霊長類ロコモーション研究の現状と将来

平崎鋭矢

大阪大学大学院 人間科学研究科

はじめに

日本で最初に本格的な霊長類ロコモーションの実験的研究の成果が報告されたのは、1971年のことであった（近藤・石田, 1971）。前後肢別体重比の分析や観察による分析はさらに数年遡る（岩本・富田, 1966; 葉山, 1965）。以来40年以上、つまり日本の霊長類研究の60年の歴史のうち2/3を越える期間に渡って、ロコモーション研究は霊長類の理解、ヒトの理解に貢献してきた。残念ながら、最近のこの分野の状況は、活況を呈しているとは言いがたいかもしれない。しかし、それは日本での状況であって、世界に目を向けると、研究者の数や論文数はむしろ増加しつつある。本稿では、まず簡単にロコモーション研究の過去を振り返り、次に最近の研究を引用しつつ、この研究分野の現状と将来について私見を述べさせていただく。

なぜロコモーションを調べるのか

歴史を振り返る前に、そもそも何故、霊長類のロコモーションを調べるのかという点について確認しておきたい。「ロコモーション」という語はLocusとMotionが合わさったもので、ある場所から他の場所へと身体全体が移

動するような運動を指す。食物を得るため、生殖のため、動物はロコモーションを行う。そうしなければ生きていけないし、子孫を残せない。つまり、ロコモーションは動物にとって、最も基本的かつ重要な活動のひとつと言えるだろう。したがって、動物は生まれた時からその種のロコモーションを発達させる能力を持つ（生得的）。さらに、ロコモーションは種特異的でもある。種によって棲息する環境は異なり、移動運動に対する要求も異なる。ロコモーションは、身体の状態と環境の両方に密接に関連し、両者を繋ぐものとして捉えることができる。

霊長類の場合は、それに加えて、直立二足歩行というヒト独自のロコモーション様式の進化と適応に関する手がかりをもたらし得る。言うまでもなく、直立二足歩行の獲得はヒトの進化のメルクマールであり、その起源と進化の解明はヒトの理解に欠かせない。進化の直接的な証拠は化石であるが、化石は常に十分に得られるものではないため、近縁種を用いた比較研究が重要となる。ヒトに近縁の霊長類のロコモーション研究は、直立二足歩行の起源と進化について、重要な手掛りをもたらしてきたし、これからももたらすと期待できる。それでは、これまでにどのような研究が行われてきたのだろうか。

これまでの研究

霊長類のロコモーションが初めて客観的に捉えられたのは、1887年のことである(Muybridge, 1957)。Muybridgeは他の多くの動物のロコモーションとともにヒヒの四足歩行を連続撮影し、ヒヒが他の哺乳類とは異なる四肢の運び順を示すことに気付いた。一般哺乳類が左後肢の次に左前肢を着く(Lateral sequence, 以下LS歩容)のに対し、霊長類は右前肢を着いた(Diagonal sequence, 以下DS歩容)のである。彼は、霊長類は木に登るので前肢が強くなり、そのため一般哺乳類の法則に従わないと考えた。力学的な実験研究は、Elftman & Manter (1935)のものが最初である。彼らはチンパンジーの足圧を分析し、ヒトとの違いを明らかにした。こうした最初期の研究は、何よりもまず、動きを捉えることが目的だったように思われる。

20世紀の後半に入り、日本やアメリカで霊長類学興隆の機運が高まってくると、ロコモーションの研究の数も急速に増加した。アメリカではProstが1965年に四肢の運び順を、1967年に初めて関節角度の変化を分析し(Prost, 1965, 1967)、日本でも岩本・富田(1966)と富田(1967)が四足歩行時の四肢の運び順を他の哺乳類のそれと比較した。いずれも、霊長類の歩容の特殊性を明らかにするものであった。

1971年に近藤と石田が京都大学霊長類研究所で行った筋電図と運動学分析の結果を発表してから、実験的研究が本格化する。ほぼ同時期にTuttle *et al.* (1972)も、ゴリラの筋電図とビデオ分析を始めている。Jenkins (1972)はシネラジオグラフィ(X線映画)でチンパンジーの二足歩行を調べた。これらのパイオニア的研究の多くの目的は、霊長類とヒトの二足歩行を比較することで、ヒトの二足歩行の起源を探ろうとするものであったと言えるだろう。霊長類研究所での実験からは、岡田守彦、石田英實、木村賛、山崎信寿らによって、

運動学(歩幅、歩調、関節角度等)、運動力学(支持体反力)、筋電図、逆動力学(筋力や関節間力、歩行効率の推定)といった多彩な手法での成果が次々と発表された。特に、石田らが霊長類5種を3つの手法で調べた1974年の論文(Ishida *et al.*, 1974)は当時驚きをもって迎えられ、現在でも頻繁に引用されている。

日本のロコモーショングループは、四足歩行についても画期的な成果を残している。木村ら(1975)とKimura *et al.* (1979)は5種の霊長類とイヌの四足歩行を調べ、霊長類が後肢で多くの体重を支えることを明らかにし、霊長類歩行を「後肢駆動型」、イヌなどの哺乳類の歩行を「前肢駆動型」と名付けた。

1970年代には、野生霊長類のロコモーションを観察し、頻度から特定のロコモーションモードの重要性を探ろうとする試みも最も盛んに行われていた。ただ、当時の研究ではロコモーションのカテゴリーがまちまちで、研究成果を互いに参照しあうことが難しかった。この問題はHunt *et al.* (1996)が詳細なロコモーションおよび姿勢のリストを提示することでほぼ解決したようである。しかし、皮肉なことに、それ以降はフィールド研究はやや下火である。この背景には、実験室での研究が容易になったこと、動物園環境が整備されてきたことなどもあるだろうが、もうひとつの理由は、観察されるロコモーションモードの時間的な長さが必ずしもそのモードの重要性の程度と一致しない(Pontzer and Wrangham, 2004)ことが明らかになってきたこともあげられるかもしれない。

1970年代後半に入ると、New York州立大(Stony Brook校)のグループが筋電図研究の結果を盛んに発表するようになる。彼らは、解剖学的研究とフィールド観察の成果に基き、垂直木登りが直立二足歩行の前適応をもたらしたと考え、それを実験的に確かめようとした。彼らの研究を含め、1980年代および90年代に行われた実験的研究の多くは筋の機能を調べ(例えばKumakura (1989))、そこから直

立二足歩行の前段階モデルを探るものだったと言える。日本のロコモーショングループは、山崎 (1975) の逆動力学モデルを用いて、現生霊長類の中ではテナガザルの二足歩行が最もヒトに近いと示唆した (Yamazaki *et al.*, 1979)。

1980 年には大阪大学にロコモーション研究用の実験棟が設けられ、原猿の跳躍 (Gunther *et al.*, 1991) からチンパンジーやテナガザルの木登り (Kumakura, 1989) まで、多彩な研究が数多くなされた (熊倉らの総説 (2004) 参照)。ヒトにサル的な歩行をさせてエネルギー消費を調べるといふ、先駆的な研究 (Ishida, 1991) もこの実験棟で行われている。

