

原著

## シロテテナガザルのブラキエーション時における 大腿直筋の活動

### The activity of the rectus femoris muscle of a white-handed gibbon (*Hylobates lar*) during brachiation

岡 健司<sup>1) 2)</sup> 熊倉 博雄<sup>2)</sup>

**要約**：樹上性の小型類人猿であるテナガザルは、前肢を使用した身体全体の振り子様運動を行いながら木の枝から枝へと移動するブラキエーションと呼ばれる方法を主な移動手段としている。ブラキエーションには後肢運動が関与する可能性が示唆されているが、後肢筋活動に関する研究報告は見当たらない。本研究では、シロテテナガザル一頭（メス、3歳）を被験体として、後肢筋の一つである大腿直筋のブラキエーション時における活動を記録し、体幹下部および大腿部の動きと関連付けて解析した。ブラキエーション時の大腿直筋は、股関節屈曲位から伸展位への移行時に活動していた。これは、大腿直筋が遠心性収縮を行っていることを意味すると考えられる。すなわち、テナガザルのブラキエーション時には、大腿直筋が後肢の動揺を抑制するように働き、身体全体の振り子様運動で生じる遠心力を制御していることが示唆された。

**Key Words**：霊長類、腕渡り、後肢筋・下肢筋、筋電図、運動解析

## 1. 序文

ヒトを含む霊長類は、生息環境、身体構造や身体サイズ、行動様式において極めて多様である。地上、樹上など様々な環境に生息しており、ロコモーション様式は二足歩行、四足歩行、跳躍、木登りなど多岐に渡る。生息環境－行動－身体構造は、各動物種の適応進化を反映しながら相互に関連している。

ロコモーションの機構を解明することで生息環境－行動－身体構造の相互関連を詳らかにしていく作業は、ヒトの最大の生物学的特徴である常態的直立二足歩行の進化過程や運動適応が

どのようになされてきたのかを推定するために不可欠である。同時に、ロコモーションを進化学的・比較生物学的観点から理解することは、ヒトを含む動物が環境に順応する機序を考察する上でも有用な手法だと考えられ、応用面として運動機能障害に対する評価やリハビリテーションプログラムの立案・介入<sup>1-3)</sup>、スポーツ科学の発展<sup>4)</sup>、あるいは類人猿型移動ロボット開発<sup>5-9)</sup>などに貢献しうる。

多様な霊長類のロコモーション様式の中で、実験的研究が少なくその機構に不明な点の多いものの一つとして、テナガザルのブラキエーションが挙げられる。

テナガザルは、霊長目・真猿亜目・ヒト上科に属する、昼行性かつ樹上性の類人猿である。他の類人猿（チンパンジー、ゴリラ、オランウータン）と比べて身体サイズが小さく、小

Kenji Oka  
大阪河崎リハビリテーション大学  
リハビリテーション学部 理学療法学専攻  
E-mail: okak@kawasakigakuen.ac.jp

1) リハビリテーション学部 理学療法学専攻  
2) 大阪大学大学院人間科学研究科行動形態学研究分野

型類人猿と呼ばれる。テナガザルは、樹上二足歩行、木登り、跳躍など複数のロコモーションを行うが、移動の大半をブラキエーション (brachiation) によることで知られている<sup>10-11)</sup>。ブラキエーションとは、公園の遊具の一つである雲梯のように、木の枝のような支持基体を手で把握して身体を懸垂し、前肢を交互に前に振り出すことで支持基体の下を前進するロコモーションである。

樹上性あるいは半樹上性の多くの霊長類においてブラキエーションを行うことが観察されているが、テナガザルのブラキエーションは特に洗練されていると言われる。テナガザル以外の霊長類のブラキエーションでは前肢に加えて後肢や尾による体重の支持が頻繁に行われているが<sup>12)</sup>、テナガザルは体重支持を前肢のみで行い、前肢や手はブラキエーションに適応した形態を有する。たとえば、テナガザルの後肢長 (大腿骨長 + 脛骨長) に対する前肢長 (上腕骨長 + 尺骨長) の比率は 129.7% であり、他の霊長類と比較して前肢が非常に長いという特徴を持つ<sup>13)</sup>。他の霊長類のブラキエーションと区別するために、前肢に特化したテナガザルのブラキエーションは「真のブラキエーション」<sup>14)</sup> と称されることがある。

