

# 二足直立行走的生物力学特征和南方古猿阿法种可能的行走方式

李 愉<sup>1,2</sup>

(1. 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所, 北京 100044; 2. Bristol University, Bristol, UK)

**摘要:** 生活于 300 万年前的南方古猿的行走方式一直是古人类学家关注争论的焦点之一。尽管标本露西 (AL288) 保留有大部长骨和盆骨, 使得研究者有可能对其全身形态结构进行复原。从形态结构出发, 不同的研究者对于这一标本所代表的个体在直立行走方面的能力, 仍有很大的歧见。本文以露西的人体测量数据为基础, 辅以现代人及黑猩猩的身体质量分布数据, 建立起一套露西的静力学模型, 并应用计算机模拟技术, 以各种可能行走方式的运动方程“驱动”静力学模型, 由此分析各种静力模型/运动方程组合导致的生物力学特征。最初结果显示, 若露西以现代人运动方程直立行走, 髌、膝、踝关节的能量消耗较小, 且分布比较合理。但深一层的分析显示, 包括露西在内的南方古猿股骨标本均表现了较强的在矢状面的抗变形能力与以屈膝屈髌方式行走的露西的力学需求相合, 显示另外一种可能性的存在。

**关键词:** 南方古猿; 步态; 计算机模拟; 能量; 转矩

**中图法分类号:** Q981.33      **文献标识码:** A      **文章编号:** 1000-3193(2004)04-0255-09

## 前 言

于 1973 年发现于东非埃塞俄比亚的标本 AL288-1 (又称露西, Lucy) 代表一个生活在距今 350—370 万间的女性个体, 至今仍是保存最完整的早期人类化石。该化石标本对于人类行走演变的研究极为珍贵, 这是由于它包括了基本完整的头骨、脊柱、单侧或双侧的髌骨及下肢骨, 以及双侧的上肢骨<sup>[1]</sup>。

露西被估为身高 1.03—1.26m, 体重约 29—40kg。本研究中, 露西被定为身高 1.07m, 体重 29.9kg<sup>[2]</sup>。基于对露西骨骼的研究, 没有人不同意该个体具有在地面二足行走的能力。关于露西行走方式的争论主要集中在:

1. 陆地二足行走是否是露西的主要行走方式, 或露西仍象黑猩猩一样主要在树上生活;
2. 当露西在陆地行走时, 她是否像现代人一样完全直立行走, 或更像现生大猿偶尔双足步行时采用的那一种屈膝屈髌的步态。

Lovejoy<sup>[3-9]</sup> 认为, 从骨盆的形态看, 露西宽展的髂翼使臀小肌移至髌关节外侧, 使该肌可在股骨后伸时具外展作用。髌骨体及股骨颈的配合给股骨外展肌提供了很好的力臂, 并因此减少了股骨头的受力。髌骨前移的加厚部 (pillar) 及向外张开的髂翼亦说明了髌关节的

收稿日期: 2003-09-10; 定稿日期: 2004-05-05

作者简介: 李愉, 男, 英国 Bristol 大学, 博士后, 中国科学院古脊椎动物与古人类研究所客座研究员, 主要从事古人类学研究。

外展功能。显然髌关节的外展能力是二足行走的必要条件。Lovejoy 认为,三百万年前的南方古猿已经充分具备了支持二足行走的身体结构,并以二足直立作为主要行走方式。

似乎更多的研究者倾向另外一种意见,即露西所代表的南方古猿还不能像现代人一样完全直立行走。有趣的是,对化石同样的形态学描述常常产生相反的结论。如 Stern 及 Susman<sup>[7]</sup>认为,前置的髌骨加厚部以侧张且后置的髌骨体显示,南方古猿在两足行走时骨盆的稳定作用与现生大猿相似而异于人类,且臀小肌以屈位大腿的内旋,而非伸位大腿的外展固定骨盆及躯干。Jungers<sup>[8]</sup>认为,南方古猿的侧向髌骨较大的上下肢长比例,以及略弯的掌、指骨均显示他们更适于攀援而非两足直立行走。Schmitt, Stern 及 Larson<sup>[9]</sup>推论,即使南方古猿以双足行走于地面时,他们也只能以屈膝屈髌方式运动,而不可能完全直立。

