

## 鳥とヒトの二足歩行

藤田祐樹\*

## Bipedal walking of birds and human

FUJITA, Masaki

## Abstract

The bipedal walking of birds shows great variability and includes head-bobbing and non-bobbing walking. These two types of walking were different in kinematic gait characteristics. Previous studies showed that head-bobbing has visual functions, and that head-bobbing affect the gait characteristics by enhancing stability of walking. Head bobbing probably is related to how animals stabilize their walking, so that it affects the gait characteristics. As an ultimate cause, the strategy of stabilizing walking or head bobbing may be determined in relation to the foraging behavior in which birds walk at relatively slow speed and seek foods at the place relatively near to the birds. Human also walk in bipedal. The bipedal walking of human is more like non-bobbing walking than of head-bobbing walking in several gait parameters. It may be explained from the viewpoint of how human and birds stabilize their walking.

Key words : bipedal walking, birds, human, head-bobbing, kinematic gait characteristics

## 1. はじめに

二足歩行は、地上ロコモーションのひとつであるが、ヒトが直立二足歩行を行なうために特に注目され、医学、運動学、人間工学、人類学などさまざまな分野で研究が進んでいる。ヒト以外の動物では恐竜が二足歩行を行ない、比較的最近もティラノサウルスの歩行速度推定が行なわれ (Hutchinson and Garcia, 2002)、社会的にも注目を集めた。他に二足歩行を行なう動物には鳥類がいるが、鳥類の二足歩行は研究対象とされることは少なかった。しかし、鳥類は二足歩行を行なう現生動物最大のグループであり、歩行が行動や生活様式と関連しているため、鳥類の歩行の現状を科学的に明確にしておくことは歩行の多様性とその進化を考えるうえで重要な作業である。

また、歩行の運動生理学や運動力学、運動制御理論などに注目した研究は多く、運動のメカニズムを明らかにすることに成功しているが、動物の運動を生物学的な観点から考慮していく場合には、そこに適応と進化という視点が不可欠である。ある運動がどのような形態学的、生理学的メカニズムと関連して行なわれ、

それがどのような行動学的、生態学的背景のもとで決定されるのかという視点からの研究は、動物の進化を考えるために重要である。鳥類は、単一の分類群で多様な二足歩行を行なうという点で、運動と行動や生態などを結びつける研究に適した対象である。そこで本稿では、鳥類の二足歩行のメカニズムと行動に関する研究を紹介する。

## 2. 歩行の運動学的研究

二足歩行の運動学的研究は、19世紀おわりに Muybridge が連続撮影のための装置を開発したことに始まる (Ashley-Ross and Gillis, 2002)。現在でも運動解析の基本原理は、このような連続的に映像を記録することによっているが、この数十年の間に赤外線反射マーカーなどを用いた三次元計測技術や、床反力計やトルクメータなどの力学的計測装置、筋電計などの生理学的計測装置が発達し (Ashley-Ross and Gillis, 2002)、ヒトの歩行に関する知識は飛躍的に発展した。

一方、動物の歩行についてもかなりの研究成果が発

2005年3月7日受付, 2005年5月18日受理

\* 〒113-8657 東京都文京区弥生1-1-1 東京大学大学院農学生命科学研究科生物多様性科学研究室

表されているものの、ヒトの歩行に比較するとその理解はきわめて不十分である。なかでも、鳥類の二足歩行となると、一部のキジ類や走鳥類などといった地上性の強い鳥や、ペンギンなど特殊な歩きかたをする鳥が研究対象となっているにすぎなかった。ところが、鳥類は世界中に約9000種いるとされ、それらは25の目に分類されている (Juana, 1992)。そのなかには、採食や営巣などの目的で地上、樹上などで後肢のみによる二足ロコモーションを行なっている種もたくさんいる。ここで二足歩行ではなく二足ロコモーションとしたのは、中にはスズメなどのように両足をそろえてジャンプするホッピングを行なう種も含まれるからである。

本稿では、鳥類の二足ロコモーションの概要を紹介し、その中でも特に多くの種に見られる二足歩行、すなわちウォーキングの多様性とその原因に関する研究成果を紹介する。

### 3. 鳥類二足ロコモーションの分類

脚によるロコモーションは、複数の脚をどのような順序で前に出すかによって分類される。四足の場合には、ギャロップ、トロット、ペース、ウォーク、ハーフバウンド、ブロンクなどに分類されるが (Hildebrand *et al.*, 2001)、二足ロコモーションの場合には脚の数が少ないぶん単純になり、基本的には左右の脚を同時に出すホッピングと、交互に出すランニング、ウォーキングに分けられる (図1; Minetti, 1998)。特殊な例としてスキップも二足ロコモーションであるが、これを行なう動物はヒトくらいであろう (Minetti, 1998)。

このような運動が互いにどう違うのかについては、

それほど簡単に説明できる問題ではない。図1に示した足の接地順序や接地時間の違いの他に、神経や筋の活動パターンや、体の関節角度の変化パターン、速度とエネルギー効率の関係、腱の弾性力の利用など、様々な特徴で区別される (Hoyt and Taylor, 1981; Alexander, 1992; Diedrich and Warren Jr., 1995; Peck and Turvey, 1997; Minetti, 1998など)。動物によってもこれらの特徴は異なり、例えばヒトのランニングは足を交互に動かし、両足が地面から離れる時間があることが重要な特徴である (図1; 例えば Alexander, 1992)。しかし、鳥の場合には、一步の長さや速度の関係や、足の動かし方などの特徴からランニングを行なっていると判断される場合にも、両足が地面から離れる時間がない場合がある (Gatesy and Biewener, 1991; Gatesy, 1999)。鳥類が高速で歩いているか走行を行なっているかを判断するのは、目で見ただけでは困難な場合があるのはこのためである。後で詳しく触れるが、ヒトと鳥では基本的な姿勢が大きくことなるために、ランニングのしかたにも異なる特徴が認められるのであろう。なお、ハトを追いかけると高速で歩いて逃げ、途中から飛び立つことがある。このような場合には、歩行から走行になり、その後飛び立つ場合と、歩行から直接、飛び立つ場合がある。なぜ両者が異なるかは、追いかけるものの移動速度や距離と、ハトの感ずる心理的圧迫感などのさまざまな原因によるのであろう。

ヒトはウォーキングとランニングを行ない、ホッピングは基本的に行なわないが、鳥類の場合には、分類群によってどの運動を特に好んで行なうかが異なる。例えば、スズメ目の多くの種やキツツキ目の鳥などが

