

被子植物の森とサル類の歯の進化

名 取 真 人*

はじめに

森林の哺乳類といえば、やはり、サルが頭の中にかぶ。たしかに、森林のつくりだした“場”に適応していった哺乳類が、サルに進化したことはまちがいない。ただ、この森林は、サルに生活の場を提供したばかりでなく、哺乳類全体の進化にも大きな影響をあたえた。ここでは、森林と、初期の哺乳類の大臼歯の進化のかかわりについて、かんがえてみたい。

さて、このような森林の構成が、白亜紀前期から白亜紀後期にうつるあたりで大きくかわった。それは、裸子植物から被子植物への変化である。裸子植物は、スギ花粉でお馴染みのように、莫大な花粉をまきちらし、基本的に“花”をつけない。被子植物はその花をつける。花には昆虫をよぶさまざまな工夫がなされ、昆虫たちは、花にあつまり、花粉をはこぶ。裸子植物は、あたるも八卦、あたらぬも八卦的な受粉の仕方をするが、被子植物では、昆虫をつかって、確実に花粉がメシベにはこばれるので、受粉の確率がきわめてたかい。裸子植物は、成長がゆっくりで、ひとつの個体の寿命もながい。日光のスギではないが、樹齢何百年などは、あたりまえであろう。被子植物は、一年草なども存在するように、成長もはやい。裸子植物のしめていた生態的位置に、被子植物がはいりこんだならば、生殖的もすぐれ、成長的もはやい被子植物は、裸子植物を駆逐してしまうだろう。おそらく、このようなかたちで、被子植物は裸子植物の“場”を占領し、大きな変化を白亜紀前期から後期にうつるあたりでもたらしたにちがいない。

花をつける被子植物の森、その拡大は、昆虫と被子植物のふかいかわりからすれば、昆虫の爆発的な発展をうながしたにちがいないし、昆虫類は、実際、巨大な生物群に進化していった。哺乳類は出現から昆虫を常食としていたとかんがえられるので、昆虫の発展は、哺乳類を発展させたことは想像にかたくない。そして、当の哺乳類は、昆虫を効果的にたべることができるように、みずからのからだも、かえていった。そのひとつがトリボスフェニック型大臼歯の獲得である。

トリボスフェニック型大臼歯の出現

トリボスフェニック (tribosphenic) は、Simpson (1936) によって、ギリシャ語のtribos (摩擦) と sphen (くさび) とを組み合わせたつくられた合成語である。このトリボスフェニック型大臼歯 (図1) は、爬虫類のような単咬頭から出現したことになるが、その進化の仮説としては、コープ・オズボーンの三結節説が有名である (Osborn, 1907)。しかし、かれらの説は上顎ではただしく、下顎ではあやまっていると考えられている。現在、古脊椎動物学者のあいだでは、バターソンの仮説がもっとも支持をうけている (Patterson, 1956)。これは、瀬戸口 (1981) がくわしく紹介しているので、こまかなところははぶくが、まとめると、つぎのようなことになる。

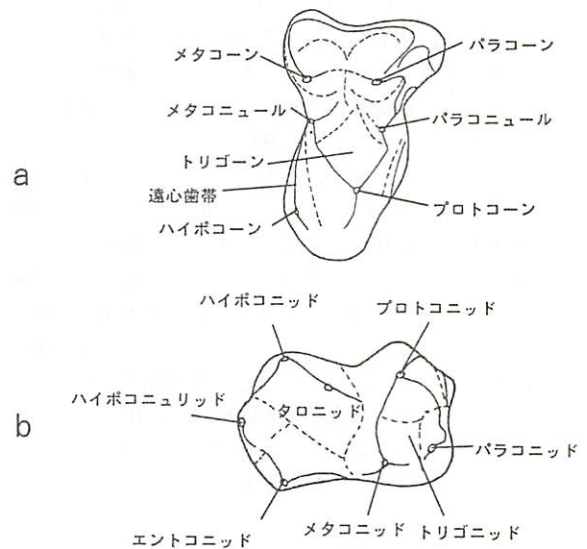


図1 トリボスフェニック型大臼歯歯冠面の構造の名称。aが右の上顎大臼歯、bが左の下顎大臼歯。

上顎大臼歯のもっとも原始的な咬頭はプロトコーン(protocone)ではなく、パラコーン(paracone)である。下顎では、プロトコニッド(protoconid)がそれにあたる。原始咬頭の近心と遠心に咬頭が出現する。上顎では、スタイロコーン(stylocone)とメタコーン(metacone)であり、下顎では、パラコニッド(paraconid)とメタコニッド(metaconid)である。新しい咬頭の出現で、V字状のエッジをもつ歯になる(図2)。これが、三錐歯類的なタイプの大臼歯である。このタイプの歯では、上顎と下顎のエッジがすりあい(図3)、“きりさき”がおこる(図3)。ここに、食物を捕獲する歯から、切断する歯へ進化したことになる。ついで、上顎では、パラコーンを軸に、スタイロコーンとメタコーンが頰側に、下顎では、プロトコニッドを軸に、パラコニッドとメタコニッドが舌側に移動する(図4)。大臼歯自体は近遠心方向にみじかくはなる。しかし、機能的には“きりさき”だけしかもっていない。このタイプは対錐歯類とよばれる。キューネオテリウム(*Kueneotherium*)などの原始的な対錐歯類では、近心・遠心の咬頭の移動が中途半端であるが、進化した種類では、曲がりがつよくなる。つぎの段階では、下顎のプロトコニッド、パラコニッド、メタコニッドでできた三角形の構造(トリゴニッド, trigonid)の遠心に出っ張りができる(図4)。この出っ張りは、上顎の三角の舌側に出現するプロトコーンとかみあうようになる。これで、いままでの“きりさき”という機能に、“かみつぶし”という機能がつけかわったことになる(図5)。そして、この2つの機能をもつ大臼歯が、トリボスフェニック型大臼歯である(Simpson, 1936)。トリボスフェニック型大臼歯をもつ哺乳類は、昆虫をこまかく切断し、その肉片をつぶすことができるのだから、この時点で、切断するだけの歯をもつものよりも、昆虫を効果的に消化できるようになった。トリボスフェニック型大臼歯を獲得したあと、しばらくたつと、真獣類のなかで、この大臼歯にあらたな進化の方向があらわれた。それは、“かみつぶし”を強調する方向である(図6)。ちなみに、かつては、この特徴をもつグループをまとめて、有爪類(Unguiculata)としたが(e.g., Simpson, 1945)、現在では、それぞれが単系統群ではないとかがえられている(e.g., McKenna, 1975, Szalay, 1977, Novacek *et. al.*, 1988, Rowe, 1993)。

