

*Desmostylus* と *Paleoparadoxia* の復元

犬塚則久\*

Reconstruction and life restoration of *Desmostylus* and *Paleoparadoxia*

INUZUKA, Norihisa\*

## Abstract

Paleoecological studies about two genera, *Desmostylus* and *Paleoparadoxia*, representative of the order Desmostylia have increased in number in recent years. To background the audience, the presenter informs about osteological differences between both genera and morphological data which resulted in ecological restoration. Moreover, recent studies by other authors with some comments are introduced.

Key words: Desmostylia, *Desmostylus*, *Paleoparadoxia*, reconstruction, restoration

## 1. はじめに

近年、東柱目の生態復元についての研究例が増えている。東柱目の復元はどこまで明らかになったのか、これまで自ら解明してきたことを中心に、目を代表する *Desmostylus* と *Paleoparadoxia* の2属の差を紹介する。また、最近の研究例の紹介と今後の課題についてもふれる。

## 東柱目のおもな化石と属の差

東柱目最初の化石は1888年カリフォルニア州から産した臼歯の一部3咬柱分で、*Desmostylus hesperus* と命名された (Marsh, 1888)。10年後には日本の岐阜県から最初の頭骨化石 (戸狩標本) が見つかり (Yoshiwara and Iwasaki, 1902), *D. japonicus* と命名されている (Tokunaga and Iwasaki, 1914)。その後アメリカからも *D. hesperus* の頭骨が報告され (Hay, 1915), オレゴン標本と呼ばれた。1933年には当時南樺太から初の全骨格 (気屯標本) が見つかり、*D. mirabilis* と命名された (長尾, 1935)。

いっぽう *Paleoparadoxia* のほうは日米の臼歯化石の標本と命名にからんで複雑な経緯があるが、ここでは割愛して骨格の形態の研究史にしぼる。最初の骨格は

1950年に岐阜県土岐市隠居山で発見された泉標本である。この頭蓋は気屯標本とともに井尻・亀井 (1961) によって記載され、肩甲骨と寛骨以外の肢骨と胸骨は Shikama (1966) によって記載された。いっぽうアメリカでは1964年にカリフォルニア州のスタンフォード大学構内から、より大型の *Paleoparadoxia* の全骨格が発掘され、スタンフォード標本と呼ばれている。

私が東柱目の研究を始めた1975年当時すでに *Desmostylus*, *Cornwallius*, *Paleoparadoxia* という3属が知られていて、全骨格が発見されている *Desmostylus* と *Paleoparadoxia* の2属は臼歯でも容易に見分けられた。*Desmostylus* の方が大きく、歯冠が高く、エナメル質が厚い柱状歯で、*Paleoparadoxia* の方が小さく、低歯冠で、咬柱数は少ない。*Paleoparadoxia* はカリフォルニア州のアリーナ岬から小型の新種 *P. weltoni* (Clark, 1991) が報告されたのち、臼歯や下顎骨の大きさや形で3種に分けられた (犬塚, 2000; Inuzuka, 2005)。

頭骨は *Desmostylus* では戸狩標本と気屯標本、*Paleoparadoxia* では泉標本が知られていた。これらによって両属の頭骨は頭頂の矢状稜の有無と頬骨弓の太

2012年8月17日受付, 2012年12月20日受理

\*〒113-0033 文京区本郷7-3-1 東京大学大学院医学系研究科解剖学講座生体構造学  
Graduate School of Medicine, University of Tokyo, Hongo 7-3-1, Bunkyo-ku, 113-0033, Japan  
E-mail: inuzuka@m.u-tokyo.ac.jp

本稿は第30回化石研究会総会シンポジウム「北海道から生物進化の謎を解く－日本を往来した動物たちの軌跡－」の講演録である。

さや傾きで区別されていた。しかし、1990年に在外研究員として渡米した際に、スミソニアン博物館の標本で *D. japonicus* に矢状稜があることがわかり、この点は属の差ではなく種差となった。1977年に北海道歌登町（現枝幸町）からは完全な頭蓋をふくむ全骨格が産出した（山口ほか、1981；犬塚、1988）。この歌登標本は矢状稜がないオレゴン標本に似た *D. hesperus* で、樺太の気屯標本もそれと同種であることがわかり *D. mirabilis* という名は無効となった（Inuzuka et al., 1994）。臼歯の形では区別できない *Desmostylus* も矢状稜の有無や吻部の長さで *D. japonicus*, *D. hesperus*, *D. coalingensis* の3種に分けられた（Inuzuka, 2005）。*D. coalingensis* というのは以前 *Vanderhoofius* 属とされていた種である。

1976年には北海道足寄町の上部漸新統から *Ashoroa* という世界最古の東柱類がみつき、1977年には先の歌登産の世界で2目目の *Desmostylus* 全骨格化石（犬塚、2009）、1980年には足寄町から世界初の *Behemotops*

全骨格も発見された（Inuzuka, 2000b）。こうして東柱目は2科6属11種になり、系統解析の結果 *Ashoroa* と *Behemotops* はそれぞれデスマスチルス科とパレオバラドキシア科の祖先と位置づけられた。*Desmostylus* は前期中新世の *D. japonicus*、中期の *D. hesperus* と *D. coalingensis* の3種、*Paleoparadoxia* は大きさや臼歯の咬頭数、下顎の形態によって前期産の小型の *P. weltoni*、前期から中期産の中型の *P. media*、中期産の大型の *P. tabatai* の3種に分けられた（Inuzuka, 2005）。*Desmostylus* と *Paleoparadoxia* それぞれの祖先 *Ashoroa* と *Behemotops* の骨格が記載されたことにより、各科の系統上の適応進化が推定できるようになった（Inuzuka, 2006；2011）。

東柱目の復元姿勢に関しては、カバヤサイ、バク、アシカ型など諸説があった。そこでこの東柱目の骨格復元を博士論文のテーマとして取り組み、1984年に初めてワニやトカゲのように胴体の脇に肘や膝を張りだす側方型復元仮説が生まれた（Inuzuka, 1984）。

表1. *Desmostylus* と *Paleoparadoxia* の差異一覧表（犬塚、2000）

|       | <i>Paleoparadoxia</i>   | <i>Desmostylus</i>  |
|-------|---|---|
| 交換様式  | 二生菌性・垂直交換   | 一生菌性・不完全水平交換  |
| 歯式    | 3.1.3.3 / 3.1.3.3   | 0.0-1.3.3 / 2.1.3.3   |
| 切歯    | 扁平・密生   | 円柱形・疎生  |
| 臼歯    | 低歯冠丘状歯  | 高歯冠柱状歯  |
| 歯帯    | 顕著  | 欠如  |
| 歯根    | 長   | 短   |
|       |  |  |
| 前部の幅  | 幅広い   | 幅狭い   |
| 骨鼻口長  | 長   | 短   |
| 鼻骨    | 幅広い   | 幅狭い   |
| 頬骨弓   | 細い・前に傾斜   | 太い・後に傾斜   |
| 側頭窩幅  | 広い  | 狭   |
| 歯嚢骨   | 無   | 有   |
| 口蓋    | 幅広く浅い   | 幅狭く深い   |
| 体幹長   | 長   | 短   |
| 胸椎横突起 | 短   | 長   |
| 腰椎体   | 高く幅狭い   | 低く幅広い   |
| 仙骨    | 高く狭く長い  | 低く広く短い  |
| 前仙骨孔  | 大きく平行   | 小さく先細り  |
| 胸骨の輪郭 | 短く幅広い   | 長く幅狭い   |
| 肩甲切痕  | 明瞭  | 不明瞭   |
| 肩甲棘   | 直線状   | 凸湾  |
| 上腕骨滑車 | 細い  | 太い  |
| 肘頭の後湾 | 弱   | 強   |
| 寛骨の輪郭 | 幅狭い   | 幅広い   |
| 閉鎖孔   | 大   | 小   |
| 大腿骨頸  | 長   | 短   |
| 小転子   | 小さく突出   | 遠位に広がる  |
| 下腿の内旋 | 強   | 弱   |
| 距骨頭位置 | 外側  | 中央  |
| [食性]  | 雑食～葉食   | 草食  |
| [分布]  | 暖流系   | 寒流系   |

