



Title	霊長類における身体垂直移動の運動力学的解析
Author(s)	平崎, 鋭矢
Citation	大阪大学, 1994, 博士論文
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.11501/3074999
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

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

The University of Osaka

霊長類における身体垂直移動の
運動力学的解析

平崎 鋭矢

目 次

第一章 序論

1-1	ヒト化研究	1
1-2	直立二足歩行の前段階モデル	5
1-3	ロコモーションの実験的研究の歴史	10
1-4	霊長類ロコモーションの実験的研究	13
1-5	霊長類ロコモーションの特徴	15
1-6	垂直木登り説	21
1-7	本研究の目的	27

第二章 運動学的・力学的解析

2-1	運動学的解析	
A	緒言	30
B	材料と方法	31
C	結果と考察	37
D	他の種との比較	5
E	小括	56
2-2	力学的解析	
A	緒言	58
B	材料と方法	60
C	結果と考察	62
D	小括	71

第三章 筋電図法による解析

A	緒言	73
B	材料と方法	74
C	結果と考察	77
D	他の種との比較	86
E	小括	94

第四章	計算機シミュレーションによる解析	
4-1	緒言	96
4-2	シミュレーションモデルの開発	100
A	データの前処理	100
B	力学モデル	102
C	筋骨格モデル	108
4-3	生体物理定数の推定	115
A	標本を用いた生体物理定数の計測	115
B	補正処理	116
4-4	モデルの評価	118
4-5	シミュレーションモデルによる解析結果	120
A	関節モーメント	120
B	筋力推定値	124
C	関節伝達力	128
D	筋の発生パワー	130
E	エネルギー効率	130
4-6	小括	135
第五章	総合論議	
5-1	クモザルとニホンザルの身体垂直移動の比較	137
5-2	水平四足歩行との比較	144
5-3	比較神経学的計測値と関連	159
5-4	まとめ	163
第六章	要約	168
	謝辞	176
	引用文献	177
	付録	189

第一章 序論

1-1 ヒト化研究

人間は生物学上の分類では霊長目の一つの科、即ちヒト科(Hominidae)に属し、他の霊長目の仲間との間に多くの類似点を持つ。特に数百万年前まで遡れば共通の祖先を持つと考えられる類人猿との間に共通点は多く、生化学的な研究からは、ヒトとチンパンジーの遺伝子の差はわずかでありチンパンジーを含むアフリカ類人猿はヒト科に分類すべきだと主張する報告もある(*e.g.* Goodman, 1963)。しかし、ヒトが他の霊長類と異なる特性を持つこともまた事実であり、それらの相違点が進化上現れた過程や要因を、ヒトが霊長類の一員であることを認識しつつ検討することこそがヒトとは何かという疑問に生物学的側面から答えるものであろう。そしてそうした研究がヒト化(Hominization)研究である。

過去に多くの研究者によりヒト化の条件として、脳容量の増大、直立二足歩行の獲得、道具の制作・使用、言語の使用、家族を最小単位とする社会構造の発達などがあげられている。これらはいずれも重要な意味を持つ条件であるが、この中から強いてヒト化の第一

条件を選ぶならば、それは常態的な直立二足歩行の獲得であろう。

というのは現在の所、直立二足歩行の獲得はヒトの進化において他の条件に先行する最も初期のものであると考えられているからである。化石資料から推測できる指標であることも理由につけ加えられる。脳容量の増大は直立二足歩行の獲得に遅れて起こった。そのことは最古のヒト科であり二足歩行をしていたアウストラロピテクス類の脳容量が小さく（500cc 程度）チンパンジーと大差なかったことから明らかである。また脳の進化は容量の増加に加え再構成が重要である（Holloway, 1968）が、脳自体は化石に残らないためこれを指標とすることは困難である。文化的な遺跡・遺物もアウストラロピクス以前のは現在までのところ発見されておらず、これを基準にヒトの祖先と他のサルを区別することはできない。したがって実際にヒト的特徴を持つ化石が発見された場合、それをヒトとみなすかどうかは、直立二足歩行に適応した形質を持っているか否かで決まる。もちろんヒトがヒトらしく人間らしくなっていくのは、直立二足歩行の獲得で自由になった手の使用とそれに伴う文化の発達、家族を単位とする社会の発達、あるいはそれら全てと関連する脳の容積増大と再構成によるものであろう。遺伝の概念でもなければ形態の概念でもない直立二足歩行をヒトの定義と決めつけるのはあるいは適当でないかもしれないが、直立二足歩行の獲得がヒトの

進化上の大きな転機であったことは事実であり、これを他の条件に先行するヒト化の第一条件であったとみなすこと間違っていないであろう。

それではその直立二足歩行は、どのようにして獲得されたのだろうか、また獲得以前はどのような歩行を行っていたのだろうか。直立二足歩行の獲得には森林の後退等の環境変化が要因として大きく働いたであろうことは容易に想像できる。しかしそういった変化が起きたとき、ヒトの祖先は森林環境のなかで適応した身体移動（ロコモーション）システムを転用して直立二足歩行を始めたに違いない。すでに直立二足歩行をある程度行い得る身体構造を有していたからこそ、直立二足歩行に移行できたわけで、そのような身体構造の準備をもたらした適応（前適応）過程を検討していくことが重要である。

現在行われている直立二足歩行の起源に関する研究は、化石種からのアプローチと現生種からのアプローチの二つに大別される。化石種からのアプローチは、化石の形態学的分析から直接的に適応過程を探る方法である。近年アフリカやアジアでの発掘調査が進み、化石の数は増加しつつある。主な所では、エチオピアのハダールで約 300 万年前のアウストラロピテクス・アフレンシスの全身骨格 (A.L.288-1) が出土している (Johanson *et al.* 1982)。この種につ

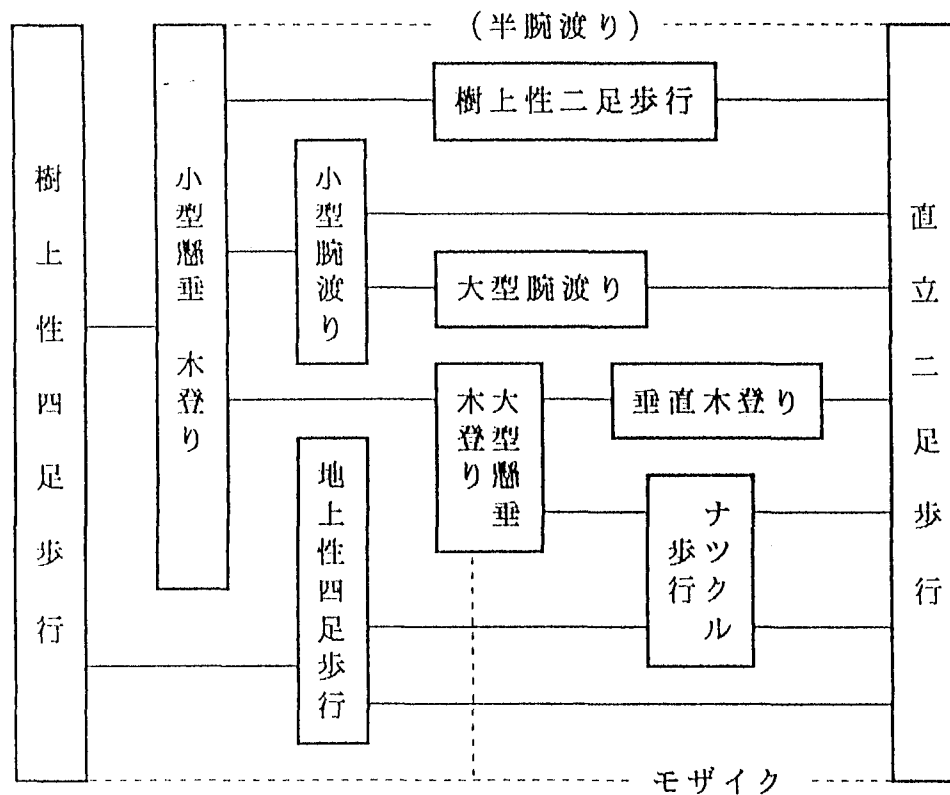
いては、タンザニアのラエトリで 約375万年前の足跡の化石も発見されており (Leakey and Hay, 1979)、二足歩行を行っていたことはほぼ間違いない (Charteris *et al.* 1982)。そのため現在の所はこの化石種が最古のヒト科と考えられている。しかしこれより古い二足歩行獲得期のヒト科の化石は発見されておらず、ヒトと類人猿の共通の祖先と考えられる中新世のプロコンスルとの間にある約1000万年の期間はほとんど空白のままである。このように化石資料はまだ絶対数が少なく、新しい化石の発見もまさに運まかせであり、しかも化石として残るのは骨と歯のみであることから、直立二足歩行の起源について化石種からのアプローチのみで十分に論議することはできない。そこで第二の方法が必要になる。

第二の方法、即ち現生種からのアプローチとはヒトに最も近縁な現生霊長類を対象とした研究である。現生霊長類は約200種にのぼり、そのロコモーション様式も多様である。それらがどのように適応しているか、機能と形態の関係はどうなっているのか、それらの中にどのような進化傾向がみられるかを比較解剖学的方法、フィールド観察、それにロコモーションを直接調べる実験的方法を用いて探ろうとするものである。現在から過去を推論すれば当然そこには誤りも含まれるであろう。しかしその誤りは化石資料と照らし合わせることによりある程度は補正できるはずである。

1-2 直立二足歩行の前段階モデル

上述のような理由から、現生霊長類からのアプローチ、その中でも特に比較解剖学的研究が過去に多くなされ、その知見を元に直立二足歩行の前段階ロコモーションを現生霊長類のロコモーションの中に求めようとする仮説が提出されてきた（図1-1）。

これらのなかで最も古くから注目を集めてきたのはブラキエーション（腕渡り）説である。Keith (1903) はヒトの出現に4段階を想定し、①プロノグレード（軀幹を水平に保持する姿勢）型霊長類から、②オルソグレード（軀幹を立てた姿勢）型でブラキエーションを行う小型類人猿、③大型のブラキエーターを経て④直立二足歩行を行う人類へと進化したと考えた。やや遅れて Gregory (1916) も大型ブラキエーション説を唱えている。よく似た説に小型ブラキエーション説があり、これはMorton (1924) によって提唱された。Mortonは Keithの小型類人猿段階においてヒトの祖先は他の類人猿と分岐し直立二足歩行を獲得するに至ったと主張した。これらのブラキエーション説はヒトと現生のブラキエーターの上肢や上肢帯の筋骨格系が似ていること、ぶらさがりによって軀幹が垂直になること等を根拠としている。Keithらのモデルと正反対の位置に立つのがWood-Jones (1916)、Osborn (1927)、Straus (1940) らの四足



LeGros Clark(1940)

Tuttle(1974)

Morton(1924)

Keith(1903), Gregory(1916)

Prost(1980), Fleagle et al.(1981)

Washburn(1967)

Simons & Pilbeam(1972)

Straus(1940)

Stern(1976)

図 1-1 直立二足歩行の前駆モデルとその提唱者
(岡田、1983より改変)

歩行説である。この説はヒトの上肢には類人猿の上肢にみられる腕渡りに対する特殊化残っておらず、手に関してはむしろ類人猿以外のサル類に似ていることに注目した。しかし四足からいきなり二足に立ち上がったということは考えにくいし、近年免疫学的研究によりヒトと類人猿の近縁性が明らかになったこともあって、最近では支持する研究者は少ない。ただし四足歩行説が指摘したブラキエーション説の弱点によって、ブラキエーション説も変化せざるをえなかった。Le GrosClark (1940) はこれらのことを考慮に入れ、ブラキエーションに特殊化する前に地上に降りたとする説を発表した。特殊化の程度の少ない腕渡りがNapier (1963) によって半腕渡り（セミブラキエーション）と名づけられたことから、Le GrosClark の説は半腕渡り説と呼ばれている。ヒトの形態学的特徴を比較的よく説明できる説であるが、類人猿とヒトの共通の祖先であるプロコンスルのロコモーションがそのようなものであったと考えられていることから、直立二足歩行の前段階モデルとしては時代が古すぎる。またフィールド観察が進むにつれて半腕渡りというロコモーションの定義が逆に不明確になり、半腕渡りという呼称が使われなくなったことに伴い、この説もかえりみられることが少なくなってしまった。

1960年代にフィールド観察が盛んに行われるようになると、チン

パンジーはブラキエーションよりもナックルウォーキング（手指の中節部背側を地面に着ける四足歩行）をよく行うことがわかってきた。Washburn (1967) はこのナックルウォーキングを樹上生活と地上での直立二足歩行をつなぐロコモーションとしてとりあげた。上肢の長い類人猿がナックルウォーキングを行うと躯幹は斜めに起き上がり、四足から二足への移行期を思わせる。Simons & Pilbeam (1972) もナックルウォーキング説を支持している。しかし彼らはWashburnとは逆に、基本的に地上で進化したヒトと類人猿の共通の祖先がナックルウォーキングを身につけた後、ヒトは直立二足歩行へ、類人猿は腕渡りへと進化していったと考えていた。ナックルウォーキングは系統的にヒトに非常に近いゴリラ、チンパンジーの主なロコモーション様式であるため注目されていたが、アウストラロピテクスなどの化石にナックルウォーキングの痕跡が残っていないため説得力を欠く。

これまでにあげた諸説は主に上肢（前肢）の比較解剖と観察による運動様式を拠り所としていた。後肢に注目した説では樹上二足歩行説、モザイク的モデル等があげられる。Tuttle (1974) は小型類人猿における多彩な樹上運動に対する適応が二足歩行の前適応をもたらしたとし、その中でも特に樹上で上肢による補助を得ながら行う樹上二足歩行に注目した。Stern (1976) はホエザルの下肢・下

肢帯の筋の解剖学的特徴がヒトのものと似ていたことからオランウータンの上肢・上肢帯とホエザルの下肢をもったモザイク的なモデルを考えた。

最近になって注目を集めているのは垂直木登りを直立二足歩行の前段階ロコモーションとする考え方である。垂直木登り説が提唱されるにいたった経緯等については1-6節で詳述するが、この説が脚光を浴びた理由は、それまでの諸説とは異なり実験的研究に基づいていることである。ロコモーションを総合的にとらえるには、解剖学的研究によりロコモーションをもたらす身体構造を知り、フィールド観察によってそのロコモーション様式の用いられる場面や頻度などを明らかにすることに加え、実験的研究によりロコモーション自体の運動学的・運動力学的・生理学的特性を把握する必要がある。それにもかかわらず実験的方法が霊長類ロコモーションの研究に用いられるようになってきたのは1960年代になってからである。垂直木登り説について述べる前に、ロコモーション研究に実験的研究が取り入れられるようになった経緯について触れておく。

1 - 3 ロコモーションの実験的研究の歴史

実験的研究は、ロコモーションの特性を量的にとらえるために欠く事のできない研究方法であり、形態の知見と関連させることで、化石種が行なっていたであろうロコモーションパターンについての情報を潜在的に持つものである (Kimura *et al.* 1979)。またフィールドでの観察に共通の明確な基準を与える役目をも持つ。霊長類ロコモーションの実験的研究が本格的に行われるようになったのは既に述べたとおり1960年代後半からであるが、ヒトの歩行に関する研究は19世紀末から行われており、大きく分けて運動学的方法、力学的方法、生理学的方法の3種類の分析方法が主に用いられてきた。

運動学的方法とは、身体の運動を時間経過に伴う位置的变化としてとらえようとするもので、写真技術の発達とともに進歩してきた。運動の記録には分解写真、シネカメラによる映画撮影、あるいはストロボ写真等の連続撮影が用いられる。最近ではビデオや赤外線発光ダイオードを標点としてその位置検出を行う半導体カメラの利用も普及しつつある。

ロコモーションの運動学的分析は1882年と1987年にMuybridge がウマとヒトの歩行・走行の連続写真を出版したのが発端といわれている (中村と斉藤、1976)。それ以前にも1836年に Weber兄弟が

歩行中の下肢の動きについて言及するなどいくつかの研究はあったものの、客観的なデータが示されることはなかった。Muybridgeに続き Mareyは、1894年に一枚の写真に運動を姿勢の時間的変化として記録するクロノフォトグラフィを発表した。Braune & Fisher (1898) や Bernstein (1934) も同様の方法を用いて分析を行っている (Cappozzo *et al.* 1975)。1893年にEdisonによって活動写真機が発明されてからは、ロコモーションの分析は映画フィルムの解析が主流である (山崎、1991)。Grieve & Gear (1966)、Statham and Murray(1971)、Sutherland & Hagy(1972)らもこのフィルム分析法によってヒトの歩行の歩幅、周期、速度、関節角度変化等を調べた。力学的方法は、身体の移動運動を生じせしめたり運動を変化させる力の働きを分析するもので、歩行研究においては足底と床の間の作用力 (床反力) の測定を主に用いる。中村と斉藤 (1976) によれば Marey (1894) が空気圧を利用して足底力を計測しようとしたのが最初である。しかしそれはまだ不完全なものでしかなく、歩行中の床反力のある程度正確に計測したのは Elftman (1934) が最初である。Elftmanはさらに1939年に床反力の上下・前後・左右方向分力を測定し、床反力の作用点を求め、床反力計による研究の基礎を確立した。最初の床反力計は機械式であったが、その後ひずみゲージ、差動変圧器、ピエゾ素子等を利用したものもあらわれ、現

在では歩行の一般的な研究手法として広く用いられている。

生理学的方法は、ロコモーションの研究においては筋電図の記録、分析などが行なわれている。筋電図法については、Peiperが1910～1912年に表面電極を用いて、Adrianが1925年に針電極を用いて記録したのがはじまりである（中村と斉藤、1976）が、歩行中の筋活動を分析したのはおそらく Inman（1947）が最初であろう。筋電図法は直接的に筋活動を知る事のできる方法であり、日本でも岡本（1970）が乳幼児の歩行習熟過程の検討にこの方法を用いている。

生理学的方法のもうひとつは、ガス分析による歩行のエネルギー的研究である。酸素の消費量からエネルギー消費量を求める方法で、1950年代以降多くの研究が人間工学、体育学、労働科学等の分野でなされているが、マスクを装着する必要があるなど動物を被験体とした実験には不向きな面がある。

これらの方法を別々に用いるのではなく、組合せて分析しようとする試みもなされている。土屋（1989）によると、義肢研究所の渡辺が1938年にピエゾ効果を利用した床反力計を作成し、写真分析とあわせて歩行を運動力学的に解析したのが最初といわれる。その後 Eberhart *et al.*（1968）も同様の研究を行っている。

上述の3つの方法はいずれも直接的な計測方法であるが、生機構学的モデルを用い直接的な計測が不可能な歩行の運動学的特性を解

析する方法も開発されている。この解析方法はヒトの身体をその物理学的特性に基づいてモデル化し、数学的手段によって身体内部の力学的・機構学的状態を知ろうとするもので、Bresler & Frankel (1950) 以来、コンピュータの発達とともに進歩してきた。特に関節モーメントの計算が盛んで、Cappozzo & Pedotti (1973)、Cappozzo *et al.* (1975)、高浜 (1981) など数多くの研究がなされている。関節モーメントは力学的なモデルだけで計算できるが、山崎は (1975a,b) および Seireg & Arvikar (1975) はさらに筋骨格系をモデル化し筋力を計算した。山崎のモデルは運動学的方法、力学的方法による測定値を入力値として関節モーメントのみならず関節に加わる力のような身体内部に働く力、および消費エネルギーやエネルギーコストを計算で求めることを可能にするもので、ヒトの正常歩行の解析だけでなく、ヒトの異常歩行や霊長類の2足歩行の解析にも広く用いられている。

1-4 霊長類ロコモーションの実験的研究

これらの解析方法が霊長類のロコモーション研究にも徐々に取り入れられてきた。霊長類ロコモーションの実験的解析を最初に行な

ったのは、岡田（1983）によれば Elftman & Manter(1939)であった。彼らはチンパンジーに二足歩行をさせて足圧観測機と映画による解析を行い、チンパンジーもヒトと同様に踵から接地するがその足は基本的にはまだ樹上適応から脱していないことを指摘した。映画分析を最初に定量的に行なったのは Prost(1967)である。彼はテナガザルの二足歩行時における関節角度、移動速度等を計測した。高速度カメラは Fleagle(1974)が初めて用い、テナガザルのブラキエーションを分析した。特殊な方法としては Jenkins(1972)および Jenkins *et al.* (1978) がそれぞれチンパンジーの二足歩行、クモザルのアームスイングを X線映画で撮影した。EMGを用いた研究は日本と米国でほぼ同時に始まり、石田（1971）はチンパンジー、テナガザル、マントヒヒ、クモザル、ニホンザルの下肢筋電位を表面電極によって調べた。EMGを用いた研究はその後米国の Tuttleや Stern らのグループによって広く行なわれ、針電極やテレメトリー等の新しい技術の開発・導入と共に多様なロコモーション、姿勢に関して多くの知見が得られている。

上記の方法を併用し多角的なアプローチを試みたのは、日本のロコモーションワーキンググループである。彼らは霊長類における潜在的な二足歩行能力を調べるために動作解析、EMG、床反力の計測等（Ishida *et al.*, 1974; Kimura *et al.*, 1977, 1979）に加え山崎

(1975a,b) が開発した前述の二足歩行用計算機シミュレーションモデルを用いて、計測が困難な生体内部に働く力の推定も行なった (Yamazaki *et al.*, 1979, 1983, 1984; 山崎ら, 1980, 1981, 1984; Kimura *et al.*, 1983; Okada *et al.*, 1983; Kimura, 1985; Yamazaki, 1985)。これらの結果からこのグループは、ヒトの二足歩行と霊長類のそれは大きく異なること、霊長類内においても軀幹非水平型行動 (anti-pronograde behavior) を行なう種と軀幹水平型行動 (pronograde behavior) を行なう種では上下方向床反力や関節運動のパターンが異なることから霊長類の二足歩行を分類をした (図 1-2)。さらにシミュレーションの結果から各種の歩行の評価を行い、テナガザルの二足歩行が最もヒトに近いという結果を得ている (図 1-3)。

1-5 霊長類ロコモーションの特徴

上に述べた霊長類ロコモーションの諸研究により、霊長類の歩行とヒトの歩行の違い、あるいはヒト以外の霊長類内での種間の差異が明らかになってきたわけであるが、一方で霊長類の四足歩行がいくつかの点において他の哺乳類の四足歩行とは異なることもわかつ

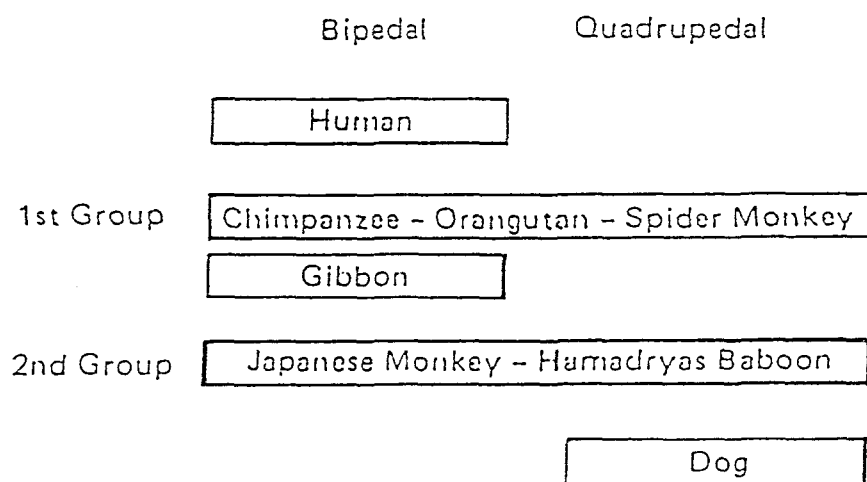


図 1-2 霊長類歩行の分類 (Kimura et al,1979)

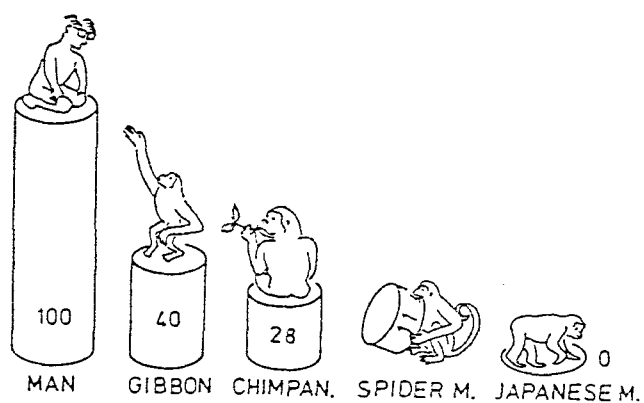


図 1-3 霊長類における直立二足歩行の潜在能力
(Yamazaki,1985)

てきた。第一の点は四肢の着地順である。1899年に Muybridgeは、一般の哺乳類が図 1-4a に示す順に四肢を運ぶのに対して、ヒヒではbの順になることを発見した。その後bの運び順は霊長類独特のものであることが判明し、Howel (1944) はこれを Diagonal walk、哺乳類型をLateral walkと名付けた。現在は詳細な分類を行った Hildebrand (1967) にしたがって、哺乳類型はlateral sequence、霊長類型はDiagonal sequenceと呼ばれることが多い。日本でも岩本と富田 (1966) が独自に、一般哺乳類の足の運び順を後方交叉型、霊長類の運び順を前方交叉型と名付けている。霊長類の四肢運び順が一般哺乳類と異なることがわかると、次にはなぜ霊長類において Diagonal sequence が主であるかという疑問が生じてくる。岩本と富田 (1966) および富田 (1967) はこの歩行様式の原因を、霊長類の静止時の前後肢体重配分（後肢に多く体重がかかる）と関連させて説明している。Rollinson & Martin (1981) も、霊長類では重心がより後方にあるためと推測している。Prost (1965)は、この歩行様式が約16度の斜面で最もよく現れることから樹上環境に適応したものだと唱えた。Vilensky (1989a,b) は哺乳類と異なる四肢の運び順は中枢の制御によるものと述べている。しかし現在の所理由はわかっていない。

第二の相違点は、第一の相違点と関連すると考えられている前後

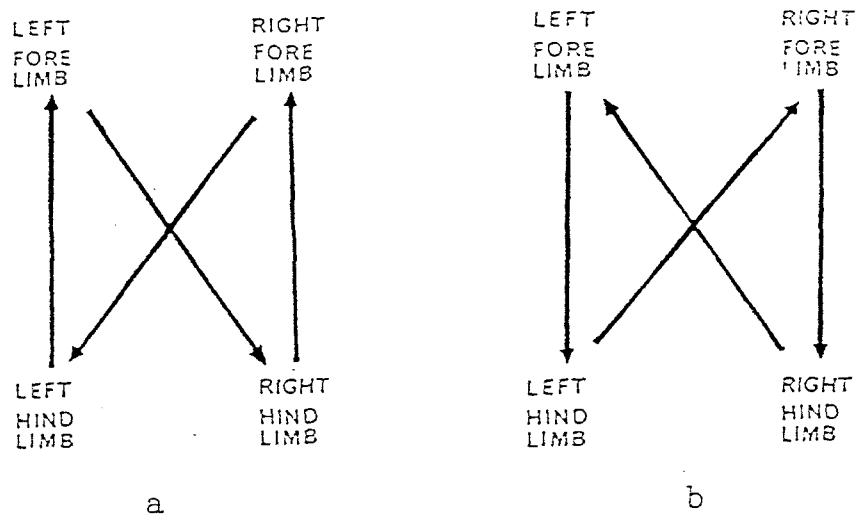


図 1-4 四足性哺乳類における四肢の運び順
a : 一般哺乳類型 (Lateral sequence)
b : 霊長類型 (Diagonal sequence)

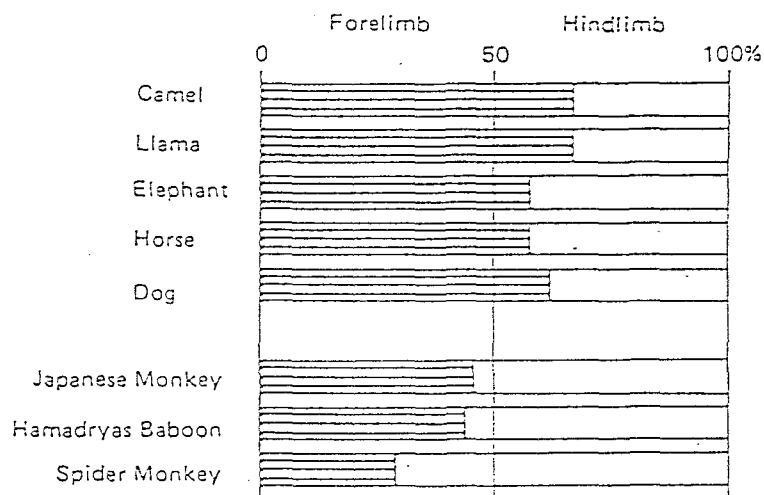


図 1-5 四足性哺乳類における前肢・後肢への体重分配率
(Kimura et al, 1979)

肢体重配分である。木村ら (1975)、Kimura *et al.* (1979) は霊長類 5 種とイヌの運動時における床反力を比較し、イヌでは全ての分力において前肢の方が大きいのに対し霊長類では上下方向分力と前後方向分力推進成分において後肢が大きくなることを示した (図 1-5)。彼らはこれらの違いから、イヌでは前肢が駆動、制御の両方に重要なのに対し、霊長類では前肢が制御、後肢が駆動に分化していると考えた (図 1-6)。Vilensky (1979) の研究によれば、霊長類と一般哺乳類の頭部体幹部の重心位置に差はみられず、Reynolds (1985a) は後肢依存の理由を霊長類の下肢帯における生機學的メカニズムに求めている。

Kimura *et al.* (1979) は霊長類内での比較も行い、クモザルやチンパンジー等の非軀幹水平型行動を行なう霊長類はニホンザルやヒヒよりもさらに多くの体重を後肢で支持していることを明らかにした。これに関しては Reynolds (1985b) も同様の結果を示している。この四足歩行における分類は二足歩行の分類と一致する (図 1-2)。木村ら (1975) は、前後肢の機能が分化し体重支持や推進力を後肢に大きく依存する霊長類の歩行からヒトの二足歩行への道は近く、したがってヒトの二足歩行は決して哺乳類からは起こらず霊長類の歩行から起こったものだと考えている。Reynolds (1985b) は後肢への依存は前後肢の機能分化を促し、その際働いた選択圧は

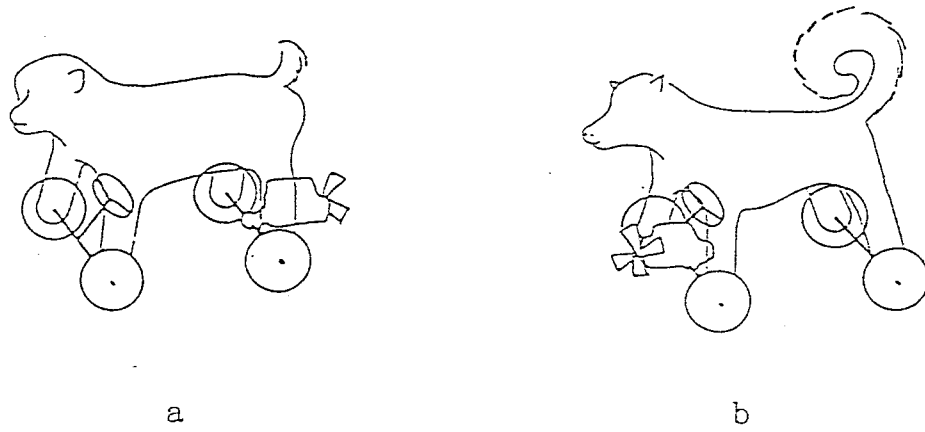


図 1-6 a : 霊長類型四足歩行（前肢制御－後肢駆動型）と
 b : 一般哺乳類型四足歩行（前肢制御－前肢駆動型）
 (Kimura et al.1979)

ヒトの祖先を直立二足歩行へと向かわせた選択圧と同じではないかと述べている。これらの意見が正しいとすれば、霊長類のロコモーションは詳しく調べ霊長類内部での種間比較を行うことは、ヒトの直立二足歩行の起源を考えるうえで重要な意義を持つといえる。単にヒトに近縁であるという理由だけで調べるのではないのである。

このように霊長類のロコモーションの実験研究は増えつつある。しかしこれまでの霊長類ロコモーションの研究は水平方向の運動についてのみ行なわれたものが多く、垂直方向の運動については研究例数は少ない。霊長類は樹上に適応した動物であり、そのロコモーションは本来三次元的なものである。したがって実験的分析は水平方向について行うだけでは十分ではない。垂直方向のロコモーションの実験研究にも注意が向けられはじめたのは1970年代後半以降になってからである。

1 - 6 垂直木登り説

垂直木登りを重要とみなす考え方自体はそれほど新しいものではなく、例えばTuttle (1974) によればHooton (1946) も類人猿における木登りの重要性を指摘している。ただ、実験的研究や体系的な

フィールド観察は1970年代後半までみられなかった。この説は元来、ヒトとアンチプロノグレード（非伏位型）行動を示す真猿類の上肢・上肢帯の形態的類似を説明できる説として提唱されたものである。ヒトの上肢は広範な可動域と運動機能を持っており、ヒトの進化の過程に前肢を発達させる時期があったと仮定できる。この意味で、腕渡し説、半腕渡し説はヒトの上肢帯の発達や垂直な体幹位の獲得を説明するのに有力な説であった。ヒトの上肢、上肢帯の筋構造と腕渡しするもののそれが形態的によく似ていたため、比較解剖がヒトの進化の研究者にとって最も利用しやすい方法であった時代にこの腕渡し説は非常に有力なものになったのである。

しかし最近になってフィールドでの観察研究が進み、また様々な実験技術の進歩がロコモーションの運動学的分析に用いられるようになるにつれ、今まで明らかに腕渡しへの適応だと考えられてきた上肢の形態的特徴が、垂直木登りへの適応としてとらえることも可能だと考えられるようになってきた。

a フィールドでの観察研究

Fleagle (1976) はマレーシアでフクロテナガザルのフィールド観察を行い、この動物においては木登りが腕渡りに劣らず多くみられること、摂食時の移動や細い枝での移動ではむしろ木登りの方が多

くなることを示した。Mittermeier & Fleagle(1976)、Mittermeier (1978) および Fleagle & Mittermeier (1980) はクモザルについても同様に木登りが多くみられること、摂食時や細い枝ではやはり木登りが腕渡りを上回ると述べている。チンパンジーの樹上でのロコモーションにおいても、木登りの頻度が最も大きいことが報告されている (Susman *et al*, 1980)。また Mendel (1976) はウーリーモンキーの観察を行い、長い前肢や自由度の大きい肩関節は樹上での摂食に適応したものであり、観察中に腕渡りはほとんど見られなかったと報告している。Cant もクモザル (1986) やオランウータン (1987) を観察して、これらの種で 垂直木登りが多くみられることを報告している。このようにフィールドでの観察研究が進むにつれて、腕渡りは以前に考えられていたほど重要ではなく、また頻度も高くないことが明らかになってきた。もし腕渡りが特に多くみられるロコモーション様式でないとするなら、これらの動物の上肢の形態的類似性が腕渡りによってもたらされたものだとは考えにくい。腕渡りをまったく行わないロリスの上肢帯に「腕渡り的特徴がある」 (Cartmill & Milton, 1977) ことも腕渡り説の難点を強調している。こうした事実から、何人かの研究者はヒトや他の腕渡りをする動物、アームスイングをする動物の間にみられる上肢帯および上肢の形態的類似性は腕渡り以外の行動、特に木登りによるものだと考えてい

る (Fleagle, 1976; Cartmill & Milton, 1977; Mendel, 1976)。

b 実験的研究 1 前肢

垂直木登りについての最初の実験的研究はおそらく VanHorn (1972) の研究であろう。かれはテナガザルが垂直な支持体を登る様子を観察して、テナガザルの母指は腕渡りよりも木登りに適応していると述べた。1970年代後半に入り霊長類がロコモーション時にどのような筋を使っているかを筋電図を用いて調べる事が可能になると、アームスイング、腕渡りの際の前肢肢及び上肢帯の筋の活動が調べられるようになった。Stern *et al.* (1976) はクモザルとウーリーモンキーの上肢帯の5つの筋（広背筋、前鋸筋、三角筋、大胸筋尾側部、大胸筋頭側部）の筋活動を調べ、これらの筋が四足歩行時よりもアームスイング時によく活動することを発見し、これらの霊長類の上肢帯の筋系はアームスイングに適応していると考えた。しかし同時にとった垂直木登りの際の筋活動がアームスイング劣らず活発であることにも気づいていた。Jungers & Stern (1980) はテナガザルの速い腕渡りと遅い腕渡りおよび垂直木登りにおける上肢帯の6つの筋の活動を調べ、速い腕渡りではわずかな筋活動しかみられないこと、最も大きい筋活動は垂直木登りの際にみられたことを述べている。Stern *et al.* (1980a) と Stern *et al.* (1980b) はテ

ナガザルとホエザル、それにクモザルの前鋸筋、大胸筋の筋活動を調べ、そのいずれにおいても垂直木登りの際の筋活動が四足歩行よりもアームスイングに似ており、大きさではアームスイングを上回っていることを確めた。もし上に述べたように木登りにおいて上肢帯の筋が最もよく用いられるのなら、腕渡りやアームスイングよりもむしろ木登りが上肢帯の筋形態とつながりの深い活動だといえるだろう。Pleagle *et al.* (1981) はクモザルの上肢の3つの筋（上腕筋、上腕二頭筋、上腕三頭筋）の活動と尺骨背側面でのひずみを腕渡りと木登りについて調べた結果、それらが2つのロコモーション様式の間で似ていることを発見した。こうした研究成果から、今まで腕渡りをする上肢・上肢帯の特徴とされていた筋構成や支持張力に適応した骨といった性質は、木登りをする上肢・上肢帯の特徴にも等しく帰することができると考えられる。

c 実験的研究2 後肢

Prost は1980年にフィルム分析から、チンパンジーの垂直木登りが他のどんな行動よりもヒトの二足歩行に近いことを発見した。この垂直木登りにおいて、チンパンジーの膝関節、股関節は地上での二足歩行時よりも伸展していた。Prost は木登りに適応した動物はヒトの上肢帯に似た上肢帯とヒトの下肢帯に近い下肢帯を持つとし

て、ヒトの直立二足歩行の前適応は偶発的な二足歩行よりもむしろ垂直木登りであると述べた。Yamazaki & Ishida (1984) はテナガザルを用いて垂直木登り、水平棒上二足歩行および平地二足歩行を分析した結果、垂直木登りは体幹の直立と膝関節および股関節の伸展に寄与すること、水平棒上二足歩行は関節の運動パターンをよりヒトに近いものにすることを示した。Yamazaki & Ishidaは、ヒトの直立二足歩行に類似する運動が垂直木登り等の日常的な運動様式により獲得される可能性があるとして述べている。筋電図法による研究では、類人猿の大殿筋の筋活動を調べたStern & Susman (1981)、大腿四頭筋の筋電図を分析したJungers *et al.* (1983)、クモザル等の下肢の多数の筋活動を調べたVangor (1979; reviewed in Fleagle *et al.*, 1981) および Vangor & Wells (1983) らの研究があり、かれらはいずれも垂直木登り時の筋活動が二足歩行時の筋活動に似ていると報告している。

このように垂直木登りが他のロコモーション様式よりも二足歩行に似ていることが実験的研究によって明らかになってきた。これらの成果を根拠として、Prost (1980)、Fleagle *et al.* (1981) は別々に垂直木登り説を提唱した (図 1-1)。樹上性二足歩行説の提唱者であったTuttleも1981年の論文では垂直木登りを特に重要なロコモーション様式と考えている。

1 - 7 本研究の目的

前節までに述べたように、霊長類の身体の垂直移動すなわち垂直木登りは直立二足歩行の起源を論じるうえで重要なものであり、それゆえ最近注目を集めている。しかし実験的研究はまだ充分に行われているとはいえない。特に運動学的分析、力学的分析はほとんどなされていないに等しい。また被験体として用いられてきたのは類人猿と大型新世界ザルなど軀幹非水平（anti-pronograde）型行動を行う霊長類がほとんどである。軀幹非水平型行動とは真猿および類人猿のロコモーションを分類する用語であり、軀幹水平（pronograde）型行動に対立する概念である。後者では前肢に働く力は後肢と同様圧力であるが、前者では後肢と異なり張力が働く（Stern, 1976）。軀幹非水平型ロコモーションは前肢と後肢の機能分化を示しており、究極的な機能分化即ち後肢だけによる二足歩行の進化を考えるうえで興味あるものである。そのためこれまでの研究は主として軀幹非水平型の霊長類についておこなわれてきたわけである。しかし垂直木登りはほぼ全ての真猿類が行うロコモーション様式であり、また種によって多様である。直立二足歩行に到達しえたのがヒトだけであることを考えると、垂直木登りが直立二足歩行の獲得に関与したとしてもそれは全てのタイプの木登りあてはまることで

はない。したがってどのようなタイプの垂直木登りのどのような特徴が二足歩行に関係するのかを明らかにしていく必要がある。すなわちヒトに近い二足歩行を行い得る軀幹非水平型霊長類だけではなく軀幹水平（pronograde）型霊長類も含めたさまざまな種において、垂直木登り運動自体について多角的な解析を行い、その特徴を明らかにしていくことが重要である。

そこで本研究ではこの身体垂直移動すなわち垂直木登りについて総合的な解析を行い、霊長類におけるこのロコモーションと直立二足歩行の進化との関連を探ることを目的とする。解析には1－3節で述べた全ての方法、すなわち運動学的方法、力学的方法、生理学的方法（筋電図法）およびシミュレーションモデルによる方法を用いる。身体垂直移動における前肢および後肢についてのシミュレーションモデルは現在まで発表されていないため、本研究において関節に働くモーメント、筋力、関節に加わる力（関節伝達力）、エネルギー消費量、エネルギー効率を計算できるモデルを開発し、これを用いて解析を行うこととする。

被験体にはニホンザルとクモザルを用いる。ニホンザル（*Macaca fuscata*）は Napier & Napier (1967) によれば四足歩行を行なうものに分類されており、樹上および地上で主に四足性の移動を行なう。先行研究においても典型的な軀幹水平型霊長類として扱われて

きている。クモザル (*Ateles geoffroyi*) は新世界 (中南米) に棲み、アームスイングあるいは非軀幹水平型行動を行う。クモザルはまた後肢の筋構造がヒトによく似ていることから、多くの研究者によってヒトの祖先と類人猿の形態・行動について手がかりを与えるものと考えられている (Stern *et al.*, 1976)。さらにこの2種は、Kinura *et al.* (1979) が二足歩行について行なった霊長類内での分類では別々のグループに属しており、クモザルの方がヒトに近い二足歩行を行い得る (図 1-2)。これらのことから、垂直木登りにおける運動力学的特性の種間比較を行い、直立二足歩行の進化との関連性を探ろうとする本研究の被験体として、クモザルとニホンザルは適切であると考ええる。

第二章 運動学的・力学的解析

2-1 運動学的解析

A 緒言

運動学的解析は物体の質量やそれに加わる力を考慮しないで、質点あるいは物体の動きだけを幾何学的に解析するものであり、第一章に述べたようにロコモーションの解析方法のなかでは最もはやくから行われてきた。解析項目には歩幅、歩行周期、歩行速度、加速度、立脚時間比、遊脚時間比、各標点の時間的変位といった時間・距離に関するもの、関節角度、角速度、角加速度といった角度に関するもの等がある。力学的解析方法や生理学的解析方法に比べ器具・装置類も少なく比較的手軽に行うことができる方法といえる。しかし身体垂直移動（垂直木登り）に関しては、チンパンジーを用いて後肢の関節角度間の関係を調べた Prost (1980)、テナガザルの後肢の各関節角度を分析した Yamazaki & Ishida (1984) およびチンパンジーの四肢運び順を観察した石田 (1983) の研究があるのみである。Ishida *et al.* (1982) の報告によれば、Ishidaを中心とする研究グループが5種の霊長類における垂直木登りをフィルム撮影

し四肢の運び順等の分析を行ったようであるが詳細は公表されていない。そこで本研究ではニホンザルとクモザルを被験体に用い、垂直木登りの総合的な運動学的解析を試みた。

B 材料と方法

実験に用いた被験体は成体ニホンザル 3 頭と成体クモザル 1 頭で、各被験体の実験時の年齢および体重は表 2-1 に示す通りである。

表 2-1 被験体

	性別	実験時の体重 (kg)
クモザル	M	6.1-6.9
ニホンザル 1	M	7.1
ニホンザル 2	F	4.9-5.3
ニホンザル 3	M	7.7

体重に幅があるのは、実験が複数回におよんだためである。

実験のセッティングは図 2-1 に示す。被験体は直径 12cm、高さ 4 m の鉄製のポールを非牽引的に登っていく。ポールには滑り止めとして全表面にわたってフェルトを張りつけた。被験体が登る様子を側

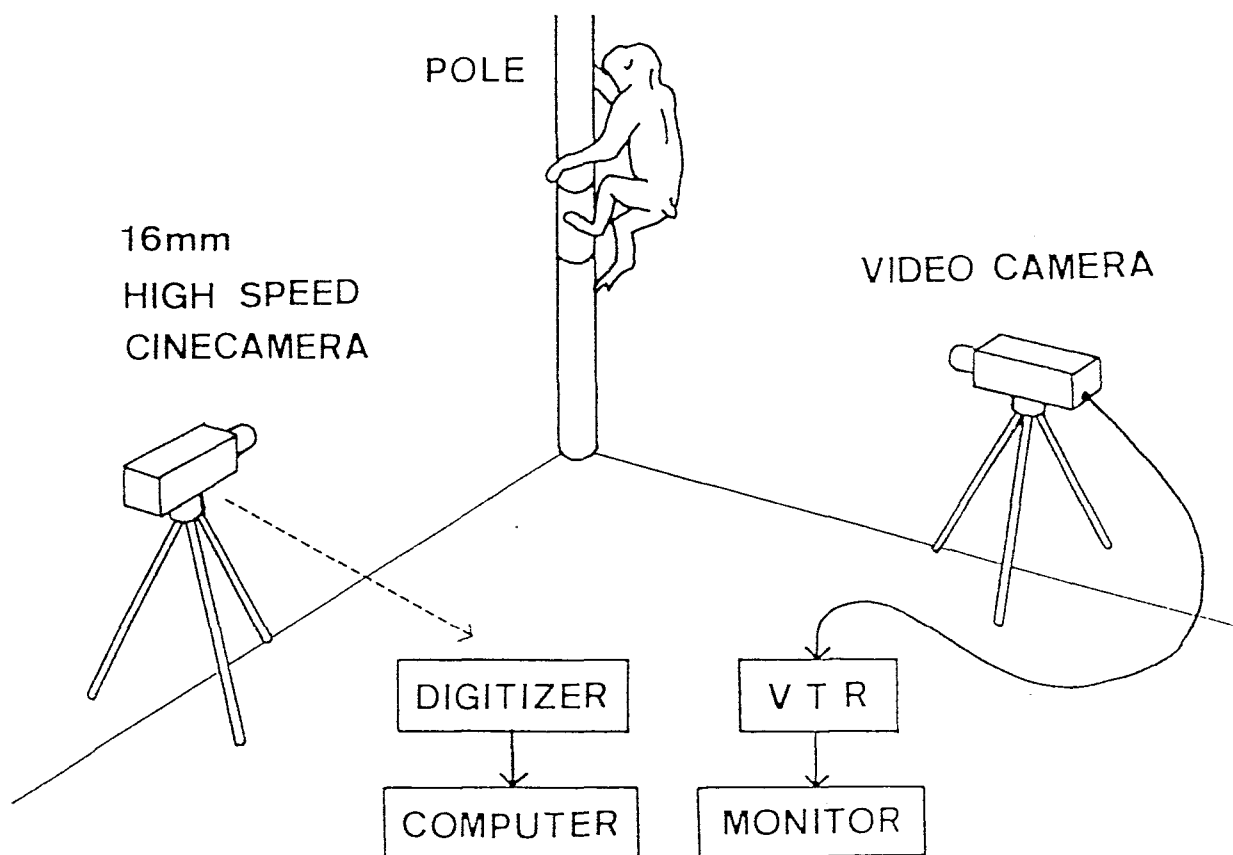


図 2-1 実験図

面から16mm高速度カメラ (Redlake ローカムカメラ 51-0002) を用いて毎秒75コマあるいは50コマで撮影し、矢状面内の運動を記録した。その際ボールのどの方向から登るかによって設定された計測平面から被験体がはずれ矢状面内の計測ができなくなることも起こりうるため、ボールを中心として16mmカメラから90度離れた位置においたビデオカメラの映像によって、そのような試行を解析から除外した (図 2-1)。

被験体には身体各部の時間的変異の計測点とするために、第5中足骨頭、足関節、膝関節、股関節、肩関節、肘関節、手根関節、それに第5中手骨頭の各点にあらかじめ速乾性白色ペイントおよび黒色マジックを用いて標点をつけた。これらの標点の2次元座標をディジタイザーを用いてフィルム的各コマ毎に読み込み、肩関節、肘関節、手関節、股関節、膝関節、足関節の角度を計算した。関節角度は図 2-2に示す定義により一歩行周期分について計算しうえて、四肢が支持体に接している期間と接していない期間に分けて示した。前者の期間は二足歩行や四足歩行では一般にスタンスフェイズ (立脚相) と呼ばれるが、垂直木登り時の前肢についてはStern (1976) 以降サポートフェイズという呼称が用いられているので、本研究でもこれを用いる。後肢については垂直木登り時においても、二足歩行や四足歩行時と同様にスタンスフェイズという用語が用いられる。

