

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

А	緒言	73
В	材料と方法	74
С	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
А	データの前処理	100
В	力学モデル	102
С	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
В	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
А	関節モーメント	120
В	筋力推定値	124
С	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

		1.0		
อี		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
อ		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 とからも明らかである。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 ラロピクス以前のも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行くのは、 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 違、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はいない 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であ ろうか、また獲得以前はどのような歩行を行な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・アファ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)、二足歩行を行なっていたこと 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10 00万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充分に論議するこ 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 ヨン(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躯幹が垂直になるこ 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



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)

၊ တ

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し指摘したブラキエ 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孕表した。 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 オ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と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だ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(Kinura *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変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 行中の床反力を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 (19 70)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、コンピューター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の身体内部に働く力、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 霊長類口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運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の関節角度、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 - 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ギングを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 -、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・導入と供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 ブ等(Ishida *et a*/,1974; Kimura *et a*/,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 a*/,1979, 1983, 1984; 山崎ら,1980, 1981, 1984; Kimura *et a*/,1983; Okada *et a*/, 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躯幹非水平型行 動 (anti-pronograde behavior) を行なう種と軀幹水平型行動 (pronograde behavior) を行なう種と軀幹水平型行動 (anti-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電間の差異 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っ

	Bipedal	Quadrupedal
	Human	]
1st Group	Chimpanzee - Orar Gibbon	igutan – Spider Monkey
2nd Group	Japanese Monkey	/ – Hamadryas Baboon
		Dog

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Ьの順になることを発見した。その後Ь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 segence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、 霊長額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 1-5 四足性哺乳類における前肢・後肢への体重分配率 (Kimura <u>et al</u>,1979)

肢体重記分である。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構学的メ カニズムに求めている。

Kinura 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躯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 は远く、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





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、 腕渡り説、半腕渡り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 腕渡り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 の腕渡り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り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 Van Horn (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ことが可能になると、 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。Fleagle *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 & Susnan(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; revived in Fleag le *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 a*/(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。

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 *el 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 ニホンザル1 ニホンザル2 ニホンザル3	M F M	6.1-6.9 7.1 4.9-5.3 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4m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。その際ポ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、ポールを中心として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の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で、 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木平四足歩行 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群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倒の前肢の着地 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



that each hind foot is on the ground.

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 す歩容のカテゴリーに分類する。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,19 63; 図 2-4)ためと考えられる。 ー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

		クモサ゛ル	ニホンサ"ル1	ニホンサ゛ル2	ニホンサール3
步行周期(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 <b>脚</b> 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

 膈長を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 四肢に比べ膈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は両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。









SPIDER MONKEY JAPANESE MONKEY

SPIDER MONKEY JAPANESE MONKEY

# FORELIMB

HINDLIMB

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。

Single foot
Diagonal Sequence
eral Coup
Lateral sequence
Single foot
Lateral Sequence
Irot Coul
Diagonal G Sequence
Single foot

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。

						Single foot		
			с с 8			Diagonal Sequence	let	
						Pace	eral Coup	
						Lateral sequence	Late	
						Single foot		
						Lateral Sequence	olet	
						Trot	onal Coup	
						Diagonal Sequence	Diag	
						Single foo	t	
90	80	70	60	50	40	)		

## 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か

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。ニホンザルのパ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とある部分は手がポ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

			クモサ゛ル	ニホンサール1	ニホンサ``ル2	ニホンサ゛ル3
4 肢 3 時			10.6(9.4)	1.0(3.1)	7.3(8.0)	1.4(2.6)
3 放 2 肢	対側	F	1.7(3.1)	36.2(11.4)	31.3(15.4)	46.3(19.7)
1 肢	可惻	Н	45.5(10.8) 0.0	18.5(11.4) 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は同じく足がポ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ポールから離れてい るスイングフェイズである。太い線がクモザル、知い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。

財関節には、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ポールを 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、足がポ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。



εŀ



ニホンザル

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に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 seuence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 の充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がもたれ、 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 さと登力の関係等が指摘されてきた(Badoux,1974; Cartmill, 19 74; 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しに 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 がポ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(即ち被験体がポ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(即ちポールを 被験体がポ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(即ち被験体がポー 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 a*/,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2-15Å)。Preuschoft *et a*/.(1992) は理論的な研究において、水平方向の力はポールと身体



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下方向に及ぼす カをプラス、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、身体重心がポ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ポールから遠く離れ、 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・hg = Ah2・h2 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・hg = Ah2・h2 が成立する

いずれの場合においても、GとAh2がほぼ等しいとき、水平分 カAh2の大きさはhgに依存する

Gは体重でhgはGのレバーアーム、Ah2Av2は水平方向と垂直 方向の分力、hgはAh1とAv1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、下が輝方向、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運に近 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。足関節による強い熾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。ヒトの場合は運で接地するため、作用点は運から始まって立脚 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下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、
 運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向へ移動していく。前肢が支持体を下方向に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ト考えられる。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*,1976,198 0a,1980b,1981,1993; Vangor,1979; Vangor *et al*,1983; Jungers *et al*,1980; Larson,1988; Larson *et al*,1986) 。 しかし今までの 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 の特性を明らかにすることが重要である。そこで本研究では軀幹木 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軀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、上院二頭筋、上院三頭筋長頭、上院三頭筋外 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4m、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。計刻例 (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を続けており、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ると考えられる。 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。