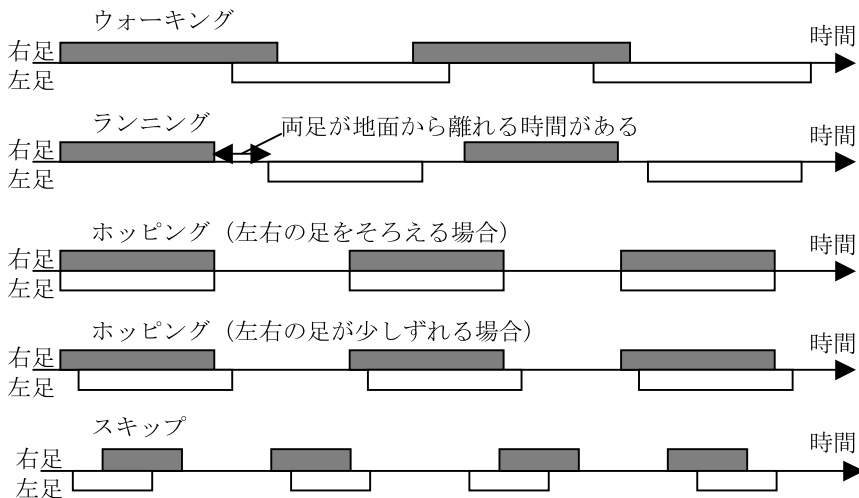


図1 足の運び順による二足ロコモーションの分類。左右の足をつく順序と時間の相対的長さによって分類される。

ホッピングを行ない、ウォーキングやランニングを行なうことはほとんどない。その他の分類群の鳥は、基本的にはウォーキングを行なうものが多く、ウォーキングを行なう種の多くは、速い速度で移動するときランニングを行なう。むしろ、1万種弱もいる全てが上記の内容にあてはまるわけではなく、例えばハシブトガラス（スズメ目カラス科）は、低速でウォーキング、高速でランニングを行なう。また、カササギ（スズメ目カラス科；Verstappen and Aerts, 2000；Verstappen *et al.*, 2000）やムクドリ（スズメ目ムクドリ科；藤田, 未発表）は低速でウォーキングを行ない、高速でホッピングとランニングの両方を行なうことがある。

さらに細かく分類すると、ウォーキングには首振りを伴う歩行と伴わない歩行（Daanje, 1951；Dagg, 1977）や、ペンギンが行なうヨチヨチ歩き（waddling；Pinshow *et al.*, 1977；Griffin and Kram, 2000）がある。さらには、イワシャコの仲間が羽ばたきながらオーバーハングした斜面を駆け上ることも知られており、翼の初期進化のヒントになる可能性があるとして、最近、注目を集めた（Dial, 2003）。ホッピングも、左右の脚をほぼ同時につく in-phase hopping と左右の接地がずれる out-of-phase hopping に分類される（Hayes and Alexander, 1983）。スズメ目の比較的小型の鳥にはホッピングを好む種が多いが、その理由はあまり明確になっていない。例えば足の関節角度変化などからみるとホッピングとランニングはほとんど同じであるという報告もある（Verstappen and Aerts, 2000；Verstappen *et al.*, 2000）。一般的には樹上を好む鳥は、枝から枝へ両足でジャンプして移動することが多いため、地上でも同じようにホッピングを行なうと考えられている。しかし、例えばスズメなどは地上で採食する時間も長く、この説明が適当であるかどうかは議論の余地がある。また、樹上生活が仮に影響しているとしても、樹上でジャンプすることがその鳥のロコモーションをどういうメカニズムで決定するのかについて、きちんとした説明をする必要がある。

ホッピングによく似たロコモーションとしては、キツキ類などが行なう木登りがある。木登りは、キツキ目キツキ科の鳥以外にも、スズメ目キバシリ科、オニキバシリ科など、複数の系統群で認められるが、その多くに共通の形態的特徴があり、収斂進化の例としてよく知られている。木登りへの適応の形態のひとつに尾羽の羽軸が頑丈になることがあげられる（Stolpe, 1932；Storer, 1971）。キツキ類やキバシリは、頑丈な尾羽を用いて垂直面にとまるときに体を支え、登るときには尾羽を腹側に屈曲させて体を前に

倒すために補助的に使っている（Stolpe, 1932；Spring, 1965；Norberg, 1986；Bock, 1999）。私たちもこの点に注目して、垂直面での運動比較研究を進めており、スズメのような樹幹利用を行なわない種でも、羽ばたきながら垂直面を登ることができ、そのときの尾羽や体幹の動きにキツキ類の動きと類似した特徴のあることを明らかにした（藤田, 2003b；藤田ら, 2004）。この類似は、尾羽の羽軸頑丈化が生じたときに直ちに運動効率をよくなり、収斂進化を引き起こす原因になると考えられる（藤田, 2003b；藤田ら, 2004）。

ここまで、鳥類の行なう二足ロコモーションにどのようなものがあるかを述べてきた。以下の章では、特にウォーキングすなわち二足歩行についてさらに解説する。鳥類の二足歩行には、首振り歩行と非首振り歩行があると先に述べたが、一般的にも興味を持たれているこの問題を中心に、鳥類の二足歩行の多様性とその原因について議論していく。

#### 4. 首振りのメカニズムと機能

歩行に関して詳述する前に、ハトなどの鳥類はそもそもなぜ首振りをするのかという点について説明しよう。結論を先に述べると、鳥類の首振りは視覚と関連した運動であり、ヒトが行なう眼球運動に相当する運動であることがわかっている。

ハトの首振りに関するもっとも古い研究は、Dunlap and Mowrer（1930）である。彼らは、ハトが歩く様子を側面から秒間30コマで連続撮影した。その結果、ハトが歩くときには頭部が時々停止していることがわかった。一方、体はほぼ一定速度で前進するため、頭部が停止している間（hold phase）は首を縮めることになる。その後、首を伸ばして頭部を一息に前方に移動させ（thrust phase）る。この二つを繰り返すことが、ハト歩行時の首振りの実態である（図2）。

