原著論文

マカク属5種における骨形態特徴 ——橈骨と脛骨の横断面特性——

菊池 泰弘^{*1}, 濱田 穰²

¹ 佐賀大学医学部生体構造機能学講座 解剖学・人類学部門

² 京都大学霊長類研究所 形態進化部門

(平成16年10月19日受付, 平成17年3月22日受理)

要 約

マカク属5種 (ベニガオザル (*Macaca arctoides*), アッサムザル (*Macaca assamensis*), タイワンザル (*Macaca cyclopis*), ボンネットザル (*Macaca radiata*), ブタオザル (*Macaca nemestrina*)) の橈骨と脛骨において, 遠位部から骨幹にかけての骨断面を pQCT (peripheral Quantitative Computed Tomography, XCT Research SA; Norland-Stratec 社製) により撮像し, その特性値を算出した。得られたデータから, 橈骨と脛骨の同一計測パラメータの相関関係や, 体重と骨長あるいは骨断面特性値との相関関係の回帰分析を行った。地上性四足歩行のマントヒヒ (*Papio hamadryas*) および樹上性四足歩行のフサオマキザル (*Cebus apella*) の分析結果と比較することによって, 行動様式の観点からマカク属5種の骨形態特徴を検討・考察したところ, 種ごとに特有な特徴が見出された。結果: (1) アッサムザルとボンネットザルは地上性と樹上性のモザイク的特徴を示し, 従来どおり半地上性な骨形態特徴を持っていることがわかった。(2) 従来, 半地上性と言われているブタオザルは地上性な骨形態特徴を示した。(3) 地上性とされているベニガオザルは今回の分析から見ると, 樹上性の特徴を強く示した。(4) タイワンザルは地上性とも樹上性とも言えない独自の骨形態パターンを示した。マカク属において, 従来言われてきた行動様式と骨形態との関連性について再検討する必要性が示唆された。

キーワード: pQCT, マカク属, 骨断面特性値, 地上性, 樹上性

Bone Cross-sectional Properties in the Five Species of Macaque Genera:

Geometric Characters of Radius and Tibia

Yasuhiro Kikuchi^{*1} and Yuzuru Hamada²

¹Division of human anatomy and biological anthropology, Department of anatomy and physiology, Faculty of Medicine, Saga University

²Section of morphology, Primate Research Institute, Kyoto University

(Received 19 October 2004; accepted 22 March 2005)

Abstract

Using pQCT (peripheral Quantitative Computed Tomography, XCT Research SA; Norland-Stratec Inc.) apparatus, the cross-sectional properties from the distal to the mid-shaft portions of the radius and the tibia of

*佐賀大学医学部生体構造機能学講座 解剖学・人類学部門

〒849-8501 佐賀市鍋島5-1-1

E-mail: kikuchi@cc.saga-u.ac.jp

©2005 The Anthropological Society of Nippon

five species of macaque genera [Stump-tailed macaque (*Macaca arctoides*), Assam macaque (*Macaca assamensis*), Taiwan macaque (*Macaca cyclopis*), Bonnet macaque (*Macaca radiata*), Pig-tailed macaque (*Macaca nemestrina*),] were measured. Using the raw data, we performed regression analyses for correlations of bone parameters of the radius against those of the tibia, correlations of body weight against bone length or bone cross-sectional properties. We compared the results of the regression analyses for each macaque to those of *Hamadryas baboon* (*Papio hamadryas*), as the terrestrial quadrupedal primate, and Tufted capuchin (*Cebus apella*), as the arboreal quadrupedal primate, and discussed the bone morphometric characters in the five-macaque species from the viewpoint of locomotor behavior. We found peculiar characters in each of the five-macaque genera. Results: 1. The bone characters of Assam macaques and Bonnet macaques are intermediate between terrestrial and arboreal bone morphology, as indicated in earlier studies; 2. Although previously described as semi-terrestrial macaques, Pig-tailed macaques seem to have terrestrial bone characters; 3. Although Stump-tailed macaques are thought to be terrestrial, these animals tend to be strongly arboreal primates; 4. Taiwan macaques have a peculiar bone morphology, which could not be categorized as either arboreal or terrestrial. The findings suggest that it is necessary to re-examine bone morphology in the macaque genera from the viewpoint of locomotion behavior described in earlier papers.

Key words: pQCT, *Macaca*, bone cross-sectional geometrical properties, terrestrial, arboreal

はじめに

霊長類における骨形態学は、生活様式や行動様式に関連した形態形成要因を探る研究の中では数多くなされてきた分野の一つである。また、応用的にみると、蓄積された形態学的データは、比較分析手法から霊長類化石の復元に大いに役立つと考えられ、霊長類学では最も重要な学問分野の一つである。体肢骨格系においては、関節面・長寸など外形状の定性的・定量的分析 (Manaster, 1979; Glassman, 1983; Rulian et al., 1991; Strasser, 1992; Hamrick, 1996a, 1996b; Llorens et al., 2001; Kimura, 2002) や、断面形状などの内部形態の定量的分析 (Burr et al., 1981; Ruff, 1987; Burr et al., 1989; Ruff, 1989; Demes et al., 1991; Matsumura et al., 2002) により、骨の形状が機能形態学的に解釈され、なおかつ形態形成要因をも探るべく考察が付け加えられている。特に、骨断面特性値や力学特性値を用いた研究は、多くの霊長類種を対象に分析が施され、ロコモーションに関連した比較分析や、化石霊長類のロコモーションを復元するための比較分析基礎データとして蓄積されている (Schaffler et al., 1985; Jungers and Burr, 1994; Rafferty, 1998; Jungers et al., 1998; Polk et al., 2000; Kimura, 2003)。

マカク属は現生霊長類種の中で最も繁殖成功したグループのひとつである (Napier and Napier, 1985; Fleagle, 1999)。この属の中では、近縁ではあるものの生活様式や行動様式を異にする多様な種が存在することが知られているが、実際には、これらのマカク属各種の行動様式について詳細に記載された論文は少なく、数種についてあ

るのみである。(*Macaca fascicularis*: Aldrich-Blake, 1980; Fittinghoff and Lindberg, 1980; Cant, 1988. *Macaca fascicularis* and *Macaca nemestrina*: Crockett and Wilson, 1980; Rodman, 1991. *Macaca mulatta*: Well and Turnquist, 2001. *Macaca fuscata*: Chatani, 2003)。しかも従来の幾つかの研究では、行動様式について詳細に記載がないマカク属の種についても、行動様式が明らかになっているものとして扱われているように思われる。また、行動様式と骨形態との関連を探る研究において、一つの長骨の異なる断面部位でのアロメトリー分析は、これまでになされておらず、多くの研究では、一断面からの骨形態特徴を取り上げるのみで、本質的な骨の力学的特性を把握しているとは言い難い。

そこで本研究では、地上四足歩行のマントヒヒ (Altmann, 1974; Fleagle, 1999) と樹上四足歩行のオマキザル (Freese and Oppenheimer, 1981; Zhang, 1995) を基準として、5 種のマカク属の骨形態がどのような特徴を示すのかを検討・考察した。一種内での前肢と後肢の優位性と、霊長類種全体から見た前肢と後肢の優位性を解析することで、マカク属各種の形態特徴を明らかにすることを試みた。また、各骨パラメータと体重の常用対数グラフから、アロメトリー分析を施し、先行研究との比較より本研究の妥当性を検討した。

資料・方法

本研究は、マカク属を中心に霊長類種 3 科 11 属 27 種、総数 153 個体を対象に行った (表 1)。ほぼ全個体に関して性別が判明しているが、不明個体 (3 個体) に関して

