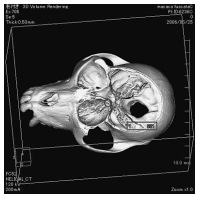
第 2 章

体を測る



CT スキャンで“切った”
ニホンザルの頭骨

1　形を追う執念

■古典的脆弱性の克服

形態学は研究の対象である「かたち」を，表現型を独占した実体として認識してきた歴史がある。生物学が現象の抽出に始まる以上，つねに形態学は，かたちをどうとらえていくかという挑戦を出発点にしなくてはならない。骨を肉眼で観察するという行為であれば，2000 年前のギリシアの自然哲学において，すでに軌道に乗らせられていたといえなくもない。その後の E. ジョフロア・サンチレールも G. キュヴィエも R. オーエンも K. ゲーゲンバウルも C. ダーウィンも E. ヘッケルも，大きなくくりでいえば，かたちの認識に腐心しながら，もっとも基本的な部分で同じ手法に依存し続けたことは事実だ。

その彼らが絶えず育ててきたかたちを認識する手法は，現物に対して，理論を構築するために有効な検出法に依拠するということである。誤解を生じないように念を押すなら，これは客観性を軽視したということではけっしてない。彼らが生み出した体系は，その時点その領域での，最も堅固な再現性を誇る形態学である。

ただし，客観性の水準において，彼らの力量をもってしても形態学が大きな弱みを抱えているとするなら，それは認識されるかたちを議論しうる共通の土壌を，

完全には開拓できなかったということかもしれない。

現在に至っても，骨形態学の認識されたデータを共有できる実効性のある「型式」を，われわれは十分に持ち合わせていない。過去の巨人を持ち出さなくとも，たとえば骨格形態ならば，ここ一世代30年に限ってみても，共通の認識は，計測点（ランドマーク）をいかに定め，そこにどう物差しを当てるかという程度のひ弱な出発点しか持ち合わせてきていない。質的非計測計質にいたっては，その水準すら確保できない貧弱な状況におかれていたといえよう。

今日もその弱々しい事態はあまり改善されてはいないのだが，それでも我々はいくつかの新しい視点から問題点を少しずつ解消しつつある。その最初の例としてデジタル空間における形態の共通認識への道をとりあげておきたい。

■三次元デジタル空間での骨学の可能性

ニホンザルの頭蓋の一部を三次元デジタル情報として取り扱うことにする。現在，われわれは16連マルチCTスキャンにより，骨標本の入力を進めている。いかなる霊長類であっても，標準的なマクロ骨形態の議論であれば，0.5mm精度でのデータ収集を繰り返しておくことで，一応の意味ある解析は可能といえる。マルチスキャンタイプのCTの一般化によって，スキャンに要する時間は格段に短縮されたので，骨格標本のみならず未固定死体からの入力環境も，近年大いに改善されてきている。

過去5年ほどの間，この領域でのもっとも大きな問題は，データを扱うフォーマット形式の互換性であった。CTスキャンはほとんどの場合，研究機器ではなく，臨床に特化した応用的医療装置である。そのことが原因で，そもそも入力されるデータはアカデミックな解析や理論の継承に用いることを想定していない。

医療機器は，臨床医にとっての幸福な労働条件を満たすことを最大の目的として販売されている。そのため，立体形状を入力し終えても，それを形態学の解析の土台として用いることはできない事態が続いていた。1990年代以降，医療用CTを用いた動物遺体の骨学的機能解析はいくつかの場面で大きな成果を挙げてきているが[1]，それは事実上，貴重な入力データを一度アナログとして出力し，写真上で骨運動を解釈するという，たくさんの情報を失いながら進められる手法となっていた。

状況が変わってきたのは，DICOM フォーマットの普遍化によるものである。DICOM のファイルとして入力されたデータは，様々なアプリケーション上で機能することとなり，典型的には三次元画像解析ソフトにより定量的な解析が図られ，また，CG や CAD に関連したアプリケーションによって，教育の場面でも大きな貢献を見せるようになる。

DICOM フォーマットを用いたニホンザル三次元データの解析例を見ておこう（図 1）。DICOM で保管された再構成データを AZE 社の Virtual Place にて三次元可視化した像が図 1 である。作業的には，ボクセル（スキャンした空間を分割した立方体）の CT 値（X 線の吸収の差を表現する値）に対して，妥当な可視化閾値を操作者が指示することで像は得られる。この検討の場合，自由に回転する三次元画像におけるもっとも画面上浅い位置（手前）の点を選択し，その三次元座標（位置ベクトル）を追って解析を進めている。あくまでも各ボクセルの CT 値に対して，何をもって骨とし何をもって軟部組織や空気と表現するかは CT 値に対するわれわれの指示である。

