# 解 説

## 恐竜足部復元のためのダチョウ足の解剖と機能

松本幸英

林原自然科学博物館

## Pedal anatomy and function of ostrich for dinosaurian pedal reconstruction

## Yukihide Matsumoto

Hayashibara Museum Natural Sciences 4382-4, Shirimi, Oku-tyo, Setouchi, Okayama 701-4212, Japan (y-mts@hayashibaramuseum.jp)

#### はじめに

恐竜はどの様に動いたのか?どんな姿だったのか?こ れらを解明する有力な手掛かりの一つとなるのが足跡な どの印象化石である.恐竜の足跡化石は生きた恐竜の運 動を記録し,足裏の形を直接に写しとっているからであ る.

しかし,これまで足跡化石から恐竜の姿の詳しい復元 はあまりなされていない (Langston, 1960; Thulborn, 1990; Gatesy *et al.*, 1999). なぜなら,恐竜と足跡の関係のほ とんどが形態の違いが明らかな大きな分類単位でしか分 かっていないため,属や種などの小さな分類単位での結 び付けが困難だからである(Carpenter, 1984; Gillette and Lockley, 1989; Thulborn, 1990; Carpenter, 1992; Meyer, 1993; Lockley and Hunt, 1994, 1995; Lockley and Meyer, 1995; Sarjeant *et al.*, 1998; Lockley and Hunt, 2000; 松 川, 1998; Carvalho, 2004; Lockley and Wright, 2004; Stanford, *et al.*, 2007). 無理に行えば, 異なった動物同 士を結び付けて間違った復元を招きかねない.

この様な現状を作り出している原因には、二つのこと が挙げられる.一つは恐竜の骨格と足跡の化石産地が同 じにならないことである (Currie *et al.*, 2003; Ishigaki *et al.*, 2009). もう一つは恐竜の足部骨格と足裏の肉の膨ら み(以下,肉の膨らみを"肉球"と総称する.)との関係



図1. 二つの恐竜足裏の復元. A, 趾枕が関節間の趾節骨体下に位置するとした場合の復元 (mesarthral position). B, 趾枕が関節下に位置す るとした場合の復元 (arthral position). II, 第Ⅱ趾; III, 第Ⅲ趾; IV, 第Ⅳ趾; 1~5, 第1~5趾節骨. *Tarbosaurus*の左足部骨格(底側 面)を使用した. 趾枕の位置の解釈が異なると,同じ骨格から趾枕の大きさや比率などの異なった足裏の復元が生じる.



図2. 体表と骨格の関係. A, 左足部の体表解剖. B, 左足部骨格(底面)と"肉球"の位置関係. 矢印は関節位置を示す. t, 滑車;mt, 中 足骨;Ⅲ1, 第Ⅲ趾第1趾節骨;Ⅲ2, 第Ⅲ趾第2趾節骨;Ⅲ3, 第Ⅲ趾第3趾節骨;Ⅲ4, 第Ⅲ趾第4趾節骨;Ⅳ1, 第Ⅳ趾第1趾節骨;Ⅳ2, 第Ⅳ趾第2趾節骨;Ⅳ3, 第Ⅳ趾第3趾節骨;f, "球節";Ⅲ-mp, 中足枕;Ⅲ-pdp, 第Ⅲ趾近位趾枕;Ⅲ-ddp, 第Ⅲ趾遠位趾枕;Ⅳ-dp, 第 Ⅳ趾の趾枕;Ⅲ-mpj, 第Ⅲ中足趾節関節;Ⅲ-pipj, 第Ⅲ趾近位趾節間関節;Ⅲ-mipj, 第Ⅲ趾中位趾節間関節;Ⅲ-dipj, 第Ⅲ趾遠位趾節間 関節;Ⅳ-mpj, 第Ⅳ中足趾節関節;Ⅳ-pipj, 第Ⅳ趾近位趾節間関節;Ⅳ-mipj, 第Ⅳ趾中位趾節間関節.

に二つの相反する解釈がある(図1)など足部解剖が明 らかになっていないこと(Thulborn, 1990)である.そ のため,これまで恐竜の骨格と足裏の"肉球"の関係を 明らかにしようと鳥の足部が調べられている.Thulborn (1990)によると,鳥によって骨格と"肉球"の位置関 係がまちまちであることが分かっている.しかしながら, レアや七面鳥など地上を走り回る鳥類では,関節下 (arthral position)に"肉球"が位置する共通性も認めら れるとされており,足部の使い方とそれによる"肉球" の役割の違いが骨格と"肉球"の関係に違いを生じさせ ている可能性が高い.

そうであれば、足部の使い方が恐竜に近いと考えられ

る現生動物の足部"肉球"の役割を明らかにすることで, 恐竜の足部"肉球"の役割など恐竜の足部のあるべき姿 が得られるはずである.恐竜の足部は,巨体を支え陸上 生活をするために機能し,そのために骨格や"肉球"の 構造に対し厳しい適応が求められたはずである.そして, それはより近縁で,陸上生活に適応し,重い体を支え, 酷似した骨格と"肉球"を持つ大型陸生鳥類の足部にお いても同様であると考えられる.

そこで,著者は中足骨を浮かせて立つ恐竜(松本・石 垣,2009,2010)に近い姿勢をとり,現生鳥類の中で最大 の体重を持ち(黒田,1991),時速90kmに及ぶ高速走行 を行う(黒田,1962)など陸上生活に最も適応したダチョ ウ Struthio camelusに焦点を当て,恐竜にも求められたで あろう"肉球"の役割,"肉球"の大きさや位置の規則性 などに関する情報を探った.また他にも,恐竜の復元に おいて役立つ情報を探った.それらの結果と恐竜への適 用例を以下に記した.

## 材料と方法

足の局所解剖を明らかにするために,岡山県風の村牧 場飼育のダチョウ雌個体(2歳齢)の左足を解剖した.屠 殺時の体重は130 kgであった.頚と腿の皮膚は灰色を呈 していたが,5亜種あるとされるうち(Davies,2002)の どの亜種かは不明である.また同牧場で飼育された6~ 7ヶ月齢の若い個体の骨格標本を骨格観察と計測のため 使用した.他にもロコモーション観察のために(株)池 田動物園(岡山市)の雌雄の2個体(8歳齢)を使用し た.材料として使用したこれらのダチョウは,黒田(1962) が記載した第IV趾の爪が退化消失したダチョウと同じで ある.しかし,第IV趾に小さな爪が残っているダチョウ も存在しているので,ここで解説するダチョウは第IV趾 の爪が消失したダチョウに限定されたものであることを 断っておく.

