

パレオパラドキシアと秋田県男鹿市西黒沢産標本

Paleoparadoxia and the Nishikurosawa specimen from Oga, Akita, northern Japan

犬塚 則久*・澤村 寛**・渡部 均***

I. はじめに

東柱目は漸新世から中新世の北太平洋沿岸地域にしか生息していなかったため、化石はほとんど日本と北米西岸から発見される。東柱目は大きくデスモチルス科とパレオパラドキシア科の2科に分かれるが、秋田県からはこれまでにデスモチルス科の *Desmostylus* とパレオパラドキシア科の *Paleoparadoxia* がそれぞれ1ヶ所ずつ産出している。*Desmostylus* は雄勝郡羽後町田代字軽井沢牛ノ沢の南で梨の木峠の西の須郷田層基底から発見され、丹・鹿間 (1965) に *Desmostylus hesperus japonicus* と記載された田代標本である。*Paleoparadoxia* は1987年に男鹿市の海岸で発見され、ここで詳しく記載する西黒沢標本である。

Paleoparadoxia については近年とくに日本で全骨格の発見が相次いだために、骨格の数では *Desmostylus* をしのぐようになった。最近の研究の進展により *Desmostylus* との体形や生息環境の差異、デスモチルス科とパレオパラドキシア科の差異、性差などが急速に明らかにされつつある (犬塚, 1984a; Hasegawa et al., 1994; 犬塚, 2000; Inuzuka, 2005)。化石の記載とあわせてこれまでにわかったことをまとめておく。

II. パレオパラドキシアの研究小史

Paleoparadoxia の研究年表を表1に示し、以下に補足する。カナダ、バンクーバー島のスーク層産の東柱類の臼歯は *D. hesperus* よりも古い漸新世産で、歯帯の発達が悪かったため Cornwall (1922) が *D. sookensis* と記載した。しかし、この化石を模式として *Cornwallius* という属名を提唱した Hay (1923) は「未咬耗咬頭が密でない、基部から急に先細りする」という *Desmostylus* との

差をあげている。Tokunaga (1939) が澤根標本をもとに *C. tabatai* と命名したのは、歯帯の発達が著しく、歯根がきわめて長かったからである。

岐阜県土岐市泉で発見された全骨格の化石は当初 *Cornwallius* に同定され、澤根標本が焼失したことにより“*C. tabatai*”の新模式標本に指定された (鹿間, 1957)。当初この標本は土岐標本とも呼ばれたが、今では泉標本 (NSM-PV5601) として知られる。Reinhart (1959) は北米カリフォルニア産の下顎骨や下顎犬歯、臼歯の咬頭配列などを記載し、日米の標本を比較し、澤根標本を模式として *Paleoparadoxia* 属を設立した。これにともなって泉標本は *P. tabatai* に改められた。

井尻・亀井 (1961) は *Desmostylus* の気屯標本 (UHR 18466) と *Paleoparadoxia* の泉標本の頭蓋と歯牙を記載し、両属の分類や生態を論じた。とくに *Paleoparadoxia* の頭蓋を頭蓋骨ごとに、歯は歯種ごとに記載、計測し、歯式 3.1.4.3/3.1.4.3 を提唱した。また現生哺乳類と比較し、歯の組織やX線観察による歯根や後継歯の有無を検討し、系統と食性を推定した。1964年にはスタンフォード大学線形加速器センターの工事のさいに中期中新世の地層から1体分の骨格が発見された。これが *Paleoparadoxia* のいわゆるスタンフォード標本 (UCMP 81302) である。Shikama (1966b) は日本産の東柱目の産地を集計し、気屯標本と泉標本の層序を検討した。Shikama (1966a) はこの両標本の比較に基き、両属の差異や泉・気屯両標本の違いを示した。

1982年には初めて東柱目に関するシンポジウムが開催され、そこで東柱目に関する諸問題、つまり産出層準、分布、共伴化石、体形の復元、歯の組織、生息環境、絶滅原因などが論議された (犬

*INUZUKA, Norihisa, 東京大学大学院医学系研究科 <inuzuka@m.u-tokyo.ac.jp>

**SAWAMURA, Hiroshi, 足寄動物化石博物館 <saw@museum.ashoro.hokkaido.jp>

***WATANABE, Hitoshi, 秋田中央高等学校 <watakin1959@yahoo.co.jp>

年代	主 要 事 項	研 究 成 果
1888	東柱目の新属新種命名	Marsh 白歯化石から海牛類とし、 <i>Desmostylus hesperus</i> と命名
1916	カナダ、バンクーバー島より白歯発見	
1921	バンクーバー島より第2の白歯発見	
1922		Cornwall バンクーバー産白歯に <i>D. sookensis</i> と命名
1923	佐渡澤根より2白歯発見	Hay <i>D. sookensis</i> に <i>Cornwallius</i> 属を提唱
1937		VanderHoof <i>Cornwallius</i> の低歯冠を指摘
1939		Tokunaga 澤根標本を <i>Cornwallius tabatai</i> と命名
1950	初の全骨格岐阜県土岐市泉で発見	-
1953		Reinhart 東柱目を提唱
1957	最初の体格推定	Shikama コルンワリウス科を提唱
1959	<i>Paleoparadoxia</i> 属の提唱	Reinhart 東柱目記載. 生態. <i>Paleoparadoxia</i> 属を提唱
1961	頭蓋の最初の記載、系統・食性・性差・歯式の考察	井尻・亀井 <i>D.</i> と <i>P.</i> の頭と歯を記載. 歯の組織から奇蹄類に近い系統
1963		Mitchell and Repenning 東柱目の時空分布、太平洋の東西比較
1964	第2の骨格北米スタンフォード大で発見	
1965	最初の骨格・生体復元	Repenning スタンフォード標本をもとに骨格復元
1966	肢骨の最初の記載、運動様式の考察	Shikama <i>D.</i> と <i>P.</i> の肢骨記載. 分類. 分布、生態、進化、復元を論じる
1968		Shikama 骨格復元を修正
1974	第3の骨格北米アリナ岬. 第4の骨格大野原で発見	
1975		McKenna Tethytheriaを提唱
1977		長谷川 骨格・生体復元
1978	最古の化石 秩父郡小鹿野町の彦久保層群より発見	Halstead 生体復元
1980	第5の骨格岩手県金田一で発見	
1981	第6の骨格埼玉県秩父般若で発見	Tassy Tethytheriaの分岐図
1982	第7の骨格岡山県津山で発見	
1982	東柱目と古環境シンポジウム	鎮西 <i>D.</i> は寒流系, <i>P.</i> は暖流系 糸魚川 <i>P.</i> は15~20℃に生息 坂本 大野原、般若両標本の産状図
1983		
1984	第8の骨格福島県梁川で発見	Inuzuka 東柱目爬虫類型骨格復元提唱. 潮間帯での生態・運動様式考察
1986	<i>Paleoparadoxia</i> の歯式を修正	Domning et al. 東柱目の分岐図. <i>P.</i> 属を2つの固有新形質で定義
1986		Savage and Long 生体復元
1987	第9の骨格群馬県吉井で発見	犬塚 東柱目の咬頭同定進化パターンを考察
1988		Tassy and Shoshani Tethytheriaの系統を再検討
1989	頸椎、前胸骨の最初の記載	亀井ほか 津山標本を記載
1989		犬塚 津山標本の骨格・生体復元、体格・性別の推定
1990	肋骨、肩甲骨、寛骨の最初の記載	大石ほか 金田一標本を記載、椎骨式7.14.4.4+.7+
1991		Clark アリナ岬標本に <i>P. weltoni</i> 命名. <i>P.</i> 属を2つの共有新形質で定義
1993		Fischer et al. 有蹄類の分岐図
1994		長谷川・竹谷 梁川標本を記載. 産状図、生態復元図
1994		Shimada and Inuzuka 埼玉県葛袋産 <i>D.</i> と <i>P.</i> の歯を記載
1994		Hasegawa et al. 頭蓋比較から性差を考察
1994		Ray et al. <i>P.</i> 属を2つの固有新形質で定義
1994		Inuzuka et al. <i>P.</i> 属に大中小3種を認定
1996	東柱目の歩容を考察	Inuzuka 東柱目の歩容の推定. <i>D.</i> と <i>P.</i> の体格・体重の推定
1997		Inuzuka <i>D.</i> と <i>P.</i> の骨格から足痕化石を想定
1998	足寄にて東柱目国際シンポジウム	
2000		Inuzuka パレオパラドキシア科を再定義、2属を認定、 <i>P.</i> 属を再定義
2000		長谷川ほか 吉井標本を記載
2000		樽 摂食、咀嚼機能を推定
2002		Saegusa 三山標本を記載. 種レベルの分類と歯の形態を議論
2002		Domning 骨格・生体復元
2005	埋没姿勢、腐敗過程、進化を考察	Inuzuka スタンフォード標本を記載、 <i>P. media</i> 命名、 <i>P. tabatai</i> を再定義

表1 *Paleoparadoxia*の研究史

塚, 1984a, b). 同シンポジウムで鎮西 (1984) は産出層準と分布, 古環境をまとめ, *Paleoparadoxia* は 17~18Ma から 13Ma まで生息し, 15Ma 以前は熱帯から亜熱帯, 以降は亜熱帯北縁から温帯南縁に分布したとした。また糸魚川 (1984) は *Paleoparadoxia* の環境が浅海帯上部の砂質底沿岸で, 汽水域には生息しなかった可能性があるとした。津山標本の産出層は中期中新世初頭の勝田層群吉野層で (田口, 1984), マングローブの茂る熱帯性の多島海であった (山野井, 1984)。この標本は日本の *Paleoparadoxia* の分布の南限を示している点で意義がある (亀井ほか, 1989)。犬塚 (1986) は *Paleoparadoxia* の歯式を 3.1.4.3/3.1.4.3 (井尻・亀井, 1961), 3.1.3.3/3.1.4.3 (Shikama, 1966a) から 3.1.3.3/3.1.3.3 に改めた。

大石ほか (1990) は^{きんたいち}金田一標本を記載したが, これを *Desmostylus* と誤認しているため, それとは知らずに *Paleoparadoxia* としては初めて椎骨, 肋骨, 肩甲骨, 寛骨を記載したことになる。Clark (1991) はカリフォルニア州アリナ岬の初期中新世のスクーナガルチ累層産の *Paleoparadoxia* を記載した。この頭蓋と歯をふくむ前半身の標本 (UCMP 114285) をもとに新種 *P. weltoni* を設け, *Paleoparadoxia* 属を 2 つの共有新形質で定義した。福島県産^{やながわ}梁川標本の埋没環境は水深 30~50m の暖流系の静かな海の浅海底で, 後背陸地は温帯~暖温帯性の森林である。産出層は梁川層下部の広瀬川砂岩部層で, 前期中新世末から中期中新世初頭の N8-N9 に相当する (長谷川ほか, 1993)。井尻・亀井 (1961) は泉標本がメスである可能性を示唆したが, Hasegawa et al. (1994) は頭蓋が短く, 低く, 矢状稜や項稜が未発達で歯が小さい梁川標本がメスで, 泉, 大野原, 五日市の諸標本はオスであるとした。Inuzuka et al. (1994) は東柱目の研究を総括し, *Paleoparadoxia* 属に大中小 3 種を認めた。Inuzuka (1996a) は東柱目の骨格から生体復元をし, 津山, 泉, スタンフォード標本の体重を推定した。

Inuzuka (2000a) は原始的東柱類 *Ashoroa laticosta* と *Behemotops katsuei* を記載した論文で東柱目全体の分岐図を作成し, そのなかでパレオパラドキシア科を再定義し, *Behemotops* と

Paleoparadoxia の 2 属をふくめた。また *Paleoparadoxia* 属を再定義した。Inuzuka (2005) は *P. tabatai* のスタンフォード標本を記載し, 泉標本に代表される従来の “*P. tabatai*” を *P. media* に改めたほか, それまでの *Paleoparadoxia* の系統, 復元, 運動機能, 摂食機構に関する研究を総括し, 埋没姿勢や腐敗過程, 進化を考察した。

III. 西黒沢標本

Class Mammalia Linnaeus, 1958

Order Desmostylia Reinhart, 1953

Family Paleoparadoxiidae Reinhart, 1959

Genus *Paleoparadoxia* Reinhart, 1959

Paleoparadoxia tabatai (Tokunaga, 1939)

標 本: APM746-475 秋田県立博物館所蔵

部 位: 左下顎骨前部

産出層準: 西黒沢層 中期中新世 (14~15Ma)

1. 発見の経過

本標本は1987年に秋田県男鹿市西黒沢の海岸で現地在住の小林一男氏が採集したものである。このことについては吉田 (1991) が秋田県立博物館研究報告第16号に報告している。小林氏は当時, 毎朝のように海岸を歩き, 珍しい岩石や化石等を採集することを趣味としており, この標本も海岸の転石 (細粒砂岩のノジュール) として採集されたものである。標本を包含する岩石は現地に広く分布する西黒沢層の砂岩であり, 木片や貝化石の小片が多数含まれている。化石愛好家でもある小林氏はこのノジュールを整形し磨いて保存していたが, その後, 氏の厚意により秋田県立博物館に寄託・展示され, 1993年には同館に寄贈され, 資料番号 APM746-475として保管されている。

本標本の同定については, 当初国立科学博物館の富田幸光博士によって *Desmostylus* の上顎の一部とされたが, その後, 横浜国立大学教授 (当時) の長谷川善和博士によって下顎に改められた。今回, 筆者らは秋田県立博物館のリニューアル事業に伴って本標本の再調査を行い, *Paleoparadoxia* の下顎骨であることが判明した。

