

特集 再検証「サルからヒトへ」—本当に ホモ・サピエンス は進化型なのか—

## 新世界ザル固有背筋の機能形態学的研究

大阪大学大学院人間科学研究科行動形態学研究分野

熊倉 博雄 岡 健司 廣川 容子

日暮 泰男 平崎 鋭矢

## 序 論

ヒトの系統進化において常態的直立二足性の獲得は重要なテーマと考えられ、古くから検討がすすめられてきた<sup>1)</sup>。常態的直立二足性に関連した体幹四肢骨における解剖学的適応を示す化石人類としては、アウストラロピテクス類 (*Australopithecus*) を対象とした様々な検証が行われてきた<sup>2)</sup>。しかしながら、体幹構造における適応、特に軟部組織である筋の適応については十分に明らかになっているとはいえない。筋形態の進化を検討するためには、ヒトと非ヒト霊長類の形態比較による機能推定が不可欠である。現生ヒトと非ヒト類人猿における体幹骨格構造の比較は早い段階から議論されており<sup>3)</sup>、それによるとチンパンジー・ゴリラなどの大型類人猿とヒトの間では、腰椎の数が大型類人猿で少ない。この結果筋の占める空間が狭くなっている<sup>4)</sup>ことが、体幹筋形態の差異を考える上では重要である。ところが、系統的にヒトと遠い関係にあるテナガザル類の体幹形状は、特に腰椎部の構成においてむしろヒトと類似している。この点について、テナガザルとヒトの身体サイズの違いによってもたらされる定性的な差異が存在するとの指摘もなされているが<sup>5)</sup>、ブラキエーションを行うテナガザルでは体幹が常時直立するのに対し、大型類人猿では樹上での懸垂型ロコモーションに加えて地上で体幹を傾斜させたナックル歩行を行うため体幹が常時直立ではないという差異による可能性も否定はできない<sup>6)</sup>。このような観点から、体幹構造について広い範囲の霊長類で比較検討することは、ヒトの体幹構造の進化について新たな知見をもたらすものと考え、特に脊柱起立筋の比較形態学的研究を実施し、脊柱起立筋が体幹における運動適応をよく反映すること<sup>7)</sup>、

チンパンジーの腰部脊柱起立筋の発達が悪いこと<sup>4)</sup>、樹上性霊長類で脊柱起立筋の胸腰移行部において発達が劣ること<sup>6,8)</sup>、ニホンザルとテナガザルの脊柱起立筋に関する実運動時の筋活動<sup>9)</sup>、食肉目と霊長目の比較<sup>8)</sup>などについて報告してきた。そのなかで、特にクモザルでは上位胸椎部への棘筋の停止が欠如することを樹上性と関連づけて論じた<sup>6)</sup>。しかしながら、比較に用いた霊長類種の中で、クモザルのみが新世界ザルであることから、クモザルの筋形態の特徴が系統に由来する可能性が否定できない。そこで本論では、新たに新世界ザル2種について、従来と同様の解析を行った結果を報告し、あらためて固有背筋形態の運動適応について考察したい。

## 材料と方法

今回は、新世界ザルの2種、ノドジロオマキザル (*Cebus capuchinus*) とコモンリスザル (*Saimiri sciureus*) を材料として用いた。どちらも、大阪大学大学院人間科学研究科行動形態学研究分野にて10%ホルマリン水溶液中に長らく保存されてきた資料を用いた。ともに飼育下に自然死したものを、10%ホルマリン水溶液注入の後に保管していたものである。死亡時体重は、オマキザルが2700 g、リスザルが620 gであった。

可動性の肋骨を有するセグメントを胸椎と判断することによる胸椎セグメント数は、オマキザルでは14個、リスザルでは13個であった。腰椎数はそれぞれ6、7であった。どちらも、胸椎と腰椎で20体節あった。この数はShultz<sup>10)</sup>のモノグラフに示されたものと一致する。

