

哺乳類臼歯の咬頭の個体発生

近 藤 信太郎

岡山大学歯学部口腔解剖学第一講座

はじめに

歯の系統発生を考える上で主として用いられるのは化石資料から得られた古生物学的な情報である。歯は骨と同様、多くの無機質を含む（最も多いエナメル質では約97%）ことから、その形を化石として後世にとどめる機会が多く、古生物学の発展に大きく貢献してきた。しかし、化石の発見には多くの困難を伴うことや、長い地質年代にわたって多くの化石が発見されることはたいへん難しいことから、現生動物の歯を対象とした比較解剖学的研究や個体発生学的研究などの補助的な手段が併用されることが多い。

歯の系統発生の重要な問題は哺乳類にみられる複雑な形をした多数の咬頭*をもつ歯（多咬頭歯）が、魚類や爬虫類などにみられる円錐形をしたハプロドントからどのように進化したか、すなわち多咬頭歯の形態形成の歴史についてである。一方、歯の個体発生は組織学的な観点から論じられることが多く、これらは主に平面的な情報に依存している。そこで、著者は食虫目の実験動物として注目されているスキウスの臼歯咬頭の個体発生について組織学的観察と並行して、復構モデルによる三次元的観察を行った¹⁾。本稿では、その研究結果に基づき、多咬頭歯の系統発生について再検討し、咬頭の発生機構に関する問題点の整理を試みたい。

1. 臼歯咬頭の系統発生

哺乳類臼歯咬頭の個体発生について述べる前に、多咬頭歯の系統発生に関する学説についてまとめておきたい。これらは大きく癒合説と分化説に分

けることができる。前者は2本以上のパプロドントが癒合することによって多咬頭歯ができるとし、後者は1本のパプロドントが形を変えることによって多咬頭歯ができると主張している。このうち癒合説はいろいろな理由から現在ではほとんど否定されている。ここでは分化説のうち最も信頼されている新三結節説²⁾により咬頭の系統発生順序を考えてみたい。新三結節説はCope³⁾、Osborn⁴⁾によって提唱され、Gregory⁵⁾によって発展させられた“三結節説”をPatterson²⁾が咬頭の相同性について修正し、さらに発展させたもので、その基礎となったのは中生代哺乳類化石の研究である。なお歯科の方向用語では前方、後方をそれぞれ近心、遠心といい、外側、内側をそれぞれ頬側、舌側という。また歯の部分や咬頭に関する用語については「歯の比較解剖学」⁷⁾にしたがった。

最初に爬虫類のハプロドントの近心、遠心にそれぞれ1個ずつ咬頭が分化し、三錐歯類となる(図1)。次に主咬頭（ハプロドントに由来する咬頭）の両側に並んだ咬頭が上顎では頬側、下顎では舌側に転移し、主咬頭を頂点とした上下逆向きの三角形を形成し相称歯類となる。上顎ではハプロドントに由来する咬頭はパラコーンとよばれ、頬側の咬頭のうち遠心のはメタコーンとよばれる。近心のは、スタイロコーンとよばれる。このスタイロコーンは、中生代白亜期後期に出現する原始食虫類以後有胎盤哺乳類では退化消失するが、有袋類には受け継がれている咬頭である。下顎ではこの三角形のことをトリゴニッドとよび、これらの3つの咬頭のうちハプロドントに由来するものをプロトコニッドとよび、舌側の咬頭のうち遠心のをメタコニッド、近心のをパラコニ

* 一般にエナメル質におおわれ、顎の外に露出している部分を歯冠といい、それより下方の顎の中に埋まっている部分を歯根という。咬頭とは歯冠において突出している部分をいう。

