解　説

サルからヒトの二足歩行を考える

木村　賛[1†]
[1]東京大学総合研究博物館

要旨：直立二足歩行は地球上でヒトのみが行う特異なロコモーション様式である．この歩行がいつ，どこで，どのように，なぜ獲得されたかを知ることは人類進化過程最大の課題の一つである．ロコモーションという動きを知るためにヒトと類縁であるサルのロコモーションを調べる比較運動学の研究が進み，化石の証拠と相まって二足獲得過程を明らかにしてきた．ヒトはアフリカにおいて 700 万年ほど前に二足歩行を行うことでサルと分岐した．二足歩行能力はサル特有の樹上三次元での生活へ適応する中から発達してきた．これにより，ヒトは樹上より地上に降り立った時点から，すでにかなり優れた二足能力を持っていたと考えられる．これらの考え方は化石の証拠と矛盾しない．なぜヒトが二足歩行を始めたかに関してはいまだ不明なところが多い．

キーワード：二足歩行，オーソグレイド，前後肢機能分化，後肢優位，樹上三次元活動

1．はじめに

胴体を鉛直に立てて（オーソグレイド）二足で進む直立二足歩行は，地球上でヒトのみがとる特異なロコモーション（移動運動）様式である．地上性トリなど他の二足歩行動物は胴が四足歩行動物と同じくほぼ水平方向（プロノグレイド）を向いており，鉛直方向ではない．直立二足歩行をとることによってヒトの手はロコモーションから自由になり，道具の製作と使用を推進できた．手で食料や道具を持ったり幼児を抱いたりしたままで，移動ができるようになった．現生ヒトの特徴である巨大な脳の発達も，音声言語の獲得も，直立二足歩行が基盤にあると考えられる．直立二足歩行をすることがヒトの定義ともみなされる．ただし，二足歩行は四足と比べ重心位置が高く支持面積が狭いため，安定性が重要となる（図 1）．このような直立二足歩行が，いつ，どこで，なぜ，どのように獲得されたかを知ることは，人類進化過程研究の最大の課題の一つである．

ヒトはサルの仲間であり，共に霊長類という分類に入る．霊長類は約 6 千万年前から樹の上を生活の場としたグループである．ヒトはその中でもアフリカの大型類人猿（チンパンジーとゴリラ）に一番近いとされる．現在発見されている化石から見て，アフリカでみつかった約 440 万年前のアルディピテクスが確実な直立二足歩行の一番古い証拠を示している[1]．ただし，この化石は同時にサルのように足でも枝をつかんで樹上でもロコモーションをしていたことを示しており，完全な地上二足歩行への過渡的な形態をとどめているとみなされる．約 500 から 700 万年前とされる同じくアフリカ発見のサヘラントロプスとオロリンの化石も，二足歩行をしていたのではないかといわれている．人類はこのころからアフリカにおいて類人猿と分岐し，二足歩行を始めたと考えられる．

化石の証拠だけでは，なぜ，どのように直立二足歩行が獲得されたかを知ることはむずかしい．ロコモーションそのものは化石として残りにくいし，化石の数は限られている．現生動物とくにヒトと近縁であるサルの生態とロコモーションを比較研究することにより，二足歩行の起源を探る試みが行われてきている．サルはヒトと近縁であるばかりでなく，二足立位と二足歩行をよく行う動物である．ここではサルの比較運動学研究から見えた，ヒト二足歩行の獲得過程について概説する．

2．サルのロコモーション特徴

2.1　サルの四足歩行

霊長類は分類群全体で樹上を生活の場とした．体を支持する枝や幹が隙間をあけて分布する樹上という三次元を移動するため，様々なロコモーションをとるが，基本である四足移動運動においてサルとサル以外の四足獣とは異なる

