

## 北海道歌登産 *Desmostylus* の骨格

### Ⅲ. 歌登第 8 標本の再記載と第 1 標本頭蓋形態の再考

犬塚則久<sup>1,\*</sup>・兼子尚知<sup>2</sup>・高島孝宗<sup>3</sup>

Norihisa Inuzuka, Naotomo Kaneko and Takamune Takabatake (2016) The skeleton of *Desmostylus* from Utanobori, Hokkaido, Japan, III. Redescription of the 8th Utanobori specimen and reconsideration for cranial morphology of the 1st specimen. *Bull. Geol. Surv. Japan*, vol.67 (5), p.167–181, 2 figs, 2 tables, 2 plates, 1 appendix.

**Abstract:** The 8th Utanobori specimens described previously are re-described, because of misidentification of the side and direction of the patella and osteologically insufficient description and discussion of the humerus. The right humerus (OME-U-0170) is more than 525 mm in length, and the left patella (OME-U-0171) is 112 mm in maximum thickness. The body length of an adult male *Desmostylus* is estimated at 387 cm and the weight at about 3.5 t from the largest humerus. The patella about 50 percent thicker than that of an Asiatic elephant suggests a larger moment arm of the knee extension, which proves that *Desmostylus* had a lateral-type limb posture.

In the appendix, the cranial morphology of the 1st Utanobori specimen is reconsidered based on addition of specimens for comparison.

**Keywords:** *Desmostylus*, Hokkaido, Mammalia, Miocene, osteology, Utanobori, vertebrate paleontology

#### 要 旨

*Desmostylus* 歌登第 8 標本の既存記載研究は、膝蓋骨の面と方向の同定を誤っていること、上腕骨の記載及び比較が骨学的に不十分であることから、ここに再記載を行う。右上腕骨の長さは 525 mm 以上、左膝蓋骨の最大厚は 112 mm である。最大の上腕骨のサイズから、*Desmostylus* のオトナオスの体長は 387 cm、体重は約 3.5 t と見積もられる。*Desmostylus* の膝蓋骨はアジアゾウのそれより約 50% 厚く、これは膝関節回転軸からのモーメントアームが長く、膝の伸展力が体格に比して大きかったことを示唆する。このことは *Desmostylus* が側方型の姿勢であったことを裏付けるものである。

歌登第 1 標本の頭蓋骨については他標本の情報の追加により議論を再考し、巻末に補遺として掲載した。

#### 1. はじめに

産業技術総合研究所地質標本館に保管されている絶滅哺乳類 *Desmostylus* の歌登標本は、第 1 標本から第 7 標本

までが登録されている。これらの標本は、1977 年 9 月 13 日に当時地質調査所北海道支所職員であった山口昇一が北海道枝幸郡歌登町(現 枝幸町)上徳志別地域で臼歯化石を発見したことがきっかけとなり、同月の第 1 次発掘調査にて全身骨格(第 1 標本)の前半身を発掘収容、1978 年 7 月の第 2 次発掘調査での後半身の発掘収容と他標本の発見及び発掘を経て登録された(山口、1978; 山口ほか、1981)。1985 年 8 月には、前回までの発掘に携わった同町の小栗 宏が、第 1 標本発掘地点近傍にて第 8 標本を発見した(木村・小栗、1985)。この標本は、産出地である枝幸町のオホーツクミュージアムえさしに保管されている。これら歌登標本は、すべて中部中新統タチカラウシナイ層より産出した(山口ほか、1981; 鶴野ほか、2016: 本号)。

*Desmostylus* 歌登標本のうちほぼ完全な全身骨格である第 1 標本(標本番号 GSJ F07743)は犬塚(1988, 2009)が、第 3 標本の頭蓋及び下顎(GSJ F07745-1, GSJ F07745-2)は Uno and Kimura (2004)が、第 2 標本から第 7 標本までの一部(GSJ F07744 ~ GSJ F07749)は鶴野ほか(2016)が、第 8 標本の上腕骨及び膝蓋骨は木村・小栗(1985)がそれ

<sup>1</sup> 古脊椎動物研究所 (Paleo-Vertebrate Institute, 45-25-303 Saiwai-cho, Itabashi-ku, Tokyo, 173-0034, Japan)

<sup>2</sup> 産業技術総合研究所 地質調査総合センター 地質情報研究部門 (AIST, Geological Survey of Japan, Research Institute of Geology and Geoinformation)

<sup>3</sup> オホーツクミュージアムえさし (Okhotsk Museum Esashi, 1614-1 Mikasa-cho, Esashi, Hokkaido, 098-5823, Japan)

\*Corresponding author: N. Inuzuka, Email: ashoroa@yahoo.co.jp

ぞれ記載した。第8標本は成体の上腕骨と膝蓋骨からなる。従来 *Desmostylus* の成体の体骨は気屯標本しか正式な記載がなく、しかも気屯標本は膝蓋骨を欠き、上腕骨は著しく変形している。したがって第8標本は今後の *Desmostylus* の形態的特徴を知る基準となる点で重要なものである。しかし、第8標本の記載は膝蓋骨の左右や方向の同定が誤っており、上腕骨と膝蓋骨とも比較・考察を欠いているためここで再記載を行う。さらに第1標本の頭蓋(犬塚, 1988)を再考した結果を補遺にまとめておく。

本論文では歌登で産出した一連の標本を歌登標本(第1から第8)と呼び、地質標本館保管の第1から第7標本の番号はGSJ F07743 ~ GSJ F07749、オホーツクミュージアムえさし所蔵の第8標本は上腕骨 OME-U-0170 と膝蓋骨 OME-U-0171 である。第1標本は関節状態で産した同一個体で骨ごとにハイフンをはさんで枝番号がつけてある。その他のハイフンをつけたものはクリーニング中に同一の岩塊からでたか、現地で短時間に近接して発見した標本で、必ずしも同一個体とは限らない。

歌登標本の来歴は兼子が、第8標本と第1標本の記載と論議は犬塚が執筆し、高島は現地での情報収集と標本データの補完を分担した。

## 2. 記載

### 2.1 第8標本 右上腕骨 Right humerus (標本番号 OME-U-0170) 第1図, 図版1

この骨は単離して発見されたため分類群を同定する根拠がある。これはその大きさからカバ *Hippopotamus amphibius* やシロサイ *Ceratotherium simum* (以下、サイとする) に匹敵する大型哺乳類で、上腕骨稜がそれらよりも遠位にまで伸びる点から東柱目に同定できる。東柱目のうち *Paleoparadoxia* よりも上腕骨顆の幅に対する滑車径が大きい点から *Desmostylus* に同定できる。

近位の骨端軟骨が未骨化であるため上腕骨頭 Caput humeri や大結節 Tuberculum majus を含む骨端を欠く。近位半前面がわずかに陥没しているほかは変形がみられない。滑車上孔 Foramen supratrochleare が貫通しているが、辺縁部が滑らかではないので、破損による可能性がある。

