

## 「走る」—チーター (*Acinonyx jubatus*) の 高速走行—

和田 直己

山口大学農学部生体システム科学

地球上には、今も我々が目の当たりにして躊躇なく感動できる生命活動がまだまだ多く存在する。なかでも生命の維持と密接に結びついた動物のロコモーション（移動運動）は圧倒的迫力と美しさで我々の心に感動をもたらさずにはおかない。

### 動物とロコモーション

動物とはその言葉が示す通り、個体が作り出す力を利用してロコモーションを行うことを特徴とする生物である。なぜ動物はロコモーションを行うのか？動物は食物や配偶相手を獲得するため、捕食者の攻撃から逃れるため、あるいは自分のなわばりを獲得し、防衛するために移動する必要が生じる。もしロコモーションに支障を来せば、その個体の生命は確実に脅かされることになる。

運動は神経系の活動によって始まる筋の活動によって起こる。筋活動により発生する張力は骨格に伝達され、動物を取り巻く媒質である水、空気、地面などに力を作らせ、その反作用を利用して動物はロコモーションを行う。したがって、神経活動から筋の収縮までの生理学的な情報処理機構に関する情報、骨格の運動に伴う体各部の動きに関する運動学的情報、およびやり取りされる力に関する運動力学的情報によってロコモーションという運動自体は理解できる。しかし、これらだけではロコモーションを完全に理解することはできない。全てのロコモーションはその動物が進化の中で獲得した特性であり、動物の習性や生息環境などについても理解しなければ、ロコモーションの研究は完成されない。

### 哺乳類のロコモーション

現在、約5万6千種の脊椎動物の存在が確認されている。哺乳類は約4,800種で、哺乳類の脊椎動物に占める

割合は約9%弱である。哺乳類を他の脊椎動物と区別する特徴は、子を母乳で育てるという他にもいくつかあるが、中でも注目すべきは生息域の多様さである。砂漠、サバンナ、森林、ツンドラ、山岳地帯などの陸上環境ばかりでなく、河川や海洋といった水界環境も含め、極地から熱帯まで地球上のさまざまな場所に哺乳類は生息する。この生息域の多様さが、哺乳類に見られる高度なロコモーション能力の獲得につながったと考えられる。哺乳類は祖先となる脊椎動物の進化の過程で獲得した遊泳運動、歩行、走行などあらゆる運動能力を受け継いでいる。さらに、哺乳類は特有の脊柱（体軸）の垂直運動を特徴とするロコモーションを行うことができる。系統発生的に最長時間を陸上で過ごしてきた哺乳類は、空気というバランスの崩れやすい媒質の中で、鉛直方向に向かう重力を利用した体軸の垂直運動を取り入れてバランス制御を容易にした、高速のロコモーション「走行」の能力を獲得した。また、体軸の垂直運動は樹上での枝わたり（brachiation）や木から木への移動（leaping）、海洋性哺乳類の遊泳運動においても使われ、哺乳類のロコモーションの基本となっている。

陸上でのロコモーションにおいて必要な機能は「体（重心）を支える」機能と「体を移動させる」機能である。哺乳類の陸上でのロコモーションは移動速度が小さい「歩行」と移動速度が大きい「走行」とに大別されるが、前者は体を支えるのを主としたロコモーションであり、一方、後者は移動能力を発達させたロコモーションである。常に肢で体を支える「歩行」は、脊椎動物のうち両生類または両生類型魚類が上陸に際して獲得した、陸上生活における基本的ロコモーションである。「歩行」と「走行」の運動学的、力学的な違いは、運動の一周期に体が完全に宙に浮いている（地面に対して個体からの力学的作用がない）時期があるかないかである。なぜ、移動速度が大きい「走行」では体が宙に浮くのであろうか？

### 「走行」—速度を上げるために宙に浮く—

四肢を使って陸上を移動する動物の移動速度は時間あたりの（歩数）×（歩幅）で算出される。歩数と歩幅の両方を大きくできれば移動速度は著しく大きくできる。しかしそうはいかない。歩数は主にロコモーションのパターン発生器の信号発生頻度、神経—筋の電位活動の流れ、