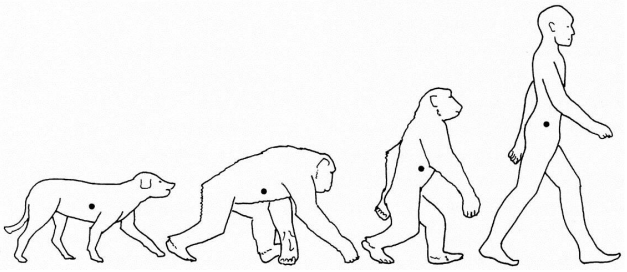


図 1　二足歩行時体重心位置（黒丸）は四足歩行時より高くなる
左から，イヌ四足歩行，チンパンジー四足歩行，同二足歩行，ヒト二足歩行．サルは一般四足獣と異なり前方交叉型歩行順序のため，後足が同側の前足の近くへ同時期に着く．

2014 年 2 月 27 日受付
† 〒 305-8574 東京都文京区本郷 7-3-1
東京大学総合研究博物館
木村 賛
Tel: 03-5841-2847
E-mail: tkimura@um.u-tokyo.ac.jp

ところがある．

まず，サルの四足の着地順序は，右後足から始めると多くの場合対側の左前足，左後足，右前足と循環する．これを対側順序[2]または前方交叉順序[3]とよぶ．一般の四足獣では右後足，同側の右前足，左後足，左前足と循環することが普通で，同側順序または後方交叉順序とよぶ（図 2）．

次に，前肢と後肢で体重を支える割合は，一般四足獣では前肢の方が大きい[4]が，サルでは後肢が大きい[5, 6]．体を推進する駆動力の割合も，一般四足獣では前肢で大きく，サルでは後肢に大きい[6]．すなわち，力について比較的にサルは後肢優位，一般四足動物は前肢優位といえる（図 2）．さらに，前足が着くとき，サルは上腕骨を肩より前まで伸展させるが，一般四足獣では肩より後ろにとどまったままであるとされる[7]（図 1）．サルの前肢は四足時には探索し制御する足として，採食時には把握したり摘まんだりする手として用いることができる．口のみで採食する一般四足獣前肢とは異なる機能を持つ．サルの四足歩行は，このような機能分化した前後肢を用いて体支持場所が限られてしまいやすい樹上を，確実に支持しながら歩ける歩行であると考えられている[7, 8]．

2.2　サルの体つき

このように樹上という三次元において生活を行うサルは，その体つきにも一般四足獣と区別できるところがある．

まず，四肢の骨が長く，太く，丈夫である[9, 10]．樹上空間で体を支持すべき幹や枝は一様に分布していない．ここで確実に体を支持して前進するためには，長く丈夫な四肢を必要とするであろう．さらに，一般的に四肢の中でもとくに後肢骨が長く丈夫な傾向を持つ[10, 11]．これは後肢優位の力分布に関係するものであろう．この特徴は，サルばかりではなくキンカジュー，ナマケモノ，フクロギツネなど樹上性哺乳類の多くに共通するものである．たとえば，食肉類であるが樹上性のキンカジューは四肢骨の特徴ばかりでなく，後肢優位の体重分布[12]や前方交叉の着地順序[2]などでもサルと同様のパタンをとる．

樹上空間では地上平面と異なり重力方向である上下への移動が必要となる．このとき中型以上のサルでは上り下りとも頭を上にすることが多く，胴が鉛直近くに立って後肢が体重の多くを支えるという姿勢をとりやすい．

サルは前肢を手として用い，採食の他にも毛づくろい，子どもを抱く，などの作業を行う．ロコモーションの時ばかりでなく，サルは全般的に前後肢の機能分化が進んでいるといえる．静止姿勢では後肢と臀部で体を支持して座位をとることにより，両手を同時に使うことができる．座位において胴は鉛直方向近く（オーソグレイド）へ向く．サルの胴は一日のうち長時間オーソグレイドにあることが示されている[13]．胴を立てやすく，後肢が体重支持をしやすいサルは，野生状態でも容易に二足立位をし（図 3），さらには二足歩行を行うことがある．

