

デスモスチルスの復元 その後

犬塚 則久 (東京大学)
Norihisa INUZUKA

早いもので 地質標本館がオープンしてから 丸9年になる。1980年春の公開にまにあわせるべく 下半身のクリーニングが未了のまま組立てた歌登^{うたのぼり}デスモスチルスも このほどようやく完成をみた。この機会に デスモスチルスの復元にまつわる ここ10年の歩みをふりかえってみたい。

骨格の復元

1977年に北海道歌登町^{うたのぼり}で 全骨格が発見されるまでは デスモスチルスの全骨格は 戦前に南樺太で発掘された 気屯^{けとん}標本1体だけであった。気屯のデスモスチルスの骨格復元といえば 北海道大学の長尾 巧教授による化石の実物を使ったものと 京都大学の亀井節夫教授によるものの2通りが知られていた。

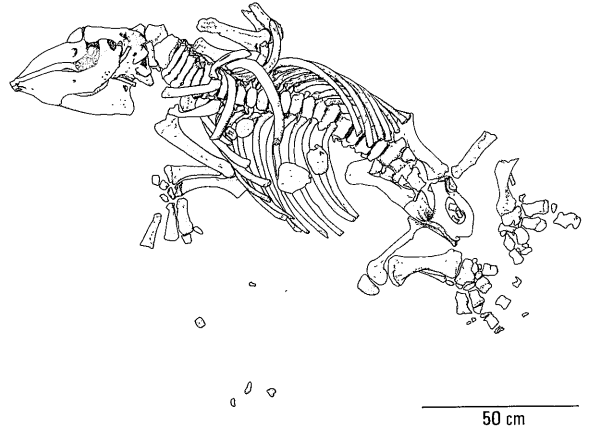
もっとも 近縁のパレオパラドキシアの全骨格は 1950年に岐阜県土岐市泉で発見されたのをはじめ 1965年にはアメリカのスタンフォード大学構内からもみつかっていて これらの化石にもとづいた復元もいくつかなされている。

デスモスチルスとパレオパラドキシアの体の骨の個々の形には 頭骨にみられるほど著しい違いはみられない。したがって 基本的な体型にはそれほど大きなちがいはないはずである。にもかかわらず 復元された骨格の体型は 復元する人によってまちまちであった。

このような状況のもとでデスモスチルスの骨格復元の話がもちあがった。それまでの各種の復元のうち どれかが正しいとわかれば それにならって組立てればすむことである。しかしながら 従来の骨格復元は まったく経験的になされていて ある決まったやり方があるわけではなかった。このことは デスモスチルスにかぎらず 世界の絶滅動物に共通の課題で 昨今の恐竜の復元をみてもわかることである。

そこで まず復元方法から考え直さなければならなかった。まさに歌登デスモスチルスが 重いテーマを課してきたことになる。

骨格復元法の詳細については すでに各誌にのべてきたので ここではとくにくり返さない。要は 比較形態学的方法と機能形態学的方法との組合せである。両



第1図 歌登標本のあおむけの埋没姿勢

方法の併用によって構想された側方型の体型の妥当性を立証したのが ほかならぬ歌登標本の埋没姿勢であった (第1図)。すなわち 側方型の体型をしていれば 死体は海底であお向けに倒れるのが自然なはずだ というものである。

しかし デスモスチルスの側方型仮説が正しいのだとすれば ほぼ体型が等しい同類のパレオパラドキシアも 祖先型のベヘモトプスも デスモスチルスと同様に あお向けの埋没姿勢をしていなくてはならない。そこで 気屯のデスモスチルスをはじめ これまでに日本からでた5体すべてのパレオパラドキシアとベヘモトプス1体の化石の産状を検討してみた。

これらの化石は 歌登のデスモスチルスほど保存がよいわけではなく 本来の関節状態からは多少とも乱れた形を示していた。とはいえ あお向けに倒れたか はじめから横倒しかは十分に判断することができた。