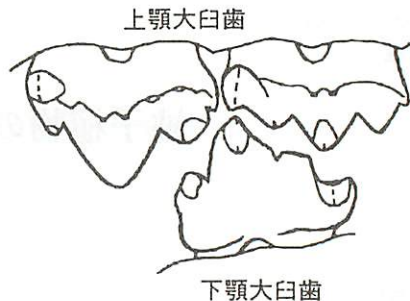


図2 三錐歯タイプのMegazostrodonの大臼歯の形態 (Jenkins & Crompton, 1979より)

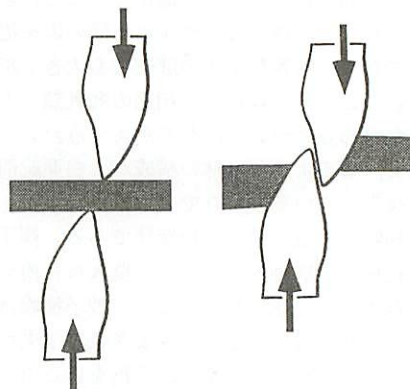


図3 三錐歯タイプの大臼歯の機能 (Kermack & Kermack, 1984より)

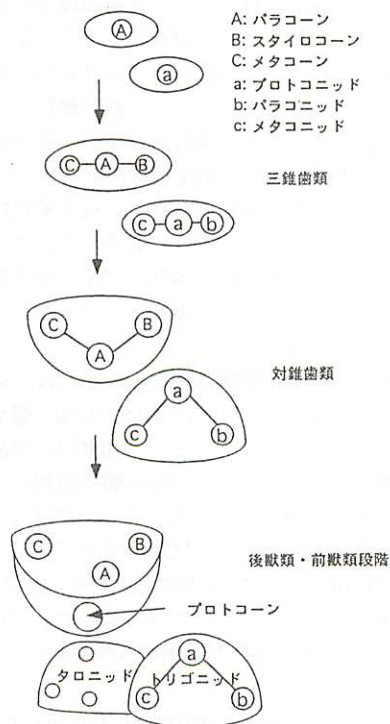


図4 哺乳類の大臼歯の進化パターン

森林への適応

被子植物の森林は、昆虫だけではなく、被子植物自身がつくる果実・種・葉などを、また、木の幹や枝でかまされた生活空間を提供した。サル類も、このような環境にはいりこんでいった哺乳類のひとつである。したがって、サルは樹上で過ごし、木が生産する食べ物を食すようになる。樹上で過ごすためには、にぎることができる手足、自由にうごく上肢や下肢、立体的にみえる目などが必要になる。そして、食物としては、果実・種・昆虫が対象になったにちがいない。葉は量的にはおおいが、あまり栄養という意味では、効率的な食べ物ではない。というのは、果実や種にくらべると、ジュシーで栄養豊かな部分がすくなく、しかも、細菌類でなければ分解できないセルロースで、がちりとかこまれているからである。初期のサルのはちはちさかった。ちいさな哺乳類はおおきなものよりも、単位あたりの代謝率がたかい。したがって、おおきな哺乳類よりも、ちいさな哺乳類はエネルギーの消費がはやく、消化効率のわるい葉は、初期のサル類にとって、適当な食物ではなかったはずである。いっぽう、果実はどうかといえば、ジュシーな果実を想像するとわかるが、歯で“ぐしゃ”とつぶせば、栄養豊富で、消化もしやすそうなものが口の中に充滿しうである。また、種は、堅い殻さえ、なんらかの方法でとりのぞければ、これも“ぐしゃ”とつぶせば、十分に消化できる。やはり、栄養ゆたかで、消化しやすい果実や種を主食として、昆虫などをつけたしに、食べていたとかんがえるべきである。このように、“ぐしゃ”とつぶす“かみつぶし”の機能が、小型の樹上性の哺乳類では、重要となっていたのである。