2.3　サルの二足歩行

しかし，サルの二足歩行にはヒトのものとは大きく異なるところがある[6]（図 4）．まず，サルはヒトのような連続した定常的二足歩行は取れず，一歩一歩のばらつきが大きい[14]．またこのとき，サルの胴はヒトのように鉛直に向く完全な直立はせず，常に前へ傾いている．このため二足立位で横から見た体重心位置は，ヒトのように股関節と膝関節の真上にあるのではなく，より前方の腹部へ位置する（図 1）．股関節は常に屈曲位にあり，ヒトのように蹴りだし時に過伸展（大腿が胴の軸より後側まで伸展）することはない（図 1，4）．膝関節も常に屈曲位にあり，とくに一脚のみで体重を支持する期間にヒトのように伸展することはない．

屈曲した関節を支え続けるために後肢筋の活動期間は屈筋伸筋ともに長く，各筋が短期間のみ交番的に働くヒトの下肢筋とは働き方が異なる[15]．ヒトでは一脚支持期中央で下肢が伸展するため体重心位置が高く位置エネルギーが大きくなる．これを利用して位置エネルギーと運動エネルギーとを交互に循環してエネルギー節約的前進ができるとされ

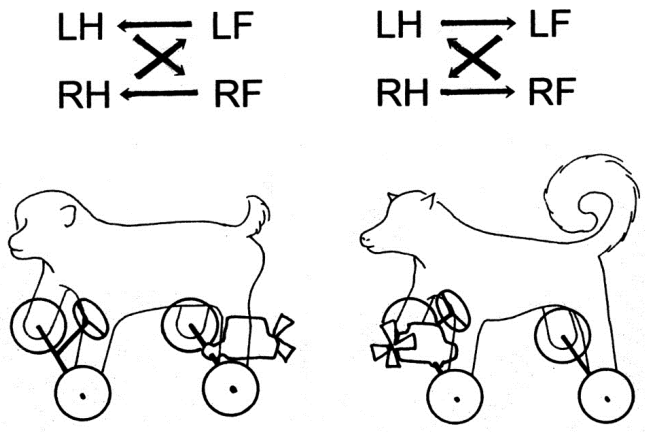


図 2　サル四足歩行（左）を一般四足獣歩行（右）と比べた特徴

（上段）四肢着地順序：サルでは前方交叉型，一般四足獣では後方交叉型（R：右；L：左；F：前肢；H：後肢）．（下段）前後肢機能：サルでは，後肢が体重支持・駆動力ともにより大きく，前肢は制御をするという機能分化をなしている．一般四足獣では体重支持・駆動・制御がともに主に前肢へ集中している．

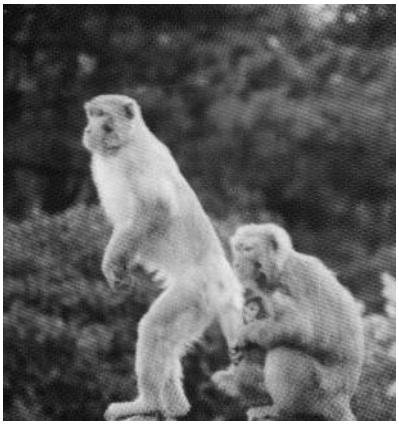


図 3　座位から二足立位へ：アカゲザルの例

る[16]．足が床を押す力（床反力の下方分力）をみると，一脚支持期中央で重心が上昇するため体重より小さくなりその前後で大きくなる二峰性をとる．チンパンジーなど膝関節を曲がったなりに固定できるサルでは，このような二峰性が観察されることもあるが[14]，一般にサルではあまりできない[8]．ヒトの二足歩行はサルのものと比べエネルギー的に優れているとされる[17]．

