

カバ科臼歯の組織構造について —HippopotamusとHexaprotodonのエナメル質とセメント質を中心に—

鈴木久仁博・小澤幸重*

はじめに

カバ類(偶蹄目カバ科)は第三紀中新世にアフリ大陸で出現し、その後ユーラシア大陸にも分布を拡げたが(Colbet and Morales, 1991)、現在ではカバ(*Hippopotamus amphibius*)とコビトカバ(*Choeropsis liberiensis*)の2種のみが熱帯アフリカに生息している。

一方、その生態についても知られていないことが多く、日中は水中で生活し、夜間は採食活動のために陸上で活動する。食性は陸上の植物である。交尾は乾期に水中で行われ、雨期に水辺あるいは水中で1頭を出産する(Owen-Smith, 1988)。

このような系統発生と生態がカバ類の歯の組織構造にどのように反映するかを知ることは興味のもたれるところである。

今回、*Hippopotamus amphibius*の大白歯と化石種の*Hexaprotodon* cf. *harvarde*の臼歯の組織構造を研究する機会を得たので、エナメル質の組織構造を報告し、歯冠セメント質にも触れたいと思う。

材料と方法

現生カバ(*Hippopotamus amphibius*)の上顎大白歯の破片と中新世の*Hexaprotodon* cf. *harvarde*の臼歯破片を光学顕微鏡と走査型電子顕微鏡での観察のための試料とした。(Hexaprotodonの臼歯試料は大英博物館より提供された)(*Hippopotamid*, probably *Hexaprotodon* cf. *harvarde*, from the Late Miocene, Turolian-Vallesian of Abu Dhabi)。

試料の一部は樹脂包埋して研磨し、0.5% HClで20~30秒間エッチングした。金-パラジウムで蒸着後、光学顕微鏡および走査型電子顕微鏡で観察した。*Hippopotamus amphibius* 臼歯試料の一部は次亜鉛素酸ナトリウムで有機物を除去し、エッチングをおこなった。

結果

Hippopotamus amphibius の試料は有機物が多く、有

機物を除去しない試料ではエナメル質の構造が明瞭にならないものもあった。

平均2.5mmの厚さを持つエナメル質は、縦断面で明瞭なハンター・シュレーゲル条(以下シュレーゲル条)が観察され、エナメル-象牙境に対して約45度の角度で咬頭側に走行し、中央部近くから緩やかに表面に向かう曲線を描く(図1)。シュレーゲル条の横断帯と縦断帯の間は一定しないがエナメル質中層では50~70 μ mほどである。シュレーゲル条はエナメル質表面付近で不明瞭になり、エナメル質表層では歯冠セメント質の影響による変性像が顕著にみられる。

横断面でのシュレーゲル条はエナメル-象牙境に沿うように波状に並列するが、横断帯、縦断帯の幅や走行は一定しない。エナメル質の半ば近くまでセメント質の侵入が観察される(図2)。エナメル-象牙境には20~40 μ m間隔で配列する多数のエナメル叢が認められ、エナメル葉板も観察された。

接線断面ではシュレーゲル条は横断帯と縦断帯が波状を呈しながらほぼ並行し、歯軸方向に延びる線条がシュレーゲル条に直交するように走行していた(図

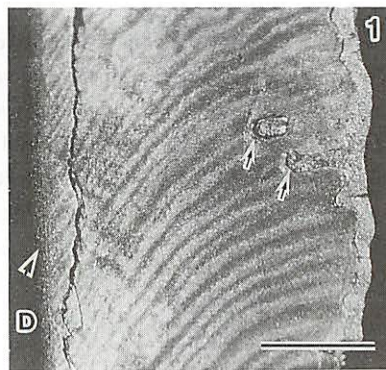


図1: *Hippopotamus* エナメル質の縦断面。ハンター・シュレーゲル条は咬頭に凸の湾曲を描く。D: 象牙質。矢印: セメント質の位置。矢頭: エナメル-象牙境。スケールは1mm

Kunihiko SUZUKI and Yukishige KOZAWA: Histological study of the Hippopotamuses molar-enamel and cementum of *Hippopotamus* and *Hexaprotodon*

*日本大学松戸歯学部第2解剖学教室

第14回(通算106回)化石研究会総会・学術大会で一部発表。(1996)

3). エナメル質中層では1-2 μm の小柱間エナメル質で挟まれた, 長円形の形態をとる小柱の規則的な配列が観察された(図4).

