The University of Osaka
Institutional Knowledge Archive

Title	木登り運動と直立二足歩行の進化
Author(s)	平崎, 鋭矢
Citation	大阪大学大学院人間科学研究科紀要. 2003, 29, p. 126-143
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.18910/12687
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

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

The University of Osaka

「大阪大学大学院人間科学研究科紀要」第29巻, 2003年 3 月所収

木登り運動と直立二足歩行の進化

平　崎　鋭　矢

木登り運動と直立二足歩行の進化

平崎　鋭矢

1．はじめに

「猿も木から落ちる」ということわざがあるように、サルが木に登るのは当然とみなされているし、実際たいていの霊長類（サル）は木に登る。しかし、この「木登り」がヒトの起源を考える上で重要なポイントとなっていることは、専門家以外にはあまり知られていない。

霊長類（サル類）が樹上生活に適応した形質を持つことは、多くの教科書で説明されている。例えば手に指が５本残っており、そのうち母指（親指）が他の指と向かい合っていること（母指対向性）、両眼視ひいては立体視ができること、昼行性で色覚があること、前肢よりも後肢が多くの体重を支えること、少産少子であること、といった真猿以上の霊長類に共通する特徴はどれも多かれ少なかれ樹上性に関わると考えられている。しかし、ここで問題にしようとしているのはそういった樹上適応ではなく、鉛直に立つ木の幹を上って行く木登りという運動がヒトの誕生に果たした役割についてである。

言うまでもなく、ヒトの生物学的特徴で最も重要なもののひとつは常習的な直立二足歩行である。そのようなロコモーション（位置移動）をする生物はヒト以外におらず、したがって、直立二足歩行の起源の解明がヒトの起源の解明に大きな手がかりを与えると考えられている。直立二足姿勢・歩行を獲得したことにより、ヒトの手はロコモーションから解放され専ら対象物の操作等に用いられ得るようになり、喉頭の位置が下がったのどの構造は多様な音を用いた音声言語を可能とし、鉛直な脊柱の上でバランスよく収まった脳は四足姿勢下では支えられない重さにまで増大することが可能になった。これらの特徴は相互に作用し、自由になった手は脳が大きくなりすぎたため無力な状態で生まれてくる子供のケアにも有効に使われた。直立二足歩行の獲得は、ヒトの進化において全ての始まりだったと言えるだろう。そして、その直立二足歩行の獲得に大きく関わったのが木登り運動だとされているのである。

2．垂直木登り説（vertical climbing hypothesis）

木登りが直立二足歩行の進化において鍵となる運動であるという考えは、1980年と1981年に初めて紹介された[1, 2]。四足で歩いていたサルがいきなり二本足で立ちあがる

とは考えにくく、四足歩行から二足歩行への進化の途上には何らかの段階があるはずだが、そのリンクとなる運動が木登りだという考え方である。1980年以前にも、もちろん、ヒトが二本足で歩き始める前に行っていたロコモーション様式を探る研究は数多くあり、図１に示すように多くの仮説が提唱されてきた[3-13]。木登り説が提唱される前に最も有力であったのは腕渡り（ブラキエーション）説である。ヒトの上肢は広範な可動域と多彩な機能を持っており、ヒトの進化の過程に上肢（腕）を発達させる時期があったと仮定することは妥当である。またヒトの上肢や上肢帯（上肢を脊柱に結びつける部分）の筋構造が、腕渡りをする現生霊長類のそれと形態的に似ていることも指摘されている（例えば Ashton & Oxnard[15]）。このような理由から腕渡り説あるいは半腕渡り説は、比較形態学が主な研究手法であった時代において、ヒトの上肢帯の発達を説明するのに有効な説だったと言える。さらに鉛直な体幹位を説明できるのもこれらの説の長所であった（腕渡りで枝からぶら下がると胴は鉛直になる）。

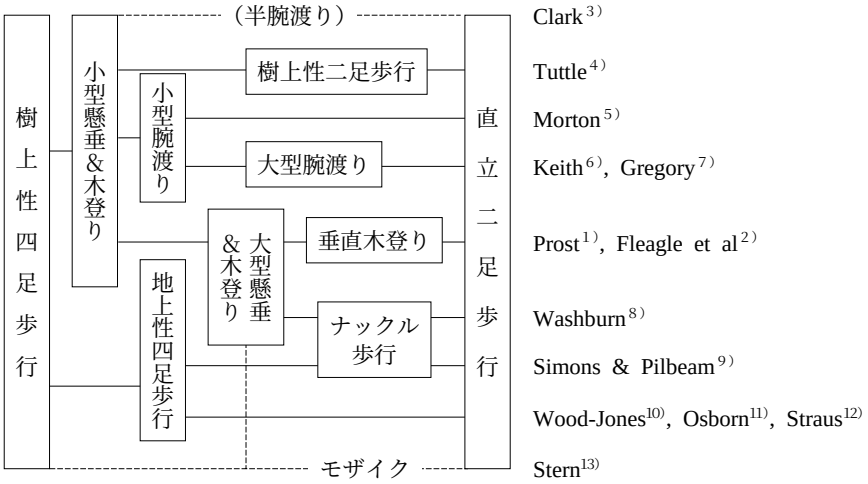

図１　直立二足歩行前段階モデルとその提唱者（岡田[14]より改変）.

しかしフィールドでの観察研究が進むと、腕渡りというロコモーション様式が、印象的ではあるが頻度においてそれほど多くは見られないことがわかってきた。むしろ木登り運動が頻繁に見られるという報告がなされ[16-19]、その結果、木登りに対する注目度が増し、このロコモーション様式を実験的に調べる研究が行われるようになった。実験的研究では主に筋活動について調べられた（筋電図研究）。四肢の筋活動を、木登り、四足歩行および二足歩行で比較したニューヨーク州立大のグループは、垂直木登り中の後肢の筋活動が二足歩行中のそれらと似ていると結論付けた（図２）[20, 21]。彼らはまた、ヒトと類人猿（チンパンジー、ゴリラ、ボノボ、オランウータン、テナガザル）が共通して持つ独特の肩の構造が、垂直木登りによってもたらされる可能性も示唆した[22-25]。

