

1

顔とはなにか? -脊椎動物の基本体制と顔面頭蓋の器官特性について-
 What is Viscerocranium from the Standpoint of Vertebrate Evolution?

西原克成 (東大医学部口腔外科)

Katsunari NISHIHARA, University of Tokyo, 7-3-1 Hongo, Bunkyo-ku, Tokyo 113

From the standpoint of phylogeny evolution of the viscerocranium was studied. Functions as well as biomechanical properties of the viscerocranium were also investigated. A new concept of mechanical skeletal organ for the masticatory apparatus was proposed. Combined triad research among morphology (Phylogeny-ontogeny), molecular genetics, and biomechanics, was carried out in theoretical viewpoint, to solve "What is the viscerocranium (face)?" For this purpose establishment of basic construction of the vertebrates and evolution in vertebrate construction was studied. For basic skeletal construction in the viscerocranium, especially in masticatory organ, biological and biomechanical properties of the tooth were also investigated.

Key Words: Evolution of the Viscerocranium, Mechanical Skeletal Organ,
 Basic Construction of the Vertebrates, Masticatory Organ

1. 顔の機能・口の機能と機械臓器の概念

「顔」は解剖学用語では内臓頭蓋と呼ばれ、一つの臓器単位として扱われている。しかし今日の伝統的医学では、この部分はばらばらに分解され、臓器別に治療体系が形づけられている。この領域に存在する感覚器官や咀嚼器官は、臓器特有の特殊機能を有するから、当然器官別の医療体系は必須であるが、顔面にはこれらの諸臓器を統合した臓器単位としての高次の機能がある。医学が進歩した関係上、今後はこの顔面の高次情報機能も新しい医学分野として開拓する必要がある。古来から顔面の表情と顔色は、内科診断学上重要視され、外科系の診療においても精神神経科の臨床においても、顔面の持つ医学情報機能は自明のこととして扱われているために、逆に体系的には研究されていないのが現状である。内臓頭蓋は、その名の示すとおり元来が鯉腸の呼吸内臓系に存在した内臓筋(平滑筋)とそれに付属する骨格系に由来する。従ってこの領域を覆う顔面表情筋、咀嚼筋、嚥下・発声などを担当する筋群の由来が内臓平滑筋ということになる。頭蓋骨と鎖骨は、太古のアスピディンと呼ばれる象牙質と骨の複合組織の甲冑を起源とする皮骨に由来するが、哺乳動物では、内臓筋群がこの皮骨の外層を覆うようになり、逆に口腔内には体節横紋筋の腹直筋系の舌筋が発達し、内外逆転した様相を呈している。つまり鯉腸が系統的に脱口(頭側では口、尾側では肛)しているのである。古来から内科診断学上顔面の表情と顔色を重要視したのは、脱口している鯉腸内臓筋の色調と姿、つまり内臓の表現を感取していたということが出来る。喜怒哀楽の表現は主として顔面を中心としてなされているが、本来脳の情動機能を表現する効果器官は、鯉腸呼吸器系にあったと考えられる。これが哺乳類では、顔面内臓筋の変容した咀嚼筋・表情筋・嚥下筋・発声

筋となり、泣き笑いや悲嘆、嘆きとして表現されている。我々人間ではこの呼吸由来の内臓筋は、体壁系呼吸筋(陸生動物では体壁横紋筋で代行)と連動するため身体を振って泣いたり笑ったりする。犬では尻尾が顔と連動して喜びや恐怖を表現する。このように内臓頭蓋は、精神神経活動を表現する効果器官として個体の有り様を自ら示すものである。

顔の主要部を構成する顎口腔は、内臓頭蓋の消化器部分に相当し、咀嚼機械として理解されている(遠藤萬里)。顔はこのほかに気道部分の鼻腔・副鼻腔と脳の突出部である眼と聴覚の音波導入装置の耳介よりなる。咀嚼機械の顎口腔・歯列弓に機械臓器の概念を導入することにより、疾患の成因解明が極めて容易となるとともに治療法が確実となり、また、従来口腔領域で主として行われていた対症療法から原因療法へと転換することが可能となる。