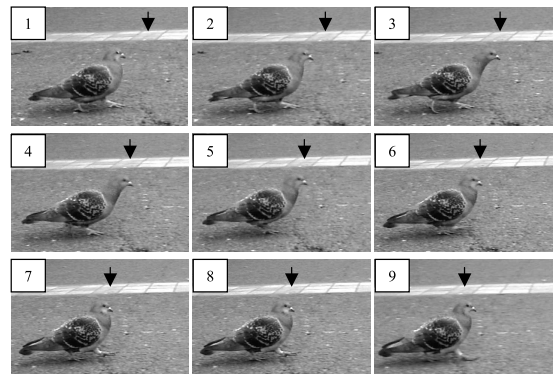


図2 ドバト歩行時の首振り。1－4は頭部が前進し、4－8は頭部が停止している。矢印は路面上の同じタイルを示す。各コマ間は1/30秒。

Dunlap and Mowrer (1930) はさらに、ニワトリをヒトが手で持って、ゆっくりと前後に移動させると頭部を動かさないように首で調節する性質があることを明らかにし、視覚と関連した動きではないかとの指摘をしている。

首振りと視覚の関連を明確に示したのは、Friedman (1975) である。首振りが鳥の移動に伴って起こることから、首振りを引き起こす原因として次の3つの可能性が考えられる。まず、視覚刺激、すなわちハトに対して景色が移動することを視覚でとらえることによって首振りがおこる。次に、内耳平衡感覚器への刺激、すなわち、体の移動を内耳の平衡感覚器で知覚することで首振りがおこる。それから、歩行動作を行なうこと自体がなんらかの刺激となって首振りがおこる。この3つの可能性のいずれが正しいか、あるいは、どれとどれの組み合わせが首振りを引き起こすのかを確かめるために、Friedman (1975) は、ジュズカケバトを箱に入れ、箱の壁だけを動かす、箱ごとハトを動かす、箱の足下だけを動くようにして歩行動作を行なっても前に進まないようにする、など6つの実験的条件下で首振りが認められるかを観察した。その結果、ハトに対して壁を動かすだけで首振りがおこることから、視覚刺激が首振りを引き起こすことを明らかにした。参考までに、歩行動作を行なっても体の移動が伴わなければ首振りは認められず、また、箱ごと移動した場合にも首振りは認められず、歩行動作自体や平衡感覚器への刺激は、首振りを引き起こさなかった (Friedman, 1975)。他にも、ハトがトレッドミル上を歩いている場合に、歩行速度とトレッドミルの速度が一致してハトが同じ位置で歩行動作を行なう状態になると、首振りが認められなくなることも報告され (Frost, 1978)、首振りと視覚刺激の関連性が広く認識されるようになった。

では、視覚刺激が首振りを引き起こすメカニズムはどのようなものだろうか。端的に言えば、鳥はヒトの眼球運動にあたる動作を、首を動かすことによって行なっているのである (Wallman and Letelier, 1993)。動物は、目の網膜に対して景色が移動していると映像がぶれてきちんとものを見ることができない。それを防ぐためにヒトや多くの哺乳類は、眼球を動かして移動する景色やものを目で追い、映像のぶれを防いでいる。これが眼球運動である。ところが、鳥類は眼球が球形をしておらず、相対的に眼球のサイズも大きいいため、眼球運動をあまり行なえない。一方、鳥類は頭部が比較的軽く、首も長くてよく動くので、鳥類は眼球運動のかわりに首振りを行なって、移動する物や景色を追い、映像のぶれを防いでいる (Wallman and Letelier, 1993)。つまり、歩行時には鳥に対して景色

が後に流れていくため、その景色を頭ごと停止させて目で追う動作が、首振りというわけである。さらに、首振りには奥行きを知覚する働きがある可能性もあると考えられているが (Davies and Green, 1988; Green *et al.*, 1994)、ここでは詳しく触れない。

## 5. 首振りと歩行の運動力学的関係

首振りと視覚の関係はここまで述べたとおりであるが、それだけでは説明できない現象がいくつかある。ひとつは、歩行時に首振りを行なう種と行なわない種がいることである (Dagg, 1977)。首振りを行なわない種は、視覚認知のしかたが違うのか、眼球運動がかなりできるのか、あるいは見ている場所が違うのかなど、何らかの説明が必要である。もうひとつは、歩行時の首振りは一歩につき一回、決まったタイミングで行なわれるが (Daanje, 1951; Cracraft, 1971; Dagg, 1977)、その理由は何なのかという問題である。この点について Dagg (1977) は、首振りには重心を前より移動させてバランスをとる働きがあるのではないかと述べているが、残念ながら実証的なデータを示していない。その後、これらの問題は注目されることなく、歩行と首振りはまったく関係がないかのように捉えられてきた。しかし、Friedman (1975) の結果は、歩行と首振りが関係ないことを示したのではなく、特殊な条件下では首振りを行なわない歩行がありうることを示したにすぎない。歩行時に体の一部を周期的に動かす以上、まったく歩行と首振りが関係ないとは考えにくい。

これらの問題について、神経生理学的な制約によって一歩と一振りが一致しているのだろうという仮説が提案されている (Troje and Frost, 2000)。歩行のような周期的な運動には、CPG (central pattern generator) と呼ばれる神経ネットワークが中脳以下の脊髄に存在し、そこから体の各部の筋に周期的な信号刺激が伝わることで、体の各部が協調的に動くと考えられている (Golubitsky, 1999)。その信号刺激が後肢だけでなく頸部の筋にも伝わるために、一歩と一振りが一致するのだというわけである。しかし、この仮説では、一歩につき二回首をふるとか、二歩につき一回首振りをする歩き方も可能なはずであり、実際、そういった首振りを一部のサギ類やセイタカシギが行なう (Fujita and Kawakami, 2003)。つまり、視覚、あるいは神経生理学的な制約からだけでは、首振りのメカニズムを説明するには不十分なのである。

他の原因としては、首振りと歩行が一定の関係で行なわれることから、両者の間に運動力学的な関係があることが推測される (Daanje, 1951; Dagg, 1977)。ドバト *Columba livia* とコサギ *Egretta garzetta* におい

て歩行時の重心移動を調べた結果、Dagg (1977) の述べるような重心を前方に移動させる働きはタイミングの面からはありうるものの、首振りによる重心の前方移動距離は数ミリメートルと短く、どの程度の効果があるかは疑問がもたれた (Fujita, 2002, 2003)。しかし、首振りと重心移動の間には、歩行の両脚支持期に前に出した足の支持面上に重心が乗った直後に頭部が停止し hold phase が始まり、その足の支持面上より重心が前方に移動したときに頭部が移動しはじめ thrust phase が始まるという特徴が認められた (図 3 ; Fujita, 2002, 2003)。このようなタイミングで首振りが行なわれると、単脚支持期で重心が足の上に乗っている間は頭部が停止していることになる。単脚支持期は、足による支持面積が小さく比較的不安定である。一方、頭部は視覚や内耳の平衡感覚器など、体のバランスを制御するために必要な器官がある。そのため、単脚支持期に頭部が安定していると、これらの器官への情報入力に正確になり、体のバランスを取り