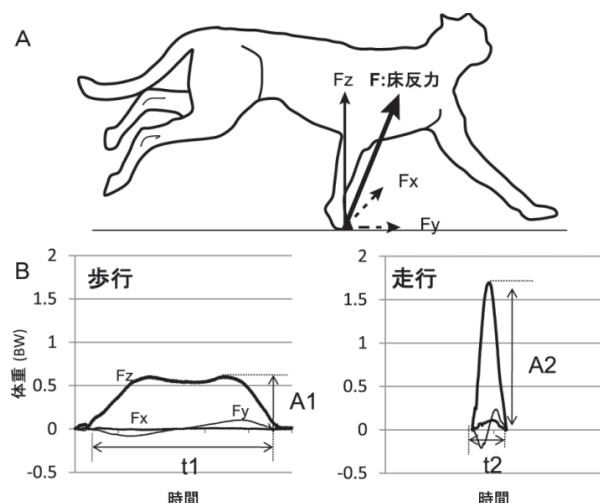


図1. 床反力. A: 床反力は垂直分力 ( $F_z$ ), 水平分力 ( $F_y$ ), 内外方向の分力 ( $F_x$ ) に分解される.  $F_z$  は体を支える力,  $F_y$  は推進力または制動力,  $F_x$  は内外方向の力である. B: 歩行から走行へ移動速度が増大すると, 着地時間は短縮 ( $t_1$  から  $t_2$ ), 最大垂直分力は増大する ( $A_1$  から  $A_2$ ).

収縮・弛緩に要する時間により決定される. 大型の哺乳動物は筋線維や神経線維が長く, 神経一筋の興奮周期が長いから, 歩数を増やすことには限度がある. 一方, 歩幅は主に四肢の長さ, さらに肩や股関節を中心とする肢の回転角度によって決定される. 一般的に体サイズが小さければ, 足は短くなり, 歩幅は狭くなる. このように動物は歩数と歩幅の制約のなかでロコモーションを行っている.

動物が停止状態から動き出し, そして徐々に速度を上げるとき, 単に歩数の増大や歩幅の延長だけでなく, 歩容 (gait) の変化が起こる. 歩容とは, 四肢の接地と離地の時間的關係でロコモーションを分類したものである. 歩容の変化はエネルギー効率と深い関係があり (Hoyt and Taylor 1981), 速度の上昇に伴って自動的に起こるようである.

走行を行うとなぜ体が宙に浮くのか. 陸上で動物は姿勢を維持し, 移動するための力を地面に接地した足底を介して獲得する. 地面から体が受ける床反力 (ground reaction force) は動物が地面に及ぼした力の反作用である. 床反力は①体重を支える垂直方向の力 (垂直分力) ( $F_z$ ), ②体を前方に運ぶ進行方向への力 (推進力) — 移動方向とは逆の運動を抑制する力 (制動力) ( $F_y$ ), ③体を内外へ移動させる力 ( $F_x$ ) となる (図1A). 動物は速く移動するために, 歩数を増やし, 歩幅を延長して走行を行う. 図1Bは歩行および走行時の床反力を示している. ここでは垂直分力に注目してほしい. 歩数を増やす

と, 1歩あたりの時間は短縮する. この短縮は主に肢が接地している時間 (着地相) の短縮に依存する ( $t_1 \rightarrow t_2$ ). 短縮した着地相で体を支えるためには大きな床反力を必要とする.  $F_z$  成分が歩行に比べて走行で大きくなっていることがわかる ( $A_1 \rightarrow A_2$ ). 体を宙に浮かし, 着地時に位置エネルギーを利用することによって, 床反力は大きくなる. 著しく移動速度を大きくする場合には, 動物は主に歩幅の延長を採用するが, 歩幅は前述したように解剖学的に制約される. そこで動物は, 肢を地面から放し, 前方へ飛ぶことによって, 解剖学的制約を超えて歩幅を延長できる. その結果, 移動速度は著しく大きくなる. よって, 歩数を増やしても, あるいは歩幅を著しく延長しても, 「走行」になると体が宙に浮くということになる.

体を浮かすには床反力の垂直成分 ( $F_z$ ) が体に効率よく伝わり, 空中に体を押し上げ, またさらには前方に押し出す力 ( $F_y$ ) が要求される. 哺乳類の体型は長い四肢が胴体の直下にあるため, 足底で受けた力は直接体幹を押し上げ, 前方に押し出す力となる. これに対し, 両生類や爬虫類の体型は肘や膝が胴体から横に張り出しており, それらの間に胴体がつりさげられている. したがって, 足底に受ける力は肘や膝に作用することになり, 体を持ち上げ, 前方に押し出すには非効率である. 哺乳類の走行に適した体型は, エネルギー消費においても有利である. Hoyt and Taylor (1981) によると, トレッドミル上でのロコモーションの実験において, 距離当たりのエネルギー消費は「歩行」より「走行」が小さいという結果が得られている.

