

学 位 論 文 要 旨

氏名：市川 宏司

題 目：Locomotion and muscle fiber distribution in mammals
(哺乳類のロコモーションと筋線維分布)

論文要旨：

動物とは移動する、つまりロコモーションの能力を持つ生物である。動物はロコモーションのための運動器官と感覚器官を有する。動物は餌、獲物を得るために、捕食動物から逃げるため、繁殖の相手を見つけるため等、生命をつなぐためにロコモーションを行う。ロコモーションこそが動物の本質である。哺乳類は現在、地球上に約 5500 種が生息する。哺乳類の生息域は様々でほぼ地球全域に広がっている。哺乳類はそれぞれの遺伝的縛りの範囲で、生息域で最適のロコモーションの能力を獲得している。哺乳類のロコモーションは、魚類～爬虫類と比較すると鉛直方向の運動が特徴である。哺乳類は重力の作用である位置エネルギーを利用した運動を行う。哺乳類のロコモーションの要件として、1、速度、2、加速度と操縦性、3、持久力、4、安定性、5、エネルギーの交換と経済性があげられる。本研究の目的は多種の哺乳類のロコモーションと筋線維分布、さらには筋張力の関係を示し、棲息環境とロコモーションの関係を示すことである。本研究の対象動物は、哺乳類の中で速度という要件を最優先に進化させたチーターと、哺乳類の基本的生息域は陸上であるが、生息域を完全に地中に移したモグラである。ロコモーションを理解するためには多くの研究方法が必要である。運動学、運動力学、機能解剖学、神経・運動生理学、筋組織学、そして生態学が必要である。今回、チーターについては運動学的研究と筋組織学、モグラに関しては神経・運動生理学と筋組織学を用いて研究を行った。

1、チーターの高速旋回能力と筋線維分布

チーターの走行能力の特徴は、地球上の最高の高速能力と、獲物を捕らえるために高速で方向を変える能力である。チーターと同じ肉食目で高速能力を持つイヌ属グレイハウンドの直線およびコーナー（半径 38m）の走行時の着地相と 1 周期の比（**duty factor**）、着地のタイミングの比較を行った。動物は秒速 15~18m のルアーに従って走行した。チーターはコーナーに入っても減速せず、コーナー内側後肢のみの **duty factor** を変化させ、さらに四肢の着地、離地のタイミング（四肢間協調）を変化させることでコーナーを走行した。グレイハウンドはコーナーでは減速し、3 肢の **duty factor** を変化させた。しかし、四肢の離地、着地のタイミングは変化させなかった。我々の研究結果は、チーターは速度を保ったまま、前肢の **duty factor** を維持して、四肢の着地のタイミングを変えることで走行方向を変えることを示している。チーターの筋線維の特徴は報告されている（Goto et al. 2013）。脊柱起立筋に速筋線維が多く、足関節の屈筋と伸筋の筋線維分布が著しく異なることが特徴として上げられている。これらの事実は脊柱の緊張制御、足関節の屈伸運動が迅速であることを示している。この筋線維分布の特

徴は高速走行による姿勢制御、着地のタイミングの迅速な変化に対応していると考えられる。チーターの筋線維分布と高速方向制御能力が関連づけられた。

2、 モグラの筋線維分布と筋張力

モグラは完全に地中に適応したトガリネズミ目の哺乳類である。モグラ科には多くの種があるがその筋肉の特性、またロコモーションの仕組みについては不明のままである。今回、我々は2種類のモグラ（アズマモグラ、ユウベモグラ）の筋線維の特徴を同じトガリネズミ目の半地中性のヒミズ、より高度に陸上に適応したジネズミ、半水棲のカワネズミ、これらの生息域の異なる種と比較することで明らかにした。1種につき全身から38筋肉からサンプルを取り、抗体による組織学的研究、さらに電気泳動法を用いた分子量計測を用いて筋線維の分布について検討を行った。すべての種のほとんどすべての筋肉において収縮速度の最も遅い、疲労抵抗(有酸素系)の高い Type I 線維は見られなかった。2種類の手法による結果はすべての種、筋肉で必ずしも一致しなかったが、モグラの筋肉には最速で疲労しやすい Type IIb 線維は観察されなかった。筋線維の構成はモグラのすべての筋肉で類似しており、主に Type IIa 線維により構成されていた。モグラの筋線維分布は地中という他の生物からの働き掛けなどによる急速な運動を要求されない安定したトンネル内での活動に対応していると考えられた。筋線維は運動ニューロンにより直接制御される。運動ニューロンと支配する筋線維の組み合わせが運動単位である。S, FR, FF を構成する筋線維は Type I, IIa, IIx また IIb である。Henneman ら(1981)は異なる運動単位の制御によって張力が制御されることを、recruitment order として報告した。この仮説に従えば、モグラの運動単位は均一であるから、張力の制御は on-off に近いものになるということが予測される。本当にそうなのだろうか？モグラの張力に関する研究を行った。その結果、均一な筋線維で構成される筋を支配する運動ニューロンに興奮性の違いがあることが示された。

