原著論文

ボノボの犬歯形態と性的二型

山田 博之^{1*}, 濱田 穰², 石田 英實³

¹ 愛知学院大学歯学部解剖学講座

² 京都大学霊長類研究所

³ 聖泉大学看護学部

(平成 24 年 10 月 23 日受付, 平成 25 年 5 月 22 日受理)

要 約

霊長類の犬歯は形態が単純なため、系統学的にあまり有効ではないと考えられてきた。しかし、犬歯形態には重要な形態的特徴が含まれている。アフリカに棲息する大型類人猿の一種で、ヒトに近縁である *Pan paniscus* (ボノボ) について犬歯の形態特徴を明らかにし、性的二型の程度をみることで、個体変異を明らかにすること、人類との類似性を探ることを目的にこの研究を行った。資料はベルギーの Tervuren にある王立中央アフリカ博物館に所蔵されているボノボの頭蓋骨と下顎骨に植立している犬歯である。オスとメスの歯冠の形態を比較してみると、ボノボは大きさだけでなく歯冠形態にも性的二型が現れることが分かった。上顎：歯冠高はオスが高いため舌側面からみた概形は二等辺三角形、メスは低いことから正三角形を呈す。オス・メスとも頬舌側の歯頸線は歯根側へやや凸湾しているか直線的である。オスの近心 shoulder は歯頸 1/5 のところにある。近心切縁溝は深い。中心溝は尖頭から歯頸線まで走る。発達した遠心舌側隆線が歯頸 1/2 あたりから歯頸隆線まで縦走した後、L 字状を描いて歯頸隆線と合流する。メスでは近心 shoulder が歯頸 1/3 のところにある。近心切縁溝は発達がオスより弱い。近心舌側隆線や中心溝もオスほど発達していない。下顎：オスの近心 shoulder は歯冠中央 1/3 にあり、近心の切縁と辺縁隆線のなす角度はほぼ 110 度を示す。主隆線（遠心舌側隆線）はよく発達し、稜縁が鋭角的で、遠心舌側結節は外側に膨隆している。さらに、歯頸隆線はその下部が強く膨隆している。メスでは近心 shoulder が中央 1/3 のところにあり、近心と遠心の切縁が作る角度（尖頭角）が鈍角的であること、歯頸隆線の上端が肥厚していること、隆線の発達が弱いことが特徴に挙げられる。全体的に、オスよりもメスの方が形態は丸みを帯び、舌側面にあらわれる隆線や溝の発達程度も弱い。大型類人猿では上・下顎犬歯の歯冠高に強く性的二型が現れるが、それはボノボにも明瞭にみられた。ボノボの性的二型の強さは、この種が複雑雄雌型の社会構造を持つことと関連すると考えられる。ボノボとヒトの犬歯を比較した場合でも、大きさのみならず形態にもかなりの違いが認められた。個体変異に関しては、オスよりもメスで形態にバラツキが比較的多く、とくに歯頸隆線の発達程度に認められた。

キーワード：*Pan paniscus*, 犬歯, 歯冠形態, 歯の大きさ, 性的二型

*愛知学院大学歯学部解剖学講座
〒464-8650 名古屋市千種区楠元町 1-100
E-mail: ymd_20hiro4@ybb.ne.jp

Published online 5 July 2013
in J-STAGE (www.jstage.jst.go.jp) DOI: 10.1537/asj.130522

©2013 The Anthropological Society of Nippon

Canine crown morphology and sexual dimorphism in the *Pan paniscus*

Hiroyuki Yamada^{1*}, Yuzuru Hamada², and Hidemi Ishida³

¹Department of Anatomy, School of Dentistry, Aichi-Gakuin University

²Primate Research Institute, Kyoto University

³School of Nursing, Seisen University

(Received 23 October 2012; accepted 22 May 2013)

Abstract

Canine morphology has been regarded as being too simple to be used in phylogenetic analysis. However, the canine tooth appears to include some important morphological traits. In the present study, we describe crown morphology and canine variation between and among sexes of the *Pan paniscus*. The results indicate that sexual dimorphism is significant, not only in the size but also in the shape and structure of the canine tooth. In males, the crowns of the maxillary and mandibular canines were much larger than in females. In the maxillary canine, we made several observations: 1) The contour of the crown from the lingual aspect in males was an equilateral triangle with long mesial and distal incisal crests, while in females it was an isosceles triangle with short incisal crests. 2) The mesial shoulder was situated lower, one-fifth of the crown height from the deepest cervical line in males vs. one-third in females. 3) The lingual cervical line was slightly curved or straight. 4) The mesial incisal groove was fairly developed. 5) The central groove ran from the cusp tip to the cervical line. 6) The developed distal lingual ridge was connected with the distal cervical ridge, which gave the appearance of an “L” shape. In the mandibular canine, the following observations were made: 1) The mesial shoulder was ranged from one-third to two-thirds of the crown height from the deepest cervical line in both sexes. 2) The angle between the mesial crest and the mesial marginal ridge was about 110 degrees in males. 3) The main ridge (distal lingual ridge) in males was developed more than in females. 4) The distal lingual tubercle was more prominent in males than in females. 5) The cervical ridge swelled out in the lower portion of the crown base in males vs. the upper portion in females. 6) The distal lingual groove was deeper and “U” shaped at the bottom in both sexes. As a whole, surface relief features, such as grooves and ridges, were less developed in females than in males, which gave a roundish appearance to the female canine. Compared with other hominoids, the *Pan paniscus* canine revealed a definite sexual dimorphism in size, shape and structure, which may reflect an intimate social structure of the multi-male unit. The differences in the canine morphology between *Pan paniscus* and *Homo sapiens* were numerous not only in size but also in shape and structure.

Key words: *Pan paniscus*, canine, tooth morphology, tooth size, sexual dimorphism

はじめに

霊長類の歯の中でとくに犬歯は歯列から突出しており、性的二型を著明にあらわすことで広く知られている。オナガザル上科や類人猿の犬歯は、その大きさから雌雄の違いが明白で、オスとメスの性判定に不可欠である。例えば、オナガザル上科のオスの犬歯は長くて巨大でありサーベル状の形を呈し、相手を攻撃したりあるいは威嚇したりする武器として、またディスプレイ（示威行動）のサインとしてその機能を果たしている。しかしメスの犬歯はオスほど大きくなく、サーベル状の形もしていな

い。性的二型が強く現われる犬歯の研究はこれまで数量的な方法で調査され、オスがメスよりも大きい犬歯を持っていること、性的二型の程度と社会構造の間に強い関係があることなどが分かってきている（Jungers, 1978; Fleagle et al., 1980; Lucas et al., 1986; Greenfield, 1990; Lee, 2005）。一方、犬歯の形態についての詳細な調査は化石人骨（Robinson, 1956; Johanson, 1982; Greenfield, 1990; White et al., 2000; Pickford et al., 2009; Suwa et al., 2009a, b）を中心に行われているが、現生の類人猿（Greenfield and Washburn, 1991; Plavcan and van Schalk, 1994; 山田, 2011, 2012）についてはあまり行われてこなかった。それは犬

歯の形態が他の歯と違って単錐形で、あまり変異性がないとの予断によるものであった。

ボノボ (*Pan paniscus*) はコンゴ河の左岸のコンゴ盆地の森林の中に棲んでいる (國松, 2002)。山極 (2000) による報告では、ボノボはチンパンジー (*Pan troglodytes*) に比べて体つきは華奢で、食物としては果実、葉、新芽、髓、地上性草木、蜜蜂、昆虫などを食べ、またミミズ、小型の爬虫類、リス、ウロコオリスなども捕食する。しかしサルなどを狩って食べることはない。個体間で緊張が高まると擬似的な交尾行動、オス同士で尻をつけあう、メス同士で腫れた性皮をこすりつけあうなどの行動により緊張をほぐすと記載している。これらチンパンジー属2種は、どんなヒト上科の類人猿よりも形質は良く似ていて (McHenry, 1984; Kinzey, 1984)、体幹構造の違いはそれほど大きくない。

