

原著論文

*Desmostylus*の指趾骨と束柱目前肢骨の比較機能形態学的解析

犬塚則久

古脊椎動物研究所 : 〒174-0034 東京都板橋区幸町45-25-303  
(ashoroa@yahoo.co.jp)

**要旨** : *Desmostylus*の最初の全骨格であるサハリン産の気屯標本には全部で20点の指趾骨がふくまれている。従来の研究は根拠となる比較標本が乏しく、形態的にも矛盾があつて同定に疑問があり、従来の記載論文に写真図版がないので再記載する。ここで記載した*Desmostylus*の指趾骨をふくめ、束柱目全体の前肢骨の機能を復元するために形態解析を行った結果、次の点が明らかとなった。束柱目は哺乳類として原始的な特徴を残しつつ側方型の姿勢を獲得した。前肢においても*Desmostylus*のほうが*Paleoparadoxia*に比べて側方型の程度が強い。束柱目はヒレ足ではなく擬蹄行性の手足をもつので、基本は陸生の重量型歩行動物である。前肢の姿勢が水中の遊泳姿勢を反映しているものと仮定すると、*Desmostylus*は左右の前肢を同時に掻き、*Paleoparadoxia*よりは潜水に適応していたと推定できる。

キーワード : 機能形態学, 前肢骨, 束柱類, 比較形態学

Phalanges of the Keton *Desmostylus* and ecomorphological analysis of desmostylians forelimb bones

INUZUKA Norihisa

Palaeo-Vertebrate Laboratory: Saiwai-cho 45-25-303, Itabashi-ku, Tokyo 174-0034, Japan  
(ashoroa@yahoo.co.jp)

**Abstract**: Twenty phalanges are preserved in total in the Keton specimen, the first whole skeleton, of *Desmostylus*. This paper presents their re-description, because in the previous studies, their comparison of the specimen was incomplete, there was morphological contradiction, and so their identification is doubtful, moreover, there were no photo plates. An ecomorphological analysis was performed to restore the forelimb function of all desmostylians including phalanges of the *Desmostylus* described here. As a result, the following has become clear: the desmostylians had a lateral-type limb posture, preserving primitive features as a mammal; the degree of the lateral-type limb posture in the forelimb in *Desmostylus* is higher than in *Paleoparadoxia*; the desmostylians are fundamentally terrestrial graviportal animals, because they do not have fin but subunguligrade manus and pes; when the position of the forelimbs is assumed to reflect the swimming position in the water, *Desmostylus* strokes both forelimbs simultaneously, and it can be concluded to have been more adapted to diving than *Paleoparadoxia*.

Key Words: Comparative morphology, *Desmostylus*, Forelimb bones, Functional morphology

はじめに

指趾骨の部位同定は全骨格のうちで最もむずかしい。それは形が単純なうえ、手と足という前後左右に類似の指節骨が多数あるからである。しかし*Desmostylus*の骨化石が単独で産出する場合がある以上、最も多数の骨をふくむ同一個体の骨格標本を同定の基準として記載しておく必要がある。

*Desmostylus*気屯標本 (UHR 18466) の肢骨 (Shikama (1966) が胸骨や*Paleoparadoxia*の泉標本 (NSM-PV5601) とともに記載した。犬塚 (1982) は骨格復元 (Inuzuka, 1984) の

ためにそれに先立って肢骨の再記載を骨学におこなったが、肢帯から中手 (足) 骨までにとどまっている。それは束柱目全体で指趾骨の保存が最も良いスタンフォード標本 (UCMP 81302) が未記載のため比較標本として使えなかったからである。その記載 (Inuzuka, 2005) が終了した結果、再検討が可能になった。スタンフォード標本では手足とも4本指すべてが指先まで完全に保存されているので、これによって少なくとも*Paleoparadoxia*の指骨の形の一般的傾向がわかる。

従来の*Desmostylus*の指骨の研究には気屯標本 (長尾, 1941; Shikama, 1966) と歌登第1標本 (犬塚, 2009) が

ある。世界初の東柱類骨格の長尾復元では5本指の蹠行性に組まれていた。模造紙に筆で書かれた長尾資料にはゾウやジュゴンなど現生で近縁とされるものの手骨が描かれている。当時、同定の根拠となった剖出前の指趾骨の産状写真は1枚だけで、個々の指趾骨の裏側には朱墨で書かれた部位番号が何とか読みとれ、おそらく長尾による同定である。この産状写真を掲載したShikama (1966)には右手ブロックと記録されている。産状では4本指なのに5本指としたのは現生の近縁種との比較によると思われる。

Shikama (1966) は初めて気屯標本の指趾骨を個々の標本番号を指定して記載した。その北海道大学の標本番号にしたがって並べると骨に書かれている白い番号とほぼ一致しているの、鹿間による同定と認められる。しかしこの同定にも誤りがあり、たとえば左足の第4指はじつは第5指である。ほかにも基節骨と中節骨の同定の誤りや左右対称でないなど不適切な部分があるので再検討の必要がある。

なお本論文では東柱目の分類体系についてはInuzuka (2005) に基く。

### Desmostylus気屯標本の指骨の記載

ここで扱う手の指骨の計測値を表1、足の趾骨の計測値を表2に示す。

**標本番号**：UHR 18466-19 (図1) 標本には「2A」と朱示、「右17」と白示されている。

**部位**：右手第5基節骨で、Shikama (1966) と等しい。

基節・中節・末節骨の同定の根拠は底の輪郭が楕円形であること。手足の区別の根拠は右端の頭の近くに結節があること。指番号II~Vの同定の根拠は右に15°骨の長軸が傾斜していること。破損・欠損は底の前1/3、内側1/3、掌側面近位1/3にコールタールが塗られている。

全体の外観は遠位1/3の最小幅でくびれが強い。この点はPaleoparadoxiaの足の基節骨のようである。「長尾資料」右手ブロック全体が右足ブロックの可能性もある。底は楕円形で面は平面、30°で前に傾く。体の輪郭は中央部で両

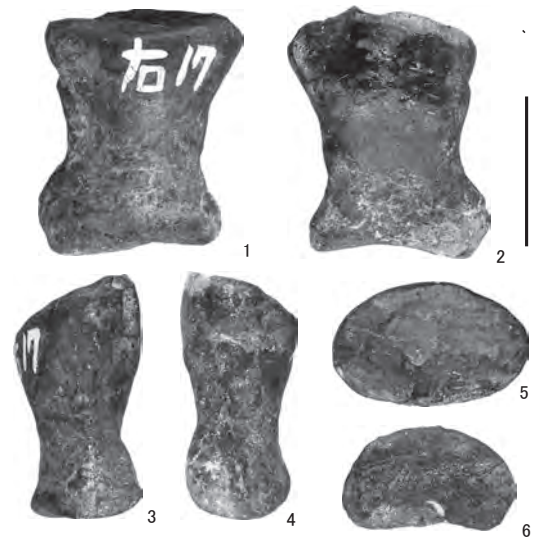


図1. *Desmostylus hesperus*, fifth proximal phalanx of right manus (UHR 18466-19). 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

側縁が凹む。骨の長軸は遠位面に対して右に15°傾く。近位橈側縁の結節は対側よりも強い。体の掌側面は全体として平面だが、頭の近くに凹面がある。頭関節面は矢状方向に平面、横方向に凹面である。

**標本番号**：UHR 18466-41 (図2) 標本には「左2」と白示されている。

**部位**：右手第2中節骨。Shikama (1966) では左足第2中節骨とされる。

部位同定の根拠は遠位関節面の頭の形が鞍形なので中節骨である。IIはIII~Vよりも短い。破損・欠損は正中部分を縦にタールが塗られていてわからない。

全体の外観は中節骨のうち最小で、幅のわりに最も短い。底は楕円形で、縦横ともに凸面、30°で前傾する。背側面は横長の四辺形でやや右に傾く。面は矢状方向に凹、横に凸の鞍形である。体の掌側面は矢状方向に凹面である。

**標本番号**：UHR 18466-37 (図3) 標本には「左ウ21」と白示されている。

表1. Measurements of phalanges of manus of the Keton *Desmostylus* (UHR 18466).

		Prox. ph.		Middle phalanges				Distal phalanges			
		右17 VR	左2 II R	左ウ21 III L	右8 III R	左ウ18 IV L	右13 IV R	右18 V R	右14 II R	右9 III R	右5 IV R
Maximum length	1	84	44	61	60	62	63	66+	46	37	35+
Transverse width of shaft in proximal part	2	66	54	56	56	61	62	61	38	33	48
Sagittal diameter of medial surface in proximal part	3	44	28	32	30	27+	34	37	22	19	20
Transverse width of shaft in middle	4	45	47	45	44	47	46	50	-	-	-
Sagittal diameter of shaft in middle	5	28	18.5	21	20	22	23	26	-	-	-
Transverse width of shaft in distal part	6	58	50	54	52	61	60	-	26	41	-
Sagittal diameter of shaft in distal part	7	36	19	23	22	23	26	-	-	-	-

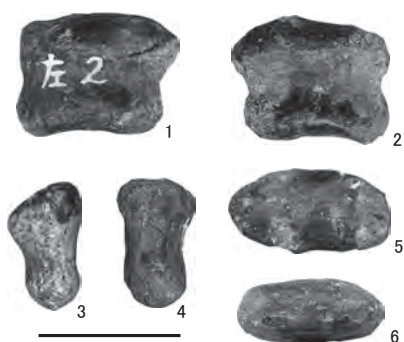


図2. *Desmostylus hesperus*, second middle phalanx of right manus (UHR 18466 - 41) . 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

