ふぉっしる

日本を代表するゾウ化石 ナウマンゾウ

近藤洋一

野尻湖ナウマンゾウ博物館

The Proboscidea fossil which represents Japan — Naumann's Elephant (*Palaeoloxodon naumanni*) —

Yoichi Kondo

Nojiri-ko Museum, Nojiri 287-5

はじめに

ナウマンゾウは日本でもっとも数多く産出している大型哺乳類化石である.そのため多くの研究がされてきており、また日本各地の博物館や資料館では、必ずといっていいほどナウマンゾウが展示されている.したがって日本では、ナウマンゾウは世界的にみて、その分類学的・系統学的位置が確定されているかのような印象をもたれているが、実態はそうでない.しかし、最近では国際学会でもナウマンゾウに関する講演が数多くなされており、その分類学的な位置づけについて認識が深まってきている(Inuzuka and Takahashi, 2004).

分類と系統の問題 -PalaeoloxodonかElephasか-

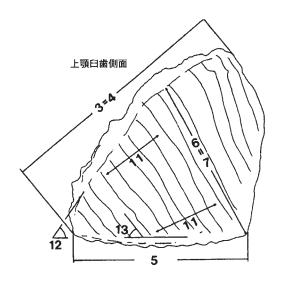
現在では、ナウマンゾウの学名は、Palaeoloxodon naumanniとして確立されたが、ここにたどり着く までには実は長い歴史があった. ナウマンゾウは, Makiyama(1924)により亜種名として最初に提唱された. 静岡県浜松市佐浜産ゾウ化石に対してElephas namadicus naumanniという亜種名を与えたのである. この論文はE. namadicus を E. n. naumanni と E. n. namadi の 2 亜種に分け るというもので、歯冠幅が狭く臼歯全体が湾曲し、エナ メル輪は菱形をなし、エナメル質厚が厚い特徴をもつも のをE.n. naumanni とした. また、歯冠幅が広く、エナメ ル輪の間隙は大きく、中央部に微細な突起があるものをE. *n. namadi* とした. (臼歯の計測については図1参照). 一 方, 松本 (1924) は Elephas として一括されていたグルー プ を、Parastegodon, Euelephas, Archidiskodon, Elephas, Loxodontaの5つの属に分類した. また, Loxodonta属 を, Loxodonta と Palaeoloxodon の 2 亜属に区分した. Palaeoloxodon 亜属の定義として「デペーレ氏の E. antiquus 群に該当する. 臼歯の稜の数は甚だ少ないものより可な り多いもの迄ある. 削磨の進んだ稜の咀嚼面は菱形なせ ど, 削磨の余り進まぬ稜のそれは前後の琺瑯層が略相

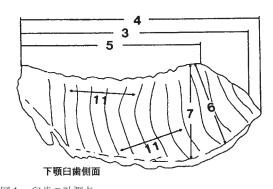
平行して唯著しい菱歯渠(菱形歯湾曲)を示す. 臼歯は 甚だ狭いものから幾分広いもの迄ある」とした. また, Palaeoloxodon 亜属はE. melitensis-atlanticus 系とE. antiquusnamadicus 系とに区分され、ナウマンゾウはE. antiquusnamadicus系に位置づけられた. その特徴は「デペーレ 氏のE. antiquus 系に当たる. 臼歯は左迄極端には狭から ず、稜の数は寧ろ多い. この系の後期のものは臼歯の稜 の菱歯型を示す程度が弱くなって幾分 E. trogontherii 及び E. indicus 等に紛らわしい様になる」としている. ここに ナウマンゾウの分類は、Loxodonta属のPalaeoloxodon 亜 属に含まれることになった. 松本(1924)によればナウマ ンゾウの学名は、Loxodonta (Palaeoloxodon) namadicus naumanniとなる. この見解にしたがって、Osborn (1942) は、Palaeoloxodon属をLoxodontinaeに位置づけている. これはPalaeoloxodon属がアフリカに起源を持つ、という考 えにもとづいている.後にHasegawa (1972)は、高尾コ レクション(国立科学博物館に収蔵されている,高尾寿 氏によって収集された瀬戸内海産のナウマンゾウを中心 としたコレクション)の臼歯の変異を検討し、ナウマン ゾウがアフリカゾウともアジアゾウとも異なることを示 し、Palaeoloxodon 亜属を属に昇格させアフリカゾウ亜科 に属するPalaeoloxodon naumanniという独立種を設定した.

