Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)
バイオメカニズム学会誌，Vol. 21, No. 4（1997）

特　集

ヒトの起源
—バイペダリズムの獲得を中心に—

岡　田　守　彦*

ヒト(科)はいつ，どこで，どんな先駆者からどのようにして生まれたのか—．人類にとって，自らのルーツを知りたいという欲求は根元的なものである．これらの疑問の半分は，しかし今世紀の後半，特にその最後の20年でほぼ解決された．つまり，ヒトは今から約500万年前，新生代中新世の終りから鮮新世の初め頃にアフリカで生まれたとされる．これは，1950年代以降，東アフリカで積み重ねられた猿人化石の発見，とくに70年代以降のアファル猿人(*Australopithecus afarensis*)，アナメンシス猿人(*Australopithecus anamensis*)，ラミダス猿人(*Aldipithecus ramidus*)などの初期人類の発見と，この間に急速に発展を遂げた分子進化学のおかげであることはいうまでもない．

一方，「何から」，「どのように」の方はまだわからないことが多い．猿人の研究が進むにつれて，ヒトの“品質証明”(hallmark)といえるのは二足性の獲得であることがはっきりした[1]．また，ミトコンドリアDNAなどの研究から，現生類人猿の中でヒトが最後に分れたのはチンパンジーであることも明らかにされた[2]．したがって，ヒト化(hominization)を遂げようとしていたプレホミニドは，二足性への準備を終えた類人猿の一派であったものと思われる．これは初期人類の中でも最も古いラミダス猿人の大後頭孔が前方にあり，二足性の存在をうかがわせること，また顎や歯などはチンパンジーと似通っていることからも推測できる[3]．しかし真実は，ヒトとチンパンジーが分岐する直前の共通祖先の化石が発見されてはじめて明らかになる筈である．

バイペダリズムの前段階　—霊長類モデル—

「どのように」の内容は，プレホミニドが何ゆえに，またどのようにして樹上から地上へ進出し，二足性を利して常習的な二足行動，すなわちバイペダリズムをとるようになったのか，ということになる．これはプレホミニドの化石が見つかったとしても，化石の研究だけではわからない問題である．そこで，二足性への準備を含め，バイペダリズムがどのようにして獲得されたかについて，現生霊長類のロコモーションとその機構の比較研究を通して示唆を得ようとする試みが古くから行われている．まず，二足性への準備にかかわるものを取りあげてみよう．

この種の考え方として最初に出された有力なものが，ブラキエーション(腕わたり)説である[4]．今世紀の初め，A. Keithにより提唱されたこの説は，テナガザルやチンパンジーなどの懸垂行動時に躯幹が垂直になり，股関節も伸ばされることに着目し，プレホミニドがブラキエーターであったと唱えるものである．その後，今世紀中頃にかけて，この考え方を支持する多くの説が出されている[5]．これに対して，ブラキエーターの上肢の形態にヒトにはない様々な特殊化がみられるところから，ヒトはブラキエーターになるずっと以前に類人猿の系統と分れたとするノンブラキエーション説が展開され，ブラキエーション説は後退する．

当時はヒトと霊長類各グループとの系統的類縁関係もわかっておらず，化石による知見も不十分であったことから，これらのセオリーはヒトがどのような霊長類から，いつ頃分れたかについて，比較機能解剖学の立場から推測を試みようとするものでもあった．

しかし1960年代あたりから，分子遺伝学的研究の急速な発展により，ヒトに最も近縁な霊長類が大型類人猿であることが分るとともに，ブラキエーション説は再び息を吹き返す．但し，その内容は以前のものと大きく変わり，ブラキエーションを含む懸垂行動やよじ登りなどの，伏位的(prone)でないロコモーション全般が，バイペダリズムへの前適応として不可欠であったというものである[6]．

このような趨勢と時を同じくして，1960年代から70年代にかけて，日本と米国において，現生霊長類のロコモーションに関する実験的研究が行われた．これまでの比較機能解剖学的方法から踏み出して，ロコモーションの運動学的比較からバイペダリズム獲得の前段階についての示唆を得ようとするものである．わが国では京都大学霊長類研究所において，5種類の霊長類に二足歩行させ，キネマティクス，床反力，筋電図などのデータにもとづいて，ヒトの二足歩行との比較研究が行われた．

樹上性の動物である霊長類のロコモーションは変異に富んでいるが，一般の哺乳動物と同じように腹を下にして歩いたり跳んだりする運動様式を主とするタイプ，すなわち伏位型(pronograde)と，よじ登りやしがみつき跳び，懸垂行動などを含む非伏位型(antipronograde)に大別される[7]．上記の比較研究の結果，伏位型のマントヒヒやニホンザルよりも，非伏位型のテナガザル，チンパンジー，クモザルの方がヒトに近い歩き方をすることが明らかにされた[8]．

