

歯の組織に関する系統発生と個体発生

小 沢 幸 重*

1. まえがき

このところ細胞の進化に関する論文が相次いで発表されている(中村, 1987; 佐藤, 1988)。一方従来より、尿の排泄、腎臓の発生、精神の発達にも系統発生が反映すると主張されてきているのは、周知の事実である。しかし、先カンブリア紀の細胞の化石が発見されつつある今日とはいえ、これらの発生学的現象が化石によって立証されるまでにはいたっていない。

今回紹介するのは、歯の構造、組織発生において歴史的な反映を捜した概略である。歯の歴史は生命のそれに比べて非常に短い、それでも生物学の定理のひとつとしての系統発生と個体発生の関連はなりたつとの観点にたつて組織発生に系統発生をあてはめることを試みてみたものである。それが従来のものと若干異なるのは、歯が化石として豊富に残存し、とくに哺乳類のエナメル質では個々の細胞の発生過程における変化まで確認できることが挙げられる。即ち、組織発生の一時期とはいえ、過去の生物の組織発生を観察し、直接的に現生物のそれと対応させられる長所が、歯には存在し、化石と現生物との個体発生の関連性を立証しうる可能性があると考えられる(小沢, 1988)。

他方において歯の組織は、咀嚼機能・食性と密に関連し機能的な面から変異が多いと考えられるが、今回はこの点を考慮していない。

2. 哺乳類のエナメル質の構造における系統発生の反映

哺乳類のエナメル質において、系統発生的な検索がなされているのは、霊長類(Lavelle, 1977)、ウマ類と長鼻類(井尻, 1948; 小沢, 1988)のみであり、とくに後二者についてはエナメル質の発生過程の検索(エナメル質の層的な組織の対比)もなされている。他方、哺乳類の大まかな系統に沿ったエナメル質の組織が図1である。両者の対比を中心にまとめたものが以下の点である。図1には示していないが、両生類は無小柱エナメル質、爬虫類になると一部小柱エナメル質の種類も出現する。

・ウマのエナメル質は深層から表層にむかって(発生の順を追って)①無小柱→②大型円形、または弧門形の小柱→③小型の小柱が小柱間エナメル質に挟まれて平行配列→④弧門形→⑤無小柱、と変化する(図2)。

⇒図1との対比から①は両生類型、①および②は爬虫類からウマの祖先型、③がウマ特有、④と⑤は退化型。①②は先祖型のウマにも存在する。ウマのエナメル芽細胞の幅は進化に従って小型化した。初期の大型のものの反映が、深層の大型エナメル小柱。

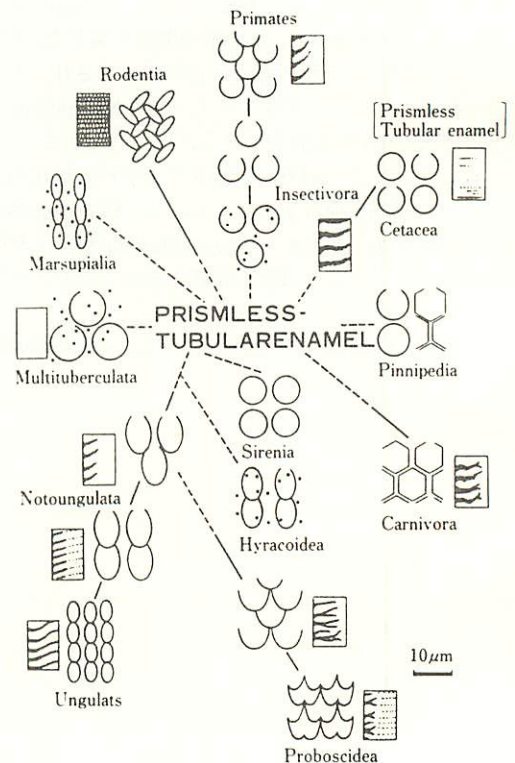


図1 エナメル小柱とシュレーゲル条紋の系統図。

Yukishige, Kozawa: On the Phylogenic and Ontogenic relationship in dental structure.