これらの材料について背部から皮膚を除去し、一侧の上肢を肩甲帯とともに除去し、前鋸筋および後

鋸筋を切断した上で、軸上筋群の剖出を行った。解剖にあつたては、これらの筋群を覆う筋膜を除去したのち、浅層より順次剖出をすすめた。剖出には自製の柄付針および先端の鋭いピンセットを用いた。各椎骨ごとに筋の付着を記載し、筋の起始・停止関係から筋の名称を決めた。筋の命名方法はSlijper<sup>11)</sup>および熊倉<sup>8)</sup>にしたがった。

なお、筋の付着が腱に移行している場合は腱の付着部をもって筋の付着レベルとした。また、筋の付着が腱膜に移行している場合は、腱の走行を観察し、場合によってはこれを人為的に分離することによって、付着レベルを特定した。

このようにして分析した筋の起始・停止の分析結果を、従来まで用いてきた<sup>6)</sup>脊柱の模式図に書きこみ、筋の構成パターンの比較を行った。

## 所 見

### オマキザル

オマキザルの脊柱起立筋では、きわめて走行の明瞭な脊柱起立筋膜を認めることができた。この筋膜の棘突起への停止の最上位は第12胸椎であった。腸肋筋のボリュームはかなり小さかった。脊柱起立筋構成要素として、この筋膜に起始する筋束からなる棘筋は明瞭に存在していたが、最長筋を覆う筋膜が相対的に頭側方に拡張していたため、棘筋の筋束長は短かった。

中位胸椎部をみると、第6胸椎棘突起のレベルより横突起に停止する内側停止列が出現した。この高さでは、胸腰移行部の椎骨横突起に起始して上行する腱の系列が認められ、この腱が棘突起に停止する長い横突棘筋系の起始を提供していた。

### リスザル

リスザルでは、脊柱起立筋膜の棘突起への停止の上限はオマキザルと同じく、第12胸椎であったが、腱膜を構成する線維の走行方向はオマキザルほど明瞭ではなかった。上位胸椎部において、オマキザルと同様に腸肋筋の発達はやわかった。下位胸椎部に至ると、腸肋筋が最長筋に完全に覆われてしまっていた。脊柱起立筋膜に起始して棘突起に付着する棘筋の存在は認められた。

中位胸椎部において下位胸椎横突起に起始して上行する腱を認めることができたが、オマキザルのそれが独立した上行腱をなしていたのと異なり、これ

は表層の脊柱起立筋腱膜と癒合していた。

## 考 察

### 新世界ザルの脊柱起立筋における機能形態学

オマキザルとリスザルの脊柱起立筋と横突棘筋の表層部について、模式的に起始・停止関係をまとめ、既に報告している<sup>6)</sup>クモザルの結果をあわせて示した (Fig. 1)。この図を参照しながら、両種の所見について比較考察する。

脊柱起立筋全体の示す起始-停止パターンは、オマキザルとリスザルで類似したパターンを示す。模式図ではみてとれない筋束長のような項目では、両者間の差異を認めただが定性的には大きな差がない。

Johnson and Shapiro<sup>12)</sup>は、新世界ザルの姿勢行動と椎骨の形態について論じている。そこでは、クモザル、ホエザル、オマキザル、リスザルの4種の新世界ザルについて姿勢行動に関する野外調査も実施している。それによると、オマキザルとリスザルでは、支持基体に対する体幹がほとんどプロノグレード姿勢、つまり水平な支持基体に対して体幹を平行に維持する時間が優位であること (活動時間に占める体幹水平の時間がオマキザルで59.9%、リスザルで78.1%)、体幹を垂直に直立させた姿勢をとることが少ないこと (活動時間に占める割合がオマキザルで18.4%、リスザルで11.9%)、尾を体重支持に使うことが稀であること (オマキザルで7.9%、リスザルで0.0%) が共通している。クモザルはこれらと対照的に体幹水平である時間が29.7%、体幹直立の時間が53.1%であり、尾による体重支持は36.2%にのぼる。また、同じ論文に示されたロコモーターアクティビティーに関する報告を見ると、オマキザルとリスザルのロコモーターレパートリーとしては、樹上四足歩行、跳躍、木登りなどが主なものとしてあげられ、頻度も類似している。クモザルについては、ロコモーターレパートリーとしては、オマキザルおよびリスザルと共通ではあるが、頻度で見ると、オマキザルおよびリスザルでほとんど生起しない四肢を用いた懸垂行動の頻度が高いという違いが指摘できる。

