生理的横断面積に基づくヒツジ下腿筋の最大張力の検討

金野俊洋¹・渡邊康一*

東北大学大学院農学研究科機能形態学分野 宮城県仙台市青葉区堤通雨宮町 1-1 〒981-8555

¹ 現所属: 東京大学大学院農学生命科学研究科 東京都文京区弥生 1-1-1 〒113-8657

2012年6月15日受付, 2012年6月26日受理

要 約

四足動物の下腿筋は重力に抗して体幹を支え、体の推進力を発生する。筋が発生する最大張力は生理的横断面積(PCS A)を算出することにより推定できることがネコの後肢の筋において示されている。ネコは趾行性動物であるが、ウシやヒツジなどの反芻家畜は蹄行性動物である。本研究において我々は、蹄行性動物における下腿筋の力学的特性を明らかにするため、ヒツジ下腿筋のPCS Aを算出し、足根関節と趾の関節に作用する張力を検討した。ヒツジのヒラメ筋は長い筋線維により構成される細い紐状の筋で、そのPCS Aは下腿筋の中で最小であった。浅趾屈筋は足根関節と趾関節の両方に作用する抗重力筋であり、下腿筋の中で最大のPCS Aを有していた。浅趾屈筋は短い筋線維からなる多羽状筋で、羽状角も下腿筋の中で最大であった。これらの構造的特徴は浅趾屈筋が俊敏な収縮よりも静的張力の発生に適していることを示す。腓腹筋の外側頭および内側頭は浅趾屈筋とともに足根関節を伸ばす抗重力筋で、その重量は浅趾屈筋よりも大きかったが、PCS Aは浅趾屈筋よりも小さかった。腓腹筋の構造的特徴は腓腹筋が動的張力の発生に適していることを示し、足根関節の伸展による推進力の発生に大きく関与すると考えられる。PCS Aの算出による筋の最大張力の検討は、関節における骨格筋の力学的特性の理解に重要な知見をもたらすことが示された。

キーワード: ヒツジ、下腿筋、筋線維、羽状角、生理的横断面積

東北畜産学会報 62(3): 77~83 2013

緒 言

四足動物の下腿筋は、体の推進の機能を持つ一方で、起立姿勢を保持する際には重力に抗して体重を支える。膝関節の屈曲に作用する膝窩筋を除くと、下腿部に位置する筋は足根関節および趾関節の屈伸に作用する。下腿の頭外側に位置する前脛骨筋、第三腓骨筋および長腓骨筋は足根関節を屈し、長趾伸筋と外側趾伸筋は趾の関節を伸ばす。一方、下腿の尾側に位置する筋は抗重力筋であり、下腿三頭筋を構成する腓腹筋内側頭、腓腹筋外側頭およびヒラメ筋は足根関節の伸展に作用し、深趾屈筋を構成する後脛骨筋、長第一趾屈筋および長趾屈筋は趾関節の屈曲に作用する。浅趾屈筋は足根関節の伸展と趾

関節の屈曲の両方に作用する抗重力筋である(加藤と山内, 1995)。

骨格筋は筋線維により構成されるが、筋線維の長さおよびその筋内での配列様式は筋により異なる(Josephson, 1975)。筋線維の収縮速度は、直列に配列する筋節の数に比例するため、長い筋線維は短い筋線維よりも収縮速度が速い(Spectorら, 1980)。したがって、長い筋線維により構成される筋、あるいは筋長に対する筋線維長の比が大きい筋は俊敏な収縮に適している。一方で、筋が発生し得る最大の張力は筋の体積に比例しない。筋線維が筋の収縮方向と平行に配列する紡錘状筋の場合、筋が発生する張力は筋線維が発生する張力の合計に等しく、筋線維が発生する張力は筋線維の横断面積に比例する(Josephson, 1975)。したがって、筋線維が発生する張力の合計は、筋線維の横断面積の合計、すなわち、筋の体積を筋線維長で除した値により推定することができる(AlexanderとVernon, 1975)。しかし、筋線

* 連絡者: 渡邊康一(わたなべ こういち)

東北大学大学院農学研究科機能形態学分野
宮城県仙台市青葉区堤通雨宮町 1-1 〒981-8555
TEL: 022-717-8704
E-mail: watakoh@bios.tohoku.ac.jp