2. 産地と地質

本標本の産地は前述のように秋田県男鹿市北浦

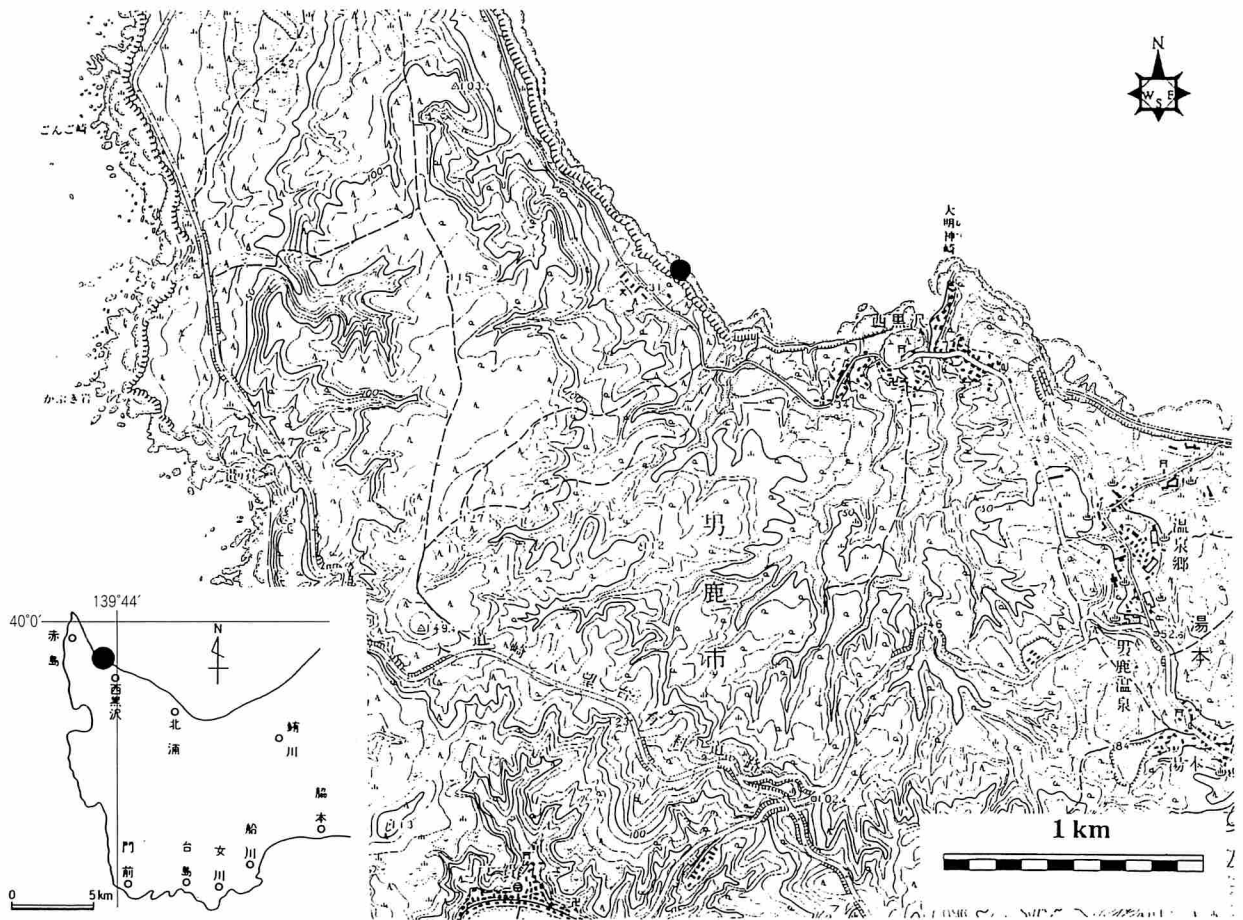


図1 西黒沢標本の産地

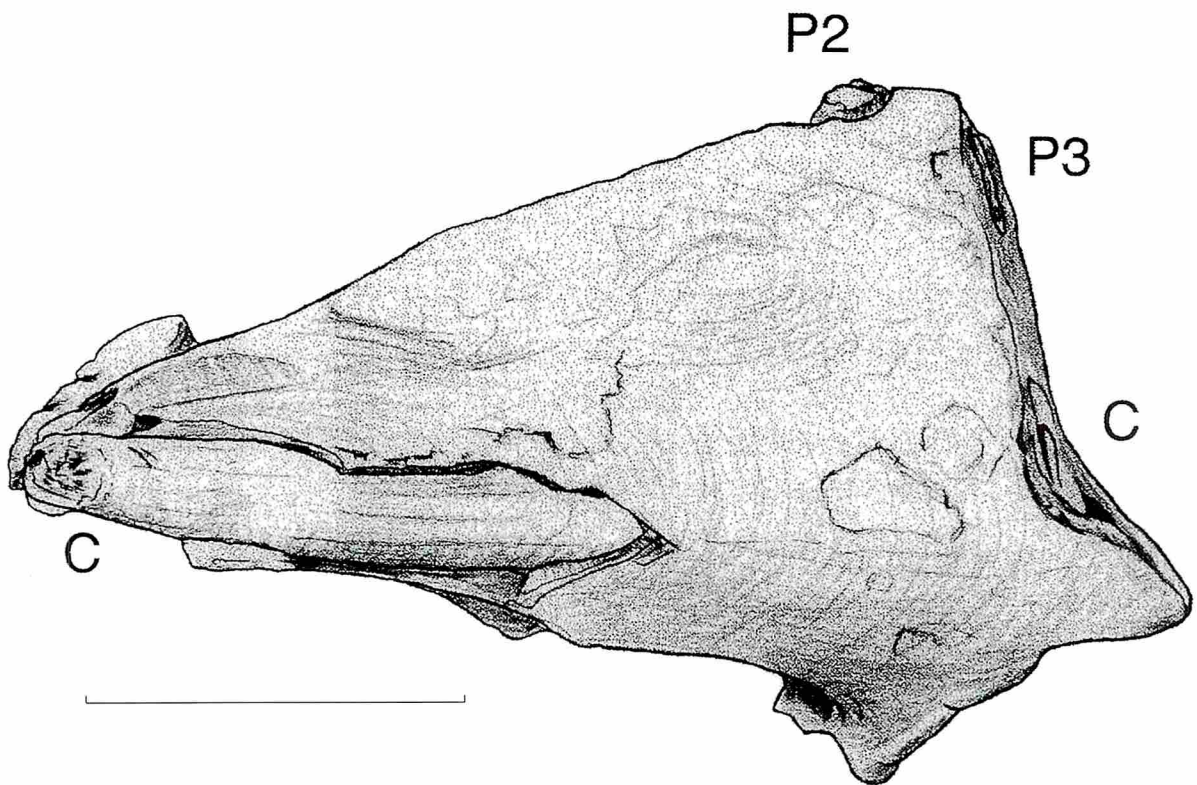


図2 *P. tabatai*の西黒沢標本。左下顎骨前部の外側面。スケールは10cm。
C：犬歯、P2：第2小白歯、P3：第3小白歯

西黒沢の海岸である(図1)。この海岸は新第三系である西黒沢層の模式地であり、海食崖に西黒沢層が広く露出している。西黒沢層は外山(1925)により命名され、中期中新世前期の浮遊性有孔虫化石をふくむ地層である。下位の台島層を不整合におおひ、上位の女川層に整合におおわれる。西黒沢海岸では、下部では礫岩が多く上位に向かって次第に砂岩の層が増え、中部は石灰質砂岩が卓越し、上部は砂岩と泥岩の互層からなる。年代は16-12.9Ma(小泉・的場, 1989)である。化石は *Anadara makiyamai*, *Mizuhopecten kimurai*, *Dosinia nomurai* などの貝とともに、大型有孔虫 *Miogyopsina kotoi*, *Operculina complanata japonica* をふくむ(Hanzawa, 1935)。

本標本はノジュールとして採取されたものであり、正確な層準を決定できないが、化石のまわりの岩石は木片や貝化石の小片を多数ふくむ細粒砂岩であり、その特徴から、西黒沢層の中位ないし下位の砂岩に対比されると考えられる。

3. 記載

この化石の残存部位は左下顎骨の前部で、残存する骨の長さは274mm、幅は100mm、高さは123mmである(図2, 図版I)。下顎結合面は変形のため数ヶ所にわかれ、向きもまちまちながら対側と癒合した痕跡はない。骨の外面は人為的に磨かれている。

左側の犬歯が1本残り、長さとし先細りの仕方からみて東柱類と判断できる。小白歯は2本認められ、歯根が長いことから *Paleoparadoxia* で、下顎骨および犬歯の大きさから *P. tabatai* に同定できる。

犬歯(C)は全体としてごくわずかに上に曲がる。先端は欠けていて断面での直径は20mmである。犬歯の残存全長は259mmあり、先端151mmは骨が破損しているため犬歯の表面が観察できる。表面には長軸方向に細い稜線が多数走っている。残る先端から50mmの点で直径25mm、100mmの点で32mm前後の直径がある。後部の断面は外上方から内下方に長い楕円形で、断面における長径は54mm、短径は41mmある。長径29mm、短径11mmの中心部は白色で、歯髓腔に石英が晶出している。

下顎体上縁の後部断面付近に歯根が残り、象牙

質の断面が観察される。近心の歯根は第2小白歯(P2)、後の歯根は第3小白歯(P3)の歯根と考えられる。第2小白歯の歯根は単根で、近遠心径16mm、頬舌径は11mmである。第3小白歯は歯根1本の縦断面だけが観察され、長さ35mm、幅8mmある。

下顎骨はもともと露出していた外側面と下面は発見者に磨かれて光沢があり、後部は断面がみられる。内面は多くの割れ目で区切られ、とくに前内側部は細かく複雑に変形している。

上から見た時、小白歯の前に槽間縁が長さ180mmほど続き、厚さは5~6mmである。骨体外側面はほぼ平坦だが、緻密質が見られるので摩耗はさほど激しくない。下顎結合部の下面もほぼ平坦で、本来の面が残っており、下顎結合から前端まで185mm以上ある。犬歯の歯槽の一部が破損しており、断面に見られる骨の厚さは3mm前後である。下面を水平におくと外側面は30°ほど内側に傾く。

後部の下顎体の断面は下半が犬歯のために太く、上半が幅狭い滴形である。上部の幅は約20mm、中間の高さで30mm、下部の最大幅62mmである。下顎管は観察できない。

前面には切歯の歯槽が2ヶ所認められる。犬歯よりやや下内側で横に並ぶ。いずれも近遠心径20mm、唇舌径15mmほどである。おそらく第2、第3切歯のもので、第1切歯の歯槽は不明である。下顎骨の内面には第2小白歯より前の槽間縁にそって76mmにわたって細い溝が走る。おそらく歯堤が走っていた痕らしい。第2小白歯の歯根のまわりは隆起するが、その前後は15mmほどの深さの丸い凹湾がある。前の方は大きく、長さ50~60mm、高さ45mm、後の方は第3小白歯の歯根による隆起があるため長さは20mmあまりと狭い。高さは40mmほどある。このためこの穴の底部ではきわめて骨の厚さが薄い。

4. 比較

西黒沢標本の下顎骨を *P. tabatai* のスタンフォード、来待両標本と *P. media* の泉標本と比較すると次の点にちがいが認められる。

西黒沢標本の下顎骨は大きく、第2小白歯から犬歯までの歯隙が180mmはある。スタンフォード

	<i>P. tabatai</i>			<i>P. media</i>
	西黒沢	スタンフォード	来待	泉
下顎骨の大きさ	大きい	大きい	大きい	小さい
切歯歯槽の大きさ	小さい	大きい	-	小さい
切歯歯槽の高さ	中位	高い	-	低い
切歯歯槽の幅	広い	狭い	-	広い
犬歯の太さ	細い	太い	細い	細い
犬歯の向き	やや上向き	下向き	やや上向き	上向き
犬歯～第2小臼歯の歯隙	長い	短い	長い	短い
第2～第3小臼歯の歯隙	短い	長い	短い	短い
第2小臼歯の大きさ	中位	大きい	-	小さい
第2小臼歯の歯根	前傾・前弯	前傾・前弯	-	垂直・直線状
下顎体内面P2の前後の凹湾	大・深い	大・浅い	大・深い	小・深い

表2 下顎骨4標本の比較

標本では同じ部位の長さは110mmあまりと短い。来待標本では少なくとも160mmはある。泉標本では左右でそれぞれ83, 90mmである。しかしながら歯槽出口における犬歯の径はスタンフォード40mmに対して西黒沢、来待、泉標本はいずれも20mmと半分しかない。第2小臼歯はいずれも歯根の断面しか残されていないが、スタンフォードが近遠心径28mm、頬舌径22mmなのに対して西黒沢は16×11mm、歯槽の径でも24×16mmしかない。泉では歯冠まで残るが、歯根の径は11×9mmである。

切歯歯槽もスタンフォードの方が西黒沢よりも大きく、幅狭く、高い。近遠心径（幅）と頬舌径（高さ）を近心の第1切歯の歯槽から順に記すとスタンフォードでは24±×30, 26×30, 23×30mmなのに対して、西黒沢では第1は不明、第2から25×14, 20+×14mmである。泉でも幅広く、低い。第1切歯でも21×11で、第3切歯では17×12mmである。

犬歯の湾曲はスタンフォードが下向きなのに対して、西黒沢はほぼ直線的だがわずかに上に曲がる。来待でもほぼ直線状で、先がわずかに上に曲がる。泉は上向きである。第2小臼歯と第3小臼歯の間隔はスタンフォードでは34mm、西黒沢22mm、泉22mmで、スタンフォードだけが広い。来待標本には基部しか残されていないが、下顎体内面の骨の凹凸の波長は西黒沢標本に一致する。

第2小臼歯は西黒沢では歯根の前傾、前弯が強く歯冠が後傾している。スタンフォードも歯根部

は前傾、前弯するが、泉は垂直、直線状である。

*Paleoparadoxia*は下顎体前部の内面に独特のくぼみをもつ特徴がある。西黒沢はこのくぼみの広がりスタンフォードなみで、深さでは泉に似るが、もっと深い。来待標本にはくぼみの下半しか残っていないが、くぼみの深さ、つまり下顎骨体の骨の厚さは西黒沢なみである。以上の点をまとめたものが表2である。

結局、西黒沢標本は下顎骨の大きさ、第2小臼歯の下にある下顎体内面のくぼみの広がり大きく、第2小臼歯の歯根が前傾、前弯する点では大型のスタンフォードに似るが、切歯の大きさ、犬歯の太さと伸びる向き、第2小臼歯と第3小臼歯の間隔が狭い点では日本産の泉、来待両標本に似る。切歯歯槽の厚さと第2小臼歯の大きさでは中間型を示す。

IV. パレオパラドキシアの系統

1. パレオパラドキシア科

鹿間(1957)は*C. sookensis*を模式としてコロンワリウス科を提唱し、おもに泉標本に基いて科の特徴を記した。Reinhart(1959)はTokunaga(1939)が記載した*C. tabatai*を模式としてパレオパラドキシア科、*Paleoparadoxia*属を設立し、*Cornwallius*をデスマスチルス科にいれた。いっぽう、Shikama(1966a)は*Paleoparadoxia*属を*Cornwallius*属とともにコロンワリウス科にいれ、科を定義した。Domning et al.(1986)は*Behemotops*属を記載し、犬塚

(1987)はその属の原始性をもとにベヘモトプス科を提唱した。その結果、東柱目はベヘモトプス科とデスマスチルス科に二分され、*Paleoparadoxia*属はデスマスチルス科にふくまれるようになった(Inuzuka et al., 1994)。いっぽう、Ray et al. (1994)は*Behemotops*属を再定義して、Domning et al. (1986)を修正した。その後Inuzuka (2000b)は*Ashoroa*と*Behemotops*の比較や東柱目全体の系統解析を進めた結果、ベヘモトプス科を廃止し、東柱目を再びパレオパラドキシア科とデスマスチルス科に二分した。新たに定義されたパレオパラドキシア科には*Behemotops*と*Paleoparadoxia*がふくまれる。

パレオパラドキシア科の単系統性を特徴づける形質は次のとおりである。上下顎大臼歯で歯根が非常に長い。かつて、コルンワリウス科の特徴とされたこの形質は*Behemotops*と*Paleoparadoxia*両属にはあてはまるが、*Cornwallius*属には該当しない。脳函の膨隆が弱く、頭頂を横からみると凹湾している。*Ashoroa*, *Cornwallius*, *Desmostylus*では脳函の側方膨隆が強く、頭頂の側面観は直線状である。パレオパラドキシア科では踵骨の載距突起が長い。踵骨隆起の内側への傾斜は*Desmostylus*より強く、先端はより太い。第

