

直立二足歩行の起源について（渡辺毅氏）に対するコメント

大 島 清（京大・霊長研）

渡辺氏は直立二足歩行の起源に関するお話の中で、Overhage の 8 項目の要因を挙げられた。その 4 番目に De Snoo の論文の引用がある。これを直訳すれば De Snoo は無蠕動の子宮への方向を示していることになる。これは専門的にみて大変興味ある見解である。

これが高等な霊長類ほど子宮に蠕動性がないというならば、結論から云って、誤りである。

魚類にはじまり哺乳類のネズミ、ウサギ、イヌ、ウマなどの子宮は開腹すれば肉眼でそれと分るくらい激しい蠕動運動を示している。サルの子宮が肉眼でみてはっきり動いているかどうか、私はまだ不幸にして機会がないので知らぬ。ヒトの子宮体はなるほど卵管は動いていても肉眼では動いているようには見えない。然し、それが無蠕動であるとはいえない。De Snoo の論文は今から半世紀以上前のものであるから、その頃、子宮運動をヒトや類人猿でみた人はいないのであろう。ヒトもサルの子宮もトランスデューサーを使って、収縮運動を記録すると、性周期にともなって強弱はあるが、1 分間に 1 回ぐらいの自動収縮のあることが今では分っている。これは広い意味で peristalization と云えるので、De Snoo の hypothesis は厳密には間違いと云うことができる。むしろ、私にとって関心の深いのは、二足直立歩行に際して起きたであろう分娩様式の変化に対してである。妊娠したニホンザルを開腹してみた限りでは、子宮の支持組織、とくに円靭帯組織がヒトに較べて貧弱であると思う。四足歩行のニホンザルと二足歩行のヒトで、こんなところに差異があることはないのだろうか。

直立二足歩行の起源について

——霊長類歩行における四肢運動様式

および肢の床に及ぼす力の観察から

富田 守（お茶の水女子大・家政）

1. はじめに

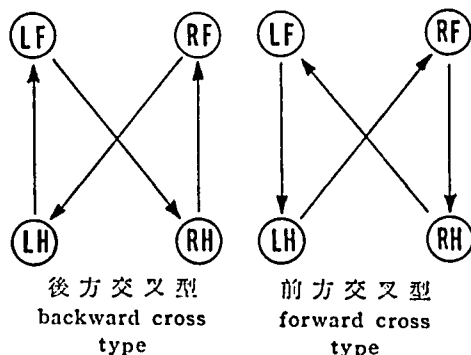
直立二足歩行の起源に関する問題の人類学で占める重要性は強調しすぎることはない。またこの問題について今日まで提出された多くの仮説についても特にここでくり返す必要のないほど多くの書物に書かれている。私は直立二足歩行の起源についてどの説が最も正しいかを論ずる以前に、まだまだ霊長類歩行（ヒトをも含めた）そのものについてもっと理解を深めるべきであると考えて

いる。すなわち現在最も必要とされるのは基礎的研究の積み重ねであり、データであるとする。その一部として私がこれまで調べてきた四肢運動様式および肢の床に及ぼす力のデータをここに提出したい。

2. 歩行における四肢運動様式について

歩行においてはむしろ動物の全身が運動に参加しているが、しかし四肢の発達した動物では四肢の運動が最も著明であるので、歩行においては四肢の運動が特に詳しく調べられる。歩行における四肢運動は左右前肢の前後交互運動と左右後肢の前後交互運動から成り立つと考えてよいが、四肢全体としてその運動をみる場合の一つの観点として、四肢の運び順序をみる方法により最も単純明快な四肢運動様式の把握が出来る。