非伏位型の中では，とくにテナガザルの二足歩行は歩幅が広く，前後方向床反力の制動相から加速相への切り替わりが立脚期のほぼ中間で起こることなど，ヒトの二足歩行と類似する点

1997年10月13日受付
＊筑波大学先端学際領域研究センター
〒305　つくば市天王台1-1-1

キーワード：ヒト(hominid)，二足性(bipedality)，進化(evolution)，霊長類(primates)，中新世(Miocene)

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

が多い[9](図1)．但し鉛直床反力は，ヒトの歩行ではなくランニング時のそれに似て一峰性である．これはブラキエーションへの特殊化により上肢が長くなり過ぎたテナガザルには，四足歩行が不可能なこと，下肢も躯幹に比べて比較的長いために，他のサル類のように前のめりの歩容にならず，さらに膝のバウンシングを利用していることなどによると思われる[10]．

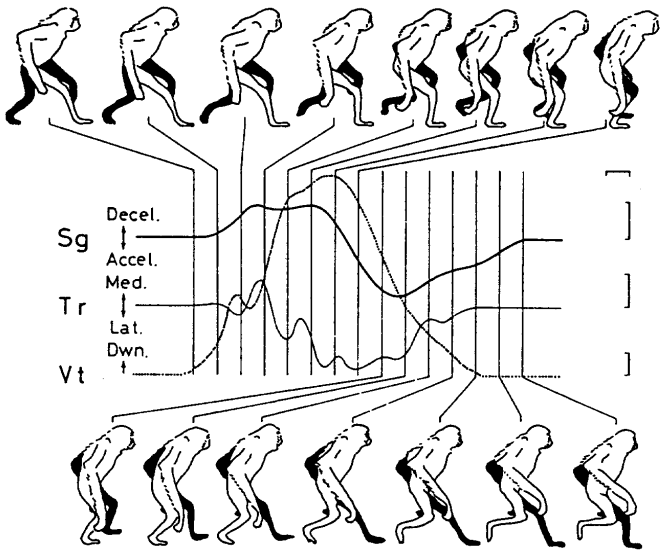


図1　テナガザルの二足歩容と右足の床反力．Sg：前後方向分力，Tr：左右方向分力，Vt：垂直方向分力．力の較正値は1kg，時間の較正値は20ms．前後方向分力が制動(Decel)から推進(Accel)に切り替わる時点が立脚相のほぼ中間であることがわかる(Okada et al., 1983[9]より)．

1980年代になると，やはり米国とわが国で，樹上ロコモーションの中の垂直木のぼりが，バイペダリズムへの前適応として不可欠だったとする「垂直木のぼり説」が浮上する．この説は，樹上，地上での各種ロコモーションにおけるキネマテティクス，筋電図，登反力の記録などの実験的研究にもとづいて提唱されたものである．

それらの詳細については他の総説[11]に譲るが，大きく2つの根拠が取り上げられている．ひとつは米国グループが上肢の筋電図の知見から唱えたもので，現生のヒトと類人猿の上肢帯や体幹部の筋の形態的類似について，従来のようにブラキエーションへの適応とみなさずとも，垂直木のぼりへの適応と考えれば辻つまが合うというものである．もうひとつは，日米両国で見い出された下肢の使い方に関するものである．すなわち，垂直木のぼりにおけるサル類の下肢は関節が良く伸展され，けり出し作用も見られるなど，ヒトの二足歩行との共通点が多いこと，下肢筋の活動様式は四足歩行よりも二足歩行時のパタンに類似していること，等である．

「垂直木登り説」以後，有力な説は出ていない．上に述べた説はいずれも現生のサル類とヒトの比較にもとづいている．サル類もヒトもそれぞれ相応の特殊化を遂げており，中新世のプレホミニドの姿や動きを推定するための資料として必ずしもふさわしいとはいえないが，他に適当な方法がない．ひとつはっきりしているのはテナガザルのケースである．ヒトのそれとは異なるものの，ある種のバイペダリズムが非伏位型樹上運動への適応の結果として出現した事実は示唆に富んでいる．

バイペダリズムの獲得　—さまざまな仮説—

垂直樹のぼりなどの非伏位型樹上ロコモーションが，バイペダリズムへの前適応であったとしても，現生霊長類のロコモーションからみて，これはプレホミニドだけでなく類人猿をはじめとする他の系統の霊長類にも言えることである．何ゆえにヒトだけが樹上生活を捨て，バイペダリズムをもって地上へ進出したのか——．