維が筋の収縮方向に対して角度を持って配列する羽状筋では、筋線維が発生する張力のベクトルと筋の収縮ベクトルが異なるため、筋の最大張力は筋線維の張力の合計よりも小さい (Sacks と Roy, 1982)。

ネコの殿部深層と膝関節の筋 (Sacks と Roy, 1982; Roy ら, 1997) およびサルの上腕関節の筋 (Roy ら, 1984) においては、筋の重量、筋線維の長さおよび筋線維と筋の収縮軸とがなす角度である羽状角から筋の生理的横断面積を算出することで筋の最大張力が示されている。膝関節の伸筋は抗重力筋であり、重力に抗して作用するための張力が求められる。ネコの膝関節においては伸筋群の張力を発生し得ることを示す (Sacks と Roy, 1982)。

ネコの歩行様式は趾を地面に接する趾行性であるが、ウシやヒツジなどの反芻家畜は蹄だけを地面に接する蹄行性動物であり、起立姿勢時や歩行時における足根関節および趾の関節の作用は趾行性動物のそれと異なると考えられる。本研究では、蹄行性動物における下腿筋の力学的特性を明らかにするため、ヒツジの下腿筋についてその生理的横断面積を算出し、それらの筋が足根および趾関節において作用する張力の大きさを検討した。

材料および方法

動物は東北大学における動物実験に関する指針に基づいて取り扱われた。成ヒツジ3頭 (附属農場産コリデール種、雌、1歳、体重 45.7 ± 3.5 kg) を用い、飼育房に単飼し、アルファルフア・ヘイキューブを給与して自由飲水とした。ヒツジは麻酔下で放血により屠殺した後、下腿部全体を大腿骨切断により採取し、膝関節、足根関節および趾関節を起立姿勢時の角度に保持しながら10%ホルマリンで固定した。固定後、下腿部を構成する13筋 (表1) を単離し、筋重量を測定した。単離した筋は

表1. 下腿部に位置する筋の筋線維配列と作用

筋	筋線維配列*	作用
前脛骨筋	単羽状筋	足根関節を屈する
第三腓骨筋	単羽状筋	足根関節を屈する
長腓骨筋	単羽状筋	足根関節を屈する
長趾伸筋	単羽状筋	趾関節を伸ばす
外側趾伸筋	単羽状筋	趾関節を伸ばす
腓腹筋外側頭	双羽状筋	足根関節を伸ばす
腓腹筋内側頭	多羽状筋	足根関節を伸ばす
ヒラメ筋	紡錘状筋	足根関節を伸ばす
浅趾屈筋	多羽状筋	足根関節を伸ばし、趾関節を屈する
後脛骨筋	単羽状筋	趾関節を屈する
長第一趾屈筋	双羽状筋	趾関節を屈する
長趾屈筋	単羽状筋	趾関節を屈する
膝窩筋	単羽状筋	膝関節を屈する

* (KonnoとSuzuki, 2000)

20% 塩酸による結合組織浸軟処理の後、各筋のそれぞれ近位、中央および遠位において終止の腱と筋線維とがなす羽状角 (pennation angle: θ) を測定した。双羽状筋あるいは多羽状筋においては、起始あるいは終止の腱により隔てられる各層それぞれについて近位、中位および遠位における羽状角を測定し、その平均を筋の羽状角とした。

筋を構成する筋線維の合計横断面積 (total cross-sectional area: tCSA) は以下により算出することができる。

$$tCSA = \frac{\text{筋の体積}}{\text{筋線維長}} = \frac{\text{筋重量}}{\text{筋の比重} \times \text{筋線維長}}$$

筋を構成する筋線維が発生する張力の合計は tCSA によって推定することができるが、筋線維が筋の収縮方向と角度を持って配列する羽状筋では、筋線維が発生する張力の筋収縮方向におけるベクトルが筋の張力となる。このため、筋が発生する張力は、tCSA と羽状角から算出される生理的横断面積 (physiological cross-sectional area: PCSA) により推定できる (Sacks と Roy, 1982)。そこで、下腿筋の PCSA を以下により算出した。

$$PCSA = tCSA \times \cos \theta = \frac{\text{筋重量} \times \cos \theta}{\text{筋の比重} \times \text{筋線維長}}$$

