解説

多足動物における歩行運動計画

A Determinant of Legged Locomotion: Minimum Cost of Transport

西井 淳* *山口大学理学部

Jun Nishii* *Faculty of Science, Yamaguchi University

1. はじめに

近所を散歩しているイヌやネコを眺めていると、移動速度とともにいくつかの歩容を使い分けられているのが分かる。歩容の変化はこのように身近に観察できる現象であるだけに、様々なジャンルの研究者の注意をひいてきたが、なぜ速度とともに歩容が遷移するのか、その本質的な意味についてはまだ十分な理解は得られていない。歩行パターンを決めるためには、歩容（各脚の運動の位相関係）のほかにも脚の運動周期、振幅等多くの運動パラメータや脚の運動軌道を決める必要がある。本稿では、多足動物が歩行時にどのような歩容や歩行パラメータ、遊脚軌道を選択しているかその特徴を紹介し、その選択基準は一体何かを探る研究について紹介する。

2. 歩容の分類

2.1 4足動物の歩容

イギリス生まれの写真家 Muybridge は、1872 年にウマの高速移動時の歩容を連続写真として記録することに成功して以来、ヒトや動物の歩行・運動に関する大量の撮影を行い、歩容の記録・分類も行った [1]。Muybridge により記録されているウマの歩容は、ウォーク、トロット、アンブル、ペース、キャンター、ギャロップの 6 通りであるが、その後さらに細かい分類も行われている。図 1 に Alexander ら [2] の分類による 4 足動物の代表的な歩容と、各歩容に対するデューティ比（歩行中の脚の運動周期に対する接地時間の割合）を示す。デューティ比が 0.5 以上の歩容はまとめてウォークと呼ばれるが、4 足動物のウォークは図に示した通り各脚をほぼ均等な時間間隔で動かすものが多い[†]。この位相関係を満たすウォークはデューティ比が 0.75 以上であれば、4 足歩行の中で安定性に最も優れた静的歩容であることが McGhee と Frank によって示されているが [4]、多くの 4 足動物のウォークのデューティ比は 0.75 未満なの

で [3]、完全な静的歩容はほとんど行われていないことになる。移動速度をあげるにつれて多くの動物の歩容はウォークからトロットへと変化するが、ラクダや一部の品種のウマではペース（ラックと呼ばれることもある）が、ゾウではアンブル^{††}（各足間の位相関係はウォークと同じであるが、デューティ比が 0.5 よりも小さい）が観察される [6]。

さらに移動速度が上がるとギャロップと呼ばれる歩容が観察される。ギャロップはキャンター、トランスバースギャロップ、ロータリーギャロップといったサブカテゴリに分類される。多くの動物の歩容はキャンターになった後、トランスバースギャロップかロータリーギャロップに移行する [6]。これらの歩容のほかに、小型哺乳類ではバウンド（前脚と後脚をそれぞれ組にして跳ねる）やプロンク（4 本脚同時に跳ねる）等がしばしば観察される [5]。ウォーク、トロット、ペースは左右の足の動きが逆位相であることから対称歩容と呼ばれるが、それ以外は非対称歩容と分類される。

図 1 4 本足動物の典型的な歩容。左前脚を基準（位相 0）としたときの、他の脚の動きの位相差を示す。d はデューティ比（McMahon [5] により記述されている値）を示す。図中の位相差の値は動物種や測定条件により若干異なる

原稿受付 2004 年 10 月 6 日

キーワード: Gait Pattern, Energy Consumption, Optimality, Trajectory Planning

*〒 753-8512 山口市吉田 1677-1

*Yamaguchi-shi, Yamaguchi

[†]同側の脚をすばやく動かしてから対側の脚を動かすなどの例外もある [3]。

^{††}「アンブル」は前述のペースの意味で使われることもある [5]。

図2 Wilson による昆虫の典型的な歩容の分類 [8]. d は各歩容におけるデューティ比であり、後脚・中脚の遊脚終了後ただちにそれぞれ中脚・前脚が遊脚を開始すると仮定した場合の値. 図中五つの歩容はいずれも対称歩容であるが、非対称歩容も一部の昆虫では観察されている

