タイワンザルとアカゲザルにおける尾筋付着部位の比較

東島沙弥佳

京都大学大学院理学研究科自然人類学研究室

はじめに

現生霊長類の尾長には、胴長の倍以上にも及ぶ長い尾を持つ種から、尾を持たない種まで、顕著な種間変異がある。これについては、気候条件への生理的適応 (Wilson, 1972; Fooden & Albrecht, 1999), 樹上でのバランス維持の役割 (Wilson, 1972; Larson & Stern, 2006), 尾による把握 (Cant *et al.*, 2001, 2003; Rosenberger, 1983; Schmitt *et al.*, 2005) など系統群ごとに様々な説明がなされている。霊長類における尾長は、生活環境への適応と系統を反映する重要な指標の一つと考えられるが、同属内でも尾長が大きく異なる例があるなど (Napier & Napier, 1967), その進化的・適応の意味は必ずしも説明され尽くされていない。霊長類における尾長変異の中でも、極端な事例に位置づけられるのが人類と類人猿 (ヒト上科) である。現在、ヒト上科における尾の喪失は共有派生形質であるとする解釈が有力になっており (Nakatsukasa *et al.*, 2004), その過程および要因を明らかにすることは我々ヒトを含むヒト上科の進化過程を明らかにする上で、重要な課題の一つである。

断片的な化石や部分骨格標本から尾の長短を推測するためには、尾筋の比較解剖学的知

見が不可欠である。

しかし、尾筋に関する研究は、四肢の筋などに比べると、ほとんどないと言っても過言ではない。そこで筆者は、近縁種間でも尾長に大きな変異のあることが知られているマカク (Fooden, 1988, 2006) を用いて尾部の比較解剖を行った。カニクイザル (*Macaca fascicularis*), ニホンザル (*M. fuscata*), タイワンザル (*M. cyclopis*), アカゲザル (*M. mulatta*) からなるカニクイザル種群内では、尾長が最長のカニクイザル (544 ± 53 mm) から最短のニホンザル (87 ± 20 mm) まで、500 mm 近くの変異がある (Fooden, 2006)。マカクの尾筋については、Howell & Straus (1965) によるアカゲザルの解剖学的研究で触れられているが、これは特に尾筋に注目した研究ではない上、他種では同様の研究もなく、尾長の違いがどのように尾筋の解剖学的特徴に関係するかは知られていない。そこで、この研究では、アカゲザル、およびタイワンザルの肉眼解剖を実施し、尾長の違いに伴う尾筋付着部位の差を検証した。

材料と方法

本研究では、タイワンザル 5 頭 (オス 3 頭,

メス2頭), アカゲザル2頭(オス, メス1頭ずつ)を用いた。いずれも京都大学霊長類研究所より提供を受けた。タイワンザルのうち, 4頭は, 伊豆大島産である。伊豆大島では, 1939年～1945年にかけて島内の動物園から逃亡したタイワンザルが自然下で繁殖し, 現在では島中央部を除くほぼ全域に生息している。有害鳥獣として駆除された個体であるが, 遺伝学的研究から, 純粋なタイワンザルであることが示されている(川本ら, 2003)。

今回解剖したアカゲザルおよびタイワンザルの尾長および近位尾椎数を表1に示した。アカゲザルに比べて, タイワンザルの尾長は約150 mm長い(表1)。

全尾椎数は一般的に, アカゲザルで21個, タイワンザルで24個と3個の違いがある(Fooden, 2006)。尾椎は, 骨格形態の特徴から近位尾椎と遠位尾椎に分けることができる。近位尾椎は, 明瞭な関節突起によって関節し,

椎孔をもち, 椎体長が比較的短い。遠位尾椎は, 関節突起による関節と椎孔が欠失している。また近位尾椎と比較的近位の遠位尾椎腹側には血道弓が存在する(Ankel, 1972)。今回用いた個体では, 近位尾椎数がアカゲザルで3個, タイワンザルで3ないし4個(平均3.5個)であり, 全尾椎数に占める割合は両者ともほぼ同じである(表1)。

