

平成 30 年 6 月 22 日現在

機関番号：14301

研究種目：基盤研究(B) (一般)

研究期間：2015～2017

課題番号：15H04428

研究課題名(和文) ヒトはなぜ二足で歩けるのか？哺乳類モデルから探る二足歩行の戦略とその進化

研究課題名(英文) Why can we walk bipedally? Strategies for bipedal locomotion and their evolution explored using mammal models

研究代表者

平崎 鋭矢 (Hirasaki, Eishi)

京都大学・霊長類研究所・准教授

研究者番号：70252567

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 12,600,000円

研究成果の概要(和文)：ヒトは何故、二足で歩けるのか？直立二足歩行の獲得に際して、運動・姿勢戦略にどのような変化があったのかを探るため、本研究では、神経、筋、運動の各レベルにおける二足歩行の特異性を明らかにすることを目的とした。ニホンザルとラットモデル、およびヒトを用いた実験的アプローチから、二足歩行時には特に足の動きが四足歩行時から大きく変わることに、ヒト的歩行には後肢のステイフネスが重要であること等が明らかとなった。また、二足歩行の神経制御には反射経路の抑制が関与していること、不安定性には拮抗筋ペアの共収縮で対処すること、大脳皮質運動野は強い機能的可塑性を有することも示唆された。

研究成果の概要(英文)：Why can we walk bipedally? In order to investigate what kinds of changes in locomotor / posture strategies occurred when our ancestors stood up bipedally, we aimed to elucidate specific nature of bipedal locomotion at the nervous activity, muscular activity, and kinesiological characteristics. Experimental approach using Japanese macaque and rat models and human subjects revealed that hindlimb use, especially ways of foot use are largely different between bipedal and quadrupedal locomotion, and that the hindlimb stiffness is one of the most important factors for human like bipedal walking. It is also suggested that suppression of reflex pathway is involved in neural control of bipedal locomotion, that co-contraction of antagonist muscle pair copes with the instability in monkey bipedal walking, and that the motor cortex has strong functional plasticity.

研究分野：Biological Anthropology

キーワード：biomechanics neural activity EMG primates rat evolution

## 1. 研究開始当初の背景

ヒトは何故、二足で歩けるのだろうか？四足歩行から直立二足歩行への変化は、単に肢が4本から2本になっただけではない。脊椎動物のロコモーションの進化において直立二足歩行の獲得は革命的であった。体を左右に振って進む魚類、両生類、爬虫類、体幹屈伸が重要である四足哺乳類に対し、直立二足歩行と腕渡りでは身体の回旋を推進に利用する。つまり運動の軸が変わった。二足歩行では、さらに上肢帯と下肢帯の反対回旋が加わる。運動戦略や姿勢制御戦略にも大きな変化があったはずである。しかし、二足戦略については不明な点が多い。戦略の特徴はどのような動きに表れるのか、どのような筋の動員パターンを必要とするのか、それらを統御する神経活動はどのようなものか、といった点についてすら不明なままである。理由のひとつは、神経活動の知見がほとんど無いことである。神経系が信号を発生し、筋がそれに応え、その結果動きが生じるという考えに立つと、この3つのレベルを全て押さえてこそ、運動や姿勢の戦略を推測することが可能となる。もうひとつの理由は後肢以外の動きの知見が極めて乏しいことである。動きの戦略の理解には身体全体の協調的運動を知る必要がある。これらの課題を克服するためには、多分野の協力、および四足と二足の比較ができ、多様な検討が可能な、モデル動物を用いた実験研究が必要である。

## 2. 研究の目的

我々のグループではニホンザル(平崎、2012)やラット(Wadaら、2008)の二足歩行モデルを作成し、それらモデル動物が歩行する際の神経活動や筋活動の記録を試みてきた(Moriら、2006;中隼ら、2007)。また、実験的には得られない身体各部の動きの協調関係や生体内部に働く力を分析するために、コンピュータシミュレーションモデルを作成してきた(Ogiharaら、2009)。本研究では、それらの先行研究をさらに発展させ、ラットとニホンザルをモデル動物として用い、人類学、神経生理学、機械工学の手法を最大限に利用することで、二足歩行戦略の解明を試みた。これら2種とヒトの知見を比較することで、ヒトの二足歩行・姿勢の特異性を抽出するのみならず、二足能の哺乳類基盤を探る。