此外, Wolpoff<sup>[10]</sup>认为,以形态异率(Allometry)的观点分析,露西的上下肢均在现代人的变异范围之内,以此削弱了 Jungers<sup>[8]</sup>的部分论据,并断定露西的骨盆及股骨形态明确显示其的两足直立行走特征。

Crompton、笔者及他人<sup>[11]</sup>以露西构造的南方古猿力学模型从一个新的角度加入了这一关于南方古猿步态的讨论,当时得出了露西以完全直立的方式双足行走的结论,并引起了进一步的争论<sup>[12]</sup>。本文除对该研究已发表的结果作一描述外,也将对另外一些未发表的结果展开讨论。

## 1 材料和方法

本文以露西的化石标本为基础,构造出露西的人体测量-静力学-动力学的模型,并以计算机模拟该模型在特定环境条件下的行为及下肢关节的力学参数,以此开始进一步的分析(图 1)。

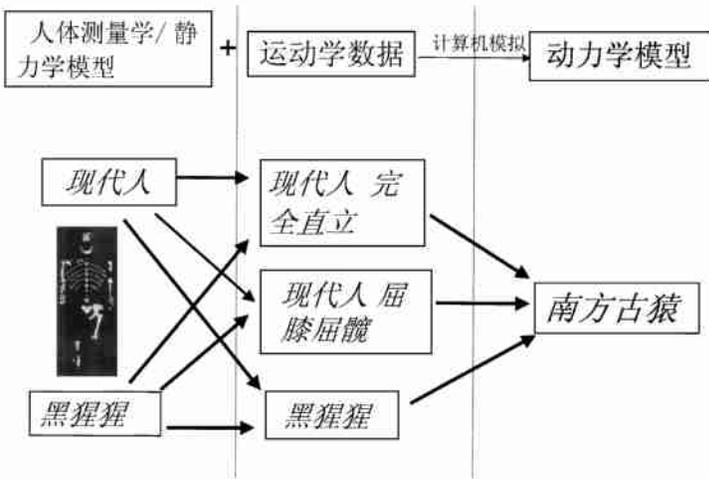


图 1 露西动力学模型的建立

Constructions of Lucy's biomechanical models

图的左侧为人体测量(露西化石)及静力学部分(现代人或黑猩猩的肢体质量分布);  
静力学模型与不同的运动方程组合,形成了一组露西动力学模型(右侧)

## a. 人体测量学模型:

首先, 根据露西标本的测量结果, 确定模型身高 1.07m, 体重 29.9kg<sup>[2]</sup>。肢长的确定不是根据形态长度, 而是据此形态长度推定其功能长。如上臂长被定义为肱骨头中心至桡骨近端关节中心的距离, 并以此类推。

## b. 静力学模型:

给予上述人体测量学模型以服从一定分布规律的质量, 即为静力学模型。两套肢段质量分布数据被用于构造模型。一为现代人<sup>[13]</sup>, 另一为黑猩猩<sup>[14]</sup>。两套模型各代表人或黑猩猩的各肢段质量, 质心以及转动惯量。为了使腿部关节运动在由摆动到支撑的交替过程中有一个平滑过渡, 关节均装有一个“弹簧”, 使其具有弹性(硬度)及阻尼效果。

## c. 运动学数据:

三套运动方程被用来驱动前述的静力学模型。每套运动方程包括肩、肘、膝、髌、踝的角度变化, 被分别取自于人的正常行走, 人以屈膝屈髌的方式行走, 以及黑猩猩的双足行走。实际上上肢的运动对于地面力只有很小的影响<sup>[15]</sup>, 下肢的运动则是决定模型行为的关键。

## d. 动力学模型——计算机模拟:

应用前述的运动方程于静力学模型, 使后者的关节按与其对应的运动方程作周期性运动, 并给予相应的环境力学参数(足与地面接触时的摩擦系数及弹性特征等), 以计算机作模拟运算, 即可估算出两足与地面的接触力, 下肢各关节的转矩和能耗, 以及模型的运动速度、加速度等力学特征。两套静力学模型与三套运动方程的组合形成了六个动力学模型。图 1 示力学模型的建立过程, 图 2 示“运动”中的模型及其环境。

模拟由 ADAME/Android 软件提供, 在 Silicon Graphics Indigo 系列机上运行。模拟采用的步态周期为 1.60 秒/步, (频率 0.625)。

