

# 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

## —解剖による機能の理解と物理モデルによる検証—

Crocodylian knee locking mechanism and intralimb coordination of a hindlimb in the stance phase during high walking

-Investigation based on the dissection of *Crocodylus porosus* and a physical model-

正 ○伊東和輝 (大阪大)                      檜田紗耶香 (岡山理科大)  
 正 衣笠哲也 (岡山理科大)                  奥田ゆう (岡山理科大)  
      千葉謙太郎 (岡山理科大)              高崎竜司 (岡山理科大)  
 正 大須賀公一 (大阪大)

Kazuki ITO, Osaka University, ito.k@dsc.mech.eng.osaka-u.ac.jp

Sayaka HIDA, Okayama University of Science

Tetsuya KINUGASA, Okayama University of Science

Yu OKUDA, Okayama University of Science

Kentaro CHIBA, Okayama University of Science

Ryuji TAKASAKI, Okayama University of Science

Koichi OSUKA, Osaka University

The limb musculoskeletal anatomy and its function during walking in crocodylians have been well studied, but the walking mechanism derived from mechanical behaviors of components within the limb musculoskeletal systems has been less addressed. This study focuses on the knee locking mechanism during high walking of crocodylians through dissections of a *Crocodylus porosus* hindlimb and a physical model generated based on the dissected individual. The data from the dissection suggest that the crocodylian hindlimb musculoskeletal system has a function to maintain a stance posture by constraining the knee joint with the tension generated by the caudofemoralis longus and ground reaction force. A test using a physical model supported the feasibility of this knee locking function.

**Key Words:** Biomechanics, Musculoskeletal system

### 1 緒言

ワニ類は、四足動物が示す多くの歩容を用いるという生物機械学的に興味深い特徴を持つ [1, 2, 3] だけでなく、恐竜類に近縁であるため類似した歩行メカニズムを保存する可能性を持つという系統学的に重要な現生種と考えられている。このような背景から、ワニ類の歩行メカニズムを明らかにするために、解剖 [4, 2, 5] だけでなく、ひずみゲージによる支持力測定 [6]、筋電位 [7]、床反力計測システム [8, 9, 10, 11, 12]、X線を用いたロコモーション観察と筋骨格モデルによる筋の発生力推定 [3] など、骨格や個々の筋の解剖学的、生理学的かつ生物機械学的知見を与える研究がなされてきた。

一方、ウマなど蹄行性哺乳類の多くの肢は、筋や腱の巧みな配置によって受動的に関節を拘束することで筋骨格系の自由度を大幅に低減する reciprocal apparatus や地面反力によって関節をロックし自重を支持する stay apparatus を持つ [13, 14]。我々は、個別の筋の機能だけでなく、地面との力学的相互作用に基づいて骨格や筋、腱によって生み出される受動的運動が歩容を生成するための本質であると考えられる。したがって、脊椎動物の歩行メカニズムを理解するためには、肢を構成する筋骨格系がどのように地面との相互作用を伴う受動的運動によって肢内協調することで歩容を生成するのか明らかにする必要がある。

そこで本研究は、ワニ類のハイウォーク (陸上において肢で体を支え腹をつけずに歩く歩容) において、筋骨格系の受動的運動が力学的な相互作用に基づいてどのように実現されるのかを解剖によって明らかにし、その機能を物理モデルによって構成することでその妥当性を検証することを目的とする。本稿では、ハイウォーク時における後肢の膝関節ロック機構に注目し、イリエワニの後肢を解剖することで後肢内協調による受動的立位姿勢維持メカニズムの存在を明らかにするとともに、物理モデルを用いて

この機構を再現し立位姿勢が維持可能かどうか実証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

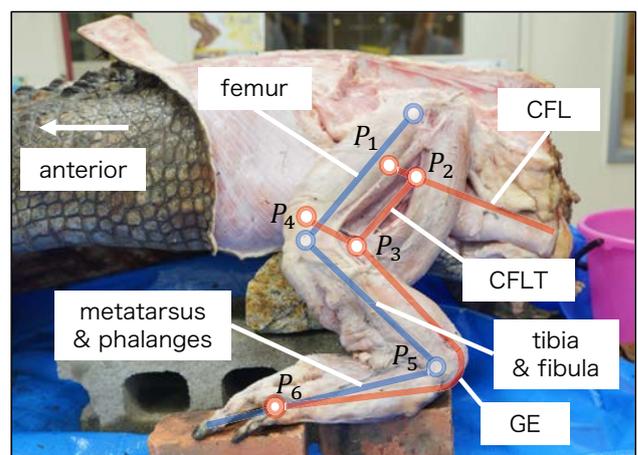


Fig.1 Left hindlimb musculoskeletal system of *Crocodylus porosus*.