* 日本大学松戸歯学部解剖学教室 Department of Oral Anatomy, Nihon University School of Dentistry at Matsudo, Matsudo, 271, Chiba, Japan

・ウマのシュレーゲル条は、①深層半側（発生前期）は不規則→②表層半側（発生後期）は規則的である（この規則性とは縦断標本で観察し、横断帯、縦断帯が明瞭に区別されていること、各帯の幅が一定であることなど）。

⇒ヒラコテリウムからメソヒップスにかけて、規則的なシュレーゲル条の発達が認められるのは②に

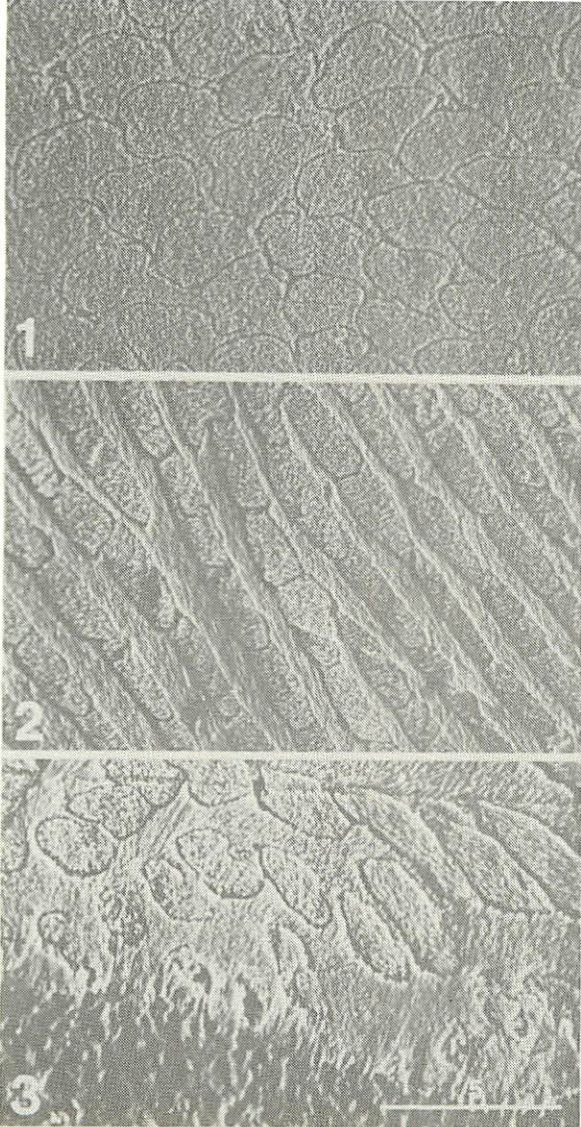


図2. 現生のウマのエナメル小柱。

最初に形成される深層(3)は無小柱層や大型や弧門形のエナメル小柱が形成され、最後に形成される表層(1)では不規則な形態となる。この動物の特徴を最も良く示すのが中層(2)のエナメル質の構造である。(いずれも臼歯を横断した場合に得られる)。単位は μm 。

相当。①は新形質が発生初期に出現した例（次のゾウも同様）。

・アジアゾウのエナメル質は深層から表層（発生の順序）にかけて①無小柱→②小型の弧門形、円形の小柱→③イチョウの葉形の小柱→④弧門形の規則的小柱→⑤小型円形の不規則な小柱→⑥無小柱⇒①は両生類型、②と④はパレオマストドン、②、③はステゴドン、③はエレファス特有、⑤、⑥は退化型。①、②、⑤、⑥は長鼻類各種にも認められる。