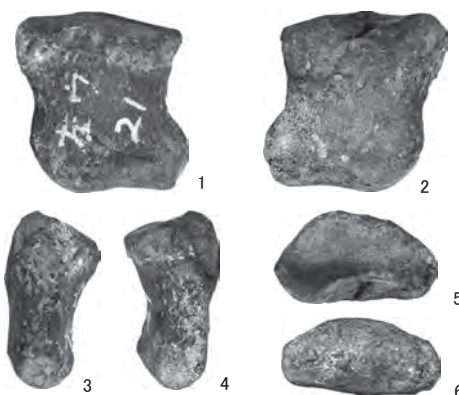


図3. *Desmostylus hesperus*, third middle phalanx of left manus (UHR 18466 - 37) . 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

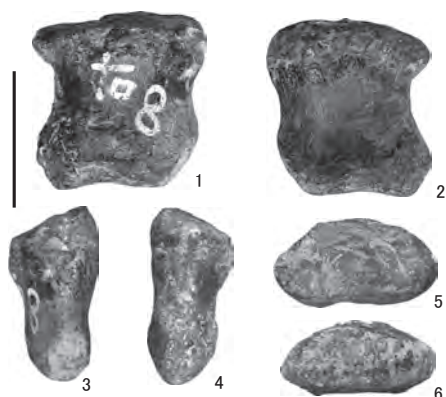


図4. *Desmostylus hesperus*, third middle phalanx of right manus (UHR 18466 - 21) . 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

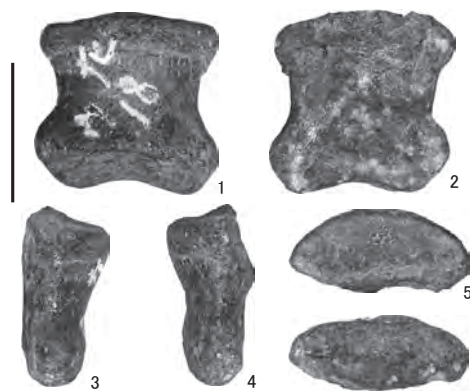


図5. *Desmostylus hesperus*, fourth middle phalanx of left manus (UHR 18466 - 42) . 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

部位：左手第3中節骨。Shikama (1966) では左足第2基節骨とされる。

部位同定の根拠は体の両側縁が基節骨より鈍いことから中節骨である。「右8」と大きさ・形・傾きが対称である。破損・欠損は底の腹側縁が欠ける。

底の輪郭はほぼ楕円形だが、対称ではなく一端が他端より尖る。面は矢状方向にはやや凹面だが、縦稜が走るの

横には凸面となる。前に35°傾く。体の背側面の輪郭は長軸が7°左に傾く平行四辺形である。近位骨端線がまだ識別できる。面は矢状方向に凹面、横方向に凸の鞍形である。体の腹側面には近位橈側に結節がある。橈尺側からみると近位背側角はほぼ直角し、背側面は遠位に傾く。頭は底と同様非対称性があり、頭関節面は尺側にかたよる。

標本番号：UHR 18466-21 (図4) 標本には「4c」と朱示、

表2. Measurements of phalanges of pes of the Keton *Desmostylus* (UHR 18466) .

		Proximal phalanges					Middle phalanges					Dist. ph.
		左4 IIL	右7 IIR	左ウ17 IVL	左ウ12 VL	左後8 VR	左17 IIL	右4 IVL	左ウ13 VL	左ウ9 VR	右ウ14 VR	
Maximum length	1	62+	79	86	80	93	63	70	66	66	55	
Transverse width of shaft in proximal part	2	56	61	69	70	68	51	56	63	64	-	
Sagittal diameter of medial surface in proximal part	3	32	44	42	43	50	31	37	35+	36	25	
Transverse width of shaft in middle	4	47	47	46	46	44	46.5	44	58	49	-	
Sagittal diameter of shaft in middle	5	23	25	24	17	28	20	22	25+	26	-	
Transverse width of shaft in distal part	6	57	53	65	63	56	55	56	62	63±	49	
Sagittal diameter of shaft in distal part	7	28	31	29	30	37	21.9	22	24+	26±	-	

「右8」と白示されている。

**部位：**右手第3中節骨で、Shikama (1966) と等しい。

部位同定の根拠は「長尾ノート」とShikama (1966) の論文にある「右手ブロック」の産状写真。それらによると「左ウ21」と対称である。

全体の外観はほぼ正方形で、やや右に傾き、尺側の頭結節が突出している。底の輪郭は低い亜三角形で中央が隆起し、左右に突出する。30°前傾する。体背側面は骨軸が右に10°傾く。掌側面では近位橈側に結節がある。頭は鞍形である。

**標本番号：**UHR 18466-42 (図5) 標本には「左ウ18」と白示されている。

**部位：**左手第4中節骨。Shikama (1966) では左足第3中節骨とされる。

部位同定の根拠は「右13」と強い対称性がある。破損・欠損は腹側面全体に表面が削剥されている。輪郭は全て保存されていて変形はない。

全体の外観は正方形で、典型的な*Desmostylus*の中節骨である。底の輪郭は横長の紡錘形で、正中には低い矢状稜がある。面は矢状方向には平面で横には凸面である。約20°で前傾する。体の背側面には近位骨端線がみられる。橈尺側からみると15°で遠位に傾斜する。体の遠位縁は橈尺側両端が突出し、あいだの頭は鞍形で滑らかな関節面となる。

**標本番号：**UHR 18466-23 (図6) 標本には「3d」と朱示、「右13」と白示されている。

**部位：**右手第4中節骨で、Shikama (1966) と等しい。

部位同定の根拠は全体の輪郭、骨軸の傾き、頭結節の点で対称的なので手のIIIかIVである。「左ウ18」と対称性が強い。破損・欠損は底の前縁近くにひびがあるが、その他は完全である。

全体の外観はほぼ正方形で、骨の長軸に傾きがない。橈尺側の頭結節は同大である。底の輪郭は橈尺側に尖る紡錘形で、面は矢状方向に平面、横には凸面である。18°で前傾する。体の背側面の輪郭では頭の正中が145°で凹む。面は矢状方向には緩い凹面で横には凸面である。掌側面には近位橈側に結節状の隆起がみられる。橈尺側からみると背側面は20°で遠位に傾く。頭は矢状方向には凸湾、横方向には凹湾が深い鞍形である。関節面は中央部で背腹両面に広がる。

**標本番号：**UHR 18466-24 (図7) 標本には「2b」と朱示、「右18」と白示されている。

**部位：**右手第5中節骨で、Shikama (1966) と等しい。

部位同定の根拠であるShikama (1966) の論文にある

化石の産状写真によると、ノジュールの表面にあったため頭の面が風化している。「右17」の基節骨とよく関節する。この骨の長軸を15°背屈した時に最もよくかみ合うのでおそらく自然状態が保存されている。破損・欠損は頭が風化して海綿質が露出している。底の腹側面の縁がやや欠ける。

全体の外観は正方形で、典型的な*Desmostylus*の中節骨である。底の輪郭は楕円形で、面は矢状方向に平面、横方向には正中に弱い縦稜が走る。前に28°傾く。体の背側面は表面が破損しているが、正中に凸部がある。橈尺側からみると掌側面に対して15°遠位に傾く。体掌側面はほぼ平坦で、近位尺側に隆起がみられる。

**標本番号：**UHR 18466-25 (図8) 標本には「3e」と朱示、「右14」と白示されている。

**部位：**右手第2末節骨で、Shikama (1966) と等しい。

末節骨同定の根拠は一端に関節面があることによる。非対称性が強いいためIIかVとした。破損・欠損や変形はない。

全体の外観は幅より長く先細りである。底の輪郭は最も厚い部分が正中から外れ、一端が他端よりも尖る。面は10°で後に傾く。体の背側面の輪郭は片側の縁が直線状、対側が凹湾する。面は矢状方向に平面、横方向には凸面である。橈尺側からみると23°で遠位に向かって傾く。掌側面は平面である。

**標本番号：**UHR 18466-26 (図9) 標本には「5c」と朱示、「右9」と白示されている。

**部位：**右手第3末節骨で、Shikama (1966) と等しい。

手足の区別の根拠は*Paleoparadoxia*スタンフォード標本の手の末節骨との類似による。破損・欠損は背側面遠位の一部の表面が剥離している。変形はない。

全体の外観は長さのわりに幅広く、扁平で非対称である。底の輪郭は非対称で一端が尖る。面は横方向に凸面である。掌側面に対してほぼ垂直である。体の背側面の長軸は左に10°傾く。面は横方向に凸面である。掌側面も横方向に凸面だが、遠位部でやや凹面となる。橈尺側からみると背側面は遠位に向かって18°下がる。掌側面はわずかに凹む。

**標本番号：**UHR 18466-27 (図10) 標本には「4d」と朱示、「右5」と白示されている。

**部位：**右手第4末節骨で、Shikama (1966) と等しい。

手足の区別の根拠は*Paleoparadoxia*スタンフォード標本の手の末節骨との類似による。ただし同標本との比較でも第何指かは「非対称なので」とはいえない。破損・欠損は底が欠けていて、本来の関節面ではないように見える。近位部の横に割れ目があり接着してある。

全体の外観は長さのわりに幅広く、腹側面の凸湾が強い。

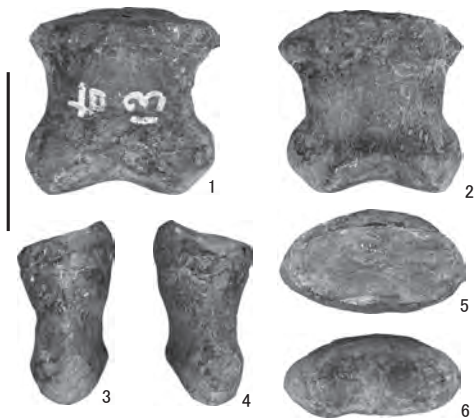


図6. *Desmostylus hesperus*, fourth middle phalanx of right manus (UHR 18466 – 23) . 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

