

Title	霊長類の足関節力学的機構に関する機能形態学的研究
Author(s)	後藤, 遼佑
Citation	大阪大学, 2014, 博士論文
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.18910/50459
rights	
Note	

Osaka University Knowledge Archive : OUKA

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

Osaka University

論文内容の要旨

〔 題 名 〕 霊長類の足関節力学的機構に関する機能形態学的研究

学位申請者 後藤 遼佑

始新世に出現した原初的霊長類は把握能力のある手足で樹枝末端の不安定な場所を移動していた。対向した母指を持つ足部を獲得したことで原初的霊長類は樹枝末端の環境へ進出し、新たな生態的地位を占めることができた。原初的霊長類が適応放散し、各霊長類種が独自の生態的地位を占めるようになると、ロコモーション様式が多様化し、足部の形態に豊かな変異が生まれた。足部を構成する骨が全ての霊長類で共通であるにも拘わらず、足部形態の形態が多様である理由の1つは足部を構成する骨の長さに種間変異が存在するからである。足部を構成する骨は動物のロコモーション時にテコとして作用することから (Morton, 1922)、現生霊長類の足部に認められる骨の長さ多様性は、テコとしての足部の力学的機能に種間差が存在することを示唆する。足部が構成するテコ機構は足関節を支点、下腿筋が停止する点を力点、足部セグメントの遠位端を作用点とする。このテコ機構の力学的性質はanatomical mechanical advantage (AMA) によって数量化が可能である。AMAは下腿筋のテコの長さを支点から作用点までの長さで除した値であるので、AMAが大であると筋の筋力産生効率が高く、AMAが小さいと筋長の変化量に対するセグメントの移動範囲が大きいと解釈される。

本論文は現生霊長類の足関節におけるAMAの種間比較および種内比較を中心とした研究で構成される。第1章では足関節のAMAに影響すると考えられる、ロコモーション様式、身体サイズ、後肢の姿勢、足の着き方の複数の要因について先行研究で報告されている知見を整理した。ロコモーション様式と身体サイズが足関節のAMAを修飾し得ることは先行研究から指摘されているが、2つの要因を分析的に統制した研究例はない。また、後肢の姿勢や足の着き方と足関節のAMAの関係について言及した研究例も少ない。本論文の主な目的はこれらの要因が足関節の力学的機構にどのように影響するのかを明らかにすることであった。霊長類の運動機能と足関節の力学的機構の機能-形態連関を明らかにすることは、現生霊長類に認められる足関節機構の多様性が各種の生態においてもたらす適応価に関する理解を深めることに貢献する。また、足部は身体と支持基体の接点であるため、足部形態の進化は霊長類が新たな環境へ進出する上で重要な進化的イベントであった。したがって、足部形態が派生した過程を明らかにすることで、原初的霊長類から現生霊長類にかけての進化過程について有益な情報をもたらすことが期待された。

第2章では本論文の前提としてロコモーション様式が足関節の力学的機構に反映されることを実証することを目的とした。その目的のために特徴的なロコモーション様式で位置を移動する原猿類を研究対象として、足関節を支点とするテコ機構のAMAを種間で比較した。跳躍に適応した足部形態を持つガーネットガラゴと緩慢な四足歩行をするスローロリスに種間差が認められた。ガーネットガラゴでは背屈筋のAMAが小さかった。跳躍者は後肢長を延長させる選択圧に暴露される。その結果、背屈筋が停止する舟状骨が延長し筋の配置が変化したために、背屈筋のAMAが減少したと考えられた。また、スローロリスの腓側指屈筋にも有意に大きなAMAが認められた。スローロリスの腓側指屈筋の高いAMAはブリッジングやカンチレバーリングの頻度が高いことを反映すると考えられた。足関節において高い筋力産生効率を持つことでスローロリスは樹枝の間を安定して移動できる。

足関節のテコの長さは身体サイズとロコモーション様式の2つの要因を反映する。第3章では身体サイズの影響を統制した上でロコモーション様式と足関節のAMAの関係を調べることを目的とした。身体サイズの影響を除外すると、懸垂を行う霊長類と跳躍を行う霊長類に有意な種間差

