

霊長類の足関節力学的機構に関する機能形態学的研究

後藤 遼佑

第1章 序論

足関節と足部の骨格、そして足部に付着する下腿筋の3者が関節機構を構築する。下腿筋の活動が足関節を軸として足部の骨格から支持基体に伝えられる。そして、その反作用（支持基体反力）によって動物は運動する（図1）。これまで、骨の形態やプロポーション、足部に停止する下腿筋の重量など、それぞれの構造が個別に計量的分析の対象とされ、霊長類の足部の豊富な形態的変異の機能が同定されてきた。しかしながら、骨、下腿筋、足関節軸の相対的な位置関係を定量的に記述することの困難さ故に、各々の構造物の配置によって定まる足関節機構の力学的性質に関する研究は少ない。足関節の機構は、下腿筋が生み出した力や運動を増幅する生体力学的装置として、動物の身体運動と関連する重要な形態である。

足関節における下腿筋の力学的機構の性質は Anatomical Mechanical Advantage (以下、AMA) によって表される。これは足関節に作用する筋のテコのレバー（パワーアーム）と足関節に作用する支持基体反力のテコのレバー（ロードアーム）の解剖学的な長さの割合である（図1）。高いAMAは筋力産生効率が高いことを意味し、一方でAMAが小さい場合は関節を広範囲に動かすことができる。

本研究の目的は、霊長類の足関節の力学的機構にどのような変異が存在するのかを明らかにし、変異の適応的意義を考察することであった。霊長類には特徴的なロコモーション様式で移動する種が含まれ、身体サイズの変異にも富む。さらに、足部の接地パターンも種によって異なる。これらの多様性が足関節におけるAMAの変異を生じさせる要因であると考えられた。本研究では第2章から第5章までの研究を通して、ロコモーション様式、身体サイズ、身体発達パターン、足部の接地パターンが足関節の力学的機構に与える影響を明らかにした。

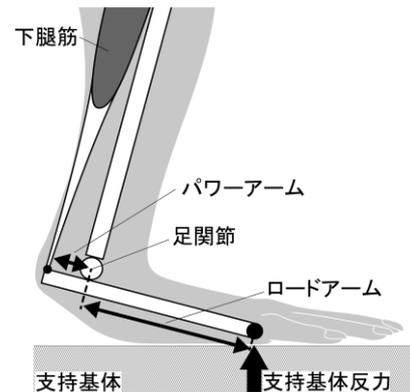


図1 足関節の機構

第2章 原猿類のロコモーション様式と足関節のAMAに関する機能系学的研究

目的

特殊化したロコモーション様式で移動する動物の身体構造にはロコモーション様式との関係が明瞭に現れるので、AMAの種間変異を機能的に解釈しやすい。第2章では特徴的なロコモーション様式で移動する霊長類を用いて、各種のロコモーション様式に適したAMAの種間変異が存在するかを検討した。

方法

ロコモーション様式を異にする原猿3種（スローロリス、ワオキツネザル、ガーネットガラゴ）の成熟個体を研究対象とした。3種のなかでも、スローロリスとガーネットガラゴは系統的に近縁であるにも拘らず、スローロリスはスロークライミング、ガーネットガラゴは跳躍を行う点で、ロコモーション様式が対照的な2種である。これらの原猿の解剖標本について、足関節における下腿筋のAMAを比較した。

結果と考察

足関節における下腿筋のAMAは原猿各種の行動特性と一致した。樹上で樹枝の間を緩慢に移動するスローロリスでは、背屈作用を持つ前脛骨筋、長母指伸筋、底屈作用を持つ腓腹筋、足底筋が高い筋