### 襲歩 (gallop) とは

歩容は Hildebrand (1976) によって確立された. 図2Aは常歩 (walk), 速足 (trot), 襲歩 (gallop) の四肢の着地相を実線で示した gait diagram である. 歩容には他に, rack, amble, canter, ricochet, bound, half bound などがある. 陸棲の哺乳類では, その身体的特徴と生息環境に適した様々な歩容が見られるが, すべての哺乳類は, 特殊なものを除き, 基本的にほとんどの歩容を行うことができる. この事実は哺乳類は共通のロコモーションの制御系を有しており, この制御系は身体的特徴や, 移動速度, 走行面の状態, 他個体との距離など様々なロコモーションの条件などによっていかようにも変化しうるということを示唆する.

四足哺乳類が最高速度で移動するとき用いる歩容が襲歩である. 襲歩は両側の前肢と後肢をほぼ同時に踏み

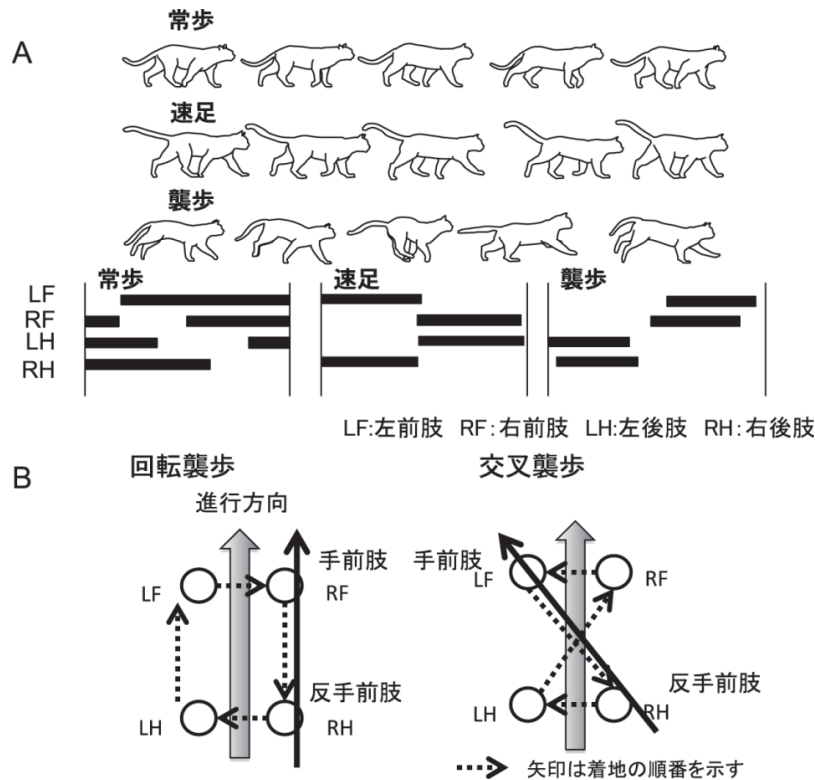


図2. 歩容. A: 四足哺乳類のロコモーションは常歩, 速足, 襲歩に区別される. 下図は4肢の着地相を実線で, 線のない部分で離地相を示している. LF: 左前肢; RF: 右前肢; LH: 左後肢; RH: 右後肢. B: 襲歩に回転襲歩と交叉襲歩がある. 破線矢印は肢の着地順を示している. 前肢, 後肢の左右で後に着地する肢をそれぞれ手前前肢, 手前後肢と呼ぶ. 太い実線矢印は後肢から前肢に向かう推進力の方向を示している.

