

日本産化石長鼻類の系統分類の現状と課題

三枝春生*

Current issues on the systematics of Japanese fossil proboscideans

SAEGUSA, Haruo*

Abstract

Current issues on the systematics of Japanese stegodonts, stegolophodonts, paleoloxodonts mammoths and gomphotheres are reviewed. Phylogenetic hypothesis of the genus *Stegodon* should be revised based on the study of additional cranial materials which were not used by Saegusa (1987). Comprehensive study on the new materials of primitive stegodonts and stegolophodonts from southern Asia is currently underway in conjunction with the revision of the Japanese stegolophodonts. Cranial materials of *Elephas recki* recently excavated from Ethiopia provide new insight on the phylogeny of Eurasian *Palaeoloxon*. *E. naumanni* can be considered as a relict of once wide spread *Palaeoloxodon* species represented by a skull from Stuttgart. The external naris of *Gomphotherium annectens* has been described as narrow by Tassy (1994), but the skull of *G. annectens* should be re-described pending the repair of the skull. Recent finding of highly derived *Sinomastodon* from Thailand appears to support the idea that this genus is a sistergroup of New World gomphotheres. However, the idea should be tested by a phylogenetic analysis accompanied with a revision of the New World gomphotheres.

Key words: Proboscidea, Elephantidae, Stegodontidae, Japan, Systematics

1. はじめに

日本では、第三、四系の火山灰層序、放射年代測定、古地磁気層序、微化石生層序および花粉学の研究が盛んであるが、長鼻類化石の研究をこれら関連分野の成果と組み合わせ、日本産長鼻類の種レベル分類学および時空分布を明らかにする仕事が1960年代以来行われている（池辺ほか, 1965; 亀井・瀬戸口, 1970; 亀井ほか, 1988; 樽野・亀井, 1993; 樽野, 1999; 小西・吉川, 1999など）。最近では、日本の長鼻類の層序・年代分布と中国のそれとの対応関係を、中国の研究者と共同で検証する研究も行われている（Takahashi and Namatsu, 2000; 樽野, 2005）。

一方、日本の長鼻類を長鼻類全体の系統関係の中に位置づける系統分類学的研究は比較的少ない。松本彦七郎が行った仕事（松本, 1924a, b, c, 1939, 1941; Matsumoto, 1926a, b, 1929; Matsumoto and Okazaki,

1959）以降は、犬塚（1973a, b）までしばらく無かったといえる。松本はアメリカに留学した際に、エジプト、ファユーム産の古第三紀長鼻類化石の研究を行った（Matsumoto, 1923, 1924, 1929など）。このため、松本の研究は日本産の標本を扱う場合でも、長鼻類全体を視野に入れたものであり、そのほとんどの論文で系統樹を図示している。しかも松本の系統樹は、留学時の指導者であったOsbornのそれらとは対照的に、極力二分岐で分類群をつなげた明晰なものである。このため、松本の系統仮説は二分岐分類学的な論議にのせることが可能であり、現在でも主要な論議の源泉となっている（Tassy, 1990, 1994; Tassy and Shoshani, 1996）。

日本人による長鼻類化石研究論文の中に、独自の系統樹が再び現れるのは、犬塚（1977a, b）による千葉県猿山産ナウマンゾウ頭蓋化石の研究においてである。

2005年7月25日受付、2005年11月4日受理

*〒669-1546 兵庫県三田市弥生ヶ丘6 兵庫県立人と自然の博物館・兵庫県立大学
Museum of Nature and Human Activities/University of Hyogo

この研究には、頭蓋の形態に関する独自の視点があり、学ぶところが多い。しかし、*Elephas recki* やイタリア産の保存の良い *Elephas antiquus* の頭蓋との比較が行われていないといった弱点がある。この弱点は、系統分類学的研究において比較に用いるべき標本の大多数は、欧米の博物館、大学に所蔵されているという事情に由来する。しかし、80年代以降、海外の標本収蔵施設への訪問は比較的容易になってきており、日本人研究者がアフリカ・アジア地域の調査隊に参加する機会も増えている。このような条件下、筆者は日本産長鼻類に関連した系統分類の仕事をしている。以下、日本産長鼻類に関連した系統分類研究の現状と課題を分類群ごとに順次紹介してゆく。

2. ステゴドン (*Stegodon*) 属

日本の固有種である *Stegodon aurorae* は、頭蓋形質を使った最節約法による系統解析により、中国北部を中心に分布する *S. zdanskyi* の姉妹群とされている (Saegusa, 1987, 1991, 1996)。日本における大型ステゴドンから *S. aurorae* への進化は、この *S. zdanskyi* と *S. aurorae* の間を埋めるものを探すという形で研究されている。しかし、この系統仮説は、すでに20年近く前のものであり、見直すべき時期にきている。最近大分の安心院で発掘された *S. miensis* の頭蓋は、例外的に顔面が保存されており (高橋ほか, 2005)、*S. zdanskyi* と *S. aurorae* のみならず、ステゴドン属全体の系統関係を見直す好機を与えている。しかし、このような新たな標本の発見がなくとも、Saegusa (1987, 1991, 1996) には以下のような問題点のあることは明らかである。

Saegusa (1987) では幾つかの重要な頭蓋標本が扱われていない。Saegusa (1997) は予察的に *S. orientalis* と *S. pinjorensis* の頭蓋の形質を最節約法により系統解析し、これらはトリゴノセファルスグループに入ることを示した。しかし、*S. orientalis* および *S. pinjorensis* の記載は予察的な段階にとどまっている (三枝, 1993)。また、Bergh (1999) により簡略に記載された *S. sompoensis* の頭蓋も検討の対象とされていない。前頭部の形態により、*S. sompoensis* はトリゴノセファルスグループの中でも *S. trigonocephalus* に近いものと予想できるが、*S. sompoensis* の頭蓋を再記載し、改めて系統解析を行うべきである。

シワリクのステゴドン類に関しても多くの問題点が残されている。Saegusa (1987) は従来 *S. bombifrons* に入れられていた頭蓋標本中に別種があるとし、これを暫定的に *Stegodon* sp. A とした。しかし、*Stegodon* sp. A は *S. bombifrons* の雌である可能性も残されている。性差に関する問題はこれだけでない。Saegusa

(1987) は、Osborn (1942) により同種の雌雄とされた *S. insignis* と *S. ganesa* を別種とした。その根拠は、*S. ganesa* の姉妹群である *S. trigonocephalus* の雌の頭蓋は *S. insignis* よりも *S. ganesa* や *S. trigonocephalus* の雄の頭蓋と類似しているという点にある。もしそうなら、シワリクからも *S. trigonocephalus* の雌に類似した頭蓋が産出してもおかしくない。これらの問題を解決するためには、ロンドンの自然史博物館、インドおよびパキスタンの博物館にあるステゴドン類の標本の再検討が必要である。

3. ステゴロフォドン (*Stegolophodon*) 属

ステゴロフォドンの頭蓋はシワリクより産出した幼獣の頭蓋 (Osborn 1929, 1942) 一つしか知られていない。また、他の長鼻類では比較的豊富に産出する臼歯でさえも、標本数は限られている。

しかし、最近、タイ東北部ナコンラチャシマー市近郊の砂採掘場において、後期中新世のステゴロフォドンと原始的なステゴドンの歯と上・下顎骨が、他の脊椎動物化石とともに大量に発掘され、この標本群に基づきステゴドン科の分類が提案された (Saegusa et al., 2005)。これら哺乳類化石は、砂採掘中に労働者により採取されたものであり、筆者らが採集した数個の標本を除き、産出層準は不明である。しかし、長鼻類化石を中心に哺乳類化石をまとめてみると、中期中新世、後期中新世、鮮新世、中期更新世の群集に大まかに分けることが出来る。