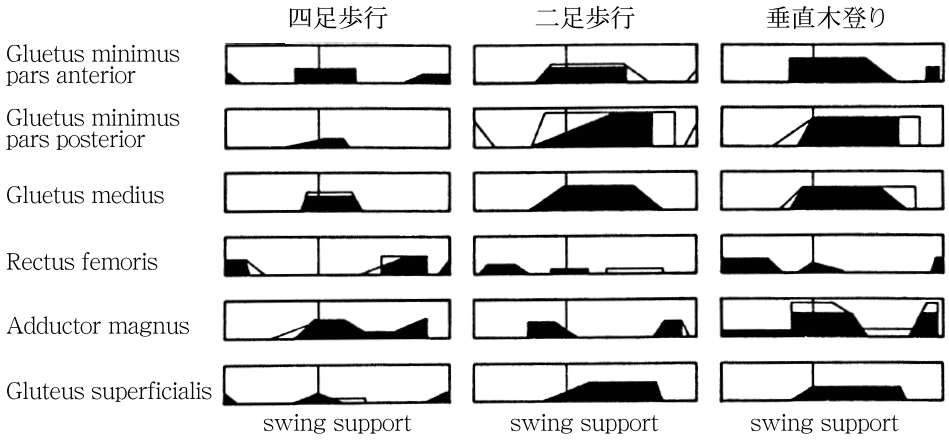

図２ クモザルの四足歩行、二足歩行および垂直木登り時における下肢と下肢帯の筋活動パターン（Vangor[20]より改変）．二足歩行時の筋活動は、四足歩行時より垂直木登り時のものに似ており，二足歩行に重要な筋が垂直木登りによって発達した可能性が示唆される．swing : 遊脚相（足が支持体から離れている期間），support : 立脚相（足が支持体に接している期間）．

さらに、独自にチンパンジーの木登りを調べた Prost[1]は、木登り中の後肢の関節の動きがチンパンジーの二足歩行中のものよりも、ヒトの直立二足歩行中のそれらと似ていることを報告した。これらの研究に基づき、Prost と Fleagle et al[2]は、木登り、特に垂直木登りが直立二足歩行の進化に決定的な役割を果たしたと示唆する有名な論文を発表した。いわゆる「垂直木登り説（vertical climbing hypothesis）」の誕生であった。あとに続く諸研究も、多くがこの仮説を支持している[26-32]。類人猿が木登りに費やす時間は、その後の研究で実際にはそれほど多くないと修正された[33]が、上方向に移動する木登りに要するエネルギーは非常に大きく、このロコモーション様式が二足歩行に重要な筋を強化したとする考えは広く受け入れられている。

３．垂直木登り説の問題点

垂直木登り説が提唱されて以来、数多くの野外観察研究、現生霊長類の形態研究、化石研究、実験的研究がなされ、その大半はこの説を少なくとも部分的には支持してきた。しかし、この説には提唱者である Fleagle et al[2]らも認める次の問題点があった。それは、(Ⅰ)霊長類の木登りは前肢優位に見えるため、後肢だけで行う二足歩行の前段階モデルと考えるのには無理があると思われること、(Ⅱ)木登りはほぼ全ての霊長類が行うロコモーション様式であるのに、ヒトだけが直立二足歩行を獲得し得た理由が不明であること、(Ⅲ)木登りという言葉で表現される行動があまりにも多様で、しかも研究者によってその定義が異なること、という３点である。

これらのうち（Ⅰ）については、木登りの動力学的研究が最近までなされていなかったことが原因で生じた誤解であった。結論から言うと、木登りは決して前肢優位ではなく、後肢の方がより大きな推進力を作り出していることがわかり[34]、この問題は既に解決されたと言える。クモザルとニホンザルの垂直木登りの動力学を調べた我々の実験において、後肢は前肢に比べて明らかに推進に大きく寄与していた（図３）。類人猿のデータは無いが、クモザルは四肢の筋骨格系において、類人猿と多くの類似点を持つと言われており[35]、類人猿でも事情はクモザルと大差無いと予想される。

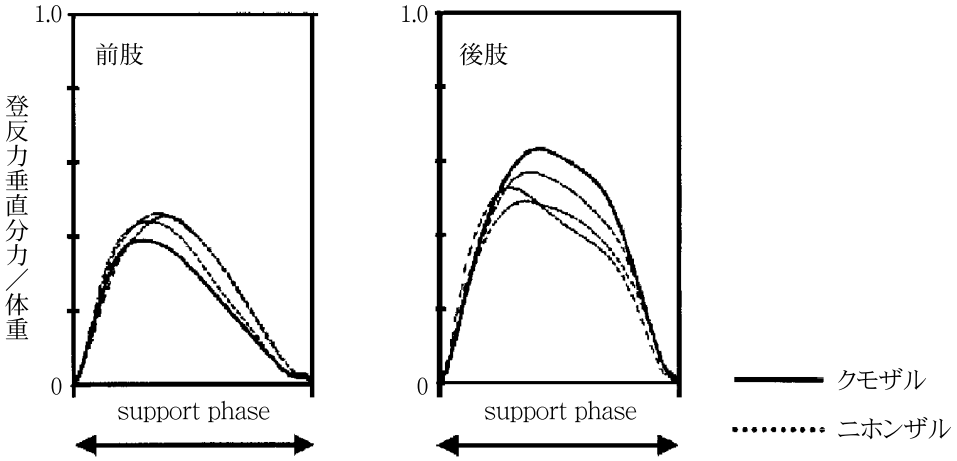

図３　垂直木登り時の登反力（被験体が支持体に及ぼす力）の垂直分力（Hirasaki et al[34]より改変）．クモザル（実線）とニホンザル（点線）のどちらにおいても，後肢の方が力を産出していることがわかる．

（Ⅱ）については未解決ではあるが、我々のグループの試み[34, 36-39]により、部分的な解決への糸口は示されている。我々は、ヒトの直立二足歩行と比較的似た二足歩行を行うクモザル[40-42]とそうではないニホンザルの垂直木登りについて、運動学的分析、筋電図分析および Inverse dynamics を用いた分析を行い、その結果からニホンザル型とクモザル型の木登りは明確に異なること、つまり霊長類の木登りは一様ではないことを明らかにした。クモザルの木登りはニホンザルのものに比べ、後肢により多く依存しており（前後肢の機能分化が進み）、体幹が直立に近く、下肢の関節が伸展しており、股関節伸展筋群、膝関節伸展筋群といった直立に重要な筋および腓腹筋やヒラメ筋（足関節底屈筋）といった直立歩行時の蹴り出しに重要な筋を強く用いるという特徴を持っていた（図４）。クモザルは木登り時のエネルギー効率でニホンザルに優ることも報告された。これらの結果から、クモザル型の木登りによって、直立二足歩行に重要な形質が発達し得ることが示されたわけである。一方、ニホンザルの木登り時の四肢の使い方は、四足歩

