの重心の左右変位と骨盤回旋角度の可動域の比較。**: $p < 0.01$ 、*: $p < 0.05$ 。

	平地条件	ポール条件	P
重心の左右変位 [cm]	1.9±0.8	1.2±0.2	**
骨盤回旋 [deg] (右)	39.6±4.9	47.4±6.8	*
骨盤回旋 [deg] (左)	45.6±8.7	47.8±6.4	0.70

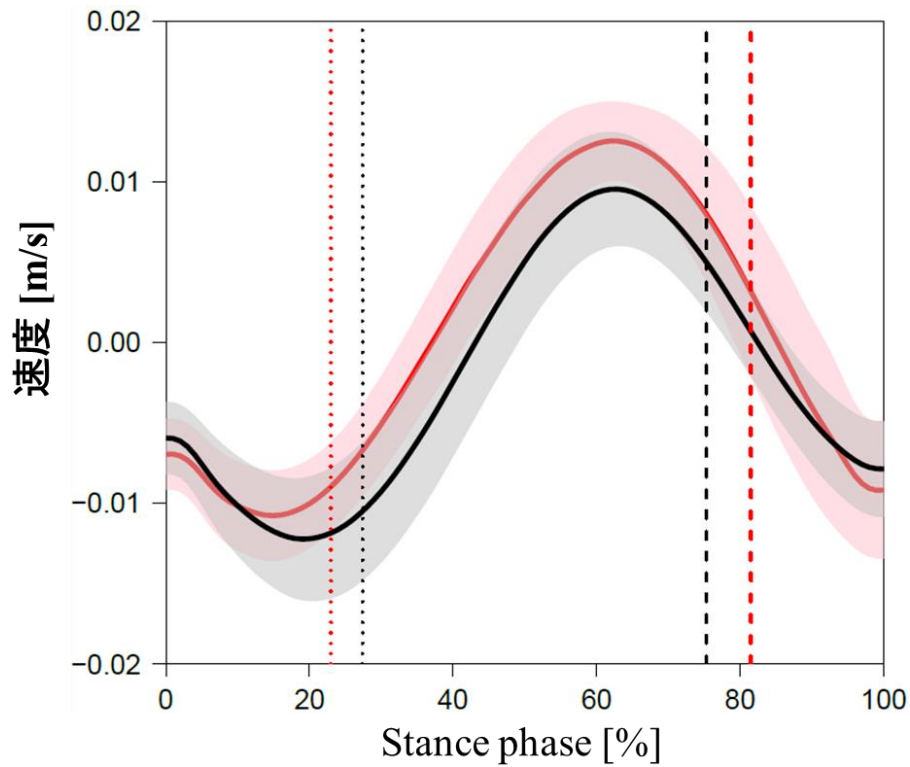


図 2.7 ポール(赤色)および平地(黒色)条件における重心の上下方向成分の速度。波形の傾向を鮮明にするために、速度の時系列変化は身体標点の三次元座標値に行った 7Hz でのローパスフィルタで平滑化した。横軸は右立脚期を示す。0% は右初期接地、100%は右立脚後期を示す。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。

支持基体条件間の統計学的な差はなかった(表 2.5)。骨盤回旋角度は左右ストライドおよび両支持基体条件に共通して 1 歩行周期の大半にて 0° より大きな値を示し、左へ回旋していた(図 2.8c; 2.8f)。また、骨盤回旋角度は立脚期を通して条件間で有意差がなかった(図 2.8c; 2.8f; 表 2.5)。骨盤回旋可動域は左ストライドでは有意差がなかったが、左右ストライドに共通してポール条件の方が大きい傾向にあった(表 2.4)。

股関節屈伸角度は左右ストライドにて Vereecke et al. (2006b)や Yamazaki and Ishida (1984)が示す結果と一致していた(図 2.9a, c)。股関節はポール条件で初期接地に有意に屈曲角度が大きかった(右: $p < 0.01$ 、左: $p < 0.05$; 表 2.5)。股関節内外転角度は左右ストライドで立脚中期における内転角度が平地条件よりもポール条件で有意に大きかった(右: $p < 0.05$ 、左: $p < 0.05$; 表 2.5)。また、初期接地の外転位から立脚後期にかけて内転し、次の初期接地にかけて外転した(図 2.9b, d)。

膝関節屈伸角度は股関節屈伸角度と同様に左右ストライドにて Vereecke et al. (2006b)や Yamazaki and Ishida (1984)が示す結果と一致していた(図 2.10a, c)。膝関節では、ポール条件で立脚中期に有意に屈曲角度が大きく(右: $p < 0.05$ 、左: $p < 0.01$; 表 2.5)、右ストライドでは立脚後期に有意に伸展角度が大きかった($p < 0.05$; 表 2.5)。膝関節内外反角度は左右ストライドで立脚中期における外反角度が平地条件よりもポール条件で有意に大きかった(右: $p < 0.05$ 、左: $p < 0.01$; 表 2.5)。また、波形は初期接地から立脚中期までと遊脚期の間にて二峰性を示した(図 2.10b, d)。

股関節内外転角度と膝関節内外反角度では、両条件ともに左右ストライド間にて非対称性が確認された。しかし、両条件間における股関節内外転および膝関節内外反角度変化の傾向は左右ストライドにて一致し、統計的には左右ストライドともに立脚中期に股関節内転および膝関節外反角度が有意に増加した。テナガザルの世界座標系における骨盤・大腿・下腿の局所座標系の三次元運動の結果については付録を参照されたい。

2.3.4 支持基体反力

支持基体反力左右方向成分は条件間で波形の傾向が異なった(図 2.11a)。ポール条件では初期接地から立脚中期にかけて左方向への力が生じ、立脚中期から後期にかけて右側へ変位した。またポール条件の波形は立脚期を通して左側へ変位した。平地条件では初期接地から立脚初期にかけて右側へ変位し、立脚初期

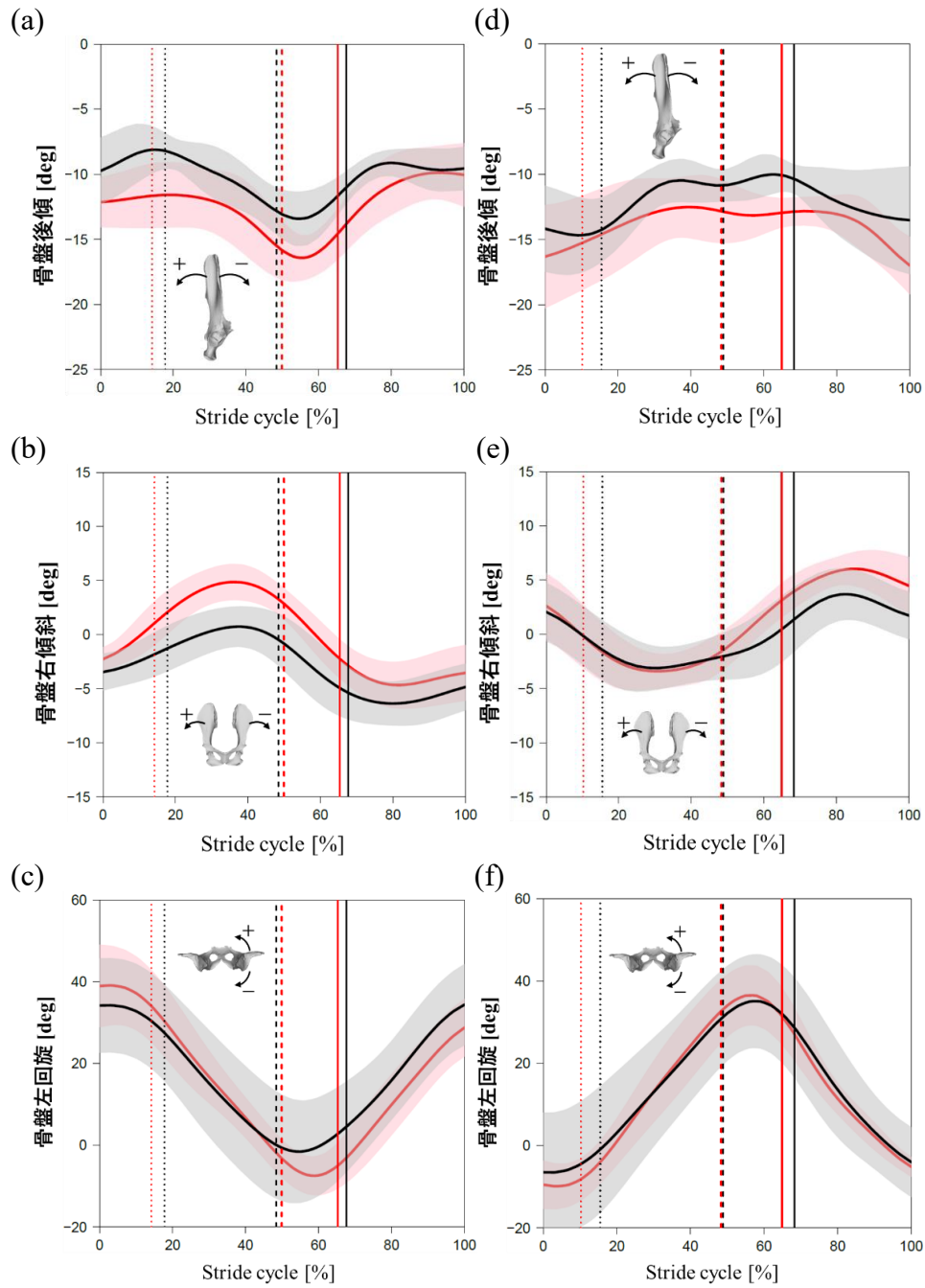


図2.8 ポール(赤色)および平地(黒色)条件の右(a-c)および左(d-f)ストライドにおけるテナガザル二足歩行中の骨盤前後傾(a, d)、傾斜(b, e)および回旋(c, f)角度。横軸は1ストライドを示す。0%は初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は対側後肢の初期接地、縦の点線が対側後肢の爪先離地期をそれぞれ示す。

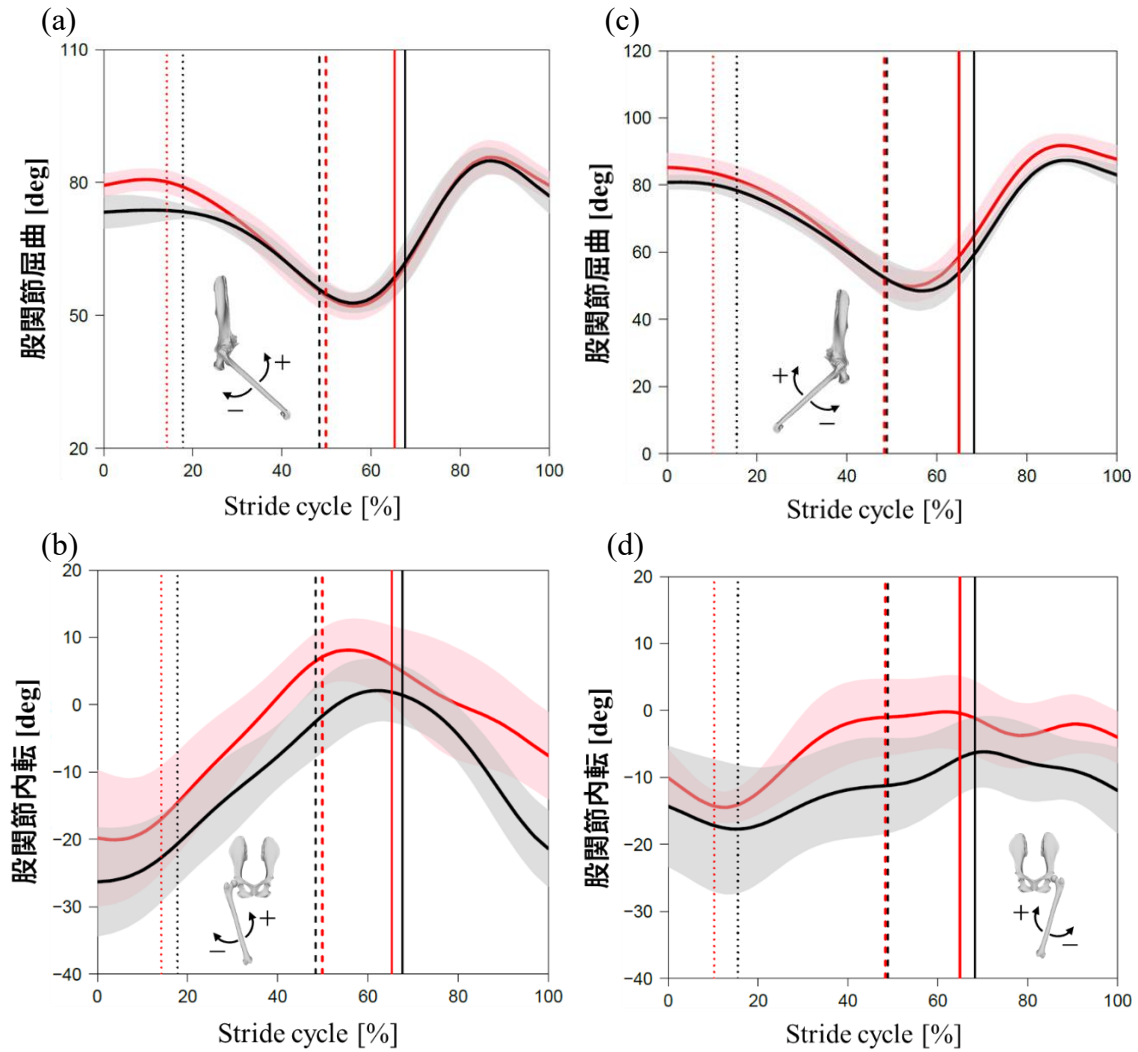


図 2.9 ポール(赤色)および平地(黒色)条件の右(a, b)および左(c, d)ストライドにおけるテナガザル二足歩行中の股関節屈伸(a, c)および内外転(b, d)角度。横軸は1 ストライドを示す。0%は初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は対側後肢の初期接地、縦の点線が対側後肢の爪先離地期をそれぞれ示す。

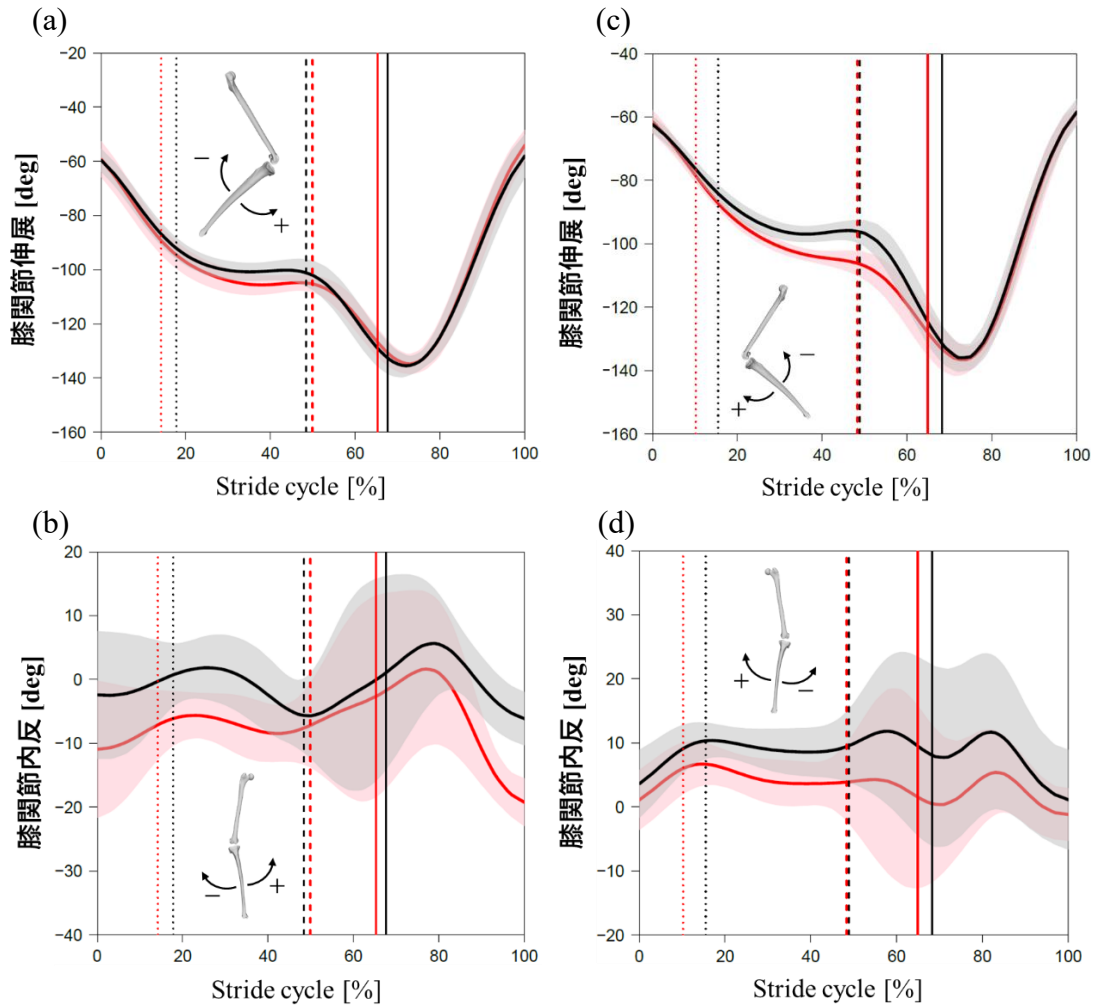


図 2.10 ポール(赤色)および平地(黒色)条件の右(a, b)および左(c, d)ストライドにおけるテナガザル二足歩行中の膝関節屈伸(a, c)および内外反(b, d)角度。横軸は1 ストライドを示す。0%は初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから 100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は対側後肢の初期接地、縦の点線が対側後肢の爪先離地期をそれぞれ示す。

表 2.5 テナガザルの平地上およびポール上二足歩行における初期接地・立脚中期・立脚後期の骨盤・股関節・膝関節角度の比較。**: $p < 0.01$ 、*: $p < 0.05$ 。

	初期接地			立脚中期			立脚後期		
	平地条件	ポール条件	p	平地条件	ポール条件	p	平地条件	ポール条件	p
骨盤前後傾 [deg] (右)	-9.8 ± 2.6	-12.2 ± 1.9	*	-10.0 ± 2.1	-12.2 ± 2.3	**	-11.6 ± 0.8	-15.5 ± 1.5	**
骨盤前後傾 [deg] (左)	-14.1 ± 3.3	-16.3 ± 3.9	0.25	-10.7 ± 1.6	-12.9 ± 2.5	0.08	-10.3 ± 1.1	-13.0 ± 1.2	**
骨盤傾斜 [deg] (右)	-3.5 ± 1.7	-2.3 ± 1.1	0.11	0.5 ± 1.9	4.5 ± 1.6	**	-4.8 ± 2.6	-1.4 ± 2.3	**
骨盤傾斜 [deg] (左)	2.1 ± 2.6	2.6 ± 3.0	0.39	-3.1 ± 1.9	-3.4 ± 1.6	0.56	1.3 ± 3.0	2.9 ± 1.6	0.29
骨盤回旋 [deg] (右)	34.2 ± 11.5	38.9 ± 10.0	0.23	12.8 ± 12.6	15.7 ± 6.3	0.71	2.2 ± 12.2	-6.4 ± 4.9	0.08
骨盤回旋 [deg] (左)	-6.5 ± 14.4	-10.6 ± 6.5	0.63	15.9 ± 12.7	14.3 ± 7.5	0.70	28.9 ± 12.1	32.4 ± 6.9	0.44
股関節屈伸 [deg] (右)	73.3 ± 3.7	79.3 ± 2.6	**	68.4 ± 2.3	71.0 ± 3.6	0.08	58.0 ± 3.4	54.6 ± 3.8	0.07
股関節屈伸 [deg] (左)	80.8 ± 2.1	85.3 ± 4.3	*	66.7 ± 2.9	70.7 ± 4.3	0.05	55.0 ± 5.3	54.7 ± 6.5	0.92
股関節内外転 [deg] (右)	-26.3 ± 8.1	-19.8 ± 10.1	0.17	-11.8 ± 5.5	-5.5 ± 6.0	*	2.1 ± 4.7	6.9 ± 4.9	0.10
股関節内外転 [deg] (左)	-14.3 ± 9.0	-10.1 ± 4.2	0.05	-13.4 ± 6.9	-5.6 ± 5.3	*	-7.1 ± 5.5	-0.3 ± 5.4	*

膝関節屈伸 [deg] (右)	-59.5±4.1	-59.2±6.5	0.94	-100.7±3.3	-104.5±3.9	*	-128.7±5.9	-121.8±4.9	*
膝関節屈伸 [deg] (左)	-62.3±2.5	-61.4±3.6	0.25	-96.8±2.5	-101.5±1.5	**	-126.8±5.4	-122.4±6.3	0.17
膝関節内外反 [deg] (右)	-2.4±10.0	-11.0±10.7	0.11	0.7±5.7	-6.7±4.4	*	-0.3±15.6	-3.3±15.3	0.71
膝関節内外反 [deg] (左)	3.6±5.3	1.1±4.6	0.29	8.8±3.4	3.8±3.4	**	9.0±14.8	2.7±14.9	0.34

から立脚中期にかけて左側へ変位し、立脚中期から後期にかけて再び右側へ変位した(図 2.11a)。支持基体反力前後方向成分は条件間で波形の傾向がおおよそ類似した(図 2.11b)。両条件において、波形は初期接地から立脚初期にかけて前方へ変位し、立脚初期から後期にかけて後方へ変位した(図 2.11b)。支持基体反力上下方向成分は条件間で波形の傾向が類似し、一峰性を示した(図 2.11c)。両条件において、波形は初期接地から立脚中期にかけて上方へ変位し、立脚中期から後期にかけて下方へ変位した(図 2.11c)。支持基体反力上下方向成分の最大値はポール条件で有意に大きかった($p < 0.01$; 表 2.6)。接地時間はポール条件で有意に小さかった($p < 0.05$; 表 2.6)。支持基体反力左右方向成分の可動域はポール条件で有意に大きかった($p < 0.01$; 表 2.6)。力積は条件間で有意差はなかった($p = 0.76$; 表 2.6)。

2.4 考察

樹上環境と地上環境の違いは支持基体の形状や幅、剛性、高さなどが考えられるが、本研究は特に支持基体の形状や高さの変化が運動にどのように影響するのかに着目した。

2.4.1 ポールおよび平地条件における時空間パラメータの比較

歩行速度は多くの時空間パラメータに影響し得るため(Higurashi and Kumakura, 2021)、本研究の支持基体条件間の結果の違いは支持基体の形状や高さの違いによることが示唆された。ポール条件では平地条件と比較して歩隔が有意に小さかった(表 2.2)。これは、足を幅の狭い支持基体上に接地するためであると考えられる。Duty 比はポール条件で小さい傾向にあった(表 2.2)。接地時間も平地条件に比べてポール条件で有意に小さく、傾向が一致していた(表 2.6)。一方、ラストライドの Duty 比を除いて、歩隔以外のパラメータは条件間で有意差がなかった(表 2.2)。本研究で使用したポール支持基体は直径 10cm であった一方で、麻酔下で生体の足部を計測したところ、テナガザルの足幅は 5cm であった。したがって、テナガザルにとって幅 10cm の支持基体は重心位置を支持基底面内に確保するのに十分であるため重心位置を支持基底面内に維持することができた可能性があり、支持基体から転落するリスクが相対的に低かったのかもしれない。

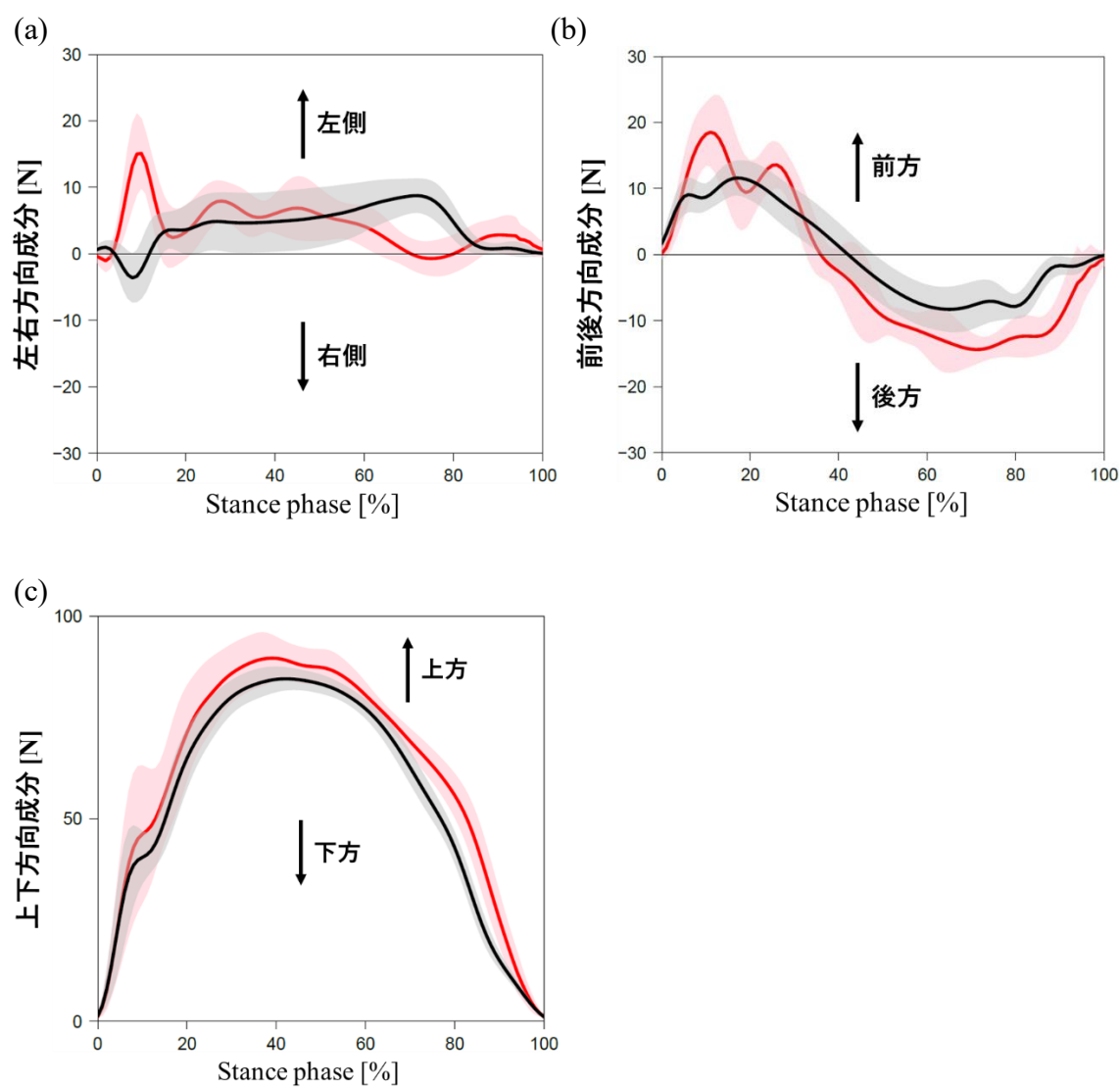


図 2.11 ポール(赤色)および平地(黒色)条件におけるテナガザル二足歩行中の支持基体反力左右方向(a)、前後方向(b)、上下方向成分(c)。横軸は右立脚期を示す。0%は右初期接地、100%は右立脚後期を示す。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。

表 2.6 テナガザルの平地上およびポール上二足歩行における支持基体反力上下方向成分の最大値(Fz 最大値)、支持基体反力左右方向成分の可動域(Fx ROM)、接地時間、力積の比較。**: $p < 0.01$ 、*: $p < 0.05$ 。

	平地条件	ポール条件	<i>P</i>
Fz 最大値 [N]	84.8±2.8	90.8±5.4	**
Fx ROM [N]	13.9±2.9	20.6±3.4	**
接地時間 [s]	0.35±0.03	0.32±0.04	*
力積 [Ns]	19.3±1.5	19.4±1.3	0.77

2.4.2 ポールおよび平地条件における前額面内の関節角度と重心の左右変位の比較

歩隔は平地条件と比較してポール条件で有意に小さかった(表 2.2)。テナガザルにおいて股関節内転角度と膝関節外反角度は歩隔を小さくすることに寄与したかもしれない(図 2.9b, d; 2.10b, d)。ポール条件における股関節内転および膝関節外反は、膝関節を内側へ変位することを可能にし、身体の下に膝と足を位置づけることによって単脚支持期にポール支持基体を把握することに寄与したと考えられる(図 2.12)。

ポール条件における狭い歩隔は、重心の左右変位の可動域の減少に寄与したと考えられる(表 2.4)。支持基体の側方への転落を避けるために狭い歩隔に基づく左右方向に制約された支持基底面内に重心位置を維持する必要がある。実際、重心と右足部の左右方向距離からポール条件では立脚期を通して重心が支持脚上に維持することが示唆された(図 2.6d)。したがって、テナガザルがポール上を二足で移動する際には支持基体の幅に合わせて狭い歩隔で移動する必要がある、左右方向に狭い支持基底面内に重心位置を維持することによって重心の左右変位の可動域が小さかったと考えられる。

重心および体幹重心の左右変位の波形は条件間で異なる傾向が得られた(図 2.6b, c)。具体的に、平地条件にて重心は右初期接地後に立脚側へ変位し、右立脚中期以降に遊脚側へ変位した。平地条件における重心の左右変位はヒトやチンパンジーの地上二足歩行と類似していた(Demes et al., 2015; Thompson et al., 2018)。一方ポール条件では、重心は右初期接地から立脚中期にかけて左側へ変位した。追加の分析として、体幹を上部(第 1 胸椎棘突起)と下部(腸骨稜 2 点の midpoint)に分けて左右変位を算出したところ、ポール条件では平地条件に比べて上部の振幅が小さく、下部の振幅は遊脚側方向に大きいことが分かった(図 2.13)。これは、ポール条件では重心の左右変位が主に体幹下部の左右変位に影響されることを示唆している(図 2.14)。体幹上部をあまり左右に動かさない戦略は、重心が支持基底面内から逸脱して、立脚側へ転落するリスクを軽減することに寄与したのかもしれない。

ポール条件における支持基体反力左右方向成分は平地条件と比較して、立脚期を通して立脚側へ維持した(図 2.11a)。また左右方向のピーク値はそれぞれ、立脚側が立脚期の 10% 付近、遊脚側が 75% 付近であった(図 2.11a)。さらに、Fx ROM はポール条件で有意に小さかった(表 2.6)。一方、重心の左右変位はポール

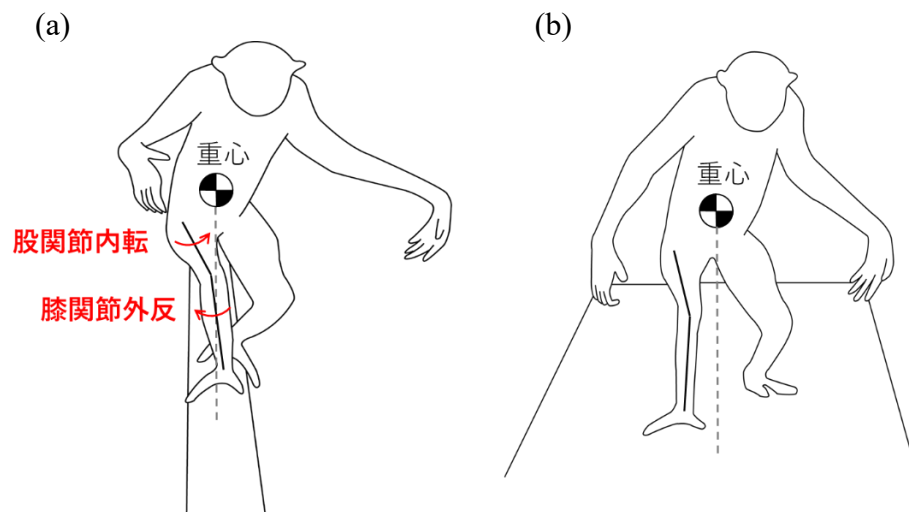


図 2.12 ポール(a)および平地(b)条件における前から見たテナガザル二足歩行の様子。黒色の破線は重心線を示し、太い実線は仮想的な大腿および下腿セグメントを示す。

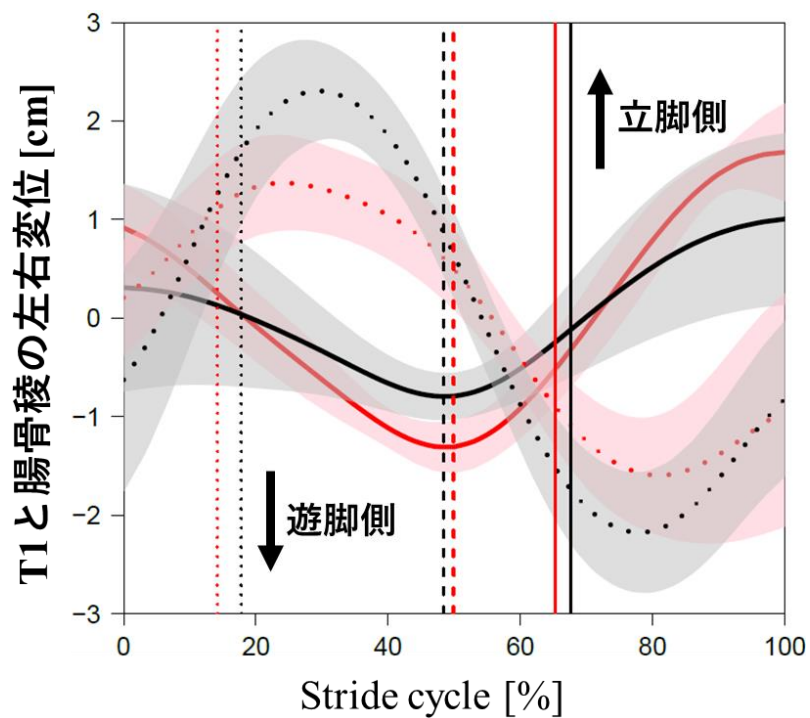


図 2.13 ポールおよび平地条件におけるテナガザル二足歩行中の体幹上下部の左右変位。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。また、破線は体幹上部、実線は体幹下部の波形をそれぞれ示す。体幹上部は第1胸椎棘突起(T1)の左右変位、体幹下部は腸骨稜2点の midpoint の左右変位とした。

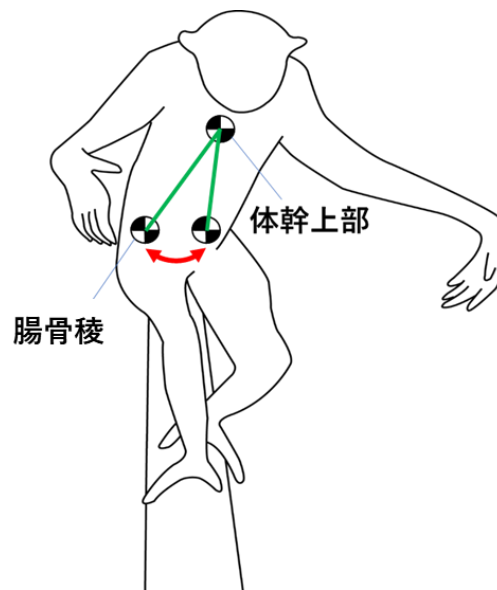


図 2.14 ポール条件における二足歩行中の体幹上下部運動の概念図。ポール条件で体幹上部の左右変位は減少し、体幹下部の左右変位は増加する。

条件で初期接地時に遊脚側へ変位し、立脚期の 80% 付近を境目に立脚側へ変位した。ポール条件における力制御は足部の把握性が影響している可能性がある。具体的に、重心位置が遊脚側へ変位するということは身体質量もまた遊脚側へ変位するということを意味するため、右立脚期に右後肢には支持基体の長軸に対して進行方向後ろから見て逆時計回りのトルクが生成されると考えられる。それに対して、テナガザルはポール条件で時計回りのトルクを生成することによって遊脚側への転落リスクの軽減に寄与し、その結果として立脚側へのピーク値が大きかったかもしれない(図 2.15)。一方、75% 付近における遊脚側方向へのピーク値は遊脚肢の接地に伴う体重移動によって引き起こされた可能性がある。したがって、Fx ROM はポール条件で有意に大きかっただろう。

骨盤回旋可動域はポール条件で大きい傾向にあり(表 2.4)、これは幅の狭い支持基体に特有な足部の接地と関連すると考えられる。ポール条件では歩隔が制約されるため、両足部を一直線上に接地する必要がある(図 2.16)。骨盤回旋は、両股関節の左右方向距離を短くすることに寄与したと考えられる。また、左右ストライドにてストライド長と右足ステップ長は条件間で有意差がなかったが、左足ステップ長はポール条件で有意に大きかった(表 2.2)。ポール条件における骨盤回旋可動域は左足ステップ長の増加に寄与したかもしれない。

2.4.3 ポールおよび平地条件における矢状面内の関節角度と重心の高さの比較

重心の高さは初期接地と立脚中期に平地条件よりもポール条件にて有意に小さい傾向にあった(図 2.6a)。これは、テナガザルがポール条件で重心を支持基体に接近させて歩くことを意味している。後肢関節角度は平地条件と比べてポール条件で立脚期を通してでなく、初期接地に股関節屈曲角度が有意に大きく、立脚中期に膝関節屈曲角度が有意に大きかった(図 2.9a, c; 2.10a, c)。一方、骨盤は立脚期を通してポール条件で前傾角度が大きい傾向にあった(図 2.8a; 2.8d)。したがって、ポール条件で体幹を屈曲することによって重心が支持基体に接近したことが示唆された(図 2.5a)。ポール上で重心位置が低下することによって支持基体の長軸まわりの重力のモーメントアームが減少し、そのモーメントアームと力の積によって求まる支持基体の長軸まわりに働く左右へのトルクが減少するため、ポール条件における重心の低下はポール上歩行に適した運動戦略である可能性がある(Cartmill, 1974; 1985)。一方で、本研究からテナガザルはポール条

