中部ミャンマーの上部新生界より産出した長鼻類化石の新標本について

三枝春生*

*兵庫県立大学自然・環境科学研究所

New proboscidean remains from the Late Cenozoic of central Myanmar

Haruo Saegusa*

*Institute of Natural and Environmental Sciences, University of Hyogo, Yayoigaoka 6, Sanda, 669-1546, Japan (saegusa@hitohaku.jp)

Abstract. Paleontological expeditions of the Late Cenozoic sediments as well as the reappraisal of the collections of proboscidean fossils kept at various institutes in Myanmar shed new lights on the diversity of the Late Cenozoic proboscidean of Myanmar. The proboscidean fossils of Myanmar can be roughly divided into the Middle Miocene assemblage and those younger than the Middle Miocene. The former includes the elements common to the Chinji Formation of Siwaliks, such as *Prodeinotherium* cf. *pentapotaminae, Zygolophodon* cf. *metachinjiensis, Protanancus* cf. *chinjiensis,* as well as three un-named species of endemic gomphotheres. Unfortunately, the latter three can't be described formally because they are currently housed in a temple as a part of private collections.

The assemblage younger than the Middle Miocene is composed of anancine, sinomastodont, and stegodontids. Myanmar *Anancus* is similar to *A. perimensis* from India in the primitive dental structure, suggesting close connection between Indo-Pakistan area and Indochina. The Late Miocene age of Myanmar *Sinomastodon* fossils supports Asian origin of this genus. However, the early separation of Myanmar *Sinomastodon* from the Chinese one is suggested by the more derived dental features of the former than the penecontemporaneous Chinese *Sinomastodon* species.

A huge number of stegodontid fossils from the Irrawaddy sediments represent one of the best records of the radiation of this taxon. Numerous molar fossils of Irrawaddy sediments exhibiting the spectrum of dental evolution of stegodontids, from primitive *Stegolophodon* to highly derived *Stegodon*. A *Stegodon* skull from the Upper Irrawaddy exhibits a quite dissimilar morphology to previously known *Stegodon* crania from the other region of Asia. However, their scientific value is hampered by their poor stratigraphic data. Continuous effort to collect stratigraphically controlled specimens, as well as developments of some new means (e.g. histology) to distinguish fragmentary dental materials at specific level are necessary for the improvement of the situation.

Key words: Myanmar, Miocene, Pliocene, Gomphotheriidae, Stegodontidae, Mammutidae, Deinotheriida

はじめに

ミャンマーの後期新生代の長鼻類は19世紀に行われた 長鼻類化石研究の主たる対象の一つであった(e.g., Clift, 1828; Falconer and Cautley, 1845–1849). しかし, ステ ゴドン科を始めとするミャンマーの後期新生代の長鼻類 は19世紀初期以来, 間欠的に行われた資料収集・研究 (e.g., Colbert, 1938)を除くとほぼ一世紀のあいだほと んど研究されることは無かった.

しかしながら近年活発化しつつあるイラワジ層および ペグー層の調査およびミャンマー国内の博物館と大学に 保管されている標本の見直しによりミャンマーの後期 新生代の長鼻類に新たな光が当てられようとしている (Takai *et al.*, 2006; 高井ほか, 2018).本稿で触れるイラ ワジ層およびペグー層の長鼻類化石の大部分は,化石産地 の地元民により採集され,産出層準はおろか産地につい ても記録のないものが大多数である.しかし,こうした 化石標本の質と量はミャンマーの後期新生代長鼻類の多 様性を示すには十分であり,将来層序学的なデータが追 加されれば,長鼻類の進化に関する重要な知見をもたら すだろう.層序学的なデータの充実を待たずとも,ミャ ンマー産長鼻類化石の詳細な記載を進める必要があるが, それは別稿で行うこととし,ここではTakai *et al.*(2006) に追加あるいは修正する形でミャンマーの化石長鼻類の 概略を紹介することにする.ミャンマーの地名・地層名 については,高井ほか(2018)に略図及び一覧表として まとめてあるので,参照されたい.

なお本稿では長鼻類の分類については, Sanders et al. (2010)の分類体系に従った.本稿で述べる分類群 を表1に示す.長鼻類の歯の用語は英文の論文ではTassy (1996a)で定義されたものが広く使われているが,対応 する日本語の用語のないものが少なくない. 亀井 (1991), 表1. ミャンマーの後期新生代長鼻類. 高次分類はSanders et al. (2010) に従ったが,本文で触れていない分類階層は省略し てある. 種レベルの分類名は非正規(informal) なものが多いが, これは諸般の事情によりホロタイプ指定が困難なためである(本 文参照).

Proboscidea (長鼻目)
Suborder incertae sedis(亜目不明)
Deinotheriidae(デイノテリウム科)
Prodeinotherium cf. pentapotaminae
Elephantiformes (ゾウ型類)
Elephantoidea (ゾウ上科)
Mammutidae(マムート科)
Zygolophdon cf. metachinjiensis
Gomphotheriidae(ゴンフォテリウム科)
Subfamily Amebelodontinae(アメベロドン亜科)
小型Protanancus
大型Protanancus
カボー砂岩層産アメベロドン亜科未定種
Subfamily Anancinae(アナンクス亜科)
Anancus cf. perimensis
Subfamily incertae sedis(亜科不明)
亜科不明ゴンフォテリウム科A
亜科不明ゴンフォテリウム科B
Sinomastodon sp.
Stegodontidae (ステゴドン科)
Stegolophodon latidens
Stegolophodon group 3
Stegolophodon group 4ないし6
Stegolophodon group 5?
Stegodon elephantoides
Stegodon insignis birmanicus
Stegodon sp.

表2. 本稿で用いた歯の用語.

日本語の用語	英語の用語	図1中 の番号
先耗側	pretrite	1
後耗側	posttrite	2
半稜	halfloph(id)	
主咬頭	main cusp	3
中咬頭	mesoconelet	4
間咬頭	conule	
中心溝	median sulcus	5
二次三葉形	secondary trefoil	6
中間臼歯	intermediate molar	
先耗側前間咬頭	anterior pretrite central conule	7
先耗側後間咬頭	posterior pretrite central conule	8
後耗側前間咬頭	anterior posttrite central conule	9
後耗側後間咬頭	posterior posttrite central conule	10
前歯帯	anterior cingulum	11
後歯帯	posterior cingulum	12
軛歯稜	zygodont crest	13
向軸側	adaxial	14
背軸側	abaxial	15

表3. 本稿で用いた頭蓋の用語.

日本語の用語	英語の用語
前頭頭頂稜	frontoparietal crest
頭頂前頭面	frontoparietal surface
前頭峡	isthmus frontalis
項平面	nuchal plane



図1. 仮想的な長鼻類の臼歯. 用語解説用に Sinomastodon sendaicus の上顎第二大臼歯の3次元像を変形した物. 図中の番号は,表2 の用語につけられた番号に対応している.

三枝(1991)および犬塚(2014)ですでに対応する日本語の用語が使われている場合はそれに従い,それ以外の場合は適宜日本語の用語を造語した(表2).図1に各用語が指し示す部位および方向を示した.図1で示されていない用語の説明は以下のとおり.半稜;中心溝で舌側および頬側に分けられた各稜の半分.間咬頭;主咬頭および中咬頭の近心または遠心に位置する咬頭.中間臼歯;ゾウ科およびステゴドン科以外のゾウ型類では,第四乳臼歯,第一大臼歯および第二大臼歯の稜の数は互いに等しい.これらを中間臼歯と呼ぶ.長鼻類の頭蓋の用語は,Saegusa and Gilbert (2008)で定義された用語を和訳して用いた(表3).

長鼻類の頬歯の稜の数と歯帯の有無およびその位置関係は稜式で表記される.本稿では稜の数はアラビア数字で、歯帯は「x」で表記した.また咬耗や死後の破損で失われた欠損部は「-」で表記した.稜式の例を以下に示す.x3x;稜式では左側が近心、右側が遠心.従って,左側のXは前歯帯を,右側のそれは後歯帯を表し、アラビア数字は稜の数を表している.x3xx;右側の2つの「x」は大小二つの後歯帯が近遠心に並んでいることを表している.-3x;稜式の左端の「-」は、頬歯の近心部が咬耗や死後の破損で失われていることを表している.したがってこの稜式中のアラビア数字は保存されている稜の数であり、頬歯の元来の稜の数とは必ずしも同一ではない.

標本所蔵機関の略号. AMNH; American Museum of Natural History, New York. BAM; Bagan Archaeology Museum, Bagan. BDT; Bodhi Tahtaung, Monywa. MGW; Magway University, Magway. NHM; Natural History Museum, London. NMMP; National Museum of Myanmar, Paleontology, Yangon. MUDG; Mandalay University, Department of Geology, Mandalay. YUDG; Yangon University, Department of Geology, Yangon.

デイノテリウム科Deinotheriidae

淡水性ペグー層 The Freshwater Pegu Beds およびその 相当層からは小型のデイノテリウム類の頬歯が産出する (Takai *et al.*, 2006; 高井ほか, 2018). 著者が観察したの はタンビンカンThanbinkanのカボーKhabo層産の18個の 標本である(表4, 図2のA~C). Nwe Nwe San (2013) には同層産出のさらに多くのデイノテリウム類の頬歯の 計測値が掲載されているが,表4の計測値から大きく外 れるものはない.