为了验证计算机模拟的可靠性, 另一个仿真人的模型亦被构造出来, 此模型以本文作者的人体测量数据为基础, 具体构造方法与前述南方古猿模型的方法相同。同一被测者(作者本人)又在力学平台(Forceplate)上测得各种步态时的地面接触力; 辅以从录像带上取得的关节动态位置, 计算出各下肢关节的转矩及能量在步行周期中的变化。图 3A 及 3B 比较正常步态的测量与模拟结果。

## 2 结果与分析

计算机模拟显示, 在前述的条件下, 即以预先设定的运动方程驱动静力模型, 肢体的质量分布对地面力等参数模拟结果影响极小, 可以忽略。因此, 前述的六个模型可以简化为三个, 以不同的三套关节运动方程为代表, 即今人直立行走, 今人屈膝屈髌行走和黑猩猩行走。

结果进一步显示, 以黑猩猩的运动方程构造的模型不能持续行走, 模拟开始后立即“摔倒”, 故不再进行进一步的研究。

余下的两个模型经过反复调整各关节的力学参数(硬度及阻尼)的组合, 均可在模拟的地面上连续行走, 继而给出髌、膝、踝三关节的转矩及能量。图 4、5 分别显示功率及转矩。

从图 4 来看, 完全直立行走的模型与屈膝屈髌模型有相似的功率输出最大值, 均为约每公斤体重 1.5 瓦, 但具有非常不同的分布。屈膝屈髌模型的髌关节连续输出正功, 而另外两个下肢关节则只作负功(即吸收能量)。而在直立模型, 三个关节交替作能量的释放和吸收

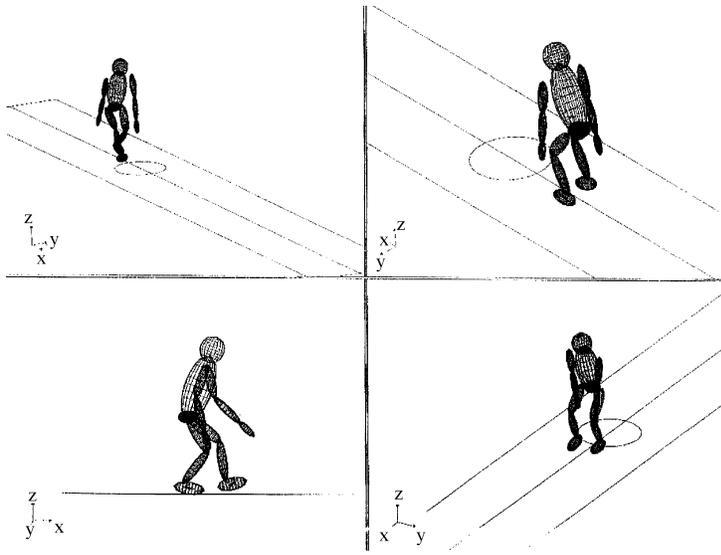


图 2 从不同角度看计算机模拟露西行走(Lucy's walking in computer simulation)