サル類以前に、サル類とおなじような適応戦略をもって、被子植物の森にはいりこんだ哺乳類がいた。多丘歯類がそれである(図7)。多丘歯類は木をにぎることができ、肩甲骨は、進化した哺乳類では、肩甲棘があるが、多丘歯類では、この肩甲棘がない。しかし、上腕骨が関節する関節窩がひろく、ひらいていて、うごきやすい(Kraus & Jenkins, 1988)。このような形質は、かれらが樹上を移動できたことをよくあらわしている(図7)。歯では、げっ歯類のように、おおい、かたむいた切歯をもっていった。大口歯は2つか3つの咬頭の列があり(図8)、“すりつぶし”ないしは“かみくだき”につかわれていたらしい(Clemens & Kielan-Jaworowska, 1979)。

頭蓋骨などを見つると、げっ歯類・初期のサル類ににている(図11)。ただ、2つのグループのあいだで、ことなることは、サル類・げっ歯類はトリポスフェニック型大口歯をもつグループから出現し、多丘歯類はそれとはまったくことなるグループから進化したこ

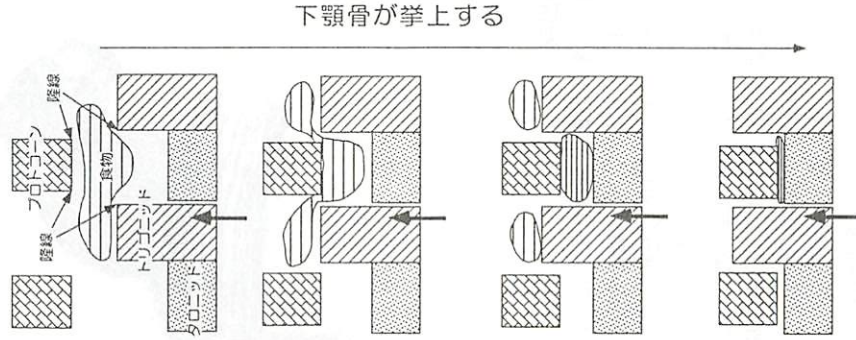


図5 トリポスフェニック型大口歯の機能

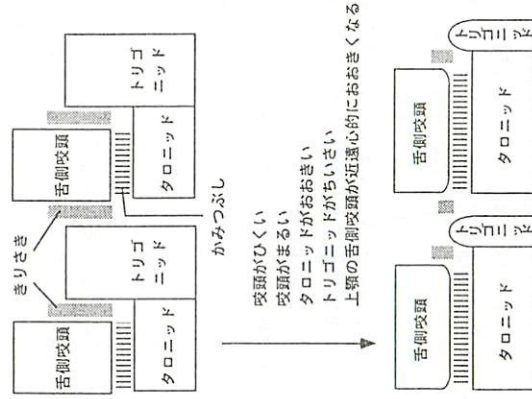


図6 典型的なトリポスフェニック型大口歯からサルの大臼歯への進化。“きりさき”の機能を減少させ、“かみつぶし”の機能を増大させるための形態の変化がおこった。

とである。つまり、多丘歯類は、サル類・げっ歯類のような進化した体制をもっていなかったのである。たとえば、多丘歯類は骨盤の間がせまく、有袋類とおなじように、ちいさい子供しかうむことができなかった (Kiela-Jaworawska, 1969)。有胎盤類であるサル類・げっ歯類と、もし、樹上という生活の場をあらそったとしたならば、子供をのこすという意味でも、多丘歯類は不利であり、おそらく、サル類・げっ歯類に“場”をあげわたしてしまわざるをえなかっただろう。多丘歯類は白亜紀・暁新世にかなり分化をとげるが、初期のサル類の発展とともに、数を減少させ、げっ歯類の放散とともに、絶滅していった (Hopson, 1967; Van Valen & Sloan, 1966)。



図9 プレジアダピス。プレジアダピスが木のみを食している絵 (Fleagle, 1988の図をかえた)。

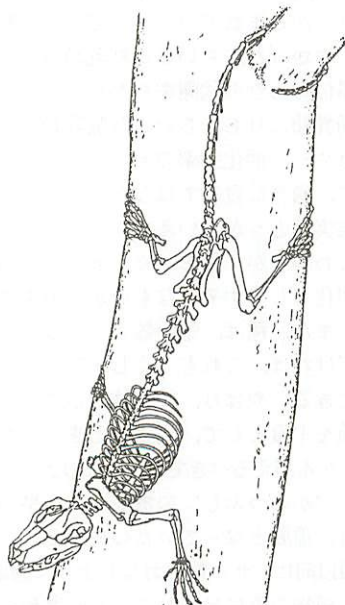


図7 多丘歯類 (Kraus & Jenkins, 1983より)

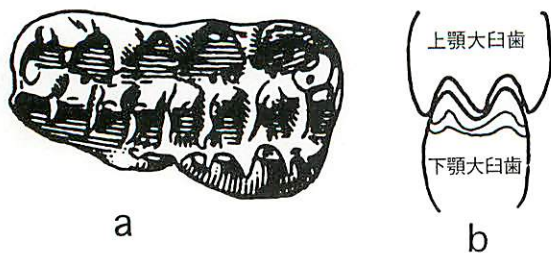


図8 多丘歯類の大臼歯
a) Cimolodonの上顎第1大臼歯 (Clemens & Kielan-Jaworawska, 1979より)
b) 上顎大臼歯と下顎大臼歯のかみあい方

