哺乳動物の歯, とくに咬頭の形態発生について

酒 井 琢 朗

愛知学院大学歯学部 第1解剖学教室*

〔受付: 昭和49年2月23日〕

抄録: 食中目の歯の比較解剖学的研究と, ヒトの歯のエナメル・象牙境についての形態学的研究の成果に基づき, 哺乳動物の多くの咬頭の形態発生を次のように推測する。1) すでに形成されている歯冠歯頸部に cingulum が作られる。2) cingulum の一部が咬頭側に向かって突隆し棘状の突起が作られる。この突起はしだいに大きくなり, その頂点は歯面自体から離れて独立する。3) 独立した突起の頂点と歯面との間にはほぼ水平に走る幅の狭い鋭い隆線, すなわち “cingulum-cusp crest” が形成される。4) cingulum に続く棘状の突起はさらに大きさを増すと, 結節・咬頭状を呈するようになり, cingulum は本来の形態を失い結節・咬頭に転化する。この段階で, 結節・咬頭と cingulum との関係は不明となる。5) 以上のようにして cingulum が咬頭に転化した後, さらにこの咬頭の外側に第2の cingulum が作られ, この cingulum から前述した発達段階を経て新しい咬頭が形成される。

はじめに

歯の系統発生に関する問題は, 主として歯の形態, とくに哺乳動物の臼歯に見られる多咬頭歯の形態発生について論議されてきた。複雑な形をした多咬頭歯は, 単純なハプロドント haplodont の歯から進化したものであるということについては, 現在ほとんど異論はないが, その変化の過程については多くの意見がある。多咬頭歯の系統発生についての学説は, 融合説と分化説に2大別することができる。前者は数個のハプロドントまたは3錐歯 triconodont が癒合することにより複雑な多咬頭歯が形成されると説き, 後者はこれに反してハプロドントが基礎となり, 多数の副結節に分化していくと説くものである。そして最近では, 魚類, 両生類, 爬虫類等の下等脊椎動物の歯が必ずしも定型的なハプロドントではなく, しばしば2~3咬頭歯であるという事実から, 咬頭分化の可能性 potential は脊椎動物において非常に早くから存在していたと考えられている。分化説では, 系統発生ならびに個体発生において, 歯のどの部分に何という咬頭が, 何時頃どういう順序

で分化してきたか, したがってハプロドントの咬頭が哺乳動物の複雑な臼歯のどの咬頭に相当するか, また中生代哺乳動物の臼歯が新生代哺乳動物網各類にどのようにして受けつがれていったか等をめぐって論議されてきた。これらの点については, Vandebroek¹⁾ (1967), Hershkovitz²⁾ (1971) 等の研究がある。さらに最近は化石資料の充実と相まって, 歯の形態との関連においてその咀嚼機能を検討することにより, 咬頭分化の歴史的過程はかなり明らかにされてきた。この点については Crompton³⁾ (1971), Kermack et al.^{4,5)} (1965, '68) Mills^{6,7)} (1966, '67) 等の研究がある。

しかしながら, 咬頭の分化そのものの機構については不明の点が多い。Cope⁸⁾ (1874), Osborn⁹⁾ (1888) の3結節説では, 新しく生ずる咬頭は歯冠の一部が “budding or outgrowih” することによると説明しているにすぎない。Allen¹⁰⁾ (1874), Tims (1896), Hrdlička¹¹⁾ (1921) 等の歯帯説によると, 咬頭発生の母地は歯帯 cingulum であるという。また, 井尻¹²⁾ (1938) の Invaginations-hypothese は, 哺乳動物網各類の歯牙形態発生は1個の抽象的エナメル器の内・外エナメル上皮

Morphogenesis of the mammalian tooth, with special reference to the cusp.

Takuro SAKAI (Department of Anatomy, Aichi-Gakuin University, School of Dentistry, Nagoya)

* 名古屋市千種区末盛通り 2-11 (〒464)

Jap. J. oral Biol., 16: 245-251, 1974.

