縁の下の力持ち：小さな筋はなにをしているのか

小島龍平¹⁾・日暮泰男²⁾・後藤遼佑³⁾・伊藤純治⁴⁾・菊池泰弘⁵⁾・藤野健⁶⁾

- 1) 埼玉医科大学保健医療学部理学療法学科
- 2) 近畿大学医学部生理学教室
- 3) 大阪大学大学院人間科学研究科
- 4) 昭和大学保健医療学部
- 5) 佐賀大学医学部生体構造機能学講座
- 6) 東京都老人総合研究所

2015年7月、京都大学で開かれた第31回日本霊長類学会大会において、「縁の下の力持ち：小さな筋はなにをしているのか」と題した自由集会を開催した。企画責任者のおひとりである大阪大学大学院人間科学研究科教授・熊倉博雄氏が開催直前3週間前に急逝され、この自由集会の開催自体、中止の危機に直面した。しかしながら、東京都老人総合研究所の藤野健氏の機転と計らいで、埼玉医科大学の小島龍平氏と近畿大学の日暮泰男氏に急遽講演をお願いし、無事に開催までこぎつけることができた。

熊倉氏に敬意を表し、また、本自由集会の目的を正確に理解して頂きたいため、熊倉氏が書かれた本集会の抄録をそのまま紹介した(以下原文)。

『霊長類の多様な運動レパートリーは、種特異的な筋の解剖学的特徴や関節機構の特徴に反映されていると考えてきた。そこで機能に着目しつつ筋の解剖学的観察を行うのであるが、いくつかの小型筋の存在が疑問に思えてくることがある。なぜなら、これらの筋が作用する関節には小型筋と同様の作用を関節にもたらすと考えられる大型の筋が並存している場合が多いからである。たとえば、肩関節の小円筋は小さな筋であるといえるが、類似の走行を示す棘下筋が並存している。このような場合、力学的貢献があきらかに小さいと思われる小型筋の機能は何なのであろうか。また、小型筋と言っても、その「小ささ」には種差が認められる。種Aにおいてきわめて小型の形態を有する筋 α が、種Bでそれほど小さくない場合、筋 α の機能は、種Aと種Bで同一なのだろうか。それとも異なる機能を反映しているのであろうか。あるいは、筋のサイズは種特異的な運動適応とは全く無関係なのだろうか。本自由集会では、小型筋の機能を考察することで、霊長類に

おける種の運動適応の問題にアプローチできる可能性を探ってみたい。さまざまな形態学的研究手法から得られた小型筋の機能解析の成果を持ち寄って、筋のサイズの変異に着目しつつ、機能を明らかにする方法を考えたい。紹介される研究手法は、筋重量比較、筋紡錘の筋内分布、生理学的筋断面積、関節機構分析などである。熊倉博雄氏の御生前のご功績を偲び、心からのご冥福をお祈り申し上げます。

30名程度の参加者により、活発な質疑応答をすることができた。例えば[話題2]における発表では、並行な走行をもつ大小の筋の間で力を発揮する筋とキネシオロジカル・モニターとしてはたらく筋という具合に役割分担を明確化することに構造上の利点はあるのかという質問や、筋長の変化を検出する筋全体の鋭敏さは筋紡錘密度よりもむしろ筋紡錘の絶対数で決まるのではないかという意見が述べられた。

以下、各発表者の内容を紹介する。[話題2]における発表では、谷口雪氏(大阪府立堺東高等学校)と熊倉博雄氏(大阪大学)が連名となっていたが、本稿は日暮泰男氏のみによるものなので、単著として掲載した(文責、菊池)。

[話題1] 熊倉先生を偲んで—先生の研究の歩みと筋にまつわる幾つかの話—:

小島龍平(埼玉医科大学)

[話題2] 原猿類における肩関節筋の筋紡錘密度の筋間差と種間差:

日暮泰男(近畿大学)

[話題3] 筋配置からみた下腿の小型筋—膝窩筋配置の種間変異に関する形態計測的検討—:

後藤遼佑(大阪大学)

- [話題 4] ヒトの足底筋は何をしているのか 一筋重量と筋線維構成から－：
伊藤純治（昭和大学）
- [話題 5] 生理的筋断面積からみた肩関節に関与する小型筋－小円筋について－：
菊池泰弘（佐賀大学）
- [話題 6] 小円筋は役立たずか？－関節機構学的検討－：
藤野 健（東京都老人研）

熊倉先生を偲んで 一先生の研究の歩みと筋にまつわる 幾つかの話－

埼玉医科大学保健医療学部理学療法学科
小島龍平

この自由集会の企画責任者のおひとりであった熊倉博雄先生は1984年に大阪大学人間科学部から昭和大学医学部第二解剖学教室（教授：猪口清一郎先生）に助手として赴任された。きわめて個人的なことからであるが、筆者はその前年に同じ教室に研究生として入局した。熊倉先生は大阪大学においては、筋電図法や肉眼解剖学的手法を用いて大腿二頭筋の比較機能形態学的研究をされた。昭和大学に移られて固有背筋を研究対象とされた。系統的に近縁で行動様式の異なるロリスとガラゴの固有背筋の筋束構成を詳細に比較し、行動様式の違いと対応した形態学的な差異を明らかにされた。熊倉先生はこれを皮切りに多種の霊長類の固有背筋を筋束構成の面から解析され機能形態学的な知見を蓄積された。筆者はほぼ同時期に筋構築、組織化学などの手法を用いてニホンザルやラットを対象とした固有背筋の機能形態学的な研究を開始した。熊倉先生の研究は常に筆者の研究に強い刺激を与えてくれた。感謝するとともに謹んでご冥福をお祈りする。

