

氏名・(本籍)	コハヤシ マユキ 小林 優恭 (広島県)
学位の種類	博士(学術)
学位記番号	甲第総20号
学位授与の日付	平成31年3月20日
学位授与の要件	学位規則第4条第1項該当(課程博士)
学位論文題目	コウモリ類 (Chiroptera) 後肢筋系の解剖学的研究
論文審査委員	主査 教授 名取 真人 副査 教授 亀崎 直樹 教授 石垣 忍 准教授 高橋 亮雄 (理学研究科) 教授 小泉 政啓 (東京有明医療大学保健医療学部) 名誉研究員 山田 格 (国立科学博物館動物研究部)

論文内容の要旨

申請者氏名 _____ 小林 優恭 _____

論文題目

コウモリ類 (Chiroptera) 後肢筋系の解剖学的研究

Anatomical study of the hind limb musculature in Chiroptera (Mammalia)

コウモリ類 (翼手目, order Chiroptera) は, 21 科 1200 種以上を含み, 極地を除く地球上の全大陸や周辺の島嶼に広く分布しており, 大きく Yinpterochiroptera 亜目と Yangochiroptera 亜目で構成されている. この動物は飛翔能力を有する哺乳類であり, 飛翔に関わる前肢については機能解剖学的な研究が盛んに行われてきた. しかし, コウモリ類の後肢は, 詳細な筋の解剖学的研究が Humphly (1869), Macalister (1872), Vaughan (1959, 1970b) および Mori (1961) しかなく, 尾膜の筋を含めた後肢筋系の相同性や彼らの独特な行動様式と筋の関係については, 十分に検討がなされていなかった.

コウモリ類の後肢に認められる一般的な哺乳類にはない特異性は, 反転位をとる後肢の体制, 地上での乏しい歩行性, 休息時にとる懸垂姿勢, 左右の後肢間に位置する尾膜中の固有の筋という 4 点にまとめることができる. 本論文では, これら 4 点と筋の解剖学的形態の関わりをそれぞれ第 2 章から第 5 章で言及した. そして, このなかで特筆すべきは, 本研究の主眼である筋の相同性を, 筋の相対的な位置関係に加え, その支配神経に着目して看取したところにある.

コウモリ類の後肢が反転位となっているのは, 股関節の形態が大きく関与することから, 股関節周辺の筋形態が他の哺乳類と異なる可能性が指摘されてきた. 第 2 章では, 反転位をとる後肢について, Yinpterochiroptera 亜目の 4 種 (クビワオオコウモリ *Pteropus dasymallus*, デマレルーセットオオコウモリ *Rousettus leschenaultii*, キクガシラコウモリ *Rhinolophus ferrumequinum*, コキクガシラコウモリ *Rhinolophus cornutus*) と Yangochiroptera 亜目の 2 種 (オヒキコウモリ *Tadarida insignis*, アブラコウモリ *Pipistrellus abramus*) の計 6 種のコウモリ類の股関節周辺を解剖し, 不明であった腰仙骨神経叢の構成および筋の支配枝の分布様式を明らかにした. さらに, コウモリ類の後肢が反転しているため, 相対的な位置関係だけでは同定が困難であった筋の同定を支配神経の分布と対応させることで明確にした. その結果, 先行研究の指摘に反し, 股関節周辺に位置する筋系の構成やその支配神経は, 他の哺乳類とほとんど変わらないことが分かった.