表1 本研究で用いた対象種 (全27種153個体) の種名, 性別, 個体数, 引用文献による体重及び支持様式

種名	性別	N				体重	引用文献	支持様式	引用文献
		橈骨 (右)	橈骨 (左)	脛骨 (右)	脛骨 (左)				
<i>Papio hamadryas</i> ※	M	14		14		17.60	Kimura (2003)	T	Following Kimura (2003)
<i>Cebus apella</i> ※	F	11		11		10.10	Kimura (2003)	T	Following Kimura (2003)
	M	2		2		3.65	Fleagle (1999)	A	Following Kimura (2003)
	F	7	1	7	1	2.52	Fleagle (1999)	A	Following Kimura (2003)
<i>Macaca arctoides</i> ※	M	6		6		12.20	Fleagle (1999)	T	Polk et al. (2000)
	F	5		5		8.40	Fleagle (1999)	T	Polk et al. (2000)
<i>Macaca assamensis</i> ※	M	11		11		11.30	Fleagle (1999)	A/T	Following Kimura (2003)
	F	4		4		6.90	Fleagle (1999)	A/T	Following Kimura (2003)
<i>Macaca cyclopis</i> ※	M	9		9		6.00	Fleagle (1999)	A/T	Following Kimura (2003)
	F	15		15		4.94	Fleagle (1999)	A/T	Following Kimura (2003)
<i>Macaca nemestrina</i> ※	M	8		8		10.20	Kimura (2003)	A/T	Rodman (1991)
	F	7		7		5.90	Kimura (2003)	A/T	Rodman (1991)
<i>Macaca radiata</i> ※	M	9		9		6.67	Fleagle (1999)	A/T	Following Kimura (2003)
	F	6		6		3.85	Fleagle (1999)	A/T	Following Kimura (2003)
<i>Ateles belzebuth</i>	F	1		1		7.25	Fleagle (1999)	?	
<i>Ateles geoffroyi</i>	M	1		1		7.73	Kimura (2003)	A	Following Kimura (2003)
<i>Cacajao rubicundus</i>	M	1		1		2.90	Kimura (2003)	A	Following Kimura (2003)
<i>Cebus albifrons</i>	M	1		1	1	3.18	Fleagle (1999)	A	Following Kimura (2003)
	F	1		1		2.29	Fleagle (1999)	A	Following Kimura (2003)
<i>Cercocebus galertius</i>	M	1		1		9.61	Fleagle (1999)	?	
<i>Cercopithecus neglectus</i>	M	3		3		7.35	Fleagle (1999)	A	Polk et al. (2000)
<i>Cercopithecus nictitans</i>	M	1		1		6.67	Fleagle (1999)	A	Polk et al. (2000)
<i>Cercopithecus petaurista</i>	M	2		2		4.40	Fleagle (1999)	A	Polk et al. (2000)
	F	2		1	1	2.90	Fleagle (1999)	A	Polk et al. (2000)
<i>Erythrocebus patas</i>	M	2		2		15.50	Kimura (2003)	T	Following Kimura (2003)
	F	2		2		5.90	Kimura (2003)	T	Following Kimura (2003)
<i>Lagothrix lagotricha</i>	M (一 個体推測)	2		2		7.70	Kimura (2003)	A	Following Kimura (2003)
<i>Lophocebus albigena</i>	F	2		2		6.02	Fleagle (1999)	A	Polk et al. (2000)
<i>Macaca hecki</i>	F	1		1		6.80	Fleagle (1999)	?	
<i>Macaca mauris</i>	F	2		2		6.05	Fleagle (1999)	?	
<i>Macaca nigra</i> (一 個体ムーン・アザルとの混血?)	F	3		3		5.47	Fleagle (1999)	?	
<i>Macaca ochreata</i>	M	1		1		5.30	Fleagle (1999)	A/T	Following Kimura (2003)
<i>Macaca silenus</i>	F	1		1		6.10	Fleagle (1999)	?	
<i>Macaca thibetana</i>	M	2		2		12.20	Fleagle (1999)	?	
	F	1		1		9.50	Fleagle (1999)	?	
<i>Papio anubis</i>	M	3		3		25.10	Kimura (2003)	T	Following Kimura (2003)
<i>Papio ursinus</i>	M (推測)	1		1		29.80	Kimura (2003)	T	Polk et al. (2000)
<i>Pithecia monachus</i>	M (推測)	1		1		2.11	Fleagle (1999)	A	Following Kimura (2003)

※を付した種は考察種を示す。A: 樹上性, T: 地上性, A/T: 半地上性

は、同種もしくは近縁種との骨長比較から性別を推定した。対象とした骨標本は、京都大学霊長類研究所所蔵および日本モンキーセンター所蔵（アカウアカリのみ）で、野生由来もしくは所内由来の個体のいずれかである。骨標本は、近位・遠位骨端部がともに癒合している右（欠損しているものは左）の橈骨と脛骨であり、骨変形や骨疾患が肉眼的に認められないものを選出した。

本研究では各個体の体重データが未知であるため、各種の性別の体重データ（表1）を Kimura (2003) および Fleagle (1999) から引用し、骨の横断面特性値と体重との相関関係を検討した。計測部位は橈骨と脛骨ともに同じプロトコルで決定し、Spreading caliper を使用して、橈骨においては橈骨頭近位端から茎状突起遠位端までの全長、脛骨においては内側もしくは外側顆間関節近位端から内果遠位端までの全長を骨長として計測し、それぞれの骨長に対して、橈骨では下橈尺関節面から5%、10%、20%、40%部位、脛骨では腓骨との下関節面から5%、10%、20%、40%部位を計測部位とした（図1a, 1b）。計測時のポジショニングは、計測専用プレート上に、橈骨の場合、近位部橈骨頭1点と、遠位部前面の2点の計3点で安定するように固定し、脛骨の場合、近位部の内側・外側顆の2点と遠位部の1点で安定するよう固定し計測した。

骨の横断面の撮像には、pQCT（peripheral Quantitative Computed Tomography, XCT Research SA; Norland-Stratec 社製）（図2）を用い、管電圧：45–60kVp、管電流：<0.3

図1-a 右橈骨におけるCTでの撮像位置。下橈尺関節面を基準線として、骨長の5%、10%、20%、40%部位を計測した。

図1-b 右脛骨におけるCTでの撮像位置。腓骨との下関節面を基準線として、骨長の5%、10%、20%、40%部位を計測した。

mA 下で計測した。また、コリメータモード（放出されるX線のスリット幅）は、XCT Research SA モードを選択し、計測初期設定値については、Voxel Size（計測立法単位）は0.1mm³、CT Speed（X線照射スピード）は7mm/secとした。pQCT から得られた断面データをCSV形式（コマ区切りテキストデータ）に変換し、Vine Linux 2.5 上の自作・骨断面パラメータ算出プログラムにて特性値の計算を行った。

プログラムを用いた骨断面特性値の算出にあたり、空気一皮質骨一海綿骨一髓腔部分のそれぞれの境界閾値決定にはHalf maximum height 法を用い、CSV ファイル形式におけるX線吸収係数値の閾値決定を行った（Spoor et al., 1993; Ohman et al., 1997）。リポジショニングによる測定誤差の検討は、マントヒヒ・オスの乾燥骨標本を用いて行った（表2）。すべての骨断面特性値において変動係数（CV）が5%以下なので、リポジショニングの影響は無視できるものとした（Kikuchi, 2003）。撮像して得られた骨断面の画像を図3に示した。

今回検討した項目は、橈骨と脛骨の骨長（L）、および、橈骨・脛骨における5・10・20・40%部位それぞれの全骨断面積（PrA）、皮質骨面積（CoA）、皮質骨平均厚（CoTh: $(PrA/\pi)^{0.5} - ((PrA-CoA)/\pi)^{0.5}$ ）、海綿骨部分+髓腔の平均半径（MedR: $((PrA-CoA)/\pi)^{0.5}$ ）、最大断面二次モーメント（Imax）および最小断面二次モーメント（Imin）、そして、断面二次極モーメント（Ip）の計8項目である。最大断面二次モーメントと最小断面二次モーメントは曲げ強度、断面二次極モーメントはねじれ強度の指標となる値である（Stein et al., 1998）。

調査の対象とした全153個体中、1種あたりの総数が10個体以上の霊長類7種（比較種2種、マカク属5種）のみについて考察を行った。考察の対象とした種はマントヒヒ（*Papio hamadryas*）、フサオマキザル（*Cebus apella*）（以上

図2 計測機器、pQCTの全体像

表2 リポジショニングによる測定誤差

骨パラメータ	全骨断面積 PrA	皮質骨断面積 CoA	平均皮質骨厚 CoTh	海綿骨+髓腔の平均半径 MedR
変動係数 (CV)	1.23	3.05	2.58	0.46

骨パラメータ	最大断面2次モーメント I _{max}	最小断面2次モーメント I _{min}	断面2次極モーメント I _p
変動係数 (CV)	1.43	1.43	1.43

図3 マントヒヒ・成獣における橈骨と脛骨の5%, 10%, 20%, 40%部位における骨断面画像

比較種), ベニガオザル (*Macaca arctoides*), アッサムザル (*Macaca assamensis*), タイワンザル (*Macaca cyclopis*), ボンネットザル (*Macaca radiata*), ブタオザル (*Macaca nemestrina*) である。旧世界ザルのなかで樹上生活者であるコロブス亜科を樹上性の比較種として選出しなかった理由は, コロブス亜科の歩行様式は, 樹上四足歩行に加え腕渡りや跳躍の頻度が多いことが一因である (Napier and Napier, 1985; Gebo and Chapman, 1995; Fleagle, 1999)。マカク属は基本的に四足歩行とされており, 新世界ザルではあるが樹上四足歩行のオマキザル属のほうが, コロブス亜科より今回の樹上性の比較種に適していると考えた。

