科学研究費助成事業(科学研究費補助金)研究成果報告書

平成 24 年 6月 22 日現在

機関番号: 73901 研究種目:基盤研究(B) 研究期間:2009~2011 課題番号:21370110

研究課題名(和文) ボノボを中心とするヒト上科霊長類の筋骨格構造から読み解く環境適応

研究課題名 (英文) Musclo-skeletal approach to environmental adaptation of hominidae.

研究代表者

清水 大輔 (SHIMIZU DAISUKE) 財団法人日本モンキーセンター・研究員

研究者番号:60432332

研究成果の概要(和文):動物の環境適応を考える上で解剖学的知識は必要不可欠である。これまで、解剖学的にほぼ未知の動物であったボノボに関して解剖学的なデータの収集を行った。ボノボの筋構築や神経血管の走行はチンパンジーの変異の範囲に入るものであったが、四肢骨の海面骨量パタンはヒトに近く、他の霊長類とは異なる。ボノボの解剖的特徴は基本的な運動様式である懸垂行動に適応的であるが、頻繁に二足歩行を行うという特徴が骨内部構造に影響していると考えられる。

研究成果の概要(英文): Anatomical characters are important factors to understand kinematic adaptation to the environment in which the animals live. Anatomical information of bonobo ($Pan\ paniscus$) has merely been reported, although bonobo is one of closest species to human. Anatomical information was collected from a male bonobo cadaver. Muscular, nervous and circulatory system of the bonobo was within a variation of common chimpanzees ($Pan\ troglodytes$), whereas amount of tubercles of the femur and humerus head was similar to human. These characters indicated that bonobo body structure was basically adapted to vertical climbing, although there was hint of bipedalism on the tubercular structures.

交付決定額

(金額単位:円)

	直接経費	間接経費	合 計
2009年度	5, 400, 000	1, 620, 000	7, 020, 000
2010年度	5, 100, 000	1, 530, 000	6, 630, 000
2011年度	3, 600, 000	1, 080, 000	4, 680, 000
年度			
年度			
総計	14, 100, 000	4, 230, 000	18, 330, 000

研究分野:生物学

科研費の分科・細目:人類学・自然人類学

キーワード:形態、筋肉、骨格、咀嚼、ロコモーション

1. 研究開始当初の背景

財団法人日本モンキーセンター(JMC) から 1996 年 3 月に, 合衆国アトランタにある

ジョージア州立大学言語研究センターへ,ブリーディングローンとして移動していたボノボ(小寺, 1996; 落合-大平 他, 2006)が心臓

疾患のため亡くなり、冷凍保存されていたも のが 2008 年に林原類人猿研究センター (GARI)に移管された。現在、日本国内で飼育 されているボノボは一頭も無く、また、いか なる状態の標本としても存在していない。世 界的に見ても、ボノボの解剖はこれまでほと んど例が無く、わずか 4 例の解剖が行われ、 4 本の論文が出版されているのみである (Miller, 1952; Vereecke et al., 2005; Payne et al.,2006a; Payne et al., 2006b)。飼育され ている個体も他の類人猿に比べると圧倒的 に少なく、今後、ボノボの解剖が行える機会 は非常に少ない。一方、飼育個体を用いたボ ノボのロコモーション研究は比較的多い (Aerts et al., 20; D' Août etal., 2002; 2004; Vereecke et al., 2004)。ボノボは同属のチン パンジーと比べ二足歩行をする割合が高い ことが知られており、ヒトの二足歩行の起源 を考える上で重要な動物であると位置づけ られる。マニピュレーションの能力に大きく かかわる道具使用は、ボノボよりチンパンジ ーに見られる頻度が高い。このようにキネマ ティックス的な違いがボノボとチンパンジ 一には見られるが、解剖学的特長にもこれら 二種間に違いが見られることが示唆されて いる。しかし、ボノボのデータが少なく種内 変異も明らかではないため、今後の資料の蓄 積が待たれている。