コウモリ類の多くは, 地上での歩行性に乏しいことが知られているものの, 歩行時の膝関節の伸展に関与する大腿四頭筋は, 他の哺乳類と同様に発達した筋腹を有するとされる. キクガシラコウモリ属は, 地上で歩行することができないことが古くから知られている. しかし, 大腿四頭筋の解剖学的な研究は未だなされていないため, キクガシラコウモリ属が乏しい歩行性に対応した大腿四頭筋の形態を有するかは不明であった. 第 3 章では, 歩行性に乏しいとされるキクガシラコウモリ属 2 種 (キクガ

シラコウモリ *R. ferrumequinum* とコキクガシラコウモリ *R. cornutus*) を用いて、歩行時の後肢の伸展に大きく関わる大腿四頭筋の解剖学的情報を提供するとともに、キクガシラコウモリ属の乏しい歩行能力との関連を明らかにした。

キクガシラコウモリとコキクガシラコウモリの大腿四頭筋は、この筋全体に占める筋腹が短く、停止腱も非常に薄い。また、膝蓋靭帯が薄く、弱い。これは、コウモリ類の歩行動作に重要な役割を果たす膝関節の伸展ができないことを示しており、両種の乏しい歩行性と深いかわりのあることが示唆される。また、キクガシラコウモリやコキクガシラコウモリの大腿四頭筋は、筋腹の大部分が広筋を介して大腿骨の近位部に付着しているため、主な機能は、膝関節の伸展よりも股関節の屈曲であることが分かった。

コウモリ類のねぐらにおける姿勢として、天井から後肢のみによって体を支える懸垂姿勢が知られている。Vaughan (1959, 1970b) は、匍匐姿勢と懸垂姿勢を行う種を用いてねぐらでの習性と筋系の関係について分析した。この研究から、異なる姿勢を行う種間においても懸垂姿勢時にねぐらの天井や壁面と接する足部動作に関わる下腿部や足部の筋系については、大きな変異が認められないとされている。先行研究で対象とされた種を除き、懸垂姿勢に特化したグループとしてキクガシラコウモリ属が知られているが、この属における懸垂姿勢に関わる下腿部や足部筋系の形態や機能について、未だ詳細な分析はなされていなかった。第4章では、懸垂姿勢に特化したキクガシラコウモリとコキクガシラコウモリを主な研究対象として、下腿及び足部の骨格系および筋系に焦点を当て、それらの形態を観察した。また、キクガシラコウモリ属2種間の筋形態を比較し、その形態的な変異および機能について考察した。

キクガシラコウモリでは、基節骨足底の腱鞘が第2趾から第5趾の近位趾節間関節を覆うという特異的な腱鞘を持つとともに、近位趾節間関節の屈曲に関与する固有の筋である短趾屈筋が未発達であった。加えて、第2趾から第5趾の近位趾節間関節を構成する、基節骨遠位端及び中節骨近位端では、関節の屈曲に不適な形態を有していた。これらのことは、キクガシラコウモリの足趾関節は、遠位部のみ屈曲することを示している。懸垂姿勢時のキクガシラコウモリは、主に遠位趾節間関節の屈曲を行うことで、天井の凹凸を足趾全体で把握するのではなく、天井の凹凸に足趾の湾曲した爪を掛けるという行動様式に特化している。一方、コキクガシラコウモリでは、キクガシラコウモリと同様に短趾屈筋の発達が弱いため、足趾の屈曲に関わる筋は、発達した長趾屈筋のみである。しかし、長趾屈筋の停止腱を覆う基節骨足底腱鞘および中節骨足底腱鞘は、他の哺乳類に見られるようにそれぞれ分離した形態をとる。このことから、コキクガシラコウモリは、長趾屈筋の作用により遠位趾節間関節のみならず、近位趾節間関節を屈曲させることが可能である。加えて、コキクガシラコウモリの近位趾節間関節を構成する趾骨は、通常位において、やや屈側位の状態で関節し、第1趾から第5趾の基節骨が足背側に凸のアーチ状の形態を持つ。そのため、コキクガシラコウモリの足趾は、通常位において、屈曲位に近い形態を示すと推察される。以上のことから、コキクガシラコウモリは、遠位趾節間関節の屈曲に伴う近位趾節間関節の屈曲により、ねぐらとしている天井あるいは壁面の凹凸に足趾の爪を掛けることに加え、湾曲した足趾全体で天井あるいは壁面を把握することが可能である。