運動実験の被験体としては、シロテテナガザル (*Hylobates (Hylobates) lar*) がしばしば用いられてきた<sup>15-17)</sup>。ただし、シロテテナガザルは IUCN (国際自然保護連合) による 2009 年版レッドリスト<sup>18)</sup> にも掲載されている絶滅危惧種であり、近年は実験室実験の報告に限られている。シロテテナガザルは、熱帯性乾燥地域の落葉樹林や湿潤地域の常緑雨林に生息する。成体オスは体長 43.5 ~ 58.5 cm、体重 4.97 ~ 7.6 kg、成体メスは体長 42 ~ 58 cm、体重 4.4 ~ 6.8 kg であり、身体サイズにも犬歯にも性差はほとんどない<sup>19-20)</sup>。四肢の先端の体毛色が白いため、「シロテ (白手)」と冠されている。

テナガザルのブラキエーションはしばしば、支持基体に接した手を支点とする身体質量中心の単振り子運動にたとえられ、位置エネルギーと運動エネルギーが振り子のように変換されることによって小さい力学的コストで前進できると考えられてきた<sup>21-23)</sup>。しかし、ブラキエーションは、通常の単振り子のように往復を繰り返すのではなく、懸垂する手を左右で入れ替えながら前進する運動である。速度を落とさずに前進移動を続けるために、支持基体と手との摩擦や体幹の動揺などで損失されるエネルギーを可能な限り抑制する、あるいはエネルギーを補充する必要があるものと考えられる。Fleagle<sup>22)</sup> は、高速度カメラで撮影した映像を観察し、フクロテナガザル (やや大型のテナガザル類) のブラキエーションは振り子様運動をなしており、身体が最も低い位置から上昇に移るときに後肢関節を屈曲して後肢を挙上させることで、振り子にエネルギーを注入していると考えた。Preuschoft and Demes<sup>24)</sup> は、剛体振り子モデルが、長い前肢を利用したテナガザルのブラキエーションに類似していることを見出した。また、Bertram et al.<sup>25)</sup> は、エネルギー損失を生じない理想的な軌道を通して振り子運動を行う質点を仮想すると、テナガザルのブラキエーション時の運動学および力学的データと定性的に一致すると主張した。ただし、これらの先行研究は、定量的運動解析に基づいていなかった。テナガザルのブラキエーションにおける後肢運動の重要性については Alexander<sup>23)</sup> や Yamazaki<sup>26)</sup> も示唆しているが、これらの研究も、定性的な観察や振り子モデルからの推察に基づく理論的考察によるものであった。

我々は、実験室内で、テナガザルのブラキエーション時における体肢運動の解析を行い、後肢は単に体幹に付随するだけでなく能動的に活動していること、振り子様運動の効率を高めるような股関節運動が生じていること、後肢運動が

身体質量重心の左右方向における動揺を軽減する可能性があることなどを示してきた<sup>27-30)</sup>。しかし、シロテテナガザルのブラキエーション時における後肢関節角度が後肢筋の積極的な活動によって生じているのと結論づけるのは性急とも言える。前肢や体幹による振り子に伴って股関節が受動的に動いて結果的に振り子運動を効率化しているに過ぎない可能性があるからである。

本研究ではシロテテナガザルを対象として、股関節と膝関節の運動に関与する大腿直筋のブラキエーション時における筋活動を解析し、その役割を考察した。この際、筋電図計測と同時に体幹下部（上前腸骨棘、大転子）と後肢（大腿骨外側上顆）の三次元的運動計測を行うことで、体幹・後肢運動と大腿直筋の筋活動とを対応させて分析した。

## 2. 方法

### 2.1 被験体と実験環境

被験体には、大阪大学大学院人間科学研究科行動形態学研究室で飼育する若齢シロテテナガザル1頭（メス、5歳、体重3.0 kg）を用いた。実験は、大阪大学人間科学部行動形態学研究室附属実験棟内実験室（横幅8m × 奥行き8m × 高さ7m）で行った。実験室内に直径5 cmの建築足場用スチールパイプを組み合わせ、模擬的樹上環境（長さ5 m × 高さ1.7 m）を構築した。被験体のブラキエーションは、この模擬的樹上環境における長さ5 mのスチールパイプを支持基体として行われた。長さ5 mのスチールパイプ中央付近に、前後方向をx軸（相対的には前方すなわち進行の向きが正（+）、後方が負（-）となる）、上下方向をy軸（上方が正、下方が負）、左右方向をz軸（右側が正、左側が負）とした、長さ2 m、高さ1.4 m、奥行き1.2 mの計測空間を定義した。

