

## 43. 話しことばと嚥下の共進化プロセスに関する実験的研究

大阪大学 大学院人間科学研究科 教授 西村 剛

### 概要

言語は、生物としてのヒトが人間という文化的な存在たりうる最大の特性である。人類の数ある進化イベントの中でも、言語の起源とそれに至る進化プロセスは未解明な部分が多い。言語コミュニケーションの媒体である話しことば(speech)を支える音声器官の解剖学的進化は、誤嚥リスクの増大というデメリットをもたらした、と考えられている (Negus, 1949; Lieberman & Crelin, 1971; Laitman & Crelin, 1980)。言語は、その適応的価値が嚥下のデメリットに大きく優ったゆえに進化したと説明される。本研究は、この言語進化のトレードオフ仮説を反証し、新たな進化仮説を提起した。チンパンジーとアカゲザルを対象に、嚥下運動を観測し、それによる嚥下機構を示した。チンパンジーでは、経鼻ファイバースコープによる観測を行い、ヒトとほぼ同様の嚥下運動の存在を強く示した。アカゲザルでは、X線テレビに加えて、経鼻ファイバースコープ像を高速度カメラで記録し、嚥下運動を詳細に観測した。その結果、喉頭の配置の違いにより運動の方向こそ異なるものの、嚥下機構はヒトと共通することが示された。この結果は、言語は嚥下機構を継承して進化したこと、つまり、嚥下の霊長類的機構が言語に適応的な音声器官の解剖学的特徴の進化の礎となったことを示唆した。

### 背景および目的

言語は、生物としてのヒトが人間という文化的な存在たりうる最大の特性である。人類の数ある進化イベントの中でも、特に言語の起源とそれに至る進化プロセスは未解明な部分が多い。言語能力の一つに、コミュニケーションの媒体である話しことば(speech)がある。話しことばは、一息の短い間にも、多くの母音と子音を連ねる音声行動であり、サル類に類を見ない。その話しことばを支える音声器官の解剖学的進化は、誤嚥リスクの増大というデメリットをもたらしたと考えられている(Lieberman & Crelin, 1971)。ヒトの音声器官の解剖学的特徴は、それがもたらす言語の適応的価値が嚥下にかかるデメリットに大きく優っていたので、選択されたと説明される。本研究は、この言語進化のトレードオフ仮説を検証する。

音声は、喉頭にある声帯の振動でつくられる音源により、声帯から唇に至る声道と呼ばれる空間を満たす空気が共鳴して、発せられる。母音は、その声道形状によって規定される共鳴特性によって決まる。ヒトは声道形状を素早く連続的に変化させることができる。それを実現するヒトの声道は、サル類に比して、手前の口腔が前後に短く、奥の咽頭が上下に長い (Nishimura, 2020)。喉頭は、咽頭の最下部で、気管とそれにつづく肺への入り口であり、その背側に食道の入り口が付く。ヒトの喉頭は、長い咽頭を経て、低い位置にある。咽頭は、鼻腔から気管へと流れる呼吸と、口腔から食道へと流れる嚥下の通り道が交差する空間である。その交差の経路である咽頭が長いヒトでは、構造的に、咽頭に送られた食塊が、食道へと正しく送られず、気管へと誤って流入する誤嚥のリスクが高まったと考えられている(Lieberman & Crelin, 1971; Laitman & Crelin, 1980)。その誤嚥リスクの高まりに対して、ヒトは、サル類とは異なる新たな嚥下機構で対処していると考えられた。ヒトは、嚥下時には、喉頭を上前方に挙上して、喉頭蓋を後に倒し、屈曲させて、喉頭の入りを塞ぐ(Ardran & Kemp, 1967; Ekberg & Sigurjonsson, 1982)。食塊は、その上を通過して、食道へと至る。本研究は、嚥下運動の観測により、サル類でも共通の嚥下機構を有していることを明らかにする。

