

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 6 月 9 日現在

機関番号：32821

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2013～2016

課題番号：25460257

研究課題名(和文) 四足動物の肩帯進化についての比較解剖学および機能解剖学的研究

研究課題名(英文) Comparative and functional anatomy of the shoulder girdle in tetrapods

研究代表者

小泉 政啓 (Koizumi, Masahiro)

東京有明医療大学・保健医療学部・教授

研究者番号：90146770

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 1,500,000円

研究成果の概要(和文)：両生類から哺乳類にかけて機能的な要求に対応して大きく変化してきた肩帯，特に従来明らかではなかった肩帯筋の連続的な変化過程を明らかにして，肩帯進化の解明に寄与した．具体的には，3つの側面について観察した．八虫類で発達していた烏口骨の退縮と肩甲棘の新生に伴った上腕屈筋群の分化過程を明らかにした．四足動物で肩帯と体幹をつなぐ背側肩帯筋群の分化過程を明らかにするとともに，支配神経の詳細な解析によりこれらの筋群の体幹筋としての形態学的位置づけを明らかにした．従来議論のあった肩甲下筋・大円筋・広背筋の系統発生学的な分化過程を解明し，哺乳類の肩甲下筋の複数起源を明らかにした．

研究成果の概要(英文)：This study contributes to clarify the evolution of the shoulder girdle, especially of the shoulder girdle muscles, which undergo the big morphological changes from amphibians to mammals. In summary, this study clarifies the following three problems. the evolutionary changes of the supracoracoid and the coracobrachialis muscle into the supra/infraspinatus and the biceps brachii muscles following from the reduction of the coracoid bone and newly formation of the scapular spine in mammals, the differentiation of the dorsal shoulder muscles, which play an important role connecting the shoulder girdle with the trunk in tetrapods, and the morphological significance of the dorsal shoulder muscles as the trunk muscles by observing precisely the origin of their innervating nerve branches, the phylogenetic differentiation of the subscapularis, teres major and latissimus dorsi muscles and the multiple origin of the subscapularis muscle in mammals.

研究分野：比較解剖学

キーワード：比較解剖学 肉眼解剖学 肩帯筋 支配神経 両生類 八虫類 哺乳類 鳥類

1. 研究開始当初の背景

動物進化において、四肢獲得過程は脊椎動物のボディプラン研究において重要な命題の一つであり、近年の進化発生学において分子レベルでの発生機構が明らかにされつつある。特に自重を支えかつ推進の役目を担う前肢、特に体幹との連結部である肩帯周囲の変化は大きく、肩峰、烏口骨や一部の肩帯筋の比較発生学的な研究が行われるようになってきた (Nagashima 2013, Valasek 2010)。しかし、その基盤となっている肉眼的な形態の多くは、19世紀に構築された古典的な比較解剖学所見である。その一部は事実と異なつたまま踏襲されている。特に筋については、同定の重要な指標となる支配神経を正確に観察することなく考察が行われてきた。さらに、種を超えた連続的な変化を追究するには筋・神経の正確かつ統一された同定を行う必要があるが、個々の研究者が各動物種に独立した名称を用いているため、進化という時間軸の中での考察が行われてこなかった。

2. 研究の目的

前述のような背景がある中、本研究では申請者が長年人体の肉眼解剖学で培ってきた詳細な解剖手技を用いて、両生類から哺乳類にかけての肩帯筋・神経を連続的に観察し、歩行・姿勢保持様式の変化にともなう肩帯の進化について考察を行った。その際、従来は動物種 (両生類, 八虫類, 鳥類, 哺乳類) ごとに、あるいは研究者ごとに名称や同定が異なっていたものを、筋・神経を詳細に観察することにより統一することからはじめた。さらに、マウスやニワトリ胚を用いた進化発生学的研究における結果と比較し、四足動物肩帯に関する進化について新たな知見を加えることを目的とした。

3. 研究の方法

(1) 観察材料: 下表の通り。すべて、死後冷凍あるいはホルマリン固定の状態で作成された個体を手に入れたものであり、死に至らしめる作業は一切行っていない。

哺乳類	真獣類 (有胎盤類)	霊長類	チンパンジー	1体1側
			フクロテナガザル	1体1側
		食肉類	シロテナガザル	1体1側
			ネコ	1体2側
			シワハイルカ	1体2側
	鯨偶蹄類	ブタ (胎仔)	1体2側	
		フクロギツネ	1体1側	
	後獣類 (有袋類)		リングテイルポッサム	1体1側
			コアラ	1体1側
		原獣類	単孔類	カモノハシ
ハリモグラ	2体3側			
鳥類		ニワトリ	2体3側	
八虫類		ミズオオトカゲ	1体2側	
		グリーンイグアナ	1体2側	
		ミシシippiaカミミガメ	1体1側	
		スッポン	1体1側	
両生類		オオサンショウウオ	2体3側	
		タイガーサラマンダー	1体2側	