2中足骨のねじれも*Desmostylus*より強い。第2, 3中足骨頭は幅広く、薄い。

2. *Paleoparadoxia* 属

Domning et al. (1986)とRay et al. (1994)が*Paleoparadoxia*属の固有新形質とした第2大臼歯のプロトコニドとヒポコニドの頬側の過剰咬頭は*P. media*と*P. weltoni*の2種の共有新形質にすぎず、模式標本の澤根標本の下顎第3大臼歯にはこの過剰咬頭は見られない。Clark (1991)があげた眼窩の下溝は二次的変形によるものである。下顎切歯の形が長方形なのは*P. media*と*P. tabatai*の共通点だが、*P. weltoni*では歯冠の切縁が歯頸より幅広い。*P. weltoni*の下顎結合は破損し、変形しているが、その歯冠の形状からはシカ科やウシ科のように切歯歯槽部が湾曲し、前上方に傾いていたことがうかがえる。したがって、下顎結合の下面が水平にのび、腹側に面するのは*P. media*と*P. tabatai*の共通点にすぎない。

Inuzuka (2005)は*P. tabatai*のスタンフォード標本と*P. media*と*P. weltoni*との三者の比較に基づき、従来の形質を検討し、新たな形質を提案した。*Paleoparadoxia*属3種のうち、*P. media*はほぼ全身の骨格が知られているが、スタンフォード標本には下顎骨以外の頭蓋とほとんどの歯がなく、*P.*

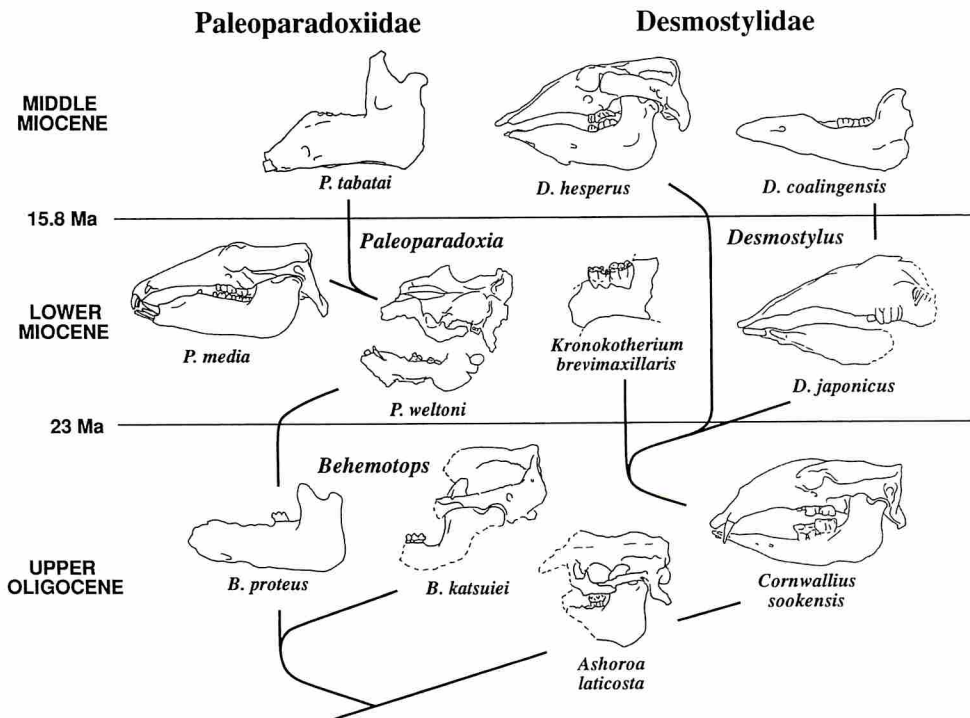


図3 東柱目11種の系統樹 (Inuzuka, 2005)

*weltoni*は後肢骨を欠き、残存部も変形が著しい。したがって、3種で共通して残る部位は下顎骨など体軸骨格と前肢骨にかぎられる。*Paleoparadoxia*属の共有新形質と考えられる形質は肩甲下窩の凹湾が深い、上腕骨滑車の径が幅のわりに細いという2点しかない。

肩甲骨の肋骨面にある肩甲下窩の凹湾は*P. tabatai*では深く、*P. media*の泉標本では中央部で強い。*P. weltoni*では強いが変形の可能性もある。いっぽう、*Desmostylus*の気屯うたのぼり・歌登両標本では浅く、*Ashoroa*でも浅い。上腕骨滑車の矢状径は*P. tabatai*、*P. media*とも*Desmostylus*の歌登第1・第8標本より幅のわりに薄い。*P. weltoni*ではさらに細い。いっぽう、*Ashoroa*は*Desmostylus*よりもさらに幅のわりに厚い。したがって、*Paleoparadoxia*属の単系統性は深い肩甲下窩と細い上腕骨滑車という共有新形質によって成り立つ。*Behemotops*には肩甲骨が知られていないが、この形質が*Paleoparadoxia*と*Behemotops*との共有新形質であることが明らかになれば、それは*Paleoparadoxia*属ではなくパレオパラドキシア科の形質となる。なお、*Paleoparadoxia*は次にのべるパレオパラドキシア科のなかで柱状歯をもつ属と定義することができるが、柱状歯はデスモスチルス科においても進化した平行形質である。

3. *Paleoparadoxia* 属の各種

*Paleoparadoxia*属はClark (1991)が*P. weltoni*を記載するまでReinhart (1959)が定義した“*P. tabatai*”1属1種であったため、*Paleoparadoxia*属のなかの種の定義はClark (1991)によるものしかなかった。また、Clark (1991)は*P. media*とスタンフォード標本の共有新形質としては下顎切歯にエナメル質がない点をあげている。しかし、スタンフォード標本の切歯は1本しか残っておらず、しかもかなり咬耗が進んでいる(Inuzuka, 2005)。*P. media*の泉標本はほとんどの上下顎切歯が保存されているが、やはり先端は咬耗している。いずれもより若いときにはエナメル質のあった可能性がある。

P. tabatai、*P. media*、*P. weltoni*の三者に共通して保存されている骨の部位のうち、*P. tabatai*と*P. media*は下顎体上縁前部の下方への屈折、胸椎横

突起の背側への強い傾斜、肩甲骨にある凸の大円筋面、外側へ強く突出する第5中手骨近位部、という4つの共有新形質をもつ。*P. media*と*P. weltoni*、*P. tabatai*と*P. weltoni*はそれぞれ1つずつの共有新形質しかもたないので*P. tabatai*と*P. media*が単系統群を構成する。

*P. weltoni*には有頭骨下面の内側への強い傾斜が認められる。*P. media*の歯の大きさは*Paleoparadoxia*属のなかでは中型で、下顎第3大白歯には5~6個の咬頭を有する。上腕骨稜の内湾の程度が弱い。

*P. tabatai*のスタンフォード標本にはつぎのような多くの固有新形質が認められるが、2.5tにおよぶ体格に関連すると思われる形質をふくんでいる。下顎筋突起前後縁のなす角は小さい。第1肋骨の湾曲は弱い。上腕骨稜の粗面の発達は著しい。有鉤骨の下縁は第3・4中手骨関節面の間で屈折する。第3中手骨底は中央部で近位に突出する。第5中手骨頭は外側に傾く。第5中手骨底の輪郭は四角い。これらのうち、肋骨湾曲、上腕骨稜、有鉤骨、第5中手骨の形態は明らかに体格に関連した形質と考えられる。

Inuzuka (2005)による東柱目11種の系統樹は図3のとおりである。

V. 束柱類のタフォノミー

1. 埋没姿勢

脊椎動物化石が発見される時、ごくまれにはほぼ全身の骨が生きている時とほとんど相対的な位置を変えず、関節したまま産することがある。こうした場合には、その動物が死後地層に埋没した時の姿勢を知ることができる。これを犬塚(1984a)は埋没姿勢と呼んでいる。埋没姿勢を調べる方法は、論文に掲載された化石の産状図から死体が埋没した時の姿勢を判断するものである。歌登*Desmostylus*のようにほぼ全身の骨が関節して保存されている例では判定は容易である。しかし、肢骨が離れているか、失われている場合には体軸骨格だけで判定せざるを得ない。横倒しの死体では脊柱の片側に左右の肋骨があるのに対し、仰向けかうつ伏せでは脊柱の両側に左右の肋骨が別れる。仰向けかうつ伏せかは頭尾の方向と肋骨の左

右の判定がつけば決めることができる。

Inuzuka (1984) は *Desmostylus* の気屯標本を比較骨学と運動器の機能形態学的根拠に基づいて側方型の体形に復元した。いっぽう、北海道歌登町から1977年に発見された第2の *Desmostylus* の全骨格、歌登標本は仰向けに倒れ左右の手足を背骨の両側に横たえるという哺乳類としては特異な姿勢で堆積していた。このことからInuzuka (1984) は *Desmostylus* の特異な埋没姿勢が生きている時の体形を反映したものであることに気がついた。体形と埋没姿勢に相関があるという考えが正しいとすれば、*Desmostylus* とおなじ東柱類に属する *Paleoparadoxia* も側方型の体形をもつので、その埋没姿勢も仰向けのはずである。そこでInuzuka (2005) はこれまでに報告された海成層産のすべての *Paleoparadoxia* の埋没姿勢を調べた。

Shikama (1966a) の泉標本の産状図によると、脊柱の後半と左右の寛骨はほぼ関節状態で仰向けに倒れて残りの部分は乱れているが、現状をとどめている部分だけでも、仰向けに倒れていたことがわかる。スタンフォード標本はきわめて保存状態の良い化石だが、地層中で埋もれていた姿勢を示す産状図は記録されていない。発掘時の写真によると、胸郭がほぼ完璧に関節状態で保存され仰向けに倒れて埋没していたことがわかる。秩父盆地産の大野原標本と般若標本は坂本 (1983) がその産状を報告している。大野原標本は頭に向かって左には右側、右には左側の肋骨があって、仰向けの姿勢を暗示している。般若標本は脊柱の両側に左右の肋骨がきれいに分かれて並んでおり、最も完全な仰向けの状態を示している。岡山県産の津山標本 (久家, 1989) では脊柱は乱れているが、右肋骨はほぼ順序どおりに並んでいる。原位置にとどまっている左肋骨は、脊柱をはさんで右肋骨とは反対側にある。福島県産の梁川標本 (長谷川・竹谷, 1994) の胸部の産状をみると、左右の肋骨が脊柱をはさんで反対側にあるので仰向けに埋没したことは一目で了解できる。岩手県^{まべち}の馬淵川河床からでた金田一標本の産状は、大石ほか (1990) によれば、椎骨の左に左側の骨、右に右側の骨があるので、しいていばうつ伏せの形であるという。Clark (1991) による *P. weltoni* のア

リナ岬標本の産状図によると、左肋骨は保存がよく、脊柱の左側にきちんと並び、うつ伏せに倒れていることがわかる。

もし生きている時の体の骨格の形態と化石の埋没姿勢にまったく関連がないならば、このように類似した変わった姿勢をとるとは考えにくい。この理由は動物の死後水底に横たわるまでの過程を考えると理解しやすい。すなわち、海辺に生息する *Desmostylus* や *Paleoparadoxia* の死後腹にガスがたまると、軽い腹が浮袋となり仰向けになって流されるだろう。腐敗が進んで腹がやぶけると、そのままゆっくりと沖合の海に沈み、海底に横たわるだろう (犬塚, 1988b)。腹に比べて比重の重い脚が生時から体の左右に分かれているならば、この姿勢が最も安定だからである。同じ理由で下方型のあしをもつ通常の哺乳類の場合には、同様の経過をたどったとしても横倒しの姿勢で海底に横たわるに違いない。水中では浮力をうけるため陸上に比べてゆっくりと死体は横たわるだろう。しかし、他の条件は同じなので、結局陸上でも水中でも同様の結果となるに違いない。

したがって、*Desmostylus* 2体と *Paleoparadoxia* 8体中の6体が仰向け、2体がうつ伏せで横倒しの骨格はないという事実は、埋没姿勢と体形との間に密接な関係があり、東柱類は側方型の体形をしていたという考えを支持している。

2. 骨の保存と腐敗過程

一般に *Paleoparadoxia* の化石は *Desmostylus* ほど多くは見つからない。日本では *Desmostylus* の産地53に対し、*Paleoparadoxia* の産地は31と半分ほどである (犬塚, 2000)。しかし、*Desmostylus* の化石の大半が臼歯だけであるのに対し、*Paleoparadoxia* では反対に歯牙だけを産する産地は1/3しかなく、残りは何らかの骨が出ており、全骨格は6体も発見されている。アメリカのカリフォルニア州でも事情は全く同様で、モノクラインリッジ産の単離歯は大半が *Desmostylus* であるのに対し、全骨格となると2標本とも *Paleoparadoxia* である。鎮西 (1984) によると、歯だけが発見される粗粒堆積物は高エネルギー環境下での堆積物である。一方、骨格や歯が発見されるのはほとんどが細粒砂岩や厚い泥岩である。

1 個の臼歯としては *Desmostylus* の方が *Paleoparadoxia* より大きくエナメル質が厚いので、礫として破壊をまぬがれ堆積しやすいことは理解できる。しかし、骨格の大きさや形には両属で臼歯ほどの違いはないので、両者の骨格の残存率の違いは死後の経過時間、つまり生息地からの距離の差に基づくのではないかと考えられる。*Paleoparadoxia* のほうが埋没場所に近い所で生活していたのであれば、骨よりも丈夫な臼歯の残存率ももっと高くてもよさそうである。したがって、骨と歯の保存され方にこのようにはっきりした違いが出るのは、生息環境や生活様式か化石化の過程に違いがあるためかもしれない。そこで Inuzuka (2005) はこれまでに知られた束柱類 4 属すべての骨格の保存率と保存部位 (図 4) を比較し、腐敗過程を推理した。

1) 骨の保存率と部位

ここでは図に示された骨について残存率を計算している。このため舌骨群や部位同定のできない趾骨や膝蓋骨以外の種子骨は除外している。また、手根骨、足根骨とも 6 点ずつ、中手骨、中足骨は 4 本ずつと仮定している。デスモスチルス科では胸椎数が 13、*Ashoroa* では腰椎が 6 点、*Desmostylus* では 4 点である。いっぽうパレオパラドキシア科の *Behemotops* と *Paleoparadoxia* では胸椎数 16、腰椎数 6 である。

保存部位にはある程度の傾向が認められる。ここには同一個体と認められる骨格化石を列挙したが、束柱類の骨格はいずれも体軸骨格の保存がよく、胸骨は少なくとも一部は残ることが多い。特に肋骨の保存率の高さに特徴があり 12 例中 4 例で完璧に残っている。反対に肢骨は保存が悪く、前肢は 5 個体 9 側で完全に消失し、後肢は 2 体 4 側で完全に失われている。