デイノテリウム類の体骨格はゾウ形類 (Elephantiforms) のそれに類似しているが,下後方に 向かってフック状に曲がった巨大な下顎切歯という特異 な派生形質を持つ. 甘粛省臨夏省東郷県柳樹層産出の Prodeinotherium sinense (Qiu et al., 2007)の下顎骨を 除くと東アジアではデイノテリウム類の化石は全く産出 しない. これに対して南アジア以西のユーラシアの下部 中新統〜鮮新統からは化石が大量に産出し、アフリカで は下部更新統からも化石が産出する(Harris, 1973, 1978; Sanders et al., 2010). 単純な二稜ないし三稜歯である デイノテリウム類の頬歯は中新世~前期更新世を通じて ほとんど変化がなく、その大きさの増大を除くと分類に 使える頬歯の形態は下顎第三前臼歯の咬頭配列しかない. Gräf (1957) はヨーロッパ産のデイノテリウム類の頬 歯が時代とともに大型化することを認め, Deinotheirum bavaricum, D. levius, D. giganteum, D. gigantissimum の4種に分類した. Pickford and Pourabrishami (2013) は、ヨーロッパのデイノテリウム類を年代順に並ぶ頬歯 の大きさで区別される五種 (P. cuvieri, P. bavaricum, D. levius, D. giganteum, D. proavum (= D. gigantissimum))

表4. ミャンマー産 Prodeinotherium cf. pentapotaminaeの頬歯計測 値 (mm単位).

Specimen number	element	lengh	width
BDT-207	rt P4	-	54.8
MUDG-V-1050	lt M1	75.9	63.8
BDT-008	lt M2	62	65.3
IR 3386	rt M2	_	58.7
BDT-023	rt M2	70. 2	68.9
MUDG-V-1059	rt M2	57.4	57.3
MUDG-V-1060	rt M3	63.6	63.2
BDT-076	lt p4	50.6	41.7
BDT-067	m1	68.9	47
BDT-101	rt m1	69.2	46.6
BDT-125	rt m1	67.3	47
BDT-081	m2	_	-
BDT-024	rt m2	62.2	52.2
BDT-018	lt m2	61	_
BDT-211	rt m3	68.8	52.8
BDT-018	lt m3	70.9	_
BDT-224	lt m3	77.1	63.1
MUDG-V-1052	lt m3	73.6	-



図2. デイノテリウム科およびマムート科長鼻類. Prodeinotherium cf. pentapotaminae; A, BDT-018, 第二, 第三大臼歯付き下顎 骨破片; B, MUDG-V 1050, 左上顎第一大臼歯; C, MUDG-V 1060, 左上顎第三大臼歯. Zygolophodon cf. metachinjiensis; D, IR 0799, 左上顎中間臼歯破片; E, NMM-PB2, 右上顎第三大臼 歯.

に分類し、これらの頬歯には大きさの増加以外には大き な変化がないのですべて Deinotheriumに入るとした.し かし、Harris (1973)は、デイノテリウム類は骨格の特 徴が原始的で小型の Prodeinotherium と骨格に走行性に適 した派生形質をもちかつ大型の Deinotheriumに分けられ るとした.近年の研究でもデイノテリウム類は体骨格の 特徴で Prodeinotherium と Deinotheriumに分けることが 可能であることが、ヨーロッパ産デイノテリウム類骨格 化石の再検討により明らかになっている(Huttunen and Göhlich, 2002; Huttunen, 2002, 2004; Aiglstorfer *et al.*, 2014).従って、本稿では小型種を Prodeinotheriumに属 するものとする.

インド及びパキスタンのシワリク層群からはさまざま な大きさのデイノテリウム類が産出しているが (Sahni and Tripathi, 1957; Sankhyan and Sharma, 2014), これ らがヨーロッパと同一の種であるかどうかは, 歯以外の 骨格の形質も含めた検討が行われていない現状では不明 である.したがって、ミャンマー産の小型のデイノテリ ウム類は、地理的に近い下部シワリク層群のチンジChinji 層より産出する P. pentapotaminaeと同一種ないしそれに 近縁の分類群とするのが妥当だろう.

なおタイ北部 Pong 盆地からは *P. pentapotaminae*に同 定されたデイノテリウム類が産出しており(Sickenberg, 1971), 共産する哺乳類から中期中新世の物であること が確認されている(Ginsburg and Thomas, 1987). タイ 北東部, ナコンラチャシーマ Nakhon Ratchasima 近郊の ターチャン採砂場 Tha Chang sand pits からも小型のデイ ノテリウム類が産出するが(Nakaya *et al.*, 2003; Saegusa *et al.*, 2005; Thasod *et al.*, 2012), 同産地の化石は砂採 掘の過程で採集されたものであり, 層序学的データを欠 いている.

マムート科Mammutidae

イラワジ層からはマムート科の上顎中間臼歯の破片 (NMMP-KU-IR 0799, NMMP-KU-IR は以降IRと略記す る,パラウンPalaung村産,図2のD)およびほぼ完全な 上顎第三大臼歯 (NMM-PB2, ミンジンMingin市産, 図 2のE)が産出している.マムート科はゾウ上科の中で は最も初期に分岐したクレードだが、前期中新世初期の Eozygodon morotorensisから更新世末に絶滅した Mammut americanum まで,若干の稜の数の増加, 臼歯の大型化, 下顎切歯の退化、上顎切歯からのエナメル質の退化等を 除けば大きな変化はなく保守的である(Tobien, 1975; Tassy, 1985). マムート科はアジア南部では他のゾウ上 科に比べ化石の産出が少なく、シワリクのチンジ層産の Zygolophodon metachinjiensisの臼歯付き下顎骨,乳歯,上 顎臼歯など数点(Tassy, 1983; Tobien, 1996) およびタ イのターチャン採砂場産出のZygolophodon sp.の臼歯2点 (Duangkrayom et al., 2017) しか報告されていない. Z. metachinjiensis はマムート科の中では歯冠がせまく,間 咬頭は massive であることによって特徴づけられている (Tassy, 1983). Tassy (1983) は、この特徴はヨーロッ パの*Z. turicensis*の二つのmorphotype, \lceil morphe gracile (華奢形)」と「morphe robuste (頑丈形)」のうち後者 に該当するが、臼歯以外の試料が増えるまではアジアの Z. turicensis類似臼歯化石はZ. turicensisとは別種として 扱う方が良いとした.本稿ではこのTassy(1983)の見 解に従う. イラワジ産の上顎第3臼歯(NMM-PB2)で は間咬頭の発達程度はZ. metachinjiensisと同等であり, 歯冠幅(93mm)と歯冠の近遠心長(190mm)もZ. metachinjiensisと同等である. したがって, NMM-PB2 はZ. metachinjiensisないしそれの類似種として良いだろ う. Z. metachinjiensisはシワリク層群からは、中部中新 統チンジ層から産出しているが、一方上部中新統ドクパ タンDhok Pathan層からはマムート科の臼歯片が出てお

り, これらが*Z. metachinjiensis*と同種である可能性は否 定できない(Tassy, 1983).従って, NMM-PB2は必ず しも中期中新世を指示するものではない.

上顎中間臼歯の破片 IR 0799 は間咬頭の発達が悪く, Tassy (1985) による Z. turicensisの morphe gracile に相 当する. 今後追加標本がミャンマー,パキスタンから得 られれば Z. metachinjiensis と Z. turicensis が同種である かどうかが確かになるだろう. なお Z. turicensis はヨー ロッパでは MN5 から MN12 (中期中新世初期~後期中新 世後期) から知られている (Göhlich, 1999).

ゴンフォテリウム科Gomphotheriidae

カボー砂岩層産ゴンフォテリウム科長鼻類

ミャンマー中部のモンユワ Monywa 市近郊に位置する ボディタタウンBodi Tataung寺には,近隣の信者から寄 進された長鼻類化石が大量(約220点)に収蔵されてい る. これらの化石の産地に関する記録は同寺にはないが, その大部分は同寺院の南東約10kmに位置するタンビン カン―ティジョン地域Thanbinkan-Tigyon area に露出す る中新統カボー砂岩層(Nwe Nwe San, 2013)より産出 した物と推察される. 同砂岩分布域中の村落住民が本節 で述べるゴンフォテリウム科の頬歯化石を所有している ことが確認されており、これら住民がボディタタウン寺 に化石を寄進したと考えられる.カボー砂岩層産長鼻類 化石には以下で述べるように新属新種と考えられるもの が複数含まれるが、収蔵施設が学術機関でないため、ホ ロタイプの選定には学術機関への標本の移管なども含め た何らかの処置が必要である.こうした処置は今後の課 題とし、ここでは、カボー砂岩層より産出したと考えら れるゴンフォテリウム科の概略を述べるにとどめる.

カボー砂岩層より産出したと考えられるゴンフォテリ ウム科は大きく4つの分類群に分けることが可能であり, うち二つはアメベロドン亜科Amebelodontinaeに属し,他 の二つは亜科不明のゴンフォテリウム科長鼻類である.

なお, SinomastodonおよびAnancusもゴンフォテリウ ム科に属するが,産出層はイラワジ層であることから, この属については別項目で述べることとする.

1. アメベロドン亜科 Amebelodontinae

アメベロドン亜科は扁平な下顎切歯が発達しているこ とで特徴づけられるゴンフォテリウム科である.アメベ ロドン亜科は中新世〜鮮新世にかけて旧世界と北米に分 布したが,他のゴンフォテリウム科と同様にアフリカ起 源と考えられる(Tassy, 1985, 1986; Shoshani and Tassy, 2005).近年保存良好なアメベロドン亜科の化石が大量に 中国甘粛省から発掘されるようになり,中新世の中央ア ジアにおけるアメベロドン亜科の放散の様相が明らかに されつつある(Wang and Qiu, 2002; Wang *et al.*, 2012, 2013a, 2015, 2016b).

インド・パキスタンのチンジ層からはアメベロドン亜 科 Protanancus chinjiensis が産出する (Tassy, 1983). P. chinjiensisはアメベロドン亜科固有の大きく平たい下顎切 歯を持つと同時にその臼歯には pseudoanancoidy が発達す る.後述のAnancusでは先耗側と後耗側の咬頭が近遠心 方向にずれ、この状態をanancoidyというが、Protanancus では前後隣り合う稜の強く発達した先耗側前間咬頭と後 耗側後間咬頭とが互いに中心溝を越えて接し, その結果 上顎歯では擬似的な anancoidy である pseudoanancoidy を 形成する.カボー砂岩層産と考えられるゴンフォテリウム 科頬歯化石にはこの pseudoanancoidy をもつ Protanancus に同定されるものが多数含まれているが, それらは, 歯 冠形態は同等だが P. chinjiensisよりも小さいタイプと、歯 冠のサイズはより大きくかつ形態もより派生しているタ イプに分別できる. これら2タイプが Protanancusの2新 種を代表している可能性もあるが、ここでは大小二つの morphotype, 小型 Protanancus, 大型 Protanancus と呼び, これらの特徴を述べることにする.