Howell & Straus (1965)によれば, 尾の運動に関与する筋には以下のものがある。屈筋(下制筋)は寛骨に起始するものとそれ以外に起始するものとに大別できる(表2)。前者では, 恥骨尾筋と腸骨尾筋が主に尾の屈曲と外転に関与し, 坐骨尾筋が外転に関与する。後者では, 長尾屈筋と短尾屈筋が屈曲に関与する。一方, 寛骨に起始をもつ伸筋(挙上筋)は存在しない。伸筋には, 外側尾伸筋, 内側尾伸筋, 外側尾外転筋, 内側尾外転筋の4筋があり, 外側尾伸筋, 内側尾伸筋は尾の伸展に, 外側尾外転筋,

表1 解剖した個体の生体尾長と近位尾椎数、および2種の平均尾長

種	性別	尾長 (mm)	近位尾椎数
タイワンザル ¹⁾	M	390	3
タイワンザル ¹⁾	M	408	4
タイワンザル ¹⁾	F	321	3
タイワンザル ¹⁾	F	338	4
タイワンザル	M	340	3
アカゲザル	M	165	3
アカゲザル	F	180	3
タイワンザル ²⁾	M	466.4 ± 31.6	
タイワンザル ²⁾	F	383.5 ± 19.2	
アカゲザル ²⁾	M	228.9 ± 35.8	
アカゲザル ²⁾	F	204.5 ± 30.2	

¹⁾ 伊豆大島産タイワンザル。

²⁾ Fooden (2006) より。

表2 タイワンザルとアカゲザルの尾筋付着部位

		タイワンザル		アカゲザル (今回の結果)		
	名称	作用	起始	停止	起始	停止
屈筋	長尾屈筋 M. flexor caudae longus	屈曲	第5または6腰椎側面関節面縁 最外側部	第4または5尾椎側面関節面縁 側縁、および屈筋腱	仙骨頭側面関節面縁最外側部	第5尾椎側面関節面縁側縁、 および屈筋腱
	短尾屈筋 M. flexor caudae brevis	屈曲	仙骨頭側面関節面縁外側	第2尾椎で腱性化し屈筋腱へ		
	腸骨尾筋 M. iliocaudalis	屈曲 外転	上前腸骨棘～腸骨恥骨線	第3～5尾椎の椎体外腹側面中 央部・横突起先端	上前腸骨棘内側～腸骨恥骨線	第1、2尾椎横突起先端
	恥骨尾筋 M. pubocaudalis	屈曲 外転	上前腸骨棘～腸骨恥骨線	第3～5尾椎の椎体外腹側面中 央部・横突起先端	上前腸骨棘内側～腸骨恥骨線	第1、2尾椎横突起先端
	坐骨尾筋 M. ischiocaudalis	外転	坐骨棘	第1～4尾椎横突起先端から中 央部	坐骨棘	最終仙椎、第1尾椎横突起先端
	外側尾伸筋 M. extensor caudae lateralis	伸展	第2～5腰椎乳状突起	第1～2尾椎で腱性化し伸筋腱へ	第2腰椎下関節突起基部	第7腰椎で腱性化し伸筋腱へ
伸筋	内側尾伸筋 M. extensor caudae medialis	伸展	最終仙椎横突起先端、および 第1尾椎横突起先端	第1尾椎横突起基部、および 第2尾椎横突起基部	仙骨翼基部	第1、2尾椎下関節突起基部
	外側尾外転筋 M. abductor caudae lateralis	伸展 外転	最終仙椎横突起中央部～基部 および下後腸骨棘	第5尾椎椎体外背側面中央部	腸骨後背尾側端	第4尾椎椎体外側面中央部
	内側尾外転筋 M. abductor caudae medialis	伸展 外転	第5腰椎乳状突起、および第5 ～7腰椎横突起基部	第4尾椎横突起中央部、および 伸筋腱	最終仙椎横突起先端、および 下後腸骨棘	第1、2尾椎横突起基部

内側尾外転筋は外転と同時に伸展にも関与する (表 2)。

結 果

アカゲザル

屈筋では、長尾屈筋、腸骨尾筋、恥骨尾筋、坐骨尾筋の 4 種が観察できたが、短尾屈筋は認められなかった (図 1A)。長尾屈筋 (a) は仙骨の頭側関節面縁最外側部に起始し、細長い筋腹は対となって仙骨と尾椎の腹側正中を走り、第 5 尾椎の尾側関節面腹側縁に停止する。一部の筋束は腱性となり屈筋腱を形成する。屈筋腱は全尾椎の椎体腹側正中部に停止腱をのばす長い腱で、第 5～7 尾椎の高さまでは血道弓を挟む左右 2 本の腱だが、それよりも遠位では癒合し 1 本の腱になる。腸骨尾筋と恥骨尾筋 (c) は、上前腸骨棘内側から腸骨恥骨線に至る線状の起始をもつ。両者は、起始が腸骨にあるか恥骨にあるかによって区別され、筋腹は明瞭には区別されない。筋腹

