

## 科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 29 年 5 月 16 日現在

機関番号：10101

研究種目：若手研究(B)

研究期間：2014～2016

課題番号：26840156

研究課題名(和文) ジャワ原人を中心としたホモ・エレクトスの頭蓋腔形態に関する古神経学的研究

研究課題名(英文) A paleoneurological study of the endocranial morphology of Homo erectus focusing on Java Man

研究代表者

久保 大輔 (KUBO, Daisuke)

北海道大学・医学研究科・准教授

研究者番号：00614918

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 2,900,000円

研究成果の概要(和文)：ジャワ原人の脳および周辺の解剖学的特徴と進化傾向を明らかにするため、CTデータを基に頭蓋腔の形態を分析した。その結果、初期ジャワ原人と中期更新世以降の個体との間には従来の報告以上に脳容量に差があったこと、ジャワ原人は現代人の基準に照らして、大脳の容積に見合う小脳の容積を持っていたこと、初期ジャワ原人に対して後期ジャワ原人は、脳容量の差以上に前頭葉の幅が大きく、したがって前頭葉の幅の増加は現生人類と原人を区別する特徴とは言い難いこと、中硬膜動脈は現代人ではごく一部の例外を除き、顎動脈から分枝するが、一部ジャワ原人個体の中硬膜動脈前枝は眼動脈系から起始していた可能性が高いことなどが明らかになった。

研究成果の概要(英文)：In order to clarify the anatomy and its evolutionary changes of the brain and endocranial vascular structures in Indonesian Homo erectus, this study restored their endocasts from the incomplete fossils and examined the morphology by using the high-resolution CT data. This study found that there was a substantial increase in brain size from Trinil/Sangiran group to the middle Pleistocene Sambungmacan/Ngawi group, the cerebellar size of both early and late Javanese H. erectus groups were presumably comparable to that expected for a modern human of the same cerebral volume, and the predominant increase of the width of frontal lobes was likely a shared feature of modern humans, Neanderthals and the late Javanese H. erectus compared to the Sangiran/Trinil H. erectus. This study also provide a supportive evidence that the anterior branch of the middle meningeal artery originated from the ophthalmic system in at least two individuals among Javanese H. erectus specimens.

研究分野：自然人類学 形態人類学

キーワード：化石人類 ホモ・エレクトス ジャワ原人 エンドキャスト 古神経学 人類進化

### 1. 研究開始当初の背景

人類化石の頭蓋腔から得られる解剖学的情報は、ヒトの脳の進化的変遷を解明するための重要な手掛かりである。頭蓋腔は、生前に硬膜越しに脳を収容していたスペースであり、その容積は脳のサイズの近似値と見なすことができる。また頭蓋腔を人為的に型取りしたエンドキャストは脳の外形や脳溝の位置、硬膜動脈や静脈洞の解剖学的特徴を調べるための資料となる。

ジャワ原人は前期更新世から中期更新世の後半、または後期更新世の前半までの100万年間以上にわたりジャワ島に生息していたホモ・エレクトスの地域集団である。前期更新世のジャワ原人の化石産地として、トリニール遺跡やサンギラン遺跡が、中期更新世以降のジャワ原人の産地としてガンドン遺跡、サンブンマチャン遺跡、およびンガウイ遺跡が挙げられる。頭蓋や歯の形態から、彼らは地理的に孤立した環境で、脳容量の増加を含む漸進的な進化を遂げたと考えられる。

サンギラン、サンブンマチャン、ンガウイ遺跡で発見された一部個体は、脳容量の推定やエンドキャストの形態学的研究が行われていなかった。すでにエンドキャストを対象とした研究が行われていた化石資料についても、報告者によって脳容量の推定値が大幅に異なるなど問題点があった。また、従来の化石脳研究は、大脳に対応する部位の形態に関心が向けられており、小脳と関連が深い後頭蓋窩の形態学的評価はほとんど行われていなかった。脳容量、大脳と小脳の容積、頭蓋腔の形状等の定量的な評価を行うためには、まず不完全な化石標本の欠損部位を復元する必要があった。本研究は、先行研究よりも広く収集したジャワ原人化石のCTデータを基に、精巧なエンドキャストを作成・分析することによって、ジャワ原人の脳の解剖学的特徴とその進化的変化を明らかにするために企画された。

