

硬組織の起源と進化*

—— Halstead(1974)の紹介と批判 ——

後藤仁敏**

I. まえがき

筆者は、一昨年10月、小寺春人氏らの協力をえて、L.B.Halstead 著 "Vertebrate Hard Tissues" (1974, Wykeham) の訳書として、『硬組織の起源と進化——分子レベルから骨格系までの形態と機能』(1984, 共立出版)を出版した。小論では、この本の紹介と批判を中心に、本の構成と出版の意義、翻訳上の用語の問題、本書の使用例と問題点、硬組織の進化についての試論について述べる。会員諸兄姉の批判と討論をお願いしたい。

II. Halstead (1974) の構成と出版の意義

本書の目次を表1に掲げる。本書は、各7つの章か

らなる3つの部から構成されている。この構成をみても、本書がたんなる思いつきでなく、かなりしっかりした構想にもとづいて企画されたものといえよう。

各章は無関係に配列してあるのではなく、事象や概念の内的発展にしたがって構成されている。そのことは、ミクロからマクロへという3つの部の構成、とくに第I部の7つの章の配列、最後の章を外傷と疾患でしめくくっていること、などに典型的にみられる。

また、各章において、形態と機能、現生と化石、発生と進化の各両面について述べられており、総合的かつ歴史的に総括されていることが特徴である。

本書の訳者あとがきにおいて、筆者はつぎのように述べた。「……著者は、脊椎動物の硬組織について、生

表1. Halstead (1974・1984)『硬組織の起源と進化』の目次

第I部：分子および細胞レベル	
第1章 タンパク質の進化.....1	第12章 エナメル質.....92
タンパク質の合成——ヘモグロビンの進化——コラーゲンの進化	エナメル質の形成——エナメル質形成——エナメル質の構造——小生
第2章 石灰化に関する高分子.....11	エナメル質の進化
コラーゲン——グリコサミノグリカン(酸性ムコ多糖)——セラチン	第13章 角質硬組織.....101
——エナメルタンパク質	角質の形成——毛と爪——羽毛と角質——枝角と角——鱗
第3章 石灰化の機構.....24	第14章 卵殻と炭酸カルシウムの沈着物.....110
ミネラル・ホメオスタシス.....29	卵殻の形成——卵殻の進化——卵殻のカルシウム供給——胚子へのカルシウム供給——内リンパ嚢とカルシウム貯蔵
第5章 ミトコンドリアの役割.....34	第III部 骨格系
第6章 脊椎動物の石灰化組織の起源.....40	第15章 構造物質としての骨.....117
第7章 硬組織の細胞.....45	骨の強度——骨における応力集中——骨の圧電気——適応的改造
タンパク質合成・分泌細胞——タンパク質合成・保持細胞——	第16章 関節の生体力学.....126
骨芽細胞——骨細胞——破骨細胞	関節の種類——工学的原理——滑膜性の連結——滑液
第II部 組 織	第17章 哺乳類の咀嚼機構.....132
第8章 軟 骨.....54	哺乳類の咀嚼器の起源——咀嚼筋——哺乳類の咀嚼器の機能
軟骨の種類——軟骨内骨化——軟骨の石灰化	第18章 歯の形態と機能.....140
第9章 アスピディン.....62	哺乳類の犬歯の起源——哺乳類の歯の特殊化
アスピディンの構造——アスピディンの進化——アスピディンの改造	第19章 静的骨格と動的骨格.....149
骨.....69	体重の支持——陸上での移動
海綿骨と緻密骨——長骨の成長——板状骨とハバース骨——無細胞骨とセメント質	第20章 飛 翔.....159
第11章 象牙質とエナメル質.....78	空中での運動——鳥の骨格——コウモリの骨格——翼竜の骨格
皮甲の象牙質——象牙質の形成——象牙質の本来的役割——中象牙質と半象牙質——鱗と歯の象牙質——エナメル質——魚鱗	第21章 外傷と疾患.....173
	骨折の治療——骨格の形成異常——骨格の変性——骨格の感染
	症——病的石灰化——結石
	付録1 参考書.....184 付録II 脊椎動物の分類.....186

