総 説

初期人類の二足歩行運動の生体力学的復元： 現状と課題

荻 原 直 道*

京都大学大学院理学研究科動物学教室自然人類学研究室

(平成 20 年 11 月 15 日受付, 平成 20 年 11 月 17 日受理)

要 約

アウストラロピテクス・アファレンシスの化石骨格 (Lucy) とラエトリで発見されたその足跡化石は、初期人類が二足歩行をしていたことを示す最も直接的な証拠である。これら形態情報を生体力学的に分析し、その二足歩行を復元する試みが近年進んでいる。本稿では、こうした生体力学的方法論、特に A・アファレンシスの力学的相似則に基づく歩行速度推定と、筋骨格モデルを用いた歩行復元シミュレーションについて、その現状と課題を解説する。

キーワード：アウストラロピテクス・アファレンシス、力学的相似、移動仕事率、筋骨格モデル、シミュレーション

Reconstructing Bipedal Locomotion of Fossil Hominids Using Biomechanics: Current State and Challenges

Naomichi Ogihara*

Laboratory of Physical Anthropology, Graduate School of Science, Kyoto University

(Received 15 November 2008; accepted 17 November 2008)

Abstract

The *Australopithecus afarensis* fossil skeleton “Lucy” and the Laetoli fossil footprint trails are the two most direct evidences to prove that the early hominins were bipedal. Recently, there have been attempts to reconstruct bipedal locomotion of the *A. afarensis* based on biomechanical analyses of the fossil skeleton and footprints. This article provides an overview of biomechanical methodologies used in reconstruction, namely, estimation of walking velocity using the theory of dynamic similarity and biomechanical simulation of bipedal locomotion based on musculoskeletal models. The results of the reconstructions are then examined, and future challenges for biomechanical reconstruction of early hominin locomotion are discussed.

Key words: *Australopithecus afarensis*, dynamic similarity, cost of transport, musculoskeletal model, simulation

*京都大学大学院理学研究科動物学教室自然人類学研究室
〒606-8502 京都市左京区北白川追分町
E-mail: ogihara@anthro.zool.kyoto-u.ac.jp
©2008 The Anthropological Society of Nippon

はじめに

近年の相次ぐ初期人類化石の発見により、ヒト科の祖先が二足歩行を開始したのは現在では約 600 ～ 700 万年前にさかのぼるとされている (Senut et al., 2001; Brunet et al., 2002)。これは、大脳化が起り、石器の制作や使用が始まる数百万年も前のことである。すなわち常習的直立二足歩行の獲得こそが、ヒト科と他の類人猿を分ける根幹的な生物学的特徴であり、これが人類進化の第一歩となったのである。したがって、この直立二足歩行という特異な移動様式と、それに適応的なヒトの形質がどのような生態学的背景から起源し進化するに至ったのかを明らかにすることは自然人類学における最も重要な命題の一つであり、現在まで多くの議論と学説が展開されてきた。

ヒトの直立二足歩行の選択圧については、現在まで様々な仮説が提案されている。たとえば、高いところにある果実を摂食する必要性 (Hunt, 1994)、家族に手で食料を運び、繁殖適応度を高める必要性 (Lovejoy, 1981)、日光への曝露面積を小さくし、日中の活動時間を長くする必要性 (Wheeler, 1991)、二足で捕食者を威嚇する必要性 (Jablonski and Chaplin, 1993)、などが提唱されている。また、初期人類が二足歩行を獲得したのは、四足歩行よりその移動効率が良いからとする説もある (Rodman and McHenry, 1980; Sockol et al., 2007)。移動コストの削減は採食効率や繁殖機会を高めることにつながる。これに淘汰圧が作用した結果、人類は直立二足歩行を獲得したと考えるのである。しかし、どれも仮説の域を出ず、人類進化の過程において二足歩行に自然選択が作用するに至ったプロセスは、実際にはほとんど明らかになっていない。

ヒトの直立二足歩行の起源と進化を明らかにするためには、その直接的な証拠である化石資料を発見・分析し、その形態変異の機能的意味から歩行運動を復元する必要がある。従来こうした歩行復元は、化石の持つ様々な形態的特徴を現生のそれと比較し、その類似性に基づいて行われてきた。しかし、形態学的分析に基づく比較解剖学的方法論のみから、対捕食者戦略、採食戦略、繁殖戦略など初期人類の生存戦略を読み解き、なぜ直立二足歩行に選択圧が作用したのかを考えることは非常に困難である。このためには、生存戦略に直接的に影響を与える移動のエネルギー効率や速度などを、化石の形態情報からできる限り正しく推定することが不可欠であろう。

初期人類の二足歩行について現在のところ最も多く

の情報を与えてくれるのは、320 万年前のアウストラロピテクス・アファレンシスの全身骨格 AL288-1 (Lucy) (Johanson and Taieb, 1976; Johanson and White, 1979; Johanson et al., 1982) と、370 万年前の地層から発見されたラエトリの足跡化石 (Leakey and Hay, 1979) である。この足跡は、足のサイズも年代も一致する A・アファレンシスのものであると考えられている (White and Suwa, 1987)。両者とも、当時の初期人類が二足歩行を行っていた最も直接的な証拠であるが、そこから描き出される二足歩行の姿については現在も論争が繰り広げられている。その骨格や足跡の形態学的特徴から、A・アファレンシスはチンパンジーのような屈曲歩行 (bent hip bent knee locomotion) をしていたとの仮説 (Stern and Susman, 1983; Susman et al., 1984) がある一方、現代人のように膝を伸ばした効率の良い歩行をしていたとする仮説 (Day and Wickens, 1980; Lovejoy, 1988; Latimer and Lovejoy, 1989) もあり、必ずしも見解が一致しているわけではない。

歩行運動は、身体筋骨格構造と環境との力学的相互作用によって織りなされる物理現象である。したがって歩行の生体力学的解析は、初期人類の歩行を推定する上で強固な方法論的基盤を提供するものとなる。本稿では、初期人類の歩行運動の生体力学的復元について、その基本原理と課題を解説する。まず、歩行復元の鍵となる歩行の基本法則、特にエネルギー節約則と力学的相似則について概説し、この基本法則を利用してラエトリの足跡化石から初期人類の歩行速度を推定する研究について紹介する。次に、より詳細な歩行復元が期待される身体筋骨格系モデルに基づく手法、すなわち歩行生成シミュレーションについて概説し、初期人類の二足歩行を復元する試みについて紹介する。最後に、初期人類の生体力学的歩行復元の課題と将来展望について議論する。

二足歩行運動の時間・距離因子

歩行を表現する時間・距離因子を以下のように定義する。歩行周期は、踵接地から同側の脚の踵接地までの時間であり、このうち足が地面に接地している時間を立脚期、足が地面から離れている時間を遊脚期と呼ぶ。一方、踵接地の位置から同側の脚の踵接地の位置までの水平移動距離をストライド長と呼ぶ。つまり二歩分の歩幅がストライド長に対応する。歩行の速度は厳密には時々刻々異なっているが、平均歩行速度 v は歩行周期 T とストライド長 d から以下のように求められる。

$$v = d/T \quad (1)$$

式 (1) は、足跡化石から歩幅（ストライド長の 1/2）が分かっても、運動周期がわからない限り、その歩行速度は推定できないことを示している。

ヒトの通常の二足歩行では、左右の足が両方とも地面に接地している時間（両脚支持期）が存在する。したがって、歩行周期に対する遊脚期の割合（デューティー比）は 0.5 より大きくなる。この割合が 0.5 以下、すなわち両脚とも地面から離れる期間がある移動様式を通常走行と呼ぶ。

身体筋骨格系の冗長性

二足歩行は、左右の下肢を筋の活動によって交互に動かし、地面から足底に作用する反力によって身体を前進させる周期運動である。この運動を化石から復元することの本質的な難しさは、身体筋骨格系の持つ冗長性にある。動物の骨格は、運動空間の自由度より大きい自由度を有している。この冗長自由度によって動物は多様な運動を実現することができるが、逆に骨格から運動を復元しようとするとは無数の可能性があり、骨格の姿勢を一意に定めることが困難となる。例えば、図 1A にヒトの実二足歩行運動のスティックピクチャ、BC にヒトが運動学的（幾何学的）には実現可能な仮想二足歩行の例を示す。図 1B は霊長類の二足歩行のように体幹の上下動を実際の運動と逆にしたコンプライアント歩行（Schmitt, 2003）、図 1C は体幹の上下動の全くない平坦歩行である。これより接地時の股関節点の高さと歩幅が与えられても股関節点の軌道は無数に存在しうるということがわかる。また、たとえ股関節点の軌道が一意に定まったとしても、図 1D にその一例を示すようにそれを実現する関節角度の組み合わせもまた無数に存在する。もちろん図 1E のように股関節点の高さを低くした歩行を選択することも可能である。そもそも複雑な身体筋骨格系を安定に保持して歩くことができる条件を求めることが困難であるにもかかわらず、そこに解は無数に存在し、さらにその中から一意に解を定めるところに歩行復元の本質的な難しさがある。

