

ワニ類のハイウォークにおける膝関節ロック機構と後肢内協調による立脚姿勢維持のメカニズム

—筋骨格系の形態と機能に基づく恐竜類の自然な歩行の復元をめざして—

伊東和輝^{*1}，檜田紗耶香^{*2}，出射潤也^{*3}，衣笠哲也^{*3}

奥田ゆう^{*4}，千葉謙太郎^{*5}，大須賀公一^{*1}

*1大阪大学大学院工学研究科機械工学専攻

*2岡山理科大学大学院工学研究科機械システム工学専攻

*3岡山理科大学工学部機械システム工学科

*4岡山理科大学恐竜学博物館

*5岡山理科大学生物地球学科生物地球学部

1. 諸言

恐竜類の四肢を構成する筋骨格系に基づいて歩行を復元する試みが行われている。例えば、*Argentinosaurus huinculensis*の四肢の代表的な筋肉を復元した筋骨格モデルに対し機械学習により代謝コストが最小になるよう神経振動子の発火タイミングを最適化して歩行を再現したSellersらの研究¹⁾や、*Coelophysis*の後肢の筋肉を詳細に再現し、筋肉や骨格の強度に基づき地面反力が最大となるように筋力を最適化することで筋肉の役割を明らかにしたBishopらの研究²⁾などがある。脊椎動物の身体は多くの骨や筋肉などから成る超多自由度系であるため、筋骨格系の各要素を再構成しロコモーションを再現することは挑戦的な課題である。従来研究では筋活動を最適化問題として再現しているが、歩容が不自然であったり筋活動のみに注目し歩行を再現するものではない。

一方、馬など蹄行性哺乳類の多くの肢は、筋肉や腱の巧みな配置によって地面反力を受けると関節を受動的に拘束させ、平行リンクを構成することで関節だけでなく筋肉の自由度を大幅に低減する仕組み(Reciprocal apparatus)や地面反力によって関節をロックする仕組み(Stay apparatus)をもつ³⁾。このような骨格や筋肉、腱によって生み出される機械的な連動は筋骨格系がもつ歩行軌道を生成するための本質的な機能である。恐竜類の筋骨格系において、馬のように完成された連動メカニズムの存在可能性は低い、部分的には機械的な連動が可能であったと考えるのが自然である。このような骨格や筋肉、腱などが持つ力学的な作用を明らかにすることは恐竜類の自然な歩行の復元につながる。しかしながら、恐竜類の筋肉や腱などの軟組織の多くは失われているため、筋骨格系としてどのような相互作用を伴うのか観察に基づいて理解することは困難である。

そこで本研究の目的は、筋骨格系の形態と機能に基づく恐竜類の自然な歩行の復元の足がかりとして、現生する恐竜類の近縁種であるワニ類を解剖し、ワニ類のハイウォークが筋骨格系の各要素の力学的な相互作用に基づいてどのように実現するのかを明らかにすることである。本稿では、解剖により明らかとなったワニ類のハイウォーク時における後肢の膝関節ロック機構と後肢内協調により立脚姿勢を維持する仕組みを明らかにするとともに、物理モデルをもちいてその運動を再現したことについて報告する。

2. イリエワニ後肢の解剖と後肢内協調メカニズム

ワニ類の筋肉の配置や機能に関する解剖学的知見はいくつか報告^{4,5)}されているが、各筋肉が骨格を伴って地面と相互作用することでどのような力学的な機能を生み出すかは十分に知られていない。ワニ類の後肢筋骨格系が機械的に連動することで自動的に歩行軌道を生成可能かどうか明らかにするためには、筋骨格系の力学的作用を考慮した解剖学的知見を得る必要がある。そこで、イリエワニ(メス、体長2.775[m]、体重106.3[kg])を解剖し、力の作用点である筋肉や靭帯の起始停止位置を詳細に観察するとともに、各筋肉や腱に張力を与えることで脚姿勢がどのように変化するかを確認した。

まず、ワニ類の後肢筋骨格系が接地した状態で長尾大腿筋を収縮させると複数の関節が受動的に拘束されることによって立脚姿勢が維持されるメカニズムについて説明する。図1Aに立脚姿勢維持の機能に関わる主