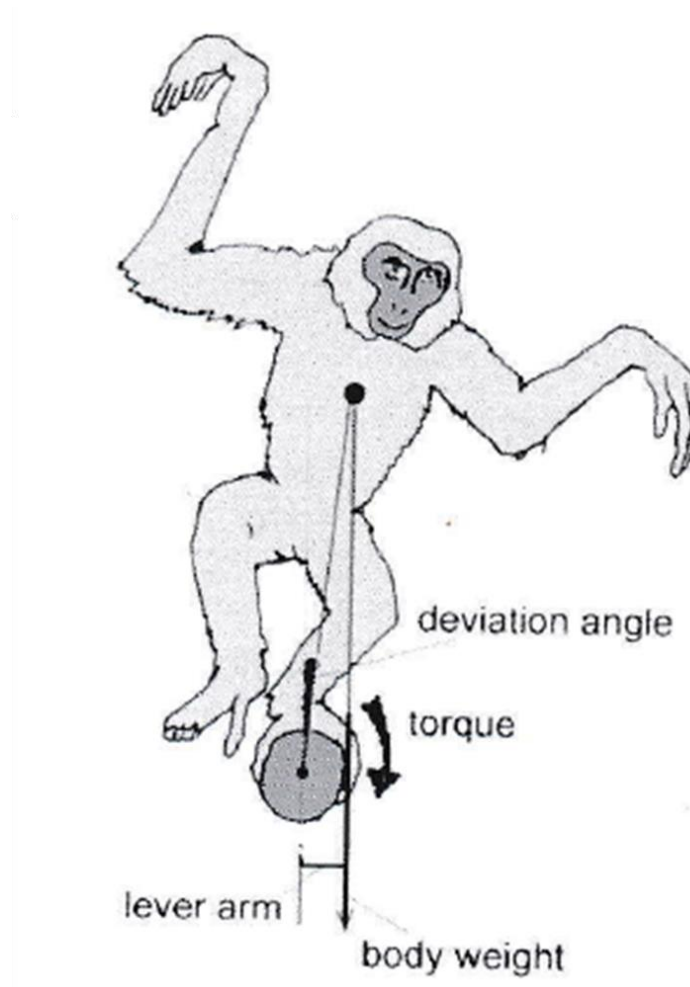


図 2.15 テナガザル樹上二足歩行中における足部での把握によるグリップ力の生成(Preuschoft et al. (2016)より一部改変)。

(a)

(b)

骨盤右回旋

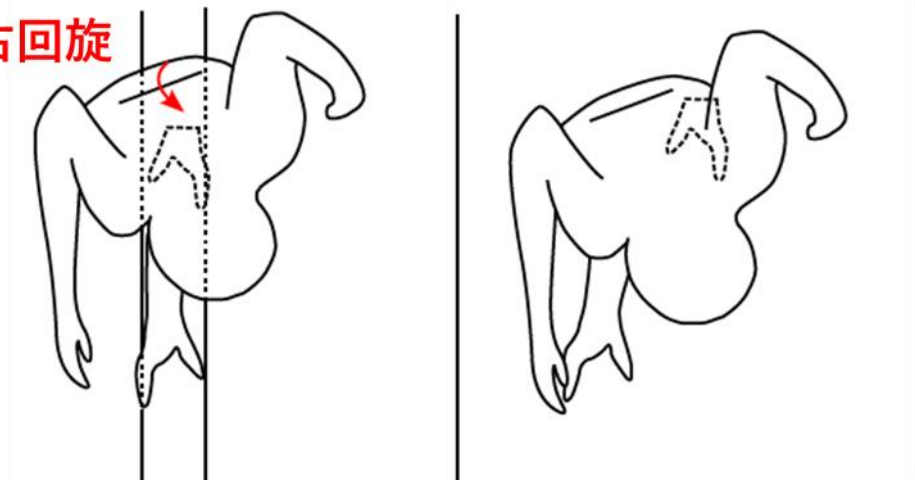


図 2.16 ポール(a)および平地(b)条件における上から見た二足歩行の様子。黒色の太い実線は仮想的な骨盤セグメント、破線の足部は右足部をそれぞれ示す。

件で重心位置が 2cm 低下し、重心の左右変位量はおよそ 1cm であった。その結果、予測されるモーメントアームの変化は約 0.06cm であり極めて小さいため、重心位置の低下に伴う支持基体まわりのトルクの減少の影響はほとんどないと予想される。

後肢姿勢は、平地よりもポール条件で屈曲した。この結果に基づくと、支持基体反力上下方向成分はポール条件で減少すると予想された(図 2.5b)。実際、霊長類の樹上四足歩行中における支持基体反力の減少は、四肢の屈曲角度増加に伴う重心位置の低下と関連することが示唆されている(Schmitt, 1999)。しかし、本研究の支持基体反力上下方向成分は立脚期の大半にわたり平地条件よりもポール条件にて大きく、 F_z の最大値はポール条件で有意に大きかった(図 2.11c; 表 2.6)。これは、骨盤および体幹姿勢が影響しているだろう。有意差はないが、骨盤は左右ストライドに共通してポール条件で立脚期を通して前傾角度が大きかった(図 2.8a, c)。ポール条件にて、骨盤の前傾角度の増加に伴って体幹がより前傾すると体幹の下方への速度が増加するため、ポール条件で F_z の最大値が大きかったかもしれない。

2.5 本章の総括

これまで行われてきた樹上二足歩行の運動学的および運動力学的戦略に関する先行研究には主に 2 つの問題点があった。1 つ目として、これまでのテナガザルの樹上二足歩行に関する知見は矢状面内の域を出ておらず、樹上二足歩行における前額面・水平面内での運動調節についてはどの種においても知られていなかった。2 つ目として、樹上二足歩行中に行われる運動力学的戦略についてはどの種においても全く知られていなかった。そこで本研究では、テナガザルのポール上および平地上で行う二足歩行を運動学的かつ運動力学的に計測して三次元的に解析して支持基体条件間で比較し、樹上と地上の変化に応じてどのような運動学的および運動力学的戦略が必要になるのかを解明することを目的とした。

対象動物はシロテナガザル 1 個体とした。ポール上および平地上で行われる二足歩行を、支持基体を囲むように設置された 8 台のビデオカメラで撮影し、映像データを用いて左右ストライドにおける全身の身体標点の三次元座標値を取得した。得られた各点の三次元座標値にローパスフィルタをかけて時間再分割し、平均速度、ストライド長、ステップ長、Duty 比、歩隔、ストライド頻度、

重心位置、重心の高さ、重心の左右変位および可動域、重心と右足部の左右方向距離、体幹および後肢(下肢)関節角度を算出した。運動計測と同時に床反力計を用いて、左後肢立脚期における支持基体反力も計測した。三軸方向の支持基体反力データを用いて、支持基体反力上下方向成分の最大値、左右方向成分の可動域、接地時間、力積を算出した。

テナガザルは非対称な歩行を行うことが示唆されたため、支持基体条件間における運動変化は主に左右ストライドに共通したパラメータに着目した。時空間パラメータは、ポール条件で歩隔が有意に小さく、Duty 比および接地時間はポール条件で小さかった。矢状面内にて骨盤はポール条件で立脚期を通して前傾角度が大きく、重心の支持基体への接近と支持基体反力上下方向成分の最大値の増加に寄与することが示唆された。股関節はポール条件で初期接地および立脚中期に屈曲角度が大きかった。膝関節はポール条件で立脚中期に屈曲角度が大きく、立脚後期に伸展角度が大きかった。前額面内にて股関節はポール条件で立脚中期に内転角度が大きく、膝関節は同時期に外反角度が有意に大きかった。1.2 節でも概観したように、*Australopithecus* 以前の種においてはテナガザルのように原始的な大腿骨形態を有していた可能性があるため、偶発的二足歩行者と常習的二足歩行者の間の初期人類種においても同様の運動変化を必要とされたのかもしれない。重心の左右変位の波形は条件間で変化し、ポール条件では立脚中期に遊脚側へ変位した。またポール条件で、足部の把握に伴う、支持基体の長軸まわりに働くトルクの生成が重心の左右変位に影響し、支持基体反力左右方向成分の可動域の増加を引き起こした可能性が示唆された。重心と右足部の左右方向距離は平地条件では初期接地から立脚中期にかけて徐々に重心が立脚側に変位したが、ポール条件では初期接地時から立脚期を通して重心が立脚側に維持した。歩隔や重心の左右変位、骨盤回旋角度の支持基体条件間における変化は、支持基体の幅の制約に影響されると考えられ、これらの運動変化は偶発的二足歩行者と常習的二足歩行者の間の初期人類種においても行っていた可能性がある。

第 3 章 ポールおよび平地条件におけるヒト二足歩行の運動学的および運動力学的戦略の比較

3.1 緒言

3.1.1 外反膝および足部把握性の有無と樹上二足歩行の関係

第 2 章より、テナガザルはポール上で立脚中期に股関節内転・膝関節外反角度を増加することによって運動学的に膝の外反を実現し(図 2.12a)、重心位置を身体の中線に接近することに寄与すると考えられた。*Australopithecus* 以前の初期人類の大腿骨頸角については化石証拠が乏しいため、現時点では知られていないが、*Ardipithecus* は距骨形態から大きな大腿骨頸角を欠いていた可能性が示唆されている(Lovejoy et al., 2009b)。具体的に、距骨滑車軸と距腿関節の回転軸とのなす角である距骨軸角(talar axis angle)は *Ardipithecus* が *Homo* や *Australopithecus* よりも大きく、四足性霊長類の範囲内であることが知られている(Latimer et al., 1987; Lovejoy et al., 2009b; 図 3.1; 表 3.1)。さらに、1.2 節でも概観したように、*Ardipithecus* は母趾対向性を含む原始的な足部を有していたことが示唆されている。以上の理由から、*Ardipithecus* のように原始的な形態を持つ初期人類はテナガザルのような運動変化が必要とされた可能性が考えられる。一方で、*Australopithecus* のような比較的ヒトに近い初期人類の形態は 1.2 節でも概観したが、*Ardipithecus* の形態とは異なり、外反膝や母趾対向性のない足部を有していたことが示唆されている。したがって、*Australopithecus* のような初期人類が樹上および地上環境間で必要とされたであろう運動変化をテナガザルの二足歩行中の運動変化から推定することは適切ではないと考えられる。

3.1.2 問題の所在と本研究の目的

初期人類や非ヒト霊長類の大腿骨や足部形態は、人類進化史において特殊化してきたことが伺える。また第 2 章より、外反膝や足部形態の特殊化は支持基体条件の変化と関連することが推察される。しかし、第 2 章でも述べたように、テナガザル以外の霊長類が支持基体条件の変化に応じて必要となる運動学的お

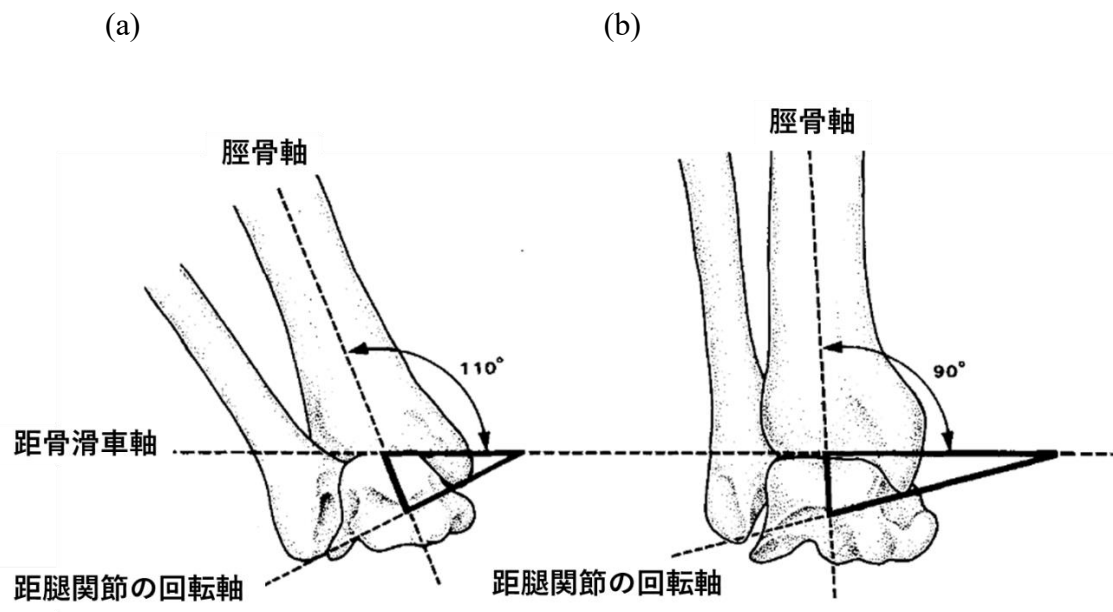


図 3.1 後方から見た類人猿(a)とヒト(b)の左距腿関節(Latimer et al. (1987)より一部改変)。距骨滑車軸と距腿関節の回転軸とのなす角(距骨軸角)は類人猿がヒトよりも大きく、類人猿の脛腓骨はヒトと比較して外側へ傾斜している。

表 3.1 *Homo*、*Australopithecus*、*Ardipithecus*、旧世界ザル、類人猿の距骨軸角(Lovejoy et al., 2009b)。Old world monkey: 旧世界ザル、*Pan*: チンパンジー属、*Gorilla*: ゴリラ属、*Pongo*: オランウータン属。

<i>Homo</i>	<i>Australopithecus</i>	<i>Ardipithecus</i>	Old world monkey	<i>Pan</i>	<i>Gorilla</i>	<i>Pongo</i>
10.2±2.3°	7.4±1.4°	14.5°	13.2±2.2°	15.5±2.9°	17.8±2.7°	18.4±3.5°

よび運動力学的変化については全く知られていないのが現状である。そこで本研究では、外反膝を有し、足部把握性を欠いた唯一の現生霊長類であるヒトがポール上および平地上で行う二足歩行を運動学的かつ運動力学的に計測して三元的に支持基体条件間で比較し、支持基体条件の変化に応じてどのような運動学および運動力学的戦略が必要になるのかを解明することを目的とした。

3.2 方法

3.2.1 対象

対象は 4 名の成人男性とした(年齢:26.0±4.3 歳、身長:171.4±1.7cm、体重:59.2±2.9kg)。すべての被験者は健康であり、通常の歩行を妨げるような運動学的疾患歴やその他の病歴がないことが確認された。実験は 2024 年 6 月 23 日から 2024 年 6 月 24 日の間に行われ、全ての被験者から実験前にインフォームド・コンセントを文書で提供された。実験は大阪大学人間科学研究科行動学系倫理委員会の承認を得て行われた(承認番号: HB022-102R2)。

3.2.2 身体標点

計測に用いた身体標点は、頭頂点、外後頭隆起、第 1 胸椎棘突起、左右上腕骨大結節、左右上腕骨外側上顆、左右尺骨茎状突起、左右第 3 指尖、左右上前腸骨棘、左右上後腸骨棘、左右大腿骨大転子、左右大腿骨外側上顆、左右大腿骨内側上顆、左右腓骨頭、左右腓骨外果、左右脛骨内果、左右踵骨隆起、左右第 1 中足骨頭、左右第 5 中足骨頭、左右第 2 趾尖の計 35 点とした(Chandler et al., 1975 より一部改変、図 3.2)。

身体セグメントはそれぞれ、頭部セグメントを頭頂点と外後頭隆起を結ぶ線分、体幹セグメントを第 1 胸椎棘突起と左右上後腸骨棘の中点を結ぶ線分、前腕セグメントを上腕骨外側上顆と尺骨茎状突起を結ぶ線分、手部セグメントを尺骨茎状突起と第 3 指尖を結ぶ線分、大腿セグメントを大腿骨大転子と大腿骨外側上顆を結ぶ線分、下腿セグメントを腓骨頭と腓骨外果を結ぶ線分、足部セグメントを踵骨隆起と第 2 趾尖を結ぶ線分として定義した(Chandler et al., 1975 より一部改変、図 3.2)。

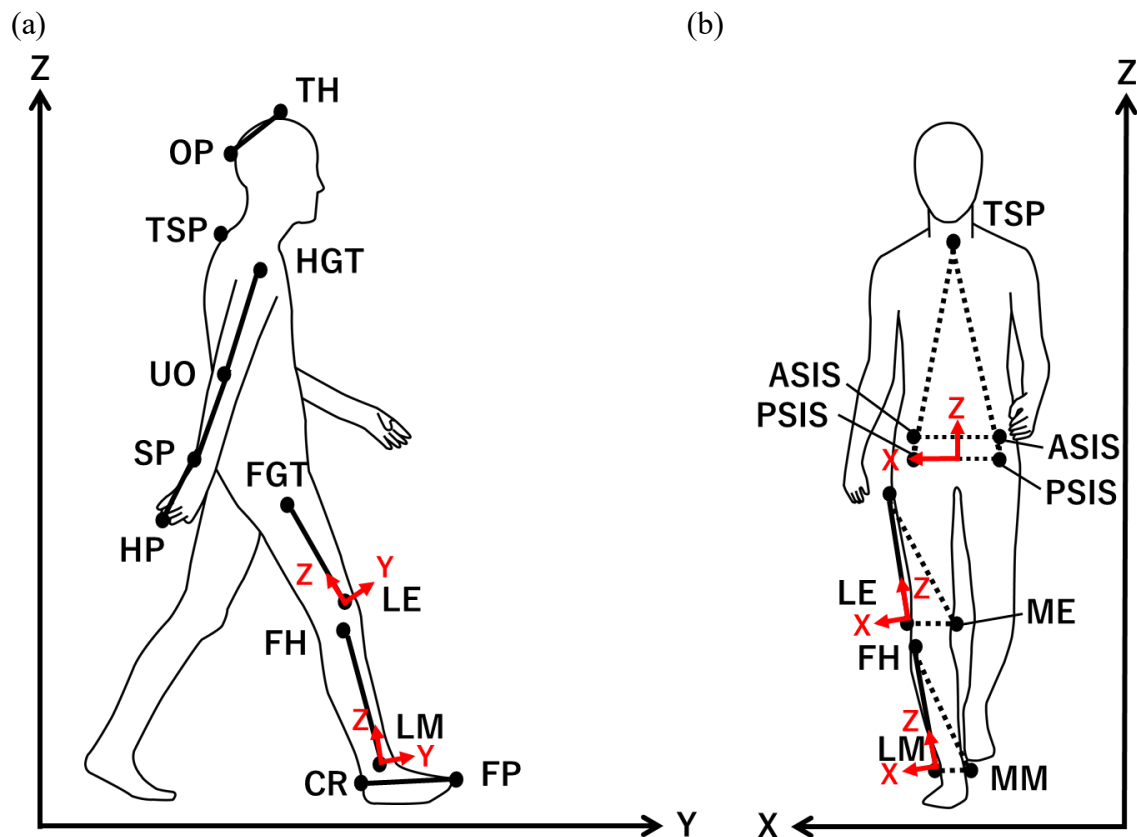


図 3.2 矢状面(a)と前額面(b)から見たヒトの身体標点。X 軸：左右方向軸(右が正)、Y 軸：前後方向軸(前が正)、Z 軸：上下方向軸(上が正)。身体標点は右側のみ図で示しているが、計測時には両側を指標した。赤色の矢印は解剖学的肢位に基づく骨盤・大腿・下腿の局所座標系を示す。(a) OP：外後頭隆起、TH：頭頂点、TSP：第1胸椎棘突起、HGT：上腕骨大結節、UO：尺骨肘頭、SP：尺骨茎状突起、HP：第3指尖、FGT：大腿骨大転子、LE：大腿骨外側上顆、FH：腓骨頭、LM：腓骨外果、CR：踵骨隆起、FP：第2趾尖。(b) ASIS：上前腸骨棘、PSIS：上後腸骨棘、ME：大腿骨内側上顆、MM：脛骨内果。

3.2.3 計測条件および計測環境

ヒトとテナガザルでポール支持基体の太さを統制するために、アロメトリーに基づいてヒトとテナガザルの体格差を算出した。アロメトリーとは、幾何学的に類似した動物の骨格あるいは身長といった長さは体重の 3 分の 1 乗に比例する性質のことをいう(Alexander, 2003)。この概念に則って、ヒトの体重を 70 kg、サルの体重を 7 kg と仮定してそれぞれの値の 3 分の 1 乗を計算すると、ヒトはおよそ 4.12、サルはおよそ 1.91 となり、ヒトとサルの体格差の比はおよそ 2:1 になる。第 2 章で使用した直径 10cm の支持基体を基準にすると、テナガザルの支持基体と比較可能なヒトの支持基体の直径は 20cm となる。また、*Australopithecus* は樹上を移動する際に太い樹枝を利用することが可能であったと推測されているため(Prang et al., 2021)、彼らは直径 10cm 以上の太い樹枝上を二足で移動していた可能性がある。*Australopithecus* は身体サイズに対して細い樹枝の上を二足で移動していた可能性も考えられるため、本研究でポール条件は 10cm 条件と 20cm 条件とした。したがって、ヒトの二足歩行を計測する支持基体条件はそれぞれ、ポール条件(以下、10cm 条件と 20cm 条件)と平地条件とした。

大阪大学大学院人間科学研究科東館 106 室にて実験を行った(図 3.3)。10cm 条件の支持基体は第 2 章のテナガザルに倣って直径 10cm の丸太を使用した。2 本の長さ 200cm の木製の丸太を用いて、長軸が進行方向に一致するように直列に並べ、単管パイプで構築された構造物を用いて地上から支持基体の頂点までの高さが約 26cm になるように固定した(図 3.3a; b)。2 本の丸太の間に、特注のアルミ製の直径 10cm、長さ 30cm、高さ約 25cm(床反力計の高さを含む)のパイプ台をボルトでねじ止めた床反力計を設置した(図 3.3a; b)。20cm 条件の支持基体は直径 20cm の半丸太を使用した。2 本の長さ 200cm の木製の半丸太の下面に幅 20cm、長さ 200cm、高さ 6cm の木板を接着して長軸が進行方向に一致するように直列に並べ、幅 60cm、長さ約 180cm、高さ約 9cm の木板の上に固定し、支持基体の頂点から床面までの高さが約 25cm になるように設置した(図 3.3b)。2 本の半丸太の間に、直径 20cm、長さ 40cm の半丸太の下面に幅 20cm、長さ 40cm、高さ 10cm の木板を接着したものを固定した鉄板をボルトでねじ止めた床反力計測機器を設置した(図 3.3b)。平地条件の歩行路には、幅 60cm、長さ約 180cm、高さ約 9cm の木板を 2 枚用いた(図 3.3c)。2 枚の木板を進行方向に並べ、その間に床反力計測機器を設置した(図 3.3c)。

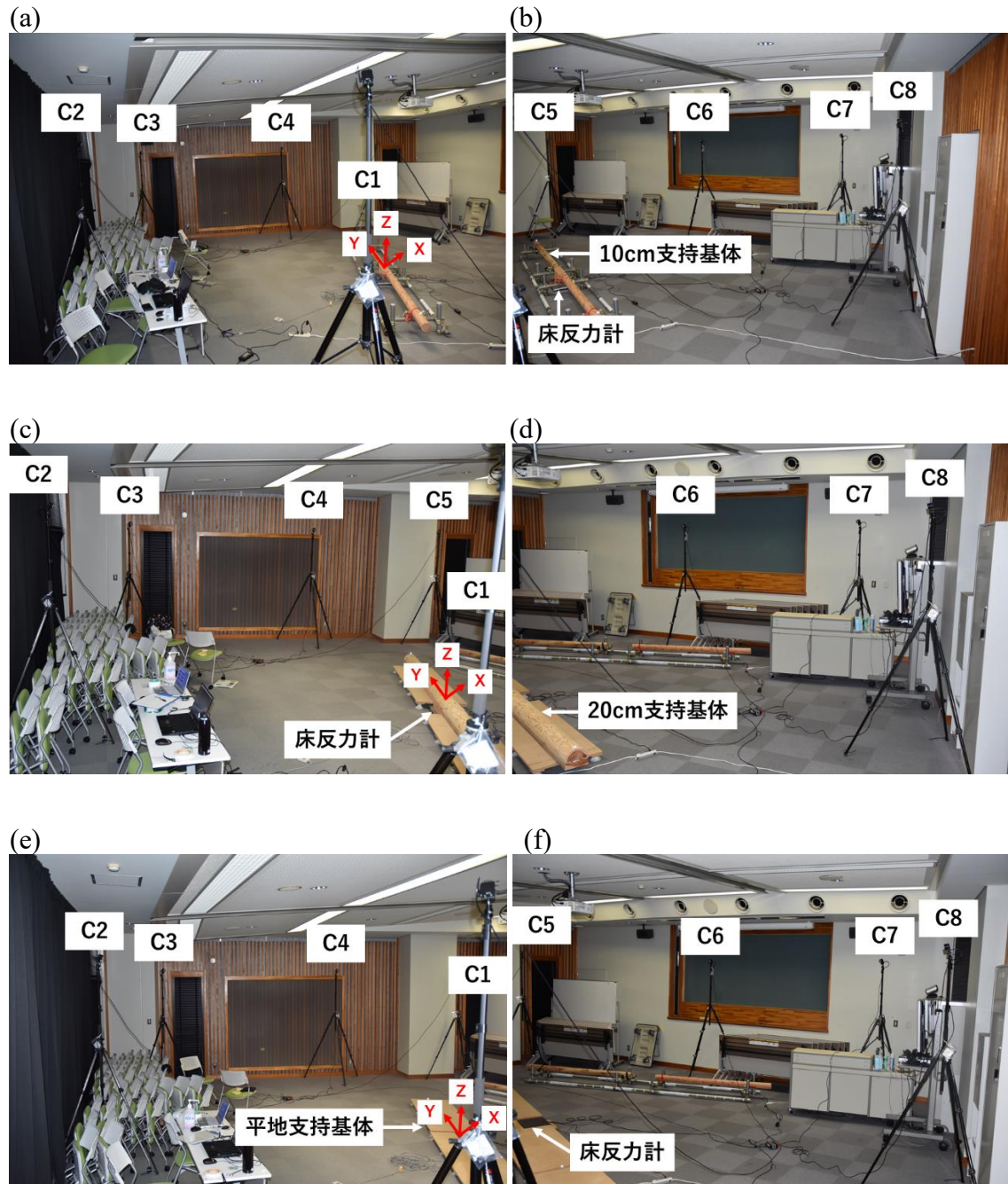


図 3.3 10cm(a, b)、20cm(c, d)および平地(e, f)条件におけるヒト二足歩行の実験環境。C はカメラ、赤色の矢印は世界座標系を示す。3次元空間の原点はキャリブレーションスクエア(CS-200)を用いて定義した。ポール・平地条件ともに写真上で向かって手前から奥に移動する試行を計測した。

計測に先立ち、被験者は上裸で実験者が予め用意したスパッツと水泳帽に着替え、身長と体重、足幅、足長を計測し、医療用両面テープを用いて赤外線反射マーカーを直接皮膚上に貼付した。支持基体の上をヒトがポール・平地条件の順に二足歩行している様子を 8 台のモーションキャプチャカメラ (Flex 13, OptiTrack; NaturalPoint、Corvallis 社、アメリカ)を用いて計測周波数 120Hz で撮影し、三次元的な運動変位を計測した。8 台のカメラは、支持基体と被験者を囲むように設置された。各被験者は各支持基体条件で安定した歩行を 20 試行ずつ計測した。

3.2.4 データ解析

3.2.4.1 運動学的データの処理

モーションキャプチャシステムの制御・解析用ソフトウェア (Motive 3.0.1 Beta1) 上で一次的に計測が途切れたマーカーの軌跡を手動で補完した。定常な二足歩行時のデータを解析するためにヒトでは、歩行中に途中で立ち止まることなくポール(10cm・20cm)、平地条件でそれぞれ 8 歩、9 歩以上歩行した試行を選択し、歩行開始時の加速と歩行終了時の減速の影響が比較的少ないと考えられる 4~6 歩目(ポール条件)と 5~7 から 7~9 歩目(平地条件)の右足初期接地から次の右足初期接地までを解析対象として切り出し、図 3.2 で定義された身体標点の三次元座標値を得た。解析対象となる試行数は全ての被験者の試行を合わせて 10cm 条件で 64 試行、20cm 条件で 77 試行、平地条件で 77 試行とした。三次元座標値は、右手座標系に基づいて算出され、X 座標は身体の左右方向(右側が正)、Y 座標は身体の前方向(前方が正)、Z 座標は身体の上方向(上側が正)としてそれぞれ定義された。身体標点の三次元座標値は 6Hz のローパスフィルタで平滑化し (Winter, 2009)、101 フレームに時間再分割した。得られた三次元座標値を用いて、ポールおよび平地条件で歩く方向を統制するために両条件の各試行にて 1 ストライドの 0% と 100% の踵骨隆起の点の X 座標が一致するように水平面内で α° 座標変換した。そして、ストライド長、平均速度、Duty 比、歩隔、重心位置、重心の高さ、重心の左右変位、重心と右足部の左右方向距離、関節角度を計算した。重心位置の計算には表 3.2 に示す、各身体セグメントの重心位置と質量の割合を用いた。また、ストライド頻度は計算の都合上、フィルタ処理を行い、時間再分割を行っていない三次元座標値を用いて計算した。フィルタ処理、各種運動変数の計算には統計計算ソフト R4.2.2 (R Core Team, 2022)を用いた。ス

表 3.2 ヒトの各身体セグメントの質量(Chandler et al. (1975)より一部改変)。
Chandler et al. (1975) によって定義されたヒトの各セグメントの近位点からの重心位置および質量の割合を表す。なお、上下肢の質量は一侧のみの質量を表す。

	頭部	体幹	上腕	前腕	手部	大腿	下腿	足部
セグメント内の重心位置[%]	66.30	52.20	43.30	41.20	52.00	38.80	42.20	56.30
セグメントの質量の割合[%]	6.20	52.60	2.80	1.70	0.60	10.10	4.20	1.20

トライド長、平均速度、Duty 比、歩隔、重心位置、関節角度の計算方法は第 2 章を参照されたい。

3.2.4.2 支持基体反力データの処理

支持基体反力データはヒトが右足で床反力計に接地している間の支持基体反力を解析対象とした。足が床反力計に接地している時期のデータを切り出すために、支持基体反力上下方向成分が 1N より大きい値を示した 3 軸方向の力データを切り出した。解析対象となる試行数は全ての被験者の試行を合わせて 10cm 条件で 64 試行、20cm 条件で 77 試行、平地条件で 77 試行とした。計測によって得られた支持基体反力データの 3 軸方向は X 座標が左右方向(左側が正)、Y 軸が前後方向(前方が正)、Z 軸が上下方向(下方が正)成分として定義された。支持基体反力データは 30Hz のローパスフィルタで平滑化した(Granatosky et al., 2017)。得られた支持基体反力データを用いて、力積を計算した。さらに、支持基体反力データを時間再分割して、支持基体反力上下方向成分の最大値、支持基体反力左右方向成分の可動域、接地時間を計算した。フィルタ処理、各種変数の計算には統計計算ソフト R4.2.2 (R Core Team, 2022)を用いた。支持基体反力上下方向成分の最大値、支持基体反力左右方向成分の可動域、接地時間、力積の計算方法は第 2 章を参照されたい。

3.2.4.3 統計学的分析

ストライド長、平均速度、Duty 比、歩隔、ストライド頻度、重心の左右変位の可動域および初期接地、立脚中期、立脚後期における重心の高さと関節角度、支持基体反力上下方向成分の最大値、支持基体反力左右方向成分の可動域、接地時間および力積の結果に対して統計学的分析を行った。支持基体条件間における各運動および力変数の多重比較は Kruskal-Wallis 検定を用いた。Kruskal-Wallis 検定の結果、有意水準 5%未満で統計的有意差が示された場合には、*post hoc* 検定としてボンフェローニ補正したウィルコクソンの符号順位検定を行った。

3.3 結果

すべての試行を注意深く観察したところ、ヒトの歩様はポールおよび平地条件において左右対称であると考えられた。実際、ヒトが地上で行う二足歩行は左右対称であることが知られている(Donelan et al., 2004)。また、テナガザルの骨盤

回旋角度は1ストライドの多くで 0° よりも大きく左回旋していたが(図 2.8c, f)、ヒトでは 0° を基準として左右方向に比較対称的に回旋していた(図 3.8c)。さらに、ヒトの時間的左右対称性は全ての条件にて0.5に近い値を示した(表 3.3)。したがって、ヒトの歩行は対称的であると考えられ、テナガザルのように左右対称性については考慮する必要がないと考えられた。

矢状面内におけるヒトの10cm、20cm、平地条件での二足歩行の様子を図 3.4、3.5 に示した。また、種に特有の運動学および運動力学戦略を解明するために、被験者4名の平均を以下の結果に示した。各被験者における二足歩行の様子や各運動学および運動力学パラメータについては付録を参照されたい。歩く方向を両条件間で統制するために算出された α° は以下の通りであった。10cm 条件は $0.6 \pm 2.8^{\circ}$ 、20cm 条件は $1.6 \pm 3.2^{\circ}$ 、平地条件は $1.5 \pm 2.7^{\circ}$ 左側へ歩行していた。

3.3.1 時空間パラメータ

全ての時空間パラメータで支持基体条件間の有意差が見られた(表 3.3)。具体的に、平均速度・ストライド長・歩隔・ストライド頻度は10cm 条件、20cm 条件、平地条件の順に有意に大きく($p < 0.01$; 表 3.2)、Duty 比は10cm 条件、20cm 条件、平地条件の順に有意に小さい傾向を示した($p < 0.01$; 表 3.2)。時間的左右対称性は全ての条件において0.45 から 0.55 の範囲内であり、歩行は時間的に対称であることが示された(表 3.3)。

3.3.2 重心運動

重心の高さは全ての条件において、初期接地から立脚中期にかけて重心が上昇し、立脚中期から立脚後期にかけて下降する傾向にあった(図 3.6a)。全ての条件にて立脚期のおよそ70%以降の重心の高さは、足関節底屈角度の増加に伴う腓骨外果の上昇によって重心が下降した。重心の高さは初期接地には10cm 条件が20cm および平地条件よりも有意に大きく($p < 0.01$; 表 3.4)、立脚中期には10cm 条件、20cm 条件、平地条件の順に有意に小さい傾向を示した($p < 0.01$; 表 3.4)。

重心の左右変位は条件間で異なる傾向を示した(図 3.6b)。平地条件で、重心は初期接地から立脚中期にかけて立脚側へ変位し、立脚中期から立脚後期にかけて遊脚側へ変位し、立脚後期から次の初期接地にかけて再び立脚側へ変位した

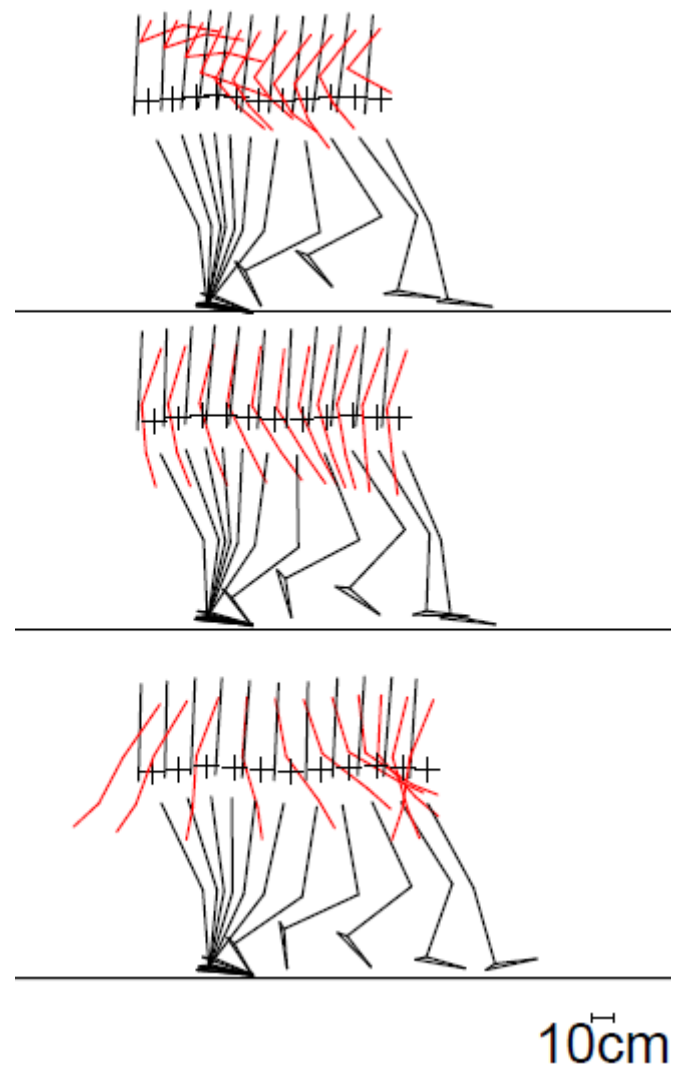


図 3.4 10cm(上段)、20cm(中段)、平地(下段)条件での二足歩行の様子。体幹および右前後肢の姿勢を一步行周期の 10%刻みで表す。赤色の線分は右前肢、+は計算で求めた重心位置をそれぞれ示す。3 条件にて右初期接地時の右第 2 趾尖の前後位置が一致するように描画した。

