歩行の四肢運動様式に関する研究〔1〕

哺乳類における二種の歩行型式 の存在およびその意義

富 田 守

まえがき

動物のおこなう多様な行動のうち、最も一般的かつ基本的なものの一つとして移動運動があげられる。魚類、鳥類以外の脊椎動物の多くは一般に陸上を前肢および後肢の運動によって移動するが、このさい移動運動が、とくに哺乳類においては、四肢による身体支持のうえになりたつているという基本的事実を決して忘れてはならない。

かかる四肢による移動運動は、動物の必要とする速度によつて、歩行、走、跳と多様であるが、ここではそのうちの最初にあげた歩行、すなわち左右前肢の交互運動および左右後肢の交互運動がおこなわれ、かつ動物の全身が比較的低速で移動するところの運動、のみをとり扱うことにしたい。

歩行運動においては、左右前肢の交互運動および左右後肢の交互運動は一定の時間的空間的結合をしている。歩行における四肢運動の様相は、肉眼および8ミリシネカメラによる高速度撮影によつて観察されたが、かかる方法による観察では、これまでも MUYBRIDGE (1899) をはじめとする多くの人々が採用したごとく、動物の四肢の運び順という観点に立つのが、歩行運動を四肢全体の動きとして最も明快に把握する方法の一つであろう。

むろん歩行は四肢だけの運動ではなく、動物の運動はすべて全身的なものであるので、歩行においても全身が関与していることは疑いないが、観察の便宜上、四肢の前方運動 (protraction) または後方運動 (retraction) を指標にすると、四肢の動く順序には一定の型があることがわかる。

四肢の運び順は、四肢の各々の運動が一定の時間的空間的關係で結合した結果の一つの表現であるが、またこの一定の結合關係は一つのパターンとして理解されうる。しかし哺乳類の歩行においては、以下に述べるように、二種のまったく異つたパターンがみられるのであり、この事実に対して筆者は強い関心を有する者である。

1. 哺乳類に広くみられる歩行型式について

動物の四肢全体の運動を問題とする歩行の研究は MUYBRIDGE (1899) の連続写真法による研究によつて本格的になつた。彼は主に哺乳類動物を用いたが、とりわけウマについてくわしく調べた。ウマのほかには、約20種の哺乳類の歩行が観察された。ウマをはじめ、多くの四足哺乳動物の歩行における四肢の運び順は、第1図の通りである。すなわち、今かりに右後肢が動いたとすると、次に動くのは右前肢であり、次に左後肢、さらに左前肢、そして右後肢という順序で動く。この順序は、肢の接地または離地の順序とも一致する。各肢の運

Fig. 1

(1.5m×20cm×20cm) を作製し、この中を歩行する際の四肢の動きを、箱の真下から8ミリの高速撮影(64コマ/秒)をすることによって観察した。しかしやはり四肢の運び順は他の多くの四足哺乳動物のそれと同じ第1図のパタンであつた。以上観察した動物において、このパタン以外の歩行型式はみられなかつた。

2. 霊長類にのみみられる歩行型式について

MUYBRIDGE (1899) の記録において、ヒヒだけは四足歩行における四肢の運び順が他の四足哺乳動物のそれとはまったく逆の順序であることが指摘されている。このパタンを第2図に示す。彼はこの観察結果の説明として、サルはよじのぼる習性のために前肢が発達しているからであると述べているが、かかる説明だけでは理解に苦しむし、納得もいきかねる。

その後、HOWELL (1944) は、歩行については二種の四肢運び順が存在するとして、一般の四足哺乳動物の四肢運び順による歩行を“diagonal walk”, ヒヒのような歩行を, “lateral walk” と名づけた。しかし彼自身は後者のような歩行を実際には観察しなかつたらしい。なおこの時までにはヒヒのような歩行をする動物としては、MAGNE DE LA CROIX (1936) の述べたフクロネズミがあげられるのみである。

GRAY (1944, 1953, 1956) は、四肢の運び順に関しては、ウマや他の一般哺乳類がおこなうものについて主に述べており、ヒヒのような歩行についてはほとんどふれていない。

近年、江原 (1964) は、幸島のニホンザルの生態観察中に、その歩行型式についても観察していたが、それは MUYBRIDGE (1899) がヒヒでみたものと同じ四肢の運び順パタンであつた。江原と筆者とは、とくに他の四足哺乳動物の歩行型式との相違について注目し、討論をおこなつたが、結論に至らなかつた。筆者 (1964) は、ヒヒ、ニホンザルにみられる四肢の運び順が、これ以外の種類のサルにもみられることから、霊長類内で特徴的に存在するパタンという意味で、この歩行型式に対して霊長類型 (primate type) の仮称を用いた。このパタンはまた、サル型 (monkey type) とも呼ばれる (富田, 1966参照)。

最近、PROST (1964, 1965) は、マカクとウーリーモンキーを用いて、歩行と走を区別せずに全部の四足移動運動を8ミリ撮影してくわしい写真分析をおこなつた。それによると、

マカクでは速度の大きな場合に“transverse gallop”と同じ運び順が多く、速度の小さい場合にヒヒと同じ運び順が多い。これは恐らくそれぞれ走と歩行に区別して考えてよいのではないかと考えられる。MUYBRIDGE (1899) も、ヒヒは“rotatory gallop”と同じ運び順を時々おこなうと述べているが、この場合の速度については不明である。歩行と走の接点が連続か不連続かははつきりきめられておらず、観察においても接点をはつきりと区分するのは困難である。動物の速度で歩行と走を区別することも考えられるが、それが可能なのは低速の場合と高速の場合というようになりに速度の異なる二つの場合をくらべる時のみであつて、歩行と走の接点附近に関しては必ずしも速度にたしかな差があるという証拠はないので、速度のみで両者のどちらかを判定することには困難があると考えられる。したがってPROST (1965) のデータでは、歩行と走の区別をすることはできない。結局筆者がとつた方法においては、確実に歩行であると考えられる低速のもののみを観察対象とし、速い歩行かそれとも走かはつきり判断できない比較的速いサルの移動運動は観察から除外することにした。むろんかかる低速の場合において各種の歩行型式がおこなわれる可能性を予期して観察をおこなつたわけであるが、しかし“transverse gallop”または“rotatory gallop”と同じ運び順はみられなかつた。歩行と走の変換に関しては、おそらく脳全体の活動において、目的ないし意志などの発現または変化、およびそれと関連した運動調節機構における機能上の変化が原因になつてゐるのではないかと考えられる。中枢神経系活動における運動機能に関する何らかの変化は、運動器官（効果器 effector）の働きに実際に変化を生じせしむる場合が非常に多いので、一つの可能性として四肢の運び順という面においても、歩行と走の変換において運び順の変化がそれに伴うことがありうるのではないかと考えられる。すなわち筆者は歩行と走の相互交換において、中枢神経系の活動パタンの変化およびそれに伴う四肢の運び順パタンの変化が存在すると考えている。