歩行運動の基本法則

無数にある運動可能性から生体力学的にもっともらしい初期人類の二足歩行を復元するためには、ヒトの二足歩行の力学的基本法則を参照することが有効である。特にエネルギー節約則と力学的相似則が歩行の復元には重要な役割を果たす。

図 1 ヒトの二足歩行と身体の高さの冗長性。A) ヒトの実二足歩行運動のスティックピクチャ（Winter (1990) を基に作成）、B) 体幹の上下動を実際の運動と逆にしたコンプライアント歩行、C) 体幹の上下動の全くない平坦歩行、D) 股関節点の軌道は A と同じだが、関節角度変化が異なる歩行、E) 股関節点の軌道を A から 10cm 低くした歩行。

1. エネルギー節約則

ヒトの歩行運動の特徴の一つとして、脚を真っ直ぐに伸ばして歩くことが挙げられる。その結果、支持脚が倒立振子のように接地点を中心として回転するため、立脚期中期、つまり支持脚の上を身体が移動するときに体重心が最も高く、両脚支持期に最も低くなる（図 2A）。逆に歩行速度は、両脚支持期に最も大きく、立脚期中期で最も小さくなる（図 2B）。これはすなわち、体重心を上昇させることによって蓄えた位置エネルギーを運動エネルギーに変換することで身体を前に移動させ、さらにこの運動エネルギーを位置エネルギーとして保存して次の一步に再利用することでヒトの歩行はエネルギーの節約を図っていることを示している。こうしたエネルギーの相互変換は足が地面に衝突する毎にエネルギーが散逸するため、完全ではない。しかしヒトの歩行運動においては最大 70% の力

図2 ヒトの歩行のメカニクス。A) 倒立振り子メカニズム、B) 上から、歩行周期に対する歩行速度、力学的エネルギー、床反力変化を示す。PE=位置エネルギー、KE=運動エネルギー。PEとKEが逆相で推移し、振り子のようなエネルギーの相互変換が起きていることが分かる。床反力は実線が右足、点線が左足に作用する垂直床反力を、太線は身体に作用する垂直床反力の総和を表す。

学的エネルギーがこのメカニズムによって回収・再利用されており、それによってヒトは効率の良い歩行を実現できていると考えられている (Cavagna et al., 1977)。実際に、ヒトの通常歩行と、体重心の上下動の振幅をなるべく小さくした歩行 (重心平坦歩行) の代謝エネルギー消費量を比較すると、前者の方が小さいことが示されている

(Ortega and Farley, 2005; Massaad et al., 2007)。この、倒立振り子メカニズムと呼ばれる振り子のダイナミクスを利用した位置エネルギーと運動エネルギーの相互変換は、鳥の二足歩行 (Cavagna et al., 1977; Muir et al., 1996; Griffin and Kram, 2000)、イヌ、ヒツジ、ウマなどの四足歩行 (Cavagna et al., 1977; Minetti et al., 1999; Griffin et al., 2004) でも見られることが明らかとなっており、動物の歩行運動の普遍的なエネルギー節約原理となっていることが明らかとなっている。

一方、ヒトの歩行速度は、単位移動距離当たりの代謝エネルギー消費量を最小化するように自然と選択されていることも明らかとなっている。Ralstonは、ヒトの歩行中の代謝エネルギー消費量を呼気ガス分析器を用いて計測し、歩行速度と単位時間・単位体重質量当たりのエネルギー消費の間には、以下の関係があることを実験的に明らかにした (Ralston, 1958; Zarrugh et al., 1974)。

$$E_w = 2.23 + 1.25v^2 \quad (2)$$

ここで、 E_w は単位時間・単位体重質量当たりのエネルギー消費 [J/kg.s]、 v は歩行速度 [m/s] である (論文に記載の式をここではSI単位系に変換している)。この式の両辺を v で除して単位移動距離・単位体重当たりの代謝エネルギー消費、つまり移動仕事率 E_m [J/kg.m] を求めると次のようになる。

$$E_m = 2.23/v + 1.25v \quad (3)$$

この式は図3に示すように、歩行速度約1.33m/s (時速約4.8km/h) で極値を持つ。すなわち、移動仕事率を最小化する最適な歩行速度が存在することを示している。ヒト

図3 歩行速度と移動仕事率の関係 (Ralston, 1958)。点は極小点を示す。

の成人歩行では、倒立振子メカニズムによる力学的エネルギーの回収率は、時速約 5 km/h のときに最大となり、それより早くても遅くてもその回収率は低下する (Cavagna et al., 1976, 1983)。すなわち、移動仕事率の極値と、力学的エネルギーの回収率の極値がほぼ対応している。ヒトは自由に歩くとき、この最適速度に近い歩行速度を自然と選択している (Ralston, 1958; Cavagna et al., 1976, 1983)。

一方、式 (1) で示されているように、同じ歩行速度でも異なる歩行周期・歩幅で歩くことは可能である。詳細は省略するが、メトロノームで歩行周期をコントロールして歩行中のエネルギー消費を計測した実験によれば、各歩行速度でヒトが自然に選択する歩行周期は、移動仕事率が最小となる点とほぼ対応することも示されている (Zarrugh et al., 1974; Minetti et al., 1995)。すなわち、ヒトは様々な速度で歩行することができるが、その自由歩行は、倒立振子メカニズムを最大限活用し、単位移動距離当たりの消費エネルギーを最小化するように決定されるという運動規範が存在する。この自由歩行のエネルギー最小則が、無数の歩行可能性から一意に解を定める生体力学的基礎をなす。

2. 歩行の力学的相似則

歩行運動を、支持脚の接地点を中心として回転する体重心の倒立振子の運動と捉え、体重心に作用する向心力 (慣性力) と重力の 2 つが運動を支配していることが分かる (図 2B)。したがってサイズの異なる二個体の二足歩行が力学的に等価であるためには、この 2 つの力の比が一定である必要がある。この比がフルード数と呼ばれる無次元数であり (Thompson, 1942; Alexander, 2003; Biewener, 2003)、以下のように定義されている。

$$Fr = (mv^2/l)/mg = v^2/gl \quad (4)$$

ここで、 m は体質量、 v は歩行速度、 g は重力加速度、 l は脚長である。

一方、式 (1) のストライド長、運動周期を、それぞれ脚長 l 、重力作用による脚の振動周期 $\sqrt{l/g}$ で正規化して、歩行速度を無次元化すると、以下のようになる。

$$v \cdot \sqrt{l/g} / l = v / \sqrt{gl} \quad (5)$$

式 (4) と (5) を比較すると、無次元速度の二乗がフルード数と一致することがわかる。

Vaughan と O'Malley は、ヒトの自由歩行の無次元速度は、被験者によらずほぼ一定であり、約 0.48 ± 0.03 (フルード数約 0.23) となることを示した (Vaughan and O'Malley, 2005)。この無次元速度から成人の脚長を $l =$

0.89 m と仮定して絶対歩行速度を求めると 1.41 m/s (時速約 5.1 km/h) となり、式 (3) とほぼ一致することが分かる。また、子供 (5 歳以上) やピグミー族の歩行でも、フルード数が約 0.25 のところで移動仕事率が最小化されることが明らかとなっている (Minetti et al., 1994; Vaughan et al., 2003)。このことはヒトの最適歩行は基本的には力学的相似則に従い、体サイズによらず、フルード数が約 0.25 のときに移動仕事率が最小となる歩行の不変則が存在することを意味している。Cavagna ら (1983) によると、7～10 歳の子供 (体重約 32 kg) の最適歩行速度は時速約 4.5 km/h、脚長は約 0.7 m である。このときフルード数を求めると約 0.23 となり、力学的相似則に従っていることが確認できる。

初期人類の歩行速度の復元

タンザニアのラエトリで発見された約 370 万年前の足跡化石は、初期人類がどのような二足歩行をしていたかを推定する上で最も重要な資料である。この平行に続く相対的に小さい個体 (G1) と大きい個体 (G2) の足跡化石から、上記基本法則に基づいてその歩行速度を推定する試みが行われている。