ロコモーションの個体発達が調べられたのは 1990 年前後であった。ヒトの個体発達と比べるとともに、個体発達の中に系統発達の手掛りを探す試みが京都大学霊長類研究所、大阪大学、Indiana 大学等で行われた (例えば、Kimura, 1986, 1996; Nakano & Kimura, 1992; Vilensky, 1989 など)。紙面の都合で割愛したが、多くの理論的研究が実験データに意義付けを行い、研究の方向性を示すことで貢献してきたのは言うまでもない (例えば、Preuschoft *et al.*, 1996; 藤野, 1996 など)。

なお、日本でロコモーション研究が開始された頃の状況、および 1990 年代までのこの分野の動向は、岡田の総説等 (1983, 1984, 1997, 2004) に詳しい。

霊長類ロコモーション研究の現状

2000 年代に入る頃から、ロコモーション研究に関わる研究室は急速にその数を増やす。米国では、Stony Brook の卒業生らが赴任先で大学院生を育て始めたのが大きな要因である。Duke 大や Harvard 大の卒業生も各地に広がり、Stony Brook, Duke 大, Texas 大の実験施設を拠点とし、数多くの研究がなされ始めた。一方、欧州でも、Antwerp 大が動物園内に実験設備を持ち込んでボノボの歩行解析を始め、

Friedrich-Schiller 大では小型霊長類の X 線ビデオの研究を開始した。Liverpool 大でも、シミュレーション法を核にした活発な研究が行われ、Zurich 大では動物園でのロコモーション計測に着手した。以下に、最近 10 年間に扱われた主なトピックとその現状を記す。

四肢の運び順の研究

Muybridge が最初に気付き、Hildebrand (1967) および岩本・富田 (1966) が詳しく記述した霊長類特有の四肢運び順 (DS 歩容) に関する研究は、現在も盛んに行われている。DS 歩容が生じるメカニズムについてはいまだ不明だが、体重心が後にあることや樹上の細く柔軟な枝の上でのロコモーションに帰する意見が多い。

体重心説は岩本と富田 (1966) と富田 (1967) が提唱した。彼らは、イヌの Hip に荷重を加えると、霊長類と同様の DS 歩容が現われることを確かめた。Rollinson & Martin (1981) も基本的には同じ意見である。しかし、反論もある。重心位置が後にあることが DS 歩容の原因なら、荷を引くウマやウシが LS 歩容を行うのは何故かという疑問である。岩本と富田のイヌの実験でも、DS 歩容は常に生じたわけではなかった。また、Schmitt & Lemelin (2004) によれば、ホソロリスは DS 歩容を用いるが、支持体反力の垂直成分は前肢の方が後肢より大きかった。四肢の運び順と前後肢間の垂直反力比に関係が無かったというフサオマキザル (Wallace & Demes, 2008) やコビトキツネザル (Young *et al.*, 2007) での報告もある。この問題については現在も論争中である。

DS 歩容を細い樹上支持体上でのロコモーションに帰する考えは、Catmill *et al.* (2002) が主張している。根拠のひとつは、樹上性有袋類が DS 歩容を、地上性有袋類が LS 歩容を主に用いるという観察結果 (Schmitt & Lemelin, 2002; Cartmil *et al.*, 2008) である。ただし、彼ら自身も述べているように、コアラは樹上でも LS 歩容を使用するし、コモンマー

モセツも樹上でLS歩容を主に用いる (Schmitt, 2003)。Nyakatura *et al.* (2007) によれば、ワタボウシタマリンも下向きに傾斜した枝上ではLS歩容を用いるという。さらに、Shapiro & Raichlen (2005) は、自然環境ではLS歩容が思われているよりも頻繁に見られるかもしれないと指摘している。

DS歩容を生じさせるメカニズムについては、枝上歩行のバランスに関する議論が盛んである (支持多角形説)。かつての議論は、3肢が常に支持体に接するような極めて遅い歩行、あるいは静的バランスを扱っており (Gray, 1944 など)、動的バランスを保ちながら進む実際の歩行との間には隔たりがあった。また、このような支持多角形説のいくつかは四肢の運び順 (sequence) と、時間的に近接する四肢の組み合わせ (couplet) を混同しているケースがあるので気をつけねばならない。一方、同じ支持多角形説でも、Cartmill *et al.* (2002) は、未知の枝を手が掴む直前の瞬間の姿勢に着目した。この瞬間に対側の後肢が十分に *protract* された (前方に伸ばされた) 状態で身体を支えていると、たとえ新たに掴んだ枝が折れても樹上での安定性を失わないと考え、それを達成できるのがDS歩容だと述べた。ただし、Shapiro & Raichlen (2005, 2007) が指摘したように、上述の姿勢はLS歩容でも可能である。Cartmill *et al.* (2007) も後にその点は認めたが、同時にLS歩容でそのような姿勢を取ると同側2肢のみによる支持の時間が増え、安定性を欠くことも指摘した。同側2肢の支持をできるだけ少なくし、手が未知の枝を掴む直前に後肢が十分 *protract* されているという2つの条件を満たすのはDS歩容のみであり、これについては現在のところ目立った反論は無い。

DS歩容の原因を神経系に求める考えもある。Vilensky & Larson (1989) と Stevens (2006) は、DS歩容の選択は歩行中の四肢の脳コントロールの程度にあると考えた。霊長類は、一般哺乳類に比べ、歩行に脳皮質がより多

く関与していると考えられている。例えば、一般哺乳類は除脳標本でもトレッドミル上でステッピングを行えるが、霊長類では不可能である (Eidelberg *et al.*, 1981)。対象操作や環境探索における前肢の重要性が神経回路を変化させ、LS歩容を好む神経メカニズムに変化が加えられたのかもしれない。しかし、この説は裏付けとなるデータを欠いている。筋電図から、霊長類特有の運動コントロール戦略を調べようとする試みもなされている (Courtine *et al.*, 2005) が、明確な証拠を提出するには至っていない。Stony Brook での一連の研究からは、霊長類の前肢のコントロールの特異性 (立脚相で上腕の *retractor* が活動しない) は判明しているが、やはりDS歩容との関連は不明である。上に述べたように、有袋類のウーリーオポッサムでもDS歩容が頻繁にあらわれるが、これはDS歩容の皮質関連説に疑問を投げかける報告と言えるだろう。とは言え、霊長類以外でDS歩容を示す動物は、今のところウーリーオポッサムとリングテール (Cartmill *et al.*, 2008) しか知られていない。皮質関連説については安易に棄却することなく、生理学研究者の協力を得て探っていく必要がある。

DS歩容について考える際には、最近の議論がDS歩容を強調し過ぎているかもしれないことに留意しなくてはならない (ただし、LS歩容の多くは原猿で見られることにも同様に注意)。霊長類はDS歩容に特殊化しているというより、多様な歩容を行い得る行動的可塑性を備えていると考えるべきかもしれない。

後肢優位性の研究

既に述べたように、木村ら (1975) および Kimura *et al.* (1979) は、霊長類5種とイヌの四足歩行中の床反力を分析し、霊長類においては後肢が前肢より多くの体重を支え、多くの推進力を産み出すことに気付いた。彼らが提唱した霊長類歩行の後肢優位性は、その後 Demes *et al.* (1994) によって補強され、現在も霊長類ロコモーションの重要な特徴として引