このPROST (1965) の論文において、ウーリーモンキーは速度によらず大多数の場合にヒヒと同じ四肢の運び順であることが観察されている。なお、ここで注目すべきことは、マカク、ウーリーモンキーともに、一般の哺乳類と同じ四肢の運び順をする場合が少数みられていることである。しかし彼の分析方法からみて、一連の移動運動が一般の哺乳類と同じ四肢の運び順でなされたとは信じられない。おそらくは移動中時々かかる運び順が一時的に混入したと信じられる。この運び順の少数存在の理由について、PROST (1965) は速度低下時の制動によるのではないかと考察しているが、筆者もレッドコロブスにおいて停止の直前にかかる運び順を断片的におこなう場合があることを観察したので、一つの可能性として移動しながら制動をおこなう場合にかかる運び順になるのではないかという考えに同意している。PROST (1965) は、移動運動の速度がさまざまな場合の記録をとつてゐるので、以上の考えからすれば一定速度で移動している場合の記録よりはかかる運び順をおこなう回数が増加していると考えられる。筆者は動物の歩行開始後しばらくたつた時点から歩行を停止するしばらく前まで、すなわちほぼ一定の速度で歩行している期間について観察をおこなつた。

葉山 (1965) は、多数のニホンザルの歩行について観察したが、低速の歩行における四肢の運び順はヒヒでみられたものと同じパタンであり、また個体差もなかつたという。

岩本と筆者（岩本・富田，1966）とは、歩行における四肢の運び順の模式図と新しい呼称を最近発表した。この模式図は第1図および第2図に示した通りである。これらの図におい

ては肢の動く順序が矢印の方向をたどったコースで示されるわけであるが、互に対側の前後肢を結ぶ矢印、すなわち両肢の動きの時間的前後関係を示したものを言葉で表現した結果として、一般哺乳類の歩行における四肢の運び順（第1図）を後方交叉型（backward cross type）と名づけ、また第2図に示したようなサル類にみられるパターンを前方交叉型（forward cross type）と名づけた。この呼称および図示方法は、これまで提出されたものよりもわかりやすく、また事実の客観的表現性が強く、何らの生物学的概念も含まない名称であり、かつ実際の肢の動きと、図示方法と、名称とが互に強く関連しているために、一般的性格を持っていると考えられる。また本法によつて走のパターンも容易に示されるという利点がある（岩本・富田、

Fig. 2

1966参照）。それで以下本論文においても、筆者はこの前方交叉型または後方交叉型という名称をそのまま用いることにしたい。

筆者はすでに数種のサルについて歩行型式の観察結果を発表した（富田、1964）が、その後観察する種をふやした。霊長目におけるいくつかの種では、前方交叉型の歩行型式がとられている。これまで観察したかぎりでは、後方交叉型の歩行型式をとる種はなかった。

霊長目のサル類のうち、かなりの種が四足歩行をする（ASHTON & OXNARD, 1965参照）。これらのうち、東京都恩賜上野動物園、東京都多摩動物公園、および愛知県犬山市日本モンキーセンター、同ラインパークにおいて観察可能な種についてそれらの歩行を8ミリシネカメラ（Canon Zoom 8-3）による高速撮影（48コマ/秒または64コマ/秒）によつて観察した。撮影は動物の歩行を主として側面からとるようになされたが、その他各種の方向からもおこなわれた。大切なのは歩行における四肢の動きができるだけよく観察できるようにすることである。筆者は管理側の作った施設内における動物の歩行を観察したので、種によつてはケージ内、または放し飼いと動物のおかれた状態には変異がある。またケージ内は床がコンクリートであるが、放し飼いの場合は地面の状態は多様である。筆者は肢の運動に注目し、その前方運動（protraction）と後方運動（retraction）に着目した。肢が最も後方に伸展された位置から前方に屈曲しはじめる時について四肢全部を観察すると、四肢の運び順がわかる。MUYBRIDGE（1899）をはじめ、PROST（1965）に至る多くの人々は肢の接地離地を観察基準としているが、筆者の場合は放し飼いの動物などでは地面が草地とか凹凸があるため肢と地面との接地離地瞬間を確認するのが困難な場合があるので肢のprotractionとretractionを観察基準とした。しかし肢の接地離地がよくわかる場合についてみると離地と接地はそれぞれprotraction, retractionとよく一致しており、歩行型式についてはどちらの観察基準でも同じ結果が得られるわけであるが、筆者は肢の運動または筋活動と関係が深いprotraction, retractionという表現に、より大きな興味を持っている。

歩行を観察できた種で、はつきりと歩行型式を確認できた場合、その歩行型式は前方交叉型であつた。前方交叉型の歩行の8ミリ記録写真の数例を第3図～第6図に示す。以下のべるように前方交叉型の歩行型式をとる種は、霊長目の広い範囲に分布しており、またASHTON

& OXNARD (1965) による *brachiator*, *semibrachiator*, *quadripedal* の分類の各々どれも存在している。したがって生態上の分類基準と歩行型式とはあまり関連があると思われる。むしろ霊長目内における習性のちがいよりはもつと重要な原因、すなわち霊長目としての特殊性または他の目と霊長目との間に存在する種々の相違点に、前方交叉型の歩行型式がおこなわれる理由が追求されるべきであろう。