全体の輪郭を前からみるとX状で、骨体中央が細い。横からみると近位部は後に、遠位部の骨顆 Condylus humeri は前に突出する縦長のS字形である。

近位からみた輪郭は前外方から後内方に長く、長軸は遠位の滑車軸に対して約40°反時計回りにねじれている。表面は軟骨が付着していた粗面となっている。大結節にあたる前外方は小さく、骨頭にあたる内側部の方が大きい。遠位からみると横長の滑車状で、中央が前後にくぼむ。後内側には前腕屈筋群がおこる内側上顆 Epicondylus medialis、後外側には前腕伸筋群がおこる外

側上顆 Epicondylus lateralis が突出する。

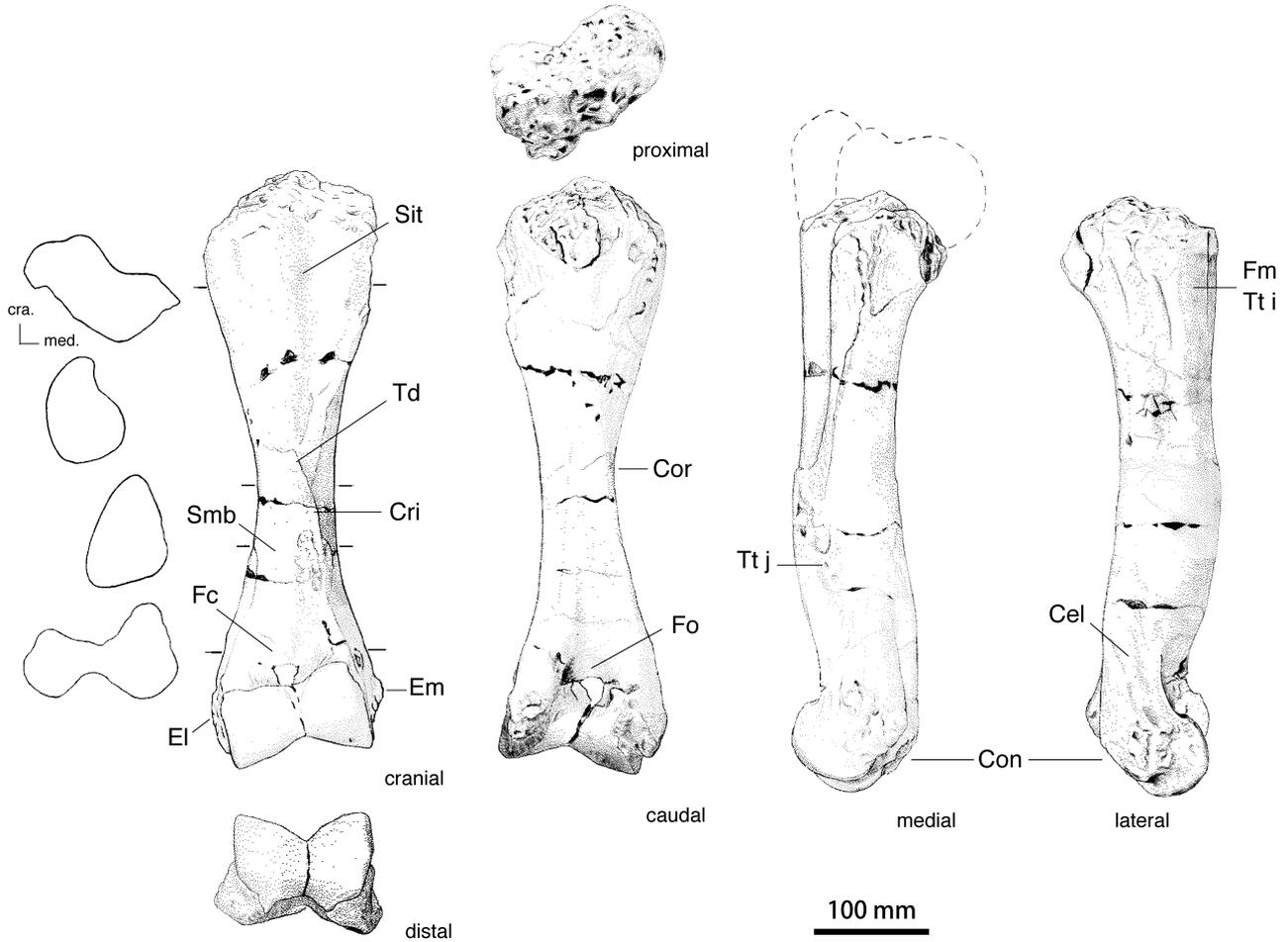
上腕二頭筋 M. biceps brachii (M.: 筋 musculus の略) 長頭腱が通る結節間溝 Sulcus intertubercularis は骨体近位前面の中央部にある幅広く130°に開く浅い溝である。溝の中心部は前方より25°内側を向く。

棘下筋がつく棘下筋面 Facies m. infraspinati (m.: 筋 musculus の略) は大結節稜の外側前面で、骨端軟骨より下に伸びるやや凸の粗面である。小円筋 M. teres minor がつく小円筋粗面 Tuberositas teres minor は棘下筋面と区別できない。三角筋 M. deltoideus がつく三角筋粗面 Tuberositas deltoidea は前面中央で縦長の細い稜となり、外側上方から内側下方に斜走する。骨体中央の前縁は内側面と外側面で鋭角の稜となる。浅胸筋 Mm. pectorales superficiales (Mm.: 筋の複数形 musculi の略) と上腕頭筋 M. brachiocephalicus がつく上腕骨稜 Crista humeri は三角筋粗面の下方延長で骨体下半の前縁となり、下方に向かって伸び鉤突窩にいたる。骨体前縁は全体が著しい粗面となっている。極端に遠位にあるがこれが三角筋粗面の可能性もある。上腕頭筋がつくとと思われるくぼみが内側面遠位部に認められる。上腕骨稜のすぐ後で三角筋粗面の内側下方にあたる。上腕筋 M. brachialis が通る上腕筋溝 Sulcus m. brachialis は骨体近位外側面から遠位の前面にかけて螺旋状にねじれる滑らかな面となっている。

上腕骨体 Corpus humeri の縁の構成は近位部では内外側の2縁、中央部は前縁、内側後縁、外側後縁の3縁となり、より遠位では内側前縁、内側後縁、外側後縁の3縁となる。前縁はやや近位外側から遠位内側まで直線状に走る。後縁は近位で中央にあり、遠位に向かって内外に2分する。遠位の後面と内側面はほぼ直角に交わり、内側前縁と外側後縁は内側後縁より鋭い。