エナメル小柱の横断面の形態は表層近くでは直径4-7 μm の類円形であったが, 深層から中層にかけては長円形の形態をとっていた.

Hippopotamus の歯冠セメント質は, 瘤状の盛り上りが多数組み合うようにエナメル質を覆い, セメント質の表面には小さな陥凹が見られた. このセメント瘤の間隙には, 薄いセメント質に覆われたエナメル質が観察され, 小柱の断面形が判別できるものもあった. また, その表面に吸収窩の存在する部位もあった. セメント質は有細胞セメント質であり, セメント小腔の多くは10-15 μm の径を持つ球状ないし楕円体であった(図5). 多くのセメント小腔はエナメル-セメン

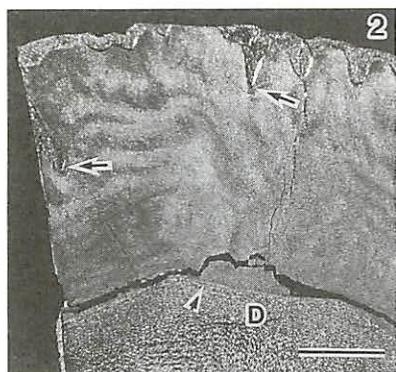


図2: *Hippopotamus* エナメル質の横断面. ハンター・シュレーゲル条は複雑な帯状を呈してエナメル質表面に広がる. D: 象牙質. 矢印: セメント質の位置. 矢頭: エナメル-象牙境. スケールは1mm

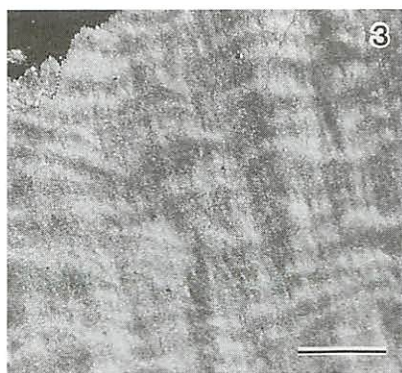


図3: *Hippopotamus* エナメル質の接線断面. ハンター・シュレーゲル条は波状を呈して歯冠を取り囲む. 歯軸方向にのびる細い線条がハンター・シュレーゲル条には直交する. スケールは1mm

ト境に平行に配列し層板状の成長線を形成するが, セメント質の成長線がエナメル質によって切り取られたようになっている部位もある. エナメル-セメント境は波状を呈し, その凸凹の方向や深さは一定していない. 深いものはセメント質の先端がエナメル質のほぼ半分にあたる位置まで盲管状に伸びていた(図2). セメント質に接するエナメル質にはセメント質の影響を示す明瞭な前線が形成され, そこでは小柱の走行が大きく変化し, それよりセメント質側は小柱が癒合した不明瞭な形態になる(図6). しかし, このような変性をほとんど受けていない部位も観察される.

Hexaprotodon のエナメル質は平均1.8mmの厚さを持ち, 縦断面で明瞭なシュレーゲル条が観察される. シュレーゲル条はエナメル象牙境付近で直角あるいは咬頭側にわずかに傾く角度ではじまり, 直ちに約45度の角度で咬頭側に立ち上がり, エナメル質の2/3付近からなだらかに表面に向かい, 全体としてはS字の曲線を描く(図7). シュレーゲル条の横断帯と縦断帯の間は一定しないが中層付近では30-60 μm の幅を持っている. シュレーゲル条はエナメル質表面付近で不明瞭になり, エナメル質には小柱の癒合ないし無小柱エナメル質と見られる像が観察される.

横断面でのシュレーゲル条はエナメル-象牙境に沿うように波状に並列し, エナメル質表層では間隔が広がり不明瞭になる. エナメル-象牙境では25-35 μm の間隔で配列する多数のエナメル叢が観察され, エナメル葉板も観察された. エナメル葉板状の部分では小柱の走行に急激な変化が見られた(図8).

接線断面ではシュレーゲル条は横断帯と縦断帯がほぼ並行でなだらかに走行していた(図9).