### 2. 研究の目的

本研究の目的は、化石資料の欠損部位の復元という技術的な問題を解決しながら、脳容量、大脳・小脳サイズ、頭蓋腔の形態とそこから推定される脳とその周辺の脈管の解剖学的特徴に関して、ホモ・エレクトスの種内変異とジャワ原人内での進化的変化を明らかにすることである。

### 3. 研究の方法

(1)脳容量および大脳・小脳容積を推定するため、ジャワ原人頭蓋化石または化石から直接型取りしたエンドキャストのCT画像を基に、エンドキャストのメッシュモデル計16個体分を作成し、二通りの手法によって欠損部位の復元を行なった。第一の手法である「移植法」では、保存状態の良い別のジャワ原人エンドキャストから復元対象の欠損箇所に対応するメッシュを移植片として切り出し、適切な線

形変換を行ったうえで結合させる。この手法は欠損が軽微な5個体のみにも適用した。

第二の手法である「非剛体変形法」では、完形なエンドキャストの形状情報を基に復元の参照モデル(ひな形)を作成し、そのひな形に対して復元対象の個体特徴を反映するように非剛体変形を加える。

非剛体変形法による復元の誤差を定量的に評価するため、またジャワ原人化石を復元するための適切な参照モデルを選定するために、完形の現代人頭骨および完形に近いジャワ原人頭骨からエンドキャストメッシュモデルを作成し、より欠損の大きい実際のジャワ原人標本を模して仮想的にモデルを欠損させてから復元実験を行った。

(2)ジャワ原人化石のうち後頭蓋窩の保存状態の良い10個体について小脳の容積と大脳の容積を推定した。小脳の容積はエンドキャストの後頭蓋窩部分の容積から、大脳の容積はエンドキャスト上部の容積から、現代人のエンドキャスト計測値と脳容積データを基に作成した回帰式を用いて推定した。ジャワ原人と現生人類との差異を調べるため、またジャワ原人の系統で脳容量の増加に伴い大脳・小脳いずれかの選択的な拡大が起こっていたかどうか評価するため、現生人類およびネアンデルタールとの比較を行なった。

(3)ジャワ原人の系統において生じた脳の形態的变化を脳のプロポーションから探るため、また現生人類とジャワ原人の脳の形態的差異を評価するために、エンドキャストの線計測を行い、定量的な比較を行なった。脳容量平均値の異なるグループ間で比較するため、欠損部位の復元によって算出した脳容量推定値を用いて線計測値の基準化を行なった。

(4)頭蓋腔骨表面で観察可能な解剖学的構造と化石の破損状態を把握するために、エンドキャストの描画を行なった。化石の損傷痕が脈管の痕跡かを区別するため、また硬膜動脈が起始する孔を特定するため、観察には、物理的に作成したエンドキャストとCT画像を併用した。

### 4. 研究成果

(1)仮想欠損モデルを使った復元実験によって復元精度に関する知見が得られた。すなわち、トリニール2号頭蓋のように頭蓋底がほぼ完全に欠損している場合であっても、非剛体復元法を使えば、せいぜい5%程度の誤差で脳容量を推定できることが分かった。一方で、現代人の変異情報に基づく参照モデルを用いての復元は、復元対象が同じく現代人であれば有効だが、ジャワ原人に適用すると脳容量が過少推定される傾向が確認された。そこで、欠損が軽微なジャワ原人個体から参照モデルを作成する方針に変更し、系統誤差の問題を解決した。

本研究で復元した16個体のうち、欠損が軽微な5個体については、移植法と非剛体変形法の2手法によって5 cc以下の誤差で脳容量を決定した。また、欠損がより大きい11個体についても、復元実験の結果を基に誤差の範囲が絞り込まれたことで、過去の報告値の一部が棄却された。