Masatoshi Goto: Origin and evolution of hard tissues——A comment on Halstead (1974)

* 化石研究会第3回総会(1985年1月27日筑波大学学校教育部)で講演

* 鶴見大学歯学部解剖学教室

化学・細胞学・組織学・解剖学・生理学・病理学・古生物学など、さまざまな分野にわたる知見を紹介し、ミクロとマクロ、形態と機能、正常と異常、発生と進化などを、進化論の立場から統一して記述することに成功している。すなわち、硬組織、とくに歯と骨は、医学・歯学分野の主要な研究対象であるばかりでなく、化石としてその構造や成分が保存されることがおおいいため、古生物学・人類学の重要な対象でもある。したがって、硬組織の進化を研究することは、生物の個体体制全体の進化をあきらかにする突破口となり、過去の地質時代の古生物と現生生物を統一した生物界の全体像の解明をめざす、第一歩となる試みであるといえよう。」そして、本書の成功の秘密が、著者の専門が地質学・動物学・歯学・古生物学など多岐にわたっていることにあり、この点で訳者の経歴とも共通していることを指摘している。

なお、このことについて、Halstead (1984MS) は、つぎのように述べており、興味深い。“……Unlike other countries paleontologists, zoologists and dental scientists have come together to combine their respective talents in the Fossil Research Society of Japan. The fact that for over two decades I was a Research Fellow in Anatomy of the Royal Dental Hospital of London, but was primarily a paleontologist was unique in Britain but in Japan was considered the norm. The dental anatomist Dr.M.Goto who translated my book “Origin and Evolution of Hard Tissues” (1984) was originally trained as a geologist. The leading figure of the Fossil Research Society of Japan Dr.S.Ijiri had himself a long experience in dental science and indeed in biochemistry of fossils……”。

III. 翻訳上の用語の問題

本書の訳出にあたって、同じ原著者の田隅本生監訳『脊椎動物の進化様式』（法政大学出版局）が非常に参考になり、どれだけ助けられたか計りしれない。なお、訳書においては原著のあきらかな誤植を数箇所訂正した。翻訳上で注意を払った用語を五十音順にあげるとつぎのとおりである。

1. 角質・ケラチン：“keratin”は、組織名としては「角質」、蛋白質名としては「ケラチン」と、場所によって2つの訳語を使い分けた。
2. 頬歯 (cheek teeth)：「臼歯」は用いず、「頬歯」とした。“molar”はすべて「大臼歯」とした。
3. 結晶形成 (crystalization)・鉱物形成 (mineralization)・生体鉱物形成 (biomineralization)・石灰化 (calcification)：4つの語を区別した。

4. 結節 (tubercle)：田隅訳では「小結節」だが、「隆起 (tuber)」の縮小形と考えて「結節」とした。

5. 膠原線維 (collagen fibre)：光顕レベルの線維名をしめす。「コラーゲン線維」とはしない。

6. コラーゲン原線維 (collagen fibril)：電顕レベルのものをしめす。「原線維 (fibril)」よりさらに小さい単位のものとして「微細原線維 (microfibril)」、さらに小さい単位として「プロトフィブリル (protofibril)」の語を用いた。

7. 食肉類・肉食獣：“carnivore”は動物分類群の目の名称としては「食肉類」、「草食獣 (herbivore)」に対する肉食性哺乳類の総称としては「肉食獣」とした。

8. 水酸リン灰石 (hydroxyapatite)：「ハイドロキシアパタイト」や「ヒドロキシアパタイト」は用いない。

9. 層板骨 (lamellar bone)・板状骨 (laminar bone)：「層板 (lamellae)」は「板 (laminae)」の縮小形であるので、「板状骨」という新語を用いた。「葉板骨」は用いない。