本研究は大型類人猿の一種であるボノボについて犬歯の形態を明らかにすること、また個体変異がどの程度あるか調べ、人類との類似性をさぐることを目的に行った。

資料・方法

資料はベルギーの Tervuren にある王立中央アフリカ博物館 (MRAC: Musee Royal de l'Afrique Centrale: Royal Museum for Central Africa) に所蔵されているボノボの頭蓋骨と下顎骨 (オス: 30 個体, メス: 37 個体) である。まず頭蓋骨と下顎骨に植立している犬歯を付加型精密シリコーン印象材 (プロビール: Heraeus 社) により印象採得し、硬石膏模型を作成した後、犬歯模型について写真撮影を行い、パソコンに画像を取り込んだ後、画像を印刷し、犬歯の形態をトレース用紙に点描した。犬歯の咬合面からの写真撮影は、カメラの光軸と犬歯の歯冠軸が一致するようにカメラを設定したあと、歯冠近遠心軸を基準に撮影した。スケールは近心 shoulder の位置に設定した。頬側面と舌側面および近心面と遠心面からの撮影は歯冠軸とカメラの光軸が直交するように設定した。一般にヒトでは各歯面観の写真は歯軸を基準に撮影しているが、ヒト以外の霊長類の下顎犬歯の咬合面だけは歯冠概形の長軸と歯冠近遠心軸は直交せず、長軸は近遠心軸に対し近心頬側から遠心舌側に斜交している。そのため、この歯の咬合面写真だけは歯冠概形の長軸を基準に撮影を行った。歯の計測は模型上で歯冠近遠心径と歯冠頬舌径を 1/20 mm 副尺付ノギス (デジマティック: Mitutoyo 社) で計測した。犬歯の計測方法は咬合面から見て比較的点が明示しやすい近心 shoulder と遠心 shoulder を含む線を歯冠の近遠心軸とみなし、ノギスの主尺をこ

図1 ヒトの上顎右側犬歯舌側面の形態と解剖用語 (藤田, 1976 より)。

の近遠心軸に平行にあてた時の2つの平面の最大突出点間の投影距離を歯冠近遠心径、この軸に直角にあてた時の最大突出点間の投影距離を歯冠頬舌径とした。犬歯以外の歯の計測は藤田 (1949) の計測基準を参考にして行った。性差百分率 (%) の計算は以下のように行った: 性差百分率 (%) = $100 \times (\text{オスの平均値} - \text{メスの平均値}) / \text{メスの平均値}$ (Garn et al., 1967)。実際に観察と計測に用いた個体数は標本の保存状態から一定していない。高さ (歯冠高) の計測は犬歯の尖頭が強く咬耗している個体が多いため今回は計測しなかった。平均値の有意差の検定は Student の t 検定, 分散の検定は F 検定で行った。

Hrdlička (1921) によると、ヒトの上顎切歯の舌側面には5本の隆線と4本の溝および1ないし数個の基底結節が存在するという (酒井ほか, 1967 より引用)。ヒトの上顎犬歯の舌側面形態について藤田 (1976) は次のように記載している。舌側面の中央部は少し凹んでいるのが普通である。この凹面の中央部に中心隆線があり、その両側には短くより直線的な近心副隆線と太くやゝ湾曲した遠心副隆線がある。近心副隆線は一般に発達が弱くて、認められないことが多い。中心隆線の先は尖頭に終わっているが、尖頭の近くで著明に発育し、舌側面中央に小隆起をつくる。基底結節からは1~2個の棘突起が出ていて、そのために基底結節が隣接部から明瞭に境界づけられていることが多い (図1)。

なお、上条 (1962) は中心隆線と遠心副隆線の間に流れる溝を遠心舌面溝、さらに遠心辺縁隆線と遠心副隆線との間の溝を遠心溝と呼んでいる。上顎犬歯の舌側面は豊かな浮彫像を呈しているが、個体的変異がいたって強くあらわれるという (藤田, 1976)。

ヒトの上顎犬歯のエナメル・象牙境の形態について酒井ほか (1967) は、唇・舌側面とも近心と遠心の辺縁隆

線，中心隆線およびその両隣にある副隆線から構成されているが，主要な部分は近心と遠心の辺縁隆線であり，とくに辺縁隆線は幅の狭い鋭い隆起となって出現し，舌側面窩との区別も明瞭になるという。

図2はボノボの犬歯舌側面を示したものである。犬歯の形態を示す解剖学用語は藤田（1976）によるヒトの犬歯の解剖学用語を参照した（図1）。ボノボとヒトの犬歯の間で相同と思われる形質はヒトの解剖学用語を，また両者の間で相同な形質が難しい場合は，いくつかの文献から適切な解剖学用語を採用した。例えば，Butler and Mills（1959）の“anterior fovea”，“anteriolingual crest”は本論文では，それぞれ「近心窩」，「近心舌側隆線」であり，Zingesser（1969）による“anterior vertical groove”，“lingual paracone ridge”は本論文では，それぞれ「近心舌側溝」，「中心舌側面隆線」である。また，Lucas et al.（1986）の“cusp tip”，Kinzey（1971）やGreenfield and Washburn（1991）の“tip of canine”，Wood（2002）の“tip of crown”，Kimbel and Johanson（2004）の“crown apex”は本論文では「尖頭」であり，藤田（1976）による“cutting edge”，Haile-Selassie et al.（2009）による“incisal crest”は本論文では「切縁」である。各解剖学用語の英語名は文中に記載した。

また，犬歯のエナメル質が近心と遠心へ突出する部位を示す適当な和名の解剖学用語はなく，ヒトではこれまで接触点，最突出部あるいは隅角，点角が使われてきた。Butler and Mills（1959）は，「ヒト科の犬歯は霊長類の中では歯冠が比較的低い点で特別な形をし，頬歯の parastyle や metastyle に対応した位置にある近心と遠心の肩の部分（shoulder）が比較的高い位置にある（Remane, 1927）」と記載している。本論文では犬歯の切縁と辺縁隆線が合流する点の用語として“shoulder”を用いた。Suwa et al.（2009a）もこの用語を使っている。また，方向用語としてヒト解剖学では切歯から犬歯までの口唇に向いている側を「唇側」（酒井・高橋，1984）と呼んでいるが，ヒト以外の霊長類については，本論文では「頬側」と呼ぶことにする。Kinzey（1984）やHaile-Selassie et al.（2009）も類人猿や化石人類の犬歯について「頬側」（buccal）という言葉を使っている。

文中で用いている shoulder の位置の表現，例えば「近心 shoulder が歯頸（側）1/3 のところ」とは，歯冠を舌側面から見たときの近心 shoulder の位置が舌側歯頸線から歯冠高 1/3 の高さに，また「近心 shoulder が中央 1/3」とは，近心 shoulder の位置が尖頭 1/3 から歯頸 1/3 までの範囲で歯冠中央部にあることを意味している。ヒトの犬歯の歯冠高は通常，歯の長軸に垂直に投影した長さで，唇

図2 ボノボのオスの上顎右側犬歯舌側面（上図：26996）と下顎右側犬歯舌側面（下図：26996）の解剖学用語。

側歯頸線の根尖側への凸湾の頂点と尖端との間（酒井・高橋，1984）を測る。しかし，今回のボノボの犬歯では舌側歯頸線の方が頬側のそれよりも明示しやすく，shoulder の位置との関係も分かりやすいため，舌側歯頸線から尖頭までの投影した長さを歯冠高の目安とした。

結 果

上顎犬歯

咬合面観：

オス（図3，例はNo. 29047）の歯冠概形は近心半部がとくに良く発達した長円形をしていた。頬側縁は頬側に凸湾し，とくに近心頬側縁は頬側に強く張り出す。遠心頬側縁は直線的かやや凹湾する。舌側縁は中心溝のため中央で内側にくびれる。舌側面の近心半部は遠心半部よりも突出が強い。近心縁は凸湾するが，中央にある近心切縁溝の影響で直線的かやや内側にくびれる。遠心縁は遠心へ凸湾する。

メス（図3，例はNo. 26993）の概形は近遠心方向に長円形を呈す。頬側半部と舌側半部は同大である。頬側縁は半円状で，近心頬側縁がやや頬側に突出する。舌側縁も半円状を呈するが，中央部は中心溝によるくびれがあ