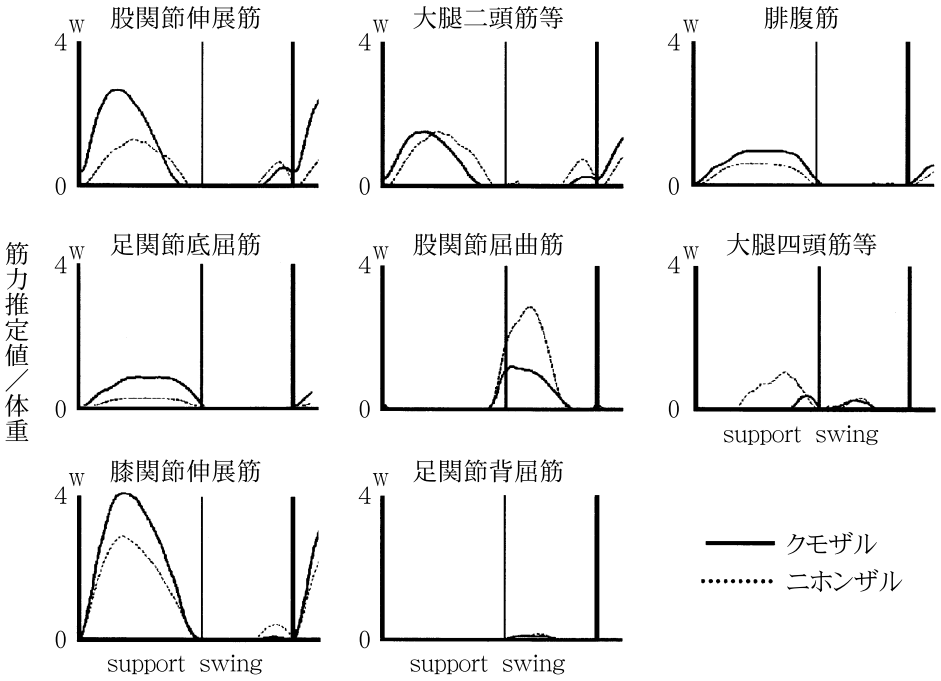

図４　垂直木登り時の筋力の推定値（Hirasaki et al[39]より改変）．クモザル（実線）はニホンザル（点線）よりも，股関節伸展筋，膝関節伸展筋，足関節底屈筋を強く用いることがわかる．これらはいずれも直立二足歩行に重要な筋であり，クモザル型の木登りがニホンザル型に比べ，直立二足歩行を発達させる潜在性を大きくもつことが示唆される．

行時のものとよく似ており[38]、ニホンザルがこれら２つのロコモーションで同じ戦略を用いている可能性もある。四足歩行と似た木登りが二足歩行の発達を促すとは考えにくく、したがってニホンザルは木登りを頻繁に行うが、それによって直立二足歩行の能力が発達する可能性は極めて低いと考えられる。つまり、霊長類の垂直木登りには、二足歩行の前適応をもたらした可能性の高いもの（クモザル型）とその可能性の小さいもの（ニホンザル型）があることが明らかになったと言える。この結果は、チンパンジー、テナガザル、クモザル、ニホンザルの木登り時における大腿二頭筋の活動を調べた熊倉[43]および Kumakura[44]の結果とも一致する。

今後この考え方を推し進め、類人猿や大型新世界ザルの垂直木登りを詳細に比較し、木登りのどういった特徴が直立二足歩行獲得に影響を与えたのかを明らかにしていくことで、上記（Ⅱ）の問題点については解答に近いところまでは迫れるであろう。ただし、この方法で解明できるのは、あくまで現生霊長類にみられる木登りの特徴のどれがどの程度直立二足歩行獲得に寄与し得るものでどれがそうでないかということだけであるのは、心に留めておかなければならないポイントである。現生ヒトは直立二足歩行の獲得

後に、下肢を地上歩行に適応するよう大きく変化させた。それらの地上適応（特に肢間係数＝下肢と上肢の長さの比＝の変化）により、類人猿やサル類が行うようなウォーキング型の垂直木登りを我々ヒトはもはやなし得ない。つまり、ヒトと霊長類の垂直木登りについて直接の比較は不可能であり、したがって“なぜヒトだけが……”という（Ⅱ）の問題は究極的には解明されずに残ることになる。この最後の部分の解明についてはロコモーション研究からだけでは不可能であり、森林の後退といった環境要因や生態学的要因あるいは文化的要因等を総合的に考慮する必要があるだろう。

問題点（Ⅲ）は早急に解決すべき、そして解決可能な問題である。一般に実験的研究においては、木登りは垂直か斜めに立てられた連続支柱を四足で登ることである。ところがフィールド観察研究における木登りはその定義が研究者によって異なる。いくつか例をあげると、Kortlandt[45] は、大きな木を垂直に登ることのみを「木登り」としたが、Fleagle[16]、Mittermeir[17]、Mittermeier & Fleagle[18]、Susman et al[19]は懸垂運動やブリッジングなども同じカテゴリーに分類している。木に登る際の四肢の使われ方は様々であり、また枝の大きさや太さによってもその様式は変化する[18]ため厳密な分類は非常に困難である。木登りを最も広い範囲でとらえたのは Mittermeier[17]で、彼は木登りを「雑多な行動パターンを含むカテゴリー」とし、①四足木登り、②よじ登り（Shinning）、③水平木登り、④ブリッジング（Bridging）、⑤支持二足歩行、⑥懸垂（Pull up）、⑦降下（Lowering）、⑧四足降下（Descent）、⑨種々雑多なロコモーション（miscellaneous）の９つに分類している。したがって実験的研究での「木登り」と観察研究に使われる「木登り」を同一のものとして考えることはとうていできない。