切り, 宙に浮かび, 肩関節と股関節を中心にして前後に大きく回転させ, 歩幅を著しく延長することによって移動速度を増大する歩容である. 動物によって程度の差はあるが, 襲歩時は脊柱の湾曲が見られる. 体軸の躍動感がこの歩容の特徴である. 襲歩のさらなる特徴は, 後肢と前肢の機能だけではなく, 右肢と左肢の機能も異なることである. つまり, 四肢それぞれの機能が違う. 襲歩には, 回転襲歩 (rotatory gallop) と交叉襲歩 (transverse gallop) がある. 図2Bは四肢の着地順番を示している. 肢の着地順番は回転襲歩では右後肢—左後肢—左前肢—右前肢, 交叉襲歩では右後肢—左後肢—右前肢—左前肢である. それぞれ逆もある. 前肢, 後肢いずれも, 後に着地する肢は前に着地する肢より前方に着地する. 時間的に先に着地する肢を反手前肢, 後に着地する肢を手前肢とよぶ. Niki et al. (1984) は force plate を用いた馬の走行の研究により, 推進力は反手前後肢で, 制動力は手前前肢で最大であることを示した. この事実は後肢から前方に向かう力は反手前後肢から手前前肢に向かうことを意味する. 推進力と制動力の関係が交叉襲歩と回転襲歩で同じだとすると, 後肢からの推進力は, 回転襲歩では

体軸と平行に向かうのに対し, 交叉襲歩では体軸と交差して体幹の重心の下を通過する. 回転襲歩は直進性に優れ, 交叉襲歩は安定性に優れた歩容ということになる (図2B, 実線の矢印). チーター *Acinonyx jubatus*, シカ *Cervus spp.*, キリン *Giraffa camelopardalis*, イヌ *Canis lupus* などは主に回転襲歩を行い, ラクダ *Camelus spp.*, ウマ *Equus spp.*, クマ *Ursidae gen. spp.* などは主に交叉襲歩を行う. どちらの歩容をより多く行うかは動物種によって異なるが, どの動物種も両方が可能である. どちらを選択するか, つまり安定性, 直進性のどちらを優先するかは動物種の身体的特徴や走行面の状態などの走行条件に依存すると考えられる.

### チーターの高速走行

チーターは地上最速の動物である. 多くの人はアフリカの草原で小型有蹄類のスプリングボック *Antidorcas marsupialis* やトムソングゼル *Gazella thomsonii* を追いかけているチーターの姿を思い浮かべるのではないかと思う. 系統発生的な研究によると, チーターはネコ科で

は比較的新しく、250 万年前までには現れたらしい。ヒトが出現したとされる時期に近い。紀元前 1700 年のエジプトの壁画に描かれたチーターにはリードがつけられている。イヌのようにペットや狩猟のために飼いならされていたのだろう。インドでは最近まで王様が狩猟犬代りにチーターを使っており、その訓練方法も確立されていた (Divyabhanusinh 1999)。現在、世界各地の動物園などでは、チーターを飼育し、その高速走行をショーとして見せている所もある。チーターはとにかく速い。動物の最高速度を計測することは非常に困難だが、30 m/s という記録がある (Sharp 1997)。フロントガラスなしの車での時速 100 km 走行を想像すると、この動物の凄さが少しはわかる。走行は哺乳類の一つの特徴であるが、速度の面ではチーターによって極められた。つまり、チーターの高速走行のメカニズムを理解することによって、哺乳類の 1 つの進化過程を知ることができる。

チーターの高速走行能力は狩りをするために使われる。追いかけられる獲物は走行方向を急激に変えて逃げようと試みる。したがって、チーターが狩りの成功確率を上げるためには、走行速度を著しく落とすことなく、急激な方向転換に対応する能力、つまり大きな加速度発生時における姿勢安定制御機構が備わっていなければならない。チーターの高速走行を理解するポイントは「高速度」と「加速度に対する姿勢制御」である。

「高速度」の仕組み

走行速度は歩数と歩幅で決まる。我々が 5 ~ 23 m/s の範囲のチーターの襲歩の記録から歩数を算出したところ、最大歩数は毎秒 3.7 歩であった。様々な動物種の襲歩における歩数と体重の関係を示した Heglund and Taylor (1988) によると、チーターの歩数は同程度の体重 (35 ~ 45 kg) の動物種と大差ない。よって、チーターの驚くべき速度は歩数ではなく主に歩幅によるものである。では、チーターはいかにして 8 m とも言われる歩幅を達成しているか？我々はその疑問を解決するために、体型的にチーターと類似し、チーターと同様、回転襲歩を行うイヌ、グレイハウンド (greyhound) 種との比較を行った。走行速度約 15 m/s におけるチーター、グレイハウンドそれぞれの歩幅は約 6.1 m と 5.0 m であった。襲歩の歩幅は 4 つの要素、①前肢着地時、②交差飛行時、③後肢着地時、④伸長飛行時に分けることができる (図 3)。チーターの歩幅の①~④の占める割合は、それぞれ 14, 25, 15, 46% であった。一方、グレイハウンドでは、それぞれ 12, 22, 17, 49% であった (和田ら、未発表データ)。ちなみに競争馬では、それぞれ 21, 34, 17, 28% であるから (青木より提供)、チーターやグレイハウンドは要素④によって歩幅を著しく延長する動物だということになる。チーターの歩幅の 4 つの要素はグレイハウンドに比べてすべて長い。要素①および③は肢の長さとその逆振

