

Title	人脳における進化的側面
Author(s)	俣野, 彰三
Citation	大阪大学人間科学部紀要. 1980, 6, p. 339-355
Version Type	VoR
URL	https://doi.org/10.18910/6490
rights	
Note	

Osaka University Knowledge Archive : OUKA

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

Osaka University

人脳における進化的側面

俣 野 彰 三

人脳における進化的側面

1. はじめに

ヒトの脳の進化的側面、ないしヒトの進化の指標としての脳の役割を考察する場合、やはり進化生物学の原則的方法である化石の追跡(paleoneurology)による証拠固めと、現生霊長目の比較(comparative neurology)にもとづく成果を踏まえねばならないことは勿論である。前者の場合、発掘された頭蓋骨を始めとして、諸骨格の特性の検討および同時にその発掘部位の地質学的・考古学的調査の資料を合わせてその時代の生態を考察しつつ検討するし、後者の場合は現生霊長目各種の脳の内部構造や機能に立ちいつてこれを種間比較し、その種の生態的地位に応じた種特異的行動との照応を検討する。ところが、脳そのものは化石を残していないから神経古生物学的研究というのはもっぱら容器に当る頭蓋腔やその endocranial cast の検討であって、最も幸運な場合でもせいぜい大脳表面の皮質の回や溝の観察が可能になる程度であり、焦点は脳全体、というより頭蓋腔の形や容積に向けざるを得ない。他方、現生霊長目の比較研究も、たとえば類人猿を数多く使用し最新の神経科学的方法を駆使してその行動、生態に照応した脳の構造と機能を究明したとしても、そこには進化の問題に立ちむかう比較神経学自身に含まれる方法論上の制約¹⁾が存在する。

しかしながら人間固有の複雑な諸行動といえども、それは脳の存在によって与えられることは間違いないし、自然人類学は culture そのものを論ずるのではなく、その culture を生ずるに至ったヒトの能力の発生について源流に遡って追跡することを志向するから、脳の進化を究明することが困難であっても最大目標の一つになることは当然である。ここではこの問題に関する成果を網羅総合することはさき、上述した二つの方法的立場からみた現時点での問題点の二、三を挙げて考察を加えるにとどめたい。

2. 脳の size と shape に関連して

現代人の脳の重量、容積ないし頭蓋腔の容積については数多くの記載がある。たとえば頭蓋腔容積で白人♂：1450-1500 cc, ♀：1300-1380 cc, あるいは日本人の計測値で♂：1485cc, ♀：1319 cc, 別に♂：1499 cc, ♀：1319 cc, などである。現生動物でもヒトの脳重ないし容積にまさる動物の例はいくらかもあるが、類人猿の中ではgorillaのそれがヒトに最も接近する。頭蓋腔容積の場合、数値に補正が必要なことは言うまでもないが、単純な脳重量ないし

容積の測定といえども多くの問題を含む。新鮮な材料の場合とか、固定液に浸された場合の液の種類の影響、あるいは性差、年齢差による変動がある。脳は成熟に達しておりながらも長く一定の値を保つものではなく、たとえば現代人で40才に入ると脳重量の減少が始まっている²⁾。又、血管や脳を覆う脳膜などの存在も測定値に影響を与えるのは当然である。

さて発掘された頭蓋骨より脳の容積を得る場合、頭蓋腔に粟粒、砂、散弾などをみたくして測定値を得るが、これは勿論あくまでも脳容積の近似値である。これに対し、発掘された頭蓋腔の中に脳の代りに砂などが自然に置換されて natural endocast を形成する稀有な場合がある。たとえば *Australopithecus africanus* (*Austr. afr.*) の Taung skull の type specimen の例 (Tobias の図 1³⁾) では後頭葉の pole, 外側静脈洞の impression, 小脳の contour, 大脳半球の impression などが見事にあらわれている。しかし殆どの例では、腔の中の脳は置換されずに人工的に endocast が製作されることになる (たとえば Sts 5: *Australopithecus* from Sterkfontein, Tobias の図 2³⁾)。いずれにしても、この容積値の解釈を脳に直接及ぼすことは大きな制限と困難が加わるのは当然である。霊長目の endocranial cast については、Hofer⁴⁾, Radinsky⁵⁾ らの成績があり、Radinsky は endocranial cast に残された表面の回や走行する血管の相対的位置について詳細な観察を行った。この方法は脳の進化をたどる証拠としては唯一無二ではあるが、現代人における同一個体の脳とのその cast の比較ですら両者の間にずれが生じることも知られており⁶⁾, ましてや endocranial cast の成績より脳の内部構造に論及することは不可能と言えよう。

現在までに得られた出土骨から推算される脳容積は、研究者によってまちまちの補正が加えられて発表されているが、ここでは現生霊長目の成績も合わせて Tobias の例³⁾(表 1) を取りあげる。この表では *Austr. afr.* (n=9) で 575 cc (435-685), *Homo erectus* (*H. er.*) (n=9) で 955 cc (750-1255) としたが、原表では前者から *Homo habilis* を分離して論じそれぞれを 494 cc, 656 cc としている。ここではこれを合一する見解に従い⁷⁾, 且つ *Homo habilis* を *Austr. afr.* に含めた数値を示した。合一する論議についてはここではふれない。