この自由集会のテーマは「縁の下の力持ち：小さな筋はなにをしているのか」である。テーマの意図については、この報告の前文にも再録された自由集会の抄録に理論的に明確に述べられている。ここでは、テーマの意味をもう少し広くとって考えてみたい。筋の機能は第一には張力発生であり、発生できる張力は横断面積に比例する。小さな筋は横断面積も小さく、発生できる張力は小さい。作用対象が小さければ、小さな張力でも十分意味がある。同じ作用をもつ大きな筋にまじった小さな筋の役割に疑問が生じる。縁の下の力持ちとは、表面には現れずに重要な役割を果たしている者を意味する。縁の下の力持ちの筋の意味をより広く解釈すると、その存在があまり意識されなかったり、機能が明確にされていない筋の働きがどのようなものか興味深い。ここでは筆者が観察したニホンザルの足指の運動に関与する筋群における「小さな筋」の話題

を紹介する（小島ら，2014）。

ニホンザル（*Macaca fuscata fuscata*）雌成獣1頭の足指の運動に関与する筋の重量と筋線維タイプ構成を検索した。足指の運動に関与する筋は、下腿から起こり足指に停止する *extrinsic muscles* と起始も停止も足の中にある *intrinsic muscles* に分けられる。屈筋群について構成各筋の筋重量をみると、*extrinsic muscles* の平均11.3 gに対して *intrinsic muscles* では平均0.55 gであった。*intrinsic muscles* の中で、基節骨底に停止する骨間筋、*Contraheutes*、虫様筋についてみると1個当たりの重量は、それぞれ0.66 g、0.20 g、0.12 gと虫様筋の重量が特に軽かった。虫様筋において、第2～4虫様筋の重量が0.08～0.19 gであったのに対して、第1虫様筋は0.03 gときわめて小さな筋であった。筋腹の直径1 mm弱、長さ2.5 cmほどの筋で、筋の存在を発見すること自体が非常に難しかった。組織像を観察すると、筋腹横断面積は小さく筋線維も細いが、筋としての正常な組織像を示した。また、他の足指筋に比べて遅筋線維の多い筋線維タイプ構成を示した。また、定量的な比較はしていないが、筋紡錘が多く観察された。このような観察から、この第1虫様筋はきわめて小さな筋であり、発生する張力も小さいが、単に退縮傾向にあるのではなく、筋として何らかの役割を果たしていると思われる。手の虫様筋についてはヒトやマカクにおいて組織学的な検討が行われ筋紡錘密度が高く、センサーとしての役割が重要であると推測されている（榎，1994）。足の虫様筋においても、このような可能性が考えられる。今後、筋紡錘密度の定量などより詳細な観察を進めていく必要があると考える。

引用文献

- 小島龍平，中島由加里，山崎拓弥，時田幸之輔 2014: ニホンザル足筋の筋線維タイプ構成．霊長類研究 30 Suppl.: 42-43.
榎謙一郎 1994: 虫様筋の機能構成の定量分析．日本手の外科学会誌 10: 1048-1055.

原猿類における肩関節筋の筋紡錘密度の筋間差と種間差 近畿大学医学部生理学教室

日暮泰男

小円筋は棘下筋と並行な走行をもつ極めて小さな筋である。小円筋はなにをしているのかを明らかにするために、スローロリス（*Nycticebus coucang*），ガーネットガラゴ（*Otolemur garnettii*），ワオキツネザル（*Lemur catta*）の3種の前猿を対象として、筋内にある筋紡錘の密度を小円筋と他の肩関節筋（肩甲下筋，棘上筋，棘下筋，大円筋），とくに棘下筋との間で比較した。なお，この文章は刊行された論文（Higurashi *et al.*, 2006）に掲載済み

のデータについて新たな考察をくわえたものである。

筋紡錘密度は、ある筋がなにをしているのかを決める一因であるとされる。筋紡錘は筋の長さや長さの変化の速さを検出することによって運動感覚を中枢神経系に伝える感覚器である。Peck *et al.* (1984) は並行な走行をもつ大きな筋と対になった小さな筋に着目し、ヒトとイヌで並行な走行をした大小の筋の間で筋紡錘密度を比較し、小さな筋の筋紡錘密度が高いことを見つけた。この結果から、小さな筋と大きな筋のペアでは役割分担があり、小さな筋は力の発揮よりはむしろ筋全体が運動感覚を伝える感覚器としてはたらい回していることが示唆される。また、そのような役割をもつ小さな筋にキネシオロジカル・モニターという呼称がつけられている。

方法は Higurashi *et al.* (2006) や日暮ら (2007) に記載されているため、この文章では簡潔に述べる。原猿3種の各1頭の液浸標本を使用した。右側の小円筋と棘下筋を標本から切り出し、重量を計測した。筋紡錘の数を決定するために、筋組織横断面の標本作製と顕微鏡観察を以下の手順で行った。セロイジン包埋を施した筋を、その長軸に対して垂直な面でマイクロームをもちいて 40 μm 厚に薄切し、連続切片 10 枚ごとにアザン染色法により染色した。染色された筋組織横断面の輪郭を、描画装置の付属した実体顕微鏡下でトレースした。また、光学顕微鏡下で筋紡錘の位置を確認し、その位置をトレース上に書き込んだ。筋の全長について筋紡錘の位置を確認した後、トレースを薄切前の筋の外形どおりに並べ、トレースに書き込まれた筋紡錘のマークが筋の長軸にそって配置されていた場合は、単一の筋紡錘を表しているとみなした。筋紡錘密度 (個/g) は単位筋重量 (1 グラム) 当たりの筋紡錘数とした。