Makiyama(1924)は先に示したとおりナウマンゾウを Elephas 属とし、ゾウ亜科に含めた。これはナウマンゾウ が Elephas namadicus に近縁でアジアに起源をもつと考えられていたことによる。 Kamei and Taruno(1973)はこの見解を踏襲し、ナウマンゾウを Elephas naumanni という独立の種とした。

このように、ナウマンゾウはPalaeoloxodonかElephas かという見解が異なる状況が、松本(1924)、Makiyama(1924)から1970年代中頃まで長く続いたのである。いうまでもなくその背景にはナウマンゾウの系統をどう考えるか、という考え方の相違が現れていた。これは骨格の組み立て復元を行う際にもアジアゾウとアフリカゾウのどちらの特徴を取り入れるかなど、大きく影響を及ぼしてきた問題であった。

化石79号 近藤洋一





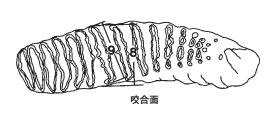


図1. 臼歯の計測点 3: 歯冠長 4: 最大歯冠長 5: 咀嚼面長 6: 歯冠高 7: 最大歯冠高 8: 歯冠幅 9: 咀嚼面幅 11: 咬板頻 度 12: 萌出角 13: 咬合面角 (高橋a, 1991).

1971年千葉県香取郡下総町猿山(現在は成田市猿山)で発見されたナウマンゾウの頭蓋化石の研究は、それまでのナウマンゾウ研究を大きく前進させた(犬塚,1977a). それは臼歯化石の特徴からだけでは分類学的位置が不明瞭であったナウマンゾウを、頭蓋の特徴から独立の属に認定可能としたことである。すなわち、犬塚(1977a)は、P. naumanniの頭蓋における特徴を次のように定義した(用語については図2参照).

- 1) 適度な強さに隆起した前頭頭頂隆起 (parieto-frontal crest) をもつ. さらに1) に関する形質として,
- ・前頭頭頂隆起が側頭線(Linea temporalis)と接しない.
- ・側頭窩上縁があまり明瞭でない.
- ・側頭窩後縁と頬骨弓(Arcus zygomaticus)上縁のなす 角が鈍角である.
- ・側頭窩が前後に短く,上下に高い.
- 2) この属としてはやや急傾斜の切歯歯槽をもつ. また,2) に関する形質としては,
- ・下顎結合(mandibular symphysis)が前後に短く,上下に高い.

この猿山標本の研究によってP. naumanniという種の固

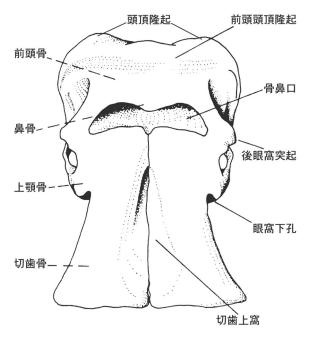


図2. 頭蓋前面の名称(長鼻類団体研究グループ,1977).



図3. パレオロクソドン属各種の頭蓋の比較、上段が前面、下段が左側面、全長をそろえてある(犬塚、1991).