表 1

(2) 観察方法: 全例とも、肉眼および実体顕微鏡下で、通常の人解剖学の手技に従って解剖を進め、肩帯周囲の筋や神経の観察を

行った。その後、一部の標本については、肩帯筋・前肢筋およびその支配神経に関する頸神経・胸神経を脊髄とつなげたまま体幹から遊離し、実体顕微鏡の下で各支配神経の頸・胸神経根部での分枝位置を確認した。

(3) 考察方法: 背側肩帯筋群、肩甲下筋・大円筋・広背筋、上腕屈筋群のそれぞれについて、両生類から哺乳類にかけて比較解剖学的な考察を行い、さらに、背側肩帯筋群については、従来議論のあった体軸筋としての位置づけについても考察を行った。これらの結果を総合して、陸上四足動物の肩帯筋の進化について明らかにした。

4. 研究成果

(1) 烏口骨の退縮に伴う上腕屈筋群の系統発生:

八虫類の段階で烏口骨の腹側に発達していた烏口上筋は、単孔類ではまだ存在していると同時に、背側の肩甲骨部に棘上・棘下筋が出現している。これらの筋は同一の神経により支配され同じ筋原基から派生してきたものと考えられる。しかし真獣類で一般的な肩甲骨棘を境にした棘上窩・棘下窩の形成はまだ行われておらず、筋の配列も真獣類とは大きく異なっていた。つまり、従来考えられていたように (Romer & Parsons, 1977), 八虫類の烏口上筋が背側に移動し、哺乳類の段階で生じた肩甲骨棘をはさんでその上下に移動し棘上筋・棘下筋になったという考えは修正の必要のあることが判明した。また上腕屈筋群の観察の結果、両生類で烏口上筋と一部癒合して存在していた烏口腕筋の一部が八虫類で分化しはじめ、その筋から前腕に停止する二関節筋としての上腕二頭筋が発達してきたことがわかった (図 1)。

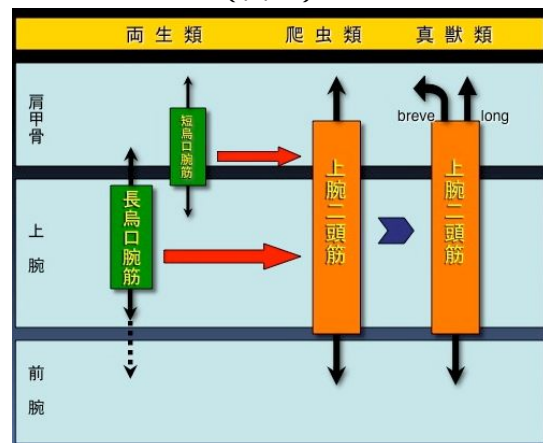
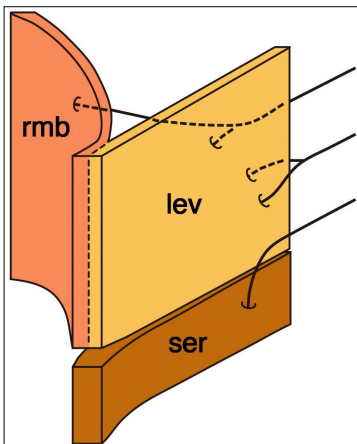


図 1

初期の上腕二頭筋の起始は、肩関節包から遊離した烏口骨の頭側縁にあるが、哺乳類において烏口骨が退縮する過程において、長頭 (図 1 long) と短頭 (図 1 breve) に分化するとともに、長頭が次第に関節包に接するようになり、有袋類での中間段階を経て最終的に有胎盤類では長頭の腱が肩関節腔内に落ち込む事が確認された。

