

デスモスチルス類の姿勢について ——犬塚の『爬虫類型哺乳類』に対する論議——*

ビヴァリー・ホルステッド**

緒 言

1984年にデスモスチルスの復元について犬塚の一連の論考(犬塚, 1982; 1984 a; b; c)が発行された。この説は、これまでのどの復元とも違って、四肢の近位節は他の全ての哺乳類のように垂直ではなく、むしろ、基本的には爬虫類のように水平に横に突きだしている、というのである。これは相当奇抜な解釈なので、犬塚がデスモスチルスについてあらゆる時代を通じて最も広く引用される者になることはまず疑いない。この復元は目新しいので、きっと誰もがいやでもその解釈を参照することになるだろう。犬塚の復元についての最初のコメントは漆戸(1985)によるもので、日本語で書かれた本(1984 a)についての英文の短評である。私の論議は京大紀要の論文『Skeletal Restoration of the Desmostylians: Herpetiform Mammals』(1984 c)に基いており、このゲラ刷りは犬塚博士の好意で入手した。私は博物館に組立てられた色々な復元を調べ、さらに、日本で知られている主な標本を、札幌・東京・横浜・瑞浪・京都・大阪で調べ、写真にとった。また、博士の見解について直接討論し、標本を調べる特典まで得られた。そのうえ、大腿骨を寛骨と関節させ、新しい解釈で仮定されるように運動範囲を示すことにも同意してくれた。この作業中に別々の段階の写真を取り、彼の解釈の正しい記録が得られた。

この短い文では、まず予備知識を与えるために哺乳類の姿勢と歩きぶりの基本的特徴を概括し、ついで犬塚の新解釈の顕著な点を扱い、その証拠に関する私の意見を示して結論としよう。これは私見によれば、効果的に犬塚説を論駁するはずである。

哺乳類の姿勢

哺乳類の姿勢の著しい特徴は四肢が垂直に立つことで爬虫類とは異なる。爬虫類では上腕骨・大腿骨は横に突きだし、水平に前後に弧状に動く。原始的な両生類と爬虫類では胴体自体が波状に進む。脊柱も脚の近

位部や遠位部も言う運動をし、ラテン語の動詞*repere*, *reptilis*(言うこと)から*reptile*と命名された。哺乳類ではこの型とは全く異なり、脊柱がその外側面で厳しく制約されていて、有蹄類のようないくつかのものでは脊柱がほとんど屈曲できない。一部の食肉類ではチーターの古典的な例のように、脊柱全体の屈曲によって歩幅が増大している。歩幅は最高速度を決定するが、哺乳類では四肢が肢帯との関節から動くので、歩幅は長く、一方、爬虫類や両生類では(サンショウウオやイモリのように)それは本来、肘や膝の関節から動く。それでも、上腕骨や大腿骨の前後の振りがいくらか歩幅を長くはする。

姿勢の基本的な違いのひとつは肢骨と肢帯の骨の形態の変化に反映される。これを細かく論議する前に、胸帯と腰帯の基本的な違いを知ることが重要である。体肢骨、つまり、前では胸帯と前肢、後では腰帯と後肢であるが、これらは体軸骨へのつき方が違っている。胸帯は筋と腱で肋骨と脊柱につくが、これは速く動いている時の着地時に衝撃を和らげることができる。関節窩は下を向くがそれはきわめて浅い碗状の関節である。上腕骨頭は丸いが、大腿骨頭ほど球形ではない。前肢は後肢よりも運動の自由度ははるかに大きく、前肢が爬虫類型の姿勢をとるのにほとんど支障はない。ヒトの正常な性交体位を考えてみればよい。そのさい、男というものは自分の腕で体重を支えるもので、実際、それは自然に『爬虫類型』姿勢をとる。前肢の運動の多様性と範囲は緩衝作用と関連するのだが、いつもの姿勢がどうであるかを決めるのに使うことはできない。上腕骨頭が横向きなのは、脚がふだんは垂直位にあることを暗示するだろうが、関節だけからこれを正確に決める方法はない。

