動物の歩行戦略を探る

西 井 淳*

要旨

ウマなど多くの多足歩行動物が移動速度に応じて歩容を変化させることは古くから多くの研究者の注意をひき、観察に基づく詳細な分類が行われて来た。一方で歩容が変化する理由についても多くの議論がなされながら、十分な説明はなされてこなかった。歩容の遷移の他にも、移動速度の変化に伴った脚の運動周期の変化等、多くの多足歩行パターンの特徴が様々な動物に共通に観察されている。このことは多足歩行パターンの選択において動物によらない共通の戦略が存在することを意味する。本稿では、多くの動物に共通に観察される多足歩行パターンの特徴を紹介し、それらが消費エネルギーの最小化という基準によって説明しうることを解説する。

1. はじめに

四本脚動物の歩容が移動速度によってウォーク、トロット、ギャロップと変化するのは、近所を散歩するイヌやネコを眺めているだけでわかるごく身近な現象であるため、古くから多くの動物学者やロボット工学者の注意をひいてきた。欧米では乗馬やダービーレースの文化の影響か、ウマの歩容への関心が高いようで、イギリス生まれの写真家 Muybridge により初めて撮影された 19 世紀末のウマの連続写真をはじめとして、歩容に関する詳細な観察・分類が行われてきた¹⁾。一方で、なぜ速度に応じて歩容が変化するのかという疑問に関しても様々な説明が試みられてきた。この疑問に対して、Hoyt と Taylor (1981)²⁾ はウマの歩行中の速度と酸素消費量の関係を調べることで、魅力的な実験結果を示した。それによると、ウマは移動コスト(単位距離当たりの消費エネルギー)を低く抑えることのできる歩容を各速度で選択している(図 1)。多くの動物はエネルギー源である餌の獲得のための移動に多くの時間を費している。エネルギー補給のための移動に必要なエネルギーを低く抑えることは重要であろう。よって「多足歩行動物の歩容は、移動コストを最小にするように最適化されている」という移動コスト最小仮説には説得力があり、Hoyt と Taylor によ

る実験結果はこの仮説を証明するものとしてしばしば紹介されてきた。しかし彼らの実験結果は、この仮説が真実であることを証明するものではなく、むしろこの仮説を検討する上での、次のような新たな疑問を提示するものである。(1) なぜウォークは遅い移動速度で、なぜギャロップは速い移動速度でエネルギー消費を抑えることができるのだろうか？(2) なぜウォークやトロット等の特定のいくつかの典型的な歩容のみが観察され、歩容間の遷移はなぜ相転移的に生じるのだろうか？言いかえると、ウォークとトロットの間間的な歩容等はなぜ観察されないのだろうか。(3) 観察される歩容は本当に消費エネルギーに基づく最適なものなのだろう

図 1 ウマの移動速度と移動コストの関係。グラフ下部の四角は、通常の移動においてウマの示す移動速度の範囲を示す。(Hoyt と Taylor (1981) より改編)

2003 年 11 月 4 日受付

* 山口大学理学部

〒 753-8511 山口市吉田 1677-1

Tel/Fax : 083-933-5691

E-mail : nishii@sci.yamaguchi-u.ac.jp

キーワード：歩容，多足歩行，エネルギー効率，最適化

うか？ 実際の動物では観察されない歩容のなかに最適解があるのではないだろうか？

速度に応じた歩容の変化が観察されるのは四本脚動物だけではない。例えばヒトは「歩く」と「走る」の2通りの歩容を示す。六本足の昆虫は大別して5通りの歩容があると報告されている³⁾。歩容以外の歩行に関する特徴についても、ヒト、ウマ、ゴキブリ、カニ、その他様々な動物に共通な特徴が多くあることが知られている。そのいくつかを以下に紹介する。