骨体の近位は前面と後面からなる。中央部は内外両側面と狭い後面からなり、遠位では前外側面、内側面、後面の3面からなる。中央部の内側は凹面、外側は凸面で、遠位の3面はいずれもより平面である。内側面遠位部には隆起粗面が認められる。上腕骨稜より10 mmほど後方に離れ、三角筋粗面の内側下方のくぼみの下方にあたる。前上方から後下方に伸び、上半は凸面で下半はくぼみ、粗線が斜走する。これは大円筋 M. teres major と広背筋 M. latissimus dorsi がつく大円筋粗面 Tuberositas teres major に相当するかもしれない。骨体の断面は近位では前面がW字形に波打ち、後面は中央が高く凸湾する。中央部は横幅よりも前後に長い滴形で、遠位部では直角三角形である。

上腕骨顆は骨体長軸に対して55°で前に突出する。関節面の広がりには中央部で約320°にもなる。上腕骨滑車の内側部は円錐形で、内側に向かって径が増大する。中央部の最小径54 mmに対して内側端で最大径92 mmになる。滑車外側部は内側部よりも細く、中間が太い円柱形である。外側端の径は79 mmである。内側上顆は滑車の回転



第 1 図 *Desmostylus* 歌登第 8 標本の右上腕骨。  
 Fig. 1 Right humerus of the 8th Utanobori specimen of *Desmostylus*.

Cel: Crista epicondylis lateralis (外側上顆稜), Con: Condylus humeri (上腕骨顆), Cor: Corpus humeri (上腕骨体), Cri: Crista humeri (上腕骨稜), El: Epicondylus lateralis (外側上顆), Em: Epicondylus medialis (内側上顆), Fc: Fossa coronoidea (鈎突窩), Fm: Facies m. infraspinati (棘下筋面), Fo: Fossa olecrani (肘頭窩), Sit: Sulcus intertubercularis (結節間溝), Smb: Sulcus m. brachialis (上腕筋溝), Td: Tuberositas deltoidea (三角筋粗面), Tti: Tuberositas teres minor (小円筋粗面), Ttj: Tuberositas teres major (大円筋粗面)

軸よりも後下方が隆起し、表面は粗面となっている。外側上顆の隆起の中心も滑車軸よりはるかに後にある。遠位からみた外側上顆は内側上顆より幅広い。外側上顆稜 Crista epicondylis lateralis は内側上顆稜より近位まで続き、より長い。肘頭窩 Fossa olecrani は横径 59 mm の横長の楕円形陥凹で、内外両側縁は明瞭である。鈎突窩 Fossa coronoidea は長径 85 mm ほどの上内側から下外側に長い楕円形で、肘頭窩より広く浅い。内側に高い垂三角形の陥凹で、内側と下縁は明瞭である。滑車上孔は鈎突窩の外側より、肘頭窩の中央に貫通する。内側と遠位に尖る三角形に破断しているの、本来の滑車上孔ではなく破損の可能性もある。

計測部位は犬塚 (2009) の第 21 図に示した通りで、計

測値 (単位 mm) は第 1 表のとおりである。

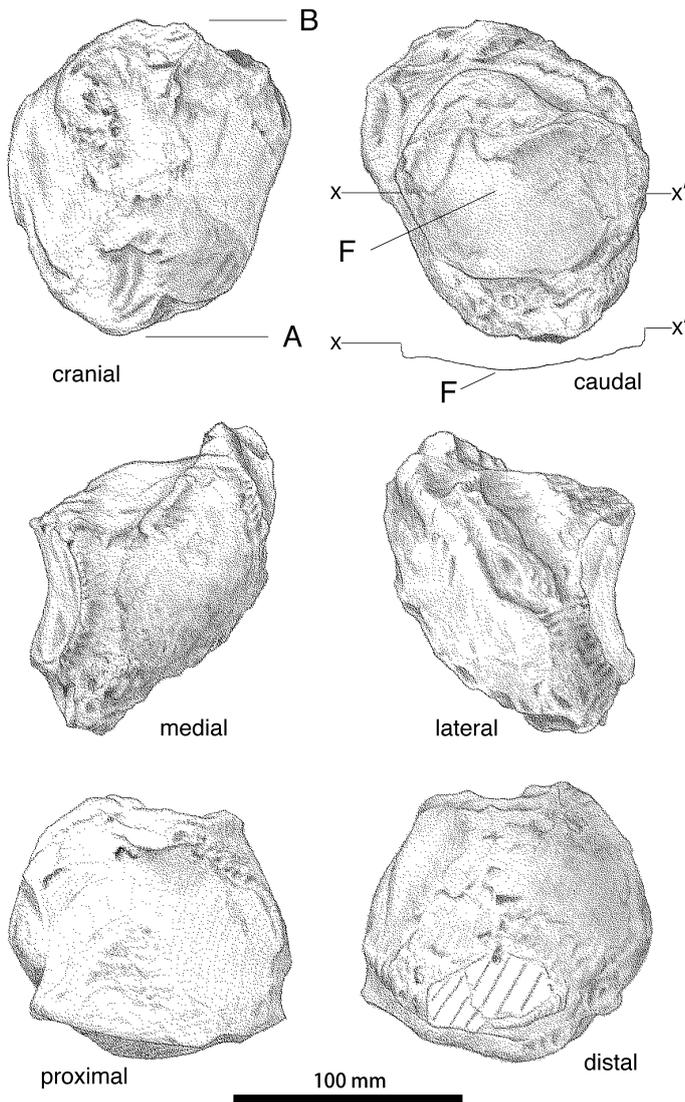
## 2.2 第 8 標本 左膝蓋骨 Left patella (標本番号 OME-U-0171) 第 2 図, 図版 2

膝蓋骨としてはアジアゾウ *Elephas maximus* (以下、ゾウとする) の成体よりも大きく、とくに高さと比較すると前後に厚い点、関節面の縦稜が低く、内外側面のなす角が 150° 以上ある点から束柱目に同定できる。前後の長軸が *Paleoparadoxia* よりも強く外側に傾くことから *Desmostylus* に同定できる。近位からみた時、後方の関節面 Facies articularis に対して最も前に突出する点が面に垂直より外側に傾くことと関節面上縁の最後端が下縁の最後端よりも内側にあるから左側と同定できる。

第1表 右上腕骨(OME-U-0170)の計測値。  
計測部位は犬塚(2009)の第21図に図示。

Table 1 Measurement of right humerus of OME-U-0170.  
Measuring points are illustrated in Inuzuka (2009), Figure 21.