腰帯は好対照を示しており、体軸骨との関節は固く、骨と骨とがコラーゲン線維で直接結ばれている。後肢の務めは、最初のひと押しと体をもちあげることである。このため、その骨格は体軸骨に固着していなくてはならない。爬虫類では上腕骨と大腿骨は一種の釣り

L. B. Halstead: On the posture of desmostylians — a discussion of Inuzuka's "herpetiform mammals"

* 本文は Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., Ser. Biol., X, 137-144. に投稿された全文を L. B. Halstead 博士の許しを得て犬塚が訳出したものである。

** Department of Pure & Applied Zoology, University of Reading.

縄として働き、体を支え、安定性を与える。腰帯は3つの骨からなり、背側に腸骨、腹側には前に恥骨、後に坐骨がある。仮にワニを基本的な爬虫類型と理解するならば、3つの大きな筋付着域があって、その筋は主に、一過性 (phasic) ないし運動性の筋というよりはむしろ持続性 (tonic) ないしは支持性の筋である。そのおもな働きは大腿骨を水平に保ち、横につき出すことである。爬虫類から哺乳類への移行では、哺乳類型爬虫類の進化で例証されるように、哺乳類の姿勢への変化に伴って腰帯の各骨の大きさに重要な変化があることが認められる。寛骨は横向きの筋のために外側にむいた3枚の板をもつ、3部分にわかれた形から、前と後に突きだした骨板をもつように変わる。この筋は単に支持だけではなく、体肢を前上方と後下方に引くことに関係している。前者はもとし行程 (recovery stroke) で、後者はふんばり行程 (power stroke) である。大腿骨を保持する仕方でもまた根本的に変わった。関節面は、近位端にあるのにかわって、骨軸から90°前後傾くようになる。大腿骨頭が横を向くことは一般に直立の姿勢と歩容の証拠と理解される。大腿骨頭は事実上球形だが、動きはおもに前後方向に限られる。運動

にはかなりの程度の変異性があるが、そのあしをふつうの爬虫類のように横に出すことはもはや不可能である。

直立姿勢の利点のひとつは、力が骨性骨格をとって伝わるので体重支持により効果的だということである。十字靱帯をもつ膝関節は姿勢を固定できるので、筋力は支持に必要ない。この機構の効果は膝を少し曲げて立つことでたやすく確かめられる。そうすると、その人の体重は筋の活動だけで支えられることになる。伸ばした脚では長時間立つことができるが、曲げた脚では約20分にすぎない。大型動物は哺乳類であろうと爬虫類であろうと、脚を曲げた状態で長時間地面から体を離して支えることはできないのである。

犬塚の『爬虫類型哺乳類』の復元

陸生脊椎動物の基本的な姿勢と歩容を評価できる批判的な証拠は、腰帯と股関節の特徴にあるにちがいない。腰帯と大腿骨の形態が何よりもまず第一の証拠となるはずである。腰帯と大腿骨の形はよく描かれており、その犬塚のすぐれたスケッチを再録するのが一番良いだろう (図1, 2)。腰帯の形態は哺乳類に典型的な前後型をしている。私が調べた *Paleoparadoxia* と *Desmostylus* の標本ではどれでも大腿骨頭は横にあり、寛骨臼に関節させた時、大腿骨は前面を前に向けて垂直に立つ。ふつうの哺乳類型の膝関節を固定するふつうの十字靱帯があったことは確実に期待できる。

このような典型的な哺乳類の特徴をした骨格の証拠から、ある哺乳類の姿勢や歩容を復元する根本的に異なる方法を犬塚は初めて提出した。それは感動的な新語『爬獣類』の導入に劣らないものである。彼の寛骨と大腿骨の記載は次のとおりである。

「寛骨の発達はいいが、腸骨翼の外側への広がりには弱い。骨盤結合の両側は広い。閉鎖孔は腹側よりはむしろ外側にむく。寛骨臼は、中央の、より高い位置にあり、後外側に面する。大腿骨はとくに骨端で太く、前後に扁平で、外側に曲がる。骨頭は球形で、骨頸は

