

歯の交換に関する学説の動向

小寺 春人*

たとえばホシザメの歯列を見ると、みごとな幾何学模様に歯が配列している(図1)。このような歯列をつくりだす歯の交換パターンについては、歯の形態の変遷に関する問題とともに歯学の基本的な課題を成してきた。近年に至って Edmund (1960) が提唱した Zahnreihe 理論は、魚類から哺乳類までを包含する歯の交換学説として、広く受け入れられたものであった。しかしながら、わが国ではこの種の研究が不毛であり、歯の交換パターンを扱った研究は、きわめて少数である(Wakita et al. 1977; Nakajima, 1979; 小寺, 1982; Komada, 1983など)。さらに歯の交換理論は交換の現象にとどまらず、歯の形態形成との不可分な問題として、1970年以降 Osborn により Edmund 説の否定とそれに代る新理論の構築がなされてきている。このような背景の中でこの小文では、歯の交換学説の推移を簡単にたどりながら、Edmund の Zahnreihe 理論と、それに続いて新しく打ち出された Osborn の仮説を紹介するとともに、筆者の若干のコメントをつけることにした。

1. 歯元列 odontostichos 説

Röse (1893) によれば、歯胚は歯堤の2つのちがった位置に形成されるという。一つは歯堤端で、もう一つは歯堤の口腔上皮への移行部(歯堤固定縁)である。また Harrison (1901) はマカシトカゲの研究から、同様に歯胚が歯堤端と歯堤壁に形成され、歯堤端の歯胚はまだ石灰化していないが、歯堤壁の歯胚には象牙質形成がみられたと述べている。これら2つのちがった位置の歯胚が1つおきに配列しており、このようなものを Harrison は交互系列 alternating series と呼んだ。

これらの研究をふまえて Bolk (1912, 1913) は、主にクロコダイルワニの研究に基づき歯元列 odontostichos 説(または二歯元列説)を提唱したのである。それは



図2 Bolk (1913)

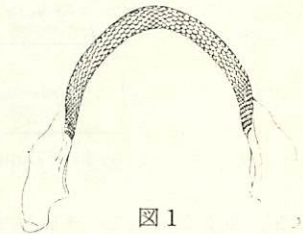


図1

Harrison らの言うように、歯胚は歯堤端と歯堤の唇側壁の2箇所に形成され両者は1つおきに配列する。前者を端位、後者を壁側位と言い、はじめに壁側位の歯が機能し、遅れて端位のものが機能するようになる(図2)。両者はそれぞれ同じ系列のものが交換する。こうしてできた歯列は、発生位置の異なる2種類の歯からできており、

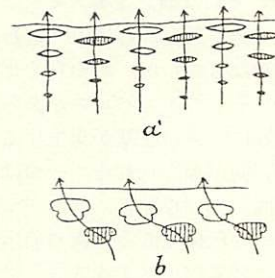


図3 Bolk (1913)

両者は顎のうえに1つおきに内側位と外側位に配列することになる。内側位には端位の歯胚から、外側位には壁側位の歯胚から由来する。そして、それぞれの交換系列を歯族 tooth family という。また、同じレベル(時期)にある各歯族の同一世代の歯を歯元列 odontostichos といい、これは2種類から成り立っているわけで、端位の歯元列を内側歯元列 endostichos、壁側位の歯元列を外側歯元列 exostichos という。この2種の歯元列が1つおきに配列していることになり偶数番目の歯と奇数番目の歯が交互に、一斉に交換することになる(図3)。こうして爬虫類以下の脊椎動物に広くみられる交互系列について、発生位置の異なる2種の歯元列から説明がなされた。

哺乳類の歯の由来に関する Bolk の説はすでに有名であるが、簡単に要約すると乳歯列は外側歯元列の最初の2世代が融合したもので、代生歯は内側歯元列の最初の2世代が融合したものであるという(図3b)(二歯元説 dimer theory)。

2. Zahnreihe 説

Bolk の弟子にあたる Woerdeman (1921) は、まず Bolk

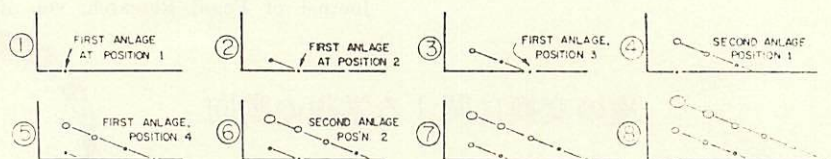


図4 Edmund (1960)

の二歯元列を否定して、歯胚はすべての場合に歯堤端に形成されること、そして歯堤と歯胚の発生は、顎の前方（近心）から開始して後方（遠心）へ向って進むことを明らかにしたのである。これと同じ結論が Marcus(1931)によっても両生類の無足類とクロコダイルワニについて出されている。