この砂採掘場から発見されたステゴロフォドンの標本数は、これまで記載された世界中全てのステゴロフォドンのそれよりも多く、ステゴドン科における臼歯の形態の多様性を掴むには優れた資料である。この資料を観察した結果、ステゴロフォドンの臼歯の咬頭の配列には、幾つかの morphotype が認められ、またこの morphotype は他の地域・年代のステゴロフォドンにも見られることが明らかとなった。Saegusa et al. (2005) は、この morphotype の頻度、稜数、大きさなどの差異によって、ステゴロフォドンおよびステゴドンを経つかのグループにわけた。しかし、このように定義したステゴドン科内のサブグループは、必ずしも単系統群ではないため、それらに正式な分類名を与えていない。しかし、そのうち幾つかは単系統群らしい。樽野 (1985) は日本産のステゴロフォドン類を Yabe (1950) により設立されたエオステゴドン (*Eostegodon*) に入れ、別属としたが、他地域のステゴロフォドンと共通した morphotype が認められるので、日本産のステゴロフォドン類もステゴロフォドン属に入ると考えたほうがよい。しかし同時に、日本産のステゴロフォドン類は中国の *S. hueiheensis* ととも

に単系統群を作るらしい。

タイ、そして一部ミャンマーから最近採集されている標本には、原始的なステゴドンとステゴロフォドンをもつ過渡的な形態を示しているものが多数ある。これらの標本は、ステゴドンがアジア南部で派生したことを強く示唆しているが、それらのうちどれが、ステゴドンの姉妹群となるかはまだ不明である。

ステゴドンの姉妹群の問題も含め、上述のステゴドン科ステゴドン科内のサブグループが分類群としてまとめることが出来るかどうかを知るには、詳細な層序・地域分布の把握が不可欠である。残念なことに、ナコンラチャシマ市近郊の砂採掘場は水没してしまい、ここから産出したステゴドン科長鼻類化石の層序を詳しく調べる機会は失われてしまった。しかしながら、ミャンマーのイラワジ統に新たな可能性がある。ミャンマーのイラワジ統はステゴドンおよびステゴロフォドン属それぞれの模式種である *Stegodon elephantoides* や *Stegolophodon latidens* を産出するが、これらの種に入れられている標本には大きさ、稜の数などからみて別種らしいものが含まれており、実際はかなり異なった層準から産出したものによって構成されているらしい。しかし、戦後この地域での調査はほとんど進んでいないため、種レベル分類のための判断材料に欠いていた。最近ミャンマーの第三紀哺乳動物群の研究は、海外とミャンマーの研究者の共同調査として再開されており、イラワジ統の調査も開始されている。その一方、ミャンマー産脊椎動物化石のかなりの部分が、ブラックマーケットを通じて商品として海外に流出している。イラワジの調査は緊急を要するものと言える。

ミャンマーの調査と平行してインド、パキスタンの後期中新・鮮新統の長鼻類化石に関する調査も進める必要がある。インド、パキスタンの上部中新・鮮新統とその動物群は1970年代以降総合的に研究され (Badgley and Behrensmeyer, 1995)、長鼻類に関しては Tassy (1983) により、ステゴロフォドンとゴンフォテリウム類が再検討された。しかし、ロンドンの自然史博物館にはインド、パキスタンの上部中新・鮮新統より産出した未記載のステゴドン・ステゴロフォドン類が収蔵されており、その中には上述のステゴドンへの移行形態を示すステゴロフォドン類化石や、上記のタイ・ミャンマーより最近産出している標本に類似したものも含まれている。Sarwar (1977) などを見ると、現地の博物館等にも相当数の標本が蓄積されていることが分かる。これらシワリク産のステゴドン科化石の再検討が必要である。

以上のような海外の標本の調査と平行して日本産のステゴロフォドンの化石の見直しも必要である。日本

の中新統からは、これまで18個ほどのステゴロフォドンの化石標本が記載されているが、うち5個は歯種や方向 (近遠心など) が間違っていて記載されており再記載の必要がある。また Yabe (1950) により記載された槻木層産のステゴロフォドン頭蓋の臼歯は著しく変形しており、そのため下顎第二大臼歯の一部が第一大臼歯として誤って記載されていた。筆者は最近この変形を補正した臼歯の復元像を作ることに成功した。これら日本産の標本についての論文を準備中である。

4. パレオロクソドン亜属 (*Palaeoloxodon*)

日本の研究者の間では、ナウマンゾウ (*E. naumanni*) がパレオロクソドン (*Palaeoloxodon*) に属することは広く受け入れられている。しかし、このパレオロクソドンの地位に関しては異論がある。名称が示すように、松本 (1924a) はパレオロクソドンをロクソドンタ属 (*Loxodonta*) に近縁なものと考え、Osborn (1942) などこの見解を支持した。しかし、現在ではロクソドンタ属との関係を支持する研究者はなく、そのゾウ科内における地位を、エレファス属 (*Elephas*) の亜属としてあつかうか (Beden, 1980, 1983, 1985, 1987 など)、あるいは独立した属として扱うか (Aguirre, 1969 a,b,c; Hasegawa, 1972; 犬塚, 1977b など)、大きく分けて二通りの考え方がある。

Maglio (1973) は、約400万年前にアフリカにいた原始的なエレファス属の一種である *Elephas ekorensis* を共通の祖先として二つの系統、つまり *E. maximus* につながる系統と *E. recki* から *E. antiquus*, *E. namadicus* へとつながる系統が分かれたとした。Maglio (1973) は、これら2系統に名称を与えなかったが、Beden (1983, 1985, 1987) は、前者をエレファス亜属、後者をパレオロクソドン亜属とした。ユーラシアの材料に限って仕事をする研究者にはパレオロクソドンを独立した属として扱う傾向があるが、*E. ekorensis* の系統的な位置に関して、Maglio (1973) の見解を覆す系統仮説が提出されていない現状では、パレオロクソドンをエレファスの亜属として扱うのが適切であろう。

ナウマンゾウを独立した種として認めるかどうかについても、異なった見解がある。日本の研究者の間では、1970年代に行われた一連の研究 (Hasegawa, 1972; Kamei and Taruno, 1973; 犬塚, 1977a,b) により、ナウマンゾウは種として受け入れられた。しかし、海外の研究者の間では、Maglio (1973) のように、ナウマンゾウを *E. namadicus* のシノニムとして扱う傾向がある。このような海外と日本の研究者間の見解の相違は、臼歯以外の骨格の形態に関する論文の多くが、日本語で書かれていることに起因していると思わ

れる。

ナウマンゾウと他のパレオロクソドンの諸種との系統関係は、犬塚 (1977a,b) 以降根本的な見直しはされてこなかった。最節約法をもちいた系統解析が必要であるが、その際外群として使われるアフリカの *E. recki* の形態、とくに頭蓋のそれが、ユーラシアのパレオロクソドンの系統解析の結果に大きく影響する。