小型 Protanancusは、歯冠の形態において P. chinjiensis に類似するが、サイズにおいてはチンジ層産 P. chinjiensis

よりも小型である. Nwe Nwe San (2013) でcf. Protanancusとして図示されている左上顎第三大臼歯 (MUDG-V 1031; 図3のA) および右上顎第三大臼歯 (MUDG-V 1111; 図3のB) はこのmorphotype に入る. 小 型 Protanancusの中で最小の下顎第三大臼歯 (BDT-015) の歯冠幅(54mm)は P. chinjiensisの下顎第三大臼歯の 最大歯冠幅(YPM19277; Tassy, 1983)の約73%の大き さしかない. これはゴンフォテリウム科で知られている 個体変異幅(e.g., Tassy, 2014)から見て別種としてもよ い差である. BDT-015と形態・サイズ両面において酷似 した物が、タイ東北部のターチャン採砂場から産出して いる.タイ産の標本は、切歯を欠損する下顎骨だが、P. chinjiensisのそれと酷似した臼歯を持つことから小型の Protanancusとされた (Saegusa et al., 2005). このタイ 産 Protanancus と BDT-015 を含むボディータタウン寺所 蔵の小型 Protanancus は同種である可能性がある.

大型 Protanancusの頬歯はチンジ層産 P. chinjiensisのそ れらよりもやや大きく (e.g., BDT-153; 図3のC), 咬頭 の構造においても P. chinjiensisよりも派生している. P. chinjiensisの中間臼歯は三稜性だが, 大型 Protanancusの 上顎中間臼歯には四稜性のものがある (e.g., BDT-001; 図



図3. カボー砂岩層産ゴンフォテリウム科長鼻類. 小型 Protanancus; A, MUDG-V 1031, 左上顎第三大臼歯; B, MUDG-V 1111, 右上顎第 三大臼歯. 大型 Protanancus; C, BDT-153, 第三大臼歯付右下顎体破片; D, BDT-001, 右上顎中間臼歯. カボー砂岩層産アメベロドン亜 科未定種; E, IR 0442, 左下顎第三大臼歯; F, BDT-017, 左下顎第三大臼歯; G, BDT-090, 左下顎第三大臼歯; H, MUDG-V 1110, 右 上顎第三大臼歯. 亜科不明ゴンフォテリウム科A; I, BDT-131, 左上顎第三大臼歯; J, BDT-005, 左上顎第三大臼歯. 亜科不明ゴンフォ テリウム科B; K, BDT-021, 右下顎第三大臼歯. Protanancusの奇形個体?; L, MUDG-V 1112, 下顎第三大臼歯.

3のD). これら上顎中間臼歯では先耗側前間咬頭が強く 発達し,中心溝を越えて一稜前の後耗側中咬頭に接する が,先耗側後間咬頭は完全に消失ないし先耗側中咬頭と 癒合している. これは *P. chinjiensis*でも見られる先耗側 前間咬頭が先耗側後間咬頭よりも強く発達するという傾 向(Tassy, 1983)が強化されたものと解釈できる. BDT-001では, *P. chinjiensis*の上顎中間臼歯とは異なり,後耗 側間咬頭の退化が著しく,この点においてむしろアフリ カの *P. macinnesi*の上顎第三大臼歯,特にNHM M15526 (Tassy, 1986, Plate 8, Fig. 2)に類似する.しかし,大型 *Protanancus*の頬歯は *P. macinnesi*の上顎頬歯よりも近遠 心方向により短い点において異なる.

カボー砂岩層からは二次三葉形を示すが pseudoanancoidyを示さないゴンフォテリウム科の頬歯 も発見されており、これらは他に類例のない咬頭配列か ら見て新属新種である。分類上重要な下顎切歯の形態が 不明であるが、二次三葉形を持つということと年代およ び地域性を組み合わせて考えるなら、このゴンフォテリ ウム科はアメベロドン亜科に属する可能性が高い。そこ で以下において、このゴンフォテリウム科をカボー砂岩 層産アメベロドン亜科未定種と呼んで議論を進めること にする。

カボー砂岩層産アメベロドン亜科未定種の特徴を最も よく見ることのできる標本は、ボディタタウン寺所蔵の 下顎第三大臼歯BDT-017(図3のF)とミャンマー国立 博物館に所蔵されている下顎第三大臼歯IR 0442 (図3 のE) である. 両標本の大きさはほぼ同等で, BDT-017 の近遠心長は210mm,最大頬舌幅は79mm, IR 0442 の近遠心長は214mm,最大頬舌幅は82mmである.両 標本は以下の形態を共有する.完全に発達した稜が5つ あり、その遠心に頬舌に並ぶ2 咬頭からなる後歯帯があ る. この2 咬頭からなる歯帯のさらに遠心には微弱な歯 帯があり、後歯帯が二重にあると考えるなら歯式はx5xx, 近心の二咬頭からなる後歯帯を稜と考えるならx6x,と 表現できる. 旧世界の中新世のゴンフォテリウム科の中 で下顎第三大臼歯の稜の数がカボー砂岩層産アメベロド ン亜科未定種と同等あるいは上回るものは Platybelodon grangeri, Tetralophodon longirostris, スペインクレビ リェンテ Crevillente の上部中新統産の Tetralophodon cf. longirostris (Mazo and Montoya, 2003), Tetralophodon exoletus (Hopwood, 1935), Konobelodon robustus (Wang et al., 2016b) そして Konobelodon atticus (= Mastodon grandincisivus) (Konidaris et al., 2014) だけである. カ ボー砂岩層産アメベロドン亜科未定種の歯冠の形態はこ れらとは全く異なる. BDT-017とIR 0442において, 第5 稜以外の稜の先耗側と後耗側の半稜はともに大きく丸い 主咬頭と非常に小さな中間咬頭および間咬頭から構成さ れている. 同一の稜の後耗側と先耗側におけるこれら咬 頭の配列は中心溝を挟んで互いに鏡像関係にある. 鈍頭 歯型のゴンフォテリウム科の下顎大臼歯では,一般的に 後耗側半稜の頬舌軸は臼歯全体の近遠心軸に対してほぼ 直角に伸びるのに対して先耗側のそれは遠心頬側へ伸び る(Tobien et al., 1986).しかし,BDT-017とIR 0442で は,先耗側半稜の頬舌軸も臼歯の近遠心軸に対してほぼ 直角に伸びている.このような形質の組み合わせは他の 長鼻類の下顎大臼歯には見られないものであり,新属新 種とするに十分である.BDT-017とNMMP-KU-IR 0442 はともに産地の記録がないが,前者はカボー砂岩層由来 と見てほぼ間違いないので,しかるべき学術機関に移管 されれば後者よりもホロタイプとしてより適している.

上記2点の標本以外に、カボー砂岩層産アメベロドン 亜科未定種と考えられる保存良好な頬歯化石は4点ある. BDT-014は、第一稜および前歯帯を欠損した左下顎第三 大臼歯で,最大頬舌幅は91mmと大きいが咬頭配列は BDT-017とIR 0442と一致する. 左下顎第三大臼歯BDT-090 (図3のG)は、小ぶりで(近遠心長164mm、最大 頬舌幅67mm)稜数も少なく(x4x)後耗側の間咬頭の 発達もやや悪いが、咬頭配列の基本的な構造はBDT-017 とIR 0442と一致する. Nwe Nwe San (2013) によって Gomphotheriumに同定された右上顎第三大臼歯 MUDG-V 1110 (図3のH)は、BDT-090と大きさ稜数の両面で対 応する. MUDG-V 1110は小さく(近遠心長154mm, 最 大頬舌幅76mm), その稜式はx4x, 後歯帯は良く発達し た3 咬頭からなり中心溝を欠く. 第一~第三稜では, 先 耗側と後耗側の半稜はともに大きく丸い主咬頭と非常に 小さな中間咬頭および間咬頭から構成され、後耗側と先 耗側の咬頭の配列は互いに鏡像関係にある. 遠心の稜を 欠損する右上顎第三大臼歯(MUDG-V 1115-3)も同様 の歯冠形態を示し、カボー砂岩層産アメベロドン亜科未 定種とすることが出来る.

BDT-090の最大頬舌幅は最大の下顎第三大臼歯である BDT-014の約74%しかなくかつ稜数もより少ない.した がって、小型で稜数の少ないBDT-090とMUDG-V1110 はより大型で稜数も多いBDT-014,BDT-017,KU-IR 0442とは同一のクレードに属する別種かもしれない.

カボー砂岩層産アメベロドン亜科未定種の上顎第三大 臼歯と比較的類似したものがシワリクより知られている. Tassy(1983)により種属未定とされたチンジ層産の上 顎第三大臼歯GSP2151, Sarwar(1977)により記載され た Gomphotherium chabbariensis および G. intermedius に も MUDG-V 1110と同様に二次三葉形が発達するが,先 耗側の中咬頭の発達は MUDG V1110よりも良い.また, シワリクのドクパタン層より産出する Paratetralophodon にも後耗側に間咬頭が発達するが,稜はより前後に薄く, 中咬頭が複数の咬頭に細分しており MUDG-V 1110とは 異なる(Tassy, 1983).