Woerdeman はこうした歯の発生と交換を説明するために、"Zahnreihe"という概念を導入した。これは、歯堤の自由縁にそってその前方から尾方へ進む、ある種のインパルス（便宜的なものだが、おそらく化学的なもの）をまず想定する。そしてインパルスがあらかじめ定めた位置を通過する際に、歯の原基が発生するという。ここでは2つの運動方向が考えられる。一つは誘導された歯胚の上方（顎表面）への移動と、他の一つは仮定したインパルスの尾方への伝播である。歯の萌出と交換のサイクルはこの2つの要素によって決まることになる。そしてインパルスの伝播する軌道に対して Zahnreihe の用語が与えられた。

Woerdeman の考えは必ずしも受け入れられたわけではなかったが、1960年に至って Edmund (1960) により Zahnreihe が評果され理論的にも整理されたのである。Edmund (1960) はそのモノグラフで、現生ならびに化石の爬虫類14目と鳥類（化石）の交換順序を分析したうえで、これらが Zahnreihe のモデルによりすべて説明づけられることを示したのである。

Edmund 説の骨子を図4に従って説明すると、縦軸は時間で横軸には顎上の歯の位置が示されており、左が前方（近心）である。最初の歯は顎の前端につくられ、インパルスの伝播に従って後方へ順々に歯が形成される。このインパルスの軌道である Zahnreihe が実線で示されている。図4-④では第2番目の Zahnreihe が開始している。歯の交換の全体を調節している鍵は、この2つの Zahnreihen の間隔にある。第1番目の Zahnreihe が第1番目の歯の位置から数えて2本目と1/4 (2.25) の位置に達した時に、第2の Zahnreihe が開始する(図4-④)。この周期により形成された歯列をある任意の時期にみるならば、おおむね1つおきに若い歯と古い歯が認められるが、正確には隣接する奇数番目どうしあるいは偶数番目のものどうしの間でも、古さが異なっている。つまり、Zahnreihen の間隔、たとえばここでは2.25の倍数が整数となる数、9歯空間の歯ごとに同一時期の歯がみられる

はずである。この周期の波を交換波という。それゆえ、Zahnreihen の間隔により交換波が数学的に決定されるわけである。Zahnreihe の間隔が2.5の場合は波長が5歯空間、3.0の場合は3歯空間となる。以上の場合はいずれも、歯の交換が歯列の後方から前方への順となり、大部分の爬虫類がこのパターンを示す。ところが魚竜やコブラの歯では、歯の交換が歯列の前方から後方への順となっている。この場合は、Zahnreihen の間隔が2.0以下の場合で、たとえば1.75の場合は7歯空間、1.5の場合は3歯空間の波長となる (Osborn による図8を参照)。

個体発生のうえからみると、最初は Zahnreihe に従って顎の前方から後方へ萌出してゆくが、歯列がそろった後は、多くの場合 (Zahnreihen の間隔が2.0以上の場合) に後方から前方へ向って歯が交換することになる。

このように Edmund 説は、Woerdeman によって導入された Zahnreihe の概念を具体化して、これをダイアグラムの上に展開することで、数学的に美しい説明を与えたものであった。そして Edmund 説は次の点で Bolk 説を否定するものである。Bolk の内・外歯元列というものは、機能歯列において1つおきに発育程度の異なる歯が見られることからきたものだが、これは単なる Zahnreihen のつくる同調の結果にほかならない。つまり、内・外歯元列が認められるのは Zahnreihen の間隔が2.0の場合だけであって、この時に1つおきの歯が一斉に交換する。図4に示した間隔2.25の場合などは歯元列が認められない。また、歯胚の形成される位置は歯堤端のみにみられるもので、内・外歯元歯のもつ発生学的基礎は失なわれている、というものである。

他方、哺乳類の歯列についての解釈は、Bolk が乳歯列（大臼歯を含めて）を外側歯元列、代生歯を内側歯元列としたのに対し、Edmund はこれを2つの Zahnreihen か

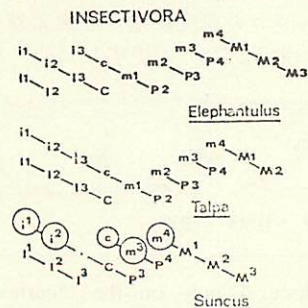


図5 Osborn (1970)

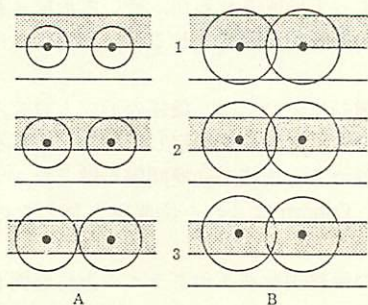


図6 Osborn (1971)

ら、第1のZahnreiheが乳歯列をつくり、第2のZahnreiheが代生歯列をつくと説明づけた。

Edmundによって解折された爬虫類、両生類、軟骨魚類それにデボン紀にさかのぼる硬骨魚類の化石は、そのすべての歯列が原理的にZahnreihenから成りたつものであるという。それゆえZahnreiheは脊椎動物の基本単位を成す一つであるとしている。