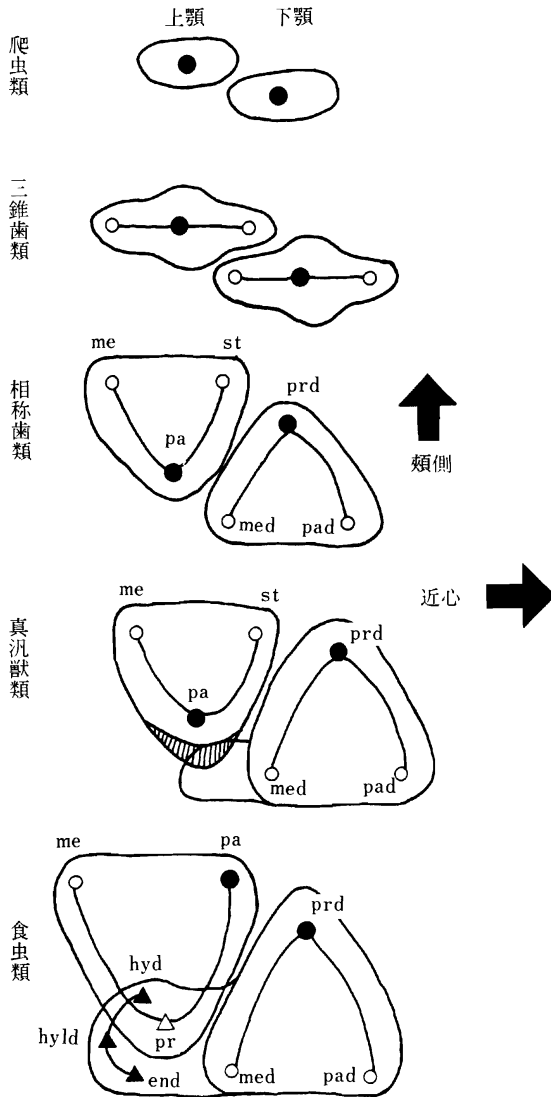


図1 新三結節説による多咬頭歯の形態分化

図は噛み合わせの面(咬合面)から見たもので、上顎は右側、下顎は左側の歯をそれぞれ示したので、咬合状態がわかるようになっている。●はハプロドントを受け継いだ咬頭を示し、○は次の段階、△はその次の段階で分化する咬頭をそれぞれ示している。▲はタロニッドの咬頭を示している。真汎獸類上顎の斜線部は次の段階でプロトコーンが分化する部位を示している。

pa: パラコーン, me: メタコーン, st: スタイロコーン, pr: プロトコーン
 prd: プロトコニッド, pad: パラコニッド, med: メタコニッド, hyd: ハイポコニッド, end: エントコニッド, hyld: ハイポコニュリッド

ッドとそれぞれよぶ。真汎獸類になると下顎白歯にタロニッドとよばれる遠心へ張り出した部分が形成される。この部分にハイポコニュリッドまたはエントコニッドとよばれる咬頭が分化する。しかしこの段階ではタロニッドのもうひとつの咬頭であるハイポコニッドは分化していない。その次の段階で上顎白歯にタロニッドに対応する構造が形成される。すなわち、相称歯類の上顎白歯の三角形の舌側に新しい咬頭を生み出す歯帯**が分化する。この歯帯から形成される咬頭はプロトコーンとよばれる。一方、原始食虫類ではタロニッドにもさらにハイポコニッドが分化し、タロニッドに凹み(タロニッドベイスン)が形成される。この段階の上顎白歯にパラコーン、メタコーン、プロトコーンによって形成される三角形の部分を取りゴンとよんでいる。また相称歯類の段階での三角形をプライマリートリゴンといい、この場合のトリゴン(セカンダリートリゴン)と区別している。原始食虫類段階における上・下顎白歯の咬合関係はタロニッドにプロトコーンが、セカンダリートリゴンの凹みにハイポコニッドがそれぞれ咬合して、二重の臼と杵の関係を示している。この段階の白歯をトリボスフェニック型白歯とよんでいる⁸⁾。トリボスフェニックはギリシャ語の tribos: 摩擦(プロトコーンとタロニッド; ハイポコニッドとトリゴンの凹みによる“すりつぶし”), sphen: クサビ(トリゴンの隆線とトリゴニッドの隆線による“たち切り”)を合わせたもので、この白歯の機能を表現している。多種多様な形態を呈する現生哺乳類の白歯は、このトリボスフェニック型白歯を基とし、食性の変化に応じた機能・形態を獲得し、適応放散した結果生まれたものである。

2. スンクス大白歯咬頭の個体発生

つぎに胎生期スンクス大白歯咬頭の発生の観察結果について簡単にまとめておきたい。なおスンクスの上・下顎第一大白歯を噛み合わせの面(咬合面)から見た時の模式図を図2に示した。

上顎第一大白歯においては、発生初期には咬合

** 歯帯とは歯冠歯頸部(歯冠と歯根の境界に近い部分)を取り巻く帯状の隆起をいう。原始的な要素をもつ歯ほど歯帯は発達している。歯帯は新しく咬頭が分化する場合の母地であるとされている。

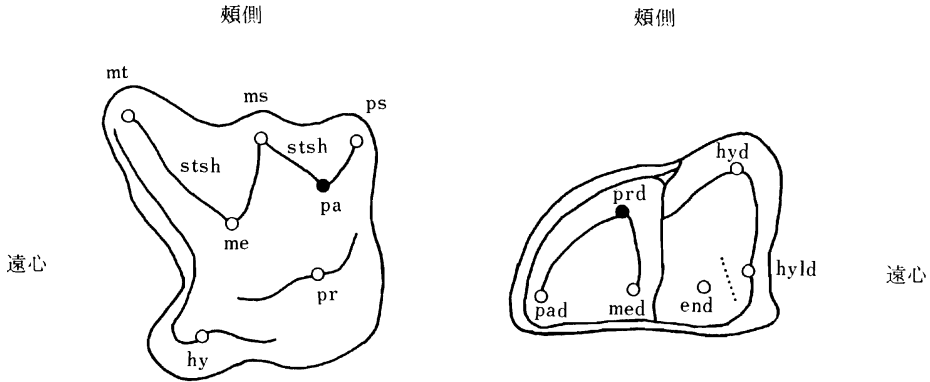


図2 スンクスの右側上・下顎第一大臼歯

pa : パラコーン
 me : メタコーン } トリゴン
 pr : プロトコーン }
 hy : ハイポコーン
 stsh : スタイラーシェルフ
 ps : パラスタイル } スタイラーカスプ
 ms : メズスタイル }
 mt : メタスタイル }

prd : プロトコニッド
 pad : パラコニッド } トリゴニッド
 med : メタコニッド }
 hyd : ハイポコニッド
 end : エントコニッド } タロニッド
 hyld : ハイポコニユリッド }