カボー砂岩層産アメベロドン亜科未定種のゴンフォテ リウム科内での系統的位置づけは難しい.カボー砂岩層 産アメベロドン亜科未定種には後耗側間咬頭が発達する が,この形質はアメベロドン亜科,新大陸のゴンフォ テリウム科, Sinomastodonの一部, Paratetralophodon, Anancusに見られる.新大陸固有のゴンフォテリウム 科である Rhynchotherium, Stegomastodon, Cuvieronius, Notiomastodonの下顎第三大臼歯はカボー砂岩層産ア メベロドン亜科未定種よりも歯冠幅が相対的にかなり 大きく,後期中新世末のlatest Hemphillianに出現する Rhynchotheriumを除けばすべて鮮新世以降に出現するの で地理的にも年代的にも離れている(Lucas and Morgan 2008, Lucas et al., 2011; Mothé and Avilla, 2015). カ ボー砂岩層産アメベロドン亜科未定種の主咬頭は丸みを 帯びており、後耗側にも軛歯稜が見られないことから Sinomastodonではない. Anancusの下顎第三大臼歯には 上述のように anancoidy というカボー砂岩層産アメベロド ン亜科未定種にはない派生形質がある. Paratetralophodon の下顎頬歯は破片しか知られておらずその詳細は不明で あるが (Tassy, 1983), 上顎頬歯はカボー砂岩層産アメ ベロドン亜科未定種のそれとは類似していない.

このように可能性の低いものを排除していくと,残る のはアメベロドン亜科である.中新世の旧世界のアメベ ロドン亜科には後耗側間咬頭が発達しかつ稜数が増加し ているものがある.しかし,アメベロドン亜科であるこ との確証には,この亜科に固有な平たい下顎切歯と上述 の特徴を持つ臼歯の両方をもつ下顎骨の発見が必要で ある.

2. 亜科不明のゴンフォテリウム科長鼻類

ボディタタウン寺に収蔵されている化石には,上記の もの以外に2タイプの新属新種と成りうるゴンフォテリウ ム科化石が含まれている.これらは,その形態があまり に特異なためどの亜科に属するかは現段階では不明であ る.そこで,以下において,これらを亜科不明ゴンフォ テリウム科AおよびBと呼び,その特徴を述べていくこ とにする.

亜科不明ゴンフォテリウム科Aは,低い稜が全体とし て極度に丸みを帯び,主咬頭,中咬頭,間咬頭の境界が 不明瞭になっているという特異な形態を示す.ほぼ未咬 耗の左上顎第三大臼歯遠位部破片(-3x)であるBDT-005(図3のJ)では,先耗側,後耗側ともに強く丸みを 帯びており,中咬頭,間咬頭に相当すると思われる微弱 なふくらみが主咬頭に相当すると考えられる半稜の頂点 から中心溝に向かって伸びている.つまり,強い丸みで 不明瞭になっているが,二次三葉形をもち,かつ後耗側 は先耗側の鏡像に近い形態をしている.近心縁のみを欠 損する咬耗の進んだ左上顎第三大臼歯(推定稜式x4x)で あるBDT-131(図3のI)では,先耗側,後耗側両方にお いてエナメル象牙質境界の輪郭上に弱いが明瞭な湾入が 中央溝よりに3つ観察され,発達程度は低いが二次三葉 形であることが分かる. このように亜科不明ゴンフォテ リウム科Aは,二次三葉形をもち,かつ後耗側は先耗側 の鏡像に近い形態をしているという点においてカボー砂 岩層産アメベロドン亜科未定種に類似するが,半稜の丸 みが極度に強まることにより主咬頭,中咬頭,間咬頭の 境界が不明瞭になっているという点で異なる. 亜科不明 ゴンフォテリウム科Aに属すると思われる標本は上記2 点以外にも多数ある (e.g., BDT-145, IR 3370, BDT-066, BDT-120, BDT-112 など).

亜科不明ゴンフォテリウム科Bは,非常に小さな右下 顎第三大臼歯一点(BDT-021;図3のK)のみにより代 表される.この下顎第三大臼歯の最大頬舌幅(52mm) は Phiomia などの古第三紀のゾウ型類 Elephantiforms 並 みに小さいが、古第三紀のゾウ型類に見られない派生形 質(稜式はx5xと稜の数が多い,近遠心長は131mmと長 い,比較的高い歯冠,強く発達する先耗側後間咬頭,主 咬頭とほぼ同じ高さの中咬頭)を持つ. こうしたことか ら,この下顎第三大臼歯の小ささは原始的な形質ではな く,比較的派生したゴンフォテリウム科長鼻類が矮小化 した結果と考えられる. 島嶼における長鼻類の矮小化の 事例は、地中海とインドネシアの更新世で多数知られて おり、中新世の事例も日本の Stegolophodon で知られて いるが (Saegusa, 2008), 大陸の事例は皆無に近い. 大 陸内における長鼻類の矮小化の可能性が指摘されたも のは中国南部の更新世洞窟堆積物より産出した Stegodon parahypsilophus (Saegusa, 1996) とケニアのトゥゲン丘 陵Tugen Hillsの中新統産出の Choerolophodon pygmaeus (Pickford, 2004) の2例のみである. 大陸内における長 鼻類の矮小化の例としてBDT-021は希少な3例目になる.

3. Choerolophodon属

Choerolophodonは南アジア以西のユーラシアおよび アフリカの中新統〜鮮新統からは化石が大量に産出す るが、中国でこの属とされるものは甘粛省臨夏産の頭 蓋化石のみであり(Wang and Deng, 2011), これが Choerolophodonの分布の東限にあたる. 著者はTakai et al. (2006) 中において, カボー砂岩層産の第三大臼歯 MUDG-V 1112 (図3のL) を, 多数の結節が稜間を埋め ることから Choerolophodon に同定し下部~中部シワリク 統産の C. corrugatus に類似しているとした. この同定は 写真で判定したものであったが、その後実物を観察した 結果, MUDG-V 1112の咬頭の配列は通常のゴンフォテ リウム類の咬頭配列パターンには当てはまらない奇妙な ものであることが判明した.カボー砂岩層から産出する Protanancusでは、 咬頭配列が複雑化している個体が存在 するので, MUDG-V 1112は Protanancus の奇形個体なの かもしれない.

MUDG-V 1112 以外にも *Choerolophodon* とされる臼歯 破片がNwe Nwe San (2013) によりカボー砂岩層から

化石104号

報告されている.著者はこれらの実物を見ていないが, Nwe Nwe San (2013)の図版によれば,先耗側の咬頭 が斜め配置している点ではたしかに Choerolophodonと類 似する.しかし,主咬頭,間咬頭はともに丸みを帯び, 後耗側の咬頭は臼歯の長軸に対して直交する方向に配列 する点から見ると,むしろ Protanancusの第三大臼歯の 遠位部破片と考えたほうが妥当である.Nwe Nwe San (2013)には図示されたもの以外にも Choerolophodonと して表に掲載された標本があり,これらの実物の再検討 が必要である.

Sinomastodon 属

Sinomastodonは中国,日本,インドネシア,タイ,ミャ ンマーの上部中新統〜更新統より産出するゴンフォテリ ウム科である (Tobien *et al.*, 1986; Van den Bergh, 1999; Kamei, 2000; Takai *et al.*, 2006; Thasod *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2012, 2013b). ミャンマーではチャインザウック から咬耗の進んだ下顎第三大臼歯(IR 0544; 図4のB) と臼歯破片が,パラウンから咬耗の進んだ下顎第三大臼 歯(IR 3699; 図4のA),下顎中間臼歯(IR 0798; 図4の C)および臼歯破片が産出している.また産地不明の中 間臼歯付きの上顎骨破片(IR 0447)がヤンゴンの国立 博物館に収蔵されている(Takai *et al.*, 2006; 高井ほか, 2018). ミャンマー産の*Sinomastodon*の化石は断片的で 保存状態も悪いが,(1)同属分布の西端であること,(2) その年代の古さの割にはエナメルの褶曲が強いなど派生 形質が見られること,の2点から*Sinomastodon*の進化史 を考える上で重要である.

Sinomastodonは、中国山西省の楡社盆地産の Mastodon intermedius Teilhard de Chardin and Trassaert 1937を模 式種として Tobien et al. (1986) によりゴンフォテリ ウム科の新属として設立された. Sinomastodonは、三 稜性の中間臼歯と前後に短縮し切歯を欠く下顎をもつ が、このような特徴をもつゴンフォテリウム科は鮮新



図4. ゴンフォテリウム科およびステゴドン科長鼻類. Sinomastodon sp.; A, IR 3699,第三大臼歯付右下顎体破片; B, IR 0544,右下顎第 三大臼歯; C, IR 0798,右下顎中間臼歯. Anancus cf. perimensis; D, IR 0441,右下顎第三大臼歯; E, NHM M15594,左下顎中間臼歯. Stegolophodon group 3; F, IR 0439,右上顎第三大臼歯; H, NHM M29713,第二及び第三大臼歯付左口蓋破片, Stegolophodon latidensの レクトタイプ. Stegolophodon group 5?; G, NMB-PB1,右上顎第三大臼歯. Stegolophodon group 4 ないし6; I, NHM M10516,第三大臼 歯付右下顎骨体破片.

世以降では Sinomastodon を除くと新大陸のキュビエロ ニウス亜科 Cuvieroniinae しかない. この類似性を根拠 に, Tobien et al. (1986) は新大陸のキュビエロニウス 亜科から Sinomastodon は派生したと考えた. 最近の新大 陸ゴンフォテリウム科に関する分岐分類学的研究では, Sinomastodon はキュビエロニウス亜科の一員ないしはそ の姉妹群とする結果 (Prado and Alberdi, 2008; Ferretti, 2010; Mothé et al., 2016) がある一方, Sinomastodon と キュビエロニウス亜科の近縁性を指示しない (Cozzuol et al., 2012) という結果もある.