2. 研究の目的

本研究計画ではボノボの解剖を行い、その基礎データの収集を行うことを第一の目的とする。このとき、チンパンジーやゴリラ、オランウータンなどの大型類人猿をはじめとする他の霊長類との比較を行こない、その特徴を明らかにする。また、CT および MRI で撮像し、筋骨格系の構造を三次元的に理解する。これらの情報を元にボノボの解剖学的な特徴といった複数の視点からボノボの環境適応について議論する。

3. 研究の方法

本研究計画ではこれまでほとんど解剖されたことのないボノボの解剖を行い、解剖学的な基礎データの収集・備蓄を行うことを主目的とした。さらに CT で撮像することにより筋格系の三次元的な構造を明らかにした。そして、ボノボの解剖学的な特徴と生態的な特徴の両方の視点からボノボの環境適応について議論した。

本研究で用いるボノボは当初 JMC で飼育されていたが、繁殖目的のために合衆国へ移送された。その後、合衆国で心臓疾患のため死亡し、病理解剖の後冷凍保存されていたものを GARI が研究目的のために輸入したものである。輸入された時点で頭部は胴体から切り

離されて、剥皮され、筋肉がはずされ、脳出しされていた。脳はホルマリンで固定された状態で GARI に保管されている。体幹部は腹部が切開され、胸郭も開けられて、臓器が取り出されている。臓器で唯一保存されているのは心臓で、病理解剖されてホルマリンで固定されていた。他の臓器は合衆国で処分いるたたようである。頭部は筋がはすざれていた。をようである。頭部は筋がはすされてた。をようである。頭部は筋がはすされて、解凍した。が大人の前・後肢を解剖した。左側の前・後肢を解剖した。左側の前・後肢及び体幹は解凍後にホルマリンで固定し解剖した。

研究を始めるにあたり、腕神経叢と腰部の神経や血管の走行に注意しつつ、体幹より左右の前肢と骨盤から下を切り離した。全ての部位はCTにかけ、骨と筋肉の三次元データを得た。その後四肢については血管を確認しながら筋を取り外し、計量の後ホルマリンで固定後CT撮像し、その後解剖を行った。前後肢は神経血管系の精密解剖をおこない、体幹は筋系の精密解剖をおこなった。

4. 研究成果

(1) ボノボ(Pan paniscus)の固有背筋形態について

体幹筋の形態学的検索を行なった結果(図1)、主な所見と考察以下の通りである。

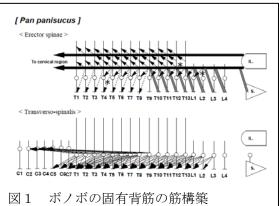


図1 ホノホの固有背筋の筋構築 C:頚椎、T:胸椎、L:腰椎、S:仙椎、IL: 腸骨

①腸肋筋:第5肋骨以上では筋の発達は弱いが、明瞭な停止腱が発達する。第6肋骨以下に停止する筋束は起始範囲が広く、発達した筋を形成する。胸腸肋筋の起始の上限は第5肋骨であった。

②最長筋;内側停止列は、第4肋骨以下の肋骨と、第1腰椎の横突起に停止を確認した。 筋束の起始は第7以下の肋骨と仙棘筋腹のほ か、第 13 胸椎に起始する上行腱に由来する 筋束が加わっていた。第 12 肋骨以下に停止 する筋束は、腰背腱膜腹側面に起始していた。 外側停止列は、第 1~12 肋骨への停止を確認 した。外側停止列においてはいずれの筋束も 腰背腱膜に起始する。

③棘筋: 棘筋は、第1~8 胸椎の棘突起に停止する明瞭な筋束からなっていた。

④横突棘筋系:第9胸椎以下では4体節上行する筋束が最長で、第5-8胸椎では7体節を上行する筋束が含まれていた第4胸椎より頭側では、5体節以上を経過することがない。考察:従来まで蓄積してきた、霊長類の固有背筋についての所見との比較から、ボノボでは、チンパンジーと同様の懸垂行動に適応した筋構築であった。