面の Invagination (面積の増加を伴った膨出・筋入・褶曲・翻転等) により規定されていると主張し、すべての歯の形を連続的、理論的かつ系統的に説明している。

われわれは歯の系統発生の問題を再検討する意図を持って、食虫目、霊長目等の歯の比較解剖学的研究(酒井、花村^{13,14}: 1967, 1969, 1973)と、日本人の歯のエナメル・ゾウゲ境についての形態学的研究(酒井・佐々木・花村¹⁵⁻¹⁷: 1965, '67, '69, '71, '73)を平行して行なってきた。それらの研究成果に基づき、哺乳動物の歯、とくに咬頭分化の機構について、筆者の意見を述べてみたい。

I. 具体的事実

哺乳動物多咬頭歯の形態発生に関する著者の見解の基礎となった具体的事実は次の4項目に要約できる。

1. 多くの結節・咬頭は歯帯 cingulum から作られる。

現生人類の大臼歯を脱灰すると、上顎において hypocone, Carabelli 結節、下顎において hypoconulid, protostylid 等は、その部に現われる明らかな歯帯 cingulum とそれに続く棘状の突起として出現し、咬頭ないし結節としての形態をほとんど失う。現生人類大臼歯のエナメル・象牙境に見られるこれらの形態は、化石霊長類大臼歯のエナメル質表面に観察される形態ときわめて良く類似している。例えば、Pliopithecus, Limnopithecus, Adapis 等の化石霊長類や Hylobates 等の現生霊長類の上顎大臼歯および第4小臼歯において、Hypocone は舌側 cingulum に連続し、その一部が膨隆することによって作られたものであることを示している(図1)。また、現生人類下顎大臼歯のエナメル・象牙境において、hypoconulid は頰側 cingulum の遠心上昇部と続き、その突隆部として示されている。下顎大臼歯における cingulum と hypoconulid との関係は、図2に示すように、上顎大臼歯における舌側 cingulum と hypocone との関係と本質的に同様である。なお Frisch¹⁸⁾ (1965) によると、Hylobates lar, Sivapithecus のカラベリー結節, Dryopithecus fontani の protostylid, Propliopithecus の hypoconulid 等は明らかに cingulum と続いており、その一部が膨隆

Fig. 1 Lingual cingulum and hypocone.

a : *Adapis magnus*. Enamel surface of upper premolar and molar [KORENHOF]
b : *Hylobates moloch leuciscus*. Enamel surface of upper molar [FRISCH]
c : Recent man: Enamel-dentin border of upper molar [SAKAI]

Fig. 2 Hypocone and hypoconulid on enamel-dentin border. Left: upper molar, lingual view. Right: lower molar, buccal view.

Fig. 3 Upper first molar of *Sorex shinto*, distal view. pr: protocone, hy: hypocone.

することによって作られたものであるということである。また食虫目トガリネズミ科の第4小臼歯と大臼歯においても、hypocone は明らかに舌側 cingulum と連続し、その一部が膨隆することにより作られた咬頭であることを示している(図3)。

多くの食虫目の第4小臼歯および第1大臼歯に

Fig. 4 Upper first molar of *Euroscaptor mizura*, mesial view. pr: protocone, ps: parastyle.

において, parastyle, metastyle, protocone, parastylid, distal cusp 等は cingulum に続いており, その一部が棘状に隆起することにより作られたものである。例えば, 図4はミズラモグラ上顎第1大白歯の近心面観を示したものであり, parastyle は paracone の近心基底部に付着した小さな結節状をなし, この歯の舌側を取り巻いている protocone を作った cingulum の近心頰側の末端部が隆起して作られたものであることを示している。

Patterson¹⁹⁾ (1956) によると, 古白亜紀の真獣類 (therian mammal of metatherian-eutherian grade) の上顎小白歯では, parastyle を作った cingulum は, paracone の近心舌側斜面の基底部のところで肥厚し, protocone を作っているというのである。

モグラ科の下顎第4小白歯においては, protoconid の頰側面基底部付近から弱い cingulum が生じ遠心に延びて遠心面に達する。この cingulum はここでかなり発達の良い結節 distal cusp を作った後, 舌側面基底部をかこみ近心面に達し parastylid を作る。これを要するに, 多くの結節・咬頭は cingulum の一部が棘状に隆起することによって作られたものであるということが出来る。

2. cingulum に続く棘状の突起の頂点から, すでに形成された歯面に向かって, ほぼ水平に経過する幅の狭い鋭い隆線がしばしば出現する。

現生人類の大白歯のエナメル・象牙境においてしばしば, hypocone, Carabelli 結節, hypoconulid あるいは protostylid に相当する棘状突起の頂点から, それぞれ trigonal hypocone crest, cingulum-protocone crest, cingulum-hypoconid crest, cingulum-protoconid crest と呼ばれる明ら

Fig. 5 Cingulum-cusp crest on enamel-dentin border of upper first molars [SAKAI]

Upper: trigonal hypocone crest,
Lower: cingulum-protocone crest.

Fig. 6 Trigonal hypocone crest (trhc) of upper molar of *Dryopithecus* [KORENHOF].