要な骨格と筋肉、腱の配置，図2に筋肉や腱に作用する張力と各関節に作用する力のモーメントを示す．本研究では受動的後肢内協調を考察するために，長尾大腿筋(CFL)を除く筋肉と腱は自然長（伸びた状態）を維持し，バネダンパのような受動要素として動作するものと仮定する．CFLの腱(CFLT)は主要な停止位置である第4趾の手前で分岐し，腓腹筋(GE)の起始位置である大腿骨遠位端外側頭の付近でこれとY字を成すように結合する(図1B)．つまり，CFLTは大腿骨遠位端外側頭へ補助的に停止すると捉えることもできる．一方，GEは踵骨隆起上部を經由して浅短趾屈筋腱膜に停止する．CFLが収縮すると第4趾を後方に向かわせる張力を発生し股関節を伸展させる．これと同時に，分岐したCFLTに沿ってY字分岐点上斜め後方の張力を発生させる(図2中央緑矢印)．このとき，足部が路面に接し体重を支持すると背屈し，GEに受動的な張力が発生するため，Y字分岐点にはGEに沿った下斜め後方の張力も発生する(紫矢印)．この2つの張力が同時に発生することによってGEの起始である大腿骨遠位端外側頭が後方に引っ張られ(黄土矢印)，膝が伸展する方向へのモーメントが作用することでロックされる．これがハイウォーク時の立脚姿勢維持に寄与しているものと考えられる．つまり，CFLを収縮させると膝が伸展姿勢でロックされ（立脚姿勢を維持し），同時に股関節が伸展することで推進力が発生することになる．

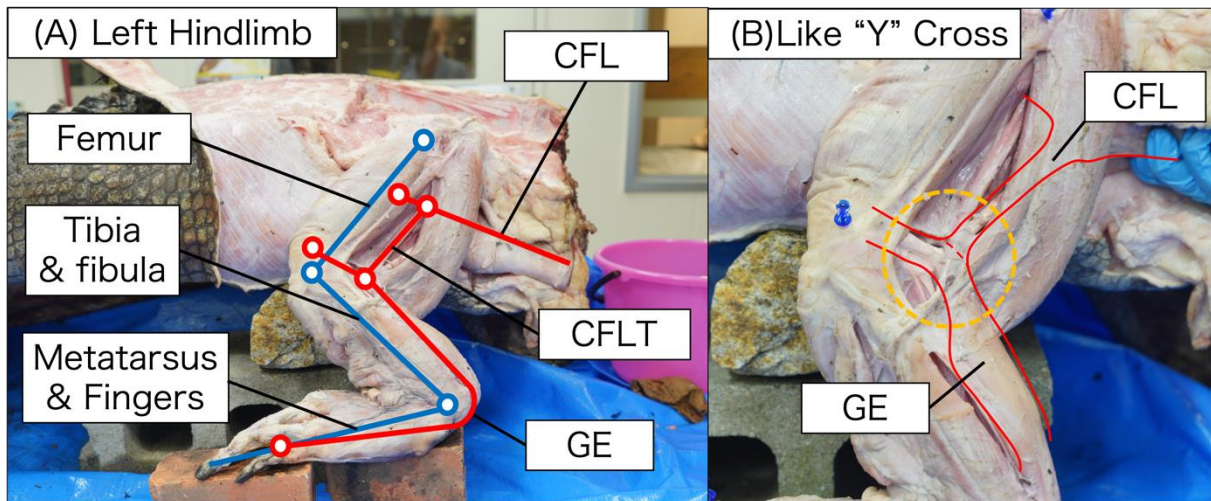


図1 後肢内協調に関わる主要な筋骨格系の構成要素と，長尾大腿筋と腓腹筋外側頭のY字交点
 CFL：長尾大腿筋(Caudofemoralis longus), CFLT：長尾大腿筋から分岐した腱(Caudofemoralis longus tendon),
 GE：腓腹筋外側頭(Gastrocnemius externus)

