



Title	ニホンザルの樹上移動に関する運動学的研究
Author(s)	日暮, 泰男
Citation	大阪大学, 2010, 博士論文
Version Type	
URL	https://hdl.handle.net/11094/57727
rights	
Note	著者からインターネット公開の許諾が得られていないため、論文の要旨のみを公開しています。全文のご利用をご希望の場合は、 https://www.library.osaka-u.ac.jp/thesis/#closed 大阪大学の博士論文について

The University of Osaka Institutional Knowledge Archive : OUKA

<https://ir.library.osaka-u.ac.jp/>

The University of Osaka

氏名	ひぐらしやすお
博士の専攻分野の名称	博士（人間科学）
学位記番号	第23503号
学位授与年月日	平成22年3月23日
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当
人間科学研究科人間科学専攻	
学位論文名	ニホンザルの樹上移動に関する運動学的研究
論文審査委員	(主査) 教授 熊倉 博雄 (副査) 教授 中道 正之 準教授 八十島安伸 準教授 中野 良彦

論文内容の要旨

背景

動物として分類される生物のほぼすべてが随意的な移動能力をもつ。ある場所から別の場所へと自らの位置を移す運動をロコモーションと表現する。ロコモーションは動物の形態や生理にもっとも大きな影響をおよぼすという意味合いにおいて、動物にとっての基礎的な行動である。特殊化したロコモーション様式を有する動物種では、身体構造とロコモーション機能との関連性がとくに明瞭になりやすい。靈長類は相対的に身体サイズが大きいにもかかわらず、そのほとんどの種が樹上を俊敏に移動する能力をもつという点において、稀な哺乳類集団である。靈長類を定義する形態学的形質は同じ方向に向く両眼による鋭敏な視覚、把持能力を有する手足、平爪、拡大した脳であり、これらの共有形質はすべて、靈長類の最後の共通祖先（絶滅種と現生種すべての共通祖先）が從来の哺乳類にはなかった生態学的ニッチに適応したときに獲得されたと考えられている。四足移動にも現生靈長類のおおくに共通する複数の特徴が報告されているが、共通祖先のニッチにおける四足移動の特徴の機能に関しては現在も不明な点が多い。さらには、靈長類の四足歩行の特徴の中には、共通祖先のニッチへの適応ではなく、他の適応的な形質の副産物であるにすぎないものもふくまれる可能性が指摘されている。本論文全体の目的は、靈長類の四足歩行に見られる特徴の機能および特徴間の関連性を從来にない実験系を用いて検討し、四足移動を中心とする靈長類の新しい進化のシナリオを提示することであった。研究対象の靈長類として半地上性のニホンザル (*Macaca fuscata*, $N = 2$) を選択した。

実験1

靈長類の四足移動では後肢の次にその対側前肢が支持基体に接触することが一般的である（この四肢の接触順

序をダイアゴナル・シーケンス（DS）歩容と表現する）。これに対して、他の哺乳類では後肢の次にその同側前肢が支持基体に接触することがほとんどである（ラテラル・シーケンス（LS）歩容と表現する）。靈長類が他の哺乳類では稀にしか観察されないDS歩容を獲得した原因については現在も未解明である。また、靈長類はDSのみではなくLSといった他の歩容を用いる能力も有するが、この歩容選択の柔軟性について検討されることは少なかった。実験1では、水平に設置した梯子を支持基体として用い、梯子の棟の間隔をさまざまに設定して、ニホンザルの多様な歩容を生起させた。本実験の目的はDSの機能および歩容選択の基準を明らかにすることであった。被験体としたニホンザル二個体のうち一個体はDS、LS、TOSという三種類のシーケンスを使用した。TOSは本研究で初めて記載された四肢の接触順序であり、このシーケンスでは後肢の次に両方の前肢が支持基体に接触する。もう一方の個体はDSとTOSを使用した。本実験の結果から、靈長類がDSを用いると、後肢の正確な制御のために前肢が同側後肢を誘導する機能をもつことが示唆された。そして、歩容選択の基準として、エネルギー消費量の最小化または骨格にかかる負荷という二要因が從来挙げられていたが、靈長類の四足歩行では樹上での安定性が歩容選択の一因となることが明らかとなった。