図3 オス（左図：29047）とメス（右図：26993）の上顎犬歯咬合面観。スケールは10 mm。

図4 オス（左図：84036M3）とメス（右図：29060）の上顎犬歯頬側面観。スケールは10 mm。

る。近心縁の中央部には近心切縁溝による陥凹はなく、むしろ近心へゆるく突出する。遠心縁も遠心へ突出するが、その程度は近心縁よりも強く鋭角的である。

頬側面観：

オス（図4，例はNo. 84036M3）の尖頭（cusp tip）は歯の中央よりやや遠心に位置し、歯冠全体は遠心へ傾く。近心縁が最も長く弓状を呈し、尖頭から近心 shoulder（mesial shoulder）まで延びた後、歯頸部へ収束する。遠心縁は尖頭から斜めに下降し、歯頸 1/3 から外側に突出したあと、遠心 shoulder（distal shoulder）を経過し、歯頸部に収束する。頬側面隆線の遠心には溝が流れ、その遠心は平面的である。歯冠基底部を取り巻く歯頸隆線はゆるやかに膨隆している。歯頸線（cervical line）は水平かやや歯根側へゆるく凸湾する。

メス（図4，例はNo. 29060）の尖頭はオスと同じように中央よりやや遠心に位置し、歯冠全体は遠心へ傾く。近心縁は直線的で尖頭から近心 shoulder まで延び、この部から歯頸部へ収束する。遠心縁は尖頭から斜めに下降し、歯冠中央 1/2 から外側に突出した後、遠心 shoulder を経過し、歯頸部に収束する。頬側面隆線はやや発達し、全体に膨隆している。この隆線の遠心には頬側面溝が浅く流れ、この溝から遠心は平面的である。歯頸隆線はゆる

図5 オス（左図：26996）とメス（右図：26993）の上顎犬歯舌側面観。スケールは10 mm。

るやかに膨隆し、歯冠基底部を取り囲む。歯頸線は歯根側へ凸湾する。

舌側面観：

オス（図5，例はNo. 26996）の概形は二等辺三角形。近心 shoulder は歯頸側 1/5 のところ、遠心 shoulder は歯頸側 1/4 に位置する。両 shoulder とも外側へ突出する（図5）。近心切縁（mesial incisal crest）のすぐ内側には深く線状に窪む近心切縁溝（mesial incisal groove）が尖頭から歯冠基底部（crown base）に向かって流れ、終点は三角小窩（triangular pit）を作る。この溝は近心 shoulder に向かって斜めに走る近心辺縁隆線（mesial marginal ridge）によって遮断される。近心舌側隆線（mesial lingual ridge）は尖頭から近心基底部まで近心切縁溝に沿って走行する丸みを帯びた太い隆線で、周辺との境界が明瞭である。この隆線の基部には歯頸隆線（cervical ridge）との間に浅い溝がある。近心舌側隆線の遠心を流れる中心溝（central groove）は、尖頭付近から歯頸部まで線状にやや強く窪みながら縦走し、深さを減じながら歯頸隆線を分断して歯根まで延びる。中心溝のすぐ遠心には発達した遠心舌側隆線（distal lingual ridge）が歯冠高 1/2 から歯頸隆線まで縦走した後、L字状を描いて遠心の歯頸隆線と合流し、遠心辺縁隆線（distal marginal ridge）の終点まで延長する。歯冠基底部を取り巻く歯頸隆線は膨隆して発達がよい。遠心舌側隆線と遠心切縁（distal incisal crest）の間は広くて深い遠心舌側面窩（distal lingual fossa）が形成される。遠心切縁と遠心辺縁隆線の境目は明瞭である。頬舌側の歯頸線は歯根側へやや凸湾しているか直線的である。

メス（図5，例はNo. 26993）の概形は正三角形。近心切縁溝は線状に窪みながら尖頭付近から歯冠基底部に向かって流れ、近心辺縁隆線によって遮断され、自然消失する。近心と遠心の shoulder は歯頸 1/3 に位置するが、遠心 shoulder は近心のそれよりもやや尖頭寄りにあり、両

図6 オス（左図：26996）とメス（中図：26993）の上顎犬歯近心面観。右図（破線の合流点）は近心 shoulder の位置を示す。スケールは 10 mm。

shoulderとも外側へ突出する。近心舌側隆線は丸くて比較的太い隆線で、尖頭から基底部に向かって太さを増しながら走行する。近心舌側隆線のすぐ遠心には発達した中心溝が尖頭付近から歯頸線へ垂直に下降し、歯頸隆線を分断しながら歯根に流れる。中心溝のすぐ遠心には遠心舌側隆線が基底部まで縦走し、歯頸隆線と合流したのち、遠心 shoulder の位置まで延びる。歯冠基底部を取り巻く歯頸隆線はやゝ膨隆する。遠心舌側隆線と遠心切縁ならびに遠心辺縁隆線との間は皿状に窪んだ比較的広い遠心舌側面窩を形成する。遠心切縁と遠心辺縁隆線の境目は明瞭である。頬舌側の歯頸線は歯根側へやゝ凸湾しているか直線的である。

近心面観：

オス（図6、例はNo. 26996）の歯冠概形は二等辺三角形。頬側縁は尖頭から歯頸隆線まで頬側に凸湾しながら下降したあと、歯頸部に向かって収束する。舌側縁は尖頭から垂直かやゝ凹湾した後、歯頸隆線で逆に外側に凸湾し、歯頸部に収束する。中央を縦走する近心切縁と頬側面の歯頸隆線および舌側面の近心辺縁隆線は合して結節を形成し、その合流点に近心 shoulder を作る（図6の右図）。

メス（図6、例はNo. 26993）の概形はオスよりも丈の低い二等辺三角形。頬側縁は直線か、頬側にやゝ凸湾する。舌側縁は直線的か舌側にやゝ凹湾した後、歯頸部で凸湾し、歯頸線に収束する。舌側面の近心辺縁隆線と近心切縁は合して結節を作り、その合流点に近心 shoulder を作る。オス・メスとも近心 shoulder の下方にある三角域は平面的に経過し、歯頸部近くで内側に陥凹する。歯頸線は尖頭に向かって凸湾する。

遠心面観：

オス（図7、例はNo. 29047）の遠心 shoulder は舌側面の遠心辺縁隆線と遠心切縁が合した部位に結節状に形成

図7 オス（左図：29047）とメス（右図：26993）の上顎犬歯遠心面観。スケールは 10 mm。

される。遠心切縁の頬側面は平面的、舌側面は遠心舌側面窩により舌側に強く陥凹している。歯頸線は尖頭に向かって凸湾する

メス（図7、例はNo. 26993）の舌側面の遠心辺縁隆線と遠心切縁は合して遠心 shoulder を作る。遠心 shoulder の下方は膨隆し、歯頸線付近で陥凹する。歯頸線は尖頭に向かって凸湾する。

下顎犬歯

咬合面観：

図8は下顎犬歯咬合面からの写真を示す。ヒト以外の霊長類の下顎犬歯では咬合面からみた歯冠概形の長軸は歯冠近遠心軸と一致せず、近心頬側から遠心舌側に斜交している。そのため、歯冠咬合面からの概形をよりよく反映するため、下顎犬歯の咬合面だけは近遠心軸を基準にするのではなく、歯冠概形の長軸を基準に写真を撮影した。

オス（例はNo. 26996）の歯冠概形は長円形を示す。近心切縁はその長軸に対し45°舌側へ傾いている。頬側縁は半円形で、とくに近心頬側縁は頬側に突出するが、遠心頬側縁はその程度が弱い。舌側縁は近心 shoulder から

図8 オス（左図：26996）とメス（右図：84036M4）の下顎犬歯咬合面観。実線：歯冠近遠心軸，破線は歯冠概形の長軸をあらわす。スケールは10 mm。

図9 オス（左図：26996）とメス（右図：84036M4）の下顎犬歯頬側面観。右図の実線：近心切縁と歯冠近心縁は斜交する。スケールは10 mm。

舌側へ弧状に経過したのち，遠心舌側部でやゝ外側へ凸湾する。近心縁は近心切縁溝による陥凹はない。遠心縁は丸く移行する。

メス（図8，例はNo. 84036M4）の概形も長円形を呈す。近心切縁は長円形の長軸に対し45°舌側に傾斜している。頬側縁は半円形で，とくに近心頬側縁は頬側へ突出する。遠心頬側縁はやゝ凹湾する。舌側縁は近心 shoulder から一様に舌側に湾曲し，遠心舌側部では遠心舌側結節（distal lingual tubercle）のため外側に凸湾する。近心縁は近心切縁溝による陥凹はない。遠心縁は頬側から舌側に丸く移行する。