1. 脚の運動周期は移動速度とともに減少するが、ある速度からほぼ一定になる。一方遊脚時間（脚が地面に接していない時間）は速度によらずほぼ一定であるか、もしくは速度とともにやや減少する。そのため、デューティ比（各脚が接地している時間の脚の運動周期に対する割合）は移動速度とともに減っていく。言いかえると、速度とともに接地脚の本数は減っていく³⁻⁹⁾。
2. 接地歩幅（一本の脚が接地している間に胴体の進む距離、ステップ長としばしば呼ばれる。足の振り幅に近い値となる）、およびストライド長（脚の一運動周期の間に胴体の進む距離）は速度とともにやや増加するか、もしくはほぼ一定である。ただし、いずれもある速度からは増加していく^{5, 8-11)}。先に述べた脚の運動周期に関する特徴と合わせて考えると、動物は移動速度を上げるときには、一般に脚の振り幅よりも脚を動かす回転数で速度を稼いでいることがわかる。ただし高速移動時には逆に振り幅を稼ぐようになる。
3. 単位時間あたりの代謝エネルギーは移動速度に対してほぼ線形に増加する。このため移動コスト（単位距離を移動するのに必要な代謝エネルギー）は速度とともに減少し、広い速度範囲でほぼ一定の値となる（図1参照）^{2, 6, 7, 12, 13)}。ただし、ヒトはややこの特徴からはずれ、走行による高速度の移動では、歩行による低速移動に比べて移動コストが高くなる¹⁴⁾。
4. 歩容間の遷移は相転移的に生じることがしばしば観察されている。ただし、昆虫では連続的な遷移の存在も示唆されている¹⁵⁾。

このように多くの特徴が、身体形状や歩行の形態、脚の本数によらずに共通に観察されるということは、Full と Tu (1990)⁶⁾ が述べたように、歩行パターンの選択において多くの動物共通の運動戦略があることを示唆する。この戦略の有力候補として、先にも述べた「移動コスト最小化」が考えられる。動物の歩行運動が消費エネルギーに基づく最適なものであることを証明するには、実際には観察されない様々な歩行パターンを含めた探索空間内での最適解を検討する必要がある。そこで、工学的手法により最適な多足歩行パターンの検討がなされてきた。

2. 工学的手法による多足歩行パターンの検討

Kaneko ら (1987)¹⁶⁾ や Alexander ら (1980, 1992)^{17, 14)} は単純化した力学モデルを用いることにより、各関節における機械的仕事を最小にする多足歩行パターンの検討を行ったが、その結果は生体で観察される歩容の変化とは異なるものであった。これらの研究では消費エネルギーとして機械的仕事のみが考慮されたが、実際のアクチュエータにおいては熱散逸によるエネルギー消費が存在し、たとえ機械的仕事为零であっても力の発生に伴うエネルギーロスが生じる。筋肉もその例外でないが、この熱散逸項をどのように見積もるかが問題になる。筋肉が出す力と消費エネルギーの関係は生理学実験により古くから調べられており、様々な数理モデルも提案されているが、単離した特定の種類の筋細胞が強縮したときの実験データによるものがほとんどである。一方、活動する筋肉細胞の種類と数が時々刻々と変化する実際の歩行中について、関節トルクと消費エネルギーの関係を実験によって明らかにするのは困難であり、その関係はよくわかっていない。Hatze と Buys (1977)¹⁸⁾ による数値的研究によると、腕の筋肉が等尺性収縮を行うときの消費エネルギーは、力に対して非線形に増加すると考えられる。そこで筆者らは、消費エネルギーとして機械的仕事と関節トルクの二乗に比例する熱散逸を考慮することによって、移動コストを最小にする歩行パラメータの検討を行った^{19, 20)}。ただし、筋肉においては負の機械的仕事に対しても正のエネルギー消費を生じるが、その大きさは正の機械的仕事に比べて小さいので²¹⁾、負の機械的仕事は無視した。

2.1 移動コストを最小にする歩行パターン

接地している各脚にかかる床反力は、他の脚の接地状況によって時間とともに変化するが、まずは移動コストを抑える歩行中の脚運動の本質的な特徴を知るために、常に一定の値であると仮定し、一本の脚が接地・遊脚を繰り返すときの最適な歩行パラメータを求めてみた。この場合、最

図2 移動コストを最小にするデューティ比。実線は接地脚に常に一定の床反力がかかるとした場合、'x'は体重が各接地脚に均等に分散するとした場合、'o'は身体回りの力のつりあいを考慮して床反力を決定した場合を表す。いずれの場合もデューティ比の最小値は六足歩行で静歩行が可能な最小値であるとしている。(Nishii (2003) より改編)

適なデューティ比は移動速度とともに単調に減少する (図2の実線)。

歩行運動中にどのような要因でエネルギーが消費されるかを考えてみよう。遅い移動速度では、脚を動かすための機械的仕事よりも身体を支えるための関節トルク発生にともなう熱散逸が大きい。この熱散逸を抑えるためには接地脚の本数を多くして、体重を多くの脚に分散させるほうが有利になる。一方移動速度が上がるにつれ、脚を動かすための機械的仕事が大きくなる。特に遊脚時に後ろに蹴りあげた脚を前に戻し、再び後ろ向きに加速するという加減速の繰り返しに大きなエネルギーが必要になる。この消費エネルギーを抑えるには、遊脚時間をできるだけ確保して、加減速に必要な力を抑えれば良い。以上より、速度とともにデューティ比が減少する、すなわち速度とともに接地する脚の本数を少なくするという多足歩行の特徴は利にかなったものであると考えられる。また、高速移動時には、脚を振る際に足先を持ち上げれば股関節回りの脚の慣性モーメントが小さくなり、遊脚時の機械的仕事を小さくすることができる。重力に逆らった仕事とのトレードオフが生じるが、ヒトや馬が高速移動時に脚をやや身体に引きつけて振っていることは容易に観察できる。

