



Title	霊長類の足関節力学的機構に関する機能形態学的研究
Author(s)	後藤, 遼佑
Citation	大阪大学, 2014, 博士論文
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.18910/50459
rights	
Note	

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

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

The University of Osaka

霊長類の足関節力学的機構に関する
機能形態学的研究

後藤 遼佑

大阪大学大学院人間科学研究科

行動生態学講座

生物人類学研究分野

目次

第 1 章 序論	1
1.1 機能形態学における基本的な研究手法	1
1.2 霊長類の形態学的特徴と運動学的特徴	3
1.3 足部形態の力学的解析	13
1.4 足部の接地パターンの多様性	36
1.5 本研究の目的	39
 第 2 章	
原猿類のロコモーション様式と	
足関節の AMA に関する機能形態学的研究	42
2.1 緒言	42
2.2 方法	46
2.3 結果	62
2.4 考察	68
 第 3 章	
身体サイズとロコモーション様式が	
足関節の AMA に及ぼす影響	76
3.1 緒言	76
3.2 方法	78
3.3 結果	85
3.4 考察	92

第 4 章	
ニホンザルの身体発達に伴う	
足関節の AMA の変化	106
4.1 緒言	106
4.2 方法	111
4.3 結果	116
4.4 考察	121
 第 5 章	
ニホンザルにおける	
移動速度と接地パターンの関係	129
5.1 緒言	129
5.2 方法	132
5.3 結果	145
5.4 考察	168
 第 6 章 総合論議	182
6.1 足関節の力学的機構と接地パターン	182
6.2 蹠行性の霊長類について	188
6.3 今後の研究課題	192
 第 7 章 要約	199
 引用文献	206
 謝辞	229

第 1 章 序論

1.1 機能形態学における基本的な研究手法

動物がどのようなロコモーション様式で移動するかは、動物の身体サイズ、棲息環境、食性と食物の地理的分布、食物連鎖に占める位置など様々な要因が関連する。例えば、身体サイズが大きい動物は樹枝の上でバランスを維持することが困難なので、樹枝から懸垂するものもある。果実食の動物は葉食の動物よりも移動範囲が広い。食物源が地理的に分散しているので、広範囲を移動する。跳躍は重力に逆らって身体重心を持ちあげるので、基本的に跳躍者の身体サイズは小さい。

ロコモーションは動物が生存する上で重要な採食、繁殖、捕食者からの逃避などに関わる最も基礎的な運動であるので、動物の形態と生理に大きな影響を及ぼす (Dickenson *et al*, 2000)。したがって、筋骨格系に関する機能形態学においては異なるロコモーション様式で移動する動物の身体構造の差異を比較することでロコモーションと形態を対応付ける。ロコモーション様式が異なる動物の身体構造を比較することが機能形態学的研究における基本的な研究手法である。

特徴的なロコモーション様式で移動する動物種の比較では機

能と形態の関係が明瞭になる。異なる生態学的地位を占める動物の身体構造を比較し、かたちの機能的意味を明らかにする研究の枠組みに照らすと、霊長類は機能形態学的研究に適した動物群であるといえる。現生霊長類は赤道直下の熱帯地域から冬期には雪の降る寒冷地域まで、また、樹が密生する熱帯雨林から樹が疎らなサバンナまで様々な場所に棲息している。昆虫食性、果実食性、葉食性など食性や身体サイズの変異に富む。各霊長類は各々の環境において多様な生態学的地位を占め、なおかつ様々なロコモーション様式で移動するので、種間比較によって身体のかたちの機能的意味を明らかにすることができる。

序論ではまず霊長類に特有の形態学的特徴と運動学的特徴を概観する。これらの特徴は他の四足性哺乳類から霊長類を区別するだけでなく、霊長類の進化史について有益な情報を与える。

本研究では足関節の力学的機構において大きな種間変異が存在することを示し、足関節の力学的機構が多様化した過程を明らかにすることを中心的な目的とする。したがって、序論では霊長類の進化史を概説した後に、足関節の力学的性質を表すパラメータと、足関節の力学的機構の種間変異を生み出す要因について説明する。序論の最後には本研究の目的を述べる。

1.2 霊長類の形態学的特徴と運動学的特徴

霊長類の進化史上重要な形態学的特徴としては身体サイズに対して大きな脳、両眼視に適した配置の眼窩、第2指から第5指と対向する母指、指に平爪があることが挙げられる (Cartmill, 1992)。また、運動学的特徴としてダイアゴナル・シーケンス歩行と後肢優位の身体支持が挙げられる (図 1.1)。それらの特徴はほとんどの霊長類に共有されるので、原初的霊長類によって獲得された特徴であると考えられている。したがって、両眼視に適した配置の眼窩や対向する母指、ダイアゴナル・シーケンス歩行などの特徴がどのような環境に適応的であるかを明らかにすれば、原初的霊長類の生態を再構築できる。原初的霊長類の生態を再構築することを目的の1つとして現生霊長類の機能形態学的研究および運動学的研究や、原初的霊長類と類似した生態的地位を占めると考えられている樹上性有袋類を用いた実験的なロコモーション研究が行われている。

1.2.1 ダイアゴナル・シーケンス歩行

右後肢の接地を1歩行周期の開始とすると、ダイアゴナル・シーケンス歩行では「右後肢、左前肢、左後肢、右前肢」の順で四肢が接地する。ラテラル・シーケンス歩行では「右後肢、右前

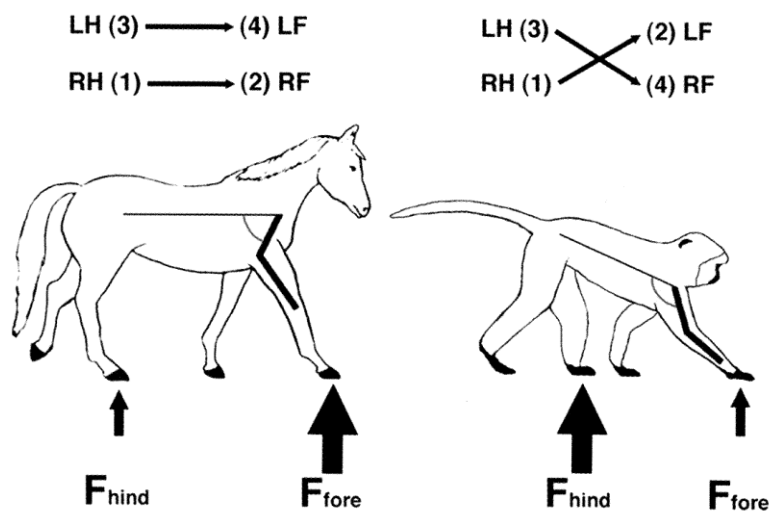


図 1.1 四足性哺乳類から霊長類を区別する運動学的特徴 (Schmitt, 2010)。霊長類の主な運動学的特徴はダイアゴナル・シーケンス (上図) と後肢優位の身体支持である (下図)。上図の丸括弧内の番号は着地順序を表す。LH: 左後肢、LF: 左前肢、RH: 右後肢、RF: 右前肢。ダイアゴナル・シーケンス歩行では後肢が着地した後に反対側前肢が着地する。下図では支持基体反力の垂直成分の大きさが矢印の大きさを表されている。

肢、左後肢、左前肢」の順で四肢が接地する。前後肢が同時に接地する場合もある。後肢と反対側前肢が同相で接地する歩容がトロット、後肢と同側前肢が同相で接地する歩容がペースである。

もう1つの歩容の分類方法として対として動く前後肢の組み合わせから分類する方法がある。後肢と同側前肢が対として動く場合がラテラル・カブレット、後肢と対側前肢が対として動く場合がダイアゴナル・カブレットである。

四足性哺乳類のシークエンスとカブレット、歩行と走行を分類する際に2つの相対時間が用いられる（図 1.2; Hildebrand, 1965, 1985）。相対時間の1つは1歩行周期に占める四肢の接地時間の割合（立脚時間比）である。もう1つは後肢の着地から同側前肢が着地するまでの時間が1歩行周期に占める割合である。前者によって歩行と走行が区別され、後者によってシークエンスとカブレットが分類される（図 1.2）。

1.2.2 後肢優位の身体支持

霊長類は前肢に比べ後肢で身体を支持する割合が大きい（図 1.3; Kimura *et al.*, 1979; Demes *et al.*, 1994; Schmitt, 1994; Schmitt and Hannna, 2004）。前後肢が支持する体重は支持基体反力の垂直成分として計測される。Kimura *et al* (1979) は大型類人猿を含む

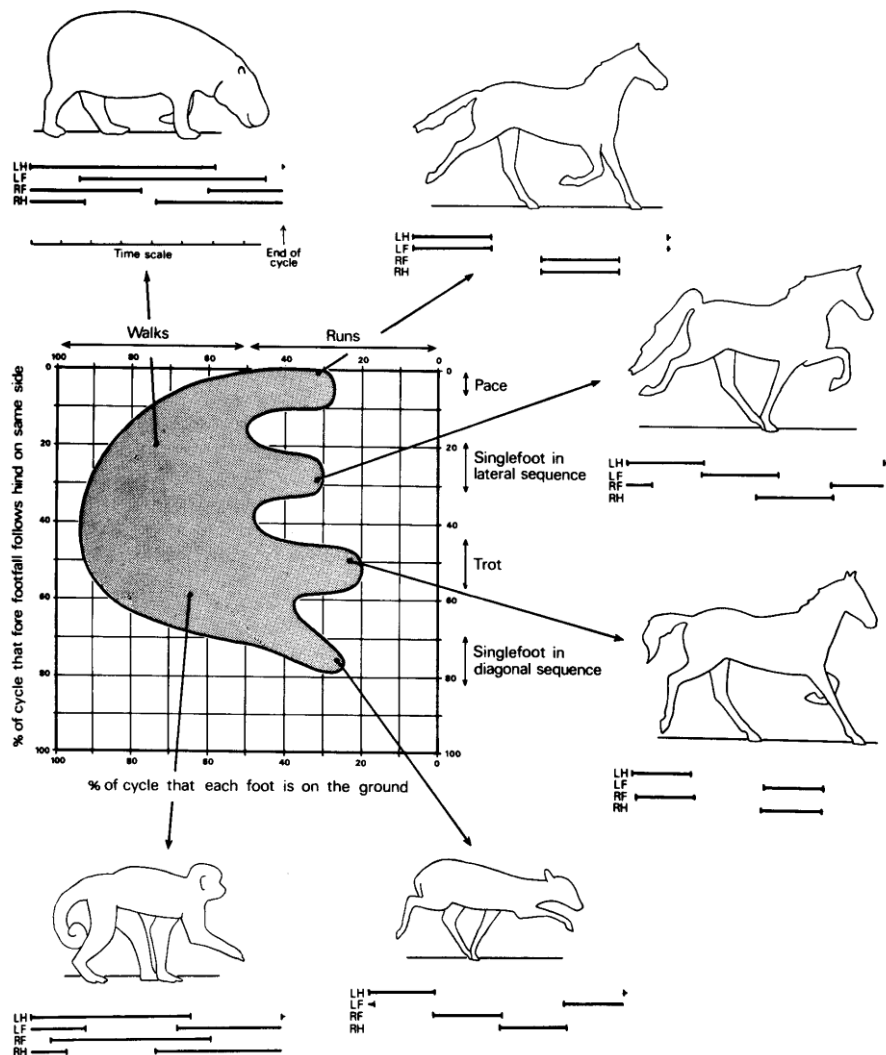


図 1.2 歩容解析に用いられる図 (Hildebrand, 1985)。1 歩行周期に占める、後肢の着地から同側前肢の着地までに要する時間と(縦軸)、1 歩行周期に占める四肢の接地時間(立脚時間比; 横軸)からシーケンスとカプレット、歩行と走行を分類する。

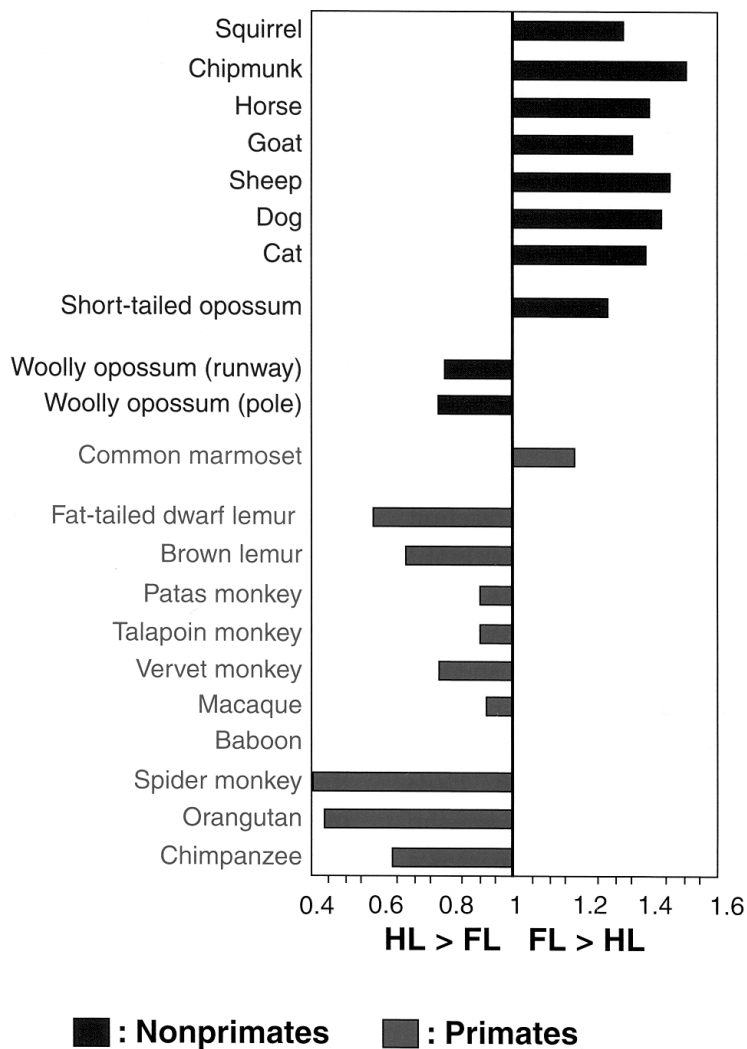


図 1.3 前肢と後肢にかかる支持基体反力の垂直成分の割合 (Schmitt, 2010)。1 より大きい場合は後肢よりも前肢の垂直成分が大きいことを表す。1 より小さい場合は後肢で体重の多くを支持することを表す。

数種真猿類の前後肢の支持基体反力を計測し、霊長類は前肢に比べ後肢で身体を支持、推進する割合が高いことを指摘した。その後、Demes *et al.* (1994) は霊長類以外の四足性動物でも推進は後肢優位に行われることを示した。Demes *et al.*, (1994) は後肢による推進はすべての四足性哺乳類の特徴であり、霊長類に特有の特徴は主に後肢で身体を支持することだけであると Kimura *et al.* (1979) の主張を修正した。

霊長類が主に後肢で体重を支持する傾向は歩行から走行へ歩容が移行しても維持される (Kimura, 1992; Hannna *et al.*, 2006)。

例外的に他の霊長類に比べラテラル・シーケンスを用いる頻度が高いコモンマーモセット (*Callithrix jacchus*) は前肢の方が垂直成分のピーク値が大きい (図 1.3; Schmitt, 2003a; Schmitt and Hanna 2004)。コモンマーモセットは垂直しがみつき跳躍を行う霊長類であり、鉤爪を持つ特殊な適応を遂げた霊長類の 1 種である。独自の位置的行動を反映して、コモンマーモセットの身体支持パターンが修飾されたと考えられている (Schmitt, 2003a)。

前肢と後肢による身体支持の相対的な割合は支持基体の影響を受ける (Schmitt, 1994; Schmitt, 1998; Schmitt, 1999; Schmitt and Hanna, 2004)。同一個体の霊長類が樹枝を模した樹上支持基体と地面の上を歩いた際に前後肢にかかる支持基体反力の垂直成分

を比較したところ、模擬的樹上環境を歩く場合の方が後肢で身体を支持する割合が大きかった (Schmitt, 1994; Schmitt and Hannna, 2004)。このことから後肢優位の身体支持は樹上環境との関係性が指摘されている (Schmitt, 1994; Schmitt, 1998; Schmitt, 1999; Schmitt and Hanna, 2004)。また、地上性霊長類と樹上性霊長類の間で後肢で身体を支える割合を比較すると、樹上性霊長類の方が後肢で身体を支持する傾向が強い (Schmitt, 1994; Schmitt and Hanna, 2004)。

1.2.3 再構築された原初的霊長類の生態

両眼視に適した眼窩の配置、手と足の対向した母指、ダイアゴナル・シーケンス歩行、後肢優位の身体支持という一連の特徴を霊長類が持つことから、原初的霊長類は以下のような生態学的地位を占めていたと考えられている。

暁新世の後期から始新世にかけて現れた原初的霊長類は樹枝末端の環境を四足で移動し、果実や昆虫を食べる樹上性哺乳類であった (図 1.4; Rasmussen, 1990; Sussman, 1991; Cartmill, 1992)。樹枝末端の環境や食物源となる果実を生み出したのは原初的霊長類と同時期に繁栄した被子植物であった (Sussman, 1991)。被子植物が繁栄すると樹枝の末端には果実が実り、花粉媒介者であ



図 1.4 *Carpolestes simpsoni* の復元図 (Sargis, 2002)。 *Carpolestes simpsoni* はプレシアダピス類に分類される哺乳類である。原初的霊長類と類似する生態学的地位を占めていたと考えられている。母指は他の指と対向したが、眼窩は両眼視に適した配置ではなかった。このことから、樹枝末端の環境に進出する過程で、最初に対向した母指を獲得し、その後眼窩が両眼視に適した配置となったと考えられる。

る昆虫が被子植物の花に集まった (Susman, 1991)。被子植物の繁栄には花粉媒介者としての昆虫の存在が不可欠であり、被子植物と昆虫によって空間的、食性的に新しい生態学的地位が生まれた。その生態学的地位を占めた動物集団の 1 つが霊長類であった。

原初的霊長類は樹枝末端に実る果実や花に集まる昆虫を食べた (Sussman, 1991)。動き回る動物を捕食し、奥行き知覚が必要とされる哺乳類では両眼窩が前方を向くことから、霊長類の眼窩の配置は昆虫食との関係が指摘されている (Cartmill, 1992)。また、不連続で 3 次元的に配置された樹上支持基体を正確に把持する上で奥行き知覚能力が役立ったかもしれない (Cartmill, 1992)。

原初的霊長類は空間的、食性的に新しい資源がある樹枝末端の環境へ進出する過程で対向した母指を獲得し、ダイアゴナル・シーケンスで歩き、後肢で優位に身体を支持するようになったと考えられている。対向した母指をもつ手足で樹枝を把持できれば樹上支持基体においてより高い安定性を確保できる (Bloch and Boyer, 2002, 2003; Sargis *et al.*, 2007)。また、不安定な支持基体は体重がかかると折れてしまう可能性があるので、樹上で支持基体を乗り換える際には支持基体の安定性を確認する必要があった。前肢は樹枝を探索する機能を担うようになり、後肢で体重を支えるようになった (Cartmill *et al.*, 2007)。しかし、それだけでは前

肢で検索した樹枝を後肢で把持することはできない。ダイアゴナル・シーケンスの四肢の接地順序であれば後肢が同側前肢の近くに接地するので (Cartmill *et al.*, 2007; Schmidt, 2008)、前肢で安定性を確かめた支持基体を後肢で把持できた (Cartmill *et al.*, 2007; Schmidt, 2008)。対向した母指による把握、後肢優位の身体支持とダイアゴナル・シーケンスの組み合わせは、不安定な樹枝末端の支持基体から転落しないように位置を移動する上で適応的な特徴であった (Cartmill *et al.*, 2007)。

対向した母指、ダイアゴナル・シーケンス歩行、後肢優位の身体支持は霊長類の特徴であるが、原初的霊長類と似た生態学的地位を占める樹上性有袋類のハダカオウリーオポッサム (*Caluromys philander*) も対向した母指を持ち、ダイアゴナル・シーケンス歩行を用い (Lemelin *et al.*, 2003)、主に後肢で身体を支持する (図 1.3; Schmitt and Lemelin, 2002)。原初的霊長類のモデルとしてツパイが最も適当であるとする主張も存在するが (Sargis, 2001)、ダカオウリーオポッサムと現生霊長類の運動学的類似性を考慮すると、オポッサムから得られた実験的研究結果は原初的霊長類の進化シナリオを強固に補強すると言える (Schmitt and Lemelin, 2002; Lemelin *et al.*, 2003; Lemelin and Schmitt, 2007)。

1.3 足部形態の力学的解析

霊長類の進化史において足部形態の進化がいかに重要であったかはプレシアダピス類に分類される *Carpolestes simpsoni* の化石から示される (Bloch and Boyer, 2002, 2003; Sargis, 2007)。*Carpolestes simpsoni* は母指が第2指から第5指と対向していたが、両眼窩は前方を向いていない (図 1.4)。つまり、原初的霊長類は樹枝末端の環境に進出する上で最初に母指が他の足趾と対向し、その後両眼視が前方を向いたという順序が示唆される。原初的霊長類が新たな棲息環境を開拓する上で足部形態の進化は重要なイベントであった。

現生霊長類の足部の形態は多様である (図 1.5; Sigmon and Farslow, 1986)。これは原初的霊長類が適応放散を遂げ様々な生態学的地位を占めるようになったことと関係する。この足部形態の豊かな種間変異を生み出す要因の1つは足部を構成する骨の長さが多様であることである (図 1.5; Schultz, 1963; Strasser, 1992; Lemelin and Jungers, 2007; Boyer *et al.*, 2013)。

力学的見地からは足部の骨の長さは足関節を支点とするテコのレバーの長さに相当する (図 1.6)。足関節を支点とするテコ機構では下腿筋の停止部が力点、最も遠位に存する中足骨頭が作用点に相当する (図 1.6; Morton, 1922; Hirasaki and Kumakura,

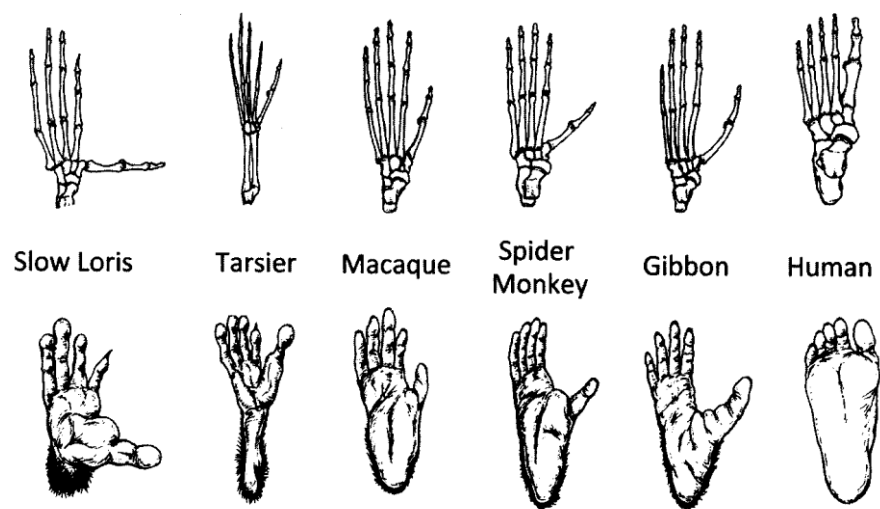


図 1.5 霊長目における足部形態の多様性 (Fleagle, 2013)。足部を構成する骨要素はすべて同じだが、プロポーションが多様であるために形態の変異に富む。

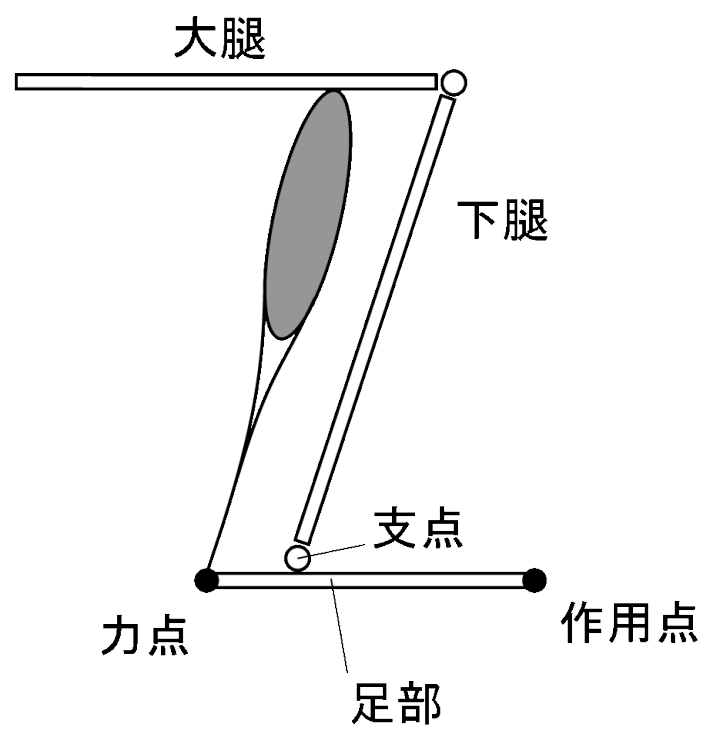


図 1.6 足関節のテコ機構と解剖学的構造の対応関係。足関節軸が支点、下腿筋の停止部が力点、最も遠位に存する中足骨頭が作用点に相当する。

2010)。筋が発揮する筋力や支持基体反力から受ける関節のモーメントの大きさは、支点から力点までの距離と筋張力の大きさの積、支点から作用点までの距離と支持基体反力の大きさの積として求められるので、骨の長さの種間差によって足関節の力学的性質の差異が生じ、自然選択の過程を経て、足部形態が多様化したと考えられる。

本研究は足部の力学的機構の多様性をロコモーション様式と対応づけ、その多様性が生じた過程を明らかにすることを主な目的とする。従来の研究は関節面の形状や向きや骨の捻転など、1つ1つの骨を個別に研究してきたが、本研究で前述の目的のために、足部全体をテコの一部とみなし、力学的解析を試みることで、足部形態の多様性がもたらす適応価を力学的見地から考察する。

以降の節では本研究の中心となる足部形態の力学的解析に用いられるパラメータとそのパラメータに影響すると思われる要因を概説する。パラメータに影響する要因は具体的にはロコモーション様式、身体サイズ、後肢の姿勢、足部の接地パターンである。

1.3.1 関節の力学的性質を表すパラメータ

テコ機構の力学的性質を表す値として `anatomical mechanical`

advantage (Young, 2005; Fellmann, 2012; Gálvez-López and Casinos, 2012) と effective mechanical advantage (Biewener, 1989; Biewener *et al.*, 2004; Young, 2009) がある。本研究では前者を AMA、後者を EMA とする。

AMA は支点から力点までのテコのレバーの長さ（パワーアーム長）を支点から作用点までのテコのレバーの長さ（ロードアーム長）で除した値である（図 1.7）。

$$AMA = \frac{PAL}{LAL}$$

PAL はパワーアーム長を表し、LAL はロードアーム長を表す。

AMA の値を機能的に解釈する際には筋が等尺性に収縮する場合と等張性に収縮する場合を分けて考えると分かりやすい。立っている動物は筋の等尺性収縮によって姿勢を維持している。筋が等尺性に活動し、支持基体反力によって関節が屈曲されることを防ぐ。この時、筋張力が生み出す力のモーメント（筋力）と支持基体反力が作る力のモーメントが関節で釣り合っている。筋のパワーアーム長が延長するか、ロードアーム長が短縮すると AMA が増大し、姿勢を維持するために必要な筋張力が減少する（図 1.7）。反対に AMA が小さい場合は姿勢を維持するには大きな筋

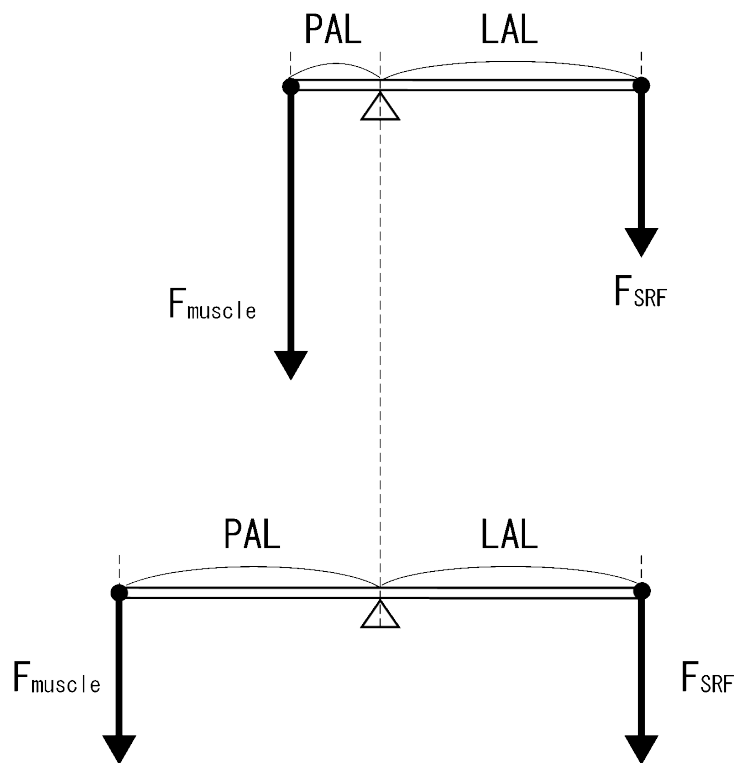


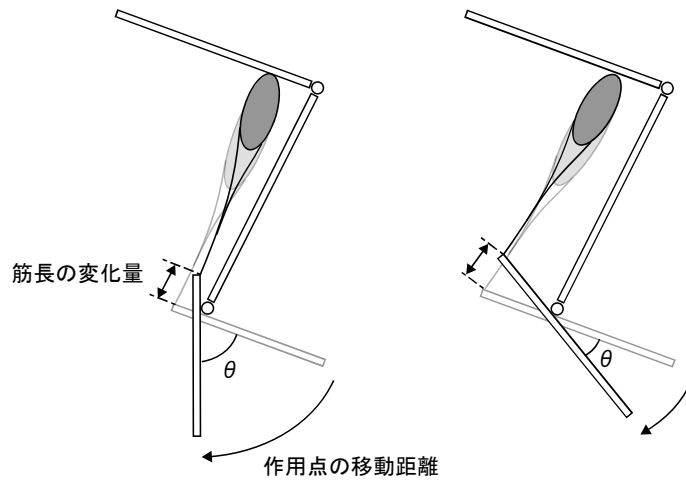
図 1.7 関節における力の釣り合いを単純なテコで表した図。支持基体反力 (F_{SRF}) が一定であっても、パワーアーム長 (PAL) とロードアーム長 (LAL) が変化すれば力学的平衡を維持するために発揮しなければならない筋張力 (F_{muscle}) は変化する。

張力を発揮する必要がある。筋が発揮する筋張力はテコ機構を介して力のモーメントに変換され、その変換効率はロードアーム長とパワーアーム長の割合で決まる (図 1.7)。したがって、AMA は筋の筋力産生効率を表す値と解釈される (Zajac, 1992; Thorpe *et al.*, 1999; Payne *et al.*, 2006)。

筋が等張性に働く場合、筋の長さが増加して、筋が停止するセグメントの運動が生じる。筋収縮時と弛緩時の筋長の変化量がテコ機構を介して増幅されてセグメントの移動量となる (図 1.8; Zajac, 1992; Thorpe *et al.*, 1999; Pyane *et al.*, 2006)。AMA が小さいと筋長の変化量に対するセグメントの移動量が多い。AMA が大きいと筋長の変化量に対するセグメントの移動量が小さい。AMA は筋の長さ変化をセグメントの移動量に変換する際の変換効率を表す値でもある。

小さい AMA では、パワーアームが短い場合とロードアームが長い場合がある。前者と後者ではセグメントの移動量が増加するメカニズムが異なる。パワーアームが短いと筋長の変化量に対する関節角度の変化量が多い (図 1.8A)。時間当たりで考えると、筋の短縮速度に対する関節の角速度が速い。一方、ロードアームが長い場合もセグメント遠位端の移動量は大きい、関節角度の変化量は変わらない (図 1.8B)。

(A) 短いパワーアームの効果



(B) 長いロードアームの効果

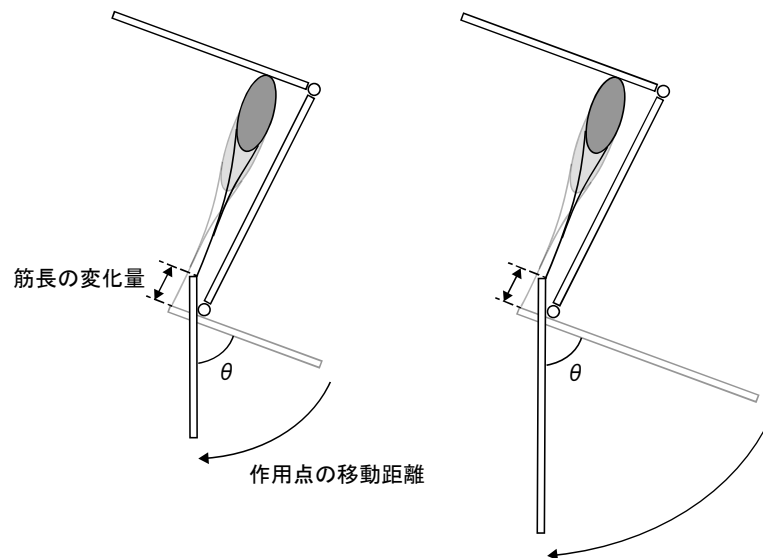


図 1.8 筋長の変化量がセグメントの移動に変換されることを表す図。筋長の変化量が等しい場合のセグメントの移動量の差異を示している。(A) パワーアームが短いと筋長の変化に対する関節角度 (θ) の変化が大きい。(B) ロードアームが長い場合、角度は一定であるがセグメント遠位端の移動距離が大きい。

EMA と AMA はロードアームとパワーアームの定義が異なる。前述のように AMA では支点からテコの遠位部（作用点）までの距離がロードアーム長、支点から筋付着部（力点）までの距離がパワーアーム長とされる。これらはセグメントの長さとして形態学的に計測可能であるため、「解剖学的」mechanical advantage と呼ばれる。EMA も AMA に同じくパワーアーム長をロードアーム長で除した値であるが、EMA では支持基体反力の作用線と関節の間の最短距離をロードアーム長、筋の作用線と関節の間の最短距離をパワーアーム長とする（図 1.9）。動物の姿勢が変化すると支持基体反力から関節までの距離が増減するので、EMA のロードアーム長はある個体で一定の値ではなく姿勢に応じて変化する。このことは、四肢の姿勢を変化させることで、動物は四肢筋の筋力産生効率を調節できることを意味する（Biewenwe, 1989, 2005）。

1.3.2 足関節の力学的機構に影響する要因

ロコモーション様式と身体サイズ

Marton (1922, 1924) は霊長類は最も遠位に存する中足骨頭で立脚相の後期に支持基体を押して推進力を得ると述べ、最も遠位に存する中足骨頭を通る軸がロコモーションにおける機能軸、つ

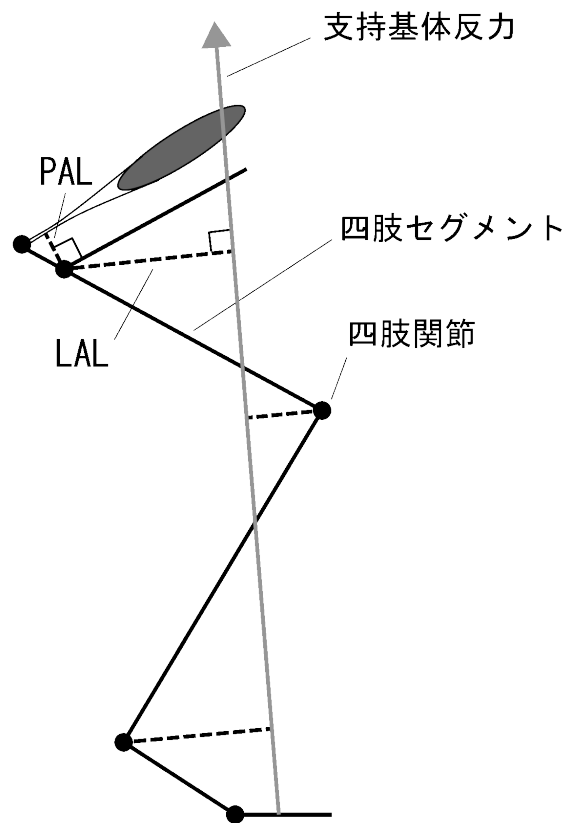


図 1.9 EMA のパワーアーム長 (PAL) とロードアーム長 (LAL)。

EMA では筋の作用線から関節軸までの最短距離がパワーアーム長、支持基体反力ベクトルから関節軸までの最短距離がロードアーム長である。図の黒の実線が四肢セグメントを表し、黒点が関節を表す。点線がパワーアームとロードアームを表す。

まりテコのレバーとして作用すると主張した (Marton, 1922, 1924)。彼の一連の研究はヒトの足部形態の進化的過程に新しい視座を与えただけでなく、足部を構成する骨プロポーションの多様性にはロコモーションにおけるテコのレバーとしての機能が反映されることを示唆した。足部をテコ機構の一部とみなす解釈方法は、後に Schultz (1963) や Strasser (1992) によってさらに発展させられる。

足関節のロードアームとパワーアームの長さに影響する要因としてこれまで先行研究で上げられた要因は、ロコモーション様式と身体サイズである。Strasser (1992) はオナガザル科の足関節のロードアームと足関節底屈筋のパワーアームはすべて身体サイズによって説明されるとした。Strasser (1992) の結果に対して、下腿筋であるヒラメ筋や腓腹筋のパワーアームの長さには、オナガザル類の地上性種と樹上性種の間で棲息場所の違いが反映されるとする研究もある (Pina *et al.*, 2011)。しかし、Pina *et al.* (2011) はオナガザル科の距骨と踵骨を定性的に比較したものであるため、その質的評価がどの程度の厳密性を持つのかについて評価が難しい。Strasser (1992) は 48 種 574 個体の膨大なサンプルから得た定量的データをもとにしており、オナガザル科の種においては足関節の力学的機構の種間差は身体サイズによって決ま

ると考えるのが妥当であろう。

一方、より広範な系統を含むサンプルにもとづくと、足関節機構のテコを構成する足根骨、中足骨のプロポーシオンはロコモーション様式に応じた変異を示すという報告もある (図 1.10; Schultz, 1963)。

Strasser (1992) は骨プロポーシオンの多様性について身体サイズの重要性を主張したが、一方で Schultz (1963) はロコモーション様式もプロポーシオンに反映されるとした。Strasser (1992) と Schultz (1963) の主張の違いは研究対象としたサンプルの違いを反映している可能性が高い。Strasser (1992) の用いたオナガザル科はオナガザル亜科とコロブス亜科を含み、どちらに属する種も四足歩行を主たるロコモーション様式とする。Strasser (1992) の用いたサンプルは Schultz (1963) のサンプルに比べロコモーション様式の種間差が明瞭でなかったため、身体サイズによって骨プロポーシオンの全ての変異が説明されたと考えられる。

Schultz (1963) はロコモーション様式の差異を強調したが、ツパイから 100kg 超のゴリラまでを網羅する研究対象に認められる身体サイズの影響を分析的に統制しなかった。具体的にはすべての種のパワーアームとロードアームの長さの和を 100%とする標準化を行い、パワーアームとロードアームの相対長を比較してい

る (図 1,10)。しかし、この分析方法は後述のスケーリングの影響が考慮されていない。ロコモーション様式が同じであっても身体サイズが異なれば、スケーリングの影響によってロードアームとパワーアームの長さの割合が異なる可能性がある。

身体サイズの差異によって生じ得るテコの長さの種間差

身体サイズが増大すれば、骨格筋の横断面積や骨の長さも変化する。動物の身体サイズの増大は基本的には体細胞数の増加によるので、身体計測値は指数関数的に変化する。複数の身体的計測値の対数を取り、変数間の複雑な関係を単純に表す目的でスケーリング研究が行われる。

身体サイズを表す物理量は体積であり、その次元は長さの 3 乗である。したがって、長さの次元を持つ計測値 (四肢や骨の長さなど) が身体サイズ (体積) の $1/3$ 乗に比例して変化する場合、その計測値は次元的上、身体サイズと等しい割合で変化すると解釈される。この 2 変数間の関係をアイソメトリーという。アイソメトリーの関係では身体サイズが変化しても動物の身体プロポーションは変化しない (図 1.11)。アイソメトリーの関係とは対照的に、2 つの変数が次元上異なる割合で変化する関係をアロメトリーという。アロメトリーの関係においては身体サイズが変化す

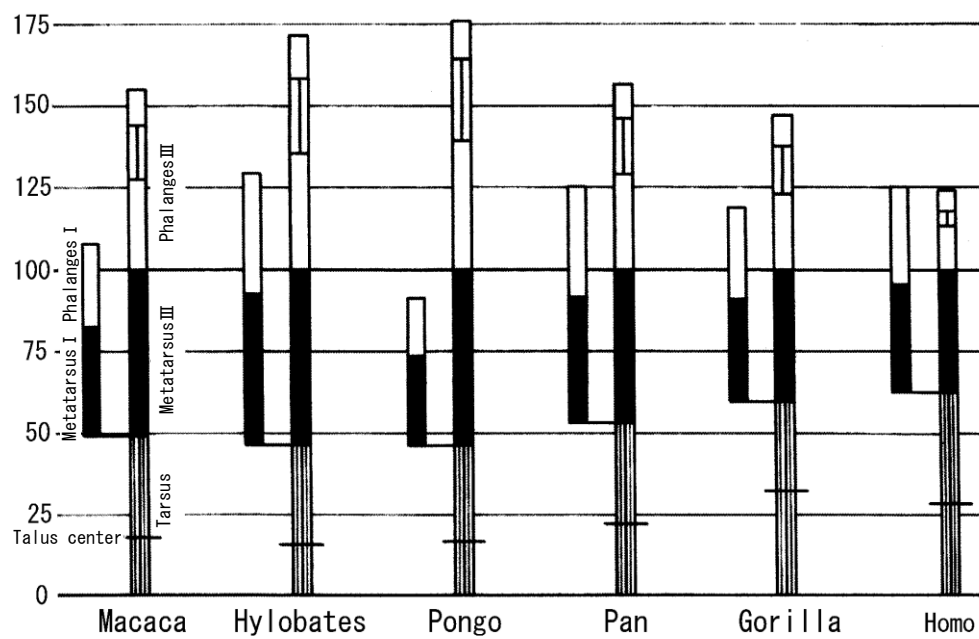


図 1.10 ロードアーム長を構成する足根骨と第 3 中足骨頭の長さを 100 とした場合の各骨の相対長 (Schultz, 1963)。Talus center から Metatarsus III までがロードアーム、Talus center から Tarsus の下端までがロードアームに相当する。

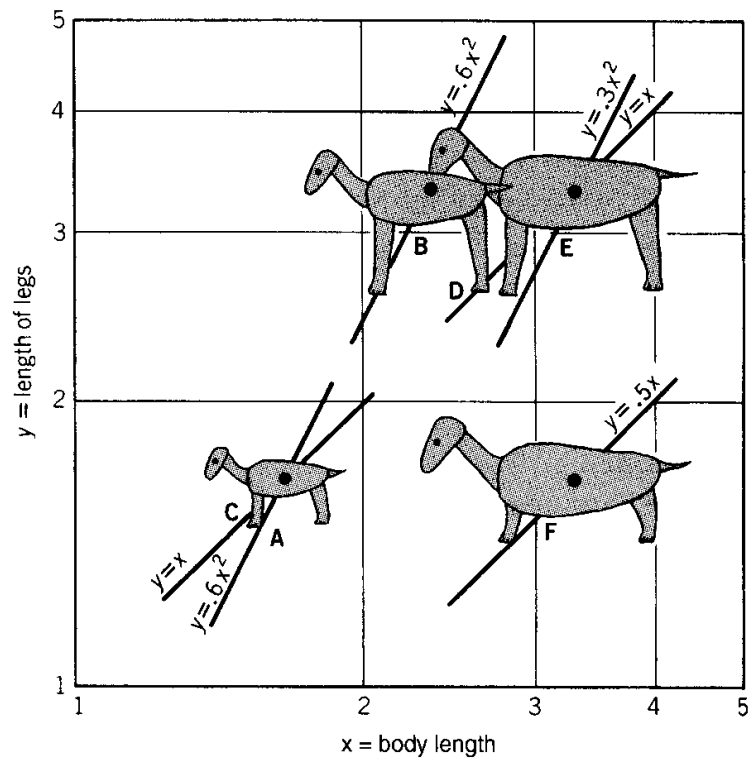


図 1.11 スケーリングパターンに応じて動物のプロポーションが変化する例 (Hidebrand and Goslow, 2001)。横軸は対数をとった体幹長、縦軸は対数をとった四肢の長さである。傾きが 1.00 より小さければ動物は胴長のプロポーションとなる (アロメトリーの関係)。傾きが 1.00 より大きければ動物は相対的に脚が延長する。傾きが 1.00 の場合は体幹長と四肢長のプロポーションは変わらない (アイソメトリーの関係)。