(2) ボノボの後肢の筋配置

ボノボの後肢について肉眼的解剖を行い、 筋の起始、停止、走行などを記載した(表1)。 また、特に足内筋の走行と配置については、 他の霊長類種と比較することで、進化的な文 脈での解釈・検討を試みた。足内筋の比較に 用いたのは、チンパンジー4個体(両側)、 およびゴリラ、ニホンザル、テナガザル、ク モザル各1個体(両側)であった。その結果、 足の機能軸の位置を反映する背側骨間筋の 配置に、種間差があることが明らかになった。 すなわち、ニホンザル、クモザル、テナガザ ル、および一部のチンパンジーにおいては背 側骨間筋は第3指周りに配置されていたが、 ボノボ、ゴリラ、および2頭のチンパンジー では、ヒトと同様に、背側骨間筋は第2指周 りに配置されていた (図2)。後者において 足の機能軸が内側にシフトしていることを 示唆する結果である。ただし、類人猿では、 第1底側骨間筋が足背から観察できるほど 発達している点で、ヒトの通常の状態とは異 なっていた。チンパンジーにおける種内変異 の大きさを合わせて考えると、大型類人猿の

足部の筋	Miller 1952	Vereecke 2005	Payne 2007	本研究
短趾伸筋	E(E)N	11-77	-	1-1/
短拇趾伸筋	0	0	-	0
知知器格(油)	EEN	1	} 0	- 11
短趾器筋(深)	II.V	277	J	WV
接趾外転動	0	0	-	0
短胸趾標將	0	0	0	0
小趾外転動	0	0	-	0
特別內転售	0	0	-	0
短小趾間務	0	0	-	0
小趾对立族	0	0	-	0
足應方形態	*	Δ	-	0
含锌的	E-07	E-27	-	E-07
ヨントラヘンテス	WA	v	-	DV .
意例音問核	ENV	ENV	-	INV
背侧骨間筋	BEEN	DEEN	-	HIEN

下腿の筋	Miller 1952	Vereecke 2005	Payne 2005	本研究
除政防外例項	0	0	0	0
排散核内侧锁	0	0	0	0
ヒラノ前	0	0	0	0
足療施	0	0	0	0
展例類核	ΞV	I V	0	IIV
腓例既務	1 887	1277	0	1-10
長腓骨筋	0	0	0	0
短腓骨筋	0	0	0	0
策三額骨筋	*	-	-	*
米四日音店		Δ	-	
前經濟店	0	0	0	0
保証者抗	0	0	0	0
長指伸筋	I-v	1-4	0	E-A
長段趾伸肌	0	0	0	0