もちろん，スキャンデータそのものにはスキャン時の基本条件である電圧，電流，照射時間の精度，断面厚などが，測定誤差を生む要素として盛り込まれていることも考慮しなくてはならない。古典的計測法においては，ランドマークの正確な決定や，計測装置あるいはノギスの当て方のような人為的要因が結果に微妙な影響を与えてきたのはよく知られている。デジタル入力とはいえ，われわれは新たな誤差要因を抱え込んでいることも間違いない。特に計測ポイントの認識・確認手段については，デジタル画面上，あるいはプログラムによって決定されるとしても，そこにはノギス時代のアーティファクトよりもさらに正確さや客観性を乱しかねない要因が新たに表出してくるものと考えられる。ニホンザルのデータはこれらの客観性を乱す要素を吟味しながら，一つの妥当な形状を抽出し，誤りにくい計測点の確定を企図して研究を進めたものである。

図 1 は，眼窩に関する適応を扱っているところだ。古典的計測法は誤差やランドマークの脆弱性はもちろん大きな問題であった。しかし加えて，骨格深部や断面内部に対する非破壊的手法の多くが実行できず，これまではこのような複雑な形状の立体情報による検討がおこなわれることは珍しかった。

眼窩でつねに問題とされるのは，頭蓋に対して眼球あるいは網膜がどのような角度で配置されているかという点だ。視覚情報に大きく依存して生きる霊長類の

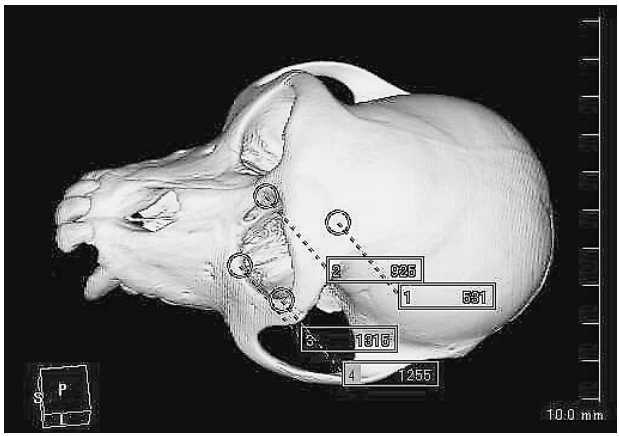


図１　CT スキャンでデータ化し，DICOM ファイルを介して復構されたニホンザルの頭蓋。眼窩の機能性を意味づけると期待される点をマークしている。

場合，たとえば，両眼視領域をどう確保するか，樹上での下方視野はどこまで保たれているか，地上に降りたときの視界の側方への広角性はどの程度か，といった議論を繰り返さなければならない。遺体材料が手に入りやすい動物群ならば，網膜を多量に採取して組織学的に検索し，特定の種ごとに，視覚情報としてもっとも重視する方角を頭蓋に対して確定していくことができる。しかし，霊長類の場合，網膜材料の大量の検討は困難だ。そこで，収蔵・蓄積されてきた頭蓋標本の三次元的検討という方法に一日の長がある。

図２では，上眼窩裂，つまり眼窩後方で外転神経や動眼神経が通る孔の内側の点を探し出している。この点と，図１で見えている眼窩辺縁部のいくつかの点との関係を解析しているところだ。眼窩辺縁に点をとっていくことは機械的な操作で可能であり，上眼窩裂のような，眼窩から頭蓋腔に至るルート上に基準点を確保してしまうと，眼窩の進化学的デザインを定量的に扱えるようになる。たとえば，眼窩輪の辺縁上の点集合に近似させた平面あるいは何らかの図形と，頭蓋腔に近い基準点との幾何学的関係をベクトルで表現し，それを頭蓋の座標内におくことで，眼球を固定していた眼窩の三次元的意匠を定量化できることだろう。こうしておけば，マカカ属の複数種間，あるいは広く霊長類の種間の視野特性をわかりやすい表現で比較できるようになるに違いない。