面からみた外形は近遠心的に長い楕円形である。時期が進むと最初に遠心部にメタコーンが分化を開始する。メタコーンは次第に鋭く尖ってきて咬頭頂が明瞭に認められるようになる。次いで近心方向に成長し、この部にパラコーンが分化を開始する。これに続く近心舌側方向への成長に伴い、ここにプロトコーンの分化が始まる。この段階で咬合面の外形は角のとれた頬舌方向に長い三角形を呈するようになる。次いで遠心舌側部の形成とハイポコーンの初期分化が認められるようになると、咬合面の外形はほぼ四角形となる。スタイラーシェルフはメタコーンの分化と相前後してかなり早く形成を開始するが、その後はあまり発育しない。

第二大臼歯においては、咬頭の発生順序、咬合面外形の成長の様相ともに、第一大臼歯とはかなり相違している。その主な相違点は第二大臼歯ではパラコーンが最初に発生し、メタコーンはわずかに遅れてその後に発生することである。そのため近心頬側部が始めに形成され、次いで遠心頬側部、近心舌側部の順に成長が進む。

下顎では第一・第二大臼歯ともに咬合面外形は発育の全ステージを通して近遠心的に長い角のとれた長方形を呈する。最初にプロトコニッドが分

化し、時期が進むと舌側方向に成長し、ここにメタコニッドが分化を開始する。これとほぼ同時に遠心方向にも成長し、ここにタロニッドが形成される。このときタロニッドは盛り上がっており、凸状を呈している。タロニッドの咬頭の分化は遅れ、ハイポコニッド、エントコニッドが分化を開始するのはメタコニッドが高く尖ってきてその咬頭頂が明瞭となった後である。タロニッドの咬頭の発達に伴い、最初盛り上がっていた部分は相対的に縮小し、タロニッドは陥凹し、タロニッドベイسنが形成される。最後に近心舌側部が形成され、ここにパラコニッドの初期分化が認められる。なお胎生期にはハイポコニユリッドの分化は観察されなかった。

以上から咬頭の発生順序は、上顎第一大臼歯ではメタコーン→パラコーン→プロトコーン→ハイポコーン、第二大臼歯ではパラコーン→メタコーン→プロトコーン→ハイポコーンの順である。下顎では第一・第二大臼歯ともにプロトコニッド→メタコニッド→ハイポコニッド→エントコニッド→パラコニッド→ハイポコニユリッドとなる。