表1 ボノボの後肢の筋配置

○:確認した; △:一部の標本にのみ確認した; 無:確認できなかった; 一:記載無し; ローマ数字は趾の番号で、その趾への腱が存在したことを示す。

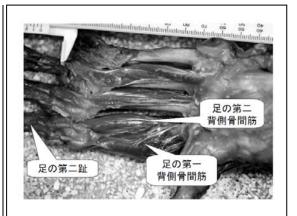


図2 ボノボの背側骨間筋の配置

足の骨間筋の配置は、サルからヒトへの移行 を示す状態にあるのかもしれない。

(3) ボノボの四肢の筋の生理学的断面積

ボノボの四肢の解剖を行い、筋重量と筋束 長を計測した。さらにこれらの値から各筋の 生理学的断面積 PCSA を計算(筋重量÷「筋 密度×筋束長]) (筋密度: Mendez & Keys, 1960) した。筋重量と PCSA について、前肢 と後肢についてそれぞれの総筋重量、総 PCSA に対する各筋の比率を求め、ニシローランド ゴリラ、チンパンジー、オランウータンとの 比較を行った。ボノボは同じアフリカ類人猿 のチンパンジーやニシローランドゴリラに 比べると樹上性が強いことが指摘されてお り、このロコモーションの違いを反映するよ うな肩甲骨や指骨の特徴がボノボに報告さ れている。しかし、今回の比較においては、 ボノボの四肢の筋重量や PCSA はチンパンジ ーやニシローランドゴリラと類似しており、 アフリカ類人猿内におけるロコモーション の違いを反映するような筋パラメータの違 いを明らかにすることはできなかった。ボノ ボはチンパンジーやニシローランドゴリラ に比べると樹上傾向であるが、オランウータ ンと比較するとその傾向は弱く、大型類人猿 のなかではオランウータンが最も樹上性が 強い。これまでにチンパンジーとオランウー タンの前肢筋の比較から、肘関節の屈筋群に 興味深い所見を得ていた。肘関節の屈筋群は 樹上性口コモーションにおいて推進力を産 む重要な役割を果たしており、大型類人猿の 中ではオランウータンが最も発達している ことが予測された。しかし、この結果は、屈 筋群のうち、上腕筋、腕橈骨筋は予想通りオ ランウータンにおいてよく発達していたが、 上腕二頭筋はオランウータンよりもチンパ ンジーでより発達をしていることを示した。 本研究においてもボノボとゴリラの上腕二 頭筋はチンパンジーと同様にオランウータ ンよりも発達していることが明らかとなり、

肘関節の屈筋群における傾向はアフリカ類人猿としての共通した形質である可能性を強く示唆するものであった。上腕二頭筋は肩関節と肘関節の二つの関節に跨る二関節筋であるという点で、肘関節のみに作用する上腕筋や腕橈骨筋のような一関節筋とは、筋が持つ特性が異なると考えられる。すなわち、アフリカ類人猿とオランウータンの肘関節の屈筋群において、一関節筋と二関節筋で機能的に異なった分化が起こっていることを示唆するものであった。

(4) ボノボの腕神経叢と腋下動脈

本研究ではボノボにおける腕神経叢と腋 窩動脈を調査し(図3)、お互いの相関関係に ついて考察を行った。

腕神経叢は3つ の神経幹を形成していた。 上神経幹は第 5 頚神経 (C5)と 第 6 頚神経 (C6)、 中神経幹は第7頚神経(C7)、 下神 経幹は第8頚神経(C8)と第1胸神経(T1) か ら構成されていた。それぞれの神経幹は 前後に分かれ、前部は外側神経束および内側 神経束に分岐し、後部は後神経束に移行して いた。T1の後神経束への参加は認められな かった。今回注目すべき点は、胸筋神経であ るが、外側胸筋神経は外側神経束 から分岐 し、4 つの細枝に分枝していた。その中で最 も内側のものは内側胸筋神経 (C8、T1 成分) の外側の枝と交通していた。内側胸筋神経の 内側の分枝は、前上腕 皮神経に続いていた。 腋窩動脈は腕神経叢を貫くことなく、常に腋 窩動脈が腕神経叢の腹側に位置し、更に上腕 部でも浅上腕動脈となっていた。ヒトの場合、 腋窩動脈が C7 と C8 の間から背側に位置を変 え、神経叢の腹側と背側の枝の中間に位置す

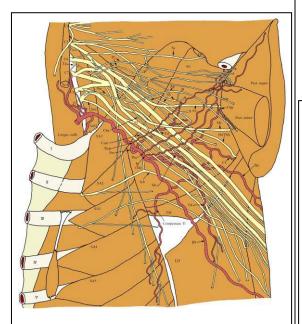


図3 ボノボにおける腕神経叢と腋窩動脈

るようになることが多い。今回のボノボでは、その様な位置変化が認められず、ヒトにおけるデータとの比較から、外側胸動脈や下胸筋動脈などが腋窩動脈の本幹になった可能性が示唆される。ヒトにおいてもその様な例が見られることから、ヒトとヒト以外の類人猿における腕神経叢と腋窩動脈の相関関係の類似性が示された。