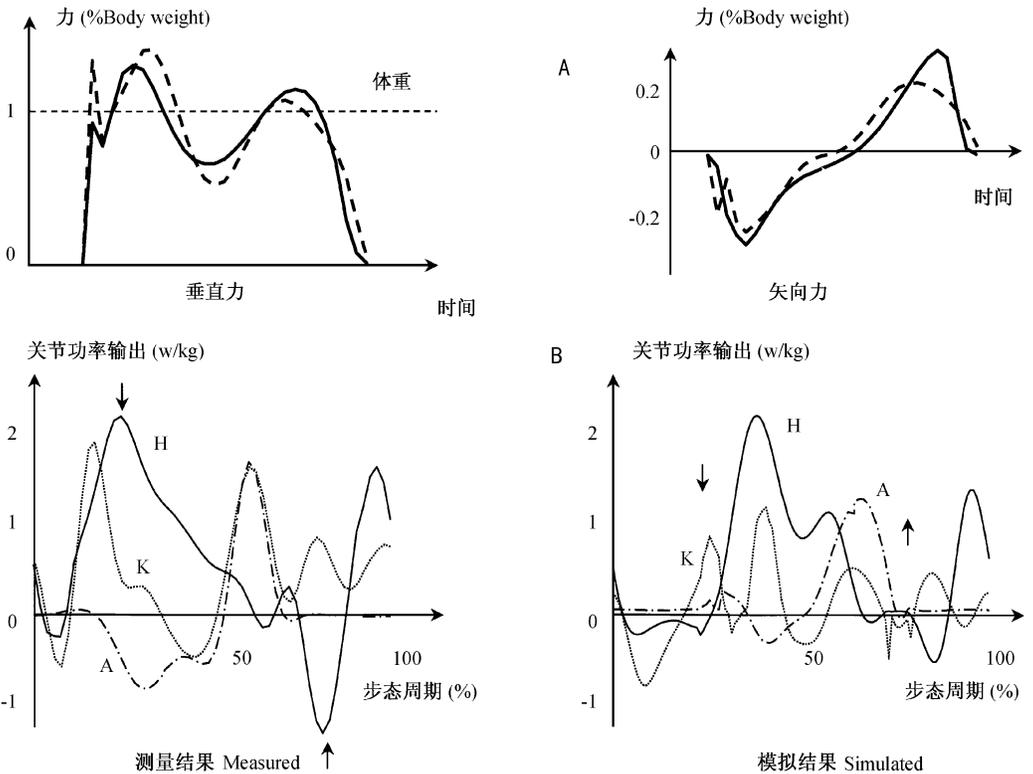


图 3 测量及模拟人正常行走时的与地面接触力

Measured and simulated contact forces in human walking

A: 垂直力(左)及水平力(右),----- 测量结果 - - - - - 模拟结果 B: 关节能量。左: 测量结果 右: 模拟结果 ----- H(Hip)髋关节 ..... K(Knee)膝关节 - · - · - · - A(Ankle)踝关节 图中, 向下的箭头指示足离地时刻(Toe off), 向上的箭头指示足触地时刻(Heel strike), 纵轴单位为每公斤体重瓦特(w/kg)

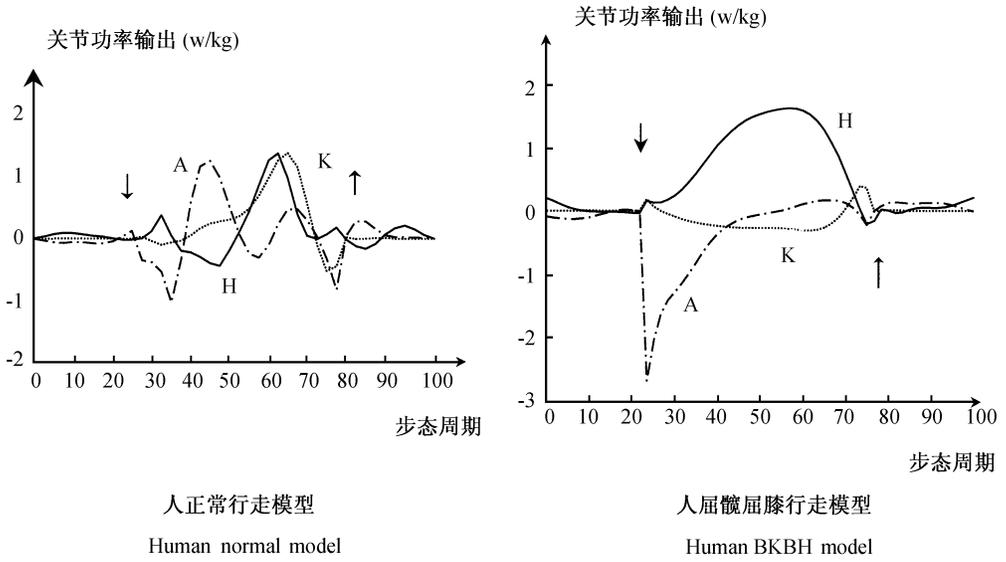


图4 单位身体质量之关节功率输出  
Joint power outputs per unit body mass  
各关节及坐标的图示与图 3A 相同, 单位与图 3B 相同