るにつれて動物の身体プロポーションも変化する (図 1.11)。次元にもとづいてスケーリングのパターンを評価する方法を *geometric similarity scaling* という。

陸上に棲息する動物は常に重力の影響下にあるので、陸棲動物は重力に抗してどのように身体を支えるかという課題に直面する (Biewener, 1989, 2005)。その課題は 2 つに分けられる。1 つは、限られた筋張力でどのように身体を支持するかという問題である (Biewener, 1989, 2005)。もう 1 つのは身体サイズが大きくなると骨に生じる応力も増大するので、どのように骨の強度を維持するかという問題である (McMahon, 1973; Biewener, 1989, 2005)。

筋張力は筋横断面積に比例するので、体積の $2/3$ 乗に比例する (Demes and Günther, 1989)。それに対して動物が支えなければならぬ体重は体積と正比例である。したがって、動物が発揮できる単位体重当たりの筋張力は体積の $-1/3$ 乗に比例する (負のアロメトリーの関係)。このことは、身体サイズが大きい動物ほど発揮できる相対筋張力が小さいことを意味する (Demes and Günther, 1989)。筋力は筋張力とパワーアーム長の積なので、AMA が身体サイズに対してアロメトリックに変化して、形態学的に筋張力の相対的な低下を補っていることを示唆する先行研究が存在する (Young, 2005; Fellmann, 2012; Gálvez-López and Casinos, 2012)。つ

まり、ロコモーション様式が同じ霊長類種であっても身体サイズが異なれば AMA に差異が生じる可能性がある。

elastic similarity scaling によれば、骨に負荷が加わった場合に骨のひずみが身体サイズに拘わらず一定になるように、骨の長さは体重の $1/4$ 乗に比例し、骨の直径は $3/8$ 乗に比例する (McMahon, 1973)。この設計によって、身体サイズが増大しても骨の強度を維持することができる (McMahon, 1973)。有蹄類の長骨の形態は elastic similarity scaling にしたがう (McMahon, 1975)。一方、哺乳類全般の長骨のスケーリングは elastic similarity scaling よりも geometric similarity scaling に近いという報告がある (Biewener, 1983)。このことは elastic similarity scaling から予測される骨形態よりも実際の哺乳類の骨は細長いことを意味する。当然、曲げモーメントに対する骨の強度は低い (Biewener, 1989, 2005)。

前述の 2 つの問題を動物は運動学的に克服している可能性が示唆されている (Biewener, 1989, 2005)。トウブシマリス (*Tamias striatus*)、ジュウサンセンジリス (*Spermophilus tridecemlineatus*)、ヤギ (*Capra hircus*)、イエイヌ (*Canis familiaris*)、ウマ (*Equus caballus*) の EMA から、大きい動物ほど四肢を伸展して、関節と支持基体反力の間の距離 (EMA のロードアーム長) を短くし、少ない筋張力で姿勢を維持することが示された (図 1.12; Biewener,

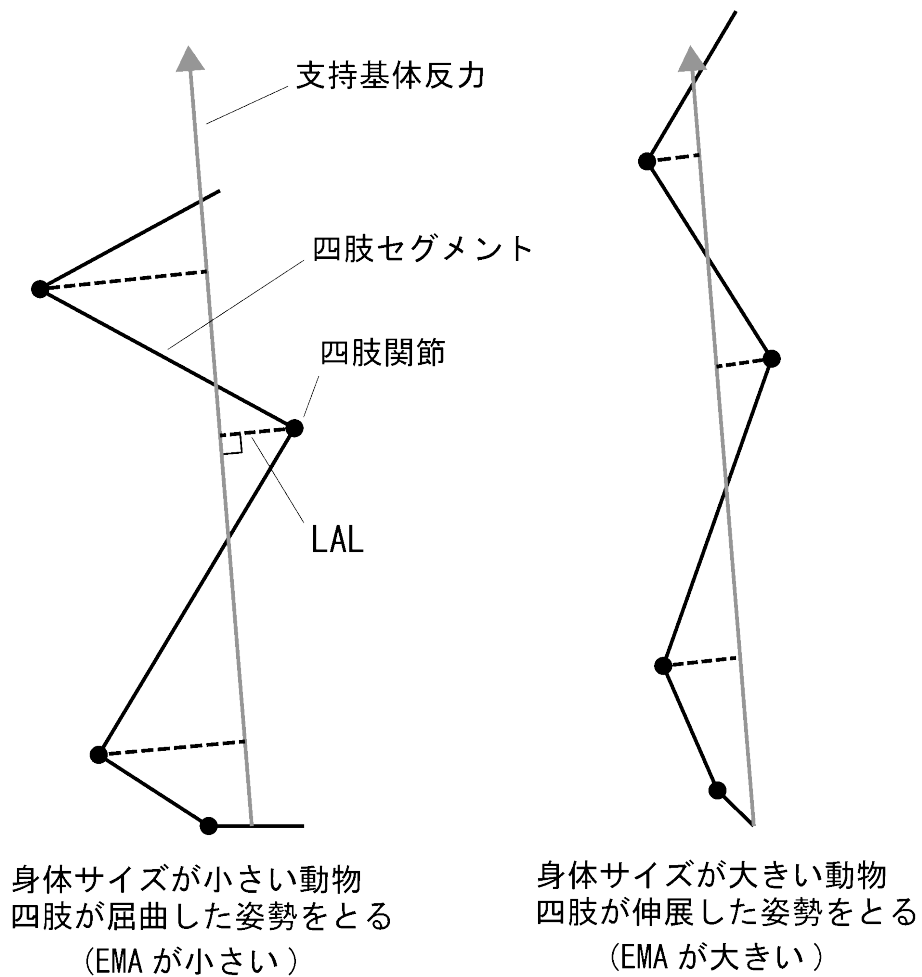


図 1.12 身体サイズと姿勢の関係 (Biewener (1989) を改変)。

EMA では支持基体反力と関節軸の間の最短距離をロードアーム長 (LAL) として用いる。身体サイズの大きい動物は四肢を伸展させてロードアーム長を運動学的に短縮させる。小さい動物の四肢は屈曲しており、LAL が長く EMA は小さい。

1989, 2005)。また、支持基体反力のロードアームが小さくなるので骨にかかる曲げモーメントも減少する (Biewener, 1989, 2005)。これらの動物の四肢の EMA は体重の 1/4 乗に比例し、身体サイズと正のアロメトリーの関係であった (Biewener, 1989, 2005)。これらの先行研究から、陸棲動物は、Young (2005)や Fellmann, (2012)、Gálvez-López and Casinos (2012) が示したテコのレバーの長さのアロメトリックな形態学的変化だけでなく、四肢の屈伸によって運動学的に関節の力学的機構を調節していることが示唆された (Biewener, 1989, 2005)。

Biewener (1989) の研究は種間比較から前述の結論を導いたが、より系統的に統制されたサンプルを用いた研究では、サンプルに応じて身体サイズと姿勢の関係について異なる結果が得られている。したがって、Biewener (1989) が示した現象が全ての哺乳類に一般化できるかどうかは現時点で明らかではない。例えば、ネコ科動物のロコモーション時の立脚中期における四肢関節の角度は身体サイズに拘わらず一定である (Day and Jayne, 2007)。Day and Jayne (2007) は Biewener (1989) の結果には系統的要因が反映されている可能性を指摘している。

霊長類においては関節に大きな負荷がかかる種ほど四肢関節を伸展する傾向があるという報告がある (Polk, 2002, 2004; Young,

2009; Patel *et al.*, 2013)。Patel *et al.* (2013) はチャクマヒヒ (*Papio hamadryas ursinus*) では身体サイズの大きい個体の方が膝関節を伸展して歩行することを示した (Patel *et al.*, 2013)。ポリビアリスザル (*Saimiri boliviensis*) の縦断的計測からは成長と共に身体サイズが増大すると、四肢関節が伸展され、ロードアーム長が短縮することが示されている (Young, 2009)。Young (2009) と Patel *et al.* (2013) の結論には成長的变化の影響が反映されている可能性を否定できないが、これまでの研究をみる限り、霊長類では Biewener (1989, 2005) の理論にしたがい身体サイズに応じて姿勢が変化すると考えられる (Polk, 2002, 2004; Young, 2009; Patel *et al.*, 2013)。

1.3.3 姿勢の影響

動物の四肢の姿勢は蹠行性、趾行性、蹄行性に分けられる(図 1.13; Carrano, 1997; Hildebrand and Goslow, 2001)。霊長類の後肢の姿勢は蹠行性とされるが、より詳細な観察から種によって半蹠行性か蹠行性のどちらかに分類されることが知られている (Schmitt and Larson, 1995)。踵を含む足底全面が支持基体と接触する場合を蹠行性、足底面の大部分は支持基体と接地するが、踵が接地しない場合は半蹠行性である (Schmitt and Larson, 1995)。な

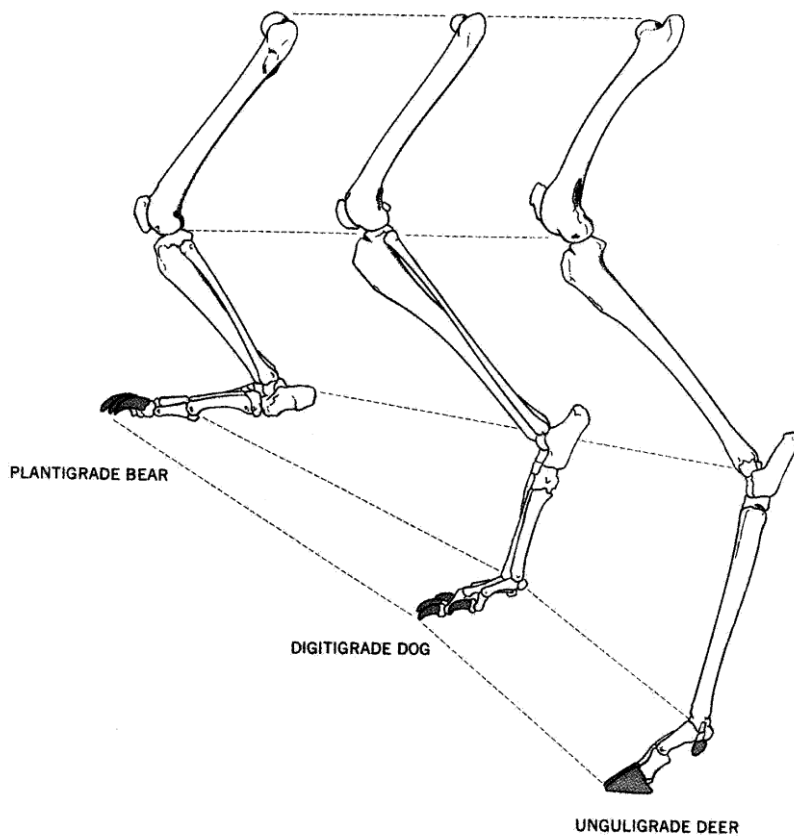


図 1.13 後肢の姿勢の分類 (Hildebrand and Goslow, 2001)。

plantigrade:蹠行性、digitigrade:趾行性、unguligrade:蹄行性。蹠行性では足底の全面が接地し、趾行性では中足骨頭と足指が接地する。蹄行性では地面と接触するのは末節骨だけである。一般的には霊長類は蹠行性とされる。

かにはロコモーション時の状況に応じて半蹠行性と蹠行性の間で姿勢が変わる霊長類もいる (Schmitt and Larson, 1995)。

身体サイズに応じて四肢関節角度が変化するとした Biewener (1989) の理論には、霊長類の足関節の角度は当てはまらないと考えられる。なぜなら、足底面のほとんどが地面と接触する霊長類では、足関節角度が変化しても EMA のロードアーム長は変化しないからである (図 1.14; Young, 2009)。Polk (2002) はオナガザル類の身体サイズと肘関節、膝関節、足関節の EMA を計測し、肘関節と膝関節の EMA は身体サイズと正のアロメトリーの関係であるが、足関節の EMA は身体サイズとアイソメトリーの関係であることを示した。この結果から、Polk (2002) は霊長類の四肢関節のなかでも足関節だけが異なる力学的制約を受けている可能性を指摘している。

Carrano (1997) は判別分析によって足部の骨の計測値から動物の姿勢を判定できることを報告した。Carrano (1997) によれば蹠行性動物は趾行性動物に比べ足関節の AMA が大きく、足関節の底屈筋群の筋力産生効率が高い傾向がある (Carrano, 1997)。蹠行性動物の足関節の力学的機構は運動学的に調節することが困難なので (Polk, 2002; Young, 2009)、形態学的に関節機構が修飾されると考えられる (Carrano, 1997)。

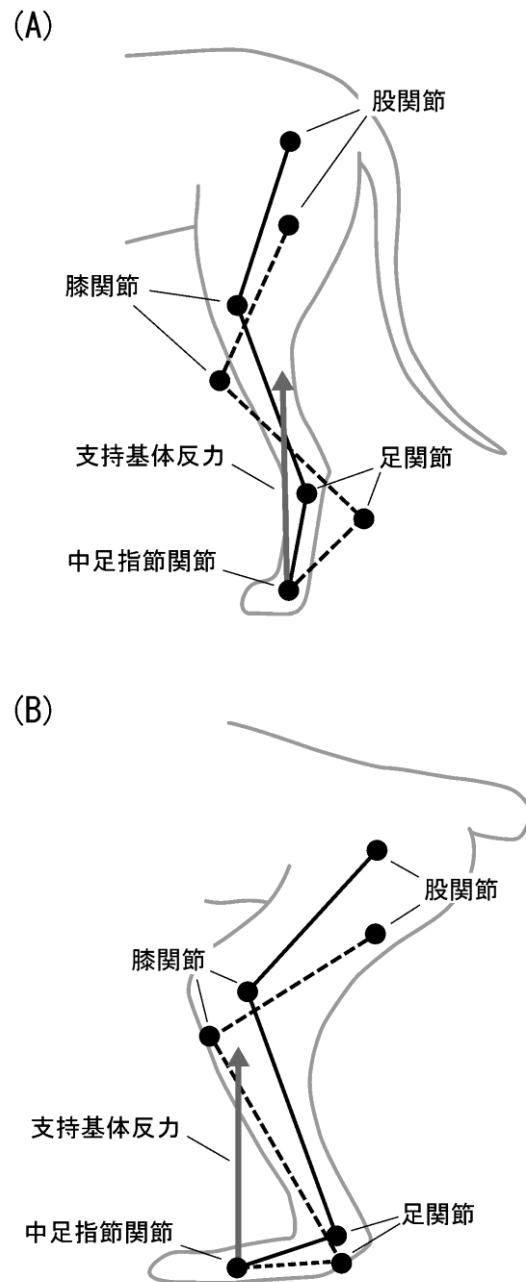


図 1.14 (A) 趾行性動物と (B) 蹠行性動物における姿勢と足関節機構の関係。趾行性動物は姿勢によって足関節と支持基体反力の間の距離が変化する。それに対して蹠行性動物は支持基体反力と足関節の間の距離は姿勢に拘わらず一定である。

1.4 足部の接地パターンの多様性

サル類の多くは半蹠行性で、大型類人猿は蹠行性である (Gebo, 1992; Schmitt and Larson, 1995)。サル類のなかでも懸垂行動に適応した樹上性霊長類 (クモザル、ホエザル)、小型類人猿 (テナガザル) は踵を接地する場合と接地しない場合がある (図 1.15; Schmitt and Larson, 1995)。懸垂に適応した樹上性霊長類の蹠行性姿勢と大型類人猿の姿勢は足の各領域 (前足部、中足部、後足部) の接地順序によって中足部/踵型蹠行性 (mid-foot/heel plantigrade) とヒールストライク型蹠行性 (heel-strike plantigrady) に分けられる (図 1.15)。中足部/踵型蹠行性では中足部が接地した後に後足部が接地する (図 1.15)。ヒールストライク型蹠行性では足部は踵から着地し、その後中足部と前足部が着地する (図 1.15)。懸垂行動に適応したサル類と小型類人猿が中足部/踵型蹠行性で、大型類人猿がヒールストライク型蹠行性である (図 1.15)。

霊長類の接地パターンに関する研究では、踵接地の有無がどのような要因によるのか、踵が接地する場合としない場合でロコモーションにどのような影響が生じるのかが議論の中心となってきた。ヒールストライク型蹠行性が大型類人猿とヒトだけに共有される派生的特徴であることから、霊長類の立位姿勢において腰

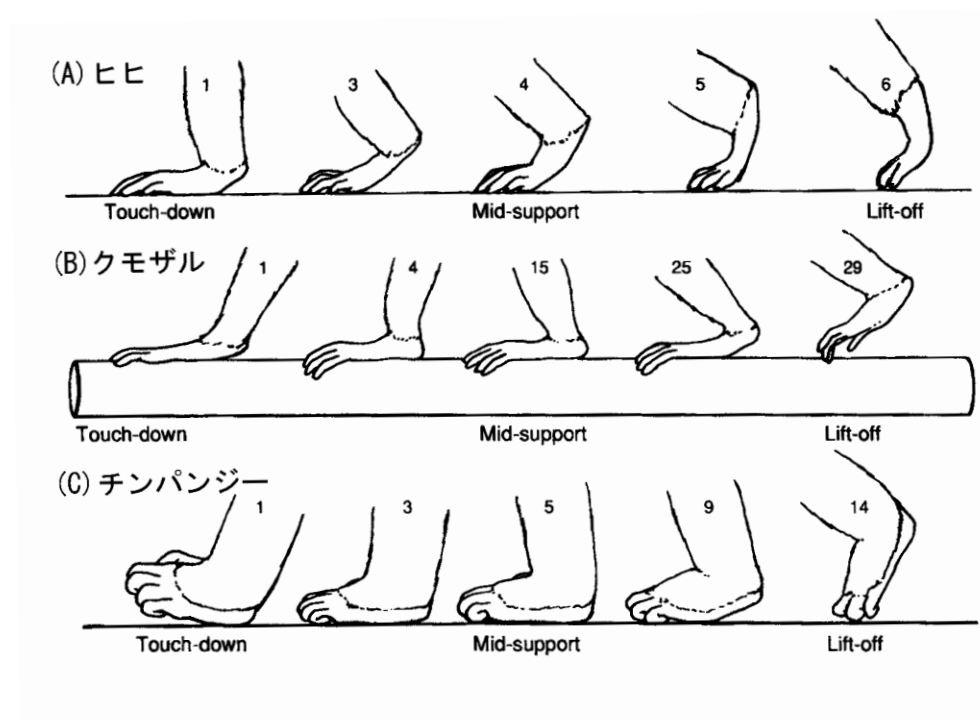


図 1.15 (A) 半蹠行性と (B, C) 蹠行性の接地パターン (Schmitt and Larson, 1995)。(B) は中足部が接地した後に踵が接地する中足部/踵型蹠行性、(C) は踵が最初に接地するヒールストライク型蹠行性である。

帯が肩帯に比べ低い位置を占め、立位時に重心がより後方に位置することに原因を求める研究者もいる (Gebo, 1992)。しかし、霊長類の重心位置は他の四足性哺乳類と大きくは変わらない (Vilensky, 1979; Young *et al.*, 2007)。Schmitt and Larson (1995) は重心位置に対する後肢の接地位置が踵接地の有無に重要な要因であるとし、踵接地の有無と後肢が着地する時のプロトラクション角度との関係を指摘した。プロトラクションは肢全体としての頭側への振り出し運動を表す言葉である。また、尾側への振り出し運動をリトラクションという。Schmitt and Larson (1995) は重心位置よりも頭側に足部が着地すれば踵が接地するが、重心位置よりも尾側に足部が着地すれば踵が接地しないと推察した。Schmitt and Larson (1995) の主張は足の接地パターンに関する質的な観察にもとづいており、現時点でプロトラクション角度と足の接地パターンの関係を示す定量的データは存在しない。

Cunningham *et al.* (2010) はヒトが踵を接地させて歩く場合には踵を接地させずに歩く場合よりも二足ロコモーションに要する代謝エネルギーが低いことを示した。また、Lieberman *et al.* (2010) はヒトが踵を接地させずに歩くと着地時の衝撃が足関節底屈筋の遠心性収縮によって緩衝されると述べている。サル類および類人猿では足の接地パターンが様々であるが、接地パターン

の違いがどのような要因に由来するのか、ロコモーション時にどのような効果をもたらすのかについては不明な点が多い。

足の接地パターンが変化すると足底圧中心が移動する (Vereecke *et al.*, 2003; Vereecke *et al.*, 2005; Hirasaki *et al.*, 2010; Patel and Wunderlich, 2010)。Patel and Wunderlich (2010) はアヌビスヒヒ (*Papio anubis*) の前肢は歩行時は趾行性であるが、走行時には手根部が接地することを示し、手の接地パターンの変化によって手掌圧中心が近位に移動すると主張した。運動学的には圧中心は支持基体反力の起点となるので、圧中心が近位に移動すると EMA のロードアームが短縮し手関節にかかる負荷が減少する (Patel and Wunderlich, 2010)。関節角度を変化させて EMA のロードアーム長を変化させる余地のない霊長類の手関節や足関節では (Polk, 2002; Young, 2009)、接地パターンの変化は関節の力学的機構を運動学的に調節する手段となり得る。

1.5 本研究の目的

本研究の全体的な目的は現生霊長類に認められる足関節の力学的機構の多様性が生じた背景を理解することである。本研究の各章ではロコモーション様式、身体サイズ、後肢の姿勢、足の接地パターンの要因が足関節の力学的機構にどのような影響を及

ばすかについて考察する。

第2章では、位置的行動の差異が AMA に反映することを示し、本論文の前提となるロコモーション様式と AMA の関係を実証することを目的とする。第2章では足関節の AMA とロコモーション様式を対応付け易くする目的で、特異な位置的行動を行う原猿類を研究対象とし、原猿類の特徴的な AMA がもたらす適応価について考察する。

第3章における問題意識は、AMA は身体を支える効率性と関係するパラメータであるので身体サイズの影響が反映されるにも拘らず、身体サイズの影響を除いた上で AMA の種間比較を行った研究例が乏しいことである。第3章では第2章のサンプルを真猿類まで拡大し、身体サイズの影響を分析的に統制した上で霊長類の位置的行動が足関節の AMA の差異に反映されるかを検討する。

第4章の目的は、半蹠行性の姿勢が AMA に及ぼす影響を明らかにすることである。半蹠行性と蹠行性の動物では足関節において EMA のロードアームを運動学的に短縮させる余地がないので (Polk, 2002; Young, 2009)、形態学的に何らかの修飾を受けると考えられる。第4章では、足関節の機構を形態学的に修飾し得る成長的要因を提示し、その成長的要因によってニホンザルの足関節

の力学的性質が身体サイズの増大と共に変化することを示す。

第5章では足の接地パターンと足部の力学的機構の関係について議論する。第2章から第4章までの形態学的研究では単純のために支持基体反力の起点を中足骨頭に置いたが、実際の運動では足底圧中心が支持基体反力の起点となる。第5章では霊長類は足関節の力学的機構を運動学的に調節する目的で接地パターンを変化させるかどうかを検討する。

第6章では本研究から得られた知見と先行研究から既に明らかにされている知見から、霊長類において足関節の AMA と足の接地パターンが多様化した過程について考察する。最後に本研究から新たに生まれた研究課題を挙げる。

第 2 章 原猿類のロコモーション様式と 足関節の AMA に関する機能形態学的研究

2.1 緒言

特殊化したロコモーション様式を有する動物の身体構造には機能との関係が明瞭に現れる。本論文において、機能と形態の関係、具体的にはロコモーション様式と足関節の力学的機構の関係について考察していく上で、本研究ではまずその前提を構築することを目的とする。つまり、特殊化したロコモーション様式で移動する霊長類の比較から、足関節の力学的機構にロコモーション様式の差異が反映されることを示すことが第 2 章の目的である。

樹上において支持基体となる樹枝は間隔をおいて配置されるので、樹枝の間の大きな隔たりは移動を制限する障壁となり得る。このことから、樹上を効率的に移動する能力は不連続な樹枝と樹枝の間隔を渡る能力と関係するとされる (Cant, 1992; Canon and Leighton, 1994)。例えば、樹上にいる霊長類が他の樹木の食物源へ移動する際に、不連続な支持基体の間を渡る能力の高い霊長類は地上に降りることなく目的地まで樹上の直線的な経路を選択できる。間隔を渡る能力の低い霊長類は一度地上に下りて樹木を変え、再び樹上に上がらなくてはならない。前者の方が移動に要

する時間と距離、エネルギーのコストを節約できる (Cant, 1992; Canon and Leighton, 1994)

原猿は主に 2 つの方法で支持基体の間隔を渡る。1 つが跳躍、もう 1 つがブリッジングである。跳躍は多くの原猿類のロコモーションレパートリーを特徴づける (Gebo, 1987; Crompton *et al.*, 1987)。例えば、ショウガラゴ (*Galago senegalensis*) ではロコモーションを行う回数の内約 6 割をしゃがみ込み跳躍が占める (Gebo, 1987)。特殊化の進んでいない原猿類であるワオキツネザル (*Lemur catta*) もロコモーションレパートリーの約 2 割を跳躍が占める (Gebo, 1987)。スローロリス (*Nycticebus coucang*) は全く跳躍しない (Gebo, 1987)。

跳躍は運動エネルギーと位置エネルギーが保存される周期運動ではないので、跳躍毎に静止した身体重心を加速させなければならぬ (Crompton *et al.*, 1993)。跳躍を行う霊長類の身体構造はロコモーションの加速性について強い選択圧に曝される。

ブリッジングは支持基体の間に身体を渡して移動するロコモーション様式で (Gebo, 1987)、支持基体の間を渡る目的で行われる。スローロリスは樹枝の間を渡る際に全く跳躍しない代わりにブリッジングによって移動する。スローロリスが位置を移動した回数の内 25%程度がブリッジングによる移動である (Gebo, 1987)。

ガラゴやキツネザルではブリッジングでは 1%程度と非常に頻度が低い (Gebo, 1987)。

また、スローロリスはカンチレバーリングと呼ばれる位置的行動を高頻度で行う (図 2.1; Gebo, 1987)。Gebo (1987) の定義にしたがえばカンチレバーリングは垂直な支持基体を把持しながら身体を伸展する位置的行動である (図 2.1)。この位置的行動は支持基体や食物に前肢を伸ばす際に行われる (Gebo, 1987)。足部で支持基体を把持している場所から身体の質量中心が離れるので、カンチレバーリングでは非常に不安定な姿勢となる (図 2.1)。このような位置的行動を行うスローロリスの足関節には高い安定性が求められる。

特徴的なロコモーションレパートリーを持つがゆえに霊長類の足部や足関節を構成する骨形態について多くの研究が行われてきた。先行研究は骨の幾何学的なかたちの比較を中心としており (Kanamoto *et al.*, 2011; Turley *et al.*, 2011)、ロコモーションの力学的側面を考慮していない。議論の中心は関節可動範囲や関節運動の向きを規定する関節構造であった (Kanamoto *et al.*, 2011; Turley *et al.*, 2011)。本研究では霊長類がロコモーション時に経験する力と足関節の力学的機構の関係に焦点をあてる。

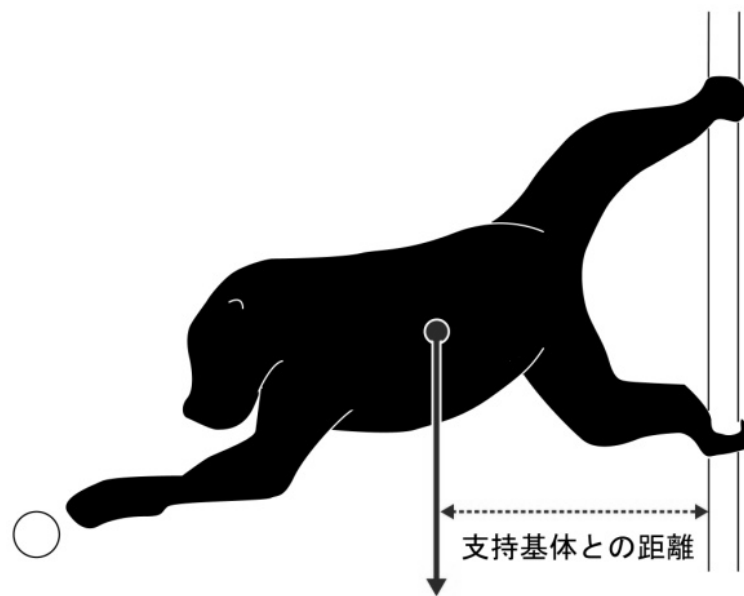


図 2.1 スローロリスのカンチレバーリング。垂直な支持基体を把持して身体を伸展する。足部から質量中心までの距離が長く、不安定な姿勢である。

2.2 方法

2.2.1 研究対象

本研究では 5 個体のスローロリス (*Nycticebus coucang*)、4 個体のガーネットガラゴ (*Otolemur garnettii*)、2 個体のワオキツネザル (*Lemur catta*) を使用した (表 2.1)。これらの標本は大阪大学大学院人間科学研究科生物人類学研究分野が所蔵する液浸標本であった。自然死後に 10%ホルマリン水溶液で灌流固定を行い、10%ホルマリン水溶液中に保存されていたものである。どの個体にも形態的奇形や標本の状態を著しく損なう損傷は認められなかった。サンプルを構成する個体はすべて成獣であり、オスとメスを含んだ。

スローロリスのロコモーションレパートリーは、緩慢な四足歩行 (24%) と木登り (21%)、懸垂 (29%)、ブリッジング (23%) である (Gebo, 1987)。樹枝を把持しながらゆっくりと移動するのが特徴的で (Dykjy, 1980; Gebo, 1987; Crompton *et al.*, 1987)、カンチレバーリングも行う (図 2.1; Gebo, 1987)。

ガーネットガラゴとワオキツネザルは類似したロコモーションレパートリーを持つ。四足歩行を主たるロコモーション様式とし、時に跳躍する (Crompton *et al.*, 1987; Gebo, 1987)。ロコモーションレパートリーの類似性に反して、足部の形態は全く異なる。

表 2.1 霊長類種と個体数、腓骨長

種	個体数	腓骨長 (mm)
スローロリス	5	75 ± 1.9
ガーネットガラゴ	4	67 ± 3.2
ワオキツネザル	2	110

腓骨長は平均値と標準偏差である。ワオキツネザルは個体数が少なかったため標準偏差は算出できなかった。

ガーネットガラゴでは踵骨と舟状骨が延長しているが (Hall-Craggs, 1965; Gebo, 1993; Gebo, 2011)、ワオキツネザルは特殊化した足部を持たず、他の原猿類に比べ特殊化の程度が低い種とされる (Ward and Sussman, 1979; Crompton *et al.*, 1987)。

本研究ではロードアーム長とパワーアーム長、anatomical mechanical advantage (AMA) を算出した。これらの値はオスとメスを区別しない種の平均値であった。スローロリスとワオキツネザルの身体サイズには性差が存在しないが、ガーネットガラゴは身体サイズに統計学的に有意な性的二型が認められる (Kapperler, 1991)。身体サイズの性差がテコのレバーの長さに反映される可能性が考えられたが、ガーネットガラゴの特殊な足部形態は他の2種とは明らかに異なっており、性差が種間差を上回ることはないと判断し、雌雄を合わせた平均値を算出した。

2.2.2 データ収集

霊長類に恒常的に存在する12の下腿筋を研究対象とした (図2.2)。前脛骨筋、長母指伸筋、長指伸筋、長腓骨筋、短腓骨筋、脛側指屈筋、腓側指屈筋、後脛骨筋、ヒラメ筋、腓腹筋、足底筋であった。腓腹筋は起始部が外側頭と内側頭に分かれるので、外側頭と内側頭をそれぞれ独立した筋として扱った。

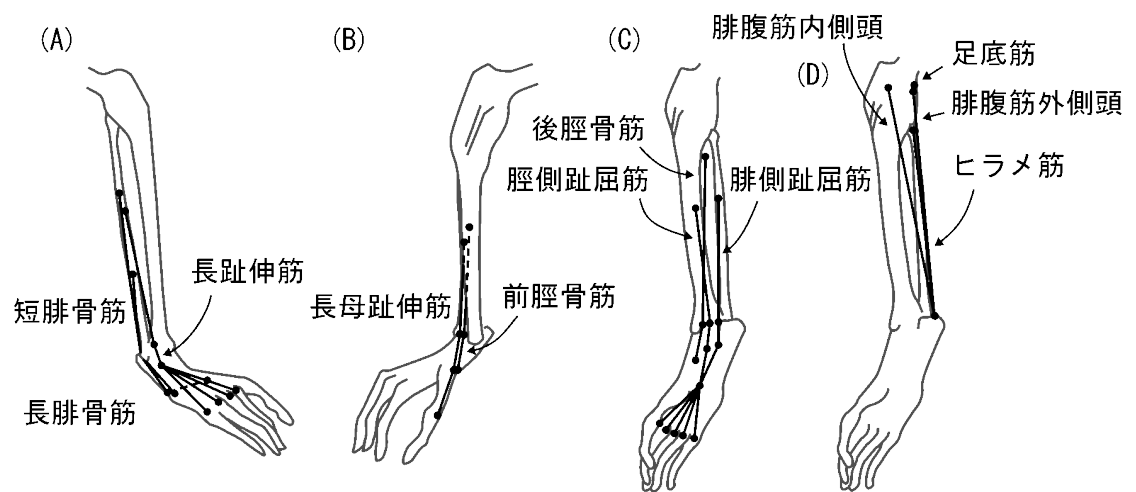


図 2.2 12 の下腿筋の配置を示す模式図。(A) 下腿外側面、(B) 下腿内側面、(C) と (D) 下腿の底屈筋。

先行研究では筋のパワーアーム長に相当すると考えられる骨の長さを筋のパワーアームとして用いているが、厳密にはこの長さは筋のパワーアームとは異なる長さである (Schultz, 1963; Strasser, 1992; Young, 2005; Fellmann 2012)。本研究では力学的に定義されるレバーの長さに相当するパワーアーム長 (筋の作用線と関節軸の距離) を求めることを目的として 3 次元筋配置モデルを作成した。下腿筋は足関節周囲で複雑な配置となり、従来の骨長にもとづく方法では計測が困難であったが、3 次元モデルを構築したことで、筋の正確なパワーアーム長を求めることができた。

本研究で算出した AMA は厳密には本来の定義に倣う AMA ではなかった。effective mechanical advantage (EMA) に用いられるパワーアームと AMA に用いられるロードアームから算出した値であった。EMA は運動学的な実験データを元に算出される値である一方で、本研究は形態学的データにもとづくことと、本研究のロードアーム長は AMA の定義にしたがうことから、本研究で算出した mechanical advantage も AMA と称することとした。

12 の下腿筋の配置を定量化する目的で標本の剖出および配置の計測を行った。(1) 標本からの後肢の離断と下腿筋以外の後肢筋の除去、(2) 下腿筋の剖出と下腿筋腱の露出、(3) 計測点の標


識と計測点、(4) 3次元座標の計測、の手順でデータを収集した。

まず、剥皮した標本の後肢を股関節から離断した。下腿筋を剖出後、筋腱移行部付近で切断し、腱性部を残して筋線維部を全て除去した。筋切断部以遠の構造は基本的には保存したが、下腿筋腱を露出させる目的で、下腿筋よりも浅い層に存する足部内在筋を選択的に除去した (表 2.2)。除去した組織は 1 層と 2 層に存する内在筋および 4 層を構成する母指内転筋と短母指屈筋であった (表 2.2)。

後肢標本の下腿筋の起始部と停止部をピンか塗料で標識した。足背の伸筋支帯や内果と外果が作る腱溝を経て腱の走る向きが変化する部位も標識した。この標点を経由点とした。大腿部と下腿部、足部の 3 次元的な位置と向き求める目的で各セグメントに少なくとも 3 点の計測点を設定した (図 2.3)。

標本を完全に固定した状態で、接触式のアーム型 3 次元座標測定機である **Microscribe M (Revware)** を用いて計測点の 3 次元座標を収集した。**Microscribe M** から **Rinoceros NURBS modeling for Windows (Robert McNeel & Associates)** にデータを取り込み、csv 形式のファイルとして出力した。その後 **R (R development core team)** において以下の数値計算を行った。

表 2.2 足底の層構造。

浅層 (足底側)  深層	第 1 層	足底腱膜
	第 2 層	短指屈筋，小指外転筋，母指外転筋
	第 3 層	足底方形筋，腓側指屈筋，脛側指屈筋 虫様筋
	第 4 層	母指内転筋，短母指屈筋，短小指屈筋 小指対立筋
	第 5 層	長腓骨筋，後脛骨筋，底側骨間筋

腓側指屈筋と脛側指屈筋、長腓骨筋、後脛骨筋の腱を露出するために選択的に内在筋を除去した。

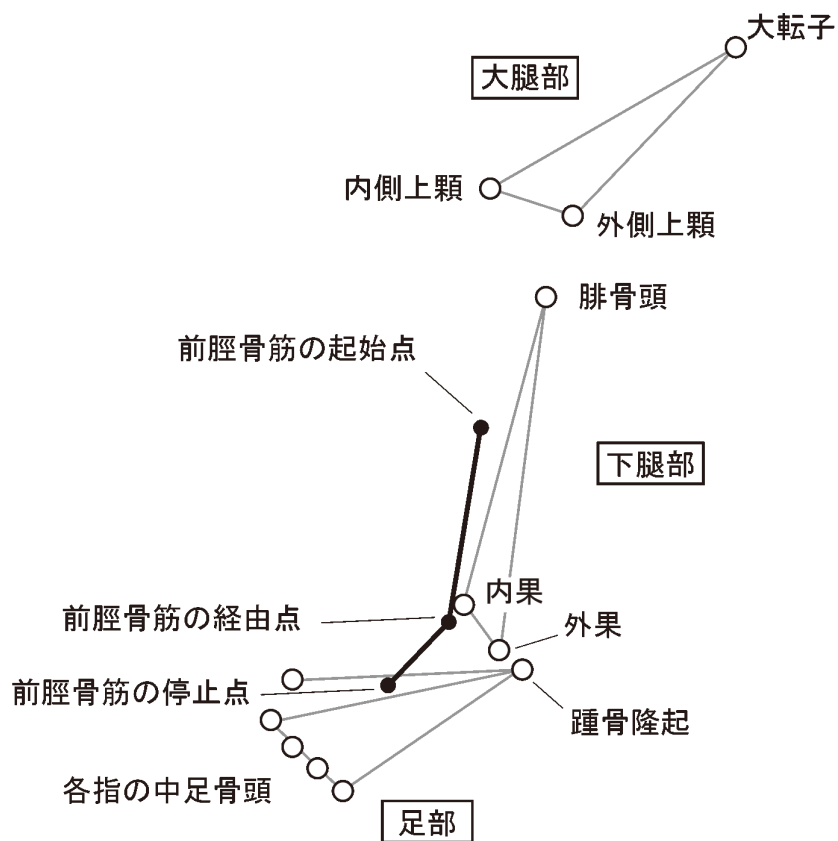


図 2.3 セグメントを定義するランドマーク。大腿部と下腿部に 3 点、足部に 6 点の計測点を設定した。筋の配置は起始点と停止点、経由点で表した。起始から停止まで直線的に走行する腓腹筋と足底筋、ヒラメ筋には経由点を設定しなかった。

2.2.3 後肢関節角度の統一

筋のパワーアーム長は関節角度とともに変化するので (図 2.4; Zajac, 1992; Thorpe *et al.*, 1999; Payne *et al.*, 2006; Williams *et al.*, 2008; Hudson *et al.*, 2011)、関節角度の影響を統制する目的で標本の関節角度を統一した。関節角度を統一する手順は、1) 各セグメントの座標系の定義、2) 座標系間の相対的な位置関係の記述、3) 3次元座標変換の順で行った。

3次元筋配置モデルのセグメントに定義した右手座標系の位置関係から姿勢を統一した。X軸は身体の右側から左側に向かう単位ベクトル、Y軸はセグメントの遠位から近位へ向かう単位ベクトル、Z軸はX軸とY軸に直交する単位ベクトルとした (図 2.5)。まず、セグメントに定義した3点の計測点の内2点を通る単位ベクトルを求め、これを1本の座標軸とし、残りの2本の座標軸はベクトルの外積計算から算出した。最初に求めた1本の座標軸は2点の計測点を通る軸であるが、外積から求めた2本の座標軸は計測点を通らない軸であった。膝関節の屈曲・伸展軸と足関節の底屈・背屈軸、内旋・外旋軸を2点の計測点を通る軸とする目的で、これらの軸をそれぞれ大腿座標系のX軸、下腿座標系のX軸、足部座標系のZ軸として最初に算出した。残り的大腿座標系と下腿座標系のY軸とZ軸、足部座標系のX軸とY軸

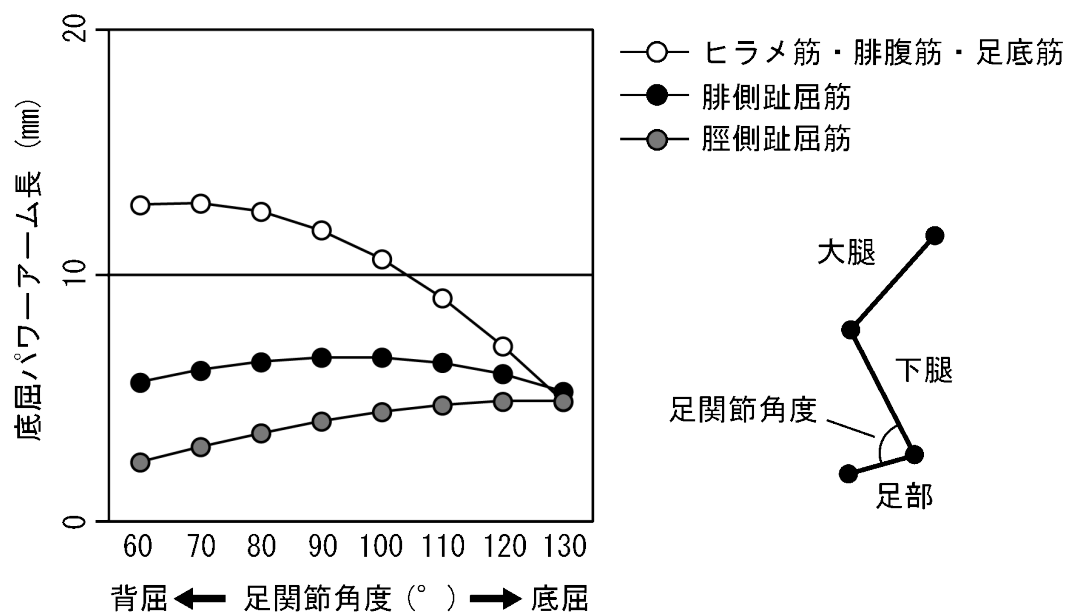
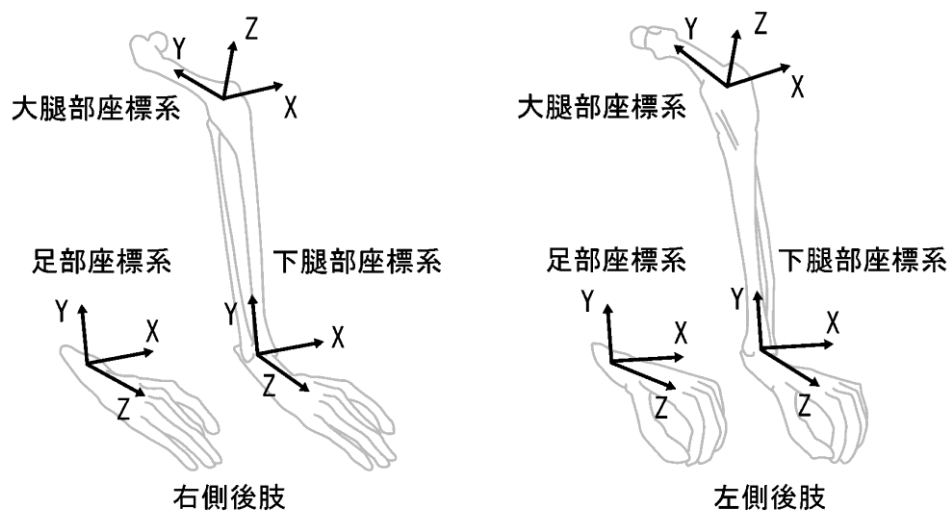