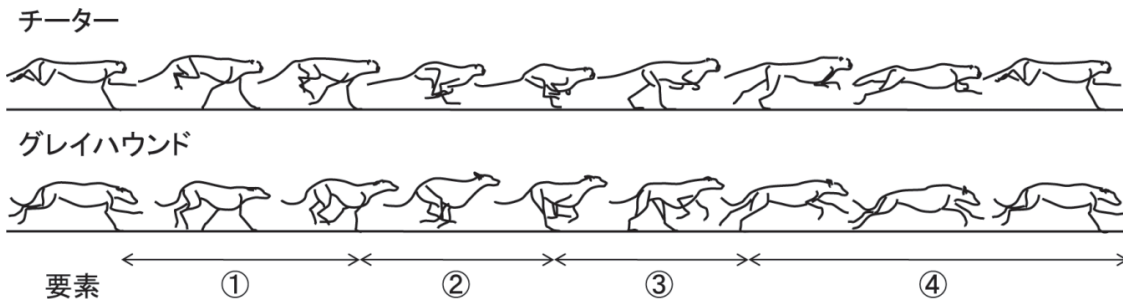


図 3. 歩幅の 4 要素。回転襲歩時の 1 完歩 (step cycle) の歩幅は 4 つに分けられる。要素①：前肢着地時；要素②：交差飛行時；要素③：後肢着地時；要素④：伸長飛行時。

表 1. 肢の長さ

	チーター (35 kg)	ユキヒョウ (60 kg)	スマトラトラ (101 kg)	ライオン (99 kg)	ツシマヤマネコ (3 kg)	グレイハウンド (37 kg)
前肢長	82.2 25.1	65.0 16.6	91.3 19.6	91.3 19.7	26.2 18.2	80.8 24.5
後肢長	83.4 25.5	62.1 15.9	89.1 19.1	91.59 19.8	27.99 19.4	78.7 23.8

上段：cm. 下段：肢長 /  $\sqrt[3]{}$ 体重.

