

# チーターとアフリカゾウの骨格筋筋繊維の分布

灰谷 慈

## 目次

要旨	3
諸言	5
チーターの骨格筋繊維の分布	8
アフリカゾウの骨格筋繊維の分布	17
まとめ	25
謝辞	28
参考文献	29
図および表	37

## 要旨

哺乳類は、地球上のあらゆる棲息環境に適応する過程で、**Locomotion** の多様性を獲得した脊椎動物である。**Locomotion** とは、動物が自らの骨格筋の活動によって移動することである。**Locomotion** を達成するためには、推進力を生みだしつつ、安定的に体を支えることを同時に行わなければならない。地上最速のチーターと、地上最大のアフリカゾウは、同じ重力場で両極端な **locomotion** の進化を遂げた哺乳類である。**Locomotion** を理解する上で、骨格筋の性質を明らかにする事は必須である。哺乳類の骨格筋は、細胞レベルで大きく2種類に分けられ、ミトコンドリアに富んで酸素を利用した持続的な収縮の可能な遅筋繊維 (Type I、赤筋) と、ミトコンドリアは比較的少なくピルビン酸による瞬発的な収縮をする速筋繊維 (Type II、白筋) である。Type II 繊維にはサブタイプがあり、Type II a、II x、II b が知られている。筋繊維の集合体である骨格筋は、それぞれが異なるタイプの含有率をもち、その筋の性質を決定している。また、筋繊維の断面積は、張力を決定する。今回我々は、チーターとアフリカゾウの全身の骨格筋の性質を、肉眼的解剖および組織化学的な筋繊維の調査委により明らかにした。その結果、チーターは収縮速度が最も大きな Type II x の割合が多く、走行時に歩幅を最大限に延長するための筋の機能が示唆された。アフリカゾウでは、全身の筋において圧倒的に Type I 繊維が多く存在し、さらに最も収縮速度が速い筋繊維は Type II a と Type II x のハイブリッドタイプであり (Type II ·h 繊維)、遅筋繊維

が体重支持の機能を果たしていることが示唆された。



## 諸言

哺乳類は、あらゆる棲息環境に適応して行く中で locomotion の多様性を獲得した脊椎動物である。locomotion とは、歩く、走る、泳ぐ、這うなど、動物が自らの骨格筋の活動によって移動することである。それぞれの動物に特徴的な locomotion の能力を理解することによって、哺乳類の進化を理解することが、我々の研究チームのテーマである。

哺乳類の locomotion を理解するためには、あらゆる手段が必要となってくる。運動の設計図と言えるからだのデザインは、力の発生装置となる筋骨格系の性質だけでなく、その動物の代謝や重心の位置を決定する内臓諸臓器を含めるシステム全体で考察する必要がある。そして、体を実際に動かす筋とそれらを支配する神経の機能を理解しなくてはならない。

あらゆる哺乳類の locomotion の能力を同じ指標で比較する事は非常に難しい問題である。

しかし、細胞レベルで考えると、すべての哺乳類がたった2から4数種類の筋繊維で構成された筋肉をもち、それぞれの筋、それぞれの動物種が特徴的な組成を持っている。

今回調査を行ったチーターとアフリカゾウは、哺乳類の locomotion を理解するのに最も重要な動物種である。チーターは、地上最速の哺乳類であり、アフリカゾウは地上最大の哺乳類である。どちらの動物も、重力に挑む進化を遂げ、頂点に達した動物である。最速のハンターであるチーターは、最も早く走れる体を持ち、地上最大の動物は、最も重い体重を支えることができる体を有する。この両者の骨格筋の組成を調査すると、各々の

locomotion の特徴を裏付ける結果が得られた。

骨格筋は多数の筋繊維(muscle fiber)の集合である。筋繊維の直径は数十 $\mu$ メートルであり、1個の筋繊維は1個の細胞である。ほとんどすべての哺乳類・鳥類・爬虫類の成獣の筋繊維は1個の運動神経によって支配される。哺乳類の骨格筋の筋繊維には大きく2種類あり、ミトコンドリアに富んで酸素を利用した持続的な収縮の可能な遅筋繊維 (Type I、赤筋) と、ミトコンドリアは比較的少なくピルビン酸による瞬発的な収縮をする速筋繊維 (Type II、白筋) に分けられる。速筋繊維は Type II a、Type II x、Type II b のサブタイプに細分される。さらに、Type I と Type II の中間の性質を有する筋繊維も存在し、中間筋と言われている。これらの筋繊維の分類は、ミオシン重鎖の myosin-ATPase 活性に違いによって分類される。(図1) ラットの骨格筋における myosin-ATPase 活性は、Type I < Type II a < Type II x < Type II b の順であり、筋繊維の収縮速度もこの順に早くなる傾向にある。また、同一の機械的な仕事を行う場合、速筋繊維の方が遅筋繊維に比べ、エネルギー効率が低いことも報告されている。このうち Type II b は、ラットやマウスなどの小型哺乳類に多くみられる筋繊維であるが、今回調査したチーター、イエネコ、イヌ、ゾウには認められない。

我々は今回の実験で、ミオシン重鎖 (Myosin heavy chain :MHC) II a および II x を特異的に反応する fast myosin、MHC - I に特異的に反応する BA - D58、MHC - II a に特異的に反応する SC-71 を用いてそれぞれの動物の筋繊維を抗体染色し、異なる3種類の筋繊維が区別された。チーター、ゾウともに、Type I 繊維と Type II a 繊維は共通して有しているが、

最も収縮速度が速い 3 つ目の筋繊維は異なるものであり、チーターでは Type II x、ゾウでは Type II a と Type II x のハイブリッドタイプである Type II - h が存在した。

一つの運動神経細胞とそれが支配する筋繊維は運動単位 (Motor Unit) と呼ばれ、運動神経細胞の性質は、筋を支配する運動単位の性質と精密に合致し、したがって筋自体の性質と合致する (Burke 1991)。そして、運動単位には、サイズ、興奮しやすさ、速度と力の変化への対応、持久力の違いが生じる。運動単位は S、FR、FI、FF の 4 つに分類される。筋繊維は、これに対し、Type I、II a、II x、II b がそれぞれ対応している。Henneman (1981) は異なるタイプの運動単位が筋全体の活動に応じて漸増する順番がある事を示した。運動単位の漸増は、運動のパフォーマンスに非常に重要である。ヒトと、いくつかの種類の実験動物や家畜において、筋繊維の構成が調査されており、(ラット : Ariano et al. 1973, Hintz et al. 1980, ネコ : Ariano et al. 1973, Reichmann and Pette 1982, イヌ : Tonilo et al. 2007, ウマ : van den Hoven et al. 1985, Kawai et al. 2009, ヒト : Johnson et al. 1973, Essen et al. 1975) それぞれの動物で筋繊維の分布に差が認められる。筋繊維の構成の差は、その動物の locomotion の特徴と関連性があると考えられる。動物の locomotion の研究における筋繊維の構成分布を調査する事は、非常に重要である。

## チーターの骨格筋繊維の分布

チーター (*Acinonyx jubatus*) は地上で最も優れたスプリンターである。(Alexander 2003)

チーターの最高時速は 29m/s に達する事が報告されている。(Sharp 1997) チーターの高

速走行は、主に stride length(歩幅)の増大によって達成される。(Alexander 2003) チータ

ーが stride length を延長させる事が出来るのは、四肢の関節の大きな可動域と、体幹のし

なやかさのためである。(Gambaryan, 1974, Hildebrand 1959, 1961) 運動は骨格筋の活動

によって達成される。チーターの走行時の運動を理解するためには、骨格筋の調査が必要

不可欠である。Hodson らはチーターの骨格筋を広く調査し、個々の筋の生理学的断面積

(Physiological cross-sectional area : PCSA) とモーメントアームを計測した結果、チー

ターが、筋のモーメントアームが増大するように作用しているという特殊な骨格に適応し

たことを示した。

PCSA は筋の容積を繊維束の長さで割って求めた。最大等尺性収縮力 (Fmax) は PCAS に

よって見積もられ、PCSA を求めることによって多くの骨格筋の Fmax のバランスを理

解することができる。(Wells 1965, Medler 2002)

## 材料と方法

筋のサンプルは秋吉台サファリランドで飼育されていた 2 頭のチーターから得られたものである。(オス、体重 35kg および 37 kg) どちらのチーターも、生前に大きな運動器系の疾患に罹患しておらず、直接の死因も運動器に関係がなかった。死後、4°Cで保管され、24 時間以内に 50 個の筋について採材をおこなった。さらに、比較対象として、ビーグル犬(メス、体重 7.5kg) とイエネコ(オス、体重 3.8kg) についても筋繊維の採材を実施した。ビーグル犬およびイエネコは実験動物であり、健康状態は良好で、運動器に疾患は無かった。ペントバルビタールナトリウム (60-75mg/kg) を用いてビーグル犬とイエネコは安楽殺を行い、死後直後にそれぞれ 31 個と 32 個の筋の採材を行った。すべての筋は肉眼的解剖によって同定分離し、筋腹の中央部の表層から 0.25-0.70cm<sup>3</sup> の組織片を切り出した。胸部最長筋は第 8-第 9 胸椎間 (T8-9)、腰部最長筋は第 4-第 5 腰椎間 (L4-5) レベルのものである。組織片は採材後ただちに液体窒素にて-80°Cで凍結保存を行った。この実験において最も重要なのは、切片作成にいたるまで筋肉組織のコンディションを良好に保つことである。我々は死後 48 時間経過した場合でも、斃死体を 4°Cで保存しておけばモノクローナル抗体が利用可能であることを、ラットを用いて確認した。

それぞれの組織ブロックから 4 から 8 個の凍結切片 (厚さ  $10\mu$ メートル、) を作製した。使用したクリオスタットは Leica 社製 (ドイツ) のものである。切片は切り出しの後室温に戻し、 $0.2\text{M}$  リン酸緩衝液 ( $\text{pH}7.6$ ) 溶解ヤギ血清をもちいてブロッキングを 10 分間行った。

1 次抗体は以下のものを用いた。(1) fast myosin : ミオシン重鎖 (MHC) - II a および II x に特異的に反応する (2)BA-D58 : MHC-I に特異的に反応する (3)SC-71 : MHC-II a に特異的に反応する。MHC - II x に特異的に反応する抗体は、Type II x 繊維を区別するのに使用しなかった。1 次抗体は  $25^{\circ}\text{C}$  180 分反応させ、リン酸緩衝液を用いて洗浄した。その後ジアミノベンゼン四塩酸塩で発色させた 2 次抗体を反応させた。(Kawai et al. 2009) 得られた切片の画像は、顕微鏡画像処理システム (Nikon E600, Nikon DS-U1, Japan) を用いて解析を行った。免疫染色を行った切片の画像をもとに、筋繊維を Type I、II a、II x に分類し、個々の筋において 500 個の筋繊維で Type 分けを行い、比率を計測した。さらに、筋の重量 (MW)、筋繊維の長さ (FL)、羽状角 ( $\alpha$ ) を計測し、生理学的断面積 (physiological cross-sectional area: PCSA) を求めた。(PCSA= $\text{MW} \times \cos \alpha / 1.059 \times \text{FL}$ )

