

# ニホンザルの樹上適応における股関節運動の機能的意義

設楽 哲弥

## 【背景・目的】

霊長類は樹上環境に適応した動物である。霊長類の樹上適応に関連した特徴の一つに、前肢よりも後肢で荷重を支持する割合が大きいことが知られており、これはハインドリムドミナンスと呼ばれている。ハインドリムドミナンスの獲得により、前肢への荷重負荷が減少して前肢関節の可動域が拡大し、霊長類は不連続に配置された樹上支持基体に前肢を伸ばすことが可能になった (Larson, 1995)。Reynolds (1985) によると、ハインドリムドミナンスは後肢接地時に股関節伸展筋が活動することで、股関節に伸展モーメントが発生することで生じるという。このように霊長類の樹上適応において、股関節伸展筋は重要な役割を担うとされている。しかし、股関節伸展筋の詳細な作用に関しては議論が多い。例えば Larson & Stern (2009) は股関節伸展筋であると考えられている中殿筋を股関節内旋筋であると主張した。霊長類の樹上適応に関する知見の多くは、矢状面内での運動や形態との関連から議論されるのがほとんどで、水平面や前額面内の運動や形態に関する機能的な解釈はごく一部であった。股関節が三軸周りの回転運動を許容することを考慮すると、従来股関節伸展筋と考えられてきた筋であっても、股関節伸展以外の作用を含有する可能性が高く、ハインドリムドミナンスとは異なる運動学的機能も同時に有すると推測される。本研究では、主に股関節伸展に作用するとされる中殿筋とハムストリングスの詳細な作用を、筋のモーメントアーム長を指標として表し、実際の関節運動と筋活動との関連から、各筋が樹上四足歩行時に果たす機能を推定することを目的とした。

## 【方法】

ニホンザルを一般的な四足性霊長類のモデルとして用いた。ニホンザルのホルマリン液浸標本 4 個体 4 側を解剖した後、MicroScribe M を用いて中殿筋とハムストリングスの起始停止及び骨ランドマークの三次元座標を計測し、筋骨格系モデルを作成した。作成した筋骨格系モデルを実際の樹上四足歩行に合わせて動かすために、映像ベースの三次元 DLT 法を用いてニホンザルの樹上四足歩行時における股関節及び膝関節の三次元関節角度を計測した。関節角度の算出には、カルダン角の回転順序に基づく行列法を用いた。得られた関節角度データを筋骨格系モデルに投入し、各筋の屈伸、内外転、内外旋モーメントアーム長をコンピュータ上で計算した。筋のモーメントアーム長は、筋の作用線から関節の回転軸までの最短距離として定義し幾何学的に計算した。各筋の筋張力が各作用にどの程度寄与するかを明らかにするため、各モーメントアーム長を屈伸、内外転、内外旋モーメントアーム長の和で除し、百分率で表した。加えて、実際の筋の活動タイミングを知るために、ニホンザル一頭を用いて股関節伸展筋の筋電図も計測した。全てのデータ解析には、R 3.5.0 を用いた。

## 【結果】

股関節伸展筋は遊脚期終盤から立脚期前半に活動し、立脚期初期に活動ピークが見られた。後肢が接地してから反対側前肢が接地するまでの期間、ハムストリングスの筋張力は主に伸展作用に

変換されていた(約 40 から 90%)。伸展作用以外への筋張力変換割合は、各筋で異なった。大腿二頭筋は外旋と外転への変換割合が大きかった(それぞれ約 0 から 20%)。半膜様筋は内転への変換割合が大きかった(約 10 から 40%)。大腿二頭筋大腿停止部と半膜様筋は、反対側前肢が接地した後も活動を維持し、主に股関節伸展に作用した。一方、中殿筋はハムストリングスとは異なる傾向を示し、筋張力の大部分が股関節内旋作用に変換されていた(約 50 から 90%)。中殿筋の股関節伸展作用への筋張力変換割合は約 20 から 50%であった。

### 【考察】

四足性霊長類の樹上適応における股関節伸展筋の最も重要な機能は、ハインドリムドミナンスの生成であろう。全ての股関節伸展筋は、後肢接地から反対側前肢が接地するまでの期間、一斉に活動し、特にハムストリングスの筋張力の大部分は股関節伸展作用に変換されていた。先行研究が示唆するように、後肢が接地してから前肢が接地するまでの期間において、可能な限り大きな股関節伸展モーメントを産生することにより、前肢関節に生じる負荷が減少し、前肢運動の自由度が向上すると考えられる。比較的近位に停止する大腿二頭筋大腿部と半膜様筋は、反対側前肢の接地後も活動を維持した。近位に停止する筋は大きな関節運動に寄与することから、これら二つの筋の持続的な活動は、股関節伸展角度を増加させ、ストライド長を伸ばすことに機能するかもしれない。

矢状面内の運動の次に重要な機能は、前額面内における重心位置の制御であると考えられる。大腿二頭筋は片足支持期に外転に作用していた。片足支持期には、遊脚の自重により立脚の股関節に内転モーメントが生じている。大腿二頭筋はこの内転モーメントを打ち消すように活動し、骨盤を水平に保つことで円滑な歩行に寄与するだろう。また、大腿二頭筋と半膜様筋は拮抗的に股関節内外転に働くことで重心位置を調節し、前額面内で生じる回転力を制御しているのかもしれない。

本研究で対象とした一本橋様の樹上支持基体上での歩行においては、矢状面や前額面内の運動に比べると、水平面内の運動の重要度は相対的に低いと考えられる。確かに、中殿筋の筋張力の大部分(およそ 50 から 90%)は内旋作用に変換されていた。この結果は、Larson & Stern (2009) の主張を部分的には支持する結果と言えよう。しかし、実際の運動を計測すると、立脚期における股関節内外旋角度はほとんど変化しなかった。Larson & Stern (2009) の主張に基づけば、中殿筋の活動により実際に股関節内旋運動が生じるはずである。中殿筋は、股関節外旋に作用する大腿二頭筋と拮抗的に働き、股関節内外旋運動を制限することで、他の筋の筋張力を伸展や内外転作用に効率よく変換させる機能を持つのかもしれない。ただし、股関節内外旋運動の重要性が完全に否定されたわけではない。前肢をより遠くに伸ばさざるを得ない状況では、Larson & Stern (2009) がいうように、股関節内旋作用が必要とされるだろう。実験的に前肢の接地位置を制御した時に、股関節内外旋運動がどのように変化するかを明らかにすることが今後の課題である。

四足性霊長類の股関節伸展筋は、股関節伸展作用を主としながら、各々他の回転運動にも作用していた。股関節伸展筋は、協調的に筋張力を産生することによって、状況に応じた股関節運動を可能にしていると考えられる。状況に応じて股関節運動を変化させる能力は、霊長類が樹上空間を安全に移動することに寄与しただろう。(生物人類学)