

デスモスチルスの頂窩について

鈴木 久仁博*・小澤 幸重*

はじめに

Desmostylus の臼歯歯冠は円筒形の咬頭（咬柱）で、高歯冠、薄い歯冠セメント質の発達、10mmに及ぶエナメル質の発達などの特徴がある。これらに加えて、*Desmostylus* の臼歯咬頭頂は全体が陥凹状を呈し、外輪山様の隆起すなわち外縁隆起と、中央火口丘状の隆起すなわち中央隆起をもつ二重構造を示すという他の哺乳類にはない特有の形態を持つ。この咬頭頂の形態は、井尻（1939）¹⁰）によって、所（1937c）¹¹）が「頂窩（foveola apicis tuberculi dentis, crestal pit）」として記載した歯冠咬頭部の陥凹であることが指摘された。その後、頂窩の形態的特徴と発生機序に関する研究はほとんどない。今回、未完成の咬柱と未咬耗の完成した咬柱における頂窩の組織形態を観察し、発生機序について検討したのでここに報告する。

材料と方法

試料には *Desmostylus* の未咬耗の完成した咬柱と、未完成の咬柱を用いた。

すべてアメリカ合衆国カリフォルニアの第三紀中新世の地層から産出したものを購入した。

未完成咬柱は単離した咬柱であり、頂窩の外縁隆起の発達程度が異なる2個体を用いた（標本1, 2）。未咬耗臼歯は8個の咬頭を持ち、近遠心径が43mm、頬舌径は約30mm、歯冠高が38mmであり、咬柱の配列と大きさから上顎左側第三大臼歯と推定した（Fig.4）。未咬耗咬柱は、この臼歯から機械的に分離したものを用いた（標本3）。

各々の咬柱はダイヤモンドカッターで陥凹部の中央隆起を通る縦断面を作成し、0.25 μ mの粒度までダイヤモンドペーストで鏡面仕上げをした。試料を超音波で洗浄し、1/20N塩酸で15~30秒間エッチングした後、実体顕微鏡で観察した。次に研磨面を金あるいは金-パラジウムで蒸着し、同様に実体顕微鏡で観察した後、走査型電子顕微鏡で観察した。

結果

1. 頂窩の形態

未咬耗臼歯のすべての咬頭頂は陥凹状を呈し、中央には咬頭頂に相当する隆起を有し、周囲には外輪山状の隆起がある（Fig.4）。ここでは頂窩の中央の隆起を中央隆起、外輪山構造を外縁隆起と呼ぶことにする。

標本1の中央隆起は外縁隆起より高く（Fig.1）、標本2は外縁隆起が明瞭になり中央隆起とほぼ同じ高さであり（Fig.3）、標本3は外縁隆起が高い完成咬柱であった（Fig.5）。

未完成咬柱の標本1は、太さ6.5mmで残存長16mm、中央隆起は高さが1.6mm、基部が3.2mmで、浅く陥凹を示していた（Fig.1, 2）。未完成咬柱の標本2は太さ8mm、残存長2cmで中央隆起は基部が約3mm高さが1.8mmであった（Fig.3）。完成した臼歯の未咬耗咬柱にはすべて頂窩が認められ（Fig.4）、標本3は咬頭頂付近で太さ約1cm、長さ約3cmであった。未完成咬柱が比較的均一の太さであるのに対し、完成した咬柱は咬柱中央部がやや太く観察された。

標本3のエナメル質は歯冠中腹に於いて厚さが約6mmであり、頂窩の中央隆起の基部が約2.5mmの直径、約2mmの高さを示し、外縁隆起は中央隆起より高かった（Fig.5）。頂窩のエナメル質表面は凹凸が激しく、時に吸収窩も認められ、薄い歯冠セメントが覆っていた。完成した咬柱の先端部分はやや膨らみ、頂部から2-3mm下部がゆるくくびれる咬柱もあった。