サル類の出現

サル類は、多丘歯類とおなじように、森林に適応した哺乳類である。しかし、サル類の大臼歯はトリボスフェニック型大臼歯から由来したが、多丘歯類はそれをへていない。サル類はトリボスフェニック型大臼歯を變形させることで、森林の食べ物に適応していった。まえにのべたように、サル類の大臼歯の基本的な進化傾向は、“かみつぶし”の強調にある。したがって、それに適応すべく、大臼歯にも変化がおこった (図6)。具体的には、“かみつぶし”の重要な場となるタロニッドや上顎の舌側部がおおきくなる。また、咬頭はひくく、まるくなる。“きりさき”の隆線をささえてはいるが、あまり“かみつぶし”とかかわっていないトリゴニッドはひくく、ちいさくなる。上顎では近遠心方向にながくなり、とくに舌側の部分がひろがるのである。

サル類のなかで、もっともふるい化石はブルガトリウス (*Purgatorius*) とされている。これは白亜紀の末期から発見されたものである (Van Valen & Sloan, 1965)。歯式は3 1 4 3で、原始的な真獣類の特徴をもっている。大臼歯の形態では、トリゴニッドが比較的ひくく、タロニッドが比較的ひろい。すこしではあるが、“きりさき”から“かみつぶし”のほうに移行している。この意味からすると、“サル類”に一歩、ふみだした感がある。

暁新世、とくに、暁新世中期以後になると、プレジアダピス類という“サル類”が、ヨーロッパや北アメリカで大発展をとげる (図9)。プレジアダピス類はかなり成功したサル類であるが、始新世中期になると、ほとんど絶滅してしまう。

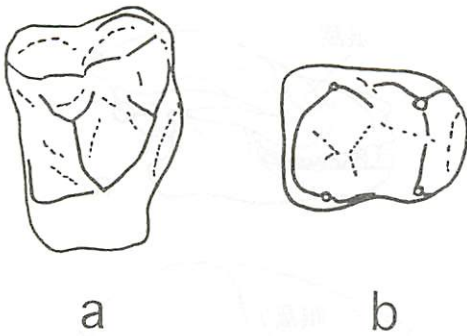


図10 パロモミスの大臼歯
aが右上顎大臼歯、bが左下顎大臼歯

原始的なプレジアダピス類は、歯式が2 1 3 3である。咬頭は比較的ひくく、まるい。トリゴニッドはひくい。タロニッドがひろい下顎第3大臼歯をもつ。これらはサル的な特徴である。また、上顎大臼歯ではコニュールが発達している。さらに、上顎大臼歯では、プロトコーンから遠心にはしる隆線が2つある。ひとつはポストプロトクリスタ (postprotocrista) であり、もうひとつはナンノピテクス襞 (nannopitex-fold あるいは postprotocingulum) である (図10)。このナンノピテクス襞がプレジアダピス類ではよく発達している。ある種のプレジアダピス類では、ナンノピテクス襞が、初期のものよりもかなり発達している。上顎大臼歯では、“かみくだき”をつよくするため、舌側咬頭のエリアをおおきくする必要があるので、ナンノピテクス襞の発達も“かみつぶし”の機能の増大と関係しているかもしれない。

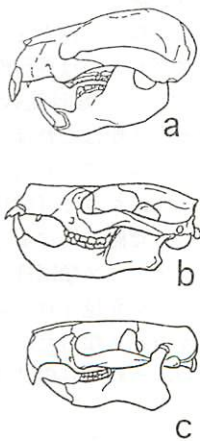


図11 多丘歯類、プレジアダピス類、げっ歯類の頭蓋骨の側面図 (Colbert & Morales, 1990を變形)。
a) 多丘歯類のひとつ *Taeniolabis*
b) プレジアダピス
c) 原始的なげっ歯類の *Paramys*

大臼歯の形態ばかりではなく、プレジアダピス類の重要な特徴のひとつは、何といたっても、おおきな、下にたおれた下顎切歯をもつことである (図11)。これは、多丘歯類にもみとめられる特徴である。巨大な切歯で、食物をプレパレイトして、うしろの歯でかみつぶしたのではないかとかんがえられる。初期のプレジアダピス類では、巨大な切歯のうしろには歯がうまわっていて、おおきな歯隙はない。ところが、進化するにしたがい、歯隙が大きくなり、いかにも、げっ歯類的な特徴をしめすようになる (図11)。このような特徴をみると、はたしてサル類なのかと疑問におもえてくる。現在では否定されているが、げっ歯類とサル類とが近縁とみなされていたこともあるくらいである (Wood, 1962)。

プレジアダピス類はサルか

プレジアダピス類は、伝統的にはサル類にふくまれていた。しかし、現在では、はずす傾向にある。なぜだろうか。まず、プレジアダピス類がサルとかんがえられた特徴をあげてみると、さきほどのべたように、トリゴニッドがひくくなり、タロニッドがひろくなる。また、ナンノピテクス襞の存在もあげられる。しかし、このような形態は哺乳類のいくつかのグループで出現するため、サル類固有の形質ではないらしい (Andrews, 1988)。また、サル類を特徴づける重要な形質に鼓室の形態がある。サル類では、鼓室の下壁が岩骨由来の骨で形成されていて、一般的な哺乳類でみとめられる内鼓室骨 (entotympanic) ではない (図12)。原始的なプレジアダピス類のマイクロシオプス類では、下壁が存在していないし、ほかのプレジアダピス類は鼓室の下壁が岩骨由来かどうかよくわからない (MacPhee, 1983)。このように、プレジアダピス類がサル類とみなす決定的な証拠にかけているのである。