部位ごとの保存状況の関連をみると、頭蓋と前位頸椎の相関は高く、ほとんどの場合に両者の残り方が一致する。同位の胸椎と肋骨もふつう一緒に産出するか失われ、泉標本のようにほとんどの肋骨がありながら対応する部位の胸椎が失われているのは珍しい。腰椎から仙骨をへて寛骨にいたる一連の骨も同じ残り方をする傾向が強い。*Behemotops* では最終腰椎まで連続して残りなが

ら、第 3 仙椎と左右の寛骨の坐骨結節骨端しか残らず、まったく異例である。一方、仙骨と尾椎の残り方には相関が乏しく、前肢骨は胸郭との相関はまったく乏しい。肢骨は前肢、後肢ともより大きい近位の基脚と中脚はよく残り、手足の骨や膝蓋骨といったより細かい骨は失われやすい。

2) 死体の腐敗と埋没過程

化石は地層中に埋没する前に失われる場合と埋没後に失われる場合とがある。死後埋没するまでは、死体が腐敗する過程で順次分離していき、しまいには個々の骨や歯となる。さきに示したような 1 個体分の骨格では、保存される骨の部位や残り方に一定の規則性が認められることから、この動物の腐敗過程を復元することができる。また埋没後に失われる場合は、断層などの地層の変形や地表に露出してからの崩壊や流失・風化などのために埋没地層ごと失われる。また、発掘する過程で化石を破壊することもある。埋没の前か後に失われたかは、残存骨の残り方からある程度判別することができる。

発掘時の観察から、埋没前と埋没後の消失では欠損部との境界付近の残存部の骨の保存状態に違いがあることがわかる。埋没前に腐敗・流失した場合には骨の変形や風化が認められず、境界部から離れた部位の骨と同じ残り方をする。これに対して、埋没後に削剥されて消失した場合には境界部の破損や欠損が著しく、風化が認められる。

以上の結果から束柱類の死体の最もありそうな腐敗過程は次のように考えられた (Inuzuka, 2005)。まず骨性の連絡のない胸郭と肩甲骨のあいだが腐敗し、前肢全体が体幹から離れる確率が最も高い。次に頸椎か前位胸椎で頭頸部が離れる可能性が高い。ついで、後半身は腰椎か後位胸椎で離れることが多いだろう。残った部位のうちでは手足の先や尻尾のように骨と皮膚のあいだに筋の少ない部位ほど皮膚とともに流れ去ることが多い。つまり肢骨では膝蓋骨や遠位のものほど保存されにくい。一方、椎骨と肋骨の間は靭帯の結合が強く、肋骨と胸骨の間は肋軟骨で結合しているため、共に残るか、失われるかのいずれかである。同様に頭蓋と頸椎、仙骨と寛骨も運命を共にすることが多い。ちなみに *Desmostylus* と *Paleoparadoxia* と

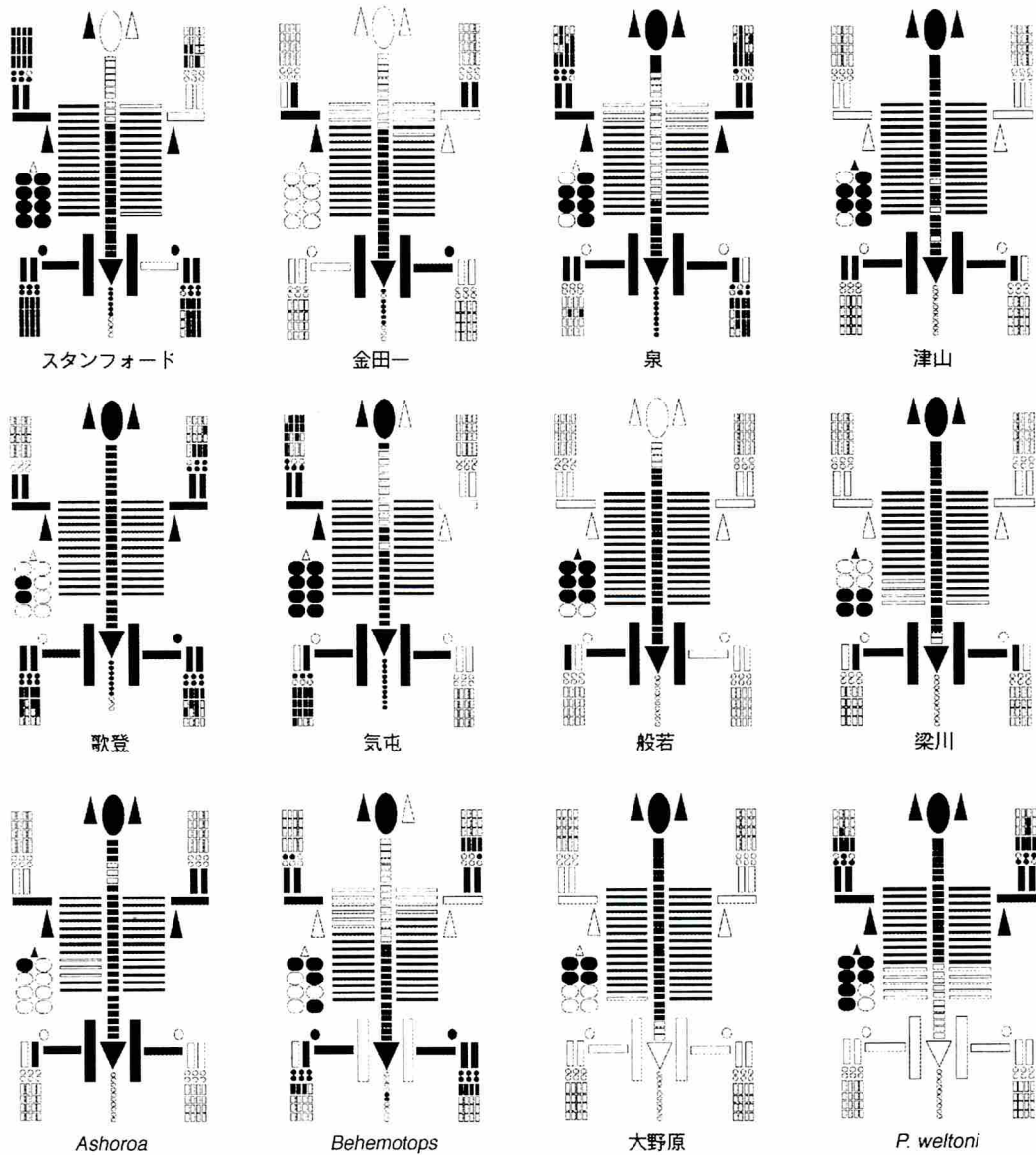


図4 東柱目4属すべての全骨格の保存部位 (Inuzuka, 2005)

の間に腐敗過程の差は認められない。

VI. 運動機能

絶滅獣の運動様式を復元するには化石の形態から固有の運動機能を選びだすことと、その仲間が所属する現生分類群での運動様式を調べて一般則を見つける2つのアプローチが必要である。これまで *Paleoparadoxia* のロコモーションに関しては、地上では体を支えきれない (Reinhart, 1959)、地上では腹を地につけたままでシャクトリムシのようだった (Repenning 私信)、イボイノシシが地上できるように顎と首の下面を海底にのせ、後肢で蹴って推進した (Shikama, 1966a) といった説があったが、根拠に乏しい。

そこで Inuzuka (1996) は哺乳類歩行の一般則を抽出し、歩行復元に適用しようとした。Inuzuka (2005) は *Desmostylus* との比較を中心に *Paleoparadoxia* の歩行機能を考察した。スタンフォード *Paleoparadoxia* は骨の変形のない保存のよい化石なので、復元骨格模型に金属製の関節を、歌登 *Desmostylus* の復元 (犬塚, 1995) の場合と同様に、じっさいの関節の動きを模して取りつけた。以下の考察は個々の骨のレプリカとこの可動式交連骨格によるものである。

1. 体肢の関節の形と姿勢

手根骨の配列には原始的な交互型と進化した並列型とが知られている (Gregory, 1910)。交互型ではふつう舟状骨・大菱形骨といった橈側の骨が

わりと大きく、尺側の有頭骨は比較的小さい。しかも、月状骨が遠位で有頭骨や有鉤骨と関節し、舟状骨が有頭骨と関節することも多い。いっぽう、長鼻類などずっと特殊化した並列型では、月状骨-有鉤骨や舟状骨-有頭骨の間の接触が失われる。*Paleoparadoxia*の手根骨は月状骨が有鉤骨と関節し、舟状骨と有頭骨が関節する点からみて交互型に属するとみられる。しかし、舟状骨はわりと小さく、三角骨や有鉤骨といった尺側の骨が拡大している点で原始的な交互型とは異なる。むしろ、交互型の配列を保ったまま尺側が拡大した特殊化した交互型である。長鼻類のような並列型に特殊化しなかったのは、東柱目独特の側方型体肢の姿勢と関わっている。

通常、有鉤骨の遠位には第Ⅳ・Ⅴ中手骨が関節し、有頭骨には第Ⅲ中手骨が関節する。ところが、*Paleoparadoxia*では、有鉤骨の遠位に第Ⅲ・Ⅳ中手骨が関節し、第Ⅴ中手骨は有鉤骨から外れて三角骨の外側面に関節する。この位置で関節する第Ⅴ中手骨は前腕骨に対して外側にほぼ直角に突出することになる。Ⅱ-Ⅴ中手骨は遠位に向かって放散するので、手の正中軸は前腕骨格と約45°で交わることになる。つまり、4本の手の指を接地するときには、前腕骨が約45°で外傾することを意味する。この足の姿勢は、上腕骨を外転して肘を横にはりだす側方型姿勢で、接地点を体の重心に近づけようとすれば必然的に生じる形である。むしろ前腕が外傾したために橈側より体重のかかる尺側の手根骨が広く薄くなり、さらに手根骨全体が、前腕骨と同様外側に傾いたために、このような配列が生じたものと推察される。

大腿骨頭を中心軸は大腿骨の長軸より約30°内側に傾く。小転子の隆起が下方型の一般哺乳類よりも著しく、遠位に面積が拡張している点から、大腿骨を内転する作用が強いことが伺われ、このことは外転位の姿勢を示唆している。ただし大腿骨が外転位をとる場合、一般哺乳類にみられるような股関節の下方に伸びる大腿骨を、そのままの位置で外転しただけでは、側方型の姿勢とはならない。股関節で屈曲して大腿骨前面を上方に向け、膝関節も屈曲して下腿を下方に向けて、初めて足の爪先が前を向き、体重を足で支えきれぬ。

Carroll (1988) の *Paleoparadoxia* の図にあるように両関節とも伸展したままだと左右の接地点が開きすぎて歩くことができない。股関節で伸展し、膝関節だけで屈曲すると足は後向きで立つことさえできない。

ひととき前後に厚い大きな膝蓋骨と脛骨粗面の発達は、膝を伸展する大腿四頭筋が一般哺乳類よりも強力だったことを示唆し、このことは常時膝を屈曲していた姿勢を暗示している。この姿勢では脛骨内側顆関節面が凹面なので、大腿前面は内外に傾かない。また、脛骨内側顆関節面が凹面で、顆間隆起が低く、大腿骨膝蓋面が浅いことから、膝を曲げた時に下腿が内側顆を中心として多少とも回旋できたことが伺われる。

脛骨の遠位関節面は強く内側に傾く点と、前縁にいわゆる蹲踞面が発達する点に特徴がある。関節面の中央内側よりには前後に走る稜があり、内側のほうが外側より深く凹面となる。距骨の滑車関節面の前に突出する距骨頸の上面は背屈時に蹲踞面に対応するストッパーとなる。距骨滑車の幅は後ほど幅広いため、1軸性の蝶番関節ではあるが、足を背屈するときには関節内の遊びが広がって、内側を軸として多少とも回旋できるだろう。逆に底屈する蹴りだしの時には、厳密な蝶番関節となるので、足が一方向の運動に固定される。

距骨と踵骨の間はほとんど動かず、足根洞は小さい。*Paleoparadoxia*の足根骨の配列は変わっていて、舟状骨と立方骨が接触しない。これは立方骨が通常より外側にあるため、この結果外側楔状骨が距骨と関節するようになる。内側楔状骨は消失し、中間楔状骨は縮小している。反対に立方骨は大きく、Ⅲ-Ⅴの3本の中足骨が関節する。立方骨が外側で厚さが薄く、中足骨が外側に傾くのは、手の有鉤骨と同様の理由で説明でき、下腿骨の外側傾斜によるものである。つまり、生きていた時には手足とも肘や膝よりも体の内側に位置していたことになる。

2. 関節運動の種類と体肢の動かし方

肩関節は形態上は球関節だが事実上蝶番関節で、屈伸のみを行う。ただし、肩甲骨自体は体軸骨と筋性連結するだけなので、関節窩の位置は内外側に動くことができる。肘関節は蝶番関節の一

種の螺旋関節である。上腕骨滑車と前腕骨格の滑車切痕とでは、高径・前後径とも近い値を示し、自由度は少ない。前腕手根関節は橈骨遠位端と三角骨が凹面で、尺骨遠位端と舟状骨・月状骨は凸面なので、ヒトの上下橈尺関節のような車軸関節の一種である。しかも、曲率半径は内側の舟状骨と橈骨で小さく、三角骨・尺骨は大きいので、舟状骨の中心と尺骨頭の中心を結ぶ線を回転軸とし、尺側のV指の方が橈側のII指より運動量が多い屈伸運動を行う。この結果屈曲するほど肘が外にはりだす。月状骨の前突起が橈骨遠位端の前縁に当たってストッパーの役割を果たすので、決して背屈させることはできない。

Paleoparadoxia の前肢は通常先ののべたような角度で体側に張りだしている。この姿勢で手の位置を体軸に平行な矢状面上を往復させると、おもな運動は肩関節の屈伸による肘の前後運動によってなされる。この場合、上腕二頭筋と上腕三頭筋の長頭という2つの二関節筋は肩甲骨と前腕骨とともに平行四辺形となるため、両骨の長軸は常に平行の位置関係を保つことになる。また、胸郭前部の背面にのる肩甲骨は水平でなく、前を向く関節窩が下方に35°傾くため、肩関節で屈曲して上腕骨を後に引くと、肘の位置が上がる。つまり、じっさいの歩行では支持脚の側の胴体が下がることになる。このとき同時に手首が掌屈し、指の付け根の中手基節関節は過伸展することで前引時との高さの差を補う。上腕骨小頭（滑車外側部）と前腕骨の滑車切痕の間は伸展時にはほぼぴったり一致しているが、屈曲するにつれ遊びが大きくなる。この結果、手を引く時のほうが前に伸ばす時よりも手の位置が上下に動きやすい。

いっぽう後肢では、股関節は球関節で描円運動を行う。すなわち、大腿骨体の長軸から斜め上に伸びる骨頸の軸を回転軸として遠位端の膝が矢状面上に円弧の軌跡を描く動きである。この運動では足を後に引くときに大腿骨は股関節での伸展と内旋を伴い、前に戻すときには屈曲と外旋を伴う。膝関節と距腿関節は多少の回旋ができる蝶番関節である。距骨の前突起が手の月状骨と同様ストッパーの役割を果たすので、脛骨の長軸と中足骨と踵骨隆起を結ぶ線のなす角が70°までしか背屈で