こうした中, 最近 Sinomastodon の最古の頭蓋破片 が雲南省の昭通層 Zhaotong Formation から発見され, Sinomastodon praeintermedius と命名された (Wang et al., 2016a). Sin. praeintermediusの産出層準は、古地磁気 層序から約6.5~6.0 Maと考えられる(Jablonski et al., 2014). 中国北部の楡社盆地の馬会層 Mahui Formation (6.5-5.9 Ma; Opdyke et al., 2013) から発見され, Teilhard de Chardin and Trassaert (1937) により Trilophodon cf. wimaniおよび Trilophodon cf. spectabilis と同定された臼歯 をWang et al. (2016a) はS. praeintermediusであるとし た. 仙台の竜の口層上部から産出している Sin. sendaicus (Hatai and Masuda, 1967; Kamei, 2000) は Sinomastodon 分布の東端を代表し,最も北米に地理的に近いので,年 代的にこれが最も古ければ Sinomastodon の新大陸由来説 を支持する材料となる. しかし, Thalassiosira temperei (Brun)の終産出層準(5.4 Ma; Yanagisawa and Akiba, 1998)が竜の口層最下部にあることから(柳沢, 1990, 1998; 大石ほか, 2012) 竜の口層の上部にある Sin. sendaicusの産出層準は昭通層および馬会層よりも新しい.

したがって,最も古い Sinomastodonは,雲南から山西 省にかけての地域に分布していたことになり,年代と分 布から見るかぎり,Wang et al. (2016a)の指摘する通 り Sinomastodonの起源はアジアにあると考えたほうが良 いだろう.なお,Sin.intermediusはSin.sendaicusのジュ ニアシノニムである可能性が高い(Tomida et al., 2013).

Wang et al. (2016a)は、Sinomastodonの臼歯形態を より軛歯型(zygolophodont)なものからより鈍頭歯型 (bunodont)までの3タイプに分類し、後期中新世のよ り軛歯型で稜数も少ないものから更新世のより鈍頭歯型 で稜数の多いものへと進化する過程で雲南周辺から中国 南部やインドネシアなどアジアの他地域へと分布を広げ たと考えた.

タイ北東部ナコンラチャシマー市近郊のターチャン 採砂場からは最も派生的な Sinomastodon が産出してい る(Thasod et al., 2012).残念ながら,ここから産出 する化石はその層準年代が不明であるが,強くエナメル 質が褶曲した物が多く,その中には稜数が7稜に達する 下顎第三大臼歯も存在する.中国南部の洞窟堆積物より 産出する Sinomastodon yangziensisの稜数は最大6,エナ メルの褶曲もターチャン採砂場のものよりも弱い. Sin. yangziensisで最も若いものは前期更新世末のものなので, 上述のWang et al. (2016a)の図式に従えばターチャン 採砂場の Sinomastodonの年代は前期更新世末よりも新し いということになる.しかし,ミャンマーの化石を勘案 すると,その年代は前期更新世よりも古い可能性がある.

本節の冒頭で述べたように、ミャンマーではチャイン ザウックからは咬耗の進んだ下顎第三大臼歯(IR 0544) が産出しており、その稜数は5と推定される.しかし、 残存するエナメル質は強く褶曲している点において中国 南部の Sin. yangziensisよりもむしろターチャン採砂場の Sinomastodonに類似している. チャインザウックの年代 は共産する哺乳動物相から推定して中新世末〜鮮新世初 頭である(高井ほか,2018). チャインザウックよりも年 代的に古いと考えられるパラウン(高井ほか, 2018)産 の下顎第三大臼歯(IR 3699)は、IR 0544よりもエナ メル質の褶曲は弱く、第5稜からの後歯帯の分離もより 不完全である. こうした差異は両産地の年代と整合的で あるが,同じく後期中新世のSin. praeintermediusの下 顎第三大臼歯 (ZY-00025; Wang et al., 2016a) の第5稜 および後歯帯は, IR 3699よりもさらに発達が悪い. ま た咬耗しているためエナメル質の褶曲が観察できる Sin. praeintermediusの上顎第二臼歯 (ZTV-07-001) ではエナ メル質はほとんど褶曲していない. 鮮新世の Sinomastodon は日中の6か所から知られているが (Wang et al., 2016a), IR 0544と同等の強く褶曲したエナメル質を持った物は産 出していない (Teilhard de Chardin and Trassaert, 1937; Zhang, 1980; Zong, 1987; Zong et al., 1989, 1996; Kamei, 2000). ミャンマーのパラウンおよびチャインザウック の Sinomastodon とは対照的に、中国では鮮新世になって もエナメル質の褶曲は強まらない. このような差異は, Sinomastodonはその初期にすでに南北二つのクレードの 分かれ別個に進化したことを示唆しているのかもしれな い. そうであるとするなら、タイのターチャン採砂場産 の高度に派生的な Sinomastodon はこの南方のクレードの 最終進化段階を代表しているのかもしれない.

Anancus 属

ロンドンの自然史博物館(The Natural History Museum, London)に所蔵されているタウンビンジ Taungbyinnge(Lower Chindwin産)のゴンフォテリウ ム類の左下顎中間臼歯(NHM M15594; 図4のE)と ミャンマー国立博物館(National Museum of Myanmar, Yangon)に所蔵されている産地不明のゴンフォテリウ ム類の右下顎第三大臼歯(IR 0441; 図4のD)は、イ ンドシナ初のAnancusの産出例であり、かつ同属の最も 原始的な臼歯の形態を示す事例として興味深い、典型的 なAnancusの臼歯では先耗側と後耗側の咬頭が近遠心方 向にずれており、この状態をanancoidyという。しかし、 NHM M15594とIR 0441にはこの anancoidy が見られな いため,一見すると Anancusの臼歯には見えない.しか し,肥大化した先耗側後間咬頭が中心溝を越えて一つ遠 心の稜の後耗側中咬頭と接するという派生形質がみられ, これは anancoidy の発達が弱い初期の Anancus に見られ る形質である (Tassy, 1986; Saegusa and Hlusco, 2007). NHM M15594の下顎体の残存部の腹側縁には近遠心方 向の丸みが見られ,NHM M15594の下顎体は Anancus に見られる前後に短縮したものであったことを示唆して いる.

インドのペリム Perim 島の上部中新統からは Anancus perimensis が産出する (Falconer and Cautley, 1845–1849; Tobien, 1978). A. perimensis は, インド産のA. sivalensis やヨーロッパの Anancus arvernensis に比べ anancoidy は 弱く,特に遠心の稜は遠心に向かって凹のカーブを描く 点を除けば,先耗側と後耗側の咬頭は一列に並んでおり, 全く anancoidy がないと言ってよい. こうした anancoidy の欠如ないし微弱さという原始的な特徴において,NHM M15594 と IR 0441 は A. perimensi と類似しており, 同種 ないし近縁種と考えられる. A. perimensis は Anancus の 中では最も原始的な種と考えられており (Tassy, 1986), Anancusの起源を考える上でも,ミャンマー産の標本は 貴重である.

ステゴドン科Stegodontidae

ステゴドン科は臼歯の稜の板状化,強く前後短縮した 頭蓋などゾウ科と類似した形質をもつため、かつてゾウ 科とマストドン類を橋渡しする中間的なものとされ (e.g., Clift, 1828; Falconer and Cautley, 1845-1849), 現在でも ゾウ科の起源論において重要な分類群である(e.g., Tassy, 1990, 1996b; Kalb et al., 1996; Saegusa, 1996; Saegusa et al., 2005). StegolophodonとStegodonはゾウ科とは別 の単系統群,ステゴドン科を構成するという説(Tassy, 1990, 1996b; Saegusa, 1996; Saegusa et al., 2005) がある 一方,両属はゾウ科の一員であり,その中で基盤的な位 置を占めると言う説 (Kalb et al., 1996) もある. Saegusa et al. (2005) はインド, 雲南およびタイから Stegodon に極めて類似した Stegolophodonの臼歯が産出することか ら (Stegolophodon group 6; Saegusa et al., 2005), それ らのうちの一つが Stegodonの姉妹群であるとした.本論 ではこの見解に従う.

著者はTakai et al. (2006)の中で2タイプの Stegolophodon と4タイプの Stegodonの存在を指摘した. Takai et al. (2006)の Stegolophodonの2タイプそして Stegodonの4 タイプはそれぞれ Saegusa et al. (2005)の Stegolophodon group3と4および Stegodon group 2と4に対応する. Takai et al. (2006)以降の調査で Saegusa et al. (2005)の Stegolophodon group 5 に類似したもの, Stegodon group 4 に相当するさらに多くの臼歯化石そしてそれに属する可 能性のある頭蓋が発見された.

ミャンマー産の Stegolophodon group3 は Stl. latidensの レクトタイプ (NHM M29713; 図4のH) とヤンゴンの 国立博物館に収蔵されている上顎第三大臼歯(IR 0439; 図4のF)の2点である.NHM M29713はイェーナン ジャウン産とされているが (Clift, 1828), 同地域からは Clift(1828)以降類似の化石は報告されていない.類似 の標本がタイの中期中新世の地層から報告されているの で (Tassy et al., 1992; Chavasseau et al., 2009), NHM M29713の年代は中期中新世である可能性が高い. イェー ナンジャウン周辺のイラワジ層の年代はヒッパリオン Hipparionの化石から、10.5 Ma以降の後期中新世と推定 され、ヒッパリオン産出層準より下のイラワジ層基部は それよりも古い年代と考えられている(高井ほか,2018). 従って, NHM M29713は, イラワジ層最下部またはそ の下の淡水性ペグー層より産出したのかもしれない. IR 0439の稜式はx4xであり、これはこれまで知られている Stegolophodonでは最小の稜数である. 奇形でないとする なら非常に古い年代が期待されるが、残念なことに産地 は不明である.

これに対して Stegolophodon group 4 および6 に相当する 物はイラワジ層の上部中新統相当部分のみから出ている と推定できる. Stl. latidensのパラレクトタイプ (NHM M10516; 図4のI)は Stegolophodon group 4 ないし6 と考 えられるが,同化石が産出したとされるイェーナンジャ ウン (Clift, 1828)の推定年代とも矛盾しない.