Musculus uropatagialis と *M. depressor ossis styliformis* は、オオコウモリ科 (Pteropodidae) の尾膜中に見られ、尾膜のコントロールに関わる。これらの筋に挿入される支配神経の詳細は、未だ明らかにされておらず、これら2つの筋の相同性は明らかにされていなかった。第5章では、オオコウモリ科のデマレルーセットオオコウモリ *R. leschenaultii* を用いて、尾膜に存在する *M. uropatagialis* および *M. depressor ossis styliformis* の支配神経を明らかにし、これら2つの筋の相同性について考察した。

本研究の結果から, *M. uropatagialis* の支配神経は, 大腿の屈筋群の支配神経から形成されており, *M. uropatagialis* は大腿屈筋群 (半膜様筋, 半腱様筋, 大腿二頭筋) と相同であることが示唆される. デマレルーセットオオコウモリを含め *M. uropatagialis* を持つコウモリ類は, 大腿屈筋群の中で大腿二頭筋のみを欠いている. 加えて, *M. uropatagialis* の停止部を提供する踵骨突起は, 大腿二頭筋の停止位置と類似する下腿の腓骨側に位置している. 以上のことから, *M. uropatagialis* は大腿二頭筋と相同であると判断できる. また, *M. depressor ossis styloformis* は, 足底屈筋群の一部に挿入される外側足底神経によって支配されるため, 足底の屈筋群と相同であることが示された. *M. depressor ossis styloformis* が停止する踵骨突起は, 発生学的に腓腹筋内から由来するため, *M. depressor ossis styloformis* 自体も腓腹筋との相同性が指摘されていたが, 本研究によって, 筋と停止骨とが異なった由来である可能性が浮び上がった.

発表論文 :

(1) 学術論文

1. Kobayashi, M. 2017. Homology of the muscles within the uropatagium membrane in *Leschenault's rousette* (*Rousettus leschenaultii*). *Mammalian Biology* 86: 102–106.
2. Kobayashi, M. 2018. Anatomical Attributes of the *Musculus quadriceps femoris* responsible for poor crawling ability in the greater horseshoe bat (*Rhinolophus ferrumequinum*). *International Journal of Morphology* 36: 69–73.
3. Okuda, Y., Kobayashi, M., Tajima, Y., Yamada, K. T., and Sekiya, S. 2018. Anatomical studies of the recurrent laryngeal nerve and the subclavian artery in rough-toothed dolphins (*Steno bredanensis*) and Pacific white-sided dolphins (*Lagenorhynchus obliquidens*). *Mammal Study* 43: 75–80.

(2) 国際会議における発表 (査読あり) :

1. Kobayashi, M. and Natori, M. 2013. Functional anatomy of hind limb in hibernation posture of *Rhinolophus ferrumequinum nippon*. The 11th International Mammalogical Congress (Belfast, August 2013)
2. Kobayashi, M. 2015. Functional anatomy of hind limbs of the greater and Japanese horseshoe bats in the roosting posture. The 5th International Wildlife Management Congress (Sapporo, July 2015)
3. Kobayashi, M. and Hosomi, H. 2016. Functional anatomy of the nasal muscles in Japanese badger *Meles*

anakuma (Mammalia: Mustelidae). The 11th International Congress of Vertebrates Morphology (Washington, DC, June 2016)

(3) 国内学会・研究会における発表 :

1. 小林優恭. クビワオオコウモリ *Pteropus dasymallus* における *Musculus urotagialis* についての比較解剖学的研究. 日本哺乳類学会 2012 年度大会 (神奈川, 2012 年 9 月)
2. 小林優恭. デマレルーセットオオコウモリ *Rousettus leschenaultii* の *Musculus urotagialis* と大腿二頭筋の相同性. 日本哺乳類学会 2014 年度大会 (京都, 2014 年 9 月)
3. 小林優恭. ルーセットオオコウモリにおける *Musculus urotagialis* および *M. depressor ossis styliformis* の相同性について. 機能と系統懇話会・比較解剖学研究会合同セミナー (茨城, 2017 年 2 月)