用され続けている。この後肢優位性は、地上歩行時よりも樹上歩行で大きくなることもわかっている (Schmitt & Hanna, 2004)。

霊長類の後肢優位性が生じる要因については、能動的なものとする考えが有力である。四足姿勢を取る霊長類の体重心が一般哺乳類に比べて後方にあるらしいことは、古くから気付かれていたが、Vilensky & Larson (1989) が標本の計測で明らかにしたように、身体そのものの重心位置は霊長類と他の哺乳類の間に差はほとんど無い。そこで Reynolds (1985) は、霊長類は能動的に重心位置を変化させていると考えた。つまり、後肢を着地時に前方に伸ばし (protraction)、その際に股関節伸筋を活動させるという説である。

この説については、現在も支持する研究が多く、例えば Larson & Stern (2009) は、大型類人猿 2 種、サル類 3 種、原猿 4 種の股関節伸筋の筋電図を記録し、四足歩行の立脚相の前 2/3 の期間に股関節伸筋が働くことを確認した。しかし、種間の変異は大きく、類人猿では筋活動が大きかったのに対し、原猿では活動レベルは低かった。これは Demes *et al.* (1994) が報告した前後肢間の垂直反力比のデータと一致する傾向を示しており、股関節伸筋による能動的な体重心シフトという考えを支持する。

他の説としては、後で述べるコンプライアント歩行 (図 1) との関連をあげるものがある (Schmitt, 1999)。前肢の接地時間を延ばすことと立脚中期に肘関節を屈曲することで、前肢に加わる反力のピーク値を下げていとする説である。しかし、前肢に加わる力はピーク値だけではなく、力積 (力の大きさ $\times$ 力が働く時間) も小さいことがわかっている (Reynolds, 1985; 平崎, 1994)。コンプライアント歩行は少なくとも後肢優位性の決定的な要因ではないだろう。

このような議論が出てくる背景には、最近の反力分析が垂直成分のピーク値に偏っていることも関係しているだろう。しかし、四肢

がロコモーションで果たす役割を考えるとピーク値だけでなく力積についても考えるべきであるし、反力の成分は 3 方向とも重要である。特に、加速・制動成分については種による差が大きく、例えばニホンザルでは制動成分は前肢の方が大きい、クモザルでは後肢の方が大きい (Hirasaki *et al.*, 1996)。霊長類と他の哺乳類の差ばかりでなく、霊長類の中での変異についても調べる必要があるだろう。

コンプライアント歩行の研究

コンプライアント歩行 (図 1) に言及したのは Duke 大の Schmitt (1999) であった。彼は、他の哺乳類に比べ、霊長類が肘と膝を深く曲

図 1 霊長類のコンプライアント歩行

A: 霊長類は四足歩行時に、上腕 (図に線分で表示) を大きく protract する (肩関節の屈曲が大きい)。また、支持期中期には肘関節が大きく屈曲する; B: 一方、ウマなどでは、上腕の protraction は小さく、支持期中期の肘関節屈曲も小さい; C: コンプライアント歩行 (灰色) と Stiff 歩行 (白) 時の前肢の動きを模式化した図。霊長類では大きな protraction の結果、歩幅が大きくなり、また支持期中期の肘関節屈曲の結果、身体の上下動が小さくなる。

げて歩くことに気付いた。屈曲の程度は、地上よりも樹上歩行で大きくなった。「コンプライアント歩行」は、直訳すれば「弾性歩行」だが、イメージとしては「柔軟な歩行」あるいは「しのび足歩行」といったところだろうか。対する概念としては、ウマなどが膝／肘関節を比較的伸展した状態で行う *Stiff* 歩行がある。

Schmitt (1999) は、霊長類は枝上でバランスをとるために四肢、特に前肢を屈曲させ、それによって増加する四肢骨への負荷は、屈曲による身体上下動の減少（反力垂直成分の減少）と接地時間の増加による反力ピーク値の減少で相殺していると考えた。接地時間の増加は、四肢、特に前肢を大きく前に伸ばす (*protract* する) ことで達成する。コンプライアント歩行は、細い枝上でのバランスに役立つだけでなく、支持体を不必要に揺らさない利点もある。広く哺乳類 53 種について、動物園で撮影したビデオを元に肘と膝関節を見積もった Larney & Larson (2004) も、霊長類のコンプライアント歩行を認めている。ただし、彼らのデータは、有袋類にも同様の肘／膝関節の屈曲と前肢の大きな *protraction* があったことを示している。

コンプライアント歩行は、現象としては認められるものだが、そのメカニズムはよくわかっていない。また霊長類だけに見られるものでもない。立脚中期の屈曲によって増加する関節と筋の負担がどの程度のものか、霊長類と有袋類のコンプライアント歩行は同質のものなのか、バイオメカニカルな調査が待たれる。

直立二足歩行前段階モデルの研究

直立二足歩行の前段階モデルは数多く提唱されてきたが、ロコモーション実験の結果に基いて提出された仮説は、現在のところ垂直木登り説のみである(岡田, 1983)。Prost (1980) は木登りをするチンパンジーの下肢の動きがヒトの二足歩行時のそれに似ていることを、Fleagle *et al.* (1981) は多くの霊長類で二足歩

行に使われる下肢筋が垂直木登り時にも強く使われることを根拠にこの説を唱えた。現在もこの説はかなりの程度受け入れられていると言ってよいだろう。その後に行われた実験的研究から、類人猿やクモザルの木登りは、ニホンザルの木登りよりも、ヒトの直立二足歩行の前適応をもたらしやすいという結果が報告されている (Hirasaki *et al.*, 2000; Isler, 2005 など)。

しかし、木登り説にも問題はあある。Crompton *et al.* (2003) は類人猿型の木登りでは股関節が十分に伸展しないことを指摘した。また、もし類人猿やクモザルの木登りがヒトの直立二足歩行の前適応をもたらしやすいなら、何故彼らは二足歩行を始めなかったのかという疑問もある。Gebo (1996) は、垂直木登りへの適応は類人猿の古い形質で、その後にはぶら下がり運動が生じ、さらにナックル歩行を経て直立二足歩行が進化したと考えた。垂直木登りは、ヒトの直立二足歩行獲得に何らかの役割を果たした可能性はあるが、決定的なものではなかったかもしれない。

現在脚光を浴びているのはナックル歩行説である。1970 年代まで有力だったこの説は、その後の化石研究でナックル歩行を示す証拠が見つからなかったことから、一度は衰退していた。しかし、2000 年に Richmond と Strait が一部の初期ヒト科の橈骨遠位端にナックル歩行と関連すると思われる痕跡を見つけたことで、再び注目されることになる。遺伝学の進歩によって、ヒトとチンパンジーとゴリラの系統関係がはっきりしてきたことも後押しとなった。ヒトとチンパンジーの共通祖先がナックル歩行をしていないと仮定すると、ナックル歩行はヒト／チンパンジー系統とゴリラ系統で 2 度進化しなければならないことになるからである。似た行動が別々に複数回進化することは、有り得ると思うが、現在のところ少数意見のようである。Richmond & Strait の主張には、いくつかの反論 (Corruccini, 2001) や対立する仮説 (Dainton & Macho,

1999; Dainton, 2001) も出されたが、現在のところ最も有力な説となっている。ただし、この説はロコモーション実験による裏付けが困難で、今後の課題である。