比較検討にあたっては, マントヒヒとフサオマキザルを比較の対象とし, 以下の2点に着目してマカク属5種について比較分析した。

①橈骨と脛骨の各5%, 10%, 20%, 40%部位について, 部位ごとに同パラメータ間の比較分析を行った。各パラメータの計測値は, 常用対数グラフにプロットし, 最小二乗法 (Least Squares Method : LSM) および

Reduced major axis 法 (RMA) での直線回帰によって検討した。LSMによる回帰直線を基準にして全個体数のうち90%以上の個体数が回帰直線の上もしくは下に存在する場合, 当該種は直線上に分布する一般的な前肢・後肢比に対して, 有意に前肢もしくは後肢が優位であるとみなした。

②体重と骨長あるいは骨断面特性値との相関関係を, 橈骨, 脛骨それぞれにおける5%, 10%, 20%, 40%部位について, 常用対数グラフを用いてLSMおよびRMAによる直線回帰で検討した。LSMによる回帰直線を基準にして全個体数のうち90%以上の個体数が回帰直線の上もしくは下にプロットされた種は, 直線上に分布する一般的な前肢・後肢を有する種に対して有意に前肢もしくは後肢が優勢であるとみなした。また, LSMおよびRMAによる体重との対数グラフにおいて, 回帰係数の95%信頼区間を5%有意水準として定め, アイソメトリーかアロメトリーかを判定した。

以上の分析は, Microsoft® Excel 2000 及び統計処理ソフ

ト JMP IN 5.1.1J を用いて行った。本来ならば、各霊長類種に対して直線回帰による回帰係数・切片の差の検定を施すべきであるが、個体数が不十分であるため、上記のような検討方法にとどめた。

結 果

LSM において、得られた全ての回帰直線は、橈骨 10% 部位 MedR と体重の常用対数グラフ直線回帰での切片の p 値および脛骨 40% 部位 CoTh と体重の常用対数グラフ直線回帰での切片の p 値を除き、すべて統計学的に有意に妥当であることが示された ($p < 0.05$)。

1. 橈骨と脛骨の比較 (表 3)

橈骨と脛骨の比較分析における回帰分析の結果は表 3・図 4 に示した。プロットした点が回帰直線より上に位置すると脛骨優勢、直線より下に位置すると橈骨優勢であると考えられる。LSM による相関係数は、CoTh や MedR は若干低め (0.831~0.897) であるが、他の項目においてはすべて高い値 (0.931~0.967) を示し、前肢と後肢のそれぞれの部位における骨断面特性値の間に相関関係が見いだされた。2 変数の相関係数が非常に大きい場合、LSM と RMA との分析結果に差があまり見られない (Kimura, 2003; Nakatsukasa and Hirose, 2003) ので、橈骨と脛骨の直接比較に関しては LSM のみの結果を述べていく。

すべての骨パラメータにおいて回帰係数が 1 より小さいことから、体格が大きくなるにつれ、脛骨よりも橈骨のほうが、変化が大きくなることが示唆された。また、回帰係数は CoA のほうが PrA よりも、5%、10%、20%、40% のいずれの部位に関しても高い値を示し (CoA : 0.845~0.885, PrA : 0.797~0.828)、体格が大きくなるにつれて脛骨よりも橈骨の骨が相対的に太くなる傾向が認められた (表 3)。同時に、主に力学的な支えとなる皮質骨部分 (CoA) の橈骨と脛骨の間の差は PrA と比較して小さく、体格が大きくなるにつれて PrA ほど差の開き方が明確ではなく、若干緩やかであった。

また、各考察霊長類種の骨断面特性値の分布を橈骨と脛骨の各パラメータの相関で見ると、マントヒヒのデータがいずれの骨断面部位においても、ほぼ直線上に分布していることが見いだされた (表 3)。新世界ザルのフサオマキザルでは、5% 部位では CoA において橈骨に比べて脛骨が相対的に大きく、10% 部位では逆に脛骨より橈骨が相対的に太く (PrA が大) MedR も大きい反面、CoTh と Imin は脛骨優位となった。20% 部位では、橈骨のほうが脛骨より相対的に太く (PrA が大) なおかつ MedR が

大きく、更に Imin も脛骨が優位の傾向を示した。さらに 40% 部位では、橈骨が脛骨に比べて相対的に太く (PrA が大)、皮質骨の量的パラメータ (CoA, CoTh) も大きく Imin が脛骨優位となった。

アッサムザルとブタオザルの断面特性値の分布は、比較種であるマントヒヒの傾向と一致した。ベニガオザルは、断面特性値には目立った特徴は見られなかったが、橈骨長が脛骨長より比較的大きい傾向を示した。タイワンザルは 10% 部位において橈骨より脛骨が相対的に太く (PrA が大)、Imin が大きい傾向を示した。ボンネットザルは、5% 部位では、皮質骨のパラメータ (CoA, CoTh) と Imin で脛骨より橈骨が相対的に大きく、10% 部位では、皮質骨部位 (CoA, CoTh) に加え、Imax, Imin, Ip 全てにおいて脛骨より橈骨が相対的に大きい傾向を示した。20% 部位では末端の傾向が若干変化し、脛骨より橈骨が太く (PrA と CoA が大) なり、Imax, Ip も大きい傾向を示した。40% 部位では MedR, Imax, Ip が脛骨より橈骨で優位となった。

2. 橈骨および脛骨の計測値と体重との関係

橈骨と脛骨それぞれの骨パラメータと体重との自然対数グラフの相関結果を表 4、表 5、図 4 に示す。

(1) 橈骨 (表 4)

橈骨における LSM の相関係数は、どの部位においても CoTh と MedR の値が若干低め (0.673~0.727) ではあるが、他の骨パラメータに関しては、平均して高い値 (0.851~0.887) を示し、全体として体重と骨パラメータの間に高い相関性が示された。また、LSM での回帰係数の 95% 下限信頼区間の数値を見ると、5~40% 部位のほとんどの骨パラメータで正のアロメトリーを示し、RMA では全ての項目で統計学的に有意な正のアロメトリーが見いだされた。

LSM でアイソメトリーを示したのは橈骨長 (Length)、5% 部位の MedR、10% 部位の CoTh、40% 部位の CoTh であった。また LSM では PrA, CoA, MedR, Imax, Ip の回帰係数が、RMA では PrA, CoA, MedR, Imax, Ip の回帰係数が、5% と 10% 部位よりも 20% と 40% の数値が高くなる傾向が見られ、骨端よりも骨幹部において正のアロメトリーが強いことが示された。

各霊長類種の橈骨において、各パラメータと体重の相関をとると、マントヒヒではデータが回帰直線上に分布することがわかった (表 4)。新世界ザルのフサオマキザルにおいては、橈骨が短く全般に相対的には華奢な特徴を示し、5~40% 全ての部位において PrA, Imax, Ip が低い値となり、さらに 5% 部位と 20% 部位では Imin が低い

表3 桡骨と脛骨各パラメータ間における直接比較分析結果 (全27種153個体)