力発生効率を持っていた。スローロリスは、支持基体を変更する際に樹枝から転落しないよう、足関節に大きな筋力が必要とされる不安定な姿勢を維持しなければならない。そのような行動と関連して、スローロリスでは、いくつかの下腿筋が足関節で高い筋力発生効率を持つと考えられた。一方、ガーネットガラゴはスローロリスとは対照的で、前脛骨筋や長母指伸筋、腓腹筋、足底筋の筋力発生効率が低かった。ガーネットガラゴの延長した足部は、跳躍時に身体を加速する距離を延長する。しかし同時にロードアームも延長されるので、結果的に下腿筋の筋力発生効率が低下したと考えられた。スローロリスのスロークライミングにおいては姿勢の安定性、ガーネットガラゴの跳躍においては加速性が足関節の力学的機構を特徴づけていた。

第3章 身体サイズとロコモーション様式が足関節の AMA に及ぼす影響

目的

足関節における筋の AMA の種間変異は、ロコモーション様式だけでなく、身体サイズの差異からも生じる可能性がある。なぜなら、単位体重当たりの発揮筋力は理論的には身体サイズと反比例するので、大型の動物が身体を支えるには、関節の力学的機構を修飾する必要があるからである。

身体サイズに応じて筋力発生効率が変わる場合、足関節の AMA の種間変異をロコモーション様式の差異と身体サイズの違いのどちらに関連づけるべきかが不明瞭となる。第3章では、身体サイズによる影響とロコモーション様式による影響を区別した上で、AMA の種間変異が各種のロコモーション様式を反映するかを検討した。

方法

第2章で使用した原猿3種に真猿7種（コモンリスザル、ジェフロイクモザル、オマキザル、カニクイザル、ニホンザル、マントヒヒ、シロテテナガザル）を加え、身体サイズに豊富な種間変異を含む研究対象を用いた。使用した個体は全て成熟個体であった。体重を説明変数、前脛骨筋とヒラメ筋の AMA を目的変数とする回帰分析と残差分析を行った。

結果と考察

前脛骨筋とヒラメ筋の AMA は身体サイズと正のアロメトリーの関係であった。この結果は、ロコモーション様式に拘わらず、身体サイズの大きい霊長類ほど高い筋力発生効率を持つことを示唆した。したがって、身体サイズは足関節の AMA の種間変異を生み出す要因の一つであった。

身体サイズの影響を除外すると、ロコモーション様式と対応した AMA の種間変異が認められた。スローロリスとガーネットガラゴについては第2章と同様の結果が得られた。さらに第3章では、懸垂行動を行うジェフロイクモザルにおいて、ヒラメ筋の AMA が他種よりも相対的に小さく、筋力発生効率が低いことが示された。懸垂行動では後肢が身体の支持に働く頻度が少なく、ヒラメ筋が高い筋力発生効率を持つ必要がない。むしろ、低い AMA によって保証される広い運動範囲を持ち、樹枝を自在に把持できる方が懸垂行動に適応的であると考えられた。また、ジェフロイクモザルとは系統的に遠いが、同様に懸垂行動を行うシロテテナガザルに類似した傾向が認められたことも、ヒラメ筋の低い AMA が抗重力的活動の頻度の減少と関連することを支持した。

第4章 ニホンザルの身体発達に伴う足関節の AMA の変化

目的

第2章と第3章で用いた成熟個体の AMA は身体発達を経て形成されたものである。第4章では成熟個体の足関節機構がどのような過程を経て形成されるのかを明らかにするために、身体発達に伴う AMA

の変化パターンを調査した。

方法

0.5 歳から 32 歳までの雌雄ニホンザルの前脛骨筋とヒラメ筋の AMA を横断的に比較した。体幹長を説明変数とし、AMA およびパワーアーム長、ロードアーム長を目的変数とする回帰分析を行い、回帰直線の傾きから発達パターンを判定した。

結果と考察

前脛骨筋とヒラメ筋の AMA は身体サイズと正のアロメトリーの関係であった。したがって、身体発達に伴い足関節の筋力産生効率が向上すると考えられた。この筋力産生効率の変化パターンは、発達と共に増大する身体を支える上で適応的であった。