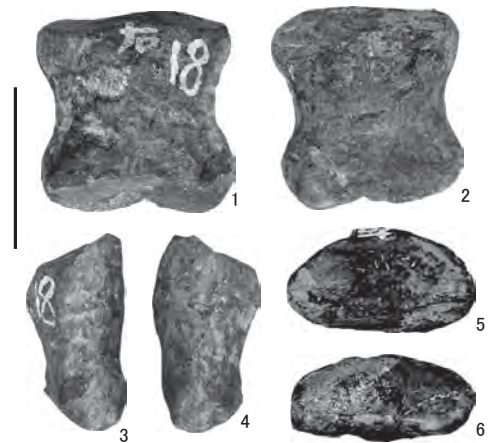


図7. *Desmostylus hesperus*, fifth middle phalanx of right manus (UHR 18466 – 24) . 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

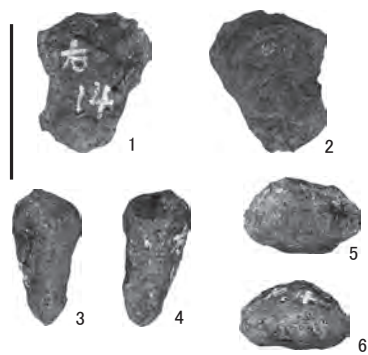


図8. *Desmostylus hesperus*, second distal phalanx of right manus (UHR 18466 – 25) . 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

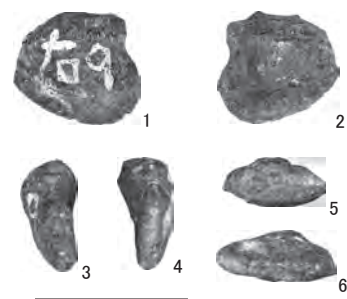


図9. *Desmostylus hesperus*, third distal phalanx of right manus (UHR 18466 – 26) . 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

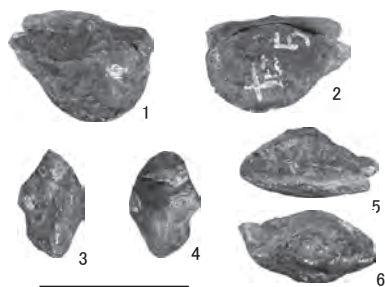


図10. *Desmostylus hesperus*, fourth distal phalanx of right manus (UHR 18466 – 27) . 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

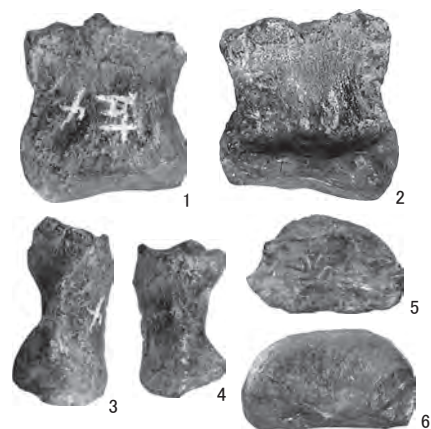


図11. *Desmostylus hesperus*, second proximal phalanx of left pes (UHR 18466 – 17) . 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

底の輪郭は紡錘形で、面は全て破断面で本来の関節面はわからない。体の背側面は矢状方向に凹湾、横には凸湾の鞍形である。掌側面は両方向とも凸湾する。橈尺側からみると短くて掌側に強く凸湾するので、どこまで本来の形だか判別しがたい。

**標本番号：**UHR 18466-17 (図11) 標本には「左4」と白示されている。

**部位：**左足第2基節骨。Shikama (1966) では左手第2中節骨とされる。

基節骨か中節骨かは頭の輪郭と面の凹凸、体の側縁の鋭さから見分けられる。頭の厚さが薄いことから足に同定した。左右は「右7」と対称的なことから左に同定した。指の番号は頭の反軸側が突出することから左の第2か右の第5である。近位1/3ほどを欠損する。頭の底側縁はタールで補修されていて不明である。

全体の外観は長さとの幅の値が近く輪郭が正方形なので一見すると中節骨のように見える。遠位縁の輪郭は骨軸に対して対称ではなく、ここでは脛側の方が腓側よりも遠位に突出する。体の背側面は横に凸で、掌側面は矢状方向に凹湾する。体の脛腓側縁は鋭い。頭の輪郭は掌側が直線状のD字形で、横方向に凹湾する。

**標本番号：**UHR 18466-18 (図12) 標本には「4b」と朱示、「右7」と白示されている。

**部位：**右足第2基節骨。Shikama (1966) では右手第3基節骨とされる。

部位同定の根拠は最も短い基節骨なので第2とした。「左4」との対称性による。底の脛側縁が対側より鋭く尖る。破損・欠損は底側遠位1/3、頭の下1/4ほどにタールが塗られていて本来の形が不明である。

全体の外観は他の基節骨より短い。底の輪郭は厚い卵円形で一端がより尖る。面は矢状方向に軽い凸、横には凹の鞍形である。体の背側面の輪郭は近位脛側が突出し、骨の長軸は10°右に傾く。面は矢状方向には遠位の脛側で凹湾、横には凸湾の鞍形である。掌側面では近位腓側に結節がある。背底側面とも近位には骨端線が残る。頭関節面は横に凹面である。

**標本番号：**UHR 18466-38 (図13) 標本には「左II2」と朱示、「左ウ17」と白示されている。

**部位：**左足第4基節骨。Shikama (1966) では左足第3基節骨とされる。

骨の同定の根拠は長幅比と頭関節面の凹凸のみから基節骨と同定した。頭が薄いことから足に同定した。左右と指番号は「左ウ12」との類似から同定した。底の腓側縁の一部と頭の底側1/3を欠く。

全体の外観は脛側縁の凹湾が腓側より深く、頭のすぐ下には結節がある。底の輪郭は脛側の方が腓側よりも尖る。面はほぼ平面だが、脛側が隆起して全体にやや凹面となる。20°で前に傾く。体の脛側縁近位部は10°で長軸よりも腓側に傾く。遠位縁は浅く凹湾する。背側面の近位部には骨端線が残る。面は横方向に凸面である。頭の結節は脛側の方が腓側のものよりも大きい。頭の関節面は横方向に凹面である。

**標本番号：**UHR 18466-39 (図14) 標本には「左ウ12」と白示されている。

**部位：**左足第5基節骨。Shikama (1966) では左足第4基節骨とされる。

頭関節面の長幅比から基節骨に同定した。頭が薄い点から足に同定した。骨の長軸が腓側に傾き、底の輪郭が腓側に尖る。腓側の頭結節が前外側に突出することから左の第5と同定した。頭の背側1/3脛側半が欠ける。

全体の外観は平行四辺形である。底は亜台形といえ、面は縦横とも凹面である。体の背側面は骨の長軸が左に10°傾く。遠位の腓側角がその方に最も突出する。背側面は横方向に凸湾し、近位部は隆起し、面は滑らかである。脛腓側面では近位が厚く体の遠位で急に薄くなる。底は5°で前傾する。頭は底よりもずっと薄く、横に凹面である。

**標本番号：**UHR 18466-40 (図15) 標本には「左後8」と白示されている。

**部位：**右足第5基節骨。Shikama (1966) では左足第5基節骨とされる。

手よりプロポーションが細長い点から足に同定した。長軸が右に10°傾き、傾斜が最も強いので右側ならVと同定した。破損・欠損は底側遠位半から頭関節面までタールが塗られている。

全体の外観は右手第5基節骨に似るが、より細長い。基節骨中で最長で、底の傾斜が最も強い。底の輪郭は楕円形で背側正中が突出する。面は横に凹面で、30～35°で前に傾く。体の背側面には正中に稜が縦走し、近位腓側には凹湾部がある。骨の長軸は10°右に傾く。底側面近位には骨端線が見られる。頭の輪郭は掌側に凹湾がある腎臓形である。

**標本番号：**UHR 18466-22 (図16) 標本には「左17」と白示されている。

**部位：**左足第2中節骨。Shikama (1966) では左手第3中節骨とされる。

遠位端の一端が突出するので第2か第5の可能性が高い。背側面遠位2/3、底側面近位半、頭がタールで補修されていて、本来の形が不明である。

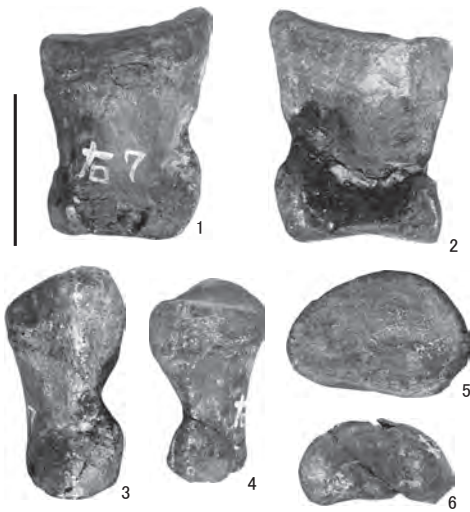


図12. *Desmostylus hesperus*, second proximal phalanx of right pes (UHR 18466 – 18). 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.