古く Muybridge (1899) が多数の動物について連続写真法によって四肢の運び順をみているが、霊長類ではわずかにヒヒのみが記載されており、この時点ですでにヒヒの四肢の運び順が他の四足動物のそれとは逆の運び順であることが指摘されている。その後この事実についてはさして問題の展開がなく、Magne de la Croix (1936) がフクロネズミがヒヒと同様な歩行様式をとることを記載した他は、Howell (1944) がこのヒヒの運び順にふれている程度である。ところが比較的最近になって霊長類の歩行の四肢運び順が他の一般四足動物のそれとまったく逆のパターンであることが注目され広く研究されるようになった。すなわち、江原 (1964)、Hildebrand (1967)、岩本・富田 (1966)、Prost (1964, 1965, 1969, 1970)、Prost and Sussman (1969)、富田 (1964, 1966, 1967a, 1967b) などにより霊長類で発見されたこの歩行様式が霊長類に特徴的なものであること（むしろ例外はある）がますます明らかになってきたのである。岩本・富田 (1966) はこの霊長類に特有な様式を



第1図 LFは左前肢、RFは右前肢、LHは左後肢を示す。また、矢印をたどった各肢が次々と運動することを示す。互に反対側の前後肢を結ぶ矢印の向きから歩行型の名称がつけられた。

第 1 表

(Suborder)	(Family)	(Subfamily)	
Prosimii	Lemuridae	Lemurinae	Lemur mongoz
Anthropoidea	Cebidae	Cebinae	Cebus (Capuchin monkey)
		Atelinae	Lagothrix lagotricha (Humboldt's woolly monkey) Ateles paniscus (Black spider monkey) Ateles geoffroyi
	Cercopithecidae	Cercopithecinae	Cercopithecus diana (Diana monkey) Cercopithecus l'hoesti (L'Hoest's guenon) Cercopithecus mitis (Sykes' monkey) Cercopithecus mona (Mona guenon) Cercopithecus galeritus (Agile mangabey) Cercopithecus patas (Patas monkey) Cercocebus torquatus Cercocebus atys (Sooty mangabey) Cynopithecus niger (Black ape) Macaca fuscata (Japanese macaque) Macaca irus (Crab-eating macaque) Macaca nemestrina (Pig-tailed macaque) Macaca radiata (Bonnet monkey) Macaca silenus (Lion-tailed macaque) Macaca sinica (Toque monkey) Macaca maura (Moor monkey) Macaca speciosa (Red faced monkey) Macaca mulatta (Rhesus monkey) Papio leucophaeus (Dril) Papio sphinx (Mandrill) Papio cynocephalus (Yellow baboon) Papio doguera Papio hamadryas (Mantled baboon)
			Colobus badius (Red colobus) Presbytis pileatus (Capped langur)
	Pongidae	Ponginae	Pan (Chimpanzee)

「前方交叉型」(forward cross type) と名づけ、他の一般四足動物に普遍的なパターンを「後方交叉型」(backward cross type) と名づけている。これを第1図に示す。

また多くの霊長類について前方交叉型の歩行様式をとることが8ミリまたは16ミリの高速シネカメラによって確認された。それらを第1表に示す。

ツバイについては最近後方交叉型であることが岩本・富田(1972)によりわかった。また、スローロリスが後方交叉型であるのは興味深い。これまで Hildebrand(1967)がかなり広範囲な観察結果を記載しているが、まだまだ霊長類の多くの種についての観察が今後に期待される。

ところで、完全に二足であるヒトでも歩行の際には左右上肢の前後交互運動が下肢の運動に参加しており、互に対側の上下肢の協同運動がみられるわけであるが、映画ではわからない細かい筋活動を筋電図を用いて調べてみると、その筋活動様式から考えて互に対側の上下肢の運動の time delay は非常にわずかではあるがやはり四肢運動順序パターンは前方交叉型と考えられることがわかった。(富田, 1967b)

こうしてヒトの歩行と他の霊長類の歩行との間に二足と四足の違いはあっても四肢の運動順序の点では共通性がみられるのであり、この歩行の四肢運動様式の観点からはむしろ霊長目と他の目との間にギャップが存在すると言えよう。この原因を私は霊長目の他の目とはちがう

