

## 哺乳類の三結節歯の進化の第二の概要 (1897年) の批判的検討

(訳注：目次では三結節説：故コープに捧げる批評)

[故コープ教授の' "Trituberculy : The American Naturalist, December 1897, pp. 993-1016" .を転載]

## 多結節 (多咬頭) 説 Polybunary (訳注：目次にあるため追加)

哺乳類の歯の歯冠形態学は、Edward D. Copeや他の古生物学者によって示された、全ての複雑な形態は、唯一の三結節型から派生したという説明以来、とくに新しい研究分野として起こったものである。Cuvier, Owen, Huxleyとその他の古い研究や考え方は、哺乳類の各目の歯を非常に多く区分したが、それは本来おのおのが一つの型からの変化したものとして取り扱わなければならないものであるため、現在は比較的ほとんど使われていない。哺乳類の新しい歯科学は、有爪類や有蹄類の歯の歯冠が、比較解剖学的なリンネ的感覚で認識された時に、共通の型に基づいており、同じ起源を持つ相同的な要素によって構成される、というCope、Osborn、Scott、Schlosserやその他の科学者による先駆けによって始まったものである。それは又、Leche、Kükenthal、Taeker、Röse、Woodward [M.F.] やその他の科学者による、原始的な形態、数、乳歯列を明らかにする、新しい歯の発生学の試みの時点からも始まるものである。

新しい時代に、この形態学の領域を十分に確立するには、三結節の原型の理論をまず示すことが必要である。しかしこれは、何らかの形で、ほぼ全てのイギリスの形態学者、例えばLankester、Forsyth-Major、Newton-Parker、M. R Woodward、E. S. Goodrich、Marion Timsに反対されている。唯一、FlowerとLydekkerによって受け入れられているのみである。ドイツでは、この学説はv. Zittel、SchlosserそしてRütimeyerによって受け入れられ、とくにSchlosserは重要な事実を加え貢献している。同時に、この学説は、いくぶん控えめにだが、発生学者のRöse、Leche、Taekeやその他によって受け入れられているが、彼らはこの学説への貢献よりも、むしろ上下顎の咬頭の相同性を明らかにしようとしているのである。そしてフランスでは殆ど変化がない。アメリカでは、Scott、Allen、Wortman、Earleやその他多数の研究者が、三結節説に取り組み、重要な事実を加えている。(75p) 著者が、“多咬頭の起源”を詳しく取り上げることは難しいが、これは有能な形態学者 [ここにはとくにDr. Florentine Ameghinoを加えるべきである(201-204頁のこの仕事を参照)。H.F.O. (訳注：H.F.Osbornのこと)]であるForsyth-Major (205頁参照) や Lankester、Goodrich (206頁参照) としてParkerなどによって、あるていど積極的に唱えられているものである。この型を示す事実、多丘歯類と単孔類、ある種の齧歯類が原始的であるということは、多咬頭型それ自体が起源であるという証拠にはならない。単孔類の退化した歯が歴史的にはないが、将来、わずかな数の“多咬頭polybunary”の歯と、より三結節に近い形態が多丘歯類と齧歯類の先祖に見つかるであろう。

これは思考と記述の簡便性のためのものであり、この考えが証明されれば、起源に基づく相同性よりも二次的な形に基づいている古い命名法は改めなければならない、それは哺乳類の各種の型で違い、各大陸の古生物学者の間で異なるものを、一つの法則のもとに新しい歯科学としての記述の方法とするものである。最終的に、形態とそれをもたらす原則の双方において、全ての放散系統を明らかにしなければならない。統一的な命名法の重要性は、サイ類とウマ類に用いられた用語の付表で一目瞭然である。例えば、ウマとサイの臼歯の放散が、その非常に初期の起源の均一性によって、後の地質時代の変異の幅が制限されること[これは白亜紀の比較的初期である]は、当初予想できなかったのである。それは間違いない。まず付図の *Merychippus* (162図) と *Aceratherium* (175, 176図) を比較せよ。そして、多様な稜や三日月型に基づく Owen の *Hyracotherium vulpiceps* [*leporinum*] (159図) の形のような単純な鈍頭歯を想定せよ。すると Taeker の *Zur Kenntniss der Odontogenese bei Ungulaten* (訳注：有蹄類の歯の知見) をみると、6結節の古い型が想像でないこと、全ての稜(隆線) と三日月の型がそれに先立つ胚発生での単純な円錐膨隆の分化するおなじ現象なのであることがわかるだろう。そして注意深く次の2種類の歯の変化を観察すると：  
*Merychippus* (訳注：ウマ類の一種) における2つの "セメント質が沈着した凹み"、それは *Aceratherium* (訳注：*Acerorhinus* または *Turkanatherium*、サイの一種、漸新世中期—鮮新世初期 約3000万年前) での2つの近心と遠心の窪み “小窩 *fossettes*” だが、近心の凹みが前壁の角から三日月の結節(茎) *crescentic spurs* (訳注：傍錐から凹みがわに発達した走る隆線) が飛び出し、後者は、壁から “近心稜 *antecrochet*” (訳注：原小錐から中心窩に走る隆線) と “小稜 *crochet*” (訳注：後小錐から中心化に向かって走行する稜) の突出で囲み；遠心の “凹み” と “小窩” は同じように遠心の基底部分にある歯帯が発達して囲まれる。(訳注：メリキップスは図162、サイは図175を参照) これらが初めの同じ最初の咬頭中心から生じるのをみれば、草食への様々な二次的な適応の間に相同性があるのを、だれが疑うだろうか？ 始新世初期に6結節性の原型は、そのまま三咬頭性の古い型にさかのぼる。それゆえ、哺乳類全体において、有蹄類だけでなく霊長類、食肉類、食虫類、齧歯類には原始的な三結節型における類似の変異が起こるのをみるのである。(77p) 驚くべきことに、そこには殆ど明瞭な型といえるものがなく、殆ど無限の亜型あるいは変異型がある。古い地層を遡上すると多様な系統は収斂し、歯だけで異なる種類を区別することはますます困難となるのである。よって、全ての始新世のサルはまず有蹄類あるいは移行形に帰属され、M. Filhol による合成語の *Pachylémuriens* として表現されるのである。

MOLAR TEETH OF ALL THE MAMMALIA.	FOR RHINOCEROS MOLARS.	FOR RHINOCEROS MOLARS.	FOR UNGULATE MOLARS.	FOR HORSE MOLARS.
Terminology based upon evolution from a tribucular, ancestral molar type.	Terminology used by English authors, Boyd-Dawkins (1867), Bask (1870), Lydekker (1882), and Foote (1882).	Terminology used by Cuvier (1836) and De Blainville (1846), Gaudry (1878), Pavlow (1892).	German and Russian authors, Rüttimeyer and Kowalevsky (1893).	Huxley and Lydekker (1886)
Primary Molar Cones	Protocone Paracone Metacone Hypocone	Denticule interne du pr. lobe Denticule externe, pr. lobe Denticule externe, sec. lobe Denticule interne, sec. lobe	Innenpfeiler des Vorjochs Innenpfeiler des Nachjochs	Anterior pillar Anterior crescent Posterior crescent Posterior pillar
Premolar Cones	Deuterocone Tritocone Tetartocone			
Secondary Pillars or Styles	Parastyle Mesostyle Metastyle Hypostyle	First Costa = Buttress Posterior collis (in part)	Pericones, Randgipfel	Anterior ridge Middle ridge Posterior ridge Posterior prominence
Secondary Crests	Ectoloph Protoloph Metaloph	Exterior lamina = Dorsum Anterior collis Median collis		
Valleys	Praesinus Postsinus	Anterior Valley Posterior Valley		
Secondary Folds	Crochet Antecrochet Crista	Posterior combing plate Anterior combing plate Crista		
Secondary Cavities	Prae, Medi, and Postfossettes	Uncus Crochet Antecrochet Crista		
Cingulum	Cingulum	Posterior collis (in part) = cingulum, guard Bourelet		Cement Lakes Wulst