Charteris らは、ヒトの歩行の相対ストライド長と相対歩行速度には線形の相関があることを利用して、歩行速度の推定を試みた (Charteris et al., 1981, 1982)。ここで相対ストライド長、相対歩行速度とは、それぞれ身長で除して正規化した値である。A. アファレンシスの身長は、ピグミー族の足長と身長の比から推定した値 (White, 1980) を用いている。その結果、G1, G2 の歩行速度をそれぞれ 0.56, 0.72 m/s と推定した。ただし、ここで行われている歩行速度の正規化は、必ずしも力学的に正しくない。そのため Alexander は、相対ストライド長とフルード数 (ここでは式 (4) の脚長を身長に置き換えて計算が行われている) の関係を求め、それに基づいて歩行速度の再推定を行った (Alexander, 1984)。その結果、G1, G2 の速度はそれぞれ 0.64, 0.75 m/s となり、結果として Charteris らの結果とほぼ一致した値を導いた。Tuttle も基本的には Charteris らと同じ方法で歩行速度の推定を行い、G1, G2 の速度をそれぞれ 0.69, 0.80 m/s とした (Tuttle, 1987)。これら歩行速度の推定結果は、時速に直すと約 2～2.9 km/h となる。A. アファレンシスの歩行は現代人の自然な二足歩行速度よりかなり遅いことを示唆している。

一方、近年発表された推定速度は、興味深いことに上述の値より速い値を示している。Raichlen らは、ヒトの

歩行における相対ストライド長（歩幅／脚長）とフルード数の関係を求め、そこに足跡化石から計測した歩幅と A. アファレンシスの推定脚長から求めた相対ストライド長を代入することによってその二足歩行のフルード数、さらには歩行速度を推定した。その結果、G1, G2 のフルード数はそれぞれ 0.16, 0.11 となり動物の歩行としては相対的に遅いものの、その歩行速度はそれぞれ 0.98 ± 0.18 , 0.86 ± 0.08 m/s と算出されることを示した (Raichlen et al., 2008)。Vaughan と Blaszczyk は、ヒトの自由歩行では相対ストライド長と無次元速度がそれぞれ 0.81, 0.48 になることを利用して、G1, G2 の速度をそれぞれ 1.03 ± 0.12 , 1.14 ± 0.12 m/s と求めた (Vaughan and Blaszczyk, 2008)。これら近年の報告は、従来予測されていたよりも A. アファレンシスの歩行が速かった可能性を示唆している。

以上みてきたように、ラエトリの足跡化石の形態情報に歩行の力学的相似則を適用することにより、その歩行速度をある程度合理的に推定することができる。しかしその推定値には大きな相違があることがわかる。これはおそらく、過去の研究では身長を推定値を基準としてストライド長（つまり歩幅）を正規化し、歩行速度の推定が行われていたのに対して、近年の研究では脚長で正規化して計算が行われていることに起因していると思われる。歩行の力学的相似を考える場合、脚長を代表寸法とするほうが適切である。したがって近年の推定値のほうが、現在のところ相対的には信頼性が高いと考えられる。ただし、上述のすべての歩行速度推定は、現代人のように膝を真っ直ぐに伸ばして A. アファレンシスが二足歩行運動を行っていたことを前提とした推定であり、チンパンジーのような屈曲歩行をしていた場合には成立し

ない。

そこで Raichlen ら (2008) は、チンパンジーの二足歩行についても相対ストライド長とフルード数の関係を求め、ヒトのときと同様に歩行速度の推定を試みた。その結果、G1, G2 のフルード数はそれぞれ 0.25, 0.17、歩行速度はそれぞれ 0.99 ± 0.18 , 0.88 ± 0.08 m/s となり、初期人類が屈曲歩行を行っていたとしても、ラエトリの足跡を残しうること、それでも歩行速度は従来の推定値よりも速くなることを示唆した。結局のところ、歩行の力学的相似則に基づく足跡化石の解析のみでは、それを残した初期人類が現代人のように脚を真っ直ぐ伸ばして歩行を行っていたのか、それともチンパンジーのような屈曲歩行を行っていたのかを判定することは難しい。

筋骨格モデル

歩行運動の力学的機構は、上述のように身体を質点として解析する、つまり質点の力学として捉えることができる。しかし、歩行中の骨の動きや筋活動といった詳細な身体運動のメカニズムを理解するためには、身体筋骨格系の構造とそこに作用する力学を計算機内に数式として記述した、筋骨格モデルに基づく解析が不可欠である。

図 4 に筋骨格系のモデル化の概要を示す。筋骨格系のモデル化は、大きく骨格系と筋系の 2 つのシステムのモデル化に分けられる。骨格系は、まず骨の結合様式を節（リンク）構造として表し、各節を骨とそのまわりの軟部組織（筋・脂肪など）で構成される変形しない物体、すなわち剛体であると仮定してモデル化する（図 4B）。質量、重心位置、慣性モーメントなどの慣性特性は、生体のそれと一致するように与える。その具体的方法には、屍体を切断して直接的に計測したデータに基づく方法

図4 筋骨格系のモデル化。A) ヒトの歩行運動、B) 剛体リンクによる身体モデル化、C) 筋系のモデル化、D) 筋骨格モデル。

(Dempster, 1955; Chandler et al., 1975), CT や MRI の積層断層画像から各身体節の形状を求めて算出する方法 (Martin et al., 1989; Garner and Pandey, 2001), 二方向の写真撮影より各節を積層楕円板で近似して推定する方法 (Jensen, 1978), などがある。各関節の回転軸の数と向きは, 関節を構成する骨の形状から決定する。さらに関節形状や靱帯・関節包などの軟部組織の影響により制約される関節の可動域を, 可動域端で指数関数的に大きくなる非線形弾性要素を回転軸周りに付加してモデル化する (Davy and Audu, 1987)。このような骨格系に作用する力と運動との関係は, 以下の運動方程式で記述できる。

$$\mathbf{M}(\mathbf{q})\ddot{\mathbf{q}}+\mathbf{h}(\mathbf{q},\dot{\mathbf{q}})+\mathbf{g}(\mathbf{q})+\mathbf{G}(\mathbf{q})\mathbf{F}+\Phi(\mathbf{q},\mathbf{R})+\Psi(\mathbf{q},\dot{\mathbf{q}})=\mathbf{0} \quad (6)$$

ここで $\mathbf{q}$ はモデルの状態変数(体幹の位置, 各関節角度), $\mathbf{M}$ は慣性行列, $\mathbf{h}$ は遠心力・コリオリ力を表す項, $\mathbf{g}$ は重力項, $\mathbf{G}$ は筋モーメントアーム行列, $\mathbf{F}$ は筋力ベクトル, Φ は歩行時に身体に作用する床反力 $\mathbf{R}$ の項, Ψ は関節粘弾性要素のトルクを表している。足部が接地することで作用する床反力は, 足底と床面の間をバネとダンパーでモデル化して与えることが一般的である。

骨格系を駆動させる筋は, 起始から停止点の間を結ぶヒモとして表現する (図 4C)。ただし, 筋の走行が骨や他の筋と干渉して大きく変化する場合には, 経由点を介してその変化を表現する (Delp et al., 1990)。ヒトの大殿筋など付着面積が大きい筋や, 大腿直筋のような二関節筋は, 複数の筋としてモデル化する。各筋はそれぞれ筋走行を定義する線分の向きに沿って力を発揮すると仮定する。

筋は, 脊髄の α 運動ニューロンからの運動指令によって筋力を発揮するが, その変換機構は単純ではなく, 長さ-力関係, 速度-力関係などの力学特性を持つ。ここで長さ-力関係とは, 同じ運動指令であっても筋の長さに応じて発揮する張力が変化する, 速度-力関係とは, 伸長速度に対して変化することを示している。そのような筋の力学特性を考慮し, 筋への運動指令入力から筋張力への変換を, 腱の力学的影響, および運動指令と筋活動の間の時間遅れ (Zajac, 1989) を無視してモデル化すると, 以下のようになる (e.g., Hatze, 1977; Pierrynowski and Morrison, 1985)。

$$F_i = \bar{F}_i \cdot k(l_m^M) \cdot h(l_m^M, v_m^M) \cdot a_i + f^{PD}(v_m^M) + f^{PE}(l_m^M) \quad (7)$$

ここで i は筋番号, F_i は筋張力 (筋力ベクトル $\mathbf{F}$ の i 番目の要素), $\bar{F}_i$ は発揮しうる最大張力, a_i は筋の活動状態 (ここでは運動指令と同じ) $[0 \leq a_i \leq 1]$, l^M は筋長, v^M は