## 結果

### (1) チーターにおける筋繊維の比率

#### 前肢の筋 (14 筋 : 表 1)

筋繊維の Type I、II a、II x の平均の割合は、それぞれ 34.1、29.9、36.0%であった。上腕三頭筋内側頭、三角筋肩甲部、棘上筋、棘下筋、大円筋において、筋繊維の比率は Type I が最も大きかった (それぞれ 68.7、51.0、48.9、65.1、37.3%)。上腕三頭筋長頭、上腕二頭筋、三角筋肩峰部、総指伸筋、外側指伸筋、深指屈筋において、筋繊維の比率は Type II x が最も大きかった (それぞれ 49.3、58.8、58.0、41.9、51.8、57.4%)。上腕三頭筋内側頭には、Type II x 繊維は認められなかった。

#### 後肢の筋 (23 筋 : 表 2)

筋繊維の Type I、II a、II x の平均の割合は、それぞれ 20.7、29.3、50.1%であった。調査した筋のうち 18 の筋で、type II x の割合が最も高かった。大腿四頭筋中間広筋、ヒラメ筋、深趾屈筋は Type I の割合が最も高く (それぞれ 63.0、53.1、56.2%)、Type II x 繊維はごくわずかか全く欠いていた。外側趾伸筋と浅趾屈筋は Type II a 繊維が最も多く、それぞれ 53.3、68.1%であった。

体幹および頸部の筋（13筋：表3）

筋繊維の Type I、II a、II x の平均の割合は、それぞれ 28.0、31.6、40.0%であった。

板状筋、上腕頭筋、広背筋、深胸筋、最長筋胸部、最長筋腰部、腹斜筋の筋繊維の割合は、

Type II x が最も高かった（それぞれ 37.2、37.2、70.3、84.1、66.1、84.1、51.1%）。一方

で、僧帽筋頸部、菱形筋、腹直筋の筋繊維は、Type I が最も高かった（それぞれ 48.3、58.6、

39.1%）。調査した 13 筋のうち、11 筋は 3 つのタイプの筋繊維を有していた。菱形筋と浅

胸筋のみ Type I と II a だけで構成されていた。

前肢・後肢の筋の PCSA は、先行研究の Hudson らが示した値と類似していた。

## （2）チーターとイエネコ、イヌの筋繊維の比率

図4から6にチーター、イエネコ、ビーグル犬の前肢8筋、後肢14筋、体幹・頸部10筋

の筋繊維のタイプの比率を示した。Type I、II a、II x はそれぞれ黒・白・灰色の3色で示

した。

前肢の8つの筋について、チーターおよびイエネコでは3つのタイプの筋繊維で構成され

ていたが、ビーグル犬の三角筋肩甲部、棘上筋、上腕二頭筋は Type I と Type II a 繊維での

み構成されていた。チーターの前肢の筋は、上腕二頭筋を除いて、他の動物よりも最も Type

I の割合が高かった。棘下筋以外の前肢の筋で、Type II x の割合が最も低かったのはビー

グル犬であった。



後肢の筋の筋繊維の比率は、チーターとネコで類似し、主に Type II a と II x で構成されていた。一方、ビーグル犬は他の動物と比べると、多くの筋で、Type II x の比率が低かった。チーターとイエネコで最も大きな違いが認められたのは、内転筋と浅趾屈筋であった。チーターの内転筋はおもに Type II x 繊維で構成されているのに対し、イエネコでは主に Type I 繊維で構成されていた。浅趾屈筋は、チーターでは Type II x 繊維が全く見られなかったが、イエネコでは Type II a 繊維が見られなかった。我々のイエネコの結果の一部は Ariano ら (1973) が報告した内容と類似していた。

チーター、イエネコ、ビーグル犬のすべてで、板状筋は Type I、II a、II x 繊維で構成されていた。チーターの上腕頭筋、僧帽筋頸部、菱形筋、浅胸筋は、他の 2 つの動物と比べて、Type I 繊維が最も多く含まれていた。ビーグル犬の腹斜筋と腹直筋は Type II x を欠いていた。チーターの最長筋胸部および腰部の Type II x の割合は、3 つの動物の中で最も高かった。イエネコとビーグル犬の最長筋胸部および腰部は、繊維の構成の割合が異なっていた。

## 考察

今回の調査で、我々は筋繊維を Type I、Type II a、Type II x の 3 つの種類に分類した。

材料と方法で述べたように、MHC-II x に特異的に反応する 1 次抗体は、Type II x 繊維に特異的に反応しなかった。そのため我々の実験系では、Type II a と Type II x のハイブリッド型であると考えた。今回の調査では、筋の採材は、筋の表層から切り出した。先行研究では (van den Hoven et al. 1985)、厚みのある筋と薄い筋において、筋繊維の比率が筋の中心部と表層で異なることが報告されている。しかし、我々は、表層部分から切り出したサンプルで筋繊維の比率をみることで、機能的な評価ができると考えた。

チーターの骨格筋の特徴は、多くの筋で Type I 繊維の割合が低く、Type II x 繊維の割合が高いことであった。この特徴は、イエネコにおいても同様にみられた。ビーグル犬の多くの骨格筋は、Type II x 繊維の割合が低く、Type II a 繊維の割合が高かった。この事は、Type I、II a、II x 繊維が、それぞれ S、FR、FF の Motor Unit に対応しているためと考えられる。(Burke 1981,1990) Type I 繊維は姿勢の維持やスピードの遅い locomotion において使用されている繊維で、代謝コストが高く、小さな力しか発生させない。Type II x は gallop などの強度の強い locomotion において使用され、代謝コストは低くより大きな力を発揮する。Type II a は、Type I と II x の特徴の中間的な性質を持っている。チーターとイエネコはネコ科動物であり、瞬発力はあるが、持久力は無い。逆にイヌ科の動物は、長距離を走

れる持久力を持っている。筋繊維の比率でみると、チーターの筋は短距離走に適応していると言える。

チーターの全身の骨格筋の性質を、前肢・後肢・体幹の3つの部位に分けて比較すると、前肢と後肢の違いに気がつく。前肢の筋では、後肢の筋よりも **Type I** 繊維が有意に多く含まれていた ( $P=0.037$ ) が、後肢の筋には **Type II a**、**II x** ともに、前肢の筋より有意に多く見られた ( $P=0.042$ )。この事実は、チーターの後肢は、前肢よりも推進力を生み出す役割がある事を示唆している。ウマにおける調査でも同様に、後肢がより大きな推進力を生みだしている事が示唆されている。(Merkens et al. 1993, Nike et al. 1984, Payne et al. 2004)

Kawai ら (2009) は、ウマの前肢の筋は、**Type II a** 繊維が後肢の筋よりも多く、**Type II x** 繊維は後肢より低かった事を報告している。

チーターの筋繊維の構成の特徴は、体幹の筋にも見られた。僧帽筋と菱形筋は肩甲骨の背側に位置し、肩甲骨を体幹に固定する。チーターの僧帽筋と菱形筋には **Type I** 繊維が多く含まれていたが、イエネコとビーグル犬では、むしろ **Type II** グループ (**II a** と **II x**) が多かった。広背筋と深胸筋は前肢を後方へひきつける役割をしている。チーターでは、これらの筋には **Type II x** 繊維が多く含まれていた。この事は、チーターは走るとき、肩甲骨を高い位置で維持し、力強く素早く前肢を尾側へひきつける運動をしていることを示唆している。最長筋は脊柱を強力に伸展させる筋であり、**locomotion** において体幹を安定させる働きを持つ。(Wada et al. 2006) チーターの最長筋胸部および腰部には、**Type II x** 繊維が多

く含まれていたが、イエネコとビーグル犬では部位によって構成の比率が異なっていた。

この事は、チーターの最長筋は、より強く素早く脊柱を伸ばし、体幹の剛性を高めている

と考えられる。チーターの高速走行は、**stride length** の長さによって達成されている。こ

の体幹筋の筋繊維の特徴は、後肢が地面を蹴りだした直後に素早く体幹を伸ばし、より長

く **extend flight** の姿勢を維持することによって **stride length** を延長させているチーターの

高速走行の特徴を表している。

四肢端は、主に 2 つの伸筋と屈筋によって制御されている。前肢の伸筋は総指伸筋と外側

指伸筋、屈筋は浅指屈筋と深指屈筋であり、後肢の伸筋は長趾伸筋と外側趾伸筋、屈筋は

浅趾屈筋と深趾屈筋である。後肢の趾屈筋には **Type II x** 繊維が存在しなかったが、趾伸筋

には高い割合で **Type II a** と **II x** が存在していた。前肢の指伸筋・指屈筋は 3 つの種類

の繊維が見られた。後肢の趾屈筋と趾伸筋の **PCSA** はそれぞれ **52.0cm<sup>2</sup>**、**9.6 cm<sup>2</sup>**であった。前

肢の指屈筋と指伸筋の **PCSA** も後肢の筋と同様の値であった。この結果は、チーターの前

肢と後肢の指（趾）の神経制御と機能の違いを示唆している。イエネコとビーグル犬の前

肢と後肢の浅指（趾）屈筋の筋繊維の割合の違いは、**Fig 5** に示した。

今回の結果から、チーターがなぜ地上最速で走行できるのかを理解することができる。

## 2 アフリカゾウの骨格筋の筋繊維の分布

アフリカゾウ (*Loxodonta africana africana*) は現存する動物の中で陸上最大であり、解剖学的な調査や運動については、他の動物と比較されてきた。最も注目される点は、柱のような形をした四肢である (図 7)。アフリカゾウは巨大な体重を支えるため、足裏のパッドや真っすぐに伸びた足を有する。これらの四肢の特徴は、体重を支えやすい形態であると考えられている。ゾウの locomotion の最大の特徴は、走る事が出来ない、ということである。つまり、完全に体を宙に浮かすような歩容を取る事が出来ない。(Gambaryan 1976, Hutchinson et al. 2006, Ren et al. 2008, Genin et al. 2010) 体重を支えやすい柱の様な真っすぐな四肢は、走るのには適さず、それゆえ歩行速度も歩容も制限される。しかし、ゾウの最高速度は 40km/h にも達することが報告されている。(Hutchinson et al. 2006) ゾウが高速で移動するときには主に stride frequency を増大させることによって達成される。(Biewener 2003, Hutchinson et al.2006)