### 三結節説における咬頭の相同性

**発生学的事実** — 歯に関する発生学の進歩は、歯の二世系列、いわゆる痕跡的な最初の乳歯と次の永久歯についてが主要な問題である。しかし、発生学者は大臼歯の咬頭の系の順序について非常に微細な研究に分け入るが、総体的な問題の視点を欠き、簡単に言うな、全ての研究者が同様に、別種の下顎大臼歯を記述するにあたり、同じ発生順序で、かつ三結節説が命名した:原錐、傍錐、後錐、距錐の順序で発生する、とする。さらに発生学者は、上顎の歯に関しては原錐、傍錐、後錐ではなく、傍錐、後錐、原錐の順序だとする三結節説とは反対の結論を見出している。この事実を、TaekerやRöseその他によって最初にもたらされたとき、著者は古生物学的事実揺らぎ無い自信を持ち、上顎大臼歯において原錐が二次的に退縮し、発生学ではもはや進化の順序は繰り返さないのだ、という理解に進んだのである。この考えは、最近の研究で、Woodward [M. F.]によって、次のような事実と、一定の支持がもたらされているが、それは食虫類では**上顎大臼歯の原錐がまだ最も顕著であり、この咬頭が最初に分化し傍錐と後錐がそれに続く、**というものである。

Woodwardは、この例はその他の食虫類と違い、つまり注意深く調べると霊長類や有蹄類とその他の型における原錐の出現が遅いことと一致する、と指摘する。Woodwardはこれらの矛盾する事実から、食虫類の目の咬頭形成には、一つは原錐が最初に出現し、他は原錐が第三番目あるいは最後に出現する、という2つの様式がある、と推定する。そのような二重起源の現象を、筆者はほとんどあり得ないと考える。[反対意見は123-126と227頁を参照せよ] しかし、Woodwardやその他の多くの観察結果は、古生物学的な三結節説を補強するために、確実に重要である。(78p) そのため筆者は、最近、追加証拠を得るため精力的に努力してきたが、いまのところ成功していない。つまり、主咬頭が上顎大臼歯では舌側に、また下顎大臼歯では頬側に存在することに関して、**古生物学上の全ての事実が同じ方向性を指している**ことを、強調しすぎてはならない。が、いまだに三結節説に納得していない人たちのこれに関する重要な見落としは、上下顎の歯の各発生段階における機械的適応性の必要性であり、それは三結節説に完全に適合する、ことである。[特にCopeの次の分館を参照せよ"On the Mechanical Causes of the Development of the Hard Parts of the Mammalia (哺乳類の硬組織の発生に関する機械的原因に関して) ," *Jour. Morph.*, Vol. III., Sept. 1889, 226-274頁. その反対の考えは本著の61、68、82の各頁、図208, 209を参照のこと.] 下顎大臼歯の咬頭における**三錐野**あるいは三角形的な配列が普遍的であるとすれば、頬側咬頭である傍錐と後錐から分化する上顎大臼歯の歯冠に機械的な関係を想像できない。

もし古生物学的研究の主要な目的が多様な進化経路とその子孫を可能な限り辿るものであるとするなら、統一的原始的型を明らかにすることは以前より難しいであろうが、実際はそうではない。以前は基礎が誤っているか、全くなかったのに仕事してきたが ; 今では原始的な形態に確実な基礎が敷かれるまでに進んでいる、ここで必要なものは記述や分析をより正確な方法で行うことである。

### 三つの原始的な形

大白歯に関する限り、現在の知識において、3つの主要な形態があり、それぞれ各段階を進み続けてゆくのである。恐らく多丘歯類を含む、これらの一つあるいは他のものから、すべての既知の現生または化石哺乳類の歯は放散したのである。これらの型は付図に示してある。つまり第一は、爬虫類と哺乳類を結びつける**同形歯性**、第二は、ジュラ紀初期に優勢であった**三錐歯**、第三は、（ジュラ紀後期か）白亜紀後期に現れ最も機能の高い**三結節歯**の歯冠 [これは北米のいわゆるComo (Atlantosaurus) 累層とイギリスのPurbeck累層の下部層から見出されており、いまではかつてのジュラ紀後期とするよりも白亜紀の基部に相当するだろう。[22頁\*参照]] である。これらの主要な型の中間的移行形は中生代の哺乳類に見出され、十分な注意のうえに研究されている。[222頁を見よ]

これらの主要な各段階の幹から幾つかの哺乳類は最初から直接その歯の型、例えばいまの鯨類にみられる"同形歯性"と"三錐歯"、が派生したようである。(79P) しかしこれに関する基礎はいまだ不十分であり、進化する過程が“同形歯”から“三錐歯”そして“三結節歯”の順であるのに、退行するのは“三結節歯”“三錐歯triconodont”へ、そして“同形歯”へとなる。それ故に、それらの主要な幹の形が二次的に獲得されたと言う見方もある。例えば、フクロオオカミの“三錐歯triconodont”の下顎大白歯は先祖の三結節歯からのあきらかな二次的退行である。また、アザラシや耳のあるアザラシ（訳注：アシカには耳蓋がない）、セイウチなどの海棲食肉類の間では“三錐歯”から“同形歯性”へ戻る；それ故、鰭脚類が裂脚類から分かれる前は“三結節歯”型の大臼歯を持っていたと考えられるのである。現生の貧歯類の臼歯歯冠は、単純化したという同様の退化に関するかなりの事実がある、現在すくなくともGravigrada（訳注：化石種でPilosa目；貧歯類に近い先祖か？の下目）が三結節歯を持つ先祖の紐歯類（目）Ganodonta [帶歯類（目）Taeniodont]から派生したことが確実なのである。さらに、すべての鯨類の先祖であるZeuglodon（原鯨類=Archaeocetii昔鯨類（鯨類Ceataceaの第一亜目）始新世）は同形歯性ではなく三錐歯である。これら双方のグループ共に、原始的な“三錐歯”臼歯そのものか、退化した可能性があるのである。

これは非常に不確実であり、ジュラ紀初期（2億年前）の*Amphilestes*（訳注：異獣類（亜綱）Allotheriaの三丘歯類=三突起類（目）Triconodontaの三錐歯（科）Triconodontae一、北米）や*Phascalotherium*（訳注：三錐歯類（科）Triconodontaeの一）、それより新しい三錐歯類でみられる典型的な“三錐歯”段階まで推定することはできない。そして、この型がジュラ紀後期（1億5000万年前）で消滅することは非常に重要な事実である。確かに、数多くの現生"三錐型triconodont"の歯、例えば、三結節歯の起源であることは確実な*Mesonyx*（訳注：食肉類（目）、（上科）Mesonychoidea, Acreodi、（科）Mesonychidaeの一、北米、始新世中期-後期）の下顎大白歯などがみだされている。Richard Owenは、フクロオオカミ（訳注：フクロネコ（科）の一）と三錐歯類（=三突起類）（訳注：ジュラ紀初期、2億年前）の下顎大白歯を比較したが、彼がそこで示した類似

的咬頭というものが実は本当の意味の相同ではない。このように、現代の同形歯性と三錐歯の哺乳類の何種類かの先祖は三結節型の段階に達しなかった可能性があるが、必ずしも解決しているわけではない。他方、孤立した種である多丘歯類と単一属の *Dicrocynodon Marsh* (訳注: *Diplocynodon*と同じ、原獣類Protodontaの梁歯類Docondontaの一; 耳小骨が一つ、中生代三疊紀? 2億5000万年前 図20) を除く、あらゆる既知の哺乳類の臼歯は白亜紀初期の末から始新世にかけて三結節型を示すのである。[この意味は、主に食虫類(目)、食肉類(目)、霊長類(目)、有蹄類(目)に当てはまり、単孔類、多丘歯類、貧歯類、齧歯類、鯨類では三結節型からの分化が証明されていない。]