3. 歯族 Tooth Family 説

Edmund (1960) のモノグラフが出た以降は、爬虫類以下の種々の下等脊椎動物の歯列について、その交換様式がZahnreihe理論から合理的に説明づけられるとする研究が相次いだ (e.g. Cooper 1963; Lawson et al. 1971)。もはやEdmundのZahnreihe説は、脊椎動物の歯の交換パターンに関する定説とさえされてきたのであった。

ところがOsborn (1970) 〈象の研究で有名なOsbornではなく、ロンドンのGuy病院医科大学の解剖学教授〉は、哺乳類の歯列についてEdmundのいう2つのZahnreihenからの説明づけでは、歯の相同性に関して矛盾をきたすことを明らかにしたのである。さらにその後の一連の研究 (Osborn, 1970; 1971; 1972; 1973; 1974a; 1974b; 1975a; 1978; Osborn and Crompton 1973) と併せて、歯の交換パターンを、Zahnreiheの概念なしに個々の歯自身の交互作用から説明することに成功したのである。

哺乳類の歯列をEdmundは2つのZahnreihenから説明したが、Osborn (1970) によれば、各種哺乳動物の実際の歯の萌出順序をZahnreihenのダイアグラムにプロットすると、種によって3つから6つのZahnreihenを想定しなくてはならなくなる (図5)。さらに同じ食虫目の動物でありながら、たとえば代生犬歯をみると、*Elephantulus* では第2Zahnreiheに、*Talpa* では第1Zahnreiheに属することになり、歯の相同性とZahnreiheの相同性の間に矛盾をきたすことになる。そこでOsbornはEdmund説に代って、個々の歯の位置から説明する言わばセルフコントロールの理論を展開した。まずこの理論の前提となるものは、A) 最初の歯列は顎の前方から後方

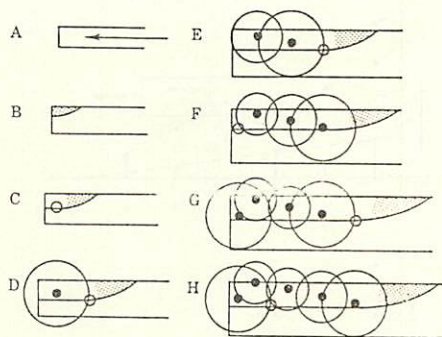


図7 Osborn (1971)

への順に萌出する。B) 第1歯列に続く交換歯の萌出する間隔は一定である。C) すべての歯は口腔内で同一時間の間、保持される。Zahnreiheと異なるのは、歯の形成開始時でなく歯の萌出時間が、歯の交換パターンを決定しているとするものである。

続いてOsborn (1971) はコモチカナヘビ *Lacerta vivipara* の詳細な研究を基礎として、歯の交換遷移のモデルを示した。Zahnreiheのインパルスというものは、ある種の化学的なものとされるが実体がなく、またこのインパルスを一定間隔で発射させる構造についてもその本態はさっぱりわからない。さらに問題の核心は、顎にそって伝播するインパルスに応じて、発生を開始する歯の位置が、何によって決定されているかの説明がない。この一定間隔で並ぶ歯の位置を、発生学的に説明するためには2つの可能性が考えられるという。

一つは、発生中の歯胚が次の歯胚の発生を促す刺激を歯胚のまわりにつくりだし、この刺激がある臨界点に達すると歯堤上に歯の発生が開始する。このような臨界点は2つの歯胚の刺激域が成長し、接触した位置にあると考えることができる (図6-B)。しかしこの接点は歯堤の中間位置にあるわけで、歯堤端に歯胚が発生するという事実から不都合なものである。もう一つは、歯堤上ではどこでも新しい歯胚の発生が可能であるものの、先行する歯胚または若い歯の存在が歯胚の発生を抑制するというものである。 (図6-B, Gillette 1955)。

このような抑制機構には2通りの場合が考えられる。一つは発生中の歯胚がその生理代謝のために、周囲の組織液より特定の物質を濃縮するために、新しい歯胚形成に必要な物質が組織から潤滑することによる、言わば受動的な抑制作用である。他の一つは、発育中の歯胚が特殊な物質生産をおこない、これが組織液中に浸透して積極的に抑制作用をするというものである。もし、後者の場合を仮定するなれば、ある進化段階の必要性から抑制物質が生じたわけで、それ以前には抑制物質をつくることのできなかった動物というものを考えねばならず、考