Elephas (Palaeoloxodon) recki (レッキゾウ) はアフリカの鮮新・更新世に特徴的な長鼻類である。Dietrich (1916) は、タンザニア、オールドヴァイ (Olduvai) 溪谷の Bed III, IV より産出したゾウ化石をヨーロッパの *Elephas antiquus* の亜種と考え *Elephas antiquus recki* と命名した。しかし、その後、レッキゾウがどの属に属するかについて、さまざまな説が出されるようになる。たとえば、Dietrich 自身はのちにレッキゾウはアフリカ固有とされた *Metarchidiskodon* の一種と考えた (Dietrich, 1951)。また、Osborn (1942) はパレオロクソドンの一種としたが、松本にないパレオロクソドンはロクソドンタ属に近いと考えた。一方、Arambourg (1942, 1947) はエチオピア、オモ (Omo) 地域より発掘された完全な頭蓋化石を *E. recki* とし、その形態は *E. meridionalis* や *E. hysudricus*、特に後者に近いとした。類似した見解は、Vaufrey (1958)、Maccagno (1962) そして Azzaroli (1966) などに見られる。*E. recki* を *E. antiquus* や *E. namadicus* の祖先種として明確に位置づけたのは、Aguiree (1969a, b, c) が最初であろう。彼の見解は、新たに得られたデータによって補強された形で Maglio (1973) および Beden (1983, 1985, 1987) に引き継がれ、今日一般的な見解となっている。同時期、*E. recki* に多数の進化段階を認める見解が一般的になり、Beden (1979, 1983, 1987) は *E. recki* を原始的なものから派生的なものへと連なる5亜種に分けた。ところが Todd (2005) はこれら5亜種の臼歯の計測値には有意差が認められないこと、現生種と比べて変異が大きすぎるなどから、*E. recki* には複数の種が混じっているとしている。Ferretti (2003) や筆者による予察的な調査でも、同様の結果が得られている。さらに Todd (2005) は最節約法によりゾウ科の系統解析を行った。しかし、その分岐図においては、*E. recki* は *E. antiquus* や *E. namadicus* とは特に系統的に近くはなく、しかも現生種である *E. maximus* の亜種がまったく異なったクレードに分散してしまっている。系統解析に用いたキャラクターマトリックスが公表されていないため、断定は出来ないが、臼歯の形質を多用したことがこのような結果をもたらしたようである。頭蓋など臼歯以外の形質をより取り入れた系統解析が必要である。このように *E. recki* の分類の見直

し、あるいは混乱が進みつつある中で、筆者は、エチオピア、ミドルアワッシュ (Middle Awash)、ブリ (Bouri) の1 Maの地層であるブリ層ダカ (Daka) 部層から、*E. recki* の頭蓋化石を発掘し研究する機会を得た。以下は特に断らない限り、Saegusa and Gilbert (2005, in prep.) の概要である。

ダカ部層から発掘された頭蓋は、*E. recki* の5亜種の中でもっとも後期の *Elephas recki recki* と考えられる。これまで *E. recki* の頭蓋化石は、エチオピア、オモ地域および、ケニア、クービフォラ (Koobi Fora) 地域より産出しているが、これらはいずれも Beden (1983, 1985, 1987) の亜種の区分に従えば、*E. r. atavus* とされているものであり、約200万年前のものである。オモおよびクービフォラの頭蓋には箱型の頭頂―後頭部が見られるなど、ユーラシアのパレオロクソドンと共有する派生形質も見られる。しかし、ユーラシアのパレオロクソドンで特徴的な切歯骨の左右への強い開きがアフリカの標本に見つかったのはエチオピア、ミドルアワッシュのブリ産出の頭蓋が初めてであった。これは、Aguiree (1969a, b, c)、Maglio (1973)、Beden (1983, 1985, 1987) と引き継がれてきた系統仮説を強力に支持するものであり、Todd (2005) の系統仮説を完全に否定するものである。

新発見の頭蓋はユーラシアのパレオロクソドンが確かにアフリカに起源することを確認したが、同時にアフリカからユーラシアに移住した時期も指示している。これまで、パレオロクソドンがアフリカからユーラシアに移住した時期について Maglio (1973) は不明とし、Beden (1983, 1985, 1987) は、*E. r. atavus* よりユーラシアのパレオロクソドンが派生したと考え、2 Ma 前後に移住時期を設定している。しかし、切歯骨の左右への強い開きといった形質が1 Maのアフリカ産の頭蓋ではじめて発見されたことは、移住はそれ以後に起きたことを示唆している。これは、ヨーロッパにおける最も古いパレオロクソドンの化石の年代とも整合性がある。ヨーロッパで最も古い記録はフランスの Soleihac の0.93 Ma からの産出である (Aouadi, 2001)。Beden (1983, 1985, 1987) は2 Ma 前後の移住を考えたが、その理由の一つは、Dubrovo (1977) がユーラシア最古のパレオロクソドンの年代をこの時期に設定していることにある。しかし、Dubrovo (1977) が想定している最古のユーラシアのパレオロクソドンは、中国の泥河湾からのいわゆるパレオロクソドン、そして日本の前期更新世のマムサスなのである。前者は、現在ではパレオロクソドンではなくマムサス属と考えられている (樽野, 2005)。海外の研究者には後者をマムサスとすることに関して疑問を呈するものがあるが、これは確実にマムサス属である。

ダカ部層から発掘された頭蓋は、ユーラシアへ移住する直前の形態を示しているため、ユーラシアのパレオロクソドンの系統解析にとって最適の外群である。これまで、ユーラシアでは、ヨーロッパ(Adam, 1986; Palombo and Ferretti, 2005など)、イスラエル (Goren-Inbar *et al.*, 1994)、トルクメニスタン(Dubrovo, 1960)、インド、中国 (Wei, 1976)、日本 (犬塚, 1977a; 浜町ナウマンゾウ研究グループ, 1978) からパレオロクソドンの頭蓋化石が発見されており、ヨーロッパおよびイスラエルのものは *E. antiquus* に、トルクメニスタンのものは *Palaeoloxodon turkmenicus* に、インド、中国のものは *E. namadicus* に、そして日本のものは *E. naumanni* に同定されてきた。イスラエル産の頭蓋は約78万年前の地層より産出しており (Goren-Inbar *et al.*, 2000)、エチオピア産の頭蓋と良く類似することから、おそらく後者と同種であろう。

日本産の二つの頭蓋は上泉層と東京層から産出しており (大森ほか, 1971; 浜町ナウマンゾウ研究グループ, 1978; 中里, 1993; 東京港地下地質研究会, 2000)、いずれも静岡県佐浜産の模式標本と同じく MIS (Marine Isotope Stage) 7 に対比される地層からの産出である (東京港地下地質研究会火山灰グループ, 2000; 中里, 2001; 中澤ほか, 2003)。雌雄差に帰することの出来る差異を除けば二つの頭蓋は同じ形態をしており、年代幅、形態の両面から見て、日本産の頭蓋がナウマンゾウという一つの種に属することは確かである。

これに対して、ヨーロッパおよびインドより産出している頭蓋は二つのかなり異なったタイプに分けることが出来る。そのうちの一つは、*E. namadicus* のタイプ標本 (インド産の頭蓋) に代表されるタイプであり、もうひとつはドイツ、シュトゥットガルト産の頭蓋標本で代表されるものである。この二つのタイプ (ナマディクスタイプとシュトゥットガルトタイプと呼ぶことにする) の形態的差異は、ナウマンゾウの雌雄で見られたものよりもかなり大きく、両者は種を代表していると考えられる。前者では前頭頂隆起が極端に発達し、骨鼻孔にオーバーハングする点などで、後者よりも派生しており、前者は後者から派生した種と考えることが出来る。前者は、*E. namadicus* の模式標本 (頭蓋) で代表されるので、*E. namadicus* という種名が使える。これに対して、シュトゥットガルトタイプには、適切な種小名がない可能性がある。

ヨーロッパ産のパレオロクソドンはこれまで全て *Elephas* (*Palaeoloxodon*) *antiquus* とされてきたが、ヨーロッパからは、シュトゥットガルト、ナマディクスの両タイプの頭蓋が産出しており、ヨーロッパ産のパレオロクソドンには2種が混じっている可能性が出て

きた。*Elephas antiquus* のタイプ標本は産地不明の下顎骨である。もし、パレオロクソドンの2種は頭蓋の形質でしか区別できないとすると、*Elephas antiquus* は *nomem dubium* となるだろう。もしそうなら、伝統的に使われてきた *antiquus* という種小名を残すには、現在タイプとなっている下顎骨からタイプの資格を剥奪し、シュトゥットガルト産の頭蓋などより形質が多く残された標本を新たなタイプと指定するよう、動物命名法国際審議会が強権発動するよりほか無い。

シュトゥットガルトタイプには適切な種名が今のところ無いので“シュトゥットガルトタイプ”をこの種の名称として議論を進めよう。*E. namadicus* がシュトゥットガルトタイプから派生したとするならそれはいつ起き