これは全ての哺乳類が原始的な第三のあるいは三結節型を共通に通過することを支持するようであるが、全ての事実が淡水の地層に生息していたもので [あるいは少なくとも海性堆積に関連する大陸性の地層。注; 河口堆積物などか? ]、同形歯性とか三錐歯型が生息していたのは同時代の海であったことを留意せねばならない。

しかし、多丘歯類や単孔類の歯の起源は三結節歯型なのだろうか? (80p) カモノハシの歯はあまりに退化しており不規則な形態なので原始的な形質の多くは失われ; Poulton が記載したように、歯の発生においても三結節歯型とも多丘歯型とも解釈できるのである。

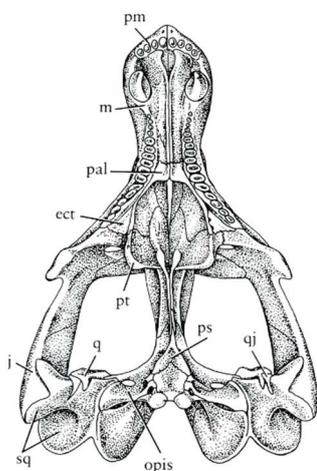
しかし、本来の多丘歯類の歯が三結節歯から生じたようだということの可能性を証明するのは困難ではない。他で示したように、J. A. Allen教授は、著者の注意を“多丘歯類型”齧歯類に向けたのである。ラット*Mus*(訳注: *Epimys*)、カンガルネズミ*Dipodomys* (訳注: 齧歯類、*Grires*、ホリネズミGeomyidaeの一)とポケットネズミ*Perognathus* (訳注: *Perognathus*、齧歯類、*Grires*、ホリネズミGeomyidaeの一)を対比すると、現生であるが、“三結節型”と“多丘歯類型”の間の関連性をみごとに示している。(80P) 後の種類(属)の12結節をもつ3列は、それぞれ小規模だが、アケボノウマ*Hyracotherium* (訳注: *Eohippus*、北米、下部始新世 約5500万年前、ウマ(科)の最古の種)の臼歯のように6咬頭の鈍頭歯型の「頬側」、「中間」、「舌側」の各咬頭から分化したものである。これに各列に咬頭がつつぎと附加されるのである。このようなわけで、ポケットマウス*Perognathus* (訳注: 齧歯類のホリネズミ上科Geomydeaのポケットネズミ科Heteromydeaの一、現生、中-北米)の上顎臼歯は中生代の多丘歯類、とくに、そのような型を持つ*Tritylodon* (訳注: 爬虫類の単弓類Synapsidaeに入れられている、ジュラ紀初期、2億年前)に非常に類似する。高度に進化した多丘歯類からより原始的な先祖をへたどってゆくと、三疊紀後期(訳注: 2億1000万年前)の*Microlestes* (訳注: 図48)の先祖型の“微小結節”まで達する。

*Microlestes*それ自体は三結節型ではなく; 歯冠は不規則な結節で囲まれた凹となるが; この陥凹は明らかに三結節型が起源である始新世(訳注: 5500万年前)の齧歯類である*Plesiarctomys*と類似する。[三結節型から何種類かの多丘歯型が由来することは、全ての多丘歯型が三結節型から分化することを意味するものではない、その理由は、105頁(92頁をみよ)で先祖型の多丘歯臼歯を考察し、*Microlestes*が典型的な結節型-缺状切断型の下顎臼歯から由来したのではないことを示してある。]

この事実は、最近南アフリカのKaroo層からのSeely教授による発掘によって最も明確な方法で補強されたのである、そこからは主に二つの結論が引き出されるようである: 第一

には、哺乳類に分類されていた *Tritylodon* (訳注：爬虫類の単弓類Synapsidaの獸弓類=獸窩類 Therapsidaの獸齒類Theriodontの鼬齒類Ichtidosauria (爬虫類と哺乳類の間、二次口蓋が完全、下顎はほとんど歯骨、) の一、齧齒類に似た臼歯と犬歯が大きい、三疊紀 2億5000万年前、アフリカ南部) の一、齧齒類に似た臼歯と犬歯が大きい、三疊紀 2億5000万年前、アフリカ南部) には数多くの爬虫類の特徴があることである。一方、この化石は、のこりの多丘齒類と蜜に関連しているので、*Gomphodontaia* (訳注：爬虫類の犬齒類Cynodontiaの一、犬齒、小白齒、大白齒の区別有り、ペルム紀 (2億9000万年前) から三疊紀 (2億年前) ) という種類から多丘齒類が派生した可能性がでてきたのである。

訳注 Gomphodon Carroll 1988より



Karoo層の獸齒類Theriodont (訳注：爬虫類の単弓類Synapsidaの獸弓類=獸窩類Therapsidaの一、犬齒を持つ) の齒の研究は *Tritylodon* (訳注：獸齒類の鼬齒類Ichtidosauria (爬虫類と哺乳類の間、二次口蓋が完全、下顎はほとんど歯骨) の一 (注：Carrollの分類では単弓類の亜目の犬齒類の下目Eucynodontiaの上科 Tritylodontoideaの科Tritylodonideaの一、鼬齒類Ichtidosauriaは別の目として独立させている) 、齧齒類に似た臼歯と犬歯が大きい、三疊紀2億5000万年前、アフリカ南部、ジュラ紀初期、2億年前) と *Trirachodon* (訳注：*Triacodontoidea*、上科Tritylodontoideaの科Triachodontidaeの一、下部三疊紀、2億5000万年前) が典型的な多丘齒類であることを示すが、例えばDiademodon[92頁をみよ] (訳注：獸齒類の犬齒類 (犬齒、小白齒、大白齒あり、口蓋が事情に進化し、歯骨が大きい) の一、幅が広い大白齒が特徴) などの種類は三結節型であり、この型は始新世初期の哺乳類に確実にみだされる。つまり全体として、多丘齒類が三結節齒を起源とするという著者の学説を支持する資料が確実に増えているのである。

### 初期の六結節性

(81p)

三錐野。最近のRütimeyer教授による第三段階について三結節齒 *trigonodont* という用語を

最終的に採用しても、Copeの先取性をなんら妨げるものではなく、“三結節歯”という用語はすべての移行型の記述にも、とくにキツネザルの上顎大白歯のような一定の歯の型にも用いられるにもふさわしいものである。“三錐歯”は“原始的三角形”をもつ大白歯の形態への最初の段階を識別するにはもっとも適切であり、“三結節歯”という用語は丈の高い切断する歯冠に対して決して用いてはならない。著者達の中生代の研究では、上下顎の大白歯の三角形つまり“三錐野”が、爬虫類の原錐の側方に咬頭が付加された歯から由来するものであることに疑いの余地はなく問題がない。この型の機械的な完成度は、咬頭の追加と、上顎大白歯における頬側への移動と、下顎大白歯の舌側への移動、これらが互いに連携し“剪断”を形成する、という事実に示されている。この“三錐野 *trigon*”は、本質的に切断装置であり、よく完成されたものであるため多くの哺乳類でそれ以上進化することなく保持されている。その大白歯を持つよい例は、Cape地方（訳注：ケープタウン）のごく小型の食虫類であるケープキンモグラ *Chrysodoris* である。（図42 [しかし、何人かの研究者（Forsyth Majorなど）がキンモグラ *Chrysochloris*の踵のない大白歯の状態は二次的である、としていることを念頭に置くべきである。124、225頁の下を参照]）