3. 臼歯咬頭の個体発生順序

哺乳類臼歯咬頭の個体発生順序については有袋

表1 各種哺乳類臼歯で最初に石灰化・発生する咬頭

目	属・種	上顎	下顎	著者
有袋目	オポッサム <i>Didelphis</i>	me(dP ⁴)		Röse(1892) ⁹⁾ ***
	キタオポッサム <i>Didelphis virginiana</i>	me(dP ⁴)		Berkovitz(1967) ¹⁰⁾ **
	フクロアライグマ <i>Myrmecobius fasciatus</i>	pa	prd	Woodward(1896) ¹¹⁾ ***
	ハナナガバンディークート <i>Peragale</i>	pa	prd	Woodward(1896) ¹¹⁾ ***
	アンテキヌス <i>Phascogale(Antechinus)</i>	pa	prd	Woodward(1896) ¹¹⁾ ***
	キアシアンテキヌス <i>Antechinus flavipes</i>	me(M ¹ ,M ²)	prd(M ₁ ,M ₂)	Archer(1974) ¹²⁾ **
	フクロギツネ <i>Trichosurus vulpecula</i>	pa(M ¹)	prd(M ₁)	Berkovitz(1968) ¹³⁾ *
クアッカワラビー <i>Setonix brachyurus</i>	pa(dP ⁴ ,M ¹)	med(dP ₄) prd(M ₁)	Berkovitz(1967) ¹⁴⁾ **	
齧歯目	マウス <i>Mus musculus</i>	pa(M ₁ ,M ₂ ,M ₃)	prd(M ₁ ,M ₂ ,M ₃)	Gaunt(1955) ¹⁵⁾ *
	ラット <i>Rattus norvegicus</i>		prd	Glasstone(1967) ¹⁶⁾ *
翼手目	コカグラコウモリ <i>Hipposideros beatus</i>	pa(M ¹ ,M ² ,M ³)	prd(M ₁ ,M ₂ ,M ₃)	Marshall & Butler(1956) ¹⁷⁾ **
食虫目	テンレック属 <i>Centetes</i>	pa(M ¹)	prd(M ₁ ,M ₂)	Woodward(1896) ¹⁸⁾ ***
	ハリテンレック <i>Ericulus setosus</i>	pa(M ¹ ,M ²)	prd	Woodward(1896) ¹⁸⁾ ***
	ジムスラ属 <i>Gymnura</i>	pa		Woodward(1896) ¹⁸⁾ ***
	ナミハリネズミ <i>Erinaceus europaeus</i>	pa(M ¹ ,M ²)	prd(M ₂)	Woodward(1896) ¹⁸⁾ ***
	トガリネズミ属 <i>Sorex</i>	pa	prd	Woodward(1896) ¹⁸⁾ ***
	ヨーロッパモグラ <i>Talpa europaea</i>	pa	prd	Woodward(1896) ¹⁸⁾ *** Sicher(1916) ¹⁹⁾ **
	コウベモグラ <i>Mogera kobae</i>	pa(M ³)		花村・植松(1981) ²⁰⁾ ****
スunks <i>Suncus murinus</i>	me(M ¹ ,M ²) pa(M ³) me(M ¹) pa(M ²)	prd(M ₁ ,M ₂ ,M ₃) prd(M ₁ ,M ₂ ,M ₃)	花村他(1983) ²¹⁾ **** 近藤(1985) ¹⁾ *	
霊長目	クロホエザル <i>Alouatta caraya</i>	pa(m ³)	prd(m ₃)	Tarrant & Swindler(1973) ²²⁾ ****
	アカゲザル <i>Macaca mulatta</i>	pa(m ¹ ,m ²)	prd(m ₁ ,m ₂)	Swindler & McCoy(1964) ²³⁾ ****
	ブタオザル <i>Macaca nemestrina</i>	pa(M ¹)	prd(M ₁)	Tarrant(1971) ²⁴⁾ ****
	アヌビスヒヒ <i>Papio anubis</i>	pa(m ¹ ,m ²)	prd(m ₁ ,m ₂)	Swindler et al.(1968) ²⁵⁾ ****
	チンパンジー <i>Pan troglodytes</i>	pa(m ²)	prd(m ₂)	Tarrant & Swindler(1972) ²⁶⁾ ****
	ヒト <i>Homo sapiens sapiens</i>	pa(m ¹ ,m ²)	prd(m ₁ ,m ₂)	Röse(1892) ²⁷⁾ *, Turner(1963) ²⁸⁾ * Nomata(1964) ²⁹⁾ *** Kraus & Jordan(1965) ³⁰⁾ ****
食肉目	ミンク <i>Mustela vison</i>	pa(p ² ,p ³ ,p ⁴ ,M ¹)	prd(P ₃ ,P ₄ ,M ₁)	Aulerich & Swindler(1968) ³¹⁾ ****
	ネコ <i>Felis</i>	pa(dP ³ ,dP ⁴)	prd(dP ₃ ,dP ₄)	Gaunt(1959) ³²⁾ *
	イヌ <i>Canis</i>	pa	prd	Tims(1896) ³³⁾ **

* : 復構模型の観察による最初に発生する咬頭

** : 組織切片の観察による最初に発生する咬頭

*** : 組織切片の観察による最初に石灰化する咬頭

**** : アリザリンレッドS染色標本の観察による最初に石灰化する咬頭

pa : パラコーン, me : メタコーン, prd : プロトコニッド, med : メタコニッド

歯の記号は, Pは小臼歯, Mは大臼歯, dP(またはm)は乳臼歯をそれぞれ表している。例えば M¹は上顎第一大臼歯を, P₃は下顎第三小臼歯を意味している。

Woodward(1896)はテンレック属,ハリテンレックの上顎大臼歯について,プロトコーンが最初に発生すると述べているが,このタイプの大臼歯(単波歯型)では彼がプロトコーンと考えた位置にある咬頭は現在ではパラコーンと考える方が正しいとされているので,ここではパラコーンとして記載した。

目, 齧歯目, 翼手目, 食虫目, 霊長目, 食肉目にわたって広く調査されている。これらの多くのものはアリザリンレッドS染色により石灰化領域を観察したものであるが,咬頭の石灰化順序と発生順序はほぼ一致するものと考えられるため,こ

ではあえて一括して検討した。

表1に各種哺乳動物における上・下顎臼歯の最初に発生する咬頭を示した。上顎臼歯では有袋目の一部とスunksを除く多くの哺乳類でパラコーンが最初に発生するとされている。また下顎では

有袋目のクアッカワラビーを除く他の動物でプロトコニッドが最初に発生する咬頭であるとされており、一部の例外を除けばこの結果は先に述べた新三結節説による系統発生の考え方と一致している。例外となった動物の歯について考えてみると、これらの歯で最初に発生する咬頭は完成した歯において相対的に大きい咬頭となっている。しかし、逆に完成した歯において最も大きな咬頭が最初に発生するとは言えない。例えばコカグラコウモリの上顎大白歯では、完成した歯においてはメタコーンはパラコーンより高く発達の良い咬頭であるが、この歯ではパラコーンが最初に発生する咬頭である。この点について、Marshall & Butler¹⁷⁾は、咬頭はそれ自身が上に伸びて高くなるのではなく咬頭間の窩が深くなることによって相対的に高くなるので、必ずしも完成した歯で最も高い咬頭が最初に発生するとは言えない、と説明している。完成した歯における咬頭の大きさはその発生順位を支配する大きな因子ではあるが、そのみでは充分説明できるものではないことも明らかである。