このように DICOM ファイルが機能する三次元解析アプリケーション上で，ラ

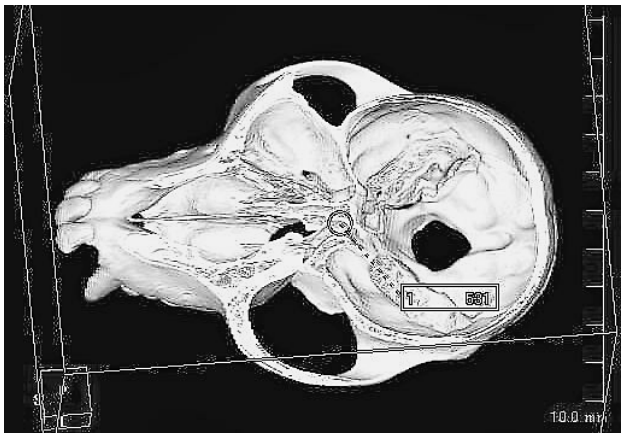


図2　図1をデジタル画像上で切削し，上眼窩裂の内側を表出させて，ランドマークを探している。

ンドマークの設定は比較的容易だ。デジタル空間内で骨格に切断や回転を加えてアプローチできるような骨格深部のランドマーク化はまだ新しい課題だが，眼球に関する限り，このような作業は難しくなく，きわめて有効な手法となり得る。眼窩の形状と眼球の視野特性の進化という，古典的形態認識手法が効果的に使えなかったテーマに対し，三次元デジタル画像解析学が画期的に貢献できる例である。

■鳥類へ，そしてデジタルライブラリーへ

三次元デジタルデータが研究領域の論理性を刷新していく例は数知れないだろう。まったく異なる材料だが，現在重視しているテーマは鳥類，それもニワトリの変異である。二足歩行のロコモーションの検討対象として無固定の死体を全体でCTスキャンに通し，形状情報を三次元化中だ。筋肉や内臓などの軟部構造と一緒にデジタル化されているが，軟部構造を除去する閾値を指定することで妥当な骨格図を完成させることができる。

現在考慮しているのは，こうした全身のデータから身体のいくつかの部位をセグメント化して抽出，各セグメントの立体図形としての特性を明瞭にしておくことである。他方で，全身情報をもつ死体を解剖し，セグメント間を連結する骨格

筋スペックを記録することも，形態学の重要な手法だ。運動のモデル化に必要な情報が，マクロ解剖と三次元デジタル化の両手法によって得られていく例である。理想的には，セグメントの体積，密度，重心位置，生理学的筋断面積の算出を通じて，個体の運動スペックの定量化へと進むことになろう。

私のアイデアでは，この一連のデジタルデータを，鳥の種間の機能的進化，家禽品種間の育種動機の解明などにつなげたいと考えている。この領域は農学や獣医学が近年研究を放棄したマクロ形態学の中心部分であり，動物学，霊長類学からの貢献が期待されている。

ここで，標本の形状デジタルライブラリーという発想についてまとめておきたい。とりあえずは，骨格の変異論を語りうるデジタル情報の蓄積について考慮しておこう。

先述の DICOM フォーマットによって，骨格標本あるいは死体からのデジタル化形態情報が，情報科学のインフラ拡充とともに，維持，発展させられることが確実になってきた。DICOM という規格が，やっと国際的に安定化したことの成果だ。これまでは形状の入力は何らかの方法で可能であっても，それをデジタルフィールドで維持していく見通しを欠いていた形態学は，強力な武器を手にしたといえるだろう。DICOM データを無尽蔵に蓄積していくことで，世の中の動物標本形状の完全なデジタル化保管と継承が可能となりつつある。

また，このことは一つにはフォーマット確立の功ではあったが，同時に，CT とワークステーションとハードディスクのコストダウンの成果でもある。特に，量的な問題ながら，ハードディスクのコストダウンは重要だ。2006 年の時点でテラバイト単位のハードディスクが容易に購入できる状態を見ると，サルのような，おもに中程度の大きさの哺乳類標本が数千点あったとしても，それらを漏れなく妥当な精度でデータ化する計画は，記憶媒体のコストに関していえば障害ではなくなりつつある。

標本資料の付帯情報のデジタルデータベース化は各研究機関で進んでいるが，こうした既存のキュレーティング成果の蓄積に加えて，画像三次元情報を構築し，コレクションと連結したデジタル形状データベースとして機能させることが期待される。骨変異論を今後推進していくうえで，DICOM に代表される形状データとリンクした標本データベースは，必須のインフラとして整備されることだろう。とりわけ霊長類研究所の標本資料整備体制の基本には，この発想が不可欠となっ