すなわち 背骨をはさんで両側に各側の肋骨が散在していれば あお向けの証拠となろうし 片側に左右の肋骨が集中していれば 横倒しに埋もれたといえよう。この基準にてらしてみると どの標本もはじめはあお向けに倒れていた と考えられるのである。こうして 束柱類は パレオパラドキシアもベヘモトプスも デスモスチルスと同様 側方型の体型をしていたことが ひとまず立証されたわけである。

体格と体重推定

歌登デスマスチルスが はじめて側方に復元されたことにより デスマスチルスの体格が正確に計られるようになった。 それまでの体格推定値といえば 骨格発見以前の体長15フィートというものから 体長4 m 体長230cm 内外・体高130cm などがある。

体長に関しては 気屯標本(口絵1)では首の骨がなく頭は前半が欠けており 腰の背骨は6個と考えられていたため 不正確であった。 歌登標本(口絵2)で 完全な頭や首の骨が産出したことにより 正確な体長がわかり 気屯標本の推定体長も正しく計算しなおされた。

体高に関しては 従来の復元がいずれも あしを体の下にのばす下方型に組立てられていたため 実際よりも過大に見積られていた。

まず 歌登標本が側方に復元されたことで 第1大臼歯を使っているデスマスチルスの幼獣が 体長170cm 体高50cm であることが明らかとなった。 また 同様に 成獣の気屯標本を組立てた結果 体長265cm 体高95cmの値をえた。

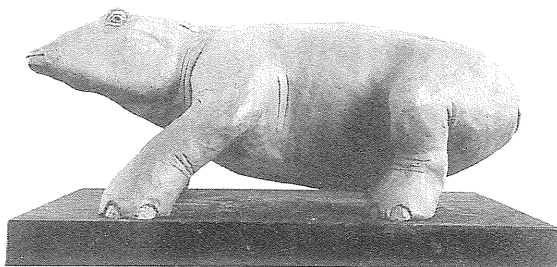
パレオパラドキシアの体格は 従来は岐阜県土岐市産の泉標本だけから知られていた。 これは第2大臼歯までを使用中の個体である。 デスマスチルスと同様に 下方型に復元されていたため 頭尾長は208cm 肩高112cmと算定されていた。

ところが最近 岡山県産の津山標本(口絵3)を はじめて側方に組立てることができた。 この結果 津山パレオパラドキシアの体長は2 m 体高は70cm であることがわかった。 この値から推定すると 泉標本の正確な体長は2.5m 体高は88cmとなる。

原始的な東柱類であるベヘモトプスの足寄標本は まだ実際に組立てられていないが 最大の肢骨である大腿骨の長さの 泉標本に対する比によって 体長と体高が推定できる。 これによると ベヘモトプスは体長3 m 体高105cmとなる。

体重の推定は COLBERT による 恐竜の体重推定法を応用した。 すなわち まず 歌登デスマスチルスの復元骨格にもとづいて 5分の1の生体復元像を作成し(第2図) この像を水槽にいれて体積を量った。 哺乳類の比重は1に近似できるので 125倍した体積の値を推定体重と見なした。

こうして 歌登標本 つまり幼獣のデスマスチルスの体重は290kgと算定された。 成獣の気屯標本は 体長比で歌登の1.6倍なので 体積比は4.1となり 1.2tの値をえた。 同様にして パレオパラドキシアは津山標本が560kg 泉標本が890kg ベヘモトプスは1.6tと



第2図 デスマスチルスの5分の1生体復元像

なる。

デスマスチルスもパレオパラドキシアも 以上の標本よりさらに大きな個体がみつまっている。 デスマスチルスの歌登第8標本の上腕骨は 気屯標本より3割ほど長い。 これを体積比にすると およそ2.2倍となり 体重は2.6tと推定される。 また 群馬県高崎市郊外から発見されたかかとの骨は 気屯標本より5割も大きい。 概して肢骨は 大型化するほど太くなることはあっても 細くはならないので 実際はこれ以上の体重があった可能性が高い。