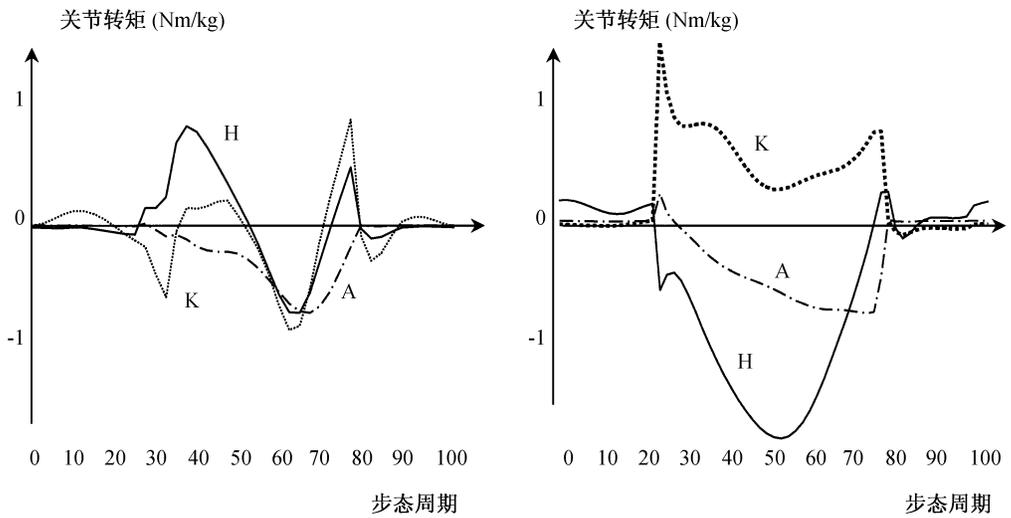


图5 单位身体质量之关节转矩  
Joint torque per unit body mass  
各关节的图示与图 3A 相同, 坐标纵轴单位为每公斤体重牛顿米 (Nm/kg)

(正- 负功率相间)。

从图 5 上看, 正常行走比屈膝屈髋行走有小得多的关节转矩。以髋关节为例, 直立模型仅为每公斤体重 0.8 牛顿米左右, 而屈膝屈髋模型则两倍于这个数值。另外, 前者膝、髋关节(股骨两端)的量值虽有正负方向变化, 但这种变化基本上同时发生的, 即此两关节始终有同向的转矩。而另外一个模型, 相邻的关节(髋-膝, 膝-踝)的转矩则始终是反向的。从

图上看, 相邻关节的数值总是相反的。

### 3 讨论与分析

对于现生动物, 从理论上讲, 研究者可以实际测量到不同动物运动中产生的力并计算出关节的力学参数(但实际上测量某些动物, 如猴类的某些特定运动方式是特别需要耐心的)。但对于已经灭绝的生物如南方古猿, 任何动力学测量都已不可能。用计算机模拟的方法“推演”这些动物的运动方式, 也许可以算为一种对此遗缺的补救。

在模型的建立过程中, 某些假定是必不可少的。如本文中模型的起点——人体测量模型, 就有一些数据缺失而需要估算(如胫骨长及足长), 质量在肢段上的分布则要假定与黑猩猩或现代人的相同。这些假定都不免造成静态模型与实际情形的不符。而关节处的弹簧则由于弹簧的形变, 使该关节的运动偏离其方程指定的角度变化, 这一点在足部处落地时尤为明显。另外, 从模拟结果来看, 每一侧足与地面的接触力均与实测结果大致相吻合(图 3A)。但在一个步行周期中, 每一侧足在地面的支撑时间则比实际情形稍短。行走中每一侧足支撑的相对时间被称为“支撑系数(Duty factor, 图 6), 在人类正常步行中约为 60%, 即有两足同时落地之时; 慢走时该值增大, 快走时减小; 跑动时该值降为低于 50%, 即存在两脚腾空之时。前述各模型的支撑系数均在 55% 以下, 相当于疾走。但如前所述, 模拟所用周期为 1.6 秒, 属极慢走。这也是本模型的一个重要缺陷。

