

学 位 論 文 題 名

Recent Reptilian Bone-Tendon Interface :  
Applicability to Fossil Skeletons.

(現生爬虫類の腱-骨付着部の組織学的研究及び古生物学への応用について)

学位論文内容の要旨

恐竜を含む化石爬虫類は古脊椎動物学で非常に大きな位置を占め、様々な研究が行われている。近年、絶滅動物がどのような運動を行い、またどのような生態であったかが徐々に明らかにされている。しかしながらその基礎となる筋の付着位置や筋力は近縁動物から求められたものである。本研究では化石骨から、その動物本来の腱の張力や方向性を明らかにしたいと考えた。しかしながらこれに先立ち、腱の痕跡が現生動物ではどのように見られるかを明らかにしなければならない。本研究ではまず現生爬虫類(イグアナ、オオトカゲ、ワニ、カメ、ニワトリ)の腱-骨付着部を明らかにした。

その結果、イグアナ、オオトカゲなどのトカゲ類は哺乳類と同様、ダイレクト・インサージョンと呼ばれる腱-非石灰科線維軟骨-石灰化線維軟骨-骨からなる4層構造の付着様式を持つ以外に、線維軟骨及びそれを構成する細胞に多様なバリエーションが見られた。これは付着部にほとんどバリエーションがない哺乳類とは大きく異なる。特に骨端部に付着する腱のいくつかはガラス軟骨を介し、骨と付着するという哺乳類では全く知られていない形態をしていた。ガラス軟骨は、腱や線維軟骨に比べ、張力に対する強度が非常に低い(腱が55MPa、線維軟骨が10MPaの引っ張り強度を持つものに対し、ガラス軟骨は4MPaしかない)。このような力学上不利な形態は、爬虫類の骨端が成熟個体であっても成長しつづけているためと考えられる。また骨同士の関節面が哺乳類に比べ非常に緩やかで、靭帯や半月がないと関節を固定できないということとも関係があると考えられた。

一方ワニ類ではダイレクト・インサージョンが四肢骨には存在せず、線維軟骨もほとんど分布していない。カメ類・鳥類は一部にダイレクト・インサージョンのを認めるものの、ほとんどがガラス軟骨を介する腱付着である。これらの形態より爬虫類に見られる腱-骨付着部は哺乳類に見られるものに比べてずっと多様であり、爬虫類の系統関係をほとんど反映しないことが明らかになった。この中で化石に残りうる形態は1)石灰化した硬い組織が存在すること。2)腱が深くその組織にはいりこんでいるもの。であると考えられる。このような形態を持つ腱-骨付着部はトカゲ類で前腕に付着する筋

の30%以上に達する。

次にさらし骨標本を作成し、腱付着部を含む骨の横断面を樹脂包埋し、研磨切片を作成した。偏光顕微鏡下の観察では腱付着部は緻密骨を横切るような消光パターンを示した。ステージを回転させるとこの部分は一方から一方へと徐々に消光していく線維状消光が見られた。一方腱付着部以外の部分では骨の外形または成長停止線(両生・爬虫類に見られる骨構造のひとつで年輪状になっている)に沿った消光パターンが見られる。これらはステージを回転させると一斉消光を示す。走査型電子顕微鏡での観察では、コラーゲン細線維が消光パターンに沿って並んでいるのが観察され、この細線維が消光パターンの実態であることが強く示唆された。

三畳紀の魚竜化石についても研磨切片を作成した結果、現生爬虫類と同様の細繊維の痕跡が見られた。このような痕跡は表面が粗である部分でしか見られないため、腱付着部の可能性が非常に高い。以上より、腱付着部位が明らかな標本で切断した場合、適正な腱の付着角度を求めることができる。

# 学位論文審査の要旨

主 査 教 授 岡 田 尚 武  
副 査 教 授 鈴 木 徳 行  
副 査 助 教 授 藤 原 嘉 樹  
副 査 助 教 授 箕 浦 名 知 男

## 学 位 論 文 題 名

### Recent Reptilian Bone-Tendon Interface : Applicability to Fossil Skeletons.

(現生爬虫類の腱-骨付着部の組織学的研究及び古生物学への応用について)

古脊椎動物学は博物学的な性格を強く持ち、従来の研究は記載と分類学的要素が非常に強かった。しかしながら近年それらのデータの蓄積、系統分類学の発展、計測機器の発達などによって、生物学的、特に運動学的な側面が重視される研究が注目を浴びるようになってきた。

本研究は、その運動学的研究の基礎となる筋復元についての手がかりを現生動物の腱-骨付着部から導き出した。つまり脱灰した組織切片の観察によって骨に入り込んでいる腱線維の走行に注目し、その走行から骨に作用する筋の張力方向を求め、またこの構造が化石に残りうるかどうかを評価し、実際の化石に適用した。

まず腱線維の痕跡を含め、どのような構造が化石に残りうるのか、種によって違いはあるのか、という点を明らかにするため、現生のトカゲ類・ワニ類・カメ類・鳥類について脱灰した腱-骨付着部の組織切片及び軟組織を取り除いた研磨薄片を作成し観察した。一般的に哺乳類では腱の付着様式は腱と骨の間に線維軟骨をはさむダイレクト・インサージョンと骨膜をはさむインダイレクト・インサージョンと呼ばれる形式を持つ。組織切片から、トカゲ類・カメ類・鳥類にはダイレクト・インサージョンが存在することが明らかになった。間にはさまれた石灰化線維軟骨組織には明らかに腱の走行が残されており、化石に残りうる手がかりである。一方インダイレクト・インサージョンのいくつかも骨へ腱線維が入り込み化石に残りうる形態を示していた。ワニ類に関してはダイレクト・インサージョンは見られなかったが、骨に腱線維が入り込むインダイレクト・インサージョンは多数の部分で観察された。軟組織の観察により全ての腱付着部のうち少なくとも20~40%は腱の方向が復元可能ということが明らかになった。

研磨薄片は骨の横断面が観察できるように作成した。腱線維が骨または線維軟骨に入り込んでいる部分はその線維方向に沿った消光パターンを示すことが偏光顕微鏡の観察から明らかになった。更にステージを回転させると徐々に消光位が変化する線維状消光を示した。一方他の部分は年輪状の消光パターンを示し、一斉消光するため明らかに区別がつく。このほかに腱の付着方向を示すものとして以下の3つの特徴があげられた、1)骨に楕円形の小孔が多数分布している場合、これらの長軸が腱の張力方向を示していること。2)光軸平行の細長いすじが腱付着部に発達し、それが張力方向を示していること。3)高倍率での観察より、腱線維一本一本の痕跡が見られること。である。

以上の特徴が実際の化石に残っているかどうか三疊紀に生息していた魚竜の肋骨で調

べた。その結果、消光パターンはややあいまいになっていたものの、腱付着部とそうでない部分の違いは明らかであり、腱線維の痕跡も見られることから付着角を算出することが可能であった。付着する筋の種類が明らかであれば明らかに筋の作用方向についても言及できる。

以上より、この研究は解剖学的・組織学的な部分と古生物学的な部分の側面を持つだけでなく、現生種の組織学的特徴—すなわち筋・腱が骨に及ぼす形態—に着目し古脊椎動物の筋復元に新たな手がかりを提示した。この研究によって化石種の復元が近縁の動物に頼らずに行えることが示され、新たな研究手法が確立されたとも言える。

従って著者は、北海道大学博士（理学）の学位を授与される資格があるものと認める。