(5) 骨内部構造の観察

高解像度のCTを用いて,四肢骨の内部構 造を観察した。四肢長骨の軸部の断面係数は, 骨の荷重耐性と相関すると考えられ, 運動行 動や体重推定との関係が議論されてきた。本 研究では、peripheral Quantitative CT スキ ャナーを用いて,解像度 0.07 mm で撮像し, Image J を用いて計測した。Cortical area と polar second moments of area について、 大腿骨と上腕骨中軸部の比をとったところ, このボノボ標本の値は,先行研究(Shaw & Ryan, 2012)でのコモン・チンパンジーの平 均よりは高いものの, その変異内に含まれ, ヒトよりは明らかに低く、ヒヒやオランウー タンよりは明らかに高かった。各長骨の断面 係数値の比較については、当該標本はコモ ン・チンパンジー(Ruff, 2002)に比べると、 脛骨が相対的に丈夫である。また、関節部を microCTを用いて,解像度 0.05 mm で撮像し, Quant 3D で骨梁構造を計測した。海綿骨の骨 梁の発達は荷重がかかる方向や強さと関係 していることが知られている。霊長類の上腕 骨骨頭と大腿骨骨頭を比べた場合, 容積密度 は常に大腿骨骨頭の方で高いが、その程度は 種によって異なる(Shaw & Ryan, 2012)。今 回のボノボ標本では,大腿骨骨頭の値は霊長 類の平均より高く, コモン・チンパンジーの 範囲であるのに対し、上腕骨骨頭は霊長類の 平均より低いという独特な特徴が見られた (図4)。この容積密度の差は骨梁数の増減で はなく, 骨梁厚の変化に起因すると考えられ

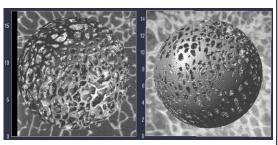


図4 ボノボの大腿骨骨頭および上腕骨骨 頭の海綿骨構造

左:上腕骨骨頭中心部で,矢状面で,左方向が後側。右:大腿骨骨頭中心部で,冠状面で, 図の左が内側。単位(mm)。

5. 主な発表論文等

(研究代表者、研究分担者及び連携研究者に は下線)

[雑誌論文](計22件)

- ① <u>平崎鋭矢、熊倉博雄</u>. 足底部の筋配置と 足底圧からみた霊長類の足の機能軸. Anthropological Science (Japanese Series). 査読無. 119. 2011. 25-26. DOI:無
- ② <u>Hirasaki E, Kumakura H.</u> Estimating the functional axis of the primate foot using the distribution of plantar muscles. International Journal of Primatology. 查読有. 31. 2010. 239-261. DOI:10.1007/s10764-010-9395-5
- ③ <u>Kikuchi Y, Oishi M, Shimizu D.</u>
 Morphology of brachial plexus and axillary artery in Bonobo (*Pan paniscus*). Anatomia Histologia Embryologia. 查読有. 40. 2010. 68-72. DOI:10.1111/j.1439-0264.2010.01040.x
- ④ Macho GA, Shimizu D. Kinematic parameters inferred from enamel microstructure: new insights into the diet of Australopithecus anamensis.

 Journal of Human Evolution. 查読有. 57(3). 2009. 241-247. DOI:10.1016/j.jhevol.2009.05.003
- ⑤ <u>Oishi M, Ogihara N,</u> Endo H, Komiya T, Kawada S, Tomiyama T, Sugiura Y, Ichihara N, Asari M. Dimensions of the foot muscles in the lowland gorilla. Journal of Veterinary Medical Science. 查 読 有 . 71(6). 2009. 821-824. DOI:10.1292/jvms.71.821
- ⑥ <u>Oishi M, Ogihara N,</u> Endo H, Ichihara N, Asari M. Dimensions of forelimb muscles in orangutans and chimpanzees. Journal of Anatomy. 查読查読有. 215(4). 2009. 373-382.

