

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 27 年 6 月 23 日現在

機関番号：15401

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2012～2014

課題番号：24770233

研究課題名(和文) 霊長類の胸郭・前肢帯の骨格形態と立体配置：ヒト上科の運動適応の解明

研究課題名(英文) Three-dimensional positioning of primate forelimb girdles and thoracic cage: implications for the locomotor adaptation of hominoids

研究代表者

加賀谷 美幸 (Kagaya, Miyuki)

広島大学・大学院医歯薬保健学研究院・助教

研究者番号：50623790

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,700,000円

研究成果の概要(和文)：肩甲骨と鎖骨の立体配置やそれらの位置変化の種間の違いと前肢の運動性の関係を、4種の霊長類を対象として定量的に比較した。接触型三次元デジタイザを用い、前肢骨格、前肢帯骨格、および体幹(胸郭)の位置を示す座標を、肢位を変えて取得した。また、X線CT撮影を行い、各個体の骨格要素の形状を抽出し、先に計測した三次元データに重ねあわせることにより、骨格の位置関係をソフトウェア上で復元し、前肢と前肢帯骨格の運動性を定量した。樹上性の強い種ほど腕の前方挙上の可動範囲が広いこと、鎖骨の長さだけでなく湾曲も、肩甲骨を背側に配置させ、腕を自由に運動させるために役立っていることなどが分かった。

研究成果の概要(英文)：Three-dimensional positioning of forelimb and shoulder girdle skeletons were compared among four species of primates. 3D coordinates of landmarks of forelimb and girdle skeletons were digitized for several different forelimb postures. Skeletal model of bone elements were constructed from CT data and fitted to the digitized coordinates of bones. More arboreal primate species showed larger range of forelimb displacement in forward elevation. The curved shape of clavicle substantially determines the dorsal position of scapula, which guarantees a wide range of forelimb swing.

研究分野：霊長類形態学

キーワード：肩関節 可動域 上肢帯 体幹 進化 比較解剖学 自然人類学 機能形態学

1. 研究開始当初の背景

霊長類は多様な生活型や運動様式の種をふくんだグループであり、ほとんど木登りせず地上を歩き回るヒヒのような種から、地上も樹上も得意なニホンザル、ほとんど樹上を四足移動するオマキザル、樹上四足だけでなく枝下を懸垂移動することの多いクモザルなどを含む。そして、肩甲骨と鎖骨（前肢帯骨）および胸郭上半部の形態は霊長類において非常に多様であり、その形態変異はこのような運動様式の違いにほぼ対応することも知られている。すなわち、樹上性の強い霊長類、そしてとくに、類人猿やヒト（ヒト上科）では、肩甲骨の内外側長が相対的に短く、肩峰が発達し、鎖骨が長い。

四足歩行性の霊長類に比べてヒト上科では胸郭が背腹に扁平で、長い鎖骨と相対するように胸郭の背側に肩甲骨が配置されている。このため肩甲上腕関節が体幹の外側に向くことになり、腕の頭側方や外側への広範囲の運動が可能となったと考えられている。

このように、前肢帯骨と胸郭の形態は前肢の運動適応を物語る。これを利用して、初期人類の肩甲骨化石から、どの程度樹上生活から地上二足歩行へ移行していたとみるのが妥当か検討されたり、あるいは、四足歩行を主としていた初期のヒト上科ですでに鎖骨が比較的長く発達し、前肢で身体を引き上げつつ移動していた可能性などが示唆されている。

しかしながら、前肢帯骨の個々の形態あるいは胸郭の形態から肩や前肢の運動様式を読み解くには、裏付けとなるデータはいまだ不十分な状態といえる。

前肢帯骨の個々の形態については比較的研究されているものの、相互の位置関係やその動きが種によって、肢位によってどのように異なるのか、現生霊長類においても定量的な比較研究は行われていない。前肢帯骨は体表からその位置を確認しづらく、動画撮影による運動分析の手法が適用できず、X線動画撮影では撮影対象種のサイズや撮影範囲に制約がある。したがってこれまで、懸垂移動時のクモザルの肩甲骨がヒト上科に似て胸郭の背側を滑動していることや樹上性霊長類の肩甲骨が四足歩行時に大きく外転することなどが報告されているにすぎない。