実験に先立って訓練期間を設け、被験体がブラキエーションを非牽引的に行うようになってから実験を開始した。

### 2.2 筋活動電位計測

微小針電極による双極誘導によって筋活動電位を導出した。筋電図記録用電極は、テフロン・コーティングを施した直径20  $\mu$  mの筋電図用銅線（Stablohm 800B、California Fine Wire Company製）を用いて自製した。この電極は、注射針（NN-2613S、テルモ製）に通した上で実験前日に乾燥滅菌機（SP-450、ADVANTEC製）にて150°C、60分滅菌し、滅菌燈式電気消毒器（NB、日販工業製）内で保存した。

### 2.3 三次元的運動計測

筋電図データと身体運動を同期させる目的で、赤外線検出式三次元運動解析装置（ELITE System、イタリアBTS製）にて三次元的運動計測を行った。このELITE Systemは、2台の赤外線CCDカメラの視差を利用して、三角測量の要領で身体上のマーカの三次元座標値を求めるものである。なお、サンプリング周波数は100Hzとした。赤外線反射マーカは、赤外線反射シート（高輝度反射シート6060、住友3M製）を直径約1 cmの半球の発泡スチロールに貼付して作成した。

### 2.4 運動計測用マーカおよび筋電図用電極の被験体への装着

フローセン吸入による深麻酔を被験体に施した上で、右側の大腿部を剃毛した。大腿直筋を触診で求め、筋の中央部分に電極間距離1 cmとして針電極を刺入した。針電極の他端を、重量10 gの小型筋電図テレメータ（ZB-701J・ZB-711J、日本光電製）と接続した。小型筋電図テレメータを被験体の腸骨翼の平面上に両面テープで固定した。針電極および小型筋電図テ

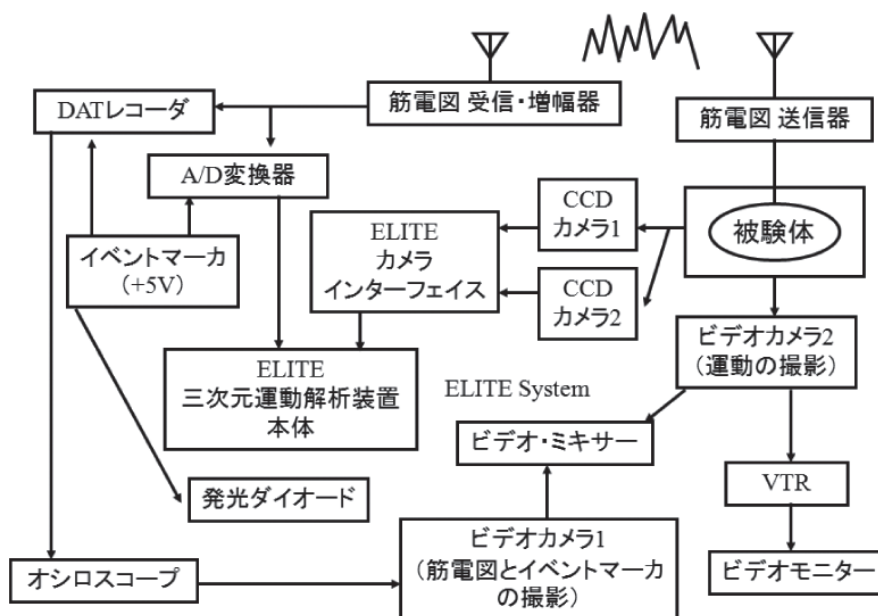


図1：実験系の概要

レメータは、上から包帯を巻いて保護した。

同時に、被験体の右側の体幹下部（上前腸骨棘、大転子）および後肢（大腿骨外側上顆）上を剃毛し、赤外線反射マーカを貼付した。ブラキエーション運動周期を定義するために、右の手根部にもマーカを装着した。

以上の処理を行った上、被験体の覚醒を待って、模擬的樹上環境にてブラキエーションを行わせ、三次元的運動計測および筋電図計測を行った。

## 2.5 データの収集と解析

被験体の運動時に小型筋電図テレメータから発信された筋電図信号を、アンテナ（ZA-701J、日本光電製）、テレメータ分配パネル（PI-645G、日本光電製）を通じてテレメータ受信ユニット（ZR-701J、日本光電製）で受信・増幅し、抵抗同調フィルタ（3314、エヌエフ回路設計ブロック製）によって低周波成分を除去し、サンプリング周波数 1000Hz で上述の赤外線検出式三次元運動解析装置 ELITE System の A/D コンバータにデジタル化された形で入力した。ELITE System に取り込まれた筋電図信号は、

運動計測用マーカの変位と完全に同期した形で記録された。

ブラキエーションには、両手が支持基体から離れる時期のある「跳飛型ブラキエーション (ricochetal brachiation)」と、両手支持期の存在する「常時接触型ブラキエーション (continuous-contact brachiation)」とがあるが、本研究では先人によるデータが多く蓄積されている常時接触型ブラキエーションを解析対象とした。