もうひとつ注目すべき仮説は、Crompton *et al.* (2003) が提唱した、「手の補助を伴う樹上二足歩行」説である。彼は、二足歩行の痕跡を持つ化石が古い時代から多く見つかることから、二足歩行は祖先形質かもしれないと考えた。また、アフリカ類人猿のフィールド観察研究を再検討し、これまで scrambling や orthograde crambling と呼ばれてきた運動が手で頭上の枝を掴んだ樹上二足歩行であることに気づき、これを果実になる細い枝先へ移動するための適応と考えた。Thorpe and Crompton (2007) と Crompton *et al.* (2008) は、かつて木の中程度の高さで樹上二足歩行に適応していた類人猿の共通祖先がおり、それがそのまま地上に降りてヒトに、木登り適応を経て地面でナックル歩行をするようになってアフリカ類人猿に、より樹上に適応してオランウータンに進化したと考えた。誤解しがち(例えば Cachel and Crisfield, 2008) だが、この説はオランウータン様の動物からヒトが進化したと言っているわけではない。手の補助を伴う樹上二足姿勢については、チンパンジーを観察した Stanford (2002, 2006) も報告している。ただし、この説も運動学的なデータ(関節角度変化等)については今後の課題となっている。

ところで、最後に紹介した樹上二足歩行説に従えば、地上での直立二足歩行の進化は木から降りるだけでほぼ達成されることになる。つまり、極めて簡単に起こったかもしれず、直立二足歩行の進化が何度も起こったという可能性も視野に入れておく方がよいのかもしれない(Harcourt-Smith & Tallman, 2008)。実際のところ、ヒトには至らなかっただろう化石類人猿の *Oreopithecus* が二足歩行をしていたという主張(Rook *et al.*, 1999)もある。樹上二足歩行から地上二足歩行へと移行した種

は数多くいて、ヒトの祖先は其中で比較的新しく地上に降りた種だという考えは、ここ数年間で発見された二足歩行の痕跡を持つ化石人類の証拠と、ヒトとチンパンジーの分岐を600万年よりも新しいとする遺伝学の計算結果(例えば Patterson *et al.*, 2006)とが矛盾しないひとつの可能性である。

二足歩行のエナジェティクス

ロコモーションに伴うエネルギー消費は、動物の行動の重要な要素であり(Steudel, 2000)、特にヒトの祖先が立ち上がった際に、その二足歩行が四足歩行に比べて効率のよいものだったのか否かは大きな関心を引く。しかし、つい最近まで実験的な知見は極めて限られていた。Taylor & Rawntree (1973) は、若いチンパンジーとオマキザルが二足で走る際の酸素消費量を計測し、歩行効率は四足歩行時と変わらないという結果を得た。一方、30年以上を経て、チンパンジーの四足歩行と二足歩行のコストを比較した Sockol *et al.* (2007) は、結果が個体によって異なり、若い3頭では四足のコストが低く、年長の2頭では二足の方が経済的であると述べている。また、彼らの結果は、ヒトの二足歩行時のコストがそのどちらよりもはるかに低いことを示した。初期ヒト科の歩行がどのようなものであったのかについては論争中だが(Ward, 2002)、たとえチンパンジー的な膝も股関節も屈曲した歩行を行っていたとしても、初期ヒト族の下肢はチンパンジーよりやや長く、したがってチンパンジーの二足歩行やナックル歩行よりもコストが低かっただろうと彼らは推論している。

しかし、エナジェティクスの結果の解釈については、まだわからないことが多い。例えば、ヒトの二足歩行が効率のよいものなのかどうかについても意見は一致していない。Steudel-Numbers (2003) は他の霊長類の四足歩行よりはやや効率がよい程度だと主張したが、体のサイズが大きく異なる動物間の比較について

の注意も喚起している。また、エネルギー消費が例えば30%多いというのは行動にどの程度の影響を与えるのだろうか。Nakatsukasa *et al.* (2004, 2006) が二足訓練を受けたニホンザルの四足歩行と二足歩行を比べたところ、後者のエネルギー消費が20-30%多いことが示唆された。しかし、これらの被験体はしばしば自発的に長時間の二足歩行を行う。クモザルのアームスイング（頻繁に行われる）が彼らの四足歩行よりも30-40%多くのエネルギーを必要とするという報告もある（Parsons & Taylor, 1977）。初期ヒト科が長距離歩行者だったとすれば、歩行効率は重要だったかもしれないが、二足歩行を始めた段階では短距離しか歩かなかったとしたら、効率はそれほど重要ではなかったとも考えられる。歩行効率データの取扱いには注意しなければならない。

その他

上記以外で触れておきたいのは、二足訓練効果に関する研究である（Hirasaki *et al.*, 2004; Ogihara *et al.*, 2007）。これらの研究の目的は、二足性獲得後の歩行の発達に関する示唆を得ることであった。二足訓練を高度に受けたといえどもニホンザルがヒトのように歩かないのは当然だが、彼らの歩行が訓練によって変化するベクトルを知ること、二足歩行の進化の初期段階についての手がかりを得ようとした実験である。運動学と運動力学の分析から、訓練を受けた被験体は、形態の制約を受けながらも効率のよい歩行を発達させ得ることが明らかになった。チンパンジーでも、二足訓練を受けた個体が効率良く歩くという報告がある（Thorpe *et al.*, 2004）。その種の二足歩行能を最大限に発揮させる高度な訓練を用いた研究は、形態からだけでは予測しにくいロコモーションの可能性を探る有効な方法である（Hirasaki *et al.*, 2006）。

その他、直立二足歩行の進化を探る立場からは、二足性獲得直後のヒト科の歩行についての論争やホモ属における現代人的な歩行へ

の進化といった、この10年で大きな進展もあったトピックスも興味深い。前者は、二足性を獲得した直後のヒト科が膝や腰を曲げて歩いていた（BKBH歩行）のか、下肢を比較的伸ばして歩いていたのかという論争で、化石の解釈から始まったものだが、Crompton *et al.* (1998) が現代人の歩行データを用いたシミュレーションで後者を支持して以来、Sternとの応酬が続いている（Stern, 1999; Carey & Crompton, 2005 など）。2つ目のトピックは、現代人的な二足歩行はホモ属の出現とともにあらわれ、そこには長距離・長時間の走行への適応が関与しているとする説（Bramble & Lieberman, 2004）である。これらは、霊長類ロコモーション研究の範囲からやや外れるようなので、ここではこれ以上触れない。

この10年は計測手法が多様化・精密化した10年でもあった。Elftman & Manter (1935) が行った足圧分析は、洗練された機器を用いて再開された（Wunderlich, 1999; Vereecke *et al.*, 2003; Hirasaki *et al.*, 2005 など）し、シネラジオグラフィの使用も小型霊長類で再開された（Schmidt and Fischer, 2000）。前者によって、各種霊長類の踵の接地の程度や圧中心の移動が明らかになり、足の使用に関する論争（Gebo, 1993; Meldrum, 1993 など）が一段落した。後者の研究は、肩甲骨が歩行に果たす役割を明確にした。また、小型化した荷重トランスデューサを使用することで、テナガザルの腕渡りのバイオメカニクスの解明も進んだ（Bertram, 2004 など）。今後のロコモーション研究の展開に希望を持たせる成果と言える。