てくる。

■地理的変異の導出

形の認識や蓄積，解析の局面では，デジタルのような新しい技術開発と普及は，その驚異的なスピードからしても，形態学のアドバンテージを飛躍的に拡大するものかもしれない。しかし，それは，検討する対象も用いるべき論理性も多岐にわたる形態学にとっては，偶然に恵まれた研究の一場面や一思想的局面の出来事に過ぎないのかもしれない。それ以前に，形態学には他のアカデミックフィールドに負けることのない巨大な足跡があることを再認識しておきたいと思う。それこそ，すなわち，莫大な標本蓄積と，背景としてそれ支えてきた自然誌学（ナチュラルヒストリー）の科学哲学である。ここでは，前節とは対照的に，古典的に具備されてきた形態学の優位性，すなわち標本の蓄積から得られてくるデータの意義を評価しておきたい。

東南アジアの霊長類変異論の基盤となる地域のひとつとして，インドシナ領域とスンダ領域の境界部がある。クラ地峡と呼ばれるタイ南部の地峡が間氷期に海没し，現在のマレー半島が島として分断されたという，特異な地誌を残す地帯だ。霊長類の変異論としては，かねてからこの地域では，カニクイザルやベニガオザル，各種のリーフモンキー属が研究課題として取り上げられてきている。標本の少ない霊長類でこの地域の地理的変異を押さえていくにはまだ困難が多かろうが，いずれナチュラルヒストリーの底力が表現型変異の全貌を明らかにしていくことは間違いない。

一方で同地域の変異論が，シンプルな形で明確になってきた例を挙げておこう。ツパイ類の形態変異である。最大の関心は，コモンツパイ（*Tupaia glis*）・ベランジェツパイ（*Tupaia belangeri*）コンプレックスに集まってきた。

19 世紀以来，クラ地峡をまたいで分布する中型の半地上半樹上性ツパイが報告され，いわゆるコモンツパイ・ベランジェツパイコンプレックスを中心とした複雑な集団を構成しながら，中国南部からベトナム，ラオス，タイ，ミャンマー，バングラディシュ全域に広がり，マレー半島南端に達し，インドネシアの島々にまで分布域を拡大していることが知られてきた。このツパイ類の諸集団は，命名上は錯綜し，多くの亜種や種集団が提起されてきた。しかし，クラ地峡周辺に関

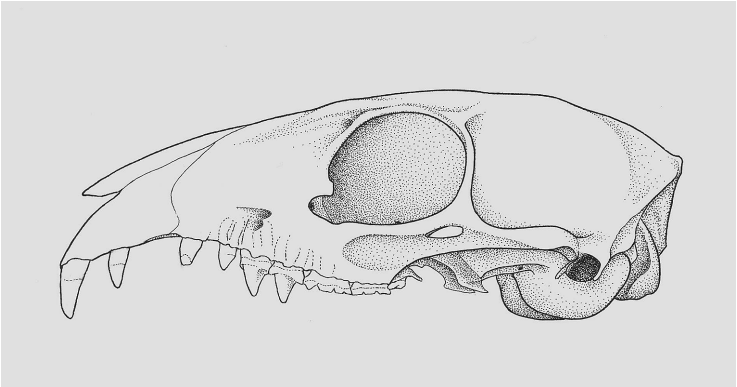


図3　ベランジェツパイの頭蓋左側面観。国立科学博物館・渡辺芳美氏描画。Mysterious Arboreal Tupai; the Northern smooth-tailed tree shrew（*Dendrogale murina*）14頁から引用[4]。

しては，どうやらコモンツパイとベランジェツパイの二集団が，海進と隔離に関してどのような生物地理学的振る舞いを経てきたかという謎に，関心が集約されてきたといえる。

これまでの検討で，私は，合衆国スミソニアン研究所，アメリカ自然史博物館，大英自然史博物館，パリ国立自然史博物館，ゼンケンベルク自然史博物館，ウイーン国立自然史博物館，タイ国立科学技術研究所，マレーシア国立公園自然保護局，国立シンガポール大学多様性研究所，中国科学院動物学研究所，そして日本国内の国立科学博物館，霊長類研究所に収蔵されているおよそ600体の中型ツパイの毛色と頭蓋形態の変異を検討してきた。その結果，クラ地峡より北方に分布する集団が毛色全体に緑褐色を帯び，南方集団は赤色寄りの毛色を示すという特徴を把握しつつある。1996年以降，8年間にわたるタイ現地での目視・ヒアリング調査において，この毛色の変異はかなり確度の高いものと証明されている。