さらに進化の速度について、Haldane の指数 (Haldane は 1000年につき 1/1000 の形質

表1. Hominidae の平均頭蓋容積の例, (cc, δ , Tobias³⁾ を改変)。

Gibbon (<i>H. lar</i>)	104.0 (n=95)
Siamang (<i>S. syndactylus</i>)	125.8 (n=23)
Chimpanzee (<i>Pan troglodytes</i>)	398.5 (n=163)
Orangutan (<i>Pongo pygmaeus</i>)	434.4 (n=203)
Gorilla (<i>G. gorilla</i>)	534.6 (n=414)
<i>Austr. afr.</i>	575 (435-684) (n=9)
<i>H. er.</i>	955 (750-1225) (n=11)
<i>H. sap.</i>	1350 (1000-2000)(n=1000)

変化の増減を 1 Darwin と規定した) によって, ここ120万年の変化として試算された成績⁸⁾を見ると, 脳の進化速度は明らかに他の組織のそれより著明に早い。他の形質の進化のスタートは脳より遥かに早い時期に起ってゆるやかな速度を持つ。Austr. afr. の骨格の検討, 採集された cultural features はすでに彼等が本質的に bipedal walking を行い, 不全ながらもヒト化した手や指を所有していたことを示している。つまり脳容積が現生霊長目の gorilla 程度の Austr. afr. が, すでに bipedal で道具を使用したとされる。そして脳容積の進化速度の変化 (図1と表1) は, Austr. afr. から H. er. の出現段階 (約100万年以前ないしそれ以内) で第一の飛躍があって, 現生霊長目のいずれの種をも大きく引き離し, ついで H. er. から Homo sapiens (H. sap.) の出現 (約50万年前以内) で第二の飛躍が見られて現在に至っている。

次に endocranial cast の shape を比較して見ると, ほぼ同容積である Austr. afr. と gorilla の全体の観察印象で, 明らかに前者の cast が man-like shape を示し, 一般に頭頂葉から側頭葉にかけての拡りが顕著で¹⁰⁾, 視覚領野とその前方の連合野をさかいする猿溝に位置の動きが認められる。このことはたとえば原猿, 類人猿, ヒトにおける感覚野と連合野の位置を示した図2⁹⁾でも理解される。又, H. sap. sapiens と H. sap. neandertalensis との比較では, 前頭葉の眼窩上部の発達の違いを指摘し得る¹⁰⁾。

以上のような脳の size と shape の変化を総括した場合, かりに脳の size の急速な飛躍を来した時点で, やはり行動の上での照応する発達があり, 言語をはじめとするようなヒト固有の行動発現の可能性があると推測するならば, 今後の出土骨による脳の進化の検討は Austr. の出現以後より H. sap. に至る間の脳容積の飛躍に合わせた type specimen の収集, 言いかえると古くても100万年程度以内の時代変遷での多くの変異の収集が必要である。これによって脳の進化の経過に関するより正確な仮説設定への可能性が開かれよう。化石の発掘と同時に得られる古生態学的資料からの cultural feature が示す当時の生態についても, この時代水準に合致して良く組織された hunting behavior や technology の発現があったことが論じられている。特に H. er. より H. sap. への50万年以内の間の大脳皮質連合野の発達は, 後述する内部構造の変革とあいまって, たとえばいわゆる言語中枢発現の可能性を推定させる。

最後に, このような size の増加をニューロンの数の増加に対応させて考慮する際は, 当然脳の size と身体他の部分との相関 (たとえば体重との相関, brain-bodyweight allometry) が問題になる。Jerison¹¹⁾ は脳の進化にとって, 結局その size が最も安定した生物学的基本特性を示すとの立場から, 霊長目を含むすべての哺乳類の脳を二つの独立した要素からなると仮定した。一つは allometry の分析から理解されるような body size に関連して決定される (身体に比例して脳が大きくなる) 要素であり, 他の一つはその生活様式に示される適応