2.2 4 足動物以外の歩容

ヒトや鳥などの 2 足動物では 4 種類の歩容が報告されている。ヒトは低速移動にはウォークを、高速移動にはランを用いる。ウォークでは胴体の高さが接地相の中心で最も高くなり、ランでは逆に最も低くなる [5]。分類上は、デューティ比 0.5 以上をウォーク、0.5 に満たないものをランとすることが多いが、胴体の上下動の運動形態がランのままデューティ比が 0.5 以上になる歩容も観察されていることから、運動形態に基づいて分類するべきとの意見もある [5]。多くの鳥やウサギなどは両足をそろえて跳ねるホップを行う。ヒトのやや特殊な歩容としてスキップが存在する [7]。

6 足動物である昆虫の典型的な歩容に関しては、Wilson が以下のような特徴を挙げている [8]。

(1) 左右の脚の動きは逆位相である。すなわち昆虫の示す歩容のほとんどは対称歩容である。

(2) 脚の動きは、後ろから前へ伝わっていく。

さらに、Wilson は、(3) 脚の運動周期にかかわらず遊脚時間は一定、(4) 後脚から中脚、中脚から前脚の運動の時間遅れは同じという仮定を加え[†]、これらの特徴を満たす歩容として 5 通りの歩容モデル (図 2) を構築し、昆虫の歩容のほとんどがこのいずれかに分類できると述べている。多くの昆虫はこれらの歩容のうちのいくつかを各移動速度で使い分けている。ナナフシでは成長に伴い、観察される歩容が変化することも報告されている [9]。

[†] 仮定 (3) は次章で述べるように、多くの動物で成り立つことが確認されている。仮定 (4) に関するデータは多くないが、ゴキブリやナナフシで成り立つことが確認されている [9] [10]。

^{††} 各脚に対して異なる速度で動くトレッドミル上では、ネコの各脚の運動周期比が 1:2 といった整数比をとる場合がある [13]。

^{†††} ただし、ゴキブリの中には高速移動の際 6 足歩行から 4 足歩行、2 足歩行に移行する種があるが、その移行の際前脚のデューティ比は他の脚に比べ小さくなっていく [14]。

図3 ヒトの歩行時の脚の運動の模式図 (a) 地上から見た脚の運動. 進行方向は右側 (b) 腰を基準とした遊脚運動

2.3 歩容の遷移

多足動物の歩容は一般に、移動速度が速くなるにつれてデューティ比の小さい歩容へと遷移していく。歩容の変化は、多くの 2 足動物や 4 足動物ではある速度で相転移的に生じるが、6 足の昆虫では連続的な歩容の変化の存在も示唆されている [11]。4 足動物である羊も、ウォークからトロットへ連続的に変化することが知られている [12]。

3. 歩行パラメータの特徴

多足歩行における脚の運動周期やデューティ比等の歩行パラメータに関しては、鳥類、昆虫、哺乳類、カニなどの甲殻類といった多くの動物種において以下のような共通の特徴が観察されている。

脚の運動周期 (stride period) は、各脚に対して異なる速度で動くトレッドミル上での歩行などの特殊な状況を除いて、すべての脚に関して同じであり^{††}、デューティ比も各脚についてはほぼ同じ値をとる [2] [14] [15]^{†††}。

脚の一運動周期の間に胴体が進む距離をストライド長 (stride length)、脚が接地している間に胴体が進む距離を表すステップ長 (step length もしくは stance length) と呼ぶ (図 3)。ステップ長は胴体から見た脚の振り幅に近い値となるが、振り幅には接地終了後の蹴り出し幅等も含まれるためそれよりも若干小さい値になる (図 3 (b))。移動速度によるステップ長の変化は小さく、ストライド長は速度によらずほぼ一定か、速度とともに長くなっていくが、脚の運動周期は速度とともに短くなる [10] [14] [16]~[23]。すなわち、多足動物は移動速度を脚の振り幅ではなく脚の回転数で稼いでいることになる。しかし、ある速度以上ではしばしば逆に脚の運動周期はほぼ一定になり、ステップ長やストライド長は大きくなっていく。この境界となる速度は、4 足動物の場合にはトロットからギャロップへの遷移速度であり [16]、カンガルーやゴキブリ、カニなどの 4 足歩行以外の動物でも、同じ重さの 4 足動物の遷移速度で同様の変化が起きることが報告されている [14] [17] [18] [20]。