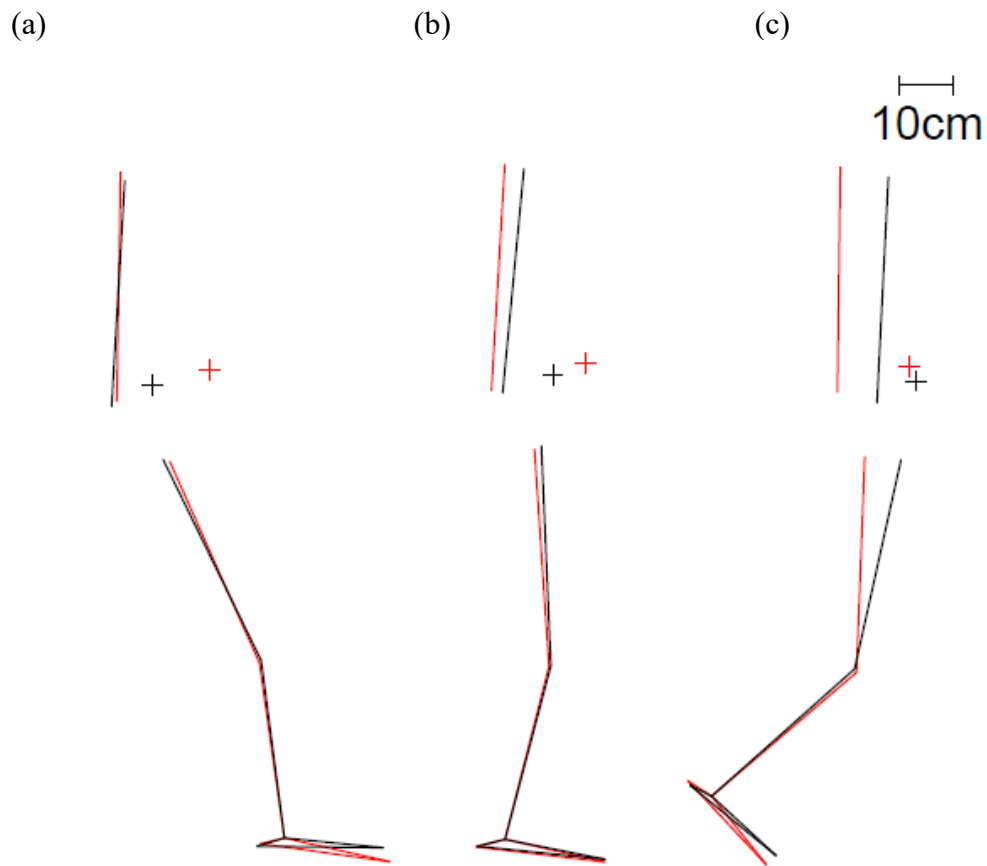


図 3.5 10cm(赤線)および平地(黒線)条件の各代表 1 試行における立脚期の体幹および右下肢姿勢の比較。右腓骨外果の位置が条件間で一致するように位置合わせをした。+は計算で求めた重心位置を示す。(左):初期接地(立脚期の 0%)、(中央):立脚中期(立脚期の 50%)、(右):立脚後期(立脚期の 100%)。

表 3.3 平地上およびポール上(10cm・20cm)二足歩行における時空間パラメータの比較。**: $p < 0.01$ 、*: $p < 0.05$ 。 p : Kruskal-Wallis 検定の p 値。

	平地条件	20cm 条件	10cm 条件	p	10cm vs 平地	20cm vs 平地	10cm vs 20cm
平均速度 [m/s]	1.09±0.21	0.73±0.19	0.69±0.15	**	**	**	**
ストライド長 [m]	1.23±0.07	1.05±0.09	1.03±0.08	**	**	**	0.20
Duty 比 [%]	0.57±0.03	0.60±0.04	0.61±0.09	**	**	**	*
時間的左右対称性 []	0.50±0.03	0.49±0.03	0.49±0.03	*	0.51	*	0.97
歩隔 [m]	0.09±0.02	0.03±0.02	0.02±0.02	**	**	**	*
ストライド頻度 [Hz]	0.90±0.14	0.69±0.14	0.67±0.13	**	**	**	**

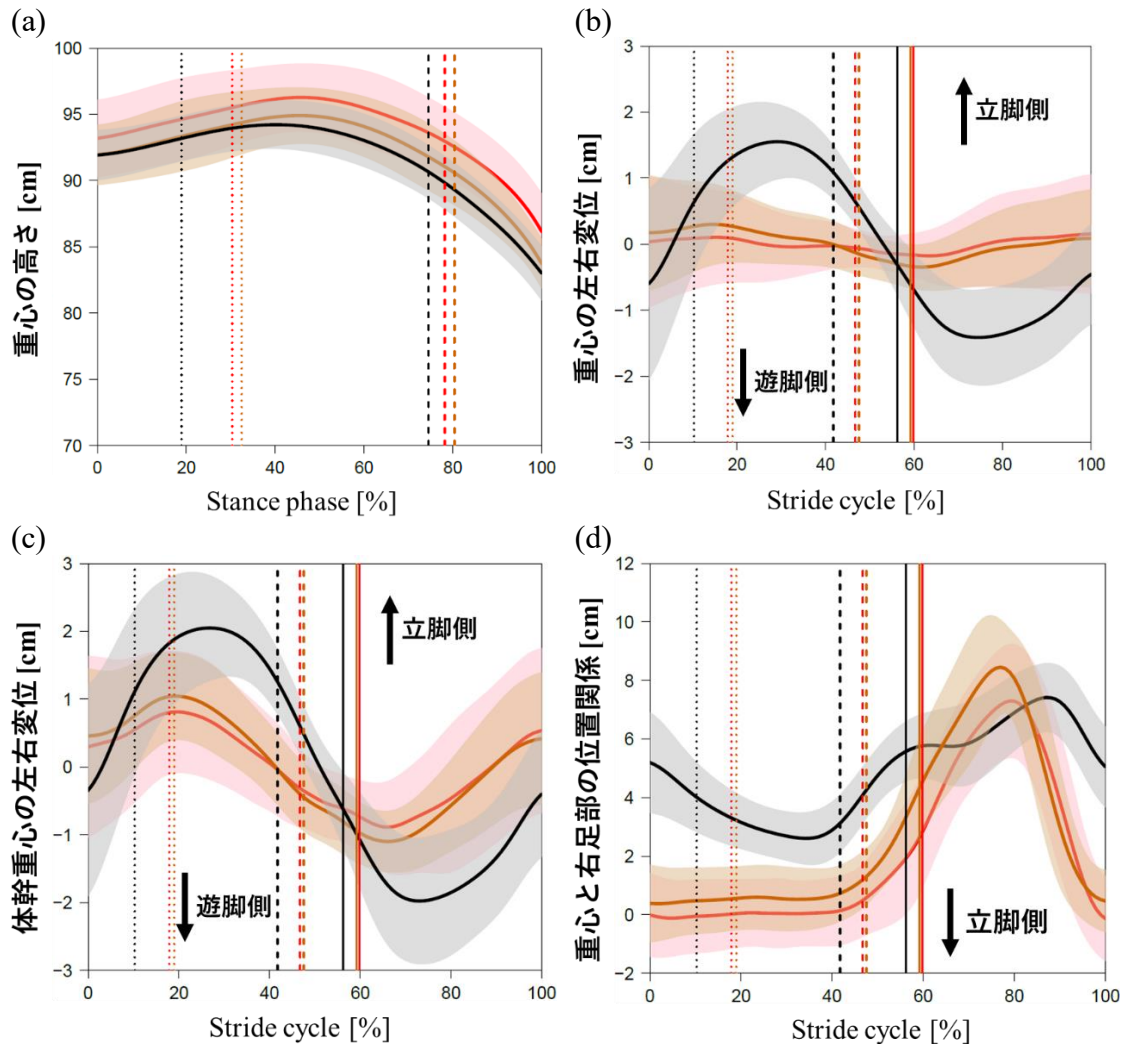


図 3.6 10cm(赤色)、20cm(茶色)および平地(黒色)条件におけるヒト二足歩行中の重心の高さ(a)、左右変位(b)、体幹重心の左右変位(c)、重心と右足部の左右方向距離(d)。横軸は右立脚期(a)と1ストライド(b-d)を示す。(a)の0%は右初期接地、100%は右立脚後期を示す。(b-d)の0%は右初期接地を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。

(図 3.6b)。一方 10cm および 20cm 条件で、重心は 1 ストライドを通じてプラトールであった(図 3.6b)。重心の左右変位の可動域は平地条件よりも 10cm および 20cm 条件の方が有意に小さかった($p < 0.01$; 表 3.5)。一方で、体幹重心の左右変位は全ての条件にて右立脚期に右立脚側へ変位し、左立脚期には左立脚側へ変位する傾向が得られた(図 3.6c)。

重心と右足部の左右方向距離は、立脚期において条件間で異なる傾向が得られた。平地条件では、初期接地から立脚中期にかけて重心位置が立脚側へ変位し、立脚中期から立脚後期にかけて遊脚側へ変位した(図 3.6d)。10cm および 20cm 条件では、初期接地時から立脚期を通して重心位置が立脚側に維持した(図 3.6d)。

重心の上下方向成分の速度は両条件において、立脚初期に増加し、立脚後期に減少する傾向にあった(図 3.7)。また、ヒトの二足歩行が両条件にて定常的であることを確認するために波形の 100% から 0% を引いたところ、全ての条件にて立脚期の 0% と 100% の差がテナガザルと比べて大きかった(10cm: 0.06 ± 0.11 m/s、20cm: 0.05 ± 0.05 m/s、平地: 0.03 ± 0.03 m/s; 図 3.7)。

3.3.4 関節角度

骨盤前後傾角度は 10cm および 20cm 条件で二峰性、平地条件で一峰性の波形を示した(図 3.8a)。骨盤は平地条件よりも 10cm 条件で立脚期を通して有意に前傾角度が大きく、立脚後期に平地条件よりも 20cm 条件で有意に前傾角度が大きかった($p < 0.05$; 表 3.6c)。骨盤傾斜角度は初期接地から立脚後期にかけて左傾斜し、立脚後期から遊脚初期にかけて右傾斜し、遊脚初期から次の初期接地にかけて左傾斜した(図 3.8b)。骨盤は初期接地に平地条件よりも 10cm および 20cm 条件で有意に右傾斜角度が大きかった($p < 0.01$; 表 3.6a)。骨盤回旋角度は初期接地から立脚後期にかけて右回旋し、立脚後期から次の初期接地にかけて左回旋した(図 3.8c)。骨盤は初期接地に平地条件よりも 10cm および 20cm 条件で有意に左回旋角度が大きかった($p < 0.01$; 表 3.6a)。骨盤回旋角度の可動域は平地条件よりも 10cm 条件で有意に大きかった($p < 0.01$; 表 3.5)。

股関節屈伸角度は初期接地から立脚後期にかけて伸展し、立脚後期から遊脚後期にかけて屈曲し、遊脚後期から次の初期接地にかけて伸展した(図 3.9a)。股関節は平地条件よりも 10cm および 20cm 条件で立脚期を通して有意に屈曲角度が大きかった($p < 0.01$; 表 3.6)。さらに立脚中期には 20cm 条件よりも 10cm 条件で有意に屈曲角度が大きかった($p < 0.01$; 表 3.6b)。股関節内外転角度は初期接

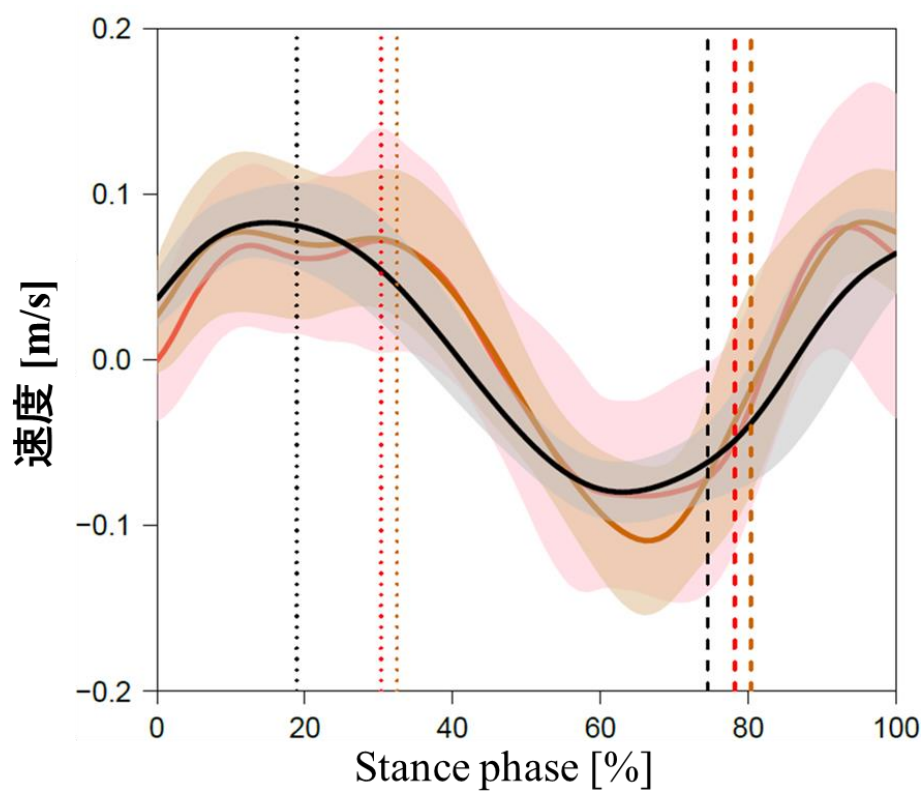


図 3.7 10cm(赤色)、20cm(茶色)および平地(黒色)条件におけるヒト二足歩行中の重心の上下方向速度。横軸は右立脚期を示す。0%は右初期接地、100%は右立脚後期を示す。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。

表 3.4 平地上およびポール上(10cm・20cm)二足歩行における初期接地・立脚中期の重心の高さの比較。**: $p < 0.01$ 、*: $p < 0.05$ 。 p : Kruskal-Wallis 検定の p 値。

	平地条件	20cm 条件	10cm 条件	p	10cm vs 平地	20cm vs 平地	10cm vs 20cm
初期接地 [cm]	91.9±1.9	91.9±2.3	93.2±2.9	**	**	1.00	*
立脚中期 [cm]	93.9±1.9	94.8±2.1	96.2±2.6	**	**	**	**

表 3.5 平地上およびポール上(10cm・20cm)二足歩行における 1 ストライドの重心の左右変位と骨盤回旋角度の可動域の比較。**: $p < 0.01$ 、*: $p < 0.05$ 。 p : Kruskal-Wallis 検定の p 値。

	平地条件	20cm 条件	10cm 条件	p	10cm vs 平地	20cm vs 平地	10cm vs 20cm
重心の左右変位 [cm]	3.6±1.0	1.6±0.8	1.8±0.9	**	**	**	0.85
骨盤回旋 [°]	14.1±3.1	16.4±6.0	17.2±5.7	**	**	0.57	0.44

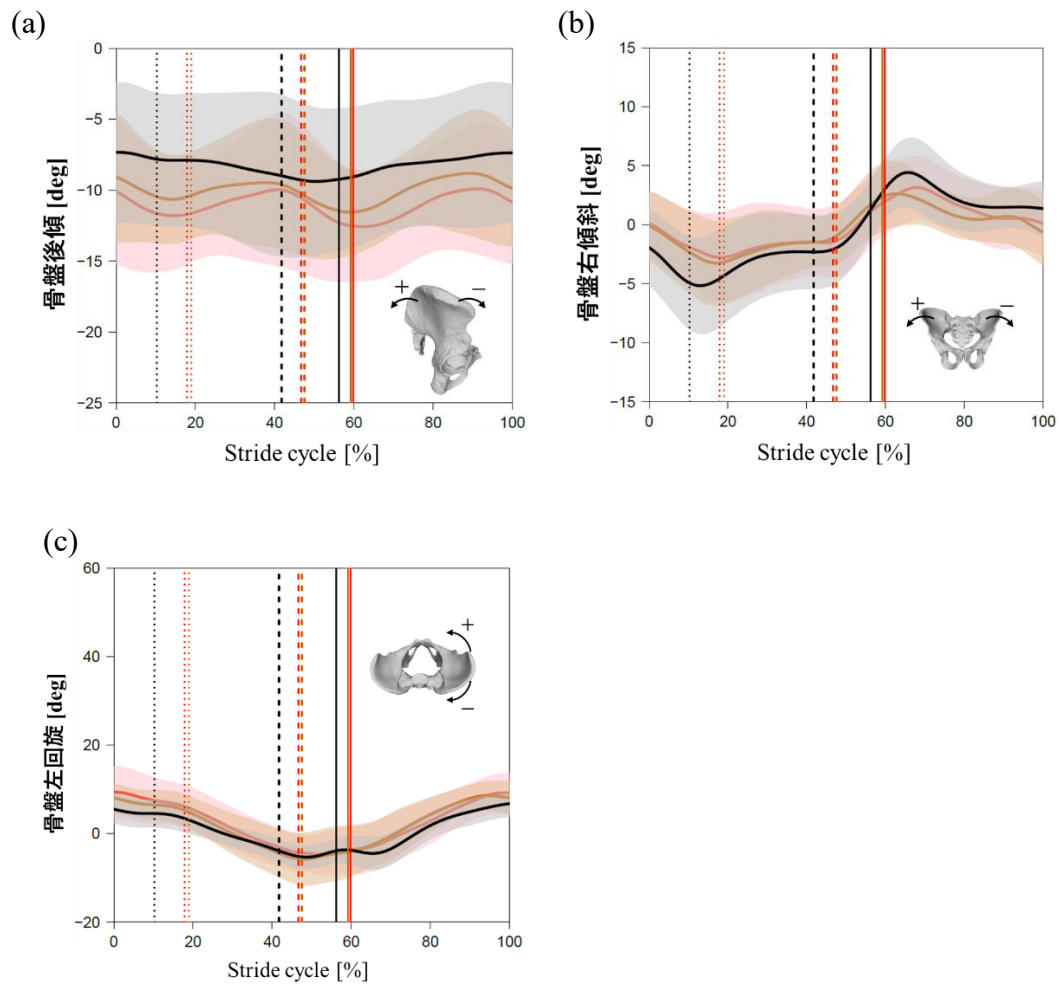


図 3.8 10cm(赤色)、20cm(茶色)および平地(黒色)条件におけるヒト二足歩行中の骨盤前後傾(a)、傾斜(b)および回旋(c)角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。

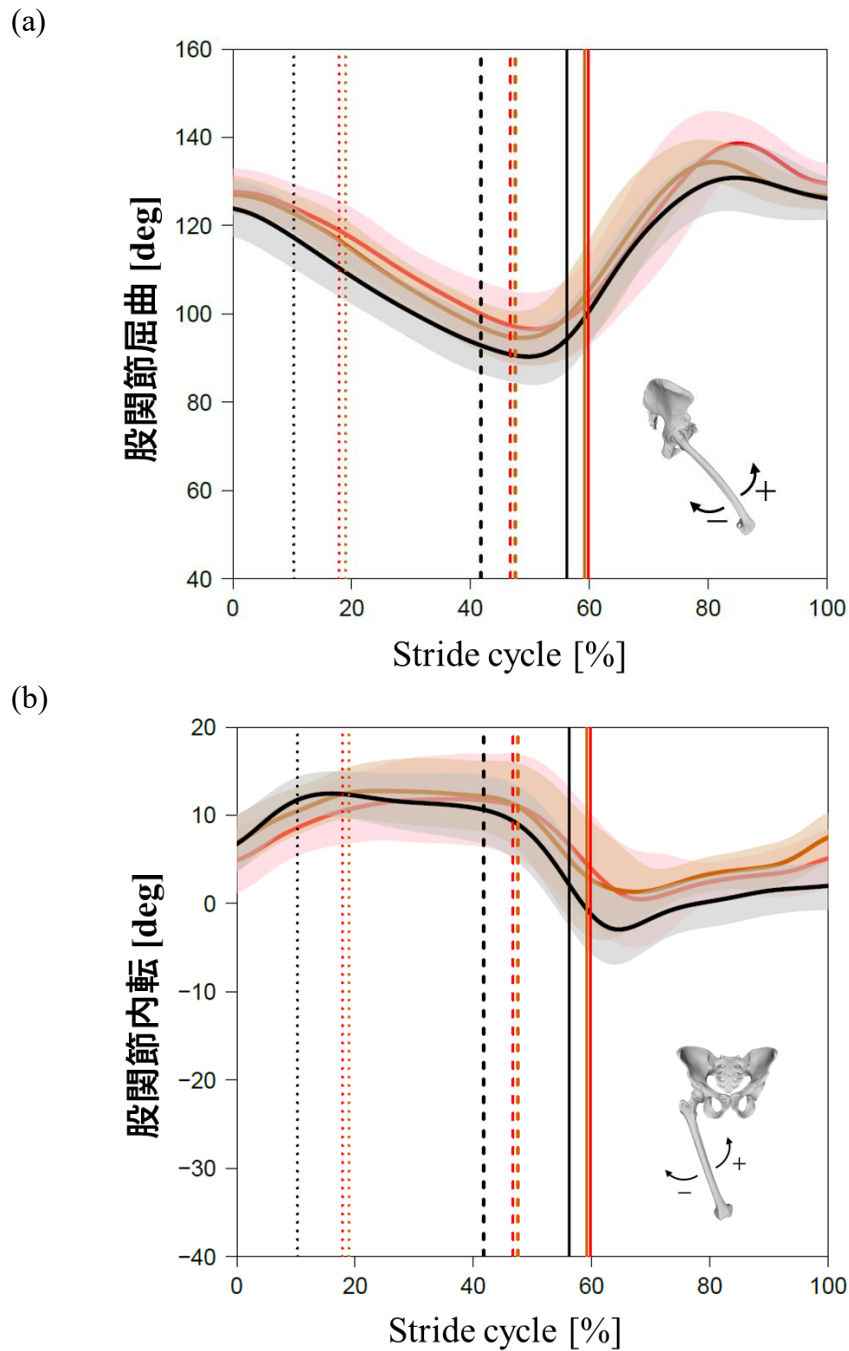


図 3.9 10cm(赤色)、20cm(茶色)および平地(黒色)条件におけるヒト二足歩行中の股関節屈伸(a)および内外転(b)角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。

地から立脚後期にかけて内転し、立脚後期から遊脚初期にかけて外転し、遊脚初期から次の初期接地にかけて内転した(図 3.9b)。股関節は平地条件よりも 10cm 条件で初期接地に外転角度が有意に大きく($p < 0.05$; 表 3.6a)、立脚後期に内転角度が有意に大きかった($p < 0.01$; 表 3.6c)。さらに初期接地には 20cm 条件よりも 10cm 条件で有意に外転角度が大きかった($p < 0.01$; 表 3.6a)。

膝関節屈伸角度は初期接地から立脚後期にかけて屈曲位を維持し、立脚後期から遊脚中期にかけて屈曲し、遊脚中期から次の初期接地にかけて伸展した(図 3.10a)。初期接地に膝関節は 20cm 条件よりも 10cm 条件で有意に伸展角度が大きかった($p < 0.05$; 表 3.6a)。立脚中期に膝関節は平地条件よりも 10cm および 20cm 条件で有意に屈曲角度が大きかった(10cm vs 平地: $p < 0.01$ 、20cm vs 平地: $p < 0.05$; 表 3.6b)。立脚後期に膝関節は平地および 10cm 条件よりも 20cm 条件で有意に屈曲角度が大きかった($p < 0.01$; 表 3.6c)。膝関節内外反角度は初期接地から立脚後期にかけて内反位を維持し、立脚後期から遊脚初期にかけて外反し、遊脚初期から遊脚中期にかけて内反し、遊脚中期から遊脚後期にかけて外反し、遊脚後期から次の初期接地にかけて内反した(図 3.10b)。膝関節は平地および 20cm 条件よりも 10cm 条件で立脚後期に有意に内反角度が大きかった($p < 0.01$; 表 3.6c)。

3.3.5 支持基体反力

支持基体反力左右方向成分は条件間で波形の傾向が異なった(図 3.11a)。10cm および 20cm 条件では立脚期を通してプラトーである一方で、平地条件では立脚初期から立脚後期にかけて右側に変位する傾向が得られた(図 3.11a)。支持基体反力前後方向成分は条件間で波形の傾向が類似した(図 3.11b)。全ての条件において、波形は初期接地から立脚初期にかけて前方へ変位し、立脚初期から後期にかけて後方へ変位した後、再び前方へ変位した(図 3.11b)。支持基体反力上下方向成分は条件間で波形の傾向が類似し、二峰性を示した(図 3.11c)。全ての条件において、波形は初期接地から立脚初期にかけて上方へ変位し、立脚初期から中期にかけて下方へ変位し、立脚中期から後期にかけて上方へ変位し、再び下方へ変位した(図 3.11c)。したがって支持基体反力上下方向成分の最大値は、1 山目の値(first peak)と 2 山目の値(second peak)でそれぞれ条件間比較を行った。支持基体反力上下方向成分の最大値は first peak では平地および 10cm 条件よりも 20cm 条件で有意に小さく(20cm vs 平地: $p < 0.01$ 、10cm vs 20cm: $p < 0.05$; 表 3.7)、second

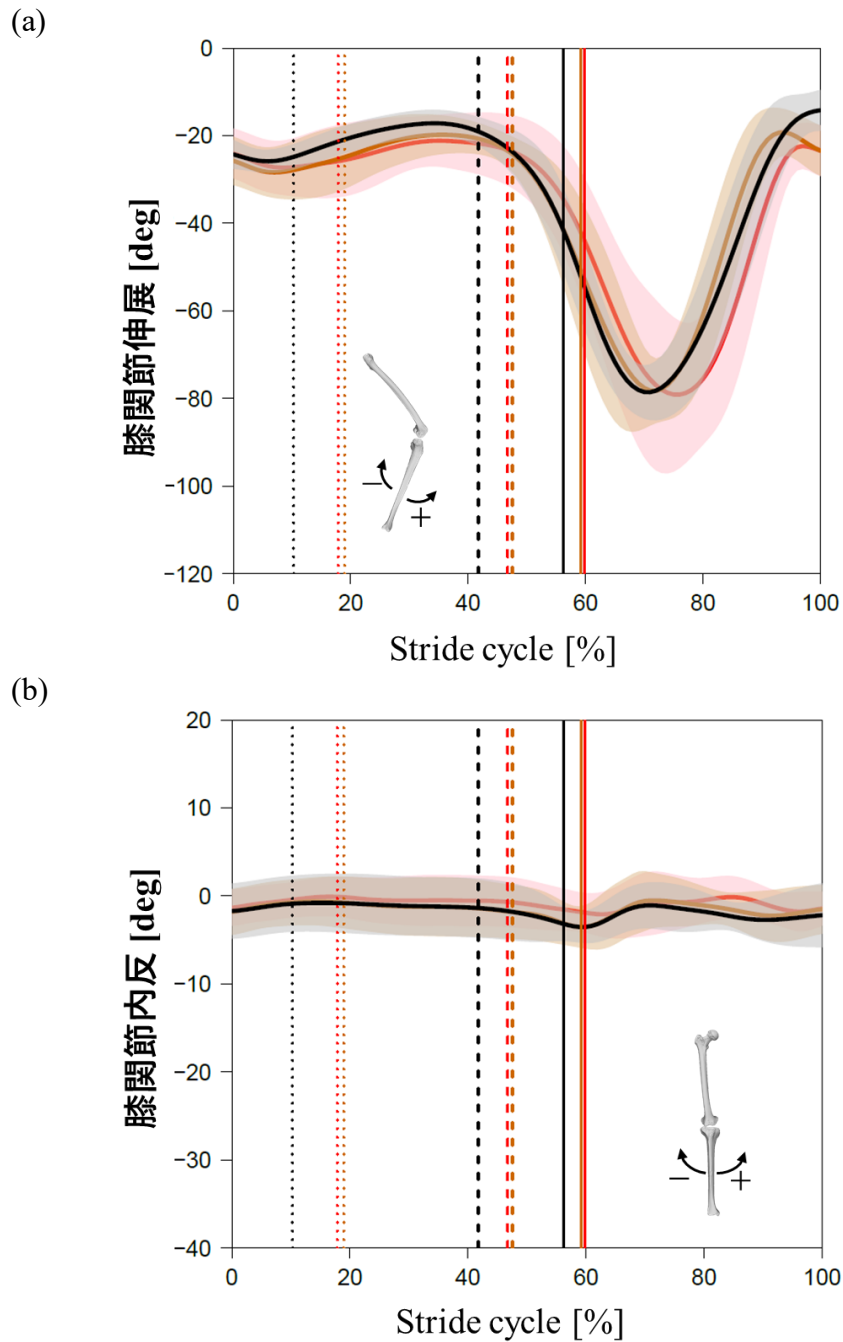


図 3.10 10cm(赤色)、20cm(茶色)および平地(黒色)条件におけるヒト二足歩行中の膝関節屈伸(a)および内外反(b)角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。

表 3.6 平地上およびポール上(10cm・20cm)二足歩行における初期接地(a)・立脚中期(b)・立脚後期(c)の骨盤・股関節・膝関節角度の比較。**: $p < 0.01$ 、*: $p < 0.05$ 。p: Kruskal-Wallis 検定の p 値。

(a)初期接地

	平地条件	20cm 条件	10cm 条件	p	10cm vs 平地	20cm vs 平地	10cm vs 20cm
骨盤前後傾 [deg]	-7.3±4.9	-9.1±4.6	-10.1±5.1	**	**	0.06	0.37
骨盤傾斜 [deg]	-1.9±3.2	-0.1±2.9	0.1±2.7	**	**	**	1.00
骨盤回旋 [deg]	5.5±3.2	8.0±3.1	9.4±5.8	**	**	**	0.27
股関節屈伸 [deg]	123.9±6.2	127.0±4.1	127.7±5.2	**	**	**	0.60
股関節内外転 [deg]	6.7±3.1	6.9±3.2	4.9±3.7	**	*	1.00	**
膝関節屈伸 [deg]	-24.3±3.2	-25.7±5.4	-24.0±5.6	*	0.30	0.60	*
膝関節内外反 [deg]	-1.7±3.1	-1.8±2.6	-1.4±2.0	0.62	-	-	-

(b)立脚中期

	平地条件	20cm 条件	10cm 条件	<i>p</i>	10cm vs 平地	20cm vs 平地	10cm vs 20cm
骨盤前後傾 [deg]	-8.1±5.0	-9.7±3.7	-10.7±3.9	*	*	0.41	0.39
骨盤傾斜 [deg]	-2.8±3.6	-2.0±3.2	-1.8±3.6	0.26	-	-	-
骨盤回旋 [deg]	0.2±2.3	0.4±4.4	1.6±4.7	0.12	-	-	-
股関節屈伸 [deg]	102.7±5.8	106.4±5.3	109.5±6.2	**	**	**	**
股関節内外転 [deg]	11.6±3.0	12.7±3.7	11.7±4.6	0.10	-	-	-
膝関節屈伸 [deg]	-18.2±3.0	-20.7±5.4	-22.1±6.1	**	**	*	0.48
膝関節内外反 [deg]	-1.1±3.3	-1.2±3.2	-0.5±2.7	0.63	-	-	-

(c)立脚後期

	平地条件	20cm 条件	10cm 条件	<i>p</i>	10cm vs 平地	20cm vs 平地	10cm vs 20cm
骨盤前後傾 [deg]	-9.2±5.0	-11.6±3.0	-12.5±3.9	**	**	*	0.55
骨盤傾斜 [deg]	1.2±2.4	2.3±2.9	1.8±2.8	*	0.45	0.05	0.49
骨盤回旋 [deg]	-3.9±2.7	-4.1±5.8	-3.7±5.4	0.31	-	-	-
股関節屈伸 [deg]	94.0±7.1	103.7±10.7	101.7±9.6	**	**	**	0.22
股関節内外転 [deg]	2.4±4.7	3.2±6.6	4.6±6.2	*	*	1.00	0.13
膝関節屈伸 [deg]	-40.8±9.3	-50.1±15.6	-41.5±13.7	**	1.00	**	**
膝関節内外反 [deg]	-3.1±1.9	-3.5±2.3	-1.8±2.2	**	**	0.82	**

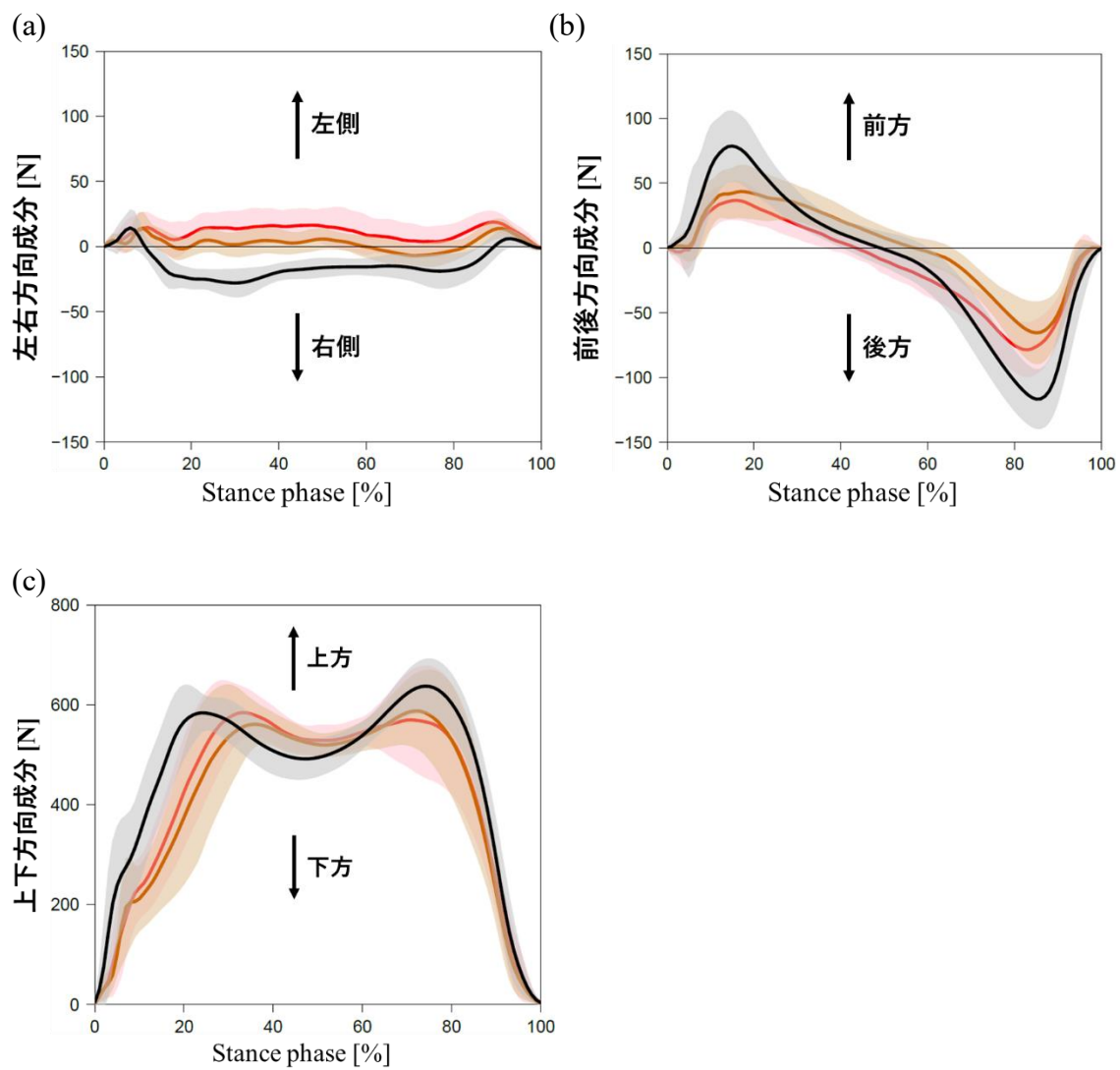


図 3.11 10cm(赤色)、20cm(茶色)および平地(黒色)条件におけるヒト二足歩行中の支持基体反力左右方向(a)、前後方向(b)、上下方向成分(c)。横軸は右立脚期を示す。0%は右初期接地、100%は右立脚後期を示す。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。

表 3.7 平地上およびポール上(10cm・20cm)二足歩行における支持基体反力上下方向成分の最大値(Fz 最大値)、支持基体反力左右方向成分の可動域(Fx ROM)、接地時間、力積の比較。 ** : $p < 0.01$ 、* : $p < 0.05$ 。 p : Kruskal-Wallis 検定の p 値。

	平地条件	20cm 条件	10cm 条件	p	10cm vs 平地	20cm vs 平地	10cm vs 20cm
Fz 最大値(first) [N]	613.2±38.4	591.0±32.5	609.0±34.5	**	1.00	**	**
Fz 最大値(second) [N]	640.8±53.6	603.4±54.3	611.7±47.0	**	**	**	0.31
Fx ROM [N]	56.0±12.5	39.8±11.4	50.9±18.2	**	*	**	**
接地時間 [s]	0.78±0.14	1.04±0.33	1.12±0.45	**	**	**	**
力積 [Ns]	351.7±62.9	412.3±85.9	460.1±129.2	**	**	**	**

peak では平地条件よりも 10cm および 20cm 条件で有意に小さかった($p < 0.01$; 表 3.7)。接地時間は 10cm 条件、20cm 条件、平地条件の順に有意に小さい傾向を示した($p < 0.01$; 表 3.7)。支持基体反力左右方向成分の可動域は平地条件、10cm 条件、20cm 条件の順に有意に小さい傾向を示した(10cm vs 平地: $p < 0.05$ 、20cm vs 平地: $p < 0.01$ 、10cm vs 20cm: $p < 0.01$; 表 3.7)。力積は 10cm 条件、20cm 条件、平地条件の順に有意に小さい傾向を示した($p < 0.01$; 表 3.7)。

3.4 考察

3.4.1 10cm、20cm および平地条件における時空間パラメータの比較

ストライド長の 10cm および 20cm 条件の比較を除く、全てのパラメータは 10cm、20cm、平地条件の順に有意に変化した(表 3.3)。具体的に、平均速度、ストライド長、歩隔、ストライド頻度は大きく、Duty 比は小さい傾向を示した。また、支持基体反力から算出される接地時間においても 10cm、20cm、平地条件の順に有意に小さく、傾向が一致していた(表 3.7)。この変化は支持基体の幅が影響していると考えられる。支持基体の幅は 10cm、20cm、平地条件の順に増加したため、歩隔を順に増加することができる。歩隔が増加すると支持基底面を広げることができるため、重心位置が制御しやすくなり、支持基体から転落するリスクが軽減したと考えられる。また、平均速度は 3 つの支持基体条件間で有意な差が見られたが(表 3.3)、第 2 章でも述べたように、Duty 比がすべての条件において 0.5 よりも大きいため、歩行の比較が可能であると考えられた。

3.4.2 10cm、20cm および平地条件における前額面内の関節角度と重心の左右変位の比較

歩隔は平地、20cm、10cm 条件の順に有意に小さかった(表 3.3)。ポール条件において、骨盤回旋角度の増加は歩隔の減少に寄与したかもしれない(図 3.8c)。第 2 章でも概観したが、骨盤回旋角度の増加は両股関節の左右方向距離を短くすることに寄与するため、ヒトは初期接地に平地、20cm、10cm 条件の順に左回旋角度が大きいことによって両足部を幅の狭い支持基体上で直線的に接地することを可能にしたと考えられる。

10cm および 20cm 条件における歩隔の減少は、重心の左右変位の可動域の減少に寄与したと考えられる(表 3.5)。支持基体の側方への転落を避けるために歩

隔の減少に基づく左右方向に制約された支持基底面内に重心位置を維持する必要がある。実際、重心と右足部の左右方向距離から、10cm および 20cm 条件では立脚期を通して重心が支持脚上に維持することが示唆された(図 3.6d)。したがって、ヒトはテナガザルと同様に、ポール上を二足で移動する際には支持基体の幅に合わせて狭い歩隔で移動する必要がある、左右方向に狭い支持基底面内に重心位置を維持することによって重心の左右変位の可動域が小さかったと考えられる。