以下各種サルについての歩行観察の結果を述べる。なお分類については BUETTNER-JANUSCH (1963) を参考にした。

PROSIMII

このグループについてはキツネザルのみについて観察した。ケージ内に太い枝がはりわたしてあり、その上をいきつもとどりつしながら歩行する有様をケージ外から観察したのであるが、そのときの観察記録の一部を第3図に示す。第3図はキツネザルが右から左へ歩行する有様を示しているが、最初の写真においては、左前肢は前方に振り出される *protraction* の途中であり、右後肢は *retraction* の期間にある。以下写真を順に追って観察するとわかるように、互に対側の前肢と後肢において *protraction* または *retraction* の運動は後肢が前肢よりもやや早くおこなわれている。すなわち後肢の *protraction* のあとに対側の前肢の *protraction* がはじまる。第3図についてその時間的遅れをみると、写真5で左後肢の *protraction* が開始されているが、右前肢はまだ *retraction* のままであり、写真6で左後肢がすでにかなり屈曲した時に右前肢の *protraction* が始まっている。したがってこの場合1コマ分の時間 (1/48 sec) すなわち約 20 msec の遅れがある。四肢全体についてみた場合、このキツネザルの四肢運び順は第2図に示したような前方交叉型のパターンを明らかに示していることがくり返し観察された。前方交叉型以外のパターンは全くみられなかつた。

ANTHROPOIDEA

Cebidae

1. *Atelinae*

このグループについては、クモザル (クロクモザルおよびジェフロイクモザル) について観察した。これらのクモザルは柵で囲まれた地区で放し飼いにされており、自由に歩行している状態を観察したのであるが、非常に緩慢な歩行運動をしているので8ミリではもちろん肉眼でも確実に前方交叉型であることが認められた。このうちクロクモザルの歩行の一部を第4図に示す。図の写真5では右後肢が接地して *retraction* が始まっているのに左前肢はまだ離地して *protraction* の過程にある。また写真8では左後肢の離地および *protraction* が始まっているが、このとき右前肢はまだ接地および *retraction* の過程にある。後肢と対側前肢の動きの時間的遅れは約 150 msec である。これらクモザルにおいても前方交叉型以外のパターンは全くみられなかつた。このほかケージ内に飼われているウーリーモンキーを観察したが、移動運動は殆どの場合が高速であり、低速歩行の場合は少数例しかなかつたが、その場合の四肢の運び順は前方交叉型であつた。

以下同様に他の種類のサルの歩行型式の観察結果をのべると、

2. *Cebinae*

オマキザルについてケージ内での歩行を観察したが、歩行は前方交叉型であつた。

Cercopithecidae

$\frac{1}{48}$

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

1

2

3

4

5

6

7

8

9

10

11

12

13

14

15

Fig. 6

1. Cercopithecinae

a. Cercopithecus

このグループについては、ケージ内に飼われているダイアナモンキー、ロエスティゲノン、サイクスモンキー、モナモンキー、ゴールデンマンガベアが歩行する有様について観察し、前方交叉型であることを知った。これらのサルはケージ内に飼われていた。また、パタスモンキーについては柵で囲まれた草地に放し飼いになっている状態を観察したが歩行型式は前方交叉型であつた。

b. Cercopithecus

シロカンムリマンガベアとスーティマンガベアのケージ内歩行を観察したが、歩行時には前方交叉型がみられた。

c. Cynopithecus

ケージ内に飼われているクロザルの歩行を観察したが、前方交叉型であつた。

d. Macaca

このグループについては、ニホンザル、ヤクザル、トクモンキー、ムーアモンキー、カニクイザル、アカゲザル、ボンネットザル、シシオザル、ベニガオザル、ブタオザルの各種における四足歩行はケージ内の床の上におけるものが観察された。またニホンザル、ボンネットザルについては、放し飼いのものもあるのでその状態における歩行も観察した。このグループはこのんで四足歩行をするので長時間待機して歩行する時をまつ必要がなく、観察には非常に楽である。その結果以上のすべての種は前方交叉型の歩行型式を示すことが観察された。その代表的例としてニホンザルの放し飼いにおける歩行の有様を第5図に示す。図において互に対側の前後肢の動きの時間的ずれは約 90 msec である。

e. Papio

ドリル、マンドリル、キイロヒヒの柵内放し飼いの状態を観察したが、歩行型式は前方交叉型であつた。その他ケージ内のドグエラヒヒ、マントヒヒが前方交叉型の歩行型式を示すことを観察した。

2. Colobinae

このグループについては、ケージ内に飼われているボウシラングールとレッドコロブスについて歩行観察がおこなわれた。これらは低速の歩行をあまりしないので観察は困難であつたが、ともに前方交叉型の歩行型式が観察された。第6図にボウシラングールの前方交叉型の歩行を示す。図において互に対側の前後肢の動きの時間的ずれは約 250 msec である。

Ponginae

このグループについてはチンパンジーについて、柵内平地に放し飼いにされている状態における四足歩行の有様を観察した。他のサル類においては互に対側の前後肢の動きに時間的ずれが多少とも存在するが、観察したチンパンジーの四足歩行においては他のサル類とちがつて互に対側の前後肢の動きは非常に同期しているようにみえる。筆者は 64コマ/秒の8ミリ高速撮影によつてチンパンジーがくり返し四足歩行をおこなう有様を観察した。観察によると、チンパンジーの四足歩行においては、後肢が対側前肢よりも早く動く場合が多くみられたが、しかし同様な速度で歩行するのに互に対側の前後肢が同時に動くと思われられる場合もあつた。後者の場合に関しては、ここで使用した8ミリシネカメラの最高撮影速度が64コ

マ/秒 であるので、もしも互に対側の前後肢の動きの時間的ずれがその 1 コマ分以下の時間すなわち約 15 msec 以下ならば、互に対側の前後肢の動きの時間的ずれは認められなくなる。したがって更に高速の撮影により観察される必要がある。もし低速の歩行において実際に互に対側の前後肢がまったく同期して動くならば、“同期型”もしくは“完全交叉型”ともいべき新たな歩行型式を想定しなくてはならなくなる。