きない。

後肢は先ののべたような骨の配置からみて、大腿の描円運動をすることによってのみ、足の先が体軸に平行な矢状面を往復できる。この運動においては足を後に引く時には必然的に膝の位置が下がり、足首の位置もごく低くなる。その結果、中手骨よりずっと短い中足骨をもつ足が生じたものと思われる。

3. 歩容と遊泳

Desmostylus の歩容に関しては、関節可動式復元骨格模型と現生哺乳類の歩行解析による犬塚(1995)の研究で、後方交差型で極緩歩で歩いたと推定された。その後、Inuzuka (1984) が仮定した側方型の *Desmostylus* が実際にこの推定のとおり歩行可能であったことは縮小型ロボット(山崎・池内, 2000)により検証され、コンピュータ・シミュレーション(山崎・梅田, 2000)で再現された。

スタンフォード *Paleoparadoxia* の体の重心は *Desmostylus* と同様、後肢よりも前肢に近い位置にあるので、他の多くの哺乳類と同じ後方交差型で歩いたものと推定される。この場合は足の運び順は左後→左前→右後→右前となる。この歩き方で最も遅い歩容は現生のコビトカバで観察された後方交差型極緩歩 very slow diagonal walk である。したがって、*Paleoparadoxia* も少なくともこの歩行は可能であったと考えられる。図5にはスタンフォード *Paleoparadoxia* の生体復元図をもとに後方交差型極緩歩で歩く姿を再現してある。一般に後方交差型の歩行では後方交差型極緩歩は速度の上昇とともに緩軽駆け slow rack-like walk, 常歩 normal walk, そして緩速歩 slow trot へと移行する。

水中を遊泳、または水底歩行をする場合には、地上歩行と違って基体の上に体を支える必要がないので、必ずしも体肢を下方に向けなくてもよく、また、各体肢の先の相対的な高さが不揃いでも構わない。むしろ水中を推進するときには水をできるだけ多く掻く必要があるため、自由肢の関節は伸展し、末端が最も後にくるまで後引しただろう。つまり、前肢を後引するときには前腕はほぼ垂直になり、手は4本の指先を結ぶ線がほぼ垂直にな

るよう真後を向く。また、戻し行程では水の抵抗を減らすために極力脚を畳んで前引した。

水中での足の運び順は犬掻きかホッキョクグマのようないくつかの泳法が考えられる。Inuzuka (2000c) による骨格の水生適応の予察的調査によると、東柱類はカバよりも適応した寛骨や大腿骨をもっている。カバは水底歩行動物だが、東柱類は少なくともカバよりは後肢が遊泳に適していたと考えられた。

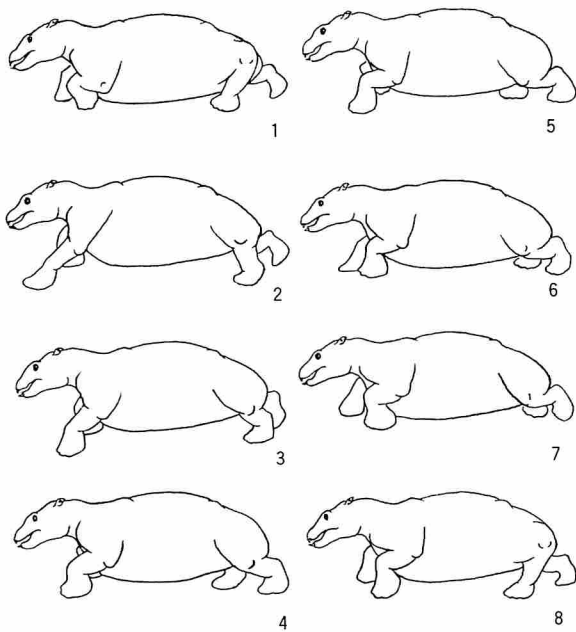


図5 *Paleoparadoxia* の歩容の復元図 (Inuzuka, 2005)

VII. 摂食機構

東柱類の食性に関しては VanderHoof (1937) の軟体動物食説以来、Reinhart (1959), 井尻・亀井 (1961), Domning (1978) の草食説, Shikama (1966a) の雑食説, McLeod and Barnes (1984) の貝食説といった諸見解がある。餌の取り方や顎の動かし方については井尻・亀井 (1961), 犬塚 (1988a), 亀井ほか (1989), 樽 (2000) が考察している。井尻・亀井 (1961) は *Paleoparadoxia* と *Desmostylus* の頭蓋を記載し、両者ともバクやウシのように頭をもたげ、活発に上下に動かして食物をあさり、下顎をおもに前後に動かしてすり潰していたとした。犬塚 (1988a) は最も完全な *Desmostylus* 歌登標本の頭蓋を詳しく記載し、主に働く咀嚼筋の種類やあごの動かし方も推定した。それによると、下顎枝が高く、頬

骨弓の太い *Desmostylus* は咬筋が発達しているので下顎を外側後方から内側前方に動かし、下顎枝が前後に長く、矢状稜のある *Paleoparadoxia* は側頭筋のほうに優位で下顎を横方向に動かしたであろうという。亀井ほか (1989) は *Paleoparadoxia* 津山標本の頸椎が短くがっちり関節していることから頭を上下左右に大きく振ることはできないとした。いっぽう樽 (2000) は *Paleoparadoxia* の泉, 五日市両標本の咀嚼筋付着部位などから頭頸部を上下左右によく動かして食物を探したとしている。Inuzuka (2005) はその後の知見を加えて、*Paleoparadoxia* と *Desmostylus* の顎咀嚼機構の差異を次のようにまとめた。

1. 臼歯

Inuzuka (2000b) によると、東柱目はパレオパラドキシア科とデスモスチルス科にわかれ、前者は *Behemotops* から *Paleoparadoxia* へ、後者は *Ashoroa* から *Cornwallius* を経て *Desmostylus* へと進化したとされる。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は歯帯がない点と短い歯根で特徴づけられる。漸新世の *Behemotops* と *Ashoroa* はいずれも低歯冠丘状歯で、*Cornwallius* と中新世の *Paleoparadoxia* は低歯冠柱状歯、*Desmostylus* は高歯冠柱状歯である。

デスモスチルス科では祖先型の *Ashoroa* から *Cornwallius* になって歯胚が面的に広がり、咬頭が咬柱となってエナメル質が厚くなり、咬柱数が増える。*Desmostylus* になるとさらに咬柱数がふえ、歯冠高も高くなり、大臼歯は水平交換する。ちなみに *Desmostylus* の水平交換はゾウの完全水平交換に対して、不完全水平交換である (犬塚, 1989a)。つまり、ゾウは小臼歯をもたず、乳臼歯と大臼歯という第1世代の臼歯しか使わない。いっぽう *Desmostylus* では乳臼歯は小臼歯に垂直交換し、大臼歯は長い時間間隔をへて順次萌出するため、同時に3本が機能することはない。歯胚の面積の拡張が2次元的拡大、歯冠高の増大が3次元的拡大とすると、水平交換は4次元的拡大に当たる。これらの形態変化はいずれも、咬合面やエナメル質の面積をふやして咀嚼効率を上げ、エナメル質の体積を増やして咬耗時間の延長を可能に

する点で共通している。とくに *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、水平交換する。これらの点は、長鼻目でゾウ科への進化にみられるのと平行な、噛みつぶしからすり潰しへの機能の転換にあたる。

Paleoparadoxia の臼歯の咬柱には、歯の中心にむかって湾曲するものが多い。それはあたかも、祖先型の丘状歯の *Behemotops* と変わらない狭い歯胚のなかで、むりやり咬頭にエナメル質を厚く沈着させて咬柱を作り上げたかのようにみえる。*Paleoparadoxia* 属のなかでは、小型の *P. weltoni* の臼歯は *Behemotops* よりも小さいが、*P. media* では匹敵する大きさとなり、*P. tabatai* になると、一見すると *Cornwallius* と見まごうほど大きくなり、エナメル質も厚く、咬柱も太くなる。*Paleoparadoxia* 属のなかで *P. media* から *P. tabatai* への分化の過程で、デスモスチルス科の *Ashoroa* から *Cornwallius* への進化と平行な現象が起こったのだろう。東柱目の各属は臼歯が咬耗に耐えるように進化し、もっとも歯冠高が高く、咬柱数が多い *Desmostylus* は *Paleoparadoxia* よりも特殊化したことになる。

臼歯の咬合面にみられる咬耗の仕方も *Desmostylus* と *Paleoparadoxia* では異なる。*Desmostylus* の上顎歯では舌側と近心がより咬耗するため咬合面では近心舌側が最も低い。咬耗が極度に進むと近心舌側から遠心頬側にかけて深い溝状となる。ちなみに *Paleoparadoxia* の臼歯の咬耗のしかたは *Desmostylus* と異なり、頬舌側に傾く。この差は下顎の咀嚼運動の方向の違いを反映している。

2. 下顎骨と頭骨

Paleoparadoxia の下顎骨の形態は、下顎骨前端の向き、下顎結合の仕方、下顎体上縁の形、下顎枝の幅と高さ、下顎頭の形と傾きで *Desmostylus* と異なる。*Desmostylus* の戸狩^{とがり}や歌登標本の下顎骨は下顎結合で左右が癒合している。いっぽう *Paleoparadoxia* の泉標本では左右の下顎骨が離れて産出した。スタンフォード標本では左の下顎骨しか見つかっておらず、下顎結合面は成体にもかかわらず、線維結合をしていた痕跡がある。以上のこれまでに得られた試料から見て、

Desmostylus と *Paleoparadoxia* にはもともと下顎結合の仕方に差があり、*Paleoparadoxia* は終生左右の下顎骨が癒合しなかった可能性がある。この差は両属での下顎の動かし方に差があることを暗示している。*Paleoparadoxia* の下顎頭は内側に傾くのにに対し、*Desmostylus* では後に傾く。左右の関節面で脱臼しないようにあごを動かすと、*Paleoparadoxia* は左右の動き、*Desmostylus* は交互に内側前方に動いたと考えられる。この点は、*Desmostylus* の依存度が高い咬筋が前後運動を担うことや臼歯の咬耗が歯の近遠心軸に対して斜交する点とも一致する。

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 *Ashoroa* から *Desmostylus* への進化とを比較してみると、両科で共通の形態変化とデスモスチルス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との比較やデザイン解析によって理解できる。

現生哺乳類の下顎骨は3つの典型に分けられる(Thenius, 1989)。草食有蹄類の下顎骨は下顎枝が前後に短く、下顎頭は高く平たい。食肉類では下顎頭が低く、横長の円柱形で、筋突起は大きい。齧歯類では下顎頭が前後に長く、筋突起はめだたず、角突起がのびる。これら3様の形は発達する咀嚼筋とおもな顎運動の違いに対応している。有蹄類では咬筋と内側翼突筋が働き、あごは左右に動く。食肉類では側頭筋が発達し、あごは上下運動する。齧歯類では咬筋が主に働き、前後運動する。

これらの違いは主な咀嚼筋のモーメントアームの長さの違いに代表される。草食獣では咬筋や内側翼突筋がつく下顎角から下顎頭までが長く、食肉類では側頭筋がつく筋突起までが長い。図6は下顎枝の全長に対する比を横軸に、下顎頭から筋突起までと下顎角までの比を縦軸にとった散布図である。典型的な3グループがそれぞれのかたまりをつくり、東柱類では原始的な *Behemotops* はほぼ中央にあり、進化型の *Paleoparadoxia* や

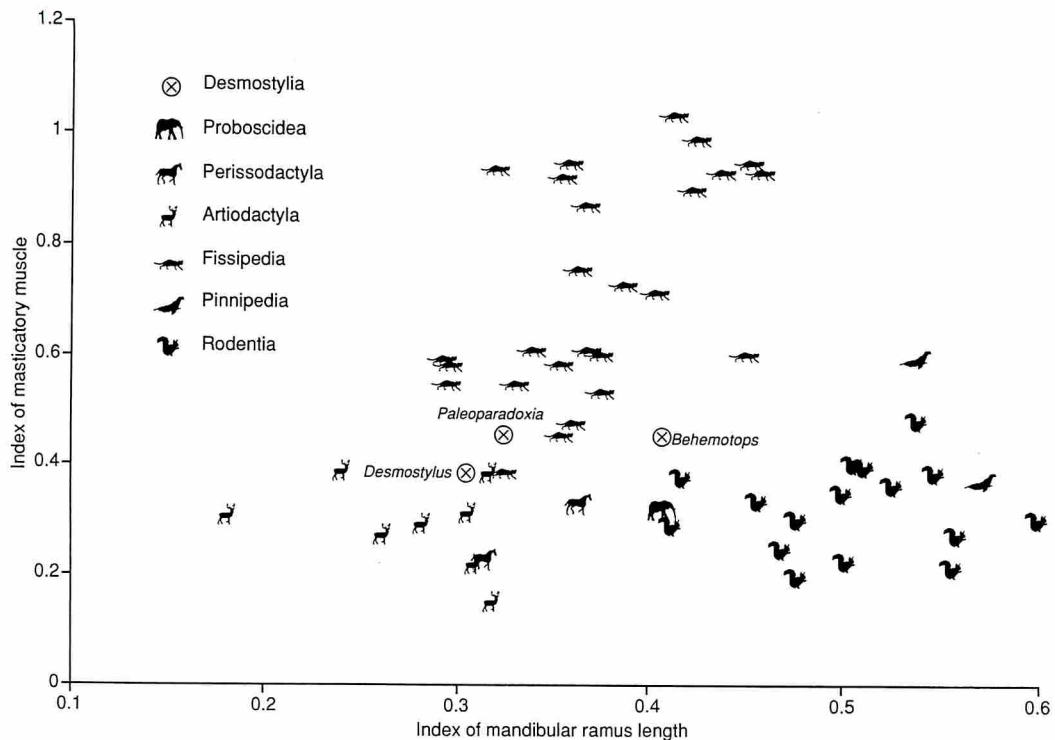


図6 下顎骨の咀嚼機能形態と分類群の相関グラフ (Inuzuka, 2005)

Desmostylus はいずれも偶蹄類に近づき、下顎枝が短縮していることを示し、*Desmostylus* は *Paleoparadoxia* に比べて側頭筋より咬筋依存度が高まったことがうかがえる。

下顎骨におけるこの形態変化は東柱類の咀嚼器官が圧砕よりもすり潰しに適応していることを示し、無脊椎動物の雑食よりも植物食であったことを暗示する。通常葉食から草食への進化ではゾウやウマに典型的に見られるように歯冠が高くなるだけではなく、エナメル質が薄くなる傾向がある。かつて東柱類の臼歯は圧砕に適した形であるとされたことがあるが、圧砕型の歯のエナメル質は決して厚くない。東柱類の歯はエナメル質が厚くなるという独特の傾向を示すが、これは Domning (1978) がいうように食べ物の中に混じる砂粒が歯をすり減らすことへの適応であろう。潮間帯という砂の多い場所で掘り起こしによる摂食をしていたとすれば、最も理に叶った特殊化である。けっきょく東柱目はどの属も臼歯のすり減りに抗するように進化し、*Desmostylus* は *Paleoparadoxia* よりもさらに臼歯のすりつぶし機能を高めるよう特殊化したものといえる。