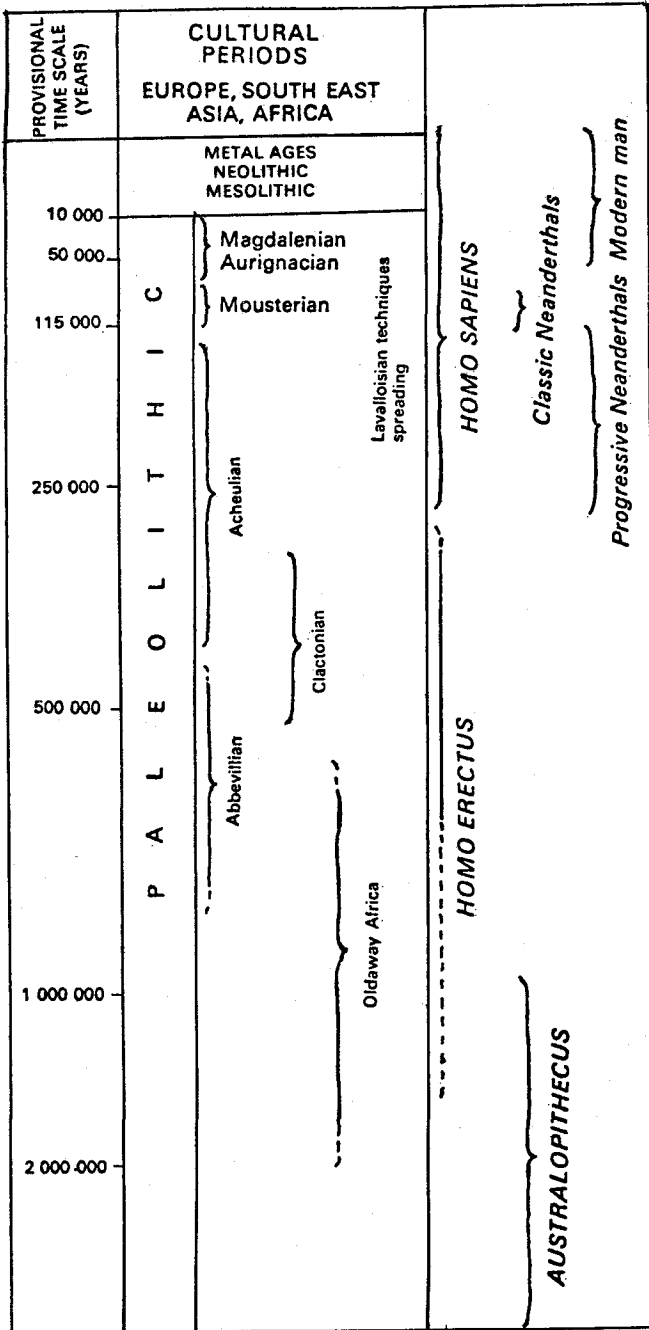


図1. Time scale の一例, (原図⁹⁾一部改変)。

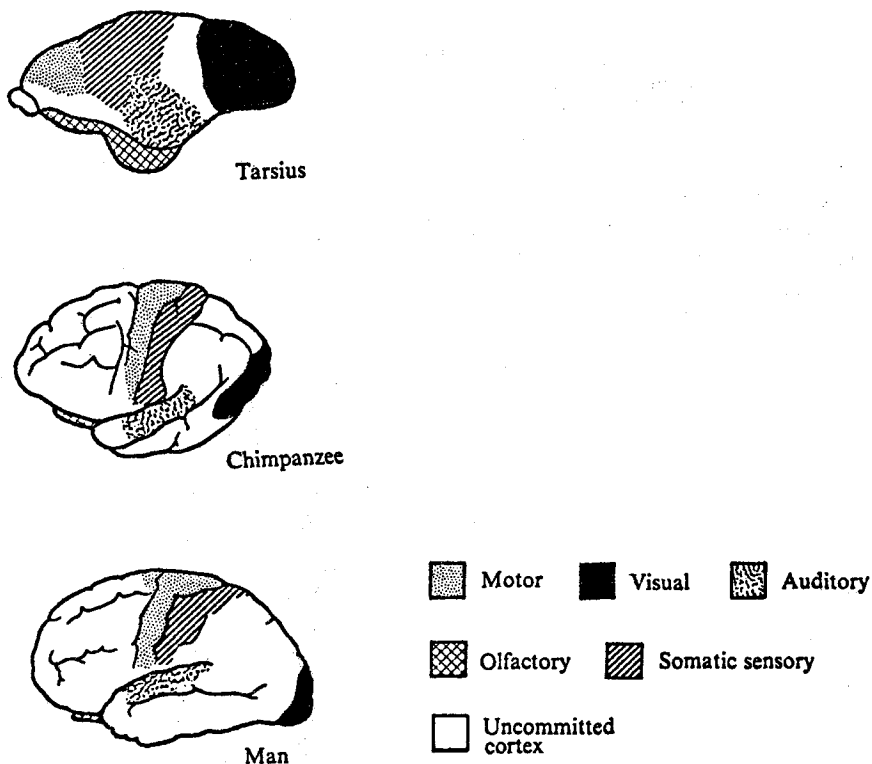


図2. Size を同等にして皮質領野を比較したもの。Visual area の前に猿溝がある。(Young⁸⁾より改写)。

能力によって種特異的に改善される要素である。後者は genetic drift のような偶然性のものではなく、種が生態的地位を獲得することに応じて特殊化して発達するものであり、それも脳が全体として特殊化するのではなくて、生態に応じた行動を反映する脳の特典部分（たとえば新皮質ニューロン、さらにはもっと細分された部分）が、種特異的に特殊化するものであるとした。つまり生物の生態的地位への適応放散は、当然相応する脳の適応放散による脳の size の拡大をともなうという見解に立つ。

彼の仮説によれば brain size (E_W) は body size によって決定される要素 (E_o) と適応能力でもたらされる extra の拡大要素 (E_c) の和 ($E_W = E_o + E_c$) であり、これを皮質ニューロン数に置きかえて皮質の全ニューロン数 (N) を allometry による要素 (N_o) と、適応ニューロンによる要素 (N_c) の和 ($N = N_o + N_c$) で示した。Nc は extra-neuron と呼ばれる。これを試算する場合は、各研究者が生データのいずれを採用するかで若干異ってくるが、いずれにしても経験的成果より算出が可能である。Jerison の仮説の意義は、これが現生動物は勿論、化石のすべてを通じて適用可能なことである。この単純化には後で述べる内部構造の改善を主張する立場から見て重大な疑義が含まれる。しかし現時点で、化石の頭蓋腔容

表2. Extra-neuron の試算例 (Tobias³⁾ を改変)。

N : 全ニューロン数, N_v : Allometry (体重) による相関ニューロン数
 N_c : Extra-neuron 数。

	頭蓋容積 (cc)	体重 (gr)	N (billion)	N_v (billion)	N_c (billion)
African great ape	400- 600	45000-250000	4.3- 5.7	0.9-2.1	3.4-3.6
Austr. afr.	500- 650	25000- 45000	4.6- 6.2	0.7-0.8	3.9-5.4
H. er.	750-1225	50000	6.6- 9.4	0.9-1.0	5.7-8.4
H. sap.	1276-1400	53000- 68000	9.4-10.0	1.0-1.1	8.4-8.9