有性が明確になった。また、Palaeoloxodon属はElephas属やLoxodonta属とも別の系統であり、他の属との近縁性が低いことも明らかになった。これによりアフリカゾウ亜科は棄却されPalaeoloxodon属はゾウ科に含まれることになった(犬塚、1977b)(図3). さらに犬塚(1991)はこうした頭蓋の形態から長鼻目の系統図を公表している(図4)。最近この頭蓋とさらに臼歯の特長についても言及した議論が、Inuzuka and Takahashi(2004)によってまとめられた。

ナウマンゾウの形態復元

骨格復元

ナウマンゾウの骨格復元が行えた標本は意外と少ない. 最初に復元された標本は千葉県印旛郡の印旛村瀬戸から みつかった比較的若い個体で,長谷川善和によって国立 科学博物館でなされた. 骨格の半分と脛骨, 切歯片などが産出しているが頭蓋はない. 復元者の考えにより, 脊柱の湾曲などはアフリカゾウの特徴を示す. 肩高は2m ほどある.

1969年に北海道広尾郡の忠類村で見つかった忠類標本は、亀井節夫によって復元され北海道開拓記念館に展示されている。第2大臼歯と肩甲骨、上腕骨、尺骨、橈骨、寛骨、大腿骨などの四肢骨が比較的そろって見つかっている。大腿骨から推定される肩高は2.4mで、切歯の形態から雄と考えられている(亀井、1978)。復元された個体はアジアゾウの骨格を参考に組み立てられたが、頭蓋は欠如していたのでその部分は猿山標本をモデルにして復元されている。この骨格は、北海道開拓記念館、忠類ナウマン象記念館など全国の県立博物館や自然史系博物館で展示されている。

東京都中央区の日本橋浜町の地下鉄工事中に発見され

化石79号 近藤洋一

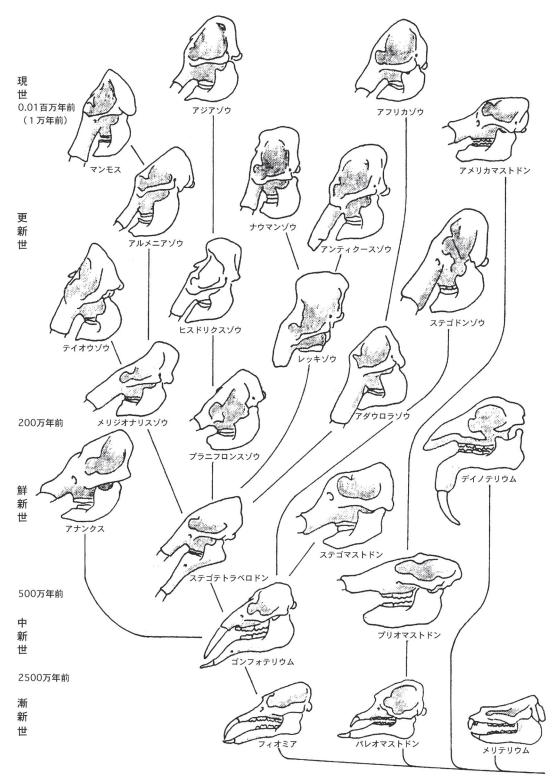
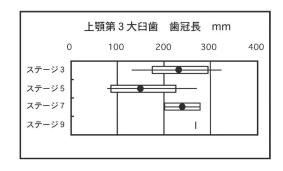
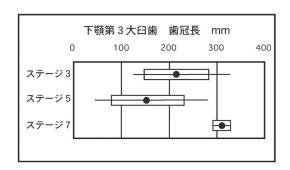


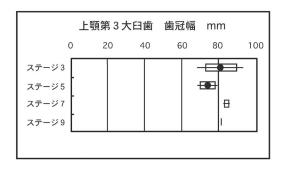
図4. 長鼻目の頭蓋の系統発生 (犬塚, 1991に加筆).