特徴の内に求めたいと思う。Muybridge (1899) がサルは木によじのぼることに注目し、Prost (1965, 1969) もまた身体構造の力学的特性や霊長類が樹上生活者であること等に原因を求めているが、どうもそのあたりにやはり問題の核心があるのかもしれない。しかし1972年の現在、この点の解決はまだなされていない状態である。やはり仮説はあってもその仮説をためす実験が不足しているからかもしれないと私は考えている。従ってさきに述べた多くの観察の必要のほか、さらに多くの実験の必要性をつけ加えたい。

3. 四足姿勢における前後肢別体重分布について

Gray (1944), Howell (1944), 久合田 (1932) らに述べてあるように、一般に四足哺乳動物については重い頭胸部を支えるために体重が後肢よりも前肢により多くかかる。霊長類については、岩本・富田 (1966) はニホンザルを使って四足位における前後肢への体重分布を調べ、前肢：後肢=38：62の平均値を得た。これらの値を第2表に示す。このように、ニホンザルでは他の四足哺乳動物とは逆に後肢のほうでより多くの体重を支えることが示され、サルにおける前肢の解放傾向と後肢の体支持機能の強化傾向の存在が考えられた。

第 2 表

	Fore limbs %	Hind limbs %
Monkey (岩本・富田, 1966)	38	62
Horse (久合田, 1932)	55	45
" (Howell, 1944)	56	44
Dog (富田, 1967)	60	40

乳動物とは逆に後肢のほうでより多くの体重を支えることが示され、サルにおける前肢の解放傾向と後肢の体支持機能の強化傾向の存在が考えられた。

4. 歩行中の肢の床に及ぼす力の測定

肢の床に加える力の記録はふつう、垂直方向、水平前後方向、水平左右方向の3種の分力にわけて記録される。ヒトの二足歩行における足の床に及ぼす力の分析に関する研究は Elftman (1939), Saunders et al. (1953), Harper et al. (1961), 林原他 (1965), 高橋他 (1965), 松本 (1966), Endo et al. (1969) 等数多くあり、一方哺乳動物については、Manter (1938) がネコ, Barclay (1953) がイヌ、ヤギ、ヒツジについて調べている。私は (富田, 1967a 参照) ヒト、イヌのほか、他の霊長類についてもブタオザル、ウーリーモンキー、チンパンジー、オランウータン各一頭ずつについて調べた。肢の床に及ぼす力を記録する歩行台は高橋他 (1965), Endo et al. (1969) に使用された台と同一のものであり、その設計、特性などの方法に関する記載は Endo et al. (1969) を

参照されたい。なお、実験に際して現在帝京大学医学部法医学教室におられる木村賛助教授の協力を得た。ここに一言お礼申し上げたい。

得られた記録を第2図および第3図に示す。第2図はイヌ、ブタオザル、ウーリーモンキー、チンパンジーの四足歩行の際の肢の床に及ぼす力の経過を示している。また第3図はオランウータン、チンパンジー、ヒトの二足歩行の際の肢の床に及ぼす力の記録である。以上各記録に示された特徴を比較し要点を述べる。

a. 四足歩行について (第2図参照)

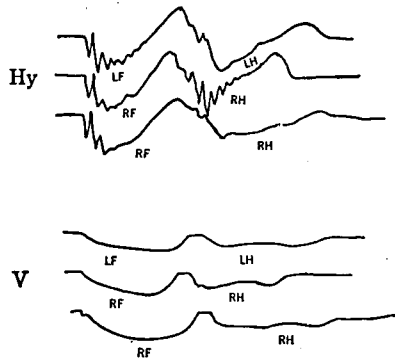
イヌでは水平前後方向の力 H_y と垂直下方向の力 V ともに前肢のほうが後肢より大きく、また前肢と後肢の V の経過にはちがいがあ。これは他の哺乳類でのデータと一致する。これに対して霊長類では、垂直方向の力 V については前肢より後肢がわずかに大きい場合が多く、イヌと逆であると考えられ、また水平方向の力 H_y の経過はウーリーモンキーでは全体の形は前肢より後肢がやや大きい点の他は比較的イヌのものと似ている。ブタオザルとチンパンジーではイヌやウーリーモンキーと異なり同側前後肢の接地期が多少重複している。この重複期の各肢の及ぼす力の大きさはよくわからない。

