

オランウータンとチンパンジーの前肢における
骨格筋の機能および比較解剖学的研究

麻布大学大学院獣医学研究科

獣医学専攻 博士課程 基礎獣医学健康系 獣医解剖学

DV0502 大石 元治

博士論文

オランウータンとチンパンジーの前肢における

骨格筋の機能および比較解剖学的研究

麻布大学大学院獣医学研究科獣医学専攻

大石元治

(指導：浅利 昌男 解剖学第一研究室教授)

目 次

第一章 序説	1
1-1 大型類人猿のロコモーションと前肢の特徴について	2
1-2 オランウータンのロコモーションの特徴について	5
1-3 チンパンジーのロコモーションの特徴について	6
1-4 オランウータンとチンパンジーのロコモーションの違いについて	6
1-5 オランウータンとチンパンジーの骨格系の違いについて	7
1-6 オランウータンとチンパンジーの筋系の違いについて	9
1-7 目的	11
第二章 材料および方法	12
2-1 材料	13
2-2 方法	13
2-3 種間比較	14
第三章 結果	17
3-1 前肢の筋パラメータのバラツキ	18
3-2 筋質量比と PCSA 比の比較	19
3-2-1 肩部の筋 (肩甲上腕筋群 scapulo-humeral muscles) について	19
3-2-2 上腕部の筋について	20
3-2-3 前腕部の筋について	21
3-2-4 手部の筋について	21

第四章 考察	23
4-1 オランウータンとチンパンジーにおける肘関節の屈筋群の 一関節筋と二関節筋の発達の違いについて	24
4-2 オランウータンとチンパンジーにおける肘関節の伸筋群の 発達の違いについて	26
4-3 オランウータンとチンパンジーにおける回旋板筋群の 発達の違いについて	27
第五章 要約	29
5-1 和文要約	30
5-2 英文要約	36
第六章 図表	43
Tables	44
Figures	56
参考文献	85
謝辞	95
論文目録	96

第一章

序說

1-1 大型類人猿のポジショナル・ビヘイビアと前肢の特徴について

大型類人猿は、ヒト、小型類人猿（テナガザル科：テナガザルとフクロテナガザル）とともにヒト上科 Hominoidea に属し、アジアに生息するオランウータン（ボルネオ種、スマトラ種）と、アフリカに生息するチンパンジー、ゴリラ、ボノボの計 5 種が現存している (Fleagle, 1999)。彼らは熱帯雨林を主な生活の場とし、主食となる果実や木の葉などの植物を採るために木に登る (MacKinnon, 1974; Cant, 1987; Doran, 1992; Hunt, 1992; Delgado & van Schaik, 2000; Thorpe & Crompton, 2005, 2006)。巨大な体をもつ雄のゴリラ（体重約 160kg、Plavcan & van Schaik, 1997）は、地上傾向が強いことが知られている。しかし、そのゴリラでさえ雨季には果実や若葉を採食するために登攀 climbing を行う (Remis, 1995)。このように、大型類人猿は霊長類*以外の哺乳類と比較して一般的に木登りが得意な動物として扱われるが、彼らはその大きな体のため、樹上でのロコモーションが制限されている。体の大きさに対して枝の太さの割合が高ければ、枝の上でバランスを保つことができるが、果実のなる枝先などではその割合が低くなり枝の上でバランスを取ることが困難となる (Cartmill, 1985; Napier & Napier, 1985)。大型類人猿は体重の増加に伴うこのような問題に対して、ロコモーションの改善、すなわち、木の幹の側面や枝の下でも活動可能な懸垂型の行動（垂直木登りや懸垂運動など）を行うことにより樹上環境に適応している (Fleagle, 1999)。

*霊長類にはヒトも含まれるが、本論文中でいう霊長類にはヒトを含めないものとする。

動物は骨格や筋の形態を変化させ、ロコモーションの効率を高めることによって、子孫を残していく上での諸問題（採食場所、捕食者からの攻撃など）を解決している（Cant, 1992）。大型類人猿の前肢の筋骨格系に着目してみると、彼らに“共通して”認められる数多くの特徴は、懸垂型の行動への適応と考えられている（Aiello & Dean, 1990; Larson, 1993; Rose, 1993; Fleagle, 1999）。特に、懸垂時には腕を外転、さらには、手を頭の上に挙上するため、類人猿の肩関節においては、それらの運動に関わる筋が力を発揮しやすく、かつ、関節の可動域を広く取れるような骨形態を示す。例えば、類人猿以外の霊長類の肩甲骨は、一般的に胸郭の側面に位置し、肩関節が下方を向くのに対し、類人猿の肩甲骨は胸郭の背側に位置し、肩関節が側方を向いており、上腕骨を外転させるのに有利な配置をしている（Figs. 1, 2; Aiello & Dean, 1990）。

また、肩甲骨の形態も異なっており、類人猿の肩甲骨の外側縁は、他の霊長類よりも相対的に長く、肩甲骨の下角（外側縁の端）に付着し肩甲骨を回旋させる前鋸筋のテコ比が増大している（Fig. 3; Oxnard, 1963; Roberts, 1974）。さらに、肩関節の外転筋である三角筋の起始部、すなわち、肩甲骨の肩峰部が外側に突出し（Inman et al. 1944; Ciochon & Corruccini, 1977）、加えて、三角筋の終止部である上腕骨三角筋粗面がより遠位にまで伸びていることで（Fig. 4; Inman et al. 1944; Fleagle & Simons, 1982）、類人猿の三角筋は他の霊長類よりも強い肩関節の外転力を発揮することが可能な筋の配置をしている。

上腕骨の近位端にある大結節、小結節の二つの突起の形態もまた、肩関節の自由度と関係している。大型類人猿の二つの結節は上腕骨頭よりも下方に位置しているのに対し、地上性四足歩行型の霊長類（ニホンザルなどの旧世界ザル・オナガザル科の霊長類）の二つの結節は上腕骨頭よりも上方に伸び、イヌなどの地上性哺乳類に近い形態を示す（Fig. 5）。大型類人猿は、この下方に偏位した上腕骨の大結節と小結節により、肩関節の可動域を広く取ることができ、特に、腕を頭の上に挙上を可能となる（Larson & Stern, 1989）。

肩関節以外にも類人猿の前肢には、樹上性ロコモーションへの適応と考えられる特徴が認められる。例えば、四肢のプロポーションの指標となる肢間係数（intermembral index；後肢長〔大腿骨＋脛骨〕に対する前肢長〔上腕骨＋橈骨〕の百分率）に注目すると、地上性四足歩行型の霊長類は 100 未満であり、前肢と後肢の長さにはあまり差がないのに対し、大型類人猿は 100 を超え後肢よりも長い前肢をもつ（Fig. 6；Napier & Napier, 1967）。また、大型類人猿の尺骨肘頭は、地上性四足歩行型の霊長類より短く、肘関節を 180 度以上伸展させることが可能である（Fig. 7；Rose, 1993）。これらの特徴は、樹上環境において、前肢の可動範囲を広くとることに有利である。

大型類人猿の肩関節の筋系において、腕を挙上させる僧帽筋、前鋸筋、三角筋や、肩関節を後引させる広背筋、大円筋がよく発達している（Fig. 8；Ashton & Oxnard, 1963）。Tuttle（1972）による前腕部と手部の筋重量を比較した研究では、大型類人猿と他の霊長類と間にロコモーションと関連のある違いは認め

られていない。しかし、大型類人猿の浅指屈筋や深指屈筋の筋腹は、各指に向かう腱ごとに分離が容易であり、指を別々に屈曲させることが可能であると考
えられている (Fig. 9; Tuttle, 1969)。

1-2 オランウータンのロコモーションの特徴について

オランウータンは、基本的に熱帯雨林の最表層、すなわち、樹冠を生活の場とし、地上に降りてくることはほとんどない。事実、オランウータンの生態を観察している研究者らは、雌や幼若なオランウータンの樹上で活動を確認しているものの、熱帯雨林の林床での活動を報告していない (MacKinnon, 1974; Cant, 1987; Delgado & van Schaik, 2000; Thorpe & Crompton, 2005, 2006)。例外として、成体の雄のボルネオオランウータンは木々の間を移動するために、地上を利用したという報告があるが、その割合は総移動時間の約 20%にとどまっている (Rodman, 1979)。樹上での移動は、足を手のように把握装置として使用する四手懸垂型の木登り *quadrumanous climbing* を特徴とする (MacKinnon, 1974; Cant, 1987)。さらに、ロコモーションの頻度に注目すると、多くが前肢で体を持ち上げる懸垂型の木登り (約 40%) や、垂直木登り (約 25%) であることが知られている (Thorpe & Crompton, 2006)。また、木の枝などの不安定で、脆い支持基体 *substrate* を破壊しないように、オランウータンの行動はゆっくりと
していて、かつ慎重な動作が特徴的である (MacKinnon, 1974; Cant, 1987)。このオランウータンの移動速度については、飼育下の類人猿における研究にお

いても確認されている。例えば、オランウータンの垂直木登り時において、アフリカ類人猿よりもオランウータンの移動速度が遅いことが証明されており、他にも長時間のサイクル継続時間 cycle duration と長いストライド距離 stride length をもつことが分かっている (Isler & Thorpe, 2003; Isler, 2005)。

1-3 チンパンジーのロコモーションの特徴について

チンパンジーは、採食場や寝床となる樹木の間を移動するとき、第二指から第五指の中節骨の背側部のみを地面に着地させるナックル歩行 knuckle-walking という、アフリカ類人猿特有のロコモーションをとる。チンパンジーの場合は、総移動時間の約 90% が地上性ロコモーションである (Doran, 1992)。ロコモーションの頻度に注目すると、ナックル歩行は地上性・樹上性ロコモーションの約 90% を占める (Hunt, 1992)。さらに樹上性ロコモーションに限ってみてみると、約半分が垂直木登りである (Hunt, 1992)。これは、普段、地上を移動しているチンパンジーが、木になる果実に、最短距離で到達できるよう、垂直木登りを多用していると考えられている (Hunt, 1992; Thorpe & Crompton, 2006)。

1-4 オランウータンとチンパンジーのロコモーションの違いについて

オランウータンとチンパンジーの共通祖先は、木になる果実を採るために、懸垂型のロコモーションを発達させてきたグループと考えられており、それを

裏付けるように、両種の前肢には懸垂型のロコモーションへの特殊化を反映した特徴が認められる (1-1 を参照; Aiello & Dean, 1990; Larson, 1993; Rose, 1993; Fleagle, 1999)。しかし、一方で、オランウータンとチンパンジーにおいてもロコモーションの違いがあることが知られている (1-2、1-3 を参照)。オランウータンは地上に降りてくることはほとんどないのに対し、チンパンジーは主に地上を移動している (MacKinnon, 1974; Cant, 1987; Doran, 1992; Hunt, 1992; Delgado & van Schaik, 2000; Thorpe & Crompton, 2005, 2006)。樹上性ロコモーションに限ってみると、より樹上環境に適応しているオランウータンは、太さや角度がさまざまな木の幹や枝などの支持基体を利用することが可能であり、チンパンジーよりもレパートリーが豊富である (Thorpe & Crompton, 2006)。一方、チンパンジーでは垂直木登り (50%) が大部分を占める (Hunt, 1992)。さらに、オランウータンのロコモーション速度は、チンパンジーよりも遅いと考えられている (Isler & Thorpe, 2003; Isler, 2005)。

1-5 オランウータンとチンパンジーにおける骨形態の違いについて

オランウータンとチンパンジーとの間のロコモーションの明確な差異は、前肢の骨形態に反映されている。例えば、オランウータンの肩甲骨は、チンパンジーと比較して、棘上窩に対して棘下窩の割合が大きく (Fig. 3; Roberts, 1974)、肩甲棘は肩甲骨の脊椎縁と比較的垂直に交差する (Fig. 3; Young, 2003, 2008)。さらに、烏口突起と肩峰が相対的に短くなっており、肩関節の可動域を広くと

ることが可能である (Ciochon & Corruccini, 1977)。また、オランウータンの上腕骨長に対する尺骨長は、チンパンジーよりも長く (Drapeau & Ward, 2007)、かつ肘関節の回転中心から肘頭までの距離が短いので (Fig. 7; Drapeau, 2004)、肘関節を完全に伸展させることができ、より長い前腕を広範囲に活用することができる。さらに、手根骨では、チンパンジーの中央手根関節は、鞍状関節に類似した形態を示すが、オランウータンの有鉤骨と有頭骨は近位に丸く突出しており、近位手根骨列と球状関節に近い状態で連結する。このことにより、オランウータンはさまざまな方向に手首を動かすことが可能とされている (Fig. 10; Tuttle, 1967, 1969; Jenkins & Fleagle, 1975; Sarmiento, 1988)。指骨においては、オランウータンの手は、彎曲した基節骨や中節骨により、ホックのような形を示し、円柱状をした枝などの樹上性支持基体との間の摩擦力を増大させることによって、強力な把握が可能である (Susman, 1979)。このような前肢に認められる骨形態は、オランウータンがより樹上環境に適応していることを示している。

一方、チンパンジーでは、肘関節の回転軸に対して、上腕骨頭が内側を向いており、肘関節の回転軸が体軸と垂直になるため、四足歩行時の腕の振りが矢状面と平行となりやすい (Figs. 1, 5; Larson, 1988, 1996)。加えて、橈骨の遠位端や中手骨頭の背側縁が突出しているため、チンパンジーにおける手根関節の背屈や、中手指節関節の伸展が骨格系により制限されている (Fig. 11; Tuttle, 1967, 1969; Susman, 1979; Richmond & Strait, 2000)。これらの骨

形態はチンパンジーの地上性ナックル歩行への特殊化を意味している。

1-6 オランウータンとチンパンジーにおける筋形態の違いについて

オランウータンとチンパンジーにおける前肢筋の起始部・終止部や神経支配などの定性的な特徴は、現在までに多くの研究者によって明らかとなっている (Hepburn, 1982; Sonntag, 1924; Sullivan & Osgood, 1927; Straus, 1941, 1942; Day & Napier, 1963; Swindler & Wood, 1973; Homma & Sakai, 1991)。これらのかなでも、特に、示指伸筋、小指伸筋、深指屈筋にオランウータンとチンパンジーとの間に違いが認められている。示指伸筋と小指伸筋は、総指伸筋とともに指を伸展させる筋であるが、両種ではその形態が異なる。オランウータンの示指伸筋と小指伸筋は、オナガザル科 (ニホンザルなど) の霊長類と同様の形態を示し、それぞれ第二指と第三指、第四指と第五指に腱を送り、総指伸筋とは別に第二指から第五指に腱が存在している (Fig. 12; Hepburn, 1982; Howell & Straus, 1933; Straus, 1941; Swindler & Wood, 1973; Aziz & Dunlap, 1986)。しかし、チンパンジーの示指伸筋と小指伸筋は、ヒトと類似した筋形態を示し、腱は 1 本ずつであり、それぞれ第二指、第五指へ腱を送る (Fig. 12; Hepburn D, 1982; Swindler & Wood, 1973; Aziz & Dunlap, 1986)。これらのことから、オランウータンの示指伸筋と小指伸筋は、チンパンジーよりも原始的な形態をもっていると考えられている (Howell & Straus, 1933)。

また、Straus (1942) は、深指屈筋の母指への腱がオランウータンの約 90%

(24/27)、チンパンジーとゴリラでは約 30% (それぞれ、14/47、5/16) において欠損していたと報告しており、一般的に、オランウータンでは深指屈筋の母指への腱が消失傾向にあり、アフリカ類人猿では、腱が細く退化傾向が強いものの、深指屈筋の母指への腱が残存傾向であると考えられている (Fig. 13; Day & Napier, 1963; Homma & Sakai, 1991)。オランウータンは、樹上環境への適応として第二指から第五指の指骨が長くなっているが、このため、懸垂型のロコモーション時には母指が枝の把握に参加することが少なく、母指が退化傾向にある (Tuttle, 1969; Susman, 1979; Rose, 1988)。オランウータンにおける深指屈筋の母指への腱の消失もまた、樹上環境への適応を反映した特徴の一つと考えられている (Day & Napier, 1963; Tuttle & Cortright, 1988)。

オランウータンとチンパンジーにおける筋系の定量的な研究は少なく、両種の前肢筋の違いを扱ったものは、Tuttle (1969) による手の運動に関する筋についての研究のみである。これによれば、オランウータンとチンパンジーの前腕部において、手首や指の屈筋は、他の筋と比較してより大きな筋重量をもっていたが、オランウータンでは、手根屈筋と手根伸筋の筋重量がほぼ等しかったと報告している。オランウータンの手首は、チンパンジーよりも背側、内側、外側への可動域が広く、樹上環境において太さや角度が一定しない木の枝などの支持基体の正確な把握に有利である (Fig. 10; Tuttle 1967, 1969; Jenkins and Fleagle 1975; Sarmiento 1988)。オランウータンのほぼ等しく発達した手首の伸筋と屈筋は、自由度の高い手根関節と機能的に関連があると考

えられている (Tuttle, 1969)。

1-7 目的

ロコモーションの特性は、骨格系と筋系の両方の形態と機能により決められることから、オランウータンとチンパンジーのロコモーションの違いは両種の筋系にも反映されると考えられる。しかし、これまでの類人猿における筋系の解剖学では、筋の起始・終始などを定性的に観察するものが大部分であり、筋を定量的に議論することが困難であった。特に、後肢筋については詳しい記述 (Thorpe et al. 1999; Payne et al. 2006) があるものの、前肢筋については、今日までに参考資料となり得る記述は、チンパンジーの 3 報告 (それぞれ 1 個体ずつ) にとどまっている (Thorpe et al. 1999; Ogihara et al. 2005; Carlson, 2006)。そこで本研究は、前肢筋の発達程度の指標となる筋質量を計測し、さらに、最大発揮筋力に比例するといわれる筋の生理学的断面積を算出して、それぞれを比較することにより、オランウータンとチンパンジーの筋系の違いとロコモーションとの関連性を明らかにすることを目的とした。

第二章

材料および方法

2-1 材料

3 個体のオランウータンと 4 個体のチンパンジーから得た計 8 本の前肢の解剖を行った。3 個体のオランウータン (Orang 1、Orang 2、Orang 3) はそれぞれ仙台市八木山動物公園、京都大学霊長類研究所、名古屋市東山動植物園から提供された。4 個体のチンパンジー (Chimp 1、Chimp 2、Chimp 3、Chimp 4) はそれぞれ長野市茶臼山動物園、横浜市野毛山動物園、大分県山地獄、東京都多摩動物公園から京都大学霊長類研究所もしくは国立科学博物館に寄贈された標本である。各標本の詳細な個体情報については Table 1 に示す。2 個体のオランウータン (Orang 1、Orang 2) は死後アルコール固定された標本である。チンパンジーの全 4 個体の標本は解剖まで凍結保存されていた。オランウータンとチンパンジーの全ての標本は性成熟に達していると思われる。また、運動器以外の疾患により死亡した標本である。

2-2 方法

解剖時には、Table 2 に記載した筋を露出させ、骨から分離した。筋腹 muscle belly (近位端にある筋線維から遠位端にある筋線維まで) と外在腱 external tendon の接合部で切断し、筋腹の重量 (= 筋質量 mass) を電子天秤 (島津製作所、UX6200H、最小読取値 0.01g) で計測した。各筋腹は 10%ホルマリン液にて固定を行った。固定された筋は 24 時間、水に浸漬させた後、それら筋腹内の異なった場所にある 3 から 6 本の筋束 muscle fascicle の長さをノギス (ミット

ヨ、530-109、最小目盛 0.05mm) で計測し、それらを平均して筋束長 fascicle length とした。固定されていたオランウータンの 2 標本 (Orang 1、Orang 2) における筋質量は、固定された筋を、24 時間水に浸漬させた後の筋湿重量 wet muscle weight によって表した。筋の生理学的断面積 (Physiological Cross-Sectional Area: 以下 PCSA と略す) は、筋の体積 muscle volume を筋束長で割ることにより算出した。筋の体積は、筋質量を筋密度 muscle density ($1.0597\text{g}/\text{cm}^3$) (Mendez & Keys, 1960) で割ることにより算出した。PCSA は筋力の発揮能力 force generating capacity に比例する (Close, 1972; Zajac, 1992; MacIntosh et al. 2006)。PCSA の算出に筋の羽状角 pennation angle (筋線維 muscle fiber と腱膜 aponeurosis、もしくは内在腱 internal tendon との角度) を加える場合もあるが、筋の断面、もしくは表面 (二次元) において、筋腹内に三次元に配置されている筋線維の角度を正確に計測することが困難であることから、本研究では用いていない。チンパンジーの標本 Chimp 1 については左右の両前肢の解剖の機会を得たので、左右の計測値の平均値を Chimp 1 の個体データとした。

2-3 種間比較

オランウータンとチンパンジーとの間で筋パラメータを比較する場合、体サイズの標準化が必要である。そこで本研究では、筋質量、PCSA とともに、それぞれの前肢筋の総和で割ることにより、各値の比率 (筋質量比、PCSA 比) を求め

ることにより標準化を行った。

両大型類人猿の筋質量比と PCSA 比の比較は、解剖時に同定された 52 種類の
前肢筋の個々の筋で行うとともに、筋を 19 個の筋群に分類しても比較を行った。
筋の分類は、解剖学的位置関係と筋電図の観察結果 (Tuttle et al. 1983; Larson
& Stern, 1986, 1987; Tuttle & Cortright, 1988) を考慮して行った。肩部の
筋 (肩甲上腕筋群 scapulo-humeral muscles) は、主に肩関節の運動に関係する
筋群、すなわち、肩関節を前引させる筋群 (三角筋鎖骨部、烏口腕筋)、外転さ
せる筋 (三角筋肩峰部)、後引させる筋群 (三角筋棘部、大円筋、小円筋) と、
主に肩関節の安定性に関与する回旋板筋群 (棘上筋、棘下筋、肩甲下筋) の 4
つの筋群に分けた。上腕部の筋においては、肘関節を伸筋群と屈筋群が存在す
るが、その中でも肩関節と肘関節の二つの関節に跨る伸筋群 (上腕三頭筋長頭、
背滑車筋)、屈筋群 (上腕二頭筋長頭、上腕二頭筋短頭)、肘関節のみに作用
する伸筋群 (上腕三頭筋外側頭、上腕三頭筋内側頭、肘筋)、屈筋群 (上腕筋、
腕橈骨筋) の 4 つの筋群に分類した。前腕部の筋については、手首の伸展-屈曲
運動と橈屈-尺屈運動に関係する手根伸筋群 (長橈側手根伸筋、短橈側手根伸筋、
尺側手根伸筋)、手根屈筋群 (橈側手根屈筋、長掌筋、尺側手根屈筋)、主に指
の伸展-屈曲運動に関係する指伸筋群 (総指伸筋、示指伸筋、小指伸筋)、指屈
筋群 (浅指屈筋、深指屈筋)、母指伸筋 (長母指外転筋、長母指伸筋)、前腕の
回内-回外運動に関係する回内筋群 (円回内筋、方形回内筋)、回外筋の 7 つの
筋群に分類した。手部の筋については、母指の運動に関係する母指球筋群 (短

母指外転筋、短母指屈筋、母指対立筋、母指内転筋)、小指の運動に関係する小指球筋群(短小指外転筋、短小指屈筋、小指対立筋)、第二指から第五指の外転-内転運動と伸展-屈曲運動に関係する骨間筋群(第一~第四背側骨間筋、第一~第三掌側骨間筋)、さらには虫様筋群(第一~第四虫様筋)の4つの筋群に分類した。前肢の筋には、一般的に、体幹から起こり、肩甲骨あるいは、上腕骨に停止する、広背筋などの前肢帯筋も含まれるが、標本を入手した段階で前肢帯筋は損傷を受けていたので、本研究では扱っていない。ここでいう肩部の筋とは、肩甲骨から起こり、上腕骨に停止する、肩甲上腕筋群のみを指す。

両種間の筋質量比と PCSA 比の有意差の検証は統計ソフト SPSS 11.0J (SPSS、Chicago、IL、USA) を用いて U 検定 ($p < 0.05$) により行った。また、筋パラメータ(筋質量、PCSA、筋束長)の種内のバラツキを確認するため、各筋の平均値に対する各個体(各標本)の値の比率 Ratio of Measured to Species-Average (以下 RMSA と略す)の平均値と標準偏差 Standard Deviation を、オランウータンとチンパンジーで別々に算出した。さらに筋質量比と PCSA 比の変動係数 coefficient of variation を算出した。

第三章

結果

3-1 筋パラメータのバラツキ

計測を行った前肢筋の筋質量、PCSA、筋束長を Table 2 に示す。筋質量の RMSA の平均値±標準偏差は、オランウータンの雄が 1.50 ± 0.18 (Orang 1)、 1.28 ± 0.18 (Orang 2)、雌が 0.22 ± 0.09 (Orang 3) を示し (Table 3)、チンパンジーの雄が 1.33 ± 0.26 (Chimp 1)、 1.09 ± 0.25 (Chimp 2)、 0.91 ± 0.21 (Chimp 3)、雌が 0.67 ± 0.13 (Chimp 4) を示し (Table 4)、両種において雄の個体の筋が雌の個体のものよりも重いことが示唆された。PCSA の RMSA の平均値±標準偏差は、オランウータンの雄が 1.30 ± 0.21 (Orang 1)、 1.44 ± 0.21 (Orang 2)、雌が 0.25 ± 0.10 (Orang 3) を示し (Table 3)、チンパンジーの雄が 1.44 ± 0.27 (Chimp 1)、 0.99 ± 0.23 (Chimp 2)、 0.85 ± 0.22 (Chimp 3)、雌が 0.71 ± 0.14 (Chimp 4) を示し (Table 4)、筋質量と同様に、両種において雄の個体の筋が雌の個体のものよりも大きな PCSA をもつことが示唆された。筋束長の RMSA の平均値±標準偏差は、オランウータンの雄が 1.18 ± 0.11 (Orang 1)、 0.92 ± 0.14 (Orang 2)、雌が 0.90 ± 0.16 (Orang 3) を示し (Table 3)、チンパンジーの雄が 0.91 ± 0.10 (Chimp 1)、 1.08 ± 0.10 (Chimp 2)、 1.07 ± 0.11 (Chimp 3)、雌が 0.94 ± 0.11 (Chimp 4) を示した (Table 4)。筋束長は、筋質量や PCSA とは異なり、性的二系は認められなかった。

筋質量比と PCSA 比の変動係数は、オランウータンにおいてそれぞれ 0.21、0.24 を、チンパンジーにおいてそれぞれ 0.21、0.23 を示し (Table 5)、両種の筋質量比、PCSA 比においてある程度の個体差があることを示唆していた。特に、変

動係数が 0.50 以上の値を示した筋として、オランウータンの筋質量比では、総指伸筋_5、示指伸筋_3、円回内筋尺骨頭、母指内転筋、掌側骨間筋_2 があり、PCSA 比では、肘筋、示指伸筋_3、円回内筋尺骨頭がある。チンパンジーでは、筋質量比と PCSA 比において、示指伸筋_2、浅指屈筋_5、背側骨間筋_1 の変動係数が 0.50 以上を示した。両種において、これらの筋の筋質量比、PCSA 比のバラツキが、他の筋と比較して大きかったと考えられる。

3-2 筋質量比と PCSA 比の比較

オランウータンとチンパンジーの筋質量比と PCSA 比は多くの筋（筋群）で類似していた (Table 6, Figs. 15-18, 21-24, 27-30, 33-36)。しかし、統計学的解析により両大型類人猿の筋質量比と PCSA 比には、いくつかの筋、あるいは筋群において有意な差があることが明らかとなった。

3-2-1 肩部の筋（肩甲上腕筋群 scapulo-humeral muscles）について

肩関節の筋（肩甲上腕筋群）については、肩関節を前引させる筋群（三角筋鎖骨部、烏口腕筋）、外転させる筋群（三角筋肩峰部）、後引させる筋群（三角筋棘部、大円筋、小円筋）など動きに関係するものと、主に肩関節の安定性に関与する回旋板筋群（棘上筋、棘下筋、肩甲下筋）の 4 つに分類した (Figs. 14, 20)。これらの筋群においては、チンパンジーの肩関節の後引筋群の筋質量比が、オランウータンのそれよりも大きい値を示した (Table 6, Fig. 15, 16)。

さらに、個々の筋においては、オランウータンの三角筋鎖骨部と肩甲下筋の PCSA 比の値が、チンパンジーのそれらよりも大きかった (Table 6、Figs. 17, 18)。また、チンパンジーの大円筋の筋質量比ならびに棘下筋の筋質量比と PCSA 比が、オランウータンのそれらよりも大きい値を示した (Table 6、Figs. 17, 18)。

3-2-2 上腕部の筋について

肘関節の筋群には伸筋群と屈筋群が存在するが、その中でも肩関節と肘関節の二つの関節に跨る伸筋群 (上腕三頭筋長頭、背滑車上筋)、屈筋群 (上腕二頭筋長頭、上腕二頭筋短頭)、肘関節のみに作用する伸筋群 (上腕三頭筋外側頭、上腕三頭筋内側頭、肘筋)、屈筋群 (上腕筋、腕橈骨筋) の 4 つの筋群に分類した (Figs. 19, 20)。これらの筋群においては、オランウータンの肘関節のみに作用する屈筋群の筋質量比と PCSA 比が、チンパンジーのそれらよりも大きい値を示した (Table 6、Figs. 21, 22)。チンパンジーでは、肩関節と肘関節の二つの関節に跨る伸筋群と屈筋群の両方の筋質量比が、オランウータンのそれらよりも大きい値を示した (Table 6、Figs. 21, 22)。

さらに、個々の筋においては、オランウータンの肘関節のみに作用する屈筋である上腕筋と腕橈骨筋の筋質量比と PCSA 比の値が、チンパンジーのそれらよりも大きかった (Table 6、Figs. 23, 24)。また、チンパンジーでは肩関節と肘関節の二つの関節に跨る上腕二頭筋短頭と上腕三頭筋長頭の筋質量比が、オランウータンのそれらよりも大きい値を示した (Table 6、Figs. 23, 24)。

3-2-3 前腕部の筋について

前腕部の筋については、手首の運動に関係する手根伸筋群（長橈側手根伸筋、短橈側手根伸筋、尺側手根伸筋）、手根屈筋群（橈側手根屈筋、長掌筋、尺側手根屈筋）、主に指の運動に関係する指伸筋群（総指伸筋、示指伸筋、小指伸筋）、指屈筋群（浅指屈筋、深指屈筋）、母指伸筋（長母指外転筋、長母指伸筋）、前腕の回内-回外運動に関係する回内筋群（円回内筋、方形回内筋）、回外筋の計7つの筋群に分類した (Figs. 25, 26)。これらの筋群においては、オランウータンの指伸筋群の PCSA 比が、チンパンジーのそれよりも大きい値を示した (Table 6, Figs. 27, 28)。

さらに、個々の筋においては、オランウータンの尺側手根伸筋、長掌筋および長母指伸筋の筋質量比の値が、チンパンジーのそれらよりも大きく、逆に、チンパンジーでは浅指屈筋の筋質量比の値が、オランウータンのそれよりも大きかった (Table 6, Fig. 29)。また、オランウータンの長掌筋と総指伸筋の PCSA 比の値が、チンパンジーのそれらよりも大きく、逆に、チンパンジーでは尺側手根屈筋と方形回内筋の PCSA 比の値が、オランウータンのそれよりも大きかった (Table 6, Fig. 30)。

3-2-4 手部の筋について

手内筋については、母指の運動に関係する母指球筋群（短母指外転筋、短母

指屈筋、母指対立筋、母指内転筋)、小指の運動に関係する小指球筋群(短小指外転筋、短小指屈筋、小指対立筋)、第二指から第五指の外転-内転運動と伸展-屈曲運動に関係する骨間筋群(第一～第四背側骨間筋、第一～第三掌側骨間筋)、さらには虫様筋群(第一～第四虫様筋)の4つの筋群に分類した(Figs. 31, 32)。これらの筋群においては、オランウータンの骨間筋群の筋質量比ならびに虫様筋群の PCSA 比が、チンパンジーそれらよりも大きい値を示した(Table 6、Figs. 33, 34)。

さらに、個々の筋においては、オランウータンの短小指屈筋、第一・第二・第四背側骨間筋および第二虫様筋の筋質量比の値が、チンパンジーのそれらよりも大きかった (Table 6、Figs. 35, 36)。また、オランウータンの短母指屈筋、短小指屈筋および第二・第四虫様筋の PCSA 比が、チンパンジーのそれらよりも大きい値を示した (Table 6、Figs. 35, 36)。

第 四 章

考 察

本研究はオランウータンとチンパンジーの複数の標本から筋形態を反映するパラメータの完全なデータセットを得た最初の報告であり、両大型類人猿における前肢筋のバイオメカニクスの特性を評価・比較することが可能である。本研究で明らかとなったオランウータンとチンパンジーの前肢における筋形態の違いは、両大型類人猿の異なったロコモーションへの機能的な特殊化を反映していると考えられた。

4-1 オランウータンとチンパンジーにおける肘関節の屈筋群の一関節筋と二関節筋の発達の違いについて

肘関節の屈筋群のうち、オランウータンの肘関節のみに作用する上腕筋と腕橈骨筋がチンパンジーに比べよく発達していた (Table 6、Figs. 21-24)。肘関節の屈筋群は樹上において体重を支え、かつ推進力を産み出すのに重要であることから (Tuttle et al. 1983)、オランウータンにみられる肘関節の屈筋群の発達は、体幹を垂直にした懸垂運動 torso-orthograde suspensory や垂直木登りに起因すると考えられた。

同様に、上腕二頭筋は垂直木登りや懸垂運動の際に、上腕筋や腕橈骨筋と協調的に働き肘関節を屈曲させることから (Tuttle et al. 1983; Tuttle & Cortright, 1988)、オランウータンの上腕二頭筋はチンパンジーに比べてよく発達していることが予想される。しかし、実際にはオランウータンの上腕二頭筋 (特に上腕二頭筋短頭) の筋質量比は、チンパンジーよりも小さい値を示し

た (Table 6、Figs. 21, 23)。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一関節筋とは、筋が持つ特性は異なると考えられる。上腕二頭筋がチンパンジーでよく発達していたことについては不明な点は残るが、おそらくロコモーションの速度の違いと関連があると思われる。例えば、類人猿が木の幹などの垂直に立つ支持基体を登るとき、肩関節の後引と肘関節の屈曲が同時に起こることにより身体を持ち上げている (Fig. 37; Isler, 2005; Nakano et al. 2006)。このような場合、肘関節のみを屈曲する場合とは異なり、肩関節の後引により、上腕二頭筋の筋全体が肩関節側に引かれる。そして、このことにより、肘関節を屈曲させるために必要な上腕二頭筋の収縮距離は肩関節が固定されているときに比べ短くなり、さらには、筋の収縮速度が減少すると考えられる (Fig. 38)。つまり、肩関節の後引と肘関節の屈曲が同時に起こるとき、上腕二頭筋の肘関節を屈曲させるのに必要な収縮速度は、一関節筋である上腕筋や腕橈骨筋の収縮速度に比べて遅いことが予想される。筋が発揮する力は収縮速度に依存しており、収縮速度が速くなれば筋が発揮できる力は小さくなる。逆に、収縮速度が遅くなると最大発揮筋力は大きくなる (Nigg & Herzog, 1999)。すなわち、二関節筋の特性として、筋の力-速度関係 force-velocity relationship により、片方の関節運動によってもう片方の関節に作用する筋力が増加する場合があります、特に速い収縮速度が求められる素早い運動の際には重要な役割を果たすことが示唆されている (van Ingen-Schenau et al. 1990)。一方、一関節筋は、二関節