VIII. パレオパドキシア 2 種の時空分布

Paleoparadoxia はこれまで日本の33ヶ所から産出している (犬塚, 2000)。図7は *Paleoparadoxia* の日本列島のすべての産地をプロットしたものである。Inuzuka (2005) はこのうち11標本が大型の *P. tabatai* で (表3の番号1~11)、残りがかつて *P. tabatai* と呼ばれていた中型の *P. media* であるとした。

北海道阿寒町の著しく淘汰の悪い礫質砂岩層から産した阿寒標本には *P. tabatai* と *P. media* と *Desmostylus* の3種がふくまれる (木村ほか, 1998)。道南の北桧山町産の小川標本は犬塚・岩見沢団体研究グループ (1980) によって *Desmostylus* と同定されたが、犬塚 (1984a) は臼歯が低歯冠で尺骨の肘頭が後屈しない点からこれを *Paleoparadoxia* にふくめた。Inuzuka (2005) は下顎大臼歯が4咬頭で歯冠長が大きいことから *P. tabatai* と同定した。大石ほか (1990) はスタンフォード標本だけとの比較に基き金田一標本を *Desmostylus* と同定したが、犬塚 (2000) は肩甲骨や寛骨の形態からこれを *Paleoparadoxia* に同定し直した (図8)。西黒沢標本は、かつて *Desmostylus* の上顎の一部と同定され (吉田,

1991), その後, 下顎の一部に改められた. しかし太い犬歯のほかに第2および第3小臼歯の歯根が残っており, *P. tabatai*の左下顎骨の前部である(図2). Inuzuka (2005)は澤根標本をTokunaga (1939)が記載した模式標本*P. tabatai*の左下第3大臼歯に同定した. 犬塚・柄沢(1986)は前波標本を*P. media*の泉標本と比べて大きすぎることから単に*Paleoparadoxia*とした. 同じく半ノ浦標本は高井(1944)によって*D. japonicus*の上顎左第3前臼歯と同定された. その後, 鹿間(1957)はこれを*Cornwallius*に, Shikama (1966a)は“*P. tabatai*”に改めた.

犬塚・柄沢(1986)は関野鼻標本の大腿骨を泉, スタンフォード両標本と比べて*Paleoparadoxia*としたが, 両標本には共通点があり, 残存する骨頭の計測値の比較でも*P. media*の泉や梁川標本よりスタンフォード標本に近い点から*P. tabatai*に同定できる(図9). 群馬県の吉井標本(長谷川ほか, 2000)は大型の*P. tabatai*で, すぐ近くと同層からは*Desmostylus*の臼歯も産出している. 本郷標本(亀井・岡崎, 1974)は左の橈骨で, スタンフォード標本より大きく*P. tabatai*に同定できる(図10). 大久保ほか(1980)は来待標本を泉標本と比べて大きいにもかかわらず, 泉標本に代表される“*P. tabatai*”とした. 以上11標本を除く日本産の標本はかつて*P. tabatai*と呼ばれていた泉標本と同じ中型種*P. media*に属する.

*P. media*の産出年代で最も古いのは秩父盆地の彦久保層群の白沙砂岩層からでた前原標本と, 同じく富田泥岩層の三山標本と堀切標本で, 小笠原(2000)によるとこれらは19Maに相当する. つい

で岐阜県瑞浪層群の山野内層から産した泉標本や山野内標本で同じく18Maに当たる. 中期中新世初期に当たる16.5Maの時期からは東京の秋川層の五日市標本(入月ほか, 1990), 富山県の八尾層群の明日, 黒瀬谷層の葛原標本, 吉野層の津山標本がふくまれる. その後, 秩父盆地の秩父町層群奈倉層の大野原や般若標本は16Maと続き, 殿来層の阿寒標本(柳沢・秋葉, 1998; 小笠原, 2000), 宮城県茂庭層の茂庭や北赤石標本, 福島県梁川層の梁川標本, 埼玉県都幾川層群神戸層の葛袋(栗原ほか, 2003)の年代は15Ma前後, 石川県能登の七尾層群の石灰質砂岩層の岩屋, 大杉崎標本は約14Maとされている(小笠原, 2000).



図7 日本列島の*Paleoparadoxia*の産地 (Inuzuka, 2005)

番号	標本名 [番号]	産出地点	地層	部位	主要文献
<i>Paleoparadoxia tabatai</i>					
1	阿寒	北海道阿寒町 知茶布ボン川	殿来累層	頭骨, 下顎骨ほか	木村ほか(1998)
2	小川	〃 瀬棚郡北檜山町小川 小川右岸旧鳶橋の南	訓縫層群馬場川層	下顎, 寛骨, 尺骨	犬塚・岩見沢研グループ(1980)
3	金田一 [IPMM32669]	岩手県二戸市金田一字下山井 馬淵川河床	末の松山層新田砂岩部層	全骨格	大石ほか(1990)
4	西黒沢 [APM 746-475]	秋田県男鹿市北浦西黒沢	西黒沢層	下顎骨	吉田(1991)
5	澤根	新潟県佐渡郡相川町 中山峠トンネル北口	下戸層	大白歯	Tokunaga (1939)
6	吉井 [GMNH-PV-097]	群馬県多野郡吉井町	富岡層群吉井層	椎骨, 肋骨, 前肢骨	長谷川(1998)
7	前波	石川県鳳至郡穴水町前波弁天崎	前波石灰質砂岩層	下顎切歯	犬塚・柄沢(1986)
8	半の浦	〃 鹿島郡能登島町半浦	七尾層群	小白歯	高井(1944)
9	関野鼻	〃 羽咋郡富来町関野鼻	関野鼻石灰質砂岩層	右大腿骨, 歯根, 上顎切歯	犬塚・柄沢(1986)
10	本郷	岐阜県瑞浪市日吉町本郷	不明	髌骨	岡崎(1977)
11	来待	鳥根県八束郡玉湯町林村	来待層	下顎骨	大久保ほか(1980)
<i>Paleoparadoxia media</i>					
1	阿寒	北海道阿寒町 知茶布ボン川	殿来累層	白歯, 肢骨ほか	木村ほか(1998)
12	和井内	〃 下関伊那郡新里村和井内	和井内遺跡	下顎大白歯	犬塚(1977)
13	茂庭	宮城県仙台市太白区茂庭岩ノ沢	茂庭層	下顎大白歯	犬塚・村井(1980)
14	北赤石	〃 仙台市太白区北赤石	茂庭層	小白歯、椎骨	高泉・佐藤(2000)
15	梁川 [FM-N8600 706]	福島県伊達郡梁川町 広瀬川河床	梁川層	全骨格	鈴木ほか(1986), 梁川教委(1986)
16	葛袋	埼玉県東松山市葛袋	都幾川層下部	白歯	Shimada and Inuzuka (1994)
17	前原 [SMNH VeF-66]	〃 秩父郡皆野町前原 荒川河床	彦久保層群白砂岩層	左中足骨	坂本(1988)
18	堀切	〃 秩父市太田堀切	彦久保層群富田泥岩層	椎骨、肋骨、後肢骨	吉田・田中(1993)
19	栃谷 [SMNH VeF-34]	〃 秩父市栃谷木戸原 定峰川左岸	秩父町層群霧ノ果層	胸骨, 肋骨	坂本(1983)
20	大野原 [SMNH VeF-33]	〃 秩父市大野原 荒川右岸	秩父町層群奈倉層中部	全骨格	藤本・坂本(1978)
21	三山 [SMNH VeF-61]	〃 秩父郡小鹿野町三山字小金沢 赤平川左岸	彦久保層群富田泥岩層	大腿骨, 白歯	角田ほか(1978)
22	寺尾 [SMNH VeF-10]	〃 秩父市寺尾舞台 荒川左岸	秩父町層群平仁田層	下顎骨, 大小臼歯	新井(1953)
23	般若 [SMNH VeF-35]	〃 秩父郡小鹿野町般若字津谷木 粘土探掘場	秩父町層群奈倉層上部	全骨格	坂本(1983)
24	五日市 [FMI A-1737]	東京都あきる野市中村	秋川層小庄泥岩部層	頭蓋	Hasegawa et al. (1994)
25	大杉崎 [NODP01]	石川県七尾市藤橋町大杉崎	七尾石灰質砂岩層	切歯	野村(1996)
26	岩屋 [NIDP01~29]	〃 七尾市藤橋町テの部 (岩屋)	七尾石灰質砂岩層	切歯, 臼歯片	犬塚(1984)
27	明日 [NSMT PV-3214]	富山県下新川郡宇奈月町明日	八尾層群上部南保シルト層	白歯	Shikama (1966)
28	葛原	〃 上新川郡大沢野町葛原	黒瀬谷層山田中凝灰岩層	右下顎第4小白歯	金子・犬塚(1992)
29	富草	長野県下伊那郡阿南町 オン沢上流宮下橋	富草層群天下条層下部	小白歯	亀井(1977)
30	山野内	〃 瑞浪市明世町戸狩 瑞浪イクター東	瑞浪層群明世累層山野内層	腓骨	岡崎(1977)
31	泉 [NSMT PV-5601]	〃 土岐市泉町久尻上ヶ峰 (鷲居山)	瑞浪層群明世累層山野内層	全骨格	井尻・亀井(1961), Shikama (1966)
32	一志	三重県	一志層群	踵骨	岡崎(1977)
33	福井	福井県大飯郡高浜町鎌倉	内浦層群	胸骨	竹山・東(1988)
34	津山	岡山県津山市上田邑	勝田層群吉野層	全骨格	田口(1984), 亀井(1989)

表 3 日本産 *P. media* と *P. tabatai* の標本一覽表

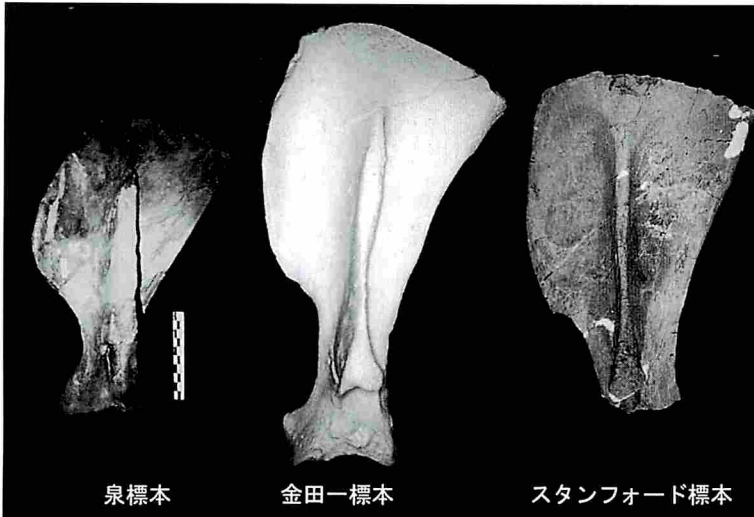


図8 金田一標本と肩甲骨の比較. スケールは10cm

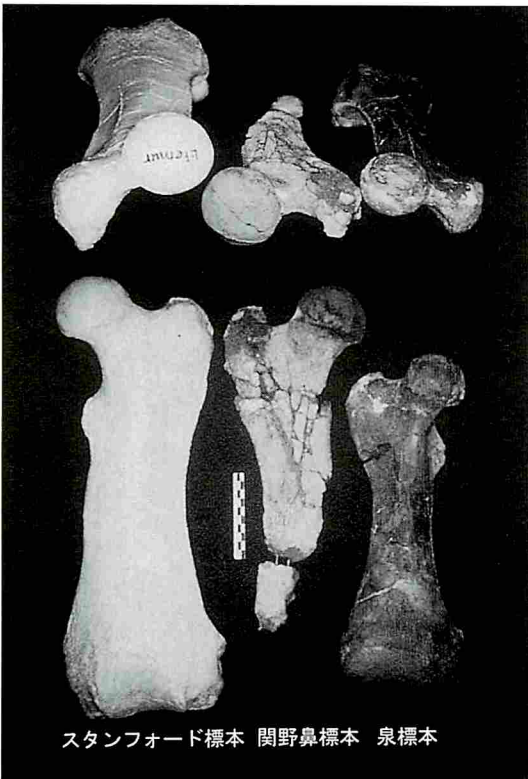


図9 関野鼻標本と大腿骨の比較. スケールは10cm

いっぽう、*P. tabatai*はいずれも中期中新世の地層からの産出で、最も古いのが新潟県佐渡島の下戸層から出た澤根標本で16.5Ma ごろに相当する。ついで岩手県の末の松山層の金田一標本と北海道南部の馬場川層から産した小川標本は16～15Ma ごろ（鈴木ほか, 1994; 鈴木, 2000）とされる。群馬県の庭谷層は関東西縁の新第三系で都幾川層群などに対比され14～14.5Ma 前後である（長谷川ほか, 2000）。石川県能登の七尾石灰質砂

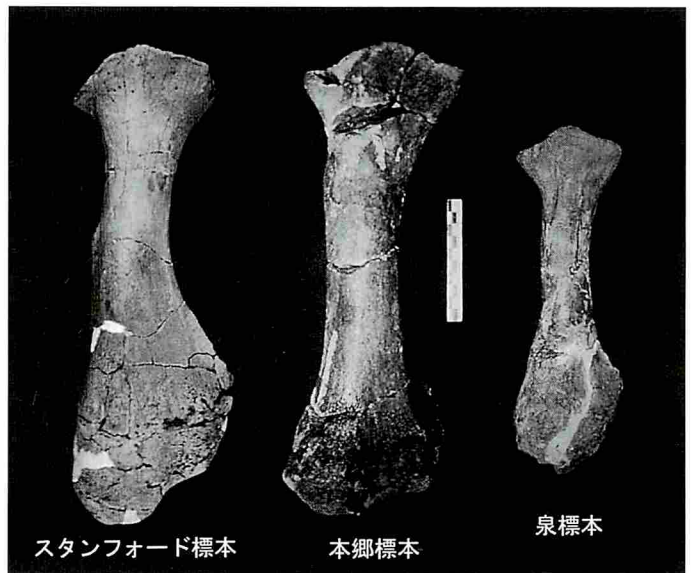


図10 本郷標本と橈骨の比較. スケールは10cm

岩層の前波、半ノ浦、関野鼻標本や島根県の来待層は約14Ma とされている。

Ⅷ. パレオパラドキシアの種差と性差

東柱目の性差に初めて言及したのは井尻・亀井（1961）である。*Desmostylus*については気屯標本がオレゴン標本に似ていて同種である可能性が強いとし、しかしながら戸狩標本は歯をはじめ全体がきゃしゃであって、別種でなければ性別を示すものかもしれないとした。*Paleoparadoxia*については泉標本で第3大臼歯が萌出しはじめているのに犬歯がほとんど萌出していない事実から、この標本がメスではないかと疑っている。

