

瑞浪市化石博物館研究報告 第 50 卷, 第 3 号, 51–57, 3 figs.
Bulletin of the Mizunami Fossil Museum, vol. 50, no. 3, 51–57, 3 figs.
©2024, Mizunami Fossil Museum
Manuscript accepted on February 2, 2024; published on March 29, 2024.

パレオパラドキシア瑞浪釜戸標本に付随する 骨片様化石についての予察的報告

中島保寿¹⁾・三上智之²⁾・泉 賢太郎³⁾

1) 東京都市大学 〒158-8557 東京都世田谷区玉堤 1-28-1

2) 国立科学博物館 〒305-0005 茨城県つくば市天久保 4-1-1

3) 千葉大学 〒263-8522 千葉県千葉市稲毛区弥生町 1-33

A preliminary report on the osseous fragments associated with the “Paleoparadoxiid Mizunami-Kamado specimen”

Yasuhisa Nakajima¹⁾, Tomoyuki Mikami²⁾, and Kentaro Izumi³⁾

1) Tokyo City University, 1-18-1 Tamazutsumi, Setagaya-ku, Tokyo 158-8557, Japan

< nakajima@tcu.ac.jp >

2) National Museum of Nature and Science, 4-1-1 Amakubo, Tsukuba City, Ibaraki 305-0005, Japan

3) Chiba University, 1-33 Yayoi-cho, Inage-ku, Chiba 263-8522, Japan

Abstract

A paleoparadoxiid specimen from Kamado, Mizunami exhibits numerous bone fragment-like fossils ranging in diameter from a few millimeters to about 3 centimeters. These fossils are associated with various morphological features, such as rod-like arrangements depending on the preservation state, surface features rich in irregularities and nutrient foramina, and histological characteristics including a peripheral compact layer composed of calcified cartilage and a spongy interior composed of bone tissue. Based on these features, we preliminarily identify the segmented structure as mineralized tissue developed within the costal cartilage. Most of the isolated bone fragment-like fossils probably have belonged to mineralized costal cartilage judging from the morphological and histological similarity to the elements of the rod-like aggregate. The structure and mineralization process of rib cartilage in desmostylians, including the family Paleoparadoxiidae, remain unclear, and this collection of rib cartilage specimens is expected to serve as a novel source of information for clarifying the physiology, ecology, and phylogeny of desmostylians. Future research should focus on further elucidating the details of rib cartilage fossils in the Mizunami-Kamado specimen and exploring the relationships between the pattern of rib cartilage mineralization and ecology or physiology by comprehensively investigating the morphological features of rib cartilage in various mammalian lineages. This approach is anticipated to provide new biological insights into desmostylians.

Key words: Desmostylia, Paleoparadoxiidae, paleohistology, costal cartilage, ossification, Mizunami Group

1. はじめに

パレオパラドキシア瑞浪釜戸標本 (MFM 18130, 以下瑞浪釜戸標本, 分類学的同定に関しては甲能, 2024 を参照) の剖出過程において, 腹腔・胸郭および

その周辺より, 直径数 mm から 3 cm 程度の不定形の黒褐色塊 60 点以上が発見された (Fig. 1A). これらは単体で散在するほか, 列をなして密集することも, 交連した脊柱の椎体間に挟在することもあった (Figs. 1B, D). 黒褐色塊は当初, その産状より, 糞石や腸管内容物などを含む生痕化石の可能性が指摘され,

内部構造の検討が進められた。しかし断面観察の結果、海綿骨に似たスポンジ状の構造が確認され、大型脊椎動物の骨格要素の化石である可能性が新たに浮上した。束柱類は炭素・酸素安定同位体比などより植物食性ないし雑食性であったと推定されている (Clementz et al., 2003; 鶴野, 2004; Uno et al., 2008) ことを考慮すると、これらの骨片様化石が消化管内容物である可能性は低いと考えられる。しかしこれまで記載されている束柱類の骨格化石に付随して同様の骨片様化石が報告されている例はなかった。そこで本論においては、この骨片様化石の形態、微細構造、光学的性質に着目した解析結果に基づく同定について予察的に報告する。