これらの大型のデスマスチルスの体重は 現生の動物では 小型のシロサイに匹敵する。 はたして 側方のあしでこの目方を支え得たであろうか。 計算が楽しみである。

生体の復元

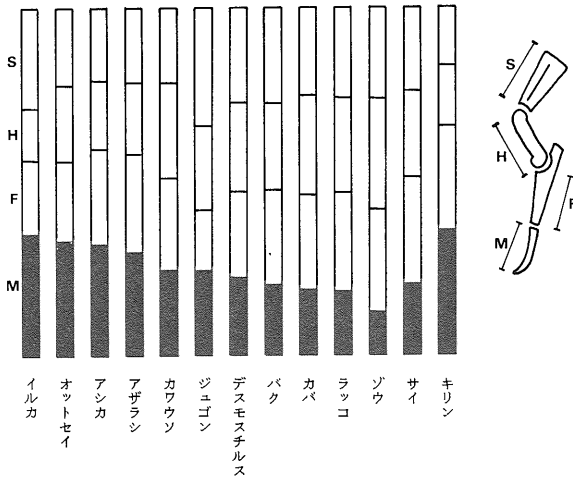
生体の復元も骨格復元と同様 方法が確立しているわけではない。 そのため これまでに描かれたデスマスチルスの復元図は カバ様のものからアシカ様のものまで多種多様であった。 これは 復元者の考えによりある特定の動物をモデルに選んだため と思われる。

デスマスチルスのように 系統分類上の位置がはっきりしない動物を復元する場合 ある現生種をモデルに決めることはできないはずである。

そこで 生体復元にも比較解剖学的方法を用いることにした。 すなわち 現生の哺乳類を広くみわたして そのなかから一般的な法則性を見だし その法則性に従って復元していくやり方である。

たとえば これまでの生体復元では 足の形が地上歩行用の足と遊泳用のひれ足とに意見が大きく二分していた。 このいずれかを選ぶのに まず 現生各種の足とその骨の形をたがいに比較し ひれ足と地上歩行用の足とで あしの骨の形や各部の比率にどのような違いがあるかを調べた。

原始的な哺乳類では あしを構成する3つの節 つま



第3図 哺乳類の前あしの節ごとの長さの比較

り 肩からひじまでと ひじから手首までと 手首から先の長さがほぼ等しい。ひれ足をもつものでは 肩からひじまでが短く 手首から先が長い。また 地上歩行用の足をもつ動物では 重量型と走行型とで各節の比率が異なる。走行型では ひじから下のほうが長いに対し 重量型では ひじから上のほうが長い(第3図)。

デスマスチルスのあしの長さの比率は ひじから上のほうが ひじから手首までよりも長いので 基本的には地上歩行性で しかも重量型のあしをしていた と考えられる。こうして 足の形は 特定のモデルを想定せずに現生の各種から導かれた法則性にもとづいて復元することができた。

もうひとつの生体復元の例として鼻を考えてみよう。デスマスチルスの頭骨では 鼻の穴の位置はウシやウマのように前端にはなく 多少とも後退している。現生の哺乳類で このように骨の鼻の穴の位置が後退しているものには ゾウやバクのように長い鼻をもつものとクジラやジュゴンなどのように水にすむものがある。

また これらのうち ゾウとジュゴンやマナティでは眼窩という眼球のはいる穴のすぐ下に太い眼窩下孔が開孔している。この孔からは 三叉神経の第2枝が顔面にでてきて 鼻や上唇あたりの知覚を司っている。

この神経は ゾウでは長い鼻に分布し ジュゴンなどの海牛類では 口のまわりにびっしり生えるひげに達している。この太く短いひげは 圧力を感知するセンサーなのである。

デスマスチルスでは 骨の鼻孔が後退しているだけでなく この眼窩下孔も太く 眼窩の直下に開いているので ゾウのような長鼻か ジュゴンのようなひげがついていたはずである。このため これまでの復元図をみ

ると やや長い鼻をつけたものや 口の周辺にひげを生やしたものがみられるのである。

長い鼻かひげのどちらかを決めるにあたって 鼻の穴の周囲の骨の形を比較した。その結果 ゾウと海牛類では 鼻孔の後にある鼻骨のつき出し方に差のあることがわかった。ゾウやバクのように長い鼻をもつものでは 鼻骨は鼻口のうえに突出し ジュゴンやマナティのように水生型のものでは 鼻骨は縮小している。デスマスチルスでは 鼻骨自体は縮小していないが 位置は鼻口よりはるかに後退して 鼻口の後縁を構成しなくなっている。