筋の場合のように他の関節運動によって筋のキャパシティが変化することはないが、各関節を独立して動かすことが可能である。地上、樹上の両方において素早く動くチンパンジーにとって上腕二頭筋を発達させることは有利であったが、ゆっくりとした動作で慎重に移動するオランウータンにとって、上腕二頭筋を発達させることはそれほど効率のよいことではなく、むしろ枝などの支持基体が三次元に広がる樹上環境でさまざまな体勢、すなわち、さまざまな関節角度で力を発揮することが要求されるオランウータンにとっては、関節を独立して動かすことができる一関節筋の上腕筋や腕橈骨筋を発達させる方が有利であったと考えられる。つまり、オランウータンとチンパンジーのロコモーションの速度の違いが、両大型類人猿における肘関節の屈筋群の一関節筋と二関節筋の筋質量比の違いと機能的に関係があると思われる。しかし、二関節筋の働きは複雑でありまだまだ不明な点が多い。筋形態の違いの機能的意義を明らかにするために、さらにバイオメカニクスの観点から類人猿のロコモーションを扱った研究が必要である。

4-2 オランウータンとチンパンジーにおける肘関節の伸筋群の発達の違いについて

チンパンジーの肘関節の伸筋群は、オランウータンよりもよく発達している傾向が認められ、特に肩関節と肘関節の二つの関節に跨る上腕三頭筋長頭の筋重量比がオランウータンより大きい値を示した (Table 6、Figs. 21, 23)。チ

ンパンジーにおけるナックル歩行時の筋電図の研究から、上腕三頭筋は肘関節を伸展位に維持しながら上腕骨を後引する立脚期 stand phase に活動していることが知られている (Tuttle et al. 1983)。上腕三頭筋の筋放電は、水平な床の上をナックル歩行しているときには大きいものではないが、実験室の条件下であってもチンパンジーがナックル歩行で斜面を登ったり降りたりする際には筋活動が増加する (Tuttle et al. 1983)。この地面の状態の差による筋電図の違いは、実験室の環境では上腕三頭筋の活動は顕著ではないが、自然環境においてはその筋活動がより活発になることを示唆している。すなわち、チンパンジーの発達した上腕三頭筋は、ナックル歩行のような四足歩行型の地上性ロコモーションへ適応と考えられる。

4-3 オランウータンとチンパンジーにおける回旋板筋群の発達の違いについて

PCSA 比の比較から、オランウータンの肩甲下筋は、チンパンジーよりも相対的に大きな力を発揮することが可能と考えられる。しかし、肩甲下筋と同じく回旋板筋群に属し、肩甲下筋とは肩甲骨を挟んで外側に位置する棘下筋が発揮することができる力は、オランウータンよりもチンパンジーの方が大きいと考えられた (Table 6、Figs. 18)。また、オランウータンでは、肩甲骨の内側に位置する肩甲下筋の PCSA 比が、肩甲骨の外側に位置する棘上筋と棘下筋の PCSA 比とほぼ等しい値を示した。一方、チンパンジーでは、肩甲骨の外側に位置する棘上筋と棘下筋の PCSA 比の割合が、肩甲骨の内側に位置する肩甲下筋の

PCSA 比よりも大きな値を示した。すなわち、オランウータンでは、肩甲骨の内側と外側で、肩関節を固定する力がほぼ等しく、逆に、チンパンジーにおいては、肩甲骨の内側よりも外側の方が、肩関節を固定する力が強いと考えられる。Larson & Stern (1986; 1987)による筋電図のデータは、チンパンジーにおいて垂直木登り時に全ての回旋板筋の活動が確認されているが（肩甲下筋は立脚期に、棘上筋と棘下筋は浮遊期に高い活動がみられる）、ナックル歩行時では棘上筋と棘下筋の筋活動はあるものの、肩甲下筋の活動は重要なレベルに達しないことが分かっている。これらの研究は、前肢で体を持ち上げるような樹上性ロコモーションでは、肩甲下筋を含めた 3 つの回旋板筋が、肩関節の安定に関与しているのに対し、ナックル歩行のような四足歩行型の地上性ロコモーションでは、肩甲下筋以外の棘上筋と棘下筋が、肩関節の安定に重要な役割を果たしていることを示唆している。すなわち、回旋板筋群の筋形態もまた、オランウータンにおいては樹上に、チンパンジーにおいては地上に適応するための機能的な特殊化を反映していると考えられる。

第五章

要約

【序論】

オランウータンとチンパンジーは、共通して幅の広い胸郭、胸郭の背側に偏位した肩甲骨、後肢に比べ長い前肢をもつなど懸垂運動と関係の深い形態学的特徴をもつことから、両種が霊長目の中で最も樹上環境での登攀や懸垂運動に適応していると考えられている。

しかし、大型類人猿間においてもロコモーションの違いがあることが知られている。オランウータンは足を手のように巧みに使う四手移動型の木登りを行い、基本的に熱帯雨林の樹冠を生活の場とし、地上に降りてくることは少ない。また、オランウータンの行動は、不安定で脆い木の枝などの支持基体を破壊しないように、ゆっくりとしていて、かつ慎重な動作が特徴的である。一方、チンパンジーは採食場や寝床となる樹木の間を移動するとき、第二指から第五指の中節骨の背側部のみを地面に着地させるナックル歩行という、特有のロコモーションをとり、総移動時間の約 90%が地上性ロコモーションである。また、樹上性ロコモーションに限ってしてみると、垂直木登りがオランウータンよりも高頻度で認められる。これは、普段、地上を移動しているチンパンジーが、木になる果実に、最短距離で到達できるよう、垂直木登りを多用していると考えられている。

このようなオランウータンとチンパンジーのロコモーションの明確な差異は前肢の骨形態に反映されており、それぞれの種としての特徴となる。ロコモーションの特性は骨格系と筋系の両方の形態と機能により決定されることから、

オランウータンとチンパンジーのロコモーションの違いは、両種の筋形態にも影響していると考えられる。そこで本研究は、前肢筋の発達程度の指標となる筋質量を計測し、さらに、最大発揮筋力に比例するといわれている筋の生理学的断面積（以下 PCSA と略す）を算出して、それぞれを比較することにより、両種間の筋形態の違いとロコモーションとの関連性を明らかにすることを目的とした。

【材料と方法】

3 個体のオランウータンと 4 個体のチンパンジーから得た計 8 本の前肢の解剖を行った。2 個体のオランウータンは死後、アルコール固定された標本である。チンパンジーの全 4 個体の標本は解剖まで凍結保存されていた。

剥皮後、筋を露出させ、骨から分離した。筋腹の質量を電子天秤で計測した。筋腹は 10%ホルマリン液にて固定を行った。固定された筋は水に浸漬させた後、筋腹内の異なった部位に存在する 3 から 6 本の筋束の長さをノギスで計測し、平均値を算出し筋束長とした。アルコール固定されていたオランウータンの 2 標本における筋質量は、固定された筋を水に浸漬させた後の筋湿重量によって表した。筋の PCSA は筋の体積を筋束長で割ることにより算出した。筋の体積は筋質量を筋密度で割ることにより算出した。

本研究では、両種間の体サイズを標準化するため、各筋の筋質量と PCSA をそれぞれの前肢筋の総和で割ることにより、各値の比率（筋質量比、PCSA 比）を

算出した。両種の筋質量比と PCSA 比の比較は、個々の筋で行うとともに、筋を機能群に分類して行った。

両種間の筋質量比と PCSA 比の有意差の検証は統計ソフト SPSS 11.0J を用いて U 検定 ($p < 0.05$) により行った。

【結果】

オランウータンとチンパンジーの筋パラメータは、多くの筋（筋群）において類似していた。しかし、統計学的解析により両者の筋質量比と PCSA 比には、いくつかの筋（筋群）で有意差が認められた。オランウータンの肘関節のみに作用する屈筋群（上腕筋と腕橈骨筋）の筋質量比と PCSA 比が、チンパンジーのそれらよりも大きい値を示した。チンパンジーでは、肩関節と肘関節の二つの関節に跨る伸筋群（上腕三頭筋長頭）と屈筋群（上腕二頭筋短頭）の両方の筋質量比が、オランウータンのそれらよりも大きく、さらに、チンパンジーの大円筋の筋質量比が、オランウータンのそれよりも大きい値を示した。回旋板筋群においては、オランウータンの肩甲下筋の PCSA 比の値が、チンパンジーのそれよりも大きく、逆に、チンパンジーでは、棘下筋の PCSA 比が、オランウータンのそれよりも大きい値を示した。手部においては、オランウータンの骨間筋群の筋質量比と虫様筋群の PCSA 比が、チンパンジーのそれらよりも大きい値を示した。

【考察】

1. 肘関節の屈筋群の一関節筋と二関節筋について

オランウータンの肘関節を屈曲させる筋、特に上腕筋と腕橈骨筋は、チンパンジーよりも大きな PCSA 比をもつことから、より強力な肘関節の屈筋力を生み出すことが可能と考えられる。肘関節の屈筋群は樹上において体重を支え、かつ推進力を生み出すのに重要であることから、オランウータンにみられる肘関節の屈筋群の発達は、垂直木登りや体幹を垂直にした懸垂運動に起因すると考えられた。

しかし、上腕筋や腕橈骨筋と協調して肘関節を屈曲させる上腕二頭筋の筋質量比は、オランウータンよりもチンパンジーの方が大きい値を示した。この理由について不明な点が残るが、おそらく両種のロコモーションの速度の違いと関連があると思われる。例えば、類人猿が木の幹などの垂直に立つ支持基体を登るとき、肩関節の後引と肘関節の屈曲が同時に起こることにより体を持ち上げている。このような場合、上腕二頭筋は肩関節の後引により、筋全体が近位に偏位するため、筋の収縮速度が減少する。すなわち、肩関節の後引が起こるとき、上腕二頭筋の肘関節を屈曲させるのに必要な収縮速度は、一関節筋である上腕筋と腕橈骨筋の収縮速度に比べて遅いことが予想される。力-速度関係により筋が発揮する力は、収縮速度が遅くなると大きくなることがあり、特に速い収縮速度が求められる素早い運動の際には、重要な役割を果たす。地上、樹上の両方において素早く動くチンパンジーにとって、上腕二頭筋を発達させる

ことは有利であったと考えられる。つまり、オランウータンとチンパンジーのロコモーションの速度の違いが、両大型類人猿における肘関節の屈筋群の一関節筋と二関節筋の筋質量比の違いと機能的に関係があると考えられる。しかし、二関節筋の働きは複雑でありまだまだ不明な点が多い。筋形態の違いの機能的意義を明らかにするために、さらにバイオメカニクスの観点からの研究が必要である。

2. 肘関節の伸筋群の違いについて

本研究では、チンパンジーの肩関節と肘関節の二つの関節に跨る上腕三頭筋長頭の筋質量比が、オランウータンのそれより大きい値をもつことを明らかにした。チンパンジーにおけるナックル歩行時の筋電図の研究から、上腕三頭筋は肘関節を伸展位に維持しながら上腕骨を後引する立脚期に活動していることが知られている。発達した上腕三頭筋は、地上を頻繁に移動するチンパンジーにおける地上性ロコモーションへの適応と考えられる。

3. 回旋板筋群の違いについて

オランウータンでは肩甲骨の内側に位置する肩甲下筋の PCSA 比と、外側に位置する棘上筋と棘下筋の PCSA 比がほぼ等しかったことに対し、チンパンジーでは棘上筋と棘下筋の PCSA 比の割合が、肩甲下筋の PCSA 比よりも大きくなっていった。筋電図の研究からチンパンジーにおいて、垂直木登り時に全ての回旋板

筋の活動が確認されているが、ナックル歩行時では棘上筋と棘下筋の筋活動はあるものの肩甲下筋の活動は重要なレベルに達しない。すなわち、回旋板筋群の PCSA 比の違いもまた、オランウータンにおいては樹上に、チンパンジーにおいては地上に適応するためのそれぞれの機能的な特殊化を反映していると考えられる。

【まとめ】

本研究ではオランウータンとチンパンジーの前肢における筋形態の種間変異を明らかにするためにオランウータン3個体、チンパンジー4個体、計8本の前肢を解剖し、すべての前肢筋について筋質量、筋束長、PCSAを記録した。筋質量とPCSAはそれぞれの全前肢筋の総筋質量、総PCSAで割ることにより体サイズの標準化を行った。結果、オランウータンの肘屈筋の一関節筋群（上腕筋と腕橈骨筋）の筋質量比とPCSA比がチンパンジーよりも大きい値を示した。逆に、チンパンジーでは上腕部の二関節筋群（上腕二頭筋短頭と上腕三頭筋長頭）の筋質量比が有意に大きかった。また、回旋板筋群においては、肩甲下筋の筋力発揮能がオランウータンで高く、一方、チンパンジーでは肩甲下筋とは反対側に位置する棘下筋がより大きいことが示された。このようなオランウータンとチンパンジーの前肢における筋形態の違いは両者の異なった生活環境への機能的な特殊化を反映していると考えられ、両大型類人猿における前肢の筋系の機能とロコモーションとの関係を理解するうえで重要な見解を与えるものである。

Studies on the functional and comparative anatomy of the forelimb muscle in orangutans and chimpanzees

Introduction

Orangutans and chimpanzees are generally regarded as adapted to climbing and suspension in an arboreal environment due to their common morphological features associated with suspension, including a broad thorax, dorsally placed scapulae, and long forelimbs. However, locomotor behaviors of the two large-bodied great apes are actually known to differ substantially. Orangutans are fundamentally quadrumanous climbers in the rain forest canopy, and they seldom walk on the ground. Moreover orangutans move slowly and cautiously to minimize the risk of breaking substrates. On the other hand, chimpanzees travel between feeding trees mainly on the ground by knuckle walking. Chimpanzees spend nearly 90% of their total travel time on the ground. In an arboreal habitat, chimpanzees generally show greater frequencies of vertical climbing in comparison to orangutans, which is to be expected that they primarily travel on the ground and climb to approach food sources from the ground.

Such marked contrasts in locomotor behaviors between orangutans and chimpanzees are actually reflected in their forelimb skeletal morphology.

Because locomotor capabilities are determined by the structure and function of both skeletal and muscular systems, we expect that such differences in the positional and locomotor behaviors in orangutans and chimpanzees would also be reflected in their muscle dimensions. Therefore, this study aims to provide quantitative data on the forelimb muscles of these species. We then explore interspecies variations in the muscle architecture of orangutans and chimpanzees and discuss possible functional relationships with their positional and locomotor behaviors.

Materials and methods

We dissected a total of eight forelimbs of three orangutans and four chimpanzees. Two orangutan specimens had been preserved in alcohol after death. The chimpanzee specimens were all stored frozen until dissection. During dissection, the muscles were exposed and removed from the forelimb bones. The muscle belly mass (= mass) was weighed using an electronic balance. Each muscle belly was immersed in 10% formalin. Muscle fiber length (= fascicle length) was measured at three to six places dissected in varying locations within the muscle belly using a caliper, and the mean value was calculated. In fixed specimens of two orangutan, muscle mass was based on the wet weight of the fixed muscles, which were weighed after immersing

in water overnight. The physiological cross-sectional area (PCSA) was calculated by dividing muscle volume by fascicle length. Muscle volume was obtained by dividing muscle mass by muscle density (1.0597 g/cm³). The PCSA is proportional to the force generating capacity of the muscle.

The mass of each muscle was divided by the total muscle mass of the forelimb to calculate the mass ratio. The PCSA ratio was also calculated in the same way. These normalizations allow comparisons of muscle architecture between the orangutan and the chimpanzee. The significance of differences in the mean mass ratios and the PCSA ratios was examined between the two species by the nonparametric U-test ($P < 0.05$) using SPSS 11.0J (SPSS, Chicago, IL, USA).

Results

We confirmed that the muscle dimensions of the forelimb were essentially similar in both species. However, our statistical analyses showed that there were some significant differences in the mass and PCSA ratios between the orangutans and the chimpanzees. The mass and PCSA ratios of the elbow flexors (M. brachialis and M. brachioradialis) were larger in the orangutans, indicating that the orangutans are equipped with larger mono-articular elbow flexors. In contrast, the mass ratios of the

bi-articular muscles in the upper arm (the short head of M. biceps brachii and the long head of M. triceps brachii) and M. teres major were larger in the chimpanzees. In rotator cuff muscles, the PCSA ratio of M. subscapularis was significantly larger in the orangutans, while that of M. infraspinatus was larger in the chimpanzees. In the intrinsic hand muscles, the mass ratio of the interosseous muscles and the PCSA ratio of the lumbrical muscles were significantly larger in the orangutans.

Discussion

1. the elbow flexor muscles

The mono-articular elbow flexor muscles, M. brachialis and M. brachioradialis, were much larger in the orangutans than in the chimpanzees. We attributed this morphological specialization to arboreal locomotion, such as vertical climbing, and torso-orthograde suspensory locomotion, because the elbow flexors are important for weight bearing and progression in trees.

However, what is enigmatic is that M. biceps brachii was also relatively larger in the chimpanzees, despite the fact that its synergistic muscles, M. brachialis and M. brachioradialis, were larger in the orangutans. The explanation for this is obscure, but it might be linked to a difference

in the speed of movements. For example, when apes climb a vertical substrate, they lift the body load by simultaneous shoulder retraction and elbow flexion. In such a case, the shortening velocity of M. biceps brachii is lower than that of the elbow flexors because of the concurrent joint movements. The force generating capacity of a muscle is known to be affected by its shortening velocity; the faster the shortening velocity, the lower the force it can exert. Therefore, the bi-articular muscle is more capable of generating force in such movements due to the force-velocity relationship, especially when the movements are fast. Locomotion of the chimpanzees seem to be quite fast both on the ground and in arboreal settings, while that of the orangutans is known to be very slow and cautious. This difference in the speed of locomotion might be functionally linked to the difference in the ratio between the mono- and bi-articular elbow flexor muscles between the orangutans and chimpanzees. However, the actions of bi-articular muscles are complex and perplexing. Further biomechanical studies are needed to better clarify the functional meaning of this difference in the muscle architecture.

2. the elbow extensor muscles

The present study demonstrated that the brachial bi-articular muscles,

namely the long head of M. triceps brachii had relatively larger mass ratios in the chimpanzees than in the orangutans. Electromyographic studies of forelimb muscles during knuckle-walking in chimpanzees suggested that the M. triceps brachii are active during the stance phase to retract the humerus while maintaining the elbow joint in extension for vaulting the body over it. Therefore, the large M. triceps brachii seems to enhance terrestrial locomotion in the chimpanzee, who actually travels more frequently on the ground.

3. rotator cuffs

Another interesting finding of the present study is that the force generating capacity of M. subscapularis is significantly larger in orangutans, while the opposite rotator cuff muscle, M. infraspinatus, is larger in chimpanzees. As a consequence, the PCSA ratio of the M. subscapularis is more balanced with the PCSA ratios of M. infraspinatus and M. supraspinatus in orangutans, but the latter are much greater in chimpanzees. Electromyographic data showed that the three rotator cuff muscles are all active during vertical climbing in the chimpanzee, but during knuckle-walking, M. subscapularis is not significantly active, though the other two muscles are. Therefore, the difference of the rotator

cuff muscles also seems to be functionally specialized for terrestrial adaptation in the chimpanzee.

Summary

We dissected a total of eight forelimbs of three orangutans and four chimpanzees and systematically recorded muscle mass, fascicle length, and PCSA of all forelimb muscles to explore possible interspecies variation in the muscle dimensions. Muscle mass and PCSA were divided by the total mass and total PCSA of the entire forelimb muscles for normalization. Our results indicate that the mass and PCSA ratios of the mono-articular elbow flexors (M. brachialis and M. brachioradialis) are significantly larger in orangutans. In contrast, the mass ratios of the bi-articular muscles in the upper arm (the short head of M. biceps brachii and the long head of M. triceps brachii) are significantly larger in chimpanzees. In rotator cuff muscles, the force generating capacity of M. subscapularis is significantly larger in orangutans, while the opposite rotator cuff muscle, M. infraspinatus, is larger in chimpanzees. These differences in the muscle architecture in the forelimb of the two species may reflect functional specialization for the different locomotor behaviors in the orangutan and chimpanzee.

第 六 章

図 表

Tables

Table 1 標本の一般データ

	Orang 1	Orang 2	Orang 3	Chimp 1	Chimp 2	Chimp 3	Chimp 4
種	Ppa*Ppp	Ppa?	Ppa	Pt	Pt	Pt	Pt
性別	M	M	F	M	M	M	F
死亡時の年齢 (歳)	18	10	40	27	abt. 35	abt. 27	11
死亡時の体重 (kg)	-	78.6	48.8	-	-	46.5	30.2
死因	CV	unknown	Ge	unkown	ID	unkown	DD
保存	70% Alc.	70% Alc.	frozen	frozen	frozen	frozen	frozen
解剖した前肢	右腕	左腕	左腕	両腕	右腕	左腕	左腕
上腕部長 (cm)	38.8	32.1	29.6	27.9	26.2	30.82	26.6
前腕部長 (cm)	39.8	31.4	30.9	27.7	25.4	26.28	24.8
総筋重量 (g)	5677.4	4948.9	752.6	4013.8	3127.1	2918.8	1946.8

種:Ppa (*Pongo pygmaeus abelii*)、Ppa*Ppp (*Pongo pygmaeus abelii*pygmaeus*)、Pt (*Pan troglodytes*)。死因: CV (循環器疾患 Cardiovascular Disease)、Ge (老衰 Geromarasmus)、ID (感染症 Infectious Disease)、DD (消化器疾患 Digestive Disease)。上腕部長 Upper arm length: 上腕骨大結節から上腕骨外側上顆までの距離。前腕部長 Forearm length: 橈骨頭から橈骨茎状突起までの距離。Chimp 1 については左右の平均値を求め、個体の値とした。

Table 2A オランウータンの前肢における筋パラメータ

オランウータンにおいて、示指伸筋は部分的に二つの筋腹に分かれており、第二指と第三指に停止していた。小指伸筋も同様に部分的に分かれた二つの筋腹をもち、第四指と第五指に停止していた。オランウータン1個体 (Orang 3) において、深指屈筋は小さな副頭をもっていた。この筋は浅指屈筋とともに肘の関節包と尺骨の鈎状突起から起こっていた。これらの特徴は過去の報告 (Sonntag, 1924; Sullivan & Osgood, 1927) と一致する。固定されていた標本 (Orang 1, Orang 2) の筋質量は24時間水に浸漬させたのちに計測した筋湿重量を用いた。PCSA = 生理学的断面積 (Physiological Cross-Sectional Area); FL = 筋束長 (Fascicle Length)

Table 2A オランウータンの前肢における筋パラメータ

	Orang 1			Orang 2			Orang 3		
	Mass (g)	PCSA (cm ²)	FL (cm)	Mass (g)	PCSA (cm ²)	FL (cm)	Mass (g)	PCSA (cm ²)	FL (cm)
大円筋	189.1	14.36	12.4	176.7	20.18	8.3	26.6	2.15	11.7
小円筋	47.7	6.90	6.5	55.3	10.63	4.9	6.8	1.34	4.8
三角筋鎖骨部	190.5	16.20	11.1	169.4	13.26	12.1	21.3	2.39	8.4
三角筋肩峰部	398.2	47.14	8.0	288.0	33.39	8.1	51.1	6.93	7.0
三角筋棘部	104.6	11.08	8.9	100.2	11.80	8.0	12.9	1.21	10.0
棘上筋	202.4	33.32	5.7	121.8	18.71	6.1	14.1	3.81	3.5
棘下筋	254.3	25.95	9.2	250.3	32.15	7.3	33.9	4.77	6.7
肩甲下筋	449.4	52.63	8.1	353.8	57.29	5.8	50.7	10.04	4.8
上腕二頭筋長頭	164.6	9.26	16.8	147.6	10.16	13.7	17.8	1.71	9.9
上腕二頭筋短頭	110.3	5.20	20.0	134.9	7.37	17.3	20.1	1.50	12.7
烏口腕筋(中)	78.5	13.67	5.4	74.0	13.50	5.2	12.4	2.59	4.5
烏口腕筋(長)	-	-	-	-	-	-	-	-	-
上腕筋	412.7	28.90	13.5	449.4	35.79	11.8	57.1	7.37	7.3
背滑車上筋	50.4	4.92	9.7	65.4	7.88	7.8	5.9	0.53	10.5
上腕三頭筋長頭	172.2	19.50	8.3	141.8	16.28	8.2	22.3	2.15	9.8
上腕三頭筋外側頭	235.7	23.04	9.7	179.9	18.62	9.1	25.4	2.87	8.3
上腕三頭筋内側頭	325.5	32.80	9.4	199.6	23.47	8.0	31.7	4.22	7.1
肘筋	17.1	5.28	3.0	13.1	6.37	1.9	1.0	0.26	3.5
腕橈骨筋	379.5	14.36	24.9	438.9	18.93	21.9	61.6	4.22	13.8
長橈側手根伸筋	46.4	4.08	10.7	64.8	4.62	13.2	10.0	1.36	7.0
短橈側手根伸筋	87.6	8.74	9.5	75.5	9.50	7.5	11.8	1.92	5.8
総指伸筋_2	27.3	2.33	11.1	26.7	3.27	7.7	5.5	0.70	7.5
総指伸筋_3	32.8	2.97	10.4	26.9	3.14	8.1	4.1	0.76	5.1
総指伸筋_4	26.7	2.40	10.5	19.8	2.52	7.4	2.9	0.48	5.7
総指伸筋_5	29.0	2.53	10.8	18.5	2.51	6.9	8.8	0.93	8.9
示指伸筋_2	12.2	1.24	9.3	7.4	0.99	7.1	2.6	0.35	7.1
示指伸筋_3	13.8	1.59	8.2	7.2	1.15	5.9	4.0	0.58	6.5
小指伸筋_4	7.6	0.85	8.5	10.4	1.63	6.0	1.8	0.23	7.2
小指伸筋_5	8.3	0.90	8.7	10.3	1.35	7.2	2.7	0.31	8.3
尺側手根伸筋	76.5	9.28	7.8	70.8	12.51	5.3	10.7	1.77	5.7
回外筋	105.3	21.94	4.5	88.3	23.02	3.6	11.1	4.18	2.5
長母指外転筋	68.7	8.33	7.8	57.9	12.63	4.3	11.9	3.13	3.6
長母指伸筋	15.5	1.64	8.9	13.6	1.74	7.4	2.2	0.37	5.6
円回内筋上腕頭	80.4	12.03	6.3	60.7	10.01	5.7	7.4	1.49	4.7
円回内筋尺骨頭	20.5	4.16	4.7	18.6	4.14	4.2	7.3	1.86	3.7
橈側手根屈筋	124.1	12.95	9.0	103.0	18.35	5.3	17.8	2.76	6.1
長掌筋	42.8	4.62	8.8	32.4	5.65	5.4	4.1	0.54	7.2
尺側手根屈筋	118.8	12.36	9.1	84.7	16.88	4.7	13.7	2.01	6.4
浅指屈筋_2	50.5	7.73	6.2	47.7	12.25	3.7	6.5	0.80	7.7
浅指屈筋_3	84.9	9.35	8.6	68.1	11.47	5.6	10.7	1.07	9.4
浅指屈筋_4	71.9	6.89	9.8	57.7	9.38	5.8	5.7	0.61	8.9
浅指屈筋_5	28.6	3.17	8.5	26.5	4.92	5.1	2.8	0.32	8.3
深指屈筋_2	111.4	7.38	14.2	70.4	9.03	7.4	16.0	1.49	10.2
深指屈筋副頭	-	-	-	-	-	-	3.8	0.41	8.7
深指屈筋_3	132.1	8.17	15.3	114.2	12.51	8.6	29.2	2.44	11.3
深指屈筋_4	134.3	7.77	16.3	102.4	10.08	9.6	18.3	1.79	9.6
深指屈筋_5	83.3	4.75	16.5	73.5	7.71	9.0	10.2	1.00	9.6
方形回内筋	16.9	6.67	2.4	11.8	5.02	2.2	3.1	1.22	2.4
短母指外転筋	13.5	2.80	4.5	15.9	3.80	4.0	2.2	0.58	3.6
短母指屈筋	12.7	3.65	3.3	12.2	3.95	2.9	0.9	0.61	1.5
母指対立筋	4.0	1.46	2.6	5.9	1.92	2.9	1.0	0.42	2.3
母指内転筋	32.2	6.57	4.6	32.0	7.58	4.0	1.2	0.48	2.4
小指外転筋	13.7	2.79	4.6	17.9	5.39	3.1	2.4	0.61	3.7
短小指屈筋	10.0	1.99	4.8	6.0	1.77	3.2	1.1	0.32	3.4
小指対立筋	6.3	3.43	1.7	6.7	4.18	1.5	0.7	0.66	1.0
背側骨間筋_1	39.7	7.98	4.7	39.3	10.39	3.6	6.7	2.36	2.7
背側骨間筋_2	21.3	6.07	3.3	21.9	8.19	2.5	4.7	1.74	2.6
背側骨間筋_3	15.6	4.69	3.1	13.1	5.01	2.5	1.8	0.66	2.5
背側骨間筋_4	16.3	5.49	2.8	15.0	5.27	2.7	2.2	0.89	2.4
掌側骨間筋_1	11.5	2.65	4.1	8.3	3.34	2.3	2.2	0.65	3.2
掌側骨間筋_2	6.0	1.66	3.4	6.5	2.31	2.6	2.0	0.58	3.3
掌側骨間筋_3	9.0	2.27	3.7	5.4	2.15	2.3	1.7	0.49	3.2
虫様筋_1	6.0	0.54	10.6	3.5	0.41	8.1	0.6	0.06	9.3
虫様筋_2	8.6	0.78	10.3	4.1	0.46	8.5	0.8	0.08	10.0
虫様筋_3	6.7	0.63	10.1	3.7	0.33	10.8	0.7	0.07	9.4
虫様筋_4	3.9	0.36	10.3	2.2	0.21	9.9	0.3	0.04	6.6

Table 2B チンパンジーの前肢における筋パラメータ

チンパンジー2 個体 (Chimp 1、Chimp 3) において回内筋の尺骨頭が存在していた。また、チンパンジー1 個体 (Chimp 3) には中鳥口腕筋だけでなく、長鳥口腕筋も存在していた (Fig. 20)。前者は上腕骨中央部に、後者は上腕骨内側上顆に停止していた。これらの特徴は過去の報告 (Sonntag, 1924; Sullivan & Osgood, 1927) と一致する。Chimp 1 の値は左右の平均値である。PCSA = 生理学的断面積 (Physiological Cross-Sectional Area) ; FL = 筋束長 (Fascicle Length)

Table 2B チンパンジーの前肢における筋パラメータ

	Chimp 1			Chimp 2			Chimp 3			Chimp 4		
	Mass (g)	PCSA (cm ²)	FL (cm)	Mass (g)	PCSA (cm ²)	FL (cm)	Mass (g)	PCSA (cm ²)	FL (cm)	Mass (g)	PCSA (cm ²)	FL (cm)
大円筋	292.8	21.66	12.8	162.7	11.21	13.7	149.1	10.57	13.3	98.5	7.32	12.7
小円筋	45.1	8.18	5.2	24.7	4.01	5.8	34.1	6.58	4.9	20.5	3.14	6.2
三角筋鎖骨部	118.6	12.10	9.2	79.6	6.55	11.5	67.3	5.92	10.7	50.9	5.14	9.3
三角筋肩峰部	222.9	33.97	6.2	225.3	29.86	7.1	216.4	32.90	6.2	116.0	19.08	5.7
三角筋棘部	88.1	7.47	11.2	61.5	4.39	13.2	56.8	4.45	12.1	38.5	3.29	11.0
棘上筋	113.7	26.60	4.1	77.9	17.45	4.2	107.5	22.53	4.5	52.6	13.09	3.8
棘下筋	233.2	30.73	7.2	178.8	21.45	7.9	180.9	29.15	5.9	110.3	16.35	6.4
肩甲下筋	303.0	46.07	6.2	195.5	27.68	6.7	207.9	25.64	7.7	154.9	25.10	5.8
上腕二頭筋長頭	137.8	10.95	11.8	78.4	4.92	15.0	104.4	6.75	14.6	62.2	5.60	10.5
上腕二頭筋短頭	191.1	14.22	12.7	139.3	8.11	16.2	87.2	4.06	20.3	77.1	5.86	12.4
烏口腕筋(中)	58.8	12.15	4.6	52.8	8.08	6.2	36.0	5.83	5.8	30.5	5.35	5.4
烏口腕筋(長)	-	-	-	-	-	-	29.3	4.49	6.2	-	-	-
上腕筋	247.9	28.91	8.1	151.2	13.92	10.3	136.1	11.96	10.7	106.4	12.90	7.8
背滑車上筋	51.2	5.10	9.4	45.4	3.18	13.5	24.2	1.81	12.6	22.7	1.81	11.9
上腕三頭筋長頭	155.9	19.86	7.4	168.6	13.96	11.4	180.8	18.11	9.4	92.0	9.61	9.0
上腕三頭筋外側頭	161.1	22.87	6.7	143.9	13.31	10.2	222.2	22.35	9.4	85.2	9.84	8.2
上腕三頭筋内側頭	218.6	35.10	5.9	264.1	28.67	8.7	132.7	17.21	7.3	126.9	16.97	7.1
肘筋	12.3	3.18	3.7	11.1	2.89	3.6	8.0	1.88	4.0	5.8	1.50	3.6
腕橈骨筋	151.4	8.58	16.7	85.2	3.55	22.7	82.3	3.42	22.7	78.6	4.31	17.2
長橈側手根伸筋	35.4	4.26	7.9	47.1	3.54	12.5	43.5	3.81	10.8	18.5	2.24	7.8
短橈側手根伸筋	38.2	6.78	5.3	39.8	5.48	6.9	45.8	6.95	6.2	23.2	4.08	5.4
総指伸筋_2	21.1	2.63	7.6	19.4	2.00	9.1	10.4	1.17	8.4	10.6	1.37	7.3
総指伸筋_3	27.0	2.86	8.9	20.0	1.91	9.9	23.8	2.41	9.3	14.8	1.66	8.4
総指伸筋_4	23.8	2.83	7.9	22.2	2.43	8.6	14.5	1.68	8.1	10.5	1.27	7.8
総指伸筋_5	7.7	0.99	7.3	5.0	0.50	9.4	5.9	0.71	7.8	1.6	0.19	8.0
示指伸筋_2	4.7	0.71	6.2	12.8	1.52	8.0	4.0	0.55	6.8	3.1	0.52	5.7
示指伸筋_3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
小指伸筋_4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
小指伸筋_5	11.5	1.70	6.3	6.6	0.96	6.5	6.2	0.92	6.4	7.2	0.98	6.9
尺側手根伸筋	28.1	5.73	4.6	25.9	4.66	5.2	31.0	6.49	4.5	19.0	3.21	5.6
回外筋	73.9	22.28	3.1	64.6	17.50	3.5	49.7	14.86	3.2	36.9	12.60	2.8
長母指外転筋	47.4	11.68	3.8	39.2	9.81	3.8	35.1	7.40	4.5	32.3	8.69	3.5
長母指伸筋	7.9	1.46	5.2	7.3	1.26	5.5	3.8	0.75	4.8	5.0	0.86	5.4
円回内筋上腕頭	67.3	11.86	5.4	51.2	11.14	4.3	29.8	4.34	6.5	28.1	6.71	3.9
円回内筋尺骨頭	4.3	0.97	4.1	-	-	-	13.1	3.65	3.4	-	-	-
橈側手根屈筋	99.2	15.66	6.0	96.1	12.82	7.1	50.7	8.20	5.8	47.4	6.84	6.5
長掌筋	11.0	2.33	4.5	6.6	1.43	4.4	7.9	1.23	6.1	3.0	0.76	3.8
尺側手根屈筋	74.2	16.47	4.3	74.4	13.67	5.1	67.6	13.24	4.8	36.9	8.12	4.3
浅指屈筋_2	36.9	12.87	2.7	31.0	6.97	4.2	25.7	5.03	4.8	16.6	4.27	3.7
浅指屈筋_3	77.4	12.46	5.9	52.8	5.98	8.3	57.6	6.87	7.9	45.0	7.24	5.9
浅指屈筋_4	33.7	5.98	5.2	37.7	4.09	8.7	57.3	6.45	8.4	30.6	5.58	5.2
浅指屈筋_5	38.7	7.43	4.8	12.9	1.99	6.1	8.8	1.27	6.5	11.2	2.59	4.1
深指屈筋_2	70.7	10.45	6.4	35.0	3.90	8.5	37.6	4.41	8.1	26.6	3.36	7.5
深指屈筋副頭	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
深指屈筋_3	77.1	9.03	8.1	55.4	4.87	10.7	56.8	5.49	9.8	47.8	5.36	8.4
深指屈筋_4	89.6	11.78	7.2	56.8	6.13	8.7	53.4	5.45	9.2	38.6	4.96	7.3
深指屈筋_5	57.0	9.20	5.9	36.0	4.79	7.1	26.5	3.51	7.1	30.0	4.92	5.8
方形回内筋	12.9	7.82	1.6	14.8	5.05	2.8	10.4	4.63	2.1	8.6	3.78	2.1
短母指外転筋	10.1	3.56	2.7	6.4	1.88	3.2	3.1	1.06	2.8	4.0	1.21	3.1
短母指屈筋	6.1	2.69	2.1	1.9	0.66	2.7	2.9	1.02	2.7	1.9	0.64	2.8
母指対立筋	2.0	1.34	1.5	5.1	1.99	2.4	3.4	1.74	1.9	2.9	1.12	2.4
母指内転筋	15.4	4.58	3.2	10.9	3.18	3.2	9.5	2.63	3.4	6.5	2.04	3.0
小指外転筋	11.6	4.84	2.3	12.8	4.42	2.7	8.3	2.42	3.2	6.6	2.49	2.5
短小指屈筋	1.6	0.63	2.4	2.5	0.73	3.2	1.5	0.49	2.9	1.8	0.60	2.9
小指対立筋	3.7	3.05	1.1	3.2	3.18	1.0	3.4	2.56	1.2	2.2	1.15	1.8
背側骨間筋_1	19.7	8.46	2.2	16.8	7.12	2.2	12.5	5.19	2.3	8.1	3.91	2.0
背側骨間筋_2	13.8	7.10	1.8	8.0	4.67	1.6	7.9	3.14	2.4	6.7	3.32	1.9
背側骨間筋_3	9.3	4.73	1.9	7.9	4.21	1.8	5.3	2.20	2.3	4.2	2.49	1.6
背側骨間筋_4	9.3	5.29	1.7	8.0	3.60	2.1	5.5	1.93	2.7	5.5	2.88	1.8
掌側骨間筋_1	5.9	2.58	2.2	10.4	3.50	2.8	3.5	1.08	3.1	3.0	1.29	2.2
掌側骨間筋_2	5.4	2.69	1.9	6.2	1.93	3.0	3.4	0.89	3.6	3.2	1.40	2.1
掌側骨間筋_3	5.8	2.69	1.9	4.3	2.48	1.6	3.0	1.19	2.4	2.2	1.21	1.7
虫様筋_1	2.5	0.28	8.5	2.5	0.30	8.0	1.7	0.22	7.2	1.5	0.17	8.2
虫様筋_2	2.2	0.20	10.3	2.2	0.21	10.1	2.0	0.21	8.7	1.6	0.18	8.7
虫様筋_3	2.0	0.19	9.9	0.9	0.09	9.2	1.5	0.16	9.1	1.8	0.19	9.0
虫様筋_4	1.8	0.18	9.5	1.2	0.10	11.2	0.5	0.05	9.4	0.8	0.09	9.0