ヒトの重心の左右変位の波形は条件間で異なる傾向が得られた(図 3.6b)。具体的に、平地条件にて重心は右初期接地後に右側へ変位し、右立脚中期以降に左側へ変位した。平地条件における重心の左右変位は先行研究と一致していた(Thompson et al., 2018)。一方、10cm および 20cm 条件にて重心は 1 ストライドを通してプラトーであった(図 3.6b)。第 2 章でも考察したように、体幹の質量が全体重の 52.6%を占めるため(表 3.2)、条件間における重心の左右変位の傾向の違いは体幹重心の左右変位が主に影響していると考えられた。しかし、体幹重心の左右変位は全ての条件にて右立脚期に立脚側へ変位し、体幹以外の要素が重心の左右変位に影響していることが示唆された(図 3.6c)。そこで左下肢の遊脚側への振りだしに着目して左下肢の重心を計算し、右初期接地時の左下肢の重心位置と左下肢の遊脚期において最も遊脚側へ振りだした時の重心の左右方向距離を算出した(図 3.12)。さらに、下肢長で標準化して無次元の値を条件間で比較したところ、10cm および 20cm 条件では平地条件よりもおよそ 10 倍、遊脚側へ左下肢を振りだすことが示された(10cm: -0.10 ± 0.04 、20cm: -0.10 ± 0.04 、平地: -0.01 ± 0.01)。一側下肢の質量は全体重のおよそ 15%を占めるため、ヒトは 10cm および 20cm 条件で左下肢を遊脚側に大きく振りだすことによって体幹の立脚側への変位を相殺し(図 3.13)、重心の左右変位は 1 ストライドを通してプラトーになったと考えられる。

10cm、20cm 条件における支持基体反力左右方向成分は平地条件と比較して、立脚期を通してプラトーであり(図 3.11a)、重心の左右変位の傾向とおよそ一致していた(図 3.6b)。また、Fx ROM はポール条件で有意に小さかった(表 3.7)。ヒトの足部はテナガザルのような把握性を欠いているため、ポール条件では体幹の左右変位および遊脚肢の振りだしによって重心の左右変位が制御され、それに伴って支持基体反力左右方向成分の波形がプラトーになり、Fx ROM が小さかったと考えられる。

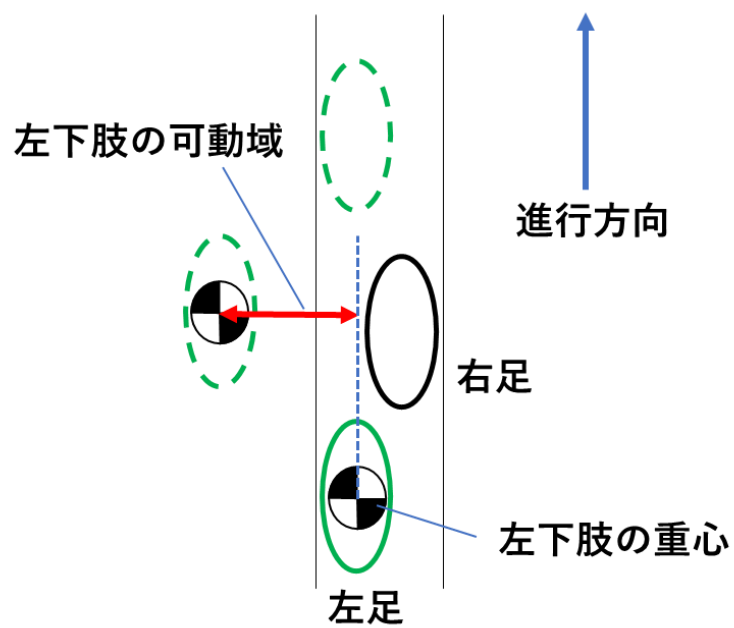


図 3.12 ポールおよび平地条件におけるヒト二足歩行中の左下肢の遊脚側への振りだしの可動域の概念図。

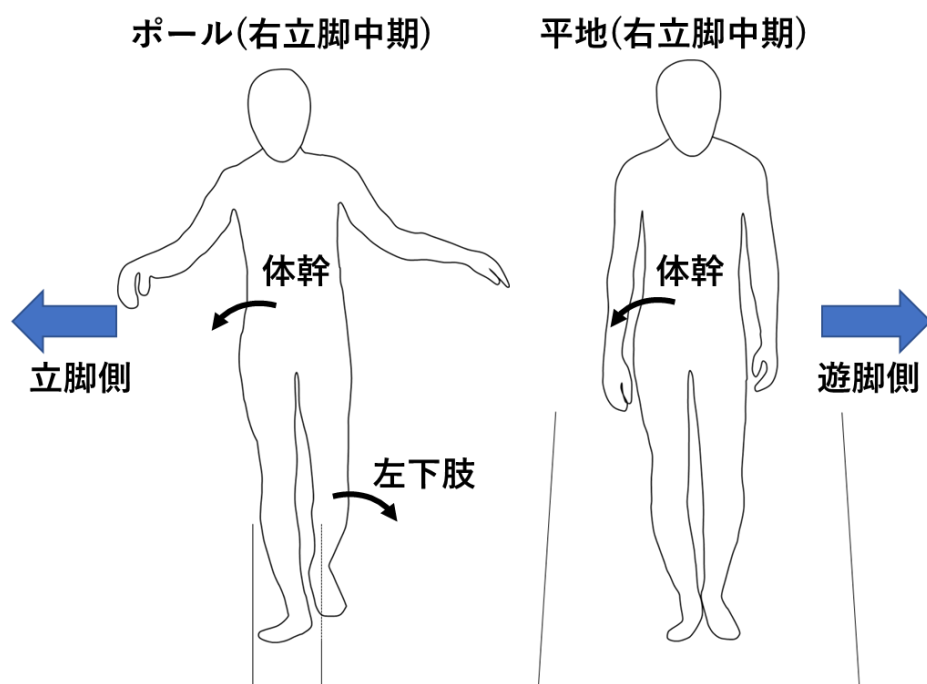


図 3.13 ポールおよび平地条件におけるヒト二足歩行中の体幹重心移動と左下肢の振りだしの関係を示す概念図。ヒトは立脚中期にポール条件で体幹の立脚側への変位に対して左下肢を遊脚側へ大きく振りだすことによって相殺し、重心の左右変位は1ストライドを通してプラトーになると考えられた。

3.4.3 10cm、20cm および平地条件における矢状面内の関節角度と重心の高さの比較

重心の高さは初期接地に平地および 20cm 条件よりも 10cm 条件にて有意に高く、立脚中期には平地、20cm、10cm 条件の順に高くなる傾向にあった(図 3.6a)。一方で、骨盤は平地条件よりも 10cm 条件にて初期接地および立脚中期に有意に前傾していたことから体幹屈曲角度が増加したと考えられる(表 3.6)。さらに下肢関節は平地、20cm、10cm 条件の順に有意に屈曲する傾向にあった(表 3.6)。ヒトのポール条件における重心の高さの上昇は、上肢の外転による重心位置の挙上と左股関節および膝関節屈伸角度が影響していると考えられる(図 3.14, 3.15)。実際、重心の高さと上肢の成分を重心の計算から除いた重心の高さを比較すると、上肢の成分を除いたほうがポール条件と平地条件における重心の高さの差が減少することが分かった(図 3.14)。さらに、立脚中期にポール条件で左股関節および膝関節屈曲角度が大きいことによって左下肢全体が挙上するため、重心の高さは立脚中期に平地、20cm、10cm 条件の順に有意に高くなったと考えられる(図 3.15)。

支持基体反力上下方向成分は立脚期の多くが平地条件よりも 10cm、20cm 条件にて小さく(図 3.11c)、Fz の最大値は first peak、second peak とともに 10cm、20cm 条件で有意に小さい傾向を示した(表 3.7)。これはそれぞれ、first peak では初期接地時の足関節角度、second peak では立脚後期の膝関節角度が影響しているだろう。実際、first peak は荷重応答期(初期接地直後)、second peak は立脚後期に相当する(江原, 2012)。初期接地時に平地条件では踵から接地する一方で、10cm、20cm 条件では初期接地は爪先から接地する傾向にあった(図 3.16)。ヒトは踵から接地することによって初期接地後に支持基体反力が急激に増加するため(江原, 2012)、10cm、20cm 条件における初期接地は first peak の軽減に寄与しただろう。また立脚後期に着目すると、10cm、20cm 条件で膝関節屈曲角度が大きかった(図 3.10a; 3.16)。通常、ヒトの歩行は立脚後期に十分な膝関節伸展位で膝関節と足関節の二関節筋である下腿三頭筋が求心性収縮を行うことによって、地面を強く蹴りだし、膝関節を前方へ変位する(安藤, 1999)。しかし、10cm、20cm 条件のように立脚後期に膝関節が屈曲すると下腿三頭筋の張力が減少して十分な筋活動が困難となるため、蹴りだし力が減少し、second peak が小さかっただろう。

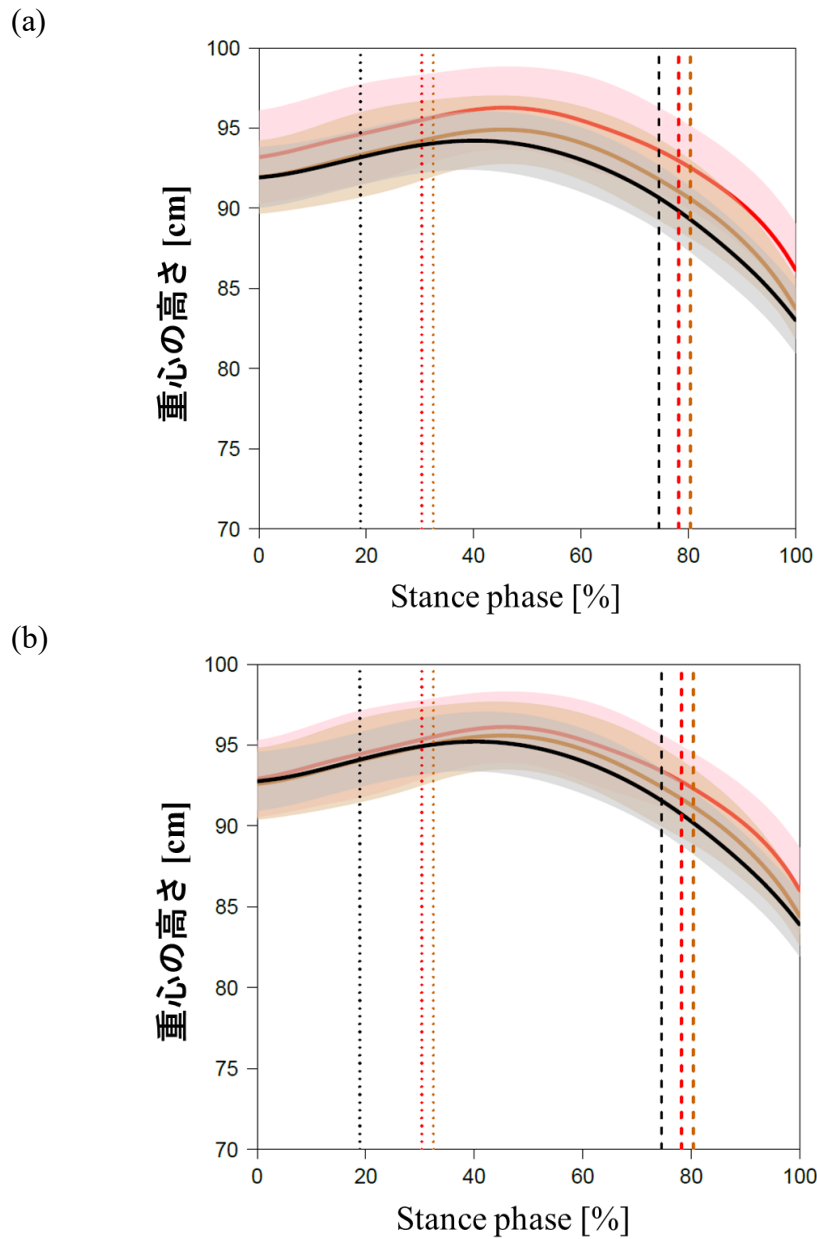


図 3.14 10cm(赤色)、20cm(茶色)および平地(黒色)条件におけるヒト二足歩行中の重心の高さ(a)および上肢の成分を除いた重心の高さ(b)。横軸は右立脚期を示す。0%は右初期接地、100%は右立脚後期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。(b)では、上肢の質量を体幹に加えて上肢の質量を 0 にすることで、上肢の成分を重心の計算から除いた。

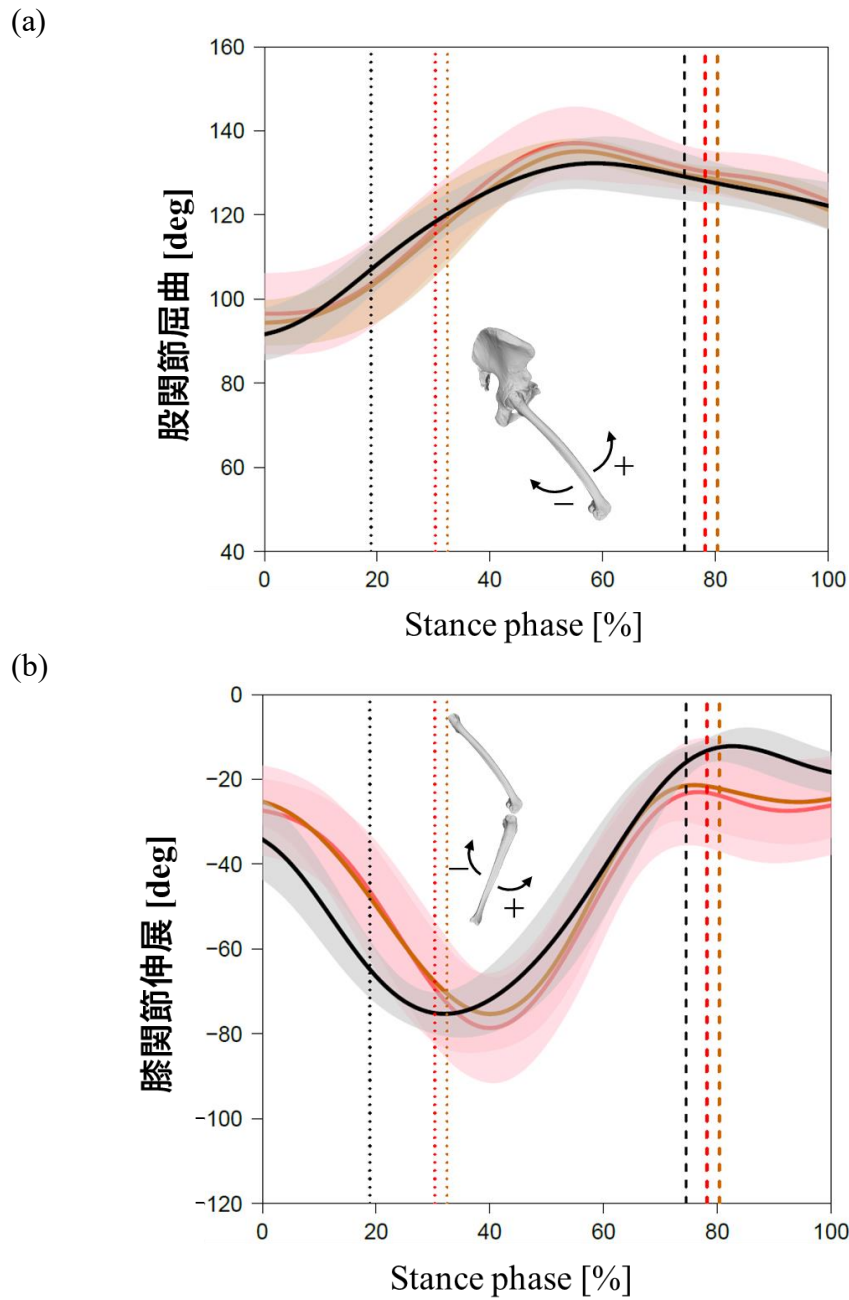


図 3.15 10cm(赤色)、20cm(茶色)および平地(黒色)条件におけるヒト二足歩行中の左股関節屈伸(a)および左膝関節屈伸(b)角度。横軸は右立脚期を示す。0%は右初期接地、100%は右立脚後期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。

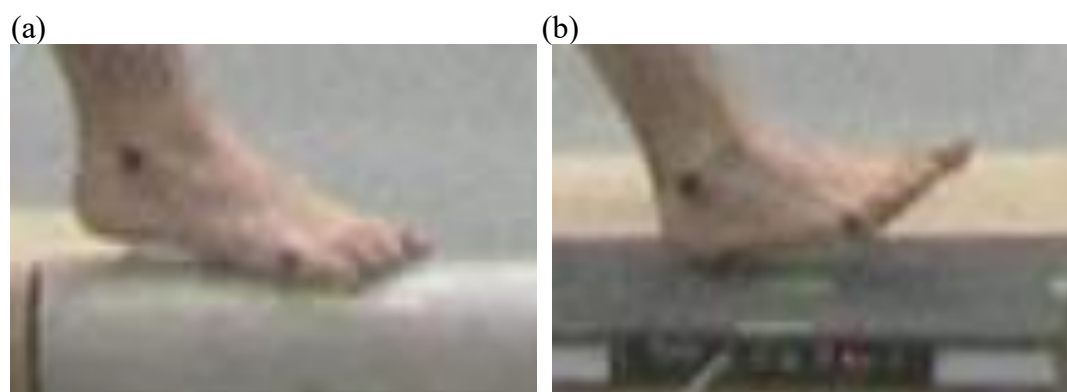


図 3.16 10cm(a)および平地(b)条件の各代表 1 試行における初期接地時の足部の比較。

3.4.4 10cm、20cm および平地条件における力積の比較

力積は 10cm、20cm 条件で有意に増加した(表 3.7)。もし定常な歩行中の支持基体反力を計測することができていれば、第 2 章のテナガザルのように理論上力積は有意差が得られないはずである(Schmitt, 1999)。しかし、本研究では力積に有意差が出たため、立脚期の間に速度が一定でない可能性が考えられた。そこでヒトの身体重心の上下方向成分を用いて速度の時系列変化を算出したところ、全ての条件にて立脚期の 0%と 100%が一致しなかった(図 3.7)。したがって、ヒトの速度が立脚期を通して一定となるように制御する必要性が示唆された。これまで行われてきた先行研究の多くは、加減速の影響が比較的少ない試行を解析対象としており、定常な歩行であることを前提としているため、厳密には定常ではないのかもしれない。

3.5 本章の総括

初期人類や非ヒト霊長類の大腿骨や足部形態に基づくと、ヒトや *Australopithecus* が有する外反膝や足部形態は、人類進化史において特殊化してきたことが伺えた。また第 2 章より、外反膝や足部形態の特殊化は支持基体条件の変化と関連することが推察された。しかし、第 2 章でも述べたように、テナガザル以外の霊長類が行う樹上二足歩行運動戦略については全く知られていないのが現状であった。そこで本研究では、外反膝を有し、足部把握性を欠いた唯一の現生霊長類であるヒトがポール上および平地上で行う二足歩行を運動学的かつ運動力学的に計測して三次元的に支持基体条件間で比較し、支持基体条件の変化に応じて必要となる運動学的および運動力学的戦略を解明することを目的とした。

被験者は成人男性 4 名とした。ポール上および平地上で行われる二足歩行を、支持基体を囲むように設置された 8 台のモーションキャプチャカメラで撮影し、右ストライドにおける全身の身体標点の三次元座標値を取得した。得られた各点の三次元座標値にローパスフィルタをかけて時間再分割し、平均速度、ストライド長、ステップ長、Duty 比、歩隔、ストライド頻度、重心位置、重心の高さ、重心の左右変位および可動域、重心と右足部の左右方向距離、体幹および後肢(下肢)関節角度を算出した。運動計測と同時に床反力計を用いて、左後肢立脚期における支持基体反力も計測した。三軸方向の支持基体反力データを用いて、支持基体反力上下方向成分の最大値、左右方向成分の可動域、接地時間、力積を算

出した。

本研究の結果、時空間パラメータや重心の高さ、重心の左右変位、関節角度は支持基体の太さに比例、あるいはポール条件と平地条件にて有意な差が得られた。一方、運動力学的変化は、パラメータによって異なる結果が示された。具体的に、支持基体反力上下方向成分の最大値の **second peak** と接地時間は支持基体の太さに比例、あるいはポール条件と平地条件にて有意な差が得られたが、最大値の **first peak** は支持基体条件によって変わることが示唆された。しかし俯瞰すると、支持基体反力上下方向成分の最大値、左右方向成分の可動域はポール条件で小さく、接地時間は大きいことが示された。また力積は条件間で有意差が得られ、立脚期を通して速度を一定にすることが今後の課題として挙げられた。

第 4 章 総合論議

これまでの化石研究から、人類の形態は経時代的に変化したことが明らかにされてきた。具体的には第 1 章でも概観したように、人類の祖先の一種である *Ardipithecus* と *Australopithecus* は骨盤や大腿、足部などの形態に差異があることが示唆されている。人類は生息環境の変化に伴う、支持基体の形状や幅、高さといった物理的特性の変化や支持基体の長軸周りに働く左右へのトルクといった力学的状況の変化に適応するために前額面内での運動調節が必要とされ、種間の形態変化をもたらす重要な一因であると考えられるが、実際の経時代の変化をもたらす原因については全く明らかでないのが現状である。そこで本研究では、① *Ardipithecus* と *Australopithecus* に必要とされたであろう樹上および地上二足歩行間の運動変化の解明、② ヒトおよび *Australopithecus* に特有な膝関節形態の獲得機序の解明、の二つを目的とした。そのために、ポールおよび平地条件におけるシロテテナガザル二足歩行の三次元運動解析および支持基体反力計測を用いた運動力学的解析(第 2 章)と 2 つのポール条件(直径 10cm および 20cm 条件)と平地条件におけるヒト二足歩行の三次元運動解析および運動力学的解析を行った(第 3 章)。

4.1 ヒトとテナガザルに共通する運動学的および運動力学的変化

第 2 章および 3 章の結果のうち、まずはヒトとテナガザルに共通したポール上二足歩行中に必要とされる運動学的および運動力学的特徴を列挙すると以下の通りである。1) 歩隔が小さい。2) 骨盤回旋角度の可動域は大きい。3) 重心が立脚期を通して支持脚上に維持される。4) 重心の左右変位の可動域が小さい。5) 遊脚肢を遊脚期に遊脚側へ振り出す。1) および 2) について、歩隔はポール条件にて幅の狭い支持基体上に足を接地するために小さいと考えられた。ポール条件における狭い歩隔は骨盤を大きく回旋して足を直線上に振り出すことによって実現されると示唆された。またテナガザルについては、股関節内転および膝関節外反によって足部を身体の中線に接近させることも狭い歩隔の実現に寄与すると考えられた。3) および 4) については狭い歩隔と関連し、支持基体から転落するリスクの軽減に寄与すると考えられた。5) については、前方に接地している足の踵

部とこれから振りだす足の爪先の衝突を避けるためであることが示唆された。またヒトについては、重心の左右変位に関連し、その可動域を小さくすることに寄与すると考えられた。これらの運動学的変化は樹上二足歩行への適応の一つである可能性があり、全ての初期人類種もまた樹上を二足で移動する際に必要とされたのかもしれない。実際、初期人類種は閉鎖的な熱帯林や開放的な草原よりも高さ 8~20m の木々からなる森林に覆われた環境を好んだと推測されている(Cerling et al., 2010; White et al., 2015)。したがって、初期人類種は少なくとも樹上二足歩行への適応を必要とされただろう。

4.2 ヒトとテナガザルで異なる運動学的および運動力学的変化

ポールおよび平地条件においてヒトとテナガザルで大きく異なる運動学的変化があった。それは、骨盤傾斜角度である。具体的に、ヒトは右立脚期に骨盤が左傾斜する一方で(図 3.8b)、テナガザルは右立脚期に右傾斜し(図 2.8b)、種間で逆の傾向を示した。この傾向は先行研究のヒトとチンパンジーの二足歩行中における骨盤傾斜角度の傾向に類似した(Thompson et al., 2018)。この種間における傾向の違いは中殿筋の形態にあると考えられる。実際、単位身体質量あたりの中殿筋の質量や横断面積はヒトがテナガザルよりも大きいことが知られている(Payne et al., 2006)。また、ヒトは二足歩行中において単脚支持期の間に立脚側の中殿筋が遠心性収縮をすることによって、重力で遊脚側へ骨盤を回転させるモーメントに対して逆方向のモーメントを生成し、骨盤傾斜を引き留める(Soluri and Agarwal, 2015)。さらに、ヒトは骨盤と体幹が分離して運動を生成することが示唆されており(Thompson et al., 2018)、骨盤は遊脚側へ傾斜する一方で、胸椎は立脚側へ変位する(Thompson et al., 2018; 図 4.1)。したがって、ヒトは立脚側の間に中殿筋の張力によって骨盤の遊脚側への傾斜を引き留めようとしたが、骨盤は遊脚側へ傾斜し、その傾斜に対して体幹が右へ側屈した可能性がある。一方、テナガザルはヒトのように中殿筋の張力によって骨盤傾斜を引き留めることが困難となるため、骨盤を立脚側へ傾斜したと考えられる。中殿筋が付着するヒトの腸骨は類人猿と比較して、頭尾方向に短く左右方向に幅広い。この特徴は *Ardipithecus* や *Australopithecus* とも類似するため、初期人類が樹上を二足で移動する際には、ヒトのような骨盤・体幹運動を行っていた可能性がある(図 4.2)。運動力学的変化もまた、ヒトとテナガザルでは逆の傾向が示された。第 3 章で

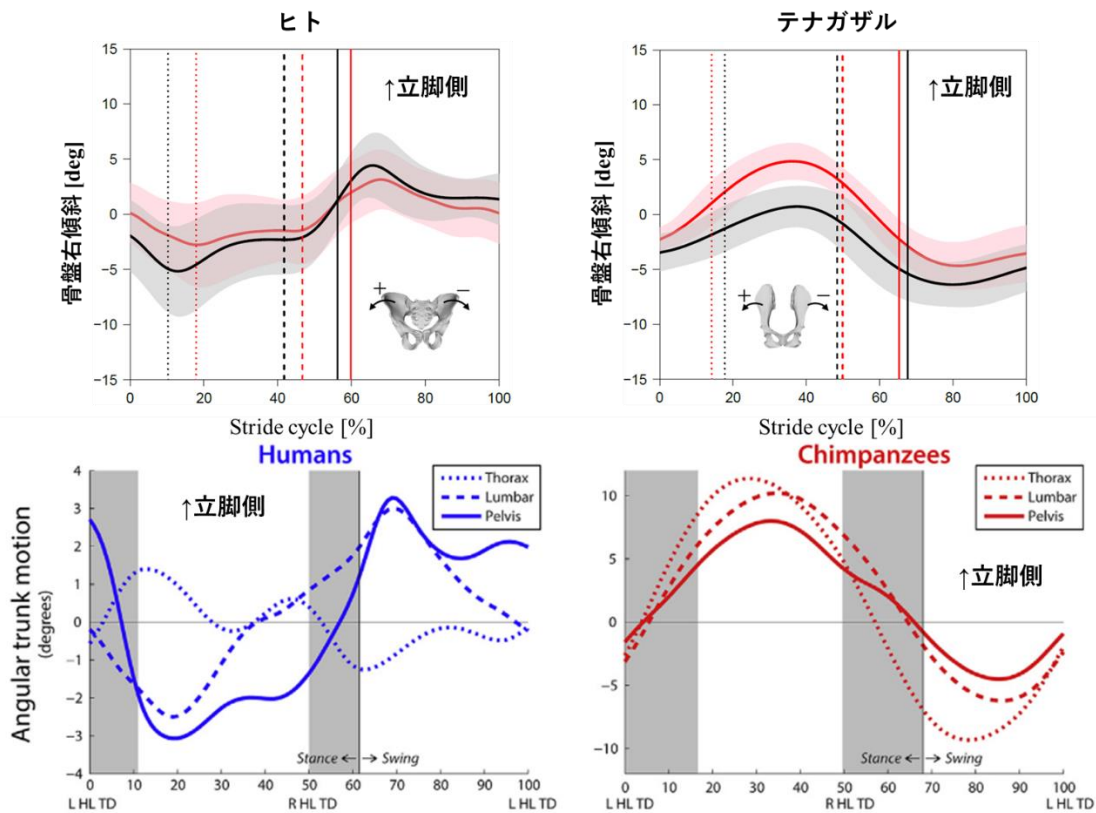


図 4.1 ポールおよび平地条件におけるヒト・テナガザル二足歩行中の骨盤傾斜角度(上段)とヒト・チンパンジーにおける平地上二足歩行中の胸椎・腰椎・骨盤傾斜角度(下段)(Thompson et al. (2018)より一部改変)。上段：横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。下段：横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。影のついた部分は両脚支持期を示し、白い部分は単脚支持期を示す。波形は点線が胸椎、破線、腰椎、実線が骨盤の左右傾斜角度をそれぞれ示す。ヒトとテナガザルの骨盤傾斜角度は先行研究のヒトとチンパンジーの結果に類似し、ヒトは骨盤と腰椎に対して胸椎は立脚側へ変位する。

ヒト

Australopithecus

Ardipithecus

テナガザル

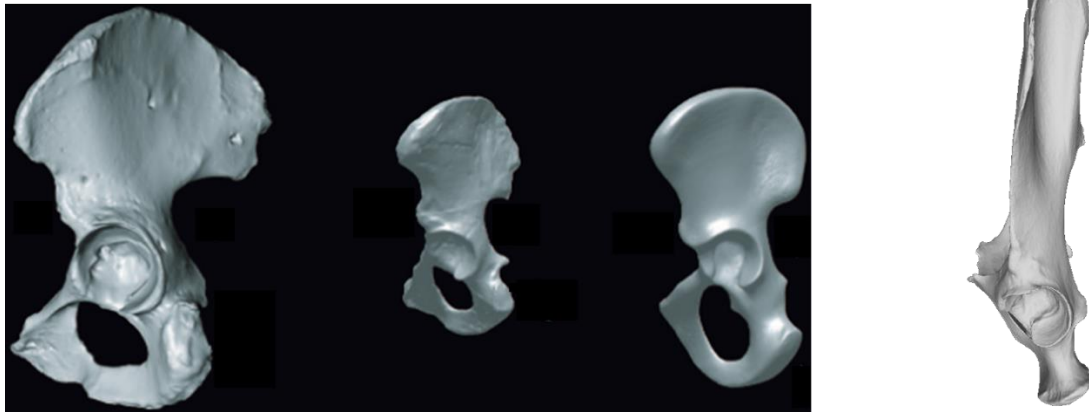


図 4.2 ヒト、*Australopithecus*、*Ardipithecus*、テナガザルの骨盤形態(Lovejoy et al. (2009a)より一部改変)。ヒトの腸骨の形態は *Australopithecus* や *Ardipithecus* に類似して頭尾方向に短い。

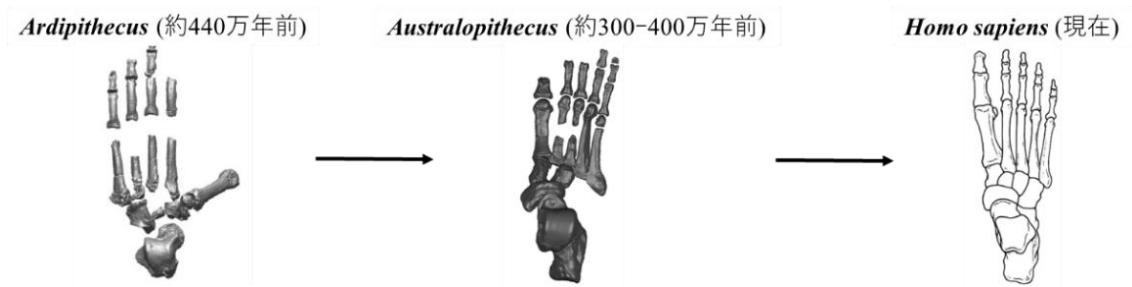


図 4.3 足部形態の経時代的变化 (*Ardipithecus*: Lovejoy et al. (2009b)、*Australopithecus*: DeSilva et al. (2020)、*Homo sapiens*: Fleagle (2013)より一部改変)。
Ardipithecus は左足部、*Australopithecus* と *Homo* は右足部をそれぞれ示す。

も概観したが、この両種間における違いは足部の把握性が大きく影響していると考えられた。ヒトの足部形態の経時代的变化に着目すると、*Ardipithecus* は現生類人猿のように母趾が他の四趾に対して外転し、把握性のある足部を有していたことが示唆されている(Lovejoy et al., 2009c; 図 4.3)。一方、*Australopithecus* や *Homo* は母趾が他の四趾と平行であり、足部の把握性を有していないことが示唆されている(Day and Wickens, 1980; Holowka and Lieberman, 2018; Morton, 1922; Schultz, 1930; 図 4.3)。この形態を踏まえると、*Ardipithecus* を含むより原始的な初期人類はテナガザルに見られたような力学的戦略を樹上二足歩行中に行った一方で、*Australopithecus* のようなより近年の初期人類は樹上と地上の行き来のなかで現生ヒトのように足部の把握性が退化し、樹上二足歩行時にはヒトに見られたような力学的戦略を行ったのかもしれない。

4.3 人類の膝関節形態の経時代的变化とその要因

ヒトとテナガザルがポール上二足歩行中に必要とされる、両種に共通した運動学的変化や種間で異なる運動学的変化については 4.1 節で見てきたが、ポール上二足歩行中における、立脚中期の前額面内の後肢(下肢)姿勢もまた種間で異なっていた。そもそも立脚中期は単脚支持期であり、一側後肢(下肢)のみで体重を支持するだけでなく支持基底面が最も狭いといった特徴がある。そのためポール上二足歩行において、立脚期の中でも特に単脚支持期に相当する立脚中期は支持基体から転落しないための運動調節が最も必要とされることが考えられる。ヒトでは立脚中期における股関節および膝関節の前額面内の運動が条件間で有意差がなかったが、テナガザルでは立脚中期にポール条件で股関節内転および膝関節外反角度が大きく、膝と足部を重心線に近づけることに寄与することが示唆された。この種間における運動変化の違いは、大腿骨形態や膝関節構造といった形態的特徴の差が影響していると考えられる。1.4 節で概観したように、ヒトは大きな大腿骨顆角を持ち、膝が外反している(図 4.4)。一方、テナガザルの大腿骨顆角はこれまでの先行研究で知られていなかったため、8 個体のシロテナガザルの右大腿骨を用いて顆角を計測したところ(詳細な計測方法は付録を参照)、 $3.3 \pm 2.2^\circ$ でありヒト($10.9 \pm 2.6^\circ$)と比較して極めて小さいことが分かった(図 4.4)。したがって、ヒトやサルが樹上二足歩行を行う際に単脚支持期には膝と足部を重心線に近づけることが必要とされるが、ヒトは形態、テナガザルは運動変化によって可能にしたと考えられる。実際、ヒトは形態的に内転した大腿と外

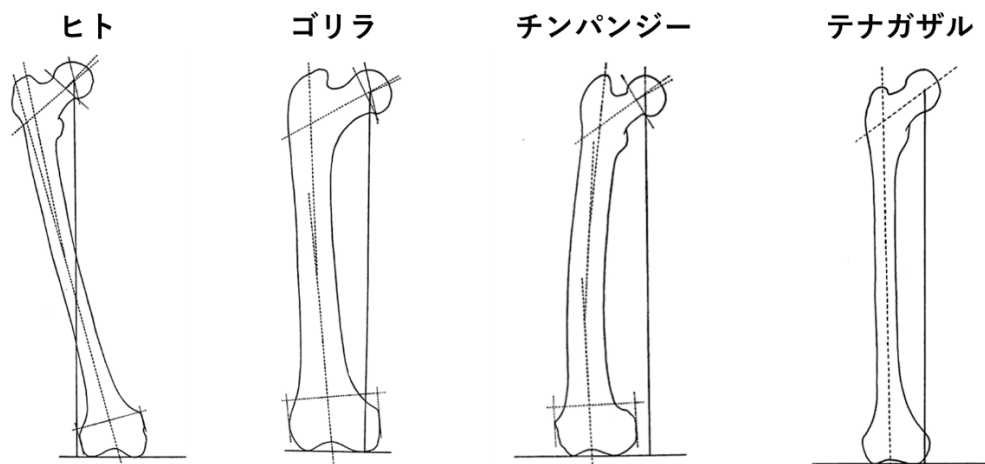


図 4.4 ヒト、ゴリラ、チンパンジー、テナガザルの前から見た右大腿骨形態 (Walmsley (1933)より一部改変)。

反した膝を有することによって、類人猿よりもおよそ 2.5～3.3 倍狭い歩隔を有し(Thompson et al., 2018; 図 4.5)、身体の中線付近に足を接地することを可能にする(Heiple and Lovejoy, 1971; Inman and Eberhart, 1953; Thompson et al., 2018)。さらに、ヒトは歩隔の狭い二足歩行を行うことによって重心の左右変位量が減少し(Donelan et al., 2001; Thompson et al., 2018)、歩行中の代謝エネルギーの消費量が軽減すると示唆されている(Donelan et al., 2001)。したがって、エネルギー効率の良い二足歩行の生成にはヒトが持つ大腿骨形態や膝関節構造が必要不可欠である。