・アジアゾウのシュレーゲル条は①深層側 $\frac{2}{3}$ は不規則②表層側 $\frac{1}{3}$ は存在しない。

⇒パレオマストドンでは縦断標本で、縦断帯、横断帯が明瞭。古いステゴドンでは2帯が不規則であり、①に対応（ウマと同様新形質と考えてはどうか）。

・ヒトのエナメル質は深層から表層（発生の順序）にかけて①無小柱→②円形、弧門形、やや平行配列の小柱→③弧門形（鍵穴型）→④円形又は弧門形→⑤一部で無小柱。

⇒①は両性類型、②は下等霊長類、④、⑤が退化型。この場合、小柱の変化が少なく、シュレーゲル条も同様。

・初期の霊長類や下等な霊長類では細管エナメル質、進化とともに退化する(Carter, 1922)。→ヒトのエナメル紡錘（3で記述）。

・すべての哺乳類のエナメル質深層（発生初期）に無小柱エナメル質がある→両生類爬虫類の反映。

・すべての哺乳類のエナメル質深層（発生初期）に、円形、半円形のエナメル小柱の不規則配列がある→爬虫類や初期哺乳類の反映。

3. エナメル器、エナメル芽細胞の発生と系統発生

・哺乳類と魚を除く他の脊椎動物のエナメル質を比較すると、質（組織）、量（厚さ）の点で決定的に異なる。これは図3に示したごとく、魚類の歯は、上皮性器官のエナメル器が歯の外形を決定した後に歯質が形成されるのに対し、哺乳類ではエナメル器が移動、変化しつつ歯質を形成してゆく点、とくにエナメル芽細胞の移動によって形成されるエナメル質に決定的な違いが存在する。→内エナメル上皮の形は（エナメル象牙境の形でなく）歯冠の外形に類似する（大江, 1968）のは、初期脊椎動物の歯胚の反映。

・哺乳類の細胞は、機能が分化して特殊化すると、構造が偏り、単純化する傾向がある。その分化過程を検討してみる。細胞の形態は機能と深く関与しているが、この点はとりあえず論議しない。

①内エナメル上皮と歯髓細胞が基底膜を介在して、分泌・吸収→魚類でも似た現象が存在。

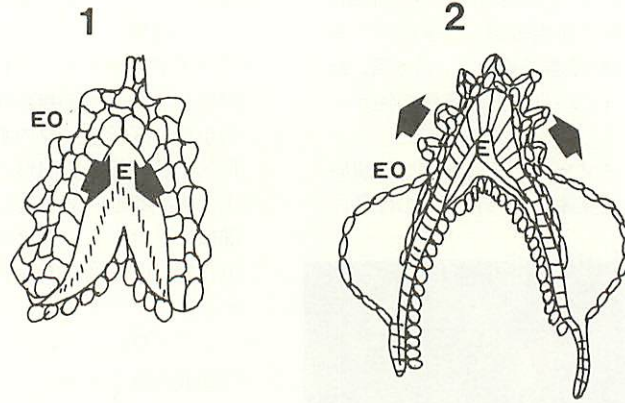


図3. 魚類(1)などでは、上皮性のエナメル器(EO)が歯の外形を形作り、その内側(矢印方向)にエナメロイド(E)が形成される。エナメロイド(E)と象牙質の境界は不明瞭である。哺乳類(2)は、エナメル器(EO)が矢印方向に後退しつつエナメル質(E)は矢印の方向に形成される。

- ②エナメル芽細胞, 象牙芽細胞の single cilia, terminal web など→上皮性の構造 single cilia は単細胞の鞭毛のレリック。
- ③ラット, ウシ, ブタなどエナメル芽細胞の rER は規則的配列。しかし, ネコやイヌでは比較的配列が乱れる。初期のエナメル芽細胞の rER は不規則配列→爬虫類以下の脊椎動物の rER は不規則(山下, 1976)の反映。
- ④ミトコンドリアの分布, 配列, ゴルジ装置の極性移動と発達にも③と同様のことが認められる。
- ・哺乳類のエナメル質の形成に先立ち, 内エナメル上皮と象牙芽細胞の間の相互関与で, 基底膜の消失→内エナメル上皮の歯乳頭への侵入→象牙芽細胞の突起のエナメル芽細胞層への侵入→エナメル細管形成→エナメル紡錘の形成がある。⇒エナメル細管(原始の哺乳類)の反映。このように考えると, 藤田(1969)の教科書の如くエナメル紡錘(エナメル細管のレリック)と単純突起(象牙線維の侵入のみ)起源の違いから当然区分すべきである。しかしながら Ten Cate (1988) にしろ, Scott et al (1982) にしろ, 両者を明確に区分記載した教科書は少ない。エナメル紡錘が咬頭直下のエナメル象牙境(初めに形成される)に多く出現するのも, 系統発生の反映と考えられないか。
4. まとめ
- エナメル質に限定しても組織構造は, 哺乳類の各種では著しい多様性を示している(図1)。しかし, 数多くの教科書ではエナメル質を形成するエナメル芽細胞については, ラット切歯の特殊な例を挙げて事足りりとしている。しかし, 哺乳類のエナメル芽細胞を細胞学のレベルで比較した論文は, Skobe et al (1981)