た浜町標本は、第3大臼歯をもつメスで老獣と考えられている。3個体分の化石がみつかったが、復元には最も保存がよい個体が使われた。脊椎や肋骨などはかなり残っているが体肢骨は少ない。肩高は1.87 mで、復元はできるかぎり標本に忠実な形で行われ、他の標本モデルは使用されていない。

長野県上水内郡の信濃町にある野尻湖で発掘された野尻湖標本は、不完全であるが、頭蓋・体軸骨・切歯などが産出している。同一個体として推定される標本から1984年に体の左半分の復元が行われ、野尻湖ナウマンゾウ博物館に展示されている。野尻湖資料だけで復元を試みているもので、大腿骨から推定された肩高は2.5~2.7mであ







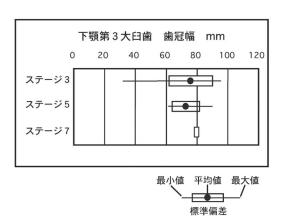


図5. ナウマンゾウ臼歯化石 第3大臼歯における歯冠長,歯冠幅長の時代変異(近藤, 2002).

る (間島, 1997).

神奈川県藤沢市の天岳院下で発見された藤沢標本も、1988年に長谷川善和によって復元され、千葉県立中央博物館に展示された。体軸骨は多く発見されているが体肢骨が少ない。頭蓋は猿山標本、切歯は東京都台東区の南稲荷町の切歯、その他東京都原宿産の標本も使用し、推定肩高は2.7 m(高橋、1991a)で、復元骨格の中では最大級の大きさである。神奈川県立生命の星・地球博物館、美祢市化石館にも展示されている。

生体復元

復元された骨格が少ないため、生体の復元はさらに難しい作業となっている。生体復元図の歴史は犬塚 (2000) にまとめられている。これを見ると、これまで様々な資料を総合的に観察し、復元が行われてきたことがわかる。

ナウマンゾウの復元図が初めて公表されたのは、直良 (1944) の「日本哺乳動物史」であろう。この論文にはナウマンゾウとマンモスが同時に描かれており、ナウマンゾウに関しては、「象は熱帯性のものだから体に毛をもっていない」、マンモスの方は「此象は寒地性なので房々とした毛を全身にもっていた」と記述されている。ナウマンゾウの復元図では、切歯は真っすぐで大きくアフリカゾウ的であり、脊柱の湾曲やプロポーションはアジアゾウ的である。標本がほとんど臼歯など断片的な化石しかみられない時代に、環境をもとに復元図が作成された点

は大きく評価されよう.

その後の生体復元図で重要なものは、亀井 (1967),井 尻・金子 (1968), 鹿間・尾崎 (1974),八杉・浜田 (1976) 井尻 (1977),犬塚 (1983),稲田 (1988)などがある。亀井 (1967) は2万年まえの野尻湖付近という時代と場所を限 定した復元図を公表した。アンティクースゾウを思わせ る頭蓋と真っすぐな切歯が描かれている。

忠類標本, 猿山標本, 浜町標本, 野尻湖標本など標本 数が増えるにしたがい,復元図も変遷を遂げていく.頭 蓋の前頭頭頂隆起の度合い, 切歯の湾曲, 脊柱の湾曲, 体毛の有無などにナウマンゾウとしての特徴が付け加え られていった. 議論が絶えないのが、ナウマンゾウには 毛がはえていたのかどうか,ということである.マンモス のように軟組織が発掘されないかぎり決着はつかないが, この問題についての見解を表明している事例は意外と少 ない. 実際,「アフリカゾウのように耳が大きかったの か、また毛があったのかはたしかでない」という議論も あるし (鹿間・尾崎, 1974), 金子三蔵氏原図の復元図に ように「当時の地質時代(3万5千年~2万年前)と古 気候(第四氷河時代)からみて、おそらく全身がヒグマ 程度の毛でおおわれていた」とする考え方もある(井尻, 1977). この問題は、ナウマンゾウの生息していた古環境 をどう考えるかで大きく変わってくるに違いない.