かな鋭い隆線が水平に走り, すでに形成された歯面に達する。例えば, 上顎大白歯のエナメル・象牙境において舌側 cingulum から棘状の小さな突起が3~4個咬合縁の方に突出していることがしばしばある。ある例で, 突起のうちの 하나가特によく発達して, その頂点が舌側面自体から独立するようになると, 棘状突起の頂点と protocone 舌側面とを結ぶ鋭い隆線が作られる。これが cingulum-protocone crest (Korenhof²⁰⁾ 1960) であり, カラベリー結節の形成と深い関係がある (図5)。

エナメル・象牙境に観察されるこれらの crest は猿類臼歯のエナメル質表面においてもしばしば観察される。例えば, *Necrolemur*, *Pliopithecus*, *Dryopithecus* においては trigonal hypocone crest が, *Pliopithecus*, *Dryopithecus*, *Hylobates* 等においては cingulum-protocone crest が観察される (図6)。

食虫目においては, モグラ科の上顎第4小白歯

と第1大臼歯の parastyle から鋭い隆線が paracone の近心斜面に向かって下降することがある。また下顎第4小臼歯では、舌側 cingulum が近心舌側隅角部において近心に張り出して parastylid と呼ぶ小結節を作るが、この結節の頂点から paraconid の近心面に向かい鋭い隆線が走っている。オオアシトガリネズミの第1大臼歯の metaconule, ヒメヒミズの第2大臼歯の protoconule と metaconule から、それぞれ metacone あるいは paracone の基底部に向かい鋭い隆線が走る。これらの細い鋭い隆線はいずれも cingulum に続く棘状の頂点から既に形成された咬頭斜面に向かって延びており、trigonal hypocone crest や cingulum-protocone crest と同じ性質のものであり、一般に“cingulum-cusp crest”と総称することができる。

3. cingulum に続く棘状の突起が、しだいに大きくなり、結節・咬頭状にまで発達すると、cingulum との関係は不明となる。

現生人類大臼歯のエナメル・象牙境に見られる cingulum は、エナメル質表面においてはほとんど完全に消失する。しかし cingulum からの棘状突起は逆にエナメル質表面において増大し明らかに結節・咬頭として観察される。したがって、エナメル質表面では結節・咬頭と cingulum との関係は全く不明となる。例えば、上顎大臼歯舌側面近心側に出現するカラベリー結節は多くの研究者により cingulum に由来した形質であると考えられている。現生人類大臼歯のエナメル質表面には良く発達した結節がしばしば出現するが、cingulum は観察されないの、cingulum と結節との関係は不明である。しかし、この結節を有する上顎第1大臼歯を脱灰すると、その99%において、その部に cingulum が出現する。その cingulum から結節の位置に一致して棘状突起と cingulum-protocone crest が生じている。すなわち、エナメル・象牙境では cingulum と結節との関係が明らかに確認される。図7はカラベリー結節を持つ上顎大臼歯のエナメル質表面とその歯のエナメル・象牙境とを比較したものである。

大多数の食虫目モグラ科の上顎第4小臼歯と第1大臼歯においては、前に述べたように、para-

Fig. 7 Carabelli's cusp on enamel surface (upper) and lingual cingulum with spine on enamel-dentin border (lower) [SAKAI].

Fig. 8 Parastyle of *Dymecodon pilirostris*, mesial view.

style は舌側 cingulum と連続しており、その一部が突隆することにより作られた咬頭であることは明らかである。しかし、アズマモグラの上顎第1大臼歯では parastyle が他のモグラよりもよく発達し、近心にかなり突隆し cingulum とは連続していない。また、第2大臼歯および第3大臼歯ではモグラ科4種を通じて parastyle は発達が顕著で高く隆起し、cingulum とは完全に分離しお互いの関係は不明である。図8はヒメヒミズの近心面観であり、第1大臼歯と第2大臼歯との比較を示した。

トガリネズミ科の上顎第4小臼歯において、ジネズミ亜科では parastyle は protocone を発達させた cingulum に続き両者の関係は明らかであるが、トガリネズミ亜科では parastyle の発達が顕著で cingulum との関係は不明となる(図9)。

4. 歯冠基底部には cingulum が2重に作られ

Fig. 9 Parastyle of upper fourth premolar, mesial view.