やすいと考えられる (図 4 ; Fujita, 2002, 2003)。このような歩き方だと速度に依存せず歩行が安定し、鳥類にとって重要であるのかもしれない。さらに、蹴り出しのときに首の伸展速度を大きくして、体の回転や横揺れなどの無駄な動きを打ち消す働きもあると考えられる (図 3 ; Fujita, 2003)。

首振り歩行を行うハトなどが高速で歩く、あるいは走る場合には、首振りも高速で行なわれる。このような高速の首振りは、内耳平衡感覚への刺激入力を攪乱し、かえって安定性を損なう可能性もある。これに関する議論は、今のところなされていないが、刺激の入力と知覚は別の問題であるため、脳内の情報処理の過程で解消しうるのかもしれない。つまり、攪乱が大きい thrust phase は、入力された情報を知覚しないような処理が行なわれ、頭部が安定している間の情報のみを知覚して、姿勢の安定に関する情報を得ている可能性が考えられる。ヒトの場合でも、例えばバレリーナが回転する場合には、頭部をなるべく前方に向けて

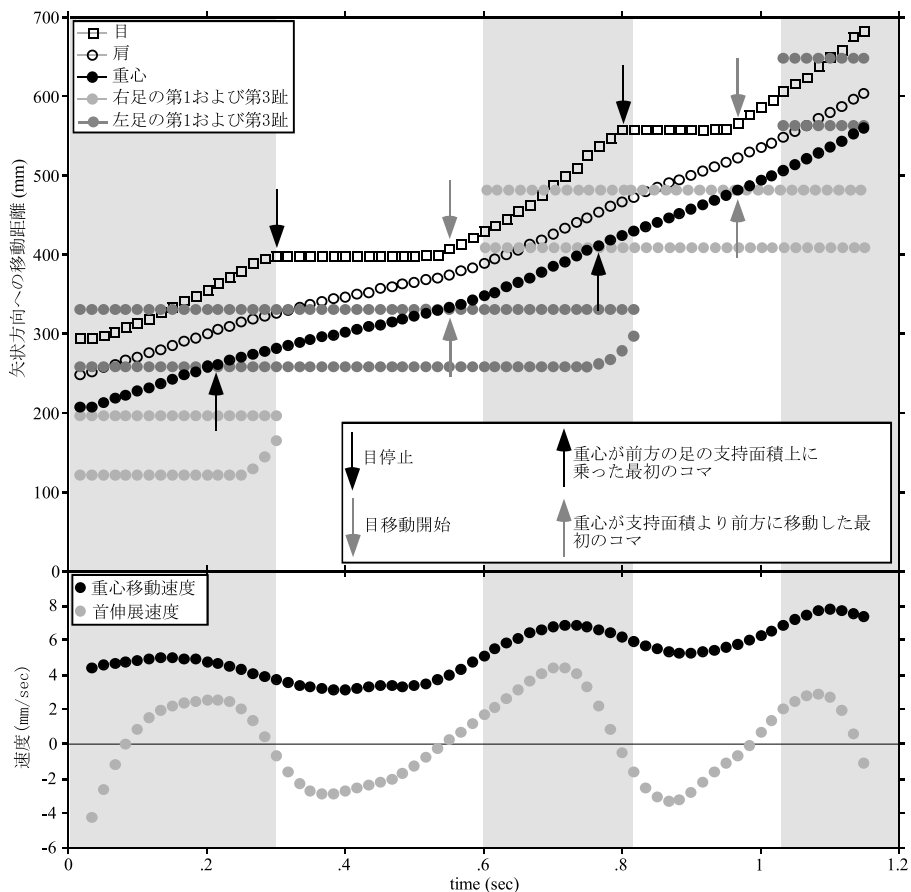


図3 コサギ歩行時の体の各部と重心の移動。グレーの部分は両脚支持期、白の部分は単脚支持期を示す。上下の矢印が数コマのずれではほぼ一致している。下段は重心の移動速度と首の伸展速度。速度が正の値で首を伸ばし、負の値で首が縮んでいることを意味する。(Fujita, 2003より)

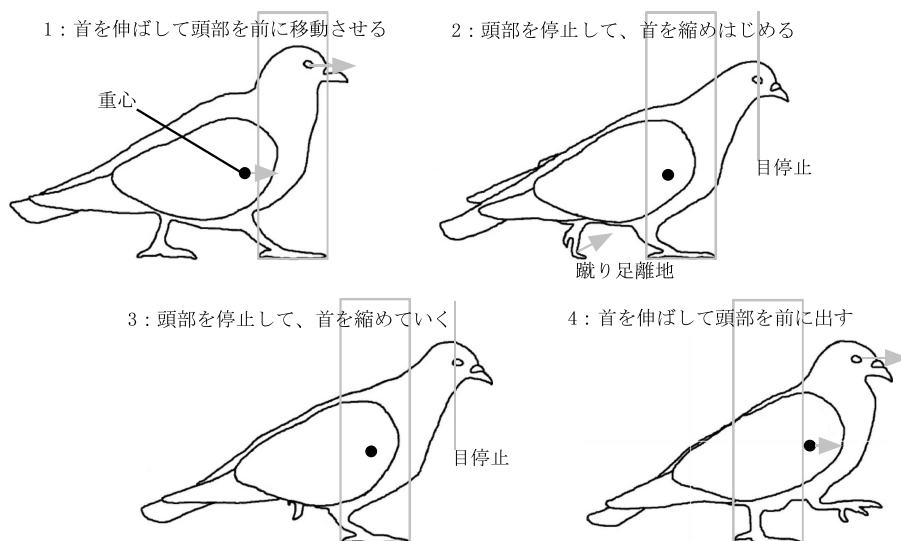


図4 ドバトの歩行姿勢と重心位置の関係を示す。(Fujita, 2002より)

保持し、一気に回転させて再び頭部を前方に向けて静止させると、目がまわらないという。このとき、頭部が高速で回転している間の情報は、無視されていることになるが、同様の情報処理過程が鳥の場合にも行なわれているのかもしれない。