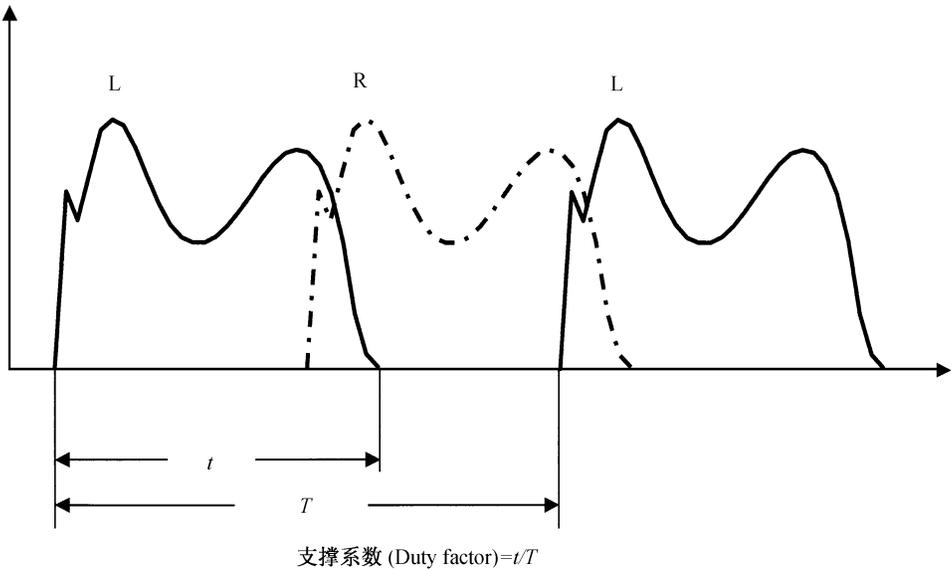


图 6 支撑系数(Duty factor)

图中曲线分别为左(L)右(R)足的垂直力, 不为零时表示该足落于地面, 为零时表示该足腾空。T 为一完整步态周期, t 为周期中单足落地时间。支撑系数 =  $t/T$ ; 支撑系数对双足支撑时的身体受力有重要影响

从本组模型的分析结果看, 无论是着眼于能量度或关节转矩, 完全直立行走都有其优越性。从这两个变量的定义上看, 关节的功率等于其转矩乘以角速度, 故此二者并不是完全独立的。

关节转矩: 如图 5 所示及前文所述, 屈膝屈髌模型的髌-膝及膝-踝关节互有相反的转矩, 且其量值远高于完全直立的模型, 这一特点对于股骨及胫骨受力有很大的影响。首先, 较大的转矩量值必将提高对骨骼强度的要求, 即屈膝屈髌姿势需要有更强壮的腿骨来支持。其二, 如图 7 所示, 即使一段长骨两端关节的转矩绝对值相同, 两端相反的转矩比同向转矩对骨骼造成的损害要大(前者使长骨产生更大的内应力)。也就是说, 屈膝屈髌姿势行走产生的下肢关节转矩, 无论从量值上或从方向上, 都要求南方古猿有比直立行走更强壮的肢骨。显然, 在自然选择中, 这是一个不利的性状。在图 7 的分析中, 骨骼的半径没在考虑之中。

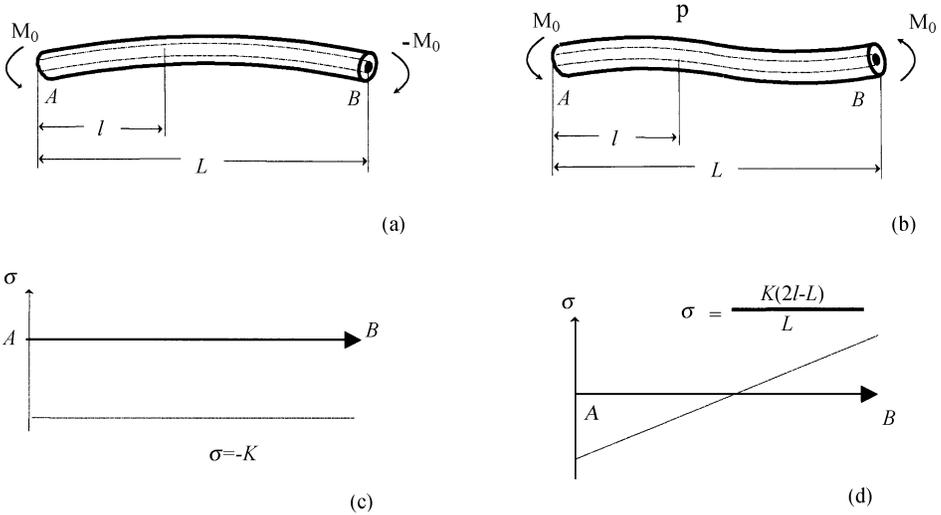


图 7 两端转矩对长骨的作用  
Effects of torques at both ends of a long bone

- a) 量值为  $M$ , 方向相反的转矩, 造成骨内各处相同的应力(c)。
- b) 量值为  $M$ , 方向相同的转矩, 仅仅在骨的两端造成较高的应力(量值与上述情况相同), 但在其他部位(尤其骨中段), 则应力大大降低(d)