すなわち、オマキザルとリスザルでは、両者の身体サイズが異なることにより筋の量についてはオマキザルでより大きい、起始・停止パターンがよく類似していることを懸垂行動の頻度が低いという運

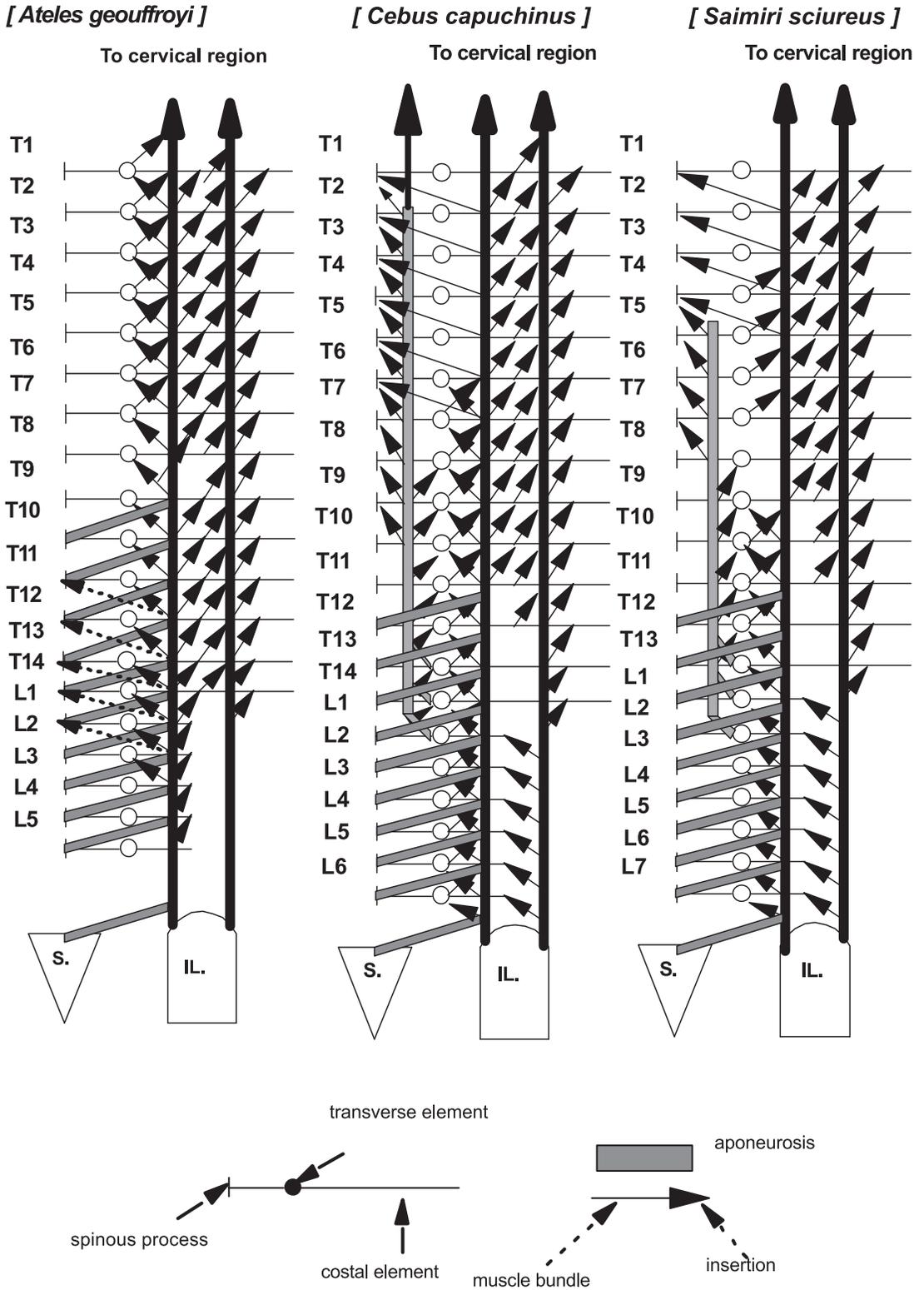


Fig. 1 左から、チュウバイクモザル、ノドジロオマキザル、コモンスザルの脊柱起立筋の起始・停止パターンを示す模式図

動様式の類似性に由来すると考えることができるだろう。

一方、チュウベイクモザル (*Ateles geoffroyi*) の脊柱起立筋では、脊柱起立筋膜に起始をおく短い筋束から構成される棘筋は欠如しており、この領域の棘突起に停止する筋束は横突棘筋の構成要素である<sup>6)</sup>。このため、一塊としての脊柱起立筋は、上位胸椎への停止を有さず、その上内側縁はフリーエッジとなる。また、最長筋の腰椎部では、横突起に由来する筋束が参加しないこと、横突起に起始をおく上行腱を欠いていることなど、より単純な構成になっている。クモザルにおいては腰椎部に豊富な筋起始がみられるが、これは長い把握性の尾に至る強大な尾伸筋を構成するものである。オマキザルにおいてもその名の通り、長い尾が存在するのであるが、尾伸筋はクモザルに比べて腰椎部の固有背筋群との独立性が高く、弱い構成を示していた。このことが、さきほど示した尾による体重支持頻度がクモザルで36.2%、オマキザルでは7.9%となっている<sup>12)</sup>ことの解剖学的根拠となる。

Kumakuraら<sup>6)</sup>は、樹上性新世界ザルであるクモザルの脊柱起立筋形態を、樹上性旧世界ザルであるダスキルトン (*Presbytis obscurus*) と比較している。その結果をみると、ダスキルトンの脊柱起立筋形態は、脊柱起立筋の一部としての棘筋を有することや最長筋腰椎部の筋束構成など、オマキザルとの類似度が高い。すなわち、樹上四足型歩行者として、ダスキルトンとオマキザルの脊柱起立筋形態は類似し、かつ懸垂型ロコモーター行動の頻度の高いクモザルとは相違点を有する。系統関係を組み合わせると、棘筋の欠如というクモザルの脊柱起立筋にみられる形態学的特徴は、かつて考察したように<sup>8)</sup>運動適応を反映したものであって、新世界ザルに固有の適応ではないということが指摘できる。