デューティ比以外の歩行パラメータについても、その最適値の特徴が実際の歩行パターンとよく一致することが確認できた。すなわち、最適な歩行周期は移動速度とともに減少するが、最適な遊脚時間はほぼ一定になる。最適な接地歩幅およびストライド長は速度によらずほぼ一定、もしくは速度とともにやや大きくなるが、ある速度からは単調に大きくなっていく。そして最適パラメータによる歩行時の移動コストは移動速度に対する広い範囲でほぼ一定になる。

各脚への床反力は、実際には先に仮定したような時間によらない一定値ではなく、各瞬間によって変化する。脚の本数を6本として、各瞬間の各脚への床反力を、身体の前方向および回転方向の力のつりあいを考慮して計算した場合と、単純に体重を各瞬間の接地脚の本数で割ったものとした場合がそれぞれ図2の'α'と'β'である。これらの場合は興味深いことに最適なデューティ比 β は単調に減少するのではなく、いくつかの特徴的な値 ($\beta = 8, 9, 10/12$) にとどまってる。例えば $\beta = 10/12$ はウェーブゲートと呼ばれる一本ずつ脚を振る歩容に対応し、その他の値も昆虫に観察されている典型的な歩容に対するデューティ比にほぼ対応する。また昆虫の歩容の変化と同様に、最適なデューティ比の遷移も連続的に変化する場合と相転移的に変化する場合 ('α'の $v \approx 0.03\text{m/s}$) があることもわかる。すなわち、各脚にかかる床反力が各時刻において変化的であることが、特定の歩容の出現と関係があると考えられる。また、床反力の分布の違い ('α'と'β') により安定化するデューティ比の組合せが異なっている。このことから、床反力の分布に影響を与える身体形状の違いにより最適な歩容の組合せは変わりう

ると考えられる。実際昆虫は種によって観察される歩容がしばしば異なり、同じ種であっても成長段階に応じて観察される歩容が異なる場合もあることが知られている^{3, 22)}。

2.2 歩行パターンの移動コストに基づく最適性

以上のように、最適歩行パターンの特徴は実際の歩行パターンの多くの特徴とよく一致する。すなわち、多足歩行動物の歩行パターンは移動コストに基づいてよく最適化がすすんでいると考えられる。速度とともに歩容が変化する本質的な理由は、身体を支えるために生じる熱散逸と、脚を振るための機械的仕事のバランスが移動速度によって変化すること、そしてこれらのコストのデューティ比に対する依存性が互いに異なることにある (図3)。生体は移動の際、両者の谷間の移動コストが小さい速度領域を選んでいられる。移動速度に応じて最適な歩行パラメータを選択することによりこの速度領域は広がる。これが、多くの歩行動物の移動コストが広い速度範囲でほぼ一定になっており、そこで歩容の遷移が観察される理由であろう。大型哺乳動物の高速の走行においては、腱や靱帯の弾性成分が消費エネルギーの軽減に寄与していることが示唆されている^{23, 24)}。このことは筋骨格系における負の機械的仕事が弾性エネルギーとして蓄えられることを意味する。先の計算においては筋骨格系の弾性要素は考慮していないが、弾性要素が存在してもエネルギーの散逸がある限り、脚を動かすための仕事と身体を支えるために生じる熱散逸を補うためのエネルギーの供給が必要である。したがって弾性成分を考慮しても、最適な歩行パターンの特徴に関して本質的な違いは生じないと考えられる。

3. 多足歩行パターンは移動コスト最小化に基づく最適解か?

前節で、「多足歩行動物の歩行パターンは移動コストに基づいて非常によく最適化がすすんでいると考えられる」と述べたところであるが、歩行パターンは一体どの程度まで移動コストに基づいて最適化されているのだろうか?