標本1-3ともに頂窩の陥凹底部にはセメント質が沈着し、中央隆起の先端でエナメル質の露出が観察された。セメント質、エナメル質表面には小さな陥凹が観察された（Fig.1, 5）。標本1では中央隆起の側面に深い吸収窩とそこを満す歯冠セメント質が認められた（Fig.2）。

2. 成長線

咬柱（標本3）の縦断面はエナメル質の層構造によって色調が異なっており、成長線が明瞭に観察された

Kunihiro Suzuki and Yukishige Kozawa :

Crestal pit of *Desmostylus* molar

* 日本大学松戸歯学部第2解剖学教室

(Fig.5). 層構造は大きく4-5層に区別できるが、その境界は明瞭な成長線との対応が認められた。しかし、層構造の境界には斑状に着色された部位や不規則にじむ部位もあった。また、エナメル質の硬さも部位によって違いがあり、最外層の白い部分はややもろかった。

成長線は咬柱中腹ではほぼ平行に走行するが、頂窩近くになると、外縁隆起の外形に沿って中央隆起の基底部に向かって収束する傾向がみられた (Fig.7)。

すべての標本に於いて、中央隆起基部のやや外側に達する明瞭な1本の太い成長線が認められた (Fig.2, 3, 5)。この成長線は、標本1では咬柱の中腹部においてエナメル質全層の1/2、標本2では象牙質側1/3、完成咬柱である標本3では象牙質側1/4に位置する。この成長線はすべての標本のエナメル質において、ほぼ同じ位置を走行していた。走査電顕の観察によると、最も明瞭な成長線の近傍には、密に並行する数本の成長線が認められた (Fig.6, 7)。

標本3の咬柱には表面側の1/4にももう1本の明瞭な成長線が観察され、外縁隆起のやや外側に終わっていた (Fig.5)。外縁隆起における成長線は、シュレーゲル条に直交するような弧を描き、外縁隆起の陥凹内面に終わっていた (Fig.8)。エナメル質表面には周波条が観察され、周波条の発達が強い部位では輪状のくびれが認められた (Fig.5)。

標本3の頂窩における成長線をFig.9に示した。

3. エナメル質の構造

標本3は、中央隆起咬合面におけるエナメル質の厚さが250-300 μ mで、外表面をセメント質が薄く覆っていた (Fig.5)。特に中央隆起の基部にあたる陥凹にはセメント質の沈着が顕著で、エナメル質の吸収像が観察された (Fig.7)。セメント質が剝離、脱落したエナメル質表面には小さな陥凹がみられた。標本2の中央隆起咬合面でのエナメル質の厚さは約250 μ mで象牙質がごく近くまで認められた。

標本3が示すように、シュレーゲル条はエナメル象牙境から斜め上方に立上がり、ゆるいS字弯曲を描いて配列し、完成したエナメル質表面には周波条が顕著に観察された。

中央隆起のシュレーゲル条は、エナメル象牙境からほぼ水平に走行しエナメル質表面に達していた。外縁隆起のシュレーゲル条は、中央隆起基から下のエナメル象牙境から起り、外縁隆起に沿って走行し、エナメル質表面に終わっていた。外縁隆起のシュレーゲル条は他のエナメル質の部位に比べて帯の幅や走行が不規則であった。

シュレーゲル条は中央隆起の基部外側に達する明瞭

な成長線の部位で、不規則な走行や帯の間隔の乱れ、帯の分離、融合、エナメル小柱の配列や形態の乱れが観測された (Fig. 6)。これは外縁隆起に伸びるシュレーゲル条の部分で顕著であり、歯根側に向かうにつれて規則的になっていた (Fig.2, 3)。標本3では、エナメル質表層から3分の1ほどのに認められる明瞭な成長線の外側で、シュレーゲル条がやや水平方向に弯曲し、全体としてゆるいS字弯曲を形成しながらエナメル質表面に達する。標本1, 2ではシュレーゲル条のS字弯曲は観察されなかった。

考察

頂窩は所 (1937) が記載し、*foveola apicis tuberculi dentis*, *crestal pit* と命名した咬頭頂の小さな陥凹であるが³¹⁾、咬頭以外の結節や辺縁隆線にも存在し、ヒト以外の哺乳類にも存在する³⁾。