しかしチンパンジーの四足歩行においては多数の前方交叉型の歩行型式がみられるのであり、また PROST (1965) は撮影の速度が大になるにつれて互に対側の前後肢が同期して動く場合が減少するというデータを得ているので、このチンパンジーにおいてもかかる互に対側の前後肢の動きが同期した場合は、前方交叉型における互に対側の前後肢の動きの時間的ずれがきわめて小になった場合であり、ただ技術的制約によつて同期してみえるとも考えられる。

以上観察によつて前方交叉型の歩行型式を示したサル類の名称をまとめて第 1 表に示す。

Hominidae

ヒトの直立二足歩行における四肢の運動の観察結果はチンパンジーにおけるそれと非常に似ている。ヒトの直立歩行における四肢の運動の 64コマ/秒 8 ミリ高速撮影記録は、互に対側の上下肢の動きが同期しているかまたはわずかに下肢の動きが対側上肢のそれより先になるようである。したがってチンパンジーについて上に述べた議論がヒトについてもそのままあてはまると考えられる。

ヒトについては、MUYBRIDGE (1899) は後方交叉型と考えているようである。しかし彼の示した図について四肢の前後方向への動きを垂直線と肢のなす角度を指標にみると、彼の写真記録からは後方交叉型であるとはつきりいえる証拠を何も見出せない。すなわち二つのコマの時間間隔が、互に対側の上下肢のうちどちらが先に動くかはつきりわかるには長すぎる。互に対側の上下肢が共働していることを示すにすぎない。

また GRAY (1953) は、ヒトの上下肢の動きは互に対側の前後肢が同時に動いているウマなどの四肢の動きと本質的に同じであつて、互に対側の上下肢はいつしよにふれ動くと述べている。このようにヒトの二足歩行においては互に対側の上下肢の運動はきわめて同期しているといえよう。そのため、ヒトの歩行型式が“同期型”であるか、または前方交叉型なのか判定がむづかしいわけであるが、その点に関し彼らと筆者とは見解を異にしている。

3. 二種の歩行型式に関する考察

哺乳類に広くおこなわれている四足歩行を観察した結果、サル類と他の一般哺乳類とはまったく逆の四肢運び順であること、また、これまで哺乳類中ヒヒなどにみられる特殊な歩行型式として考えられてきた前方交叉型の歩行型式が霊長類中になかなかみられることを筆者は観察した。サル類だけに前方交叉型がみられ、他の一般哺乳類ではもつぱら後方交叉型がおこなわれているという事実は、霊長目と他の目との間にある不連続性の一つの表現となりうると考えられる。またこのことから、前方交叉型を霊長類にのみみられる歩行型式という意味で霊長類型 (primate type) と呼ぶことの確からしさは増したと考えられる。

ではなぜ霊長類と他の一般哺乳類とは異なつた歩行型式をとるのであろうか？ 歩行運動はまえがきに述べたように左右前肢の交互運動と左右後肢の交互運動が一定の時間的空間的

Table 1

(Suborder)	(Family)	(Subfamily)	
Prosimii	Lemuridae	Lemurinae	Lemur mongoz (Fig. 3)
Anthropoidea	Cebidae	Cebinae	Cebus (Capuchin monkey)
		Atelinae	Lagothrix lagotricha (Humboldt's woolly monkey) Ateles paniscus (Black spider monkey) (Fig. 4) Ateles geoffroyi
	Cercopithecoidea	Cercopithecinae	Cercopithecus diana (Diana monkey) Cercopithecus l'hoesti (L'Hoest's guenon) Cercopithecus mitis (Sykes' monkey) Cercopithecus mona (Mona guenon) Cercopithecus galeritus (Agile mangabey) Cercopithecus patas (Patas monkey) Cercocebus torquatus Cercocebus atys (Sooty mangabey) Cynopithecus niger (Black ape) Macaca fuscata (Japanese macaque) (Fig. 5) Macaca irus (Crab-eating macaque) Macaca nemestrina (Pig-tailed macaque) Macaca radiata (Bonnet monkey) Macaca silenus (Lion-tailed macaque) Macaca sinica (Toque monkey) Macaca maura (Moor monkey) Macaca speciosa (Red faced monkey) Macaca mulatta (Rhesus monkey) Papio leucophaeus (Drill) Papio sphinx (Mandrill) Papio cynocephalus (Yellow baboon) Papio doguera Papio hamadryas (Mantled baboon)
			Colobinae
			Colobus badius (Red colobus) Presbytis pileatus (Capped langur) (Fig. 6)
	Pongidae	Ponginae	Pan (Chimpanzee)

関係で結合したものであると考えられる。左右前肢または左右後肢の交互運動は肢の前方運動(protraction)と後方運動(retraction)が左右肢で交互におこなわれていることを意味するが、肢の前方運動がおこなわれるときは肢は離地しており、後方運動がおこなわれるときは肢は接地されているので、左右前肢または左右後肢についてみると左右肢の接地離地関係も互に交互になる。ここで肢の接地期間を基線にとり、離地期間を基線の上方へのふれとして、時間軸を左右方向にとると、第7図ようになる。左右前肢または左右後肢がともに離地している時期がないとすると、左右前肢または左右後肢の交互運動は第8図に示すように、

Fig. 7

Fig. 8

Fig. 9

Fig. 10

左右肢の接地離地が完全に交互であるか、または第9図に示すように、左右肢がともに接地している時期がわずかに存在するかのどちらかである。また、接地している肢の接地部の位置を動物の身体を基準にしてきめると、接地時から離地時までの接地期の間に肢の接地部は身体に対しては前方から後方に移動するわけであり、それにしたがって肢の地面となす角度も変化するわけであるが、この有様を模式的に示すと第10図のようになる。