古生態

ナウマンゾウの古生態を考える上で、重要なことは共産する化石である。かつてはナウマンゾウはナマヂクスゾウの子孫で、「南方系」のゾウと考えられていた。これは、直良(1944)でも触れられている。しかし、野尻湖の標本は、オオツノジカと共産すること、寒冷気候を示す花粉化石が産出したことなどから、「北方系」のゾウであるという指摘がされるようになった(井尻、1977など)。しかし、その後に各地でナウマンゾウと同時に発見される化石が多くになるにしたがって、この考えに疑問をもつ見解が現れてきた。

ナウマンゾウに伴う動物群の特徴を、河村(1991)は次のようにまとめている。1)森林棲の種類が主体をなしている。一方、大陸の動物群にしばしば見られる乾燥地の草原の要素をほとんど含まない。2)温帯の要素が主体で、寒帯や熱帯の要素を含まない。3)固有種の割合が高く、大陸の同時期の動物相とはかなり異なっていて独特の様相を示す。

これらの特徴から、彼はナウマンゾウは「北方系」でも「南方系」でもなく「温帯の森林のゾウ」であるという結論を導き出した、いっぽう、Takahashi et al. (2001)は、中国大陸と日本列島のPalaeoloxodon属の分布を詳細に分析し、気候変動と分布の移動が調和的であることを指摘した。つまり、ナウマンゾウは寒冷な気候の時代には南下し、暖かくなると北上するという考えである。この詳しい検討は、北海道におけるナウマンゾウとマンモスゾウの標本の検討から明らかにされた(Takahashi et al. 2004)、研究例は少ないが、古環境の変化によってナウマンゾウが移動を繰り返していたことは十分考えられることである。

Kondo (2005) は、日本列島におけるナウマンゾウの進化過程について、98産出地点の標本について解析した。その結果、ナウマンゾウは、日本列島に移入してきてから、温暖期に分布域をしだいに拡大させていったことが明らかになってきた。MIS 7、MIS 5 (MIS: Marine Isotope Stage 海洋酸素同位体ステージ)といった比較的温暖なステージの時代に分布域を北上させ、MIS5で北海道まで拡大しアクメを迎える。寒冷ステージにおける資料が少ないので、ナウマンゾウが環境の変化によって日本列島のなかで移動を繰り返したかどうかについての議論はまだできない。

この研究であきらかになったことは、基本的にはナウマンゾウは温帯に適応したゾウであるが、環境に対する 適応力を獲得しながら、次第に分布を拡大させていった、 ということである.

産出層準と変異

カンつて, P. yabei, P. aomoriensis, P. setoensis, P. tokunagai

と記載された種は現在ではすべてナウマンゾウのシノニムとされている。これらのシノニムは臼歯の形態を基に記載されてきたことから、ナウマンゾウの臼歯の変異が非常に大きいことを表しているといえよう。変異の研究は、Makiyama (1938)によって始められ、日本列島を西部、南東部、北部にわけ、それぞれに産出する歯冠型を広歯冠型、狭・高歯冠型、狭歯冠型とした。瀬戸内海から産出したナウマンゾウ(高尾コレクション)の臼歯化石のうち、Palaeoloxodon属の変異については、Hasegawa (1972)が考察した。野尻湖産ナウマンゾウ臼歯化石の変異については、Kamai and Taruno (1973)がそれぞれ研究を行っている。

高橋・樽野(1985)は、野尻湖、釈迦が鼻沖、備讃瀬戸のナウマンゾウ標本群の計測値を分析し、その変異についてまとめ、野尻湖標本がほかの標本群に比べ、大型であることを指摘した。高橋ほか(1991b)は、さらに野尻湖層産の標本群を用いて、種の再検討、地理的変異、時代的変異、性差などを考察した。

近藤 (2002) は各時代の臼歯の歯冠長に注目し、MIS5とMIS3とでは、大きさに違いがあることを明らかにした (図5). つまり従来から指摘されていた野尻湖、釈迦が鼻沖、備讃瀬戸といった標本群ごとの変異は、時代による変異である可能性が大きいということである。変異の研究例は少ないため不明な点も多いが、環境の変化と体のサイズの変化とは関連性があると著者は考えている。

ナウマンゾウはいつ姿を消したか, そしてその 理由は?

