

論文の内容の要旨

獣医学 専攻
平成12年度博士課程 入学
氏名 田島 木綿子
指導教官名 林 良博

論文題目 鯨類遺残骨盤とその周囲領域に関する比較解剖学的研究

—進化的ならびに機能解剖学的考察—

鯨類（イルカ・クジラ）は約六千万年前に、有蹄類のあるグループが陸棲生活より水棲生活へ再適応し、その進化の過程で形態学的にも生理学的にも様々な変化を遂げた。その結果、現在我々が目にする鯨類の体型は陸棲哺乳類とはかけ離れてはいるが、「哺乳類」であることは自明の理である。一方で、現生の鯨類に見られる形態は先祖と考えられる陸棲四足哺乳類が長い進化の過程で水棲生活に適応し、大規模に変化した結果であるといえよう。しかし古生物学にせよ、分子発生系統学的研究にせよ、現生の鯨類の形態が正確に把握されていることが前提であるにもかかわらず、肉眼解剖学的記載および理解は十分になされておらず、先祖とされる陸棲哺乳類との比較もほとんど行われていないのが現状である。中でも、系統進化の過程においても個体の発生段階においても鯨類は後肢を失い、骨盤が痕跡的な形に変化したことは興味深い。さらに、これに伴う骨盤周囲構造の変化について詳細な記載を行い、鯨類と陸棲哺乳類の当該部位を比較解剖学的に検討することは鯨類が進化の過程で獲得した形態学的変化を理解する上で非常に重要な分野である。本研究では鯨類の中でも小型から中型のハクジラ 3 種（スナメリ、オウギハクジラ、シロイルカ）の骨盤骨周囲構造に着目し、骨盤骨の機能的意義について考察し、周囲構造の解釈を明らかにすることを目的とし、肉眼解剖学的に精査した。

材料と方法

本研究では以下の材料（固定材料ならびに非固定材料）を使用した。

スナメリ	Finless porpoise	<i>Neophocaena phocaenoides</i>	6 頭
オウギハクジラ	Stejneger's beaked whale	<i>Mesoplodon stejnegeri</i>	1 頭
シロイルカ	White whale (Beluga)	<i>Delphinapterus leucas</i>	1 頭
セミクジラ	Northern right whale	<i>Eubalaena glacialis</i>	1 頭

固定材料は10%ホルマリンに浸漬あるいは10%ホルマリンを尾動脈から注入して固定したのち、50%エタノール中に保存したものを、非固定材料は、病理学的剖検の骨格標本作成を行う過程で観察した。解剖には、とげ抜きピンセット（渡辺）あるいは精密時計ピンセット（Dumont）を使用し、必要に応じて手術用顕微鏡をもちいて詳細な解剖を行った。所見は、直接スケッチと写真をテンプレートとした作図によって記録した。写真は4×5ビューカメラ、35mmカメラ、デジタルカメラを使用した。4×5写真は引き伸ばし陽画に鉛筆で書き込みを行って印画を消し原図とした。デジタル化した35mm写真とデジタル写真はデジタル画像としてパーソナルコンピュータに取り込んだ。パーソナルコンピュータ上のデジタル画像は Adobe Photoshop 6.0/7.0JおよびAdobe Illustrator 9.02/10.0Jによって加工した。