咀嚼機械には次のような臓器の特性がある。

- (1)機械に構造上の欠陥があれば故障して、やがて疾患を発症する。
- (2)骨とその上に存在する歯列は、長期にわたる外力や機能の偏りによって形態や形状が変化する。
- (3)機械臓器に加わる外力と機能の偏りは共に習癖として一括されるが、この領域の習癖は通常連鎖を生ずる。その結果骨格系に法則性のある変形を生ずる。長期的外力や機能の偏りで形態や形状が変化する。咀嚼器官の構成部分に機械構造欠陥を生ずるに及ぶと疾患を生起する。

2. 咀嚼器官と系統発生学

ここで、この機械臓器の咀嚼器官の特性を理解するには「太古の時代のどのような原形が変容して今日の人間の姿に到達したか」(Goethe)を系統発生的に

明らかにすることが必要である。先ず、生命の歴史を辿る前にこの方面の生物学の歴史を大まかに眺める必要がある。生物には、原形となる基本形がありそれが時間とともに変化するという進化の概念を提唱したのは、無脊椎動物の研究を通して博物学から生物学 Bioologie を独立させた Lamarck である。同時代で同様な考えを抱いていたのが形態学 Morphologie の創始者の詩人 Goethe である。「人間は太古の原形を出発点として生命形態が作られてから、刻一刻と変身を遂げて遂に今日の姿に到達した」(Goethe) という確信に満ちた自然哲学は、後に Haeckel に引き継がれた。脊椎動物の個体発生過程の研究を通して比較解剖学 (Cuvier, 1795) と発生学を統合した Haeckel は、観察研究に基づいて系統発生学 (Phylogenie)、個体発生学 (Ontogenie) の用語とともに、「個体発生は系統発生の短い反復である」という名高い生命反復説を唱え、生物界に一大革命をもたらした。彼の造語になる反復という用語は Recapitulation すなわち「脊椎動物では受精後に頭部が短期間に系統発生を反復するように見える」というものであり、頭部が重要器官として扱われている。この反復説では、後に明らかとなった幼形進化が説明できなかったために、今世紀では殆ど顧みられなくなったのである。Haeckel の跡を継いだ Roux は、個体発生や系統発生の背後に重力などの力学が本質的に重要な作用を持つことを洞察し、Biomechanik の学問領域を創設することを提唱した。生体力学と分子遺伝学の導入により、個体発生と系統発生の関係は明らかとなり、同時に幼形進化も容易に喪失形質の遺伝現象とアポトーシスの発現機構のメカニズムとして説明が可能となっている (西原克成)。

脊椎動物の系統発生学をひもとけば、顔面頭蓋の発生の重要性は自明のことといえる。進化の筋道を辿り、出発点となった脊椎動物の原形としての基本体制がどのように、いかなる要因により変容したかを明らかにすれば顔面頭蓋の器官特性と本質的機能を理解することが可能となる。今日脊椎動物の進化は、この宗族のみが持つコラーゲン・アパタイト複合体の特性に依存すると考えられているが (Halstead)、この観点から顎顔面口腔の進化を振り返ってみると、この領域と生体力学の切っても切れない関係が浮かび上がってくる。脊椎動物の進化の謎がアパタイトの生体力学的特性にあり、従って、系統発生学・古生物学・形態学と分子生物学・分子遺伝学・免疫学などの生命科学と、このバイオメカニクスという古くて新しい概念「生命現象に作用する物理化学的要因の作用機序解明の学問」(Roux, 1900年頃) との統合により、この謎が解明される可能性がある。

脊椎動物の出発点は、皮膚呼吸を行っていた翼鰓類

が腸管内に鰓孔を引きずり込んだ時点で始まる。これが脊椎動物という生物界の名門への最初の足掛かりとなるので、脊椎動物の原初の革命と見ることができる。脊椎動物の第一革命は、シリアル紀の棘魚類の歯と顎の獲得といわれている。デボン紀に起こる脊椎動物の第二革命が、水中からの上陸劇である。生体力学的対応により鰓呼吸から肺呼吸への変換が起こり、同時に軟骨性内骨格の化骨が生じた。次いで起こる第三革命が哺乳類の誕生である。この宗族の最大の特徴が、長じて咀嚼器官となる哺乳のシステムにあることは論をまたない。小動物における恒温性の維持というエネルギー代謝の革命は、食物の咀嚼により誘導・開発されたものである。