前肢の後方向へのけりの力と後肢の前方向へのブレーキの力とが打消し合っているが、ブタオザルでは前肢のけりの力は小さいようで、後肢のブレーキの力がかかなりあらわれている。チンパンジーでは前肢のけりの力と後肢のブレーキの力が割合近い大きさではないか、それでかなり互に打消し合っているのではないかと考える。ブタオザルとチンパンジーにおいて前肢の接地期の大きな部分は前方向の力で占められる。また、後肢についてはブタオザルでは前方向の力と後方向の力の期間が同じ位あるが、チンパンジーでは後方向の力の期間のほうが長い。従ってブタオザルは前肢の使い方がウーリーモンキーと異なり、後肢の使い方は同じようであるが、チンパンジーは前肢後肢ともにウーリーモンキーと異なることになり、三種の霊長類がウーリーモンキー、ブタオザル、チンパンジーの順で変化が大きくなると考えられる。

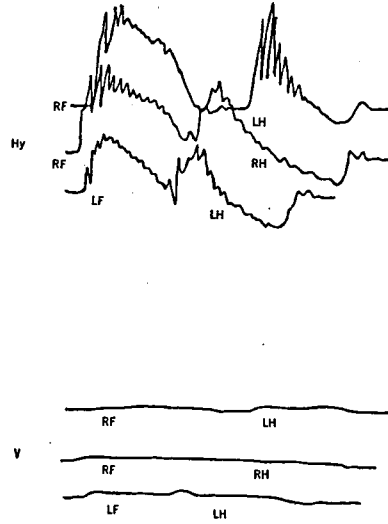
b. 二足歩行について (第3図参照)

垂直下方向への力 V の経過に関しては、力の加わりはじめと終りの曲線がヒトでは急激なのに類人猿では比較的ゆるやかであること、また、中央部ではヒトは二山性であり、チンパンジーはヒトのものに似る。オランウータンでは不規則に波打っており、これはヒトがきわめてゆっくりとおずおずと歩いた時の形に多少似ている。水平前後方向の力 H_y に関しては、三者とも前方向の力のピークの高さより後方向の力のピークの高さのほうがやや大きい、ヒトの H_y が前方向から後方向へと変化するしかたは曲線の形が上に凹であり、ゆっくりと推進の