上暁二頭筋、上暁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ポ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

殿筋群および陽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 藤関節および股関節は伸展期にある。大体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 は蹴りだ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いうことが示唆される。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



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 間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、Kunakura (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)、デ 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; Kunakura,19 89)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



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充分に考えられ、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。テナガザルの上院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。Kunakura (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。



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充分に屈曲(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 割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 カ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 a1,1973; 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充分に平滑で 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、厳密にいえば運動によって各体節部 に蚕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 ずれも充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Li 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li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βiとすると、 例えば大腿 部の角度β<sub>1</sub>は股関節点(x<sub>H</sub>、y<sub>H</sub>)と膝関節点(x<sub>K</sub>、y<sub>K</sub>)から 次の式によって求められる。

$$\tan \beta_{1} = \frac{\mathbf{x}_{K} - \mathbf{x}_{H}}{\mathbf{y}_{K} - \mathbf{y}_{H}} \tag{1}$$



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。
Li:各体節長、li: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mi 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。xi はx方向加速度、yi 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

 $f_{w} = F - m_{6} x_{6}$   $f_{e} = f_{w} - m_{5} x_{5}$   $f_{s} = f_{e} - m_{4} x_{4}$   $n_{w} = N - m_{6} (y_{6} + g)$   $n_{e} = n_{w} - m_{5} (y_{5} + g)$   $n_{s} = n_{e} - m_{4} (y_{4} + g)$ 

### 後肢

 $f_{A} = F - m_{3} x_{3}$   $f_{K} = f_{A} - m_{2} x_{2}$   $f_{H} = f_{K} - m_{1} x_{1}$   $n_{A} = N - m_{3} (y_{3} + g)$   $n_{K} = n_{A} - m_{2} (y_{2} + g)$   $n_{H} = n_{K} - m_{1} (y_{1} + g)$ (2)

表 4-1 添字の意味

b	頭胴部	Ν	頸点
1	大腿部	H	股関節点
2	下腿部	K	膝関節点
3	足部	А	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
		$\mathrm{Th}$	中足骨頭点
		Τf	中手骨頭点
		Η	見見

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Mi、慣性モーメントをIiとすると、モー メントのつりあい式は以下のようになる。 xi、 yiは各関節の x 座 標および y 座標、 x<sub>FC</sub>、 y<sub>FC</sub>および x<sub>HC</sub>、 y<sub>HC</sub>は中手点および中 足点がポールに接した時点での x 座標と y 座標、 βiは各体節部の 角加速度である。

モーメントのつりあい式

$$\begin{split} & \hat{\mathbf{n}} \mathfrak{B} \\ & \mathbf{M}_{\mathsf{W}} = \mathbf{I}_{6} \beta_{6} \\ & - \mathbf{N} (\mathbf{x}_{\mathsf{FC}} - \mathbf{x}_{\mathsf{W}}) \\ & + \mathbf{m}_{6} (\mathbf{y}_{6} + \mathbf{g}) (\mathbf{1}_{6} / \mathbf{L}_{6}) (\mathbf{x}_{\mathsf{FC}} - \mathbf{x}_{\mathsf{W}}) \\ & + \mathbf{F} (\mathbf{y}_{\mathsf{FC}} - \mathbf{y}_{\mathsf{W}}) + \mathbf{m}_{6} \mathbf{x}_{6} (\mathbf{1}_{6} / \mathbf{L}_{6}) (\mathbf{y}_{\mathsf{FC}} - \mathbf{y}_{\mathsf{W}}) \\ & \mathbf{M}_{\mathsf{E}} = \mathbf{I}_{5} \beta_{5} \\ & - (\mathbf{n}_{\mathsf{W}} - \mathbf{m}_{5} (\mathbf{y}_{5} + \mathbf{g}) (\mathbf{1}_{5} / \mathbf{L}_{5})) (\mathbf{x}_{\mathsf{W}} - \mathbf{x}_{\mathsf{E}}) \\ & + \{\mathbf{f}_{\mathsf{W}} + \mathbf{m}_{5} \mathbf{x}_{5} (\mathbf{1}_{5} / \mathbf{L}_{5})\} (\mathbf{y}_{\mathsf{W}} - \mathbf{y}_{\mathsf{E}}) + \mathbf{M}_{\mathsf{W}} \\ & \mathbf{M}_{\mathsf{S}} = \mathbf{I}_{4} \beta_{4} \\ & - \{\mathbf{n}_{\mathsf{E}} - \mathbf{m}_{4} (\mathbf{y}_{4} + \mathbf{g}) (\mathbf{1}_{4} / \mathbf{L}_{4})\} (\mathbf{x}_{\mathsf{E}} - \mathbf{x}_{\mathsf{S}}) \\ & + \{\mathbf{f}_{\mathsf{E}} + \mathbf{m}_{4} \mathbf{x}_{4} (\mathbf{1}_{4} / \mathbf{L}_{4})\} (\mathbf{y}_{\mathsf{E}} - \mathbf{y}_{\mathsf{S}}) + \mathbf{M}_{\mathsf{E}} \end{split}$$