Table 3 オランウータンにおける筋重量、PCSA、筋束長の RMSA

雌のオランウータン 03 の筋質量と PCSA の RMSA が他の 2 個体よりも小さい値を示したが、筋束長の RMSA はすべての個体で約 1.00 を示した。RMSA (Ratio of Measured to Species-Average : 各筋の種の平均値に対する各個体 (各標本) の値の比率) ; PCSA = 生理学的断面積 (Physiological Cross-Sectional Area)

Table 3 オランウータンにおける筋重量、PCSA、筋束長のRMSA

	筋質量			PCSA			筋束長		
	Orang 1	Orang 2	Orang 3	Orang 1	Orang 2	Orang 3	Orang 1	Orang 2	Orang 3
大円筋	1.45	1.35	0.20	1.17	1.65	0.18	1.15	0.77	1.08
小円筋	1.30	1.51	0.19	1.10	1.69	0.21	1.21	0.91	0.89
三角筋鎖骨部	1.50	1.33	0.17	1.53	1.25	0.22	1.05	1.15	0.80
三角筋肩峰部	1.62	1.17	0.21	1.62	1.15	0.24	1.04	1.06	0.91
三角筋棘部	1.44	1.38	0.18	1.38	1.47	0.15	0.99	0.89	1.12
棘上筋	1.80	1.08	0.12	1.79	1.01	0.20	1.12	1.20	0.68
棘下筋	1.42	1.39	0.19	1.24	1.53	0.23	1.19	0.95	0.86
肩甲下筋	1.58	1.24	0.18	1.32	1.43	0.25	1.30	0.94	0.77
上腕二頭筋長頭	1.50	1.34	0.16	1.31	1.44	0.24	1.25	1.02	0.73
上腕二頭筋短頭	1.25	1.53	0.23	1.11	1.57	0.32	1.20	1.04	0.76
烏口腕筋	1.43	1.35	0.23	1.38	1.36	0.26	1.08	1.03	0.90
上腕筋	1.35	1.47	0.19	1.20	1.49	0.31	1.24	1.09	0.67
背滑車上筋	1.24	1.61	0.15	1.11	1.77	0.12	1.04	0.84	1.12
上腕三頭筋長頭	1.54	1.26	0.20	1.54	1.29	0.17	0.95	0.94	1.12
上腕三頭筋外側頭	1.60	1.22	0.17	1.55	1.25	0.19	1.07	1.01	0.92
上腕三頭筋内側頭	1.75	1.08	0.17	1.63	1.16	0.21	1.15	0.98	0.87
肘筋	1.65	1.26	0.09	1.33	1.60	0.07	1.08	0.69	1.23
腕橈骨筋	1.29	1.50	0.21	1.15	1.51	0.34	1.23	1.08	0.68
長橈側手根伸筋	1.15	1.60	0.25	1.22	1.38	0.40	1.04	1.28	0.68
短橈側手根伸筋	1.50	1.30	0.20	1.30	1.41	0.29	1.25	0.99	0.76
総指伸筋_2	1.38	1.35	0.28	1.11	1.56	0.33	1.26	0.88	0.85
総指伸筋_3	1.54	1.27	0.19	1.30	1.37	0.33	1.32	1.03	0.65
総指伸筋_4	1.62	1.20	0.18	1.33	1.40	0.26	1.33	0.94	0.73
総指伸筋_5	1.55	0.99	0.47	1.27	1.26	0.47	1.22	0.78	1.00
示指伸筋_2	1.65	1.00	0.35	1.44	1.15	0.41	1.19	0.90	0.91
示指伸筋_3	1.66	0.86	0.48	1.43	1.04	0.53	1.20	0.86	0.95
小指伸筋_4	1.16	1.58	0.27	0.94	1.81	0.25	1.17	0.83	1.00
小指伸筋_5	1.17	1.45	0.38	1.05	1.58	0.37	1.08	0.89	1.02
尺側手根伸筋	1.45	1.34	0.20	1.18	1.59	0.23	1.24	0.85	0.91
回外筋	1.54	1.29	0.16	1.34	1.41	0.25	1.27	1.02	0.71
長母指外転筋	1.49	1.26	0.26	1.04	1.57	0.39	1.49	0.83	0.68
長母指伸筋	1.49	1.30	0.21	1.31	1.39	0.30	1.23	1.01	0.76
円回内筋上腕頭	1.62	1.23	0.15	1.53	1.28	0.19	1.13	1.03	0.84
円回内筋尺骨頭	1.33	1.20	0.47	1.23	1.22	0.55	1.11	1.01	0.88
橈側手根屈筋	1.52	1.26	0.22	1.14	1.62	0.24	1.33	0.78	0.89
長掌筋	1.62	1.22	0.15	1.28	1.57	0.15	1.23	0.76	1.01
尺側手根屈筋	1.64	1.17	0.19	1.19	1.62	0.19	1.34	0.70	0.95
浅指屈筋_2	1.45	1.37	0.19	1.12	1.77	0.12	1.06	0.63	1.31
浅指屈筋_3	1.56	1.25	0.20	1.28	1.57	0.15	1.09	0.71	1.20
浅指屈筋_4	1.59	1.28	0.13	1.22	1.67	0.11	1.21	0.71	1.08
浅指屈筋_5	1.48	1.37	0.15	1.13	1.76	0.11	1.16	0.70	1.14
深指屈筋_2	1.66	1.05	0.29	1.21	1.48	0.31	1.36	0.70	0.94
深指屈筋_3	1.44	1.24	0.32	1.06	1.62	0.32	1.30	0.74	0.96
深指屈筋_4	1.58	1.21	0.21	1.19	1.54	0.27	1.38	0.81	0.81
深指屈筋_5	1.50	1.32	0.18	1.06	1.72	0.22	1.41	0.77	0.82
方形回内筋	1.59	1.11	0.29	1.55	1.17	0.28	1.02	0.95	1.03
短母指外転筋	1.28	1.51	0.21	1.17	1.59	0.24	1.13	0.98	0.89
短母指屈筋	1.47	1.42	0.11	1.33	1.44	0.22	1.29	1.14	0.57
母指対立筋	1.11	1.61	0.29	1.15	1.51	0.33	1.00	1.11	0.89
母指内転筋	1.48	1.47	0.06	1.35	1.55	0.10	1.26	1.08	0.66
小指外転筋	1.21	1.58	0.21	0.95	1.84	0.21	1.22	0.82	0.96
短小指屈筋	1.75	1.05	0.20	1.46	1.31	0.23	1.26	0.84	0.90
小指対立筋	1.38	1.47	0.16	1.24	1.52	0.24	1.22	1.06	0.72
背側骨間筋_1	1.39	1.38	0.23	1.16	1.50	0.34	1.29	0.98	0.73
背側骨間筋_2	1.33	1.37	0.30	1.14	1.53	0.33	1.18	0.90	0.92
背側骨間筋_3	1.53	1.29	0.18	1.36	1.45	0.19	1.15	0.91	0.94
背側骨間筋_4	1.46	1.34	0.20	1.41	1.36	0.23	1.07	1.03	0.90
掌側骨間筋_1	1.57	1.13	0.30	1.20	1.51	0.29	1.28	0.73	1.00
掌側骨間筋_2	1.24	1.34	0.42	1.09	1.53	0.38	1.09	0.85	1.06
掌側骨間筋_3	1.69	1.00	0.31	1.39	1.31	0.30	1.20	0.76	1.04
虫様筋_1	1.77	1.04	0.19	1.59	1.22	0.19	1.13	0.87	1.00
虫様筋_2	1.90	0.92	0.18	1.78	1.04	0.17	1.08	0.89	1.04
虫様筋_3	1.81	1.00	0.19	1.83	0.96	0.21	1.01	1.07	0.93
虫様筋_4	1.83	1.03	0.14	1.76	1.03	0.21	1.15	1.11	0.74
平均値	1.50	1.28	0.22	1.30	1.44	0.26	1.18	0.92	0.90
標準偏差	0.18	0.18	0.09	0.21	0.21	0.10	0.11	0.14	0.16

Table 4 チンパンジーにおける筋重量、PCSA、筋束長の MRMSA

雌のチンパンジーC4の筋質量とPCSAのRMSAが小さい値を示したが、筋束長のRMSAはすべての個体で約1.00を示した。RMSA (Ratio of Measured to Species-Average : 各筋の種の平均値に対する各個体 (各標本) の値の比率) ;
PCSA = 生理学的断面積 (Physiological Cross-Sectional Area)

Table 4 チンパンジーにおける筋重量、PCSA、筋束長のMRMSA

	筋質量				PCSA				筋束長			
	Chimp1	Chimp2	Chimp3	Chimp4	Chimp1	Chimp2	Chimp3	Chimp4	Chimp1	Chimp2	Chimp3	Chimp4
大円筋	1.67	0.93	0.85	0.56	1.71	0.88	0.83	0.58	0.97	1.04	1.02	0.97
小円筋	1.45	0.79	1.10	0.66	1.49	0.73	1.20	0.57	0.94	1.05	0.89	1.12
三角筋鎖骨部	1.50	1.01	0.85	0.64	1.63	0.88	0.80	0.69	0.91	1.12	1.05	0.92
三角筋肩峰部	1.14	1.15	1.11	0.59	1.17	1.03	1.14	0.66	0.98	1.13	0.98	0.91
三角筋棘部	1.44	1.01	0.93	0.63	1.53	0.89	0.91	0.67	0.94	1.12	1.02	0.93
棘上筋	1.29	0.89	1.22	0.60	1.34	0.88	1.13	0.66	0.98	1.02	1.09	0.92
棘下筋	1.33	1.02	1.03	0.63	1.26	0.88	1.19	0.67	1.05	1.15	0.86	0.93
肩甲下筋	1.41	0.91	0.97	0.72	1.48	0.89	0.82	0.81	0.94	1.01	1.16	0.88
上腕二頭筋長頭	1.44	0.82	1.09	0.65	1.55	0.70	0.96	0.79	0.91	1.16	1.12	0.81
上腕二頭筋短頭	1.55	1.13	0.71	0.62	1.76	1.01	0.50	0.73	0.82	1.05	1.32	0.81
烏口腕筋	1.13	1.02	1.26	0.59	1.35	0.90	1.15	0.60	0.83	1.12	1.08	0.97
上腕筋	1.55	0.94	0.85	0.66	1.71	0.82	0.71	0.76	0.88	1.11	1.17	0.84
背滑車上筋	1.43	1.27	0.67	0.63	1.71	1.07	0.61	0.61	0.80	1.14	1.06	1.00
上腕三頭筋長頭	1.04	1.13	1.21	0.62	1.29	0.91	1.18	0.62	0.79	1.22	1.01	0.97
上腕三頭筋外側頭	1.05	0.94	1.45	0.56	1.34	0.78	1.31	0.58	0.77	1.19	1.09	0.95
上腕三頭筋内側頭	1.18	1.42	0.72	0.68	1.43	1.17	0.70	0.69	0.82	1.20	1.01	0.98
肘筋	1.33	1.19	0.86	0.62	1.35	1.22	0.80	0.63	0.98	0.97	1.08	0.97
腕橈骨筋	1.52	0.86	0.83	0.79	1.73	0.71	0.69	0.87	0.84	1.14	1.15	0.87
長橈側手根伸筋	0.98	1.30	1.21	0.51	1.23	1.02	1.10	0.65	0.81	1.29	1.10	0.80
短橈側手根伸筋	1.04	1.08	1.25	0.63	1.16	0.94	1.19	0.70	0.90	1.15	1.05	0.90
総指伸筋_2	1.37	1.26	0.67	0.69	1.47	1.12	0.65	0.77	0.94	1.13	1.03	0.90
総指伸筋_3	1.26	0.93	1.11	0.69	1.29	0.86	1.09	0.75	0.98	1.08	1.02	0.92
総指伸筋_4	1.34	1.25	0.82	0.59	1.38	1.19	0.82	0.62	0.98	1.06	1.00	0.96
総指伸筋_5	1.53	0.99	1.17	0.31	1.66	0.84	1.19	0.31	0.90	1.16	0.96	0.98
示指伸筋	0.76	2.09	0.65	0.51	0.86	1.84	0.67	0.63	0.93	1.20	1.03	0.85
小指伸筋	1.46	0.84	0.79	0.91	1.49	0.84	0.81	0.86	0.97	0.99	0.97	1.06
尺側手根伸筋	1.08	0.99	1.19	0.73	1.14	0.93	1.29	0.64	0.93	1.05	0.90	1.12
回外筋	1.31	1.15	0.88	0.66	1.33	1.04	0.88	0.75	1.00	1.11	1.01	0.88
長母指外転筋	1.23	1.02	0.91	0.84	1.24	1.04	0.79	0.93	0.98	0.97	1.15	0.90
長母指伸筋	1.32	1.22	0.63	0.83	1.35	1.16	0.69	0.80	0.99	1.05	0.92	1.04
円回内筋上腕頭	1.48	1.06	0.88	0.58	1.33	1.15	0.83	0.69	1.13	0.93	1.09	0.85
橈側手根屈筋	1.35	1.31	0.69	0.65	1.44	1.18	0.75	0.63	0.94	1.11	0.92	1.03
長掌筋	1.54	0.92	1.11	0.42	1.63	0.99	0.85	0.53	0.96	0.93	1.31	0.81
尺側手根屈筋	1.17	1.18	1.07	0.58	1.28	1.06	1.03	0.63	0.92	1.11	1.04	0.93
浅指屈筋_2	1.34	1.13	0.93	0.60	1.77	0.96	0.69	0.59	0.70	1.09	1.25	0.95
浅指屈筋_3	1.33	0.91	0.99	0.77	1.53	0.74	0.84	0.89	0.84	1.19	1.13	0.84
浅指屈筋_4	0.85	0.95	1.44	0.77	1.08	0.74	1.17	1.01	0.76	1.27	1.22	0.75
浅指屈筋_5	2.16	0.72	0.49	0.63	2.24	0.60	0.38	0.78	0.88	1.14	1.22	0.76
深指屈筋_2	1.66	0.82	0.89	0.63	1.89	0.70	0.80	0.61	0.84	1.11	1.06	0.99
深指屈筋_3	1.30	0.93	0.96	0.81	1.46	0.79	0.89	0.87	0.87	1.16	1.06	0.91
深指屈筋_4	1.50	0.95	0.90	0.65	1.66	0.87	0.77	0.70	0.88	1.08	1.14	0.90
深指屈筋_5	1.52	0.96	0.71	0.80	1.64	0.85	0.63	0.88	0.91	1.10	1.10	0.89
方形回内筋	1.11	1.27	0.89	0.74	1.47	0.95	0.87	0.71	0.73	1.29	0.99	1.00
短母指外転筋	1.71	1.09	0.53	0.67	1.85	0.97	0.55	0.63	0.91	1.10	0.94	1.05
短母指屈筋	1.90	0.60	0.92	0.58	2.15	0.53	0.82	0.51	0.83	1.06	1.05	1.07
母指対立筋	0.61	1.51	1.02	0.86	0.87	1.29	1.12	0.72	0.73	1.17	0.91	1.19
母指内転筋	1.46	1.03	0.90	0.62	1.48	1.02	0.85	0.66	0.99	1.00	1.07	0.94
小指外転筋	1.19	1.30	0.84	0.67	1.37	1.25	0.68	0.70	0.85	1.02	1.20	0.93
短小指屈筋	0.87	1.31	0.83	0.99	1.03	1.19	0.81	0.98	0.83	1.12	1.03	1.02
小指対立筋	1.19	1.02	1.07	0.72	1.23	1.28	1.03	0.46	0.89	0.73	0.95	1.42
背側骨間筋_1	1.38	1.18	0.88	0.57	1.37	1.15	0.84	0.63	1.02	1.03	1.05	0.90
背側骨間筋_2	1.52	0.88	0.87	0.74	1.56	1.03	0.69	0.73	0.95	0.83	1.23	0.99
背側骨間筋_3	1.40	1.18	0.79	0.63	1.39	1.24	0.65	0.73	1.00	0.94	1.20	0.85
背側骨間筋_4	1.32	1.14	0.77	0.77	1.54	1.05	0.56	0.84	0.73	0.92	1.17	1.17
掌側骨間筋_1	1.03	1.83	0.62	0.52	1.22	1.66	0.51	0.61	0.86	1.09	1.20	0.84
掌側骨間筋_2	1.18	1.37	0.75	0.70	1.56	1.12	0.52	0.81	0.70	1.14	1.36	0.80
掌側骨間筋_3	1.52	1.12	0.78	0.58	1.42	1.31	0.63	0.64	1.01	0.85	1.24	0.89
虫様筋_1	1.23	1.25	0.82	0.71	1.15	1.24	0.91	0.69	1.06	1.01	0.90	1.03
虫様筋_2	1.10	1.11	0.98	0.81	1.01	1.04	1.06	0.89	1.09	1.07	0.92	0.92
虫様筋_3	1.30	0.57	0.97	1.16	1.22	0.58	1.00	1.20	1.06	0.99	0.98	0.97
虫様筋_4	1.68	1.10	0.46	0.76	1.73	0.96	0.48	0.83	0.97	1.15	0.96	0.92
平均値	1.33	1.09	0.91	0.67	1.44	0.99	0.85	0.71	0.91	1.08	1.07	0.94
標準偏差	0.26	0.25	0.21	0.13	0.27	0.23	0.22	0.14	0.10	0.10	0.11	0.11

Table 5 オランウータンとチンパンジーの筋重量比と PCSA 比の変動係数

	オランウータン		チンパンジー	
	筋質量比	PCSA比	筋質量比	PCSA比
大円筋	0.04	0.23	0.19	0.17
小円筋	0.15	0.20	0.16	0.25
三角筋鎖骨部	0.10	0.15	0.10	0.12
三角筋肩峰部	0.10	0.21	0.14	0.18
三角筋棘部	0.08	0.26	0.06	0.06
棘上筋	0.33	0.35	0.18	0.15
棘下筋	0.07	0.08	0.04	0.19
肩甲下筋	0.08	0.03	0.10	0.11
上腕二頭筋長頭	0.12	0.01	0.15	0.18
上腕二頭筋短頭	0.18	0.23	0.19	0.30
烏口腕筋	0.09	0.06	0.20	0.18
上腕筋	0.12	0.17	0.13	0.20
背滑車上筋	0.29	0.44	0.22	0.25
上腕三頭筋長頭	0.03	0.25	0.19	0.19
上腕三頭筋外側頭	0.11	0.20	0.32	0.29
上腕三頭筋内側頭	0.20	0.23	0.27	0.19
肘筋	0.39	0.57	0.11	0.19
腕橈骨筋	0.14	0.24	0.20	0.28
長橈側手根伸筋	0.25	0.36	0.28	0.15
短橈側手根伸筋	0.01	0.11	0.20	0.20
総指伸筋_2	0.22	0.25	0.22	0.20
総指伸筋_3	0.03	0.21	0.11	0.14
総指伸筋_4	0.11	0.06	0.16	0.17
総指伸筋_5	0.62	0.47	0.35	0.40
示指伸筋_2	0.42	0.38	0.67	0.58
示指伸筋_3	0.65	0.57	-	-
小指伸筋_4	0.27	0.28	0.28	0.16
小指伸筋_5	0.47	0.32	-	-
尺側手根伸筋	0.03	0.12	0.18	0.26
回外筋	0.12	0.04	0.08	0.08
長母指外転筋	0.17	0.36	0.17	0.21
長母指伸筋	0.04	0.14	0.27	0.21
円回内筋上腕頭	0.18	0.20	0.10	0.14
円回内筋尺骨頭	0.61	0.59	-	-
橈側手根屈筋	0.06	0.14	0.22	0.18
長掌筋	0.16	0.28	0.25	0.17
尺側手根屈筋	0.10	0.18	0.13	0.13
浅指屈筋_2	0.06	0.45	0.07	0.22
浅指屈筋_3	0.04	0.28	0.13	0.21
浅指屈筋_4	0.25	0.43	0.35	0.33
浅指屈筋_5	0.18	0.44	0.53	0.56
深指屈筋_2	0.30	0.18	0.20	0.27
深指屈筋_3	0.32	0.24	0.15	0.17
深指屈筋_4	0.08	0.12	0.10	0.14
深指屈筋_5	0.05	0.21	0.22	0.26
方形回内筋	0.28	0.19	0.18	0.03
短母指外転筋	0.15	0.12	0.32	0.30
短母指屈筋	0.32	0.04	0.37	0.45
母指対立筋	0.32	0.23	0.41	0.31
母指内転筋	0.56	0.45	0.07	0.07
小指外転筋	0.20	0.31	0.18	0.23
短小指屈筋	0.19	0.10	0.36	0.29
小指対立筋	0.18	0.06	0.10	0.30
背側骨間筋_1	0.12	0.25	0.12	0.14
背側骨間筋_2	0.27	0.23	0.16	0.16
背側骨間筋_3	0.07	0.13	0.14	0.24
背側骨間筋_4	0.03	0.07	0.17	0.26
掌側骨間筋_1	0.29	0.15	0.52	0.51
掌側骨間筋_2	0.52	0.33	0.23	0.29
掌側骨間筋_3	0.35	0.15	0.15	0.29
虫様筋_1	0.20	0.23	0.16	0.20
虫様筋_2	0.30	0.38	0.17	0.23
虫様筋_3	0.23	0.37	0.48	0.45
虫様筋_4	0.31	0.32	0.36	0.33
平均値	0.21	0.24	0.21	0.23
標準偏差	0.16	0.14	0.12	0.11

筋質量比と PCSA 比の変動係数の平均値はオランウータンにおいてそれぞれ 0.21、0.24 を、チンパンジーにおいてそれぞれ 0.21、0.23 を示し、両種においてある程度の個体差があることを示唆していた。

Table 6 オランウータンとチンパンジーの筋パラメータの比較

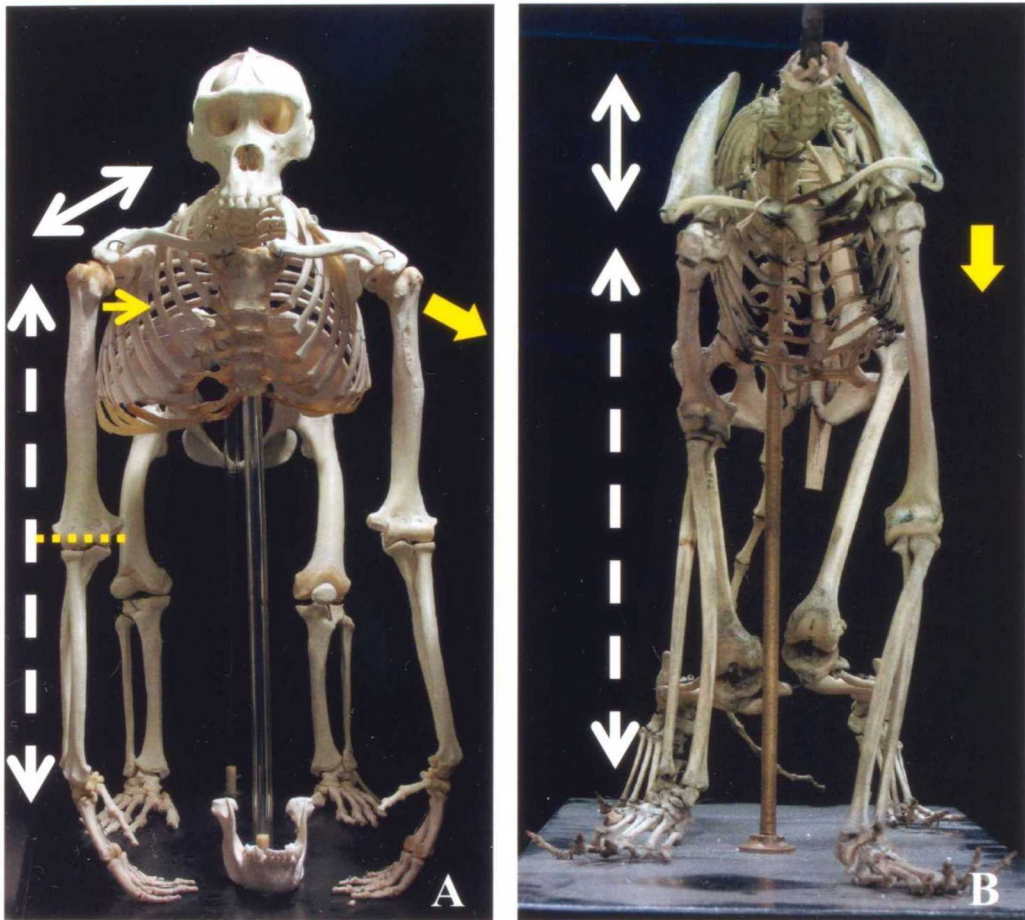
	筋質量比 (%)		PCSA比 (%)	
	オランウータン (SD)	チンパンジー (SD)	オランウータン (SD)	チンパンジー (SD)
上腕骨前引筋群				
三角筋鎖骨部	3.2 (0.33)	2.6 (0.27)	<u>2.3 (0.34)</u>	1.7 (0.21)
烏口腕筋	1.5 (0.13)	1.7 (0.34)	2.3 (0.14)	2.1 (0.38)
subtotal	4.7 (0.22)	4.3 (0.17)	4.6 (0.41)	3.9 (0.32)
上腕骨後引筋群				
大円筋	3.5 (0.13)	<u>5.7 (1.09)</u>	2.5 (0.59)	2.9 (0.48)
小円筋	1.0 (0.15)	1.0 (0.17)	1.4 (0.27)	1.3 (0.32)
三角筋棘部	1.9 (0.15)	2.0 (0.12)	1.6 (0.42)	1.2 (0.07)
subtotal	6.3 (0.37)	<u>8.7 (1.27)</u>	5.5 (1.16)	5.3 (0.70)
上腕骨外転筋				
三角筋肩峰部	6.5 (0.64)	6.5 (0.91)	6.5 (1.34)	7.0 (1.24)
回旋板筋群				
棘上筋	2.6 (0.86)	2.9 (0.52)	4.0 (1.39)	4.8 (0.73)
棘下筋	4.7 (0.33)	<u>5.8 (0.24)</u>	4.6 (0.37)	<u>5.9 (1.13)</u>
肩甲下筋	7.3 (0.60)	7.2 (0.73)	<u>9.0 (0.24)</u>	<u>7.4 (0.84)</u>
subtotal	14.6 (1.42)	16.0 (1.09)	17.6 (0.99)	18.1 (1.55)
肘伸展の二関節筋群				
上腕三頭筋長頭	3.0 (0.08)	<u>5.1 (0.98)</u>	2.6 (0.64)	3.7 (0.68)
背滑車上筋	1.0 (0.28)	1.2 (0.26)	0.8 (0.37)	0.7 (0.17)
subtotal	4.0 (0.22)	<u>6.2 (0.87)</u>	3.3 (1.13)	4.4 (0.56)
肘屈筋群の二関節筋群				
上腕二頭筋長頭	2.8 (0.33)	3.2 (0.47)	1.6 (0.02)	1.7 (0.30)
上腕二頭筋短頭	2.4 (0.44)	<u>4.0 (0.78)</u>	1.1 (0.26)	1.9 (0.56)
subtotal	5.2 (0.45)	<u>7.2 (0.70)</u>	2.7 (0.27)	3.5 (0.62)
肘伸筋の一関節筋群				
上腕三頭筋外側頭	3.7 (0.40)	5.2 (1.65)	3.1 (0.64)	4.1 (1.18)
上腕三頭筋内側頭	4.7 (0.93)	6.2 (1.68)	4.4 (1.00)	5.8 (1.09)
肘筋	0.2 (0.09)	0.3 (0.03)	0.7 (0.41)	0.6 (0.11)
subtotal	8.6 (1.37)	11.7 (1.57)	8.4 (1.63)	10.4 (0.68)
肘屈筋の一関節筋群				
上腕筋	<u>8.0 (0.97)</u>	5.3 (0.69)	<u>5.7 (1.00)</u>	3.9 (0.79)
腕橈骨筋	<u>7.9 (1.12)</u>	3.3 (0.66)	<u>3.1 (0.76)</u>	1.2 (0.32)
subtotal	<u>15.9 (2.00)</u>	8.6 (1.29)	<u>8.8 (1.75)</u>	5.1 (1.10)
手根伸筋群				
長橈側手根伸筋	1.2 (0.29)	1.2 (0.34)	0.9 (0.32)	0.8 (0.13)
短橈側手根伸筋	1.5 (0.02)	1.2 (0.25)	1.6 (0.17)	1.4 (0.28)
尺側手根伸筋	<u>1.4 (0.05)</u>	0.9 (0.16)	1.7 (0.21)	1.2 (0.32)
subtotal	4.1 (0.34)	3.3 (0.68)	4.2 (0.48)	3.5 (0.72)
手根屈筋群				
橈側手根屈筋	2.2 (0.14)	2.4 (0.55)	2.5 (0.35)	2.6 (0.46)
長掌筋	<u>0.6 (0.11)</u>	0.2 (0.06)	<u>0.7 (0.20)</u>	0.3 (0.06)
尺側手根屈筋	1.9 (0.20)	2.1 (0.28)	2.2 (0.40)	<u>3.1 (0.39)</u>
subtotal	4.7 (0.29)	4.8 (0.61)	5.4 (0.82)	6.0 (0.69)
指伸筋群				
総指伸筋	2.2 (0.51)	2.0 (0.11)	<u>2.0 (0.51)</u>	1.6 (0.08)
示指伸筋	0.5 (0.30)	0.2 (0.14)	<u>0.6 (0.27)</u>	0.2 (0.12)
小指伸筋	0.4 (0.16)	0.3 (0.07)	0.4 (0.11)	0.3 (0.04)
subtotal	3.2 (0.94)	2.4 (0.22)	<u>3.0 (0.85)</u>	2.1 (0.18)
指屈筋群				
浅指屈筋	3.9 (0.39)	<u>4.9 (0.46)</u>	4.4 (1.68)	5.7 (0.97)
深指屈筋	8.6 (1.55)	6.6 (0.83)	5.8 (0.99)	5.7 (0.95)
subtotal	12.4 (1.20)	11.5 (1.10)	10.2 (1.66)	11.5 (1.90)
母指伸筋群				
長母指外転筋	1.3 (0.22)	1.3 (0.23)	2.1 (0.75)	2.3 (0.49)
長母指伸筋	<u>0.3 (0.01)</u>	0.2 (0.06)	0.3 (0.04)	0.3 (0.05)
subtotal	1.6 (0.23)	1.5 (0.27)	2.4 (0.79)	2.6 (0.53)
回内筋群				
円回内筋	1.8 (0.17)	1.6 (0.16)	2.7 (0.45)	2.3 (0.32)
方形回内筋	0.3 (0.09)	0.4 (0.07)	1.0 (0.20)	<u>1.3 (0.04)</u>
subtotal	2.1 (0.26)	2.0 (0.15)	3.7 (0.63)	3.6 (0.32)
回外筋				
回外筋	1.7 (0.20)	1.9 (0.15)	3.7 (0.14)	4.1 (0.31)

Table 6 (つづき)