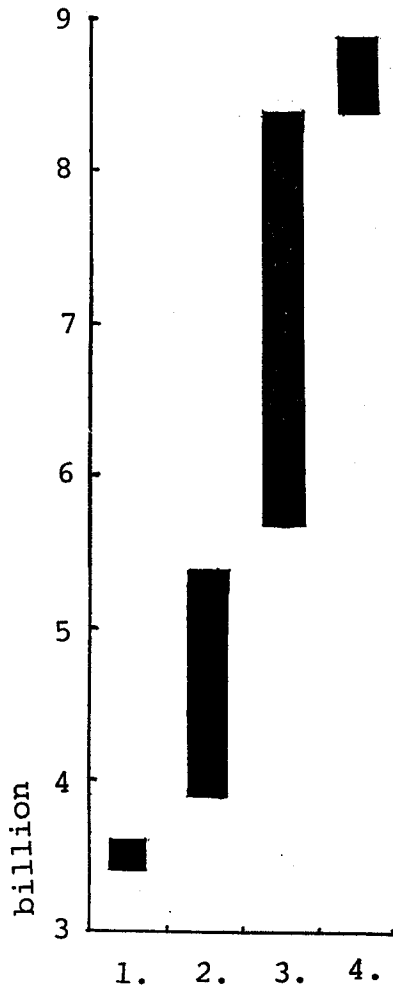


図3. Extra-neuron の比較 (Tobias より改変)。1. African great ape
 2. Austr. afr. 3. H. er. 4. H. sap.

積や軀幹四肢骨の測定からその皮質ニューロンの数にまで言及可能としたことは、paleoneurology としては前向きに評価されてよい。

Tobias はこの仮説によって、Austr. afr. を始めとする extra-neuron の数を計算した(表2, 図3, Homo habilis の取り扱いについては表1の場合と同様である)。

このように比較的短期間で急速な進化速度をもって脳の size が増大し、それにもないニューロン数が増加することは、身体の他の部分の進化の場合と同様のメカニズムでは考えにくい。Young⁹⁾ は神経系でのニューロン分裂の際、約30回の有糸分裂の後、さらにもう一回追加の分裂が起れば、形の上で2倍になり得ることを示唆した。藤田¹²⁾ は Austr. afr. から H. er. までの早い進化スピードについて、マトリックス細胞が neuroblast を作り始める第II期の延長による細胞分裂の追加であると述べた。さらに H. er. から H. sap. への飛躍や, gorilla と Austr. afr. および H. sap. neandel. と現代人の間に見られる shape の変化についても、皮質の連合野を中心とする限られた部位での第II期分裂の追加があって、場所的なニューロン数の増減が起り、差を生じたと言う。

3. 脳の内部構成に関連して

Tobias が、猿人の出土頭蓋の endocranial cast にもとずいて Jerison の extra-neuron theory を適用して Austr. afr. の大脳皮質ニューロン数まで推定したことは、現生霊長目の内部構造の研究を行う比較神経学の立場との連続の可能性を示す一つの成果として注目されてよい。しかし比較神経学においては、大脳皮質の神経細胞の数の増加のみならずさらに皮質内部における細胞構成の変化をとらえる。Shariff (表3¹³⁾) は霊長目を原猿よりヒトまで、その皮質の grey/cell coefficient (G. C. C. : von Economo¹⁴⁾ が大脳皮質における細胞体と細胞間質 -neuropile- の容積比を示したもので、彼はヒトで全大脳皮質について細胞 1 : neuropile 27 と計算した) を比較した。神経細胞の容積を1とした時の neuropile の容積は tarsius の 6.2 よりヒトの 21.3 に至るまで、一つの ascending phylogenetic scale にのっている。この数値は Haug¹⁵⁾ によって方法を改良して計算され直したがその傾向に変わりはない。Haug は表4に示したように tarsius を1とした種間比較を行い、細胞の増加と皮質全体の増加の度合の差を volume/cell coefficient とした。これらの事実は、神経細胞体自身がそ

表3. Grey/cell coefficient (von Monakow) の例, (Shariff¹³⁾ による)。

	Eulaminate	Agranular	Koniokortex
Man	21.3 (0.047)	22.2 (0.045)	11.5 (0.087)
Chimpanzee	19.3 (0.052)	19.6 (0.051)	9.3 (0.107)
Cercopithecus	12.2 (0.082)	18.9 (0.053)	8.1 (0.124)
Tarsius	6.2 (0.163)	11.0 (0.091)	4.2 (0.238)

表4. 皮質量と細胞数の計測 (Haug¹⁵⁾ による)。

Cortex : Tarsius を1とした時の比較値, () 内は測定値 (ml) を示す。

cells : Tarsius を1とした時の比較値, () 内は細胞数測定値を示す。

	Cortex	cells	Vol./cell coeff.
Man	293 (230.4)	22(6.9×10 ⁹)	13.6
Chimpanzee	108 (95.92)	18(5.5×10 ⁹)	6.0
Cercopithecus	25 (19.74)	8(2.5×10 ⁹)	3.1
Tarsius	1 (0.786)	1(0.31×10 ⁹)	1.0

表5. 皮質ニューロンの size (μ^3), (Shariff¹³) の測定例)。

	Eulaminate	Agranular	Koniocortex
Man	1261	2468	895
Chimpanzee	865	1035	616
Cercopithecus	718	855	468
Tarsius	536	580	339

の size を種の系統進化に従い大きくする (表5) という成績, 樹状突起の neuropile における括りのより複雑化, および付着するシナプスの増加という形態学的証拠と共に, 行動の複雑化に照応するものと考えられる。このように系統発生の上昇にともなう脳容積の増加は, 単なる総容積を示す数字の問題ではなくて Holloway Jr.¹⁶⁾ が述べるように, ヒトと chimpanzee では大脳皮質 1 cc ずつの中味の構造構成が異なることを示す。この構造構成の検討に欠くことの出来ないのはニューロンの Golgi 染色像による比較であり, たとえば樹状突起の arborization¹⁷⁾ はこれ以外の方法では追究出来ない。