左右前肢の交互運動と左右後肢の交互運動の結合に関しては、動物の身体

がバランスを保つように歩行する場合互に対側の前後肢が共働する傾向があるという。すなわち GRAY (1944, 1956) は、動物が三肢で身体を支えているとき、床面において支持三肢でできるところの三角形の内に動物の重心が位置すれば動物はその三肢で身体を保つことができるが、このとき残る一肢が接地して床に力を加える場合について次のように述べている。かりに左右前肢と左後肢でつくられる三角形内に重心が位置して身体が支えられているときに右後肢が床に力を加えたすると、動物の身体が右前肢と左後肢を結ぶ線を軸として前方に傾かないようにするためには左前肢が床におよぼす力は増加しなくてはならない。さらに四肢全体が床におよぼす力の総和が動物の体重と等しくなると、以上のような場合には右前肢と左後肢

Fig. 11

つう互に対側の前後肢が共働してともに接地または離地している期間が最も長い。

左右前肢または左右後肢が完全な交互運動をおこなう第8図のような場合について四肢全体の接地離地の関係をみると、互に対側の前後肢がまったく同時に行動する“同期型”の場合

(a) backward cross type

(b) forward cross type

Fig. 12

第14図に示したような後方交叉型、または第15図に示したような前方交叉型が生じる。

この前方交叉型と後方交叉型の二種の歩行型式における動物のバランスのとり方を肢による支持様式の観点から考えてみたい。前方交叉型と後方交叉型の二種の歩行型式に関して、動物の身体はどちらの型式が安定しているかについて、GRAY (1944) はきわめて単純な場合すなわち常に一肢のみ離地して他の三肢で身体を支えているような歩行について考察をおこなった。すなわち彼はすべての四肢運び順（前方交叉型、後方交叉型、左方交叉型、右方

が床に加える力とはともに減少しなくてはならない。したがって動物の身体が安定するように歩行する場合には互に対側の前後肢が共働するようになるという。実際の歩行においてもかかる傾向がみられるわけであり、ふ

合を境として（第11図）、互に対側の前後肢のうち前肢が対側後肢に先行する場合すなわち後方交叉型、または後肢が対側前肢に先行する場合すなわち前方交叉型が生じる。これを第12図に示す。なお図における LF, RF は左、右前肢、LH, RH は左、右後肢の略記号である。

また同様に、第9図のように左右前肢または左右後肢がともに接地している時期が存在する場合について四肢全体の接地離地の関係をみると、互に対側の前後肢が同時に行動する第13図に示したような場合を境として、

Fig. 13

それぞれ安定か不安定かを示し、四肢運動の一サイクル内の全相については、後方交叉型の場合は重心が支持三肢でできる三角形内にたえず位置するのに反し、前方交叉型の場合には重心は支持三肢でできる三角形から常にはずれることを指摘した。第12図または第14図、第15図

Backward cross type

Fig. 14

交叉型、左方回転型、右方回転型の六種類——岩本・富田、1966参照）の各々について移動に際して種々に変化する三肢の位置と身体の重心の位置との関係を図解し、重心の位置が支持三肢でできる三角形内にあるか外になるかによってその時の動物の身体がそれ

のような場合についても同様の観点から支持肢の接地部の位置の変化を四肢運動の一サイクルについて各相に分けて示すと（第10図参照）第16図～第18図（各々左から右へ順次変化する）のようになる。

第16図は左右前肢または左右後肢の運動が完全に交互である場合について歩行型式が後方交叉型の場合を（a）に、前方交叉型の場合を（b）に示す。図において（a）、（b）ともに短い同側前後肢による支持期と長い互に対側の前後肢による支持期が交互になっている。同側前後肢による支持期は身体支持としては不安定な支持の時期であるが、（a）においては次の互に対側の前後肢による支持期に入る際に新たに接地される肢はそれま

Fig. 15

で離地していた後肢であり、それによつて身体が支持側の反対側に傾くのが阻止される。(b)においては同側前後肢による支持期の終りに新たに接地される肢はそれまで離地していた前肢であり、やはり支持側の反対側に身体が傾くのを阻止する働きがあるが、(a)では身体中央部で後肢の接地がおこなわれて身体が支持されていなかった側に傾くのを阻止する働きが有効におこなわれるのにくらべて (b) では前肢は身体よりも前部に接地するのであまり身体の傾きを阻止する働きが有効におこなわれない。また、互に対側の前後肢による支持期から同側前後肢による支持期に移行する場合には、新たに接地される肢は (a) の場合は前肢で、(b) の場合は後肢である。互に対側の前後肢による支持期の終りには支持二肢を結ぶ線は (a)、(b) ともに身体の後部を斜に横切っている。それ故身体の重心がこの線より前方に位置するならばそれまで離地していた前肢が接地して身体が前に傾くのを阻止する必要がある。(a) ではこのことがおこなわれているが、(b) では後肢が接地するので不安定な状態になる。しかしもし (b) の場合、身体の重心が、互に対側の前後肢による支持期の終りにおいて二肢を結ぶ線よりも後部に位置すると仮定すれば、後肢が新たに接地することは身体が後方に傾かないように役立っているわけで、身体は安定する。

第17図および第18図は左右前肢または左右後肢の交互運動において左右肢とも接地している時期がわずかに存在する場合を扱っている。第17図は後方交叉型の場合であり、第18図は前方交叉型の場合である。第17図 (a)、(b) については互に対側の前後肢による支持期以外はすべて三肢または四肢により支持されており、支持肢を結んでできる三角形または四辺形の内に身体の大部分が含まれているので身体は安定して支持されている。第17図 (c) にお