ナウマンゾウが日本に入ってきた時代については、議論のあるところである。層準が確実な化石試料からみてMIS10~9の時代から産出したナウマンゾウ化石がもっとも古い(樽野・亀井、1993)。しかし、海峡が存在した時期を考えるとナウマンゾウはMIS12の期間に中国大陸から移入してきたと考えることもできることが指摘されている(小西・吉川、1999)。しかし、ここまで古くなる可能性は十分あるものの化石の存在は確認されていない。最も新しい時代の化石は、熊石洞標本で約1.7万年前という放射性年代が得られている(奥村ほか、1982)。最近、安井ほか(2004)も熊石洞から得られたナウマンゾウ化石のAMS年代値23960±200y.B.Pを報告した。これらが現在知られている最も新しい年代と言ってもよいであろう。

ナウマンゾウの産出層準はMIS10から2にかけて、1) 移入期(MIS10~9)、2)分化期(MIS7)、3)最盛期 (MIS5)、4)衰滅期(MIS3~2)の4つの時期に区分 することができる(近藤、2003)。ナウマンゾウが日本列 島から姿を消したのはMIS3~2の時代であると考えら れる。絶滅の原因として一般的には、1)環境の急激な 変化、2)人為的な影響、3)総合説の3つが考えら れるが(河村2003)、明確な証拠はまだ得られていない。 野尻湖標本群はこの課題の解明にいつくかの資料を提供 しているもののまだ不十分である. 今後の発掘の成果に 期待したいところである.

謝辞

神奈川県立生命の星地球博物館の樽 創氏には、本稿を執筆する機会をあたえていただき、原稿と図表について貴重なご指摘をいただいた。また、匿名の査読者からは有益なご指摘をいただいた。以上の方々に厚く感謝申しあげる。

文献

- 長鼻類団体研究グループ, 1977. 長鼻類の頭蓋と歯についての用語. 化石研究会会誌特別号, 1-15.
- Hasegawa Y, 1972. The Naumann's Elephant, Palaeoloxodon naumanni (Makiyama) from the Late Pleistocene of Shakagahana, Shodoshima Is. in Seto Inland Sea, Japan. *Bulletin of the National Science Museum* 15, 513-591.
- 井尻正二, 1977. ナウマンゾウの夢. 196p., 共立出版.
- 井尻正二・金子三蔵, 1968. 氷期の野尻湖. 井尻, 化石, 79-89. 岩波新書 (岩波書店).
- 稲田孝司編著, 1988. 旧石器人の生活と集団. 198p., 講談社.
- 犬塚則久, 1977a. 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, 523-536.
- 大塚則久, 1977b. ナウマンゾウ (*Palaeoloxodon naumanni*) の起源に ついて-頭蓋の比較骨学的研究—. 地質学雑誌, **83**, 639-655.
- 犬塚則久, 1983. 長鼻類の進化. 世界の動物分類と飼育, 3, 長鼻目, 10-16. 東京動物園協会.
- 犬塚則久, 1991. ナウマンゾウの系統. 亀井節夫編, 日本の長鼻類 化石, 156-163. 築地書館, 東京.
- 犬塚則久, 1999. ナウマンゾウの研究と田畑標本再考. 北区飛鳥山 博物館研究報告, (1), 1-40.
- 大塚則久, 2000. ナウマンゾウの復元図集. 野尻湖ナウマンゾウ 博物館, 1-16.
- Inuzuka, N. and Takanashi, K., 2004. Discrimination between the genera *Palaeoloxodon* and *Elephas* and the independent taxonomical position of *Palaeoloxodon* (Mammalia: Proboscidea). *Zone Arqueologica, Misccelanea en homenaje a Emiliano Aguirre, II, Paleontologia,* 235-244.
- 亀井節夫, 1967. 日本海南部の海底のナウマン象化石. 九十九地 学, 2, 24-31.
- 亀井節夫, 1978. 忠類産のナウマンゾウ*Palaeoloxodon naumanni* (Makiyama). 地団研専, **22**, 345-355.
- Kamei, T. and Taruno, H., 1973. Note on the Occurrence of the Last Pleistocene Mammals from Lake Nojiri (Part I). Memories of the Faculty of Science, Kyoto University, Series of Geology & Mineralogy, 39 (2), 99-122.
- 河村善也, 1991. ナウマンゾウと共存した哺乳類. 亀井編, 日本の長 鼻類化石, 164-170. 築地書館.