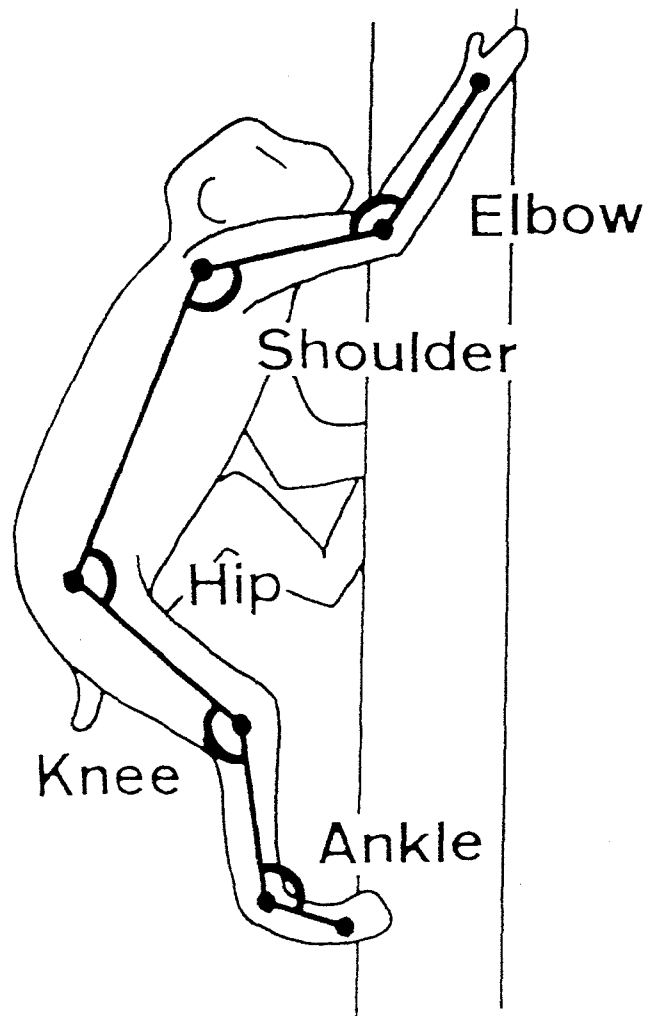


図 2-2 関節角度の定義
 手関節点、肘関節点、肩関節点、股関節点、膝関節点、足関節点、第五中足骨頭点を直線で結び、それらの直線の相対角度を各関節角度とした。肩関節と足関節以外においては、伸展時に関節角度が大きくなる。肩関節においては屈曲（前方挙上）、足関節においては底屈によって関節角度が増大する。

四肢が支持体に接していない期間については、前後肢ともスイングフェイズ（遊脚相）という用語が用いられているのでそれに従う。16mmフィルムからはさらに歩幅、周期、速度、立脚時間比（一歩行周期中スタンスフェイズが占める時間的割合）といった一般的な分析を行うとともに、四肢を運ぶタイミングやサポートパターン（身体の支持にどの肢を用いるか）も求めた。

四肢を運ぶタイミングについては不規則な歩行は除外し、シンメトリカルな歩行のみを分析した。第一章で述べたように水平四足歩行において霊長類の一般的な四肢の運び順はDiagonal sequence（後肢の次に対側の前肢が接地する運び順）であることが知られている。しかし四肢を運ぶタイミングについて詳しく分析した例は少ない。その中でHildebrand（1967）は図 2-3に示すような分類基準を作成し、歩容を分析している。これは後肢の着地から同側の前肢の着地までの時間が一歩行周期中で占める割合を計算することによって歩容を分類するもので、歩容を定量化できる利点を持つ。本研究でも四肢運びのタイミングについてはこの方法に従った。サポートパターンとは四肢によるの支持の状態を「4肢で支持」、「3肢で支持」、「対側の前肢と後肢で支持」、「同側の前肢と後肢で支持」、「1肢のみで支持」の5つのパターンに分け、それぞれが一歩行周期中に占める割合を示すものである。この分類についてはVilensky（19

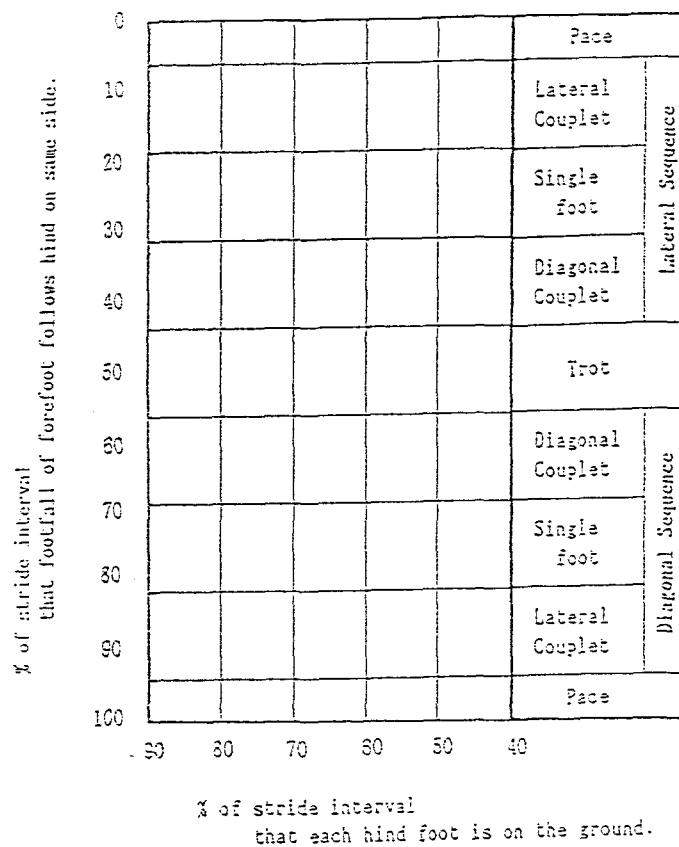


図 2-3 Hildebrandの歩容分類図

Hildebrand (1967) は歩容を分類するためにここに示す分類図を用いた。縦軸は後肢の着地から同側の前肢の着地までに要する時間が歩行周期に占めるパーセンテージを表し、これによって右列に示す歩容の категорияに分類する。例えば縦軸が 0% か100%に近い値をとる場合、前肢の着地は同側後肢と前後することになり歩容は同側前後肢が同期するPaceに分類される。対側の後肢は半周期位相がずれて運動していると考えるため、対側後肢の着地は50%の時点である。したがって縦軸が50%となる場合は、前肢は対側後肢の着地と前後することになり歩容は対側前後肢が同期するTrotとなる。0%と50%の間にある場合は、前肢の着地が50%の時点にある対側後肢の着地に先行することになり、歩容はLateral sequence (後方交差) 型 (図 1-4a) となる。50%と100%の間にある時は前肢の着地が対側後肢の着地の後になり、歩容は Diagonal sequence (前方交差) 型 (図 1-4b) である。さらにLateral sequenceとDiagonal sequenceのそれぞれの中でTrotに近いものをDiagonal couplet、Paceに近いものをLateral couplet、どちらからも等距離にあるものをSingle footに分類する。横軸は後肢の立脚時間比を示す。

89) に依った。

実験時において、可能な限り被験体の自由なロコモーションの記録を行ったところ、四足歩行と同じように四肢を交互に動かすウォーキングタイプの木登り以外に、ニホンザルでのみ四足走行時と同様に両前肢、両後肢をそれぞれ同期的に動かして跳ねるようにして登るバウンディング型の木登りがみられた。しかしウォーキングタイプの木登りしか行わなかったクモザルとの比較のためバウンディングのデータは解析から排除した。

C 結果と考察

時間・距離の因子

クモザルとニホンザルがポールを登っていく速度に差はみられなかった。しかし一歩行に要する時間（歩行周期）はニホンザルの方が短く、一歩行で進む距離（歩幅）はクモザルの方が長いという結果になった（表 2-2）。すなわちクモザルは少ない歩数・大きな歩幅のストライド型、ニホンザルは歩幅が短い分を歩数で稼ぐピッチ型で登攀を行っていたといえる。クモザルにおいて歩幅が長いのはクモザルの四肢が頭胴長に対してニホンザルより長い（Erikson, 1963; 図 2-4）ためと考えられる。

一歩行の中でスタンスフェイズが占める時間比（立脚時間比）を前肢と後肢で比較すると、クモザルにおいては後肢の値の方が大きくなり、後肢に強く依存していることがうかがえる。一方ニホンザルのこの値にはそのような傾向は見られなかった。

表 2-2 歩行周期、立脚時間比および重複歩幅の比較

		クモザル	ニホンザル1	ニホンザル2	ニホンザル3
歩行周期（秒）		0.92(0.06)	0.53(0.04)	0.69(0.20)	0.57(0.06)
相対重複歩幅	F	2.13(0.13)	1.75(0.14)	1.74(0.14)	1.89(0.09)
	H	2.09(0.18)	1.75(0.12)	1.67(0.18)	1.89(0.09)
立脚時間比（%）	F	64.0(2.9)	59.5(4.1)	69.5(4.1)	55.4(8.9)
	H	67.6(2.3)	61.2(5.3)	65.5(3.7)	58.2(6.3)

F：前肢、H：後肢

相対歩幅 = 重複歩幅 / 胴長

立脚時間比 = 立脚時間 / 歩行周期

括弧内の数値は標準偏差

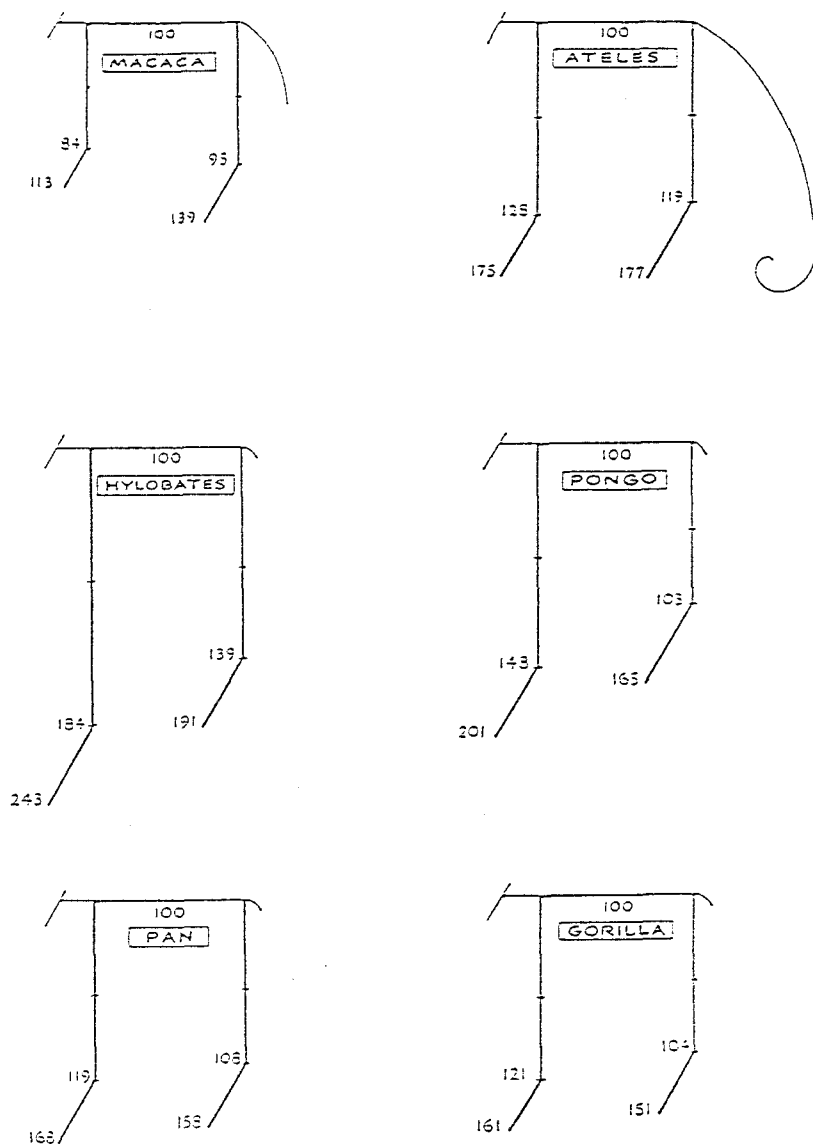


図2-4 霊長類のプロポーションの比較

胴長を100とした時の前肢の長さ（手部を含めた値と含めない値）と後肢の長さ（足部を含めた値と含めない値）を示す。

Ateles（クモザル）の四肢はMacaca（ニホンザルが属する属）の四肢に比べ胴長に対する比が大きい。類人猿においてもクモザルと同様に四肢は長い。

（Erikson、1963より）

姿勢

図 2-5は兩種の垂直木登りを図示したもの、図 2-6は各標点を直線でつないで得たスティックピクチャーで表したものである。前後肢の錯綜を防ぐためにスティックピクチャーは前肢と後肢を別々に示してある。体幹部の角度に注目すると、クモザルの方が体幹をより垂直に近い角度に保っていることがわかる。体幹部の直立は直立二足歩行の特徴の一つに上げられる。体幹部が水平か垂直かで重力の働く方向が90度変わるため、それに対する適応が必要となる。直立二足歩行の前駆モデルとして腕渡り節や垂直木登り説が提唱されたのも、ひとつにはこれらのロコモーションにおいて体幹部が垂直に近い角度になるからである。したがって体幹部がどの程度垂直に近いかということはその被験体における直立二足歩行の潜在的能力を知る目安の一つとなる。山崎ら（1980）は霊長類の二足歩行時における体幹部の角度を計測し、ニホンザルよりクモザルの方が「直立度」が大きく、直立二足歩行へのポテンシャルが高いと述べた。本研究の木登り時の結果も同様にクモザルにおいて直立二足歩行へのポテンシャルが高いことを示すといえる。

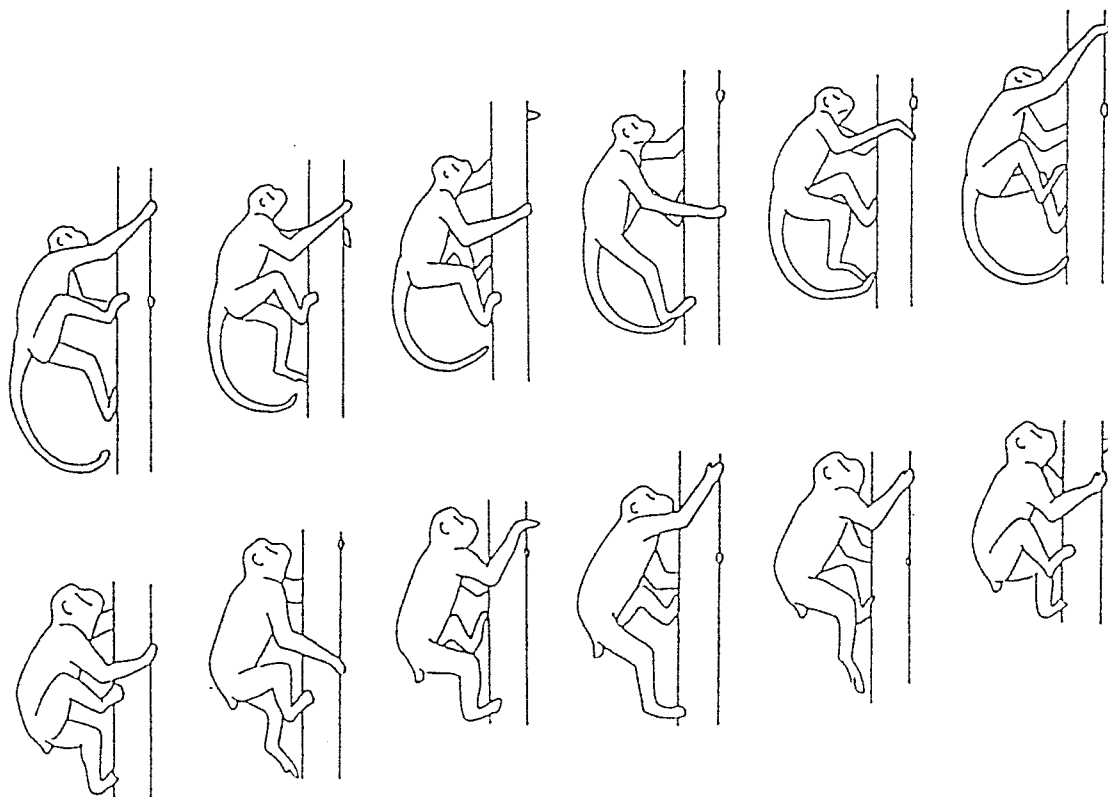


図2-5 クモザルとニホンザルにおける身体垂直移動（垂直木登り）
 上段がクモザル、下段がニホンザルであり、登っていく様子を
 左から右へと示している。

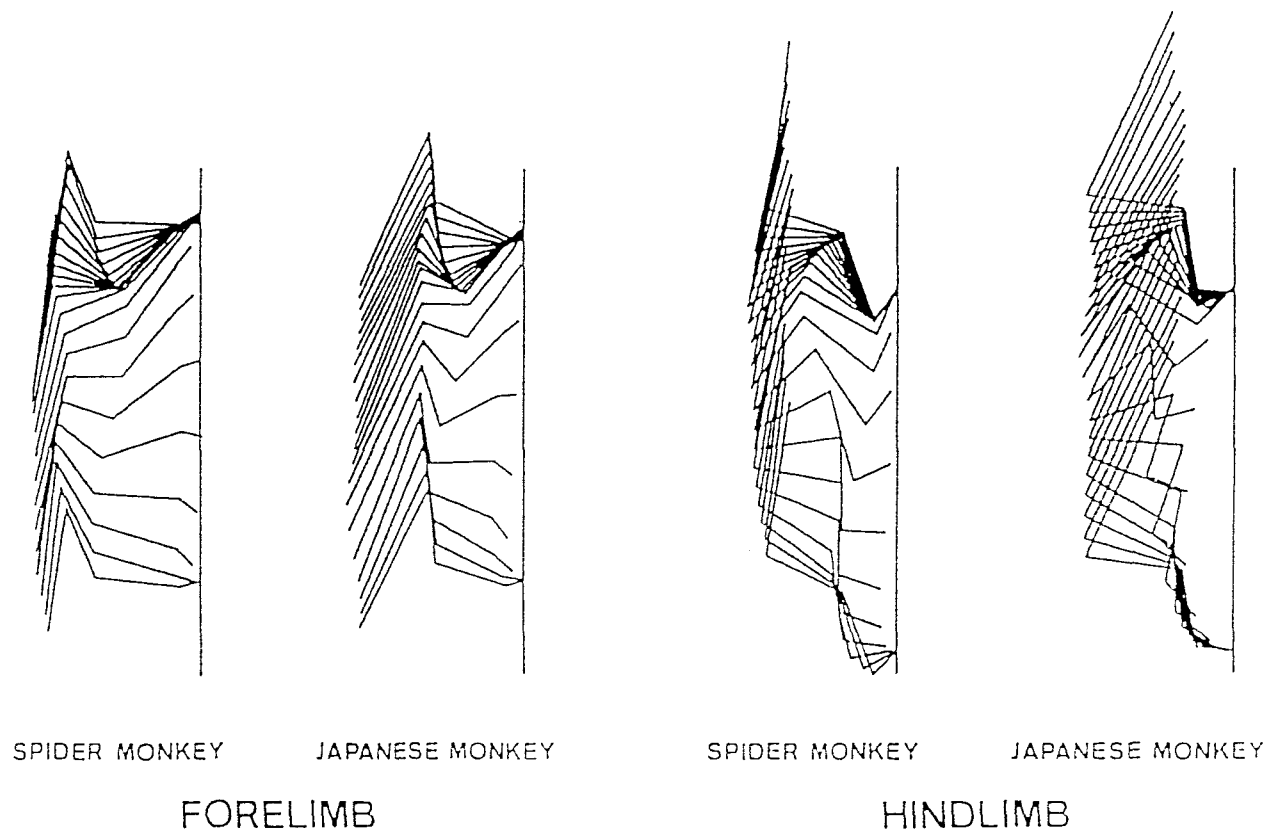


図2-6 身体垂直移動（垂直木登り）のスティックピクチャー
前後肢の錯綜を防ぐために前肢と後肢に分けて示す。
クモザルの体幹部角度がニホンザルに比べてより直立に近いことが
明確にわかる。

(Hirasaki et al, 1992より)

四肢運びのタイミング

図2-7Aはニホンザル3頭の垂直木登り時の四肢の運び順の結果をHildebrand (1967) の基準によって分析したものである。ただし相違点を明確にするためにHildebrandの図から少し変形したものをを用いている。図に示されるように非常に広範囲に散らばる結果となった。最も多く歩行が集中したのはDiagonal coupletの中のDiagonal sequence からSingle footにかけての領域である。つまり霊長類の水平四足歩行に典型的なDiagonal sequence型の順序で四肢を運び、その際対側の前後肢を同期的に用いることが多かったといえる。ただし同側前後肢を同期的に用いるLateral couplet もいくらかみられた。

クモザルの結果は図2-7Bに同様に示す。木登りにおけるクモザルのデータはニホンザルのものとは異なり、Lateral coupletの中のDiagonal sequenceから Paceにかけて集中している。すなわち運び順はニホンザルと同様霊長類の水平四足歩行に典型的な Diagonal sequenceであったが、前後肢の同期関係はニホンザルとは異なり、同側の前肢と後肢が時間的に近接して動いていた。

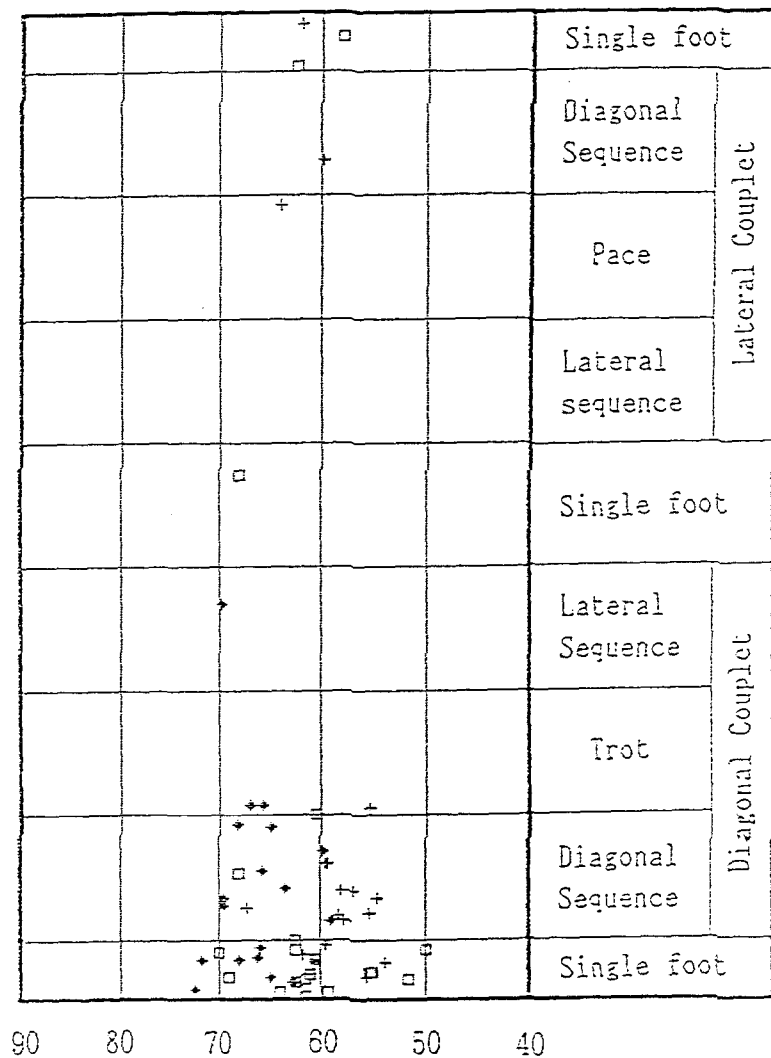


図2-7A ニホンザルの身体垂直移動時における四肢運びのタイミング

縦軸は後肢が支持体についてから同側前肢が支持体につくまでの時間が一歩行周期に占めるパーセンテージを表し、この値によって右列に示す歩容の分類を行う。横軸は後肢の立脚時間比である。

異なる3種のマークは3頭の被験体を示す。

歩行が集中したのはDiagonal couplet (対側前後肢同期) 型歩行でニホンザルの垂直木登りにおいては対側の前肢と後肢が同期的に動くことが明らかになった。運び順は霊長類の水平四足歩行において典型的なDiagonal sequenceであった。

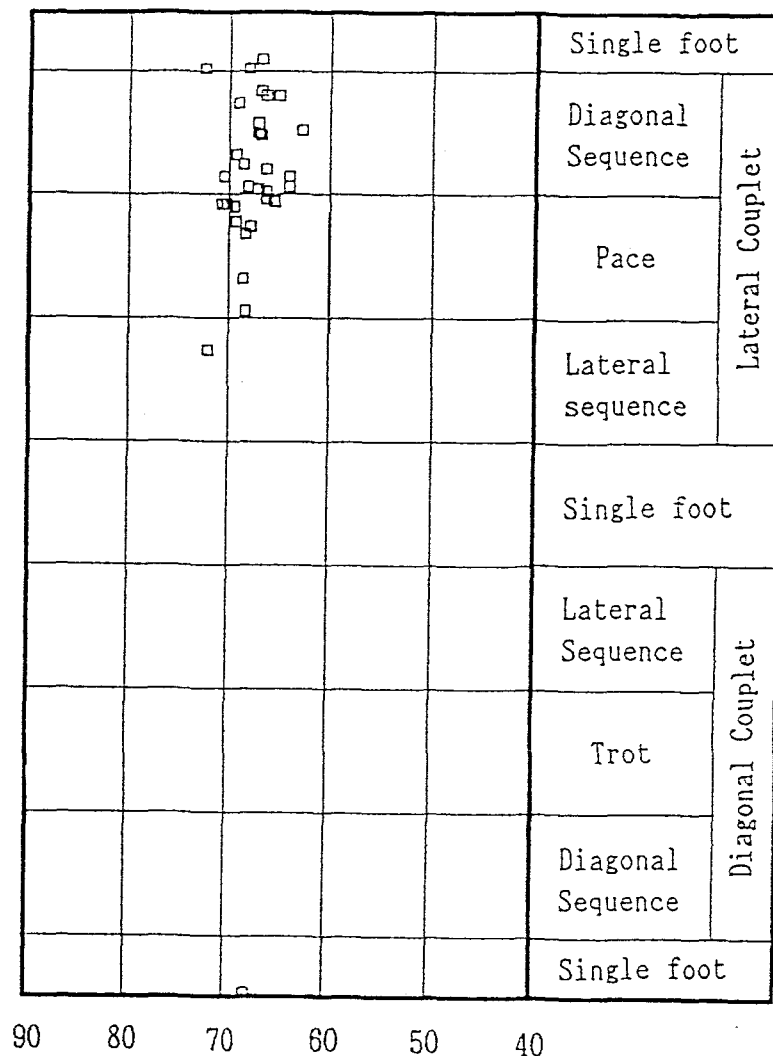


図2-7B クモザルの身体垂直移動時における四肢の運び順

縦軸、横軸については図 2-6Aと同様である。

歩行が集中したのはニホンザルとは異なりLateral couplet (同側前後肢同期) 型歩行であった。クモザルでは垂直木登り時に同側の前肢と後肢が同期的に動くことが明らかになった。運び順はニホンザルと同様、霊長類の水平四足歩行において典型的なDiagonal sequenceであった。

サポートパターン

表2-3 はニホンザルとクモザルの四肢の支持形態、すなわち四肢によるの支持の状態を「4肢で支持」、「3肢で支持」、「対側の前肢と後肢で支持」、「同側の前肢と後肢で支持」、「1肢のみで支持」の5つのパターンに分け、それぞれが一歩行周期中に占める割合を示したものである。ニホンザルのバウンディングのみにみられる前肢2本だけ、あるいは後肢2本だけによる支持は除外してある。4肢支持の比率が高く1肢支持のパーセンテージが低いことからクモザルの方がより多くの肢で支持するようである。さらに2肢支持の部分を見ると、ニホンザルでは対側前後肢支持の比率が高かったのに対し、クモザルでは同側前後肢支持の割合が高くなっている。これはニホンザルがDiagonal couplet（対側前後肢同期）型歩行を比較的多く用いていたのに対し、クモザルがLateral couplet（同側前後肢同期）型歩行をもっぱら行っていたという前節で示した結果と密接に関連するものであろう。

関節角度

図 2-8は垂直木登り時の各関節角度変化のグラフおよび各関節角度の定義である。縦軸は角度、横軸は1サイクル分の時間経過を表す。図の左側の SUPPORTとある部分は手がボールに接しているサポ

表2-3 四肢による支持形態（サポートパターン）の比較

				クモザール	ニホンザール1	ニホンザール2	ニホンザール3
4 肢				10.6(9.4)	1.0(3.1)	7.3(8.0)	1.4(2.6)
3 肢				42.3(16.2)	41.8(15.2)	55.2(19.0)	30.0(8.8)
2 肢	対側	F		1.7(3.1)	36.2(11.4)	31.3(15.4)	46.3(19.7)
	同側	H		45.5(10.8)	18.5(11.4)	6.1(7.0)	17.2(16.5)
1 肢				0.0	2.5(5.7)	0.0	5.1(6.4)

4 肢：4 肢による支持、3 肢：3 肢による支持、2 肢：2 肢による支持、
 対側：対側の前肢と後肢による支持、同側：同側の前肢と後肢による支持、
 1 肢：1 肢による支持
 括弧内の値は標準偏差

ートフェイズ、SANCEは同じく足がボールに接しているスタンスフェイズで、右のSWINGの部分は手あるいは足がボールから離れているスイングフェイズである。太い線がクモザル、細い3本の線がニホンザルを表す。

手関節は3次元的な可動域が広く、2次元的には捕えがたい動きをするためグラフには示していない。しかし観察によれば少なくとも2次元的には大きな差はみられなかった。

肘関節には、2種ともにおいてサポートフェイズ、スイングフェイズそれぞれに屈曲相と伸展相が1回ずつあり、角度変化のグラフW字型の変化パターンを示した。全体的に値はクモザルの方が大きかった。すなわちクモザルの肘関節の方がより伸展していたことがわかる。またサポートフェイズ後半の伸展およびスイングフェイズはじめの屈曲における角度変化量がニホンザルでより大きくなる傾向があった。サポートフェイズ後半の伸展は支持体であるボールを下方向に押しやる運動を生み出すことから、ニホンザルの前肢がクモザルの前肢に比べ推進により多く寄与している可能性が示唆される。直立二足歩行の獲得は前後肢が機能的に分化して、前肢がロコモーションから解放されることによって成し遂げられた。ニホンザルにおいて前肢が推進に寄与することは直立二足歩行への進化的傾向に逆行するものといえる。

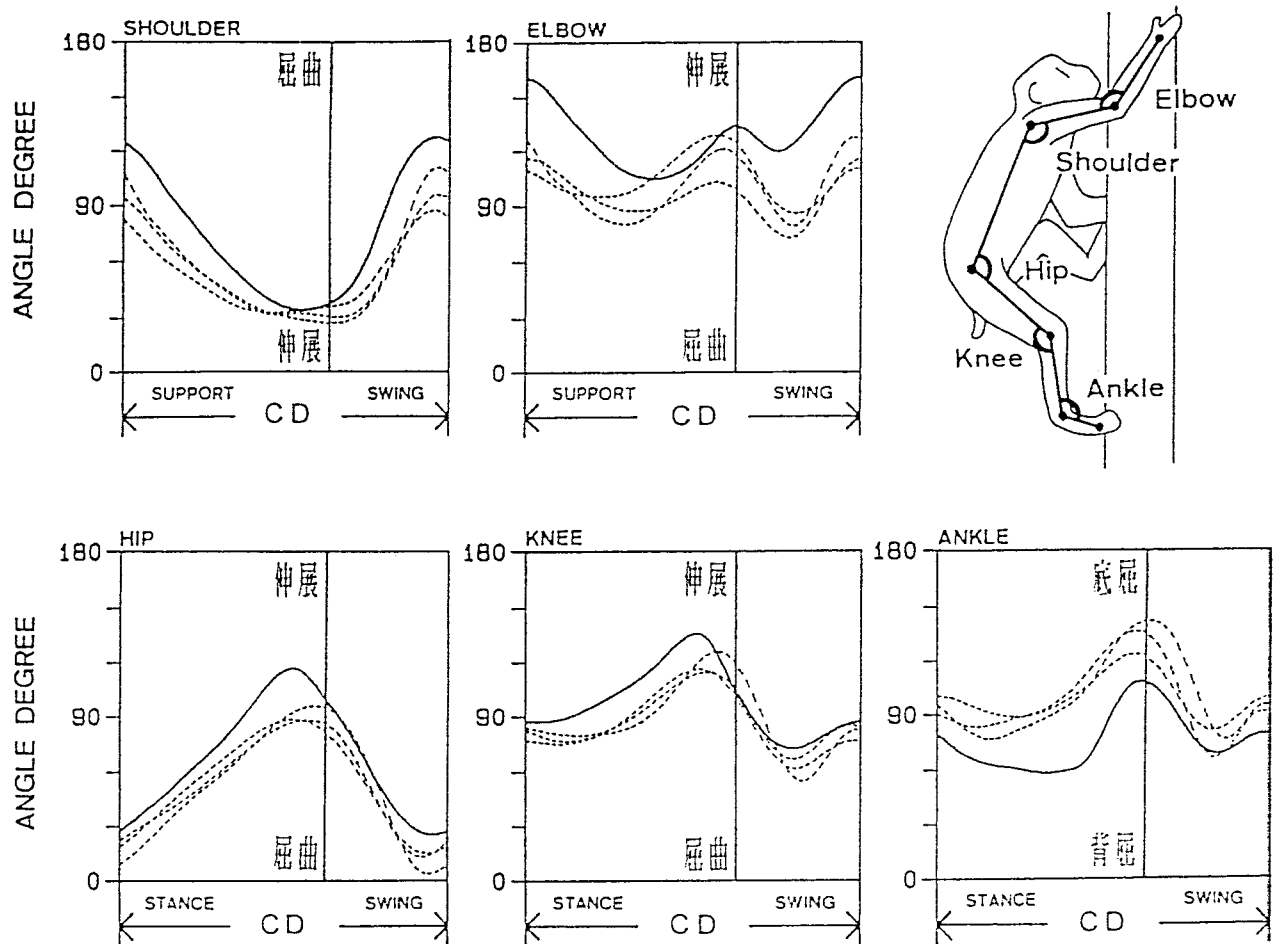


図2-8 身体垂直移動時における関節角度変化

縦軸は各関節角度の大きさ、横軸は時間経過を表す。

— クモザル、--- ニホンザル

SUPPORT: サポートフェイズ、STANCE: スタンスフェイズ、

SWING : スイングフェイズ、CD : 歩行周期

足関節を除く全ての関節でクモザルの方が大きい値を示した。

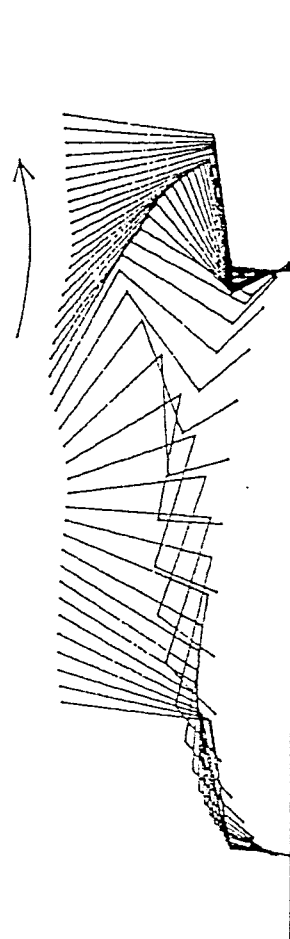
クモザルの足関節はスタンスフェイズの終盤に急激に底屈するが、これは足関節による強い蹴りだしが行われていることを示す。

(Hirasaki et al, 1992より改変)

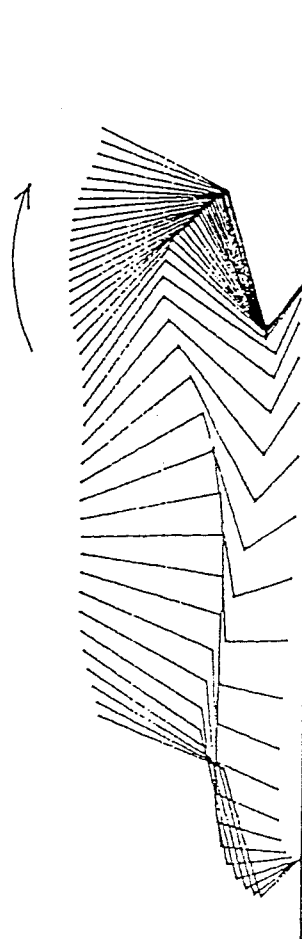
肩関節についてもクモザルの方が大きな角度を示しており、肩関節の屈曲（前方挙上）の度合いが大きかったことが明らかになった。ただし屈曲・伸展パターンには大きな差はみられなかった。

足関節は唯一クモザルの方が角度が小さくなった関節であった。ニホンザルの足関節がスタンスフェイズの中期から底屈し始めるのに対して、クモザルではスタンスフェイズフェイズの後半まで徐々に背屈し、足がボールを離れる直前に急速に底屈している。底屈が急速であることは足部による ” PUSH OFF（蹴りだし） ” が強く行われている可能性を示すものである。

膝関節では、ニホンザルの膝関節はスイングフェイズの終わりから始まった伸展をスタンスフェイズのはじめにおいて一旦休止し、わずかに屈曲した後に再び伸展していた。一方クモザルの膝関節はスイングフェイズ後半に行っていた伸展をそのまま続けていた。膝関節の運動にみられたこの違いは腰部の動きにも影響を与えていると考えられる。図 2-9は図 2-6のスティックピクチャーから体幹部にあたるスティックを取りのぞいたものであるが、足が支持体に接しているときの股関節点の変位の様相がクモザルとニホンザルでは逆になっている。クモザルでは後肢が支持体についているスタンスフェイズにおいて、股関節点は足と支持体の接点を中心とする弧を描くような軌跡を示す。一方ニホンザルの股関節点は、逆にスタン



JAPANESE MONKEY



SPIDER MONKEY

図2-9 身体垂直移動時における股関節点軌跡の比較

ニホンザル（右）においては、スタンスフェイズに膝関節が一旦屈曲するため股関節点の軌跡が右に凸の弧になる。クモザルではスタンスフェイズに膝の屈曲がみられず股関節点は左に凸の軌跡を描く。

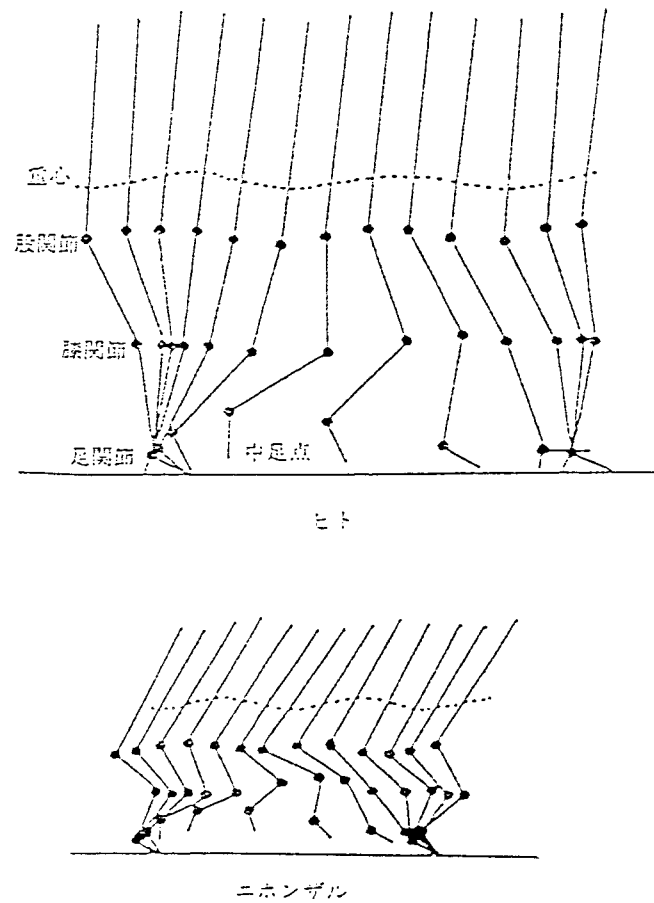


図2-10 二足歩行時におけるヒトとニホンザルの重心位置および
 股関節点軌跡の比較
 ヒトにおいてはスタンスフェイズでの股関節点の軌跡は上に凸の
 弧を描く。一方ニホンザルにおいては下に凸の弧となる。
 (山崎ら、1980より)

スフェイズの前半では支持体に近づき後半に支持体から遠ざかる軌跡を描く。先に示したように、ニホンザルではスタンスフェイズのはじめに膝関節が若干屈曲するため股関節点が支持体に近づくのではないかと考えられる。同様の現象が二足歩行においても山崎ら（1980）によって報告されている（図2-10）。ヒトにおいてはスタンスフェイズでの重心および股関節点の軌跡は上に凸の弧を描くが、ニホンザルでは下に凸の弧となっている。山崎らはニホンザルでは後肢の伸展筋が弱いため体重によって重心が落ち込むと述べている。本研究の結果からも、ニホンザルの後肢において伸展筋の働きが弱いことが考えられる。上記の点以外は両種の膝関節角度変化パターンはよく似ていたが、クモザルのグラフがより伸展位に位置しており、クモザルの膝関節の方が伸展していることを示していた。

股関節についても変化パターンは似ているがやはりクモザルの方が全体的に伸展位にあった。

D 他の種との比較

垂直木登りの運動学的解析例は緒言で述べたとおり少ないが、限られた中で本研究の結果をそれと比較してみた。図2-11はYamazaki & Ishida（1984）によるテナガザルにおける後肢の関節角度変化をクモザルおよびニホンザルについての本研究の結果と重ね合わせて示

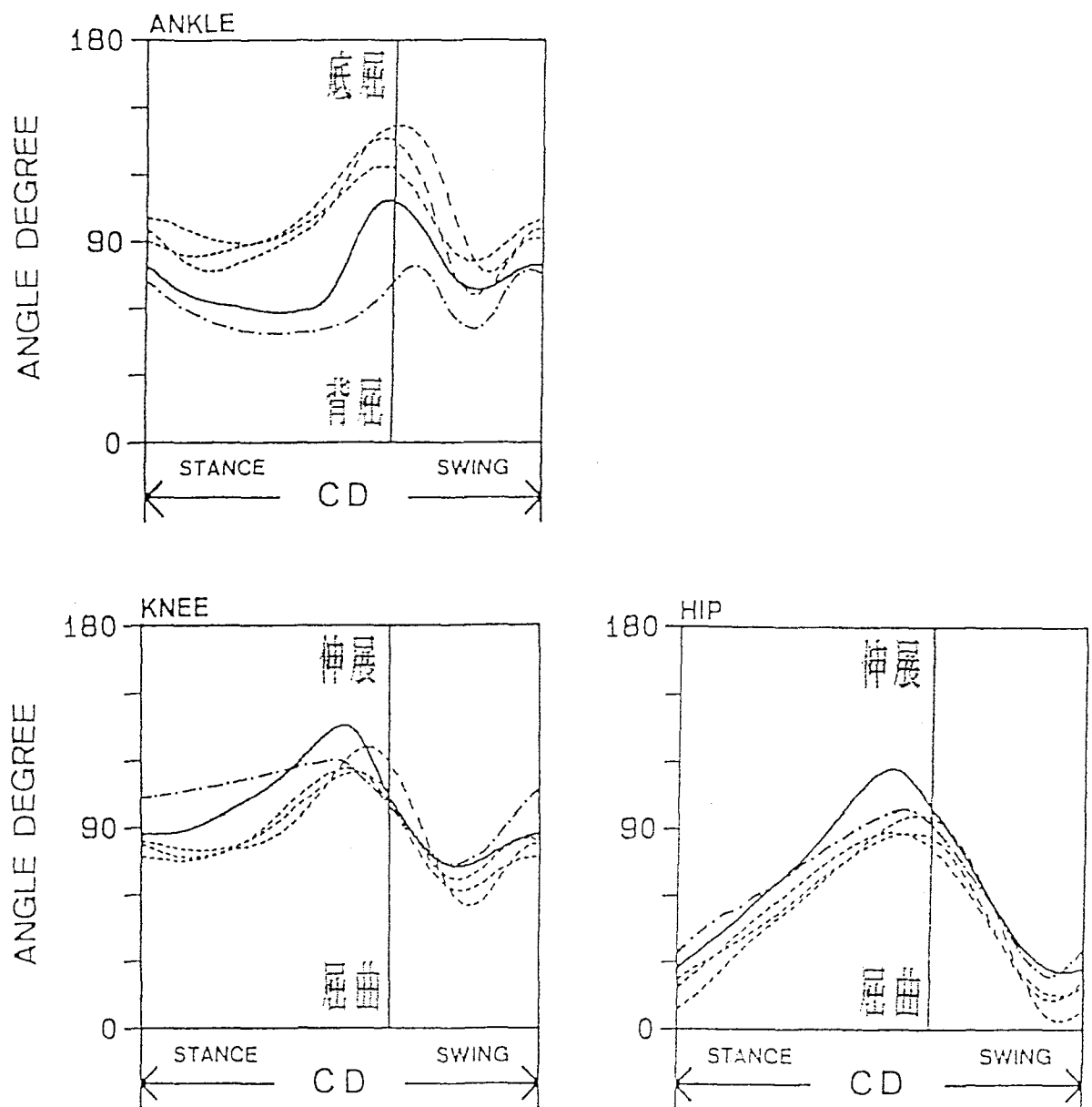


図2-11 テナガザル、ニホンザルおよびクモザルの関節角度の比較

— クモザル、— ニホンザル、··· テナガザル

テナガザルでは、膝関節においてスタンスフェイズに屈曲がみられないこと、足関節がスタンスフェイズ終盤まで背屈することからテナガザルの垂直木登り時の関節角度はニホンザルよりもクモザルに近い。

(Yamazaki & Ishida, 1984およびHirasaki et al, 1992を改変)

したものである。テナガザルにおいては股関節の伸展がニホンザルと同程度に小さいが、膝関節のスタンスフェイズ前半およびスイングフェイズ後半ではクモザルよりもよく伸展する。足関節においてはクモザルよりさらに背屈する。また膝関節にはニホンザルにみられるスタンスフェイズはじめの屈曲がみられない。足関節ではスタンスフェイズ後半まで底屈が認められない。以上の点からテナガザルの垂直木登り時における膝関節と足関節の角度変化パターンはニホンザルよりもクモザルに似ているといえる。後肢に限っていえば、クモザルの木登りとテナガザルの木登りがやや似ており、ニホンザルはそれら2種とは異なると考えられる。

膝関節についてはIshida *et al.* (1982)の要約によれば、Ishidaらの研究グループが、ニホンザルやヒヒの膝関節には”2フェイズの動きがある”のに対してチンパンジー、テナガザルおよびクモザルの膝関節は”1フェイズの動きしか示さない”ことを報告している。2フェイズの動きとは一歩行周期の間に屈曲・伸展が2回あることを意味する。Kumakura (1989)の霊長類4種を用いた分析にも同様の結果が示されている。ニホンザルにおいてはスタンスフェイズとスイングフェイズに一回ずつ屈曲・伸展を認めたが、クモザルにおいてはスタンスフェイズに屈曲を認めなかったとする本研究の結果はこれらの先行研究の結果とよく一致する。

また石田（1983）の観察によれば、チンパンジーは垂直木登り時において四肢の運び順はDiagonal seunce型であり、前後肢の同期関係は Lateral couplet（同側前後肢同期）型を用いる。四肢を運ぶタイミングにおいてはクモザルはチンパンジーと同様の傾向を示すといえるであろう。

E 小括

クモザルとニホンザルの垂直木登りにおける速度は同程度であったが、クモザルの方が歩幅、周期とも長く、ゆっくりとした動作・大きな歩幅で登るといえる。逆にニホンザルは小さな歩幅で素早く登っていた。四肢の支持形態からクモザルはニホンザルに比べ4肢あるいは3肢で身体を支持する比率が高かった。こうした特徴の故にクモザルの垂直木登りはニホンザルの木登りに比べ、より慎重であるような印象を与える。

関節角度の結果からは、クモザルの後肢の膝関節と股関節がニホンザルの関節に比べより伸展していたこと、足関節に強い蹴りだしを思わせる動きがみられることが明らかになった。股関節と膝関節の十分な伸展と足関節による強い蹴りだしはヒトの直立二足歩行の重要な特徴である。スティックピクチャーからはクモザルの体幹の方がより直立に近いことがわかった。また立脚時間比の比較からは、

クモザルの後肢の立脚時間比が前肢よりも大きく、後肢により多く依存していることが判明した。

これらを総合すると、クモザルとニホンザルの垂直木登りは明確に異なることが明かである。また限られたデータからではあるが、クモザルがチンパンジーやテナガザルと、ニホンザルがヒヒと似ているという傾向がみられた。さらにクモザルの方が後肢により多く依存していること、後肢の関節がより伸展していること、体幹部の姿勢がより直立に近いこと、スタンスフェイズ後半において強い蹴りだしを思わせる足関節の急激な底屈が認められることから、クモザルはニホンザルに比べ直立二足歩行へのポテンシャルを多く持つと考えられる。

2-2 力学的解析

A 緒言

生物がロコモーションを行うには、地面を蹴る、水をかくといったような外部環境に対する働きかけを行い、反力を受け取ることが必要である。ロコモーションのために行うどんな身体の動きもこの外部環境との作用・反作用のためのものであり、反力にはその生物のロコモーションの特徴が集約されているといえるであろう。身体垂直移動（垂直木登り）時の反力についても早くから興味をもたれ、静的な状態における力学について理論的研究から、垂直木登り姿勢においては前肢に張力、後肢に圧力が働くこと、四肢や体幹部の長さや登力の関係等が指摘されてきた (Badoux, 1974; Cartmill, 1974; Bock and Winkler, 1978; Preuschoft, 1990; Preuschoft *et al.*, 1991, 1992; Alexander, 1992)。しかし実際に垂直木登りを行っている間の反力を動的に計測するには特殊な反力計を必要とするため、実験的研究による成果は現在までほとんど発表されていない。この節ではポール型の特殊な反力計を用いて、ニホンザルとクモザルが垂直木登りを行う際に支持体から受ける反力を計測し、その結果を分析・比較する。

反力は実際には図 2-12a のように分布しているものであるが、こ

れらを合成するとbのように1本のベクトルがある特定の点（作用点と呼ぶ）に働く状況を仮定することができる。さらにcに示すように合成されたベクトルを3方向に分解するとそれぞれの方向の分力となる。ここでは登力計の制約上、また運動学的計測値との整合のために2方向の分力、すなわち垂直方向分力と水平方向分力およびその作用点を計測することとする。

図 2 - 1 2

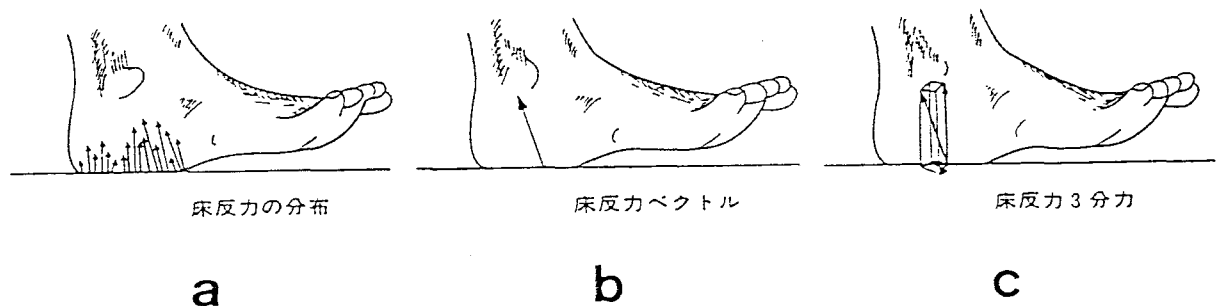


図2-12 反力およびその分力と作用点の概念

実際の反力はaに示すように分布しているが、それらを合成するとbに示すように、ある1点（作用点）に1つのベクトルが働いている状態を仮定できる。そのベクトルを分解すれば、各方向の分力が求まる。