ただし、フィールド観察の研究者からも Fleagle や Mittermeier の定義に対する批判は出ており、例えば Cant[29, 46]は垂直木登りと Pulse climbing 以外を Clambering として木登りから分けている。Hunt[33]も同様に「木登り」という言葉をかなり限定的に用いている。垂直木登りと他の樹上運動、例えばブリッジングでは運動学的特性が大きく異なることは明白で、これらを一つのカテゴリーにまとめてしまうのは好ましくない。また実験研究において「木登り」が垂直木登りを指す言葉として定着している以上、それと関連させて論じるためには観察研究における「木登り」も Cant の定義のような限定的な用い方をする方が混乱を招かずにすむ。

中務[47] は Fleagle[16]、Mittermeier[17]、Gebo[48]および Hunt[33]の文献から、Cant の定義にしたがってクモザル、ホエザル、オマキザル、テナガザル、オランウータン、チンパンジーのがどのようなロコモーションスタイルをとるかを計算した。それによると狭義の木登りはほとんどの種で25%以上の頻度で示されたという。他の文献についてもこのように一定の基準に基づいて木登りの頻度を計算し直す必要があると言える。また今後の野外調査のためには、ロコモーション様式の分類基準や術語の統一が急務である。

4．垂直木登り説への反論

これまでに得られた知見は、類人猿やクモザル型の木登りが二足姿勢と歩行に重要な役割を果たしたことを強く示唆する。例えば、直立二足歩行に重要な役割を持ちヒトでよく発達している後肢の筋（殿筋群、大腿広筋、腓腹筋、ヒラメ筋）[49]は、類人猿・クモザル型木登りによって強化され得る[39]。後肢関節の伸展や体幹の直立も同様である。また、直立二足歩行に欠かせない、足関節の強い底屈（蹴りだし）による推進力の産生も、この型の木登りによって発達した可能性がある。

しかし、ここで気をつけねばならないのは、類人猿やクモザルの二足歩行の運動学的特徴はヒトの歩行のそれと異なるという事実である[40-42, 50, 51]。つまり、直立二足歩行の発達を促すはずの類人猿やクモザルの木登り運動も、彼らの二足歩行をヒトのそれと同じようには発達させなかったという事実がある。したがって、現有のデータだけから中新世後期に生きていた我々の祖先の木登りパターンが類人猿やクモザルのそれに似ていたと結論するのは早計であろう。

例えば我々の一連の研究[34, 36-39]は、クモザル型の木登りがニホンザル型のものより、ヒトの直立二足歩行を発達させる潜在性を「比較的」大きく持つことを明らかにした。しかし、それはあくまで比較の話である。もしかすれば、垂直木登りと偶発的な二足歩行が直立二足歩行に発達していったのかもしれない[1]が、一方で垂直木登りと直立二足歩行の間にはもうひとつ段階があった可能性も否定できない[52-59]。

Gebo は1996年の総説[54]で、垂直木登り説を支持する多くの知見をやや乱暴な論議で否定している。運動学の議論では、「チンパンジーとヒヒの垂直木登りにはほとんど違いがなかった」という Hunt[33]の観察結果を引用しており、これについては、機器を用いた計測で得られた知見を肉眼による観察で否定するという正当とは思えない記述である。しかし、Gebo 自身が新たに提唱する説は、最近の詳細な形態データとフィールド観察データに基づいており、ある程度の説得力を持つ。彼は、ヒトとアフリカ類人猿（チンパンジー、ボノボ、ゴリラ）に共通に見られる、体幹と上肢および上肢帯の多くの形態的特徴を腕渡り運動に、また手首と上腕骨の特徴をナックル歩行（図５a）に関連付けて解釈している。Gebo の結論は、樹上・木登り段階から腕渡り段階を経て、地上でナックル歩行をした後にヒトの祖先は二足で立ち上がったというものである。このような説は、実は以前にも提唱されたことがある（図１）。いわゆるナックル歩行説である。このロコモーション様式は、アフリカ類人猿が頻繁に行うため注目を集めた。その後の研究が化石人類の手にナックル歩行に適した形態を認めなかった[60]ことから、一度は忘れかけられた存在となっていたのだが、最近になって再び、直立二足歩行獲得の前段階ロコモーションとして見直されてきたわけである。

Sarmiento[55]もナックル歩行説を支持する一人である。彼はヒトとゴリラ手根骨には共通点が多くあり、それらはヒトの祖先がナックル歩行をしていた名残だと考察している。

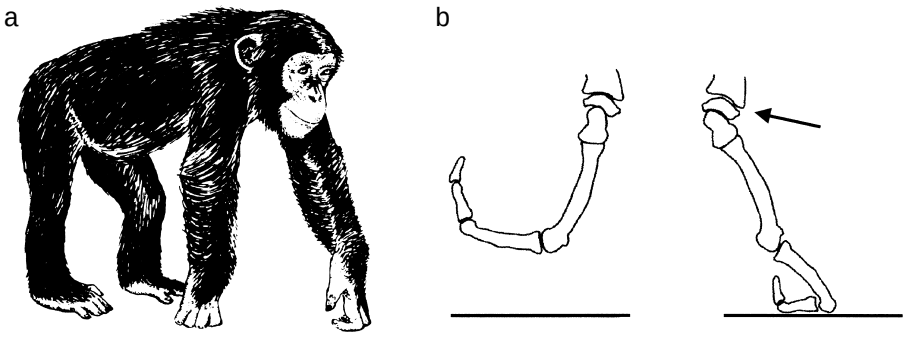

図５　チンパンジーのナックル歩行(a)と手根関節の形態(b)(Richmond & Strait[58]より改変)．a : チンパンジーは地上を四足で歩く際に，手のひらではなく指の中節の背側を地面につける。b : Strait らは，チンパンジー等アフリカ類人猿の橈骨（前腕の骨）の遠位端背側に，手首の骨（舟状骨）とうまくかみ合う突起があることに気付いた（矢印）．彼らは，この突起がナックル歩行時において，手首の過度の伸展（反ること）を防ぎ関節を強化するメカニズムであると主張している．また，化石人類（*Australopithecus afarensis* と *A. anamensis*）にも同じ形態が見られたことから，ヒトの祖先がアフリカ類人猿と同じようなナックル歩行をしていたと述べている．

また、ヒトの祖先である可能性が高いと言われている化石種、*Australopithecus afarensis*（ルーシー）の手の骨（手根骨と中手骨）を調べた Marzke[56]および Marzke et al[57]は、ナックル歩行時に体重を支えるために適応したと見られる形態があったと報告している。