筋伸長速度, $k(\cdot)$ は長さ-力関係式, $h(\cdot)$ は速度-力関係式, $f^{PD}(\cdot), f^{PE}(\cdot)$ はそれぞれ筋の並列粘性, 弾性要素が発生する受動的張力を表す。筋が発揮しうる最大収縮力はその生理学的断面積に比例することが知られている。文献によって値は異なるが, 筋単位面積当たりの筋張力は約 $20 \sim 60 \text{ N/cm}^2$ である (Brown et al., 1998; Spector et al., 1980; Ikai and Fukunaga, 1968)。この値を用いて, 筋の生理学的断面積 (e.g., Friederich and Brand, 1990) からその筋の最大張力を見積もることができる。

さらに, 歩行中に身体で消費される代謝エネルギーを推定するモデルも多数提案されている (e.g., Hatze and Buys, 1977; Davy and Audu, 1987; Minetti and Alexander, 1997; Umberger et al., 2003)。こうしたモデルを用いることによって, 歩行中の力学的エネルギーに留まらず, 筋の活動や収縮に伴って発生する熱や基礎代謝エネルギー消費量を推定することも可能となっている。

逆動力学と順動力学

筋骨格モデルを用いた歩行解析には大きく 2 つの方法がある。計測した運動データから力の釣り合いに基づいて筋張力や筋活動パターンを逆算的に算出する逆動力学的手法, もう一つは, 筋骨格系の運動方程式に基づいて身体運動を予測的にシミュレートする順動力学的手法である (図 5)。

逆動力学的解析は, モーションキャプチャした運動データ ($\mathbf{q}, \dot{\mathbf{q}}, \ddot{\mathbf{q}}$) と床反力 ($\mathbf{R}$) を筋骨格モデルに代入し, 運動方程式が記述する力の釣り合いからその運動に必要な関節トルクや筋張力を推定する手法である (e.g., Hardt, 1978; Crowninshield and Brand, 1981; Eng and Winter, 1995; Glitsch and Baumann, 1997)。ただし筋数のほうが関節自由度より大きい (筋の冗長性) ため, ある関節トルクを実現する筋張力の組合せは無数に存在し, 筋張力を一意に求めることができない。このため筋応力の三乗の総和を最小化する (Crowninshield and Brand, 1981) といった筋張力配分の評価関数を用いて各筋張力を求めることが多い。逆動力学解析は, 運動計測データからその実現に必要な力を推定する手法である。したがって運動を予

図 5 逆動力学と順動力学。

測することは基本的にはできない。初期人類の歩行復元のように、与えられた筋骨格構造に基づいて運動を発生させるには、順動力学的手法のほうが基本的には適している。

順動力学的解析は、筋骨格モデルを用いて運動をシミュレートし、構成論的に歩行を解析する手法である。具体的には、式(6, 7)をある初期状態から時間積分することにより、運動指令 a を与えたときどのような身体運動が起こるのかを予測的に求める。ただし、運動指令をやみくもに与えても歩行運動のような秩序だった運動を達成することはできない。筋骨格構造を協調的に制御し、合目的な歩行を実現する筋の活動パターンをどう求めるかが、順動力学的シミュレーションの方法論的な鍵となっている。

歩行運動の生成手法には、大きく4つの方法がある。第一の方法は、実際の歩行計測データとシミュレートされた歩行運動の誤差が最小になるように、筋の活動パターンを最適化し歩行を生成する手法である。例えば Neptune ら (2001, 2004) は、実歩行中の関節角度、床反力、体幹重心の位置との誤差を最小化する運動指令パターンを最適化計算により求めることで、ヒトの7節9筋2次元筋骨格モデルの歩行生成を実現している。しかし、この手法で生成される運動は、必然的に計測データとほぼ一致するものとなるため、順動力学的手法の強みである、筋骨格構造から運動を予測することは不可能である。

第二の方法は、歩行周期の最初と最後の姿勢（つまり踵接地時の関節角度・角速度）を拘束条件として与えて、その間の運動とそれを実現する筋活動パターンを動的最適化手法に基づいて求める方法である。すなわち、周期的運動となる条件下である評価基準を最適化する筋活動パターンを決定する。例えば、Anderson と Pandy (2001) は、ヒトの10節54筋3次元筋骨格モデルを構築し、消費エネルギー最小化規範に基づいて筋活動パターンを求めている。このような動的最適化手法によれば、計測データに依らず歩行運動を生成するため、関節可動域や筋配置を変更などの筋骨格系の変化に伴う歩容の変化を予測的に生成することができる。ただし、接地時の姿勢、ストライド長、歩行周期は前もって与える必要がある。またその計算量は膨大で、解を求めるのに非常に長い時間を要する。

第三の方法は、歩行を規定してしまう事前情報を全く用いないで、歩行を生成しうる筋活動パターンを探索的に求める手法である。例えば Sellers ら (2003) は、二関

節筋を無視したヒト7節6筋2次元筋骨格モデルを構築し、最適パラメータ探索手法の一つである遺伝的アルゴリズムによって、転ばずに歩き、移動仕事率を最小化する筋活動パターンを探索して歩行運動を生成している。ここで筋活動パターンは矩形波によって表現され、その活動の大きさとタイミングを変数としている。本手法のように、歩行を予め規定せず筋骨格系が実現しうる歩行を探索的に生成する試みは、筋骨格形態が歩行に与える影響を予測することを可能とする。しかし、筋活動パターンを表現する膨大な数のパラメータを、歩行が生成でき、かつ消費エネルギーを最小化するように決定するのは決して容易ではない。またこの枠組みでは、例えば体幹の姿勢角を検出して運動指令（筋活動パターン）を制御するといったことは行わない。したがって、歩行中に生じたズレを自律的に補正して歩行を継続することはできない。

第四の方法は、筋に運動指令を送る神経系の数理モデルを構築し、それに基づいて歩行運動を生成する方法である。歩行運動のような生体の基本的リズム運動は、上位中枢がその一挙一動を細かく制御するのではなく、脊髄に存在するリズム生成神経回路網 (Central Pattern Generator: CPG) が生成する各筋への交代性の運動指令により比較的下位レベルで自律的に生成され、その出力が様々な感覚器からの情報や上位神経系からの入力に基づいて協調的に変化することによって、外環境の変化や外乱に対して適応性の高い歩行パターンが実現されていると考えられている (Grillner, 1975; Shik and Orlovsky, 1976)。この生理学的知見を参考に、Taga らは歩行の神経回路網モデルを構築し、身体力学モデルに二足歩行を行わせる先駆的な研究を行った (Taga et al., 1991; Taga, 1995)。これは、神経系 (CPG) のリズムと筋骨格系の振動が環境と相互作用しながら引き込み現象を起こすことで、ある程度の外乱や環境変動に対して自律的に適応して安定な歩行パターンを生成する。Yamazaki ら (1996)、Hase と Yamazaki (1998)、Ogihara と Yamazaki (2001) はこの手法を発展させ、より詳細なヒト2次元筋骨格系と神経系モデルに基づく歩行生成を、Hase と Yamazaki (2002) は3次元筋骨格モデルに基づく歩行生成を実現している。この手法も、歩行を規定する事前情報を用いないため、シミュレーションに基づく歩行予測を可能とする。さらに引き込み現象によって、安定かつ身体ダイナミクスを利用した自然な歩行パターンを発現しうるのが強みである。しかし神経系のモデルは生体の神経機構の一部を抽象化したものにすぎず、その歩行生成能力

には限界がある。また歩行の生成には神経系の膨大な数のパラメータ（例えば、自己受容器からの感覚信号が神経素子に与える強弱を表すパラメータ）を、試行錯誤、もしくは遺伝的アルゴリズムなどの探索手法を用いて適切に定める必要があり、これが至難のわざである。

初期人類の歩行シミュレーション

A・アファレンシス Lucy の全身骨格からその筋骨格モデルを構築し、実計測が不可能な化石人類の歩行運動のメカニクスを仮想空間に再現する試みが近年盛んになっている。すなわち化石の形態学的情報から、その筋骨格モデルを構築し、それを計算機内で歩かせてみるシミュレーション研究である。ただし、各筋の質量や慣性モーメント、筋の大きさなど多くのパラメータは、化石から復元することが基本的には出来ない。そのためヒトやチンパンジーの剛性・筋パラメータの計測値(e.g., Crompton et al., 1996; Thorpe et al., 1999) を、化石骨格の寸法に基づいてスケーリングして与える方法が用いられている。

