

( 続紙 1 )

京都大学	博士 ( 理学 )	氏名	木下 勇貴
論文題目	Functional morphology of the trunk in primates: implications for the evolution of human bipedalism ( 霊長類における体幹部の機能形態学 : ヒト二足歩行の進化への示唆 )		
( 論文内容の要旨 )			
<p>ヒトと他の霊長類が大きく異なる点のひとつは、常習的な直立二足歩行を行うことである。静的には不安定な直立二足姿勢で歩行を行うには、直立した体幹の姿勢維持が重要となる。ヒトの祖先が直立二足歩行時の体幹制御戦略をどのように発達させてきたかを知るためにはヒトを含む霊長類を用いた比較研究が必要であるが、現時点では非ヒト霊長類の二足歩行中の体幹運動を実験的計測によって調べた研究は、チンパンジー1例を除いて皆無と言ってよい。また、体幹を支える脊椎の形態や個々の椎骨の運動域についても、霊長類のデータは不足している。これらのギャップを埋めるため、本論文では、ヒト、テナガザル、ニホンザルに焦点を当て、二足歩行時の体幹運動、胸腰椎の回旋運動範囲、各胸腰椎の形態の3側面について調査した。その結果、二足歩行時の体幹運動を調べた第2章と第3章からは、テナガザルとニホンザルにおいても、ヒトと同様、胸部と骨盤部の反対回旋が生じていることが明らかになった。長年、ヒトの歩行にユニークな動きであると考えられてきた胸部と骨盤部の反対回旋は、最近の研究でチンパンジーにも見られることが報告されており、本研究の結果を合わせて考えると、ヒト科の系統で独自に獲得した特徴ではなく、二足歩行という運動を行う際に必要な力学的要請によるものである可能性が高い ( 2章 )。一方、冠状面内の体幹側屈運動においては、ヒトと非ヒト霊長類の間で、さらには非ヒト霊長類間でも違いが認められた。ただ、いずれの種においても、歩隔に対する体重心左右動の大きさ ( 安全率 ) は一定であり、異なる筋骨格構造を持ちながらも、それぞれ異なる戦略で安定した二足歩行を生み出している可能性が示された ( 3章 )。ヒトを含む霊長類種間で大きな違いが見られなかった体幹回旋運動について、軸となる胸腰椎の個々の動きを調べた第4章からは、ニホンザルにおいてもヒトと同様に下部胸椎の回旋量が最も大きく、上部胸椎と腰椎では動きが小さいことを明らかにした。ただし、前肢帯および軟部組織を除去した標本で同様の計測を行ったところ、上部胸椎も下部胸椎と同程度に回旋した。上部胸椎の回旋は前肢帯の存在によって制限されている可能性が示された。一方、腰椎の回旋量に大きな変化は見られず、腰椎の回旋量が少ない原因は個々の椎骨の形状によることを確認した ( 第4章 )。第5章ではヒトを含む霊長類7属8種25体の全胸腰椎について幾何学的形状計測を含む形態解析を行い、ヒトの胸腰椎の形状は、体幹軸周り回旋に関しては、狭鼻猿類の中で決して特殊ではないという、第2章の結果を裏付ける結果を得た。また、回旋に関わる形状以外にも対象を広げ分析を行ったところ、ロコモーション時に体幹を直立に保つ機会の多いヒト上科とクモザル科では、四足歩行型のオナガザル類に比べ、胸腰椎の大きさや形状が比較的均一であることを明らかにした。回旋以外の動きに関わる脊椎の形状には、ロコモーション様式による違いが反映していると言える。これらの結果を総合すると、効率的な直立二足歩行への適応と考えられていた体幹内反対回旋は、直鼻猿下目の共通祖先の段階で既に獲得されていた形質を転用して行われていることが示唆される。一方、回旋に関わる形状以外については、おそらくロコモーション様式によって変わり、ヒトの椎骨形態は、直立姿勢や二足歩行の獲得時に後肢の機能形態の変化とともに大きく変化した可能性がある。</p>			

( 続紙 2 )

(論文審査の結果の要旨)

ヒトの直立二足歩行の進化と適応を知ることを目的とした霊長類のロコモーション研究はこれまでも数多く行われ、二足歩行を行うための後肢の形態基盤や運動戦略等が明らかにされてきた。しかし、それらの研究の大半は四肢の動きに注目するものであり、体幹の動きについては知見が極めて限られていた。申請者は、安定した直立二足歩行を行うには体幹の姿勢制御が重要であるとの考えに基づき、霊長類の歩行中の体幹の動きを運動力学的に分析するとともに、その動きの基盤となる椎骨形態や、個々の椎骨の可動性について詳細な分析を行った。ヒト、テナガザル、およびニホンザルの二足歩行を運動力学的に分析した第2章と第3章では、骨盤に対する胸郭の回旋が、位相、量のいずれにおいても3種間で似ていることを明らかにした。これまで、骨盤と胸郭の反対回旋はヒト科のみが共有する形態を基盤とするものなのか、二足歩行の力学的要請によるものなのか不明であったが、本研究は後者の可能性が極めて高いことを示す貴重な知見をもたらした。また、冠状面内での動きの分析からは、体幹の動きは種によって異なる一方で、体重心の左右への変動幅と左右の足の開き幅の関係は種によらず一定であることも明らかにした。形態的制約によって足を着く位置は種によって変わるが、それに応じて体幹の制御を変えることで、どの種も安定した二足歩行を行い得ることを定量的に示した重要な貢献である。第4章では、死体標本の胸郭上部を骨盤に対して回旋させた際の全胸腰椎の動きを分析し、回旋量が最も大きいのは下部胸椎であることを明らかにした。また、上部胸椎の回旋量が下部胸椎に比べ小さくなるのは前肢帯の干渉によることを、慎重に組織を除去しつつ繰り返す一連の計測から突き止めた。ヒト以外の種で個々の椎骨の動きを定量化した最初の研究であるだけでなく、これまで不明であった上部胸椎の動きの制限理由を解明したことは高く評価できる。さらに第5章では対象を真猿類8種に広げ脊椎の形態解析を行い、計463個の椎骨データから、ヒトの胸腰椎の形状は、体幹軸周りの回旋に関しては、直鼻猿類の中で決して特殊ではないという第2、4章を支持する結果を得た。一方、回旋に関わる形態以外については、体幹垂直型の種と四足型の種の違いがあることも明らかにした。直立姿勢に関わる脊椎形態の形質を新たに発見した貴重な成果と言える。特に、全ての胸腰椎について形状を総合的に捉えつつ脊椎形態の全体像をつかむという申請者が独自に開発した手法は、後続の研究に大きく影響を与えるだろう。歩行時の体幹の姿勢制御という、これまで報告例が極めて限られていた対象について、多角的な手法で意欲的に調べた本研究は、ヒトの直立二足歩行の進化と適応を調べる研究に新たな領域を拓いた。また、ヒトの体幹運動は、回旋に関しては直鼻猿の中で特殊とは言えないという申請者の仮説は、第6章で提示している予備的データを含む本研究の多角的な分析結果と緻密な考察によって導き出されており、興味深く、また説得力を持つ。ヒトの直立二足歩行の起源と進化を議論するための重要な知見を提供したと言える。よって、本論文は博士(理学)の学位論文として価値あるものと認める。また、令和5年1月20日、論文内容とそれに関連した事項について試問を行い、その結果をもって令和5年1月25日に霊長類学・野生動物系教員会議で合格と認めた。

要旨公表可能日： 2023 年 3 月 24 日以降