1. 骨盤骨周囲構造から考察する水棲適応

骨盤骨周囲構造は腹壁筋群とともに、原則的には陸棲哺乳類の腹壁から会陰部にかけての構造、ならびに骨盤内臓を保持していた。一方、水中生活に再適応した結果、後肢が消失したことに伴い、後肢に関連する構造は存在しないことが明らかとなり、体幹尾側端ではいくつかの特異的な変化を観察した。腹直筋の停止部位は体幹尾側で背尾側方向へ移動した構造は尾ビレの背腹屈伸運動の際に著しい発達を遂げた軸下筋とともに体幹を腹側に屈曲する機能を持ち、こちらも強化した背側の軸上筋と拮抗する構造であった(Fig.1)。また、体腔尾側端付近で腹壁筋尾側端が軸下筋表層を今回観察されたように腹側から背側に横切るよう走行することは(浅指屈筋の遠位部が深指屈筋の停止部を押さえつけているように)、収縮する腹壁筋が体軸屈曲に伴う大腰筋の弛みを防ぐ構造を実現しているといえよう(Fig.1)。そのため腹腔はその大きさを縮小化させ、体幹の尾側端が形成され、腹壁は消失するが、これと交代して軸下筋が深層から現れ、尾に向けてのなめらかな体表面を実現していた。体形の流線形化はすべての水棲動物に見られるが、鯨類に見られる四足動物体形からの流線形化の主要な要素は上述のように体壁筋と尾筋の巧みな交代によるものであり、遊泳する際に水の抵抗を最小限にすることを可能とした。

さらに、骨盤が存在する陸棲哺乳類では腹横筋は寛結節より尾側へは広がれないため、腹直筋最尾背側は腹横筋によって被われることはない。しかしスナメリの腹横筋は前述したように腹直筋の停止が背尾側方向に移動したことで、脊柱の屈筋として効率よく機能する(テコ効率を高くするよう配置する)ために腹側正中線に平行に、なるべく後ろまで走行することが要求された。そのため、腹直筋の走行・位置を規定する構造として腹直筋鞘がより尾側まで長く続いていることが必要となったのであろう。

一方、同じく水棲生活者である魚類の場合、水中遊泳のロコモーション手段は身体を左右にくねらせる方式である。このロコモーションパターンは上陸後の両棲類と大半の爬虫類に継承されたが、陸上ロコモーションの効率化の経緯の中で哺乳類は主要なロコモーションパターンを体幹の背腹の屈伸に変化させた。完全に陸上生活に適応した状態から水中に再適応した海棲哺乳類では、鰭脚類(Pinnipedia)が陸上でのロコモーション装置である四肢を遊泳の原動力として継承しているのに対し、鯨類は海牛類と同じく体幹尾側部と尾ビレを原動力とする。これは本質的には魚類と同じ原則をとっている。しかし、魚類ではこの部位を左右にくねらせることによって推進力を発生するのに対し、鯨類では尾を背腹方向に打ち振ることによって推進力を生み出していることを強調したい。これは祖先形の陸棲哺乳類で体幹の動きを生み出す筋群などの配置や構造がすでに背腹方向の屈伸に適応していたためであろう。そのため前述したような一連の特異的な変化が登場した。このことは系統的にも距離のある海牛類が同一の適応をとっていることによっても支持される。これらの動きは疾走する陸棲哺乳類に見られる体幹の背腹方向への屈伸を反映しているといえよう。

また、オス生殖器(精巣)は遊泳の障害となるため、水棲生活に再適応した過程の中で腹腔内に留まることを選択したのだろう。また、過去の報告と同様に本論でも生殖腺に特異的な血管分布を観察したことは興味深い(Fig.5)。

2. 後肢の消失に伴う骨盤周囲構造

系統進化の初期においても、個体発生の初期段階においても後肢成分を有していた鯨類であるが、本研究のスナメリ(現生ハクジラ類であり、出生後個体)では、後肢に関連した構造は基本的には全て失っていたことが改めて明らかとなった。スナメリに限らず鯨類では、水棲適応の一つの結果として後肢がきわめて退化するか消失しているため、後肢に分布する筋肉ならびに神経、血管も消失しているのは当然の帰結であるかもしれない。一方で、スナメリのいわゆる骨盤内臓に関しては、骨盤骨は遺残的であるにもかかわらず、生殖器の抛り所としての重要な意義を持ち合わせていたこと(Fig.2)、単径靭帯と血管裂孔(Fig.1)、ならびに深単径輪と後腹壁動脈(Fig.1)というそれぞれの関係を保持していたこと、また骨盤骨腔内を占有していた尿生殖隔膜相当構造(Fig.3)により腹腔の尾側端は決定されていたことなど、陸棲哺乳類における骨盤内臓の主要な構造における重要な関係が維持されていたことは特筆すべき所見である。加えて、それらに分布する神経(Fig.4)および血管(Fig.5)についても陸棲哺乳類と同じ構成をとっていることは興味深い。また、一般に、鯨類が骨盤骨を維持していることを、「後肢の遺残」であることを強調し、鯨類がかつて四足性であったことの論拠として挙げる記述が多いが、鯨類の骨盤骨に関して最も重要なことは、骨盤内臓との関連であり、特に小骨盤としての意義が大きいことを強調しておきたい。