エナメル小柱の横断面の形態は長径5 μm , 短径

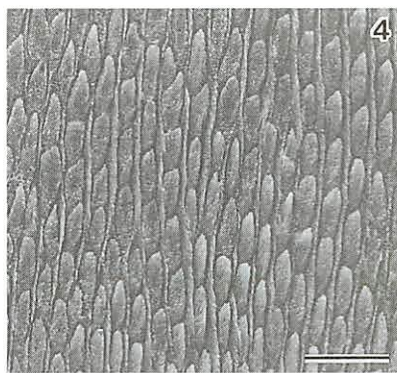


図4: *Hippopotamus* エナメル質中層での小柱の配列. 小柱はやや斜断されている. 小柱を囲む小柱間エナメル質が観察される. スケールは10 μm

2-3 μm の不規則な長円形をし、1-2 μm の小柱間エナメル質がある。小柱間エナメル質が小柱と連続することもあり、やや不規則な形態と配列を示していた(図10)。

Hexaprotodon の歯冠セメント質は薄く、部分的に観察され、セメント質表面には開口部の直径約50 μm の浅い陥凹が所々にみられた。セメント質にはセメント小腔は観察されず、セメント質と波状の境界で接するエナメル質に変性を示す弱い前線が観察された。前線のセメント質側ではエナメル小柱の癒合や部位によっては小柱鞘だけが残される変性像もみられた(図11)。

考 察

今回試料に供した *Hippopotamus amphibius* と *Hexaprotodon* cf. *Harvarde* の臼歯エナメル質は、歯冠セメント質に覆われ、明瞭なシュレーゲル条がエナメル質全層にわたって観察された。シュレーゲル条の形態は有蹄類の特徴を示している(Shobusawa, 1952 ;

Kawai, 1955 ; Kozawa, 1984 ; 小澤, 1987)。しかし、前者のエナメル質の厚さは後者の約1.5倍ほど厚く、歯冠セメント質の発達も前者は非常に顕著である。そして、シュレーゲル条は前者では咬頭側に凸の湾曲を

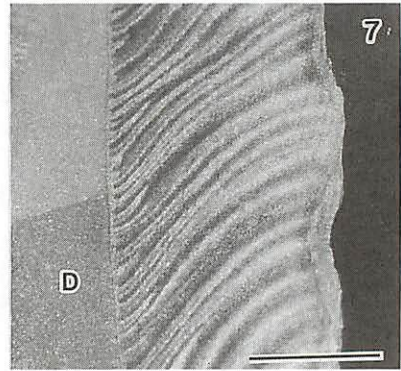


図7 : *Hexaprotodon* エナメル質の縦断面。ハンター・シュレーゲル条はS字状の曲線を描く。D : 象牙質。スケールは1 mm

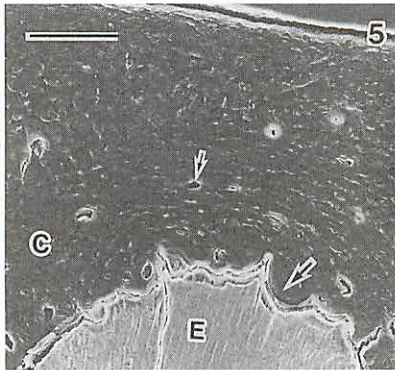


図5 : *Hippopotamus* 歯冠セメント質。C : セメント質。E : エナメル質。矢印(大) : ハウシップ窩。矢印(小) : セメント小腔。スケールは50 μm

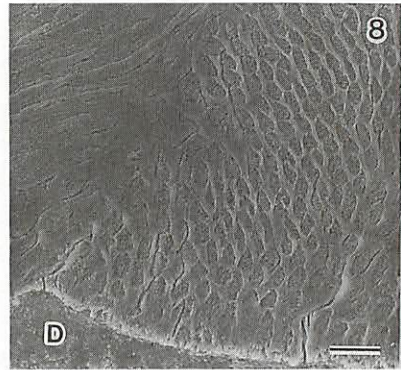


図8 : *Hexaprotodon* エナメル質の横断面。ハンター・シュレーゲル条の横断帯と縦断帯が急激に切替わる様子が見える。スケールは10 μm

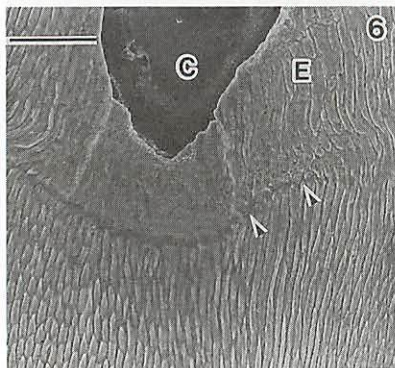


図6 : *Hippopotamus* エナメル-セメント境付近のエナメル質。C : セメント質。E : エナメル質。矢頭 : セメント質の影響を示す前線。スケールは50 μm