では、ヒトに特有な大腿骨形態や膝関節構造は人類進化の過程でいつ、どのようにして獲得されたのだろうか。そもそもヒトの大腿骨は胎児の時点では内転せず、生後に二足歩行の頻度の増加に伴って獲得することが示唆されている(Tardieu, 1999; Tardieu and Trinkaus, 1994; 図 4.6)。このことから、ヒトは人類進化の過程で、二足歩行の頻度が増加することによって内転した大腿骨形態と外反膝を獲得した可能性がある。一方で、本研究からヒトのような大腿骨形態を持たないテナガザルは立脚中期に股関節を内転し、膝関節を外反することによってポール上で二足歩行が可能であることが分かった。しかし、テナガザルは主にブラキエーターであり、二足歩行の頻度はわずかであることが知られている(Nowak and Reichard, 2016; 表 1.1)。1.2 節で概観したように、樹上および地上を二足で行き来していたとされる *Australopithecus* の大腿骨頸角は、 $11.4 \pm 3.0^\circ$ であり、ヒト($10.9 \pm 2.6^\circ$)と類似していたことが示唆されている(Hunt et al., 2021)。また、3.1 節でも概観したように、*Ardipithecus* は大きな大腿骨頸角を欠いていた可能性が示唆されている(Lovejoy et al., 2009b)。1.2 節でも概観したように、*Ardipithecus* は頭尾方向に短く丸い骨盤形態やヒト(4～6 個)と *Australopithecus*(6 個)に類似した腰椎の個数(6 個)、腰部の高い可動性から二足歩行を行っていた可能性が示唆されている(Aiello and Dean, 1990; Lovejoy et al., 2009a; 2009b; White et al., 2015)。しかし、中手骨や尺骨、中手指節間関節の形態が原始的である点や母趾対向性を有し、ヒトに特有な内側縦アーチを有していなかった点、脛骨長に対する橈骨長の比率が 0.95 で樹上四足歩行者のプロポーションに近い点から樹上環境に生息し(Lovejoy et al., 2009c; White et al., 2015)、*Australopithecus* よりも二足歩行の頻度が少なかった可能性がある。また、同じくヒトの祖先の一種であり、約 600 万年前に生息していたとされる *Orrorin* は *Homo* 属と比較して相対的に小さな大腿骨頭や長い大腿骨頸といった特徴が *Australopithecus* に類似することか

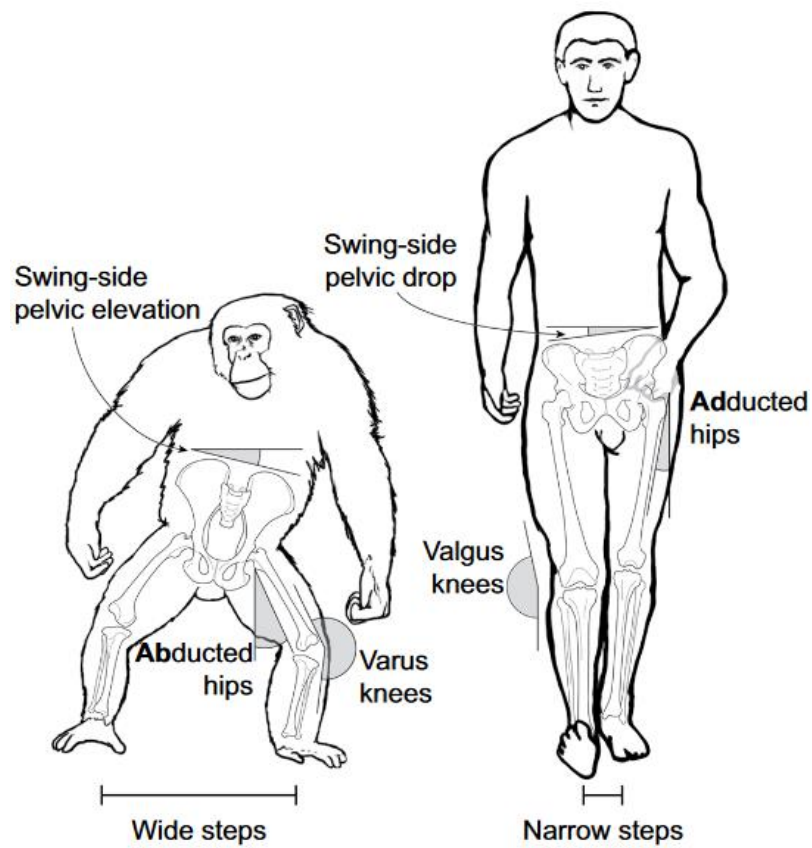


図 4.5 前から見た類人猿とヒトの二足歩行の様子(Kikel et al., 2020)。ヒトは類人猿よりも内転した大腿と外反した膝を有することによって歩隔が顕著に狭い。



図 4.6 右から 7 か月の胎児、生後 6 か月、3 歳、5 歳、7 歳児の大腿骨形態。ヒトは発育と共に二足歩行の頻度が増え、それに応じて大腿骨が内転(大腿骨顆角が増加)する。

ら二足歩行もまた運動様式の一つとして有していた可能性が示唆されている(Richmond and Jungers, 2008)。一方で、突出した上腕骨の腕橈骨筋縁(humeral brachioradialis flange)や湾曲した近位手指骨から樹上環境で登攀を行っていた可能性も示唆されている(Richmond and Jungers, 2008)。

支持基体環境に着目すると、樹上で二足歩行を行うテナガザルは地上二足歩行中に膝の外反がなく、歩隔や重心の左右変位が大きいことが第 2 章で示唆された。これは、ヒトの二足歩行と比べて相対的にエネルギー消費量が大きく、テナガザルは樹上よりも地上を二足で移動の方がエネルギー効率が低いことを意味する。また、上述したように、*Ardipithecus* は外反膝を有していなかったことが示唆されているため、より原始的な初期人類種が地上を二足で移動するにはテナガザルのようなエネルギー効率の低い二足歩行を行っていた可能性がある。しかし、1.2 節でも概観したように、樹上で共存する初期人類種の増加や気候変動に伴う森林の後退といった選択圧によって、*Ardipithecus* 以降の人類は生息環境を樹上から徐々に地上へと移し、二足歩行頻度が増加したと考えられる。これらを踏まえると、「人類は生息環境を樹上から地上へと移しつつ、二足歩行頻度が増加する中で外反膝を獲得した」と推察するのは妥当だろう。さらに、人類は外反膝を獲得することによって二足歩行のエネルギー効率が向上した可能性がある。

第 2 章よりテナガザルにおいて、膝の外反は樹上二足歩行中に足を身体の中線に接近して歩隔を狭めることに寄与すると考えられた。また上述したように、外反膝を有するヒトはエネルギー効率の良い直立二足歩行の生成に寄与するだけでなく、テナガザルのように歩隔を狭めることにも寄与すると考えられる。したがって、*Australopithecus* が有していたとされる外反膝は、彼らが行っていた可能性のある樹上および地上での二足歩行に寄与した可能性がある。実際、ラエトリの足跡化石(Laetoli footprint)は *Australopithecus* のものであると考えられており、両足部の足跡化石から *Australopithecus* の歩隔は現生ヒトの範囲内であることが知られている(McNutt et al., 2021)。さらに、Kikel et al. (2020)はヒトにおける歩隔と骨盤の左右傾斜の関係性について調べ、骨盤傾斜量の減少は歩隔の減少を促すと示唆した。また 4.2 節で概観したように、中殿筋の発達には骨盤傾斜量の減少に寄与する。したがって、人類は幅の狭い樹上を二足歩行する際に膝の外反が必要とされ、樹上と地上を二足で行き来する中で二足歩行頻度が増加することによって外反膝やヒトのような中殿筋を獲得した可能性がある。そのため、地上で

は幅の狭い支持基体から解放されるが、骨盤傾斜量が小さいことによって生成される歩隔の狭い二足歩行を行い、エネルギー効率の良い直立二足歩行へと進化したのだろう。実際、1.2 節でも概観したように、*Ardipithecus* や *Australopithecus*、ヒトの骨盤は頭尾方向に短く丸いが、より樹上性が強く、二足歩行頻度が他の 2 種と比較して相対的に低かったと考えられる *Ardipithecus* の腸骨の外側フレア (lateral flare) はヒトと比較して前方へと方向づいておらず (Lovejoy et al., 2009a)、*Ardipithecus* の中殿筋はヒトほど発達していなかったと予想される。そして、樹上二足歩行から地上二足歩行へと移行する中で外反膝を獲得した人類は、地上二足歩行を最適化するような形態進化への選択圧が上がることによって、母趾対向性や足部把握性がなく、他の四趾と平行な母趾と内側縦アーチを示す足部や長く頑丈な下肢といった (Fleagle, 2013; 荻原, 2019; Soluri and Agarwal, 2015)、ヒトにのみ見られる形態的特徴を獲得し、直立二足歩行へと進化したのかもしれない。逆を言うと、人類は地上二足歩行を最適化するために、いわゆるヒト的な形態を獲得することによって徐々に樹上環境への適応が軽減し、樹上二足歩行へは適さなくなっただろう。

樹上および地上で共通して行われる運動様式は二足歩行と四足歩行であるため、四足歩行がヒトの大腿骨形態や膝関節構造の起源である可能性が考えられるだろう。しかし 1.3 節でも概観したように、四足性霊長類の一種であるリスザルは樹上四足歩行中に前額面内で大腿を外転し下腿を内反することで支持基体を把握することが示唆されている (Schmidt, 2005)。したがって、ヒトが持つ大腿骨形態や膝関節構造の起源は樹上および地上四足歩行ではない可能性が示唆される。

また上述したように、膝の外反は地上だけでなく樹上二足歩行においても寄与するため、人類は樹上二足歩行の頻度が増加する中で外反膝を獲得し、地上へと生息環境を移した可能性もまた考えられるだろう。しかし、1.4 節でも推測されたように、樹上二足歩行は樹上四足歩行と比較して身体重心位置が高いだけでなく、支持基体から転落するリスクを軽減するために、幅の狭い支持基体上でかつ後肢のみの接地によって制限された支持基底面内に重心を維持する必要があるだろう。実際、ヒトとテナガザルに共通して、ポール条件は平地条件と比較して歩隔や重心の左右変位の可動域が有意に小さかった (表 2.2; 2.4; 3.2; 3.4)。さらに、上述したように、*Ardipithecus* や *Australopithecus* のような初期人類は複数の運動様式を有していたことが推測されているため、彼らにとっての樹上二足

歩行は樹上で行われるいくつかの運動様式の中でも選択頻度が低かったかもしれない。これは、全ての現生類人猿における二足歩行の選択頻度が他の運動様式と比較して少ないことから考えられるだろう(表 1.1)。したがって、人類は樹上二足歩行を行う中で外反膝が形成されたのではない可能性が示唆される。

4.4 今後の課題と展望

4.4.1 テナガザルの個体数の増加

本研究で対象となったシロテテナガザルは 1 個体のみであった。矢状面内におけるテナガザルの股関節および膝関節運動は先行研究と定性的に一致していたが、テナガザルの樹上二足歩行を 3 次元的な運動学的および運動力学的解析に基づいて明らかにした先行研究は本研究を除いてこれまで全くなく、他のテナガザル個体においても同様の運動学的および運動力学的変化が見られるかどうかは不明である。したがって、複数個体のテナガザルのポール上および平地上二足歩行を計測する必要がある。しかし本研究では麻酔や剃毛が必要となるため、野生環境や動物園に生息する複数個体の運動計測が困難であった。最近開発された DeepLabCut のような(Mathis et al., 2018)、マーカーレスで運動を捉える技術(Labuguen et al., 2021; Wiltshire et al., 2023)を野生環境や動物園のテナガザルに適用すれば、複数個体の二足歩行における 3 次元運動の計測に役立つ可能性がある。

4.4.2 テナガザルの体幹・後肢関節角度における左右非対称性

左右ストライドにて、骨盤傾斜・回旋、股関節内外転、膝関節内外反角度は非対称性が示唆された(図 2.8b, c, e, f; 2.9b, d; 2.10b, d)。また、左足ステップ長はポール条件で有意に増加する一方で、右足ステップ長では条件間で有意差はなかった(表 2.2)。これらの非対称性より、本研究では左右後肢に共通する運動変化に着目した。本研究のテナガザルと同様に、チンパンジーの二足歩行は水平面内において非対称であり(Thompson et al., 2018)、テナガザルもまた左右対称な二足歩行に加えて左右非対称な二足ギャロップを行うことが示唆されている(Vereecke et al., 2006a)。つまり、類人猿の二足歩行は一般的に非対称であるかもしれない。しかし、他の類人猿や本研究のテナガザル以外のテナガザル個体でも同様の運動学的変化が見られるかは不明である。支持基体条件の変化に応じた運動調節と非対称な歩行の関係性を理解するために類人猿種や個体数を増やし

て二足歩行を 3 次元的に計測する必要があると考えられる。

4.4.3 ポールおよび平地上二足歩行における立脚期中の速度の統制

第 3 章より、ヒトは立脚期中の速度が一定でないため、支持基体反力データから算出される力積は支持基体条件間において有意差が見られた。本来、力積は理論的に条件間で有意差が見られないため、立脚期中の速度を統制する必要性が示唆された。一般的に、ヒト二足歩行の運動および支持基体反力計測において速度の統制は、主に床反力計が下に設置されたトレッドミル(e.g., Dewolf et al., 2018; Donelan et al., 2001)やメトロノーム(e.g., Kim and Park, 2011)を用いて行われる。トレッドミルでは、物をベルト上に設置できないため、本研究の計測手法に加えてメトロノームを用いることによって、速度を統制しつつポール上および平地上二足歩行を計測することができると考えられる。

4.4.4 他の霊長類種が行う樹上二足歩行の計測

本研究では、樹上および地上で二足歩行を行い、初期人類に類似した一部の形態を持つ類人猿の一種としてテナガザルを対象とした。しかし、テナガザルは類人猿の中でも派生的であり、遺伝的によりヒトに近縁と考えられるチンパンジーやオランウータンなどといった大型類人猿もまた樹上および地上で二足歩行を行うことが知られている(Nowak and Reichard, 2016; Rosen et al., 2022)。また、これまでに身長と体重の推定や身体プロポーションの再構成が行われた初期人類の中で最も原始的である *Ardipithecus* は、身長が約 120cm で体重が 32~50kg 程度であり(Prang et al., 2021; White et al., 2009)、四肢のプロポーションを示す橈骨長 / 脛骨長比は *Ardipithecus* と現生マカク属で類似している(*Ardipithecus*: 0.95, *Macaca*: 0.92-0.95; Lovejoy et al., 2009c)。一方、テナガザルはマカク属と比較すると顕著に前肢が長く、身長は 45~60cm で体重は 6kg 程度であるため(Fleagle, 2013; 浜井, 1996)、初期人類のモデルとして最適ではない可能性がある。例えば、身長や体重、四肢のプロポーションを考慮すると、現生霊長類ではチンパンジーが *Ardipithecus* の身体プロポーションに近いと考えられるため、チンパンジーが行う樹上および地上二足歩行運動と支持基体反力を計測して運動学および運動力学的に解析し、支持基体条件間で比較することによって、さらに初期人類が行っていた可能性のある樹上二足歩行中の運動変化について推定することができると考えられる。さらに、テナガザルを含む類人猿は外反膝を有していないた

め、テナガザル以外の類人猿の二足歩行を計測してテナガザルやヒトと比較することによって、人類の外反膝の獲得機序を推定できる可能性がある。しかし、本研究のように実験用に飼育される大型類人猿がないため、本研究のテナガザルのように、大型類人猿に麻酔をかけて剃毛し、身体標点を指標した詳細な運動解析は困難である。そのため、動物園や野生環境に生息する大型類人猿を計測する必要がある。したがって、彼らが行う樹上および地上二足歩行運動はDeepLabCutを用いることによって計測することができる可能性がある。一方、支持基体反力は平地条件であれば、床面に設置することによって計測することができる可能性があるが、ポール条件では樹枝の裏に設置することは現実的ではないため、動物園に本研究で扱ったような特注のポール支持基体を設置することによって計測することができるだろう。

第5章 要約

序論

ヒトは完全に地上環境に適応した特異的な霊長類種であり、地球上で唯一直立二足歩行を行う。ヒトの直立二足歩行は人類進化の過程で獲得したと考えられており、これまで様々な仮説や現生類人猿の身体モデルによってその前段階となる運動様式について推定されてきた。様々な仮説の中でも比較的近年に提唱された仮説である樹上二足歩行仮説について本研究では注目した。この仮説では、オランウータンが細い樹枝上で二足歩行を行う際にヒトのように大きく後肢を伸展することや crown hominoid の形態から体幹直立性を有していた可能性から、ブラキエーションから二足立位までの連続性の一部として初期人類は樹上二足歩行を行っていた可能性が推測された。さらに、初期人類の化石骨より、人類は生息環境を樹上から地上へと移しつつ、二足歩行頻度が増加することによって直立二足歩行を獲得したと考えられた。また、現生霊長類が樹上および地上で行う四足歩行運動解析に関する先行研究や類人猿およびヒトの大腿骨形態より、支持基体環境の変化によって必要となる二足歩行中の前額面内での運動調節はヒト特有の形態を獲得する上で重要であると考えられた。しかし、今日の化石研究は形態の経時代的变化の記述が中心となっており、初期人類種間の形態学的差異の原因については全く明らかにされていないのが現状である。そこで本研究では、ヒトとシロテテナガザルが行う樹上および地上二足歩行を種ごとに支持基体条件間で比較し、両種に共通する運動変化と異なる運動変化を解明することによって、①*Ardipithecus* と *Australopithecus* に必要とされたであろう樹上および地上二足歩行間の運動変化の解明、②ヒトおよび *Australopithecus* に特有な膝関節形態の獲得機序の解明、の二つを目的とした。両種に共通する支持基体条件間での運動変化は、原始的な形態とヒト的な形態を併せ持っていた初期人類においても必要とされた可能性がある。一方、種間で異なる支持基体条件間での運動変化は種間における形態や適応の違いを反映し、生息環境や形態の変化の原因となるだろう。

第2章

これまで行われてきた樹上二足歩行の運動学的および運動力学的戦略に関する先行研究には主に2つの問題点がある。1つ目として、これまでのテナガザルの樹上二足歩行に関する知見は矢状面内の域を出ておらず、樹上二足歩行における前額面・水平面内での運動調節についてはこれまでどの種においても知られていない。2つ目として、樹上二足歩行中に行われる運動力学的戦略についてはこれまでどの種においても全く知られていない。そこで本研究では、テナガザルのポール上および平地上で行う二足歩行を運動学的かつ運動力学的に計測して三次元的に解析して支持基体条件間で比較し、樹上と地上の変化に応じて必要となる運動学的および運動力学的戦略を解明することを目的とした。

対象動物はシロテナガザル1個体とした。ポール上および平地上で行われる二足歩行を、支持基体を囲むように設置された8台のビデオカメラで撮影し、映像データを用いて左右ストライドにおける全身の身体標点の三次元座標値を取得した。得られた各点の三次元座標値にローパスフィルタをかけて時間再分割し、平均速度、ストライド長、Duty比、歩隔、ストライド頻度、重心位置、重心の高さ、重心の左右変位および可動域、重心と右足部の左右方向距離、体幹および後肢(下肢)関節角度を算出した。運動計測と同時に床反力計を用いて、左後肢立脚期における支持基体反力も計測した。三軸方向の支持基体反力データを用いて、支持基体反力上下方向成分の最大値、左右方向成分の可動域、接地時間、力積を算出した。

テナガザルは非対称な歩行を行うことが示唆されたため、支持基体条件間における運動変化は主に左右ストライドに共通したパラメータに着目した。時空間パラメータは、ポール条件で歩隔が有意に小さく、Duty比および接地時間はポール条件で小さい傾向を示した。矢状面内にて骨盤はポール条件で立脚期を通して前傾角度が大きい傾向を示し、重心の支持基体への接近と支持基体反力上下方向成分の最大値の増加に寄与することが示唆された。股関節はポール条件で初期接地および立脚中期に屈曲角度が大きかった。膝関節はポール条件で立脚中期に屈曲角度が大きく、立脚後期に伸展角度が大きかった。前額面内にて股関節はポール条件で立脚中期に内転角度が大きく、膝関節は同時期に外反角度が有意に大きかった。重心の左右変位の波形は条件間で変化し、ポール条件では立脚中期に遊脚側へ変位した。またポール条件で、足部の把握に伴う、支持基体の長軸まわりに働くトルクの生成が重心の左右変位に影響し、支持基体反力

左右方向成分の可動域の増加を引き起こした可能性が示唆された。重心と右足部の左右方向距離は平地条件では初期接地から立脚中期にかけて徐々に重心が立脚側に変位したが、ポール条件では初期接地時から立脚期を通して重心が立脚側に維持した。

第3章

初期人類や非ヒト霊長類の大腿骨や足部形態に基づく、ヒトや *Australopithecus* が有する外反膝や足部形態は、人類進化史において特殊化してきたことが伺える。また第2章より、外反膝や足部形態の特殊化は支持基体条件の変化と関連することが推察される。しかし、比較的原始的な形態を持つ類人猿の一種である、テナガザル以外の霊長類が行う樹上二足歩行運動戦略については全く知られていないのが現状である。そこで本研究では、外反膝を有し、足部把握性を欠いた唯一の現生霊長類であるヒトがポール上および平地上で行う二足歩行を運動学的かつ運動力学的に計測して三次元的に解析して支持基体条件間で比較し、樹上と地上の変化に応じて必要となる運動学的および運動力学的戦略を解明することを目的とした。

被験者は成人男性4名とした。ポール上および平地上で行われる二足歩行を、支持基体を囲むように設置された8台のモーションキャプチャカメラで撮影し、右ストライドにおける全身の身体標点の三次元座標値を取得した。得られた各点の三次元座標値にローパスフィルタをかけて時間再分割し、平均速度、ストライド長、Duty 比、歩隔、ストライド頻度、重心位置、重心の高さ、重心の左右変位および可動域、重心と右足部の左右方向距離、体幹および後肢(下肢)関節角度を算出した。運動計測と同時に床反力計を用いて、左後肢立脚期における支持基体反力も計測した。三軸方向の支持基体反力データを用いて、支持基体反力上下方向成分の最大値、左右方向成分の可動域、接地時間、力積を算出した。

本研究の結果、時空間パラメータや重心の高さ、重心の左右変位、関節角度は支持基体の太さに比例、あるいはポール条件と平地条件にて有意な差が得られた。一方、運動力学的変化は、パラメータによって異なる結果が示された。具体的に、支持基体反力上下方向成分の最大値の second peak と接地時間は支持基体の太さに比例、あるいはポール条件と平地条件にて有意な差が得られたが、最大値の first peak は支持基体条件によって変わることが示唆された。しかし俯瞰すると、支持基体反力上下方向成分の最大値、左右方向成分の可動域はポール条件

で小さく、接地時間は大きいことが示された。また力積は条件間で有意差が得られ、立脚期を通して速度を一定にすることが今後の課題として挙げられた。

総合論議

ヒトとテナガザルのポール上二足歩行において共通した運動学的変化が確認された。具体的には歩隔および重心の左右変位の可動域が小さい、重心が立脚期を通して支持脚上に維持、立脚後期の骨盤回旋角度および 1 ストライドの骨盤回旋角度の可動域が大きい、遊脚期における遊脚肢の遊脚側への振りだし、が両種に共通して見られた。これらの運動学的変化は樹上二足歩行への適応の一つである可能性があり、初期人類もまた樹上を二足で移動する際に必要とされたのかもしれない。

一方で、ヒトとテナガザルで異なるポール上二足歩行戦略も見られ、その大きな特徴が前額面内における股関節および膝関節角度であった。ヒトとテナガザルの結果から、ヒトは形態的に膝を外反、テナガザルは運動変化によって膝を外反することで膝と足部を重心線に近づけて樹上二足歩行を実現することが分かった。さらに、ヒトは生後、二足歩行頻度が増加することによって大きな顆角を獲得することが示唆されている。以上より、ヒトの外反膝の獲得には二足歩行頻度が重要である可能性が考えられた。また、支持基体環境に注目すると、テナガザルは地上二足歩行中に膝の外反がなく、歩隔や重心の左右変位が大きいことが第 2 章で示唆され、テナガザルの地上二足歩行はエネルギー効率が低いと考えられた。したがって、外反膝を有していなかった初期人類もまた、テナガザルのように地上二足歩行はエネルギー効率が低かった可能性が考えられたが、彼らは生息環境を樹上から徐々に地上へと移し、開放的な草原地帯での生活や食料および子供の運搬といった選択圧によって二足歩行が好まれ、頻度が増加したと推測された。これらを踏まえて、「人類は生息環境を樹上から地上へと移しつつ、二足歩行頻度が増加する中で外反膝を獲得した」という新たな仮説が立てられた。

引用文献

- Aiello, L. C. and Dean, C. (1990). *An introduction to human evolutionary anatomy*. Academic Press, San Diego, CA.
- Alexander, R. M. (1989). Optimization and Gaits in the Locomotion of Vertebrates. *Physiological Reviews*, 69: 1199-1227.
- Alexander, R. M. (2003). *Principles of animal locomotion*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Almécija, S., Tallman, M., Alba, D. M., Pina, M., Moyà-Solà, S. and Jungers, W. L. (2013). The femur of *Orrorin tugenensis* exhibits morphometric affinities with both Miocene apes and later hominins. *Nature Communications*, 4: 2888.
- 安藤徳彦. (1999). 下肢筋の機能解剖と歩行. *日本義肢装具学会誌*, 15: 213-218.
- Baldwin, L. A. and Teleki, G. (1976). Patterns of gibbon brachiation on Hall's Island, Bermuda: A preliminary ethogram for *Hylobates lar*. In Rumbaugh, D., editor, *Gibbon and Siamang Vol. 4 Suspensory Behavior, Locomotion, and other Behaviors of Captive Gibbons; Cognition*. Basel and New York: S.Karger.
- Cartmill, M. (1985). Climbing. In Hildebrand, M., Bramble, D. M., Liem, K. F., and Wake, D. B., editors, *Functional vertebrate morphology*. Harvard University Press, London, England.
- Cerling, T. E., Levin N. E., Quade, J., Wynn, J. G., Fox, D. L., Kingston, J. D., Klein, R. G. and Brown, F. H. (2010). Comment on the Paleoenvironment of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 328: 1105-d.
- Chandler, R. F., Clauser, C. E., McConville, J. T., Reynolds, H. M. and Young, J. W. (1975). Investigation of inertial properties of the human body. *Aerospace Medical Research Laboratory Technical Report*, 1-162, Wright-Patterson Air Force Base, Dayton, Ohio.
- Crompton, R. H., Li, Y., Alexander, R. M., Wang, W. and Günther, M. M. (1996). Segment inertial properties of primates: new techniques for laboratory and field studies of locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, 99: 547-570.
- Crompton, R. H., Thorpe, S., Weijie, W., Li, Y., Payne, R., Savage, R., Carey, T., Aerts,

- P., Elsacker, L. V., Hofstetter, A., Günther, M. M. and Richardson, J. (2003). The biomechanical evolution of erect bipedality. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 243: 135-146.
- Daley, M. A. and Birn-Jeffery, A. (2018). Scaling of avian bipedal locomotion reveals independent effects of body mass and leg posture on gait. *Journal of Experimental Biology*, 221: 1-13.
- Darwin, C. R. (1871). *The Descent of Man, and selection in relation to sex (Vol. 2)*. John Murray, Albemarle Street, London, UK.
- Day, M. H. and Wickens, E. H. (1980). Laetoli Pliocene hominid footprints and bipedalism. *Nature*, 286: 385-387.
- Demes, B. and O'Neill, M. C. (2013). Ground Reaction Forces and Center of Mass Mechanics of Bipedal Capuchin Monkeys: Implications for the Evolution of Human Bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, 150:76-86.
- Demes, B., Thompson, N.E., O'Neill, M.C. and Umberger, B.R. (2015). Center Of Mass Mechanics Of Chimpanzee Bipedal Walking. *American Journal of Physical Anthropology*, 156:422-433.
- DeSilva, J. M., McNutt, E., Zipfel, B., Ward, C. V. and Kimbel, W. H. (2020). Associated *Australopithecus afarensis* second and third metatarsals (A.L. 333-133) from Hadar, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, 146: 102848.
- Dewolf, A. H., Ivanenko, Y., Zelik, K. E., Lacquaniti, F. and Willems, P. A. (2018). Kinematic patterns while walking on a slope at different speeds. *Journal of Applied Physiology*, 125: 642-653.
- Donelan, J. M., Kram, R. and Arthur, D. K. (2001). Mechanical and metabolic determinants of the preferred step width in human walking. *Proceedings of the Royal Society B Biological Sciences*, 268: 1985-1992.
- Donelan, J. M., Shipman, D. W., Kram, R. and Kuo, A. D. (2004). Mechanical and metabolic requirements for active lateral stabilization in human walking. *Journal of Biomechanics*, 37: 827-835.
- Doran, D. M. (1997). Ontogeny of locomotion in mountain gorillas and chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 32: 323-344.
- Drummond-Clarke, R. C., Kivell, T. L., Sarringhaus, L., Stewart, F. A., Humle, T. and Piel, A. K. (2022). Wild chimpanzee behavior suggests that a savannamosaic habitat

- did not support the emergence of hominin terrestrial bipedalism. *Science Advances*, 8: 1-8.
- 江原義弘. (2012). 歩行分析の基礎－正常歩行と異常歩行－. *日本義肢装具学会誌*, 28: 57-61.
- Fleagle, J. G. (1976). Locomotion and Posture of the Malayan Siamang and Implication for Hominoid Evolution. *Folia Primatologica*, 26: 245-269.
- Fleagle, J. G. (2013). *Primate adaptation and evolution*. Academic Press, San Diego, CA, 3rd edition.
- Franz, J. R., Lyddon, N. E. and Kram, R. (2012). Mechanical work performed by the individual legs during uphill and downhill walking. *Journal of Biomechanics*, 45: 257-262.
- Fujiwara, T., Ito, K., Shitara, T. and Nakano, Y. (2025). A three-dimensional kinematic analysis of bipedal walking in a white-handed gibbon (*Hylobates lar*) on a horizontal pole and flat surface. *Primates*.
- Goto, R., Yamada, K. and Nakano, Y. (2022). Differences in the vertical components of substrate reaction forces between two modes of infant carrying in Japanese macaques (*Macaca fuscata fuscata*). *American Journal of Biological Anthropology*, 177: 300-313.
- Granatosky, M. C., Fitzsimons, A., Zeininger, A. and Schmitt, D. (2018). Mechanisms for the functional differentiation of the propulsive and braking roles of the forelimbs and hindlimbs during quadrupedal walking in primates and felines. *Journal of Experimental Biology*, 221: 1-11.
- 浜井美弥. (1996). シロテテナガザル. *サルの百科*(杉山幸丸編), データハウス, 東京.
- Hammond, A. S., Rook, L., Anaya, A. D., Cioppi, E., Costeur, L., Moyà-Solà, S. and Almécija, S. (2020). Insights into the lower torso in late Miocene hominoid *Oreopithecus bambolii*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117: 278-284.
- Hanna, J. B., Schmitt, D., Wright, K., Eshchar, Y., Visalberghi, E. and Frigaszy, D. (2015). Kinetics of bipedal locomotion during load carrying in capuchin monkeys. *Journal of Human Evolution*, 85: 149-156.

- Hanna, J. B., Granatosky, M. C., Rana, P. and Schmitt, D. (2017). The evolution of vertical climbing in primates: evidence from reaction forces. *Journal of Experimental Biology*, 220: 3039-3052.
- Harato, K., Nagura, T., Matsumoto, H., Otani, T., Toyama, Y. and Suda, Y. (2008). A gait analysis of simulated knee flexion contracture to elucidate knee-spine syndrome. *Gait & Posture* 28: 687-692.
- Harcourt-Smith, W. E. H. and Aiello, L. C. (2004). Fossils, feet and the evolution of human bipedal locomotion. *Journal of Anatomy*, 204: 403-416.
- Harcourt-Smith, W. E. H. (2013). The Origins of Bipedal Locomotion. In Henke, W. and Tattersall, I., editors, *Handbook of paleoanthropology*. Springer, Berlin.
- Haile-Selassie, Y., Latimer, B., Alene, M., Deino, A. L., Gilbert, L., Melillo, S. M., Saylor, B. Z., Scott, G. R. and Lovejoy, C. O. (2010). An early *Australopithecus afarensis* postcranium from Woranso-Mille, Ethiopia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107: 12121-12126.
- Haile-Selassie, Y., Saylor, B. Z., Deino, A., Levin, N. E., Alene, M. and Latimer, B. M. (2012). A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations. *Nature*, 483: 565-569.
- Heiple, K. G., and C. O. Lovejoy. (1971). The distal femoral anatomy of *Australopithecus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 35:75-84.
- Higurashi, Y., Goto, R. and Kumakura, H. (2018). Intra-individual variation in hand postures during terrestrial locomotion in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Primates*, 59: 61-68.
- Higurashi, Y. and Kumakura, H. (2021). Kinematic adjustments to arboreal locomotion in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Primates*, 62:995-1003.
- Hirasaki, E., Kumakura, H. and Matano, S. (2000). Biomechanical Analysis of Vertical Climbing in the Spider Monkey and the Japanese Macaque. *American Journal of Physical Anthropology*, 113: 455-472.
- Holowka, N. B. and Lieberman, D. E. (2018). Rethinking the evolution of the human foot: insights from experimental research. *Journal of Experimental Biology*, 221: jeb174425.
- Hunt, K. D. (1994). The evolution of human bipedality: ecology and functional morphology. *Journal of Human Evolution*, 26: 183-202.

- Hunt, K. D., Dunevant, S. E., Yohler, R. M., and Carlson, K. J. (2021). Femoral bicondylar angles among dry-habitat chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*) resemble those of humans: Implications for knee function, australopith sexual dimorphism, and the evolution of bipedalism. *Journal of Anthropological Research*, 77: 303-337.
- Inman, V. T., and H. D. Eberhart. (1953). The major determinants in normal and pathological gait. *Journal of Bone and Joint Surgery*, 35:543-558.
- Isler, K., Payne, R. C., Thorpe, S. K. S., Li, Y., Savage, R. and Crompton, R. H. (2006). Inertial properties of hominoid limb segments. *Journal of Anatomy*, 209: 201-218.
- Kadaba, M. P., Ramakrishnan, H. K. and Wootten, M. E. Measurement of Lower Extremity Kinematics During Level Walking. *Journal of Orthopaedic Research*, 8: 383-392.
- Keith, A. (1903). The extent to which the posterior segments of the body have been transmuted and suppressed in the evolution of man and allied primates. *Journal of Anatomy and Physiology*, 37: 18-40.
- Kikel, M., Gecelter, R. and Thompson, N. (2020). Is step width decoupled from pelvic motion in human evolution? *Scientific Reports*, 10: 7806.
- Kilbourne, B. M. and Hoffman, L. C. (2013). Scale Effects between Body Size and Limb Design in Quadrupedal Mammals. *PLoS ONE*, 8: e78392.
- Kim, S. and Park, S. (2011). Leg stiffness increases with speed to modulate gait frequency and propulsion energy. *Journal of Biomechanics*, 44: 1253-1258.
- 木村賛. (2014). サルからヒトの二足歩行を考える. *バイオメカニズム学会誌*, 38: 169-174.
- Kimura, T. (2019). How did humans acquire erect bipedal walking? *Anthropological Science*, 127: 1-12.
- Kinoshita, Y., Goto, R., Nakano, Y. and Hirasaki, E. (2022). Coordination of trunk motion during bipedal walking in the frontal plane: A comparison between *Homo sapiens*, *Macaca fuscata*, and an exploratory study on a gibbon. *American Journal of Biological Anthropology*, 180: 316-327.
- 香原志勢. (1975). *人類生物学入門*, 中央公論社, 東京.
- Kovarovic, K. and Andrews, P. (2007). Bovid postcranial ecomorphological survey of the Laetoli paleoenvironment. *Journal of Human Evolution*, 52: 663-680.