	(mm)
1. Maximum length	525+
全長:最近位端から上腕骨顆遠位端までの長軸に平行な長さ	
2. Cranio-caudal diameter of proximal end	137
近位矢状径:大結節前端から骨頭後端までの最大前後径	
3. Width of proximal end	153+
近位横径:大結節外側端から小結節内側端までの最大幅	
4. Cranio-caudal diameter of head	-
骨頭矢状径:上腕骨頭後端から大結節との境の中央点までの長さ	
5. Width of humeral head	-
骨頭幅:上腕骨頭の最大横径	
6. Height of greater tubercle	-
大結節高:大結節の最高点から骨頭上端までの垂直の高さ	
7. Minimum width of shaft	67
体最小横径:上腕骨体の最小幅	
8. Cranio-caudal diameter of shaft in the middle	96
体中央矢状径:最小幅を示す位置の前後径	
9. Maximum width of distal end	148
遠位最大幅:内側上顆内側端から外側上顆外側端までの最大横径	
10. Width of trochlea at distal end	124
滑車下端幅:上腕骨滑車遠位端の横径	
11. Width of olecranon fossa	59
肘頭窩幅:肘頭窩の最大幅	
12. Maximum height of trochlea	84
滑車最大高:上腕骨滑車の下端から鉤突窩までの高さ	
13. Cranio-caudal diameter of medial condyle	106
内側顆矢状径:内側顆前端から後端までの前後径	
14. Cranio-caudal diameter of lateral condyle	100
外側顆矢状径:外側顆前端から後端までの前後径	
15. Width of supratrochlear foramen	-
滑車上孔幅:滑車上孔の最大幅	
16. Height of supratrochlear foramen	-
滑車上孔高:滑車上孔の最大高	



第2図 *Desmostylus* 歌登第 8 標本の左膝蓋骨.  $x-x'$  は、膝蓋骨関節面の断面を表す.

Fig. 2 Left patella of the 8th Utanobori specimen of *Desmostylus*.  $x-x'$  represents a cross-section of articular surface.

- A: Apex patellae (膝蓋骨尖)
- B: Basis patellae (膝蓋骨底)
- F: Facies articularis (膝蓋骨関節面)

下端の膝蓋骨尖 Apex patellae を欠く。変形はない。前面の輪郭は縦長の楕円形で、中央は幅広く、上下に尖る。横からみると後上方の角を中心とした四分円ないし扇形である。

前面は全体として前下方に面し、中心部が最も高く隆起し、表面には細かい縦の線条が走る。大腿四頭筋 *M. quadriceps femoris* がつく前面上端の中央を縦走する浅い溝の表面には細かい線刻が多数上下方向に走る。後面のほとんどを占める関節面は横長で下に凸の腎臓形で、縦に凹面、横に凸面の鞍形である(第2図、後面 = caudal の断面線を参照)。関節面を縦の稜で分けると内側の方が外側より広い。

近位の膝蓋骨底 Basis patellae は前に凸の半円形で、隆起した辺縁部と中心部の間は半同心円状に滑らかな凹面となっている。後縁の輪郭は関節面の上縁にあたり、後縁は中央より内側にかたよる。遠位からみた輪郭はほぼ

円形である。後縁の輪郭は凸湾する。関節面の下縁にあたり、中央が最も後にくる。

内外側面とも粗な稜が前上方から後下方にかけて斜走し、外側面の膨隆のほうが強い。

膝蓋骨の計測値(単位 mm)は、第2表のとおりである。

### 3. 比較

#### 3.1 上腕骨

東柱目の上腕骨は *D. hesperus* の気屯標本(UHR18466 : 犬塚, 1982 ; Inuzuka, 1984), 歌登第 1 標本(GSJ F07743 : 犬塚, 2009), *Ashorea laticosta* (AMP 21 : Inuzuka, 2011), *Behemotops katsuiei* (AMP 22 : Inuzuka, 2006), *Paleoparadoxia weltoni* のアリナ岬標本(UCMP 114285 : Clark, 1991), *P. media* の泉標本(PV 05601 : Shikama, 1966), *P. tabatai* のスタンフォード標本(UCMP 81302 : Inuzuka, 2005) と比

第2表 左膝蓋骨(OME-U-0171)の計測値.  
Table 2 Measurement of left patella of OME-U-0171.

	(mm)
1. Maximum height 最大高:膝蓋骨の最大高	139
2. Maximum breadth 最大幅:膝蓋骨の最大横径	120
3. Maximum thickness 最大厚:膝蓋骨の最大前後径	112
4. Articular surface height 関節面高:関節面の最大高	66
5. Articular surface breadth 関節面幅:関節面の最大横径	108

較できる。

*Desmostylus* 属の上腕骨は気屯標本では前後に、歌登第1標本では内外に圧平されている。骨頭の向きは気屯標本よりやや上向きだが、骨体の後縁はほぼ直角に後に曲がる。気屯標本は前後に圧平されているので、どこまでが元の形かが正確にわからない。いっぽう歌登第8標本は骨頭を欠くものの、まったく変形がなく、気屯よりも大きい老齢個体のため最もよく *Desmostylus* を代表している。主に第1大臼歯を使用中の歌登第1標本と比較することで上腕骨の発生の方向がわかる。すなわち上腕筋溝が鈍くなる。上腕骨稜下部が後弯し、骨体がS字状になる。滑車関節面が広がる。肘頭窩が深まり、鉤突窩は浅くなる。

デスモスチルス科の中では上腕骨全体のプロポーシオンは *Ashoroa* のほうが長さに比してより太く、S字状になるが、*Desmostylus* ではより直線状である。上腕骨稜は *Ashoroa* のほうが粗面の発達がよく、上腕筋溝の凹湾は深い。上腕骨軸に対する滑車軸の傾斜は *Ashoroa* のほうが強く 20° で外側に下がる。*Ashoroa* では鉤突窩の外縁がなく、前面との間は鈍く隆起するだけである。肘頭窩は幅狭く、その縁ははっきりしているが、*Desmostylus* では滑らかに後面に移行する。

束柱目の中では上腕骨稜は *Ashoroa* と *Paleoparadoxia* では内側に凸湾するが、*Desmostylus* では直線状である。外側上顆稜は *Ashoroa* と *Desmostylus* では直線状だが、*Paleoparadoxia* では前に曲がる。滑車の幅に対する直径は *Ashoroa* と *Desmostylus* のほうが *Paleoparadoxia* より大きい。滑車溝は *Paleoparadoxia* と *Desmostylus* のほうが *Ashoroa* よりも深い。肘頭窩の幅は *Paleoparadoxia* と *Desmostylus* のほうが *Ashoroa* よりも広い。上腕骨体外側縁下半部を前からみると、*Paleoparadoxia* では凹湾する

