

ニホンザル中殿筋の機能変化から探る萌芽的二足歩行の獲得機序 —四足歩行と二足歩行の比較に基づく実験的検証—

設楽 哲弥

背景

ヒトを他動物種から区別する最大の特徴は、二足ロコモーションへの偏向である。四足で移動する動物とは異なり、二足で移動するヒトの歩行は力学的に不安定で、全体重を片脚だけで支持する期間には、支持脚の股関節周りに骨盤を遊脚側に傾けようとするモーメントが生じている。ヒトの身体にはこのモーメントに対抗する機構が内蔵されており、それが本研究で注目する中殿筋である。中殿筋の発揮張力は立脚期に自重から生じるモーメントとは反対向きのモーメントを生成することで、歩行中の骨盤傾斜を抑制し、安定した歩行の実現に寄与している。近年の運動学的、生態学的、形態学的研究によると、人類進化史における二足ロコモーションへの適応は、化石人類が樹上環境と地上環境を行き来する中で進んできた可能性が示唆されており、中殿筋の機能進化もまた、樹上での四足歩行と地上での二足歩行を頻繁に切り替えながら移動する化石人類の適応戦略の中で獲得されてきたことが推察される。しかし、これまでの中殿筋の機能進化に関する議論は、化石人類における骨盤および大腿骨の形態の変化から説明されることがほとんどで、人類の進化過程で生じたであろう、四足から二足へと立ち上がるという行動の変化が、中殿筋の作用にどのように影響を与えたのかについてはほとんど考慮されてこなかった。そこで本研究では、ニホンザル(*Macaca fuscata*)を対象に、四足歩行から二足歩行への姿勢の変化が、中殿筋の機能変化に及ぼす影響について明らかにすることを目的として、シミュレーションに基づく筋作用の推定及び筋電図計測による運動制御戦略の解明を試みた。

第二章

一般に、霊長類の中殿筋はウマやイヌと同じように主に股関節伸展に働くと考えられている。しかし、股関節は本質的に三次元的な運動を許容する形態を有しており、中殿筋は伸展以外にも、外転や内旋方向の運動の生成にも寄与することが考えられる。実際に、麻酔下にある霊長類の中殿筋を電気刺激した実験研究によると、従来の推測とは異なり、内旋が中殿筋の主作用である可能性が示唆されている。しかし、このような中殿筋の三次元的な筋作用に関する研究は、あくまで静的な条件下における定性的な観察にとどまっており、歩行という動的な条件下における定量的な証拠を欠いていた。そこで本章では、筋骨格モデルを用いて歩行運動時における筋作用を定量化する方法を構築し、ニホンザル四足歩行時における中殿筋の主作用を解明することを目的とした。

ニホンザル8個体の屍体標本を用いて、筋骨格モデルを作成した。モデルの妥当性を確認するために、股関節伸展に働くことが確認されているハムストリングスをモデルに組み込み、中殿筋と比較した。生体のニホンザル1個体を用いて実験的に得た樹上四足歩行時(ポール状支持基体における四足歩行)の運動データを筋骨格モデルに入力し、歩行運動時の筋モーメントアーム長を計算した。その結果、ハムストリングスは平均約70%の割合で伸展に働く一方で、中殿筋は約54%の割合で内旋に働くことが示された。これは、筋を電気刺激して中殿筋の主作用が内旋であると主張した先行研究を、モーメントアーム長を指標として定量的に支持する様な結果であった。中殿筋の内旋作用は、霊長類の独特な四肢の接地パターンに関連し、骨盤回旋に働くことで、前肢のリーチング動作と後肢の振り出し動作に寄与する可能性が示唆された。

第三章

四足歩行から二足歩行への姿勢の変化が中殿筋の筋作用に及ぼす影響について解明するために、第二章で確立した方法を応用し、ニホンザル四足歩行時と二足歩行時における中殿筋の筋作用を比較した。ニホンザル二個体を対象に平地上における四足歩行と二足歩行の運動を計測、筋骨格モデルに入力し、立脚期における中殿筋のモーメントアーム長を歩行条件間で比較した。その結果、ニホンザルの中殿筋は四足歩行時には主に内旋(約 54%)に働く一方で、運動を二足歩行に変えると、その主作用が外転(約 52%)へと変化することが明らかとなった。ロコモーション様式間での筋作用の変化をもたらしたメカニズムは、股関節の伸展に伴う関節軸と筋張力ベクトルの位置関係の変化にあり、霊長類の樹上四足歩行に適応的な中殿筋の配置が二足歩行の前適応となった可能性が考えられた。この結果は、少なくともニホンザルに関しては、安定した二足歩行の実現に必要なとされる中殿筋の外転作用は、形態の変化がなくとも、二足で立ち上がるという姿勢の変化によってある程度達成されることを意味している。人類進化史における中殿筋の機能進化は、骨形態の変化に先行して二足姿勢への移行が基盤となって生じた可能性が示唆された。

第四章

ヒト二足歩行時の中殿筋の活動パターンは、立脚中期における骨盤傾斜の抑制と機能的に関連していることが示唆されている。しかし、これまでの霊長類を対象とした筋電図研究では、中殿筋に焦点を絞った詳細な機能分析はなされておらず、ヒトで見られる中殿筋の活動パターンがどのようにして獲得されたのかについては未だ明らかとなっていない。本章では、歩行運動時の姿勢の変化が運動制御面における中殿筋の機能に及ぼす影響について解明することを目的として、ニホンザルの四足歩行と二足歩行における中殿筋の活動パターンを筋電図計測から比較した。