東柱目 *Desmostylus* の未咬耗の臼歯は歯冠セメント質で覆われているが、咬柱の頂部はカルデラを思わせる形状を示し、中央火口丘状の突起すなわち中央隆起と、辺縁部の外輪山様の隆起すなわち外縁隆起がある。*Desmostylus* の咬柱頂部の陥凹を井尻 (1939)¹⁰⁾ は所 (1937)³¹⁾ の定義に従い「頂窩」として記載している。このような明らかな二重の隆起を持つ頂窩の形状は東柱目の *Paleoparadoxia* の主に第2, 3大臼歯にも認められ^{11, 12, 17, 19, 25, 26)}、また *Desmostyella* でも観察されている²⁾。

Desmostylus の咬頭部以外にもエナメル質には小さな小孔があるが、本論文では咬柱頂部の陥凹を頂窩として定義する。他はエナメル質欠損部ないし小孔と呼ぶ。

細い未完成の咬柱 (標本1, 2) では、頂窩の中央隆起の部分は、完成した咬柱 (標本3) の中央隆起とほぼ同じ大きさになっているが、外縁隆起の発達は弱い。今回用いた標本を外部形態の上から比較すると、これら未完成咬柱と完成した臼歯の咬柱の頂窩は標本1, 2, 3の順に連続的に変化していることを示し、中央隆起が形成された後に周囲の隆起が生じて外輪山様の外縁隆起が完成する (Fig.10, 11)。

次に咬柱形成過程をエナメル質の成長線によって検討する。完成した咬柱 (標本3) の縦断面には多数の成長線 (レッチウス条) が観察されるが、エナメル象牙境側の1/4とエナメル質表面側の1/4に特に明瞭な成長線が認められる (Fig.5)。内側の明瞭な成長線は頂窩の中央隆起の裾にあたる部分に集束し、外側のものは外縁隆起の外側の肩にあたる部分に終わる成長線である。このうち内側の成長線がより顕著である。これは部位的に未完成の咬柱 (標本1, 2) の中央隆起の裾にあたる部分に集束する明瞭な成長線と同じ意味を持つものと考えられる (Fig.2, 3)。

内側の明瞭な成長線は、咬柱の歯頸部付近のエナメ

ル象牙境から鋭角に発して中央隆起の基部に達するが、シュレーゲル条はこの成長線と交差し、成長線の付近、特にその外側で走向、エナメル小柱の配列と形態に乱れが生じている (Fig.6)。特に咬頭頂に近づくとその傾向は著しい。これは内側の明瞭な成長線が形成される時期にエナメル芽細胞の運動を変化させるような強い要因が生じたものと考えられる。

内側の明瞭な成長線を走査電顕によって観察すると、1本の電子密度の高い成長線はそれに沿う数本の狭い間隔の成長線によって構成されている。つまり、エナメル質形成に障害を与える要因が、一定の期間に数度繰り返されて形成されたことを意味している。

外側の明瞭な成長線は、内側に比べると周囲の成長線との電子密度の差が小さく、その付近でのシュレーゲル条の走行の乱れはほとんど認められない。これは、エナメル質形成が内側の成長線より順調に行われたことを意味している。シュレーゲル条の走行は、この付近からエナメル質表面に垂直に近く傾き、シュレーゲル条は全体としてS字状の弯曲を形成する。

内側の成長線の形成以降は全体の3/4に及ぶ厚いエナメル質を形成し、成長線が明瞭に認められる。外縁隆起にも明瞭な成長線が見られ、外縁隆起のシュレーゲル条に対してほぼ直交するように走行し、外縁隆起の頂窩側 (内側) のエナメル質表面に周波条のような形態で終了する (Fig.8)。即ち、外縁隆起の頂窩内面は周波条と同様の形成様式によったものと考えられる。これは *Desmostylus* 咬頭頂の頂窩特有のものである。

