Osaka University Knowledge Archive

Title	霊長類後肢の運動適応に関する機能形態学的研究
Author(s)	廣川, 容子
Citation	大阪大学, 2005, 博士論文
Version Type	
URL	https://hdl.handle.net/11094/45730
rights	
Note	著者からインターネット公開の許諾が得られていないため、論文の要旨のみを公開しています。全文のご利用をご希望の場合は、大阪大学の博士論文についてをご参照ください。

Osaka University Knowledge Archive : OUKA

https://ir.library.osaka-u.ac.jp/

Osaka University

【10】

氏　　名	廣　川　容　子（ひろかわ　ようこ）
博士の専攻分野の名称	博　士（人間科学）
学位記番号	第　19146　号
学位授与年月日	平成17年3月25日
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当 人間科学研究科行動学専攻
学位論文名	**霊長類後肢の運動適応に関する機能形態学的研究**
論文審査委員	（主査） 教　授　熊倉　博雄 （副査） 教　授　山本　　隆　　助教授　中野　良彦

論文内容の要旨

霊長類は樹上・地上の四足歩行や跳躍、腕渡りなどの多様なロコモーション様式を有している。今日見られる霊長類の多様な形態は、それぞれ気候、資源、競争者、捕食者などの選択圧を受けて変化してきたものであり、ある種に特徴的な形態は、その種の占める生態的地位（niche）を反映したものということができる。中でもロコモーション様式と形態との関連はかなり密接であると言われている。

本研究では、一つの霊長類について総合的にロコモーションを捉えることを目的として、運動学的研究および形態学的研究を行った。

被験体としては、原猿類の中でこれまで四足歩行運動についての形態学的研究や運動学的研究の行われていないガーネットガラゴ（*Galago garnetti*）を用いた。運動学的側面としては移動運動時における下肢関節角度を計測し、更に針電極を用いて大腿二頭筋と外側広筋の筋電図を測定した。運動は棒上の水平四足歩行、垂直登攀、垂直下降の3種類を行い、それぞれの歩行様式の違いを見た。形態学的側面としては下肢大腿筋の筋重量、筋断面積の測定を行い、また、比較のため、スローロリスの大腿部の筋についても筋重量の計測を行った。

運動学的計測については、三次元運動解析装置、ELITE System を用い、鉄パイプ上においての四足水平歩行、垂直登攀、垂直下降運動を計測した。肩峰、大腿骨大転子点、腓骨頭、腓骨外果点、第5中足骨頭点の5点にマーカーを付けた。また、EMG 計測については、被験体にフローセン麻酔を施し、大腿部の剃毛を行ない、被験体の左側の外側広筋と大腿二頭筋に針電極を刺入した。電極をテレメータに接続し、テレメータを被験体に背負わせて、各運動時の EMG を DAT レコーダ上に記録した。

形態学的検索としては、大阪大学大学院人間科学研究科生物人類学教室にて飼育中に自然死したものを、10%ホルマリン水溶液中に固定保存した標本を用いて行った。ガーネットガラゴとスローロリスについて、筋の起始・停止の観察と、起始位置・停止位置に関する計測を行った。また各筋の大きさを定量するため、ガーネットガラゴとスローロリスの大腿四頭筋（外側広筋、内側広筋、中間広筋、大腿直筋）、大腿二頭筋、半腱様筋、半膜様筋について各筋の湿潤重量を計測した。また、この2種の標本について、大腿二頭筋の筋構築の持つ力学的意義を検討するために、筋のテコ比を計測した。

運動学的計測の結果、水平歩行時の外側広筋の EMG の活動パターンと関節角度の変化から、外側広筋が膝の伸展に作用しているということが言える。この筋は立脚期に持続的に活動し、立脚期の約 80%付近で活動が止んでいた。

これは対側の後肢の接地に伴って対側の後肢に体重が移り、足を離地させる準備に入っているためという可能性がある。一方、大腿二頭筋は、立脚期、遊脚期を通して常に筋活動が見られた。ただ、立脚期の中間と、遊脚期の中間に目立った筋活動が見られる傾向があり、前者の期間には股関節角度が増加しており、後者の期間には膝関節角度が減少しつつあることから、この筋が股関節の伸展と膝関節の屈曲に作用していることが実証された。又、支持基体に対する体幹の角度や、下降時に外側広筋にほとんど活動が見られないことなどから、ガーネットガラゴは登攀時には主に下肢で、下降時には主に前肢で身体を支えていることが示唆された。