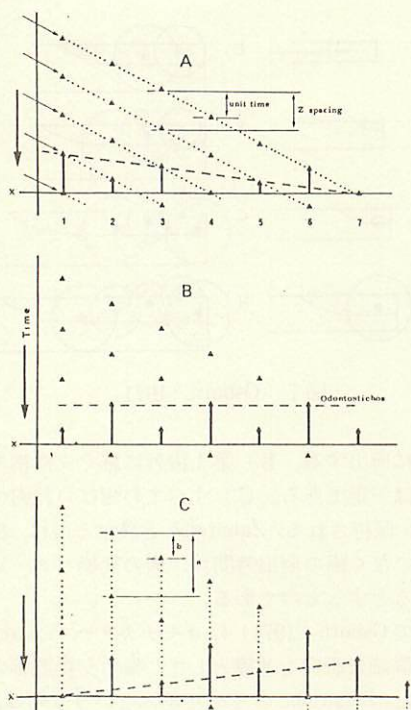


図8 Osborn (1975 a)

えとしては魅力的でないという。

このように抑制域というものを説定すること自体は、Zahnreiheのインパルスと類似した仮定を含むものであるが、Zahnreiheに比べて限定された領域であることと、物質の潤滑という生理代謝による、受動的現象としてとらえることができる点で、いっそう発生学的な妥当性が高いとしている。

Osbornは歯列形成について個体発生学的に説明するためのモデルを、Woederman (1919)に依拠しながら次のように述べている。図7に示すように、まずはじめに顎の原基の前方へ向って外胚葉性間葉（神経堤由来の細胞）が広がる（Aの矢印）。次に外胚葉性間葉による刺激が顎の前端に達した時に、この刺激に対して口腔の外胚葉が反応能をもつようになり歯堤原基をつくるが、まだ歯胚の形成能力は持たない（B：点の領域が歯堤原基）。しかし、すぐさま形成能を確保して（C：歯堤のうち白地の部分）歯胚がつくり始められる（C：小円）。歯堤原基は後方へ成長するとともに、最初の歯胚は成長し（D：小円）そのまわりに抑制域（大円）をつくる。この抑制域から外れて、かつ反応能を確得した歯堤の部位に新しい歯胚形成が開始する（D：小円）。こうして歯列は後方へ成長するが、最初の歯胚が成長するとともに抑制域が退行して狭くなると、前方にも新しい歯胚形成の場ができる（F：小円）。

このように、最初の歯は外胚性間葉と歯堤の能動的な

誘導作用によって形成されるが、続いて形成される歯は先行する歯の抑制から開放されるという受動性に依拠している。

こうして歯列においては、歯胚の形成と口腔内の滞在期間が歯の交換パターンを決定している。言葉を代えれば、縦の系列である歯族の交換間隔が鍵となっている。それゆえに、Osbornはこれを歯族説と称したのであった。

次に、この歯族説をダイアグラムの上に展開して数学的に説明したものをみることにしよう。図8は哺乳類を除く脊椎動物の歯の3つの交換パターンをダイアグラムに示したものである。縦軸は時間を、横軸は歯列を示し左側が前方である。黒の三角印は歯が萌出した位置と時間を示す。Aは交換波（破線）が前方から後方へ、Cは後方から前方へ、Bは1本おきに一齐に交換する場合である。Edmundの理論によれば、後方の隣接歯が萌出するまでの間隔が単位時間 unit time として盲目的に決められている。そして、歯の交換パターンはZahnreiheの間隔 Z spacing により規定される。Z spacing が2.0以下の場合がAであり、2.0以上の場合がC、2.0の場合がBである。

これに対してOsbornは、Cに示すように2つの変数の、後方に隣接する歯の萌出までの時間 b と、同じ歯族の次代の歯との交換までの時間 a により、 a/b 三Zで与えられることを明らかにした。なおX軸から三角印までの実線は、x時までの歯の機能期間を示す。cに示された点線は、歯族を指す。またBの場合にのみ歯元列 odontostichos の出現するのが理解できる。

他方、歯の交換パターンと機能効率について考えるならば、おおむね1つおきに交換し全体として50%以上の歯数が機能状態にあることが効率的である。この条件を満たすためには、1本の歯の生涯においてその機能期間を $1/3$ から $2/3$ とし、 $1.7 < a/b < 2.5$ の範囲にある必要があるという（DeMar, 1973）。

爬虫類では1本の歯の機能期間が短い、これは単に萌出と脱落の歩調が速いだけでなく、成長を続ける動物にとっていっそう大きい歯を必要とすることによる。成長の速い動物ほど、小さい歯から大きい歯へと早く交換する必要がある。哺乳類において交換の間隔が長くなっているのは、動物の成長率がきわめて低いことと関係し、これによって歯の機能期間が長くなったものであるとOsborn (1974) は考えている。

4. 哺乳類の歯列の由来

Osborn and Crompton (1973) は、哺乳類形爬虫類の1種トリナクソドン *Thrinaxodon liorhinus* の多様な発育段階にある歯列について解析し、その交換遷移を明らかにするとともに、哺乳類の歯列の由来についてのモデ