大脳皮質の樹状突起の増加や軸索の短い Cajal type II の細胞の増加に着目し, 皮質, 特に連合野の拡張および構造構成の改変を脳の進化の最大の parameter として強調したのは Herrick¹⁸⁾ である。彼は早くから比較神経学の進化的展望に研究の基盤をおいた。

連合野の拡大 (図2参照) は, Hebb¹⁹⁾ が述べた A/S ratio とも関連する。Hebb は全連合野 (A) と全感覚野 (S) の size の比を系統発生の scale にのせ, psychological complexity における hierarchy の parameter としての使用可能性を主張した。一つの試算によれば¹⁶⁾, macaque で 4.8, chimpanzee で 20.4, ヒトで 27.8 を示す。但しこれには脳の size, すなわち細胞数との関連をも表示する必要がある。

とにかく化石から得られる脳の size にもとづく進化の実証が余りにも単純で, これには現代神経科学の進歩がもたらす成果が殆んど反映され得ないことを指摘するのが比較神経学の立場である。脳の total mass の討議を内部構造の構成改変に置きかえ, 得られた成果を行動と照応しつつ両者の gap を埋めてゆくという主張が, Herrick¹⁸⁾ 以来最近の Holloway Jr.¹⁶⁾ に受けつがれてきた。その際ヒトを含む霊長目に限って脳の進化を論ずれば, 上述の

ように皮質構成に焦点がおかれるのは当然である。しかし、皮質構成の変更は当然皮質下の脳構造にも平行して変更を引き起す。例えば Tilney の数値 (表 6)¹⁶⁾ のように、錐体、橋、齒状核などの相対的容積比がヒトに近づくに従い増加するのと対照的に、上丘と下丘の値は減少する。錐体路の発達は当然であるが、これと関連して求心路の楔状束核の容積も増加してくる。錐体路が脊髄運動ニューロンへ接続する際、ネコでは直接シナプス接合しないが、monkey ではそれが認められ、chimpanzee よりヒトに至るにつれてその数が増すこと²⁰⁾も、皮質の進化にともなう皮質下構造の変更の 1 例と言える。

表6. 灰白質の測定例, (Tilney による脳幹各レベルの断面積比, 例数不明),
M=man G=gorilla C=chimpanzee O=orangutan Gi=gibbon B=baboon
Ma=macaque L=lemur T=tarsius (Holloway, Jr.¹⁶⁾ より改写)。

	M	G	C	O	Gi	B	Ma	L	T
錐 体	0.183	0.161	0.172	0.160	0.138	0.143	0.147	0.110	0.032
橋 核	0.550	0.480	0.400	0.300	0.200	0.164	0.150	0.055	0.057
大 脳 脚	0.321	0.187	0.223	0.110	0.110	0.190	0.169	0.086	0.017
下 丘	0.070	0.111	0.132	0.131	0.130	0.155	0.175	0.223	0.337
上 丘	0.104	0.140	0.125	0.124	0.132	0.123	0.158	0.140	0.230
楔状束核	0.100	0.081	0.073	0.093	0.068	0.065	0.086	0.049	0.029

表7. 霊長目終脳灰白質の容積測定例 (mm³), (Stephan²²⁾ らによる)。

	嗅球	古皮質 (扁桃を含む)	中隔	線条体	Schizo- cortex	海馬	新皮質
Macaca mulatta	84.3	1220	271	4032	639	1353	63481
Pan troglodytes	267	2852	882	12700	2093	3919	302392
Gorilla gorilla	294	4530	1090	13547	2537	4446	317542
Homo sapiens	114	9161	2610	28559	6142	10287	1006525

Stephan²¹⁾ らは brain-bodyweight allometry にもとづいて、霊長目各種の脳における灰白質の容積を広範に比較検討した。新皮質については、各種の体重を同等にしてその増加を指数化して示した (図 4)。basal insectivora (hedgehog など) を 1 とした場合のヒトの異常な高値は、これと chimpanzee との距りが 1 より chimpanzee までの距りを上まわる。この方法では alouatta と gorilla が低い値を示し、原猿では daubentonia が比較的高い。表 7²²⁾ に示された終脳灰白質の比較は生のデータ例である。これを指数化すると、上述の新皮質の成績について線条体の種間差が顕著で、次いで間脳や小脳が続く。海馬, schizocortex, 中隔などは変化が少なく、嗅球のみは新皮質と全く対照的に絶対値が減少して退化を示す。大脳辺縁系の値は相対的に減少するが絶対値は増加している。しかし新皮質に見られるような明白な scale とは合致しない灰白質が至るところに存在し、種特有の生態、行動様式に対する適応を示している。今後さらに精細なレベルでの脳構造と行動との照応が必要であ