図 2.4 ニホンザルにおける底屈筋のパワーアーム長。足関節角度が変化すると筋のパワーアーム長も変化するので、種間比較をする際には関節角度を統一しなければならなかった。



大腿部座標系

原点 内側上顆と外側上顆の midpoint

X 軸 原点から内側上顆に向かう単位ベクトル (右側後肢)

原点から外側上顆に向かう単位ベクトル (左側後肢)

Y 軸 X 軸と Z 軸の外積から算出される近位部を向く単位ベクトル

Z 軸 大転子と内側上顆、外側上顆が作る平面と直交し、
前方を向く単位ベクトル

下腿部座標系

原点 内果と外果の midpoint

X 軸 原点から内果に向かう単位ベクトル (右側後肢)

原点から外果に向かう単位ベクトル (左側後肢)

Y 軸 X 軸と Z 軸の外積から算出される近位部を向く単位ベクトル

Z 軸 腓骨頭と内果、外果が作る平面と直交し、前方を向く単位ベクトル

足部座標系

原点 内果と外果の midpoint

X 軸 踵骨隆起、第 2・5 中足骨頭が作る平面に直交し、足背を向く
単位ベクトルと Z 軸の外積で定義される単位ベクトル

Y 軸 X 軸と Z 軸の外積で定義される足背を向くベクトル

Z 軸 原点から第 3 中足骨頭に向かう単位ベクトル

原点から第 2 中足骨頭に向かう単位ベクトル (スローロリス)

図 2.5 座標系の定義。

を外積計算から求めた。

大腿座標系に対する下腿座標系の向きと下腿座標系に対する足部座標系の向き 3×3 の回転行列で表した。回転行列は基準となる座標系の XYZ 軸の成分に向きを変える座標系の XYZ 軸の成分を乗じて求められる。例えば、大腿座標系の座標系の向きに下腿座標系の向きを一致させる場合は、大腿座標系が基準となる座標系であり、下腿座標系が向きを変える座標系に相当した。

$$[R] = [\text{基準となる座標系}] \times [\text{向きを変える座標系}]$$

$$[R] = \begin{bmatrix} X_x & X_y & X_z \\ Y_x & Y_y & Y_z \\ Z_x & Z_y & Z_z \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} X_x & Y_x & Z_x \\ X_y & Y_y & Z_y \\ X_z & Y_z & Z_z \end{bmatrix}$$

[R]は回転行列を表す。大文字の XYZ はそれぞれの座標系の軸を表し、小文字の xyz は軸の成分を表す。例えば、Yz は Y 軸の Z 成分を表す。

$$[R] = \begin{bmatrix} X_x & X_y & X_z \\ Y_x & Y_y & Y_z \\ Z_x & Z_y & Z_z \end{bmatrix}$$

回転行列の要素はこのようになる。ここでは大文字の XYZ は基

準となる座標系の座標軸を表し、小文字の xyz は向きを変える座標系の座標軸を表す。例えば、 Yz は基準となる座標系の Y 軸の xyz 成分と向きを変える座標系の Z 軸の xyz 成分の行列積を意味する。この行列積は基準となる座標系の Y 軸ベクトルと向きを変えるベクトルの Z 軸ベクトルの内積に等しく、それぞれの軸はノルムが 1 なので、 Yz は基準となる座標系の Y 軸に対する向きを変える座標系の Z 軸がなす角度の余弦に等しい。

この回転行列の転置行列を向きを変える座標系に属する標点の座標に乗じれば、それらの座標は基準となる座標系と同じ向きを向いた座標系における座標に変換される。

$$[\text{向きを変換した計測点}] = [R]^t \times [\text{向きを変換する前の計測点}]$$

$$\begin{bmatrix} X'_1 & X'_2 & X'_3 & X'_4 \\ Y'_1 & Y'_2 & Y'_3 & Y'_4 \\ Z'_1 & Z'_2 & Z'_3 & Z'_4 \end{bmatrix} = [R]^t \times \begin{bmatrix} X_1 & X_2 & X_3 & X_4 \\ Y_1 & Y_2 & Y_3 & Y_4 \\ Z_1 & Z_2 & Z_3 & Z_4 \end{bmatrix}$$

XYZ は向きを変換する前の計測点座標の各成分を表す。 XYZ につく 1 から 4 の値は計測点の番号を示す。 $X'Y'Z'$ は向きを変換した後の計測点の座標を表す。

これらの一連の数値計算を繰り返し、大腿座標系に対する下腿座標系の向きと、下腿座標系に対する足部座標系の向きを統一し

た。その際、膝関節角度を屈曲・伸展 90° 、内転・外転 0° 、内旋・外旋 0° 、足関節角度を底屈・背屈 90° 、内転・外転 0° 、内旋・外旋 0° とした。

2.2.4 ロードアームとパワーアームの長さ、AMA の算出

3 次元筋配置モデルからロードアーム長、パワーアーム長、AMA を求めた。サル類の足部の機能軸は第 3 指を通るので (Morton, 1922; Hirasaki and Kumakura, 2010)、ロードアームの長さは内果と外果を通る足関節の底背屈軸から第 3 中足骨頭までの距離として算出した (図 2.6)。スローロリスは樹枝を把持し易いように第 2 指の指節骨が退縮している。第 2 指を中心として母指と外側指 (第 3 指から第 5 指) が対向して樹枝を把持することから、ロコモーション時の機能軸は第 2 指にある (Grand, 1967)。スローロリスは例外的に足関節の底背屈軸から第 2 足骨頭までの距離をロードアームの長さとした。

ほとんどの下腿筋のパワーアームの長さは骨計測からは求められない。なぜなら、足関節の関節軸周囲に 3 次元的に複雑に配置され、骨において計測可能な筋付着部から関節軸までの距離が筋のパワーアームに対応しないからである。そこで 3 次元筋配置モデルにおいて筋の作用線と足関節軸の間の垂直距離をベクト

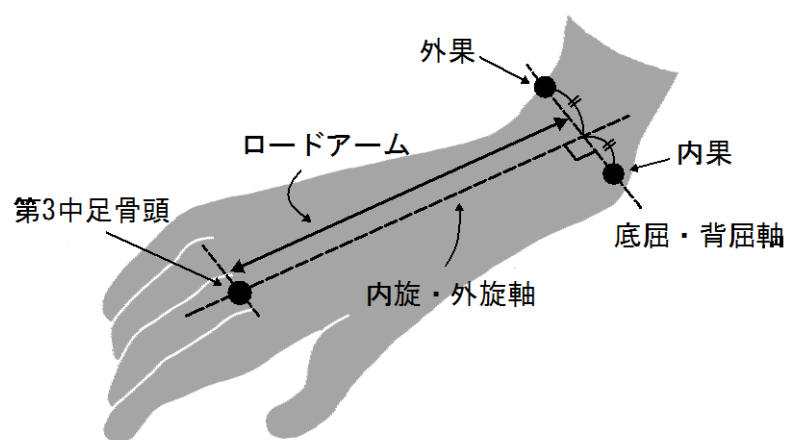


図 2.6 底屈・背屈軸と内旋・外旋軸、ロードアームを表す図。ロードアームの長さは内果と外果の midpoint から第 3 中足骨頭までの距離である。スローロリスにおいては内旋・外旋軸は第 2 中足骨頭を通る軸とし、ロードアーム長も内果と外果の midpoint から第 2 中足骨頭までの距離とした。

ル演算からパワーアーム長を算出した。

$$PAL = \boldsymbol{v} \cdot (\boldsymbol{a} \times \boldsymbol{r}) \quad (\text{Ogihara } et al., 2009)$$

PAL はパワーアーム長、 \boldsymbol{v} は筋の作用する方向を表す単位ベクトル、 \boldsymbol{a} は関節軸の方向を表す単位ベクトル、 \boldsymbol{r} は関節の中心からベクトル \boldsymbol{v} の起点に向かうベクトルである。パワーアーム長とロードアーム長は腓骨長で除して相対値とした。AMA はパワーアーム長をロードアーム長で除して求めた。

$$AMA = \frac{PAL}{LAL}$$

PAL はパワーアーム長、LAL はロードアーム長を表す。

パワーアーム長とロードアーム長、AMA に対して対応のない t 検定を行った ($\alpha=0.05$)。ワオキツネザルは統計学的検定に必要なサンプル数を確保できなかったので、検定はスローロリスとガーネットガラゴの間で行った。統計学検定には PASW STATISTICS for Windows ver.18 (SPSS 社) を使用した。

2.3 結果

2.3.1 パワーアーム

図 2.7 の 12 の下腿筋のパワーアーム長の分布を 3 種間で質的に比較すると、スローロリスとワオキツネザルはおおよそ類似した分布であった。一方で、ガーネットガラゴでは前脛骨筋と長母指伸筋の背屈パワーアームと外旋パワーアームが短く、腓腹筋の外側頭と内側頭、ヒラメ筋、足底筋の底屈パワーアームが長い傾向が認められた (図 2.7)。データの分布を特徴づけた筋は体表近くに存する筋であり、深層に存する筋のデータの分布には大きな違いは認められなかった。

スローロリスとガーネットガラゴにおける前脛骨筋と長母指伸筋の背屈パワーアームの種間差は有意であった ($p<0.05$; 図 2.8A と B)。前脛骨筋の外旋パワーアームの種間差も有意であった ($p<0.05$; 図 2.8A と B)。これらの筋のパワーアームはガーネットガラゴに比べスローロリスで長かった。形態的特殊化が進んでいないとされるワオキツネザルはスローロリスに近い値であったことから、ガーネットガラゴの系統において背屈筋のパワーアームが短縮したと考えられた。

腓腹筋の外側頭と内側頭、足底筋の底屈パワーアームもスローロリスとガーネットガラゴの間に有意な種間差が認められた

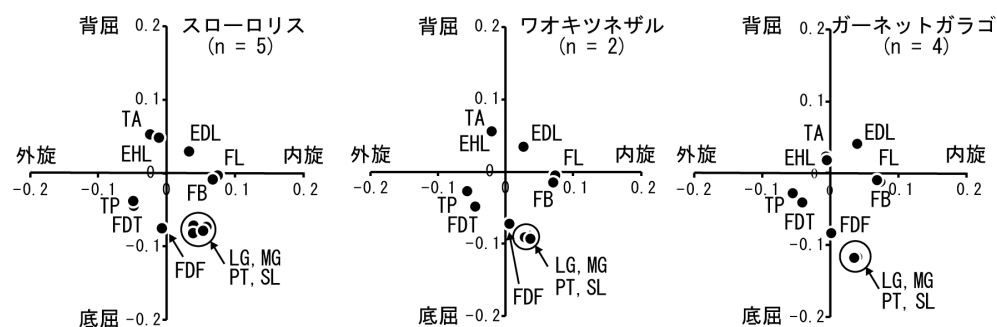


図 2.7 12 の下腿筋の底屈・背屈パワーアーム長と内旋・外旋パワーアーム長の散布図。縦軸が底屈・背屈パワーアーム長を表す。横軸が内旋・外旋パワーアーム長を表す。縦軸の正の値は背屈、負の値は底屈を表す。横軸の正の値は内旋、負の値は外旋を表す。TA:前脛骨筋、EHL:長母指伸筋、EDL:長指伸筋、FL:長腓骨筋、FB:短腓骨筋、TP:後脛骨筋、FDT:脛側指屈筋、FDF:腓側指屈筋、SL:ヒラメ筋、MG:腓腹筋内側頭、LG:腓腹筋外側頭、PT:足底筋。

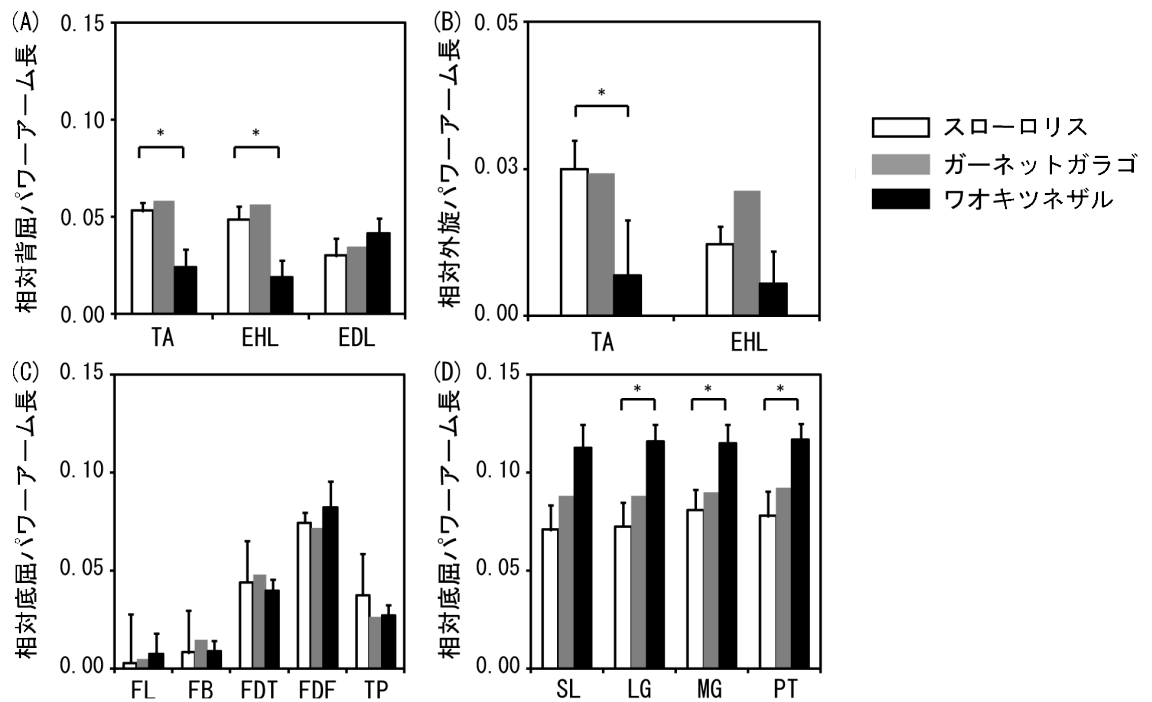


図 2.8 相対パワーアーム長の種間比較。パワーアーム長は腓骨長で除して相対値とした。(A) 前脛骨筋 (TA) と長母指伸筋 (EHL)、長指伸筋 (EDL) の背屈パワーアーム長の比較。(B) 前脛骨筋と長母指伸筋の外旋パワーアーム長の比較。(C) と (D) 底屈筋の底屈パワーアーム長の比較。長腓骨筋:FL、短腓骨筋:FB、脛側指屈筋:FDT、腓側指屈筋:FDF、後脛骨筋:TP、ヒラメ筋:SL、腓腹筋外側頭:LG、腓腹筋内側頭:MG、足底筋:PT。 **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$

($p<0.05$; 図 2.8D)。スローロリスに比べガーネットガラゴのパワーアームが長かった。

その他のパワーアームには有意な種間差は認められなかった (図 2.8C)。

2.3.2 ロードアーム

スローロリスに比べガーネットガラゴのロードアームが長かった ($p<0.01$; 図 2.9)。キツネザルはスローロリスとガーネットガラゴの中間的な長さであった。

2.3.3 AMA

全体的な傾向としてスローロリスが大きな AMA を持ち、ガーネットガラゴが小さな AMA を示した (図 2.10)。ワオキツネザルは中間的な値であった。

前脛骨筋と長母指伸筋、腓側指屈筋の AMA はガーネットガラゴに比べスローロリスで大きであった ($p<0.05$; 図 2.10A と B)。

腓腹筋の外側頭と内側頭、足底筋においてはパワーアーム長に有意な種間差が認められたものの、AMA には有意な種間差は存在しなかった (図 2.10C)。

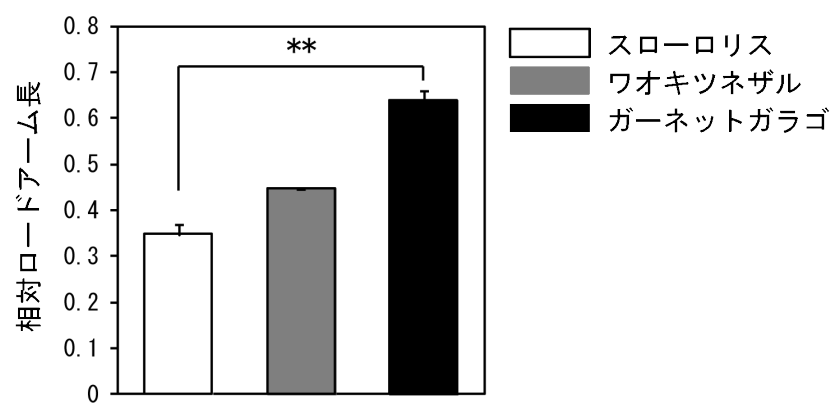


図 2.9 相対ロードアーム長の種間比較。ロードアーム長は腓骨長で除して相対値とした。**: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$

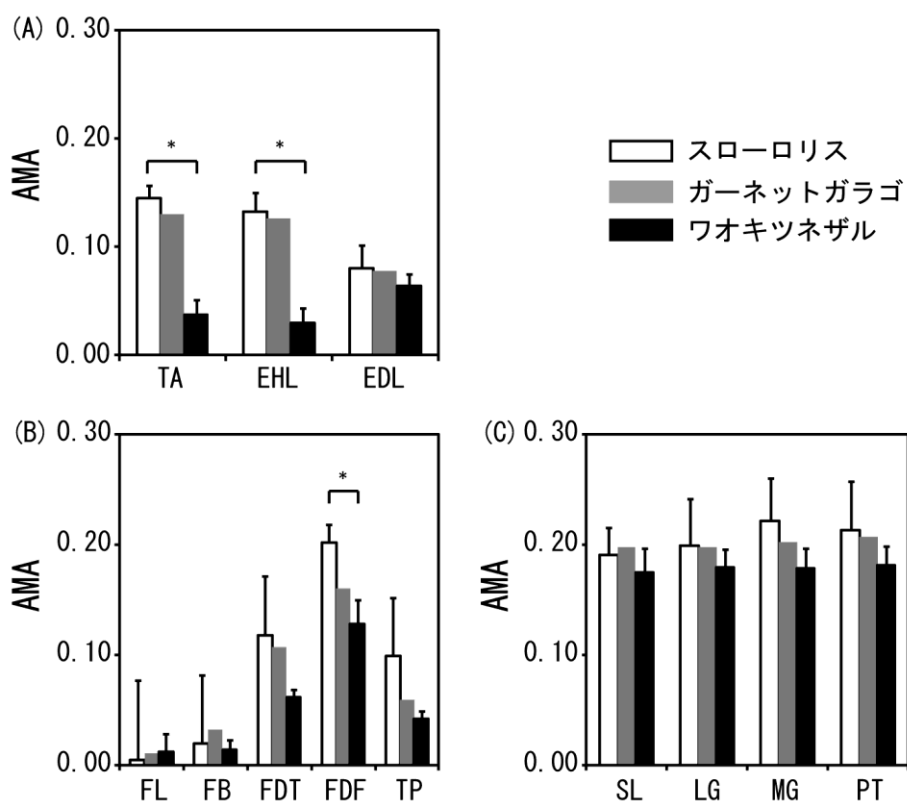


図 2.10 AMA の種間比較。(A) 背屈筋の比較。前脛骨筋:TA、長母指伸筋:EHL、長指伸筋:EDL。(B) と (C) 底屈筋の AMA。長腓骨筋:FL、短腓骨筋:FB、脛側指屈筋:FDT、腓側指屈筋:FDF、後脛骨筋:TP、ヒラメ筋:SL、腓腹筋外側頭:LG、腓腹筋内側頭:MG、足底筋:PT。 **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$

2.4 考察

2.4.1 足部プロポーションと背屈筋のパワーアーム

ガーネットガラゴの前脛骨筋と長母指伸筋の特徴的なパワーアームと AMA は足根骨のプロポーションを反映した結果である。前脛骨筋は舟状骨に停止する (Stenvens *et al.*, 1981)。長母指伸筋は前脛骨筋の停止部付近にある支帯で走行を変え、母指の末節骨に向かう (Stenvens *et al.*, 1981)。ガラゴでは踵骨と舟状骨が延長しているので (Gebo, 1993)、前脛骨筋の停止点と長母指伸筋の經由点が遠位に配置され、これらの筋の作用線と足部の長軸がなす角度が鋭くなる (図 2.11)。パワーアームは筋の作用線から関節軸までの最短距離なので (Zajac, 1992; Payne *et al.*, 2006)、前脛骨筋と長母指伸筋の作用線と足部長軸のなす角度が鋭くなるとパワーアームが短縮する (図 2.11)。ガーネットガラゴの前脛骨筋と長母指伸筋のパワーアームの短縮、および AMA の低下はガラゴ特有の骨プロポーションを反映すると考えられる。

Günther *et al.* (1991) はモホールガラゴ (*Galago moholi*) とガーネットガラゴ、ワオキツネザルを含む 5 種の霊長類を研究対象として跳躍時の後肢関節角度と角速度、支持基体反力の大きさを比較した。モホールガラゴの跳躍頻度に関する定量的データは見当たらないが、ショウガラゴと同程度の身体サイズ (約 200g) で

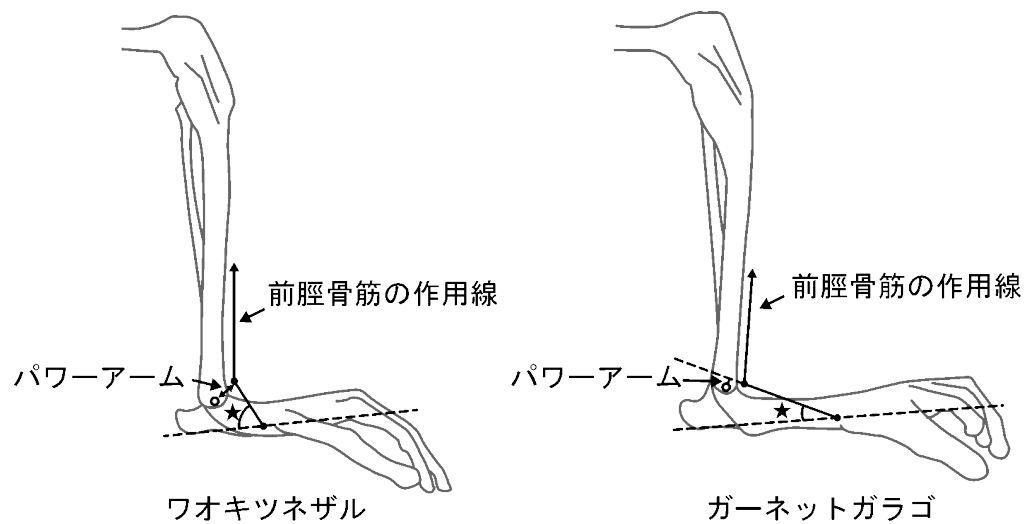


図 2.11 前脛骨筋の配置と足根骨長の関係を表す図。舟状骨が延長すると前脛骨筋が遠位に配置され、★で表した角度が小さくなる。筋配置の変化によって前脛骨筋の背屈パワーアームが短縮する。長母指伸筋は足関節周囲では前脛骨筋と並走する。長母指伸筋のパワーアーム長も同じ理由から短縮したと考えられる。

あることと (Smith and Jungers, 1997)、Harcourt and Bearder (1989) のフィールド研究から、ホモールガラゴはショウガラゴと同程度の頻度で跳躍すると考えられる。ショウガラゴはロコモーションを行った回数の内 63%を跳躍が占め、他の原猿類に比べ跳躍の頻度が高い (Gebo, 1987)。Günther *et al.* (1991) によればモホールガラゴはガーネットガラゴやワオキツネザルに比べ跳躍時に後肢関節の伸展が大きい。次いでガーネットガラゴが大きく、ワオキツネザルがもっとも小さい (Günther *et al.*, 1991)。後肢関節伸展時の角速度も同様にワオキツネザルよりもガーネットガラゴの方が大である (Günther *et al.*, 1991)。跳躍に適応した足部形態を持つ動物ほど足関節の底屈が大きく、角運動が速い。

跳躍時の底屈角度が大きければ、着地に備えて足関節を大きく、背屈しなければならない。前脛骨筋と長母指伸筋の背屈パワーアームが短ければ筋長の変化量に対して背屈角度が拡大するだけでなく、筋の収縮速度に対する背屈の角速度も速くなる。背屈筋の特徴的な力学的機構から生み出されるガーネットガラゴの背屈運動は跳躍時に適応的である可能性がある。

跳躍の力学的特徴を考慮すると、背屈筋の特徴的な機構は跳躍時の背屈運動とは別の要因によって二次的に獲得されたと考えられる。跳躍距離は後肢が離地する瞬間の身体重心の速度とテイ

クオフ角度によって決まる (Demes and Günther, 1989; Crompton *et al.*, 1993; Aerts, 1998)。動物が身体質量中心を加速できる期間は後肢が地面に接地している間に限られるので、重心の加速距離は動物の後肢長に比例する (Demes and Günther, 1989; Crompton *et al.*, 1993; Aerts, 1998; Biewener, 2003)。大きい動物は絶対後肢長が長く、重心の加速距離も長いが、跳躍者は一般的に身体サイズが小さく、後肢の絶対長が短い。当然、身体を加速できる距離が短い。跳躍者はこの力学的制約を克服するために、身体サイズに対して相対的に長い後肢を進化させてきたとされている (Hall-Craggs, 1965; Demes and Günther, 1989; Gebo, 1993; Gebo, 2011)。跳躍に適応した動物は同じ身体サイズの跳躍に適応していない動物よりも約 30% 長い後肢を持つ (Emerson, 1985; Biewener, 2003)。跳躍する両生類もそのスケーリングパターンにしたがうことが知られている (Biewener, 2003)。系統に拘わらず跳躍者が同じスケーリングパターンに収斂したことから、跳躍者にはみな同じ力学的課題が課され、跳躍者はテイクオフ時の加速距離を延長させる選択圧に曝露されていると考えられる。この後肢を延長する跳躍者の形態学的適応に舟状骨と踵骨の延長も含まれる (Hall-Craggs, 1965; Demes and Günther, 1989; Gebo, 1993; Gebo, 2011)。

前述の考察にしたがうと、ガーネットガラゴの特徴的な背屈筋の力学的機構は後肢を延長する一連の形態学的適応の副産物として獲得された形質であると考えられる (Hall-Craggs, 1965; Demes and Günther, 1989; Gebo, 1993; Gebo, 2011)。この解釈は現生のガーネットガラゴにおいて素早い背屈運動が跳躍に適応的である可能性を排除するものではない。

2.4.2 位置的行動における安定性と足関節の力学的機構

安定したブリッジングを行う能力によって樹枝と樹枝の間を安全に移動できればスローロリスの適応度は高まる。また、前肢で周囲の環境を探索する時にスローロリスが行うカンチレバーリングの安定性もスローロリスの適応度を高める要因である。なぜなら、位置的行動における安定性が高まれば樹上での移動範囲が広がり、力学的に安定した姿勢で食物を獲得できるからである。

スローロリスが行うカンチレバーリングでは身体の質量中心が足部から離れた位置にある (図 2.1)。重力は支持基体と接触している足部を支点として、転落を誘発する力のモーメントを生み出す。重力のモーメントは支点となる足部から質量中心までの距離と比例するので、転落を防ぐには後肢関節に大きな筋力が必要とされる。それと同時に、支持基体を強く把持する必要もある。

スローロリスの腓側指屈筋はカンチレバーリングに求められる安定性を確保する上で重要な役割を果たす。なぜなら、腓側指屈筋は足関節の底屈と足指の把握運動に同時に関わるからである。腓側指屈筋の高い AMA は樹枝の間を安定して移動するための適応として獲得された形態学的特徴であると考えられる。

2.4.3 跳躍と底屈筋の力学的機構

Emerson (1985) は、跳躍者は跳躍時に体重に対して相対的に大きな力を発揮するにも拘わらず、底屈筋のロードアームが長いことを指摘し、大きな筋力と長いロードアームは機能的に整合する特徴ではないと述べた (Emerson, 1985)。Demes and Günther (1989) は身体サイズの影響を考慮することで Emerson (1985) が指摘した不整合性を論理的に説明できるとした。Demes and Günther (1989) が指摘したのは、跳躍時に持ち上げなければならない体重は身体質量と正比例 (体重 \propto (身体質量)³) であるが、筋張力は身体質量の 2/3 乗に比例するので (筋張力 \propto (身体質量)²)、体重が増大するにつれて相対筋張力が低下する点である。

$$\text{相対筋張力} \propto \frac{\text{筋張力}}{\text{身体質量}} \propto (\text{身体質量})^{-\frac{1}{3}}$$

跳躍者は基本的に身体サイズが小さいので相対筋張力が大きく、長いロードアームによる筋力の低下を補うことができる (Demes and Günther, 1989)。

その他にも、跳躍時の支持基体の「しなり」を利用することや (Demes *et al.*, 1995; Demes *et al.*, 1999)、最適なテイクオフ角度で離地することで (Crompton *et al.*, 1993) 跳躍者は小さな筋力で効率的に跳躍できる可能性も示唆されている。Demes *et al.* (1995) と Demes *et al.*, (1999) では跳躍に適応的な形質を持たない種と跳躍者を形態学的に分類し (Napier and Walker, 1967)、跳躍時における原猿類の支持基体反力が種間で比較されている。これらの研究で興味深い点は跳躍時と着地時の支持基体として樹枝を模した弾力性のある支持基体を用いた点である。跳躍時と着地時の支持基体反力の大きさを体重で除して相対値とすると、跳躍者の方が体重で標準化した支持基体反力が小さかった (Demes *et al.* 1995; Demes *et al.*, 1999)。この結果は弾力性のない平らな支持基体上で計測された値と対照的であった (Günther *et al.*, 1991)。

跳躍では 45°のテイクオフ角度で離地するのが最も効率的であるとされる (Crompton *et al.*, 1993)。Crompton *et al.* (1993) は跳躍頻度が低い霊長類では跳躍時のテイクオフ角度が 45°よりも低い、跳躍者は最適な 45°の角度で離地することを明らかにした。

これらの先行研究から、大きな底屈筋力が必要であるにも拘わらず跳躍者が長いロードアーム長を持つという Emerson (1985) のいう機能的な不整合は、身体サイズによる解釈 (Demes and Günther, 1989) や「しなり」の利用 (Demes *et al.*, 1995; Demes *et al.*, 1999)、最適なテイクオフ角度 (Crompton *et al.*, 1993) から説明される。

本研究のパワーアーム長の計測値からも跳躍者の長いロードアームを力学的に克服するための形態学的特徴が示唆される。Emerson (1985) がいうように、確かにガーネットガラゴのロードアームは長く ($p < 0.01$; 図 2.9)、筋力産生効率が低下する可能性を指摘できるが、実際にはパワーアームも長い ($p < 0.05$; 図 2.8D)。ガーネットガラゴの底屈筋の AMA は他の 2 種と有意な種間差はないことから (図 2.10C)、跳躍者のロードアームは質量中心の加速距離を延長する強い選択圧に曝露されるものの、ロードアームと共にパワーアームも延長することで筋力産生効率の低下を補っていると考えられる。身体サイズや支持基体の「しなり」、テイクオフ角度だけでなく、足関節の機構にも筋力低下を補う機構が存在するのである。

第 3 章 身体サイズとロコモーション様式が 足関節の AMA に及ぼす影響

3.1 緒言

動物が位置を移動する際に必要な筋力は身体質量と比例する。一方、骨格筋が発揮できる筋張力は身体質量の $2/3$ 乗に比例するので、相対筋張力は身体質量が大きくなるにつれて相対的に低下する。常に重力の影響下にある陸棲動物においては、身体質量と筋張力の増加率の差を補うための運動学的もしくは形態的な適応方略が存在する (Biewener, 1989; Biewener, 2005)。その代表的な適応方略が「身体サイズの大きい動物ほど四肢を伸展して effective mechanical advantage (EMA) を増大させ、小さい筋張力で身体を支える (Biewener, 1989)」というものである (Biewener, 1989; Polk, 2002; Young, 2009; Patel *et al.*, 2013)。また、形態学的な適応として、筋のパワーアームがアロメトリックに延長する場合もある (Young, 2005; Fellmann, 2012; Gálvez-López and Casinos, 2012)。

他方、跳躍やブリッジングなどの特徴的なロコモーション様式は足関節の力学的機構に反映される (Thorpe *et al.*, 1999; Payne *et al.*, 2006; Goto and Kumakura, 2013)。霊長類の四足歩行は倒立振

り子モデル (Biewener, 2006)、懸垂行動は振り子モデル (Fleagle, 1974; Oka *et al.*, 2010)、跳躍は弾道方程式から導かれる放物線によって (Crompton *et al.*, 1993) それぞれ異なるモデルで表される。つまり、ロコモーション様式におうじて、霊長類が経験する力の大きさや力の質的な違いが存在する。四足歩行では身体を支持、推進するために足関節において底屈筋が抗重力的に働くが、懸垂行動では底屈筋は抗重力的に活動する頻度が低い。跳躍では重力に反して質量中心を上方へ加速させなければならない。これらのロコモーション時に経験する力の大きさや質的な差異が足関節の力学的機構に反映されている可能性が高い。

本研究における問題意識は、足関節の力学的機構には身体サイズとロコモーション様式の 2 つの要因が影響しており、足関節機構に認められる種間変異の原因を身体サイズへの適応に求めるべきか、種独自の生態学的要因のどちらに求めるべきかが不明瞭であることである。これら 2 つの要因を分析的に統制した上でロコモーション様式と足関節の力学的機構の正確な対応関係を明らかにすることが本研究の主な目的である。

本研究のもう 1 つの目的はサル類について身体サイズと足関節のテコのレバーの長さの関係を記述することである。霊長類の足関節のテコのレバーの長さのスケールリングパターンに関するデ

ータは乏しい状況にある。サル類の四肢骨 (Jungers, 1985)、オナガザル科の霊長類の足根骨と中足骨、指節骨 (Strasser, 1992)、原猿類の中手骨と中足骨 (Lemelin and Jungers, 2007)、踵骨 (Boyer *et al.*, 2013) など骨の長さに関するスケーリング研究は行われているが、これらのスケーリングパターンから生じる力学的性質の変化についてはどの先行研究でも触れられていない。

本研究では、ロコモーション様式が異なり、身体サイズの変異幅を含むサル類を対象として、まず体重に対する足関節のテコ長の全体的なスケーリングパターンを記述する (目的 1)。そして全体的な傾向からの逸脱を各種独自の適応を反映する種間差とみなし、機能的解釈を試みる (目的 2)。

3.2 方法

3.2.1 データ収集

スローロリス (*Nycticebus coucang*; $n = 5$)、ワオキツネザル (*Lemur catta*; $n = 2$)、ガーネットガラゴ (*Otolemur garnettii*; $n = 4$)、コモンリスザル (*Saimiri sciureus*; $n = 3$)、ジェフロイクモザル (*Ateles geoffroyi*; $n = 3$)、オマキザル (*Cebus*; 種は不明; $n = 1$)、カニクイザル (*Macaca fascicularis*; $n = 2$)、ニホンザル (*Macaca fuscata*; $n = 7$)、マントヒヒ (*Papio hamadryas*; $n = 2$)、シロテテナ

ガザル (*Hylobates lar*; $n = 2$) の計 31 個体を用いた。これらの標本は大阪大学大学院人間科学研究科生物人類学研究分野にて 10%ホルマリン水溶液で灌流固定し、液浸保存されていたものであった。研究に使用した標本に形態学的奇形は認められなかった。

第 2 章と同様の方法で各霊長類種の 3 次元筋配置モデルを作成した。ロコモーション時に足関節運動に伴う筋活動が確認される前脛骨筋とヒラメ筋に注目した (Courtine *et al.*, 2005)。これらの筋は筋質量が大きくロコモーション時の粗大な運動を生み出す。ヒラメ筋は身体を支持する抗重力筋である。本研究では前脛骨筋とヒラメ筋のパワーアーム長とロードアーム長、AMA を求めた。第 2 章で大半の下腿筋の回旋パワーアームには有意な種間差が認められなかったことから、第 3 章は底屈と背屈のパワーアームだけを分析対象とした。

これらの変数の算出方法は第 2 章に倣った。本研究においても雄雌を含む各種の平均値を算出した。個体数が 1 個体であったオマキザルは 1 個体のデータを使用した。

本研究では身体サイズを表す値として体重を用いた。自然死した個体は死亡するまでに体重が減少することが多いので、標本情報に記載されている体重は個体の生理的な値を反映していない可能性が高かった。その一方で、体幹の長さは死亡時に変動しに

くいので、体幹長は身体サイズの指標に適しているが、本研究では標本状態からすべての個体の体幹長を計測することができなかった。したがって、先行研究によるデータの蓄積が多く信頼性の高い資料を参照しやすい体重を使用した。体重が分からない個体については先行研究から引用した (Smith and Jungers, 1997)。

3.2.2 回帰分析

体重の変化に対するテコの長さ *anatomical mechanical advantage (AMA)* の変化を量的に記述する目的で、体重を説明変数、テコのレバーの長さもしくは *AMA* を目的変数とする回帰分析を行った。身体構造に関する諸変数は身体サイズの増加に伴い指数関数的に変化することが知られているので、回帰分析を行う上で体重とテコのレバーの長さ、*AMA* の自然対数を取り、線形モデルが当てはまるデータに変換した (Garland *et al.*, 1992)。以降の回帰分析はすべて自然対数の値を使用した。

最初に体重を説明変数、ロードアーム長と筋のパワーアーム長を目的変数とする回帰分析を行った。その後、体重を説明変数、前脛骨筋ヒラメ筋の *AMA* を目的変数とする回帰分析を行った。回帰分析においては回帰直線の傾きと 95%信頼区間、分散説明率、残差を算出した。回帰直線の傾きが本研究サンプルにおける体重

と足関節の力学的機構の全体的な関係を表すと考えられた。一方、残差は各種独自の適応を反映すると考えられた。

回帰直線の傾きの 95%信頼区間がアイソメトリーを示す傾きを含むかによって、体重と足関節の力学的機構の関係を評価した。体重は体積に比例するので、体重を説明変数、パワーアーム長とロードアーム長を目的変数とした回帰分析では傾き 0.33 がアイソメトリーを表す傾きと考えられた（長さは体積の 1/3 乗に比例するため）。95%信頼区間が 0.33 を含む場合をアイソメトリー、0.33 を含まない場合をアロメトリーとした。アロメトリーのなかでも傾きが 0.33 よりも大きい場合を正のアロメトリー、傾きが 0.33 よりも小さい場合を負のアロメトリーとした。

足関節の AMA を目的変数とした回帰分析では傾き 0.00 がアイソメトリーを表す傾きであった。なぜなら、AMA はパワーアーム長をロードアームで除した無次元量であったからである。0.00 が 95%信頼区間に含まれる場合をアイソメトリー、含まない場合をアロメトリーと判定した。アロメトリーのなかでも傾きが 0.00 よりも大きい場合を正のアロメトリー、0.00 よりも傾きが小さい場合を負のアロメトリーと判定した。

回帰分析においては II 型回帰直線を求めた。II 型回帰直線は 2 変量の線形的関係 ($y = ax + b$) を記述するための分析方法である

(Garland *et al.*, 1992; Warton *et al.*, 2006; Smith, 2009)。より一般的に用いられる I 型回帰直線、言い換えれば最小自乗回帰直線は回帰直線と目的変数の間の残差を最小とする回帰直線であり、説明変数の残差については分析上考慮されない。本研究内容ではロードアーム長やパワーアーム長、AMA の種間変異が分析に含まれないことになる。一般的に I 型回帰直線の傾きは過小に算出される傾向があるとされる (Warton *et al.*, 2006; Smith, 2009)。一方、II 型回帰直線は説明変数と目的変数の残差を最小とする回帰直線を求める。具体的には、図 3.1 に示した CDE が作る三角形の面積の総和を最小とする直線を求める (図 3.1; Smith, 2009)。目的変数の残差を分析に含むので、II 型回帰直線は 2 変量の線形的関係の記述に用いられる (Garland *et al.*, 1992; Warton *et al.*, 2006; Smith, 2009)。本研究では II 型回帰直線の標準化主軸回帰直線を求めた。標準化主軸回帰分析は 2 変量の単位の影響を除くためにデータを標準化した上で II 型回帰分析を行う方法である (Warton *et al.*, 2006; Smith, 2009)。

回帰直線の妥当性を検証する目的で予測値 (体重) と残差の相関係数を算出した。予測値と残差の相関係数は無相関検定によって検定した ($\alpha = 0.05$)。帰無仮説は「相関係数は 0 に等しい」であった。帰無仮説が棄却された場合は予測値 (体重) と残差の間

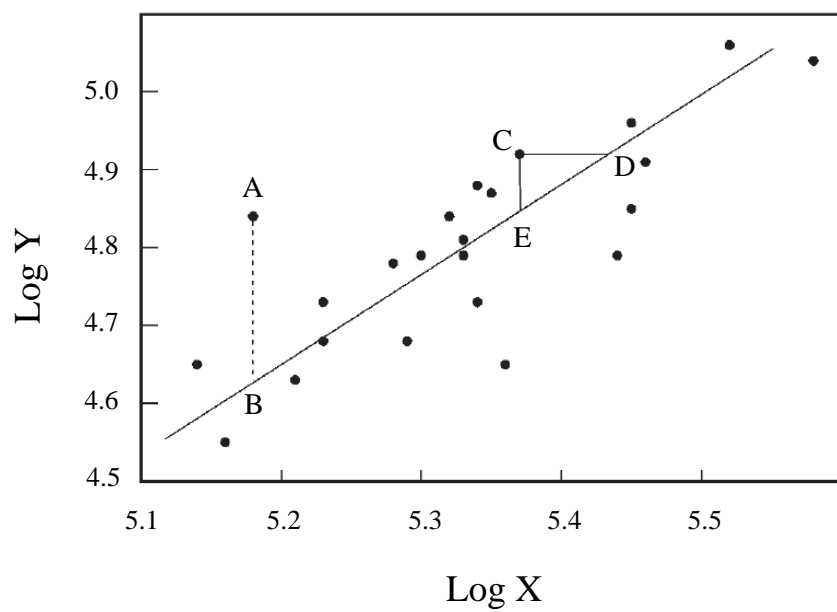


図 3.1 II 型回帰分析と I 型回帰分析の違いを表す図 (Smith, 2009)。II 型回帰分析においては CDE に囲まれる面積を最小とする直線を求める。最小自乗回帰では A-B 間距離の和を最小とする。

に有意な相関関係があることが示唆された。その場合はデータが線形モデルに適合していない可能性が指摘されるので、非線形モデルを当てはめるか、線形モデルで説明できるデータにデータを変換しなければならないとされる (Garland *et al.*, 1992)。

3.2.3 残差分析

回帰直線からの逸脱の大きさを表す残差は各種独自の適応を反映すると考えられた。残差が大きいことは体重とテコのレバーの全体的な傾向に比べテコのレバーが長いこと、もしくは AMA が大きいことを示した。反対に残差が小さいことは全体的な傾向に比べテコのレバーが短いこと、もしくは AMA が小さいことを意味した。

残差の大きさを統計学的に検定する目的で、残差の平均値を 0、標準偏差を 1 に標準化し標準化残差とした。標準化残差が正規分布にしたがうことをシャピロ-ウィルク検定 ($\alpha = 0.05$) で確認した。シャピロ-ウィルク検定における帰無仮説は「標準化残差は正規分布にしたがう」であった。シャピロ-ウィルク検定で帰無仮説が採択されるのであれば、標準化残差の分布は標準正規分布によって近似できると考えられた。標準化残差の正規性に統計学的根拠が存在した場合には標準正規分布に基づいて確率密度を

求め、有意水準 ($\alpha=0.10$) と比較した。

身体構造の変異は多くが連続的な変異であるため、有意な種間差と明確な基準を設けることは困難であった。したがって、1つの目安として標準正規分布において有意水準 0.10 に相当する値、1.65 と -1.65 を標準化残差が上回るか下回る場合に有意な種間差と判定した。

3.3 結果

3.3.1 身体質量と足関節機構の全体的傾向

体重を説明変数、ロードアーム長を目的変数とした回帰分析では分散説明率は 0.85 であった。前脛骨筋のパワーアーム長を目的変数とした回帰分析では分散説明率は 0.84、ヒラメ筋のパワーアーム長を目的変数とした場合は 0.80 であった (表 3.1; 図 3.2)。これらの結果はテコのレバーの長さの種間変異の約 8 割が体重の変異によって説明されることを意味した (表 3.1; 図 3.2)。