母指球筋群				
短母指外転筋	0.3 (0.04)	0.2 (0.06)	0.5 (0.06)	0.4 (0.13)
短母指屈筋	0.2 (0.06)	0.1 (0.04)	<u>0.6 (0.03)</u>	0.3 (0.12)
母指対立筋	0.1 (0.03)	0.1 (0.05)	0.3 (0.07)	0.4 (0.12)
母指内転筋	0.5 (0.26)	0.3 (0.03)	0.9 (0.40)	0.7 (0.05)
subtotal	1.1 (0.31)	0.8 (0.08)	2.4 (0.38)	1.8 (0.17)
小指球筋群				
小指外転筋	0.3 (0.06)	0.3 (0.06)	0.6 (0.20)	0.8 (0.19)
短小指屈筋	<u>0.2 (0.03)</u>	0.1 (0.03)	<u>0.3 (0.03)</u>	0.2 (0.05)
小指対立筋	0.1 (0.02)	0.1 (0.01)	<u>0.6 (0.04)</u>	0.6 (0.18)
subtotal	0.6 (0.05)	0.5 (0.08)	1.5 (0.21)	1.6 (0.32)
骨間筋群				
背側骨間筋_1	<u>0.8 (0.10)</u>	0.5 (0.06)	1.7 (0.43)	1.5 (0.21)
背側骨間筋_2	<u>0.5 (0.13)</u>	0.3 (0.05)	1.3 (0.30)	1.1 (0.17)
背側骨間筋_3	0.3 (0.02)	0.2 (0.03)	0.7 (0.10)	0.8 (0.20)
背側骨間筋_4	<u>0.3 (0.01)</u>	0.2 (0.04)	0.9 (0.06)	0.8 (0.21)
掌側骨間筋_1	0.2 (0.06)	0.2 (0.10)	0.5 (0.08)	0.5 (0.26)
掌側骨間筋_2	0.2 (0.09)	0.2 (0.04)	0.4 (0.13)	0.4 (0.12)
掌側骨間筋_3	0.2 (0.06)	0.1 (0.02)	0.4 (0.06)	0.4 (0.13)
subtotal	<u>2.4 (0.39)</u>	1.7 (0.23)	5.9 (0.83)	5.5 (1.14)
虫様筋群				
虫様筋_1	0.1 (0.02)	0.1 (0.01)	0.1 (0.02)	0.1 (0.01)
虫様筋_2	<u>0.1 (0.03)</u>	0.1 (0.01)	<u>0.1 (0.03)</u>	0.1 (0.01)
虫様筋_3	0.1 (0.02)	0.1 (0.03)	0.07 (0.03)	0.04 (0.02)
虫様筋_4	0.05 (0.02)	0.04 (0.01)	<u>0.04 (0.01)</u>	0.02 (0.01)
subtotal	0.3 (0.09)	0.2 (0.04)	0.3 (0.09)	0.2 (0.03)

標準偏差 (SD) はカッコ内 () に示す。下線は有意に大きかった値を示す (P < 0.05)。PCSA = 生理学的断面積 (Physiological Cross-Sectional Area)

Figure 1 大型類人猿と類人猿以外の霊長類の肩甲骨と上腕骨の位置関係
の違い①



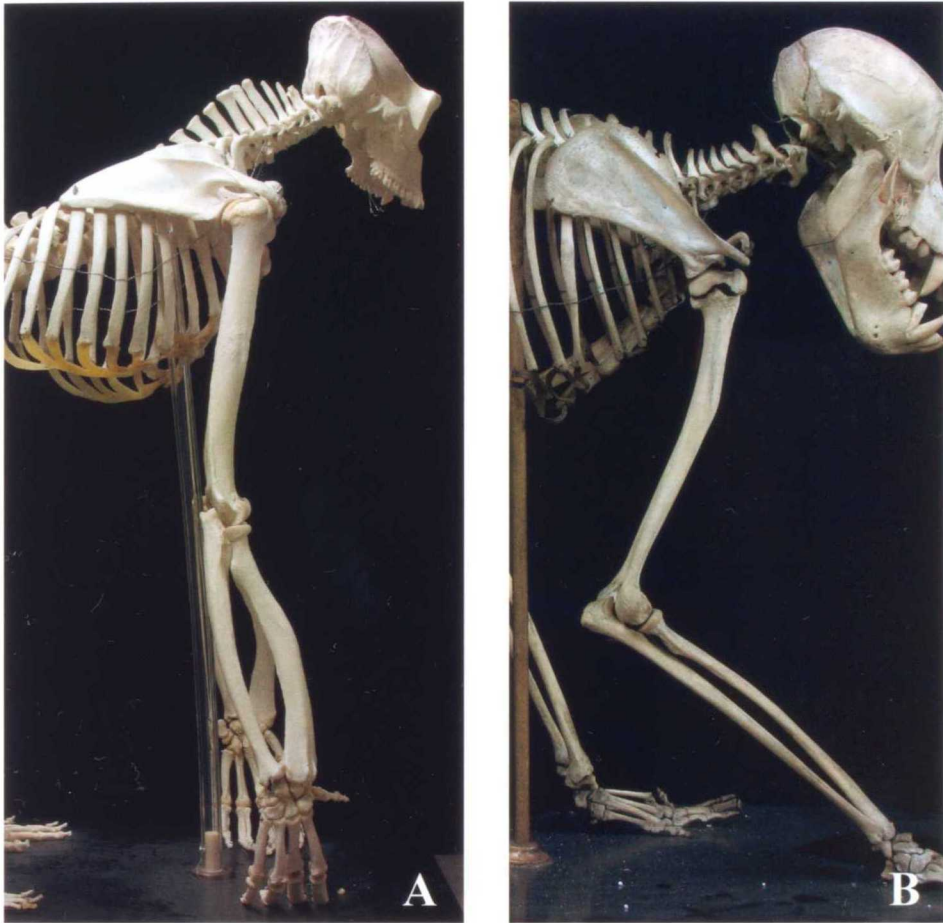
A (ゴリラ、下顎骨なし)、B (マントヒヒ、頭骨なし)

(国立科学博物館収蔵標本)

大型類人猿の肩甲骨は胸郭の背側に位置し、肩関節が側方を向いているのに対し、類人猿以外の霊長類の肩甲骨は一般的に胸郭の側面に位置し、肩関節が下方を向いている。また、チンパンジーやゴリラなどのアフリカ類人猿は、肘関節の回転軸に対して、上腕骨頭が内側を向いており、肘関節の回転軸が体軸と垂直になる (Fig. 5 も参照のこと)。

←→ : 肩甲骨の向き ←-→ : 上腕骨の向き ← (yellow) : 肩関節の向き
 → : 上腕骨骨頭の向き : 肘関節の回転軸

Figure 2 大型類人猿と類人猿以外の霊長類の肩甲骨と上腕骨の位置関係
の違い②

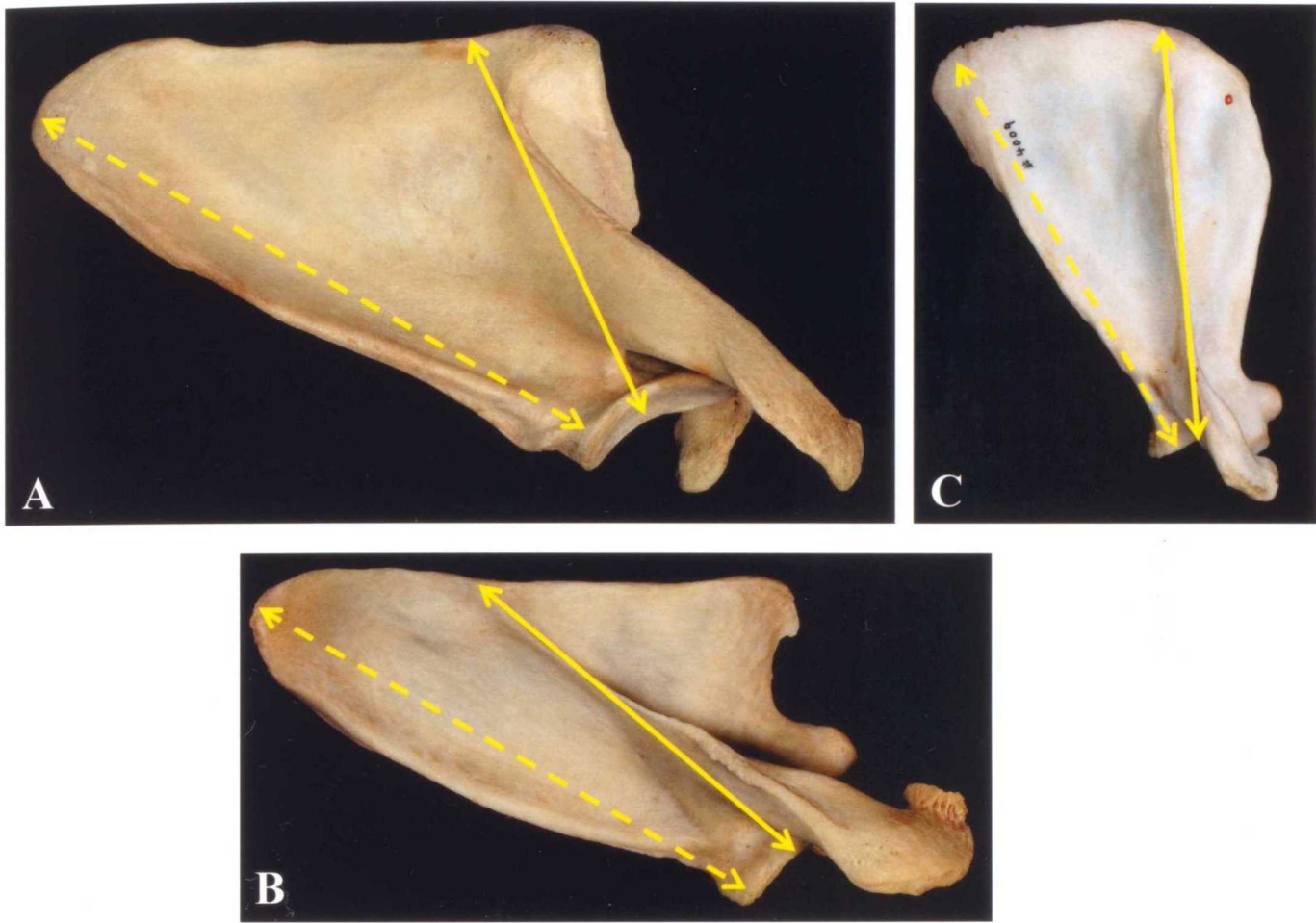


A (ゴリラ、下顎骨なし)、B (マントヒヒ)

(国立科学博物館収蔵標本)

大型類人猿の肩甲骨は胸郭の背側に位置し、類人猿以外の霊長類の肩甲骨は一般的に胸郭の側面に位置する。

Figure 3 大型類人猿と地上性四足歩行型霊長類の肩甲骨外側縁の長さの違い



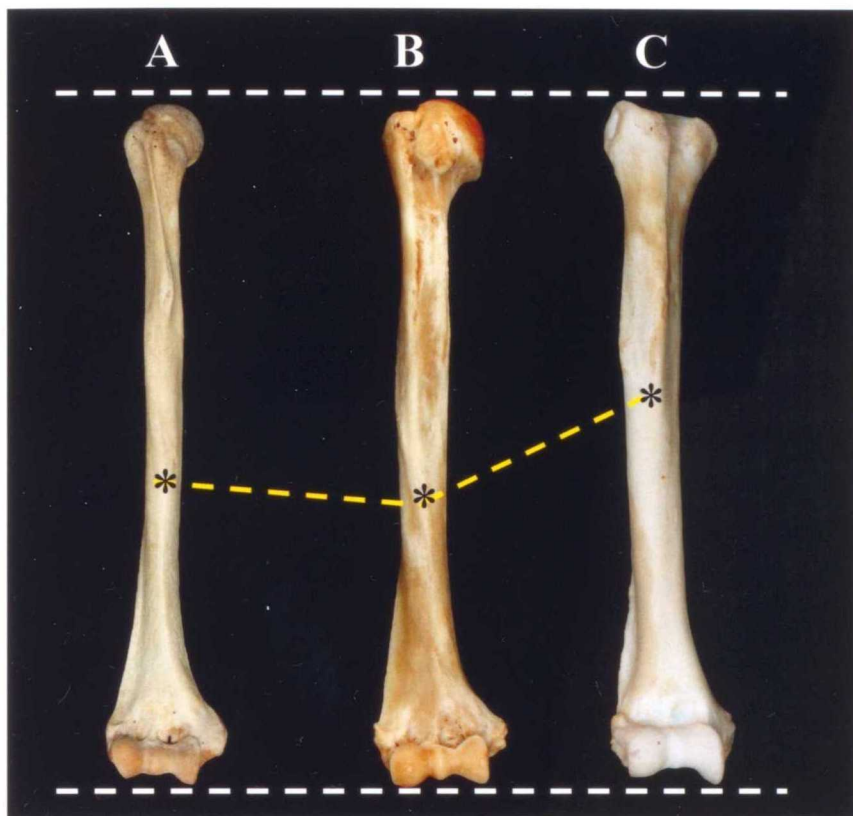
右肩甲骨外側面：A（オランウータン）、
B（チンパンジー、国立科学博物館収蔵標本）、
C（ニホンザル、京都大学霊長類研究所収蔵標本）
肩甲骨の高さを同じ寸法で示す

一般的に大型類人猿は、類人猿以外の霊長類に比べて、相対的に長い外側縁をもつ。また、オランウータンの肩甲骨は、チンパンジーと比較して大きな棘下窩をもち、肩甲骨棘は肩甲骨の脊椎縁と比較的垂直に交差する。

←→：肩甲骨の高さ

←-→：肩甲骨外側縁

Figure 4 大型類人猿と類人猿以外の霊長類の三角筋粗面（上腕骨）の位置の違い

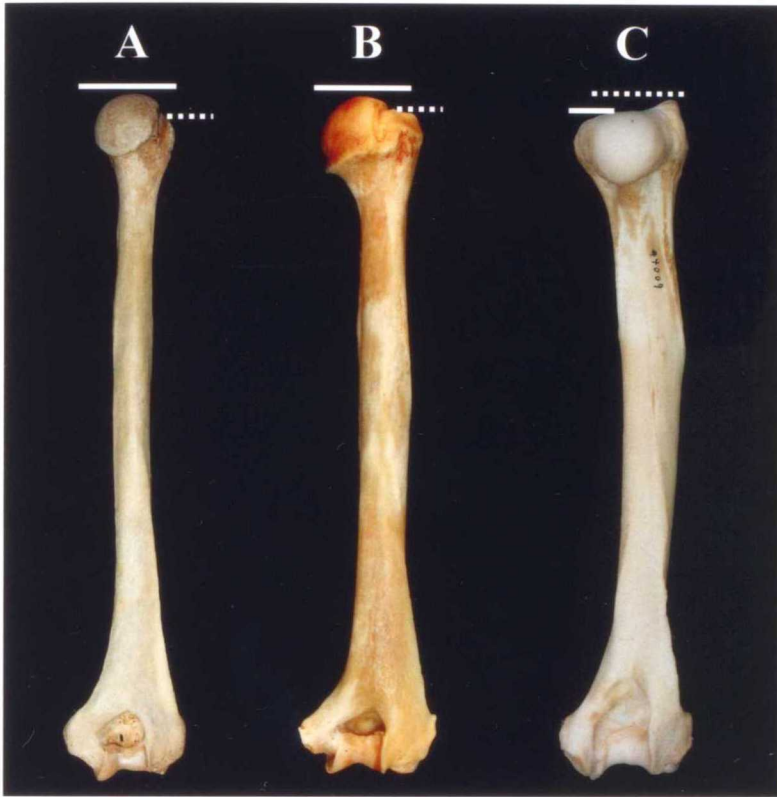


右上腕骨前面：A（オランウータン）、
B（チンパンジー、国立科学博物館収蔵標本）、
C（ニホンザル、京都大学霊長類研究所収蔵標本）
上腕骨長を同じ寸法で示す

大型類人猿の上腕骨三角筋粗面は、一般的に類人猿以外の霊長類よりも遠位にまで伸びており、三角筋のテコ比が増大している。

*：三角筋粗面遠位端

Figure 5 大型類人猿と地上性四足歩行型霊長類の大結節（上腕骨）の位置と骨頭の向きの違い



右上腕骨後面：A（オランウータン）、
B（チンパンジー、国立科学博物館収蔵標本）、
C（ニホンザル、京都大学霊長類研究所収蔵標本）

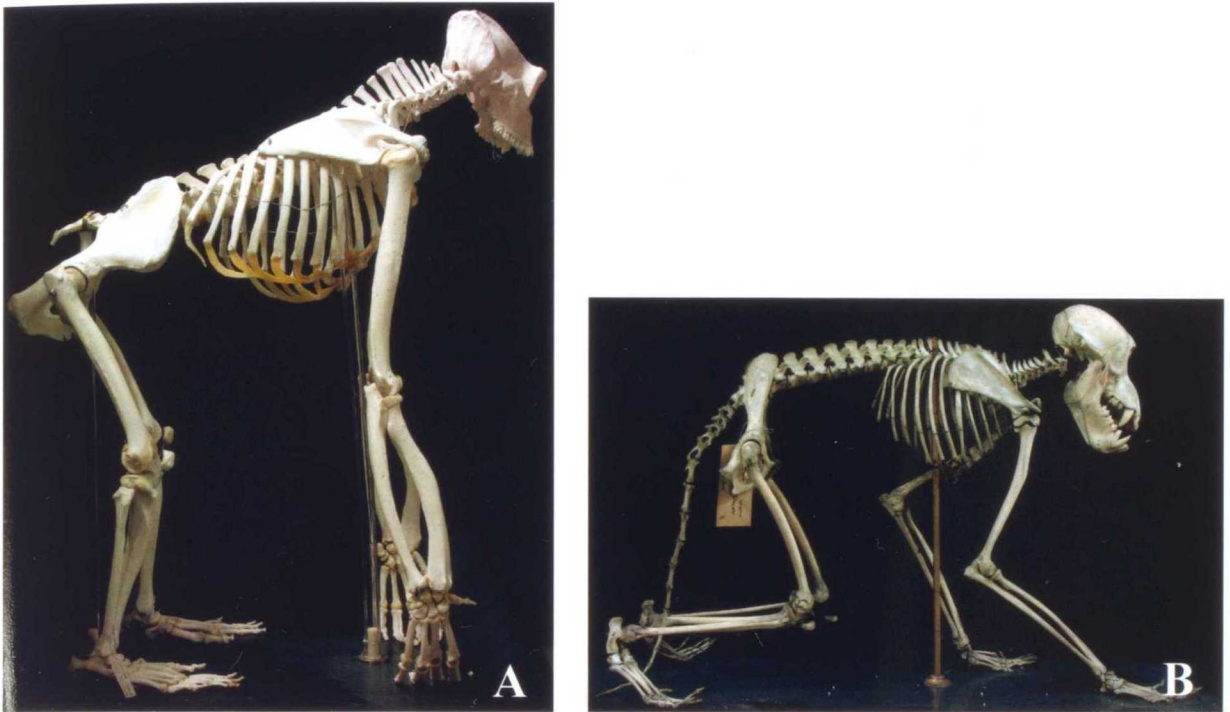
上腕骨長を同じ寸法で示す

大型類人猿の上腕骨の大結節と小結節は上腕骨頭よりも下方に位置しているのに対し、地上性四足歩行型の霊長類（ニホンザルなどの旧世界ザル・オナガザル科の霊長類）のものは上腕骨頭よりも上方に伸びる。また、チンパンジーの上腕骨頭は、肘関節の回転軸に対して内側（写真では左）を向くのに対し、オランウータンの上腕骨頭は比較的后方（写真では手前）を向く（Fig. 1も参照のこと）。

—————：上腕骨頭の近位端

……………：上腕骨大結節の近位端

Figure 6 類人猿と地上性四足歩行型霊長類の四肢のプロポーシヨンの違い

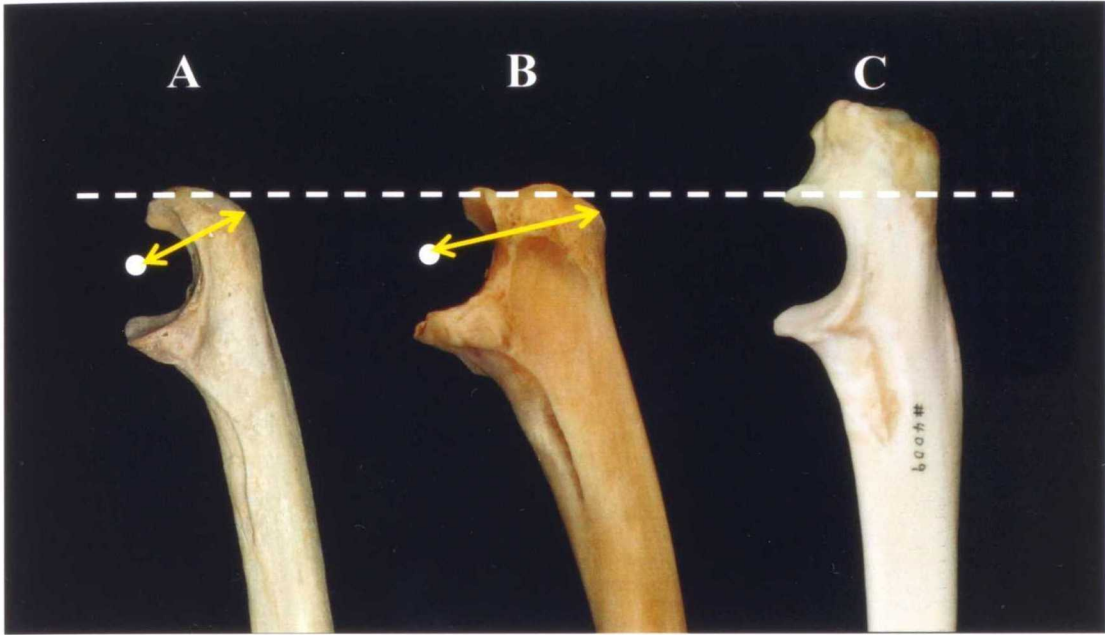


A (ゴリラ ; 下顎骨なし)、B (マントヒヒ)

(国立科学博物館収蔵標本)

四肢のプロポーシヨンの指標となる肢間係数 (intermembral index ; 後肢長 [大腿骨+脛骨] に対する前肢長 [上腕骨+橈骨] の百分率) に注目すると、大型類人猿は 100 を超え後肢よりも長い前肢をもつが、地上性四足歩行型の霊長類は 100 未満であり前肢と後肢の長さにはあまり差がない。

Figure 7 類人猿と地上性四足歩行型霊長類の肘頭（尺骨）の違い



右尺骨内面：A（オランウータン）、
B（チンパンジー、国立科学博物館収蔵標本）、
C（ニホンザル、京都大学霊長類研究所収蔵標本）
滑車切痕を同じ寸法で示す

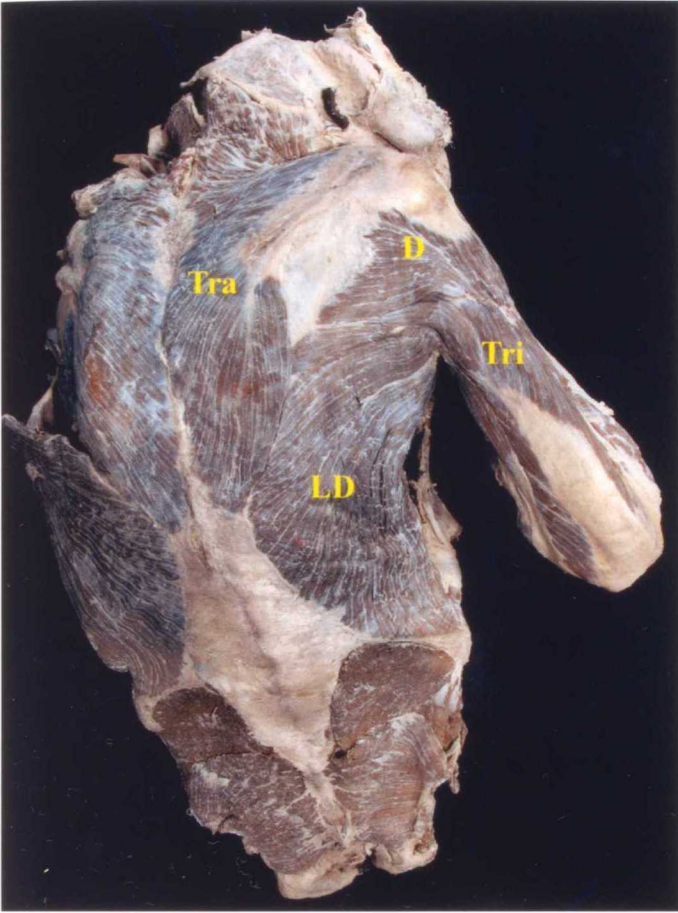
類人猿の肘頭は、地上性四足歩行型霊長類よりも短い。また、肘関節の回転中心から肘頭までの距離は、オランウータンよりもチンパンジーの方が長い。

-----：滑車切痕の近位端

←→：肘関節の回転中心から肘頭までの距離

●：肘関節の回転中心

Figure 8 オランウータンの前肢帯筋



オランウータン (Orang 1) の背部

D:三角筋

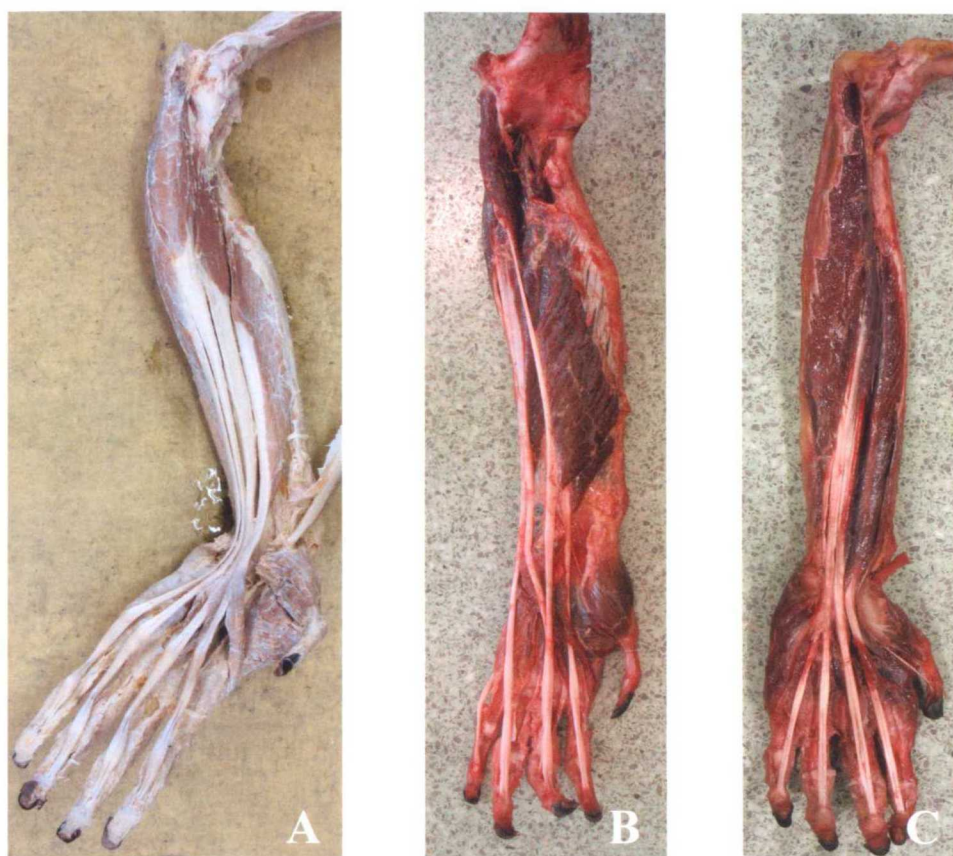
LD:広背筋

Tra:僧帽筋

Tri:上腕三頭筋

大型類人猿の肩関節の筋系においては、腕を挙上させる僧帽筋、前鋸筋、三角筋や、肩関節を後引させる広背筋、大円筋がよく発達している

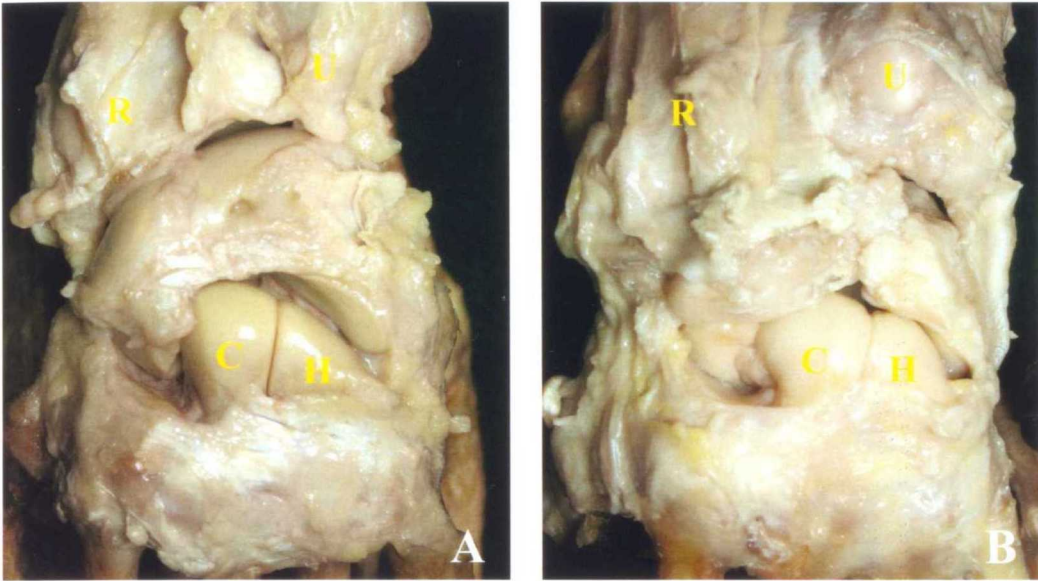
Figure 9 大型類人猿の深指屈筋



左前腕前面 : A (オランウータン、Orang 2)、
B (チンパンジー、Chimp 1)、C (ゴリラ)

大型類人猿の浅指屈筋や深指屈筋の筋腹は、各指に向かう腱ごとに分離が容易である。

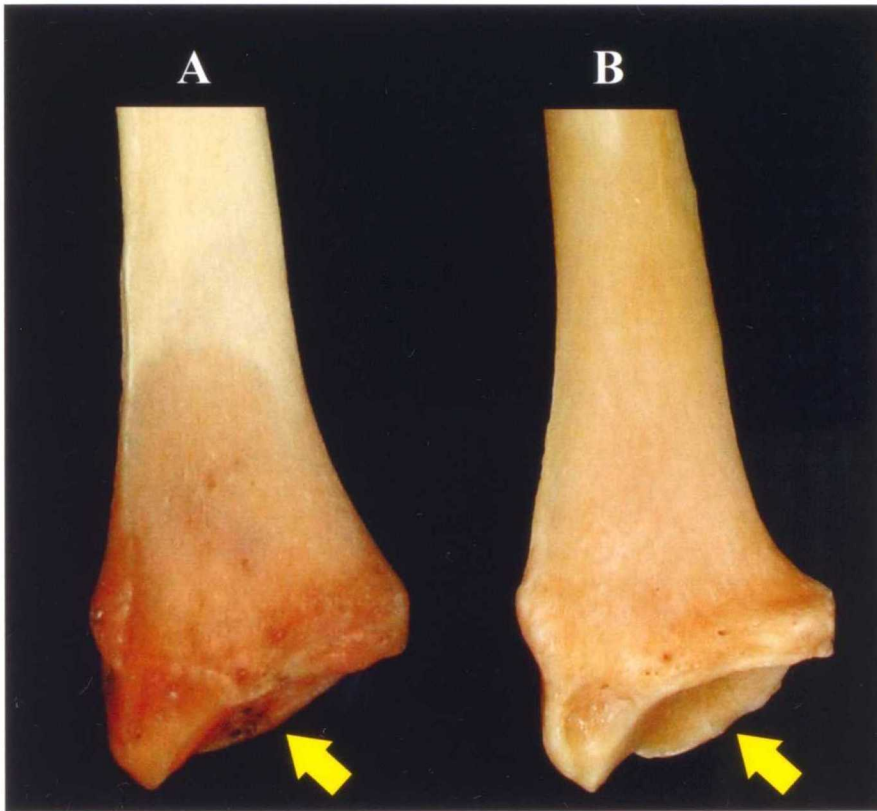
Figure 10 オランウータンとチンパンジーの中央手根関節



左手根骨背側面：A（オランウータン、Orang 3）、B（チンパンジー）

オランウータンの有鉤骨（H）と有頭骨（C）は近位に丸く突出しており、近位手根骨列と球状関節に近い状態で連結するが、チンパンジーの中央手根関節は鞍状関節に類似した形態を示す。C：有頭骨、H：有鉤骨、R：橈骨、U：尺骨