(2) 背側肩帯筋群の系統発生と体軸筋としての形態学的位置づけ

ヒト肩甲挙筋、菱形筋、前鋸筋は、分節が異なるもののいずれも頸腕神経叢根部の背側層から分枝する神経により支配され、まとめて肩甲背筋群として捉えられる(加藤他1978)。両生類のオオサンショウウオの段階では、肩帯はほとんどが軟骨で、結合組織による体幹との連結が強く、肩甲背筋群は貧弱な肩甲挙筋・前鋸筋相当筋(C2,3支配)が存在するのみであまり発達していない。ところが八虫類のオオトカゲになると、背方に持ち上がる肩帯を体幹につなぎ止める抗重力筋として肩甲背筋群はかなり発達してくる。肩甲挙筋-前鋸筋は、頸椎横突起、頸肋、肋骨から起始し肩甲骨内側縁に停止する連続した一連の扇状の筋群になっている。ただし、菱形筋に相当する筋は存在しない。哺乳類の中でも単孔類はこのオオトカゲの状態に似ている、つまり、肩甲挙筋-前鋸筋は、貧弱ながらも両生類の段階で形成され、八虫類になって上位頸椎から上位肋骨まで連続して起始をもつシート状の筋として発達し、哺乳類になり肩帯の自由度の増加に伴い肩甲挙筋と前鋸筋に分化していったことが明らか



になった。さらに菱形筋は哺乳類の段階になって、肩甲挙筋から分化したことがわかった(図2)。

図2  
rmb: 菱形筋  
lev: 肩甲挙筋  
ser: 前鋸筋  
黒線: 頸神経

カメの場合、腕神経叢はC7-9(スッポン)あるいはC6-9(アカミミ)で形成されていた。前鋸筋に相当する筋や広背筋に相当する筋は存在したが、肩甲挙筋に相当する筋は発達が悪く、ほとんど膜状で筋線維はまばらであった。支配神経の分節はほ乳類と同じで、肩甲挙筋相当筋が最も高く、前鋸筋相当筋、広背筋相当筋の順に低くなり、前二者は神経根から分枝していた。

ニワトリでは哺乳類同様菱形筋は存在するものの肩甲挙筋、前鋸筋の発達は悪い。3つに分かれた前鋸筋相当筋は低い分節の支配枝を受け、また肩甲挙筋相当筋は菱形筋と共通の支配枝を受けるなど哺乳類と同じ特徴を有していた。

有袋類のコアラで、前鋸筋支配に参加する第1肋間神経(Th1)の外側皮枝(Rc1)を観察した。その由来は胸神経の前枝運動成分の最背側で外肋間筋枝と同一層に位置していた。

これは、C5,6から分枝する背側肩帯筋群への支配枝と同じ層であった。一方ネコでは、中斜角筋の浅層部分が下位肋骨まで伸びた長斜角筋が常在している。この支配枝はC7由来の長胸神経とTh2,3のRc1の枝であった。しかもこれらの長斜角筋枝成分はすべて前枝運動成分の最背側を占めていた。つまり、コアラ、ネコとも背側肩帯筋群および長斜角筋への支配枝は、頸神経由来であれ肋間神経Rc1由来であれ、根部では肋間神経外肋間筋枝と同じ層序を占めることが明らかになった。つまりこの結果は、哺乳類の背側肩帯筋群は、形態学的に腹側体幹の筋の中で外肋間筋と同じ外側系列の筋と捉えることができることを示している(図3)。さらに、ワニ

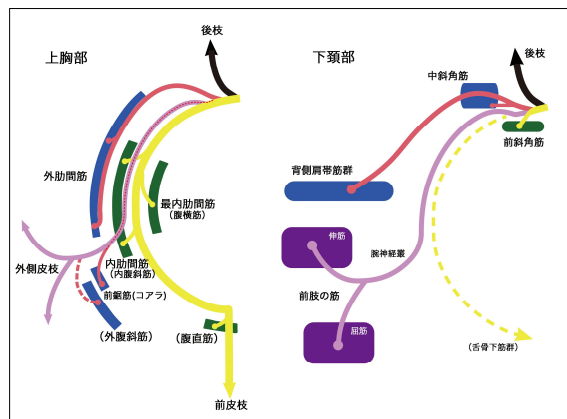


図3

上胸部(左)および下頸部(右)の体幹断面における神経走行と筋配列を示す模式図。緑は肋間神経本幹あるいは頸神経前枝(いずれも黄)支配の内側系グループ、青は外肋間筋枝あるいは相当枝(いずれも赤)に支配される外側系グループ。紫は外側皮枝および前枝の筋。