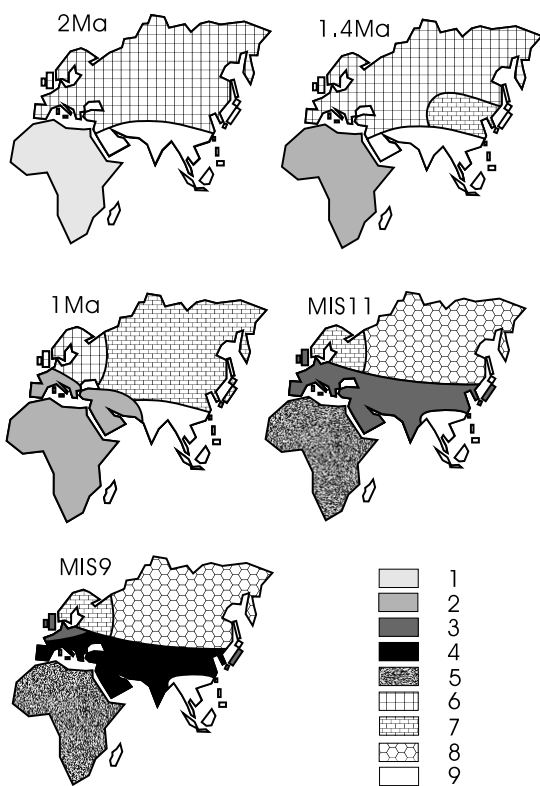


図1 パレオロクソドン属の種分化と移住に関するシナリオ。図示された分布域は概念的なもので、化石産出地点の分布により厳密に求められたものではない。また分布域同士はそれらの辺縁部で互いに重なりあっていたと思われる。

1. *Elephas recki atavus* と *Loxodonta* 属の分布域
2. *Elephas recki recki* と *Loxodonta* 属の分布域
3. シュトゥットガルトタイプの分布域
4. *Elephas namadicus* の分布域
5. *Elephas iolensis* と *Loxodonta* 属の分布域
6. *Mammuthus meridionalis* の分布域
7. *Mammuthus trogontherii* の分布域
8. *Mammuthus primigenius* の分布域
9. *Elephas* 亜属と *Stegodon* 属の分布域

たのだろうか？また、その際に *E. namadicus* はシュトットガルトタイプを完全に置き換えたのだろうか？この疑問に答えるには、化石産出層の詳細な層序・年代が必要であり、ヨーロッパはこの条件を満たす数少ない地域である。

ヨーロッパではシュトットガルトタイプがシュトットガルトとシュタインハイム (Steinheim am der Murr) より産出しており (Osborn, 1942; Adam, 1986), いずれも MIS11に対比される地層からの産出である (Reiff, 1986; Turner, 1998; de Beaulieu *et al.*, 2001). これに対して、イタリアでは La Polledrara di Cecanibbio などの MIS 9 の地層 (Palombo and Ferretti, 2005) からナマディクスタタイプの頭蓋、つまり *E. namadicus* が産出している。これは MIS11と MIS 9 のあいだで種が入れ替わったことを指し示しているのだろうか？そこで問題となるのはより若い地層からの頭蓋である。ドイツの Gröbern と Nuemark Nord にはそれぞれ MIS 5 と MIS 7 のパレオロクソドンの頭蓋が産出している (Fischer, 2004). 残念なことに、これら 2 産地のパレオロクソドンの頭蓋に関する記載論文はまだ出版されていないが、Fischer (2004) で図示されている Nuemark Nord 産パレオロクソドンの頭蓋破片の写真をみると、広い前頭部が観察され明らかにシュトットガルトタイプである。つまり、ドイツでは、MIS 7 以降もシュトットガルトタイプがいたのである。

上記のようなヨーロッパの記録はどのように解釈すればよいだろうか？ここで Lister *et al.* (2005) で記述されたマムサス属の進化史とのアナロジーをもとに、一つの推定を試みたいと思う。マムサス属の進化は、ユーラシア全体で同時進行するのではなく、より派生的な種がユーラシアの東部で派生したのち、ヨーロッパに遅れて侵入し、残存していた原始的な種を置き換えるというプロセスが繰り返したらしい (Lister *et al.*, 2005). このパターンが、パレオロクソドンにも当てはまるとすると次のようなシナリオが考えられる (図 1). ヨーロッパの外では、*E. namadicus* が種分化したのち直ちにシュトットガルトタイプを置き換えて広がったのに対し、ヨーロッパでは *E. namadicus* はイタリアなど南部にしか侵入しなかった。このため、ドイツではシュトットガルトタイプが残存した。このシナリオの正否を判断するうえで重要なのは、ドイツの MIS 5 と MIS 7 の化石に加え、中国での記録である。泥河湾からは *E. namadicus* の頭蓋が産出しているが (Wei, 1976) これは後期更新世の段丘堆積物からの産出だという (Qi, 1999, Takahashi and Namatsu, 2000). これが正しいとするなら、後期更新世には少なくとも中国北部では *E. namadicus* が分

布していたことになる。

ではナウマンゾウはどうであろうか。ナウマンゾウは幾つかの固有派生形質 (茎状舌骨の後角, 短い下顎結合など) を除くと、頭蓋全体のデザインはここでいうシュトットガルトタイプに相当する。ナウマンゾウのレンジは MIS10 から MIS 3 にわたり (近藤, 2005), しかもその間、臼歯の若干の変化を除くと、頭蓋に形態的に大きな変化が起きたとは思えない。後期更新世以降の中国では、*E. namadicus* しかいなかったとすると、ナウマンゾウは後期更新世におけるシュトットガルトタイプの生きた化石とみなすことが出来る。ではなぜこのようなことがおきたのだろうか？残念ながら、頭蓋化石の産出が限られているために、後期更新世以前の中国にどのようなパレオロクソドンがいたのか、今のところ分からないが、大胆に推測するなら以下のようなシナリオが考えられる (図 1). 中国にも中期更新世にはシュトットガルトタイプが存在したが、MIS 9 ごろに *E. namadicus* が種分化しユーラシアを席卷、一方日本では、MIS10 あるいはその少し前に日本に侵入シュトットガルトタイプが大陸から孤立して残存しナウマンゾウに進化した。このシナリオが正しいとするなら少なくとも中国の後期更新統から産出するパレオロクソドンはすべて *E. namadicus* でなければならない。中国での調査結果がまたれる。

5. マムサス属 (*Mammuthus*)

日本のマムサス属の研究とは少し離れるが、アフリカのマムサス属について紹介したい。マムサス属もアフリカ起源説に関しては問題が多く、それはユーラシアのマムサス属の進化を考える上でも重要だからである。

Maglio (1973), Beden (1985) は、*M. subplanifrons* と呼ばれる南アフリカおよび東アフリカより報告されている原始的なゾウ科長鼻類をマムサス属最古のものとしている。しかし、*M. subplanifrons* は、複数の系統に属する原始的なゾウ科長鼻類の寄せ集めである可能性が高い (Mundiger and Sanders, 2001). *M. subplanifrons* の模式標本 (元来は、Osborn, 1928 により *Archidiskodon* の新種として記載された) は咬耗の進んだ臼歯片である。Meiring (1955) は南アフリカのヴァージニアの鉄道工事で産出した切歯、臼歯、尺骨に対し新種名 *Mammuthus (Archidiskodon) scotti* を与え、Osborn による *A. subplanifrons* はこれと近縁であるとした。Meiring (1955) は *M. scotti* の切歯が強く螺旋を描く点において、*M. imperator* や *M. columbi* と類似するとしている。Cooke (1960) は臼歯の計測値の比較により、Meiring (1955) の説の正当性を再確認し、さらに東アフリカ産の幾つかの標本も *M. subplanifrons* の中に入るとした。Maglio (1973) は、