足寄動物化石博物館には世界一多い2科4属6種の東柱目の全骨格8体が側方に組んで展示されている。同館紀要の創刊号には*Desmostylus*と*Paleoparadoxia*の差異一覧表(表1)が掲載されている(犬塚, 2000)。以前は臼歯と頭骨でしか区別できなかったが、4属の全骨格が産出して、記載や比較研究を進めた結果、現在では体の骨でも同定が可能になった。

## 2. *Desmostylus* と *Paleoparadoxia* の差異

### 1) 個々の骨の比較と機能的意味

その後、各標本の記載が進み骨の形態の差から姿勢や運動機能、生態の差が推定された。ここでは両属の形態の差のうち現生種との比較などによって生活機能の推定できるものを選んでとりあげる。

胸郭の最も幅広い部分の断面では *Desmostylus* の丸みの方が *Paleoparadoxia* よりも強い。胸郭の断面の形は生息環境に関わり、水生に適応するほど丸みが増す。大型の陸生種では前半身の体重支持筋である腹鋸筋が前位肋骨の遠位半から起るため胸郭の断面は側扁せざるを得ない。いっぽう水生生活では浮力の助けがあるため胸郭の断面が丸くなくても肋骨関節の負荷は

変わらず、むしろ体積あたりの体表面積を最小にできるのである。

肩甲骨では *Desmostylus* は若い歌登標本と成体の気屯標本、*P. tabatai* の岩手県金田一標本、*P. media* の泉標本を比較した(図1)。*Paleoparadoxia* の方が *Desmostylus* よりも棘上窩が広く、前縁に角がある。棘上窩と前縁の角の形態的差異は現生のイヌ科のオオカミとネコ科のピューマの違いに匹敵することから、ネコ科に似た *Paleoparadoxia* の方がイヌ科に似た *Desmostylus* よりも前足を器用に動かせたと考えられる。

上腕骨の比較では *Desmostylus* は歌登第1標本が幼体で第8標本が成体である。*Desmostylus* と *Paleoparadoxia* は上腕骨滑車の遠位面で区別でき、*Desmostylus* の方が幅のわりに直径が太い。

橈骨と尺骨を前面で比較すると *Paleoparadoxia* の橈骨は尺骨に対して強く回内している。このことは手の指先を前向きにした時、*Desmostylus* の方がより肘を外に張りだしていたことになる。また横から見ると *Desmostylus* の肘頭の方が *Paleoparadoxia* よりも強く後に曲がる。

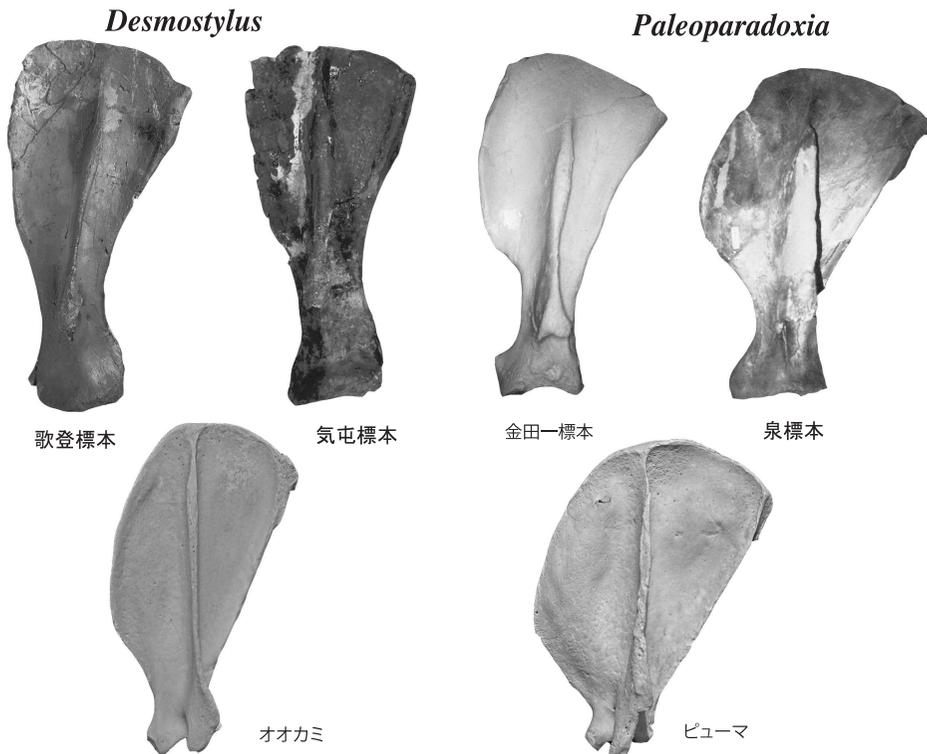


図1. *Desmostylus* と *Paleoparadoxia* の肩甲骨の比較。左側、外側面。オオカミとピューマとの対比。

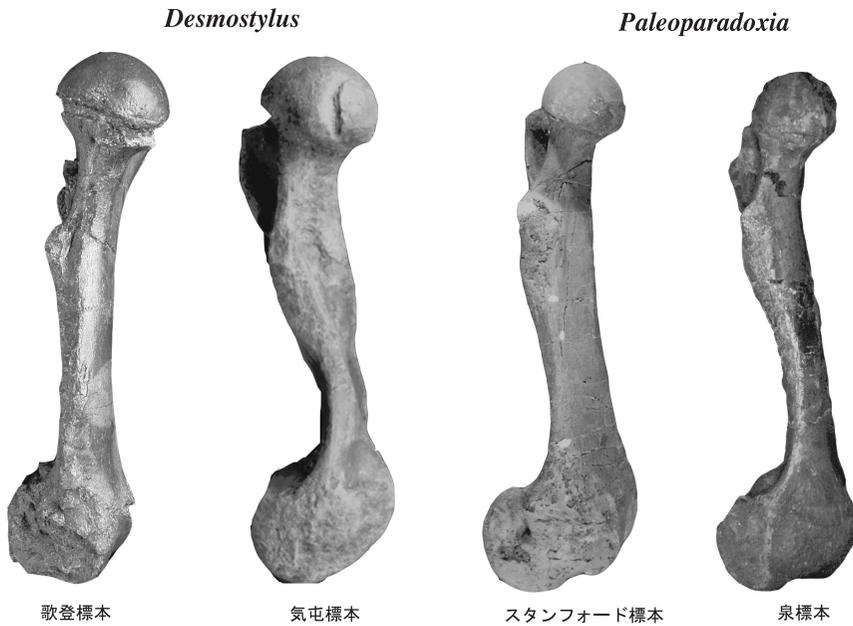


図2. *Desmostylus* と *Paleoparadoxia* の大腿骨の比較. 左側, 内側面.