手根部のマーカ変位をもとに、右手がスチールパイプに接してから一度離れ、次に再び接するまでの期間を、ブラキエーション 1 周期と定義した。ブラキエーション運動周期において、手が支持基体に接して体重を支持する時期を（手の）サポート期、手が支持基体から離れている時期を（手の）スイング期、両手が同時に支持基体に接触している時期を両手サポート期とした。

テナガザルが途中で運動を中断した試行、および明らかに非対称的な運動を行った試行は解析の対象から除外した。

実験系の全体像を、ブロックダイアグラムと

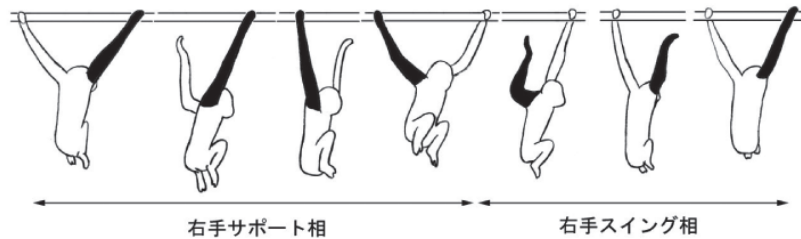


図2：シロテテナガザルのブラキエーション(1周期)

して図1に示した。

本研究は、大阪大学動物実験規程に準拠して行われた。

### 3. 結果

#### 3.1 ブラキエーションの運動周期と大腿直筋活動の概要

ブラキエーション1周期の持続時間は平均1.43秒であり、前半56%が右手サポート期、後半44%が右手スイング期であった(5試行)。右手サポート期は、右片手サポート期と両手サポート期から構成された(図2)。

右側の上前腸骨棘、大転子、大腿骨外側上顆の上下方向変位と左右方向変位、および右側の大腿直筋の活動電位を同期的に記録した(図3)。横軸は時間経過を示し、左端が運動周期の開始点、右端が運動周期の終了点を表している。大腿直筋はブラキエーション1周期に2回の活動期を有していた。最初の活動期は右手サポート期中盤にあった。次の活動期は右手スイング期の前半に認められ、先の活動期に比べるとやや小さかった。また、右手サポート期の初期に筋活動が起こる試行もあった。

#### 3.2 体幹運動と大腿直筋活動

ブラキエーション1周期における体幹下部は、左右それぞれの手の運動周期に伴って動き、2回上下動していた。また、左右方向に関しては、体幹下部は、2つの半円を描くように動い

た。右手サポート期の体幹下部は右方へと移行し、逆に右手スイング期には体幹下部は左方へと移行した。

1周期に2回ある大腿直筋の活動期はいずれも、体幹下部が最も低い位置に来る直前に相当した。体幹が最も高い位置に変位する前後に筋活動が起こる試行も見られた。

また、左右方向については、大腿直筋に筋活動が起こっていたのは、体幹下部が支持基体に近づく向きに動き始める時期であった(図3)。

#### 3.3 大腿部運動と大腿直筋活動

大腿骨外側上顆は、上下方向では体幹に追従するように動いた。一方、左右方向では、大腿部は体幹とは異なる軌跡を描いて動いた。右大腿骨外側上顆は、右手サポート期には右方へ、右手スイング期(左手サポート期)には左方へと移行した。

上前腸骨棘-大転子-大腿骨外側上顆が三次元空間内でなす角を股関節角度とすると、右手サポート期の右股関節は、前半に伸展していき、中盤から身体全体が上昇に転じる時期にかけて屈曲した。右手スイング期における右股関節は、試行ごとに角度変化パターンが異なっていたが、右手サポート期と同様に前半に伸展してから屈曲に転じる試行が見られた。大腿直筋の筋活動を股関節角度変化と同じ時系列で示したところ、右側大腿直筋は、特に右手サポート期において、股関節角度が伸展位から屈曲位へと移行する時期に明瞭に活動していた(図3)。