で離地していた後肢であり、それによつて身体が支持側の反対側に傾くのが阻止される。(b)においては同側前後肢による支持期の終りに新たに接地される肢はそれまで離地していた前肢であり、やはり支持側の反対側に身体が傾くのを阻止する働きがあるが、(a)では身体中央部で後肢の接地がおこなわれて身体が支持されていなかった側に傾くのを阻止する働きが有効におこなわれるのにくらべて (b) では前肢は身体よりも前部に接地するのであまり身体の傾きを阻止する働きが有効におこなわれない。また、互に対側の前後肢による支持期から同側前後肢による支持期に移行する場合には、新たに接地される肢は (a) の場合は前肢で、(b) の場合は後肢である。互に対側の前後肢による支持期の終りには支持二肢を結ぶ線は (a)、(b) ともに身体の後部を斜に横切っている。それ故身体の重心がこの線より前方に位置するならばそれまで離地していた前肢が接地して身体が前に傾くのを阻止する必要がある。(a) ではこのことがおこなわれているが、(b) では後肢が接地するので不安定な状態になる。しかしもし (b) の場合、身体の重心が、互に対側の前後肢による支持期の終りにおいて二肢を結ぶ線よりも後部に位置すると仮定すれば、後肢が新たに接地することは身体が後方に傾かないように役立っているわけで、身体は安定する。

ては一時的に同側前後肢による不安定な支持期が存在する。また、互に対側の前後肢による支持期の終りにおいてその二肢を結ぶ線は身体の後部を斜に横切っており、このあと新たに接地するのは前肢であるので、それは身体の重心がその線より前部にあつて身体が前に傾かないようにするのに有効と考えられる。

(a) backward cross type

(b) forward cross type

Fig. 16

においては支持肢を結ぶ三角形は身体のさらに後部に移動し、身体の殆ど大部分が前方にはみ出してしまう。おそらく後部に重心が位置しているとしてもこの時には重心位置は支持肢のできる三角形の前方になつてしまうであろう。このため身体が前に傾こうとするのを新たに前肢が接地してそれを阻止し、その後互に対側の前後肢による支持期へと移行すると考えられる。このように肢の支持様式からみると前方交叉型は後方交叉型よりも不安定な傾向を示していると考えられる。GRAY (1944, 1956) は動物の歩行において後方交叉型が最もよくみられる大きな理由として身体が最も安定している型式であることを強調している。しかし不安定な型式と考えられる前方交叉型がサル類で広くおこなわれているという事実をどう解釈したらよいのか？ 彼はこの点に関しては何もふれていないのである。二種の歩行型式の存在を認めるならば一つの解釈として次のような説明が考えられる。すなわちサル類は安定度において他の一般哺乳類よりも劣る肢支持様式を示す歩行型式をおこなうにもかかわらず、

第18図については、各時期の支持肢数は第17図の場合と同じなのに支持肢の位置が第17図の場合と非常に異なる。(a)においては支持四肢により身体が安定して保たれる短い時期が存在するのみで、他の時期の三肢で支持される場合も、三肢のできる三角形は鋭い三角形で身体の一部しか含まず、第17図の場合とくらべて、もし身体の重心が中央部にあれば非常に不安定な支持様式を示している。互に対側の前後肢による支持期の終りにおいて、二肢を結ぶ線を軸として身体は重心がその線より前にあれば前に傾こうとするであろうし、また後方にあれば後に傾こうとするであろうが、実際に第18図においては後肢が新たに接地しているので、動物の身体が安定するように肢が位置すると考えるならば、身体の重心が互に対側の前後肢による支持期の終りにおいて二肢を結ぶ線より後方に位置すると仮定せねばならない。しかしこうして身体の後部の重心位置を含む鋭い三角形を形成する時期の終りに

中枢神経系における他の一般哺乳類よりもよりすぐれた平衡機能または姿勢調節機能によってその不利を補っていると考えられる。この考えはサル類が樹上生活に適応していることからみても一応考慮されてしかるべきであろう。

Fig. 17

次に、互に対側の前後肢が同時に行動している状態を想定し、それからどういう要因によつて二種のちがつた歩行型式が生じるのか考えてみたい。共働する互に対側の前後肢による支持期において動物の重心の位置が支持二肢を結ぶ線より前方であるか後方にあるかによつ

Forward cross type

Fig. 18

て動物の身体は前方または後方に傾こうとするであろう。かかる身体のバランスのくずれを防ぐためには傾こうとする方向にある離地している肢が接地されねばならない。したがって共働しつつ離地状態にある互に対側の前後肢のうち、重心に近いほうの肢が対側肢よりも先に接地し、こうして共働する互に対側の前後肢において運動の時間的ずれが生じて四肢全体の運び順が二通りのパタンのどちらかになる。すなわち重心の位置が支持二肢を結ぶ線の前方にある場合には後方交叉型、後方にある場合には前方交叉型になると考えられる。

異なる歩行型式をとる動物間に重心位置のちがいが存在するであろうか？ この点について以下検討してみたい。

後方交叉型をおこなう一般哺乳類においては、HOWELL (1944) も述べているように、一般に重心は身体の前方に位置している。これを前肢または後肢による支持体重という点からみると、ウマでは HOWELL (1944) によれば前肢と後肢の体重比は 9:7 で前肢のほうが重く、また久合田 (1932) の引用したデータによると、ウマの頭部が自然の位置、頭部を下げた時、頭部を挙上した時、頭部を片側に曲げた時の四種の姿勢について、それぞれ前肢にかかる体重は 210kg, 218kg, 200kg, 202kg で、後肢にかかる体重はそれぞれ 174kg, 166kg, 184kg, 182kg であり、前後肢にかかる体重の差はそれぞれ 36kg, 52kg, 16kg, 20kg といずれも前肢のほうが重かつたという。歩行中においても、BARKELEY (1953) はイヌ、ヤギ、ヒツジについて前肢のほうが後肢よりも床におよぼす力が大きい（水平前後方向の力および垂直方向の力）ことを明らかにしている。筆者もイヌ（三四）を用いて四足姿勢時および歩行時の前肢または後肢が床に加える力を記録した。四足姿勢については二個の体重計による測定から、前肢と後肢の体重比は 6:4 で前肢のほうが重かつた。またイヌの歩行時については、高橋・富田・木村 (1965) の用いた三次元ロードセルを使つて前肢または後肢が床に加える力を水平前後方向 H_y 、水平左右方向 H_x 、垂直方向 V の三成分に分けて記録した。記録の一部を第19図に示す。図で明らかな通り、前肢の床に加える力のほうが後肢のそれよりも大きい。また、床におよぼす力のうち、垂直成分は肢の支持する体重を示して肢の支持機能を、水平前後成分は推進やブレーキをかける機能を主として意味すると考えられる。ここでは肢の支持体重が重心位置と関連している点を主眼としているため、力の垂直成分について前肢と後肢を比較すると、基線の下方向への振れの大きさは前肢のほうが後肢よりも明らかに大きい。このことから、イヌの重心の位置は後肢よりも前肢のほうに近いと推定される。