## 3. 研究の方法

### (1) 運動レベルにあらわれる戦略を調べる

ニホンザルとラットの二足歩行および四足歩行時の身体全体の動きと動的姿勢について、ビデオ計測、足圧計測および床反力計測を主とした運動力学的計測を行ない、それらの結果を材料として各体節間の協調性について考察するとともに、四足歩行との違いを探った。ヒト歩行との比較も行った。

### (2) 筋活動レベルにおける戦略の解明

ニホンザルとラットの歩行時の四肢と体幹

表層の主要筋の活動を筋電図法により調べる。動きとの対応を見るとともに、二足性に特有の戦略を探る。

### (3) 神経活動レベルでの戦略を知る

ニホンザルとラットを用い、神経生理学的手法により、歩行中の神経活動の記録を行った。また、磁気刺激法を用いて、ヒトおよびニホンザルの末梢神経と大脳皮質運動野を非侵襲的に刺激し、それぞれH波と運動誘発電位の記録を行った。

## 4. 研究成果

### (1) 足の動きと形態からみた霊長類の二足歩行と四足歩行

二足歩行には何が必要なのか、ということを知るためには、当然、二足歩行と四足歩行を比較する必要がある。ただし、ヒトは二足性獲得後に下肢が著しく長大化したため、もはや自然な四足歩行を行うことが困難である。二足性獲得直後の初期ヒト科のプロポーションが現代人のものより、非ヒト霊長類のそれに近かったことを考えると、比較はヒト以外の霊長類種を被験体として用いて行うことが妥当と言えるだろう。

我々は、ニホンザルをモデル動物として用い、その二足歩行と四足歩行を比較することで、二足歩行に必要な戦略を探った。ニホンザルは系統的にヒトからはやや遠い。しかし、系統的に遠い種であるからこそ、共有派生形質も少なく、二足歩行という運動が要求する生機構学的要因がより明確になる。

先行研究から、ニホンザルの二足歩行では股関節と膝関節の伸展の程度や動きのパターンが四足歩行時と比べ大きく変わることがわかっている。しかし、足の動きについては詳細な知見が欠けている。そこで、本研究では、歩行中の足圧分布を計測するとともに、足底の筋配置について肉眼的な観察を行った。その結果、四足歩行では蹴りだし時の足圧中心が第3趾にあるのに対し、二足歩行では第2趾にあることが明らかになった。つまり、ニホンザルが二足歩行を行うと、蹴り出し直前の足圧中心と足関節をつないだ仮想の軸は「足の機能軸」と呼ばれているが、四足歩行では足の機能軸は第3趾上にあるのに対し、二足歩行では第2趾上にあるということになる。先行研究から、ヒト、ボノボおよびチンパンジーでも、二足歩行時の機能軸は第2趾にあることがわかっている。我々の結果と先行研究の結果を合わせて考えると、二足歩行は足の機能軸の内側シフトと強く関連すると考えられる。

足の動きの違いは筋配置にも反映していえると考え、足底の筋をニホンザル、チンパンジー、ゴリラを含むいくつかの種で観察した。足底の筋の中で明らかに足の機能軸と関係があると考えられるのは骨間筋群であった。これらの筋のうち背側にある背側骨幹筋は、趾を外転・底屈させる機能を持つが、ヒトでは

第2趾を中心に配置されているのに対し、サル類では第3趾を中心に配置されていた。足圧とよく一致する結果であった。ただし、類人猿については、チンパンジーやゴリラにおいては、ヒト型とサル型が混在していた。我々は、この変異を、サル型からヒト型への移行の途中にあるためではないかと解釈している。