脚の遊脚時間は移動速度にかかわらずほぼ一定であるか、または速度とともにやや減少していく [10] [21] [24]。運動周期は移動速度とともに減少することとあわせて考えると、

図4 ウマの移動コストと歩容の遷移 (Hoyt と Taylor [25] より改編)

デューティ比は速度とともに小さくなっていくことが分かる。

以上のように、多足動物は移動速度に応じて様々な歩行パラメータを調整しており、その結果、多くの動物が単位距離当たりの移動に必要な代謝エネルギー（移動コスト）は広い速度範囲でほぼ一定となっている[†][18][25]~[29]。

4. 多足歩行パターンを決定する戦略

4.1 多足歩行における消費エネルギーの見積もり

前章で述べた多足歩行パターンの特徴は、鳥類、哺乳類、爬虫類、昆虫、さらにはカニなどの甲殻類といった様々な動物種において共通に観察される。このことは Full と Tu が述べたように、歩行の運動計画において脚の本数や身体形状によらない共通の戦略があることを示唆する [30]。

Hoyt と Taylor は歩容の遷移と歩行中の代謝エネルギーの関係を検討するために、ウマの歩行中の酸素消費量を測定した (図4) [25]。筋肉は大別すると、持続的な運動によく使われる好気性の筋肉と、敵に追われたときなどの速い運動によく使われる嫌気性の筋肉がある^{††}。通常の歩行時には前者が主に使われることから、酸素消費量が分かれば歩行に必要な代謝エネルギーのおおよその値を推定できる。その結果によると、ウマの各歩容は移動コストの上昇を抑えるように切り替わっている。Hoyt と Taylor はこの結果に基づき、「ウマは各移動速度に応じて、移動コストを最小にする最適な歩容を選択している」と結論づけた。ウマの示す歩容が移動コストに基づく真の最適解であることを証明するには、ウマの示さない歩容も含めた解空間での検討が必要になるのでこの結論はやや早計ではあるが、魅力的な仮説であるのは確かである。動物は一生の多くの時間をエサの確保に費す。移動はエサの確保のために重要な手段

であるが、この移動における消費エネルギーを低く抑えることは生存にとって重要と考えられる。

移動コストを最小にする多足歩行パターンの解析は、生体運動の最適性の視点からも多足ロボット設計の視点からも行われてきたが、その結果得られた最適な歩行パターンの多くは、デューティ比が小さい歩容があらゆる歩行速度で最適になるなど、動物の歩行パターンの特徴とは異なるものであった [31][32]。その主な理由は、消費エネルギーの見積りにおいて各関節における仕事のみを考慮していたことが挙げられる。これは、効率 100% のアクチュエータを仮定したことになるが、筋肉の最大効率 は 25% 程度であり [33]、粘性抵抗や力発生に伴う熱散逸によってエネルギーの多くを失う。また、負の機械的仕事が生じた場合にも筋肉においては若干の正のエネルギー消費が生じる [34]。しかし、運動中に筋肉がどれだけのエネルギーを消費するかを見積もるのは難しい。

筋肉の出す力や収縮速度と消費エネルギーの関係に関する生理学実験は数多くなされてきたが、そのほとんどは特定の種類の筋肉に強い電気刺激を与えて引き起こされる強収縮時において等尺性もしくは等張性収縮の条件下で測定されたものである。一方、多くの運動においては各瞬間ごとに要求される力や収縮速度が変化し、活動する筋繊維の種類や数も時々刻々変化するため、生理学実験における筋収縮条件とは大きく異なる。そこで Hatze と Buys は数値的研究により、必要とされる関節トルクに応じて速筋・遅筋・両者の中間的な特性をもつ筋肉を、エネルギー消費の総量が低くなるように使い分けられていると考えたと実際の腕の等尺性収縮時の酸素消費量を説明できると報告し、この時熱散逸の量は関節トルクに対して非線型に増加すると見積もった [35]。生理学的な測定実験が困難な運動中の各筋肉における消費エネルギーの見積もりに関しては、今後このような数値的研究の発展が望まれる。