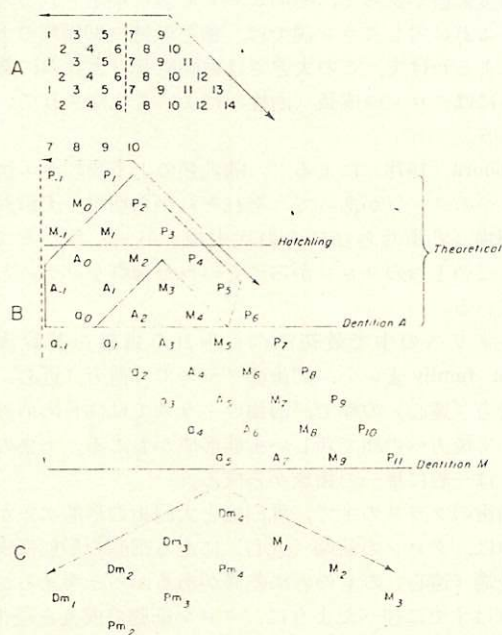


図9 Osborn and Crompton (1973)

ルを提唱したのである。

トリナクソドンは多生歯性ではあるものの、歯の形態は哺乳類的な異形歯性を示す。ここでは下顎の大歯より後方の歯列を成す、後犬歯列について分析されている。後犬歯列には、前方（近心）から後方（遠心）に向って、A (anterior) タイプ、M (middle) タイプ、P (posterior) タイプの3型が区別される。このうちPタイプが最も複雑な咬頭で、Mタイプは中間的、Aタイプは単純な咬頭様式を持っている。

この後犬歯列のパターンをダイアグラムに展開したのが図9-Bである。一方、図9-Aには原始爬虫類の歯列発生が展開されている。ここでは将来の9番目の歯の位置に最初の歯が発生し、前方へは9, 7, 5, 3, 1これに続いて8, 6, 4, 2と発生する。後方へは9, 10, 11, 12等と続く。

トリナクソドンの後犬歯列もこの原始爬虫類の交換パターンと類似しており、9より開始すると推測される。しかし他の爬虫類に比べて歯の交換の間隔がその年令の割合には、ずっと長いという。

また犬歯に隣接したAタイプの歯群は、個体の発育とともに犬歯が発達し、この犬歯の発達によって前方からの制限を受けて消失する。それゆえにトリナクソドンでは、歯堤の活動が早期に落ち込むような傾向がある。この事実は多生歯性から非多生歯性への最初の進化段階だとOsbornはみなしている。Aタイプのある前方歯群の

みならず、後方歯においてもPからMタイプへと形態の退化を示し、成体に近づくほど歯堤活動が落ちるようになるという。

トリナクソドンの後犬歯列について、1歯族にみられる交換歯の形態の推移をみるならば、はじめに萌出した歯は複雑な咬頭をもったPタイプで、あとから交換する歯はMからAタイプへと単純化する。この現象をCrompton (1963)は形態形成の場(Butler 1939)が、前から後へと移動するものとして説明した。ところが、Osbornらはこれを歯堤の形態形成能の低下によるものとし、歯堤の老化現象であると考えたのである。

これによってトリナクソドンの後犬歯列に見られる異形歯性は、形態形成の場の勾配(Butler 1939)という概念なしに、歯の交換遷移と歯堤の老化現象から説明づけられることになる。この方がいっそう生物学上の妥当性が高いものと述べている。この歯堤の老化がさらに促進されるならば、多生歯性から二生歯性がもたらされるといいうわけである。

では原始哺乳類にも同じ原理が妥当するであろうか。その後犬歯列(臼歯列)は、4本の乳臼歯Dmと4本の小臼歯PM、それに3本の大臼歯Mから成る。そして乳臼歯も小臼歯も後方から前方への順に形成され、大臼歯は後方へ向って形成萌出する。これを結論的に哺乳類形爬虫類の交換ダイアグラム上にプロットするならば、図9-Bのワクに囲まれた部分となる。この部分を取り出して、哺乳類の歯種記号で表わしたものが図9-Cである。

こうしてOsbornらは、哺乳類の歯列が哺乳類形爬虫類の歯列の、いっそうの退化から導びき出されるものとした。つまり歯堤の退化が歯の交換を多生歯性から二生歯性へ移行させ、同じく歯堤の退化(老化)が異形歯性化をもたせるといふものである。

5. クロン説

Osborn (1978)は、これまでの歯の交換パターンに関する歯族説と、異形歯性に対する歯堤の老化説をいっそう体系だて、Butler (1939)の場理論に対するアンチテーゼとしてクロン説(clone models)を提唱した。なおクロンとは遺伝的に同一な細胞群を意味する用語である。

発生学に場の概念を提唱したのはHuxley & deBeer (1934)で、これを歯の形態形成の問題に導入したのはButler (1939)によってである。

Butlerの場の考えによると、場をつくる形成体が場物質を生産すると仮定し、形成体より離れるに従って濃度が薄くなる。このような物質の濃度と反応してつくられた構造には、濃度の勾配に対応した形態上の勾配がみられるという。すなわち、歯の原基はいずれも同じであり、形態の決定は外からの誘導により決定される。場物質の勾配が一次的であり、形は二次的であることになる。