近年、現生大型類人猿とヒトの共通祖先として、かつて考えられていたような懸垂移動へ特殊化したモデルよりも、樹上四足歩行型の要素も残した中間的形質の祖先モデルが顧みられはじめたところである。ヒト上科の体幹直立型ボディアプランの進化過程を知るためには、利用できる化石の形態情報を丁寧に読み解く必要があるし、樹上性の現生霊長類を中心に、前肢帯骨の配置や運動を明らかにしていく必要がある。

2. 研究の目的

種によって前肢帯骨の配置はどのように異なり、前肢の肢位に伴ってどのように位置を変えるのか、霊長類の生体計測により明らかにする。とくに、生体体表の骨格ランドマークの座標計測と、CTによる骨格形状データの取得というアプローチを併用し、体表から計測できない部分を補完することにより、骨格の三次元的な位置関係を明らかにする。前肢帯骨の配置が前肢の可動範囲にいかに関与するかを分析し、ヒト上科に生じた肩甲骨の背側化や肩甲骨の内外側長の短縮等の形態・配置の変化の機能的意義を探る。

3. 研究の方法

(1)対象は真猿類の4種とし、マントヒヒ2、ニホンザル12、オマキザル5、クモザル1個体で、京都大学霊長類研究所に飼育される成体である（クモザルを除きいずれもメス）。研究所の対応研究者や獣医師の協力のもと、麻酔を行い、30度前傾きの胸当て付計測椅子に座らせ、前方90度、180度、最大受動挙上、側方45度、90度、最大受動挙上などの上腕肢位で右前肢をクランプで固定した。それぞれの肢位において、肩甲骨、鎖骨、上腕骨、胸骨、橈骨、尺骨、頭部、脊椎棘突起、腸骨稜の体表面から触診できる位置を、アーム式3次元座標計測機（Microscribe, Revware）を用いて計測した（図1）。



図1 計測機材の配置

(2)(1)で計測した個体について、同研究所のX線CT（Asteion, Toshiba Medical Systems）によるヘリカルスキャンを行った。3次元データ可視化ソフトウェア（Amira, Visage Imaging）で骨格形状生成と要素の分離操作を行い、上腕骨、肩甲骨、鎖骨、第1-2肋骨および胸椎と胸骨、の形状モデルをソフトウェア上に作成した。

(3)作成した骨格形状モデルを3次元モデリングソフト（Rhinoceros, McNeel）に移し、生体の体表から取得した座標データと重ねあわせ、それぞれの肢位における骨格の位置を再現した。前肢帯骨と上腕骨の角度を肢位間および種間で比較するため、各骨に軸線を設定し、胸郭に基準面をとり、外側観、背側観、頭側観への投影角を計測した。

(4) 生体を用いた計測では時間等の制約のため一頭体についての詳細なデータを得にくい。マカクザルについては、関節柔軟性を保つ Thiel 法による固定処理液によって保存した液浸標本を用意し、これを用いて肢位を細かく変えた計測を行うこととした。

4. 研究成果

(1) 測定法の確立

研究期間の前半は固定具などの計測装置の確立のため試行錯誤が続いた。ホルマリン液浸標本にみられるような筋の拘縮の影響を受けないよう、生体での計測を主眼としたことから、筋弛緩状態の麻酔個体の体幹や前肢を支えつつも、計測可能な体表の露出部分を確保し、三次元座標計測機のアームの動線を妨げず、複数の角度の肢位や個体による体格差にも対応できる固定装置を考案する必要があった。

最終的には、30度前傾の座位で頭部ホルダの位置を調整し、左側の前肢と脇を支え、右側の前肢は2カ所あるいは3カ所でクランプ固定し、クランプの上下左右位置を調整できるフレームを作成してとりつけることで解決を図った。有効なデータの多くを得たのが最終年度末となったため、分析中途のまとめであり、また、個体間のばらつきが大きいため慎重に見直す必要があるが、現時点では以下のような観察と分析結果を得ている。

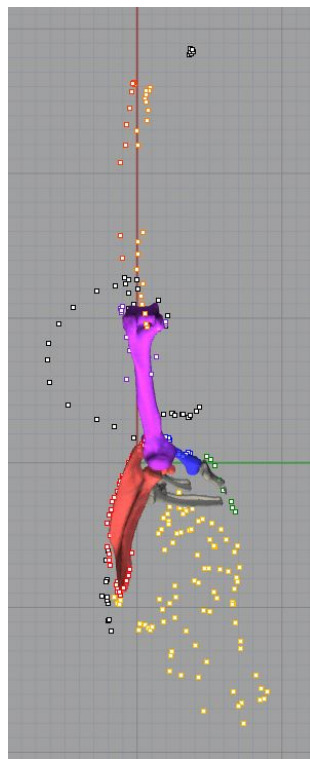


図2 ニホンザル
最大前方挙上 外側観

(2) 上腕の可動域

上腕の可動域を比較すると、ヒヒやニホンザルでは、上腕骨は矢状面上の投影角にして180度(体幹軸の延長ライン)程度までしか前方挙上されない(図2)。オマキザルでは180度以上の挙上もみられ、クモザルでは上腕がさらに背側まで大きく回りこんだ。樹上