なお,解剖学用語は主にニワトリに使われているもの (加藤,1985)を使用した.また,足裏の解剖学用語には ニワトリの趾枕と中足枕(保田,2002)を使用した.し かし,ダチョウの足裏には趾枕や中足枕と異なる皮膚の 肥厚によらない肉の膨らみがあり,名称もないことから これを"球節"と仮称し,"球節"を含めた足裏の肉の膨 らみを"肉球"と便宜的に総称することにする.

#### 記載

#### 足部の体表解剖

使用したダチョウの足部は,第 I 趾と第 II 趾が退化消 失し,第 III 趾と第 IV 趾の二趾のみを持つ(図2A).二つ の趾が失われた分,ダチョウの足部は他の鳥類と比べて 趾の接地部位が減少している.

爪は第Ⅲ趾にのみあり,趾先が退化した第Ⅳ趾にはな い.第Ⅲ趾の爪は,三角形の断面を持ち,内外方向に扁 平な鉤爪でなく背腹方向に扁平な有蹄類の蹄の様になっ ている(図2A).また,この爪は,接地時に地面にまで 届き,先端は地面に平行に摩耗している.一方,爪がな い第Ⅳ趾は,その分趾が短くなって,接地部位が減少し ている.

趾の背は蛇腹鱗状で大きなウロコに覆われているが, これらは薄く軟らかいため,足部の関節を動かすと,体 表に第Ⅲ趾の第1~4趾節骨の骨底の背側面の縁がウロ コを通して観察される.そのため,第Ⅲ趾の中足趾節関 節,近位趾節間関節,中位趾節間関節,遠位趾節間関節 第Ⅲ趾の底面には二つの大きな趾枕(近・遠位趾枕) があり,第Ⅳ趾には一つのみがある(図2A). これらは 立位で接地する部分が,突起状あるいは突起が長く延び 毛状となった特殊なウロコで覆われている. このウロコ は,硬いがプラスチックの様な弾力性がある. 飼育下で はこのウロコの間に砂泥が強固に付着して天然の耐磨耗 材・緩衝材になっている.

第III趾と第IV趾の付け根には,一つの大きな肉の膨ら み"球節"があり,その最底部の一部分には,皮膚が肥 厚した軟らかい不明瞭な小さな楕円形の膨らみ(III-mp) がある(図2A).これは他の鳥類に見られる中足枕(保 田,2002; Proctor and Lynch, 1993)に相当する.ダチョ ウの中足枕は立位や運動時には接地せず,座位で軽く接 地するだけで,趾枕に見られる様な突起状の硬いウロコ に覆われていない(図2A).

#### 足部の使い方

ダチョウは他の鳥類と異なり、立位だけでなく歩行及 び走行姿勢(Muybridge, 1957)においても中足趾節関節 下の"球節"を浮かせ、趾のみを接地している.そのた めその分、脚が長くなり、接地した足部と地面との摩擦 が少ない.そして、この姿勢では、中足趾節関節と近位 趾節間関節が常に伸展位にあり(図3)、その姿勢維持と 運動のために常に大きな負荷がこれら二つの関節にかか る状態にある.

ダチョウの歩行運動の様子をヒトの歩行サイクル(土



図3. 立位ダチョウの足部. 中足趾節関節下の足裏を浮かせ, 趾の みを接地し, 中足趾節関節と近位趾節間関節が常に伸展位にな る. 右足では体重を主に支える第Ⅲ趾近位趾節間関節下の近位趾 枕(白矢印)が大きくつぶれ, 非荷重時には最も幅広な遠位趾枕 (黒矢印)より幅が大きくなっている. そのため, 左足では相対 的に第Ⅲ趾近位趾節間関節より遠位の趾が少し持ち上がる. その 結果,接地した趾骨格(足底へ湾曲した第4趾節骨を除いた第2・ 3趾節骨)の姿勢は趾の背の傾斜角(6.5°)から趾骨格の背側面 の傾斜角(7.5°)を引いた角度(-1°)になり, わずかに後傾す るが, おおむね水平である.

井,2003)の用語を借りて表現すると、ダチョウ足部は、 (1) 接地した立脚期前期の足部に体重が移動するにつれ、 その重さで第Ⅲ中足趾節関節下の"球節"が地面から2 ~3cm近くまで下がり、第Ⅲ趾第1趾節骨と地面との角 度が接地時姿勢の約45°から15°~20°程度まで傾く. そ の後蹴り出すまでに、角度が勢いよく戻り、第Ⅲ中足趾 節関節から上部が上方に押し上げられる. これら第Ⅲ趾 第1趾節骨の一連の動きは、車両のサスペンションの様 である.この運動の際,第Ⅲ趾近位趾節間関節下の第Ⅲ 趾近位趾枕は重さで大きく変形する.そして、(2) 第Ⅲ 趾第1趾節骨がバネの様に動き勢いよく蹴り出し始める と、その勢いに乗って今度は第Ⅲ趾第2趾節骨が第Ⅲ趾 近位趾枕を離地させ、(3)更に遠位の二つの趾節骨が、第 Ⅲ趾遠位趾枕を離地させる. 第Ⅲ趾第4趾節骨が離地す る際には、爪の先端が地面にめり込み、地面をとらえる. 立脚期におけるこれら三段階の第Ⅲ趾の姿勢変化は,第 Ⅲ趾の三つの"肉球"のある部分("球節",近位趾枕, 遠位趾枕) での関節運動によって行われる.

また,歩行中のダチョウでは遊脚側の趾の屈曲が小さ く,枝にとまれる鳥の様に大きくなることがない.逆に 中足趾節関節以外は過伸展する.屠殺後の可動域の確認 においても趾の屈曲範囲は小さく,他の鳥類の様に木の 枝をつかめるほど曲がらない.