Chit Sein and Tin Thein (2008) は, チャウクサウン サン (Kyauksaungsan) とテビンガン (Tebingan) の両 地点から Stl. stegodontoides および Stl. cf. stegodontoides の産出を報告している. Stl. stegodontoidesのホロタイプ はインドのシワリクのドクパタン層より産出している が、Tassy (1983) は、パキスタンの同層から産出した Stegolophodonを記載する際に,後者は前者に比べ間咬頭 の発達が良くかつ稜の数が若干少ないことから、後者を 前者と同種とすることを保留し, Stl. cf. stegodontoidesと した. 一方, Saegusa et al. (2005) は、タイのターチャ ン採砂場から多数産出する Stegolophodonの臼歯の中には, Stl. stegodontoidesのホロタイプ, Tassy (1983) の Stl. cf. stegodontoides, インドのペリム島産の Stl. cautleyiそれぞ れに形態的に類似した物があり、かつこれらの中間的な 形態を示す物もあることから、ターチャン採砂場から産 出する Stegolophodonの形態的な多様性は、同一種内の変 異である可能性があるとした.しかし、ターチャン採砂 場ではこれら各形態の層序的な分布が明らかでないこと から、これらをただちに同一種と断定できないとし、こ れらを仮に Stegolophodon group 4と呼ぶことを提案した. Chit Sein and Tin Thein (2008) はTassy (1983) にな らい間咬頭の発達程度を基準にして Stl. stegodontoides と

Stl. cf. *stegodontoides*を区別している. しかし, Chit Sein and Tin Thein (2008) には産出層準に関する記述がな く, 両タイプの層序的な分布は不明である. *Stegolophodon* group 4 および6 の イラワジ層内における層序的な分布の 解明がまたれる.

Saegusa et al. (2005)は、特異な咬頭配列を持つ Stegolophodonの上下第三大臼歯のペアをタイのターチャ ン採砂場から報告した.このペアは中咬頭が主咬頭と同 等の高さ、前後に薄い稜、歯冠幅が高さに比べ非常に大 きい等の形質から、Stegolophodonの一種と考えられる. ほぼ全ての稜において後間咬頭が先耗側と後耗側の両方 にあり、それらが中心溝を挟んで対称に並ぶという特異 な形態を示すことから明らかに新種であったが、2005年 の時点では標本の保管場所に問題があったため新種とし て記載せず、仮にStegolophodon group 5と呼ぶことを提 案した.タイのStegolophodon group 5の上顎第三大臼歯 の歯冠長は278 mmと非常に大きいが、そのミニチュア 版ともいうべき上顎第三大臼歯(NMB-PB1; 図4のG) がヤンゴンの国立博物館に収蔵されている.NMB-PB1 は後間咬頭などの咬頭の配列,稜数(6稜)ともにタイ の*Stegolophodon* group 5の上顎第三大臼歯と一致するが, その歯冠長は146 mm しかない.大きさの差からみて,両 者が同種とは考えられないが,同一のクレードに属する ということは有りうる.残念なことにNMB-PB1につい ては産地の記録がない.

Takai et al. (2006) ではミャンマーの Stegodonは4タ イプに分けられることを指摘したが,その後行った調査 によりバガン考古博物館Bagan Archaeology Museumにさ らに多くの進化ステージを代表する大量の Stegodon 臼歯 化石およびインドシナで初となる Stegodonの頭蓋化石が 収蔵されていることが確認された. バガン考古博物館の 大臼歯化石を他施設収蔵のものと統合すると,最も原始 的な Stegodonの進化段階を示すもの (Stegodon group 2に 対応)から, Stegodonの臼歯で最も派生したものまでをほ





図5. ミャンマー産 Stegodonの下顎大臼歯. 第三大臼歯の稜式を各標本の下に記した. A, YUDG-Sbw008, 第三大臼歯付左下顎体破片; B, MGW 0018, 第三大臼歯付左下顎体破片; C, BAM 1181-01右下顎第三大臼歯(画像を反転); D, NHM M7393, St. elephantoidesのレクトタイプ; E, BAM 938-84, 第三大臼歯付下顎骨破片; F, AMNH 20002, 第二, 第三大臼歯付下顎骨, St. insignis birmanicusのホロタイプ; G, ヤンゴン動物園所蔵の無番号標本, 第二, 第三大臼歯付下顎骨破片.



図6. バガン考古博物館所蔵のイラワジ層産 Stegodon 頭蓋化石.
A,右側面観; B,前面観.

ば連続的に結ぶスペクトラムを作ることが出来る(図5). St. elephantoides (Clift, 1828) と St. insignis birmanicus Osborn, 1929のタイプ標本(図5のDおよびF)はこのス ペクトラムの中に位置づけられる.しかし,このスペク トラムを複数種に切り分け,かつそれらを既存の種・亜 種名と対応させるのは,大部分のミャンマー産 Stegodon 標本の産出層準・産地が不明な現状では困難である.さ らに,この一見連続したスペクトラムが異なった系統の 複合体である可能性がある.

バガン考古博物館にはイラワジ層産の頭蓋化石(以下 バガン頭蓋とする)が収蔵されており、これはインドシ ナで唯一のStegodonの頭蓋化石である(図6).分類に重 要な大臼歯の歯冠の大部分と切歯が失われているが、骨 鼻孔の左右両端部分が背側へ下がらず、むしろやや上が り気味であること、大臼歯の残存部のエナメル質の褶曲 はscalloped enamel figure (Coppens et al., 1978) であ ることから Stegodonの頭蓋であることは間違いない.バ ガン頭蓋の側頭窩と頭蓋底はまだ厚い砂岩で覆われてい るが、その顔面と頭蓋冠の形態は観察でき、それはこれ まで知られているいかなる Stegodonの頭蓋とも異なる. Stegodon内のクレードにはそれぞれ明瞭な固有派生形質 が頭蓋にみられるが (Saegusa, 1987, 1995; 三枝, 1993), バガン頭蓋には既知のクレードの固有派生形質は見られ ない. St. trigonocephalus, St. ganesa, St. pinjorensis, St. orientalisからなるクレード (以下 St. trigonocephalusグ ループとする)では,前頭峡は左右に非常に広くかつ前 頭頭頂稜が短い (Saegusa, 1987; 三枝, 1993). これに対 してバガン頭蓋では前頭峡は骨鼻孔の左右幅よりもやや 狭く, 前頭頭頂稜は長い. これらの特徴は, St. zdanskiと St. auroraからなるクレードとSt. bombifronsでも見られ るが、前者では頭頂前頭面に骨鼻孔の背側縁からのびる 浅いへこみ, epifrontalonasal fossa があり, 後者では前頭 峡が非常に狭い(Saegusa, 1987). 側頭窩と頭蓋底が砂

岩で覆われているため,観察出来ない形質があるが,上 記の予察的観察からでもバガン頭蓋は*St. trigonocephalus* グループも含め既知のクレードには属さないことが分か る.しかし, *St. trigonocephalus グループ*はインドネシア, インド亜大陸,中国にまたがって分布するので,これら3 地域に囲まれたインドシナにこのグループはかつて分布 していたはずである.したがって,インドシナには少な くとも2つの *Stegodonの*クレードが存在していたと推定で きる.

現段階では歯の破片と保存良好な歯を対応させる指標 はない.しかしこのような指標が,たとえばエナメルの 褶曲のパターンや微細構造の研究により発見されれば, バガン頭蓋に残存する歯の破片や野外調査で得られる産 出層準の明らかな頬歯破片化石を,保存の良い頬歯化石 に見られる進化段階のスペクトラムに対応させることが 可能となるだろう.もしこうした研究が実現したのなら, イラワジ層における Stegodon 各種の層序分布そして,そ れらがどのクレードに属するかが明らかとなるだろう.

まとめ

ミャンマーの後期新生代長鼻類相の変遷は大きく 二段階に分けることが出来る.第一段階は中期中新 世の長鼻類相である.インド亜大陸シワリクのチン ジ層のProdeinotherium pentapotaminae, Zygolophodon metachinjiensis, Protanancus chinjiensisと同種ないし近 縁種と考えられるものが存在する一方,カボー砂岩層産 アメベロドン亜科未定種,亜科不明ゴンフォテリウム科 AおよびBと仮称した新属新種となりうるゴンフォテリ ウム科化石が存在し,これらはミャンマー以外では確認 されていないエンデミックな分類群と考えられる.残念 なことに,これらのホロタイプとなりうる標本は正規の 収蔵施設でない寺院に保管されており,収蔵状況の改善 も今後の課題として残されている.

第二段階は後期中新世以降の長鼻類相である.これ はStegodonおよびSinomastodonの出現と隆盛により特 徴づけられる.この両者は雲南からインドシナにかけ ての地域で起源し,アジア各地に拡散したと考えられ るが(Saegusa, 1996; Wang et al., 2016a),本稿では ミャンマーの後期中新世~前期鮮新世の化石を根拠に Sinomastodonは後期中新世には南北2つのクレードにす でに分裂していた可能性を指摘した.ステゴドン科の Stegolophodonは,前期中新世にすでにインドシナから日 本を含めた東アジア沿岸域に分布していたが(Saegusa, 1996), StegolophodonからのStegodonの派生は上述のよう に後期中新世に雲南からインドシナにかけての地域で起 きた可能性が高い.ミャンマーにはStegodonの最も原始 的な進化段階を示すものから最も派生したものまでをほ ぼ連続的に結ぶスペクトラムを代表する化石が産出して いるが,残念ながら標本の産出層準が明確でない. さら にアジアの他地域で知られていない形態を示す Stegodon の頭蓋が発見されており,問題を複雑化させている. ミャ ンマーは Stegodonの分布の中心地域にあるため, Stegodon の各クレードが行き交う crossroad といえる. したがって, 上述のスペクトラムは単一のクレードの進化過程を表し ているのではなく,複数のクレードの複合物なのかもし れない. 歯の同定方法の改良および詳細な層序学的デー タの蓄積がこの問題の解決には必要である.

謝辞

本稿を執筆するにあたり, ミャンマーでの発掘調査に 参加・協力していただいた全ての調査隊員とミャンマー 文化省考古局の隊員に深く感謝します.また「化石」編 集委員長の守屋和佳氏, ゲストエディター高井正成氏, 査読者の仲谷英夫氏と北川博道氏からは適切な助言をい ただき原稿が大きく改善されました.本研究は科学研究 費補助金基盤研究(B)(20405015, 26304019, 研究代 表者:高井正成)の支援を受けて行われた.