## 腿示数

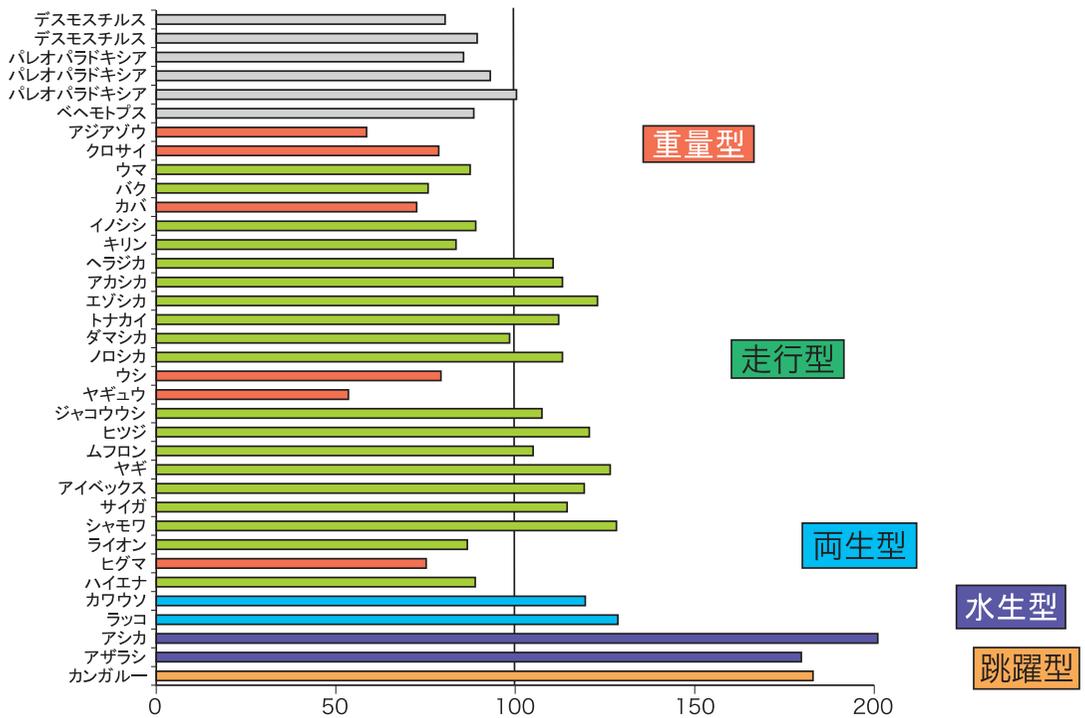


図3. 哺乳類の腿示数の比較と生活型

寛骨の比較では *Desmostylus* の方が *Paleoparadoxia* よりも全体として幅広い。閉鎖孔は *Paleoparadoxia* の方が大きく、そのぶん恥骨や坐骨、骨盤結合の両側の面積は *Desmostylus* の方が広い。股関節より下にあるこれらの骨は内転筋の付着部位であるため、面積の広がりはその筋肉量の多さを示しており、内転筋が体重支持筋となる側方型の基本姿勢を強く支持している。

全長を揃えて大腿骨を比較すると、大腿骨頭は *Desmostylus* の方が *Paleoparadoxia* より大きく、大腿骨頸は *Paleoparadoxia* の方が *Desmostylus* よりも細長い (図2)。大腿骨頭の大きさは体格因子に影響されるが、両属で異なることは *Desmostylus* の重量適応の方が高く、また骨頸は *Paleoparadoxia* の方が股関節の可動範囲が高いことを示している。腸腰筋がつく小転子とその遠位の延長の位置が *Desmostylus* の方が遠位にまで伸びていることから *Desmostylus* の方が *Paleoparadoxia* よりも重厚で、後肢の動きは *Paleoparadoxia* の方が速かったことが伺える。

脛骨の比較では *Desmostylus* の方が長さのわりに幅広く、基脚のわりに中脚が短くなることは重量適応を示している (図3)。東柱目の脛骨は遠位が内側にねじれる共通点があるが、*Paleoparadoxia* の方が *Desmostylus* よりもねじれの角が強くと、足首の回転軸が膝の回転軸に対して60°位内がわにねじれる。このことは爪先が前を向くとすれば、膝の横への張り出しは *Desmostylus* よりも *Paleoparadoxia* の方が強いことを示している。

距骨と踵骨を関節させて上から見ると、*Paleoparadoxia* の方が *Desmostylus* よりも踵骨隆起の内側への傾きが強い。これは膝の後から踵骨隆起の先につく下腿三頭筋が大腿骨の裏からまっすぐ下に走るため、下腿骨のねじれに対応している。いずれも後肢では *Paleoparadoxia* の方が *Desmostylus* よりも膝を外に張りだしていたことを示している。

## 2) 復元姿勢

膝下の脛骨の長さを膝上の大腿骨の長さでわった脛示数はその動物の運動様式を反映する。ゾウやサイなどは腿の方が長い重量型、シカやカモシカなど脛の方が腿より長いのは走行型である。また脛の方が腿の倍近くあるのは水生型のアシカやアザラシで、両生型では走行型と同じぐらいである。東柱類の脛示数は *Desmostylus* も *Paleoparadoxia* も80前後の重量型なので、決して水生型や両生型に見られるヒレはありえない (図3)。

*Desmostylus* では手根骨の一部が欠けているが、手根骨と前腕の橈尺骨と関節させると、手の中軸に対して前腕の長軸が少し傾く。これに対して *Paleoparadoxia* では手首の関節の傾きが強いいため前腕と第5中手骨が

直交するほど外に傾く。したがって前からみると、*Desmostylus* の前肢は下向きのL字形であるのに対し、*Paleoparadoxia* では横に凸のくの字形になる。

*Desmostylus* の胸椎・腰椎数の13・4に対して、15~16・6と *Paleoparadoxia* の方が4~5椎分多く、体の大きさに対する椎体の大きさは変わらないので、それだけ *Paleoparadoxia* の体つきの方が胴長で、とくに腰はもっと細くなる。頸の曲がり方は *Desmostylus* の方が強いので、頭は高い位置にある。手の位置は肘よりも内側にきて、*Desmostylus* よりも左右の手の間隔は狭くなる。後肢は *Paleoparadoxia* の方が膝の横への張り出しが強いが、もしくは爪先の向きがより内向きとなる。

## 3) 顎咀嚼機能の推定

食性の推定にはあごの適応形態を解釈する必要がある。*Paleoparadoxia* の方が *Desmostylus* よりも吻が下向きである。現生の海牛類ではマナティの吻が前向きに対してジュゴンが下向きで、それぞれ水面と水底の餌を食べるのに適応している。吻の向きが餌のある場所の深さと関連があるとすれば、*Paleoparadoxia* の方が *Desmostylus* よりも深い所で摂食をした可能性もある。

あごを動かす咀嚼筋のつく下顎枝の形は食性の違いを反映している。同じ偶蹄類の中で雑食のブタと草食のウシでは、下顎枝の前後長と筋突起の高さに違いがめだち、それぞれ *Paleoparadoxia* と *Desmostylus* に似ている。このことから直ちに東柱類の食性までは決まらない。別系統で類似形態が生じる収斂現象では、その形成過程を知ること、すなわち祖先型から適応の進んだ進化型に向けてどのような形態変化が起きたかを知ることが重要である。

パレオパラドキシア科の *Behemotops* から *Paleoparadoxia* への下顎骨の進化とデスモスチルス科の *Ashroa* から *Desmostylus* への進化とを比較すると、両科で共通の形態変化と各科に固有のものに分けられる。両科で共通する下顎骨の形態変化は、下顎体・歯隙の伸長と臼歯列の短縮・後退である。デスモスチルス科では下顎枝の前後短縮と臼歯の前傾がみられ、パレオパラドキシア科では下顎頭の輪郭が円形となる。これらの機能的意義は現生種との比較やデザイン解析によって理解できるが、いずれにしても東柱類の下顎窩は平坦で基本的に植物食の有蹄類と変わらず、食肉類に典型的な蝶番関節とはまったく異なる。

食性の推定には歯の適応形態も解釈する必要がある。パレオパラドキシア科の臼歯には歯帯があり、歯根が長い、デスモスチルス科の臼歯には歯帯がなく、歯根は短い。東柱目の各属は臼歯が咬耗に耐えるように進化し、*Paleoparadoxia* よりも特殊化した