更に、歩行サイクルにおけるダチョウの趾は、立脚期



図4. 左第IV趾の局所解剖(外側面).皮膚は全て取り除かれてい る.屈筋腱(深趾貫通屈筋腱)を露出させるためにツマヨウジが 腱の背側に挿入されている.伸筋腱は第3趾節骨の背面で切断さ れている.Mt,中足骨;t,滑車;IV1,第IV趾第1趾節骨;IV2, 第IV趾第2趾節骨;IV3,第IV趾第3趾節骨;IV4,第IV趾第4趾 節骨;IV5,第IV趾第5趾節骨;cp,軟骨板;te,伸筋腱;IV-tf, 屈筋腱(深趾貫通屈筋腱). に開き,遊脚期に閉じる.立脚期のダチョウの趾の開き は25°前後と小さい.このとき内外転する趾は第Ⅳ趾で, 第Ⅲ趾は内外転しない.これは屠殺後の可動域の確認に おいても同様であった.

足の接地は,足裏全体で地面を前方に蹴る様にあるい は足裏全体を置く様にしている.接地の衝撃は強く,地 面を擦る音とともに前方に地面の土砂が飛び散る.立位 で重心移動のために一歩踏み出すだけのときも,歩行に おいても,低速走行においても同様の接地である.

また接地の際, 趾枕は押しつぶされて左右に広がる(図 3). 立位では特に最も近位の接地部位である第Ⅲ趾近位 趾節間関節(第1趾節骨遠位端)に最も体重がかかって 骨の趾枕への沈み込みが大きい.一方,これよりも遠位 の趾節骨には,あまり体重がかかっておらず沈み込みが 小さかったり,逆に上に少し持ち上がっていたりするこ とがある(図3).立ち方によって多少の違いはあるが, 接地した趾の骨格姿勢は,趾の背の傾斜角から趾骨格の 背側面の傾斜角を引いた角度になり,おおむね水平にな る(図3).更に歩行時においても、第1趾節骨より遠位 の趾節骨は,第1趾節骨による蹴り出しの勢いに乗って 運動する上に,第2趾節骨が地面を蹴り出す前に,反対 側の足部が接地してこれに体重が移動しているため,第 1趾節骨ほどの荷重がかからない仕組みになっている.

#### 骨格

第Ⅲ趾の骨格は,第1趾節骨,第2趾節骨,第3趾節骨, 第4趾節骨の四つの趾節骨で形成され,他の鳥類と同じ である(図2B).一方,第Ⅳ趾は,その大部分が主に近 位の三つの趾節骨(第1趾節骨,第2趾節骨,第3趾節 骨)で形成され,遠位の第4趾節骨と第5趾節骨は顕著 に矮小化・軟組織化している(図4).第4趾節骨は顕著 に矮小化・軟組織化している(図4).第4趾節骨は一部 硬骨化した軟骨を形成し,第5趾節骨はわずかに一部が 軟骨化した主に軟組織の状態で存在しており,遠位ほど 矮小化と軟組織化が顕著になって識別しづらい.しかし, 第3趾節骨は軟骨化した第4趾節骨との関節面を形成し これと関節しており,骨格としての形が維持されている. また,第5趾節骨には,第Ⅳ趾の深趾貫通屈筋腱が停止 しているため,第5趾節骨であることが分かる.

第Ⅲ趾の趾節骨の先端は軟組織化していないため,他 の鳥類と同様に,爪が第4趾節骨の冠状縁を土台にそれ を取り巻く様に形成されている.一方,第Ⅳ趾は第5趾 節骨の軟組織化により,爪が付着する固い土台がなく, 爪が形成されていない.

趾節骨の形は他の鳥類と比べて薄く幅広で短いという 特徴を持つ.この特徴は遠位ほど顕著になる.第Ⅲ中足 骨滑車から第Ⅲ趾第3趾節骨滑車まで横幅が33.1mm, 34.2mm, 32.9mm, 29.5mm(6~7ヶ月齢の雌個体,体 高160~170cm)とほとんど差がないのに対し(図2B), 滑車径が38.2mm, 24.1mm, 18.0mm, 12.7mmと大き



図5. 左第Ⅲ趾の局所解剖(内側面). A, 関節と"肉球"の位置関係. B, 滑車と軟骨板と屈筋腱の位置関係. C, 屈筋腱の背側面に発達す る種子軟骨. 矢印, 関節位置; s, 表皮; st, 皮下組織; te, 伸筋腱; t, 滑車; cp, 軟骨板; mt, 中足骨; Ⅲ1, 第Ⅲ趾第1趾節骨; Ⅲ2, 第 Ⅲ趾第2趾節骨; Ⅲ3, 第Ⅲ趾第3趾節骨; Ⅲ4, 第Ⅲ趾第4趾節骨; Ⅲ-mp, 中足枕; Ⅲ-pdp, 第Ⅲ趾近位趾枕; Ⅲ-ddp, 第Ⅲ趾遠位趾枕; Ⅳ-dp, 第Ⅳ趾の趾枕; Ⅲ-mpj, 第Ⅲ中足趾節関節; Ⅲ-pipj, 第Ⅲ趾近位趾節間関節; Ⅲ-mipj, 第Ⅲ趾中位趾節間関節; Ⅲ-dipj, 第Ⅲ趾遠 位趾節間関節; Ⅲ-tf1, 第Ⅲ趾有孔屈筋腱; Ⅲ-tf2, 第Ⅲ趾貫通および有孔屈筋腱; Ⅲ-tf3, 第Ⅲ趾の深趾貫通屈筋腱; Ⅲ-mp-st, 中足枕の 皮下組織; Ⅲ-pdp-st, 第Ⅲ趾近位趾枕の皮下組織; Ⅲ-ddp-st, 第Ⅲ趾遠位趾枕の皮下組織.

く変化する.近位では逆になり,特に第Ⅲ中足趾節関節, 次に第Ⅲ趾近位趾節間関節の滑車径が大きく,関節運動 が滑車の原理(テコの原理)で強化されている.これら 第Ⅲ趾の関節は全て蝶番関節で,背腹方向のみ動く.