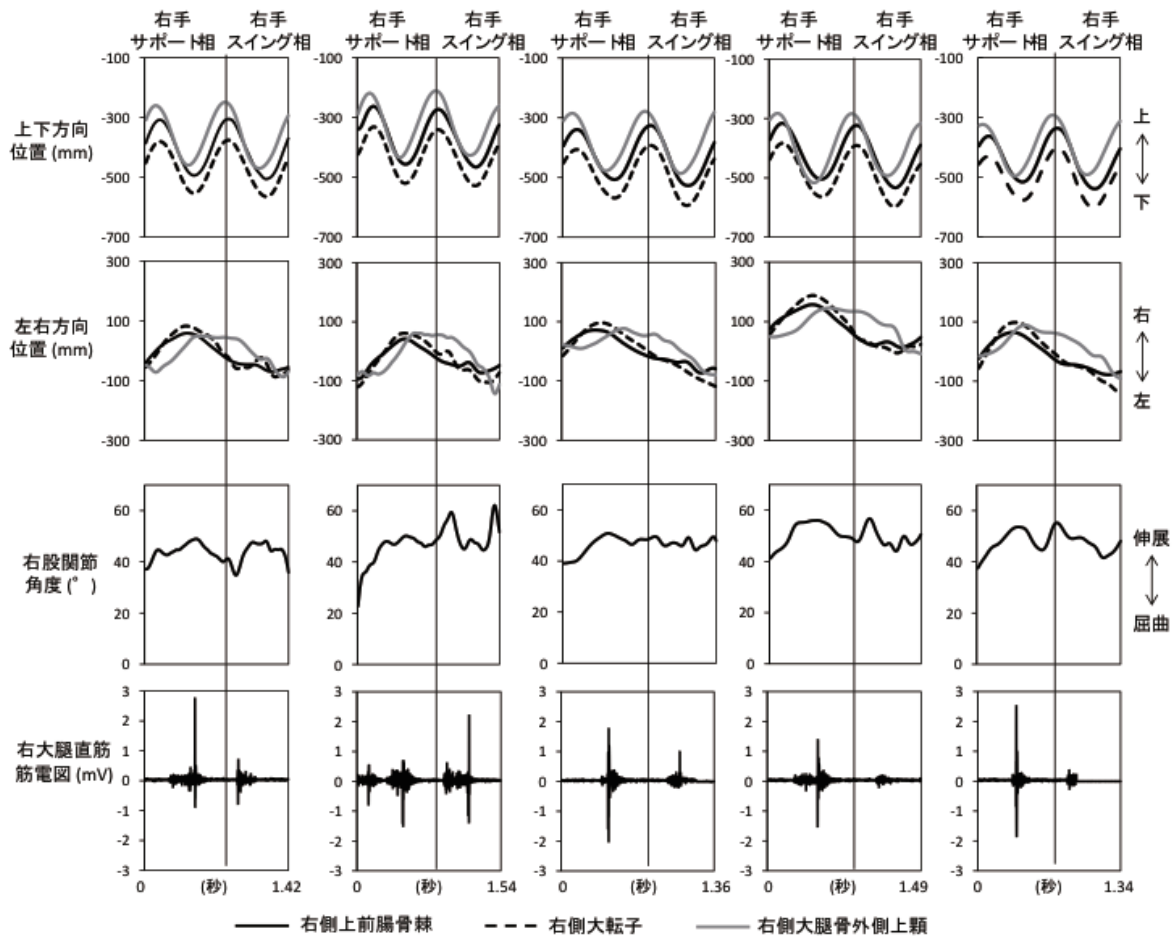


図3：ブラキエーション時の身体運動と大腿直筋の活動(5試行)。横軸はブラキエーション運動の時間経過を示し、左端が運動周期の開始点、右端が運動周期の終了点を表している。

#### 4. 考察

シロテテナガザルのブラキエーション時には、我々の先行研究<sup>27-30)</sup>と同様に、体幹下部は上下方向だけでなく左右方向にも規則的に動いていた。シロテテナガザルのブラキエーション時における体幹下部は、右手が接地したときに右手よりも後方にあるが、右手を支点とした振り子様運動に伴って下降し、最下点に到達すると今度は右手よりも前方に変位しながら上昇した。最高点に達すると次は、左手を支点とした振り子様運動に伴って同様の上下動を繰り返した。左右方向運動を見ると、体幹下部は、体重を支持する手の側へと変位していた。すなわち

体幹下部は、右片手サポート期に冠状面内で体幹が左側に傾斜することで右方へと移行し、逆に左片手サポート期には体幹が右傾斜して左方へと動いていた。この体幹傾斜は、重力による身体質量中心の位置変化に伴う受動的な動きと考えられる。

大腿骨外側上顆の変位をみると、大腿部は、上下方向では体幹下部に伴って動いているようだが、左右方向では体幹下部の動きに常に追随してはなかった。ここで股関節角度変化を確認すると、試行ごとにパターンはやや異なるものの、概ねブラキエーション1周期につき股関節の伸展/屈曲が2回反復されていた。このことはブラキエーション1周期につき身体全体が2回上下動することと関連していると考えられ