る。このように進化を展望する比較神経学にとってまず第一に必要なのは、Stephan らによって示されるような豊富で正確な生のデータである。

ヒトの直立二足歩行に代表されるように、霊長目の locomotive behavior は種それぞれの生態に応じて多様な特性を発揮する。これに照応する脳構造の適応は、行動に対する脳の適応の中で最も基本的な例と言える。延髄における四肢の筋・関節感覚の中継核の比較はこの点から興味がある。その際、楔状束核、薄束核、外側楔状束核の相互比較と共に、前庭神経核域内の group z にも注目すべきことが最近の成績にあらわれ始めている。

group z は元来前庭神経核域に属し、前庭神経下核尾部の背方に認められる小細胞群²³⁾で(図5)、従来その詳細な意義は不明であった。最近、平衡感覚の大脳皮質の受容野とされる area 3a が視床VPLの吻側部と連絡することがHRP法で証明されたが²⁴⁾、この部位が group z の投射を受けることが確認された²⁵⁾。さらに group z へ area 3a より feed back機構としての下行線維が終止する²⁶⁾。他方、group z は下肢の筋感覚の延髄中継核の役割を果す²⁷⁾ほか、前庭神経内側核、下核、小脳室頂核などより前庭性イムパルスも送りこまれる²⁶⁾。つまりこの細胞群は、locomotive behaviorの基盤となる姿勢の維持、身体運動平衡の調整にとって延髄レベルでの重要な役割を果すものと想定される。このように新しく得られた知見は、今迄気づかれなかった灰白質の比較の必要性を生じさせ、それが従来のレベルでの解釈を改変して新しい見解をもたらし得る。このように比較神経学の進展にとって第二の柱となるのは脳構造と機能に関する新しい知見を追求することである。

最後に行動と脳の照応における parameter としての個体発生、すなわち脳の成長に関する

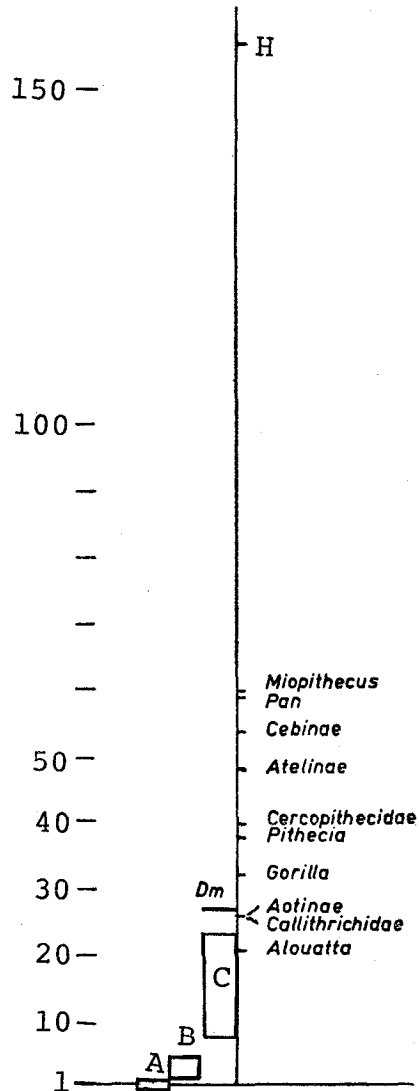


図4. 新皮質の比較 (体重を同等にして指数化して示す)。(Stephan & Andy²¹⁾による) A: Basal insectivora (これを1として基準にしてある), B: Progressive insectivora, C: Prosimia, H: Homo, Dm: Daubentonia madagascarensis.

時間軸に合わせた検討例にふれておく。ヒトの脳の個体発生における細胞レベルの観察では、やはり成長と共にニューロンの樹状突起の延長と複雑化、シナプスの増加が起ることが認められる。Schadé ら²⁸⁾の成績は middle frontal gyrus を基準としたもので、皮質全体の考察に当てはまらないかもしれないが(表8)生後2年までの樹状突起の伸びは著しい。その後は成熟までの期間に、ほぼ2倍程度に緩慢に伸びている。この結果によれば、somatosensory behavior の発達の証拠は得られるが、より高次の複雑な行動の裏付けは認め難い²⁸⁾。さらに推測をすすめた表現をすれば、いかなる psychological complexity をもつ行動も、生後2年の脳構成プログラムの中には含まれているということになる。しかしながらこの事実は、glia の増加による未知の neuro-glial relationship が行動発達へ寄与しているかもしれないことと同時に、構造・機能追求のレベルを、より一層精細化し、未知の parameter の存在を探索する必要があることを示していると考えられる。

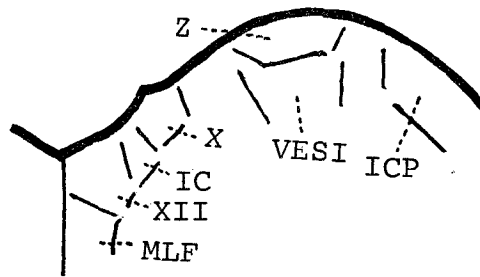


図5. Macaca fuscata の延髄前頭断のスケッチ, Group Z の位置を示す。

IC : 介在核 (Staderini), ICP : 下小脳脚, MLF : 内側縦束, VESI : 前庭神経下核, Z : Group Z, X : 迷走神経背側核, XII : 舌下神経核。

表8. 人脳発育時の測定例, ND : Neurons $\times 10^3/\text{mm}^3$, GCC : Grey/cell coeff. 第3層 1 : 樹状突起の数, 2 : 樹状突起の断端数, 3 : 突起分岐数, 4 : 全樹状突起の長さ, (Schadé & Grocnigen²⁸⁾ および Holloway, Jr.¹⁶⁾ による)。

		新生児	6ヶ月	24ヶ月	成熟
第3層	ND	99.0	30.5	20.1	12.5
	GCC	41	53	55	77
第4層	ND	444	151	59.8	35.0
	GCC	55	95	180	250
第5層	ND	60.5	16.1	8.9	6.0
	GCC	36	37	53	66
第3層 錐体細胞	1	6.7	6.4	7.9	7.6
	2	5.8	67.7	93.1	195.3
	3	3.1	15.6	16.7	40.8
	4	203 μ	2369	3259	6836