サル類では、眼窩のうしろに postorbital bar (後眼窩棒と訳すべきか?) が存在している (図14)。四肢では、母指が対向し、指のどこかに平づめをもつ。ところが、プレジアダピス類では、このような形質がない。原始的なプレジアダピス類の歯式は2 1 3 3で、原始的な真獣類の歯式と比べると、小臼歯の数がすくない。真性のサル類は、原始的なものでも、歯式が2 1 4 3で、小臼歯が原始的な状態をしめしている。このようなことからしても、サル類がプレジアダピス類から由来したとはかんがえにくい。

最近になって、プレジアダピス類の系統関係について、おもしろい証拠がだされた (Bread, 1990)。プレジアダピス類のなかに、パロモミス科というグループがある。このグループの手中骨がまっすぐになっていて、現生のヒョケザルの手中骨によくにているという

(Bread, 1990, 1993) (図13)。ヒヨケザルは、“サル”がついていても、霊長類ではなく、皮膜をはり、モモンガのように、樹間を移動できる哺乳類である。系統的な位置がよくわからなかったが、これが事実だとすれば、プレジアダピス類のなにかから、進化したともかんがえられる。

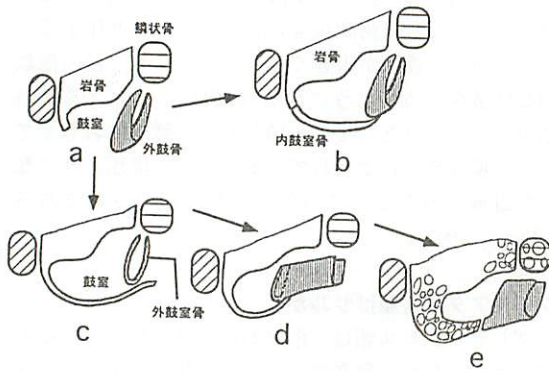


図12 鼓室の進化。図はSzalay & Delson (1979) を変形させた。

- a) 原始的な真獣類、b) 一般的な哺乳類、
c) 原始的なサル類、アダピス科、キツネザル類、
d) オモミス科、e) 狭鼻猿類

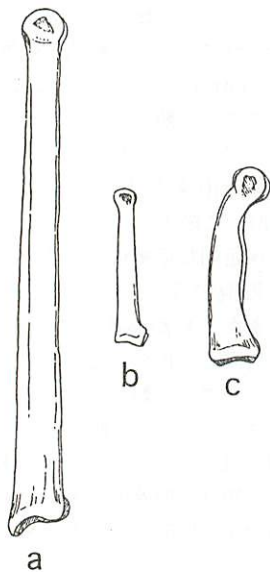


図13 霊長類とヒヨケザルの中節骨 (Beard, 1993より)

- a) 現生のヒヨケザル
b) *Ignacius* (パロモミス科のひとつ)
c) ポット (原猿類のひとつ)

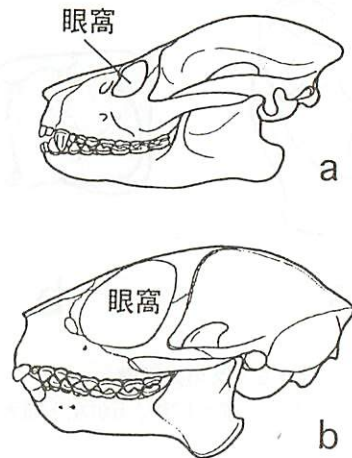


図14 アダピス科 (a)とオモミス科 (b)の頭蓋骨の側面図。アダピス科は眼窩がちいさく、オモミス科は眼窩がおおきい。

真性のサル類の出現

真性のサル類は始新世には、はっきりと出現したことがわかっている。かれらは、さきにもべたようなサルの特徴をもっている。つまり、母指は対向しているし、平づめをもっている。また、postorbital barも存在し、鼓室の下壁は岩骨で形成されている。この時代のサルは、おおきく、オモミス科 (Omomyidae) とアダピス科 (Adapidae) とにわけられる。オモミス科は眼窩がおおきく、いっぽう、アダピス科は眼窩がそれほどおおきくない (図14)。このことは、オモミス科はおおきな眼球をもつが、アダピス科はちいさい眼球をもつことになる。見方をかえれば、オモミス科は夜行性で、アダピス科は昼行性であつたらしい (Fleagle, 1988)。アダピス類は比較的からだもおおきく、いっぽうオモミス類はそれほどではなかったと推測される。現生のサルにてらしあわせてみると、オモミス類はメガネザルあたりで (図15a)、アダピス類は、キツネザルといった感じになる (図15b)。この種類のサルも、プレジアダピス類同様、ヨーロッパや北アメリカを中心に化石が発見されている。初期のものは、アダピス類もオモミス類もたがいににっていたが、進化するにしたがい、それぞれのグループの特徴がまわっていった。

アダピス科は大きく2つのグループに分けられる。ひとつはアダピス亜科で、もうひとつはノタルクトゥス亜科である。アダピス亜科は一般的にはヨーロッパで、ノタルクトゥス亜科は北アメリカが棲息場所であった。アダピス亜科もノタルクトゥス亜科も初期の種類は、プロトコーン以外の舌側の咬頭であるハイポコー

ンがほとんどない。このようなタイプから、ハイポコーンがおおきくなるように進化していく。ただ、ハイポコーンのおおきくなり方が、アダピス亜科とノタルクトゥス亜科でことなっている。まえにのべたように、ナンノピテクス髯がプロトコーンの遠心からでているが、これ以外に、プロトコーンの遠心舌側に歯帯が一般に存在している。アダピス亜科では、遠心舌側歯帯上にハイポコーンが出現するが、ノタルクトゥス亜科では、ナンノピテクス髯上にハイポコーンができあがるのである(図16)。