ここで私は，各国に収蔵されてきた大量のコモンツパイ・ベランジェツパイコンプレックスの頭骨を利用し，骨学的変異を検出することを試みた（図3）[2]。標本のロカリティ精度は，コレクションによってまちまちであるが，クラ地峡より北か南か明確にわかっているものを用いることした。ロカリティデータをもとに，166体の頭蓋および下顎骨標本を用い，17箇所の計測値を集積し，主成分分析をおこなった（図4）。図上では，Nは明らかな北方集団，Sは明らかな南方集団の，

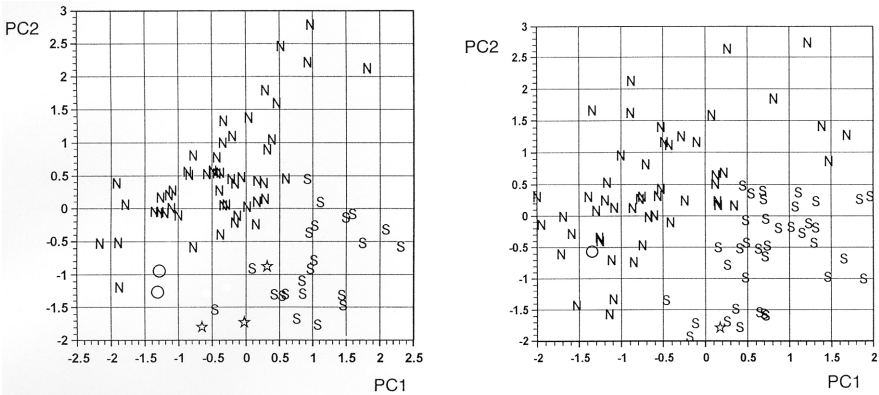


図4　コモンツパイ・ベランジェツパイコンプレックスの頭蓋計測データによる主成分分析。左図は雄。右図は雌。Nは北方集団，Sは南方集団。○は同所的分布域での緑褐色系個体。星は同所的分布域での赤色系個体。X軸は第一主成分，Y軸は第二主成分。Sympatric distribution of the two morphological types of the common tree shrew in Hat-Yai Districts (South Thailand). J. Vet. Med. Sci., 62巻761頁より引用[2]。

第一・第二主成分得点が示されている。主成分分析の結果，クラ地峡を基準にした南北のロカリティに対して，頭蓋の主要な計測値が，両集団への分離，あるいは非連続的な形測形質の特徴を示すことが，明らかとなった。

これまでに報告されてきた同サイズのツパイ類の頭蓋に関する形態変異は複雑に過ぎ，また実際，過去の記述も不明瞭な煩雑さを含んでいるものである。クラ地峡の南北のロカリティ間で，頭蓋変異がきれいに分離できるかどうかは確実ではなかったが，結果は明瞭な不連続性を示唆した。

一方，私は，クラ地峡から数百km南にかけては，緑褐色系集団と赤色系集団が同所的に分布しているという可能性を示唆してきた。実際，クラ地峡の400km南のハジャイ地域で，緑褐色と赤色の集団が同所的に記録されているのである。図4は，このハジャイ地域の単一ロカリティで確認されている両毛色個体の頭骨を主成分分析に組み込んである。図上でNと記されたものが北方の緑褐色系と判定された個体で，☆印で記されたものが南方の赤色系と認められた個体である[2]。結果は，やはり他地域で明確に識別された二集団と同様に，両毛色の個体が分離した。毛色データをもつ，同所的分布地域の個体の頭蓋形質が，計測値によって北集団と南集団にきれいに分離，帰属している。これは何を意味しているのだろうか。

大前提として，現在の陸域の標高と海洋の深度をそのまま採用して海水準変動を議論した場合，クラ地峡以南の部分は細かい島嶼に寸断され，南方集団の明確な隔離の状況は不明瞭となる。しかし，海進時の地理的隔離の詳細がいかなるものであれ，おそらくボトルネック効果を被った南方集団は，現在のマレー半島部のどこかに残存していたと考えられ，半島の再結合後に両集団に分布域の重なりが生じたと推察することができる。