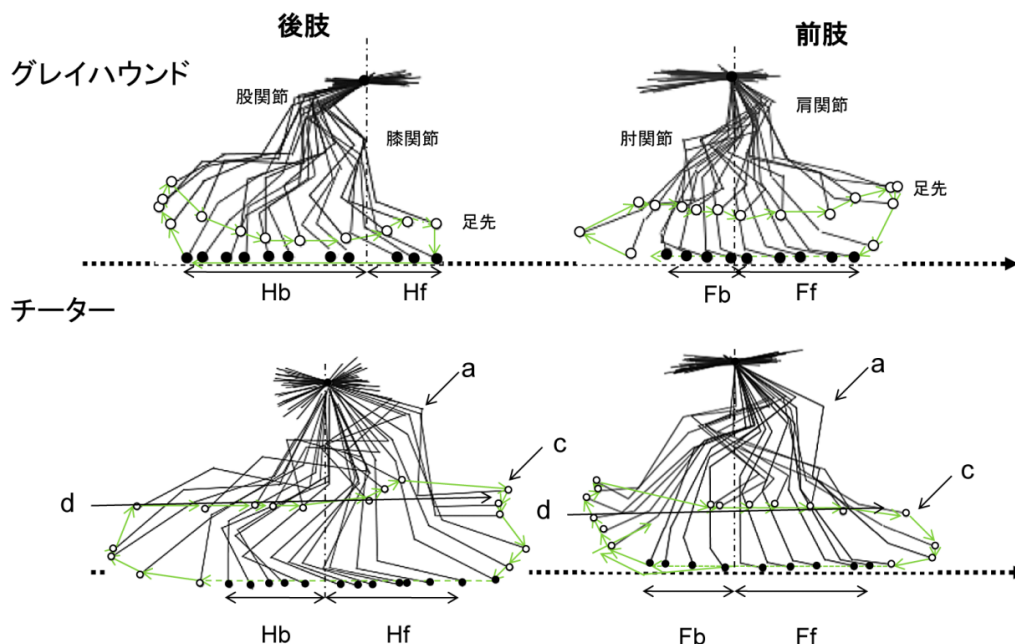


図4. 前・後肢の動き。前肢の肩甲骨—肩関節—肘関節—足根関節—前肢端，後肢の第5腰椎—股関節—膝関節—足関節—後肢端を直線でつないだ1完歩のスティック図を，6～9msごとに前肢は肩甲骨の上端，後肢は第五腰椎部で重ねた。先端の塗りつぶし丸は着地相，白抜き丸は離地相の肢の動きを示している。上段にグレイハウンド，下段にチーターを示した。a, b, c, dはチーターの肢の運動の特徴を示している（本文参照）。FfとFb, HfとHbは前肢，後肢の着地時の体の移動距離の違いを示している。チーターのキック・バック走行に注目してほしい。

り子運動の角度の大きさによって決定される。チーターの肢は長いのかどうかについて確認しよう。表1はネコ科とグレイハウンドの肢の長さ（肩甲骨上端—肢端，腸骨—股関節—肢端）を示している。上段は実測値を下段は体重比（肢長/ $\sqrt[3]{}$ 体重）を示している。ネコ科動物の前肢と後肢の長さはほぼ同じである。小型ネコ科のツシマヤマネコ *Prionailurus bengalensis euptilurus*，中型のユキヒョウ *Uncia uncia*，大型のライオン *Panthera leo*，スマトラトラ *P. tigris sumatrae* のすべてに比較して，チーターの肢長の体重比は非常に大きい。体重比の値が大であることは軽い体重で長い脚を有することを示し，高速走行には有利な身体的特徴である。我々の研究に用いたグレイハウンドは前肢，後肢ともチーターとほぼ同じ長さ（実測値，体重比の長さ）の肢を持っていることを示している。つまり，チーターとグレイハウンドの歩幅の違いは肢の使い方にある。

図4はグレイハウンド（上段），チーター（下段）の前肢と後肢の運動を示している。前肢の上から肩甲骨—肩関節—肘関節—足根関節—前肢端，後肢は上から第5腰椎—股関節—膝関節—足関節—後肢端の点を直線でつないだスティック図（stick figure）をそれぞれ肩甲骨の上端の中央部（ほぼ肩甲骨棘の開始位置に当たる），第五腰椎部で重ねたものである（6～9ms/1 frame）。先端の塗

りつぶし丸は着地相を示している。前肢と後肢の運動はチーターでは似通っているが，グレイハウンドでは明らかに違う。具体的にチーターの肢運動の特徴をあげると1) 肩，膝関節が強力に前方に引きつけられる（図4a），2) 着地位置，離地位置が前肢と後肢でほぼ同じである（図4:Ff/Fb, Hf/Hb），3) 着地前に前肢，後肢ともに先端が着地位置より大きく前に振り出されている（図4c），4) 離地相で足先が高く維持されている（図4d），である。これらのチーターの肢運動の特徴は，すべての関節の可動域が大きく，さらに肩甲骨と骨盤の回転運動も利用することによる。要素①と③は着地点を支点とした肢の逆振り子運動による効果をいかに水平前方に伝えることができるかによる。チーターは走行時に体軸（特に前躯体）を水平に維持しており，着地相の移動距離は大きくなる。

要素②および④は四肢すべてが地面から離れた状態で移動する時の移動距離である。要素②は前肢で，要素④は後肢で空中に飛び出す。したがって，要素②および④は離地時の床反力と空中姿勢によって決定される。我々はチーターの床反力の計測データを現在解析中である。ここでその結果を提示することはできないが，チーターの歩幅の大きさに直結するデータが得られている。チーターは肢が地面と接している時（要素①および③）と同様，肢が地面から離れている時（要素②および④）でも