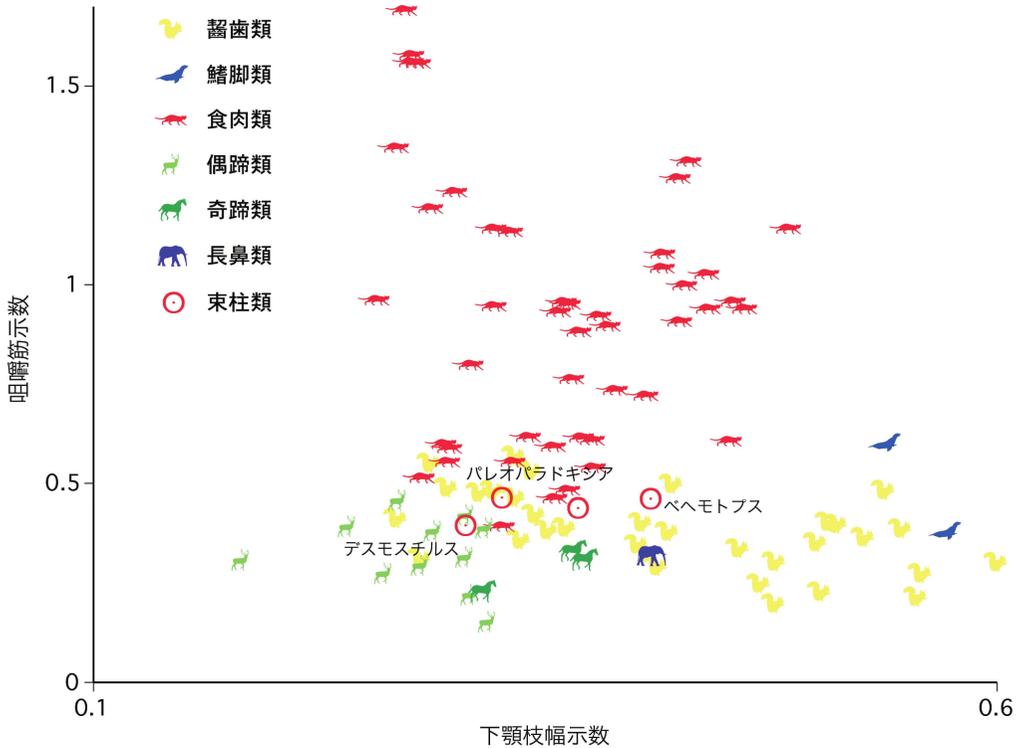


図4. 下顎骨の下顎枝と咀嚼筋示数との散布図

*Desmostylus* では臼歯が大型化し、歯冠高が増し、同時に機能する臼歯が減って、水平交換している。これらの点は「噛み潰し」から「すり潰し」への機能の転換にあたる。

図4のグラフは横軸に下顎枝の幅、縦軸に咀嚼筋の側頭筋と咬筋のモーメントアームの比をとったものである (Inuzuka, 2005)。もっぱらあごを上下に動かす食肉類は上部にまとまり、横に動かす偶蹄類は左下、前後に動かす齧歯類やゾウは右下にまとまる。束柱類では原始的な *Behemotops* は特徴のない中央付近にあるが、*Paleoparadoxia* は上下と左右に動かすグループの中間で雑食の傾向にあり、*Desmostylus* の方がさらに草食のすり潰し機能に特殊化していることがうかがえる。*Ashorea* のデータはないが、原始的な *Behemotops* に似るので、*Desmostylus* は束柱類の中で最も派生した植物食だったのだろう。

#### 4) 両生適応形質の抽出

生息地の推定では現生の両生型、つまり四肢型水生動物の肋骨と尾椎以外の各骨を比較した。一般に水陸両生適応のことを半水生適応と呼ぶことがある。しかし、両生適応はほどほどの水生適応とは異なり、水際に限定された独自の生息域への適応である。たとえば

眼の位置が頭頂面よりも上にできるのはカエル、ワニ、カバに共通にみられるが、純水生のクジラや海牛類には全くみられない。従って半水生適応という用語は不適切である。ここでは両生適応の傾向のはっきりわかるものを取り上げる。

図5は右上腕骨遠位部を前から見たところで、上段が陸生、下段が両生型である。左から齧歯類、食肉類、イタチ科、偶蹄類のイノシシ、奇蹄類のバク、束柱類の *Ashorea* と *Desmostylus* である。上腕骨類は内側の滑車と外側の小頭にわかれ、両生になるにつれ、橈骨と関節する小頭のほうが滑車に比べて拡大し、イタチ科を除くとより遠位に突出する傾向がある。ただし、小頭の拡大は大型化にとっても見られるので、小頭が滑車よりも下がる点だけが両生適応形質となる。同様に図6は軸椎の腹側面の比較である。陸生から両生に適応すると長さのわりに幅広くなる。表2は左に形質をならべ、系統ごとにそれが認められるものに○、ないものに×を付け、現生4群のうち3群以上で認められたものを適応形質として列挙した。このうち体格の大型化でも同じ傾向が認められるものは右端の\*印で示し、水生適応形質から除く。また、束柱類における形質の有無は陸生有蹄類のイノシシやバク

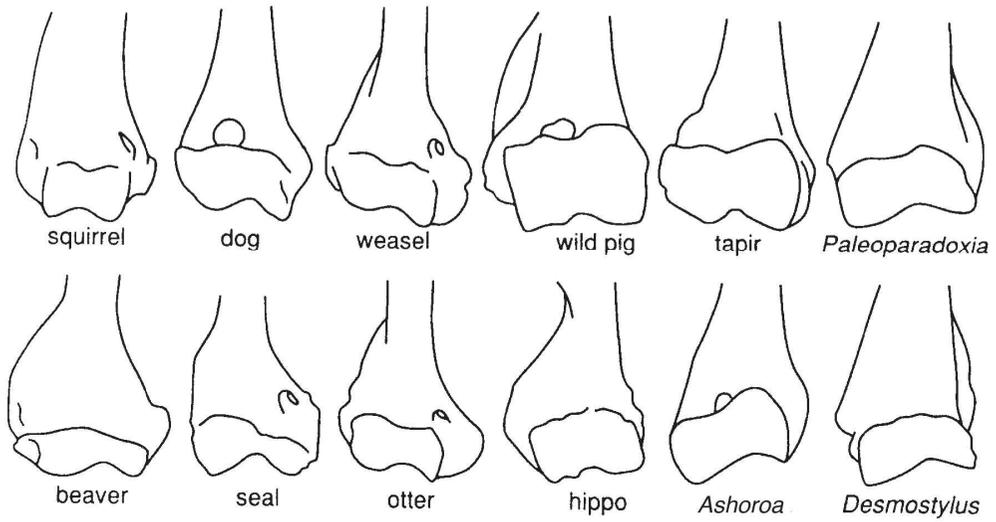


図 5. 陸生種と水生種の上腕骨類前面の比較 (Inuzuka, 2000a)  
 上段は陸生, 下段は水生種, 右端は束柱類.