頬側面観：

オス（図9，例はNo. 26996）は頬側面隆線が発達し，水平的に膨隆が強い。近心縁は尖頭から近心 shoulder まで斜め下方に直線的に経過したのち，やゝ近心側に湾曲しながら下降し，歯頸隆線を経過した後，歯頸部に収束する。遠心縁は尖頭から垂直的に下降し，歯冠高1/2から遠心に凸湾した後，遠心 shoulder を経過し，歯頸線に収束する。遠心基部には遠心側への膨隆が見られる。この膨隆部の近心には上顎犬歯の舌側面近心半部（近心舌

図10 オス（左図：26996）とメス（右図：84036M4）の下顎犬歯舌側面観。左図の実線：オスの近心切縁と近心辺縁隆線はほぼ110°に斜交する。スケールは10 mm。

側隆線）が噛み込むV字状の陥凹がある。歯頸隆線は頬側面基底部全体を取り囲む。歯頸線は歯根側に凸湾する。メス（図9，例はNo. 84036M4）も同様に頬側面隆線が発達し，水平的に膨隆が強い。近心縁は尖頭から近心 shoulder まで斜め下方に直線的に走り，さらに近心基部まで直線的に下降した後，歯頸部に収束する。遠心縁は尖頭から垂直に下降し，歯冠高1/2から遠心に凸湾しながら遠心 shoulder を経過し，歯頸線に収束する。遠心基部には遠心舌側結節による膨隆部を見ることができる。この膨隆部の近心にはV字状の陥凹が作られる。歯頸隆線は頬側面基底部全体を取り囲む。歯頸線は歯根側に凸湾する。

舌側面観：

オス（図10，例はNo. 26996）の概形は遠心基部にheel状の遠心舌側結節が付け加わるため不正四角形を呈する。近心 shoulder は中央1/3，遠心 shoulder は歯頸1/3にそれぞれ位置する。近心切縁溝は深く，尖頭付近から基部まで近心切縁に沿って流れ，近心辺縁隆線の手前で終わる。この溝はさらに歯頸隆線に添って遠心下方に向きを変え走行する。近心の切縁と辺縁隆線は近心 shoulder ではほぼ110度に斜交する。近心切縁溝から主隆線（ここでは遠心舌側隆線：distal lingual ridge）までの間は平坦な広い近心舌側面窩（mesial lingual fossa）を形成し，舌側面窩全体の2/3を占める。主隆線はよく発達し，その稜縁は鋭角的で尖頭からやゝ近心へ凹湾しながら遠心基部へ下走する。主隆線と遠心切縁の間には尖頭から歯頸隆線の手前まで深く線状に窪み，溝底がU字形をした遠心切縁溝（distal incisal groove）が流れる。その遠心壁は遠心切縁により，また下壁は歯頸隆線もしくは遠心辺縁隆線により遮断され，深く陥凹した遠心舌側面窩

(distal lingual fossa) を形成する。遠心舌側基底部は強く外側へ膨隆し、heel 状の遠心舌側結節を作る。歯帯様に膨隆した歯頸隆線は歯頸線から歯冠高 1/4 の幅で、舌側面基底部全面を取り囲む。この歯頸隆線の上端は膨隆が弱い、下端は歯頸線近くで強く膨隆する。舌側結節 (lingual tubercle) もやや発達している。歯頸隆線の上縁はフリル状を呈し、舌側面窩との境界は明瞭である。歯頸線は歯根側に凸湾している。

メス (図 10, 例は No. 84036M4) の概形も不正四角形を呈す。近心 shoulder は中央 1/3, 遠心 shoulder は歯頸 1/3 にある。近心切縁溝は尖頭付近からわずかに線状に窪みながら近心切縁に沿って近心辺縁隆線まで流れ、この隆線の手前で遮断される。この溝はさらに近心の辺縁隆線と歯頸隆線に沿って斜めに下降する。近心の切縁と辺縁隆線は近心 shoulder 部で斜交する。歯冠中央からやや遠心には稜線が鋭角で、よく発達した主隆線が尖頭から基底方向にやや近心へ凹湾しながら走行する。近心切縁溝から主隆線までの間は広くて浅い近心舌側面窩を形成し、舌側面窩全体の 3/4 を占める。主隆線と遠心切縁の間には遠心切縁溝が尖頭から舌側基底部へ流れる。この溝底は U 字形を呈し、深く線状に窪む。この溝の遠心壁は遠心切縁、下方壁は歯頸隆線もしくは遠心辺縁隆線に取り囲まれ、比較的深い遠心舌側面窩を形成する。遠心舌側結節は発達した heel 状の構造物を作る。歯帯様の歯頸隆線は歯冠高 1/4 ほどの幅広い膨隆を示し、その上端はやや肥厚し、舌側面基底部全面を取り囲む。舌側結節もオスと同様に発達している。歯頸線は歯根側に凸湾する。

近心面観：

オス (図 11, 例は No. 26996) の概形は二等辺三角形。頬側縁は頬側に凸湾しながら下降し、歯頸隆線のところから歯頸部に向かって収束する。舌側縁は尖頭からゆるやかに凹湾するが、歯頸隆線のところで舌側に凸湾したのち、歯頸線に収束する。近心切縁と舌側面の近心辺縁隆線は合して結節状の高まりを示し、その合流点に近心 shoulder を形成する。近心 shoulder の下方には三角形の凹面が存在する。舌側結節は発達がやや良い。

メス (図 11, 例は No. 84036M4) の概形も二等辺三角形を呈す。頬側縁は頬側へ凸湾した後、歯頸部に収束する。舌側縁は直線的かやや凹湾しながら下降し、歯頸隆線のところで舌側へ凸湾した後、歯頸線に収束する。近心の切縁と舌側の辺縁隆線は合流して近心 shoulder を形成する。歯頸隆線は頬側面よりも舌側面で発達が良く、丸みをもって帯状に舌側基底部を取り巻く。近心

図 11 オス (左図 : 26996) とメス (右図 : 84036M4) の下顎犬歯近心面観。スケールは 10 mm。

図 12 オス (左図 : 26996) とメス (右図 : 84036M4) の下顎犬歯遠心面観。スケールは 10 mm。

shoulder の下方には三角形の凹面が存在する。舌側結節はオスと同じく発達がやや良い。

遠心面観：

オス (図 12, 例は No. 26996) の遠心切縁は尖頭から垂直に下降し、この部で舌側の遠心辺縁隆線と合流して遠心 shoulder を形成する。

メス (図 12, 例は No. 84036M4) の遠心切縁も尖頭から垂直に下降し、この部で舌側の辺縁隆線と合して結節状の高まりを作り、その合流点に遠心 shoulder を形成する。舌側の歯頸隆線は遠心 shoulder を超えて頬側面に達する場合は頬側の歯頸隆線との間に境目を作る。

上顎犬歯舌側面での個体差

個体変異は犬歯舌側面に最も良くみられるため、それを記述する。上顎ではオス (図 13) で観察した 14 個体中、6 個体は咬耗が少なく比較的観察が可能であった。6 個体の中では近心切縁が直線的なものが 3 個体 (26996, 84036M3, 26944), 外側へ凸湾しているのが 3 個体 (11354, 26911, 29047) あった。近心 shoulder は 6 個体とも歯頸 1/5 に位置していた。

メス (図 14) は観察した 14 個体のうち 3 個体 (26945,

図 13 オスの上顎犬歯舌側面観の個体変異。1 段目左から 26996, 11354, 84036M3, 26911, 29047, 2 段目左から 26944, 888RG, 29052, 11149RG, 15294RG, 3 段目左から 11353, 29050, 27005, 15295。スケールは 10 mm。

図 14 メスの上顎犬歯舌側面観の個体変異。1 段目左から 26993, 27012, 26994, 29060, 84036M2, 2 段目左から 29040, 9918, 26945, 27698, 21697, 3 段目左から 20881, 27002, 88041M4, 13201。スケールは 10 mm。

27698, 21697) 以外は咬耗が少なく比較的観察が可能であった。11 個体中, 典型的な形態を示していたのは 7 個体 (26993, 27012, 26994, 29060, 84036M2, 9918, 29040) であった。残りの 4 個体は, 近心辺縁隆線が良く発達していた 1 個体 (20881), 歯頸隆線が幅広く肥厚したずんぐり型で, しかも中心溝が明らかなでない 2 個体 (27002, 88041M4), 中心溝が明白であるが, 近心と遠心の舌側隆線が遠心方向に傾斜し, しかも歯頸隆線が細い形態をしていた 1 個体 (13201) であった。尖頭の咬耗が比較的少ない 9 個体中, 7 個体は近心 shoulder が歯頸 1/3, 2 個体は中央 1/3 に位置していた。