一方,第IV趾の趾節骨は遠位ほど矮小化して短くなっているものの,他の鳥類に似て厚く細い.第III趾の趾節骨と比べると太さが半分ほどしかなく(図2B),体重を支え運動を維持する上で重要性が低く,補助的で,痕跡的である.第IV趾の関節は,趾節間関節が全て蝶番関節で,中足趾節関節が顆状関節である.

中足骨は第Ⅰ・Ⅱ中足骨滑車が退化消失し,第Ⅲ・Ⅳ 中足骨滑車のみがある(図2B).二つの滑車の背側面は 比較的同じ前方を向くため,これらに関節する二つの趾 の開きもあまり大きくならない.

## "肉球"

二本の趾は大まかに背側から底側に向けて順に,表皮 (真皮を含む),皮下組織,伸筋腱,趾節骨,屈筋腱,皮 下組織,表皮で形成される(図4,5).更に,中足趾節関 節と趾節間関節の底側には,関節包内の軟骨板(骨頭の 底側板),種子軟骨を伴った屈筋腱群,皮下組織,表皮が 順に並び,"肉球"を形成する.ただし,中足趾節関節の 底側では,あまり皮下組織が発達せず,この"肉球"の 形成には必ずしも厚い皮下組織は必要ではない.しかし 趾節間関節下では,軟骨板と,種子軟骨を伴った屈筋腱 群が薄く小さくなり,これらに代わって"肉球"形成の 主役となる.

#### 1. 厚い皮下組織

立位で接地する趾節間関節下の屈筋腱群(Ⅲ-tf2,3)



図6. 左足部の皮下組織.四か所の皮下組織が切開されている.第Ⅲ趾近位趾枕の皮下組織が最も厚くなっている.第Ⅳ中足趾節関節下には 厚い皮下組織が見られない.Ⅲ-mp-st,中足枕の皮下組織;Ⅲ-pdp-st,第Ⅲ趾近位趾枕の皮下組織;Ⅲ-ddp-st,第Ⅲ趾遠位趾枕の皮下組 織;Ⅳ-mpj-st,第Ⅳ中足趾節関節下の皮下組織.

は、全体を下から包まれる様に厚い皮下組織(III-pdp, ddp-st) で覆われている (図5C, 6). この皮下組織は近 位で厚く遠位で薄くなり、 立位や運動時に見られる趾節 骨に対する負荷の違いと整合的である.一方,立位では 接地しないが座位で接地する第Ⅲ中足趾節関節下の屈筋 腱群は,地面に接触しやすい一部分だけが小さく楕円形 に膨らんだ皮下組織(Ⅲ-mp-st)で覆われている(図2A, 5A, 5C, 6). この部分が体表では小さく不明瞭な中足枕 を形成する.しかし,座位でも地面に接触しにくい第IV 趾中足趾節関節の下の"球節"では、皮下組織(IV-mpj-st) が厚くならない(図2A, 6). その他の部位においても接 地しない第1趾節骨体中央部の下には,屈筋腱があって も厚い皮下組織は形成されない.また,接地する趾節骨 でも関節下でない近位趾枕と遠位趾枕の境界部分では, 皮下組織がわずかに薄くなる.厚い皮下組織を含む皮膚 全体の厚さは、趾枕幅の1/3~1/5で、極端に厚くならな い. 立位ではつぶれてこれより薄くなる.

#### 2. 軟骨板

軟骨板は,足部の関節を構成する二つの骨のうち,遠 位の趾節骨底の底側縁に付着し,中足骨滑車あるいは趾 節骨滑車と関節し,屈筋腱が直接滑車に接触しない様に 滑車を完全に覆っている(図4,5B,C).特に立位や運動 時に最も負荷がかかる中足骨滑車の下に,次に離地時に より負荷がかかる第1趾節骨滑車の下に,大きく厚い軟 骨板が関節している.そのため,その厚さの分,関節中 心から腱までの距離が大きくなって,関節運動が滑車の 原理で強化されている.

#### 3. 屈筋腱群

第Ⅲ趾には三つの屈筋腱が停止する(図5B, C).浅い 順から第Ⅲ趾有孔屈筋腱, 第Ⅲ趾貫通および有孔屈筋腱, そして第Ⅲ趾の深趾貫通屈筋腱があり, 順により遠位に 停止する. 第Ⅲ趾有孔屈筋腱は, ニワトリでは, 第1趾 節骨と第2趾節骨の二つの骨底底側に停止する(加藤, 1985; 保田, 2002). しかし, ダチョウでは第1趾節骨体 にのみ停止して (Gangl et al., 2004), 第1趾節骨を単独 で底側に牽引し、立位や運動時に中足骨を浮かせる.更 に停止位置が中足骨滑車の関節中心からより離れた第1 趾節骨滑車手前の第1趾節骨体底側・内外側・背側に移っ ている. これにより関節中心から腱の停止位置までの距 離を足部滑車の中で最大にし,滑車の原理で第1趾節骨 の運動を強化している.また,第Ⅲ趾貫通および有孔屈 筋腱は、第2趾節骨の遠位骨体底側のみに停止し、これ を単独で底側に牽引する. 第Ⅲ趾の深趾貫通屈筋腱は, 第1趾節骨,第2趾節骨,第3趾節骨の遠位骨体底側と第 4趾節骨の骨底底側に停止して、これらを底側に牽引す る. これら三つの腱の停止位置から各関節中心までの距 離は近位ほど大きくなる. その結果滑車の原理によって, 四つの骨は第1趾節骨,第2趾節骨,第3・4趾節骨の三 つに分かれてこの順に強い力で底側に牽引される様に なっている.これらは実際の動きや負荷のかかり方と一



図7. 非荷重での"肉球"厚変化と趾の骨格姿勢(内側面). 底側面全体を接地する第Ⅲ趾の三つの骨(第2~4趾節骨)は,底側に湾曲する 第4趾節骨を除くと,わずかに(3.5°)前傾する. しかし,立位では荷重により後傾することもある. Mt,中足骨;t,滑車;Ⅲ1,第Ⅲ趾 第1趾節骨;Ⅲ2,第Ⅲ趾第2趾節骨;Ⅲ3,第Ⅲ趾第3趾節骨;Ⅲ4,第Ⅲ趾第4趾節骨.