一方、ガーネットガラゴの解剖学的観察の結果、大腿四頭筋のうち大腿直筋のみは上前腸骨棘に起始を置き、膝蓋骨に停止しており、股関節の屈曲と膝関節の伸展に関わる二関節筋であった。これに対して、外側広筋、内側広筋、中間広筋はいずれも大腿骨に起始を置き、膝蓋骨に停止することから、一関節性に膝関節を伸展させる作用を有していた。大腿二頭筋は単頭型の、いわゆる外側坐骨下腿筋（M. ischiocrularis lateralis ; Kieselbach and Steiner, 1961）であった。大腿二頭筋の下腿付着位置の平均は、ガーネットガラゴでは下腿長の近位約 34%までであった。筋重量の比較では、大腿四頭筋の中では外側広筋が最も大きく、四頭筋重量のうちで 58.9%を占めていた。次が内側広筋で 19.7%、以下中間広筋が 11.8%、大腿直筋が 9.6%であった。一方、ハムストリング筋群の合計重量は 7.41 g であり、大腿四頭筋より小さく、ほぼ外側広筋の重量に匹敵していた。断面積からみても、大腿四頭筋の中では外側広筋が 55.6%を占め、最大であった。傾向はすべて筋重量の値の傾向と一致していた。一方、スローロリスの大腿四頭筋においては、中間広筋が最も大きく、四頭筋重量のうち 43.1%を占め、次いで外側広筋が 25.5%、以下内側広筋が 15.9%、大腿直筋が 15.5%であった。一方、ハムストリング筋群の合計重量は 2.67 g で、大腿四頭筋を僅かに上回っていた。また、スローロリスでは大腿二頭筋の下腿付着位置はより遠位まで付着していた。

ロコモーターレパートリーに跳躍も含まれるガーネットガラゴでは、跳躍時に膝関節の伸展を妨げないよう付着域が比較的下腿の近位に限定された構造を有していると考えられる。

またガーネットガラゴの大腿四頭筋は、相対的に大きな外側広筋を有している。この傾向は同じく跳躍を行うセネガルガラゴやカッショクキツネザルにおいても見られた。筋電図から外側広筋は歩行時に膝関節の伸展を司っていることが分かったが、膝関節を瞬発的に力強く伸展させることは跳躍を行うのに重要な機能である。跳躍運動を行うには大きな筋力を必要とするため、ロコモーション活動に多少なりとも跳躍運動を含んでいる種においては強い選択圧がかかり、大きな外側広筋及び比較的小さく、停止が腓骨近位にある大腿二頭筋という跳躍を行うのに適した共通の形態特徴を有し、機能的には跳躍時に外側広筋が膝関節を強力に伸展し、大腿二頭筋がそれを助けるような形で股関節を伸展していると考えられる。

股関節伸展について、大腿二頭筋の下腿付着部の中点付近でのテコ比においては、ガーネットガラゴとスローロリスを比較すると、全体的にガーネットガラゴの値が大きくなっていた。すなわち、ガーネットガラゴの大腿二頭筋の方がより速い運動を行うのに有利な形態であると考えることができる。また、ガーネットガラゴでは、テコ比が低く、従って筋力産生の利得が大きくなるのは、股関節角度が 75 度から 105 度、膝関節角度が 30 度の付近であることが分かる。この筋は、歩行の際の股関節伸展時に大きな筋力を出しやすい構造をしていると言える。一方、膝関節屈曲について大腿二頭筋の下腿付着部の中点付近でのテコ比について同様に比較すると、やはり全体的にガーネットガラゴのテコ比の値が大きくなっていた。ただ、２種の差異は股関節伸展時より顕著に大きい。膝関節屈曲に関しては、ガーネットガラゴの大腿二頭筋の方が速度に対する利得が大きく、スローロリスの方は筋力産生の利得が大きいという特性があることがより明確に示されていると言える。本研究ではガーネットガラゴとスローロリスの大腿二頭筋のテコ比における差異が坐骨の形態の差異によるものだということを示すデータは得られなかった。すなわち、両者の坐骨結節から股関節運動の回転中心である大転子までの距離を大腿長で標準化した数値を比較すると、ガーネットガラゴが 25.57、スローロリスが 25.79 で、ほとんど差異が見られなかった。更に、股関節伸展に関するテコ比を大腿二頭筋の下腿への力線の位置を変化させて算出した結果を見ると、ガーネットガラゴとスローロリスでほとんど差が無い。少なくともこれらのテコ比のデータに関する限り、大腿部における骨格等の基本的な構造は、この２種ではほぼ共通の構造を有していると考えられる。そうすると実際に見られる大腿二頭筋の膝関節屈曲におけるテコ比の差は、筋の下腿への付着幅の差異によるものだということになる。すなわち、この２種のロコモーション様式のちがいは、大腿二頭筋の筋形態、特にその下腿付着域の違いに反映していると言うことができる。