（江原と山本、1989より）

B 材料と方法

被験体は成体ニホンザル3頭と成体クモザル1頭で、これらは運動学的解析において用いたものと同じである（表2-1）。

垂直木登り時の反力は円筒型の登力計（直径12cm高さ20cm）を用いて計測した。この登力計は小型霊長類の登力測定を目的として開発された（Yamazaki & Ishida, 1984）もので、ひずみゲージを利用して登力の上下方向分力と水平方向分力を計測することができる。また各出力から力の作用点を計算することも可能である（詳細は付録1）。登力計は同じ直径を持つ高さ4mのポールの中程の位置に設置した（図2-13）。登力計、ポールとも鉄製であるが、被験体が滑らないよう表面にはフェルトを張り付けてある。

登力計から得られた信号は動ひずみ測定器（共和電業 DPM-110B, DPM-601B）を通して増幅された後、データレコーダー（Shinkoh RCD-728）によってテープ上に記録され、同時にオシログラフにより波形データとして出力される。さらに被験体の運動との関連をみるために、2台のビデオカメラとミキサー（JVC KM-1500）およびタイムジェネレーター（FOR・A VTG-55）を用いて実験の様子をビデオカセットに記録した（図2-13）。被験体の運動は円滑なものとなるよう実験者の非牽引的誘導によって行った。またバウンディングタイプの木登りはニホンザルに時折みられるが、クモザルがまった

く行わないため解析から除外した。

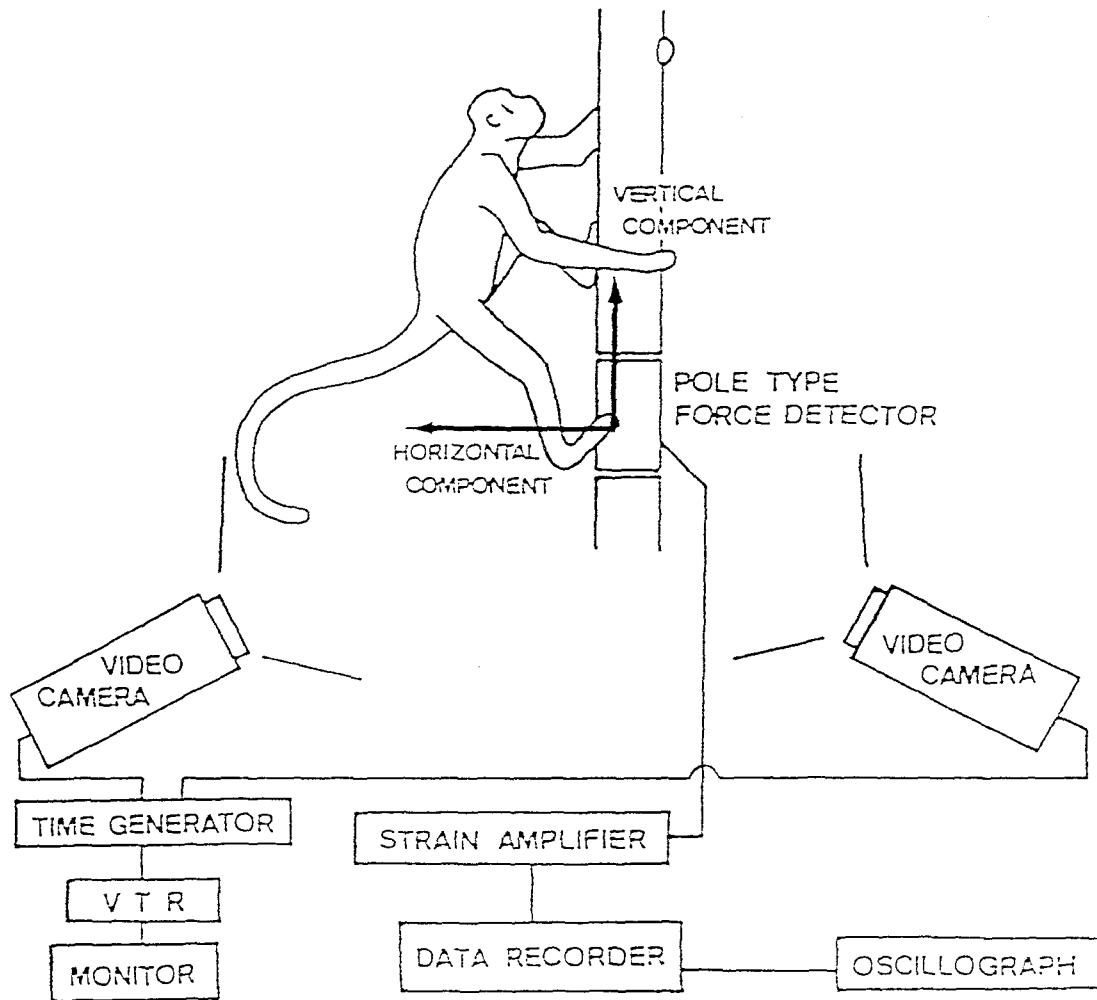


図2-13 実験図

C 結果および考察

登力

図2-14はクモザルとニホンザルにおける前肢および後肢の登力を水平方向分力と垂直方向分力に分けて示したものである。縦軸は体重で除して標準化した力の大きさを表す。横軸は時間経過で、各肢がボールに接している立脚相を示す。水平方向分力については、被験体の背側方向への反力（即ち被験体がボールを押す力に対する反力）をグラフでは正に、被験体の腹側方向への反力（即ちボールを被験体がボールを引く力に対する反力）をグラフでは負にとってある。垂直方向分力のグラフでは上方向への反力（即ち被験体がボールを下方向へ蹴る力に対する反力）が正である。

水平方向分力ではクモザル、ニホンザルとも前肢の力は負の方向、後肢の力は正の方向に働いていた（図2-14）。つまり、理論的研究（Badoux,1974; Cartmill,1974; Bock & Winkler,1978; Preuschoft, 1990; Preuschoft *et al.*,1991,1992; Alexander,1992）からの予測通り前肢には張力、後肢には圧力が働いていたことになる。力の大きさを比較すると、クモザルの前肢および後肢の値がともに体重の0.8倍以上となり、ニホンザルの値（前肢・後肢ともに体重の0.5倍前後）よりかなり大きくなっていた（図2-15A）。Preuschoft *et al.* (1992) は理論的な研究において、水平方向の力はボールと身体

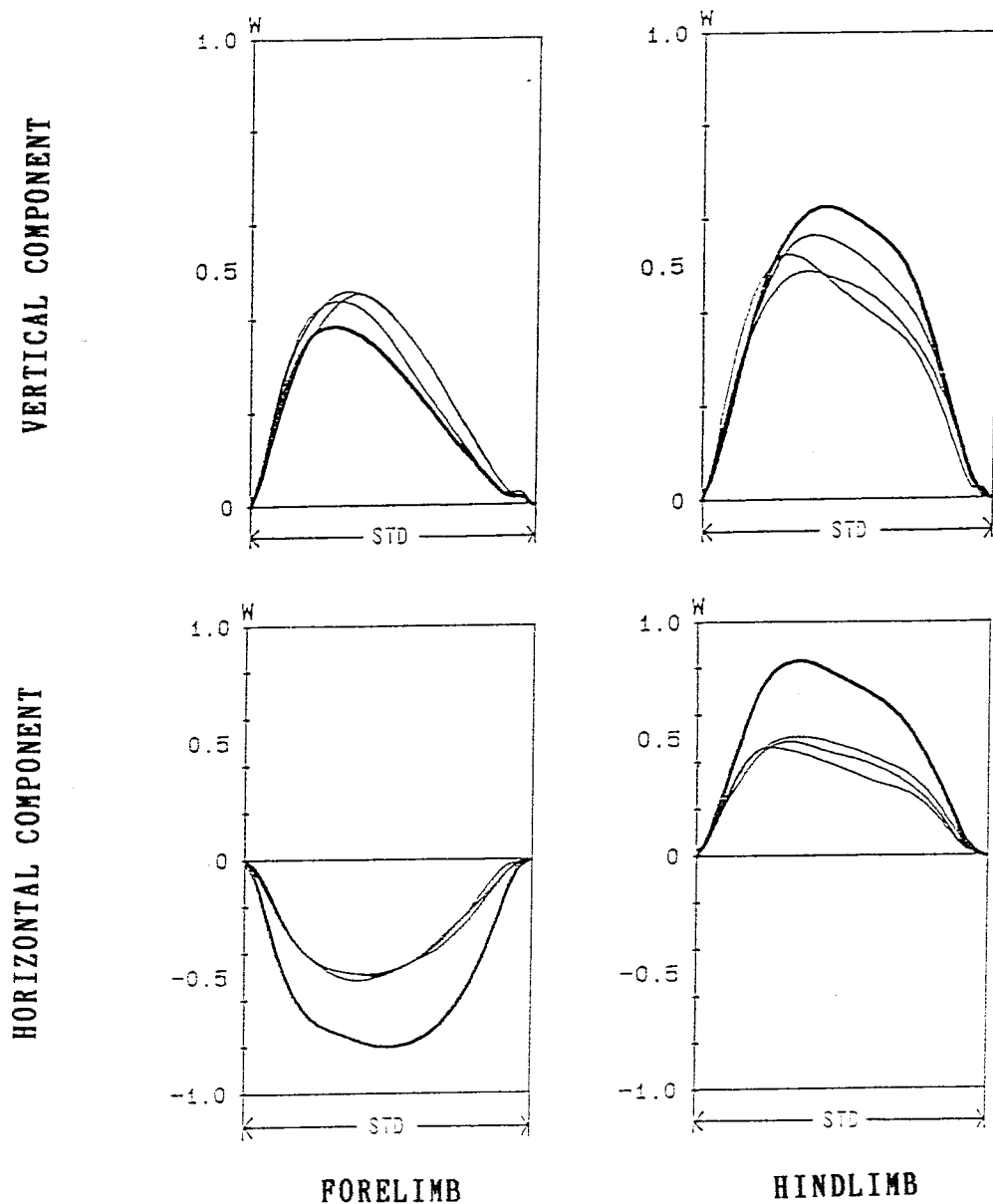


図2-14 身体垂直移動時における登力

— クモザル、 --- ニホンザル

グラフは、垂直分力については被験体が支持体に向下方向に及ぼす力をプラス、水平分力については被験体が支持体を押す方向をプラス、引く方向をマイナスにとってある。縦軸は力の大きさで、体重で除した値を示す。横軸は時間経過である。

垂直分力は前後肢とも下方向への力のみがみられ、水平歩行時のブレーキ成分に相当する波形はみられなかった。水平方向分力においては前肢は支持体を引く方向に、後肢は押す方向に働いていた。波形はいずれも一峰性で、ヒトの直立二足歩行時の上下方向分力にみられるような、強い蹴りだしを反映したピークはみられなかった。

(Hirasaki et al, 1992より)

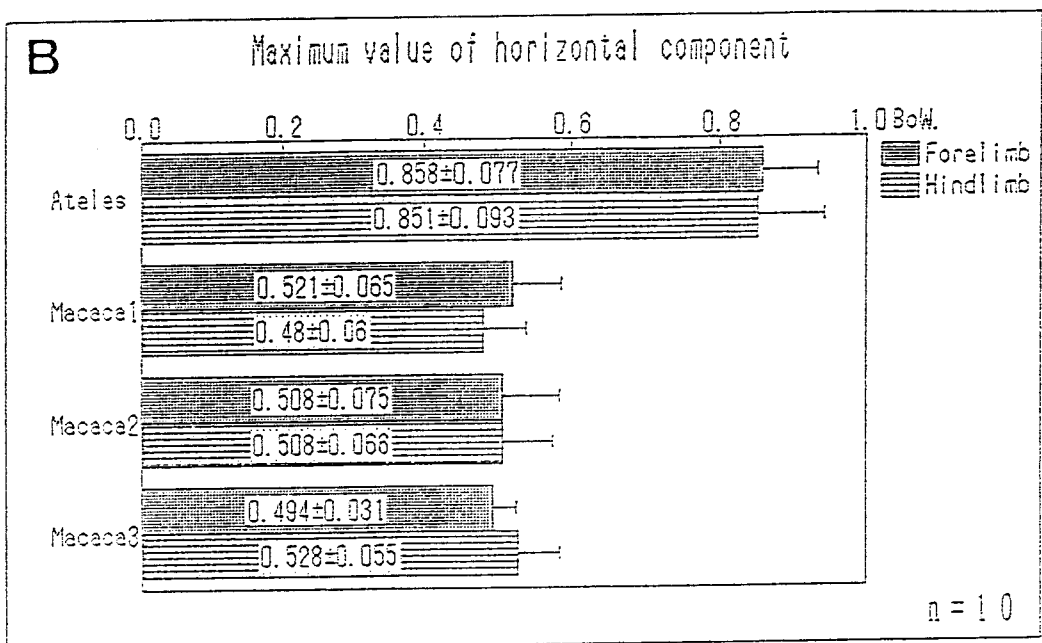
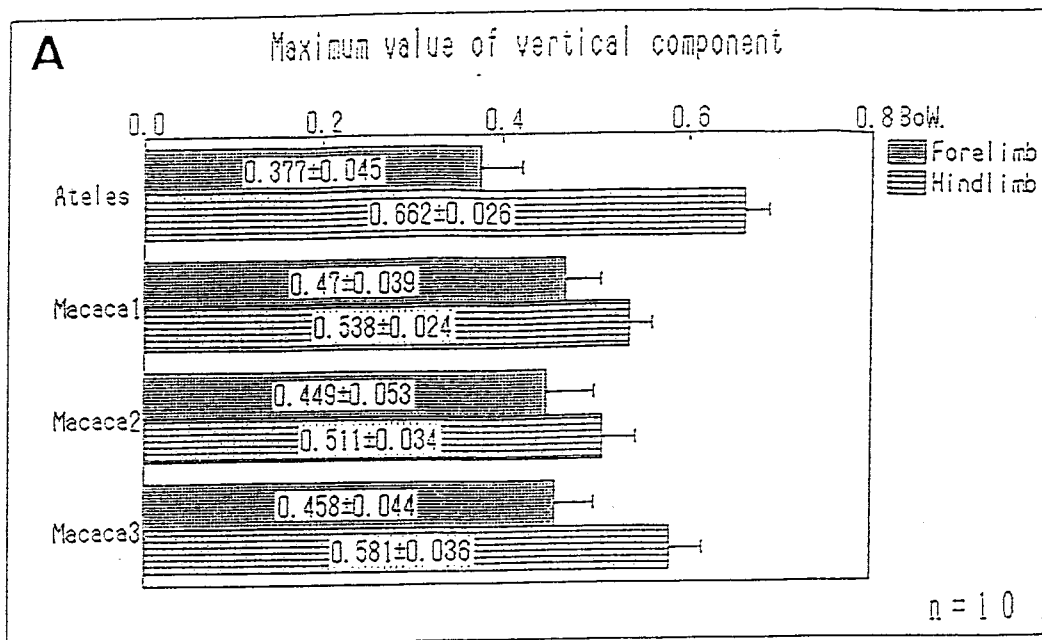


図2-15 身体垂直移動時における垂直分力と水平分力の最大値の比較
 横軸は力の最大値で、体重で除した値を示す。
 水平分力（B）では前後肢ともクモザルのほうが明らかに大きい。
 推進に直接寄与する垂直分力（A）においてクモザルの方が前後肢間の差が大きく、後肢により依存していることを示す。

重心の間の距離に影響を受け、身体重心がボールから遠ざかるほど水平分力は大きくなると述べている（図2-16）。本研究の被験体であるクモザルとニホンザルでは、図 2-4で示したようにクモザルの方が胴長に対する四肢の長さが長く体の重心がボールから遠く離れ、そのため水平分力が大きくなるのであろう。前肢と後肢の水平分力の比較では差はクモザル、ニホンザルともにみられなかった。

垂直分力のグラフはいずれも一峰性のものとなり、後肢において強い蹴りだしを示唆するスタンスフェイズ後半のピークは、いずれの種においてもみられなかった。また両種ともにブレーキ成分に相当する上方向への力はみられなかった。垂直分力大きさについてみると、前肢ではニホンザルで最大値が体重の 0.5倍弱であり、最大値が体重の 0.4倍弱であったクモザルを上回っていた。しかし後肢では逆にクモザルが最大値で体重の 0.6倍を越え、0.5倍強のニホンザルより明らかに大きかった（図2-14、15B）。つまり前肢と後肢の差はクモザルのほうが大きく、クモザルがニホンザルにくらべて後肢により多く依存していることがわかる。クモザルにおいては、ニホンザルより前後肢の機能分化、推進力の後肢依存の傾向が進んでいるといえる。

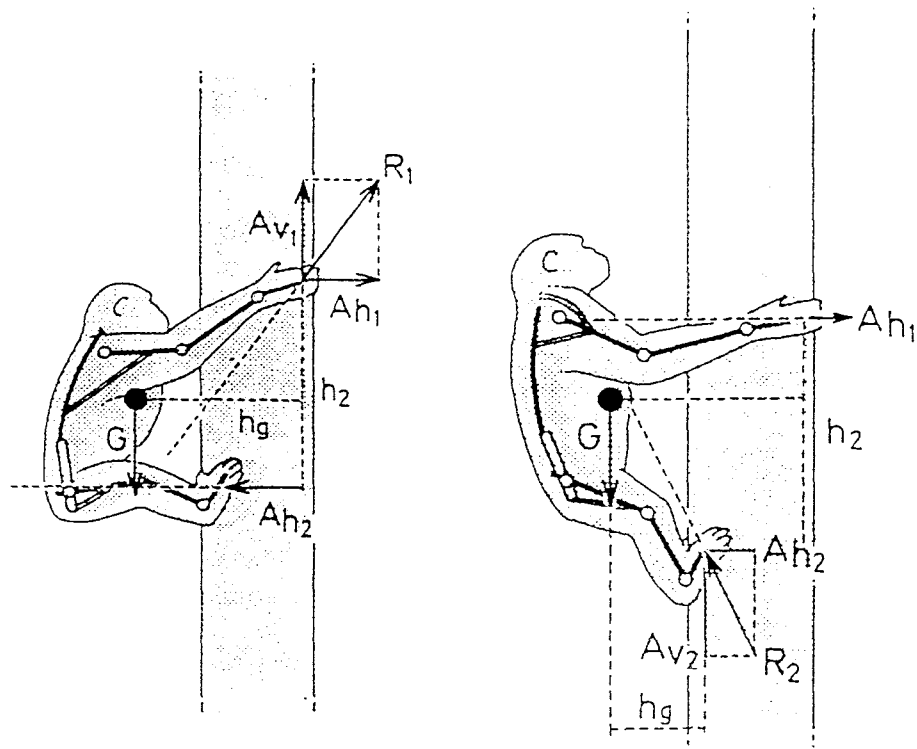


図2-16 垂直移動姿勢における静力学

A 体重が前肢によってのみ支えられており、後肢は水平方向の力だけを生みだしていると仮定した場合。このとき $G \cdot h_g = A_{h2} \cdot h_2$ が成立する

B 体重が後肢によってのみ支えられており、前肢は水平方向の力だけを生み出していると仮定した場合。このとき Aの場合と同様に $G \cdot h_g = A_{h2} \cdot h_2$ が成立する

いずれの場合においても、 G と A_{h2} がほぼ等しいとき、水平分力 A_{h2} の大きさは h_g に依存する

G は体重で h_g は G のレバーアーム、 A_{h2} A_{v2} は水平方向と垂直方向の分力、 h_g は A_{h1} と A_{v1} のレバーアームである

(Preuschoft *et al.*, 1992より)

作用点軌跡

図2-17は登力の作用点の上下方向成分のを対時間軸で表したものである。縦軸は力が作用点位置の上下方向座標を示し、上が足先方向、下が踵方向、スタンスフェイズの最初の時点での作用点位置をゼロにとってある。横軸は時間軸で、足がポールについてから離れるまでの期間を示している。図からクモザルとニホンザルの作用点軌跡の差異は明確である。ニホンザル、クモザルとも着地直後に作用点は後方（踵方向）へ移る。その後ニホンザルにおいては作用点はすぐに前方（足先方向）へ移動するのに対し、クモザルではスタンスフェイズ後半まで後方にとどまっていた（図2-17a）。したがってスタンスフェイズの中盤では、クモザルの作用点はより踵に近い位置に、ニホンザルのそれはより足先に近い位置にあった。クモザルの作用点はその後、スタンスフェイズの終盤に急速に前方へ移動しており、これは足関節による強い蹴りだしを示すものではないかと推測できる。足関節による強い蹴りだしはヒトの直立二足歩行の特徴の一つであり、その際の作用点軌跡は図2-18に示すようになる。ヒトの場合は踵で接地するため、作用点は踵から始まって立脚相中期に足の中央よりやや足先寄りのところで一旦とどまる。その後足先にむかっては急速に移動するのであるが、この急速な作用点の移動が足関節底屈による強い蹴りだしを反映するものである。し

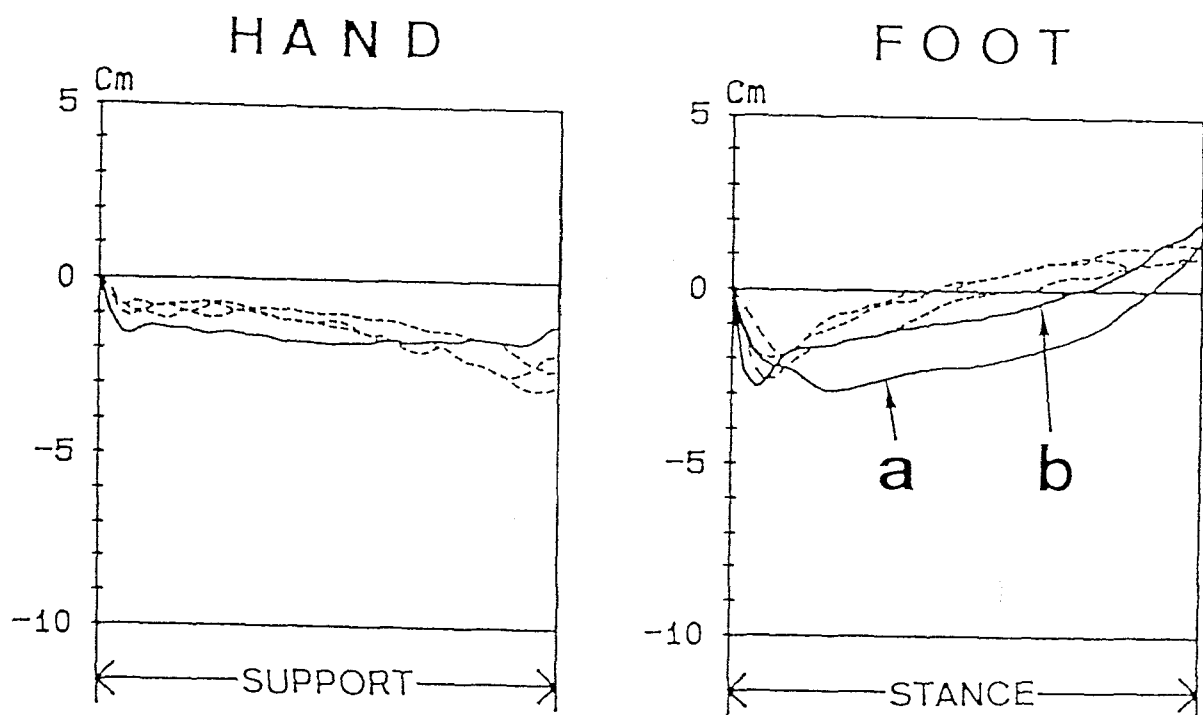


図2-17 反力の作用点軌跡

— クモザル、 --- ニホンザル

縦軸は作用点位置の上方向の位置変化を示し、手（足）が支持体に接した時点における作用点位置をゼロに、足先方向をプラス、踵方向をマイナスにとってある。横軸は時間軸である。

ニホンザルの手の作用点は下方へ移動していく。前肢が支持体を下方へ押して推進に寄与していると考えられる。

足の作用点軌跡では後半において2種間に差がみられ、クモザル作用点が急激に足先方向へ移動していることから、足関節による強い蹴りだしが行われていることが考えられる。

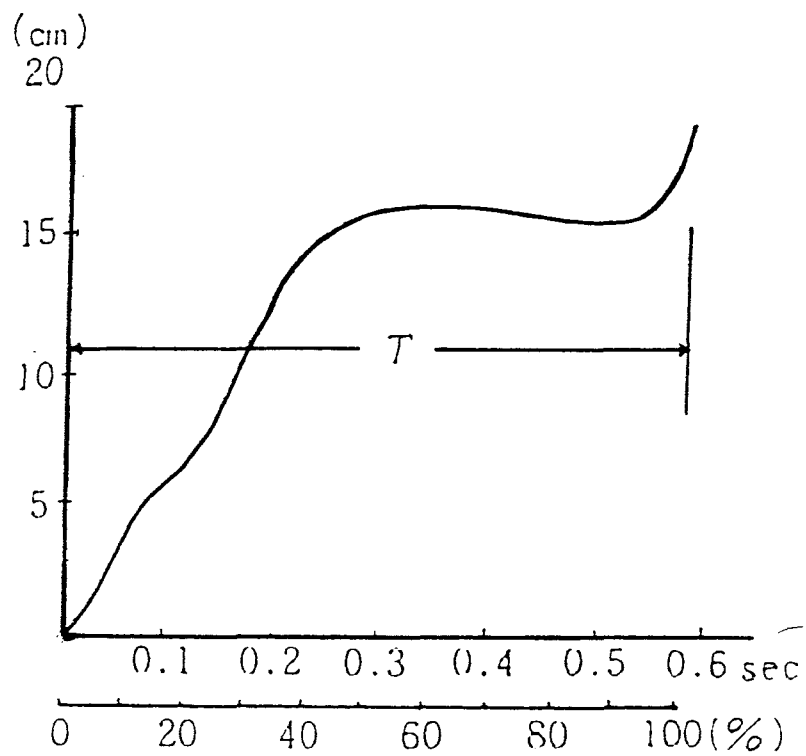


図2-18 ヒトの直立二足歩行時における前後方向作用点軌跡
 後半における急激な足先方向への変化は足関節による強い蹴りだしを
 反映する。 (数藤ら、1975より)

たがってクモザルの作用点軌跡にみられるスタンスフェイズ終盤の急速な足先方向への移動も、足関節による強い蹴りだしを示すものと考えられる。ニホンザルでは立脚期後半の作用点の移動はそれほど急激でなく、したがって蹴りだしも強いものではないであろう。ヒトの直立二足歩行に重要な強い蹴りだしと同様の動きが示唆されることから、クモザルの後肢の方がニホンザルより直立二足歩行の潜在的能力が高いといえる。

クモザルにおいてはまれにスタンスフェイズの初期に作用点が前方へ移動してしまう歩行もみられた（図2-17b）が、その場合においてもスタンスフェイズ終盤における作用点の前方への移動はニホンザルよりも急激なものであった。

手の作用点位置は、両種ともにサポートフェイズを通じて徐々に下方に移る。これはおそらくポール表面で手が若干滑るせいである。2種間の差はサポートフェイズの終盤にみられ、ニホンザルの前肢の作用点がクモザルに比べ下方に大きく移動していた。これはニホンザルの前肢の垂直分力がクモザルの前肢のものより大きかったことを反映しており、ニホンザルの前肢が大きな力でポールを下方に押し推進力を得ようとしているためと考えられる。すなわちニホンザルの前肢の方が推進により寄与していることを示す。前肢が推進に大きく寄与することは、前後肢の機能分化、推進力の後肢依存の

傾向に逆行するものといえる。

D 小括

登力の比較からクモザルはニホンザルに比べ後肢により多く依存していることが明らかになった。第一章でも述べたように後肢に体重が多くかかるのは霊長類における一般的な特徴であり（岩本と富田, 1966）、前肢と後肢の機能分化の進化的傾向を示す。Reynolds (1985) はクモザルやキツネザルの四足歩行時の床反力垂直分力の積分値を調べ、クモザルにおいて後肢依存の傾向が強いことを示している。また Kimura *et al.* (1979) はクモザルやチンパンジーなど軀幹非水平 (anti-pronograde) 型行動を行う霊長類は、ニホンザルやヒヒのような軀幹水平 (pronograde) 型行動を示す霊長類よりさらに多くの体重を後肢で支持していると述べている。本研究の結果は垂直木登りにおいても同様の傾向がみられることを明らかにした。前後肢の機能分化と後肢依存の傾向を究極的に進めたのが直立二足歩行であることから、クモザルの方がニホンザルより直立二足歩行へのポテンシャルが高いといえる。

また作用点軌跡の結果は、クモザルの足がニホンザルに比べヒトに近い強い蹴りだしを行っていることを示唆している。登力には蹴りだしを反映する明確なピークはみられなかったが、クモザルの後

肢の動きはニホンザルよりヒトの直立二足歩行の下肢の動きに近いといえるだろう。

第三章 筋電図法による解析

A 緒言

第一章でも述べた通り、筋電図法による霊長類ロコモーションの研究は、ロコモーションにかかわる筋の活動を直接的に知ることができるという利点を持つ。このため1970年代以降の日本とアメリカにおいてこの方法を用いた実験が数多く行われるようになった (*eg.* 石田, 1971; Ishida *et al.*, 1974; Okada & Kondo, 1980; Tuttle *et al.*, 1974a, b, 1978a, b, 1979)。

身体垂直移動（垂直木登り）に関してもニューヨーク州立大のグループを中心に研究が進められている (*eg.* Stern *et al.*, 1976, 1980a, 1980b, 1981, 1993; Vangor, 1979; Vangor *et al.*, 1983; Jungers *et al.*, 1980; Larson, 1988; Larson *et al.*, 1986)。しかし今のところ、そのほとんどが被験体に軀幹非水平 (anti-pronograde) 型行動を示す霊長類を用いていた。軀幹非水平型ロコモーションは前肢と後肢の機能分化を示しており、究極的な機能分化即ち後肢だけによる二足歩行の進化を考えるうえで興味あるものである。しかし垂直木登りの特徴を明らかにするためには比較のために軀幹水平型行動を示す霊長類についても詳しく調べ、それぞれの垂直木登り

の特性を明らかにすることが重要である。そこで本研究では躯幹水平型のロコモーションを主に行うニホンザルにおいて、運動に関与する18の筋の垂直木登り中における活動電位を記録し関節運動との関連を分析し、クモザルを中心とする躯幹非水平型霊長類との比較を行った。

B 材料と方法

6才のオスのニホンザル1頭（成体オス、体重、7.8 kg）を被験体として用い、僧帽筋頭側部、広背筋、三角筋肩甲棘部、三角筋鎖骨部、大胸筋尾側部、上腕二頭筋、上腕三頭筋長頭、上腕三頭筋外側頭、前腕橈側筋群、前腕尺側筋群、殿筋群、腸腰筋、大腿二頭筋（下腿付着部）、大腿直筋、内側広筋、前脛骨筋、腓腹筋について、垂直木登り時の活動電位を記録した。

実験の設定は図 3-1に示す。垂直に立てられた高さ4 m、直径12 cmのポールを被験体であるニホンザルが非牽引的に登る際の筋活動を、あらかじめフローセン麻酔下において被験体に装着しておいた表面電極（銀／塩化銀電極 直系12mm）および小型テレメーター（日本光電 ZB-241G）および受信アンプ（日本光電 ZR-601G）を用いてデータレコーダー（Shinkoh RCD-728）上に記録した。計測例（上腕二頭筋と上腕三頭筋外側頭）を図 3-2に示す。筋活動の記録

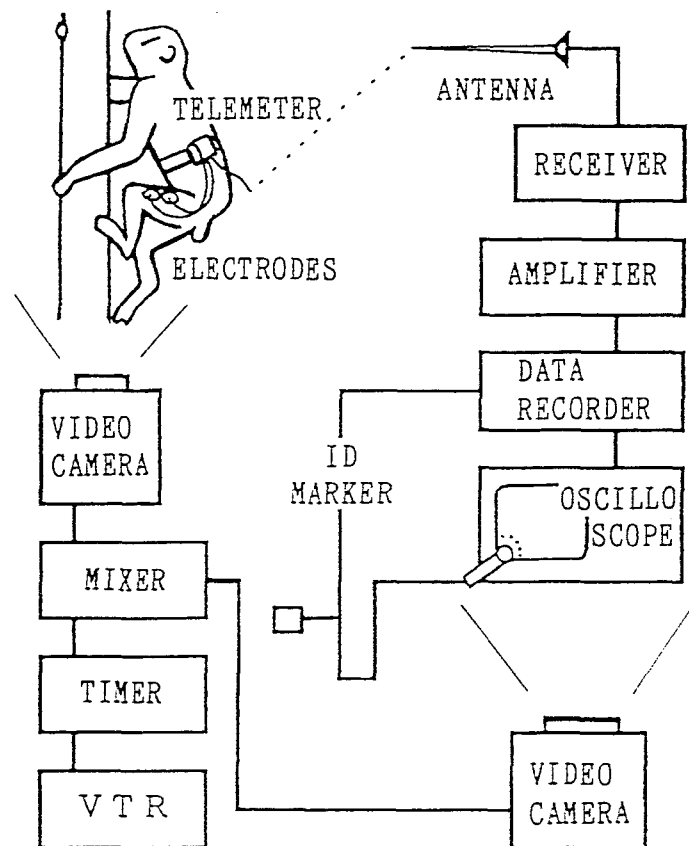
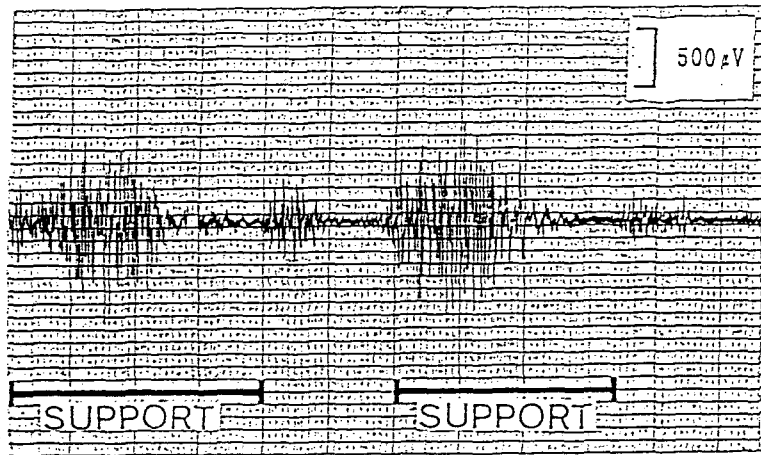
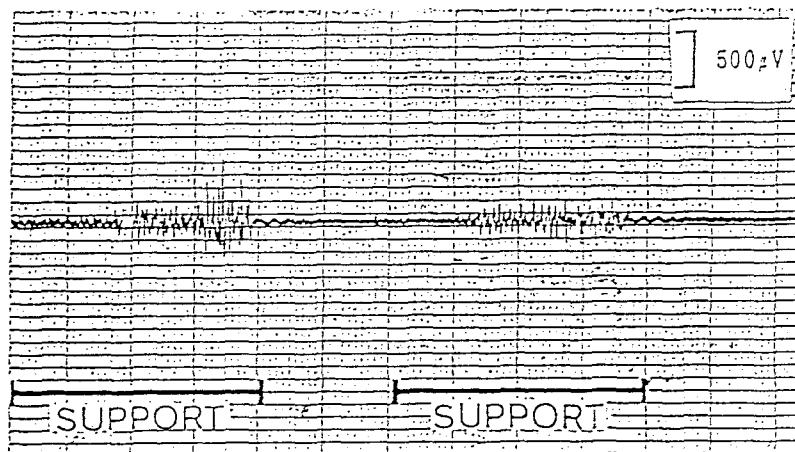


図 3-1 実験のブロックダイヤグラム



上腕二頭筋



上腕三頭筋外側頭

図 3-2 筋電図の出力例

と同時に被験体の運動の様子およびオシロスコープ上にモニターした筋電図信号をそれぞれビデオカメラで撮影し、ミキサーにより合成したうえでビデオテープ上に記録した。データレコーダーとビデオテープレコーダーの同期をとるために、双方の音声トラックに同一の音声を記録するとともに、データレコーダーには直流信号、ビデオテープレコーダーには発光ダイオードの光信号を同一スイッチにより印加した。

ニホンザルは、両前肢および両後肢をそろえて登るバウンディングタイプのクライミングと四肢を交互に動かすウォーキングタイプの垂直木登りを行うが、今回は他種との比較および四足歩行との比較が可能なウォーキングタイプのみを取り上げた。

C 結果および考察

前肢の筋

大胸筋、広背筋、僧帽筋、三角筋肩甲棘部および三角筋鎖骨部の結果を図 3-3に示す。それぞれの筋について運動の1サイクル分を示している。横軸は時間であり、SUPPORT前肢が支持体に接しているサポートフェイズ、SWINGは前肢が支持体から離れ進行方向へ運ばれるスイングフェイズを表す。筋活動と比較するために、第二章Aで得た肩関節の角度変化を同一時間軸に示す。

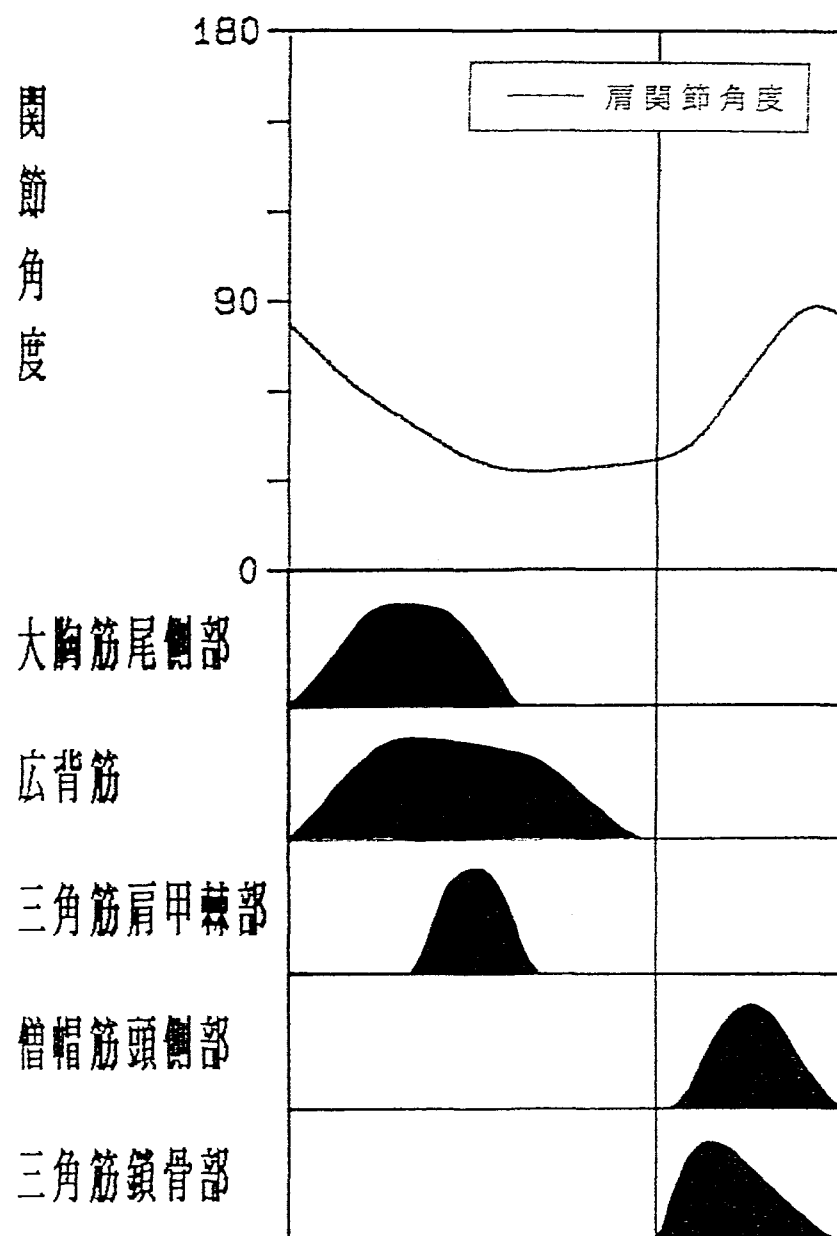


図 3-3 前肢の筋電図と関節角度 1

大胸筋は、今回は尾側部を計測した。サポートフェイズの前半に働いていることがわかる。活動のピークは前半約1/3の所にあった。広背筋はサポートフェイズ全体にわたって活動が続けており、特に前半に最も活動が強くなっている。ピークは大胸筋とほぼ同じ前半約1/3であった。大胸筋と広背筋は肩関節の角度が小さくなる（伸展する）時期に活動していることが関節角度との比較からわかる。広背筋で活動時間が延長していることは、肩関節を伸展させて肘を背側へ引くような運動においては体幹の腹側にある大胸筋が背側にある広背筋より早い時期に活動を終止することによって考えられる。僧帽筋については、今回は肩甲骨を上方に引き上げる働きを持つ頭側部についてのみ記録した。僧帽筋はスイングフェイズ全体にわたって活動していることがわかる。三角筋肩甲棘部はサポートフェイズの中期に活動し肩関節の伸展に関与すると考えられるが、活動時間は大胸筋や広背筋に比べ短かった。三角筋鎖骨部はスイングフェイズ前半に強い活動を示す。これは肩関節を屈曲し前肢を上方に伸ばすための活動と考えられる。

上腕二頭筋、上腕三頭筋の長頭および外側頭、前腕橈側筋群および前腕尺側筋群の結果、および肘関節の角度変化を図 3-4に示す。上腕二頭筋はサポートフェイズ前半に大きな活動を示す。ピークは前半約1/4の所にあった。またスイングフェイズ前半にも小さな活

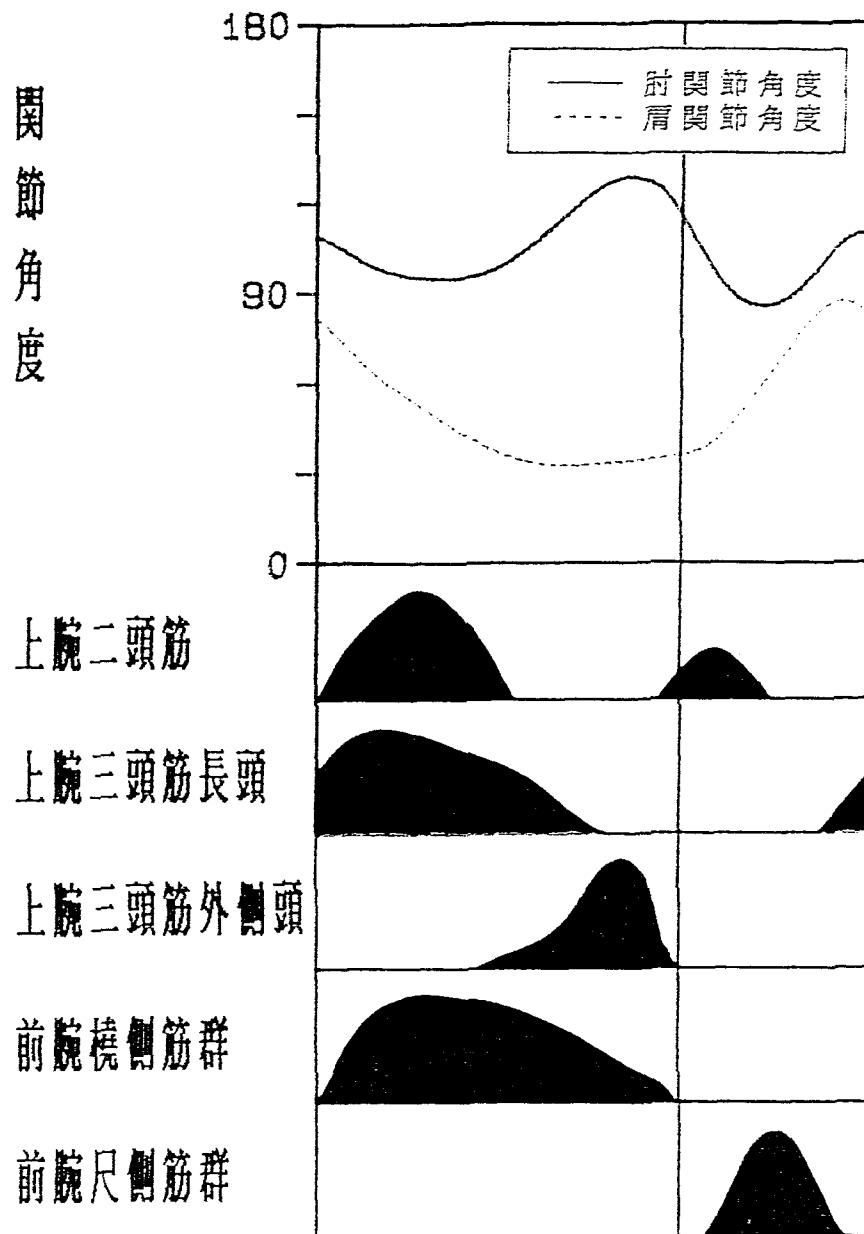


図 3-4 前肢の筋電図と関節角度 2

動を示した。前者の活動は体を引き上げる際のサポートフェイズでの肘関節の屈曲期に一致する。後者の活動は前肢を上方へ持ち上げる際のスイングフェイズでの肘関節屈曲期に一致していた。スイングフェイズの筋活動が小さいのは荷重が前肢のように軽いものだけであるためであろう。上腕三頭筋長頭はサポートフェイズ全体にわたって活動していたがピークは前半にあった。サポートフェイズの前半は肘関節は屈曲期にあり、上腕三頭筋と拮抗関係にある上腕二頭筋が働いている。肘関節の角度変化がそれほど顕著でないこと、および拮抗筋と同期的に働くことから、上腕三頭筋長頭は等尺性収縮によって肘関節を固定しているのではないかと考えられる。あるいは肩関節の伸展期に活動していることから、二関節筋である上腕三頭筋長頭は肘関節の伸展よりもむしろ肩関節の伸展に強く働いていることも考えられる。ただし肘関節が伸展期に入るサポートフェイズ後半には肘関節の伸展筋として活動くと推測できる。外側頭はサポートフェイズの中期から後期に活動していた。ピークはサポートフェイズの前から1/3あたりにみられた。この活動はサポートフェイズの肘関節の伸展期に対応する。長頭と異なり単関節筋である外側頭は肘関節の伸展のみに働く。

肘関節の伸展期は二回あり、もう一回のものはスイングフェイズに現われる。しかし本研究においては、スイングフェイズでみられ

た上腕三頭筋の活動は前肢がボールにつく直前の長頭の活動のみで、スイングフェイズ中盤から後半にかけての肘関節伸展に対応する筋活動はみられなかった。肘関節伸展の方向が重力の方向に一致することから、このスイングフェイズでの伸展は重力による受動的なものではないかと考えられる。

前腕橈側筋群はサポートフェイズの全体にわたって明確な活動を示していた。この筋群に含まれる筋の大半は二関節筋であるため、サポートフェイズでの活動は手関節の外転だけでなく肘関節の屈曲にもかかわっているものと考えられる。前腕尺側筋群はスイングフェイズの中盤から後半に活動をわずかに示す。ただし手関節にかかわる筋は関節角度変化の記録を行わなかった屈曲・伸展および外転・内転運動に強く関与するため、これ以上の考察を行うことは困難である。

後肢

殿筋群および腸腰筋グループの筋活動の結果と股関節角度変化を図 3-5に示す。殿筋群の活動はサポートフェイズ全体にわたっており、これは股関節角度の伸展期に一致していた。ピークはスタンスフェイズの前から約 2/3の所にあった。またスイングフェイズの終わりに小さな活動がみられることがあったが、これは後肢を支持体

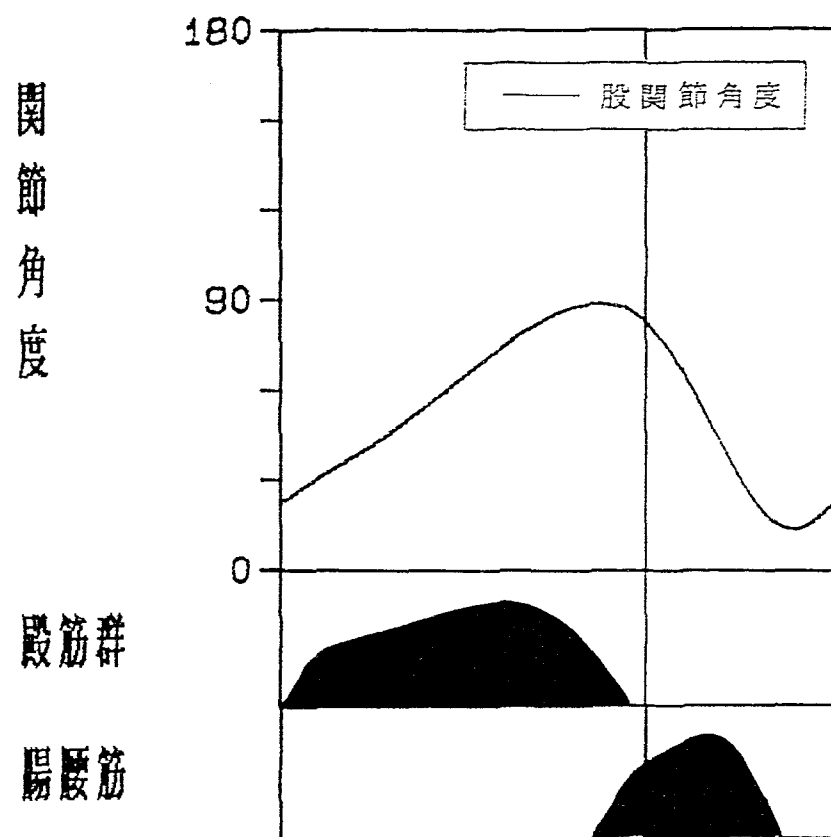


図 3-5 後肢の筋電図と関節角度 1

に着けるように股関節を伸展する動きを生み出すものと思われる。
腸腰筋グループはスタンスフェイズの終わりからスイングフェイズ
の中期に働いていた。これは股関節の屈曲期にあたる。ピークはス
イングフェイズの前から約 1/3の時点であった。