## 6. 首振りの行動学的意義

首振りの機能が視覚に関連したものであり、歩行時の単脚支持期の安定性を高める作用もあるとすると、それは鳥類の行動とどのように関連しているだろうか。この問題に関する唯一の指摘は、Dagg (1977) によるものであった。Dagg (1977) は、歩行時に首振りを行なう種と行なわない種を一覧表に分類した結果、水辺にすむ鳥は首振りを行なわない傾向があると述べている (Dagg, 1977)。しかし、例えばコサギ *Egretta garzetta* や他のサギ類は、水辺に住み小動物などを捕食するにも関わらず歩行時には基本的にハトと同様の首振りを行なうため (Fujita, 2003; Fujita and Kawakami, 2003)、この観察の正当性には疑問が持たれる。さらに、Dagg (1977) はクロサギ *Egretta sacra* やセイタカシギ *Himantopus himantopus* が歩行時の首振りを行なわないとしているが、私たちの観察では、これらの種は首振りを行なうことが多かった (Fujita and Kawakami, 2003)。Dagg (1977) の結果は、観察歩数が少ないことによって特殊な例を一般化してしまったものと考えられるが (Fujita and Kawakami, 2003)、ここで重要なことは、クロサギやセイタカシギが首振り、非首振りの2タイプの歩行を行なうということである。これらの鳥類が首振りと非首振りをどのように使い分けるかを詳細に調べること

で、首振り歩行のより究極的な要因を探ることができると期待されるからである。

そこで私たちは、サギ類8種とセイタカシギ類1種を対象に、環境や速度などの条件が異なる31~90ステップの歩行を観察し、どのような条件のときに首振り、非首振りが認められるかを調べた (Fujita and Kawakami, 2003)。その結果、一部のサギ類で、速度が速いとき (ステップ時間が短いとき) と採食行動を行っていないときに非首振り歩行が観察された (Fujita and Kawakami, 2003)。

頭頸部を振るのには限界の速度がある以上、歩行速度が大きくなると首振り認められなくなるのは当然であろう。一方、採食行動を行っていないときに低速でも非首振り歩行が認められた点は、首振りと行動の関係を示唆する結果として注目される。サギ類もセイタカシギも、水辺や草地、森林の林床などを歩きながら、魚や昆虫類などの小動物を探索し、捕食する。このような採食行動を行なうために必要なことは、足もとに近い位置を視覚的に正確に認知し、食物の位置や距離を正確に認識でき、しかも歩行速度によらず安定した歩行が可能であることが必要である。これらの条件は首振り歩行を行なうことで達成されると推測され、首振りが採食行動と関係しているというのは機能的にもありうることである。つまり、「歩行時の首振りは、①視覚的機能と歩行を安定させる機能があるために、②ゆっくり歩きながら食物を探索する採食行動に適し、③そのような採食行動を行なう種で採用されている」と考えられ、涉禽類における観察結果は、この②および③と関連する結果と解釈できる。なお、アマサギ *Bubulcus ibis* やアオアシシギ *Tringa nebularia*

も、採食行動時には首振りを行ない、ある程度の距離をまとめて移動する場合には非首振り歩行を行なう（藤田、未発表）。しかし、ハト類やキジ類では非首振り歩行が観察されていないため、これらの種でなぜ渉禽類のような非首振りが観察されないのかが、今のところうまく説明できない。今後、さまざまな種で観察が蓄積されることによって、採食行動と首振りの関係が明らかになっていくことと期待される。

### 7. 首振りに関する仮説の検証

首振りに視覚と関連した機能と歩行の安定性を高める機能があり、それらが採食行動と関連している可能性があることを、ここまで述べてきた。このうち、視覚的機能に関する研究は多いが、歩行の安定性に関する機能は、重心移動との関連から推測したにすぎない。首振りの運動学的機能を検証する方法として、他種との比較があげられる。例えば、カモやカモメの仲間歩行時に首振りを行なわないが（Daajne, 1951; Dagg, 1977）、首振りに力学的機能があれば、これらの種では歩き方が異なっていると期待される。実際、首振りを行なう種、行なわない種で歩行比較を行なった結果、首振りの程度に応じて、歩行の特徴にも違いが認められた（図5；Fujita, 2004）。歩行の特徴を調べるひとつの方法は、ストライド長（一步の長さ）や歩調（毎秒何歩あるか）をどう変化させて速度をあげるかを調べることである。速度をあげる場合には、首振りを行なう種は、首振りを行なわない種に比べて、ストライド長をより大きく変化させており、これと反対に、歩調は非首振り種が首振り種よりも大きかった（図5；Fujita, 2004）。

首振り種と非首振り種で歩き方が異なっていた原因として、二つの可能性が考えられる。ひとつは、首振りが歩行に運動学的影響をおよぼしている可能性である。首振りによって歩行が安定するとすれば、単脚支持期を長くすることができ、その間に一步を大きく前に送り出すことが可能になる。その結果、少ない回転数で一步を長くして歩行速度をあげるという首振り種に見られた歩き方が生じうる。非首振り種の場合には、歩行が不安定なために単脚支持期を短くせざるをえず、そのため一步の長さを大きくすることが制限される。結果として回転数を大きくする戦略がとられるというわけである。もうひとつの可能性としては、筋骨格系、あるいは神経系の特徴が関与している可能性である。Fujita (2004) で解析した非首振り種は泳ぎを行なう水鳥の仲間であるため、遊泳への何らかの適応が歩行にも影響を及ぼし、その結果として遊泳を行なわない首振り種とは異なる歩行特性が見られたとも考えられる。