2. 材料と方法

主に分析に用いたのは、MFM 18130 の脊柱の軸に沿って、胸椎椎体の外腹側面 (堆積学的には肋椎関節の直上) に保存されていた一連の骨片様化石の一部である。脊柱胸郭部の中央前後の長さ約 25 cm の範囲には骨片様化石が連続的に配列しており、この骨片様化石の連続部位のうち、体幹後方

寄りの長さ約 12 cm の領域を、互いの位置関係を失わないよう下位の母岩とともに採取した (Fig. 1C)。本標本について、国立科学博物館 (茨城県つくば市) の管理する inspeXio SMX-225CT FPDHR マイクロ X 線 CT システム (島津製作所) を用い、解像度 34 $\mu\text{m}/\text{voxel}$ 、管電圧 199 kv、100 μA で CT 撮像を行った。取得された断層画像データについて DICOM ブラウザソフト OsiriX を用いて三次元構築し、断面画像および立体画像の出力と観察を行った。X 線 CT 検査を終えた標本についてはさらに、偏光顕微鏡での組織学的観察を目的として本標本の中央 5 cm ほどの部位をサンプリングし、真空下で樹脂 (Struers 社製 EpoFix) に包埋した上で、化石列の長軸方向および横断方向に切断し (Fig. 1C)、通常の岩石薄片を作成する際と同様の手法 (Cerda et al., 2020) にて組織切片を作成した。また上記標本に加え、左肋骨付近から剖出作業の初期に採取された骨片様化石 2 点についても組織切片を作成した。これらの薄片の観察・撮影を、東京都市大学の管理するフィルム用スキャナ (EPSON GT-X980) およびカメラ付き偏光顕微鏡 (OLYMPUS BX53/DP27) を用いて行った。