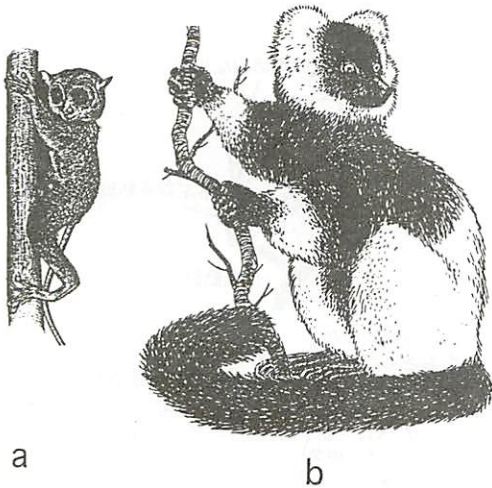


図15 現生のメガネザル(a)とキツネザル(b)
(Napier & Napier, 1985より)

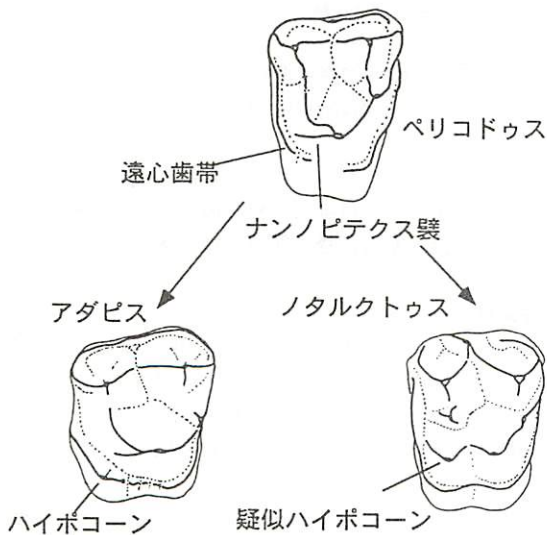


図16 “ハイポコーン”の進化
上顎大臼歯の図はKay (1983)より

葉は、まえにのべたように、栄養という観点からすると、あまり効果的ではない。とくに代謝のたかい小型哺乳類では、適さない。体がおおきくなれば、代謝も小型のものよりもおちるので、効果的な栄養をとる必要が、小型のものよりすくなくなる。果実や種などは、つねに手にいるものではない。ただ、葉は、果実とはちがいで、確実に手にはいる。これもサル類は食物として利用しようとした。どのように加工したかといえば、ちょうどキャベツのみじん切りのようにし、ある程度、栄養分が流れだしやすいようにした。そして、葉を切断するような機能を歯につけかわえるには、隆線を鋭利にする必要があった。しかし、葉食もできるサルは、初期の食虫性の真獣類のような形態にもどることはなかった。タロニッドはおおきく、上顎大臼歯の舌側部もながいまま、ただ、さまざまな隆線をするどくしたのである。

ノタルクトゥス亜科でも、アダピス亜科でも、進化したアダピス科は一般的に食物を切り裂くためのエッジが存在している。アダピス類はオモミス類よりも、体がおおきく、このような意味では、葉を主食としてもよいし、たぶんそれができたのだとおもえる(Fleagle, 1988)。この意味で、葉を主食とするという、あたらしいタイプのサルがここに出現したとかがえられる。

オモミス科では、初期のものでも、歯式は2 1 3 3ではあるが、*Teilhardina*では、2 1 4 3の個体も存在している。一般的には、上顎大臼歯は近遠心径がひろく、ナンノピテクス髯があり、また、遠心歯帯も存在している。トリゴニッドは近遠的に圧平され、タロニッドはひろい。オモミス科は3つの亜科がある。マイクロケルス亜科(Microchoerinae)、オモミス亜科、アナプトモルファス亜科(Anaptomorphinae)である。アナプトモルファス亜科はヨーロッパにも、北アメリカでも発見されている。マイクロケルス亜科はヨーロッパで、オモミス亜科は北アメリカでみつかっている。アナプトモルファス亜科は3つの亜科のなかで、もっとも分化がすくなく、原始的な特徴をもっている(図17a)。マイクロケルス亜科とオモミス亜科はいろいろなタイプの大臼歯が存在している(図17b, c)。たとえば、オモミス亜科は初期のものはトリゴニッドがたかく、せまいタロニッドをもっていたので、昆虫食と推察される。進化したものでは、まるく、ひくい咬頭をもち、果実食性とおもわれるものもある(*Rooneiya*あるいは*Ekgmowechashala*)。そして、*Macrotarsius*はエッジが鋭利であり、葉食性となされている。いずれにしても、このような複雑なタイプは、マイクロケルス亜科、オモミス亜科とも、アナプトモルファス類的なものから、進化したとかがえられる。

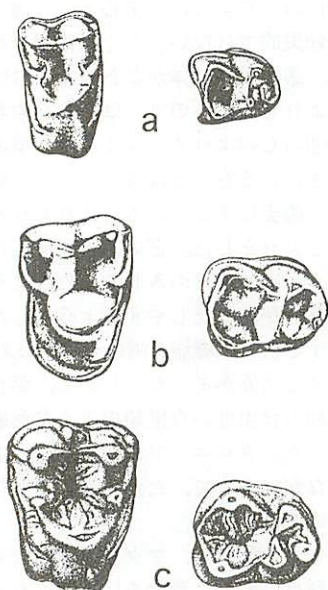


図17 オモミス科の右上顎大白歯と左下顎大白歯 (Szalay & Delson, 1979より)
a) *Anemorhysis*, b) *Chumashius*,
c) *Ourayia*