筋のパワーアームは身体サイズとアインメトリーの関係であり、ロードアームは負のアロメトリーの関係であった。この結果から、AMA が発達とともに増加するのは、ロードアームが相対的に縮小することと関係すると考えられた。先行研究から、マカク類の足部の発達速度が後肢の他のセグメントより遅いことが報告されている。ロードアームの長さは足部の長さを反映するので、ロードアームの相対的な縮小は、足部セグメントの発達パターンと関連すると考えられた。

第 5 章 ニホンザルにおける移動速度と接地パターンの関係

目的

支持基体反力の作用点の位置は足部の接地パターンに応じて変化するので、足関節の力学的機構はロコモーション時に動的に変化する可能性がある。第 2 章から第 4 章は解剖学的に定義される AMA を求めたが、第 5 章では、足関節における力学的性質の可変性について検討した。具体的には、走行時の大きな支持基体反力に対して、ニホンザルが足の接地パターンを変化させるか、また、接地パターンが変わる場合に、足関節の力学的機構はどのように変化するかを 2 点を実験的に検証した。

方法

実験ではニホンザルが約 1 m/s から 3 m/s の範囲で移動した時の足底圧の分布と後肢の運動学的データを収集した。足底圧分布のデータから、後肢にかかる支持基体反力の作用点に相当する足底圧中心の位置を求めた。実験には 2 個体の雌雄ニホンザル (2 個体とも 11 歳) を使用した。

結果と考察

2 種類の接地パターンが認められた。第 2 から 5 趾までの指節骨と中足骨頭が構成する足底面 (前足部)、母指の指節骨と中足骨頭が構成する足底面 (母指)、第 5 中足骨底部および立方骨が構成する足底面 (中足部) の 3 領域が接地する中足部接地型と、中足部が接地しない中足部非接地型であった。中足部非接地型は速い移動速度で生起する傾向があった。

常習的な中足部接地型に比べ、中足部非接地型では足底圧中心が遠位に位置した。足底圧中心の位置から推定すると、中足部非接地型では足関節により大きな力がかかると考えられた。したがって、ニホンザルはロコモーション時に接地パターンを変化させるが、この変化は足関節の機構を力学的に有利にすることは関係しなかった。むしろ、中足部非接地型の試行では、後肢着地時のプロトラクション角度が減少し、離地時のリトラクション角度が増加しており、後肢を尾側へ振り出して身体の駆動力を得ることと関係する可能性が示唆された。

第 6 章 総合論議

本研究を通じて、足関節における下腿筋の AMA に種間および種内変異が存在することを示し、その

適応的意義を明らかにした。四足歩行を主たるロコモーション様式とする霊長類の間では身体サイズが足関節の AMA の種間変異を生み出す主たる要因であった。一方、四足歩行とは異なるロコモーション様式をロコモーションレパートリーに含む種においては、ロコモーション時の安定性や加速性、抗重力的活動の頻度によって特徴的な AMA を示した。足関節における AMA の種間変異は、各種のロコモーション様式と身体サイズから生じると考えられた。

足関節機構の力学的性質は個体に固定された性質ではなく、個体の行動と共に変化する動的な性質であった。身体発達過程における AMA の変化パターンは、発達初期の母親に移動を頼る段階から、次第にロコモーションが独立してゆく個体の行動的变化と関連した。また、成熟個体においても、効率的なロコモーションのために、運動力学的要因や環境の物理的な性質に応じて、足関節の力学的機構が変化すると考えられた。足関節機構の力学的性質には種内変異が存在し、種内変異も個体の行動と機能的に関連することが示唆された。

ロコモーションはある動物が採食し、交配相手を探し、捕食者から逃れるといった動物の適応上重要な行動である。霊長類の共通祖先から各種が適応放散し、独自の生態学的ニッチェを占めるようになる過程で、行動時に適当な力を足関節で産生できる機構と、機構の発達パターンが選択されたのである。(生物人類学)