4.2 移動コストを最小にする多足歩行パターン

Nishii は、各関節における正の仕事と関節トルクの二乗に比例する熱散逸の和で与えられる消費エネルギーを最小にする 6 足歩行パターンの検討を行い、その結果が 3 章で述べた実際の歩行の特徴とよく一致することを示した [36]。低速移動時において移動コストを下げるには、胴体を支えるためのトルク発生に伴う熱散逸を下げる 것이重要である (図5)。熱散逸項 H が関節トルク τ に対して非線型に増加する場合 ($\frac{dH}{d\tau} > 1$) には、できるだけ多くの脚を接地したほうが身体を支えるうえで有利となる。一方、高速移動時には遊脚開始時の振り出し速度が大きくなる脚をいかに少ない仕事で前に引き戻して再び着地させるかが問題になる。この仕事を抑えるには、前方への脚の振りの速さを低く抑えられるように遊脚時間を確保することが望ましい。以上より、最適なデューティ比は速度とともに小さくなる。

[†]単位時間当たりの代謝エネルギーは移動速度に対してほぼ線型に増加するが、そのため移動コストは漸近的に一定値に近づく。

^{††}好気性の筋肉と嫌気性の筋肉はその収縮速度の違いから、それぞれ遅筋と速筋と呼ばれることもある。ただし、中間的な性質をもった筋肉も多くあり、両者の境界はしばしばあいまいである。

図5 歩行中の消費エネルギーの内訳

歩行速度とともに最適な脚の運動周期は小さくなるが、最適なデューティ比もこのように小さくなるため、結果として最適な遊脚時間はほぼ一定となる。

遊脚時間がほぼ一定であることは脚の固有周期と関連づけて説明されることがあるが、移動速度とともに脚の運動振幅は大きくなり、高速移動時の多足動物の足先はしばしば腰の高さ近くまで振り上げられる（例えば文献[1]参照）。このような大きな振幅の変化にもかかわらず、遊脚期の長さがほぼ一定もしくは速度とともに減少することは、上記の通り歩行パラメータの積極的な調整の結果であると考えられる。このことは、脚に対する重力の影響を無視して最適な歩行パラメータを探索した場合にも同様に遊脚期の長さがほぼ一定となることから確認できる[37]。

移動コストを最小にするデューティ比を各移動速度に対して求めてみると、その変化は必ずしも滑らかな変化にならず、床反力の各脚への分布によってはある速度範囲で特定のデューティ比にとどまる場合や、非連続な変化が生じる場合がある（図6）。このように、ある速度範囲で安定化したデューティ比の値は、いずれも昆虫で観察される典型的な歩容（図2）に対応するものであった。床反力によってデューティ比の遷移の仕方が変化することは、多足動物の体型によって観察される歩容やその遷移の仕方が変化することに対応すると考えられる。最適なデューティ比に非連続的な変化が生じる場合があることは、多足動物の歩容の相転移的遷移が移動コストに対する最適性を追求した結果である可能性を示唆する。

ここに紹介した結果は、6足動物の静歩行に対する最適歩行パターンに対するものであるが、MinettiとAlexanderは二次元垂直面に拘束された2足歩行に対して移動コストを最小にする歩行パラメータ解析を行っている[38]。その結果も、筋活動に伴う熱散逸項を考慮することによって、ウォークからランへの歩容の遷移等の実際の歩行の特徴の多くを移動コスト最小化基準でよく説明できることを示している。

以上で述べたように、多足動物の低速移動では身体を支えるために生じる熱散逸が、高速移動では脚を振るための仕事が移動コストを大きくする要因となるが、移動コストの小さくなる両者の谷間の速度領域を動物は歩行速度とし