大腿二頭筋、内側広筋および大腿直筋の筋活動の結果および膝関
節角度変化を図 3-6に示す。大腿二頭筋については二関節性である
下腿付着部を計測した。この筋はスタンスフェイズのほぼ全体で活
動しておりピークは中盤にあった。サポートフェイズ中盤において
膝関節および股関節は伸展期にある。大腿二頭筋はその配置から膝
関節の伸展に働くことはあり得ず、したがってスタンスフェイズで
の活動は股関節の伸展に関与していると考えられる。スイングフェ
イズの終盤にみられるやや小さな活動は、後肢を上方へ振り上げる
際の屈曲に対応すると思われる。内側広筋はサポートフェイズ全体
にわたって働いており、特に後期に活動が強くなっていた。これは
膝関節の伸展期と対応している。大腿直筋はサポートフェイズの後
半からスイングフェイズの後半にかけて活動していた。ピークはス
イングフェイズの終わりにあった。スタンスフェイズの終盤までは
膝関節の伸展、スタンスフェイズの終わり以降は股関節の屈曲およ
びスイングフェイズでの膝関節の伸展に働くと思われる。スイング
フェイズにおける膝関節伸展に関与していたのは大腿直筋だけで、

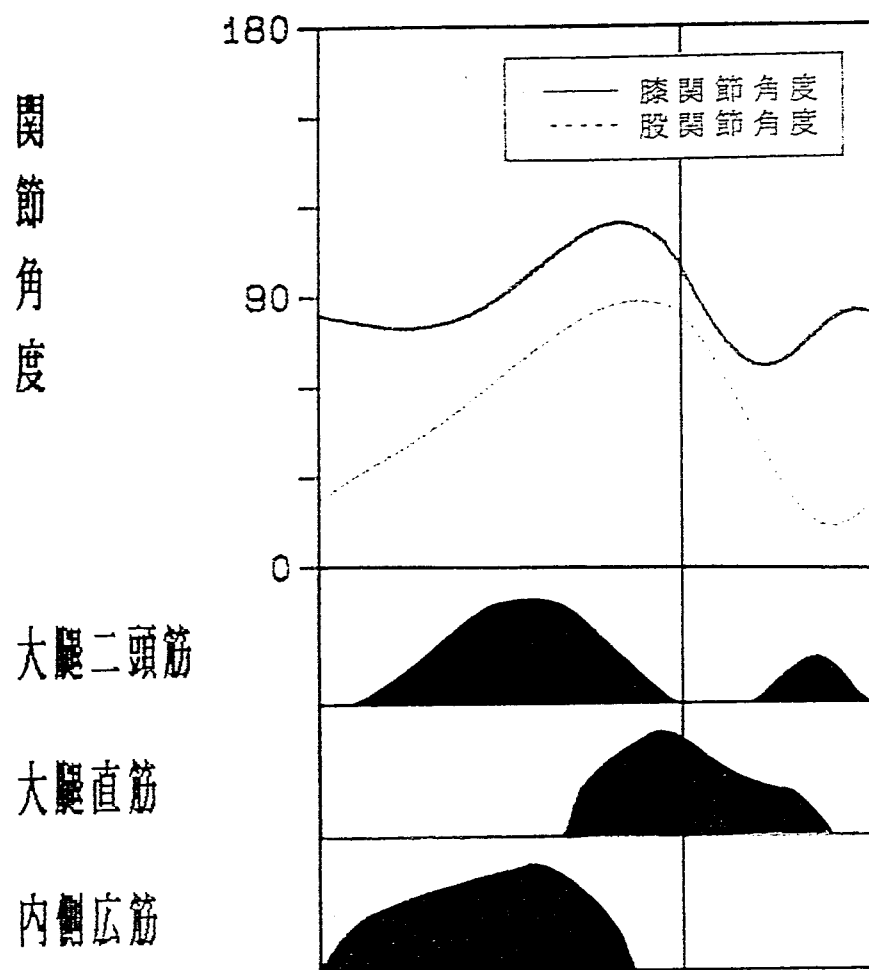


図 3-6 後肢の筋電図と関節角度 2

広筋群の活動はみられなかった。

腓腹筋外側頭および前脛骨筋を中心とする下腿伸筋群の結果および足関節角度変化の結果を図 3-7に示す。腓腹筋の筋活動はサポートフェイズ全体にわたっており、足関節の底屈期と一致していた。ピークはスタンスフェイズの前から約 2/3の所であった。下腿伸筋群はスイングフェイズの前期から中期にかけて活動していた。これは蹴り出す際に底屈した足部を次のサポートフェイズに備えて背屈しようとする動きに一致する。

D 他の種との比較

クモザルの筋活動で本研究の結果と比較できるものとしては、大胸筋、広背筋 (Stern *et al*, 1980a)、上腕二頭筋、上腕三頭筋 (Fleagle *et al*, 1981)、中殿筋 (Vangor, 1979)、大腿直筋 (Vangor *et al*, 1983)、大腿二頭筋 (熊倉, 1986; Kumakura, 1989) などが調べられている (図3-8)。

大胸筋および上腕二頭筋ではクモザルの方が若干ではあるが長い時間活動する。大胸筋はその配置から、挙上された前肢を引きおろす際には力強く働くが、前肢が充分に下がった後に肘を後ろに引くような運動には関与しないと考えられる。すなわち肩関節の伸展期

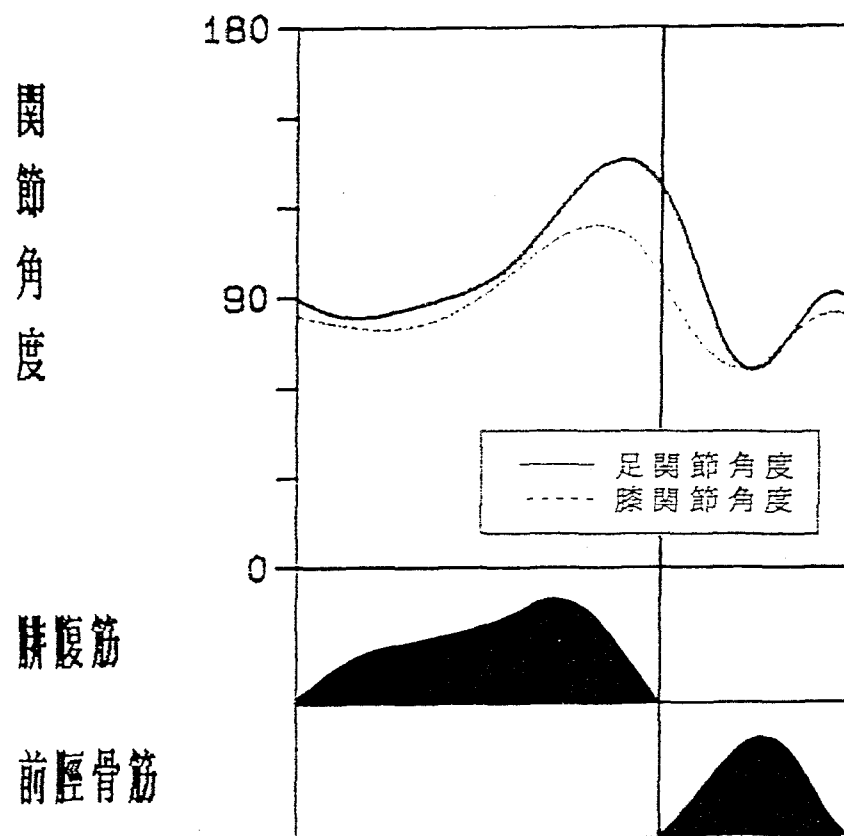


図 3-7 後肢の筋電図と関節角度 3

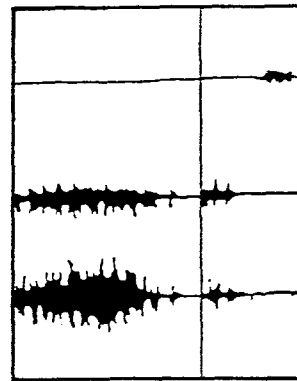
において前半は強く働くが後半には働かない。クモザルではサポートフェイズのはじめに肩関節が大きく前方挙上されているため大胸筋の働く期間が相対的に長くなるのに対し、ニホンザルにおいては肩関節の挙上が充分でないため大胸筋の働く期間が相対的に短くなると考えられる。

上腕三頭筋についてはどの部分を計測したかについて彼らは述べていないが、いずれにせよクモザルの上腕三頭筋がスイングフェイズの後期に短時間活動しているだけでサポートフェイズの活動はみられないのに対し、ニホンザルでは長頭も外側頭もサポートフェイズに明確な活動を示していた。クモザルの上腕三頭筋の活動はスイングフェイズの肘関節伸展に対応するものと思われる。ニホンザルではサポートフェイズの後半に上腕三頭筋が働き肘関節を伸展させることで前肢も推進に関与するなどクモザルに比べ前肢を積極的に用いているのではないかと示唆される。大腿直筋ではクモザルの方がニホンザルより活動し始めるのが遅いようである。ニホンザルではスタンスフェイズの中盤から活動を始めこのフェイズにおける膝関節の伸展にも関与しているようであったが、クモザルでは活動をはじめるのはスタンスフェイズの終わりになってからで、スタンスフェイズでの膝関節伸展にはかかわっていないのではないかと考えられる。大腿二頭筋については、本研究で記録したニホン

上腕三頭筋

上腕二頭筋

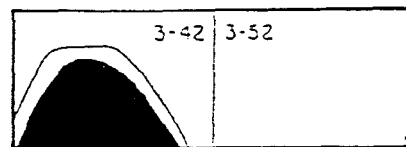
上腕筋



広背筋



大胸筋尾側部



中殿筋



大腿直筋



大腿二頭筋長頭



図 3-8 クモザルの筋電図

(Stern *et al.*, 1976; Vangor, 1979; Stern *et al.*, 1980;
Fleagle *et al.*, 1981; Kumakura, 1989より)

ザルの下腿付着部と同様の働きを持つと思われるクモザルの筋の長頭と比較した。図に示すようにニホンザルではスイングフェイズにみられた活動がクモザルにはみられないことがわかる。これは2種類の形態的な差によるもので、ニホンザルでは膝関節を屈曲させ得るのは二関節性の下腿付着部だけであるのに対し、クモザルではヒトや類人猿と同様膝関節の単関節筋である短頭が存在する。したがって股関節の屈曲期に膝関節を屈曲する際には、股関節の伸展筋でもある長頭よりも膝関節だけを屈曲させる短頭を用いるようである。実際、Kumakura (1989) の筋電図記録においても短頭にスイングフェイズの活動がみられた。広背筋においてはニホンザルとクモザルに大きな差はみられなかった。

他の種ではウーリーモンキーの大胸筋 (Stern *et al*, 1980a)、テナガザルの大胸筋、上腕二頭筋、広背筋 (Jungers *et al*, 1981)、チンパンジー、オランウータンおよびテナガザルの中殿筋 (Stern *et al*, 1981)、チンパンジーの三角筋 (Larson & Stern, 1986)、チンパンジーとテナガザルの大腿二頭筋 (熊倉, 1986; Kumakura, 1989) などが本研究の結果と比較できる (図 3-9)。大胸筋についてはこれらの種でもクモザルと同様にニホンザルよりやや長く活動する様子がみられる。チンパンジーの三角筋では、肩甲棘部ではニホンザルとの間に大きな差はなかったが鎖骨部において違いがみられ

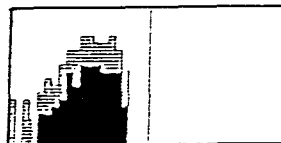
広背筋
テナガザル



三角筋肩甲棘部
チンパンジー



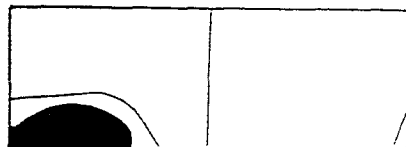
三角筋鎖骨部
チンパンジー



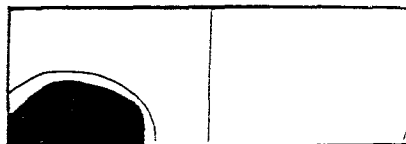
大胸筋尾側部
テナガザル



中殿筋
チンパンジー



オランウータン



テナガザル



大腿二頭筋
チンパンジー
テナガザル

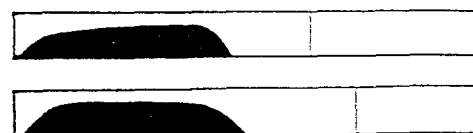


図 3-9 チンパンジー、オランウータン、テナガザル、ウーリーモンキーの筋電図

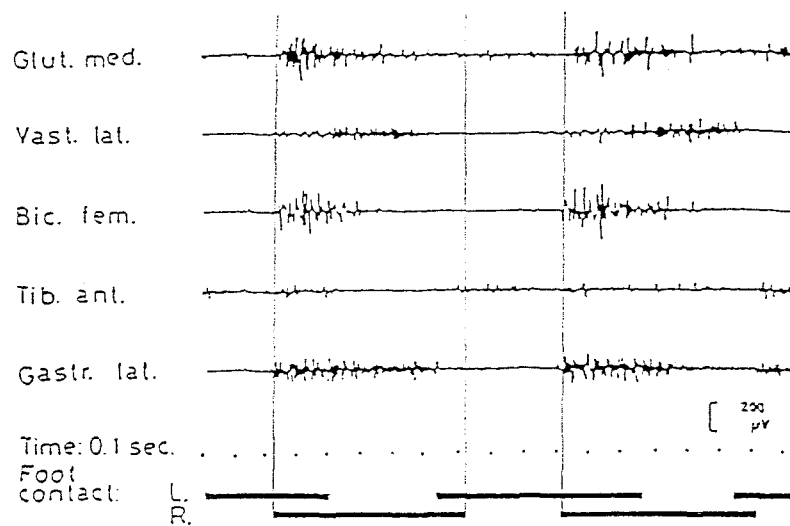
(Stern *et al*, 1980; Jungers *et al*, 1981; Stern *et al*, 1981;
Larson & Stern, 1986; kumakura, 1989より)

た。ニホンザルの鎖骨部の活動はスイングフェイズに限られていたが、チンパンジーではサポートフェイズの初期にも活動がみられた。Larson & Stern (1986) は前肢が高く挙上されているときは肩甲棘部も上腕骨を引く力を生み出すと述べている。彼女らの報告には肩関節の角度について記載はないが、軀幹非水平型でぶら下がり姿勢をとることの多いチンパンジーが四足歩行を主に行うニホンザルより前肢を高く挙上することは十分に考えられ、その結果ニホンザルにはみられないサポートフェイズはじめの活動が現れるものと考えられる。テナガザルの上腕二頭筋の活動はニホンザルに比べやや長く持続する傾向があった。大腿二頭筋についてはテナガザルチンパンジーとも長頭のスイングフェイズに活動はみられず、クモザルによく似たパターンを示している。広背筋と中殿筋の活動には種による大きな差はみられなかった。

ニホンザルの四足歩行の結果 (Ishida *et al.*, 1985) と比べると (図3-10)、垂直木登りではスタンスフェイズにおける腓腹筋のピークがやや後に移動している。このことからサポートフェイズ後半に強い蹴り出しがあるのではないかとということが考えられる。また垂直木登り時においては四足歩行時に比べ全体的に活動期間が長かった。Kumakura (1989) も垂直木登り時には四足歩行時と比べ、より長く活動することを指摘しており、これは垂直木登りの場合重力

が運動の方向とは正反対に働くためと考えられる。

HORIZONTAL QUADRUPEDAL WALKING



Muscle activities of a Japanese monkey during quadrupedal walking

図3-10 ニホンザルの四足歩行時における筋電図
(Ishida et al, 1985より)

E 小括

ニホンザルの垂直木登り時の筋活動の記録・分析を行い、文献によるクモザルの筋活動と比較した結果、これら2種の垂直木登り時における筋活動はおおよそは似ているが上腕の筋や大胸筋および大腿直筋に差がみられ、ニホンザルでは上腕三頭筋が長頭、外側頭ともスイングフェイズだけでなくサポートフェイズにも働いていたのに対し、クモザルではサポートフェイズの活動は認められないこと、クモザルでは上腕二頭筋や大胸筋がニホンザルよりやや長く活動すること、ニホンザルでは大腿直筋はスタンスフェイズの膝関節伸展にも働くがクモザルではスイングフェイズにしか働かないことなどが判明した。特に前肢の筋についての結果からは、ニホンザルの前肢がクモザルより推進に大きく関与しているのに対し、クモザルの前肢はもっぱら身体を支持体に近づけるように働くことが推測される。またこのことは前肢による登力分析の結果と一致している。

クモザルにおいて大胸筋の活動が長く持続するのは、肩関節の屈曲（前方挙上）がニホンザルより大きくなされることに関連すると考えられる。またクモザルについては調べられていないが、Larson & Stern (1986) のチンパンジーの筋電図記録においてサポートフェイズ初期にみられた三角筋鎖骨部の活動が、本研究のニホンザルにおいては認められなかった。これはニホンザルの肩関節がチンパン

ジーの肩関節に比べ十分に屈曲（前方挙上）されていなかったことを反映するものであろう。

ニホンザルの四足歩行における筋活動にくらべると垂直木登り時では全体的に活動期間が長くなること、腓腹筋の活動のピークの時点が若干遅くなることが明らかになった。ただし筋電図法による解析は定性的なものであり筋の活動の強さを知ることはできない。種間および筋間で活動の強さを比較するためには、第四章で述べるシミュレーションモデルによって筋力を計算する必要がある。

第四章 計算機シミュレーションによる解析

4-1 緒言

16mmフィルムの分析による運動学的計測や登力計による力学的計測はいずれも運動をとらえる方法としては有力であるが、それらによって計測されるのはあくまで、生体内で歩行中に起こる筋骨格系による運動が複合した結果として生じた外見的な状態であり。したがって計測した運動が生体内部のどのような変化によって生じているかについて論ずることは困難である。例えば、関節運動の記録から筋の活動を推測すると、関節の伸展時には伸展筋が、屈曲時には屈曲筋が活動しているということになる。しかし実際には関節運動には重力や慣性が伴うため屈曲時において制動的に伸展筋が活動することやその逆もありうるし、関節の固定のために拮抗する2つの筋が同期的に働くこともある。また1つの関節の屈曲運動に2つ以上の屈曲筋が働く場合も考えられる。このような現象をとらえるには、まず各関節に働く関節モーメントを知る必要がある。

関節モーメントとは、その関節が筋によってどの方向にどの程度の力を受けているかを表す指標である。すなわち関節モーメントが

伸展方向に働いていれば、たとえその時その関節が外見上動いていなかったり屈曲運動を行っていても筋による力は伸展方向に働くことになる。例えば中腰の状態では重力に抗するため外見上の関節運動はみられなくても膝関節には伸展方向のモーメントが働いている。また立位からゆっくりとしゃがむ過程においても、関節運動は屈曲であるにもかかわらず、急激な屈曲を防ぐための伸展方向の関節モーメントが働く。このように関節モーメント値によって関節に実際に働く力について、見かけの運動からだけでは捉えにくい、大きさと方向を知ることができる。

関節モーメントもまたいくつかの筋活動による個々のモーメントの和である。したがって関節モーメントがゼロであっても筋による力がまったく働いていないとは限らず、拮抗する2つの筋が関節に逆方向に同じ大きさのモーメントを生じさせた結果であることも考えられる。そこでさらに個々の筋の活動パターンと筋活動によって生じる力の大きさ（筋力）を知ることにも必要になる。

しかしこれらの値には計測が困難であるという短所が伴う。筋の活動パターンについては、筋の働きを直接的に計測する筋電図法によって得ることができるが、この方法においては活動電位が計測時における種々の要因（軟組織による抵抗、電極間距離等）の影響を受けるため、筋活動の大きさを絶対的に表すことは困難である。筋

活動の描写は第三章に示したように、その筋について得られた波形中の最大値を100%として相対的に描く方法をとることになるため、正確な筋力推定値を得ることはできない。またある筋と別の筋の筋力の比較も不可能である。関節モーメントについてもやはり計測が困難であり、実験的に計測された例はない。そこで筋力や関節モーメントを求める方法としてシミュレーションモデルによる解析方法が用いられている。第一章で述べたように、ヒトの直立二足歩行のモデル解析についてはこれまでにいくつかの研究が知られている (Bresler & Frankel, 1950; Cappozzo & Pedotti, 1973; Cappozzo *et al*, 1973; 山崎, 1975a, b)。この解析方法を用いることにより、関節モーメント、筋力を知ることができるのに加え、関節伝達力、筋の発生パワー、消費エネルギーおよびエネルギー効率等も計算により求めることができる。関節伝達力とは関節にかかる全ての力を足しあわせた値であり、この値があまりに大きいと関節構造に負担がかかることになる。筋の発生パワーは筋の収縮によって生み出される力を全ての筋について足しあわせた値を指し、筋力だけでなく筋の収縮速度の影響も受ける。すなわち筋力が小さくても収縮速度が大きければこの値も大きくなる。この筋の発生パワーを一歩行周期にわたって積分した値が消費エネルギーである。エネルギー効率とは一定の距離を進むのに必要な消費エネルギー量のことで、値が

小さければ小さいほどロコモーションの効率が良いことになる。

その有用性からモデル解析は霊長類の二足歩行にも応用されているが、身体垂直移動についてのモデル解析の例は現在までの所ほとんどない。Yamazaki & Ishida (1984) はテナガザルの垂直木登りの解析を行っているが解析手順が明らかでなく、おそらく二足歩行モデルをそのまま用いて行ったものと思われる。また前肢の運動を無視し後肢についてのみ解析が行われており、四足で行うロコモーションである垂直木登りの解析として充分とはいえない。

そこで本研究において運動学的データ、力学的データおよび形態学的データである生体物理定数を入力値とし、関節モーメント、筋力に加え関節伝達力やエネルギー効率を計算するシミュレーションモデルを開発し、これによってニホンザルとクモザルの垂直木登りの比較を行った。

モデルを用いて運動をシミュレートする際に、過去のいくつかの研究では入力として運動学的データと形態学的データの2つのみを用いている。しかし力学的データが得られている場合においては、これを入力に付け加えることによって計算手順も簡略化され、また計算結果の精度も高くなる。本研究においては力学的データは既に第二章において得られているため、これを含めて3種のデータを入力として用いることとした。木登りモデルの作成には、山崎が1975

年に開発した二足歩行用のモデルを参照した。

4-2 シミュレーションモデルの開発

本研究において作成したモデルは2次元13節からなる剛体リンク系とそれを動かす筋群から構成され、図 4-1に示す手順によって解析を行う。解析はデータの前処理、関節モーメントを計算する力学モデル、および筋力、関節伝達力、パワー、エネルギー消費量を計算する筋骨格モデルの3つの部分からなる。以下にそれぞれの部分について説明する。

A データの前処理

シミュレーションモデルによる解析にはおいて加速度や角加速度の計算が必要となる。本モデルにおいては、測定変位および測定変位から求めた角度を微分することによって速度、加速度および角速度、角加速度を計算するが、そのためには測定変位が十分に平滑でなければならない。そこで本研究では7点差分法を用いて平滑化を行った。ただしこの方法を用いると測定変位の変動幅が実際より小さくなってしまうため、最小二乗法を利用して変動幅の修正をおこ

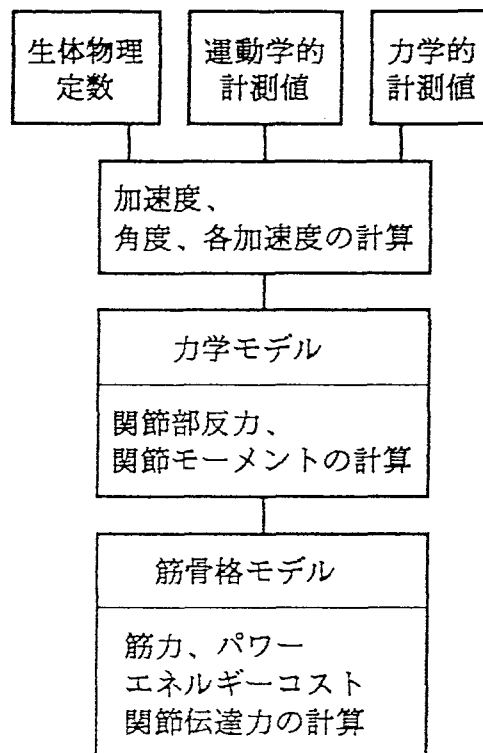


図 4-1 シミュレーションモデルによる解析手順

なった（付録 2 - A 参照）。

また変位データと力学データには独立に数値化処理がなされるため、それらの同期をとる必要がある。本研究ではそれぞれのデータを時間的に再分割することでデータ数を揃え同期をとった。さらに 7 点差分法による平滑化処理は一歩行周期の最初の値と最後の値が同一であることを必要とするため、測定変位の傾斜修正を行わなければならない。これらの処理を行うための計算式等については付録 2 - A に詳説する。

B 力学モデル

本研究で作成した力学モデルは二次元モデルであるが、移動運動は身体を頭側に進めるものであるから、その大半は矢状面内で起こると考えられ、3 次元運動計測の実際的な困難さを考えれば矢状面内の 2 次元運動に単純化することは妥当であろう。またここでは各体節を剛体と仮定しているが、厳密に言えば運動によって各体節部に歪が生じることもありうる。さらに生体における関節は、回転中心が継時的に移動する構造を持つと同時に、その運動には靱帯、関節包、関節滑液などによる粘性からくる抵抗を伴うが、これらはいずれも十分に小さく無視できる（山崎、1975）。このような理由か

らモデル作成には次の仮定がおかれた。

- ① ロコモーションにともなう身体各部の運動は矢状面内で起こり、
外転・内転運動や回旋運動は無視できる
- ② 身体各部は剛体の節に分割して表せる
- ③ 関節は一軸ジョイントである
- ④ 各体節の重心は関節間の軸上に位置する

これらの仮定に基く力学モデルを図 4-2に示す。図において L_i は各体節長を示す。重心位置は各体節上に丸印で表し、近位の関節からの距離を l_i とする (i は体節番号、表 4-1)。ただし上肢帯および下肢帯の回旋による左右の肩関節・股関節の位置変化を考慮するために、この運動を可能にする質量の無い仮想の節が上肢帯、下肢帯の位置に加えられている (図 4-2点線部)。また足部は足関節点、中足骨頭点、踵点から構成される三角板と質量の無い指部で表し、手部も同様に手関節中心点と第三中手骨頭点を結ぶ節と質量のない指部で表すこととする。

各節の運動は関節点あるいは重心位置などの代表点の変位によって表す。また X 軸に対する各節の角度を β_i とすると、例えば大腿部の角度 β_1 は股関節点 (x_H, y_H) と膝関節点 (x_K, y_K) から次の式によって求められる。

$$\tan \beta_1 = \frac{x_K - x_H}{y_K - y_H} \quad (1)$$

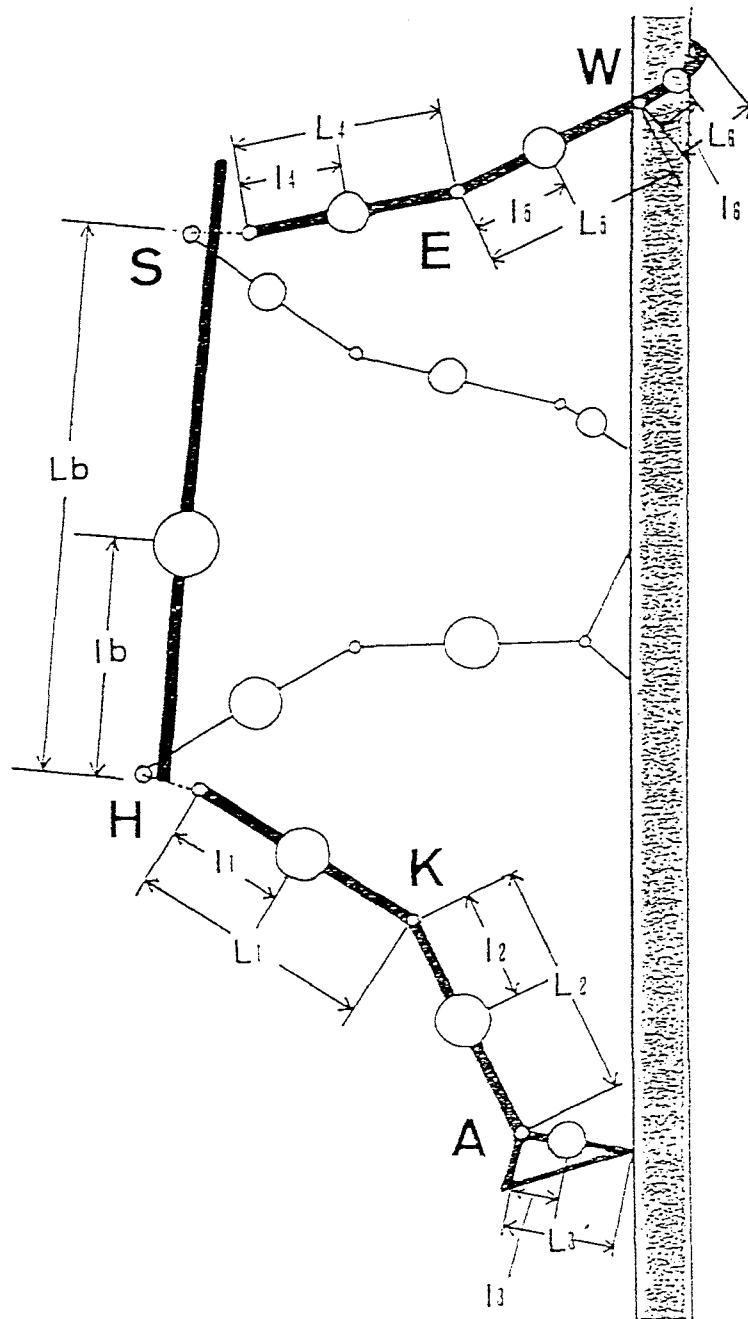


図 4-2 力学モデル
 各体節を自由に動くリンクでつながった剛体で表す。
 各体節の重心位置は体節軸上に丸印で示す。
 L_i : 各体節長、 l_i : 重心位置
 他の添字等については表 4-1 参照

この力学モデルにおいて、力とモーメントの釣合運動を表すために、水平登反力方向にX軸、進行方向（垂直上方向）にY軸をとり、角度、モーメントを反時計回りにとる静止座標系を考える（図4-3）。作用力を、水平方向登反力：F、関節部水平方向反力：f、垂直方向登反力：N、関節部垂直方向反力：nとし、各体節の質量を m_i とおくとこのモデルにおけるつりあい式は以下のようになる。 x_i はx方向加速度、 y_i はy方向加速度、 g は重力加速度を表す。添字の意味は表4-1の通りである。

力のつりあい式

前肢

$$\begin{aligned} f_w &= F - m_6 x_6 \\ f_z &= f_w - m_5 x_5 \\ f_s &= f_z - m_4 x_4 \\ n_w &= N - m_6 (y_6 + g) \\ n_z &= n_w - m_5 (y_5 + g) \\ n_s &= n_z - m_4 (y_4 + g) \end{aligned}$$

後肢

$$\begin{aligned} f_A &= F - m_3 x_3 \\ f_K &= f_A - m_2 x_2 \\ f_H &= f_K - m_1 x_1 \\ n_A &= N - m_3 (y_3 + g) \\ n_K &= n_A - m_2 (y_2 + g) \\ n_H &= n_K - m_1 (y_1 + g) \end{aligned} \quad (2)$$

表 4-1 添字の意味

b	頭胴部	N	頸点
1	大腿部	H	股関節点
2	下腿部	K	膝関節点
3	足部	A	足関節点
4	上腕部	S	肩関節点
5	前腕部	E	肘関節点
6	手部	W	手関節点
		Th	中足骨頭点
		Tf	中手骨頭点
		H	踵点

このつりあい式により、各関節部における反力が求まる。

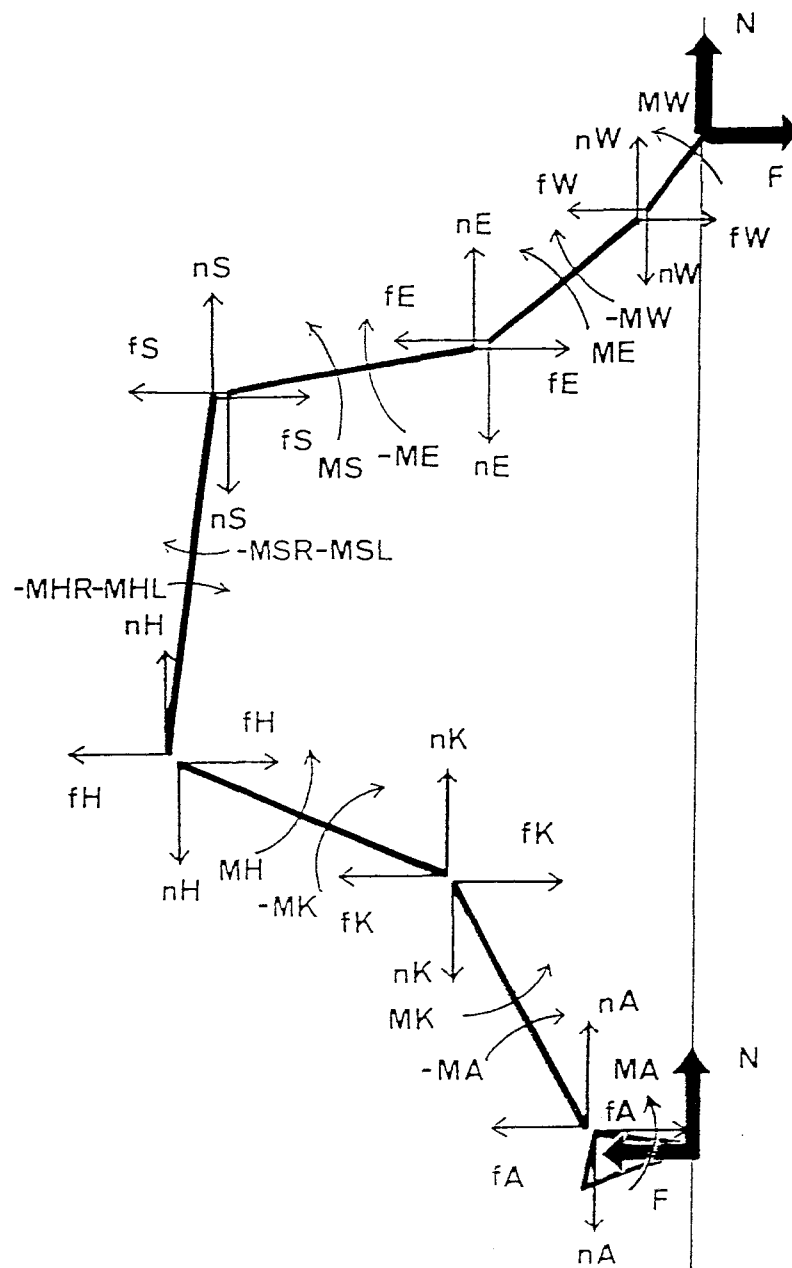


図 4-3 関節部反力とモーメント

N : 登力垂直分力、F : 登力水平分力、
 n : 関節部垂直反力、f : 関節部水平反力、
 R : 右、L : 左、他の添字については表 4-1 参照

また関節モーメントを M_i 、慣性モーメントを I_i とすると、モーメントのつりあい式は以下になる。 x_i 、 y_i は各関節の x 座標および y 座標、 x_{FC} 、 y_{FC} および x_{HC} 、 y_{HC} は中手点および中足点がボールに接した時点での x 座標と y 座標、 β_i は各体節部の角加速度である。

モーメントのつりあい式

前肢

$$\begin{aligned}
 M_W &= I_6 \beta_6 \\
 &\quad - N (x_{FC} - x_W) \\
 &\quad + m_6 (y_6 + g) (l_6 / L_6) (x_{FC} - x_W) \\
 &\quad + F (y_{FC} - y_W) + m_6 x_6 (l_6 / L_6) (y_{FC} - y_W) \\
 M_E &= I_5 \beta_5 \\
 &\quad - \{ n_W - m_5 (y_5 + g) (l_5 / L_5) \} (x_W - x_E) \\
 &\quad + \{ f_W + m_5 x_5 (l_5 / L_5) \} (y_W - y_E) + M_W \\
 M_S &= I_4 \beta_4 \\
 &\quad - \{ n_E - m_4 (y_4 + g) (l_4 / L_4) \} (x_E - x_S) \\
 &\quad + \{ f_E + m_4 x_4 (l_4 / L_4) \} (y_E - y_S) + M_E
 \end{aligned}$$

後肢

$$\begin{aligned}
 M_A &= I_3 \beta_3 \\
 &\quad - N (x_{HC} - x_A) \\
 &\quad + m_3 (y_3 + g) (l_3 / L_3) (x_{HC} - x_A) \\
 &\quad + F \{ u(x) + (y_{HC} - y_A) \} \\
 &\quad + m_3 x_3 (l_3 / L_3) (y_{HC} - y_A) \\
 \dot{M}_K &= I_2 \beta_2 \\
 &\quad - \{ n_A - m_2 (y_2 + g) (l_2 / L_2) \} (x_A - x_K) \\
 &\quad - \{ f_A - m_2 x_2 (l_2 / L_2) \} (y_A - y_K) + M_A \\
 M_H &= I_1 \beta_1 \\
 &\quad - \{ n_K - m_1 (y_1 + g) (l_1 / L_1) \} (x_K - x_H) \\
 &\quad - \{ f_K - m_1 x_1 (l_1 / L_1) \} (y_K - y_H) + M_K \quad (3)
 \end{aligned}$$

ここで関数 $U(t)$ は足底への登力作用点の継時的移動を表し、登力計による作用点計測値が代入されるものとする。反対側の肢についてもまったく同様の式が導かれる。これらの式に表 4-3に示す各体節の生体物理定数（体節長、重心位置、慣性モーメント）、運動学的計測値（各標点の変位、加速度、角加速度）、力学的計測値（床反力、作用点位置）および（2）式で求めた関節部反力を代入すれば関節モーメントを計算することができる。

C 筋骨格モデル

生体においては、関節モーメントは本来筋力によって生じるものであるが、適切な力学モデルを設定することにより、上記のように身体各部の測定変位と支持体における反力から計算することができる。したがって関節モーメントが一旦求まれば、筋力と関節モーメントの関係をモデル化し、関節モーメントの発生に必要な筋力を計算することも可能である。本研究では、力学モデルにおいて上記の方法で算出した関節モーメントの値から、その発生に必要な筋力を計算する。そのために前肢および後肢の筋骨格系を以下のようにモデル化した。

四肢に関連する筋の数は非常に多いが、ロコモーションの2次元

解析においては伸展と屈曲以外のモーメントは考慮する必要がなく、筋の機能と活動の同期性、付着位置から表4-2 に示すように前肢、後肢それぞれ8筋群に分けることができる。

表 4-2 各筋群に含まれる筋

筋群	筋
前肢	1 三角筋鎖骨部、大胸筋頭側部
	2 上腕二頭筋
	3 上腕筋
	4 長橈側手根伸筋、短橈側手根伸筋、腕橈骨筋、橈側手根屈筋
	5 広背筋、三角筋肩甲棘部、大胸筋尾側部、大円筋
	6 上腕三頭筋長頭
	7 上腕三頭筋外側頭、内側頭
	8 尺側手根屈筋、尺側手根伸筋

後肢	1 大殿筋、中殿筋
	2 半腱様筋、半膜様筋、大腿二頭筋、大腿薄筋
	3 腓腹筋
	4 ヒラメ筋、長腓骨筋、短腓骨筋、長母趾屈筋、後脛骨筋、長趾屈筋
	5 大腰筋、腸骨筋、恥骨筋、腸内転筋
	6 大腿直筋、大腿筋膜張筋
	7 外側広筋、中間広筋、内側広筋
	8 前脛骨筋、長趾伸筋、第三腓骨筋、長母趾伸筋

筋力の計算においては次の仮定をおいた。

- ①筋力方向は関節角度によらず一定である
- ②同期的に活動する筋が同一の機能を持つ時、筋力は各筋の生理学的断面積に応じて比例配分される

これらを考慮して、筋骨格系は図4-4 に示すとおりモデル化される。このモデルにおいては、①の仮定により各筋群はそれぞれ半径 a_{ij} の円盤に巻き付いている形になる。 a_{ij} は筋群の付着位置から関節中心までの距離を表し、関節モーメントのモーメントアームである。

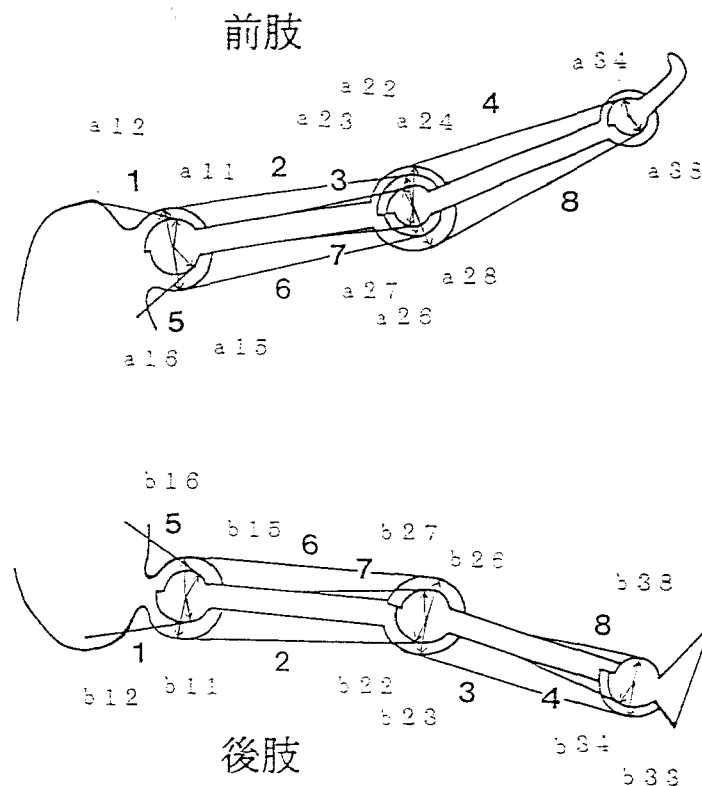


図 4-4 筋骨格モデル

1 から 8 の番号は表 4-2 に示す筋群を表す

a_{ij} 、 b_{ij} は関節 i における筋群 j の合成筋付着距離を示す定数である (表 4-3)

この筋骨格モデルによって、関節モーメント (M) と筋力 (F) の
つりあい式は以下になる。

前肢

$$\begin{aligned} M_S &= a_{11} F f_1 + a_{12} F f_2 - a_{15} F f_5 - a_{16} F f_6 \\ M_E &= a_{22} F f_2 + a_{23} F f_3 + a_{24} F f_4 \\ &\quad - a_{26} F f_6 - a_{27} F f_7 - a_{28} F f_8 \\ M_W &= a_{34} F f_4 - a_{38} F f_8 \end{aligned}$$

後肢

$$\begin{aligned} M_H &= b_{15} F h_5 + b_{16} F h_6 - b_{11} F h_1 - b_{12} F h_2 \\ M_K &= b_{26} F h_6 + b_{27} F h_7 - b_{22} F h_2 - b_{23} F h_3 \\ M_A &= b_{33} F h_3 - b_{34} F h_4 \end{aligned} \quad (4)$$

M : 関節モーメント
 $F f_j$: 前肢各筋群の筋力 $F h_j$: 後肢各筋群の筋力
 a_{ij} : 前肢各筋群の合成付着距離
 b_{ij} : 後肢各筋群の合成付着距離
(i : 関節番号、j : 筋群の番号)
その他の添え字については表 4-1と同じ

この式を解けば各筋群の筋力が求まるわけであるが、前肢後肢とも未知数が8個あるのに対してつりあい式は3つしか成り立たず、このままでは解くことができない。しかし筋力はその性質上負になることはなく、また第3章で示した筋電図やInman(1953)、Fleagle(1981)などのロコモーション時の筋電図の結果から推定される同

期拮抗関係によって次の仮定をつけ加えることができる。

③筋力が負の値をとることはない

前肢において

④筋群 2 と筋群 3 は同期的に活動する

⑤筋群 4 と筋群 8 は拮抗的に活動する

⑥筋群 1 と筋群 5 は拮抗的に活動する

後肢において

⑦筋群 3 と筋群 4 は同期的に活動する

⑧筋群 1 と筋群 2 は同期的に活動する

⑨筋群 3、4 と筋群 8 は拮抗的に活動する

⑩筋群 1、2 と筋群 5 は拮抗的に活動する

筋群 j の生理断面積を S_j とすると、②④⑦⑧から次の関係が成り立つ。

$$\begin{aligned} F f_2 &= (S_2 / S_3) F f_3, \\ F h_3 &= (S_3 / S_4) F h_4, \quad F h_1 = (S_1 / S_2) F h_2 \end{aligned} \quad (5)$$

また仮定③⑤⑥⑨⑩から

⑪各関節モーメントの符号による場合分けを行い、
いくつかの筋群の筋力をゼロにすることができる

しかしこれらの仮定をおいてもまだ未知数は式の数を上回る。そこでさらに次の仮定をおく。

⑫筋はロコモーションに必要なパワーを最小にするように働く

ここでいうパワー： P は各筋の筋力： F と筋の収縮速度 V をかけあわせたもので、次式で表すことができる。

$$\begin{aligned}
P &= P_f + P_h \\
P_f &= \sum_{j=1}^6 |F_{fj} V_{fj}| \\
P_h &= \sum_{j=1}^6 |F_{hj} V_{hj}|
\end{aligned} \tag{6}$$

筋収縮速度：Vは各関節の角速度 θ に合成付着距離をかけること
によって求める。

$$\begin{aligned}
V_{f1} &= -a_{11} \theta_s & V_{f5} &= a_{15} \theta_s \\
V_{f2} &= -a_{12} \theta_s + a_{22} \theta_e & V_{f6} &= a_{16} \theta_s - a_{26} \theta_e \\
V_{f3} &= a_{23} \theta_e & V_{f7} &= -a_{27} \theta_e \\
V_{f4} &= a_{24} \theta_e - a_{34} \theta_w & V_{f8} &= -a_{28} \theta_e + a_{38} \theta_w \\
\\
V_{h1} &= a_{11} \theta_H & V_{h5} &= -a_{15} \theta_H \\
V_{h2} &= a_{12} \theta_H - a_{22} \theta_K & V_{h6} &= -a_{16} \theta_H + a_{26} \theta_K \\
V_{h3} &= -a_{23} \theta_K + a_{33} \theta_A & V_{h7} &= a_{27} \theta_K \\
V_{h4} &= a_{34} \theta_A & V_{h8} &= -a_{38} \theta_A
\end{aligned}$$

また関節角度 θ は各体節角度から以下の式によって計算する。

$$\begin{aligned}
\theta_w &= \pi - \beta_5 + \beta_6 & \theta_A &= \pi - \beta_2 + \beta_3 \\
\theta_e &= \pi - \beta_4 + \beta_5 & \theta_K &= \pi - \beta_1 + \beta_2 \\
\theta_s &= \pi - \beta_6 + \beta_4 & \theta_H &= \beta_5 - \beta_1
\end{aligned}$$

(4)式、(5)式、(6)式および仮定⑩からパワー：Pは筋力の2次関数
で表され、パワーの最小値とその時の筋力を求めることが可能とな
る。具体的な計算方法については付録（2-B）に示す。

パワーが求まれば、それを一周期にわたって積分することにより、

一周期に消費するエネルギー量を計算することができる。また筋力からはその時々関節の角度を考慮に加え下に示す式から関節伝達力：Rを求めることもできる（図 4-5）。

足関節の関節伝達力

$$R_A = \sqrt{R_{AX}^2 + R_{AY}^2}$$

$$\begin{aligned} R_{AX} &= (F_3 + F_4 + F_8) \cos \beta_2 + f_A \\ R_{AY} &= - (F_3 + F_4 + F_8) \sin \beta_2 + n_A \end{aligned} \quad (7)$$

これらは足関節の伝達力を計算する式であるが、他の関節についても付録 2 - C に示す式によって同様に計算できる。

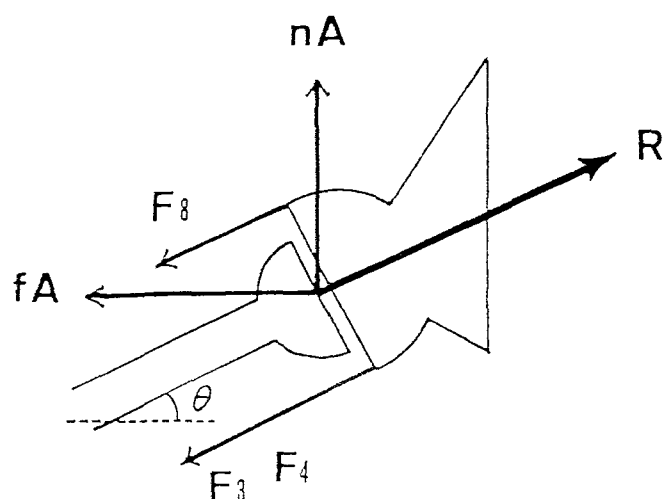


図 4-5 足関節に加わる力

足関節には関節部垂直反力： n_A 、関節部水平分力： f_A 、筋力 F_3 、 F_4 、 F_8 が加わる それらを合計したものが関節部伝達力： R である

以上により身体垂直移動はモデル化され、運動学的計測値、力学的計測値、生体物理定数から関節モーメント、筋力、関節伝達力、エネルギーコストを計算することが可能となる。

4 - 3 生体物理定数の推定

前節までに示した力学モデル、筋骨格モデルには各体節の長さ、質量、重心位置、慣性モーメント、筋付着位置およびいくつかの筋の断面積比が入力値として必要である。各体節長を除くこれらの値は生体計測からは求められないため、以下に示すように標本を用いて実際に計測を行い、補正処理によって被験体の各値を推定することとする。ただし後肢についての値は文献（Yamazaki, 1985）によった。各体節長は測定変位より得た。

A 標本を用いた生体物理定数の計測

計測用の標本は大阪大学人間科学部人間生態学講座所有のホルマリン固定標本を用いた。成体クモザルと成体ニホンザル各一体ずつで10%ホルマリンに液浸保存されていたものである。