同様の意見が Richmond and Strait[58, 59]によって最近提出された。彼らは、手首の関節形状をアフリカ類人猿とヒト科の化石で詳細に比較し、*Australopithecus afarensis* と *A. anamensis* がアフリカ類人猿とよく似た手首の形態を持っていたと述べている。つまり、前腕の橈骨遠位端の茎状突起がこれらの種では背側で遠位に突出し、ナックル歩行時における手根関節の伸展を制限して安定性を増すような形状になっていたという（図５b)。ただし他のヒト科の化石にはそのような形態は見られなかった。もしこの手首の形態がナックル歩行に関係するものであれば、そして、もし *A. afarensis* と *A. anamensis* が我々の祖先であるならば、ナックル歩行はヒト、チンパンジー、ゴリラの共通の祖先から受け継いだものと考えるのが自然であり（図６a)、現生ヒトがナックル歩行を行っていた祖先から進化した可能性は高くなる。

一方で、反対の意見もある。尺側の手根骨の成長をチンパンジーとゴリラで比較した Dainton & Macho[61]は、ナックル歩行がこれら２種の系統で平行して進化したと主張している。もし、そうであるなら、アフリカ類人猿とヒトの共通の祖先がナックル歩行を行っていなかったのは明らかである（図６b、c)。もちろん、ゴリラがヒトとチンパンジーの系統からまず分岐したという一般的な仮定を受け入れれば、ナックル歩行がヒト／チンパンジーの系統とゴリラの系統とで独自に進化した、つまりヒトの祖先もナッ

クル歩行を行っていたという可能性もあり得る（図６b）。しかし、このケースでは、ヒトの祖先はゴリラが分岐した後チンパンジーと分岐するまでのわずかな期間のみこのナックル歩行を行ったことになるが、ゴリラの分岐からチンパンジーの分岐まで期間はそれほど長いとは考えられていない。この説明はやや可能性が低いように思われる。チンパンジーのナックル歩行は、ヒトと分岐した後に進化した（図６c）と考える方が自然ではないだろうか。現在与えられている証拠からは、この問題をこれ以上論じるのは無理であり、新たな証拠が得られるのを待つしかない。実際、最近 Nature 誌上で行われた Richmond と Dainton らの討論[62-64]も、有益な結論を導くには至っていない。

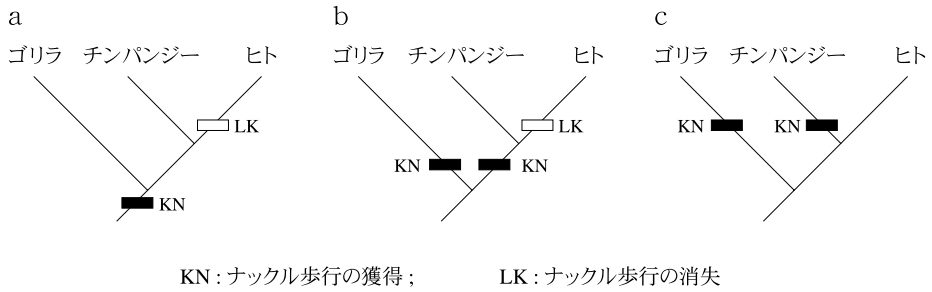

図６　アフリカ類人猿とヒトの系統関係とナックル歩行の進化．最新の遺伝子研究はチンパンジーとヒトが近縁であり，ゴリラは姉妹群になることを示す．一方で，ナックル歩行を行うのはチンパンジーとゴリラであって，ヒトは行わない．このパラドックスの解決案としては，a : ３種の共通の祖先がナックル歩行を行っており、ヒトの系統でのみそれが消失した ; b : ナックル歩行はヒト／チンパンジーの系統とゴリラの系統で進化し，ヒトではチンパンジーと分岐した後消失した ; c : ナックル歩行はゴリラとチンパンジーの系統でそれぞれ独自に進化したとする３つのケースが考えられる．ナックル歩行が１度しか進化しなかったのなら a 以外の可能性は排除され，ヒトの祖先はナックル歩行をしていたことになる．一方，Dainton[61]が主張するように２度進化したのだとすれば，理論的には b か c となるが，ゴリラの分岐とチンパンジーの分岐の間がナックル歩行を進化させ得るほど長かった(b)かどうかは疑問であり，c の方が可能性が高いように思われる．この場合，ヒトの祖先はナックル歩行を行わなかったことになる．

５．修正版垂直木登り説

それでは、結局垂直木登りをどう考えればよいだろうか。これまでの知見からある程度の確かさで言えるのは、垂直木登りが直立二足歩行獲得の直前の主なロコモーション様式であったかどうかはともかくとして、あるタイプの垂直木登りが機能的にヒトの直立二足歩行に前適応的であり得たということである。既に述べたように、類人猿／クモザル型の垂直木登りがヒトの直立二足歩行の進化に重要な下肢の形質を強化する傾向にあることは、実験研究で確かめられている。しかし、一方で Gebo が指摘するように、

ヒトと類人猿に共通の上肢・上肢帯および胸郭の形態的特徴を全て木登り適応に帰するのは無理があり、それらの少なくとも一部は腕渡りやぶら下がり適応によるものと考える方が妥当であるのかもしれない[54)]。ただ、そうした木登り説への反論は大半が上肢と上肢帯についてのものであることには気付いておくべきであろう。ヒトと類人猿に共通の上肢と上肢帯の形態的特徴が、木登りではなく腕渡りとぶら下がりによってもたらされたという Gebo らの意見[54)]を受け入れたとしても、直立二足歩行に適した下肢が垂直木登りによってもたらされたという考えは影響を受けない。