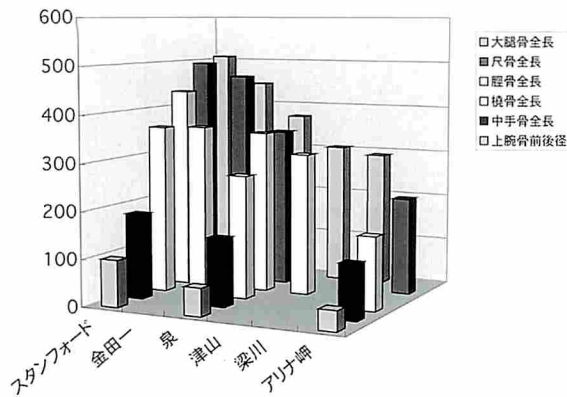


図11 種差の比較グラフ

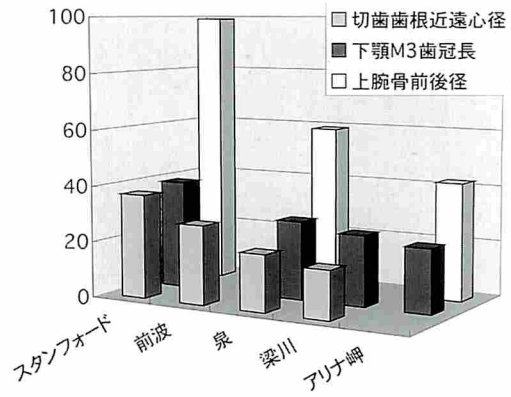


図12 性差の比較グラフ

犬塚 (1989b) は *Paleoparadoxia* の津山標本の臼歯が咬耗され尽くしており、しかもほかの標本と比べても小型で犬歯が細い点からこの個体がメスの老獣であると判断した。Inuzuka et al. (1994) は *Desmostylus* の大白歯に小型と大型の2タイプがあることを認めた。乳臼歯では区別がつかず、性成熟以降いっぽうは第2大白歯と第3大白歯が同大なのに他方は成長し続けて大型化することから、同種 *D. hesperus* の性的二型と判断した。この種ではメスはオスの81~84%ほどである。

Hasegawa et al. (1994) は複数の *Paleoparadoxia* の頭蓋を比較し、梁川標本は成体であるにもかかわらず低く短い頭蓋をもち、矢状稜と項稜の突出は弱く、頬骨、犬歯、臼歯が小さく、鼻骨の幅が広いことからメスで、泉、大野原、五日市の各標本は大きいことからオスであるとした。

従来はこのように“*P. tabatai*” 1種についての性差が論議されたが、Inuzuka (2005) は *Paleoparadoxia* に3種を区別し、*P. media* と *P. tabatai* の2種の性差の程度も明らかにした。図11, 12は代表的な標本の計測値を比較したもので、スタンフォードと金田一、前波は *P. tabatai*、泉と津山、梁川は *P. media*、アリナ岬は *P. weltoni* である。種差については大腿骨や上腕骨など長骨の比較から *P. media* は *P. tabatai* の約7~8割、*P. weltoni* は *P. media* の6~8割である。性差は次のようにおもに歯の大きさによって論じられている。

前波標本は下顎切歯の歯根の破片で、近遠心径28mm 頬舌径9mm である。泉標本の下顎切歯は歯冠基部の近遠心径17~20mm、頬舌径7~9mm

(井尻・亀井, 1961) で、スタンフォード標本唯一の切歯は歯冠の近遠心径37mm、頬舌径18mm である。Hasegawa et al. (1994) がメスとした梁川標本の下顎切歯は近遠心径14~17mm、頬舌径4.7~5.5mm である。この値を同じ種 *P. media* のオスとされる泉標本と比べると近遠心径で約7~10割、頬舌径で約5~8割にあたる。もし近縁の両種の雌雄差が同程度と仮定し、前波標本を *P. tabatai* のメス、スタンフォード標本をオスと仮定すると、前波の下顎切歯は近遠心径でスタンフォードの75%、頬舌径で50%となり、*P. media* における性差の範囲におさまる。したがって、前波標本は *P. tabatai* のメスの可能性がある。また、来待標本はスタンフォード標本に匹敵する推定全長450mm の下顎骨である。犬歯の太さはスタンフォード標本の半分以下だが、*P. tabatai* のメスの個体だとすれば矛盾はない。

X. パレオパロドキシアの進化

1. 種分化

Paleoparadoxia 属は後期漸新世の *Behemotops* から派生し、前期中新世の *P. weltoni* から *P. media*、そして *P. media* から中期中新世の *P. tabatai* が進化したと考えられる。太平洋の東西を比べると、*P. media* と *P. tabatai* は日本のほうが多くの化石を産し、層準も早くからである。したがって、両種の種分化は西太平洋沿岸の日本列島付近でおきた可能性がある。

図13は *Paleoparadoxia* が生息した当時の日本列島の位置と水陸分布を示した Chinzei (1991) や Ogasawara (1994)、八幡 (2000) に基く年代別

の古地理図の上に *P. media* と *P. tabatai* 両種の産地をプロットしたものである。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 (Inuzuka, 2005)。前期中新世の19~18Maには亜熱帯域にある中部日本だけに *P. media* が生息した。中期中新世初頭の16.5~15Ma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、そこに *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、そこには *P. tabatai* が現われた。中期中新世の中頃になると寒冷化が始まり、14Maごろには *P. tabatai* が関東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* の化石は能登の岩屋と大杉崎だけに見られる。

そこで前期と中期中新世初頭の日本における時空分布や体格などから *P. tabatai* の種分化の要因を推定すると、次のようになる。前期中新世の古地理図をみると、関東と中部地方だけに湾入がみられ、東柱類の生息に適した波静かな入り江がごく限られていた。ところが中期中新世初頭になると、温暖化に伴って海進が進んで日本列島が多島海となり、海岸の総延長が飛躍的にのびて生息に適した砂浜や沖合いの領域が急に拡大した。この時期に出現した大型の *P. tabatai* は *P. media* とくっきりと南北に生息地を分けている。近縁な動物

の間では大型種のほうが中型種よりも北に分布するのは法則にかなっている。

中期中新世初頭の分布状況を前期中新世と比較すると、*P. media* のなかなが二分し、水温が亜熱帯から熱帯に上昇したにもかかわらず温暖化に適応して本州中部という同じ地域にとどまった群集と、同じ亜熱帯の表層水温に合わせて、いつのまにか北上した群集とに分化したように見える。つまり、同じ地域にすむ同種のなかに生息地の景観にこだわった群れと体を感じる水温にこだわった群れとがいたことになる。母種のほうはもとの生息地を先取しているのだから、生息地を北に移したこの後者がより大型の *P. tabatai* という新種となったものと考えられる。この場合、同じ本州中部に留まった母種 *P. media* はもとの亜熱帯からより高温の熱帯の表層水温に適応したことになり、より低い水温に適応しにくくなったのかも知れない。

P. tabatai と *P. media* との骨格を比べると、大きさが異なるほかは非常に良く似ている。*Paleoparadoxia* 3種の違いのうち体格の大きさに影響される可能性のある項目をのぞくと、形態的な違いは下顎骨や前肢、脛骨といった一部にかぎられる。

尺骨の肘頭の長さの全長にたいする比率は

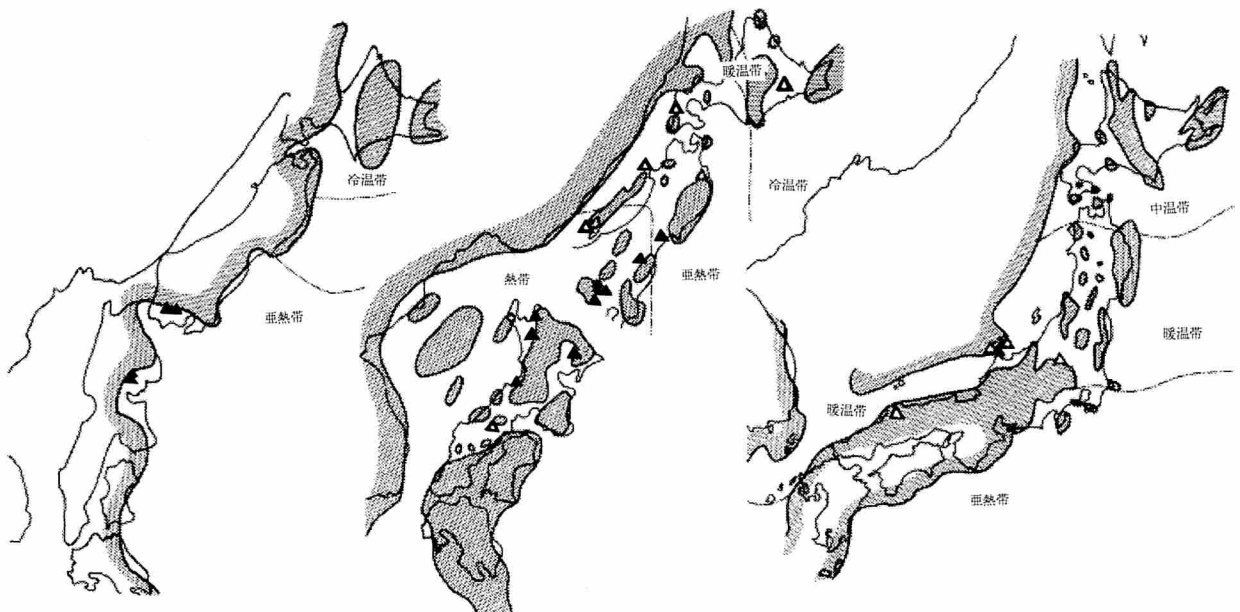


図13 古地理図と *Paleoparadoxia* 2種の分布。
左から前期中新世 (19-18Ma)、中期中新世初頭 (16.5-15Ma)、中期中新世中期 (14-13Ma)。
△: *P. tabatai*、▲: *P. media*

*P. tabatai*のほうがはるかに長い。*P. media*の泉標本では32%であるのに対し、*P. tabatai*のスタンフォード標本では40%である。ふだん肘をほぼ直角に曲げて立つ東柱類では肘を伸ばす上腕三頭筋は前肢の主要な体重支持筋である。体長がほぼ2 mの泉標本に対して3 mのスタンフォード標本では体重比はほぼ3.4倍にもなるが、筋の出力は断面積に比例するので約2.3倍にしかならない。体のプロポーションが相似形とするならば不足分はほかの手段で補う必要がある。肘頭の伸長というてこ比の増大はこうした大型化に伴う形態変化の一環である。ただこれが相応以上に長い場合には*P. media*よりも*P. tabatai*のほうが肘を伸ばす力が相対的にも大きいことになる。

この前肢の形態上の差が遊泳能力の差を反映しているのだとすれば、たとえば、潜水能力の違い、したがって生息深度に差があった可能性もある。古地理図上に示した水温区分は表層水温によるものなので、深く潜水すれば、当然より低い水温となる。種分化以前の母種のなかにより深い所を好む群集があったとすれば、分布図の上では同じ場所であっても、ついには別種となったことも考えられる。

2. 種の共存

東柱目のなかで*Paleoparadoxia*と*Desmostylus*の化石をとともに産するのは日本では北海道の阿寒、関東の葛袋と吉井、能登の大杉崎（野村ほか、2001）、岩屋の5箇所である。従来は葛袋と能登の例に見られるように多数の破片状の歯の化石が貝化石と共に堆積していた状況から、これらの化石は二次化石の可能性が指摘されてきた（鎮西、1984）。ところが、阿寒や吉井では*Paleoparadoxia*の骨の化石が多数産出しているの、むしろ両属が同所的に生息したと考えられている（木村ほか、1998; 長谷川ほか、2000）。

*Paleoparadoxia*のなかで種ごとにみた時、*Desmostylus*とともに産する*P. media*は阿寒、葛袋、大杉崎、岩屋の4箇所で、いずれも中期中新世のものである。いっぽう同時期の*P. tabatai*は北海道の阿寒から山陰まで広く分布し、このうち阿寒と吉井で*Desmostylus*とともに産する。吉井は1個体分の骨をふくむことから、確実にその年

代に*P. tabatai*が生息していたとみなすことができるが、阿寒標本は*P. media*と*P. tabatai*と*Desmostylus*の3種をふくむ唯一のもので、岩屋や葛袋と同様多数のきわめて保存の悪い磨耗した骨片や歯の破片からなる。先にのべたように中期中新世初頭に出現した*P. tabatai*は*P. media*とくっきりと南北に生息地を分けており、中期中新世の*P. media*は前期中新世の同種よりも低水温には適応しにくくなっているはずである。とすれば、*P. media*と*P. tabatai*が阿寒の同じ露頭から産出するとしても、近縁の両種が共存していたと考えるのは難しい。中期中新世中期という*P. media*の最末期のものが岩屋と大杉崎に限られることを考え合わせると、これら4箇所の共産地の*P. media*はより温暖なやや下位の層準から由来した二次化石の可能性もある。もしこの見方が正しければ、骨の化石が産出すれば一次化石である、との前提も見直したほうがよいと思われる（Inuzuka, 2005）。

けっきょく中期中新世初頭までは*Paleoparadoxia*と*Desmostylus*の両属は暖流系と寒流系にすみ分けていたが、中期中新世中期の気候の寒冷化にもなってより冷水温に適応した大型の*P. tabatai*だけが*D. hesperus*の生息域にまで棲むようになったものと推測される。

3. 種の絶滅

東柱目の絶滅原因に関してはこれまでにいくつかの案が提案された。VanderHoof (1937)は*Desmostylus*が大型のサメに滅ぼされた可能性はたくさんあるが、積極的証拠には欠けるとも述べている。東柱類とサメの歯の化石が共産することは事実だが捕食者と餌の関係を示すとは限らない。海に浮かぶ東柱類の死体にサメが群がり、そのときに抜け落ちた歯が死体とともに残る可能性がある（犬塚、1984b）。Shikama (1966a)は海水温、海面水温、塩分濃度の変化や食物の絶滅などのような海況の突然の変化によって、適応の場がなくなったのが絶滅の原因であると推定した。いっぽうDomning (1977, 1978)は浅海底で水生植物を食べる東柱類のニッチェが大海牛類と競合しだして純底生食動物はしだいに絶滅したと考えた。東柱類の食性に関しては意見がわかれている。

海岸に上陸して陸生植物を食べたとすれば海牛類は生存競争の相手とはならない。体形はおもな摂食場所に対応している（犬塚, 1984b）、束柱類が体重を支えることができる頑丈な四肢をもつことは潮間帯をふくめ上陸して摂食したことを暗示している。

束柱目の生息地に関しても古くからさまざまな意見がある。VanderHoof (1937) は *Desmostylus* はむしろ広い温度差に耐えられたらしい、と述べているが、高井 (1938) は *Desmostylus* 属は北方系の動物と推定した。井尻 (1952) によれば、共産する貝の種類では冷水型のものと親密であることから、寒流の海に棲んでいたらしい、としている。いっぽう渡部 (1953) は、束柱類は中期中新世の前半は暖海で、後半は寒海に生息したことを示しているという。Shikama (1966a) は束柱類が台島型植物群と密接に関連をもつことから暖温帯の海岸に生息したと述べている。鎮西 (1984) は *Paleoparadoxia* のほうが *Desmostylus* よりも分布が南に片寄り、暖流系に棲むことを指摘した。