図13. *Desmostylus hesperus*, fourth proximal phalanx of left pes (UHR 18466 – 38). 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

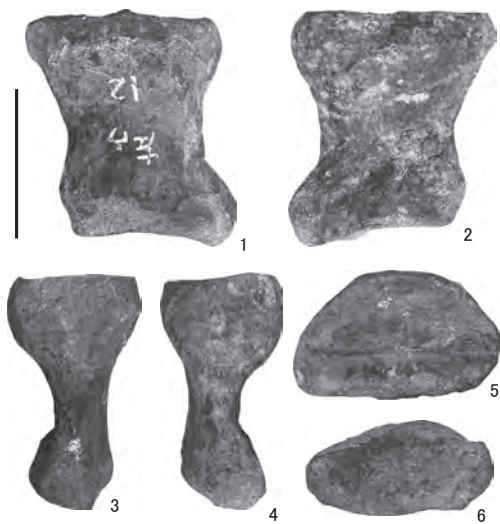


図14. *Desmostylus hesperus*, fifth proximal phalanx of left pes (UHR 18466 – 39). 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

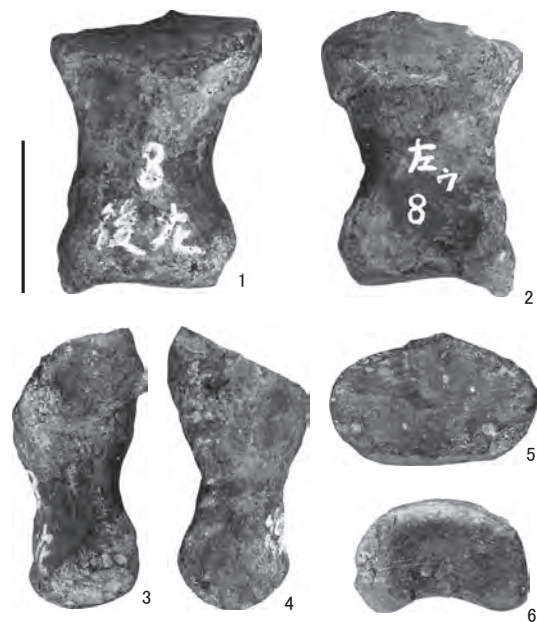


図15. *Desmostylus hesperus*, fifth proximal phalanx of right pes (UHR 18466 – 40). 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

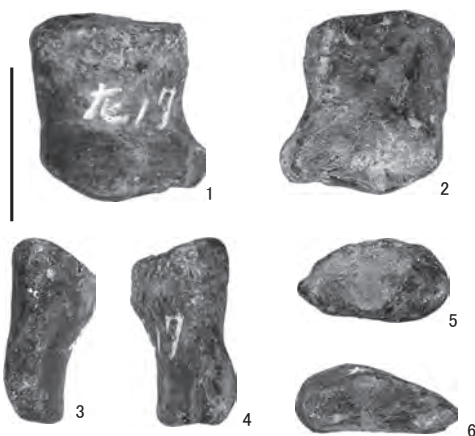


図16. *Desmostylus hesperus*, 1-6: second middle phalanx of left pes (UHR 18466 – 22). 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

全体の外観は幅よりやや長い。底の輪郭は片側が尖り、軸が片側にずれている。面はほぼ平面だが、正中に矢状稜がある。20°で遠位に傾く。体の輪郭は遠位の片側だけ横方向に突出する。脛腓側面では背側面が13°で遠位に傾く。頭の輪郭は底よりずっと薄く、中央のタールがはげた部分から関節面がのぞいている。

**標本番号**：UHR 18466-20 (図17) 標本には「5b」と朱示、「右4」と白示されている。

**部位**：左足第4中節骨。Shikama (1966) では右足第2中節骨とされる。

手足の区別は底が厚いので足に同定した。指の番号は背側面の輪郭が対称形なので第3か4、いっぽう底の輪郭は片側が尖るので第2か5と矛盾する。破損・欠損、変形はない。

全体の外観は幅よりやや長い。近位の厚さが大きく、背側面が遠位に急に傾く独特な形をしている。底の輪郭は厚い楕円形で腓側が尖る。矢状稜は太い脛側に偏る。矢状方向にはほぼ平面ながら横には凸面である。体の背側面は近位では正中脛側よりから遠位正中に向かって斜走する。面は100°で稜の両側に急傾する。底側面遠位の輪郭は155°の浅いV字形である。面は全体として平坦だが、近位腓側に隆起、遠位脛側に結節がある。脛腓側面では底が30°で遠位に、背側縁が30°で底側に傾く。頭の関節面は鞍形である。

**標本番号**：UHR 18466-43 (図18) 標本には「左ウ13」と白示されている。

**部位**：左足第5中節骨。Shikama (1966) では左足第4中節骨とされる。

骨の同定の根拠は「左ウ9」と大きさと形の対称性による。底側面は全体に表面が剥離している。変形はない。

全体の外観は正方形で典型的なデスモスチルスの中節骨といえる。底の輪郭は背側に凸の厚い弓形である。正中には低い矢状稜があり、面は縦に緩い凹面で、横には凸面である。体の背側面は横に凸面である。底側面では近位腓側が最も隆起する。脛腓側面では底が18°で遠位に、背側面は底側面に対し20°で底側に傾く。底側面は凸湾する。頭の輪郭は薄い楕円形で、脛側と腓側が隆起し、中央は約160°で開く鞍部となる。

**標本番号**：UHR 18466-44 (図19) 標本には「4IV」?と朱示、「左後9」と白示されている。

**部位**：右足第5中節骨。Shikama (1966) では左足第5中節骨とされる。

骨の同定の根拠は「左ウ13」と大きさ・輪郭が対称的であることによる。底の正中稜がやや中心からずれ、輪郭は一側が尖るので第2か第5の可能性がある。破損・欠損は頭、背側面遠位半、底側面遠位中央部はタールでおおわれている。

る。

全体の外観は手の中節骨に比べて厚みがある。底の輪郭は片側が対側より尖る。正中には弱い矢状稜がある。面は縦にほぼ平面で、横には凸面である。体の背側面には近位骨端線が見られる。脛腓側面では底は20°で遠位に、背側面は12°で底側に傾く。

**標本番号**：UHR 18466-45 (図20) 標本には「右ウ14」と白示されている。

**部位**：右足第5末節骨。Shikama (1966) では左足第5末節骨とされる。

指尖縁の中央部にやや欠損がある。変形はない。

全体の外観は底が厚く、体と尖縁が薄い靴状となる。底が他の指節骨と逆に傾く。底の輪郭はほぼ対称の弓形で、面は縦に平面、横には凸面である。体の輪郭は脛側縁と腓側縁が20°で遠位に向かって開く。背側面は軸が偏って対称性が崩れている。背側面近位は強く隆起する。底側面は平面である。脛腓側面では底が後に5°で傾き、背側面は24°で底側に傾く。近遠位方向から見ると脛側縁と腓側縁が底側に向かって60°で開く。

## 指骨の同定

ここで再検討するのは*Desmostylus* 気屯標本の指骨で、基節骨6、中節骨10、末節骨4点の計20点である。比較対象として*Desmostylus* 歌登標本 (犬塚, 2009) の基節骨2、中節骨3点の5点と*Paleoparadoxia* スタンプォード標本 (Inuzuka, 2005) の手と足12点ずつ、基節骨、中節骨、末節骨各8点ずつの計24点を用いた。スタンプォード標本は1体分の*Paleoparadoxia* だが、世界の束柱目12体の全骨格標本のうち最も保存率の高い化石で約3/4が残っている。

新たな同定の根拠となったのは、主として*Paleoparadoxia* のスタンプォード標本に基く束柱目の指趾骨形態の一般的傾向である。それにクリーニング前の右手ブロックとされる産状写真、気屯標本の個々の骨に書かれた部位番号、そして原則的に左右の同部位の骨は対称的であるという大前提である。

スタンプォード標本では手足とも4本指すべてが指先まで完全に保存されているので、これによって少なくとも*Paleoparadoxia* の指骨の形の一般的傾向がわかる。指趾骨の同定は容易な方から順に①基節骨と中節骨②手の指骨と足の趾骨③第2指から第5指④左右の区別となる。

① 基節骨底の輪郭は厚い楕円形で、矢状方向・横方向とも凹面をなす。体の両側縁は中節骨よりも基節骨の方が



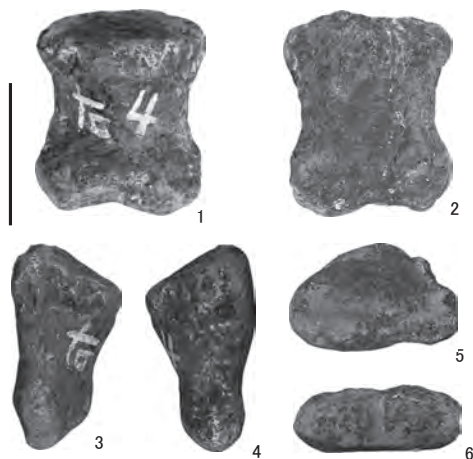


図17. *Desmostylus hesperus*, fourth middle phalanx of left pes (UHR 18466 - 20). 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

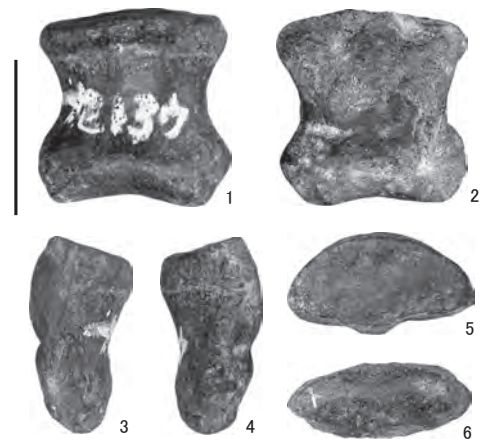


図18. *Desmostylus hesperus*, fifth middle phalanx of left pes (UHR 18466 - 43). 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

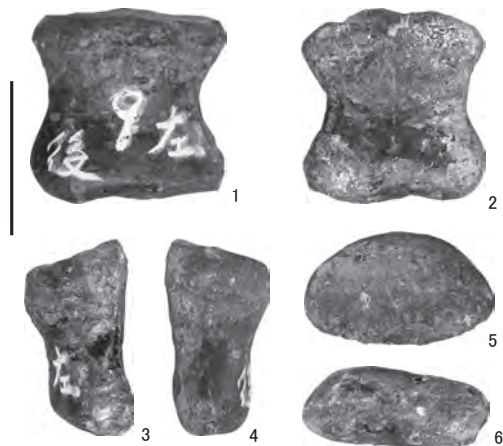


図19. *Desmostylus hesperus*, fifth middle phalanx of right pes (UHR 18466 - 44). 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

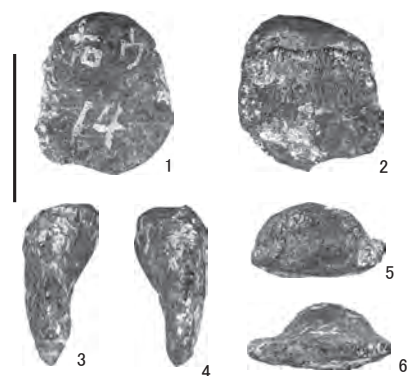


図20. *Desmostylus hesperus*, fifth distal phalanx of right pes (UHR 18466 - 45). 1: Dorsal view, 2: Palmar view, 3: Radial view, 4: Ulnar view, 5: Proximal view, 6: Distal view. Scale bar equals 5 cm.