#### ヒトの進化と体幹構造

脊柱領域の進化形態学について最近興味深い考察がなされている。整形外科医であると同時に人類学の学位を持つユニークな研究者である Filler<sup>13)</sup>は化石を含む200種以上の霊長類の腰椎の観察と、類人猿3種の筋についての肉眼観察から、ヒトの腰椎部の特徴を3つあげている。1) 腰椎部における伸展を制限する骨学的・靱帯学的機構が失われているこ

と、2) 腰腸筋筋が腰椎部で体節的に配置されず、直接的に腸骨稜と肋骨をつないでおり、側屈筋としての効率が改善していること、3) 腰最長筋の起始となる後上腸骨棘 (PSIS) が背側にせりだして最長筋の伸展パワーが増大していること、の3つである。これら3つの特徴の起源を求めると、骨学的機構の喪失は2160万年前の *Morotopithecus bishopi* に既に認められるので (類人猿と旧世界サルに分岐は約2300万年前) 最も古い特徴であるという。腸筋筋の配置変更はテナガザル類には認められないことから1800万年前の成立であってヒトと大型類人猿との共通特徴である。最後に生じたのは、PSISの背側方への移動で、アウストラロピテクスには認められず、ヒト属 (*Homo*) に独自の特徴がこれであるとしている。Filler<sup>13)</sup>はヒトの腰痛に関連付けて、これらの特徴がすべて腰椎部の椎間円板を圧縮する傾向が強いことを指摘している。特に、ヒトの直立二足歩行では、身体の前に重量物 (アカンボなど) を持つため、その荷重を支えるために動員される最長筋が椎間円板に圧縮力を加えることを指摘している。これに対して、たとえばテナガザルなどは、ブラキエーション時にアカンボを運搬する際は後肢を屈曲して膝にのせるため、椎間円板には張力が加わる。また、チンパンジーやゴリラが地上でアカンボを運搬するときは、背中に乗せるかあるいは腹部にしがみつさせるため、脊柱の椎間円板にはやはり張力が加わり、圧縮力は加わらないこと指摘し、腰痛がヒトの脊柱構造ゆえに起こる疾患であることをあわせて示唆している。

