

氏名(本籍)	大石元治(和歌山県)
学位の種類	博士(獣医学)
学位記番号	甲第119号
学位授与年月日	平成21年3月15日
学位授与の要件	学位規則第3条第2項該当
学位論文題名	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
論文審査委員	(主査) 浅利昌男 (副査) 二宮博義 山本雅子

論文内容の要旨

【序論】

オランウータンやチンパンジーなどの大型類人猿は熱帯雨林を主な生活の場とし、果実などの植物を採るために木に登る。彼ら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、その大きな体のため枝の上でバランスを保つことが難しく、木の幹の側面や枝の下でも活動可能な懸垂型の行動を行うことにより、樹上環境に適応している。これら生活様式は、大型類人猿の前肢の筋骨格系に共通して認められる特徴に現れている。

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。

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。筋腹の筋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。一般的に、前肢筋には、前肢帯筋も含まれるが、標本を入手した段階で前肢帯筋に損傷が認められたので、本研究には含めていない。

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】

1. 肩部の筋について

肩部の筋群においては、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。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。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。

2. 上腕部の筋について

上腕部の筋群においては、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。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。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。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。

3. 前腕部の筋について

前腕部の筋群においては、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。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。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。

4. 手部の筋について

手部の筋群においては、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、チンパンジーのそれらよりも大きい値を示した。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。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。

【考察】

1. 肘関節の屈筋群の一関節筋と二関節筋の違いについて

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。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とは筋が持つ特性は異なる。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、肘関節を屈曲させるために必要な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、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。すなわち、二関節筋の特性として、一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。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は、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かったと考えられる。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。

2. 肘関節の伸筋群の違いについて

チンパンジーの肘関節の伸筋群は、オランウータンのそれ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質量比が、オランウータンのそれより大きい値を示した。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】

本研究はオランウータンとチンパンジーにおいて、筋の特性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特性を比較することが可能となった。ここ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系の違いは、両大型類人猿の異なったロコモーションへの適応と考えられ、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と考えられる。

論文審査の結果の要旨

オランウータンやチンパンジーなどの大型類人猿は、主に熱帯雨林に生息し、一般的に、木登りが得意な動物として扱われるが、オランウータンは樹上傾向が強く、逆に、チンパンジーは地上傾向を示す。この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が、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、筋を定量的に議論したものはあまりない。そこで本研究において筆者は、前肢筋の発達程

度の指標となる筋質量や、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（以下 PCSA と略す）などの定量的なデータセットを提供している。さらに、この2つの筋パラメータ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検討している。

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、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ている。そのうち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ものである。それぞれの筋計測については筋束長、筋質量、筋の体積を所定の方法で算出した。本研究では、両種間の体サイズを標準化するため、各筋の筋質量と筋の生理学的断面積（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。

その結果、明らかとなったオランウータンとチンパンジーのそれぞれの筋系の特徴は、以下のごとくであった。

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であると考察した。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、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たが、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ていた。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とでは筋が持つ特性は異なる。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。二関節筋の特性として、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。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は、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かったと考えた。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（発達の違い）に関係があると考えた。

2. 肘関節の伸筋群について

チンパンジーの肘関節の伸筋群は、オランウータンのそれ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質量比が、オランウータンのそれより大きい値を示した。すなわち、チンパンジーの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た。

3. 回旋板筋群について

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。これらに関して著者は、筋電図の研究を紹介しており、その研究からチンパンジーでは、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、肩甲下筋の活動は意味を持つレベルに達しないことが示されている。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た。

本研究は、現在、希少動物として認識される大型類人猿のオランウータンおよびチンパンジーの前肢骨格筋について、兩種間の筋形態の違いとロコモーションの関連性を明らかにするために、従来の定性的な解剖学的解析に加え、各々の筋の筋質量の計測および生理学的断面積（PCSA）の算出を行い、さらに兩種間の体サイズを標準化して兩種の筋の機能の違いを客観的に評価しているものである。このような解析手法を加えたマクロ解剖学分野での詳細な検討は、これまでに生態学、運動力学などの各分野で明らかとなってきたオランウータンやチンパンジーの種としての特徴を、筋解剖学の面から立証するものであり、各々の異なった生活環境のなかで、大型類人猿がどのように進化してきたかを理解する上での一助となる。これらのことから本研究は、獣医学上意義ある業績として、博士（獣医学）の学位を授与するにふさわしい研究であると判定した。