鋭い。いっぽう中節骨頭は矢状方向に凸、横方向に凹面の鞍形となる。

② 基節骨底は手の指骨の方が足の趾骨よりも薄く、掌側に向かって幅広がり、遠位に向かって強く傾く。基節骨体は足の趾骨の方が遠位に向かって先細りで、頭関節面の凹湾はより浅い。基節骨頭、中節骨頭とも足の趾骨の方が厚い。末節骨は手の指骨の方が近遠位に長く、遠位端はより丸い。足の趾骨の方がより幅広く、遠位端は四角い。

③ 足の趾骨は全体として対称的となり、正中に近い軸側、つまり第3と第4、反軸側つまり第2と第5で似ている。足の第2基節骨はほかよりやや短い。足の基節骨底は正中の軸側にむかって高く、第2、5では反軸側に向かっ

て低くなる。足の中節骨と末節骨は第2、5でやや小さい。足の第2、5中節骨体の側縁は反軸側が軸側より長い。足では第2中節骨が最も小さい。

④ 蹄行性の動物では指節骨頭が底に対してねじれる傾向があり、左右の区別に使える場合がある。基節骨頭の遠位関節面の長軸は底の長軸に対して左側では反時計回りにねじれる、つまり内旋傾向がある。

つぎに同定の根拠としたのは気屯と同じ*Desmostylus*の歌登標本である。これは1977年に北海道歌登町（現在は枝幸町）産の世界で2体目の全骨格で、全身が関節して産出した。スタンフォード標本について保存がよく2/3の骨が保存されているが、完全な指骨は5点しかない。

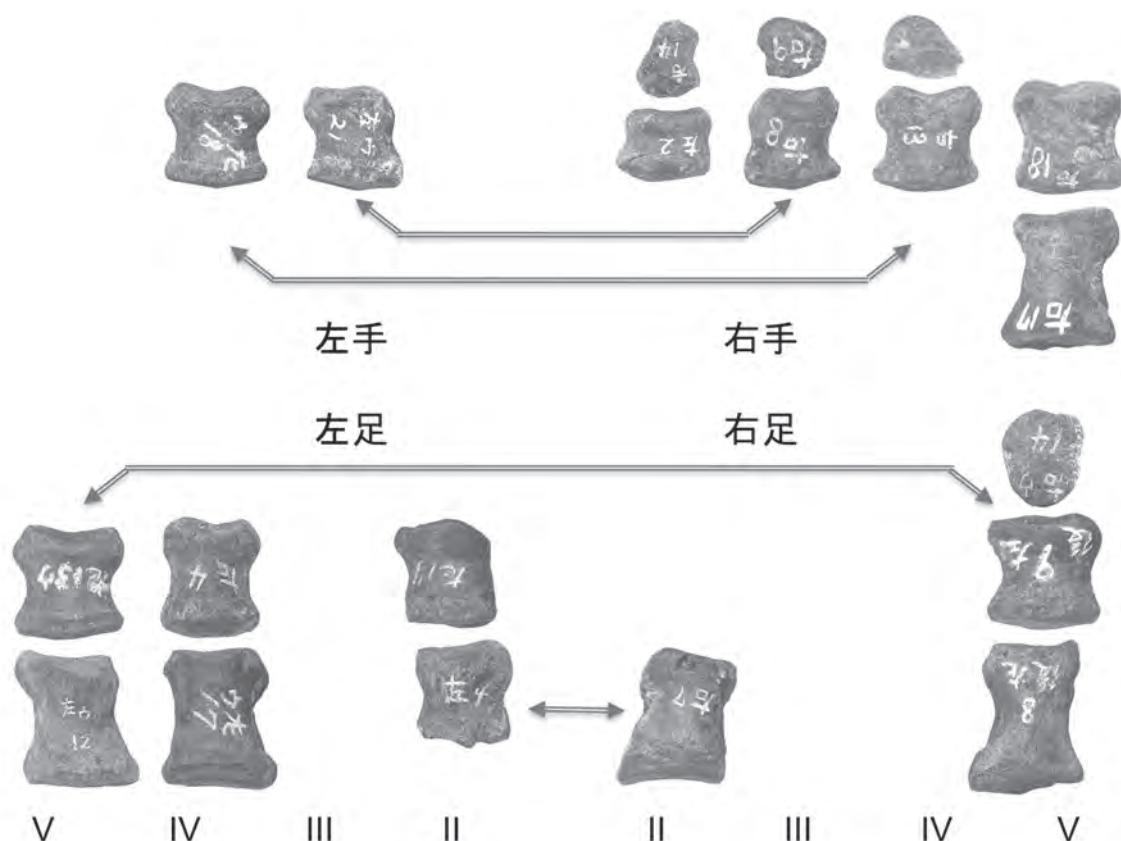


図21. Re-identification of phalanges of the Keton *Desmostylus* by the author.

さいごに根拠としたのが原則的に左右の同部位の骨は対称であるという大前提である (図21)。気屯標本20点の指骨のうち4組8点を対のものと判断した。「左4」と書かれているUHR 18466-17は輪郭が正方形に近いので中節骨とされていたが、実は近位部が破損していて頭の形態から基節骨に改めた。ほか3組の骨は長さ、幅、厚さともミリ単位までほぼ一致していて、形も鏡像関係にある。

### *Desmostylus*と*Paleoparadoxia*の手の差異

*Desmostylus*と*Paleoparadoxia*の違いについては (Shikama, 1966)で気屯標本と泉標本でつぎのように対照されている。

- 手の第2中節骨は*Paleoparadoxia*が内側、*Desmostylus*は外側を向く。
- 手の第3末節骨は*Paleoparadoxia*では高いより幅広く、前からみて半円形、*Desmostylus*では幅狭く高く、不規則な三角形で外に凹湾する。
- 手の第4末節骨は*Paleoparadoxia*では縁より中心部が高い。
- *Desmostylus*では縁の方が高い。
- 手の基節骨は*Paleoparadoxia*よりも*Desmostylus*のほうが長い。

• 手の第3、第4中節骨は*Paleoparadoxia*よりも*Desmostylus*のほうが短い。

• 足の中節骨は*Paleoparadoxia*よりも*Desmostylus*のほうが短い。

しかし、前述の記載により*Desmostylus*気屯標本の個々の骨の同定が変わったことと*Paleoparadoxia*スタンフォード標本との比較により下記のように改められる。

- *Paleoparadoxia*の指趾骨は*Desmostylus*に比べて幅のわりに短い。
- *Paleoparadoxia*の基節骨は*Desmostylus*より体の底から頭への厚さの減少が大きく、先端で薄い。
- 基節骨体は長さのわりに*Desmostylus*より幅広い。
- 基節骨と中節骨では頭の両側に結節状の突起が*Desmostylus*より強く突出する。
- 中節骨体は長さのわりに*Desmostylus*より幅広く、*Desmostylus*ではほぼ正方形で、*Paleoparadoxia*では長いよりはむしろ幅広い。
- 中節骨体は遠位に向かって*Desmostylus*より急に薄くなる。末節骨体は幅のわりに短い。*Desmostylus*はより幅狭く、長い。

以上6項目のうち輪郭の比率に関わるものでは、いずれも*Desmostylus*のほうが*Paleoparadoxia*よりも細長く幅狭く、

背側面の傾斜は緩やかである。比較に使われた*Desmostylus* 気屯標本の推定体重は約1.5トンである一方、*Paleoparadoxia* スタンフォード標本は約2.5トンある (Inuzuka, 2005)。したがって、指趾骨にみられる両属の差とされた項目は体格差によるものと考えられる。

また頭の両側にある結節の突起はスタンフォード標本の方が著しい。比較に使われた*Desmostylus* 気屯標本はM2段階である一方、*Paleoparadoxia* スタンフォード標本はM3段階の成体である。したがって、指趾骨の局所的な突出は年齢差や老化による可能性がある。

スタンフォード標本から得られた*Paleoparadoxia*の手骨と足骨の違いで*Desmostylus*に当てはまらないものがある。つまりこれが*Desmostylus*と*Paleoparadoxia*の差になる。

- 中節骨の幅は前後でほぼ等しいので、手の指骨の方が足よりも短く、足の方が細長い。
- *Desmostylus*では底の傾きは足の方が手より急傾斜である。
- 頭の関節面は手の方が足より幅広く、*Paleoparadoxia*と逆である。
- *Paleoparadoxia*の方が第2と第5中節骨の両側縁の長さの差が大きい。
- *Paleoparadoxia*の方が末節骨のプロポーションが短くて幅広い。