ロードアームは体重に対してアイソメトリーであった (傾きの 95%信頼区間は 0.22-0.42)。前脛骨筋のパワーアームは体重に対して正のアロメトリーであった (傾きの 95%信頼区間は 0.53-1.05)。ヒラメ筋のパワーアームは体重に対してアイソメトリーであった (傾きの 95%信頼区間は 0.29-0.63)。

表 3.1 各霊長類種の個体数および諸変数の平均値。

種	個体数	体重 (g)	ロード アーム長 (mm)	前脛骨筋		ヒラメ筋	
				パワー アーム長(mm)	メカニカル アドバンテージ	パワー アーム長(mm)	メカニカル アドバンテージ
ワオキツネザル	2	2525	50.4	6.4	0.13	9.6	0.19
スローロリス	5	678*	29.2 (2.1)	3.5 (0.3)	0.12 (0.01)	4.8 (1.0)	0.16 (0.03)
ガーネットガラゴ	4	886 (159)	49.0 (2.0)	1.3 (0.4)	0.03 (0.01)	8.3 (1.1)	0.17 (0.02)
コモンリスザル	3	721 (68)*	35.4 (3.7)	3.5 (1.0)	0.10 (0.02)	4.3 (2.2)	0.12 (0.07)
ジェフロイクモザル	3	7960 (312)*	82.1 (3.8)	16.1 (2.6)	0.20 (0.03)	10.2 (3.4)	0.12 (0.04)
オマキザル	1	3500*	58.9	8.3	0.14	10.4	0.18
カニクイザル	2	5475*	59.3	12.5	0.21	13.7	0.23
ニホンザル	7	7962 (2162)	63.1 (4.8)	14.0 (3.1)	0.22 (0.04)	17.4 (0.1)	0.28 (0.05)
マントヒヒ	2	9250	81.7	13.0	0.16	18.3	0.22
シロテテナガザル	2	5900*	65.2	13.8	0.21	10.5	0.16

図中の * は平均値を算出する際に Smith and Jungers (1997) から引用した体重が含まれることを示す。

表 3.2 回帰分析の結果。

	傾き	切片	95% 信頼区間	分散説明率
ロードアーム	0.32	1.45	0.22 – 0.42	0.85**
前脛骨筋 パワーアーム	0.80	-4.40	0.53 – 1.05	0.84**
ヒラメ筋 パワーアーム	0.46	-1.41	0.29 – 0.63	0.80**

	傾き	切片	95% 信頼区間	分散説明率
前脛骨筋 AMA	0.61	-6.88	0.26 – 0.95	0.52*
ヒラメ筋 AMA	0.25	-3.73	0.07 – 0.43	0.22 ^{ns}

説明変数はすべて身体質量である。分散説明率については F 検定

を用いて統計学的検定を行った。* : $p < 0.05$ 、** : $p < 0.01$

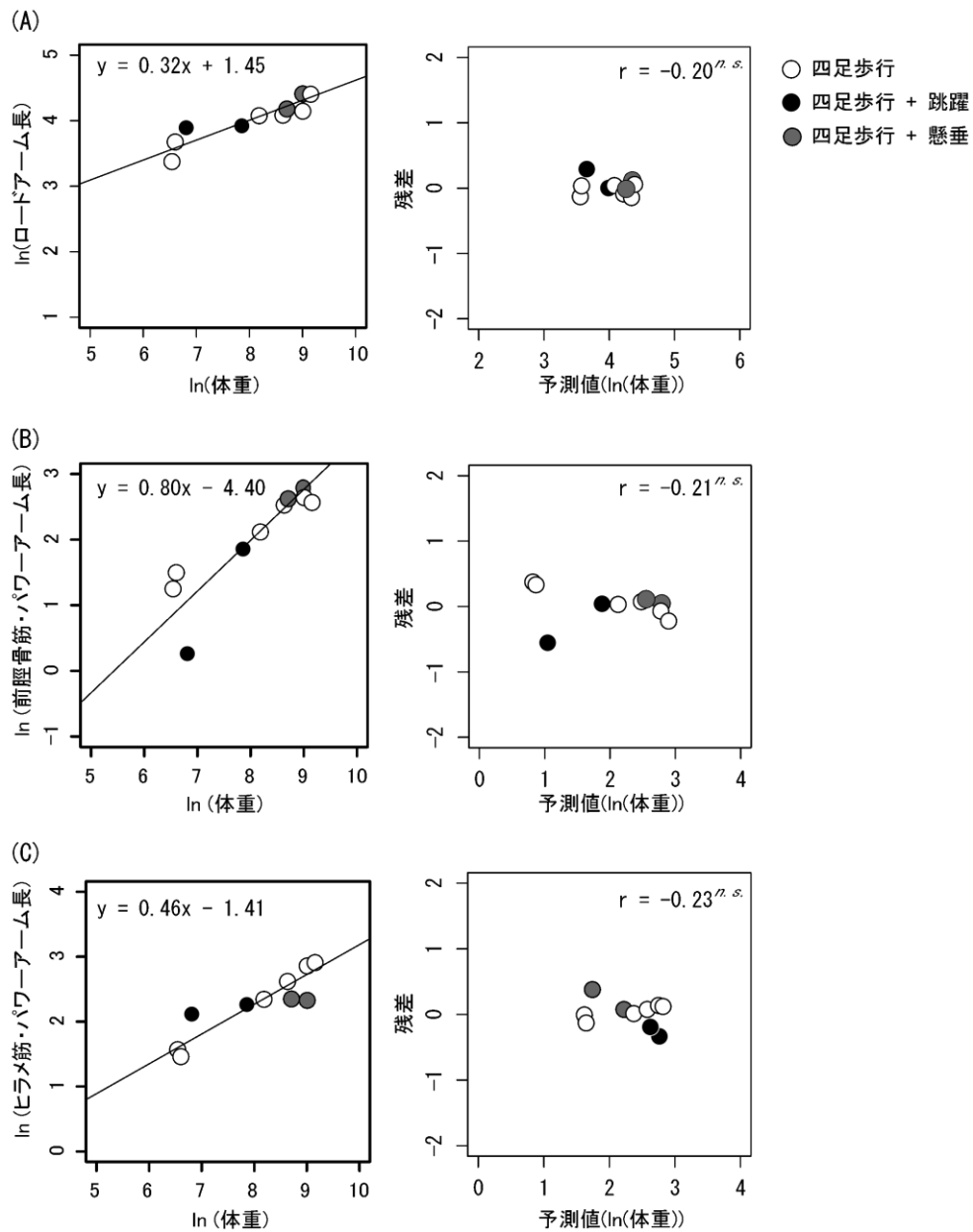


図 3.2 身体質量に対するテコの長さの回帰直線。(A) ロードアーム長 (左図)、(B) 前脛骨筋のパワーアーム長 (左図)、(C) ヒラメ筋のパワーアーム長 (左図) を目的変数とする回帰分析結果。(A) (B) (C) の右図は残差と予測値 (身体質量) の相関を示す。

体重を説明変数、ヒラメ筋の AMA を目的変数とした回帰分析から得られた傾きの 95%信頼区間は 0.07-0.43 であった (表 3.2; 図 3.3)。前脛骨筋の AMA を目的変数とした場合、回帰直線の傾きの 95%信頼区間は 0.26-0.95 であった。前脛骨筋とヒラメ筋の AMA は体重に対して正のアロメトリーであった。これらの結果は前脛骨筋とヒラメ筋のパワーアームの延長率がロードアームの延長率よりも大きいことを示唆した。本研究の研究対象の全体的な傾向として、体重が増大すると前脛骨筋とヒラメ筋は足関節において力学的に有利な機構を持つようになると考えられた。

なお、体重に対するテコの長さの回帰式と、体重に対するメカニカルアドバンテージの回帰式から得られた予測値と残差はすべて無相関であった。すべての回帰式は分析手続き上妥当な式であった (Garland *et al.*, 1992)。

3.3.2 標準化残差における有意な種間差

前脛骨筋とヒラメ筋の AMA においてスローロリス、ガーネットガラゴ、ジェフロイクモザルは特徴的な値を示した (図 3.4)。スローロリスは前脛骨筋の AMA が体重に対して大きく、反対にガーネットガラゴは小さかった (図 3.4)。ヒラメ筋の AMA はジェフロイクモザルで有意に小さかった (図 3.4)。特徴的なロコモ

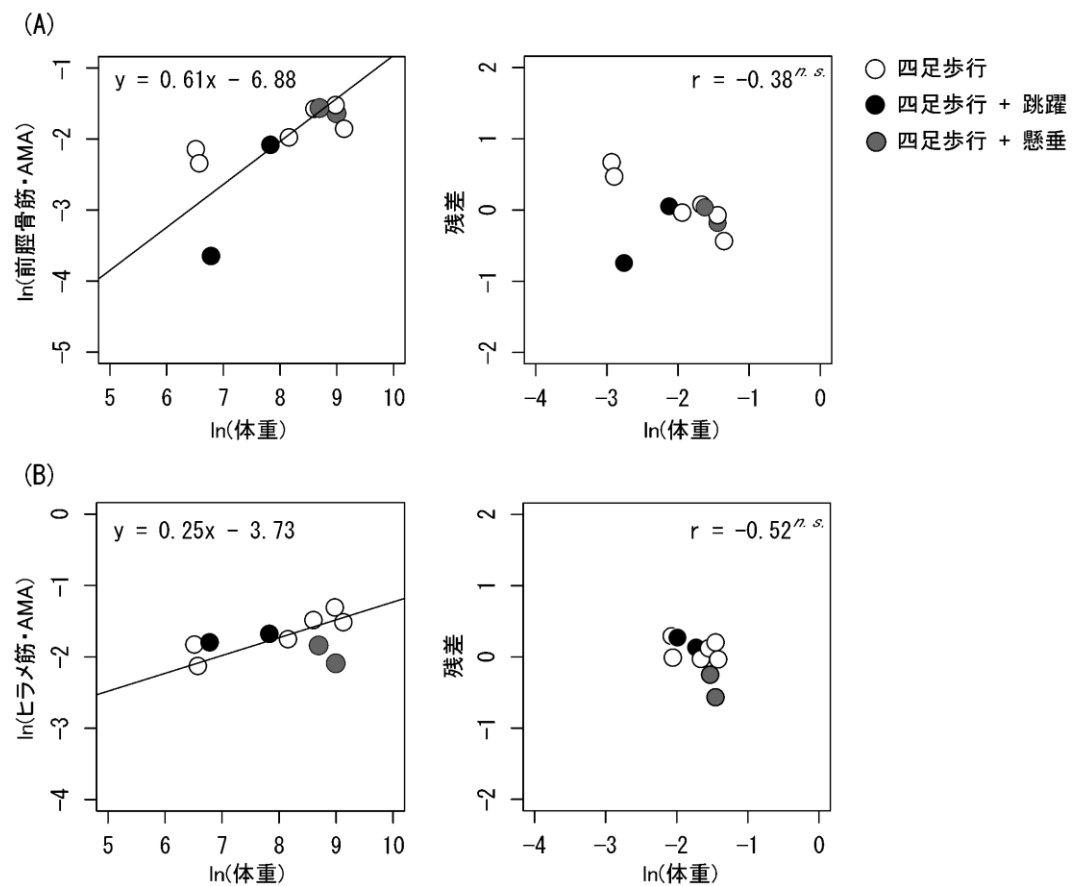


図 3.3 身体質量に対する AMA の回帰直線。(A) 前脛骨筋の AMA (左図)、(B) ヒラメ筋の AMA (左図) を目的変数とした場合の回帰分析結果。(A) (B) の右図は残差と予測値 (身体質量) の相関関係を示す。

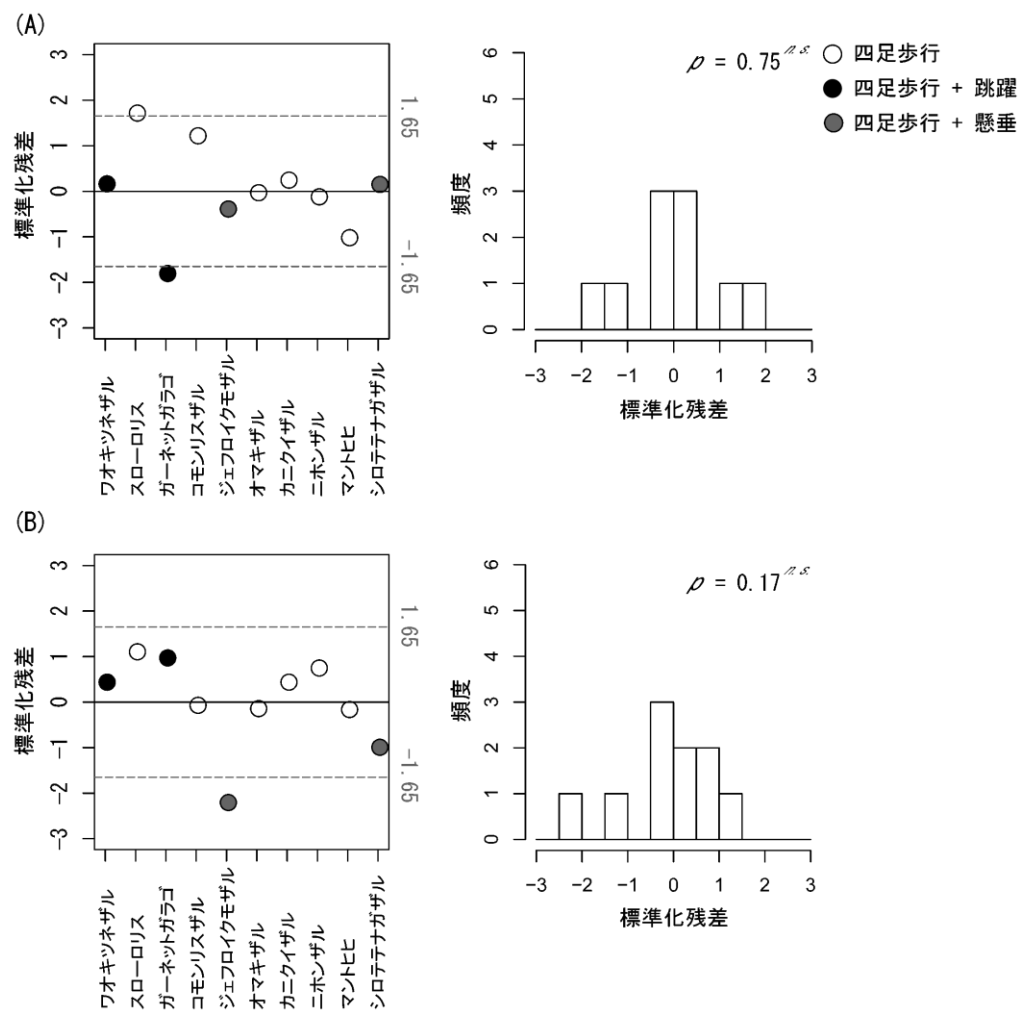


図 3.4 体重と AMA の回帰分析から得られた標準化残差。(A)前脛骨筋の AMA の標準化残差 (左図)。(B) ヒラメ筋の AMA の標準化残差 (左図)。(A) (B) の右図は標準化残差の正規性を示す。

ーションを行うガーネットガラゴ（跳躍）、ジェフロイクモザル（懸垂）、スローロリス（緩慢な四足歩行）の 3 種が有意な種間差を示したことは、標準化残差の種間差はロコモーション様式によって説明されることを示唆した。

ガーネットガラゴではロードアームが体重に対して有意に長く、前脛骨筋のパワーアームは体重に対して有意に短かった（図 3.5）。ガーネットガラゴはヒラメ筋のパワーアームも体重に対して有意に長かったが、長いロードアームによって相殺され、AMA の値にはパワーアームの長さが反映されなかった（図 3.5）。

ジェフロイクモザルのロードアームには種間差が認められなかったことから、ヒラメ筋の小さな AMA はパワーアームが体重に対して短いことに由来すると考えられた（図 3.5）。

3.4 考察

3.4.1 身体サイズと足関節の力学的機構の関係

ロードアームと前脛骨筋およびヒラメ筋のパワーアームの種間変異は約 8 割が身体サイズの種間変異によって説明された。身体サイズの影響を除いた標準化残差の種間差はロコモーション様式によって説明された。これらの結果はロードアームとパワーアームの種間変異を生む第 1 の要因は身体サイズであり、第 2 の

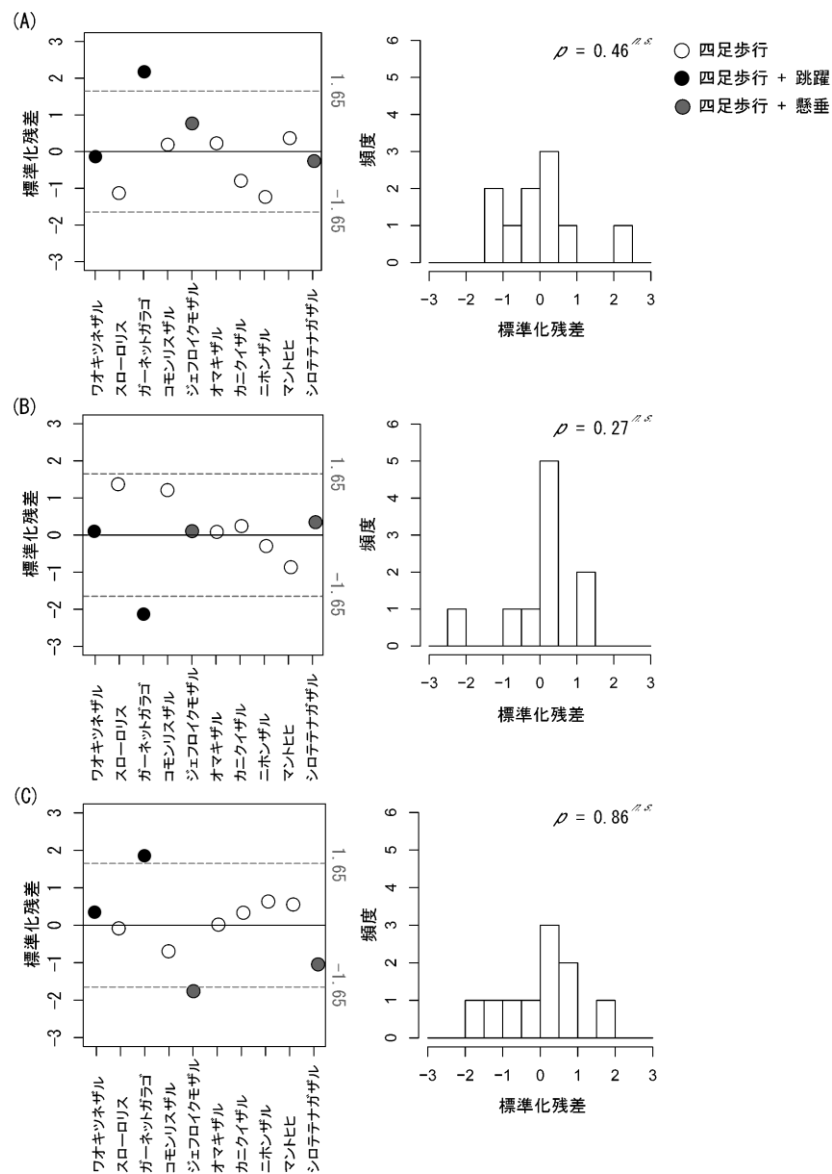


図 3.5 体重とテコのレバーの長さの回帰分析から得られた標準化残差。(A) ロードアーム長の標準化残差(左図)。(B) 前脛骨筋のパワーアーム長の標準化残差 (左図)。(C) ヒラメ筋のパワーアーム長の標準化残差 (左図)。(A) (B) (C) の右図は標準化残差の正規性を示す。

要因がロコモーション様式であることを示唆する。

本研究対象では身体サイズが大きい種の方が小さい種よりも、足関節において前脛骨筋とヒラメ筋が高い筋力産生効率を有すると考えられた。前脛骨筋とヒラメ筋の AMA について身体サイズに対する回帰直線を求めると、ヒラメ筋に関する分散説明率は小さな値を示した。この分散説明率は統計学的に有意な値ではなく、その上 95%信頼区間の下限値が 0.07 と非常に小さかった (表 3.2)。95%信頼区間が 0.00 を含まないので、ヒラメ筋の AMA は正のアロメトリーと判定されるものの、本研究から得られたヒラメ筋のスケーリングパターンに関する統計学的根拠は弱い。

前脛骨筋の AMA とパワーアーム長は身体サイズに対して正のアロメトリーであった (表 3.2; 図 3.3)。舟状骨と踵骨の長さが減少すれば前脛骨筋の配置が変化し、パワーアームが延長すると考えられるが (第 2 章; Goto and Kumakura, 2013)、身体サイズに対してロードアーム長はアイソメトリーなので (表 3.2; 図 3.2)、身体サイズに対する相対的な足部長は変わらない。しかし、ロードアーム長を構成する中足骨と足根骨が異なるスケーリングパターンにしたがえば、前脛骨筋の停止が近位に移動しつつも、ロードアームの相対長は一定に保たれる可能性がある。これが当てはまるのは、中足骨が身体サイズに対して正のアロメトリーであり、

足根骨が身体サイズに対して負のアロメトリーである場合である。

Boyer *et al.*, (2013) によれば、踵骨遠位部の長さは身体サイズに対して負のアロメトリーある。踵骨遠位部の長さは足関節軸から踵骨の前端までの長さであり、ロードアームの一部を構成する。Boyer *et al.* (2013) は原猿類から類人猿を含む真猿類、化石種を対象としており、身体サイズの変化に伴う踵骨のプロポーシヨンの変化はすべての霊長類に一般化できるとしている。

Lemelin and Jungers (2007) は原猿類では中足骨長は身体サイズに対して正のアロメトリーであることを報告している。原猿類のスケーリングパターンが真猿類にまで一般化できると仮定すれば、Boyer *et al.* (2013) と Lemelin and Jungers (2007) のデータから、前脛骨筋のパワーアームと AMA の正のアロメトリーは足部プロポーシヨンの変化から説明できる可能性がある。

前脛骨筋とヒラメ筋の AMA の正のアロメトリーはどの霊長類にも認められる霊長類の全体的傾向を表していると考えられるが、本研究においてはこれらのスケーリングパターンの具体的な機能に言及せず、各変数間の関係を記述するに留める。

3.4.2 ガーネットガラゴとスローロリスの足関節の力学的機構

ガーネットガラゴについて 3 つの結果が得られた。1) ロードアームが有意に長いこと、2) 前脛骨筋のパワーアームが短く、前脛骨筋の AMA が小さいこと、3) ヒラメ筋のパワーアームが長い、ヒラメ筋の AMA には種間差が認められなかったことである。1) と 2) の形質は跳躍時の加速距離を延長するために足部が修飾された結果である (第 2 章)。また、3) の特徴は長いロードアームによる底屈筋の筋力低下を免れるための、形態的適応である (第 2 章)。本研究で得られた 1) と 2)、3) の結果は第 2 章の考察を支持する結果であったと考えられる。

身体サイズの影響を除くとスローロリスでは前脛骨筋の AMA が有意に大きいことが明らかとなった。足関節の底屈作用を持つ腓側指屈筋が大きな AMA を持つことと合わせると (第 2 章)、スローロリスでは背屈筋と底屈筋の両方に大きな AMA を持つ筋が存在することになる。これはスローロリスの緩慢な四足歩行やブリッジングとカンチレバーリングなどの位置的行動に高い安定性が必要とされることを反映する特徴であると考えられる。腓側指屈筋と前脛骨筋が同時に活動すれば足関節角度は強固に維持され、カンチレバーリングやブリッジングにおいて足関節に安定性をもたらす。安定したブリッジングとカンチレバーリングは樹

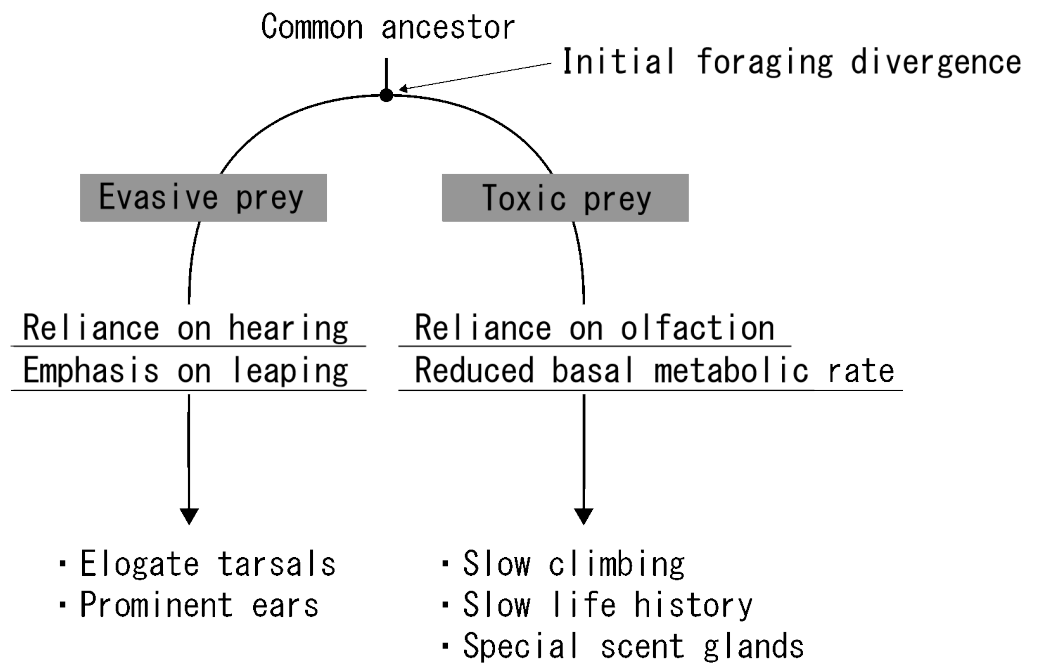
上の移動効率や採食効率を向上させると同時に、樹枝の間を移動する際の転落の危険性を低下させると考えられる。

3.4.3 ガラゴとロリスのロコモーション様式と食性

系統的に近いロリス類とガラゴ類は位置的行動が全く異なる (Crompton *et al.*, 1987; Gebo, 1987; Rasmussen and Nekaris, 1998)。

ロリス類は緩慢に移動し、ガラゴ類は跳躍を中心とするロコモーションレパートリーで素早く移動する。この位置的行動の差異は共通祖先において生じた食性の変化と関係するとされる (図 3.6; Rasmussen and Nekaris, 1998)。具体的には被食者 (昆虫) の防衛方略の差異が捕食者 (ロリス類もしくはガラゴ類) の捕食方略の差異を生み、それらが位置的行動に反映された (Rasmussen and Nekaris, 1998)。

共通祖先から現生ガラゴ類へと至る系統は運動性の高い昆虫 (チョウなど) を捕食した。これらの昆虫は捕食者から素早く逃避して身を守るので、捕らえるには素早いロコモーションが必要とされた (図 3.6; Rasmussen and Nekaris, 1998)。ガラゴ類は跳躍を含む素早いロコモーションで被食者を捕まえるようになった。また、被食者の位置を特定する上で聴覚への依存度を高めたとされる。現生ガラゴが長い足根骨と相対的に大きい耳殻を持つのはこ



Rasmussen and Nekaris (1998) を改変

図 3.6 ガラゴ類とロリス類の種分化に関する Rasmussen and Nekaris (1998) の説。Rasmussen and Nekaris (1998) は被食者（昆虫）の僅かな防衛方略の差異がガラゴ類とロリス類の分化を促したとする。

のためである (図 3.6; Rasmussen and Nekaris, 1998)。

一方、ロリス類へと至る系統は運動性の低い昆虫 (幼虫など) を捕食の対象とした。これらの昆虫の運動性は低いが体内に毒を持つことで身を守るので、ロリス類は被食者の有毒物質に対処しなければならなかった (図 3.6; Rasmussen and Nekaris, 1998)。現生ロリスに認められる低い基礎代謝率は (Rasmussen and Izard, 1988; Weins *et al.*, 2006) 有毒物質を持つ食物を採る哺乳類に全般的に認められる特徴である (MacNab, 1984)。有毒物質を摂取する動物の代謝率が低い理由は明らかではないが、有毒物質を取り込む総量を抑えるために、採食量を少なくすることと関係するという説がある (Rasmussen and Izard, 1988; Weins *et al.*, 2006)。摂取カロリーが少ないので、カロリー消費を低くすることでカロリー収支を合わせているのである。この説によれば、ロリスではカロリー消費量を低く保つ上で緩慢なロコモーション様式が適応的な行動であったとされる (Rasmussen and Nekaris, 1998)。その他にもロリスの緩慢な四足ロコモーションはロリスが捕食者から身を守るための位置的行動であるという考察やロリスが被食者 (昆虫) に気付かれないように近づくためのロコモーション様式であるという主張も存在する (Nekaris, 2001)。これらの主張は互いに排他的ではなく、スローロリスのロコモーション様式には食

物連鎖におけるロリスの適応方略が反映されていることを示唆する。

現生のスローロリスは採食時間の多くを植物性の食物の採食に費やし動物性の食物に割く時間が他のロリスに比べ相対的に少ないので (Nekaris, 2001)、前述の Rasmussen and Nekaris (1998) の進化シナリオは一見当てはまらないように思える。しかし、ロリス類の一種であるホソロリス (*Loris lydekkerianus lydekkerianus*) は野生下で観察された採食行動の内 96%が動物性の食物の採食と関係する (Nekaris, 2005)。ゴールデンプットー (*Arctocebus calabarensis*) も昆虫食の割合が高く、有毒物質を持つ幼虫を採食する (Fleagle, 2013)。現生のスローロリスは昆虫食の割合は比較的低い、ロリス類は基本的には昆虫食の割合が高い動物群なので、現生スローロリスの食性がロリス類の中で派生的と考えれば共通祖先は昆虫を食べていたとするのが妥当である。Rasmussen and Nekaris (1998) はロリス類とガラゴ類の共通祖先において昆虫食の割合が低いとしても、捕食する昆虫の種類さえ異なれば彼らが提唱する進化シナリオは成立するとしている。

Rasmussen and Nekaris (1998) のシナリオによればガラゴとロリスの位置的行動の差異は被食者の防衛方略に由来する一連の食性適応の差異を反映する。これらの一連の適応にスローロリス

の前脛骨筋と前章で示した腓側趾屈筋の高い AMA が含まれると考えられる。

3.4.4 ジェフロイクモザルの足関節の力学的機構

霊長類の特徴的な懸垂行動の 1 つがブラキエーションである。テナガザルが行うブラキエーションは振り子モデルによって近似される (Fleagle, 1974; Oka, 2010)。Oka *et al.*, (2010) はシロテナガザルのブラキエーションでは立脚相において手部による支持の下を身体が通過する時に最も進行方向への速度が速く、身体が上方へ上がるにつれて速度が減少し、身体が最も高い位置にある時に速度が最も遅くなることを示した。このデータはブラキエーションが振り子の運動に非常に近いことを示唆する (Oka *et al.*, 2010)。Fleagle (1974) もブラキエーションは振り子に近似されると主張し、位置エネルギーと運動エネルギーの効率的な交換によって移動効率を高めていると主張した。

ブラキエーションの振り子モデルは四足歩行の倒立振り子モデルとは上下が反対なので、四肢筋の抗重力的作用に違いがあると考えられる。四足歩行では重力によって関節が屈曲されるのを防ぐために伸筋群が抗重力的に活動するが、ブラキエーションでは身体を懸垂するので伸筋群は重力に抗する必要がない。ブラキ

ーションに限らず懸垂行動は伸筋群に求められる機能が四足歩行とは異なる。

ジェフロイクモザルの四足歩行と懸垂行動を伴う移動方法の頻度はそれぞれ 52%と 25%である (Cant, 1986)。この数値はロコモーションが生起した回数に対して各ロコモーション様式が観察された割合である。なお、懸垂行動は樹枝先端近くに実る果実を採食する時や樹木の間を移動する時に生起される頻度が高い (Cant, 1986)。他の四足性霊長類は四足歩行もしくは四足走行の頻度が 80%から 90%を占めることを考慮すれば、ジェフロイクモザルの四足歩行と走行の頻度が低く、懸垂行動の頻度が相対的に高いと言える。したがって、ジェフロイクモザルの後肢は身体支持の役割を求められる頻度が低いので、ヒラメ筋において高い筋力産生効率を持つ必要がない。ジェフロイクモザルのヒラメ筋の低い AMA は抗重力的活動の頻度が低いことと関連すると考えられる。

ヒラメ筋のパワーアームが短ければ筋が短縮した際に筋長の変化量に対して大きな関節角度変化が生じる (Zajac 1992; Thorpe *et al.*, 1999; Payne *et al.*, 2006)。また、単位時間当たりで考えれば筋の収縮速度に対する関節の角速度も向上する (Zajac, 1992; Thorpe *et al.*, 1999; Payne *et al.*, 2006)。この関節機構は樹上

ロコモーションに適応的である。なぜなら、樹上ロコモーションにおいては支持基体の配置に応じて四肢を三次元的に動かす必要があるからである (Dumbar and Badam, 2000)。例えば、樹上性の霊長類は脛骨が捻転して足部が外転し (Turley *et al.*, 2011)、距骨頭が内外側に広く足部の内外転の運動範囲が大きい (Kanamoto *et al.*, 2011) など樹枝を把持しやすい位置に足部をおくための適応として解釈される形質が多く存在する。Turley *et al.* (2011) は脛骨遠位関節面の種間変異を説明する要因として、身体サイズと系統的影響に加え、常習的に利用する支持基体（地面か樹枝か）の差異を挙げた。樹上では樹枝の配置に合わせて柔軟に四肢の配置を変えられる関節可動性が関節に求められるのである。

まとめると、ジェフロイクモザルのヒラメ筋の短いパワーアームは2つの要因によって獲得されたと考えられる。1つは抗重力的活動の頻度の減少であり、もう1つは樹上において広い関節可動範囲が求められることである。

本研究結果ではシロテテナガザルのヒラメ筋のパワーアームと AMA の標準化残差に統計的に有意な変異は認められなかったが、その値はジェフロイクモザルに次いで小さく、クモザルと同じ傾向を示した。系統に拘わらず懸垂行動を共通のロコモーション

ンレパートリーに含むシロテテナガザルにも類似した傾向が認められたことは前述の考察を支持する。

3.4.5 クモザルのロコモーション様式と食性

クモザルが懸垂行動を行う適応的な点は四足歩行よりも樹上での移動速度が速いこと (Cant, 1986)、懸垂によって樹枝の間の広い間隔を渡れるので目的地まで直線的な経路を選択できること (Cant, 1992; Cannon and Leighton, 1994) の 2 点が挙げられる。クモザルの 1 日の移動距離は同所性霊長類のホエザルと比較して非常に長い (Estrada, 1984; Strier, 1987; Symington, 1988)。例えばクロクモザル (*Ateles paniscus*) の 1 日の遊動距離は 1977m である (Symington, 1988)。また、ウーリークモザル (*Brachyteles arachnoides*) は 1 日に 1283m 移動する (Strier, 1987)。ホエザルについては Estrada (1984) がマントホエザル (*Alouatta pilliata*) の 1 日の平均遊動距離は 123m であるとしている。クモザルの 1 日の移動距離は速いロコモーションと樹枝と樹枝の間を渡たる能力の高さが反映されていると考えられる。

クモザルとホエザルの移動距離の差異は食性の違いを反映する (Strier, 1992)。クモザルはホエザルに比べ身体サイズが大きいにも拘わらず果実を中心に食べる (Strier, 1992)。ホエザルは身体

サイズが相対的に小さいが、葉を中心に食物を採る (Strier, 1992)。身体サイズの大きな種は葉を主に食べ、身体サイズの小さい種は昆虫や果実など栄養価の高い食物を食べるという霊長類の一般的傾向とは対照的である (Strier, 1992)。ホエザルは容易に手に入る栄養価の低い葉を食べ、1日の移動距離を短くしてロコモーションにかかるコストを抑える。一方、クモザルは散在する栄養価の高い果実を食べる。当然、移動距離が長くなりロコモーションに大きなコストがかかるが、それは果実の高い栄養価によって埋め合わせられる (Strier, 1992)。クモザルの食性の適応は広い行動範囲を必要とするものであり、速い移動手段である懸垂行動の進化と懸垂行動に適応した解剖学的な基盤なしには獲得されない。採食効率を高めるために同所性霊長類と食い分ける上で、クモザルは行動範囲を広げる必要があり (Strier, 1992)、懸垂行動による速いロコモーション様式が選択され、後肢関節の伸筋群は抗重力的な活動の必要性が減少した。また、樹上を移動するためには高い関節の可動性が必要とされた。果実食への適応を中心とするロコモーション様式の選択と身体構造の修飾がクモザルが短いヒラメ筋のパワーアームと小さい AMA を獲得した背景と考えられる。

第 4 章 ニホンザルの身体発達に伴う 足関節の AMA の変化

4.1 緒言

霊長類の未成獣は外敵に襲われる危険性が高く、成獣に比べ高い選択圧に曝される (Young, 2005; Herrel and Gibb, 2006; Young, 2009, Young *et al.*, 2010; Fellmann, 2012)。筋の発達が未熟な未成獣は力学的に有利な関節のテコ機構を持ち、霊長類の関節の anatomical mechanical advantage (AMA) は身体発達と負のアロメトリーの関係であるとされる (Young, 2005; Herrel and Gibb, 2006; Young, 2009; Young, 2010)。このスケーリングパターンは未成獣の未熟な筋骨格系を補うための成長的变化とみなされる (Young, 2005; Young, 2009)。

Young (2005) はシロガオオマキザル (*Cebus albifrons*) とフサオマキザル (*Cebus apella*) を研究対象として、肘関節における上腕二頭筋と上腕三頭筋の AMA のスケーリングパターンを調査した。上腕二頭筋と三頭筋の AMA は身体質量に対して負のアロメトリーであった (Young, 2005)。

Fellmann (2012) はアカゲザル (*Macaca mulatta*)、ニホンザル

(*Macaca fuscata*)、カニクイザル (*Macaca fascicularis*) の上腕二頭筋と上腕三頭筋の肘関節における AMA が体重に対して正のアロメトリーであることを示した。

Young (2005) と Fellmann (2012) の結果は一致しなかった。Young (2005) の上腕二頭筋と上腕三頭筋の AMA が身体サイズに対して負のアロメトリーであるという結果は、成獣に比べ未成獣の方が高い筋力産生効率を有することを意味する。Young (2005) はオマキザルの未成獣では木登りや懸垂の頻度が成獣に比べ高いことと、未成獣は母親の腹部にしがみついた移動に頼ることを挙げ、これらの運動には前肢の屈筋の活動が必要であることを指摘した。そして、木登りや懸垂、母親へのしがみつきへの適応として未成獣は相対的に高い AMA を持つと考察した (Young, 2005)。この考察が正しければ、Fellmann (2012) が示したマカクにおける AMA も負のアロメトリーを示すはずである。なぜなら、マカクの未成獣もオマキザルと同じように成獣に比べ木登りに費やす時間が長いからである (Dunbar and Badman, 1998; Wells and Turnquist, 2001)。2つの研究の結果が整合しないことから、AMA のスケーリングパターンは未成獣特有のロコモーションレパートリーを反映するのではなく、他の要因を反映する可能性が示唆

される。

足関節の AMA のスケーリングパターンを考える上で注目すべき要因は姿勢である。多くの霊長類は大腿骨や上腕骨、脛骨と腓骨、尺骨と橈骨などの長骨は身体サイズと正のアロメトリーの関係にあるが、手部や足部の前後長はアイソメトリーもしくは負のアロメトリーであるとされる (Turnquist and Wells, 1994; Young, 2009)。Young (2009) はそのスケーリングパターンは霊長類に限らず哺乳類における全般的傾向であると主張したが、その論文に引用された動物種はイエネコ (*Felis domesticus*) を除き、半蹠行性もしくは蹠行性の霊長類やげっ歯類が中心であった。蹠行性のイエネコでは足部を構成する中足骨長は正のアロメトリーである (Peters, 1983; Young, 2009)。これらの種間差は足部の成長パターンの違いに姿勢の差異が反映されることを示唆する。

足部長が身体サイズに対してアイソメトリーもしくは負のアロメトリーであることは半蹠行性の霊長類の足関節の機構に重大な力学的結果をもたらす可能性がある。半蹠行性動物と蹠行性動物の足関節のロードアームの長さは足部長にほぼ一致するので (Young, 2009)、足関節を底背屈させても effective mechanical advantage (EMA) のロードアームは変わらない (図 4.1)。つまり、

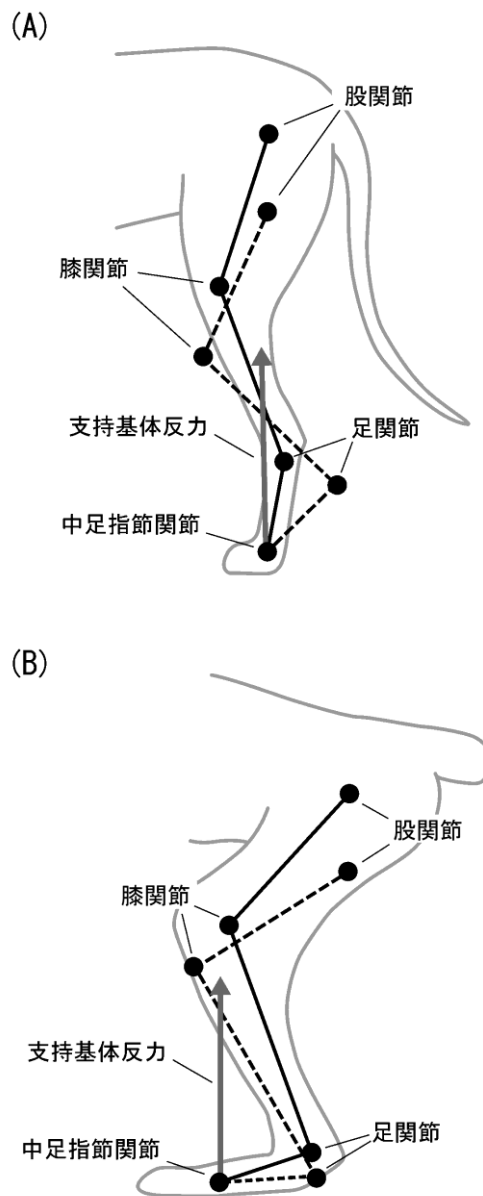


図 4.1 趾行性動物と半蹠行性動物の姿勢。趾行性動物は足関節が屈伸すると関節と支持基体反力の間の距離が変化し、関節の力学的機構が変化する。半蹠行性のサル類では姿勢の変化は足関節の力学的機構に反映されない。

成長と共に身体サイズが増大して相対筋張力が低下しても、半蹠行性もしくは蹠行性動物は姿勢を変えることで関節における筋力産生効率を向上させることができない。運動学的に関節の機構を変える余地のない半蹠行性動物と蹠行性動物において足部長が身体サイズと負のアロメトリーの関係にあることは、ロードアームを相対的に短縮させることで、足関節における筋力産生効率を形態学的に向上させる機能的意義を持つ可能性がある。

本研究では Young (2009) が示した半蹠行性動物と蹠行性動物の足部長のスケーリングパターンがもたらす力学的効果を明らかにすることを目的とする。その目的のために「半蹠行性動物の足部長の負のアロメトリーは足関節の機構を力学的に有利にする」という仮説を検証する。具体的には成長途上の未成熟個体を含む半蹠行性のニホンザルを研究対象とし、身体サイズに対する足関節のロードアーム長とロードアーム長、AMA のスケーリングパターンを明らかにする。前述の仮説が正しければ、半蹠行性のニホンザルのロードアーム長は身体サイズに対して負のアロメトリーであり、なおかつ足関節の AMA は身体サイズに対して正のアロメトリーとなることが期待される。

4.2 方法

4.2.1 データ収集

オスのニホンザルを 15 個体、メスのニホンザルを 15 個体、計 30 個体のニホンザルの後肢を使用した (図 4.2)。本研究で使用したニホンザルはすべて大阪大学人間科学研究科生物人類学研究分野に所蔵された液浸標本であった。それらの標本は自然死後に 10%ホルマリン水溶液で灌流固定を行い、10%ホルマリン水溶液中に保存されていた。標本の状態が著しく損なわれた個体は本研究には用いなかった。

ニホンザルの成長段階は 5 段階に分けられる。出生から離乳までを幼児期 (0 歳～0.5 歳)、離乳から性成熟までをコドモ期 (0.5 歳～4 歳もしくは 5 歳)、性成熟から永久歯列の完成までが思春期 (4 歳もしくは 5 歳～7 歳)、永久歯列の完成から身体成長の終わりまでが青年期 (7 歳～10 歳)、10 歳以降をオトナ期 (10 歳～) である (濱田, 2006)。運動学的に重要な発達上のイベントはロコモーションの独立と身体的成長の停止である。ニホンザルは生後 6 カ月でロコモーションが完成するとされるので (Nakano, 1996)、本研究ではロコモーションの発達の影響を除外する目的で、ロコモーションが自立していない 0.5 歳未満の未成熟個体は使用しな