Shikら(1966)²⁵⁾による有名な除脳猫による歩行実験等により、様々な脊椎動物について歩行等の基本的な運動パターンが脊髄内に存在する中枢神経系 (Central Pattern Generator, CPG) によって制御されていることが示唆されてきた。前節

図3 歩行における移動コストの要因

で、歩容間の遷移が相転移的に生じることが移動コストに基づく最適化の結果であることを示唆する結果を紹介したが、実際に観察される歩容の変化はC P G等の神経系による制御の結果である。では、神経系に制御された結果として観察される歩容の遷移は、移動コストに対して最適な歩容の遷移と一致するのだろうか？もし両者に異なる点があるならば、その理由は何であろうか？

ウマに様々な負荷をかけた場合の歩容の遷移を調べたTaylorら(1991)²⁶⁾の実験によると、ウマのトロットからギャロップへの遷移は脚の筋骨格系にかかる負荷がある臨界値をこえるときに生じ、移動コストはその遷移によりかえって悪くなると報告されている。その理由については二つの可能性が考えられる。第一は、神経系による歩容のスイッチングが、筋骨格系等の負荷に基づいて起きるようにプログラム化されている可能性である。ウマは通常、各歩容において移動コストが最小になる移動速度付近を歩行速度に選んでおり、歩容の遷移する速度付近で定常的に移動することはない(図1)²⁾。このように移動速度を限定する場合、歩容の遷移する速度付近では厳密に移動コストの最適化を行う必要は低いと考えられる。また、常に移動コストを最適にする歩容を計算・実現するよりも、腱の張力受容器等により得られる負荷の値をトリガーとして歩容遷移を決定するほうが神経メカニズムも単純なものですむであろう。第二には、FarleyとTaylor(1991)が述べるように、筋骨格系にかかる負荷をある値以下に抑えることによって、身体への過剰な負荷による障害を避けている可能性が考えられる。ただ、通常の歩容遷移を決定する負荷の臨界値が、身体への障害を引き起こすと判断するべき値であるかは、考察の余地がある。

いずれにせよ歩行パターンの選択基準においては、移動コスト最小化基準に加えて、歩容制御の神経系による拘束や身体を守るための拘束条件等も加えて考えていく必要がある。したがって、今後は多足歩行パターンに関して、一体どの程度まで移動コストによる最適化が進んでいるのか、またどのような部分に別の拘束条件が存在するのか、拘束条件の動物の種等による違いはあるのかを探っていく必要がある。また、各移動速度に対して適切な接地歩幅等の歩行パラメータを、どのような神経メカニズムで決定・実現しているかも興味深い問題である。

4. おわりに

そもそも筆者が歩行パターンの解析をはじめたのは、歩行の学習・制御に関わる神経系に興味をもったのがはじまりであった。神経系にだけ注目していると、「○○細胞が興奮した結果脚が動く」といった形式の、神経系の最終出力として観察される運動をそのまま最終目的とした説明になってしまいがちである。単に移動を実現すればよいのであれば脚の動かし方には無数の可能性があるが、観察される運動はそこからなんらかの基準(拘束条件)に基づいて選

ばれたものである。よって神経系による歩行実現のプロセスを理解するには、神経系自体を見るだけでなく、神経系が実現しようとしている歩行とは一体どのようなものか、その歩行戦略(拘束条件)を明らかにする必要があると感じたのが歩行解析をはじめたきっかけであった。実際、歩行がどういう意味で最適化されているのかという問題は、神経系による学習・制御における大目標を問う問題であり、その計算アルゴリズムの根幹に関わることである。そこで歩容について調べてみると、古くから観察データの蓄積はあるにも関わらず、歩容の変化する理由については明確な答がなかなか見当たらない。案外身の回りにも謎はまだまだあるものだ改めて感じたものである。

そうして始めてみた生体運動の最適性の検討は、実際の動物を用いた生体計測実験と、得られたデータを最適性という視点でまとめあげるための理論的アプローチの両者が必要になる。また、数理モデルによる解析により、歩行中の各瞬間におけるエネルギー消費がどの部分でどのような理由で生じているかといった、生体計測実験では困難な詳細の分析も行うことが出来る。このように運動解析は、計測実験と理論的予測・解析とがお互いに補いあって研究を進めることができ、さらに神経系における計算アルゴリズムの基本設計にも触れることのできる大変面白い研究分野だと思うことしきりである。