10. タンパク質 (protein)：本来は「蛋白質」とするべきである。

11. 中象牙質 (mesodentine)：新語を用いた。

12. 半象牙質 (semidentine)：新語を用いた。

13. 皮甲 (dermal armour)：「皮膚のヨロイ」や「皮骨性のヨロイ」、「甲皮」、「装甲」、「甲羅」、「甲板」は用いない。「甲皮」は“ostracoderm”の訳語である。「皮骨 (dermal bone)」や「皮歯 (dermal tooth)」の語と同じ用法による。

14. フッ素リン灰石 (fluorapatite)：「フルオロアパタイト」とはしない。

15. 翼骨 (pteryoid bone)：新語を用いた。「翼状骨 (pterygoid)」とは区別しなければならない。

16. リン灰石 (apatite)：「アパタイト」とはしない。本来は、「磷灰石」とするべきである。

17. リン酸 (phosphate)：本来は「磷酸」とするべきである。

IV. 本書の使用例

筆者は、勤務先の歯学部3年生の比較解剖学の教科書として本書を使用し、そのまとめとしてつぎのような試験問題集を課題とした。歯学・解剖学・動物形態学・古生物学の教育への本書の使用例として紹介する。

試験問題集〔教科書：『硬組織の起源と進化』〕

- (1)ヘモグロビンを例として、分子レベルでの進化がどのような機構でおこるか説明せよ (第1章)。
- (2)石灰化に関与する高分子をあげ、それらを含む硬組織の例を記せ (第2章)。
- (3)石灰化 (骨の形成) において、コラーゲン・ヒロリ

- ン酸・アルカリ性フォスファターゼの3者は、どのような役割をはたしていると考えられるか（第3章）。
- (4)カルシトニンと上皮小体ホルモンは、骨と血液間のカルシウム平衡をどのように調節しているか（第4章）。
- (5)ミトコンドリアは、石灰化においてどのような役割をはたしていると考えられるか（第5章）。
- (6)骨は本来どのような機能をもっていたか。また、骨の機能は脊椎動物の進化とともにどのように変化してきたと考えられるか（第6章）。
- (7)骨芽細胞、骨細胞、および破骨細胞の特徴についてのべよ（第7章）。
- (8)軟骨と骨の組織学的・発生学的性質における相違点をあげよ（第8・10章）。
- (9)アスピディンとは何か（第9章）。
- (10)板状骨とハバース骨の組織学的・生理学的性質における相違点をあげよ（第10章）。
- (11)象牙質の本来の役割はどのようなものであったと考えられるか（第11章）。
- (12)「エナメロイド」とは何か。それは真のエナメル質とはどこが異なっているか（第11・12章）。
- (13)エナメル小柱の横断面形態と配列様式は、哺乳類のなかでどのように異なっているか（第12章）。
- (14)無小柱エナメル質から小柱エナメル質への進化についてのべよ（第12章）。
- (15)角質硬組織にはどんなものがあるか（第13章）。
- (16)爬虫類や鳥類の母親の骨格、卵殻、卵殻中の胚子の骨格の3者間で、カルシウムはどのように移動しているか（第14章）。
- (17)関節（滑膜性の連絡）における軸受材と潤滑剤は何によって構成されているか（第16章）。
- (18)食虫類・食肉類・草食獣の咀嚼周期の相違点をあげよ（第17章）。
- (19)次の語についてかんたんに説明せよ（第18章）。

A. トリボスフェニック型大白歯 B. 裂肉歯 C. 高冠歯 D. 皺襞歯 E. 月状歯 F. 鈍丘歯 G.

常生歯

(20)骨格の形成異常にはどんなものがあるか（第21章）。

(21)次の疾患についてかんたんに説明せよ（第21章）。

A. 骨粗鬆症 B. 化骨性筋炎 C. 骨関節炎

(22)結石にはどのようなものがあるか（第21章）。

(23)硬組織の研究における古生物学的研究の意義についてのべよ（訳者あとがき）。

V. 『脊椎動物の硬組織』か、『硬組織の起源と進化』か

本書の原題は『脊椎動物の硬組織 (Vertebrate Hard Tissues)』であるが、訳書の題目を『硬組織の起源と進化』とした理由については、訳者あとがきで述べた。しかし、本書の題目が本当にふさわしいものであるかどうか、充分検討する必要があると思われる。