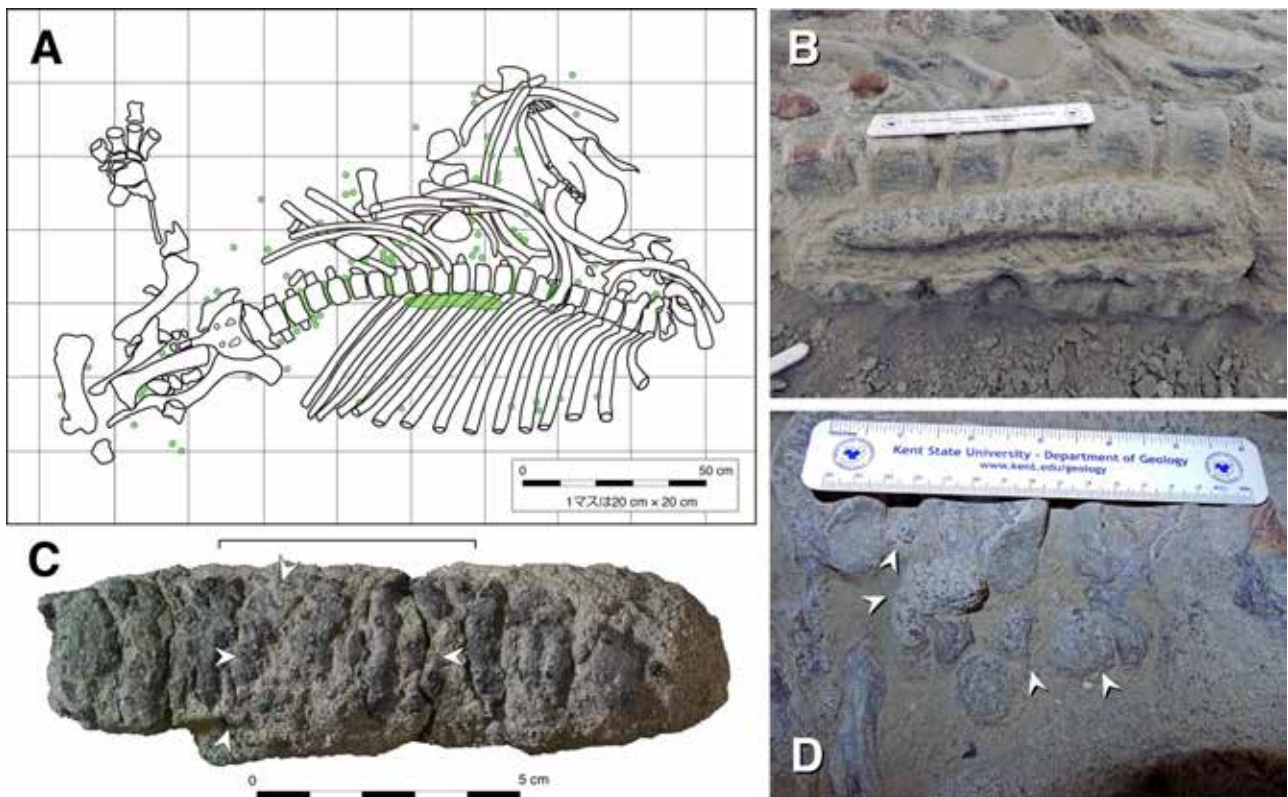


Fig. 1. 瑞浪釜戸標本 (MFM 18130) に付随していた骨片様化石. **A**, 産出位置. 密集していたものは緑色の範囲で、断片化して散在していたものは緑色の小円で示す. 産状図は北川博道博士作成. **B**, **C**, 本研究で主にサンプリングを行った一連の密集標本の産状 (**B**) およびサンプリングされた標本の写真 (**C**). 括弧は薄片作成のためにサンプリングした領域、向かい合う白矢印は薄片を作成した断面の位置. **D**, 脊柱付近に断片化して付随していた骨片様化石 (白矢印).

3. 結果

CT データ観察の結果、幅約 3.5 cm、長さ約 12 cm の母岩中には大小 30 点以上の骨片様化石が密集している様子が確認された。各要素は一見して不定形ではあるものの、隣接する骨片様化石の凹凸は互いとの間隙を埋めるように発達し、全体としてやや湾曲する棒状をなす。形態学的特徴から、本標本は生物の遺骸が堆積過程で集積して配列をなしたのではなく、生存時から細長い集合体であったことが示唆される。各要素の表面には粗い凹凸に加え、直径 2 mm 程度の短い円柱状の突起が発達することが確認された (Figs. 2A, B)。これらの特徴は、東柱類の胸骨分節の縁辺 (長谷川・木村, 2006; 北川, 2024) や四足動物の骨端部に見られる凹凸に類似する。

X 線 CT スキャン断面画像の観察からは、各要素のうち大型のものは楕円板に近い不定形であることが確認された (Figs. 3A, B)。この形状は、棒状の集合体とは別に孤立して産出した骨片様化石のうち多くの標本の形状と一致する。また、表面は緻密な組織からなり、内部は海綿状の組織からなることが確認できた (Figs. 2C–F)。円柱状の突起の中央にある孔は管を通じて内部の海綿質の空隙につながっていた。 (Figs. 2E, F)。

薄片のフィルム用スキャナによる断面観察の結果、海綿骨の骨梁は、横断面においてはほぼランダムに見えるが、長軸断面においてはやや長軸方向へ伸長する方向性を示し、また骨梁間の空隙は、表面の緻密質に近くなると小さくなる傾向も見られた (Figs. 3A, B)。

薄片検鏡の結果、表面の緻密質ではオープンニコルでは比較的大きい (直径 30 μm 前後) 楕円形の細胞腔 (軟骨小腔) が散在することが、クロスニコルでは基質が微小な結晶からなることが確認され、この緻密質が石灰化軟骨 (calcified cartilage または mineralized cartilage: Francillon-Vieillot et al., 1990) であることが示された。一方、内部の海綿質は骨組織であり、オープンニコルでは微小な (直径 10 μm 前後) 星型もしくはアーモンド型の骨小腔に富むことが、クロスニコルでは海綿質の内壁に平行に配列したアパタイト結晶 (およびコラーゲン繊維) を含む parallel-fibered bone からなることが示された (Figs. 3C–F)。顕微鏡下で観察された以上の特徴は、楕円柱状に配列した標本においても、独立に散在していた骨片様化石においても同様にみられた。

表面の石灰化軟骨と内部の海綿骨の境界は不連続であり、石灰化軟骨の形成後、内部より再吸収が行われ、吸収窩の表面に骨沈着が行われる形で海綿骨への置換が進行したことを示しており (Figs.