小澤 (1974)¹⁸⁾ は、エナメル質表層側4/5に観察された強い成長線に注目しこれを新産線と考えて、妊娠期間等の推測を行っている。これは、今回観察された外側の成長線に相当する位置である。しかし、頂窩の中央隆起の基部に及ぶ内側の成長線はエナメル質形成の初期に形成されたものであり、この時期に *Desmostylus* に大きな代謝変化があった結果、形成されたものと考えられる。

このような成長線を形成する強い生理的变化を示すものには、出産時に刻印される新産線がまず考えられる。他に、*Desmostylus* の半水生の生活様式が提唱されており^{11, 12, 13, 24, 25)}、陸生から水生へあるいはその逆など生活環境の大きな変化も強い成長線を形成する要因として考えられる。完成咬柱に観察される明瞭な2条の成長線は *Desmostylus* の成長過程にこのような2度の大きな変化があったことを示している。最初に形成される内側の成長線を新産線とするなら、胎生期間を改めて推定しなければならない。

以上のことから、咬柱の中央隆起が形成され、内側の明瞭な成長線を境にして外側上方へエナメル質形成

が進行し、外縁隆起を発達させて頂窩の形成が進むことが確認された。すなわち、エナメル質の形成が進むにつれて外縁隆起は中央隆起を超える高さに成長し、咬柱の外側面は頂窩の隆起の完成後もエナメル質形成が進み臼歯歯冠が完成する。

頂窩の中央部隆起の咬合面側におけるエナメル質の厚さは、咬柱の他の部分に比較して非常に薄い。吸収窩が存在し、その表面を薄く歯冠セメント質が覆う。これは、中央隆起が形成される時期にエナメル質表面が吸収され、歯冠セメント質の形成が起ることを示す。エナメル質が薄い原因としては、歯冠セメント質形成による影響でエナメル質形成が阻害されることも考えられる。この薄いエナメル質は萌出後直に咬耗して象牙質が露出する。すなわち、高歯冠の草食獣などのものつ enamel free area^{3, 5, 6, 27, 29, 30, 33)} との関連性をも検討する必要がある。

頂窩は、上下顎とも第2、第3大白歯の未咬耗臼歯に多く、他の歯種での存在は明らかではない^{1, 2, 7, 11, 15, 16, 20, 21, 23, 24, 28, 32)}。 *Desmostylus japonicus* T. et I. 標本の歯嚢骨内にある、石灰化未完了の右上顎第2大白歯と推定される咬柱は、歯頸部で分離した状態である。この咬柱の大きさ、形態は標本2の咬柱に類似し、これらの咬頭頂は中央隆起の発達と外側隆起の弱い発達が予想される^{4, 7, 8, 9, 14)}。これは1つの臼歯において咬柱がほぼ同時期に形成されることを示唆している。

以上のことから *Desmostylus* の臼歯の頂窩、成長線は独特の生理的、生態的变化と種の特異性を反映したものであり、この形成過程を解析することは、デスモスチルス類の生態を復元する手掛かりになるものである。

謝辞

本研究の機会を与えられ、ご指導、ご援助をいただいた井尻正二会員に深謝する。また、本研究に際し共に討論し、示唆を与えていただいた高橋正志会員に感謝する。日本大学松戸歯学部第2解剖学教室の皆様には助言、ご協力をいただいたことを感謝する。

参考文献

1. Abel, O. (1922) *Desmostylus*: Eine mariner Multituberculate aus dem Miozän der Nordpazifischen küsternregion. *Acta Zoologica* 3: 361-394.
2. 秋山雅彦, 熊野純男 (1973) 北海道歌登町上徳志別産デスモスチルス。地質雑 79: 781-786.
3. Crooks, P. V., O'Reilly, C. B. and Owens, P. D. A. (1983) Microscopy of the dentine of enamel-free areas of rat molar teeth. *Arch Oral Biol* 28: 167-175.
4. Domning, D. P., Ray, C. E. and McKenna, M. C. (1986) Two new Oligocene desmostylians and a