前方交叉型をおこなうサル類に関しては、筆者ら（岩本・富田，1966）はニホンザルを体重計をしきつめたケージ内に入れて四足姿勢時の前肢と後肢の体重比を測定したが、ニホンザルでは 4:6 で後肢のほうが前肢よりも重かつた。また、歩行時に関しては筆者はイヌの場合と同じ三次元ロードセルを用いて前肢または後肢の床におよぼす力を記録した。使つたサルはブタオザル、ウーリーモンキー、チンパンジー、オランウータン各一匹ずつであるが、歩行路をくり返し四足歩行をさせて記録が得られたのはブタオザル (19回)、チンパンジー (12回)、ウーリーモンキー (4回) のみであつた。ブタオザルとウーリーモンキーは体重が小さかつたので、本装置では力の垂直方向成分が十分大きな振巾として記録できなかつたが、前肢と後肢の床におよぼす力のどちらがより大きいかを比較することは可能である。すなわち第20図に示す通り、サルの場合はイヌの場合とちがいが前肢と後肢の接地がいくぶん重複し

Fig. 19

たため各肢の接地期全体にわたる力の変化は一部不明瞭となつてゐるが、イヌの場合と同様に力の垂直方向成分（Vの基線の上方向への振れ）について観察すると後肢のほうが前肢よりも大きい。なお力の水平成分については前後肢間の相違はよくわからない。以上の結果からサルの重心の位置は前肢よりも後肢のほうに近いと推定される。

さらに筆者はイヌ（2匹）を用いて、後肢のほうを前肢よりも重くする目的で、イヌの腰に負荷をかけて歩行させ、その時の歩行型式を観察した。実験は第21図に示すようにイヌの四肢の pad の前部に金属片をつけ、その金属片とブリキ板の歩行路（約 40cm×3m）との接触によつて回路が閉じて電流が流れるようにしておき、イヌの歩行中各肢の離地接地がインク書きオシログラフの基線の上下のふれとしてあらわされるようにした。無負荷時の普通の歩行では第12図（a）、第14図のような記録が得られる。後肢のほうが前肢よりも重くなるだけ十分な負荷を腰部（骨盤部）にかけてくり返し歩行をさせた場合においては、多くの場合無負荷時と変らない後方交叉型がおこなわれたが、またまったく逆の四肢運び順である前方交叉型がおこなわれる場合が少数生じた。この前方交叉型をおこなつた記録の一部を第22図に示す。観察によると負荷時に後方交叉型をとる場合はイヌは頭部を前方につき出すようにして比較的速い速度で一気に歩行するようにみえた。身体の姿勢にはさきに述べた頭部のはかは特に普通の歩行時と変る点は認められなかつた。前方交叉型をとる場合は、頭部を挙上し背はまるめ気味でやや外転した後肢は不器用に交互に動かされ、前肢は伸展気味に交互運動をおこなうようにみえた。歩行速度は比較的低速であつた。以上述べた負荷歩行の結

Fig. 20-A

Fig. 20—B

果については解釈がむずかしい。しかし次の二点を一応指摘したい。

1. イヌはもともと後方交叉型をとる動物であつて機能的にも四肢運動のかなり固定したパターンが形成されていると考えられるので、一時的な負荷によりこのパターンが容易に変化する

とは考えられない。したがつて大多数の場合はパターンが変わらず少数例だけたまたま変化したとも考えられる。

2. 負荷のかかり具合が十分後肢のほうを重くしたかどうか問題がある。後方交叉型の場合支持三肢でできる三角形はかなり大きいので、後肢が少し前肢より重くて重心が身体の後方に移っている場合でも重心はその三角形内に十分含まれている可能性が大きい。その場合には負荷時で後方交叉型がおこなわれるであろう。同一のイヌについて負荷は一定なので負荷の位置が多くの場合少し前方に位置していたのではないかと、そしてたまたま十分後部に負荷がかかる場合が少数生じたのではないかと考えられる。なお負荷を非常に大きくすることはイヌの支持能力の点から制限があり、またイヌの腰部の形態は負荷を固定するのがかなりむずかしいことを指摘しておく。

以上、歩行型式が二種存在する理由について、姿勢または身体支持という面から考察をおこなつたわけであるが、この問題についてはまだ十分解明されたとはいえない状態である。し

Fig. 21

Fig. 22

かし筆者は運動の基盤として姿勢保持が常に存在しているという観点から、ある程度歩行型式と前後肢間の体支持機構の相違とが互に関連していると考えられることを示した。しかしそのくわしい機序については今のところ不明であるといえよう。その解明にはやはり動物の身体の内部における活動、すなわち中枢神経系の活動における姿勢と運動の調節機能が明らかにされねばならぬと考える。今後の問題である。

要 約

1. 歩行においてサル類と他の一般哺乳類とはまったく逆の四肢運び順であり、またこのサル類のおこなう前方交叉型の歩行型式は霊長目内はかなり広くおこなわれている。
2. 前方交叉型の歩行型式は一般哺乳類のおこなう後方交叉型の歩行型式よりも肢による身体支持様式は不安定である。サル類はこの不利を発達した姿勢調節機能により補っていると考えられる。
3. 歩行において互に対側の前後肢が共働する傾向があるが、身体の重心が身体の前方または後方にあると仮定することによつて互に対側の前後肢の運動に時間的ずれが生じ、それぞれ後方交叉型または前方交叉型の歩行型式が決定されと考えられる。
4. 数種のサルについて後肢のほうが前肢よりもより大きな体重を支持していることが測定された。他の哺乳類では前肢のほうが後肢よりもより大きな体重を支持している。
5. イヌの腰部に負荷をかけて歩行させた場合に大部分は後方交叉型であつたが、前方交叉型の場合が少数みられた。