3E, F), 典型的な軟骨内骨化の過程を記録したものとみなせる。内部に続く管は、内壁が石灰化軟骨組織で構成されており、骨組織への置換以前より発達していた血管系に伴う栄養管であったと解釈できる (Figs. 3C, D)。

4. 考察

本研究で主に用いた一連の骨片様化石の集合体は、石灰化軟骨およびその置換骨からなり、全体として亜楕円形の断面をもつ棒状をなすことから、部分的に骨化した肋軟骨である可能性が高いといえる。また、良好な保存状態で瑞浪釜戸標本に付随して産出したこと、直径も瑞浪釜戸標本の肋骨とあまり変わらないことなどから、同個体由来であることはほぼ疑いが無い。さらに、孤立して産出した骨片様化石の多くも、棒状の集合体の各要素に近い形態と組織を示すことから、死後軟組織が分解される過程で散逸した骨化肋軟骨であることが示唆される。

これまで哺乳類化石において、肋軟骨や、それが骨化した構造 (胸肋骨) が化石として保存された例はいくつか知られている。例えば、軟組織保存の良好な所謂 Konservat-Lagerstätten である米国西部の始新統 Green River 層から産出したほぼ完全に交連したパントレステス科哺乳類の骨格において、胸骨と肋軟骨が生時の位置関係のまま保存されていたことがある (Rose and Von Königswald, 2015)。しかし、東柱類において肋軟骨が化石保存されていた例はこれまでにない。

肋軟骨の鉱物化様式については、ヒトのほか家畜や実験動物での研究例があるが、鉱物化部位の形態や鉱物化様式について詳細な記載のあるものは乏しい。ヒトにおいては、肋軟骨の鉱物化は 20 歳を超えたころから発生し、加齢とともに進行するが、動物種によってははるかに早期から鉱物化が進行することがあり、例えばイヌやウシでは 2 歳程度で肋軟骨の鉱物化が進行する (King, 1939; Futami et al., 1979)。またヒトでは肋軟骨に鉱物化が多発し、それらが成長を続けることで不規則な分節構造をなすこともある (Holcombe et al., 2017) が、これは本論で報告した瑞浪釜戸標本の肋軟骨骨化部の形態から推察される鉱物化過程と非常に似通っている。

大型哺乳類では肋軟骨はしばしば石灰化軟骨となるが、その様式や程度は系統および年齢によって様々なようである。ウマやウシなどの有蹄類では、棒状に連続して石灰化するが、その構造は多孔質で脆く (Sjøvold and Hufthammer, 2008)、化石として保存されるポテンシャルは高くないといえる。