	LSM				RMA											
	r	傾き	下限95%	上限95%	切片	傾き	下限95%	上限95%	切片	Papio_ham	Ceb_ape	Mac_arc	Mac_ass	Mac_cye	Mac_rad	Mac_nem
骨長	0.950	0.689	0.653	0.726	0.703	0.725	0.688	0.765	0.624	-60%	60%	-100%	-53%	54%	-73%	53%
5% 部位																
PrA	0.948	0.827	0.782	0.871	0.503	0.872	0.826	0.921	0.421	-64%	-80%	82%	53%	83%	-80%	-87%
CoA	0.959	0.845	0.805	0.886	0.329	0.882	0.841	0.925	0.277	72%	90%	-82%	67%	67%	-100%	-53%
CoTh	0.856	0.801	0.723	0.879	0.008	0.936	0.849	1.032	0.000	72%	60%	-73%	53%	50%	-93%	67%
MedR	0.883	0.751	0.686	0.815	0.256	0.850	0.780	0.926	0.205	-52%	-80%	82%	60%	79%	-67%	-80%
Imax	0.957	0.867	0.825	0.910	0.567	0.906	0.863	0.951	0.469	64%	50%	73%	67%	79%	-80%	-80%
Imin	0.966	0.818	0.783	0.853	0.779	0.847	0.811	0.884	0.714	52%	-80%	73%	60%	83%	-93%	-80%
Ip	0.967	0.857	0.821	0.893	0.672	0.886	0.849	0.925	0.593	56%	-80%	82%	73%	88%	-87%	-80%
10% 部位																
PrA	0.944	0.817	0.771	0.862	0.515	0.865	0.818	0.915	0.434	-68%	-100%	82%	-67%	96%	-87%	-80%
CoA	0.966	0.874	0.836	0.911	0.302	0.905	0.866	0.944	0.257	80%	60%	-55%	-53%	75%	-100%	-67%
CoTh	0.874	0.853	0.777	0.930	0.015	0.976	0.893	1.068	-0.005	76%	90%	-64%	-53%	-75%	-93%	53%
MedR	0.847	0.679	0.611	0.748	0.284	0.802	0.725	0.888	0.237	-64%	-100%	82%	-53%	88%	-60%	-60%
Imax	0.943	0.830	0.783	0.877	0.636	0.880	0.832	0.932	0.516	52%	-70%	82%	53%	88%	-93%	-87%
Imin	0.961	0.840	0.801	0.879	0.742	0.875	0.835	0.917	0.669	-60%	-90%	82%	-67%	96%	-93%	-67%
Ip	0.957	0.845	0.804	0.886	0.697	0.883	0.841	0.928	0.598	-52%	-70%	82%	60%	88%	-93%	-87%
20% 部位																
PrA	0.945	0.797	0.753	0.841	0.521	0.843	0.797	0.891	0.445	-52%	-100%	-64%	-80%	83%	-100%	-60%
CoA	0.960	0.866	0.826	0.907	0.334	0.902	0.861	0.945	0.281	80%	-70%	-64%	-73%	83%	-93%	-67%
CoTh	0.897	0.891	0.821	0.962	0.050	0.993	0.918	1.075	0.028	84%	50%	-55%	-53%	54%	-73%	53%
MedR	0.831	0.636	0.567	0.704	0.256	0.766	0.687	0.853	0.215	-68%	-90%	64%	-53%	83%	-87%	-60%
Imax	0.937	0.810	0.761	0.858	0.687	0.864	0.814	0.918	0.559	80%	-60%	-64%	-67%	71%	-100%	-73%
Imin	0.950	0.792	0.750	0.834	0.778	0.834	0.791	0.880	0.690	-56%	-100%	82%	-80%	79%	-87%	-53%
Ip	0.950	0.811	0.768	0.854	0.758	0.854	0.810	0.901	0.649	64%	-80%	-55%	-73%	83%	-100%	-67%
40% 部位																
PrA	0.946	0.828	0.783	0.873	0.529	0.875	0.828	0.924	0.452	56%	-100%	-73%	-87%	75%	-87%	-80%
CoA	0.955	0.885	0.841	0.929	0.397	0.927	0.882	0.974	0.335	64%	-100%	-73%	-80%	67%	-67%	-67%
CoTh	0.890	0.882	0.809	0.954	0.122	0.991	0.912	1.077	0.095	72%	-100%	-73%	-53%	58%	67%	67%
MedR	0.833	0.649	0.580	0.719	0.252	0.780	0.701	0.869	0.215	60%	-60%	-73%	-73%	58%	-100%	-80%
Imax	0.931	0.813	0.762	0.865	0.914	0.873	0.820	0.930	0.776	76%	50%	-82%	-80%	75%	-93%	-67%
Imin	0.957	0.865	0.823	0.907	0.706	0.904	0.861	0.949	0.627	-60%	-100%	-55%	-60%	67%	-80%	-67%
Ip	0.949	0.842	0.797	0.887	0.859	0.887	0.841	0.936	0.746	68%	-60%	-73%	-73%	75%	-93%	-67%

自然対数グラフにおいて最小二乗法 (LSM) と Reduced major axis 法 (RMA) による分析から、相関係数 (r) (LSM のみ)、傾き (回帰係数)、傾きの 95% 下限信頼区間、傾きの 95% 上限信頼区間、切片を示す。また、7 種の考察霊長類種について、各種全個体数のうち、回帰直線の上下に何%存在するかを示し、上下どちらかに 90% 以上の場合は太字で記した (マイナス記号は回帰直線の下に半数以上存在することを意味する)。骨断面パラメータの略号は表2に同じ。Papio_ham : マントヒヒ, Mac_arc : アッサムザル, Mac_ass : タンワンザル, Mac_cye : タンワンザル, Mac_rad : ボンネットザル, Mac_nem : フタオザル, Ceb_ape : フタオマキザル。

図4 骨長における相関関係 (LSM). a: 橈骨と脛骨の常用対数化グラフ, b: 橈骨と体重の常用対数化グラフ, c: 脛骨と体重の常用対数化グラフ.

値を示した。

アッサムザルは他の霊長類種に比べ相対的に橈骨が短い傾向を示し、タイワンザルにおいては逆に相対的に長い傾向を示した。ベニガオザルは他の霊長類種に比べ相対的に短い橈骨を持ち、20%部位の MedR を除いた5~40%のすべての部位における PrA, MedR, Imax, Imin, Ip の値が相対的に低く、他の霊長類種に比べ橈骨が細く力学的に弱い傾向を示した。また、ボンネットザルでは遠位の部位ほど他種とは異なる特徴が認められた。すなわち、5%部位の PrA, MedR, Imax, Imin, Ip が他霊長類種

に比べ相対的に大きく、10%部位では PrA, MedR, Imax, Ip が相対的に大きく、20%部位では CoTh, Imax, Ip の値が相対的に高いことが示された。ブタオザルはマントヒヒと全く同様の傾向となった。

(2) 脛骨 (表5)

脛骨では、LSM の相関係数については橈骨と同じような傾向を示し、どの部位においても CoTh と MedR の値が若干低め (0.583~0.768) となった。他の骨パラメータでは平均して高い値 (0.815~0.868) を示し、橈骨同様、体重と骨パラメータの高い相関性が見いだされた。

また、LSMでは、橈骨とは逆に正のアロメトリーを示したパラメータはほとんど無く、20%部位のCoThとMedR、40%部位のCoAのみであった。さらに、脛骨長においては負のアロメトリーを示す結果となった。RMAを用いた回帰係数においては、脛骨長（Length）のみが負のアロメトリーを示す以外、他のパラメータはすべて統計学的に有意に正のアロメトリーを示した。これらの結果は、脛骨は橈骨に比べると正のアロメトリー傾向が弱いと考えられる。また、両分析方法においても、回帰係数はMedR、Iminを除き、5%と10%よりも20%と40%の値のほうが大きい傾向が見られ、骨端よりも骨幹部のほうが、係数値が大きいことが示された。

各霊長類種の計測パラメータを比較してみると、マントヒヒには顕著な特徴は見られなかった。フサオマキザルの脛骨は、橈骨と類似した傾向が見られた。ほかの霊長類種と比較すると、相対的に脛骨長が短く、5%部位と10%部位と20%部位では共通してPrA、MedR、Imax、Imin、Ipが、40%部位ではPrA、CoA、Imax、Imin、Ipが相対的に小さい値を示した。

ベニガオザルでは、ほかの霊長類種に比べ、骨長が相対的に短く、5%部位ではImax、Imin、Ipが、10%ではPrA、CoA、Imin、Ipが、20%部位ではPrA、CoA、Imax、Imin、Ipが、更に40%部位ではCoThを除くすべてのパラメータが、相対的に低い値を示した。すなわち、ベニガオザルの脛骨は、骨幹になればなるほど同体重の霊長類種に比べ相対的に華奢であることが示唆された。アッサムザルについては40%部位のMedRのみが他種に比べ低い傾向を示した。タイワンザルにおいては、橈骨では目立った特徴を示さなかったが、脛骨では他種に比べ相対的に頑丈であることが示され、5%部位ではPrA、Imax、Imin、Ipが、10%と20%部位ではそれに加え、CoAとMedRが相対的に大きく、40%部位ではPrA、CoA、Imax、Imin、Ipの値が高いことが示された。ボンネットザルにおいては、相対的に脛骨が短くまた、骨端部5%部位のCoThが低い値を示した。プタオザルはマントヒヒと全く同様の傾向を示した。

考 察

霊長類における前肢と後肢のウエイトバランスの違いは、先行研究によると後肢が優勢であるという見解が一般的である（Kimura et al., 1979; Reynolds, 1985）。Kimura et al. (1979) は、チンパンジー、オランウータン、ニホンザル、マントヒヒ、クモザル、イヌを対象に、床反力計を用いて歩行時の前肢と後肢のウエイトバランスにつ