最初に発生する咬頭についてももう1つ注目したことは、クアッカワラビー、スルクスでは歯種によって咬頭の発生順序が異なっていることである。同じ動物でも歯種によって顎骨に植立している位置が異なり、それぞれ発生時期も異なるため、完成した歯の大きさや形態、例えば咬頭の大きさの比率などが異なってくる。そのため同じ動物だからといってどの歯でも同じ発生様式とはならないと言えよう。

2番目以後に発生する咬頭についても各種の動物について報告されているが、その詳細については省略する。ここでは系統発生との関連で特に重要と思われる2点について述べたい。その1つは系統発生的には比較的早期に現れる咬頭であるハイポコニユリッド、パラコニッドがスルクスではかなり遅れて発生することである。また数種の霊長目ではハイポコニユリッドは最後に発生する咬頭であり、完成した歯においても縮小退化し、変異の大きい咬頭である。一方、パラコニッドは霊長目になると退化していく咬頭であり、ヒトや類人猿などでは消失している。したがって、これらの咬頭の発生が遅れるのは、これらの咬頭が進化

の過程で大きさを縮小し、退化する傾向にあることが個体発生に反映されたものと解釈できる。

もう1つは咬頭の発生順序が、下顎大白歯では哺乳類全体を通じて比較的一定しているのに対し、上顎では種によって歯種によって異なっていることである。このような上・下顎のちがいは、完成した歯における下顎歯より上顎歯に変異が多いことと密接に関係しているものと考えられるが、詳細については今後検討を要する問題である。

以上述べたように現生哺乳類臼歯咬頭の個体発生順序は巨視的にみれば系統発生と一致する。ただし、現生哺乳類の臼歯はトリボスフェニック型臼歯が食性の変化などの環境的な因子によって形を変えたものと考えられているが、この特殊化の過程において大きく変化した部分の個体発生は、例えば短縮化、省略化、あるいはその部分の発生が強調された形で行われるので系統発生とは一致しないことがある。

4. 咬頭の発生機構

歯の発生は組織学的には口腔上皮の一部が肥厚し(創始; initiation)、間葉の側へ陥入することによって始まる(蕾状期)、次に上皮の周囲に神経堤に由来する細胞と間葉の細胞が集まってきて、上皮の一部に凹みができ、浅い皿状から杯をふせたような形に見える段階(帽状期)となる。発生がもう少し進むと上皮、間葉はそれぞれエナメル芽細胞(ameloblast)、象牙芽細胞(odontoblast)に分化し、エナメル質、象牙質を形成するようになる。これらの硬組織が形成される少し前から歯胚は釣鐘に似た形態となるので鐘状期とよばれる(図3)。これ以後、硬組織の形成が進み歯の外形ができてくる。この発生時期の中で、帽状期の頃にはその歯が切歯であるのか、臼歯であるのかといった歯群の区別さえつかないことが多く、大まかな歯の形態が確立されるのは鐘状期である。また種あるいは個体に特有の小さな結節や溝といった形質はその表面にエナメル質が沈着することによってはじめて表れるものであると理解されている。

Turner²⁸⁾はヒトの歯の発生の観察から咬頭の形成過程を次の5段階に分けて説明している。①初期の外形：鐘状期初期に将来咬頭となる部分の内

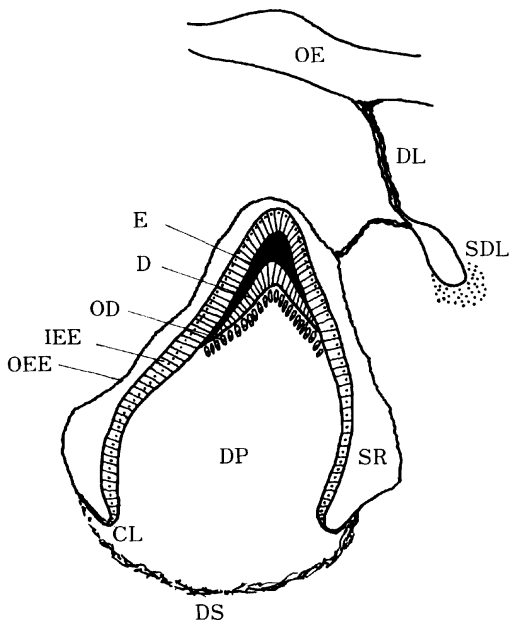


図3 鐘状期歯胚の模式図

OE：口腔上皮，DL：歯堤，SDL：代生歯堤
 OEE：外エナメル上皮
 IEE：内エナメル上皮 } エナメル器
 SR：エナメル髄
 CL：頸係蹄
 DP：歯乳頭，OD：象牙芽細胞，DS：歯小囊
 D：象牙質，E：エナメル質