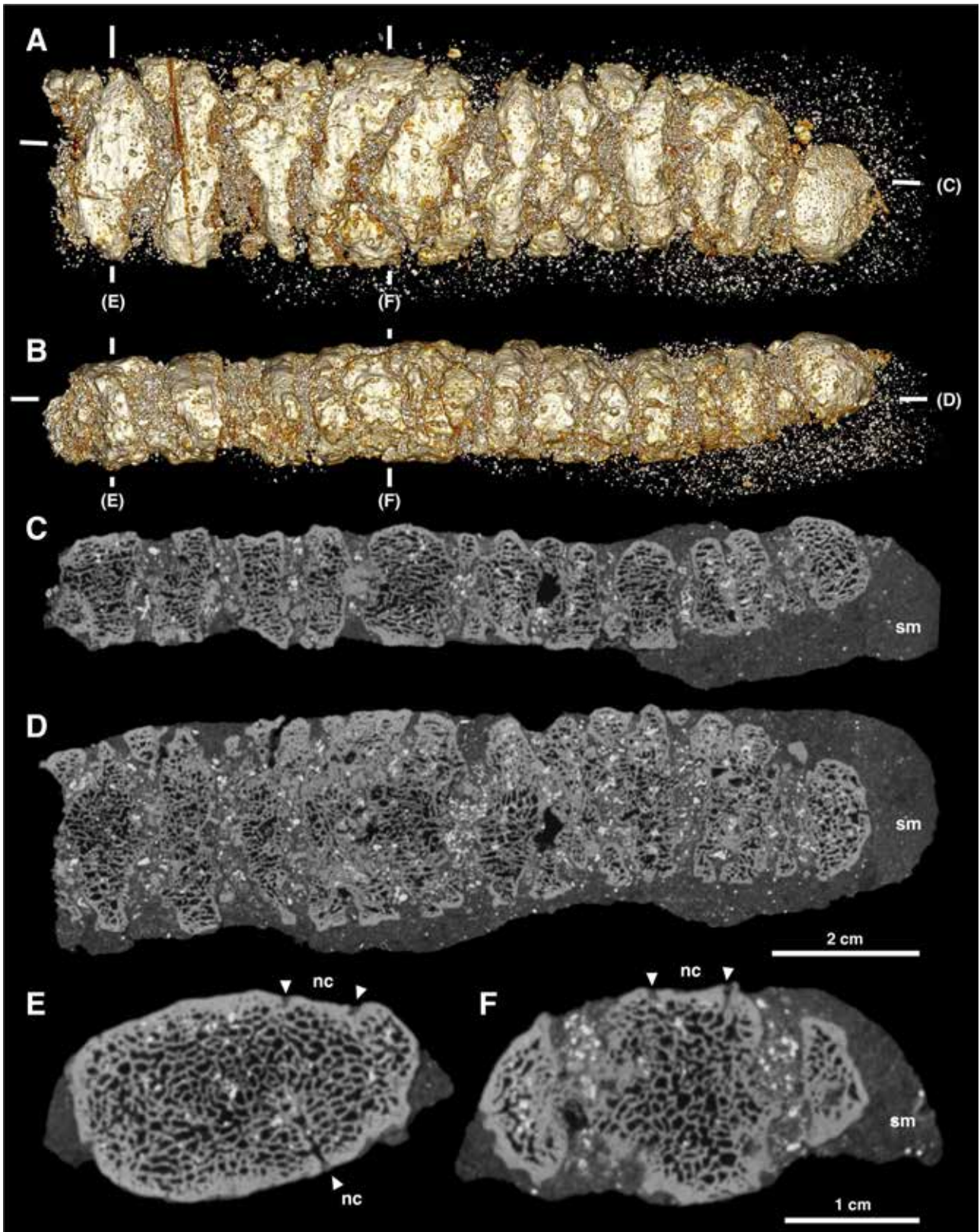


Fig. 2. 瑞浪釜戸標本に付随していた一連の骨片様化石のマイクロ X 線 CT 画像. **A, B,** 三次元構築像, 地層の上位方向から(**A**)と水平方向から(**B**)の図. 断面図を作成した方向を線分で示す. **C-F,** X 線 CT データに基づく断面図, 水平方向で切断した断面(**C**)と, 垂直長軸方向で切断した断面(**D**), 横断面(**E, F**). 略号: nc, 栄養管; sm, 堆積物.