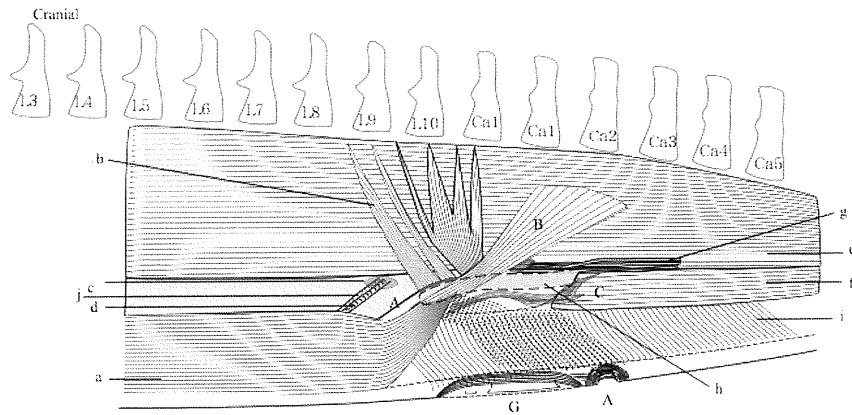


Fig.1

M32590 (スナメリ:メス、体長:152cm) 腹直筋 M. rectus abdominis 尾側部 模式図

腹直筋 (a) は骨盤骨前端 (A) および坐骨尾筋 (C) に小筋束をそれぞれ停止させたのち、その主要部分 (B) は背尾側方向へ向かい、大腰筋 (e) 表面の胸腰筋膜に停止する。また、腹横筋深層筋膜 (b) は骨盤骨背側に強固に停止する。

- | | |
|----------------------------------|--|
| a. 腹直筋 M. rectus abdominis | f. 坐骨尾筋 M. ischiocaudalis |
| b. 腹横筋深層筋膜 | g. Dorsal lateral caudal veins (Rommel <i>et al.</i> , 1992) |
| c. 後腹壁静脈 V. epigastrica caudalis | h. 骨盤骨 Pelvic bone |
| d. 後腹壁動脈 A. epigastrica caudalis | i. 皮筋 Panniculus carnosus |
| e. 大腰筋 M. hypoxialis | j. 深洋径輪 Anulus inguinalis profundus |