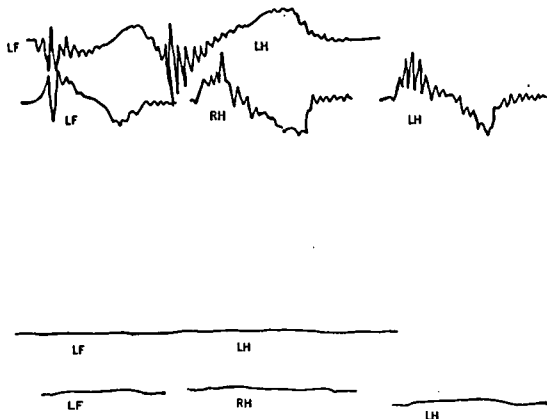
Dog ♂ 15kg



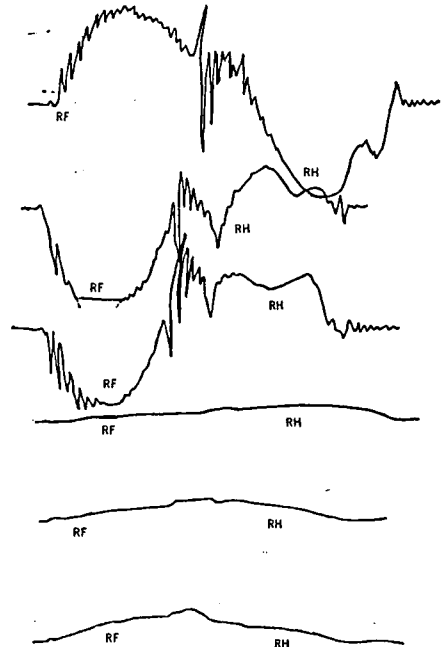
Pigtailed monkey ♀ 3~4kg



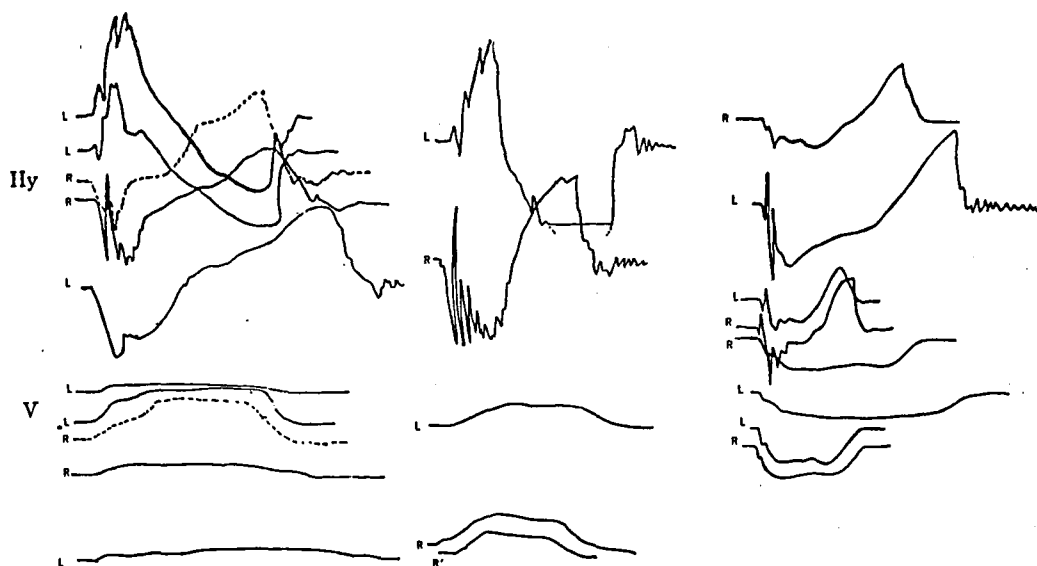
Woolly monkey ♀



Chimpanzee ♀ 16kg Quadrupedal



第2図 イヌ、ブタオザル、ウーリーモンキー、チンパンジーの四足歩行の際の肢の床に及ぼす力の記録である。Hy, V はそれぞれ水平前後方向の力、垂直下方向への力をあらわす。LF, RF, LH, RHはそれぞれ左前肢、右前肢、左後肢、右後肢をあらわし、台に接地した肢を示す。Hy では最初の山または谷が前方向への力を示しその反対方向への曲線が後方向への力をあらわす。Vでは山または谷いずれも垂直下方向への力をあらわしている。なお Hy の一番上の曲線とVの一番上の曲線、Hy の二番目の曲線とVの二番目の曲線、Hy の三番目の曲線とVの三番目の曲線がそれぞれペアとなって、同一歩行時の同一肢の力の水平、垂直方向の力を示している。各データの時間的経過は左から右へと進む。