性の強い新世界ザルでは頭背側への上腕の可動性が大きいことが確認された。

(3) 前肢帯骨格の運動

前方挙上や側方挙上を行うと、肩甲骨が背側寄りに移動する(図2-4)傾向はどの種にも共通していた。

ニホンザル、ヒヒ

前方や側方への前肢挙上時には、ニホンザルやヒヒでは肩甲骨棘上窩が長いために脊柱の棘突起と肩甲骨内側縁が干渉する場合がみられた。また、鎖骨が胸郭上口をまたぐ

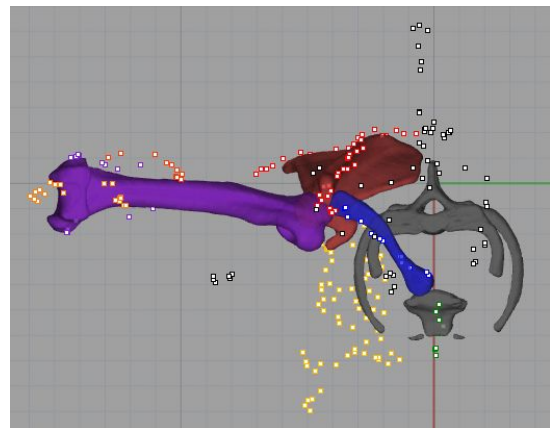


図3 ニホンザル 最大前方挙上 頭側観

ように胸骨から直線的に背側に向いていた(図3)。前肢の挙上では、頸部や頭部との接触による制限が生じやすいだろう。また、ヒヒでは肢位を変えても肩甲骨の位置の変化が小さく、棘上窩や棘下窩が胸郭の頭外側に向くような位置から大きくは変化しない。ヒヒの肩甲骨は内外側に長く、鎖骨が相対的に短いことが知られており、これらの骨格形態の特徴が肩甲骨のとり得る位置や向きを自由度を低めているようであった。ヒヒ類の系統では、平面的な地上での四足移動のために肩甲骨の不必要な側方への揺れを抑え、機能的な前肢長を長くできるような方向へ、ヒト上科と対極ではあるが、やはり運動適応による前肢帯の形態進化が生じていると考えられる。

クモザル、オマキザル

クモザルの鎖骨は弓状に大きな湾曲を示すことが知られていたが、前肢挙上時には胸郭上口の縁のカーブにこの湾曲が沿う配置となっていることが観察された。この鎖骨の湾曲は、鎖骨がそれほど長くなくとも、頸部との干渉を避けつつ肩甲骨を背側に保持するために都合よいとえる。一方、オマキザルの鎖骨はヒヒやニホンザルに比べて外側三分の一が大きく屈曲するさじ型形状であるが、これはクモザルの鎖骨の湾曲とはまた異なり、クランク状に働いて、肩鎖関節の位置

を胸郭の外側や腹側に逃がして脊柱から離すことで肩甲骨が胸郭の背側で滑動するスペースを確保しているようである。オマキザルでは、クモザルやヒト上科にみられるほど肩甲骨の内外側長は短くないが、この鎖骨の機能が代償して、肢位変化に伴う肩甲骨の運動が比較的に行えるのであろう。