しかし、垂直木登りが直立二足歩行の直前の主なロコモーション様式であったかどうかは別問題である。ヒトの祖先と思われる化石にナックル歩行をしていた痕跡らしきものがあるいう最近の報告は、直立二足歩行前段階ロコモーション様式としての木登り説を疑わしいものにしている（ただし、このナックル歩行の証拠もまだ決定的とは言えない。というのも、ナックル歩行の痕跡と Richmond と Strait[58)]が言う手根関節の伸展制限メカニズムは、他の四足歩行や木登りにおいても有効に働くので、それらへの適応と考えることもできるからである[62)]。また、彼らが拠り所にしている多変量解析の結果は、図を見る限りそれほどクリアなものではない）。しばらくは、「垂直木登り説」は、類人猿／クモザル型木登りが直立二足歩行の発達を促した（前適応的であった）とするに留めておき、垂直木登りが直立二足歩行の precursor であったかどうかは保留しておくのが無難なところだろう。直立二足歩行を始める直前のヒトの祖先は、樹上では木登りとぶら下がり行動をしていたのであろうが、地面に降りた際にナックル歩行をしていたのか、それとも不器用な二足歩行をしていたのかについては、現段階では結論を出すことはできない。

6．今後の課題

垂直木登り説が提唱されて以来、このロコモーターレパートリーに関して多くの研究がなされてきた。しかし、その大半が形態学的研究であり、運動学的研究は十分になされているとは言えない。また、これまでに得られた運動学データは、対象とする種が極めて限られている。特に肝心の類人猿がほとんど調べられていないのは問題である。類人猿を実験に用いることの困難さがその理由のひとつであるが、ヒトの直立二足歩行の起源を論じる上で類人猿の情報が必要なのは言うまでもない。第３節で取り上げた木登り説の問題点（Ⅱ）に対する答は、木登りにはいくつかのタイプがあり、類人猿／クモザル型の木登りが直立二足歩行の前適応をもたらし得るというものであったが、それを確証付けるためには類人猿を含む多くの種の計測が必要である。

また、他の霊長類の木登りとは異なる類人猿／クモザル型の木登りが、どのようにして進化してきたのかという新たな疑問もある。我々のグループでは、類人猿／クモザル型の木登りを他から分けることになったのは、ぶら下がりに適応した身体構造の変化だ

と考えている。身体が大きくなり、それゆえ枝から前肢（腕）でぶら下がることが多くなったヒト／類人猿の祖先は、現生類人猿と同じように長く、張力に耐えやすい腕を持つようになったはずである。長い腕で木登りをすれば、歩幅も長くなる。腕が長くなることで身体を支持体からある程度離すことが可能となり、後肢(脚)を有効に使うスペースを得られるからである。身体を支持体から離せば木登りに要する力の水平分力が大きくなるが、張力に耐えやすい腕を持つ種にとってはたいした問題ではなかったであろう。むしろ、上肢（前肢）と下肢（後肢）でかかる力の向きが異なる水平分力が大きくなることは、前後肢の機能分化を促進する要因となった可能性が高い。このスペキュレーションの検証には、木登りだけでなく、ぶら下がり行動を含む樹上運動全般を運動学的に調べる必要がある。

もうひとつ課題としてあげられるのは、ナックル歩行の解析である。上で述べたように、直立二足歩行の起源と木登りの関係を考えようとすると、ナックル歩行についても触れざるを得ない。しかし、類人猿を実験的に調べることの困難さから、このロコモーション様式についての情報は驚くほど少ない[65]。ナックル歩行の運動解析は、これから最も力を入れるべき対象のひとつである。

上にあげた今後の課題は、いずれも運動計測データの蓄積を必要としている。幸いなことに、ここ十数年の技術革新により、ビデオによる三次元運動分析が（精度はやや落ちるものの）手軽に行えるようになってきた[66]。フィールドでの運動学的分析にはまだ克服すべき点も多くあるが、例えば動物園等での三次元運動分析は十分に可能である。最近は動物園の飼育環境も、自然により近い状態に整えられつつある。実際に、民生用ビデオカメラを類人猿を飼育する動物園に持ち込んで類人猿のロコモーションの三次元運動分析を行うといった試みが最近なされている[67-69]。そうした方法を用いて、特に類人猿の木登りを含む樹上運動の運動分析を進め、データを蓄積していくことが今後の重要な課題となる。

7．おわりに

猿が木から落ちることはめったにないが、我々の祖先は木から下りてヒトになった。しかし単に木から下りただけでは、二本足で立ち上がり、歩き始めることはできなかっただろう。実際、木から下りて地上に適応しているにもかかわらず、四足で歩く猿は多くいる。つまり、木から下りる前にある程度の準備（前適応）が必要であったわけで、それをもたらした運動のひとつが木登りであった。我々の祖先は、木から下りるために熱心に木に登っていたわけである。日々木登りを繰り返していた彼らは、やがて木から下り二本の足で地上を歩くことになる日が来て、その時に今行っている木登りが役に立つなどとは夢想だにしなかったであろうが（それとも、したのであろうか）。

引用文献

1）Prost JH. 1980. Origin of bipedalism. *Am J Phys Anthropol* 52 : 175－189.

2）Fleagle JG, Stern JT, Jungers WL, Susman RL, Vangor AK, Wells JP. 1981. Climbing : a biomechanical link with brachiation and with bipedalism. *Symp Zool Soc Lond* 48 : 359－375.

3）Clark WE LeGros. 1940. Palaeontological evidence bearing on human evolution. *Biol Rev* 15 : 202－230.

4）Tuttle RH. 1974. Darwin's apes, dental apes and the descent of man, normal science in evolutionary anthropology. *Curr Anthropol* 15 : 389－426.

5）Morton DJ. 1924. Evolution of the human foot. I. *Am J Phys Anthropol* 7 : 1－52.

6）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, 1903.

7）Gregory WK. 1916. Studies on the evolution of the primates. Part 2. Phylogeny of recent and extinct anthropoids with special reference to the origin of man. *Bull Am Mus Nat Hist* 35 : 258－355.

8）Washburn SL. 1967. Behavior and the origin of man : The Huxley memorial lecture. Proceedings of the Royal Anthropological Institute of Grea Britain and Ireland. p21－27.

9）Simons EL, Pilbeam D. 1972. Hominoid paleoprimatology. In : Tuttle RH, editor. The functional and evolutionary biology of primates. Chicago : Aldine. p36－62.

10）Wood Jones F. 1916. Arboreal man. London : Edward Arnold.

11）Osborn HF. 1927. Recent discoveries relating to the origin and antiquity of man. *Science* 65 : 481－488.

12）Straus WL. 1940. The posture of the great ape hand in locomotion, and its phylogenetic implications. *Am J Phys Anthropol* 27 : 199－207.

13）Stern JT. 1975. Before Bipedality. *Yrbk Phys Anthropol* 19 : 59－68.