が、*Desmostylus* では直線状である。

哺乳類の中で、テチテリア類に含まれる束柱目と長鼻目のゾウ、及び束柱目に生態に近いと考えられる偶蹄類のカバの三者を比較した。束柱目の上腕骨頭の輪郭は円形ないし垂三角形だがゾウでは前後に長い楕円形、カバでは垂三角形である。骨頭の向きは束柱目とカバでは後向き、ゾウでは上向きである。大結節の位置は *Paleoparadoxia* とカバでは骨頭より高いが、*Desmostylus* とゾウでは低い。大結節の向きは束柱目とカバでは骨頭の前外方、ゾウでは前方である。結節間溝は束柱目では浅いが、ゾウとカバでは深い。結節間溝の向きは束柱目とゾウでは前、カバでは前外方である。小結節は *Desmostylus* とゾウでは小さく、*Paleoparadoxia* とカバでは大きい。

三角筋粗面は束柱目では前面中央にあるが、ゾウとカバでは外側にかたよる。上腕骨稜は束柱目とカバでは内側に凸だが、ゾウでは外側に凸湾する。上腕筋溝は束柱目ではほぼ中央にあるが、ゾウとカバでは下半部にかきられる。

外側上顆稜は束柱目では広い面となるが、ゾウでは縦長で前後に厚い面、カバでは短い稜となる。上腕骨滑車の案内稜は束柱目とゾウにはなく、カバにある。滑車関節面は束柱目とカバでは深い、ゾウでは浅い。外側上顆の位置は束柱目ではかなり後にあるが、ゾウでは回転軸の位置が最も高く隆起し、カバでは前後に長い。肘頭窩は束柱目とカバでは狭くて深い、ゾウでは広く浅い。鉤突窩は束柱目では深い、ゾウとカバでは浅い。

### 3.2 膝蓋骨

膝蓋骨は *D. hesperus* の歌登第1標本(犬塚, 2009)、*B. katsui* (Inuzuka, 2006)、*P. tabatai* のスタンフォード標本 (Inuzuka, 2005) と比較できる。

*Desmostylus* の歌登第1標本は若い個体なのでそれと比較することで膝蓋骨の成長の方向が分かる。膝蓋骨は成長するにつれて高さのわりに幅が広がる。上縁が前上方に突出する。外側への傾きは弱まる。関節面が低く幅広くなる。

束柱目の中では上からみた膝蓋骨長軸の外側への傾きは *Behemotops* で 20°、*Desmostylus* で 10° で *Paleoparadoxia* より強い。*Behemotops* や *Desmostylus* の関節面は幅広く低い、*Paleoparadoxia* ではほぼ正方形である。関節面最後端の位置は *Desmostylus* の下縁と *Paleoparadoxia* の上縁はほぼ中央にあり、*Paleoparadoxia* の下縁は中央より外側、*Desmostylus* の上縁はより内側にくる。*Paleoparadoxia* の方が *Desmostylus* より前後の厚さに比して幅が狭い。前上方への突出はより弱い。関節面の凹凸は *Desmostylus* より強い。関節面の輪郭は *Desmostylus* のほうが *Paleoparadoxia* より低く幅広い。前面の傾斜は *Desmostylus* のほうが *Paleoparadoxia* より強い。前面の臑

付着溝は *Desmostylus* より上下に長い。

*Desmostylus* の膝蓋骨は成体としては初めての標本なので、現生哺乳類のうち体格で匹敵するゾウ、カバ、サイと比較した。膝蓋骨の最大径はカバとサイでは概ね100 mm以内で手のひらにおさまるが、ゾウと東柱目は100 mmを超えるほどである。厚さはカバとサイでは高さに比して薄い、ゾウではより厚く、東柱目ではさらに厚い。前からみた輪郭は東柱目とゾウでは楕円形だが、カバとサイでは上下と内外側に尖る四辺形である。関節面の輪郭は東柱目では長方形だが、ゾウでは幅より高さのある楕円形でカバでは横長の垂三角形、サイでは不正四辺形である。内外側の関節面のなす角は東柱目では150～160°だが、ゾウでは上部の120°から下部の140°、カバでは130°、サイでは90°ほどである。関節面の縦稜は東柱目とゾウでは中央だが、カバとサイでは外側1/3にある。このため関節面の横断面の形は東柱目とゾウでは浅いV字形だが、カバでは内側端が縦稜と同程度まで後に曲がるので横S字形となる。サイでも横S字形だが、内側溝がより深く内側端は外側端よりも前に留まる。関節面中央の縦稜は東柱目では低い、ゾウやカバ、サイでは高く、大腿骨の膝蓋溝の深さに対応している。横からみた縦稜の輪郭は東柱目では一様に凹湾するが、ゾウとサイでは上部が凸で中部から下部までが凹湾、カバではほぼ平坦で下部が凸湾する。

## 4. 論議

### 4.1 個体識別

歌登第1標本は1個体分のほぼすべての骨が関節状態で産出したので、*Desmostylus* の骨同士の相対的大きさを知る唯一の手がかりとなる。ただし歌登第1標本は若い個体なので、体の部位ごとの比率が成体と同じとはかぎらない。

第8標本は上腕骨と膝蓋骨が隣接して産出し、いずれも成体のものだが、同一個体か別個体かは不明である。ここでは両者が同一個体の可能性を大きさから推定してみる。第8標本の上腕骨は近位の骨端が外れていて残りの全長が525 mmある。第1標本の相同部位の長さは約222 mmである。したがって第8標本の上腕骨長は第1標本の約2.4倍ある。上腕骨遠位端の幅では第1標本で85 mmあり、第8標本では148 mmあるので第8標本は約1.7倍となる。

いっぽう膝蓋骨の最大高は第1標本で69 mmあり、第8標本では139 mmである。したがって第8標本の膝蓋骨の最大高は約2倍である。しかし最大厚では第1標本で46 mmあり、第8標本では112 mmあるので第8標本の膝蓋骨は約2.4倍となる。

以上の結果から第8標本は第1標本のおおよそ2倍ほどの大きさがあることがわかる。成体の骨の形は若い個

体のものと相似形ではないので、同じ骨でも計測部位によってかなり比率の差がある。互いに関節する骨同士なら同一個体に属する骨かどうかはかなりの確からしさをもって判定できるが、さもなくば難しい。結局第8標本の上腕骨と膝蓋骨は同一個体に属する可能性が否定しきれないというに留まる。

### 4.2 体格と成長段階

*Desmostylus* の全身骨格は第1大白歯を主に使用中の歌登第1標本と第2大白歯段階の気屯標本の2体あり、Inuzuka (1996) は各々の復元骨格から体長と体重を次のように推定した。すなわち歌登第1標本は175 cmで290 kg、気屯標本は275 cmで1,283 kgである。

歌登第8標本の上腕骨の残存全長から第1標本との比率によって全長を求めると574 mmとなる。成体の気屯標本の上腕骨全長は408 mmなのでこの比1.4をもとに第8標本の体長を計算すると387 cmとなり、体重は1,283 kg $\times$ 1.4 $\times$ 1.4 $\times$ 1.4=3,521 kg (約3.5 t)となる。