このような点から デスマスチルスの鼻は短く ジュゴンのように上向きに開口し 唇のまわりには感覚毛が密生していた と考えられたのである(口絵4)。

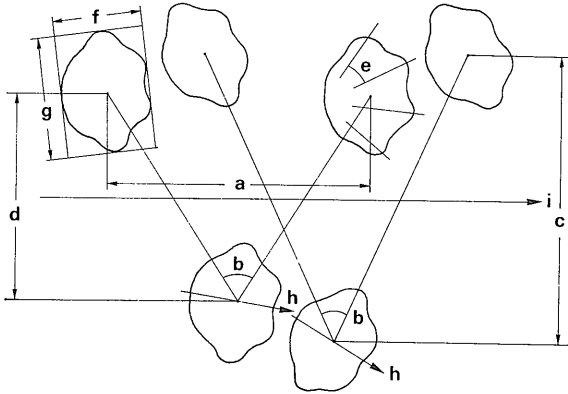
ロコモーション

動物が体の位置を変える運動をロコモーションという。前進運動とか移動運動と訳されることもある。ここではデスマスチルス類が どのように歩いたり 泳いだりしたかを推定するのが目的である。このロコモーションの復元も方法が確立しているわけではなく やはり 現生各種の骨格と運動様式の関連から法則を見出すことから始めなくてはならない。

これまでにはっきりわかったことは デスマスチルスの歩き方が側対歩ではない ということである。側対歩というのは 現生のゾウやキリンやラクダにみられるあしの運び方で 同じ側の前あしと後あしをほぼ同時に動かすものである。ゾウは長鼻類で キリンやラクダは偶蹄類である。おなじ偶蹄類でもシカやウシは側対歩ではないので この歩き方が系統とは無関係であることがわかる。

そこで この歩き方が体型と関連していることがうかがえる。ゾウとキリンとラクダの体に共通な点といえば 胴の長さのわりに あしが長い点である。このような体型では 後あしが着地する前に 同じ側の前あしをふみ出していないと あしがぶつかってしまうのである。また 同じ側のあしを同時に浮かせたとしても あしが長く 重心が高いので 左右のゆれはさほど大きくならない。

一方 デスマスチルスは体制が低く 胴長のわりにあしが短い。また 左右の足の接地点が開いているのが特徴である。この体では側対歩で歩こうと思っても 重心の左右の移動量が大きすぎて到底不可能である。したがって デスマスチルスがこのあしの運びをしたとは考えられない。おそらく通常の哺乳類と同様なので



第4図 推定されるデスモステルスの足痕

あろう。

ロコモーションの復元は 骨格の復元と同様 足痕の化石が発見されれば確実となる。デスモステルスの足痕化石がどのようなものであるかは 復元骨格と生体復元の結果にもとづいて推定された(第4図)。

個々の足印については 生体復元の項でみたように基本的に重量型の地上歩行型で 肉趾をもち、足印長(第4図中のf 以下同様)よりは足印幅(g)のほうが長く 指間角(e)の大きいヤツデ型であろう。足印の並び方つまり 行跡は 復元骨格から計られた左右の着地点の隔たりと 前後各あしの歩幅から算出した。

復歩長(a)のわりに行跡幅が広く 前行跡幅(c)は後行跡幅(d)より広い。進行方向をしめす行跡軸(i)に対して前あしの向き(h)は 30° ほど外向きとなるだろう。ちなみに 成獣の気屯デスモステルスでは 前行跡幅が 100 cmで 後行跡幅が 75cm 復歩長は 95cm 幼獣の歌登デスモステルスでは 同じく 70cm 46cm 65cm であると推定される。