Skeletal Restoration of the Desmostylians: Herpetiform Mammals

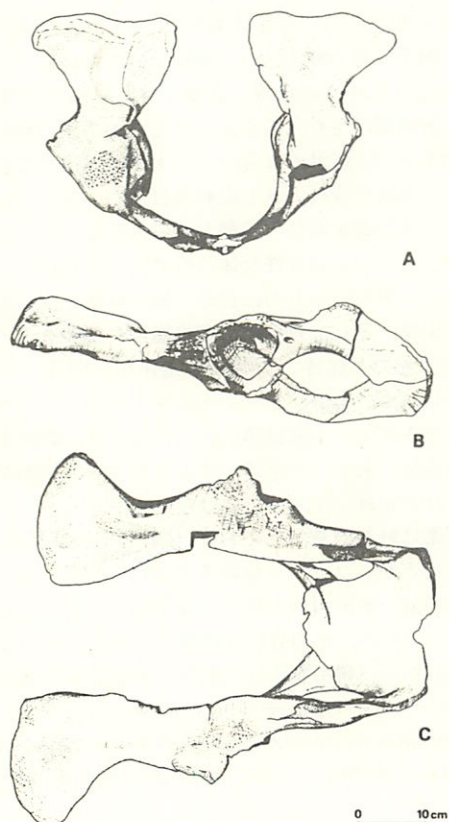


図1. *Desmostylus* の腰帯

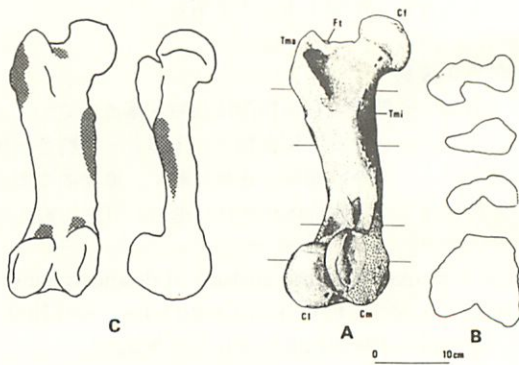


図2. *Desmostylus* の大腿骨

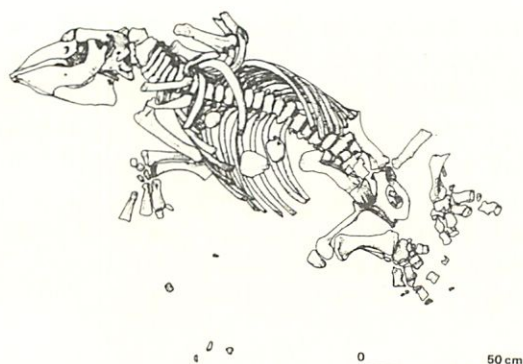


図3. *Desmostylus* の歌登標本の産状

全周にわたってはっきりとくびれている。大転子は骨頭より低い位置にある。小転子の発達はよく、粗面が遠位にまで広がる。第三転子はない。滑車溝は浅く、膝蓋骨の発達は著しい。」

彼は哺乳類の四肢の近位部の特質について次のように述べている。

「四足性の哺乳類では四肢の近位部は体の下にのび(矢状位または下方型)、両生類や爬虫類(横位または側方型)とは異なる。この下方型の体型は側方型より体重の支持や陸上歩行で効率がよいため、大型の陸生獣ではいずれもこの特徴を備えている。例外的な哺乳類には、単孔類、小型食虫類、翼手類、鯨類、海牛類がある。」

彼は大腿骨をこう論じている。

「内転筋がおもに働くような大腿骨の向きを考えると、大腿骨は外転し、股関節では屈曲し、大腿骨の長軸は前外側でほぼ水平となるような姿勢である。このように大腿骨を横に伸ばした状態では大腿骨の描円運動がロコモーションで重要になる。全方向にくびれた大腿骨頸がこの運動を可能にしている……。」