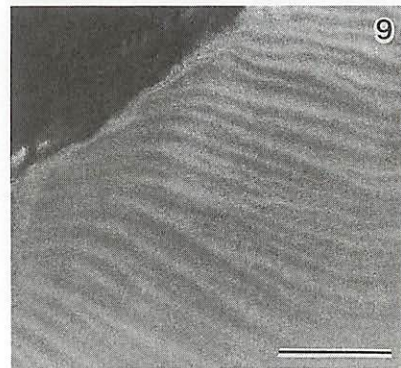


図9 : *Hexaprotodon* エナメル質の接線断面。ハンター・シュレーゲル条の横断面と縦断面が帯状に歯冠を取巻いている。スケールは1 mm

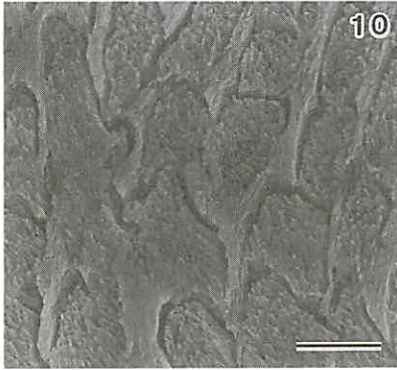


図10: *Hexaprotodon*小柱の断面. 小柱間エナメル質が観察され, 小柱はやや不規則な形態を示す. スケールは5 μ m

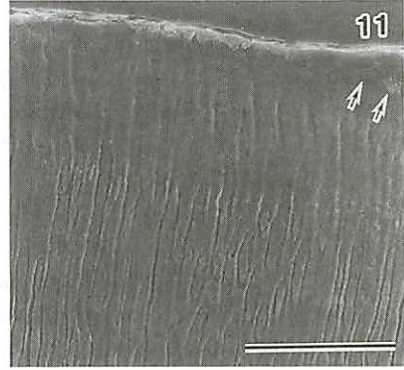


図11: *Hexaprotodon*エナメル-セメント境付近のエナメル質の縦断面. 部分的にセメント質が認められ, エナメル質の変成像が観察される. 矢印: セメント質. スケールは50 μ m

描いているのに対して, 後者はエナメル-象牙境からエナメル質表面にかけてS字カーブを描いて走行している. 筆者等はこれまで東柱類のエナメル質の組織構造の研究(小澤, 1973; 小澤, 1984; Suzuki and Kozawa, 1995, 鈴木ほか1995)において, シュレーゲル条の形態を比較検討してきたが, *Behemotops*, *Paleoparadoxia*, *Desmostylus*ではエナメル質が厚くなるにつれて, シュレーゲル条の走行は咬頭側に凸の単純な形態からS字カーブを描くようになる(Suzuki and Kozawa, 1993). 現世 *Hippopotamus*と化石 *Hexaprotodon*ではこの関係は逆になっている. また, ウマ(小澤, 1978; Kozawa, et al. 1988; Kozawa, 1992), ゾウ(小澤, 1978; Kozawa, et al. 1986)の仲間ではその進化と共にエナメル質の深層に複雑な形質が現れてくることが示唆されている(小澤, 1988; Kozawa and Suzuki, 1995). しかし, 今回の2種についてはそのような層構造の変化はない. 東柱類ではエナメル小柱の形態は小さくなり規則的な配列をとるようになった. この点では *Hippopotamus* がやや規則的である.

カバ科の仲間ではエナメル質の厚みが増大しているにもかかわらず, 水棲への生態的な特殊化が, シュレーゲル条にみられるような組織構造の単純化をもたらしているとも考えられる.

偶蹄目非反芻類のイノシシ, ブタでは歯冠セメント質はない(村木, 1958)が, カバ科の両種共に歯冠セメント質がエナメル質を覆っており, *Hippopotamus*においては有細胞セメント質の発達が見られ, *Hexaprotodon*では無細胞セメント質が観察された.