Figure 11 オランウータンとチンパンジーの橈骨遠位端

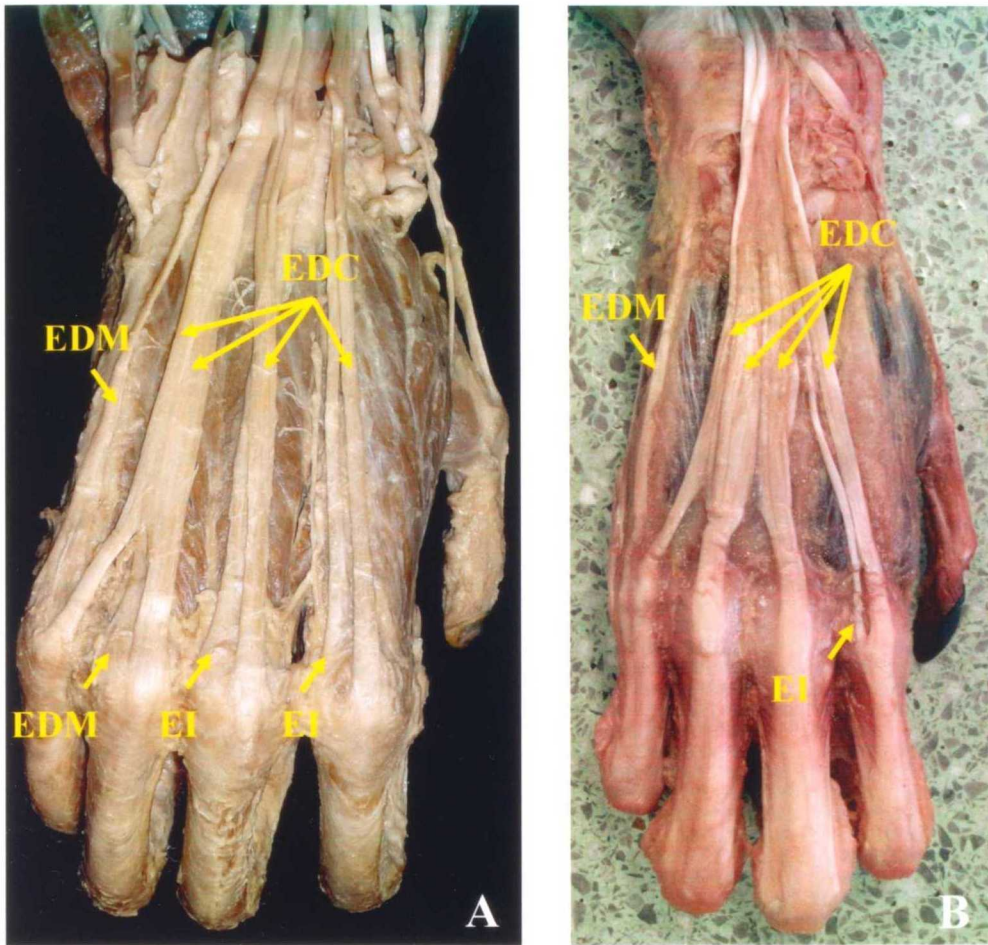


左橈骨遠位端後面：A（オランウータン）、
B（チンパンジー、国立科学博物館収蔵標本）

チンパンジーの橈骨遠位端の背側縁は、オランウータンよりも突出している。

←：橈骨遠位端の背側縁の突出

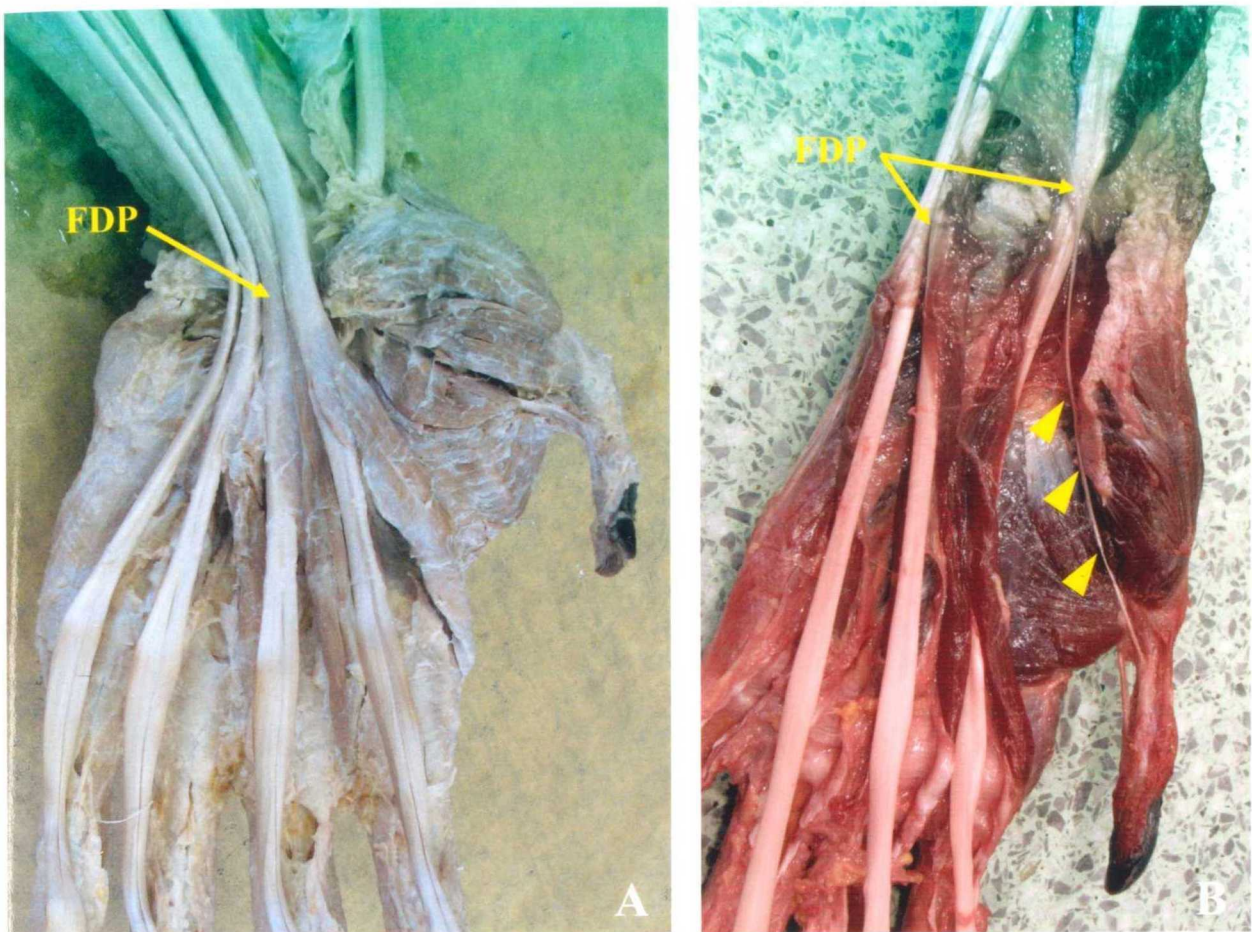
Figure 12 オランウータンとチンパンジーの示指伸筋と小指伸筋



右手背面：A（オランウータン）、B（チンパンジー、Chimp 1）

オランウータンの示指伸筋（EI）と小指伸筋（EDM）は、それぞれ第二指と第三指、第四指と第五指に腱を送る。一方、チンパンジーの示指伸筋と小指伸筋は、それぞれ第二指と第五指に腱を送る。EI：示指伸筋、EDM：小指伸筋、EDC：総指伸筋

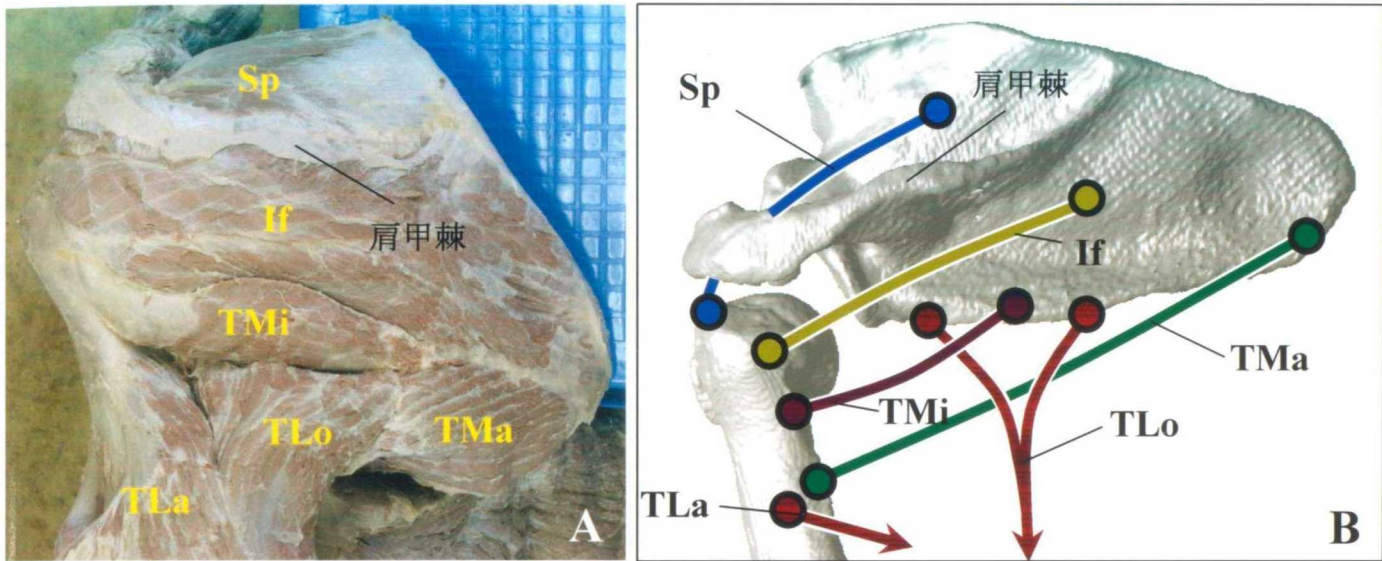
Figure 13 オランウータンとチンパンジーの深指屈筋の母指への腱



左手掌側面：A（オランウータン、Orang 2）、B（チンパンジー、Chimp 1）

一般的に、オランウータンでは深指屈筋の母指への腱が消失傾向にあり、チンパンジーでは腱が細く退行傾向が強いものの、深指屈筋の母指への腱が残存傾向であると考えられている。矢頭：深指屈筋の母指への腱、FDP：深指屈筋

Figure 14 オランウータンの肩部の左外側面



A : オランウータン (Orang 2) の肩部の左外側面 (三角筋は除く)

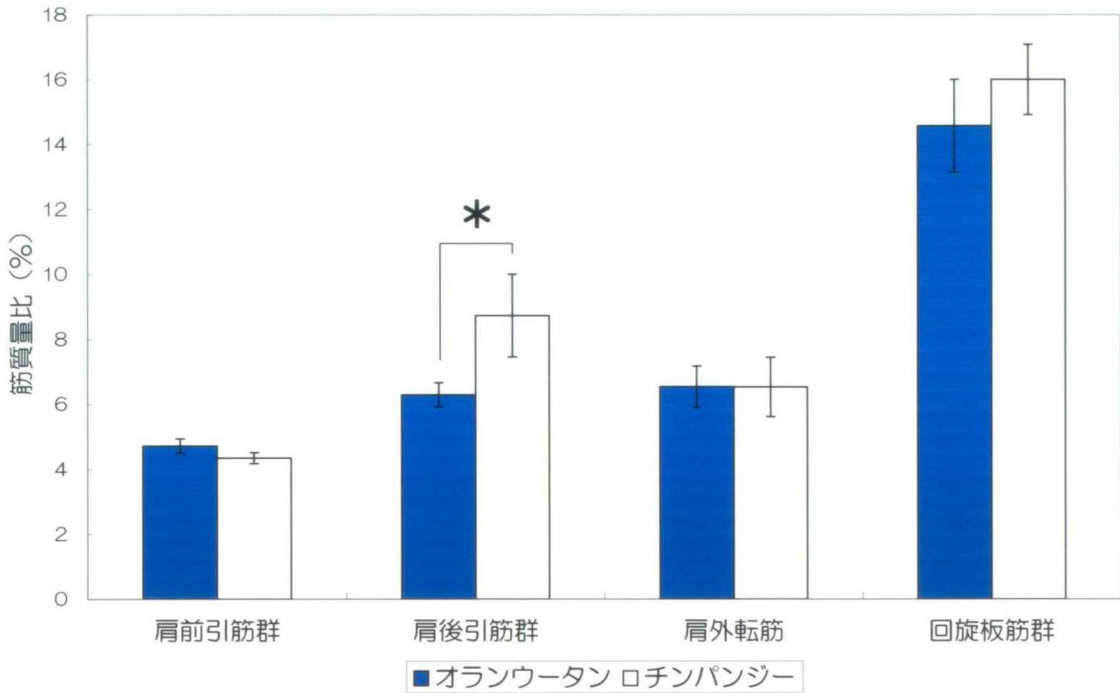
B : 大型類人猿の肩部の左外側面の筋の配置図

Sp : 棘上筋、If : 棘下筋、TMa : 大円筋、TMI : 小円筋、TLo : 上腕三頭筋長頭、

TLa : 上腕三頭筋外側頭

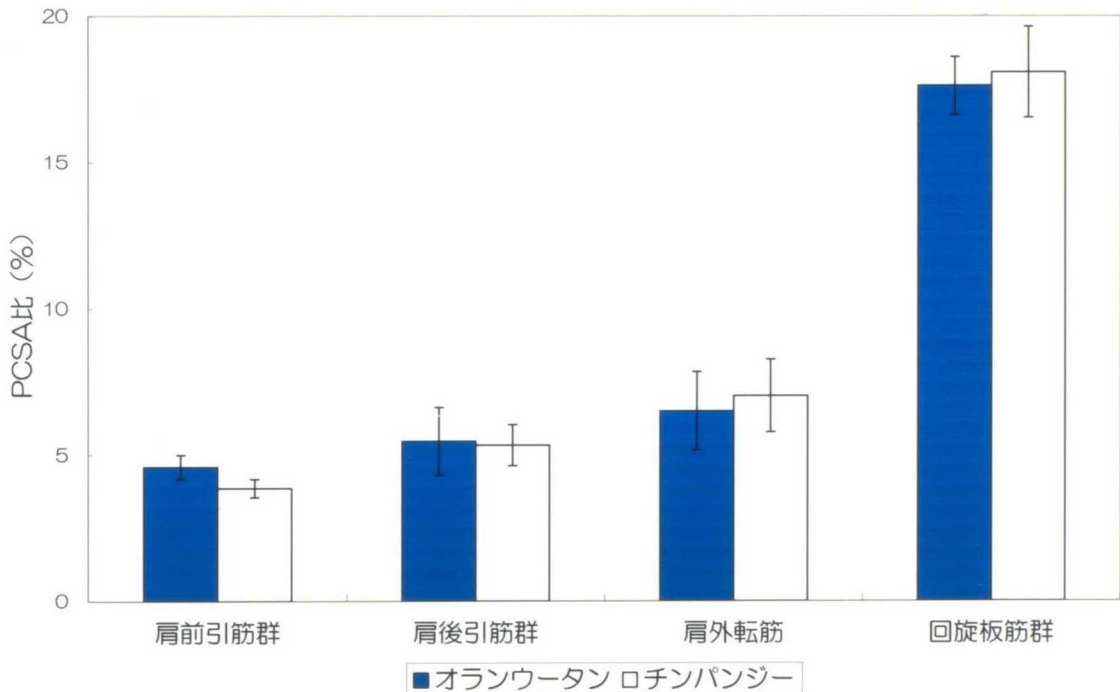
肩部の筋	起始部	終止部	主な機能
大円筋	肩甲骨下角	上腕骨小結節稜	肩関節の後引
小円筋	肩甲骨外側縁	上腕骨大結節下面	肩関節の後引
三角筋鎖骨部	鎖骨	三角筋粗面	肩関節の前引
三角筋肩峰部	肩甲骨肩峰部	三角筋粗面	肩関節の外転
三角筋棘部	肩甲骨棘部	三角筋粗面	肩関節の後引
棘上筋	棘上窩	上腕骨大結節	肩関節の固定
棘下筋	棘下窩	上腕骨大結節	肩関節の固定
肩甲下筋	肩甲下窩	上腕骨小結節	肩関節の固定

Figure 15 オランウータンとチンパンジーの肩部の各筋群の筋質量比



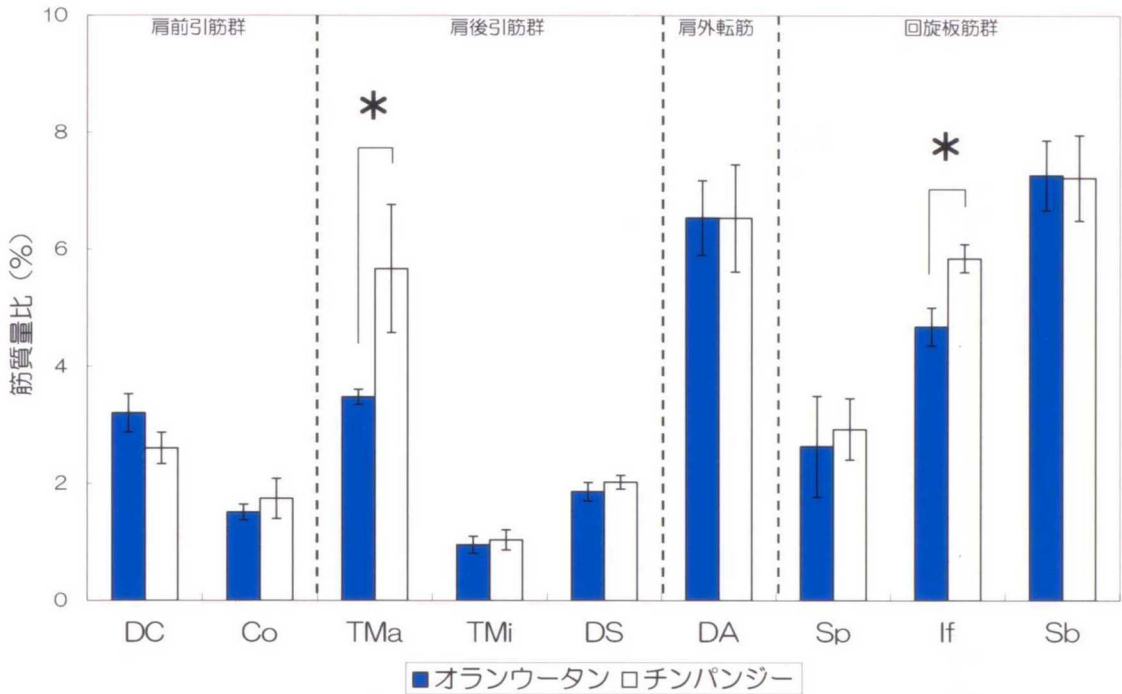
オランウータンとチンパンジーの肩後引筋群で有意差が認められた。筋群名：肩前引筋群（三角筋鎖骨部、烏口腕筋）、肩後引筋群（大円筋、小円筋、三角筋棘部）、肩外転筋（三角筋肩峰部）、回旋板筋群（棘上筋、棘下筋、肩甲下筋）。*($P < 0.05$)

Figure 16 オランウータンとチンパンジーの肩部の各筋群の PCSA 比



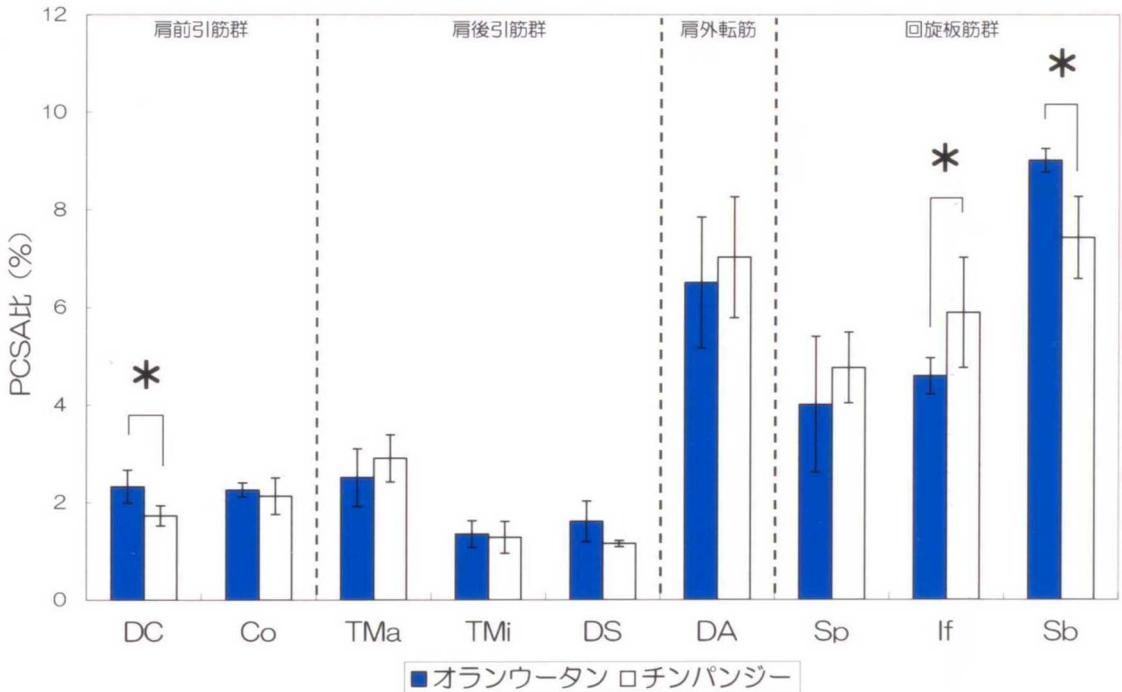
オランウータンとチンパンジーの肩部の各筋群において、有意な差は認められなかった。筋群名：肩前引筋群（三角筋鎖骨部、烏口腕筋）、肩後引筋群（大円筋、小円筋、三角筋棘部）、肩外転筋（三角筋肩峰部）、回旋板筋群（棘上筋、棘下筋、肩甲下筋）。

Figure 17 オランウータンとチンパンジーの肩部の各筋の筋質量比



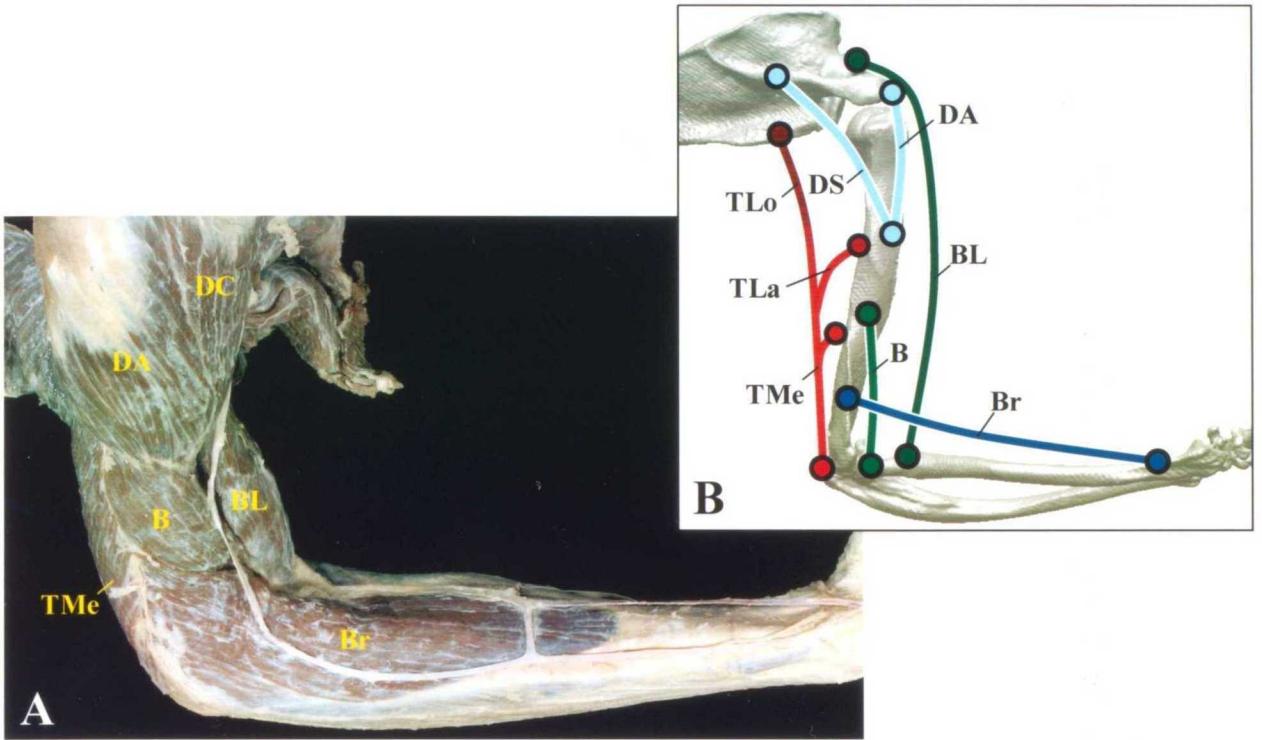
オランウータンとチンパンジーの大円筋 (TMa) と棘下筋 (If) に有意差が認められた。筋名：DC (三角筋鎖骨部)、Co (烏口腕筋)、TMa (大円筋)、TMi (小円筋)、DS (三角筋棘部)、DA (三角筋肩峰部)、Sp (棘上筋)、If (棘下筋)、Sb (肩甲下筋)。*($P < 0.05$)

Figure 18 オランウータンとチンパンジーの肩部の各筋の PCSA 比



オランウータンとチンパンジーの三角筋鎖骨部 (DC) と棘下筋 (If)、肩甲下筋 (Sb) に有意な差が認められた。筋名：DC (三角筋鎖骨部)、Co (烏口腕筋)、TMa (大円筋)、TMi (小円筋)、DS (三角筋棘部)、DA (三角筋肩峰部)、Sp (棘上筋)、If (棘下筋)、Sb (肩甲下筋)。*($P < 0.05$)

Figure 19 オランウータンの上腕部と前腕部の右外側面



A : オランウータン (Orang 1) の上腕部と前腕部の右外側面

B : 大型類人猿の上腕部と前腕部の右外側面の筋の配置図

DC : 三角筋鎖骨部、DA : 三角筋肩峰部、DS : 三角筋棘部、BL : 上腕二頭筋長頭、

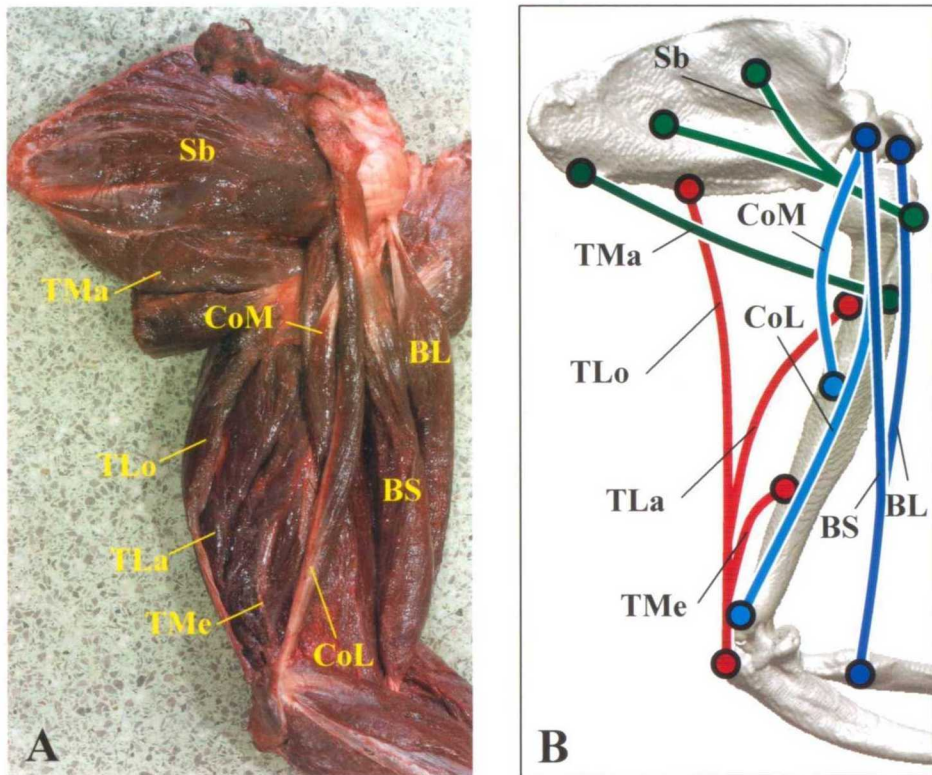
B : 上腕筋、TLo : 上腕三頭筋長頭、TLa : 上腕三頭筋外側頭、TMe : 上腕三頭筋内側頭、

Br : 腕橈骨筋

上腕部の筋	起始部	終止部	主な機能
上腕二頭筋長頭	肩甲骨関節上結節	橈骨粗面	肘関節の屈曲、肩関節の前引
上腕二頭筋短頭	肩甲骨烏口突起	橈骨粗面	肘関節の屈曲、肩関節の前引
烏口腕筋*(中)	肩甲骨烏口突起	上腕骨骨幹	肩関節の前引
上腕筋	上腕骨前面の近位部	尺骨粗面	肘関節の屈曲
背滑車上筋	広背筋の終始腱	尺骨肘頭突起	肘関節の伸展
上腕三頭筋長頭	肩甲骨外側縁	尺骨肘頭突起	肘関節の伸展、肩関節の後引
上腕三頭筋外側頭	上腕骨後面	尺骨肘頭突起	肘関節の伸展
上腕三頭筋内側頭	上腕骨後面	尺骨肘頭突起	肘関節の伸展
肘筋	上腕骨外側上顆の後面	尺骨後面の近位部	肘関節の伸展

*チンパンジー1 個体 (Chimp 3) には中烏口腕筋だけでなく、肩甲骨烏口突起から起こり、上腕骨内側上顆に停止する長烏口腕筋が存在していた (Fig. 20)。

Figure 20 チンパンジーの肩部と上腕部の左内側面



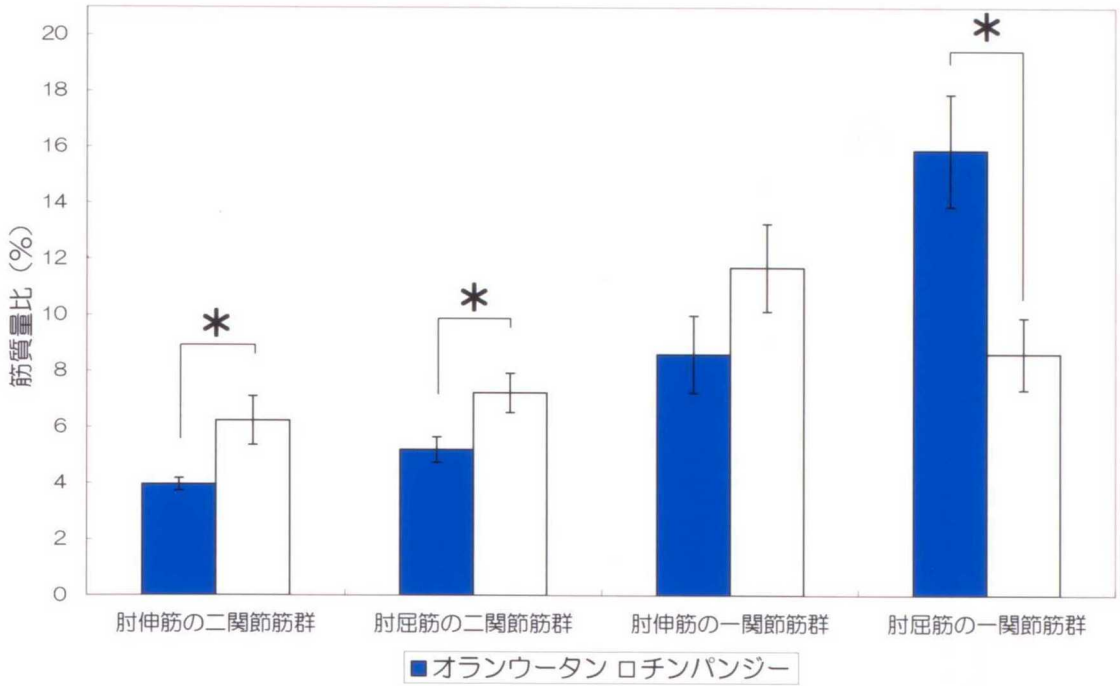
A : チンパンジー (Chimp 3) の肩部と上腕部の左内側面

B : 大型類人猿の肩部と上腕部の左内側面の筋の配置図

Sb : 肩甲下筋、TMa : 大円筋、CoM : 中烏口腕筋*、CoL : 長烏口腕筋、
 TLo : 上腕三頭筋長頭、TLa : 上腕三頭筋外側頭、TMe : 上腕三頭筋内側頭、
 BL : 上腕二頭筋長頭、BS : 上腕二頭筋短頭

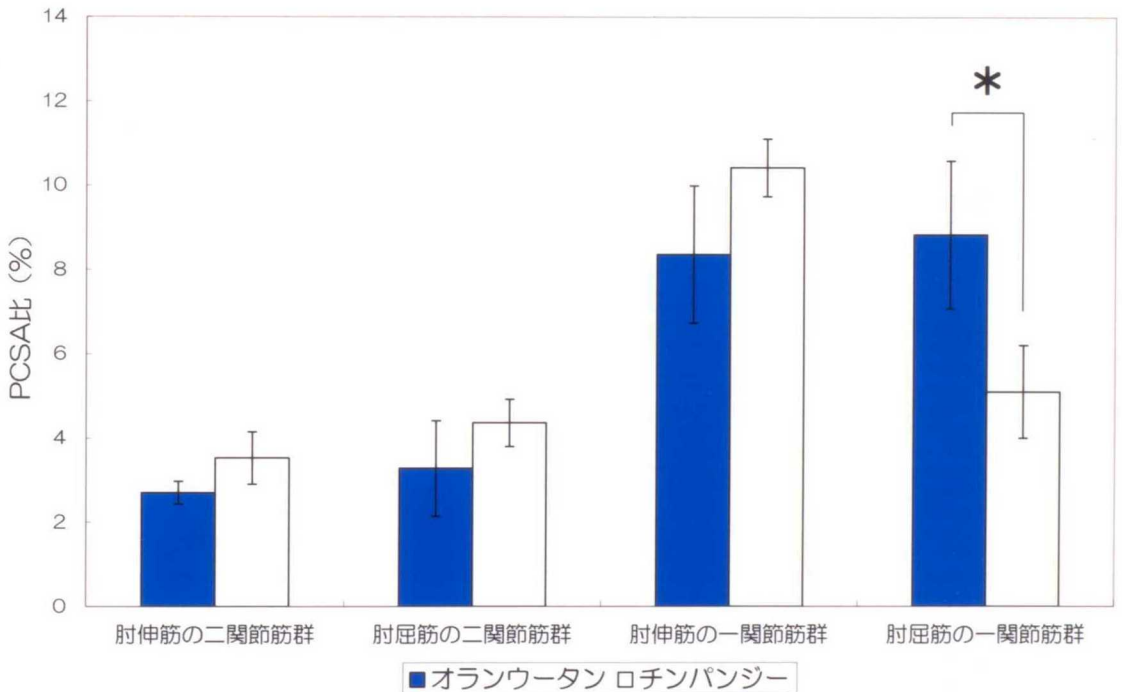
*チンパンジー1 個体 (Chimp 3) には中烏口腕筋だけでなく、肩甲骨烏口突起から起こり、上腕骨内側上顆に停止する長烏口腕筋が存在していた (Fig. 20)。

Figure 21 オランウータンとチンパンジーの上腕部の各筋群の筋質量比



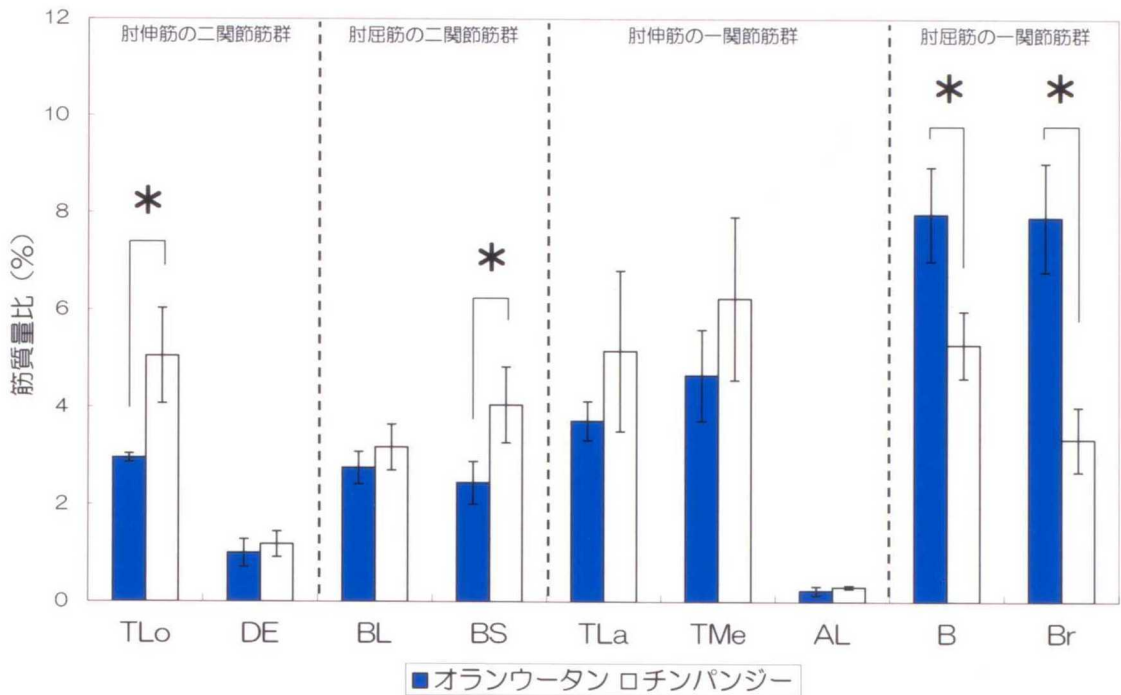
オランウータンとチンパンジーの肘伸筋の二関節筋群、肘屈筋の二関節筋群、肘屈筋の一関節筋群に有意差が認められた。筋群名：肘伸筋の二関節筋群（上腕三頭筋長頭、背滑車上筋）、肘屈筋の二関節筋群（上腕二頭筋長頭・短頭）、肘伸筋の一関節筋群（上腕三頭筋外側頭・内側頭、肘筋）、肘屈筋の一関節筋群（上腕筋、腕橈骨筋）。* (P < 0.05)