 $M_{A} = I_{3}\beta_{3}$   $- N (x_{HC} - x_{A})$   $+ m_{3} (y_{3} + g) (l_{3} / L_{3}) (x_{HC} - x_{A})$   $+ F \{u(x) + (y_{HC} - y_{A})\}$   $+ m_{3}x_{3} (l_{3} / L_{3}) (y_{HC} - y_{A})$   $\dot{M}_{K} = I_{2}\beta_{2}$   $- \{n_{A} - m_{2} (y_{2} + g) (l_{2} / L_{2})\} (x_{A} - x_{K})$   $- \{f_{A} - m_{2}x_{2} (l_{2} / L_{2})\} (y_{A} - y_{K}) + M_{A}$   $M_{H} = I_{1}\beta_{1}$   $- \{n_{K} - m_{1} (y_{1} + g) (l_{1} / L_{1})\} (x_{K} - x_{H})$   $- \{f_{K} - m_{1}x_{1} (l_{1} / L_{1})\} (y_{K} - y_{H}) + M_{K}$ (3)

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						
	1	三角筋鎖骨部、大胸筋頭側部						
	2	上腕二頭筋						
前	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 <b>棘</b> 部、大胸筋尾側部、大円筋						
肢	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						
	1	大殿筋、中殿筋						
	2	半腱樣筋、半膜樣筋、大腿二頭筋、大腿薄筋						
後	3	<b>탥腹筋</b>						
	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						
肢	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筋力の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 に示すとおりにモデル化され 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 aijの円盤に巻き付いている形になる。 aij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 aij、bij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 つりあい式は以下のようになる。

#### 前肢

 $M_{s} = a_{11}Ff_{1} + a_{12}Ff_{2} - a_{15}Ff_{5} - a_{16}Ff_{6}$   $M_{E} = a_{22}Ff_{2} + a_{23}Ff_{3} + a_{24}Ff_{4}$   $- a_{26}Ff_{6} - a_{27}Ff_{7} - a_{28}Ff_{8}$   $M_{w} = a_{34}Ff_{4} - a_{38}Ff_{8}$ 

## 後肢

 $M_{H} = b_{15}Fh_{5} + b_{16}Fh_{6} - b_{11}Fh_{1} - b_{12}Fh_{2}$   $M_{\kappa} = b_{26}Fh_{6} + b_{27}Fh_{7} - b_{22}Fh_{2} - b_{23}Fh_{3}$   $M_{A} = b_{38}Fh_{8} - b_{33}Fh_{3} - b_{34}Fh_{4}$ (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 i j:前肢各筋群の合成付着距離
 b i j: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Sjとすると、②④⑦⑧から次の関係が成り

立つ。

 $F f_{2} = (S_{2} / S_{3}) F f_{3},$  $F h_{3} = (S_{3} / S_{4}) F h_{4}, F h_{1} = (S_{1} / S_{2}) F h_{2}$ (5)

また仮定③⑤⑥⑨⑩から

①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。

⑩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。

$$P = P f + P h$$

$$P f = \int_{j=1}^{\delta} |F f j V f j|$$

$$P h = \int_{j=1}^{\delta} |F h j V h j|$$
(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。

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。

 $\begin{array}{l} \theta_{w} = \pi - \beta_{5} + \beta_{6} & \theta_{A} = \pi - \beta_{2} + \beta_{3} \\ \theta_{z} = \pi - \beta_{4} + \beta_{5} & \theta_{K} = \pi - \beta_{1} + \beta_{2} \\ \theta_{s} = \pi - \beta_{b} + \beta_{4} & \theta_{H} = \beta_{b} - \beta_{1} \end{array}$ 

(4)式、(5)式、(6)式および仮定⑪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、

ー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 からはその時々の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