したがって、水温の低下に対しては *Paleoparadoxia* のほうが *Desmostylus* よりも適応しにくいと思われる。中期中新世に温帯域にある北海道の阿寒に *P. tabatai* の北限が記録されているのは、気候の寒冷化にともなって *Paleoparadoxia* が以前に比べてより低い水温（約10℃）にある程度は適応できたためだろう。しかし先に述べたように、大杉崎と岩屋2箇所での *P. media* が二次化石であるという見方が正しければ、*P. media* は梁川標本に代表される15Maごろを最後に絶滅し、より冷水温に適応した *P. tabatai* だけが *D. hesperus*

と共存しつつ14Maごろまでは残存した（図14）。さらに暖流系の *Paleoparadoxia* が消滅した後も *Desmostylus* は11Maごろまで生き延びた。すなわち、最も暖かい水温に適応した *P. media* が最初に絶滅し、ついで *P. tabatai*、最後にもっとも冷水温に適した *D. hesperus* という順に滅びたことになる。このことから *Paleoparadoxia* は気候の寒冷化がもとで絶滅したと推定された（Inuzuka, 2005）。

謝辞

Paleoparadoxia の小川標本では秋山雅彦、日下哉両氏、金田一、梁川、吉井、五日市標本では群馬県立博物館の長谷川善和館長、大石雅之、高乗祐司、樽 創の諸氏、澤根標本の調査では小林巖雄、高橋啓一両氏、能登の諸標本の調査では野村正純氏を初めとする七尾野尻湖友の会の方々と柄沢宏明氏、秩父の諸標本の調査では吉田健一、坂本 治、三枝春生の諸氏、葛袋標本の調査では島田賢舟氏、国立科学博物館所蔵の泉、半ノ浦標本の観察では富田幸光、甲能直樹両氏、津山標本の発掘調査では亀井節夫先生、平山 廉、田口栄治両氏、来待標本の調査では高安克己、谷戸 茂両氏にご協力いただいた。最新の産出層準データについては柳沢幸夫氏にご教示いただいた。以上のほか秋田県立博物館、相川町郷土資料館、瑞浪化石博物館、津山郷土博物館、カリフォルニア大学古生物学博物館にはそれぞれ所蔵の *Paleoparadoxia* の比較でお世話いただいた。以上の諸氏、諸機関に厚く御礼申し上げる。

引用文献

- Carroll, R.L., 1988; *Vertebrate paleontology and evolution*. Freeman, New York, 698p.
 鎮西清高, 1984; デスモスチルス類の産状と時代的・古地理的分布. 地団研専報, 28, 13-23.
 Chinzei, K., 1991; Late Cenozoic zoogeography of the Sea of Japan area. *Episodes*, 14[3], 231-235.
 Clark, J. M., 1991; A new early Miocene species of *Paleoparadoxia* (Mammalia: Desmostylia) from California. *Jour. Vert. Paleont.*, 11, 490-508.
 Cornwall, I. E., 1922; Some notes on the Sooke Formation, Vancouver Island, B. C. *The*

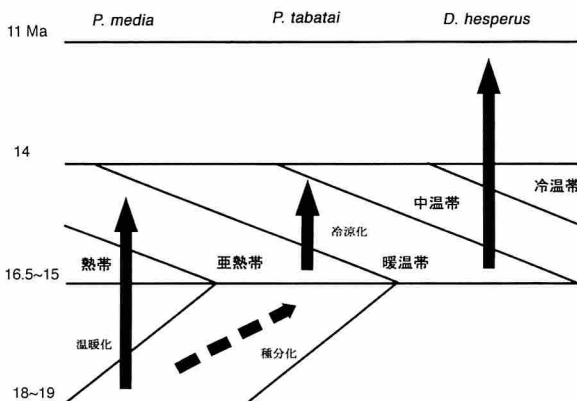


図14 *P. tabatai* の種分化から絶滅までの模式図

- Canadian Field-Naturalist*, 36, 121-123.
- Domning, D. P., 1977; An ecological model for Late Tertiary sirenian evolution in the North Pacific Ocean. *Syst. Zool.*, 25 [4], 352-362.
- , 1978; Sirenian evolution in the North Pacific Ocean. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, 118, 1-176.
- , 2001; Supposedly Unique Features of the Desmostylian Tibia are Found in Other Mammals. *Bull. Ashoro Mus. Paleont.*, 2, 23-26.
- , Ray, C. E. and McKenna, M. C., 1986; Two new Oligocene desmostylians and a discussion of Tethytherian systematics. *Smithsonian Contr. Paleobiol.*, 59, 1-56.
- Gregory, W. K., 1910; The order of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 27, 1-525.
- Hanzawa, S., 1935; Some Fossil *Operculina* and *Miogypsina* from Japan and their Stratigraphical Significance. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. ser2.* 18, 1-29.
- 長谷川善和・鈴木敬治・竹谷陽二郎, 1993; 福島県伊達郡梁川町産のパレオパラドキシアについて. 梁川町史第4巻資料編 I, 85-104.
- ・高桑祐司・野村正弘・黒澤利衛・須藤豊・高山義孝, 2000; 富岡層群庭谷層上部(中部中新統)から発見された東柱目化石. 群馬県立自然史博物館研究報告, 4, 57-66.
- ・竹谷陽二郎, 1994; 福島県梁川町より産したパレオパラドキシア化石. 福島県立博物館調査報告書, 30, 1-69.
- Hasegawa, Y., Taketani, Y., Taru, H., Sakamoto, O. and Manabe, M., 1994; On sexual dimorphism in *Paleoparadoxia tabatai*. *The Island Arc*, 3 [4], 513-521.
- Hay, O. P., 1923; Characteristics of Sundry fossil vertebrates. III. *Desmostylus* its species and relationships. *Pan American Geologist*, 39, 105-109.
- 井尻正二, 1952; 復元されるデスモスチルス. 科学, 岩波書店, 22, 621-626.
- ・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.
- 犬塚則久, 1984a; デスモスチルスの研究と諸問題. 地団研専報, 28, 1-12.
- 犬塚則久編, 1984b; デスモスチルスと古環境座談会. 地団研専報, 28, 129-138.
- Inuzuka, N., 1984; Skeletal Restoration of the Desmostylians: Herpetiform Mammals. *Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., Ser. Biol.*, 9, 157-253.
- 犬塚則久, 1986; 東柱類(目). 歯の比較解剖学. 医歯薬出版, 東京, 186-187.
- , 1987; 原始的東柱目ベヘモトプスと東柱目の進化パターン. 松井愈教授記念論文集, 13-25.
- , 1988a; 北海道歌登町産 *Desmostylus* の骨格 I. 頭蓋. 地調月報, 39, 139-190.
- , 1988b; 化石の埋没姿勢は語る. 発掘最前線: 9. アニマ, 195, 106-109.
- , 1989a; *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.
- , 1989b; 津山産パレオパラドキシアの復元. 津山郷土博物館紀要, 1, 24-25.
- , 1995; デスモスチルスの歩行機能に関する古生物学的研究. 平成6年度科学研究費補助金(一般研究C)研究成果報告書, 1-23.
- Inuzuka, N., 1996a; Body sizes and mass estimates of desmostylians (Mammals). *Jour. Geol. Soc. Japan*, 102 [9], 816-819.
- , 1996b; Preliminary study on kinematic gait analysis in mammals. *Jour. Mammal. Soc. Japan*, 21, 43-57.
- 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., 2000a; Primitive Late Oligocene desmostylians from Japan and the phylogeny of the Desmostylia. *Bull. Ashoro Mus. Paleont.* 1, 91-123.
- , 2000b; Aquatic adaptation in desmostylians. *Hist. Biol.* 14, 97-113.
- , 2000c; Preliminary report on the evolution of aquatic adaptation in desmostylians (Mammalia, Tethytheria).

- Oryctos*, 3, 71-77.
- , 2005; The Stanford skeleton of *Paleoparadoxia* (Mammalia: Desmostylia). *Bull. Ashoro Mus. Paleont.*, 3, 3-110.
- , 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・岩見沢団体研究グループ, 1980; 北海道北松山町小川の中新統よりジュゴン (*Dugong*) の発見. *地質雑*, 86, 639-641.
- 犬塚則久・柄沢宏明, 1986; 能登半島の中新統石灰質砂岩層産のパレオパラドキシア. *地球科学*, 40, 294-300.
- 入月俊明・高橋雅紀・田中裕一郎・尾田太良, 1990; 五日市盆地新第三系の地質と年代. *地質雑*, 96[9], 759-770.
- 糸魚川淳二, 1984; 軟体動物化石から見たデスモスチルス類の生息古環境. デスモスチルスの研究と諸問題. *地団研専報*, 28, 35-43.
- 亀井節夫・岡崎美彦, 1974; 瑞浪層群の哺乳動物化石, 瑞浪市化石博物館研究報告, 1, 263-291.
- ・三枝春生・久家直之, 1989; 津山産パレオパラドキシアの研究から. *津山郷土博物館紀要*, 1, 28-41.
- 木村方一・八幡正弘・澤村 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.
- 小泉 格・的場保望, 1989; 西黒沢層の上限について. *地質学論集*, 32, 187-195.
- 久家直之, 1989; 津山産パレオパラドキシアの産状と意義. *津山郷土博物館紀要*, 1, 19-23.
- 栗原行人・堀内誠示・柳沢幸夫, 2003; 埼玉県岩殿丘陵地域に分布する中新統の岩相層序と珪藻・石灰質ナンノ化石層序. *地質雑*, 109, 215-233.
- McLeod, S. A. and Barnes, L.G., 1984; Fossil desmostylians. *Nat. Sci. Orange County*, 1, 39-44.
- 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*, 5, 1-36.
- Ogasawara, K., 1994; Neogene paleogeography and marine climate of the Japanese Islands based on shallow-marine molluscs. *Paleogeogr. Paleoclimat. Paleoecol.* 108, 335-351.
- 小笠原憲四郎, 2000; 東柱目の古環境と北西太平洋地域第三紀地史事件. *足寄動物化石博物館紀要*, 1, 25-34.
- 大石雅之・長谷川善和・丸山俊明・中下恵勇・川上雄司, 1990; 岩手県二戸市金田一におけるデスモスチルス骨格化石の産出. *岩手県立博物館研究報告*, 8, 1-16.
- 大久保雅弘・高安克己・廣田清治, 1980; 来待層より *Paleoparadoxia* の発見. *地球科学*, 34, 350-353.
- Ray, C. E., Domning, D. P. and McKenna, M. C., 1994; A new specimens of *Behemotops proteus* (Order Desmostylia) from the marine Oligocene of Washington. In Berta, A. and Deméré, T. A. eds., *Contributions in marine mammal paleontology honoring Frank C. Whitmore Jr.* *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.*, 29, 205-222.
- Reinhart, R.H., 1959; A review of the Sirenia and Desmostylia. *Univ. California Publ. Geol. Sci.*, 36, 1-146.
- 坂本 治, 1983; 秩父盆地産パレオパラドキシア骨格化石の産出について. *埼玉県立自然史博物館研究報告*, 1, 17-24.
- 鹿間時夫, 1957; デスモスチルス (東柱獣) の骨格. *自然科学と博物館*, 24, 16-21.
- Shikama, T., 1966a; Postcranial skeletons of Japanese Desmostylia. *Palaeont. Soc. Japan, Spec. Paper*, 12, 1-202.
- , 1966b; On some desmostylians teeth in Japan, with stratigraphical remarks on the Keton and Izumi desmostylids. *Bull. Nat. Sci. Mus.*, 9, 119-170.
- 鈴木明彦, 2000; 北海道における中新世軟体動物化石群の古環境特性. *Bull. Ashoro Mus. Paleont.* 1, 57-66.
- 鈴木敬治・長谷川善和・小笠原憲四郎・蓮田 弘・谷口 悟・幕田一義・藤田 隆・河村俱義・八巻善兵衛・熊坂宗子・加藤義昭, 1986; 福島県伊達

- 郡梁川町産 *Paleoparadoxia* の層準と産状. 北村信教授退官記念地質学論文集, 453-464.
- 田口栄治, 1984; 岡山県津山市, パレオパラドキシアの産地およびその近傍の古環境. 地団研専報, 28, 81-89.
- 高井冬二, 1938; 本邦に於ける新生代哺乳動物(予報). 地質雑, 45, 745-763.
- , 1944; 能登半島の隣鉦層産のデスモスチルス. 資源科学研究所叢書, 5, 59-62.
- 丹桂之助・鹿間時夫, 1965; 秋田県田代産デスモスチルスの歯について. 横浜国立大学理科報告, [2], 12, 49-53.
- 樽 創, 2000, *Paleoparadoxia tabatai* の採食・咀嚼機能の推定. 足寄動物化石博物館紀要, 1, 125-135.
- Thenius, E., 1989; *Zähne und Gebiß der Säugetiere. Handbuch der Zoologie, Band VIII Mammalia*. Walter de Gruyter, Berlin, 513p.
- Tokunaga, S., 1939; A new fossil mammal belonging to the Desmostylidae. Jubilee Publication in the Commemoration of Prof. H. Yabe's 60th Birthday, 289-299.
- 外山四郎, 1925; 秋田県男鹿半島に発達せる第三紀層. 北光, 20, 57-71.
- VanderHoof, V. L., 1937; A study of the Miocene sirenian *Desmostylus*. *Univ. California Publ. Geol. Sci.* 24, 169-262.
- 渡部景隆, 1953; 秩父盆地における Desmostylid 並びに本州における Desmostylid の産出層準について. 秩父自然科学博物館研究報告, 3, 43-60.
- 八幡正弘, 2000; 北海道およびサハリンのデスモスチルス類の生息域の古環境と新生代のテクトニクス. 足寄動物化石博物館紀要, 1, 67-84.
- 山野井徹, 1984; デスモスチルスと古植物. デスモスチルスの研究と諸問題. 地団研専報, 28, 25-34.
- 山崎信寿・池内康, 2000; 筋骨格型4足歩行ロボットによるデスモスチルスの歩行復元. 足寄動物化石博物館紀要, 1, 167-172.
- ・梅田昌弘, 2000; コンピュータシミュレーションによるデスモスチルスの生体力学的歩行復元. 足寄動物化石博物館紀要, 1, 159-165.
- Yanagisawa, Y. and Akiba, F., 1998; Refined Neogene diatom biostratigraphy for the northwest Pacific around Japan, with an introduction of code numbers for selected diatom biohorizons. *Jour. Geol. Soc. Japan*, 104, 395-414.
- 吉田正逸, 1991; 男鹿から発見されたデスモスチルス. 秋田県博物館研究報告, 16, 61-64.

図版 I *Paleoparadoxia tabatai* の西黒沢標本

- 1 : 背側面
- 2 : 外側面
- 3 : 内側面
- 4 : 後方の断面.

スケールは10cm

図版 I