#### 致している.

第IV趾には二つの屈筋腱が停止する.浅い順から第IV 趾有孔屈筋腱,そして第Ⅳ趾の深趾貫通屈筋腱があり, この順に停止する(図4).停止位置はほぼニワトリ(保 田,2002)と同じで,第IV趾有孔屈筋腱は第IV趾第5趾節 骨を除く残り四つの趾節骨の底側に停止する.ただし, 第1趾節骨には骨底にではなく、中足骨滑車の関節中心 からより離れた骨体に停止する.しかし, 第Ⅲ趾有孔屈 筋腱の様な強固な連結にはなっていない、その代り、第 IV趾有孔屈筋腱の延長が第1趾節骨滑車下の軟骨板に停 止して一体化し,間接的に第1趾節骨を強く底側に牽引 する様になっている.また,第IV趾の深趾貫通屈筋腱は ニワトリと同じで第4趾節骨滑車手前と,第5趾節骨の骨 底底側に相当する位置に停止する.この第IV趾の深趾貫 通屈筋腱は極めて細く(約2mm),停止部位が軟かい上, 爪もなく,その屈曲作用は弱い.そのため,第Ⅳ趾の屈 曲はほぼ有孔屈筋腱のみの作用となる.

#### 4. 種子軟骨

中足趾節関節及び趾節間関節の滑車下をスライドする 屈筋腱群は、その背面に厚い種子軟骨を伴っている(図 5C).第Ⅲ趾では、立位や運動時に最も負荷がかかる第 Ⅲ中足骨滑車の下の三つの屈筋腱に、次に離地時により 負荷がかかる第1趾節骨滑車下の深趾貫通屈筋腱に長く 厚い種子軟骨が発達している.そして第2趾節骨滑車下 の深趾貫通屈筋腱では小さな種子軟骨になる.

滑車下を通る屈筋腱は、伸展位で屈伸する際に牽引され、中足骨滑車や趾節骨滑車を覆う軟骨板に押し付けられ、曲げられ、スライドする.その際には必ず種子軟骨が間に入る様になっている.たとえば、第Ⅲ趾第1趾節

骨滑車下の深趾貫通屈筋腱の種子軟骨は,近位趾節間関 節のみを伸展したときだけでなく,更に遠位も含めて全 ての趾節間関節を伸展し,深趾貫通屈筋腱が最大限に遠 位にスライドしたときにおいても,深趾貫通屈筋腱が関 節面上の軟骨板に直接接触しない様に長く発達している. そのため,近位の関節下ほど種子軟骨が長くなる.この 様な仕組みにより,軟骨板の厚さに加え種子軟骨の厚さ 分も関節中心から腱までの距離を大きくしている.特に 第Ⅲ趾第1趾節骨を底側に牽引する第Ⅲ趾有孔屈筋腱は, 第Ⅲ中足骨滑車を覆う軟骨板との間に厚い種子軟骨を 持った二つの屈筋腱を挟むので,関節中心から腱までの 距離が足部滑車の中で最大となっている.

### "肉球"と関節の位置

趾の付け根の大きな"球節"は、第Ⅲと第Ⅳの二つの 中足趾節関節の下に位置する(図2).そして,その"球 節"の最底部にある小さな中足枕は、第Ⅲ中足趾節関節 の下に位置する(図2,5A).一方,第Ⅳ中足趾節関節の 下には中足枕は形成されない.

第Ⅲ趾には二つの趾枕(近位趾枕と遠位趾枕)と三つ の趾節間関節がある.近位趾枕は近位趾節間関節の下に 形成される.遠位趾枕は残りの二つの趾節間関節である 中位趾節間関節と遠位趾節間関節の下に形成される(図 2,5A).ただしこれら遠位の二つの関節は,別々の関節 ではあるが,顕著に接近して同時に屈曲伸展するため, 運動時一つの関節の様に動く.そのため,一つの関節運 動域の下に一つの趾枕が形成されることになる.

第Ⅳ趾の趾枕は一つのみで,四つの趾節間関節の下に 形成される(図2,4).これら四つの趾節間関節も顕著に 接近して,同時に屈曲伸展するため,運動時には一つの 関節の様に動く.

"肉球"は、関節同士が離れている場合には関節ごとに 作られ、関節同士が近接し一つの関節の様に動く場合に は複数の関節をまとめて一つ作られる.そのため、一つ の関節運動域ごとに一つの"肉球"が形成される.

また,第Ⅲ趾の遠位趾枕底面には遠位趾節間関節の下 に浅い凹み(図2B,5A)があり,これにより遠位趾節間 関節が大きく屈曲し,爪が地面をつかみやすくなってい る.この構造は,ニワトリの趾枕底面では枝をつかみや すくするために顕著に見られる.一方,ダチョウの第Ⅲ 趾の残り二つの趾節間関節では,屈曲の可動域は小さく, これと同様の構造はない.

#### "肉球"の厚さと骨格姿勢

非荷重時のダチョウの足裏には、骨の厚さと同等から 1.5倍程度の厚さの軟組織が付着している(図7).趾枕 だけで見た場合、非荷重時の趾枕の厚さは近位ほど厚く 遠位ほど薄くなるが、その差は小さい.また、上述した 様に立ち方によって多少の違いはあるが、立位では近位 ほど荷重による趾枕のつぶれ方が大きい.そのため、趾 枕の厚さは近位ほど薄く、遠位ほど厚くなって逆転する こともある(図3).いずれにしても厚さに著しい違いは なく、接地する趾の骨格姿勢はほぼ水平で、趾枕の厚さ は足の骨格姿勢にあまり影響していない.

#### 趾節骨と趾枕の幅

第Ⅲ趾と第Ⅳ趾には、趾節骨の幅に関係なく同程度の 厚さの軟組織が趾節骨の側面を取り巻いている(図2B). そのため、趾枕の幅は、細い第Ⅳ趾では骨幅の約3倍で、 太い第Ⅲ趾では約2倍程度になり、太い骨の方が相対的 に薄い軟組織が付着することになる.