筆者は、『硬組織の起源と進化』と題する本では、すくなくとも次の点について記述する心要有りであると考ええる。すなわち、1) 無脊椎動物の硬組織と脊椎動物の硬組織の系統的關係について、2) 脊椎動物の骨格系における外骨格と内骨格の系統的關係について、3) 歯の硬組織におけるエナメル質の進化について、の3点である。

このうち、1) の問題について筆者はかつて図1にしめす仮説を提唱した(後藤, 1970)。かなり問題のおおい仮説であるが、原生動物から人類までの硬組織の系統関係を大胆に総括した点が特徴である。本書の内容によってこの図を補うならば、原生動物より以前に磷酸カルシウムの合成能力をもつ独立生命体としてのミトコンドリアを追加することと、外胚葉性の無脊椎動物の外骨格と相同な硬組織として、脊椎動物の卵殻・耳石・角質器を追加することがあげられる。今後、この図にしめすような広い視野にたつて、これらの矢印でしめされた関係のひとつひとつを組織学的・発生学的・系統的に検討し、修正していくことが必要である。

2) の問題についても、筆者はかつて図2にしめす

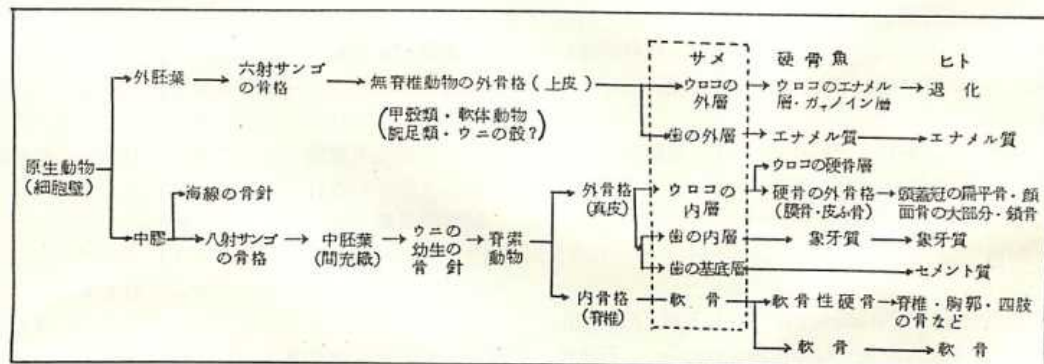


図1. 硬組織の系統発生に関する一仮説 (後藤, 1970)