の場合、外肋間筋相当筋は背側部と腹側部に分かれ、背側部には哺乳類の外肋間筋枝相当枝が、腹側部には外側皮枝からの枝が入り、両者が癒合して哺乳類の外肋間筋が形成されていると考えられる(Sakamoto et al., 1996)。このワニでの外側皮枝由来の枝は、まさしくコアラでの前鋸筋枝やネコでの長斜角筋枝と相同である。つまり、下頸部・上胸部の体幹筋を、外肋間筋枝相当枝支配の外肋間筋、中・長斜角筋、背側肩帯筋群の外側系グループ(図3青)と肋間神経本幹支配の内肋間筋、最内肋間筋、腹直筋、前斜角筋(哺乳類のみ)からなる内側系グループ(緑)とに区分することは、系統発生的にも意味のあることである。

(3) 肩甲下筋・大円筋・広背筋の系統発生: ヒト肩甲下筋は、腕神経叢の後神経束から分枝する複数の枝に支配されることが報告されている(Kato 1989, Frohse and Fränkel 1908)。しかも遠位の枝は、大円筋や三角筋枝に近い位置から分枝していることが分かっている。これらの事実は、ヒト肩甲下筋が系統発生的に複数の筋から形成されている可能性があることを示唆している。そこで、哺乳類から両生類の肩甲下筋・大円筋・広背

筋あるいはその相同筋の支配神経を詳細に調べた。

哺乳類：肩甲下筋枝は、近位から遠位の順に次の4つに区分できる。1. 背側神経束の最腹側成分由来、2. 背側神経束の最腹側成分+より背側成分を含む枝、3. 大円筋枝(背側束の背側成分)から分かれる枝+背側神経束のより腹側の成分由来、4. 大円筋枝(背側束の背側成分)から分かれる枝のみ(図)。ちなみに広背筋枝は層的には大円筋と同じかやや腹側よりだが分節的にはやや低い。このような各筋枝の関係は、ヒトを含めた哺乳類共通の特徴であった。

両生類：オオサンショウウオでは肩甲骨内面には肩甲上腕筋という筋があり、支配枝は高位分節の背側神経束の最腹側から分枝していた。これはまさしく上記哺乳類の1の肩甲下筋枝に対応できる。

八虫類：肩甲骨内面には肩甲下筋が発達してくる。その支配枝はその分枝位置から哺乳類の1の枝に相同である。さらにオトカゲでは後肩甲上腕筋という筋があり、肩甲下筋と支配枝の一部が共通であったり一部が癒合するなど両筋は近い関係にある。この後肩甲上腕筋への支配枝は、やや遠位でやや背側寄りの成分を含むため、哺乳類の2や3の枝に見られた背側神経束の枝に対応できる。両生類・八虫類では大円筋は存在せず、広背筋の支配枝は哺乳類に比べて上位分節まで及んでいる。しかも広背筋の支配枝と大円筋の支配枝は層的に隣接している。

以上の観察結果から、哺乳類の肩甲下筋は両生類の肩甲上腕筋やそれが発達した八虫類の肩甲下筋を主体とし、そこに一部の八虫類で見られる後肩甲上腕筋が癒合し、さらに

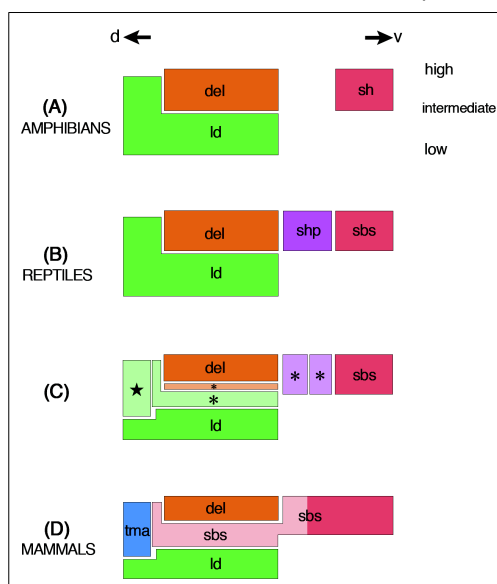


図4

del:三角筋, ld:広背筋, sbs:肩甲下筋, sh:肩甲上腕筋  
shp:後肩甲上腕筋, tma:大円筋  
d,v:支配神経の層序。後神経束の背側(d)と腹側(v)  
high, intermediate, low:支配神経の分節の高さ  
\*:哺乳類の大円筋になる成分, \*:哺乳類の肩甲下筋の一部になる成分

