

# ヒトおよびテナガザルにおける樹上二足運動の分析から探る 人類の直立二足歩行の進化

藤原 峻宇

## 序論

ヒトは完全に地上環境に適応した特異的な霊長類種であり、地球上で唯一直立二足歩行を行う。ヒトの直立二足歩行は人類進化の過程で獲得したと考えられており、これまで様々な仮説や現生類人猿の身体モデルによってその前段階となる運動様式について推定されてきた。様々な仮説の中でも比較的近年に提唱された仮説である樹上二足歩行仮説について本研究では注目した。この仮説では、オランウータンが細い樹枝上で二足歩行を行う際にヒトのように大きく後肢を伸展することや crown hominoid の形態から体幹直立性を有していた可能性から、ブラキエーションから二足立位までの連続性の一部として初期人類は樹上二足歩行を行っていた可能性が推測された。さらに、初期人類の化石骨より、人類は生息環境を樹上から地上へと移しつつ、二足歩行頻度が増加することによって直立二足歩行を獲得したと考えられた。また、現生霊長類が樹上および地上で行う四足歩行運動解析に関する先行研究や類人猿およびヒトの大腿骨形態より、支持基体環境の変化によって必要となる二足歩行中の前額面内での運動調節はヒト特有の形態を獲得する上で重要であると考えられた。しかし、今日の化石研究は形態の経時代的变化の記述が中心となっており、初期人類種間の形態学的差異の原因については全く明らかにされていないのが現状である。そこで本研究では、ヒトとシロテナガザルが行う樹上および地上二足歩行を種ごとに支持基体条件間で比較し、両種に共通する運動変化と異なる運動変化を解明することによって、① *Ardipithecus* と *Australopithecus* に必要とされたであろう樹上および地上二足歩行間の運動変化の解明、② ヒトおよび *Australopithecus* に特有な膝関節形態の獲得機序の解明、の二つを目的とした。両種に共通する支持基体条件間での運動変化は、原始的な形態とヒト的な形態を併せ持っていた初期人類においても必要とされた可能性がある。一方、種間で異なる支持基体条件間での運動変化は種間における形態や適応の違いを反映し、生息環境や形態の変化の原因となるだろう。

## 第2章

これまで行われてきた樹上二足歩行の運動学および運動力学的戦略に関する先行研究には主に2つの問題点がある。1 つ目として、これまでのテナガザルの樹上二足歩行に関する知見は矢状面内の域を出ておらず、樹上二足歩行における前額面・水平面内での運動調節についてはこれまでどの種においても知られていない。2 つ目として、樹上二足歩行中に行われる運動力学的戦略についてはこれまでどの種においても全く知られていない。そこで本研究では、テナガザルのポール上および平地上で行う二足歩行を運動学的かつ運動力学的に計測して三次元的に解析して支持基体条件間で比較し、樹上と地上の変化に応じて必要となる運動学および運動力学的戦略を解明することを目的とした。

対象動物はシロテナガザル1個体とした。ポール上および平地上で行われる二足歩行を、支持基体を囲むように設置された8台のビデオカメラで撮影し、映像データを用いて左右ストライドにおける全身の身体標点の三次元座標値を取得した。得られた各点の三次元座標値にローパスフィルタをかけて時間再分割し、平均速度、ストライド長、Duty 比、歩隔、ストライド頻度、重心位置、重心の高さ、重心の左右変位および可動域、重心と右足部の左右方向距離、体幹および後肢(下肢)関節角度を算出した。運動計測と同時に床反力計を用いて、左後肢立脚期における支持基体反力も計測した。三軸方向の支持基体

反力データを用いて、支持基体反力上下方向成分の最大値、左右方向成分の可動域、接地時間、力積を算出した。

テナガザルは非対称な歩行を行うことが示唆されたため、支持基体条件間における運動変化は主に左右ストライドに共通したパラメータに着目した。時空間パラメータは、ポール条件で歩隔が有意に小さく、Duty 比および接地時間はポール条件で小さい傾向を示した。矢状面内にて骨盤はポール条件で立脚期を通して前傾角度が大きい傾向を示し、重心の支持基体への接近と支持基体反力上下方向成分の最大値の増加に寄与することが示唆された。股関節はポール条件で初期接地および立脚中期に屈曲角度が大きかった。膝関節はポール条件で立脚中期に屈曲角度が大きく、立脚後期に伸展角度が大きかった。前額面内にて股関節はポール条件で立脚中期に内転角度が大きく、膝関節は同時期に外反角度が有意に大きかった。重心の左右変位の波形は条件間で変化し、ポール条件では立脚中期に遊脚側へ変位した。またポール条件で、足部の把握に伴う、支持基体の長軸まわりに働くトルクの生成が重心の左右変位に影響し、支持基体反力左右方向成分の可動域の増加を引き起こした可能性が示唆された。重心と右足部の左右方向距離は平地条件では初期接地から立脚中期にかけて徐々に重心が立脚側に変位したが、ポール条件では初期接地時から立脚期を通して重心が立脚側に維持した。