図6 6足歩行において移動コストを最小にするデューティ比の相転移的遷移。移動速度が $v = 1.0 \sim 3.5$ [cm/s] の範囲で変化したときの、移動コストとデューティ比の関係を示す。矢印は移動コストが極小となるデューティ比の値を示す。移動速度が小さいとき ($v \sim 1.0$ [cm/s]) には、最適なデューティ比は $d \sim 11/12$ 付近で速度とともに連続的に変化している。速度が速くなるとデューティ比 $d = 9/12$ の位置に新たな極小点が現れ、移動コストを最小にするデューティ比は $v \sim 2.5$ [cm/s] で相転移的に変化する。さらに速度が上がってもしばらくは最適なデューティ比は一定の値 $d = 9/12$ に留まる。このような相転移的な最適歩容の遷移は、各脚への床反力の分布によって観察される場合とされない場合がある（図は Nishii [36] より改編）

て選択していると考えられる（図5）。この谷間となる速度領域は歩行パラメータの調節によって広がり、その結果として速度に応じた歩容の変化が生じる。ただし、このように歩容の変化を説明するには、歩行中に活動する筋肉全体の特性として、発生トルクに対して非線型に増加する熱散逸項を考慮する必要がある、その生理学的な裏付けは今後の課題である。

5. 遊脚運動の軌道選択基準

前章では、多足動物の歩行においてデューティ比や脚の運動周期といった歩行パラメータが移動コストに基づき最適化されていることを示唆する研究を紹介した。多足動物は、ほかにも様々な手段で移動コストを低く抑えていることが指摘されている。

例えば、カンガルーやヒトの高速移動中のエネルギー効率は70%を超えることが報告されており、筋肉の最大効率をはるかに超えるこの値は弾力に富んだ腱によると考えられている[27][39][40]。また、剛体振子である脚の自由振動の固有周期が、通常の歩行時の運動周期と近いことも指摘されている。このように生体は物理系の特性を利用して歩行時の消費エネルギーを抑えていると考えられる。以下では後者に関連して遊脚時の軌道選択基準に関して解説する。

5.1 遊脚運動の特徴と軌道計画

ヒトの遊脚運動時の腰を基準とした足先の軌道には、次のような特徴がある（図3(b)）。

(1) 遊脚開始後、足先は後ろに蹴り出され振り上げられる。

- (2) 遊脚時間のはば40%で足先は最も高くなり、その後加速しながら斜め前に振り降ろす。
- (3) 足先は前に振り切った後、後方に加速して滑らかに着地する。
- (4) 足先の速さは、脚を最高点に振り上げた時刻と、前方に振り出した時刻において極小値をもち、遊脚期の約60%の時刻において最大値をとる。
- (5) 遊脚開始後の脚の蹴り出しと振り上げの幅は、速度とともに大きくなる。

被験者が好む歩行速度において脚の筋電位を測定した結果によると、接地時に比べ遊脚時の筋電位は非常に小さい。このことから、遊脚運動は遊脚開始時の初速度と位置に従う自由落下運動であるとする弾道モデルを、Mochon と McMahon が1980年に提案した[41]。このモデルによる遊脚軌道は関節トルクを必要としない点で魅力的であり、McGeer による受動歩行ロボットのアイデアにつながった[42]。

しかし、弾道モデルでは実際の遊脚軌道を再現できないことが特に近年多くの研究により指摘されている。例えば Whittlessey らは以下をその理由に挙げている[43]。

- (1) ヒトの遊脚軌道から見積もられる関節トルクはゼロではなく、特に遊脚開始時と終了直前に大きな値となる。
- (2) 遊脚軌道による関節トルクの見積もり値は立脚時よりも小さいが、重力による受動的トルクよりは十分大きい。
- (3) 歩行時の脚運動の周期と、脚の長さから計算される脚の固有周期には相関がない。