今後の展望

霊長類ロコモーションの研究は、(1) 他の哺乳類と比べた時の霊長類の特徴を明らかにする研究、(2) ヒトの直立二足歩行の起源を探る研究、(3) 二足性獲得後のヒトの歩行の発達を調べる研究に分けることができるだろう。これらの内、最近最も活発に行われてい

るのは、(1) の霊長類特有のロコモーションとその進化に関するものである。それを反映してか、最近の研究の被験体はやや原猿に偏っている。これには最も活発に成果を発表しているのが原猿の大規模な施設を持つ Duke 大であるという事情も絡んでいる。霊長類歩行の 3 つの特徴 (DS 歩容、後肢優位性、コンプライアント歩行) に関する研究は今後も数多く発表され続けるだろう。

しかし、(2) については、実験室での運動実験には行き詰まりがあるかもしれない。形態分析が詳細になるにつれ、対応した精度で運動データを得るのは困難になりつつある。(3) については、もとより実験が不可能である。いずれの点においても、シミュレーション研究などの比重が高まると予想できる。シミュレーションと言っても、順動力学で歩行を生成する高度なものから、メカニカルアドバンテージを見積る程度の簡易なものまで多様である。CT 画像から骨の統計的形狀モデルが比較的簡単に得られるようになった現在、これまで特定の面内に限られがちだった各関節の動きの評価 (例えば Preuschoft & Tardieu, 1996) を、簡易なシミュレーションを用いて三次元的に発展させる研究が増えてくると予想される。

また、標本と CT 画像を用いた研究からは、特定の骨が関節運動中にどのように動くのかについても推定可能になる。例えば Orr *et al.* (2008) は、オランウータンの前腕標本を用いて手根関節角度を 10 度ずつ変化させた状態の CT 画像を取得し、関節運動中の中心骨の動態を三次元的に再構成した。現在主流となっているナックル歩行説の検証等に有効な手段と言える。CT 画像と複数のレントゲン画像から関節動態の解析を可能にする手法も開発されつつあり (Morimoto *et al.*, 2006)、今後の実用化が期待される。

マイクロ CT を用いた詳細な分析が可能になると、特定の運動が例えば骨梁構造などに与える影響の詳細な調査も可能になる。

このような研究の場合は、モデル動物としてラットやマウスを被験体に用いることもできる (松村, 1995 など)。特定の運動を負荷したマウスの骨梁や骨質の割合を調べる研究が、霊長類ロコモーションの研究者によって多く行われつつある (Carlson *et al.*, 2007, 2008; Demes *et al.*, 2008 など)。マウスやラットを使う長所は、選択的交配を行える点にもあり (例えば, Young *et al.*, 2008)、今後の方向性のひとつと言える。

もうひとつの方向性は、神経学的なアプローチ、生理学研究者との共同研究である。これまでのロコモーション研究からは、手法の問題もあって神経学的な研究は抜け落ちている。しかし、上に述べたように、DS 歩容の原因を神経コントロールに求める意見もあり、実際に生理学者によるアプローチも行われている (Courtine *et al.*, 2005) し、二足性の背景となる皮質神経活動の記録も行われつつある (中俣ら, 2007)。もちろん、霊長類福祉の観点から制限はあるが、生理学分野でもその制限内での霊長類ロコモーション研究が増えてきた (Mori *et al.*, 1996; Mori *et al.*, 2001, 2004; Xiang *et al.*, 2007, 2008 など)。霊長類学の研究者側でも、できる範囲で協力していくことも考えるべきだろう。

一方、ロコモーションを環境との対応だと考えると、本来の生息環境かそれに近い環境での分析が必要になる。これまでも四肢運び順の分析は行われていたが、関節角度や歩幅・歩調の見積が可能になったのはビデオ機器、映像解析装置が急速な発達を遂げたこの 5 年ほどのことである。実際、Larney & Larson (2004) は、動物園で撮影したビデオを元に、哺乳類 53 種の肘と膝関節を見積もった。Isler (2005 など) が行ったロープ登り時の関節角度変化のデータも動物園で得たものである。展示動物を計測する制約は多く、精度も決してよいとは言えないが、多くの種を実験室よりは自然に近い状態で調べることができる方法として、実験動物の入手がますます困難にな

る今後、重要性を増してゆくだろう。そのためには、他の研究分野では既に行われつつある動物園関係者との交流、共同研究を、ロコモーション研究でも進めていかねばならない。動物園環境での計測で一定の成果が得られれば、フィールドへの応用も期待される。

このように見て行くと、霊長類ロコモーションの研究は、今後、シミュレーションなどを用いた、あるいは生理学的な詳細な研究と、動物園・フィールドで対象種の数を稼ぐ研究に二極化していくかもしれないという図が浮かんでくる。とは言え、実験室でのロコモーション実験にすべきことが無いなどということはない。例えば、これまでの実験設定で用いられた支持体は、平らな床かしっかりと固定されたポール状のものだけであった。しかし、野生の霊長類は不連続かつ不安定な支持体の上でロコモーションを行う。霊長類における前後肢の機能分化に関する研究は、これまでのところ、そのほとんどが反力値によるものであるが、不連続・不規則な支持体上での前肢と後肢のコントロールという視点からの調査も行われるべきであろう。最近、Higurashi *et al.* (in press) が、はしご状の不連続支持体でのニホンザルの歩行分析を始めている。後肢は前肢が支持体を掴んだ位置に誘導されるという結果を報告しており、今後の展開が期待される。

おわりに

霊長類を飼育し、実験をなし得る研究施設は極めて限られている。しかし、ロコモーション研究の手法はいくらでもある。上に述べたように、動物園にでかけてもいいし、標本を元に簡単なシミュレーションを行ってもいい。ロコモーションは動物の最も基本的な運動のひとつであり、その種の身体構造と生息環境の両方を反映するものである。霊長類進化やヒトの進化を考える上でも重要な情報をもたらす。現在、欧米に比べてやや元気の無い日

本のロコモーション研究だが、かつての栄光を取り戻せるよう、そしてこの研究の面白さを広く知ってもらえるよう微力を尽くしていきたい。

謝辞

本稿の執筆にあたり、大阪大学の熊倉博雄教授と日暮泰男氏から貴重なコメントをいただいた。また、2名の匿名査読者からは、いくつかの誤認をご指摘いただくとともに、貴重な建設的示唆を賜った。記して謝意を表します。