いて比較し論じているが、霊長類の歩行の主力推進力は後肢であると記載している。推進力が優勢ということは、前肢よりも後肢にかかる力が大きいことになる。つまり、前肢より後肢のほうがより大きな力学的ストレスを受けていることになる。より大きな力学的ストレスに耐えるために、霊長類の後肢は前肢よりも大きく太い傾向にある（Grand, 1997; Thorpe et al., 1999; Matsumura et al., 2002）。

このことは、①骨長の場合を除き、LSMおよびRMAによる回帰直線の切片が、橈骨と体重の比較の場合よりも、脛骨と体重の比較の場合のほうが全ての部位・項目において大きい（MedRは小さい）こと、②橈骨と脛骨の各部位の骨パラメータ間で、回帰直線の交点における体重を回帰係数と切片から算出すると、橈骨が脛骨を超える予測体重が現生霊長類のものから大きく逸脱（平均LSM: 10^2 kg, RMA: 10^{16} kg）することからも支持される（表4、表5）。

しかし、傾きを示す回帰係数は、切片とは逆に、LSMにおける10%部位と20%部位のCoThを除いて、すべての部位・項目で橈骨と体重の関係を示す常用対数グラフの傾きのほうが、脛骨と体重比較における傾きよりも大きいことが見いだされた（表4、表5）。すなわち、体格が大きくなるにつれ、下腿より前腕のほうが体重増加に対する骨パラメータの変化率が大きいことが示唆された。これは前腕と下腿の直接比較で、各部位・骨パラメータにおける回帰係数が1より小さい事実と一致する。このことから、前肢と後肢を独立事象で考えると、大きな動物ほど少ない材料でより大きな力学的ストレスに耐えるよう設計されていることが示唆された。つまり、体重増加に対する骨パラメータの変化率は、相対的に大きな後肢では少なく、後肢に比べて小さな前肢では大きくなっていることから、体重の増加とともに、力学的ストレスに耐え得る骨量に関して効率化を図っていることが覗える。さらに、橈骨と脛骨の直接比較分析において、CoAに関しては、PrAに比べると回帰係数が大きく前述の変化率の差がPrAより小さいことから、体重増加に伴う骨量増加の効率化が図られていることが示唆された。

各霊長類種間の関係に目を向けると、今回の回帰直線は、マントヒヒが前肢、後肢の全ての部位における骨パラメータにおいてほぼ回帰直線上に位置することから、地上性の霊長類を基本として回帰直線が位置していると考えられる（表3、表4、表5）。一方で、純粋な樹上生活者であるフサオマキザルの特徴は、直接比較から脛骨より橈骨が相対的に優位の特徴を示したが、体重との回帰直線グラフでは、他の霊長類種と比較して橈骨の長さ

表4 橈骨の各パラメータと体重の相関についての比較分析結果 (全27種153個体)

	LSM				RMA											
	r	傾き	下限95%	上限95%	切片	傾き	下限95%	上限95%	切片	Papio_ham	Ceb_ape	Mac_arc	Mac_ass	Mac_cyc	Mac_rad	Mac_nem
橈骨長	0.887	0.349	0.319	0.378	1.876	0.393	0.362	0.428	1.837	84%	-100%	-100%	-93%	92%	-80%	73%
5% 部位																
PrA	0.851	0.763	0.687	0.838	1.136	0.896	0.811	0.990	1.020	72%	-90%	-100%	-60%	79%	93%	73%
CoA	0.856	0.793	0.716	0.869	0.755	0.926	0.840	1.021	0.639	64%	50%	-73%	67%	79%	80%	67%
CoTh	0.685	0.414	0.343	0.484	-0.303	0.603	0.508	0.717	-0.468	64%	60%	73%	80%	63%	53%	-67%
MedR	0.727	0.377	0.320	0.434	0.188	0.519	0.445	0.604	0.065	56%	-80%	-91%	-80%	75%	93%	80%
Imax	0.875	1.482	1.351	1.614	1.244	1.693	1.549	1.851	1.060	68%	-90%	-91%	53%	79%	93%	73%
Imin	0.863	1.588	1.438	1.738	0.889	1.841	1.675	2.024	0.669	76%	-90%	-100%	53%	88%	93%	73%
Ip	0.875	1.521	1.386	1.656	1.402	1.738	1.590	1.900	1.213	72%	-90%	-100%	60%	79%	93%	73%
10% 部位																
PrA	0.862	0.814	0.737	0.891	0.973	0.944	0.859	1.038	0.860	76%	-90%	-100%	-53%	63%	93%	73%
CoA	0.855	0.793	0.716	0.870	0.770	0.927	0.841	1.023	0.654	72%	50%	-82%	67%	71%	87%	67%
CoTh	0.679	0.378	0.312	0.444	-0.166	0.557	0.467	0.663	-0.321	52%	60%	82%	80%	83%	-53%	53%
MedR	0.710	0.430	0.362	0.499	0.003	0.606	0.516	0.712	-0.150	64%	-60%	-91%	-80%	63%	93%	73%
Imax	0.865	1.563	1.417	1.709	1.022	1.807	1.645	1.984	0.810	72%	-90%	-91%	53%	67%	93%	73%
Imin	0.868	1.635	1.485	1.786	0.689	1.884	1.718	2.066	0.473	76%	-80%	-100%	53%	67%	87%	73%
Ip	0.870	1.588	1.443	1.733	1.189	1.825	1.666	2.000	0.983	72%	-90%	-100%	-53%	71%	93%	73%
20% 部位																
PrA	0.871	0.849	0.772	0.926	0.911	0.974	0.890	1.067	0.802	76%	-90%	-91%	53%	71%	87%	73%
CoA	0.858	0.832	0.752	0.912	0.756	0.969	0.880	1.067	0.637	64%	-60%	-73%	67%	71%	93%	73%
CoTh	0.713	0.401	0.338	0.465	-0.134	0.563	0.480	0.660	-0.274	-52%	50%	55%	80%	71%	-53%	67%
MedR	0.722	0.443	0.375	0.512	-0.071	0.614	0.526	0.717	-0.219	72%	-80%	-82%	-73%	75%	87%	73%
Imax	0.865	1.693	1.535	1.851	0.866	1.957	1.782	2.149	0.637	72%	-100%	-91%	-53%	79%	93%	73%
Imin	0.873	1.693	1.541	1.845	0.615	1.939	1.772	2.121	0.401	76%	-90%	-91%	60%	71%	80%	73%
Ip	0.872	1.691	1.538	1.844	1.064	1.939	1.771	2.123	0.848	76%	-100%	-91%	53%	71%	93%	73%
40% 部位																
PrA	0.875	0.838	0.764	0.913	0.913	0.959	0.877	1.048	0.809	80%	-90%	-91%	53%	88%	80%	80%
CoA	0.851	0.816	0.735	0.897	0.783	0.959	0.868	1.060	0.659	68%	-70%	-73%	73%	83%	73%	73%
CoTh	0.673	0.389	0.320	0.458	-0.097	0.578	0.484	0.691	-0.261	-52%	60%	64%	87%	71%	67%	67%
MedR	0.696	0.442	0.369	0.515	-0.103	0.635	0.537	0.751	-0.270	80%	-80%	-91%	-87%	83%	80%	80%
Imax	0.876	1.722	1.570	1.875	0.801	1.967	1.800	2.150	0.589	72%	-100%	-91%	53%	79%	80%	73%
Imin	0.874	1.605	1.462	1.749	0.662	1.836	1.679	2.008	0.462	76%	-80%	-91%	53%	83%	73%	67%
Ip	0.879	1.677	1.531	1.824	1.040	1.909	1.749	2.083	0.839	76%	-100%	-91%	53%	83%	80%	67%

様式・略号・数値の意味は表3と同様。

表5 脛骨の各パラメータと体重の相関についての比較分析結果 (全27種153個体)