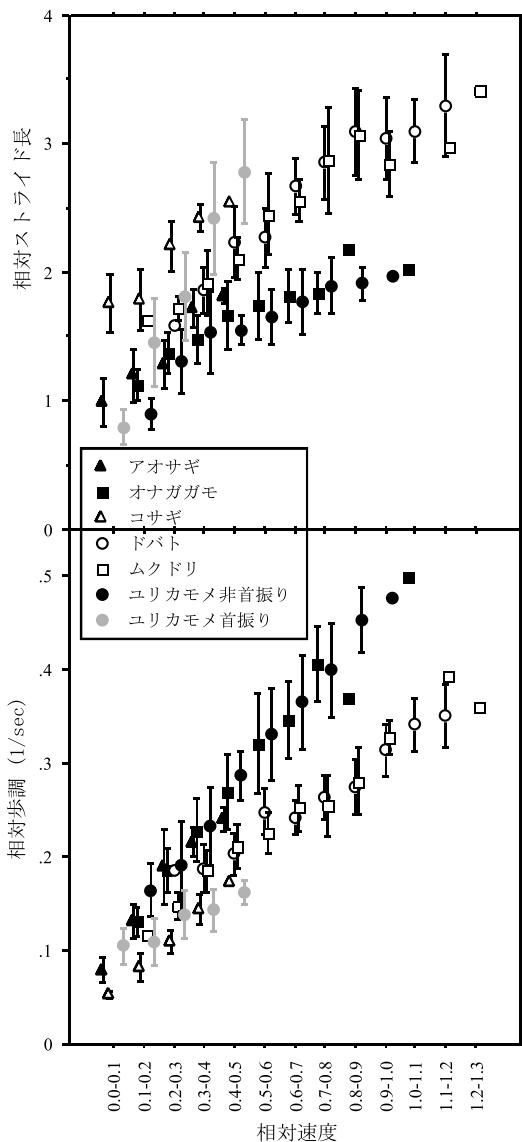


図5 鳥類の歩行変数。ドバト、ムクドリ、コサギ、アオサギは首振り歩行のみ、オナガガモは非首振り歩行のみ、ユリカモメは両方のデータが示してある。ただし、アオサギの首振りはやや小さい。（Fujita, 2004を一部改変し、ユリカモメの首振り歩行を加えた）

このふたつのいずれが正しいかを判断することは難しい。しかし、サギ類と同じようにユリカモメ *Larus ridibundus* も首振りと非首振りの両方の歩行を行なうことが最近になって判明し、その行動学的ないし環境的条件を検討し、さらに2つの歩行を同一種内で比較することによって首振りの運動力学的機能について当面の回答を得た（Fujita, in prep.）。行動学的観点から述べると、ユリカモメにおいて首振り歩行が観察されたのは、ユリカモメが干潟で足を水につけた状態で

歩行を行ないつつ、ときどき水面下にくちばしを差し入れ採食しているときであった。採食行動自体は、サギ類やセイタカシギの行動とまったく同じであり、「足もとの比較的近いあたりを観察しながら比較的遅い速度で歩く」という点は、ハト類やキジ類などとも共通する。ただし、ユリカモメの場合には首振り歩行は、足を水につけて歩いているときであった。そのため、足場環境を視覚的に捉えにくく、足もとを注意深く見るために首振りを行なっていた可能性もある。しかし、いずれの場合においても「足もとの比較的近いあたりを観察しながら比較的ゆっくりとした速度で歩く」という点は共通しているため、結論に変わりはない。さらに別の可能性としては、足先が水の中を移動するために、水の抵抗をうけてすばやく動かすのが難しくなるためにゆっくりとした歩行を行なうという可能性もある。すると、ゆっくりとした歩行を行なわざるを得なくなり、その結果、ゆっくりでも安定した首振り歩行を行なうという仮説になる。これらのうち、いずれの仮説が正しいのかを検討するためには、さらなる観察か、不安定な足場環境で歩行を行なわせるような実験的な手法が必要になるであろう。

次に、運動学的比較の結果を述べよう。ユリカモメの首振り歩行と非首振り歩行を比較すると、首振り歩行は非首振りよりストライド長が長く歩調が小さい特徴があり、他の首振り種とよく似た特徴を示した(図5; Fujita, in prep)。この結果は、首振りと歩き方が関係しており、首振りをする場合には水鳥であるユリカモメも首振り種と歩き方の特徴が同じになるということの意味する。すなわち、前節で述べた遊泳への適応が歩き方に影響を与える可能性より、首振りの機能により歩行の特徴が変化している可能性の方が高いということになる。カモメ類とカモ類では系統的にも形態的にも違いがあるため、今後さらに検討していく必要はあるが、現段階では首振りの運動力学的機能が歩行に影響を及ぼしている可能性は高いといえよう。

## 8. ヒトの歩行と鳥の歩行

ここまで紹介してきた鳥類の首振りと歩行の関係をまとめると、図6のようになる。そもそも首振りは視覚と関連した動作であることがわかっていたが、歩き方とも関係があり、さらには採食行動と関連している可能性が高いことが最近の研究で明らかになってきた

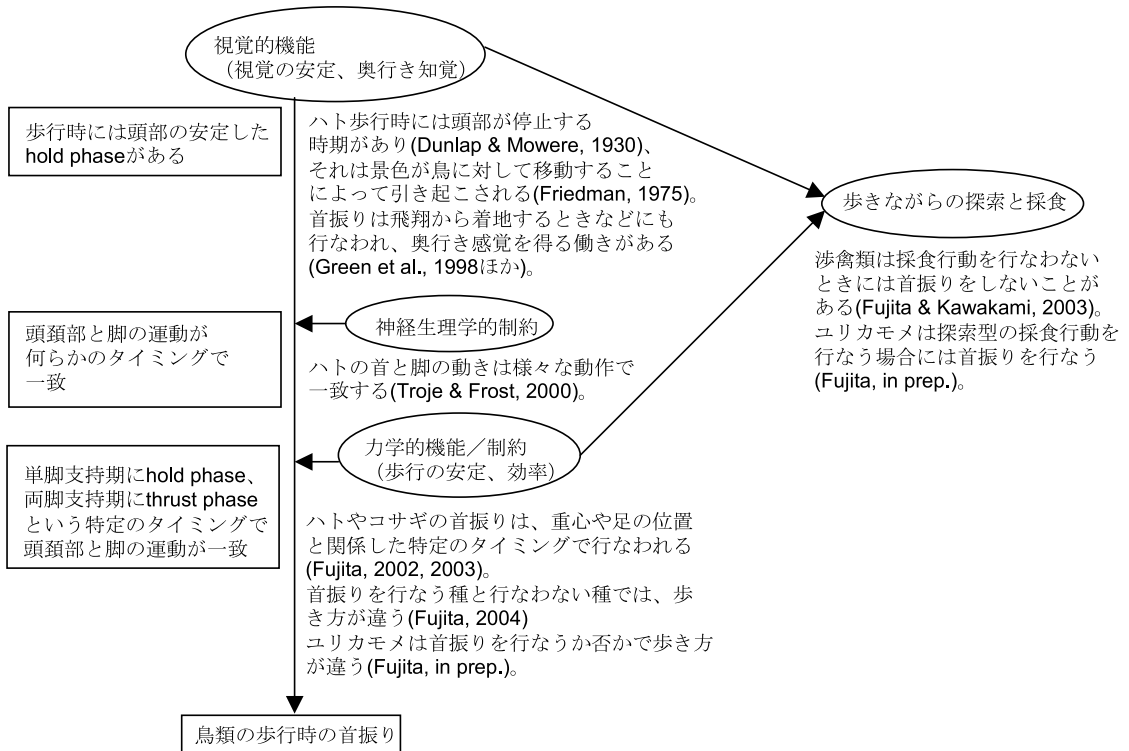


図6 首振り歩行のメカニズムと機能に関する説明図。楕円内の記述内容は首振りに関する仮説、楕円下部の記述内容は仮説を支持する研究例、長方形内の記述内容は仮説によって説明される事実をそれぞれ示している。鳥類歩行時の首振りについては、視覚的機能によって hold phase のある理由が説明され、神経生理学的制約と歩行への力学的な影響によって、特定のタイミングで行なわれる理由が説明される。さらに、視覚的機能や歩行への影響は、歩きながら探索と採食を行なう行動と関係があると考えられる。