先行研究のデータに比べて、前期更新世のジャワ原人の脳容量平均値は下方修正され、中期更新世のサンブンマチャン遺跡・ンガウィ遺跡グループの脳容量は上方修正された。従来のデータでは、中期更新世の後半に脳容量の大きな増加が起こったように見えたが、今回の結果はより漸進的に脳容量の増加が起こった可能性を示唆する。

(2)エンドキャストから推定した大脳と小脳の容積について、大脳の容積が等しい個体同士を比較した場合、ネアンデルタールは現生人類よりも小脳の容積が小さい傾向があるが、ジャワ原人は現代人と同等の小脳容積を持つことが示された(図1)。現代人データに基づく推定式をジャワ原人に適用することの妥当性については議論の余地があるとはいえ、ジャワ原人の系統では、ネアンデルタールの系統とは異なり、大脳の選択的拡大は生じていなかったことが示唆される。

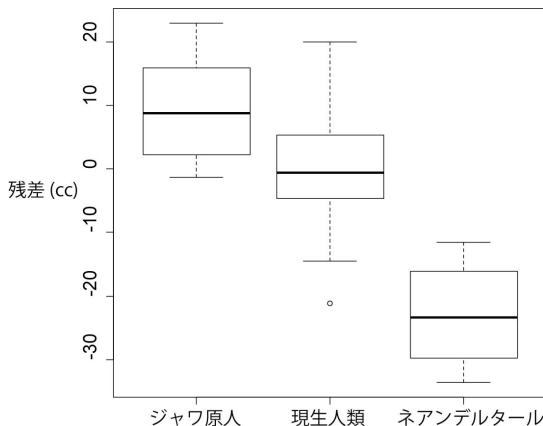


図1. 後頭蓋窩に基づく小脳容積推定値の、大脳容積から予測される値からの残差。

(3)サイズを基準化して形状(プロポーシオン)を比較すると、現生人類はホモ・エレクトスに対して上下に高いエンドキャストを持つことは繰り返し指摘されてきたが、本研究からもこれを追認する結果が得られた。これに加えて、本研究は、前期更新世ジャワ原人に対する中期更新世以降のジャワ原人の特徴として、側頭葉の位置での脳の幅が狭く、前頭葉の幅が広いことを発見した(図2)。エンドキャストを対象とした先行研究は、ホモ・エレクトスと比べて現生人類とネアンデルタールは幅広い前頭葉を持つこと、およびホモ・エレクトスの頭蓋腔形状の均質性を強調してきたが、本研究の発見はこの見解に修正を加

えるものである。すなわち、前頭葉の幅の拡大を伴う脳の進化は、現生人類とネアンデルタールの系統だけでなく、ジャワ原人の系統でも起こったと考えられる。

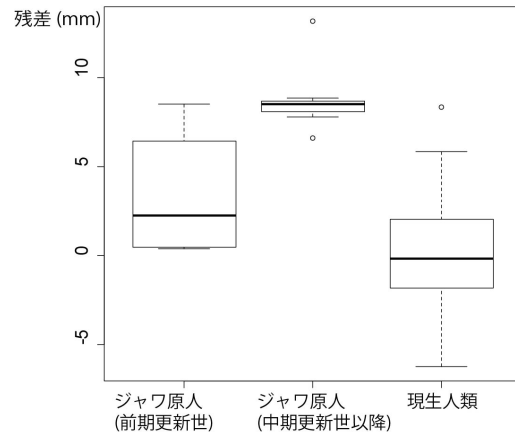


図2. エンドキャスト前頭部の幅の、脳容量から予測される幅からの残差。

(4)過去に頭蓋腔の記載研究が行われていないサンギラン出土個体について、中硬膜動脈の分布をCTデータを基に精査したところ、頭頂骨の中部付近に分布する動脈が中硬膜動脈前枝の分枝であることが確認された。

これまで、別個体の観察によって、サンギラン遺跡出土のジャワ原人では中硬膜動脈の前枝が、周口店遺跡から出土したホモ・エレクトスでは後枝が発達する傾向があることが報告されていたが、本研究は先行研究の仮説を追認するものである。