良好な protocone cingulum の舌側基底部を、それより発達の良くない hypocone cingulum が取り囲んでおり、両者は溝によって分離されている。なお、Pliopithecus, Epipliopithecus, Limnopithecus, Proconsul, Gorilla, Colobus 等では hypocone cingulum のさらに舌側に cingulum が作られることがある。Zapfe und Hürzeler²¹⁾ (1957) はそれを “Neocingulum” と呼んでいる。Remane²²⁾ (1960) によると、この Neocingulum は2つの種類が区別されるということである。すなわち、その1つは protocone cingulum,

Fig. 10 Structural stages in the morphogenesis of the tooth cusp (schematic).

- I : Well-formed original cingulum
- II : Cingulum with spines
- III : Incipient cusp with cingulum-cusp crest
- IV : Well-formed cusp
- V : Secondary cingulum

ていることがある。

トガリネズミ科の上顎第4小臼歯と大臼歯においては図3に示すように、protoconeを作った cingulum の舌側にもう1つの cingulum が作られる。すなわち、protocone cingulum は一般に parastyle の基底部付近から生じ、paracone および metacone の舌側を取り巻いて metacone の遠心側で自然に消失する。その経過中に cingulum の一部が隆起することによって protocone が作られる。この cingulum の舌側にあるもう1つの cingulum は metastyle の頂点から連続して歯冠遠心面を廻り、遠心舌側線角部付近で hypocone を作った後、protocone の近心面あるいは舌側面のところで自然に消失する。したがって、発達の

hypocone cingulum と同じ性質のもので第3の cingulum である。他の1つは hypocone の辺縁隆線が舌側に拡大し、後に hypocone から分離して作られたものであると説明している。第1の場合は上顎大臼歯の舌側に cingulum が3重に作られたことになる。

これを要するに、第1の cingulum が咬頭形成に使われ、その後また新しい cingulum がその咬頭の外側に新生される。

II. 咬頭の形態発生

I 項に述べた具体的事実から、哺乳動物歯牙の多くの咬頭の形態発生は次のような発達段階を経過するものと考えられる(図10)。

1. すでに形成されている歯冠歯頸部に、cin-

gulum が作られる。この cingulum の発達が良好な場合には、歯面から階段状あるいは棚状に張り出しており、その表面は平坦で凹凸は見られない。

2. cingulum の一部が咬頭側に向かって突隆し、小さな棘状の突起が1~数個作られる。次いでこれらの突起のうち通常1個、まれに2個が他の突起より大きくなり、その頂点が歯面自体から離れて独立するようになる。

3. 独立した棘状突起の頂点と歯面との間に、ほぼ水平に走る幅の狭い鋭い隆線が形成され、両者を橋渡しする。すなわち、trigonal hypocone crest, cingulum-protocone crest 等であり、これらを総称して“cingulum-cusp crest”と呼ぶことができる。

4. cingulum に続く棘状の突起はさらに大きさを増すにつれて、結節状または咬頭状を呈するようになり、cingulum は本来の形態を失い結節ないし咬頭に転化する。したがって、この段階においては、結節ないし咬頭と cingulum の関係は不明となる。

5. 以上のようにして、cingulum が咬頭に転化した後、さらにこの咬頭の外側に新しく第2の cingulum が新生される。次いで前述の1~4の発達段階を経て新しい咬頭が形成される。

おわりに

筆者は、食虫目、霊長目等の歯の比較解剖学的研究と、ヒトの歯のエナメル・象牙境についての形態学的研究の結果に基づき、哺乳動物の歯、とくに咬頭の形態発生の諸段階を推測した。

さらに、cingulum から咬頭が形成される要因、系統発生および個体発生における cingulum からの咬頭形成の時期、順序、法則等を具体的な対象について検討したいと考えている。

この研究の基礎となった食虫目の多くの資料は、信州大学医学部第2解剖学教室所蔵のものであり、貴重な資料観察の機会を与えていただいた同教室宮尾嶺雄先生に厚く御礼申し上げます。

この論文の要旨は成長談話会第5回大会(新潟, 1973)において発表した。

Summary: The author have reported on the crown characters of the Japanese dentition on the exterior surface of enamel and on the interior surface of dentinoenamel junction, and on the dentition of Insectivora. A tentative hypothesis of mammalian molar morphogenesis that took into account the results of these studies might be formulated as follows.

1. A basal extension (cingulum) develops from the cervical portion of the tooth crown.
2. Three or four spines start from the cingulum and rise in an occlusal direction, and then one of the spines increases in size. As the spine continues to expand, its tip is separated from the surface itself.
3. A small sharp crest starts from the independent tip of the spine, and connects the spine with the slope of the crown. This crest is called “cingulum-cusp crest”.
4. As the spine becomes more pronounced and assumes a cusp-like appearance, the anterior and posterior slopes of the cusp gradually confluent with cingulum, and thus the original cingulum is changed into the cusp.
5. The next change occurs a secondary basal extension on the outside of this cusp. The secondary extension (secondary cingulum) gives rise to a new cusp in the way described above.