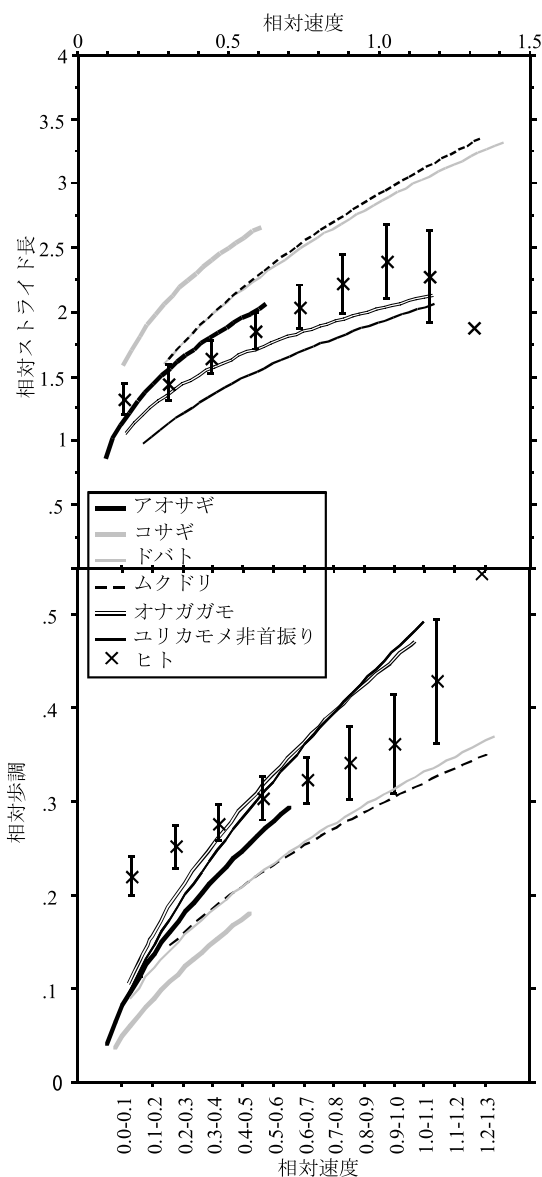


図7 鳥類とヒトの歩行変数。鳥類の歩行に関する曲線は Fujita (2004) に基づき、ヒトのデータは藤田 (2003a) による。

(図6)。採食行動によっては、ゆっくりとした歩行で、周りをよく見ながら歩く必要がある、そのような歩き方は首振りによって実現できるようなのである。鳥類が歩く理由を考えると、多くの場合は地上での採食のために歩くことが主目的と考えられるため、採食行動に応じて歩き方を変えるというのは大いにありそうなことである。

ところで、このような歩き方はヒトと比較するとどう捉えられるだろうか。ヒトは直立二足歩行を行なうが、鳥類は体幹と大腿部がほぼ水平で膝を屈曲させた

姿勢をとっているため、歩き方の特徴にも大きな違いがある。例えば、ヒトは歩行時に股関節より遠位の節を大きく動かすが、鳥類は膝関節から遠位の節を大きく動かす (Gatesy, 1999; Reilly, 2000)。また、ヒトは歩行時に重心を上下させ、運動エネルギーと位置エネルギーをタイミングよく変換させることでエネルギー効率を高めている (例えば Alexander, 1992)。一方、鳥は脚の各関節を曲げて脚全体の柔軟性を高めることで体や頭部の上下動を小さくし、安定性を高めていると考えられている (Gatesy and Biewener, 1991; Gatesy, 1999)。

鳥とヒトのストライド長や歩調を比較すると、ヒトの歩行の特徴は非首振り種と類似していた (図7; 藤田, 2003a)。ヒトの歩行においては、重心が必ずしも足の上に乗ることがなく (Shimba, 1984)、動的に安定な運動を行なっている。一方、首振りには本論でも紹介したように単脚支持期の安定性を高める働きがあると考えられ、歩行の静的安定性がヒトの場合よりも重要な意味を持っている可能性がある (藤田, 2003a)。一方、首振り種とは反対に、非首振り種はより動的な安定性を重視した歩き方だとすると、やはり動的な歩き方をするヒトの場合と類似していることは、妥当な結果である。鳥類の中、あるいは鳥類とヒトとで安定性をどう確保するかという点が異なり、いくつかの鳥類とヒトの間に共通点が認められても不思議はない。ただし、本論では少数の変数比較結果を紹介したにすぎないため、今後も詳細な運動比較が必要となるであろう。

#### 謝辞

本論は2004年11月7日に鶴見大学で行なわれた第122回化石研究会例会での講演内容をまとめたものである。講演の機会を与えてくださった鶴見大学の小寺春人先生、東京大学の犬塚則久先生をはじめ、化石研究会役員、当日の討論で多くのご意見をくださった皆様に感謝いたします。また、丁寧な査読と有益なコメントを下さった2名の査読者の方々にお礼申し上げます。

#### 引用文献

- Alexander, R. McN. (1992) *The Human Machine*. Natural History Musium Publication, London.
- Ashley-Ross, M. A. and Gillis, G. B. (2002) A brief history of vertebrate functional morphology. *Integ. Comp. Biol.* 42, 183-139.
- Bock, W. J. (1999) Functional and evolutionary morphology of woodpeckers. *Ostrich* 70(1), 23-31.
- Cracraft, J. (1971) The functional morphology of the