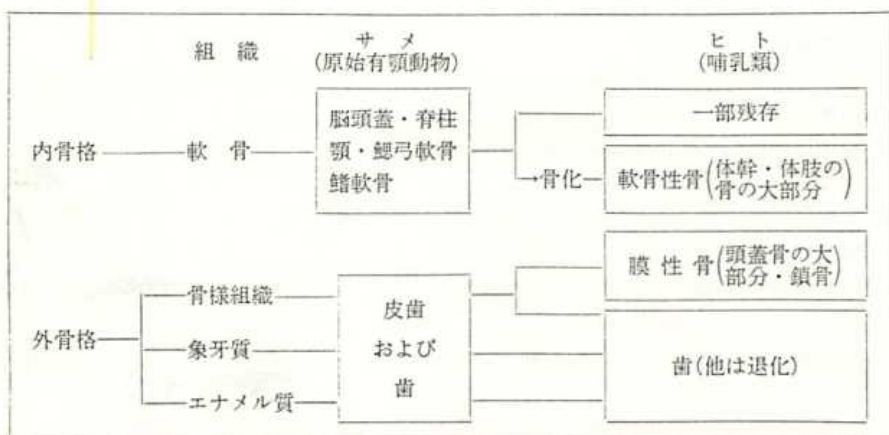


図2. 脊椎動物における硬組織の系統発生に関する一仮説（後藤・橋本，1977）

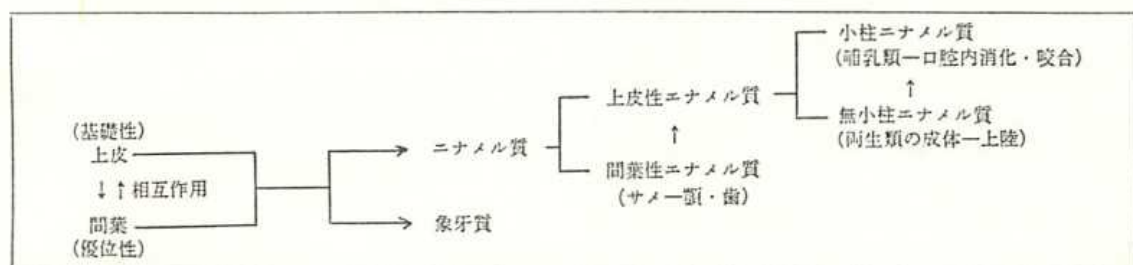


図3. 歯（エナメル質）の進化に関する一仮説（後藤，1976）

仮説を提唱した（後藤・橋本，1977）。図1にくらべればかなり整理されたものといえる。本書の記述においても、この考えは基本的に支持されている（ただ、本書では哺乳類や鳥類の鎖骨は軟骨性骨とされているが、この点は充分検討する必要がある。

3)の問題については、筆者はサメ類などの歯の比較発生学的研究にもとづいて、図3のような仮説を提唱した（後藤，1976）。本書では、「エナメロイド」すなわち間葉性エナメル質は中胚葉起源としており、その形成における外胚葉（上皮）側の関与を無視しているのは誤りである。この仮説に関して、最近、上皮性エナメル質は総鰭類のラチメリアや肺魚類の歯にも存在することが明らかにされている。しかし、総鰭類の鱗には間葉性エナメル質が存在するとされており、歯と鱗の関係についても検討する必要がある。また、無小柱エナメル質から小柱エナメル質への進化における有管エナメル質の系統発生的位置づけについても、考察を要する。なお、エナメル質の起源と進化に関しては後藤（1986）を参照されたい。

以上のことから、本書はこれらの3点についての記述にかなりの不十分さがみとめられるといわざるをえない。したがって、本書の目的はかぎりなく『硬組織の起源と進化』をめざすものであるが、その内容はあ

くまでも『脊椎動物の硬組織』にとどまるものである。訳者の勇み足は深く反省されなければならない。

VI. 硬組織の起源と進化についての試論

それでは、真に『硬組織の起源と進化』と題する本の内容は、どのようなものであろうか。つぎに、本書の内容を最大限生かすことによって、この課題に関する筆者の試論を要約してみよう。

1. 硬組織の起源

最古の脊椎動物化石は、カンブリア紀後期からシルル紀に栄えた甲皮類と総称される顎のない魚類の皮甲である。皮甲は、象牙質結節・アスピディン（骨様組織）・石灰化軟骨で構成されていた。これらは皮膚の真皮が石灰化したもので、周囲の水とともに体内に進入してくる過剰なカルシウムを排泄し、同時にエネルギー源としての磷酸を貯蔵する役割をはたしていたと考えられる。また、表層の象牙質は放射状に配列する細胞突起をふくんでおり、原始の皮膚における感覚の受容器として機能していたと思われる。

このような皮甲が、他の動物からの攻撃や水流にふくまれる砂礫から体を保護する役割をあわせもつようになったことは、容易に推定できる。それに応じて、表層の象牙質は、古いものが消耗するとその上に新し

いものをつぎつぎと再生する能力をもつようになった。

2. 外骨格から内骨格へ

はじめ外骨格として形成された骨格組織は、やがて本来軟骨のみで構成されていた内骨格にも形成されるようになる。現生の無顎類と軟骨魚類は、内骨格がすべて軟骨からつくられている。水中生活をおこなう上では、内骨格は軟骨で充分であり、骨性の内骨格は陸上生活への準備とみなされる。したがって、骨性の内骨格と肺をそなえた硬骨魚類の先祖は、すでに陸上生活への移行を開始した動物といえる。