Figure 22 オランウータンとチンパンジーの上腕骨の各筋群の PCSA 比



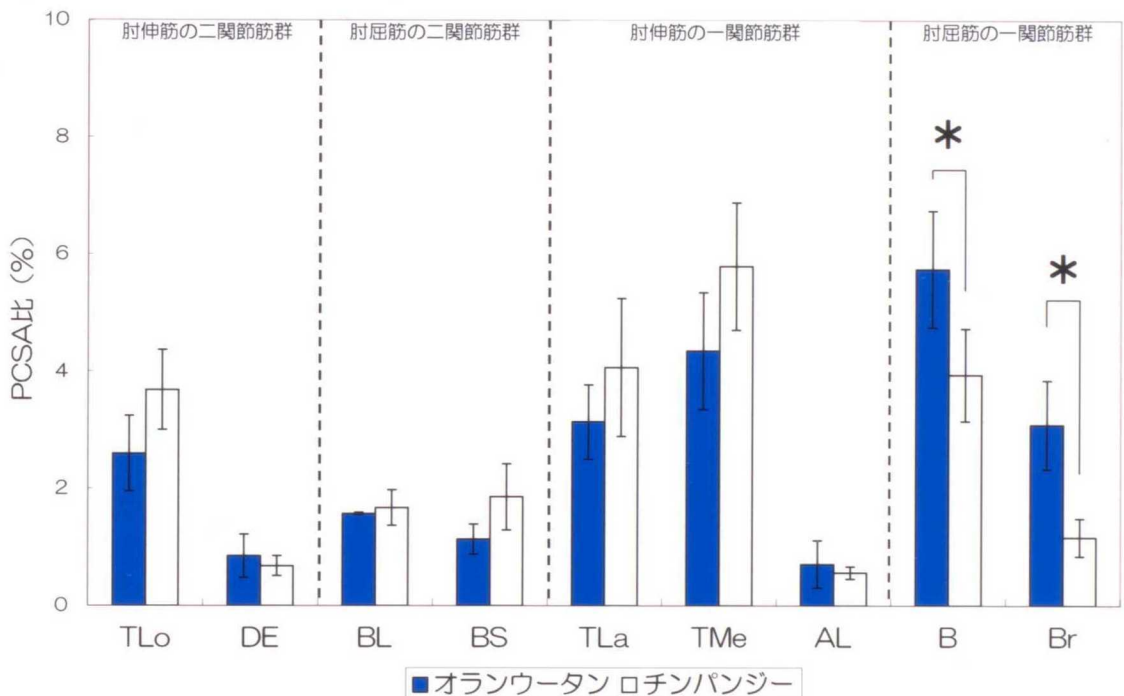
オランウータンとチンパンジーの肘屈筋の一関節筋群に有意差が認められた。筋群名：肘伸筋の二関節筋群（上腕三頭筋長頭、背滑車上筋）、肘屈筋の二関節筋群（上腕二頭筋長頭・短頭）、肘伸筋の一関節筋群（上腕三頭筋外側頭・内側頭、肘筋）、肘屈筋の一関節筋群（上腕筋、腕橈骨筋）。* (P < 0.05)

Figure 23 オランウータンとチンパンジーの上腕部の各筋の筋質量比



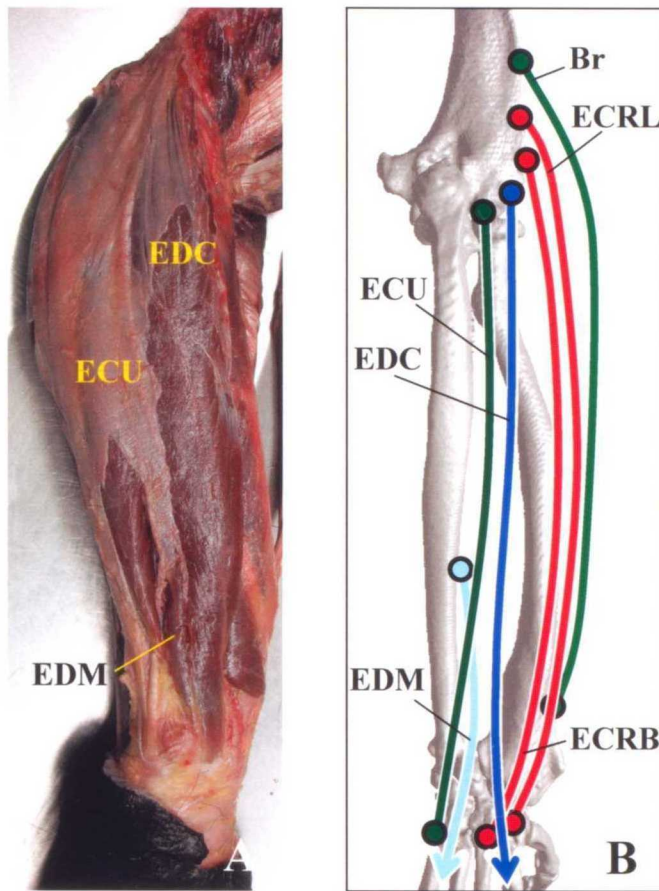
オランウータンとチンパンジーの上腕三頭筋長頭 (TLo)、上腕二頭筋短頭 (BS)、上腕筋 (B)、腕橈骨筋 (Br) に有意差が認められた。筋名：TLo (上腕三頭筋長頭)、DE (背滑車上筋)、BL (上腕二頭筋長頭)、BS (上腕二頭筋短頭)、TLa (上腕三頭筋外側頭)、TMe (上腕三頭筋内側頭)、AL (肘筋)、B (上腕筋)、Br (腕橈骨筋)。*($P < 0.05$)

Figure 24 オランウータンとチンパンジーの上腕部の各筋のPCSA比



オランウータンとチンパンジーの上腕筋 (B)、腕橈骨筋 (Br) に有意差が認められた。筋名：TLo (上腕三頭筋長頭)、DE (背滑車上筋)、BL (上腕二頭筋長頭)、BS (上腕二頭筋短頭)、TLa (上腕三頭筋外側頭)、TMe (上腕三頭筋内側頭)、AL (肘筋)、B (上腕筋)、Br (腕橈骨筋)。*($P < 0.05$)

Figure 25 チンパンジーの前腕部の右伸筋面（浅層）



A: チンパンジー (Chimp 1) の前腕部の右伸筋面

(浅層、腕橈骨筋、長・短橈側手根伸筋は除く)

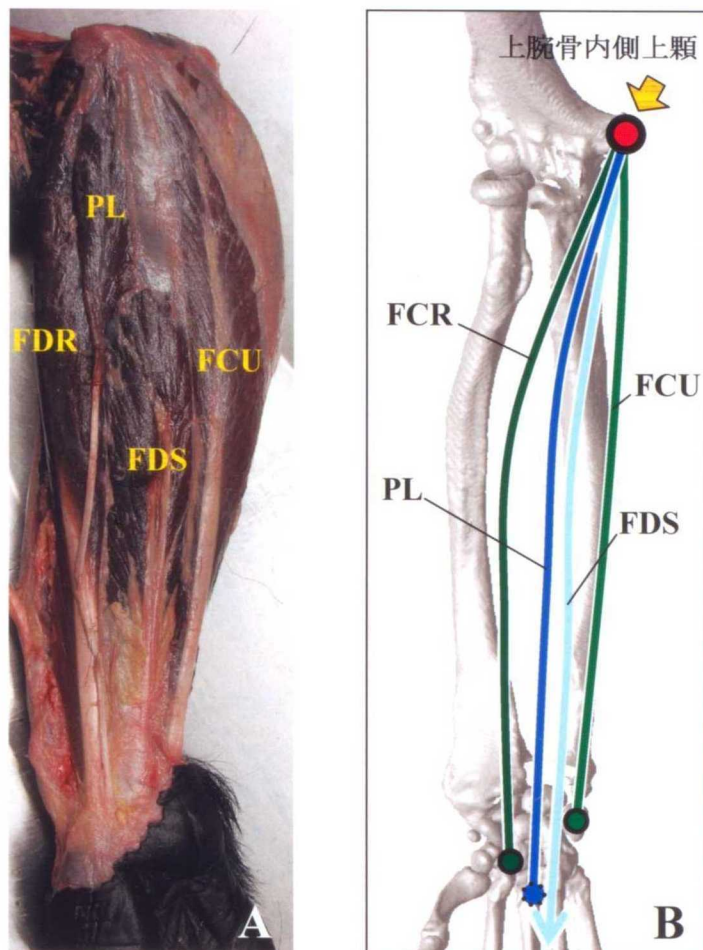
B: 大型類人猿のチンパンジーの前腕部の右伸筋面（浅層）の筋の配置図

Br: 腕橈骨筋、ECRL: 長橈側手根伸筋、ECRB, 短橈側手根伸筋、EDC: 総指伸筋、

EDM: 小指伸筋、ECU: 尺側手根伸筋

前腕伸筋面（浅層）	起始部	終止部	主な機能
腕橈骨筋	上腕骨外側顆上縁	橈骨遠位部	肘関節の屈曲
長橈側手根伸筋	上腕骨外側顆上縁から外側上顆	第二中手骨底背面	手首の背屈、橈屈
短橈側手根伸筋	上腕骨外側上顆	第三中手骨底背面	手首の背屈、橈屈
総指伸筋	上腕骨外側上顆	第二指から第五指の末節骨底背面	指と手首の伸展
小指伸筋	総指伸筋の筋腹	指背腱膜	指と手首の伸展
尺側手根伸筋	上腕骨外側上顆から尺骨後面	第五中手骨底尺側面	手首の背屈、尺屈
前腕伸筋面（深層）	起始部	終止部	主な機能
長母指外転筋	橈骨、尺骨、骨間膜	第一中手骨底と大菱形骨の外側面	母指の外転
長母指伸筋	尺骨後面の中央部	母指末節骨底背面	母指の伸展
示指伸筋	尺骨後面の中央部	指背腱膜	指と手首の伸展
回外筋	外側側副靭帯、尺骨回外筋稜	近位橈骨外側面	前腕の回外

Figure 26 チンパンジーの前腕部の右屈筋面（浅層）



A : チンパンジー (Chimp 1) の前腕部の右屈筋面（浅層）

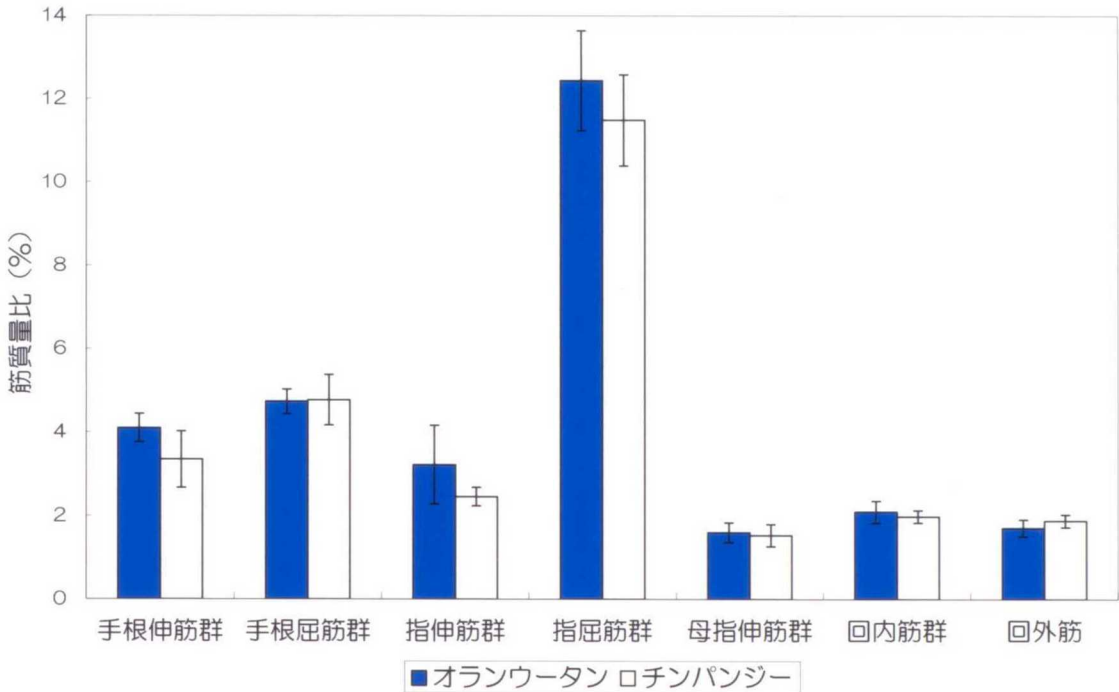
B : 大型類人猿の前腕部の右屈筋面（浅層）の筋の配置図

PL : 長掌筋、FCR : 橈側手根屈筋、FCU : 尺側手根屈筋、FDS 浅指屈筋

前腕屈筋面（浅層）	起始部	終止部	主な機能
橈側手根屈筋	上腕骨内側上顆	第二・第三中手骨底掌側面	手根関節の掌屈、橈屈
長掌筋	上腕骨内側上顆	手掌腱膜	手根関節の掌屈
尺側手根屈筋	上腕骨内側上顆	豆状骨	手根関節の掌屈、尺屈

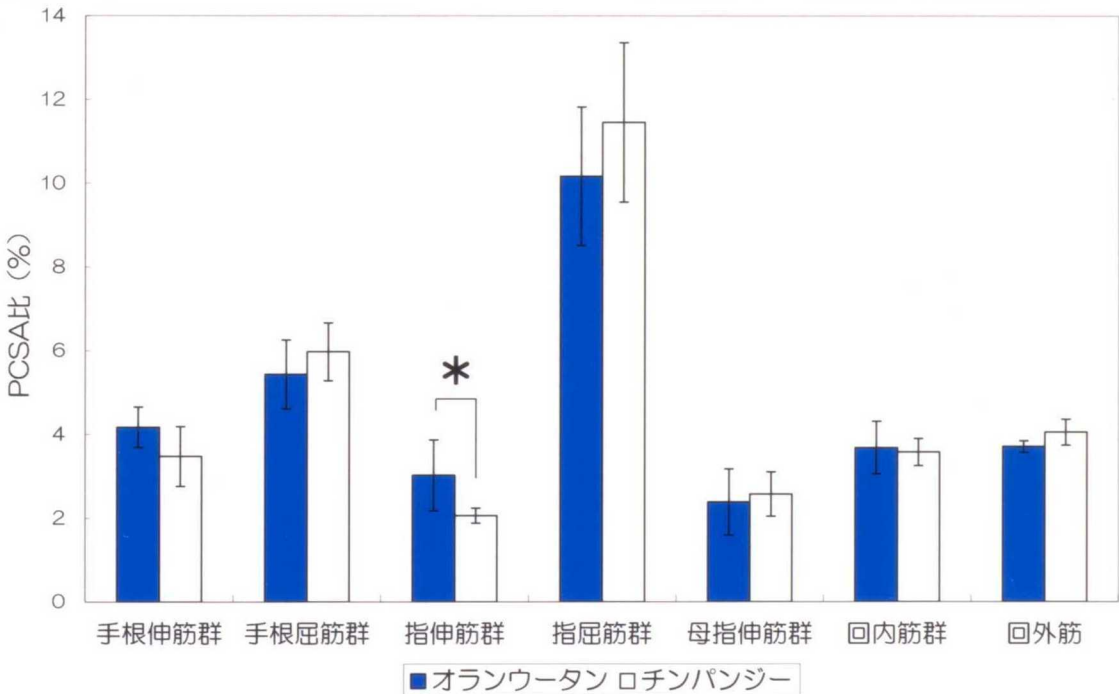
前腕屈筋面（深層）	起始部	終止部	主な機能
円回内筋上腕頭	上腕骨内側上顆	橈骨中央部外側面	前腕の回内と肘関節の屈曲
円回内筋尺骨頭	尺骨粗面内側	橈骨中央部外側面	前腕の回内
浅指屈筋	上腕骨内側上顆	第二指から第五指の中手骨掌側面	指と手首の屈曲
深指屈筋	橈骨、尺骨、骨間膜	第二指から第五指の末節骨底掌側面	指と手首の屈曲
方形回内筋	遠位尺骨前面	遠位橈骨前面	前腕の回内

Figure 27 オランウータンとチンパンジーの前腕部の各筋群の筋質量比



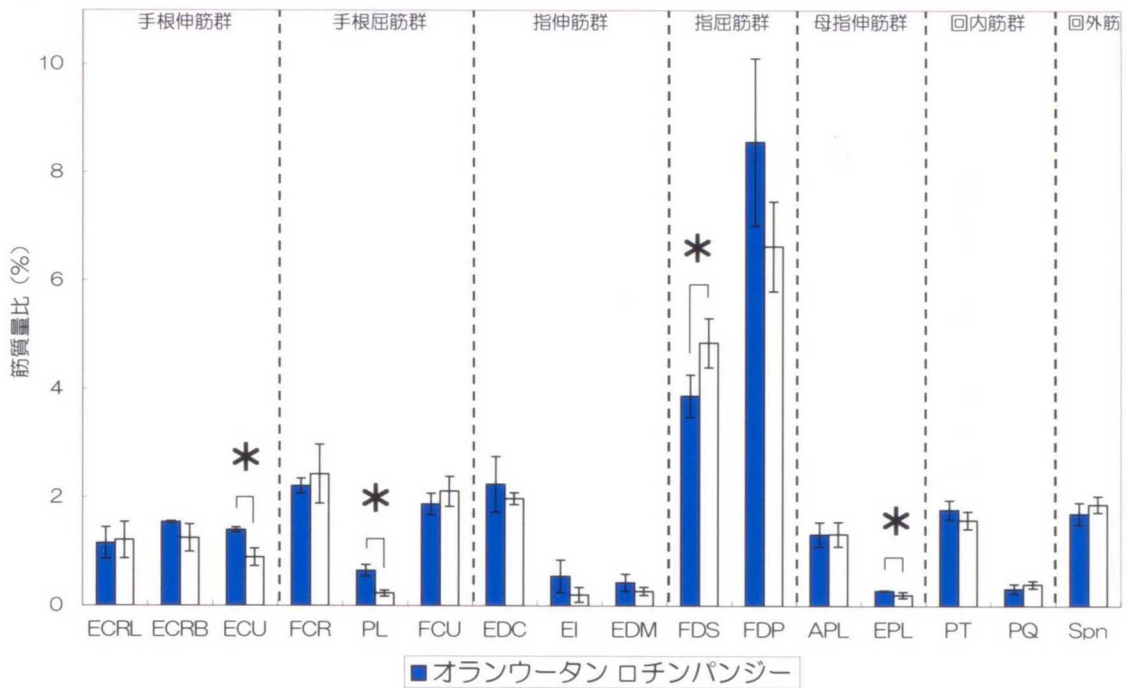
オランウータンとチンパンジーの前腕部の各筋群において、有意差は認められなかった。筋群名：手根伸筋群（長橈側手根伸筋、短橈側手根伸筋、尺側手根伸筋）、手根屈筋群（橈側手根屈筋、長掌筋、尺側手根屈筋）、指伸筋群（総指伸筋、示指伸筋、小指伸筋）、指屈筋群（浅指屈筋、深指屈筋）、母指伸筋（長母指外転筋、長母指伸筋）、回内筋群（円回内筋、方形回内筋）、回外筋。

Figure 28 オランウータンとチンパンジーの前腕部の一各筋群の PCSA 比



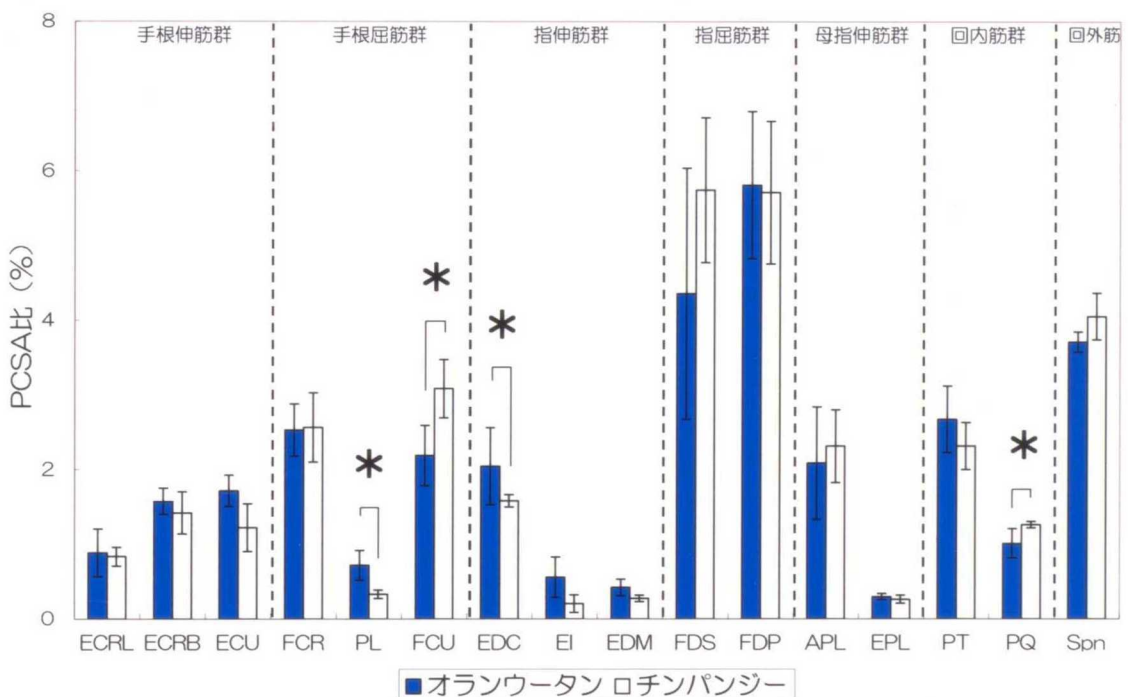
オランウータンとチンパンジーの指伸筋群に有意な差が認められた。筋群名：手根伸筋群（長橈側手根伸筋、短橈側手根伸筋、尺側手根伸筋）、手根屈筋群（橈側手根屈筋、長掌筋、尺側手根屈筋）、指伸筋群（総指伸筋、示指伸筋、小指伸筋）、指屈筋群（浅指屈筋、深指屈筋）、母指伸筋（長母指外転筋、長母指伸筋）、回内筋群（円回内筋、方形回内筋）、回外筋。* ($P < 0.05$)

Figure 29 オランウータンとチンパンジーの前腕部の各筋の筋質量比



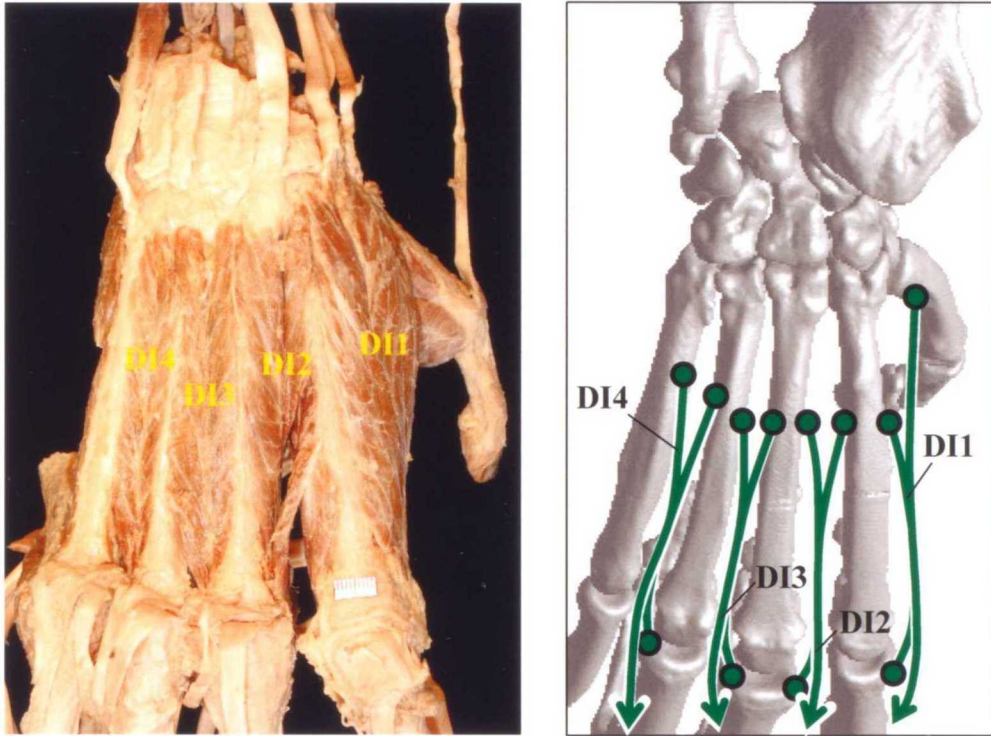
オランウータンとチンパンジーの尺側手根伸筋 (ECU)、長掌筋 (PL)、浅指屈筋 (FDS)、EPL (長母指伸筋) に有意差が認められた。筋名: ECRL (長橈側手根伸筋)、ECRB (短橈側手根伸筋)、ECU (尺側手根伸筋)、FCR (橈側手根屈筋)、PL (長掌筋)、FCU (尺側手根屈筋)、EDC (総指伸筋)、EI (示指伸筋)、EDM (小指伸筋)、FDS (浅指屈筋)、FDP (深指屈筋)、APL (長母指外転筋)、EPL (長母指伸筋)、PT (円回内筋)、PQ (方形回内筋)、Spn (回外筋)。*($P < 0.05$)

Figure 30 オランウータンとチンパンジーの前腕部の各筋の PCSA 比



オランウータンとチンパンジーの長掌筋 (PL)、尺側手根屈筋 (FCU)、総指伸筋 (EDC)、方形回内筋 (PQ) に有意差が認められた。筋名: ECRL (長橈側手根伸筋)、ECRB (短橈側手根伸筋)、ECU (尺側手根伸筋)、FCR (橈側手根屈筋)、PL (長掌筋)、FCU (尺側手根屈筋)、EDC (総指伸筋)、EI (示指伸筋)、EDM (小指伸筋)、FDS (浅指屈筋)、FDP (深指屈筋)、APL (長母指外転筋)、EPL (長母指伸筋)、PT (円回内筋)、PQ (方形回内筋)、Spn (回外筋)。*($P < 0.05$)

Figure 31 オランウータンの手部の右背側面



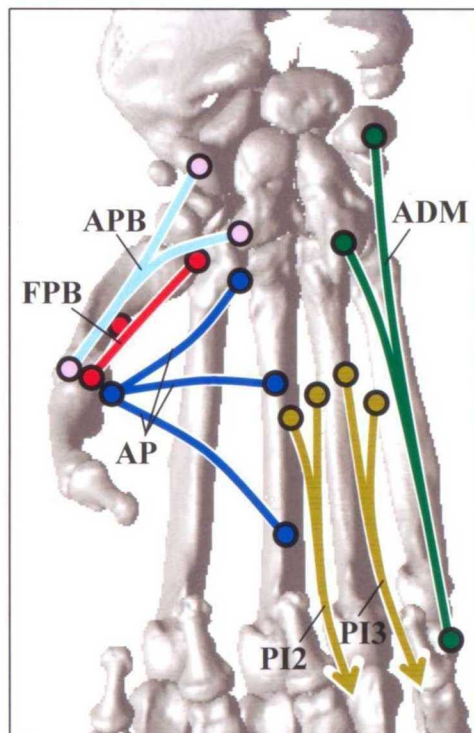
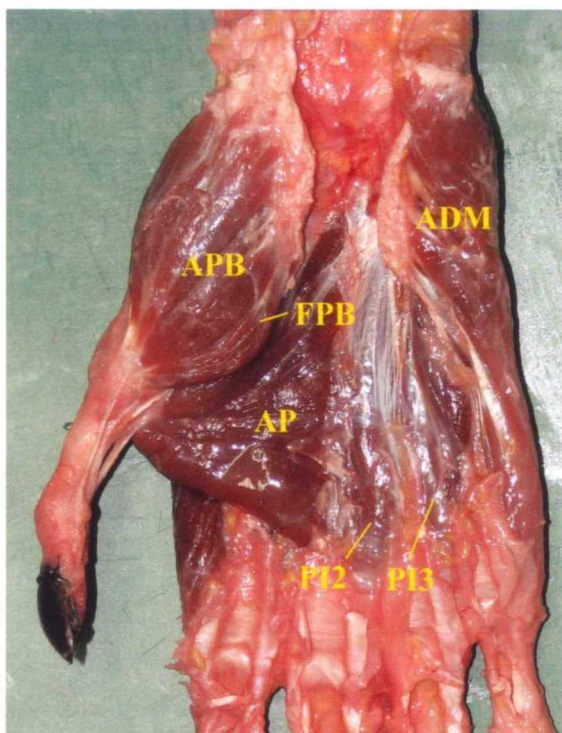
A : オランウータンの手部の右背側面 (小指外転筋は切断)

B: 大型類人猿の手部の右背側面の筋の配置図

DI1-4 : 第一から第四背側骨間筋

手部背側面	起始部	終止部	主な機能
背側骨間筋_1	第一中手骨尺側面と 第二中手骨橈側面	第二指の指背腱膜と 基節骨底の橈側	第二指の外転 (橈屈) と屈曲
背側骨間筋_2	第二中手骨尺側面と 第三中手骨橈側面	第三指の指背腱膜と 基節骨底の橈側	第三指の外転 (橈屈) と屈曲
背側骨間筋_3	第三中手骨尺側面と 第四中手骨橈側面	第三指の指背腱膜と 基節骨底の尺側	第三指の外転 (尺側) と屈曲
背側骨間筋_4	第四中手骨尺側面と 第五中手骨橈側面	第四指の指背腱膜と 基節骨底の尺側	第四指の外転 (尺屈) と屈曲

Figure 32 チンパンジーの手部の右掌側面（浅層）



A : チンパンジー (Chimp 1) の手部の右掌側面（浅層）

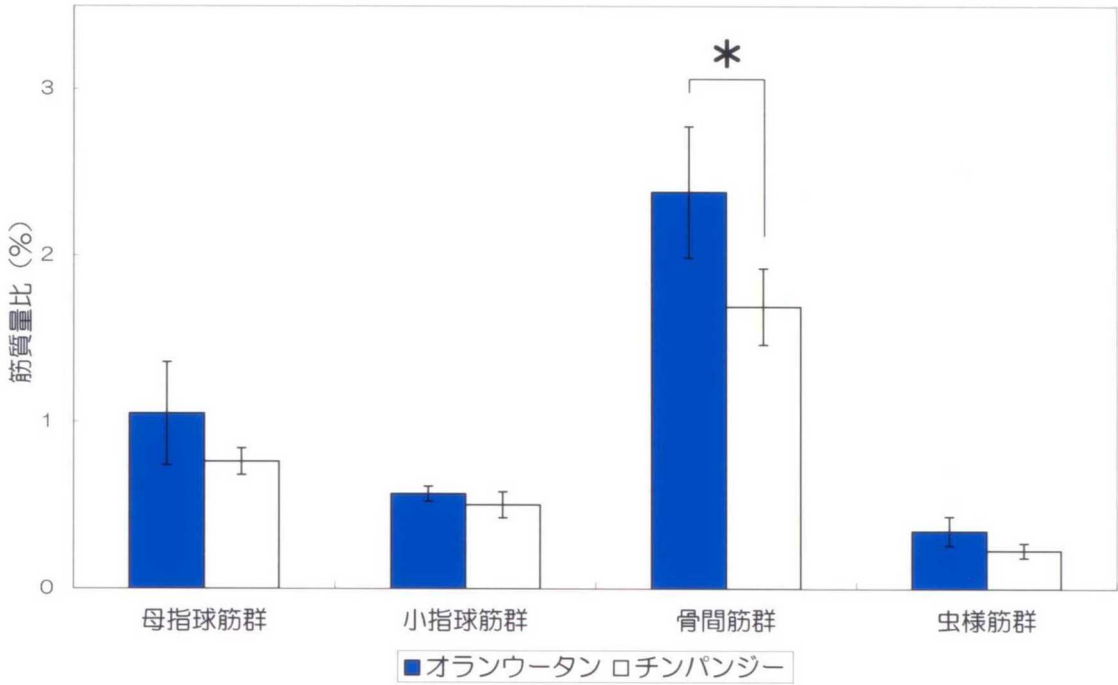
B : チンパンジーの手部の右掌側面（浅層）の筋の配置図

APB : 短母指外転筋、FPB : 短母指屈筋、AP : 母指内転筋、ADM : 小指外転筋、

PI2 : 第二掌側骨間筋、PI3 : 第三掌側骨間筋

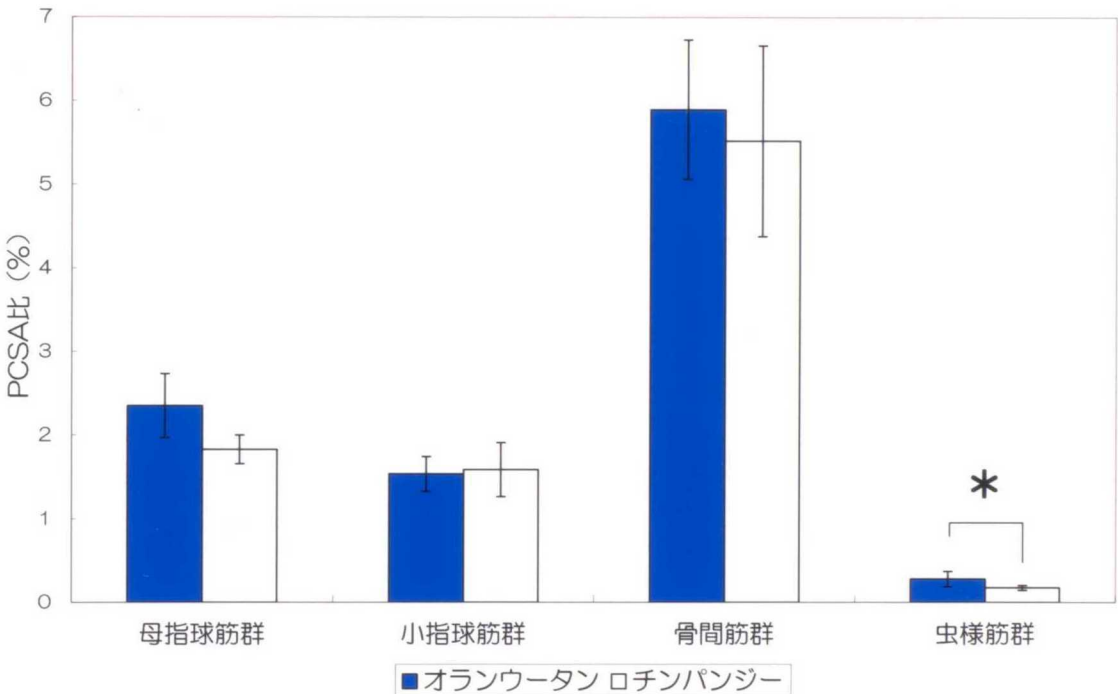
手部掌側面	起始部	終止部	主な機能
短母指外転筋	舟状骨、大菱形骨	第一基節骨底橈側面	母指の外転
短母指屈筋	大菱形骨、第一中手骨	第一基節骨底掌側面	母指の屈曲
母指対立筋	大菱形骨	第一中節骨体橈側面	母指の対立
母指内転筋	有頭骨、第二・第三中手骨	第一基節骨底尺側面	母指の内転
小指外転筋	豆状骨、有鉤骨	第五基節骨底尺側面	小指の外転
短小指屈筋	有鉤骨	第五指基節骨底掌側面	小指の屈曲
小指対立筋	有鉤骨	第五中手骨体尺側面	小指の対立
掌側骨間筋_1	第二中手骨尺側面と 第三中手骨橈側面	第二指の指背腱膜と 基節骨底の尺側	第二指の内転（尺屈） と屈曲
掌側骨間筋_2	第三中手骨尺側面と 第四中手骨橈側面	第四指の指背腱膜と 基節骨底の橈側	第四指の内転（橈屈） と屈曲
掌側骨間筋_3	第四中手骨尺側面と 第五中手骨橈側面	第五指の指背腱膜と 基節骨底の橈側	第五指の内転（橈屈） と屈曲
虫様筋_1-4	深指屈筋の腱	第二指から第五指の 指背腱膜（橈側）	指の伸展