調べたすべての原猿において、小円筋は棘下筋にくらべて筋紡錘密度が高かった。スローロリスの小円筋と棘下筋の筋紡錘密度は 30.0 と 13.3、ガーネットガラゴでは 170.0 と 53.8、ワオキツネザルでは 90.0 と 15.0 であった。本研究の結果から、小円筋は異なる動物種に共通してキネシオロジカル・モニターとしてはたらい回していることが示唆された。

謝辞

私 (日暮) が大阪大学の学部学生だったころに、研究の着想から文章の書き方まで熊倉先生の手取り足取りの指導を受け、小さな筋はなにをしているのかを明らかにするための研究をしたことがあった。本自由集会で発表した内容のガーネットガラゴに関係する部分である (それ以外の解剖・データ取得は谷口氏が行ったため、研究への貢献度は熊倉先生と谷口氏が高い。ただ、この文章の責任は研究への貢献度が低い日暮に

ある)。その研究は卒業論文のためのもので、2004 年後半の 1, 2 ヶ月間に計測を行った。熊倉先生の発想から始まって一つの完結した形をつくれた研究は、その後もデータをとられることは時にはあったにせよ、これらの原猿の筋紡錘についての仕事が最後だと思う。

熊倉先生とはガーネットガラゴの筋紡錘の数をかぞえた学部学生のころから始まって、その後、大学院生を経て助教となってその任期がきれるまで、12 年弱にわたり同じ研究室で時間を過ごした。熊倉先生が亡くなったのは、私が別の大学ではたらくようになってから 3 ヶ月後のことで、阪大を離れたあとに直接お話しする機会はなかった。阪大の新しい助教の先生から、熊倉先生の入院の知らせをもらった数日後に、大学の熊倉先生の部屋にはいる機会があった。雑然とした、建物内禁煙のきまりのはずなのに煙草の匂いがする部屋は、私がよく訪ねたころとなにも変わりが無いように見えた。

引用文献

- Higurashi Y, Taniguchi Y, Kumakura H 2006: Density of muscle spindles in prosimian shoulder muscles reflects locomotor adaptation. *Cells Tissues Organs* 184: 96-101.
 日暮泰男, 谷口雪, 熊倉博雄 2007: 原猿類における肩の腱板の筋紡錘密度の変異とロコモーションとの関連. *形態科学* 10: 101-103.
 Peck D, Buxton DF, Nitz A 1984: A comparison of spindle concentrations in large and small muscles acting in parallel combinations. *J Morphol* 180: 243-52.

筋配置からみた下腿の小型筋

一 膝窩筋配置の種間変異に関する形態計測的検討一

大阪大学大学院人間科学研究科

後藤遼佑

はじめに

膝窩筋は膝関節の後面に存する下腿筋の中でも比較的小さな筋である。膝関節において特徴的な配置を示すが、機能解析の対象になったことが少なく、機能の詳細は明らかではない。

興味深いことに、複数種の霊長類の膝窩筋を剖出すると、脛骨への付着位置について種間変異が存在することが分かる。ある種では膝窩筋の下縁が他の種よりも脛骨の遠位に延長しているなどである。膝窩筋配置の種間変異と各霊長類種の位置的行動の関係を調査することで、膝窩筋の機能に関する示唆が得られることが期待される。

本発表では、関節を安定させる筋の機能に注目して、下腿の小型筋である膝窩筋の機能推定を試みた。筋が発生させる力の作用線が関節面に対してなす角度は、

図1 膝窩筋のずれ成分と圧縮成分

関節への安定作用を推定する指標となる。力は関節面と並行なずれ成分と垂直な圧縮成分に分解される（図1）。圧縮成分は関節を強固にし、安定させる。したがって、後者の割合が高いほどその筋は関節の安定に貢献する筋であると考えられる（Ackland & Pandy, 2009）。

本発表においては、膝窩筋の脛骨での付着位置と膝関節面に対する走行角度についての種間比較結果を提示した。そして比較結果と各種の位置的行動との関係について考察を加えた。

方法

ワオキツネザル (*Lemur catta*)、スローロリス (*Nycticebus coucang*)、コモンリスザル (*Saimiri sciureus*)、ジェフロイクモザル (*Ateles geoffroyi*)、カニクイザル (*Macaca fascicularis*)、ニホンザル (*M. fuscata*)、パタスザル (*Erythrocebus patas*)、シロテテナガザル (*Hylobates lar*) の8種24個体の液浸標本において膝窩筋の輪郭を三次元座標値として定量化した。また、脛骨内側顆と外側顆の位置を計測し、二点を結んだ線分を膝関節の関節面とした。

膝窩筋の上縁と下縁の付着位置（脛骨内側顆から膝窩筋停止部上縁および下縁までの距離）と膝関節面に対する角度を求め、種間で比較した。

結果と考察

スローロリスは特徴的な膝窩筋の配置を示した。膝窩筋の上縁がニホンザルよりも遠位に付着し、一方で付着部下縁はマカク類（ニホンザルとカニクイザル）よりも脛骨の近位に付着した（図2）。