- Labuguen, R., Matsumoto, J., Negrete, S. B., Nishimaru, H., Nishijo, H., Takada, M., and Shibata, T. (2021). MacaquePose: A novel “in the wild” macaque monkey pose dataset for markerless motion capture. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 14: 1-8.
- Lammers, A. R. and Biknevicius, A. R. (2004). The biodynamics of arboreal locomotion: the effects of substrate diameter on locomotor kinetics in the gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*). *The Journal of Experimental Biology*, 207: 4325-4336.
- Lammers, A. S. and Gauntner, T. (2008). Mechanics of torque generation during quadrupedal arboreal locomotion. *Journal of Biomechanics*, 41: 2388-2395.
- Larson, S. G. (1998). Unique aspects of quadrupedal locomotion in nonhuman primates. In *Primate Locomotion: Recent Advances* (Eds. Strasser, E., Fleagle, J.G., Rosenberger, A.L. and McHenry, H.M.). New York: Plenum Press.
- Larson, S. G., Schmitt, D., Lemelin, P. and Hamrick, M. (2000). Uniqueness of Primate Forelimb Posture During Quadrupedal Locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, 112: 87-101.
- Latimer, B., Ohman, J. C. and Lovejoy, C. O. (1987). Talocrural Joint in African Hominoids: Implications for *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 74: 155-175.
- Lovejoy, C. O., Meindl, R. S., Ohman, J. C., Heiple, K. G. and White, T. D. (2002). The Maka femur and its bearing on the antiquity of human walking: applying contemporary concepts of morphogenesis to the human fossil record. *American Journal of Physical Anthropology*, 119: 97-133.
- Lovejoy, C. O., Suwa, G., Spurlock, L., Asfaw, B., and White, T. D. (2009a). The pelvis and femur of *Ardipithecus ramidus*: The emergence of upright walking. *Science*, 326: 71-71e6.
- Lovejoy, C. O., Latimer, B., Suwa, G., Asfaw, B., and White, T. D. (2009b). Combining prehension and propulsion: The foot of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, 326:72-72e8.
- Lovejoy, C. O., Suwa, G., Simpson, S. W., Matternes, J. H., and White, T. D. (2009c). The great divides: *Ardipithecus ramidus* reveals the postcrania of our last common ancestors with African apes. *Science*, 326: 73-106.
- Mackinnon, C. D. and Winter, D. A. (1993). Control of whole body balance in the frontal plane during human walking. *Journal of Biomechanics*, 26: 633-644.
- Mathis, A., Mamidanna, P., Cury, K.M., Abe, T., Murthy, V.N., Mathis, M.W. and Bethge,

- M. (2018). DeepLabCut: markerless pose estimation of user-defined body parts with deep learning. *Nature Neuroscience*, 21: 1281-1289.
- 松村秋芳. (2012). 歩行の比較: 初期人類と類人猿の下肢骨形態からみた直立二足歩行の進化. *昭和医学会誌*, 72: 170-176.
- McIntosh, A. S., Beatty, K. T., Dwan, L. N. and Vickers, D. R. (2006). Gait dynamics on an inclined walkway. *Journal of Biomechanics*, 39: 2491-2502.
- McNutt, E. J., Hatala, K. G., Miller, C., Adams, J., Casana, J., Deane, A. S., Dominy, N. J., Fabian, K., Fannin, L. D., Gaughan, S., Gill, S. V., Gurtu, J., Gustafson, E., Hill, A. C., Johnson, C., Kallindo, S., Kilham, P., Kim, E., Liutkus-Pierce, C., Maley, B., Prabhat, A., Reader, J., Rubin, S., Thompson, N. E., Thornburg, R., Williams-Hatala, E. M., Zimmer, B., Musiba, C. M. and DeSilva, J. M. (2021). Footprint evidence of early hominin locomotor diversity at Laetoli, Tanzania. *Nature*, 600: 468-471.
- Morton, D. J. (1922). Evolution of the Human Foot. *American Journal of Physical Anthropology*, 5: 305-347.
- Morton, D. J. (1924). Evolution of the Human Foot II. *American Journal of Physical Anthropology*, 7: 1-52.
- Nilsson, J. and Thorstensson, A. (1989). Ground reaction forces at different speeds of human walking and running. *Acta Physiologica Scandinavica*, 136: 217-227.
- Nowak, M. G. and Reichard, U. H. (2016). Locomotion and posture in ancestral hominoids prior to the split of hylobatids. In Reichard, U. H., Hirai, H., and Barelli, C., editors, *Evolution of gibbons and siamang*. Springer, New York.
- Ogihara, N., Hirasaki, E., Kumakura, H. and Nakatsukasa, M. (2007). Ground-reaction-force profiles of bipedal walking in bipedally trained Japanese monkeys. *Journal of Human Evolution*, 53: 302-308.
- Ogihara, N., Makishima, H. and Nakatsukasa, M. (2010). Three-dimensional musculoskeletal kinematics during bipedal locomotion in the Japanese macaque, reconstructed based on an anatomical model-matching method. *Journal of Human Evolution*, 58: 252-261.
- Ogihara, N., Aoi, S., Sugimoto, Y., Tsuchiya, K. and Nakatsukasa, M. (2011). Forward Dynamic Simulation of Bipedal Walking in the Japanese Macaque: Investigation of Causal Relationships Among Limb Kinematics, Speed, and Energetics of Bipedal

- Locomotion in a Nonhuman Primate. *American Journal of Physical Anthropology*, 145: 568-580.
- Ogihara, N., Makishima, H., Hirasaki, E. and Nakatsukasa, M. (2012). Inefficient use of inverted pendulum mechanism during quadrupedal walking in the Japanese macaque. *Primates*, 53: 41-48.
- Ogihara, N., Hirasaki, E., Andrada, E. and Blickhan, R. (2018). Bipedal gait versatility in the Japanese macaque (*Macaca fuscata*). *Journal of Human Evolution*, 125: 2-14.
- 荻原直道. (2019). ヒトの足部筋骨格構造の形態的特徴とその進化. *バイオメカニズム学会誌*, 43: 83-88.
- 岡健司、熊倉博雄. (2013). シロテテナガザルのブラキエーション時における大腿直筋の活動. *Journal of Osaka Kawasaki Rehabilitation University*, 7: 67-76.
- 岡田守彦. (2014). サルからヒトへの進化—二足歩行の前段階. *Anthropological Science (Japanese Series)*, 122: 98-101.
- O'Neill, M. C., Lee, L. F., Demes, B., Thompson, N. E., Larson, S. G., Stern Jr, J. T. and Umberger, B. R. (2015). Three-dimensional kinematics of the pelvis and hind limbs in chimpanzee (*Pan troglodytes*) and human bipedal walking. *Journal of Human Evolution*, 86: 32-42.
- O'Neill, M. C., Demes, B., Thompson, N. E. and Umberger, B. R. (2018). Three-dimensional kinematics and the origin of the hominin walking stride. *Journal of The Royal Society Interface*, 15: 20180205.
- Payne, R. C., Crompton, R. H., Isler, K., Savage, R., Vereecke, E. E., Gunther, M. M., Thorpe, S. K. S. and D'Aout, K. (2006). Morphological analysis of the hindlimb in apes and humans. I. Muscle architecture. *Journal of Anatomy*, 208: 709-724.
- Pontzer, H., Raichlen, D. A. and Rodman, P. S. (2014). Bipedal and quadrupedal locomotion in chimpanzees. *Journal of Human Evolution*, 66: 64-82.
- Prang, T. C., Ramirez, K., Grabowski, M. and Williams, S. A. (2021). *Ardipithecus* hand provides evidence that humans and chimpanzees evolved from an ancestor with suspensory adaptations. *Science Advances*, 7: eabf2474.
- Preuschoft, H., Schönwasser, K. H. and Witzel, U. (2016). Selective value of

- characteristic size parameters in hylobatids: A biomechanical approach to small ape size and morphology. In Reichard, U. H., Hirai, H., and Barelli, C., editors, *Evolution of gibbons and siamang*. Springer, New York, NY.
- R Core Team (2022). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Richmond, B. G. and Jungers, W. L. (2008). *Orrorin tugenensis* femoral morphology and the evolution of hominin bipedalism. *Science*, 319: 1662-1665.
- Rosen, K. H., Jones, C. E. and Desilva, J. M. (2022). Bipedal locomotion in zoo apes: Revisiting the hylobatian model for bipedal origins. *Evolutionary Human Sciences*, 4: 1-8.
- Saha, D., Gard, S. and Fatone, S. (2008). The effect of trunk flexion on able-bodied gait. *Gait & Posture*, 27: 653-660.
- 佐久間亨、阿江通良. (2010). 体幹の前後傾が歩行動作に及ぼす影響に関するバイオメカニクス的研究. *バイオメカニズム学会誌*, 34: 325-332.
- Saunders, J. B., Inman, V. T., and Eberhart, H. D. (1953). The major determinants in normal and pathological gait. *The Journal of Bone and Joint Surgery*, 35A: 543-558.
- Schapker, N. M., Chadwell, B. A. and Young, J. W. (2022). Robust locomotor performance of squirrel monkeys (*Saimiri boliviensis*) in response to simulated changes in support diameter and compliance. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology*, 337: 417-433.
- Schmidt, A. and Fischer, M. S. (2010) Arboreal locomotion in rats – the challenge of maintaining stability. *The Journal of Experimental Biology*, 213: 3615-3624.
- Schmidt, M. (2005) Quadrupedal Locomotion in Squirrel Monkeys (Cebidae: *Saimiri sciureus*): A Cineradiographic Study of Limb Kinematics and Related Substrate Reaction Forces. *American Journal of Physical Anthropology*, 128: 359-370.
- Schmitt, D. (1999). Compliant walking in primates. *Journal of Zoology*, 248:149-160.
- Schultz, A. H. (1930). The skeleton of the trunk and limbs of higher primates. *Human Biology*, 2: 303-438.
- Shefelbine, S. J., Tardieu, C. and Carter, D. R. (2003). Development of the Femoral Bicondylar Angle in Hominid Bipedalism. *Bone*, 30: 765-770.
- Shitara, T., Goto, R., Ito, K., Hirasaki, E. and Nakano, Y. (2022). Hip medial rotator action

- of gluteus medius in Japanese macaque (*Macaca fuscata*) and implications to adaptive significance for quadrupedal walking in primates. *Journal of Anatomy*, 241: 407-419.
- Soluri, K. E. and Agarwal, S. C. (2015). *Laboratory manual and workbook for biological anthropology*. W. W. Norton & Company, New York, NY, 1st edition.
- Stanford, C. B. (2006). Arboreal Bipedalism in Wild Chimpanzees: Implications for the Evolution of Hominid Posture and Locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, 129: 225-231.
- Stern, J. T. (2000). Climbing to the top: a personal memoir of *Australopithecus afarensis*. *Evolutionary Anthropology*, 9: 113-133.
- Stern Jr, J. T. and Susman, R. L. (1983). The Locomotor Anatomy of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 60: 279-317.
- Susman, R. L., Stern Jr, J. T. and Jungers, W. L. (1984). Arboreality and Bipedality in the Hadar Hominids. *Folia primatologica*, 43: 113-156.
- Tanaka, I. (2024). Photogrammetry Disclosed Gibbons' Arboreal Bipedal Walking and Its Characteristic in Canopies. *Human Biology*, 94: 696-700.
- Tardieu, C. and Trinkaus, E. (1994). Early Ontogeny of the Human Femoral Bicondylar Angle. *American Journal of Physical Anthropology*, 95: 183-195.
- Tardieu, C. (1999). Ontogeny and Phylogeny of Femoro-Tibial Characters in Humans and Hominid Fossils: Functional Influence and Genetic Determinism. *American Journal of Physical Anthropology*, 110:365-277.
- Thompson, N. E. and Almécija, S. (2017). The evolution of vertebral formulae in Hominoidea. *Journal of Human Evolution*, 110: 18-36.
- Thompson, N.E., O'Neill, M.C., Holowka, N.B. and Demes, B. (2018). Step width and frontal plane trunk motion in bipedal chimpanzee and human walking. *Journal of Human Evolution*, 125: 27-37.
- Thorpe, S. K. S., Crompton, R. H., Günther, M. M., Ker, R. F. and Alexander, R. M. (1999). Dimensions and Moment Arms of the Hind- and Forelimb Muscles of Common Chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology*, 110: 179-199.
- Thorpe, S. K. S. and Crompton, R. H. (2005). Locomotor Ecology of Wild Orangutans (*Pongo pygmaeus abeli*) in the Gunung Leuser Ecosystem, Sumatra, Indonesia: A Multivariate Analysis Using Log-Linear Modelling. *American Journal of Physical*

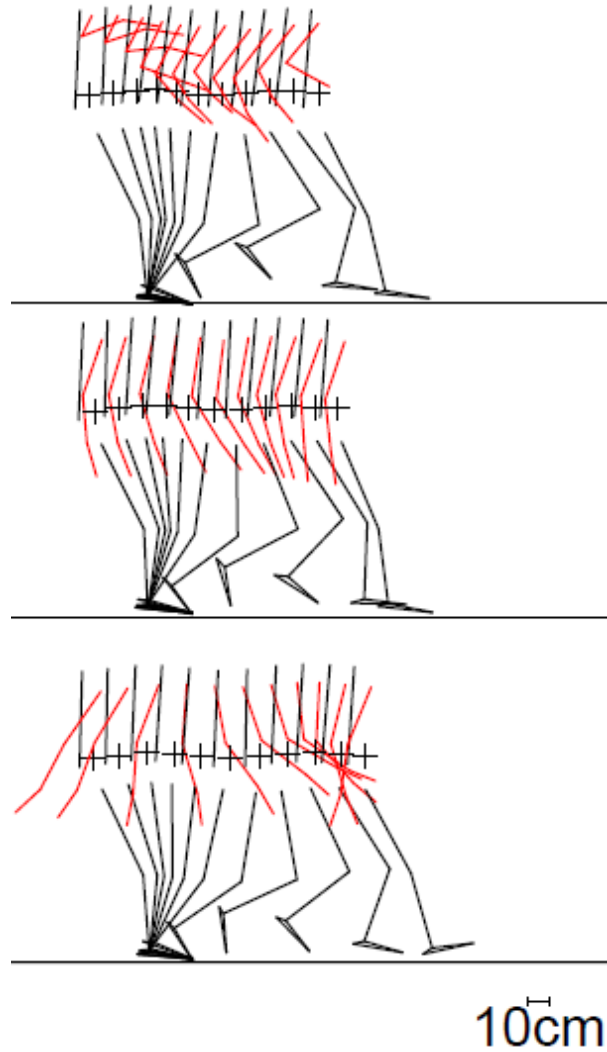
- Anthropology*, 127: 58-78.
- Thorpe, S. K. S. and Crompton, R. H. (2006). Orangutans Positional Behavior and the Nature of Arboreal Locomotion in Hominoidea. *American Journal of Physical Anthropology*, 131: 384-401.
- Thorpe, S. K. S., Holder, R. L. and Crompton R. H. (2007). Origin of Human Bipedalism As an Adaptation for Locomotion on Flexible Branches. *Science*, 316: 1328-1331.
- Thorpe, S. K. S., McClymont, J. M., and Crompton, R. H. (2014). The arboreal origins of human bipedalism. *Antiquity*, 88: 906-914.
- Tuttle, R. (1974). Darwin 's Apes, Dental Apes, and the Descent of Man: Normal Science in Evolutionary Anthropology. *Current Anthropology*, 15: 389-426.
- Tuttle, R. (1981). Evolution of hominid bipedalism and prehensile capabilities. *Current Anthropology*, 15(4): 389-426. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 292: 89-84.
- Vereecke, E. E., D'Aout, K., Payne, R. and Aerts, P. (2005). Functional analysis of the foot and ankle myology of gibbons and bonobos. *Journal of Anatomy*, 206: 453-476.
- Vereecke, E. E., D'Aout, K. and Aerts, P. (2006a). Locomotor versatility in the white-handed gibbon (*Hylobates lar*): A spatiotemporal analysis of the bipedal, tripedal, and quadrupedal gaits. *Journal of Human Evolution*, 50: 552-567.
- Vereecke, E. E., D'Aout, K. and Aerts, P. (2006b). Speed modulation in hylobatid bipedalism: A kinematic analysis. *Journal of Human Evolution*, 51: 513-526.
- Vereecke, E. E., D'Aout, K. and Aerts, P. (2006c). The dynamics of hylobatid bipedalism: evidence for an energy-saving mechanism? *Journal of Experimental Biology*, 209: 2829-2838.
- Vereecke, E. E. and Aerts, P. (2008). The mechanics of the gibbon foot and its potential for elastic energy storage during bipedalism. *The Journal of Experimental Biology*, 211: 3661-3670.
- Vereecke, E. E. and Channon, A. J. (2013). The role of hindlimb tendons in gibbon locomotion. *The Journal of Experimental Biology*, 216: 3971-3980.
- Wade, C. and Redfern, M. S. (2007). Ground Reaction Forces During Human Locomotion on Railroad Ballast. *Journal of Applied Biomechanics*, 23: 322-329.
- Walmsley, T. (1933). The vertical axes of the femur and their relations. A contribution to the study of the erect position. *Journal of Anatomy*, 67: 284-300.

- Ward, C. V. (2002). Interpreting the Posture and Locomotion of *Australopithecus afarensis*: Where Do We Stand? *Yearbook of Physical Anthropology*, 45: 185-215.
- Ward, C. V., Hammond, A. S., Plavcan, J. M. and Begun, D. R. (2019). A late Miocene hominid partial pelvis from Hungary. *Journal of Human Evolution*, 136: 102645.
- Washburn, S. L. (1967). Behavior and the origin of man: The Huxley memorial lecture. *Proceedings of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland*, 3: 21-27.
- White, T. D., WoldeGabriel, G., Asfaw, B., Ambrose, S., Beyene, Y., Bernor, R. L., Boisserie, J. R., Currie, B., Gilbert, H., Haile-Selassie, Y., Hart, W. K., Hlusko, L. J., Howell, F. C., Kono, R. T., Lehmann, T., Louchart, A., Lovejoy, C. O., Renne, P. R., Saegusa, H., Vrba, E. S., Wesselman, H. and Suwa, G. (2006). Asa Issie, Aramis and the origin of *Australopithecus*. *Nature*, 440: 883-889.
- White, T. D., Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Selassie, Y., Lovejoy, C. O., Suwa, G. and WoldeGabriel, G. (2009). *Ardipithecus ramidus* and the paleobiology of early hominids. *Science*, 326: 75-85.
- White, T. D., Lovejoy, C. O. and Suwa, G. (2014). Ignoring *Ardipithecus* in an origins scenario for bipedality is ... lame. *Antiquity*, 88: 919-921.
- White, T. D., Lovejoy, C. O., Asfaw, B., Carlson, J. P. and Suwa, G. (2015). Neither chimpanzee nor human, *Ardipithecus* reveals the surprising ancestry of both. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112: 4877-4884.
- Wiltshire, C., Cheetham, J.L., Komodová, V., Matsuzawa, T., Graham, K.E. and Hobaiter, C. (2023). DeepWild: Application of the pose estimation tool DeepLabCut for behaviour tracking in wild chimpanzees and bonobos. *Journal of Animal Ecology*, 92: 1560-1574.
- Winter, D. A. (2009). Biomechanics and motor control of human movement 4th edition (長野明紀・吉岡伸輔(訳)(2011. バイオメカニクス 人体運動の力学と制御[原著第4版] 有限会社ラウンドフレット)).
- WoldeGabriel, G., Haile-Selassie, Y., Renne, P. R., Hart, W. K., Ambrose, S. H., Asfaw, B., Heiken, G. and White, T. (2001). Geology and palaeontology of the Late Miocene Middle Awash valley, Afar rift, Ethiopia. *Nature*, 412: 175-178.
- Yamazaki, N. and Ishida, H. (1984). A Biomechanical Study of Vertical Climbing and

- Bipedal Walking in Gibbons. *Journal of Human Evolution*, 13: 563-571.
- Yamazaki, N. (1985). Primate bipedal walking: computer simulation. In Kondo, S., Ishida, H., Kimura, T., Okada, M., Yamazaki, N. and Prost, J. H., editors, *Primate morphophysiology, locomotor analyses and human bipedalism*. Tokyo: University of Tokyo Press.
- Young, J. W., Stricklen, B. M. and Chadwell, B. A. (2016). Effects of support diameter and compliance on common marmoset (*Callithrix jacchus*) gait kinematics. *Journal of Experimental Biology*, 219: 2659-2672.
- Zollikofer, C. P. E., Ponce, M. S., de León, D. E., Lieberman, F. G., Pilbeam, D., Likius, A., Mackaye, H. T., Vignaud, P. and Brunet, M. (2005). Virtual reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature*, 434: 755-759.

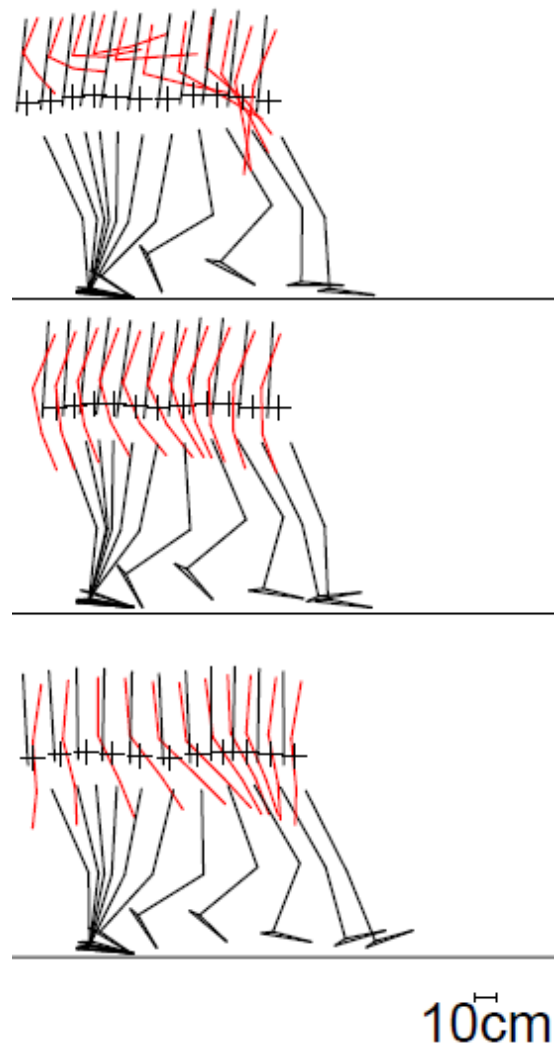
付録

付録 1. 10cm、20cm、平地条件における各被験者の二足歩行の様子
ヒト(a)



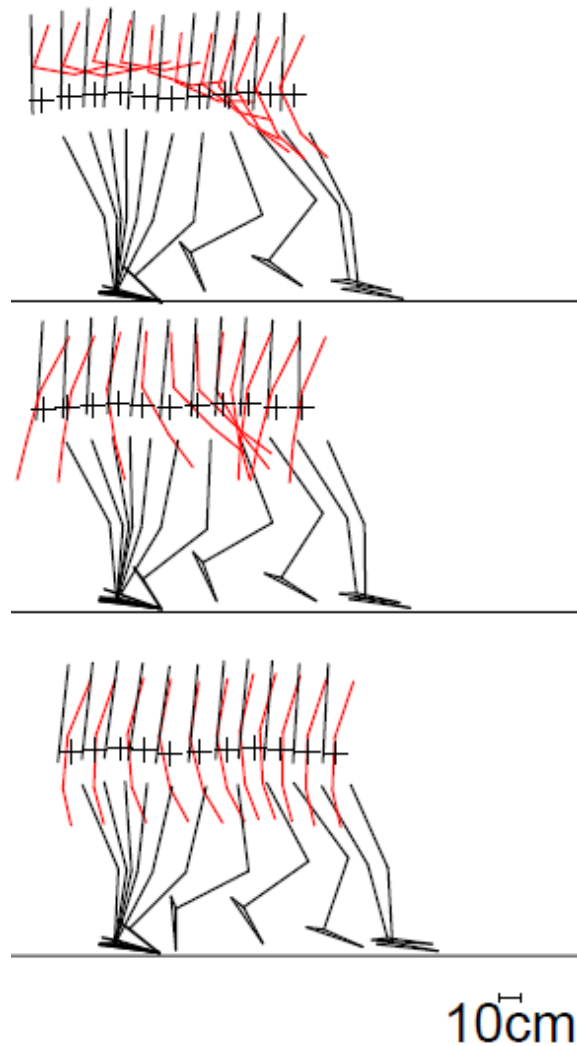
付録 1.1 10cm(上段)、20cm(中段)、平地(下段)条件のヒト(a)二足歩行の様子。体幹および右前後肢の姿勢を一步行周期の10%刻みで表す。赤色の線分は右前肢、+は計算で求めた重心位置をそれぞれ示す。3条件にて右初期接地時の右第2趾尖の前後位置が一致するように描画した。

ヒト(b)



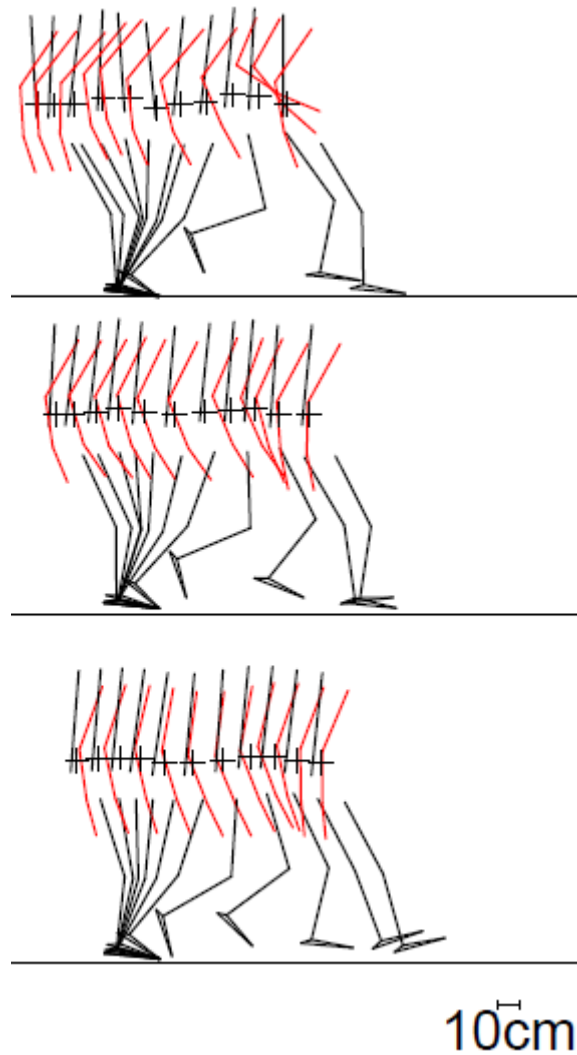
付録 1.2 10cm(上段)、20cm(中段)、平地(下段)条件のヒト(b)二足歩行の様子。体幹および右前後肢の姿勢を一歩行周期の10%刻みで表す。赤色の線分は右前肢、+は計算で求めた重心位置をそれぞれ示す。3条件にて右初期接地時の右第2趾尖の前後位置が一致するように描画した。

ヒト(c)



付録 1.3 10cm(上段)、20cm(中段)、平地(下段)条件のヒト(c)二足歩行の様子。体幹および右前後肢の姿勢を一步行周期の10%刻みで表す。赤色の線分は右前肢、+は計算で求めた重心位置をそれぞれ示す。3条件にて右初期接地時の右第2趾尖の前後位置が一致するように描画した。

ヒト(d)



付録 1.4 10cm(上段)、20cm(中段)、平地(下段)条件のヒト(d)二足歩行の様子。体幹および右前後肢の姿勢を一步行周期の10%刻みで表す。赤色の線分は右前肢、+は計算で求めた重心位置をそれぞれ示す。3条件にて右初期接地時の右第2趾尖の前後位置が一致するように描画した。

付録 2. 10cm、20cm、平地条件における各被験者の時空間パラメータ

ヒト(a)

	平地条件	20cm 条件	10cm 条件
平均速度 [m/s]	1.39±0.04	0.81±0.05	0.72±0.04
ストライド長 [m]	1.30±0.06	1.05±0.03	1.00±0.03
Duty 比 []	0.57±0.01	0.60±0.02	0.63±0.02
歩隔 [m]	0.08±0.01	0.02±0.01	0.01±0.01
ストライド頻度 [Hz]	1.08±0.04	0.77±0.03	0.72±0.03

ヒト(b)

	平地条件	20cm 条件	10cm 条件
平均速度 [m/s]	1.11±0.04	0.84±0.06	0.75±0.12
ストライド長 [m]	1.26±0.04	1.13±0.04	1.02±0.08
Duty 比 []	0.56±0.02	0.56±0.02	0.58±0.08
歩隔 [m]	0.08±0.02	0.02±0.01	0.02±0.02
ストライド頻度 [Hz]	0.90±0.03	0.75±0.05	0.73±0.09

ヒト(c)

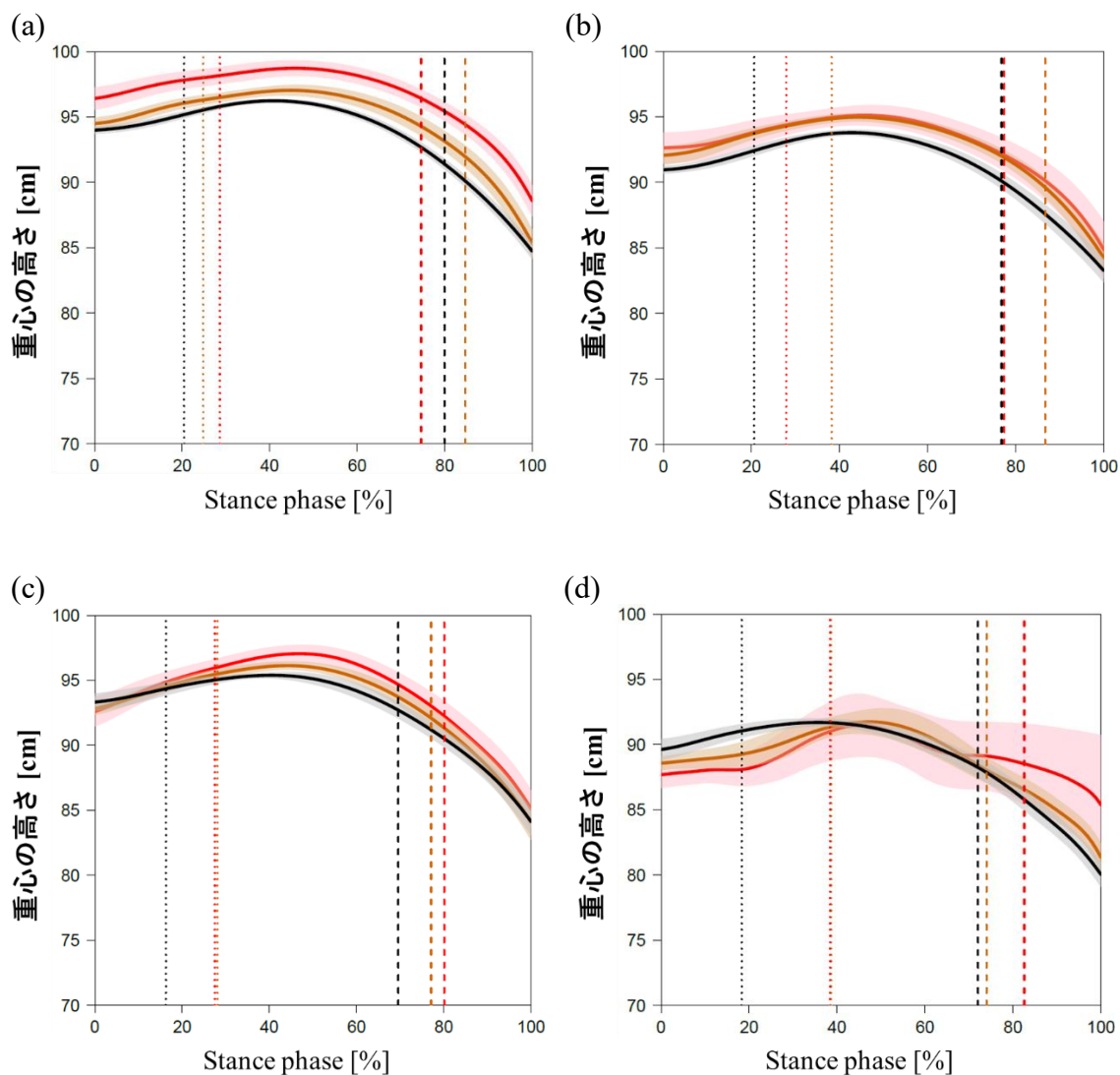
	平地条件	20cm 条件	10cm 条件
平均速度 [m/s]	1.06±0.05	0.87±0.04	0.77±0.04
ストライド長 [m]	1.19±0.02	1.12±0.03	1.12±0.03
Duty 比 []	0.56±0.03	0.60±0.02	0.63±0.02
歩隔 [m]	0.08±0.01	0.03±0.01	0.03±0.01
ストライド頻度 [Hz]	0.89±0.04	0.78±0.03	0.69±0.03

ヒト(d)

	平地条件	20cm 条件	10cm 条件
平均速度 [m/s]	0.81±0.05	0.43±0.03	0.34±0.03
ストライド長 [m]	1.16±0.04	0.93±0.04	0.95±0.05
Duty 比 []	0.59±0.02	0.65±0.03	0.58±0.21
歩隔 [m]	0.13±0.02	0.06±0.01	0.06±0.01
ストライド頻度 [Hz]	0.71±0.03	0.46±0.02	0.36±0.02

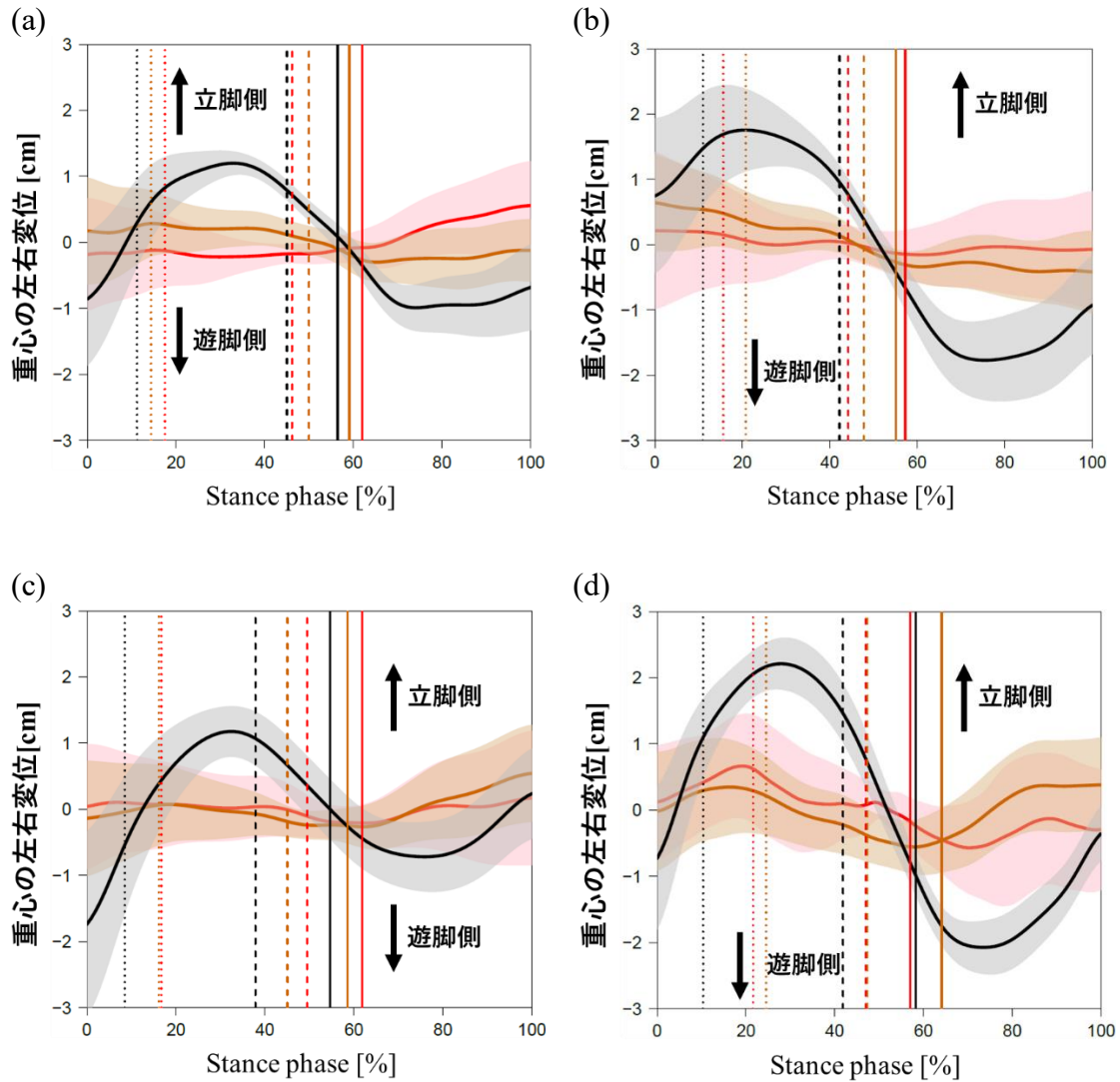
付録 2.1 10cm、20cm、平地条件のヒト(a)～(d)二足歩行における時空間パラメータ。

付録 3. 10cm、20cm、平地条件における各被験者の重心の高さ



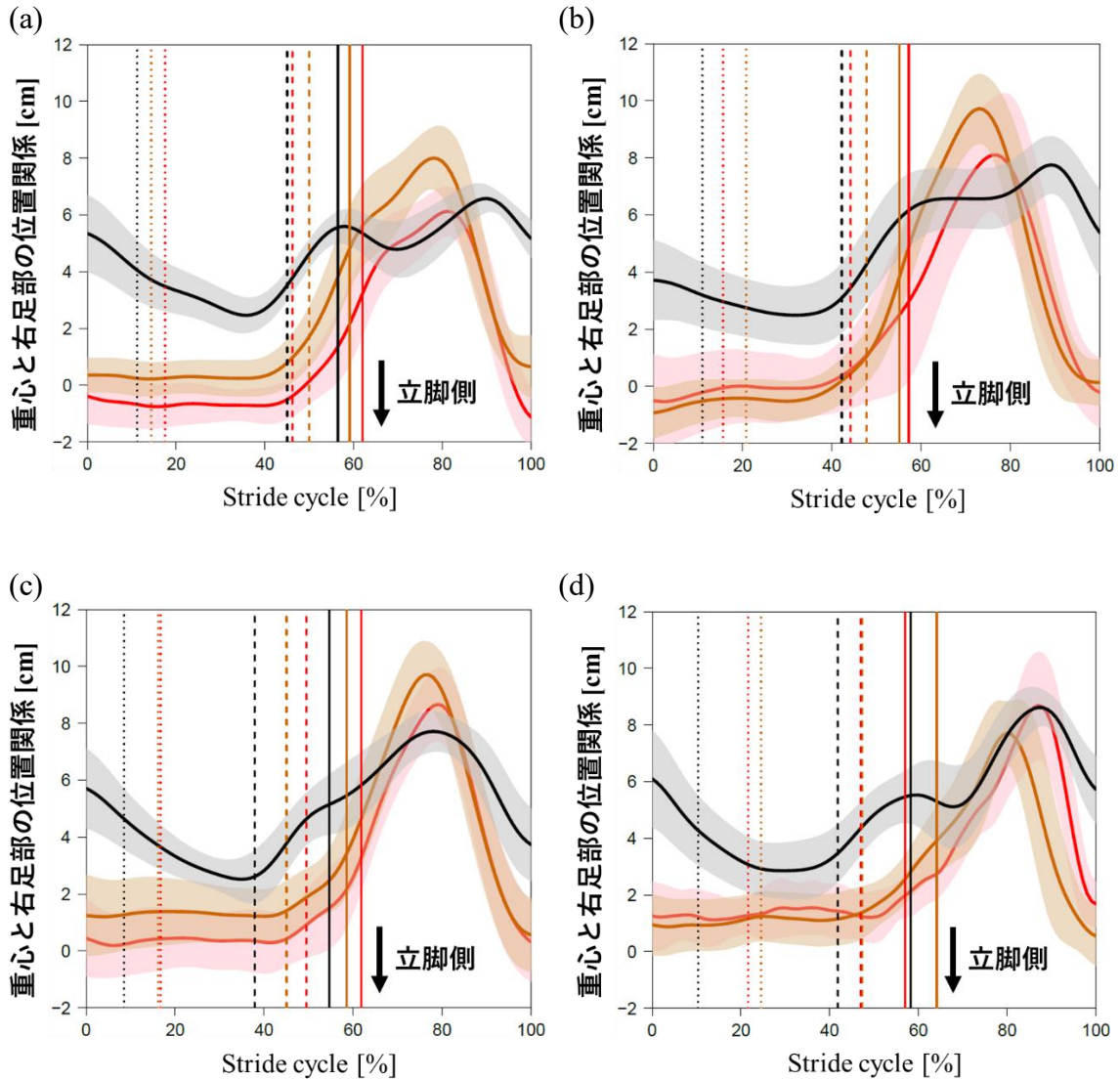
付録 3.1 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)～(d)二足歩行における重心の高さ。横軸は右立脚期を示す。0%は右初期接地、100%は右立脚後期を示す。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。