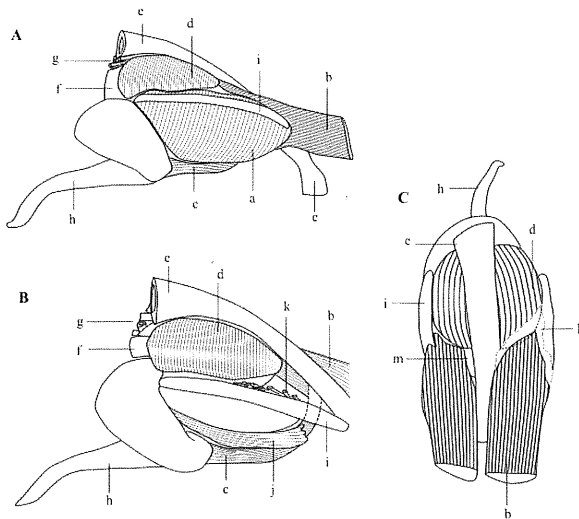


Fig.2

M33569 (スナメリ:オス) 骨盤骨周囲構造 模式図

骨盤骨周囲の構造を示した

- A: 外側面, B: 外側面 (坐骨骨海綿体筋除去)
C: 背側面

- | | |
|--|---------------------------------|
| a. 坐骨海綿体筋 M.ischiocavemosus | g. 精管 Ductus deferens |
| b. 坐骨尾筋 M. ischiocaudalis | h. 陰茎 Penis |
| c. 陰茎後引筋 M. retractor penis | i. 骨盤骨 Pelvic bone |
| d. M. compressor prostatae (Ommanney,1932) | j. 尿道海綿体筋 M.bulbospongiosus |
| e. 直腸 Rectum | k. 血管 Vessels |
| | l. M.ischiocaudalis 停止腱膜 |
| | m. 尿生殖膈膜 Diaphragma urogenitale |

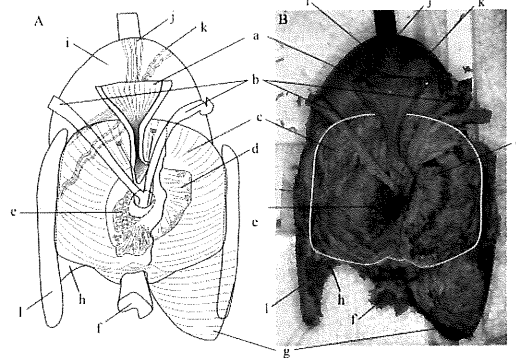


Fig.3

M33569 (スナメリ:オス) 骨盤骨周囲構造 背側面

A: 模式図 B: 実物写真, 白線で示した部分が尿生殖膈膜外側縁 M. compressor prostatae (Ommanney,1932) を除去し, 尿道 (a), 精管 (b), 前立腺 (d) と尿生殖膈膜 (c) との関係を示した。また、左坐骨海綿体筋を取り除き、陰茎脚 (h), 尿道海綿体筋尾側端(i)を剖出した。

- | | |
|----------------------------------|------------------------------|
| a. 尿道 Urethra | g. 坐骨海綿体筋 M.ischiocavemosus |
| b. 精管 Ductus deferens | h. 陰茎脚 Crus penis |
| c. 尿生殖膈膜 Diaphragma urogenitale | i. 陰茎 Penis |
| d. 前立腺 Prostata | j. 陰茎背神経 N. dorsalis penis |
| e. 尿道海綿体 Corpus spongiosum penis | k. 陰茎背動静脈 A/V dorsalis penis |
| f. 尿道海綿体筋 M.bulbospongiosus | l. 骨盤骨 Pelvic bone |

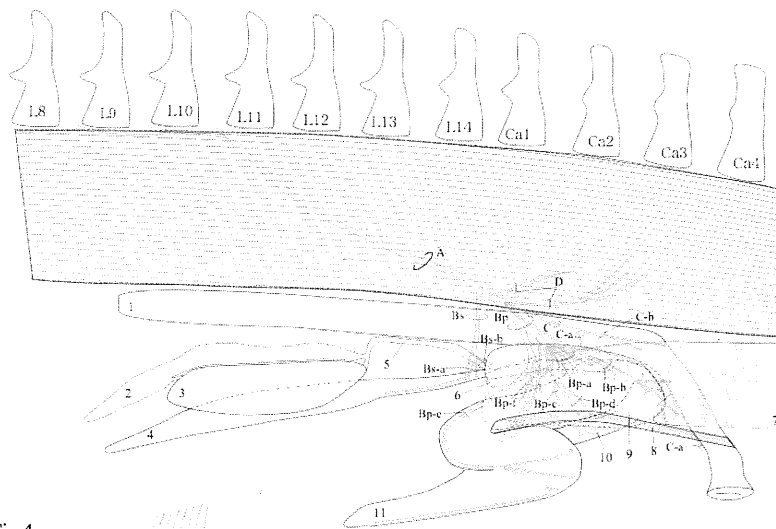


Fig.4

M33556 (スナメリ : オス 125.1cm) 第8,9,10 腰椎神経から供給される脊髄神経の骨盤骨腔への分布様式模式図。

A. N. pudendalis (陰部神経)

用語は Nomina Anatomica Veterinara (1983) に準拠

B. N. perinealis (会陰神経)

R. superficialis (N. perinealis superficialis) : Bs-a, To Urethra; Bs-b, To M. compressor prostatae (Ommanney, 1932) ;

R. profundus (N. perinealis profundus) : Bp-a, To M. compressor prostatae; Bp-b, To M. ischiocavernosus + M. ischio-caudalis;