遊脚終了直前の大きな関節トルクはヒト以外の多足動物でも確認されている。これにより脚は後方へ引き戻されて滑らかな接地が可能になり、歩行の安定性が向上することが示唆されている[44]。また、多足動物の筋電測定実験や数値モデルによる見積もりでも移動速度とともに遊脚時の関節トルクが大きくなることが示唆されている[36][38][45][46]。以上のように、ヒトをはじめとする多足動物は積極的に遊脚軌道の制御を行っていると考えられる。

Nakamura らは遊脚開始および終了時の足先の離陸・接地が滑らかに行われる境界条件のもとで消費エネルギーを最小にする遊脚軌道を求めた[47]。最適軌道の計算においては、脚を股関節と膝関節の2関節のみを考慮した2リンクの力学モデルとし、腰の上下運動は無視するといった問題の単純化を行っているが、その結果得られた最適軌道の特徴は先に挙げたヒトの遊脚軌道の特徴と多くの点で一致し、最適関節トルクもヒトの運動計測結果から推定された関節トルクの特徴とよく一致した。

得られた最適関節トルクは、遊脚開始時には後ろに振り出した脚を前方に加速しながら腰に引きつけるように生じる。脚を振り上げた状態から振り降ろすまでの間の関節トルクは小さい値となり、脚はその間のはば弾道軌道を描く。脚を前に振りきった後は滑らかに接地するため、すみやかに後

方へ加速が行われる。遊脚開始後脚を腰に引きつけるには重力に逆らった仕事が必要になるが、股関節回りの脚の慣性モーメントを小さくすることができるので、脚の振りのための仕事を小さくすることができる。すなわち足先を腰に引きつける距離は、重力に逆らう仕事と慣性モーメントの減少による仕事の利得のバランスにより各移動速度ごとに決まることになり、移動速度が速いときほど足先を腰に引きつけたほうが消費エネルギーの観点からは有利になる。高速移動のときに脚を腰に引きつける動作は、ヒトだけではなく様々な動物で観察されている(例えば文献[1]参照)。

6. おわりに

多足動物の歩行運動の計測は古くから行われ、その特徴が動物ごとに記述されてきたが、それら多くのデータの背後に潜む原理を探る研究はまだ少なく、限られた身体構造や歩行様式に対してしか行われていない。しかし、その限られた研究結果からも、多足動物は様々な手段によって移動コストを低く抑えていることをうかがい知ることができる。

本稿では歩行運動の特徴とその最適性に関して概説したが、歩行運動を実現する神経系に目を移しても興味深い問題は多い。ウォーク・トロット等の歩容の相転移的遷移は、神経系におけるスイッチングの結果としてとらえてモデル化されることが多いが、本稿で紹介したように、歩容の遷移は最適化を追求した結果である可能性もある。歩行の運動指令を発生する神経系が果たして徹底した最適歩行パラメータの獲得・実現をしているのか、それとも観察される歩行運動は実は近似的な最適解であって歩容の遷移は神経系による単なるスイッチングの結果なのかは、神経生理学的にも動物種による歩容の相異点の意味を知るうえでも興味深い問題である。歩行の運動指令発生に携わる神経系には自励振動を行う神経振動子結合系がかかわっていることが生理学実験によって知られているが、このような神経系がどのように各移動速度に応じた歩行パラメータを実現しているかも未解明の問題である。

参考文献

- [1] E. Muybridge: *Muybridge's complete human and animal locomotion vol.I-III*. Dover, 1979.
- [2] R.McN. Alexander, A.S. Jayes and R.F. Ker: "Estimation of energy cost for quadrupedal running gaits," *J. Zool. Lond.*, vol.190, pp.155-192, 1980.
- [3] M. Hildebrand: 'Analysis of tetrapod gaits: general considerations and symmetrical gaits,' *Neural control of locomotion*. pp.203-236, Plenum, 1976.
- [4] R.B. McGhee and A.A. Frank: "On the stability properties of quadruped creeping gaits", *Math. Biosci.*, vol.3, pp.331-351, 1968.
- [5] T.A. McMahon: "The role of compliance in mammalian running gaits," *J. Exp. Biol.*, vol.115, pp.263-282, 1985.
- [6] R.McN. Alexander: *Principles of animal locomotion*. Princeton university press, 2002.