4. おわりに

ヒトの進化をきわめる最大指標のひとつとしての脳と人間行動との関連、*cultural trend* との連繫を論ずるのは現時点ではすべて *speculative* である。現在までの化石の証拠は約50-100万年前の間、および50万年前以内に脳の *size* に飛躍的増大があったことを示す。これに対して言語も含めた適応が行われ、さまざまな生態の変革があったと推定される。脳の *size* 増大のメカニズムは、大脳新皮質を中心とするニューロンの発生時における分裂の追加が想定されており、これにともないさまざまな内部構造の構成改変が起った。この構成改変は *size* の飛躍のみならず、*gorilla* と *Austr. afr.* あるいは *H. sap. neandel.* と *H. sap. sap.* の間のような *shape* の変化の場合にも起り得る。そして最後に現代人に示されるような種特異的な遺伝特性を示すようになったとの推定が現時点での了解である。脳の内部構成の改変については現生霊長目の比較神経学的アプローチが行われ、これが行動の進化と照応されて脳と行動の *gap* を次第に埋めてゆくだろう。

しかし複雑な行動の進化と照応した脳の理解を得るには、まだ大きな距りがある。*Laughlin*²⁹⁾ は *hunting behavior* をその行動様式から 1) 子供に *program* されること、2) 情報の *scanning* と収集、3) 獲物への接近と追跡、4) 捕獲、屠殺を含む動物の不動化、5) 事後の始末に区分した。これに従って脳の構造を照応させる試みが行われたが (*Holloway, Jr*³⁰⁾) その結果、いずれにしても脳構成のすべての *level* にわたって多くの構造要素が各区分に絡み合い、現時点では *hunting behavior* に脳を的確に照応させるには脳構造と機能に不明の要素が多すぎることを浮きぼりにしただけであった。

要素解明に関する別のアプローチに臨床における観察例がある。しかし *Penfield*³¹⁾ の言語中枢に関する成績において最も肝要とされる後言語領野でも、皮質下の視床とくに *pulvinar* との連絡を含む大きな領域の破壊で、始めて重要な障害を生じるのであって正確な形態学的、生理学的レベルでの局在としての言語中枢は曖昧なままである。後言語領野が存在する側の *planum temporale* の拡大、大脳外側溝 (*Sylvius*) の延長が中枢存在の形態学的証拠の一つとして注目されたが、この側頭葉の左右非対称はすでに類人猿特に *orangutan* でも認め得る³²⁾。

これに対して、脳の構造と機能に関する解明で得た成果の単なる集合では言語の生物学的解明は不可能で、たとえば *cognition* のように脳内ニューロンの *intercellular activity* の経過として、時間の *parameter* の考慮も加えた一つの *pattern* として把握すべきであるとの考え方がある (*Lenneberg*)³³⁾。ところが現時点は、この *pattern* を解明するための基礎となる脳の構造と機能に関する生のデータが余りにも少ないのである。

引用文献

- 1) 俣野彰三: 生物の比較について —比較神経学の場合— 大阪大学人間科学部紀要 5: 179-189, 1979.
- 2) Brizzee, K.R.: Gross morphometric analysis and quantitative histology of the aging brain. *Neurobiology of Aging*. J.M. Ordy & K.B. Brizzee, eds. pp. 401-423, 1975, Plenum Press, New York.
- 3) Tobias, P.V.: *The Brain in Hominid Evolution*. 1971, Columbia Univ. Press, New York.
- 4) Hofer, H.: Über die Interpretation der ältesten fossilen Primatengehirne. *Bibl. Primatol.* 1: 1-31, 1962.
- 5) Radinsky, L.B.: The fossil evidence of prosimian brain evolution. *The Primate Brain*. C.R. Noback & W. Montagna, eds. pp. 209-224, 1970, Appleton-Century-Crofts, New York.
- 6) Conolly, C.J.: *External Morphology of the Primate Brain*. 1950, Charles C Thomas Pub., Springfield.
- 7) Campbell, B.: *Human Evolution —an introduction to man's adaptations—*. 1974, Aldine Pub. Comp., Chicago.
- 8) Young, J.Z.: *An Introduction to the Study of Man*. 1971, Oxford Univ. Press, London.
- 9) Harrison, G., Weiner, J.S., Tanner, J.M. and N. A. Barnicot: *Human Biology*. 1977, Oxford Univ. Press, London.
- 10) Wezler, K.: *Menschliches Leben in der Sicht des Physiologen*. *Neue Anthropologie*. hersg. H.-G. Gadamer u. P. Vogler, Bd. II, ss. 292-385, 1972, G. Thieme Verlag, Stuttgart.
- 11) Jerison, J.H.: *Evolution of the Brain and Intelligence*. 1973, Academic Press, New York.
- 12) 藤田哲也: 神経系の発生と行動の発生, 神経科学講座. 渡辺格, 森田弘道, 伊藤正男, 天野武彦編, 第1巻, 83-144頁, 1977, 理工学社, 東京.
- 13) Shariff, G.A.: Cell counts in the primate cerebral cortex. *J. Comp. Neurol.* 98: 381-400, 1953.
- 14) von Economo, C.: Ein Koeffizient für die Organisationshöhe der Grosshirnrinde. *Klin. Wochenschr.* 5: 593-595, 1926.
- 15) Haug, H.: Remarks on the determination and significance of the grey cell coefficient. *J. Comp. Neurol.* 104: 473-492, 1956.
- 16) Holloway, Jr. R.L.: The evolution of the primate brain: Some aspects of quantitative relations. *Brain Res.* 7: 121-172, 1968.
- 17) 俣野彰三, 塚 章: 視床下部ニューロンの樹状突起のひろがりについて, 自律神経 9: 103-108, 1972.
- 18) Herrick, C.L.: *Brains of Rats and Men*. 1964, Hafner Pub. (Reprinted), New York.
- 19) Hebb, D.O.: *The Organization of Behavior*. 1949, Wiley, New York.
- 20) Kuypers, H.G.J.M.: The descending pathways to the spinal cord, their anatomy and function. *Progress in Brain Research*, Vol. 2, J.C. Eccles & J.P. Schadé, eds. pp. 178-202, 1964, Elsevier, Amsterdam.
- 21) Stephan, H. and O.J. Andy: Quantitative comparative neuroanatomy of primates. An attempt at a phylogenetic interpretation. *Ann. New York Acad. Sci.*, 167: 370-386, 1969.
- 22) Stephan, H., Bauchot, R. and O.J. Andy: Data on size of the brain and of various brain parts in insectivores and primates. *The Primate Brain*. C.R. Noback & W. Montagna, eds. pp. 289-297, 1970, Appleton-Century-Crofts, New York.
- 23) Brodal, A.: Anatomy of the vestibular nuclei and their connections. *Hdbk. Sensory Physiol.*, H.H. Kornhuber ed. VI/I, pp. 239-352, 1974, Springer-Verlag, Berlin.
- 24) Nakatani, J. and S. Matano: Vestibulo-thalamo-cortical connections in the cat. —An experimental study with horseradish peroxidase—. *IBRO News*, 6: 12, 1978.
- 25) Nakatani, J. and S. Matano: Terminations of fibers from the group z (Brodal) and its connections with the vestibular nuclei. —An experimental study with horseradish peroxidase (HRP) in the cat—. *Neuroscience Letters*, Suppl. 2: 28, 1979.