足圧計測と、骨間筋の観察からの結果をまとめると、二足歩行の進化において、足の機能軸に内側シフトがあったことは明らかである。ただし、移行のタイミングについては、足の動きと骨間筋では異なるのかもしれない。二足歩行時の足圧分布において類人猿の足の動きの軸が第2趾に移っていることは明らかである。一方、骨間筋から見た足の軸において、類人猿に変異が大きかったことは、骨間筋配置から見た機能軸はまだ移行の途中であることを示す。動きの変化が形態の変化に先行した可能性が高い。

## (2) 二足歩行時の脚スティフネスの定量化

生得的に四足歩行するニホンザルの二足歩行運動のメカニクスを、ヒトのそれと対比的に明らかにすることは、ヒトの二足歩行の起源と進化を明らかにする上で重要な示唆を提供する。そこで本研究では、ニホンザルの二足歩行運動の床反力と脚のスティフネスに着目し、その移動様式の力学原理を検証した。

京都大学霊長類研究所のニホンザル2頭を実験室内の歩行路の上を歩行させ、歩行路に設置した床反力計を用いて二足歩行中の床反力を計測した。このとき歩行中の身体運動を計4台のビデオカメラで撮影し、関節点をフレーム毎にデジタイズした。その結果より歩行中の重心点の時間変化を求め、位置・運動エネルギーを算出した(図1)。また、その点と着力点を結ぶ脚軸の長さ変化と床反力データから、脚のスティフネス(脚の弾性特性)を算出した。脚スティフネスは、体質量と脚長を用いて無次元化を行い、ヒトの二足歩行・走行時の脚スティフネスを比較した。その結果、ヒトの走行時よりもニホンザルの二足歩行の脚スティフネスは小さいことが明らかとなり、ニホンザルの二足歩行は両脚支持期があるにもかかわらず力学的には走行、すなわち Grounded Running となっていることが明らかとなった。

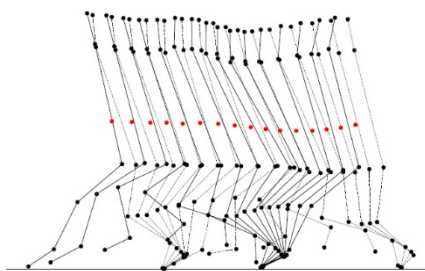


図1. ニホンザル二足歩行のスティックピクチャ

ニホンザルの二足歩行が、ヒトに見られる倒立振り子メカニクスを活用した二足歩行ではなく、Grounded Running になってしまう力学的要因を考察するために、ヒト被検者7名について、二足歩行・走行・Grounded Running を行わせたときの3次元身体運動をモーションキャプチャシステムと床反力計を用いて計測し、ニホンザルと同様に位置・運動エネルギーと脚スティフネスを算出した。その結果、ヒトの脚スティフネスは、走行時においても、ニホンザルの二足歩行時のそれと比較して大きいことが明らかとなった。ニホンザルの脚筋骨格構造はヒトと比較して相対的に柔らかく、立脚期時間が構造的に増大しやすいため、ヒトのような倒立振り子メカニクスに基づく二足歩行を行うことができないことが示唆された。

## (3) ラットモデルを用いた二足歩行能の獲得に関する運動学的、筋電図学的、神経生理学的研究

研究分担者(和田直己)は2008年(Brain Research)に確立したラット二足歩行モデル(RBWM: rat bipedal walking model)を用いて研究を行った。研究分担者が行った研究は本来4足動物であるラットをトレーニングによって二足歩行を習熟させ、そのモデル動物にどのような変化がおこるか、神経生理学的、運動学的、解剖学的研究方法を用いて、二足を行うのに要求される筋骨格系、神経制御を明らかにし、それをヒトの二足歩行と比較するという方法である。ラットは離乳後、二足による起立のトレーニング、その後の約13週間の二足歩行教示装置によるトレーニングを受ける。その結果、安定した二足歩行能力を獲得する。二足歩行能力の判定は二足歩行中の重心の左右への変位が抑制された状態で長時間二足歩行を行う能力の確認である。能力を獲得したラット、RBWMにはハード面、ソフト面の二足歩行への適応変化が確認されている。特にハード面での変化は、頭蓋骨の円形化、腰椎の椎体の形状変化による腰部前湾の出現があげられる。これらのRBWMの骨格の変化は二足歩行時のバランス制御を容易にする人の骨格の特徴と類似している。本研究課題の研究期間中の研究結果は筋繊維の構成の変化を示した。特に脊柱起立筋に速筋繊維の構成比の増加が見られた。さらに腓腹筋を利用して筋繊維構成と張力の関係についても研究を実施した。これらの研究結果は解析継続中である。運動学的、筋電図学的研究方法によってRBWMとヒトの二足、四足歩行の比較を行った。運動学的研究結果は、トレッドミル上の四足歩行では、人は股関節、膝関節、ラットは膝関節と股関節を利用して行い、一方、同様にトレッドミル上の二足歩行はヒト、ラットともに主に股関節、足関節の可動域を抑制し、大きな膝関節の運動を利用して達成されている。また筋電図学的研究結果はラット、ヒトともに二足歩行、四足歩行に対応した筋