は長尾屈筋に沿ってその外側を走り、第 1 と第 2 尾椎の横突起先端に停止する。坐骨尾筋 (d) は坐骨棘に起始し、最終仙椎と第 1 尾椎の横突起先端に停止する。近位尾椎に停止する 3 つの筋のうち、最も外側に位置する。

伸筋群では、外側尾伸筋、内側尾外転筋、外側尾外転筋、そして内側尾伸筋が観察できた (図 2A)。外側尾伸筋 (a) は、最長筋の外側に位置する筋で、起始は第 2 腰椎の下関節突起基部にある。筋腹は第 7 腰椎の高さで腱性になり、尾の外側を走る伸筋腱に合流する。伸筋腱は、外側尾伸筋の腱と外側尾外転筋の一部筋腹の腱がつくる左右一対の長い腱で、全ての尾椎に停止をもつ。その停止は、近位尾椎では上関節突起、上関節突起が消失する遠位尾椎では、その位置に相当する椎体外背側である。内側尾外転筋 (b) は、最終仙椎横突起の先端と下後腸骨棘に起始をもち、第 1 および第 2 尾椎の横突起基部に停止する。外側尾外転筋 (c) は、腸骨稜の背尾側端に起始をもち、第 4 尾椎中央の椎体外側面に停止す

a: 長尾屈筋 b: 短尾屈筋 c: 腸骨尾筋・恥骨尾筋 d: 坐骨尾筋

図 1 アカゲザルとタイワンザルにおける屈筋群の起始停止位置

a: 外側尾伸筋 b: 内側尾外転筋 c: 外側尾外転筋 d: 内側尾伸筋

図 2 アカゲザルとタイワンザルにおける伸筋群の起始停止位置

る。内側尾伸筋 (d) は、仙骨耳状面最尾側部とその周辺の仙骨に起始し、第1および第2尾椎の下関節突起基部に停止する。伸筋腱には合流しない。

タイワンザルの尾筋

屈筋群 (図1B) では、長尾屈筋、短尾屈筋、腸骨尾筋、恥骨尾筋、坐骨尾筋の5種が観察できた。ただし、短尾屈筋は、伊豆大島産でない1体のみに存在した。長尾屈筋 (a) は第5または第6腰椎の頭側関節面縁最外側部の腹側に起始し、筋腹は仙骨と近位尾椎の腹側正中を走り、第4または5尾椎の尾側関節面腹側縁に停止する。一部の筋束はこれ以後腱性化し、屈筋腱となる。短尾屈筋 (b) は長尾屈筋の内側に隣接する。仙骨の頭側関節面縁外側に起始し、筋腹は仙骨と近位尾椎の腹側を走り、第2尾椎の高さで腱となって屈筋腱に加わる。腸骨尾筋と恥骨尾筋 (c) は上前腸骨棘から腸骨恥骨線に至る線上に起始し、両筋の筋腹は筋腹中央付近で癒合して、第3～5尾椎の椎体外腹側面と横突起 (先端～中央部) に停止する。坐骨尾筋 (d) は坐骨棘に起始をもち、第1～4尾椎の横突起先端と椎体腹側中央部に停止する。

伸筋群では、アカゲザルの場合と同じく、外側尾伸筋、内側尾外転筋、外側尾外転筋、内側尾伸筋の5種が観察できた (図2B)。外側尾伸筋 (a) は最長筋の外側に隣接し、第2～5腰椎の乳状突起に起始する。筋腹は、第1～2尾椎の高さで腱性化し、伸筋腱となる。内側尾外転筋 (b) は、第5腰椎の乳状突起および、第5～7腰椎の横突起基部から起始し、第4尾椎の横突起背側中央部の背側面に停止する。一部の筋束は腱性化し、伸筋腱に至る。外側尾外転筋 (c) は最終仙椎横突起の中央部から基部にかけて、および下後腸骨棘に起始し、第5尾椎の椎体外背側面中央部に停止する。内側尾伸筋 (d) は、最終仙椎横突起先端および第1尾椎横突起先端に起始し、第1尾椎横突起基部および第2尾椎横突起基部に停