**踵錐。**しかし、大多数の多丘歯類では“踵錐”は砕く装置として付加されたものである。その変異は、つねにまず下顎大白歯（下顎の“三錐野”）に現れ、上顎の“三錐野”の陥凹と対峙し押し上げる。まず第一に、*Amphitherium*（訳注：全獣類、三結節歯類の一）や現生のアフリカトガリネズミ *Calcochloris*（キンモグラ *Chrysochloris*と同種）（訳注：食虫類のZalambodontaのキンモグラの一種でアフリカに生息、しばしばアフリカトガリネズミ目とされる）にみられるほんのちよつとした突起（距錐）だったが、ジュラ紀と白亜紀後期の間に下顎の踵錐の幅が広くなりその陥凹の棚の周りは、外側の咬頭、“距錐（訳注：ヒトの遠心頬側咬頭）”；中間の咬頭“次小錐（訳注：ヒトの遠心咬頭）”、舌側の“次内錐（訳注：ヒトの遠心舌側咬頭）”が囲んでいる。このようにして白亜紀後期（Laramie層）とPuerco層あるいは始新世の最初の哺乳類のほとんどの下顎大白歯が6咬頭であることがわかる；つまり上記のごとく、踵錐に3個と三錐野に3個（原錐、傍錐、後錐）ある。このように下顎大白歯の6咬頭が準備されて、霊長類や有蹄類そして食肉類への移行が行われる可能性ができたのであろう。

しかし、なぜそのように細部の下顎の次小錐（訳注：ヒトの遠心咬頭）に注意を払うのであろう？それは2つの理由がある、この咬頭是有蹄類では重要な役割を果たし；それは、おそらく *Coryphodont*（訳注：全歯類（目）Pntodonta、Amblypodaの科、または近蹄上目Paeungulata；蹄の短い有蹄類、（これには恐角類a、火獣類Pyrotheria、長鼻類、重脚類、岩狸類、海牛類、束柱類の化石種を含む7目がある）の一）以外に常に存在し[これはより一般的な形である.]、下顎の最遠心大白歯に第三の葉lobeを形作るがこれはあきらかに原始的な特徴であることが証明されており；さらに、この咬頭はすべての霊長類に見出され、あまり使われていない、しかしヒトの異なる系統の間では重要で明瞭な特徴を構成する。これはすごく古い時代のもので、ほんのわずかな人類学者によって理解されていたが、今ではそれさえも忘れ去られてしまっている。（図40、11と

12参照) (82p)

このような変化が生じたらば、上顎大臼歯は白亜紀の近くまで比較的そのままの単純な三錐野が保たれ、主要な変化は三錐野の丈が低くなることである。これら3つの咬頭はすべて、何種類かでは丈が低くなり丈のある切断稜歯から低い鈍頭歯となる。食肉類のほとんどは、原錐が低くなり、頬側の対となっている咬頭、傍錐と後錐が原始的なたかい丈を保っている；このようにしてこの歯冠は、本当の“鋏状切断歯”へ変わる準備が整う。しかし、雑食性と植物食性の型では、これら3咬頭のすべてが低くなり、上顎大臼歯では常に踵あるいは“踵錐”の追加によって咀嚼面が増える、しかしこれは正確には下顎大臼歯における以前の発達と相同である。[上顎大臼歯の距錐は、**位置的**には下顎大臼歯の距錐と類似しているが、その機能は位置の変化した下顎大臼歯の傍錐により類似性がある、というのは次内錐とその次の下顎大臼歯の後錐との間の空間に嵌合するからである。その機能的により近い類似性は上顎大臼歯の原錐にある、と言うのは上顎の原錐と距錐は、二つの隣接する下顎大臼歯の踵錐(距錐)とつぎの大臼歯の三錐野とに嵌合するためである。] 既知のように、上顎の“距錐”は歯帯が発達したものであり、その典型的に発達した様相は霊長類でみることができる。(図128-132)これが上顎の三錐野で生じているときに、“原小錐(訳注:近心辺縁結節;原錐と傍錐の中間結節)”と“後小錐(訳注:遠心辺縁結節、後錐と踵錐の間)”というほんのちょっとした咬頭が加わることによって鈍頭歯の機能が補われる。[すべてではないが多くの場合に、上顎の原小錐と後小錐は踵錐よりはるか早く分化したものである。ジュラ紀cと白亜紀の三結節歯類(96、218、220頁)、*Pantolambda*(図140)(訳注:食虫類のZalambodontaの一、暁新世中期 4000万年前、北米)とある種の食虫類(128頁)を比較せよ。]これらは常に、下顎の“距錐”に対峙する上顎の“三錐野”に生ずる。このようにして、上顎大臼歯にも、下顎大臼歯と同様に、6咬頭が分化し、有蹄類の形態に放散することが可能となる。

これらすべての前述の進化段階は実際に存在し、現生の有袋類や食虫類、キツネザル類そして猿の仲間ですぐに調べかつ確認することができるし、一連の化石と同じようによく整った骨格を博物館でみることができるものである。

### 大臼歯の咬頭と溝の命名法

この命名法は数年前著者が提案したものであるが、今や、アメリカ、英国、ドイツのさまざまな化石を研究している研究者の多くによって用いられている。それはごく簡単な基本によるものである；

1 **錐** (*-cone*) "という用語は、歯冠におけるすべての主要な咬頭に用いるが、ちいさな小錐 *-conule*は小型の"中間的"咬頭あるいは小咬頭*cuspsules*に使う。

2 すべての歯帯、歯冠周囲か歯帯から分化したそのほかの歯冠周囲の咬頭または構成要素は、**茎** *-styles* ("突起*pillar*"あるいは"壁*buttress*") (訳注;日本では副咬頭、結節など)として区別する。唯一の例外は、"距錐*hypocone*"であり、歯帯から発達しほどなく歯冠の主要な位置を占める。

(83p)

3 横走と縦走する隆線（稜あるいは堤）は2つまたはそれ以上の咬頭や茎をつなぐものであり、堤（隆線、稜）*-loph*の語尾で表わす（訳注：咬頭からの尾根も同じ用語）。

4 接頭語の“原*proto-*” “傍*para-*” “後*meta-*”、“踵*hyppo-*”、“小*ento-*”等は、三錐歯と三結節歯の段階の原位置あるいは発達を意味する。

5 語尾の*-id*(-下)は、任意で下顎に用いて上顎の同じ構造と区別する。（訳注：この翻訳では使用せず、文脈から上下の歯が判断できるようにしている。）

“三錐野”と“踵錐”という用語を、それぞれ歯冠の鋏状切断部と咀嚼領域に用いるのは、中生代後期と新生代初期の哺乳類において特に有用である、というのはここでは鋏状切断型と横堤歯型の進化として、常に上下顎歯冠の関係を参照し検討が加えられる必要があるためである。咬頭の形成は、単純円錐咬頭から3個のよく知られている様式へ変わるが、それは形容詞的な“鈍頭歯化*bunoid*”、“稜状歯化（横堤歯化、隆線歯化）*lophoid*”そして“月状歯化*selenoid*”と表現されるのが妥当であろう。これらの用語の組み合わせは複雑な形の有蹄類の臼歯を区別する普遍的な系を提供する、すなわちこれらの歯の形に適用すると、まず原錐の形を；つぎにその脇の傍錐と後錐の形を照合する。したがって

*Palaeosyops*（訳注：奇蹄類、ウマ亜目*Hippomorpha*の上科*Bronthotherioidea*の一、北米、始新世中期、4500万年前）は、原錐が鈍頭歯化していてそれ以外の咬頭が月状歯化しているため“鈍頭 - 月状歯”として区分されるのである。*Palaeotherium*（訳注：奇蹄類、ウマ亜目*Hippomorpha*のウマ上科*Equoidea*、欧州、始新世後期～漸新世初期、約3500万年前）では、原錐が“稜状（横堤）歯化”しているため“稜状（横堤） - 月状歯”と表現できる。サイ類は、6咬頭すべてが“稜状（横堤）歯化”しているため真性の“横堤歯”である。これらの用語は、Copeによって提唱された“*tapirodon*”、“*symborodont*”、“*bathmodont*”、“*loxolophodont*”などの種類名に依存した用語より一般的であり望ましいものである。