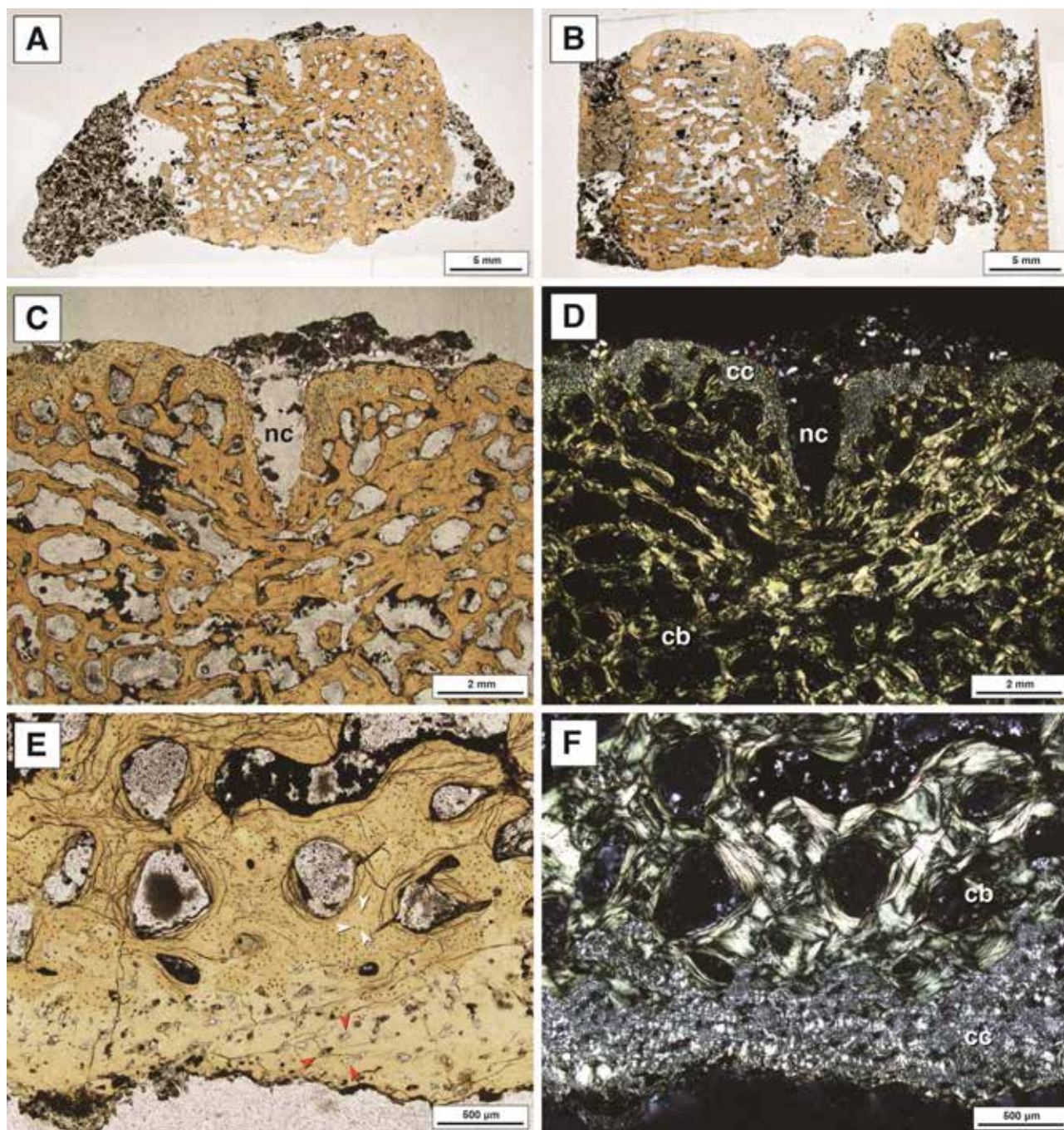


Fig. 3. 瑞浪釜戸標本に付随していた骨片様化石の組織切片画像. **A, B**, 薄片のスキャン画像, 横断面(A)および縦断面(B). **C, D**, 横断面の一部の偏光顕微鏡画像, オープンニコル(A)およびクロスニコル(B). **E, F**, 横断面の一部, 表層の石灰化軟骨と内部の海綿骨との境界の偏光顕微鏡画像, オープンニコル(A)およびクロスニコル(B). 白矢印は骨小腔, 赤矢印は軟骨小腔を指示する. 略号: cb, 海綿骨; cc, 石灰化軟骨; nc, 栄養管.

異節類全般でも肋軟骨の骨化は進むとされ, ナマケモノ亜目では肋軟骨が石灰化するだけでなく, 真肋骨と同程度に骨化し胸肋骨 (sternal ribs) をなす (Remane, 1936). 中新世~鮮新世の海生ナマケモノとされる *Thalassocnus* 属では, 胸肋骨が化石として保存されていた例もある (Amson et al., 2015). 鯨類でもハクジラ類で肋軟骨の鉱物化が報告されている (Remane, 1936).

束柱目の肋軟骨に関しては現在のところほとんど情報が無いが, 幅広く堅牢な胸骨をもつこと (Inuzuka et al., 1994) は多くの肋軟骨を持っていたことの根拠の一つとなりうる. 従来束柱目と近縁とされてきたテチス獣類海牛目のマナティーでは, 胸骨と肋軟骨そのものが退縮し, 胸郭前端付近に残存しているのみである (Reynolds III and Rommel, 2009). 一方, 化石海牛類ではその限りではなく, 漸新世~鮮新世の

Metaxytherium 属では前後に長く分節した胸骨をもち、肋骨遠位端に軟骨への移行部とみられる粗面部が確認されている (Sorbi et al., 2012).