ニホンザル四足歩行時にはヒト二足歩行時に類似して、後肢の接地直後と立脚中期にそれぞれピークを持つ活動パターンを示した。一方で、ニホンザル二足歩行時には四足歩行時に典型的であった二峰性の活動パターンの生起頻度が減少し、立脚中期の活動を強調した単峰性の活動パターンが増加することが明らかとなった。ニホンザル二足歩行時における立脚中期の筋活動の増大は、前額面内での骨盤傾斜を抑制することに関連していると考えられた。翻って、同時期におけるヒトの中殿筋の活動が相対的に小さいという特徴は、中殿筋の機能を補助する身体構造である腸脛靭帯が発達していることに由来すると考えられた。ニホンザルの四足歩行とヒトの二足歩行における中殿筋の活動パターンの類似性は、二者間に共通して存在する中殿筋の機能を反映しており、中殿筋が担う骨盤傾斜の抑制機能は、(少なくとも)霊長類の四足歩行に起源を遡ることができる可能性が示唆された。

第五章

化石研究によると、直立二足歩行の進化過程で、中殿筋は全体としての筋作用を変化させたと同時に、特に前部の内旋作用を発達させ、筋内部での機能的分化を生じさせてきたことが示唆されている。この筋内機能分化は、二足性の獲得に伴って発達してきたとされるが、二足ロコモーションへの適応と中殿筋内部での機能分化がどのように関連しているのかについては未だ明らかとなっていない。本章では、第二章と第三章で単一の筋としてモデル化した中殿筋を、前部、中部、後部の三セグメントに分割し、四足歩行から二足歩行への移行に伴って、各セグメントの筋作用がどのように変化するのかについて検討した。

四足歩行時には全てのセグメントが内旋に働くのに対して、二足歩行時には、後部セグメントが外旋に働くことが示された。加えて、四足から二足への姿勢変化に際して、特に前部セグメントの外転作用の増

加量が著しいことが明らかとなった。二足歩行時における筋作用面での筋内分化は、腸骨の形状に付随する中殿筋各セグメントの相対的な起始位置の違い(形態学的要因)と股関節の伸展(運動学的要因)が複合して生じたと考えられた。また、他セグメントに比べて前部セグメントが大きく外転作用を増強させるという特徴は、化石人類に見られる前部の特殊化が、四足から二足への姿勢の変化によって引き起こされる可能性を示唆している。

第六章

ヒトの中殿筋前部は、運動制御面でも独特な特徴を持つ。ヒト二足歩行時における中殿筋の三セグメントの活動を調べた筋電図学的研究によると、中殿筋前部は中後部よりもわずかに遅れて活動することが示されており、この特徴は二足歩行と機能的に関連している可能性が示唆されている。しかし、霊長類を用いた比較研究は行われておらず、筋活動の位相ズレが二足歩行とどのように関係しているのかについては未だ明らかとなっていない。本章では、ニホンザルの四足歩行時と二足歩行時における中殿筋三セグメント間の位相ズレを比較することで、歩行運動様式の変化が中殿筋の運動制御面での機能分化に及ぼす影響について検討した。

その結果、ニホンザル四足歩行時にはセグメント間の位相ズレは見られなかった一方で、二足歩行になると、前部セグメントが後部セグメントよりもわずかに遅れて活動する傾向が示された。二足歩行時における中殿筋内部の活動位相のズレは、骨盤の回旋および傾斜の制御に関連し、円滑な二足歩行の実現に求められる力学的要請を反映した特徴である可能性が示唆された。

総合論議

長年にわたる化石研究が蓄積してきた知見と実験的アプローチに基づく本研究から得られた知見を統合して考えると、人類進化史における中殿筋の機能進化過程は、二足歩行の萌芽期、獲得期、洗練期における姿勢、形態、運動の変化から以下のように整理することができる。二足歩行の萌芽期は、ある個体が二足で立ち上がるという姿勢の変化によって特徴づけられる。本研究では、四足から二足への姿勢の変化によって、ヒトの二足歩行において適応的とされる中殿筋の特徴の多くが生じることを解明した。これは、霊長類としての四足歩行への適応が後の二足ロコモーションの獲得基盤となった可能性を示唆している。ただし、筋電図学的研究(第四章)から分かるように、萌芽期における二足歩行は非経済的であり、中殿筋の機能進化を四足から二足への姿勢の変化だけで説明することは不可能である。これに続く獲得期は形態の変化によって特徴づけられ、萌芽期で生じた二足歩行に適応的な中殿筋の機能が增強される。この段階になると二足ロコモーションへの適応はかなり進んでいて、化石人類の骨盤や大腿骨の形態の変化にその証拠を見ることができる。しかし、獲得期における二足歩行は現生人類のそれと運動学的に同質であるとは必ずしも言えない。二足歩行の進化過程の最終段階である洗練期は、運動の変化によって特徴づけられる。この段階で、体幹の左右揺動や骨盤の回旋が最小化され、少ないエネルギーで長距離を移動できる歩容が進化し、中殿筋の二足歩行機能を補助する身体構造が発達した。

これまでの中殿筋の機能進化に関する議論では、化石人類における骨形態の変遷に終始し、歩行時の姿勢という要素が考慮されることはほとんどなかった。しかし、本研究から明らかのように、中殿筋の機能進化を単純な骨形態の変化だけで説明することはできず、むしろその根本には、ある個体が二足で立ち上がるという姿勢の変化、すなわち行動の変化があったことに疑いの余地はない。二足歩行の獲得機序を考えるうえで、姿勢の変化は極めて重要な要素である。(生物人類学)