第3図 オランウータン、チンパンジー、ヒトの二足歩行の際の足の床に及ぼす力の変化を示す。Hy は水平前後方向の力、Vは垂直方向の力、L、Rはそれぞれ左足、右足をあらわし、Hy の一番上のLとVの一番上のLがペアになり、Hy の二番目のLとVの二番目のLがペアになるというふうに、順次 Hy とVのペアが出来、その各々のペアが同一の肢の接地時の床に及ぼす力の垂直方向と水平前後方向の力をあらわす。波の上下方向が不揃いだが、Hy では最初の山または谷の方向が前方方向への力であり、次の谷または山が後方向への力をあらわす。Vでは山または谷が垂直下方向への力を示す。時間経過は左から右へと進む。

力が強まってピークに達するパターンを示すが、類人猿では逆に上に凸な形で支持期の比較的早期から強い推進の力が加わって次第に弱まりながらピークに達するパターンを示している。

またヒトでは前方の力が加わっている期間が割合長く後方向の力の期間が短いのにに対し、類人猿では逆の関係、すなわち前方に力が加わっている期間が短かく後方向への力が加わっている期間が長い。このことは上述したように類人猿では早くから後方向への力が強まることと関連するのであろう。ヒトと類人猿の力の経過のパターのちがいはおそらく身体の解剖学的構造、肢の関節角度変化の経過や筋活動様式などのちがいと関連しているであろう。

以上のことから、Vの経過からみてイヌなど一般四足哺乳類と霊長類の体支持機能の前後肢間の分化が異なる方向におこなわれていること、すなわち霊長類では体重支持機能は後肢のほうが優位であることが考えられる。また、水平方向の力 Hy の経過から霊長類内でさらに前後肢の機能分化が進むことが示唆された。

5. ま と め

歩行における四肢運動様式を四肢の運び順パターンで見ると霊長類と他の四足動物との間にちがいがあり、互に

まったく逆のパターンをとる。この点ヒトも霊長類のパターンをとる。

また、体重支持様式も霊長類は後肢でより大きな体重を支持していることがわかり、前肢でより大きな体重を支持する他の四足哺乳類と異なることが示された。また水平方向の力のパターンも前後肢の歩行における機能分化の程度が種により異なることを示唆する。ヒトの二足直立は霊長類の内での後肢体重支持の傾向が極端まで進んだものと考えたい。従ってヒトの直立二足歩行の起源は霊長類の持つ特性のなかにもともとあると考える。いずれにせよ、今後も歩行に関する多くの観察と実験が心要とされるであろう。

文 献

- Barclay, O. R. (1953) : Some aspects of the mechanics of mammalian locomotion. *J. Exp. Biol.* 30 : 116-120.
- 江原昭善 (1964) : 「直立二足歩行」への道程Ⅳ。科学読売 8月号 : 68-74。
- Elftman, H. (1939) : The force exerted by the ground in walking. *Arbeitsphysiol.* 10 : 485-491.
- Endo, B., A. Takahashi, M. Tomita and T. Kimura (1969) : Principal pattern of the dynamic change

in the force of human foot during walking. *J. Anthropol. Soc. Nippon*, 77 : 1-14.

Gray, J. (1944) : Studies in the mechanics of the tetrapod skeleton. *J. Exp. Biol.*, 20 : 88-116.

林原明郎他 (1965) : 歩行における足運動の分析. 日整会誌39 : 666-668.

Harper, F. C et al. (1961) : The forces applied to the floor by the foot in walking. *National Building Research Paper* 32: 1-27, from J. Gray (1968) *Animal Locomotion*. Weidenfeld and Nicolson, London. p 264.

Hildebrand, M. (1967) : Symmetrical gaits of primates. *Am. J. Phys. Anthropol.* 26: 119-130.

Howell, A. B. (1944) : *Speed in Animals*. Univ. of Chicago Press. pp 228-232.

岩本光雄, 富田守 (1966) : サルの歩行型式と前後肢別体重について. 人類誌74 : 228-231.