- discussion of tethytherian systematics. *Smithsonian Contr. Paleobiol.* 59 : 1-56.
5. 藤田恒太郎, 桐野忠大, 山下靖雄 (1995) 歯の解剖学. 22版, 金原出版, 東京, 18.
 6. Grevstad, H. J. and Selvig, K. A. (1982) Presence of enamel on the lingual surface of rabbit permanent incisors. *Scand. J. Dent. Res.* 90 : 173-181.
 7. Hay, O. P. (1915) A contribution to the knowledge of the extinct sirenian *Desmostylus hesperus* Marsh. *Proc. U S Nat. Mus.* 49 : 381-397.
 8. 井尻正二 (1937a) 古生物学に於ける歯式の問題—新たに得られたる *Desmostylus japonicus* の Zahnkeim m₂ の分類記載を中心として. *地質雑* 44 : 837-856.
 9. 井尻正二 (1937b) *Desmostylus japonicus* に於て発見された新歯牙発生組織井歯囊骨 (Os sacculi dentis). *地質雑* 44 : 1177-1193.
 10. 井尻正二 (1939) *Desmostylus* の歯牙組織学的研究. *東京科学博物館研究報告* 1 : 1-16.
 11. 井尻正二, 亀井節夫 (1961) 樺太産の *Desmostylus mirabilis* Nagao と岐阜県産の *Paleoparadoxia tabatai* (Tokunaga) の頭蓋骨の研究. *地球科学* 53 : 1-27.
 12. 犬塚則久, 村井武文 (1980) 茂庭層産 *Paleoparadoxia tabatai* の下顎左側第3大臼歯について. *地球科学* 34 : 2, 105-108.
 13. 犬塚則久 (1984) デスモスチルスの復元. 1版, 海鳴社 東京, 119-137.
 14. 犬塚則久 (1989) *Desmostylus* 臼歯の歯種同定の再検討—*D. japonicus* の模式標本 (戸狩標本) を中心として—. *地質雑* 95 : 17-31.
 15. Kellogg, R. (1931) Pelagic mammals from the Temblor Formation of the Kern river region, California. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 19 : 217-397.
 16. 木村方一, 赤松守雄 (1984) 北海道穂別町産デスモスチルスについて (第1報). 穂別町立博物館研究報告第1号, 11-23.
 17. 木村方一, 八幡正弘, 沢村寛, 瀬川勲, 鈴木明彦, 村石靖 (1998) 北海道東部の阿寒町で発見された脊椎動物化石とその産出層準について. *地球科学* 52 : 44-50.
 18. 小沢幸重 (1973) 北海道上徳志別産 *Desmostylus* の臼歯の組織学的研究. *地質雑* 80 : 179-185.
 19. Mitchell, E. D. (1963a) Brachydont Desmostylian from Miocene of San Clemente island, California. *Bull. Southern. Calif. Acad. Sci.* 62 : 192-201.
 20. Mitchell, E.D. and Repenning C. A. (1963b) The chronologic and geographic range of desmostylians. *Contr Sci Los Angeles County Mus.* 78 : 1-20.
 21. 長尾 功 (1935). *Desmostylus* 属の歯式及各歯の構成に就て. *地質雑* 42 : 605-614.
 22. Nagao, T. (1937a) Desmostylella, a new genus of Desmostylidae from Japan. *Proc Imp. Acad. Tokyo* 13 : 82-85.
 23. Nagao, T. (1937b) A New occurrence of a small *Desmostylus* tooth in Hokkaido. *Imp Acad Tokyo* 13 : 110-113.
 24. Reinhart, R. (1959) A review of the sirenian and desmostylia. *Univ. Calif. Pub. Geol. Sci.* 36 : 1-146.
 25. Shikama, T. (1966) On some desmostylian teeth in Japan, with stratigraphical remarks on the Keton and Izumin desmostylids. *Bull. Nat. Mus.* 9 : 119-170.
 26. Shimada, K. and Inuzuka, N. (1994) Desmostylian tooth remains from the Miocene Tokigawa group at Kuzubukuro, Saitama, Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan* 175 : 553-577.
 27. Sutcliffe, J. E. and Owens, P. D. A (1980) A light and scanning electron microscopic study of the development of enamel-free area on the molar teeth of the rat. *Arch Oral Biol* 25 : 263-268.
 28. Tokunaga, S. (1939) A new fossil mammal belonging to Desmostylidae. *Jub. Pub. Comm. Prof. H. Yabe's 60th Birth*, 288-299.
 29. 所敏一 (1937a) 実験用白鼠の臼歯の形態に就いて, 第三回報告 珐瑯質の被覆状態に就いて. *日本歯科学会雑誌* 30 : 1-2.
 30. 所敏一 (1937b) 牛の臼歯咬面 Lophの尖頂に在る凹窩に就いて. *日本歯科学会雑誌* 30 : 3-4.
 31. 所敏一 (1937c) 人類の珐瑯質に於ける一新知見頂窩に就いて. *日本歯科学会雑誌* 30 : 5-7.
 32. Van der Hoof, V. L. (1937) A study of the Miocene sirenian *Desmostylus*. *Univ. California Publ. Geol. Sci.* 24 : 169-261.
 33. Weinmann, J. P., Wessinger, G. D. and Reed, G. (1942) Correlation of chemical and histological investigations on developing enamel. *J. Dent. Res.* 21 : 171-182.