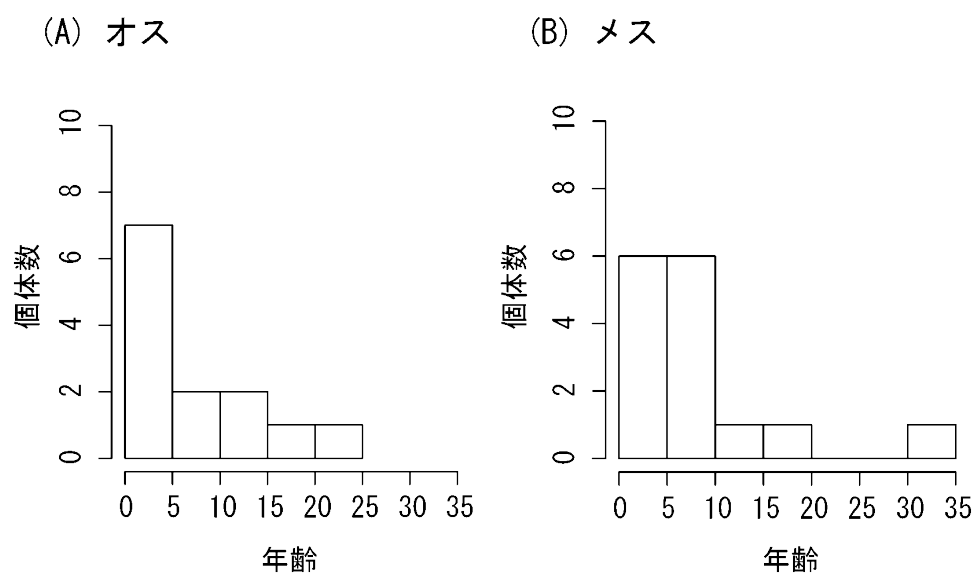


図 4.2 研究に使用したニホンザルの年齢ごとの標本数。オス、メスそれぞれ 15 個体を研究に使用した。オスの 2 個体は年齢が不明だったので、ヒストグラムに含まなかった。

かった。

第 2 章の方法に倣い下腿筋配置の三次元モデルを作成した。第 3 章と同じ方法でモデルから前脛骨筋とヒラメ筋の底背屈パワーアーム長とロードアーム長、AMA を算出した。

自然死個体の死亡時体重は個体の生理的な体重を反映しない可能性が高いので、本研究では身体サイズの指標として体幹長を用いた。Turnquist and Kessler (1989) は半野生のアカゲザル 661 個体の体重と体幹長、四肢セグメント長を横断的に計測した。このデータは個体数の多さから信頼のおけるデータであると言える。このデータにおける体重と体幹長の関係を II 型回帰分析で分析すると 0.33 の傾き (アイソメトリー) が得られた (図 4.3)。アカゲザルでは体幹長と体重は正比例であることから、体幹長は身体サイズを表す値として有用な計測値であると考えられた。アカゲザルと系統的に非常に近く、ロコモーションレパートリーが類似するニホンザルにおいても体幹長は体重に対してアイソメトリーである可能性が高いので、本研究では Turnquist and Kessler (1989) のデータを根拠として身体サイズを表す値として体幹長を使用した。

体幹長を計測する際には標本の仰臥位に置き、脊柱を伸展させ

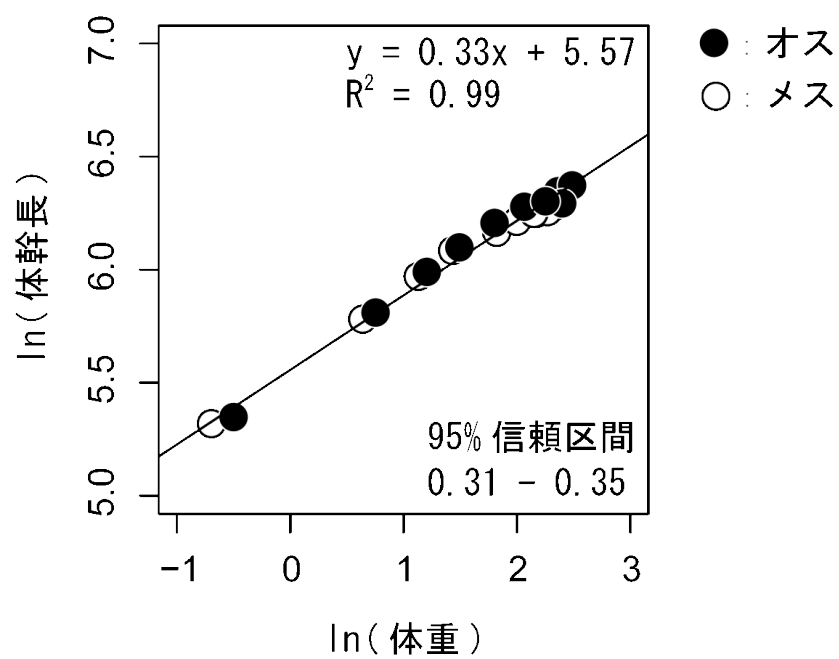


図 4.3 アカゲザルにおける体重と体幹長の回帰直線 (Turnquist and Kessler, 1989)。体幹長は体重に対してアイソメトリーである。

た状態で触角計を用いて胸骨切痕と恥骨結合上縁の2点間距離を計測した。

4.2.2 データ分析

前脛骨筋とヒラメ筋のパワーアーム長、ロードアーム長と体幹長の自然対数をとった。体幹長を説明変数、ロードアーム長もしくはパワーアーム長を目的変数とするII型回帰直線を求め、傾きの95%信頼区間および分散説明率を算出した。説明変数と目的変数が共に長さであったので、傾き1.00がアイソメトリーを表した。回帰直線の傾きの95%信頼区間が1.00を含む場合をアイソメトリー、95%信頼区間が1.00よりも大きい場合は正のアロメトリー、小さい場合は負のアロメトリーと判定した。

体幹長を説明変数、前脛骨筋もしくはヒラメ筋のAMAを目的変数とする回帰分析を行い、回帰直線の傾きの95%信頼区間と分散説明率を求めた。目的変数が無次元量であったので、0.00がアイソメトリーを示す傾きであった。したがって、95%信頼区間が0.00を含む場合をアイソメトリー、0.00よりも大きい場合を正のアロメトリー、0.00よりも小さい場合を負のアロメトリーと判定した。

4.3 結果

標本データに記載されていた死亡時体重に対する体幹長の回帰直線の傾きは、オスでは 0.35、メスでは 0.42 であった (図 4.4)。本研究で得られた傾きが Turnquist and Kessler (1989) の傾きよりも大であったのは、死亡時体重を使用したために体重が生理的な体重よりも過小に計測されたことに由来する可能性があった。

体幹長、ロードアーム長、前脛骨筋とヒラメ筋のパワーアーム長の絶対値は 10 歳以後にはおおよそ一定となった (図 4.5)。

体幹長を説明変数、パワーアーム長もしくはロードアーム長を目的変数とする回帰分析の結果から、ロードアーム長は体幹長に対して負のアロメトリーであり (図 4.6 A; 表 4.1)、前脛骨筋とヒラメ筋のパワーアーム長は体幹長に対してアイソメトリーであった (図 4.6 C と D; 表 4.1)。これらのスケーリングパターンに性差は存在しなかった。

ニホンザルでは身体サイズが増加すると前脛骨筋とヒラメ筋のパワーアームはアイソメトリックに変化した。それに対して、ロードアーム長はアロメトリックに変化し、体幹長が延長するにつれて相対的に短くなった。

体幹長と AMA の関係を分析すると、前脛骨筋とヒラメ筋の

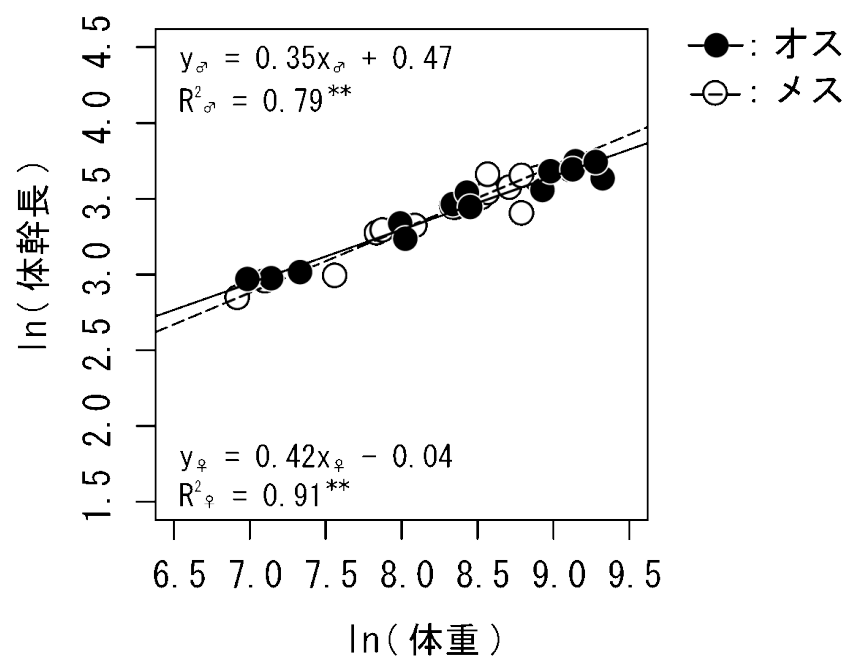


図 4.4 体重に対する体幹長の回帰直線。オスとメスの体幹長は体重に対してアイソメトリーであった。

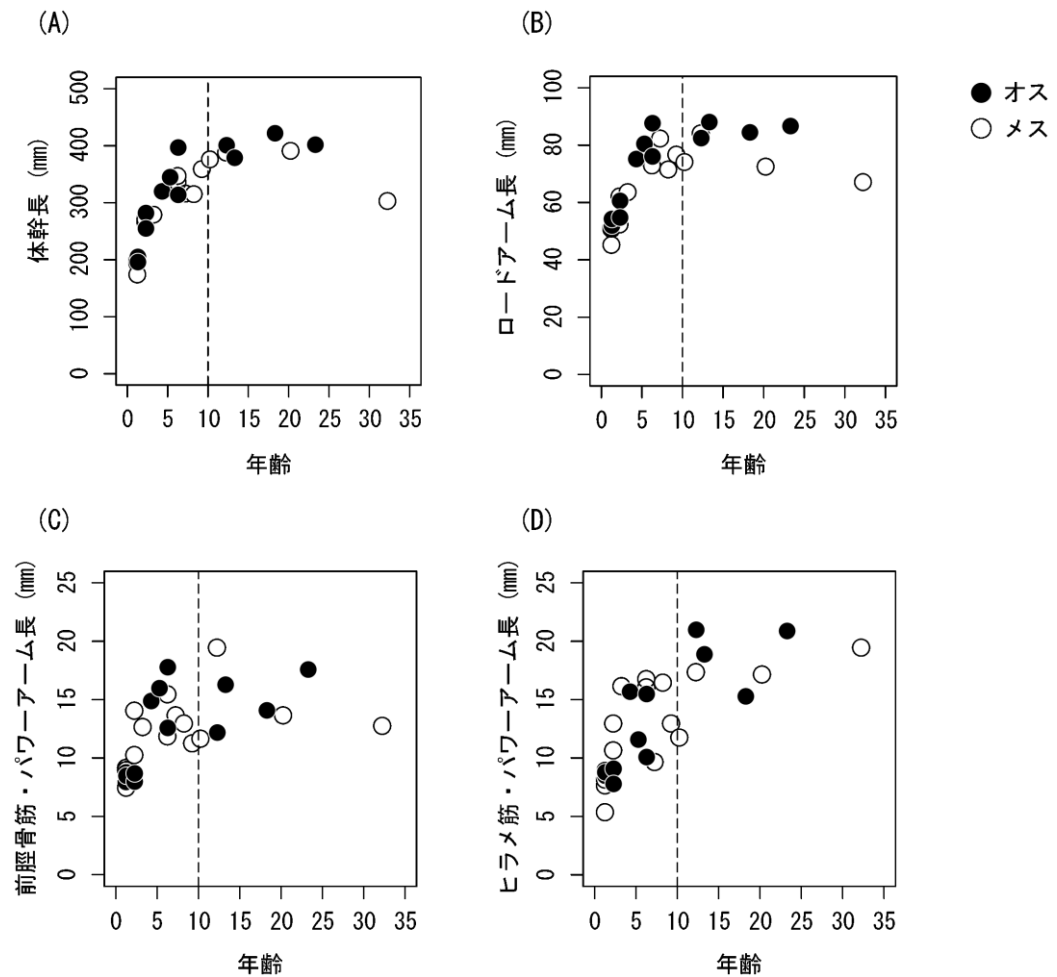


図 4.5 年齢を横軸とした場合の (A) 体幹長、(B) ロードアーム長、(C) 前脛骨筋と (D) ヒラメ筋のパワーアーム長の絶対値。点線は身体的成長が終わる 10 歳を示す。

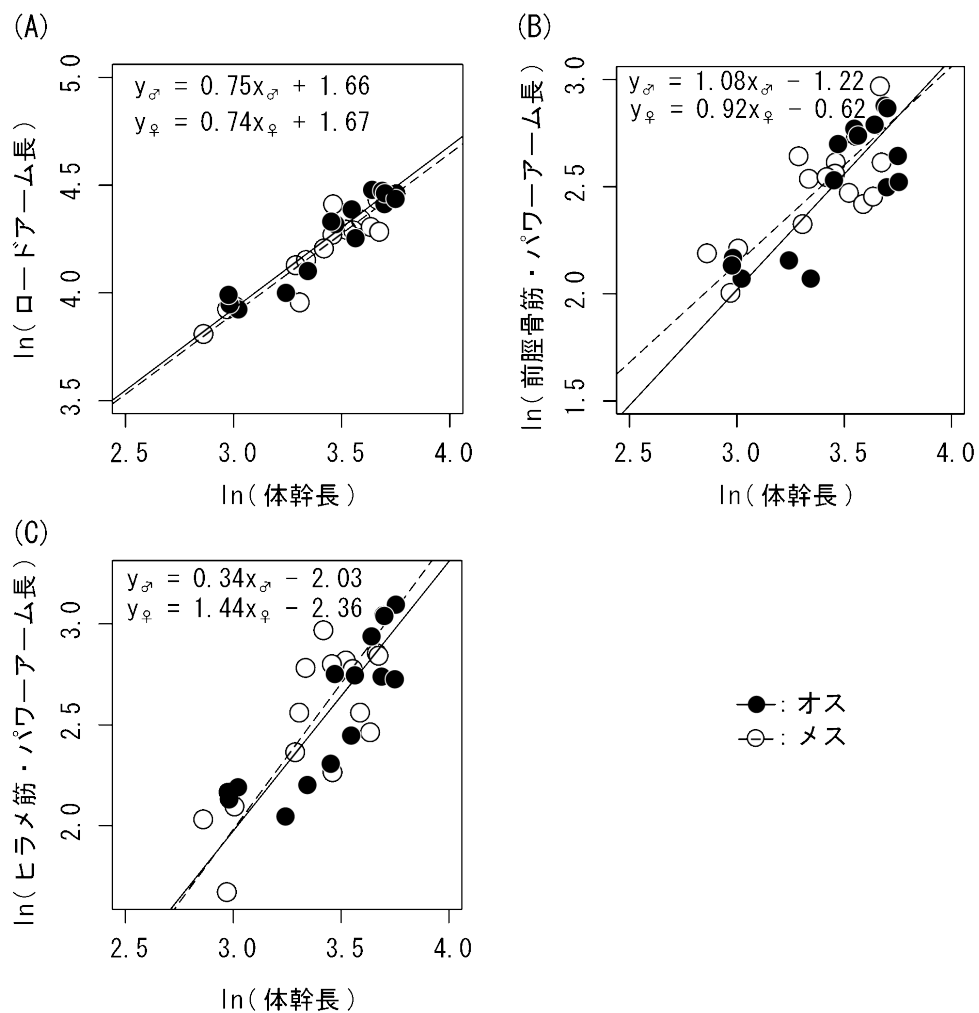


図 4.6 体幹長に対する、(A) ロードアーム長の回帰直線、(B) 前脛骨筋パワーアーム長の回帰直線、(C) ヒラメ筋パワーアーム長の回帰直線。

表 4.1 ロードアームとパワーアームの回帰分析の結果。

オス	傾き	切片	95% 信頼区間	分散説明率
ロードアーム	0.75	1.66	0.62 - 0.89	0.91
前脛骨筋 パワーアーム	1.08	-1.22	0.71 - 1.45	0.67
ヒラメ筋 パワーアーム	1.34	-2.03	0.93 - 1.74	0.74

メス	傾き	切片	95% 信頼区間	分散説明率
ロードアーム	0.74	1.67	0.57 - 0.92	0.85
前脛骨筋 パワーアーム	0.92	-0.62	0.57 - 1.27	0.77
ヒラメ筋 パワーアーム	1.44	-2.36	0.90 - 1.99	0.60

説明変数は体重、目的変数はロードアーム長とパワーアーム長であった。傾き 1.00 がアイソメトリーを表した。ロードアーム長は体幹長に対して負のアロメトリー、前脛骨筋とヒラメ筋のパワーアーム長はアイソメトリーであった。

AMA は体幹長に対して正のアロメトリーであった (図 4.7 A と B; 表 4.2)。この結果は身体サイズの大きい個体に比べ身体サイズが小さい個体は筋力産生効率が低いことを意味した。

これらの結果は半蹠行性のニホンザルではロードアーム長の延長率がパワーアーム長に比べ低く、足関節の AMA は体幹長に対して正のアロメトリーであることを示唆した。

4.4 考察

4.4.1 下腿筋の AMA のスケーリングと後肢の姿勢

「半蹠行性のニホンザルの足部長の負のアロメトリーは、足関節の機構を力学的に有利にする」という仮説は、今回の研究結果から支持された。前脛骨筋とヒラメ筋のパワーアームは身体サイズとアイソメトリーの関係であったにも拘わらず、AMA が身体サイズと正のアロメトリーの関係であったという結果はロードアームの相対的な短縮が足関節の力学的機構を変化させる主要因であることを意味する。半蹠行性と蹠行性の姿勢では足部セグメントは支持基体反力のベクトルとほぼ直角に配置されるので、足部の長さが足関節のロードアーム長に相当する (図 4.1B; Young, 2009)。姿勢によって足関節の EMA を増減させる余地のな

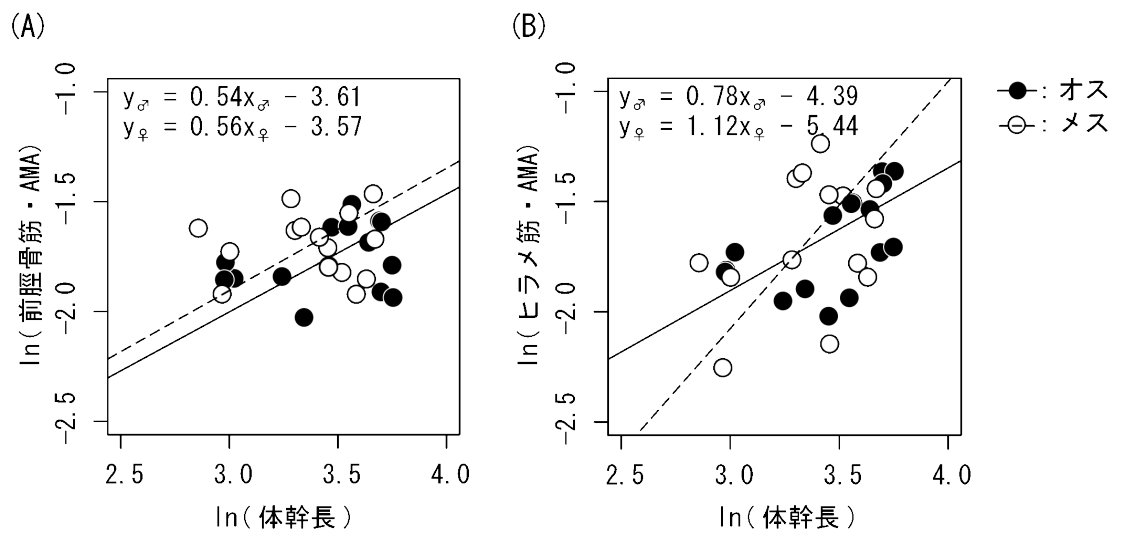


図 4.7 体幹長に対する、(A) 前脛骨筋の AMA の回帰直線、(B) ヒラメ筋の AMA の回帰直線。

表 4.2 AMA の回帰分析の結果。

オス	傾き	切片	95% 信頼区間	分散説明率
前脛骨筋・AMA	0.54	-3.61	0.23 - 0.84	0.09
ヒラメ筋・AMA	0.78	-4.39	1.05 - 2.83	0.30
メス	傾き	切片	95% 信頼区間	分散説明率
前脛骨筋・AMA	0.56	-3.57	0.39 - 1.18	0.01
ヒラメ筋・AMA	1.12	-5.44	0.50 - 1.74	0.15

説明変数は体幹長、目的変数は AMA であった。傾き 0.00 がアイソメトリーを示す傾きであった。体幹長に対してロードアーム長は負のアロメトリー、前脛骨筋とヒラメ筋のパワーアーム長はアイソメトリーであった。

い半蹠行性のニホンザルにおいて足部の長さが身体サイズと負のアロメトリーの関係であることは、増大する身体サイズをより効率的に、言い換えればより小さい筋張力で支持する上で適応的なスケーリングパターンである。

趾行性のイエネコの中足骨は体重に対して正のアロメトリーである (Peters, 1983; Young, 2009)。趾行性動物の長い中足骨は後肢長を延長してストライド長を延長するので、移動速度の上昇に寄与する (Steudel and Beattie, 1993; Patel, 2009; Patel, 2010)。趾行性動物は関節角度を変化させて運動学的に足関節の力学的な平衡を維持できるので (Biewener, 1989)、中足骨が正のアロメトリーにしたがい相対的に延長したとしても、足関節における筋力産生効率の低下を免れる (図 4.1A)。

霊長類にとって手部と足部の広い接地面積は樹上の不安定な樹枝の上でバランスを維持する上で重要な特徴である。例えばニホンザルはロコモーション様式 (Hirasaki *et al.*, 2010) や支持基体 (Higurashi *et al.*, 2010) が変わると手足にかかる力の分布を変化させて安定性を確保する。半蹠行性の姿勢は力学的には不利な姿勢であるが、樹上支持基体での安定性を確保するためにニホンザルでは欠くことのできない特徴である。ニホンザルにおけるロ

ードアーム長のスケーリングパターンは半蹠行性の姿勢に由来する力学的な短所を補う機能的な意味がある可能性がある。

4.4.2 四肢セグメントの成長パターンがもたらす運動学的変化

アカゲザルは成長と共に四肢の遠位セグメントの質量が相対的に小さくなり、近位セグメントの質量が増大する (Grand, 1977; Turnquist and Wells, 1994)。また、ニホンザルにも類似した傾向が認められ、足部や下腿の筋重量は相対的に減少し、大腿部の筋重量は相対的に増大する (Hamada, 1983)。キイロヒヒ (*Papio cynocephalus*) においても四肢の質量は成長するにつれて近位に集中する (Raichlen, 2005b)。

成長を通じた質量分布の変化は四肢の運動に影響を及ぼす (Raichlen, 2005a; Raichlen, 2006)。ロコモーション時の四肢の運動は振り子によって近似されるため、遠位部の質量が相対的に大きいと振り子の重心位置が遠位に移動し、四肢の振動の周期が長くなる。周期の変化によって四肢の振り幅は大きくなる (Raichlen, 2005a; Raichlen, 2006)。反対に近位部の質量が相対的に大きければ四肢の振動の周期は短くなり、四肢の振り幅は小さくなる (Raichlen, 2005a; Raichlen, 2006)。キイロヒヒでは成長して四肢の

質量中心が近位へ移動すると、ストライド長が身体サイズに対して相対的に短縮し、ストライド頻度が相対的に増加する (Raichlen, 2005a, 2006)。成長に伴う質量分布の変化は本研究で示した足関節の力学的機構だけでなく、ロコモーション時の四肢の運動について複雑な運動学的変化をもたらす。

本研究結果が示唆したように足関節における下腿筋の筋力産生効率には正のアロメトリーなので身体サイズの大きい個体はより少ない筋張力で効率的に身体を支えることができるが、ロードアーム長が相対的に短縮する原因を身体支持の効率だけに求めることはできない。不安定な樹枝を支持基体として移動する際には長いストライドと低いストライド頻度による四肢の運動が適応的である (Reynolds, 1987; Larson *et al.*, 2001; Schmidt, 2005, 2008; Schmitt, 2003, 2006)。なぜなら、長いストライドと低いストライド頻度はロコモーション時の樹枝の揺れを抑えるからである (Reynolds, 1987; Larson *et al.*, 2001; Schmidt, 2005; Schmitt, 2003, 2006)。四肢セグメントの長さや質量は四肢の振り幅や振動周波数を決定する要因であるので (Raichlen, 2005a, 2006)、霊長類が樹上に適応する過程で四肢の振り幅や振動周波数を樹上ロコモーションに最適とする四肢の長さや質量分布が選択されて

きた可能性がある。この仮説が正しければ足関節における下腿筋の AMA のスケーリングパターンは身体支持の効率性が選択圧に曝露されて獲得されたのではなく、後肢の運動について選択された成長パターンを反映しただけに過ぎないかもしれない。

4.4.3 他の蹠行性動物のスケーリングパターン

成長に伴う四肢セグメントの成長率の変化は霊長類だけに認められる現象ではない。Schilling and Petrovitch (2006) はツパイ目のコモンツパイ (*Tupaia glis*) とげっ歯目のコモンクイ (*Galea musteloides*) について体重に対する四肢骨長のスケーリングパターンを求めた。そして、ツパイとコモンクイの中足骨は体重に対して負のアロメトリーであることを示した (Schilling and Petrovitch, 2006)。げっ歯類は蹠行性に分類される動物である (Lovegrove, 2004)。

また、前肢では肩甲骨、上腕骨、橈骨、手部の順に、後肢では大腿、下腿、中足骨、趾節骨の順に近位から遠位にかけて身体サイズに対するセグメントの延長率が低下する (Schilling and Petrovitch, 2006)。この現象が広範な哺乳類に認められることから、Schilling and Petrovitch (2006) はこのスケーリングパターンが哺乳

乳類における原初的特徴であると主張している。

Schilling and Petrovitch (2006) はセグメント長のスケーリングパターンがもたらす力学的効果について触れていないので、本研究で得られた結果が他の蹠行性動物にまで一般化できるかは現時点では分からない。他の蹠行性動物においても足関節の AMA が正のアロメトリーであるならば、このスケーリングパターンは姿勢との関係性が強く支持される。この点については霊長類以外の蹠行性動物のデータを収集し、本研究と同様の分析を行う必要がある。

第 5 章 ニホンザルにおける 移動速度と接地パターンの関係

5.1 緒言

霊長類の足部では足底圧の分布がロコモーション時の環境に応じて柔軟に変化する。ニホンザル (*Macaca fuscata*) を対象とした研究では、ロコモーション様式 (Hirasaki *et al.*, 2010) や支持基体 (Higurashi *et al.*, 2010) が変化すると足底圧分布も変化することが報告されている。霊長類はロコモーション時の状況に応じて手掌圧分布もしくは足底圧分布を能動的かつ柔軟に変化させることを示唆する。

アヌビスヒヒの前肢は歩行時には趾行性であるが、移動速度が速くなると手根部も接地するようになる (Patel and Wunderlich, 2010)。Patel and Wunderlich (2010) は手部の接地パターンが変化する理由について 2 つの仮説を提示した。1) 手掌の接地面積を拡大すれば手掌にかかる圧力を抑えられるというものである (Patel and Wunderlich, 2010)。この仮説が正しい場合、手部の接地パターンの変化は走行時にかかる力から手部を保護するための適応であると解釈される (Patel and Wunderlich, 2010)。もう 1 つは 2) 走行時にかかる力は手関節の筋骨格系が生み出し得る力を

上回るので、手関節角度を維持できずに手根部が接地してしまうというものである (Patel and Wunderlich, 2010)。この場合、手関節における力学的不均衡が接地パターンの変化を生起させる原因である。

走行は自然条件下の霊長類において頻繁にみられる移動手段であり (Chatani, 2003)、歩行と同様に霊長類にとって基礎的な移動手段である。ある距離を移動するための単位質量当たりの酸素消費量は速度に拘わらずほぼ一定であるので (Hoyt and Taylor, 1981)、走ることによって余計な代謝コストをかけずに目的の場所までの移動時間を短縮できる。しかし、走行では四肢関節にかかる負荷が歩行時よりも大きい。走行も歩行と同じように周期的運動なので、走行と歩行の間に 1 歩行周期では身体にかかる負荷に大差がないとしても、累積値としては身体に大きな負荷となる (Rolian *et al.*, 2009)。

手掌底もしくは足底圧中心位置が変化すれば足関節のロードアームの長さが増える (Patel and Wunderlich, 2010)。なぜなら、足底圧中心は支持基体反力の起点であるからである。したがって、走行時に足関節にかかる力に対処する方法として、ニホンザルは足部の接地パターンを変化させ足底圧中心の位置を変えるかもしれない。足部の遠位の足底圧が高ければ足底圧中心は遠位に移

動し、足関節のロードアーム長が長くなる。近位部の足底圧が高ければ近い移動し、ロードアーム長が短くなる。接地パターンの変化は運動学的に足関節の機構を変化させる可能性がある。

本研究では足関節にかかる負荷が増大するとニホンザルは接地パターンを変化させて足関節の力学的機構を変化させるかどうかを明らかにすることを目的として、ニホンザルの四足ロコモーション時の移動速度と足底圧中心位置、足底の接地部位に関する運動学的データを収集する。ニホンザルが接地パターンを変化させて足関節の機構を力学的に有利にしているのであれば、接地パターンが変化すると足底圧中心の位置は近位に移動することが期待される。

前章までは形態学的データから単純化された足関節の機構を力学的に解析してきた。本研究では、霊長類における足関節の力学的機構に関する総合的な議論を可能とする運動学的データを収集する。

5.2 方法

5.2.1 研究対象

成獣のニホンザル 2 個体を対象とした。以下 YA と KO とする。
YA は 11 歳のオス、実験時の体重は 6.0kg – 6.9kg の範囲であった。
KO は 11 歳のメス、実験時の体重は 5.2kg – 5.5kg の範囲であった。
大阪大学大学院人間科学研究科動物実験委員会の承認のもと
(承認番号：動人科-24-4-0)、生物人類学研究分野の運動実験施設
にて実験を行った。

ニホンザルは半地上半樹上性の霊長類である (Chatani, 2003;
Schmitt, 2010)。後肢の長さに対する前肢の長さを表す肢間示数は
100 に近く (Iwamoto, 1971)、特殊化の程度が低い霊長類の 1 種で
ある。ニホンザルから得られた運動学的知見は他の霊長類の四足
ロコモーションにも一般化できる蓋然性が高い。本研究に有用な
実験対象である。

ニホンザルは四足歩行と四足走行、ごく稀に跳躍をする
(Chatani, 2003)。ロコモーションを行った回数の内、オスは 67%、
メスは 49% が四足歩行であり、オスでは 27%、メスでは 46% が四
足走行である。走行による移動はオスでは 1 日の移動距離の 11%、
メスでは 20% を占める (Chatani, 2003)。ニホンザルの移動距離が
1 日に約 1200m (オス)、約 900m (メス) を移動することを考慮す

ると、ニホンザルは 1 日に 150m 程度を走る計算になる (Chatani, 2003)。なお、走行の頻度に性差はない (Chatani, 2003)。

5.2.2 データ収集

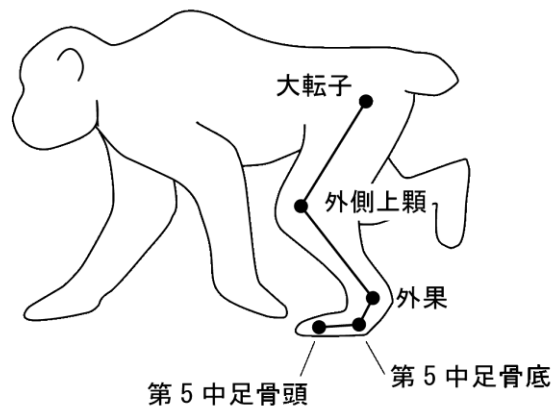
様々な移動速度でニホンザルが四足で移動した際の運動学的データを収集した。YA と KO のそれぞれにつき 40 試行のデータを収集することを目標として実験を行った。

実験に先立ち多様な移動速度でロコモーションを行うようにニホンザルを訓練した。この訓練を通じて実験環境と走行への順化を促した。餌の提示による非牽引的なロコモーションが可能となるまで訓練を継続した。

笑気-酸素混合ガスによる吸入麻酔により被験体が入眠した状態で YA と KO の後肢の剃毛し、大転子、外側上顆、外果、第 5 中足骨底、第 5 中足骨頭を無毒性の塗料で標識した (図 5.1 A)。

2 つの計測システムを使用して、歩行路を移動するニホンザルの足底圧中心の座標と足底の接地面積、標点の 3 次元座標を計測した (図 5.2 A)。1 つは圧力分布計測システム BIGMAT (NITTA) であった (図 5.2 B)。フィルム状センサには 48 本の行電極と 44 本の列電極が格子状に配置されており、行電極と列電極の交点がセンシングポイントとなる。センシングポイントは 5mm×5mm の正

(A)



(B)

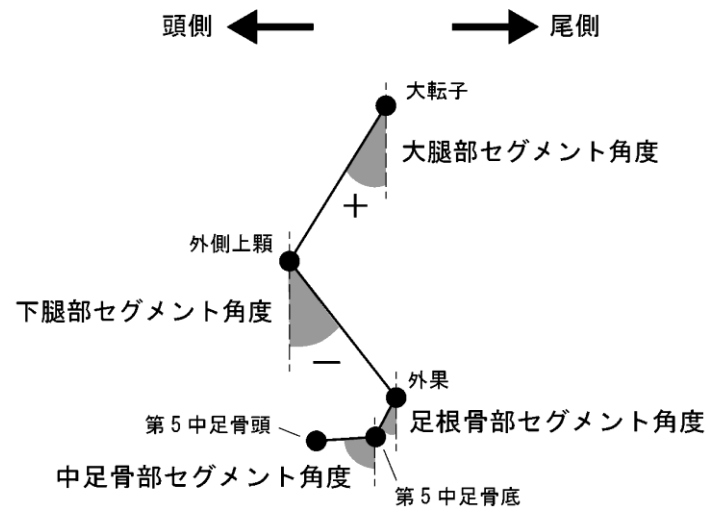


図 5.1 (A) 標点と (B) 関節角度、(C) セグメント角度の定義。

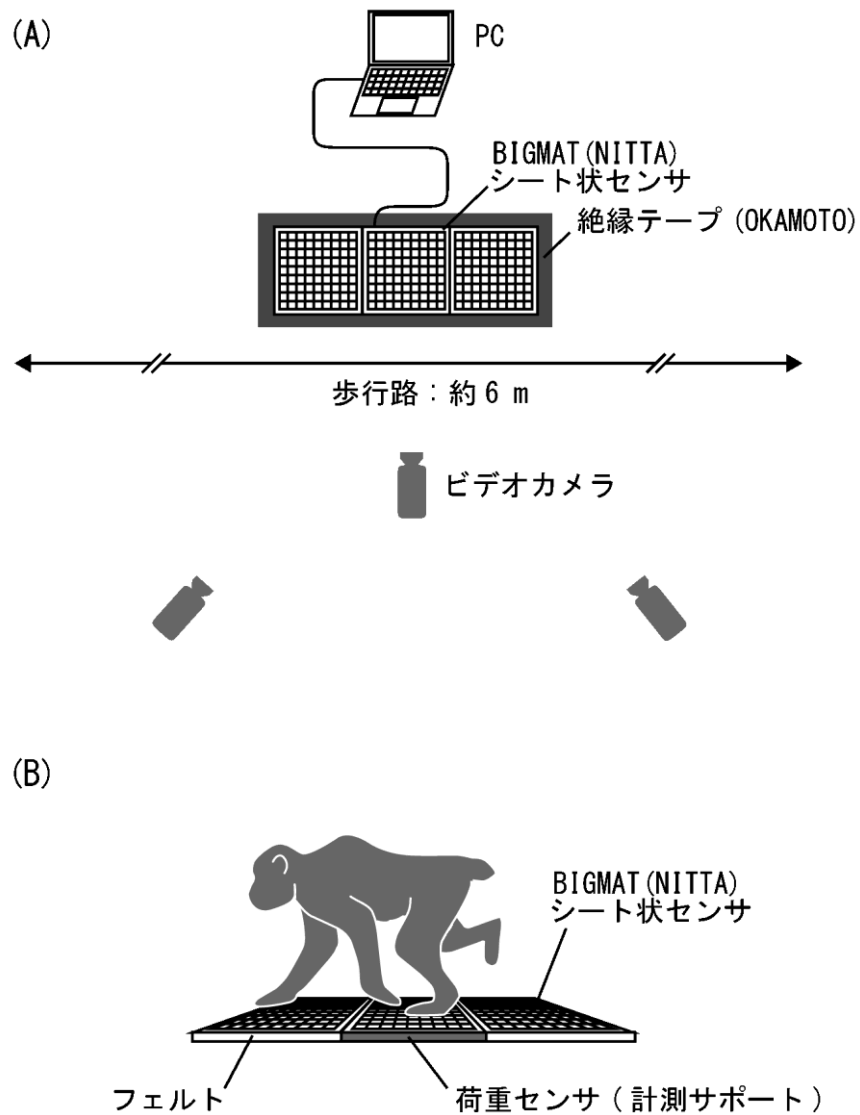


図 5.2 BIGMAT のシート状センサとビデオカメラの配置。(A) ノイズを遮断するため絶縁テープを張り、3 枚のセンサを配置した。中央のセンサのみパソコンと接続した。(B) シート状センサの下はフェルトと荷重センサの上に設置した。本研究では荷重センサから得られたデータは使用しなかった。

方形をしており、正方形の面に垂直に加わる力の大きさが計測される。垂直分力の大きさをセンシングポイントの面積 (25mm^2) で除して圧力が求められる。面積は 25mm^2 の分解能で計測される。シート状センサを歩行路の中央に貼付し、ニホンザルに歩行路を四足で移動させて足底圧力分布データを収集した (図 5.2 B)。サンプリング周波数は 120Hz であった。計測したデータは BIGMAT に付属するソフトウェアに自動的に取り込まれた。

もう 1 つの計測システムは、ビデオによるモーションキャプチャシステムであった。ニホンザルの足底圧分布計測と同時に 3 台のデジタルビデオカメラでニホンザルの四足ロコモーションを撮影した (図 5.2A; HDR-AX 2000/H、Sony が 2 台、HDR-P J760V、Sony が 1 台)。毎秒 60 フレームで撮影し、シャッタースピードは $1/500$ 秒とした。2 台のビデオカメラ (HDR-AX 2000/H) はニホンザルの四足ロコモーション時の後肢運動を分析する目的で 1 歩行周期が収まるように撮影した。残り 1 台のビデオカメラ (HDR-P J760V) は足部の接地を近接撮影した。近接映像は足底が接地した部位を体表解剖学的部位と対応付ける目的で撮影した。

5.2.3 データ分析

ニホンザルが極端な加速もしくは減速をした試行や、直進せず

途中で進行方向を変えた試行は分析から除外した。また、ビデオから歩容を分類し、対称歩行で移動した試行だけを分析した。最終的に YA は 41 試行、KO は 37 試行を分析に使用した。

ストライド頻度、ストライド長、立脚時間比

1 歩行周期を収めた映像をビデオ動作解析ソフトウェア **Frame DIASIV** (ディケイエイチ) に取り込み、3 次元 DLT 法によって標点の 3 次元座標を算出した。3 次元座標は **X** 軸が進行方向、**Y** 軸が左右方向、**Z** 軸が上下方向を表す座標系によって表された。**X** 軸は前進が正、**Y** 軸は左が正、**Z** 軸は上方向が正であった。3 次元座標を矢上面に投影し、2 次元座標とした。

後肢が着地する瞬間を 1 歩行周期の開始とする、1 歩行周期の標点座標の時系列データを 3 点移動平均法で平滑化した後、全ての試行の時間を再分割してフレーム数を 50 フレームに統一した。このデータから移動速度、ストライド長、ストライド頻度、立脚時間、遊脚時間、立脚時間比を求めた。1 ストライドの間に進んだ大転子の距離を 1 ストライドに要した時間で除して移動速度を求めた。ストライド長は 1 ストライドで進んだ第 5 中足骨頭の距離として求めた。ストライド頻度は 1 ストライドに要した時間の逆数として求めた。立脚時間は後肢の着地から足趾の先端が離地

するまでの時間として求めた。遊脚時間は足趾先端の離地した直後から次の後肢の着地直前までの時間として求めた。立脚時間比は立脚相のフレーム数を1歩行周期に要したフレーム数で除して求めた。立脚時間比が0.5未満を走行とし、0.5以上を歩行とした(Hildebrand, 1967)。

立脚時間比は移動速度と反比例するので、立脚時間比の減少が立脚時間と遊脚時間のどちらの変化によるものなのかを判断する目的で、移動速度を説明変数、立脚時間もしくは遊脚時間を目的変数とする単回帰分析を行った。立脚時間を目的変数とした場合の回帰直線の傾きと遊脚時間を目的変数とした場合の傾きを比較した。

後肢の運動学的変数

セグメント角度は鉛直線とセグメントのなす角として算出した(図 5.1B)。セグメントの遠位部が鉛直線から頭側にある場合の傾きを正、尾側にある場合の傾きを負とした(図 5.1B)。セグメント角度は後肢が着地する瞬間のフレーム(立脚相の開始)と足趾が離地するフレーム(立脚相の終了)について算出した。これらのフレームは各試行の1番目と50番目に当たるフレームであった。

後肢全体の運動を記述する目的で、プロトラクション角度とリトラクション角度、立脚相における後肢の角度変化量を求めた(図 5.3)。プロトラクション角度とリトラクション角度はそれぞれ後肢が着地する時点と足趾が離地する時点における実効後肢(大転子から第 5 中足骨までの線分)と鉛直線のなす角として算出した(図 5.3)。プロトラクション角度とリトラクション角度の正負はセグメント角度の定義に倣った(図 5.1B)。また、プロトラクション角度とリトラクション角度の絶対値の和として角度変化量を算出した。この角度は立脚相における後肢の振り幅を表す(図 5.3)。

各セグメント角度、プロトラクション角度、リトラクション角度、角度変化量について移動速度とのピアソンの積率相関係数を算出した。相関係数を統計学的に検証する目的で帰無仮説を「母集団の相関係数は 0 である」とする無相関検定を行った ($\alpha=0.05$)。

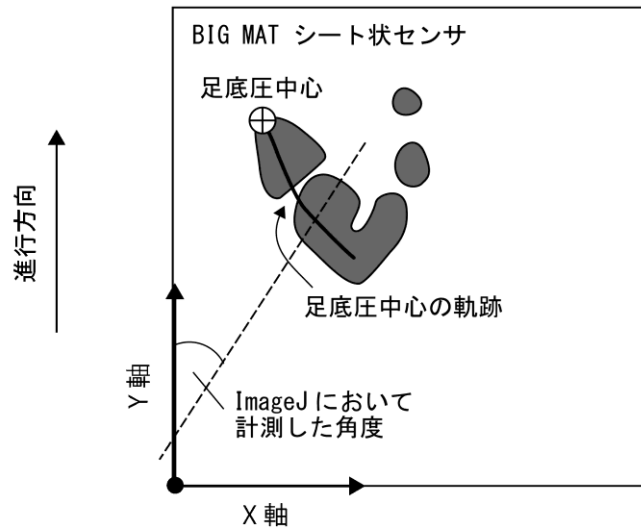
足部の接地面積と足底圧中心

BIGMAT 付属のソフトウェアにて足底圧のデータのノイズを除去し、足底圧分布の csv 形式の時系列データとして出力した。そのデータを R に取り込み、ピーク画像を作成した後に、バイリニア補間で平滑化した。ピーク画像とはシート状センサの各セルにかかる圧力の時系列データからピーク値を求め、そのピーク値で構成される画像である。ピーク画像からは接地部位を足底部位に正確に対応づけることが困難だったので、足部の近接映像も同時に確認して接地部位を同定した。多くの試行では、前足部、中足部、母趾の 3 領域が接地していた。