文献

- Aiglstorfer, M., Göhlich, U. B., Böhme, M. and Gross, M., 2014. A partial skeleton of *Deinotherium* (Proboscidea, Mammalia) from the late Middle Miocene Gratkorn locality (Austria). *Palaeobiodiversity* and *Palaeoenvironments*, 94, 49–70.
- Chavasseau, O., Chaimanee, Y., Yamee, C., Tian, P., Rugbumrung, M., Marandat, B. and Jaeger, J-J., 2009. New Proboscideans (Mammalia) from the middle Miocene of Thailand. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **155**, 703–721.
- Chit Sein and Tin Thein, 2008. New materials of *Stegolophodon* (Proboscidea, Mammalia) from the Irrawaddy Formation, Myanmar. *Universities Research Journal*, **1**, 49–64.
- Clift, W., 1828. On the fossil remains of two new species of Mastodon, and other vertebrated animals, found on the left Bank of the Irawadi. Transactions of the Geological Society of London, 2, II, III, 369–375.
- Colbert, E. H., 1938. Fossil mammals from Burma in the American Museum of Natural History. Bulletin of the American Museum of Natural History, 74, 255–436.
- Coppens, Y., Maglio, V. J., Madden, C. T. and Beden, M., 1978. Proboscidea. In Maglio, V. J. and Cooke, H. B. S. eds., Evolution of African Mammals, 336–367. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Cozzuol, M. A., Mothé, D. and Avilla, L. S., 2012. A critical appraisal of the phylogenetic proposals from the South American Gomphotheriidae (Proboscidea: Mammalia). *Quaternary International*, **255**, 36–41.
- Duangkrayom, J., Wang, S-Q., 1 Deng, T. and Jintasakul, P., 2017. The first Neogene record of *Zygolophodon* (Mammalia, Proboscidea) in Thailand: implications for the mammutid evolution and dispersal in Southeast Asia. *Journal of Paleontology*, **91**, 179–193.
- Falconer, H. and Cautley, P. T., 1845–1849. Fauna Antiqua Sivalensis, being the fossil zoology of the Siwalik Hills, in the North of India. 64p., Smith, Elder & Co, London.
- Ferretti, M. P., 2010. Anatomy of Haplomastodon chimborazi

(Mammalia, Proboscidea) from the late Pleistocene of Ecuador and its bearing on the phylogeny and systematics of South American gomphotheres. *Geodiversitas*, **32**, 663–721.

- Ginsburg, L. and Thomas, H., 1987. Découverte d'un nouveau gisement de Vertébrés dans le dépôts continentaux du Miocène du nord de la Thaïlande (Amphoe Pong, Province de Phayao). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série II*, 304, 1151–1154.
- Göhlich, U. B., 1999. Order Proboscidea. In Rossner, G. and Heissig, K., eds., The Miocene Land Mammals of Europe, 157–168. Dr. Friedrich Pfeil, Munchen.
- Gräf, I., 1957. Die Prinzipien des Artbestimmung bei Dinotherium. *Paläontographica*, **108(A)**, 131–185.
- Harris, J. M., 1973. Prodeinotherium from Gebel Zelten, Libya. Bulletine of the British Museum (Natural History) Geology, 23, 285–350.
- Harris, J. M., 1978. Deinotherioidea and Barytherioidea. In Coppens, V. J. and Cooke, H. B. S., eds., Evolution of African Mammals, 315-332. Harvard University Press, Cambridge.
- Hatai, K. and Masuda, K., 1967. The stratigraphic positon of *Trilophodon sendaicus* MATSUMOTO in the Mizuho-To of Sendai City, Miyagi Prefecture. *Saito Ho-on Kai Museum Research Bulletin*, 35, 1–10.
- Hopwood, A. T., 1935. Fossil Proboscidea from China. Palaeontologia Sinica, Series C, 9, 1–108.
- Huttunen, K., 2002. Systematics and Taxonomy of the European Deinotheriidae (Proboscidea, Mammalia). Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, 103A, 237–250.
- Huttunen, K. J., 2004. On a Prodeinotherium bavaricum (Proboscidea, Mammalia) skeleton from Franzensbad, Czech Republic. Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, 105A, 333–361.
- Huttunen, K. and Göhlich, U., 2002. A partial skeleton of *Prodeinotherium bavaricum* (Proboscidea, Mammalia) from the Middle Miocene of Unterzolling (Upper Freshwater Molasse, Germany). *Geobios*, 35, 489–514.
- 犬塚則久,2014. 長鼻類(目).後藤ほか,歯の比較解剖学第2版, 176–184,医歯薬出版.
- Jablonski, N. G., Su, D. F., Flynn, L. J., Ji, X.-P., Deng, C.-L., Kelley, J., Zhang, Y.-G., Yin, J.-Y., You, Y.-S. and Yang, X., 2014. The site of Shuitangba (Yunnan, China) preserves a unique, terminal Miocene fauna. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34, 1251–1257.
- Kalb, J. E., Froehlich, D. J. and Bell, G. L., 1996. Phylogeny of African and Eurasian Elephantidae of the late Neogene. In Shoshani, J. and Tassy, P., eds., The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives, 101–116. Oxford University Press, Oxford.
- 亀井節夫, 1991. I日本の長鼻類化石. 亀井ほか, 日本の長鼻類化石, 2-66, 築地書館.
- Kamei, T., 2000. On Japanese proboscidean fossils and views of the studies after that. *Earth Science (Chikyu Kagaku)*, 54, 221–230 (partly in Japanese).
- Konidaris, G. E., Roussiakis, S. J., Theodorou, G. E. and Koufos, G. D., 2014. The Eurasian occurrence of the shovel-tusker *Konobelodon* (Mammalia, Proboscidea) as illuminated by its presence in the late Miocene of Pikermi (Greece). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34, 1437–1453.
- Lucas, S. G., Aguilar, R. H. and Spielmann, J. A., 2011. Stegomastodon (Mammalia, Proboscidea) from the Pliocene of Jalisco, Mexico and the species-level taxonomy of Stegomastodon. New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin, 53, 517–553.
- Lucas, S. G. and Morgan, G. S., 2008. Taxonomy of *Rhynchotherium* (Mammalia, Proboscidea) from the Miocene–Pliocene of North America. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 44, 71–87.
- Mazo, A. V. and Montoya, P., 2003. Proboscidea (Mammalia) from

the Upper Miocene of Crevillente (Alicante, Spain). Scripta Geologica, **126**, 79–109.

Mothé, D. and Avilla, L., 2015. Mythbusting evolutionary issues on South American Gomphotheriidae (Mammalia: Proboscidea). *Quaternary Science Reviews*, **110**, 23–35.

Mothé, D., Ferretti M. P. and Avilla L. S., 2016. The dance of tusks: Rediscovery of lower incisors in the Pan-American proboscidean *Cuvieronius hyodon* revises incisor evolution in Elephantimorpha. *PLoS ONE*, **11**, e0147009, doi:10. 1371/journal. pone. 0147009.

Nakaya, H., Saegusa, H., Ratanasthien, B., Kunimatsu, Y., Nagaoka, S., Chintaskul, P., Suganuma, Y. and Fukuchi, A., 2003. Neogene mammalian biostratigraphy and age of fossil ape from Thailand. *Asian Paleoprimatology*, 3, 66–67.

Nwe Nwe San, 2013. Stratigraphy and paleontology of the Middle Miocene- Pliocene sedimentary units in Thanbinkan-TIgyon Area, Chaung-U Township. Ph. D. Dissertation. Department of Geology, University of Mandalay, Myanmar.

大石雅之・吉田裕生・吉田 充, 2012. 一関市厳美町の竜の口層 のフィッション・トラック年代. 岩手県立博物館研究報告, 29, 1-4.

Opdyke, N. D., Huang, K. and Tedford, R. H., 2013. The Paleomagnetism and Magnetic Stratigraphy of the Late Cenozoic Sediments of the Yushe Basin, Shanxi Province, China. In Tedford, R. H., Qiu, Z.-X. and Flynn, L. J., eds., Late Cenozoic Yushe Basin, Shanxi Province, China: Geology and Fossil Mammals. Volume I: History, Geology, and Magnetostratigraphy, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology, 69–78. Springer, Dordrecht Heidelberg New York London.

Osborn, H. F., 1929. New Eurasiatic and American proboscideans. American Museum novitiates, (393), 1–23.

Pickford, M., 2004. Partial dentition and skeleton of *Choerolophodon pygmaeus* (Depéret) from Ngenyin, Tugen Hills, Kenya: resolution of a century old enigma. *Zona Arqueologica: Miscela'nea en Homenaje a Emiliano Aguirre. Paleontologia*, 2, 429–463.

Pickford, M. and Pourabrishami, Z., 2013. Deciphering Dinotheriensande deinotheriid diversity. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, **93**, 121–150.

Prado, J. L. and Alberdi M. T., 2008. A cladistic analysis among trilophodont gomphotheres (Mammalia, Proboscidea) with special attention to the south American genera. *Palaeontology*, **51**, 903– 915.

Qiu, Z.-X., Wang, B.-Y., Li, H., Deng, T. and Sun, Y., 2007. First discovery of deinothere in China. *Vertebrata PalAsiatica*, 45, 261–277.

Saegusa, H., 1987. Cranial morphology and phylogeny of the stegodonts. *The Compass*, 64, 221–243.

三枝春生, 1991. II ステゴドン類2形態. 亀井ほか, 日本の長鼻 類化石, 72-82, 築地書館.

三枝春生, 1993. 中国四川省塩井溝の Stegodon orientalis Owen, 1870 (Stegodontidae, Probosicdea)の頭蓋について(予報). 人と自然, 2, 95–103.