アダピス科とオモミス科は子孫はどうなっただろうか。マダガスカル島にいわゆる原猿類が棲息しているが、このようなサルにアダピス科が進化したとすることが一般的である (e.g., Gregory, 1920, Gingerich, 1975; Schwartz & Tattersall, 1985)。また、オモミス科は、われわれをふくむ、高等なサルに進化したとかがえられている (e.g., Szalay & Delson, 1979; Rosenberger & Szalay, 1983)。その証拠はさまざまであるが、大白歯の形態からはあまり明確ではない。ただ、ほかの形態には、それをものがたる証拠がある。たとえば、鼓室の形態をみても。アダピス類では、鼓室のなかに外鼓室骨がはいっている。この形態は、真性のサルでは、もっとも原型的な形質である (Szalay & Delson, 1979)。この形質をキツネザルの仲間はひきずっている (図12)。いっぽう、オモミス科では、外鼓骨がチューブ状になり、この骨の根本は鼓室のなかに存在するが、さきは鼓室の外にでて (図12)。さらに、真性のサル類のうち、旧世界のサルは、外鼓骨の根本が鼓室の外にでて、岩骨の外側に結合している形態をとる (図12)。これは、オモミス科的な形態から進化したとみなせる。もうひとつに、脳を栄養する動脈の形態もあげられる。原始的な真獣類では、内頸動脈がおなじようなサイズの岬角動脈とあぶみ骨動脈にわかれる (図18)。そして、キツネザ

ル類では、岬角動脈の発達がよく、おもに、あぶみ骨動脈が脳を栄養する (図18)。いっぽう、高等なサル類では、あぶみ骨動脈がなくなり、岬角動脈だけになる (図18)。アダピス類ではあぶみ骨動脈がおおきくなり、オモミス類では岬角動脈が巨大化する傾向にあるという (Szalay, 1976; Szalay & Delson, 1979)。このようなことから、アダピス科はキツネザル類をうみ、オモミス科が一般的なサル類に進化したとかがえられる。漸新世にはいると、オモミス科とアダピス科のサルはほとんどいなくなり、高等霊長類が出現する。そして、それ以降は、この典型的なサルの時代にはいって行くのである。

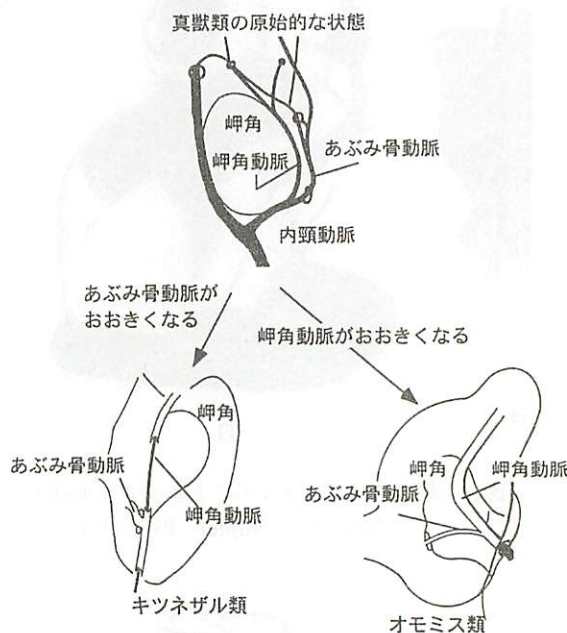


図18 内頸動脈の進化 (図はSzalay & Delson, 1979より)

小論をおわるにあたり、わたくしに、機会をあたえてくださいました、日本大学松戸歯学部解剖学教室の小澤幸重教授、寒河江登志朗博士に感謝いたします。

参考文献

- Andrews, P. (1988) A phylogenetic analysis of the Primates. In; Benton, M. J. (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, volume 2: Mammals*. Clarendon Press, Oxford, pp. 31 - 71.
- Beard, K. C. (1990) Gliding behaviour an palaeoecology to the alleged primate family Paromomyidae (Mammalia, Dermoptera). *Nature* 345, 340 - 341.