Meiring (1955) および Cooke (1960) の見解を引継ぎ、さらに南アフリカ Langebaanweg 産の標本をこれに加えて、*M. subplanifrons* とした。Cooke (1960) が研究した当時は、南アフリカだけでも22種もの化石長鼻類が記載されていたが、Cooke (1960) と Maglio (1973) によって、南アフリカ産の原始的なゾウ科は *M. subplanifrons* 一種にまとめられたのである。しかし、彼らによって *M. subplanifrons* に入れられた標本全てに共通する特徴は、低歯冠など原始的なものの以外には特になく、これらは Elephantidae gen. et sp. indet とすべきである。つまり “*M. subplanifrons*” は、あまりに細分されていた種レベルの分類を整理するうえで生まれた一種のキメラであり、これをもってして最古のmammothとすることはできない。しかし、ゾウ科の系統分類の議論では(たとえば Kalb and Mebrate, 1993), 貧弱な *A. subplanifrons* の模式標本ではなく、Maglio and Hendy (1970) によって *M. subplanifrons* として報告された、Langebaanweg 産の保存の良い下顎標本 (PQ-L12723) の特徴を、*M. subplanifrons* の特徴として議論を進めている。しかし、この標本自体には *A. subplanifrons* や *M. scotti* の模式標本と共通した派生形質は見られず、各稜の遠心側に central conule を残しているという点においてより原始的でさえある。

では、アフリカにはまったくmammoth属は存在しなかったのだろうか? 上述のように、*M. scotti* の模式標本の切歯は強く湾曲している。また Arambourg

(1970) によって記載・図示されたアルジェリア、Garet et Tir 産出の *E. africanavus* (Arambourg, 1952) の頭蓋は顔面から頭頂部が破損しているが、強く湾曲した切歯をもつ。もし、切歯の強い湾曲がmammoth属にしかない派生形質なら、これら南アフリカとアルジェリアから出た標本はmammoth属であると断言できるのだが、強く湾曲した切歯はmammoth属に限定されない可能性がある。Beden (1987) はエチオピア、オモ産 *E. recki* の頭蓋を幾つか記載・図示しているが、そのうちの一つ、Omo 75.69.3189には切歯が保存されており、図版を見る限り切歯は強く湾曲している。切歯と切歯骨に限ると、たとえば Weithofer (1890) などに図示されている *M. meridionalis* のそれらと区別がつかない。Beden (1987) も含め、*E. recki* の切歯についての記載はないが、もし Omo 75.69.3189に見られる形態が通常のものであるなら、その意味は大きい。第一に、切歯の強い湾曲だけでは、mammoth属であると断定できなくなる。第二に、強く湾曲した切歯は、mammoth属の固有派生形質ではなく、エレファス属との共有派生形質である可能性も出てくる。

このように、切歯の湾曲のみを根拠とした論議には

問題が多いが、では顔面や頭頂部など、より信頼性における形質が観察可能な標本は発見されているのだろうか? 実はそうした標本がエチオピアのハダール (Hadar) より産出している。ハダールは *Australopithecus afarensis* の産地として名高いが、Beden (1979, 1985) によると、ハダールからはほぼ完全な頭蓋が発見され、その特徴からこれはmammoth属に属するという。しかし、Beden は1984年に他界し、ハダール産長鼻類の詳細な研究が公表されることは無かった。ハダールのmammothの頭蓋の出版物中における図示は、Beden (1979) 中の頭蓋側面の簡略な線画と、Johanson and Maitland (1981) 中の口絵写真のみである。

アジスアベバのエチオピア国立博物館には、未記載のハダール産ゾウ化石が大量に所蔵されているが、その中にこのハダール産mammothの頭蓋は無い。ハダールのプロジェクトに当時参加していた人たちに聞いたところ、確かにそのようなものは発掘されたが、巨大すぎるためアジスアベバに持ち帰らずに現場で埋め戻したとのことであった。これは、輸送手段の限られた辺境での調査では、時として仕方の無いことである。

ハダールのmammothが産出している Sidi Hakoma, Denen Dora 両部層の年代は約3.4Ma (Bernor *et al.*, 2005) とされているので、ユーラシア最古のmammothとされる *Mammuthus rumanus* (Lister *et al.*, 2005) とハダールのmammothはほぼ同時期となる。確実なアフリカのmammothの記録はハダール以外ないので、年代値だけからは、mammothがアフリカ起源とは言えなくなる。しかし、Beden (1979, 1985) はハダールのmammothの臼歯は、*E. africanavus* と *M. subplanifrons* の中間的な形態を示していると記している。もしそうなら、mammothのアフリカ起源を支持する証拠となるが、Beden はハダールの長鼻類化石を記載する前に他界し、以来それらは未記載のまま放置されている。mammothのアフリカ起源説はこのように実は極めて脆弱な基盤の上に立ったものなのである。mammothのアフリカ起源説の正否を確かめるためにも、ハダールに置き去りにされた頭蓋も含め、ハダール産長鼻類化石の記載をする必要がある。

アフリカのmammothについて紹介したが、最後に日本産のmammothについて若干触れたい。*Mammuthus protomammonteus* など松本によって記載された日本固有のマンモスは、Osborn (1942) によりパレオロクソドン的一种として扱われ、この見解が Maglio (1973), Dubrovo (1981) などによって引き継がれている。Osborn (1942) が、*M. protomammonteus* をパレオロクソドン的一种とした理由は、その歯冠の狭さにある。確かに、日本産のmammothの歯冠の狭さはmammothとしては例外的である。しかし、最近、松本

の考えを支持する新たな材料が出てきた。Ferretti and Debruyne (2005) によれば、オトガイ孔が下顎骨の内側にも開口する頻度は、他の属に比べマムサス属では特に高いという。Matsumoto (1926b) の図版を見るとオトガイ孔が下顎骨の内側に開口しているのが分かる。もし、日本産マムサスの他の下顎でもオトガイ孔が下顎骨の内側にも開口するのなら、これは松本の考えを支持する材料となるだろう。

6. ゴンフォテリウム類 (Gomphotheres)

日本産のゴンフォテリウム類には、可見・瑞浪盆地の前期中新統より産出するアネクテンスゾウ (*Gomphotherium annectens*) と仙台近郊の前期鮮新統龍の口層から産出するセンダイゾウ (*Sinomastodon sendaicus*) がある。

松本は、アネクテンスゾウは、*Phiomia* について原始的なマストドンの一属、*Hemimastodon* に属するとした。Tassy (1994, 96) は Pakistan の Bugti より産出する *H. crepusculi* のみをこの属に入れ、アネクテンスゾウは *Gomphotherium* 属に入れたが、臼歯の咬頭配列が単純で第三大臼歯の稜数が少ないこと、骨鼻孔の幅の狭いことなどから、アネクテンスゾウは *Gomphotherium* 属では最も初期のグループ、*G. annectens* グループを代表しているとした。筆者は最近瑞浪化石博物館においてアネクテンスゾウの頭蓋を再検討する機会を得た。黄鉄鉱の析出による化石骨の破壊が起きたため、この標本は現在補修中であり、十分に観察は出来なかったが、腹側縁のみが残る骨鼻孔は Tassy (1994) が指摘するほど狭いものとは思えなかった。

この問題と関連して、最近ナミビアより発見されている前期中新世の長鼻類の頭蓋 (Pickford, 2003) が興味深い。残念なことに、Pickford (2003) は骨鼻孔の形態について詳しく述べていないが、その図版を見る限り *Eozygodon* (マムート科) と *Progomphotherium* (ゴンフォテリウム類) の骨鼻孔の幅は *G. angustidens* などのそれと変わらない。Tassy (1994) によればマムート科 (Mammutidae) には骨鼻孔が狭いという原始的特徴があるとされているが、これは北米更新世の *Mammut americanum* の形質である。*Eozygodon* では骨鼻孔は広いので、*Mammut* の狭い骨鼻孔はむしろ派生的な形質である可能性がある。また上述のように、*G. annectens* の骨鼻孔はそれほど狭くないらしいので、マムート科でもゴンフォテリウム類でも、初期にはいずれも骨鼻孔が左右に広がった可能性がある。瑞浪化石博物館所蔵の *G. annectens* の補修作業が完了しだい、改めて標本を精査し、この問題を考えなおしたい。