前述のように、肋軟骨の鉱物化そのものは哺乳類では系統的には広くみられる現象であり、陸生・海生哺乳類のいずれにも見られることから、骨化した肋軟骨の発見の系統分類学的な重要性や古生態学的な意義については現時点では不明である。しかし、瑞浪釜戸標本が骨端の閉鎖状態や歯の咬耗状態から判断して老齢個体のもつと判断できること (北川, 2024; 甲能, 2024), 付随する骨片群が肋軟骨の鉱物化様式としては報告例の少ない分節構造をもつことなどから、東柱類の骨化様式と成長による骨格の変化を理解する上で新たな鍵となることは間違いない。特に東柱類は、系統進化と水中生活への適応を通じて骨密度の劇的な変化を経ていること (Hayashi et al., 2014), 椎骨骨端板の骨化が不完全であること (Barnes, 2013), そして胸椎体が平板状で2列に並ぶことなど、骨化様式の進化に特徴があり、これらが古生態解明の鍵となってきた経緯から、本論で予察的に報告した肋軟骨の骨化様式にも同様の期待が高まる。しかし、東柱類に限らず、肋軟骨の鉱物化様式の生理学については全般的に未解明の点が多いこともまた然りである。今後はさらなる詳細の解析と他の哺乳類との比較を通じて、東柱目における肋軟骨骨化様式の古生態学的意義を明らかにしていくことが望まれる。

5. 結論

瑞浪釜戸標本には、直径数 mm から 3 cm ほどの骨片様化石が多数付随して産出した。これらの骨片様化石は、保存状態によっては棒状の配列をなすこと、表面が凹凸や栄養孔に富むことなどの形態学的特徴、および、表面の緻密質が石灰化軟骨からなり、内部の海綿質が骨組織からなることなどの組織学的特徴を示した。本論では、棒状に配列した標本群について、肋軟骨内部で発生した分節構造をもつ鉱物化組織であると予察的に同定した。この他に単離して産出した骨片様化石のうち多くについても、棒状に配列した鉱物化肋軟骨の各要素と形態が類似することから、肋軟骨起源である可能性が高いといえる。パレオパラドキシア科を含め、東柱目における肋軟骨の構造や鉱物化過程については明らかにならず、本標本群は東柱類の生理や生態および系統を明らかにする上で新規の情報源になると期待される。今後は、瑞浪釜戸標本の肋軟骨とみられる化石の詳細を明らかにするとともに、様々な系統の哺乳類で肋軟骨の形態学的特徴を網羅的に調査し、

生態学および生理学的特性との関係について検討することで、東柱類の生物学的新知見を得られるものと期待される。

6. 謝辞

本研究で用いた国立科学博物館のCT装置の管理幹事である重田康成氏、篠原現人氏、野村周平氏、杳名貴彦氏に感謝申し上げる。また、化石組織薄片の一部を作製して下さった千葉大学技術補佐員の大橋李萌氏に謝意を表す。最後に本論文の原稿を査読し、有益な助言を下さった長谷川善和博士 (横浜国立大学名誉教授、群馬県立自然史博物館名誉館長)、林 昭次博士 (岡山理科大学) に深謝申し上げます。