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

$$R_{AX} = (F_{3} + F_{4} + F_{8}) \cos \beta_{2} + f_{A}$$

$$R_{AY} = - (F_{3} + F_{4} + F_{8}) \sin \beta_{2} + n_{A}$$
(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:nA、関節部水平分力:fA、
 筋力F3、F4、F8 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 筋の筋度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 (n)	重心位置 (%)	質量比	慣性モーメント (kg・m <sup>2</sup> )
	手部 前腕部 上腕部 足部部	0.098 0.158 0.153 0.160	0.40 0.49 0.48 0.41	0.0070 0.0254 0.0325 0.0098	0.000056 0.000448 0.000605 0.0002
ニホ	下腿部 大腿部 頭胴部	0.160 0.170 0.498	$0.54 \\ 0.44 \\ 0.45$	0.0235 0.0558 0.6920	0.0006 0.0015 0.1642
ン		合)	成筋付着位置	f (m)	
ザル	$a_{11}=0.0315$ $a_{12}=0.228$ $a_{12}=0.252$	$a_{15}=0$ $a_{16}=0$	.0312 b <sub>1</sub> .017 b <sub>1</sub>	1=0.0173 2=0.0368	$b_{15}=0.0077$ $b_{15}=0.0229$ $b_{15}=0.017$
<u> </u>	$a_{22}=0.232$ $a_{23}=0.228$ $a_{24}=0.016$ $a_{34}=0.014$	$a_{26}=0$ $a_{27}=0$ $a_{28}=0$ $a_{38}=0$	.017 b <sub>2</sub> .017 b <sub>2</sub> .0014 b <sub>3</sub> .0014 b <sub>3</sub>	2=0.0231 3=0.0134 3=0.0197 4=0.0185	b 27=0.017 b 27=0.017 b 38=0.0205
		体節長 (n)	重心位置 (%)	質量比	慣性モーメント (kg・m <sup>2</sup> )
_ ク モ	手前 部 院 院 部 部 部 部 部 部 部 部 部 部 部 部 院 院 部 部 院 院 部 部 の 第 の 第 の 第 の 第 の 第 の 第 の 第 の 部 の 第 の 部 の 部	0.133 0.188 0.172 0.068 0.194 0.210 0.398	0.38 0.43 0.58 0.45 0.50 0.50 0.55	0.0092 0.0258 0.0331 0.0053 0.0332 0.0427 0.7017	0.000169 0.000654 0.000724 0.0001 0.0007 0.0010 0.0163
ŦĿ		合	成筋付着位置	f (m)	
ッル	$a_{11}=0.0315$ $a_{12}=0.228$ $a_{22}=0.252$ $a_{23}=0.278$	$a_{15}=0$ $a_{16}=0$ $a_{26}=0$	.0312 b: .017 b: .017 b: .017 b:	$_{1}=0.0173$ $_{2}=0.0368$ $_{2}=0.0291$ $_{2}=0.0134$	$b_{15}=0.0077$ $b_{15}=0.0229$ $b_{25}=0.017$ $b_{27}=0.017$

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Innan (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



手関節

肘関節

肩関節

ニホンザル

クモザル -----

図 4-7 前肢の関節モーメント

財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 身体をポ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。

財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。 クモザルの財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ポールを下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。足関節と股関節はポ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。

123 -

.

--- クモザル ----- ニホンザル

うに、膝関節は体をポ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 筋力推定值

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働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。これは後肢を振り挙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、前腕橈側筋群の筋力 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の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 はポ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 を振り挙げる際の加速・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胼腹筋とヒラメ 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の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 のであろう。

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。 ー方ニホンザルには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100n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。 Energy cost: I = (muscle work) × (body weight)<sup>-1</sup> × 100/(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 効率が良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 n Mean (sd)	クモザル n Mean (sd)	
エネルギーコスト	45.94	41.35	<u> </u>
前肢 後肢	27 19.21 (3.33 27 26.73 (3.26	) 11 18.34(1.97) ) 11 23.00(3.21)	p<0.01

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 なよう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の位置 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 伝達力のピークの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の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 エ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にすむとと考 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運に近 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らない。 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 っ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(Mitterneier,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 両種ともの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



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)

ーーー 垂直木登り ーーー 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。



# 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)

ーーー 垂直木登り 小平四足歩行 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おわりにおいては、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用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木 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用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 垂直木登り時と木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。

ボ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 も木平四足歩行でも 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ピン



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。



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。

	クモザル		ニホンザル		
	垂直木登り [X]	水平四足歩行 [%]	垂直木登り [%]	水平四足歩行 [%]	
	<u></u>				
4 肢支持	10.6	3.1	3.2	8.0	
3肢支持 2肢支持	42.3	49.0	42.3	37.4	
之 放 又 丹 対 倒 支 持 同 例 支 持	1.7	$\frac{42.0}{5.4}$	$\frac{37.9}{14.0}$	$\frac{52.9}{1.7}$	
的限义过	40.0	9.4	14.0	T + 1	
1 肢支持	0.0	0.0	2.6	0.0	

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

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口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口コモーションに対する適応度 が強いため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 (保野,1992より)

	クモザル	マカク
橘底部* 小脳外側核 小脳内側核 前庭核** 下オリーブ主核 下オリーブ副核	$     \frac{19.7}{54.9}     16.5     49.2     72.8     27.2   $	15.9 45.5 <u>22.6</u> <u>93.9</u> 62.9 <u>37.2</u>

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。

	fyn"yy"-	コ゛リラ	テナガザル	クモサニル	रकेगे			
<b>初</b> 译者:	- 10 - E	01.0	<u>11</u> 0	10.7	15 0			
情质部*	29.5	31.3	23.9	19.7	15.9			
小脑外胞核	75.8	72.2	58.3	54.9	40.0			
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			

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

\*: 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。

「橋底部は隋意運動能の企画・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 規官より頭の角加速度、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 級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ベ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 ンだけではなくビヘ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)足関節に強い驚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)他の躯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、下肢の各関節を充分に伸展し、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関与 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関与していることが明らかになった(第二章1・立脚時間比、肘関節角度変化、第二章2・垂直分力、第三章・上腕の筋、第四章・関節モーメント、上腕の筋力、関節伝達力)。