ぐらいであろうと思われる。他方比較解剖的観点を含めて書かれた教科書も藤田(1969)以来ほとんどないと言えるのは, 残念であり, 他方でこの教科書の価値を高めているといえよう。欧米では, Boyde(1961)一派が盛んに比較解剖的研究を行なっているが, 系統発生的観点から反省すると, いかにも物足りない感じがある。その意味で Fearnhead (1979) の指摘は新鮮に感ぜられると共に, 多くの反省点を指摘していると考える。

振り返って本論は, 数多い哺乳類のエナメル質の構造と組織発生の現象の中から, あえて系統発生にあてはめてみたもので, 細胞の分化など機能を抜いた議論であるので, 適切でないものも含まれ, 今後再び洗い直す所存である。

しかし, 2と3を通して系統発生の過程で反映するのは, ほとんどが初期に集中する事実が, 化石でも確認され, 一部で時期の合致しないもの(エレファスの表層側の弧門形のエナメル小柱, ウマのシュレーゲル条)もある。個体発生においても幼形成熟が言われるほど発生時期が系統発生と一致しない例もあるため, 組織, 細胞ではより変異の幅が広く, 系統発生の反映は分化時期との厳密な対応ができにくい面を示すものと考えられ, より柔軟に考える必要があろう。哺乳類のエナメル質をより進化したもの, 原始的なもの, 退化的なものとは区分して顧みれば, 進化(特殊化)した例がデスマスチルスとエレファスであり, 原始的なものは食虫類, 退格的なものは現生の歯鯨類で代表させることができよう。しかし, デスマスチルスやエレファスのエナメル質においても原始性が立派に残存している(小沢, 1974)。デスマスチルスのエナメル質の美しいまでに特殊化した組織は, 反面, 骨格に原始的な

面を保持することとのギャップで、減びゆく寸前の姿を示しているのであろうかと想像することも可能であろう。

文 献

- Boyde, A. (1964) The structure and development of mammalian enamel. ph. d.
- Carter, J.T. (1922) On the structure of the enamel in the primates and some other mammals. Proc. Zool. Soc. London., 599-608, pl. I-VII.
- Fearnhead, R.W. (1979) Matrix-mineral relationships in enamel tissues. J. Dent. Res., Special Issue B, 909-921.
- 藤田恒太郎 (1971) 歯の組織学. 医歯薬出版, 東京.
- 井尻正二, 川井尚文 (1948) 長鼻類の歯の組織について. 東京科学博物館研究報告, 23, 1-6, 図 1-15.
- 井尻正二 (1972) 古生物学 汎論 (下). 築地書館, 東京.
- 井尻正二 (1978) ヘーゲル「精神現象学」に学ぶ. 築地書館, 東京.
- 小沢幸重 (1974) 北海道上徳志別産 *Desmostylus* の臼歯の組織学的研究. 地質誌, 80, 179-185.
- 小沢幸重 (1988) 哺乳類のエナメル質組織の進化, 海洋生物の石灰化と系統進化. 大森・須賀・後藤編, 東海大学出版, 東京, 247-260.
- Lavelle, C.L.B., Schellis, R.P., Poole, D.F.G. (1977) Evolutionary changes to the primate skull and dentition. Charles, C. Thomas pub., New York.
- 中村 運 (1987) 細胞進化. 培風館, 東京.
- 大江規玄 (1968) 歯の発生学 一形態編一. 医歯薬出版, 東京.
- Scott, J.H., Symons, N.B.B. (1982) Introduction to dental anatomy. 9th ed., Churchill Livingstone, New York.
- Skobe, Z., Prostack, K., Stern, D. (1981) Ultrastructure of secretory ameloblasts in a *Macaca mulatta*. Archs. Oral Biol., 26, 1075-1090.
- Ten Cate, A.R. (1985) Oral histology: Development, structure, and function. 2nd ed., The C.V. Mosby Company, St. Louis.
- 山下靖雄 (1976) ワニのエナメル質形成時におけるエナメル芽細胞の微細構造に関する電子顕微鏡的観察. 歯基礎誌, 18, 188-238.

(1989年1月30日受理)