

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 30 日現在

機関番号：32612

研究種目：挑戦的萌芽研究

研究期間：2015～2016

課題番号：15K14613

研究課題名(和文)三次元動力学シミュレーションに基づく霊長類四足歩行の歩容解析

研究課題名(英文) Three-dimensional simulation of lateral- and diagonal-sequence quadrupedal walking

研究代表者

荻原 直道(Ogihara, Naomichi)

慶應義塾大学・理工学部(矢上)・教授

研究者番号：70324605

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,900,000円

研究成果の概要(和文)：イヌやウマといった一般的なほ乳類と、霊長類の四足歩行のあいだには、脚を動かす順番に大きな違いが存在する。しかしその原因は現在まで十分明らかになっていない。本研究では、3次元四足歩行モデルを構築し、接地パターンを変化させて四足歩行の動力学シミュレーションを行い、接地パターンの変化が歩行に与える影響を評価することを試みた。また、霊長類にもかかわらずイヌ的歩行を採用しているとされるマーモセットの四足歩行運動を、ニホンザルのそれと対比的に分析し、接地パターンが異なる要因を考察した。

研究成果の概要(英文)：It is generally accepted that quadrupedal walking gait in primates differs from that in other mammals such as dogs and horses, since primates generally employ a diagonal sequence walking gait but other mammals use a lateral sequence walking gait. However, the mechanism responsible for the unique characteristics of the quadrupedal walking gait in primates still remains unclear. The present study conducted a forward dynamic simulation of lateral- and diagonal-sequence quadrupedal gait to evaluate effect of the difference in footfall patterns on gait mechanics. We also analyzed quadrupedal walking gaits of the common marmoset, a primate species known to employ lateral sequence gait, and the Japanese macaque to comparatively investigate the mechanism responsible for the choice of gait sequence.

研究分野：生体力学

キーワード：歩行分析 バイオメカニクス ニホンザル マーモセット 接地パターン

1. 研究開始当初の背景

イヌやウマといった一般的なほ乳類の四足歩行は、右後脚(RH)→右前脚(RF)→左後脚(LH)→左前脚(LF)の順番に接地する lateral sequence 歩行を採用している(図1)。それに対して、ニホンザルやチンパンジーなど霊長類の四足歩行は、右後脚(RH)→左前脚(LF)→左後脚(LH)→右前脚(RF)の順番に接地する diagonal sequence 歩行を採用している。このように、イヌやウマといった一般的なほ乳類と、霊長類の四足歩行のあいだには、脚を動かす順番に大きな違いが存在することが古くから知られている(Hildebrand, 1967)。しかしなぜ、霊長類の四足歩行は、他の多くのほ乳類と異なる diagonal sequence 歩行を採用しているのだろうか? このことについては、現在まで「神経構造仮説(Vilensky, 1989)」、「重心位置仮説(Rollinson, 1981)」、「樹上安定性仮説(Cartmill, 2002)」など様々な仮説が提案され、多くの議論が展開されてきた。しかし、基本的にはすべて仮説にとどまっており、歩行パターンの違いがなぜ観察されるのか、そのメカニズムは実際にはほとんど明らかになっていない。

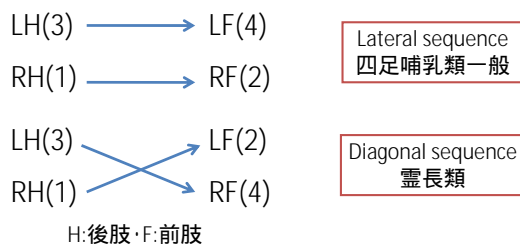


図1 Lateral sequence と diagonal sequence.