Figure 33 オランウータンとチンパンジーの手部の各筋群の筋質量比



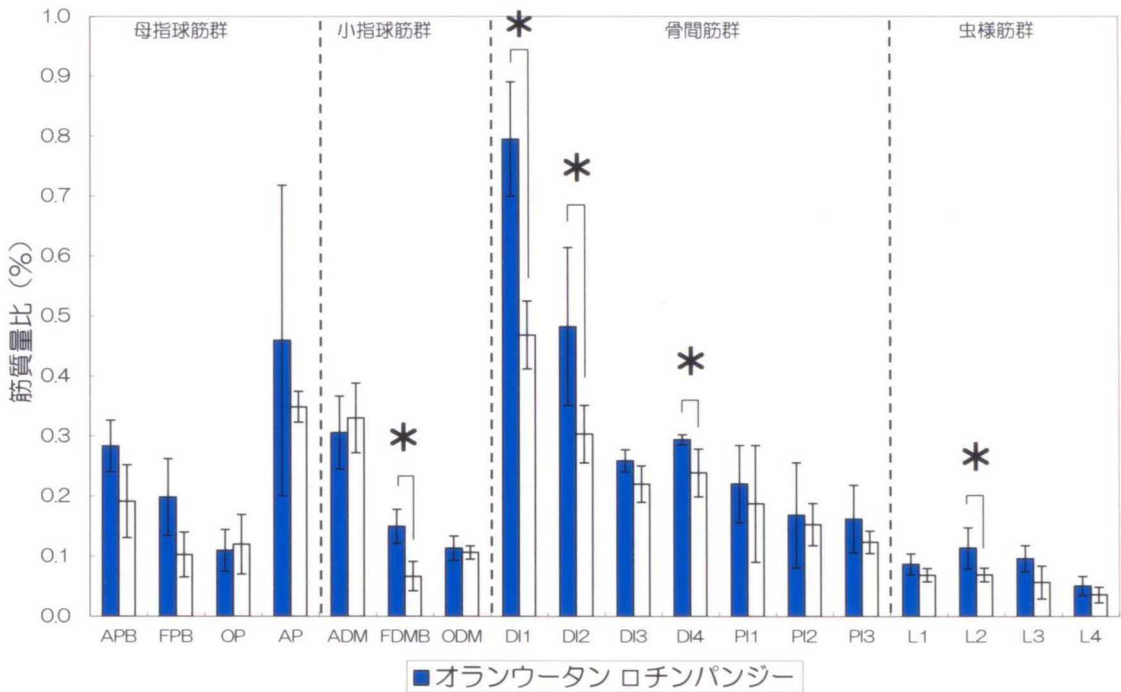
オランウータンとチンパンジーの骨間筋群に有意差が認められた。筋群名：母指球筋群（短母指外転筋、短母指屈筋、母指対立筋、母指内転筋）、小指球筋群（短小指外転筋、短小指屈筋、小指対立筋）、骨間筋群（第一～第四背側骨間筋、第一～第三掌側骨間筋）、虫様筋群（第一～第四虫様筋）。*($P < 0.05$)

Figure 34 オランウータンとチンパンジーの手部の各筋群のPCSA比



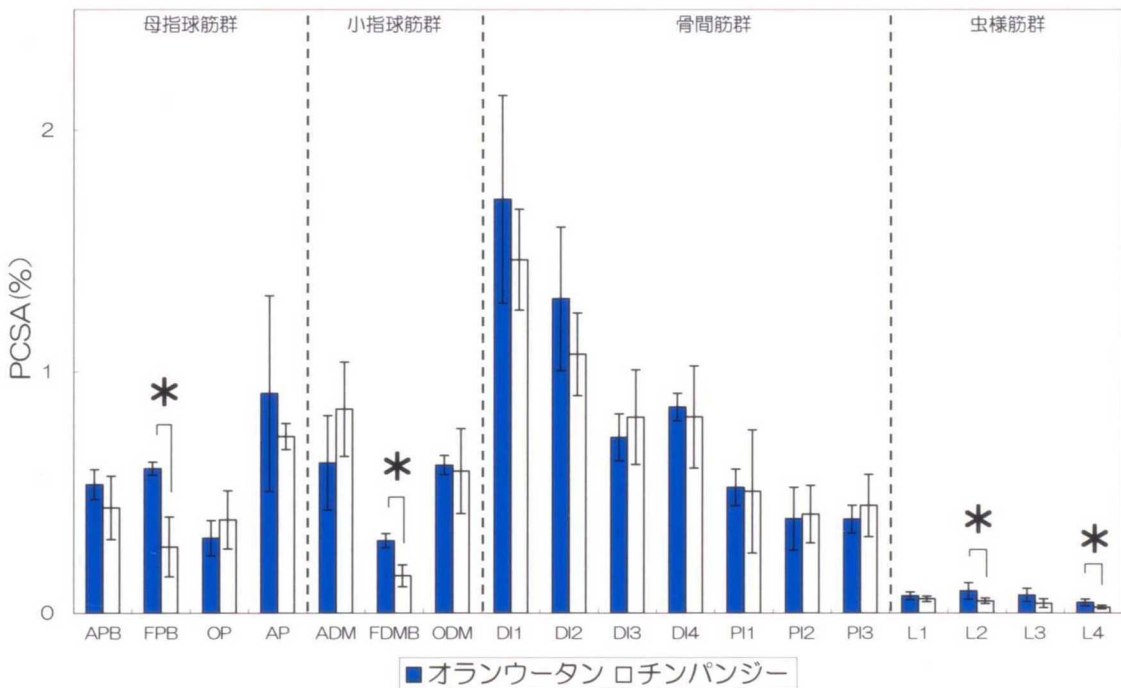
オランウータンとチンパンジーの虫様筋群に有意差が認められた。筋群名：母指球筋群（短母指外転筋、短母指屈筋、母指対立筋、母指内転筋）、小指球筋群（短小指外転筋、短小指屈筋、小指対立筋）、骨間筋群（第一～第四背側骨間筋、第一～第三掌側骨間筋）、虫様筋群（第一～第四虫様筋）。*($P < 0.05$)

Figure 35 オランウータンとチンパンジーの手部の各筋の筋質量比



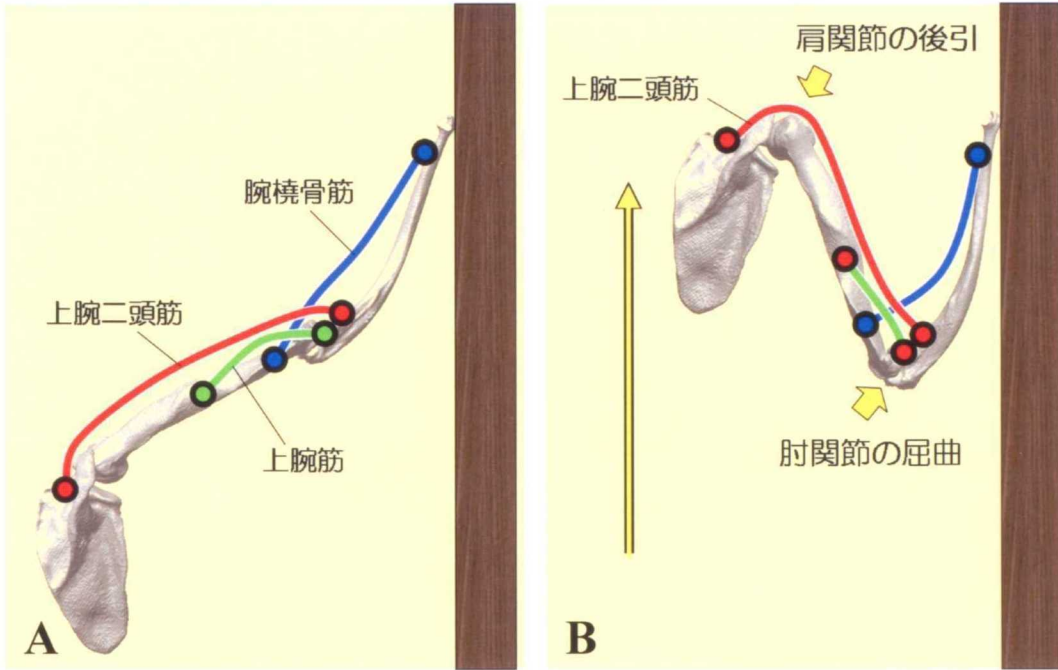
オランウータンとチンパンジーの短小指屈筋 (FDMB)、第一背側骨間筋 (DI1)、第二背側骨間筋 (DI2)、第四背側骨間筋 (DI4)、第二虫様筋 (L2) に有意差が認められた。筋名：APB (短母指外転筋)、FPB (短母指屈筋)、OP (母指対立筋)、AP (母指内転筋)、ADM (短小指外転筋)、FDMB (短小指屈筋)、ODM (小指対立筋)、DI1-4 (第一～第四背側骨間筋)、PI1-3 (第一～第三掌側骨間筋)、L1-4 (第一～第四虫様筋)。*(P < 0.05)

Figure 36 オランウータンとチンパンジーの手部の各筋の PCSA 比



オランウータンとチンパンジーの短母指屈筋 (FPB)、短小指屈筋 (FDMB)、第二虫様筋 (L2)、第四虫様筋 (L4) 長母指外転筋 (APL)、長母指伸筋 (EPL) に有意差が認められた。筋名：APB (短母指外転筋)、FPB (短母指屈筋)、OP (母指対立筋)、AP (母指内転筋)、ADM (短小指外転筋)、FDMB (短小指屈筋)、ODM (小指対立筋)、DI1-4 (第一～第四背側骨間筋)、PI1-3 (第一～第三掌側骨間筋)、L1-4 (第一～第四虫様筋)。*(P < 0.05)

Figure 37 類人猿の垂直木登り時における肩関節と肘関節の動き



類人猿の垂直木登り時の右腕の動き：

A (手を木に着けた直後)、B (手を木から離す直前)

Figure 38 肩関節の後引と肘関節の屈曲が同時に起こるときと、肘関節のみが屈曲するときの上腕二頭筋の動きの違い

肩の後引 + 肘の屈曲

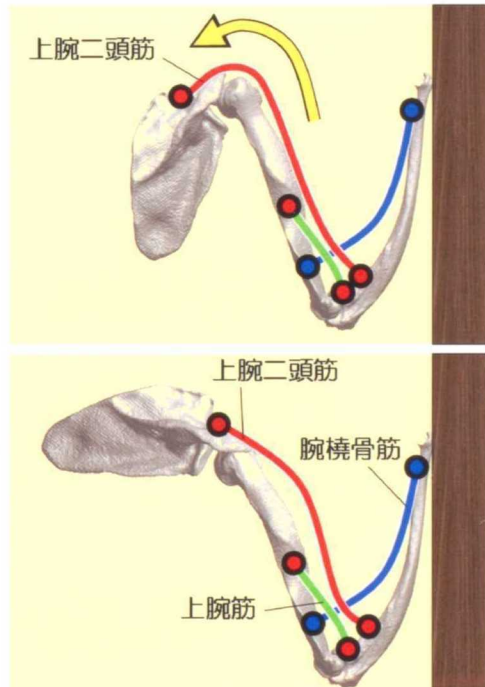
上腕二頭筋が肩関節側に引かれる

上腕二頭筋の収縮距離が短くなる

上腕二頭筋の収縮速度が減少する

$$\text{収縮速度} = \frac{\text{収縮距離}}{\text{収縮時間}}$$

肘の屈曲のみ
(肩は固定)



参 考 文 献

- Aiello L, Dean C (1990) *An introduction to Human Evolutionary Anatomy*. San Diego: Academic Press.
- Ashton EH, Oxnard CE (1963) The musculature of the primate shoulder. *Trans Zool Soc Lond* 29, 553-650
- Aziz MA, Dunlap SS (1986) The human extensor digitorum profundus muscle with comments on the evolution of the primate hand. *Primates* 27, 293-319
- Cant JGH (1987) Positional behavior of female Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Am J Primatol* 12, 71-90.
- Cant JGH (1992) Positional behaviour and body size of arboreal primates: a theoretical framework for field studies and an illustration of its application. *Am J Phys Anthropol* 88, 273-283.
- Carlson KJ (2006) Muscle architecture of the common chimpanzee (*Pan troglodytes*): perspectives for investigating chimpanzee behavior. *Primates* 47, 218-229.
- Cartmill M (1985) Climbing. In: *Functional Vertebrate Morphology* (eds Hildebrand M, Bramble DM, Liem KF, Wake DB), pp. 73-88. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Close RI (1972) Dynamic properties of mammalian skeletal muscles. *Physiol Rev* 52, 129-197.

- Ciochon RL, Corruccini RS (1977) The coraco-acromial ligament and projection index in man and other anthropoid primates. *J Anat* 124, 627-632.
- Day MH, Napier J (1963) The functional significance of the deep head of flexor pollicis brevis in primates. *Folia Primat* 1, 122-134.
- Delgado RA, van Schaik CP (2000) The behavioral ecology and conservation of the orangutan (*Pongo pygmaeus*): A tale of two islands. *Evol Anthropol* 9, 201-218.
- Doran DM (1992) Comparison of instantaneous and locomotor bout sampling methods: a case study of adult male chimpanzee locomotor behavior and substrate use. *Am J Phys Anthropol* 89, 85-99.
- Drapeau MSM (2004) Functional anatomy of the olecranon process in hominoids and plio-pleistocene hominins. *Am J Phys Anthropol* 124, 297-314.
- Drapeau MSM, Ward CV (2007) Forelimb segment length proportions in extant hominoids and *Australopithecus afarensis*. *Am J Phys Anthropol* 132, 327-343.
- Fleagle JG (1999) *Primate Adaptation and Evolution*. London: Academic Press.
- Fleagle JG, Simons EL (1982) The humerus of *Aegyptopithecus zeuxis*: a primitive anthropoid. *Am J Phys Anthropol* 59, 175-193.

- Hepburn D (1892) The comparative anatomy of the muscles and nerves of the superior and inferior extremities of the anthropoid apes. Part I. *J Anat Phys* 26, 149-186.
- Homma T, Sakai T (1991) Hand muscles of the orangutan. In: *Primateology today* (eds Ehara A, Kimura T, Takenaka O, Iwamoto M), pp. 487-490. Amsterdam: Elsevier Science Publishers.
- Hunt KD (1992) Positional behavior of *Pan troglodytes* in the Mahale mountains and Gombe Stream National Parks, Tanzania. *Am J Phys Anthropol* 87, 83-105.
- Howell AB, Straus WL (1933) The muscular system. In: *The Anatomy of the Rhesus Monkey* (ed. Hartman CG), pp. 89-175. New York: Hafner Publishing Co., Inc.
- Inman VT, Saunders J, Abbott, LC (1944) Observations on the function of the shoulder joint. *J Bone Joint Surg* 26, 1-29.
- Isler K (2005) 3D-kinematics of vertical climbing in hominoids. *Am J Phys Anthropol* 126, 66-81.
- Isler K, Thorpe SKS (2003) Gait parameters in vertical climbing of captive, rehabilitant and wild Sumatran orang-utans (*Pongo pygmaeus abelii*). *J Exp Biol* 206, 4081-4096.

Jenkins FA, Fleagle JG (1975) Knuckle-walking and the functional anatomy of the wrists in living apes. In: *Primate functional morphology and evolution* (ed Tuttle RH), pp. 213-231. Paris: Mouton.

Larson SG (1988) Subscapularis function in gibbons and chimpanzees: implications for interpretation of humeral head torsion in hominoids. *Am J Phys Anthropol* 76, 449-462.

Larson SG (1993) Functional morphology of the shoulder in primates. In: *Postcranial Adaptation in Nonhuman Primates* (ed Gebo DL), pp. 45-69. DeKalb: Northern Illinois University Press.

Larson SG (1996) Estimating humeral torsion on incomplete fossil anthropoid humeri. *J Hum Evol* 31, 239-257.

Larson SG, Stern JT Jr (1986) EMG of scapulohumeral muscles in the chimpanzee during reaching and "arboreal" locomotion. *Am J Anat* 176, 171-190.

Larson SG, Stern JT Jr (1987) EMG of chimpanzee shoulder muscles during knuckle-walking: problems of terrestrial locomotion in a suspensory adapted primate. *J Zool Lond* 212, 629-655.

Larson SG, Stern JT (1989) Role of supraspinatus in the quadrupedal locomotion of vervets (*Cercopithecus aethiops*); implications for interpretation of humeral morphology. *Am J Phys Anthropol* 79, 369-377.

- MacKinnon J (1974) The behaviour and ecology of wild orang-utans (*Pongo pygmaeus*). *Anim Behav* 22, 3-74.
- MacIntosh BR, Gardiner PF, McComas AJ (2006) *Skeletal muscle: form and function*. Champaign: Human kinetics.
- Nakano Y, Hirasaki E, Kumakura H (2006) Patterns of vertical climbing in primates. In: *Human Origins and Environmental Backgrounds* (eds Ishida H, Tuttle R, Pickford M, Ogihara N, Nakatsukasa M), pp. 97-104. New York: Springer.
- Napier JR, Napier PH (1967) *A handbook of living primates*, New York: Academic Press.
- Napier JR, Napier PH (1985) *The Natural History of the Primates*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Nigg BN, Herzog W (1999) *Biomechanics of the musculo-skeletal system second edition*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Mendez J, Keys A (1960) Density and composition of mammalian muscle. *Metabolism* 9, 184-188.
- Ogihara N, Kunai T, Nakatsukasa M (2005) Muscle dimensions in the chimpanzee hand. *Primates* 46, 275-280.

- Oxnard CE (1963) Locomotor adaptations in the primate forelimb. *Symp Zool Soc Lond* 10, 165-182
- Payne RC, Crompton RH, Isler K, Savage R, Vereecke EE, Gunther MM, Thorpe SKS, D'Aout K (2006) Morphological analysis of the hindlimb in apes and humans. I. Muscle architecture. *J Anat* 208, 709-724.
- Plavcan JM, van Schaik C (1997). Intrasexual competition and body weight dimorphism in anthropoid primates. *Am J Phys Anthropol* 103, 37-68.
- Remis MJ (1995) Effects of body size and social context on the arboreal activities of lowland gorillas in the Central African Republic. *Am J Phys Anthropol* 97, 413-433.
- Richmond BG, Strait DS (2000) Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. *Nature* 404, 382-385.
- Roberts D (1974) Structure and function of the primate scapula. In: *Primate locomotion* (ed. Jenkins FA Jr), pp. 171-200. New York: Academic Press.
- Rodman PS (1979) Individual activity pattern and the solitary nature of orangutans. In: *The great apes* (eds Hamburg DA, McCown ER), pp. 234-255. Menlo Park, California: Benjamin/Cummings.
- Rose MD (1988) Functional anatomy of the cheiridia. In: *Orang-utan biology*

- (ed Schwartz JH), pp. 299–310. New York: Oxford University Press.
- Rose MD (1993) Functional anatomy of the elbow and forearm in primates. In: *Postcranial Adaptation in Nonhuman Primates* (ed Gebo DL), pp. 70–95. DeKalb: Northern Illinois University Press.
- Sarmiento EE (1988) Anatomy of the hominoid wrist joint: its evolutionary and functional implications. *Int J Primatol* **9**, 281–345.
- Sonntag CF (1924) On the anatomy, physiology, and pathology of the orang-utan. *Proc Zool Soc Lond* **24**, 340–450.
- Straus WL (1941) The phylogeny of the human forearm extensors. *Hum Biol* **13**, 23–50; 203–238.
- Straus WL (1942) Rudimentary digits in primates. *Quart Rev Biol* **17**, 228–243.
- Sullivan WE, Osgood CW (1927) The musculature of the superior extremity of the orang-utan, *Simia satyrus*. *Anat Rec* **35**, 193–239.
- Susman RL (1979) Comparative and functional morphology of hominoid fingers. *Am J Phys Anthropol* **50**, 215–236.
- Swindler DR, Wood CD (1973) *An atlas of primate gross anatomy: baboon, chimpanzee and man*. Seattle: University of Washington Press.

Thorpe SKS, Crompton RH (2005) Locomotor ecology of wild orangutans (*Pongo pygmaeus abelii*) in the Gunung Leuser Ecosystem, Sumatra, Indonesia: a multivariate analysis using log-linear modelling. *Am J Phys Anthropol* 127, 58-78.

Thorpe SKS, Crompton RH (2006) Orangutan positional behavior and the nature of arboreal locomotion in hominoidea. *Am J Phys Anthropol* 131, 384-401.

Thorpe SKS, Crompton RH, Gunther MM, Ker RF, Alexander RM (1999) Dimensions and moment arms of the hind- and forelimb muscles of common chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am J Phys Anthropol* 110, 179-199.

Tuttle RH (1967) Knuckle-walking and the evolution of hominoid hands. *Am J Phys Anthropol* 26, 171-206.

Tuttle RH (1969) Quantitative and functional studies on the hands of the anthropoidea. I. the hominoidea. *J Morphol* 128, 309-363.

Tuttle RH (1972) Relative mass of cheiridial muscles in catarrhine primates. In: *The functional and evolutionary biology of primates* (ed Tuttle RH), pp. 262-291. Chicago: Aldine-Atherton.

Tuttle RH, Cortright W (1988) Positional behavior, adaptive complexes, and evolution. In: *Orang-utan biology* (ed Schwartz JH), pp. 311-330. New York: Oxford University Press.

Tuttle RH, Velte MJ, Basmajian JV (1983) Electromyography of brachial muscles in *Pan troglodytes* and *Pongo pygmaeus*. *Am J Phys Anthropol* 61, 75-83.

van Ingen-Schenau GJ, Bobbert MF, van Soest AJ (1990) The unique action of bi-articular muscles in leg extensions. In: *Multiple Muscle Systems. Biomechanics and Movement Organization* (eds Winters JM, Woo SLY), pp. 639-652. New York: Springer.

Young NM (2003) A reassessment of living hominoid postcranial variability: implications for ape evolution. *J Hum Evol* 45, 441-464.

Young NM (2008) A comparison of the ontogeny of shape variation in the anthropoid scapula: functional and phylogenetic signal. *Am J Phys Anthropol* 136, 247-264.

Zajac FE (1992) How musculotendon architecture and joint geometry affect the capacity of muscles to move and exert force on objects: a review with application to arm and forearm tendon transfer design. *J Hand Surg* 17A, 799-804.

謝 辞

本論文を終えるにあたり、本研究の機会を与えてくださり、終止懇切なるご指導と御助言を賜りました麻布大学解剖学第一研究室浅利昌男教授に深く感謝の意を表します。また、本論文の審査にあたり副査をお引き受け頂き、貴重な御指導と御助言を賜りました本学実験動物学研究室二宮博義教授ならびに本学解剖学第二研究室山本雅子教授に深く感謝の意を表します。さらに本研究を行うにあたり、御懇篤なる御指導御鞭撻を賜り、研究に関する多くを御教授頂きました東京大学総合研究博物館遠藤秀紀教授、京都大学自然人類学研究室荻原直道助教授、日本モンキーセンター清水大輔博士ならびに京都大学人類進化論研究室久世濃子博士に心より感謝申し上げます。また、類人猿の筋形態の研究に携わるきっかけを与えてくださった元東京慈恵会医科大学解剖学講座第一准教授早川敏之氏に深く感謝申し上げます。最後に本研究を終始御指導御支援頂きました本学解剖学第一研究室市原伸恒准教授、惜しめない御協力を頂いた本学解剖学第一研究室の砂原敏孝氏、富山紗氏、児玉泰輔氏をはじめとする室生の皆様、ならびに長年にわたる学生生活を支えて頂いた家族と友人に心より感謝申し上げます。

材料の入手について、国立科学博物館脊椎動物研究グループ川田伸一郎博士、東京大学総合研究博物館中坪啓人氏、京都大学霊長類研究所形態進化分野ならびに資料委員会の皆様、東京都多摩動物公園、横浜市立野毛山動物園、名古屋市東山動植物園、仙台市八木山動物公園、長野市茶臼山動物園、大分県山地獄のスタッフの方々に深謝致します。

論 文 目 録

主 論 文

1. Oishi, M., Ogihara, N., Endo, H., Ichihara, N., Asari, M.: Comparative anatomical study of forelimb muscle architecture in the orangutan and the chimpanzee. *Journal of Anatomy* (投稿中)
2. Oishi, M., Ogihara, N., Endo, H., Asari, M.: Muscle architecture of the upper limb in the orangutan. *Primates*, 49(3): 204-209, 2008

参 考 論 文

1. Oishi, M., Ogihara, N., 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* (in press)
2. Endo, H., Oishi, M., Yonezawa, T., Rakotondraparany, F., Hasegawa, M.: The Semifossorial Function of the Forelimb in the Common Rice Tenrec (*Oryzorictes hova*) and the Streaked Tenrec (*Hemicentetes hemispinosus*). *Anatomia, Histologia, Embryologia* 36(6): 413-418, 2007

Muscle architecture of the upper limb in the orangutan

Motoharu Oishi · Naomichi Ogihara ·
Hideki Endo · Masao Asari

Received: 13 July 2007 / Accepted: 28 January 2008 / Published online: 1 March 2008
© Japan Monkey Centre and Springer 2008

Abstract We dissected the left upper limb of a female orangutan and systematically recorded muscle mass, fascicle length, and physiological cross-sectional area (PCSA), in order to quantitatively clarify the unique muscle architecture of the upper limb of the orangutan. Comparisons of the musculature of the dissected orangutan with corresponding published chimpanzee data demonstrated that in the orangutan, the elbow flexors, notably *M. brachioradialis*, tend to exhibit greater PCSAs. Moreover, the digital II–V flexors in the forearm, such as *M. flexor digitorum superficialis* and *M. flexor digitorum profundus*, tend to have smaller PCSA as a result of their relatively longer fascicles. Thus, in the orangutan, the elbow flexors demonstrate a higher potential for force production, whereas the forearm muscles allow a greater range of wrist joint mobility. The differences in the force-generating capacity in the upper limb muscles of the two species might reflect functional specialization of muscle architecture in the upper limb of the orangutan for living in arboreal environments.

Keywords Pongo · Upper limb · Muscle architecture · Locomotion

M. Oishi (✉) · M. Asari
Department of Anatomy 1st, School of Veterinary Medicine,
Azabu University, Kanagawa 229-8501, Japan
e-mail: dv0502@azabu-u.ac.jp

N. Ogihara
Laboratory of Physical Anthropology, Graduate School
of Science, Kyoto University, Kyoto 606-8502, Japan

H. Endo
The University Museum, The University of Tokyo,
Tokyo 113-0033, Japan

Introduction

The orangutan is highly specialized for arboreal locomotion and posture. Although male orangutans in Borneo are reported to occasionally travel on the ground between trees (Rodman 1979), male orangutans in Sumatra and female orangutans on both islands spend almost all their time in the forest canopy and travel in trees (Cant 1987; Delgado and van Schaik 2000). However, the African great apes, chimpanzees and gorillas, travel mainly on the ground between trees using knuckle-walking (Hunt 1992; Doran 1992). Understanding the anatomical characteristics of the orangutan is, therefore, important for interpreting the form-function relationship in the upper limb of hominoids.

The anatomy of the upper limb of both orangutans and African great apes is basically suggested to be adapted for suspensory behaviors (Aiello and Dean 1990; Larson 1993; Rose 1993). However, some notable differences in limb morphology have also been reported that might correspond to differences in locomotor behavior. For example, the ulna of orangutans is suggested to be relatively longer (Drapeau and Ward 2007), and the proximal and middle phalanges of orangutans are more curved (Susman 1979) compared to those of chimpanzees, implying that the skeletal architecture of the orangutan is more specialized for suspensory behavior than that of the chimpanzee. In addition, morphological differences in the carpal bones relating to wrist mobility have also been noted between the two species (Tuttle 1967; Jenkins and Fleagle 1975; Sarmiento 1988). However, although a few reports are available on the gross anatomy of the upper limb muscles in the orangutan (Sonntag 1924; Sullivan and Osgood 1927), no study to date has quantified the muscle architectural parameters, i.e., mass, fascicle length, and the physiological

cross-sectional area (PCSA) of all muscles essential for biomechanical comparisons.

The principal aim of the present study is to present a complete dataset of the muscle parameters in the upper limb of the orangutan. We then compare these parameters in the orangutan with those in the chimpanzee to clarify anatomical and functional differences in relation to locomotor habits.

Methods

A left upper limb of a female Borneo orangutan (*Pongo pygmaeus pygmaeus*) was obtained for dissection from Higashiyama Zoo and Botanical Gardens, Aichi, Japan, through the Great Ape Information Network (GAIN). The orangutan was aged 41 years and its body mass was 48.8 kg at the time of death. The specimen was stored frozen until dissection.

During dissection, the muscles listed in Table 1 were exposed, and the origin and insertion of each muscle was recorded. Each muscle was then removed, cleaned of fat and excessive connective tissue and weighed. Each muscle was immersed in 10% formalin, thereafter in water overnight. Using a caliper, muscle belly length (=muscle length) was measured as the length between the proximal ends of the most proximal and distal ends of the fibers of the muscles. Muscle fiber length (=fascicle length) was measured at three to six places and the mean value was calculated. The physiological cross-sectional area (PCSA) was calculated by dividing muscle volume by fascicle length. Muscle volume was obtained by dividing muscle mass by muscle density (1.0597 g/cm^3) (Mendez and Keys 1960). The PCSA is proportional to the maximum force exerted by a muscle, and the fascicle length is closely related to the potential excursion (Close 1972; MacIntosh et al. 2006). We did not include pennation angle (the angle between the direction of the muscle fibers and the tendon) in our calculation of PCSA, because it was difficult to correctly measure the angle in situ. The mass of each arm and forearm was divided by the total muscle mass in the corresponding muscle group (arm or forearm) to calculate mass fraction. PCSA fractions were also calculated in the same manner. The parameters of the arm and forearm muscles in the orangutan were then compared with those reported for the chimpanzee (Thorpe et al. 1999; Ogihara et al. 2005; Carlson 2006).

Results

A total of 65 portions of 39 muscles in the upper limb of the orangutan were examined (Table 1). The anatomical

Table 1 Morphometrical data for the muscles of the upper limb in the orangutan. PCSA Physiological cross-sectional area

	Abbreviation	Muscle mass (g)	Muscle length (cm)	Fascicle length (cm)	PCSA (cm^2)
Teres major	TMa	26.6	16.7	11.7	2.15
Teres minor	TMi	6.8	7.8	4.8	1.34
Deltoideus	D	85.3	13.5	8.3	9.74
Pars clavicularis	DC	21.3	13.3	8.4	2.39
Pars acromialis	DA	51.1	13.1	7.0	6.93
Pars scapularis	DS	12.9	14.2	10.0	1.21
Supraspinatus	Sp	14.1	9.7	3.5	3.81
Infraspinatus	If	33.9	16.9	6.7	4.77
Subscapularis	Sb	50.7	13.9	4.8	10.04
Biceps brachii	Bi	37.9	18.2	11.3	3.18
Caput longum	BL	17.8	16.2	9.9	1.71
Caput breve	BS	20.1	20.2	12.7	1.50
Coracobrachialis	CoM	12.4	15.3	4.5	2.59
Brachialis	B	57.1	22.3	7.3	7.37
Dorsoepitrochlearis	DE	5.9	12.4	10.5	0.53
Triceps brachii	Tri	79.4	24.3	8.3	9.01
Caput longum	TLo	22.3	23.1	9.8	2.15
Caput laterale	TLa	25.4	23.2	8.3	2.87
Caput mediale	TMe	31.7	26.7	7.1	4.22
Brachioradialis	Br	61.6	20.5	13.8	4.22
Extensor carpi radialis longus	ECRL	10.0	10.6	7.0	1.36
Extensor carpi radialis brevis	ECRB	11.8	19.5	5.8	1.92
Extensor digitorum	EDC	21.3	21.4	6.9	2.93
EDC2	EDC2	5.5	19.8	7.5	0.70
EDC3	EDC3	4.1	15.6	5.1	0.76
EDC4	EDC4	2.9	20.2	5.7	0.48
EDC5	EDC5	8.8	30.0	8.9	0.93
Extensor indicis	EI	6.6	15.0	6.8	0.92
EI2	EI2	2.6	15.3	7.1	0.35
EI3	EI3	4.0	14.6	6.5	0.58
Extensor digiti minimi	EDM	4.5	16.3	7.8	0.54
EDM4	EDM4	1.8	14.8	7.2	0.23
EDM5	EDM5	2.7	17.8	8.3	0.31
Extensor carpi ulnaris	ECU	10.7	30.9	5.7	1.77
Supinator	Spn	11.1	4.5	2.5	4.18
Abductor pollicis longus	APL	11.9	20.9	3.7	3.03
Extensor pollicis longus	EPL	2.2	17.1	5.6	0.37
Pronator teres	PT	14.7	13.9	4.2	3.31
Caput humerale	PT _h	7.4	14.7	4.7	1.49
Caput ulnare	PT _u	7.3	13.1	3.7	1.86

Table 1 continued

	Abbreviation	Muscle mass (g)	Muscle length (cm)	Fascicle length (cm)	PCSA (cm ²)
Flexor carpi radialis	FCR	17.8	28.1	6.1	2.76
Palmaris longus	PL	4.1	12.8	7.2	0.54
Flexor carpi ulnaris	FCU	13.7	35.7	6.4	2.01
Anconeus	AL	1.0	3.7	3.5	0.26
Flexor digitorum superficialis	FDS	25.8	24.8	8.6	2.82
FDS2	FDS2	6.5	31.9	7.7	0.80
FDS3	FDS3	10.7	29.6	9.4	1.07
FDS4	FDS4	5.7	16.8	8.9	0.61
FDS5	FDS5	2.8	20.8	8.3	0.32
Flexor digitorum profundus	FDP	77.4	23.8	9.9	7.37
FDP2	FDP2	16.0	25.4	10.2	1.49
Caput accessorium	FDPa	3.8	12.2	8.7	0.41
FDP3	FDP3	29.2	35.1	11.3	2.44
FDP4	FDP4	18.3	26.2	9.6	1.79
FDP5	FDP5	10.2	20.1	9.6	1.00
Pronator quadratus	PQ	3.1	2.5	2.4	1.22
Abductor pollicis brevis	APB	2.2	5.6	3.6	0.58
Flexor pollicis brevis	FPB	0.9	4.8	1.5	0.61
Opponens pollicis	OP	1.0	4.8	2.3	0.42
Adductor pollicis	AP	1.2	2.6	2.4	0.48
Abductor digiti minimi	ADM	2.4	8.3	3.8	0.59
Flexor digiti minimi brevis	FDMB	1.1	7.9	3.4	0.32
Opponens digiti minimi	ODM	0.7	3.9	1.0	0.66
Dorsal interosseous 1	DI1	6.7	8.3	2.7	2.36
Dorsal interosseous 2	DI2	4.7	8.4	2.7	1.68
Dorsal interosseous 3	DI3	1.8	7.6	2.5	0.68
Dorsal interosseous 4	DI4	2.2	7.3	2.6	0.79
Palmar interosseous 1	PI1	2.2	8.1	3.2	0.65
Palmar interosseous 2	PI2	2.0	7.3	3.3	0.58
Palmar interosseous 3	PI3	1.7	7.3	3.2	0.49
Lumbrical 1	L1	0.6	10.2	9.3	0.06
Lumbrical 2	L2	0.8	11.4	10.0	0.08
Lumbrical 3	L3	0.7	11.6	9.4	0.07
Lumbrical 4	L4	0.3	7.0	6.6	0.04

differences between the orangutan and the chimpanzee were described as follows: (1) *M. extensor indicis* was partially separated into two bundles, and inserted into both the second and the third digits; (2) *M. extensor digiti minimi* also consisted of two partially separated bundles inserted into the fourth and the fifth digits; (3) *M. flexor digitorum profundus* had a weak bundle as an accessory head, which arose from a capsule in the elbow joint and the coronoid process of the ulna with *M. flexor digitorum superficialis*, and inserted into the tendon of *M. flexor digitorum profundus*. These noted differences are consistent with previous reports (Sonntag 1924; Sullivan and Osgood 1927).