- Beard, K. C. (1993) Origin and evolution of gliding in early Cenozoic Dermoptera (Mammalia, Primatomorpha). In ; MacPhee, R. D. E. (ed.), *Primates and Their Relatives in Phylogenetic Perspective*. Plenum Press, New York and London, pp. 63 - 90.
- Clemens, W. A. and Kielen-Jaworowska, Z. (1979) Multituberculata. In ; Lilegraven, J. A., Kielen-Jaworowska, Z. & Clemens, W. A. (eds.), *Mesozoic Mammals*. University of California Press, Berkeley, pp. 99 - 149.
- Fleagle J. G. (1988) *Primate Adaptation & Evolution*. Academic Press, San Diego.
- Colbert, E. W. and Morales, M. (1990) *Evolution of the Vertebrates*. Wiley-Liss, New York.
- Gingerich, P. (1975) Dentition of *Adapis parisiensis* and the evolution of lemuriform primates. In ; Tattersall, I. & Sussman, R. W. (eds.), *Lemur Biology*, Plenum Press, New York, pp. 65 - 80.
- Gregory, W. K. (1920) On the structure and relations of *Notharctus* and American Eocene primate. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.* 3, 49 - 241.
- Hopson, J. A. (1967) Comments on the competitive inferiority of the multituberculates. *Syst. Zool.* 16, 352 - 355.
- Jenkins, F. A. Jr., and Crompton, A. W. (1979) Triconodonta. In ; Lilegraven, J. A., Kielen-Jaworowska, Z. & Clemens, W. A. (eds.), *Mesozoic Mammals*. University of California Press, Berkeley, pp. 74 - 90.
- Kay, R. F. (1980) Platyrrhine origins, a reappraisal of dental evidence. In ; Ciochon R. L. & Chiarelli, A. B. (eds.), *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*. Plenum Press, New York, pp. 159 - 188.
- Kermack, D. M. and Kermack, K. A. (1984) *The Evolution of Mammalian Characters*. Kapitana Szabo Publishers, Washington DC.
- Kielen-Jaworowska, Z. (1969) Discovery of a multituberculata marsupial bone. *Nature* 222, 1091 - 1092.
- Kraus, D. W. and Jenkins, F. A. Jr. (1983) The postcranial skeleton of North American multituberculates. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 150, 199 - 246.
- MacPhee, R. D. E., Cartmill, M., and Gingerich, P. D. (1983) New Paleogene primate basicrania and dentition of the order Primates. *Nature* 301, 509 - 511.
- McKenna, M. C. (1975) Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. In ; Lockett, W. P. & Szalay, F. S. (eds.) *Phylogeny of the Primates*. Plenum Press, New York, pp. 21 - 46.
- Napier, J. R. and Napier, P. H. (1985) *The Natural History of the Primates*. British Museum (Natural History), London.
- Novacek, M. J., Wyss, A. R. and McKenna, M. C. (1988) The major groups of eutherian mammals. In ; Benton, M. J. (ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, volume 2: Mammals*. Clarendon Press, Oxford, pp. 31 - 71.
- Osborn, H. F. (1907) *Evolution of Mammalian Molar teeth, to and from the Triangular Type*. Macmillan, London.
- Patterson, B. (1956) Early Cretaceous mammals and the evolution of mammalian molar teeth. *Fieldiana Geol.* 13, 1 - 105.
- Rosenberger, A. L. and Szalay, F. S. (1980) On the Tarsiiforms, origins of Anthropoidea. In ; Ciochon R. L. & Chiarelli, A. B. (eds.), *Evolutionary Biology of the New World Monkeys and Continental Drift*. Plenum Press, New York, pp. 139 - 157.
- Rowe, T., (1993) Phylogenetic systematics and early history of mammals. In ; Szalay, F. S., Novacek, M. J., & McKenna, M. C. (eds.), *Mammal Phylogeny*. Springer-Verlag, New York, pp. 129 - 145.
- Simpson, G. G. (1936) Studies of the earliest mammalian dentitions. *Dental Cosmos* 1936, 1 - 24.
- Simpson, G. G. (1945) The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 85, 1 - 350.
- Schwartz, J. H. and Tattersall, I. (1985) Evolutionary relationships of living lemurs and lorises (Mammalia, Primates) and their potential affinities with European Eocene Adapidae. *Anthropol. Pap. Amer. Mus. Nat. Hist.* 60, 1 - 100.
- 瀬戸口烈司, (1981) 古生物学からみたヒト臼歯の特性トリボスフェニック型臼歯の再編成過程を中心にして。歯界展望 58, 31 - 38, 319 - 325,

- Szalay, F. S. (1976) Systematics of the Omomyidae (Tarsiiformes, Primates) taxonomy, phylogeny and adaptations. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 156, 157 - 449.
- Szalay, F. S. (1977) Phylogenetic relationships and a classification of the eutherian Mammalia. In ; Hecht, M. K., Goody, P. C. & Hecht, B. (eds.), *Major Patterns in Vertebrate Evolution: Macroevolutionary trends and their implications in Vertebrate Phylogeny*. Plenum Press, New York, pp. 315 - 374.
- Szalay, F. S. and Delson, E. (1979) *Evolutionary History of the Primates*. Academic Press, New York.
- Van Valen, L. and Sloan, R. E. (1965) The earliest primates. *Science* 150, 743 - 745.
- Van Valen, L. and Sloan, R. E. (1966) The extinction of the multituberculates. *Syst. Zool.* 15, 261 - 278.
- Wood, A. E. (1962) The early Tertiary rodents of the family Paramyidae. *Trans. Phil. Soc.* 52, 1 - 261.

Primates come in a variety of molar structure to survive in various environments. Molar of early primates, however, probably evolved for an adaptation to live in forests of angiosperms. The molar for the primates was derived from the tribosphenic molar which has two functions of opposing action and shearing action. The early primates fed on products of angiosperms, especially fruits, for which they had a trend to increase in opposing action. In primates general, this led to the low cusp, large talonid, small trigonid, reduced paraconid, long upper molar and so on. Plesiadapiformes, which were the earliest known primate-like mammals, had such trends. In the Eocene primates, the two families, the Adapidae and Omomyidae, were recognized. These primates developed the distolingual cusp on the upper molar for an adaptation of opposing within each family. This cusp differentiated from the lingual cingulum in the omomyids. The Adapidae had the two subfamilies of the Adapinae and Notharctinae. The former developed the distolingual cusp on the Lingual cingulum, whereas the latter developed it on the nannopithecus-fold or postprotocingulum. Moreover, the advanced adapids had well-developed shearing crests on the molars, which is considered as an adaptation to folivory.