2. 研究の目的

歩行運動は、脚により適切な反力を作用させ身体を移動させる力学現象である。したがって、上述のような接地パターンの違いは、身体に作用する反力の時間変化を生み出し、歩行中の身体運動、特に安定性や移動効率に大きく影響していることが予想される。そこで本研究では、3次元四足歩行モデルを構築し、接地パターンを変化させて四足歩行の動力学シミュレーションを行い、接地パターンの変化が安定性や移動効率に与える影響を考察する。また、霊長類にもかかわらず lateral sequence を採用しているとされるマーモセットの四足歩行運動を、ニホンザルのそれと対比的に分析することを通して、一般的なほ乳類と霊長類が異なる接地パターンを選択する力学原理の一端を明らかにすることを目的とする。

3. 研究の方法

(1) 歩行シミュレーション

本研究では、単純力学モデルを用いて四足

歩行の動力学シミュレーションを行い、イヌとサルが異なる接地パターンを選択する力学的要因を探ることを目的とした。具体的には、四足歩行の力学モデルを構築し、脚の各関節に目標軌道に追従するようにトルクを作用させて歩行を生成した。接地パターン以外はすべて同じ条件で歩行を生成させることで、接地パターンの違いが歩行中の3次元身体運動に与える力学的影響を評価することが可能となる。

四足歩行の身体力学系は、体幹2節、各脚2節の計10節剛体リンクモデルとしてモデル化した(図2)。体幹節の関節には、3軸のトルクバネを考慮し、体幹運動を再現した。床面はバネとダンパーによってモデル化した。本力学モデルの構築には、動力学計算を行う物理演算エンジン Open Dynamics Engine を用いた。

動物の歩行は、脊髄に内在するリズム生成神経回路網(GPG)が生成する歩行の基本的リズム信号に基づいて生成されていると考えられている。そこで本研究では、歩行周期に一致した周期を持った位相振動子が各脚に対応して存在し、CPGはそれら振動子のネットワークとしてモデル化した。

一方、各脚の運動制御には、目標軌道に追従させるPDフィードバック制御則を用いた。具体的には、体幹座標系で表した脚先の軌道を、対応する振動子位相の関数として、立脚期・遊脚期それぞれについて記述した。この軌道を実現する各脚の関節角度変化を、逆運動学問題を解くことによって求め、それを各関節の目標軌道とした。

Lateral sequence と diagonal sequence 歩行の比較には、神経振動子の位相差を適切に定める必要がある。本研究では、脚間の位相差をニホンザルの四足歩行データを参考に定め、両接地パターンに基づく四足歩行を再現できるようにした。

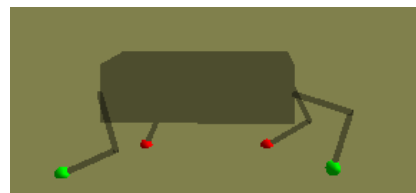


図2 四足歩行の力学モデル

(2) マーモセットの四足歩行分析

霊長類にもかかわらず lateral sequence を採用しているとされるマーモセットの四足歩行運動の計測を行い、その歩行運動を典型的な四足性霊長類対比的に分析した。成体マーモセット14個体を対象に計測を行った。2つの床反力計を接地したアクリル製のトンネル型歩行路の中を四足歩行させ、その様子を複数台のハイスピードカメラで撮影した(図3)。マーモセットには、片側8つの関節点(第5中手指節関節、手関節、肘関節、肩関節、第5中足趾節関節、足関節、膝関節、

股関節)に反射マーカ―を貼付した。その位置をフレーム毎にデジタイズし、各脚の接地・離地時刻と3次元座標の時間変化を算出した。また、床反力計から、前後肢に作用する床反力波形を計測した。さらに、床反力波形から重心の位置エネルギーと運動エネルギー変化を求め、倒立振り子メカニクスに基づく力学的エネルギーの回収率を評価した。