歌登第1標本と気屯標本は大白歯の大きさからいづれも *D. hesperus* のオスの個体と推定されている。上顎大白歯の歯冠長は歌登の第1大白歯で約50 mm、気屯の第2大白歯で約70 mmある (Inuzuka *et al.*, 1994)。 *D. hesperus* の第3大白歯には歯冠長が84～88 mmのものが知られており、歌登第8標本は体格との比率からみて第3大白歯を使用中のオスの成体(オトナオス)であると考えられる。

### 4.3 他目との比較機能形態

東柱目の上腕骨は全体として長鼻目のゾウとも偶蹄類のカバとも一致しない。現生、化石の大型獣や海生獣類とも異なる。しいてあげれば骨体中央が側扁し、三角筋稜や回外筋稜が未発達な点で絶滅長鼻目の *Moeritherium* にいくらか似ている。これは原始有蹄類の一般形に近いことを意味し、大型化や水生適応による適応形質ではない。ゾウやカバと部分的に似た点があるが、どちらとも異なる浅い二頭筋溝や深い鈎突窩といった点を見るとむしろ側方型の前肢という独自の特殊化と関連したものと考えられる。

膝蓋骨のおもな機能は大腿四頭筋腱の摩擦の軽減と脱臼の予防、そして停止腱を関節軸から隔ててモーメントアームを伸ばす点にある。膝蓋骨関節面は大腿骨の膝蓋溝に対応する。関節面が横に広がって膝蓋溝との接触面積が増え、凹凸の噛み合わせが複雑になると膝関節の1軸性蝶番関節の機能は厳密になる。サイやカバの関節面はこうした形なので膝をもっぱら屈伸運動に限定し、下腿の回旋を許さないことを意味する。

また大腿骨膝蓋溝の深さは膝蓋腱の脱臼防止に関わるので、膝蓋骨の縦稜の隆起程度は陸上での移動速度と相関する。もっぱら陸生のサイで最も鋭く、半水生のカバ

と重量型のゾウがそれにつぐ。鱗脚類のように最も鈍角の束柱目は陸上ではカバよりも遅く歩き、水生の程度はより強かったことがうかがわれる。

ゾウとほぼ同大の束柱目の膝蓋骨でもゾウより前後に約50%厚いので、膝関節の回転軸からのモーメントアームもより長くなる。このため膝の伸展力は体の割にきわめて大きく、束柱目の体肢が側方型だったことを裏付けている。

## 5. まとめ

オホーツクミュージアムえさしに保管されている *Desmostylus* 歌登第8標本(右上腕骨 OME-U-0170, 左膝蓋骨 OME-U-0171)の再記載と、*Desmostylus* 歌登第1標本頭蓋(GSJ F07743-1)の再検討を行った。第8標本の右上腕骨は最大の大きさで変形がなく *Desmostylus* の成体の上腕骨を代表している。第8標本は、上腕骨のサイズから体長387 cm, 体重約3.5 tと推定され、第3大臼歯を使用するオスの成体であると考えられる。

膝蓋骨はゾウの成体よりも大きくゾウよりも前後に約50%厚いことから、膝関節回転軸からのモーメントアームはかなり長く、膝の伸展力は体格に比してきわめて大きかったと考えられる。このことは束柱目の体肢が側方型だったことを裏付けている。また、膝蓋骨の縦稜隆起は鈍角であることから束柱目は陸上ではカバよりも遅く歩き、水生の程度はより強かったことがうかがわれる。

謝辞：本標本を記載するに当たり、山口昇一博士に発掘当時の写真や資料を提供していただき、発掘・復元に係わった故小栗 宏氏ほか44名の枝幸町民の方々には化石クリーニングや復元研究にご協力いただいた。足寄動物化石博物館の澤村 寛館長には標本のレプリカを作製していただいた。農業・食品産業技術総合研究機構の鶴野光博士には本論文の校閲をしていただいた。以上の方々に厚く感謝申し上げます。

## 文 献

- Abel, O. (1922) *Desmostylus*: Ein mariner Multituberculate aus dem Miozän der Nordpazifischen Küstenregion. *Acta Zoologica.*, **3**, 361–394.
- Abel, O. (1925) *Geschichte und Methode de Rekonstruktion vortzeitlicher Wirbeltiere*. Verlag von Gustav Fischer, Jena, 327pp.
- Clark, J. M. (1991) A new Early Miocene species of *Paleoparadoxia* (Mammalia: Desmostylia) from California. *Jour. Vert. Paleont.*, **11**, 490–508.
- Domning, D. P., Ray, C. E. and McKenna, M. C. (1986) Two new Oligocene desmostylians and a discussion of tethytherian systematics. *Smithson. Contr. Paleobiol.*, **59**: 1–56.
- Hay, O. P. (1915) A contribution to the knowledge of the extinct sirenian *Desmostylus hesperus* Marsh. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, **49**, 381–397.
- 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.
- 犬塚則久(1982) 樺太産 *Desmostylus mirabilis*の骨格 V. 肢骨. *地球科学*, **36**, 117–127.
- 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. (1996) Body sizes and mass estimates of desmostylians (Mammals). *Jour. Geol. Soc. Japan*, **102** (9), 816–819.
- Inuzuka, N. (2005) The Stanford skeleton of *Paleoparadoxia* (Mammalia: Desmostylia). *Bull. Ashoro Mus. Paleont.*, **3**, 3–110.
- Inuzuka, N. (2006) Postcranial skeletons of *Behemotops katsuei* (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**, 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 Desmostylia. *The Island Arc*, **3** (4), 522–537.
- 木村方一・小栗 宏(1985) 最大の *Desmostylus* の上腕骨と膝蓋骨. *化石研究会誌*, **18**, 11–20.
- Reinhart, R. H. (1959) A review of the Sirenia and Desmostylia. *Univ. California Publ. Geol. Sci.*, **36**, 1–146.
- Shikama, T. (1966) Postcranial skeletons of Japanese Desmostylia. *Paleont. Soc. Japan, Special Paper.*, **12**, 1–202.
- Uno, H. and Kimura, M. (2004) Reinterpretation of some cranial structures of *Desmostylus hesperus* (Mammalia: Desmostylia): a new specimen from the Middle Miocene Tachikaraushinai Formation, Hokkaido, Japan. *Paleont. Res.*, **8**, 1–10.
- 鶴野 光・兼子尚知・高島孝宗(2016) 北海道枝幸町歌登産 *Desmostylus* の記載：歌登第2～第7標本の記載. *地質調査研究報告*, **67**, 137–165.
- VanderHoof, V. L. (1937) A study of the Miocene sirenian

北海道歌登産 *Desmostylus* の骨格 Ⅲ. 歌登第 8 標本 (犬塚ほか)

*Desmostylus*. *Univ. California Publ. Geol. Sci.*, **24**, 169–262.