PCSA の算出に必要な筋線維長は、過去の報告 (Konno と Suzuki, 2000) において我々が計測した値を用いた。筋の比重は、 1.056 g/cm^3 とした (Mendez と Keys, 1960)。

計測した筋重量と羽状角、および算出した PCSA は分散分析と多重検定 (チューキー法) により検討した。統計解析には R statistical packages (<http://www.r-project.org/>) を用いた。

結果

ヒラメ筋は、ヒツジにおいては紐状の矮小な筋で、その重量は下腿筋の中で最小であった (表2)。ヒラメ筋とともに下腿三頭筋を構成する腓腹筋は外側頭、内側頭ともに重量が大きく、中でも外側頭の重量は下腿筋の中で最大であった (表2)。ヒラメ筋は筋の長軸と平行に配列される長い筋線維から構成されており、その tCSA は 0.2 cm^2 と下腿筋の中で最小であった (表2)。浅趾屈筋は非常に短い筋線維により構成される多羽状筋で、その tCSA は最大の重量を有する腓腹筋外側頭よりも大きく、下腿筋の中で最大であった (表2)。双羽状筋および多羽状筋は、紡錘状筋および単羽状筋よりも tCSA が大きい傾向があり、双羽状筋および多羽状筋が多く

線維を並列に配置するのに適した構造であることが示唆された(図1)。第三腓骨筋は単羽状筋であるが短い筋線維により構成されており、そのtCSAは22.9 cm²と大きかった(表2, 図1)。

筋の最大張力を検討するには筋の羽状角を考慮する必要がある。ヒラメ筋は細い紐状の筋で、羽状角は0であった。このため、筋の最大張力の指標となるPCSAは、ヒラメ筋ではtCSAに等しい(表3)。下腿筋の中で最も羽状角が大きかったのは浅趾屈筋であり、筋の最大張力の指標となるPCSAも浅趾屈筋が下腿筋の中で最大であった(表3)。

趾の関節に作用する筋群においては、浅趾屈筋および長第一趾屈筋が大きなPCSAを有していた(表3, 図2A)。足根関節においては伸筋が抗重力的に作用するが、ヒラメ筋を除く足根関節の伸筋はPCSAが大きく、大きな張力を発生し得ることが示された(表3, 図2B)。足根関節の屈筋群においては、前脛骨筋および長腓骨筋

表2. 下腿筋の重量、体積およびtCSA

筋	筋重量(g)	筋体積(cm ³)	tCSA(cm ²)
前脛骨筋	16.2±1.2*	14.3±1.2	2.8±0.2
第三腓骨筋	32.0±1.4	30.2±0.9	22.9±0.8
長腓骨筋	12.3±2.8	10.5±0.4	2.4±0.4
長趾伸筋	21.7±1.0	19.9±1.5	4.7±0.3
外側趾伸筋	16.6±1.1	15.6±1.0	3.7±0.2
腓腹筋外側頭	67.2±3.6	64.1±0.3	21.7±0.6
腓腹筋内側頭	58.1±1.5	55.0±1.8	14.4±0.3
ヒラメ筋	3.0±0.3	3.0±0.0	0.2±0.0
浅趾屈筋	45.3±2.6	43.9±2.1	45.3±1.6
後脛骨筋	11.6±0.8	10.4±0.3	3.1±0.3
長第一趾屈筋	37.6±1.8	35.0±2.6	21.9±1.6
長趾屈筋	7.9±0.9	6.7±1.4	2.7±0.4
膝窩筋	24.2±0.5	23.4±0.5	11.2±0.3

* 平均±標準偏差

図1. 下腿部の筋を構成する筋線維の総横断面積(tCSA)。

下腿筋の体積と筋線維長からtCSAを算出した。紡錘状筋および単羽状筋のtCSAは双羽状筋および多羽状筋よりも小さい傾向があった。Bars: standard deviation.