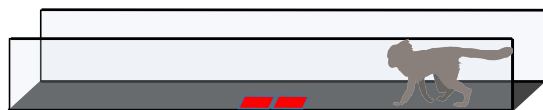


図3 マーモセットの歩行実験

(3) マーモセット筋骨格モデルの構築

歩行運動の生体力学的解析には、力学モデルが不可欠である。このため本研究では、マーモセット筋骨格系の形態や構造が規定する運動学的・生体力学的拘束を再現する、解剖学的に精密なマーモセットの3次元筋骨格モデルを構築した。まず、マイクロCT装置を用いてマーモセットの全身CT画像を撮影し、3次元全身体表面形状と骨表面形状を抽出した。そして各骨の形状情報から主軸を算出し、各節の部材座標系を定義した。次に、各関節面に対してその形態に応じて球、もしくは円柱を誤差最小でフィットさせ、関節の回転中心および回転軸を求めた。こうして求めた回転軸と回転中心が一致するように各関節の幾何拘束を定義し、直鎖リンク系として骨格系をモデル化した。各関節の可動域は、屍体を他動的に動かすことで求めた。各節の剛体特性(重心位置、慣性テンソル)は、全身体表面データを各関節の回転中心で分割して算出した。このとき身体材料の密度は、組成の違いによらず 1.0g/cm^3 とした。

マーモセットの筋の解剖学的情報を取得するために、CT スキャンしたマーモセット標本と同じ個体の解剖を行い、特に四肢の筋について、起始・停止点、筋走行を確認するとともに、筋質量、平均筋線維長を計測した。この結果から筋を起始点から停止点まで、必要に応じて経路点を介して結ぶ線分として定義した。各筋が発揮しうる最大筋力は、その生理学的断面積に比例するものとした。筋骨格モデルの構築は AnyBody Modeling System を用いて行った。

(4) ニホンザルの四足歩行分析

霊長類の四足歩行が、他の多くのほ乳類と異なる diagonal sequence 歩行を採用していることを説明する有力な仮説の一つに「重心位置仮説」がある。これは、霊長類が diagonal sequence 歩行を採用するのは体重心が相対的に後方に位置するためという仮説であるが、これを検証するために、傾斜面を四足歩行するニホンザルの接地パターンを計測・分析した。具体的にはトレッドミル上を四足歩行する3頭のニホンザルの接地パターンが、

トレッドミル傾斜角度の変化とともにどのように変化するかを、デジタルビデオカメラを用いて計測した。ここではトレッドミルを傾斜させることで重心位置の変化によって起こる前肢と後肢の体重支持の割合変化を作りだし、分析することにした。また、ニホンザルの体幹におもりを取り付けて重心位置を前方にシフトさせた状態で歩行させる計測も試みた。

4. 研究成果

(1) 歩行シミュレーション

四足歩行の身体力学モデルを用いて、lateral sequence 歩行と diagonal sequence 歩行を順動力学的にシミュレートし、体幹運動を比較した(図4)。ただし、本研究では定常で安定な歩行の実現が困難であったため、現在のところ体幹の慣性モーメントを大きく設定して定常な歩行を実現させている。シミュレーションの結果、接地パターンの違いにより床反力作用に差異が生じ、体幹挙動の違いを生みだすことが示唆された。霊長類は基本的には樹上で進化してきた動物であり、樹上生活への適応として体幹の可動特性が変化した結果、接地パターンが異なる可能性が示唆された。