Abstract

The crestal pit (foveola apicis tuberculi dentis), reported and named by Tokoro in 1937, is a small pit on the cuspal and/or marginal ridge of tooth crown in mammals.

Desmostylus, which lived in the North Pacific region during the Miocene, had a large lacuna-like crater with a central cone and a thick enamel rim on each molar cusp, resembling a column. Ijiri (1939) indicated that this structure was the crestal pit, but since then, there have been few published reports on this feature.

In this study, the histological features and developmental process of the crestal pit of *Desmostylus* molar were investigated by observation of both immature and mature columns. Many incremental lines (striae of Retzius) can be seen when the column is observed in longitudinal section. Two of these lines are especially marked on the mature column. The inner one is in the inner 1/4 of enamel layer and reaches at the base of the central cone. The outer one is in the outer 1/4 of enamel. Each of the immature columns has only the inner line.

The developmental process is considered to begin with the formation of a central cone, and then the outer marginal rim rises upward as the outer enamel forms. The inner intense incremental line is formed between the central cone and outer marginal rim. The outer 1/4 of the enamel layer is produced after the outer intense incremental line.

Hunter-Schreger(HS) bands run regularly through almost the whole enamel, showing moderate S shaped rows. The courses of the HS bands and the arrangement of the enamel prisms are disturbed at the inner intense incremental line. At the outer intense incremental line, the course of the HS bands incline flatly and then end almost perpendicularly to the surface.

It is suggested that these two prominent incremental lines mark the boundary of dynamic metabolic change during the development of this animal. The most dynamic change of mammalian metabolism occurs at birth or with ecological change, for example a shift from land to water or vice versa, because *Desmostylus* is considered to have been a semi-aquatic mammal. It is concluded that the crestal pit was formed by dynamic changes in enamel formation caused by changes in the mode of life of *Desmostylus*.