14）岡田守彦. 1983. バイペダリズムの起源を考える－ロコモーションの生機構学的解析から－. *生物科学*. 35 : 72－88.

15）Ashton EH, Oxnard CE. 1963. The musculature of the primate shoulder. *Trans Zool Soc Lond* 29 : 553－650.

16）Fleagle JG. 1976. Locomotion and posture of the Malayan siamang and implications for hominoid evolution. *Folia Primatol* 26 : 245－269.

17）Mittermeier RA. 1978. Locomotion and posture in *Ateles geoffroyi* and *Ateles paniscus*. *Folia Primatol* 30 : 161－193.

18）Mittermeier RA, Fleagle JG. 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.

19）Susman RL, Badrian N, Badrian A. 1980. Locomotor behavior of *Pan paniscus* in Zaire. *Am J Phys Anthropol* 53 : 69－80.

20）Vangor AK. 1979. Electromyography of gait in nonhuman primates and its significance for the evolution of bipedality. PhD thesis : State University of New York at Stony Brook（cited by Fleagle et al, 1981）.

21）Stern JT, Susman RL. 1981. Electromyography of the gluteal muscles in *Hylobates*, *Pongo*, and *Pan* :

implications for the evolution of hominid bipedality. *Am J Phys Anthropol* 55 : 153－166.

22) Stern JT, Wells JP, Vangor AK, Fleagle JG. 1976. Electromyography of some muscles of the upper limb in *Ateles* and *Lagothrix*. *Yearb Phys Anthropol* 20 : 498－507.

23) Stern JT, Wells JP, Jungers WL, Vangor AK. 1980. An electromyographic study of serratus anterior in atelines and *Alouatta* : Implications for hominoid evolution. *Am J Phys Anthropol* 52 : 323－334.

24) Stern JT, Wells JP, Jungers WL, Vangor AK, Fleagle JG. 1980. 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.

25) Jungers WL, Stern JT. 1980. Telemetered electromyography of forelimb muscle chains in gibbons (*Hylobates lar*). *Science* 208 : 617－619.

26) Stern JT, Susman RL. 1983. The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *Am J Phys Anthropol* 60 : 279－317.

27) Vangor AK, Wells JP. 1983. Muscle recruitment and the evolution of bipedality : evidence from telemetered electromyography of spider, wooly and patas monkeys. *Ann Sci Nat Zool Paris* 5 : 125－135.

28) Yamazaki N, Ishida H. 1984. A biomechanical study of vertical climbing and bipedal walking in gibbons. *J Hum Evol* 13 : 563－571.

29) Cant JGH. 1986. Locomotion and feeding postures of spider and howling monkeys : field study and evolutionary interpretation. *Folia Primatol* 46 : 1－14.

30) Senut B. 1991. Origine(s) de la bipédie humaine : approche paléontologique. In : Coppens Y, Senut, editors. Origine(s) de la Bipédie chez les Hominidés. Paris : Éditions du CNRS. p245－257.

31) Hunt KD. 1991. Mecahnical implications of chimpanzee positional behavior. *Am J Phys Anthropol* 86 : 521－536.

32) Heinrich RE, Rose MD, Leakey RE, Walker AC. 1993. Hominid radius from the middle pliocene of Lake Turkana, Kenya. *Am J Phys Anthropol* 92 : 139－148.

33) Hunt KD. 1992. Positional behavior of *Pan troglodytes* in the Mahale mountains and Gombe Stream National Parks, Tanzania. *Am J Phys Anthropol* 87 : 83－105.

34) Hirasaki E, Matano S, Nakano Y, Ishida H. 1992. Vertical climbing in *Ateles geoffroyi* and *Macaca fuscata* and its comparative neurological background. In : Matano S, Tuttle RH, Ishida H, Goodman M, editors. Topics in primatology vol 3. Tokyo : University of Tokyo Press. p167－176.

35) Stern JT. 1971. Functional myology of the hip and thigh of cebid monkeys and its implications for the evolution of erect posture. Bibliotheca Primatologica №14. Zkarger, Basel.

36) Hirasaki E, Kumakura H, Matano S. 1993. Kinesiological characteristics of vertical climbing in *Ateles geoffroyi* and *Macaca fuscata*. *Folia Primatol* 61 : 148－156.

37) Hirasaki E, Kumakura H, Matano S. 1995. Electromyography of 15 limb muscles in Japanese macaques (*Macaca fuscata*) during vertical climbing. *Folia Primatol* (Basel) 64 : 218－224.

38) Hirasaki E, Matano S. 1996. Comparison of locomotor patterns and the cerebellar complex in *Ateles* and *Macaca*. *Folia Primatol* (Basel) 66 : 209－225.

39) Hirasaki E, Kumakura H, Matano S. 2000. Biomechanical analysis of vertical climbing in the spider monkey and the Japanese macaque. *Am J Phys Anthropol* 113 : 455－472.

40) Ishida H, Kimura T, Okada M. 1974. Patterns of bipedal walking in anthropoid primates. In : Kondo S, Kawai M, Ehara A, Kawamura S, editors. Proc Symp 5th Congr Int Primatol Soc. Tokyo : Japan

Science Press. p287－301.

41）Kimura T, Okada M, Ishida H. 1979. Kinesiological characteristics of primate walking : its significance in human walking. In : Morbeck ME, Preuschoft H, Gomberg N, editors. Envioronment, behavior, and morphology : dynamic interactions in primates. New York : Gustav Fischer, p297－311.

42）Kimura T. 1985. Bipedal and quadrupedal walking primates : comparative dynamics. In : Kondo S, editor. Primate morphophysiology, locomotor analyses and human bipedalism. Tokyo : University of Tokyo Press, p81－104.

43）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.

44）Kumakura H. 1989. Functional analysis of the biceps femoris muscle during locomotor behavior in some primates. *Am J Phys Anthropol* 79 : 379－391.

45）Kortlandt A. 1975. Ecology and paleoecology of ape locomotion. In : Kondo S, Kawai M, Ehara A, Kawamura S, editors. Proc Symp 5th Congr Int Primatol Soc. Tokyo : Japan Science Press. p361－364.

46）Cant JGH. 1987. Positional behavior of female Bornean orangutans（*Pongo pygmaeus*）. *Am J Primatol* 12 : 71－90.