体軸をほぼ水平に保っている(図3)。この時、チーターは肢端を体に引きつけ(図4)、抵抗を抑制し減速を抑制する姿勢をとる。これに対し、多くの動物と同様にグレイハウンドでは、襲歩時には頭部のリズムカルな上下一前後運動を示す(図3)。走行時の頭部の上下動は重心を移動させることによって推進力の発生とバランス制御に関与していることが、馬およびサバンナモンキー *Cercopithecus aethiops* での研究から示唆されている(Dunbar et al. 2008)。チーターは高速速度を維持するためには、常に大きな推進力を作り出しているのか、もしくは推進力の減衰を抑制しているのか? エネルギー的に有利なのはもちろん後者である。チーターとグレイハウンドとの頭部の運動制御の違いは、推進力減衰の抑制を理解する鍵である。重要なメカニズムの1つは、前肢、後肢ともに着地直前の足先の位置が着地位置より前方へ振り出されていることである(図4c)。前方から肢を引き戻す途中で着地する。これをキック・バック(kick back)走法という。チーターは大きなキック・バック走法が前肢、後肢ともに見られるが、グレイハウンドでは前肢には見られるが後肢にはない。引き戻される肢は着地時に地面に対して強く後方へ力を作用させることによって、大きな反作用としての推進力を獲得する。またこの走法は、前方に伸ばした足をそのまま着地する場合に比べて、地面から受ける衝撃、つまり制動力を抑制する。チーターの爪は常に指先から出たままであり、高速走行のメカニズムとしてよく指摘される解剖学的特徴であるが、このキック・バック走法の効果を増強する作用があるのではないかと思われる。

#### コーナーの走行—加速度への対応

チーターの高速走行を理解するための2つ目のポイントは加速度発生時のバランス制御である。図5Aはカーブ走行で転倒しない、滑らないための力学的バランスについて示している(Biewener 2003)。カーブの旋回半径を $r$ とすると、転倒しないための条件は $G_{ML} \cdot L \cdot \sin \theta < W \cdot L \cdot \cos \theta$  ( $G_{ML} < W / \tan \theta$ ) ( $W$ : 重心からの鉛直下方への作用する力;  $G_{ML}$ : 重心に作用する遠心力;  $L$ : 着地点から重心までの距離;  $\theta$ : 傾斜角度)、滑らないための条件は $G_{ML} < G_v \cdot \eta$  ( $G_{ML} = m v^2 / r$ ) ( $\eta > k$ ) ( $v^2 / gr$ )となる( $G_v$ : 足底に作用する床反力;  $\eta$ : 摩擦係数;  $m$ : 質量;  $v$ : 速度;  $g$ : 重力加速度)。つまり、いかに傾斜角度 $\theta$ を小さくし、摩擦を調節できるかである。傾斜角度を小さくするとは、体軸に対してカーブ内側肢をどれだけ反対側に引きつけるかである。チーターの四肢を内側へひきつける能力の

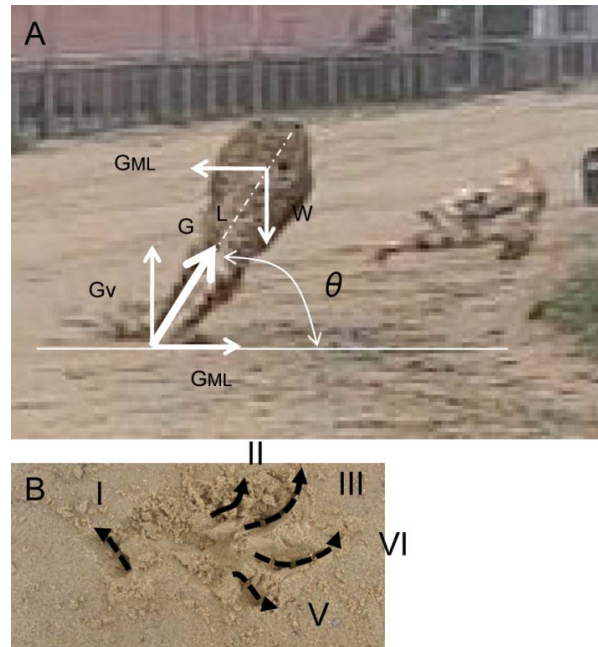


図5. チーターのカーブ走行. A: カーブ走行時の遠心力( $G_{ML}$ )への対応(本文参照).  $W$ , 重心からの鉛直下方への作用する力;  $G_{ML}$ , 重心に作用する遠心力;  $G_v$ , 足底に作用する床反力;  $L$ , 着地点から重心までの距離;  $\theta$ , 傾斜角度. B: 足跡にみられるカーブ走行時の前肢の捻り運動. I~V, 第1~5指.