謝 辞

本研究は東京大学理学部人類学教室鈴木尚教授ならびに東京大学医学部脳研究所時実利彦教授の御指導と御鞭撻によるものであり、また東京大学理学部人類学教室近藤四郎助教授の日頃からの御助言によるところが非常に大きく、ここに深謝の意を表する。研究の遂行にあつては東京大学理学部人類学教室岡田守彦氏、早弓惇氏、木村賛氏、東京都恩賜上野動物園、前園長林寿郎氏、栗田彰常氏、東京都多摩動物公園、愛知県犬山市日本モンキーセンター、および岩本光雄博士にたいへん御世話になつた。深く感謝する次第である。

文 献

- ASHTON, E. H. & C. E. OXNARD, 1964: Locomotor Patterns in Primates. Proc. Zool. Soc Lond., 142. part 1. pp. 1~28.
- BUETTNER-JANUSCH, J., 1963: Evolutionary and Genetic Biology of Primates, Vol. 1. pp. 36~62. N. Y. Lond.
- BARCLAY, O. R., 1953: Some Aspects of the Mechanics of Mammalian Locomotion. J. Exp. Biol., 30. pp. 116~120.
- 江原昭善, 1964: 「直立二足歩行」への道程 [IV]. 科学読売, 8月号. pp. 68~74.
- GRAY, J., 1944: Studies in the Mechanics of the tetrapod skeleton. J. Exp. Biol., 20. pp. 88~116.
- GRAY, J., 1953: How Animals Move. pp. 59~89. Cambridge Univ. Press.
- GRAY, J., 1956: Muscular activity during Locomotion. Brit. med. Bull., 12. pp. 203~209.
- 葉山杉夫, 1965: 霊長類の Locomotion と Posture. (その1) ニホンザルについて. 第9回プリマール研究会.

- HOWELL, A. B., 1944: *Speed in Animals*. pp. 198, 228~232. (reprint 1965) Univ. Chicago Press.
- 岩本光雄・富田 守, 1966: サルの歩行型式と前後肢別体重について. 人類誌, 74. pp. 228~231.
- 久合田勉, 1932: 馬学外貌篇. 94頁. 養賢堂, 東京.
- MAGNE DE LA CROIX, P., 1936: The evolution of locomotion in mammals. *J. Mamm.*, 17. pp. 51~54.
- MUYBRIDGE, E., 1899: *Animals in Motion*. L. S. Brown, Dover, N. Y.
- PROST, J. H., 1964: Primate locomotion; Gaits of a ceboid and a cercopithecoid. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 22. pp. 504~505.
- PROST, J. H., 1965: The methodology of Gait Analysis and Gaits of Monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 23. pp. 215~240.
- 高橋 彬・富田 守・木村 賛, 1965: 三次元ロードセルによる歩行の研究. 人類民族連合会紀事, 20.
- 富田 守, 1964: 動物の歩行様式及びその調節機序について. 人類民族連合会紀事, 19.
- 富田 守, 1966: 動物の歩行における四肢の運動様式. 人類誌, 74. pp. 48~49.
- (千葉大学医学部解剖学教室)

A Study on the Movement Pattern of Four Limbs in Walking [1]

Observation and Discussion on the Two Types of the Movement Order of Four Limbs seen in Mammals while Walking

Mamoru TOMITA

1. The author using 8 mm cinecamera (48 or 64 frames per second) observed the movement sequence of four limbs of many mammals while they were walking on all fours. In the slow motion picture, protraction or retraction of each limb was confirmed and the movement sequence of all four limbs was combined. The walking type of many mammals commonly seen in the zoo was "backward cross type" as shown in Fig. 1, but many monkeys showed completely different walking type, "forward cross type", as shown in Fig. 2. These figures show that each limb moves one after another according to the arrows (cf. IWAMOTO & TOMITA 1966).

Some examples of walking monkeys are given in Fig. 3~Fig. 6. Names of monkeys which were observed walking with "forward cross type" are shown in Table 1.

The prevalence of "forward cross type" in the primates and the "backward cross type" in other mammals is thought to be worthy of notice.

2. Movements of four limbs in walking were expressed as the combination of reciprocal movements of right and left fore limbs and that of right and left hind limbs, as shown in Fig. 11~Fig. 12 or Fig. 13~Fig. 15. (cf. Fig. 7, 8, 9). The body support fashion by the limbs while walking with either of the two types was illustrated in Fig. 16 and Fig. 17, 18 (cf. Fig. 10), and the stability of animal body was discussed. In these figures it is obvious that "forward cross type" is rather unstable compared with "backward cross type". Monkeys may compensate the instability in walking with highly developed postural regulation mechanism.

3. In walk, ipsilateral fore limb and the contralateral hind limb have the tendency of moving together; and when these two limbs are in retraction phase, either of the protracting two limbs (other fore limb and the contralateral hind limb) must be placed on the ground earlier not to lose the equilibrium of the body if the center of gravity is situated before or behind the line connected between two supporting feet of the limbs. If the center of gravity is before the line, the protracted fore limb must be placed on the ground first; thereafter "backward cross type" begins. If the center of gravity is behind that line, the protracted hind limb must be placed on the ground first not to tilt the body backwards, then thereafter "forward cross type" occurs.

In many non-primate mammals, the body weight falls more heavily on the fore limbs than on the hind limbs (cf. Fig. 19, also IWAMOTO & TOMITA 1966), but in monkeys the body weight falls more heavily on the hind limbs than on the fore limbs (cf. Fig. 20, also IWAMOTO & TOMITA 1966). The difference of the body weight distribution to fore and hind limbs between monkeys and other mammals may be related to the two walking types.

4. The author also made dogs to walk with heavy load on the hip. In most cases the animal walked with "backward cross type", but a few cases of "forward cross type" occurred. The author made some discussion on this result. An example of such "forward cross type" walk is shown in Fig. 22.

*Department of Anatomy,
Faculty of Medicine,
University of Chiba*