活動のパターンを有していることを示した。RBWMの二足歩行時の筋放電パターンには人の二足歩行にみられる筋放電で、RBWMの四足歩行にみられない筋活動が出現する。つまり、RBWMの二足歩行時の筋放電パターンはヒトの二足とラットの四足歩行時の筋放電パターンの混じったものである。この事実は、本来四足歩行動物はヒトが行う二足歩行の放電パターンと同じではないが、類似した放電パターンを出現させる神経制御を有していることを示している。また、RBWMには神経制御の変化として、後肢の単シナプス性反射の抑制が示された。この反射の抑制は皮質脊髄路の作用によることが下行路の切断によって示された。つまりラットの二足歩行の神経制御には上位中枢からの下行路の活動による反射経路の抑制が関与していることが示された。

以上の研究結果は以下のことを示している。四足哺乳類はトレーニングによって安定した二足歩行能力を獲得する。その能力の獲得には二足歩行時の重心の安定制御を可能にする骨格の変化が伴う。また筋肉の筋繊維構成も変化する。運動学的研究は後肢の二足歩行時の関節運動は四足とは全く異なる。ヒトとラットの二足歩行の後肢の関節運動には類似している点が見られた。しかし、可動範囲はヒトと大きく異なる。四足ほ乳類[ラット]にも二足歩行のヒトにも四足、二足の両方があることが筋電図学的研究によって明らかとなった。これらの事実をまとめて考えると、人類が四足哺乳類から進化して安定した直立二足歩行を獲得するには筋・骨格系の変化が必須であり、先行しなければならない。神経制御はハード面の変化後、修正変化が起こったと考えられる。

(4) 二足歩行はヒトのみが常用する種固有の移動様式である。

四足動物が四足立位から直立位へと姿勢を変換すると、地接した体肢で構成される支持面の面積は減少し、各関節における重力負荷のベクトルの大きさ・方向も変化するために、後肢負荷は増大し、重心は上昇し、かつ体幹・下肢の各関節は不安定となる。従って四足歩行を常用していたヒト科の祖先の中枢神経系は、これらの二足歩行に備わる生体工学的属性を克服しながら直立し歩くことを遂行したに相違ない。

二足歩行の起源に関して化石標本を対象とする人類学的研究は、進化の圧力の下での骨形態と脳容積の変遷過程を明らかにしてきた。一方、ヒト以外の霊長類の歩行を対象とする研究は、運動学・運動力学的パラメータや筋活動(中枢神経系からの最終出力)におけるヒトとの類似点・相違点を報告してきた。しかしこれらの人類学的な動物実験において、中枢神経系が二足歩行の生体工学的属性をどのように克服するのか、に関する断面的研究は極めて少ない。

このような観点から我々(分担者:中隼ら)

は、侵襲的実験手法を用いることが可能な二足歩行モデル動物としてニホンザルを選択し、サルに流れベルトの上を歩かせる馴化訓練法を確立した。本研究の目的は、このサル二足歩行モデルにおいて中枢神経系が用いる二足歩行戦略を明らかにすることである。我々が用いる運動課題の特徴は、単一個体(単一の神経-筋骨格系)から得られるデータを二足歩行と四足歩行の間で比較することによって、“二足で歩くサルがその生体工学的不安定性をどのように克服するのか”を抽出しようとする点にある。