エナメル上皮がドーム状になり，隣接する歯乳頭の細胞数，血管の増加がみられる。②前エナメル芽細胞 (pre-ameloblast)，象牙芽細胞の分化：側面からみた咬頭の形が明瞭となる。象牙芽細胞は咬頭頂部でみられ，前エナメル芽細胞はそれより広い領域でみられる。この時期には大きさの増加により咬頭の形態が形成される。③最初の石灰化した象牙質の形成：咬頭頂に象牙質が形成され，前エナメル芽細胞が分泌型エナメル芽細胞 (active ameloblast) に分化する。咬頭の基底方向への発育がみられる。④幼若エナメル質 (enamel matrix) の形成：咬頭頂部に幼若エナメル質が形成される。象牙質の形成は常に幼若エナメル質の形成に先行する。象牙質が形成されると咬頭の形態は安定してくる。⑤咬頭基底部の融合：咬頭の基底部に象牙質が形成され，咬頭同士が融合する。

また咬頭が鋭くなる過程について Turner²⁸⁾は象牙芽細胞層の分化に伴うもので，おそらく象牙芽細胞層とこれに接するエナメル芽細胞の間の調節の結果によるものであろうと述べている。Paynter & Hunt³⁴⁾はラットではエナメル芽細胞における細胞分裂は象牙前質形成時まで続くので，咬頭が鋭くなるのはこの2つの層の間の成長率が違うことの結果であろうと述べている。

咬頭はこのような複雑な過程を経て発生するの

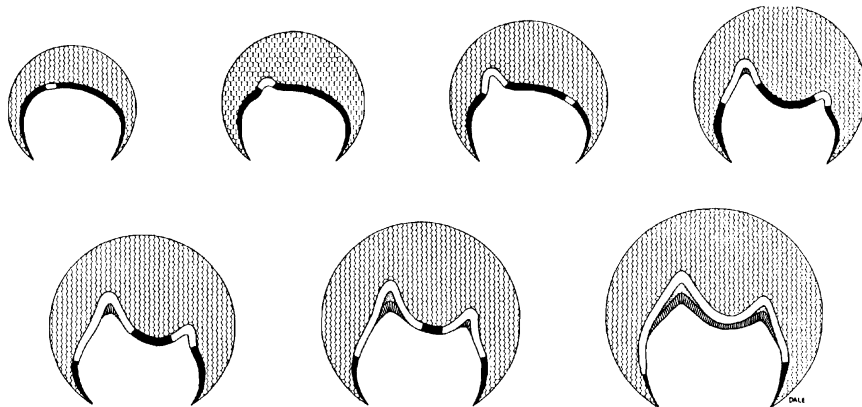


図4 Butler (1956) による咬頭の発生過程のモデル

細胞分裂の活発な内エナメル上皮を黒色部，エナメル芽細胞に分化して細胞分裂の停止した内エナメル上皮を白色部として示している。

(Ten Cate, A. R.: Oral histology; development, structure, and function. 2nd ed. Mosby, St. Louis, 1985. より引用)

で、咬頭の発生順序を考える場合には何を基準にして判断するかによってその結果には大きな違いが生じる可能性がある。例えば、咬頭の発生をエナメル芽細胞の分化開始時期とするのか、あるいは象牙前質、象牙質または幼若エナメル質などの硬組織形成期とするのかによって発生順序は違ってくる。また分化開始後の発育の速度は咬頭によって違ってくることが著者はスunks臼歯で観察している。したがって、咬頭の分化は創始、発育、石灰化という3つのカテゴリーで考えなければならぬことになる。

Butler³⁵⁾は次のようなモデルによって咬頭の発生機構を説明している(図4)。鐘状期の歯胚は液体の満ちた球に例えられる。このとき内エナメル上皮は歯胚を2つの部分に分ける隔壁となっており、頸係蹄(cervical loop)はその締め金となっている。内エナメル上皮はエナメル髓と歯乳頭という互いに拮抗する2つの圧力の間にあり、平衡状態にあると考えられる。歯の形を決定する内エナメル上皮の湾曲は、歯乳頭の成長ではなく、細胞分裂の速度の差による内エナメル上皮自身の成長によって起こる。すなわち、帽状期では内エナメル上皮の細胞は全体にわたって分裂を続けており細胞の増殖が活発である。鐘状期になると、内エナメル上皮の将来の咬頭頂に相当する部分では細胞の背が高くなり、エナメル芽細胞(または前エナメル芽細胞)に分化し、細胞分裂は停止する。そのため、この部分の内エナメル上皮は頸係蹄に向かって押しつけられるが、頸係蹄に近い部分では内エナメル上皮の細胞分裂が続いているので、内エナメル上皮は湾曲し、咬頭の外形が形成される。エナメル芽細胞への分化と細胞分裂の停止は頸係蹄に向かって広がる。この細胞の分化は歯乳頭細胞へ誘導的な役割をはたし、歯乳頭表面の細胞を象牙芽細胞に分化させる。この2つの細胞の分化・成熟は相互に誘導的に働き、象牙前質、幼若エナメル質の形成が始まる。その後、同様にして2番目の咬頭が分化を開始する。このときも咬頭間の領域では内エナメル上皮の細胞分裂は続いているので、咬頭間の窩は深くなり、結果として咬頭は高くなる。このモデルでは歯の形は内エナメル上皮の細胞分裂のパターンのみで決定されると考え