### 第 3 章

初期人類や非ヒト霊長類の大腿骨や足部形態に基づくと、ヒトや *Australopithecus* が有する外反膝や足部形態は、人類進化史において特殊化してきたことが伺える。また第 2 章より、外反膝や足部形態の特殊化は支持基体条件の変化と関連することが推察される。しかし、比較的原始的な形態を持つ類人猿の一種である、テナガザル以外の霊長類が行う樹上二足歩行運動戦略については全く知られていないのが現状である。そこで本研究では、外反膝を有し、足部把握性を欠いた唯一の現生霊長類であるヒトがポール上および平地上で行う二足歩行を運動学的かつ運動力学的に計測して三次元的に解析して支持基体条件間で比較し、樹上と地上の変化に応じて必要となる運動学的および運動力学的戦略を解明することを目的とした。

被験者は成人男性 4 名とした。ポール上および平地上で行われる二足歩行を、支持基体を囲むように設置された 8 台のモーションキャプチャカメラで撮影し、右ストライドにおける全身の身体標点の三次元座標値を取得した。得られた各点の三次元座標値にローパスフィルタをかけて時間再分割し、平均速度、ストライド長、Duty 比、歩隔、ストライド頻度、重心位置、重心の高さ、重心の左右変位および可動域、重心と右足部の左右方向距離、体幹および後肢(下肢)関節角度を算出した。運動計測と同時に床反力計を用いて、左後肢立脚期における支持基体反力も計測した。三軸方向の支持基体反力データを用いて、支持基体反力上下方向成分の最大値、左右方向成分の可動域、接地時間、力積を算出した。

本研究の結果、時空間パラメータや重心の高さ、重心の左右変位、関節角度は支持基体の太さに比例、あるいはポール条件と平地条件にて有意な差が得られた。一方、運動力学的変化は、パラメータによって異なる結果が示された。具体的に、支持基体反力上下方向成分の最大値の second peak と接地時間は支持基体の太さに比例、あるいはポール条件と平地条件にて有意な差が得られたが、最大値の first peak は支持基体条件によって変わることが示唆された。しかし俯瞰すると、支持基体反力上下方向成分の最大値、左右方向成分の可動域はポール条件で小さく、接地時間は大きいことが示された。また力積は条件間で有意差が得られ、立脚期を通して速度を一定にすることが今後の課題として挙げられた。

## 総合論議

ヒトとテナガザルのポール上二足歩行において共通した運動学的変化が確認された。具体的には歩隔および重心の左右変位の可動域が小さい、重心が立脚期を通して支持脚上に維持、立脚後期の骨盤回旋角度および1ストライドの骨盤回旋角度の可動域が大きい、遊脚期における遊脚肢の遊脚側への振りだし、が両種に共通して見られた。これらの運動学的変化は樹上二足歩行への適応の一つである可能性があり、初期人類もまた樹上を二足で移動する際に必要とされたのかもしれない。

一方で、ヒトとテナガザルで異なるポール上二足歩行戦略も見られ、その大きな特徴が前額面内における股関節および膝関節角度であった。ヒトとテナガザルの結果から、ヒトは形態的に膝を外反、テナガザルは運動変化によって膝を外反することで膝と足部を重心線に近づけて樹上二足歩行を実現することが分かった。さらに、ヒトは生後、二足歩行頻度が増加することによって大きな顆角を獲得することが示唆されている。以上より、ヒトの外反膝の獲得には二足歩行頻度が重要である可能性が考えられた。また、支持基体環境に注目すると、テナガザルは地上二足歩行中に膝の外反がなく、歩隔や重心の左右変位が大きいことが第2章で示唆され、テナガザルの地上二足歩行はエネルギー効率が低いと考えられた。したがって、外反膝を有していなかった初期人類もまた、テナガザルのように地上二足歩行はエネルギー効率が低かった可能性が考えられたが、彼らは生息環境を樹上から徐々に地上へと移し、開放的な草原地帯での生活や食料および子供の運搬といった選択圧によって二足歩行が好まれ、頻度が増加したと推測された。これらを踏まえて、「人類は生息環境を樹上から地上へと移しつつ、二足歩行頻度が増加する中で外反膝を獲得した」という新たな仮説が立てられた。(生物人類学)