- 河村善也, 2003. 動物群. 町田ほか編, 第四紀学, 219-256. 朝倉書店, 東京.
- 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.
- 近藤洋一,2002. ナウマンゾウ臼歯化石における時代変異. 日本 第四紀学会講演要旨集,94-95.
- 近藤洋一, 2002. ナウマンゾウ臼歯化石による地理的変異. 化石研究会誌, **35**, 48.
- 近藤洋一,2003. 日本列島におけるナウマンゾウの時空分布の再検 討. 日本地質学会第110年講演要旨,148.
- Kondo, Y, 2005. Evolution of Namann's Elephant (*Palaeoloxodon naumanni*) with special reference to chronological variation of the molar. 2nd World of Elephants congress, short Papers and Abstracts, 81-83.
- 間島信男, 1997. 野尻湖産ナウマンゾウの特徴. 野尻湖ナウマンゾウ博物館研究報告, (5), 47-54.
- Makiyama, J., 1924. Notes on a fossil elephant from Sahamma, Totomi. *Memoris of the College of Science, Kyoto Imperial University,* Series B. 1, 254-264.
- Makiyama, J. 1938. Japonic Proboscidea. Memories of the College of Science, Kyoto Imperial University, Series B, 14, 1-59.
- 松本彦七郎, 1924. 日本産化石ゾウの種類 (略報). 地質学雑誌, **31**, 255-272.
- 奥村潔・石田克・河村善也・熊田満・田宮須賀子,1982. 岐阜県熊 石洞産後期更新世哺乳動物群とその⁴C年代の意義. 地球科学, **36**,214-218.
- 直良信夫, 1944. 日本動物史. 265p., 養徳社.
- Osborn, H. F., 1942. Proboscidea. A monograph of the discovery, evolution, migration and extinction of the mastodonts and elephants of the world. II, Stegodontoidea, Elephantoidea. 1675p., The American Museum Press, New York.
- 鹿間時夫・尾崎博, 1974. 失われた日本の生物. 244p., 講談社, 東京.
- 高橋啓一, 1991a. ナウマンゾウの形態 臼歯. 亀井節夫編, 日本の長鼻類化石, 122-130. 築地書館.
- 高橋啓一, 1991b. 臼歯にみられる変異の再検討. 亀井節夫編, 日本の長鼻類化石, 150-153. 築地書館.
- 高橋啓一・樽野博幸, 1985. ナウマンゾウ臼歯に見られる変異について. 化石研究会会誌, 特別号第2号, 35-41.
- Takahashi, K., Chang, C. H. and Cheng, Y. N., 2001. Proboscidean fossils from the Japanese Archipelago and Taiwan Islands and their relationship with the Chinese mainland. *The world of elephants, Proceedings of the 1st international congress*, 148-151.
- Takahashi, K., Soeda, Y., Izuho, M., Aoki, K., Yamada, G. and Akamatsu, M., 2004. A New Specimen of *Palaeoloxodon naumanni* from Hokkaido and its Significance. *The Quaternary Reasearch*, 43, 169-180.
- Takahashi, K., Inuzuka, N., Kondo, Y. and Shoshani, J., 2005.Notes on the systematics of paeoloxodon from Japan. Abstracts of Plenary, Symposiumu, Poster and oral papers, Ninth International Mammalogical Congress, 222.
- 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,216-231,創元社.
- 八杉龍一・浜田隆志, 1976. 大むかしの生物. 189p., 小学館, 東京.
- 安井謙介・楠橋直・松岡廣繁,2004. 熊石銅(岐阜県郡上市)から 産出したナウマンゾウ化石とその年代,日本古生物学会2004年 年会 講演予稿集,48.