### 前肢骨の形態解析

これまで東柱目の前肢の生体復元については、海牛類、鱈脚類のようなヒレ足からバク、カバ、ゾウのような大型有蹄類の重量型の足まで多岐にわたっていた (犬塚, 1984)。また、多様な脚の形状に対応して、おもな採食場所や歩行や遊泳能力についてもさまざまな見解がある (Inuzuka, 1984)。さらに近年では同じ東柱目のなかでも*Desmostylus*と*Paleoparadoxia*間の生息場所の違いが論じられている。同位体元素の含有量比の差からは陸生か水生か、淡水か海水かの議論がある (鶴野ほか, 2008)。骨組織の密度、つまり長骨の断面で緻密質と海綿質の占める率の差からは、同じ海でも沿岸か沖合に棲むかや、摂食深度まで論じられている (林ほか, 2011)。そこで、これら生態復元の基礎となる骨の形状や肢骨各節の比率から、どこまでがすでに論証済みで、どの点からは議論の対象となるのか、をここにまとめておく。

まず、前肢の形状が歩行用の脚か遊泳用のヒレ脚かである (Inuzuka, 1984)。この課題は現生の哺乳類でそれぞれの前肢をもつ大型有蹄類と鯨類や鱈脚類の骨の長さの比率によって比較できる (Lessertisseur and Saban, 1967)。

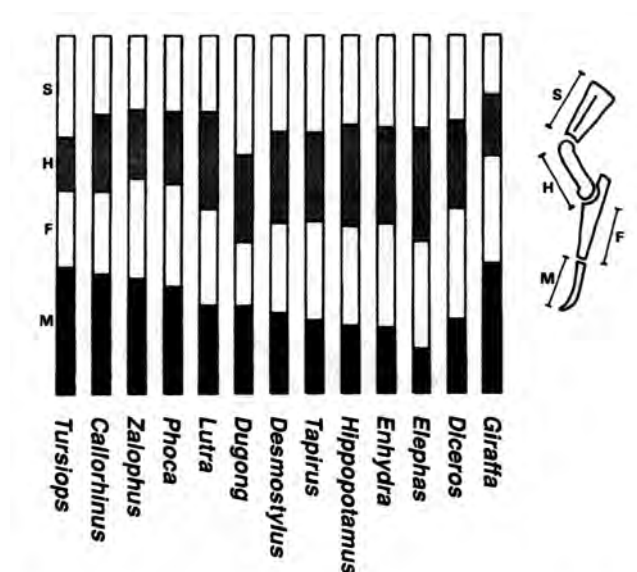


図22. Comparison of length ratios of forelimb segments (after Inuzuka, 1997). S: scapula, H: humerus, F: forearm, M: manus.

図22は前肢骨のうち各節を代表する肩甲骨 (S)、上腕骨 (H)、橈骨 (F)、手骨格 (M) のてこ腕長の構成比を比較したものである。一般的にみて原始的な哺乳類では4分した各節がほぼ同長である (例えば*Tapirus*や*Hippopotamus* (図22))。食肉類イタチ科のカワウソ*Lutra*や奇蹄類のバク*Tapirus*で各節がほぼ25%ずつを占めるのはその表われである。中新世哺乳類の*Desmostylus*が現生のバクと近い比率を示すのはより原始的な形質を保持すると言える。

原始的な動物にみられる均等な各節から特殊化が進むにつれて長さの比率に偏りが生じる。下に記されている動物名によってそれぞれの体肢の形状と機能との連関が理解できる。たとえばグラフではカワウソから左端のイルカ*Tursiops*に向かって手骨の占める比率が高くなっているが、じっさいの形状は水かきのついた手から前肢全体がヒレ状に移行している。つまり手骨長の比率は前肢の遊泳適応度の指標と見ることができる。

同じ水生適応でも二肢型水生獣のジュゴン*Dugong*は、肩甲骨の比率が他の水生獣よりも長く、それだけ自由前肢が短い。これはイルカと同様に純水生で、体幹のわりに体肢が短いことを表わしている。

いっぽう右半部には陸上歩行用の脚を配している。ほとんどが有蹄類で、ゾウ*Elephas*、カバ*Hippopotamus*、サイ*Diceros*といった重量型動物では肉趾のついた擬蹄行性の足をしている。最も重いゾウでは腕示数 (橈骨長/上腕骨長) が小さく上腕骨の比率が高いが、走行型のキリン*Giraffa*では逆に腕示数は大きく上腕骨比が低い。また中手

骨が異常に長いいため手骨長比も最大である。

次に手骨のなかの形態を比較する。前腕骨格の橈骨や尺骨と関節する手根骨の近位関節面は、分類群や運動様式によって多様化している。手を捕食にも使う食肉類では回内一回外機能の必要に応じて橈円関節の橈骨手根関節面が広がり、舟状骨と月状骨は癒合している。鯨脚類のトドでは三角骨が豆状骨と向き合って円錐形の尺骨頭を受ける関節窩を作っている（犬塚・半澤，2013）。

いっぽう大型有蹄類は歩行・走行に適応して前腕の回旋機能を失い、手首の関節は1軸性の蝶番関節である。走行型有蹄類では関節面のなかに背屈ストッパーがふくまれていて前縁に沿う面が平坦化している。尺骨の発達程度は走行型と重量型に分化し、重量型では尺骨頭も太く三角骨と関節する。重量型有蹄類の関節は橈骨と尺骨で凹凸が逆のため、手根近位関節面も凸面の舟状骨・月状骨と凹面の三角骨とで逆になる。束柱目の手根骨近位関節面も同様で、

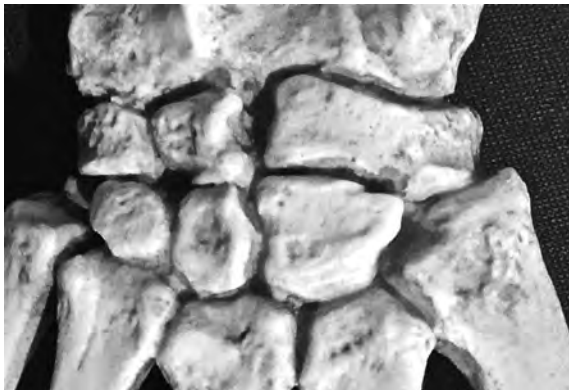
II型車軸関節となっている（犬塚，2021）。走行型有蹄類と異なり、背屈ストッパーは関節面に収まらず、月状骨の前に突出している。こうした一連の手根関節面の形状から束柱目の手は重量型有蹄類に属するものと推定される。

束柱目の手根骨は長鼻目や海牛目と同様、並列型である（図23；Inuzuka, 2005）。ふつうの並列型では遠位の有頭骨の上に近位の月状骨がのり、有鈎骨の上に三角骨がのる（犬塚，2017）。しかしながら束柱目では前腕骨格の長軸と手骨の正中軸が外転している。このため両者の間にある手根骨全体の前面の輪郭が尺側で低い三角形ないし舟形となる。ちなみに後肢においても下腿骨格の長軸と足骨の正中軸が外転している。この結果、遠位足根骨の立方骨と遠位手根骨の有鈎骨がいずれも上下に扁平で、外側（腓側、尺側）で薄く、酷似している。したがって、手根骨全体も多少とも外側に傾き、近位手根骨と遠位手根骨の配置はふつ

### Serial type



*Elephas*      *Proboscidea*



*Trichechus*      *Sirenia*

### Interlocking type



*Hippopotamus*      *Artiodactyla*



*Dicerus*      *Perissodactyla*

図23. Comparison of carpal arrangement.

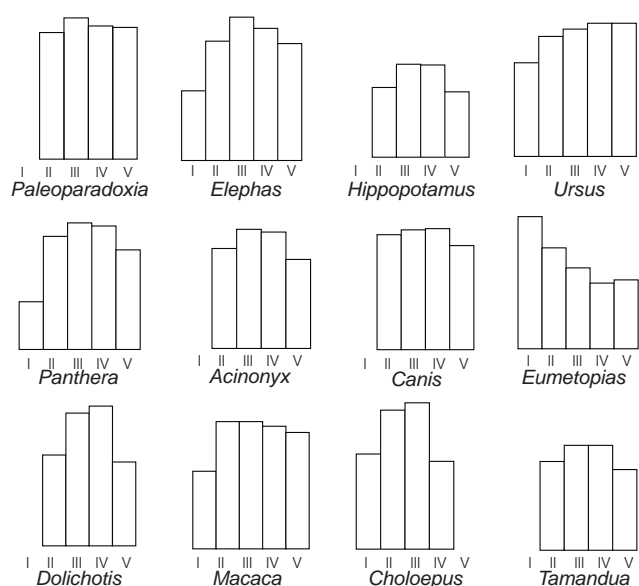


図24. Comparison of metacarpal formula (after Inuzuka, 2017).