(5)現生人類に比べると、ジャワ原人では、内頸動脈系の、眼窩経由の中硬膜動脈がやや発達する傾向があったことが示唆された。

本研究で観察したジャワ原人化石の多くは、現生人類同様、棘孔から頭蓋内に入る顎動脈の分枝としての中硬膜動脈が冠状縫合付近に分布していた。あるいは頭蓋底の保存状態が不良なため、硬膜動脈の起始を辿ることができなかった。

ただし、本研究で観察したジャワ原人化石のうち、中頭蓋窩の保存状態が良好な2個体において、右側のみであるが、上眼窩裂外側で大翼を貫通する血管孔があることが確認でき、冠状縫合後部を上行する動脈(中硬膜動脈のプレグマ枝)の走行をこの血管孔まで辿ることができた。どちらの個体も、外頸動脈系の、棘孔経由の中硬膜動脈を持っていたが、骨表面上で追跡できる右側の中硬膜動脈は、現生人類で通常見られるように側頭極近傍へ迂回して前枝を分枝するのではなく、後外側に直接向かい、中硬膜動脈後枝となっていた。

うち1個体では、起始の異なる中硬膜動脈は、中頭蓋窩の底部外側を前後に走る吻合枝によって交通していたので、冠状縫合付近の硬膜

や頭蓋が内頸動脈系の動脈のみから血液供給を受けていたとは言い切れない。もう一体では中頭蓋窩における吻合枝の軌跡は確認できず、眼窩経由の硬膜動脈が中硬膜動脈前枝の機能を担っていたことが強く示唆された。

現生人類においても、内頸動脈の分枝である涙腺動脈が眼窩後部から硬膜枝を送ることは高頻度で見られるが、上述の2例で観察されたように、冠状縫合後部に広範に分布するケースは稀である。一方、アフリカ類人猿では、眼窩経由の中硬膜動脈が冠状縫合付近に分布するケースがおよそ半数を占める。ホモ・エレクトスでは、眼窩経由の中硬膜動脈が未だ優勢であったという仮説は先行研究により主張されていたが、その裏付けとなる頭蓋底の保存状態の良い化石証拠が乏しかった。2個体のジャワ原人化石で観察された結果はそれを補う有益な証拠である。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕(計 1 件)

Kaifu Y, Kurniawan I, Kubo D, Sudiyabudi E, Putro GP, Prasanti E, Aziz F, Baba H. *Homo erectus* calvaria from Ngawi (Java) and its evolutionary implications. *Anthropological Science*, 査読あり, 2015, 123: 161-176. DOI: 10.1537/ase.150702

〔学会発表〕(計 4 件)

久保大輔・河内まき子・持丸正明・荻原直道・海部陽介, ジャワ原人の脳容量の進化傾向. 第 70 回日本人類学会大会, 2016 年 10 月 8-10 日, NSC 学生総合プラザ STEP(新潟県新潟市)

久保大輔・河内まき子・持丸正明・荻原直道・海部陽介, 欠損部へのつぎはぎと非剛体変形によるジャワ原人の脳容量推定. 第 69 回日本人類学会大会, 2015 年 10 月 10-12 日, 産総研臨海副都心センター(東京都江東区)

Kubo D, Tanabe H, Kondo O, Amano H, Yogi A, Murayama S, Ishida H, Ogiwara N. Estimating the cerebral and cerebellar volumes of Neanderthals and Middle and Upper Paleolithic Homo sapiens, RNMH2014: The Second International Conference on Replacement of Neanderthals by Modern Humans, 2014 年 11 月 30 日-12 月 6 日, だて歴史の杜カルチャーセンター(北海道伊達市)

久保大輔・河内眞紀子・持丸正明・荻原直道・海部陽介, 統計学的手法を用いた欠損のある原人頭骨の脳容量推定, 第

68 回日本人類学会大会, 2014 年 10 月 31 日-11 月 3 日, アクトシティ浜松(静岡県浜松市)

## 6. 研究組織

(1) 研究代表者

久保 大輔 (KUBO, Daisuke)  
北海道大学・大学院医学研究科・准教授  
研究者番号: 00614918