## 方法

本研究では、ヒトに最も系統的に近いチンパンジーに加えて、アカゲザルを対象に、嚥下運動の観測実験をおこなった。チンパンジーでは、経鼻ファイバースコープを用いて、半麻酔下でジュースを滴下し、それを嚥下している間の喉頭及び喉頭蓋、声帯の運動を、喉頭上方から直接観測した(平林ら, 1986)。アカゲザルでは、頭部を固定した上で、X線テレビで、覚醒下で、造影剤を含む糖液をふくませて、それを嚥下している間の喉頭及び喉頭蓋、軟口蓋の運動を、側方から投影して観測した。それに加えて、経鼻ファイバースコープ像を高速カメラで記録して、嚥下物の動きと、喉頭及び喉頭蓋、声帯の運動を、喉頭上方から直接観測した。また、組織標本を作成して、prepiglottic spaceの特徴を比較した。Prepiglottic spaceは、舌骨と喉頭の間形成される、結合組織で満たされた空間のことをいう。ヒトでは、広く形成され、その結像組織に押される形で、喉頭蓋が途中で屈曲する。チンパンジーとマカクザルの摘出固定標本を用いて、H&E染色組織標本を作成して、prepiglottic spaceの解剖学的特徴を比較した(Sato et al., 2023)。

## 結果

チンパンジーでは、口腔から流入してきたジュースは、喉頭の入り口の両側にある溝である梨状窩に流れ、そこに溜まった。その時点では、食道は開口していない。続いて、ファイバースコープに対して、喉頭が上前方に動き、喉頭の入り口にある前庭部が左右から閉じて、気管が閉鎖した。喉頭の後ろについている食道が開口し、梨状窩に貯められたジュースが食道へと流れた。喉頭蓋は倒れて喉頭の入り口を覆い、さらに、喉頭蓋が屈曲する場面も記録された。軟口蓋の動きは記録されなかった。

アカゲザルでは、チンパンジーと同様の嚥下機構が確認された。経鼻ファイバースコープでは、口腔から流入してきた糖液は、梨状窩に流入し溜まる様子が確認された。続いて、ファイバースコープに対して、喉頭が上前方へと動くことで、食道が開口し、液が食道へと流入した。また、声帯および前庭は閉鎖した。X線テレビでは、糖液は、梨状窩を経由して食道の入り口まで流れ、一旦そこに溜まる様子が確認された。舌骨と喉頭は舌根の下の潜り込んで、喉頭蓋が舌背へと押し付けられ、さらに、舌骨と喉頭が喉頭蓋に向かって前方へと回転することで、喉頭の入り口が喉頭蓋と合わさり、気管が閉鎖された。同時に、食道が開口して、糖液が食道へと流れた。また、食塊が梨状窩に流れず、舌背と喉頭蓋の間の喉頭蓋谷にとどまり、喉頭蓋と喉頭とが合わさった上方を通過して、食道へと流れる経路も観測された。しかし、喉頭蓋が屈曲する様子は見られなかった。また、嚥下が始まる前に、軟口蓋が挙上し、鼻腔を口腔から閉鎖した。

prepiglottic spaceは、チンパンジーでもヒト同様に、広い結合組織の空間が確認された(Sato et al., 2023)。しかし、マカクザルでは、喉頭嚢がその空間を占めていて、結合組織による空間は形成されない。

## 考察と結論

本研究は、ヒトとサル類では、嚥下機構は共通していることを示した。つまり、サル類では、喉頭の運動により、喉頭が喉頭蓋と合わさって気管が閉鎖され、食道が開口し、かつ、食道と口腔と接続されて、嚥下が進む。ゆえに、嚥下は呼吸の中断をとまなう。運動の方向は異なるものの、この嚥下機構はヒトと同じである。