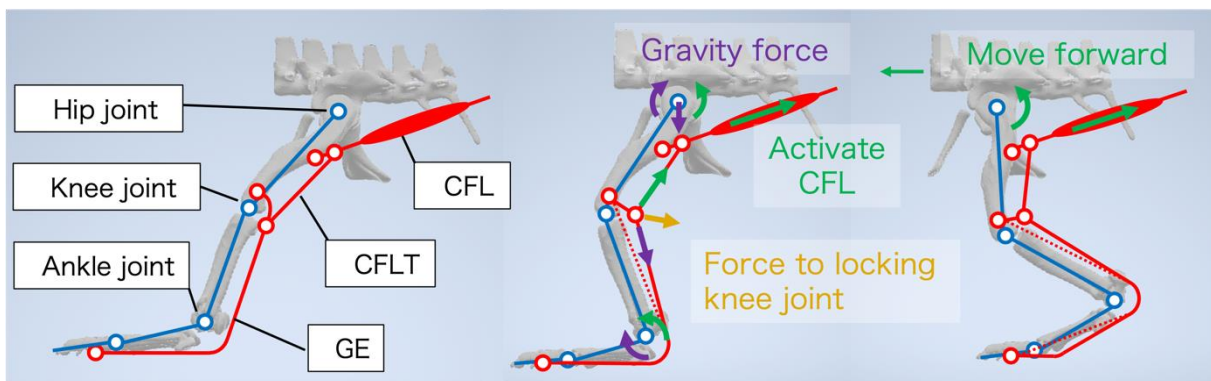


図2 膝関節ロック機構と関節内協調による立脚姿勢維持のメカニズム

3. 物理モデルによるワニ類の後肢筋骨格系がもつ立脚姿勢維持メカニズムの再現

イリエワニの解剖によって示唆されたハイウォーク時の後肢立脚姿勢維持メカニズムが実現可能かを検証するために，後肢筋骨格系の物理モデル（ロボット）を作成した(図3A)．ロボットの骨格は解剖を行なったイ

リエワニをCTスキャンすることで取得した3次元骨格データを用いている。また、各筋肉や腱は、高耐荷重かつ耐摩擦性に優れたナイロンロープ（直径3 mm）で再現し、CFLの収縮力はサーボモータ(DSSERVO RDS5160)によってロープを尻尾側に引くことで実現した。各要素(図3B)の長さを表1に示す。CFLから分岐した腱とGE起始までの長さは下腿を一直線に伸ばすことができる最短の長さに調整した。ワニ類後肢の膝および足関節は内外転や長軸回転の自由度を持つが、ハイウォークの姿勢に限定するために全ての関節は矢状面内における回転の1自由度に拘束している。各関節とサーボモータの可動域を図3Cに示す。また、右後肢における立脚動作を検証するため、転倒を防ぐ直動ガイド機構により鉛直方向のみの移動に拘束している。ロボットの総質量は鉛直方向へ拘束するガイドを除いて1.9 kgとなった。

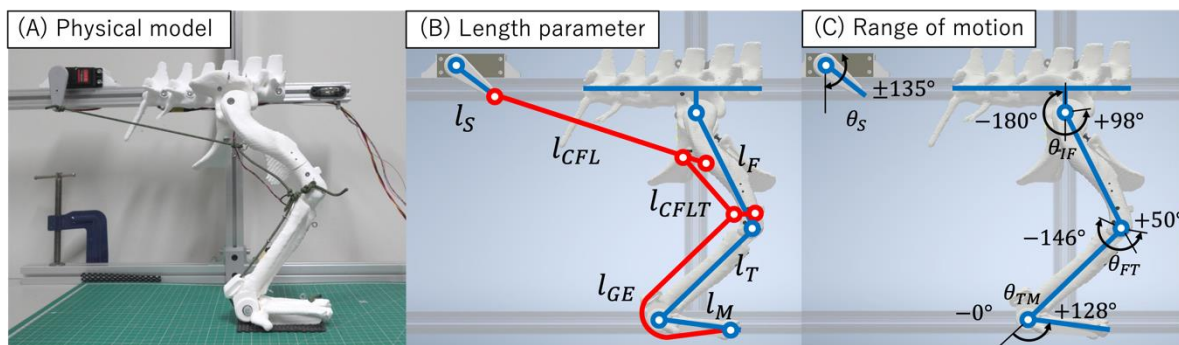


図3 物理モデルとリンクモデル，各関節可の動域

表1 物理モデルの各要素の長さ

| Parts | Femur | Tibia & Fibula | Metatarsus | CFL | CFLT | GE | Servo arm |
|------------|-------|----------------|------------|-----------|------------|----------|-----------|
| | l_F | l_T | l_M | l_{CFL} | l_{CFLT} | l_{GE} | l_S |
| Length [m] | 0.155 | 0.151 | 0.106 | 0.300 | 0.010 | 0.310 | 0.050 |

CFLの収縮によって立脚姿勢を維持することができるかこのロボットを用いて検証した。図4は、CFLの張力の有無に対する姿勢の変化を比較したものである。CFLの収縮前は股関節と膝関節が屈曲し仙骨が下がっている状態であるが、収縮によって股関節と膝関節が伸展することで仙骨が上昇するとともに立脚姿勢へ移行し、その状態を維持していることがわかる。この時、体重計は1.920 kgfとなったことから自重を支持することができる。