岩本光雄, 富田守 (1972) : ツパいの歩行様式について. 第16回プリマテス研究会.

久合田勉 (1932) : 馬学外貌篇. 養賢堂, 東京. p 94.

Manter, J. T. (1938) : The dynamics of quadrupedal walking. *J. Exp. Biol.* 15 : 522-540.

松本康 (1966) : 歩行の研究とくに個体差について. 中部日本整形外科災害外科会誌9 : 751-766.

Muybridge, E. (1899) : *Animals in Motion*. L. S. Brown, Dover, N. Y.

Prost, J. H. (1964) : Primate locomotion ; Gaits of a ceboïd and a cercopithecoïd. *Am. J. Phys. Anthropol.* 22 : 504-505.

Prost, J. H. (1965) : The methodology of gait analysis and gaits of monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.* 23 : 215-240.

Prost, J. H. (1969) : A replication study on monkey gaits. *Am. J. Phys. Anthropol.* 30 : 203-208.

Prost, J. H. and R. W. Sussman (1969) : Monkey locomotion on inclined surfaces. *Am. J. Phys. Anthropol.* 31 : 53-58.

Prost, J. H (1970) : Gaits of monkeys and horses : A methodological critique. *Am. J. Phys. Anthropol.* 32 : 121-128.

Saunders, M., V. T. Inman and H. D. Eberhardt (1953) : The major determinants in normal and pathological gait. *J. Bone and Joint Surg.* 35-A : 543-558.

高橋彬, 富田守, 木村賛 (1965) : 三次元ロードセルによる歩行の研究. 日本人類学会日本民族学会連合大会紀事20.

富田守 (1964) : 動物の歩行様式及びその調節機序について. 日本人類学会日本民族学会連合大会紀事19.

富田守 (1966) : 動物の歩行における四肢の運動様式. 人類誌74 : 48-49.

富田守 (1967 a) : 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型式の存在およびその意義. 人類誌75 : 120-146.

富田守 (1967 b) : 歩行の四肢運動様式に関する研究. 2. 歩行における四肢筋活動様式の筋電図的研究. 人類誌75 : 173-194.

家畜化とヒトの進化

江 原 昭 善 (京大・霊長研)

ヒトを家畜の一種とみなして, 家畜化 domestication の概念をつかって, ヒトの進化のメカニズムを説明しようとする試みが, ひろくみられるが, これがどこまで妥当かということを明らかにするのが, この小論の目的である。

「生物とそれをとりまく環境」という直接的な関係がある種の意図によって, 人為的に操作されたり, 条件づけられたりすると, 生物は自然環境から遠ざけられ, 間接化されることになる。たとえば, 本来なら社会生活しているはずの群れから, とり出され, 人間により, 吟味された餌が与えられ, ある程度温度が調節された小屋をあてがわれ, 外敵のおそれもなく飼育されている家畜にとっては, その環境は, きびしい自然に生きる野生種とは, いちじるしく異なり, いわゆる自然から隔離され, 間接化されていることがわかる。

このように, 生物が脱野生状態で生活するとき, 形態・生理・心理・行動その他多くの点で, 変化を生じ, それらの変化の中には, 生物の種類にかかわらず, 共通の現象とみられるものも多い。ヒトもその例外でなく, ただ対象がヒト自身であるところから, 自己家畜化 self-domestication と呼ばれている (Fischer, 1914, 1936, 1939; Eickstedt, 1934; Koenigswald, 1960; Lorenz, 1954, 1959 等)。

ここで, 深刻な2つの問題が提起される。そのひとつは, Darwin が考えたように, はたして「家畜化現象」を通じて, 進化のメカニズムが解明できるのかどうか。Herre (1954, 1959, 1971)の広汎なデータにもとづけば, 家畜化つまり人為的条件によって生じた変化は, 自然生物群にみられる適応変化や進化とは質的に異なる場合が多く, 系統発生的価値はかならずしも高くないことがわ