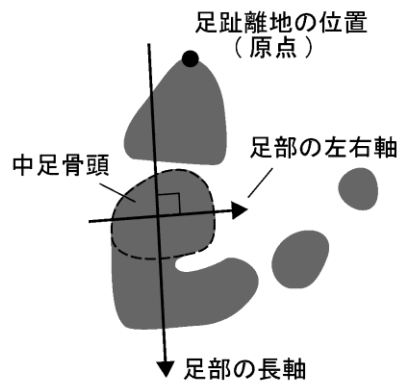
そこで BIGMAT 付属のソフトウェア上で足底面を前足部、中足部、母趾の 3 領域に区分し、それぞれの領域の接地面積を csv 形式の時系列データとして出力した。出力したデータを R に取り込み、3 点移動平均法を用いて平滑化した後、時間を再分割して 50 フレームに統一した。

BIGMAT 付属のソフトウェア上で足底圧中心の座標を求め、csv 形式の時系列データとして出力した。足底圧中心の 2 次元座標はシート状センサに配置された行センサと列センサの格子が作る座標系で表される座標値であった (図 5.4A)。ニホンザルは試行毎にセンサシートの異なる場所を踏み、進行方向に対する足部の

(A) BIG MAT の座標系



(B) 座標系の定義



(C) 足趾離地の位置から足圧中心までの投影距離

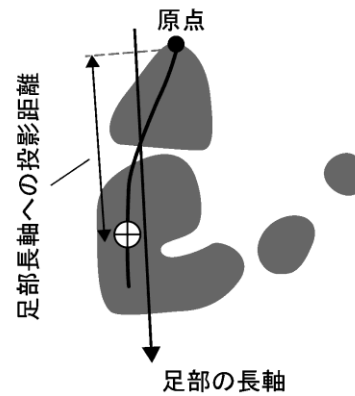


図 5.4 足底圧中心の座標に行った座標変換。(A) BIGMAT の座標系。(B) ピーク画像に定義した座標系と (C) 足底圧中心の前後位置を表す投影距離。

内外転角度も一定ではないので、この座標値は試行間で比較できなかった (図 5.4)。そこで、どの試行のピーク画像からも恒常的に得られる共通のランドマークを同定し、ピーク画像に局所座標系を定義することで足底圧中心の座標を試行間で比較した (図 5.4)。

新たな局所座標系を定義するためのランドマークとして中足骨頭にかかる足底圧分布図と足趾が最後に離地する位置を使用した (図 5.4)。どの試行でも中足骨頭は支持基体と接触しており、中足骨頭の領域には同じ形状をした足底圧分布図が得られた (図 5.4)。そこで、ピーク画像を ImageJ (National Institute of Health) に取り込み、中足骨頭にかかる足底圧分布図の長軸が進行方向に対してなす角度と (図 5.4A)、この長軸と直交する軸を求めた (図 5.4B)。これらの 2 本の軸を座標軸とする新たな局所座標系を定義した (図 5.4B)。前者は足部の左右軸に相当し、後者は足部の長軸に相当した (図 5.4B)。

座標系の原点は足趾が最後に離地する位置とした (図 5.4C)。YA、KO 共に立脚相は足趾の離地で終わり、足底圧中心も足趾先端まで達していたので、足趾が離地する位置を原点とすることですべての試行で原点が統一された (図 5.4 C)。足底圧中心が足趾先端に到達しない試行も認められたので、そのような試行は足底

圧中心位置の分析からは除外した。

この新たに定義した座標系で表される足底圧中心の座標は足部の左右軸を削除して足部の長軸に沿った1次元のデータとした(図 5.4 C)。得られた座標値に 5mm のシート状センサのセル間隔を乗じて座標値を長さに変換した。最終的に得られた値は足趾離地が起こる位置から足圧中心までの距離であった(図 5.4C)。離地位置と足底圧中心の距離が短ことは足底圧中心が遠位に位置することを意味した。反対に離地位置と足底圧中心の距離が長いことは足底圧中心が近位に位置することを意味した。前者は足関節のロードアームが長いこと、後者は足関節のロードアームが短いことを示唆した。

第5中足骨頭の上に大転子が位置するフレームを立脚中期として、後肢着地時と立脚中期、足趾離地時の足底圧中心の位置を統計学的に比較した。着地と立脚中期、離地のそれぞれの時点において歩行時と走行時の足底圧中心の位置を比較する場合は t 検定を行った ($\alpha=0.05$)。走行時に接地パターンの変化した場合は接地パターン毎に走行を分類し、その分類に歩行を加えた独立多群間で分散分析およびテューキー・クレーマー法による多重比較を行った ($\alpha=0.05$)。

5.3 結果

5.3.1 移動速度と歩容

YA では 41 試行、KO では 37 試行を分析した。YA では歩行が 24 試行、走行が 23 試行であった。KO は歩行が 20 試行、走行が 17 試行であった (表 5.1)。

YA は 1.09m/s から 3.27m/s までの速度で移動した。KO は 1.42m/s から 3.10m/s までの速度で移動した (表 5.1)。YA と KO 共に歩行の速度の範囲の上限と走行の速度の範囲の下限が重複していたが、おおよそ 2.00m/s で歩行から走行へ移行した。

5.3.2 接地パターン

四足歩行および走行時の足底圧分布の経時的データと足部を近接撮影した映像から、ほとんどの試行では前足部と中足部、母指が接地していることが分かった (図 5.5)。

走行では別の接地パターンも認められた。この接地パターンでは前足部と母指が接地し、中足部は接地しなかった (図 5.5; 図 5.6)。この接地型は YA の走行の 6 試行、KO の走行の 1 試行で認められた。YA では中足部が接地しない接地パターンの生起頻度が KO に比べ高く、移動速度が 3.00m/s 程度で高頻度でこの接地パターンで移動した。

表 5.1 移動速度の平均値、最小値および最大値。

YA

	試行数	平均値 (m/s)	最小値 (m/s)	最大値 (m/s)
歩行	24	1.58 (0.34)	1.09	2.12
走行 (トロット)	17	2.62 (0.47)	1.77	3.27

K0

	試行数	平均値 (m/s)	最小値 (m/s)	最大値 (m/s)
歩行	20	1.94 (0.25)	1.42	2.33
走行 (トロット)	17	2.71 (0.28)	2.08	3.10

括弧内の値は標準偏差を示す。

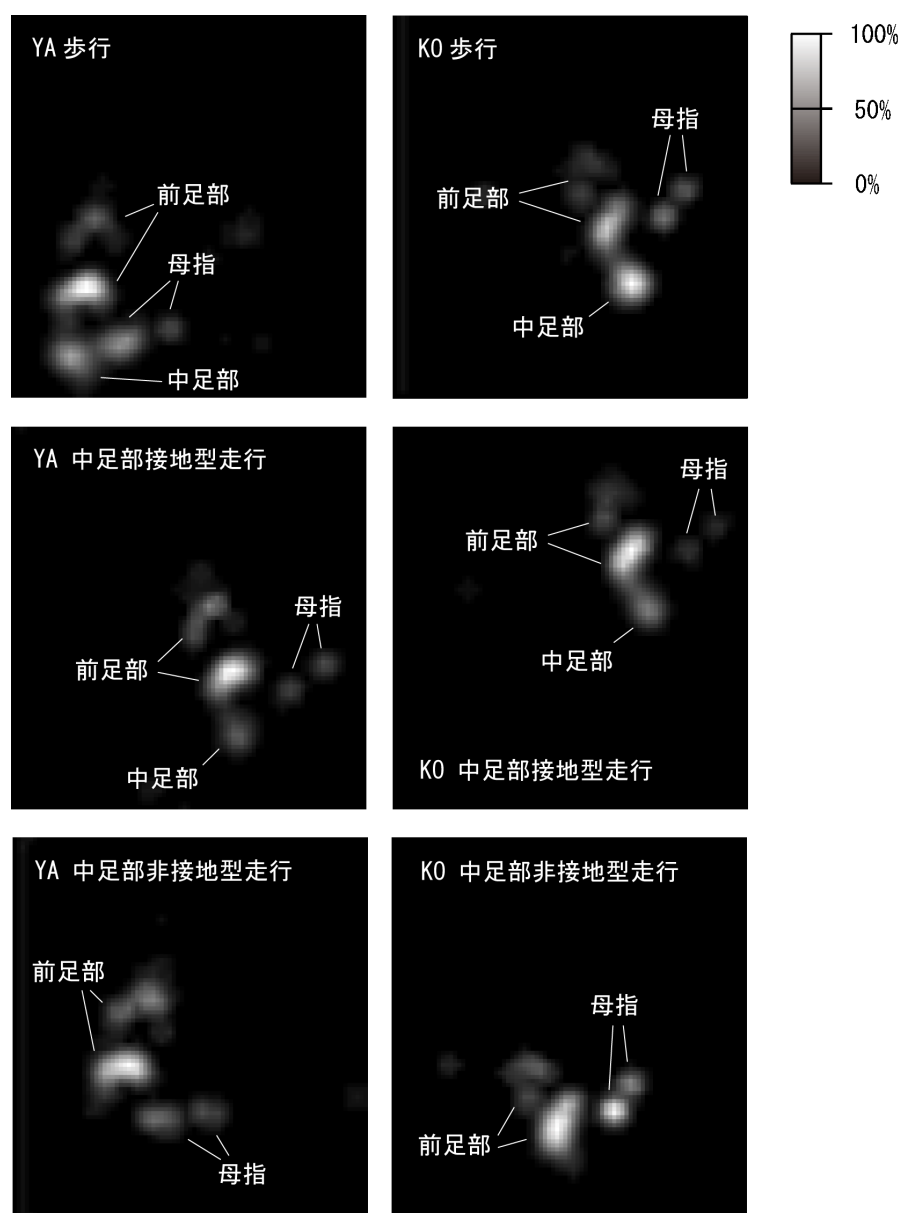


図 5.5 代表的な試行のピーク画像。ピーク画像を構成するセルの最大値を 100%とする相対値として表した。多くの試行では前足部と中足部、母指が接地したが、中足部非接地型では中足部が支持基体と接地しなかった。

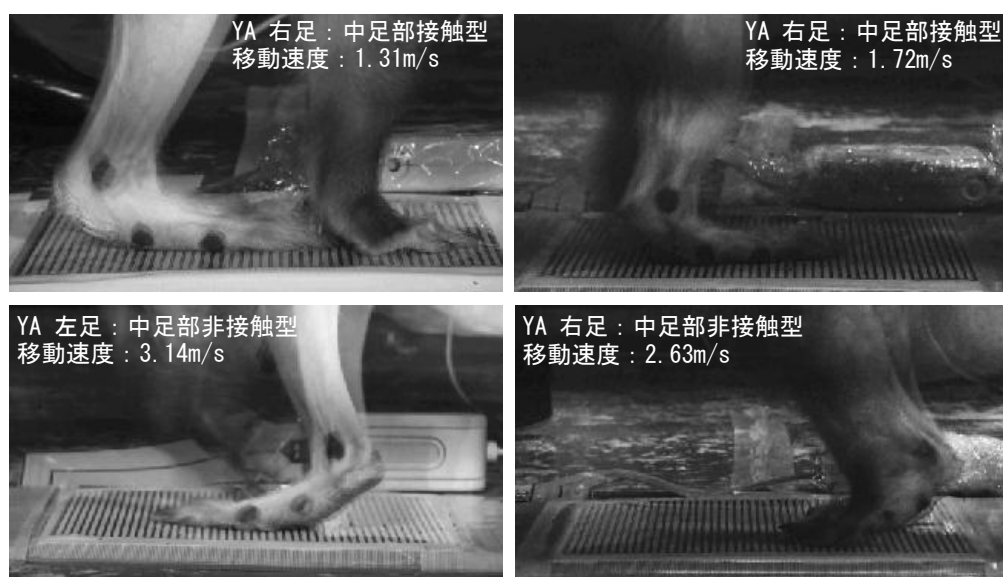


図 5.6 中足部接地型と中足部非接地型の写真。上段は YA と KO の中足部接触型の写真、下段が中足部非接地型の写真である。足部周囲の 3 つの標点の内、中央の第 5 中足骨底が支持基体と接触していない。

以降では前足部と中足部、母指が接地するパターンを中足部接地型とし、前足部と母趾だけが接地するパターンを中足部非接地型とする。

5.3.3 足底圧中心位置の変化

歩行と中足部接地型の走行における足底圧中心の位置を比較すると、YA では立脚中期に有意差が認められた。立脚中期では走行の方が足趾離地の位置から足底圧中心までの距離が短かった (図 5.7)。KO では後肢着地時に走行の方が足趾離地の位置から足底圧中心までの距離が短かった (図 5.7)。これらの結果は、足関節のロードアームは歩行時に比べ走行時に長いことが示唆された。

中足部接地型と中足部非接地型の走行の間で比較を行うと、YA では有意な差異は認められなかった (図 5.7)。KO では中足部非接地型走行が生起した試行において足底圧中心が足趾まで到達しなかったため、分析から除外した。これらの結果から、移動速度に応じて足底圧中心の位置も変化するが、接地パターンの差異は足底圧中心の位置には影響しないと考えられた。

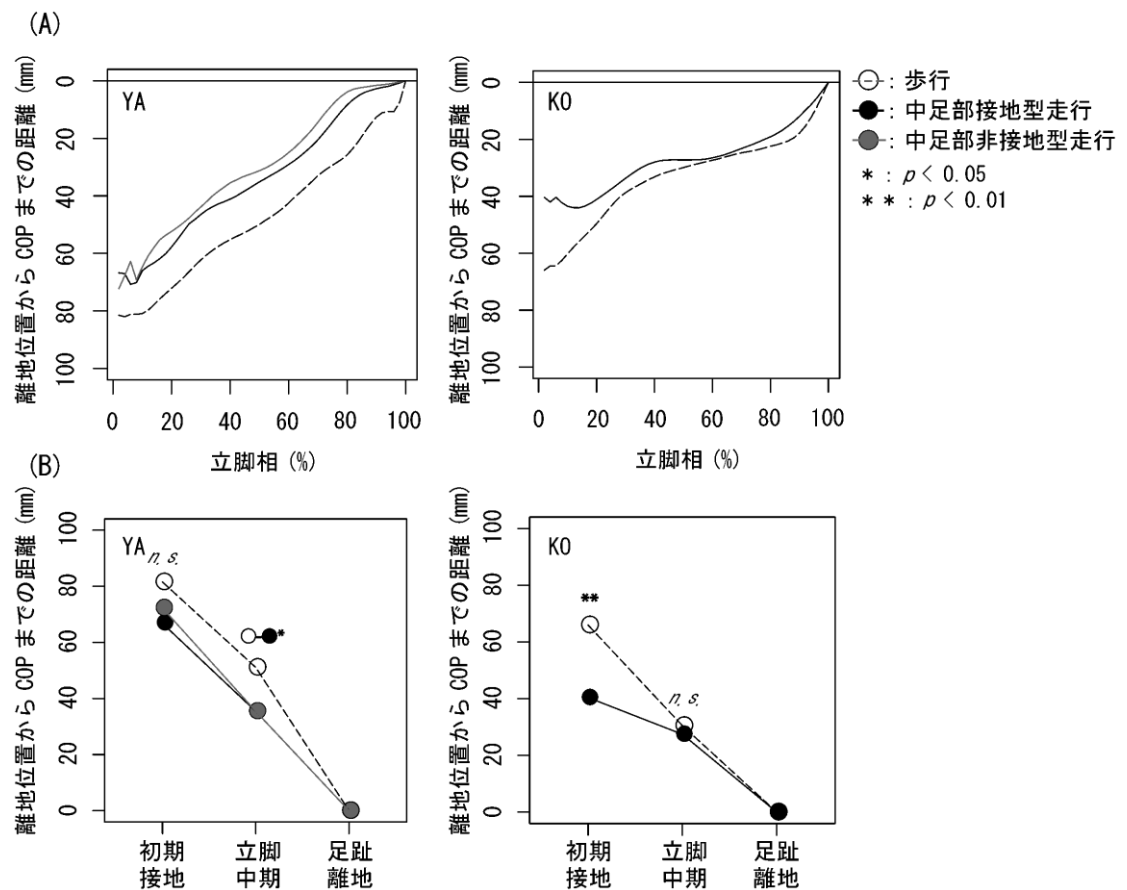


図 5.7 足趾が離地する位置から足底圧中心までの距離。(A) 相対立脚時間を横軸とした図。(B) 後肢着地、立脚中期、足趾離地における値の比較。大転子が第 5 中足骨頭上を通過する時点を立脚中期とした。

5.3.4 移動速度と接地面積

移動速度が速くなるにつれて中足部の接地面積は減少した ($p < 0.01$; 図 5.8)。この現象は YA と KO に認められた。

前足部の接地面積のピーク値と移動速度の間には有意な相関係数は認められなかった (図 5.8)。また、母趾の接地面積のピーク値と移動速度の相関係数は YA では有意な負の相関係数が得られたが、KO では有意ではなかった (図 5.8)。

5.3.5 移動速度と時間的変数

立脚時間比は移動速度と負の相関関係にあった (図 5.9)。立脚時間比の減少は主に立脚時間の短縮に依拠した (図 5.9; 表 5.2)。立脚時間もしくは遊脚時間を目的変数、移動速度を説明変数とする単回帰分析の結果を参照すると、YA では立脚時間を目的変数とした場合の回帰直線の傾きは、遊脚時間を目的変数とした場合よりも大であった (表 5.2)。また、KO では遊脚時間を目的変数とした回帰直線は有意ではなく、移動速度が遊脚時間の変動を説明する統計学的根拠は存在しなかった (図 4.11; 表 4.2)。これらの結果は、立脚時間比の減少は立脚時間の減少によることを示唆した。

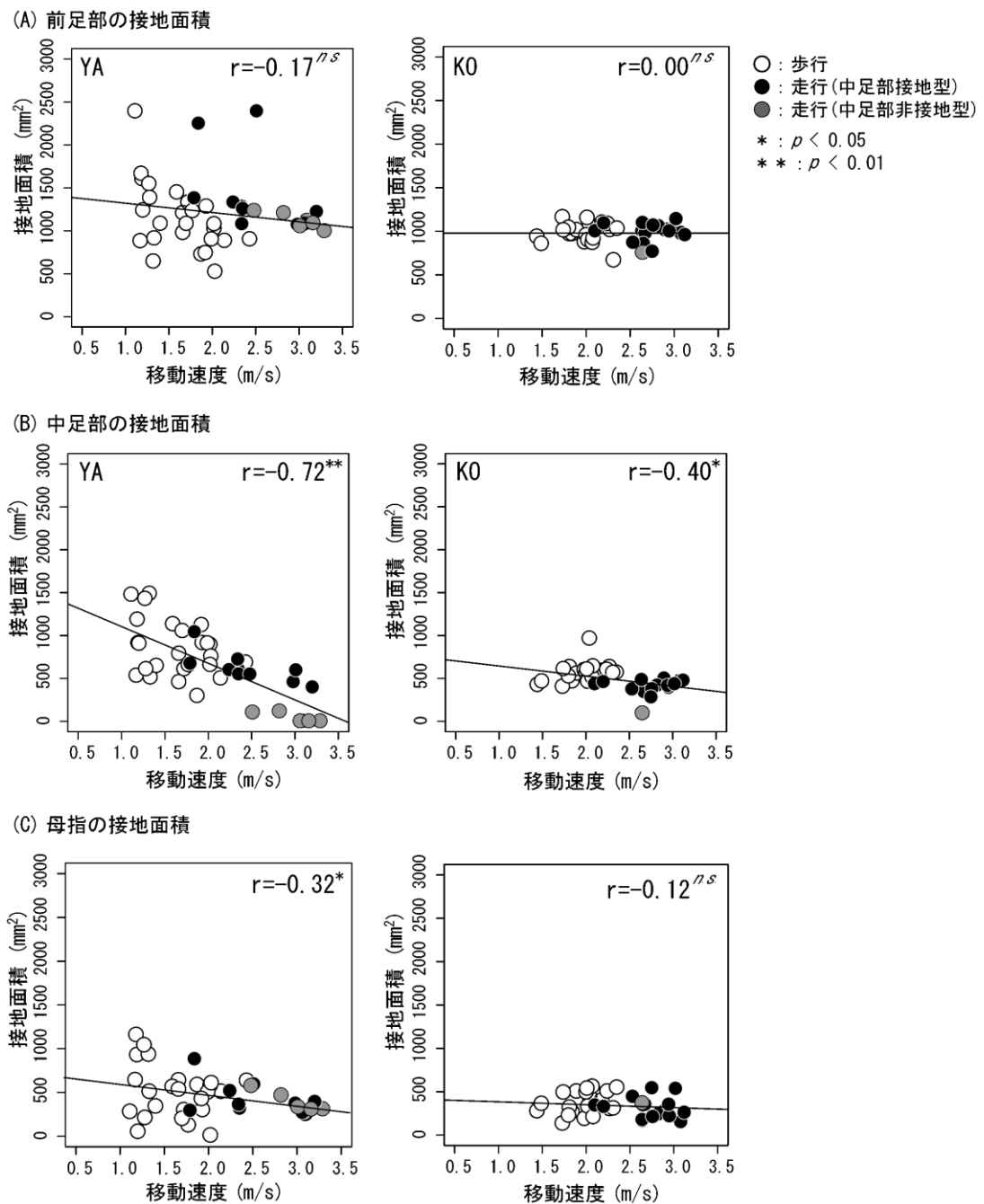


図 5.8 移動速度と各足底部位の接地面積のピーク値。中足部の
接地面積は移動速度とは反比例の関係にある。

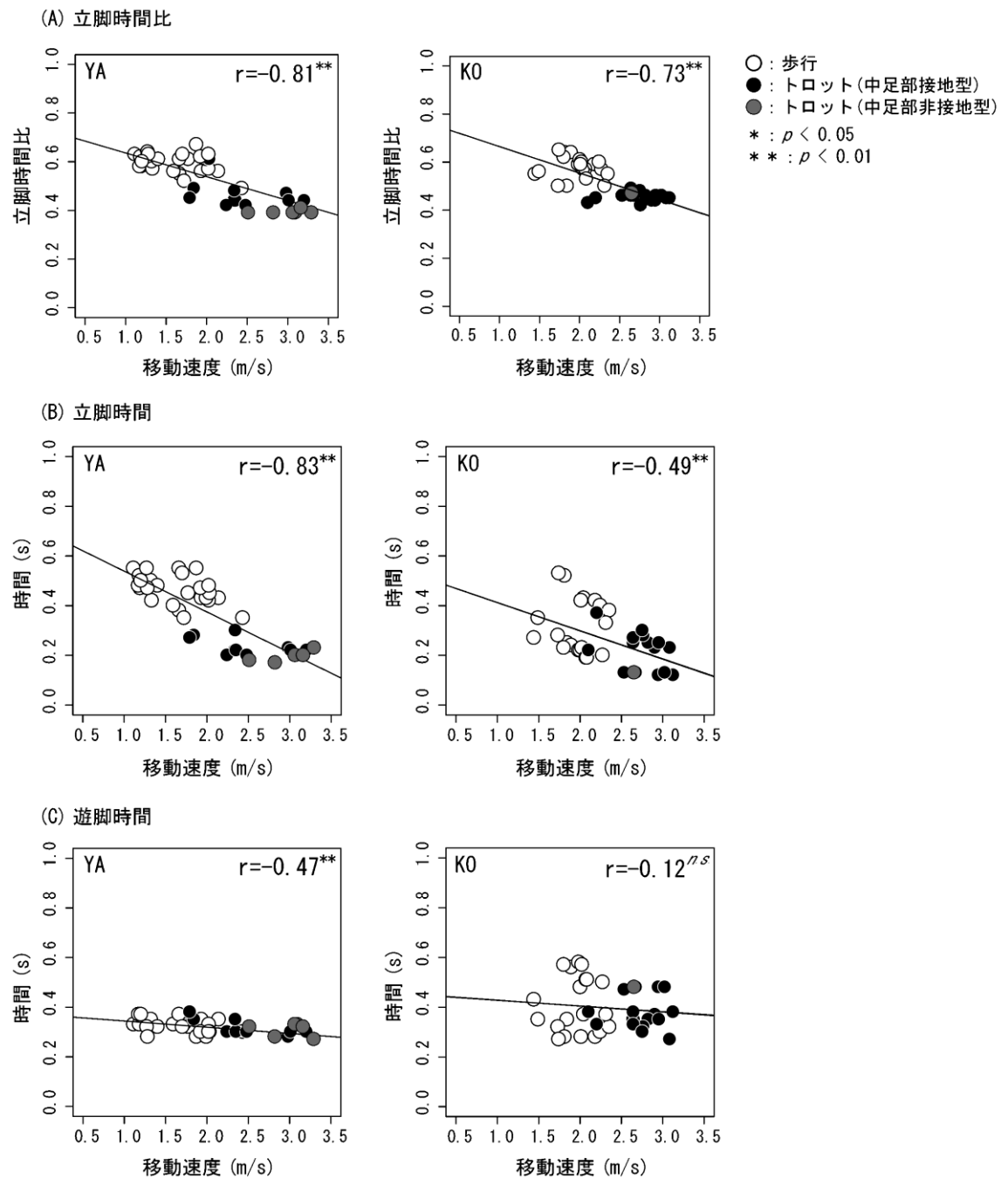


図 5.9 移動速度と立脚時間比、立脚時間および遊脚時間の関係。

立脚時間比の減少は主に立脚時間の短縮による。

表 5.2 時間的変数の単回帰分析結果。

YA				
目的変数	傾き	切片	R ²	p 値
立脚時間	-0.17	0.36	0.22	$p < 0.01$
遊脚時間	-0.02	0.70	0.68	$p < 0.01$

K0				
目的変数	傾き	切片	R ²	p 値
立脚時間	-0.11	0.53	0.24	$p < 0.01$
遊脚時間	-0.02	0.45	0.01	$p = 0.49$

説明変数は移動速度であった。遊脚時間に比べ立脚時間の短縮の程度が大きかった。

5.3.6 後肢の運動

中足部非接地型が生起した試行では以降に記述する運動学的変数に非連続的な変化が認められた。セグメント角度やプロトラクション角度、リトラクション角度、角度変化量の移動速度との関係进行分析するには、まず中足部非接地型が生起した試行を除外した上で移動速度と各変数の間の相関係数と回帰直線を求めた。その後、中足部非接地型のデータを加え、中足部接地型のデータの傾向から中足部非接地型データがどのように逸脱しているかを評価した。

移動速度が速くなると、後肢の角度変化量が減少した（図 5.10A；図 5.11A）。プロトラクション角度は速度に対してほぼ一定であった（図 5.10B；図 5.11B）。リトラクション角度は移動速度が速くなるにつれて減少した（図 5.10C；図 5.11C）。このことから、角度変化量の減少はリトラクション角度の減少によると考えられた。この傾向は YA と KO の両方に認められた。

歩行と中足部接地型走行の YA のデータではプロトラクション角度は移動速度に対して一定であったが、中足部非接地型が生起するとプロトラクション角度が減少した（図 5.10B）。このことは中足部非接地型の接地パターンが生起する場合は後肢着地時の頭側への振り出しが減少したことを意味した。

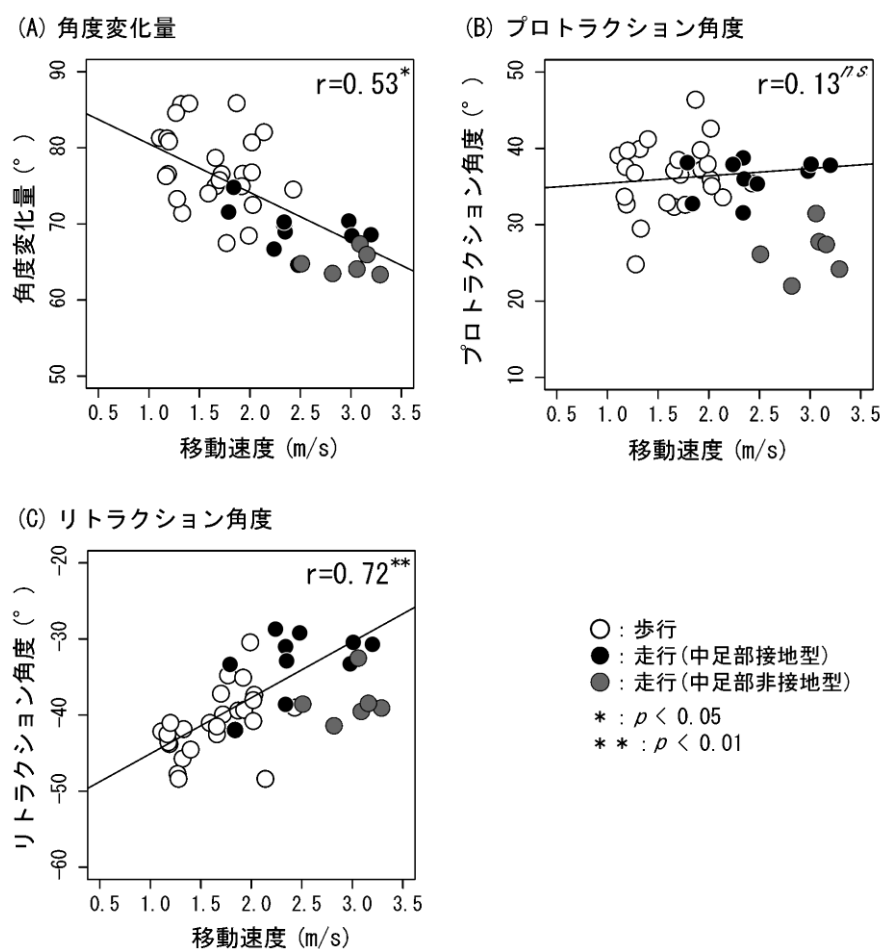


図 5.10 YA における移動速度と角度変化量、プロトラクション角度、リトラクション角度の関係。図中の回帰直線と相関係数は中足部非接地型のデータを除いて求めた直線を示す。

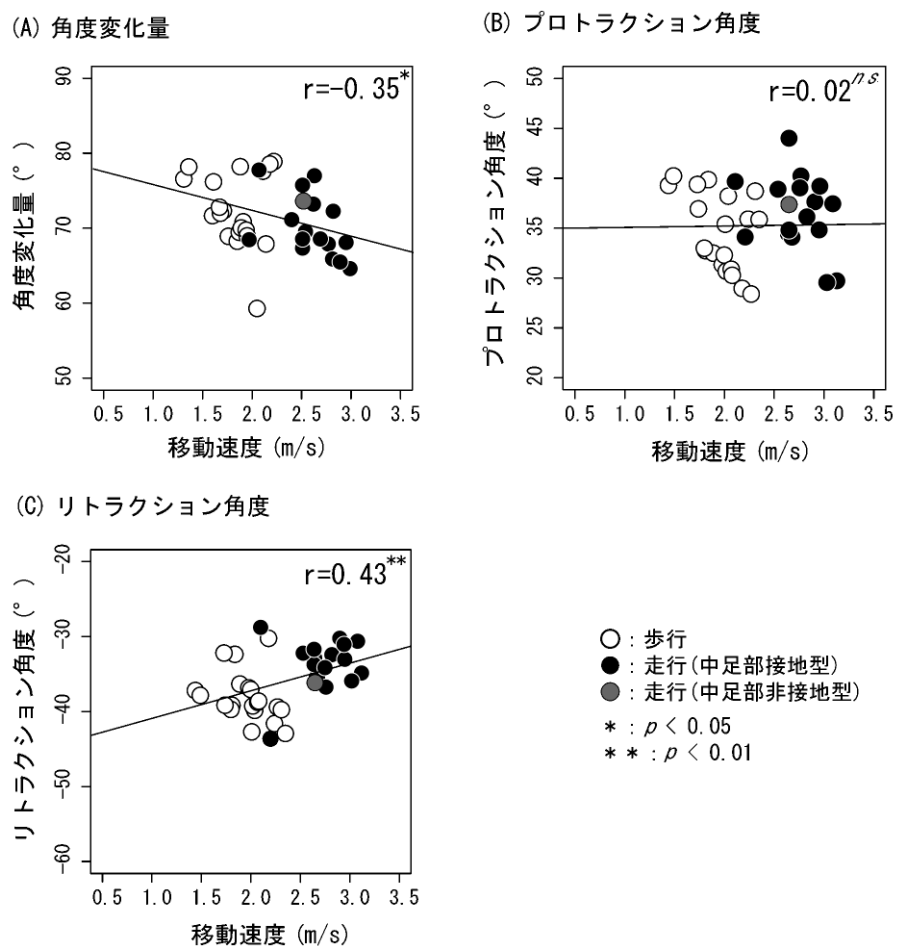


図 5.11 KO における移動速度と角度変化量、プロトラクション角度、リトラクション角度の関係。図中の回帰直線と相関係数は中足部非接地型のデータを除いて求めた直線を示す。

また、中足部非接地型のリトラクション角度は、歩行と中足部接地型の走行のデータから求めた回帰直線の下方に分布していた (図 5.10C)。この結果は中足部非接地型の接地パターンが生起する場合は尾側への後肢の振り出しが増加することを意味した。プロトラクション角度の結果と合わせると、中足部非接地型の接地パターンが生起する場合は後肢の振りは後方へ移動することが分かった。

撮影した映像を観察すると、歩行とトロットにおいて体幹の大きな屈曲伸展運動は認められなかった。四足性動物はギャロップで走る際に体幹が大きく屈曲伸展してストライド長を延長するが、歩行やトロットでは体幹の屈伸は小さいとされる (Biewener, 2003)。質的な評価ではあったが、リトラクション角度とプロトラクション角度の変化は体幹の屈伸を反映した結果ではなく、後肢関節の運動による変化であると考えられた。

5.3.6 後肢の着地における姿勢

中足部が接地しなかった試行のデータを除外して分析すると、移動速度との相関係数が有意であったのは大腿部と足根骨部のセグメント角度であった (図 5.12 と図 5.13)。これらの結果は移動速度が速くなると大腿部は水平に近づき、足根骨部は垂直に近

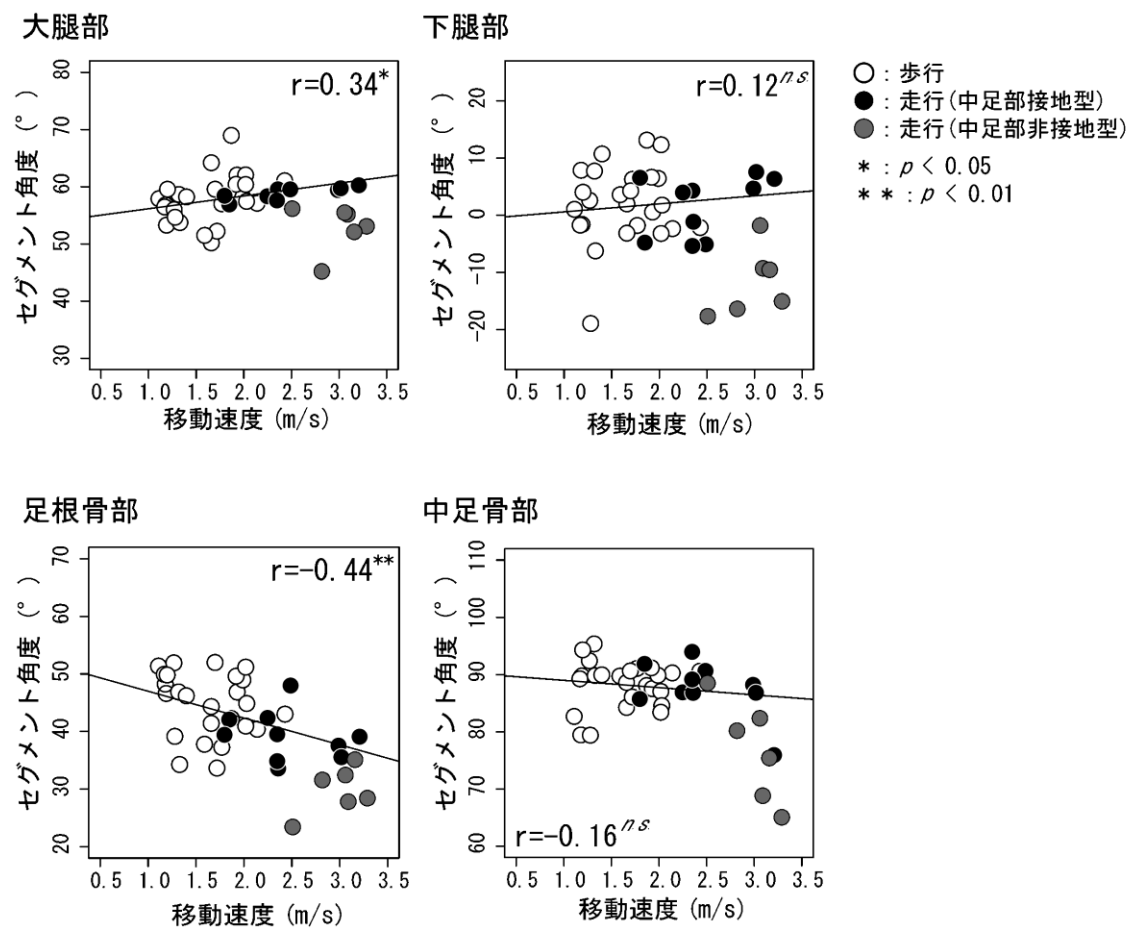


図 5.12 YA における後肢着地時のセグメント角度。中足部非接地型のデータを除き回帰直線と相関係数を算出した。

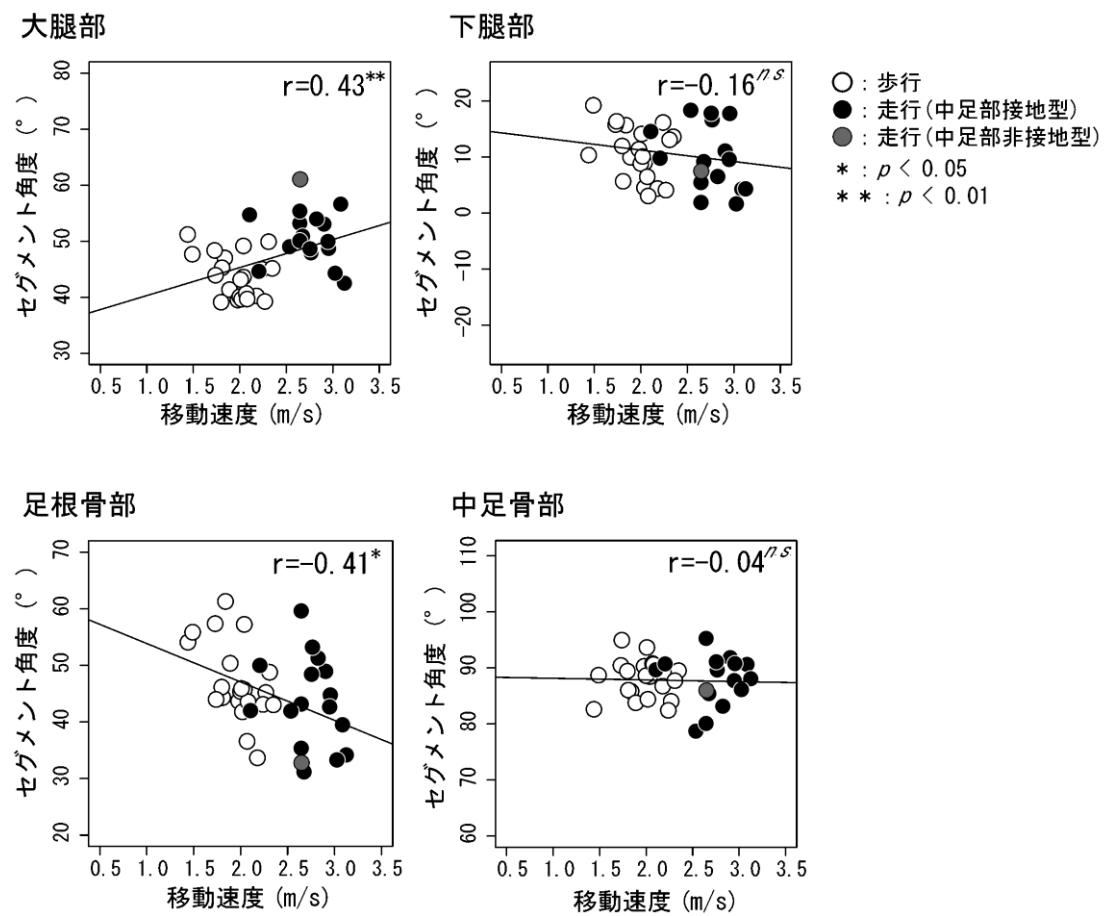


図 5.13 KO における後肢着地時のセグメント角度。中足部非接地型のデータを除き回帰直線と相関係数を算出した。

づくことを意味した。

次に歩行と中足部接地型走行に認められた傾向に対する中足部非接地型走行のデータの逸脱を確認した。YA では中足部非接地型走行の各セグメント角度は回帰直線の下方に分布していた (図 5.12)。この結果は中足部非接地型の接地パターンが生起する試行では下腿部を除きセグメントが鉛直に近いことを意味した。下腿部は中足部が接地しない場合にセグメント角度が負の値となり、外果が外側上顆よりも尾側に位置した (図 5.12)。KO の中足部非接地型の 1 試行は歩行と中足部接地型走行の傾向から逸脱しなかった (図 5.13)。

5.3.7 離地における後肢の姿勢

中足部が接地しなかった試行のデータを除外して分析を行った。YA と KO の 2 個体に移動速度との有意な相関係数が認められたのは下腿部と中足骨部のセグメント角度であり、移動速度が速くなると、鉛直に近づいた (図 5.14; 図 5.15)。これらのセグメント角度の変化はリトラクション角度が減少し、離地時の後肢全体の傾斜が小さくなったことを反映すると考えられた。