引用文献

- Bertram JEA 2004: New perspectives on brachiation mechanics. *Yearb Phys Anthropol* 47: 100-117.
- Bramble DM, Lieberman DE 2004: Endurance running and the evolution of *Homo*. *Nature* 432: 345-352.
- Cachel S, Crisfield M 2008: Does hominid bipedalism arise from arboreal locomotion on flexible branches? *Am J Phys Anthropol Suppl* 46: 75.
- Carey TS, Crompton RH 2005: The metabolic costs of 'bent-hip, bent-knee' walking in humans. *J Hum Evol* 48: 25-44.
- Carlson KJ, Judex S 2007: Increased non-linear locomotion alters diaphyseal bone shape. *J Exp Biol* 210: 3117-3125.
- Carlson KJ, Lubinsky S, Judex S 2008: Directly relating trabecular architecture to locomotion - an experimental model of locomotor behavior effects. *Am J Phys Anthropol Suppl* 46: 76.
- Cartmill M, Lemelin P, Schmitt D 2002: Support polygons and symmetrical gaits in mammals. *Zool J Linn Soc* 136: 401-420.
- Cartmill M, Lemelin P, Schmitt D 2007: Understanding the adaptive value of diagonal-sequence gaits in primates: a comment on Shapiro and Raichlen, 2005. *Am J Phys Anthropol* 133: 822-825.
- Cartmill M, Schmitt D, Lemelin P, Cartmill EA, Atkinson CD 2008: Gait patterns in primates and marsupials: similarities and differences. *Am J Phys Anthropol Suppl* 46: 77.
- Corruccini RS, McHenry HM 2001: Knuckle-walking hominid ancestors. *J Hum Evol* 40: 507-511.
- Courtine G, Roy RR, Hodgson JA, McKay H, Raven J,

- Zhong H, Yang H, Tuszynski MH, Edgerton VR 2005 : Kinematic and EMG determinants in quadrupedal locomotion of a non-human primates (rhesus). J Neurophysiol 93: 3127-3145.
- Crompton RH, Vereecke EE, Thorpe KS 2008: Locomotion and posture from the common hominoid ancestor to fully modern hominins, with special reference to the last common panin/hominin ancestor. J Anat 212: 501-543.
- Crompton RH, Li Y, Wang W, Gunther MM, Savage R 1998: The mechanical effectiveness of erect and "bent-hip, bent-knee" bipedal walking in Australopithecus afarensis. J Hum Evol 35: 55-74.
- Crompton RH, Thorpe SKS, Wang W, Li Y, Payne R, Savage R, Carey T, Aerts P, Van Elsacker L, Hofstetter A, Gunther MM, Richardson J 2003: The biomechanical evolution of erect bipedality. Cour Forsch Inst Senckenberg 243: 135-146.
- Dainton M, Macho GAJ 1999: Did knuckle walking evolve twice? J Hum Evol 36: 171-194.
- Dainton M 2001: Did our ancestors knuckle-walk? Nature 410: 324-325.
- Demes B, Carlson KJ, Lublinsky S, Judex S, 2008: An experimental test of activity effects on femoral diaphyseal shape. Am J Phys Anthropol Suppl 46: 88-89.
- Demes B, Larson SG, Stern JT Jr, Jungers WL, Biknevicius AR, Schmitt D 1994: The kinetics of primate quadrupedalism: "hindlimb drive" reconsidered. J Hum Evol 26: 353-374.
- Eidelberg E, Walden JG, Nguyen LH 1981: Locomotor control in macaque monkeys. Brain 104: 647-663.
- Elftman H, Manter J 1935: Chimpanzee and human feet in bipedal walking. Am J Phys Anthropol 20: 69-79.
- Fleagle JG, Stern JT Jr, Jungers WL, Susman RL, Vangor AK, Wells JP 1981: Climbing: a biomechanical link with brachiation and with bipedalism. Symp Zool Soc Lond 48: 359-375.
- 藤野健 1996: ニホンザルの肩の筋の三次元配置：静力学および理論的解析。霊長類研究 12: 113-131.
- Gebo DL 1993: Reply to Dr. Meldrum. Am J Phys Anthropol 91: 382-385
- Gebo DL 1996: Climbing, brachiation, and terrestrial quadrupedalism: historical precursors of hominid bipedalism. Am J Phys Anthropol 101: 55-92.
- Gunther MM, Ishida H, Kumakura H, Nakano Y 1991: The jump as a fast mode of locomotion in arboreal and terrestrial biotopes. Z Morph Anthropol 78: 341-372.
- Gray J 1944: Studies in the mechanics of the tetrapod skeleton. J Exp Biol 20: 88-116.
- Harcourt-Smith WEH, Tallman M 2008: Locomotor diversity in the hominin record: fact or fiction? Am J Phys Anthropol Suppl 46: 112.
- 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 回ブリマーテス研究会。
- Higurashi Y, Hirasaki E, Kumakura H (in press): Gaits of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) on a horizontal ladder and arboreal stability. Am J Phys Anthropol.
- Hildebrand M 1967: Symmetrical gait in primates. Am J Phys Anthropol 26: 119-130.
- 平崎鋭矢 1994: 霊長類における身体垂直移動の運動学的解析。平成 5 年度大阪大学博士論文。
- Hirasaki E, Kumakura H, Matano S 1996: Comparison of locomotor patterns and the cerebellar complex in *Ateles* and *Macaca*. Folia Primatol 66: 209-225.
- Hirasaki E, Kumakura H, Matano S 2000: Biomechanical analysis of vertical climbing in the spider monkey and the Japanese macaque. Am J Phys Anthropol 113: 455-472.
- Hirasaki E, Ogihara N, Nakatsukasa M 2006: Primates trained for bipedal locomotion offer a model for studying the evolution of bipedal locomotion. In Ishida H, Tuttle RH, Pickford M, Ogihara N, Nakatsukasa M (eds): Human Origins and Environmental Backgrounds, Springer, New York, 149-155.
- Hirasaki E, Ogihara N, Hamada Y, Kumakura H, Nakatsukasa N 2004: Do highly trained monkeys walk like humans? A kinematic study of bipedal locomotion in bipedally trained Japanese macaques. J Hum Evol 46: 739-750.
- Hirasaki E, Hanna JB, Ogihara N, Kumakura H, Nakatsukasa M 2005: Dynamic plantar pressure distribution during locomotion in bipedally trained Japanese macaques. Am J Phys Anthropol Suppl 40: 120.
- Hunt KD, Cant JGH, Gebo DL, Rose MD, Walker SE, Youlatos D 1996: Standardized descriptions of primate locomotion and posture modes. Primates 37: 363-387.
- Ishida H 1991: A strategy for long distance walking in the earliest homids: effect of posture on energy expenditure during bipedal walking. In Coppens Y, Senut B (eds): Origin(s) de la Bipedie Chez les Hominides, Editions du CNRS, Paris, pp. 9-15.
- Ishida H, Kimura T, Okada M 1974: Patterns of bipedal walking in anthropoid primates. In Kondo S, Kawai M, Ehara A, Kawamura S (eds): Proceedings from the Symposia of the 5th Congress of the International Primatological Society, Japan Science Press, Tokyo, pp. 287-301.
- Isler K 2005: 3d-kinematics of vertical climbing in hominoids. Am J Phys Anthropol 126: 66-81.
- 岩本光雄, 富田守 1966: サルの歩行形式と前後肢別体重について。人類学雑誌 74: 228-231.