審査結果の要旨

コウモリ類は、完全な飛行が可能な唯一の哺乳類である。この動物は、飛行のため前肢が翼となっただけでなく、後肢にも一般的な哺乳類の基本構造からは理解しがたい特徴がある。そして、その後肢が彼らの独特な生活様式に強く関与している。ただ、筋の解剖学的形態については、コウモリ類の後肢は、前肢と異なり、情報がきわめて乏しい。特に筋の同定の際に指標となる支配神経の記載はほとんどない。コウモリ類後肢の独特な形態をさらに深く理解するには、支配神経を含めた詳細な解剖学的情報をまず集め、そして分析する必要があった。

第1章では、コウモリ類後肢筋系の解剖学的研究について19世紀初頭からの略史が描かれ、その歴史の中から導き出された課題が4つの事柄（反転位をとる後肢の体勢、地上での乏しい歩行性、休息時にとる懸垂姿勢、尾膜中の固有の筋）に集約できることが記されている。さらに提出者は、本研究の根幹とも言うべき、筋の相同関係を検証するための指標に言及し、コウモリ類では、その指標として支配神経がとりわけ重要であることを論じた。

第2章は「反転位をとる後肢の体勢」について述べた章である。コウモリ類では後肢の反転に股関節が深く関わるため、股関節周辺の筋に彼らの特性のあることが指摘されてきた。しかし、支配神経を中心とした提出者の分析によって、コウモリ類はそこに一般的な哺乳類と大きな差異のないことが明らかとなった。

コウモリ類には、ほぼ完全に歩くことのない種類が存在する。しかし、そういった種であっても、後肢筋系に目立った特性が見いだされていなかった（Vaughan, 1959, 1970）。*Rhinolophus* は、歩行しないコウモリとして古くから知られているが、後肢筋系の解剖学的情報がほとんどなかった。「地上での乏しい歩行性」に言及した第3章では、提出者は、その *Rhinolophus* を詳細に解剖し、コウモリ類の歩行に最も重要な大腿四頭筋がその役割を果たせない形状であることを示した。

第4章は「休息時にとる懸垂姿勢」について論が展開されている。コウモリ類でよく知られた休息時の姿勢は、足趾で何かにつかまりぶら下がった状態である。この姿勢だけでなく、コウモリの姿勢にはいくつかのタイプがあるが、タイプ間で足趾の屈曲に関わる筋に特筆すべき相違が認められていなかった（Vaughan, 1959, 1970）。上述の *Rhinolophus* は、後肢で懸垂姿勢をとる典型的なコウモリとして広く認知されている。*Rhinolophus* を解剖した結果、長趾屈筋は十分な大きさが保持されていたが、単趾屈筋は、きわめて退格的で、しかも指節間関節の屈曲を行えない部位に停止していた。この結果を踏まえ、提出者は、*Rhinolophus* が基本的に趾末節を曲げることで懸垂すると結論づけた。

コウモリ類は後肢の間に尾膜を持つ。オオコウモリ類の尾膜には、*Musculus uropatagialis* と *M. depressor ossis styliformis* というユニークな筋が存在している。しかし、これらの筋が一般的な哺乳類のどの筋に相当するのかが分かっていなかった。「尾膜中の固有の筋」の第5章で提出者は、主として筋の支配神経を追求することで、*M. uropatagialis* が大腿二頭筋と相同であり、また *M. depressor ossis styliformis* が足底の1つであることを明らかにした。

本研究は、比較解剖学および動物学的に価値のある研究内容が含まれており、その内容の1部が、国際学会で発表され（第3・4章）、国際的な学術雑誌（第3・5章）に掲載されている。よって、本審議委員会は、本論文の提出者小林優恭が博士（学術）の学位を受ける資格を有するものと認める。