- 26) Nakatani, J. and S. Matano: Afferent connections to group z (Brodmann) in the cat. —An experimental study with horseradish peroxidase (HRP)—. *Neuroscience Letters*, 1980. In press.
- 27) Landgren, S. and H. Silfvenius: Nucleus z, the medullary relay in the projection path to the cerebral cortex of Group I muscle afferents from the cat's hind limb. *J. Physiol.* 218: 551-571, 1971.
- 28) Schädé, J.P. and W.B. van Groenigen: Structural organization of the human cerebral cortex. *Acta anat.* 47: 74-111, 1961.
- 29) Laughlin, W.S.: Hunting: An integrating behavior system and its evolutionary importance. *Man the Hunter*, R.B. Lee & I. de Vore, eds. pp. 304-320, 1972, Aldine Atherton, Chicago.
- 30) Holloway, Jr. R.L.: Neural parameters, hunting, and the evolution of the human brain. *The Primate Brain*. C.R. Noback & W. Montagna, eds. pp. 299-310, 1970, Appleton-Century-Crofts, New York.
- 31) Penfield, W. and L. Roberts: *Speech and Brain Mechanism*. 1959. Princeton Univ. Press, New Jersey.
- 32) LeMay, M. and N. Geschwind: Hemispheric differences in the brains of great apes. *Brain Behav. Evol.* 11: 48-52, 1975.
- 33) Lenneberg, E.H.: Brain correlates of language. *The Neurosciences, Second Study Program*. F.O. Schmitt, ed. pp. 361-371, 1970, The Rockefeller Univ. Press, New York.

ISSUES ON EVOLUTIONARY CHANGES OF THE PRIMATE BRAIN

Shozo MATANO

Brain research viewed from the evolutionary aspect is of utmost importance in the field of biological anthropology, since the brain is a salient and unique parameter for human evolution. Research method of this study falls into two parts, as well as the evolutionary biology of other organs in human body. The first part is paleoneurology and the second is comparative neurology.

Fossil evidences to date enable to the following assumption (Tobias, '71). In regard to size of brain, two steps of the rapid increase occurred during about one million years before present. The first increase occurred at the time period from *Australopithecus africanus* to *Homo erectus* (the average value of brain volume jumped from about 500 cc to 1000 cc), and the second step coincided with the time period of appearance of *Homo sapiens* (from about 1000 cc to 1350 cc). And also, it is conceivable that various behavioral adaptations in the specific ecological niche were made in accord with these two time periods. The evolutionary rate of speed of brain proceeded more rapid comparing with that of other organs. About mechanism occurring the rapid speed, one can deduce that the additional cell divisions arose in brain as a whole, or at each appropriate portion as the cortical association area (Young, '71, Fujita, '77). The progressive adaptive change of brain mainly took place at the cerebral cortex. So, the cortical structural reorganization has been emphasized as the parameter in brain evolution by Herrick ('25) and Holloway Jr. ('68).

In order to obtain the useful parameter, the neuroanatomical and neurophysiological evidences form the very important elements, throughout the macroscopic or microscopic field. For example, our recent study concerning the group z in the vestibular nuclei elucidated that it plays an important role for controlling of the locomotive behavior, and then, the comparison of the group z between each primate species seems to be a good possibility to show a new point of the evolutionary interpretation for primate locomotion. Besides, some considerations were made on the comparative study of various primate brains by Stephan ('69), the extra-neuron theory (Jerison, '73), the grey/cell coefficient (von Economo, '26), the A/S ratio (Hebb, '49) and some other neuroparameters. These factors are need to be gathered as versatile as they can. In the present state, the comparative neurological research of living primates seems to be one necessary early biological step toward an analysis of human evolution specially related to its species specific complex behavior.