そのため3頭のニホンザルを対象に、無拘束の状態での四足歩行と二足歩行を交互に遂行する運動課題を学習させ、高速ビデオカメラを用いて四足歩行と二足歩行を交互の遂行するサルを側方と後方から撮影し、同時に下肢・体幹の筋活動を記録した。

得られた画像データでは、左右下肢において着地と離床の瞬間を抽出し、歩行周期(着地相と遊脚相、一脚支持期と二脚支持期)を決定した。また四足歩行中と二足歩行中のそれぞれにおいて運動学的パラメータ(着地位置や下肢関節角度、体幹軸角度など)を計測した。一方、電気生理学的データでも同様に四足歩行と二足歩行中に対して体幹・四肢筋活動から整流化後の加算平均を作成した。そして二足歩行中の運動学的パラメータと筋活動を四足歩行と比較した。

運動学的パラメータの解析結果は次の3点に要約される。①二足歩行における歩幅(左右着地足の前後の間隔)は、四足歩行に比べて減少したが、歩隔(左右着地足の左右の間隔)は増加した。②二足歩行中の股関節角度の可動域は四足歩行に比べて伸展位へと大きく変移した。対して膝関節の可動域は屈曲位へ、足関節の可動域は伸展位へと変移したが、その程度は僅かだった。③四足歩行で水平位に保たれていた体幹軸は二足歩行で鉛直位へと近づいた。四足歩行において下肢のステップングに伴う体幹軸角度の変化は不明瞭だったが、二足歩行中の体幹軸では左右前方への律動的運動が顕性化した。

筋活動の解析結果は次の3点に要約できる。①一側下肢の抗重力筋群は四足歩行において一脚支持期で相動的に活動した。二足歩行ではその振幅は増加し、活動期間は離床直前の二脚支持期にまで延長した。②左右の体幹下部の抗重力筋群は四足歩行において右下肢と左下肢の着地の瞬間に共収縮した。二足歩行では筋活動は著しく増強され、大小二つの相動的成分が新たに出現し、持続的成分に重畳した。③下肢の拮抗筋ペアは四足歩行において交代的に活動したが、二足歩行においては共収縮するものが出現した。体幹の拮抗筋ペアでは四足歩行中の共収縮が二足歩行において著しく増強された。

以上の結果から、次の3点が明らかになった。サルが二足歩行に際して、①荷重負荷の増大に対しては、支持面を修飾しながら下肢・

体幹筋活動を増強すること、②関節の不安定化に対しては拮抗筋ペアの共収縮を動員すること、③体幹姿勢の不安定性に対しては下肢のステップングに協調的な新たな律動的体幹運動を動員して平衡を担保すること。我々の成績は、ニホンザルの中樞神経系には精緻な体幹姿勢制御機能が備わっていることを示唆しており、ヒト科の祖先においては同様の機能が抗重力筋の増強と骨リモデリングを介する骨格系の適応的安定化を促したものと推定できる。

#### (5) 大脳皮質運動野活動から考察する二足歩行能力の獲得

本研究は「二足歩行を可能にする脳とはどのようなものか？」という視点から発案された。これまでの四足歩行動物を対象とした歩行運動の神経制御に関する基礎研究から、脳内には電気または化学的刺激によって歩行運動を誘発する事ができる歩行誘発野が少なくとも3か所（視床下部、中脳、小脳）に同定され、四足歩行運動の基本的制御機構は大脳皮質にはなく、これらの上位神経機構は精緻な歩行軌跡の生成など随意性の高い制御に関与するものと考えられている。しかし、ヒトにおいて内包や皮質運動野が障害された場合にはもはや立つことさえ困難となり、安定した歩行運動を行うことは極めて難しい。これは何を意味するのだろうか？考えられる可能性の一つとして、動物種によって二足歩行を行うための上位脳への依存度が異なることがあげられる。すなわち、ヒトを含めた霊長類では大脳皮質を含めたいわゆる上位脳の機能を動員して二足歩行が行われていると考えられる。