学位論文審査の結果の要旨

氏名	市川 宏司
審査委員	主査： 山口大学教授 和田 直己
	副査： 鳥取大学教授 山野 好章
	副査： 山口大学教授 中市 統三
	副査： 山口大学教授 田浦 保穂
	副査： 山口大学准教授 板本 和仁
題目	Locomotion and muscle fiber distribution in mammals (哺乳類のロコモーションと筋線維分布)
<p>審査結果の要旨</p> <p>市川宏司氏、研究テーマである Locomotion and muscle fiber distribution in mammals (哺乳類のロコモーションと筋線維分布) に関して研究倫理を遵守し研究を行った。本研究課題は系統、筋線維構成、そしてロコモーションの特徴の関係から哺乳類の環境への適応を考察するものである。研究論文は、1、草原という環境で高速走行能力を進化させた食肉目ネコ科のチーターの走行能力の運動学的特徴とすでに報告されている筋線維分布の関係、2、地中のトンネル内に完全適応したトガリネズミ目モグラ科のコウベモグラの筋線維分布と筋張力の関係について記述されている。その内容について簡単に示す。</p> <p>1、走行中の方向を変える能力は肉食動物にとって獲物を捕まえるため、また肉食動物の獲物となる動物にとっては逃げるために重要であるがその仕組みについてはほとんど明らかになっていない。市川氏は共同研究者とともにチーターとグレイハウンドの直線、カーブ走行の歩容について研究を行った。研究には4頭のチーターとグレイハウンドを用いて400mトラックの80mの直線走行、半径38mのカーブ走行を、高速度カメラを用いて撮影した。チーター、グレイハウンドともにルアー速度15~18mで走らせた。両方ともにrotatory gallopで走行した。グレイハウンドは、全肢のduty factor (着地時間/サイクル時間)の増大、減速によってカーブを走りぬけた。一方、チーターは減速することなく、内側後肢(non-lead 後肢)だけが変化させた。チーターは四肢の離地着地のタイミングの独立制御によって方向を変える能力を持っていることを示した。すでに山口大学生体システム科学研究室から提出されている筋線維分布のチーターの特徴は、体軸の脊柱起立筋の速筋線維の分布、足先の高速屈伸運動を可能にする筋線維分布であった。チーターは高速度の走行、方向変えに対応する体軸、足先の離地、着地のタイミングの制御を可能にする筋線維分布を進化の過程で獲得して草原での</p>	

適応を可能にしている。

2、モグラは完全に地中生活に適応したトガリネズミ目の哺乳類である。地中という陸上と著しく異なる環境条件に生息するモグラの筋肉の特性、またロコモーションの仕組みについては不明のままである。今回、我々は2種類のモグラ（アズマモグラ、コウベモグラ）の筋線維の特徴をトガリネズミ目のなかの半地中性のヒミズ、より高度に陸上に適応したジネズミ、半水棲のカワネズミという生息域の異なる種と比較することで明らかにした。1種につき全身38の筋肉からサンプルを取り、抗体による組織学的研究、さらに電気泳動法を用いた分子量計測を用いて筋線維の分布について検討を行った。研究に用いたすべての種の、ほとんどすべての筋肉において収縮速度の遅い、疲労抵抗(有酸素系)の高い Type I 線維は見られなかった。2種類の手法による結果はすべての種、筋肉で必ずしも一致しなかったが、モグラの筋肉には収縮速度最速、最も疲労しやすい Type IIb 線維は観察されなかった。筋線維の構成は2種のモグラの、すべての筋肉で類似しており、Type IIa 線維により構成されていた。筋線維構成が均一であることはこれまでの筋線維分布に関する研究結果によると筋張力制御の単純さを示している。天敵のいない、より恒常性の高いトンネル内のロコモーションに対して均一な筋線維分布は合致しているように考えられた。そこで下腿三頭筋の張力計測を行った。しかし、その結果は筋張力の緻密な制御に筋線維構成の多様性が必ずしも関係のないことが示された。これはこれまでの筋張力制御と異なる仕組みがモグラには存在することを示していた。

今回、市川氏の論文は、極端な環境適応を行った、チーターとモグラの筋線維構成—系統—環境適応—ロコモーションの関係を示していた。

以上により本論文は博士（獣医学）を与える基準を十分満たしている。