DOI:10.1111/j.1469-7580.2009.01125.x

〔学会発表〕(計25件)

- ① <u>江木直子、荻原直道</u>. 樹上性四足歩行型 霊長類の前肢筋骨格モデルの構築. 第 65 回日本人類学会大会. 2011年11月4日-11 月 6 日. 沖縄県立博物館(沖縄県)
- ② <u>平崎鋭矢,熊倉博雄</u> 足底部の筋配置と 足底圧からみた霊長類の足の機能軸. 第 65 回日本人類学会大会. 2011 年 11 月 4 日-11 月 6 日. 沖縄県立博物館(沖縄県)
- ③ <u>熊倉博雄</u>、岡健司、後藤 遼佑. ボノボの 固有背筋における筋構築について. 第 65 回日本人類学会大会. 2011年11月4日-11 月 6 日. 沖縄県立博物館(沖縄県)
- ④ 平崎鋭矢、大石元治、清水大輔. 類人猿

- の足の骨間筋について. 第27回日本霊長 類学会大会. 2011年7月16日-7月18日. 犬山国際観光センター(愛知県)
- ⑤ <u>熊倉博雄、</u>後藤遼佑、岡健司. ボノボの 体幹筋形態について. 第64回日本人類学 会大会. 2010年10月2日-10月3日. だ て歴史の杜カルチャーセンター(北海道)
- ⑥ <u>菊池泰弘、大石元治、清水大輔.</u> ボノボ (*Pan paniscus*) における腕神経叢と液化 動脈について. 第63回日本人類学会大会. 2009年10月4日. シェーンバッハ・サボー(東京都)

[図書] (計4件)

- ① <u>平崎鋭矢</u> 丸善出版. サルの歩行からヒトの直立二足歩行の起源と進化を探る. 京都大学霊長類研究所編『新・霊長類学のすすめ』. 2012. 19-35 (224).
- ② Ogihara N, Hirasaki E, Nakatsukasa M.. Springer. Experimental and computational studies of bipedal locomotion in the bipedally-trained Japanese macaque, In: D'Aout K and Vereecke EE (eds) Primate Locomotion: Linking in situ and ex situ Research. 2012. 47-59 (364).
- ③ <u>江木直子.</u> (株)学窓社. 何を見てるかわからない. 京都大学グローバルCOE「生物の多様性と進化研究のための拠点形成」編『生き物たちのつづれ織り、第5巻』. 2012. 41-42(154).
- ④ <u>平崎鋭矢.</u> (株)学窓社. サルの歩き方. 京都大学グローバルCOE「生物の多様性と進化研究のための拠点形成」編『生き物たちのつづれ織り、第5巻』. 2012. 19-35(154).

[産業財産権]

- ○出願状況(計0件)
- ○取得状況(計0件)

[その他]

無し

- 6. 研究組織
- (1)研究代表者

清水 大輔 (SHIMIZU DAISUKE) 財団法人日本モンキーセンター・研究員 研究者番号:60432332

(2)研究分担者

伊谷 原一 (IDANI GEN-ICHI) 京都大学・野生動物研究センター・教授 研究者番号:70396224 熊倉 博雄 (KUMAKURA HIROO) 大阪大学・人間科学研究科・教授 研究者番号:00178063

平崎 鋭矢 (HIRASAKI EISHI)

京都大学・霊長類研究所・准教授

研究者番号:70324605

荻原 直道(OGIHARA NAOMICHI) 慶應義塾大学・理工学部・准教授

研究者番号:70325596

菊池 泰弘 (KIKUCHI YASUHIRO)

佐賀大学・医学部・助教 研究者番号:90437442

荒川 高光 (ARAKAWA TAKAMITSU)

神戸大学大学院・保健学研究科・助教

研究者番号: 40549557

大石 元治 (OISHI MOTOHARU)

日本獣医生命科学大学・獣医学部・助教

研究者番号: 80432334 江木 直子 (EGI NAOKO)

京都大学・霊長類研究所・助教

研究者番号:

高野 智 (TAKANO TOMO)

財団法人日本モンキーセンター・主任学芸

員

研究者番号:90370197

(3) 連携研究者

無し