る。右手サポート期の前半、すなわち身体下降期には、右股関節は伸展していき、右手サポート期中盤から身体全体が上昇に転じる時期には屈曲するようになった。右手スイング期すなわち左手サポート期の右股関節も、前半に伸展してから屈曲に転じる傾向を示した。右手スイング期は左手サポート期にあたる。すなわち、片手で身体をサポートしながら身体全体が下降する時期に股関節が伸展し、身体全体が上昇する時期に股関節が屈曲していたといえる。

シロテテナガザルのブラキエーション時の大腿直筋は、体幹下部が最下点に変位する直前で明瞭な活動を示した。身体が下降期から上昇期へと移行するこの時期は、左右方向で見ると体幹が支持基体に近づくように動いていく時期にもあたる。片手で体重を支持するという体幹が不安定な状態の中で身体質量中心の方向が大きく変化し、体幹に伴って後肢が受動的に動揺するこの時期に、大腿直筋が活動することで、身体全体の運動に伴って動揺する後肢の位置が調整されていると考えられる。なお、筋電図中に見られる大きな振幅は、緊張性頸反射に基づく攣縮を反映しているものと考えられる。原始反射は、成人でもスポーツ中や最大筋力発揮時に生じることが知られているが<sup>31)</sup>、テナガザルのブラキエーション時にも姿勢反射が利用されている可能性がある。

また、股関節角度変化との対応では、大腿直筋の活動相は、股関節が伸展位から屈曲位に移行する少し前に相当した。ヒトや類人猿における大腿直筋は、下前腸骨棘（骨盤上）に起始して膝蓋骨を介して脛骨粗面に停止する二関節筋であり、股関節屈曲に加えて膝関節伸展の機能を持つ<sup>32-33)</sup>。本研究では膝関節角度変化を算出しておらず、大腿直筋の活動と膝関節運動を直接に対応させることはできない。しかし、筆者らは、カメラ4台を使用したマーカースレス運動計測システムによってシロテテナガザルのブラ

キエーション時の体肢運動解析を行い、股関節屈曲時には膝関節伸展、股関節伸展時には膝関節屈曲というように、股関節角度と膝関節角度は逆相の関係をなす傾向があることを確認している<sup>30)</sup>。このことから、大腿直筋の活動期は、股関節伸展位から屈曲位に移る直前、かつ膝関節屈曲位から伸展位に移る直前と推定される。したがって、シロテテナガザルのブラキエーション時における大腿直筋は、股関節屈曲・膝関節伸展を生じるように働くのではなく、むしろ、遠心性に収縮することによって前肢や体幹の動きに伴う受動的な後肢の動揺を抑制し、身体質量中心の振り子様運動の効率向上に関与している可能性があると考えられた。

ブラキエーション1周期に2度起こる右側大腿直筋の筋活動のうち、右手サポート期における活動の方がやや明瞭であった。これは、体幹が右側に変位する傾向のある右手サポート相では、右後肢運動がより重要な役割を果たすことを示唆している。また、体幹が最も高い位置に変位する前後に筋活動が起こる試行も見られた。この時期は、体重を支持する手が交代され、体幹が下降し始めようとする時期にあたる。体幹の変位量が小さくなっているこの時期を利用して、大腿直筋は、身体の上昇に伴って受動的に動揺した後肢の位置を、振り子様運動が適正化されるよう補正した可能性がある。もしくは、対側の手の支持基体への接触に伴う体幹・後肢の動揺を抑制していたとも考えられる。

以上より、シロテテナガザルのブラキエーション時における後肢運動が体幹に伴って受動的に発生している可能性は否定できないものの、後肢は単に受動的に動くのではなく、身体質量中心の振り子様運動の効率を低下させないように、後肢筋の活動などによって位置調節がなされているということが示された。

大腿直筋はヒトや類人猿の股関節屈曲においては補助筋としての位置づけであり、股関節の

主動屈筋は腸腰筋（大腰筋、小腰筋、腸骨筋からなる筋群）であるとされている<sup>32-33</sup>）。シロテテナガザルのブラキエーション時の股関節運動においても、腸腰筋が重要な働きをなしている可能性があるが、深部筋である腸腰筋の筋電図記録は困難であり、本研究においても解析していない。股関節の運動としては、屈曲/伸展だけでなく、内転/外転、内旋/外旋も考えられるので、それらの運動に関与する筋のブラキエーションにおける機能についての研究も必要となる。股関節運動に関する後肢筋活動の詳細な分析は、精度の高い方法の開発と今後の研究に期待したい。