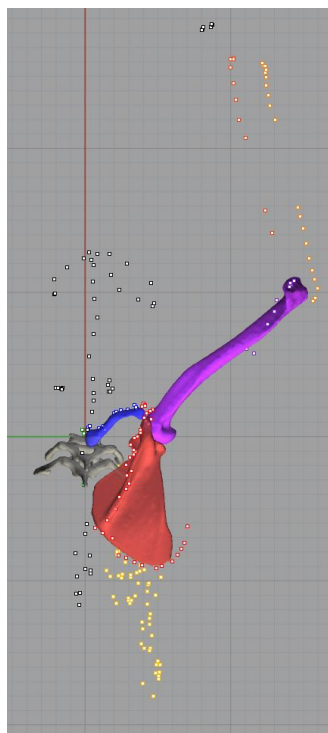


図4 ニホンザル
最大前方挙上 背側観

肩甲骨は

肢位の変化に伴って、ニホンザルでは頭側観角度でおよそ30度から60度(完全な背側位を90度とする)の範囲で変化し、オマキザルでもこれに比較的似ているが、クモザルの肩甲骨は胸郭の背側寄りの位置を保ち、大きくは位置を変えない。この点は、前肢の可動域の大きな種では前肢帯の位置移動も大きいとの予想に反した。前肢を頭上で用いることの多いクモザルのような種では、そしておそらくヒト上科でも、肩甲骨が安定して胸郭の背側に位置し、肩甲上腕関節が常に頭外側を向くことで、腕の自由な運動を実現させているのかもしれない。

(4) まとめ

このように、前肢帯骨の立体配置や動きは種によって異なり、前肢帯骨の形態の違いが大きく関わっていることが明らかとなった。また、予想以上に、鎖骨の形状が前肢帯骨の配置や動きに影響していることがうかがわれた。ヒト上科は鎖骨が相対的に長いことが特徴であるが、オランウータン(直線的)、テナガザル(弓状)、チンパンジー(S字)などとそれぞれ鎖骨の形状が非常に異なる。テナガザル、チンパンジーなどヒト上科の現生種についても、本研究の手法を導入して、条件によっては液浸標本を利用して、分析することが可能である。今後、ヒト上科内のそれぞれの系統の、似ているようで異なる前肢帯の運動機能の比較へと、より焦点を深めた研究も進展できると期待される。

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)

[学会発表](計9件)

加賀谷美幸、青山裕彦、濱田穰、肩甲骨・鎖骨の立体配置と上腕の可動域：旧世界ザルと新世界ザルの4種比較、第31回日本霊長類学会大会、2015年7月18-20日、京都大学百周年時計台記念館、京都大学

加賀谷美幸、サルの肩はどこにあるか：胸郭・前肢帯の骨格形態と生体の分析から、京都大学共同利用研究会 ヒトを含めた霊長類比較解剖学第2回 背部の基本構成と特殊化を探る、2014年10月11日、京都大学霊長類研究所、犬山市

Kagaya Miyuki, Aoyama Hirohiko and Hamada Yuzuru, Three-dimensional movement of the shoulder girdle in macaque in passive forelimb elevation., The 25th congress of the International Primatological Society (第25回国際霊長類学会), 11-16 Aug 2014, Hanoi, Vietnam

加賀谷美幸、青山裕彦、肋骨形態にみるヒト上科霊長類の胸郭、第119回日本解剖学会全国学術集会、自治医科大学、2014年3月27-29日

加賀谷美幸、ヒトのからだのヒトらしさの由来：肩と体幹のボディプランの進化、解剖・組織技術研究会第11回研修会(教育講演)、広島大学、2013年11月23日

加賀谷美幸、中新世ヨーロッパのはみだし類人猿～体幹直立姿勢の進化～、日本人類学会進化人類学分科会第30回シンポジウム、キャンパスプラザ京都、2013年6月29日

加賀谷美幸、濱田穰、青山裕彦、麻酔下マカクザルにおける前肢帯骨格の可動域計測の試み、第118回日本解剖学会全国学術集会、サンポート高松、2013年3月28-30日

Kagaya Miyuki, Hamada Yuzuru: Morphological variation of shoulder skeletons of macaques. The 3rd International Symposium of Southeast Asian Primates (第3回国際東南アジア霊長類研究シンポジウム), 27-29 Aug, 2012, Bangkok, Thailand

Kagaya Miyuki: Morphometric

characteristics of costal skeleton in hominoids. The 24th congress of the International Primatological Society (第24回国際霊長類学会), 12-17 Aug 2012, Cancun, Mexico

〔その他〕

加賀谷美幸、B-56 霊長類の前肢帯骨格の可動域解析、京都大学霊長類研究所年報 Vol.44, 2014 年

加賀谷美幸、E-22 霊長類の前肢帯骨格の運動解析、京都大学霊長類研究所年報 Vol.43, 2013 年

6. 研究組織

(1) 研究代表者

加賀谷 美幸 (KAGAYA MIYUKI)

広島大学・医歯薬保健学研究院・助教

研究者番号：50623790