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 重要な股関節の伸展や足関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、垂直木登り時には関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 類人猿等に比べ違い。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Kinura *at 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軀幹非水平型霊長類 の身体垂直移動(垂直木登り)は、ニホンザルのような軀幹水平型 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、軀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。多様な種の圭直木登りについ 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 (Atetes geoffroyi)と ニホンザル(*Hacacafuscata*)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軀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(Yana zaki & Ishida,1984)を用いて分析し、以下の結果を得た。

カ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が後肢の環りだし 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職りだしが促進された可能性がある。

直立二足歩行では、各関節を充分に伸展し、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駆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保野彰三教授、同能 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.
- 石田英寶(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」、差山閣出版、 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 ークモザルとニホンザルの 場合ー, 平成元年度大阪大学大学院人間科学研究科修士論文,
- 保野彰三(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 ·
- 波辺政徳(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) Techiques 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 pygnaeus*). 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.* 3:307-320.
- Carpenter, M.B. (1976) Human Neuroanatomy. Williams and Wilkins, Boltimore.
- 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. *An. 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. Az. 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. An. 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.* 25:245-269.
- Fleagle, J.G., Mittermeier, R.A. (1980) Loconotor 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. An. J. Phys. Anthropol. 25:119-130.
- 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 pinate brain: Some aspects of quantitative relations. *Brain Research* 7:121-172.
- Hooton,E.A.(1946) Revised edition. Up from the ape. New York: Macmillan.
- Houell, 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. 11. 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: Comarative electromyography. In: Primate morphophysiology, locomotor analyses and human bipedalism (Kondo,S. ed.). Univ. Tokyo press. pp.59-79.
- Jenkins, F.A.Jr. (1972) Chinpanzee 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. Az. J. Phys. Anthropol. 48:65-76.
- Johanson, D.C., Lovejoy, C.O., Kimbel, W.H., White, T.D., Word, S.C., Bush, M.E., Latimer, B.M., & Coppens, Y. (1982) Morphology of the Pliocene partial hominid skelton(A.L.288-1) from the Hadar formation, Ethiopia. Az. 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 (#ylobates 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*, 5:101-116.
- 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.

- Kinura, T., Okada, M.& Ishida, H. (1977) Dynamics of primates bipedal walking as viewed from the force of foot. *Primates*, 18:137-147.
- Kinura,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.
- Kinura, 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. An. 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. An. 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) & comparative neuroprimatological study on the inferior olivary nuclei (from Stephan's collection). J. Anthrop. Soc. Nippon, 103:69-82.
- Matano,S., Stephan,H. and Baron,G.(1985a) Volume comparisons in the cerebellar complex of primates. I. ventral pons. *Polia 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. Ag. 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) & handbook of living primates. Academic Press, London.
- Okada,M.& Kondo,S.(1980) Physical strain of bipedal versus quadrupedal gait in primates. *Huz.Ergol.* 9:107-110.
- Okada, M., Yamazaki, N., Ishida, H., Kimura, T.& Kondo, S. (1983) Biomechanical characteristics of hylobatid bipedal walking of 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* 65:481-488.
- 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 bipedie 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. An. J. Phys. Anthropol. 52:175-189.
- Reynolds, T.R. (1985a) Mechanics of increased support of weight by the hindlimbs in primates. *Am. J. Phys. Anthrop 1. 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. 48:377-427.
- 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. Bibliothecia 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. An. 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 loconotion, and its phylogenetic implications. Ap. 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. 54-4:787-797.
- 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) Electronyography of brachial nuscles in *Pan gorilla* and hominoid evolution. *An. J. Phys. Anthropol.* 41:71-90.

- Tuttle,R.H.& Basmajian,J.V.(1974b) Electronyography 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". Az. 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, wooly 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 aulatta*). *Aa. J. Phys. Anthropol.* 50:57-65.
- Vilensky, J.A. (1987) Locomotor behavior and control in human and nonhuman prinates: Comparisons with cats and dogs. Neurosci.Biobehav.Rev. 11:263-274.
- Vilensky, J.A. (1989a) Primate quadrupedalisn: How and why does it differ from that of typical quadrupeds? Brain Bhav. 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. 13:17-35.

- Washburn, S.L. (1967) Behavior and the origin of man: The Huxley memorial lecture 1967. Proceedings of the Royal Anthropological Institute of Grea Britainand Ireland, pp.21-27.
- Weber, W.& Weber, E. (1836) Mechanik der menschlichen gehwerkzenge. Gottingen, Germany. (cited by Seireg, 1975).
- Weinbach, A.P. (1938) Coutour 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 *Leasur 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. Hun. 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 prehabitual bipedalism. Ann. des Sci. Nat. Zool. Paris, 5:159-168.