*Hippopotamus*ではエナメル質全層にほぼ半分にあたる位置までセメント質の先端が伸びており, エナメル質形成がこの付近まで進んだ時点でセメント質形成が

始まったと考えられる. *Hexaprotodon*では有細胞セメント質は観察されず, セメント質の厚さも薄く, エナメル質の変性も少ない.

歯冠セメント質とエナメル質の関係には2通りの様式が考えられている(Kronfeld, 1938; 小澤他, 1993). ①エナメル質の完成前にセメント質による形成障害をうけ, エナメル質表面に凸凹ができる.(ゾウパターン)(小澤ほか, 1993) ②エナメル質が全層近くまで形成されたときにエナメル質表面が吸収をうけてハウシッパ窩, そこにセメント質が形成・沈着する.(ウマパターン)(Jones and Boyde, 1974)

①の場合はエナメル質の成長線, エナメル小柱の形態に癒合, 崩壊などの異常がある. ②の場合, エナメル質にはハウシッパ窩が存在し, セメント質側に成長線が認められる. *Hippopotamus* の場合はこの両者がエナメル質の部位の違いによって混在し, 歯冠セメント質形成の複雑さを表している. *Hexaprotodon*ではエナメル-セメント境は比較的緩やかな凸凹になっており, エナメル質表面の広い範囲でエナメル小柱の変性が見られ, 形成障害の影響があると思われる. ただしこの変性は, 化石化の過程で生じたことも考えられるため, より詳細な検討が必要であろう.

現生のカバにはもう1種類, より森林性の生活に適應しているコビトカバ(*Choeropsis liberiensis*)がいる. コビトカバが *Hippopotamus* 属の *Hexaprotodon liberiensis* とすれば(Coryndon, 1978), 化石種の *Hexaprotodon* との比較が重要になる. いずれにしても, コビトカバが頭蓋骨や歯列などに, より原始的な形態を残していることが知られており(Coryndon, 1978), エナメル質に差異を認める報告もある(Pfretzschner, 1992). 今後, 現生種, 化石種を含めたより詳細な歯の組織の研究が必要になる.

謝 辞

本研究にあたり、*Hexaprotodon cf. harvarde* の貴重な試料を提供していただいた、大英博物館British Museum (Natural History) のPeter J. Whybrow博士に感謝いたします。また、様々な面で援助をいただいた寒河江会員、三島会員に御礼申し上げます。