うの並列型のように上下とはならず、有頭骨と有鉤骨の間に月状骨が載るような、一見すると交互型のような。ただしこの形は東柱目独特のもので、手自体の形状の復元には寄与しない。

図24は各種哺乳類の中手骨長の指ごとの差を相対的な比較として一目でわかるようにグラフにしたものである。これによると、鯨脚類のトドのヒレ足だけは橈側の第1中手骨が最長で、尺側に向かうにつれて短縮する。逆に食肉類のクマだけは尺側の第5中手骨が最長で、橈側に向かうほど短縮する(犬塚, 2016)。その他ほとんどのものは分類群や生息地に関わらず正中の軸側が長い対称形をしている。つまり、5指性のものであれば第3中手骨が、4指性のものであれば第3と第4中手骨が長い。東柱目の中手骨のプロポーションは4指性だが、第2～第5中手骨間の長さの差が少ない。橈側ほど長いヒレ足のトドとはまったく異なる。

図25は指骨のうち最も長い第3指の中手骨長と基節骨、中節骨、末節骨の指骨長の構成比を比較したものである。一般的にみて4節のうちでは中手骨が最も長く、指節骨は遠位に向かって順次短くなる。アシカに代表されるように水生のヒレ足では明らかに指骨の方が中手骨より長い。

いっぽう地上歩行する有蹄類では指節骨の構成比がまちまちで、形態と機能との関連をみつけにくい。ペッカリーとスイギュウでは指骨の比が大きく、中節骨がもっとも短い。最も走行型のキリンでは中手骨が最長で、指骨が最も

短く、なかでも中節骨が短い。しかし同じ走行型のラクダでは末節骨が最も短く、この点は最重量型のゾウと同じである。

同じ東柱目の*Desmostylus*と*Paleoparadoxia*の指骨長比はほぼ等しい。現生のなかではジュゴンとカバに最も近く、両者より中節骨がやや長いだけである。しかしながら、ジュゴンは扁平なオール形のヒレアシ、カバは肉趾のついた擬蹄行性の重量型の足である。したがって指骨長比に関するかぎり、*Desmostylus*属と*Paleoparadoxia*属は原始的な状態を保っているとしかたえない。

図26は第3中手骨と第3指骨の近位から基節骨、中節骨、末節骨を順につないだものである。前図では骨の長さの比を比較しているが、本図は骨のプロポーションを比較している。横軸には骨の幅と厚さ、縦軸には骨の長さを取っている。動物ごとに別の記号で、最も大きいのが中手骨、遠位に向かって小さくなり、矢印の先が末節骨である。

たとえば、逆三角形のアシカの中手骨は右下にあるので、細長く平たい。基節骨や中節骨の高さは変わらず幅厚示数が1以下となるので、幅のわりに厚みが増す。二重丸で示すジュゴンの中手骨もアシカの近くに位置し、指節骨の長幅示数も一貫して0.5以下なので指骨も細長く、ヒレ足の支えとなっている。これらはつけ根が扁平で遠位に細長い指骨が連なるヒレ足の特徴をよく示している。

いっぽう、重量型有蹄類のカバの中手骨は図のほぼ中央にあってやや厚みのある細長い形だが、基節骨や中節骨は

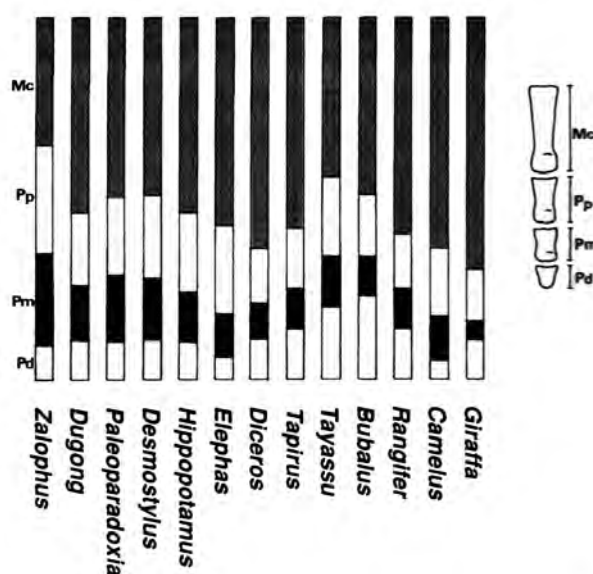


図25. Comparison of length ratio of the third metacarpal and three phalanges (after Inuzuka, 1997). Mc: metacarpal, Pp: proximal phalanx, Pm: middle, Pd: distal phalanx.

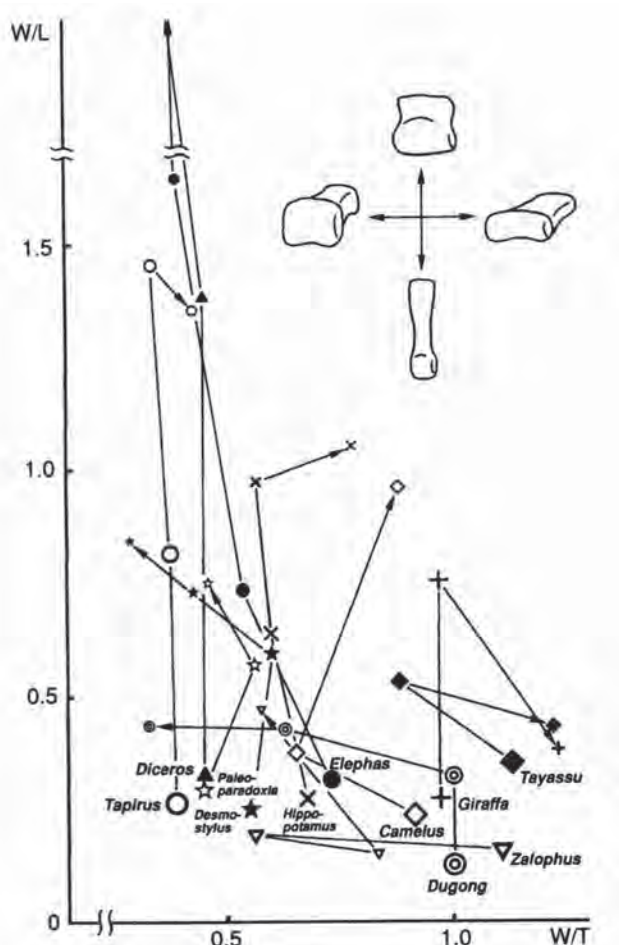


図26. Comparison of shape of the third metacarpal and proximal, middle and distal phalanges (after Inuzuka, 1997). The largest marks show the metacarpals, and the sizes decrease distally as shown by arrows.

ほぼ同じ断面のまま短縮する。中節骨の背側面の輪郭は正方形で、末節骨でより扁平となる。ゾウやサイの中手骨も近い位置にあるので、肉趾をもつ擬蹄行性の重量型有蹄類の形を示している。

星印で示す東柱目の中手骨はサイ、バク、カバの近くにあり、指骨もあまりプロポーションが変わらず、やや短くなるにすぎない。ゾウやサイは中手骨に比べて指骨の短縮が著しいので、この点で手全体の形状はカバが最も東柱目に近いといえる。

#### 東柱目の手骨

以上現生哺乳類各種の前肢骨や手骨の比較によれば、東柱目の手骨の特徴は次のようにまとめられる。まず、前肢骨長の比の比較によれば、肩甲骨、上腕骨、橈骨、手骨の4節の長さがほぼ等しく、このことは原始的な種類の特徴で、何らかの方向に適応が進んでいるとはいえない。とくに二肢型水生獣であるイルカやジュゴンのようなヒレはもつことはありえない。

手首の前腕手根関節の形態は基本的に有蹄類と共通だが、月状骨隆起による背屈ストッパーが関節面より前に突出している点で独特である。機能的にみれば、地上歩行でも遊泳時でも有用なので、この背屈を妨げる形からは手全体の形について何も示唆しない。

近位手根骨と遠位手根骨の重なり方は並列型で、長鼻類や海牛類と共通である。この点は系統的類縁を示している。しかし東柱目では尺側遠位手根骨の有鉤骨の高さが尺側に収斂するため、見かけ上は交互型という独特の形である。この結果手根骨全体が橈側に比べて尺側に低くなり、手骨軸に対して前腕骨軸が外側に傾く。

第2～第5中手骨の長さはあまり差がなく、独特である。尺側ほど長いクマのような登攀型や橈側ほど長い鱗脚類のヒレアシとはまったく異なる。

手骨軸の第3指の中手骨と3本の指節骨の長さの構成比では、中手骨のほうが指骨より長いので、鱗脚類のヒレアシとは異なる。全体の構成比ではカバやジュゴンに似る。両者はそれぞれ擬蹄行性の肉趾をもつ重量型と水底歩行、舵取り用のヒレというまったく異なる手をもつので、この値の比較からは原始的な特徴を維持しているとはいえない。

中手骨と指節骨のプロポーション、つまり長さに対する幅や幅に対する厚さでは、重量型の歩行脚と水中遊泳用のヒレ足で大きな差がある。この形では全体として最もカバに近似していることから、東柱目の手はカバに似た形に復元するのが妥当であると結論できる。

#### DesmostylusとPaleoparadoxiaの差異

Desmostylusの手骨が完全に保存された個体は未発見である。Paleoparadoxiaではスタンフォード標本によって成体のほぼ完全な手骨が知られている。ここではこれまでに比較できた部位ごとに明らかになった差異をまとめておく。さらに形態から考えられる両属の運動機能や生態の差異について考察する。

手根骨全体の輪郭でPaleoparadoxiaのほうがDesmostylusよりも橈側と尺側の高さの差が大きい(図27)。このためPaleoparadoxiaでは尺骨と第5中手骨の尺側縁がほぼ直角をなすが、Desmostylusでは鈍角である。この手首の関節での外転角の差は、手骨軸を前向きに復元したとき、前腕骨格の長軸がどの程度外側に倒れるかの違いの表われである。生体ではPaleoparadoxiaのほうが手の接地点がDesmostylusよりも内側にあり、Desmostylusほど側方型姿勢に特化していないためと考えられる。このことはPaleoparadoxiaのほうがDesmostylusよりも橈骨と尺骨の回内の程度が強い点とも符合している。