もう一つの日本産ゴンフォテリウム類であるセンダイゾウは、シノマストドン (*Sinomastodon*) の一種である (Saegusa, 1997; 亀井, 2000)。シノマストドンは Tobien *et al.* (1986) によって設立された属であるが、同論文の中でこの属は新大陸固有のゴンフォテリウム類から進化した可能性が指摘されている。Tobien *et al.* (1986) によれば、中国産のシノマストドンは全て単一の種、*S. intermedius* に帰属するとされているが、中国の研究者は、複数の種を認めている (Zong *et al.*, 1989; Chen, 1999)。これらの種としての妥当性はともかくとして、シノマストドンの中に入れられるべき標本の中には、榆社産のシノマストドンよりも咬頭が複雑なものがある。こうした中国の研究者によって認められたものを種として認めて分岐図を描いてみると、センダイゾウは最も単純かつ原始的な形態を示すものとして最初の分岐に位置し中国南部およびインドネシアより産するものは最も派生したものとして位置する (Saegusa, 1997)。つまり、北から南に向かって形質が複雑化しているように見える。Tobien *et al.* (1986) が示唆するように、北米よりシノマストドンの祖先種が来たとするなら、シノマストドンは北から南に分布を拡大したはずであり、上記のパターンはこの予想と一致している。このパターンをさらに補強と思われる材料が、上述のタイ北東部 Nakhon Ratchasima の砂採掘場から得られている。この砂採掘場からは多くのシノマストドンの臼歯化石が発見されており、その中のいくつかはインドネシア産の標本よりもさらに派生した形態を示している。これら、タイ産シノマストドンの臼歯化石は、明らかに新種として扱えるものであるが、残念なことに全て個人所有であるため、現在新種として記載できないでいる。

しかし、タイからはより単純な形態を示すシノマストドンの臼歯化石も発見されている。残念なことにこれらも砂採掘場から労働者によって採取されたものであり、複雑な咬頭形態を示す標本との層序関係は不明である。しかし、比較的単純なシノマストドンの臼歯化石も産するという事は、シノマストドンが北から南へ臼歯の形態を派生させながら移動したというよりも、シノマストドンが一旦アジア全体に分布を広げたあと、次第に南方に分布を狭めながら臼歯の形態を複雑化させていったというシナリオを示唆している。そうだとするなら、シノマストドンは特に北米起源である必要はない。この、問題の解決には、シノマストドンの時空分布の解明と同時に、保存の良い全身骨格化石を用いたシノマストドンと新大陸固有のゴンフォテリウム類の系統解析が必要である。新大陸固有のゴンフォテリウム類の研究が十分に行われていない現状を鑑みると、これは実質的には新大陸固有のゴンフォテ

リウム類の包括的な再検討を意味する。

7. 終わりに

日本産長鼻類の系統分類上の課題について、準備中のものも含めて紹介した。系統分類学的な仕事は、主たる対象を海外産の標本とし、その中に日本産の標本を加える形で行われる。従って、こうした研究を行うには、海外の標本にアクセスする機会を確保しなければならない。筆者は、幸いなことにそうした条件にここ数年恵まれているが、その中でも、逆に日本の標本の大切さを痛感させられることが多い。*E. recki* とナウマンゾウの関係などがその典型である。

日本の標本の良さは、標本そのものの良さというよりも、その層序、年代も含め丁寧に記述が行われているという点にあるが、日本の長鼻類化石に関する論文の多くが日本語で書かれているからであろうか、残念なことにこうした成果は海外ではあまり知られていない。逆に言えば、日本語を母語とする研究者は、そうでない研究者が利用しにくい日本の長鼻類化石研究の蓄積を自由に利用出来る立場にあるということになる。海外の標本・情報に接する機会を増やすと同時に、こうした有利さを生かしてゆく必要があるだろう。

引用文献

- Adam, K. D. (1986) Fossilfunde aus den Canstatter Sauerwasserkalken. *Fundberichte aus Baden-Württemberg* **11**, 25-61.
- Aguirre, E. (1969 a) Evolutionary history of the elephant. *Science* **164**, 1366-1376.
- Aguirre, E. (1969 b) Revisión sistemática de los Elephantidae por su morfología y morfometría dentaria (Segunda parte). *Estudios Geológicos* **25**, 123-177.
- Aguirre, E. (1969 c) Revisión sistemática de los Elephantidae por su morfología y morfometría dentaria (Tercera parte). *Estudios Geológicos* **25**, 317-367.
- Aouadi, N. (2001) New data on the diversity of elephants (Mammalia, Proboscidea) in the Early and early Middle Pleistocene of France. In : Cavaretta, G., Gioia, P., Mussi, M. and Palombo, M. R. (eds.) *The World of Elephants. Proceeding of the First International Congress, Rome*, pp. 81-84, Pubbl. CNR, Roma.
- Arambourg, C. (1942) *L'Elephas recki* Dietrich. Sa position systématique et ses affinités. *Bulletin de la Société de la Géologie de France* (5), **12**, 73-87.
- Arambourg, C. (1947) Contribution à l'Etude géologique et paléontologique du bassin du lac Rudolfe et de la basse vallée de l'Omo. Deuxième partie : Paléontologie. Mission Scientifique de l'Omo 1932-1933, 1, Géologie-Anthropologie, no. **3**. *Edition Museum*, 231-562.
- Arambourg, C. (1970) Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Archives du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris*, ser **7**, **10**, 1-126.
- Azzaroli, A. (1966) La valeur des caractères crâniens dans la classification des éléphants. *Eclogae Geologicae Helvetiae* **59**, 541-64.
- Badgely, C. and Behrensmeyer, A.K. (1995) Two long geological records of continental ecosystems. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **115**, 1-11.
- Beden, M. (1980) *Elephas recki* Dietrich, 1915 (Proboscidea, Elephantidae) : Evolution au cours de Plio-Pléistocène en Afrique Orientale. *Géobios* **13**, 891-901.
- Beden, M. (1983) Family Elephantidae. In : Harris, J. M. (ed.) *Koobi Fora Research Project, Volume 2*, pp. 40-129. Clarendon Press, Oxford.
- Beden, M. (1985) Les proboscidiens des grands gisements à hominidés Plio-Pléistocène d'Afrique Orientale. In : Beden, M. et al. (eds.) *L'Environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène, Colloque international*, pp. 21-44. Foundation Singer-Polignac et Masson, Paris.
- Beden, M. (1987) *Les Eléphantides (Mammalia, Proboscidea) : Les faunes Plio-Pléistocène de la basse vallée de l'Omo (Ethiopie)*. Cahiers de Paléontologie, Travaux de Paléontologie Est-Africaine. Edition Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 162pp.
- Bergh, G. D. van den (1999) The Late Neogene elephantoid-bearing faunas of Indonesia and their palaeozoogeographic implications. A study of the terrestrial faunal succession of Sulawesi, Flores, and Java, including evidence for early hominid dispersal east of Wallace's Line. *Scripta Geologica* **117**, 1-419.
- Bernor, R. L., Scott, R. S. and Haile-Selassie, Y. (2005). A contribution to the evolutionary history of Ethiopian hipparionine horses (Mammalia, Equidae) : morphometric evidence from the postcranial skeleton. *Geodiversitas* **27**, 133-158.
- Chen, G. (1999) Sinomastodon Tobien et al., 1986 (Proboscidea, Mammalia) from the Pliocene and Early-Middle Pleistocene of China. In : Wang, Y.