关节功率: 关节的功率由肌肉提供, 为支持体重及驱动肢体运动所必需。由图 4 可见, 功率值较大时为支撑期间(Stence phase), 而在摆动期间(Swing phase)功率值较小。对于屈膝屈髌模型来说, 在三个主要的下肢关节中, 只有髌关节作正功, 而其它两个关节只作负功。换句话说, 髌关节(在整个支撑期间)连续输出能量, 这其中一部分为膝、踝关节所吸收。由于后二者并不作任何正功, 这部分被吸收的能量将不会再以机械能方式释放, 只能变为热能而损失。直立行走模型则不然, 三个关节在支撑期间均有正-负功的交替, 轮番作功。故每个关节吸收的功都可能在肌肉、韧带中以势能形式短暂保存并再次以机械能形式释放出来。故此, 完全直立行走将使南方古猿节约能量, 成为自然选择中的一个优势。

根据以上的分析, 从结构和能量的观点来看, 露西应该是直立行走的, 这也是此研究最初发表时的观点<sup>[14]</sup>。但是, 这里引用的文章<sup>[14]</sup>并没有对关节转矩及功耗作深入的分析。从能量的角度看, 该文也只是假定(仅仅是假定)能量的使用及消耗是充分优化的。该文实际隐含的大前提是, 南方古猿的行走方式在能耗上是优化的。继而的论点则是: 露西的屈膝屈

髌行走不经济,不合理,所以也就不可能。可惜的是,据仅存的化石标本,我们不大可能对露西的能量代谢作任何科学意义上的估测,故前述的大前提在目前是不可能检验的。

幸运的是,我们可以对露西的骨骼结构作进一步分析,看其是否已“优化”到可以排除屈膝屈髌行走的可能。Ruff 等<sup>[16]</sup>在一个对股骨抗弯屈强度的研究中,以现代人股骨作对照,给出了南方古猿标本 SK82 及 SK97 股骨近端的相对位置的抗弯能力。结果显示,南方古猿及早期直立人彼此在型态异率(Allometry, 又译为异速生长)的意义上差别不大,但明显比现代人强壮。这一结果似乎显示,南方古猿确有对一付较强肢骨的需求,而这种需求可能来自于行走时的受力,股骨较大的抗侧弯能力可能显示出较大的侧向受力。不过,从 Ruff 等<sup>[16]</sup>的图上看,早期直立人似乎有比南方古猿更大的抗侧弯/抗前后弯的比率,使得这一分析的时间分布变得模糊。另外,由于 Ruff 等<sup>[16]</sup>文中的所谓“抗弯强度”只是股骨近端切面的转动惯量,只反映截面的强度,而没有引入股骨长度,故其所列量值并不能真正反映骨骼作为整体在外力作用下的行为。显然,同样截面的长木棍比短木棍更容易在外力的作用下变形以至折断。

## 4 结 论

综上所述,我们可以说,如露西以完全直立的方式行走会比以屈膝屈髌方式行走在能量消耗和结构消耗上都要节省,但这并不能推论露西一定已进化到完全直立行走。因为若这个推论成立,从能耗角度讲这里需要一个隐含的大前提,即人类在步行进化中,行为和身体结构是基本同步的,且露西是处于一个耗能的较优化状态中。这一前提并未得到任何检验,而仅是一个假设。从骨骼强度与关节转矩的角度看,情况似乎显示露西以一种落后的、需要较强骨骼架构的方式行走,而在本文的穷举类型中,这种行走方式只能是屈膝屈髌的双足行走。