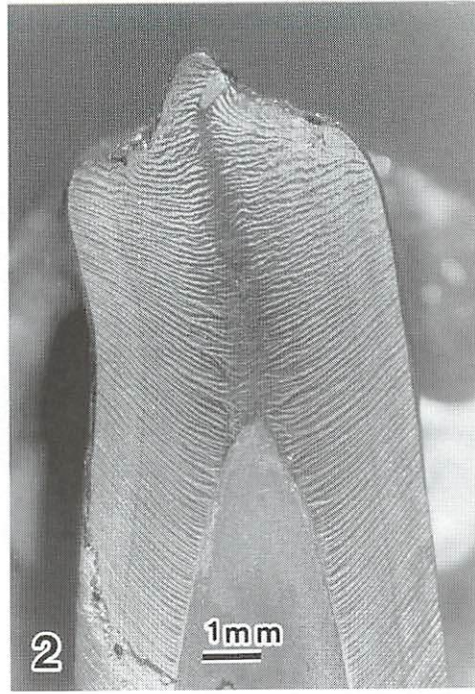
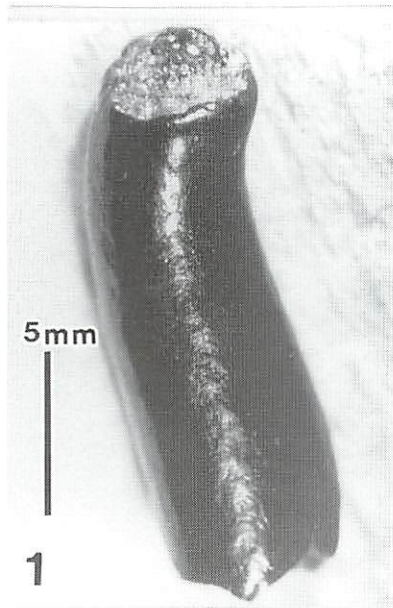


Fig 1. 標本1. 未完成咬柱。

Fig 2. 標本1の断面図。中央隆起の基部に向かう明瞭な成長線が認められる。

Fig 3. 標本2 (未完成咬柱)の断面図。中央隆起基部に向かう明瞭な成長線が認められる。

Fig 4. 臼歯咬合面。すべての咬頭に頂窩が観察される。

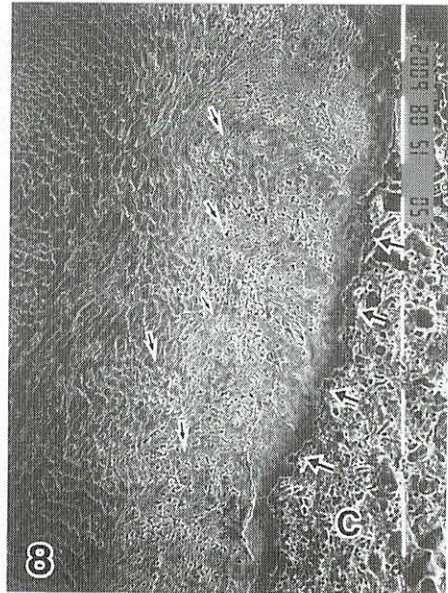
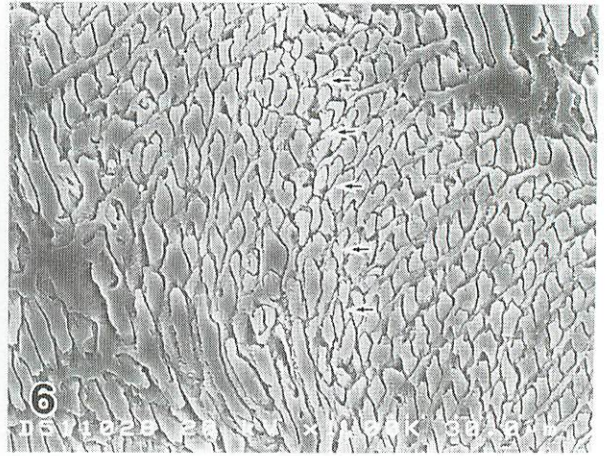
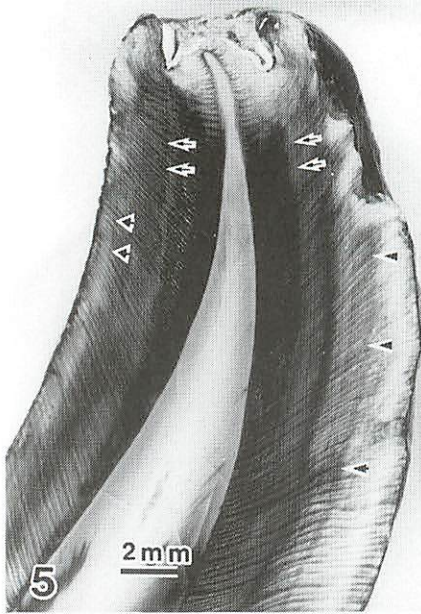