これらの配置の差異と関連して、スローロリスの膝窩筋上縁の角度は45度を超え、クモザルとマカク類に

図2 膝窩筋配置の比較（比較のため脛骨長を統一した）

比べ有意に大であった。他の種では付着部上縁の走行角度は45度未満であった。

ジェフロイクモザルでは膝窩筋の下縁がマカク類に比べ近位に付着したが（図2）、配置の差異は角度の違いには反映されなかった。

Ackland & Pandy (2009) は、関節の安定へ貢献する筋を *Stabilizer*、関節面と並行に作用するずれ成分の割合が高い筋を *Destabilizer* と定義した。彼らの定義に従えば、関節面に対する角度が45度以上の筋は *Stabilizer* であり、45度未満の筋は *Destabilizer* である（図1）。膝窩筋の走行角度から、スローロリスの膝窩筋は *Stabilizer* であると考えられた。この結果はスローロリスの位置的行動の特徴と一致した。スローロリスは不安定な樹上で静止姿勢を維持するなど、地上性四足歩行とは異なった関節の安定を要求する特徴的な位置的行動を行う。関節を安定させる成分が多い膝窩筋は姿勢の維持と関係すると考えられた。

その他の種では、スローロリスに比べ膝窩筋の力が膝関節面と並行に作用する成分が相対的に大きかった。この結果は膝窩筋が膝関節の回旋運動を生み出しやすい配置にあると解釈できた。位置移動運動時の膝関節の回旋運動に貢献すると考えられた。

引用文献

Ackland DC, Marcus GP 2009: Lines of action and stabilizing potential of the shoulder musculature. *J Anat* 215: 184-197.

ヒトの足底筋は何をしているのか
 ー筋重量と筋線維構成からー
 昭和大学保健医療学部
 伊藤純治

熊倉氏は本集会の抄録で『小型筋と言っても、その「小ささ」には種差が認められる。種 A においてきわめて小型の形態を有する筋 α が、種 B でそれほど小さくない場合、筋 α の機能は、種 A と種 B で同一なのだろうか。それとも異なる機能を反映しているのであろうか。』と記している。足底筋 (*musculus plantaris*) がこの筋 α に相当すると考えられる。すなわち足底筋はヒト (種 A) ではきわめて小型であるが、サル (種 B) ではそれほど小さくない。

ヒトの足底筋は解剖学の成書では「紡錘状の短い筋で、細く長い腱に移行し、踵骨隆起に停止し、作用は腓腹筋の働き (膝関節の屈曲あるいは足関節の底屈) を助ける」とある。しかし、欠如しても機能的にはまったく支障はなく、痕跡的な筋 (vestigial muscle) といわれることもある。生理学断面積は小さいことからほとんど無視できるともある。臨床的にはその細く長い腱が腱移植、腱の再建手術に利用される。下腿の運動に対してはあまり貢献しない、小さな筋であるが、筋内の筋紡錘が高密度に存在し、他の底屈筋群 (下腿三頭筋など) に対する固有知覚受容器の働きが指摘されている (Peck *et al.*, 1984)。この固有知覚受容器の働きが、すなわち「縁の下の力持ち」と考えることができるのではない。

一方、サルの足底筋は長い筋腹部が下腿の遠位 1/4 まですり、そのあと腱に移行し、アキレス腱を越えて足底腱膜に達する。足関節の底屈作用にかなり働くと考えられる。サルの足底筋の筋紡錘に関する記載は見あたらない。足底筋は霊長類でみると原猿類やサルでは存在し、類人猿では欠如することが多く【ゴリラ (*Gorilla* sp.), テナガザル (*Hylobates* sp.) で 100%, オランウータン (*Pongo* sp.) で 96 %, チンパンジー (*Pan troglodytes*) で 57% 欠如】, ヒト (*Homo sapiens*) では再び出現するが約 10% で欠如する。すなわちサルとヒトに存在し、類人猿で欠如している。さらにサルとヒトにみられるが、その発達程度には差がみられる。

肉眼計測 (筋長, 筋幅および筋周) の結果では、サル【カニクイザル (*Macaca fascicularis*)】の足底筋はヒトに比べて相対的に発達している (片岡, 1987)。筋重量をみると、下肢筋全体に対する足底筋の相対重量値はヒトが 0.11%, サル【ヒヒ (*Papio* sp.)】が 0.85%, チンパンジーが 0.11% で、ヒトとチンパンジーが同等で小、サルが大であった (表 1)。ヒトでは足底筋が下肢筋中最小であった。サルでは足底筋より小さな筋が存在する。下腿三頭筋と足底筋でみると、足底筋の相

対重量値はヒトが 0.9%, サル (ヒヒ) が 9.5%, チンパンジーが 1.6% で、サル > チンパンジー > ヒトの順であった (表 2) (石田, 1972 ; Ito, 1996 ; Ito *et al.*, 2000)。肉眼計測の結果が筋重量にも反映し、サルの足底筋はヒトに比べて相対的に大であった。

ヒトとサル (ヒヒ) の下肢筋の筋腹横断組織標本作製し、筋線維構成 (筋腹横断面積, 筋線維総数, 筋線維径) を計測した (Ito *et al.*, 2003)。筋線維構成について、下腿三頭筋と足底筋で比較する。横断面積の比

表 1 下肢筋全体における相対筋重量 (%)

	ヒト	サル (ヒヒ)	チンパンジー
腓腹筋	4.26	4.38	3.61
ヒラメ筋	6.78	2.15	3.18
足底筋	0.11	0.85	0.11

表 2 足底筋と下腿三頭筋における相対重量 (%)