	LSM				RMA											
	r	傾き	下限95%	上限95%	切片	傾き	下限95%	上限95%	切片	Papio_ham	Ceb_ape	Mac_arc	Mac_ass	Mac_cyc	Mac_rad	Mac_nem
脛骨長	0.841	0.240	0.215	0.265	1.997	0.285	0.257	0.316	1.957	68%	-90%	-100%	-87%	79%	-93%	73%
5% 部位																
PrA	0.856	0.670	0.605	0.734	1.408	0.782	0.709	0.862	1.310	56%	-90%	-82%	-60%	92%	73%	60%
CoA	0.815	0.665	0.589	0.741	0.971	0.816	0.728	0.915	0.840	76%	-60%	-82%	80%	79%	-87%	67%
CoTh	0.583	0.329	0.256	0.403	-0.233	0.565	0.450	0.709	-0.437	72%	80%	-82%	80%	58%	-100%	67%
MedR	0.768	0.338	0.293	0.384	0.349	0.441	0.385	0.504	0.260	-52%	-90%	-73%	-80%	88%	87%	60%
Imax	0.866	1.328	1.205	1.452	1.609	1.535	1.398	1.685	1.429	68%	-90%	-91%	60%	92%	-67%	53%
Imin	0.866	1.351	1.225	1.476	1.462	1.559	1.421	1.711	1.281	68%	-100%	-100%	53%	92%	-53%	53%
Ip	0.868	1.337	1.215	1.460	1.844	1.540	1.405	1.688	1.668	68%	-90%	-100%	60%	92%	-67%	53%
10% 部位																
PrA	0.849	0.693	0.624	0.763	1.285	0.817	0.738	0.903	1.177	60%	-100%	-91%	-73%	96%	67%	53%
CoA	0.846	0.710	0.638	0.782	0.961	0.839	0.758	0.929	0.848	76%	50%	-91%	73%	96%	-67%	60%
CoTh	0.671	0.364	0.300	0.429	-0.162	0.543	0.454	0.651	-0.318	76%	80%	-82%	80%	63%	-80%	60%
MedR	0.709	0.345	0.290	0.400	0.240	0.486	0.414	0.571	0.117	-56%	-90%	-73%	-87%	96%	87%	60%
Imax	0.860	1.368	1.237	1.498	1.423	1.590	1.445	1.750	1.229	72%	-100%	-82%	53%	96%	-60%	53%
Imin	0.860	1.417	1.282	1.552	1.284	1.648	1.497	1.814	1.083	64%	-100%	-91%	53%	96%	60%	-53%
Ip	0.862	1.389	1.258	1.521	1.660	1.612	1.466	1.773	1.467	68%	-100%	-91%	-53%	96%	53%	53%
20% 部位																
PrA	0.857	0.703	0.635	0.772	1.223	0.821	0.745	0.905	1.121	68%	-90%	-91%	-80%	96%	60%	-53%
CoA	0.851	0.744	0.670	0.818	0.969	0.874	0.792	0.966	0.856	72%	-70%	-91%	60%	96%	60%	-53%
CoTh	0.726	0.406	0.344	0.468	-0.111	0.559	0.480	0.652	-0.244	76%	50%	-55%	73%	75%	-53%	-53%
MedR	0.670	0.315	0.259	0.371	0.182	0.470	0.393	0.563	0.048	-52%	-90%	-82%	-73%	96%	60%	60%
Imax	0.860	1.455	1.316	1.594	1.314	1.691	1.537	1.861	1.109	68%	-100%	-91%	-67%	92%	-60%	53%
Imin	0.859	1.389	1.256	1.522	1.223	1.617	1.469	1.781	1.025	68%	-100%	-91%	-53%	96%	53%	53%
Ip	0.862	1.428	1.293	1.563	1.572	1.657	1.507	1.821	1.373	72%	-100%	-91%	-67%	92%	-53%	53%
40% 部位																
PrA	0.871	0.730	0.664	0.797	1.253	0.839	0.766	0.919	1.159	76%	-90%	-100%	-80%	92%	-80%	53%
CoA	0.842	0.749	0.672	0.826	1.068	0.889	0.802	0.986	0.945	68%	-90%	-91%	67%	92%	53%	-53%
CoTh	0.688	0.394	0.327	0.461	-0.008	0.573	0.483	0.680	-0.163	72%	-60%	-64%	87%	79%	67%	53%
MedR	0.673	0.334	0.275	0.393	0.145	0.496	0.415	0.592	0.004	72%	-70%	-91%	-100%	83%	-73%	53%
Imax	0.854	1.468	1.324	1.611	1.508	1.718	1.557	1.895	1.290	76%	-100%	-100%	-73%	92%	-60%	53%
Imin	0.880	1.459	1.332	1.586	1.217	1.659	1.521	1.810	1.044	72%	-100%	-91%	-73%	92%	-67%	53%
Ip	0.866	1.466	1.329	1.602	1.688	1.693	1.542	1.859	1.490	76%	-100%	-100%	-73%	92%	-67%	53%

様式・略号・数値の意味は表3と同様。

と大きさのパラメータが小さく、前腕が華奢であることが分かった。また、後肢にも同様の傾向が見られ、全体的に華奢であることが示された。地上性霊長類を基本に考えると、樹上性の霊長類は前肢も後肢も短く華奢であることが言える。

アッサムザルは前肢と後肢の比較回帰直線からは、マントヒヒと類似していることで地上性の霊長類と判別される。一方、体重との相関グラフからみると、アッサムザルは橈骨が相対的に短いことから地上性と樹上性のモザイク的特徴を示し、半地上性な骨形態特徴を持っていることがわかった。ベニガオザルは全体からすると相対的に短い四肢（前肢・後肢とも）を持っており、また種内では下腿より前腕が相対的に長く、前肢も後肢も華奢である傾向が認められた。この特徴が樹上性のフサオマキザルの骨形態特徴と極めて一致することは注目される。タイワンザルでは前肢と後肢の直接比較では特異的な部分が見られなかったが、体重との回帰直線から、橈骨が相対的に長いことが見いだされた。また、この種では脛骨の I_{max} , I_{min} , I_p が同体重の霊長類種に比べ比較的大きい特徴を示した。これは、前肢が相対的に長くて力学的には平均的であり、逆に後肢は平均的な長さであるが、骨端から骨幹にかけてすべて力学的に強いという特徴を有するために上記のような独自の傾向を示したものと思われる。ボンネットザルは、前肢と後肢が極端に異なる特徴を示したが、橈骨が脛骨に比較すると相対的に頑丈な傾向が認められた。また、霊長類種の中では橈骨骨端が大きく、脛骨は短い傾向がある。これは地上性と樹上性のモザイク的な傾向といえる。ブタオザルはマントヒヒとよく似た特徴を示し、今回の分析からは地上性的な骨格と認められた。Crockett and Wilson (1980) や Rodman et al. (1991) は、ブタオザルはカニクイザルと生息域が重複するため、樹上傾向の強いカニクイザルに比べて、ブタオザルは地上傾向が強いと記載している。ただし、その頻度は約 50% 程度としており、行動様式の分類からすると半地上性であるといえるので、本研究の骨形態回帰分析の結果と若干の不一致が生じた。

橈骨と脛骨のアロメトリー分析結果から、橈骨のほうが脛骨に比べ正のアロメトリーが強い傾向を示した。橈骨と脛骨の骨断面パラメータにおけるアロメトリー研究はほとんど無いが、上腕骨と大腿骨を対象にした研究によると、上腕骨のほうが大腿骨よりも正のアロメトリーを示す傾向が強いようである (Schaffler et al., 1985; Polk et al., 2000; Kimura, 2003)。すなわち、下肢より上肢のほうが正のアロメトリーを示す傾向が強い。この傾向は本

研究の結果と一致している。

Polk et al. (2000) の体重と骨パラメータの対数回帰分析結果から、71 種の霊長類の上腕骨長の回帰係数 (RMA) は 0.392、大腿骨長では 0.334、また、Strasser (1992) によると脛骨長における体重との対数回帰係数は、LSM でオナガザル亜科は 0.274、コロブス亜科は 0.238 であり、RMA でオナガザル亜科は 0.297、コロブス亜科は 0.306 と報告している (表 6)。一方、本研究の結果において橈骨長の体重に対する対数回帰係数は LSM で 0.349、RMA で 0.393、脛骨長では LSM で 0.240、RMA で 0.285 となった (表 6)。Polk et al. (2000) における大腿骨長の回帰係数と比較して、本研究の脛骨長の回帰係数は小さい。一方で、橈骨長は Polk et al. (2000) の上腕骨長の結果と一致するような結果に、また脛骨長では Strasser (1992) の結果と同様の傾向を示した (表 4, 表 5, 表 6)。

骨幹部中央における PrA に関して、Kimura (2003) は上腕骨の体重に対する対数回帰係数は LSM では 0.769、RMA で 0.786 とし、大腿骨では LSM で 0.779、RMA で 0.790 としている (表 6)。これに相当する本研究の計測値は、40% 部位 PrA の体重に対する対数回帰係数と考えられ、橈骨における回帰係数は LSM で 0.838、RMA で 0.959、脛骨のそれらでは LSM では 0.730、RMA では 0.839 となり、橈骨が上腕骨に比べ、体重に対してかなり大きい正のアロメトリーを示した。また下肢のほうも、Kimura (2003) による大腿骨のものより、本研究における脛骨のもののほうが RMA において回帰係数が大きい傾向がある (表 6)。さらに、Polk et al. (2000) の皮質骨断面積の結果では、上腕骨の体重に対する対数回帰係数は RMA で 0.789、大腿骨では 0.770 となっている (表 6)。本研究の 40% 部位皮質骨断面積結果では、橈骨における回帰係数が RMA で 0.959、脛骨における回帰係数が RMA で 0.889 となり、Polk et al. (2000) の値に比べて高い値を示した。