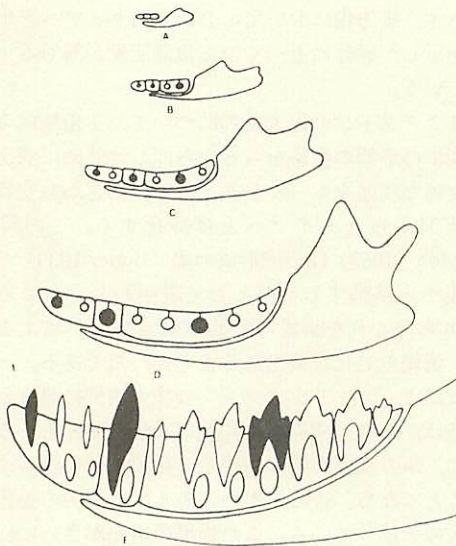


図10 Osborn (1978)

一方 Osborn のクロン説では、まずクロン細胞群が成長拡散する。このクロンが細胞分裂により一定の数に達した時に、歯の原基をつくる反応能を得るようになる。最初の歯は反応能に達した組織に、空間が得られた時につくられる。新しくつくられた歯の原基のまわりには、新たな原基の形成を阻害する領域がつくられる（詳細はすでに歯族説の項で述べた）。

継続代の歯の原基をつくる細胞は、はじめに原基をつくった時から何度も細胞分裂を繰り返した細胞である。それゆえに継続してつくられてくる原基のもとになった細胞には、分裂回数（老化）のうえに勾配があるわけで、この結果が歯の形態の勾配をつくりだしているというものである。

それゆえ、クロン説では歯によって原基が異なっており、歯の形態は原基に固有なものと解釈される。勾配はクロンの成長の結果であり、成長（老化）が勾配を展開するという。

ではいかに歯の形態が導きだされるのであろうか。Osborn (1975, 1978) は、帽状期の歯胚において、その内エナメル上皮の成長は近遠心および頬舌方向に成長率が同一であるが、歯乳頭では異なり、両者の間の張力が臨界に達することで咬頭がしぼり出されるという。それゆえ、歯の形態の決定は歯胚原基の歯乳頭における成長歩調の相異による。この成長歩調の相異は同一クロンの細胞ではあるが、時間的経緯の相異に起因するものと考えられる。

この考えを支持する実験としては、マウスのM1, M2, M3に相当する帽状期の歯胚を摘出し、これを眼球の前眼房内に移植すると、それぞれM1, M2, M3の特徴を持った歯冠形成がみられる (Lumsden 1979) などの例があげられている。

一方歯数についてみるならば、場の理論からは場物質の濃度に波があって、そのピークの数に規定されるという。これに対しクロン説では、歯胚の持つ抑制域の大きさによるわけで、この大きさは歯胚原基の大きさにあり、さらにはクロンの成長（活性）によって規定されているという。

Osborn (1978) によると、哺乳類の上下顎の各半側には3つのクロンがあって、それぞれから切歯、犬歯および臼歯（乳歯ならびにその代生歯）がつくられる（図10）。この1つのクロンからつくられた歯群をクラスといっている。

各クラスの中で最初につくられる歯族を基幹歯族 Stem family といい、切歯のクラスでは前方（近心）から後方（遠心）の順で、臼歯のクラスでははじめ前方へ、続いて後方への順で新しい歯族形成がおこる。犬歯のクロンは一般に単一の歯族から成る。

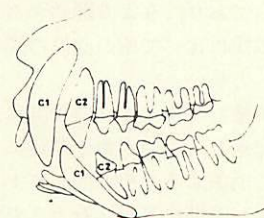
臼歯のクラスの中で、乳臼歯と大臼歯の形態に差があるのは、クロンの前端（近心）にある細胞の形態形成能と後端（遠心）のものとの差異があるからと考えられる。これはすでに述べたように、クロン細胞の成長と退化に起因するものである。

細胞の形態形成能力は、発生学的反応能と不可分な関係にあって、幼生の初期には反応能を得ていない場合がある。コモチカナヘビの幼生では、はじめに形成された歯胚原基に象牙質形成をみることなく消失するが、これなどはこの例にあたる。

また発生学的反応能が、性ホルモンに影響を受けていると考えられる例がある。Noble & Pope (1929) は、性的二型の歯をもつサンショウウオ *Desmognathus fuscus* について実験した。このサンショウウオは雄が長い単咬頭の歯（前上顎骨）を持ち、雌は短い二咬頭の歯を持つが、去勢した雄には雌の典型的な短い二咬頭の歯が生じるという。

これらのことから、Osborn はクロン細胞のもつ形態形成能力は、その細胞群が発生学的反応能のどのレベルにあるかによって、発現する形態が異なると考えている。

進化過程において、歯数減少が認められる場合に、クロン説ではクラスの端の歯から消失することになる。なぜなら、クロン細胞の形態成長能力は、基幹歯族から離



Nycticebus caucang

図11 Osborn (1978)