#### 考察

### 足部の解剖と機能

#### 1. 足部骨格:

第Ⅲ趾の関節は横幅がほとんど変化しないのに対し, 滑車径が大きく変化する.特に第Ⅲ中足趾節関節,次に 第Ⅲ趾近位趾節間関節の滑車径が大きく,関節中心から 腱までの距離が大きくなって,滑車の原理で関節運動が 強化されている.この径の違いは立位や運動時に見られ る関節への負荷のかかり方の違いと整合的である.第Ⅲ 趾の関節は全て蝶番関節で,背腹方向のみに動くように なっている.そのため,背腹方向には姿勢や担当する運 動の違いにより,関節ごとにかかる負荷に違いが生じ, それに合わせて関節径も異なってくると考えられる.一 方,内外(側方)方向には関節による姿勢変化も運動も 起こらないので,部位ごとに大きな負荷の違いは起きな い.そのため,趾節骨の骨幅には大きな違いが出ないの

#### だと考えられる.

ダチョウの二つの中足骨滑車は比較的同じ方向を向く ため、二つの趾の開きが25°前後と小さくなる.しかし、 一般の鳥の三つの中足骨滑車は扇を広げた様に放射状に 向くため(加藤,1985)、三つの趾が大きく開くことが多 い.趾が大きく開く場合、側方への動きは強化されるが、 その反面、屈筋による屈曲作用の力が分散して同じ方向 に働かないため、運動効率が悪くなる.しかし、ダチョ ウの足は第II趾が消失している上、残りの二つの趾が同 方向を向くので、力のロスが少なく、高速走行に向いて いる.また,側方への動きを犠牲にした分、直進性に富ん だ骨格構造になっている.

#### 2. 厚い皮下組織

厚い皮下組織は、立位や運動時に強く接地する関節を 中心とした部分のみに、接地による負荷の程度に応じて 発達している.そのため、厚い皮下組織は関節下の接地 部位を接地時の衝撃から守る働きをしていると考えられ る.また、皮下組織は皮膚全体でも趾枕幅の1/3~1/5と 極端に厚くならない.おそらく厚すぎては緩衝ができて もしっかりと体重を支えられず、姿勢が不安定になり、 逆に危険であるからであろう.そのため、厚い皮下組織 は足裏の接地部位を支持する働きも持っていると考えら れる.これと同様の構造は、コモドオオトカゲ (Surahya, 1989)、ヒト (Gosling *et al.*, 2002)、イヌ (Boyd *et al.*, 2001)ウマ (川田・醍醐, 1974; Budras *et al.*, 2001)、ウ シ (Budras *et al.*, 2005) など、多くの陸生大型脊椎動物 の趾節間関節下の接地部位に見られる.

#### 3. 軟骨板

軟骨板は中足骨滑車あるいは趾節骨滑車を覆い,屈筋 腱が直接硬い滑車に接触しない様になっており,屈筋腱 の損傷を防いでいる.また,軟骨板は特に立位や運動時 に最も負荷がかかる中足骨滑車の下で,次に離地時によ り負荷がかかる第1趾節骨滑車の下で大きく厚くなり,関 節中心から屈筋腱までの距離を大きくしている.関節の 径が大きくなると,伸展位の際に関節に押し付けられる 屈筋腱の曲げによる変形が小さくなり,更に滑車の原理 で屈筋腱の牽引が小さくなるため,屈筋腱への負荷が軽 減される.その結果,より強力な屈曲作用が可能になる. 軟骨板の機能は屈筋腱の保護と屈曲作用の強化である.

滑車を覆って腱が直接硬い関節面に接触しない様にし, 関節中心から腱までの距離を大きくする二つの特徴は, 伸展位や屈曲位での姿勢維持や運動に大きな負荷のかか る陸生脊椎動物の関節にも多く見られる.陸生の大型脊 椎動物の多くに見られる膝蓋骨(Surahya, 1989; 加藤, 1985; Budras *et al.*, 2001, 2005),陸生の大型哺乳類の足 部関節に見られる近位・遠位種子骨(Boyd *et al.*, 2001; Budras *et al.*, 2001, 2005),ヒト足部の中足骨頭の底足板 (Gosling et al., 2002) などは,それぞれ異なった構造と 機能を持つが,上記の二つの特徴については共通してい る.ヒトの膝蓋骨では,屈曲位の大腿膝蓋関節にかかる 体重の約7倍にも達する圧力から大腿四頭筋腱を守り,腱 を回転中心から遠ざけて,回転運動の効率を高めるとさ れている (Castaing et al., 1983).このことはこれら二つ の特徴を持つ構造が,より重い体を支え,より強く運動 しなければならない陸生の大型脊椎動物にとって極めて 重要な働きをなしていることを示している.

また,このダチョウの軟骨板はligamentum plantare (Gangl et al., 2004) と同じものである.この部位はハト (Columba livia) にもあり (Baumel et al., 1993),関節包 が靱帯で補強されたものと考えられる.ダチョウの場合, これに大きな負荷がかかるため,更に軟骨が加わったも のと思われる.

#### 4. 種子軟骨

種子軟骨は足部滑車下をスライドする屈筋腱群の背面 にあり、屈筋腱が滑車下の軟骨板や屈筋腱同士と直接接 触しない様になっている.また、種子軟骨は軟骨板の厚 さに加え、種子軟骨の厚さ分も関節中心からの腱の距離 を大きくしている.この二つの特徴は軟骨板と同じであ り、機能も軟骨板と同じ屈筋腱の保護と屈曲作用の強化 である.

#### "肉球"の役割

"肉球"を構成するのは,滑車に関節する軟骨板,その 下を通り種子軟骨を伴った屈筋腱,そしてこれらを更に 下から覆う皮下組織である.

このうち軟骨板と種子軟骨は、共に関節中心から腱ま での距離を大きくして、滑車の原理でダチョウの重い体 を支え、足部の伸展位での姿勢維持や関節運動を可能に し、その際に生じる屈筋腱への負荷を軽減する滑車構造 である.この足部の伸展位での関節運動の強化が"肉球" の一つ目の役割である.

そして厚い皮下組織は地面の衝撃から関節下の屈筋腱 を守り、支持する緩衝構造・支持構造である.この関節 下の緩衝と支持が"肉球"の二つ目と三つ目の役割であ る.

したがって、ダチョウの"肉球"の役割は、関節運動 の強化・関節下での緩衝と支持となる.