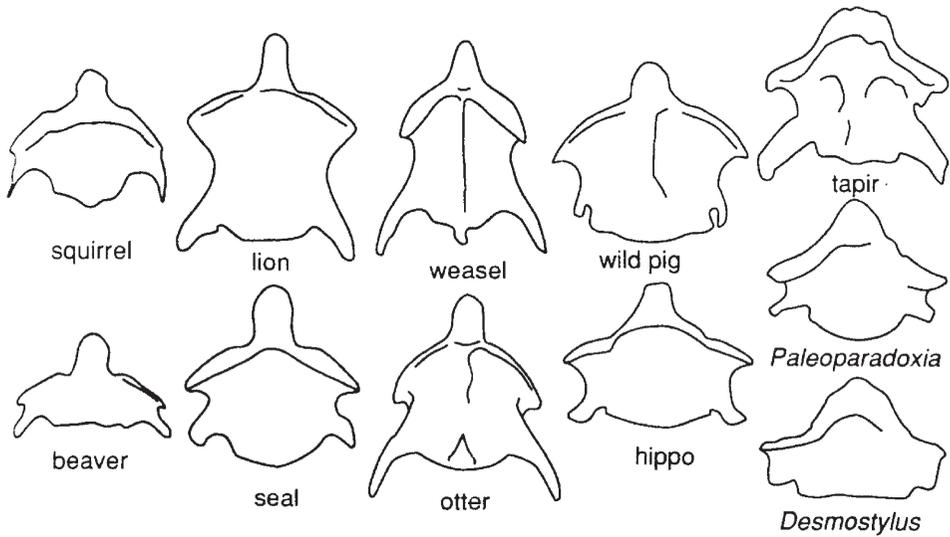


図 6. 陸生種と水生種の軸椎腹側面の比較 (Inuzuka, 2000a)

表 2. 両生適応形質の束柱目 4 属の分布一覧 (Inuzuka, 2000a より)

|  | Recent    |            |             |               | Desmostylia  |          |             |                 |              | Size factor |
|--|-----------|------------|-------------|---------------|--------------|----------|-------------|-----------------|--------------|-------------|
|  | Roden-tia | Carni-vora | Muste-lidae | Artio-dactyla | Desmo-stylia | Asho-roa | Behemo-tops | Paleo-paradoxia | Desmo-stylus |             |
| Shortening of cervical vertebra                | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | ○        | -           | ○               | ○            |             |
| Strengthening of cervical lordosis             | ○         | ○          | ○           | ×             | ×            |          |             |                 |              |             |
| Shortening of vertebral body                   | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | ○        | -           | ○               | ○            |             |
| Shallowing of atlantal fossa                   | ○         | ○          | ×           | ○             | ○            | -        | -           | ○               | ○            |             |
| Widening of axis                               | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | -        | -           | ○               | ○            |             |
| Enlargement of dens of axis                    | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | -        | -           | ○               | ○            |             |
| Shortening of spinous process of thoracic v.   | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | ○        | ○           | ○               | ○            |             |
| Steeper inclination of spine in midthoracic v. | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | ○        | -           | ○               | ○            |             |
| Shortening of lumbar vertebral body            | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | ○        | ○           | ○               | ○            |             |
| Increase of distance between zygapophyses      | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | ○        | ○           | ○               | ○            |             |
| Gentler inclination of articular surfaces      | ○         | ○          | ○           | ×             | ×            |          |             |                 |              |             |
| Horizontal projection of transverse processes  | ○         | ×          | ○           | ○             | ○            | ○        | ○           | ○               | ○            |             |
| Enlargement of sacral foramina                 | ○         | ○          | ×           | ○             | ○            | ×        | ×           | ○               | ○            |             |
| Shortening of spinous process in sacrum        | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | ○        | -           | ○               | ○            |             |
| Rectangular outline of sacrum                  | ○         | ×          | ○           | ×             | ×            |          |             |                 |              |             |
| Shortening of cranium                          | ○         | ×          | ○           | ○             | ×            |          |             |                 |              |             |
| Regression of nasal bone                       | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | -        | -           | ○               | ○            |             |
| Upward facing of orbita                        | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | -        | -           | ○               | ○            |             |
| Advance of orbita                              | ○         | ○          | ×           | ○             | ○            | -        | -           | ○               | ○            |             |
| Complex nasal conchae                          | ○         | ○          | ○           | ×             | -            |          |             |                 |              |             |
| Weakening of ridge of occipital condyles       | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | ○        | -           | ○               | ○            |             |
| Advance of scapular spine                      | ○         | ○          | ○           | ○             | ×            |          |             |                 |              |             |
| Thinning of posterior margin of scapula        | ○         | ○          | ○           | ○             | ×            |          |             |                 |              |             |
| Shallowing of glenoid cavity                   | ○         | ○          | ×           | ○             | ○            | ○        | -           | ○               | ○            |             |
| Shortening of humerus                          | ○         | ○          | ○           | ○             | ×            |          |             |                 |              |             |
| Widening of proximal epiphysis of humerus      | ○         | ○          | ○           | ○             | ×            |          |             |                 |              |             |
| Thickening of humeral shaft                    | ○         | ○          | ○           | ×             | ○            | ○        | ○           | ○               | ○            |             |
| Protrusion and extension of deltoid crest      | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | ×        | -           | ○               | ○            | *           |
| Enlargement of capitulum to trochlea           | ○         | ○          | ○           | ○             | ×            |          |             |                 |              | *           |
| Lowering of capitulum below trochlea           | ○         | ○          | ×           | ○             | ○            | ○        | -           | ○               | ○            |             |
| Shallowing of olecranon fossa                  | ×         | ○          | ○           | ×             | ○            | ×        | -           | ○               | ○            |             |
| Widening of antebrachial epiphyses             | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | -        | ○           | ○               | ○            |             |
| Thickening of antebrachial shaft               | ○         | ○          | ×           | ○             | ○            | ○        | -           | ○               | ○            |             |
| Extension of olecranon                         | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | -        | -           | ○               | ○            |             |
| Reduction of sacroiliac angle                  | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | -        | -           | ○               | -            |             |
| Shallowing of acetabulum                       | ○         | ○          | ○           | ×             | ○            | ×        | -           | ○               | ○            |             |
| Advance of acetabulum                          | ○         | ○          | ○           | ×             | ○            | -        | -           | ○               | ○            |             |
| Extension of pubis                             | ○         | ○          | ○           | ×             | ○            | -        | -           | ○               | ○            |             |
| Extension of ischium                           | ○         | ○          | ○           | ×             | ×            |          |             |                 |              | *           |
| Reduction of ischial tuberosity                | ○         | ○          | ○           | ×             | ○            | ○        | ○           | ○               | ○            |             |
| Reduction of pelvic symphyseal angle           | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | -        | -           | ○               | ○            |             |
| Heightening of greater trochanter              | ○         | ○          | ×           | ○             | ×            |          |             |                 |              | *           |
| Shortening of femur                            | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | -        | ○           | ○               | ○            |             |
| Widening and thinning of epiphyses             | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | -        | ○           | ○               | ○            |             |
| Enlargement of femoral head                    | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | -        | ○           | ○               | ○            |             |
| Flattening of femoral shaft                    | ○         | ○          | ○           | ×             | ○            | -        | ○           | ○               | ○            |             |
| Shallowing of patellar surface of femur        | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | -        | ○           | ○               | ○            |             |
| Widening of patellar surface of femur          | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | -        | ○           | ○               | ○            | *           |
| Shortening and thickening of patella           | ○         | ○          | ○           | ×             | ×            |          |             |                 |              | *           |
| Widening of articular surface of patella       | ○         | ×          | ○           | ○             | ○            | -        | ○           | ○               | ○            |             |
| Lateral bending of tibial shaft                | ○         | ○          | ×           | ×             | ○            | -        | ×           | ○               | ○            |             |
| Widening of tibial epiphyses                   | ○         | ○          | ○           | ○             | ○            | -        | ○           | ○               | ○            |             |
| Weakening of tibial crest                      | ×         | ○          | ○           | ×             | ×            |          |             |                 |              |             |
| Thickening of fibula                           | ×         | ○          | ×           | ○             | ○            | -        | -           | ○               | -            |             |
| Shallowing of trochlea tali groove             | ○         | ○          | ×           | ○             | ○            | -        | ×           | ○               | ○            |             |

との比較によって判定した。49項目のうち東柱目においても認められる形質は39項目あり、東柱類が両生生活に適應していたことは明らかである (Inuzuka, 2000a)。

### 3. *Desmostylus* と *Paleoparadoxia* の進化

*Paleoparadoxia* 属と *Desmostylus* 属とを区別する形質は歯や頭の特徴に多く認められ、体の骨における違いも水生適應とは関連しない形質がほとんどである。したがって、東柱目のなかで両科が分かれたのは、水