YA では大腿セグメント角度が移動速度と相関した。遅い歩行ではセグメント角度は負であるが、移動速度が速くなると最終的

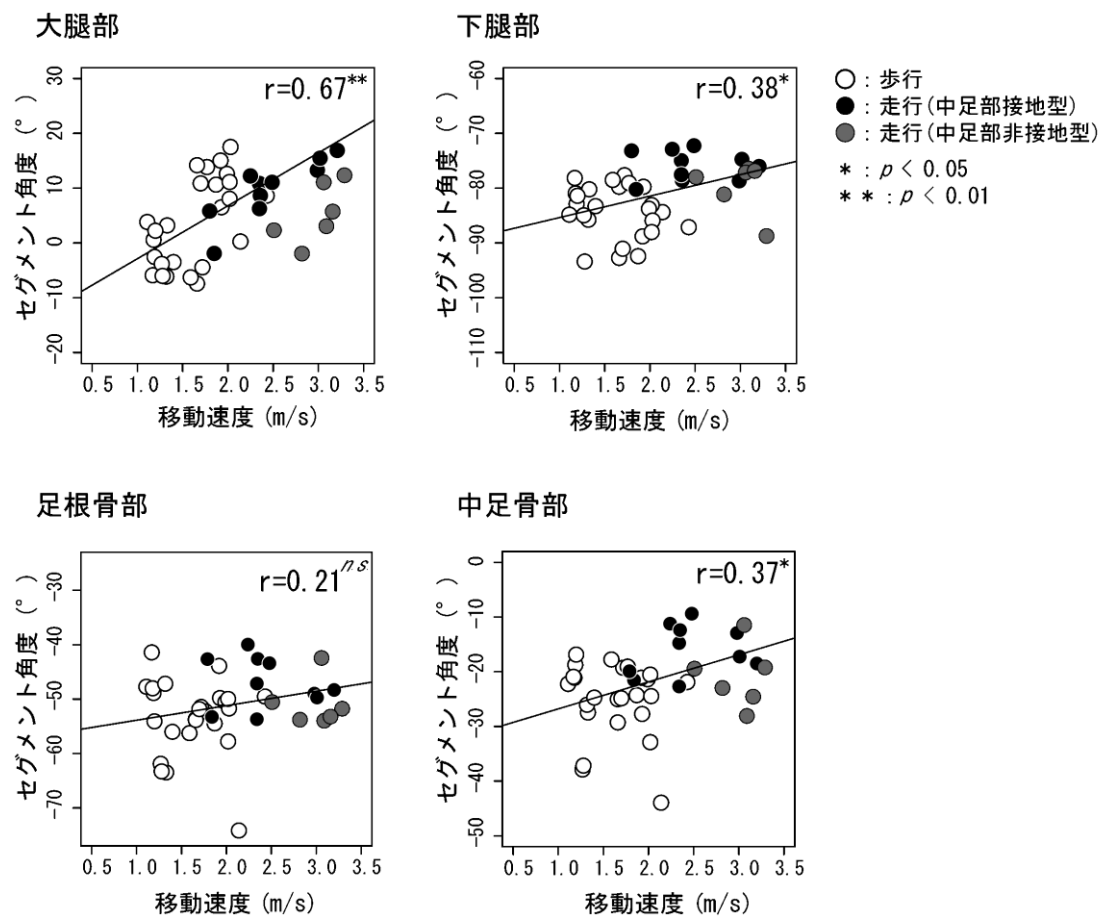


図 5.14 YA における後肢離地時のセグメント角度。中足部非接地型のデータを除き回帰直線と相関係数を算出した。

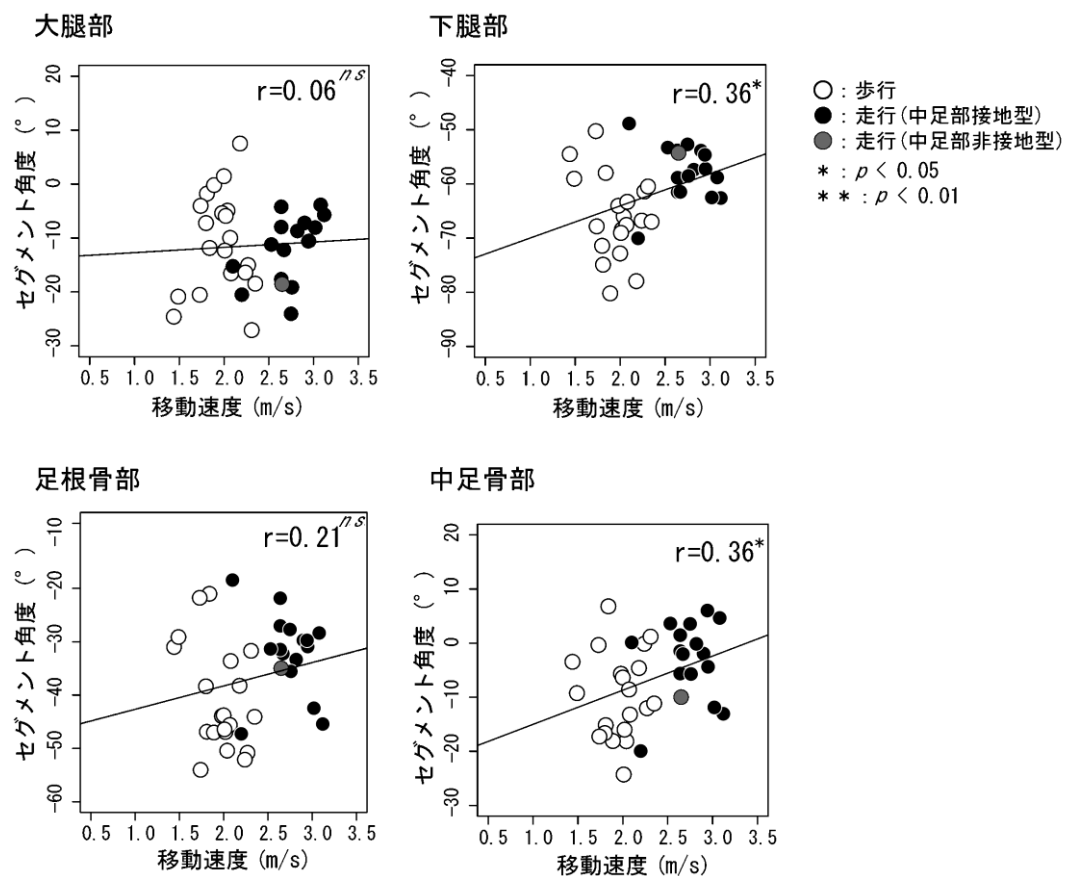


図 5.15 KO における後肢離地時のセグメント角度。中足部非接地型のデータを除き回帰直線と相関係数を算出した。

にはセグメント角は正となった (図 5.14)。この結果は移動速度が速くなると外側上顆が大転子を通る鉛直線よりも尾側へ振られなくなることを示唆した。

中足部が接地する試行から求めた回帰直線に対して中足部非接地型のデータの分布を確認すると、YA と KO の両個体において回帰直線からの明らかな逸脱は認められなかったが、YA の大腿部のセグメント角度は僅かに回帰直線の下方に分布していた (図 5.14)。これは同じ移動速度の中足部接地型走行と比べ大腿部が尾側に振られることを示唆した。つまり、大腿セグメントは移動速度が速くなると、尾側への振り出しが小さくなるが、中足部非接地型が生起する場合には振り出しが拡大した。この結果は足趾離地時のリトラクション角度の変化パターンと一致した。

5.3.8 結果の概要

本研究では中足部が接地しない中足部非接地型の接地パターンが認められた。中足部の接地面積は移動速度と負の相関関係にあったことから (図 5.8)、中足部非接地型の接地パターンは速いロコモーションと関係していることが示唆された。

歩行と走行では足底圧中心の前後位置に有意な差異が認められた (図 5.7)。この結果は身体にかかる負荷が大きい走行時は歩

行時に比べ足関節のロードアームが長いことを示唆した。中足部接地型走行と中足部非接地型走行では足底圧中心の位置に差異は認められなかった (図 5.7)。つまり、後肢にかかる力が増大したとしても、ニホンザルは足底圧中心を近位に移動させなかった。また、接地パターンの変化は足関節のロードアーム長には影響しなかった。

YA の中足部非接地型の接地パターンが生起する試行では後肢に 2 つの特徴的な運動パターンが認められた。1 つはプロトラクション角度の減少であった (図 5.10 B と図 5.16)。もう 1 つはリトラクション角度の増大であった (図 5.10 C と図 5.16)。プロトラクション角度が減少する際には下腿部が常に負のセグメント角度をとり、その姿勢で後肢が着地すると足部はより尾側に接地すると考えられた (図 5.16)。KO においては接地パターンを反映する後肢の運動学的特徴は認められなかった (図 5.13; 図 5.17)。

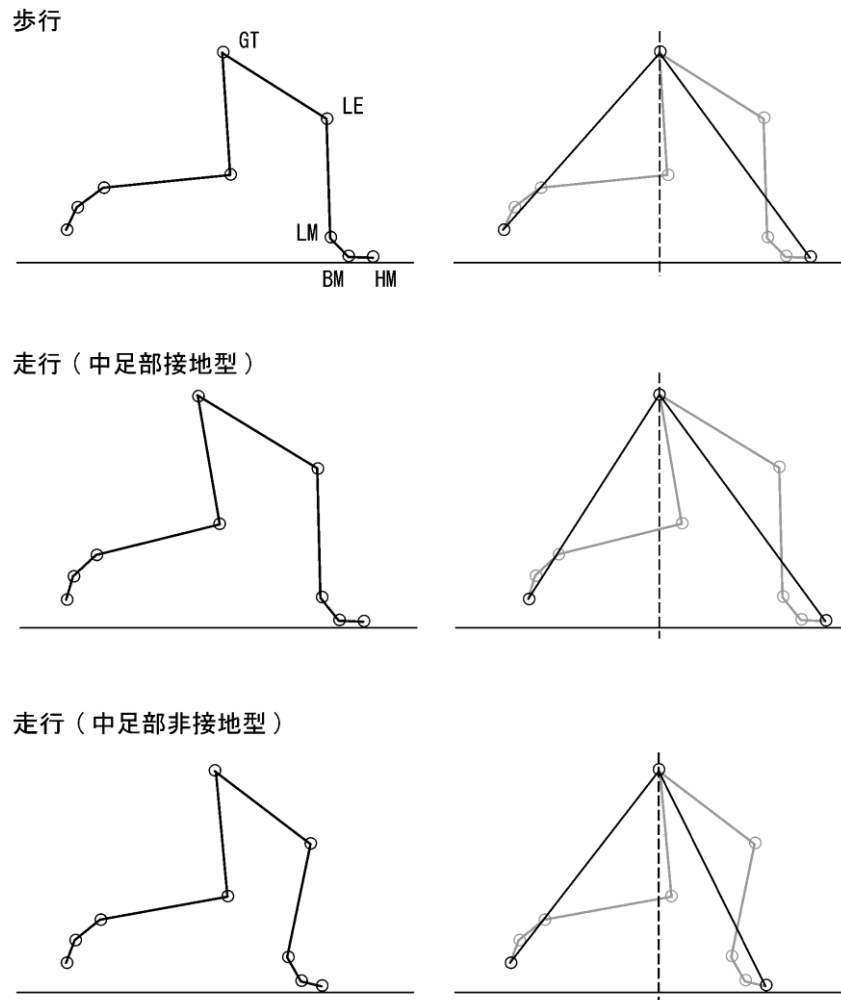


図 5.16 YA のデータから大転子の位置を固定して描画した後肢着地時と離地時の後肢姿勢。左図はセグメントの配置を表す。右図は後肢の振り幅を表す。GT：大転子、LE：外側上顆、LM：外果、BM：第 5 中足骨底、HM：第 5 中足骨頭。各標点の座標は平均値として算出した。中足部非接地型の接地パターンではプロトラクション角度が減少していることに注目されたい。

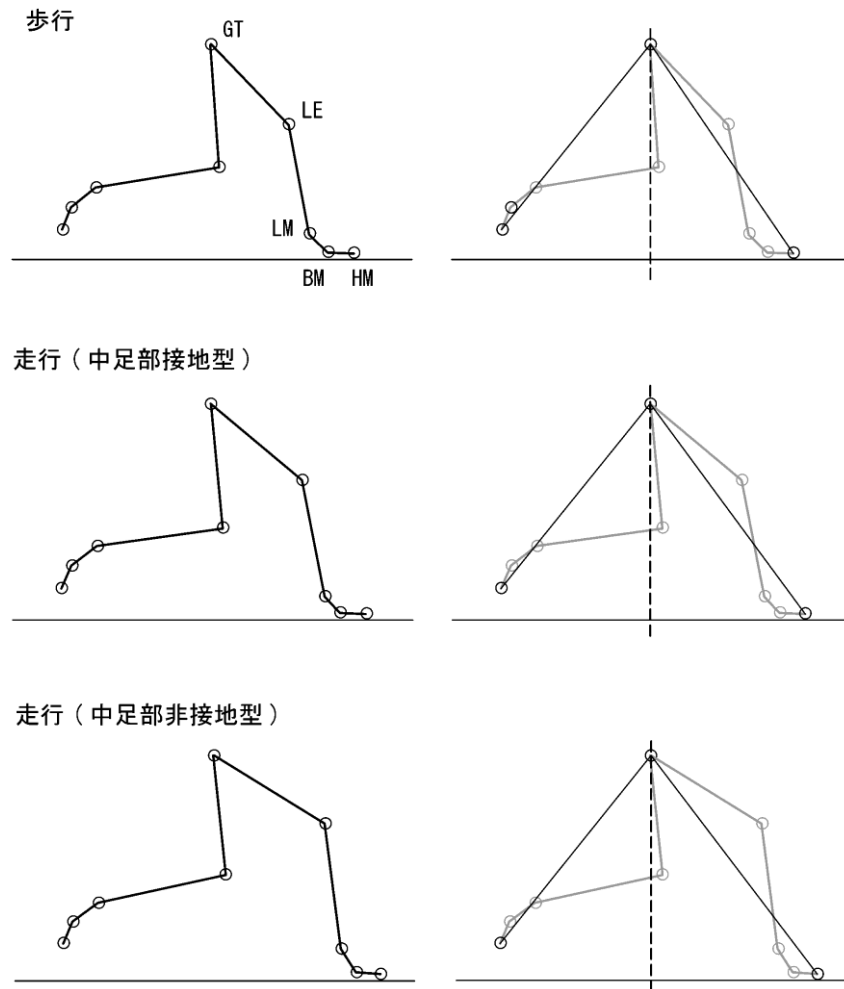


図 5.17 KO のデータから大転子の位置を固定して描画した後肢着地時と離地時の後肢姿勢。左図はセグメントの配置を表す。右図は実効後肢の振り幅を表す。GT：大転子、LE：外側上顆、LM：外果、BM：第 5 中足骨底、HM：第 5 中足骨頭。各標点の座標は平均値として算出した。KO では中足部非接地型の接地パターンが生起した場合でも特徴的な運動パターンは認められなかった。

5.4 考察

ヒトを除く霊長類の前後肢の接地パターンに関するこれまでの運動学的研究では中足部が接地しない接地パターンで移動する例は報告されていない。ボノボ (*Pan paniscus*) やシロテテナガザル (*Hylobates lar*)、ニホンザルの後肢の接地パターンが調査されてきたが、すべて蹠行性か半蹠行性であった (Gebo, 1993; Schmitt and Larson, 1995; Vereecke *et al.*, 2003; Vereecke *et al.*, 2005, Higurashi *et al.*, 2010; Hirasaki *et al.*, 2010)。本考察では移動速度と接地パターンが足関節の力学的機構に及ぼす影響についてまず議論し、後半では中足部非接地型が生起するメカニズムを議論の中心に据える。

接地パターンの変化させる要因については Schmitt and Larson (1995) が定性的観察をもとに踵接地の有無に注目して考察している。Schmitt and Larson (1995) は 2 つの仮説を提示した。1 は踵接地の有無は足の接地部位と関係するという仮説である。足部をより頭側に接地する場合に踵が接地しやすくなるとされる (図 5.18; Schmitt and Larson, 1995)。2 つ目は移動速度が速くなると立脚時間が短縮するので、踵を接地する時間的余裕がなくなり踵を接地しなくなるという仮説である。

Schmitt and Larson (1995) が指摘した 2 つ目の可能性は Patel

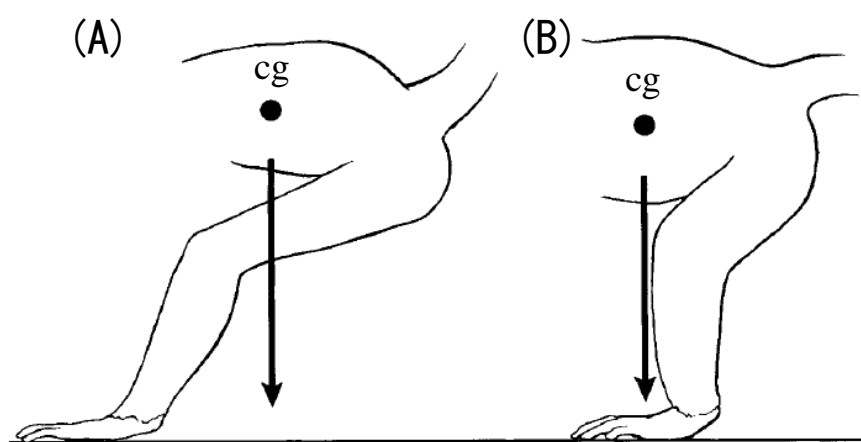


図 5.18 踵接地と足部の接地位置の関係を示した図 (Schmitt and Larson, 1995)。(A)クモザル、(B)ヒヒの足部の接地位置を示す。
重心 (cg) よりも頭側に足部を接地すると踵が接地する。

and Wunderlich (2010) の結果と整合しない。Patel and Wunderlich (2010) によればアヌビスヒヒの手掌接地面積は移動速度が速くなると拡大する。したがって、時間的な猶予の長短が手掌や足底の接地部位の大きさに直接的に影響しないことが示唆される。

しかしながら、移動速度が接地パターンと全く関係しない訳ではないように思われる。Jungers (2010) や Lieberman *et al.* (2010)、Hatala *et al.* (2013) は靴を履かない状態でヒトが走行すると前足部だけを接地する場合があることを示している。また、走行に適応した哺乳類は趾行性もしくは蹄行性への形態学的な適応を遂げている (Hildebrand and Goslow, 2001)。本研究においても移動速度が速い場合に足底の接地面積が減少した。Schmitt and Larson (1995) は観察をもとにしており、接地位置と時間的要因、接地パターンの変化の相互関係について詳細な結論に至った訳ではない。本考察において中足部非接地型の接地パターンが生起するメカニズムについて考察する上で足の接地部位の変化、移動速度の変化、接地パターンの変化の 3 つの現象間の相互関係を定量的データにもとづき整理する必要がある。

5.4.1 中足部接地の有無と実効後肢長の関係

移動速度と接地パターンの関係を考える上でまず検討すべきことは、中足部接地の有無と実効後肢長（大転子から第 5 中足骨までの距離）の関係である。なぜなら、中足部を接地させずに前足部だけで接地すれば実効後肢長が延長することで、ストライド長が延長し、移動速度が向上する可能性が考えられるからである (Steudel and Beattie, 1993; Patel, 2009, 2010)。

後肢着地と立脚中期、足趾離地の時点において、歩行と中足部接地型走行、中足部非接地型走行の間で実効後肢長を比較した (図 5.19 B)。分散分析を用いて YA の実効後肢長の差異を統計学的に分析したが、有意な差異は認められなかった (図 5.19 B)。KO では中足部非接地型が生起した試行が 1 試行であったので、歩行と中足部接地型走行の間で t 検定を行うと、移動速度が速い場合に立脚中期の実効後肢長が有意に短いという結果が得られた。また、中足部非接地型が生起した 1 試行のデータでは実効後肢長がさらに短かった (図 4.19)。これらの結果から中足部非接地型の接地パターンは実効後肢長を延長しないことが示唆された。

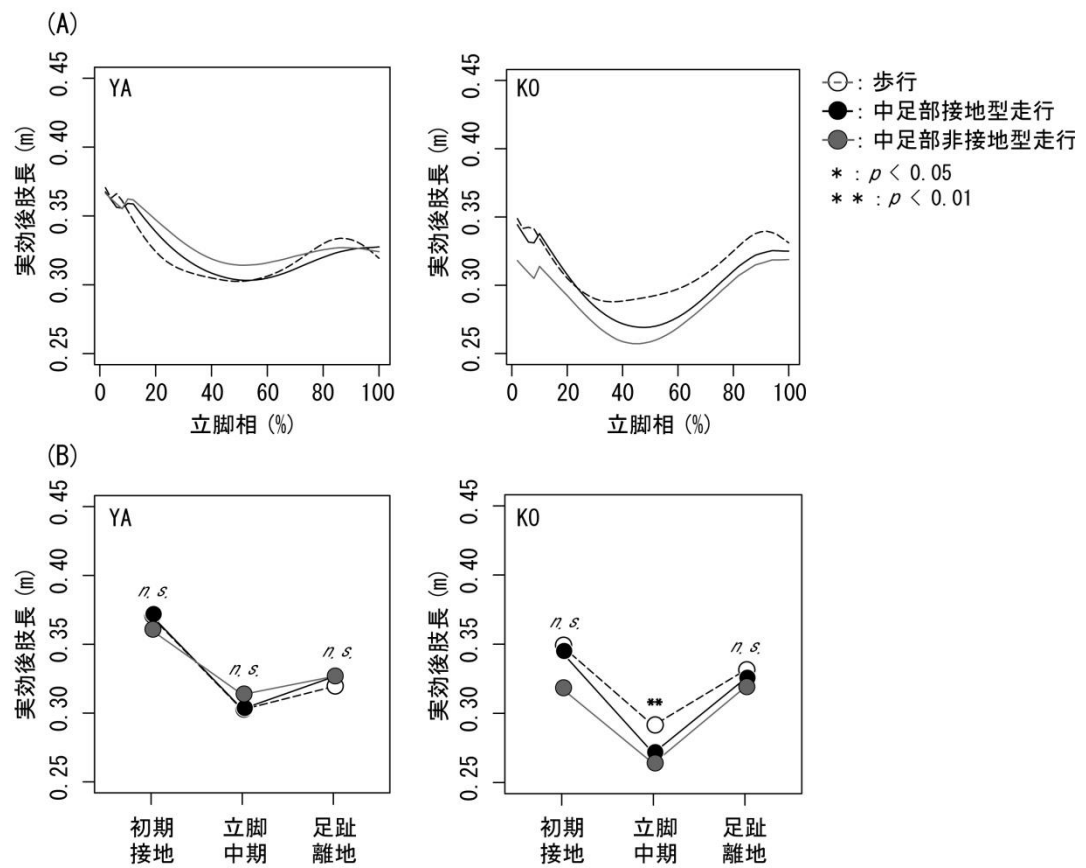


図 5.19 実効後肢長の比較。(A) 立脚相の相対時間を横軸とする図。(B) 後肢着地、立脚中期、後肢離地における実効後肢長の比較。立脚中期は大転子が第 5 中足骨の上を通過する時点とした。

5.4.2 足関節の力学的機構を移動速度の関係

移動速度が上がり、足底圧中心位置が近位に移動した場合、ニホンザルが足底圧分布を変化させて足関節のロードアームを短縮させている可能性が示唆されると予測したが、得られた結果は対照的であった。移動速度が速くなり、足関節にかかる力学的負荷が増大すると YA では立脚中期、KO では初期接地において走行時の足底圧中心はより遠位に位置した (図 5.7)。この結果は走行時の方が足関節のロードアームが長いことを示唆する。違いにして約 20mm であるが、ロコモーションは周期的運動なのでロコモーション全体としては筋の仕事量が増大すると考えられる (Rolian *et al.*, 2009)。また、YA の中足部接地型と非接地型の足底圧中心の位置に有意な差異は認められなかったことから、接地パターンの変化は足関節の力学的機構に影響しない (図 5.7)。

これらの結果から、ニホンザルではロコモーションの速度が速くなると足底圧の分布は変化するものの、その変化は走行時に足関節にかかる負荷が増大することへの運動学的な適応ではないと考えられた。下腿筋が産生し得る筋力は走行時に足関節を底屈させる力のモーメントよりも大きく、ニホンザルの足関節では外力との力学的な不均衡によって接地パターンが変化する訳ではない。

5.4.3 中足部の接地とプロトラクション角度

前述のように Schmitt and Larson (1995) は足部の着地位置と接地パターンとの関係を指摘した。Schmitt and Larson (1985) の考察は踵接地に限った限定的な議論であったが、この考察は足部の「近位部」の接地の有無にまで一般化できると考えられる。なぜなら、本研究においても中足部非接地型の接地パターンとプロトラクション角度の減少が同一試行で生起したからである。中足部接地型の接地パターンが生起したのは後肢が着地する際に後肢の頭側への振り出しが小さくなることが直接的な原因であると考えられる。

5.4.4 プロトラクション角度が減少する運動学的背景

プロトラクション角度の変化はどのような運動学的状況において生じるのだろうか。

四肢の傾きは支持基体反力の傾斜に影響するとされる (Larson *et al.*, 2001)。四肢の着地時のプロトラクション角度が小であれば支持基体反力の傾斜も小さく、四肢が着地する際の支持基体反力の制動成分が小さくなる (Larson *et al.*, 2001)。四肢の離地時にプロトラクション角度が大であれば支持基体反力は頭側へ傾斜し、推進成分が増大する。YA の中足部非接地型の接地パターンが生起

した試行では後肢のプロトラクション角度が減少し、リトラクション角度が拡大した。つまり、中足部非接地型走行では後肢の着地時の制動成分は相対的に小さく、離地時の推進成分が相対的に大きかったと考えられる。

支持基体に対する四肢の傾斜が支持基体反力の傾きに影響するのであれば (Larson *et al.*, 2001)、後肢をリトラクトしなければニホンザルは推進できないことになる。リトラクション角度が移動速度に対して減少し続けると (図 5.10C)、支持基体反力から得られる推進成分も小さくなるので、身体を推進するには後肢のリトラクション角度が単調減少し続ける訳にはいかない。リトラクション角度には推進力を得るための下限値が存在するのかもしれない。

ロコモーションの速度が速くなり支持基体反力の絶対値が増大すればリトラクション角度が小さくとも推進成分の絶対値は変化しない可能性がある。しかしながら、支持基体反力の傾斜が小さい状態で反力の絶対値が増大すれば垂直成分が増大し、重心位置の上下動も大きくなる。この場合、走行時に質量中心を効率的に前進させられない。

他方、立脚相における後肢の角度変化量は移動速度が速くなると減少し続ける (図 5.10; 図 5.11)。これは立脚相の短縮によって

後肢の振り幅に時間的制約がかかるためであると考えられる。この角度変化量の減少はすべてリトラクション角度の減少に由来する。

2つの要因、1) リトラクション角度の減少による垂直成分に対する推進成分の相対的な減少と 2) 立脚相の短縮に由来する角度変化量の減少は、ロコモーションの速度を上げる際に相反する要因として働くと考えられる。推進成分を増大する必要性と角度変化量の減少が共にリトラクション角度の変化に依拠するため、移動速度が上昇し続けると両立することが困難になる。つまり、ロコモーションの速度が上昇してゆくと立脚時間が短くなり角度変化量が減少するが、効率的に重心を推進させるためにはリトラクション角度をそれ以上減少させられない、という状況に至る。そのような状況において、リトラクション角度を維持してプロトラクション角度を代償的に減少させることで、ニホンザルは角度変化量および立脚時間比の減少を維持しながら、推進成分を確保すると考えられる。

Schmitt and Larson (1995) は踵を接地する時間的猶予がないために速度が速いと踵が接地しないと指摘したが、時間的猶予が短くなることは足部の近位部の接地の有無を決定する直接的な原因ではなく、実際には後肢のリトラクション角度を狭小化させる

要因であると考えられる。

5.4.5 個体差について

これまで議論してきた内容はすべて YA 個体に関するデータにもとづく議論である。YA では移動速度が 3.0m/s 程度の時に高い頻度で中足部非接地型の接地パターンが生起したが、KO では中足部非接地型の接地パターンの生起頻度は低かった。KO では中足部非接地型が生起しても後肢が着地する際にプロトラクション角度は減少しなかった (図 5.11)。YA と KO はほぼ同範囲の速度で移動したにも拘わらず個体差が生じた理由について以下で考察する。

個体差は YA と KO が移動速度を上げるための方略の差異を反映した可能性がある。なぜなら、ストライド長を延長させて移動速度を上げる場合とストライド頻度を高めて速度を上げる場合とでは後肢の角度変化量にかかる時間的影響が異なると考えられるからである。ストライド長は立脚相での推進距離と遊脚相での前進距離の和である。立脚相における前進距離は立脚相での後肢の角度変化量と比例する。後肢の振り幅が大きければ立脚相で推進する距離が長い、後肢の振り幅が小さければ立脚相で進む距離は短い。ロコモーションの速度が上がると角度変化量は狭小

化するので、ストライド長を延長する方略をとる方が移動速度を上昇する上で立脚時間が短縮する影響を強く受ける。

当然、ストライド頻度を上げる方略をとる場合でも角度変化量は減少する。しかし、立脚相における後肢の振り幅が時間的理由から制約されても、ストライド頻度を増大させて速度を上げられるので立脚時間が短縮した影響が後肢の運動に現れにくい可能性がある。

YA と KO がストライド長を延長させて速度を上げたのか、ストライド頻度を増加させて速度を上げたのかを調べる目的で、平均値が 0、標準偏差が 1 となるように標準化した標準化ストライド長もしくは標準化ストライド頻度を目的変数、移動速度を説明変数とする単回帰分析をおこなった。その結果、YA の標準化ストライド長を目的変数とした場合の傾きは 1.14、標準化ストライド頻度を目的変数とした場合の傾きは 1.11 であった (表 5.3)。YA はストライド長とストライド頻度を移動速度に対してほぼ等しい割合で変化させて移動速度を上げていた。KO の標準化ストライド長を目的変数とすると傾きは 1.15、標準化ストライド頻度を目的変数とすると 1.63 の傾きが得られた (表 5.3)。KO ではストライド頻度の増加が優位であった。KO はリトラクション角度を増大させ、代償的にプロトラクション角度を減少させずなくとも、

表 5.3 移動速度を説明変数、標準化ストライド長と標準化ストライド頻度を目的変数とした単回帰分析の結果。

YA				
目的変数	傾き	切片	R^2	p 値
標準化ストライド長	1.14	-0.18	0.51	$p < 0.01$
標準化ストライド頻度	1.11	-2.44	0.73	$p < 0.01$

KO				
目的変数	傾き	切片	R^2	p 値
標準化ストライド長	1.15	-2.64	0.86	$p < 0.01$
標準化ストライド頻度	1.63	-3.75	0.66	$p < 0.01$

YA ではストライド長とストライド頻度がほぼ等しい割合で増加するが、KO はストライド頻度の増加が優位である。

ストライド頻度の増加によって速い移動速度を維持できたのか
もしれない。

5.4.6 歩容の選択について

基本的には霊長類はあまりトロットで走らない (Vilensky *et al.*, 1991; Schmitt, 2006)。歩行からアンブルもしくはギャロップに歩容を変えるか、比較的遅い速度でトロットからギャロップへ移行する (Schmitt, 2006)。アカゲザル (*Macaca mulatta*) は毎秒 1.8m の速度でギャロップへ移行したというデータも存在する (Vilensky, 1980)。このデータに対して、本研究で対象としたニホンザルは毎秒 3m を越えてもトロットで走行した。

本研究の中足部が接地しない足部の着き方に歩容の選択が影響した可能性は否定できない。四足哺乳類ではギャロップへ移行すると体幹の屈伸がストライド長の延長に寄与する (Biewener, 2003)。移動速度が速くなり立脚相の角度変化量に時間的制約がかかる場合でも、プロトラクション角度を代償的に減少させずに体幹の屈伸によってストライド長を延長できるので、中足部非接地型の接地パターンはギャロップでは生起されにくい可能性がある。

しかし、頻度が低くともトロットを行うこともあることと

(Vilensky, 1980; Schmitt, 2006)、立脚時間が移動速度に反比例する現象は他の動物にも一般的な現象であることから (Gatesy and Biewener, 1991; Hoyt *et al.*, 2000; Nyakatura *et al.*, 2008)、本研究結果は本研究対象に限定的な結果でなく、類似した身体構築を持つ他のマカク類にまで一般化できると考えられる。

第 6 章 総合論議

第 6 章ではこれまでの研究結果にもとづき、霊長類における足関節の力学的機構と足部の接地パターンの多様化について議論する。本研究の要約は図 6.1 にまとめた。最後に本研究から新たに生まれた研究課題について述べる。

6.1 足関節の力学機構と接地パターン

霊長類は他の四足性哺乳類よりも歩行時のストライド長が長く (Reynolds, 1987; Schmitt, 2003)、他の四足性哺乳類に比べ後肢着地時のプロトラクション角度が大きい (Larson *et al.*, 2001)。この特徴は多くの霊長類に共有されるだけでなく、原初的霊長類と似た生態学的地位を占める樹上性の小型有袋類にも認められる (Larson *et al.*, 2001)。樹枝末端の環境を利用した原初的霊長類は重要な 3 つの特徴 (対抗した母指、後肢優位の身体支持、ダイアゴナル・シーケンス歩行) に加え、後肢着地時のプロトラクションが大きいという特徴も持っていた。ダイアゴナル・シーケンス歩行では前肢の後に同側後肢が着地するので、後肢のプロトラクション角度が大きければ後肢が同側前肢の近くに着地すること

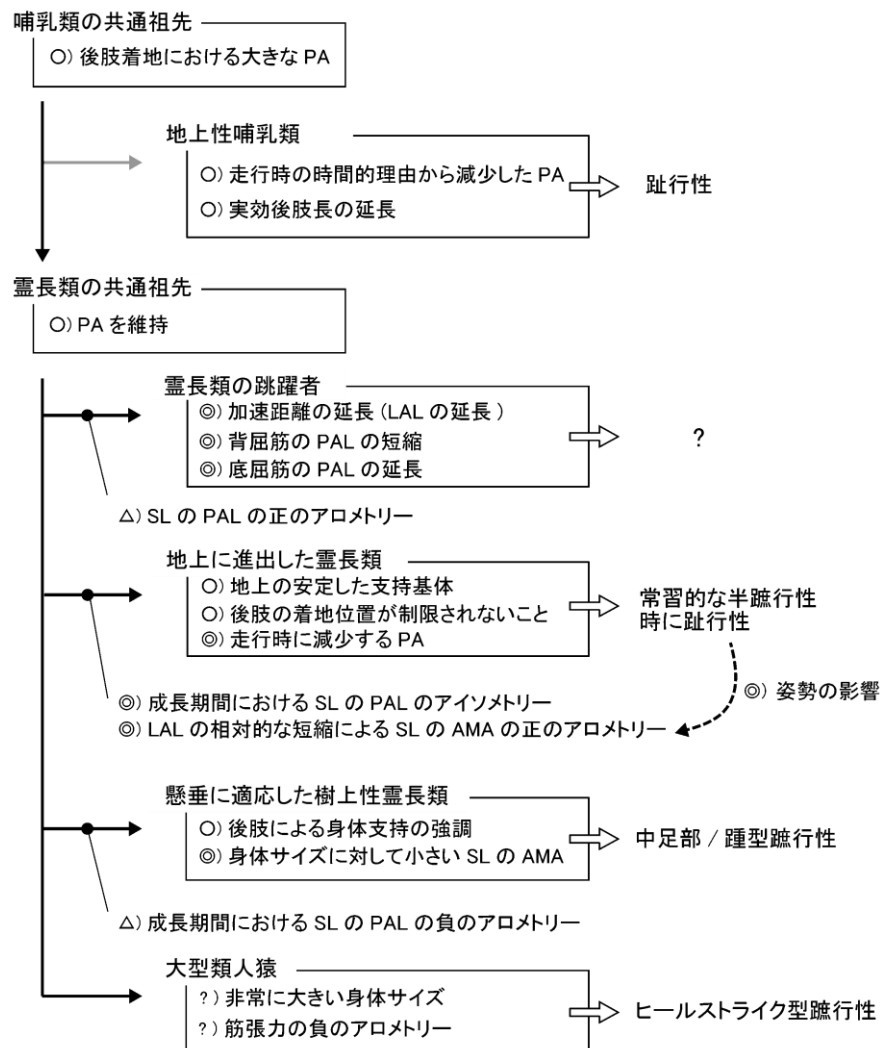


図 6.1 総合論議をまとめた図。○) は先行研究、◎) は本研究から明らかとなったことを表す。△) は本研究結果にもとづいて推測されることを表す。黒い矢印はプロトラクション角度が原初的な動物から保存されたことを表し、灰色の矢印はプロトラクション角度が減少したことを表す。PA: プロトラクション角度、PAL: パワーアーム長、LAL: ロードアーム長を表す。

になる。したがって四足ロコモーション時に前後肢が干渉しやすくなる (Schmidt, 2008)。これは原初的霊長類のロコモーション時の安定性を向上させるように働いたと考えられる。なぜなら、同側前肢で安定性を確認した樹枝を同側後肢で把持できたからである。原初的霊長類が樹上環境における不安定性について高い選択圧に曝露されていたことを考えれば、現生霊長類だけでなく原初的霊長類においても後肢着地時のプロトラクション角度は大であったと考えるのが妥当であろう。

後肢着地時のプロトラクション角度が大であった原初的霊長類も半蹠行性か蹠行性の霊長類であった可能性が高い。半蹠行性であったか蹠行性であったかについては結論できないが、現生霊長類のほとんどが半蹠行性に分類されることと、現生霊長類において踵接地が認められる種は懸垂行動に適応した霊長類に限られることから (Gebo, 1992; Schmitt and Larson, 1995)、原初的霊長類も半蹠行性であったと考えられる。この点については、蹠行性と半蹠行性を区別する骨学的特徴を同定し、その特徴を化石記録にみなければ結論できない。

ロコモーション様式が多様化すると半蹠行性から踵を接地させる接地パターン (ヒールストライク型蹠行性と中足部/踵型蹠

行性) (Gebo, 1992; Schmitt and Larson, 1995) や中足部を接地させない接地パターン (第 5 章) が派生した。

棲息場所を開拓し、地上に進出した霊長類は常習的な半蹠行性であったが、走行時には中足骨頭と足趾だけを接地するようになった (第 5 章)。第 5 章では外力が作る足関節まわりのモーメントと底屈筋の生み出すモーメントの平衡を保つために、高い関節負荷がかかる走行においてニホンザルは足の接地パターンを変化させることが期待された。しかし、ニホンザルは四足歩行に比べ大きな負荷がかかる走行時に足関節のロードアームが延長した (第 5 章)。この結果から、半蹠行性から趾行性への接地パターンの変化は足関節の筋骨格系の筋力産生効率を改善させる機能的意味は持たないと考えられた (第 5 章)。

地上に棲息環境を映した霊長類にとって速いロコモーション時に後肢着地におけるプロトラクション角度が減少することは地上を移動する上で有利な運動学的変化であった可能性がある。地上では連続的で安定性が高い地面が支持基体なので、支持基体の配置によって後肢の着地位置を限定されることはない。また、安定性を確保する目的で同側前肢で把持した樹枝を後肢で把持する必要もない。つまり、地上では後肢を大きく頭側へ振り出す

必要がない。一方、支持基体に拘わらず移動速度が上がると立脚相が短縮するので、地上においても立脚相での後肢の振り幅には時間的な制約がかかる（第 5 章）。走行時に後肢が大きくプロトラクトされると、後肢のリトラクトに要する時間が延長し、速いロコモーションを妨げる可能性が高い。ニホンザルは樹上に比べ地上での走行頻度が高いことを考慮すると（Chatani, 2003）、霊長類の大きなプロトラクションを伴う後肢の運動は地上に適応的な運動パターンではない。

Schmidt (2005) は 90g のハイイロショウネズミキツネザル (*Microcebus murinus*) から 3000g のチャイロキツネザル (*Lemur fulvus*) までの身体サイズの 4 種の小型霊長類の後肢着地時のプロトラクション角度と後肢離地時のリトラクション角度を計測した。その結果を霊長類以外の小型哺乳類と比較すると、小型霊長類のプロトラクション角度は他の小型哺乳類のそれと近い値であった。Schmidt (2005) は大きなプロトラクション角度は霊長類以外の小型哺乳類にも共有される特徴であると主張し、イエネコ (*Felis catus*) などの他の哺乳類と中型のサル類でプロトラクション角度に差異があるのは (Reynolds, 1987; Larson *et al.*, 2001)、哺乳類の各系統において独自に地上走行に適応したことが原因

であるとした (Schmidt, 2005)。つまり、霊長類では走行に適応する際にプロトラクション角度を維持したが、ネコ科動物などの他の哺乳類では地上走行に適応する過程でプロトラクション角度が減少した (Schmidt, 2005)。

霊長類に限らず、四肢を使って位置を移動する全ての動物では立脚時間は移動速度に反比例するので (Biewener, 2003)、中型から大型の霊長類以外の哺乳類において後肢着地時のプロトラクション角度が減少したのは、霊長類と同じ理由によるのかもしれない。つまり、後肢の頭側への振り出しが大きいと、後肢のリトラクトに要する時間が延長することが原因となった可能性がある。一方、霊長類がプロトラクション角度を維持したのは樹上での安定性を確保することと関係するのだろう (Schmitt, 1998, 1999, 2003; Larson *et al.*, 2001)。地上性霊長類は地上に進出してもなお、時に樹上を移動するので、安定性のために大きなプロトラクション角度を維持した。そして、走行時に後肢の振る時間的猶予がなくなる時に限り趾行性となった可能性が高い。これによって樹上での安定性と効率的な四足走行を両立させたと考えられる。

まとめると、1) 地上の支持基体は安定性が高いこと、2) 地上

では安定性のために後肢を大きくプロトラクトする必要がないこと、3) 大きなプロトラクション角度は後肢のリトラクトに要する時間を延長すること、これらの3つの要因によって地上性霊長類は走行時にのみ趾行性の接地パターンとなると考えられる。繰り返しになるが、この姿勢の変化は足関節の力学的機構とは独立した現象である（第5章）。

6.2 蹠行性の霊長類について

テナガザルやクモザルなどの中足部/踵型蹠行性の霊長類は常習的な蹠行性ではなく、場合に応じて半蹠行性、もしくは蹠行性となる（Schmitt and Larson, 1995）。踵接地の有無は移動速度と後肢のプロトラクション角度が関係するとされるが（Schmitt and Larson, 1995）、その主張を支持する定量的データは存在しない。懸垂行動へ適応した霊長類の踵接地を生起させる原因として本研究結果から2つの仮説を立てることができる。

1つは、プロトラクション角度の変化に応じて足部の接地パターンが変化したという結果から（第5章）、中足部/踵型蹠行性の霊長類がロコモーション時の状況に応じて後肢のプロトラクションを変化させた結果として、足の着き方が変わるという仮説で

ある。実験的環境における安定した移動速度のロコモーション時には地上性霊長類と樹上性霊長類の間で後肢着地時のプロトラクション角度に大きな差異は存在しないが (Larson *et al.*, 2001)、環境に応じて後肢を身体支持、前肢を精緻な運動などと前後肢の機能差を強調する必要がある状況では、後肢のプロトラクション角度が変化するかもしれない。そのような場合に足の接地パターンが変化する可能性がある。懸垂に適応したサル類と小型類人猿のプロトラクション角度を計測した研究は少ないので、この仮説を検証するには今後の実験的研究に期待する他ない。

もう 1 つは、懸垂を行う霊長類ではヒラメ筋の AMA が身体サイズに対して小さいことが原因となり、足関節にかかる支持基体反力に抗することができずに踵が接地するという仮説である (第 3 章)。ニホンザルの横断的データから求めたヒラメ筋のパワーアーム長の種内スケールパターンは身体サイズに対してアイソメトリーであったことを考慮すると (第 4 章)、懸垂に適応したクモザルとテナガザルのヒラメ筋の短いパワーアームは成長過程において身体サイズに対して負のアロメトリーであると推測できる。樹上性霊長類では後肢優位の身体支持が強調されることと (Schmitt, 1994; Schmitt and Hanna, 2004)、ヒラメ筋のパワ

一アーム長が身体サイズに対して短いこと（第3章）を背景として、懸垂に適応したサル類および小型類人猿では身体の重みを足関節で支持しきれずに踵が接地するのかもしれない。Patel and Wunderlich (2010) もアヌビスヒヒ (*Papio anubis*) では移動速度が速くなると手根部が接地するようになる原因の1つとして、手関節にかかる支持基体反力のモーメントと手関節の筋骨格系が産生する筋力が釣り合わない場合に接地パターンが変化する可能性を示唆している。

懸垂者は樹上の樹間を越える能力が高いので、効率的に樹上の3次元的環境を移動できる (Cant, 1992; Canon and Leighton, 1994)。クモザルでは食性への適応として懸垂行動が選択され (Strier, 1992)、足関節の底屈筋は抗重力的に活動する必要性が低下した結果、足関節におけるヒラメ筋の筋力産生効率が低下した (第3章)。懸垂者において踵が接地することが足関節の底屈筋のパワーアームが短いことに由来すると考えると、半蹠行性からクモザルにおける蹠行性姿勢への変化においては踵を接地することに何らかの機能的意味があった訳ではなく、食性への適応として選択された身体構造によって副次的に蹠行性の接地パターンとなったと考えられる。

足の接地パターンがロコモーションをより効率的にする運動学的特徴であるならば、足の着き方は選択圧に曝露されて変動の小さいより安定した特徴となると考えられる。しかしながら、Vereecke *et al.* (2003) はボノボ (*Pan paniscus*)、Vereecke *et al.* (2005) はシロテテナガザル (*Hylobates lar*) の足底圧分布を分析し、試行間で足底圧中心の軌跡が一定せず、変動が大きいことを報告している。本研究においても、特に母指の接地順序は試行間で一定しなかった。現時点において、ヒト以外の霊長類における足の着き方がどのような機能的意味をもたらすのかに関して明確な解は存在しない (Cunningham *et al.* (2010) は、ヒトの踵接地はロコモーション時の代謝コストを減少させることを報告している)。第 3 章と第 5 章のデータから、サル類に認められる接地パターンの変化はプロトラクション角度の減少や足関節のテコ機構における力の不均衡など、足の着き方とは別の要因の影響を受けると考えられる。

懸垂型サル類や小型類人猿以外で踵接地型認められる大型類人猿については本研究が網羅する範囲を越えているので、以下の考察は推測の域を出ないが、大型類人猿では身体サイズの影響を受けてヒールストライク型蹠行性が派生した可能性がある。なぜ

なら、ヒトを含む大型類人猿はサル類よりもはるかに身体サイズが大きいため (Smith and Jungers, 1997) 筋骨格系のスケーリングの影響を強く受けるからである。チンパンジーではオスが 43kg、メスが 34kg、ゴリラ (*Gorilla gorilla*) はオスが 170kg、メスが 72kg である (Smith and Jungers, 1997)。支持しなければならない体重に対して筋が発揮できる相対筋張力が減少することから、身体サイズの大きい大型類人猿は踵を上げた姿勢を維持できないのかもしれない。

6.3 今後の研究課題

本研究を進める上でいくつかの新たな課題が生じた。総合論議の最後に今後の課題としてそれらをまとめたい。

1 つは第 3 章の分析に大型類人猿を加えることである。大型類人猿は懸垂行動を行うが、ナックルウォーキングで地上を歩くので、ヒラメ筋は抗重力的な活動を要求される。また、身体サイズが大きく、筋張力の負のアロメトリーの影響を強く受けることから、足関節の機構は力学的に修飾されている可能性がある。大型類人猿を分析に含め、身体サイズとロコモーションレパートリーのさらに広い変異幅を含むサンプルを分析することが今後の研