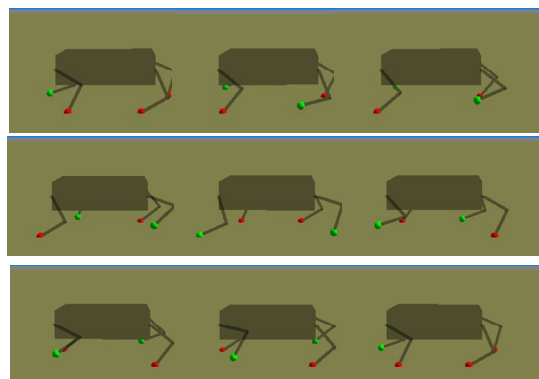


図4 生成された diagonal sequence 歩行

(2) マーモセットの四足歩行分析

動作分析の結果、マーモセットの接地パターンは、ニホンザルなど一般的な霊長類が採用する diagonal sequence とは異なり、lateral sequence であることが明らかとなった(図5)。しかし、マーモセットの接地パターンはイヌやウマと同じではなく、一般的なほ乳類と霊長類の中間に位置づけられた。また、マーモセットは、ニホンザルに比べて相対的に脚を屈曲させた姿勢で歩行を行い、床反力の鉛直方向のピーク値は、前肢のほうが後肢よりも大きくなることが明らかとなった。

さらに、力学的エネルギー回収率はニホンザルよりも低く、マーモセットの歩行は、倒立振り子メカニクスに基づく歩行ではなく、力学的には走行に近いことが示唆された。

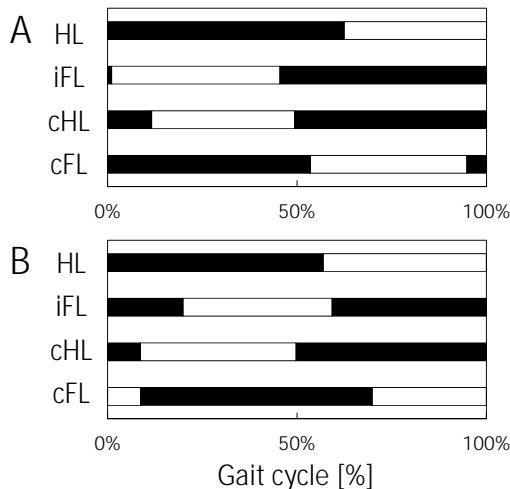


図5 マーモセット(A)とニホンザル(B)の接地パターン。HL = hindlimb, FL = forelimb. i = ipsilateral, c = contralateral.

(3) マーモセット筋骨格モデルの構築

構築したマーモセット筋骨格モデルを示す。本研究では体幹部4節(頭部、胸郭、腰部、骨盤)、前肢左右各4節(上腕骨、尺骨、橈骨、手部)、後肢左右各3節(大腿骨、脛骨、足部)の計18節からなる3次元剛体リンクとしてマーモセットの骨格系をモデル化した。肩甲骨は胸郭部に含まれるものとした。尾は運動の記述が困難なため今回は考慮しなかった。このモデルの自由度は、骨盤の絶対空間に対する並進3、回転3、骨盤-腰部関節の3、腰部-胸郭関節の3、胸郭-頭部関節の3、肩関節の3、肘関節の1、橈尺連結の1、手関節の2、股関節の3、膝関節の1、足関節の2の計41自由度である。筋走行を、経路点を用いて定義することで、各筋の機能を正しく再現することが可能となった。また、関節形状に基づいて回転軸を定めた結果、解剖学的にも妥当な関節運動を再現することが可能となった。さらに、計測した歩行データに構築した筋骨格モデルをマッチングすることで、実計測が困難な歩行中の筋骨格系の3次元動態を再構成することが可能となった。

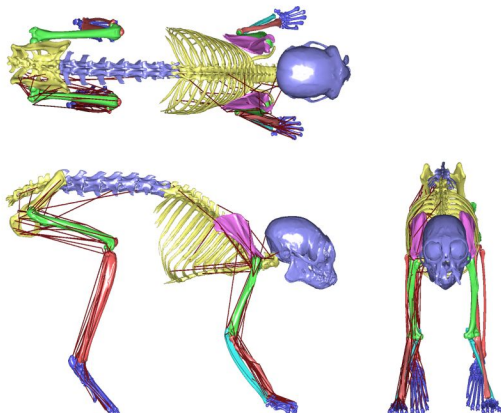


図6 マーモセット筋骨格モデル

(4) ニホンザルの四足歩行分析

傾斜トレッドミル上を四足歩行するニホンザルの接地パターンを比較・分析した。その結果、前肢に作用する床反力がトレッドミルの傾斜により増大しても、lateral sequence 歩行への遷移は基本的に観察されなかった。また、ニホンザルの体幹におもりを取り付けて重心位置を前方にシフトさせた状態で歩行させる計測も試みたが、基本的には接地パターンに影響は見られなかった。したがって、重心位置が接地パターンの直接的決定要因ではないことが示唆された。