参考文献

- 1) McMahon, T. A.: "The role of compliance in mammalian running gaits", *J Exp Biol*, 115, 263-282, (1985).
- 2) Hoyt, D. F. and Taylor, C. R.: "Gait and the energetics of locomotion in horses", *Nature*, 292, 16, 239-240, (1981).
- 3) Wilson, D. M.: "Insect walking", *Ann Rev Entomo*, 11, 103-122, (1966).
- 4) Heglund, N. C. and Taylor, C. R.: "Speed, stride frequency and energy cost per stride: How do they change with body size and gait", *J Exp Biol*, 138, 301-318, (1988).
- 5) Cavanagh, P. R. and Kram, R.: "Stride length in distance running: velocity, body dimensions, and added mass effects", *Medicine and Science in Sports and Exercise*, 21, 467-479, (1989).
- 6) Full, R. J. and Tu, M. S.: "Mechanics of six-legged runners", *J Exp Biol*, 148, 129-146, (1990).
- 7) Full, R. J., Zuccarello, D. A. and Tullis, A.: "Effect of variation in form on the cost of terrestrial locomotion", *J Exp Biol*, 150, 233-246, (1990).
- 8) Ting, L. H., Blickhan, R. and Full, R. J.: "Dynamic and static stability in hexapedal runners", *J Exp Biol*, 197, 251-269, (1994).
- 9) Hoyt, D. F., Wickler, S. J. and Cogger, E. A.: "Time of

- contact and step length: The effect of limb length, running speed, load carrying and incline", *J Exp Biol*, 203, 221-227, (2000).
- 10) Blickhan, R. and Full, R. J.: "Locomotion energetics of the ghost crab: II. mechanics of the center of mass during walking and running", *J Exp Biol*, 130, 155-174, (1987).
 - 11) Kram, R. and Taylor, C. R.: "Energetics of running: a new perspective", *Nature*, 346, 19, 265-267, (1990).
 - 12) Taylor, C. R., Heglund, N. C. and Maloiy, G. M. O.: "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*, 97, 1-21, (1982).
 - 13) Roberts, T. J., Kram, R., Weyand, P. G. and Taylor, C. R.: "Energetics of bipedal running, I. metabolic cost of generating force", *J Exp Biol*, 201, 2745-2751, (1998).
 - 14) Alexander, R. M.: "Exploring biomechanics", W. H. Freeman and company, (1992).
 - 15) Kozacik, J. J.: "Stepping patterns in the cockroach, *Periplaneta Americana*", *J Exp Biol*, 90, 357-360, (1981).
 - 16) Kaneko, M., Tachi, S., Tanie, K. and Abe, M.: "Basic study on similarity in walking machine from a point of energetic efficiency", *IEEE J Robotics and Automation*, RA-3, 1, 19-30, (1987).
 - 17) Alexander, R. M., Jayes, A. S. and Ker, R. F.: "Estimation of energy cost for quadrupedal running gaits", *J Zool Lond*, 190, 155-192, (1980).
 - 18) Hatze, H. and Buys, J. D.: "Energy-optimal controls in the mammalian neuromuscular system", *Biol Cybern*, 27, 9-20, (1977).
 - 19) Nishii, J.: "Legged animals select the optimal locomotor pattern based on energetic cost", *Biol Cybern*, 83, 435-442, (2000).
 - 20) Nishii, J.: "An analytical study of the cost of transport for legged locomotion", *Proc of 2nd Int Symp on AMAM, CD-ROM*, (2003).
 - 21) Ma, S. and Zahalak, G. I.: "A distribution-moment model of energetics in skeletal muscle", *J Biomech*, 24, 1, 21-35, (1991).
 - 22) Graham, D.: "A behavioural analysis of the temporal organisation of walking movements in the 1st instar and adult stick insect (*Carausius morosus*)", *J Comp Physiol A*, 81, 23-52, (1972).
 - 23) Alexander, R. M. and Bennet-Clark, H. C.: "Storage of elastic strain energy in muscle and other tissues", *Nature*, 265, 114-117, (1977).
 - 24) Alexander, R. M.: "Tendon elasticity and muscle function", *Comp Biochem and Pysiol Part A*, 133, 1001-1011, (2002).
 - 25) Shik, M. L., Severin, F. V. and Orlovsky, M. N.: "Control of walking and running by means of electrical stimulation of the midbrain", *Biophysics*, 11, 659-666, (1966).
 - 26) Farley, C. T. and Taylor, C. R.: "A mechanical trigger for the trot-gallop transition in horse", *Science*, 253, 306-308, (1991).

西井 淳 (にしい じゅん)

1992 年東京大学大学院工学系研究科計数工学専攻修士課程修了。1996 年博士 (工学)。1992 年東京大学工学部助手。その後理化学研究所基礎科学特別研究員を経て、現在山口大学理学部助教授。主として生体の運動制御・学習のモデルや生体運動の最適性の検討を行っている。計測自動制御学会、電子情報通信学会各会員。