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41-1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12cn、高さ20cn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・Z 1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。



歪ゲージ付着位置



[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	<u>歪</u> ゲージ	出力	ブリッジ での位置	ビーム 番号	<b>登ゲージ</b> 番号	出力
A B C D	<3> <3> <1> <1>	$ \begin{array}{c} (4) \\ (3) \\ (4) \\ (3) \end{array} \right) $	Z 1	A B C D	<1> <1> <2> <2>	① ② ④ 〕	X 1
A B C D	<4> <4> <2> <2> <2>	$ \begin{array}{c} (2) \\ (1) \\ (2) \\ (1) \end{array} $	Z 2	A B C D	<3> <3> <4> <4>	() () () () () () () () () () () () () (	Х 2

図A1-2 基本記線図

## 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。

$$F x = \sum_{i=1}^{4} f xi$$
(1)
$$F y = \sum_{i=1}^{4} f yi$$
(2)

$$Fz = \sum_{i=1}^{4} fzi$$
(3)

カの作用点の座標を(X,Y,Z)とすると、モーメントのつりあい式は

$$Y F z - Z F y = r (f z_1 - f z_2 + f z_3 - f z_4) + h (- f y_1 - f y_2 + f y_3 + f y_4) (4) Z F x - X F z = h (f x_1 + f x_2 - f x_3 - f x_4) (5) X F y - Y F x = r (- f x_1 + f x_2 - f x_3 + f x_4) (6)$$

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	θ	(7)
Y = R SIN	θ	(8)

(7) (8)  $\sharp \mathfrak{H}$   $X^2 + Y^2 = \mathbb{R}^2$  (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 Fxi,Fyi,Fzi: 計測分力、 h:ビーム取付高さ、r:ビーム加重位置

これらを(9)式に代入すると

$$R^{2} = \{ (ZFx-A)^{2} + (B+ZFy)^{2} \} / Fz^{2}$$
  
=  $\{A^{2}+B^{2}-2Z (AFx-BFy)$   
+  $(Fx^{2}+Fy^{2}) Z^{2} \} / Fz^{2}$ 

$$\therefore Z = \frac{(A F x - B F y)}{(F x^{2} + F y^{2})}$$

$$\pm \sqrt{(A F x - B F y)^{2} - (F x^{2} + F y^{2}) (A^{2} + B^{2} - F z^{2} R^{2})}{F x^{2} + F y^{2}}$$
(12)

登力計の計測はX方向とZ方向に限られるので、Fy=0ここで X1 = fx + fx

作用点のX座標とZ座標は

$$X = \pm \frac{1}{Fz} \sqrt{Fz^{2}R^{2} - B^{2}}$$
  

$$Z = \frac{1}{Fz} (A \pm \sqrt{Fz^{2}R^{2} - B^{2}})$$

となる。

, , 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。



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
  - No:一周期の計測データ数、
  - N<sub>1</sub>: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<sub>1</sub>=1/(N<sub>0</sub>-1), S<sub>2</sub>=1/(N<sub>1</sub>-1), S<sub>3</sub>=S<sub>2</sub>/S<sub>1</sub> とおけば、新分割隣接計測時刻KはS<sub>3</sub>\*Jを 越えない整数値となる。また内分比は

- A={S<sub>2</sub>(J-1)-S<sub>1</sub>+(K-1)}/S<sub>1</sub> 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。



図A2-3 新分割時刻の データの推定

以上をJ=2から(N<sub>1</sub>-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

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Xaとすると平滑後のデータXa\*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 $f_M(Xi)$ 、平滑データを $f_A(Xi)$ 、修正データを $f_o(Xi)$ とし、

--- (1) とおく。  $f_{D}(Xi) = a f_{A}(Xi) + b$ 一周期分の誤差の二乗和Sは

$$S = \sum_{i=1}^{n} \{ f_M(X_i) - f_D(X_i) \}^2$$
  $\tilde{c} \delta S_{\circ}$ 

Sを最小にするようaとbを決定すると

$$a = \left\{ \sum_{i=1}^{n} \left\{ f_{M}(Xi) \cdot f_{A}(Xi) \right\} - \sum_{i=1}^{n} f_{A}(Xi) \cdot \sum_{i=1}^{n} f_{M}(Xi) \right\} \right\}$$
$$\left[ \sum_{i=1}^{n} \left\{ f_{A}(Xi) \right\}^{2} - \left\{ \sum_{i=1}^{n} f_{A}(Xi) \right\}^{2} \right]$$
$$b = \sum_{i=1}^{n} f_{M}(Xi) - a \sum_{i=1}^{n} f_{A}(Xi)$$

このaとbを(1)式に代入すれば修正データ、fo(Xi)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なる。

前肢 MS =  $a_{11}F1 + a_{12}F2 - a_{16}F6$ ME =  $a_{22}F2 + a_{23}F3 + a_{24}F4 - a_{25}F6$ MW =  $a_{34}F4$ F3 = c F2 (c = F3/F2)  $P = \sum_{i=1}^{3} F_i^2 V_i^2 - - - > \min$ 

後肢

 $\begin{array}{l} MH = a_{15}F5 + a_{16}F6 - a_{11}F1 - a_{12}F2 \\ MK = a_{27}F7 + a_{26}F6 - a_{22}F2 - a_{23}F3 \\ MA = a_{33}F8 - a_{33}F3 - a_{34}F4 \end{array}$  $F3 = c_1 F4$   $F1 = c_2 F2$   $(c_1 = F3/F4, c_2 = F1/F2)$  $P = \sum_{i=1}^{3} F_i^2 V_i^2 - - - > \min$ 