が認められた。ガーネットガラゴとスローロリスに関する結果は第2章の考察を補強するものであった。すなわち、ガーネットガラゴは跳躍時の加速性について、スローロリスはロコモーション時の安定性について選択圧に暴露され、特徴的な足関節の力学的機構を獲得したと考えられた。懸垂者であるジェフロイクモザルにおいてヒラメ筋のAMAが小さかったことは、果実食への適応としてジェフロイクモザルが選択した懸垂行動と関係すると考えられた。懸垂時には体肢の伸筋が抗重力的に働く必要性が低いので、ヒラメ筋のAMAが低下する。

動物は四肢の姿勢を変えて効率的に身体を支えることができる。しかし、半蹠行性もしくは蹠行性の動物では足底面の大部分が支持基体と接触しているため、運動学的に足関節機構の力学的性質を調節する余地がない。他方、半蹠行性もしくは蹠行性の動物では成長と共に足部が相対的に縮小することが知られている。足部の縮小は足関節の支点から作用点までの距離を短縮させ、足関節機構の力学的性質を変化させる可能性がある。第4章では「半蹠行性動物における足部長の負のスケールは足関節の機構を力学的に有利とする」という仮説をニホンザルの未成獣と成獣の標本を用いて検証した。研究結果から前述の仮説が支持された。ニホンザルに認められる足部セグメントの相対的な短縮は、身体サイズが大きくなるにつれて足関節の機構を力学的に有利にする効果を持つことが示唆された。

足部の接地部位が変化すると足底圧中心の位置が変わる。足底圧中心の位置は支持基体反力の起点となるため、霊長類は足の着き方を変化させてロードアームの長さを調節するかもしれない。第5章では後肢に大きな負荷がかかる場合に霊長類は足底圧中心位置を変化させて運動学的に足関節機構を調節させるかを調べることを主な目的とした。ロコモーションの速度が速くなると足関節にかかる負荷が増大するため、第5章ではニホンザルの歩行時と走行時の運動学的データを収集した。結果からニホンザルでは移動速度が速くなると足底圧中心位置が遠位に移動することが示された。その他の特筆すべき結果として、走行時には中足部を接地させない接地パターンが生起される場合が認められた。その接地パターンが生起する試行では後肢が着地する際の頭側への振り出しが減少した。これらの結果から、接地パターンが変化するのは足関節の力学的理由からではなく、後肢の振り幅と関係することが示された。

第6章では原初的霊長類から足関節の機構と足の接地パターンがどのように派生したかを中心に考察した。現生霊長類は後肢が着地する際の頭側への振り出しが他の哺乳類に比べ大である (Larson et al., 2001)。また、原初的霊長類と原初的な哺乳類もプロトラクション角度が大きかったと推測されている (Schmidt, 2005, 2008)。地上の支持基体は 1) 安定していること、2) 足部の接地位置が支持基体の配置に制限されないこと、そして 3) 速いロコモーションでは立脚相における後肢の振り幅に時間的制約がかかることから、地上に適応した哺乳類では後肢の振り幅が狭小化したと考えられた。一方、地上に進出した霊長類もこれら3つの要因によって後肢は趾行性となるが、樹上支持基体を利用する場合もあるので、常習的な趾行性の姿勢ではなく運動学的条件がそろった場合に限り接地パターンを変化させる可変性を保持したと考えられた。なお、地上に進出した霊長類においては足関節機構の力学的性質は接地パターンの変化と関係しなかった。

地上に進出した霊長類とは対照的に、樹上に適応した懸垂行動を行う霊長類が時に踵を接地することは (Schmitt and Larson, 1995)、足関節の力学的機構と関係する可能性が示唆された。懸垂型霊長類は、1) 身体サイズに対して足関節底屈筋のAMAが低いこと、2) 地上性霊長類に比べ後肢で支持する体重の割合が大きいため (Schmitt and Hanna, 2004)、踵を接地させない後肢姿勢を維持することが困難であるのかもしれない。

足関節のAMAの種間変異はロコモーション様式と対応することが本論文から示された。四足歩行を主たるロコモーション様式とする霊長類に比べ、跳躍者は跳躍のテイクオフにおける加速性について、緩慢な四足歩行者は安定性について強い選択圧に暴露された結果、特有のテコの長さを獲得した。また、懸垂者は後肢が抗重力的に活動する頻度が低下することによって独自のテコの長さを獲得した。つまり、各種がどのようなロコモーション様式で位置を移動するかが足関節の力学的機構の豊かな種間変異が生じる背景であった。ロリス類やガラゴ類、クモザルの事例から推測する限り、原初的霊長類が適応放散し、彼らが行っていたとされる四足歩行からロコモーション様式が派生する過程において、食性の変化が重要な要因であったと考えられた。