	ヒト	サル (ヒヒ)	チンパンジー
腓腹筋	39.5	62.4	52.3
ヒラメ筋	59.6	28.1	46.1
足底筋	0.9	9.5	1.6

表 3 相対横断面積 (%)

	ヒト	サル (ヒヒ)
腓腹筋	42.7	67.6
ヒラメ筋	54.5	24
足底筋	2.7	8.5

表 4 相対筋線維総数 (%)

	ヒト	サル (ヒヒ)
腓腹筋	65.9	62.2
ヒラメ筋	27.6	29.9
足底筋	6.5	8

表 5 筋線維径 (μm^2)

	ヒト	サル (ヒヒ)
腓腹筋	971.1	1362.5
ヒラメ筋	2669.9	1104.9
足底筋	614.3	1293.6

表 6 筋腹断面の筋紡錘数 (1 mm² 中の数)

	ヒト	サル (ヒヒ)
腓腹筋外側頭	7 (0.09)	1 (0.03)
足底筋	4 (0.01)	3 (0.02)

率（表3）はサルが8.5%、ヒトが2.7%、筋線維総数（表4）はそれぞれ8.0%と6.5%で、相対的にヒトがサルに比べ小であった。筋線維径（表5）では、ヒトはヒラメ筋＞腓腹筋＞足底筋の順で、サルでは下腿三頭筋と足底筋の間に大きな差はみられなかった。筋線維構成でもヒトの足底筋は相対的に小、サルは大であった。

筋線維構成を計測した筋腹横断面における筋紡錘の数を計測し、1 mm²中の筋紡錘数を算出した（表6）。その結果、ヒトは足底筋7個（0.09 / mm²）、腓腹筋外側頭4個（0.01）、サル足底筋1個（0.03）、腓腹筋外側頭3個（0.02）で、1個体1断面だけの計測結果ではあるがヒトの足底筋に筋紡錘が多くみられた。

筋形態、筋重量、筋線維構成からみると、ヒトの足底筋は下肢筋の中で最小である。ヒトの足底筋は欠損することもある。一方、サルでは足底筋はヒトに比べ相対的に大きな筋である。ヒトの足底筋はその小さな形態から歩行などに対する大きな力は発揮できないであろう。対してサルの足底筋は下肢の運動に力を発揮できると考えられる。小さなヒトの足底筋は運動における駆動筋よりは、固有知覚受容器として下腿三頭筋の動きを調節する「縁の下の力持ち」の働きが考えられるが、今後のさらなる研究が必要である。

引用文献

- 石田英実 1972: 相対重量からみた類人猿の下肢筋構成について。人類誌 80: 125-142.
- Ito J 1996: Morphological analysis of the human lower extremity based on the relative muscle weight. *Okajimas Folia Anat Jpn* 73: 247-252.
- Ito J, Shiraishi N, Umino M, Kimura T, Akita H 2000: Morphological evaluation of the baboon hind limb muscles based on relative weight. *Okajimas Folia Anat Jpn* 77: 161-166.
- Ito J, Moriyama H, Inokuchi S, Goto N 2003: Human lower limb muscles: an evaluation of weight and fiber size. *Okajimas Folia Anat Jpn* 80: 49-57.
- 片岡洵子 1987: ヒトとサルの下腿三頭筋および足底筋における筋構築の比較研究。昭和医会誌 47: 851-861.
- Peck D, Buxton DF, Nitz A 1984: A comparison of spindle concentrations in large and small muscles acting in parallel combinations. *J Morph* 180: 243-252.

生理的筋断面積からみた肩関節に関与する小型筋 —小円筋について—

佐賀大学医学部生体構造機能学講座
菊池泰弘

はじめに

肩関節周囲の筋には、三角筋や大円筋、そして回旋筋腱板である棘上筋、棘下筋、肩甲下筋、小円筋など

があり、肩関節の動作や安定性に深く関わっていると考えられる。霊長類と非霊長類哺乳類において、それらの筋の起始停止にそれぞれ多少の差はあるものの、骨に対する筋の走行と骨の筋付着部位を観察すると、おおよそではあるが種を超えた相同な機能が想像できる（Swindler & Wood, 1973 ; Clement, 1985 ; Hudson *et al.*, 2011）。小円筋もその例外に漏れず、肩関節の動作や安定性をサポートするもののひとつである。ただ、筋の大きさからするとその貢献度は小さいと考えられ、また、起始停止が類似している筋との機能的な相違は不明である。

小円筋の起始は肩甲骨後面の外側縁部上半、停止は大結節後縁下部および大結節稜上端で、これは棘下筋の下位（尾側）筋束と非常に類似している（Swindler & Wood, 1973 ; Clement, 1985 ; Hudson *et al.*, 2011）。ところが神経支配は、棘下筋を支配する肩甲上神経ではなく、三角筋と同じ腋窩神経支配であることから、三角筋背部筋束との機能的な相同性も否めない（Clement, 1985）。一方で、筋力や筋の収縮能（筋の短縮性・伸長性）としての指標値である生理的筋断面積「Physiological Cross-Sectional Area = (筋重量 × Cos 筋線維角) / (筋密度 × 筋線維長)、以下 PCSA」を扱った先行研究では、単独で小円筋を考察した研究は皆無と言って過言ではない（Thorpe *et al.*, 1999 ; Cheng & Scott, 2000 ; Carlson, 2006 ; Oishi *et al.*, 2009 ; Myatt *et al.*, 2011）。つまり、肩関節の運動における「外旋筋」として他の筋とまとめて扱っていたり（Michilsens *et al.*, 2009）、機能的に棘下筋と相似なものとして考察したりする程度に留まっている（Larson, 2015）。本研究では、PCSA とそれに関連した計測値から小円筋の特徴を明らかにした。