辺の生息地や水中遊泳能力といった水生適應に対する程度の差によるものではない、と考えられる。パレオパラドキシア科とデスモスチルス科で体の部位ごとの適應度の差は少ない。パレオパラドキシア科では足首の回旋機能が高まり、デスモスチルス科では前後肢の自由度と肘を伸ばす力が高まるよう進化した (図7)。科のなかでは、パレオパラドキシア科よりもデスモスチルス科、つまり *Ashroa* から *Desmostylus* への進化の過程で水生適應の程度の高まった部位が多いので、東柱目のなかで最も両生生活に適應したのは

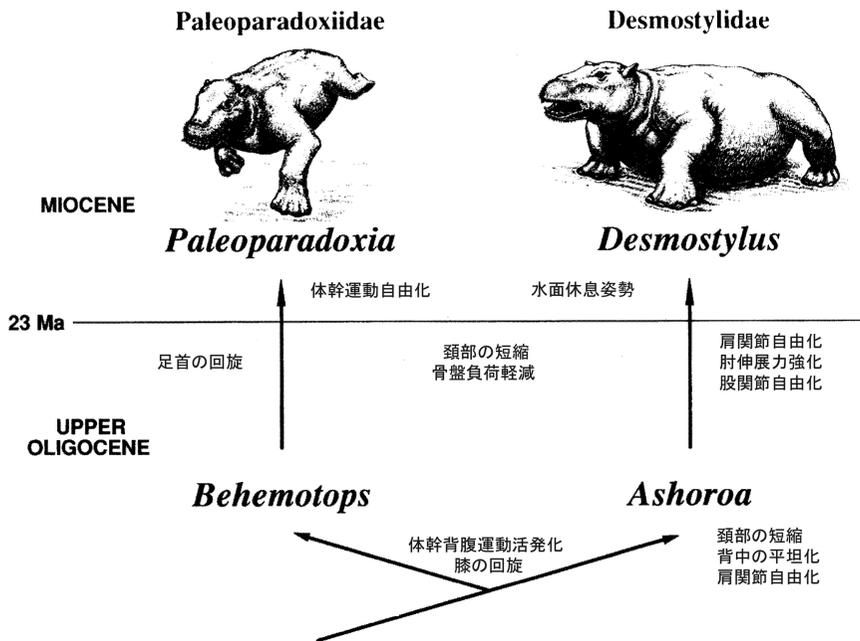


図7. デスモスチルス科とパレオパラドキシア科の両生適應形質の進化 (Inuzuka, 2000c)

表3. パレオパラドキシア属2種の各標本の時代的分布 (Inuzuka, 2005)

太字は骨格化石。網掛けは *Desmostylus* との共産化石。

| Ma        |    | <i>Paleoparadoxia media</i><br>Medium-sized species |     |    |     | <i>Paleoparadoxia tabatai</i><br>Large-sized species |     |    |
|-----------|----|---|-----|----|-----|--|-----|----|
| 中期        | 14 | 岩屋  | 大杉崎 |    | 阿寒  | 来待   | 吉井  | 阿寒 |
|           |    |   |     | 葛袋 |     | 関野鼻  | 半ノ浦 | 前波 |
| 中期<br>中新世 | 15 |   | 福井  |    |     |  |     |    |
|           | 16 | 津山  | 富草  |    |     | 西黒沢  | 金田一 | 小川 |
| 初期        | 16 | 五日市   | 般若  | 寺尾 | 大野原 | 栃谷   |     |    |
|           |    | 葛原  | 明日  | 梁川 | 北赤石 | 茂庭   | 澤根  |    |
| 前期<br>中新世 | 17 |   |     |    |     |  |     |    |
|           | 18 | 泉   | 山野内 |    |     |  |     |    |
|           | 19 |   | 三山  | 堀切 | 前原  |  |     |    |

*Desmostylus* であるといえる (Inuzuka, 2000c).

*Desmostylus* と *Paleoparadoxia* が同じ生息地に棲んでいたのかどうかという問題がある (犬塚ほか 1984). 表3は層準の明らかな日本産中型種の *P. media* と大型種の *P. tabatai* の標本すべてを産出年代ごとに分けたものである (Inuzuka, 2005). 前期中新世には大型の *P. tabatai* は産出しない. 太字は全骨格の産出でその年代の産出は確実, 網掛けは *Desmostylus* と共産するもので著しく保存が悪く年代がはっきりしない. *Desmostylus* とともに産する *P. media* は阿寒・葛袋 (Shimada and Inuzuka, 1994)・大杉崎・岩屋 (野村ほか, 2001) の4箇所, いずれも中期中新世中期という最末期のものに限られる. このことを考えると, これらの *P. media* は下位の層準から由来した二次化石の可能性がある.

図8は中新世の日本列島付近の時空分布である (Inuzuka, 2005). 当時の古地理図に黒三角の中型種の *P. media* と白三角の大型種の *P. tabatai* 両種の産地をプロットしたもので, 両種が生息した古環境の変遷は次のようにまとめられる. 前期中新世の1900万年前から1800万年前には亜熱帯域にある中部日本だけに *P. media* が生息した. 中期中新世の初頭1650万年前から1500万年前になると, 最も水温が上昇して東北日本南部まで熱帯域となり, *P. media* が分布を広げた. 東北地方と北海道南部は亜熱帯域となり, そこに *P. tabatai* が現われる. 大型の *P. tabatai* は *P. media* とくっきりと南北に生息地を分けている. 中期中新世の中頃になると寒冷化が始まり, 1400万年前ごろには *P. tabatai* が北海道の中温帯から山陰の暖温帯にかけて広く生き残ったのに対し, *P. media* の化石は北海道の阿寒, 関東の葛袋, 能登の岩屋, 大杉崎だけになる.

以上の日本列島の時空分布や古気候, 生息数, 体格をもとに *P. media* と *P. tabatai* の種分化や東柱目の絶滅を模式化したのが図9 (犬塚ほか, 2006) である. 前期中新世には亜熱帯域に *P. media* だけがいた. 中期中新世初頭に温暖化すると *P. media* は熱帯化した元の生息域に留まり, 亜熱帯化した中緯度地域にはより大型の *P. tabatai* が現われた. *P. tabatai* が *P. media* から種分化したとすると, 元の種のなかに生息環境にこだわった個体群と体感水温にこだわった個体群がいたように見える. 元の生息地に留まった *P. media* はより高温に適応するようになったので, 低温に対しては適応しにくくなった可能性もある. 反対に *P. tabatai* のほうは中期中新世の冷涼化に適応したので, 中頃の寒冷期に一部はもともと冷水型の *Desmostylus* と共存するようになったが, *P. media* のほうは共存できなかったかもしれない. 中期中新世中頃の両種の分布をみると, *P. tabatai* が複数の気候帯に跨るのに対

し, *P. media* はごく限られている. 1400万年前頃の *P. media* が二次化石だとするとすでに減びており, *P. tabatai* がその後につき, 冷水型の *Desmostylus* は1100万年前まで残る. 水温の冷涼化に伴って温暖型から冷涼型の順に減びていることから, これらの絶滅は気温の低下による水陸分布や海水温など摂食環境の変化によるものと推定される.

#### 4. 最近の東柱目の研究

東柱目の復元の歴史は半世紀以上にもなるが, 基本姿勢でさえまだ側方型が定説になっておらず, 生態復元に至っては全くの黎明期にある. 昨今複数の異なる方法によって生息地や食性の復元が試みられているのは頼もしいかぎりである. しかしかつて「謎の奇獣」と呼ばれたほどの東柱類だけに, そう簡単に完璧な復元はできない. 方法によっては全く逆の結論が導かれるものもあるのが現状である. 「謎」を解くにはそれぞれの方法でよりいっそうの比較データの集積と復元精度の向上, 綿密な比較考察が求められる.