## 有蹄類の臼歯進化

全有蹄類（鈍脚類*Amblypoda*（訳注：（目）、全歯類（目）*Pantodonta*とも、近蹄上目*Paenungulata*の一、*shoot footed archaic ungulata*ともいう）を除く）の上下顎臼歯が6咬頭から放散するという事実は、これらの6咬頭が原始的な形態である*Euprotogonia*（訳注：顎節類*Chondylarthra*の*Teracraenodon*の一、暁新世中期—後期 6000万年前、北米）から[の変化として]あきらかにみることができ、これら6咬頭は、アケボノウマ*Hyracotherium*（訳注：*Eohipus*ともいう、奇蹄類のウマの中でもっとも原始的、北米、欧州、始新世初期 5500万年前）、*Homacodon*（訳注：偶蹄類の猪類*Suiformes*=不反芻類*Neobunodontia*=*Nonruminantia*（亜目）の*Palaedonta*=*Bunodontia*（下目）の上科、始新世中期 4500万年前—漸新世初期 3300万年前、欧州）あるいは*Dicholune*（訳注：*Homadocon*と同様、北米、始新世中期 4500万年前）で代表される始新世中期までの奇蹄類と偶蹄類の双方の上顎臼歯にほぼ確実に見出される。下顎臼歯では、三錐野では“傍錐”を失い、踵錐では“次小錐”を失うが、後

者は最遠心の大臼歯のみに“第三葉”として残存する。この消失は、“三錐野”が低くなり“踵錐”程度になるように影響するように、下顎大臼歯が“鋏状切断歯”型からある程度“鈍頭歯”型への完全な変化を伴うのである。これは、肉歯類creodont（訳注：

Creodonta=Creodontia、暁新世から始新世の化石、食肉類（目）の食虫類に近い種類であり独立の目とすることあり）の第一から第三臼歯の移行的変化に示されている（図38、No6）。初期の有蹄類の大臼歯、たとえば*Hyracotherium*においては、下顎の“三錐野”がまだ高い位置にある。有蹄類は、食肉類と異なり、全ての大臼歯の形態が同期する。（84p）類似の正確な過程は、現生のキツネザルとサルとの一連の比較においてみることができる。原始的な有蹄類型が成立する5段階を要約すると；下顎に踵錐が付け加わり、上顎の三錐野の咬頭が低くなり、上顎に踵錐が加わる、同時に下顎の三錐野が低くなり、下顎の傍錐と次小錐が消失する、ことである。この変化で、切断機能が破碎型に変わる。上顎の踵錐の発達、顎を閉じたときに同じ位置を占める下顎の“傍錐”が必然的に消失するのである；この上顎での獲得と下顎での消失の現象は、*Euprotogonia*（訳注：顎節類のTeraclaenodonの一、暁新世中期 - 後期 6000万年前、北米）で明瞭にみることができる。

これらの変化は形成過程であり、有蹄類の大分散が始まる以前に生じたものである；つまり、最古の偶蹄類である*Trigonolestes*（訳注：*Diacodexis*、偶蹄類のディオコブネ科Dichobunidaeの一、始新世初期、北米）の大臼歯に三結節歯が見いだされるため、部分的に平衡進化あるいは成因的相同と考えられる。[171, 172頁参照] *Coryphodon*（訳注：近蹄上目Paenungulataの一、全歯類（目）Pantodonta=鈍脚類（目）Amblypodaの一、北米、暁新世後期 6000万年前—始新世初期 5500万年前）、*Uintatherium*（訳注：近蹄上目Paenungulataの一、恐角類（目）Dinocerataの一、北米、始新世中期 4500万年前）、*Periptyclms*（訳注：顎節類（目）の一、暁新世初期 6000万年前）に属する何種類かは大臼歯すべての構造を三結節型か三角形を基本的にして変化したものである。この時点以降が“近代化”の期間に進むのである。古い三角型の重要な遺産は、**頰側と舌側の咬頭が原始的な三角形のわきに斜めに配列すること**である。このようにすべての原始的な稜（隆線、堤）はこれらの咬頭に伴って発達して斜走し、まっすぐに横走しない。よって、いま直視しなければならぬ近代化の主要な特徴は以下の通りである：

1. 歯帯から発達して、一つあるいはそれ以上の周辺の咬頭あるいは“茎”の付加。これらの特徴はウマ類でもっとも典型的に発達する。（図49をみよ）
2. すべての原始的な大臼歯は広い歯帯によって囲まれているため、歯帯の存続あるいは退化というのはある時点のものである。[多少とも]
3. “鈍頭歯”、“稜状（横堤、隆線）歯”あるいは“月状歯”型への咬頭の変化。
4. とくに上顎大臼歯の傍錐と後錐という頰側対に生ずる、咬頭の変態あるいは不規則な発達。
5. 歯冠上における原位置からの咬頭の移動。
6. 頰側稜（隆線）と横走稜（隆線）の結合部の変化。

有蹄類のすべての種類における大臼歯の発達の特徴の違いは、この6咬頭の周囲であ

る。始新世初期の単離した歯を調べるときには、まず主要な咬頭の位置をしらべ、つぎに上記の点にそった放散に注意するべきである。そして一これに関連するすべての点において同じような変化を示す2つの系はないため一大臼歯の属していた系が推定しうるのである。(85p)

しかし多くの古生物学者の間における一般的研究方法はそのような違いを軽く見過ごす、たとえば、ひろく放散する形態を齧壁歯Lophiodontidaeとしてまとめて、エナメル質が厚く発達する形態を移行しやすいものとする、のである。

二次的な“茎”に関する2, 3の用語。[上顎の傍茎錐と中茎錐は原小錐および後小錐と同じように、ジュラ紀後期と白亜紀後期の三結節歯に現れているため、大臼歯の歯冠において非常に古い要素である。本著で使う接尾語の“茎”は(1)上顎の傍錐と後錐の側に発達するすべての咬頭 (2)上顎の“原茎錐”や“距茎錐”、“(下顎)内茎錐”等々に用いられる。]これらの機能は歯冠の破砕面を広げ効率を向上させることが明らかである。*Phenacodus* (訳注：北米、暁新世後期 6000万年前—始新世初期 5500万年前、顆節類Condylarthraの一)では、最初に“中茎錐”が原錐と後錐の間に出現すが、これは顆節類Condylarthra (訳注：原蹄上目Protungulataの一つで5指、食虫類に近い原始的有蹄類)の傍系である。すべての本来の奇蹄類と偶蹄類では、上顎の近心・頬側面周辺に現れる最初の咬頭を、それが傍錐に付加されるため“傍茎錐”と称する。上顎の“中茎錐”はあとで分化し、これらの有蹄類だけ傍錐と後錐が多様な三日月型となるのである。したがって、始新世初期の*Hyracotherium* (訳注：Eohippusと同じ、北米、欧州)にはこの結節はなく、始新世中期と後期の*Pachynolophus* (*Orohippus*) (訳注：北米)に特徴的に現れるのである。中茎錐mesostyleは、偶蹄類と*Meniscotherium* (訳注：顆節類=顆關節類(目)のMeniscotheriidae科の一、北米 暁新世後期 6000万年前—始新世初期 5500万年前)、*Chalicotherium* (訳注：奇蹄類(目)のChalicotherioidea上科=曲脚類Ancylopoda、Chalicoheriidae科の一、欧州 鮮新世初期 500万年前)、*Palaeosyops* (訳注：奇蹄類(目)のBrontotherioidea上科の一、北米 始新世中期 4500万年前)、*palaeothere* (訳注：ウマ上科の一科でウマ科とは別、欧州、始新世初期 5500万年前の*Parachynolophus*や欧州 始新世後期 5000万年前—暁新世初期3500万年前、*Palaeotherium*を含む)やウマのように、すべての月状歯、鈍頭・月状歯と横堤・月状歯型で著しく発達する。*Merychippus*の上顎大臼歯をみればこれらの茎の重要な役割が理解できる(図162)。第一に、“傍茎錐”と“中茎錐”をみる、ついで最も重要なのは“距錐”である、これは*Mesohippus* (訳注：*Pediohippus*のこと、北米、漸新世初期・中期 3000万年前)と*Anchitherium* (訳注：北米 中新世初期—中期 2000万年前、欧州 中新世中期—後期、以降欧州のウマ化石無し、日本のヒラマキウマか)の遠心歯帯のちかくに発達し、最終的に“近心小窩”あるいは歯冠セメントを満たすくぼみの縁(訳注：近心辺縁隆線のことか)を完成する。ところで、ウマの大臼歯は、おおもとの*Hyracotherium* (訳注：*Eohippus*ともいう 北米、欧州、始新世初期 5500万年前)の原始的歯冠の様々な部位に付け加えられる構造の最良の実例をしめしている。このようにして、迷路のような襞のそれぞれの折れ返りが完全に明らかにできるのである(Lydekker氏は、Huxleyによって採用し記述された用語を先の仕事で著者が誤用した点に丁寧に説明を加え注意を喚起してくれた)。