下顎犬歯舌側面での個体差

オス (図 15) では 17 個体中 15 個体が比較的咬耗が少なく観察可能であった。15 個体中, 典型的な形態をしていたのは 9 個体 (84036M3, 26996, 29047, 29052, 26971, 29050, 26993, 11353, 29087), 歯頸隆線の発達が悪いのは 5 個体 (84036M9, 23509, 888RG, 11149RG, 88041M8), 遠心舌側部の発達が弱いのは 1 個体 (14738) 認められた。尖頭の咬耗が比較的少ない 9 個体 (84036M3, 26996, 29047, 26971, 84036M9, 26993, 23509, 88041M8, 14738) はすべて近心 shoulder が中央 1/3 に位置していた。

メス (図 16) では 16 個体中 11 個体が比較的咬耗が少

図 15 オスの下顎犬歯舌側面観の個体変異。1 段目左から 84036M3, 26996, 29047, 29052, 26971, 2 段目左から 84036M9, 888RG, 29050, 26993, 11149RG, 3 段目左から 23509, 88041M8, 11353, 14738, 27005, 4 段目左から 29087, 15294RG。スケールは 10 mm。

図 16 メスの下顎犬歯舌側面観の個体変異。1 段目左から 27012, 20881, 29057, 29060, 27698, 2 段目左から 88041M3, 29033, 36945, 26989, 26945, 3 段目左から 29042, 84036M2, 13201, 84036M4, 27002, 4 段目左から 88041M4。スケールは 10 mm。

なく観察可能であった。11 個体中、典型的な形態をしていたのは 8 個体 (27012, 20881, 29057, 29060, 29033, 36945, 26989, 84036M4), 残りの 2 個体 (27002, 88041M4)

は歯頸隆線の幅が太く, 1 個体 (13201) は近心辺縁隆線の幅が狭く, 歯頸隆線の発達が悪くなっていた。尖頭の咬耗が比較的少ない個体は 8 個体 (27012, 20881, 29060,

表1 *Pan paniscus* の歯のサイズ

	Maxilla				Mandible			
	Mesiodistal crown diameter		Buccolingual crown diameter		Mesiodistal crown diameter		Buccolingual crown diameter	
	Males	Females	Males	Females	Males	Females	Males	Females
I1	11.21 (0.53, 5)	11.08 (0.63, 8)	7.93 (0.54, 9)	7.76 (0.48, 7)	7.63 (0.49, 8) [#]	7.53 (0.23, 9)	7.11 (0.42, 10)	6.85 (0.36, 14)
I2	8.08 (0.58, 5)	7.77 (0.38, 10)	7.37 (0.62, 10)	6.91 (0.52, 11)	7.82 (0.42, 10) [#]	7.64 (0.21, 11)	7.14 (0.42, 14)	6.88 (0.40, 15)
C	11.24 (0.76, 16)** [#]	9.00 (0.46, 17)	8.79 (0.74, 17)** [#]	6.93 (0.43, 18)	9.23 (0.68, 18)** [#]	7.84 (0.41, 15)	8.91 (0.62, 19)**	7.13 (0.56, 17)
P3	7.64 (0.49, 17)*	7.31 (0.54, 28)	9.54 (0.46, 16)*	9.22 (0.40, 28)	8.23 (0.38, 16)	8.12 (0.41, 26)	7.94 (0.67, 18)	7.59 (0.68, 29)
P4	6.73 (0.48, 16)**	6.34 (0.43, 26)	9.15 (0.56, 15)	8.82 (0.45, 22)	7.42 (0.40, 19)	7.28 (0.50, 24)	7.81 (0.44, 19)	7.63 (0.45, 28)
M1	9.29 (0.44, 24)	9.10 (0.46, 36)	10.02 (0.38, 25)	9.88 (0.52, 34)	10.31 (0.45, 25)	10.19 (0.52, 31)	8.94 (0.46, 30)	8.88 (0.56, 37)
M2	9.10 (0.50, 16)	9.13 (0.43, 31)	10.23 (0.66, 17)	10.13 (0.50, 29)	10.52 (0.64, 20)	10.53 (0.68, 29)	9.30 (0.52, 19)	9.23 (0.50, 28)
M3	8.49 (0.48, 9)	8.38 (0.65, 18)	9.73 (0.54, 10)	9.58 (0.57, 17)	9.50 (0.50, 11)	9.36 (0.32, 16)	8.62 (0.47, 9)	8.53 (0.65, 17)

Mean (SD, N) を示す。

平均値：有意な性差：* <0.05 , ** <0.01 (t-検定), 分散：有意な性差：# <0.05 (F検定)。

26989, 13201, 84036M4, 27002, 88041M4) あり, そのうち6個体は近心 shoulder が中央 1/3 に, 2個体 (29060, 88041M4) は尖頭 1/3 に位置していた。メスの3個体 (27002, 88041M4, 13201) は上顎および下顎に共通して形態変異が認められた。

歯の大きさ

表1はボノボの歯冠近遠心径と頬舌径の計測結果を示す。今回は犬歯に限局したものであるが, 性差の大きさを種間比較するため, 犬歯以外の計測値も記載した。

予想したように犬歯の歯冠近遠心径は上顎および下顎ともオスの方がメスよりも有意 ($P<0.01$) に大きく, 性差百分率 (%) は上顎が 24.9%, 下顎では 17.7% を示していた。変動係数は両顎ともオスの方がメスよりも有意 ($P<0.05$) に高い変動をしていた。歯冠頬舌径でも上顎および下顎ともオスの方がメスよりも有意 ($P<0.01$) に大きい値を示し, 性差百分率 (%) は上顎が 26.8%, 下顎では 25.0% であった。変動係数ではオスの方が上顎犬歯で有意 ($P<0.05$) に高い変動をしていたが, 下顎犬歯は有意な性差はみられなかった。

考 察

歯のもつ生物学的特徴から動物の系統発生, 分類, 変異, 発育, 食物適応など動物に関する多くの情報を我々は歯から得ることができる。哺乳動物の永久歯は4つの歯種に分けられ, その中で犬歯は性的二型が顕著に現われる歯である。とくに真猿類のオスでは他の歯種よりもずっと大きく高く, 歯列咬合面より強く突出し, 獲物を突き刺して捕獲する牙として働くだけでなく, 相手のサルに対し威嚇行動やディスプレイ (示威行動) の役割をするなど集団間および集団内の同性間競争の道具として機能している。そのため, 犬歯の大きさや形態を正確に知ることは彼ら

の社会的構造や行動を理解する上で欠くことができない。

ヒト上科の中でチンパンジー属 (*Pan*) はヒトに最も近い現生類人猿と考えられており, この属にはチンパンジー (*Pan troglodytes*) とボノボ (*Pan paniscus*) の2種がある。チンパンジー属の化石は約60万年前のものしか今のところ無いが (McBreaty and Jablonski, 2005), 現生種の遺伝的な研究から両者の分岐は230万–250万年前に起きたと推定されている (Horai et al., 1992, 1995)。

ボノボの歯は比較的最近になって調査されている。Remane (1960) は4–11頭の成獣の歯の計測値を記載し, Conroy (1972) はボノボの3個体について上顎の中切歯, 犬歯, 大臼歯の長さや面積による指数値から, *Ramapithecus* の切歯と犬歯の相対的な縮小がボノボよりも大きいことを示した。Almquist (1974) は18個体のメスと14個体のオスについて, ベルギーのMRAC (王立中央アフリカ博物館) の資料を使ってボノボの切歯と犬歯を計測し, その結果を他のアフリカの類人猿やオナガザル科と比較し, 犬歯の長さ・厚さ・高さに有意な性差があることを報告している。ボノボの歯の計測値の最も勢力的な研究はJohanson (1974) によるもので, ベルギーのMRACの140個の頭骨と下顎骨の歯の形質的・計量的な比較を行っている。しかし犬歯の形態については特定の形質の出現率の報告はあるが (Johanson, 1974; Kinzey, 1984), 形や浮彫像についての詳しい報告はない。

現生のヒトを含む霊長類の歯については, これまで形態的ならびに計量的分析のほとんどが切歯や臼歯について調査されたものが多い。一方, 犬歯についてはこの歯の大きさが性的二型を強く示すことから, 大きさの性差が研究の中心を占め, 雌雄における形の違いはあまり論じられてこなかった。それは犬歯の形が比較的単純な単錐歯の形態をとるため, 人類の多様性を研究する上であまり重要視されてこなかったからだと思われる。しかし,