Saegusa, H., 1995. Relationships of *Stegodon* and *Sinomastodon* (Proboscidea, Mammalia) of East Asia. *Odontology*, 1, 42–45.

Saegusa, H., 1996. Stegodontidae: Evolutionary relationships. In Shoshani, J. and Tassy, P., eds., The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives, 178–190. Oxford University Press, Oxford.

Saegusa, H., 2008. Dwarf Stegolophodon from the Miocene of Japan: Passengers on sinking boats. Quaternary International, 182, 49–62.

Saegusa, H. and Gilbert, W. H., 2008. Elephantidae. In Gilbert, H. W. and Asfaw, B., eds., Homo erectus: Pleistocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia, 193–226. University of California Press, Berkeley.

Saegusa, H. and Hlusko, L. J., 2007. New late Miocene elephantoid (Mammalia: Proboscidea) fossils from Lemudong'o, Kenya. Kirtlandia, 56, 140–147.

- Saegusa, H., Thasod, Y. and Ratanasthien, B., 2005. Notes on Asian stegodontids. *Quaternary International*, **126–128**, 31–48.
- Sanders, W. J., Gheerbrant, E., Harris, J. M., Saegusa, H. and Delmer, C. 2010. Proboscidea. *In* Werdelin, L. and Sanders, W. J., *eds.*, *Cenozoic Mammals of Africa*, 161–251. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, and London.
- Sahni, M. R. and Tripathi, C., 1957. A new classification of the Indian deinothere and description of *D. orlovii* sp. nov. Memoirs of the Geological Survey of India, Palaeontologia Indica, New Series, 33, 1–33.
- Sankhyan, A. R. and Sharma, S. L., 2014. In situ dental remains of Deinotherium from Northwest Indian Siwaliks. Himalayan Geology, 35, 75–81.
- Sarwar, M., 1977. Taxonomy and distribution of the Siwalik proboscidea. Bulletin of the Department of Zoology, University of the Punjab (New Series), (10), 1–172.
- Shoshani, J. and Tassy, P., 2005. Advances in proboscidean taxonomy and classification, anatomy and physiology, and ecology and behavior. *Quaternary International*, **126–128**, 5–20.
- Sickenberg, O., 1971. Deinotherium im Tertiär Nordthailands. Geologisches Jahrbuch, 89, 461–471.
- Takai, M., Saegusa H., Thaung Htike and Zin Maung Maung Thein, 2006. Neogene mammalian fauna in Myanmar. Asian Paleoprimatology, 4, 143–172.
- 高井正成・楠橋 直・西岡佑一郎・タウンタイ・ジンマウンマウン テイン,2018. ミャンマー中部の新第三系の地質と動物相の変 遷. 化石,(103), 5-20.

Tassy, P., 1983. Les Elephantoidea Miocènes du Plateau du Potwar, Groupe de Siwalik, Pakistan. Annales de Paléontologie, 69, 99–136, 235–297, 317–354.

- Tassy, P., 1985. La place des mastodontes Miocènes de l'ancien monde dans la phylogénie des Proboscidea (Mammalia): hypothèses et conjectures. 861p., unpublished D. Sc. thesis, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Tassy, P., 1986. Nouveaux Elephantoidea (Proboscidea, Mammalia) dans le Miocène du Kenya: essai de réévaluation systématique. Cahiers de Paléontologie. 135p., Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- Tassy, P., 1990. Phylogénie et classification des Proboscidea (Mammalia): historique et actualité. Annales de Paléontologie, 76, 159–224.
- Tassy, P., 1996a. Dental homologies and nomenclature in the Proboscidea. In Shoshani, J. and Tassy, P., eds., The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives, 21– 25. Oxford University Press, Oxford.
- Tassy, P., 1996b. Who is who among the Proboscidea? In Shoshani, J. and Tassy, P., eds., The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives, 39–48. Oxford University Press, Oxford.
- Tassy, P., 2014. L'odontologie de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (Proboscidea, Mammalia): données issues du gisement d'En Péjouan (Miocène moyen du Gers, France). *Geodiversitas*, 36, 35–115.
- Tassy, P., Anupandhanant, P., Ginsburg, L., Mein, P., Ratanasthien, B. and Suteethorn, V., 1992. A new *Stegolophodon* (Proboscidea, Mammalia) from the early Miocene of Northern Thailand. *Géobios*, 25, 511–523.
- Teilhard de Chardin, P. and Trassaert, M., 1937. The Proboscidians of South-Eastern Shansi. *Palaeontologia Sinica, Series C*, 13, 1–58.
- Thasod, Y., Jintasakul, P. and Ratanasthien, B., 2012. Proboscidean Fossil in Thailand: Proboscidean Fossil from the Tha Chang Sand Pits, Nakhon Ratchasima Province, Thailand. *Journal of Science* and Technology Mahasarakham University, **31**, 34–44.
- Tobien, H., 1975. The Structure of the Mastodont Molar (Proboscidea,

Mamalia). Part 2: The Zygodont and Zygobunodont Pattern. *Mainzer geowissenschaftliche Mitteilungen*, 4, 195–233.

- Tobien, H., 1978. On the evolution of mastodonts (Proboscidea, Mammalia). Part 2: The bundont tetralophodont groups. *Geologisches Jahrbuch Hessen*, **106**, 159–208.
- Tobien, H., 1996. Evolution of zygodons with emphasis on dentition. In Shoshani, J. and Tassy, P., eds., The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives, 76–85. 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 geowissenschaftliche Mitteilungen, 15, 119–181.
- Tomida, Y., Nakaya, H., Saegusa, H., Miyata, K. and Fukuchi, A., 2013. Miocene land mammals and stratigraphy of Japan. *In* Wang, X.-M., Flynn, L. J. and Fortelius, M., eds., Fossil Mammals of Asia: Neogene Biostratigraphy and Chronology of Asia, 314–333. Columbia University Press, New York.
- Van den Bergh, G. D., 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.
- Wang, S.-Q. and Deng, T., 2011. The first *Choerolophodon* (Proboscidea, Gomphotheriidae) skull from China. *Science China: Earth Sciences*, **54**, 1326–1337.
- Wang, S.-Q., Deng, T., Tang, T., Xie, G.-P., Zhang, Y.-G., and Wang, D.-Q., 2015. Evolution of *Protanancus* (Proboscidea, Mammalia) in East Asia, *Journal of Vertebrate Paleontology*, **35**, DOI:10.1080 /02724634.2014.881830.
- Wang, S.-Q., He, W. and Chen, S.-Q., 2013a. Gomphotheriid mammal *Platybelodon* from the middle Miocene of Linxia Basin, Gansu, China. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58, 221–240.
- Wang, Y., Jin, C.-Z., Deng, C.-L., Wei, G.-B. and Yan, Y.-L., 2012. The first *Sinomastodon* (Gomphotheriidae, Proboscidea) skull from the Quaternary in China. *Chinese Science Bulletin*, 57, 4726–4734.
- Wang, Y., Jin, C.-Z. and Mead, J. I., 2013b. New remains of *Sinomastodon yangziensis* (Proboscidea, Gomphotheriidae) from Sanhe karst Cave, with discussion on the evolution of Pleistocene

Sinomastodon in South China. Quaternary International. 339, 90–96.

- Wang, S.-Q., Ji, X.-P., Jablonski, N. G., Su, D. F., Ge, J.-Y., Ding, C.-F., Yu, T.-S., Li, W.-Q. and Duangkrayom, J., 2016a. The oldest cranium of *Sinomastodon* (Proboscidea, Gomphotheriidae), discovered in the Uppermost Miocene of Southwestern China: Implications for the origin and migration of this Taxon. *Journal of Mammalian Evolution*, 23, 155–173.
- Wang, B.-Y. and Qiu, Z.-X., 2002. A new species of *Platybelodon* from (Gomphotheriidae, Proboscidea, Mammalia) from Early Miocene of the Danghe area, Gansu, China. *Vertebrata PalAsiatica*, 40, 291–299.
- Wang, S.-Q., Shi Q-Q., He, W., Chen S.-Q. and Yang X.-W., 2016b. A new species of the tetralophodont amebelodontine *Konobelodon* Lambert, 1990 (Proboscidea, Mammalia) from the Late Miocene of China. *Geodiversitas*, **38**, 65–97.
- Wang, S.-Q., Wang, D.-Q. and Shi, Q.-Q., 2012. Protanancus tobieni from the Anwan Section, Qin'an County, Gansu Province. Advances in Geosciences, 2, 150–158. [in Chinese]
- 柳沢幸夫, 1990. 仙台層群の地質年代 一珪藻化石層序による再 検討一. 地質調査所月報, 41, 1-25.
- 柳沢幸夫,1998. 岩手県北上市西部に分布する新第三系竜の口層 の珪藻化石層序. 岩手県立博物館調査研究報告書,14,29-36.
- Yanagisawa, Y. and Akiba, F., 1998. Refined Neogene diatom biostratigraphy for the northwest Pacific around Japan, with an introduction of code numbers for selected diatom biohorizons. *Journal of the Geological Society of Japan*, **104**, 395–414.
- Zhang, X.-Y., 1980. Fossil mammals from the early Pleistocene of Yongren, Yunnan. *Vertebrata PalAsiatica*, **18**, 45–51.
- Zong, G.-F., 1987. Note on some mammalian fossil of Yanyuan, Sichuan. *Vertebrata PalAsiatica*, **25**, 137–145.
- Zong, G.-F, Tang, Y. J., M.-J, Lei, Y.-L. and Li, S.-X., 1989. *The Hanjiang Mastodont* (Sinomastodon hanjiangensis, *nov. sp.*). 84p., Beijing Science and Technology Press, Beijing.
- Zong, G.-F., Chen, W.-Y., Huang, X.-S. and Xu, Q.-Q., 1996. Cenozoic Mammals and Environment of Hengduan Mountains Region. 279p., Ocean Press, Beijing. [in Chinese].
- 三枝春生は、本論の作成に関わる全てを担当した.

(2018年4月12日受付, 2018年7月9日受理)