実際に海没による隔離が現在のクラ地峡部であったと仮定して，現在までにインドシナ地方の北方集団が南へ進出していることが明らかである。その結果として，隔離された南方集団と基幹的･安定的な北方集団が同所的に分布する地域が，南タイに形作られたと考えられる。両集団に交雑や何らかの遺伝学的交流が生じているかどうかはまだ十分な確証を得ていないが，同所的分布地域での核型変異は確認されてきた[3]。広い意味での海洋隔離や再陸化によって集団が撹乱される現象は世界中で多々記録されているが，哺乳類でこれほど規模の大きな近縁変異集団の同所的分布は珍しい。

現在，同様にこの地域で複数集団の流入・交錯状態を起こしていると考えられるいくつかのリス科グループやマメジカ類で変異論の検討を進めつつある。また，他のツパイ類も含め，多様なグループでの地峡南北間の形態学的変異に機能的・適応的な意義が見出せないだろうかというのが，現在の強い関心事だ[4]。

■表現型独占体との対峙

現象を直接扱う学問として，形態学者は，表現型を掌中に収めることに誰よりも貪欲でなくてはならない。無制限無目的的な表現型の収集はつねに行っていなくてはならない。形態学は，個人の気に入った少数の現象に評価を与えて，他の表現型を捨てる学問ではないのである。森羅万象すべてを収蔵庫に収めることから自然科学としての生物学が成立したことを考えれば，それはいまも当然の営みとして，社会のなかの学術として存在し続けなくてはならない。わが日本が偶然明治期の近代化において博物学を導入しなかったこと[5]などは，偶然の取るに足らない出来事である。今日も無制限無目的的な表現型の収集の上に，形態学は初めて成り立つものなのである。

そのことを現実に実行していくための，必要な施策はいくつも考えられよう。

本論ではそのなかでも，とくにデジタルインフラの利用と，蓄積された標本による表現型への取り組みについて，考えてみた次第だ。どちらも一研究領域の単なる手法の実践例にとどまるものではない。これらは，自然誌，総合，比較といった科学哲学の本質に根ざした，形態学が獲得すべき「いま」であり「未来像」である。形態学の面白さを未来に引き継ぐものは，ありとあらゆる表現型を掌中に収めるという無限の欲求だ[6]。それなくしては，人類は動物学・生物学において表現型を抽出する力を失うのみなのである。少なくとも表現型を独占したかのように勝ち誇る動物の死体を前にしたとき，形態学の責任は限りなく重い。

[1] Endo, H., Yamagiwa, D., Hayashi, Y., Koie, H., Yamaya, Y., and Kimura, J. (1999) Role of the giant panda's 'pseudo-thumb'. Nature, 397: 309-310.

[2] Endo, H., Hayashi, Y., Rerkamnuaychoke, W., Nadee, N., Nabhitabhata, J., Kawamoto, Y., Hirai, H., Kimura, J., Nishida, T., and Yamada, J. (2000) Sympatric distribution of the two morphological types of the common tree shrew in Hat-Yai Districts (South Thailand). J. Vet. Med. Sci., 62: 759-761.

[3] Hirai, H., Hirai, Y., Kawamoto, Y., Endo, H., Kimura, J., and Rerkamnuaychoke, W. (2002) Cytogenetic differentiation of two sympatric tree shrew taxa found in the southern part of the Isthmus of Kra. Chromosome Research, 10: 313-327.

[4] Endo, H., Watanabe, Y., Kimura, J., and Yamada, J. (2005) Osteological characteristics of the northern smooth-tailed tree shrew (*Dendrogale murina*) among species of Scandentia. In: Mystreious Arboreal Tupai; the Northern smooth-tailed tree shrew (*Dendrogale murina*) (eds. Endo, H. and Yamada, J.) Kyoto University, Aichi. pp. 1-20.

[5] 遠藤秀紀（2006）動物学と農学の関係史.（「21 世紀の動物科学」第一巻　毛利秀雄，八杉貞雄　監修）培風館，東京.（印刷中）

[6] 遠藤秀紀（2006）「遺体科学の挑戦」東京大学出版会，東京.

2　頭蓋計測からみたニホンザルの進化

ニホンザルを近縁のアカゲザル，タイワンザル，カニクイザルと頭蓋計測によって比較した。

頭蓋計測には頭部の形態を忠実に反映し，化石の評価に直接役立ち，研究機関の骨格コレクションを利用できるなどの利点がある。しかし，頭蓋計測だけから進化について語れることはすくない。進化は，種分岐のパターンと，そのパターンにそった形質の変化とに分解できる。種の分岐パターンの復元には，分岐学や分子の研究がつかわれるようになってきた。この分岐パターンに，現生および化石種における形質の分布を重ね合わせることにより，形態の進化が復元される。