ヒト科を含む化石霊長類の研究 (Johanson, 1974; Kinzey, 1984; White et al., 2000; Suwa et al., 2009a, b) では、犬歯について大きさのみならず形態を詳細に把握することが重要視されてきた。人類の起源を考える場合、人類とチンパンジー属(あるいはヒト族とそれ以外の大型類人猿)の違いの一つが犬歯の縮小であることから、犬歯の大きさや形態を明らかにすることは避けることができない課題である。

ボノボの食性と犬歯形態

Suwa et al. (2009a) は、ボノボの臼歯の咬頭が鋭いのは線維性の食物に依存する割合が高いためであろうと示唆する。葉食や木の髄を頻繁に食べることは歯の特徴と重要な関係をもち (Kinzey, 1984), 炭水化物を多く含む食物の摂取が歯の形態に強く関係している (Kay, 1973) といわれている。Badrian and Malenky (1984) によれば、ボノボが食べる *Haumania liebrechtsiana* と呼ばれるサトウキビに似た植物は「Zaire の Lomako 地域では最も頻繁に口にする食べ物」で、その「軟らかい水分の多い木の髄 (pith) は強い線維性の鞘をもつ」ことが報告されている。Kinzey (1984) はボノボによる木の髄や葉食が大臼歯による食物の切断構造を効率的に作り出す上で適応的に働いていると考えている。今回の研究の対象となった犬歯形態の中で、下顎犬歯にみられる主隆線 (遠心舌側隆線) の鋭さと、遠心切縁溝の断面が U 字状をしていたことは、より若い葉や木の髄、葉柄を食べるのに適応した形態であると推測される。

犬歯の大きさと形態の性的二型

犬歯の大きさと体の大きさの性的二型が現生霊長類の多くの種で見られることから、性的二型と社会構造との関係が明らかにされている (Leutenegger, 1982; Lucas et al., 1986; Lovejoy, 1981)。例えば、単雄複雌型のゴリラ (*Gorilla gorilla*) や複雄複雌型のチンパンジーのような集団では犬歯の性的二型が大きくなる傾向にあるが、ティティ (*Callicebus moloch*) のようなペア制の種では性的二型が小さいことが知られている (Greenfield, 1992)。ボノボは複雄複雌型の 50–120 頭の群れを形成して生活するが、複数頭の異性が含まれる 6–15 頭のユニットに分散することが多く (山極, 2000)、犬歯の性的二型も強い。

犬歯の歯冠基底部の大きさと大型類人猿の性差百分率 (%) をみると、上顎犬歯の歯冠近遠心径ではゴリラが 45.8% (Mahler, 1973)、オランウータン (*Pongo pygmaeus*) は 36.4% (Mahler, 1973)、チンパンジーは 22.9%

(Johanson, 1974) である。今回のボノボの結果では上顎の近遠心径が 24.9%、頬舌径は 26.8% であり、下顎では近遠心径が 17.2%、頬舌径は 25.0% を示していた。上顎の方が下顎よりも、また歯冠頬舌径の方が近遠心径よりも性的二型が強いという傾向がみられた。

Johanson (1974) によるボノボの犬歯の性差百分率 (%) は上顎の近遠心径で 23.3%、頬舌径で 27.5%、下顎では近遠心径で 13.6% を示し、本研究の結果とほぼ同じ結果を記載している。しかし、下顎の頬舌径については 16.9% (Johanson, 1974) と今回の結果 (25.0%) とかなり違いがみられる。ボノボの犬歯を咬合面から見た場合、上顎では近心と遠心の shoulder をとおる歯冠近遠心軸と歯冠概形の長軸が一致しているのに対し、下顎は近心頬側部が頬側に、遠心舌側部が舌側に張り出して、歯冠の形が近心頬側から遠心舌側に捩じれ、歯冠近遠心軸と歯冠概形の長軸が斜交している。そのため下顎の歯冠頬舌径の計測基準を設定することは難しく、今回の結果でも計測者間にかなり違いが生じている。研究者により計測基準が一樣でないためと思われる。この傾向はヒトを除くすべての霊長類にみられる。

ボノボの犬歯の性的二型は歯冠基底部の大きさのみならず、形態にも強くあらわれる。犬歯の歯冠高について Johanson (1974) はボノボのメス 18 個体、オス 14 個体から算出された性差百分率 (%) は上顎で 34%、下顎では 23% あるという。また、Lucas et al. (1986) はオスとメスの個体数は少ないが、上顎犬歯の性差百分率はゴリラが 47.4%、オランウータンは 51.9%、チンパンジーは 65.1% を報告している。犬歯の歯冠高の方がいずれの種も歯冠近遠心径や頬舌径よりも性的二型は強いといえる。食性はチンパンジーやボノボは主に植物食である。植物食を摂っている限り、他の歯より犬歯だけ特別に大きな咬合力を受け、大型化や牙状に発達した形をとることはない。犬歯に性的二型が集中的に現れてくることは食物以外の原因が犬歯に働いていると考えられる。オスの犬歯の働きは食糧として植物を摂取することよりも、餌となる動物を捕獲することや他のオスへの威嚇行動および群内の同性へのディスプレイなど社会構造と関係した行動がより強く関係しているものと考えられる。相手に威嚇行動やディスプレイの効果を最も強く印象付ける方法は相手の視覚に訴えることである。それには太くて長く、立派な形をした犬歯を相手にみせつけることが最も効果的である。したがって、オスの犬歯は基底部の大きさよりも歯冠が高い (長い) 立派な牙 (犬歯) をもつと考えられる。メスでは威嚇行動やディスプレイなどの

必要性がないために歯冠高が高くなる必要はそれほどない。ボノボでは結果的に上顎犬歯の概形がオスで歯冠の高い二等辺三角形を呈し、メスは歯冠が低い正三角形を呈している。歯冠基底部の大きさの違いよりも、歯冠高の変化が強いことから、形が相似的に変化したのではなく、shoulder 部より尖頭までの高さの違いにより、形に変化が生じたものと解釈できる。下顎犬歯でも性差はとくに歯冠高にあらわれる。オスは近心 shoulder から尖頭までの投影距離が長く、メスでは短い。そのため近心 shoulder の位置がオスでは歯冠中央にあるが、メスではオスよりも相対的に尖頭寄りに位置する。

ボノボ、化石人類、現代人の shoulder の位置の比較

犬歯の近心と遠心の shoulder の位置についてボノボと化石人類ならびに現代人を比較してみた。ボノボの上顎犬歯を舌側面からみると、オスの近心 shoulder の位置は歯頸 1/5、メスは歯頸 1/3 にあり、遠心 shoulder はオス・メスとも近心のそれよりもやや尖頭寄りにある。今から 440 万年前の *Ardipithecus ramidus* (ARA-VP-6/1) の近心と遠心の shoulder は歯冠の中央 1/3 にあるが、近心 shoulder の方がかなり尖頭寄りにある。320 万年前の *Australopithecus afarensis* (A.L.333x-3) の近心と遠心の shoulder は尖頭 1/3 にあるが、近心 shoulder の方が明らかに尖頭寄りにある (Suwa et al., 2009a. 写真より)。ヒトでは近心と遠心の shoulder (近・遠心接触点) は男・女性とも尖頭 1/3 のところにあるが、近心 shoulder の方が遠心のそれよりもやや尖頭寄りにある。

ボノボの下顎犬歯舌側面ではオス・メスとも近心 shoulder は中央 1/3、遠心 shoulder は歯頸 1/3 に位置している。*Ardipithecus ramidus* (ARA-VP-1/300) の近心 shoulder は中央 1/3 に、遠心 shoulder は歯頸 1/3 にある。330 万–250 万年前の化石人類の *Australopithecus africanus* (Sts 50) の近心 shoulder は尖頭 1/3、遠心 shoulder は歯頸 1/3 の位置にある (Suwa et al., 2009a. 写真より)。ヒトの近心と遠心の shoulder (近・遠心接触点) は尖頭 1/7 にあるが、近心 shoulder の方が遠心のそれよりも尖頭寄りにある。