山口昇一(1978) 北海道歌登町上徳志別からデスモステルスの発見. 地質ニュース, no. 281, 15–19.

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) 北海道歌登産 *Desmostylus* の発掘と復元. 地調月報, **32**, 527–543.

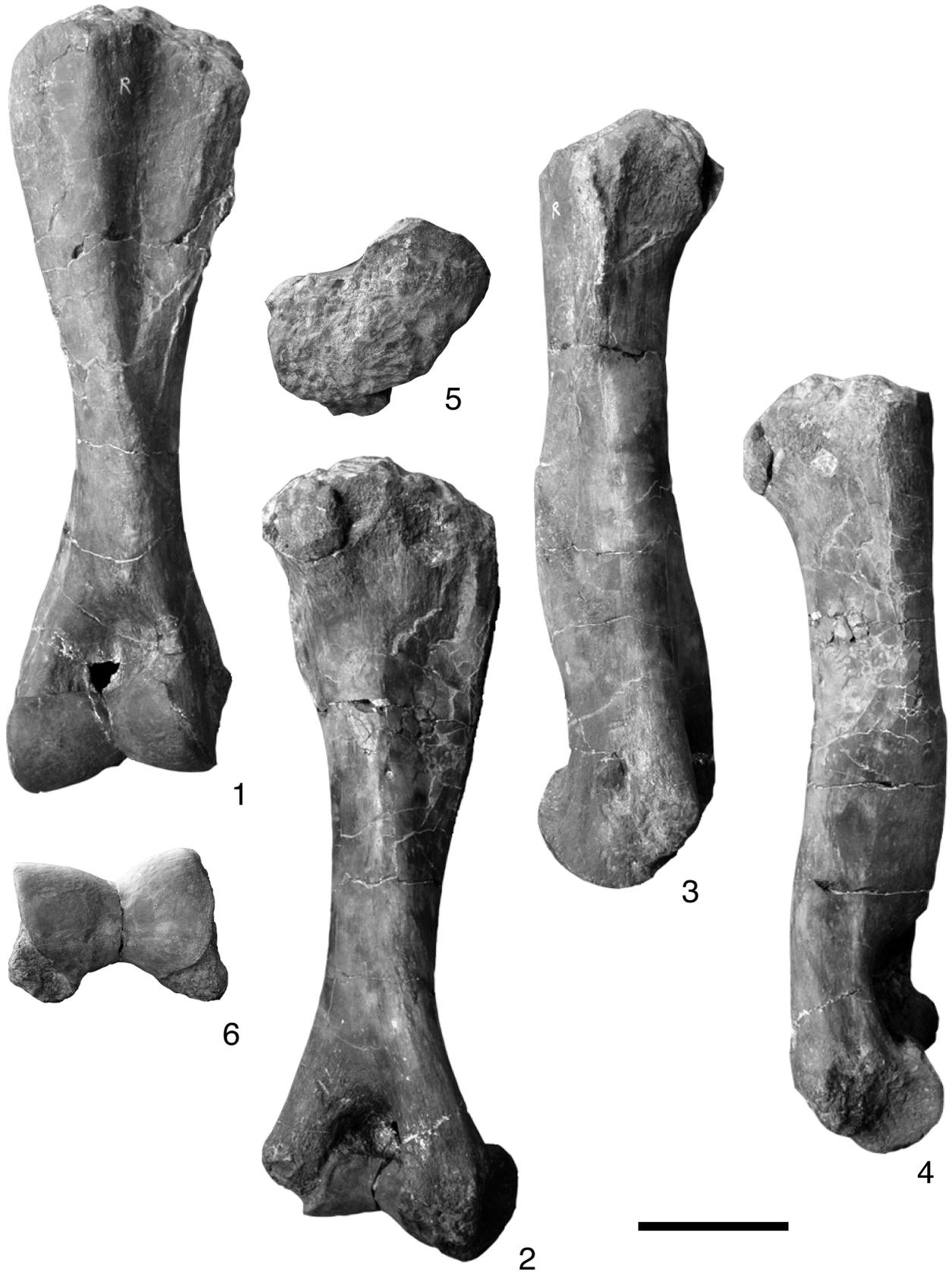
( 受 付 : 2016年3月23日 ; 受 理 : 2016年10月21日 )

図版1 *Desmostylus* 歌登第8標本の右上腕骨 (OME-U-0170).

Plate 1 Right humerus of the 8th Utanobori specimen of *Desmostylus* (OME-U-0170).

- 1: cranial view (前面),
- 2: caudal view (後面),
- 3: medial view (内側面),
- 4: lateral view (外側面),
- 5: proximal view (近位面),
- 6: distal view (遠位面).

Scale bar: 100 mm.

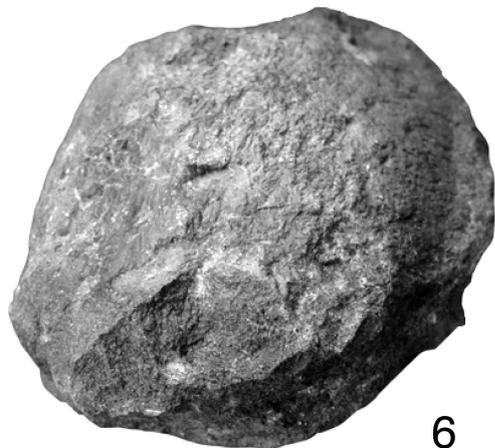
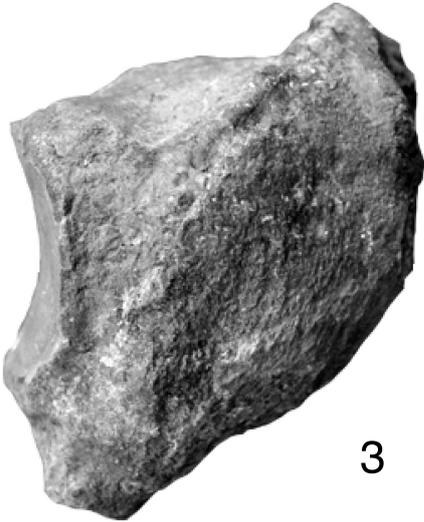


図版2 *Desmostylus* 歌登第8標本の左膝蓋骨(OME-U-0171).

Plate 2 Left patella of the 8th Utanobori specimen of *Desmostylus* (OME-U-0171).

- 1: cranial view (前面),
- 2: caudal view (後面),
- 3: medial view (内側面),
- 4: lateral view (外側面),
- 5: proximal view (近位面),
- 6: distal view (遠位面).

Scale bar: 100 mm.