サルの中でも二足歩行の上手なもの，すなわちヒトの歩行に似たところの多いものと，あまり似ていないものがあることがわかっている[6]．マントヒヒなどの地上を生活の場として使うことの多いサルでは，とくに後肢関節が曲がったままでエネルギー節約の悪い歩き方を行う．一方クモザルなどの樹上性の高いサルは，後肢関節が比較的良く伸び，一脚支持期に膝を比較的伸ばしたまま体重支持ができ，エネルギー節約がやや良い．また，地上性のサルはかかとが地に着くことがなく，イヌのように中足骨の遠位端で着く．樹上性のサルではしばしばヒトのようにかかとを着けて二足歩行を行う．これは，樹上で確実に枝をつかんで移動するには足の裏全体で接触できることが有効なためであろう．二足歩行時に足の裏全体で接地できればつま先だけで接地するよりも安定がよい．チンパンジーではかかとで着地し，接地力中心を足の後部から前部へと回していって足先で蹴りだすという，かなりヒト的な動きを行うことができる（図4）．ただし，足のアーチがないことと外転した母指の着き方とはヒトと全く異なる．

地上性の高いサルは，四足歩行においても後肢の力の大きさが前肢より充分大きくない．樹上性の高いサルははっきりとした力の後肢優位を示す[6, 8]．四肢骨の丈夫さに関しても，樹上性の高いサルは後肢優位が顕著である[10, 18]．サルの後肢優位の力配分と前後肢機能分化はやはり樹上で確立されたことが確実といえよう．足の裏の着き方も樹上性の高いものと地上性の高いものとでは二足歩行同様の違いがある．というよりは，四足歩行時の足底接地パタンがそのまま二足歩行でも用いられている．



図4　チンパンジーの二足歩行

ヒトのようにかかとから接地し，指先（ただし母指以外）で蹴りだすという足の働きができている．胴が前傾し，股関節と膝関節が曲がったままであるところはヒトと異なる．

3. ヒト二足歩行への道

3.1　二足歩行獲得過程の各種モデル

サルの仲間であったヒトの祖先がどのようにして二足歩行を獲得していったかについては，いくつかのモデルが提出されている[19]．

（1）ブラキエーションモデル

両腕で枝からぶら下がり，体をゆすって肋木渡りのように腕のみで前進する特異なロコモーションをブラキエーション（腕渡り）とよぶ（図5）．小型類人猿であるテナガザルが典型的に行うためテナガザルモデルともよばれるが，大型類人猿や中南米のクモザルの仲間も行うことがある．このとき，胴は鉛直方向となる．テナガザルは胸郭がヒトのように横径方向に大きく，一般四足獣の前後径に長い形と異なってくる．テナガザルはそのまま地面に降りたとき，多くの場合二足歩行を行う．これらのことからヒトの先祖はブラキエーションへ適応していたのではないかと考えられたことがある[20]．

しかし，ブラキエーションへ適応したテナガザルでは名前の通り腕と手が極端に長く丈夫になり，脚が長いヒトとは全く逆の方向へ向かっている．前肢のみを用いるブラキエーションではこのヒトの長く力強い下肢の進化を説明できない．テナガザルが地上を二足で歩くのは，腕が長すぎてバランスよく四足歩行ができないためと考えられる．

（2）四足歩行モデル

四足歩行はサルの一般的なロコモーションである． その中から立ち上がったとする説がある．

一つには，サルの中には先に示したように地上を日常的に使うものがあり，それが立ち上がれば地上二足歩行となるという説である．地上性の高いサルでも遠くを見通す時や，灌木など高いところの食物をとる時などにしばしば二足で立つ．しかし，四足歩行の際に後肢は屈曲位をとり，二足歩行ほどの伸展は必要ない．現生一般の地上四足歩行サルは，先に述べたように二足歩行時にも後肢関節が曲がっていて，皮膚，筋，靭帯などの長さの制限により物理的に大きく伸ばすことができない[21]．これでは恒常的に二足歩行を続けるのは無理がある．

さらには，ヒトに系統的に一番近いサルであるチンパンジーとゴリラが行うナックルウオークがヒト二足歩行の前段階だとする説がある．ナックルウオークとは，手が指の中節骨の背側で体を支える四足歩行であり，ゴリラ・チンパンジー以外に見られないロコモーションである（図5）．大型類人猿は比較的しばしば，かなりヒトに近いパタンで二足歩行を行うことができる．ゴリラはヒトとチンパンジーとが分岐する前に分岐したと考えられるので，ナックルウオークはこれら三者の共通祖先で獲得されヒトでのみ一度無くなったとする方が，ゴリラとチンパンジーで二度ナッ