この問題は地上への進出と，バイペダリズムの採用の2つに分けて考える必要がある．地上への進出については，中新世における乾燥化と森林の後退とともに新しい生態学的地位を求めてのことであったと説明されることが多いが，真相はよくわからない．ヒトだけが森林を捨てるに至った理由がまだ明らかになっていないからである．

バイペダリズムの採用については，古くから様々な仮説が唱えられている．それらは大別すると，1) 二足起立行動説，2) 二足運搬行動説，3) 温熱負荷説，4) エネルギー効率説の4つにまとめることができる．二足起立行動説はC. Darwinが「人間の由来」[12]で起立による上肢の解放をヒト化の第一歩と見なしたことに遡る．その後，起立による視野の拡大や[13)~16)]道具行動[17]，あるいは社会的示威行動[18)~20)]や宥和行動[21]がプレホミニドの生存率を高めたとする考え方が提案された．

上肢の解放は必ずしも二足起立を必要としないことは，サル類がsitting upの姿勢で上肢を自在に操るのを見ればよくわかる．また，二足起立自体は非伏位型のサル類なら容易にとり得る行動であり，バイペダリズム獲得の第一義的要因とは考えにくい．そもそも二足起立に長けていることは，二足歩行能力に優れることを意味しない．例えばオランウータンの二足起立姿勢は股関節，膝関節ともによく伸び，サル類の中でも最もヒトの姿勢に似ているが，二足歩行は決してうまくない[22]．但し，二足起立行動がバイペダリズムへの前適応となった可能性はもちろん考えられる．

二足運搬行動説は1960年代のG. Hewes[23]に端を発する．サル類が両手に食物を抱えて二足歩行する情景にアイデアを得た彼は，獲物の肉塊をホームベースに運ぶ行動がバイペダリズムを誘発したと唱えた．その後，狩猟のための武器や道具の運搬[24,25]，母親による乳幼児の抱き運び[22]等の行動をバイペダリズムとリンクさせる考え方が登場する．さらに，1980年代に出されたO. Lovejoyの「子沢山の運び屋」説[26]はよく知られている．ヒト化におけるバイペダリズムの獲得と生殖戦略を結びつけたこの説では，父親による母子への給餌のための食物運搬がバイペダリズムの進化を伴ったとされている．

二足運搬行動説は，1950年代から60年代にかけて，S. Washburnらにより唱えられた，狩猟行動をヒト化の主要な動因と見る考え方に触発されたものである[27]．Lovejoyの説にもその影響は表れている．しかし近年の考え方では，狩猟がヒトの主要な生計活動になったのはかなり後のことである．最古の石器(獲物を解体するために用いられた)が250万年前のものであることも[28]，これを物語っている．

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

狩猟はせずとも，大型肉食獣の獲物を横取りする，いわゆるスカベンジャーとして食物を運んだ可能性はある．また狩猟とは関係なく，地上への進出に当り，掘り棒のような道具が携行されたことも考えられる．しかし食物にせよ道具にせよ乳幼児にせよ，二足運搬という特定の行動がプレホミニドにとって如何なる意味を持ったのかは，当時の彼らの生態，社会のあり方と深くかかわる問題であり，いまのところ明らかになっていない．

温熱負荷説は1960年代に人間工学や生理学の領域で，ヒトの二足起立姿勢が太陽からの輻射熱を受けにくいことが注目されたのがきっかけである[29]．その後，ヒトが毛皮を持たず，また体温調節能，とくに発汗機能に優れていることが，ヒトの地上適応，とくに狩猟行動への適応とリンクしていたとする考え方が提唱された[30,31]．近年，この2つをひとまとめにしたような説を展開しているのがP. E. Wheelerである[32)~35)]．

彼はプレホミニドの温熱的特性を数式によりモデル化し，種々の条件について熱出納をシミュレートし，これを二足と四足について比較している．その結果，赤道直下の白昼のサバンナでは二足の方が四足よりも，日射しの中で，また水分を摂ることなく長時間活動をつづけられることが明らかになった．そしてこれらのことが，バイペダリズム獲得をもたらした要因であるとしている．

Wheelerのアイデアは斬新であり，また特定の二足行動を前提としていないだけに，一定の説得力をもつ．しかし，日中のサバンナで持続的な活動を必要とする行動とは何かを考えてみると，それは肉食獣との競合を避けての狩猟行動以外にはない[31]．二足運搬行動の項でも述べたように，ヒトの狩猟行動が本格化するのはヒト化が起こってかなり経ってからのことである．したがって，Wheelerの見いだした二足起立姿勢の温熱生理学的有利さは，バイペダリズム獲得の原因ではなく，むしろその結果として備わった特性であり，その後の狩猟行動を核とする人類進化においてフルに活用されたと考えた方が良さそうである．