- hind limb of the domestic pigeon, *Columba livia*). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 144, 175-265.
- Daanje, A. (1951) On locomotory movements in birds and the intention movements derived from them. *Behaviour* 3, 48-98.
- Dagg, A. I. (1977) The walk of the Silver gull (*Larus novaehollandiae*) and of other birds. *J. Zool. Lond.* 182, 529-540.
- Davies, M. N. O. and Green, P. R. (1988) Head-bobbing during walking, running and flying: relative motion perception in the pigeon. *J. Exp. Biol.* 138, 71-91.
- Dial, K. P. (2003) Wing-assisted incline unning and the evolution of flight. *Science* 299, 402-404.
- Diedrich, F. J. and Warren, Jr. W. H. (1995) Why change gaits? Dynamics of walk-run transition. *J. Exp. Psychol.* 21, 183-202.
- Dunlap, K. and Mowrer, O. H. (1930) Head movements and eye functions of birds. *J. Comp. Psychol.* 11, 99-113.
- Friedman, M. B. (1975) Visual control of head movements during avian locomotion. *Nature* 225, 67-69.
- Frost, B. J. (1978) The optokinetic basis of head-bobbing in the pigeon. *J. Exp. Biol.* 74, 187-195.
- Fujita, M. (2002) Head bobbing and the movement of the center of gravity in walking pigeons (*Columba livia*). *J. Zool. Lond.* 23, 373-379.
- Fujita, M. (2003) Head bobbing and the body movement of little egrets (*Egretta garzetta*) during walking. *J. Comp. Physiol. A* 189, 53-58.
- Fujita, M. and Kawakami, K. (2003) Head-bobbing patterns, while walking, of Black-winged Stilts *Himantopus himantopus* and various herons. *Ornithol. Sci.* 2, 59-63.
- 藤田祐樹. (2003a) 鳥類およびヒトにおける二足歩行の運動学的比較. 博士論文. 東京大学大学院理学系研究科.
- 藤田祐樹. (2003b) スズメにおける木登り運動の研究. 日本鳥学会2002年度大会講演要旨集, P. 54.
- Fujita, M. (2004) Kinematic parameters of the walking of herons, ground-feeders, and waterfowl. *Comp. Biochem. Physiol. A* 139, 117-124.
- 藤田祐樹, 川上和人, 樋口広芳. (2004) 木登りの進化を考える - 斜面における運動の種間比較から -. 日本鳥学会2003年度大会講演要旨集, P. 86.
- Fujita, M. (in prep.) Head-bobbing and non-bobbing walking of Black-headed Gulls *Larus ridibundus*.
- Gatesy, S. M. (1999) Guineafowl hind limb function I: Cineradiographic analysis and speed effects. *J. Morphol.* 240, 115-125.
- Gatesy, S. M. and Biewener, A. A. (1991) Bipedal locomotion: effects of speed, size and limb posture in birds and humans. *J. Zool. Lond.* 224, 127-147.
- Golubitsky, M. (1999) Symmetry in locomotor central pattern generators and animal gaits. *Nature* 401, 693-695.
- Green, P. R., Davies, M. N. O. and Thorpe, P. H. (1994) Head-bobbing and head orientation during landing flight of pigeons. *J. Comp. Physiol. A* 174: 249-256.
- Griffin, T. M. and Kram, R. (2000) Penguin waddling is not wasteful. *Nature* 408, 929.
- Hayes, G. and Alexander, R. McN. (1983) The hopping of crows (Corvidae) and other bipeds. *J. Zool. Lond.* 200, 205-213.
- Hildebrand, M., Goslow Jr., G. E. and Goslow, G. E. (2001) Running and Jumping. In: *Analysis of vertebrate structure*. 5<sup>th</sup> edition. pp. 431-454, John Wiley & Sons, New York.
- Hoyt, D. F. and Taylor, G. R. (1981) Gait and the energetics of locomotion in horses. *Nature* 292, 239-240.
- Hutchinson, J. R. and Garcia, M. (2002) Tyrannosaurus was not a fast runner. *Nature* 415, 1018-1021.
- Juana, E. (1992) Class Aves (Birds). In: Hoyo, J., Elliott, A. and Sargatal, J. (eds.) *Handbook of the birds of the world*, Vol. I: Ostrich to Ducks. pp 35-75, Lynx Edicions, Barcelona.
- Minetti, A. E. (1998) The biomechanics of skipping gaits: a third locomotion paradigm? *Proc. R. Soc. Lond. B* 265, 1227-1235.
- Norberg, R. A. (1986) Treecreeper climbing; mechanics, energetics, and structural adaptations. *Ornis Scandinavica* 17, 191-209.
- Peck, A. J. and Turvey, M. T. (1997) Coordination dynamics of the bipedal galloping pattern. *J. Motor Behavior* 29, 311-325.
- Pinshow, B., Fedak, M. A. and Schmidt-Nielsen, K. (1977) Terrestrial locomotion in penguins: It costs more to waddle. *Science* 195, 592-594.
- Reilly, S. M. (2000) Locomotion in the Quail (*Coturnix japonica*): The kinematics of walking and increasing speed. *J. Morphol.* 243, 173-185.
- Spring, L. W. (1965) Climbing and pecking adaptations in some north American woodpeckers. *Condor* 67,

- 457-488.
- Shimba, T.(1984) An estimation of center of gravity from force platform data. *J. Biomech.* 17, 53-60.
- Stolpe, M.(1932) Physiologisch-anatomische Untersuchungen uber die hintere Extremitat der Vogel. *Journ. f. Ornith.* 80, 161-247.
- Storer, R. W. 1971. Adaptive radiation of birds. In : Farner, D.S., King, J.R. and Parks, K.C.(eds.) *Avian Biology*, Vol. 1, pp. 149-188, Academic Press, New York.
- Troje, N. F. and Frost, B. J.(2000). Head-bobbing in pigeons : How stable is the hold phase? *J. Exp. Biol.* 203, 935-940.
- Verstappen M. and Aerts P. (2000) Terrestrial locomotion in the Black-billed Magpie. I. Spatio-temporal gait characteristics. *Motor Control* 4, 150-164.
- Verstappen, M., Aerts, P. and Damme, R. V. (2000) Terrestrial locomotion in the Black-billed Magpie : Kinematic analysis of walking, running and out-of-phase hopping. *J. Exp. Biol.* 203, 2159-2170.
- Wallman, J. and Letelier, J. C.(1993) Eye movements, head movements, and gaze stabilization in birds. In : Zeigler, H.P. and Bischof, H.J.(eds.) *Vision, Brain, and Behavior in Birds.*, pp. 245-263, The MIT Press, Cambridge, MA.