こうした研究の最も先駆的なものは、Crompton らによる逆動力学に基づく研究である。Crompton ら (1998) は、Lucy の 2 次元骨格モデルを構築し、ヒトの直立二足歩行と屈曲二足歩行の運動計測データを Lucy が再現するのに必要な床反力と関節トルクを逆動力学的に求め、その歩行消費エネルギーを算出した。その結果、屈曲歩行では膝関節が大きな負の仕事をするため消費エネルギーが大きくなり、このような効率の悪い移動様式が進化のプロセスで採用されるとは考えにくいことから、A・アファレンシスの歩行は現代人のそれと等価な直立二足歩行であったと結論した。Kramer と Eck も同様の逆動力学計算に基づく歩行エネルギー消費の推定を行い (Kramer, 1999; Kramer and Eck, 2000)、A・アファレンシスの二足歩行の移動仕事率は、脚が相対的に短いにもかかわらず現代人のそれとほぼ同じであり、効率の良い二足歩行を実現していたと推定している。これら二つの研究は、歩行生成時に各関節に作用するトルクと関節角速度から力学的仕事を算出することによって、消費エネルギーを見積もっている。これに対して Wang ら (2004) は、9 筋を考慮した 2 次元筋骨格モデルを用いて筋力を逆動力学計算に計算し、二足歩行時の筋のなす力学的仕事を推定した。その結果、A・アファレンシスの移動仕事率は現代人のそれと比較して若干大きくなる、つまりほぼ同じであるとする Kramer とは異なる結果を導いている。

上述の逆動力学的解析は、A・アファレンシスの二足歩行がヒトのそれと幾何学的に相似であると仮定して運

動中の力学量を逆算するものであり、化石の形態的情報から運動を予測しているわけではない。このため、順動力学手法に基づく A・アファレンシスの二足歩行シミュレーションが最近行われている。

Sellers らは A・アファレンシスの 7 節 6 筋 2 次元筋骨格モデルを構築し、様々な歩行速度におけるエネルギー最小歩行を遺伝的アルゴリズムによって生成した。その結果、A・アファレンシスは約 0.6 m/s ~ 1.3 m/s (時速 2.2 ~ 4.7 km/h) の範囲で二足歩行が可能であること、移動仕事率が最小となる最適な歩行速度は約 1.0 m/s (同 3.6 km/h) であり、そのときの歩幅が約 0.45 m、移動仕事率が約 5.8 J/kg.m となることをシミュレーション結果から推定した (Sellers et al., 2005)。ヒトの最適歩行速度における移動仕事率は、式 (3) から予測すると約 3.3 J/kg.m となる。つまり Sellers らの結果は、A・アファレンシスの最適歩行速度における移動仕事率は現代人のそれより大きいことを示している。また、膝の伸展可動域を制約することによりアウストラロピテクスの屈曲歩行の生成も行い、膝の屈曲角度に比例して移動コストが増大し、屈曲角度が 40 度のとき 0 度のときと比較して、移動仕事率が約 2 倍になることを報告している (Sellers et al., 2004)。

一方 Nagano らは、Lucy の 9 節 26 筋 3 次元下肢筋骨格モデルを構築し、Anderson と Pandy (2001) と同様の動的最適化手法に基づいて移動仕事率を最小化する歩行運動の生成を行った (Nagano et al., 2005)。ここでは、ヒトの二足歩行との幾何学的相似を仮定して歩幅を 0.32 m、歩行速度を Charteris ら (1982) や Alexander (1984) に基づいて 0.62 m/s と規定して歩容を求めている。その結果、歩幅が 0.26 m、歩行速度 0.50 m/s の膝を伸ばしたヒト的な歩行運動を生成でき、このとき移動仕事率が 7.7 J/kg m となったことを報告した。

これら二つの研究は、A・アファレンシスの下肢筋骨格モデルを用いて順動力学シミュレーションを行った予測型歩行復元の最新成果である。しかし、Sellers らの歩行速度や歩幅の推定結果は Nagano らの約 2 倍であり、結果は両者で大きく異なっていることが分かる。これは歩行生成の方法の違いに起因する。動的最適化手法に基づく Nagano らの歩行生成では、接地時の姿勢、歩幅、歩行速度を既知であるとして与え、その条件下でエネルギー消費を最小化する筋活動パターンと関節運動を求めている。それに対して Sellers らは最適歩行速度を予測することを目的に、事前情報なしに様々な歩行速度で実際に歩行を生成させその値を推定している。さらに Sellers らの推定値は、近年の力学的相似則に基づく推定結果 (上述)

ともほぼ一致している。したがって、A・アファレンシスの最適歩行速度は、現在のところ約 1.0 m/s (時速約 3.6 km/h) であるとするほうが妥当であると思われる。

筋骨格シミュレーションの課題

以上見てきたように、A・アファレンシスの筋骨格モデルに基づく歩行シミュレーションにより、歩行速度や移動のエネルギー効率を定量的に評価し、人類学的考察に活用することが可能となりつつある。しかし、まだ解決しなくてはならない課題も多いのが実情である。

第一に、歩行の探索可能性の問題が挙げられる。より現実に近いシミュレーションを志向すれば、Sellers らが行ったような歩行の探索型シミュレーション研究を Nagano らが構築した 3 次元精密筋骨格モデルを用いて行うことが望ましい。しかし Sellers らのような試みは、モデルの自由度が小さく計算が速い 2 次元のモデルを用い、さらに二関節筋や拮抗筋の共縮を考慮しないことで、筋活動パターンを定義するパラメータ数を 21 まで縮約しているからこそ実現できているとも言える (Nagano らの 3 次元動的最適化の探索パラメータ数は 156)。ところがこの比較的単純な 2 次元歩行モデルでも、パラメータの探索の初期値を任意に与えると、転ばない持続的な歩行を現実的な計算時間内で求めることはできない (Sellers et al., 2003)。ある程度歩行を生成しうる初期値を試行錯誤的に与えることによって初めて歩行を探索的に生成が実現するのである。これは探索空間の中で歩行を生成できる領域は極めて小さく、まばらであることに起因する。このため探索空間の次元 (探索パラメータ数) が増えるほど歩行生成領域の発見は非現実的になり、その領域の近傍に人為的に探索の初期値を定めることが歩行の生成に不可欠となっている。しかしながら、素養の良い探索の初期値を与えることは、生成される歩行をある程度前もって規定してしまうことになる。そこから別の歩行生成領域にたどり着く可能性は遺伝的アルゴリズムを持ってしても限りなく小さく、結果としてその近傍のみを局所的に探索して歩行を生成することになっている。したがって、任意の筋骨格構造からエネルギー効率を大域的に最適化する歩行を予測することは、精密で現実的な筋骨格モデルになればなるほど難しく、探索型シミュレーションの根本的課題となっている (Ogihara and Yamazaki, 2006)。

第二に、筋や靱帯といった化石に残らない軟部組織による関節運動の制約の復元である。A・アファレンシスの関節可動域がヒトのそれと同じであれば、確かに現代

図6 ヒトと猿まわしサル（ニホンザル）の二足歩行運動の比較。A) 猿まわしサルの二足歩行（時速約 3 km/h）、B) 関節角度変化の比較（実線：ヒト、点線：サル）。屈曲・背屈が正。

人と同じように膝を伸ばした直立二足歩行を行っていたと考えるのはエネルギー節約則の観点から考えても合理的である。しかし関節可動域が制約されていれば、たとえ移動コストの観点からは不利であったとしても、当然のことながら屈曲歩行で歩かざるを得ない。図6に二足歩行訓練を受けたニホンザル（猿まわしサル）とヒトの二足歩行時の関節角度変化を示す。猿まわしサルの二足歩行は、普通のサルと比較して歩幅が広い、関節が相対的に伸展位である、などヒトの歩行に見られる運動学的特

徴を示すことが知られている (Hirasaki et al., 2004; Ogihara et al., 2005)。しかし、その股関節と膝関節の運動をヒトと比較すると明らかに両関節とも相対的に屈曲位にあることがわかる。これはニホンザルの股関節の伸展可動域がヒトのそれより制限されていることに起因している。その結果、ニホンザルの二足歩行では離地時に膝関節が屈曲位となり、ヒトの二足歩行のような効果的な蹴り出しを行うことができないのである (Ogihara et al., 2007)。このニホンザルの二足歩行の例は、歩行復元のためには、関節可動域の制約をなるべく正しく推定することが肝要であることを示している。しかし問題は、関節の可動特性は主に軟組織によって制約されている点にある。Okada ら (1996) は、ニホンザルの屍体実験により、股関節の伸展可動域は、大腿直筋や大腿筋膜張筋といった二関節筋の伸長限界によって制限されており、これら二関節筋を切断すると可動域が広がることを報告している。軟部組織によって制約される関節可動特性を化石の形態情報から正しく見積もることは非常に難しい問題であるが、歩行を推定する上で無視できない重要なファクターである。