7. 引用文献

- Amson, E., C. Argot, H. G. McDonald, and C. de Muizon. 2015. Osteology and functional morphology of the axial postcranium of the marine sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Tardigrada) with paleobiological implications. *Journal of Mammalian Evolution* 22: 473–518.
- Barnes, L. G. 2013. A new genus and species of late Miocene paleoparadoxiid (Mammalia, Desmostylia) from California. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contribution in Science* 512: 51–114.
- Cerda, I. A., M. E. Pereyra, M. Garrone, D. Ponce, T. Navarro, R. González, M. Militello, C. A. Luna, and J. M. Janello. 2020. A basic guide for sampling and preparation of extant and fossil bones for histological studies. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 20: 15–28.
- Clementz, M. T., K. A. Hoppe, and P. L. Koch. 2003. A paleoecological paradox: the habitat and dietary preferences of the extinct tethythere *Desmostylus*, inferred from stable isotope analysis. *Paleobiology*, 29(4): 506–519.
DOI: 10.1666/0094-8373(2003)029<0506:APPTHA>2.0.CO;2
- Francillon-Vieillot, H., V. de Buffrénil, J. Castanet, J. Géraudie, F. J. Meunier, J. Y. Sire, L. Zylberberg, and A. de Ricqlès. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In J. G. Carter, ed., *Skeletal biomineralizations: patterns, processes and evolutionary trends*. Van Nostrand Reinhold. New York. pp. 471–530.
- Futami, T., N. Ototani, Y. Nagatsuka, and Z. Yosizawa. 1979. Comparison of carbohydrate-containing

- substances from non-calcified and calcified portions of bovine costal cartilage. *The Journal of Biochemistry* 85(4): 1067–1073.
- 長谷川善和・木村敏之. 2008. 群馬県西部の安中層群産大型 *Paleoparadoxia* について. 群馬県立自然史博物館研究報告 12: 15–33.
- Hayashi, S., A. Houssaye, Y. Nakajima, K. Chiba, T. Ando, H. Sawamura, N. Inuzuka, N. Kaneko, and T. Osaki. 2013. Bone inner structure suggests increasing aquatic adaptations in *Desmostylia* (Mammalia, Afrotheria). *PLoS ONE* 8(4): e59146. DOI: 10.1371/journal.pone.0059146
- Holcombe, S. A., S. Ejima, and S. C. Wang. 2017. Calcification of costal cartilage in the adult rib cage. In *Proceedings of the 2017 International IRCOBI Conference on the Biomechanics of Injury*.
- Inuzuka, N., D. P. Domning, and C. E. Ray. 1994. Summary of taxa and morphological adaptations of the *Desmostylia*. *Island Arc* 3(4): 522–537.
- King, J. B. 1939. Calcification of the costal cartilages. *The British Journal of Radiology* 12(133): 2–12.
- 北川博道. 2024. パレオパラドキシア瑞浪釜戸標本の産状と骨格. 瑞浪市化石博物館研究報告 50(3): 29–42. DOI: 10.50897/bmfm.50.3_29
- 甲能直樹. 2024. 瑞浪市釜戸町の下部～中部中新統瑞浪層群宿洞層より産出したパレオパラドキシア類の全身骨格化石の分類上の位置. 瑞浪市化石博物館研究報告 50(3): 43–50. DOI: 10.50897/bmfm.50.3_43
- Remane, A. 1936. Skelettsystem. I. Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge. In L. Bolk, E. Göppert, E. Kallius, and W. Lubbosch, eds., *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Vierter Band. Urban & Schwarzenberg, Berlin–Wien. pp. 206.
- Reynolds III, J. E., and S. A. Rommel. 2009. Anatomical dissection: thorax and abdomen. In *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press, Cambridge, Massachusetts. pp. 29–36.
- Rose, K. D., and W. Von Königswald. 2005. An exceptionally complete skeleton of *Palaeosinopa* (Mammalia, Cimolesta, Pantolestidae) from the Green River Formation, and other postcranial elements of the Pantolestidae from the Eocene of Wyoming (USA). *Palaeontographica Abteilung A*: 55–96. DOI: 10.1127/pala/273/2005/55
- Sjøvold, T., and A. K. Hufthammer. 2008. Costal cartilage fractures among artiodactyles and perisodactyles. *Veterinarija ir Zootechnika* 43(65): 84–89.
- Sorbi, S., D. P. Domning, S. C. Vaiani, and G. Bianucci. 2012. *Metaxytherium subapenninum* (Bruno, 1839) (Mammalia, Dugongidae), the latest sirenian of the Mediterranean Basin. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32(3): 686–707.
- Uno, H. 2004. Reconstruction of the diet in desmostylids based on isotope and trace element analysis. 北海道大学・博士論文. UT51-2004-H71.
- Uno, H., M. Yoneda, H. Taru, and N. Kohno. 2008. Dietary preferences of desmostylians based on isotope, microwear and cranial morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 155A.