まず標本の前肢を各体節ごとに分断した。分断の基準はVilensky

(1979) によった。次に水分が滴らない程度に乾いてから、各体節の長さおよび重さを計測した。重心位置や慣性モーメントの計測についてはこれまでに多くの計測方法が報告されている (Weinbach, 1938; Hill, 1939; Contini, 1963; Hatze, 1975; Miller & Morrison, 1975; Vilensky, 1979) が、本研究においては、標本を各体節に分断するだけで手軽に計測できる Wells & DeMenthon (1987) の方法 (付録 2-D 参照) を用いた。次に各筋群を構成する筋を道程肢、その付着位置から関連する関節までの距離を計測した。付着位置に広がりがある場合には、その中心から計測を行った。これらの各筋の計測値を山崎 (1975) の方法で計算し、筋群の合成付着距離を求めた。同期的に活動する筋群の断面積比はそれらの筋群を構成する筋の筋腹中央を分断し計測した断面積から求めた。これらの手順により生体物理定数は表 4-3 の通りに求まった。

B 補正処理

このようにして得られた各値に付録 2-E に示す補正処理を行う。すなわち各体節の長さは、各標点の変位測定値から三平方の定理で計算した標点間距離をフィルムの縮尺率で補正して求めた。各体節の質量については、標本から体重に対する各体節の重量比を得て、その比率を被験体の体重にかけた後重力加速度で除することで計算

表 4-3 生体物理定数

		体節長 (m)	重心位置 (%)	質量比	慣性モーメント (kg・m ²)
ニ ホ	手部	0.098	0.40	0.0070	0.000056
	前腕部	0.158	0.49	0.0254	0.000448
	上腕部	0.153	0.48	0.0325	0.000605
	足部部	0.160	0.41	0.0098	0.0002
	下腿部	0.160	0.54	0.0235	0.0006
	大腿部	0.170	0.44	0.0558	0.0015
	頭胴部	0.498	0.45	0.6920	0.1642
合成筋付着位置 (m)					
ザ ル	a ₁₁ =0.0315	a ₁₅ =0.0312	b ₁₁ =0.0173	b ₁₅ =0.0077	
	a ₁₂ =0.228	a ₁₆ =0.017	b ₁₂ =0.0368	b ₁₆ =0.0229	
	a ₂₂ =0.252	a ₂₆ =0.017	b ₂₂ =0.0291	b ₂₆ =0.017	
	a ₂₃ =0.228	a ₂₇ =0.017	b ₂₃ =0.0134	b ₂₇ =0.017	
	a ₂₄ =0.016	a ₂₈ =0.0014	b ₃₃ =0.0197	b ₃₈ =0.0205	
	a ₃₄ =0.014	a ₃₈ =0.0014	b ₃₄ =0.0185		
		体節長 (m)	重心位置 (%)	質量比	慣性モーメント (kg・m ²)
ク モ	手部	0.133	0.38	0.0092	0.000169
	前腕部	0.188	0.43	0.0258	0.000654
	上腕部	0.172	0.58	0.0331	0.000724
	足部部	0.068	0.45	0.0053	0.0001
	下腿部	0.194	0.50	0.0332	0.0007
	大腿部	0.210	0.50	0.0427	0.0010
	頭胴部	0.398	0.55	0.7017	0.0163
合成筋付着位置 (m)					
ザ ル	a ₁₁ =0.0315	a ₁₅ =0.0312	b ₁₁ =0.0173	b ₁₅ =0.0077	
	a ₁₂ =0.228	a ₁₆ =0.017	b ₁₂ =0.0368	b ₁₆ =0.0229	
	a ₂₂ =0.252	a ₂₆ =0.017	b ₂₂ =0.0291	b ₂₆ =0.017	
	a ₂₃ =0.228	a ₂₇ =0.017	b ₂₃ =0.0134	b ₂₇ =0.017	
	a ₂₄ =0.016	a ₂₈ =0.0014	b ₃₃ =0.0197	b ₃₈ =0.0205	
	a ₃₄ =0.014	a ₃₈ =0.0014	b ₃₄ =0.0185		

した。重心位置、筋付着位置は標本から得た値を被験体と標本の体節長の比によって補正する。筋付着位置も体節長の比から補正した。慣性モーメントは各体節の長さの2乗と質量に比例することから、標本の計測値を体節長と体節重の比で補正して求めた。

4-4 モデルの評価

モデルの評価には計算結果と実測値との比較が必要となる。ただし関節モーメント、関節伝達力等の生体内部に働く力を実際に計測することは困難を極める。そこで比較的容易に計測できる筋電図を解析結果の筋力と比較し評価を行うこととする。筋力は図 4-1にも示すとおりシミュレーション手順の後半に計算されるため、筋力値が実測筋電図と一致すればそれ以前の値も妥当と考えられる。

第三章において得たニホンザルの筋電図データと今回計算によって得られたニホンザルの筋力の定性的な比較を行った結果を図 4-3に示す。図からも明らかなように両者はよく一致し、このモデルの妥当性が示されるといえる。上腕筋とヒラメ筋については筋電図データを得ていないが、これらの筋はそれぞれ上腕二頭筋、腓腹筋と同期的に働くことがFleagle (1981) およびInman (1953) の研究で

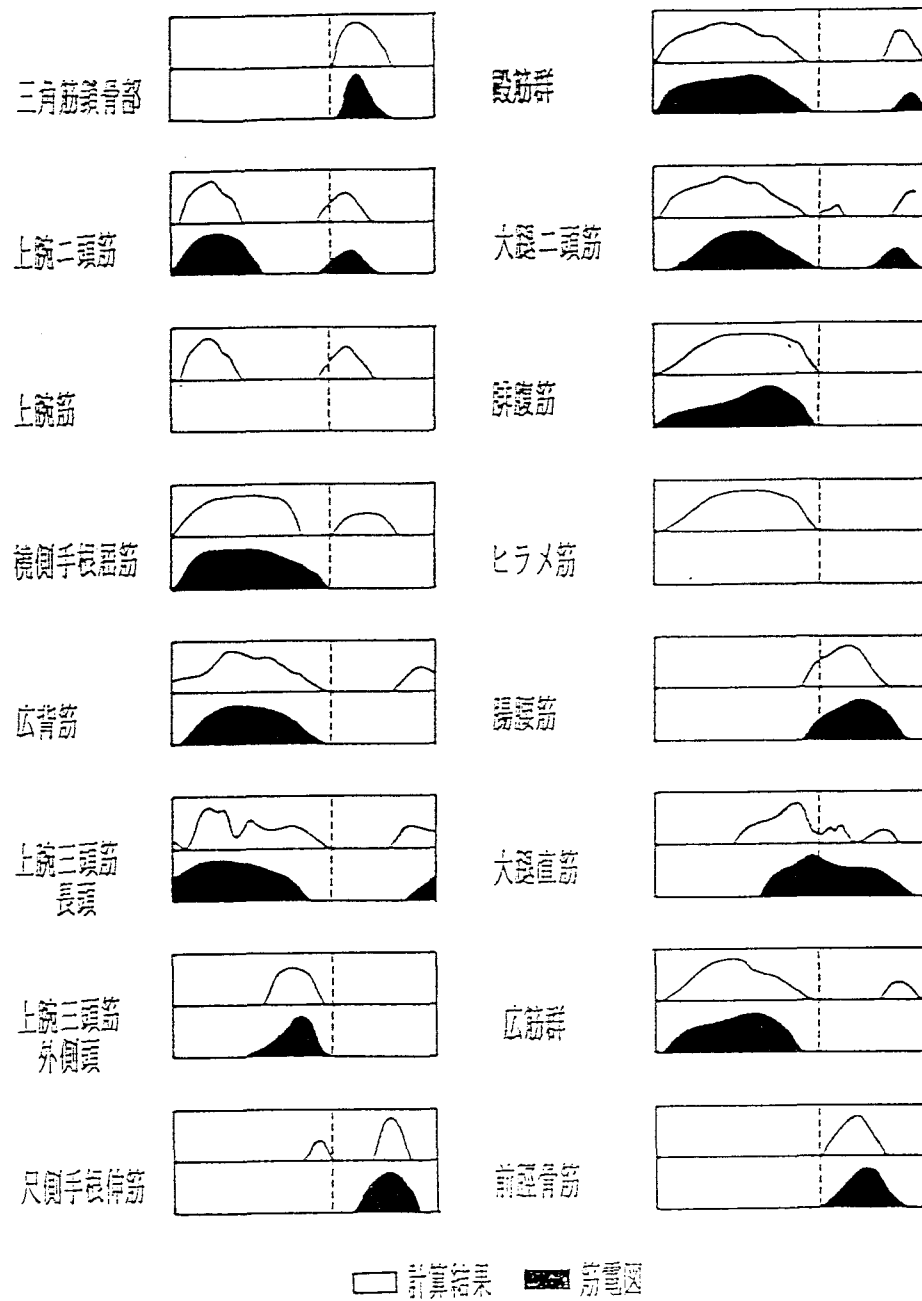


図 4-6 筋力の計算結果と実験から得た筋電図の比較

指摘されており、問題はないと考えられる。

4-5 シミュレーションモデルによる解析結果

4-2節で開発したシミュレーションモデルに、第二章で得た運動学的計測値と力学的計測値および第四章3節で得た生体物理定数を入力し、クモザルとニホンザルの垂直木登りの解析を行った。結果は以下の通りである。ただし、ニホンザルの結果については3頭の平均値を示してある。

A 関節モーメント

前肢の一歩行周期における各関節モーメントの計算結果を図4-7に示す。横軸は時間経過で足が支持体についているスタンスフェイズと離れているスイングフェイズにわけて示してある。縦軸は関節モーメントを体重と各節長で標準化した値を表す。いずれのグラフも上方向をプラス、下方向をマイナスにとってある。実線がクモザルで点線がニホンザル3頭の平均値である。

手が支持体に接しているサポートフェイズにおいては手関節は主に外転、肩関節は伸展方向に働いていることが図からわかる。肩関

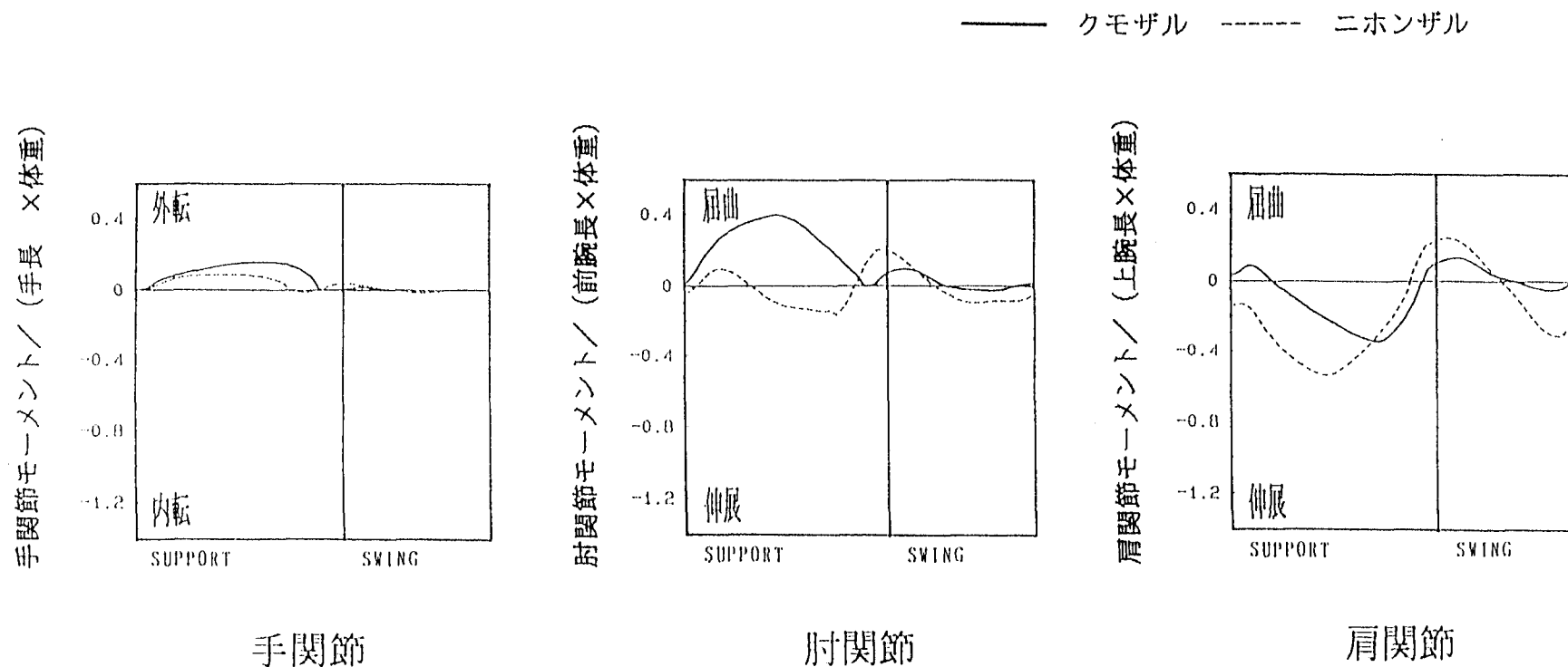


図 4-7 前肢の関節モーメント

肘関節に顕著な差がみられ、クモザルではサポートフェイズを通じて屈曲方向に働くのに対し、ニホンザルではサポートフェイズの後半に伸展方向に転じている。ニホンザルにおいて前肢が推進に大きく関与している可能性が示唆される。

節は2種ともにおいて伸展方向に働いていた。ただしピークはニホンザルではサポートフェイズ中盤にあったのに対し、クモザルでは後半であった。サポートフェイズの前半において肘が肩よりも高い位置にある時は、肩関節の伸展は身体を引き上げるように働く。一方サポートフェイズ後半に肘の位置が下がると、肩関節伸展は主に身体をボールに近づける働きを持つようになる。したがって、ニホンザルのピーク値は身体を引き上げる際のもので、クモザルのピーク値は身体を保持する際のものといえる。

肘関節にもニホンザルとクモザルの間に明確な差が現れた。クモザルではサポートフェイズの大半でモーメントは屈曲方向に働いているのに対し、ニホンザルでは屈曲方向にモーメントが働くのはサポートフェイズ前半だけで、後半においては伸展方向に働いている。クモザルの肘関節がもっぱら屈曲することによって身体と支持体の距離を維持するように働くのに対し、ニホンザルの肘関節はサポートフェイズの後半には伸展してボールを下方方向に押すことによって、推進にも比較的大きな寄与をしていると考えられる。

図4-8 は後肢の関節モーメントである。後肢の各関節モーメントはクモザルとニホンザルでよく似たパターンを示していた。スタンスフェイズでは足関節は底屈、膝関節と股関節は伸展方向に働いている。足関節と股関節はボールを下方へ押しやって推進力を得るよ

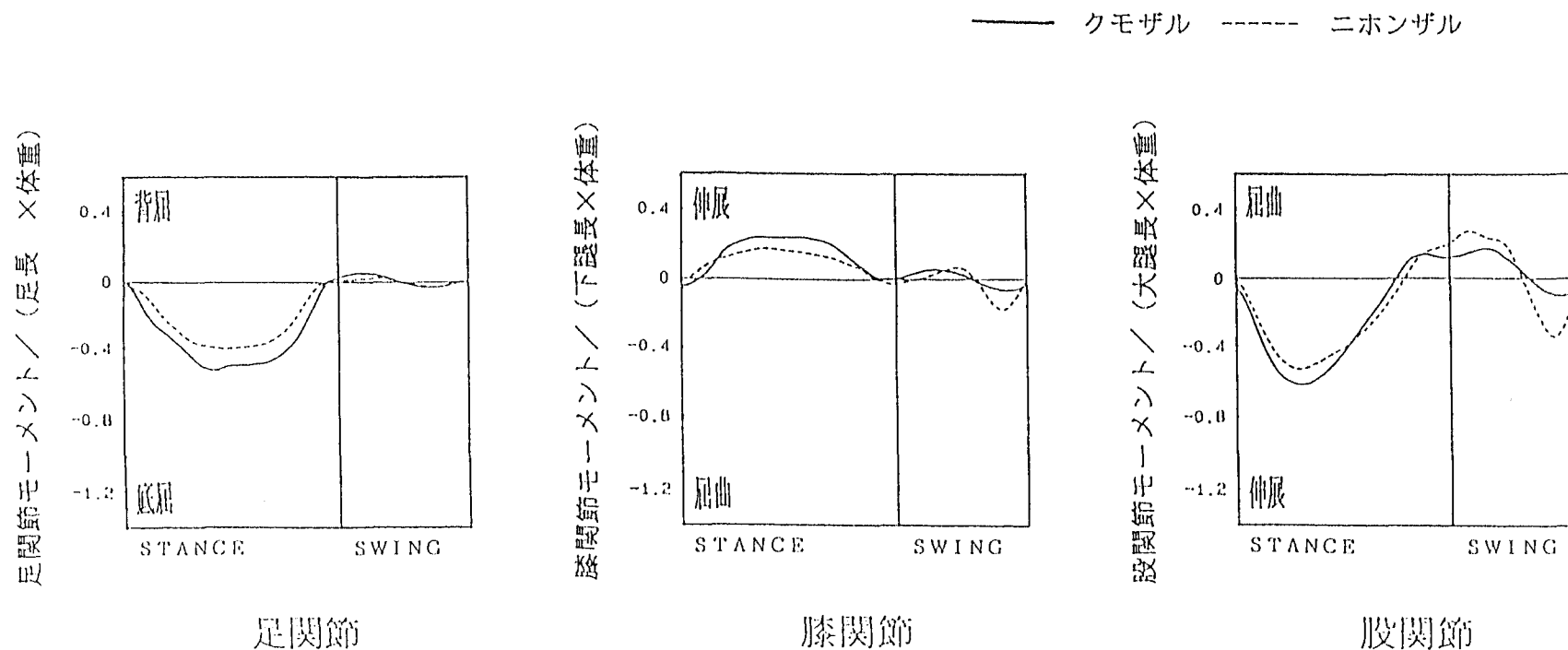


図 4-8 後肢の関節モーメント

スタンスフェイズでは全ての関節においてクモザルの方が大きな値を示す。ただし反力から予測されるほど大きな値ではない。一方スイングフェイズにおいてはニホンザルの方が大きな値を示す。

うに、膝関節は体をボールから遠ざけるように働く。スイングフェイズではいずれの関節も前半はプラス方向つまり上方向、後半はマイナス方向つまり下方向に働いていた。これはスイングフェイズに後肢を上には振り挙げ、支持体に接する前にブレーキをかけることを反映していると考えられる。ニホンザルの方がスイングフェイズでの振幅が大きくなっており、クモザルに比べスイングフェイズで後肢を上には運ぶ際の加速、減速が急激であったことがわかる。

スタンスフェイズのモーメントの大きさは逆に全ての関節においてクモザルの方がやや大きい結果となっている。ただし第三章に示した力学的研究から、クモザルの後肢がニホンザルの後肢に比べかなり大きな力を支持体に及ぼしており、特に水平方向分力においては約1.7倍におよんだという考えると、この関節モーメントの差の小ささは意外ともいえる。

B 筋力推定値

図4-9 は前肢の筋力推定値の計算結果である。縦軸は体重で標準化した筋力、横軸は時間で、実線がクモザル、点線がニホンザルを表す。

上腕二頭筋、上腕筋に大きな差がみられ、上腕二頭筋はクモザルではサポートフェイズを通して活動するのに対し、ニホンザルでは

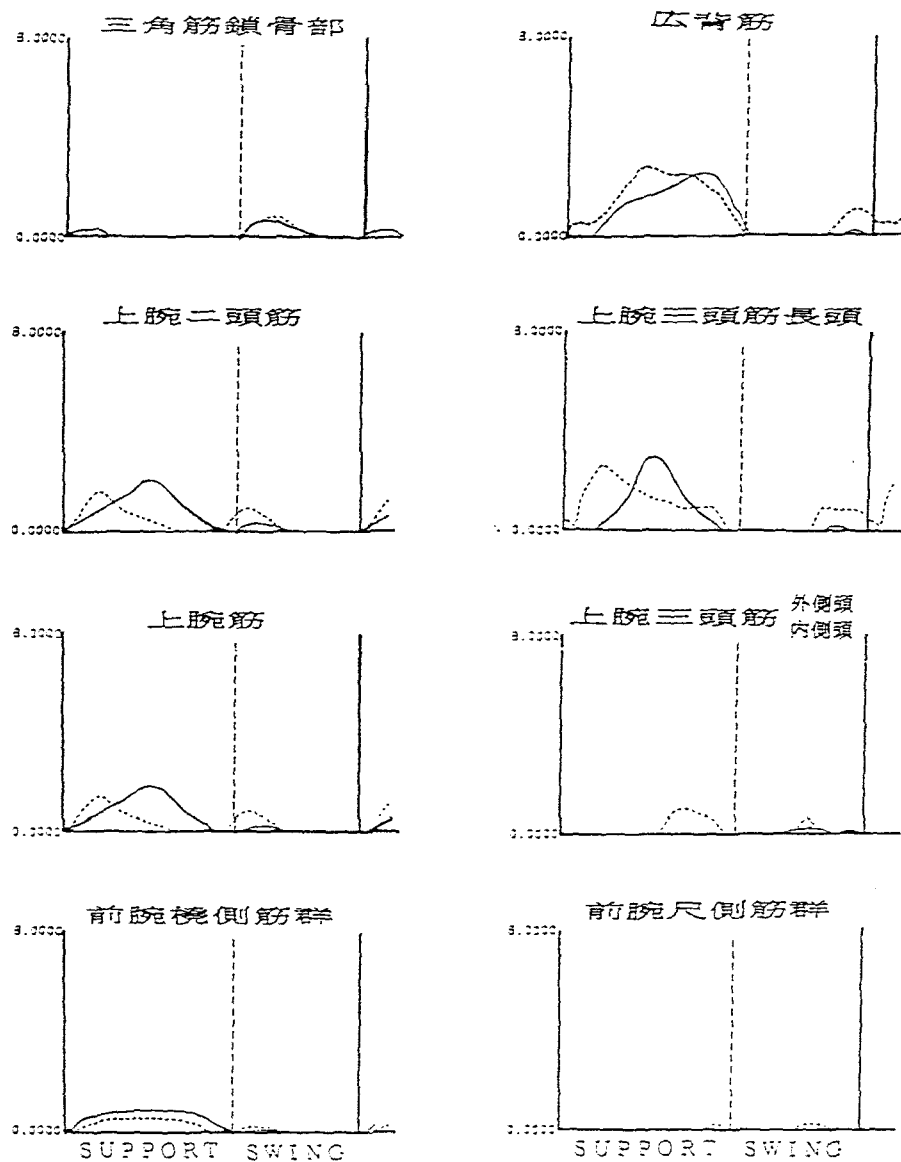


図 4-9 前肢の筋力

クモザルでは上腕筋、上腕二頭筋がサポートフェイズを通じて働く。一方ニホンザルでは、これらの筋の活動はサポートフェイズ前半に限られ、後半には上腕三頭筋外側頭の活動がみられる。クモザルのこの筋にはサポートフェイズでの活動はみられない。肩関節においてはサポートフェイズ初期の三角筋鎖骨部の活動が、クモザルにおいてのみみられる。

前半のみにしか活動しない。一方上腕三頭筋外側頭と内側頭はニホンザルではサポートフェイズの後半に活動しているのに対し、クモザルでは活動がほとんどみられない。これらは肘関節モーメントの分析で明らかにされた2種間の相違とも一致し、クモザルの肘関節がサポートフェイズでは屈曲方向の仕事を主に行っているのに対し、ニホンザルの前肢はサポートフェイズ後半に肘関節を伸展させ、推進力を得る仕事をも行っていることによると考えられる。スイングフェイズにおける筋力は、全体的にニホンザルの方が大きくなっており、これは関節モーメントがやはりスイングフェイズで大きくなっていたことに関連すると考えられる。

また肩関節についてみると三角筋鎖骨部の活動の様相に相違があった。クモザルではこの筋はスイングフェイズだけでなくスタンスフェイズのはじめにも活動している。一方ニホンザルにはこの活動はみられなかった。

後肢の筋力推定値の結果は図4-10に示す。まず図の左側の列では中殿筋を代表とする筋群、広筋群、腓腹筋およびヒラメ筋において違いがみられ、クモザルが大きな筋力を示している。これらの筋は下肢の各関節の伸展に主に寄与するものである。一方右側の列では、股関節の屈曲に関与する腸腰筋の筋力がニホンザルで大きくなっている。これは後肢を振り上げる際の加速を得るためではないかと考

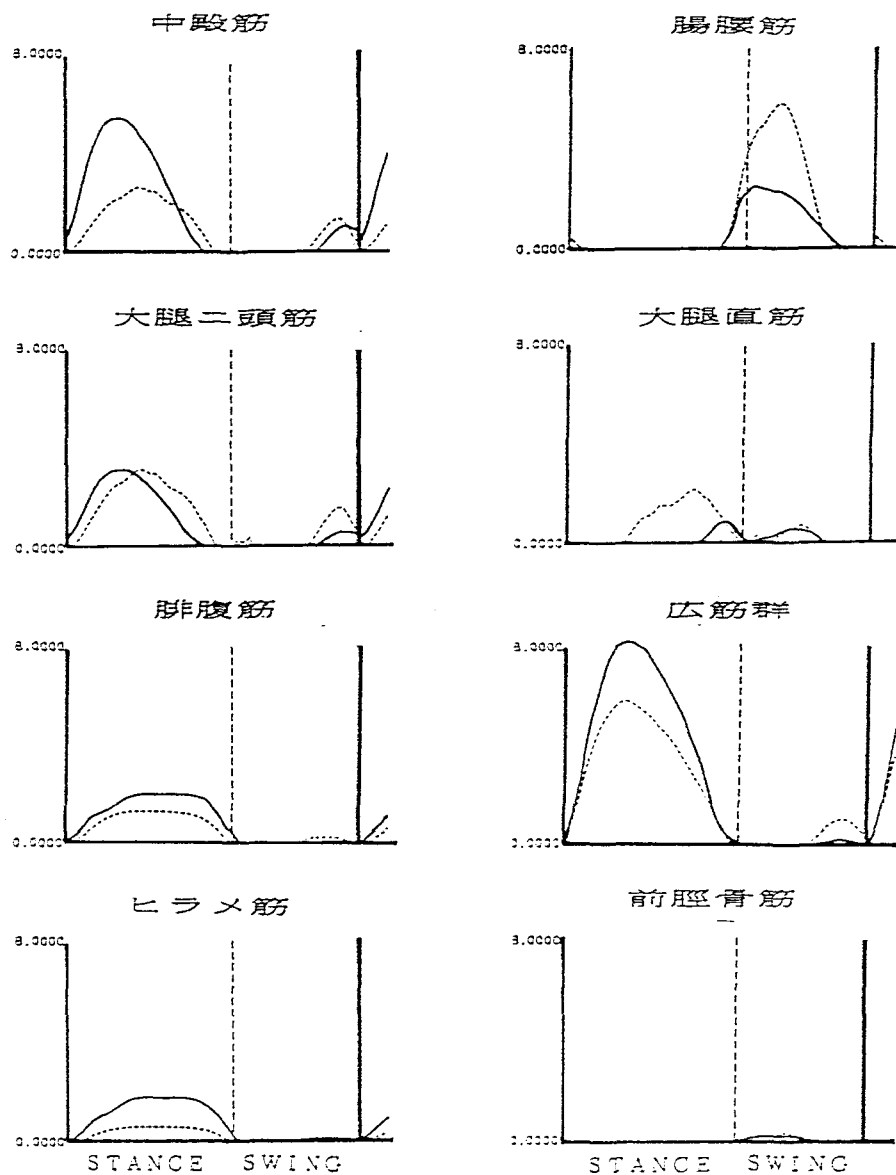


図4-10 後肢の筋力

股関節伸展筋（中殿筋）、膝関節伸展筋（広筋群）、および足関節の底屈筋（腓腹筋、ヒラメ筋）において、筋力推定値はクモザルの方が大きい。一方ニホンザルで大きい値を示すのは、股関節の屈曲筋（腸腰筋）である。

えられる。中殿筋や大腿二頭筋のスイングフェイズの終わりにみられる筋力は逆に足を支持体に着けるようブレーキをかけるためのものと思われるが、大腿二頭筋の値がニホンザルで大きくなっている。

C 関節伝達力

図4-11は前肢の各関節における関節伝達力を体重で標準化して示したものである。横軸は歩行一周期を示す時間軸、実線がクモザル、点線がニホンザルである。前肢の手関節については第二章でも述べたように、屈曲・伸展および外転・内転運動が組合わさった運動を行うが、計測上の制約から2次元的にしかとらえられないため、関節伝達力は実際よりかなり小さく計算されていると考えられる。手関節の値がクモザルで大きくなっているのは、前腕機側筋群の筋力が大きい（図 4-9）こととを反映している。肘関節では関節伝達力の大きさにはクモザルとニホンザルではほとんど差がなかったが、ピークがクモザルにおいてニホンザルよりやや後ろにあった。上腕筋と上腕二頭筋の筋力値におけるピーク的位置にも同じ傾向がみられた。これらは2種の霊長類において前肢の用いられ方が異なっていることを示唆する。一般にサポートフェイズ前半の前肢の働きは身体を引き上げることであり、一方サポートフェイズ中盤での働きはボールから身体が離れないようにすることと考えられる。すなわ

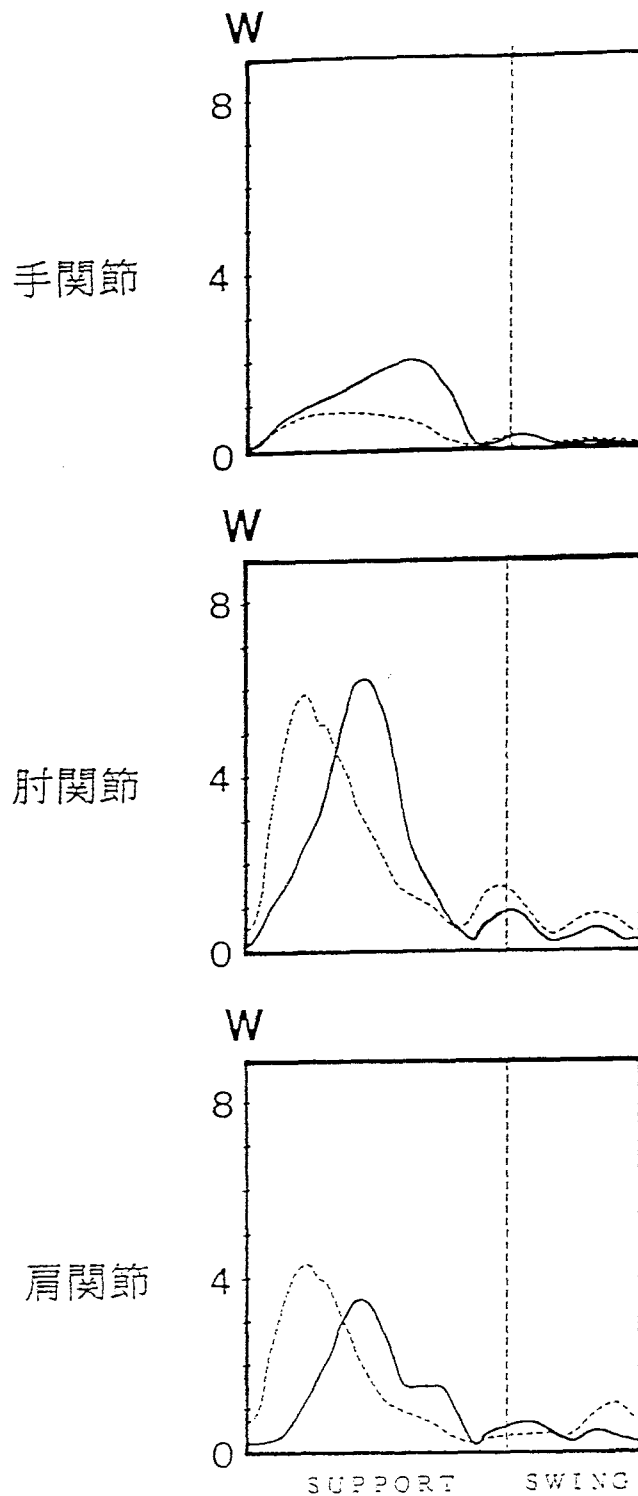


図4-11 関節伝達力（前肢）

関節にかかる力の総和である関節伝達力のピークの位置に、2種の間で差がみられる。ニホンザルのピークはサポートフェイズ前半の身体を引き上げる時期に対応するものと考えられる。一方クモザルの前肢は登力の水平分力が大きくなる時期にピークを示し、身体を引き上げて推進に貢献するよりも、身体を支持体から離れないよう保持するのに働くといえる。

ちニホンザルの前肢におけるピークは身体の推進に関連するもので、クモザルのピークは身体の維持に関連するものである可能性がある。関節伝達力はスイングフェイズにおいてはニホンザルの方が大きな値を示していた。これは関節モーメントや筋力の結果と一致し前肢を振り上げる際の加速・減速が急激であるためと考えられる。肩関節伝達力はクモザルの方が小さく、ピークの位置は肘関節と同様ニホンザルよりも後にあった。スイングフェイズにおいては、後半でニホンザルの値がクモザルの値を上回っていた。

後肢の関節伝達力（図 4-12）は、膝関節および足関節のスタンスフェイズにおいてはクモザルの方が明らかに大きかった。これはそれぞれ広筋群と下腿三頭筋（ヒラメ筋および腓腹筋）の筋力がクモザルにおいて大きかったことを反映する。一方スイングフェイズでは特に股関節においてニホンザルの値が大きくなっている。これはニホンザルで腸腰筋の筋力が大きいためと思われる。

どちらの種においても後肢の関節伝達力は前肢の値より大きくなっていた。

D 筋の発生パワー

図4-13 は筋力に筋収縮速度をかけた値の総和である発生パワーの時間的推移を前肢、後肢別々に示したものである。前肢においては

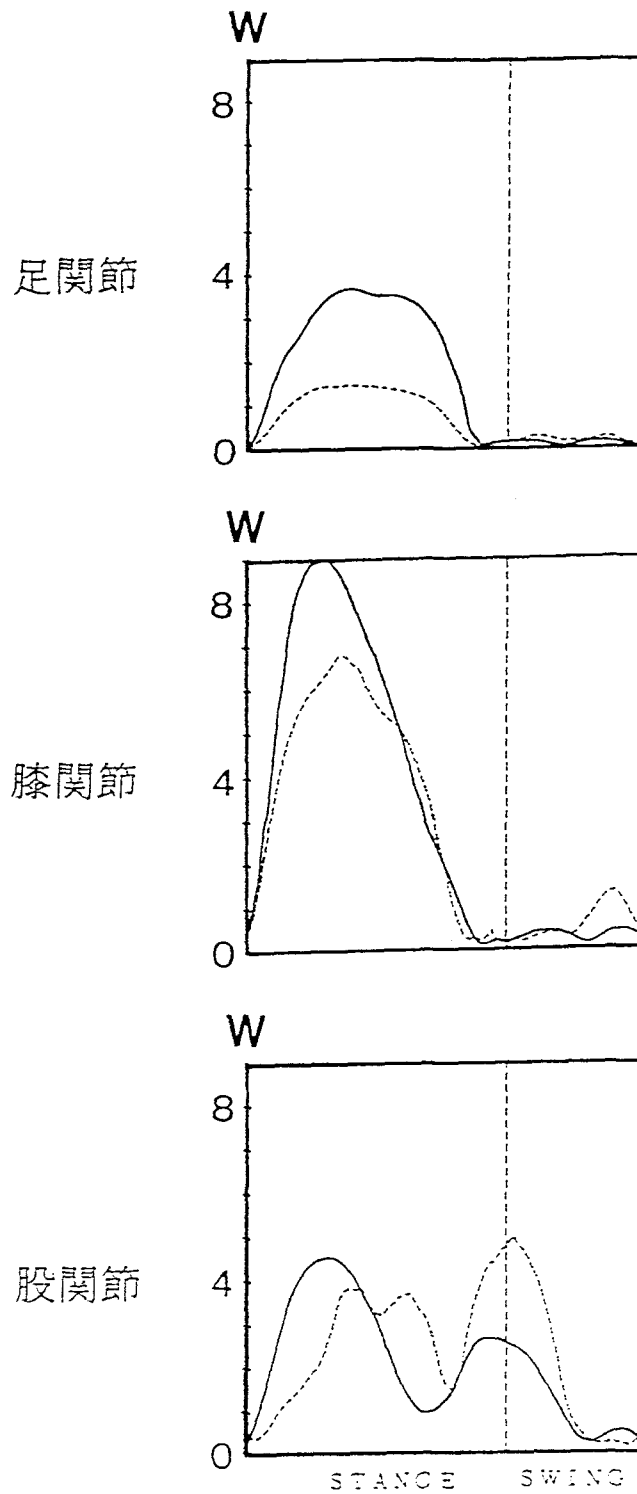


図4-12 関節伝達力（後肢）

足関節、膝関節において、スタンスフェイズでの値はクモザルが明らかに大きい。一方スイングフェイズでは、特に股関節においてニホンザルが大きな値を示す。

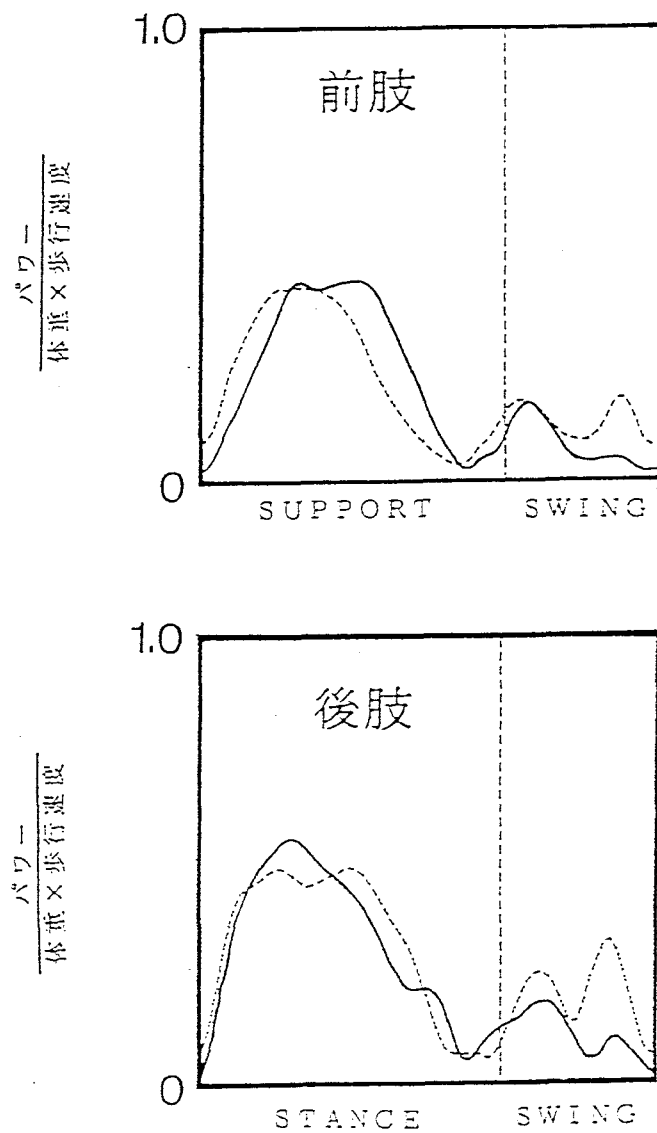


図4-13 筋の発生パワー

クモザルの後肢においてスタンスフェイズの終盤に腓腹筋とヒラメ筋の筋活動を反映する小さな高まりがみられる。一方ニホンザルには、スタンスフェイズ中盤に大腿二頭筋の活動に関連すると考えられるピークがあるが、後半の高まりはみられない。前肢においてはスタンスフェイズでのピーク的位置がクモザルでやや後にある。スイングフェイズでは、ニホンザルの値が特に後半において大きい。

クモザルのピークの位置がニホンザルよりも後にあることがわかる。またスイングフェイズ後半にはニホンザルの値がクモザルよりも大きくなっていた。これらは既に述べた前肢の用い方の相違によるものである。

後肢のパワーには3つの高まりがあり、1つ目は広筋、2つ目は中殿筋と大腿二頭筋、3つ目は腓腹筋とヒラメ筋の活動を反映する。クモザルでは大腿二頭筋と中殿筋の活動が前にずれているため、2つ目のピークはめだたないものになっているが、3つ目のピークは下腿三頭筋と大腿直筋の活動により、小さいがはっきりとみられる。一方ニホンザルには3つ目のピークはなかった。スイングフェイズにおいては、前肢と同様ニホンザルの値がクモザルよりも大きく、スイングフェイズでの加速減速が急激であることを示していた。

E エネルギー効率

これまでに示した各値は、一歩行分について計算したものである。しかし第二章で明らかにしたように、クモザルの歩幅はニホンザルよりも長い。そこでクモザルとニホンザルの歩幅の違いを考慮して、一定の距離ここでは100mを進むのに必要なエネルギー量、すなわちエネルギー効率を求めた（表 4-4）。計算には山崎（1985）による下記の計算式を用いた。

$$\text{Energy cost: I} = (\text{muscle work}) \times (\text{body weight})^{-1} \times 100 / (\text{stride})$$

ここで muscle work とは一歩行周期における筋のパワーの総和を示す。計算結果より、クモザルの方がエネルギー効率の良いことが明らかになった。前肢と後肢をわけてみると、前肢ではニホンザルとクモザルの間に有意差はみられなかったが、後肢では明らかにクモザルの方が効率がよいという結果になった ($p < 0.05$)。

前肢と後肢の比較では、クモザル、ニホンザルとも前肢の方が小さな値になっている。ただしこれは必ずしも前肢の方がエネルギー効率がよいということを示すものではない。同一個体の前肢と後肢の場合、普通のロコモーションを行う限り歩幅はほぼ等しく体重も当然同じである。したがってエネルギー効率の差は筋の発生パワーの総和に帰することになる。すなわちこの値が前肢で小さいことは、前肢の筋発生パワーが後肢より小さいことを示すといえる。したがって2種ともにおいて、前肢よりも後肢がより多くの推進力を生み出しているといえる。

表 4-4 エネルギー効率

	ニホンザル		クモザル		
	n	Mean (sd)	n	Mean (sd)	
エネルギーコスト		45.94		41.35	
前肢	27	19.21 (3.33)	11	18.34 (1.97)	$p < 0.01$
後肢	27	26.73 (3.26)	11	23.00 (3.21)	

特に後肢において、クモザルの方がエネルギー効率にまさる

4 - 6 小括

シミュレーションモデルを開発し、それによる分析を行った結果、クモザルとニホンザルの垂直木登りにおけるいくつかの差異が明らかになった。

ニホンザルではスタンスフェイズ後半に上腕三頭筋が働き、肘関節のモーメントも伸展方向に転じていることから、前肢が、関節伝達力や登反力に影響を与えるほど大きくはないが、推進に寄与しようとしていると考えられる。一方クモザルではサポートフェイズを通じて上腕二頭筋が活動して肘関節に屈曲方向のモーメントを生じさせており、推進よりもポールから身体が離れないように働いているようである。関節伝達力のピーク値が肩関節、肘関節ともにニホンザルではサポートフェイズの前半に、クモザルでは中盤にあることも、ニホンザルの前肢が推進、クモザルの前肢が身体の保持に主に働くことを反映しているといえる。

後肢では、筋力に顕著な差がみられ、クモザルの後肢では広筋群や、中殿筋など関節の伸展筋および足関節を底屈させる腓腹筋、ヒラメ筋の筋力が大きかったのに対し、ニホンザルの筋力が大きかったのは股関節の屈曲筋である腸腰筋であった。これはクモザル型の垂直木登りによってこれらの筋の発達が促される可能性を示してい

るといえる。

前肢と後肢の差は、関節モーメント、関節伝達力などから明らかにクモザルの方が大きかった。すなわちクモザルの方がより後肢に依存しているということになる。

その他、ニホンザルはスイングフェイズにおける四肢の振り上げの際の加速・減速を急激に行うため、関節モーメント、筋力、関節伝達力、筋の発生パワー、消費エネルギーのいずれもがスイングフェイズではクモザルより大きくなることなども明らかになった。

これらの結果からニホンザルとクモザルの垂直木登りは明らかに質的に異なるものであって運動効率もややクモザルの方がよい。またクモザルの方が前肢と後肢の分化が進んでいること、後肢の伸展筋が強く働くことなどからクモザル型の垂直木登りの方が二足歩行へのポテンシャルが高いといえる。

第五章 総合論議

5-1 クモザルとニホンザルの身体垂直移動の比較

第二章から第四章までクモザルとニホンザルの身体垂直移動（垂直木登り）について種々の方法による解析を行った結果、両種の身体垂直運動（垂直木登り）における運動学的ならびに運動力学的特性が明らかになった。この節では諸特性間の関連性について考察する。

まず前肢についてであるが、肘関節の用い方に最も大きな違いがみられた。すなわちクモザルでは肘関節のモーメントがサポートフェイズを通じて屈曲方向に働くのに対してニホンザルの肘関節はサポートフェイズ後半には伸展方向にも働いており、この相違が筋電図と筋力推定値の結果にも反映していた。ニホンザルではサポートフェイズの後半に上腕三頭筋外側頭が活動すること、逆に拮抗筋である上腕二頭筋、上腕筋が活動しないことが筋電図・筋力推定値から明らかになり、これらによって伸展方向のモーメントが生じると考えられる。クモザルの肘関節はサポートフェイズにおいては身体が支持体から離れないように働くのに対して、ニホンザルの肘関節

はサポートフェイズの前半には屈筋によって身体を引き上げ、後半には伸筋の活動で支持体を下方向に押すように働くと考えられる。ただし後半の活動は関節伝達力に影響を与えるほどには大きくはないようである。ニホンザルの肘関節伝達力のピークは前半の屈筋の活動に対応している。クモザルでは、肘関節伝達力のピーク的位置はスタンスフェイズの中程にあった。これは水平方向登力の最も大きくなる時期に一致しており、クモザルの肘関節がもっぱら水平方向の力を生じ、身体が支持体から離れないよう保持するように働くという推測を支持していた。

肩関節においても登力水平分力、関節モーメント、広背筋、関節伝達力のピーク的位置に違いがみられ、クモザルではピークは後半にあるのに対しニホンザルでは前半から中盤にかけてある。このことから肘関節と同様に、クモザルでは肩関節伸展が身体の保持に働き、ニホンザルでは身体を引き上げに働くことが考えられる。また三角筋鎖骨部の活動にも2種間で相違がみられた。この筋は基本的には肩関節の屈曲に働くが、クモザルでは肩関節の屈曲を必要とするスイングフェイズだけでなくサポートフェイズのはじめにも働くことが筋力推定値から判明した。一方ニホンザルでは活動が観察されたのは筋電図・筋力推定値ともにスイングフェイズのみであり、サポートフェイズでの活動はみられなかった。Larson & Stern (19

86) の筋電図法を用いた研究によると、チンパンジーにはクモザルと同様にサポートフェイズはじめの活動がみられる。三角筋鎖骨部の用い方に関してはチンパンジーはクモザルと同様の活動パターンを示すといえる。Larson & Sternはこの活動は腕を頭上に高く上げている場合に起こると述べている。クモザルでは肩関節の屈曲（前方挙上）が大きく、関節モーメントがスタンスフェイズのはじめにおいて屈曲方向に働くことからこのチンパンジーと同様の筋活動が生じたと考えられる。

後肢においては関節モーメントの変化パターンは似ていたが、全ての関節においてスタンスフェイズでの値はややクモザルの方が大きいという違いがみられた。ただし第二章の結果から登力の最大値に2種の間で大きな差がみられ、特に水平分力ではクモザルはニホンザルの約 1.7 倍におよぶ力を支持体に対して及ぼしていることが明らかになっている。そのことを考慮すると関節モーメントの差は意外なほど小さいといえる。これはクモザルにおいてモーメントアーム（力のかかる点と回転中心の間の距離）が短くなるためであろう。関節モーメントは力とモーメントアームの積、質量と加速度の積、慣性モーメントと各加速度の積を足し合わせたものであるが、スタンスフェイズにおいては足部が支持体に接しており加速度、角加速度が小さいため、関節モーメントに大きな影響を与えるのは力

とモーメントアームの積である。すなわち力が大きくてもモーメントアームが短ければそれらの積に近い値をとる関節モーメントはそれほど大きくならないことになる。本研究ではこうした傾向が特に足関節において顕著にみられた。

すでに第二章で述べたように、ニホンザルの足関節がスタンスフェイズの初期から徐々に底屈を始めるのに対し、クモザルの足関節はスタンスフェイズ後半になってから急激に底屈する。作用点の軌跡にもそれは反映しており、ニホンザルがスタンスフェイズの前期で既に作用点を足先に移動させているのに対し、クモザルはスタンスフェイズ後半まで踵寄りに力の中心を残している。このためクモザルでは、力が最も大きくなるスタンスフェイズ中期において力の作用点と足関節の距離すなわちモーメントアームが短くなる（図 5-1）。その結果、作用する力はニホンザルよりもかなり大きいにもかかわらず、関節モーメントはそれほど大きくならずとすむとと考えられる。

またこうした急激な足関節の底屈、作用点の移動はクモザルの足関節による強い蹴りだしを示唆するものである。筋力推定値の比較においても足関節の底屈によって蹴りだしの力を生じると考えられるヒラメ筋と腓腹筋の筋力は、クモザルにおいてニホンザルよりも大きな値を示していた。足関節による強い蹴りだしは、直立二足歩