エネルギー効率説もやはり1960年代から提唱されていたが[17]，具体的なデータにもとづく議論が始まったのは比較的新しく，1970年代にR. Taylorらによりとりあげられたのが最初である[36]．彼らはチンパンジーと広鼻猿のオマキザルに，トレッドミル上で四足と二足移動をさせ，酸素消費量($\dot{V}O_2$)を測定した結果をグラフで示している(図2)．同じく広鼻猿のクモザルも使っているが，こちらは二足移動しかしなかったので，結果を図示していない．

図からわかるように，$\dot{V}O_2$(単位体重当り)は移動速度とともにほぼ直線的に増加する．ところが，四足と二足の$\dot{V}O_2$を比べると，両者の間には予期に反して差がなかった．この結果にもとづいて，Taylorらはプレホミニドのバイペダリズム獲得にかかわる議論には，エネルギー効率の良否を持ち出すべきではないと述べている．

バイペダリズムへの選択　-エネルギー効率モデル-

Taylorらの実験結果から，全く正反対の仮説を唱えたのはP. S. Rodmanらである[37]．彼らは，同じTaylorらが1970年に発表した一般四足獣の体重と移動速度からの$\dot{V}O_2$予測式[38]を用いて，チンパンジーとヒトそれぞれの平均的歩行速度における$\dot{V}O_2$(単位体重・km当り)の理論値を計算した．これらの値とそれぞれの実測値(チンパンジーについては前記のTaylorらの実験値[36]，ヒトについてはM. Y. Zarrughらによる回帰式[39]から算出したもの)を比較したところ，ヒトの歩行では実測値が約10%低いのに対して，チンパンジーの実測値は四足，二足ともに50%も上回ることがわかった．

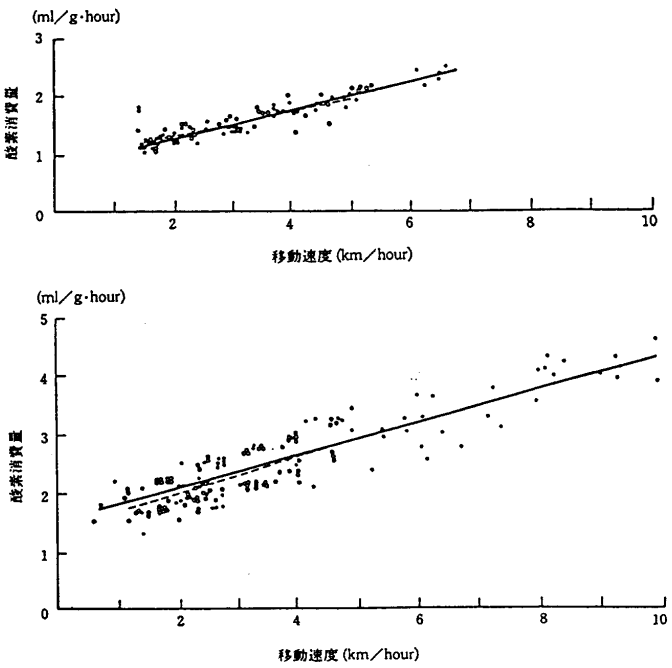


図2　チンパンジー(上)とオマキザル(下)の移動速度と酸素消費量の関係．実測値と回帰直線が示されている．黒丸と実線は四足移動，白丸と破線は二足移動(Taylor and Rowntree, 1973[36]より)．

Rodmanらはこれらの結果と前記のTaylorらの知見から，中新世のプレホミニドは歩行エネルギー・コストが高く，しかも四足と二足の差がなかったと考えた．そして当時の環境変化による食料源の散在化に対応するために，遊動距離を長くすることを迫られていたプレホミニドに対して，移動のエネルギー・コストを下げる方向に選択圧が働いたが，その際，彼らが四足でなく二足を採用した理由は，食物獲得のためには上肢の改造を避ける必要があったからであるとしている．

ほぼ同じ頃，筆者もRodmanらのものと酷似した考え方を提出した[40]．但し筆者の場合，二足への選択のアイデアは下肢筋の活動から得たものである．一般にヒトの歩行時の筋活動は弱い[41]．一方，サル類の場合は二足歩行時に強い筋活動が伴う．図3は非伏位型のクモザルの四足と二足歩行時の筋電図であるが，二足歩行時だけでなく四足歩行時にも膝や足首の伸筋にかなり強い活動がみられる[42]．表1は同じクモザルの心拍数と歩調を四足と二足について比較したものである．二足時の心拍数は四足よりも高いが，これは姿勢のちがい(心臓の高さ)や歩調のちがいを考える必要がある．クモザルについては四足と二足の歩行時の$\dot{V}O_2$を直接比べた報告はないが，心拍数のデータか