これに対応する茎は下顎大臼歯にも発達するが、それを見分けるには、すべての分化過程において下顎の三錐野はそれに相当する上顎の三錐野の近心に位置すること、例(図37、39c)にしめしたように下顎の原錐と後錐が上顎の近心の傍錐と原錐にちょうどはまり込む、という上顎との関係の事実に注意すれば、非常に容易である。このように下顎の後小茎錐endostylidは内錐の近くに発達し、上顎の距茎錐は距錐の近くに分化するのである。

(86p) 最初に低く発達する茎錐は“後茎錐”で、後錐の複製であり、よく知られているRütimeyerの"a-a"である。

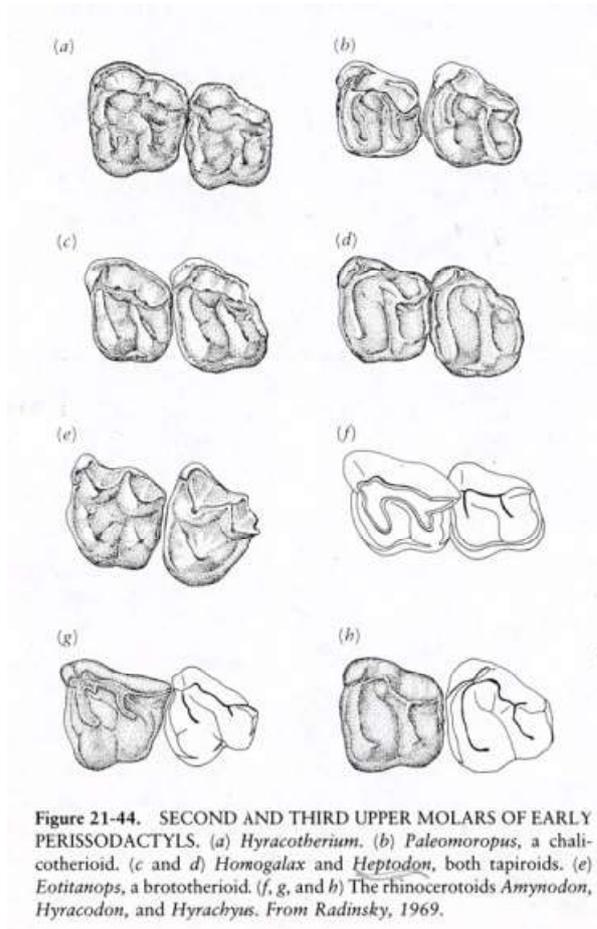
“中茎錐”が発達する有蹄類において、頬側咬頭はすべて同じ大きさのままである。バクでは“中茎錐”を欠くが、これら3咬頭が対称的に発達し；サイでは中茎錐をやはり欠いているが、注意すべき第一の事実はこれらの咬頭が非対称的に発達することである；その後錐は長くなり傍錐が減少し傍茎錐に押し付けられる。この点は、Copeによってサイ科Rhinocerotidaeの定義づけの検討で観察されている。サイ的な大臼歯は、*Hyrachyus* (訳注：サイ上科rhinocerotidaeのHyrachidae科、北米、下部—上部始新世初期 - 後期 5500万年前 - 3500万年前)、*Amyndon* (訳注：サイ上科のAminodontidae科、北米、亜、始新世後期 5500万年前)あるいは*Acemthcrium* (訳注：サイ上科のRhinocerotidae科、欧州 漸新世中期 2000万年前 - 鮮新世初期 500万年前、アジアの中新世初期 2300万年前 - 鮮新世初期 500万年前、ワタナベサイ 中新世)のいずれでも、完全な頬側稜(隆線)が形成される唯一の型としてより明瞭であり、Copeがすでに観察したように、非対称な頬側咬頭が平坦となった後錐と尖った傍錐によって強調されるものである。図175 (訳注：181頁)は、頬側稜、近心稜、遠心稜それぞれから派生する3つの突起“稜crista”、“近心棘antecrochet”そして“棘crochet”を示している(訳注：いずれも中心窩へ向かう小さな隆線)。これらの構造は、それによって形づくられた3つの“小窩”とともに、Cuvierによって注目され命名され、Falconer、Flower、Lydekkerやその他によって指摘されたように、特別の重要な価値を持つものである。(Lydekkerによって指摘されたように、著者の以前の論文において“棘crochet”と“近心棘antecrochet”の用語を取り違えている。Bull. Mus. Comp. Zool., 1890, p. 81.)

すでにみたように、Cuvierの“小窩fossette”が、ウマの臼歯の“セメント質の満たされた窩 cement lakes”に置き換わるのである。前にLydekkerによって採用されあるいは提唱された用語("Sivalik Rhinocerotida," *Pal. Indica.*)、英語、ドイツ語とフランス語で使われる用語はすでに表に示してある。(訳注：76頁)

奇蹄類には、後錐が平らとなるが長くならず、近心稜(隆線)が完全に形成されないもう一つの系統がある。これには、Wasatch層のほんの少しの種類(訳注：本文は属)の*Heptodon* (Copeが誤って*Hyrachyus* (訳注：サイ亜目Ceratomprphaのサイ上科Rhinocerotidaeの一、北米、始新世初期 5500万年前 - 始新世後期 3500万年前)の先祖に位置づけた)、やはりBridger層の*Helaletes* (訳注：サイ亜目Ceratomprphaだがバク上科Tapiroideaの一、始新世中期 4500万年前)、Marshが間違いなくバクの先祖と考えてミスリードした*Heptodon* (訳注：バク上科TapiroideaのLophialetidae科の一、北米、東南アジア、始新世初期 5500万年前、下に参考図をしめす)、などがあげられる。(訳注：図177) この大臼歯は、6つの相違点を調べると、不完全な頬側稜によって、また同様に後錐が舌側へ移動し、遠

心稜が短縮することによって、サイ的な *Hyrachyus* (訳注：サイ上科 *Rhinocerotoidae* の一、北米、下部-上部始新世初期 5500年前 - 後期 3500年前) と異なる。同じような相違点を大白歯で見ると、欧州の真性の *Lophiodon* (訳注：サイ亜目 *Ceratomorpha* のバク上科 *Tapiroidea* の一、始新世中期 4500万年前 - 始新世後期 3500万年前) の、たとえば *L. isselense* が最も近い。

訳注：*Heptodon* Carrol (1987) より



ではどのようにして初期のバクを区別できるであろう？ 第一に、中基錐がないこと；第二に、(Copeによる観察のごとく) 傍錐と後錐が双方とも円錐形で対称性を持つこと；第三点は、これまで見過ごされている一つの重要な特徴となるべき点だが、近心稜(隆線)と遠心稜(隆線)が傍錐と後錐の近心基部から分化し、これらの頰側咬頭の尖頭の近くからの分化でないという、サイ類のすべての大白歯における共通点である。(87p) 一般的な原則として、*Palaeotheres* (訳注：*Palaeotheriidea*、ウマ亜目 *Hippomorpha* のウマ上科 *Equoidea* の一、ウマの先祖の一つか？ 欧州 始新世 - 漸新世に2-3の属があり)、ウマ、バクのように頰側咬頭が対称性を持つときには横断する稜(隆線)が近心に生ずること；*Helaletes* (訳注：*Helaletidae*、サイ亜目 *Ceratomorpha* のバク上科 *Tapiroidea* の一、北米 始新世 - 漸新世に2-3の属あり)、*Lophiodon* (訳注：サイ亜