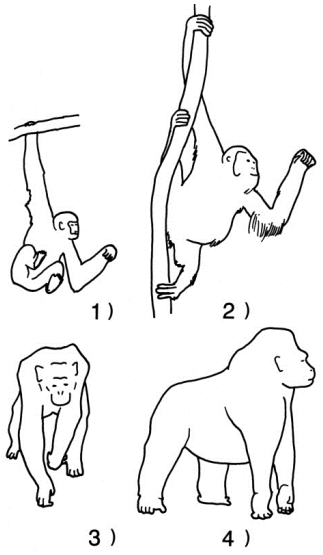


図 5　現生類人猿の特徴的ロコモーション

1）テナガザルのブラキエーション．2）オランウータンのアクロバットな樹上ロコモーション．3）チンパンジー，および 4）ゴリラのナックルウオーク．

クルウオークが獲得されたとするより，節約的であると考えられる．しかしながら，ゴリラ・チンパンジーはテナガザルほどではないにしても前肢と指が長く，下肢が長く指の短いヒトとは逆の傾向にある．この形から下肢の長いヒトへと変化したと考えるよりは，前後肢の長さのあまり変わりのない共通祖先から一方は前肢の長い方向へ，一方は下肢の長い方向へと進んだとした方が考えやすい．ゴリラ・チンパンジーの長い前肢と長く弯曲した手の指は，枝をつかみぶら下がる姿勢とロコモーションに適したものであり，この形態を保つために四足歩行では両者ともに指を曲げたナックルウオークをしていると考えられる．ヒトの祖先または初期人類がナックルウオークをしたとする説は根拠に乏しく[19]，これを祖先型とは考えられない．ゴリラとチンパンジーは各個別にナックルウオークを獲得したのであろう．

（3）樹上活動モデル

サルの活動する樹上は二次元的な地上と異なり三次元であり，ここでの活動パタンこそ二足歩行の原点であるとする考えである．ブラキエーションも樹上ならではのロコモーションであるが，あまりに特殊化しすぎていた．ブラキエーション以外の活動として，これまでに垂直木登り[22]とオランウータンのようなオーソグレイド型をとる多様な樹上活動[23]とが二足歩行の基礎として挙げられている．

垂直木登り説[22]はチンパンジーが垂直な幹をよじ登る際の四肢の動きが二足歩行時のものと似ていることに着目した．この時，胴は鉛直に立ち，股・膝関節はよく伸展され，足は足底方向へ力を入れて体を蹴りだす．これは二足歩行と同じ基本特徴であり，後肢の発達を説明できる．筋の働き方も垂直木登りと二足歩行とはいろいろなサルでよく似ている[24]．興味深いことにこの垂直木登りにおいても，樹上性のサルは地上適応の高いサルと比べてより前後肢の機能分化が進んでいるとみられる[25]．しかし，垂直木登りがサルのロコモーション時間に占める割合は明らかに少なく，これのみが二足歩行を推進したとするには無理がある．

アジアの大型類人猿であるオランウータンは，把握力の強い手と足で枝や蔓をつかみ，隙間のある三次元樹間をアクロバットな姿勢ながら確実につたわって移動していく（図 5）．四肢の関節可動域は大きい．上下に移動するときや枝先の食物を手でとるとき，頭を上にして胴を立て（オーソグレイド），伸ばした後肢でしばしば体重を支える．このような二足立位に近い姿勢は樹上のサルがしばしばとる行動である．このような点からオランウータンモデルは二足歩行の前段階の一つと考えられた[23]．オランウータンは野生状態で二足立位と二足歩行を観察されている．横から見ると一見直立二足姿勢をとっているような写真まである．しかし，オランウータンの股関節といえども，1 例の解剖体で見た限り，ヒトのように胴の軸まで伸展することは物理的に不可能である．股関節を曲げたまま外旋して背中をそらせ[8]，豊かな毛に包まれて立つので，横からはそのように見えるだけである．オランウータンは前肢が長く大きく，手足の指の長さと弯曲が大きいという特殊化をしており，そのままでヒトの祖先形と考えるのは難しい．