付録 4. 10cm、20cm、平地条件における各被験者の重心の左右変位



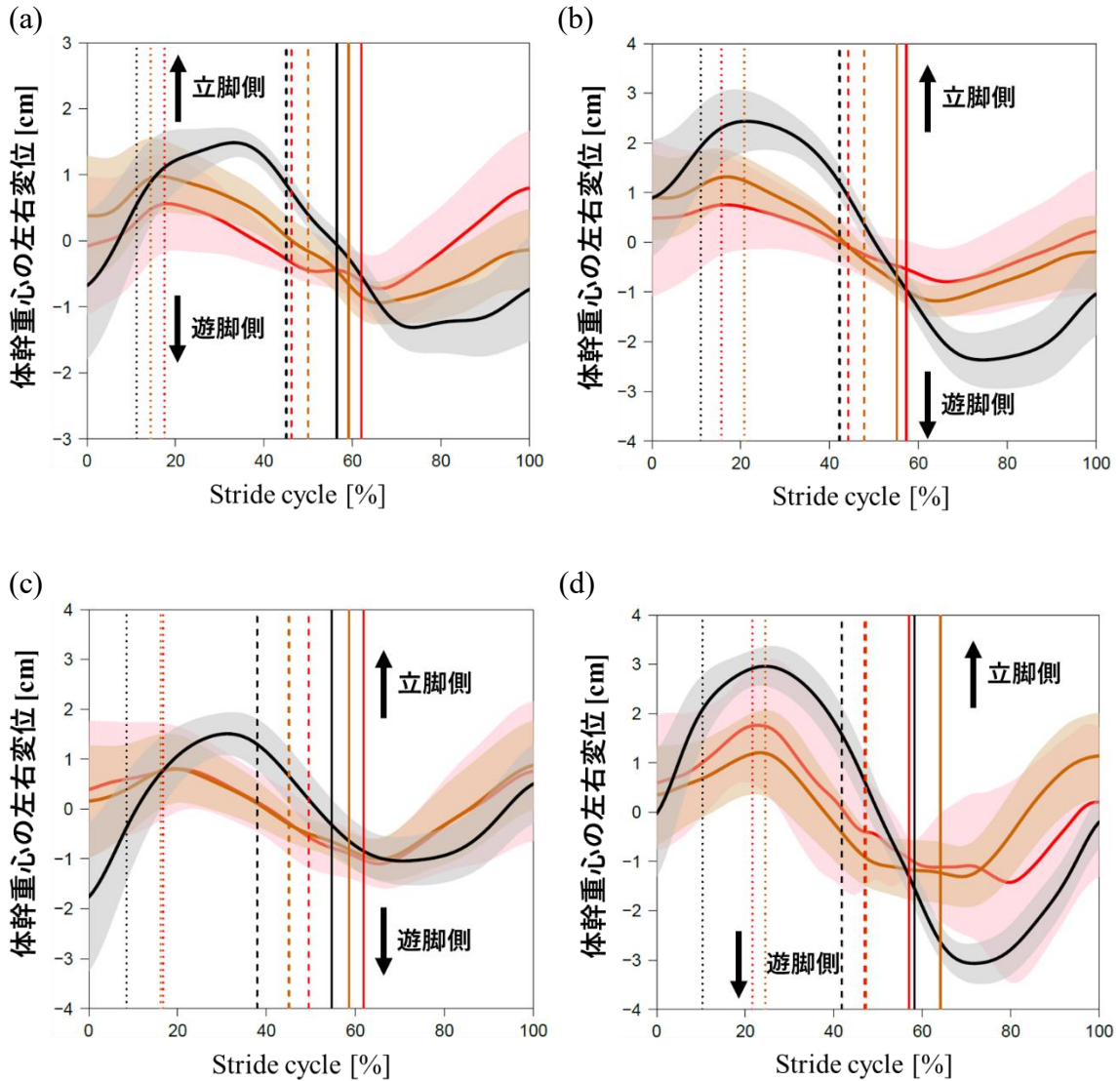
付録 4.1 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)～(d)二足歩行における重心の左右変位。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。

付録 5. 10cm、20cm、平地条件における各被験者の重心と右足部の左右方向距離



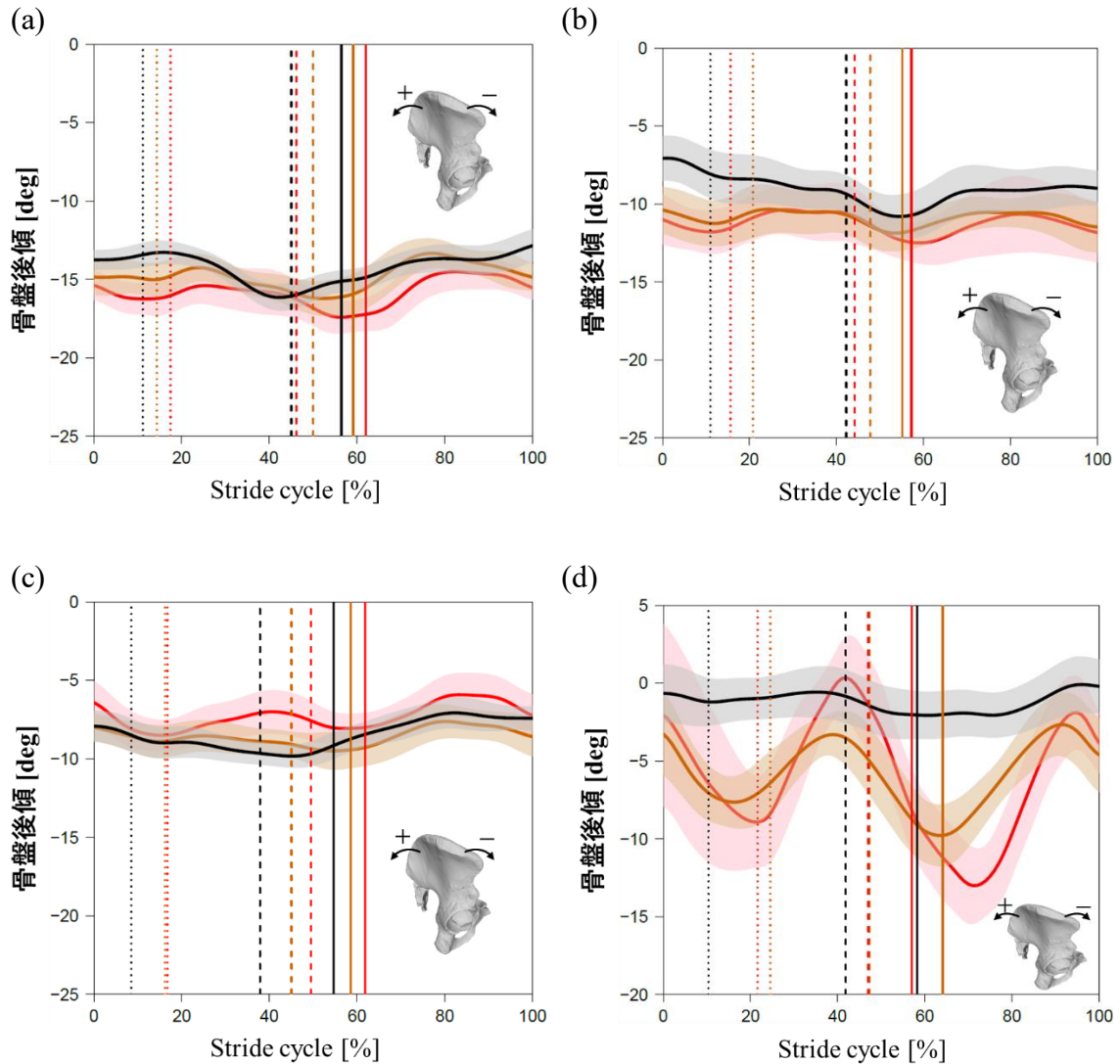
付録 5.1 10cm(左上)、20cm(右上)、平地(左下)条件のヒト(a)~(d)二足歩行中の重心と右足部の左右方向距離。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。また、赤色と橙色と黒色の波形は体幹の重心、紫色と緑色と青色の波形は左下肢の重心をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。

付録 6. 10cm、20cm、平地条件における各被験者の体幹重心の左右変位

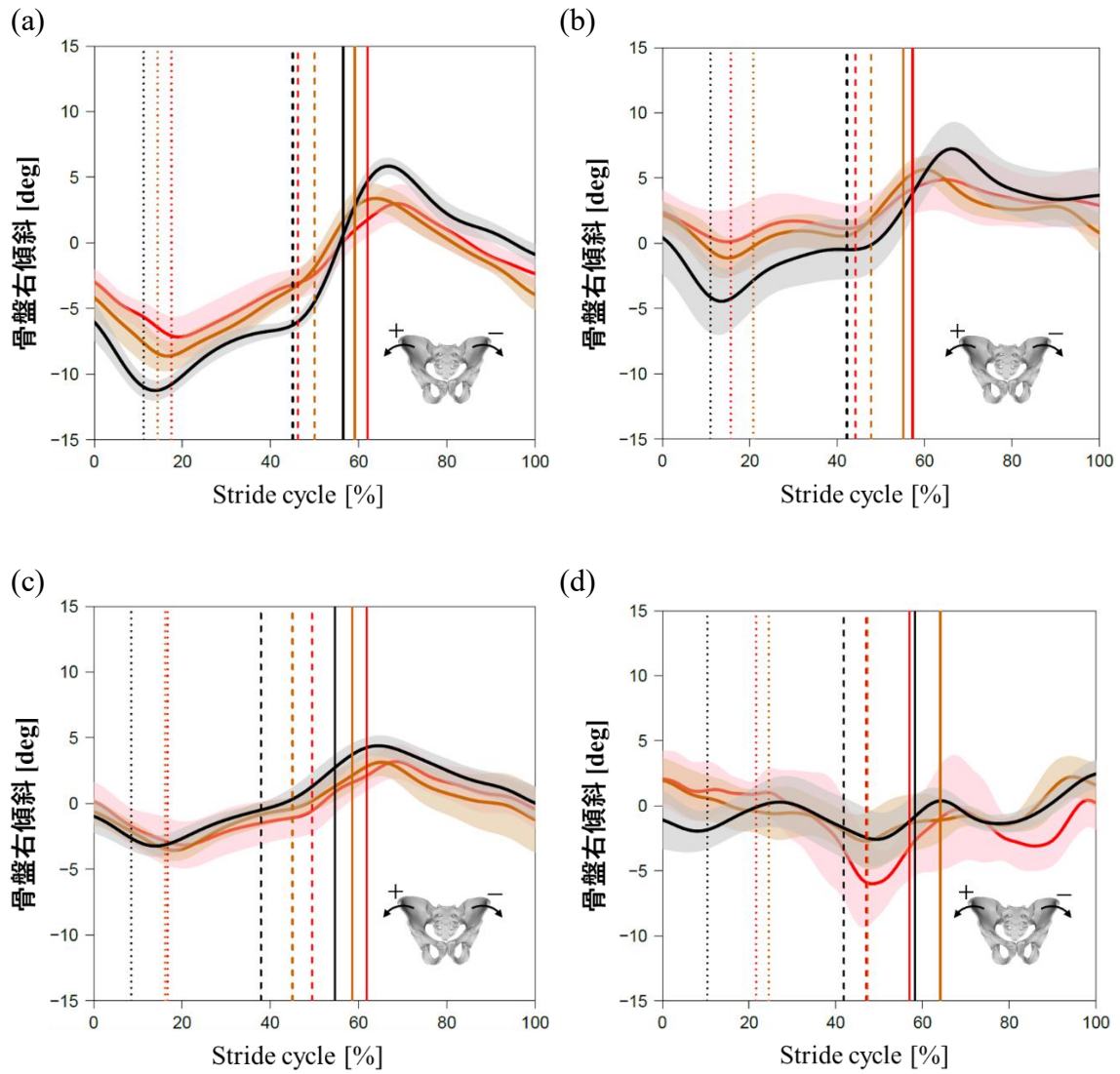


付録 6.1 10cm(左上)、20cm(右上)、平地(左下)条件のヒト(a)~(d)二足歩行中の体幹重心の左右変位。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。また、赤色と橙色と黒色の波形は体幹の重心、紫色と緑色と青色の波形は左下肢の重心をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。

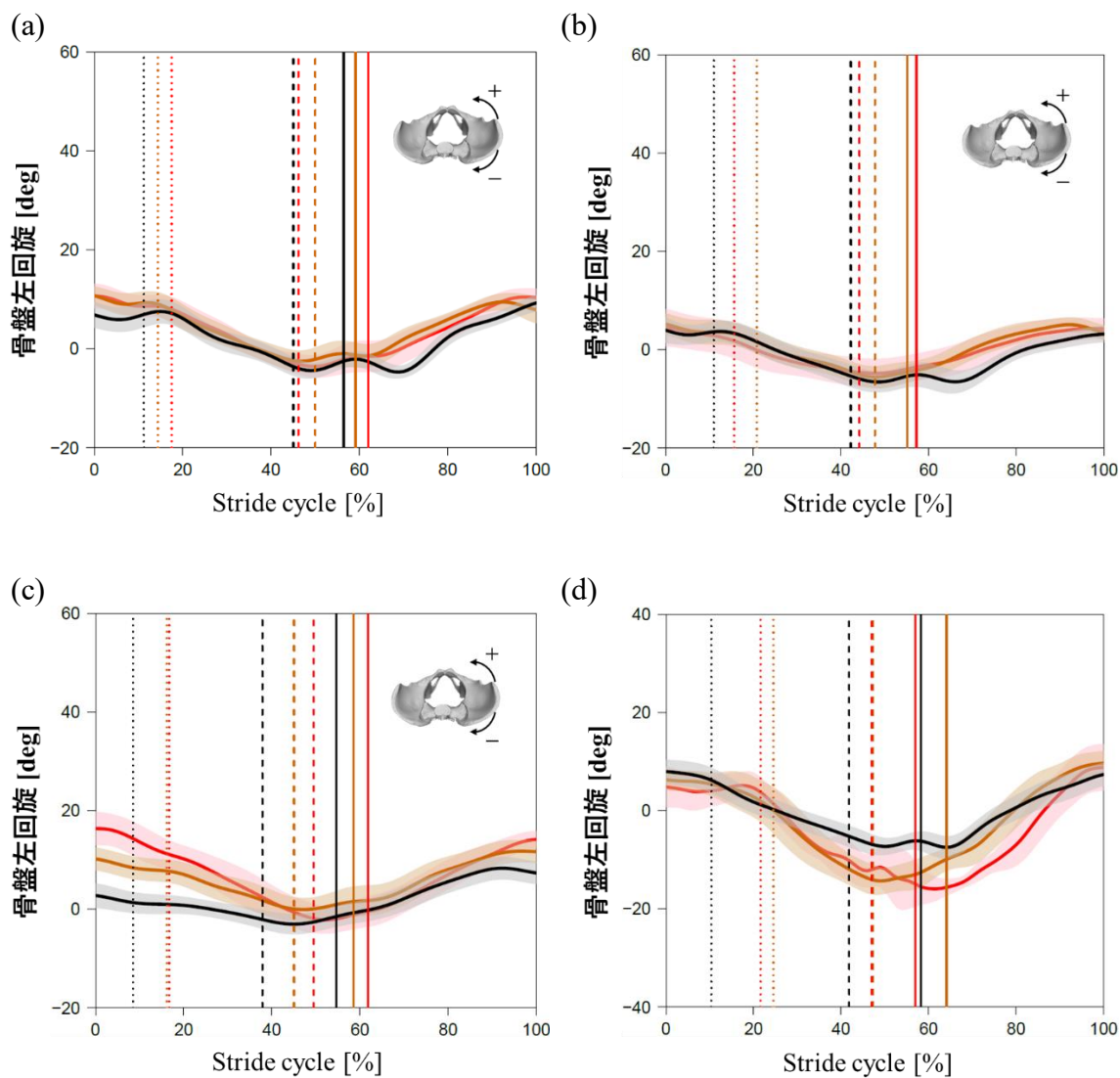
付録 7. 10cm、20cm、平地条件における各被験者の関節角度



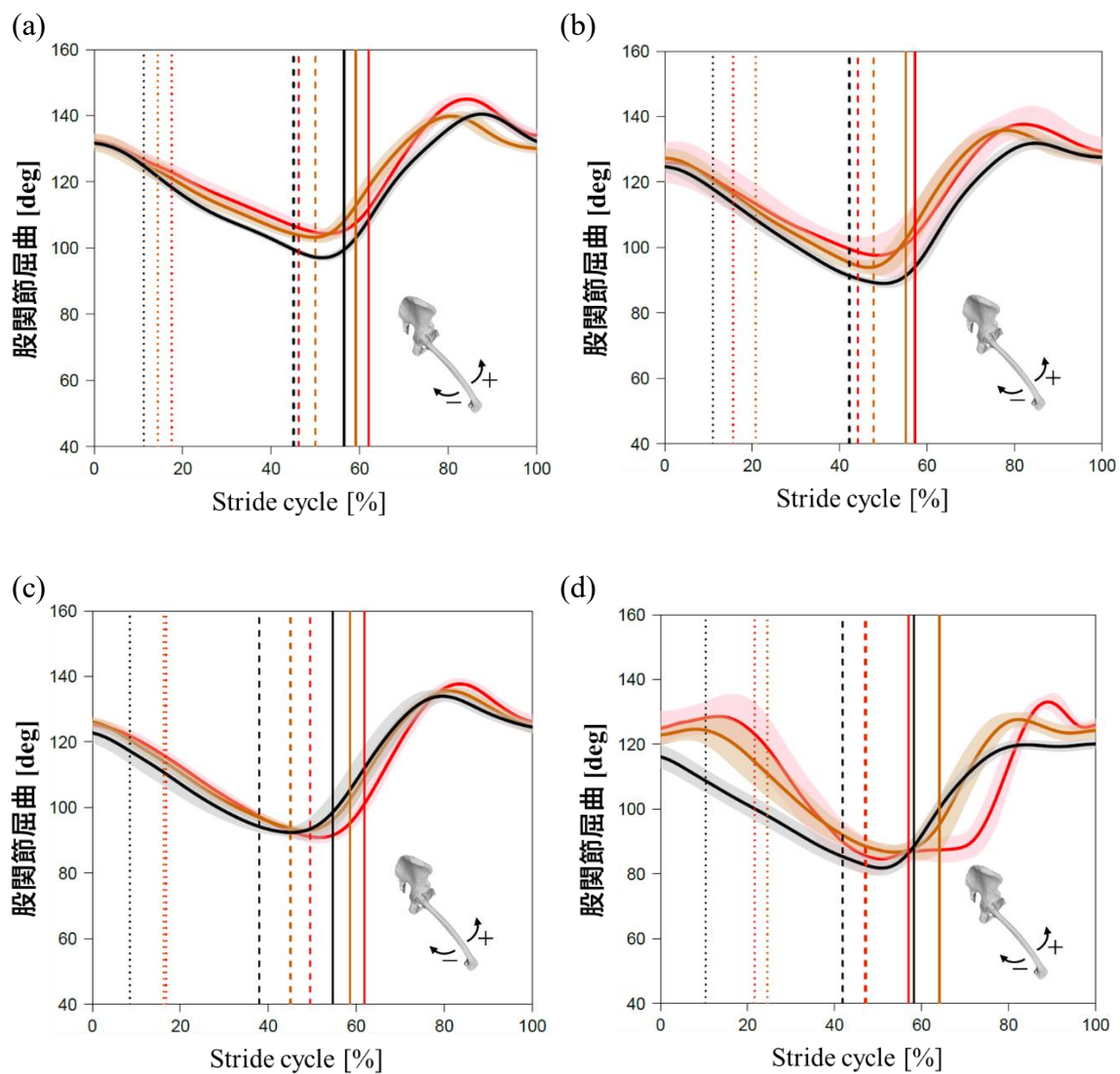
付録 7.1 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)~(d)二足歩行における骨盤前後傾角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。



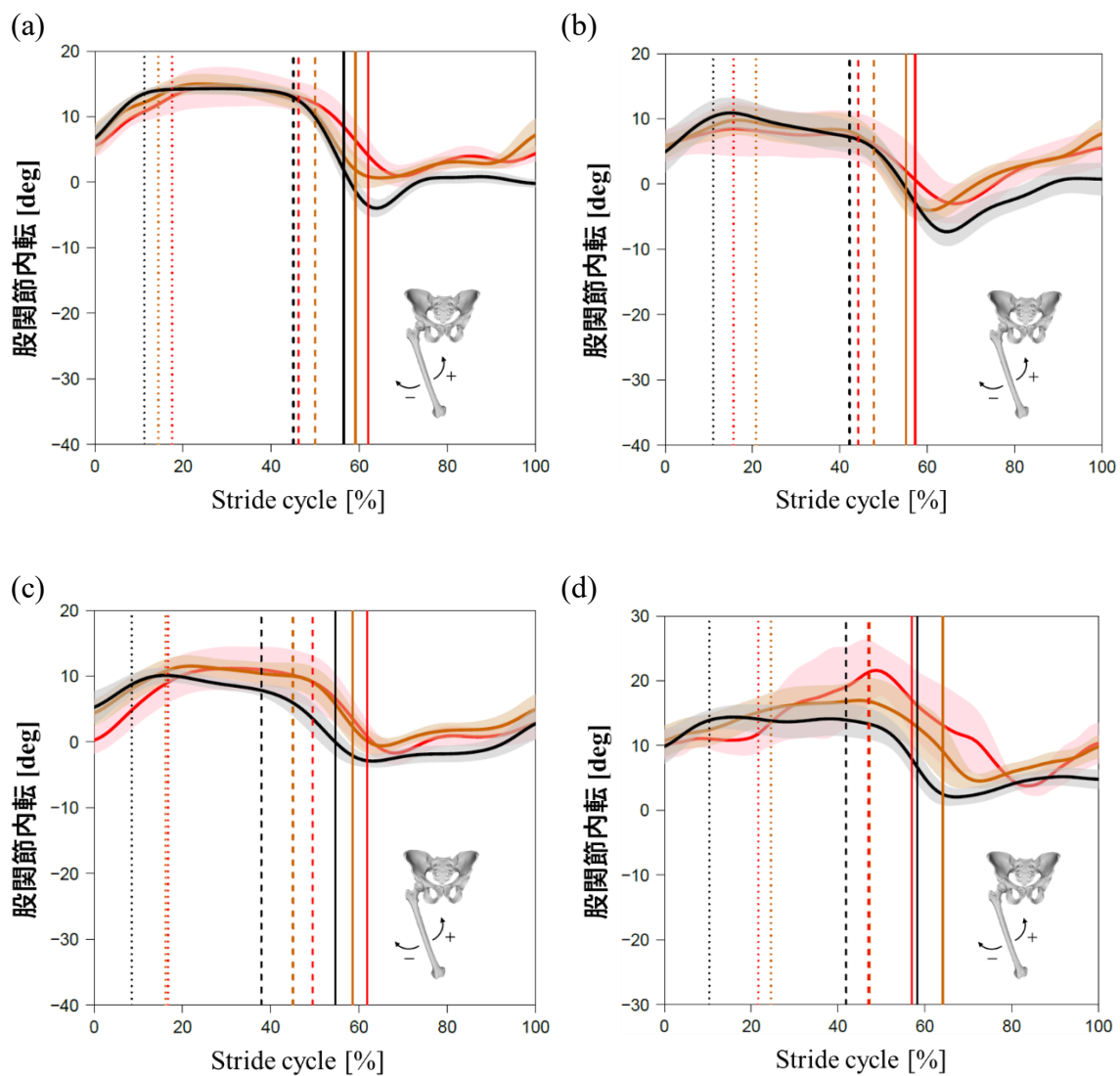
付録 7.2 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)~(d)二足歩行における骨盤傾斜角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。



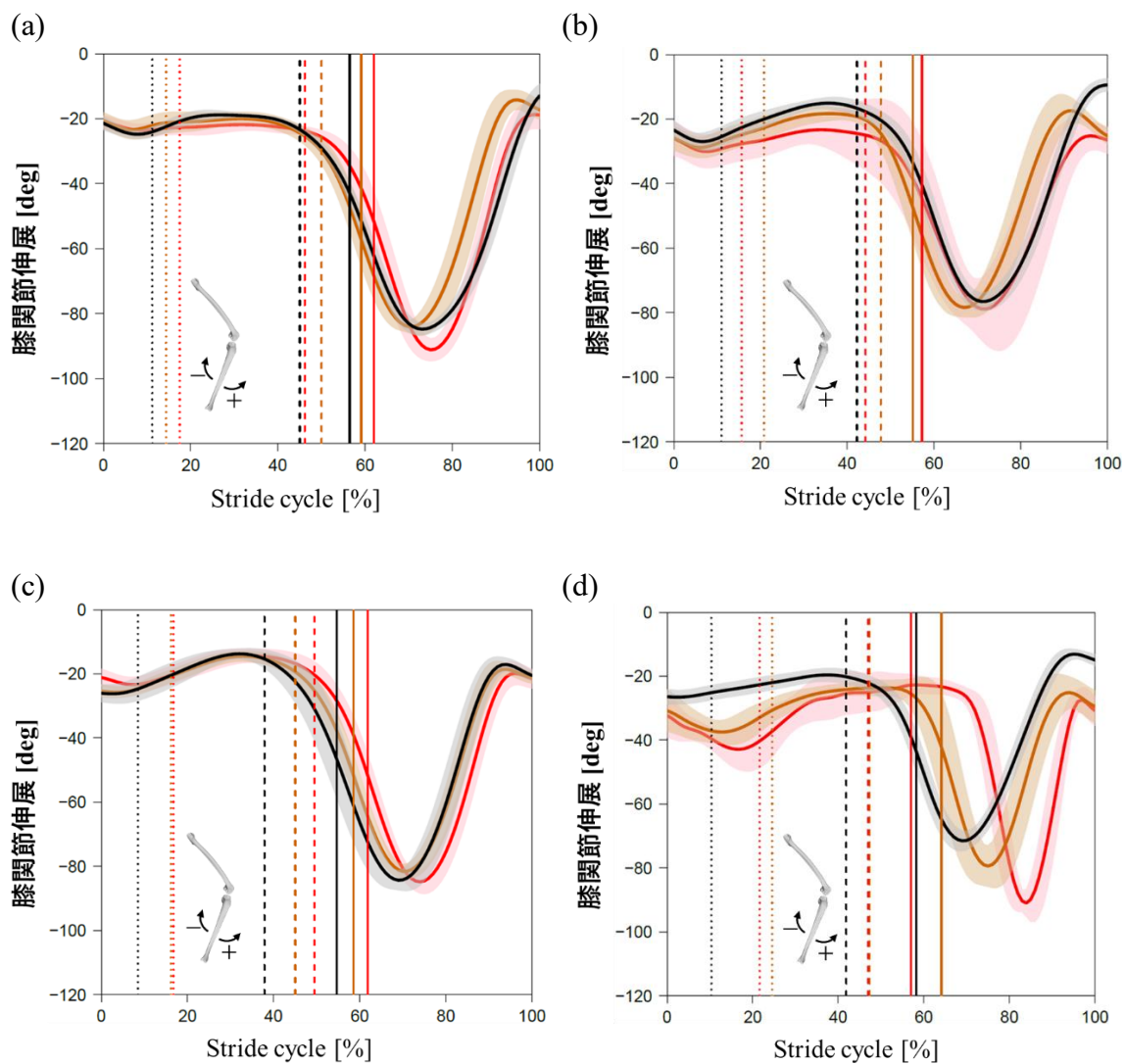
付録 7.3 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)~(d)二足歩行における骨盤回旋角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。



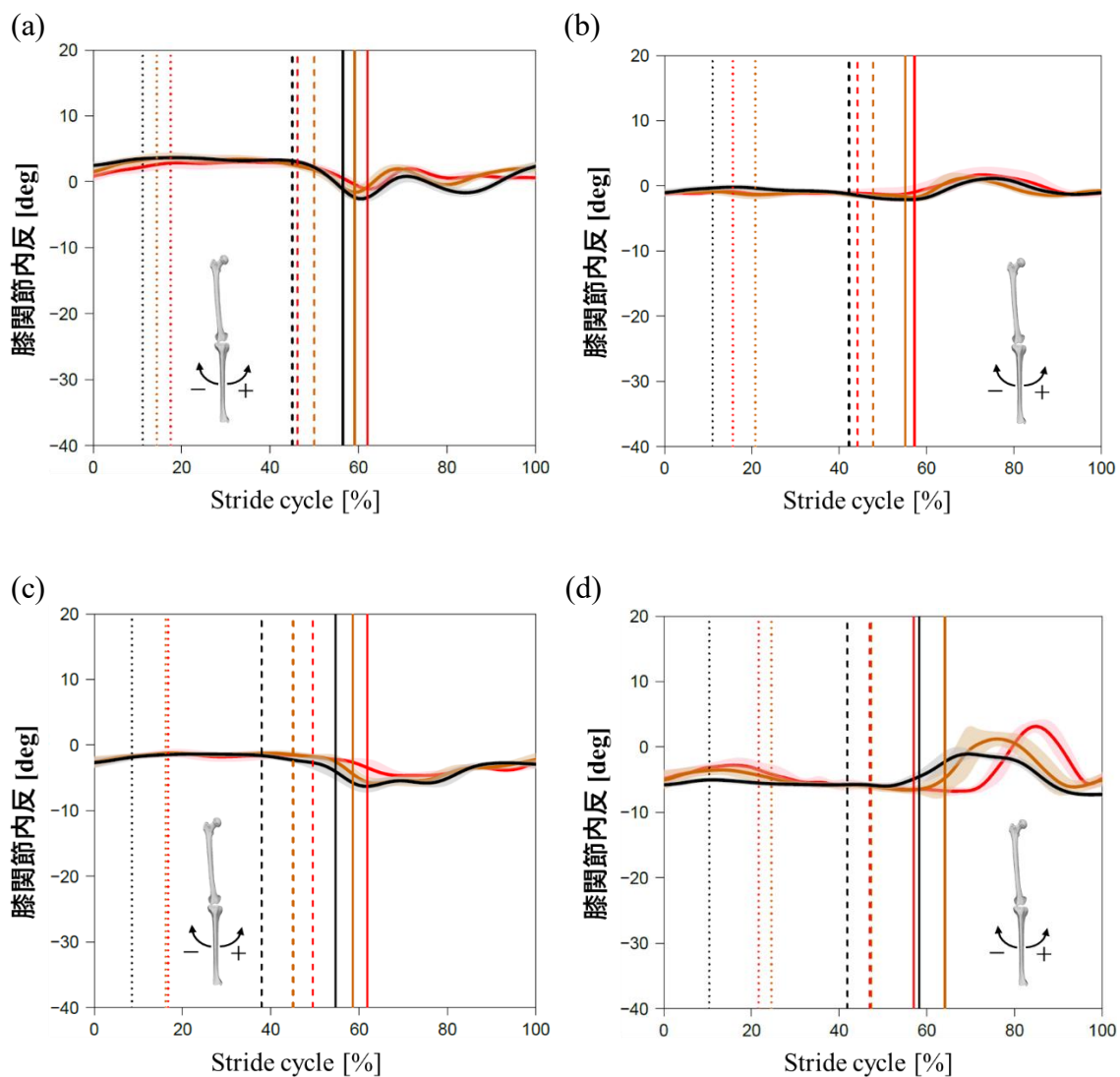
付録 7.4 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)~(d)二足歩行における股関節屈伸角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。



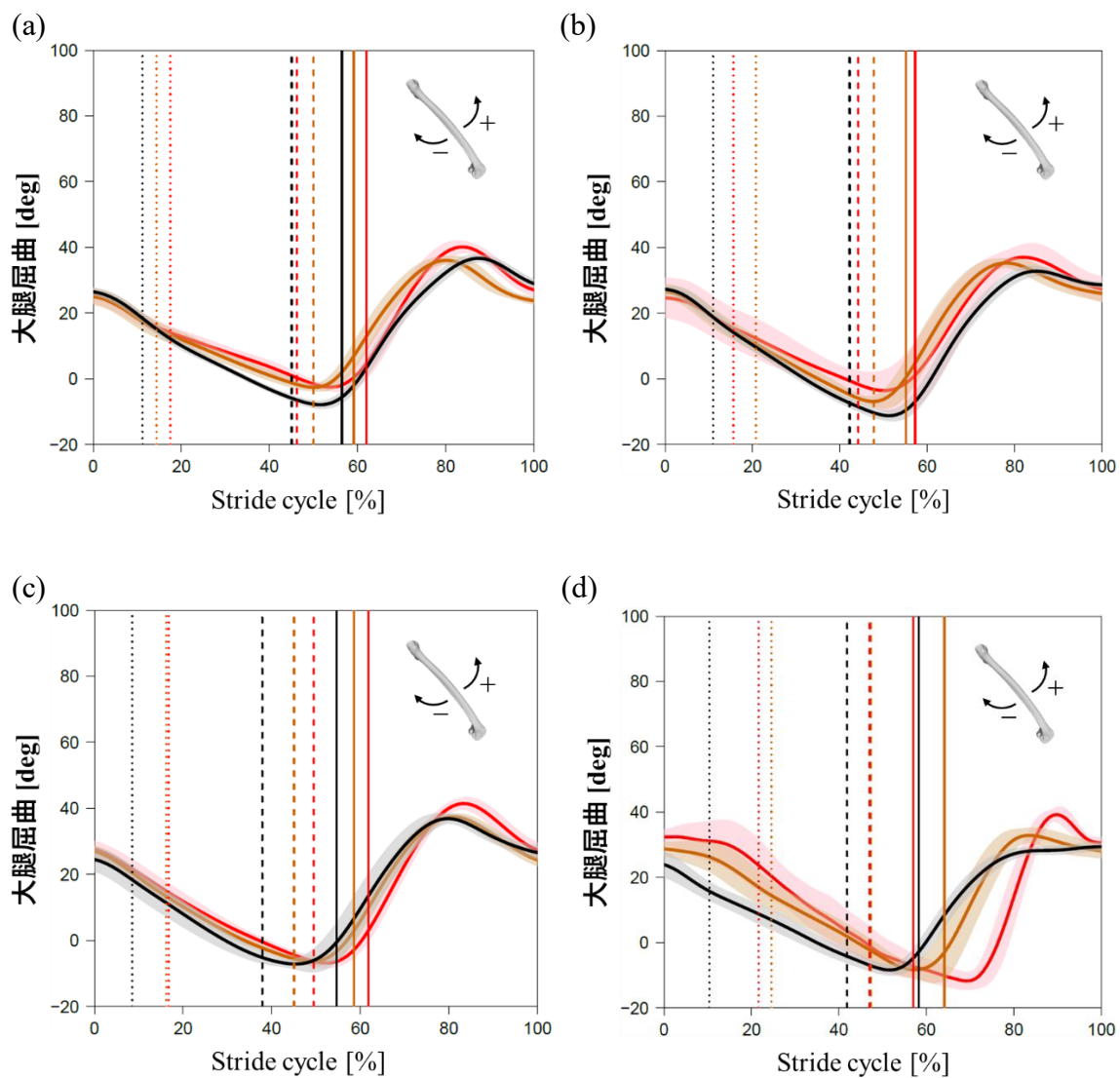
付録 7.5 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)~(d)二足歩行における股関節内外転角度。横軸は 1 ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから 100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。



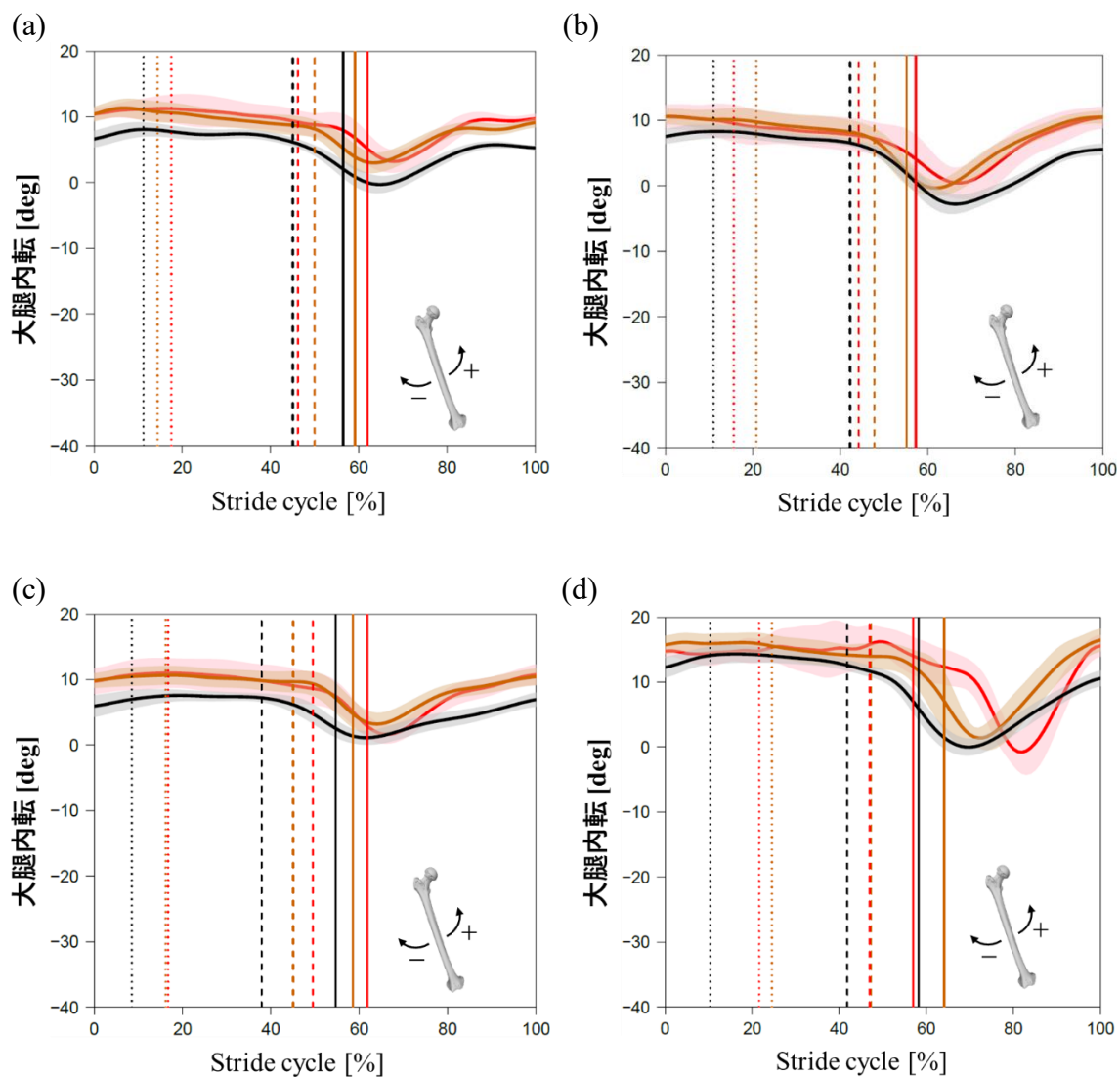
付録 7.6 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)~(d)二足歩行における膝関節屈伸角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。