目Ceratomorphaのバク上科Tapiroideaの一、欧州の始新世に属あり)、サイのように非対称性を持つ場合は稜(隆線)が尖頭かその近くから生ずる傾向がある。

以上は、初期の有蹄類の大白歯の分析や記述の手順の新しいらしい方法を明らかにするためにていねいに言及したものである。ついでWasatch層下部から豊富に出る種類(訳注:本文は属)の*Meniscotherium*(訳注:目顎節類=顎関節類Condylarthraの一、5指、原蹄上目Protoungulataとすることあり、北米、暁新世後期 6000万年前・始新世初期 5500万年前)の記述にこの方法を適用し、要約する:

**上顎大白歯**、鈍頭・月状歯;傍錐、後錐と原小錐の月状歯化;後小錐の退縮、稜状(横堤)歯化、距錐との結合;大型の傍茎錐と中茎錐。

**下顎大白歯**、月状・稜状(横堤)歯;後茎錐と後錐が重なる。そして“原小錐の退縮”のみを除き、*Chalicotherium*(訳注:奇蹄類の上科Chalicotheriidae=屈脚類Acylopodaの一、欧州、鮮新世初期 500万年前)にも同様な分析が当てはまる。したがって、*Meniscotherium*が*Chalicotherium*に近縁であること示唆される。[しかし 184頁をみよ、そこにChalicotheriumは異常な種類の奇蹄類とある、参照せよ]

この方法は次のように要約されるだろう:まず、咬頭の形と位置の原始的な構造の痕跡をみだすこと。第二点は、咬頭に分岐形態、位置、形状と相互関係を定めること。第三点は、二次的な咬頭、稜(隆線)、皺壁と形および関連性を定めること。最後に、完全に違う大白歯型に目を転じ、*Coryphodon*(訳注:全歯類(目)Pntodontae=Amblypodaの一科、または近蹄上目Paeungulata; short footed ungulate; これには恐角類Dinocerata、火獣類Pyrotheria、長鼻類Proboscidea、重脚類Embrythopoda、岩狸類Hyracidea、海牛類Sirenia、東柱類desmostylidの化石種を含む)の複雑で特異的な大白歯を調べること、である。この構成要素とこれまで検討してきた有蹄類の間にどのような相同性を確立できるであろうか? 幸いなことに、*Coryphodons*より古いPuerco層の属*Pantolambda Cope*(図140)(訳注:食虫類のZalambodontaの一、暁新世中期 4000万年前、北米)の大白歯が部分的ではあるが手がかりとなる。これは先祖または原始的な形態の鍵であり、それによってCopeは*Coryphodon*の大白歯の構成要素の相同性について正しい解釈をしていると判断できる。まず注目すべきは、独特の*Manteodon*(訳注:*Manteodon Cope, 1882 ?Coryphodon*の属)の形態を除き、明瞭な踵錐または距錐がないために、三結節歯あるいは三角形の基部から稜状(横堤)の歯冠が発達してきたという性質である。*Pantolambda*(図140、訳注:食虫類のZalambodontaの一、暁新世中期 4000万年前、北米)は傍茎錐がない[これは*lapxus calami*で傍茎錐が明瞭に特によく発達する。140図をみよ。訳注:140図はAmblypodつまり全歯類]が、顕著に発達した中茎錐と一対の月状の咬頭が頰側にあり、やはり原小錐へ向かう突起を持つ月状の原錐があるが、これは近心稜(近心隆線、近心横堤)の兆しを示すものである。この型の月状歯の頰側咬頭は、稜状(横堤歯)・月状歯の奇蹄類と対比でき、次のような結果になる。*Coryphodon*(訳注:上記の全歯類(目)参照)の大白歯の大きな一連の系列において、まず近心稜(横堤)が原錐、原小錐そして傍茎錐によって構成されているが、これはまさにウマにおけるものである。しかしウマhorse(*Anchitherium*)とは違い、頰側稜(隆線)はわずかに近心稜(隆線)と離れて

いるが、American Museumの大量の資料の検討とCopeコレクションの寄与によって、これが*Anchitherium*と同じ要素によって構成されていることが分かる、つまり、傍錐はほとんど三日月形を消失し、中茎錐は目立たず、後錐まだ三日月形をなしている、のである。これで、次のようにこの臼歯を説明することができる：これは、鈍頭・月状歯の起源であり、近心稜（隆線）と頰側稜（隆線）は完全だが、遠心稜（隆線）がない。*Anchitherium*の大臼歯の構成要素における相同性は図144と図160の比較で明瞭である。これは、フランスの古生物学者の仕事のように、二葉の基礎の代わりに三角形の基礎の上で始まる必然性を再び示している。Gaudryは、*Echainements du Monde Animal*（訳注：世界の動物の様相）で、奇蹄類と偶蹄類の上顎大臼歯が6結節の段階から進むという研究を見事になし遂げている。彼は、歯をいわゆる原錐、原小錐、傍錐という“前葉”と、距錐、後小錐、後錐よりなる“後葉”との2葉に区分する。（90p）フランスのそれ以降の研究者はこのシステムに従っているが、これは一つのグループにはよく当てはまる。しかし我々が必要としている統一的な用語は、有蹄類すべての種類だけではなく有爪類（訳注：有蹄類以外の8目を含む 食虫類、皮翼（膜翼）類、翼手類、霊長類、欠歯類（化石のみ）、紐歯類（帯歯類ともいう、化石のみ）、貧歯類、有鱗類）を含むものであり、有爪類と有蹄類との境界領域の白亜紀後期に踏み込んだとき、共通の基盤を持つ同義の用語とし記述が可能なのである。

著者は、Copeによる三結節説が、逡巡できない確実な事実 [2-26頁, 227頁参照] に基づいたものであり、すべての大臼歯の理解の鍵であるということを、確信持ってただ結論づけるのみである。これは現世紀の解剖学的の理論の一つである。

[以前の論文でしめた文献はここでは省いてある。巻末の文献を参照のこと。]