現生のサルはそれぞれが独自の進化を遂げており，当然のことながらヒトとサルの共通祖先，あるいはそこからヒトへ向かう際，の形を保っているわけではない．したがって現生の一種類のサルやそのロコモーションのみでモデルを構築することは不可能であった．これまでに示してきたようなさまざまな樹上活動の組み合わせにより，二足歩行に関係する能力が推進されたのであろう．全般的樹上活動モデルとよぶことができよう．

このように樹上三次元での姿勢とロコモーションへの適応が二足歩行の基礎となっていることは確実である．樹上適応はサル全般に言えることであるが，そのなかでもとくに現在積極的に樹上生活をしているサルの仲間に過去の人類祖先の適応傾向を見ることができる．樹上こそが長く丈夫な四肢とオーソグレイドな胴，そして体重を支えて推進する後肢の機能が発達した場である[14]．樹上に適応した能力が結果として二足歩行能力を高めた，すなわち二足歩行の前適応をなしていたと考えられる．現生のサルを見ても樹上性のサルは比較的容易に二足歩行を行う．人類の祖先は地上に降り立ったときの初めから，かなり確固とした二足歩行をとることができたのであろう．

3.2　化石の証拠

この樹上活動モデルがどのように化石の証拠と一致するか，もう一度みてみよう．ヒトと現生アフリカ類人猿との分岐前の約 2000 － 1300 万年前にみつかったほぼ全身骨格のある化石サルでは，最初は現生の普通のサルのように枝

の上をプロノグレイドで四足歩行をしていて，現生の類人猿のように長い前肢で枝からぶら下がるという特徴もっていなかった[26, 27]．その後，前肢が発達して樹上三次元運動がより活発化したようにも見えるものもあるが[28]主にブラキエーションへ向かったという証拠は希薄である．

ヒトとアフリカ類人猿との分岐直前直後を示す充分な化石は見つかっていない．またヒト系列と別れた後のアフリカ類人猿化石もほとんど見つかっていない．分岐した後約440万年前のアルディピテクスは先に示したように，直立二足歩行をしていたにもかかわらず，その足は親指がほかの指と離れて枝をつかむ能力を持ち，樹の上にも生活圏があったことを示している．これは樹上生活から地上二足歩行への過渡的形態を残していると考えられる[1]．

これに続き約420万年から250万年前ごろにかけて様々に分岐をしたアウストラロピテクス類の足は，把握能力を持たず地上二足歩行の蹴りだし型に特化していた．ただし，初めのうち彼らの上肢は現代人と比べると長く，また手足の指の骨は多少長く弯曲しているなど，樹上生活に対するいくらかの適応性を残している[29]．体型が異なる以上，彼らの二足歩行には現代人とは違うところがあったと考えられる．しかし，彼らが股関節と膝関節を常に曲げたままサル的な歩行をしていたという説は，骨格の証拠ばかりでなくアウストラロピテクスが残したとみなされる約360万年前のラエトリ足跡化石の解析によっても[30]，否定できるであろう．股・膝関節をかなり伸ばして直立した，比較的効率の良い歩き方であったと考えられる．

約180万年前にアフリカに現れたホモ・エレクトスは上下肢の長さも指の長さや弯曲も現代人と大きく変わらず，現代人と似た二足歩行をしていたと考えられる[31]．彼らはその移動能力を活かして人類として初めてアフリカを出てユーラシア大陸へと広まった．

このように化石の証拠は，ヒトの祖先が樹上生活に適応する中ですでに二足歩行に適した能力を獲得し，地上に降りてからそれを精練させたというシナリオと矛盾しない．

4. 樹から降りたヒト

ヒトがどのように二足歩行を獲得してきたかについては，大筋において明らかになってきた．現生のサルの運動と生態の研究から，樹上性の生活こそが二足歩行能力の基盤をなしたことがわかってきた．ヒトは樹上に生活の場を求めたサルの仲間であったからこそ二足歩行へ進めたのである．化石の証拠からも初期のヒトは過渡的には地上の他に樹上生活もしていたことが明らかになり，樹上活動モデルの妥当性が示された．