断面特性値について見ると、Kimura (2003) は、体重に対する上腕骨骨幹部の I_{max} , I_{min} , I_p の対数回帰係数は、LSM ではそれぞれ 1.513, 1.469, 1.494、RMA ではそれぞれ 1.540, 1.495, 1.520 としており、大腿骨骨幹部においては LSM では I_{max} , I_{min} , I_p それぞれ 1.459, 1.459, 1.469、RMA ではそれぞれ 1.480, 1.477, 1.480 と記載している (表 6)。また、Polk et al. (2000) は、上腕骨骨幹部と大腿骨骨幹部における体重に対する I_p の RMA による対数回帰係数を示しており、それぞれ 1.533 と 1.477 としている (表 6)。本研究の 40% 部位における I_{max} , I_{min} , I_p の対数回帰係数は、橈骨においては LSM ではそれぞれ

表6 先行研究と本研究の回帰係数の比較

引用文献	対象種	回帰係数	上肢骨長	下肢骨長	上肢骨幹部 PrA	下肢骨幹部 PrA	上肢骨幹部 CoA	下肢骨幹部 CoA
Polk et al. (2000)	霊長類 71 種	r (RMA)	0.392	0.334	—	—	0.789	0.770
Strasser (1992)	オナガザル亜科 30 種	r (LSM)	—	0.274 [☆]	—	—	—	—
Strasser (1992)	コロブス亜科 18 種	r (LSM)	—	0.238 [☆]	—	—	—	—
Strasser (1992)	オナガザル亜科 30 種	r (RMA)	—	0.297 [☆]	—	—	—	—
Strasser (1992)	コロブス亜科 18 種	r (RMA)	—	0.306 [☆]	—	—	—	—
Kimura (2003)	霊長類種 51 種	r (LSM)	—	—	0.769	0.779	—	—
Kimura (2003)	霊長類種 51 種	r (RMA)	—	—	0.786	0.79	—	—
本研究	霊長類種 27 種	r (LSM)	0.349 [※]	0.240 [☆]	0.838 [※]	0.730 [☆]	0.816 [※]	0.749 [☆]
本研究	霊長類種 27 種	r (RMA)	0.393 [※]	0.285 [☆]	0.959 [※]	0.839 [☆]	0.959 [※]	0.889 [☆]

回帰係数	上肢 I _{max}	上肢 I _{min}	上肢 I _p	下肢 I _{max}	下肢 I _{min}	下肢 I _p
r (RMA)	—	—	1.533	—	—	1.477
r (LSM)	—	—	—	—	—	—
r (LSM)	—	—	—	—	—	—
r (RMA)	—	—	—	—	—	—
r (RMA)	—	—	—	—	—	—
r (LSM)	1.513	1.469	1.494	1.459	1.459	1.469
r (RMA)	1.540	1.495	1.520	1.480	1.477	1.480
r (LSM)	1.722 [※]	1.605 [※]	1.677 [※]	1.468 [☆]	1.459 [☆]	1.466 [☆]
r (RMA)	1.967 [※]	1.836 [※]	1.909 [※]	1.718 [☆]	1.659 [☆]	1.693 [☆]

略号の意味は表3と同様。※印は橈骨，☆印は脛骨，印が無いものは上肢では上腕骨，下肢では大腿骨。

1.722, 1.605, 1.677, RMA では 1.967, 1.836, 1.909 となり，また脛骨においては LSM では 1.468, 1.459, 1.466, RMA では 1.718, 1.659, 1.693 となった（表6）。下肢の LSM による I_p の回帰係数を除いた全ての項目（I_{max}, I_{min}, I_p）において，本研究における LSM および RMA による回帰係数が，Polk et al. (2000) と Kimura (2003) が得た回帰係数よりも大きくなった。

本研究の分析結果から，地上性のマントヒヒと樹上性のフサオマキザルを基準にした四肢骨の形態特徴から見て，地上性の霊長類は樹上性のものに比べ前肢と後肢どちらも相対的に大きく力学的に強いといえる。また，本研究に占める地上性・半地上性の霊長類種の割合は少なくとも 70% 以上であり（表1），本研究から得られた結果より考察種であるマカク属5種を修正しても 50% 以上となる。地上性・半地上性霊長類種の占める割合を先行研究で見ると，Strasser (1992) では少なくとも約 22%，Polk et al. (2000) では約 13%，Kimura (2003) では約 18% となっており，本研究に比べて少ない。この割合は調査の対象として選抜される標本種の構成によるものの，先行研究の多くのサンプルは，本研究に比べて相対的に四肢が華奢で力学的に弱い傾向の集団で構成されていることになる。また，本研究の分析結果から，体重との対数回

帰係数は，計測対象の個体が大きければ大きいほど値が小さくなることが判明した。さらに，上肢より下肢，下腿より大腿，前腕より上腕のほうが相対的に重いことが先行研究からわかっている（Preuschoft et al., 1998）。

以上のことをふまえて，本研究と先行研究との回帰係数の比較を考察する。

①上肢骨長に関する回帰係数については，行動様式に関連した体肢骨格の影響が大きいならば，Polk et al. (2000) の数値のほうが本研究の数値よりも大きい傾向となるはずであるが，予測とは異なり同様の傾向を示した。この場合，上腕と前腕の重量差による影響が強いと考えられる（Preuschoft et al., 1998）。

②下肢骨長に関する回帰係数について，Polk et al. (2000) の数値のほうが本研究の数値よりも大きい結果を示した。上肢骨長とは逆に，行動様式に関連した影響が強かったと言える。また，Strasser (1992) の結果と本研究との比較では，ほぼ同様の傾向を示し，これは，Strasser (1992) の研究において，若干ではあるが地上性・半地上性の種数が大きかったこと，なおかつ，対象が脛骨であるということが本研究との結果を一致させた要因の一つと考えられる。

③PrA, CoA, I_{max}, I_{min}, I_p に関して，下肢骨幹部の PrA と

CoAにおけるLSMでの回帰係数が先行研究とほぼ同様の値を示した以外は、本研究の橈骨と脛骨の回帰係数は先行研究の上腕骨と大腿骨のものよりも大きくなっていた(表6)。これは地上性と樹上性の行動様式による体肢骨格への影響よりも、前腕にくらべて上腕が、下腿にくらべて大腿が重いことによる体肢骨格のアロメトリーへの影響が大きいことによるものと思われる。以上のようにアロメトリー分析から本研究の妥当性が示唆された。

今回、部位による回帰係数は、橈骨においては10%部位と5%部位より20%部位と40%部位のほうが、脛骨では10%部位と5%部位より40%部位と20%部位のほうが、数値が大きい傾向が認められ、正のアロメトリーが強いことが示された。すなわち、末端部より骨幹部のほうが正のアロメトリーが強い傾向が見いだされた。これをふまえて、Polk et al. (2000)の結果をみると、皮質骨面積の回帰分析に関して、他文献からのデータを用いて計算しており、なおかつ、上腕骨の測定に関しては、三角筋粗面や大結節稜があるという理由で、計測部位を、骨幹中央部ではなくて若干末端の部位に設定している。すなわち、このことがPolk et al. (2000)の回帰係数を小さくした一要因と考えられる。

今後の課題として霊長類種全体としての傾向を基準としたとき、それぞれ種の部位別パターンがどのようになっているのか、また筋付着や筋の発達程度と骨の関係から見た調査をすることが重要と考えられる。

結 語

行動様式が明らかに判明している地上性のマントヒヒおよび樹上性のフサオマキザルとの対比から、マカク属の橈骨と脛骨の形態学的な特徴を見ると、①アッサムザルとボンネットザルは地上性と樹上性のモザイク的特徴を示し、従来指摘されているとおり半地上性な骨形態特徴を持っていることがわかった。②従来、半地上性と言われているブタオザルは地上性的な骨形態特徴を示した。③地上性とされているベニガオザルは今回の分析から見ると、樹上性の特徴を強く示した。④タイワンザルは地上性とも樹上性とも言えない独自の骨形態パターンを示した。今回は橈骨・脛骨の骨形態特徴のみからのアプローチであったが、今後の課題として、行動様式の研究との融合、更には、尺骨および腓骨との関係を探ることが重要であると考えられる。