止する。

考 察

今回の解剖によって、Howell & Straus (1965) では明記されていなかったアカゲザルの一部の尾筋についても起始停止が明らかになった。一方、Howell & Straus (1965) による記載と異なる点も認められた。屈筋群については、Howell & Straus (1965) に記載があるにも関わらず、今回は伊豆大島産のタイワンザル1体を除き、短尾屈筋の存在が認められなかった点と、腸骨尾筋、恥骨尾筋の停止位置がHowell & Straus (1965) の記述よりも近位で見られた点が挙げられる。伸筋群では、内側尾伸筋、外側尾外転筋、内側尾外転筋の起始位置がHowell & Straus (1965) よりも近位に位置しており、またHowell & Straus (1965) では寛骨に起始する伸筋の記述がないのに対し、外側尾外転筋と内側尾外転筋は腸骨から起始していた点が挙げられる。これらの理由については必ずしも明らかではないが、アカゲザルにおける尾長の集団間変異と関係している可能性が考えられる。インド産と中国産のアカゲザルでは、体サイズや身体のプロポーションで大きな違いがないにもかかわらず、相対尾長が顕著に異なり、インドでは45%、中国では35%である (Hamada, 2005)。また、数値は示されていないが、Fooden (2000) によれば、中国とその近隣を含む東部集団、インドとその近隣を含む西部集団、インドシナ半島を含む南部集団の間で、尾長に違いがあるとされている。Howell & Straus (1965) が解剖したアカゲザルについても、筆者が解剖したアカゲザルについても産地が不明である。しかし、今回解剖したアカゲザルの尾長は、Fooden (2006) によるアカゲザルの平均値よりも短かった (表1)。この点については、今後検討が必要である。

短尾屈筋の欠損については、同筋がタイワンザルでも4個体中1体にしか認められなかつ

たように、変異性の高い筋である可能性がある。短尾屈筋と長尾屈筋の両方が存在する場合には、長尾屈筋の内側かつ正中線の外側に隣接し、長尾屈筋に比べて発達の程度が低い筋腹をもつ1対の筋が明瞭に認められるが、短尾屈筋が存在しない場合では長尾屈筋の内側に隣接した筋腹や腱は一切見当たらなかった。

タイワンザルに観察された短尾屈筋とアカゲザルにおいて観察された長尾屈筋とは、停止の位置が異なるものの、起始・走行が類似しているため、これらの筋の同定については、より幅広い比較解剖学的検討が必要である。イヌ、ネコ、ウマ、ブタなどの家畜動物 (Richard *et al.*, 1986), リスやガラゴといった小型哺乳類において (Wheeler, 1935), Howell & Straus (1965) における短尾屈筋の記載と完全に合致する所見は認められなかった。しかしこれらの比較解剖研究では、長尾屈筋と相同と考えられる屈筋の内側に中尾骨動静脈溝の両側を対となって走る、発達の程度が弱い筋の存在が述べられている。これらの筋の停止については、筋が腱性化する点 (腱性化する位置は言及されていないので不明), そしてその腱が腱性化した長尾屈筋と結合して尾の先端に至る点は、今回観察されたタイワンザルの短尾屈筋と一致する。また、これらの研究は、背外側に比較的発達した屈筋 (長尾屈筋), その内側に隣接して発達の弱い屈筋 (短尾屈筋) という状態が哺乳類の基本的な状態であることを示唆するように思われる。タイワンザルにおいて認められた短尾屈筋は、長尾屈筋の内側、中尾骨動静脈の通る尾椎の正中線の外側に隣接して存在している。また、腱様化をする位置がアカゲザルにおいて観察された長尾屈筋に比べて尾椎3つ分頭側にあり、アカゲザルにおける長尾屈筋と比較して筋腹が短く発達の程度が低い。これらの点から考えると、タイワンザルにおいて観察された短尾屈筋とアカゲザルにおける長尾屈筋とが同じ筋であるとは考えにくい。