47）中務真人. 1994. 真猿類における樹上運動と上腕骨の機能形態. 文部省科学研究費研究成果報告書「ヒトを含む霊長類の木登り行動とその進化的意義に関する総合的研究」（研究代表者 : 香原志勢）. p57－72.

48）Gebo DL. 1992. Locomotor and postural behavior in *Alouatta palliata* and *Cebus capucinus*. *Am J Primatol* 26 : 277－290.

49）石田英實. 1992. 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.

50）Yamazaki N, Ishida H, Kumura T, Okada M. 1979. Biomechanical analysis of primate bipedal walking by computer simulation. *J Hum Evol* 8 : 337－349.

51）Yamazaki N. 1985. Primate bipedal walking : computer simulation. In : Kondo S, editor. Primate morphophysiology, locomotor analyses and human bipedalism. Tokyo : University of Tokyo Press. p105－130.

52）Shea BT, Inouye SE. 1993. Knuckle walking ancestors. *Science* 259 : 293－294.

53）Begun DR. 1994. Relations among the great apes and humans : new interpretations based on the fossil great ape *Dryopithecus*. *Yrbk Phys Anthropol* 37 : 11－63.

54）Gebo DL. 1996. Climbing, brachiation, and terrestrial quadrupedalism : historical precursors of hominid bipedalism. *Am J Phys Anthropol* 101 : 55－92.

55）Sarmiento EE. 1988. Anatomy of the hominoid wrist joint : its evolutionary and functional implications. *Int J Primatol* 9 : 281－345.

56）Marzke MW. 1971. Origin of the human hand. *Am J Phys Anthropol* 34 : 61－84.

57）Marzke MW, Wullstein KL, Viegas SF. 1994. Variability at the carpometacarpal and midcarpal joints involving the fourth metacarpal, hamate, and lunate in Catarrhini. *Am J Phys Anthropol* 93 : 229－240.

58）Richmond BG, Strait DS. 2000. Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. *Nature* 404 : 382－385.

59）Richmond BG, Begun DR, Strait DS. 2001. Origin of human bipedalism : The knucle-walking hypothesis revisited. *Yrbk Phys Anthropol* 44 : 70－105.

60）Tuttle RH. 1981. Evolution of hominid bipedalism and prehensile capabilities. *Phil Trans R Soc Lond B* 292 : 89－94.

61）Dainton M, Macho GA. 1999. Did knucle walking evolve twice? *J Hum Evol* 36 : 171－194.
62）Dainton M. 2001. Did our ancestors knuckle-walk? *Nature* 410 : 324－325.
63）Lovejoy CO, Heiple KG, Meindl RS. 2001. Did our ancestors knuckle-walk? *Nature* 410 : 325－326.
64）Richmond BG, Strait DS. 2001 Did our ancestors knuckle-walk? *Nature* 410 : 326.
65）Demes B, Polk J, Jungers WL. 2002. Chimpanzee walking. *Am J Phys Anthropol Suppl* 34 : 62.
66）平崎鋭矢. 1999. 歩行解析の現況. *関節外科－基礎と臨床－* 18 : 128－135.
67）Isler K. 2002. Aspects of vertical climbing in gorillas. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 82 : 115－124.
68）Isler K. 2002. Caracteristics of vertical climbing in gibbons. *Evol Anthropol* 11（S1）: 49－52.
69）Isler K. personal communication.

Climbing and the Origin of Human Bipedalism

Eishi HIRASAKI

Recently published findings on the origin of human bipedalism, especially those concerned with so-called "vertical climbing hypothesis" are summarized in this short article. Quadrupedal climbing is one of the most important components of primate locomotor repertoires. Prost (1980) who kinesiologically studied the vertical climbing of chimpanzees, and Fleagle et al. (1981) who reviewed the electromyographic studies and field studies, have specifically proposed that vertical climbing played a crucial role in the phylogeny of bipedalism. In particular, Prost proposed the idea that vertical climbing is a precursor for bipedal walking of humans. Subsequent researches also support the vertical climbing hypothesis. This hypothesis, however, has some problems unresolved. First, we do not know why only humans became bipeds and why no other primates that climb trees followed what would appear to be a natural option. A possible answer is that the climbing of primates are variable, and only a certain type of climbing could influence the evolution of bipedalism, whereas others could not. This idea was supported by our results. We tested vertical climbing of the spider monkey and the Japanese macaques, and revealed that the spider monkey-type of climbing has more potential to develop into human bipedalism than does the Japanese macaque-type (Hirasaki et al, 1992, 1993, 2000). These studies partly answered the above-mentioned question, but we should note that kinetic and kinematic data are not enough to fully resolve this problem. Investigations on ecological and environmental factors as well as further detailed experimental studies are needed. Results of our studies raised a new question of why these different types of climbing evolved. Our inference on this issue is that modifications of body proportion associated with suspensory adaptation, for example prolonged forelimb length, could have changed kinesiological characteristics of climbing of the common ancestor of the ape/human clade, although this speculation needs a support from actual data. The second problem of the vertical climbing hypothesis is on the definition of the term "climbing". The term used in the field studies and that in the experimental studies are not the same. The former includes not only vertical climbing but also other miscellaneous arboreal modes of locomotion, whereas the latter only means vertical climbing. To avoid confusion, the term should be used in the restricted sense, like in the experimental studies. Third, some researchers recently intended that knuckle walking is the precursor of human bipedalism. Richmond and Strait (2000) reported that fossil ancestors of the humans retained wrist morphology similar to that of the African

apes, and that those characteristics are associated with knuckle walking. Gebo（1996）also questioned about the climbing hypothesis in his review paper, which reexamined the hypothesis in light of recent behavioral, anatomical, and paleontological findings. But, most of their discussions were made on morphology of the forelimb and shoulder portions, and little objection was made to the idea that vertical climbing could develop the hindlimb morphology that is adapted to bipedalism. To sum up, I conclude that vertical climbing played important roles in the phylogeny of bipedalism, especially in development of the hip and hindlimb parts. It is, however, unlikely that shoulder and forelimb morphology of the apes and humans are attributed to an adaptation to climbing behavior. Also, it is unknown whether or not climbing occurred immediately before the advent of bipedalism. Information for discussion on this issue is still scanty and further investigation of arboreal locomotion including vertical climbing, especially that of living African apes are needed.