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Fjの計算が可 能となる。ただし」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、F5=F7=F8=0 パワーPを最小にするF6は ~

$$F6 = \{(a_{16}^{2}V_{1}^{2}/a_{11}^{2}) + (a_{26}^{2}V_{2}^{2}/q^{2}) + (a_{26}^{2}c_{2}V_{3}^{2}/q^{2}) + V_{6}^{2} + (a_{12}^{2}a_{26}^{2}V_{1}^{2}/a_{11}^{2}q^{2}) - (2a_{12}a_{16}a_{26}V_{1}^{2}/a_{11}^{2}q)\} \\ / \{(a_{12}a_{26}M_{a}V_{1}^{2}/a_{11}^{2}q) + (a_{12}a_{16}M_{E}V_{1}^{2}/a_{11}^{2}q) - (a_{12}a_{16}a_{24}F_{4}V_{1}^{2}/a_{11}^{2}q) - (a_{16}M_{5}V_{1}^{2}/a_{11}^{2}) \\ - (a_{26}M_{E}V_{2}^{2}/q^{2}) + (a_{26}a_{24}F_{4}V_{2}^{2}/q^{2}) - (a_{26}c^{2}M_{E}V_{3}^{2}/q^{2}) \\ + (a_{24}a_{26}c^{2}F_{4}V_{3}^{2}/q^{2}) - (a_{12}^{2}a_{26}M_{E}V_{1}^{2}/a_{11}^{2}q^{2}) \\ + (a_{12}^{2}a_{24}a_{25}KF_{4}V_{1}^{2}/a_{11}^{2}q^{2})\}$$

ただしq=a22+a23C 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。



ただしq = a 22+ a 23C







ただしq=a22+a23C





・ [-, +, +]  
筋の同期・拮抗関係から、F<sub>1</sub>=F<sub>7</sub>=F<sub>8</sub>=0 ∴ F<sub>4</sub>=M<sub>w</sub>/a<sub>34</sub>  
~  
F6= {(
$$a_{26}^{2}V_{2}^{2}/q^{2}$$
)+( $a_{26}^{2}c^{2}V_{3}^{2}/q^{2}$ )+( $a_{16}^{2}V_{5}^{2}/a_{15}^{2}$ )  
+( $a_{12}^{2}a_{26}^{2}V_{5}^{2}/a_{15}^{2}q^{2}$ )-( $2a_{12}a_{16}a_{26}V_{5}^{2}/a_{15}^{2}q$ )+V<sub>5</sub><sup>2</sup>}  
/ {-(M<sub>E</sub>a<sub>26</sub>V<sub>2</sub><sup>2</sup>/q<sup>2</sup>)+( $a_{26}a_{24}F_{4}V_{2}^{2}/q^{2}$ )  
-( $a_{26}c^{2}M_{E}V_{3}^{2}/q^{2}$ )+( $a_{26}a_{24}c^{2F_{4}}V_{3}^{2}/q^{2}$ )  
-( $a_{16}M_{5}V_{5}^{2}/a_{15}^{2}$ )+( $a_{12}a_{26}M_{5}V_{5}^{2}/a_{15}^{2}q^{2}$ )  
+( $a_{12}a_{16}M_{E}V_{5}^{2}/a_{15}^{2}q$ )-( $a_{12}a_{16}a_{24}F_{4}V_{5}^{2}/a_{15}^{2}q^{2}$ )  
-( $a_{12}^{2}a_{26}M_{E}V_{5}^{2}/a_{15}^{2}q^{2}$ )- $a_{12}^{2}a_{26}a_{24}F_{4}V_{5}^{2}/a_{15}^{2}q^{2}$ }

ただしg=a22+a23C





同様に後肢についても  
・ [+, +, +]  
F1=F2=F3=F4=0  
~  
F6= {
$$(b_{16}MHV_5^2/b_{15}^2) + (b_{26}^2MKV_7^2/b_{27}^2)$$
}  
/ { $(b_{16}^2V_5^2/b_{15}^2) + (b_{26}^2V_7^2/b_{27}^2) + V_6^2$ }



$$\cdot [+, +, -] \ddagger J \lor J \lor [+, -, -]$$
  

$$F_{1} = F_{2} = F_{3} = 0$$
  

$$= \{(b_{15}MHV_{5}^{2}/b_{15}^{2}) + (b_{26}^{2}MKV_{7}^{2}/b_{27}^{2}) + (b_{23}b_{26}F_{3}V_{7}^{2}/b_{27}^{2})\}$$
  

$$= \{(b_{15}^{2}V_{5}^{2}/b_{15}^{2}) + (b_{26}^{2}V_{7}^{2}/b_{27}^{2}) + V_{6}^{2}\}$$



• 
$$[+, -, +]$$
  
 $F_1 = F_3 = F_4 = F_7 = 0$   
~  
 $F6 = \{(a_{26}M_KV_2^2 / a_{22}^2) + V_5(a_{12}b_{26} - b_{22}b_{16})(b_{12}M_K - b_{22}M_H)$   
 $/b_{15}2b_{22}2\}$   
 $/\{(b_{16}^2V_5^2 / b_{15}^2) + (b_{26}^2V_7^2 / b_{27}^2) + V_5^2\}$ 