こうして、*Desmostylus* の後肢の骨の方向は大腿骨だけがふつうのと違って、前面が背側に、遠位端が前外方に向くことになる。」

「側方型の脚をもつ *Desmostylus* は、ふつうの下方型の脚をもつ大型有蹄類では唯一の例外である。」と彼は強調している。

最後に確かな証拠として彼は歌登標本の産状をあげている。この標本は彼の最近作(1984 a)の表紙に描かれている(図3参照)。

「*Desmostylus* の第2の全身骨格である歌登標本は、ほとんど全ての骨が関節した状態で発見された。この骨の配列状態は腐敗して脱臼したものではなく、生存時の姿勢を反映したものと思われる。胸郭と直接連絡しない肩甲骨はほぼ元の位置に留まっていた。

左右の肩甲骨は、その長軸を体軸に平行にし、関節窩を頭方に向けている。デスモスチルスの骨格が肩関

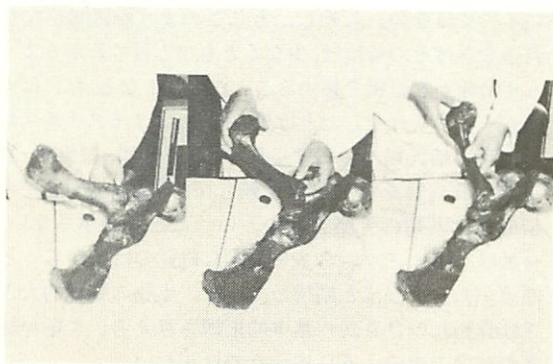


図4. 大腿骨の運動範囲(右側背側面)

節における法則性に従うとすれば、このことは上腕骨が側方に開くことを物語る。埋没姿勢は有蹄類としては極めて特異で、頭以外は仰向けで、前・後肢とも左右に開いていた。もし、*Desmostylus* が四肢を体の下に伸ばす動物であるならば、海底に沈んだ時に全ての脚が同じ側に倒れるはずである。したがって、肘も膝も横にはり出していた、と考えることができる。」

私が出くわした問題のひとつは、犬塚によって示された大腿骨の運動範囲がまさにどうなっているのかがあまりはっきりしない、ということであった。そこで博士の御好意で研究室で標本を調べさせてもらった。注文に応じて、博士は大腿骨を股関節で関節させて、彼の考えたように動かし、この実験を写真に撮らせてくれた。この3枚の写真がはっきり示すように大腿骨をこの側方型に関節させると、非常に限られた前後運動が可能で、最も重要な運動は骨幹の回旋である(図4)。私はこの一連の運動や位置が博士の見解を真に反映したものであることに満足している。なぜなら彼自身でそれを示し、私が自ら写真を撮ったからである。従って、この報告は博士の解釈の正確な説明であるに違いない。

犬塚モデルについての論議

私見によれば、両生・爬虫・鳥・哺乳類から絶滅四足動物の骨格を復元することは筋系が基本的に似ているため楽になっている。爬虫類と哺乳類を1つずつ解剖するだけでこのことがわかる。骨のデザインの変化は、筋力の変化を単に反映したものである。筋のパターンは基本的に同じなので、『爬虫類型』の姿勢や歩容から恐竜・哺乳類・鳥類の矢状位姿勢への機能的進化をたどるのは難しくない。基本的な哺乳類の型についてはすでに述べた。

典型的な哺乳類型の骨格配置が認められる時、奇抜さを追及する以外には根本的に異なる何かを仮定する論理的理由はないと思われる。このことは、基本的に別の型の姿勢が実際には存在しないだろう、といって

いるのではない。しかし、もしこのような提唱がなされるならばその時には、少なくともひと目でわかるような十分確かな証拠を集めることが必要となる。私には犬塚がすでにそれをしたとは思えない。デスモスチルス類と他目の哺乳類、つまり、長鼻類・有蹄類・齧歯類・食虫類・食肉類を骨ごとに比較しても *Desmostylus* が典型的な哺乳類の骨格をもつということしか示さない。

私はバイオメカニクスを含んだ研究のほうがもっと価値があるだろうと期待している。生物の物理的の大きさは骨格にいささかの基本的束縛を与える。犬塚が論文の結論で次のように述べたのは正しい。