##### 1) バイオメカニズムによる肘の角度の復元

*Desmostylus* は尺骨の肘頭が大きく後に曲がるが, *Paleoparadoxia* ではまっすぐである. Fujiwara (2009) はこの差の意味を生体力学的に調べた. 肘の先には肘を伸ばす上腕三頭筋がつくが, この筋が最もよく働くのはモーメントアームが最大となる時, つまり上腕骨と肘頭が直交する時である. そこで現生の哺乳類の基本姿勢での肘の曲がりや肘頭の向きとの相関を仮定してじっさいのデータをプロットした結果, ほとんどが90%程度の相関を示している. たとえばウマの場合では上腕の長軸が肘頭の向きとだいたい直交している. そこでこのルールを化石の *Desmostylus* と *Paleoparadoxia* の肘頭の曲がり方の違いに当てはめると, *Desmostylus* の肘は *Paleoparadoxia* よりもっと伸びていたことになる.

##### 2) 微量元素と同位体による生息地と食性の復元

鶴野ほか (2008) は歯のエナメル質にふくまれる微量元素や同位体による研究を行った. バリウムやストロンチウムという重元素は植物から, 草食動物, 肉食動物という風に栄養段階があがるにつれて, カルシウムに対する比が下がることが知られている. この微量元素によると何を食べていたかはわからなくても, 少なくとも *Desmostylus* のほうが *Paleoparadoxia* よりも栄養段階の高いものを食べていたと言える. 具体的には *Paleoparadoxia* が草食で *Desmostylus* が雑食, もしくは *Paleoparadoxia* も *Desmostylus* も雑食だが, *Desmostylus* のほうが肉食の傾向が強いと推定できる.

酸素同位体比の個体間のばらつきは生息地や摂食場

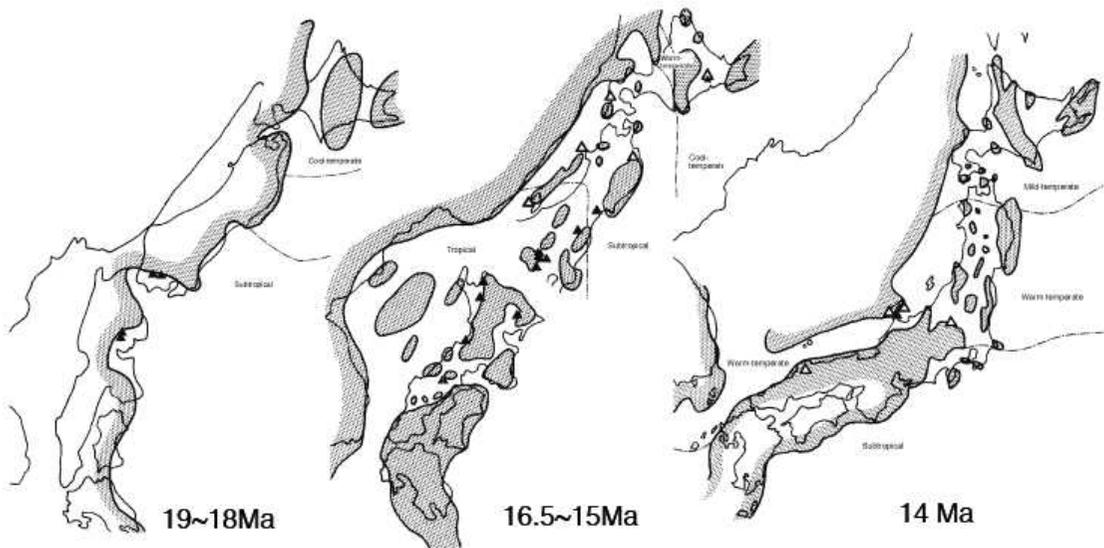


図8. パレオパラドキシア属2種の地理的分布の時代的変遷 (Inuzuka, 2005)

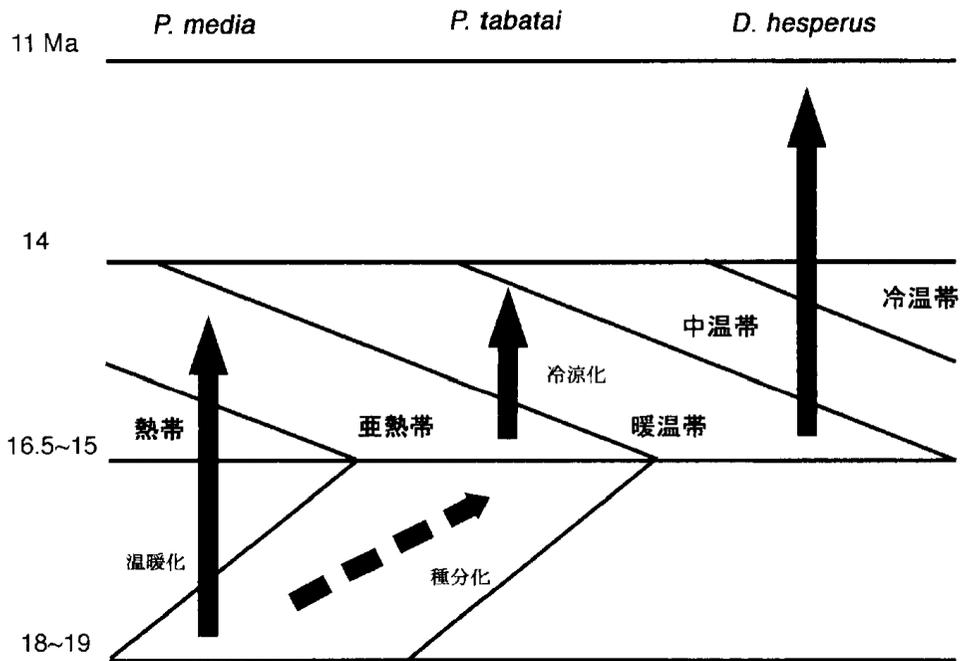


図9. *Desmostylus* と *Paleoparadoxia* の生息域の時代的変遷 (犬塚ほか, 2006)

所の推定に有効である。この結果から東柱目は鯨類や鰭脚類とはまったく異なり、陸上哺乳類と区別することができない。つまり、*Desmostylus* も *Paleoparadoxia* も淡水の影響下にあつて、生息域と摂食場所が完全に海というわけではないという。

### 3) 骨の古組織学による生息環境の推定

骨の古組織学では北海道大学総合博物館が所蔵する樺太産の気屯標本、北海道足寄産の *Ashoroa* や *Behemotops*、阿寒標本、アメリカの *Cornwallius* を使って、CT画像を分析した研究がある(林ほか, 2011)。上腕骨体の断面組織のCT画像ではツチブタ、ハイラックス、ゾウという陸生のアフリカ獣類にはみな大きな髓腔があるが、東柱類の *Ashoroa*、*Paleoparadoxia*、*Desmostylus* には髓腔がなく、海牛類のマナティと同じである。肋骨の断面での骨密度は東柱類のうち *Desmostylus* だけが内部に海綿質が広がっている。このことから *Paleoparadoxia* など原始的東柱類はマナティなどと同じ沿岸性で、*Desmostylus* だけは外洋性と判断された。

現生のクジラや鰭脚類の生息地との比較では原始的なものが沿岸性で進化型が外洋に進出している。骨の組織もそれに応じて緻密質主体から海綿質主体に変わっているので、東柱類も同様に最も派生した *Desmostylus* だけが外洋性であろうと結論している。