Fig 5. 標本 3 (未咬耗咬柱) の断面図。矢印：中央隆起の基部に向かう明瞭な成長線と、外縁隆起に向かう明瞭な成長線。
 Fig 6. 成長線付近のエナメル質 (標本 2 の走査電顕像)。矢印：光顕で観察される明瞭な成長線に相当する線条。成長線を境にシュレーゲル条、エナメル小柱の変化が観察される。写真左側がエナメル質表面に向かう。
 Fig 7. 中央隆起の基部での成長線 (標本 3 の走査電顕像)。矢印：光顕で観察される明瞭な成長線に相当する線条。C：セメント質、Cc：中央隆起。
 Fig 8. 外側隆起の内側面の成長線 (標本 3 の走査電顕像)。矢印：エナメル質表面に向かう成長線。C：セメント質。

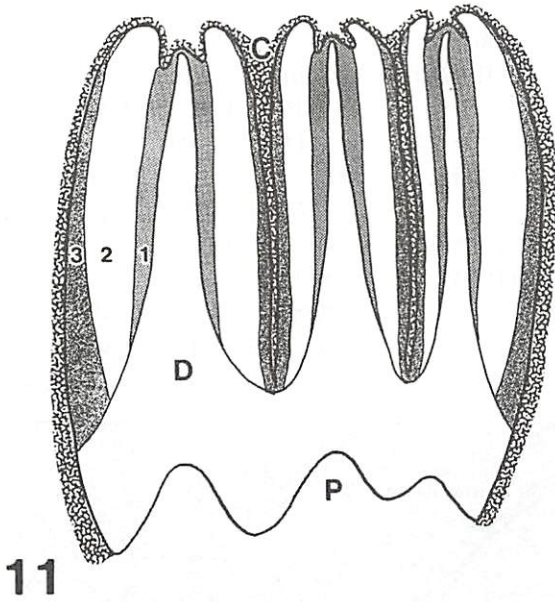
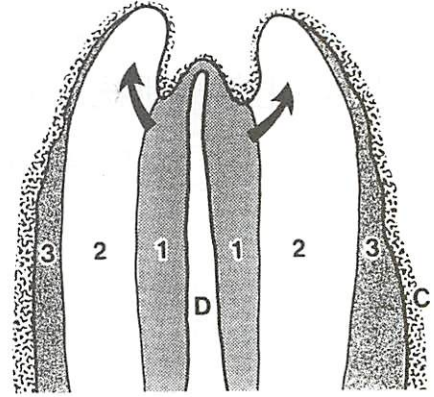
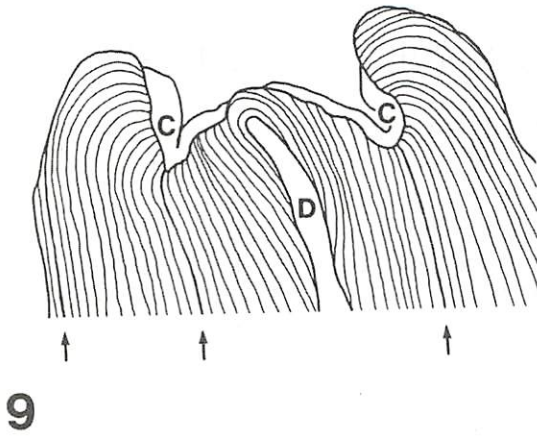


Fig9. 頂窩の成長線 (標本3)。C:セメント質。D:象牙質。矢印は明瞭な成長線に相当。

Fig10. 頂窩の発生。内側の明瞭な成長線付近で外側隆起の発達が始まり、外側の明瞭な成長線付でシュレーゲル条の走行が変化する。数字、ノはエナメル質の発生段階を示す。C:セメント質。D:象牙質。

Fig11. 臼歯の組織概念図。C:セメント質。D:象牙質。P:歯髓腔。数字はエナメル質の発生段階を示す。