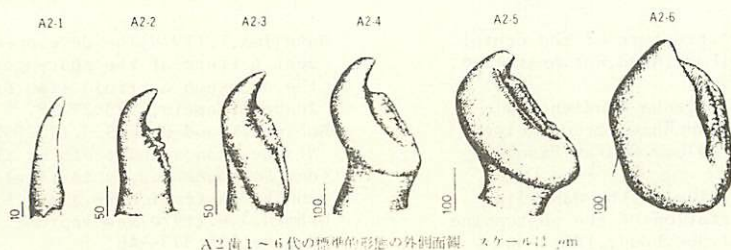


図12 小寺 (1982)

れるにしたがって落ちるからである。

最後に歯の相同性についての Osborn の考えをみてみることにする。比較解剖学からは、歯の相同性を次の条件に従っている。前上顎骨と上顎骨の間の縫合を基準に、前上顎骨にあってこの縫合に接して存在する歯を犬歯とする。犬歯より前方 (近心) の歯は切歯であり、後方 (遠心) の歯は臼歯である。下顎の歯は、上顎犬歯の前方つまり近心隣接面と咬合するものを犬歯とし、あとは上顎の歯と同じ規準に従う。小白歯と大白歯は二生歯性と一生歯性の相違にある。

ところが原猿類では、比較解剖学上の PM1 に相当する歯は PM2 より大きく、形態的にも犬歯化している (図 11)。クロン説では、各クラスの歯は基幹歯族を中心に形態の勾配をつくること、そしてクラス間には形態的な相違があるわけで、この場合は、PM1 でなく C2 と解釈することで合理的に理解できるという。比較解剖学では歯種の相同性を歯ではなく顎骨に基準を求めているが、クロン説では歯それ自身に基準を定めているのである。

また、臼歯列では最後位 (最遠心) の大白歯が消失するとともに、PM4 が萌出せず Dm4 が残留する場合が考えられるわけで、こうした場合に小白歯と大白歯の絶体的な境界がないことになる。クロン説からは、歯の相同性はまずクラスの相同性が比較発生学的に認識されるが、各クラス内の歯族ごとの相同性は厳密な意味をなさないわけである。

6. コメント

歯の交換パターンに関する Edmund の Zahnreihe 理論には、便宜的なインパルスを設定する必要があったが、Osborn の歯族説は個々の歯胚が抑制域を持つとの仮定により、みごとに歯の交換パターンを説明しなおしたものであった。この抑制域の概念も一種の場がちがいないが、いっそう範囲が狭く、かつ一般的な生理代謝の用語 (物質の潤滑) において理解できるものである。また多くの研究からも、Osborn 説の合理性が指摘されており、筆者も十分に評価できるものと考えている。

Butler の場の概念は、Zahnreihe とも類似したところのある、一種の作業仮説である。Osborn はこの概念に代る

ものとしてクロン説を提唱したのであった。この論理展開の上で要となっているところは、歯の形態はクロンの「開花」であり、その前提条件として歯胚原基が発生学的反応能に達すること、そしてクロン細胞自身が分裂により老化をきたすことから、同一クロンから形成された歯と言えども、はじめの歯と後からできる歯に形態的差異すなわち勾配ができるというものである。確かに論理としては整理されたものであるし、爬虫類形哺乳類の後犬歯列については合理的な説明となっている。しかし筆者には、クロンから直接的に形態形成がもたらされるとする前提もまた、Zahnreihe や場と同じく一つお作業仮説にはかならないように思われる。

また歯胚の移植実験についてみると、Osborn 説の一つの根拠にされている Lumsden (1979) とは、まったく反対の結果を示すものに、井尻・菅沼 (1943) の犬の歯胚移植実験がある。石灰化をはじめた C の歯胚を、I 3 の歯胚を摘出したあとの骨包に移植すると、完全な犬歯の形態の歯につくられるという。この実験結果は、歯の形態形成には、歯胚とその周囲の構造との間に、何らかの交互作用のあることを意味しており、Osborn 説からは説明しえないところである。

また、クラスを超えた歯種間にみられる形質の浸透、たとえばヒトの歯に見られる切歯の犬歯化や、また切歯のダブルシャベルの形質が臼歯の頬側面にまで連続する例 (未発表) などは、クロン説と矛盾をきたすものである。よく知られた切歯と犬歯の癒合歯については、もしこれを 1 個の歯胚由来とすると (小寺, 1979), 2 つのクロンからつくられた歯、すなわちキメラ歯ということになってしまうのである。

Osborn 説では、1 つの歯族の形態の変遷が複雑なものから単純なものへと変化 (老化) するものだという。しかしコイ *Cyprinus carpio* の咽頭歯にみられる形態の変遷は、単純な円錐歯から複雑な形態へという過程をたどるものであり (図 12, 小寺 1982), その過程は recapitulation としてのみ理解できる現象である。クロン説と recapitulation とは、折衷させ得ない理論であることは論を待たない。クロン説が機械的論理に基づいた発生学であるとの誇りは免れないであろう。