究課題の 1 つである。

2 つ目は第 4 章で示した「筋張力の低下を補うために、半蹠行性もしくは蹠行性の動物ではロードアーム長が身体サイズと負のアロメトリーの関係である」という仮説をさらに補強することである。ニホンザルのロードアーム長の負のアロメトリーは足関節の機構を力学的に有利にすることが示されたが、前述の仮説を補強するには、その特徴が霊長類以外の蹠行性動物にも認められることを示す必要がある。一方、霊長類以外でその特徴が認められなければ、ロードアーム長の相対的な短縮によってもたらされる力学的有利性は霊長類独自の適応として解釈する必要がある。

3 つ目の研究課題は、オナガザル類の前肢における接地パターンの変化 (Patel and Wunderlich, 2010) が前肢着地時のプロトラクション角度と関係しているのかを調べることである。これを明らかにすることによって、前肢と後肢の接地パターンの変化は同じ原理にしたがうのか、それとも異なる原理が存在するのかを明らかにできる。もし異なる原因によって接地パターンが変化しているのであれば、それは霊長類の進化過程における前後肢の機能分化を反映していると考えられ、霊長類の進化史に新たな知見を加える可能性がある。また、新たな研究の方向性として二足ロコ

モーション時の足の接地パターンにも研究対象を広げること
もできる。この点の詳細については以下で述べる。

Cunningham *et al.* (2010) は、踵を接地せずに中足骨頭部と足趾だけを接地する前足部接地と、踵を含む足底全面を接地する後足部接地の違いがヒトの移動時の運搬コスト ($\text{mlO}_2/\text{kg} \cdot \text{km}$) に与える影響を調査した。運搬コストは 1km を移動するための体重 1kg 当たりの酸素消費量である。運搬コストが小さいと移動時のエネルギー効率が高い。Cunningham *et al.* (2010) はこの結果から、二足歩行では後足部接地で歩く方が運搬コストが低く、二足走行では接地パターンの差異は運搬コストに影響しないことを示した。Cunningham *et al.* (2010) はこれらの結果にもとづき蹠行性の姿勢とヒールストライクはヒトの二足歩行のエネルギー効率を向上させる特徴であると主張した。

脳梗塞や脳出血、もしくは整形外科的疾患によって運動機能が著しく低下した人間に対して運動機能を再建する目的でリハビリテーションが行われる。その治療対象となる動作は圧倒的にヒトの二足歩行であることが多い。整形外科医である Perry は身体機能不全を呈した患者の事例から、ヒトの二足歩行では足部の 3 つのロッカー機構、ヒールロッカー (heel rocker) とアングルロッ

カー (ankle rocker)、フォアフットロッカー (forefoot rocker) が効率的な前進運動に重要であると主張した (図 6.2; Perry, 1992)。なかでもヒールロッカーはヒールストライクから立脚相における身体の前進運動へ円滑に移行する上で重要な機能的役割を担う (Perry, 1992)。

ヒールロッカーを構成する解剖学的特徴は丸みを帯びた踵骨隆起である (Perry, 1992)。この丸みによって踵骨隆起は下肢全体の運動の支点として機能する。具体的には踵が着地する際に踵骨が進行方向へ回転することで、前脛骨筋と大腿四頭筋の活動を介して、下腿部と大腿部が前方へ回転してゆく。ヒールストライクにおける踵骨のロッカー機構が立脚相における身体の前進運動の契機となる (Perry, 1992)。

リハビリテーションにおいて足の接地パターンが注目するのは、Perry (1992) の指摘するロッカー機構が中枢神経疾患患者において阻害されることが多いからである。身体片側の運動麻痺を呈する患者において、四肢遠位関節の随意性の再獲得は近位の関節よりも困難である。脊髄における運動神経の下行路は背外側 (皮質脊髄路と赤核脊髄路) と腹内側 (網様体脊髄路) の 2 経路に大別され、腹内側系は近位筋、肩帯と腰帯、体幹を両側性に支配

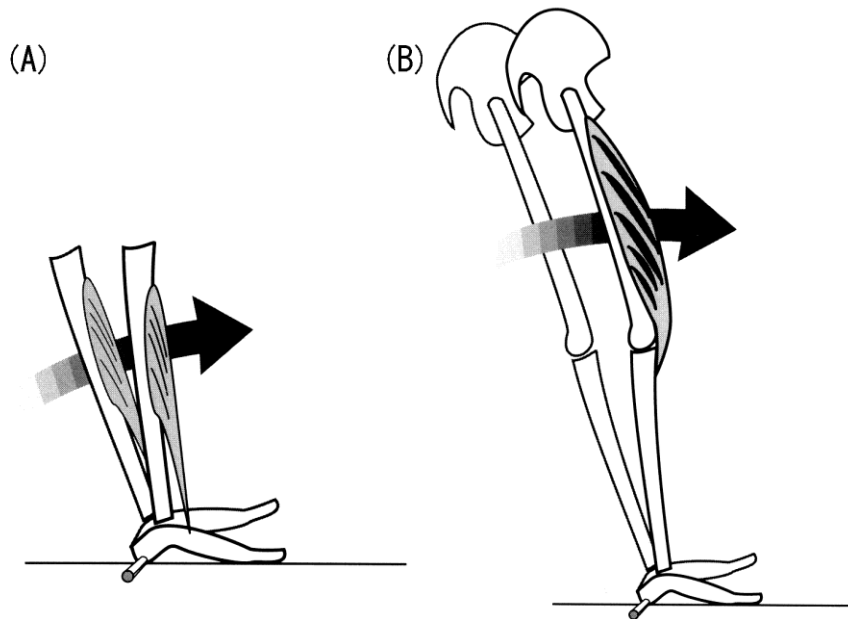


図 6.2 ヒールロッカーの機能 (Perry, 1992)。(A) ヒールストライクにおいて踵骨隆起が支点となり足部が前方へ転がる。前脛骨筋を介して下腿も前方へ移動する。(B) 大腿四頭筋の活動によって、大腿部も前方へ移動する。立脚中期以降に前下方へ移動していた質量中心が、ヒールロッカーによって進行方向へ移動するようになる。

する (井上, 2010)。中枢神経疾患においては遠位部よりも近位部で随意性の回復が良好であるとされる (井上, 2010)。中枢神経疾患を持つ患者のなかには足関節が底屈した状態に固定され、足先からしか接地できない者や、前脛骨筋の麻痺が麻痺した者がいる。それらの患者では、ヒールストライクやヒールストライクに続く下腿部の前進運動が起こらないので、足部が着地した後に身体を円滑に前進させることができない。例えば、足関節が底屈位で個体された患者が足先から接地すると、下肢は突っ張り棒として働き、身体の前進を妨げる (Perry, 1992)。

患者が常習的な移動手段として二足歩行を選択する上で、移動の効率性は非常に重要な判断材料である。「目的とする場所まで疲れずに到着できた」という患者自身の主観的な評価は、患者の自立的な二足移動を促す。したがって、接地パターンと二足歩行の効率性との因果関係を解明することは、生物人類学だけでなく、リハビリテーション分野の進歩に寄与すると考えられる。しかしながら、ヒトと系統的に近縁な霊長目において足の接地パターンに大きな多様性が存在するにも拘わらず、リハビリテーション分野において比較生物学的観点からヒトの接地パターンについて議論されたことはない。ヒトの二足ロコモーションの本質を理解

するには、ヒトの霊長目における変異の連続性のなかに位置づけ、二足ロコモーションにおけるロッカー機構の機能を相対的に評価する必要がある。比較生物学的観点から得られた知見はリハビリテーション分野において蓄積されてきた知見を再検証するだけでなく、新たな知見を付与する可能性を持つと考えられる。

具体的には、ヒールストライクを欠く二足歩行を行うテナガザルとヒトの間で足の着き方と下肢の運動を比較することで、ヒトの二足性における踵接地の重要性を示すことができる。ヒトにおいてはヒールストライク時の前脛骨筋の遠心性収縮とそれに続く大腿四頭筋の遠心性収縮が下肢の円滑な前進に重要であるとされているが (Perry, 1992)、全く異なる環境下で獲得されたテナガザルのヒールストライクの起こらない二足歩行では着地後に下肢はどのようなメカニズムによって効率に前方へ回転していくのだろうか。テナガザルとヒトの踵着地における下肢の運動学的差異やその際の筋活動を定量的に比較することで、現在リハビリテーション分野において治療対象とされる下肢遠位部の運動が真にヒトの二足性の効率性を保証する特徴であるのかを検証することができる。

第 7 章 要約

第 1 章

始新世に出現した原初的霊長類は把握能力のある手足で樹枝末端の不安定な場所を移動していた。樹枝末端の環境へ原初的霊長類が進出する上で足部の形態進化は重要な進化的イベントであったことが化石記録から示されている。それらの原初的霊長類が適応放散し、独自の生態学的地位を占めるようになると、ロコモーション様式が多様化し、足部の形態に豊かな変異が生まれた。

足部を構成する骨が全ての霊長類で共通であるにも拘わらず足部形態の形態が多様である理由の 1 つは、足部を構成する骨の長さに種間変異が存在するからであると考えられた。足部は支持基体反力と筋が生み出す筋力が作用する身体部位であることから、足部を構成する骨の長さは足関節を支点とするテコのレバーとして力学的効果を持つ。

足関節の力学的性質はロコモーション様式、身体サイズ、後肢の姿勢、足部の接地パターンの影響を受けると考えられた。本研究では現生霊長類においてこれらの要因が足関節の力学的機構に及ぼす影響を明らかにすることを目的とした。そして、現生霊長類から得られた知見をもとに、原初的霊長類から現生霊長類に

かけて足部の力学的機構が多様化した過程について考察した。

第 2 章

原猿類のガーネットガラゴ、スローロリス、ワオキツネザルにおいてロコモーション様式と足関節の力学的機構の関係を示すことを目的として研究を行った。ガーネットガラゴでは背屈筋の **anatomical mechanical advantage (AMA)** が小さく、スローロリスでは腓側指屈筋の **AMA** が大きかった。跳躍者は後肢長を延長させる選択圧に曝露されており、ガーネットガラゴは跳躍に適応した足部形態を獲得した結果、背屈筋の停止部が移動して **AMA** が減少したと考えられた。スローロリスの高い **AMA** はブリッジングやカンチレバーリングの頻度が高いことを反映すると考えられた。足関節において高い筋力産生効率を持つことでスローロリスは樹枝間を安定して行える。第 2 章の結果から、特徴的なロコモーション様式が足関節の力学的機構に反映されることが示された。

第 3 章

陸棲動物は常に重力の影響を受けて生活しているので、どのように身体を支えるのかという問題に直面する。筋のテコのレバー

の長さやロードアームの長さが身体サイズに対してアロメトリックに変化すれば効率的に身体を支えられるので、ロコモーション様式とは独立して身体サイズに応じて足関節の AMA が変化する。つまり、足関節のテコの長さは身体サイズとロコモーション様式の 2 つの要因を反映する。第 3 章では、身体サイズの影響を除いた上で足関節の力学的機構とロコモーション様式の対応付けを行うことを主な目的として研究を行った。

第 2 章と第 3 章の結果から、身体サイズに拘わらず、ロコモーション様式が異なると足関節の力学的機構に種間変異が生じることが示唆された。ガーネットガラゴとスローロリスに関する結果は第 2 章の考察を補強するものであった。すなわち、ガーネットガラゴは跳躍時の加速性について、スローロリスはブリッジングおよびカンチレバーリングにおける安定性について選択圧に曝露され、特徴的な足関節の力学的機構を獲得したと考えられた。懸垂者であるジェフロイクモザルにおいてヒラメ筋の AMA が小さかったことは、懸垂においては体肢の伸筋が抗重力的に働く必要性が低いことと関係すると考えられた。この特徴的な足関節の力学的機構は果実食性への適応として獲得された特徴であると考えられた。

第 4 章

動物は四肢関節を屈伸させて四肢関節の機構を運動学的に調節して効率的に身体を支えられる。しかし、半蹠行性もしくは蹠行性の動物は足関節角度を変化させたとしても EMA のロードアームの長さが増えないので、半蹠行性もしくは蹠行性の動物は運動学的に足関節の力学的機構を調節する余地がない。

半蹠行性もしくは蹠行性の動物では成長と共に足部が相対的に縮小する。足部の縮小はロードアーム長を短縮させ、足関節の力学的機構を変化させる可能性があると考えられた。第 4 章では「半蹠行性動物における足部長の負のスケーリングパターンは足関節の機構を力学的に有利とする」という仮説をニホンザルの未成年と成獣の標本を用いて検証した。

半蹠行性のニホンザルの足部セグメントの相対的な短縮は、身体サイズが大きくなるにつれて足関節の機構を力学的に有利にする効果を持つことが示唆された。

第 5 章

足部の接地部位が変化すると足底圧中心の位置が変わる。足底圧中心の位置は支持基体反力の起点となるので、霊長類は足の着き方を変化させてロードアームの長さを調節する可能性がある。

第5章では後肢に大きな負荷がかかる場合に霊長類は足底圧中心位置を変化させ、負荷に対して運動学的に関節機構を変化させるかを明らかにすることを目的とした。

足関節に大きな負荷がかかる場合でもニホンザルは接地パターンを変えて足関節の機構を力学的に有利にしなかった。接地パターンが変化するのは足関節の力学的理由からではなく、後肢のプロトラクション角度が減少することと関係した。プロトラクション角度の減少は移動速度が速くなると立脚時間が短縮するため、立脚相において後肢を振る時間的猶予がなくなることに関因すると考えられた。第5章の結果は地上を利用する霊長類は運動学的状況に応じて足部の接地パターンを柔軟に変化させるが、それは支持基体反力と筋張力の釣り合いを保つためではなく、後肢の振り幅の変化と関係することが示唆された。

第6章

原初的霊長類に限らず原初的な哺乳類においてもプロトラクション角度が大きかったという説がある (Schmidt, 2005, 2008)。Schmidt (2005, 2008) によれば現生霊長類は原初的哺乳類の後肢のプロトラクション角度を維持したが、地上に適応した他の哺乳類では後肢の頭側への振り出しが減少した。地上の支持基体は 1)

安定していること、2) 足部の着地位置が支持基体の配置に制限されないこと、3) 大きなプロトラクションは後肢のリトラクトに要する時間を延長すること、これらの3つの要因から、後肢の大きなプロトラクションは地上での速いロコモーションに適応的な運動パターンではないと考えられた。

地上に適応した霊長類以外の哺乳類とは異なり、地上に進出した霊長類であっても時に樹上支持基体を利用するので、霊長類は常習的な趾行性の姿勢ではなく、運動学的条件がそろった場合に限り趾行性の接地パターンとなることで、地上支持基体と樹上支持基体を使い分ける可変性を保持したと考えられた。

懸垂型霊長類が時に踵を接地することと足関節の力学的機構は関係する可能性があった。懸垂型霊長類は、1) 身体サイズに対して足関節底屈筋の AMA が低いこと、2) 地上性霊長類に比べ後肢で支持する体重の割合が大きいことから (Schmitt, 1994; Schmitt and Hannna, 2004)、足関節において支持基体反力と筋張力が釣り合わずに、踵が接地する可能性があると考えられた。

四足歩行を主たるロコモーション様式とする霊長類に比べ、跳躍者は跳躍のテイクオフにおける加速性、緩慢な四足歩行者は安定性について強い選択圧に曝露された結果、特有のテコのレバーを持つ。また、懸垂者は後肢が抗重力的に活動する頻度が低下す

ることによって独自のテコのレバーを獲得した。各種がどのロコモーション様式で位置を移動するかは、各種の生態学的地位と関係すると考えられた。原初的霊長類が適応放散し、独自の生態学的地位を獲得する過程でロコモーション様式と足関節の力学的機構が多様化したと考えられた。

引用文献

- Aerts, P. (1998).** Vertical jumping in *Galago senegalensis*: the quest for and obligate mechanical power amplifier. *Philosophical Transaction of The Royal Society London B: Biologigal Science* 353, 1607-1620.
- Alexander, R.Mc.N. (1985).** The maxiumu forces exerted by animals. *Journal of experimental biology*, 115, 231-238.
- Biewener, A.A. (1983).** Allometry of quadrupedal locomotion: The scaling of duty factor, bone curvature and limb orientation to body size. *The Journal of Experimental Biology*, 105, 147-171.
- Biewener, A.A. (1989).** Scaling body support in mammals: Limb posture and muscle mechanics. *Science*, 245, 45-48.
- Biewener, A.A., Farley, C.T., Roberts, T.J., and Temaner, M. (2004).** Muscle mechanical advantage of human walking and running: Implications for energy cost. *Journal of Applied Physiology*, 97, 2266-2274.
- Biewener, A.A. (2003)** *Animal Locomotion*. New York: Oxford University Press.
- Biewener, A.A. (2005).** Biomechanical consequences of scaling. *The Journal of Experimental Biology*, 208, 1665-1676.
- Biewener, A.A. (2006).** Patterns of mechanical energy change in tetrapod gait: Pendula , springs and work. *Journal of Experimental Zoology*, 305A, 899-911.

- Bloch, J.I. and Boyer, D.M. (2002).** Grasping primate origins. *Science*, 298, 1606-1610.
- Bloch, J.I. and Boyer, D.M. (2003).** Response to comment on "Grasping primate origins". *Science*, 300, 741-742.
- Boyer, D.M., Seiffert, E.R., Gladman, J.T., and Bloch, J.I. (2013).** Evolution and allometry of calcaneal elongation in living and extinct primates. *PLOS ONE*, 8, e67792.
- Cannon, C.H. and Leighton, M. (1994).** Comparative locomotor ecology of gibbons and macaques: Selection of canopy elements for crossing gaps. *American Journal of Physical Anthropology*, 93, 505-524.
- Cant, J.G.H. (1986).** Locomotion and feeding postures of spider and howling monkeys: Field study and evolutionary interpretation. *Folia Primatologica*, 46, 1-14.
- Cant, J.G.H. (1992).** Positional behavior and body size of arboreal primates: A theoretical framework for field studies and an illustration of its application. *American Journal of Physical Anthropology*, 88, 273-283.
- Carrano, M.T. (1997).** Morphological indicators of foot posture in mammals: A statistical and biomechanical analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 121, 77-104.

- Cartmill, M. (1992).** New views on primate origins. *Evolutionary Anthropology*, 1, 105-111.
- Cartmill, M., Lemelin, P., and Schmitt, D. (2007).** Primate gaits and primate origins. In Ravosa, M.J. and Dagosto, M. (Eds.), *PRIMATE ORIGINS Adaptations and Evolution*. pp403-435. New York: Springer.
- Chatani, K. (2003).** Positional behavior of free-ranging Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Primates*, 44, 13-23.
- Courtine, G., Roy, R.R., Hodgson, J., McKay, H., Raven, J., Zhong, H., Yang, H., Tuszynski, M.H., and Edgerton, V.R. (2005).** Kinematic and EMG determinants in quadrupedal locomotion of a non-human primate (Rhesus). *Journal of Neurophysiology*, 93, 3127-3145.
- Crompton, R.H., Lieberman, S.S., and Oxnard, C.E. (1987).** Morphometrics and niche metrics in prosimian locomotion: An approach to measuring locomotion, habitat, and diet. *American Journal of Physical Anthropology*, 73, 149-177.
- Crompton, R.H., Sellers, W.I., and Günther, M.M. (1993).** Energetic efficiency and ecology as selective factors in the saltatory adaptation of prosimian primates. *Proceedings of the Royal Society B*, 254, 41-45.

- Cunningham, C.B., Schilling, N., Anders, C., and Carrier, D.R. (2010).** The influence of foot posture on the cost of transport in humans. *The Journal of Experimental Biology*, 213, 790-797.
- Day, L.M. and Jayne, B.C. (2007).** Interspecific scaling of the morphology and posture of the limbs during the locomotion of cats (Felidae). *The Journal of Experimental Biology*, 210, 642-654.
- Demes, B., Fleagle, J.G., and Jungers, W.L. (1999).** Takeoff and landing forces of leaping strepsirrhine primates. *Journal of Human Evolution*, 37, 279-292.
- Demes, B. and Günther, M.M. (1989).** Biomechanics and allometric scaling in primate locomotion and morphology. *Folia Primatologica*, 53, 125-141.
- Demes, B., Jungers, W.L., Gross, T.S., and Fleagle, J.G. (1995).** Kinetics of leaping primates: Influence of substrate orientation and compliance. *American Journal of Physical Anthropology*, 96, 419-429.
- Demes, B., Larson, J.T., Starn, Jr., Jungers, W.L., Biknevicius, A.R., and Schmitt, D. (1994).** The kinetics of primate quadrupedalism: "hindlimb drive" reconsidered. *Journal of Human Evolution*, 26, 353-374.
- Dickinson, M.H., Farley, C.T., Full, R.J., Koehl, M.A.R., Kram, R., and Lehman, S. (2000)** How animals move: An integrative view. *Science*, 288, 100-106.

- Dunbar, D.C. and Badam, G.L. (1998).** Development of posture and locomotion in free-ranging primates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 22, 541-546.
- Dunbar, D.C. and Badam, G.L. (2000).** Locomotion and posture during terminal branch feeding. *International Journal of Primatology*, 21, 649-669.
- Dykyj, D. (1980).** Locomotion of the slow loris in a designed substrate context. *American Journal of Physical Anthropology*, 52, 577-586.
- Emerson, S.B. (1985).** Jumping and leaping. In Hildebrand, M., Bramble, D.M., Liem, K.F., and Wake, D.B. (Eds.), *Functional Vertebrate Morphology*. pp58-72. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press.
- Estrada, A. (1984).** Resource use by howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *International Journal of Primatology*, 5, 105-131.
- Fellmann, C.D. (2012).** Ontogeny of anatomical mechanical advantage of the Biceps brachii muscle in macaques. In Qian Wang (Ed.), *Bones, Genetics, and Behavior of Rhesus Macaques*. pp159-176. New York: Springer.
- Fleagle, J.G. (1974).** Dynamics of a brachiating siamang [*Hylobates (Symphalangus) syncactylus*]. *Nature*, 248, 259-260.
- Fleagle, J.G. (2013).** *Primate adaptation & evolution. Third edition*. San Diego: Elsevier Inc.

- Gálvez-López, E. and Casinos, A. (2012).** Scaling and mechanics of the felid calcaneus: Geometric similarity without differential allometric scaling. *Journal of Anatomy*, 220, 555-563.
- Garland, T. Jr., Harvey, P.H., and Ives, A.R. (1992).** Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Systematic Biology*, 41, 18-32.
- Gebo, D.L. (1985).** The nature of the primate grasping foot. *American Journal of Physical Anthropology*, 67, 269-277.
- Gebo, D.L. (1987).** Locomotor diversity in prosimian primates. *American Journal of Primatology*, 13, 271-281.
- Gebo, D.L. (1993).** Functional Morphology of the foot in primates. In Gebo, D.L. (Ed.) *Postcranial Adaptation in Nonhuman Primates*. pp175-196. DeKalb: Northern Illinois University Press.
- Gebo, D.L. (1992).** Plantigrady and foot adaptation in african apes: Implications for hominid origins. *American Journal of Physical Anthropology*, 89, 29-58.
- Gebo, D.L. (2011).** Vertical clinging and leaping revisited: Vertical support use as the ancestral condition of strepsirrhine primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 146, 323-335.

Goto R and Kumakura H (2013). The estimated mechanical advantage of the prosimian ankle joint musculature, and implications for locomotor adaptation. *Journal of Anatomy*, 222, 538-546.

Grand, T.I. (1967). The functional anatomy of the ankle and foot of the slow loris (*Nycticebus coucnang*). *American Journal of Physical Anthropology*, 26, 207-218.

Grand, T.I. (1977). Body weight: its relation to tissue composition, segment distribution, and motor function. II. developemt of *Macaca mulatta*. *American Journal of Physcal Anthropology*, 47, 241-248.

Günther, M.M., Ishida, H., Kumakura, H., and Nakano, Y. (1991). The jump as a fast mode of locomotion in arboreal and terrestrial biotopes. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 78, 341-372.

Hall-Craggs, E.C.B. (1965). An osteometric study of the hind limb of the Galagidae. *Journal of Anatomy*, 99, 119-126.

Hamada, Y. (1983). Growth of the locomotor apparatus of the Japanese macaque: Based on analysis of muscular weights and limb segment lengths. *Journal of The Anthropological Society of Nippon*, 91, 347-362.

濱田 穰 (2006). 身体成長と加齢. 高槻 成紀, 山極 寿一 (編) *日本の哺乳類学2 中大型哺乳類・霊長類*. pp53-75 東京: 東京大学出版.

Hanna, J.B., Polk, J.D., and Schmitt, D. (2006). Forelimb and hindlimb forces in walking and galloping. *American Journal of Physical Anthropology*, 130, 529-535.

Harcourt, C.S. and Bearder, S.K. (1989). A comparison of *Galago moholi* in south africa with *Galago zanzibaricus* in Keniya. *International Journal of Primatology*, 10, 35-45.

Hatala, K.G., Dingwall, H.L., Wunderlich, R.E., and Richmond, B.G. (2013). Variation in foot strike patterns during running among habitually barefoot populations. *PIOS ONE*, 8, e52548.

Herrel, A. and Gibb, A.C. (2006). Ontogeny of performance in vertebrates. *Physiological and Biological Zoology*, 79, 1-6.

Higurashi, Y., Hirasaki, E., and Kumakura, H. (2010). Palmar and plantar pressure while walking on a horizontal ladder and single pole in *Macaca fuscata*. *International Journal of Primatology*, 31, 181-190.

Hildebrand, M. (1985). Walking and running. In Hildebrand, M., Bramble, D.M., Liem, K.F., and Wake, D.B. (Eds.), *Functional Vertebrate Morphology*. pp38-57. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press.

Hildebrand, M. and Goslow, Jr. G.E. (2001). *ANALYSIS OF VERTEBRATE STRUCTURE FIFTH EDITION*. New York: John Wiley & Sons, Inc.

Hirasaki, E., Higurashi, Y., and Kumakura, H. (2010). Brief communication:

Dynamic plantar pressure distribution during locomotion in japanese macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Physical Anthropology*, 142, 149-156.

Hirasaki, E. and Kumakura, H. (2010). Estimating the functional axis of the primate foot using the distribution of plantar muscles. *International Journal of Primatology*, 31, 239-261.

Hoyt, D.F. and Taylor, R. (1981). Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature*, 292, 239-240.

Hoyt, D.F., Wickler, S.T., Cogger, E.A. (2000). Time of contact and step length: The effect of limb length, running speed, load carrying and incline. *The Journal of Experimental Biology*, 203, 221-227.

Hudson, P.E., Corr, S.A., Payne, R.C., Clancy, S.N., Lane, E., and Wilson, A.M. (2011). Functional anatomy of the cheetah (*Acinonyx Jubatus*) hindlimb. *Journal of Anatomy*, 218, 363-374.

井上 勲 (2010). 運動機能回復を目的とした脳卒中リハビリテーションの脳科学を根拠とする理論とその実際. *相澤病院医学雑誌*, 8, 1-11.

Iwamoto, M. (1971). Morphological studies of *Macaca fuscata*: VI. Somatometry. *Primates*, 12, 151-174.

- Jungers, W.L. (1985).** Body size and scaling of limb proportions in primates. In Jungers WL (ed.), *Size and Scaling in Primate Biology*. pp345-381. New York: Plenum Press.
- Jungers, W.L. (2010).** Barefoot running strikes back. *Nature*, 463, 433-434.
- Kanamoto, S., Ogihara, N., and Nakatsukasa, M. (2011).** Three-dimensional orientations of talar articular surfaces in humans and great apes. *Primates*, 52, 61-68.
- Kappeler, P.M. (1991).** Patterns of sexual dimorphism in body weight among prosimian primates. *Folia Primatologica*, 57, 132-146.
- Kimura, T., Okada, M., and Ishida, H. (1979).** Kinesiological characteristics of primate walking: Its significance in human waling. In Morbeck, M.E., Preuschoft, H., and Gomberg, N. (Eds.), *ENVIRONMENT, BEHAVIOR, AND MORPHOLOGY: DYNAMIC INTERACTIONS IN PRIMATES*. pp297-311. Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research, Inc.
- Kimura, T. (1992).** Hindlimb dominance during primate high-speed locomotion. *Primates*, 33, 465-476.
- Larson, S.G., Schmitt, D., Lemelin, P., and Hamrick, M. (2001).** Limb excursion during quadrupedal walking: How do primates compare to other mammals? *Journal of Zoology*, 255, 353-365.

- Lemelin, P. and Jungers, W.L. (2007).** Body size and scaling of the hands and feet of prosimian primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 133, 828-840.
- Lemelin, P. and Schmitt, D. and Cartmill, M. (2003).** Footfall patterns and interlimb co-ordination in opossums (Family Didelphidae): Evidence for the evolution of diagonal-sequence waling gaits in primates. *Journal of Zoology*, 260, 423-429.
- Lemelin, P. and Schmitt, D. (2007).** Origins of grasping and locomotor adaptations in primates: Comparative and experimental approaches using an opossum model. In Ravosa, M.J. and Dagosto, M. (Eds.), *PRIMATE ORIGINS Adaptations and Evolution*. pp329-380. New York: Springer.
- Lieberman, D.E., Venkadesan, M., Werbel, W.A., Daoud, A.I., D'Andrea, S., Davis, I.S., Mang'Eni, R.O., and Pitsiladis, Y. (2010).** Foot strike patterns and collision forces in habitually barefoot versus shod runners. *Nature*, 463, 531-535.
- Lovegrove, B.G. (2004).** Locomotor mode, maximum running speed, and basal metabolic rate in placental mammals. *Physiological and Biomechanical Zoology*, 77, 916-928.
- McNab, B.K. (1984).** Physiological convergence amongst ant-eating and termite-eating mammals. *Journal of Zoology*, 203, 484-510.

- McMahon, T.A. (1973).** Size and shape in biology. *Science*, 179, 1201-1204.
- McMahon, T.A. (1975).** Allometry and biomechanics: Limb bones in adult ungulates. *The American Naturalist*, 109, 547-563.
- Morton, D.J. (1922).** Evolution of the human foot. *American Journal of Physical Anthropology*, 5, 305-336.
- Morton, D.J. (1924).** Evolution of the human foot II. *American Journal of Physical Anthropology*, 7, 1-52.
- Nakano, Y. (1996).** Footfall patterns in the early development of the quadrupedal walking of Japanese macaques. *Folia Primatologica*, 66, 113-125.
- Napier, J.R. and Walker, A.C. (1967).** Vertical clinging and leaping -A newly recognized category of locomotor behaviour of primates. *Folia Primatologica*, 6, 204-219.
- Nekaris, K.A.I. (2001).** Activity budget and positional behavior of the Mysore slender loris (*Loris tardigradus lydekkerianus*): Implications for slow climbing locomotion. *Folia Primatologica*, 72, 228-241.
- Nekaris, K.A.I. (2005).** Foraging behaviour of the slender loris (*Loris lydekkerianus lydekkerianus*): Implications for theories of primate origins. *Journal of Human Evolution*, 49, 289-300.

- Nyakatura, J.A., Fischer, M.S., and Schmidt, M. (2008).** Gait parameter adjustments of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*, Callitrichidae) to locomotion on inclined arboreal substrates. *American Journal of Physical Anthropology*, 135, 13-26.
- Ogihara, N., Makishima, H., Aoi, S., Sugimoto, Y., Tsuchiya, K., and Nakatsukasa, M. (2009).** Development of an anatomically based whole-body musculoskeletal model of the japanese macaque (*Macaca fuscata*). *American Journal of Physical Anthropology*, 139, 323-338.
- Oka, K., Hirasaki, E., Hirokawa, Y., Nakano, Y., and Kumakura, H. (2010).** Brief communication: Three-dimensional motion analysis of hindlimb during brachiation in a white-handed gibbon (*Hylobates lar*). *American Journal of Physical Anthropology*, 142, 650-654.
- Patel, B.A. (2009).** Not so fast: Speed effects on forelimb kinematics in cercopithecine monkeys and implications for digitigrade postures in primate. *American Journal of Physical Anthropology*, 140, 92-112.
- Patel, B.A. (2010).** The interplay between speed, kinetics, and hand postures during primate terrestrial locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, 141, 222-234.

- Patel, B.A. and Wunderlich, R.E. (2010).** Dynamic pressure patterns in the hands of olive baboons (*Papio anubis*) during terrestrial locomotion: Implications for cercopithecoid primate hand morphology. *The Anatomical Record*, 293: 710-718.
- Patel, B.A., Horner, A.M., Thompson, N.E., Barrett, L., and Henzi, S.P. (2013).** Ontogenetic Scaling of fore- and hind limb posture in wild chacma baboons (*Papio hamadryas ursinus*). *PLOS ONE*, 8, e71020.
- Payne, R.C., Crompton, R.H., Isler, K., Savage, R., Vereecke, E.E., Günther, M.M., Thorpe, S.K.S., and D'Août, K. (2006).** Morphological analysis of the hindlimb in apes and humans. II. Moment arms. *Journal of Anatomy*, 208, 725-742.
- Perry, J. (1992).** *GAIT ANALYSIS Normal and Pathological Function*. New Jersey: SLACK.
- Peters, S.E. (1983).** Postnatal development of gait behavior and functional allometry in the domestic cat (*Felis catus*). *Journal of Zoology*, 199, 461-486.
- Pina, M., Salesa, M.J., Anón, M., and Pastor, J.F. (2011).** Functional anatomy of the calcaneus and talus in Cercopithecinae (Mammalia, Primates, Cercopithecidae). *Estudios Geológicos*, 67, 385-394.

- Polk, J.D. (2002).** Adaptive and phylogenetic influences on musculoskeletal design in cercopithecine primates. *The Journal of Experimental Biology*, 205, 3399-3412.
- Polk, J.D. (2004).** Influences of limb proportions and body size on locomotor kinematics in terrestrial primates and fossil hominins. *Journal of Human Evolution*, 47, 237-252.
- Raichlen, D.A. (2005a).** Effects of limb mass distribution on the ontogeny of quadrupedalism in infant baboons (*Papio cynocephalus*) and implications for the evolution of primate quadrupedalism. *Journal of Human Evolution*, 49, 415-431.
- Raichlen, D.A. (2005b).** Ontogeny of limb mass distribution in infant baboons. *Journal of Human Evolution*, 49, 452-467.
- Raichlen, D.A. (2006).** Effects of limb mass distribution on mechanical power outputs during quadrupedalism. *The Journal of Experimental Biology*, 209, 633-644.
- Raichlen, D.A., Pontzer, H., Shapiro, L.J., and Sockol, M. (2009).** Understanding hind limb weight support in chimpanzees with implications for the evolution of primate locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, 138, 395-402.

Rasmussen, D.T. (1990). Primate origins: Lessons from a neotropical marsupial.

American Journal of Primatology, 22, 263-277.

Rasmussen, D.T. and Izard, M.K. (1988). Scaling of growth and life history traits

relative to body size, brain size, and metabolic rate in lorises and galagos

(Lorisidae, Primates). *American Journal of Physical anthropology*, 75,

357-367.

Rasmussen, D.T. and Nekaris, K.A. (1998). Evolutionary history of lorisiform

primate. *Folia Primatologica*, 69 (S1), 250-285,

Reynolds, T.R. (1987). Stride length and its determinants in humans, early

hominids, primates, and mammals. *American Journal of Physical*

Anthropology, 72. 101-115.

Rolian, C., Lieberman, D.E., Hamill, J., Scott, J.W., and Werbel, W. (2009).

Walking, running and the evolution of short toes in humans. *The Journal of*

Experimental Biology, 212, 713-721.

Sargis, E.J. (2001). The grasping behavior, locomotion and substrate use of the

tree shrews *Tupaia minor* and *T. tana* (Mammalia, Scandentia). *The Journal*

of Zoology, 253, 485-490.

Sargis, E.J. (2002). Primate origins nailed. *Science*, 298, 1564-1565.

Sargis, E.J., Boyer, D.M., Bloch, J.I., and Silcox, M.T. (2007). Evolution of

pedal grasping in primates. *Journal of Human Evolution*, 53, 103-107.

Schilling, N. and Petrovitch, A. (2006). Postnatal allometry of the skeletal in *Tupaia glis* (Scandentia: Tupaiidae) and *Gales musteloides* (Rodentia: Caviidae) - A test of the three-segment limb hypothesis. *Zoology*, 109, 148-163.

Schmidt, M. (2005). Hindlimb proportions and kinematics: are small primate different from other small mammals? *The Journal of Experimental Biology*, 208, 3367-3383.

Schmidt, M. (2008). Forelimb proportions and kinematics: How are small primates different from other small mammals? *The Journal of Experimental Biology*, 211, 3775-3789.

Schmitt, D. (1994). Forelimb mechanics as a function of substrate type during quadrupedalism in two anthropoid primates. *Journal of Human Evolution*, 26, 441-457.

Schmitt, D. (2003a). Evolutionary implications of the unusual walking mechanics of the common marmoset (*C. jacchus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 122, 28-37.

Schmitt, D. (2003b). Insights into the evolution of human bipedalism from experimental studies of humans and other primates. *The Journal of Experimental Biology*, 206, 143-1448.

- Schmitt, D. (1998).** Forelimb mechanics during arboreal and terrestrial quadrupedalism in old world monkeys. In Strasser, E., Fleagle, J., Rosenberger, A., and McHenry, H. (Eds.), *PRIMATE LOCOMOTION Recent Advances*. pp175-200. New York: Plenum Press.
- Schmitt, D. (1999).** Compliant walking in primates. *The Journal of Zoology*, 248, 149-160.
- Schmitt, D. (2010).** Primate locomotor evolution: Biomechanical studies of primate locomotion and their implications for understanding primate neuroethology. In Platt, M.L. and Ghazanfar, A.A. (Eds.) *Primate Neuroethology*. pp31-63. New York: Oxford University Press.
- Schmitt, D., Cartmill, M., Griffin, T.M., Hanna, J.B., and Lemelin, P. (2006).** Adaptive value of ambling gaits in primates and other mammals. *The Journal of Experimental Biology*, 209, 2042-2049.
- Schmitt, D. and Hannna, J.B. (2004).** Substrate alters forelimb to hindlimb peak force ratios in primates. *Journal of Human Evolution*, 46, 239-254.
- Schmitt, D. and Larson, S.G. (1995).** Heel contact as a function of substrate type and speed in primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 96, 39-50.

- Schmitt, D. and Lemelin, P. (2002).** Origins of primate locomotion: Gait mechanics of the woolly opossum. *American Journal of Physical Anthropology*, 118, 231-238.
- Schultz, A.H. (1963).** Relations between the lengths of the main parts of the foot skeleton in primates. *Folia Primatologica*, 1, 150-171.
- Sigmon, B.A. and Farslow, D.L. (1986).** The primate hindlimb. In Erwin, J. (Ed.) *Comparative Primate Biology, Volume 1: Systematics, Evolution, and Anatomy*. pp671-718. New York: Alan R. Liss, Inc.
- Smith, R.J. and Jungers, W.L. (1997).** Body mass in comparative primatology. *Journal of Human Evolution*, 32, 523-559.
- Smith, R.J. (2009).** Use and misuse of the reduced major axis for line-fitting. *American Journal of Physical Anthropology*, 140, 476-486.
- Steudel, K. and Beattie, J. (1993).** Scaling of cursoriality in mammals. *Journal of Morphology*, 217, 55-63.
- Stevens, J.L., Edgerton, V.R., Haines, D.E., and Meyer, D.M. (1981).** *An Atlas and Sourcebook of the Lesser Bushbaby, Galago senegalensis*. pp117-215. Florida: CRC Press.
- Strasser, E. (1992).** Hindlimb proportions, allometry, and biomechanics in Old World monkeys (Primates, Cercopithecidae). *American Journal of Physical Anthropology*, 87, 187-213.

- Strier, K.B. (1987).** Ranging behavior of woolly spider monkeys. *International Journal of Primatology*, 8, 575-591.
- Strier, K.B. (1992).** Atelinae adaptations: Behavioral strategies and ecological constraints. *American Journal of Physical Anthropology*, 88, 515-524.
- Sussman, R.W. (1991).** Primate origins and the evolution of angiosperms. *American Journal of Primatology*, 23, 209-223.
- Symington, M.M. (1988).** Demography, ranging patterns, and activity budgets of black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*) in the Manu National Park, Peru. *American Journal of Primatology*, 15, 45-67.
- Thorpe, S.K.S., Crompton, R.H., Günther, M.M., Ker, R.F., and Alexander, R.Mc.N. (1999).** Dimensions and moment arms of hind- and forelimb muscles of common chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology*, 110, 179-199.
- Turley, K., Guthrie, E.H., and Frost, S.R. (2011).** Geometric morphometric analysis of tibial shape and presentation among catarrhine taxa. *The Anatomical Record*, 294, 217-230.
- Turnquist, J.E. and Kessler, M.J. (1989).** Free-ranging Cayo Santiago rhesus monkeys (*Macaca mulatta*); I. Body size, proportion, and allometry. *American Journal of Primatology*, 19, 1-13.

- Turnquist, J.E. and Wells, J.P. (1994).** Ontogeny of Locomotion in rhesus macaques (*Macaca mulatta*) : I. Early postnatal ontogeny of the musculoskeletal system. *Journal of Human Evolution*, 26, 487-499.
- Vereecke, E., D'Aout, K., Clercq, D.D., Elsacker, L.V., and Aerts, P. (2003).** Dynamic plantar pressure distribution during terrestrial locomotion of bonobos (*Pan paniscus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 120, 373-383.
- Vereecke, E., D'Aout, K., Elsacker, L.V., and Aerts, P. (2005).** Functional Analysis of the gibbon foot during terrestrial bipedal walking: Plantar pressure distributions and three-dimensional ground reaction forces. *American Journal of Physical Anthropology*, 128, 659-669.
- Vilensky, J.A. (1979).** Masses, centers-of-gravity, and moments-of-inertia of the body segments of the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *American Journal of Physical Anthropology*, 50, 57-65.
- Vilensky, J.A. (1980).** Trot-gallop transition in a macaque. *American Journal of Physical Anthropology*, 53, 347-348.
- Vilensky, J.A., Libii, J.N., and Moore, M. (1991).** Trot-gallop gait transitions in quadrupeds. *Physiology & Behavior*, 50, 835-842.

- Ward, S.C. and Sussman, R.W. (1979).** Correlates between locomotor anatomy and behavior in two sympatric species of Lemur. *American Journal of Physical Anthropology*, 50, 575-590.
- Warton, D.I., Wright, I.J., Falster, D.S., and Westoby, M. (2006).** Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259-291.
- Weins, F., Zitzmann, A., and Hussein, N.A. (2006).** Fast food for slow lorises: Is low metabolism related to secondary compounds in high-energy plant diet? *Journal of Mammalogy*, 87, 790-798.
- Wells, J.P. and Turnquist, J.E. (2001).** Ontogeny of Locomotion in rhesus macaques (*Macaca mulatta*); II. Postural and locomotor behavior and habitat use in a free-ranging colony. *American Journal of Physical Anthropology*, 115, 80-94.
- Williams, S.B., Wilson, A.M., Rhodes, L., Andrews, J., and Payne, R.C. (2008).** Functional anatomy and muscle moment arms of the pelvic limb of an elite sprinting athlete: racing greyhound (*Canis familiaris*). *Journal of Anatomy*, 213, 361-372.
- Young, J.W. (2005).** Ontogeny of muscle mechanical advantage in capuchin monkeys (*Cebus albifrons* and *Cebus apella*). *Journal of Zoology*, 267, 351-362.

- Young, J.W. (2009).** Ontogeny of mechanics in squirrel monkeys (*Saimiri boliviensis*): Functional implications for mammalian limb growth and locomotor development. *The Journal of Experimental Biology*, 212, 1576-1591.
- Young, J.W. (2010).** Ontogeny of long bone geometry in capuchin monkeys (*Cebus albifrons* and *Cebus apella*): Implications for locomotor development and life history. *Biology Letters*, 6, 197-200.
- Zajac, F.E. (1992).** How musculotendon architecture and joint geometry affect the capacity of muscles to move and exert force on objects: A review with application to arm and forearm tendon transfer design. *The Journal of Hand Surgery*, 17, 799-804.

謝辞

生物人類学研究分野にて研究に従事してから 5 年半を経て、博士論文を執筆し終えることができました。熊倉博雄教授には研究の終始に渡り丁寧にご指導頂きました。中野良彦准教授には貴重な助言を頂きました。日暮泰男助教には実験および分析における様々な場面で助言を頂きました。生物人類学研究分野の研究員、学生の方々には日頃よりご支援を頂きました。以上の皆様に深く感謝いたします。

周囲の理解なしに 5 年半の期間を研究に費やすことはできません。最後に、私を支えてくれた家族、友人に心より感謝いたします。