資料と方法

4種の類人猿【ゴリラ（*Gorilla* sp.）1側－Kikuchi & Kuraoka, 2014；チンパンジー（*Pan troglodytes*）8側－Thorpe *et al.*, 1999 ; Carlson, 2006 ; Oishi *et al.*, 2009 ; Kikuchi *et al.*, 2012；オランウータン（*Pongo* sp.）3側－Oishi *et al.*, 2009；テナガザル（*Hylobates* sp., *Symphalangus syndactylus*）7側－Michilsens *et al.*, 2009 ; Kikuchi *et al.*, 2012】、7種のサル類（旧世界ザル5種・各1側、新世界ザル2種・各1側－Kikuchi *et al.*, 2012）、そして非霊長類哺乳類【チーター（*Acinonyx jubatus*）1側－Hudson *et al.*, 2011；イヌ5側－Shahar & Milgram, 2005 ; Hudson *et al.*, 2011】の3グループを対象として、肩関節周囲の筋である上記6筋についてPCSAと筋線維長を求めた。

次に、上肢に関わる筋の総筋重量（大胸筋、前鋸筋、広背筋、菱形筋、肩甲挙筋、手内筋を除く）を用いて、PCSAはその2/3乗で、筋線維長はその1/3乗で除算す

ることによってサイズファクターを除去し、自然対数に変換した後、この2変量の散布図を作成した。このグラフは、PCSAが大きければ筋力が大きく、筋線維長が長ければ筋収縮能が高いと解釈できる。類人猿、サル類、非霊長類哺乳類の3つのグループ間で比較し、それぞれの筋で共通する特徴と共通しない特徴を見出し、他5筋との比較から小円筋を評価した。

結果 (図3)

1. 3つのグループにおけるいずれの筋においても、PCSAと筋線維長がおおよそ反比例していた。2. 筋線維長に関して、霊長類と非霊長類哺乳類を比較すると、霊長類のほうが長いのは肩甲下筋と小円筋、やや長いのは三角筋と棘下筋、そして霊長類のほうが短い傾向を示したのは大円筋と棘上筋であった。3. 霊長類と非霊長類がほぼ直線上に並んでいるものは肩甲下筋で、大円筋も分散が大きいものの直線に並んでいた。逆に、直線的でないものでは、棘上筋や棘下筋であった。4.

サル類と非霊長類哺乳類が直線上に並んでいた一方、類人猿だけ異なる直線上に位置した筋は三角筋で、小円筋もやや同様の傾向を示した。

考察

結果1より、小円筋は他の筋と比較すると筋の大きさが小さいため、貢献度は少ないが他の肩関節筋と同様に肩関節の動作や安定性に寄与していると考えられる。結果2より、小円筋は肩甲下筋と同様に、霊長類が非霊長類哺乳類よりも筋線維長が長く、非霊長類よりも自由度の高い霊長類の肩関節において、筋収縮能を高めている可能性が示された。結果3と4より、サル類に比べ肩関節の自由度がさらに高い類人猿においては、小円筋は三角筋と同様の傾向を示し、その機能的要求がサル類や非霊長類哺乳類とは異なる可能性が示唆された。

謝辞

本自由集会に誘って頂きましたこと、熊倉博雄氏に心より感謝申し上げます。生前の熊倉氏には筋の研究についてさまざまな御助言を頂き、またシンポジウムには頻繁に誘って頂き大変お世話になりました。一年を通して解剖学会、人類学会、そして霊長類学会と必ず顔を合わせる方は唯一、熊倉氏のみであったかもしれません。ご逝去されたことが本当に残念でなりません。熊倉氏に尊敬と感謝の意を捧げるとともに、謹んでご冥福をお祈り申し上げます。

引用文献

- Carlson KJ 2006: Muscle architecture of the common chimpanzee (*Pan troglodytes*): perspectives for investigating chimpanzee behavior. *Primates* 47: 218-229.
- Cheng EJ, Scott SH 2000: Morphometry of *Macaca mulatta* forelimb. I. Shoulder and elbow muscles and segment inertial parameters. *J Morphol* 245: 206-224.
- Clement CD 1985: 6. Muscles and Fasciae: Muscles and Fasciae of upper limb: Muscles of the forearm. In: Clement CD (ed.) *Gray's Anatomy*, 30th ed. Lea and Febiger, Philadelphia, pp 529-541
- Hudson PE, Corr SA, Payne-Davis RC, Clancy SN, Lane E, Wilson AM 2011: Functional anatomy of the cheetah (*Acinonyx jubatus*) forelimb. *J Anat* 218: 375-385.
- Kikuchi Y, Takemoto H, Kuraoka A 2012: Relationship between humeral geometry and shoulder muscle power among suspensory, knuckle-walking, and digitigrade/palmigrade quadrupedal primates. *J Anat* 220: 29-41.
- Kikuchi Y, Kuraoka A 2014: Differences in muscle dimensional parameters between non-formalin-fixed (freeze-thawed) and formalin-fixed specimen in Gorilla (*Gorilla gorilla*). *Mamm Study* 39: 65-72.
- Larson SG 2015: Rotator cuff muscle size and the interrelation of scapular shape in primates. *J Hum Evol* 80: 96-106.