ヒト以外の哺乳類、特に植物食性が強いものでは、嚥下中も呼吸が遮断されないという仮説があった(Negus, 1949)。喉頭の位置が高く喉頭蓋が軟口蓋と連結し、梨状窩が深いという解剖学的特徴から、鼻腔から喉頭、気管へと至る呼吸の流れは常時が保たれて、食塊は梨状窩を経て食道へと送られるという。つまり、呼吸と嚥下の流路は立体交差して、嚥下は呼吸を妨げない(Negus, 1949)。サル類も、この種の嚥下機構を持っていると考えられた(Negus, 1949; Laitman & Crelin, 1980)。アカゲザルと同じマカクであるカニクイザルの幼体では、喉頭蓋の傾斜は見られず、食塊は梨状窩を経て食道へと送られる様子が確認されているものの、軟口蓋が挙上して呼吸は遮断されているという報告がある(Crompton et al., 1997)。一方、ブタやフェレットなどの成体では喉頭蓋が後へ倒れる運動が観測されており、その他の実験動物においても嚥下中は呼吸が遮断される(Ardran et al., 1958; Larson & Herring, 1996; Crompton et al., 1997)。本研究では、サル類では、喉頭が喉頭蓋方向へ回転することを示した。喉

頭蓋が喉頭側の運動を相対的に見れば、これは、喉頭蓋が後へ倒れる運動と同じである。声帯の閉鎖や軟口蓋の挙上も確認された。よって、サル類の嚥下は呼吸を遮断しており、その遮断の機構はヒトと共通する。

本研究では、サル類では、二種類の嚥下の流路が確認された。チンパンジーとアカゲザル両種で、喉頭が開いた状態で、液体が梨状窩まで浸潤し、その後嚥下運動が起こるパターンが観測された。一方、アカゲザルでは、喉頭が喉頭蓋と合わさった上を通過するものもあった。これら嚥下運動は、喉頭の閉鎖もするが、食道を開口し、食道を口腔に近づけ接続する機構でもある。これら嚥下機構は、ヒトの喉頭の挙上運動によるものと共通する。

チンパンジーでは喉頭蓋の屈曲も観測されたが、アカゲザルでは確認できなかった。チンパンジーでは、成長に伴い喉頭が舌骨に対して下降するが、アカゲザルでは見られない(Nishimura, 2003; Nishimura et al., 2003, 2008)。その舌骨と喉頭の配置の違いが、preepiglottic spaceの発達の違いをも生むと考えられる。つまり、チンパンジーでは、喉頭が舌骨から下降するために、広いpreepiglottic spaceが発達し、喉頭蓋の屈曲が発生するのだろう(Sato et al., 2023)。しかし、上述の嚥下運動で呼吸の遮断や食塊の移動が達成されていることを鑑みると、喉頭蓋の屈曲の有無は、喉頭下降の有無にともなう副次的なものに過ぎないのかもしれない。

本研究では、鼻腔を咽頭から閉鎖し、喉頭蓋や声帯で喉頭を閉鎖し、食道を開口し、食道を口腔と接続して、嚥下するという嚥下機構は、サル類とヒトとで共通していることを明らかにした。ヒトでは、喉頭下降を経て咽頭の解剖学的特徴が大きく変化したが、運動の方向は変わるものの、その霊長類的な嚥下機構を継承している。むしろ、その動的な嚥下機構の霊長類的基盤が、喉頭下降による咽頭の伸長を許容し、言語の進化へと繋がったと言える。ヒトは、老齢期に喉頭がより低くなる。さらに、嚥下の反射の老化も加わる。ヒトでの誤嚥リスク増大は、言語に適応的な解剖学的特徴の進化ではなく、ヒト特有の老齢期という成長区分の進化を反映しているのかもしれない。

(完)