このように、動物界の精鋭の哺乳類に到達する過程で、原初・第一・第二・第三の4つのエポックの中で、革命劇のすべてが顎・口腔・鰓腸系の器官に発生しているのである。この宗族の進化が、摂食一呼吸・生殖という2種類の植物系機能をめぐる運動つまり生体力学反応を主導として進化したことがこれでわかる。

この変容の歴史を振り返ると、原初のムカシホヤが幼形のまま岩に付着する機会を失い、成熟して脊椎動物へと進む過程は、喪失形質の遺伝と考えられる。つまり遺伝子を保持した状態で岩への吸着で作動する変態への一連の遺伝子発現の引き金が作動しないままに成熟し、やがて廃用性にメッセンジャーRNA以下の機能が廃絶する。この過程が遺伝すると、この口を中心とした生命体は進化して脊椎動物の道へと進み、ついに哺乳類に至り頭部・頸部・胸部・腹部の四つに分化する。従って顔とは何かといえ、その原器は鰓孔を持つ口を中心としたムカシホヤの生命体そのものとみられるが、これが進化の過程で生命を代表する顔面という器官と頸部・胸部・腹部の四種に分かれたものと見ることができる。

3. 歯の器官特性

咀嚼器の効果器官である歯の生物学的特性については、従来あまり深く考慮されたことがなかったが、顔とは何かについて考える際に、歯の器官特性の解明は必須のことといえるのでここに概略を記す。

歯と骨の原器は、アスピディンと言われる複合体で無顎類の甲皮を覆っていたと考えられる。食物の摂取という生体力学刺激に対応してアスピディンの一部が口の周囲に発達して、歯を形成し同時に顎が鰓弓から分離した。著明な力学刺激のない部位にはアスピディンは発達しないから、肛門に歯のある脊椎動物は存在しない(三木成夫)。アスピディンは象牙質と骨組織との複合体で、破れると組織が流出して硬組織を修復することが、化石の研究から知られている。従って皮膚の原器でもあり、

生命体を守る鋭敏な感覚器官と考えられる。甲皮のアスピディンの多くは、鋭敏な感覚機能を失い盾鱗、鱗、毛髪、羽毛などに変容するが、口腔で発達したアスピディンは歯として鋭敏な感覚機能を残したまま摂食器官に変容したのである。歯は5億年前の形状をほぼそのまま人類に伝えている数少ない遺産といわれている(Halstead)。アスピディンの機能から考えると、歯は極めて鋭敏な感覚器官と考えられる。つまり歯の本質的機能の一つは、個体を守る體に付属した鋭敏な感覚器官として理解される。侵襲が甲皮に及ぶと生命を脅かす損傷として直ちに修復されたと考えられる。人間においても、歯は5 μ mを識別することができ、象牙質に侵襲が及ぶと生命を脅かすほどの恐怖心を伴った、名状しがたい痛みを呼び起こすのは、太古の生命の要に位置した、鋭敏な感覚器官の持つ生命記憶に由来する(三木成夫)。歯は、Cuvierが言っているように生命に最も本質的な器官であり、従来我々が考えていたよりも極めて重要な器官として、多くの脊椎動物において発生学的に位置づけられているのである。

咀嚼器の効果器官へと進化した歯は、高等な生物にとって、生命に最も本質的な器官であると言われている(Cuvier)。極めて特異な器官であるため、歯に関する学問は約200年前から数10年前迄は、当代一流の学者によって競って研究された分野であり、古生物学、系統発生学、比較形態学、動物分類学、解剖学、人類学、遺伝学などの方面で膨大な学問的蓄積のある分野である(藤田恒太郎)。