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

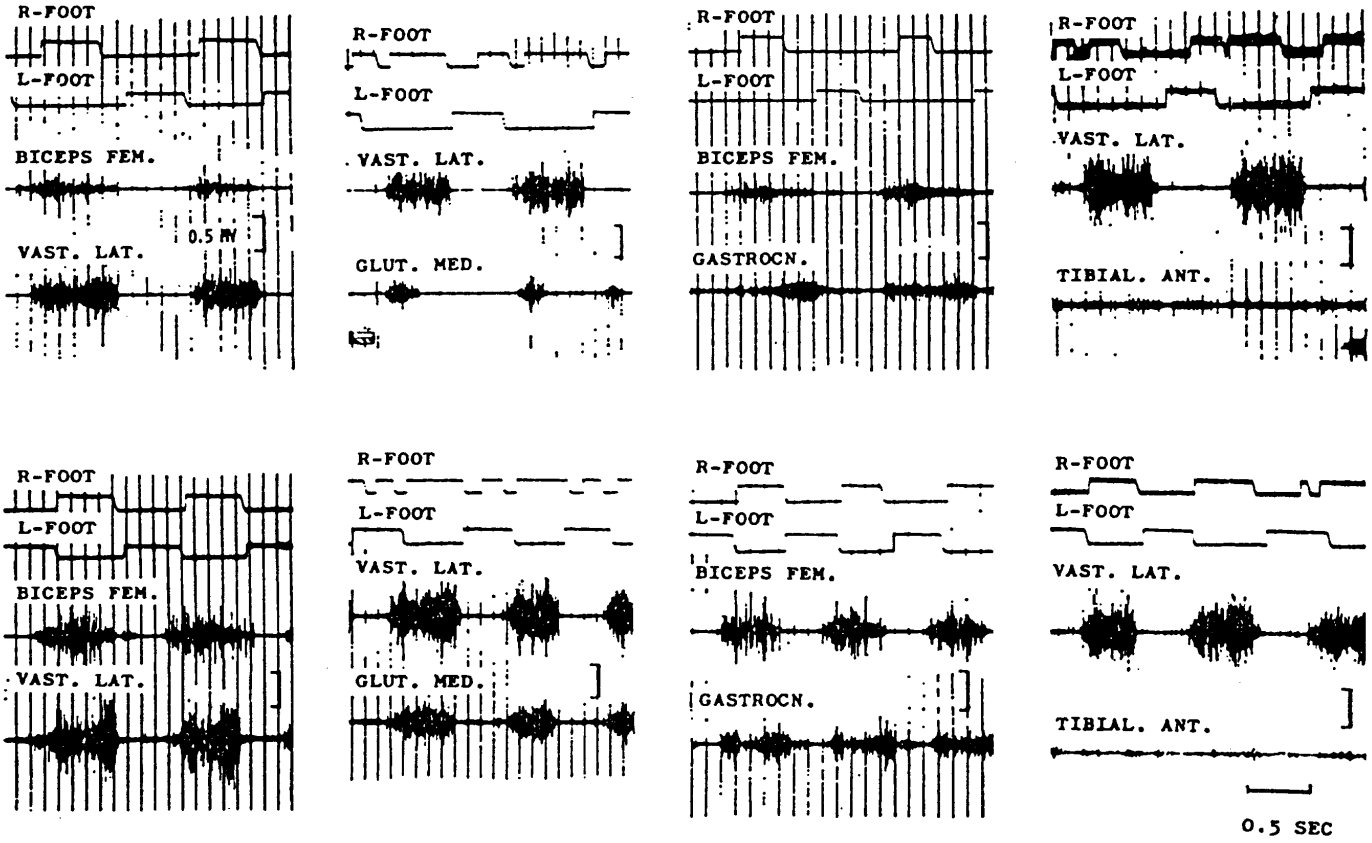


図3　クモザルの四足歩行（上段）と二足歩行（下段）における右下肢筋の筋電図と接地シグナル．Vast. lat.：外側広筋，Biceps fem.：大腿二頭筋長頭，Gastrocn.：腓腹筋外側頭，Tibial. ant.：前脛骨筋．筋電図の較正値は500mv（Okada and Kondo, 1980[42]より）．

	心拍数（拍／分）	歩調（ｽﾄﾗｲﾄﾞ／分）
安静時	133 ± 1.3	—
四足歩行	144 ± 5.3	1.04 − 1.12
二足歩行	153 ± 3.5	1.35 − 1.56

表1　クモザルの四足歩行と二足歩行における心拍数と歩調（Okada and Kondo, 1980[42]より）．心拍数は平均値とSD.