本研究ではブラキエーション時において大腿直筋の活動が生じる相を検証したが、後肢筋活動が身体質量中心の振り子様運動の軌跡にどのように影響するのかについて詳細に解明するためには、テナガザルの各体節の質量・長さあるいは力学的データをもとに、体肢関節運動とともに変化する身体質量中心の位置や、振り子の支点となる支持基体に懸垂する手から身体質量中心までの距離を推定することで、身体質量中心の運動の軌跡を把握する必要がある。運動力学と運動学・生理学とを結び付けたブラキエーション研究はこれまでにほぼ報告がないが、今後重要な課題である。

また、ブラキエーションにおける振り子様運動は、身体サイズや体肢長、移動速度によっても影響を受けると考えられる。体肢関節運動の様相に若干の個体差が存在する可能性もある。本研究で分析したシロテテナガザルは1個体のみだが、被験体数を増やし、ブラキエーションと身体サイズや速度との関係を調査することが必要である。

ヒトやヒトに特有なロコモーション様式である直立二足歩行について知見を深めるには、ヒト以外の霊長類との比較生物学的研究が不可欠である。Chang et al.<sup>34</sup> は、より広く動物学全

体の立場から、ブラキエーションという特殊なロコモーションについて深く理解することで、重力環境下における動物のロコモーション全般に関する共通な特徴が明らかになるという可能性に期待を寄せている。序文に記したように、ロコモーションの機構に関する比較生物学的研究は、動物の生息環境-運動・行動-身体構造の関係を明らかにするものであり、たとえば「ヒトがある特定の環境におかれた場合、どのような身体的特徴が有利か、あるいはどのような行動が効率的か」といったリハビリテーションやスポーツにおける問いに答えるためのヒントを呈しうる。すなわち、ロコモーションに関する進化的・比較生物学的研究は、現代人が抱える生活上の問題解決に貢献する可能性を有するものであり、ヒトの歩行進化や運動適応の解明のために行うのみならず、応用を見据えて幅広い視野の中で展開されることが重要であると考えられる。

## 5. 結論

シロテテナガザルのブラキエーション時の大腿直筋は、身体下降期の終盤に活動した。大腿直筋は、身体全体の動きに伴う後肢の動揺を抑制し、身体質量中心の軌跡が理想的な単振り子運動に近づくことに寄与するということが示唆された。

すなわち、テナガザルのブラキエーションにおける後肢は、単に体幹に追従して受動的に動いているだけでなく、大腿直筋のような下肢筋の能動的な活動による位置調整がなされており、それによって身体全体の動揺が制御されていると考えられた。

謝辞

実験遂行に際してご協力頂いた京都大学霊長類研究所の平崎鋭矢准教授、大阪大学大学院人



間科学研究科の中野良彦准教授、廣川容子特任研究員に感謝申し上げます。

#### [文献]

- 1) 権田絵里 ヒトは立って歩いて進化した. 理学療法学 2006; 33: 202-206.
- 2) 権田絵里 直立二足歩行と腰痛症 - 抗重力姿勢の影響. 理学療法ジャーナル 2007; 41: 99-105.
- 3) 寺田勝彦, 藤田修平, 田端洋貴, 脇野昌司, 松本美里, 辻本晴俊, 菊池啓 霊長類モデルから考察する新しい介入法の紹介: ヒトの直立二足歩行を再獲得した脊髄出血後の一症例を通して. 理学療法学 2007; 34(Supplement 2): 652.
- 4) 野田雄二 編集 健康教育序説: 生活と健康. 玉川大学出版部, 東京, 1995.
- 5) Kajima H, Doi M, Hasegawa Y, and Fukuda T Study on brachiation controller for the multi-locomotion robot: Redesigning behavior controllers. In: IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems 2003; pp.1388-1393.
- 6) Kajima H, Hasegawa Y, Doi M, and Fukuda T Energy-based swing-back control for continuous brachiation of a multilocomotion robot. International Journal of Intelligent Systems 2006; 21: 1025-1043.
- 7) Nakanishi J, Fukuda T, Koditschek D. A brachiating robot controller. IEEE Transactions on Robotics and Automation 2000; 16: 109-123.
- 8) Nakanishi J, Mistry M, Peters J, Schaal S Towards compliant humanoids - an experimental assessment of suitable task space position/orientation controllers. In: IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems 2007; pp. 2520-2527.
- 9) 齋藤史倫, 福田敏男 ブラキエーション形移動ロボットの研究: 第6報, 7リンクロボットのモデル化と初期コントローラによる動作シミュレーション. 日本機械学会論文集 C 編 1994; 60: 3468-3475.
- 10) Fleagle JG "Primate Adaptation & Evolution" . Academic Press, New York, 1988.
- 11) Rose MD The process of bipedalization in hominids. Coppens, Y. and Senut, B. (eds.) Origine(s) de la Bipedie chez les Hominides, Paris, 1991, pp.37-48.
- 12) Turnquist JE, Schmitt D, Rose MD, Cant JGH Pendular motion in the brachiation of captive Lagothrix and Ateles. American Journal of Primatology 1999; 48: 263-281.
- 13) Napier J "The Roots of Mankind: The Story of Man and his Ancestors" . Allen and Unwin, London, 1971.
- 14) Hollihn U Bimanual suspensory behavior: morphology, selective advantages and phylogeny. In: "The Lesser Apes" (Preuschoft, H., Chivers, D.J., Brockelman, W.Y. and Creel, N., editors). Edinburgh University Press, Edinburgh, 1984, pp.85-95.
- 15) Jungers WL, Stern JT Jr Telemetered electromyography of forelimb muscle chains in gibbons (*Hylobates lar*). Science 1980; 208: 617-619.
- 16) Jungers WL, Stern JT Jr Preliminary electromyographical analysis of brachiation in gibbon and spider monkey. International Journal of Primatology 1981; 2: 19-33.
- 17) Preuschoft H, Chivers DJ, Brockelman WY, Creel N (eds) "The Lesser Apes" . Edinburgh University Press, Edinburgh, 1984.
- 18) The IUCN Red List of Threatened Species. 2009.2 [http://www.iucnredlist.org] website 2009.
- 19) Leighton DR Gibbons: Territoriality and Monogamy, In Smuts BB, Cheney DL, Seyfarth RM, Wrangham RW, Struhsaker TT eds