ている。

しかし、一般には歯の形の決定因子は歯乳頭にあると考えられている。このことは次のような実験によって確認されている。発生初期の歯胚のエナメル器と歯乳頭を分離し、いったん分離した上皮と間葉をいろいろな組合せで再結合し、器官培養する実験である。①初期歯胚の歯乳頭と未分化の皮膚上皮を組み合わせると、皮膚の上皮はエナメル器へと分化する。逆にエナメル器と皮膚間葉組織を組み合わせると、歯胚の特徴を失い、エナメル器は表皮へと転換する³⁶⁾。この結果から、歯の発生の決定権は上皮ではなく間葉組織に存在すると考えられる。②歯乳頭の神経堤由来の組織と分化した歯胚のエナメル器を再結合する。切歯歯胚の歯乳頭と臼歯歯胚のエナメル器を組み合わせると、歯胚は切歯の形態となる。逆に臼歯歯胚の歯乳頭は切歯歯胚のエナメル器を臼歯歯胚の形態に変える³⁷⁾。これらの事実から歯乳頭の神経堤由来の組織は歯の発生を誘導し、歯の形態の決定に関与していることが示唆される。

Butlerのモデルとこれらの実験結果は一見矛盾するように思われるが、エナメル器と歯乳頭の分化は相互に誘導的に働くことがよく知られており、歯の形態は歯乳頭の神経堤由来の組織とエナメル器の内エナメル上皮の間の相互作用によって形成されることは明らかである。この相互作用によって上皮の成長・分化のパターンが影響を受け、歯の形態を決定する内エナメル上皮の湾曲が形成されるのである。

Woodward¹⁸⁾はジムヌラ属のプロトコーンについてその形成過程をshelf(棚状の隆起)とcusp(咬頭)の2段階にわけ、shelfとして形成されるのはハイポコーン、メタコニユール(プロトコーンから遠心傾側へ向かって走る隆線上に位置する小咬頭)より早く、それがcuspの段階に達するのはこれらより遅れるとしている。著者はスunksのプロトコーンでは、舌側基底部の水平的な発育とその部分の垂直的な発育の2段階が観察され、その形成初期から垂直的な発育が観察されたパラコーンやメタコーンとは明らかに異なることを確認している。Sakai³⁸⁾は原始霊長目の化石の観察を基に2つのタイプの咬頭の分化様式があると述べてい

る。その第1は歯帯からの分化であり、第2はすでに形成されている咬頭の斜面上にある隆線が限局的に膨隆することによって分化する様式である。第1の様式で分化する咬頭は例えば上顎ではプロトコーン、ハイボコーンなどであり、第2の様式のものメタコーンなどである。この様に系統発生的にも咬頭の分化様式は1つではなく、プロトコーンとメタコーンは別の分化様式をとるとされており、個体発生を観察した Woodward や著者の結果と一致している。

以上述べたように咬頭の個体発生に関してはほんの一部が明らかにされたに過ぎない。しかし、咬頭の発生機構は様々な因子によって複雑にコントロールされており、それぞれの咬頭によって発生過程が異なっていることは明らかである。今後は組織学的なデータを集積し、咀嚼機能と咬頭の発生の関係について検討し、総合的に咬頭の発生機構を解明していきたい。

稿を終るに臨み、御指導・御校閲を賜った愛知学院大学歯学部酒井琢朗教授ならびに花村肇助教授、岡山大学歯学部永井廣教授に深謝いたします。スunks胎仔の資料を提供いただきました名古屋大学環境医学研究所織田銃一先生に厚く御礼申し上げます。