- [7] A.E. Minetti: "A model equation for the prediction of mechanical internal work of terrestrial locomotion," J. Biomech., vol.31, pp.463-468, 1998.
- [8] D.M. Wilson: "Insect walking," Ann. Rev. Entomo., vol.11, pp.103-122, 1966.
- [9] D. Graham: "A behavioural analysis of the temporal organisation of walking movements in the 1st instar and adult stick insect (*Carausius morosus*)," J. Comp Physiol. A, vol.81, pp.23-52, 1972.
- [10] C.P. Spirito and D.L. Mushrush: "Interlimb coordination during slow walking in the cockroach. I. Effects of substrate alterations," J. Exp. Biol., vol.78, pp.233-243, 1979.
- [11] G.M. Hughes: "The coordination of insect movements. I. The walking movements of insects," J. Exp. Biol., vol.29, pp.267-284, 1952.
- [12] R. McN. Alexander: Optima for animals. Princeton university press, 1996.
- [13] N. Kopell: 'Toward a theory of modelling generators,' In A.H. Cohen, S. Rossignol and S. Grillner (eds.), Neural control of rhythmic movements in vertebrates. pp.369-413, John Wiley and Sons, 1988.
- [14] L.H. Ting, R. Blickhan and R.J. Full: "Dynamic and static stability in hexapedal runners," J. Exp. Biol., vol.197, pp.251-269, 1994.
- [15] M. Jamon and F. Clarac: "Locomotor patterns in freely moving crayfish (*Procambarus clarkii*)," J. Exp. Biol., vol.198, pp.683-700, 1995.
- [16] N.C. Heglund and C.R. Taylor: "Scaling stride frequency and gait to animal size: Mice to horses," Science, vol.186, pp.1112-1113, 1974.
- [17] C.R. Taylor: "Why change gaits? Recruitment of muscles and muscle fibers as a function of speed and gait," Am. Zool., vol.18, pp.153-161, 1978.
- [18] R. Blickhan and R.J. Full: "Locomotion energetics of the ghost crab: II. Mechanics of the center of mass during walking and running," J. Exp. Biol., vol.130, pp.155-174, 1987.
- [19] R.J. Full, D.A. Zuccarello and A. Tullis: "Effect of variation in form on the cost of terrestrial locomotion," J. Exp. Biol., vol.150, pp.233-246, 1990.
- [20] R. Blickhan, R.J. Full and L. Ting: "Exoskeletal strain: evidence for a trot-gallop transition in rapidly running ghost crabs," J. Exp. Biol., vol.179, pp.301-321, 1993.
- [21] J.M. Halbertsma: "The stride cycle of the cat: the modelling of locomotion by computerized analysis of automatic recordings," Acta Physiologica Scandinavica Supplementum, vol.521, pp.4-75, 1983.
- [22] R. Kram and C.R. Taylor: "Energetics of running: a new perspective," Nature, vol.346, no.19, pp.265-267, 1990.
- [23] C.L. Fieler and B.C. Jayne: "Effects of speed on the hindlimb kinematics of the lizard *Dipsosaurus dorsalis*," J. Exp. Biol., vol.201, pp.609-622, 1998.
- [24] K. Pearson: "The control of walking," Scientific American, vol.235, no.6, pp.72-86, 1976.
- [25] D.F. Hoyt and C.R. Taylor: "Gait and the energetics of locomotion in horses," Nature, vol.292, no.16, pp.239-240, 1981.
- [26] N.C. Heglund, M.A. Fedak, C.R. Taylor and G.A. Cavagna: "Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. IV. Total mechanical energy changes as a function of speed and body size in birds and mammals," J. Exp. Biol., vol.97, pp.57-66, 1982.