#### 恐竜への適用

ダチョウの"肉球"に見られた三つの構造,(1) 腱を 硬い関節面に接触させない構造,(2) 関節中心から腱ま での距離を大きくする構造,(3) 接地する関節の下に発 達する厚い皮下組織の構造は,他の陸生脊椎動物にも多 く見られる.これら三つの構造の働きからすると,この 共通性は地面に足裏を着けて運動する際,足の関節が伸 展位になり,関節下の屈筋腱が滑車に押し付けられたり, 地面からの衝撃を受けたりすることがさけられないため の適応の結果だと思われる.ただし,この共通性を全て の陸生の大型脊椎動物で確認したわけではない.そのた め,恐竜への適用には,更に多くの観察が必要である. とはいえ,陸生の大型脊椎動物の中でダチョウは系統的 にも,形態的にも,生態的にも,足部姿勢においても最 も恐竜に近い.恐竜においてもダチョウと同様に,足部 の伸展位での姿勢維持や関節運動を可能にし,屈筋腱を 上下で守り支える滑車・緩衝・支持構造を持つ"肉球" が関節下に必要だった可能性が高い.

また,ダチョウの足部解剖からは,"肉球"の役割だけ でなく,恐竜足部の復元に際して参考となるいくつかの 情報が得られた.それらをまとめて適用例と共に以下に 記す.恐竜の復元画を描いたり,復元模型を作製したり する際に役立つであろう.ただし,これらはダチョウの 足のみに基づいた復元であることを断っておく.

(1) 趾節骨が長く関節同士が離れている場合,たとえば獣脚類では,一つの趾節間関節の下に一つの趾枕を復元する.一方,趾節骨が短く関節同士が近接している場合,たとえばイグアノドン類やハドロサウルス類などの鳥脚類では,複数の趾節間関節の下に一つの趾枕を復元する.

(2) 座位や低姿勢のときにだけ見られる特別な"肉球" 痕,たとえば獣脚類の中足枕痕とされる部分には,主に 軟骨板や種子軟骨による滑車構造を復元し,この部位で 伸展位姿勢を復元する.

(3) 接地する関節下にのみ,厚い皮下組織の緩衝・支持構造を復元する.地面に接触する頻度や強さが大きな部分ほど厚めに復元する.目安は趾枕幅の1/3~1/5程度に.立位や運動時にはこれよりも小さくする.

(4) 趾節骨の姿勢復元には、趾枕の厚みをあまり考慮 しなくてもよい. 底側に大きく湾曲した末節骨以外は地 面に平行にする. たとえば、趾節骨しか接地しない獣脚 類(松本・石垣, 2009, 2010)では、趾節骨の姿勢をほぼ 水平に復元する.

(5)趾の側面の肉付け復元は,趾節骨幅に比例させた 肉付けでなく,おおよそ一定の厚さで趾の肉付けをする.

(6) 恐竜の趾の遠位端が末節骨以外の趾節骨の関節面 で終わっている場合,部位とその指趾の機能によっては その先に関節する骨が硬骨である必要性はなく,軟骨が 復元されてもよい.ただし爪は末節骨のしっかりとした 土台を必要とするので,この場合は爪を復元しない.た とえば,植物食恐竜 Protoceratops andrewsiの前足の第IV 指と第 V 指がこの場合に当てはまる(Brown and Schlaikjer, 1940).

(7)多くの陸生大型哺乳類の足部関節に見られる硬い 種子骨による伸展位の維持構造(保定装置:Budras *et al.*, 2001)がなくとも、ダチョウの様に種子軟骨や軟骨板が あれば,足部の伸展位での姿勢維持と運動が可能である. そのため,恐竜の足部姿勢復元の際には,種子軟骨や軟 骨板による伸展位維持構造の存在の可能性を考慮すべき である.

(8) 姿勢や運動による負荷の違いが関節の径に表われている.関節径の急激な変化は,運動や姿勢の変化を示している.

#### 最後に

ダチョウ足部の解剖やその機能に関する情報を基に, これまでより論理的に恐竜足部の解剖や姿勢の検証・復 元を進められる可能性が出てきた.更に近年,モンゴル の同一産地からの骨-足跡化石群の発見により(Currie *et al.*, 2003; Ishigaki *et al.*, 2009),複数の恐竜類におい て,属や種レベルでの骨格と"肉球"の関係や姿勢につ いての検証も可能になりつつある(松本ほか, 2009;松 本・石垣, 2009, 2010).これらとダチョウの解剖結果を 合わせることで,これまで以上に詳細な復元が可能にな るであろう.

また,地上で体を支えるよりも物をつかむ傾向の強い 手足を持つ樹上性の動物には,ヒトの手指の様に指節骨 体の下(mesarthral position)に皮下組織の肥厚が見られ る傾向がある.そのため今後,主につかむ機能を持ち, 伸展位での屈筋腱の関節面への押さえ付けが生じにくい 動物の"肉球"についても明らかにすれば,地上性の"肉 球"と樹上性の"肉球"の解剖と機能の違いが明確にな り,恐竜の足部だけでなく手部の復元において役立つも のと思われる.

#### 謝辞

岡山県奈義町にある風の村牧場の黒藪光廣氏には,ダ チョウ標本を提供頂いた.札幌医科大学の鈴木大輔博士 と京都大学の松岡廣繁博士には,本解説を査読して頂き 改善することができた.以上の方々ならびに生形貴男編 集長を始めとする編集委員会の方々に感謝する.

## 文献

- Baumel, J. J., King, A. S., Breazile, H. E. and Vanden Berge, J. C., 1993. *Handbook of Avian Anatomy*. 779p., Publications of the Nuttall Ornithological Club, Cambridge.
- Boyd, J. S., Paterson, C. and May, A. H., 2001. Color Atlas of Clinical Anatomy of the Dog and Cat, Second Edition. 218p., Mosby, Maryland Heights.
- Brown, B. and Schlaikjer, E. M., 1940. The structure and relationships of *Protoceratops*. Annals of the New York Academy Sciences, 40, 133–266.
- ブドラス, K.-D.・ハーベル, R, E.・ヴンシェ, A.・ブダ, S. [日 本獣医解剖学会監訳], 2005. 牛の解剖アトラス. 137p., チクサ ン出版社, 東京.
- ブドラス, K.-D.・ロック, S. [橋本善春訳], 2001. 馬の解剖アト

ラス. 136p., チクサン出版社, 東京.