前述したように、ワニ類の各筋が地面と相互作用を伴ってどのような役割を担うのか明らかにする研究はいくつかあるが、筋や腱と骨格が一つのシステムとして連動し受動的に筋肢内協調を実

現するメカニズムは明らかになっていない。ワニ類の後肢筋骨格系が機械的に運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、筋骨格系の受動的筋肢内協調を考慮して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や腱の起始停止位置を詳細に観察するとともに、各筋や腱に張力を与えることでどのように受動的な運動が発生し後肢肢位が変化するかを確認した。

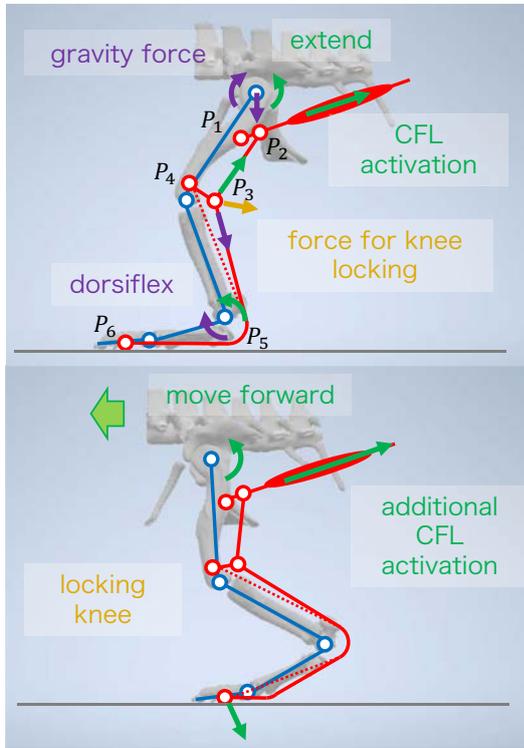


Fig.2 The mechanism of maintaining a stance posture

図 1 にイリエワニ体幹・左後肢外側(皮下および尾部を除いた状態)と立位姿勢維持に関わる主要な骨格, 筋, 腱の配置, 図 2 にその模式図と筋や腱に作用する張力および各関節に作用する力のモーメントを示す。受動的後肢内協調を考察するために、長尾大腿筋(caudofemoralis longus, CFL)を除く筋と腱は自然長(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(accessory tendon of CFL, CFLT) は主要な停止位置である第 4 転子  $P_1$  (図 1) の手前  $P_2$  で分岐し、腓腹筋外側頭(gastrocnemius externus, GE) の起始位置である大腿骨遠位端外側頭  $P_4$  の付近  $P_3$  でこれと Y 字を成すように結合する(図 3)。つまり、CFLT は大腿骨遠位端外側頭  $P_4$  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  $P_5$  を経由して浅短趾屈筋腱膜  $P_6$  に停止する。CFL が収縮すると第 4 転子  $P_1$  を起点に大腿骨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  $P_3$  に上斜め後方の張力を発生させる(図 2 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  $P_3$  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  $P_4$  が後方に牽引され(黄土矢印)、膝が伸展する方向への力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に膝をロックし立位姿勢を維持することに寄与するメカニズムと考えられる。つまり、CFL を収縮させると膝関節が伸展した肢位でロックされ(立位姿勢を維持)、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。