らみるとやはり殆ど差がないのではないかと思われる．

もしTaylorら[36]が報告したようにサル類の四足と二足移動時のエネルギー・コストが変わらないとすると，二足歩行が何等かの理由で洗練されて筋活動が軽減されれば，エネルギー・コストも減少し，四足移動よりも効率が良くなる筈である．中新世のプレホミニドは，チンパンジーがそうであるように，おそらく非伏位型のpoor walkerであったと想定される．地上に進出しようとしていた彼らには，二足歩行を洗練させてバイペダリズムとなるか，四足歩行でgood walkerになるかの二つの選択肢があり得たが，後者を採らなかったのは非伏位型から伏位型への転進が現実的ではなかったためかと思われる．二足歩行の洗練については，おそらく二足走行の発達とセットになって進行したものと筆者は想像している[41]．

ごく最近，W. R. Leonard[43]らはヒトの二足歩行のエネルギー効率が，従来言われて来たよりもさらにすぐれており，プレホミニドの適応戦略の中で，二足化による消費エネルギーの節約が大きな進化的意義をもち得たとする仮説を提案している．

彼らはヒトの二足歩行のエネルギー・コストをWHOによる最新の推定式[44]を用いて男女別に算出し，これらをTaylorらが[45]1980年代に改定した一般四足獣のための推定式，およびサル類のための推定式から算出されたコストと比較した．その結果，四足獣との比較では13%（男）から25%（女），サル類とでは40%（男）から48%（女）も二足歩行のコストが少なかった（図4）．

二足化により節約されたエネルギーは，集団レベルで考えると，再生産（生殖や成長）のためのエネルギーに振り向けることができるので，集団の適応戦略にとって有益である．一方，節約されるエネルギー量は，プレホミニドの遊動距離が大きくなるほど増大する．Leonardらはアファル猿人が二足歩行で遊動した場合，四足歩行に比べどの程度のエネルギーが節約できるかを，前述の各推定式を用いて試算している（図5）．

その結果，一日の遊動距離が15kmの場合，節約は日内総エネルギー消費量の15 ～ 20%に達することがわかった．これらの知見をもとに，Leonardらはエネルギー効率がバイペダリズム進化の主因をなしたと考えている．

エネルギー効率説は他の説のように，特定の行動や環境などを仮定する必要がないだけに，説得性に富む．他方，この説に共通する問題点として，Taylorら[36]のチンパンジー，オマキザ

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

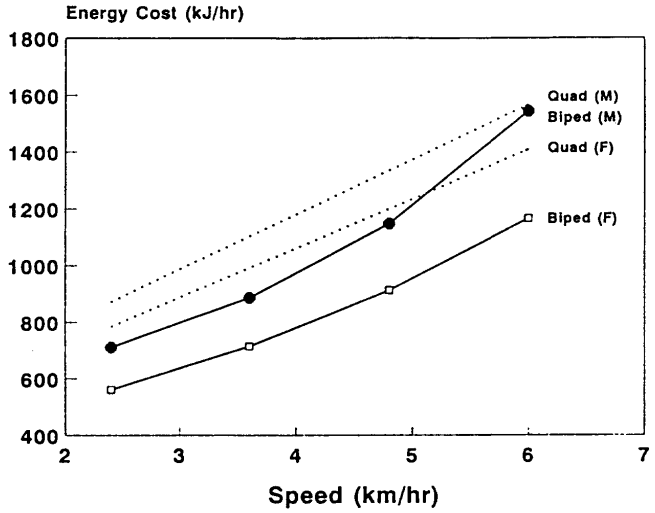


図4　ヒトの二足歩行におけるエネルギー・コスト（実線）と，Taylorらによる一般四足獣の回帰式[45]から算出されるエネルギー・コスト（破線）を男女別に比較したもの．男性はそれぞれ体重60，70，80kgの，女性は50，60，70kgの被験者のコストの平均値を示してある．Quad：四足歩行，Biped：二足歩行，M：男性，F：女性（Leonard and Robertson, 1997[43]より）．