私たちは、これまで若齢ニホンザルは運動学習により二足歩行能力を学習獲得し、その歩容にはヒトと共通した運動学的・運動学的特徴が観察されること、さらにこれらのニホンザルが二足歩行を実行する際に大脳皮質運動野の活動性が上昇することを糖代謝を指標としたPET（陽電子断層撮影法）で明らかにしてきた。しかし、この活動性の上昇が同部からの出力に伴うものかまたは感覚野などのほかの脳領域からの入力を反映するものかは明らかになっていない。そこで本研究では、同領域の活動性の上昇の意義を検証するとともに同領域の機能的可塑性についても考察することとした。

ニホンザルの脳神経機構は解剖のみならず機能的にもヒトとの類似性が多い。大脳皮質運動野からの遠心路である皮質脊髄路（錐体路）は脊髄運動細胞を直接的または間接的に制御すること、また同運動野は頭頂葉感覚野や他の前頭葉領域からも強い入力を受けることなどが明らかになっている。本研究における実験項目は次のとおりである。

- ①二足歩行能力獲得の有無は脊髄運動細胞の興奮性に影響を与えるのか？
- ②大脳皮質運動野興奮性は運動に伴いどのよ

うな可塑性を発現するのか？

個々の実験では、磁気刺激法を用い非侵襲的に末梢神経および大脳皮質運動野を刺激し、①ではニホンザルからH波を、②ではヒトから運動誘発電位を記録した。①二足歩行学習ニホンザルの後脛骨神経刺激に伴うH波（腓腹筋から記録）の振幅は二足歩行未学習サルのそれよりも20%程度小さく、脊髄運動細胞の興奮性が低下していた。②ヒトの手関節固定に伴う皮質興奮性の変化を経時的に記録した。その結果、手関節固定に伴い興奮性は経時的に低下（12時間で最大50%）し、固定からの解放に伴う運動再開後に興奮性は回復した。

これらの結果は、ニホンザルでは二足歩行を実行する際に大脳皮質運動野からの出力が脊髄神経機構を抑制することで二足歩行運動が実行されている可能性があること、そしてする。ニホンザルは生得的には四足歩行動物であり、自然界においてもその移動様式を用いることが多い。しかし、その時々々の環境の中で彼らは巧みに二足歩行することも事実である。本研究によってニホンザルには二足歩行を可能にする極めて可塑性に富んだ脳神経機構が内在されていること、そしてひとたび二足歩行を学習した際にはその神経機構を巧みに調節して安定した二足歩行を実行することが可能であることが示された。これまでの霊長類における二足歩行に関する研究は霊長類を対象として実施されるものが多いが、今後はヒトの歩行機能破綻の観点からの研究も霊長類の歩行機能獲得とその神経制御機構を解明する手立てになるのではないだろうか。

#### <引用文献>

- ① 平崎鋭矢 (2012). サルの歩行からヒトの直立二足歩行の起源と進化を探る. 京都大学霊長類研究所編「新・霊長類学のすすめ」, 丸善, pp 19-35.
- ② Mori F, Nakajima K, Tachibana A, Mori S (2006). Obstacle clearance and prevention from falling in the bipedally walking Japanese monkey, *Macaca fuscata*. Age and Aging 2006; 35-S2: ii19-23. doi:10.1093/ageing/af1079.
- ③ 中階克己, 森大志 (2007). 歩行と大脳皮質. Brain Medical 19:333-339.
- ④ Ogihara N, Makishima H, Aoi S, Sugimoto Y, Tsuchiya K, Nakatsukasa M (2009). Development of an anatomically based whole-body musculoskeletal model of the Japanese macaque (*Macaca fuscata*). American Journal of Physical Anthropology 139: 323-338. doi: 10.1002/ajpa.20986.
- ⑤ Wada N, Toba Y, Iwamoto W, Goto M, Miyata H, Mori F, Morita F (2008). Investigation and characterization of

rat bipedal walking models established by a training program. *Brain Research* 1243: 70-77. doi:10.1016/j.brainres. 2008.09.034