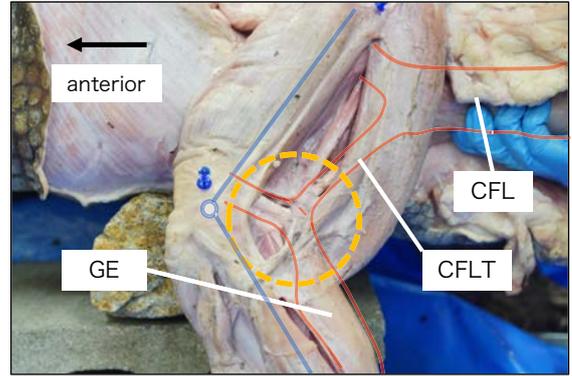


Fig.3 The “Y” shaped bifurcation formed by CFLT and GE

### 3 ロボットによる後肢立位姿勢維持メカニズムの検証

#### 3.1 イリエワニ後肢の物理モデル

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位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 4A)。ロボットの骨格は解剖を行なったイリエワニの CT スキャンによる 3 次元骨格データを用いている。各筋や腱は、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)によってロープを尾側に引くことで実現した。各要素の長さ(図 4B)と関節可動域(図 4B)をそれぞれ表 1 と表 2 に示す。CFL から分岐した腱 CFLT 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。また、右後肢における立位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 である。

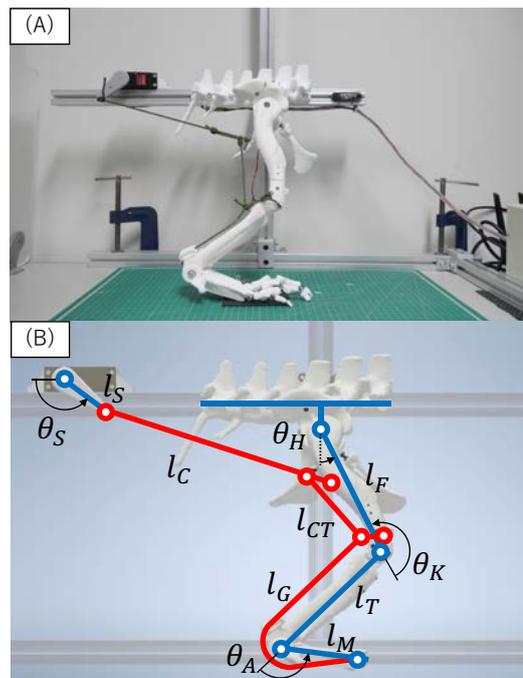


Fig.4 (A) physical model (robot), (B) schematic musculoskeletal system shown on 3D model

Table 1 Length of each element of the robot

Parts	Symbols	Length [mm]
Femur	$l_F$	155
Tibia & Fibula	$l_T$	151
Metatarsus	$l_M$	106
CFL	$l_C$	295
CFLT	$l_{CT}$	124
GE	$l_G$	240

Table 2 Range of motion of each joint

Joints	Symbols	Angle [deg]
Hip	$\theta_H$	-180 + 98
Knee	$\theta_K$	-146 + 50
Ankle	$\theta_A$	-0 + 128
Servo	$\theta_S$	-0 + 270

### 3.2 物理モデルによる立位姿勢維持の検証

CFLの収縮によって立位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5は、CFLの張力の有無に対する姿勢の変化の比較と各関節角度の変化を示したものである。CFLの収縮前は股関節と膝関節が屈曲し腰帯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腰帯全体が上昇するとともに立位姿勢へ移行し、また、CFLが一定の収縮を維持(サーボモータの回転角度を一定に維持)することで立位姿勢が維持されていることがわかる。この時、体重計の表示は2.200 kgfとなったことから自重を支持することができる。