引用文献

- Bolk, L. (1912) On the structure of the dental system of reptiles. *Proc. Akad. Wet. Amsterdam*, 15: 950-961.
- (1913) *Odontologische Studien*; 1. Die ontogenie der Primatenzähne, Versuch einer Lösung der Gebissprobleme. Gustav Fischer Jena., V+152.
- Butler, P.M. (1939) Studies of the mammalian dentition, Differentiation of the postcanine dentition. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 109: 1-36.
- Cooper, J.S. (1963) The dental anatomy of the genus *Lacerta*. Ph.D. thesis, Bristol, England.
- Crompton, A.W. (1963) Tooth replacement in the Cynodont *Thrinaxodon liorhinus* Seely. *Ann. S. Afr. Mus. Cape Town*, 46: 478-521.
- DeMar, R.E. (1973) The functional implications of the geometrical organization of dentitions. *J. Paleontol.*, 47: 452-461.
- Edmund, A.G. (1960) Tooth replacement phenomena in the Lower Vertebrates. *Contr. Life Sci. Div. R. Ont. Mus.*, 52: 1-190.
- Gillette, R. (1955) The dynamics of continuous succession of teeth in the frog (*Rana pipiens*). *Amer. J. Anat.*, 96(1): 1-36.
- Harrison, H.S. (1901) The development and succession of teeth in *Hatteria punctata*. *Quant. J. micr. Sci.*, 44: 161-219.
- Huxley, J.S. & deBeer, G.R. (1934) The elements of experimental embryology. Cambridge Univ. Press, Cambridge, England.
- Iziri, S. & Suganuma, O. (1943) Experimentelle Untersuchungen über den Mechanismus. *J. Stomatol. Soci. Jap.*, 17(4): 293-301, in Japanese.
- Kodera, H. (1979) Theoretical examination on forming mechanism of fused teeth. *Fossil Club Bulletin*, 12: 7-13, in Japanese.
- (1982) Morphodifferentiation of the pharyngeal teeth of the carp, *Cyprinus carpio* Linné. *Tsurumi Univ. Dental Journal*, 8(2): 179-212, in Japanese.
- Komada, N. (1983) Growth and replacement of dentary teeth in the Smelt *Hypomesus transpacificus nipponensis*. *Zool. Magazine*, 92: 14-20.
- Lawson, R., Wake, D.B. and Beck, N.T. (1971) Tooth replacement in the red-backed Salamander, *Plethodon cinereus*. *J. Morph.*, 134: 259-270.
- Marcus, H. (1931) Zur Zahn und Gebissentwicklung bei Gymnophionen, Krokodilien und Marsupialern (Zahnstudie VII). *Morph. Tb.*, 68: 457-486.
- Nakajima, T. (1979) The development and replacement pattern of the pharyngeal dentition in the Japanese cyprinid fish, *Gnathopogon caeruleus*. *Copeia*, 1979: 22-28.
- Noble, G.K. and Pope, S.H. (1929) The modification of the cloaca and teeth of the adult salamander, *Desmognathus*, by testicular transplants and by castration. *Br. J. exp. Biol.*, 6: 399-411.
- Osborn, J.W. (1970) New approach to Zahnreihen. *Nature*, 225: 343-346.
- (1971) The ontogeny of tooth succession in *Lacerta vivipara* Jacquin (1787). *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 179: 261-289.
- (1972) On the biological improbability of Zahnreihen as embryological units. *Evolution*, 26: 601-607.
- (1973) The evolution of dentitions. *Amer. Scientist*, 61: 548-559.
- (1974a) On tooth succession in *Dia-demodon*. *Evolution*, 28: 141-157.
- (1974b) On the control of tooth replacement in reptiles and its relationship to growth. *J. theor. Biol.*, 46: 509-527.
- (1975a) Tooth replacement efficiency, patterns and evolution. *Evolution*, 29(1): 180-186.
- (1975b) The control of tooth shape. *I.A.D.R. Abstracts*, 1975: L15.
- (1978) Morphogenetic gradients: fields versus clones. Development function and evolution of teeth, ed. by P.M. Butler and K.A. Joysey, London, Academic Press, 171-201.
- Osborn, J.W. and Crompton, A.W. (1973) The evolution of mammalian from reptilian dentition. *Breviora*, 399: 1-18.
- Rübe, C. (1893) Über die zahnentwicklung der Krokodile. *Morph. Arb.*, 3(2): 195-228.
- Wakita, M., Itoh, K. and Kobayashi, S. (1977) Tooth replacement in the teleost fish *Prionurus microlepidotus* Lacépède. *J. Morph.*, 153: 129-142.
- Woerdeman, M.W. (1919) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Zähnen und Gebiss der Reptilian. Beiträge, IV: Ueber die Anlage des Ersatzgebiss. *Arch. mikr. Anat. Abt. 1.*, 95: 265-395.

(1983年 7月10日受理)