- Carpenter, K., 1984. Skeletal reconstruction and life restoration of Sauropelta (Ankylosauria : Nodosauridae) from the Cretaceous of north America. Canadian Journal of Earth Sciences, 21, 1491–1498.
- Carpenter, K., 1992. Behavior of hadrosaurs as interpreted from footprints in the "Mesaverde" Group (Campanian) of Colorado, Utah, and Wyoming. *Contributions to Geology, University of Wyoming.* 29, 81–96.
- Carvalho, I. de S., 2004. Dinosaur footprints from northeastern Brazil: taphonomy and environmental setting. *Ichnos*, **11**, 311–321.
- Castaing, J., Burdin, P., Delplace, J. and Le Roy, La coll.de J. D., 1983. Anatomie fonctionnelle de l'appareil locomoteur. 173p., Editions Vigot Freres, Paris.
- Currie, P. J., Badamgarav, D. and Koppelhus, E., V., 2003. The first late Cretaceous footprints from the Nemegt locality in the Gobi of Mongolia. *Ichnos*, **10**, 1–12.
- Davies, S. J. J. F., 2002. Ratites and Tinamous. 310p., Oxford University Press, New York.
- 土井信之, 2003. リハビリテーション医学. 179p., 医歯薬出版株 式会社, 東京.
- Gangl, D., Weissengruber, G. E., Egerbacher, M. and Forstenpoitner, G., 2004. Anatomical description of the muscles of the pelvic limb in the ostrich (*Struthio camelus*). *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 33, 100–114.
- Gatesy, S., M., Middleton, K., M., Jenkins Jr, F., A. and Shubin, N. H., 1999. Three-dimensional preservation of the foot movements in Triassic theropod dinosaurs. *Nature*, **399**, 141–144.
- Gillette, D. D., and Lockley, M. G., 1989. *Dinosaur Tracks and Traces*. 454p., Cambridge University Press, New York.
- Gosling, J. A., Harris, P. F., Whitmore, I. and Willman, P. L. T., 2002. *Human Anatomy, Color Atlas and Text, Forth Edition.* 381p., Mosby, Maryland Heights.
- Ishigaki, S., Watabe, M., Tsogtbaatar, K. and Saneyoshi, M., 2009. Dinosaur footprints from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Geological Quarterly*, 53, 449–460.
- 加藤嘉太郎, 1985. 家畜比較解剖図説, 上巻. 297p., 養賢堂, 東京.
- 川田信平·醍醐正之, 1974. 図説家畜比較解剖学, 下巻. 516p., 文 永堂, 東京.
- 黒田長久, 1962. 動物系統分類学, 第10巻上, 脊椎動物Ⅲ. 341p., 中山書店, 東京.
- 黑田長久, 1991. 動物大百科, 第7巻, 鳥類 I. 194p., 平凡社, 東京.
- Langston, W., Jr., 1960. A hadrosaurian ichnite. Natural History Papers, National Museum of Canada, 4, 1–9.
- Lockley, M. G., and Hunt, A. P., 1994. A track of the giant theropod dinosaur *Tyrannosaurus* from close to the Creatceous/Tertiary boundary, northern New Mexico. *Ichnos*, 3, 213–218.
- Lockley, M. G. and Hunt, A. P., 1995. Ceratopsid tracks and associated ichnofauna from the Laramie formation (upper Cretaceous: Maastrichtian) of Colorado. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **15**, 592–614.
- Lockley, M. G. and Hunt, A. P., 2000. Dinosaur Tracks and Other Fossil Footprints of Europe. 323p., Columbia University Press, New York.
- Lockley, M. G. and Meyer, C., 1995. Dinosaur Tracks and Other Fossil Footprints of the Western United States. 338p., Columbia University Press, New York.
- Lockley, M. G. and Wright, J. L., 2004. Some observations on the dinosaur tracks at Munchehagen (Lower Cretaceous), Germany. *Ichnos*, **11**, 261–274.
- 松川正樹, 1998. 恐竜ハイウェー―足跡が明かす謎の生態. 206p., PHP研究所 (PHP新書), 京都.
- 松本幸英・石垣 忍・ツォクトバートル, K., 2009. 鳥脚類足跡化 石に基づくモンゴル産ハドロサウルス類 Saurolophus angustirostris

の後肢足部骨格の復元.日本古生物学会第158回例会講演予稿集, p. 62.

- 松本幸英・石垣 忍, 2009. 獣脚類足跡化石に基づくモンゴル産 ティラノサウルス類 Tarbosaurs bataarの後肢足部骨格の復元.日 本地質学会第116年学術大会講演要旨, p. 244.
- 松本幸英・石垣 忍, 2010. 獣脚類足跡化石に基づくモンゴル産 ornithomimidの後肢足部骨格の復元. 日本地質学会第117年学術 大会講演要旨, p. 234.
- Meyer, C., 1993. A sauropod dinosaur megatracksite from the late Jurassic of northern Switzerland. *Ichnos*, **3**, 29–38.
- Muybridge, E., 1957. Animals in Motion. 72p., Dover Publications, New York.
- Proctor, N. S. and Lynch, P. J., 1993. Manual of Ornithology, Avian Structure and Function. 340p., Yale University Press, New Haven.

- Sarjeant, W. A. S., Delair, J. B. and Lockley, M. G., 1998. A footprints of Iguanodon: a history and taxonomic study. *Ichnos*, 6, 183–202.
- Stanford, R., Lockley, M. and Weems, R., 2007. Diverse dinosaurdominated ichnofaunas from the Potomac group (lower Cretaceous) Maryland. *Ichnos*, 14, 155–173.
- Surahya, S., 1989. Atlas Komodo : An Anatomical Study of Komodo Dragon and Its Position in Animal Systematic. 324p., Gadjah Mada University Press, Yogyakarta.
- Thulborn, T., 1990. Dinosaur Tacks. 410p., Chapman and Hall, London.
- 保田幹男, 2002. 家鶏・野鶏解剖学図説. 445p., 東海大学出版会.

(2012年6月18日受付, 2012年9月21日受理)