のPCSAは小さかったが、第三腓骨筋は大きなPCSAを有し、大きな張力を発生し得ることが示された(表3, 図2B)。ヒツジの下腿筋群全体のPCSA分布を図3に示した。

表3. 下腿筋の羽状角とPCSA

筋	羽状角(°)	PCSA(cm ²)
前脛骨筋	9±1*	3.0±0.2
第三腓骨筋	28±3	20.5±0.7
長腓骨筋	14±2	2.6±0.5
長趾伸筋	10±1	4.7±0.2
外側趾伸筋	12±2	3.3±0.2
腓腹筋外側頭	21±2	20.0±0.7
腓腹筋内側頭	16±2	13.7±0.1
ヒラメ筋	0±0	0.2±0.0
浅趾屈筋	35±3	35.2±0.8
後脛骨筋	19±2	3.1±0.1
長第一趾屈筋	30±3	18.9±0.2
長趾屈筋	23±2	2.8±0.2
膝窩筋	17±0	10.5±0.4

* 平均±標準偏差

図2. 下腿筋の生理的横断面積(PCSA)。

(A) 趾関節における伸筋と屈筋の比較。(B) 足根関節における伸筋と屈筋の比較。Bars: standard deviation. *P < 0.05, n = 3.

図3. 下腿部断面における下腿筋の位置と生理的横断面積 (PCSA). 下腿部断面の模式図に各筋のPCSAを示した。

考 察

本研究では、ヒツジ下腿部の筋が発生する最大張力を検討した。PCSAにより推定された下腿部の筋の最大張力は筋の体積に比例しておらず、PCSAの算出が筋の力学的特性の理解に有効であることが示された。本研究において検討したヒツジ下腿部では、tCSAとPCSAは筋間の比較において同様の傾向を示したが、筋を構成する筋線維の合計横断面積tCSAよりも、筋の羽状角の影響を考慮することでより正確に筋の最大張力を推定することができるPCSAを採用する方が正しい比較が可能となる。PCSAはネコの後肢筋の解析において初めて用いられた指標であり (SacksとRoy, 1982)、行動様式や筋形態の異なる異種動物間での力学的解析に有効である。趾行性動物であるネコでは、趾の伸筋群のPCSAは小さく、趾の伸展に大きな張力を発生しないことが示されているが、ヒツジでは趾の伸筋である第三腓骨筋が大きなPCSAを有しており、蹄行性動物では趾の伸展に大きな張力が求められる可能性が示された。

本研究により筋の構造的特徴が筋の能力に大きく影響することが示されたが、筋を構成する筋線維の生理学的特性も筋の機能に影響する。骨格筋を構成する筋線維は組織化学的にI型、IIA型およびIIB型筋線維に分類され、その組織化学的性質は筋線維の生理学的特性を反映する (Peterら, 1972; Arianoら, 1973; Armstrongら, 1982; ArmstrongとPhelps, 1984; SuzukiとTamate, 1988)。遅筋型ミオシン重鎖を有するI型筋線維は収縮が遅く、

速筋型ミオシン重鎖を有するIIA型およびIIB型筋線維は収縮が速い。また、好氣的代謝能を有するI型およびIIA型筋線維は抗疲労性であるが、嫌氣的代謝のみを行うIIB型筋線維は疲労しやすい (渡邊と山口, 2004)。抗重力的な姿勢保持に關する度合いが大きい筋はI型筋線維を有し、歩行や跳躍などのロコモーションに關する度合いが大きい筋は収縮の速いII型筋線維を多く有する (Smithら, 1977; Walmsleyら, 1978; DumとKennedy, 1980; Dumら, 1982)。したがって、骨格筋の筋線維型構成は筋の機能を反映する。しかし、筋が発生する張力は筋によって異なり、また、筋の体積や重量に比例しない (Josephson, 1975; SacksとRoy, 1982)。

ヒトやラットのヒラメ筋は主にI型筋線維により構成され、モルモットやネコにおいてはヒラメ筋を構成する筋線維はすべてI型筋線維である (Arianoら, 1973; Edgertonら, 1975; ArmstrongとPhelps, 1984)。このことから、ヒラメ筋は起立姿勢の保持に重要であることが示唆されるが、動物種によって差異があり、趾行性であってもイヌではヒラメ筋を欠き、また蹄行性のウマのヒラメ筋は矮小である (SpoorとBadoux, 1989; MeyersとHermanson, 2006)。蹄行性動物の下腿は起立姿勢保持に高度に適応した構造を持つため (Hildebrand, 1995)、下腿筋群の機能代替が生じてヒツジやウマのヒラメ筋は張力寄与が小さくなったものと考えられる。一方、ウマにおいては、ヒラメ筋が姿勢保持には寄与の小さな矮小筋であるにも関わらず、ほぼI型筋線維のみで構成され、数多くの筋感覚器を持つことから、ヒラメ筋自体が足根関節における関節位の変位をモニターする筋感覚器としての機能を有することが示唆されている (MeyersとHermanson, 2006)。同様にヒツジのヒラメ筋はI型筋線維のみから構成されるが (KonnoとWatanabe, 印刷中)、そのPCSAは下腿筋の中で最小であり、姿勢保持においてヒラメ筋が発生し得る張力は著しく小さい。ヒツジのヒラメ筋がウマ同様に、張力発生よりも筋機能調節に關与する可能性については今後の検討が必要である。