謝 辞

投稿を勧めて下さった、国立科学博物館・人類研究部・第一研究室の篠田謙一室長に厚く御礼申し上げます。研究を遂行するにあたり、御協力下さった佐賀大学医学部・生体構造機能学講座の埴原恒彦教授に感謝致します。

引用文献

- Aldrich-Blake F.P.G. (1980) Long-tailed macaques. In: Chivers D.J. (ed.), "Malayan Forest Primates: Ten years' Study in the tropical Forest," Plenum Press, New York, pp. 147-167.
- Altman S.A. (1974) Baboons, Space, Time and Energy. *American zoologist*, 14: 221-248.
- Burr D.B., Piotrowski G., and Miller G.J. (1981) Structural strength of the macaque femur. *American Journal of Physical Anthropology*, 54: 305-319.
- Burr D.B., Ruff C.B., and Johnson C. (1989) Structural adaptations of the femur and humerus to arboreal and terrestrial environments in three species of macaques. *American Journal of Physical Anthropology*, 79: 357-367.
- Cant J.G. (1988) Positional behavior of long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) in Northern Sumatra. *American Journal of Physical Anthropology*, 76: 29-37.
- Chatani K. (2003) Positional behavior of free-ranging Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Primates*, 44: 13-23.
- Crockett C.M. and Wilson M.L. (1980) The ecological separation of *Macaca fascicularis* and *Macaca nemestrina* in Sumatra. In: Lindberg D.G. (ed.), "The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution," Van Nostrand-Reinhold, New York, pp. 148-181.
- Demes B., Jungers W.L., and Selpien K. (1991) Body size, locomotion, and long bone cross-sectional geometry in Indriid primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 86: 537-547.
- Fittinghoff N.A. and Lindberg D.G. (1980) Riverine refuting in eastern Bornean *Macaca fascicularis*. In: Lindberg D.G. (ed.), "The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution," Van Nostrand-Reinhold, New York, pp. 182-214.
- Fleagle J.G. (1999) Five: New world anthropoids, Six: Old world monkeys. In: Fleagle J.G. (ed.), "Primate Adaptation and Evolution, Second Edition," Academic Press, California, pp. 133-233.
- Freese C.H. and Oppenheimer J.R. (1981) The capuchin monkeys, genus *Cebus*. In: Coimbra-Filho A.F. and Mittermeier R.A. (eds.), "Ecology and Behavior of Neo-tropical Primates, Vol. 1," Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, pp. 331-390.
- Gebo D.L. and Chapman C.A. (1995) Positional behavior in five sympatric old world monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 97: 49-76.
- Glassman D.M. (1983) Functional implication of skeletal diversity in two south American Tamarins. *American Journal of Physical Anthropology*, 61: 291-298.
- Grand T.I. (1977) Body Weight: Its relation to tissue composition, segment distribution, and motor function. I. Interspecific comparisons. *American Journal of Physical Anthropology*, 47: 211-248.
- Hamrick M.W. (1996a) locomotor adaptations reflected in the wrist joints of early tertiary primates (Adapiformes). *American*

- Journal of Physical Anthropology, 100: 585–604.
- Hamrick M.W. (1996b) Articular size and curvature as determinants of carpal joint mobility and stability in Strepsirrhine primates. *Journal of Morphology*, 230: 113–127.
- Jungers W.L. and Burr D.B. (1994) Body size, long bone geometry and locomotion in quadrupedal monkeys. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 80: 89–97.
- Jungers W.L., Burr D.B., and Cole M.S. (1998) Body size and scaling of long bone geometry, bone strength, and positional behavior in cercopithecoid primates. In: Strasser E., Fleagle J.G., Rosenberger A.L., and McHenry H.M. (eds.), "Primate Locomotion: Recent Advances," Plenum Press, New York, pp. 309–330.
- Kikuchi Y. (2003) Age-changes of bone mineral density in the distal radius of chimpanzees and Japanese macaques. *Anthropological Science*, 111(2): 165–186.
- Kimura T. (2002) Primate limb bones and locomotion types in arboreal or terrestrial environments. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 83: 201–219.
- Kimura T. (2003) Differentiation between fore- and hindlimb bones and locomotor behavior in primates. *Folia Primatologica*, 74: 17–32.
- Kimura T., Okada M., and Ishida H. (1979) Kinesiological characteristics of primate walking: its significance in human walking. In: Morbeck M.E., Preuschoft H., and Gomberg N. (eds.), "Environment, Behavior, and Morphology: Dynamic Interactions in Primates," Gustav Fischer, New York, pp. 297–311.
- Llorens L., Casinos A., Berge C., Majoral M., and Jouffroy F.-K. (2001) A biomechanical study of the long bones in Platyrrhines. *Folia Primatologica*, 72: 201–216.
- Manaster B.J. (1979) Locomotor adaptations within Cercopithecus genus: A multivariate approach. *American Journal of Physical Anthropology*, 50: 169–182.
- Matsumura A., Takahashi Y., and Okada M. (2002) Cross-sectional geometric properties along the diaphysis of femur and humerus in chimpanzees and humans. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 83: 373–382.
- Nakatsukasa M. and Hirose Y. (2003) Scaling of lumbar vertebrae in anthropoids and implications for evolution of the hominoid axial skeleton. *Primates*, 44: 127–135.
- Napier J.R. and Napier P.H. (1985) The natural history of the primates. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.
- Ohman J.C., Krochta T.J., Lovejoy C.O., Mensforth R.P., and Latimer B. (1997) Cortical bone distribution in the femoral neck of hominoids: Implication for the locomotion of Australopithecus afarensis. *American Journal of Physical Anthropology*, 104: 117–131.
- Polk J.D., Demes B., Jungers W.L., Biknevicius A.R., Heinrich R.E., and Runestad J.A. (2000) A comparison of primate, carnivoran and rodent limb bone cross-sectional properties: are primates really unique? *Journal of Human Evolution*, 39: 297–325.
- Preuschoft H., Michael M.G., and Christian A. (1998) Size dependence in Prosimian locomotion and its implication for the distribution of body mass. *Folia Primatologica*, 69 (suppl. 1): 60–81.
- Rafferty K.L. (1998) Structural design of the femoral neck in primates. *Journal of Human Evolution*, 34: 361–383.
- Reynolds T.R. (1985) Stresses on the limbs of quadrupedal primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 67: 351–362.
- Rodman P.S. (1991) Structural differentiation of microhabitats of sympatric *Macaca fascicularis* and *M. nemestrina* in East Kalimantan, Indonesia. *International Journal of Primatology*, 12(4): 357–375.
- Ruff C.B. (1987) Structural allometry of the femur and tibia in *Homoidea* and *Macaca*. *Folia Primatologica*, 48: 9–49.
- Ruff C.B. (1989) New approaches to structural evolution of limb bones in primates. *Folia Primatologica*, 53: 142–159.
- Ruliang P., Yanzhang P., and Zhizhang Y. (1991) Multivariate comparison of the forelimb between stump-tailed and rhesus macaques. *Folia Primatologica*, 57: 147–155.
- Schaffler M.B., Burr D.B., Jungers W.L., and Ruff C.B. (1985) Structural and mechanical indicators of limb specialization in primates. *Folia Primatologica*, 45: 61–75.
- Spoor C.F., Zonneveld F.W., and Macho G.A. (1993) Linear measurements of cortical bone and dental enamel by computed tomography: applications and problems. *American Journal of Physical Anthropology*, 91: 469–484.
- Stein M.S., Thomas C.D.L., Feik S.A., Wark J.D., and Clement J.G. (1998) Bone size and mechanics at the femoral diaphysis across age and sex. *Journal of Biomechanics*, 31: 1101–1110.
- Strasser E. (1992) Hindlimb proportions, allometry, and biomechanics in old world monkeys (Primates, Cercopithecidae). *American Journal of Physical Anthropology*, 87: 187–213.
- Thorpe S.K.S., Crompton R.H., Günther M.M., Ker R.F., and Alexander R.M. (1999) Dimensions and moment arms of the hind- and forelimb muscles of common chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology*, 110: 179–199.
- Well J.P. and Turnquist J.E. (2001) Ontogeny of locomotion in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). II. Postural and locomotor behavior and habitat use in a free-ranging colony. *American Journal of Physical Anthropology*, 115: 80–94.
- Zhang S.-Y. (1995) Sleeping habits of brown capuchin monkeys (*Cebus apella*) in French Guiana. *American Journal of Primatology*, 36: 327–335.