### 4) 共産化石による生息深度の推定

松井ほか(2012)は東柱類の骨化石を産出する地層の共産化石から堆積深度を推定している。*Desmostylus* の戸狩標本や *Paleoparadoxia* の泉標本を産出する山野内層と *Paleoparadoxia* しか産出しない秩父の奈倉層と鷲ノ巣層で貝化石と底生有孔虫を採取し、他の産地は文献の化石種から水深を求めた。その結果 *Desmostylus* を産した地層はいずれも30m以下なのに対して、*Paleoparadoxia* では浅海から大陸棚まで広範囲におよんでいる。このことから *Desmostylus* の方が沿岸性で *Paleoparadoxia* はもっと沖合にまで広がっていたと結論している。

### 5) 今後の課題

絶滅動物の骨格の形態を科学的に復元するには比較機能形態学的方法が必要で、生体力学的方法もこのうちのひとつである。まず現生各種の骨格データを集めて法則性を発見し、次にこの法則を化石に当てはめて復元の根拠とする。生物学の諸法則は例外や適用条件があるので、その吟味が欠かせない。復元の場合も全身の法則の中からどの法則に従うか従わないかを別の方法で決める必要がある。肘の角度の法則性は現生の下方型の陸生哺乳類では成り立つとみられるが、鰭脚類などの水生型ではやや分布の中心から離れている。前肢骨格化石の復元に法則を適用するにも、肘だけでな

く肩や手首の関節面の形や向き、腕示数などの法則も考慮しないと結論を誤ることになる。

微量元素や同位体を古生物学に利用するのも微量分析の精度があがってからの新しい方法である。現生の動物とその生息地や食性との間に特定の微量元素やある種の同位体の比率で相関を見だし、それを化石に当てはめる点ではマクロ的な方法と共通である。*Desmostylus* と *Paleoparadoxia* のような別タクサ間で相対的な違いしかわからない場合はマクロや他の方法による結果との整合性が求められる。

保存のよい骨化石の組織を薄片やスキャンで比較するミクロの方法も、現生種で組織構造と生息地の環境との相関を見つけ、その相関関係を化石に適用する点は共通である。肉眼レベルの骨の形態ではまず体格因子、ついで系統因子、適応因子の順に影響する。骨組織の場合も組織像の類似を直ちに陸生か水生か、沿岸性が遠洋性が決める前に体格や系統による差異を基準化する必要がある。また、マクロではクリーニングにあたる母岩の除去が組織レベルでは不可能なため、X線画像では現生種と化石種の差がめだつ。東柱類の場合なら中新世の長鼻類や海牛類化石との比較が必要となる。

該当化石の産出層の示相化石から古水深を求めるのは古典的な方法である。この方法の難点は脊椎動物の生息域がもともと貝や底生有孔虫といった無脊椎動物よりも広範なため、骨格の化石であってもその産出層とじっさいに生活していた場との隔たりが不明な点である。古生物学においては情報量の不足は常に伴うことなので、全骨格化石の産出例の増加を待つよりは、真の生息地や摂食深度の証拠となるようなあらたな方法の創出が望まれる。

### 引用文献

- Clark, J. M. (1991) A new Early Miocene species of *Paleoparadoxia* (Mammalia: Desmostyliia) from California. *Jour. Vert. Paleont.* **11**, 490-508.
- Fujiwara, S. (2009) Olecranon orientation as an indicator of elbow joint angle in the stance phase, and estimation of forelimb posture in extinct quadruped animals. *J. Morphology* **270**, 1107-1121.
- Hay, O. P. (1915) A contribution to the knowledge of the extinct sirenian *Desmostylus hesperus* Marsh. *Proc. U. S. Nat. Mus.* **49**, 381-397.
- 林 昭二・中島保寿・犬塚則久・千葉謙太郎・澤村 寛・安藤達郎・兼子尚知 (2011) 骨組織から考察する東柱類の水生適応。日本古生物学会第160回例会講演予稿集, 18.
- 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.
- Inuzuka, N.(1984) Skeletal Restoration of the Desmostylians: Herpetiform Mammals. *Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., Ser. Biol.* **9**, 157-253.
- 犬塚則久 (1988) 北海道歌登町産 *Desmostylus* の骨格 I. 頭蓋. 地調月報 **39**, 139-190.
- Inuzuka, N.(2000a) Aquatic adaptation in desmostylians. *Hist. Biol.* **14**, 97-113.
- 犬塚則久 (2000) 東柱目研究の動向と展望. 足寄動物化石博物館紀要 **1**, 9-24.
- Inuzuka, N.(2000b) Primitive Late Oligocene Desmostylians from Japan and Phylogeny of the Desmostylia. *Bull. Ashoro Mus. Paleont.* **1**, 91-123.
- Inuzuka, N. (2000 c) Preliminary report on the evolution of aquatic adaptation in desmostylians (Mammalia, Tethytheria). *Oryctos* **3**, 111-117.
- Inuzuka, N.(2005) The Stanford skeleton of *Paleoparadoxia* (Mammalia: Desmostylia). *Bull. Ashoro Mus. Paleont.* **3**, 3-110.
- Inuzuka, N.(2006) Postcranial skeletons of *Behemotops katsuiei* (Mammalia: Desmostylia). *Bull. Ashoro Mus. Paleont.* **4**, 3-52.
- 犬塚則久 (2009) 北海道歌登産 *Desmostylus* の骨格 II. 体骨. 地質調査研究報告 **60** [5/6], 257-379.
- Inuzuka, N.(2011) The postcranial skeleton and adaptation of *Ashoroa laticosta* (Mammalia: Desmostylia). *Bull. Ashoro Mus. Paleont.* **6**, 3-57.
- Inuzuka, N., Domning, D. P. and Ray, C. E.(1994) Summary of taxa and morphological adaptations of the Desmostylia. *The Island Arc* **3**, 522-537.
- 犬塚則久・澤村 寛・渡部 均 (2006) パレオパラドキシアと秋田県男鹿市西黒沢産標本. 秋田県立博物館研究報告 **31**, 1-28.
- 犬塚則久・高安克己・鎮西清高・吉田健一編 (1984) 「デスモスチルスと古環境」座談会. 地団研専報 **28**, 129-138.
- Marsh, O. C.(1888) Notice of a new fossil sirenian, from California. *Amer. Jour. Sci., ser. 3*, **35**, 94-96.
- 松井久美子・指田勝男・上松佐知子 (2012) 日本産東柱目の生息深度に関する一考察. 日本古生物学会第161回例会講演予稿集, 56.
- 長尾 巧 (1935) 5. 樺太氣屯産 *Desmostylus: D. mirabilis* nov. 地質雑 **42**, 822-824.
- 野村正純・犬塚則久・廣田清治・渡部真人・青木良輔 (2001) 岩屋化石動物群シリーズ, その5: 中期中新統七尾石灰質砂岩層産の哺乳動物化石等について. 七尾市少年科学館研究報告, 1-36.
- Shikama, T.(1966) Postcranial skeletons of Japanese Desmostylia. *Palaeont, Soc, Japan, Spec. Paper* **12**, 1-202.
- Shimada, K. and Inuzuka, N.(1994) Desmostylian tooth remains from the Miocene Tokigawa Group at Kuzubukuro, Saitama, Japan. *Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan, N.S.* **175**, 583-607.
- Tokunaga, S and Iwasaki, C.(1914) Notes on *Desmostylus japonicus*. *J. Geol. Soc. Tokyo* **21**, 33.
- 鶴野 光・米田 謙・樽 創・甲能直樹 (2008) 同位体・微小摩耗痕・頭蓋形態に基づくデスモスチルス類の食性復元. 日本古生物学会2008年年会講演予稿集, 20.
- 山口昇一・犬塚則久・松井 愈・秋山雅彦・神戸信和・石田正夫・根本隆文・谷津良太郎 (1981) 北海道歌登町産 *Desmostylus* の発掘と復元. 地調月報 **32**, 527-543.
- Yoshiwara, S and Iwasaki, C.(1902) Notes on a new fossil mammal. *Jour.Coll.Sci.,Imp.Univ.,Tokyo, Japan.* 16, art. 6, 1-13.