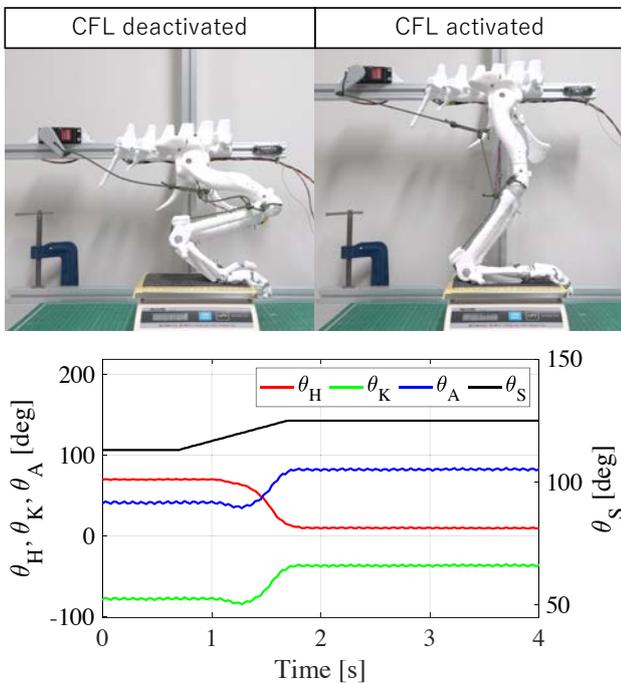


Fig.5 Comparison of postures and joint angles with deactivated and activated CFL

さらに、図6は立位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

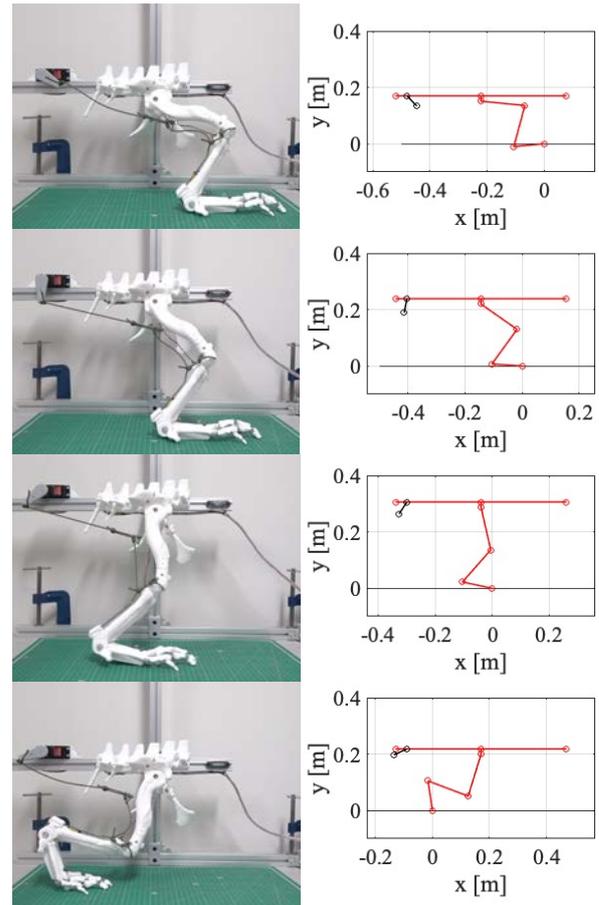


Fig.6 Hip joint extension with CFL traction

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位姿勢を維持できていることがわかる。

## 4 結言

本稿では、地面との相互作用と受動的肢内協調に基づいたワニ類の歩行メカニズムを明らかにするために、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の解明を解剖に基づいて行った。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位姿勢を維持する機能をもつことを明らかにした。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、得られた立位姿勢維持メカニズムの実現可能性を検証した。

ワニ類の筋骨格系の力学的機能に基づく歩行メカニズムの理解は、これまでに行われてきた恐竜類の失われた歩行を復元する試み [15, 16] をより確かなものに行うことができると考える。また、本研究で明らかとなった筋骨格系と環境との相互作用による立位姿勢維持のメカニズムは、脚式ロボットの歩行軌道生成や立位時のエネルギー効率の向上に寄与することが期待される。

## 謝辞

本研究は、次世代研究者挑戦的研究プログラム助成金 J219713007, JSPS 科研費基盤研究 (C) 20K04390, 岡山理科大学プロジェクト研究推進事業、並びに、JST ムーンショット型研究開発事業 JPMJMS2032(多様な環境に適応しインフラ構築を革新する協働 AI ロボット) の支援を受けて行われた。また、イリエワニ標本の提供は鉄輪温泉おにやまホテルの上月敬一郎氏、鬼山地獄の宇都宮康綱氏に、解剖では岡山理科大学大学院の大越司氏に御協力頂いた。ここに謝意を表す。