「側方型の脚をもったデスモスチルスの姿勢は体重支持や陸上歩行には効率が悪いが、安定性は非常にすぐれている。」

ここで重要な点は、爬虫類姿勢が体重支持に単に効率が悪いということではなく、*Desmostylus* の巨体はこのような姿勢では乾燥した陸上では地面から体を離して支えきれないということである。これはバイオメカニクスでは簡単なことである。大腿骨頭の位置が骨軸に対して横に位置するという大腿骨の特徴は、前面を前に向けるということである。矢状位の姿勢と歩容は十字靱帯を正しく働かせる。腰帯におこる筋は、寛骨臼の前と後に前後に伸びた寛骨によって証明されるように、最も効果的な前後運動を可能にしている。比較解剖学とバイオメカニクスの立場からは、私見によれば、先の研究者、長尾・鹿間・亀井・長谷川による復元は、犬塚が列挙するわずかな違いにもかかわらず、根本的に哺乳類の姿勢を主張している点で基本的に正しいことはほぼ疑いない。

まじめな議論に値する証拠はたったひとつしか残されていないと思われる。それは、いくつかの関節した標本の産状である。これらの動物のタホノミーは最近、漆戸尊子に研究されているが、それが水底に沈む時に何がおこるかを知ることが重要であると思われる。ことに歌登標本については、犬塚の主張とは反対に、肩甲骨が自然の位置にあったとは決して考えられない。肩甲骨はすぐに腐敗する筋によって付着している。それに肩甲骨は安定な自然の位置に簡単にすべる。脚の長い偶蹄類が4つあしを片側に倒して死んでいること

はよくあるだろうが、死体が、とくにガスで腹が破裂して水に沈む時には、その体は背中中で着地するだろうし、大腿は広がって遠位部はそれに引きずられるだろう。死体が背中を下にして横たわる時、あしは横倒しになるだろうし、もっと腐敗が進めば、歌登骨格にはっきり示されるように単純に倒れるだろう。その脚はもはや自然の関節状態にはない。詳しい保存状態の解析とデスモスチルスのタホノミーは、近い将来、漆戸嬢によって決着がつけられることが期待される。

謝 辞

Desmostylus や *Paleoparadoxia* のいろいろな復元骨格や所蔵標本を調べる機会を与えていただいた、京都大学の亀井節夫教授、北海道大学の秋山雅彦博士、国立科学博物館の富田幸光氏、横浜国立大学の長谷川善和教授、瑞浪化石博物館の奥村好次氏、大阪市立自然史博物館の樽野博幸氏および東京大学の犬塚則久博士に感謝致します。京都大学からは旅費のご援助をいただきました。

本報は京都大学で文部省招聘客員講師の在任期間中になされたものです。最後に貴重な討論をしていただいた犬塚則久博士と漆戸尊子嬢に感謝致します。

文 献

- 犬塚則久 (1982) デスモスチルスの復元図集。16 p. 地学団体研究会埼玉支部。
—— (1984 a) デスモスチルスの復元。146 p. 海鳴社、東京。
—— (1984 b) *Desmostylus* の形態復元。地団研専報、28号、デスモスチルスと古環境、101—118。
—— (1984 c) Skeletal Restoration of the Desmostylians: Herpetiform Mammals. Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., Ser. Biol., IX, 157—253。
漆戸尊子 (1985) Restoration of Desmostylus, N. INUZUKA. Publ. Kaimeishya, Tokyo, Japan. 146 pp. (1600 Yen) (in Japanese). Modern Geology, Vol.9, No.3, 325—326。

(P.50 よりつづく)

る。この場合、正中より1個目の歯胚が1+2の癒合歯や2を形成し、2個目の歯胚が犬歯を形成することになり、(初期の)歯胚には歯の形態形成の主導権がない、ということになる。

文 献

藤田恒太郎 (1958) 人における歯数の異常。口病

誌、25, 97—106。

井尻正二・菅沼音一 (1943) 犬に於ける歯胚の移植実験。口病誌、17, 293—301。

小寺春人 (1979) 癒合歯の成因に関する一考察。化石研会誌、12, 7—13。

吉岡敏雄ほか6名 (1974) 下顎切歯矮小の6例について、下顎切歯部の退化様式についての考察。口科誌、23, 713—719。