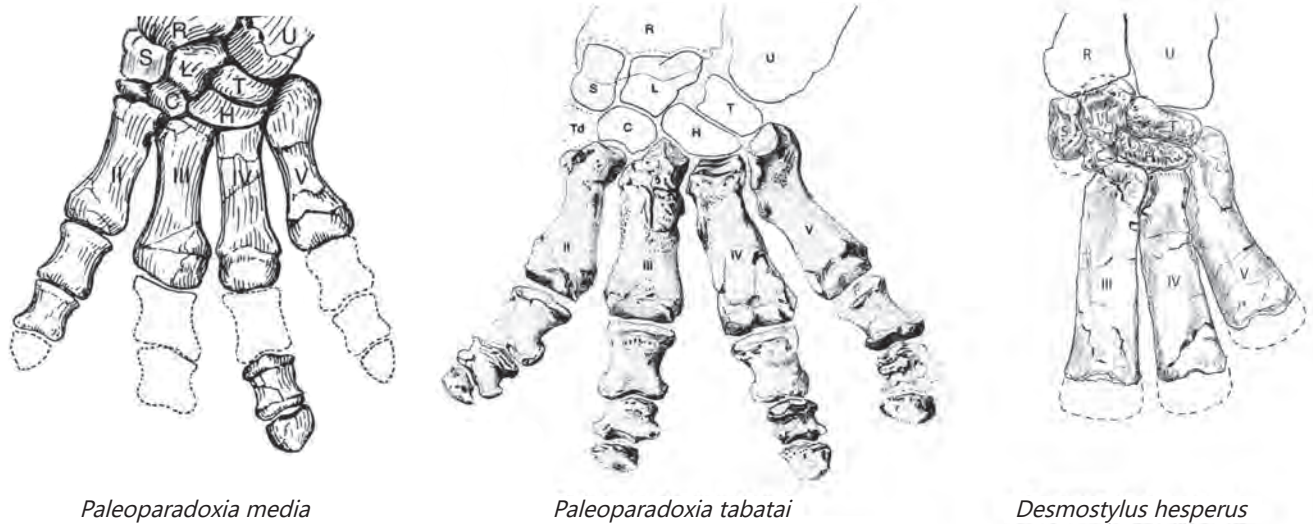


図27. Comparison of manus of *Paleoparadoxia media* (Shikama, 1966), *P. tabatai* (Inuzuka, 2005) and *Desmostylus hesperus* (Inuzuka, 2009).

前肢全体の姿勢に比べると手骨の中の両属の差はきわめて限られている。*Paleoparadoxia*の方が第2と第5中節骨の両側縁の長さの差が大きい。第2中節骨では橈側縁、第5中節骨では尺側縁の方が対側よりも短いので、手骨全体の形をみると、中手骨で放散した指のつけ根の向きを指先でさらに放散させていることがわかる。この結果生体の手では*Desmostylus*に比べて*Paleoparadoxia*の方が指の蹄の間隔が広いものと思われる。ただし、*Paleoparadoxia*の泉標本ではこのような形の中節骨は知られていないので、これは、*P. tabatai*の種固有の特徴である可能性もある。

*Paleoparadoxia*に比べれば*Desmostylus*の方が側方型姿勢の程度が強いため、陸上では体を支えにくい反面、足が地に着く潮間帯のような水辺では安定性が高い(犬塚, 2013)。いっぽう完全な水中で遊泳するときには、足で体重を支える必要はないので、四足性の支持や歩行姿勢について陸上にいる時ほど厳密な議論はできない。

ただし、水中遊泳時の姿勢が最も強く骨格の姿勢に反映しているものと仮定すれば、前肢の伸びる方向と手の位置から両属の泳法の違いを論じることはできる。*Paleoparadoxia*では*Desmostylus*よりも手首の外転角が強い。このことは手の位置が肘よりもかなり内側にあることを示しており(Inuzuka, 2005)、左右の手の位置がもともと正中線に近い。クロールで泳ぐ水泳選手が手を臍に向かって掻くように、できるだけ正中にある体の重心に近い所を掻く方がロスが少ない。

いっぽう*Desmostylus*では左右の手の位置がもともと正

中線から離れている。ボートのオールを片側だけ漕ぐと舟の向きが変わるように、体の重心から離れた所で水を掻くと回転モーメントが働いて前に進むには効率が悪い。したがって、左右同時にバタフライ様の泳法をする方が合理的である。この泳法の場合には体の横軸まわりのピッチングが起きるので、頭を上下させる動きにはつごうがよい。また、手の位置が体幹から離れているので、体の下よりも後方まで大きく掻くこともできる。したがって、*Paleoparadoxia*よりも*Desmostylus*の泳法のほうが潜水には向いていたと推定できる。

主たるロコモーション器官は体のなかで最も大きな割合を占めるので、水中遊泳時には後肢よりも前肢をおもに使ったと考えられる。ただし、遊泳しかできない動物なら重量型で蹠行性の太い四肢は不要で、ひれ脚を備えるはずなので、基本はあくまで地上歩行と考えられる。

主たるロコモーション器官は摂食場所に対応するので、束柱目は基本的に陸上の植物食のほうである。時に水中摂食をすることがあったと仮定すると、前肢の姿勢からみると*Paleoparadoxia*のほうは水面摂食で、より潜水に向いていた*Desmostylus*は水底摂食と考える方が合理的である。ただしその場合には矛盾する点がひとつある。

現生の海牛類でマナティは水面で摂食し、ジュゴンやドゥゴンなどは水底で摂食することは周知のとおりである(Marshall et al., 2003)。このため、頭骨の前端の吻部がマナティではほぼ水平で前向きなのに対し、ジュゴンでは強く下向きとなっている。同じ目に属する近縁の動物どうして摂食場の違いが頭骨の前端の向きに対応するとするならば、束柱目の場合も水面摂食よりは水底で摂食する動物の吻部の方が下向

きとなるはずである。

じっさいは*P. tabatai*のスタンフォード標本の下顎前端は水平よりも下向きで、*D. hesperus*の歌登標本のほぼ完全な頭骨と下顎骨はほぼ水平に前向きに開く（未記載標本に上顎吻部が保存されている）。ただし、*Paleoparadoxia*の下顎前端の下向きの程度はジュゴンほど強くなく、同じ*Paleoparadoxia*属でも小型で原始的な*P. weltoni*の下顎骨は水平より上向き、中型の*P. media*ではほぼ水平なので、この特徴は属の特徴というよりは体格に関連する形質かもしれない。

### 結論

*Desmostylus hesperus*の気屯標本の指趾骨の同定をやり直して再記載した。前肢骨の比較機能形態解析を行い、束柱目の手をふくむ前肢の復元をもとに古生態を考察した結果、次の点が明らかとなった。

- 束柱目の前肢各節の長さの比や指節骨の長さの比には原始的な特徴が多く保存されている。
- 鰭脚類や海牛類のようなヒレ足をもつことはあり得ず、手の形は全体としてカバに最も類似した肉趾をもつ擬蹄行性である。
- 束柱目はいずれも前腕手根関節で背屈できないため、鰭脚類のヒレやクマの掌のように蹠行性の接地はできない。
- 前腕軸は手骨軸に対して外側に傾き、*Paleoparadoxia*のほうが*Desmostylus*よりも傾斜が強い。手骨内における両属の明瞭な差異はごくかぎられている。
- 両属の前肢の姿勢が水中での遊泳姿勢を反映していると仮定すると、*Paleoparadoxia*は左右交互に水を掻くのに対し、*Desmostylus*は左右同時にバタフライのように掻いたとする方が合理的である。
- この場合は*Paleoparadoxia*よりも*Desmostylus*のほうが潜

水には向いていたと推定できる。

### 引用文献

- 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束柱目の水生適応。日本古生物学会第160回例会講演予稿集，18。
- 犬塚則久(1982)：樺太産*Desmostylus mirabilis*の骨格 V. 肢骨。地球科学，36：117-127。
- 犬塚則久(1984)：デスモスチルスの研究と諸問題。地団研専報，(28)：1-12。
- Inuzuka, N. (1984)：Skeletal Restoration of the Desmostylians：Herpetiform Mammals. *Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., Ser. Biol.*, 9：157-253。
- Inuzuka, N. (1997)：Fossil footprints of desmostylians predicted from a restored skeleton. *Ichnos*, 5：163-166。
- Inuzuka, N. (2005)：The Stanford skeleton of *Paleoparadoxia* (Mammalia：Desmostylia). *Bull. Ashoro Mus. Paleont.*, 3：3-110。
- 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。
- 犬塚則久(2013)：*Desmostylus*と*Paleoparadoxia*の復元。化石研究会誌，45(2)：31-43。
- 犬塚則久(2016)：クマ類の前肢の姿勢の由来と進化的意味。日本古生物学会2016年年会(福井)講演予稿集，34。
- 犬塚則久(2017)：中手骨。バイオメカニズム学会(編)手の百科事典。朝倉書店，東京，p. 270-272。
- 犬塚則久(2021)：車軸関節の分類・再定義と進化的意味。日本古生物学会第170回例会(横浜)講演予稿集，20。
- 犬塚則久・半澤紗由里(2013)：哺乳類手根骨の形態とその機能的意義。日本古生物学会2013年例会(横浜)講演予稿集，12。
- Lessertisseur, J. and Saban, R. 1967 Squelette appendiculaire, In Grassé, P. (ed.) *Traité de zoologie：anatomie, systématique, biologie*. Tome XVI, Fascicule 1. Mammifères. Masson & Cie, Paris, p.709-1078.
- Marshall, C. D., Maeda, H., Iwata, M., Furuta, M., Asano, S., Rosas, F. and Reep, R. L. (2003)：Orofacial morphology and feeding behaviour of the dugong, Amazonian, West African and Antillean manatees (Mammalia：Sirenia)：functional morphology of the muscular-vibrissal complex. *Journal of Zoology*, 259：245-260
- 長尾 巧(1941)：*Desmostylus*の骨格に就て。矢部教授還暦記念祝賀講演録，43-52。
- Shikama, T. (1966)：Postcranial skeletons of Japanese Desmostylia. *Palaeont. Soc. Japan, Spec. Paper*, 12：1-202。
- 鶴野 光・米田 譲・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。