- "Primate Societies", University of Chicago Press, Chicago, 1987, pp.135-145.
- 20) 浜井美弥 シロテテナガザル. 杉山幸丸編 "サル  
の百科", データハウス, 東京, 1996, pp.197-199.
- 21) Avis V Brachiation: The crucial issue for  
man' s ancestry. *Southwestern Journal of  
Anthropology* 1962; 18: 119-148.
- 22) Fleagle J Dynamics of a brachiating siamang  
[*Hylobates (Symphalangus syndactylus*]. *Nature*  
1974; 248: 259-260.
- 23) Alexander RM Gibbons swing stress away.  
*Nature* 1989; 342: 229.
- 24) Preuschoft H, Demes B Biomechanics  
of brachiation. In "The Lesser Apes" :  
Evolutionary and Behavioral Biology (eds  
Preuschoft H, Chivers DJ, Brockelman WY,  
Creel N), Edinburgh University Press,  
Edinburgh 1984, pp. 96-118.
- 25) Bertram JEA, Ruina A, Cannon CE, Chang YH,  
Coleman MJ A point-mass model of gibbon  
locomotion. *The Journal of Experimental  
Biology* 1999; 202: 2609-2617.
- 26) Yamazaki N The effect of gravity on the  
interrelationship between body proportion and  
brachiation in the gibbon. *Human Evolution*  
1990; 5: 545-558.
- 27) 岡健司、廣川容子、平崎鋭矢、熊倉博雄 シロ  
テテナガザルのブラキエーションにおける体肢  
運動. *Anthropological Science* 2008; 116: 265.
- 28) 岡健司、平崎鋭矢、熊倉博雄 テナガザルのブ  
ラキエーション時における後肢の三次元運動解  
析. 第30回バイオメカニズム学術講演会予稿集  
2009; pp119-122.
- 29) Oka K, Hirasaki E, Hirokawa Y, Nakano Y,  
Kumakura H Three-dimensional motion analysis  
of hindlimb during brachiation in a white-  
handed gibbon (*Hylobates lar*). *American  
Journal of Physical Anthropology* 2010; 142: 650-  
654.
- 30) 岡健司、廣川容子、熊倉博雄 シロテテナガザル  
のブラキエーション時における体肢関節運動の  
解析. 第32回バイオメカニズム学術講演会予稿  
集 2011; pp.109-112.
- 31) 鈴木智 姿勢反射が随意的最大筋力に及ぼす影  
響 - ATNR の影響について - 山形県理学療法  
士会会誌 2001; 14: 24-26.
- 32) Aiello L, Dean C "An Introduction to Human  
Evolutionary Anatomy" . Academic Press,  
London, 1990.
- 33) 服部恒明 "ヒトのかたちと運動" . 大修館書店,  
東京, 1996.
- 34) Chang YH, Bertram JEA, Ruina A A  
dynamic force and moment analysis system  
for brachiation. *The Journal of Experimental  
Biology* 1997; 200: 3013-3020.