論文審査の結果の要旨及び担当者

氏 名 (後藤 遼佑)	
論文審査担当者	(職) 氏 名
主 査	教授 熊倉 博雄
副 査	教授 志村 剛
副 査	准教授 中野 良彦

論文審査の結果の要旨

始新世に出現した初期霊長類が樹枝末端のニッチを獲得する過程において、足の形態変異は重要な要因であった。樹上環境を生活場所とする大半の霊長類種では、足指も把握性を維持する。採食・摂餌や、捕食者との関係などから、樹上環境での移動能力を高い水準に維持することは重要であるから、足部には種特異的なニッチに応じた形態変異が認められる。足の形態は霊長類の運動進化を考察する上で重要な要因でありながら、従来は骨学的検討に終始してきた印象がある。本論文は、このような問題意識に端を発し、筋の力学的特性（筋力発揮型／収縮速度向上型）を示す値である機能的利得推定値を、標本の3次元計測値から求めることによる形態学的研究と、足部の運動動態の実験的研究をあわせて行うことで、足の形態変異と種特異的運動様式の関連を明らかにしようとしたものである。

第1章の序論においては、上記の問題意識に基づいた総説を展開するとともに、機構的利得をめぐる先行研究の議論が広範に紹介されている。

第2章では、比較的近縁で、身体サイズも類似する原猿3種（スローロリス、ガーネットガラゴ、ワオキツネザル）を材料として、下腿筋12筋の起始・経過・付着の3次元座標値を取得することで、各筋の機構的利得を推定した。その結果、スローロリスの腓側指屈筋の機構的利得が高いことが、この動物特有の位置移動行動であるカンチレバリングやブリッジングに適応していることなど、機構的利得からみた筋の特性が運動様式を反映することが示唆された。

第3章では、原猿3種、新世界ザル3種、旧世界ザル3種、類人猿1種の標本セットを用いて、身体サイズのレンジの大きい集団において筋の機構的利得を求めた。体重のレンジは、最少のスローロリスで678g、最大のマントヒヒで9200gであった。この研究で機構的利得推定の対象とされたのは、足関節だけに作用するヒラメ筋と前脛骨筋の2筋であった。詳細な回帰分析の結果、機構的利得推定値は身体サイズの差を反映したものである場合が多いものの、懸垂行動を行う霊長類種と跳躍を行う霊長類種では、身体サイズだけでは説明できない推定値の差が観察された。すなわち、この値は、身体サイズの増大に伴って大きくなるとともに、特異な位置移動行動を行うために適応的な変異を示すことが明らかになった。

第4章では、身体成長と機構的利得推定値の変化の関係を検討している。本章では、年齢の明らかな、自然死したニホンザルオス15個体とメス15個体を用いて、ヒラメ筋と前脛骨筋の機構的利得推定値の年齢変化を検討した。その結果、足の接地が半蹠行性になるニホンザルの場合、成長に伴って足部のサイズは相対的に縮小するが、そのことが足関節にとっては力学的に有利な変化をもたらしていることが明らかにされた。

続く第5章では、ニホンザル2個体を用いた歩行実験で、足の接地状態を検討している。感圧マット上を様々な速度で歩行ないし走行させたときの、足底の接地状態が記録された。結果をみると、足に加わる負荷の大小と足の接地パターンの間には直接的な関係は認められなかった。むしろ、股関節における後肢全体の運動パターンが足底の接地状態に影響しているようであった。

最後の第6章では、以上の所見を総合するとともに、近年の研究動向を十分に参照しながら、足関節機構と種を取り巻く環境の関係について深い考察が行われている。

以上のように、本論文は足部の形態変異の機能的意義を、筋配置に関する直接的計測値から論じようとした意欲的な論文であるとともに、自家所見の意義を求めるために、運動実験も併用しているという点で、価値は高い。ここに示された所見は、いずれも形態人類学・霊長類形態学にとってきわめて重要なものであり、博士（人間科学）の授与に相当するものと判断した。