長い筋線維から構成される筋は俊敏な収縮に適し、短い筋線維から構成される筋は多くの筋線維を並列に配置するため大きな張力の発生に適している (Josephson, 1975; Spectorら, 1980)。ヒツジの下腿筋の中で最大のPCSAを有する浅趾屈筋は大きな張力を発生し得るが、筋長に対する筋線維長が非常に小さく、俊敏な収縮には適さない (KonnoとSuzuki, 2000)。浅趾屈筋は下腿筋の中で最大のtCSAを有しており、短い筋線維を筋の収縮方向に角度を持って配置することでより多くの筋線維を並列に配列していると考えられる。イヌの浅趾

屈筋はI型筋線維を多く有しており、姿勢保持に關与する度合いが大きい (Armstrongら, 1982)。ヒツジにおいても浅趾屈筋はI型筋線維を多く有しており (KonnoとWatanabe, 印刷中)、重力に抗して足根關節と趾關節を保持する静的張力の発生に大きく貢献すると考えられる。一方、ラットの浅趾屈筋はI型筋線維の割合が10%以下と小さく、主として歩行や跳躍などロコモーションに作用する (ArmstrongとPhelps, 1984)。イヌの趾行性、ヒツジの蹄行性に対して、ラットはヒトと同様に蹠行性であり、浅趾屈筋の機能的差異は起立姿勢の違いを反映していると考えられる。

ヒツジの腓腹筋は浅趾屈筋とともに足根關節の伸筋として作用する。その重量は外側頭、内側頭ともに浅趾屈筋より大きい、発生し得る張力は浅趾屈筋よりも小さい。浅趾屈筋の短い筋線維や大きな羽状角という構造的特徴は筋長の変化を伴わない静的張力の発生に適したものであるのに対し、腓腹筋の外側頭および内側頭は浅趾屈筋よりも長い筋線維により構成され、俊敏な収縮が可能であることを示唆する (KonnoとSuzuki, 2000)。腓腹筋は外側頭、内側頭ともにIIA型筋線維の割合が多く (KonnoとWatanabe, 印刷中)、動的張力による推進力の発生に大きく關与すると考えられる。ヒツジ大腿部においては、姿勢保持に關与する筋は深部に位置し、ロコモーションに作用する筋の収縮を阻害することなく効率的に膝關節を保持するよう機能的に区画化されていることが示されている (SuzukiとTamate, 1988)。ヒツジ下腿部で足根關節の伸展に關与する筋の中では、浅趾屈筋は深部、腓腹筋の両頭は浅部に位置する (図3)。大腿部と同様に、深部の筋と浅部の筋が機能的区画化されることによって、それぞれ姿勢保持とロコモーションに効率的に作用すると考えられる。

ネコの膝關節においては屈筋群よりも伸筋群でPCSAが大きい傾向があり、抗重力筋が大きな張力を発生することを示すが (SacksとRoy, 1982)、ヒツジの足根關節においては、抗重力筋ではない第三腓骨筋も大きなPCSAを有していた。第三腓骨筋は短い筋線維から構成される単羽状筋で、俊敏な収縮よりも大きな張力の発生に適しているが (KonnoとSuzuki, 2000)、I型筋線維の割合は小さく (KonnoとWatanabe, 印刷中)、主にロコモーションにおいて張力を発生する。第三腓骨筋は脛骨の頭側浅部に位置しており (図3)、大きな張力を効率的に足根關節に伝達すると考えられる。前脛骨筋と長腓骨筋は第三腓骨筋と同様に足根關節の屈筋であるが、第三腓骨筋とは異なり長い筋線維から構成され (KonnoとSuzuki, 2000)、PCSAはいずれも小さい。