ゾウにおいては、これまでに多くの骨格筋の調査がなされ、個々の骨格筋の位置・起始終始が明らかにされてきた。(Shindo and Mori 1956a 1956b 1956c, Gambaryan 1974, Mariappa 1986) しかし、骨格筋の機能を理解するためには、筋繊維の構成と断面積の調査によって、個々の筋がどれほどの力を発揮するのかを理解しなければならない。ひとつの骨格筋には異なる筋繊維が存在する。筋繊維は、myosin heavy chain (MHC) と酵素活性

によって染め分けされ、Type I、Type II a、Type II b、Type II x の 4 種類に分類され (Pette and Staron 1993, 1997)、これらの筋繊維の比率と断面積によって、その筋の収縮速度、易疲労性、代謝効率、筋張力といった筋の性質が決定される。

ヒトと、いくつかの種類の実験動物や家畜において、筋繊維の構成が調査されている。(ラット： Ariano et al. 1973, Hintz et al. 1980, ネコ： Ariano et al. 1973, Reichmann and Pette 1982, イヌ： Tonilo et al. 2007, ウマ： van den Hoven et al. 1985, Kawai et al. 2009, ヒト： Johnson et al. 1973, Essen et al. 1975) さらに、我々の研究ではチーター、ネコ、イヌにおいて全身の骨格筋の筋繊維の構成を示し、(Goto et al. 2012) それぞれの動物で筋繊維の分布に差が認められ、それらはそれぞれの動物の locomotion の特徴と関連性があることを示した。動物の locomotion の研究における筋繊維の構成分布を調査する事は、非常に重要である。地上最大のアフリカゾウが、いかにしてその体重を支えつつ、長時間の駐立姿勢と歩行を達成しているかを理解するために、全身の骨格筋筋繊維の性質を明らかにした。

この調査において非常に難しい点は、死後間もないうちに筋を採取しなければならない事である。今回我々は、アフリカゾウの死後 24 時間以内に筋の採取を行う機会を得た。調査に際し、筋繊維のタイプ分けをし、分布を比率で求めるとともに、断面積 cross-sectional area (CAS)を計測した。

## 材料と方法

筋のサンプルは、周南市徳山動物園で飼育されていた 1 頭のアフリカゾウ（メス、推定体重 3800kg、年齢 32 歳）から提供を受けた。このアフリカゾウは、大きな運動器の疾患に罹患していなかった。死後 24 時間以内に前肢・体幹・後肢から 42 個の骨格筋を採取し（表 4～6）、凍結保存を行った。それぞれの筋は同定分離し、 $1\text{ cm}^3$  の組織片を筋腹より採材した。最長筋の採材は、第 8・第 9 胸椎間、および第 3 腰椎レベルで採材したものである。採材した組織は、ただちに $-80$  度の液体窒素内で凍結を行った。

それぞれの筋の組織片について、4 から 8 つの凍結切片を作製した。切片は厚さ  $10\ \mu\text{ m}$  であり、 $-20^\circ\text{C}$  でクリオスタット（Leica, Nusslock 製 ドイツ）を用いて作成した。切片作製および解析方法は、チーターの骨格筋の調査と同様の手順で行った。我々の実験系では、Type I 繊維は anti-MHC fast に対する染色性は高く SC-71 の染色性が低かった。Type II a 繊維は anti-MHC fast と SC-71 に高い染色性を示した。さらに、anti-MHC fast および CS-71 に対しに中程度の染色性を示す繊維が認められた。この筋繊維は Type II a 繊維と Type II x 繊維のハイブリッド型であると推察された。今回、我々は、この筋繊維を Type II - h と表記し区別した。それぞれのタイプに対し 25 個の筋繊維の断面積（CSA）を計測した。

## 結果

### 前肢の筋（18筋：表4）

筋繊維の Type I、II a、II - h の平均の割合は、それぞれ 37.9、41.2、20.8%であった。

18 の筋のうち、8 つの筋が、Type II a の割合が最も高かった。三角筋肩峰部、上腕二頭筋、指伸筋において、Type I の割合が最も高く、（それぞれ 74.1%、95.8%、64.2%）Type II - h は全くないか、ごくわずかであった。棘下筋、三角筋肩甲部、三頭筋長頭、指屈筋において、Type II - h の割合が最も高く、それぞれ 41.2、47.1、41.8、65.1%であった。CSA の平均は、Type I、II a、II - h で、それぞれ 7,765、6,498、6,139  $\mu\text{m}^2$  であった。18 の筋のうち 13 の筋が、3 つの筋繊維のうち Type I の CSA がもっとも大きかった。

### 後肢の筋(15筋：表5)

筋繊維の Type I、II a、II - h の平均の割合は、それぞれ 48.4、40.2、11.4%であった。大腿直筋、外側広筋、半腱様筋は Type II - h の割合が最も高く、それぞれ 51.3%、53.3%、42.9%であった。大腿筋膜張筋、大腿二頭筋、半膜様筋、深趾屈筋、は Type II a の割合が最も高く、それぞれ 81.3、48.0、79.4、63.6%であった。中間広筋、半膜様筋、前脛骨筋、長趾伸筋、短趾伸筋、深趾屈筋は、Type I と Type II a で構成されていた。内転筋は Type I のみであった。15筋のうち 8筋は Type I の割合がもっとも高かった。CSA の平均は、



Type I、II a、II - h で、それぞれ 8,948、5,860、6,535  $\mu\text{m}^2$  であった。調査した 15 筋のうち 8 筋は、3 つの筋繊維のなかで Type I の CSA が最も大きかった。

体幹の筋（9 筋：表 6）

筋繊維の Type I、II a、II - h の平均の割合は、それぞれ 39.6、49.0、11.4% であった。僧帽筋頸部および胸部、浅胸筋、最長筋胸部、最長筋腰部、腹直筋が Type II a の割合がもっとも高く、それぞれ 53.3、52.7、61.5、65.2、65.8、67.7% であったが、一方で腹鋸筋と深胸筋は Type I の割合が最も高かった（それぞれ 73.5、61.6%）9 つの筋のうち 4 つの筋で、Type II - h を欠いていた。CSA の平均は、Type I、II a、II - h で、それぞれ 6,764、5,117、5,920  $\mu\text{m}^2$  であった。調査した 9 つの筋のうち、6 つの筋で Type I の CSA が 3 つの筋繊維のタイプのなかでもっとも大きかった。

## 考察

今回の調査は、アフリカゾウの全身の骨格筋の筋繊維の特徴を明らかにした。今回の調査では、筋繊維は3つのグループに分けた。すなわち Type I、II a、II - h である。チーターと、イヌとイエネコを比較した以前の報告では、今回の手法で行うと、Type I、II a、II x とした。(Goto et al. 2012) しかし、ゾウの場合、SC-71 を用いて染色を行うと、はっきりと2つのグループに区別することが困難であった。すなわち、ゾウには、SC-71 では安定して染め分けが出来ない中間の筋繊維が存在するのである。この筋繊維は、Type II a と II x の中間的な性質を有すると考えられる。今回の実験では、標本はそれぞれの筋の表面から切り出しを行った。先行研究で (van den Hoven et al. 1985) 同じ筋において、表層と中心では筋繊維の割合が異なっている事が報告されている。しかし、われわれは機能的な性質は、筋肉の表層の組織で比較できると考えている。

ゾウの骨格筋の筋繊維の特徴は、多くの筋が高い割合で Type I と Type II a を有している事だった。一般的に体重が重くなればなるほど、哺乳類の骨格筋の筋繊維の割合は遅筋 (Type I) が多くなり、速筋 (Type II x あるいは Type II b) が減少するという傾向がある。(Ariano et al. 1973, Hintz et al. 1980, Reichmann and Pette 1982, van den Hoven et al. 1985, Tonilo et al. 2007, Kawai et al. 2009, Goto et al. 2012) ゾウの骨格筋の多くが Type II - h 繊維を有していた。この Type II - h は、維持に掛る代謝コストは低く、Type I と Type

Ⅱ a よりは大きな力を出力でき、Type Ⅱ x よりは維持に高い代謝コストが掛り、出力する力は弱いと考えられる。われわれの以前の調査では、チーターとイエネコではType Ⅱ a と Type Ⅱ x の割合が高く、これらの動物では瞬発力のある動きに優れるが持久力に欠ける事を示唆し、一方でイヌではType Ⅰ と Type Ⅱ a の割合が高く、長距離ランナーとしての能力を示唆していると考えた。筋繊維のタイプの割合は、locomotion の特徴を端的に表現する優れた指標であると言える。ゾウで最も注目すべき点は、Type Ⅰ の筋繊維の断面積 (CSA) が Type Ⅱ a、Ⅱ - h より優位に大きいことである。CSA の大きさは、その筋の張力の大きさに比例する。(El-Khoury et al. 2012) この事実は、ゾウにおいて Type Ⅰ の筋繊維は最も持続的で大きな張力を有する事を意味している。これらのゾウの筋繊維の特徴は、地上最大の体重を支えつつ、素早く歩く事に特化した結果と言える。

前肢の遠位の筋 (指屈筋・指伸筋) について注目すると、Type Ⅱ - h が多く含まれている事が分かる。(指伸筋 65.1%、指屈筋 41.2%) しかし、後肢の遠位の筋ではそのような傾向が認められない。Type Ⅱ - h を多く含む筋では素早く、強力な張力を生み出す。この事は、ゾウは前肢で穴を掘ったり物を転がしたりなど、巧みな動きができることと関係しているのかもしれない。ウマとチーターに関して、前肢の筋には Type Ⅱ a が高い割合で認められ、Type Ⅱ x は後肢の筋よりも低い割合しか認められない傾向にあるが、この事は、後肢が前肢よりも推進力を生み出す役割を果たしていると考えられる。(Niki et al. 1984, Merkens et al. 1993, Payne et al. 2004, Goto et al. 2012) しかし、今回の結果から、ゾウは後肢よ

り前肢を使って推進力を生みだしていると考えられる。Ren(2010)らによると、アジアゾウの床反力計を用いた実験の結果から、前肢が後肢よりも推進力を多く生みだしている事が明らかにされている。

## まとめ

哺乳類がより速く走ろうとするとき、3つの手段を用いる。歩容の変換、歩幅の延長、歩数の増加である。(Biewener 2007.) 我々が、その動物の locomotion の特徴を理解しようとするとき、最も良い方法の一つは、その動物がトップスピードで走る(歩く)のを注意深く観察し、何が起きているかを推察することである。なぜなら、高速走行は、全身の神経-筋骨格系の能力を最大限発揮した状態であるからだ。地上最速のチーターは、まず歩容の変換を行い、単位時間当たりの歩数を増やすことによってさらに加速し、歩幅を最大限延長させることによってトップスピードへ達する。最速の歩容である gallop には、前肢が離地した後の **crossed flight** と、後肢が離地した後の **extension flight** の2つの空中期の出現によって、大幅な歩幅の延長が可能となる。チーターと同様のスプリンターで、体重が同じ程あるグレイハウンドと、加速からトップスピードに至るまでの歩幅の変化を比較すると(図9から11)、チーターは、最初の歩幅の約2.5倍歩幅を伸ばす事が出来るが、グレイハウンドは1.8倍程であった。グレイハウンドは加速しトップスピードへ移行する間、グレイハウンドは前肢間、後肢間、**crossed flight**、**extension flight** の歩幅の比率に変化は見られない。一方チーターは、**extension flight** が漸減し **crossed flight** 漸増して、トップスピードに至っていた。このことから、チーターの高速走行は、後肢の強い蹴りだしから体幹を伸ばして加速し、前肢を尾側へ、後肢を頭側へ最大限体幹に引きつけてトップスピー