第三は、シミュレーション結果の信頼性の評価の問題である。筋骨格モデルには、骨格寸法、剛体特性、筋走行、筋の力学特性、エネルギー消費などを表す多くのパラメータを入力する必要があるが、そもそも計測が不可能な化石種の場合、ほとんどのパラメータは必然的に不確定な仮定に基づいて与えることになる。したがってモデルパラメータの不確定性が結果に与える影響を評価することが極めて重要になる。その方法として、モデルパラメータ (例えば筋の付着位置) の変更が計算結果 (例えばエネルギー消費) をどのように変化させるかを体系的に調べ、各パラメータの不確定性の結果への影響を調べる感度解析が提案されている。例えば、Hutchinson と Garcia (2002) は、筋骨格モデルを用いた逆動力学計算からティラノサウルスの走行速度を推定しているが、計算条件として与えているモデルの姿勢に結果が最も影響されることを感度解析によって示し、それを考慮した上で最終的な結論を導いている。こうした感度解析によって結果の信頼域を定量的に示すことが、これからの筋骨格シミュレーションにおいて特に重要であると思われる。しかしながら、膨大な数の各パラメータについて値を振り歩行を再探索するのは多大な労力と時間を必要とするため、実質的には極めて難しい。

ニホンザル二足歩行の筋骨格シミュレーション

現在筆者らのグループでは、A・アファレンシスではなく、猿まわしサル (ニホンザル) の3次元筋骨格モデルの構築とそれに基づく歩行シミュレーションを進めている (Ogihara et al., in press)。これは、生得的に四足歩行である霊長類が行う二足歩行を出発点として、筋骨格系の構造的・形態的制約が二足歩行機能にどのように影響を与えるのか、またどのような筋骨格系の適応的改変がヒトの二足歩行の獲得に重要であったのかをシミュレーションを通して検証することこそが、ヒトの直立二足歩行の起源と進化を理解する上で重要な示唆を提供するものになると考えているからである。

具体的には、X線CTにより取得した詳細な形状情報と解剖データに基づき、筋骨格系の形態や構造が規定する運動学的・生体力学的拘束をできる限り解剖学的に正確に再現した筋骨格モデルを構築した。骨格系は、計20節 (頭部、胸郭、腰部、骨盤、肩甲骨、上腕骨、尺骨、橈骨、手部、大腿骨、脛骨、足部) からなるリンク機構として表現した。各関節の回転軸は、各関節面の形状を二次曲面で近似した結果に基づいて決定した。各節の剛体特性は、体表面データを各関節の回転中心で分割して算出した。筋系は、歩行運動に関与する片側約80筋を考慮した。屍体の解剖データに基づいてその走行を記述し、最大筋張力を求めた。図7に構築した筋骨格モデルを示す。

図7 ニホンザル (猿まわしサル) の3次元精密筋骨格モデル。A) 接地時、B) 離地時。姿勢は、実歩行計測データに本モデルをフィッティングすることにより求めた。

この3次元筋骨格モデルを用いた順動力学的シミュレーションの研究を進めている。我々が現在歩行生成に用いている方法は、上述の4つのいずれでもなく、ロボットの運動制御に用いられている手法である。具体的には、モデルの歩くときの関節角度の時間変化（歩容）を、その逆運動学問題（身体部位の空間位置からそのときの関節角度や筋の長さを求める問題）を解くことによって予めデザインし、その筋長の軌道と実際の筋の長さとの誤差を減少させるようにPD制御則（Asada and Slotine, 1986）で運動指令を生成し、歩行を実現する試みである。本手法の強みは、与える歩容が現実的なものであれば、複雑な筋骨格モデルでも比較的容易に歩かせることができる、すなわち様々な条件でいろいろな歩行を試すことが可能となる点にある。歩容をデザインする際に筋骨格系の構造的制約を反映させれば、その影響を反映した運動生成も可能となる。したがって、股関節まわりの筋の長さを変更する、骨盤形態をヒト的に変形させる、などの筋骨格系の仮想的構造変化が、歩容や効率に与える影響をシミュレーションにより予測することが可能となると考えている。筋骨格系のパラメータを変更すれば、A・アファレンシスのモデルに変身させることもできよう。ただし、形態や構造を規定するパラメータがすべて異なっている2つのモデルを比較するよりも、ある一つのパラメータ以外はすべて同じであるモデルを全パラメータについて独立に分析するほうが、その影響を評価しやすいであろう。歩行の安定性など問題も多く残されており、具体的な成果にはまだ至っていないが、解剖学的に妥当な筋骨格モデルによる仮想実験が具体化しつつある。

一方、こうした筋骨格系のシミュレーションには、動物の運動メカニズムそのものを理解するという目的もある。動物は多数の筋の活動を協調的に制御し、安定でエネルギー効率が良く、外乱や環境変動に対しても優れた適応性を示す歩行運動を生成することができる。こうした動物の適応的歩行の生成原理の解明には、神経制御系単体の解析のみでは限界があり、その筋骨格構造や環境との動的な相互作用の中で行われる情報処理を構成論的に分析することが重要であることが近年特に強く指摘されている（Frigon and Rossignol, 2006; Pearson et al., 2006）。今後新しいアイディアに基づく神経回路モデルの構築と、それを用いたニホンザルの歩行運動シミュレーションにも取り組んでいきたいと考えている。

おわりに

本稿では、化石人類の歩行復元の生体力学的方法論を説明し、主にA・アファレンシスの力学的相似則に基づく歩行速度推定と、筋骨格シミュレーションによる歩行復元について現状を概説した。さらに、歩行生成シミュレーションの課題を指摘し、それを克服すべく筆者らのグループで現在進めているニホンザルの3次元筋骨格モデルに基づく歩行シミュレーションについて簡単に紹介した。歩行シミュレーションは、化石骨格の歩行復元に留まらず、運動と機能の相互適応関係の解析や仮想進化計算など従来手法では得られない様々な知見を提供する潜在可能性を有した方法論である。こうした生体力学的手法を駆使して、人類の直立二足歩行の起源と進化に少しでも迫ることができればと期待している。

謝 辞

本稿を執筆する機会を与えてくださった中橋孝博先生（九州大）に厚くお礼申し上げます。ニホンザルの二足歩行の研究は、中務真人先生（京都大）、平崎鋭矢先生（大阪大）、土屋和雄先生（同志社大）、杉本靖博先生（神戸大）、青井伸也先生（京都大）との共同研究の成果である。計測には、「周防猿まわしの会」の皆様のご協力をいただいた。本研究は、文部科学省科学研究費補助金（特定領域研究）「身体・脳・環境の相互作用による適応的運動機能の発現」により行われた。

引用文献

- Alexander R.M. (1984) Stride length and speed for adults, children, and fossil hominids. *American Journal of Physical Anthropology*, 63: 23–27.
- Alexander R.M. (2003) *Principles of Animal Locomotion*. Princeton University Press, Princeton.
- Anderson F.C. and Pandy M.G. (2001) Dynamic optimization of human walking. *Journal of Biomechanical Engineering*, 123: 381–390.
- Asada H. and Slotine J.J.E. (1986) *Robot Analysis and Control*. John Wiley and Sons, New York.
- Biewener A.A. (2003) *Animal Locomotion*. Oxford University Press, Oxford.
- Brown I.E., Satoda T., Richmond F.J.R., and Loeb G.E. (1998) Feline caudofemoralis muscle—Muscle fibre properties, architecture, and motor innervations. *Experimental Brain Research*, 121: 76–91.
- Brunet M., Guy F., Pilbeam D., Mackaye H.T., Likius A., Ahounta D., Beauvilain A., Blondel C., Bocherens H., Boisserie J.R., De Bonis L., Coppens Y., Dejax J., Denys C., Düringer P., Eisenmann V.R., Fanone G., Fronty P., Geraads D., Lehmann T., Lihoreau F., Louchart A., Mahamat A., Merceron G., Mouchelin G., Otero O., Campomanes P.P., De Leon M.P., Rage J.C., Sapanet M., Schuster M., Sudre J., Tassy P., Valentin X., Vignaud P., Viriot L., Zazzo A., and Zollikofer C. (2002) A new hominid from the Upper Miocene of Chad, central