## 5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計 12 件)

- ① Sellers WI, Hirasaki E (2018). Quadrupedal locomotor simulation: producing more realistic gaits using dual-objective optimization. *Royal Society Open Science* (査読有) 5:171836. Doi:10.1098/rsos.171836.
- ② Matsuura A, Karita T, Nakada N, Fukushima S, Mori F (2017). Correlation between changes of contralateral cortical activity and motor function recovery in patients with hemiparetic stroke. *Physical Therapy Research* (査読有) 20:28-35. Doi:10.1298/ptr.E9911.
- ③ Karita T, Matsuura A, Kondo Y, Tomimura K, Nakada N, Mori F (2017). Time course of changes in corticospinal excitability after short-term forearm/hand immobilization. *Neuroreport* (査読有) 28:1092-1096. Doi:10.1097/WNR.0000000000000891.
- ④ Rae TC, Johnson PM, Yano W, Hirasaki E (2016). Semicircular Canal Size and Locomotion in Colobine Monkeys: A Cautionary Tale. *Folia Primatologica* (査読有) 87: 213-223. Doi: 10.1159/000449286.
- ⑤ Iwanaga J, Watanabe K, Saga T, Tabira Y, Hirasaki E, Fisahn C, Tubbs S, Kusakawa J, Yamaki K (2017). Radiological and microsurgical anatomy for variation of the mandible: comparative study of human and *Macaca fascicularis*. *The Anatomical Record* (査読有) 300: 1464-1471. Doi: 10.1002/ar.23586.
- ⑥ Yozu A, Obayashi S, Nakajima K, Hara Y (2016). Hemodynamic response of the supplementary motor area during locomotor tasks with upright versus horizontal postures in humans. *Neural Plasticity* (査読有) 2016: 1-8. Doi: 10.1155/2016/6168245.
- ⑦ Imaoka Y, Kawai M, Mori F, Miyata H (2015). Effect of eccentric

contraction on satellite cell activation in human vastus lateralis muscle. *Journal of Physiological Sciences* (査読有) 65: 461-469. Doi: 10.1007/s12576-015-0385-4.

- ⑧ 松浦晃宏、荻田哲也、瀬尾真裕、仲田奈生、森大志 (2015). 脳卒中片麻痺患者の運動機能回復と被損傷側の皮質脊髄路興奮性変化. *理学療法学* (査読有) 42: 180-181. Doi.org/10.15063/rigaku. KJ00009930392

[学会発表] (計 52 件)

- ① 平崎鋭矢 (2017). 足の動きと形態から見た霊長類の二足歩行と四足歩行. 第 71 回日本人類学会大会 (2017 年, 東京).
- ② 和田直己 (2017). ヒト、ラット二足歩行モデルの筋電図学的比較研究. 第 71 回日本人類学会大会 (2017 年, 東京).
- ③ 荻原直道 (2017). 踵骨形態と直立二足歩行の進化. 第 71 回日本人類学会大会 (2017 年, 東京).
- ④ 中隼克己、日暮泰男、村田哲、稲瀬正彦 (2017). 無拘束ニホンザルの補足運動野におけるトレッドミル歩行中の単一神経細胞活動. 第 71 回日本人類学会大会 (2017, 東京).
- ⑤ 森大志 (2017). 皮質運動野活動から考察する二足歩行能力の獲得. 第 71 回日本人類学会大会 (2017, 東京).

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

平崎 鋭矢 (HIRASAKI, Eishi)  
京都大学・霊長類研究所・准教授  
研究者番号・70252567

### (2) 研究分担者

和田 直己 (WADA, Naomi)  
山口大学・共同獣医学部・教授  
研究者番号・20210982

森 大志 (MORI, Futoshi)  
県立広島大学大学院・総合学術研究科・教授  
研究者番号・50301726

中隼 克己 (NAKAJIMA, Katsumi)  
岩手医科大学・医学部・教授  
研究者番号・60270485

荻原 直道 (OGIHARA, Naomichi)  
慶応義塾大学・理工学部・教授  
研究者番号・70324605