- and Deng, T. (eds) *Proceedings of the Seventh Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology*, pp. 179-187, China Ocean Press, Beijing.
- Cooke, H. B. S. (1960) Further revision of the fossil Elephantidae of southern Africa. *Palaeontologia Africana* **7**, 46-58.
- de Beaulieu, J.-L., Andrieu-Ponel, V., Reille, M., Grüger, E., Tzedakis, C., Svobodova, H. (2001) An attempt at correlation between the Velay pollen sequence and the Middle Pleistocene stratigraphy from central Europe. *Quaternary Science Review* **20**, 1593-1602.
- Dietrich, W.O. (1916) *Elephas antiquus recki* n. f. aus dem Dilluvium Deutsch-Ostafrikas, Nebst Bemerkungen über die Stammesgeschichtlichen Veränderungen des Extremitätenskeletts der Proboscider. *Archiv für Biontologie/Gesellschaft naturforschender Freund zu Berlin* **4**, 1-80.
- Dietrich, W.O. (1951) Daten zu den fossilen Elefanten Afrikas und Ursprung der Gattung *Loxodonta*. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen. Stuttgart* **93**, 325-378.
- Dubrovo, I. A. (1960) The ancient elephant in USSR. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta. Akademii Nauk SSSR* **85**, 35-78.
- Dubrovo, I. A. (1977) Origin and migration of Palaeoloxodont elephants. *International Geology Review* **19**, 1085-1088.
- Dubrovo, I. A. (1981) Die fossilen Elefanten Japans. *Quartärpaläontologie* **4**, 49-84.
- Falconer H., and Cautley P. T. (1845-1849) *Fauna Antiqua Sivalensis, being the fossil zoology of the Siwalik Hills, in the North of India*. Smith, Elder & Co, London, pls. i-xcii.
- Ferretti, M. P., G. Ficcarelli, Y. Libsekal, T. M. Tecle, and L. Rook (2003) Fossil elephants from Buia (northern Afar Depression, Eritrea) with remarks on the systematics of *Elephas recki* (Proboscidea, Elephantidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* **23**, 244-257.
- Ferretti, M. P. and R. Debruyne (2005) The mandibular canal in proboscideans: comparative anatomy and phylogenetic implications. *Abstracts of the Plenary, Symposium, Poster and Oral Papers presented at 9th International Mammalogical Congress* (Sapporo, Japan). 220.
- Fischer, K. (2004) Die Waldelefanten von Neumark Nord und Gröbern. *Præhistoria Thuringica* **10**, 47-62.
- Goren-Inbar, N., Lister, A., Werker, E. & Chech, M.A. (1994) A bucheder elephant skull and associated artifacts from the Acheulian site of Gesher Benot Ya'aqov, Israel. *Paléorient* **20**, 99-112.
- Goren-Inbar, N., C. S. Feibel, K. L. Verosub, Y. Melamed, M. E. Kislev, E. Tchernov, and I. Saragusti (2000) Pleistocene milestones on the out-of-Africa corridor at Gesher Benot Ya'aqov, Israel. *Science* **289**, 944-947.
- 浜町ナウマンゾウ研究グループ (1978) 東京日本橋浜町におけるナウマンゾウ化石の発掘について. *地球科学* **32**, 83-85.
- Hasegawa, Y. (1972) The Naumann's elephant, *Palaeoloxodon naumanni* (Makiyama) from the Late Pleistocene off Shakagahana, Shodoshima Is. In Seto Inland Sea, Japan. *Bulletin of the National Science Museum* **15**, 513-59.
- 池辺展生・石田志朗・千地万造 (1965) 近畿における旧ゾウ化石の分布と層準. *化石* **9**, 1-12.
- 犬塚則久 (1977 a) 千葉県下総町猿山産のナウマンゾウ (*Palaeoloxodon naumanni*) の頭蓋について. *地質学雑誌* **83**, 25-536.
- 犬塚則久 (1977 b) ナウマンゾウ (*Palaeoloxodon naumanni*) の起源について. *地質学雑誌* **83**, 39-655.
- Johanson, D. C. and Maitland A. E. (1981) *Lucy-the beginnings of humankind*. Simon and Schuster, New York, 409pp.
- Kalb, J. E. and Mebrate, A. (1993) Fossil elephantoids from the Hominid-bearing Awash Group, Middle Awash valley, Afar depression, Ethiopia. *Transactions of the American Philosophical Society, New Series* **83** (1), 1-114.
- 亀井節夫 (2000) 「日本の長鼻類化石」とそれ以後. *地球科学* **54**, 211-230.
- 亀井節夫・瀬戸口烈司 (1970) 前期洪積世の哺乳動物. 第四紀研究 **9**, 158-163.
- 亀井節夫・河村善也・樽野博幸 (1988) 日本の第四系の哺乳類化石による分帯. *地質学論集* **30**, 181-204.
- Kamei, T. and Taruno, H. (1973) Note on the occurrence of the latest Pleistocene mammals from Lake Nojiri (Part 1). *Memoires of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Geology & Mineralogy* **39**, 99-122.
- 近藤洋一 (2005) ここまでわかったナウマンゾウの研究, 今後何をどうすべきか. *化石研究会会誌* **38**, 68.
- 小西省吾・吉川周作 (1999) トウヨウゾウ・ナウマンゾウの日本列島への移入時期と陸橋形成. *地球科学* **53**,

- 125-134.
- Lister, A., Sher, A. V., van Essen, H., Wei, G. (2005) The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia. *Quaternary International* **126-128**, 49-64.
- Maccagno, A. M. (1962) Gli elefanti fossili di Riano (Roma). *Geologica Romana* **1**, 33-131.
- Maglio, V. J. (1973) Origin and evolution of the Elephantidae. *Transactions of the American Philosophical Society, New Series* **63**(3), 1-149.
- Maglio, V. J. and Q. B. Hendey (1970) New evidence relating to the supposed stegolophodont ancestry of the Elephantidae. *South African Archaeological bulletin* **25**, 85-87.
- Matsumoto, H. (1922) Revision of Palaeomastodon and Moeritherium: Palaeomastodon intermedius and Phiomia osborni, new species. *American Museum Novitates* **51**, 1-6.
- Matsumoto, H. (1923) A contribution to the knowledge of Moeritherium. *Bulletin of The American Museum of Natural History* **48**, 97-140.
- Matsumoto, H. (1924) A Revision of Palaeomastodon: Dividing it into Genera, and with descriptions of two new species. *Bulletin of The American Museum of Natural History* **50**, 1-58.
- 松本彦七郎 (1924 a) 日本産化石象の種類 (略報). 地質学雑誌 **31**, 255-272.
- 松本彦七郎 (1924 b) 日本産ステゴドンの種類. 地質学雑誌 **31**, 323-340.
- 松本彦七郎 (1924 c) 日本産マストドンの二新種. 地質学雑誌 **31**, 395-414.
- Matsumoto, H. (1926 a) On two new mastodonts and an archetypal stegodont of Japan. *Science reports of the Tohoku Imperial University* (2) **10**, 1-11.
- Matsumoto, H. (1926 b) On the archetypal mammoths from the Province of Kazusa. *Science reports of the Tohoku Imperial University* (2) **10**, 43-50.
- Matsumoto, H. (1929) On Parastegodon Matsumoto and its bearing on the descent of earlier elephants. *Science reports of the Tohoku Imperial University* (2) **13**, 13-15.
- 松本彦七郎 (1939) 上総および下野国産化石象に就いて. 動物学雑誌 **51**, 701-717.
- 松本彦七郎 (1941) 陸中国東磐井郡松川村及其他本邦産ステゴドン及パラステゴドンに就て. 動物学雑誌 **53**, 385-396
- Matsumoto, H., and Okazaki, H. (1959) On a new geological subspecies of *Archidiskodon paramammonteus* Matsumoto discovered at Ono, Shiga Town, Province of Ômi. *Bulletin of the National Science Museum* **4**, 355-357
- Meiring, A. J. D. (1955) Fossil proboscidean teeth and ulna from Verginia, O.F.S. *Researches of the National Museum, Bloemfontein* **1**, 187-202.
- Mundiger, G. S. and Sanders, W. J. (2001) Taxonomic and systematic re-assessment of the Mio-Pliocene elephant *Primelephas gomphotheroides*. *Scientific Programm and Abstracts, 8th International Theriological Congress*, 429.
- 中里裕臣 (1993) 下総層群清川層と上岩橋層の層序学的関係. 千葉中央博自然誌研究報告 **2**, 115-124.
- 中里裕臣・佐藤弘幸 (2001) 下総層群の年代と"鹿島"隆起帯の運動. 第四紀研究 **40**, 251-257.
- 中澤 努・中里裕臣・小松原 琢・塚本 斉 (2003) 関東地方に分布する中期更新世指標テフラ TB-8 と Ky 3 の対比の再検討. 地質調査研究報告 **54**, 341-350.
- Osborn, H. F. (1928) Mammoths and man in the Transvaal. *Nature* **121**, 672-673.
- Osborn, H. F. (1929) New Eurasiatic and American Proboscideans. *American Museum Novitate* **393**, 1-22.
- Osborn, H. F. (1942) Proboscidea: a monograph of the discovery, evolution, migration and extinction of the mastodonts and elephants of the world. Vol. II: Stegodontoidea, Elephantoida. The American Museum Press, New York, xxvii + 805 - 1676pp.
- Palombo, M. R., and M. P. Ferretti (2005) Elephant fossil record from Italy: knowledge, problems, and perspectives. *Quaternary International* **126-128**, 107-136.
- Pickford, M. (2003) New Proboscidea from the Miocene strata in the lower Orange River Valley, Namibia. *Memoir of the Geological Survey of Namibia* **19**, 207-256.
- Pilgrim, G. E. (1905) On the occurrence of *Elephas antiquus* (namadicus) in the Godavari alluvium with remarks on the species, its distribution and the age of the associated Indian deposits. *Records of the Geological Survey of India* **32**, 199-218.
- Qi, G. (1999) On some problems of *Palaeoloxodon* of China. In: Wang, Y. and Deng, T. (eds.) *Proceedings of the Seventh Annual Meeting of the Chinese Society of Vertebrate Paleontology*, pp. 201-210, China Ocean Press, Beijing.
- Reif, W. (1986) Die Sauerwasserkalke von Stuttgart. *Fundberichte aus Baden-Württemberg* **11**, 2-24.
- Saegusa (1987) Cranial morphology and phylogeny of the stegodonts. *The Compass* **64**, 221-243.