摂食機構

ここでは おもにどの感覚器に頼って餌をさがし どのように餌を口にいれ あごをどう動かして咀嚼したかを考察した。

本来 頭部にある特殊知覚器官 つまり 嗅覚・視覚・聴覚・味覚器は 餌の探索と判別のために 口の周囲に発達したもので むしろ こうして 頭部が形成されたといえる。動物は 種類ごとに餌が異なり 探索法の違いに応じてそれぞれの感覚器が発達している。そこで どの感覚器が発達しているかがわかれば 餌の探索法の見当がつく。

頭蓋には これらの感覚器をいれる腔所があり また

知覚を脳に伝える神経の通る孔や 脳自体をおさめる頭蓋腔もある。化石の保存がよい場合には 頭蓋腔を型取りすることで 脳の外形の概略を知ることができる。

これまでの研究では パレオパラドキシアの脳の形態が明らかになっている。それによると パレオパラドキシアは嗅球と三叉神経第2枝の発達が良い。嗅覚はふつう クジラや海牛類など純水生の哺乳類では退格的である。空気呼吸をする哺乳類は 水中では気道を閉鎖しなければならないからである。このことからパレオパラドキシアは おもに陸上か水面で生活していたと考えられる。

また 三叉神経の発達は 先に生体復元の項でみたように 眼窩下孔の太いことと符合し 口のまわりのひげを使って餌をよりわけていたと考えられる。

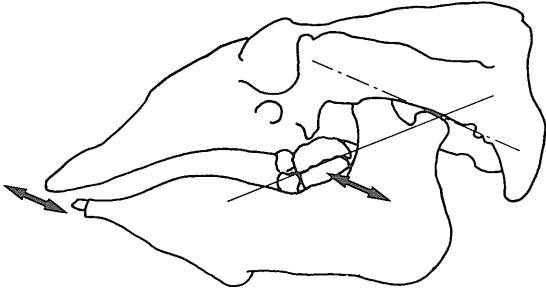
えさの摘みとり方を考えるうえで重要なのは切歯の形態である。デスモステルスの切歯は 下あごだけに1対あって 円柱形をしている。また 先のほうの上面には指で押したような形の咬耗がみられる。上あごには1対の犬歯があるだけで 下あごとは咬みあわないので これは上唇による咬耗と考えるほかはない。したがって えさを口にに入れるには 切歯と犬歯がまばらに並んだ下あごの先をショベルカーのように押しこみ 上唇を使って餌をよりわけたのではなからうか と思われる。

いっぽう パレオパラドキシアは上下顎とも3対ずつの切歯と1対の犬歯を備えている。しかも これらの切歯は上下に扁平で すき間なく並ぶので 切歯で植物を摘みとることも可能であったろう。しかし 掘りおこしに適したスコップ型の下あごをもつデスモステルス(表紙)よりもなお一層吻端が下を向いているので パレオパラドキシアも何か砂や泥の下から掘りおこして食べていたのではなからうか。

あごの動かし方を知るのには 顎関節の形と臼歯の咬合面が参考になる。ふつう関節の形態は 動く時に望ましい運動だけがなされるようにできているので 逆に形から動きを読みとることができる。

デスモステルスの顎関節は 横長の楕円形をしており 関節面が強く後に傾くのが特徴である(第5図)。このような形の関節をした下あごを 上下の臼歯のあいだにものをはさみながら動かすと 機能側の下顎臼歯は後外方から前内方にむかって動くことがわかる。このことは デスモステルスの臼歯の咬合面における独特な咬耗のしかたからも裏づけられる。したがって デスモステルスが咀嚼する時は 下顎を左右交互に後外方から前内方にむかって動かした と考えられる。

いっぽう パレオパラドキシア(口絵6)の顎関節は円



第5図 推定されるデスモスチルスのあごの動き

形で しかも 内側に強く傾いている。この形から考えられる動きは 前後方向の往復運動か 外側上方から内側下方への横ずれである。津山産化石の臼歯のへり方からみると 横ずれをしていた可能性が高い。したがって パレオパラドキシアは 下あごを左右交互に内側下方にずらして咀嚼していたものと思われる。