### 参考文献:

- [ 1 ] Johanson DC, Taieb M. Plior-Pleistocene hominid discoveries in Hadar, Ethiopia [ J ]. Nature, 1976, 260: 293—297.
- [ 2 ] Aiello L, Dean C. An Introduction to Human Evolutionary Anatomy [ M ]. Academic Press, 1990.
- [ 3 ] Lovejoy CO. The Gait of Australopithecines [ J ]. Yearbook of Physical Anthropology, 1974, 17: 147—161.
- [ 4 ] Lovejoy CO. Biomechanical perspectives on the lower limb of early hominids [ A ]. In: Russell HT Ed. Primate Morphology and Evolution. The Hague, Mouton, 1975, 291—326.
- [ 5 ] Lovejoy CO. A biomechanical review of the locomotor diversity of early hominids [ A ]. In: Clifford JJ. Ed. Early Hominids of Africa. Duckworth, London, 1978, 403—429.
- [ 6 ] Lovejoy CO. Evolution of human walking [ J ]. Scientific American, 1988, 259(5): 118—125.
- [ 7 ] Stem JT, Susman RL. The locomotor anatomy of *Australopithecus afarensis* [ J ]. Am J Physol. Anthropol, 1983, 60: 279—317.
- [ 8 ] Jungers WL. Lucy's limb: skeletal allometry and locomotion in *Australopithecus afarensis* [ J ]. Nature, 1982, 297: 676—678.
- [ 9 ] Schmit D, Stem JR, Larson SG. Compliant gait in human: Implications for substrate reaction forces during australopithecine bipedalism [ J ]. Am J Physol. Anthropol, Suppl, 1996, 22: 209( Abstract ).
- [ 10 ] Wolpoff MH. Lucy's little legs [ J ]. J Hum Evol, 1983, 12: 443—453.
- [ 11 ] Crompton RH, Li Y, Wang WJ *et al.* The mechanical effectiveness of erect and “ bent hip, bent knee ” bipedal walking in *Australopithecus afarensis* [ J ]. J Hum Evol, 1998, 35: 55—74.
- [ 12 ] Stem JT Jr. The cost of bent knee, bent hip bipedal gait. A reply to Crompton *et al.* [ J ]. J Hum Evol, 1999, 36: 567—570.

- [13] Dempster WT. Space requirements of the seated operator. 1955, WADC Technical Report 55—159. Wright Patterson Air Force Base, Ohio.
- [14] Crompton RH, Li Y, Gunther M, *et al.* Segment inertial properties of primates: new techniques for laboratory and field studies of locomotion[J]. *Am J Physol Anthropol*, 1996, 99: 547—570.
- [15] Li Y, Wang WJ, Crompton R *et al.* Free vertical moments and transverse forces in human walking and their role in relation to arm swing[J]. *J Exp Biol*, 2001, 204: 47—58.
- [16] Ruff CB, McHenry HM, Thackeray JF. Cross sectional morphology of the SK 82 and 97 proximal femora[J]. *Am J Physol Anthropol*, 1999, 109: 509—521.

## BIOMECHANICAL CHARACTERISTICS OF BIPEDALISM AND POSSIBLE LOCOMOTION MODE OF *AUSTRALOPITHECUS*

Li Yu<sup>1, 2</sup>

(1. *Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica, Beijing 100044, China*; 2. *Department of Anatomy, Bristol University, Bristol, UK*)

**Abstract:** The locomotion mode of *Australopithecus* has long been a hot topic for palaeoanthropologists. The fossil specimen of Lucy (A1288 1) has its most long bones and pelvis preserved, so that researchers may have a detailed study on her body morphology and skeleton structure. Even based on the exact same morphological data, there is still, oddly, a major and prolonged disagreement.

Starting from Lucy's anthropometric data and aided by the computer simulation technique, this study built a series of dynamic modes, with a combination of lower limb joint moving functions and static characteristics of Lucy. It was shown that had Lucy had walked with a bent knee, bent hip (BKBH) posture, it would have been much more expensive in energy consumption than otherwise if she were walking in a fully erect manner. This suggested that Lucy may have been walking bipedally and erectly just like us today. However, further analysis indicates that the femurs of *Australopithecus* including Lucy's are of stronger anti-deformation ability in both sagittal and frontal plans, agreeing the joint torque output for the BKBH model built in this study. This finding suggests a total different conclusion.

**Key words:** *Australopithecus*; Gait; Computer Simulation; Energy; Torque