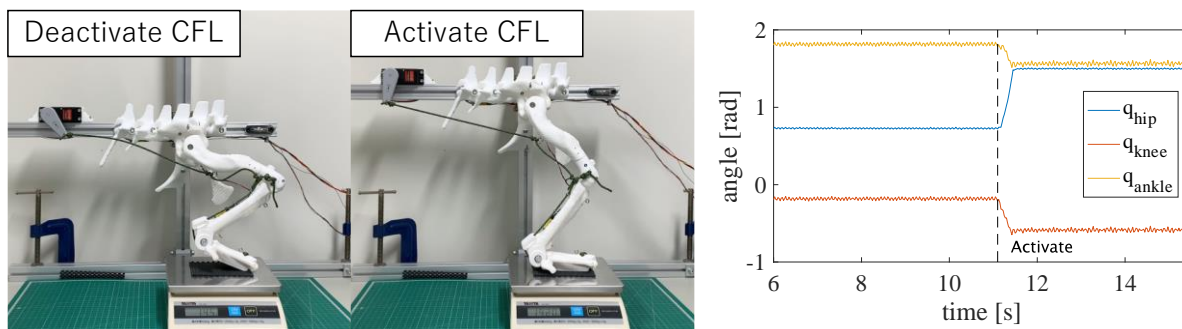


図4 サーボモータによるCFLの収縮再現と骨格姿勢の変化

さらに、図5は立脚姿勢を維持しながら、CFLを収縮を連続的に強めたときの骨格姿勢の変化を示したものである。CFLを収縮させるだけで3つの関節を拘束しながら膝関節が座屈することなく立脚姿勢を維持できていることがわかる。

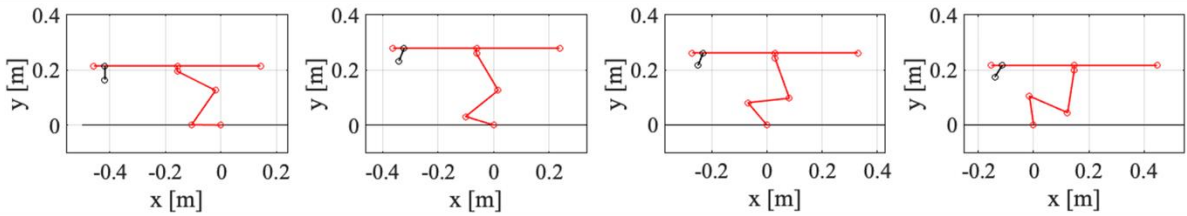
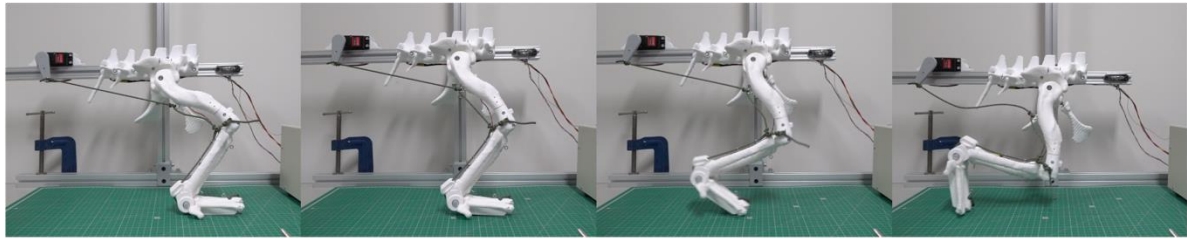


図5 立脚姿勢を維持した状態で肢全体を屈曲させる様子

4. 結言

本報告では、筋骨格系の形態と機能に基づいて恐竜類の自然な歩行を復元する足がかりとして、恐竜類の近縁種であるワニ類の後肢筋骨格系が機械的に連動することで自動的に歩行軌道を生成する機能を有するかを解剖により調査した。その結果、ワニ類は筋骨格系と地面との相互作用により実現される後肢の膝関節ロック機構と後肢内協調によりハイウォーク時の立脚姿勢を維持する機能をもつことが示唆された。さらに、ワニ類後肢の筋骨格系を構成論的に再現したロボットを作成し、示唆された立脚姿勢維持のメカニズムが実現可能であることを示した。

参考文献

- 1) Sellers WI, et al.: March of the Titans: The Locomotor Capabilities of Sauropod Dinosaurs. PLOS ONE 8(10): e78733.
- 2) Bishop, P., et al.: How to build a dinosaur: Musculoskeletal modelling and simulation of locomotor biomechanics in extinct animals, Paleobiology, 47(1), 1-38.
- 3) Hildebrand, Milton: The Mechanics of Horse Legs, American Scientist, vol. 75 (1987) no. 6, pp. 594–601.
- 4) Vivian Allen, et al.: Comparative architectural properties of limb muscles in Crocodylidae and Alligatoridae and their relevance to divergent use of asymmetrical gaits in extant Crocodylia, Journal of Anatomy, Vol.227, No.6 (2015), pp. 790–790.
- 5) 鈴木大輔, 他: ワニの筋学-古脊椎動物学者に必要な解剖- : (III). 腰帯・後肢, 化石, Vol.90 (2011), pp. 37–60.