高さは解剖学的データから明らかである。指を少なくし、先に蹄を設けることによって、駐立とロコモーションに特化した有蹄類の四肢の筋肉の分布の特徴は、四肢の筋腹が近位に集まっていることである。これらの動物は筋肉の力点—支点—作用点を離すことによって大きな運動を作り出していると考えられる。一方、チーターと中型ネコ科ユキヒョウと比較すると、前肢では上腕部に前肢全筋肉量(重量)のチーターでは約75%、ユキヒョウでは60%、後肢では大腿部に後肢全筋肉量のチーターでは83%、ユキヒョウでは73%がある。チーターは四肢の筋肉を有蹄類の様に近位に集めている。さらにチーターは、前肢、後肢を内後方に引きつける上行胸筋と内転筋の発達が顕著であった。チーターは四肢近位の内方への運動に関与する筋を発達させており、これがカーブにおいて小さな傾斜角度で走行することを可能にしている重要なメカニズムである。図5Bはカーブでのチーターの前肢の足跡である。チーターはカーブ走行時に地面に爪を立てて強く外側に捻っていることがわかる。この掌の捻り運動は摩擦の制御に関連すると考えられる。

チーターの走行は動物のロコモーションの研究が始まったころから注目され、研究されてきた(Gambaryan 1974)。それだけチーターの高速走行は美しく、人を引き

つけてきたからに違いない。動物のロコモーションを理解するには、体形、筋一骨格ばかりでなく、神経制御、心肺機能、体温制御など多くの情報が必要となる。生体は複雑極まりない。このようなことを言っていると、ロコモーションの完全な理解は不可能に近いということになるかもしれない。しかし、ロコモーションをより深く知れば知るほど、動物の生命活動をより深く理解することができる。

## 謝 辞

本論文は山口大学農学部生体システム科学研究室と、[株] 本田技術研究所との共同研究に基づく。筆者は国立科学博物館の川田伸一郎氏、栗原 望氏、保尊 脩氏、長岡浩子氏、大阪 VR センターの川田 睦氏、宇根 智氏、鹿児島大学の藤田志歩氏、[株] 大鵬薬品の森田文雄氏、秋吉台自然動物公園、San Diego Wild Animal Park (USA)、Shanghai Wild Animal Park (China)、浅石克己氏(カメラマン)、NAC 株式会社の研究協力を深謝します。また発表の機会を与えてくださった日本哺乳類学会宮崎大会実行委員会、宮崎大学の森田哲夫氏に感謝いたします。本研究は国立科学博物館の「Studies on Function Morphology and Phylogeny」プロジェクトに部分的援助を受けている。

## 引用文献

- Biewener, A. A. 2003. *Animal Locomotion*. Oxford University Press, New York, 281 pp.
- Divyabhannusinh 1999. *The End of a Trail: The Cheetah in India*, Oxford University Press, New York, 268 pp.
- Dunbar, D. C., Macpherson, J. M., Simmons, R. W. and Zarcades, A. 2008. Stabilization and motility of the head, neck and trunk in horses during overground locomotion: comparisons with humans and other primates. *Journal of Experimental Biology* 211: 3889–3907.
- Gambaryan, P. 1974. *How Mammals Run: Anatomical Adaptations*. Wiley-Liss Press, New York, 367 pp.
- Heglund, N. C. and Taylor, C. R. 1988. Speed, stride frequency and energy cost per stride. How do they change with body size and gait? *Journal of Experimental Biology* 138: 301–318.
- Hildebrand, M. 1976. Analysis of tetrapod gaits: general considerations and symmetrical gaits. In (R. M. Herman, S. Grillner, P. S. G. Stein and D. G. Stuart, eds.) *Neural Control of Locomotion*, pp. 203–236. Plenum, New York.
- Hoyt, D. F. and Taylor, C. R. 1981. Gait and energetic of locomotion in horse. *Nature* 292: 239–240.
- Niki, Y., Ueda, Y. and Masumitsu, H. 1984. A force plate study in equine biomechanics 3. The vertical and force-aft components of floor reaction force and motion of equine limbs at canter. *Bulletin of Equine Research Institute* 21: 8–18.
- Sharp, N. C. C. 1997. Timed running speed of a cheetah (*Acinonyx jubatus*). *Journal of Zoology* 241: 493–494.

Naomi Wada: A reports on the Open Symposium 2 “Resting and Running” at the Annual Meeting of Mammalogical Society of Japan 2011: The mechanism of the cheetah’s run

著 者：和田直己，〒753-8515 山口県山口市吉田1677-1 山口大学共同獣医学部 ✉ naomi@yamaguchi-u.ac.jp