## 発表論文

- 1) 西村剛 (2023) ヒトの咀嚼器にみる脳と言語の進化. 日本咀嚼学会雑誌 33: 54-58.
- 2) 西村剛, 宮地重弘, 兼子明久, 畑中伸彦 (2024) マカクにおける嚥下時の喉頭と喉頭蓋の運動について. 第40回日本霊長類学会大会 (東京エレクトロンホール, 仙台).
- 3) 西村剛, 宮地重弘, 兼子明久, 畑中伸彦 (2024) マカクにおける嚥下運動に関する実験的研究について. 第78回日本人類学会大会 (梅田スカイビル タワーウエスト, 大阪).
- 4) Sato, K., Chitose, S. I., Sato, K., Sato, F., Ono, T. and Umeno, H. (2024) Growth and development of epiglottis and preepiglottic space of larynx as it acquires vocal tract. *Laryngoscope Investig Otolaryngol* 9: e1288.

## 引用文献

- 1) Ardran, G. M., & Kemp, F. H. (1967). The mechanism of the larynx. II. The epiglottis and closure of the larynx. *British Journal of Radiology*, 40(473), 372-389.
- 2) Ardran, G. M., Kemp, F. H., & Lind, J. (1958). A cineradiographic study of bottle feeding. *Br J Radiol*, 31(361), 11-22.
- 3) Crompton, A. W., German, R. Z., & Thexton, A. J. (1997). Mechanism of swallowing and airway protection in infant mammals (*Sus domesticus* and *Macaca fuscicularis*). *Journal of Zoology*, 241, 89-102.
- 4) Ekberg, O., & Sigurjonsson, S. V. (1982). Movement of the epiglottis during deglutition. A cineradiographic study. *Gastrointestinal Radiology*, 7(2), 101-107.
- 5) 平林秀樹, 宇野浩平, 日野原正, 葉山杉夫, & 小嶋祥三. (1986). ファイバースコープによるニホンザル・チンパンジーの声帯運動の観察. *日本気管食道科学会会報*, 37(2), 199-200.

- 6) Laitman, J. T., & Crelin, E. S. (1980). Developmental change in the upper respiratory system of human infants. *Perinatology-neonatology*, 4, 15-22.
- 7) Larson, J. E., & Herring, S. W. (1996). Movement of the epiglottis in mammals. *American Journal of Physical Anthropology*, 100(1), 71-82.
- 8) Lieberman, P., & Crelin, E. S. (1971). On the speech of Neanderthal man. *Linguist. Inq.*, 2(2), 203-222.
- 9) Negus, V. E. (1949). *The comparative anatomy and physiology of the larynx*. London: William Heinemann Medical Books.
- 10) Nishimura, T. (2003). Comparative morphology of the hyo-laryngeal complex in anthropoids: Two steps in the evolution of the descent of the larynx. *Primates*, 44(1), 41-49. doi:10.1007/s10329-002-0005-9
- 11) Nishimura, T., Mikami, A., Suzuki, J., & Matsuzawa, T. (2003). Descent of the larynx in chimpanzee infants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(12), 6930-6933. doi: 10.1073/pnas.1231107100
- 12) Nishimura, T., Oishi, T., Suzuki, J., Matsuda, K., & Takahashi, T. (2008). Development of the supralaryngeal vocal tract in Japanese macaques: Implications for the evolution of the descent of the larynx. *American Journal of Physical Anthropology*, 135(2), 182-194. doi:10.1002/ajpa.20719
- 13) Nishimura, T. (2020). Primate vocal anatomy and physiology: similarities and differences between humans and nonhuman primates. In N. Masataka (Ed.), *The Origins of Language Revisited: Differentiation from Music and the Emergence of Neurodiversity and Autism* (pp. 25-53). Tokyo: Springer.
- 14) Sato, K., Nishimura, T., Sato, K., Sato, F., Chitose, S. I., & Umeno, H. (2023). Comparative Histoanatomy of the Epiglottis and Pre-epiglottic Space of the Chimpanzee Larynx. *Journal of Voice*. doi:10.1016/j.jvoice.2023.07.027