ドでさらに歩幅を伸ばす事で達成されていると考えられる。これらの筋の働きは、筋繊維の分布からも裏付ける事が出来た。時速100kmに達する高速走行になると、重力よりも慣性力がより強い作用をもち、空気抵抗の影響を受け始める。チーターの斑点模様は空気抵抗を緩衝するような凹凸があり、さらに、他のネコ科動物と比べると上顎前臼歯が1本少なく、頭部の縮小と軽量化を図っている。(Bell, 2010.) チーターの体のデザインは、隅々まで高速走行へと適応しているのである。

一方、地上最大の動物であるアフリカゾウは、歩容の変換を行うことができないが、歩幅と歩数を最大限増加させることによってトップスピードに達するまた、体の大きな動物になればなるほど、Type I 繊維が増える傾向が、アフリカゾウに強くみられた。さらに、速筋繊維は、Type II x 繊維がなく、Type II a と Type II x のハイブリッド型繊維が第3の繊維であり、速筋ですらより遅い筋へと近づいていた。ゾウの駐立姿勢は、四肢の関節がまっすぐに伸び、骨格だけでも体重を支えやすい構造を備えるが、この真っすぐに伸びた関節は、わずかな筋の収縮でも効果的に関節角度を変位させることができる利点がある。ゾウが高速で歩く時は、頭部を上下させ、四肢を振り子のように使う。四肢の近位の筋の伸筋・屈筋に Type II - h が比較的多く含まれているのは、高速歩行時のゾウの四肢の使い方を裏付けるデータである。また、チーターが後輪駆動であるのに対し、アフリカゾウは重い頭部・前軀をもち、後肢より前肢で推進力を得ている。これらの事実は、筋繊維の分布から説明された。

**Locomotion** を理解するためには、動物の体の複雑なシステムを理解しなくてはいけない。

しかし、筋の細胞レベルの成り立ちを調査し比較することで、我々は非常に明解な答えを得ることができた。今後、さらに多くの動物種の筋繊維の性質が明らかにされれば、哺乳類の **Locomotion** の多様性と進化の歴史を知ることができると思う。

## 謝辞

多大なご指導を賜りました和田直己教授に心から拝謝の意を表します。ご教示戴きました山本芳美教授、川崎安亮教授、宮田浩文教授、板本和仁准教授、森大志准教授、宮崎大学の森田哲夫教授、国立科学博物館の川田伸一郎氏、栗原望氏、保尊修氏、筋繊維の調査にご協力くださった、島根大学医学部の河合美菜子助教ならびに山口大学大学院医学系研究科の谷裕樹氏、動物の撮影と解剖にご協力くださった秋吉台自然動物公園サファリランドのスタッフの皆様、周南市徳山動物園の木原一郎氏ならびにスタッフの皆様、この研究における共同研究者および研究協力者の方々に心から拝謝の意を表します。

また、ご支援戴きました生体システム科学研究室の全スタッフに深く感謝いたします。



## 参考文献

Ariano, M. A., Armstrong, R. B. and Edgerton, V. R. 1973. Hindlimb muscle fiber populations of five mammals. *Journal of Histochemistry and Cytochemistry* 21: 51-55.

Alexander R, McN., 2003. *Principle of Animal Locomotion*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.

Armstrong, M.A., Edgerton, R.B. 1973. Hindlimb muscle fiber populations of five mammals. *J. Histochem. Cytochem.* 21, 51–55.

Bell, K. M., 2010. *Spot the Difference: Are Cheetahs Really Just Big Cats*. Nottingham University Press, Nottingham, pp24-39.

Biewener, A. A. 2003. *Animal Locomotion*. Oxford University Press, New York, 15 pp.

Burke, R. E. 1981. Motor units: Anatomy, physiology, and functional organization, In (J. M. Brookhar and V. B. Mountcastle, eds.) *Handbook of Physiology*, Sec 1, Vol. II, Pt. 1

pp. 345-422.

Burke, R. E. 1990. Spinal cord: Ventral horn. In (G. M. Shepherd, ed) *The Synaptic Organization of the Brain*, pp 88-132. Oxford University Press, New York.

Crouch, J.E., 1969. *Text-atlas of Cat Anatomy*. Lea Febiger, Philadelphia.

Elito Goldfinger 2004. *Animal Anatomy for Artists: The Elements of Form*. Oxford University, New York.

El-Khoury, R., Bradford, A. and Halloran, K. D. 2012. Chronic hypobaric hypoxia increases isolated rat fast-twitch and slow-twitch limb muscle force and fatigue. *Physiological Research* 61: 195-201.

Essen, B. Jansson and E. Henriksson, J. 1975. Metabolic characteristics of fibre types in human skeletal muscle. *Acta Physiologica Scandinavica* 95: 153-165.

Gambaryan, P. P. 1974. Adaptation to running in the proboscidea. In *How Mammals Run*, pp. 163-202. John Wiley & Sons, New York, Tront,

Genin, J. J., Williems, P. A., Cavagna, G. A., Lair, R. and Heglund, N. C. 2010. Biomechanics of locomotion in Asian elephants. *Journal of Experimental Biology* 213: 694-706.

Goto, M., Kawai, M., Nakata, M., Itamoto, K., Miyata, H., Ikebe, Y., Tajima, T. and Wada, N. 2012. Distribution of muscle fibers in skeletal muscles of the cheetah (*Acinonyx jubatus*) *Mammalian Biology* (in press)

Henneman, E. 1981. Recruitment of motoneurons: The size principle. In (Desmedt, J. E. ed.) *Motor Unit Types, Recruitment and Plasticity in Health and Disease*, Progress in Clinical Neurophysiology Vol 9, pp. 26-60. Basel, Kar-ger.

Hildebrand, M., 1959. Motion of the running cheetah and horse. *J. Mammal.* 40, 481–495.

Hildebrand, M., 1961. Further studies on locomotion of the cheetah. *J. Mammal.* 42, 84–91.

Hintz, C. S., Lowry, C. V., Kaiser, K. K., Mckee, D. and Lowry, O. H. 1980. Enzyme levels in individual rat muscle fibers. *American Journal of Physiology. Cell Physiology* 239: C58-C65.

Hudson, P.E., Corr, S.A., Payne-Davis, R.C., Clancy, S.N., Lane, E., Wilson, A.M., 2011a. Functional anatomy of the cheetah (*Acinonyx jubatus*) hindlimb. *J. Anat.* 218, 363–374.

Hudson, P.E., Corr, S.A., Payne-Davis, R.C., Clancy, S.N., Lane, E., Wilson, A.M., 2011b. Functional anatomy of the cheetah (*Acinonyx jubatus*) forelimb. *J. Anat.* 218, 375–385.

Hutchinson, J. R., Schwerda, D., Famini, D. J., Dale, R. H. I., Fischer, M. S. and Kram, R. 2006. The locomotion kinematics of Asian and African elephants: changes with speed and size. *Journal of Experimental Biology* 209: 3812-3827.

Johnson, M. A., Polgar, J., Weightman, D. and Appleton, D. 1973. Data on the

distribution of fiber types in thirty-six human muscles-An autopsy study. *Journal of the Neurological Sciences* 18: 111-129.

Kawai, M., Minami, Y., Sayama, Y., Kuwano, A., Hiraga, A. and Miyata, H. 2009. Muscle fiber population and biochemical properties of whole body muscles in Thoroughbred horses. *The Anatomical Record* 292: 1663-1669.

Mariappa, D. 1986. *Anatomy and Histology of the Indian Elephant*. Indira Publishing House, USA, 210 pp.

Medler, S., 2002. Comparative trends in shortening velocity and force production in skeletal muscles. *Am. J. Physiol. Regul. Integr. Comp. Physiol.* 283, R368–R378.

Mendez, J., Keys, A., 1960. Density and composition of mammalian muscle. *Metabolism* 9, 184–188.

Merkens, H. W., Schamhardt, H. C., Van Osch, G. J. and Van der Bgert, A. J. 1993. Ground reaction force patterns of Dutch Warmblood horses at normal trot. *Equine*

Veterinary Journal 25: 134-137.

Nike, Y., Ueda, Y. and Masumitsu, H. 1984. A force plate study in equine biomechanics  
2. The vertical and fore-aft components of floor reaction forces and motion of equine  
limbs at walk and trot. Bulletin of Equine Research Institute 21: 8-18.

Payne, R. C., Veenman, P. and Wilson, A. M. 2004. The role of the extrinsic thoracic  
limb muscle in equine locomotion. Journal of Anatomy 205: 479-490.

Pette, D. and Staron, R. S. 1993. The molecular diversity of mammalian muscle fibers.  
News in Physiological Science 8: 153-157.

Pette, D. and Staron, R. S. 1997. Mammalian skeletal muscle fiber type transitions.  
International Review of Cytology 170: 153-157.

Reichmann, H. and Pette, D. 1982. A comparative microphotometric study of succinate  
dehydrogenase activity levels in type I, IIA and IIB fibers of mammalian and human  
muscles. Histochemistry 74: 27-41.

Ren, L., Bulter, M., Miller, C., Paxon, H., Schwerda, D., Fischer, M. S. and Hutchinson, J. R. 2008. The movements of limb segments and joints during locomotion in African and Asian elephants. *Journal of Experimental Biology* 211: 2735-2751.

Schiaffino, S. and Reggiani, C. 1994. Myosin isoforms in mammalian skeletal muscle. *Journal of Applied Physiology* 77: 493-501.

Shindo, T. and Mori, M. 1956a. Musculature of the Indian elephant. Part I. Musclature of the forelimb. *Okajimas Folia Anatomica Japonica* 28: 89-109

Shindo, T. and Mori, M. 1956b. Musculature of the Indian elephant. Part II. Musclature of the hindlimb. *Okajimas Folia Anatomica Japonica* 28: 117-147.

Shindo, T. and Mori, M. 1956c. Musculature of the Indian elephant. Part III. Musclature of the trunk, neck, and head. *Okajimas Folia Anatomica Japonica* 29: 17-40

Tonilo, L., Maccatrozzo, L., Patrino, M., Pavan, E., Caliaro, F., Rossi, R., Rinaldi, C., Canepari, M., Reggiani, C. and Mascarello, F. 2007. Fiber types in canine muscles:

myosin isoform expression and functional characterization. *American Journal of Physiology. Cell Physiology* 292: C1915-1926.