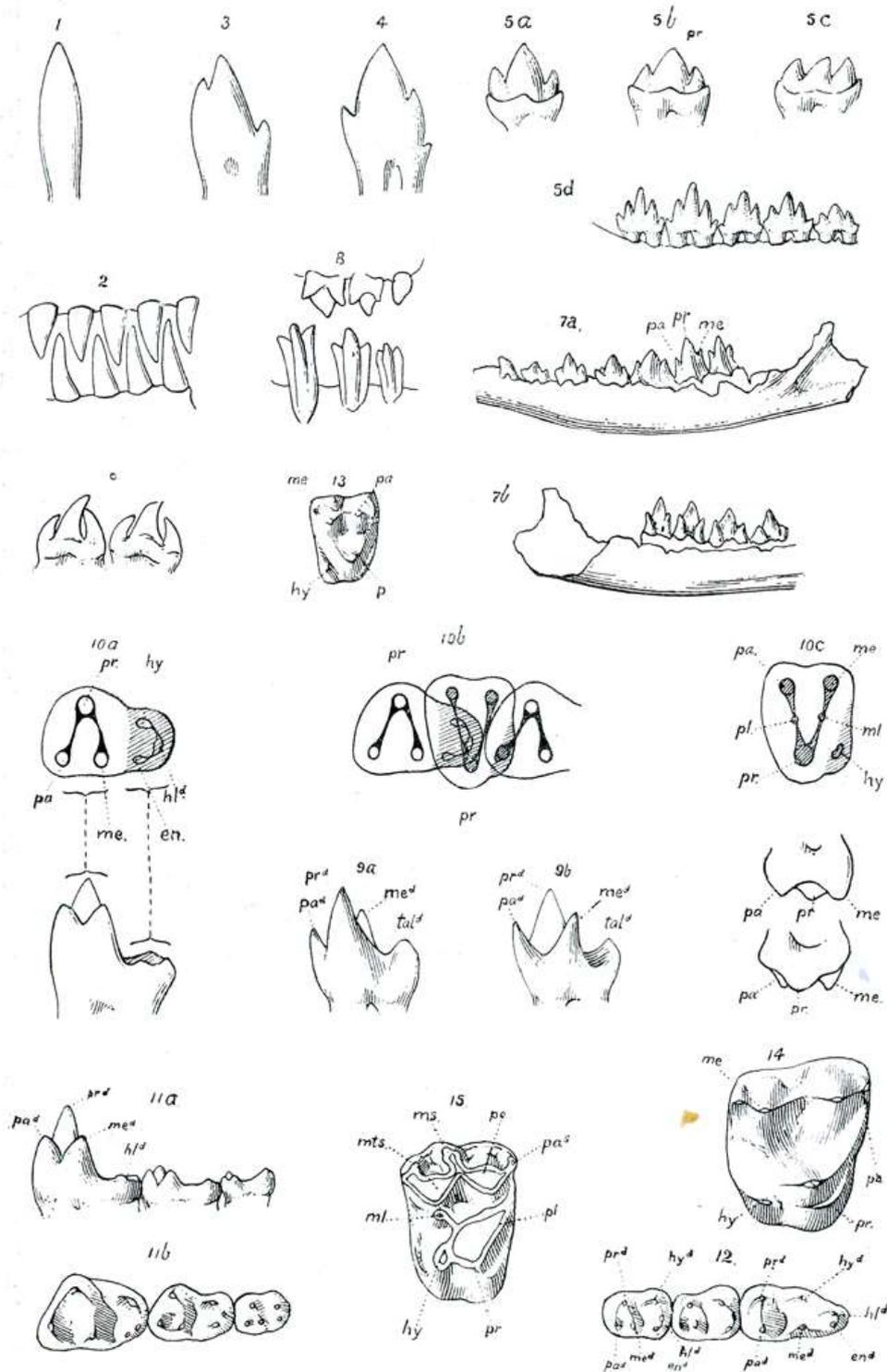


FIG. 43. Epitome of the stages leading up to the typical Eutherian Molars, according to the theory of trituberculy, chiefly illustrating the nomenclature.

図 43 三結節説による典型的な真獣類の大臼歯へ至る過程と命名の概略図

(89p) (以下図43の説明)

1. 理論的な起源の“同形歯性”または“単錐”形の大臼歯。
2. イルカにおける同形歯性haplodontの上下顎大臼歯の関係[イルカの同形歯性haplodontは二次的変化であろう、190頁参照]。
3. *Dromatherium* (19頁) (訳註：獣形爬虫類=単弓類Synapsida、犬歯類Cynodontaの一、トリアス紀 2億5000万年前) の下顎大臼歯の“原形歯Protodont”の主錐と副次的結節。
4. *Microconodon* (19頁)の下顎大臼歯の“原形歯”は副次的結節がよく発達し、踵あるいは踵錐が前兆的である。
5. 下顎大臼歯の“三錐歯triconodont”の発達した段階。3結節が一行に並び、その基部に歯帯が外に向かって分化する。  
(a) *Amphilestes* (舌側面) (訳註：異獣類 (亜綱) Allotheriaの三丘歯類=三突起類 (目) Triconodontaの三錐歯 (科) Triconodontae一、北米、ジュラ紀初期 2億年前)、 (b) *Phascolotherium* (舌側面) (訳註：三錐歯類 (科) Triconodontaeの一)、 (c) 三錐歯類 *Triconodon* (舌側面) (訳註：三錐歯類 (科) Triconodontaeの一)、 (d) *Amphilestes* (頬側面) (24頁)。 (訳註：三錐歯 (科) Triconodontaeの一)。(24頁)
6. アザラシ (ヒョウアザラシ *Ogmorhinus* (訳註：*Hydrurga*と同じ)における三錐歯の下顎大臼歯 (二次的変化である 143頁)。
7. *Menacodon* (訳註：獣類 (亜綱) の全獣類 (下綱) の一 ジュラ紀初期 1億5000万年前、図9参照) の下顎大臼歯における“三結節歯”； (a) 頬側観 (b) 舌側観。小型咬頭が原小錐の舌側にある。(32頁)
8. ケープキンモグラ *Chrysochloris* (訳註：食虫類 (目) のキンモグラ (属) *Chrysochloridae*) の上下顎大臼歯における三結節型。三角形の先端が、上顎では舌側、下顎では頬側である。(10を参照)
9. *Amphitherium* (訳註：全獣類 *Pantotheria*、三結節歯類 *Trituberculata*の一) の“三結節・缺状切断型”下顎大臼歯は、尖った咬頭による“三錐野”で、遠心の鈍い“踵錐”あるいは踵は歯冠の基部からはみ出すように発達する。踵は“結節状”であり、スリコギ棒か粉碎の機能をなし、三錐野trigonidは切断縁と突刺性の咬頭をもつ“缺状切断型”である(27頁)。
10. (a-e) 典型的な三結節 - 缺状切断型の上下顎大臼歯。下顎の踵錐には3つの咬頭、“距錐” (hy<sup>d</sup> 遠心頬側咬頭)、“内錐” (en<sup>d</sup> 遠心舌側咬頭)、“距小錐” (hl<sup>d</sup> 遠心咬頭)を持つ。幾分不明瞭(図39参照のこと)。
11. *Miacis* (原始的な食肉類、訳註：裂脚類 (亜目) *Fissipeda*=*Fissipedia*の一、北米 始新世初期 - 後期、欧州、アジア 始新世後期) の下顎の第二大臼歯m<sub>2</sub>、第三大臼歯m<sub>3</sub>を示す、三錐野が踵錐と同じくらい低い；すべての咬頭が“鈍頭化”あるいは低く円錐状となる(84頁)。
12. *Anaptomorphus* (原始的な霊長類) (訳註：原猿類 (亜目) *Prosimii*つまり擬猿類 *Prosimiae*、メガネザル (下目) の一、北米、始新世初期 - 中期) の下顎大臼歯 (第三大臼歯m<sub>3</sub>) は傍錐が退縮し、距小錐が長くなる。(50、158頁)
13. “四咬頭歯”の上顎大臼歯 (*Olbodotes*, 始新世Eoceneの食虫類 *Insectivore*あるいは齧歯類 *Rodent*) (訳註：*Indrodon*あるいは *Mixodectes*、皮翼類 (目) の *Dermoptera*の一、始新世中期 - 後期、北米；Carroll 1988より、北米の暁新世初期、McKenna 1997より) は、主要3咬頭 (pr, pa, me) と歯帯から分化する第四咬頭 (“距錐”、遠心舌側咬頭) をもち、歯冠の輪郭が三角形から四方形に変わる；痕跡的な“傍錐”、“中錐”と“後錐”が歯冠の頬側縁に認められる(図104)。
14. 始新世の霊長類の *Adapis* (訳註：原猿類 (亜目) *Prosimii*つまり擬猿類 *Prosimiae*、キツネザル類 (下目) キツネ

ザル（上科）Adapidae（科）の一、欧州、始新世中期 - 後期）における上顎大白歯の四咬頭歯（図132）。

15. *Notharctus*（始新世の霊長類）の“六咬頭歯”の上顎大白歯は、主要4咬頭（原錐 **pr**, 傍錐 **pa**, 後錐 **me**, 距錐 **hy**）と副次的な小型の2つの中間結節“**pl**”（近心稜（隆線））と“**ml**”（遠心稜（隆線））と、やはりよく発達した頰側の傍基錐、中基錐、後基錐を持つ（図 77）。