- Africa. *Nature*, 418: 145–151.
- Cavagna G.A., Franzetti P., and Fuchimoto T. (1983) The mechanics of walking in children. *Journal of Physiology*, 343: 323–339.
- Cavagna G.A., Heglund N.C., and Taylor C.R. (1977) Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure. *American Journal of Physiology*, 233: 243–261.
- Cavagna G.A., Thys H., and Zamboni A. (1976) Sources of external work in level walking and running. *Journal of Physiology*, 262: 639–657.
- Chandler R.F., Clauser C.E., McConville J.T., Reynolds H.M., and Young J.W. (1975) Investigation of inertial properties of the human body (AMRL-TR-74-137). Wright-Patterson Air Force Base, OH, USA.
- Charteris J., Wall J.C., and Nottrodt J.W. (1981) Functional reconstruction of gait from the Pliocene hominid footprints at Laetoli, northern Tanzania. *Nature*, 290: 496–498.
- Charteris J., Wall J.C., and Nottrodt J.W. (1982) Pliocene hominid gait—new interpretations based on available footprint data from Laetoli. *American Journal of Physical Anthropology*, 58: 133–144.
- Crompton R.H., Li Y., Alexander R.M.N., Wang W., and Gunther M.M. (1996) Segment inertial properties of primates: New techniques for laboratory and field studies of locomotion. *American Journal of Physical Anthropology*, 99: 547–570.
- Crompton R.H., Li Y., Wang W.J., Gunther M., and Savage R. (1998) The mechanical effectiveness of erect and “bent-hip, bent-knee” bipedal walking in *Australopithecus afarensis*. *Journal of Human Evolution*, 35: 55–74.
- Crowninshield R.D. and Brand R.A. (1981) A physiologically based criterion of muscle force prediction in locomotion. *Journal of Biomechanics*, 14: 793–801.
- Davy D.T. and Audu M.L. (1987) A dynamic optimization technique for predicting muscle forces in the swing phase of gait. *Journal of Biomechanics*, 20: 187–201.
- Day M.H. and Wickens E.H. (1980) Laetoli Pliocene hominid footprints and bipedalism. *Nature*, 286: 385–387.
- Delp S.L., Loan J.P., Hoy M.G., Zajac F.E., Topp E.L., and Rosen J.M. (1990) An interactive graphics-based model of the lower extremity to study orthopedic surgical-procedures. *IEEE Transactions on Biomedical Engineering*, 37: 757–767.
- Dempster W.T. (1955) Space requirements of the seated operator. WADC Technical Report (TR-55-159). Wright-Patterson Air Force Base, OH, USA.
- Eng J.J. and Winter D.A. (1995) Kinetic-analysis of the lower-limbs during walking—what information can be gained from a 3-dimensional model. *Journal of Biomechanics*, 28: 753–758.
- Friederich J.A. and Brand R.A. (1990) Muscle-fiber architecture in the human lower-limb. *Journal of Biomechanics*, 23: 91–95.
- Frigon A. and Rossignol S. (2006) Experiments and models of sensorimotor interactions during locomotion. *Biological Cybernetics*, 95: 607–627.
- Garner B.A. and Pandy M.G. (2001) Musculoskeletal model of the upper limb based on the Visible Human Male dataset. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 4: 93–126.
- Glitsch U. and Baumann W. (1997) The three-dimensional determination of internal loads in the lower extremity. *Journal of Biomechanics*, 30: 1123–1131.
- Griffin T.M. and Kram R. (2000) Biomechanics—Penguin waddling is not wasteful. *Nature*, 408: 929.
- Griffin T.M., Main R.P., and Farley C.T. (2004) Biomechanics of quadrupedal walking: how do four-legged animals achieve inverted pendulum-like movements? *Journal of Experimental Biology*, 207: 3545–3558.
- Grillner S. (1975) Locomotion in vertebrates: central mechanisms and reflex interaction. *Physiological Reviews*, 55: 274–304.
- Hardt D.E. (1978) Determining muscle forces in leg during normal human walking-application and evaluation of optimization methods. *Journal of Biomechanical Engineering*, 100: 72–78.
- Hase K. and Yamazaki N. (1998) Computational evolution of human bipedal walking by a neuro-musculo-skeletal model. *Artificial Life and Robotics*, 3: 133–138.
- Hase K. and Yamazaki N. (2002) Computer simulation study of human locomotion with a three-dimensional entire-body neuro-musculo-skeletal model (I. Acquisition of normal walking). *JSME International Journal Series C-Mechanical Systems Machine Elements and Manufacturing*, 45: 1040–1050.
- Hatze H. (1977) Myocybernetic control model of skeletal-muscle. *Biological Cybernetics*, 25: 103–119.
- Hatze H. and Buys J.D. (1977) Energy-optimal controls in mammalian neuromuscular system. *Biological Cybernetics*, 27: 9–20.
- Hirasaki E., Ogihara N., Hamada Y., Kumakura H., and Nakatsukasa M. (2004) Do highly trained monkeys walk like humans? A kinematic study of bipedal locomotion in bipedally trained Japanese macaques. *Journal of Human Evolution*, 46: 739–750.
- Hunt K.D. (1994) The evolution of human bipedality—ecology and functional-morphology. *Journal of Human Evolution*, 26: 183–202.
- Hutchinson J.R. and Garcia M. (2002) Tyrannosaurus was not a fast runner. *Nature*, 415: 1018–1021.
- Ikai M. and Fukunaga T. (1968) Calculation of muscle strength per unit cross-sectional area of human muscle by means of ultrasonic measurement. *Internationale Zeitschrift für angewandte Physiologie einschließlich Arbeitsphysiologie*, 26: 26–32.
- Jablonski N.G. and Chaplin G. (1993) Origin of habitual terrestrial bipedalism in the ancestor of the Hominidae. *Journal of Human Evolution*, 24: 259–280.
- Jensen R.K. (1978) Estimation of biomechanical properties of 3 body types using a photogrammetric method. *Journal of Biomechanics*, 11: 349–358.
- Johanson D.C., Lovejoy C.O., Kimbel W.H., White T.D., Ward S.C., Bush M.E., Latimer B.M., and Coppens Y. (1982) Morphology of the Pliocene partial hominid skeleton (AL 288-1) from the Hadar Formation, Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology*, 57: 403–451.
- Johanson D.C. and Taieb M. (1976) Plio-Pleistocene hominid discoveries in Hadar, Ethiopia. *Nature*, 260: 293–297.
- Johanson D.C. and White T.D. (1979) Systematic assessment of early African hominids. *Science*, 203: 321–330.
- Kramer P.A. (1999) Modelling the locomotor energetics of extinct hominids. *Journal of Experimental Biology*, 202: 2807–2818.
- Kramer P.A. and Eck G.G. (2000) Locomotor energetics and leg length in hominid bipedality. *Journal of Human Evolution*, 38: 651–666.
- Latimer B. and Lovejoy C.O. (1989) The calcaneus of *Australo-*