Van den Hoven, R., Wensing, T., Breukink, H. L., Meijer, A. E. and Kruip, T. A. 1985.  
Variation of fiber types in the triceps brachii, longissimus dorsi, gluteus medius, and biceps femoris of horses. *American Journal of Veterinary Research* 46: 939-941



図1 骨格筋の構造

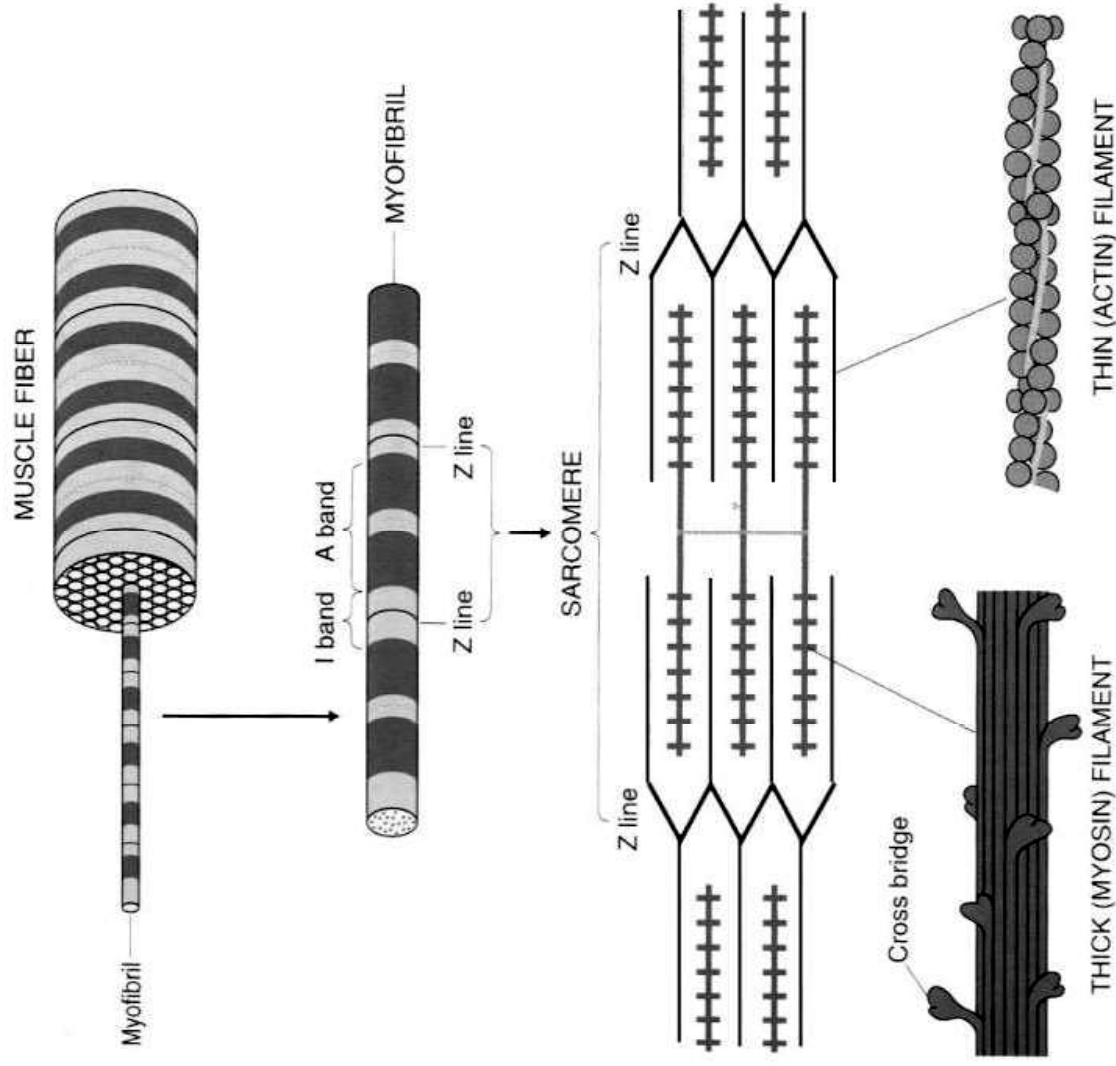


図1 骨格筋の構成

骨格筋は筋線維 (Muscle Fiber) の集合体である。筋線維は、1 個の細胞であり、1 個の運動神経によって支配されている。筋線維にはアクチンフィラメントと、ミオシンフィラメントがあり、アクチンとミオシンが架橋 (Cross bridge) を形成する事が出来る部分をミオシン重鎖 (Myosin heavy chain) と言う。

図2 チーターの骨格と骨格筋

1 から 50 の番号は、それぞれ表 1 から 3 の筋に対応している。

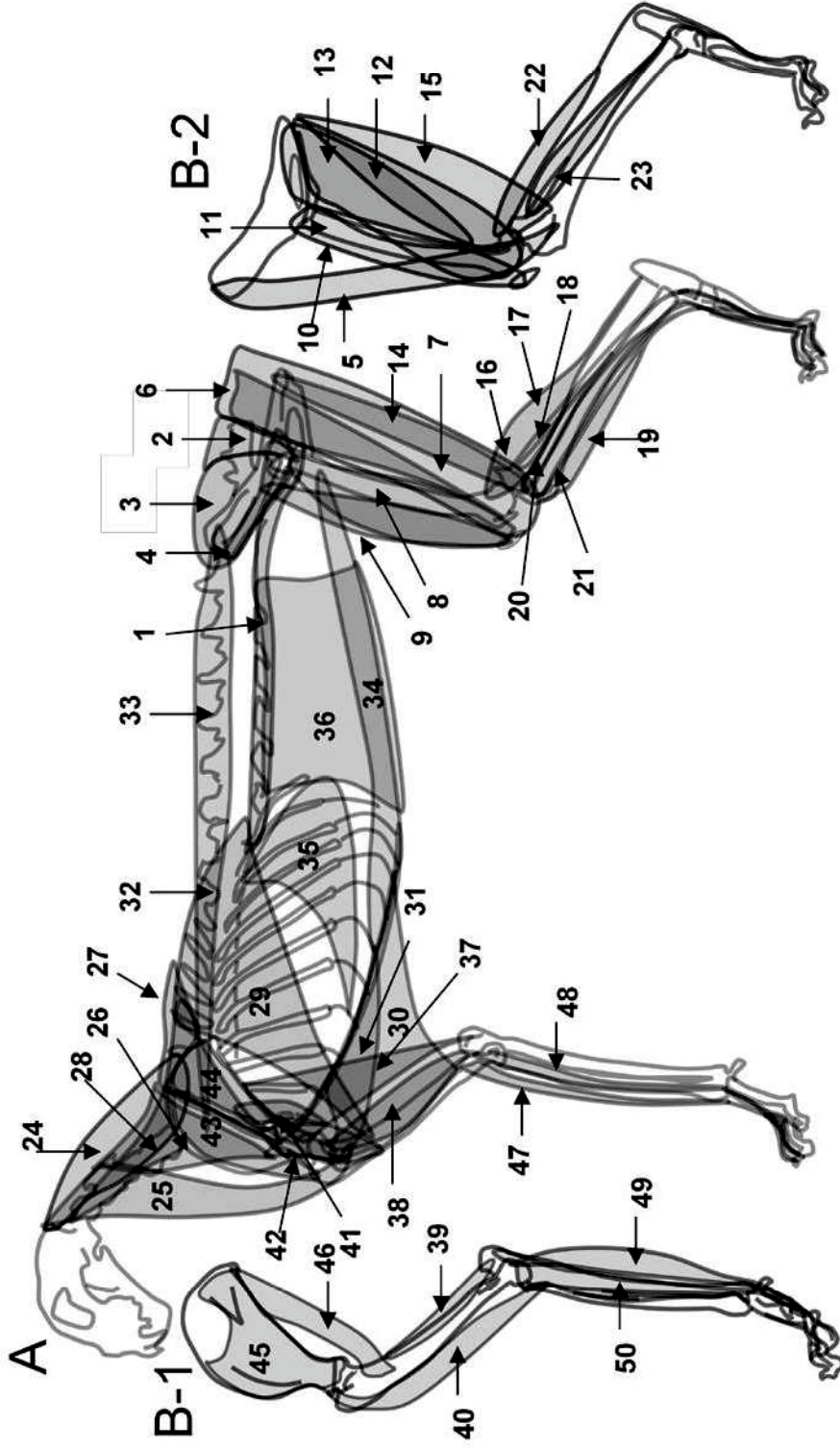


表1 チーターの前肢の骨格筋の筋繊維のタイプ別割合(%)とPCSA (cm<sup>2</sup>)

Forelimb	Type I	Type IIa	Type IIx	PCSA
37,triceps brachii caput longum	22.4	28.3	49.3	43.3
38,triceps brachii caput laterale	31.5	39.3	29.2	10.2
39,triceps brachii caput mediale	68.7	31.3	0	1.5
40,biceps brachii	21.4	19.8	58.8	27.5
41,deltoideus acromial part	32.3	9.7	58.0	7.1
42,deltoideus scapular part	51.0	15.6	33.5	4.1
43,supraspinatus	48.9	23.7	27.4	27.4
44,infraspinatus	65.1	26.0	8.9	30.3
45,subscapularis	29.9	39.4	30.7	52.0
46,teres major	37.3	26.2	36.5	7.9
47,extensor digitorum communis	19.9	38.2	41.9	5.0
48,extensor digitorum lateralis	9.3	38.9	51.8	4.5
49,flexor digitorum superficialis	30.9	48.4	20.7	23.8
50,flexor digitorum profundus	8.9	33.7	57.4	19.7
average	34.1	29.9	36.0	
SD	18.5	10.6	18.3	

表2 チーターの後肢の骨格筋の筋繊維のタイプ別割合(%)とPCSA(cm<sup>2</sup>)

Hind limb	Type I	Type IIa	Type IIx	PCSA
1, psoas major	1.7	33.5	64.8	24.0
2, gluteus superficialis	21.8	24.1	54.0	6.4
3, gluteus medius	26.2	12.3	61.5	22.7
4, tensor fasciae latae	10.7	19.6	69.6	17.9
5, sartorius	19.5	30.2	50.3	7.4
6, gluteofemoralis	3.6	13.1	83.3	7.4
7, biceps femoris	25.8	20.0	54.2	18.0
8, vastus lateralis	24.4	23.1	66.8	29.2
9, rectus femoris	2.9	23.7	73.4	28.3
10, vastus medialis	4.6	46.8	48.6	20.3
11, vastus intermedius	63.0	37.0	0	7.4
12, gracillis	10.1	23.1	52.5	21.1
13, adductores	4.7	16.3	79.0	34.8
14, semitendinosus	28.7	22.4	48.9	14.1
15, semimembranosus	8.1	22.6	69.4	15.4
16, gastrocnemius caput laterale	15.8	34.7	49.5	16.4
17, gastrocnemius caput mediale	4.2	5.6	90.3	22.3
18, soleus	53.1	44.9	2.0	8.7
19, tibialis cranialis	17.1	23.7	59.2	7.6
20, extensor digitorum lateralis	20.6	53.3	26.1	3.2
21, extensor digitorum longus	20.9	30.9	48.2	6.4
22, flexor digitorum superficialis	31.9	68.1	0	29.8
23, flexor digitorum profundus	56.2	43.8	0	22.2
average	20.7	29.3	50.1	
SD	17.2	14.6	27.0	