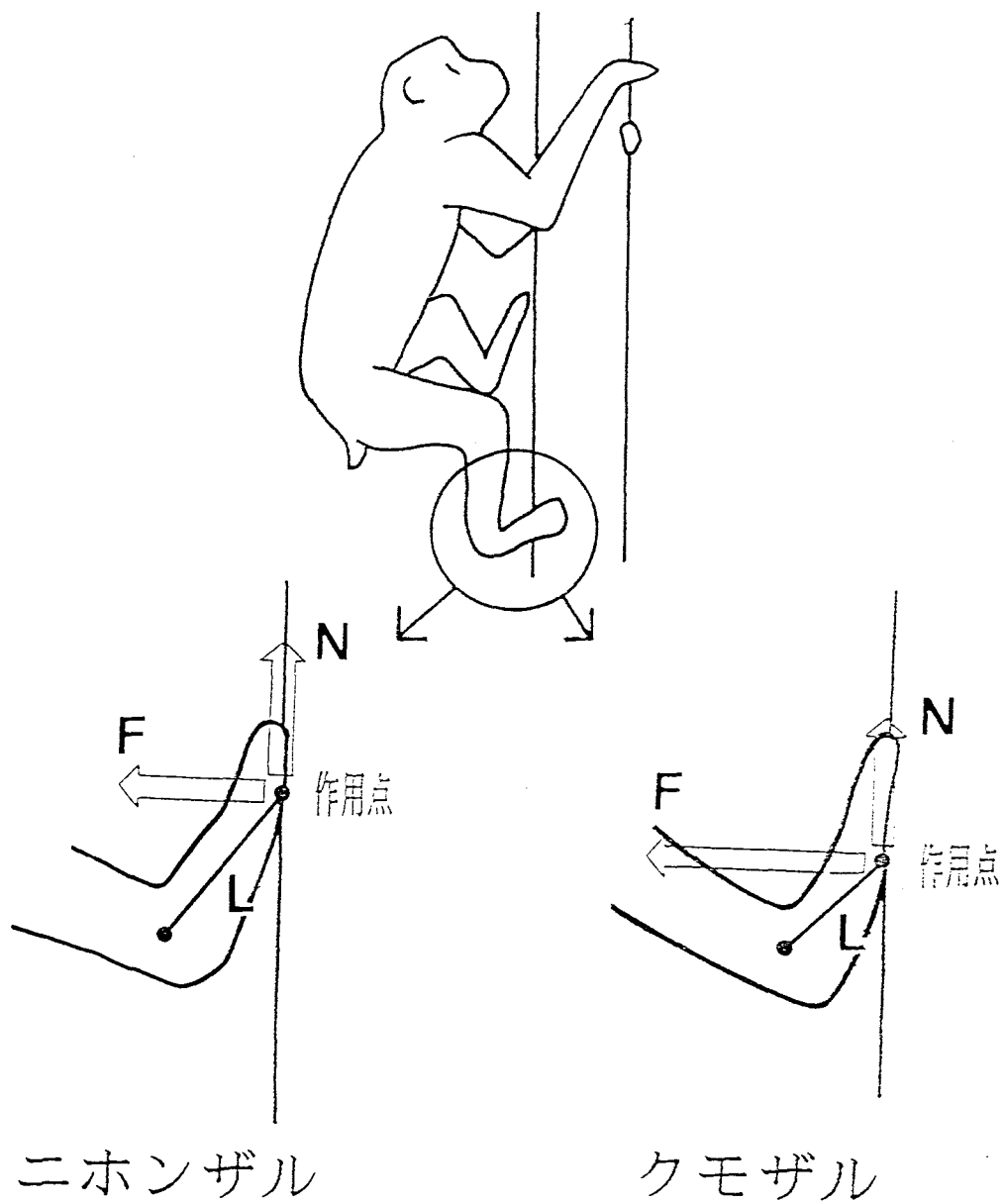


図 5-1 クモザルとニホンザルの足部における力の作用点位置と力の大きさ
クモザルでは足部が受け取る反力、すなわち水平分力 F と垂直分力 N はともにニホンザルより大きい。しかし力の作用点位置が踵に近く、モーメントアームが短いため関節モーメント（力とモーメントアームの積）はそれほど大きくなりません。

行に欠くことのできない重要な要素である。したがってクモザルの足関節の方がニホンザルの足関節に比べ、直立二足歩行に対する潜在能を強く持つ可能性があるといえるだろう。

腓腹筋、ヒラメ筋以外では、股関節伸展筋と膝関節伸展筋の筋力がクモザルで大きかった。石田（1972）の相対筋重量値の分析から足関節の底屈筋である腓腹筋、ヒラメ筋に加え、股関節伸展筋である大殿筋や膝関節伸展筋である広筋群がヒトにおいてよく発達することが知られている。クモザルにおいてこれらの筋力推定値が大きかったことから、クモザルの垂直木登りは、これらの直立二足歩行に重要な筋の発達を促すと考えられる。

体幹部が直立することも第二章でも述べたように直立二足歩行の重要な条件である。本研究では体幹部の水平面に対する角度はクモザルの方が大きく、体幹部が垂直に近い結果となった。体幹部角度に2種の間で差が生じた主な原因は、前肢と後肢の長さの比にある。ニホンザルでは図 2-2に示したように、後肢に比べ前肢が短いため支持体と体幹部の距離が股関節より肩関節において短くなり、その結果体幹部は前傾する。一方クモザルでは前肢が長いことため体幹部を直立に近い姿勢に保つことができる。クモザルのこうした姿勢はニホンザルの斜めになった姿勢に比べ、体幹部における直立姿勢への適応を促進するものと考えられる。

筋力推定値は前後肢ともクモザルの方がやや大きな値を示していた。それにもかかわらず筋の発生パワーに大きな差がみられなかったのはクモザルの方が筋収縮速度が遅かったためと思われる。両種のロコモーションの速度に差はみられなかったが、一歩行周期はクモザルにおいて明らかに長く、したがって歩行にともなう各関節の角速度および関節を動かす筋の収縮速度も遅くなる。パワーは筋力と筋の収縮速度の積から求めるため、クモザルでは筋力が大きくても収縮速度がニホンザルより小さいことから結果的にパワーの値がニホンザルと同程度になったものと考ええる。

パワーの値に大きな差がないのにエネルギー効率においてクモザルの方が効率がよいという結果になったことには歩幅が関連する。エネルギー効率はある一定の距離を進むのに必要なエネルギー量を体重で標準化して求めている。したがって一歩行周期のエネルギー消費量に差がなくても、歩幅が大きければ一定の距離を進むのに要する歩数が少なくなり、結果として総エネルギー量少なくてすむことになる。本研究の結果ではクモザルはニホンザルより歩幅が長く、そのため一歩行に必要なエネルギー量に差が少ないにもかかわらず、クモザルのエネルギー効率が良くなるといえる。しかし逆に考えれば、クモザルは長い歩幅の一歩行周期を短い歩幅のニホンザルと同程度のエネルギーしか消費せずに行っており、この点からクモザル

がニホンザルより垂直木登りに適応しているといえよう。

前肢と後肢の比較においては、立脚時間比、登力垂直成分、関節伝達力、エネルギー消費量の全ての結果において、両種とも推進の為には後肢により多く依存していることが示された。ただしクモザルの方がニホンザルに比べ前後肢間の差が大きく、後肢への依存度が大きい。既に述べたように関節モーメントや関節角度変化および筋力の結果から、クモザルの前肢は身体の保持に働き、ニホンザルの前肢は推進に多く貢献していることが推測できる。したがってクモザルではニホンザルに比べ前肢と後肢の機能分化がより進んでいるといえる。直立二足歩行においては基本的に上肢が直接関与することはない。推進力を生み出すのは下肢の役目である。クモザルの垂直木登りは前後肢の機能分化が進んでいる点で、ニホンザルの垂直木登りよりも直立二足歩行への潜在能を多く持つといえる。

5 - 2 水平四足歩行との比較

ニホンザルとクモザルの身体垂直移動（垂直木登り）における運動力学的特徴が大きく異なることが判明したが、これらの霊長類は水平四足歩行においても、第一章で述べたように多くの相違点を持

つことが知られている (Ishida *et al.*, 1974, 1985; Kimura *et al.*, 1979; Kimura, 1985)。そこでこの節では垂直木登り時における特徴と水平四足歩行時における特徴を比較し、ニホンザルとクモザルのそれぞれがこれら2つのロコモーションにおいてどのような違いを示すかについて考察する。比較には本研究と同じ被験体を用いた水平四足歩行の実験結果 (平崎, 1989) を用いた。

まず水平四足歩行時の床反力と垂直木登り時の登力を比較すると、クモザルにおいては前肢に圧縮力のかかる四足歩行時には床反力最大値は体重の5割弱でしかなかったのに対し、張力のかかる垂直木登りでは登力最大値は体重の8割以上であった (図 5-2)。したがってクモザルの前肢は圧力よりもむしろ張力に対応しやすいと考えられる。一方ニホンザルではどちらのロコモーションにおいても最大値は大きくは変わらず体重の5割前後の値となっていた。野外における観察研究からクモザルは樹上での行動、即ちぶらさがりや木登り等の前肢に張力がかかるロコモーションと姿勢に適応しているといわれており (Mittermeier, 1978; Cant, 1986)、張力への適応という前肢にみられた傾向はこれを裏付けるものといえる。

また前肢と後肢の力の比を見ると、クモザルでは水平四足歩行時と垂直木登り時では大きく異なり、垂直木登りにおいて後肢の比重が低くなっている。ただしこれは前肢において垂直木登り時の推進

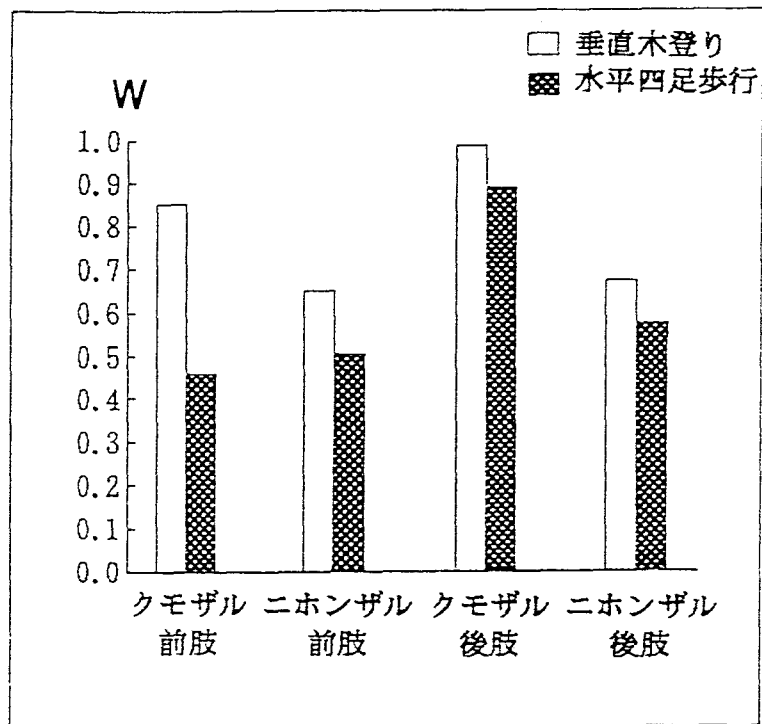


図 5-2 垂直木登り時と水平四足歩行時の反力最大値の比較

両種とも前後肢両方において、垂直木登り時の反力が大きくなったが、クモザルの前肢においてその傾向が顕著であった。前肢には、水平四足歩行時には圧縮力がかかり、垂直木登り時には張力がかかることから、クモザルの前肢の関節は張力に適応していると考えられる。

に直接関与しない水平分力が大きくなるためである。一方ニホンザルでは前後肢の力の配分に2つのロコモーション間で変化が少ないことがわかる。つまりクモザルは垂直木登りを行う際に水平四足歩行時とは前後肢の力の配分を大きく変えるのに対し、ニホンザルは水平四足歩行時とよく似た力の配分で垂直木登りを行うと考えられる。

関節角度変化についても同様に水平四足歩行と垂直木登りで比較した。図 5-3はクモザルにおける比較の結果で、太線が垂直木登り、細線が四足歩行を表す。図から明らかなように、クモザルの関節角度の屈曲・伸展パターンは2つのロコモーション間で異なる。特に足関節では、スタンスフェイズ終盤の底屈が垂直木登り時において水平四足歩行時より急激であり、直立二足歩行の特徴である強い蹴りだしが垂直木登りによって促進された可能性を示す。

全ての関節にわたる傾向としては、前肢が支持体に接しようとする時（スイングフェイズのおわりからサポートフェイズのはじめ）、および後肢が支持体から離れようとする時（スタンスフェイズのおわりからスイングフェイズのはじめ）に、垂直木登り時の方が角度が大きくなることがわかる。すなわちこれらの時点において、前肢は肘関節のより大きな伸展、肩関節のより大きな屈曲（前方挙上）によって水平四足歩行時より頭側で支持体をとらえ、後肢も各関節

ANGLE DEGREE

ANGLE DEGREE

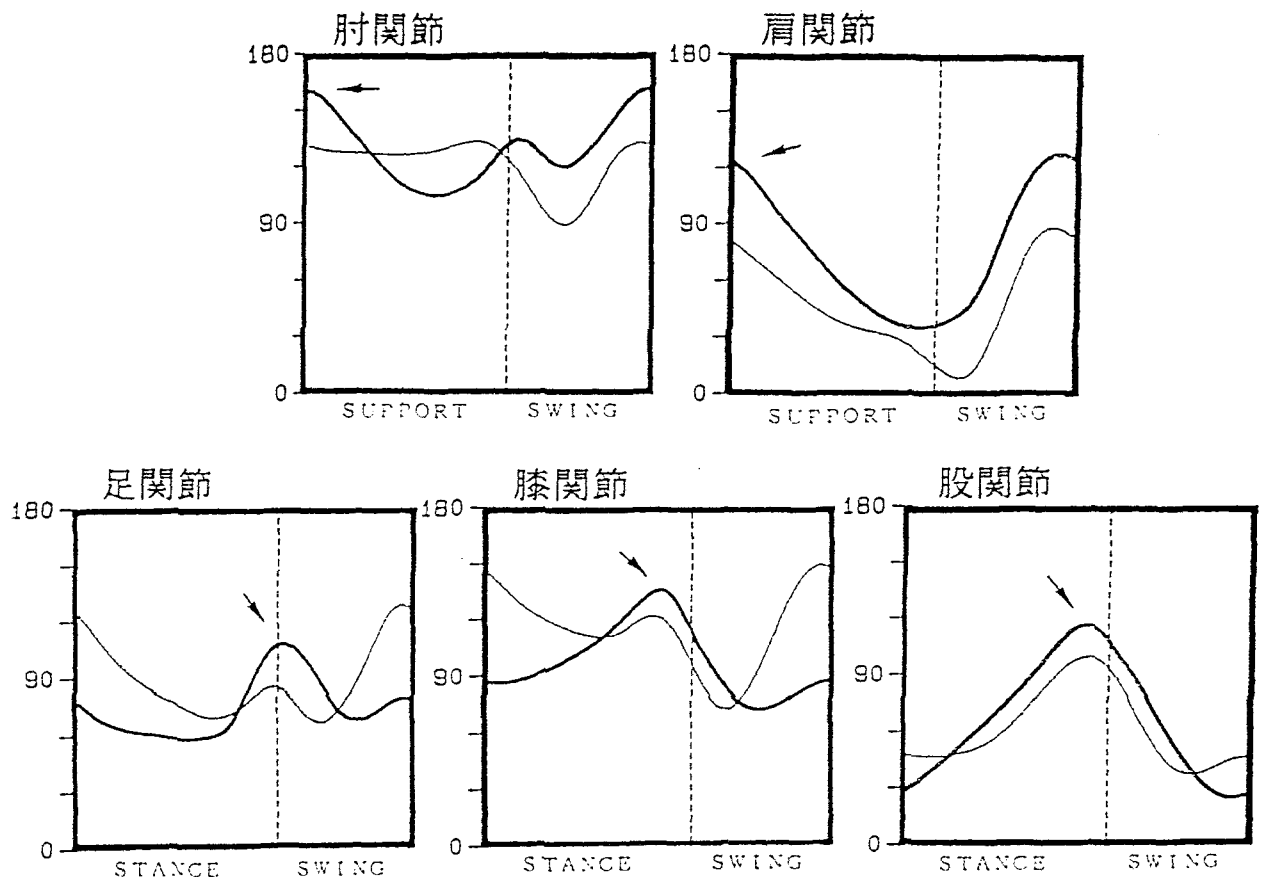


図 5-3 垂直木登り時と水平四足歩行時の関節角度変化の比較
(クモザルの場合)

—— 垂直木登り - - - 水平四足歩行

2つのロコモーション様式における角度変化パターンは明確に異なり、前肢が支持体に着くサポートフェイズのはじめ（矢印）、および後肢が支持体から離れようとするスタンスフェイズのおわり（矢印）において、垂直木登り時の関節角度は水平四足歩行時より大きい。

ANGLE DEGREE

ANGLE DEGREE

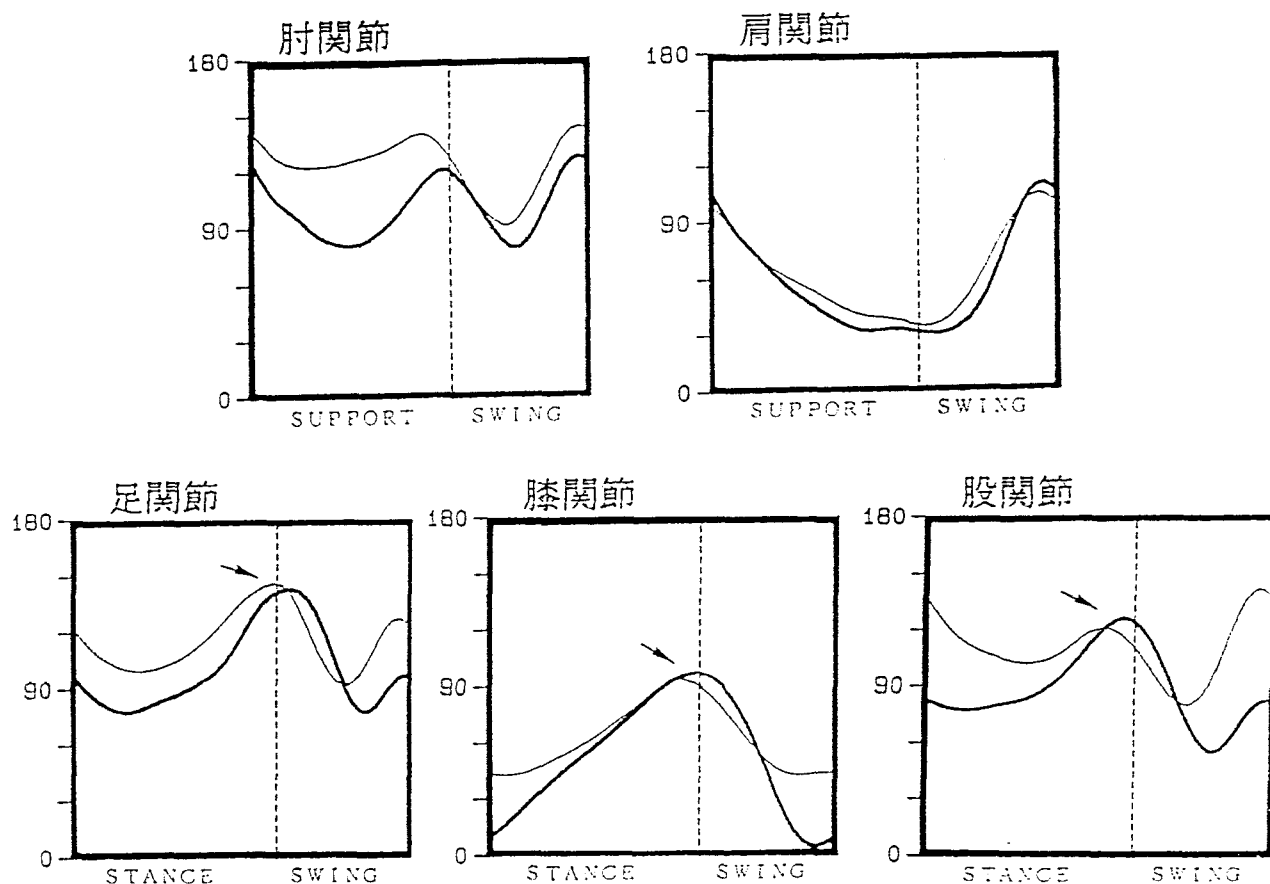


図 5-4 垂直木登り時と水平四足歩行時の関節角度変化の比較

(ニホンザルの場合)

—— 垂直木登り - - - 水平四足歩行

関節角度変化のパターンは肩関節ではほぼ一致した。また後肢の各関節角度においても、後肢が支持体から離れようとするスタンスフェイズの終わりにおいては、関節角度はほぼ等しくなる

がより大きく伸展することによって水平四足歩行より尾側で支持体を蹴ることが示される。一方ニホンザルでは肩関節において2つの垂直木登り時のグラフと水平四足歩行時のグラフはほぼ一致する(図 5-4)。また他の関節でも四肢が支持体から離れる時点(スタンスフェイズからスイングフェイズへの変わり目)においては垂直木登り時と水平四足歩行時の角度はほぼ同程度である。上肢には垂直木登りでは張力、四足歩行では圧縮力がかかるにもかかわらず、ニホンザルは特に近位の関節において、どちらのロコモーションでも比較的よく似た四肢の使い方をしていると考えられる。

そこで垂直木登りと四足歩行における関節角度変化のパターンの異同を検討するために、山崎(1981)の方法を用いて「パターン相違度」の指数を計算した(図 5-5: 計算方法は付録2-F参照)。

図に明らかなように股関節を除く全ての関節でクモザルの方が大きな値を示した。すなわちクモザルはニホンザルに比べ、垂直木登りと水平四足歩行の間で関節角度の変化パターンに相違が大きいといえる。特に肘関節と足関節において相違が大きかった。ニホンザルは膝関節でやや大きな値がみとめられるものの、全体的には両運動様式間での差は小さく、関節角度の変化パターンが垂直木登りと水平四足歩行で比較的似ていることがわかる。クモザルが2つのロコモーション様式において四肢の使い方を大きく変えているのに対し

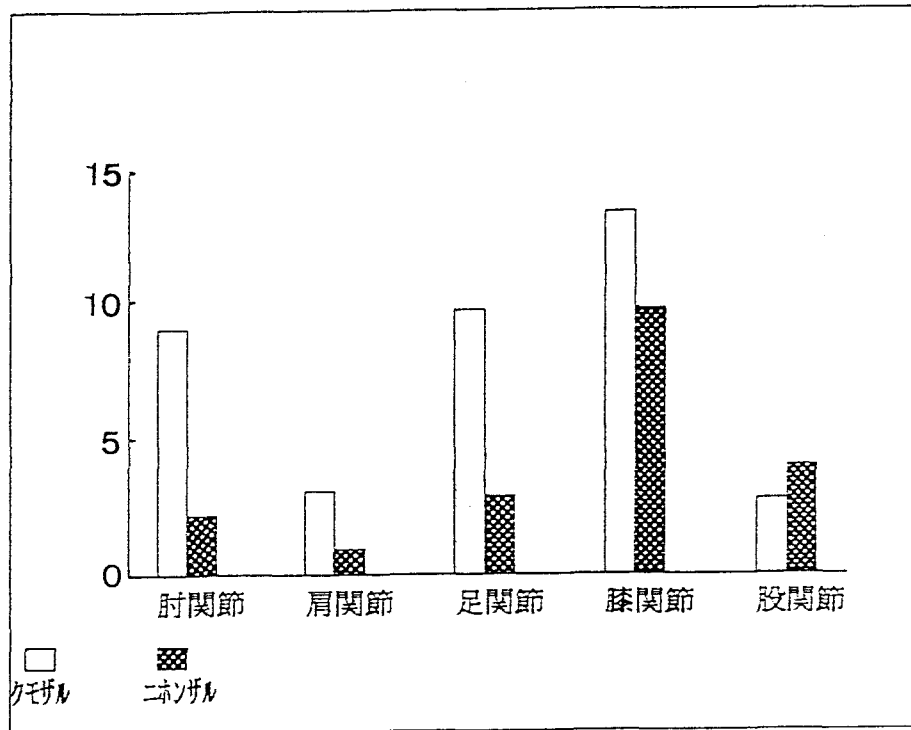


図 5-5 垂直木登り時と水平四足歩行時における関節角度変化の
パターン相違度

縦軸は図 5-4において角度変化のパターンが最もよく一致した肩関節
における相違度を1としたときの各関節の相違度である。

クモザルにおいては、2つのロコモーション様式の間で関節角度変化の
パターンが大きく異なる。一方ニホンザルでは、股関節を除き相違度は
クモザルより小さく、2つのロコモーション様式の間で比較的似た角度
変化のパターンをとることがわかる。

ニホンザルではそれほど大きくは変化させていないという所見は、先に述べた反力の分析に加え、関節角度の定量的な分析からも支持されるといえる。

次に垂直木登り時と水平歩行時の各関節の平均角度の比較を行ってみた。図5-6 は垂直木登りの時の各関節の平均角度から水平四足歩行時の平均角度を引いた値を示したものである。垂直木登り時の平均角度の方が四足歩行時よりも大きいときグラフは正になる。関節角度の変化パターンが垂直木登りと水平四足歩行で比較的似ていた肩関節と股関節に注目すると、クモザルではグラフは正の値を示していた。これはクモザルの股関節が垂直木登り時において水平四足歩行時よりもより伸展し、肩関節も垂直木登り時において前方挙上をより大きく行うことを示す。一方ニホンザルではどちらの関節においてもグラフは負になっていた。また他の関節でも垂直木登り時に角度が小さくなる傾向がみられた。クモザルでは垂直木登り時の各関節平均角度は足関節、膝関節では小さくなるが、股関節では大きくなるなど関節によって傾向が異なるのに対し、ニホンザルでは全ての関節で一様に垂直木登り時の平均角度が小さくなるという結果となった。

四肢の運び順はどちらの種も、どちらのロコモーションにおいても全て Diagonal Sequence（前方交差型）である。しかし四肢を運

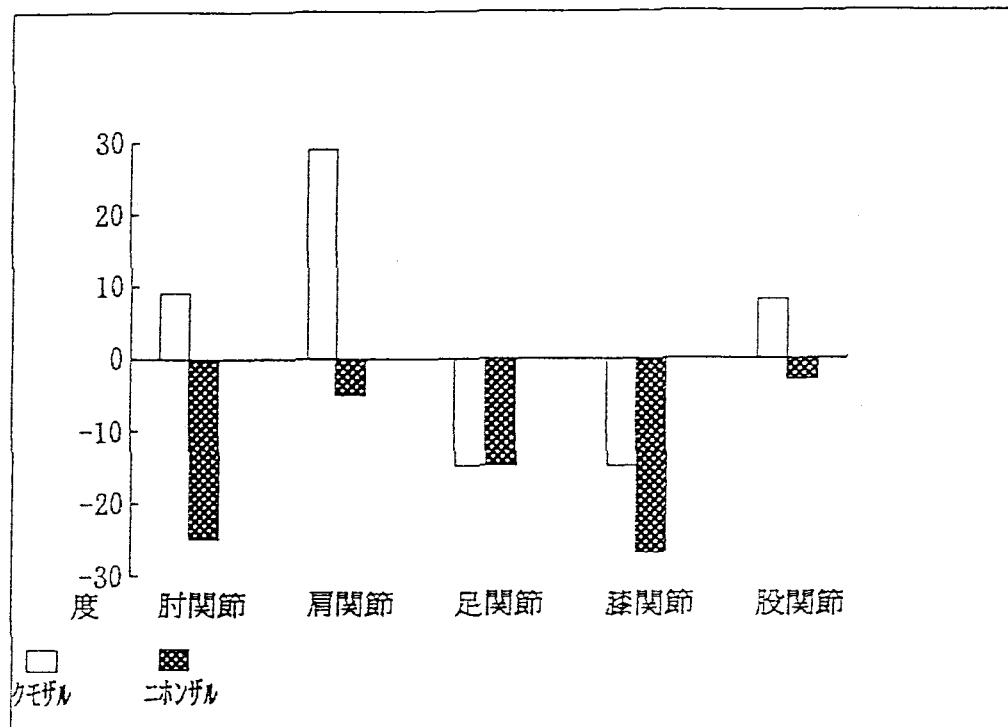


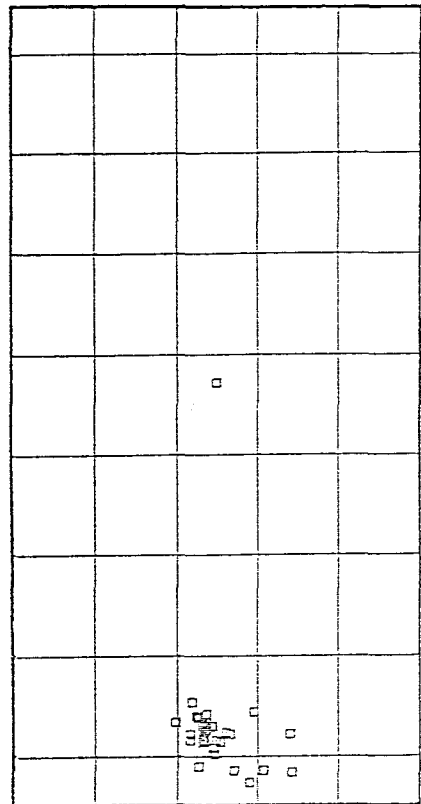
図 5-6 垂直木登り時と水平四足歩行時における関節角度平均値の比較
 垂直木登り時の角度平均値から水平四足歩行の角度平均値を引いた値を示す。
 クモザルでは垂直木登り時において肩関節をより屈曲（前方挙上）させ、股関節をより伸展させることがわかる。一方ニホンザルではすべての関節において垂直木登り時の角度平均値は水平四足歩行時の値より小さい。

ぶタイミングを詳しくみると、クモザルは四足歩行では対側の前後肢を時間的に近接させて用いるdiagonal couplet型あるいは四肢全てを時間的に等間隔で用いる single foot型、垂直木登りでは主に同側前後肢を時間的に近接させて用いるlateral couplet型、と異なるパターンを用いる（図 5-7）。一方ニホンザルは垂直木登りでも水平四足歩行でも diagonal couplet型あるいは single foot型を主に用いる（図 5-8）。すなわちここでもクモザルが水平四足歩行と垂直木登りで歩容を異にするのに対し、ニホンザルでは2つのロコモーション時の歩容が似ていることがわかる。

サポートパターンにも、この違いは反映する。2肢で支持する場合のパターンをみると（表 5-1）、クモザルでは水平四足歩行時には対側前後肢による支持の時間が多かったが垂直木登りでは同側の前後肢支持の方が高い割合を占めている。一方ニホンザルではどちらのロコモーション様式においても対側支持の方が同側支持よりも時間的に多く用いられるという結果になっていた。

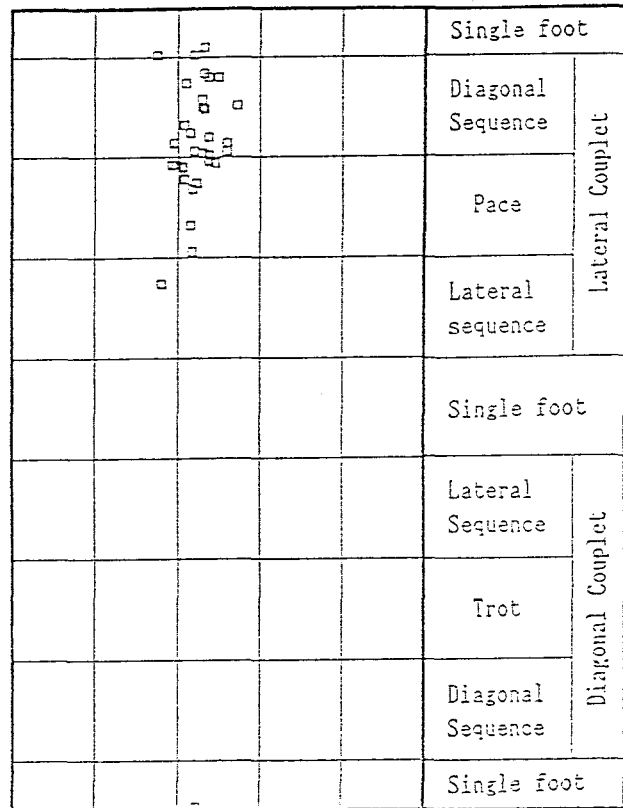
これらのことから、クモザルでは垂直木登り時と四足歩行時でロコモーションの運動学的・力学的特徴が大きく異なるのに対し、ニホンザルにおいては垂直木登り時にも水平四足歩行時と似た特徴を示すことが明らかになった。クモザルは基本的に樹上性（Napier & Napier, 1967）であり、四足ロコモーションにおいてギャロップ

水平四足歩行



90 80 70 60 50 40

垂直木登り

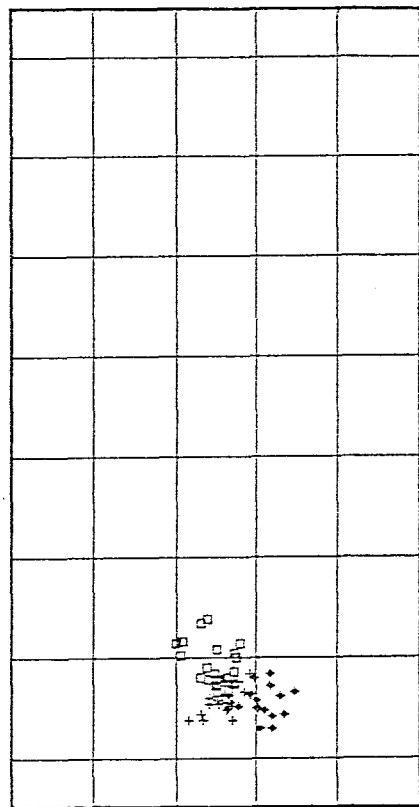


90 80 70 60 50 40

図 5-7 垂直木登りと水平四足歩行における四肢運びのタイミングの比較
(クモザルの場合)

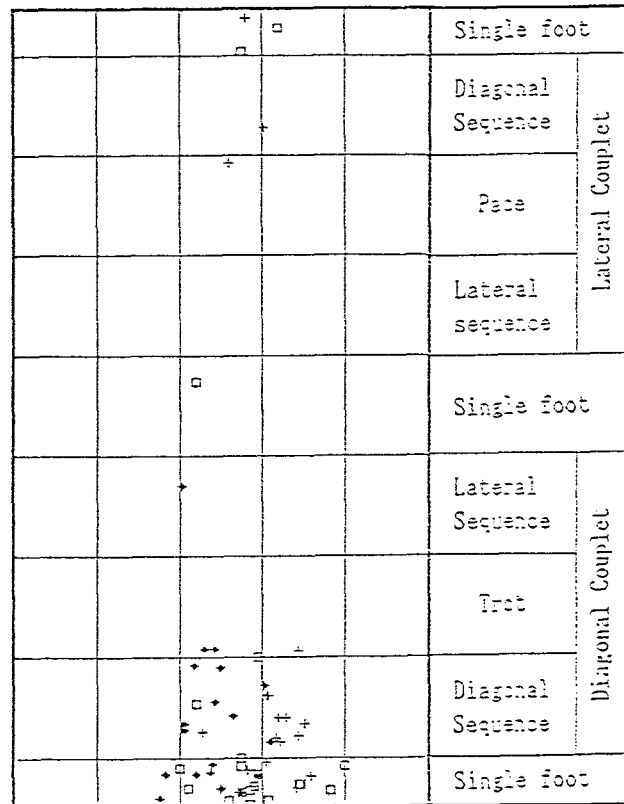
水平四足歩行ではDiagonal couplet (対側前後肢同期) 型歩行が多くみられるが、垂直木登りにおいては、Lateral couplet (同側前後肢同期) 型歩行が優勢である。クモザルは2つのロコモーション様式の間で、歩容を変化させると考えられる。

水平四足歩行



90 80 70 60 50 40

垂直木登り



90 80 70 60 50 40

図 5-8 垂直木登りと水平四足歩行における四肢運びのタイミングの比較
(ニホンザルの場合)

異なる3種類の印は3頭の被験体を表す。

垂直木登り時においてばらつきが大きくなるが、歩行が最も集中したのは対側前後肢同期型のDiagonal coupletであり、水平四足歩行時に近い結果を示す。

表 5-1 垂直木登りと水平四足歩行におけるサポートパターンの比較

	クモザル		ニホンザル	
	垂直木登り [%]	水平四足歩行 [%]	垂直木登り [%]	水平四足歩行 [%]
4 肢支持	10.6	3.1	3.2	8.0
3 肢支持	42.3	49.0	42.3	37.4
2 肢支持				
対側支持	1.7	42.0	37.9	52.9
同側支持	45.5	5.4	14.0	1.7
1 肢支持	0.0	0.0	2.6	0.0

2 肢支持時において、クモザルが垂直木登り時では同側支持、水平四足歩行時では対側支持の時間的比率が大きかったのに対し、ニホンザルではいずれのロコモーション様式においても対側支持の比率が大きかった。

グやバウンディングを行うことはない。一方ニホンザルは地上で活動することも多く、四足走行時にギャロッピングやバウンディングを行うなど地上での四足ロコモーションはクモザルより多様である。ニホンザルでは体幹部の全体的形態からみても、腰部が長いことによりギャロッピングに重要な体幹部の屈曲が容易になること、肩甲骨が胸郭の側面に位置して前肢との関節面（関節窩）が下方を向くことによって前肢が圧縮力に抗しやすくなっていることなど、こうしたロコモーション様式への適応を示している（Shultz, 1950）。分析からは除外したが、本研究においてニホンザルのみが垂直木登り時にもバウンディング様の歩容を示した。個々の形態的特徴が垂直木登りや四足歩行時の運動学的特徴とどう対応するかについてはさらに詳細な解析を必要とする今後の課題ではあるが、ニホンザルにおいては四足走行を含む水平四足ロコモーションに対する適応度が強いことこれが垂直木登りにも影響を与え、その結果四足歩行と似た垂直木登りを行うことになるのではないかと推測することができる。さらにニホンザルでは垂直木登り時の各関節平均角度は水平四足歩行時より屈曲位にあることなどから、ニホンザル型の垂直木登りが関節の伸展が重要である直立二足歩行の前適応となるとは考えにくい。

一方クモザルにおいて股関節の平均角度が垂直木登り時において

水平四足歩行時より伸展位にあったこと、垂直木登り時の足関節底屈が水平四足歩行時より急激であったことから、クモザル型垂直木登りが股関節伸展や足関節による蹴りだしなど直立二足歩行で要求される関節運動の前適応をなした可能性が示唆されるだろう。

5-3 比較神経学的計測値との関連

近年ロコモーション研究においても、神経学的研究によるアプローチの必要性が指摘されている (Vilensky, 1987, 1989a, c)。ロコモーションを生起・制御する神経メカニズムについては、生理学的な研究が特にネコを用いて古くから行われてきており多くの成果が知られているが、本研究で行ったような種間比較の結果を裏付けるようなものは非常に少ないといえる。その中で、Matanoはその一連の研究 (Matano, 1986, 1992; Matano *et al.*, 1985a, 1985b) において、霊長類の脳における各灰白質の容積指数を求め、食性やロコモータータイプとの関連を考察している。表 5-2はMatanoが一連の研究において計測・解析した霊長類の脳における各灰白質の容積指数のうち、特に運動に関連すると思われる部位について、ニホンザルを含むマカク属とクモザル属の指数を示したものである。表から小脳内

表 5-2 クモザルとマカクの灰白質の容積指数
(俣野,1992より)

	クモザル	マカク
橋底部*	19.7	15.9
小脳外側核	54.9	45.5
小脳内側核	16.5	22.6
前庭核**	49.2	93.9
下オリーブ主核	72.8	62.9
下オリーブ副核	27.2	37.2

上段：パーセント比、下段：指数、
 *：対脳幹比、**：対全脳容積（×100,000）
 クモザルでは企画やプログラミング、随意運動
 に関連する橋底部、小脳外側核、下オリーブ主核
 の指数が大きく、ニホンザルでは単純で自動的、
 すばやい運動にかかわる小脳内側核、前庭核およ
 び下オリーブ副核の指数がまさっていた。

表 5-3 霊長類における灰白質の容積指数
(Matano,1986,1992; Matano et al,1985a, 1985bより)

	チンパンジー	ゴリラ	テナガザル	クモザル	マカク
橋底部*	29.5	31.3	23.9	19.7	15.9
小脳外側核	75.8	72.2	58.3	54.9	45.5
小脳内側核	9.7	12.6	14.6	16.5	22.6
前庭核**	30.9	28.9	60.9	49.2	93.9
下オリーブ主核	91.8	83.7	70.9	72.8	62.9
下オリーブ副核	8.2	16.3	29.1	27.2	37.2

*：対脳幹比、**：対全脳容積比（100,000）
 類人猿の各指数は、ニホンザルよりもクモザルに近い値を示す。

側核、下オリーブ副核および前庭神経核の値はクモザルの値がニホンザルよりもかなり小さいことがわかる。一方、橋底部、小脳外側核および下オリーブ主核においてはクモザルの値はニホンザルの値とくらべやや大きいといえる。

橋底部は随意運動能の企画・プログラミング、さらには運動の遂行にかかわる大脳・小脳回路に位置し（Eccles,1982）、大脳より小脳への情報流入の中継核であると同時に、運動に関する指令の最終共通路としての錐体路をその中に含んでいる（俣野、1984）。したがって随意運動能の発達尺度を評価する上で、脳内での最適部位のひとつであると考えられている。前庭神経核は前庭神経を通じて半規管より頭の角加速度、耳石器よりその直線加速度のインパルスを受ける。この核の線維結合は、古くより知られている内側縦束をめぐる眼球運動回路や小脳内側核との連絡が主体で、それらに頭の位置についての情報を送る。小脳内側核は筋の緊張や姿勢の維持、単純な自動的運動と密にかかわっている。脊髄レベルの機能と深く結合し、前庭神経核や頸反射とも関係している。小脳外側核は複雑巧緻な随意運動の企画に関与するとされている。下オリーブ核は古い歴史を持つ副核と、新しい由来を持つ主核からなる。この核からの出力は小脳に送られるが、その際副核および主核の一部が小脳の内側核を含む内側帯へ、そして主核の大部分が外側核を含む外側帯に

終止する (Carpenter, 1976)。

Eccles (1982) の言葉を借りてまとめると、動物のロコモーションにおける単純で自動的、そして素早い運動は小脳内側核、下オリーブ副核、前庭神経核に密接に関連しており、一方橋底部、小脳外側核、および下オリーブ主核は企画や、プログラミング、随意運動の遂行に関与しているということになる。

表 5-2から前者のグループ（単純で自動的、素早い運動に関与する核）の各指数はニホンザルに比べクモザルで顕著に小さくなっており、逆に後者のグループ（企画やプログラミング、随意運動の遂行に関与する核）の各指数はクモザルの方がニホンザルよりもやや高くなっていることがわかる。ここで両種の垂直木登りについての運動学的分析の結果をかえりみると、クモザルの方が歩幅と歩行周期が長く、さらに四肢で体をささえている期間が長いという結果を得ていた。つまり速度が変わらないにもかかわらずその垂直木登りからは、クモザルの方がゆったりとしたあるいは慎重であるという印象を与える。逆にニホンザルの垂直木登りは素早く躍動的な印象を与える。またクモザルが四足歩行と垂直木登りの特徴に大きな差があるのに対し、ニホンザルでは2つのロコモーションの特徴に比較的よく似た部分があり、それは四足走行に対する適応によるのではないかということも前節で考察した。灰白質の値はロコモーション

ンだけではなくビハイビア全体に関連しているものではあるが、クモザルでプランニングやプログラミング、随意運動の遂行に関与する部位にすぐれた値を示し、ニホンザルでは単純で自動的、そして素早い運動に関連する部位の値が高くなっていることは、運動学的分析の結果とよく対応するようで興味深いといえる。

また俣野はテナガザル、チンパンジー、ゴリラについても計測しており、これらの霊長類の各値はニホンザルよりクモザルに近い（表 5-3）。第二章、第三章では運動学的分析、筋電図法による分析から、クモザルと類人猿の垂直木登りが似ていることを示したが、中枢の容積指数にも同様の傾向がみられることが明らかになった。

5-4 まとめ

本研究においては、第二章で運動学的解析および力学的解析、第三章で筋電図法による解析、そして第四章ではシミュレーションモデルの開発とそれによる解析を行ってきた。そしていずれの方法によっても、クモザルとニホンザルの身体垂直移動（垂直木登り）が明らかに異なることを示す結果が得られた。それらの個々の相違点については各章に、相違点間の関連性については第五章の 1 に述べ

た通りであるが、重要であるものをもう一度ここにあげると、クモザルにおいては (1)体幹部がより垂直に近い (第二章 1・姿勢)、(2)股関節と膝関節がより伸展している (第二章 1・関節角度)、(3)股関節の伸展筋、膝関節の伸展筋および足関節の底屈筋が強く働く (第四章・筋力)、(4)足関節に強い蹴り出しを思わせる動きがみられる (第二章 1・関節角度、第二章 2・作用点位置、第四章・筋力)、(5)前肢と後肢の機能分化が進んでおり、推進については後肢により多く依存している (第二章 1・立脚時間比、第二章 2・垂直方向分力、第三章・上腕の筋、第四章・関節伝達力、筋力、エネルギーコスト)、(6)エネルギーコストが良い (第四章・エネルギーコスト)、(7)他の軀幹非水平型霊長類の垂直木登りに似ている (第二章・関節角度、四肢運び順、第三章) という特徴があげられる。

直立二足歩行では、下肢の各関節を十分に伸展し、体幹部を直立させ、足関節の強い蹴りだしによって推進力を得ることが重要である。そして上肢と下肢の機能分化が明確であり、推進力を生み出すのは下肢のみである。したがって上にあげた項目のうち(1)(2)(4)(5)はいずれも直立二足歩行獲得への潜在的な能力を示すものと考えられる。また (3)はクモザル型の垂直木登りによって、ヒトにおいて相対筋重量値の大きい股関節および膝関節伸展筋、足関節底屈筋

の発達がうながされ得ることを示す。これらのことからクモザルの垂直木登りはニホンザルの木登りに比べ直立二足歩行の進化に關与する可能性が強いといえるであろう。

一方ニホンザルではクモザルほどには前肢と後肢の機能分化が進んでおらず、前肢も推進に比較的大きく關与していることが明らかになった（第二章 1・立脚時間比、肘關節角度変化、第二章 2・垂直分力、第三章・上腕の筋、第四章・關節モーメント、上腕の筋力、關節伝達力）。

第五章 2 では水平四足歩行と垂直木登りの運動学的データと力学的データによる比較を行い、クモザルにおいては水平四足歩行と垂直木登りは大きく異なること、垂直木登りにおいて直立二足歩行に重要な股關節の伸展や足關節による強い蹴りだしが促進され得ることを示した。一方ニホンザルのこれら 2 つのロコモーション様式には類似点が多く、垂直木登り時には關節角度はより屈曲位にあった。第五章 2 でも述べたように、ニホンザルは基本的には走行を含む四足ロコモーションに適応している（Napier & Napier, 1967）といえ、これにともなう形態的適応の影響で垂直木登りにも四足歩行とよく似た特徴があらわれると推測できる。実際、エネルギー効率をみるとニホンザルにおいてクモザルよりも劣り(6)、ニホンザルがクモザルに比べ垂直木登りに対する適応力に劣ることを示唆している。また

関節伸展型の直立二足歩行が、水平四足歩行より関節を屈曲させ、しかも水平四足歩行に似た特徴を持つ垂直木登りに由来するという考察には無理があり、したがってニホンザル型の垂直木登りが直立二足歩行の前適応をもたらす可能性は低いと考えられる。

クモザルは中南米に棲む新世界ザルであり、ヒトとの系統関係は類人猿等に比べ遠い。しかしロコモーションのモデルとして考える際にはその運動学的・運動力学的特徴を重要視するのであって系統の遠さは問題にならない (Stern, 1976)。第一章で述べたようにクモザル等の大型新世界ザルの下肢の筋構成は、むしろ類人猿よりもヒトに似ているという報告もある (Stern, 1971)。また Kimura *et al.* (1979) は霊長類5種の水平四足歩行、二足歩行を運動学的特徴によってクモザル・類人猿型とニホンザル・ヒヒ型にわけ、前者の二足歩行をよりヒトの直立二足歩行に近いものとして位置付けたが、本研究においても (7) に示すようにクモザル型の垂直木登りは類人猿の垂直木登りと、限られたデータにおいてではあるが似ていることが判明した。

以上の考察より、クモザルや類人猿のような躯幹非水平型霊長類の身体垂直移動 (垂直木登り) は、ニホンザルのような躯幹水平型霊長類の垂直木登りとは運動学的・運動力学的に明らかに異なること、躯幹水平型霊長類の木登りから直立二足歩行は起こり得ないが、

軀幹非水平型霊長類の垂直木登りによって直立二足歩行の前適応が生じる可能性は高いことが判明した。我々の祖先においても過去にクモザルや類人猿に近い垂直木登りを行った時期が存在し、そのことが直立二足歩行の獲得に何らかの影響をもたらしたと考えられる。

第六章 要約

1970年代後半から頻繁に行われるようになった霊長類ロコモーションの野外観察研究や実験的研究からの知見を根拠として、Prost (1980)とFleagle et al.(1981)は、身体垂直移動・垂直木登りがヒトの直立二足歩行の進化に重要な役割を果たしたとする仮説を提唱した。その後の多くの研究にも支持されており、現在垂直木登りは直立二足歩行の前段階ロコモーションの有力な候補として注目を集めている。

しかし垂直木登りは霊長類の大半が行うロコモーション様式であるにもかかわらず、直立二足歩行を獲得し得たのはヒトだけであることを考えると、単純にこのロコモーション様式を直立二足歩行の前段階モデルとすることはできない。多様な種の垂直木登りについて分析・比較を行い、このロコモーション様式におけるどのような特徴が直立二足歩行に影響をおよぼしたのかについて明らかにする必要があるといえる。

そこで本研究では、被験体にクモザル (*Ateltes geoffroyi*) とニホンザル (*Macaca fuscata*) を用い、これらの霊長類における垂直木登りについて運動力学的に解析・比較を行うことによって、垂

直木登りと直立二足歩行の進化との関連性を探ることを目的とした。クモザルは、腕渡りや木登り等の躯幹非水平型行動を示す大型新世界ザルで、後肢の筋構造がヒトに似ている(Stern,1971)といわれる。ニホンザルは主に水平四足歩行を行う旧世界ザルである。

総合的な解析を行うために、解析方法には身体各部の時間的な変位をとらえる運動学的方法、ロコモーション時に被験体が支持体に及ぼす力を計測する力学的方法、筋の活動パターンを直接とらえる筋電図法を用いた。

さらに上記の3種類の方法では計測不可能な生体内部に働く力を解析するために、垂直木登り運動を生機構学的手法によりモデル化し、このモデルを用いて運動をシミュレートすることによって関節に働くモーメント、筋力、関節にかかる力（関節伝達力）、運動のエネルギー効率を計算した。

・運動学的方法からの所見

16mm高速度カメラを用いて被験体の垂直木登り運動を撮影し、フィルム分析による解析を行ったところ、以下の所見を得た。

登攀の速度に両種で差はないが、クモザルでは歩幅、歩行周期が長かった。一方ニホンザルは小さな歩幅で素早く登る。またクモザルが同側の前肢と後肢を同期させて用いるのに対し、ニホンザルは

対側の前後肢を同期させて登攀を行うことが判明した。関節角度の分析結果は、クモザルがニホンザルに比べ、膝関節、股関節、肘関節をより伸展させ、肩関節をより前方挙上させること、クモザルの足関節に強い蹴りだしを示唆する動きがみられること、クモザルの体幹部がニホンザルに比べより直立に近いこと等を明らかにした。立脚時間比の比較からは、クモザルにおいて前後肢差が大きく、クモザルの後肢への依存度が大きいことが判明した。