## 補遺

歌登第1標本(GSJ F07743)の頭蓋の記載(犬塚, 1988)を, その後の追加標本との比較・検討により得られた知見に基づいて一部改める。

### 頭蓋の再検討

犬塚(1988)の「5. 比較」の章の「5.1 オレゴンおよびカリフォルニア標本との差異」の節(p. 160-161)では, オレゴン標本(USNM8191; 以下, オレゴンとする)及びカリフォルニア標本(UCMP 32742)との差異を列挙してある。これらのうち,

- ・口蓋正中部は平坦である。オレゴンでは正中は両側より隆起する。
- ・眼窩下孔の位置は眼窩直下にある。オレゴンではより前の眼窩前下方にある。
- ・後頭顆上縁の高さは大後頭孔の上縁の高さと等しい。オレゴンではより低い。
- ・頭蓋後面の静脈孔の大きさでは, 上の乳突上孔は乳突孔よりも大きい。オレゴンでは逆に下の乳突孔のほうが大きい。

の4項目は削除する。

- ・外耳孔や茎乳突孔の前壁はより高く, 孔はより横向きである。

には, 「オレゴンでは下壁がより高く, 孔はより下向きである。」を追加する。

- ・横からみて下顎窩の前方はなめらかに頬骨弓下縁に移行する。オレゴンでは屈折する。

は, 「オレゴンでは湾曲する」と訂正する。

犬塚(1988)の「5.5 比較のまとめ」の節で, 「5.5.2 *Desmostylus* としての形質」の項(p. 173)では,

- ・鼻骨後端の位置は後眼窩突起のレベルにあるが, *Paleoparadoxia*ではより後である。
- ・側頭線の間隔が広く, 頭頂面は平坦である。*Paleoparadoxia*ではより狭く, 矢状稜を形成する。
- ・脳頭蓋が幅広く, 膨隆が強く, それだけ側頭窩が狭い。

の3項目は削除する。

同じく「5.5.3 歌登標本独自の形質」の項(p. 174)で,

- ・側頭骨頬骨突起下面が前後に長く, 後部の幅がかなり広い。

を削除する。さらに,

- ・口蓋後端と後鼻孔後縁の間隔が短い。
- ・後鼻孔がより後向き。
- ・鋤骨下端が口蓋後縁より前に付着する。
- ・頬骨弓後部下面が下顎窩の面と平行である。

の4項目を追加する。

同じく「5.5.4 *Desmostylus* の幼体の形質」の項(p. 174)

では,

- ・吻部の両側縁が凹湾する。
- ・左右の側頭線の間隔が狭い。
- ・顔面が全体として短く, 高い。

の3項目は削除する。

・頭蓋全体として長さのわりに幅広く, 高い。は, 「長さのわりに高い。」と改める。

- ・脳函の前部の幅と後部の幅の差が大きい。

は, 「脳函の前部が狭い。歳とともに幅広がり, 後部の幅をしのぐ。」と訂正する。

- ・頬骨弓前幅と後幅の差が大きい。

は, 「前幅の方が狭く, 歳とともに前の方が広がる。」と改める。

- ・側面からみて顔面前部上縁が凸湾し, 前方への傾斜が強い。

は, 「口蓋に対する前頭骨の前方への傾斜が強い。」と補足する。これらのほかに,

- ・鼻骨後端の位置が後眼窩突起のレベルより前にある。成長とともに後に伸びてより後に達する。
- ・頬骨弓が内傾する。歳とともに垂直にたつ。
- ・頭頂部が丸い。歳とともに平坦化する。

の3項目を追加する。

論議の章, 頭蓋骨や孔の同定の節の中でも鼓室上洞はもともと異なる見解がある同定が難しい部位である。Hay (1915), Abel (1922), 井尻・亀井(1961)は鼓室上洞の存在を認めず頬骨弓後端の大きな孔を外耳孔とし, いっぽうAbel (1925)が提唱した鼓室上洞をVanderHoof (1937), 犬塚(1988)は認めている。Uno and Kimura (2004)は歌登第3標本の記載にあたり前者の見解をとっている。その根拠として, この孔の特徴がDomning *et al.* (1986)やClark (1991)が長鼻目にみられると指摘しているし, より下にある小孔は腹側に開き, 顆旁突起の前面にそって浅い溝が下に伸びていて, それは神経血管孔の特徴である。したがって頬骨弓後端の大きな孔は外耳孔で, 下の小孔が茎乳突孔と同定している。

しかしながら, Domning *et al.* (1986)やClark (1991)は外耳孔の位置や腹側の閉じ具合を長鼻目と束柱目の共有派生形質に使っているが, そもそも鼓室上洞を外耳孔と誤認しているので同定の根拠としては使えない。Uno and Kimura (2004)が単一の茎乳突孔と誤認した顆旁突起の基部にある孔は, 実は犬塚(1988)が図示したように2孔に分かれている。第3標本は第1標本より保存が悪く, 前にある外耳孔とより内側後方の茎乳突孔の間が浅い。第1標本では顆旁突起の前面にそう浅い溝が小さい方の茎乳突孔に通じているのが観察できる。したがって鼓室上洞の存在を認めずにより内側の孔の同定をすると孔の数が余ってしまう。

犬塚(1988)が鼓室上洞の同定の根拠としてあげた下顎窩の直上にあるという位置, 漏斗状に拡がるという形

状、周囲の骨と連続的に移行する、つまり腹側に骨の結合がみられないことから外耳孔に同定できないという点は議論されていない。外耳道であれば長鼻目や海牛目にみられるように腹側に骨の結合部がみられるはずだが、*Desmostylus* では乳歯が生えている幼体にもそれが観察されない。したがって頬骨弓後端の大きな孔は束柱目特有の鼓室上洞であるとの見解は変わらない。

頭蓋骨や孔の同定の節の後鼻孔部の骨はオレゴン標本で記載されたものである。同標本の実物を検討した結果、これは左翼状骨が蝶形骨から剥がれて内側に転位し、正中の鋤骨に引っかかっているだけである。つまり埋没後の二次的変形であり、Hay (1915), VanderHoof (1937), Reinhart (1959) が考えた別の骨や病的異常ではない。

頭蓋の機能的特性のうち咀嚼筋と顎関節の項では「*Desmostylus* では臼歯の機能として純粋なすり潰し運動よりは、むしろ圧碎運動が期待されていることが読みとれる。」は削除する。圧碎運動に適した顎関節の形態は遊びの少ない蝶番関節であり、平坦な *Desmostylus* の下顎窩と凸面の下顎頭の組合せとは一致しないからである。また「*Desmostylus* には先に述べたような臼歯部後退の必要があって、下顎枝前部が後方に移動し、この結果として急傾斜した筋突起後縁や前後に短い下顎切痕が形成されたものと推定される。」も削除する。下顎体にある臼歯歯槽と下顎枝の位置との間には連関があるとは考えられないからである。