<引用文献>

- Cartmill M et al.: Support polygons and symmetrical gaits in mammals. *Zool J Linn Soc* 136: 401-420, 2002.
- Hildebrand M: Symmetrical gaits of primates. *Am J Phys Anthropol*, 26: 119-130, 1967.
- Rollinson J et al.: Comparative aspects of primate locomotion, with special reference to arboreal cercopithecines. *Symp Zool Soc Lond*, 48: 377-427, 1981.
- Vilensky JA: Primate quadrupedalism: how and why does it differ from that of typical quadrupeds? *Brain Behav Evol*, 34: 357-64, 1989.

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者には下線)

[雑誌論文](計4件)

Ogihara, N., Oishi, M., Kanai, R., Shimada, H., Kondo, T., Yoshino-Saito, K., Ushiba, J., Okano, H.: Muscle architectural properties in the common marmoset (*Callithrix jacchus*), *Primates*, (in press) 査読有

荻原直道: 足部筋骨格構造の機能形態学とヒトの直立二足歩行の進化、*日本足の外科学会雑誌*, Vol.37, pp.4-6, (2016) 査読無

Blickhan, R., Andrada, E., Muller, R., Rode, C., Ogihara, N.: Positioning the hip with respect to the COM: Consequences for leg operation, *Journal of Theoretical Biology*, Vol.382, pp.187-197, (2015) 査読有

荻原直道: サルの口コモーション、*体育の科学*, Vol. 65, pp.477-483, (2015) 査読無

[学会発表](計5件)

大橋朋広、青井伸也、中隣克己、日暮泰男、大島裕子、藤木聡一郎、船戸徹郎、荻原直道、泉田啓、土屋和雄: 筋シナジー仮説に基づくニホンザルの神経筋骨格

モデルを用いた四足・二足歩行生成と歩容遷移、第 29 回自律分散システム・シンポジウム、調布クレストンホテル（東京都調布市）（Jan 30, 2017）

荻原直道：人類進化研究への機械工学的アプローチ、精密工学会画像応用技術専門委員会 2016 年度第 4 回研究会、中央大学理工学部（東京都文京区）（Nov 11, 2016）

Ogihara, N.: What bipedal locomotion of the Japanese macaque tells us about the evolution of human bipedalism?, Motion Systems Perspectives, Jena, Germany, (July 22, 2016)

金井遼吾、島田光、近藤崇弘、吉野紀美香、牛場潤一、岡野栄之、荻原直道：コモン・マーモセットの解剖学的 3 次元筋骨格モデルの構築、第 36 回バイオメカニズム学術講演会、信州大学（長野県上田市）（Nov 28, 2015）

Andrada, E., Sutedja, Y., Hirasaki, E., Blickhan, R., Ogihara, N.: Bipedal locomotion of the japanese macaque: Interactions between trunk, legs and self-stability, The 25th Congress of the International Society of Biomechanics, Glasgow, UK, (July 13, 2015)

6 . 研究組織

(1)研究代表者

荻原 直道 (OGIHARA, Naomichi)

慶應義塾大学・理工学部・教授

研究者番号：7 0 3 2 4 6 0 5

(2)研究分担者

青井 伸也 (AOI, Shinya)

京都大学・大学院工学研究科・講師

研究者番号：6 0 4 3 2 3 6 6

平崎 鋭矢 (HIRASAKI, Eishi)

京都大学・霊長類研究所・准教授

研究者番号：7 0 2 5 2 5 6 7