・ [-, +, +] および [-, -, +]  

$$F_3 = F_4 = F_5 = 0$$
  
~  
F6= {(b<sub>16</sub>(V<sub>5</sub><sup>2</sup>C<sub>1</sub><sup>2</sup>+V<sub>2</sub><sup>2</sup>)M<sub>H</sub>  
+V<sub>7</sub><sup>2</sup> (b<sub>22</sub>b<sub>16</sub>-rb<sub>26</sub>) (b<sub>22</sub>M<sub>H</sub>-rM<sub>K</sub>) /b<sub>27</sub><sup>2</sup>}  
/ {b<sub>16</sub><sup>2</sup> (V<sub>1</sub><sup>2</sup>c<sub>1</sub><sup>2</sup>+V<sub>2</sub><sup>2</sup>)  
+V<sub>7</sub><sup>2</sup> (b<sub>22</sub>a<sub>16</sub>-rb<sub>26</sub>) <sup>2</sup>/b<sub>27</sub><sup>2</sup>+r<sup>2</sup>V<sub>6</sub><sup>2</sup>}

 $k = b_{11} + b_{12}$ 



$$[-, +, -] \ddagger \exists \forall \forall [-, -, -]$$
  

$$F_5 = F_{\delta} = 0$$
  

$$\sim$$
  

$$F6 = \{b_{15}(V 1^2 C_2^2 + V_2^2)M_{H}$$
  

$$+ V_7^2 (b_{22}b_{15} - r b_{25}) (b_{22}M_{H} - r M_{K} - r b_{23}F_3) / b_{27}^2\}$$
  

$$/ \{b_{25}^2 (V_1^2 c_1^2 + V_2^2)$$
  

$$+ V_7^2 (b_{22}b_{15} - r b_{25})^2 / b_{27}^2 + r^2 V_5^2\}$$

$$k = b_{11} + b_{12}$$

•



2-C 関節伝達力計算式

手関節

$$R_{WX} = (F_4 + F_8) \cos \beta_5 + f_w$$
  

$$R_{WY} = - (F_4 + F_8) \sin \beta_5 - n_w$$
  

$$R_W = \sqrt{R_{wx}^2 + R_{wy}^2}$$

肘関節

$$R_{\text{EX}} = \begin{cases} F_2 + F_3 + F_6 + F_7 \\ F_2 + F_3 + F_6 + F_7 \end{cases} \cos \beta_4 + F_4 \cos \beta_5 + f_K \\ F_2 + F_3 + F_6 + F_7 \end{cases} \sin \beta_4 - F_4 \sin \beta_5 - f_K \\ R_{\text{EX}} = \sqrt{R_{\text{EX}}^2 + R_{\text{EY}}^2}$$

肩関節

$$R_{sx} = (F_{1} + F_{5}) \cos \beta_{5} + (F_{2} + F_{6}) \cos \beta_{4} + f_{5}$$
  

$$R_{sy} = -(F_{1} + F_{5}) \sin \beta_{5} - (F_{2} + F_{6}) \sin \beta_{4} - f_{5}$$
  

$$R_{s} = \sqrt{R_{sx}^{2} + R_{sy}^{2}}$$

足関節

$$R_{AX} = (F_{3} + F_{4} + F_{8}) \cos \beta_{2} + f_{A}$$
  

$$R_{AY} = - (F_{3} + F_{4} + F_{8}) \sin \beta_{2} - n_{A}$$
  

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

膝関節

$$R_{KX} = \begin{cases} F_{2} + F_{6} + F_{7} \\ F_{2} + F_{6} + F_{7} \end{cases} \frac{\cos \beta_{1} + F_{3} \cos \beta_{2} + f_{K}}{\sin \beta_{1} - F_{3} \sin \beta_{2} - n_{K}} \\ R_{K} = \sqrt{R_{KX}^{2} + R_{XY}^{2}} \end{cases}$$

股関節

$$R_{HX} = - (F_1 + F_5) \cos \beta_5 + (F_2 + F_6) \cos \beta_1 + f_H R_{HY} = (F_1 + F_5) \cos \beta_5 - (F_2 + F_6) \cos \beta_1 - f_H R_H = \sqrt{R_{HX}^2 + R_{HY}^2}$$

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。

割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42-5a 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。

 $I_{s} = T^{2}M_{s}gR^{2}/4\pi^{2}L$ 

Is: トレイ+体節の慣性モーメント、Ms: 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Is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<sub>1</sub>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mean L<sub>1</sub> 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。

 $L_1 = mean L_1 \times d$ 

各節質量m<sub>i</sub>、各重心位置l<sub>i</sub>は表 4-3に示した各体節質量比C<sub>mi</sub>および重心 位置比率C<sub>mi</sub>を用いて次のように計算される。

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

 $l_{i} = C_{ii} \times L_{i}$ 

ただしgは重力加速度を表す。

慣性モーメントI<sub>1</sub> 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<sub>3</sub>,および標準各節質量m<sub>3</sub>,標準各節長Lsi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 i j は節長に比例すると仮定し、標準データ a a i 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。

 $a_{ij} = a_{aij} \times (L_i / L_{ai})$