Table 1 also lists the morphometrical data of all the upper limb muscles in the dissected orangutan. Comparisons of the muscle masses with published chimpanzee data (Thorpe et al. 1999; Ogihara et al. 2005; Carlson 2006) suggested that the dissected specimen had much smaller muscles for its body size. However, comparisons of the reported mass ratios among five muscle groups (wrist extensors, wrist flexors, digital II–V extensors, digital II–V flexors, and other muscles) (Tuttle 1969) were 13%, 14%, 10%, 42%, and 21%, respectively, versus 13%, 14%, 13%, 42%, and 18%, respectively, in the present study, suggesting that the relative size of the muscles were fairly consistent with those of previous studies (Tuttle 1969).

Comparisons of the mass ratios, PCSA ratios, and fascicle lengths in the orangutan and the chimpanzee are shown in Tables 2 and 3 for arm and forearm muscles, respectively. As indicated in the tables, muscle distribution in the upper limb of the orangutan is essentially similar to those of the chimpanzee; however, there were marked differences in the elbow, wrist, and digital II–V flexors. In the arm, the orangutan was equipped with larger elbow flexor muscles (Table 2). In particular, *M. brachioradialis* was much larger in the orangutan than in the chimpanzee. In the forearm, the digital II–V extensors were heavier in the orangutan than in the chimpanzee, as also indicated by Tuttle (1969); the corresponding PCSAs were accordingly larger. Furthermore, in the orangutan, the PCSAs of the wrist extensors were larger than those in the chimpanzee, even though the mass was about the same; conversely, in the chimpanzee, the PCSAs of the wrist flexors were slightly larger.

The fascicle lengths also exhibited similarities between the two species (Tables 2, 3). However, as shown in Table 3, the fascicles of the orangutan were much longer in the digital II–V flexors such as *M. flexor digitorum superficialis* and *M. flexor digitorum profundus*, and in wrist flexors such as *M. flexor carpi ulnaris* and *M. flexor carpi radialis*, resulting in relatively small PCSA ratios of these muscle groups in the orangutan.

Table 2 Comparisons of mass and PCSA ratios, and fascicle length in the arm muscles, between the orangutan and chimpanzee

	Mass ratio (%)		PCSA ratio (%)		Fascicle length (cm)	
	Orangutan	Chimpanzee (SD)	Orangutan	Chimpanzee (SD)	Orangutan	Chimpanzee (SD)
Elbow extensors						
Tri	19.5	23.9 (1.4)	20.1	24.8 (0.9)	8.3	9.0 (0.7)
Elbow flexors						
Bi	9.3	13.0 (2.3)	7.1	8.6 (2.2)	11.3	13.9 (0.1)
B	14.0	10.0 (0.2)	16.4	8.8 (2.1)	7.3	10.9 (2.3)
Br	15.1	6.8 (2.3)	9.4	3.7 (1.2)	13.8	16.7 (1.2)
Subtotal	38.5	29.8 (4.5)	32.9	21.2 (5.4)	10.8 ^a	13.8 ^a (0.4)
Other muscles						
TMa	6.5	9.7 (6.1)	4.8	6.7 (4.3)	11.7	13.6 (0.9)
TMi	1.7	1.6 (0.1)	3.0	2.8 (0.9)	4.8	5.7 (1.6)
D	21.0	20.8 (0.4)	21.7	21.9 (2.5)	8.3	8.9 (0.8)
If	8.3	8.8 (0.3)	10.6	15.8 (5.2)	6.7	5.5 (1.8)
CoM	3.1	2.9 (0.1)	5.8	4.6 (0.2)	4.5	5.7 (0.1)
DE	1.5	2.5 (1.0)	1.2	2.3 (1.3)	10.5	10.5 (1.3)
Subtotal	42.0	46.3 (5.9)	47.0	54.0 (6.4)	7.7 ^a	8.3 ^a (0.3)

The three values for chimpanzee are given as the means and standard deviations (SD) of data from two published studies (Thorpe et al. 1999 and Carlson 2006). *M. supraspinatus* and *M. subscapularis* are not included in other muscle group because complete data for the chimpanzee reported in Thorpe et al. (1999) are unavailable

See legend Table 1

^a Mean of muscle groups

Table 3 Comparisons of mass and PCSA ratios, and fascicle length in the forearm muscles, between the orangutan and chimpanzee

	Mass ratio (%)		PCSA ratio (%)		Fascicle length (cm)	
	Orangutan	Chimpanzee (SD)	Orangutan	Chimpanzee (SD)	Orangutan	Chimpanzee (SD)
Wrist extensors						
ECRL	4.1	4.3 (0.2)	3.6	2.4 (0.3)	7.0	9.4 (0.5)
ECRB	4.8	4.9 (0.2)	5.1	4.6 (0.7)	5.8	5.6 (0.0)
ECU	4.3	2.9 (0.5)	4.7	2.5 (0.1)	5.7	5.9 (0.4)
Subtotal	13.1	12.2 (0.1)	13.5	9.6 (1.1)	6.2 ^a	7.0 ^a (0.0)
Wrist flexors						
FCR	7.2	7.6 (0.1)	7.4	7.4 (0.3)	6.1	5.4 (0.8)
PL	1.6	0.5 (0.1)	1.4	0.7 (0.1)	7.2	3.9 (0.4)
FCU	5.5	6.4 (0.4)	5.4	8.4 (1.5)	6.4	4.0 (0.1)
Subtotal	14.4	14.5 (0.6)	14.2	16.5 (1.3)	6.6 ^a	4.4 ^a (0.4)
Digital II–V extensors						
EDC	8.6	7.2 (0.5)	7.8	5.1 (1.3)	6.9	7.7 (1.8)
EI	2.7	0.6 (0.1)	2.6	0.7 (0.4)	6.8	4.7 (0.6)
EDM	1.8	1.2 (0.1)	1.5	1.1 (0.2)	7.8	5.9 (1.5)
Subtotal	13.1	9.0 (0.5)	11.9	6.9 (1.9)	7.2 ^a	6.1 ^a (1.3)
Digital II–V flexors						
FDS	10.4	18.5 (1.6)	7.5	18.5 (3.0)	8.6	5.3 (0.9)
FDP	31.3	23.8 (0.4)	19.7	16.0 (1.1)	9.9	7.8 (1.3)
Subtotal	41.7	42.3 (2.1)	27.2	34.5 (4.1)	9.3 ^a	6.6 ^a (1.1)
Other muscles						
Spn	4.5	6.9 (0.1)	11.1	12.4 (2.1)	2.5	3.0 (0.9)
APL	4.8	5.2 (0.9)	8.1	7.6 (0.5)	3.7	3.6 (1.2)
EPL	0.9	1.1 (0.1)	1.0	1.2 (0.5)	5.6	5.4 (1.9)
PT	5.9	5.9 (1.4)	8.8	6.3 (1.9)	4.2	4.9 (0.2)
AL	0.4	1.4 (0.4)	0.7	2.0 (0.4)	3.5	3.7 (0.4)
PQ	1.3	1.6 (0.4)	3.4	3.1 (0.4)	2.4	2.7 (0.4)
Subtotal	17.8	22.0 (2.2)	33.2	32.6 (0.2)	3.6 ^a	3.9 ^a (0.0)

The three values for chimpanzee are given as the means and standard deviations (SD) of data from two published studies (Ogihara et al. 2005 and Carlson 2006)

See legend Table 1

^a Mean of muscle groups

Discussion

This study has demonstrated that the elbow flexor muscles, especially *M. brachioradialis*, are dominant in the arm of the orangutan (Table 2). This is in agreement with the classical observations of Sullivan and Osgood (1927). The elbow flexor muscles in the orangutan probably have a higher capacity for force production due to their relatively large PCSAs. In arboreal settings, orangutans more frequently engage in vertical climbing and torso-orthograde suspensory locomotion (such as orthograde clambering) compared with other types of locomotion (Cant 1987; Thorpe and Crompton 2006; see also Hunt et al. 1996). During vertical climbing, orangutans tend to flex their elbow (Cant 1987; Thorpe and Crompton 2006) and this flexion of the elbow pulls up the body and provides propulsion. Indeed, electromyographical data reported by Tuttle et al. (1983) demonstrated that the elbow flexors are important for hoisting up of the large bodies of great apes. Elbow flexion also appears to contribute greatly to weight bearing and progression during torso-orthograde suspensory locomotion, as retraction of the long forelimb propels the body forward and upward in this type of locomotion. Therefore, we suggest that the strong development of elbow flexors in the orangutan may be consistent with a functional specialization for locomotion in arboreal environments such as vertical climbing and torso-orthograde suspensory locomotion.

Furthermore, the wrist flexor and the digital II–V flexor muscles in the orangutan exhibited smaller PCSA ratios compared with those in chimpanzees, owing to the fact that these muscles have relatively long fascicles (Table 3). These findings demonstrate that the wrist and digital II–V flexor muscles in the orangutan are more suited to exerting moderate force with a wide range of wrist joint angles; whereas the same muscles in the chimpanzee are better adapted for exerting a larger amount of force with a smaller range of wrist joint angles. The range of motion of the wrist joint is reported to be larger in orangutans than in chimpanzees (Tuttle 1969; Richmond 2006). The high joint mobility of the wrist in orangutans permits it to move in all directions for secure prehension of branches during arboreal locomotion and posture (Tuttle 1969). On the other hand, wrist extension in chimpanzees is mechanically restricted by the projecting dorsal ridge on the radius, which is an adaptation for knuckle-walking (Richmond and Strait 2000). The relatively long fascicles of the wrist and digital II–V flexor muscles in the orangutan are consistent with the high mobility of its wrist joint and are probably functionally linked with its arboreal habitat and locomotion.

It must be noted, however, that the present study examined only one specimen whose muscles seemed to be relatively small for its body size. Although opportunities to

dissect the orangutan are limited, the observed patterns of muscle architecture must be confirmed in future studies.

Acknowledgments The authors thank all the staff of Higashiyama Zoo and Botanical Gardens, for kindly allowing us to dissect the specimen. The authors also thank Noko Kuze for providing us with useful information on locomotor behavior in orangutans, and Dr. Toshiyuki Hayakawa for giving us the opportunity to preliminarily dissect another orangutan. Dr. John Cant and two anonymous reviewers offered very helpful comments on a previous draft of this paper. This study was supported by The Grant for the Biodiversity Research of the twenty-first Century COE (A14), Grant-in-Aids for Scientific Research nos. 17405018, 18637001 and 19405001 from the Ministry of Education, Science and Culture, Japan and by JSPS core-to-core program HOPE. This study was partly supported by the Cooperation Research Program of Primate Research Institute, Kyoto University and by the Great Ape Information Network (GAIN).

References

- Aiello L, Dean C (1990) An introduction to human evolutionary anatomy. Academic, San Diego
- Cant JGH (1987) Positional behavior of female Bornean orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Am J Primatol* 12:71–90
- Carlson KJ (2006) Muscle architecture of the common chimpanzee (*Pan troglodytes*): perspectives for investigating chimpanzee behavior. *Primates* 47:218–229
- Close RI (1972) Dynamic properties of mammalian skeletal muscles. *Physiol Rev* 52:129–197
- Delgado RA, van Schaik CP (2000) The behavioral ecology and conservation of the orangutan (*Pongo pygmaeus*): a tale of two islands. *Evol Anthropol* 9:201–218
- Doran DM (1992) Comparison of instantaneous and locomotor bout sampling methods: a case study of adult male chimpanzee locomotor behavior and substrate use. *Am J Phys Anthropol* 89:85–99
- Drapeau MS, Ward CV (2007) Forelimb segment length proportions in extant hominoids and *Australopithecus afarensis*. *Am J Phys Anthropol* 132:327–343
- Hunt KD (1992) Positional behavior of *Pan troglodytes* in the Mahale mountains and Gombe Stream National Parks, Tanzania. *Am J Phys Anthropol* 87:83–105
- Hunt KD, Cant JGH, Gebo DL, Rose MD, Walker SE, Youlatos D (1996) Standardized descriptions primate locomotor and postural modes. *Primates* 37:363–387
- Jenkins FA, Fleagle JG (1975) Knuckle-walking and the functional anatomy of the wrists in living apes. In: Tuttle RH (ed) Primate functional morphology and evolution. Mouton, Paris, pp 213–231
- Larson SG (1993) Functional morphology of the shoulder in primates. In: Gebo DL (ed) Postcranial adaptation in nonhuman primates. Northern Illinois University Press, DeKalb, pp 45–69
- MacIntosh BR, Gardiner PF, McComas AJ (2006) Skeletal muscle: form and function. *Human kinetics*, Champaign
- Mendez J, Keys A (1960) Density and composition of mammalian muscle. *Metabolism* 9:184–188
- Ogihara N, Kunai T, Nakatsukasa M (2005) Muscle dimensions in the chimpanzee hand. *Primates* 46:275–280
- Richmond BG (2006) Functional morphology of the midcarpal joint in knuckle-walkers and terrestrial quadrupeds. In: Ishida H, Tuttle R, Pickford M, Ogihara N, Nakatsukasa M (eds) Human origins and environmental backgrounds. Springer, New York, pp 105–122

- Richmond BG, Strait DS (2000) Evidence that humans evolved from a knuckle-walking ancestor. *Nature* 404:382–385
- Rodman PS (1979) Individual activity pattern and the solitary nature of orangutans. In: Hamburg DA, McCown ER (eds) *The great apes*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, pp 234–255
- Rose MD (1993) Functional anatomy of the elbow and forearm in primates. In: Gebo DL (ed) *Postcranial adaptation in nonhuman primates*. Northern Illinois University Press, DeKalb, pp 70–95
- Sarmiento EE (1988) Anatomy of the hominoid wrist joint: its evolutionary and functional implications. *Int J Primatol* 9:281–345
- Sonntag CF (1924) On the anatomy, physiology, and pathology of the orang-outan. *Proc Zool Soc Lond* 24:340–450
- Sullivan WE, Osgood CW (1927) The musculature of the superior extremity of the orang-utan, *Simia satyrus*. *Anat Rec* 35:193–239
- Susman RL (1979) Comparative and functional morphology of hominoid fingers. *Am J Phys Anthropol* 50:215–236
- Thorpe SK, Crompton RH (2006) Orangutan positional behavior and the nature of arboreal locomotion in hominoidea. *Am J Phys Anthropol* 131:384–401
- Thorpe SK, Crompton RH, Gunther MM, Ker RF, Alexander RM (1999) Dimensions and moment arms of the hind- and forelimb muscles of common chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am J Phys Anthropol* 110:179–199
- Tuttle RH (1967) Knuckle-walking and the evolution of hominoid hands. *Am J Phys Anthropol* 26:171–206
- Tuttle RH (1969) Quantitative and functional studies on the hands of the Anthroidea. I. The Hominoidea. *J Morphol* 128:309–363
- Tuttle RH, Velte MJ, Basmajian JV (1983) Electromyography of brachial muscles in *Pan troglodytes* and *Pongo pygmaeus*. *Am J Phys Anthropol* 61:75–83

26-Jan-2009

Dear Mr. Oishi:

It is a pleasure to accept your manuscript entitled "Dimensions of the foot muscles in the lowland gorilla" in its current form for publication in The Journal of Veterinary Medical Science. The comments of the reviewer(s) who reviewed your manuscript are included at the foot of this letter.

Thank you for your fine contribution. On behalf of the Editors of The Journal of Veterinary Medical Science, we look forward to your continued contributions to the Journal.

Sincerely,
Mitsumori Kawaminami, PhD
Vice Editor in Chief, The Journal of Veterinary Medical Science
jvmseic@ipecc-pub.co.jp

Editor's Comments to Author:

Editor

Comments to the Author:

レフリーの指示に従って、十分修正されています。

Reviewer(s)' Comments to Author:

Reviewer: 1

Comments to the Author

Nothing

Reviewer: 2

Comments to the Author

The author has been corrected enough this manuscript according to my requirement. I am decidable to accept this short report.



Dimensions of the foot muscles in the lowland gorilla

Journal:	<i>The Journal of Veterinary Medical Science</i>
Manuscript ID:	JVMS-08-0495.R1
Manuscript Type:	Note
Date Submitted by the Author:	n/a
Complete List of Authors:	Oishi, Motoharu; Azabu University, First Department of Anatomy Ogihara, Naomichi; Kyoto University, Laboratory of Physical Anthropology Endo, Hedeki; The University of Tokyo, The University Museum Komiya, Teruyuki; Ueno Zoological Gardens Kawada, Shin-ichiro; National Museum of Nature and Science, Department of Zoology Tomiyama, Tae; Azabu University, First Department of Anatomy Sugiura, Yosuke; Azabu University, First Department of Anatomy Ichihara, Nobutsune; Azabu University, First Department of Anatomy Asari, Masao; Azabu University, First Department of Anatomy
Keywords:	foot, gorilla, muscle architecture
Category:	Anatomy

NOTE *Anatomy*

Dimensions of the foot muscles in the lowland gorilla

Motoharu OISHI^{1)*}, Naomichi OGIHARA²⁾, Hideki ENDO³⁾, Teruyuki KOMIYA⁴⁾, Shin-ichiro KAWADA⁵⁾, Tae TOMIYAMA¹⁾, Yosuke SUGIURA¹⁾, Nobutsune ICHIHARA¹⁾ and Masao ASARI¹⁾

¹⁾First Department of Anatomy, School of Veterinary Medicine, Azabu University, 1-17-71, Fuchinobe, Sagamihara, Kanagawa 229-8501, ²⁾Laboratory of Physical Anthropology, Graduate School of Science, Kyoto University, Kitashirakawa-oiwakecho, Sakyo-ku, Kyoto 606-8502, ³⁾The University Museum, The University of Tokyo, 7-3-1, Hongo, Bunkyo-ku, Tokyo 113-0033, ⁴⁾Ueno Zoological Gardens, Tokyo 110-8711, and ⁵⁾Department of Zoology, National Museum of Nature and Science, 3-23-1, Hyakunin-cho, Shinjuku-ku, Tokyo 169-0073, Japan

*Correspondence to: Oishi, M., First Department of Anatomy, School of Veterinary Medicine, Azabu University, 1-17-71, Fuchinobe, Sagamihara, Kanagawa 229-8501, Japan

E-mail: dv0502@azabu-u.ac.jp

Tel.: +81-42-754-7111

Running head: FOOT MUSCLE ARCHITECTURE IN GORILLAS

ABSTRACT. We dissected the hindlimb of a female western lowland gorilla and determined the muscle dimensions (mass, fascicle length, and physiological cross-sectional area: PCSA). Comparisons of the muscle parameters of the measured gorilla with corresponding reported human data demonstrated that the triceps surae muscles were larger and had more capacity to generate force than the other muscle groups in both species, but this tendency was more prominent in the human, probably as an adaptation to strong toe-off during bipedal walking. On the other hand, PCSAs of the extrinsic pedal digital flexors and digiti minimi muscles were larger in the western lowland gorilla, suggesting that the foot, particularly the fifth toe, has a relatively high grasping capability in the lowland gorilla.

KEY WORDS: foot, gorilla, muscle architecture

Gorillas are generally regarded as the most terrestrial of the extant hominoids. However, the degree of arboreality is known to vary among subspecies. Mountain gorillas (*G. gorilla beringei*) living in eastern central Africa seem to be the least arboreal, and the amount of time they spend above ground is only 7% in females and 2% in males [1]. On the other hand, western lowland gorillas (*G. g. gorilla*) in western central Africa are observed to be more arboreal and are frequently found in trees higher than 20 m [1, 9]. Such differences in the degree of arboreality among the subspecies are correlated with foot anatomy. The foot of the western lowland gorilla has a relatively longer free portion of the first toe capable of opposing to the other four toes for grasping, whereas that of the mountain gorilla is relatively more humanlike and adapted for terrestrial locomotion [10, 11]. Therefore, understanding subspecies variations in the muscular characteristics of the gorilla foot is important for interpreting functional adaptations of the foot in hominoids. However, although Payne *et al.* [8] have reported the muscle architecture of the gorilla's hindlimb, no studies so far have provided complete quantitative data on all of the foot muscles, including the intrinsic muscles.

In this study, we dissected the left hindlimb of a female western lowland gorilla to provide complete quantitative data on the gorilla foot musculature. The cadaver (Museum No.: NSMT-M35965) was obtained from Ueno Zoological Gardens through the National Museum of Nature and Science, Tokyo, Japan. The gorilla died at the approximate age of 40 years, with a body mass of 69 kg at the time of death. The specimen was stored frozen until dissection.

A schematic diagram of the foot muscles in the lowland gorilla is provided in Figure 1. The foot musculature of the lowland gorilla is essentially similar to that of the human and other great apes, although some structural variations are noted. For example, *M. quadratus plantae*, running from the calcaneus to the tendon of the extrinsic pedal digital flexor muscles, is known to occur in only 30% of the lowland gorilla [12]. This muscle was absent in the present specimen. Moreover, *M. flexor digitorum brevis* was

separated into the superficial and deep heads in the present specimen as also observed in other great apes [10, 12]; the superficial head arose from the calcaneus and inserted to the second and third toes, and the deep head arose from the tendon of *M. Flexor digitorum longus* and inserted to the fourth and fifth toes (Fig. 1B). However, this muscle consists of only the superficial head and sends its tendons to the lateral four toes in the human [4].

During dissection, the muscles listed in Table 1 were exposed and removed from the foot and hindlimb bones. Muscle mass was determined using an electronic balance. Each muscle belly was immersed in 10% formalin. Thereafter, the fascicle length was measured at three to six places using a caliper. The PCSA was calculated by dividing the muscle volume by the fascicle length. The muscle volume was obtained by dividing the muscle mass by the muscle density (1.0597 g/cm^3) [5]. We did not include the pennation angle in our calculation of PCSA, because, in the two-dimensional muscle model, it was difficult to correctly measure the angle of the three-dimensional fascicle within a muscle. For comparisons of muscle architecture, the mass and PCSA of each foot muscle were divided by the total foot muscle mass and PCSA to calculate mass and PCSA ratios, respectively. The mass and PCSA ratios of the shank muscles were calculated in the same manner.

To confirm the consistency of our measurements, the mass and PCSA ratios of the shank muscles were compared with those reported by Payne *et al.* [8] (two male western lowland gorillas, Gm and Gj). Although a certain degree of variability exists, Table 2 indicates that the data acquired in the present study were generally in accordance with the previously reported data, suggesting that the described gorilla muscle architectural patterns appear to be reasonably representative.

Table 2 also shows compares the mass and PCSA ratios of gorilla and human shank musculature. The human data are taken from Wickiewicz *et al.* [13] and Friederich and Brand [2]. In both species, the triceps surae muscles were larger and had more capacity

to generate force than the other muscle groups, but this tendency was found to be more prominent in the human, probably as an adaptation to strong toe-off during bipedal walking. On the other hand, the mass and PCSA ratios of the ankle dorsiflexor and extrinsic digital flexor muscles were larger in the gorilla (Table 2).

With respect to the intrinsic foot muscles (Table 3), the digital flexor muscles were relatively smaller in the gorilla because *M. quadratus plantae* is relatively large in the human foot [4], whereas this muscle is rudimentary in the gorilla's foot [3, 12]. Instead, the PCSA ratio of the digital minimi muscles was relatively larger in the gorilla, possibly indicating that the lowland gorilla has a greater grasping capability of the fifth toe (Table 3).

This study is the first complete report on the muscular dimensions of the foot in the lowland gorilla. The mass, PCSA, and fascicle length of the thigh muscles from the same specimen are also presented in the Appendix. Such complete data of the muscle dimensions are essential for understanding the form-function relationship of musculature in hominoids [e.g., 6, 7]. We hope to have more opportunities to dissect the feet of both lowland and mountain gorillas for comparative analysis of the **intra- and inter-species** variations in muscle architecture in gorillas, which might reflect differences in their habitats and locomotor behaviors.

ACKNOWLEDGEMENTS. The authors would like to thank all of the staff of Ueno Zoological Gardens (Tokyo, Japan) for kindly allowing us to dissect the specimen. This study was partly supported by the Cooperation Research Program of Primate Research Institute, Kyoto University, by the JSPS core-to-core program HOPE, and by a Grant-in-Aid for Scientific Research on Priority Areas "Emergence of Adaptive Motor Function through Interaction between Body, Brain and Environment" from the Japanese Ministry of Education, Culture, Sports, Science and Technology.

REFERENCES

1. Doran, D. M. 1996. Comparative positional behavior of the African apes. pp 213–224. *In: Great Ape Societies* (McGrew, W. C., Marchant, L. F. and Nishida, T., eds.), Cambridge University Press, Cambridge.
2. Friederich, J. A. and Brand, R. A. 1990. Muscle fiber architecture in the human lower limb. *J. Biomech.* **23**: 91-95.
3. Gregory, W. K., editor. 1950. The anatomy of the gorilla: the Henry Cushier Raven memorial volume. Columbia University Press, New York.
4. Kura, H., Luo, Z. P., Kitaoka, H. B. and An, K. N. 1997. Quantitative analysis of the intrinsic muscles of the foot. *Anat. Rec.* **249**: 143-151.
5. Mendez, J. and Keys, A. 1960. Density and composition of mammalian muscle. *Metabolism* **9**: 184-188.
6. Ogihara, N., Kunai, T. and Nakatsukasa, M. 2005. Muscle dimensions in the chimpanzee hand. *Primates* **46**: 275-280.
7. Oishi, M., Ogihara, N., Endo, H. and Asari, M. 2008. Muscle architecture of the upper limb in the orangutan. *Primates* **49**: 204-209.
8. Payne, R. C., Crompton, R. H., Isler, K., Savage, R. Vereecke, E. E., Günther, M. M., Thorpe, S. K. S. and D’Août, K 2006. Morphological analysis of the hindlimb in apes and humans. I. Muscle architecture. *J. Anat.* **208**: 709–724.
9. Remis, M. 1995. Effects of body size and social context on the arboreal activities of lowland gorillas in the Central African Republic. *Am. J. Phys. Anthropol.* **97**: 413-433.
10. Sarmiento, E. E. 1994. Terrestrial traits in the hands and feet of gorillas. *Am. Mus. Nat. Hist. Novitates* **3091**: 1-56.
11. Schultz, S. H. 1934. Some distinguishing characters of the mountain gorilla. *J. Mammal.* **12**: 51-61.
12. Straus, W. L. Jr. 1930. The foot musculature of the highland gorilla (*Gorilla*

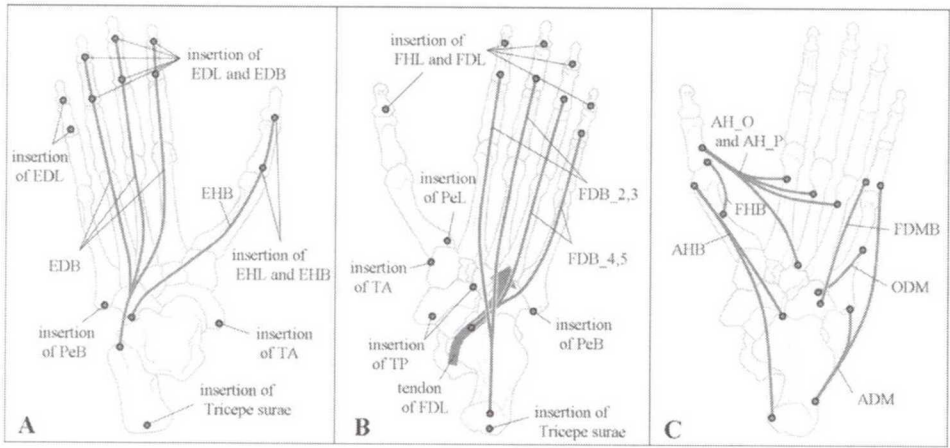
beringei). *The quarterly review of biology* **5**: 261-317.

13. Wickiewicz, T. L., Roy, R. R., Powell, P. L. and Edgerton, V. R. 1983. Muscle architecture of the human lower limb. *Clin. Orthop. Relat. Res.* **179**: 275-283.

Figure

Fig. 1. Schematic diagram of the foot muscles of the lowland gorilla in dorsal (A) and planter (B, C) views.

The ankle dorsiflexor (TA, EHL, EDL), extrinsic digital flexor (FHL, FDL) and digital minimi muscles (ADM, FDMB, ODM, FDB_5) were well-developed in the lowland gorilla. *Mm. lumbricals* and *Mm. interossei* are not included. Muscle name abbreviations are as detailed in Tables 1 and 2.



160x74mm (300 x 300 DPI)

Table 1. Foot and shank muscle dimensions in the lowland gorilla

	abbreviation	Mass (g)	PCSA (cm ²)	FL (cm)
Gastrocnemius and Plantaris	Gas + Pla	88.3	11.80	7.1
Soleus	Sol	102.3	21.98	4.4
Popliteus	Pop	4.9	0.93	5.0
Flexor hallucis longus	FHL	58.1	7.42	7.4
Flexor digitorum longus	FDL	22.1	2.67	7.8
Tibialis posterior	TP	19.4	4.16	4.4
Tibialis anterior	TA	58.2	7.16	7.7
Extensor hallucis longus	EHL	10.9	1.12	9.2
Extensor digitorum longus_2,3	EDL_2,3	9.4	0.97	9.1
Extensor digitorum longus_4	EDL_4	7.6	0.84	8.5
Extensor digitorum longus_5	EDL_5	13.5	1.35	9.4
Peroneus longus	PeL	44.0	7.40	5.6
Peroneus brevis	PeB	21.6	4.02	5.1
Peroneus tertius	PeT	7.6	0.96	7.5
Extensor hallucis brevis	EHB	4.7	1.29	3.4
Extensor digitorum brevis_2	EDB_2	4.0	0.63	6.1
Extensor digitorum brevis_3	EDB_3	2.9	0.65	4.2
Extensor digitorum brevis_4	EDB_4	3.0	0.73	3.8
Flexor digitorum brevis_2	FDB_2	4.8	0.99	4.6
Flexor digitorum brevis_3	FDB_3	6.3	0.98	6.0
Flexor digitorum brevis_4	FDB_4	1.4	0.75	1.8
Flexor digitorum brevis_5	FDB_5	0.7	0.48	1.4
Abductor hallucis brevis	AHB	20.7	4.93	4.0
Flexor hallucis brevis	FHB	10.9	5.31	1.9
Adductor hallucis, caput obliquum	AH_O	7.8	2.53	2.9
Adductor hallucis, caput transversum	AH_T	12.5	4.19	2.8
Abductor digiti minimi	ADM	15.6	8.98	1.6
Flexor digiti minimi brevis	FDMB	3.7	2.26	1.5
Opponens digiti minimi	ODM	0.8	0.52	1.4
Dorsal interosseus_1	DI_1	3.8	1.99	1.8
Dorsal interosseus_2	DI_2	2.3	1.91	1.1
Dorsal interosseus_3	DI_3	3.5	2.15	1.5
Dorsal interosseus_4	DI_4	4.3	3.26	1.3
Plantar interosseus_1	PI_1	3.2	2.60	1.1
Plantar interosseus_2	PI_2	1.6	0.73	2.1
Plantar interosseus_3	PI_3	1.5	1.08	1.3
Lumbricalis_1	Lu_1	0.4	0.10	4.0
Lumbricalis_2	Lu_2	0.9	0.21	4.1
Lumbricalis_3	Lu_3	0.7	0.16	4.3
Lumbricalis_4	Lu_4	0.6	0.14	4.2

PCSA = physiological cross-sectional area. FL = fascicle length.

Table 2. Comparisons of mass ratios and PCSA ratios in shank muscles with those of published gorilla (Gm and Gj) and human data

	Mass ratios				PCSA ratios			
	this study	Gm	Gj	Human (SD)	this study	Gm	Gj	Human (SD)
Triceps surae	43.2	42.5	40.9	54.3 (3.55)	49.8	39.7	39.6	61.7 (6.84)
Extrinsic pedal digital flexors	18.2	19.2	17.0	7.7 (1.47)	14.9	18.9	15.8	8.5 (1.89)
Dorsiflexors	22.6	23.7	21.4	17.5 (2.74)	16.9	27.9	17.2	10.4 (1.88)
Other muscles	16.1	14.6	20.7	20.4 (1.16)	18.4	13.6	27.4	19.4 (4.11)

Gm and Gj are cited from reported gorilla data [8]. The two values for human are given as the means and standard deviations (SD) of data from two published studies [2, 13]. Mass and PCSA ratios were calculated as subtotal of the constituent muscles of muscle groups. Muscle name abbreviations are as detailed in Table 1. Muscle groups: Triceps surae (Gas+Pla, Sol), Extrinsic pedal digital flexors (FHL, FDL), Dorsiflexors (TA, EHL, EDL), Other muscles (TP, PeL, PeT). *M. popliteus* and *M. peroneus brevis* are not included in other muscle group because complete data for the gorilla [8] and the human [2].

Table 3. Comparisons of mass ratios and PCSA ratios in foot muscles with those of published human data

	Mass ratios		PCSA ratios	
	Gorilla	Human	Gorilla	Human
Hallucal muscles	46.2	40.1	36.8	38.3
Digiti minimi muscles	16.9	14.6	24.7	13.4
Intrinsic pedal digital extensors	8.1	2.9	4.1	3.8
Intrinsic pedal digital flexors	10.2	20.7	5.5	16.4
Interossei	16.4	19.3	27.7	25.7
Lumbricals	2.2	2.4	1.2	2.3

Human data are cited from Kura *et al.* [4]. Mass and PCSA ratios were calculated as subtotal of the constituent muscles of muscle groups. Muscle name abbreviations are as detailed in Table 1. Muscle groups: Hallucal muscles (EHB, AHB, FHB, AH_O, AH_T), Digiti minimi muscles (ADM, FDMB, ODM, FDB_5), Intrinsic pedal digital extensors (EDB_2-4), Intrinsic pedal digital flexors (FDB_2-4, *M. quadratus plantae*), Interossei (DI_1-4, PI_1-3), Lumbricals (Lu_1-4).

Appendix. Thigh muscle dimensions in the lowland gorilla

	Mass (g)	PCSA (cm ²)	FL (cm)
Psoas major and Psoas minor	73.3	8.57	8.1
Iliacus	79.8	11.58	6.5
Tensor fascia latae	25.7	1.58	15.4
Gluteus maximus	328.2	31.97	9.7
Gluteus medius	391.0	36.04	10.2
Prifoermis	37.5	6.07	5.8
Gluteus minimus	57.3	8.99	6.0
Quadratus femoris	10.5	2.24	4.4
Superior gemellus	2.7	0.96	2.6
Inferior gemellus	1.4	0.33	3.9
Biceps femoris, caput longum	103.0	7.06	13.8
Biceps femoris, caput breve	44.6	4.86	8.7
Semimembranosus	19.4	1.25	14.6
Semitendinosus	100.9	7.00	13.6
Gracilis	91.1	3.40	25.3
Sartorius	19.2	0.55	32.9
Adductor longus	40.7	3.57	10.8
Adductor brevis	51.8	7.70	6.4
Adductor magnus	442.8	23.88	17.5
Pectineus	15.1	2.01	7.1
Obturatorius internus	35.3	6.61	5.0
Obturatorius externus	37.2	5.69	6.2
Rectus femoris	79.6	7.36	10.2
Vastus lateralis	174.7	19.23	8.6
Vastus medialis	105.3	12.95	7.7
Vastus intermedius	117.8	14.07	7.9

PCSA = physiological cross-sectional area. FL = fascicle length.