両生類以上の脊椎動物では、内骨格が胎生期は軟骨で構成されているが、成長につれて一部をのぞいて骨に置換されてしまう。陸上での個体運動において、骨が体の支持のために必要不可欠な構造物質である。また、鳥類や爬虫類では、骨が卵殻を形成するためのカルシウムの供給源ともなっている。骨格は、陸上生活のために必須となったカルシウムを貯蔵するという新しい役割を担うようになった。さらに、空中を飛行する翼竜や鳥類の骨はとくに緻密になっており、また軽くするために内部に肺につながる管をもつ含気骨となっている。

一方、甲皮類からうけついで外骨格は、高等脊椎動物では頭蓋骨の大部分と鎖骨として残存している。内骨格由来の骨が軟骨性骨化により形成されるのに対し、外骨格由来の骨は結合組織性骨化により形成される。しかし、甲皮類の外骨格がほとんどその原形のまま残され、さらに発達しているのは歯である。

3. 歯の起源と進化

歯の最も基本的な構成要素である象牙質こそ、甲皮類の皮甲の表層に存在した硬組織が発達したものである。われわれの象牙質の鋭敏な知覚は、原始脊椎動物の皮膚感覚を伝えるものといえよう。

象牙質を基本的要素として、歯は進化のなかでエナメル質とセメント質という2つの硬組織を発達させてきた。歯の外層をなすエナメル質は、魚類の間葉性エナメル質（エナメロイド）から両生類以上の上皮性エナメル質へ、さらに両生類・爬虫類の無小柱エナメル質から哺乳類の小柱エナメル質へと進化している。また、セメント質は歯と顎骨とを結合する硬組織として、哺乳類で獲得されたものである。

以上をまとめると図4のようになり、歯こそ脊椎動物5億年の進化の歴史をもっとも克明に刻みこんできたものといえよう（後藤・大泰司，1986）。こうして、化石として最もおおく残された硬組織の進化を解明することは、それを突破口として過去の生物の個体体制全体の進化を明らかにする道を切りひらく、重要な第一歩といえよう。



図4. 脊椎動物の進化と歯。左下から右上へ、無顎類とその皮甲、サメ類とその顎歯、爬虫類とその歯、哺乳類・人類とその歯をしめす(後藤, 1985)

文 献

- 後藤仁敏 (1970) サメの歯の古生物学的研究——問題提起と基礎的研究。化石研究会会誌, 3, 23-62.
—— (1976) サメの歯の発生と脊椎動物における歯の系統発生に関する一考察。地球科学, 30, 206-221, pl. 1-3.
—— (1985) 系統発生からみた人類の口腔機能の発達。日本歯科評論, 512, 94-107.
—— (印刷中) エナメル質の起源と進化。須賀昭一編, エナメル質, その形成, 構造, 組成と病変, クインテッセンス, 東京。
後藤仁敏・橋本巖 (1977) 生きている古代魚ラプカ *Chlamydoselachus anguineus* の歯に関する研究, II 歯と皮歯の発生について。歯基礎誌, 19, 159-175。
後藤仁敏・大泰司紀之編 (1986) 歯の比較解剖学。医歯薬出版, 東京。
Halstead, L.B. (1969) *The Pattern of Vertebrate Evolution*. Oliver & Boyd, Edinburgh (田隅本生監訳, 脊椎動物の進化様式, 1984, 法政大学出版局)。
—— (1974) *Vertebrate Hard Tissues*. Wykeham, London (後藤仁敏・小寺春人訳, 硬組織の起源と進化——分子レベルから骨格系までの形態と機能, 1984, 共立出版)。
—— (1984MS) *Kinji Imanishi — the view from the mountain top* (訳書が築地書館から出版される予定)。