- [27] C.R. Taylor, N.C. Heglund and G.M.O. Maloiy: "Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. I. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals," J. Exp. Biol., vol.97, pp.1-21, 1982.
- [28] C.F. Herreid II and R.J. Full: "Cockroaches on a treadmill: aerobic running," J. Insect Physiol., vol.30, no.5, pp.395-403, 1984.
- [29] R. Kram and T.J. Dawson: "Energetics and biomechanics of locomotion by red kangaroos," Comp. Biochem. and Physiol. Part B, vol.120, pp.41-49, 1998.
- [30] R.J. Full and M.S. Tu: "Mechanics of six-legged runners," J. Exp. Biol., vol.148, pp.129-146, 1990.
- [31] M. Kaneko, S. Tachi, K. Tanie and M. Abe: "Basic study on similarity in walking machine from a point of energetic efficiency," IEEE J. Rob. and Autom., vol. RA-3, no.1, pp.19-30, 1987.
- [32] R.McN. Alexander: Exploring biomechanics: animals in motion. W.H. Freeman and company, 1992.
- [33] N.C. Heglund and G.A. Cavagna: "Mechanical work, oxygen consumption and efficiency in isolated frog and rat muscle," Am. J. Physiol., vol.253, pp.C22-C29, 1987.
- [34] S. Ma and G.I. Zahalak: "A distribution-moment model of energetics in skeletal muscle," J. Biomech., vol.24, no.1, pp.21-35, 1991.
- [35] H. Hatze and J.D. Buys: "Energy-optimal controls in the mammalian neuromuscular system," Biol. Cybern., vol.27, pp.9-20, 1977.
- [36] J. Nishii: "Legged insects select the optimal locomotor pattern based on energetic cost," Biol. Cybern., vol.83, no.5, pp.435-442, 2000.
- [37] J. Nishii: "An analytical study of the cost of transport for legged locomotion," Proc. of 2nd. Int. Symp. on AMAM, CD-ROM, 2003.
- [38] A.E. Minetti and R.McN. Alexander: "A theory of metabolic costs for bipedal gaits," J. Theor. Biol., vol.186, pp.467-476, 1997.
- [39] R. McN. Alexander and A. Vernon: "The mechanics of hopping by kangaroos (*Macropodidae*)," J. Zool. Lond., vol.177, pp.265-303, 1975.
- [40] G.A. Cavagna, N.C. Heglund and C.R. Taylor: "Mechanical work in terrestrial locomotion: two basic mechanisms for minimizing energy expenditure," Am. J. Physiol., vol.233, no.5, pp.243-261, 1977.
- [41] S. Mochon and T.A. McMahon: "Ballistic walking: an improved model," Math. Biosci., vol.52, pp.241-260, 1980.
- [42] R.B. McGeer: "Passive dynamic walking," Int. J. Robotics Res., vol.9, no.2, pp.62-82, 1990.
- [43] S.N. Whittlesey, R.E.A. van Emmerik and J. Hamill: "The swing phase of human walking is not a passive movement," Motor control, vol.4, pp.273-292, 2000.
- [44] A. Seyfarth, H. Geyer and H. Herr: "Swing-leg retraction: a simple control model for stable running," J. Exp. Biol., vol.206, pp.2547-2555, 2003.
- [45] F. Delcomyn and P.N.R. Usherwood: "Motor activity in walking in the cockroach *Periplaneta americana*. I. Free walking," J. Exp. Biol., vol.59, pp.629-642, 1973.
- [46] M.G. Hoy and R.F. Zernicke: "Modulation of limb in the swing phase of locomotion," J Biomech, vol.18, no.1, pp.49-60, 1985.
- [47] M. Nakamura, M. Mori and J. Nishii: "Trajectory planning for a leg swing during human walking," Proc. of IEEE SMC 2004, accepted.

西井 淳 (Jun Nishii)

1992 年東京大学大学院計数工学専攻修士課程修了。同年 4 月同大学工学部助手, 1996 年理化学研究所基礎特別研究員, 1999 年 1 月山口大学理学部自然情報科学科助教授, 現在に至る。博士 (工学)。生体の運動学習および運動の最適性に関する研究等に従事。計測自動制御学会, 電子情報通信学会。 (日本ロボット学会正会員)