尾長の異なるアカゲザルとタイワンザル間では、予想通り尾筋付着部位に違いが認められた (表2)。起始については、屈筋、伸筋ともに、ほとんど違いが見られない。しかし、停止あるいは腱様化する高さには明確な差異がみられた。腸骨尾筋、恥骨尾筋、坐骨尾筋の停止位置は、尾の長いタイワンザルの方がアカゲザルよりも尾椎1つ分遠位であった。タイワンザルとアカゲザルでは、近位尾椎数が異なる (表1)。屈筋群の停止位置がタイワンザルでやや遠位であるのは、この事と関係している可能性もあるが、近位尾椎の数がアカゲザルと同じであるタイワンザル個体においても、屈筋群の停止位置がより遠位に存在する。これから、筋の停止位置の遠位への移動が起こり、その後、近位尾椎数の頻度に違いが発生したように思われるが、この点はマカクにおける近位尾椎数の祖先的な状態を明らかにし、検討する必要がある。

伸筋では外側尾外転筋の停止位置が屈筋群と同様、タイワンザルではアカゲザルに比べて尾椎1つ分遠位に位置し、また外側尾伸筋、内側尾外転筋では腱様化する位置が、タイワンザルで尾椎1〜3つ分遠位に位置する (表2)。すなわち、屈筋群、伸筋群両方における大半の筋は、アカゲザルに比べてより尾の長いタイワンザルで、より遠位に停止または腱様化する傾向があることがわかった。起始停止位置について屈筋群と伸筋群とを比較すると、2種間における停止位置の違いは、伸筋群でより大きい。これは、マカクにおいて尾長の違いに関連する尾の機能的差異は屈曲よりも伸展に強く表れることを示唆する。これが、他の分類群でも言えるかどうか、検討が必要である。

こうした起始停止の違いは骨形態に反映されている可能性がある。予備的な観察ではあるが、同じ高さの尾椎を比べるとアカゲザルよりもタイワンザルで、内側尾外転筋や腸骨尾筋、恥骨尾筋が停止する尾椎の横突起が長い。また、横突起先端部が水平でなく尾側へ

伸び、上面からみた横突起の形状が四角形ではなく鎌型に近い。これは、横突起先端部における筋粗面の面積を大きくすることに関連しているのかもしれない。

尾筋の解剖学的特徴については大きな注意は払われてこなかったが、タイワンザルとアカゲザルのような近縁種間でも尾長の違いに伴う尾筋付着部位の違いが存在することが明らかになった。今後、カニクイザル種群に属し、より尻尾の短いニホンザルおよび尻尾の長いカニクイザルも含め、検討を続ける予定である。

謝 辞

野生動物保護管理事務所の佐伯真美様には、京都大学霊長類研究所資料委員会を通じて、解剖に用いたタイワンザル個体を提供して頂いた。また、京都大学霊長類研究所の濱田穰教授、國松豊助教、早川清治技官には、解剖およびX線写真撮影に際して、場所の提供、貴重なご意見はじめご協力を頂いた。同研究所の川本芳准教授には、佐伯様をご紹介頂いた。最後に、指導教官である中務真人教授には貴重な助言と指導を賜った。今回お世話になりました皆様方に、この場を借りて御礼申し上げます。