文 献

- 1) 近藤信太郎：胎生期スunks臼歯歯胚发育の形態学的研究。愛院大歯誌, 23 : 697-730, 1985.
- 2) Patterson, B. : Early cretaceous mammals and the evolution of mammalian molar teeth. *Fieldiana Geol.*, 13 : 1-105, 1956.
- 3) Cope, E. D. : Note on the trituberculate type of superior molar and the origin of the quadrituberculate. *Am. Nat.*, 17 : 407-408, 1883.
- 4) Osborn, H. F. : The evolution of mammalian molars to and from the tritubercular type. *Am. Nat.*, 22 : 1067-1079, 1888.
- 5) Osborn, H. F. : Evolution of mammalian molar teeth, to and from triangular type. (ed. Gregory, W. K.). Macmillan, (New York), 1907.
- 6) Gregory, W. K. : A half century of trituberculy the Cope-Osborn theory of dental evolution with a revised summary of molar evolution from fish to man. *Proc. Am. Phyl. Soc.*, 73 : 169-317, 1934.
- 7) 後藤仁敏・大泰司紀之編：歯の比較解剖学。医歯薬出版（東京），1986.
- 8) Simpson, G. G. : Studies of the earliest mammalian dentitions. *Dent. Cosmos*, 78 : 791-800, 1936.
- 9) Röse, C. : Über die Zahnetwicklung der Beuteltiere. *Anat. Anz.*, 7 : 639-650, 693-707, 1892.
- 10) Berkovitz, B. K. B. : The dentition of a 25-day pouch-young specimen of *Didelphis virginiana* (Didelphidae : Marsupialia). *Archs oral Biol.*, 12 : 1211-1212, 1967.
- 11) Woodward, M. F. : On the teeth of the marsupialia, with especial reference to the premilk dentition. *Anat. Anz.*, 12 : 281-291, 1896.
- 12) Archer, M. : The development of premolar and molar crowns of *Antechinus flavipes* (Marsupialia, Dasyuridae) and the significance of cusp ontogeny in mammalian teeth. *J. Roy. Soc. West. Aust.*, 57 : 118-125, 1974.
- 13) Berkovitz, B. K. B. : Some stages in the early development of the post- incisor dentition of *Trichosurus vulpecula* (Phalangerioidea : Marsupialia). *J. Zool. Lond.*, 154 : 403-414, 1968.
- 14) Berkovitz, B. K. B. : The order of cusp development on the molar teeth of *Setonix brachyurus* (Macropodidae : Marsupialia). *J. Roy. Soc. West. Aust.*, 50 : 41-48, 1967.
- 15) Gaunt, W. A. : The development of the molar pattern of the mouse (*Mus musculus*). *Acta. anat.*, 24 : 249-268, 1955.
- 16) Glasstone, S. : Development of teeth in tissue culture. *J. Dent. Res.*, 46 : 858-861, 1967.
- 17) Marshall, P. M. and Butler, P. M. : Molar cusp development in the bat, *Hipposideros beatus*, with reference to the ontogenetic basis of occlusion. *Archs oral Biol.*, 11: 949-965, 1966.
- 18) Woodward, M. F. : Contributions to the study of mammalian dentition. Part II. On the teeth of certain insectivora. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 557-594, 1896.

- 19) Sicher, H. : Die Entwicklung des Gebisses von *Talpa europaea*. Arb. Anat. Inst., 54 : 31-112, 1916.
- 20) 花村 肇・植松 康 : 食虫類 2 種の幼若令個体の歯, 成長, 20 : 15-29, 1981.
- 21) 花村 肇・茂原信生・織田統一 : ジャコウネズミ (食虫類) の白歯の石灰化について, 成長, 22 : 28-43, 1983.
- 22) Tarrant, L. H. and Swindler, D. R. : Prenatal dental development in the black howler monkey (*Alouatta caraya*). Am. J. Phys. Anthrop., 38 : 255-259, 1973.
- 23) Swindler, D. R. and McCoy, H. A. : Calcification of deciduous teeth in Rhesus monkeys. Science, 144 : 1243-1244, 1964.
- 24) Tarrant, L. H. : Calcification sequence of the permanent first molars in the pig-tail monkey (*Macaca nemestrina*). Am. J. Phys. Anthrop., 35 : 297, 1971.
- 25) Swindler, D. R., Orlosky, F. J. and Hendrickx, A. G. : Calcification of the deciduous molars in Baboons (*Papio anubis*) and other primates. J. Dent. Res., 47 : 167-170, 1968.
- 26) Tarrant, L. H. and Swindler, D. R. : The state of the deciduous dentition of a Chimpanzee fetus (*Pan troglodytes*). J. Dent. Res., 51 : 677, 1972.
- 27) Röse, C. : Über die Entstehung und Formabänderungen der menschlichen Molaren. Anat. Anz., 7 : 392-421, 1892.
- 28) Turner, E. P. : Crown development in human deciduous molar teeth. Archs oral Biol., 8 : 523-540, 1963.
- 29) Nomata, N. : A chronological study on the crown formation of the human deciduous dentition. Bull. Tokyo Med. Dent. Univ., 11 : 55-76, 1964.
- 30) Kraus, B. S. and Jordan, R. E. : The human dentition before birth. Lea and Febiger (Philadelphia), 1965.
- 31) Aulerich, R. J. and Swindler, D. R. : The dentition of the mink (*Mustela vison*). J. Mamm. 49 : 488-494, 1968.
- 32) Gaunt, W. A. : The development of the deciduous cheek teeth of the cat. Acta anat., 38 : 187-212, 1959.
- 33) Tims, H. W. M. : On the tooth-genesis in the *Canidae*. J. Linn. Soc. (Zool.), 25 : 445-480, 1896.
- 34) Paynter, K. J. and Hunt, A. M. : Morphogenesis of the rat first molar. Archs oral Biol., 9 : 611-626, 1964.
- 35) Butler, P. M. : The ontogeny of molar pattern. Biol. Rev., 31 : 30-70, 1956.
- 36) Kollar, E. J. and Baird, G. R. : Tissue interactions in embryonic mouse tooth germs. J. Embryol. exp. Morph., 24 : 173-186, 1970.
- 37) Kollar, E. J. and Baird, G. R. : The influence of the dental papilla on the development of tooth shape in embryonic mouse tooth germs. J. Embryol. exp. Morph., 21 : 131-148, 1969.
- 38) Sakai, T. : Morphogenesis of molar cusps and tubercles in certain primates. Teeth : Form, Function and Evolution. (ed. Kurtén, B.) Columbia University Press (New York), 307-322, 1982.