翻ってみると、PSISの後方への移行は、直立二足歩行という移動運動様式を獲得し、その行動を利用して重量物を手で運搬することを始めた人類にとって、負荷を加えた状態で脊柱を直立に保つためには必要な適応であったといえる。また、すでに1800万年前に成立していた腸筋筋の機能転換 (伸筋ではなく、側屈筋としての) も片手で重量物を持った状態で、上体のバランスを保つためには重要な適応であったということになる。

本研究では、あえて骨学的検討を行わず、筋の配置の種差を種特異的な運動様式と対比させることで、種の形態特徴を解釈する博物学的研究手法をとったため、このような起源論争に加わるだけの材料を持たない。ただ、Filler<sup>13)</sup>の骨学的検討の妥当

性はさておいても、筋の機能推定についてはかなり思弁的なものであり、筋電図学的な裏付けや、バイオメカニカルなモデル研究などもあわせて検討する必要があると思われる。

文 献

- 1) Washburn SL: The analysis of primate evolution with particular reference to the origin of man. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 15 : 67-78, 1950.
- 2) Lovejoy CO and Heipel KG: A reconstruction of the femur of Australopithecus afarensis. *Am J Phys Anthropol* 32 : 33-40, 1970.
- 3) Schultz AH: The specializations of man and his place among the catarrhine primates. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol* 15 : 35-53, 1950.
- 4) Kumakura H, Inokuchi S and Matano S: Functional morphology of the epaxial muscles of chimpanzee. In *Current Primatology Vol. I Ecology and Evolution*. (Ed by Thierry B, et al), pp. 223-230, Universite Louis Pasteur, Strasbourg, 1994.
- 5) Donisch E: A comparative study of the back muscles of gibbon and man. *Gibbon Siamang* 2 : 96-120, 1973.
- 6) Kumakura H, Hirasaki E and Nakano Y: Organization of the epaxial muscles in terrestrial and arboreal primates. *Folia Primatol* 66 : 25-37, 1996.
- 7) Kumakura H and Inokuchi S: Morphological diversity of the lorisoid epaxial muscles. In *Topics in Primatology Vol. III Evolutionary Biology, Reproductive Endocrinology, and Virology*. (Ed by Matano S, et al), pp. 83-92, Tokyo, University of Tokyo Press, 1992.
- 8) 熊倉博雄: 樹上運動様式と固有背筋形態. 霊長類研究 12 : 89-112, 1996.
- 9) 熊倉博雄: 霊長類の運動適応 肉眼解剖学によるアプローチ. 解剖誌 76 : 35, 2001.
- 10) Schultz AH: Vertebral column and thorax. *Basel, Karger*, 1961. (Primatologia; bd. 4)
- 11) Slijper EJ: Comparative biologic-anatomical investigation on the vertebral column and spinal musculature of mammals. *Verh K Ned Akad Wet Afd Natuarkd* 42(5) : 1-128, 1946.
- 12) Johnson SE and Shapiro LJ: Positional behavior and vertebral morphology in atelines and cebines. *Am J Phys Anthropol* 105 : 333-354, 1998.
- 13) Filler AG: Emergence and optimization of upright posture among hominiform hominoids and the evolutionary pathophysiology of back pain. *Nerosurg Focus* 23 : 1-6, 2007.