このように犬歯の近心ならびに遠心の shoulder の位置が大型類人猿のボノボと比べて、化石人類、さらには現代人へと進化が進むにつれ、基底部から尖頭部へ移動していることは興味深い。とくにボノボと *Ardipithecus ramidus* (ARA-VP-6/1) の間には上顎犬歯の近心 shoulder の位置に著しい違いがある。現生のオランウータン、ゴリラ、チンパンジーの上顎犬歯の近心 shoulder もボノボと同じように歯冠基底部に現れる (山田, 2012, 2013)。

これらのことから、shoulder の位置が人類進化と何らかの原因で関係していることが推測される。今後、中新世類人猿までさかのぼって検討する必要があるだろう。

ボノボとヒトの犬歯形態の違い

ボノボとヒトの犬歯形態について比較してみるとかなり違いがある。図 17, 18 は現生類人猿 (*Pan paniscus*) と現生人類 (*Homo sapiens*) の犬歯舌側面を図示したものの、表 2 は形態について比較したものである。ヒトでは上顎および下顎の犬歯形態にほとんど男女の差が無いため、男性の特徴を示した。

上顎犬歯の舌側面で見ると、ボノボの歯冠概形はオスで二等辺三角形、メスで正三角形をしているが、ヒトでは男女とも菱形をしていること；歯頸線はボノボで水平か歯根側へやや凸湾しているが、ヒトでは歯根側へ強く凸湾していること；ヒトではボノボの切縁溝や中心溝がないこと；ヒトの中心隆線がボノボではないこと、などである。下顎犬歯ではボノボの概形は不正四角形をしているが、ヒトでは近遠心的に圧平された菱形をしていること；ヒトではボノボの遠心切縁溝がないこと；ヒトの主隆線 (中心隆線) がボノボにはなく、ボノボの主隆線 (遠心舌側隆線) がヒトにはないこと；ヒトでは辺縁隆線や基底結節の発達は弱く、遠心舌側結節もないこと、などである。また、ボノボにみられる近心切縁溝や遠心切縁溝は上条 (1962) や藤田 (1976) によるヒトの犬歯の解剖用語にもない。

図 17 *Pan paniscus* と *Homo sapiens* の上顎犬歯舌側面形態。左より *P. paniscus* (オス: 26996), *P. paniscus* (メス: 26993), *H. sapiens* (日本人男性) を表わす。スケールは 10 mm。

図 18 *Pan paniscus* と *Homo sapiens* の下顎犬歯舌側面形態。左より *P. paniscus* (オス: 84036M3), *P. paniscus* (メス: 27012), *H. sapiens* (日本人男性) を表わす。スケールは 10 mm。

表2 *Pan paniscus* と *Homo sapiens* の犬歯舌側面の特徴

上顎犬歯	<i>P. paniscus</i>	<i>H. sapiens</i>
近心 shoulder 高さ (歯頸線最深部から)	♂ : 歯頸 1/5 ♀ : 歯頸 1/3	尖頭 1/3
遠心 shoulder 高さ (歯頸線最深部から)	♂ : 近心よりやや尖頭寄り ♀ : 近心よりやや尖頭寄り	近心より歯頸寄り
近心舌側切縁溝の発達程度	♂ : 深く線状に窪む ♀ : わずかに線状に窪む	存在しない
近心舌側隆線の発達程度	♂ : 丸くて膨隆が強い ♀ : 丸くて比較的太い	ほとんど膨隆がない
中心舌側面隆線の発達程度	♂ : 存在しない ♀ : 存在しない	発達良好
中心溝の発達程度	♂ : やや強く線状に窪む ♀ : わずかに線状に窪む	存在しない
遠心舌側面窩	♂ : 広くて深く窪む ♀ : 皿状に窪む	僅かに陥凹
舌側結節の発達程度	♂ : 存在しない ♀ : 存在しない	発達良好
下顎犬歯	<i>P. paniscus</i>	<i>H. sapiens</i>
近心 shoulder 高さ (歯頸線最深部から)	♂ : 中央 1/3 ♀ : 中央 1/3	尖頭 1/7
遠心 shoulder 高さ (歯頸線最深部から)	♂ : 歯頸 1/3 ♀ : 歯頸 1/3	近心より歯頸寄り
主隆線 (遠心舌側面隆線) の発達程度	♂ : 膨隆が強い ♀ : 膨隆が強い	主隆線 (中心舌側面隆線) はやや膨隆
近心窩の占める広さ	♂ : 舌側面窩の 2/3 ♀ : 舌側面窩の 3/4	狭い
遠心切縁溝の発達程度	♂ : 深く線状に窪む ♀ : 深く線状に窪む	存在しない
遠心舌側面窩	♂ : 深く陥凹 ♀ : 比較的深く陥凹	やや広い
遠心舌側結節の発達程度	♂ : 発達良好 ♀ : 発達良好	存在しない
舌側結節の発達程度	♂ : やや発達 ♀ : やや発達	やや発達

Pan paniscus は性ごとに分類, *Homo sapiens* は日本人男性を示す。

ボノボとヒトでは下顎犬歯舌側面の遠心切縁溝の形態も特徴的である。ボノボのいくつかの特徴 (深い遠心窩の形成, 遠心舌側基底部の膨隆) は *Ardipithecus* の2種にも程度は弱いと認められる (Haile-Selassie et al., 2009; Suwa et al., 2009a, b)。この部分は下顎の閉口時には上顎犬歯と接触関係は存在しないが, 下顎が後側方に運動するときには上顎犬歯尖頭の通過路となり, 歯同士 (tooth-to-tooth) の接触により強く咬耗する。ボノボの下顎犬歯の遠心舌側部が発達していることから, この種において下顎側方運動がより活発に行われていることが推測される。

これまでヒトの特徴の一つとして類人猿に較べて犬歯が小さいといわれてきた。すなわち犬歯の大きさの縮小

化が人類の特徴で, ヒト化が始まってから犬歯に加わる咬合圧が減退し, 性的二型も減少した結果, 大きさの縮小化が始まってきた (Johanson, 1974; Lovejoy, 1981; Leutenegger, 1982; Lucas et al., 1986; Greenfield, 1992), と考えられてきた。確かにそうかもしれないが, これほど多くの歯冠形質の違いがボノボとヒトの犬歯形態の間に存在していることをこれだけで説明することは難しい。今後のさらなる研究が必要であろう。

個体変異

観察資料が少ないことからはっきりしたことはいえないが, 犬歯舌側面の形態から近心 shoulder の個体変異を

見ると、尖頭および歯頸線が観測可能な個体のうち、上顎犬歯ではオスが6個体とも歯頸1/5、メスでは9個体中7個体(78%)が歯頸1/3に位置していた。下顎犬歯ではオスの観察可能な9個体すべて中央1/3、メスでは観察可能な8個体中6個体(75%)が中央1/3に位置していた。メスの方がオスよりも個体変異が現れやすい傾向にあった。歯の形態で個体変異がオスで少ないという現象はオスの方がメスよりも保守性が強いいため形態の個体変異が少ないと推測されるが、はっきりしたことは分からない。上顎犬歯では歯頸隆線や舌側面浮彫像に、下顎では歯頸隆線に変異が表れる傾向がある。しかし、歯冠概形や主要な隆線や溝には変異が少ない。

結 論

本研究は大型類人猿の一種であるボノボについて犬歯形態を明らかにし、個体変異の程度を調べ、さらに人類との類似性を探ることを目的に研究を行った。その結果、ボノボの犬歯は大きさだけでなく形態にも性的二型があらわれることが分かった。一般にメスの犬歯はオスに比べて全体的に丸みを帯びているという特徴を示す。上顎犬歯についてみると、オスではとくに歯冠高が高いことから頬側面や舌側面の概形は二等辺三角形(メスでは正三角形)を、近心のshoulderは歯頸1/5に位置し(メスは歯頸1/3)、舌側面にあらわれる隆線や溝の発達程度が良いことなどが挙げられる。下顎犬歯でもオスの特徴としてメスよりも歯冠高が高いこと、近心shoulderはやゝ歯頸寄りにあること(メスは中央)、近心と遠心の切縁が作る尖頭角が鋭角的であること(メスは鈍角的)、尖頭がほぼ中央にあること(メスは遠心に強く傾斜)、歯頸を取り巻く歯頸隆線の下端が肥厚していること(メスは上端が肥厚)などが挙げられる。このようにボノボの犬歯形態にはっきりした性的二型がみられたことは、社会構造が複雑雄雌制の社会構造をしていることを反映していた。またメスの方が犬歯舌側面形態でオスよりも個体変異が多く存在した。ヒトの犬歯と比較した場合、大きさのみならず形態にもかなり違いが存在していた。