生息地

デスモスチルスがどんな所にすんでいたのか という問題は古くから論じられていた。最も古いのは デスモスチルスが完全な水生かどうか という問題である。

全身骨格が発見されて 頑丈な四つあしをもつことがわかると 半水生ないし両生的な動物という説が定着した。しかし ひと口に両生といっても いろいろな場所が考えられる。淡水域か海水域か おなじ海辺でも 砂浜か 礫か がけかのちがいがあがる。これらの間には 化石のでる場所と生体復元とから考察した。

まず デスモスチルスのでる地層はほとんど海成層である。陸水域にすんでいたのなら もっと河成層や湖成層から化石がでそうなものである。したがって デスモスチルスはもともと海辺にすんでいて 死体はその近くか 沖あいに流されて洗んだもの と考えられる。

海辺のうち どういう所を好んだかについては 足の形が最も重要なポイントになる。哺乳類の足は生息地に適した形状をしているからである。概して 固い岩場にすむものの足は細く尖り 柔らかい砂地のものでは底が広がっている。この点からデスモスチルスをみると 指の骨が放射状に開いて 幅が40cmにもなる底面積の広い足は 砂地に適したものといえよう。

きっとデスモスチルスは 潮が満ちてくれば体を浮かし 潮が引けば腹をつけて寝そべることができるような潮間帯に生活していたのだろう。

つぎは この動物が寒流系か暖流系かという問題である。これには デスモスチルスに伴う貝化石は寒流系

の種類が多いとか デスモスチルスの化石が多産する1500~1600万年まへは 本州中部からマングローブの化石が発見されるほど温暖であったという根拠が用いられた。化石の分布からみると デスモスチルスはサハリンからも産出するが パレオパラドキシアのほうは 本州までで 北海道からは確認されていない。

近年 新第三紀の生層序が改められ 東柱目の産出層準の明確なものだけをプロットしなおしてみると デスモスチルスとパレオパラドキシアで それぞれが寒流系と暖流系にすみわけていたらしいことが明らかとなった。また 貝化石にもとづく古水温の推定によっても デスモスチルスのほうがパレオパラドキシアより冷水域に生息したとされた。

食性

デスモスチルスが何を食べたかという問題は最も難しい。当初は海牛類と考えられていたため 現生のジュゴンやマナティのように海草を食べたとされていた。ところが 全身骨格が発見されて 海牛類との差が大きいことがわかると その臼歯の独特な形(口絵7)などから 貝やゴカイを食べたという説が登場した。さらに 雑食説や陸上植物食説までが現われた。

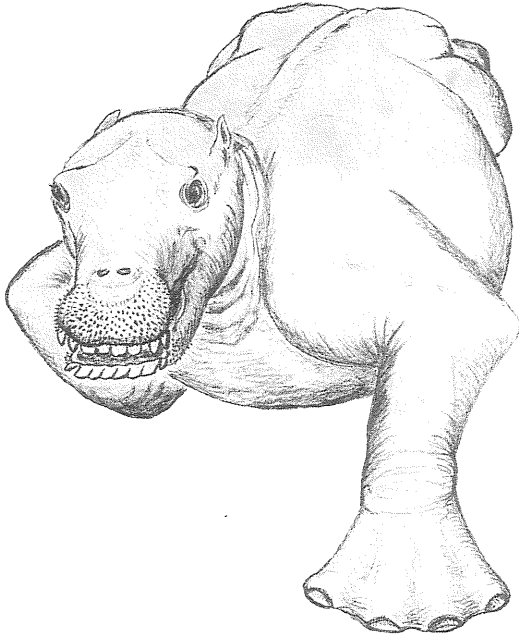
これらの説の根拠には 歯や顎の形態のほか 臼歯の組織構造 共産化石 生息環境 系統 ロコモーションまでが考慮されていた。しかも 各根拠にもとづく結果に食い違いが生じたため 多様な説がならぶことになったのである。

最近 歯や顎のほか 新たに復元された体型や 生息地にあったと考えられる貝や植物 そしてニッチェなどからあらためて食性の推定がなされた。この結果 少なくとも次のようなことが明らかとなった。