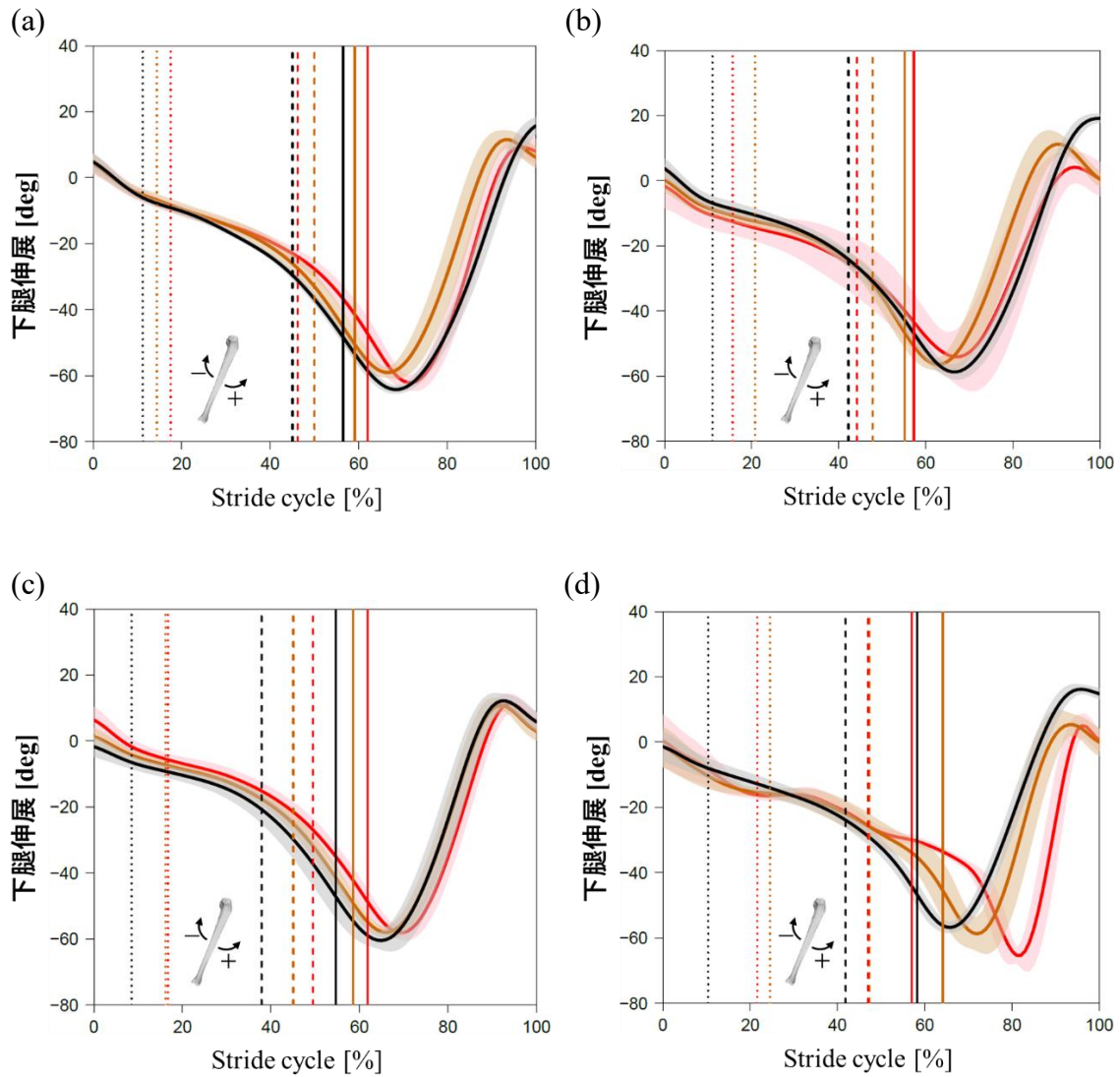
付録 7.7 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)~(d)二足歩行における膝関節内外反角度。横軸は 1 ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから 100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。



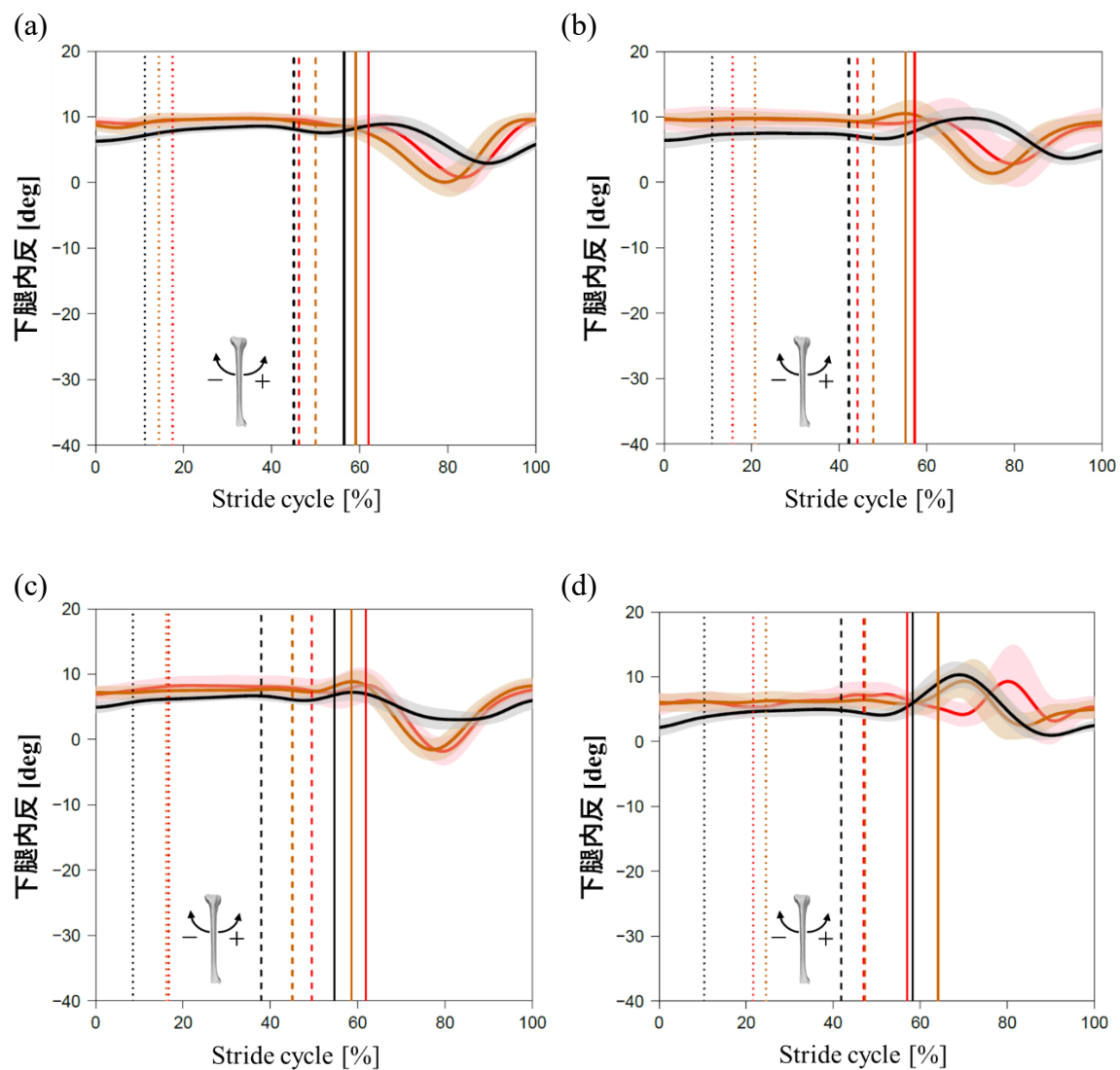
付録 7.8 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)~(d)二足歩行における大腿屈伸角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。



付録 7.9 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)~(d)二足歩行における大腿内外転角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。



付録 7.10 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)~(d)二足歩行における下腿屈伸角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。



付録 7.11 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)~(d)二足歩行における下腿内外反角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。

付録 8. 10cm、20cm、平地条件における各被験者の運動力学的パラメータ

ヒト(a)

	平地条件	20cm 条件	10cm 条件
Fz 最大値(first) [N]	607.5±20.1	558.1±11.0	574.1±18.3
Fz 最大値(second) [N]	595.0±15.6	559.9±17.0	572.4±13.1
Fx ROM [N]	68.2±5.9	41.5±7.3	41.7±14.6
接地時間 [s]	0.64±0.01	0.87±0.04	0.95±0.04
力積 [Ns]	273.7±4.4	344.1±14.1	384.7±14.0

ヒト(b)

	平地条件	20cm 条件	10cm 条件
Fz 最大値(first) [N]	651.8±27.3	614.4±24.7	626.9±23.4
Fz 最大値(second) [N]	650.9±23.1	617.0±24.0	612.1±22.4
Fx ROM [N]	58.0±10.4	52.1±10.8	64.3±20.6
接地時間 [s]	0.72±0.02	0.84±0.07	0.93±0.07
力積 [Ns]	340.6±11.2	367.0±18.6	408.8±29.1

ヒト(c)

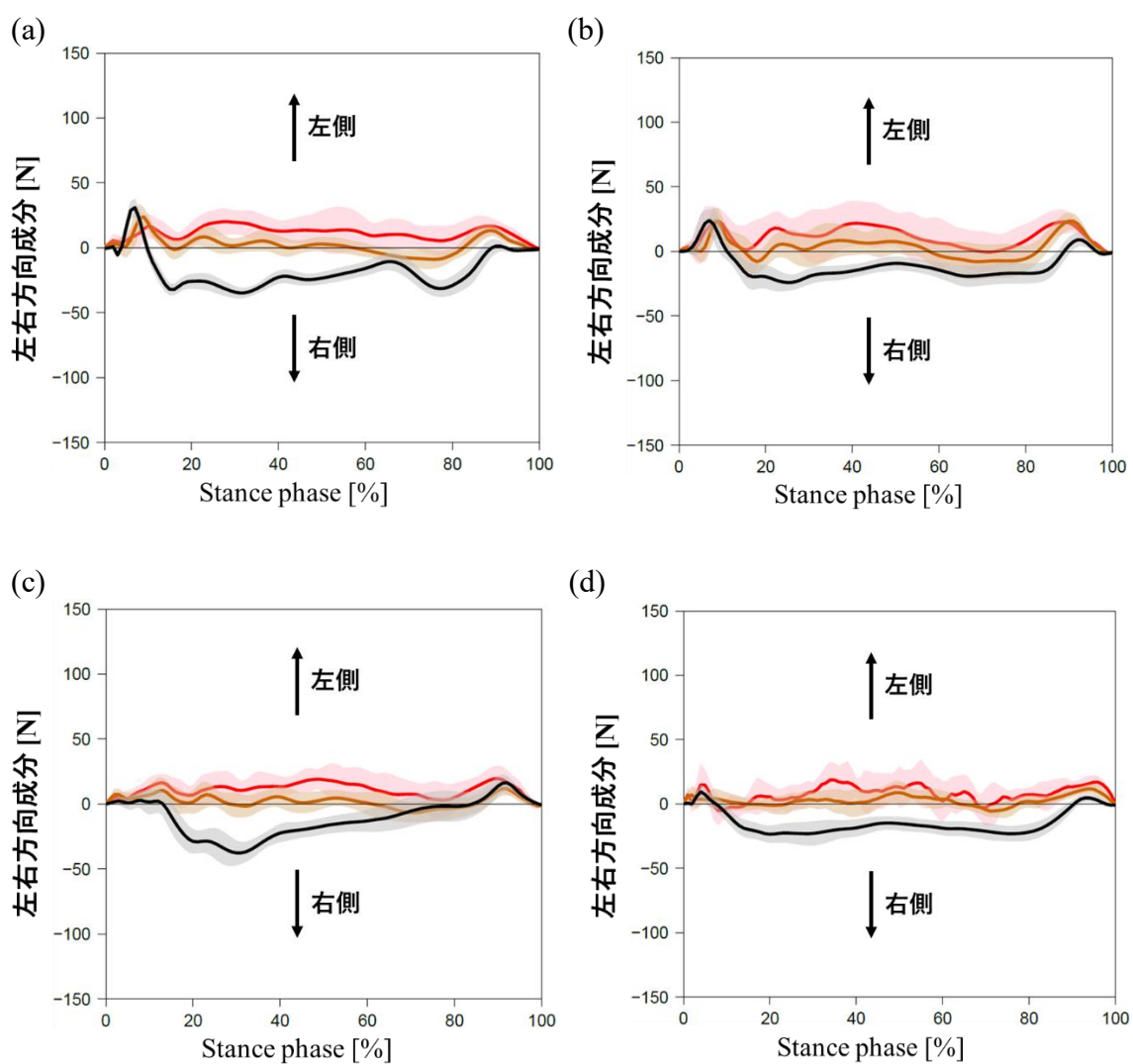
	平地条件	20cm 条件	10cm 条件
Fz 最大値(first) [N]	630.9±16.9	624.6±13.7	641.6±17.9
Fz 最大値(second) [N]	726.2±17.7	684.5±18.3	676.9±30.9
Fx ROM [N]	57.5±6.9	33.7±6.0	43.5±12.0
接地時間 [s]	0.75±0.02	0.85±0.03	1.01±0.07
力積 [Ns]	350.2±9.5	380.8±12.6	459.0±26.4

ヒト(d)

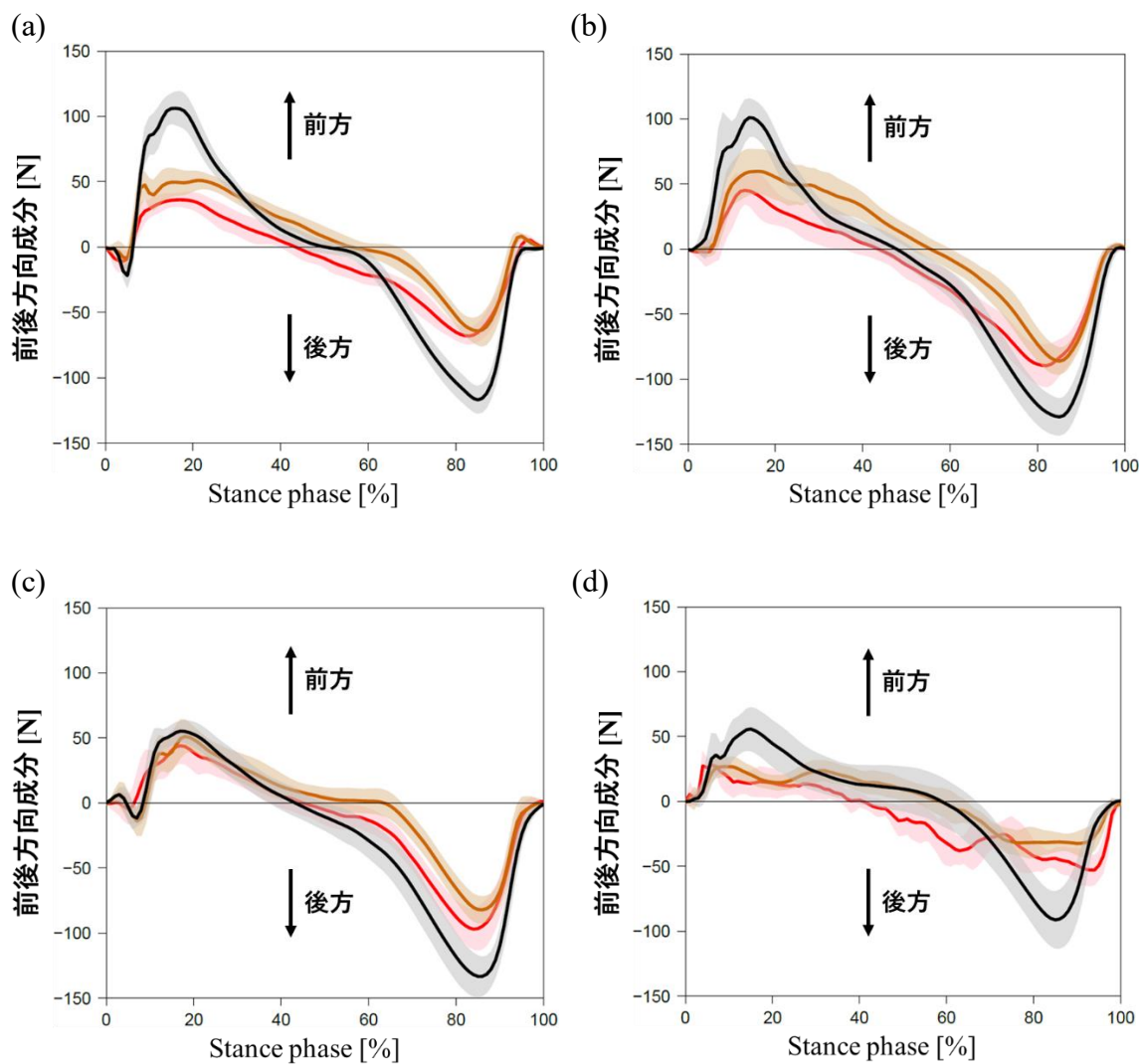
	平地条件	20cm 条件	10cm 条件
Fz 最大値(first) [N]	565.1±13.6	568.6±9.2	586.2±15.0
Fz 最大値(second) [N]	603.9±13.1	558.1±12.1	578.8±25.9
Fx ROM [N]	40.4±5.2	31.5±6.9	55.2±7.1
接地時間 [s]	1.00±0.04	1.59±0.12	2.28±0.13
力積 [Ns]	442.1±22.0	550.6±31.2	779.3±76.1

付録 8.1 10cm、20cm、平地条件のヒト(a)～(d)二足歩行における運動力学的パラメータ。

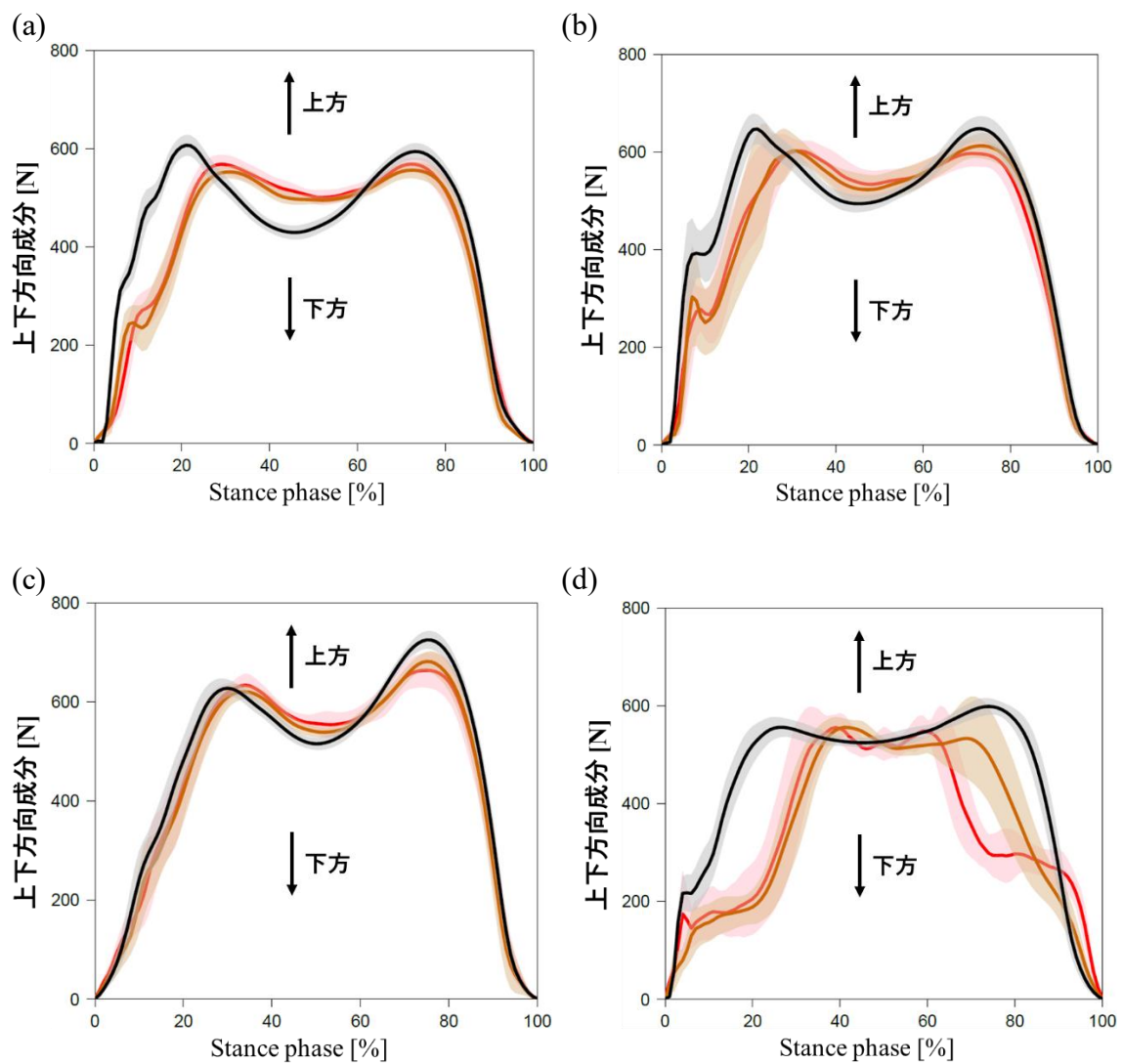
付録 9. 10cm、20cm、平地条件における各被験者の支持基体反力



付録 9.1 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)~(d)二足歩行中の支持基体反力左右方向成分。横軸は右立脚期を示す。0%は右初期接地、100%は右立脚後期を示す。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。

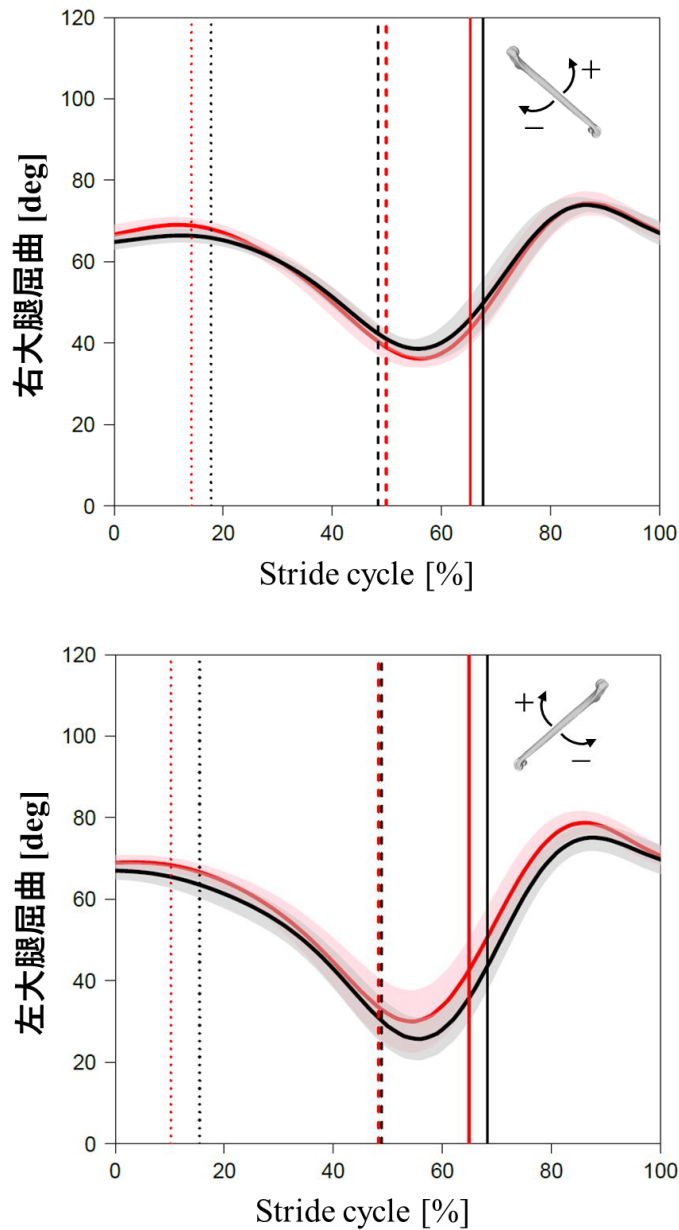


付録 9.2 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)~(d)二足歩行中の支持基体反力前後方向成分。横軸は右立脚期を示す。0%は右初期接地、100%は右立脚後期を示す。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。

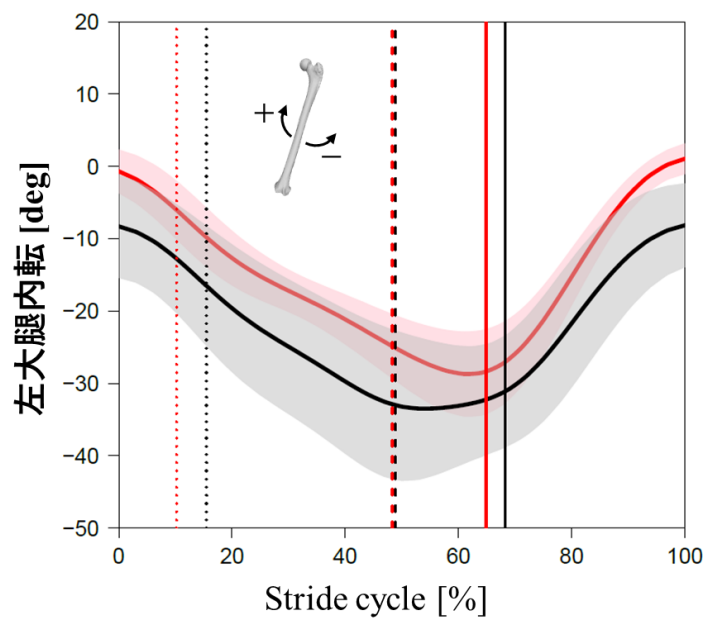
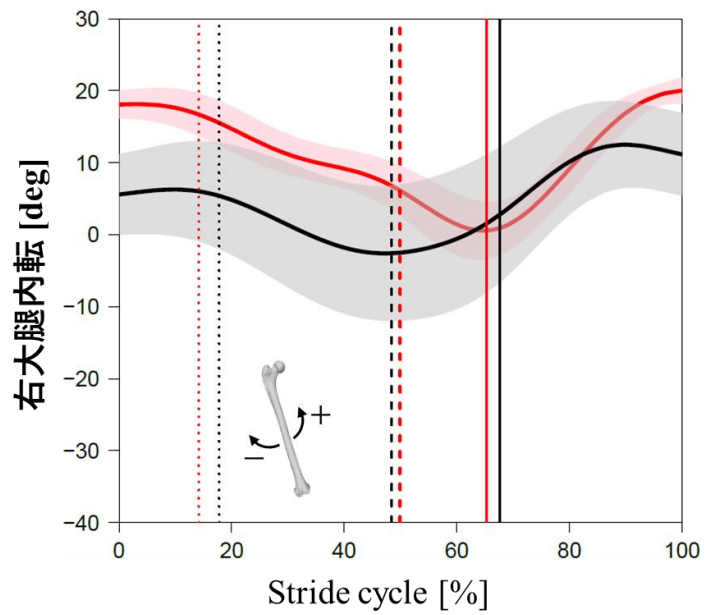


付録 9.3 10cm(赤色)、20cm(茶色)、平地(黒色)条件のヒト(a)~(d)二足歩行中の支持基体反力上下方向成分。横軸は右立脚期を示す。0%は右初期接地、100%は右立脚後期を示す。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。

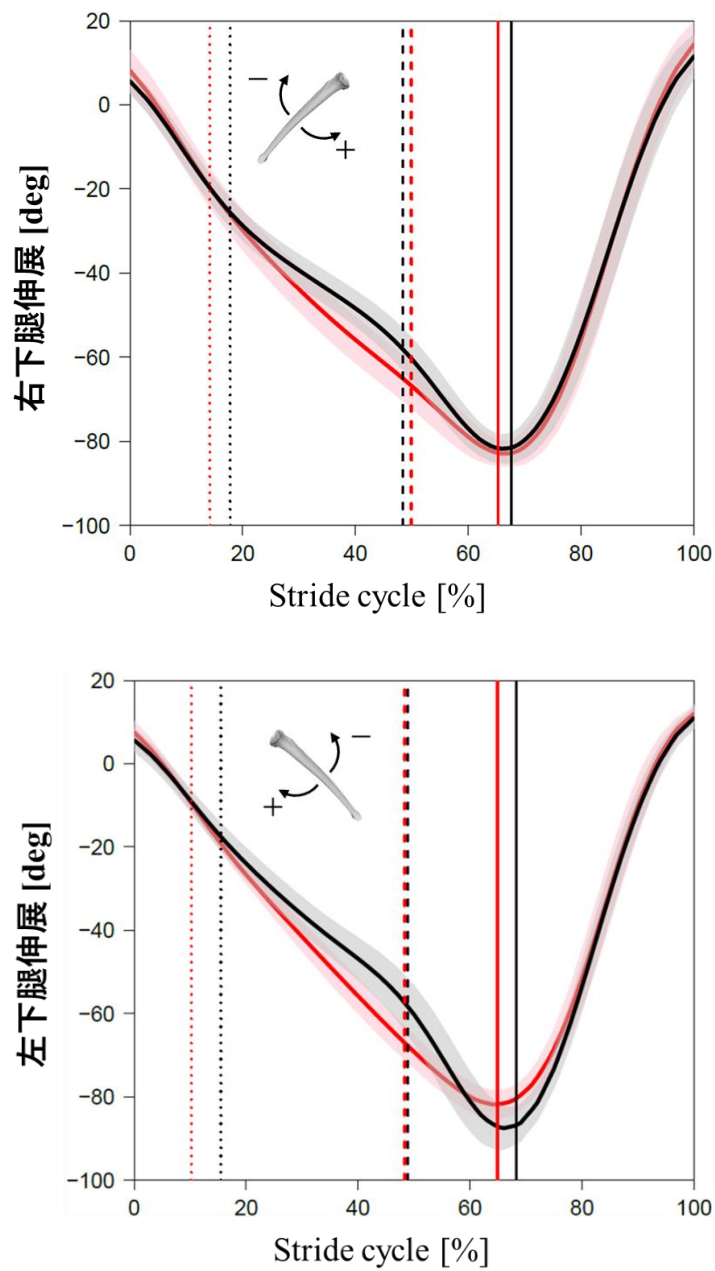
付録 10. ポール、平地条件におけるテナガザルの大腿・下腿関節角度



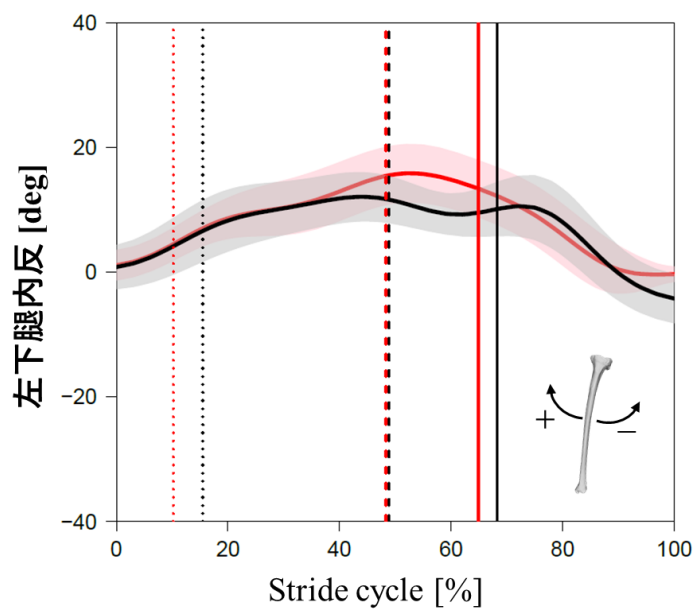
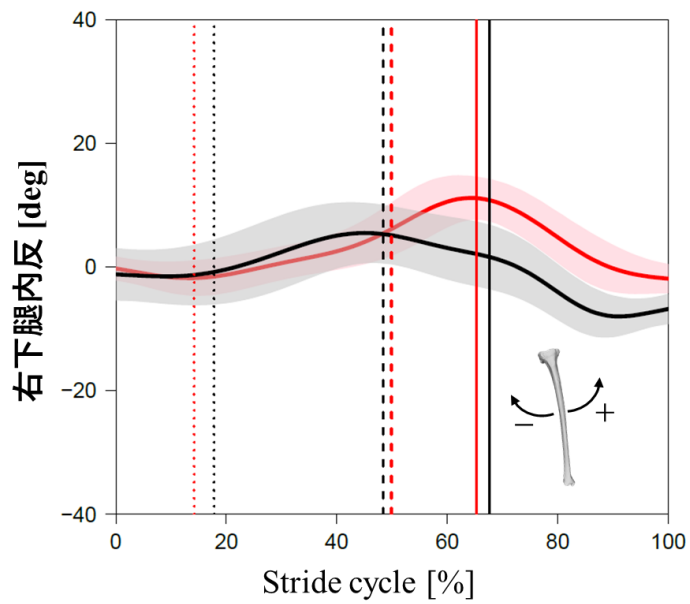
付録 10.1 ポール(赤色)、平地(黒色)条件のテナガザル二足歩行における大腿屈伸角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。



付録 10.2 ポール(赤色)、平地(黒色)条件のテナガザル二足歩行における大腿内外転角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。



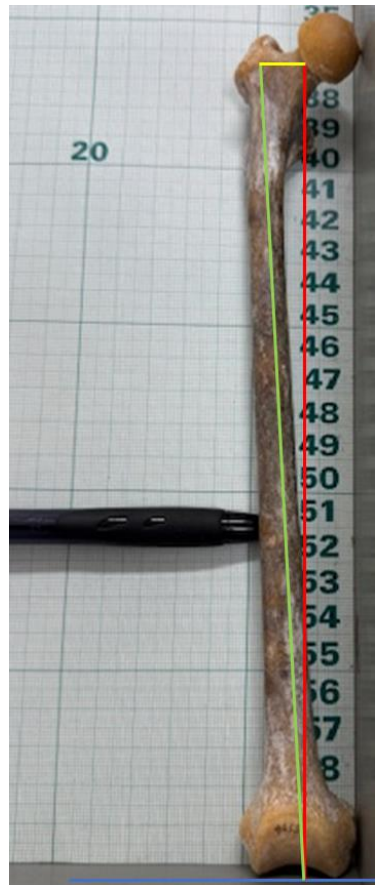
付録 10.3 ポール(赤色)、平地(黒色)条件のテナガザル二足歩行における下腿屈伸角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。



付録 10.4 ポール(赤色)、平地(黒色)条件のテナガザル二足歩行における下腿内外反角度。横軸は1ストライドを示す。0%は右初期接地時を示し、太い縦の実線までが立脚期で、そこから100%までが遊脚期を意味する。波形は太線が平均波形、影の領域が標準偏差をそれぞれ示す。縦の破線は左初期接地、縦の点線が左爪先離地期をそれぞれ示す。

付録 11. シロテテナガザルの右大腿骨顆角の計測方法

シロテテナガザルの右大腿骨は大腿骨内外側顆の上下方向の高さが一致するように、平行描画器(GPMGneupel 社、スイス)上に設置された。その際に、内側顆と外側顆の前後方向の位置に違いがあり、図のような位置を維持することが困難であったため、シャープペンシルを大腿骨体遠位部の下に設置して図のように固定した。図の状態で一眼レフカメラ(D3400、Nikon 社、日本)を用いて写真を撮り、パワーポイントに添付した。そして、内外側顆を結ぶ線分(青線)とその線分の垂線(赤線)、大腿骨体軸(緑線)、大転子から赤線に下した垂線(黄線)を PC 上で定性的に線を描き、PC にものさしをあてて大腿骨体軸と垂線および大腿骨体軸を結ぶ線分の長さを計測した。計測した両数値から、統計計算ソフト R4.2.2 (R Core Team, 2022)で三角比を用いて $\sin\theta$ を計算し、 \arcsin を返して $\frac{180}{\pi}$ をかけることによって大腿骨顆角が計算された。



付録 11.1 平行描画器を用いたシロテテナガザルの大腿骨顆角の計測方法。

謝辞

本論文の作成にあたり、多くの方々にご協力頂きました。大阪大学大学院人間科学研究科行動生態学講座生物人類学研究分野の中野良彦准教授には研究の内容や考察、本論文の執筆に至るまで具体的かつ鋭いご指摘ならびに丁寧なご指導を賜り、自由な発想のもとで研究活動に従事する機会や恵まれた環境を与えて頂きました。同八十島安伸教授、並びに西村剛教授には、論文の執筆にあたり、副査として示唆に富むご助言を多数賜りました。同設樂哲弥助教には、実験から論文作成に至るまでご助力およびご助言を頂きました。産業技術総合研究所伊藤幸太先生には、データの解析や解釈、研究全体の方針に至るまでの的確なご助言を多数賜りました。東京大学理学系研究科荻原直道教授には、ポール上二足歩行における支持基体反力計測にあたり貴重なご助言を頂きました。京都大学ヒト行動進化研究センター平崎鋭矢准教授には、本研究で使用した標本の一部をご提供頂きました。実験の遂行に関しては大阪大学大学院人間科学研究科行動生態学講座生物人類学研究分野の有竹環氏にご協力頂きました。大阪河崎リハビリテーション大学岡健司講師、群馬パース大学後藤遼佑講師、ミズノ株式会社木下勇貴博士、関西医科大学総合医療センター安富祐人氏には研究内容に関して貴重なご助言を頂き、日頃から励ましの言葉を頂きました。以上の皆さまに深く感謝致します。

周囲の理解なしに 5 年もの間、研究に没頭することはできませんでした。私を理解し、応援してくれた家族、友人に心より感謝の意を表します。