- pitheculus-afarensis* and its implications for the evolution of bipedality. *American Journal of Physical Anthropology*, 78: 369–386.
- Leakey M.D. and Hay R.L. (1979) Pliocene footprints in the Laetoli beds at Laetoli, northern Tanzania. *Nature*, 278: 317–323.
- Lovejoy C.O. (1981) The origin of man. *Science*, 211: 341–350.
- Lovejoy C.O. (1988) Evolution of human walking. *Scientific American*, 259: 118–125.
- Martin P.E., Mungiole M., Marzke M.W., and Longhill J.M. (1989) The use of magnetic-resonance imaging for measuring segment inertial properties. *Journal of Biomechanics*, 22: 367–376.
- Massaad F., Lejeune T.M., and Detrembleur C. (2007) The up and down bobbing of human walking: a compromise between muscle work and efficiency. *Journal of Physiology*, 582: 789–799.
- Minetti A.E. and Alexander R.M. (1997) A theory of metabolic costs for bipedal gaits. *Journal of Theoretical Biology*, 186: 467–476.
- Minetti A.E., Ardigo L.P., Reinach E., and Saibene F. (1999) The relationship between mechanical work and energy expenditure of locomotion in horses. *Journal of Experimental Biology*, 202: 2329–2338.
- Minetti A.E., Capelli C., Zamparo P., Diprampero P.E., and Saibene F. (1995) Effects of stride frequency on mechanical power and energy-expenditure of walking. *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 27: 1194–1202.
- Minetti A.E., Saibene F., Ardigo L.P., Atchou G., Schena F., and Ferretti G. (1994) Pygmy locomotion. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 68: 285–290.
- Muir G.D., Gosline J.M., and Steeves J.D. (1996) Ontogeny of bipedal locomotion: Walking and running in the chick. *Journal of Physiology*, 493: 589–601.
- Nagano A., Umberger B.R., Marzke M.W., and Gerritsen K.G.M. (2005) Neuromusculoskeletal computer modeling and simulation of upright, straight-legged, bipedal locomotion of *Australopithecus afarensis* (AL 288-1). *American Journal of Physical Anthropology*, 126: 2–13.
- Neptune R.R., Kautz S.A., and Zajac F.E. (2001) Contributions of the individual ankle plantar flexors to support, forward progression and swing initiation during walking. *Journal of Biomechanics*, 34: 1387–1398.
- Neptune R.R., Zajac F.E., and Kautz S.A. (2004) Muscle mechanical work requirements during normal walking: the energetic cost of raising the body's center-of-mass is significant. *Journal of Biomechanics*, 37: 817–825.
- Ogihara N., Hirasaki E., Kumakura H., and Nakatsukasa M. (2007) Ground-reaction-force profiles of bipedal walking in bipedally trained Japanese monkeys. *Journal of Human Evolution*, 53: 302–308.
- Ogihara N., Makishima H., Aoi S., Sugimoto Y., Tsuchiya K., and Nakatsukasa M. (in press) Development of an anatomically based whole-body musculoskeletal model of the Japanese macaque (*Macaca fuscata*). *American Journal of Physical Anthropology*.
- Ogihara N., Usui H., Hirasaki E., Hamada Y., and Nakatsukasa M. (2005) Kinematic analysis of bipedal locomotion of a Japanese macaque that lost its forearms due to congenital malformation. *Primates*, 46: 11–19.
- Ogihara N. and Yamazaki N. (2001) Generation of human bipedal locomotion by a bio-mimetic neuro-musculo-skeletal model. *Biological Cybernetics*, 84: 1–11.
- Ogihara N. and Yamazaki N. (2006) Computer simulation of bipedal locomotion: Toward elucidating correlations among musculoskeletal morphology, energetics, and the origin of bipedalism. In: Ishida H., Tuttle R., Pickford M., Ogihara N., Nakatsukasa M. (eds.), *Human Origins and Environmental Backgrounds*. Springer, New York, pp. 167–174.
- Okada M., Morimoto M., and Kimura T. (1996) Mobility of hind-limb joints in Japanese macaques (*Macaca fuscata*) as influenced by biarticular musculature. *Folia Primatologica*, 66: 181–191.
- Ortega J.D. and Farley C.T. (2005) Minimizing center of mass vertical movement increases metabolic cost in walking. *Journal of Applied Physiology*, 99: 2099–2107.
- Pearson K., Ekeberg O., and Buschges A. (2006) Assessing sensory function in locomotor systems using neuro-mechanical simulations. *Trends in Neurosciences*, 29: 625–631.
- Pierrynowski M.R. and Morrison J.B. (1985) A physiological model for the evaluation of muscular forces in human locomotion: Theoretical aspects. *Mathematical Biosciences*, 75: 65–101.
- Raichlen D.A., Pontzer H., and Sockol M.D. (2008) The Laetoli footprints and early hominin locomotor kinematics. *Journal of Human Evolution*, 54: 112–117.
- Ralston H.J. (1958) Energy-speed relation and optimal speed during level walking. *Internationale Zeitschrift für angewandte Physiologie einschließlich Arbeitsphysiologie*, 17: 277–283.
- Rodman P.S. and McHenry H.M. (1980) Bioenergetics and the origin of hominid bipedalism. *American Journal of Physical Anthropology*, 52: 103–106.
- Schmitt D. (2003) Insights into the evolution of human bipedalism from experimental studies of humans and other primates. *Journal of Experimental Biology*, 206: 1437–1448.
- Sellers W.I., Cain G.M., Wang W.J., and Crompton R.H. (2005) Stride lengths, speed and energy costs in walking of *Australopithecus afarensis*: using evolutionary robotics to predict locomotion of early human ancestors. *Journal of the Royal Society Interface*, 2: 431–441.
- Sellers W.I., Dennis L.A., and Crompton R.H. (2003) Predicting the metabolic energy costs of bipedalism using evolutionary robotics. *Journal of Experimental Biology*, 206: 1127–1136.
- Sellers W.I., Dennis L.A., Wang W.J., and Crompton R.H. (2004) Evaluating alternative gait strategies using evolutionary robotics. *Journal of Anatomy*, 204: 343–351.
- Senut B., Pickford M., Gommery D., Mein P., Cheboi K., and Coppens Y. (2001) First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Série II Fascicule A-Sciences de la Terre et des Planètes*, 332: 137–144.
- Shik M.L. and Orlovsky G.N. (1976) Neurophysiology of locomotor automatism. *Physiological Reviews*, 56: 465–501.
- Sockol M.D., Raichlen D.A., and Pontzer H. (2007) Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 12265–12269.
- Spector S.A., Gardiner P.F., Zernicke R.F., Roy R.R., and Edgerton V.R. (1980) Muscle architecture and force-velocity characteristics of cat soleus and medial gastrocnemius—implications for motor control. *Journal of Neurophysiology*, 44: 951–960.

- Stern J.T. and Susman R.L. (1983) The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 60: 279–317.
- Susman R.L., Stern J.T., and Jungers W.L. (1984) Arboreality and bipedality in the Hadar hominids. *Folia Primatologica*, 43: 113–156.
- Taga G. (1995) A model of the neuro-musculo-skeletal system for human locomotion, 1. Emergence of basic gait. *Biological Cybernetics*, 73: 97–111.
- Taga G., Yamaguchi Y., and Shimizu H. (1991) Self-organized control of bipedal locomotion by neural oscillators in unpredictable environment. *Biological Cybernetics*, 65: 147–159.
- Thompson D.W. (1942) *On Growth and Form*, Volume 1. Cambridge University Press, Cambridge.
- Thorpe S.K.S., Crompton R.H., Gunther M.M., Ker R.F., and Alexander R.M. (1999) Dimensions and moment arms of the hind- and forelimb muscles of common chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology*, 110: 179–199.
- Tuttle R.H. (1987) Kinesiological inferences and evolutionary implications from Laetoli bipedal trails G-1, G-2/3, and A. In: Leakey M.D., Harris J.M. (eds.), *Laetoli: A Pliocene Site in Northern Tanzania*. Clarendon Press, Oxford, pp. 503–523.
- Umberger B.R., Gerritsen K.G.M., and Martin P.E. (2003) A model of human muscle energy expenditure. *Computer Methods in Biomechanics and Biomedical Engineering*, 6: 99–111.
- Vaughan C.L. and Blaszczyk M.B. (2008) Dynamic similarity predicts gait parameters for *Homo floresiensis* and the Laetoli hominins. *American Journal of Human Biology*, 20: 312–316.
- Vaughan C.L., Langerak N.G., and O'Malley M.J. (2003) Neuro-maturation of human locomotion revealed by non-dimensional scaling. *Experimental Brain Research*, 153: 123–127.
- Vaughan C.L. and O'Malley M.J. (2005) A gait nomogram used with fuzzy clustering to monitor functional status of children and young adults with cerebral palsy. *Developmental Medicine and Child Neurology*, 47: 377–383.
- Wang W.J., Crompton R.H., Carey T.S., Gunther M.M., Li Y., Savage R., and Sellers W.I. (2004) Comparison of inverse-dynamics musculo-skeletal models of AL 288-1 *Australopithecus afarensis* and KNM-WT 15000 *Homo ergaster* to modern humans, with implications for the evolution of bipedalism. *Journal of Human Evolution*, 47: 453–478.
- Wheeler P.E. (1991) The thermoregulatory advantages of hominid bipedalism in open equatorial environments—the contribution of increased convective heat-loss and cutaneous evaporative cooling. *Journal of Human Evolution*, 21: 107–115.
- White T.D. (1980) Evolutionary implications of Pliocene hominid footprints. *Science*, 208: 175–176.
- White T.D. and Suwa G. (1987) Hominid footprints at Laetoli—facts and interpretations. *American Journal of Physical Anthropology*, 72: 485–514.
- Winter D.A. (1990) *Biomechanics and motor control of human movement*. John Wiley & Sons, New York.
- Yamazaki N., Hase K., Ogihara N., and Hayamizu N. (1996) Biomechanical analysis of the development of human bipedal walking by a neuro-musculo-skeletal model. *Folia Primatologica*, 66: 253–271.
- Zajac F.E. (1989) Muscle and tendon—properties, models, scaling, and application to biomechanics and motor control. *Critical Reviews in Biomedical Engineering*, 17: 359–411.
- Zarrugh M.Y., Todd F.N., and Ralston H.J. (1974) Optimization of energy expenditure during level walking. *European Journal of Applied Physiology and Occupational Physiology*, 33: 293–306.