- 三枝春生 (1993) 中国四川省塩井溝の *Stegodon orientalis* Owen, 1870 (Stegodontidae, Proboscidea) の頭蓋について (予報). 人と自然 **2**, 95-103.
- Saegusa (1996) Stegodontidae: evolutionary relationships. In: Shoshani, J. and Tassy, P. (eds.) *The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*, pp. 178-190. Oxford University Press, Oxford.
- Saegusa (1997) Phylogenetic relationships of *Stegodon* and *Sinomastodon* (Proboscidea, Mammalia) of East Asia. *Odontology* **1**, 42-45.
- Saegusa, H., Y. Thasod, B. Ratanasthien (2005) Notes on Asian stegodontids. *Quaternary International* **126-128**, 31-48.
- Saegusa, H. and Gilbert, H. (2005) Cranial materials of *Elephas (Palaeoloxodon) recki* from the Daka Member, Middle Awash, Ethiopia and their relevance to the dispersal and speciation of Eurasian *Palaeoloxodon*. 日本古生物学会2005年年会講演予稿集 (東京), 99.
- Sarwar, M. (1977). Taxonomy and distribution of the Siwalik Proboscidea. *Bulletin of the Department of Zoology, University of the Punjab (New Series)*, Article 10, 1-172.
- 高橋啓一・里口保文・大橋正敏・北林栄一・大坪進吾 (2005) 大分県安心院町から発見されたミエゾウの頭骨化石. 化石研究会誌 **38**, 71.
- Takahashi, K. and Namatsu, K. (2000) Origin of the Japanese Proboscidea in the Plio-Pleistocene. *Earth Science (Chikyu Kagaku)* **54**, 257-267.
- 樽野博幸 (1985) ステゴドン属とステゴロホドン属－識別と系統関係－. 大阪市立自然史博研報 **38**, 23-36.
- 樽野博幸 (1999) 日本列島の鮮新世および中・下更新統産長鼻類化石の産出層準. 地球科学 **53**, 256-264.
- 樽野博幸 (2005) 中国北部における古型 *Mammuthus* 属の研究でわかったことと今後の課題. 化石研究会誌 **38**, 67.
- 樽野博幸・亀井節夫 (1993) 近畿地方の鮮新・更新統の脊椎動物化石. 市原実編著: 大阪層群, pp. 216-231, 創元社, 大阪.
- Tassy, P. (1983). Les Elephantoides Miocènes du Plateau du Potwar, Groupe de Siwalik, Pakistan. III. Partie: Stégodontidés, Elephantoides Indéterminés. Restes Postcrâniens. Conclusions. *Annales de Paléontologie (Vert.-Invert.)* **69**, 317-354.
- Tassy, P. (1990) Phylogénie et classification des Proboscidea (Mammalia): historique et actualité. *Annales de Paléontologie (Vert.- Invert.)* **76**, 159-224.
- Tassy, P. (1994) Gaps, parsimony, and early Miocene elephantoids (Mammalia), with a re-evaluation of *Gomphotherium annectens* (Matsumoto, 1925). *Zoological Journal of the Linnean Society* **112**, 101-117.
- Tassy, P. (1996) The earliest gomphotheres. In: J. Shoshani and P. Tassy (eds.) *The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*, pp. 89-91. Oxford University Press, Oxford.
- Tassy, P. and Shoshani, J. (1996) Historical overview of classification and phylogeny of Proboscidea. In: J. Shoshani and P. Tassy (eds.) *The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*, pp. 3-8. Oxford University Press, Oxford.
- Tobien, H., Chen, G. and Li, Y. (1986) Mastodonts (Proboscidea, Mammalia) from the Late Neogene and Early Pleistocene of the People's Republic of China. Part 1. Historical Account; the Genera *Gomphotherium*, *Choerolophodon*, *Synconolophus*, *Amebelodon*, *Platybelodon*, *Sinomastodon*. *Mainzer Geowissenschaften Mitteilungen* **15**, 119-181.
- Todd, N. (2005). Reanalysis of African *Elephas recki*: implications for time, space and taxonomy. *Quaternary International* **126-128**, 65-72.
- 東京港地下地質研究会 (2000) 東京港地域の地下地質層序. 東京港地下地質研究会編: 東京湾の地質, 専報 **47**, 10-22, 地学団体研究会.
- 東京港地下地質研究会火山灰グループ (2000) 東京港地下のテフラとその対比. 東京港地下地質研究会編: 東京湾の地質, 専報 **47**, 23-30, 地学団体研究会.
- Turner, C. (1998) Volcanic maars, long Quaternary sequences and the work of the INQUA Subcommission on European Quaternary stratigraphy. *Quaternary International* **47/48**, 41-49.
- Vaufrey, R. (1958) Proboscidea, étude systématique. In: Piveteau, J. (ed) *Traité de Paléontologie*. Tome 6, volume 2, pp. 203-295. Masson, Paris.
- Yabe, H. (1950) Three alleged occurrence of *Stegolophodon latidens* (Clift) in Japan. *Proceeding of the Japan Academy* **26**, 61-65.
- Wei, Q. (1976) Recent find of fossil *Palaeoloxodon namadicus* from Nihewan Beds, NW Hebei. *Vertebrata Palasiatica* **14**, 51-58.
- Weithofer, K. A. (1890) Die fossilen Proboscider des Arnethales in Toscana. *Beiträge Paläontologie Oesterreich-Ungarns (Mojzisovics and Neumayer)* **8**, 107-240.
- Zong, G., Tang, Y., Lei Y., and Li, S. (1989) *Hanjinang Zhongguoruchixiang*. Science Press, Beijing, 84pp.