なぜヒトは地上二足歩行を始めたのかという問題が最後に残された．これについて証拠を持って答えることはいまだ難しい．440万年前のアルディピテクスの生息域は森林とパッチ状に森のある草原との境あたりとされる[32]．500-700万年前のその他の初期人類化石といわれるものも，主に森と草原とを含む環境にいたと考えられる[19]．気候変動により森が縮小して草原が広がったためか，あるいは自ら草原を求めてかはわからないが，森と草原の境に生息して，すでに十分な二足歩行能力を持っていたため樹から降りたとき地上二足歩行を始めたのであろう．一方現生アフリカ類人猿は樹のつながりが途絶えたときには主に四足歩行で地上を移動する．ヒトの祖先が地上へ降り立つとき，偶然に二足歩行を移動の主体としたのか，あるいは必然的に行ったのか，必然があるとすればそれは何だったのか，これらについてはいまだ確かな説はなく今後の解明を待っている．

謝辞

本解説に用いたわれわれの研究は，多くの共同研究者，協力者とともに行われたものであり，これらの方々へ感謝したい．とくに石田英実，岡田守彦，山崎信寿お三方の名を記しておく．

引用文献

1) Lovejoy, C. O., Suwa, G., Simpson, S. W., Matternes, J. H. and White, Y. D.: The great divides: *Ardipithecus ramidus* reveals the postcrania of our last common ancestors with African apes, Science, 326, 100-106, (2009).
2) Hildebrand, M.: Symmetrical gait of primates, American Journal of Physical Anthropology, 26, 119-130, (1967).
3) 富田守：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，人類学雑誌，75(3)，120-146，(1967).
4) Thompson, D.W.: On Growth and Form, After abridged edition in 1961, Cambridge University Press, (1917).
5) 岩本光雄，富田守：サルの歩行型式と前後肢別体重について，人類学雑誌，74(5)，228-231，(1966).
6) Kimura, T., Okada, M. and Ishida, H.: Kinesiological characteristics of primate walking: its significance in human walking, In: Morbeck, M. E., Preuschoft, H. and Gomberg, N. (Eds): Environment, Behavior, and Morphology: Dynamic Interactions in Primates, 297-311, Gustav Fischer, (1979).
7) Larson, S. G., Schmitt, D., Lemelin, P. and Hamrick, M. W.: The uniqueness of primate forelimb posture during quadrupedal locomotion, American Journal of Physical Anthropology, 112, 87-101, (1999).
8) Kimura, T.: Bipedal and quadrupedal walking of primates: comparative dynamics, In: Kondo, S., Ishida, H., Kimura, T., Okada, M., Yamazaki, N. and Prost, J. H. (Eds): Primate Morphophysiology, Locomotor Analyses and Human Bipedalism, 81-104, University of Tokyo Press, (1985).
9) Kimura, T.: Long and robust limb bones of primates, In: Ehara, A., Kimura, T., Takenaka, O. and Iwamoto, M. (Eds): Primatology Today, 495-498, Elsevier, (1991).
10) 木村賛：サルの骨格と移動様式―ヒトの二足歩行の基礎