・力学的方法からの所見

垂直木登りを行う際に支持体との間に作用する力を登力計 (Yamazaki & Ishida, 1984) を用いて分析し、以下の結果を得た。

力の水平分力においては、前後肢ともクモザルの値がニホンザルより明らかに大きかった。垂直分力の比較からは、前肢ではニホンザルが大きく、後肢ではクモザルが大きな値となった。すなわち前後肢差はクモザルにおいて大きく、クモザルがニホンザルに比べ後肢により多く依存していることが判明した。また力の作用する点の軌跡を分析したところ、クモザルでは力の作用点の後肢の蹴りだしの直前に急速に足先方向に移動しており、蹴りだしが力強く行われることが示唆された。

・筋電図法による所見

ニホンザルにおける垂直木登り時の筋活動を表面電極とテレメー

ターを用いて導出・記録し、文献によるクモザルの筋電図記録との比較を行った。その結果前肢においては、ニホンザルでは肘関節の伸展筋である上腕三頭筋がスイングフェイズ（前肢・後肢が支持体から離れ、進行方向に運ばれる期間）に加えサポートフェイズ（前肢が支持体に接する期間）にも働くのに対しクモザルではこの筋はスイングフェイズにのみ働くこと、クモザルでは肘関節の屈曲にかかわる上腕二頭筋がサポートフェイズにおいてニホンザルより長く活動することなどが明らかになった。後肢においては、ニホンザルでは大腿直筋はスタンスフェイズ（後肢が支持体に接する期間）の膝関節伸展にも働くがクモザルではスイングフェイズにしか働かないことなどが判明した。特に前肢の結果からは、ニホンザルの前肢はサポートフェイズに肘関節を伸展させることにより、クモザルより推進に大きく寄与していることが推察される。一方クモザルの前肢はサポートフェイズにおいては、主として屈曲することによって身体を支持体近くに維持するように働くといえる。

・シミュレーションモデルによる解析

さらに詳細な検討を行うために、木登り運動の計算機シミュレーションモデルを開発し、これによる解析を行った。モデルの開発には山崎（1975）の直立二足歩行モデルを参照した。解析結果は以下の通りである。

前肢については、ニホンザルではサポートフェイズ後半に肘関節モーメントが伸展方向に転じていることから前肢が推進に寄与していることが考えられる。一方クモザルではサポートフェイズを通じて肘関節には屈曲モーメントが働いており、前肢は推進よりも身体保持の役割を持つようである。また肩関節伸展筋の筋力推定値や肩関節にかかる力のピークの位置が、クモザルでは肩関節伸展が水平方向の力を生じるサポートフェイズ後期、ニホンザルでは肩関節伸展が垂直方向の力を生じる前期にあることも、2種で前肢の役割が異なるという上述の考察を支持した。後肢に関しては、クモザルにおいて膝関節と股関節の伸展筋および足関節底屈筋の筋力推定値が大きかった。一方ニホンザルにおいては股関節屈曲筋で大きな値を示した。このことから直立二足歩行に重要な後肢の各関節における伸展筋の発達が、クモザル型の垂直木登りによって促進された可能性が示唆される。また関節モーメント、関節にかかる力等の計算結果において前後肢の差はクモザルの方が大きく、クモザルの後肢への依存度がニホンザルに比べ大きいことが明らかになった。エネルギー効率はクモザルが特に後肢においてまさり、垂直木登りに、より適応している可能性を示唆した。ニホンザルでは一歩あたりの筋力推定値はクモザルより小さいが、筋の収縮速度が速いため消費エネルギーが大きくなり、さらに歩幅が小さいことによりエネルギー

効率が悪くなると考えられる。

・ 水平四足歩行との比較

両種の垂直木登りと水平四足歩行の運動学的・力学的特性を比較した。その結果、クモザルにおいて水平四足歩行と垂直木登りの運動学的・力学的特性は大きく異なり、垂直木登りによって直立二足歩行に重要な股関節の伸展や足関節に蹴りだしが促進され得ることが判明した。一方ニホンザルでは、垂直木登り時において関節角度が水平四足歩行時より屈曲位にあるが、全体としてこれら2つのロコモーション様式の運動学的・力学的特性には類似点が多かった。

以上の所見により、クモザルとニホンザルの垂直木登りの運動力学的特性が大きく異なるのは明らかである。特に重要なものを以下にまとめる。すなわちクモザルにおいては、(1)体幹部がより直立に近い、(2)股関節と膝関節がより伸展している、(3)股関節の伸展筋、膝関節の伸展筋および足関節の底屈筋が強く働く、(4)足関節に強い蹴り出しを思わせる動きがみられる、(5)前肢と後肢の機能分化が進んでおり、推進については後肢により多く依存している、(6)前肢は推進よりも身体が支持体から離れないように保持することに働く、(7)特に後肢においてエネルギー効率が良い、(8)垂直木登り時の特性が水平四足歩行とは大きく異

なり、股関節の伸展や足関節の蹴りだしが促進された可能性がある。

直立二足歩行では、各関節を十分に伸展し、体幹部を直立させ、足関節の強い蹴りだしによって推進力を得ることが重要である。そして上肢と下肢の機能分化が明確であり、推進力を生み出すのは下肢のみである。したがって上にあげた項目のうち(1)(2)(4)(5)(6)(8)はいずれも直立二足歩行獲得への潜在的な能力を示すものと考えられる。また(3)はクモザル型の垂直木登りによって、ヒトにおいて相対筋重量値の大きい股関節および膝関節伸展筋、足関節底屈筋の発達が促され得ることを示す。これらのことからクモザル型の垂直木登りはニホンザル型の木登りに比べ直立二足歩行の前適応に、より大きく関与した可能性が強いといえるであろう。

一方ニホンザルではクモザルほどには前肢と後肢の機能分化が進んでおらず、前肢も推進に比較的大きくかかわる。また水平四足歩行に似た特徴を持ち、水平四足歩行よりさらに関節を屈曲させることから、ニホンザル型の垂直木登りが関節伸展型の直立二足歩行の前適応もたらした可能性は低いと考えられる。

文献との比較により、限られたデータにおいてではあるが、クモザルの垂直木登りと類人猿など他の軀幹非水平型霊長類の垂直木登りが運動学的に類似することも明らかになった。我々の祖先においてクモザル・類人猿型の垂直木登りを行った時期があり、それが直

立二足歩行の進化に影響を与えた可能性が示唆される。

謝 辞

本論文の作成にあたり、大阪大学人間科学部俣野彰三教授、同熊倉博雄助教授には終始多大なご指導をいただきました。

また京都大学理学部石田英実助教授からは貴重な助言をいただきました。放送大学太田裕彦助教授、大阪大学人間科学部中野良彦助手からも終始激励と助言をいただきました。本研究で使用した登力計の開発者である慶応大学山崎信寿助教授には登力計の使用法等につきご指導いただきました。

実験の遂行に当たっては大阪大学人間科学部人間生態学講座の大学院生・学生の諸氏にご助力いただきました。

以上の方々に深く感謝いたします。

引用文献

- 岩本光雄、富田守（1966） サルの歩行型式と前後肢別体重について．
人類学雑誌、74:228-231.
- 石田英實（1971） 霊長類における二足立姿勢位の筋電図による研究．
人類学雑誌、79:82-83.
- 石田英實（1972） 相対重量値からみた類人猿の下肢筋構成について．
人類学雑誌、80:125-142.
- 石田英實（1983） ロコモーションから見て 3. 霊長類のロコモーション．
人類学講座編纂委員会（編）：人類学講座3「進化」、荏山閣出版、
pp.81-138.
- 岡田守彦（1983） バイペダリズムの起源を考える． 生物科学、35:72-88.
- 岡本勉（1970） 乳幼児（1才児）ならびに幼児（2才児）における歩行の
習得・習熟過程の筋電図的研究． 関西医大教養部紀要、3:19-65.
- 木村賛、岡田守彦、石田英美（1975） 足底力からみた霊長類の2足歩行．
バイオメカニズム 3、東京大学出版会、pp.219-226.
- 熊倉博雄（1986） 各種霊長類大腿二頭筋の機能と形態． 人類学雑誌、
94:123-136.
- 数藤康雄、河村洋、矢野英雄、橋詰努（1975） ミニコンピューターを用いた
オンライン計測による歩行の研究． バイオメカニズム 3、 pp.227-235.
- 富田守（1967） 歩行の四肢運動様式に関する研究〔1〕 哺乳類における二種の
歩行様式の存在およびその意義． 人類学雑誌、75:120-146.
- 中村隆一、斉藤宏（1987） 基礎運動学（第3版）． 医歯薬出版．
- 平崎鋭矢（1989） ロコモーションの運動学的解析 ―クモザルとニホンザルの
場合―． 平成元年度大阪大学大学院人間科学研究科修士論文．
- 俣野彰三（1992） 高次脳活動 進化からみた霊長類の脳 ―ロコモーター行
動と小脳運動系―． ブレインサイエンス、3:417-426.

俣野彰三、太田裕彦 (1984) 霊長類における橋底部の系統発達. 昭和58・59年度文部省科学研究費総合A成果報告書「ロコモーションの個体発達と系統発達に関する総合的研究」、pp.1-6.

山崎信寿 (1975a) 計算器シミュレーションによる生物の歩行の研究.
昭和50年度慶応義塾大学博士論文.

山崎信寿 (1975b) 二足歩行の総合解析モデルとシミュレーション.
バイオメカニズム 3、東京大学出版会、pp.261-269.

山崎信寿 (1991) 3次元動態計測技術の展開.
バイオメカニズム学会誌、15:105-110.

山崎信寿、石田英實 (1984) サル類とヒト幼児のロコモーションの比較.
昭和58・59年度文部省科学研究費総合A成果報告書「ロコモーションの個体発達と系統発達に関する総合的研究」、pp.83-90.

山崎信寿、石田英實、河畑憲明 (1981) 計算器シミュレーションによる初期二足歩行モデルの生機構学的研究. 昭和55・56年度文部省科学研究費総合A成果報告書「霊長類の体移動様式と筋骨格システムの生機構学的関連」、pp.28-38.

山崎信寿、石田英實、岡田守彦、木村賛、近藤四郎 (1980) 直立二足歩行の起源に関する運動力学的検討. バイオメカニズム 5、東京大学出版会、pp.143-151.

高浜逸郎 (1981) 人の歩行運動に関する実験的研究. コロニー印刷.

江原義弘、山本澄子 (1989) 力学的因子の分析.
土屋和夫 (監修) : 臨床歩行分析入門、医歯薬出版.

土屋和夫 (1989) 歩行分析の歴史. 土屋和夫 (監修) : 臨床歩行分析入門、医歯薬出版.

渡辺政徳 (1938) 義足及び履物の改良を目的とする人体歩行状態の力学的測定 (第1報). 義肢研究所、第一号. (cited by 土屋、1989).

- Alexander, R.M. (1992) Exploring biomechanics: Animal in locomotion. W.H. Freeman and company, N.Y.
- Badoux, D.M. (1974). An introduction to biomechanical principles in primate locomotion and structure. In: Primate Locomotion (Jenkins, F.A. Jr. ed.). Academic Press, New York, pp.1-43.
- Bernstein, N.A., Mogilanskaia, Z. & Popova, T. (1934) Techniques of motion studies (in Russian). (cited by Seireg, 1975)
- Bock, W.J. and Winkler, H. (1978). Mechanical analysis of the external forces on climbing mammals. *Zoomorphologie*, 91:49-61.
- Bresler, B. & Frankel, J.P. (1950) The forces and moments in the leg during level walking. *ASME Trans.* 72:27
- Braune, C.W. & Fischer, O. (1898) Der gang des menschen (human gait). In: Abhandlungen der Saechs. Gessellschaft der Wissenschaften. pp.21-28. (cited by Cappozzo, 1975).
- Cant, J.G.H. (1986) Locomotion and feeding postures of spider and howling monkeys: Field study and evolutionary interpretation. *Folia Primatol.* 46:1-14.
- Cant, J.G.H. (1987) Positional behavior of female Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Am. J. Primatol.* 12:71-90.
- Cappozzo, A. & Pedotti, A. (1973) Modelling biological systems by optimization methods. In: Advances in cybernetics and systems. Gordon & Breach, N.Y. (cited by Cappozzo, 1975)
- Cappozzo, A., Leo, T. & Pedotti, A. (1975) A general computing method for the analysis of human locomotion. *J. Biomech.* 8:307-320.
- Carpenter, M.B. (1976) Human Neuroanatomy. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Cartmill, M. (1974) Pads and claws in arboreal locomotion. In: Primate Locomotion, Academic (Jenkins, F.A. Jr. ed.), Press, New York, pp.45-83.
- Cartmill, M. & Milton, K. (1977) The lorisiform wrist joint and the evolution of "brachiating" adaptations in the Hominoidea. *Am. J. Phys. Anthropol.* 47:249-272.

- Charteris, J., Wall, J.C., & Nottrodt, J.W. (1982) Pliocene hominid gait: New interpretations based on available footprint data from Laetoli. *Am. J. Phys. Anthropol.* 58:133-144.
- Clark, W.E. LeGros. (1940) Palaeontological evidence bearing on human evolution. *Biol. Rev.* 15:202-230.
- Contini, R., Drills, R.J. & Bluestein, M. (1963) Determination of body segment parameters. *Hum. Factors*, 5:493-504.
- Eberhart, H.D., Inman, V.T. & Bresler, B. (1968) The principal elements in Human Locomotion. In: Human limbs & their substitutes, Hafner, pp.437-480.
- Eccles, J.C. (1982). The future of studies on the cerebellum. In: The Cerebellum - New Vistas (Palay, S.L. and Palay, V.C. eds.). Springer, Berlin, pp.607-620.
- Elftman, H. (1934) A kinematic study of the distribution of pressure in human foot. *Anat. Rec.* 59:481
- Elftman, H. (1939) The function of muscles in locomotion. *Am. J. Physiol.* 125:357-366.
- Elftman, H. & Manter, J. (1939) (cited by 岡田, 1983).
- Erikson, G.E. (1963) Brachiation in new world monkeys and in anthropoid apes. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 10:135-169.
- Fleagle, J.G. (1974) Dynamics of a brachiating siamang. *Nature, Lond.* 248:259-260.
- Fleagle, J.G. (1976) Locomotion and posture of the Malayan siamang and implications for hominoid evolution. *Folia Primatol.* 26:245-269.
- Fleagle, J.G., Mittermeier, R.A. (1980) Locomotor behavior, body size, and comparative ecology of seven Surinam monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.* 52:301-314.
- Fleagle, J.G., Stern, J.T. Jr., Jungers, W.L., Susman, R.L., Vangor, A.K. & Wells, J.P. (1981) Climbing: A biomechanical link with brachiation and with bipedalism. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 48:359-375.

- Goodman, M. (1963) Serological analysis of the systematics of recent hominoids. *Human Biol.* 35:377-436.
- Gregory, W.K. (1916) Studies on the evolution of the primates. Part 2. Phylogeny of recent and extinct anthropoids with special reference to the origin of man. *Bulletin of the Am. Mus. Nat. His.* 35:258-355.
- Grieve, D.W. & Gear, R.J. (1966) The relationships between length of stride, step frequency, time of swing and speed of walking for children and adults. *Ergonomics*, 9:379-399.
- Hatze, H. (1975) A new method for the simultaneous measurement of the moment of inertia, the damping coefficient and the locomotion of the mass of a body segment in situ. *Europ. J. Appl. Physiol.* 34:217-226.
- Heglund, N.C., Taylor, G.R., & McMahon, T.A. (1974) Scaling stride frequency and gait to animal size. Mice to horses. *Science*, 186:1112-1113.
- Hildebrand, M. (1967) Symmetrical gaits of primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 26:119-130.
- Hill, M. (1977) The dynamic constant of human muscle. *Proc. Roy. Soc. B.* 125:263-274.
- Hirasaki, E., Matano, S., Nakano, Y., & Ishida, H. (1992) Vertical climbing in *Ateles geoffroyi* and *Macaca fuscata* and its comparative neurological background. In: Topics in primatology 3. (Matano, S., Tuttle, R.H., Ishida, H., & Goodman, M. eds.). pp.167-176.
- Holloway, R.L. Jr. (1968) The evolution of the primate brain: Some aspects of quantitative relations. *Brain Research* 7:121-172.
- Hooton, E.A. (1946) Revised edition. Up from the ape. New York: Macmillan.
- Howell, A.B. (1944) Speed in animals. Chicago Univ, Chicago.
- Inman, V.T. (1953) The pattern of muscular activity in the lower extremity during walking. California Univ. Tech. Rep. Ser. III. 25:1-41.

- Ishida, H., Kimura, T. & Okada, M. (1974) Patterns of bipedal walking in anthropoid primates. In: Proc. Symp. 5th Congr. Intl. Primat. Soc. (Kondo, S. et al. eds.). Japan Science Press, Tokyo. pp. 287-301.
- Ishida, H., Tuttle, R. H. & Borgognini-Tarli, S. (1982) Primate locomotor systems: Summary of results of the pre-congress symposium in Pisa. In: Advanced views in primate biology (Chiarelli, A. B. & Corruccini, R. S. eds.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp. 200-205.
- Ishida, H., Kumakura, H. & Kondo, S. (1985) Primate bipedalism and quadrupedalism: Comparative electromyography. In: Primate morphophysiology, locomotor analyses and human bipedalism (Kondo, S. ed.). Univ. Tokyo press. pp. 59-79.
- Jenkins, F. A. Jr. (1972) Chimpanzee bipedalism: cineradiographic analysis and implications for the evolution of gait. *Science, N. Y.* 178: 877-879.
- Jenkins, F. A. Jr., Dombrowski, P. J. & Gordon, E. P. (1978) Analysis of the shoulder in brachiating spider monkeys. *A. J. Phys. Anthropol.* 48: 65-76.
- Johanson, D. C., Lovejoy, C. O., Kinbel, W. H., White, T. D., Word, S. C., Bush, M. E., Latimer, B. M., & Coppens, Y. (1982) Morphology of the Pliocene partial hominid skeleton (A.L. 288-1) from the Hadar formation, Ethiopia. *A. J. Phys. Anthropol.* 57: 403-451.
- Jones, F. Wood. (1916) Arboreal man. London: Edward Arnold.
- Jungers, W. L. & Stern, J. T. Jr. (1980) Telemetered electromyography of forelimb muscle chains in gibbons (*Hylobates lar*). *Science, Wash.* 208: 617-619.
- Jungers, W. L., Stern, J. T. Jr. & Jouffroy, F. K. (1983) Functional morphology of the *quadriceps femoris* in primates: a comparative anatomical and experimental analysis. *Ann. Des Sci. Nat. Zool. Paris*, 57: 101-116.
- 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. *J. Anat. Physiol.* 37: 18-40.
- Kimura, T. (1985) Bipedal and quadrupedal walking of primates: comparative dynamics. In: Primate morphophysiology, locomotor analyses and human bipedalism (Kondo, S. ed.). University of Tokyo press. pp. 81-104.

- Kimura, T., Okada, M. & Ishida, H. (1977) Dynamics of primates bipedal walking as viewed from the force of foot. *Primates*, 18:137-147.
- Kimura, T., Okada, M. & Ishida, H. (1979) Kinesiological characteristics of primate walking: Its significance in human walking. In: environment, behavior, and morphology: Dynamic interactions in primates (Morbeck, M.E., Preuschoft, H. & Gomberg, N. eds). N.Y. Gustav Fischer. pp.297-311.
- Kimura, T., Okada, M., Yamazaki, N. & Ishida, H. (1983) Speed of the bipedal gaits of man and nonhuman primates. *Ann. des Sci. Nat. Zool. Paris*, 5:145-158.
- Kunakura, H. (1989) Functional analysis of the biceps femoris muscle during locomotor behavior in some primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 79:379-391.
- Larson, S.G. (1988) Subscapularis function in gibbons and chimpanzees: Implications for interpretation of humeral head torsion in hominoids. *Am. J. Phys. Anthropol.* 75:449-462.
- Larson, S.G. & Stern, J.T. Jr. (1986) EMG of scapulohumeral muscles in the chimpanzee during reaching and "Arboreal" locomotion. *Am. J. Anat.* 175:171-190.
- Leakey, M.D. & Hay, R.L. (1979) Pliocene footprints in the Laetoli beds at Laetoli, north Tanzania. *Nature*, 278:317-323.
- Manter, J.T. (1938) The dynamics of quadrupedal walking. *J. Exp. Biol.* 15:522-540.
- Matano, S. (1986) A volumetric comparison of the vestibular nuclei in primates. *Folia Primatol.* 47:189-203.
- Matano, S. (1992) A comparative neuroprimatological study on the inferior olivary nuclei (from Stephan's collection). *J. Anthropol. Soc. Nippon*, 100:69-82.
- Matano, S., Stephan, H. and Baron, G. (1985a) Volume comparisons in the cerebellar complex of primates. I. ventral pons. *Folia Primatol.* 44:171-181.
- Matano, S., Baron, G., Stephan, H., and Frahm, H. (1985b). Volume comparisons

- in the cerebellar complex of primates. II. Cerebellar nuclei.
Folia Primatol. 44:182-203.
- Mendel, F. (1976) Postural and locomotor behavior of *Alouatta palliata* on various substrates. *Folia Primatol.* 26:36-53.
- Miller, D. I. & Morrison, W. E. (1975) Prediction of segmental parameters using the Hanavan human body model. *Med. Sci. Sports*, 7:207-212.
- Mittermeier, R. A. (1978) Locomotion and posture in *Ateles geoffroyi* and *Ateles paniscus*. *Folia Primatol.* 30:161-193.
- Mittermeier, R. A. & Fleagle, J. G. (1976) The locomotor and postural repertoires of *Ateles geoffroyi* and *Colobus guereza*, and a reevaluation of the locomotor category semibrachiation. *Am. J. Phys. Anthropol.* 45:235-256.
- Morton, D. J. (1924) Evolution of the human foot. I.
Am. J. Phys. Anthropol. 7:1-52.
- Muybridge, E. (1899) Animals in motion. (rep. 1957, Brown, L. S. ed.).
N.Y. Dover.
- Napier, J. R. (1963) Brachiation and brachiators. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 10:183-195.
- Napier, J. R. & Napier. (1967) A handbook of living primates.
Academic Press, London.
- Okada, M. & Kondo, S. (1980) Physical strain of bipedal versus quadrupedal gait in primates. *Hum. Ergol.* 9:107-110.
- Okada, M., Yamazaki, N., Ishida, H., Kimura, T. & Kondo, S. (1983) Biomechanical characteristics of hylobatid bipedal walking on flat surface. *Ann. des Sci. Nat. Zool. Paris*, 5:137-144.
- Osborn, H. F. (1927) Recent discoveries relating to the origin and antiquity of man. *Science* 55:481-488.
- Preuschoft, H. (1990) Gravity in primates and its relation to body shape and locomotion. *Hum. Evol.* 5:559-578.

- Preuschoft, H., & Witte, H. (1991) Biomechanical reasons for the evolution of hominid body shape. In: Origine(s) de la bipédie chez les hominides. (Coppens, Y. & Senut, B. eds.), Editions du CNRS. pp.59-77.
- Preuschoft, H., Witte, H. & Demes, B. (1992) Biomechanical factors that influence overall body shape of large apes and humans. In: Topics in primatology 3. (Matano, S., Tuttle, R.H., Ishida, H., & Goodman, M. eds.). pp.259-289.
- Prost, J.H. (1965) The methodology of gait analysis and gaits of monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.* 23:215-240.
- Prost, J.H. (1967) Bipedalism of man and gibbon compared using estimates of joint motion. *Am. J. Phys. Anthropol.* 26:135-148.
- Prost, J.H. (1980) Origin of bipedalism. *Am. J. Phys. Anthropol.* 52:175-189.
- Reynolds, T.R. (1985a) Mechanics of increased support of weight by the hindlimbs in primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 67:335-349.
- Reynolds, T.R. (1985b) Stress on the limbs of quadrupedal primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 67:351-362.
- Rollinson, J. & Martin, R.D. (1981) Comparative aspects of primate locomotion, with special reference to arboreal cercopithecines. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 43:377-427.
- Schultz, A.H. (1950) The specializations of man and his place among the catarrhine primates. *Cold Spring Harbour Symp. Quant. Biol.* 15:37-53.
- Seireg, A. & Arvikar, R.J. (1975) The prediction of muscular load sharing and joint forces in the lower extremities during walking. *J. Biomech.* 8:89-102.
- Simons, E.L. & Pilbeam, D. (1972) Hominoid paleoprimatology. In: The functional and evolutionary biology of primates. (Tuttle, R.H. ed.). pp.36-62.
- Statham, L. & Murray, M.P. (1971) Early walking patterns of normal children. *Clinical orthopedics and related research.* 79:8-24.

- Stern, J.T.Jr. (1971) Functional myology of the hip and thigh of cebid monkeys and its implications for the evolution of erect posture. *Bibliotheca Primatol.* 14:1-318. (cited in Fleagle *et al*, 1981).
- Stern, J.T.Jr. (1976) Before Bipedality. *Yrb.Phys.Anthropol.* 19:59-68.
- Stern, J.T.Jr. & Susman, R.L. (1981) Electromyography of the gluteal muscles in *Hylobates*, *Pongo*, and *Pan*: Implications for the evolution of hominid bipedality. *Am.J.Phys.Anthropol.* 55:153-166.
- Stern, J.T.Jr. & Larson, S.G. (1993) Electromyographic study of the obturator muscles in non-human primates: implications for interpreting the obturator externus groove of the femur. *J.Hum.Evol.* 24:403-427.
- Stern, J.T.Jr., Wells, J.P., Vangor, A.K. & Fleagle, J.G. (1976) Electromyography of some muscles of the upper limb in *Ateles* and *Lagothrix*. *Yearb.Phys.Anthropol.* 20:498-507.
- Stern, J.T.Jr., Wells, J.P., Jungers, W.L. & Vangor, A.K. (1980a) An electromyographic study of *serratus anterior* in atelines and *Alouatta*: Implications for hominoid evolution. *Am.J.Phys.Anthropol.* 52:323-334.
- Stern, J.T.Jr., Wells, J.P., Jungers, W.L., Vangor, A.K. & Fleagle, J.G. (1980b) An electromyographic study of the pectoralis major in atelines and *Hylobates*, with special reference to the evolution of a pars clavicularis. *Am.J.Phys.Anthropol.* 52:13-26.
- Straus, W.L., Jr. (1940) The posture of the great ape hand in locomotion, and its phylogenetic implications. *Am.J.Phys.Anthropol.* 27:199-207.
- Susman, R.L., Badrian, N. & Badrian, A. (1980) Locomotor behavior of *Pan paniscus* in Zaire. *Am.J.Phys.Anthropol.* 53:69-80.
- Sutherland, D.H. & Hagy, J.L. (1972) Measurement of gait movements from motion picture film. *J.bone.joint Surg.* 54-A:787-797.
- Tuttle, R.H. (1974) Darwin's apes, dental apes and the descent of man, normal science in evolutionary anthropology. *Curr.Anthropol.* 15:389-426.
- Tuttle, R.H. & Basmajian, J.V. (1974a) Electromyography of brachial muscles in *Pan gorilla* and hominoid evolution. *Am.J.Phys.Anthropol.* 41:71-90.

- Tuttle, R.H. & Basmajian, J.V. (1974b) Electromyography of forearm musculature in gorilla and problems related to knuckle walking. In: Primate locomotion (Jenkins, F.A. ed.), Academic Press, N.Y. pp. 293-347.
- Tuttle, R.H. & Basmajian, J.V. (1978a) Electromyography of pongid shoulder muscles. II. deltoid, rhomboid and "rotator cuff". *Am. J. Phys. Anthropol.* 49:47-56.
- Tuttle, R.H. & Basmajian, J.V. (1978b) Electromyography of pongid shoulder muscles. III. quadrupedal positional behavior. *Am. J. Phys. Anthropol.* 49:57-70.
- Tuttle, R.H., Basmajian, J.V. & Ishida, H. (1979) Activities of pongid thigh muscles during bipedal behavior. *Am. J. Phys. Anthropol.* 50:123-136.
- Vangor, A.K. (1979) Electromyography of gait in nonhuman primates and its significance for the evolution of bipedality. Ph.D. Thesis: State Univ. of N.Y. at Stony Brook. (cited by Fleagle *et al.*, 1981).
- Vangor, A.K. & Wells, J.P. (1983) Muscle recruitment and the evolution of bipedality: evidence from telemetered electromyography of spider, woolly and patas monkeys. *Ann. des Sci. Nat. Zool. Paris*, 5:125-135.
- VanHorn, R.N. (1972) Structural adaptations to climbing in the Gibbon hand. *Am. Anthropol.* 74:326-334.
- Vilensky, J.A. (1979) Masses, centers-of-gravity, and moments-of-inertia of the body segments of the Rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *Am. J. Phys. Anthropol.* 50:57-65.
- Vilensky, J.A. (1987) Locomotor behavior and control in human and non-human primates: Comparisons with cats and dogs. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 11:263-274.
- Vilensky, J.A. (1989a) Primate quadrupedalism: How and why does it differ from that of typical quadrupeds? *Brain Behav. Evol.* 34:357-364.
- Vilensky, J.A. & Gankiewicz, E. (1989b) Early development of locomotor behavior in vervet monkeys. *Am. J. Primatol.* 17:11-25.
- Vilensky, J.A. & Larson, S.G. (1989c) Primate locomotion: Utilization and control of symmetrical gaits. *Annu. Rev. Anthropol.* 18:17-35.

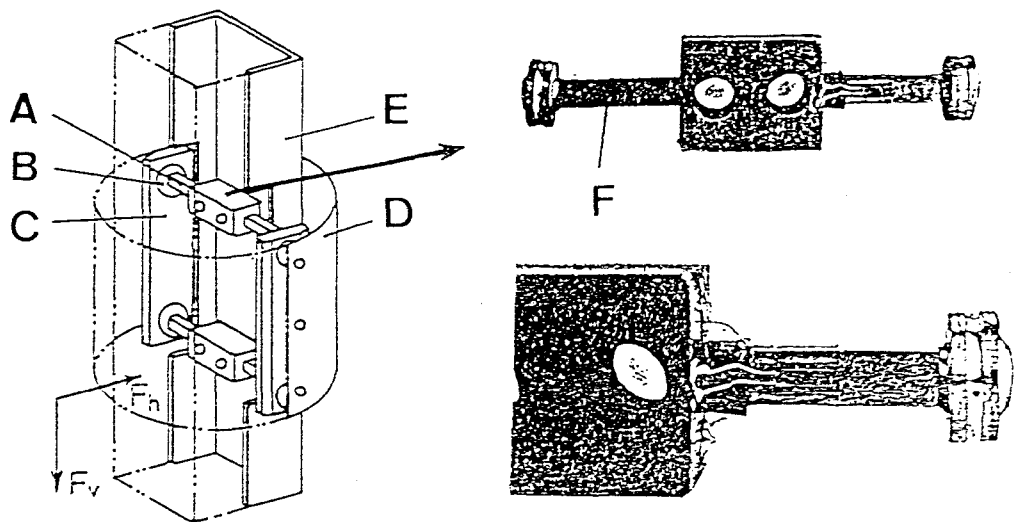
- Washburn, S.L. (1967) Behavior and the origin of man: The Huxley memorial lecture 1967. Proceedings of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland, pp.21-27.
- Weber, W. & Weber, E. (1836) Mechanik der menschlichen gewerkzeuge. Gottingen, Germany. (cited by Seireg, 1975).
- Weinbach, A.P. (1938) Contour maps, center of gravity, moment of inertia and surface area of the human body. *Hum. Biol.* 10:356-371.
- Wells, J.P. & DeMenthon, D.F. (1987) Measurement of body segment mass, center of gravity, and determination of moment of inertia by double pendulum in *Lemur fulvus*. *Am. J. Primatol.* 12:299-308.
- Yamazaki, N. (1985) Primate bipedal walking: computer simulation. In: Primate morphophysiology, locomotor analyses and human bipedalism (Kondo, S. ed.), pp.105-130.
- Yamazaki, N. & Ishida, H. (1984) A biomechanical study of vertical climbing and bipedal walking in Gibbon. *J. Hum. Evol.* 13:563-571.
- Yamazaki, N., Ishida, H., Kimura, T. & Okada, M. (1979) Biomechanical analysis of primate bipedal walking by computer simulation. *J. Hum. Evol.* 8:337-349.
- Yamazaki, N., Ishida, H., Okada, M., Kimura, T. & Kondo, S. (1983) Biomechanical evaluation of evolutionary models for prehabituall bipedalism. *Ann. des Sci. Nat. Zool. Paris*, 5:159-168.

付録1（第二章の付録）

1-1 登力計について

A 登力計の構造

登力計は、慶応大学理工学部山崎信寿助教授らによって、霊長類における登力の測定を目的として開発された。その構造を図A1-1に示す。



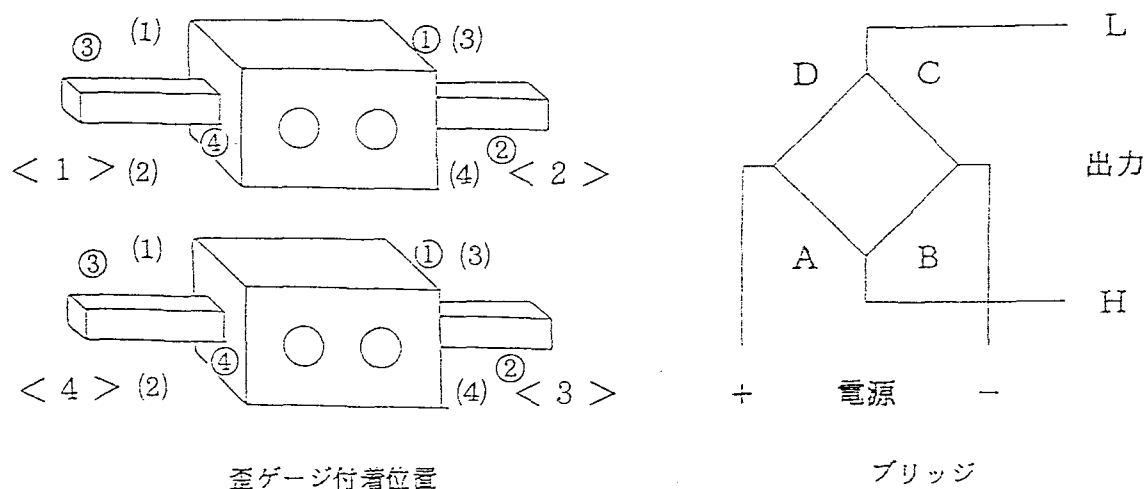
図A1-1 登力計構造図

A:センサー部、B:ボールジョイント、C:接続プレート、
D:円筒カバー、E:支持柱、F:ビーム

登力計は鉄製の支持柱（図A1-1E）により、上下のポールと連結している。支持柱には2本のビームを持つ2個のセンサー部（図A1-1A）が固定されており、ビームの先端にはボールジョイント（図A1-1B）によって直径12cm、高さ20cmの円筒カバー（図A1-1D）が接続する。この円筒は登力計の上下に連結するポールと同径である。

被験体の登攀により円筒部に力が加わると、円筒部に接続したセンサービームに歪みが生じ、その際の歪の大きさをビーム部（図A1-2F）に付着した歪ゲージ（共和電業 KFG-5-120-C1-11）および動歪測定機（共和電業 DPM-610B）を用いて計測することによって、力の大きさを知る。4本のビーム部は四角柱の形状を持ち、歪ゲージはそれぞれのビームの4面に1枚ずつ計16枚付着する（図A1-2）。

16枚の歪ゲージは図A1-2に示すように4枚1組となってブリッジを形成し、垂直方向2つ（Z1，Z2）と水平方向2つ（X1，X2）の出力を得ることができる。本文第二章Bで用いた登力垂直分力とは、これらの垂直方向の2出力・Z1とZ2を合計したものであり、同様に登力水平分力は水平方向の2出力・X1とX2を合計したものである。さらにこの4出力から次の手順により力の作用点位置を計算する。



〔垂直方向出力の組合わせ〕

〔水平方向出力の組合わせ〕

ブリッジ での位置	ビーム 番号	歪ゲージ 番号	出力	ブリッジ での位置	ビーム 番号	歪ゲージ 番号	出力
A	<3>	(4)	Z1	A	<1>	①	X1
B	<3>	(3)		B	<1>	②	
C	<1>	(4)		C	<2>	③	
D	<1>	(3)		D	<2>	④	
A	<4>	(2)	Z2	A	<3>	①	X2
B	<4>	(1)		B	<3>	②	
C	<2>	(2)		C	<4>	③	
D	<2>	(1)		D	<4>	④	

図A1-2 基本配線図

B 作用点位置の計算

被験体の登攀により登力計に力が加わったときの各ビーム部先端に働く力および座標系を図A1-3に示す通りに仮定すると、力のつりあい式は以下のように表せる。

$$F_x = \sum_{i=1}^4 f_{xi} \quad (1)$$

$$F_y = \sum_{i=1}^4 f_{yi} \quad (2)$$

$$F_z = \sum_{i=1}^4 f_{zi} \quad (3)$$

力の作用点の座標を (X, Y, Z) とすると、モーメントのつりあい式は

$$YF_z - ZF_y = r(f_{z1} - f_{z2} + f_{z3} - f_{z4}) + h(-f_{y1} - f_{y2} + f_{y3} + f_{y4}) \quad (4)$$

$$ZF_x - XF_z = h(f_{x1} + f_{x2} - f_{x3} - f_{x4}) \quad (5)$$

$$XF_y - YF_x = r(-f_{x1} + f_{x2} - f_{x3} + f_{x4}) \quad (6)$$

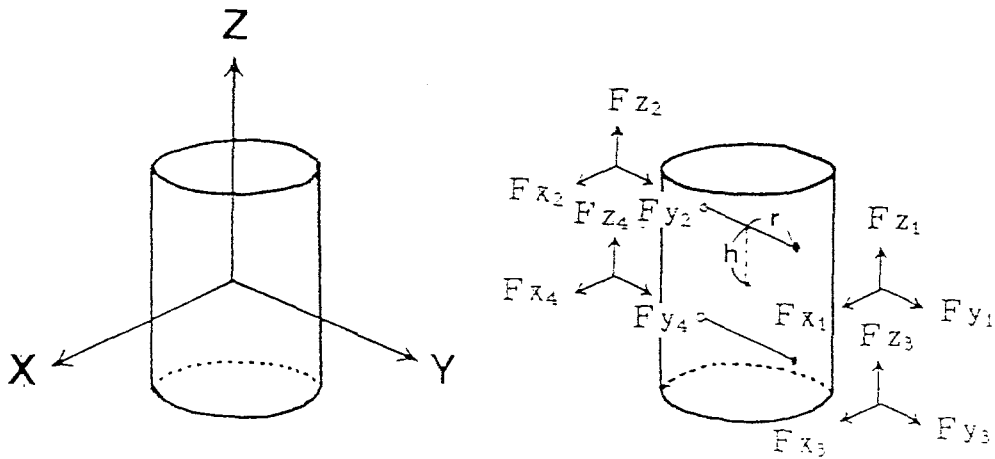
となる。また作用点の X 座標と Y 座標はともに円筒上にあるため、それらの間には

$$X = R \cos \theta \quad (7)$$

$$Y = R \sin \theta \quad (8)$$

$$(7)(8)より \quad X^2 + Y^2 = R^2 \quad (9)$$

の関係が成り立つ（ただし R は円筒外半径）。



図A1-3 登力計に置ける座標系

F_{xi}, F_{yi}, F_{zi} : 計測分力、

h : ビーム取付高さ、 r : ビーム加重位置

$$\begin{aligned}
(5) \text{式より} \quad X &= \{ZF_x - h(f_{x_1} + f_{x_2} - f_{x_3} - f_{x_4})\} / F_z \\
(4) \text{式より} \quad Y &= \{r(f_{z_1} - f_{z_2} + f_{z_3} - f_{z_4}) \\
&\quad + h(-f_{y_1} - f_{y_2} + f_{y_3} + f_{y_4}) + ZF_y\} / F_z \quad (10)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
\text{ここで} \quad A &= h\{(f_{x_1} + f_{x_2}) - (f_{x_3} + f_{x_4})\} \\
B &= r\{(f_{z_1} + f_{z_3}) - (f_{z_2} + f_{z_4})\} \\
&\quad + h\{-(f_{x_1} + f_{x_2}) + (f_{x_3} + f_{x_4})\} \text{とおけば} \\
X &= (ZF_x - A) / F_z \\
Y &= (B + ZF_y) / F_z \quad (11)
\end{aligned}$$

これらを(9)式に代入すると

$$\begin{aligned}
R^2 &= \{(ZF_x - A)^2 + (B + ZF_y)^2\} / F_z^2 \\
&= \{A^2 + B^2 - 2Z(AF_x - BF_y) \\
&\quad + (F_x^2 + F_y^2)Z^2\} / F_z^2 \\
\therefore Z &= \frac{(AF_x - BF_y)}{(F_x^2 + F_y^2)} \\
&\pm \frac{\sqrt{(AF_x - BF_y)^2 - (F_x^2 + F_y^2)(A^2 + B^2 - F_z^2 R^2)}}{F_x^2 + F_y^2} \quad (12)
\end{aligned}$$

登力計の計測はX方向とZ方向に限られるので、 $F_y = 0$
 ここで

$$\begin{aligned}
X1 &= f_{x_1} + f_{x_2} \\
X2 &= f_{x_3} + f_{x_4} \\
Z1 &= f_{z_1} + f_{z_3} \\
Z2 &= f_{z_2} + f_{z_4} && \text{とすると} \\
A &= h\{X1 - X2\} \\
B &= r\{Z1 - Z2\} \\
F_x &= X1 + X2 \\
F_z &= Z1 + Z2 && \text{であるので}
\end{aligned}$$

作用点のX座標とZ座標は

$$\begin{aligned}
X &= \pm \frac{1}{F_z} \sqrt{F_z^2 R^2 - B^2} \\
Z &= \frac{1}{F_z} (A \pm \sqrt{F_z^2 R^2 - B^2})
\end{aligned}$$

となる。

付録 2 (第四章の付録)

2-A 前処理について

シミュレーションモデルの入力値とするために、第二章で得た運動学的データおよび力学的データに図 A-2-1に示す手順で前処理を行った。

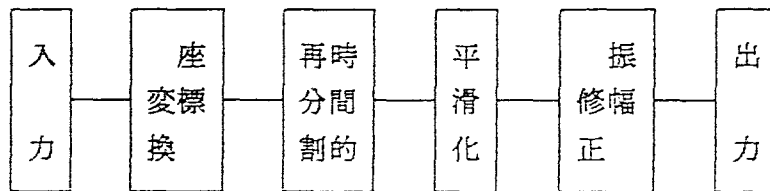
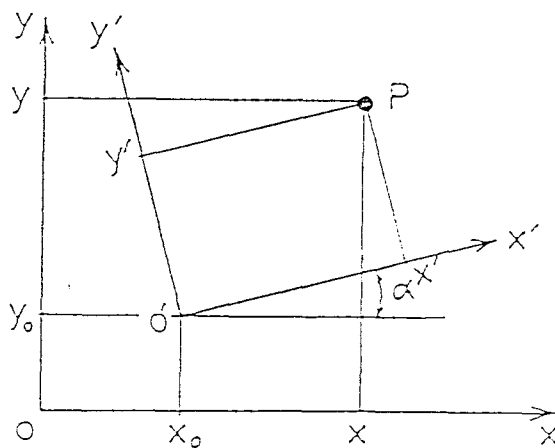


図 A2-1 前処理の手順

以下にその個々について述べる。

1) . 座標変換

本研究においては、運動学的データはディジタイザーを用いたフィルム分析によった。そのため取り込んだデータの座標軸は実際の水平方向・垂直方向から傾いたものになる。そこで次に示す処理により座標変換を行い座標軸の傾きを修正する。



$$X = X' \cos \alpha - Y' \sin \alpha + X_0$$

$$Y = Y' \cos \alpha - X' \sin \alpha + Y_0$$

$$\therefore X' = (X - X_0) \cos \alpha$$

$$+ (Y - Y_0) \sin \alpha$$

$$Y' = (Y - Y_0) \cos \alpha$$

$$- (X - X_0) \sin \alpha$$

図 A2-2 座標変換

2) . 時間的再分割

シミュレーションモデルの入力値となる運動学的データおよび力学的データは同期している必要がある。そこで以下の手順により時間的に再分割を行い、統一したサンプリング周波数のデータに変換する。

- (1) 新分割時刻が計測時刻のどの区間に入っているかを探す
- (2) その区間で新分割時刻に対応するデータを内分する

N_0 : 一周期の計測データ数、

N_1 : 一周期の新分割データ数、

J : 新分割時刻、 K : 新分割隣接計測時刻、

$F(K)$: 時刻 K の計測データ、

$R(J)$: 時刻 J の新分割データ

$S_1 = 1/(N_0 - 1)$, $S_2 = 1/(N_1 - 1)$, $S_3 = S_2/S_1$

とおけば、新分割隣接計測時刻 K は $S_3 * J$ を越えない整数値となる。また内分比は

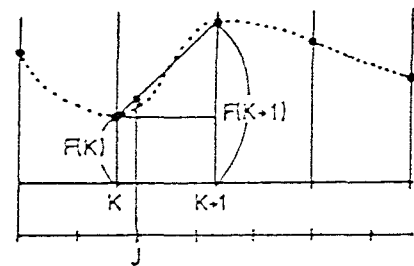
$A = \{S_2(J-1) - S_1 + (K-1)\} / S_1$ であり

よって時刻 J の新分割データは

$R(J) = \{F(K+1) - F(K)\}A + F(K)$ となる。

以上を $J=2$ から (N_1-1) まで繰り返す。なお始点と終点のデータは一致するはずであるから

$R(1) = F(1)$, $R(N_1) = F(N_1)$ である



図A2-3 新分割時刻のデータの推定

3) . 平滑化

運動学的計測値、力学的計測値には測定誤差等によってバラツキが生じることが多くある。そこで本研究では七点差分法により平滑化を行った。

時刻 n におけるデータを X_n とすると平滑後のデータ X_n^* は

$$X_n^* = (X_{n-3} + 10X_{n-2} + 24X_{n-1} + 30X_n + 24X_{n+1} + 10X_{n+2} + X_{n+3}) / 100$$

となる

4) . 振幅修正

平滑化を行うとデータの振幅（変動幅）はもとのデータよりも小さくなる。そこで最小二乗法を用いて振幅修正を行った。

測定データを $f_M(X_i)$ 、平滑データを $f_A(X_i)$ 、修正データを $f_O(X_i)$ とし、

$f_D(X_i) = a f_A(X_i) + b$ --- (1) とおく。
 一周期分の誤差の二乗和 S は

$$S = \sum_{i=1}^n \{f_M(X_i) - f_D(X_i)\}^2 \quad \text{である。}$$

S を最小にするよう a と b を決定すると

$$a = \left[\sum_{i=1}^n \{f_M(X_i) \cdot f_A(X_i)\} - \sum_{i=1}^n f_A(X_i) \cdot \sum_{i=1}^n f_M(X_i) \right] \\
\div \left[\sum_{i=1}^n \{f_A(X_i)\}^2 - \left\{ \sum_{i=1}^n f_A(X_i) \right\}^2 \right]$$

$$b = \sum_{i=1}^n f_M(X_i) - a \sum_{i=1}^n f_A(X_i)$$

この a と b を (1) 式に代入すれば修正データ、 $f_D(X_i)$ が得られる。

2-B 筋力の計算

筋骨格モデルに対して成立する式は第四章でも示したとおり以下のようにになる。

前肢

$$\begin{aligned} MS &= a_{11} F_1 + a_{12} F_2 - a_{16} F_6 \\ ME &= a_{22} F_2 + a_{23} F_3 + a_{24} F_4 - a_{25} F_6 \\ MW &= a_{34} F_4 \end{aligned}$$

$$F_3 = c F_2 \quad (c = F_3 / F_2)$$

$$P = \sum_{i=1}^3 F_i^2 V_i^2 \quad \longrightarrow \min$$

後肢

$$\begin{aligned} MH &= a_{15} F_5 + a_{16} F_6 - a_{11} F_1 - a_{12} F_2 \\ MK &= a_{27} F_7 + a_{26} F_6 - a_{22} F_2 - a_{23} F_3 \\ MA &= a_{33} F_8 - a_{33} F_3 - a_{34} F_4 \end{aligned}$$

$$F_3 = c_1 F_4 \quad F_1 = c_2 F_2 \quad (c_1 = F_3 / F_4, c_2 = F_1 / F_2)$$

$$P = \sum_{i=1}^3 F_i^2 V_i^2 \quad \longrightarrow \min$$

これらの式に対し、関節モーメントの正負の組合せによる場合分けを行い、それぞれにおける筋の同期・拮抗関係を考慮すると、以下のように筋力 F_j の計算が可能となる。ただし j は筋群番号を表す。

まず前肢において、関節モーメントの正負の組合せを〔肩関節、肘関節、手関節〕の順に〔+、+、+〕のように表し、それぞれの組合せに対する計算式を示す。

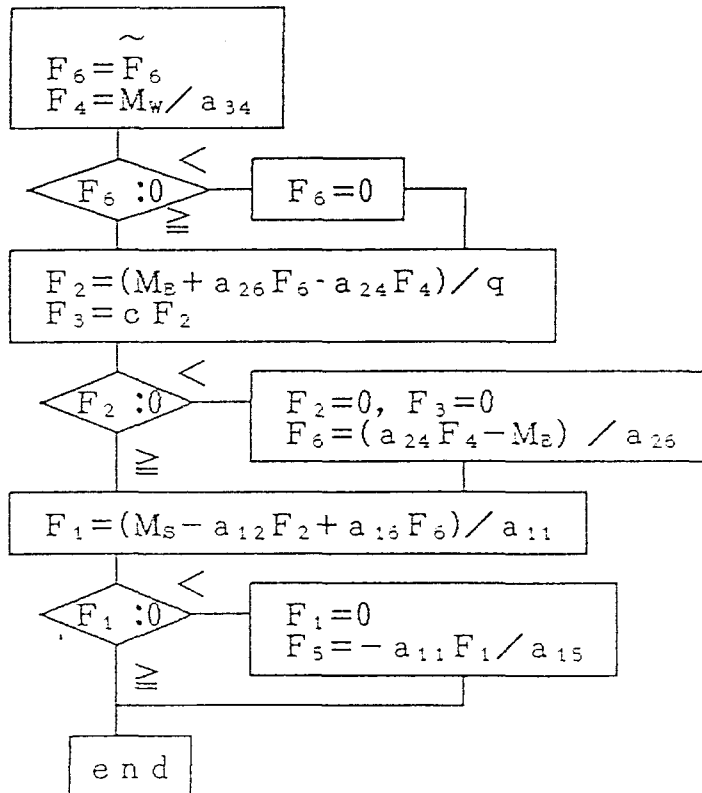
・〔+、+、+〕の場合

筋の同期・拮抗関係から、 $F_5 = F_7 = F_8 = 0$ $\therefore F_4 = M_w / a_{34}$

パワーPを最小にする $\tilde{F}_6$ は

$$\begin{aligned} \tilde{F}_6 = & \{ (a_{16}^2 V_1^2 / a_{11}^2) + (a_{26}^2 V_2^2 / q^2) + (a_{26}^2 c_2 V_3^2 / q^2) \\ & + V_6^2 + (a_{12}^2 a_{26}^2 V_1^2 / a_{11}^2 q^2) - (2 a_{12} a_{16} a_{26} V_1^2 / a_{11}^2 q) \} \\ & / \{ (a_{12} a_{26} M_E V_1^2 / a_{11}^2 q) + (a_{12} a_{16} M_E V_1^2 / a_{11}^2 q) \\ & - (a_{12} a_{16} a_{24} F_4 V_1^2 / a_{11}^2 q) - (a_{16} M_S V_1^2 / a_{11}^2) \\ & - (a_{26} M_E V_2^2 / q^2) + (a_{26} a_{24} F_4 V_2^2 / q^2) - (a_{26} c_2^2 M_E V_3^2 / q^2) \\ & + (a_{24} a_{26} c_2^2 F_4 V_3^2 / q^2) - (a_{12}^2 a_{26} M_E V_1^2 / a_{11}^2 q^2) \\ & + (a_{12}^2 a_{24} a_{26} K F_4 V_1^2 / a_{11}^2 q^2) \} \end{aligned}$$