文 献

- Colbert, E.H and Morales, M. (1991) Evolution of the Vertebrates. Wiley-Liss, New York, pp.383-384
- Coryndon, S.C. (1978) Hippopotamidae. Maglio, V.J. and Cooke, H.B.S (eds.) in : Evolution of African Mammals, Harvard University Press, London, pp.483-495.
- Jones, S.J. and Boyde A. (1974) Coronal Cementogenesis in the Horse. Archs oral Biol, 19, 605-614.
- Kawai, N. (1955) Comparative anatomy of the Bands of Schreger. Okajimas Folia Anat. Japon. 27, 115-131.
- 小澤幸重 (1973) 北海道上徳志別産*Desmostylus*の臼歯の組織学的研究. 地質学雑誌80, 179-185.
- 小澤幸重 (1978) 長鼻類の歯の比較組織学. 口腔病学会雑誌, 45, 585-606.
- 小澤幸重 (1984) 歯の組織からみた系統と食性—デスマスチルス類の歯の形態と組織構造. 地団研専報 28, 119-128.
- Kozawa, Y. (1984) The Development and the Evolution of Mammalian Enamel Structure. Fearnhead, R.W., Suga, S. (Eds.) in : Tooth Enamel IV. Elsevier Science Publishers. Amsterdam.
- 小澤幸重 (1987) エナメル質小柱構造の比較組織学, 須賀昭一 (編) エナメル質—その形成, 構造, 組成と進化, クインテッセンス出版, pp.273-285.
- 小澤幸重 (1988) 哺乳類のエナメル質組織の進化. 大森昌衛, 須賀昭一, 後藤仁敏 (編) 海洋生物の石灰化と系統進化. 東海大学出版会, 東京, pp.247-260.
- Kozawa, Y. (1992) On the Correlation between Dental Histology and Molar Form in the History of Equoidea. Smith, P. and Tchernov, E. (Eds.) in : Structure, Function and Evolution of teeth. Freund Publishing Huyse Ltd. London, pp.139-145.
- 小澤幸重, 神谷英利, 鈴木久仁博, 三島弘幸, 寒河江澄志朗 (1993) ゾウの臼歯歯冠セメント質の形成について. 日大口腔科学, 19, 52-56.
- Kozawa, Y., Mishima, H. and Sakae, T. (1986) Development of the Elephant Molar and the Evolution of its Enaml Structure. Russell, D.E, Santoro, J.P and Sigogneau-Russell, D. (Eds.) in : Teeth Revisited : Proceedings of the 7th International Symposium on Dental Morphology. Paris, 53, 125-131.
- Kozawa, Y., Mishima, H. and Sakae, T. (1988) Evolution of Tooth Structure in the Equoidea. J. Nihon Univ. Sch. Dent. 30. 287-296.
- Kozawa, Y. and Suzuki, K. (1995) Appearance of new characteristic features of tooth structure in the evolution of molar teeth of Equoidea and Proboscidea. Moggi-Cecchi, J. (Ed.) in : Aspects of Dental Biology : Palaeontology, Anthropolology and Evolution, International Institute for the Study of Man, Florence, pp.27-31.
- Kronfeld, R. (1938) Coronal Cementum and Coronal Pesorption. J. Dent. Res., 17, 151-159.
- 村木彌一郎 (1958) 哺乳類の歯に於けるセメント質の比較解剖学的研究. 解剖学雑誌, 33, 583-611.
- Owen-Smith, R. N. (1988) Megaherbivores. Cambridge Univ. Press, New York, pp.36-37, 54-55, 118, 140.
- Pfretzschner, H.U. (1992) Enamel Microstructure and Hypsodonty in Large Mammals. Smith, P and Tchernov, E (Eds.) in : Structure. Function and Evolution of teeth, Freund Publishing House Ltd. London, pp.147-162.
- Shobusawa, M. (1952) Vergleichende Untersuchungen uber die Form der Schmelzprismen der Säugetiere. Okajimas Folia Anat. Japon., 24, 371-392.
- Suzuki, K. and Kozawa, Y. (1993) The Evolution of Desmostylians from the Point of View the Tooth Structure. Kobayashi, I., Mutvei, H, Sahni, A. (Eds.) in : Structure, Formation and Evolution of Fossil Hard Tissues, Tokai Univ. press, Tokyo, pp.147-150.
- Suzuki, K. and Kozawa, Y. (1995) Relation between histological tooth structure and morphology in desmostylian phylogeny. Radlamski, R.J., Renz, H. (Eds.) in : Proceedings of the 10th International Symposium on Dental Morphology, Marketing Services, Berlin, pp.271-275.
- 鈴木久仁博, 高橋祐介, 福田量一, 高木弘雄, 小澤幸重 (1995) *Paleoparadoxia* 臼歯エナメル質の組織構造について. 日大口腔科学, 21, 57-62.

Abstract

Recent *Hippopotamus amphibius* molar fragments and *Hexaprotodon* cf. *harvarde* molar fragments, discovered from the late Miocene, were prepared for the light microscopy and electron microscopy.

The enamel thickness of the *Hippopotamus* molar (avr. 2.5mm) was thicker than that of the *Hexaprotodon* molar (avr. 1.8mm). The Hunter-Schreger bands of the *Hippopotamus* enamel run convex to the cusp and of the *Hexaprotodon* enamel showed "S" shaped curve which concave in the innermost layer and convex in the outer layer. There was opposite relation in comparison with the molar enamel of desmostylians which the Hunter-Schreger bands changed from the convex shape to the "S" shaped curve along with increase of enamel thickness in their phylogeny. The enamel prism of the *Hippopotamus* molar was ovoid and smaller than *Hexaprotodon*. The arrangement of prisms was more regular than of the *Hexaprotodon*.

The enamel of the *Hippopotamuses* molars was covered by cementum. The cementum of *Hippopotamus* molar was thick and cellular of the *Hexaprotodon* molar was thin and acellular. It is known that there are two manners for the formation of the coronal cementum, which were the defects of enamel development before completion and the resorption of the enamel surface after completion. In the observation of the enamel-cementum junction of the *Hippopotamus* molar, the two manners existed.