表3 チーターの頸部・体幹部の骨格筋の筋繊維のタイプ別割合(%)とPCSA (cm<sup>2</sup>)

Neck and Trunk	Type I	Type IIa	Type IIx	PCSA
24,splenius	26.0	32.1	37.2	
25,brachiocephalicus	32.7	30.1	37.2	
26,trapezius cervicis	48.3	30.7	21.0	2.8
27,trapezius thoracis	38.9	41.9	19.3	6.2
28,rhomboideus	58.6	41.4	0	11.2
29,latissimus dorsi	9.1	20.6	70.3	12
30,pectoralis superficialis	38.9	61.1	0	18.7
31,pectoralis profundus	5.0	10.8	84.1	14.1
32,longissimus thoracis	19.1	14.8	66.1	
33,Longissimus lumborum	5.1	10.8	84.1	
34,rectus abdominis	39.1	38.6	22.3	
35,obliquus extensor abdominis	16.3	32.6	51.1	
36,transversus abdominis	27.2	45.5	27.2	
average	28.0	31.6	40.0	
SD	16.7	14.7	29.0	



図4 チーター(CH) イエネコ(DC)ビーグル犬(BD)の前肢の筋の筋線維の割合(%)の比較

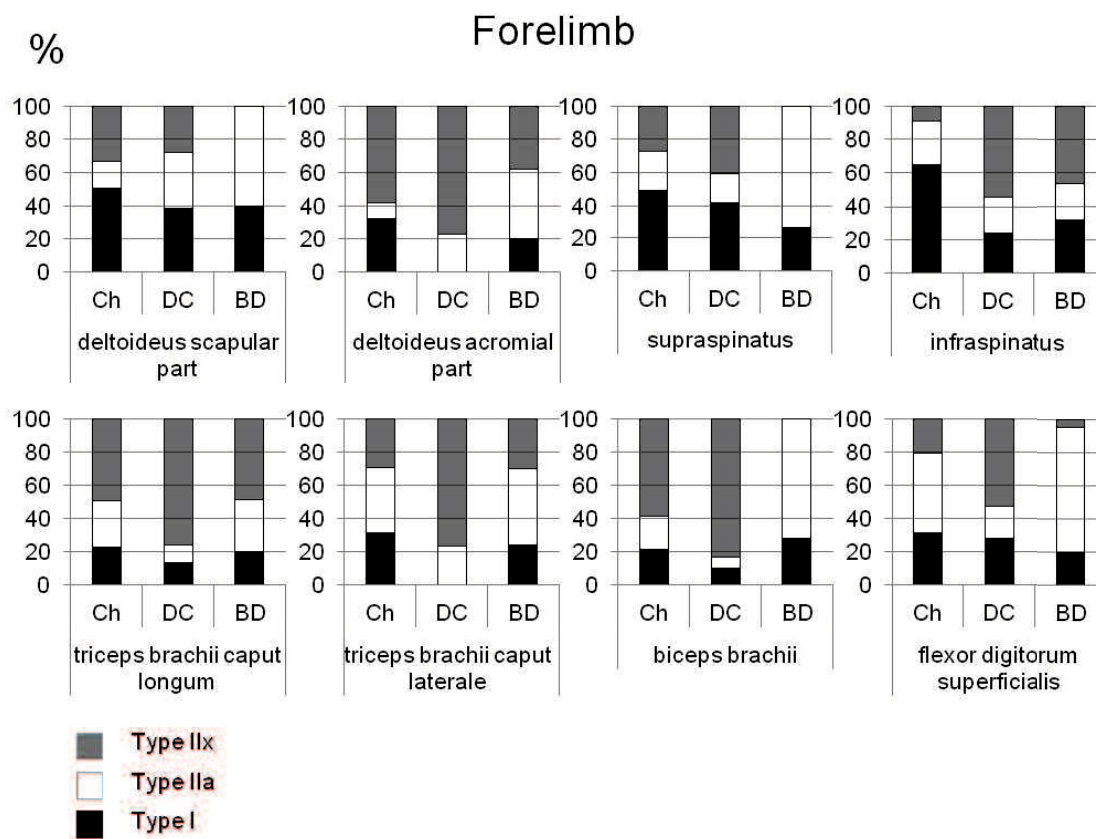


図5 チーター(CH) イエネコ(DC)ビーグル犬(BD)の後肢の筋の筋線維の割合(%)の比較

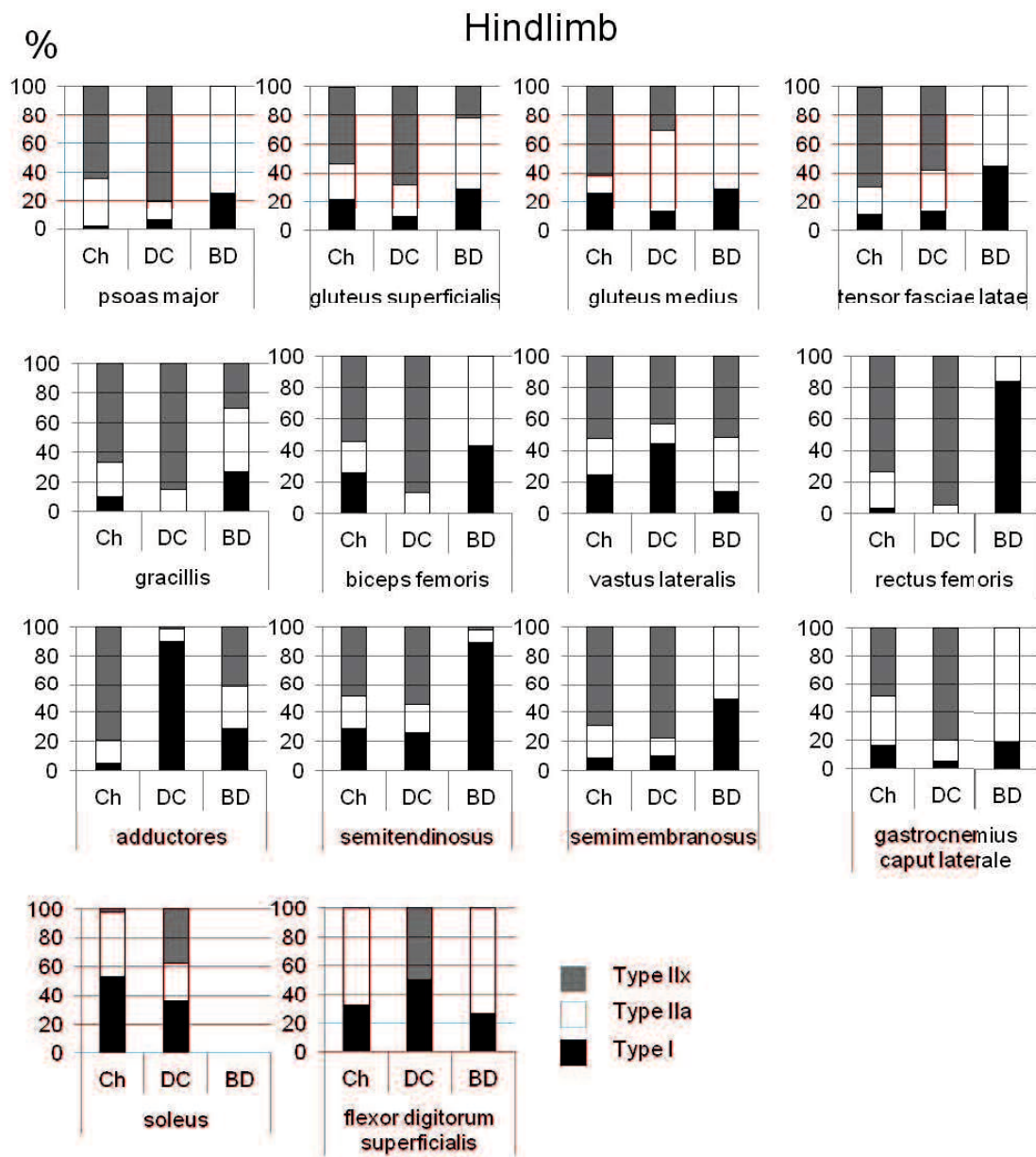
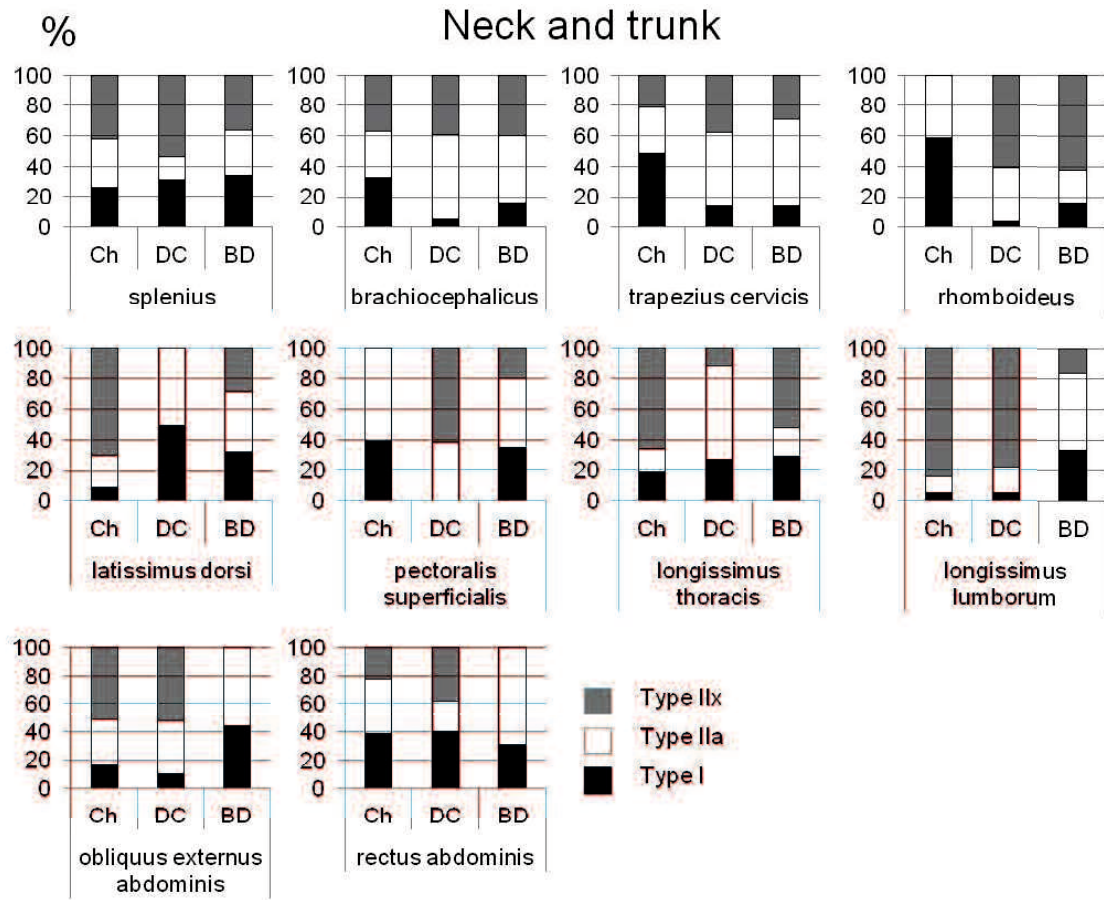
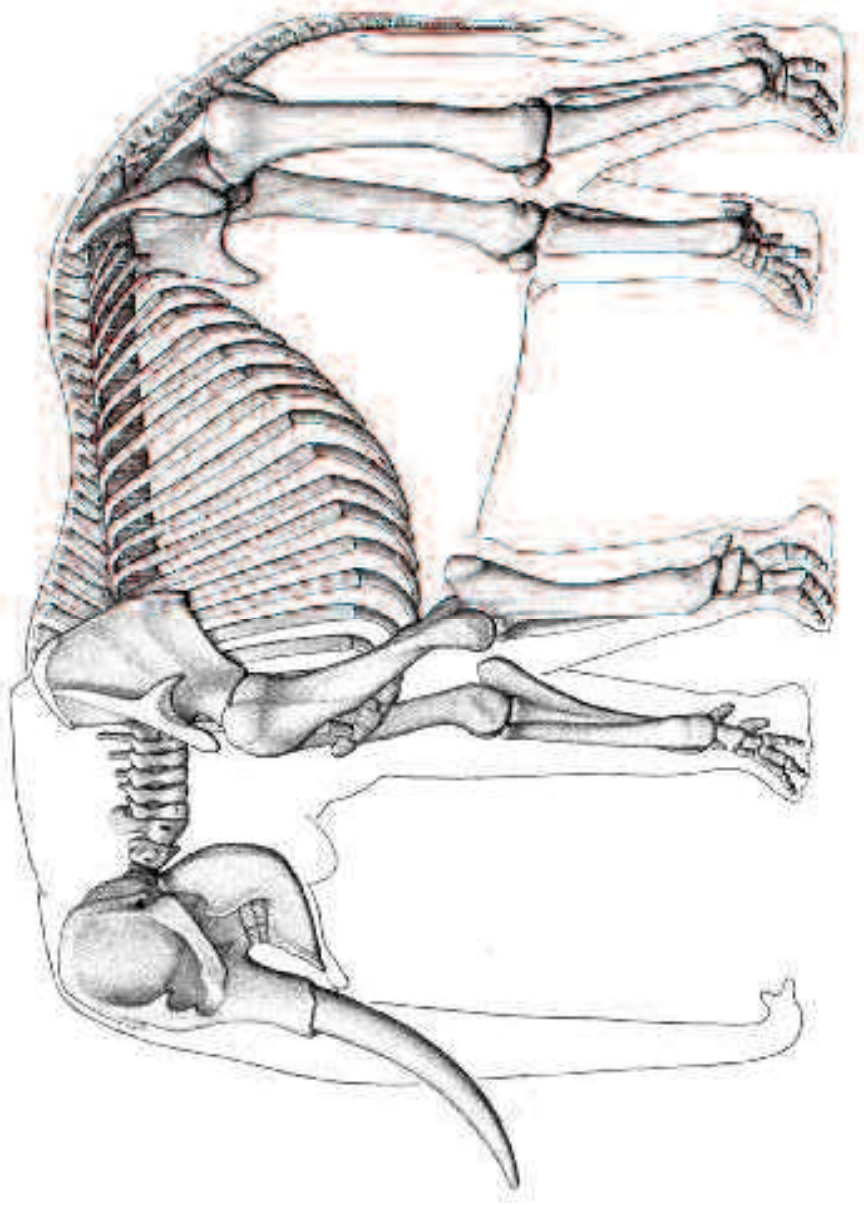