## 参考文献

- [1] Gatesy, S. M., “Hind limb movements of the American alligator (*Alligator mississippiensis*) and postural grades”, *Journal of Zoology*, vol. 224-4, pp. 577–588, 1991.
- [2] 鈴木大輔, 千葉謙太郎, 田中康平, 林昭次, “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, pp. 37–60, 2011.
- [3] Wiseman, A. L. A., Bishop, P. J., Demuth, O. E., Cuff, A. R., Michel, K. B., and Hutchinson, J. R., “Musculoskeletal modelling of the Nile crocodile (*Crocodylus niloticus*) hindlimb: Effects of limb posture on leverage during terrestrial locomotion”, *Journal of Anatomy*, vol. 239-2, pp. 424–444, 2021.
- [4] Otero, A., Gallina, P. A., and Herrera, Y., “Pelvic musculature and function of *Caiman latirostris*”, *Herpetological Journal*, vol. 20, p. 173–184, 2010.
- [5] Allen, V., Molnar, J., Parker, W., Pollard, A., Nolan, G., and Hutchinson, J. R., “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. 227-6, pp. 790–790, 2015.
- [6] Blob, R. and Biewener, A., “In vivo locomotor strain in the hindlimb bones of alligator *mississippiensis* and iguana *iguana*: implications for the evolution of limb bone safety factor and non-sprawling limb posture”, *Journal of Experimental Biology*, vol. 202-9, pp. 1023–1046, 05 1999.
- [7] Cuff, A. R., Daley, M. A., Michel, K. B., Allen, V. R., Lamas, L. P., Adami, C., Monticelli, P., Pelligand, L., and Hutchinson, J. R., “Relating neuromuscular control to functional anatomy of limb muscles in extant archosaurs”, *Journal of Morphology*, vol. 280-5, pp. 666–680, 2019.
- [8] Willey, J. S., Biknevičius, A. R., Reilly, S. M., and Earls, K. D., “The tale of the tail: limb function and locomotor mechanics in *Alligator mississippiensis*”, *The Journal of Experimental Biology*, vol. 207, pp. 553–563, 2004.
- [9] Reilly, S. M. and Blob, R. W., “Motor control of locomotor hindlimb posture in the American alligator (*Alligator mississippiensis*)”, *The Journal of Experimental Biology*, vol. 206, pp. 4327–4340, 2003.
- [10] Reilly, S. M., Willey, J. S., Biknevičius, A. R., and Blob, R. W., “Hindlimb function in the alligator: integrating movements, motor patterns, ground reaction forces and bone strain of terrestrial locomotion”, *Journal of Experimental Biology*, vol. 208-6, pp. 993–1009, 03 2005.
- [11] Hutchinson, J. R., felkler, D., Houston, K., chang, Y.-M., Brueggen, J., Kledzik, D., and Vliet, K. A., “Divergent evolution of terrestrial locomotor abilities in extant crocodylia”, *Scientific Reports*, vol. 9-19301, 2019.
- [12] Iijima, M., Munteanu, V. D., Elsey, R. M., and Blob, R. W., “Ontogenetic changes in limb posture, kinematics, forces and joint moments in American alligators (*Alligator mississippiensis*)”, *Journal of Experimental Biology*, vol. 224-jeb242990, 2021.
- [13] Hildebrand, M., “The mechanics of horse legs”, *American Scientist*, vol. 75-6, pp. 594–601, 1987.
- [14] Miyashita, K., Masuda, Y., Gunji, M., Fukuhara, A., Tadakuma, K., and Ishikawa, M., “Emergence of Swing-to-Stance Transition from Interlocking Mechanism in Horse Hindlimb”, *Proceedings of 2020 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS)*, pp. 7860–7865, 2005.
- [15] Sellers, W. I., Margetts, L., Coria, R. A., and Manning, P. L., “March of the Titans: The Locomotor Capabilities of Sauropod Dinosaurs”, *PLOS ONE*, vol. 8-10, pp. 1–21, 10 2013.
- [16] Bishop, P. J., Cuff, A. R., and Hutchinson, J. R., “How to build a dinosaur: Musculoskeletal modeling and simulation of locomotor biomechanics in extinct animals”, *Paleobiology*, vol. 47-1, p. 1–38, 2021.