Bp-c, To M. ischiocavernosus; Bp-d, To M. bulbospongiosus; Bp-e, N. dorsalis penis

C. C-a. N. rectalis caudalis; C-b, To M. ischio-caudalis

D. To M. hypoxialis

骨盤骨周囲構造

- Fig.4 および5 共通 -

1. 直腸
2. 精巣上体
3. 精巣
4. 膀胱
5. 精管
6. 骨盤骨
7. 坐骨尾筋
8. 球状海綿体筋
9. 坐骨海綿体筋
10. 陰茎後引筋
11. 陰茎

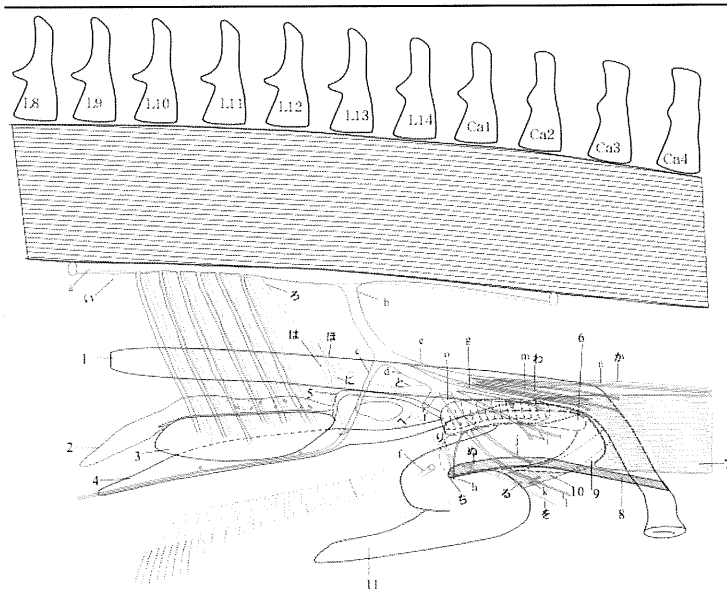


Fig. 5

M33556 (スナメリ : オス 125cm). A. abdominalis および V. cava caudalis の腹腔内臓器および骨盤骨腔への動静脈分岐様式 模式図

Nomina Anatomica Veterinara (1983) などに準拠

動 a. A. testicularis; b. A. iliaca communis (Ommanney, 1932); c. A. umbilicalis; d. 骨盤骨腔へ; e. 骨盤骨を超えて尾側部へ; f. A. epigastrica caudalis;

脈 g. A. prostatica; h. A. penis; i. A. perinealis ventralis (M. ischiocavernosus); j. A. perinealis ventralis (M. bulbospongiosus); k. A. perinealis ventralis (M. retractor penis);

l. A. perinealis ventralis (Mm. cutanei); m. M. ischio-caudalis; n. Dorsal-caudal-lateral vein (Rommel, et al., 1992) に伴行し、尾ビレへ

静 い. V. testicularis; ろ. V. iliaca communis (Ommanney, 1932); は. V. vesicalis cranialis; こ. リンパ節; ほ. 骨盤骨を超えて尾側部へ; へ. 骨盤骨腔へ;

脈 と. 骨盤骨を超えて尾側部へ; ち. V. penis; り. M. ischiocavernosus; ん. M. bulbospongiosus; る. M. retractor penis; を. M. cutanei; わ. M. ischio-caudalis;

か. Dorsal-caudal-lateral vein (Rommel, et al., 1992)