ロリス類とガラゴ類は、多様なロコモーションレパートリーを有していた祖先の樹上四足歩行者から、より跳躍に適応した形態と四足歩行に特化した形態の２種類のタイプに分岐して進化したと考えられる。これらの形態特性は、系統関係よりも、ロコモーションレパートリーの種類により強く影響を受けていると考えられる。系統関係とロコモーション様式と形態との相関は、部位によってその影響度が異なっていると考えられるが、外側広筋と大腿二頭筋は、それぞれ跳躍と緩慢な四足歩行というロコモーション様式を行うのに重要な筋であるため、より効率的な運動が行えるような形態に分化していったと考えられる。

論文審査の結果の要旨

霊長類の運動器系の形態は、研究対象となる種の生態学的適応の表現であるといえる。運動器系は個体の位置移動に関連し、かつ位置移動は摂食・採食、生殖、社会的交渉など個体と個体群の生命維持の根幹に関わるからである。従って、現生霊長類について運動適応の様相に関する機能形態学的データを蓄積することは、化石のかたちでしか手にし得ない絶滅種の形態学的データからその生態復元を行なうために不可欠のことがらである。とりわけ霊長類はヒトの出自となる系統であるために、こうした機能形態学的データベース構築を広範な霊長類種について行なうことが人類進化研究上必須となっている。

本論文は、霊長類の中でも原始的な形態を留めている原猿亜目に属するガーネットガラゴ（*Galago garnetti*）の後肢に関する運動学実験および大腿筋の筋電図学実験を行ない、さらに、筋電図を記録した外側広筋と大腿二頭筋に関する筋構築分析と後肢筋重量の分析を実施して、機能と形態の関連を明らかにした上で、文献から収集したガーネットガラゴの生態学的特徴との関連付けを試みたものである。運動学・筋電図学的実験においては、実験室に樹上環境を模擬した運動環境を設営し、それを利用したガーネットガラゴの水平四足歩行、垂直登攀、垂直下降の３種の運動についての分析が行なわれている。一連の実験によって、ガーネットガラゴの位置移動様式の詳細が記載されるとともに、それぞれの運動様式における外側広筋と大腿二頭筋の機能的意義が明らかにされた。続く形態学的分析では、伝統的な肉眼観察によるのではなく、骨格構造に対する筋の配置について静力学的モデルを構築し、仮想的な筋形態をガーネットガラゴの後肢セグメント上にあてはめることから、形態変異が機能にもたらす影響を考察している。その際、ガーネットガラゴと近縁でありながら生態学的変数の異なるスローロリス（*Nycticebus coucang*）を比較対象として用いることで、考察の幅を広げている。このような静力学的モデル解析の結果を、自らの運動学的実験の結果と対照することによって、ガーネットガラゴの種特異的な筋形態が、ガーネットガラゴのロコモーターレパートリーの中にある跳躍 leaping に関連して成立していることが明らかにされた。論文の最終章においては、先行するさまざまな原猿亜目の種に関する、運動学、筋電図学、生態学の研究成果との関連から、ガーネットガラゴを中心にした原猿についての総合的な行動形態学的考察がなされている。結論として、原猿類において跳躍を担う筋としての外側広筋と、四足歩行を担う筋としての大腿二頭筋の形態が、運動適応において決定的な意味を有することが示されるとともに、運動器系の形態に関しては、系統関係よりも機能適応的側面が強く現れることが示唆されている。

本論文は進化人類学における機能形態学データベースに新たな項目を付け加えるものであり、この研究領域の発展に大いに資するものである。また、運動学的実験研究と形態学研究は異なる研究者によって遂行されることが多いが、本論文で双方の領域に関する研究を単独で行なっていることは特筆すべきである。このことは、形態学的特徴を行動様式から解釈しようとする行動形態学の将来を担うにたる資質を表しているものと判断する。

以上の諸点から、本論文は博士（人間科学）の学位を授与するに充分なものであると判定した。