実験2

靈長類の起源について複数の対立仮説が提出されているが、多くの仮説が把持能力を有する手足を重要な形態学的形質であるとしている。樹上移動時に支持基体を把持することによって、靈長類は移動運動の安定性を維持するための力またはモーメントを支持基体に効率的に伝達している。ロコモーション中の把持運動に関しては従来定性的観察が中心であり、定量的研究は技術的な困難さを理由として実施されなかった。実験2の第一の目的は四足移動時に手掌と足底にかかる圧力分布を測定することによって、把持運動の定量化が可能であるのかどうかを検討することであった。第二の目的は支持基体に応じた把持方法の調節を調べることであった。梯子および長さ6メートルのポール（一本橋）を支持基体として使用した。梯子上の歩行時には、手足の指間球に高い圧力が分布し、その他の部位にはほとんど圧力は分布しなかった。一本橋上の歩行時には、手足の広い範囲に圧力が分布し、さらに、支持基体の中心が外転した手足の拇指（趾）と第2指（趾）の中間に位置した。手足にかかる圧力の分布から、バランス維持の容易な梯子上の歩行時には把持動作は観察されないが、バランス維持の困難な一本橋上の歩行時には手足によって支持基体が強く把持されることが示された。本実験の結果から、圧力分布の測定によって手足の把持行動の定量化は可能であり、ニホンザルは支持基体に応じて把持方法を調節することが示された。

実験3

靈長類の四足移動では、体重支持というロコモーションに不可欠の機能を主として後肢が担い、その分の負荷が減少した前肢は外部環境の探索や操作に加えて、実験2で明らかにされたような後肢の誘導のためにも頻繁に用いられる。四足の制御機構は哺乳類に共通して体肢の向きおよび実効長という二要素を調節するモジュール戦略が採用されていると考えられてきた。実験3では、靈長類の前肢と後肢は機能分化しているため、他の哺乳類とは異なり靈長類は前肢と後肢の間で別個の運動制御機構を利用するという仮説を立て、この仮説の検証実験を遂行した。具体的に着目したのは、1) ニホンザルの用いるモジュール戦略が運動制御機構を単純化するかどうか、2) モジュール戦略の内容が体肢の向きと実効長であるかどうかという二点であった。後肢の運動については、体肢の向きと実効長の調節を第一目的とし、なおかつ運動制御を単純化するモジュール戦略が採用されていた。これに対して、前肢の運動についてはその制御を単純化する機構が観察されなかつたため、従来の定義でのモジュール戦略は使用されていないことが明らかとなった。この結果から、ニホンザルは前肢と後肢の間で別個の運動制御機構をもつことが示唆された。前肢と後肢の間で独立した運動制御機構はニホンザルをふくむ靈長類に特異的であり、靈長類の四足移動における前肢と後肢の機能分化の神経基盤であると推測された。

総合論議

Schmidt (2008) やRaichlen (2009) による最近の説に従うと、靈長類の最後の共通祖先が自らの生態学的ニッチへの適応として獲得した樹上移動に関連する特徴は、把持能力を有する手足とDS歩容の使用であった。おそらく