図3 肩関節周囲の6筋における標準化した筋線維長 (cm) と標準化した PCSA (cm²) の散布図 (自然対数に変換)

- Michilsens F, Vereecke EE, D'Août K, Aerts, P 2009: Functional anatomy of the gibbon forelimb: adaptation to a brachiating lifestyle. *J Anat* 215: 335-354.
- Myatt JP 2011: Applying an ecomorphological framework to the study of orangutan positional behavior and the morphological variation within non-human apes. Thesis, The University of Birmingham.
- Oishi M, Ogihara N, Endo H, Ichihara N, Asari M 2009: Dimensions of forelimb muscles in orangutans and chimpanzees. *J Anat* 215: 373-382.
- Shahar R, Milgram J 2005: Morphometric and anatomic study of the forelimb of the dog. *J morphol.* 263: 107-117.
- Swindler DR and Wood CD, 1973: Part 3: Superior member. In: *An atlas of primate gross anatomy* (Swindler DR, Wood CD, eds.). Robert E. Krieger Publishing Company, Malabar, pp 121-163.
- Thorpe SK, Crompton RH, Günther MM, Ker RF, McNeill AR 1999: Dimensions and moment arms of the hind- and forelimb muscles of common chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am J Phys Anthropol* 110: 179-199.

小円筋は役立たずか？－関節機構学的検討－

東京都老人総合研究所

藤野 健

はじめに

3億年前に出現した哺乳類様爬虫類の祖先型から現生哺乳類に至るまで、肩帯の構成要素はその数を減らす方向に進化を遂げた。カモノハシ (*Ornithorhynchus anatinus*) とハリモグラ (*Tachyglossus aculeatus*) を含む単孔類 (原獣亜綱) では Howell (1937) の指摘を待つ迄も無く爬虫類の特徴をまだ色濃く遺すが、有袋類 (後獣下綱) 以降は肩帯の要素が肩甲骨と鎖骨の2つに集約されると共に肩関節も ball & socket joint 化し、更に有胎盤類 (真獣下綱) の一部は無鎖骨動物となり、また類人猿やヒトでは扁平化した胸郭の背側に肩甲骨が移動するなどの著しい改変を受ける。これは上腕骨へのメカニカルな機能的要請に第一義的に呼応する改変と考えられるが、それに伴い、胸郭－肩帯－上腕骨を繋ぐ筋群の空間的配置や線維構築も大きく変化している。特に有袋類以降では、肩帯並びに肩関節が筋優位の関節機構システム－肩甲骨は筋の海に浮かぶとしばしば表現される一であるので、「肩」は筋の進化 (筋束の分離独立・移動・消退) の問題を探るには好適な部位と思われる。この様な背景の下、肩関節周りの筋の中で重さも PCSA も小さな小円筋に注目し、本稿ではその存在意義を1つの関節機構学的手法を用いて読み解いていく。

進化・系統・線維構築

小円筋は同じ腋窩神経の枝を受けるゆえ系統発生的に三角筋群に近く、また棘三角筋の深層中央の線維束が

分離し方向転換して配置したものと見做せられ、線維構築的にも三角筋との空間的連続性を認め得る。この「第4の三角筋」パートとも呼べる小円筋は、有袋類以降では小筋束として明確に独立しほぼ定常的に観察される。この点で下等霊長類では観察されるが高等霊長類では見られない小さな筋、例えば中間及び深烏口腕筋、外側肘筋などとは性質を異にするだろう。内部線維構築は、棘下筋がリボン様の中心腱に線維が矢羽根状に配列するのに対し、小円筋線維は浅深方向から内部腱に向かい、外見的には筋の長手方向に配列する。

棘下筋との機能的違い

成書を紐解いても、小円筋機能に関する記述は限定され、棘下筋を補助するとされる。もし棘下筋と変わらぬ機能なら、棘下筋自体が肥大すれば良いが、「肩関節可動域の増大に伴い棘下窩の幅の拡大と共に棘下筋がヒト化に向けて進化的に漸増する」(Inman *et al.*, 1944) も、小円筋は変わらず存在し続ける。従って「添え物」とは違う独立した存在理由を持つ様に見える。実際、上記の様に2筋は線維構築も支配神経も異なり、また以下の様に関節機構学的に詳細な解析を行うと明確な差が現れる。

関節機構の理論

肩甲骨＋鎖骨の機能的ベースに対して上腕骨を操作する肩の筋群について、その機能を長骨としての上腕骨の遠位端を空間的に動かす能力 (大円航路能)、並びに遠位端は動かさずに機能的長軸周囲に回旋させる能力 (回旋能) に分けて解析する。尚、用いる理論とデータは藤野 (1996) に拠る。ここに、ニホンザル固定標本から筋を除去し、肩甲骨＋前肢骨＋靱帯・関節包の湿性模型を作製し、3D座標計測装置内にて関節を動かし、骨頭の回転中心点 C と滑車の中心軸中心点 Tc を得る。これを元に上腕骨を球体の骨頭＋円筒形の骨幹＋円筒形の滑車に近似し、球面の一部と見做した肩関節窩に関節すると想定する。次いで肩甲骨並びに上腕骨上の各筋の起始 O と停止 I 位置を記録する。上腕骨の機能軸 Ax に対する線分 CI の角度を $\angle \varepsilon$ 、また Ax と平面 COI との角度を $\angle \delta$ と置くと、 $0^\circ \leq \angle \delta \leq \angle \varepsilon \leq \angle R$ がコンスタントに成立する。ここに $\sin \delta \leq \sin \varepsilon$ 、また $\cos \delta \geq \cos \varepsilon$ であるから、Nr を回旋成分、Nc を Tc を動かす大円航路成分と置けば、 $\angle \varepsilon$ は |Nr| の取り得る理論的最大値 $\max |Nr|$ を、また |Nc| の取り得る理論的最小値 $\min |Nc|$ を規定する角度である。一方 $\angle \delta$ は肢位に応じて変動する値で、与えられた実際の肢位に於いて産生される Nr, Nc を定める。