歯の原形は、脊椎動物の出発点においてアスピディンとして既に骨組織との複合器官を形成していた。現生の哺乳動物の歯根も、すべて線維骨であるセメント質で覆われているので(Weidenreich)、5億年の進化を経た動物の歯においても、原初の姿が様式を変えて保たれていると見られる。直接骨と接合していた歯は、化石爬虫類(恐竜)に引きつがれ、哺乳類型爬虫類を経て約1億年を要して靭帯結合の哺乳類の歯に進化したと考えられるが、この変化で、線維骨のセメント質の外層に靭帯関節が獲得されたのである。

多くのすぐれた学者によって歯に関する研究が続けられたが、膨大な学問的蓄積の中に歯の器官特性に関する疑問つまり「歯とは何か?」という問いに対する解答は見当たらない。この問いの一つの回答は前述の個体を守る感覚器官として出発し、その機能を保持したまま哺乳類では咀嚼の効果器官に変容した臓器、つまり重要な個体防衛の感覚器官として理解される。一方歯や顎骨など、骨格系臓器は機械構造体による機械的機能を使命とする。従って「歯とは何か?」というもう一方の問いは、咀嚼の効果器官としての歯の力学的特性に対する問いと考えるべきものである。RouxによってBiomechanikという学問領域が創設される前の、

Culmann, Meyer, Wolffなどが活躍し始めた頃に蓄積された歯に関する学問的遺産の中に、この問いに対する答えを求めることは無理であろう。しかし今日歯科学が発達し、世界的に多方面からの研究が勢力的に進められているが、意外なことに器官の本質的機能のみならず生体力学的意味でも「歯とは何か?」ということを考える試みが今日まであまりなされていなかった。古生物学や系統発生学の知見による経験則と、人工歯根をモデルとして有限要素解析を行った研究結果などを総合すると、哺乳動物の歯は生命を防御する感覚器官の変容した特殊器官であり、応力を分散する最適形状化システムを持ち、咀嚼力という multiple forceを歯冠と歯根の形状と物性により、歯が一旦負担し歯周靭帯で主応力線を変換して顎骨に分散し、顎骨の皮質骨で負担させる vehicleシステムであり、歯周靭帯が主応力線の変換システムとして機能するとともに、栄養を担当する脈管系が靭帯組織と協同して衝撃を吸収する弾性体として機能するものなのである。これにより顎骨にもWolffの法則を適用することが可能となった。最適形状システムを持つ顎骨は本来遺伝的にはMonson球面に一致した咬合平面と放物線を示す歯列弓を持ち、円滑な咀嚼サイクルを演ずる機械として設計されていると考えられるのであるが、この同じ骨組織の持つ最適形状システムにより機能の長期的偏りで、偏った運動に適合した形に変形する。骨が機能に従ってremodelingするためである。機能的偏りが長期に及ぶと変形も進み、ついには円滑な咀嚼サイクルの遂行に支障を来す。一方歯も最適形状システムを持つことが経験則として知られているが、歯はremodelingのシステムを殆ど持たない。つまり歯は遺伝学的な時間の長さで最適形状をとる器官なのである。歯は植立する部位により機能が異なるため、この最適形状システムに従って歯冠と歯根の形状が部位により異なるのである。骨も歯も遺伝的に、それぞれの種の一般的機能に適合した最適形態をとる器官であると考えられるが、骨はそれ自体で機能適応形態をとるので、遺伝的に規制された形状から、二次的に機能的外力で変形する。歯のvehicleシステム、歯周組織の脈管構造及び人間の顎骨と歯根の形態とを考えると、歯は長期に作用する側方力を支える機構を持ち合わせていないことがわかる。歯列矯正術で、わずかに20gから70gの持続性の側方力で歯を動かすことができるのはこのためである。歯と骨の生体力学的特性が把握されると自ずと、歯列不正、歯周疾患、顎・顔面の変形症、顎関節症、習慣性顎関節脱臼などの発症が生体力学要因によることが明らかとなる。これにより顔面頭蓋の消化器部分の最重要器官の特性が解明され、顔面形態を規定する骨格器官において歯の果たす役割の重要性が理解される。