は両生類・八虫類の広背筋の上位分節由来部分も加わり形成されたと考えられる。また、フクロギツネの所見から、三角筋の一部も肩甲下筋の形成に関与している可能性もある。さらに、哺乳類の大円筋も両生類・八虫類の広背筋から分化してきたと考えられる。

このように哺乳類の肩甲下筋の形成には、両生類や八虫類で見られる複数の筋が関与していること、哺乳類の大円筋は両生類や八虫類の広背筋の一部から派生したものであることが明らかになった(図4)。

#### 引用文献

- Frohse F, Fränkel M, Die Muskeln des Menschlichen Armes, 1908, 39-46, Gustav Fischer, Jena  
加藤清忠, 佐藤達夫, 肩甲挙筋, 菱形筋および前鋸筋の形態学的解析, 解剖学雑誌, 53巻, 1978, 339-356  
Kato K, Innervation of the scapular muscles and its morphological significance in man. Anatomischer Anzeiger, vol.168, 1989, 155-168  
Nagashima H, Hirasawa T, Sugahara F, et al., Origin of unique morphology of the shoulder girdle in turtles, Journal of Anatomy, vol.223, 2013, 547-556  
Romer AS, Parsons TS, The vertebrate body 5th edition, 1977, 248-286, WB Saunders, Philadelphia  
Sakamoto H, Akita K, Sato T, An anatomical analysis of the relationships between the intercostal nerves and the thoracic and abdominal muscles in man. I. Ramification of the intercostal nerves, Acta Anatomica vol.156, 1996, 132-142  
Valasek P, Theis S, Krejci E, et al., Somitic origin of the medial border of the mammalian scapula and its homology to the avian scapula blade, Journal of Anatomy, vol.216, 2010, 482-488

#### 5. 主な発表論文等

[雑誌論文](計1件)

田島木綿子, 山田 格, 関谷伸一, 小泉政啓, 比較解剖学の過去, 現在, 未来, 哺乳類科学, 査読有 54巻, 2014, 153-156

[学会発表](計10件)

小泉政啓, 哺乳類の肩甲下筋と大円筋の比較解剖学, 第122回日本解剖学会総会 2017年3月30日, 「長崎大学(長崎・長崎市)」

小泉政啓, 比較解剖学からみる肩帯進化, 第70回日本人類学会大会 ヒト・霊長類比較解剖学分科会 2016年10月10日, 「学生総合プラザSTEP(新潟・新潟市)」

小泉政啓, 両生類からヒトにいたる肩甲下筋, 大円筋および広背筋の比較解剖学, 第

11 回国際脊椎動物形態学会,2016 年 7 月 1 日,「ワシントン DC (アメリカ)」

小泉政啓,肩甲下筋の比較解剖学,第 121 回日本解剖学会総会,2016 年 3 月 28 日,「ビッグパレットふくしま(福島・郡山市)」

小泉政啓,体幹と前肢の境界領域としての肩帯筋の形態学的意義を考える,第 3 回京都大学霊長類研究所共同利用研究会,2015 年 11 月 21 日,「京都大学霊長類研究所(愛知・犬山市)」

小泉政啓,頸部の腹側体幹筋の比較解剖学,第 7 回有明臨床解剖学シンポジウム,2015 年 11 月 7 日,「東京有明医療大学(東京・東京)」

池田牧葉,小泉政啓,シワハイルカの大円筋についての比較解剖学,第 120 回日本解剖学会総会,2015 年 3 月 22 日,「神戸国際会議場(兵庫・神戸市)」

金高恩,山口紗也加,池田牧葉,小泉政啓,ニワトリ肩帯筋についての比較解剖学,第 119 回日本解剖学会総会,2014 年 3 月 27 日,「自治医科大学(栃木・下野市)」

小泉政啓,肩帯筋の比較解剖学ー特に背側の肩帯筋についてー,第 29 回日本霊長類学会・日本哺乳類学会 2013 年度合同大会,2013 年 9 月 9 日,「岡山理科大学(岡山・岡山市)」

小泉政啓,両生類からヒトにいたる肩帯筋の比較解剖学,第 10 回国際脊椎動物形態学会,2013 年 7 月 9 日,「バルセロナ(スペイン)」

## 6. 研究組織

### (1) 研究代表者

小泉 政啓 (KOIZUMI, Masahiro)

東京有明医療大学・保健医療学部・教授

研究者番号: 9 0 1 4 6 7 7 0