図6 チーター(CH) イエネコ(DC)ビーグル犬(BD)の体幹部の筋の筋線維の割合(%)の比較







アフリカゾウ (*Loxodonta africana africana*)

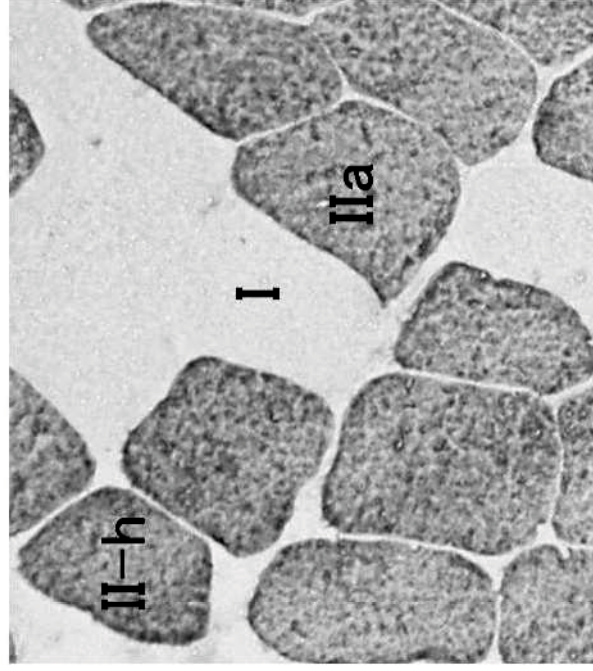
図7 アフリカゾウの骨格

四肢は真っすぐに伸びた柱のような形をしており、関節角度は大きく開いている。

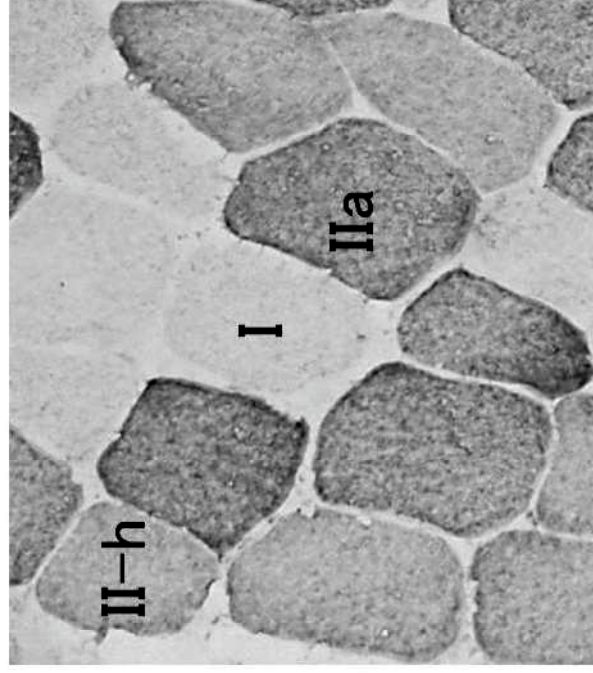
図8 アフリカゾウの広背筋の組織切片写真

ミオシン重鎖に対するモノクローナル抗体を用いて、3つの筋線維(Type I、Type II a、Type II -h)を区別した。

Anti-MHC Fast



SC-71(Anti-MHC IIa)



100µm

表4 アフリカゾウの骨格筋筋線維の分布 1 前肢の筋線維のタイプ別の割合(%)と断面積 (CSA)

\*1, \*2, \*3 は Type I と Type IIa, Type I と II-h, Type IIa と II-h でそれぞれ CSA に有意な差が認められた事を示す。

muscle name	muscle fiber population(%)			CSA mean (SD) $\mu\text{m}^2$		
	Type I	Type II a	Type II-h	Type I	Type II a	Type II-h
supraspinatus *2	37.5	25.0	37.5	12,372(2,215)	13,104(4,982)	8,354(2,943)
infraspinatus *1, *2	35.3	23.5	41.2	7,796(1,944)	4,361(2,130)	4,666(1,163)
deltoideus acrominal part *1	74.1	25.9	0.0	11,127(3,503)	7,951(9,409)	
deltoideus scapular part	23.5	29.4	47.1	3,773(620)	4,077(515)	3,902(882)
teres major *1	47.8	52.2	0.0	10,573(4,040)	9,145(1,811)	
subscapularis *1	46.3	53.7	0.0	4,639(1,639)	2,255(888)	
brachiocephalicus *1, *2	42.6	51.9	5.6	6,542(2,717)	3,934(1,521)	3,019(993)
serratus ventralis *1, *2	40.0	34.3	25.7	3,972(1,351)	3,087(959)	2,925(1,052)
Coracobrachialis	26.7	64.4	8.9	6,638(2,812)	5,240(1,195)	5,527(314)
triceps brachii caput magnus *1, *2, *3	21.8	36.4	41.8	4,231(585)	5,218(952)	5,922(1,203)
triceps brachii caput parvum	10.3	58.6	31.0	10,989(474)	9,853(1,627)	9,407(2,175)
triceps brachii caput medialis *1	43.7	56.3	0.0	1,543(412)	836(132)	
brachialis *1, *2	10.0	60.0	30.0	10,239(3,703)	6,975(1,794)	6,253(1,160)
biceps brachii *1	95.8	4.2	0.0	11,028(3,691)	12,357(1,870)	
extensor digitorum communis	17.6	41.2	41.2	16,159(4,487)	14,941(1,934)	12,498(2,427)
extensor digitorum quanti *1	64.2	35.8	0.0	4,707(1,167)	3,569(1,605)	

flexor digitorum communis *2, *3	11.1	23.8	65.1	4,696(1,284)	4,501(794)	5,056(1,232)
flexor digitorum quanti *1	34.1	65.9	0.0	8,737(1,581)	5,563(607)	
Average	37.9	41.2	20.8	7,764(3,849)	6,498(3,950)	6,139(2,913)

表 5 アフリカゾウの骨格筋線維の分布 2 後肢の筋線維のタイプ別の割合(%)と断面積 (CSA)