ヒツジにおいて、大きなPCSAを有する浅趾屈筋は、

足根關節においては伸筋、趾關節においては屈筋として作用する抗重力筋である。趾關節に作用する筋群の中では、抗重力筋である長第一趾屈筋も大きなPCSAを有していた。長第一趾屈筋は短い筋線維からなる双羽状筋で (KonnoとSuzuki, 2000) 羽状角が大きく、浅趾屈筋とともに静的張力により重力に抗して趾關節を保持すると考えられる。後脛骨筋および長趾屈筋も趾關節における抗重力筋であるが、長第一趾屈筋よりも長い筋線維で構成されPCSAは小さく、關節の保定よりも動的張力による關節の屈曲に關与すると考えられる。

骨格筋が発生する最大張力は、筋線維の長さや配列様式といった筋の構造的特徴により影響を受ける。筋の体積、筋線維の長さおよび羽状角から算出される筋のPCSAの検討は、浅趾屈筋がヒツジの下腿筋において最大の張力を発生し得ることを明らかにした。浅趾屈筋は足根關節と趾關節の両方に作用する抗重力筋で、その構造的特徴は姿勢保持に必要な静的張力の発生に適したものであった。筋が発生する最大張力はPCSAにより推定することができるが、筋が発生する張力は關節の動作が姿勢保持から歩行や走行さらには跳躍へと変化するのに伴い連続的に変化する。骨格筋を構成する筋線維は生理学的特性の異なる筋線維型に分類され、筋の筋線維型構成は姿勢保持やロコモーションに關与する度合いを反映する。筋の構造的特徴と筋線維型構成による筋機能の検討は、動的に変化する骨格筋と關節の力学的特性の理解に多くの知見をもたらすことが期待される。

謝 辞

本研究の遂行に当たり、多くの助言を頂いた鈴木惇博士ならびに大和田修一博士に深甚の謝意を表す。本研究の一部は科学研究費補助金 (基盤研究 (C) : 19580323, 21580341) の助成を受けた。

引用文献

- Alexander RM, Vernon A. The dimension of knee and ankle muscles and the forces they exert. *J. Hum. Mov. Stud.*, 1:115-123. 1975.
- Ariano MA, Armstrong RB, Edgerton VR. Hindlimb muscle fiber populations of five mammals. *J. Histochem. Cytochem.*, 21:51-55. 1973.
- Armstrong RB, Phelps RO. Muscle fiber type composition of the rat hindlimb. *Am. J. Anat.*, 171:259-272. 1984.
- Armstrong RB, Saubert CW 4th, Seeherman HJ, Taylor CR. Distribution of fiber types in locomotory muscles of dogs.