ただし $q = a_{22} + a_{23}C$ V は筋収縮速度である
さらに以下の手順によって、他の筋力についても計算できる。



・ [+, +, -]

筋の同期・拮抗関係から、 $F_4 = F_5 = F_7 = 0$ $\therefore F_8 = -M_w / a_{33}$

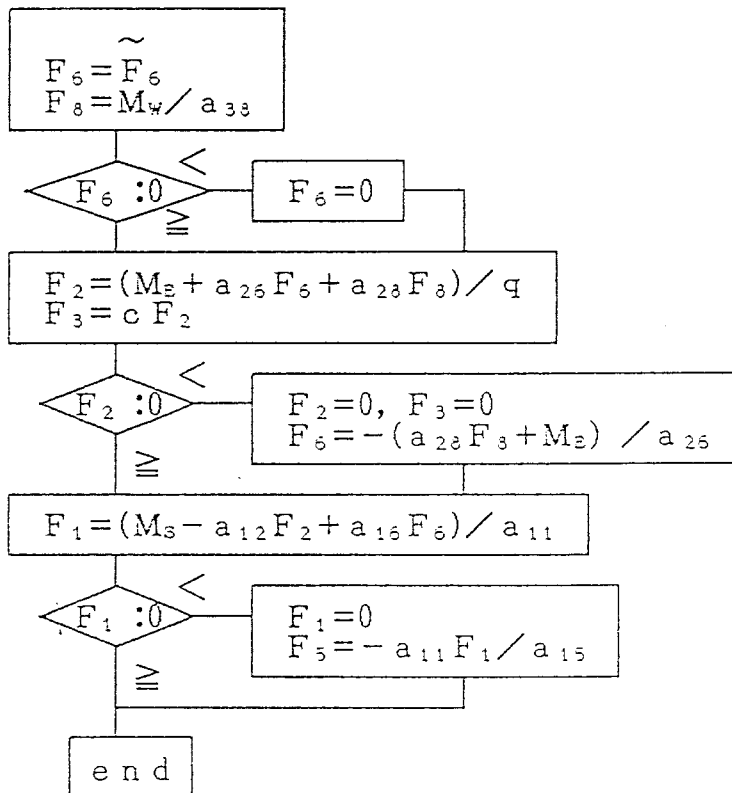
～

パワーPを最小にするF6は

～

$$F_6 = \{ (a_{16}^2 V_1^2 / a_{11}^2) + (a_{26}^2 V_2^2 / q^2) + (a_{26} 2 c_2 V_3^2 / q^2) + V_6^2 + (a_{12}^2 a_{26}^2 V_1^2 / a_{11}^2 q^2) - (2 a_{12} a_{16} a_{26} V_1^2 / a_{11}^2 q) \} / \{ (a_{12} a_{26} M_s V_1^2 / a_{11}^2 q) + (a_{12} a_{16} M_E V_1^2 / a_{11}^2 q) + (a_{12} a_{16} a_{28} F_8 V_1^2 / a_{11}^2 q) - (a_{16} M_s V_1^2 / a_{11}^2) - (a_{26} M_E V_2^2 / q^2) - (a_{26} a_{28} F_8 V_2^2 / q^2) - (a_{26} c^2 M_E V_3^2 / q^2) - (a_{26} a_{28} c^2 F_8 V_3^2 / q^2) - (a_{12}^2 a_{26} M_E V_1^2 / a_{11}^2 q^2) - (a_{12}^2 a_{26} a_{28} F_8 V_1^2 / a_{11}^2 q^2) \}$$

ただし $q = a_{22} + a_{23} C$



・ [+, -, +]

筋の同期・拮抗関係から、 $F_3 = F_5 = F_8 = 0$

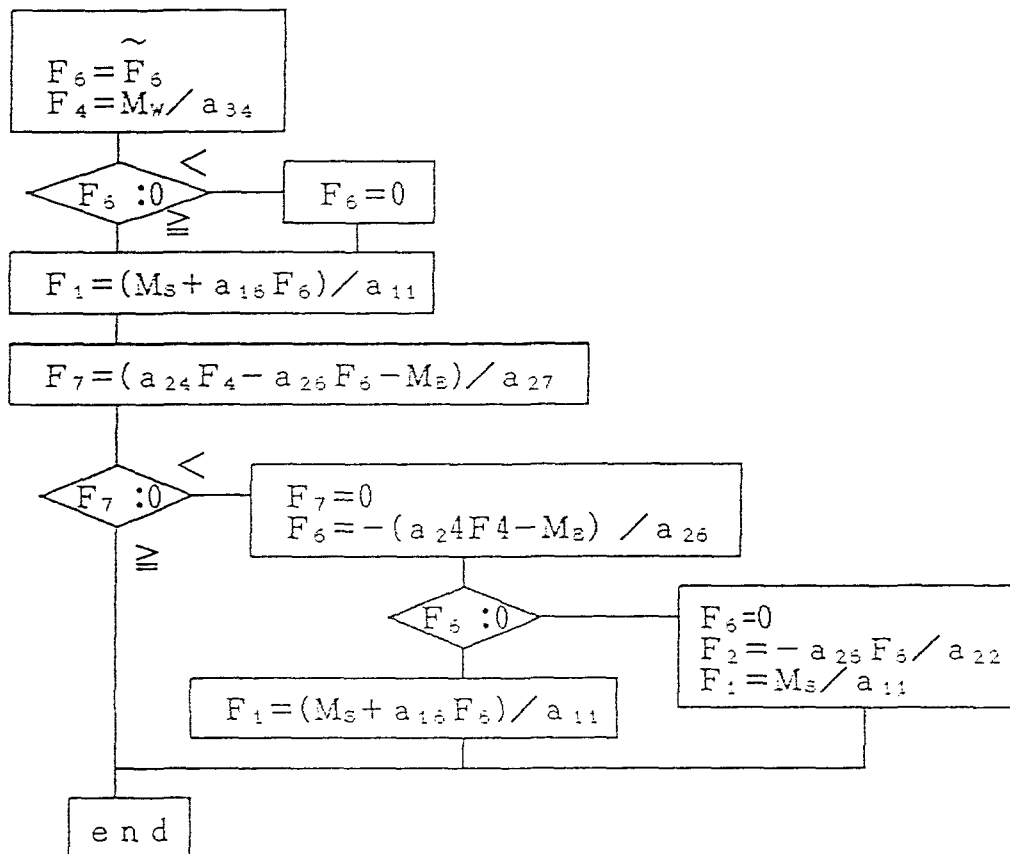
$$\therefore F_4 = M_w / a_{34}$$

~

パワーPを最小にするF6は

~

$$F_6 = \{ (a_{16}^2 V_1^2 / a_{11}^2) + V_6^2 + (a_{26}^2 V_7^2 / a_{27}^2) \} \\ / \{ -(a_{16} M_s V_1^2 / a_{11}^2) + (a_{24} a_{26} F_4 V_7^2 / a_{27}^2) - (a_{26} M_2 V_7^2 / a_{27}^2) \}$$

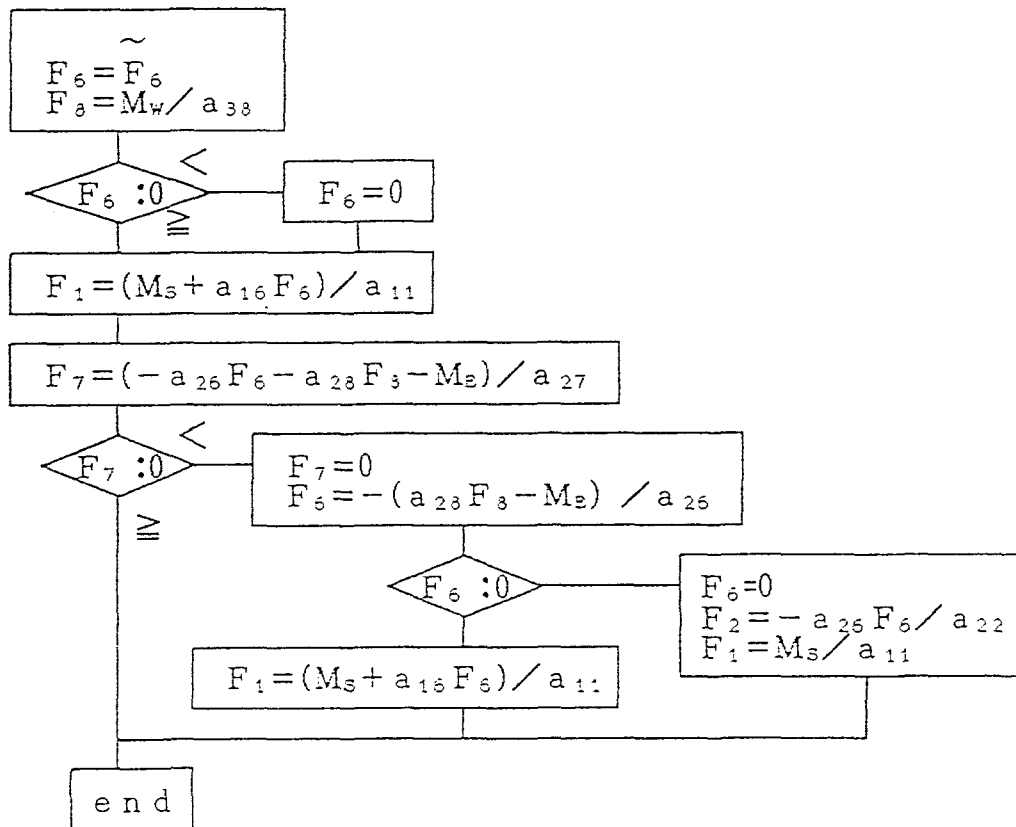


・ [+ , - , -]

筋の同期・拮抗関係から、 $F_3 = F_4 = F_5 = 0$ $\therefore F_3 = -M_w / a_{33}$

～

$$F_6 = \{ (a_{15}^2 V_1^2 / a_{11}^2) + V_6^2 + (a_{25}^2 V_7^2 / a_{27}^2) \} \\ / \{ -(a_{16} M_s V_1^2 / a_{11}^2) - (a_{26} a_{23} F_3 V_7^2 / a_{27}^2) \\ - (a_{26} M_2 V_7^2 / a_{27}^2) \}$$



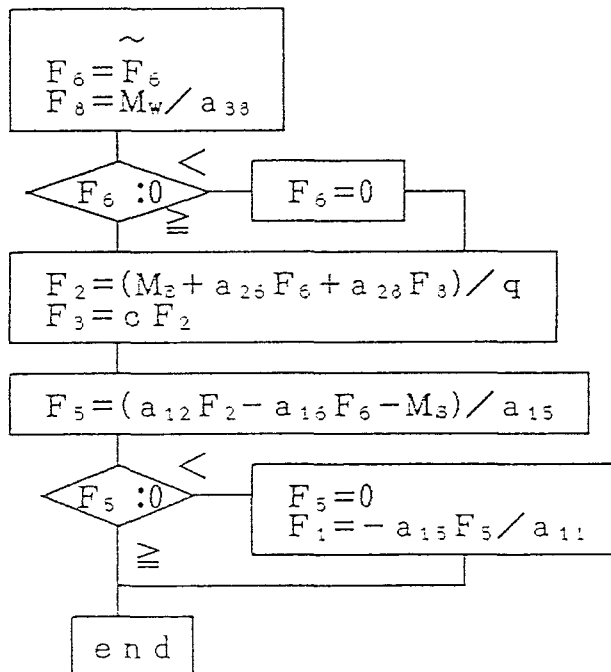
・ [-, +, -]

筋の同期・拮抗関係から、 $F_1 = F_4 = F_7 = 0$ $\therefore F_8 = -M_w / a_{33}$

～

$$\begin{aligned}
 F_6 = & \{ (a_{25}^2 V_2^2 / q^2) + (a_{25}^2 c^2 V_3^2 / q^2) + (a_{15}^2 V_5^2 / a_{15}^2) \\
 & + (a_{12}^2 a_{25}^2 V_5^2 / a_{15}^2 q^2) - (2 a_{12} a_{16} a_{25} V_5^2 / a_{15}^2 q) + V_6^2 \} \\
 & / \{ -(M_E a_{26} V_2^2 / q^2) - (a_{26} a_{28} F_8 V_2^2 / q^2) \\
 & - (a_{26} c^2 M_S V_3^2 / q^2) - (a_{26} a_{28} c^2 F_8 V_3^2 / q^2) \\
 & - (a_{16} M_S V_5^2 / a_{15}^2) + (a_{12} a_{26} M_S V_5^2 / a_{15}^2 q^2) \\
 & + (a_{12} a_{16} M_E V_5^2 / a_{15}^2 q) + (a_{12} a_{16} a_{28} F_8 V_5^2 / a_{15}^2 q) \\
 & - (a_{12}^2 a_{25} M_E V_5^2 / a_{15}^2 q^2) - a_{12}^2 a_{25} a_{28} F_8 V_5^2 / a_{15}^2 q^2 \}
 \end{aligned}$$

ただし $q = a_{22} + a_{23} C$

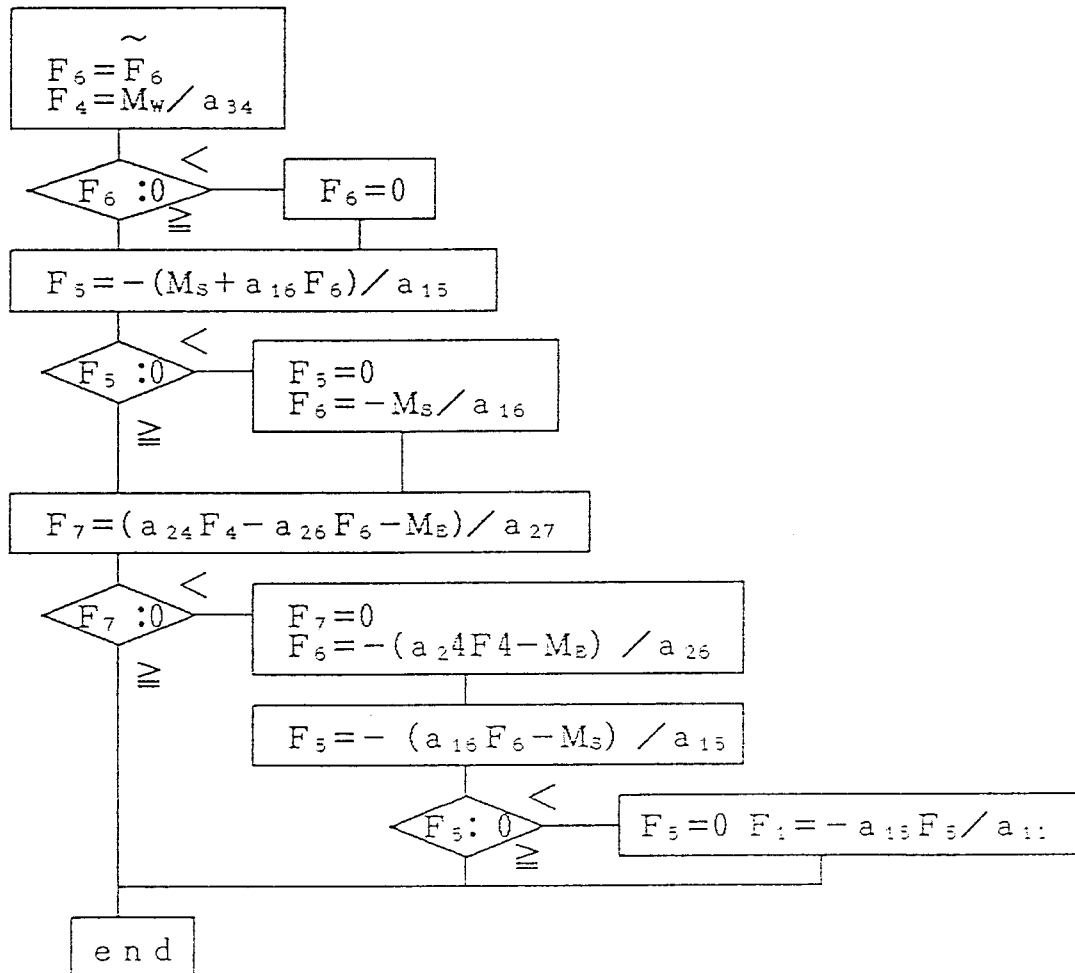


・ [-, -, +]

筋の同期・拮抗関係から、 $F_1 = F_2 = F_3 = F_3 = 0$ $\therefore F_4 = M_w / a_{34}$

~

$$F_6 = \{ (a_{15}^2 V_5^2 / a_{15}^2) + V_6^2 + (a_{25}^2 V_7^2 / a_{27}^2) \} \\ / \{ -(a_{16} M_s V_5^2 / a_{15}^2) + (a_{24} a_{26} F_4 V_7^2 / a_{27}^2) - (a_{25} M_E V_7^2 / a_{27}^2) \}$$



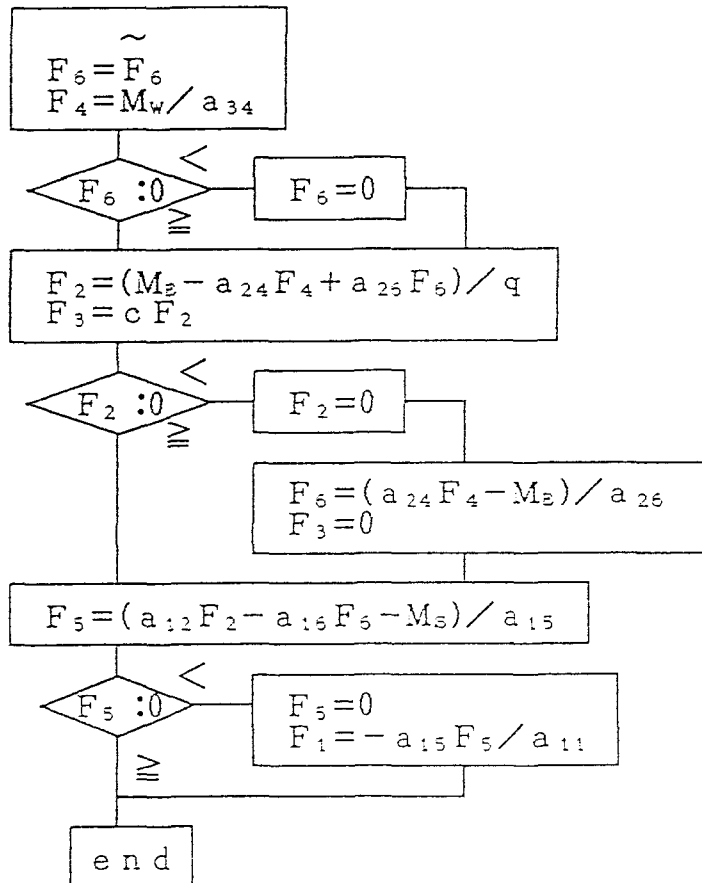
・ [-, +, +]

筋の同期・拮抗関係から、 $F_1 = F_7 = F_8 = 0$ $\therefore F_4 = M_w / a_{34}$

~

$$\begin{aligned}
 F_6 = & \{ (a_{26}^2 V_2^2 / q^2) + (a_{26}^2 c^2 V_3^2 / q^2) + (a_{16}^2 V_5^2 / a_{15}^2) \\
 & + (a_{12}^2 a_{26}^2 V_5^2 / a_{15}^2 q^2) - (2 a_{12} a_{16} a_{26} V_5^2 / a_{15}^2 q) + V_5^2 \} \\
 & / \{ -(M_E a_{26} V_2^2 / q^2) + (a_{26} a_{24} F_4 V_2^2 / q^2) \\
 & - (a_{26} c^2 M_E V_3^2 / q^2) + (a_{26} a_{24} c^2 F_4 V_3^2 / q^2) \\
 & - (a_{16} M_S V_5^2 / a_{15}^2) + (a_{12} a_{26} M_S V_5^2 / a_{15}^2 q^2) \\
 & + (a_{12} a_{16} M_E V_5^2 / a_{15}^2 q) - (a_{12} a_{16} a_{24} F_4 V_5^2 / a_{15}^2 q) \\
 & - (a_{12}^2 a_{26} M_E V_5^2 / a_{15}^2 q^2) - a_{12}^2 a_{26} a_{24} F_4 V_5^2 / a_{15}^2 q^2 \}
 \end{aligned}$$

ただし $q = a_{22} + a_{23}C$

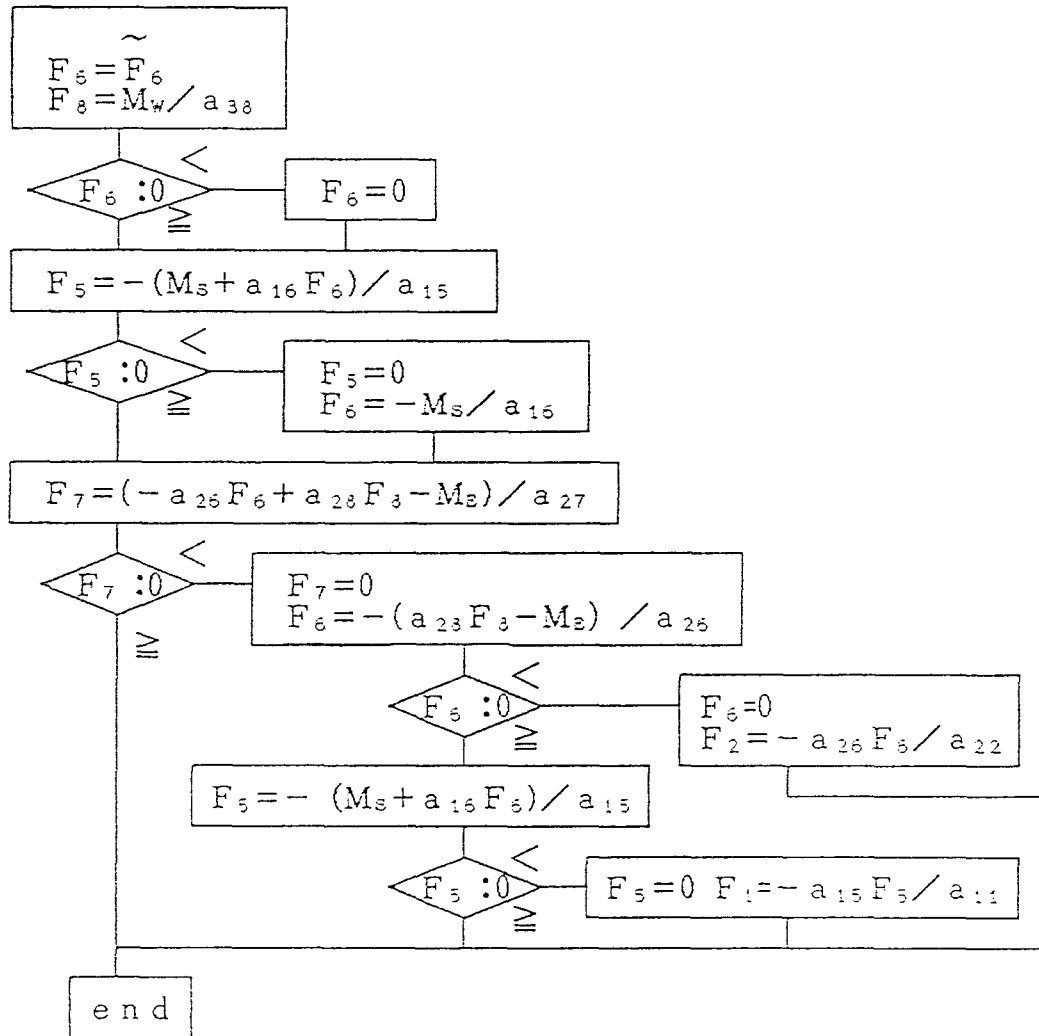


・ [-, -, -]

筋の同期・拮抗関係から、 $F_1 = F_2 = F_3 = F_4 = 0$ $\therefore F_3 = -M_w / a_{33}$

～

$$F_6 = \{ (a_{15}^2 V_5^2 / a_{15}^2) + V_6^2 + (a_{25}^2 V_7^2 / a_{27}^2) \} \\ / \{ -(a_{16} M_S V_5^2 / a_{15}^2) - (a_{26} a_{23} F_3 V_7^2 / a_{27}^2) - (a_{26} M_E V_7^2 / a_{27}^2) \}$$



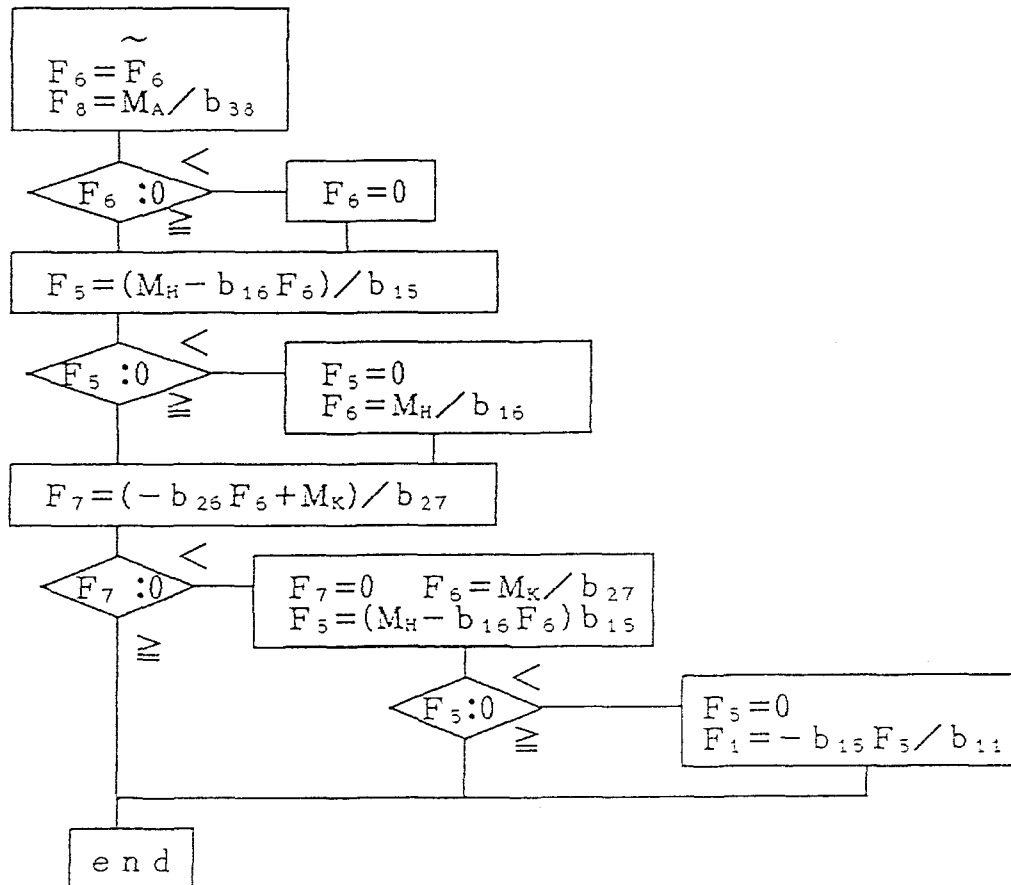
同様に後肢についても

・ [+, +, +]

$$F_1 = F_2 = F_3 = F_4 = 0$$

~

$$F_6 = \{ (b_{16} M_H V_5^2 / b_{15}^2) + (b_{26}^2 M_K V_7^2 / b_{27}^2) \} / \{ (b_{16}^2 V_5^2 / b_{15}^2) + (b_{26}^2 V_7^2 / b_{27}^2) + V_6^2 \}$$

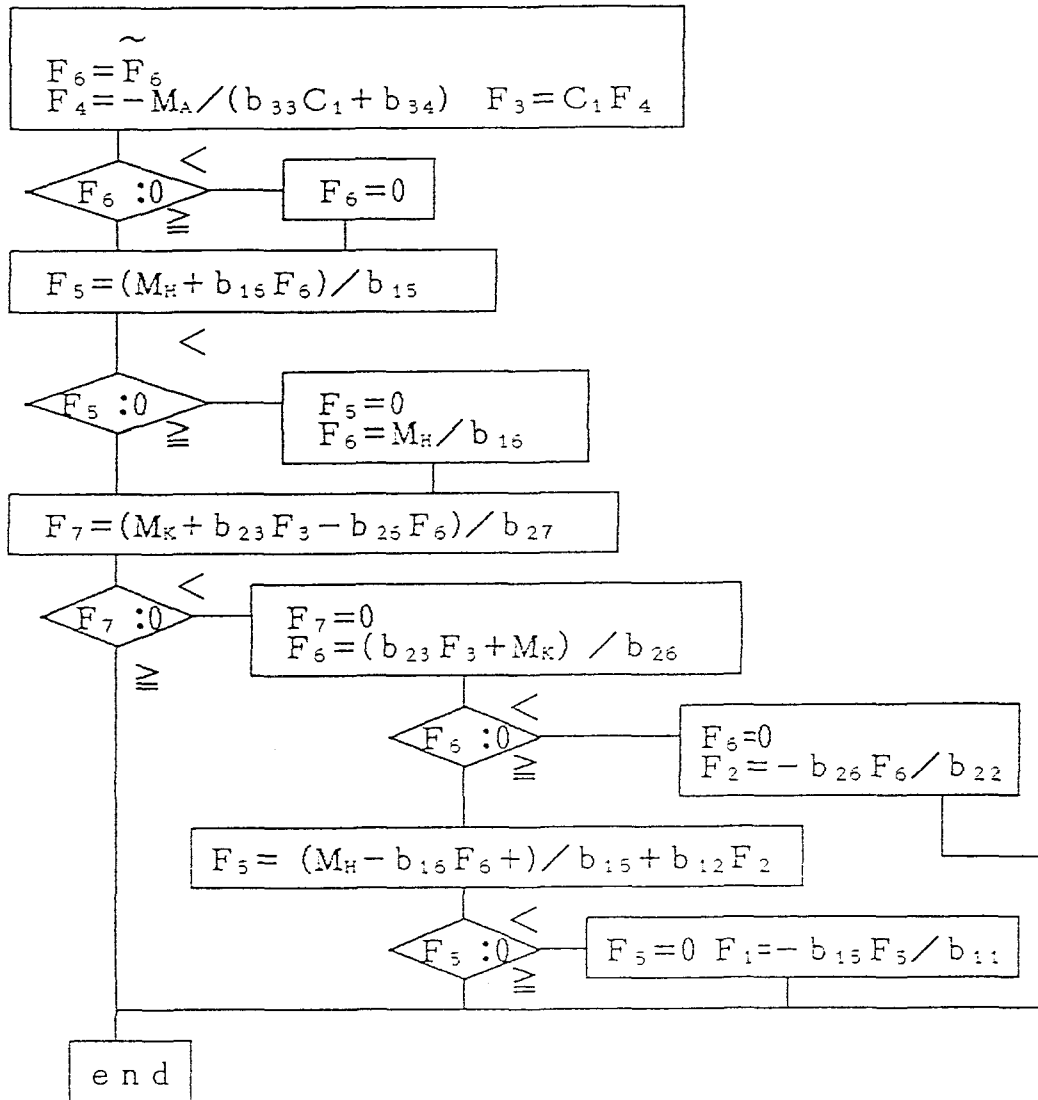


・ $[+, +, -]$ および $[+, -, -]$

$$F_1 = F_2 = F_3 = 0$$

~

$$F_6 = \{ (b_{15} M_H V_5^2 / b_{15}^2) + (b_{26}^2 M_K V_7^2 / b_{27}^2) + (b_{23} b_{26} F_3 V_7^2 / b_{27}^2) \} / \{ (b_{15}^2 V_5^2 / b_{15}^2) + (b_{26}^2 V_7^2 / b_{27}^2) + V_6^2 \}$$

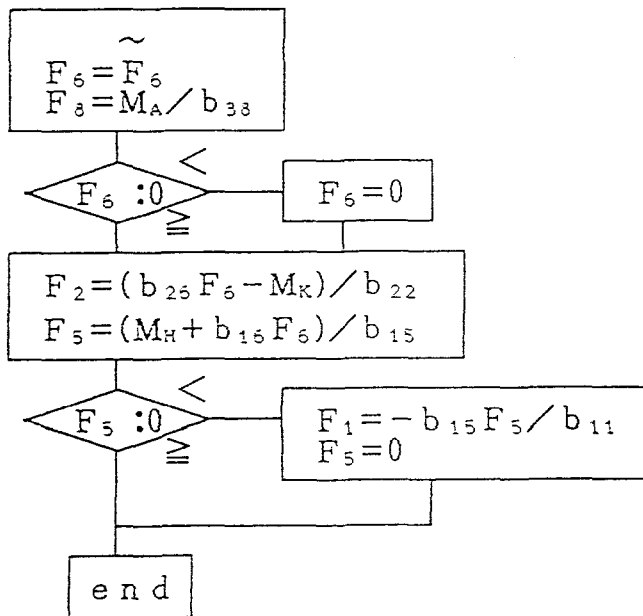


• [+ , - , +]

$$F_1 = F_3 = F_4 = F_7 = 0$$

~

$$F_6 = \{ (a_{26} M_K V_2^2 / a_{22}^2) + V_5 (a_{12} b_{26} - b_{22} b_{16}) (b_{12} M_K - b_{22} M_H) / b_{15}^2 b_{22}^2 \} / \{ (b_{16}^2 V_5^2 / b_{15}^2) + (b_{26}^2 V_7^2 / b_{27}^2) + V_6^2 \}$$



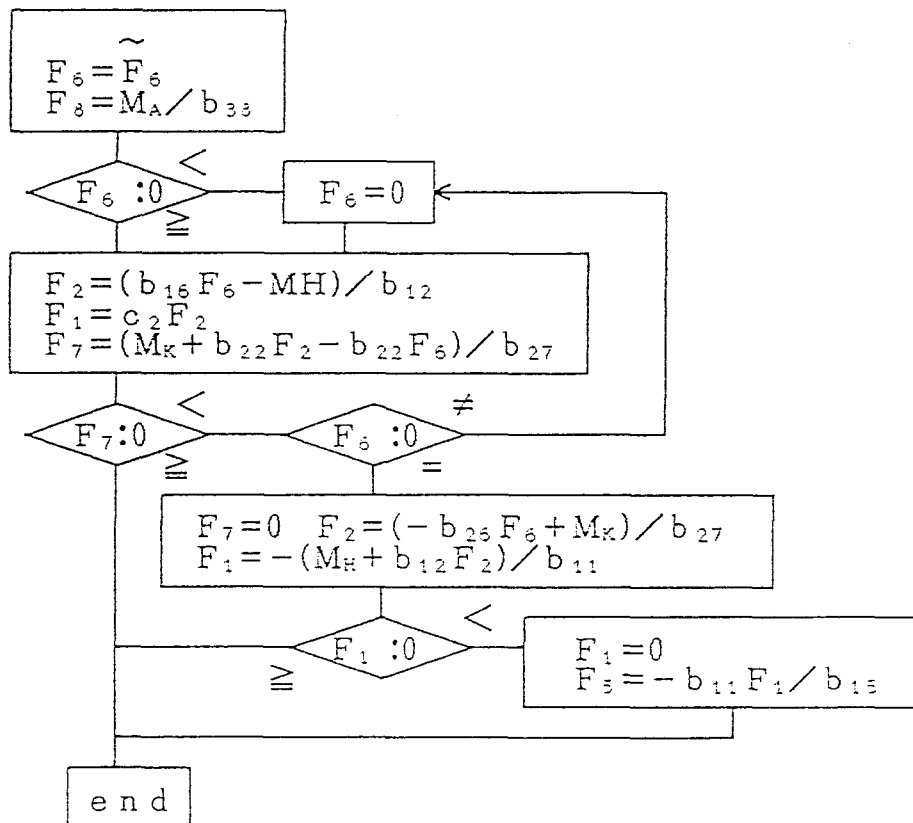
・ $[-, +, +]$ および $[-, -, +]$

$$F_3 = F_4 = F_5 = 0$$

~

$$F_6 = \{ (b_{16}(V_3^2 C_1^2 + V_2^2) M_H + V_7^2 (b_{22} b_{16} - r b_{26}) (b_{22} M_H - r M_K) / b_{27}^2) / \{ b_{16}^2 (V_1^2 C_1^2 + V_2^2) + V_7^2 (b_{22} a_{16} - r b_{26})^2 / b_{27}^2 + r^2 V_6^2 \} \}$$

ただし $r = b_{11} + b_{12}$



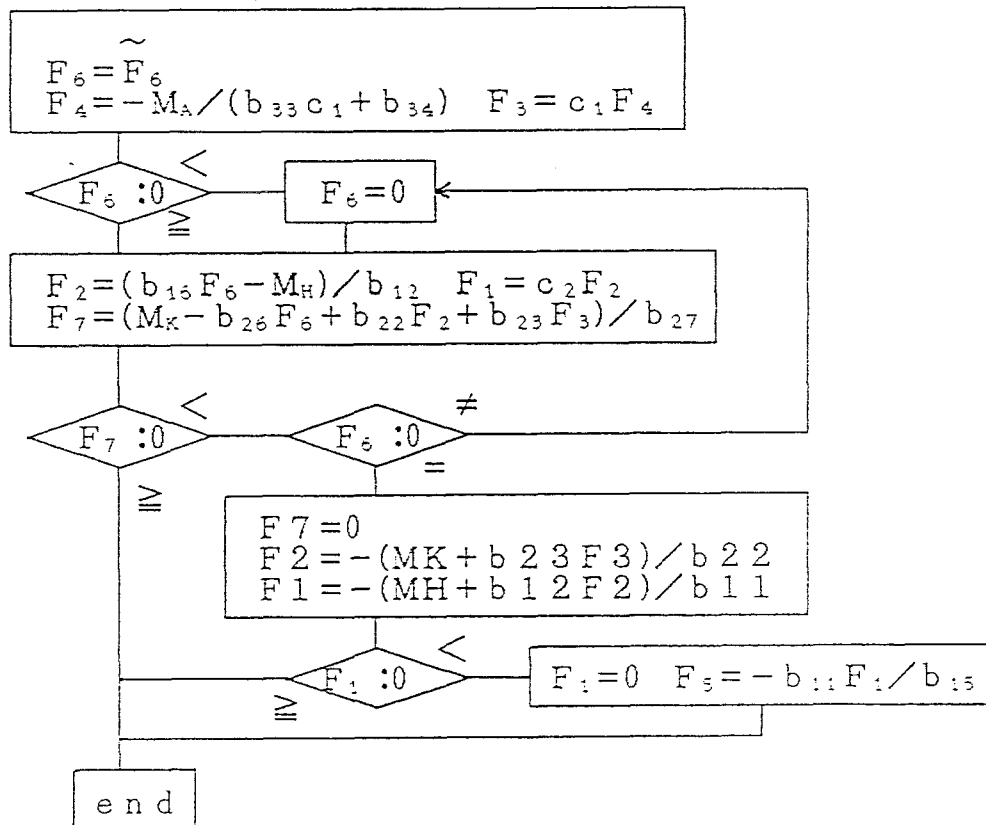
・ $[-, +, -]$ および $[-, -, -]$

$$F_5 = F_8 = 0$$

~

$$F_6 = \{b_{15}(V_1^2 C_2^2 + V_2^2)M_H + V_7^2(b_{22}b_{15} - r b_{25})(b_{22}M_H - r M_K - r b_{23}F_3) / b_{27}^2\} / \{b_{25}^2(V_1^2 C_1^2 + V_2^2) + V_7^2(b_{22}b_{15} - r b_{25})^2 / b_{27}^2 + r^2 V_6^2\}$$

ただし $r = b_{11} + b_{12}$



2-C 関節伝達力計算式

手関節

$$\begin{aligned} R_{WX} &= (F_4 + F_8) \cos \beta_5 + f_W \\ R_{WY} &= - (F_4 + F_8) \sin \beta_5 - n_W \\ R_W &= \sqrt{R_{WX}^2 + R_{WY}^2} \end{aligned}$$

肘関節

$$\begin{aligned} R_{EX} &= (F_2 + F_3 + F_6 + F_7) \cos \beta_4 + F_4 \cos \beta_5 + f_K \\ R_{EY} &= - (F_2 + F_3 + F_6 + F_7) \sin \beta_4 - F_4 \sin \beta_5 - f_K \\ R_E &= \sqrt{R_{EX}^2 + R_{EY}^2} \end{aligned}$$

肩関節

$$\begin{aligned} R_{SX} &= (F_1 + F_5) \cos \beta_3 + (F_2 + F_6) \cos \beta_4 + f_S \\ R_{SY} &= - (F_1 + F_5) \sin \beta_3 - (F_2 + F_6) \sin \beta_4 - f_S \\ R_S &= \sqrt{R_{SX}^2 + R_{SY}^2} \end{aligned}$$

足関節

$$\begin{aligned} R_{AX} &= (F_3 + F_4 + F_8) \cos \beta_2 + f_A \\ R_{AY} &= - (F_3 + F_4 + F_8) \sin \beta_2 - n_A \\ R_A &= \sqrt{R_{AX}^2 + R_{AY}^2} \end{aligned}$$

膝関節

$$\begin{aligned} R_{KX} &= (F_2 + F_6 + F_7) \cos \beta_1 + F_3 \cos \beta_2 + f_K \\ R_{KY} &= - (F_2 + F_6 + F_7) \sin \beta_1 - F_3 \sin \beta_2 - n_K \\ R_K &= \sqrt{R_{KX}^2 + R_{KY}^2} \end{aligned}$$

股関節

$$\begin{aligned} R_{HX} &= (F_1 + F_5) \cos \beta_3 + (F_2 + F_6) \cos \beta_4 + f_H \\ R_{HY} &= - (F_1 + F_5) \sin \beta_3 - (F_2 + F_6) \sin \beta_4 - f_H \\ R_H &= \sqrt{R_{HX}^2 + R_{HY}^2} \end{aligned}$$

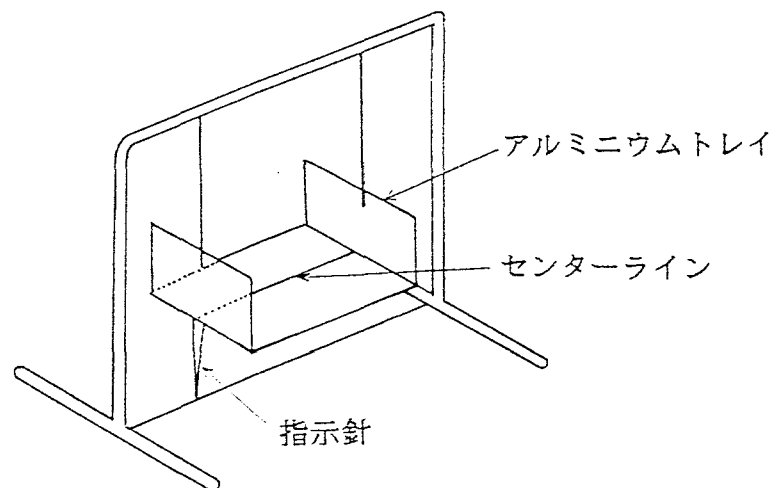
添字等の意味は表 4-1に示すとおりである。

2-D 生体物理定数の測定 (Wells & DeMenthon, 1987の方法による)

1) 重心位置の測定

重心位置の測定には図A2-4に示す装置を用いた。装置は2本のワイヤでつり下げられたアルミニウムのトレイと、その下部に付着する指示針からなる。トレイには図に示すようにセンターラインが描いてあり、指示針がトレイに付く位置はこのラインの一端に一致する。床上にはトレイのセンターラインの真下に線が描いてあり、トレイが空の時指示針はこの線を指すように調整されている。

測定される体節はこのトレイ上に長軸がセンターラインに直交するように置かれる。そして指示針が床上の線を指すように置く位置を調整される。指示針が床上の線を指した時、センターラインと交差する体節の位置が重心位置である。



図A2-4 重心位置測定用装置

(2) 慣性モーメントの測定

慣性モーメントの測定は図A2-5a に示す装置を用いて行った。装置はアルミニウムのトレイと2本のワイヤからなる。このようにつられたトレイにはいくつかのスイングモードが可能であるが、ここでは”ねじり振り子”のように鉛直軸のまわりを回旋するスイングを用いる。

スイングを与えるには、両手でワイヤとトレイがつながる部分を持ち、トレイの水平部分の中心が動かないように注意しながら水平面内で回旋させた後、両手を同時に離す。両手によって与えられる最初の回旋角度は90度以内であれば測定者の自由である。

測定する体節はトレイ上に図A2-5bに示すように置かれる。次に体節をのせたト

レイに対し上に述べた方法によってスイングを与え、スイングの10周期に要する時間を測定した。その値を10で割ることによって1周期時間を求めた。

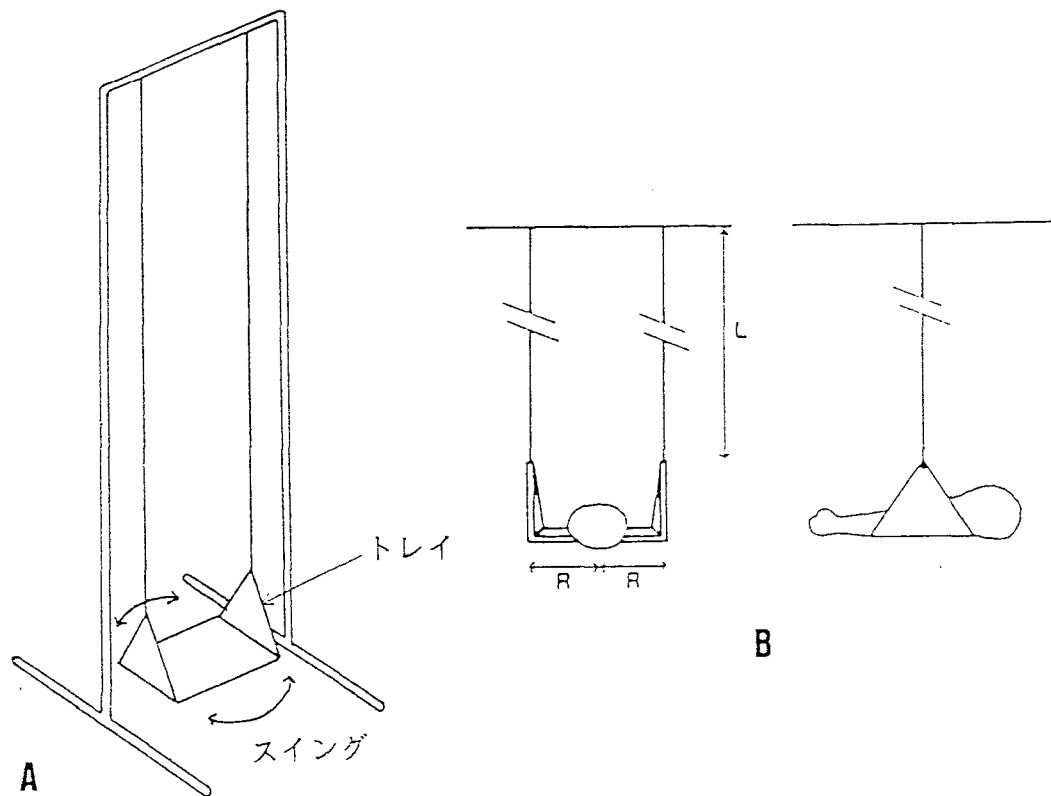
以下にWells & DeMenthon(1987)による、周期時間から慣性モーメントを求める計算式を示す。

$$I_s = T^2 M_s g R^2 / 4\pi^2 L$$

I_s : トレイ+体節の慣性モーメント、 M_s : トレイ+体節の質量、
 T : 一周期時間、 g : 重力加速度、
 R : トレイの長さ、 L : ワイヤの長さ (図A2-5参照)

ただし I_s はトレイと体節を合わせた慣性モーメントである。そこで次に体節をのせずに、トレイのみの周期を測定し、同様の方法で慣性モーメント i を求める。これらの値を用いて、体節の慣性モーメント I は次式から計算できる。

$$I = I_s - i$$



図A2-5 慣性モーメント測定用装置

2-E 生体物理定数の補正処理手順

シミュレーションに用いる生体物理定数は、表 4-3に示す基準データを元に、入力された変位データ、体重、写真倍率から計算される。

各節長 L_i は、変位データから求まる各節長の全計測時点における平均値である $\text{mean } L_i$ および写真倍率 d から次の式によって計算される。ただし i は表4-1に示す体節番号である。

$$L_i = \text{mean } L_i \times d$$

各節質量 m_i 、各重心位置 l_i は表 4-3に示した各体節質量比 C_{mi} および重心位置比率 C_{li} を用いて次のように計算される。

$$m_i = C_{mi} \times W / g$$

$$l_i = C_{li} \times L_i$$

ただし g は重力加速度を表す。

慣性モーメント I_i は長さの二乗および質量に比例するので、表 4-3に示す標準データ I_{si} 、および標準各節質量 m_{si} 、標準各節長 L_{si} から次のように修正する。

$$I_i = I_{si} \times (L_i / L_{si})^2 \times (m_i / m_{si})$$

筋付着点 a_{ij} は節長に比例すると仮定し、標準データ $a_{si,j}$ および標準各節長 L_{si} から以下のように計算する。ただし j は表 4-2に示す筋群番号である。

$$a_{ij} = a_{si,j} \times (L_i / L_{si})$$