引用文献

- Cant JG, Youlatos D, Rose MD 2001: Locomotor behavior of *Lagothrix lagothricha* and *Ateles belzebuth* in Yasuni National Park, Ecuador: general patterns and nonsuspensory modes. *J Hum Evol* 41: 141-166.
- Cant JG, Youlatos D, Rose MD 2003: Suspensory locomotion of *Lagothrix lagothricha* and *Ateles belzebuth* in Yasuni National Park, Ecuador. *J Hum Evol* 44: 685-699.
- Fooden J 1988: Taxonomy and evolution of the *sinica* group of macaques: 6. interspecific comparisons and synthesis. *Fieldiana Zool* 45: 1-44.
- Fooden J, Albrecht GH 1999: Tail-length evolution in *fascicularis*-group macaques (Cercopithecidae: *Macaca*). *Int J Primatol* 20: 431-440.
- Fooden J 2000: Systematic review of the rhesus macaque, *Macaca mulatta* (Zimmermann, 1780). *Fieldiana Zool* 96: 1-180.
- Fooden J 2001: Systematic review of the Taiwanese macaque, *Macaca cyclopis* Swinhoe, 1863. *Fieldiana Zool* 98: 1-70.
- Fooden J 2006: Comparative review of *fascicularis*-group species of macaques (Primates: *Macaca*). *Fieldiana Zool* 107: 1-43.
- Howell AB, Straus WL Jr 1965: The muscular system. In Hartman CG, Straus WL Jr. (eds): *Anatomy of the Rhesus Monkey*, Hafner Publishing Co, Inc, New York, pp.89-175.
- Hamada Y, Watanabe T, Chatani K, Hayakawa S, Iwamoto M 2005: Morphometrical comparison between Indian- and Chinese-derived rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Anthropol Sci* 113: 183-188.
- 川本芳, 川本咲江, 佐伯真美, 乗越皓司 2003: 伊豆大島に生息するマカク外来種に関する遺伝学的調査. *霊長類研究* 19: 137-144.
- Larson SG, Stern JT Jr 2006: Maintenance of above-branch balance during primate arboreal quadrupedalism: coordinated use of forearm rotators and tail motion. *Am J Phys Anthropol* 129: 71-81.
- Napier JR, Napier PH 1967: *Handbook of Living Primates*, Academic Press, London, New York.
- Richard N, August S, Eugen S, Josef F, Helmut W, Karl-Heinz W 1986: The locomotor system of the domestic animals. In Richard N, August S, Eugen S (eds): *The Anatomy of the Domestic Animals*, Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg, pp.320-324.
- Rosenberger AL 1983: Tale of tails: parallelism and prehensility. *Am J Phys Anthropol* 60: 103-107.
- Schmitt D, Rose M, Turnquist JE, Lemelin P 2005: Role of the prehensile tail during ateline locomotion: experimental and osteological evidence. *Am J Phys Anthropol* 126: 435-446.
- Wheeler RH 1935: Some muscular changes in the tail and thigh of reptiles and mammals. *J Morphol* 58: 355-383.
- Wilson RD 1972: Tail reduction in *Macaca*. In Tuttle R (ed): *The Functional and Evolutionary Biology of Primates*, Aldine, New York, pp.241-261.

(Summary)

Comparative Anatomy of Caudal Musculature Attachments between Formosan Rock Macaques (*Macaca cyclopis*) and Rhesus Macaques (*Macaca mulatta*)

Sayaka TOJIMA

Laboratory of Physical Anthropology, Faculty of Science, Kyoto University

Muscular anatomy of the tail has rarely been studied in cercopithecoids. An important exception is Howell & Straus' (1965) work on the rhesus macaque. However, tail muscular anatomy is only briefly described in their comprehensive work, which covers the whole body musculature. I investigated the origins and insertions of caudal musculature in five cadavers of the Formosan rock macaque (*Macaca cyclopis*) and two cadavers of the rhesus macaque (*Macaca mulatta*). The results of the rhesus macaque examination showed two major differences from the description of Howell & Straus (1965). In the present study, M. flexor caudae brevis was absent, and MM. iliocaudalis and pubocaudalis were found to insert more proximally than previously reported. The reason for these differences is not clear. However, intra-specific variation in tail length among regional populations of rhesus macaques may deserve consideration. Although the Formosan rock macaque and rhesus macaque do not show any significant differences in the origins of their tail muscles, they show great differences in the insertions of several muscles. Among the flexors, the insertions of three muscles (M. iliocaudalis, M. pubocaudalis, M. ischiocaudalis) were more distal in the Formosan rock macaques. Among the extensors, M. abductor caudae lateralis inserted into an additional distal caudal vertebra, and two muscles (M. extensor caudae lateralis M. abductor caudae medialis) became tendinous at more distal levels [by 1~3 segment(s)] in the Formosan rock macaque. More distal insertions in the Formosan rock macaque are not surprising given its greater tail length. However, it is worthy to note that the difference is more marked in the extensors compared to the flexors. This may suggest that the extensors have a greater functional role in tail use among cercopithecoids.

Key words: Formosan rock macaque, rhesus macaque, dissection, caudal musculature

東島沙弥佳 京都大学大学院理学研究科 自然人類学研究室
〒 606-8502 京都市左京区北白川追分町

Sayaka Tojima Laboratory of Physical Anthropology, Faculty of Science, Kyoto University,
Sakyo, Kyoto 606-8502 Japan
e-mail: tojima@anthro.zool.kyoto-u.ac.jp