- Jenkins FA Jr 1972: Chimpanzee bipedalism: cineradiographic analysis and implications for the evolution of gait. *Science* 178: 877-879.
- 木村賛 1986: 幼年チンパンジー四足ロコモーション発達の運動学. バイオメカニズム学会編「バイオメカニズム 8」東京大学出版会, 東京, pp. 77-85.
- Kimura T 1996: Center of gravity of the body during the ontogeny of chimpanzee bipedal walking. *Folia Primatol* 66: 126-136.
- 木村賛, 岡田守彦, 石田英實 1975: 足底力からみた霊長類の 2 足歩行. バイオメカニズム学会編「バイオメカニズム 3」東京大学出版会, 東京, pp. 219-226.
- Kimura T, Okada M, Ishida H 1979: Kinesiological characteristics of primate walking: Its significance in human walking. In Morbeck ME, Preuschoft H, Gomberg N (eds): *Environment, Behavior, and Morphology: Dynamic Interactions in Primates*, Gustav Fischer, New York, pp. 297-311.
- Kumakura 1989: Functional analysis of the biceps femoris muscles during locomotor behavior in some primates. *Am J Phys Anthropol* 79: 379-391.
- 熊倉博雄, 中野良彦, 平崎鋭矢 2004: 霊長類ロコモーションの実験的研究 — 大阪大学大学院人間科学研究科人間生態学実験棟の 20 年 —. 中務真人, 荻原直道編「自然人類学研究 I 石田英実教授退官記念論文集」金星舎, 京都, pp.1-8.
- 近藤四郎, 石田英實 1971: ニホンザルの Bipedalism について. 姿勢研究所編「姿勢シンポジウム論文集」姿勢研究所, 東京, pp.209-216.
- Larney E, Larson SG 2004: Compliant walking in primates: elbow and knee yield in primates compared to other mammals. *Am J Phys Anthropol* 125: 42-50.
- Larson SG, Stern JT Jr 2009: Hip extensor EMG and forelimb/hind limb weight support asymmetry in primate quadrupeds. *Am J Phys Anthropol* 138: 343-355.
- 松村秋芳 1995: 二足行動のラットモデル. バイオメカニズム学会誌 19: 163-169.
- Meldrum DJ 1993: On plantigrady and quadrupedalism. *Am J Phys Anthropol* 91: 379-381
- Mori S, Miyashita E, Nakajima K, Asanome M 1996: Quadrupedal locomotor movements in monkeys (*M. fuscata*) on a treadmill: kinematic analyses. *Neuroreport* 7: 2277-2285.
- Mori F, Tachibana A, Takasu C, Nakajima K, Mori S 2001: Bipedal locomotion by the normally quadrupedal Japanese monkey, *M. Fuscata*: strategies for obstacle clearance and recovery from stumbling. *Acta Physiol Pharmacol Bulg* 26: 147-150.
- Mori F, Nakajima K, Tachibana A, Takasu C, Mori M, Tsujimoto T, Tsukada H, Mori S 2004: Reactive and anticipatory control of posture and bipedal locomotion in a non-human primate. *Prog Brain Res* 143: 191-198.
- Moritomo H, Murase T, Goto A, Oka K, Sugamoto K, Yoshikawa H 2006: In vivo three- dimensional kinematics of the midcarpal joint of the wrist. *J Bone Joint Surg Am* 88: 611-621.
- Muybridge A 1957: *Animal in Motion*. Dover Publications Inc., New York.
- 中階克己, 森大志, 稲瀬正彦, 柳原 大, 中里泰三, 北沢 茂, 高草木薫 2007: 大脳皮質運動領域と姿勢・歩行の協調. 「身体・脳・環境の相互作用による適応的運動機能の発現—移動知の構成論的理解—」(領域代表者 浅間 一) 平成 18 年度研究成果報告書, pp. 55-58.
- Nakano Y, Kimura T 1992: Development of bipedal walking in *Macaca fuscata* and *Pan troglodytes*. In Matano S, Tuttle RH, Ishida H, Goodman M (eds): *Topics in Primatology 3*, University of Tokyo Press, Tokyo, pp. 177-190.
- Nakatsukasa M, Ogiwara N, Hamada Y, Goto Y, Yamada M, Hirakawa T, Hirasaki E 2004: Energetic costs of bipedal and quadrupedal walking in Japanese macaques. *Am J Phys Anthropol* 124: 248-256.
- Nakatsukasa M, Hirasaki E, Ogiwara N 2006: Energy expenditure of bipedal walking is higher than that of quadrupedal walking in Japanese macaques. *Am J Phys Anthropol* 131: 33-37.
- Nyakatura JA, Fischer MS, Schmidt M 2007: Gait parameter adjustments of cotton-top tamarins (*Saguinus oedipus*, Callitrichidae) to locomotion on inclined arboreal substrates. *Am J Phys Anthropol* 135: 13-26.
- Ogiwara N, Hirasaki E, Kumakura H, Nakatsukasa M 2007: Ground-reaction-force profiles of bipedal walking in bipedally trained Japanese monkeys. *J Hum Evol* 53: 302-308.
- 岡田守彦 1983: バイペダリズムの起源を考える — ロコモーションの生機構学的解析から —. 生物科学 35: 72-88.
- 岡田守彦 1984: 直立二足歩行の前段階を考える — 霊長類による実験的アプローチ. 日本人類学会編「人類学 その多様な発展」日経サイエンス社, 東京, pp.136-147.
- 岡田守彦 1997: ヒトの起源 — バイペダリズムの獲得を中心に —. バイオメカニズム学会誌 21: 185-190.
- 岡田守彦 2004: 近藤四郎先生を偲ぶ — その足跡と業績の俯瞰から —. *Anthropol Sci (Japanese Ser)* 112: 1-8.
- Orr CM, Leventhal EL, Chivers FS, Crisco JJ 2008: Kinematics of the os centrale in *Pongo pygmaeus*: implications for the knucklewalking hominin ancestor