まず デスモスチルスとパレオパラドキシアは生息域の水温に違いがあるので わけて考える必要がある。臼歯の形(口絵8)は パレオパラドキシアのほうが原始的で 咬頭数は少なく 歯冠は低い。したがって 進化型のデスモスチルスのほうが特殊化が進んでいるため 食性もより限られているはずである。

植物食を仮定した場合 それぞれの水温の海辺にある植生を考えると 暖流域にはマングローブのような豊富な植物があるが 北に行くほど植生は乏しくなる。このため 限られたものを食べるだけでは間にあわず 何でも口にのける雑多な食性をもたなければならない。

すると パレオパラドキシアがマングローブを食べたとしても より冷水域にいるデスモスチルスはもっと広範な食性をもつことになる。こうなると 臼歯の形と牙



第6図 遊泳中のパレオパラドキシアの生体復元図

盾が生じる。

逆に貝食を仮定した場合は 寒流系の種類も豊富にあって この点では問題はない。また 当時の寒流系の貝を食べる動物がほかになかったというニッチェ論からも支持される。

したがって 南方のパレオパラドキシア(第6図)のほうが食物のメニューが豊かで植物食ないしは雑食をし 北方のデスマスチルスは先祖の植物食から特殊化して貝食に転換した可能性が考えられる。

生活史

一動物の動物が生まれてから死ぬまでの過程を生活史という。ここではデスマスチルスの妊娠期間や寿命がどのくらいかという問題をあつかう。この問題に目が向けられるようになったのはつい最近のことである。化石の証拠からは論じにくいテーマのせいかもしれない。

一般的にいて 哺乳類の妊娠期間や寿命は 体格に比例する。大型動物の体をつくる細胞の大きさは 小型動物のそれと大差ないので 細胞の数を増やすには

それだけ多く細胞分裂をくり返さなければならず 時間がよけいにかかるからである。また 生後も大型獣は代謝のテンポが遅いので どうしても寿命は長くなる。

そこで デスマスチルスの体格がわかれば 間接的に寿命の見当をつけることができる。すでに見たように デスマスチルスの成獣ではシロサイなみの体格になる。現生のシロサイの寿命は40~45年なので おそらくデスマスチルスもその程度の寿命をもっていただと思われる。

しかし この推定を根拠あるものとするためには 何らかの直接的な証拠がほしい。この点できわめて重要なのが デスマスチルスの新産線の発見である。新産線とは 臼歯のエナメル質にみられる成長線のうちの1本で 出産時の体内の生理的な変化を刻んでいるものである。このため この線を手がかりに妊娠期間を知ることができる。

その結果 デスマスチルスの妊娠期間は 400日以上であると数えられた。現生の哺乳類ではバクが390~400日 サイが約570日の妊娠期間をもっている。したがって デスマスチルスの妊娠期間は 成獣の体格から予想される値とおおむね一致しているといえよう。

このことから デスマスチルスの寿命が およそ40年程度であろうという推定も そうはずれてはいまい。一般に哺乳類は 性成熟に達してから その4~5倍の期間を生きたと考えられるので デスマスチルスの性成熟年齢も4~7歳であろうと思われる。

長鼻類は7~14歳で性成熟を迎え 55~60歳まで生きる。また 6本の臼歯は水平交換をするので 何歳ぐらいでどの歯を使うのかの対応がついている。たとえば おもに第1大臼歯を使うのは8~15歳の思春期である。デスマスチルスでは3本の大臼歯が水平交換をするので 歯種と年齢とのあいだの対応がつけば その個体の年齢が推定できるはずである。東柱類も長鼻類と同様に 第1大臼歯の使用時が ほぼ性成熟年齢に相当するのだと仮定すれば おもに第1大臼歯を使っている歌登のデスマスチルスの年齢は4~7歳ということになる。

以上 デスマスチルスの生態復元の現状を紹介した。ものいわぬ化石を正しくよみがえらせることができたであろうか。ご意見をうかがえれば幸いである。

なお 投稿の機会を与えられた地質標本館の山田直利館長に心からお礼申しあげたい。