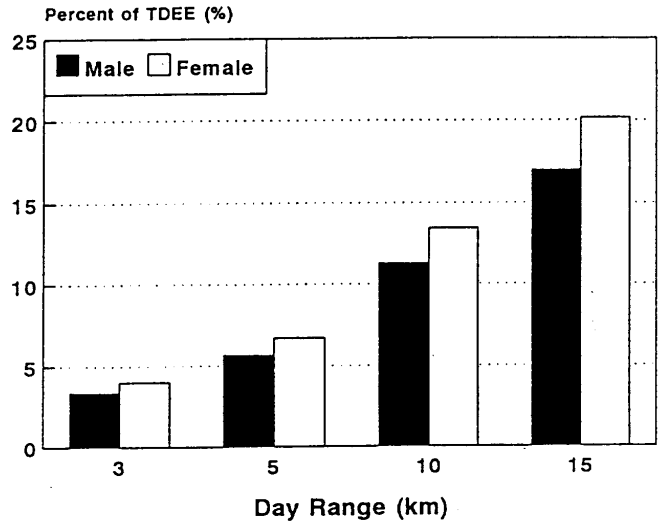


図5　アファル猿人が二足歩行で遊動したとき，四足歩行の場合よりどれだけエネルギーを節約できるかを一日の遊動距離別，男女別に示したもの．節約は1日の総エネルギー消費量（TDEE）に対する％で示されている．四足歩行のコストはTaylorらによる霊長類用の回帰式[45]から算出されている．猿人の体重はMcHenry[46]に従って，男性が45kg，女性が29kgとしてある（Leonard and Robertson, 1997[43]より）．

ルの四足・二足の比較実験の結果を出発点としていることがあげられる．Taylorらの実験では各2頭の被験体が使われているが，結果の表示には2頭が区別されていず，体重も平均値しか記載されていない．とくにチンパンジーの体重は平均17.5kgと小さく，幼体であった可能性も考えられる[21]．しかし類似の実験についてはこれまでまったく報告がない．Taylorらの結果の，追試による確認が待たれるところである．

いまひとつの問題は，プレホミニドのモデルとしてチンパンジーを起用していることである．前述のように，現生のチンパンジーは一定の特殊化を遂げており，中新世ホミノイドではない．この問題もしかし，ラミダス猿人に先立つ化石が発見され，プレホミニドの形態的特徴が明らかになるのを待つ他に，現在のところ解決の途はない．

参　考　文　献

1) ラブジョイ C. O.：二足歩行をしていた猿人ルーシー．日経サイエンス 19，16-25 (1989).
2) 宝来　聰：DNA 人類進化学．岩波科学ライブラリー 52，岩波書店 (1997).
3) White, T. M., Suwa, G. and Asfaw, B. : *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. Nature, 371, 306-312 (1994).
4) Gregory, W. K. : Were the ancestors of man primitive brachiators? Proc. Amer. Phil. Soc., 57, 129-150 (1927).
5) 岡田守彦：二足歩行の起源をめぐって　—霊長類からのアプローチ—．科学，48，200-208 (1978).
6) Stern, J. T. Jr. : Functional Myology of the Hip and Thigh of Cebid Monkeys and its Implications for the Evolution of Erect Posture. Karger (1971).
7) Stern, J. T. Jr. : Before bipedality. Yrbk. Phys. Anthropol. 19, 59-68 (1975).
8) 岡田守彦，石田英実，木村　賛，近藤四郎：霊長類のバイペダリズムに関する比較運動学的研究．第2回姿勢シンポジウム論文集「姿勢」，283-290，人間と技術社 (1977).
9) Okada, M., Yamazaki, N., Ishida, H., Kimura, T. and Kondo, S. : Biomechanical characteristics of hylobatid bipedal walking on flat surfaces. Ann. Sci. Natur. Zool. Paris, 5, 137-144 (1983).
10) Okada, M. and Kondo, S. : Gait and EMGs during bipedal walk of a gibbon (*Hylobates agilis*). J. Anthrop. Soc. Nippon 90, 325-330 (1982).
11) 平崎鋭矢：直立二足歩行前段階モデルとしての垂直木登り説：その現状と展望．人類学輯報 52，43-57 (1995).
12) Darwin, C. : The Descent of Man. Modern Library (1936, org. 1871).
13) Coon, C. S. : The Story of Man. A. Knopf (1954)
14) ダート，R.（山口　敏訳）：ミッシング・リンクの謎　—人類の起原をさぐる．みすず書房 (1995)
15) Day, M. H. : Locomotor adaptations in man. Biol. Hum. Affairs 42, 149-151 (1977).
16) Ravey, M. : Bipedalism : An early warning system for Miocene hominoids. Science 199, 372 (1978).
17) Washburn, S. L. : Behavior and human evolution. In : Washburn, S. L. (Ed.) : Classification and human evolution, 190-203, Methuen (1963).

NII-Electronic Library Service

Society of Biomechanisms Japan (SOBIM)

18) Livingstone, F. B. : Reconstructing man's pliocene pongid ancestor. Am. Anthropol. 64, 301-305 (1962).

19) Wescott, R. W. : The exhibitionistic origin of human bipedalism. Man 2, 630 (1967).

20) Simons, E. L. : Primate Evolution. MacMillan. Publ. Co. (1972).

21) Jabronski, N. G. and Chaplin, G. : Origin of habitual terrestrial bipedalism in the ancestor of the Hominidae. J. Hum Evol. 24, 259-280 (1993).