らく霊長類の共通祖先は、本研究でニホンザルについて示されたように、支持基体に応じて把持方法を柔軟に調節する能力を有していた。DS歩容に関して従来二つの利点が挙げられていた。1) 他の歩容と比較して、狭い支持基体上で静的安定性に優れる。2) 新たに別の支持基体へと前肢を接触させる瞬間に、後肢が身体質量中心の真下に位置する。それ故、新たに前肢を接触させる支持基体が曲折し、落下しても、後肢でそれまでの支持基体を把持することによって自身の落下を防ぐことができる。これらに加えて、本研究では、DS歩容を使用すると、前肢が後肢を誘導する機能をもたらすことを明らかにした。霊長類の四足歩行における後方への体重移動と、前肢と後肢の間の機能分化は適応ではなく、DS歩容の使用の副産物であったと思われるが、結果として前肢と後肢は別個の機構によって制御されるようになった。はじめは副産物であった霊長類に特異的な体肢の制御機構が、後にヒトの精緻な手指の運動と、後肢が推進力の発揮と体重支持のすべてを担う二足歩行のためにさらに特化していった可能性もあるかもしれない。

論文審査の結果の要旨

ヒトの身体における機能的特徴の一つとして、前肢と後肢の機能分化をあげることができる。人類は直立二足歩行を開始することで前肢を体重支持や移動の機能から解放した結果、道具を介した環境改変の道にすすんだ。このことが人類固有の文化的適応を実現することになったのは言うまでもない。しかし、このような前肢と後肢の機能分化はヒトに種特異的な機能ではなく、非ヒト霊長類すでに準備されていたと考えられる。しかしながら、その起源がどこまで遡れるかについては、断片的な化石記録では追究の方法がなく、現生霊長類の機能形態学的解析によらざるを得ない。本論文はこのような問題意識の下に、樹上四足移動を運動レパートリーに持つニホンザルを用いた運動学的解析によって、体肢機能分化の起源を追究した意欲的かつ独創的な論文である。

実験1では、四足性霊長類に特徴的に認められる歩容であるダイゴナルシーケンス歩容の機能的意義を探るために、様々な間隔の棧を有する梯子状支持基体を含む複数の支持基体上での四足歩行の分析を行なった。これらの支持基体の多様性は、生態学的妥当性を確保しながら、自然の樹上環境を模擬するために設定された。その結果、ニホンザルは前肢が先行してとらえた支持基体の位置情報を用いて、視覚情報では制御しがたい位置にある後肢の位置制御を行なっていることを明らかにした。

実験2では、手と足が樹上でどのように支持基体をとらえているかを明らかにするため、圧力センサーを梯子状支持基体及び水平ポールに装着し、四足歩行時における手・足と支持基体との関係を分析したものである。実験の結果、手および足のどちらにおいても、水平ポール上歩行には把握動作が行なわれているが、梯子状支持基体では指間球における支持のみが行なわれていることが明らかにされた。このことは、霊長類の共通祖先の生態学的地位として仮定されているfine branch nicheにおける身体支持戦略が複数存在することを示唆するものである。

実験3は、体肢運動制御において、制御を単純化するためのモジュールの存在を検討するものである。ヒトの二足歩行においては下肢の制御は、体肢の方向と長さという2つの変数を制御することで実現されるという先行研究にない、ニホンザルの様々な支持基体上における四足歩行において前肢・後肢のそれぞれの関節運動データを収集し、その結果に主成分分析を施すことによって、背景にある神経機構の推定を試みている。その結果、後肢においてはヒトの二足歩行の場合と同様、体肢の方向と長さという2つの主成分が抽出されるが、前肢においてはこれら2つの成分では運動を説明できないことが示された。すなわち、ニホンザルの四足歩行において後肢はロコモーション機能を制御する既知の2つのモジュールで制御されているが、前肢はそれ以外の機構によって制御されていることが推論された。この結果から、霊長類では前肢と後肢は異なる神経基盤によって運動していることが示唆された。

総合論議では、以上の知見に基づいて、霊長類の共通祖先における体肢の機能分化について考察を行ない、5500万年前の共通祖先において既に機能分化を実現する神経基盤が存在したことを考察した。

本論文は、ニホンザルの樹上移動運動について新たな知見を提出するとともに、形態人類学において重要なテーマであるロコモーションの進化について新たな見解を提示するものであり、博士（人間科学）の学位授与に相当するものと判断した。