文 献

- 1) VANDEBROEK, G.: Origin of the cusps and crests of the tribosphenic molar. *J. Dent. Res.*, 46(suppl.): 796-804, 1967.
- 2) HERSHKOVITZ, P.: Basic crown patterns

and cusp homologies of mammalian teeth. *Dental Morphology and Evolution* (edited by Dahlberg, A. A.), p. 95-150, Univ. Chicago Press, Chicago. 1971.

- 3) CROMPTON, A. W.: The origin of the tribosphenic molar. *Early Mammals* (edited by

- Kermack, D. M. and Kermack, K. A.), p. 65-87, Linn. Soc. London, Acad. Press, London. 1971.
- 4) KERMACK, K. A., LESS, P. M. and MUSSETT, F.: *Aegialodon dawsoni*, a new tuberculo-sectorial tooth from the lower Wealden. *Proc. R. Soc. (B)*, **162** : 535-554, 1965.
- 5) KERMACK, D. M., KERMACK, K. A. and MUSSETT, F.: The Welsh pantothere *Kuehneotherium praecursoris*. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, **47** : 407-423, 1968.
- 6) MILLS, J. R. E.: The functional occlusion of the teeth of Insectivora. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, **47** : 1-25, 1966.
- 7) MILLS, J. R. E.: A comparison of the lateral jaw movements in some mammals from wear facets on the teeth. *Archs Oral Biol.*, **12** : 645-661, 1967.
- 8) COPE, E. D.: On the homologies and origin of the types of molar teeth of Mammalia Educabilia. *J. Acad. Nat. Sci.*, Phila., 2nd ser., **8** : 71-89, 1874.
- 9) OSBORN, H. F.: The evolution of mammalian molars to and from the triangular type. *Amer. Naturalist*, **22** : 1067-1079, 1888.
- 10) ALLEN, H.: The facial region: the nomenclature of the teeth. *Dent. Cosmos*, **16** : 617-623, 1874.
- 11) HRDLIČKA, A.: Further studies of tooth morphology. *Amer. J. Phys. Anthropol.*, **4** : 141-176, 1921.
- 12) 井尻正二: Desmostylus japonicus を中心とせる哺乳動物歯牙形態発生理論に関する一考察 Invaginationshypothese. 地質誌, **45** : 566-572, 1938.
- 13) 酒井琢朗, 花村 肇: ツパいの歯の形態学的研究. 第22回日本人類学会, 日本民族学会連合大会, 名古屋, 1967.
- 14) 酒井琢朗, 花村 肇: 食虫目の歯の形態学的研究. I. トガリネズミ科. 愛学院大歯誌, **7** : 1-26, 1969.; II. モグラ科. 歯基礎誌, **15** : 333-346, 1973.
- 15) 酒井琢朗, 佐々木泉, 花村 肇: 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. 人類誌, **73** : 91-109, 1965; **75** : 155-172, 207-223, 1967; **77** : 71-98, 1969; **79** : 297-322, 1971; **81** : 25-45, 87-102, 1973.
- 16) SAKAI, T.: Morphologic study of the dentinoenamel junction of the mandibular first premolar. *J. Dent. Res.*, **46** (suppl.): 927-932, 1967.
- 17) 酒井琢朗: 人類永久歯冠における諸形質の系統発生の意義. 愛学院大歯誌, **8** : 133-149, 1971.
- 18) FRISCH, J. E.: Trends in the evolution of the hominoid dentition. *Bibl. Primatol.*, **3** : 1-130, S. Karger, Basel. 1965.
- 19) PATTERSON, B.: Early cretaceous mammals and the evolution of mammalian molar teeth. *Fieldiana, Geology*, **13** : 1-105, 1956.
- 20) KORENHOF, C. A. W.: Morphogenetical aspects of the human upper molar. A comparative study of its enamel and dentine surfaces and their relationship to the crown pattern of fossil and recent primates. *Uitgeversmaatschappij Neerlandia Utrecht*, 1-368, 1960.
- 21) ZAPFE, H. und HÜRZELER, J.: Die Fauna der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf a. d. March. *Primates Sitzungsber. Österr. Ak. Wissenschaft. Math. nat. Kl. Abt. I*, Bd. **166** : 113-123, 1957.
- 22) REMANE, A.: Zähne und Gebiss. *Primatologia* III, Teil 2, S. Karger, Basel, 637-835, 1960.