一，木村賛（編）：歩行の進化と老化，129-152，てらぺいあ，(2002).
11) Kimura, T.: Long bone characteristics of primates, Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie, 80(3), 265-280, (1995).
12) Rollinson, J. and Martin, R. D.: Comparative aspects of primate locomotion with special reference to arboreal cercopithecines, In: Day, M. H. (Ed): Vertebrate Locomotion, 377-427, Academic Press, (1981).
13) Kawai, M. and Mito, U.: Quantative study of activity patterns and postures of Formosan monkeys by the radio-telemetrical technique, Primates, 14, 179-194, (1973).
14) Kimura, T. and Yaguramaki, N.: Development of bipedal walking in humans and chimpanzees: a comparative study, Folia Primatologica, 80, 45-62, (2008).
15) Ishida, H., Kimura, T. and Okada, M.: Patterns of bipedal walking in anthropoid primates, In: Kondo, S., Kawai, M., Ehara, A. and Kawamura, S. (Eds): Proceedings from the Symposia of the Fifth Congress of the International Primatological Society, 287-301, Japan Science Press, (1975).
16) Cavagna, G. A., Thys, H. and Zamboni, A.: The sources of external work in level walking and running, Journal of Physiology, 262, 639-657, (1976).
17) Sockol, M. D., Raichlen, D. A. and Pontzer, H.: Chimpanzee locomotor energetics and the origin of human bipedalism, Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America, 104, 12265-12269, (2007).
18) Kimura, T.: Differentiation between fore- and hindlimb bones and locomotor bahaviour in primates, Folia Primatologica, 74, 7-32, (2001).
19) Crompton, R. H., Vereecke, E. E. and Thorpe, S. K. S.: Locomotion and posture from the common hominoid ancestor to fully modern hominins, with special reference to the last common panin/hominin ancestor, Journal of Anatomy, 212, 501-543, (2008).
20) Tuttle, R. H.: Evolution of hominid bipedalism and prehensile capabilities, Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B292, 89-94, (1981).
21) Okada, M., Morimoto, M. and Kimura, T.: Mobility of hindlimb joints in Japanese macaques (*Macaca fuscata*) as influenced by biarticular musculature, Folia Primatologica, 66, 181-191, (1996).
22) Prost, J. H.: Origin of bipedalism, American Journal of Physical Anthropology, 52, 175-198, (1980).
23) Stern, J. T.: Before bipedality, Yearbook of Physical Anthropology, 19, 59-68, (1975).
24) Stern, J. T. and Sussman, R. L.: Electromyography of the gluteal muscles in *Hylobates, Pongo* and *Pan*: implications for the evolution of hominid bipedality, American Journal of Physical Anthropology, 55, 153-166, (1981).
25) Hirasaki, E., Kumakura, H. and Matano, S.: Biomechanical analysis of vertical climbing in the spider monkey and the Japanese macaque, American Journal of Physical Anthropology, 113, 455-472, (2000).
26) Walker, A. C. and Pickford, M.: New postcranial fossils of *Proconsul africanus* and *Proconsul nyanzae*, In: Ciochon, R. L. and Corruccini, R. S. (Eds): New Interpretations of Ape and Human Ancesrry, 325-351, Plenum, (1983).
27) 石田英実：アフリカ類人猿のロコモーション進化，木村賛（編）：歩行の進化と老化，11-20，てらぺいあ，(2002).
28) Nakatsukasa, M.: Acquisition of bipedalism: the Miocene hominoid record and modern analogues for bipedal protohominids, Journal of Anatomy, 204, 385-402, (2004).
29) Susman, L., Stern, J. T. and Jungers, W. L.: Arboreality and bipedality in the Hadar hominids, Folia Primatologica, 43, 113-156, (1984).
30) Leakey, M. D. and Harris, J. M. (Eds): Laetoli: A Pliocene Site in Northern Tanzania, Clarendon Press, (1987).
31) Walker, A. and Leakey, R. E. (Eds): The Nariokotome *Homo erectus* skeleton, Springer, (1993).
32) White, T. D., Ambrose, S. H., Suwa, G., et al.: Macrovertebrate paleontology and the Pliocene habitat of *Ardipithecus ramidus*, Science, 326, 87-93, (2009).



木村 賛（きむら たすく）
1966 年東京大学大学院理学系研究科人類学専門課程修士課程修了．理学博士．東京大学，帝京大学，京都大学，石川県立看護大学を歴任．東京大学・石川県立看護大学各名誉教授．主として人類進化過程解明のための骨と歩行の力学的研究に従事．日本人類学会，日本霊長類学会，臨床歩行研究会，米国自然人類学会，日本解剖学会の会員．（バイオメカニズム学会正会員）