謝 辞

京都大学理学部大学院理学研究科中務真人教授、國松豊准教授、また東京大学総合科学博物館諏訪元教授、また北原学院歯科衛生専門学校金澤英作教授にも調査に際し貴重な御助言を頂きました。衷心より御礼申し上げます。この研究は平成1年度に行われた「東アフリカにおける中新世ホミノイドと古環境の研究」(科学研究費:国際学術研究No. 63041082)の一環としてベルギーのTervurenにある王立中央アフリカ博物館に所蔵されているボノボの頭蓋骨と下

顎骨から採取された石膏歯型模型を使って行われた研究である。調査にご協力いただいた関係各位に心より御礼申し上げます。

引用文献

- Almquist A.J. (1974) Sexual differences in the anterior dentition in African primates. *American Journal of Physical Anthropology*, 40: 359–368.
- Badrian N. and Malenky R. (1984): Feeding ecology of *Pan paniscus* in the Lomako forest, Zaire. In: Randall L.S. (ed.), *The Pygmy Chimpanzee*. Plenum Press, New York, pp. 275–299.
- Butler P.M. and Mills J.R.E. (1959) A contribution to the odontology of *Oreopithecus*. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 4: 1–27.
- Conroy G.C. (1972) Problems in the interpretation of *Ramapithecus*: with special reference to anterior tooth reduction. *American Journal of Physical Anthropology*, 37: 41–48.
- Fleagle J.G., Kay R.F., and Simons E. (1980) Sexual dimorphism in early anthropoids. *Nature*, 287: 328–330.
- 藤田恒太郎 (1949) 歯の計測基準について. *人類学雑誌*, 61: 27–32.
- 藤田恒太郎 (1976) 歯の解剖学. 桐野忠大改訂 (第21版), 金原出版, 東京, pp. 1–187.
- Garn S.M., Lewis A.B., Swindler D.R., and Kerewsky R.S. (1967) Genetic control of sexual dimorphism in tooth size. *Journal of Dental Research, Supplement*, 5: 963–972.
- Greenfield L.O. (1990) Canine “Horning” in *Australopithecus afarensis*. *American Journal of Physical Anthropology*, 82: 135–143.
- Greenfield L.O. and Washburn A. (1991) Polymorphic aspects of male anthropoid canines. *American journal of Physical Anthropology*, 84: 17–34.
- Greenfield L.O. (1992) Origin of the human canine: A new solution to an old Enigma. *Yearbook of Physical Anthropology*, 35: 153–185.
- Haile-Selassie Y., Suwa G., and White T.D. (2009) In: Haile-Selassie Y. and WoldeGabriel G. (eds.), *Ardipithecus kadabba: Late Miocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia*. University of California Press, Berkeley, pp. 159–236.
- Horai S., Satta Y., Hayakawa K., Kondo R., Inoue T., Ishida T., Hayashi S., and Takahata N. (1992) Man’s place in Hominoida revealed by mitochondrial DNA genealogy. *Journal of Molecular Evolution*, 35: 32–43.
- Horai S., Hayasaka K., Kondo R., Tsugane K., and Takahata N. (1995) Recent African origin of modern humans revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, 92: 535–536.
- Hrdlička A. (1921) Further studies of tooth morphology. *American Journal of Physical Anthropology*, 4: 141–176.
- Johanson D.C. (1974) A odontological study of the chimpanzee with some implications for hominoid evolution. The University of Chicago, Ph.D.
- Johanson D.C. (1982) Dental remains from the Hadar formation, Ethiopia: 1974–1977 collections. *American Journal of Physical Anthropology*, 57: 545–603.
- Jungers W.L. (1978) On canine reduction in early Hominids. *Current Anthropology*, 19: 155–156.

- 上条雅彦 (1962) 『日本人永久歯解剖学』. アナトーム社, 東京, pp. 1–272.
- Kay R.F. (1973) Mastication, Molar tooth Structure and Diet in Primates, Ph.D. Dissertation, Yale University, New Haven, Connecticut.
- Kimbel W. and Johanson D.C. (2004) The Skull of *Australopithecus afarensis*. Oxford Press, New York, pp. 1–254.
- Kinzey W.G. (1971) Evolution of the human canine tooth. *American Anthropologist*, 73: 680–694.
- Kinzey W.G. (1984) The Dentition of the Pygmy Chimpanzee, *Pan paniscus*. In: Randall L.S. (ed.), *The Pygmy Chimpanzee—Evolutionary Biology and Behavior*. Plenum Press, New York, pp. 65–88.
- 國松豊 (2002) ヒト科の出現——中新世におけるヒト上科の展開——. *Journal of Geography*, 111: 798–815.
- Lee S.H. (2005) Patterns of size sexual dimorphism in *Australopithecus afarensis*: Another look. *HOMO—Journal of Comparative Human Biology*, 56: 219–232.
- Leutenegger W. (1982) Scaling of sexual dimorphism in body weight and canine size in primates. *Folia primatologica*, 37: 163–176.
- Lovejoy C.O. (1981) The Origin of Man. *Science*, 211: 341–350.
- Lucas P.W., Corlett R.T., and Luke D.A. (1986) Sexual dimorphism of tooth size in anthropoids. *Human Evolution*, 1: 23–39.
- Mahler P.E. (1973) Metric variation in the Pongid dentition. Ph.D. Dissertation, The University of Michigan, Ann Arbor.
- McBrearty S. and Jablonski N.C. (2005) First fossil chimpanzee. *Nature*, 437: 105–108.
- McHenry (1984) The Common Ancestor: A study of the Postcranium of *Pan paniscus*, *Australopithecus*, and Other Hominoids. In: Randall L.S. (ed.), *The Pygmy Chimpanzee*. Plenum Press, New York, pp. 201–230.
- Pickford B., Senut D., and Musiime E. (2009) Distinctiveness of *Ugandapithecus* from Proconsul. *Estudios geológicos*, 65(2): 183–241.
- Plavcan J.M. and van Schaik C.P. (1994) Canine Dimorphism. In: *Evolutionary Anthropology*, 208–214.
- Remane A. (1927) Studien über die Phylogenie des menschlichen Eckzahns. In: *Zeitschrift für die gesamte Anatomie I. Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, Berlin, 82: 391–481. (Butler and Mills, 1959 より引用).
- Remane A. (1960) Zähne und Gebiss. In: Hofer H., Schultz A.H., and Starck D. (eds.), *Primatologia*, Volume III. S. Karger, Basel, pp. 637–846.
- Robinson, J.T. (1956) The dentition of the *Australopithecinae*. Transvaal Museum, Pretoria, pp. 1–179.
- 酒井琢朗, 佐々木泉, 花村肇 (1967) 日本人歯牙のエナメル・ゾウゲ境についての形態学的研究 II. 上顎犬歯. *人類学雑誌*, 75: 155–172.
- 酒井琢朗, 高橋和人 (1984) 口腔解剖. 医歯薬出版, 東京, pp. 1–202.
- Suwa G., Kono R.T., Simpson S.W., Asfaw B., Lovejoy C.O., and White T.D. (2009a) Paleobiological implications of the *Ardipithecus ramidus* dentition. *Science*, 326: 94–99.
- Suwa G., Asfaw B., Kono R.T., Kubo D., Lovejoy C.O., and White T.D. (2009b) The *Ardipithecus ramidus* skull and its implications for hominid origins. *Science*, 326: 68e1–68e7.
- White T.D., Suwa G., and Simpson S. (2000) Jaws and teeth of *Australopithecus afarensis* from Maka, Middle Awash, Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology*, 111: 45–68.
- Wood B. (2002) Hominid revelations from Chad. *Nature*, 418: 133–135.
- 山極寿一 (2000) 動物世界遺産 レッド・データ・アニマルズ6 アフリカ, 小原秀雄・浦本昌紀・太田英利・松井正文編著, 講談社, 30 巻, pp. 1–148.
- 山田博之 (2011) 大型類人猿の上顎犬歯形態 (尖頭観と舌側面観). *霊長類研究 (Supplement)*, 27: 31.
- 山田博之 (2012) 大型類人猿の下顎犬歯形態 (尖頭観と舌側面観). *霊長類研究 (Supplement)*, 28: B-12.
- Zingesser M.R. (1969) Cercopithecoid canine tooth honing mechanisms. *American Journal of Physical Anthropology*, 31: 205–214.