- hypothesis. Am J Phys Anthropol Suppl 46: 166.
- Parsons PE, Taylor CR 1977: Energetics of brachiation versus walking: a comparison of a suspended and inverted pendulum mechanism. Physiol Zool 50: 182-188.
- Patterson N, Richter DJ, Gnerre S, Lander ES, Reich D 2006: Genetic evidence for complex speciation of humans and chimpanzees. Nature 441: 1103-1108.
- Pontzer H, Wrangham RW 2004: Climbing and the daily energy cost of locomotion in wild chimpanzees: implications for hominoid locomotor evolution. J Hum Evol 46: 317-335
- Preuschoft H, Tardieu C 1996: Biomechanical reasons for the divergent morphology of the knee joint and the distal epiphyseal suture in hominoids. Folia Primatol 66: 82-92.
- Preuschoft H, Witte H, Christian A, Fischer M 1996: Size influences on primate locomotion and body shape, with special emphasis on the locomotion of 'small mammals.' Folia Primatol 66: 93-112.
- Prost JH 1965: The methodology of gait analysis and gaits of monkeys. Am J Phys Anthropol 23: 215-240.
- Prost JH 1967: Bipedalism of man and gibbon compared using estimates of joint motion. Am J Phys Anthropol 26: 135-148.
- Prost JH 1980: Origin of bipedalism. Am J Phys Anthropol 52: 175-180.
- Reynolds TR 1985: Mechanics of increased support of weight by the hindlimbs in primates. Am J Phys Anthropol 67: 335-349.
- Richmond BG, Strait DS 2000: Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. Nature 404: 382-385.
- Rook L, Bondioli L, Kohler M, Moya-Sola S, Macchiarelli R 1999: *Oreopithecus* was a bipedal ape after all: evidence from the iliac cancellous architecture. Proc Natl Acad Sci USA 96: 8795-8799.
- Rollinson J, Martin RD 1981: Comparative aspects of primate locomotion, with special reference to arboreal cercopithecines. Symp Zool Soc Lond 48: 377-427.
- Schmidt M, Fischer MS 2000: Cineradiographic study of forelimb movements during quadrupedal walking in the brown lemur (*Eulemur fulvus*, primates: lemuridae). Am J Phys Anthropol 111: 245-262.
- Schmitt D 1999: Compliant walking in primates. J Zool 248: 149-160.
- Schmitt D 2003: Evolutionary Implications of the Unusual Walking Mechanics of the Common Marmoset (*C. jacchus*). Am J Phys Anthropol 122: 28-37.
- Schmitt D, Lemelin P 2002: Origins of primate locomotion: gait mechanics of the woolly opossum. Am J Phys Anthropol 118: 231-238.
- Schmitt D, Lemelin P 2004: Locomotor mechanics of the slender loris (*Loris tardigradus*). J Hum Evol 47: 85-94.
- Schmitt D, Hanna JB 2004: Substrate alters forelimb to hindlimb peak force ratios in primates. J Hum Evol 46: 239-254.
- Shapiro LJ, Raichlen DA 2005: Lateral sequence walking in infant *Papio cynocephalus*: implications for the evolution of diagonal sequence walking in primates. Am J Phys Anthropol 126: 205-213.
- Shapiro LJ, Raichlen DA 2007: A response to Cartmill et al.: primate gaits and arboreal stability. Am J Phys Anthropol 133: 825-827
- Sockol MD, Raichlen DA, Pontzer H 2007: Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism. PNAS 104: 12265-12269.
- Stanford CB 2002: Arboreal Bipedalism in Bwindi Chimpanzees. Am J Phys Anthropol 119: 87-91.
- Stanford CB 2006: Arboreal Bipedalism in Wild Chimpanzees: Implications for the Evolution of Hominid Posture and Locomotion. Am J Phys Anthropol 129: 225-231.
- Stern JT Jr 1999: The cost of bent-knee, bent-hip bipedal gait. A reply to Crompton et al.. J Hum Evol 36: 567-570.
- Steudel K 2000: The physiology and energetics of movement: effects on individuals and groups. In Boinski S, Garber PA (eds): On the move: how and why animals travel in groups, The University of Chicago Press, Chicago, pp. 9-23.
- Steudel-Numbers KL 2003: The energetic cost of locomotion: humans and primates compared to generalized endotherms. J Hum Evol 44: 255-262.
- Stevens NJ 2006: Stability, limb coordination and substrate type: the ecorelevance of gait sequence pattern in primates. J Exp Zool 305A: 953-963.
- Taylor CR, Rowntree VJ 1973: Running on two or on four legs: which consumes more energy? Science 179: 186-187.
- Thorpe SKS, Crompton RH, Wang W 2004: Stresses exerted in the hindlimb muscles of common chimpanzees (*Pan troglodytes*) during bipedal locomotion. Folia Primatol 75: 253-265.
- Thorpe SKS, Holder RL, Crompton RH 2007: Origin of human bipedalism as an adaptation for locomotion on flexible branches. Science 316: 1328-1331.
- 富田守 1967: 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形式の存在およびその意義. 人類学雑誌 75: 120-146.
- Tuttle RH, Basmajian JV, Regenos E, Shine G 1972: Electromyography of knuckle-walking: Results of four

- experiments on the forearm of Pan gorilla. Am J Phys Anthropol 37: 255-265.
- Vereecke E, D'Août K, Clercq DD, Elsacker LV, Aerts P 2003: Dynamic plantar pressure distribution during terrestrial locomotion of bonobos (*Pan paniscus*). Am J Phys Anthropol 120: 373-383.
- Vilensky JA, Gankiewicz EVA 1989: Early development of locomotor behavior in vervet monkeys. Am J Primatol 17: 11-25.
- Vilensky JA, Larson SG 1989: Primate locomotion: utilization and control of symmetrical gaits. Ann Rev Anthropol 18: 17-35.
- Wallace IJ, Demes B 2008: Footfall patterns and peak vertical substrate reaction forces in *Cebus apella*. Am J Phys Anthropol Suppl 46: 216.
- Ward CV 2002: Interpreting the posture and locomotion of *Australopithecus afarensis*: Where Do We Stand? Year Phys Anthropol 45: 185-215.
- Wunderlich RE 1999: Pedal form and plantar pressure distribution in anthropoid primates. Ph D thesis of State Univ of New York.
- Xiang Y, John P, Yakushin SB, Kunin M, Raphan T, Cohen B 2007: Dynamics of quadrupedal locomotion of monkeys: implications for central control. Exp Brain Res 177: 551-572.
- Xiang Y, Yakushin SB, Kunin M, Raphan T, Cohen B 2008: Head Stabilization by vestibulo-colic reflexes during quadrupedal locomotion in monkey. J Neurophysiol 100: 763-780.
- 山崎信寿 1975: 計算機シミュレーションによる生物の歩行の研究. 昭和 50 年度慶應義塾大学博士論文.
- Yamazaki N, Ishida H, Kimura T, Okada M 1979: Biomechanical analysis of primate bipedal walking by computer simulation. J Hum Evol 8: 337-349.
- Young JW, Patel BA, Stevens NJ 2007: Body mass distribution and gait mechanics in fat-tailed dwarf lemurs (*Cheirogaleus medius*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*). J Hum Evol 53: 26-40.
- Young NM, Hallgrímsson B, Garland T Jr 2008: The epigenetic effect of activity level on functional integration of the limbs. Am J Phys Anthropol Suppl 46: 227.

(Summary)

Current Status and Future Prospects for Primate Locomotion Studies

Eishi HIRASAKI

Graduate School of Human Sciences, Osaka University

This article summarizes recent findings on the evolution and adaptation of primate locomotor behavior, and discusses the current status and future prospects of this field of study. Japan once led the world in this field of study, but currently the Japanese research community is not very active, partly because of the limited availability of facilities where experimental studies can be conducted. In addition, it has become more difficult to keep and breed primate species in the laboratory, especially in the last five years. By contrast, in the US and Europe, the numbers of researchers and papers in this field are increasing rapidly. This is partly because there are more facilities for experimental studies, but more importantly because they are developing various new approaches. These include sophisticated analyses of limb joint function using computer simulations based on computed tomography images and the statistical shape atlas. Collaboration with researchers in other fields of study, such as physiology, has also begun. In addition, some researchers have taken advanced kinematic apparatus to zoos to collect motion data, since zoos have many species and are now enriching the habitats of their animals. Although it is now more difficult to undertake experiments in the laboratory using living animals, there is still much that we can do. Locomotion is one of the most basic animal behaviors, and reflects both body structure and natural habitat. To discuss primate and human adaptation and evolution, information on locomotor behavior is essential. The various techniques introduced in the studies in this article will make the coming decades exciting and fruitful, and I really hope that this wave of activity spreads to Japan and reverses the recent decline of primate locomotion research.

Key words: bipedalism, evolution, gait, research trends

平崎 鋭矢 大阪大学大学院 人間科学研究科
〒 565-0871 吹田市山田丘 1 - 2
Eishi HIRASAKI Graduate School of Human Sciences, Osaka University
1-2 Yamadaoka, Suita, Osaka 565-0871 Japan
e-mail: hirasaki@hus.osaka-u.ac.jp