関節機構の実際

$\angle \varepsilon$ と、肩甲棘に Ax を直角に配した肢位での $\angle \delta$ 、その時の Nr, Nc の値は、棘上筋 (51.2, 26.3 度, 0.44, 0.89), 棘下筋 (81.5, 74.9 度, 0.97, 0.26), 肩甲下筋 (83.9, 76.8 度, 0.97, 0.23), 棘三角筋 (17.0, 6.1 度, 0.11, 0.99), 肩峰三角筋 (19.8, 12.7 度, 0.22, 0.98), 鎖骨三角筋 (27.4, 以下鎖骨が変動する為計算除外), 小円筋 (52.0, 36.2 度, 0.50, 0.87), 大円筋 (18.6, 7.2 度, 0.13, 0.99) と得られた。即ち三角筋群と大円筋が大円航路筋の、棘下筋と肩甲下筋は回旋筋の主たる機能を持ち明瞭に二分するが、棘上筋と小円筋は中間的性格を持つ筋に分類される。関節機構学的には肩甲下筋、棘下筋、棘上筋と小円筋は肢位に応じ筋作用の比を変動させ得るが、前3者の作用中心線は骨頭を取り巻く様に配置し、拮抗筋との作用で肩関節脱臼防止に常に与る事は明白である。多様な対肩带上腕骨操作と肩関節固定は、PCSA の大きな、明確な2つの機能的分化を示す筋群並びに棘上筋との合成運動として実際遂行されるだろうが、小さな小円筋は肢位に応じ2つの機能間を揺れ動き、作用中心線は関節窩の下縁から離れ関節固定作用は弱い。

考察 1

仮に小円筋の PCSA が大きく、無視し得ない張力を産生するなら、その上腕骨下降成分は肩峰三角筋や棘上筋に抛り、また外旋成分は肩甲下筋等で拮抗され得る。しかしながら肢位に応じて刻々とその成分比を変動させるので、円滑な肢位操作に際しては複数拮抗筋の張力産生を細かく変える必要が生じてしまう。これは上腕骨制御をより複雑化させる要因にはなり得るが、それを有利に導くものでは無かろう。斯くして張力産生に基づく上腕骨への連続的な操作能から見ると、小円筋は機能的役割が明確でなくまた実際に力もない、即ち「役立たず」な存在と結論される。

考察 2

機能的意義を持つ故の形態存在との考えに立てば、小筋が「淘汰」を受けずに定常筋として生き残るには、その張力産生が小さくとも例えば特定肢位にて pinpoint 的に骨操作を方向付ける＜決め手＞として働く、或いは張力産生以外の何らかの役目を果たすなどが考えられる。小円筋は単独では外旋＋下降の合力として上腕骨遠位端が小円航路に沿う様な運動を行い得るが、この動きを通じて PCSA の大きな筋が効率よく発動出来る様に肢位を最短経路で調整する役目を持つかもしれない。今後の課題だが、実際どの様な肢位と運動局面にて小円筋が機能するのかの詳細な解析が必要である。

また張力産生装置以外の役割としては、日暮らの「小さいが筋紡錘密度の高い小円筋が筋感覚器として働く」との、論文を元にした本集会での主張も興味深い (Higurashi *et al.*, 2006)。

おわりに

speculation である事をご諒解の上、以下目通し戴きたい。一さて、有胎盤類を有袋類に比較すると、大きな違いは生殖器系と中枢神経系の改良だろう。例えば脳ではサイズ拡大に加え、左右半球を連絡する脳梁が出現する。これがロコモーションを含めた身体運動に左右協調の面で本質的な差を生んだ可能性がある。有袋類は有胎盤類に大方匹敵する著しい適応放散を遂げたが、樹上三次元空間を敏捷にまた高度な巧緻性で動き回る霊長類に相当する動物群が見当たらない。もし運動センサーとして機能する筋感覚器が哺乳類様爬虫類から哺乳類化する過程で機能性を高めたのであれば、有胎盤類で更に改良が加えられた可能性はある。この事が一小円筋はその様な性質の筋のひとつか？一中枢神経系の改良と相まり、有袋類を駆逐し同一ニッチに入れ替わった有胎盤類に、我々ヒトを含む霊長類なる新奇な仲間を誕生させ得た根源的な理由かも知れない。今夏急逝された熊倉博雄先生のご冥福をお祈りしつつ、斯かる視点、即ち運動制御の面からも筋系の進化・機能形態が更に解明されればと願う。

引用文献

- 藤野 健 1996: ニホンザルの肩の筋の三次元的配置：静力学及び理論的解析。霊長類研究 12: 113-131.
- Higurashi Y, Taniguchi Y, Kumakura H 2006: Density of muscle spindles in prosimian shoulder muscles reflects locomotor adaptation. Cells Tissues Organs 184: 96-101.
- Howell AB 1937: Morphogenesis of the shoulder architecture. Part VI. Therian Mammalia. The Quarterly Review of Biology 12: 440-463.
- Inman VT, Saunders FRCS, Abbott LC 1944: Observations on the function of the shoulder joint. The Journal of Bone and Joint Surgery 26-A: 1-30.