22) 岡田守彦：ヒトの運動の位置づけ　—バイペダリズムを中心として—．島村宗夫，中村隆一(編)：運動の解析—基礎と臨床応用—，35-51 (1980).

23) Hewes, G.W. : Food transport and the origin of hominid bipedalism. Amer. Anthropol. 63 ; 681-710 (1961).

24) Kortlandt, A. : Chimpanzees in the wild. Sci. Amer. 206, 128-138 (1962).

25) 渡辺　仁：ヒトはなぜ立ちあがったか　—生態学的仮説と展望—．東大出版会 (1985).

26) Lovejoy, C. O. : The origin of man. Science 211, 341-350 (1981).

27) Lee, R. B. and DeVore, I. (Eds.). : Man the Hunter. Aldine Publ. Co. (1968).

28) Isaac, G. Ll. : The archaeological evidence for the activity of early African hominids. In : Jolly, C. J. (Ed.) : Early Hominids of Africa, 219-254, Duckworth. (1978).

29) Ward, E. J. and Underwood C.R. : The effect of posture on the solar radiation area of man. Ergonomics 10, 399-409 (1967).

30) 中山昭雄：進化と体温調節．近藤四郎(編)：人類学講座 3 進化，139-165，雄山閣出版 (1983).

31) 佐倉　朔：ヒトの特性．近藤四郎(編)：人類学講座 3　進化，211-266，雄山閣出版 (1983).

32) Wheeler, P. E. : The evolution of bipedality and loss of functional body hair in hominids. J. Hum Evol. 13, 91-98 (1984).

33) Wheeler, P. E. : The loss of functional body hair in man : the influence of thermal environment, body form and bipedality. J. Hum Evol. 14, 23-28 (1985).

34) Wheeler, P. E. : The thermeregulatory advantages of hominid bipedalism in open equatorial environments : the contribution of increased convective heat loss and cuntaneous evaporative cooling. J. Hum Evol. 21, 107-115 (1991).

35) Wheeler, P. E. : The influence of bipedalism on the energy and water budget of early hominids. J. Hum Evol. 21, 117-136 (1991).

36) Taylor, C. R. and Rowntree, V. J. : Running on two or on four legs : which consumes more energy ? Science 179, 186-187 (1973).

37) Rodman, P. S. and McHenry, H.M. : Bionergetics and the origin of hominid bipedalism. Amer. J. Phys. Anthropol. 52, 103-106 (1980).

38) Taylor, C. R., Schmidt-Nielsen, K. and Raab J. L. : Scaling of energetic cost of running to body size in mammals. Am. J. Physiol. 219, 1104-1107 (1970).

39) Zarrugh, M. Y., Todd, F. N. and Ralston, H. J. : Optimization of energy expenditure during level walking. Eur. J. Appl. Physiol. 33, 293-306 (1974).

40) 岡田守彦：ヒトにおける二足直立歩行の意義．上田英雄，竹内重五郎，豊倉康夫(編)：起立・歩行・姿勢の異常．臨床症状シリーズ　15，2-24，南江堂 (1981).

41) 岡田守彦：直立二足歩行の前段階を考える．日本人類学会(編)：人類学　—その多様な発展，136-147，日経サイエンス社 (1984).

42) Okada, M. and Kondo, S. : Physical strain of bipedal versus quadrupedal gait in primates. J. Hum. Ergol 9, 107-110 (1980).

43) Leonard, W. R. and Robertson, M. L. : Rethinking the energetics of bipedality. Curr. Anthropol. 38, 304-309 (1997).

44) FAO/WHO/UNU : Energy and Protein Requirements : Report of a Joint FAO/WHO/UNU Expert Consulation. WHO Technical Report Series 724.

45) Taylor, C. R., Heglund, N. C. and Maroiy, M. O. : Energetics and mechanics of terrestrial locomotion. 1. Metabolic energy consumption as a function of speed and body size in birds and mammals. J. Exp. Biol. 97, 1-21 (1982).

46) McHenry, H.M. : Body size and proportions in early hominids. Am. J. Phys. Anthropol. 87, 407-431 (1992).



岡田守彦（おかだもりひこ）

1968 年東京大学大学院理学系研究科博士課程満期退学．1974 年理学博士．1968 年東京大学理学部助手，1971 年京都大学霊長類研究所助手，1976 年東京教育大学体育学部助教授．現在，筑波大学先端学際領域研究センター教授．二足性の生体機構とその進化に関する研究，表面筋電図の基礎と応用に関する研究等に従事．日本人類学会，日本解剖学会，日本霊長類学会，バイオメカニズム学会，日本バイオメカニクス学会，日本脳波筋電図学会，日本体力医学会，人類働態学会等の会員．

NII-Electronic Library Service