\*1, \*2, \*3 は Type I と Type IIa, Type I と II-h, Type IIa と II-h でそれぞれ CSA に有意な差が認められた事を示す。

muscle name	muscle fiber population (%)			CSA mean(SD) $\mu\text{m}^2$		
	Type I	Type II a	Type II -h	Type I	Type II a	Type II -h
gluteus medialis *1, *2	57.4	38.9	3.7	5,778(1,954)	2,705(1,228)	3,266(994)
tensor faciae latae *2, *3	12.5	81.3	6.3	6,001(2,157)	6,097(1,694)	2,311(436)
rectus femoris *1, *2	24.3	24.3	51.4	8,874(1,865)	6,630(2,075)	6,511(1,701)
vastus externus *1	11.1	35.6	53.3	6,264(2,206)	7,221(2,685)	7367(6364)
vastus internus *1	55.2	44.8	0.0	8,951(1,797)	5,587(2,817)	
biceps femoris	44.0	48.0	8.0	12,490(4,162)	6,014(2,218)	6,262(604)
Semitendinosus	28.6	28.6	42.9	13,278(2,577)	13,188(3,944)	12,748(4,258)
Semimembranosus	20.6	79.4	0.0	10,460(1,205)	6,609(1,456)	
Adductors	100.0	0.0	0.0	7,990(1,382)		
tibialis anticus *1	84.4	15.6	0.0	10,598(2,291)	1,765(1,001)	
gastrocnemius-laterale	79.6	18.4	2.0	6,272(1,553)	5,533(954)	7,130(562)
gastrocnemius-mediale	53.1	43.8	3.1	12,514(4,261)	6,375(1,105)	6,685(236)
extensor digitorum communis *1	57.1	42.9	0.0	10,919(3,285)	4,101(1,516)	
extensor digitorum brevis *1	62.0	38.0	0.0	6,245(1,423)	4,976(787)	
flexor digitorum profundus lateral part *1	36.4	63.6	0.0	7,582(2,666)	5,662(1,700)	
Average	48.4	40.2	11.4	8,948(2,620)	5,860(2,600)	6,535(3123)

表6 アフリカゾウの骨格筋筋線維の分布 3 体幹部の筋線維のタイプ別の割合(%)と断面積 (CSA)

\*1, \*2, \*3 は Type I と Type IIa, Type I と II-h, Type IIa と II-h でそれぞれ CSA に有意な差が認められた事を示す。

muscle name	muscle fiber population (%)			CSA mean(SD) $\mu\text{m}^2$		
	Type I	Type II a	Type II-h	Type I	Type II a	Type II-h
trapezius cervicis *1, *2	24.4	53.3	22.2	5,951(1,191)	6,609(1,408)	6,703(1,500)
trapezius thoracis *1, *2	31.2	52.7	16.1	35,666(1,180)	2,414(732)	2,349(688)
Rhomboideus	73.5	26.5	0.0	4,910(1,114)	5,529(2,137)	
latissimus dorsi	32.4	23.5	44.1	7,907(3,134)	8,110(3,726)	8,175(2,282)
pectralis superficialis *1	38.5	61.5	0.0	5,621(2,100)	3,005(1,191)	
pectralis profundus *1, *2, *3	61.6	24.7	13.7	8,384(2,317)	5,693(1,125)	6,209(1,421)
longissimus dorsi thoracic part *1	34.8	65.2	0.0	3,463(712)	2,714(808)	
longissimus dorsi lumbar part	34.2	65.8	0.0	6,296(2,318)	5,019(1,404)	
rectus abdominus *1, *2	25.8	67.7	6.5	14,776(5,822)	6,962(2,881)	6,166(289)
Average	39.6	49.0	11.4	6,764(3,444)	5,117(2,020)	5,920(2,156)

図9 チーターの加速からトップスピードのgallopにおける歩幅の推移

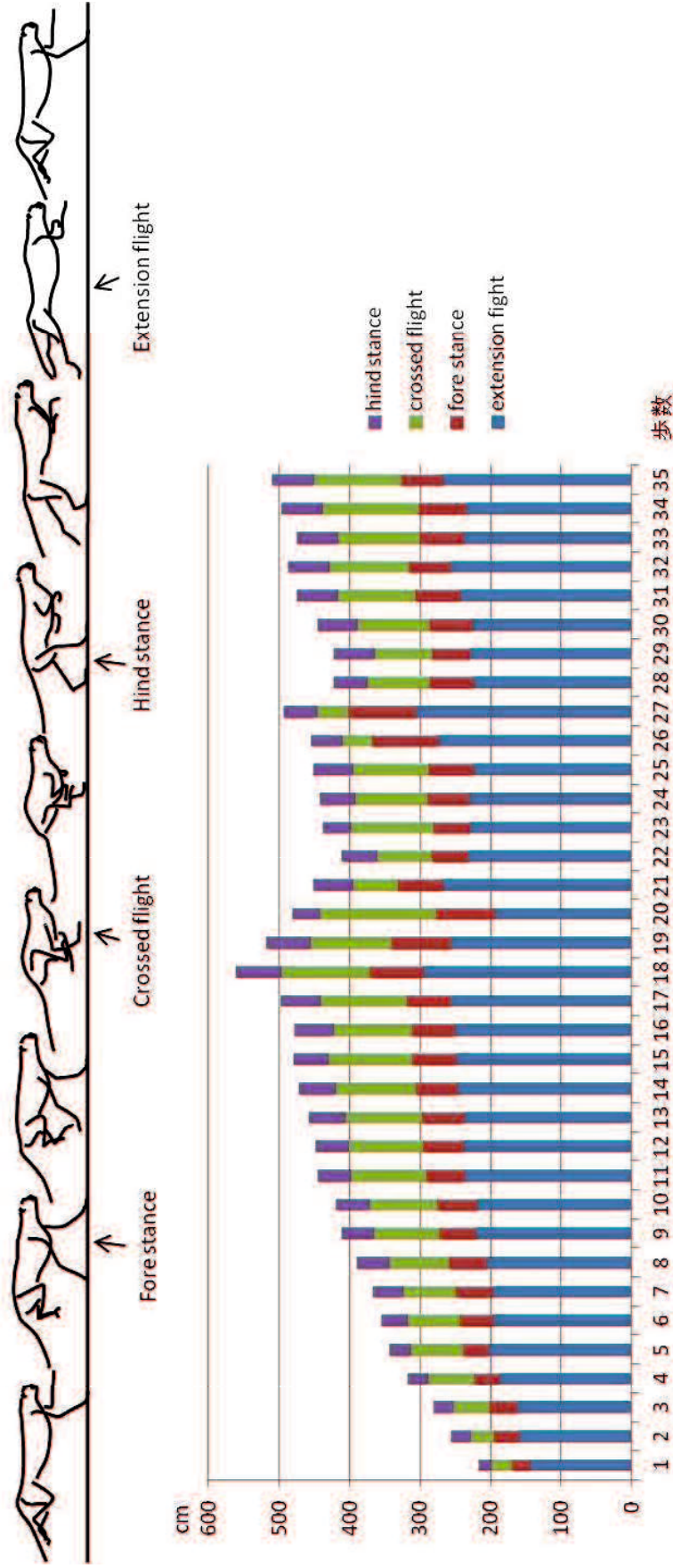




図10 グレイハウンドの加速からトップスピードのgallopにおける歩幅の推移

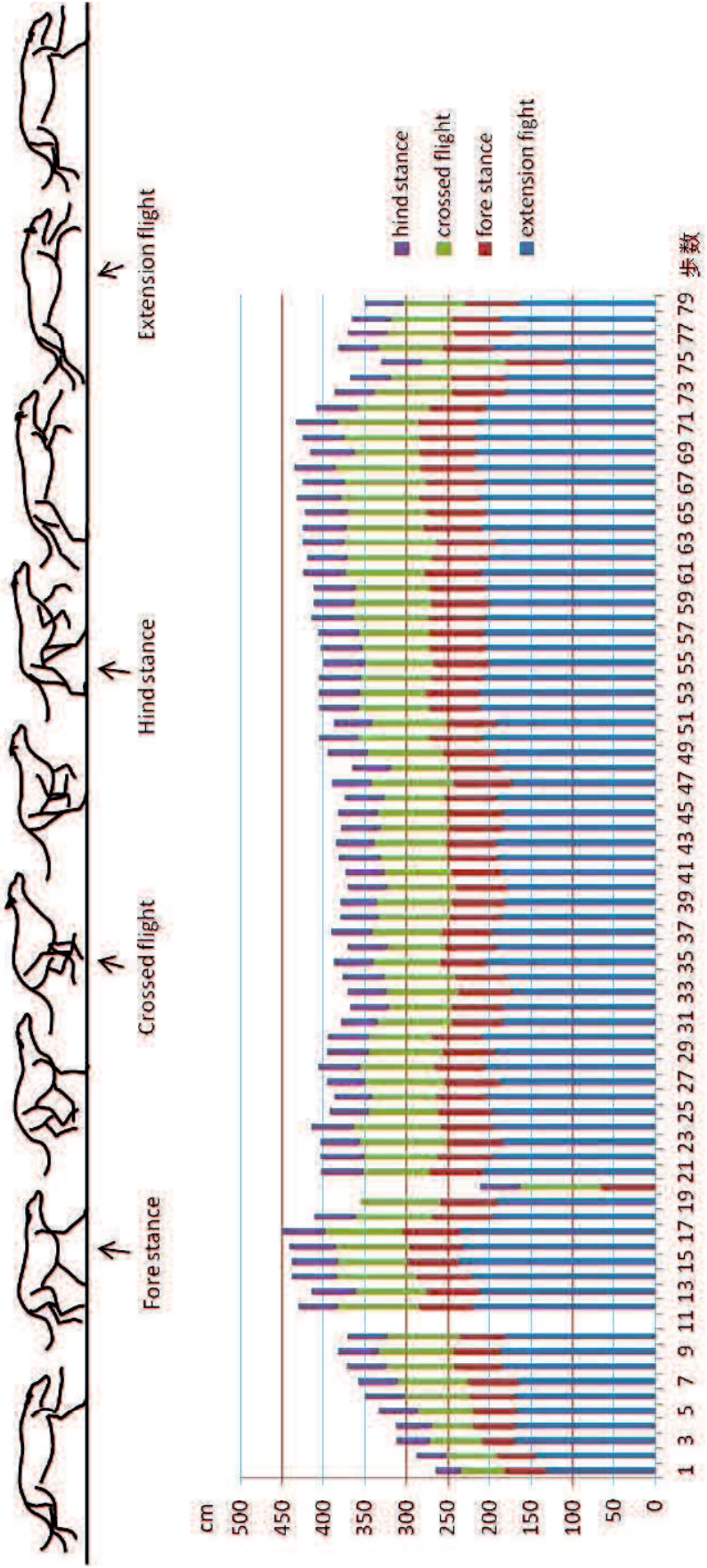




図11 チャーターとグレイハウンドの加速からトップスピードのgallopにおける歩幅の割合(%)推移