- Am. J. Anat., 163:87-98. 1982.
- Dum RP, Kennedy TT. Physiological and histochemical characteristics of motor units in cat tibialis anterior and extensor digitorum longus muscles. J. Neurophysiol., 43:1615-1630. 1980.
- Dum RP, Burke RE, O'Donovan MJ, Toop J, Hodgson JA. Motor-unit organization in flexor digitorum longus muscle of the cat. J. Neurophysiol., 47:1108-1125. 1982.
- Edgerton VR, Smith JL, Simpson DR. Muscle fibre type populations of human leg muscles. Histochem. J., 7:259-266. 1975.
- Hildebrand M. Mechanics of support and movement. In: Analysis of vertebrate structure, 4th ed. (Hildebrand M. ed.) 429-448. John Wiley & Sons, Inc. New York. 1995.
- Josephson RK. Extensive and intensive factors determining the performance of striated muscle. J. Exp. Zool., 194:135-153. 1975.
- 加藤嘉太郎, 山内昭二. 改著 家畜比較解剖図説. 上巻, 156-157. 養賢堂. 1995.
- Konno T, Suzuki A. Myofiber length and myofiber arrangement in the antebrachial and leg muscles of sheep. Okajimas Folia Anat. Jpn., 77:5-10. 2000.
- Konno T, Watanabe K. Distribution of myofiber types in the crural musculature of sheep. Okajimas Folia Anat. Jpn., (印刷中)
- Mendez J, Keys A. Density and composition of mammalian muscle. Metabolism, 9:184-188. 1960.
- Meyers RA, Hermanson JW. Horse soleus muscle: postural sensor or vestigial structure? Anat. Rec., 288A:1068-1076. 2006.
- Peter JB, Barnard RJ, Edgerton VR, Gillespie CA, Stempel KE. Metabolic profiles of three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. Biochemistry, 11:2627-2633. 1972.
- Roy RR, Bello MA, Powell PL, Simpson DR. Architectural design and fiber-type distribution of the major elbow flexors and extensors of the monkey (cynomolgus). Am. J. Anat., 171:285-293. 1984.
- Roy RR, Kim JA, Monti RJ, Zhong H, Edgerton VR. Architectural and histochemical properties of cat hip 'cuff' muscles. Acta Anat. (Basel), 159:136-146. 1997.
- Sacks RD, Roy RR. Architecture of the hind limb muscles of cats: functional significance. J. Morphol., 173:185-195. 1982.
- Smith JL, Edgerton VR, Betts B, Collatos TC. EMG of slow and fast ankle extensors of cat during posture, locomotion, and jumping. J. Neurophysiol., 40:503-513. 1977.
- Spector SA, Gardiner PF, Zernicke RF, Roy RR, Edgerton VR. Muscle architecture and force-velocity characteristics of cat soleus and medial gastrocnemius: implications for motor control. J. Neurophysiol., 44:951-960. 1980.
- Spoor CF, Badoux DM. The *M. soleus* in the domestic dog (*Canis familiaris*). Anat. Histol. Embryol., 18:27-31. 1989.
- Suzuki A, Tamate H. Distribution of myofiber types in the hip and thigh musculature of sheep. Anat. Rec., 221:494-502. 1988.
- Walmsley B, Hodgson JA, Burke RE. Forces produced by medial gastrocnemius and soleus muscles during locomotion in freely moving cats. J. Neurophysiol., 41:1203-1216. 1978.
- 渡邊康一, 山口高弘. 食肉とその肉製品の食品組織学(前編). 食肉の科学, 45:151-157. 2004.

Maximum tension of muscles estimated by the physiological cross-sectional area in sheep crural musculature

Toshihiro Konno¹ and Kouichi Watanabe*

Laboratory of Functional Morphology, Department of Animal Biology, Graduate School of Agricultural Science, Tohoku University,
1-1 Tsutsumidori-amamiyamachi, Aoba-ku, Sendai 981-8555, Japan.

*Corresponding: Kouich Watanabe
(Phone: +81-22-717-8704; E-mail: watakoh@bios.tohoku.ac.jp)

¹ Current address: Department of Animal Resource Sciences/Veterinary Medical Sciences, The University of Tokyo, 1-1-1 Yayoi, Bunkyo-ku, Tokyo 113-8657, Japan.

Abstract

The crus of quadruped animal supports the trunk against gravity and generates propulsive force. The antigravity action of crus is attributed to the extensor muscles of the tarsal joint and flexor muscles of the toe joints. The maximum force and contraction velocity of muscles are determined largely by its architectural design. The physiological cross-sectional area (PCSA), which is calculated from the muscle's architectural parameters, such as volume, myofiber length, and pennation angle, reflects the maximum force of a muscle. In the present study, we investigated the dynamical properties of ovine crural musculature by calculating PCSA. In sheep, the soleus muscle was a thin filamentous muscle consists of long myofibers. PCSA of the soleus muscle was the smallest in the crural musculature. The flexor digitorum superficialis muscle was identified as to possess the largest PCSA in the ovine crus. The flexor digitorum superficialis muscle is an antigravity muscle that functions on both tarsal and toe joints. The architectural properties of the flexor digitorum superficialis muscle indicated that the muscle was capable to generate a large static tension rather than the rapid contraction. The gastrocnemius muscle is another extensor of the tarsal joint comprised of lateral and medial heads. Although PCSA of each head of gastrocnemius muscle was smaller than that of the flexor digitorum superficialis, the architectural properties gastrocnemius muscle suggested that the muscle might play a role in generating propulsive force. These results provided insights into the muscle dynamics in the crus of unguligrade domestic animals.

Key words : sheep, crural musculature, myofibers, pennation angle, physiological cross-sectional area