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——*

犬 塚 則 久**

On the origin of *Palaeoloxodon naumanni*

—A comparative osteology of the cranium—*

Norihisa INUZUKA**

Abstract: Based upon the cranial morphology, the origin of a fossil elephant *Palaeoloxodon naumanni* (MAKIYAMA) and the classification of Elephantinae are discussed. The study was made mainly with the Saruyama specimen of *P. naumanni* which was described in the preceding paper (INUZUKA, 1977), and also with some crania of living *Elephas maximus* LINNE and *Loxodonta africana* (BLUMENBACH).

There have been controversies about the relative value of various morphological characteristics of the proboscidean cranium as taxonomic criteria. The author has tried, herein, to re-evaluate these morphological characteristics with reference to interspecific differences, developmental changes, and intraspecific variations. Directions of morphogenesis were estimated according to the developmental changes of *E. maximus* and *L. africana*.

As a result of comparisons among living elephants' skulls, it became clear that the cranial dome morphology and the diverged form of incisive bones are not the decisive distinguishing traits between *Elephas* and *Loxodonta*. The author found that the fore-and-aft abbreviation of the cranium and the mode of enlargement of nuchal plane relevant to this abbreviation are the essential taxonomic criterion.

The genus *Palaeoloxodon* is not congeneric with either *Elephas* or *Loxodonta* and must be redefined as an independent genus. The generic criteria are the difference in the skull positions that participate in fore-and-aft abbreviation, and the mode of enlargement of the nuchal plane. In the genus *Palaeoloxodon*, *P. naumanni* is distinct from *P. antiquus*, *P. namadicus*, *P. turkmenicus* and *P. mnaidriensis*, etc. The criteria for separating these are the parieto-frontal crest, showing the rising of the anterior part of the skull, and the facial inclination. The cranium of *P. naumanni* has a moderately raised parieto-frontal crest and considerably inclined incisive alveoli, indicating that its ancestor is not *P. namadicus*, which has a strongly raised parieto-frontal crest, but *P. antiquus*, which has neither parieto-frontal crest nor steep facial inclination.

The Elephantinae comprises four genera—*Elephas*, *Loxodonta*, *Palaeoloxodon* and *Mammuthus*, if their common ancestor is excluded (Table 11). The phylogeny of *Palaeoloxodon* may be explained as a contemporaneous divergence of *P. naumanni*, *P. namadicus*, *P. turkmenicus* and dwarf elephants from the basic *P. antiquus* (Fig. 15).

ま え が き

筆者は先にナウマンゾウ *Palaeoloxodon naumanni* (MA-

KIYAMA) の頭蓋を記載し、その形態的特徴から、これを独立種として扱った (犬塚, 1977). 同時に、研究小史の項で最近のゾウ亜科の系統樹 (AGUIRRE, 1969 ; MAGLIO, 1973) を掲げ、*Palaeoloxodon* 属をめぐる見解の相違を示した. また、国内においてもナウマンゾウの属名とし

1977 年 5 月 14 日 受理

* 日本地質学会第 82 年学術大会で一部講演.

** 東京大学医学部解剖学教室. Department of Anatomy, Faculty of Medicine, University of Tokyo, Tokyo, 113 Japan.

第1表 現生長鼻目の頭蓋標本（下顎骨の項の○印は断面をとったもの）

標本	種 名 (亜種名)	歯種	性別	所 蔵	産 地	下顎骨	備 考
A	<i>Elephas maximus</i> (<i>sumatranus</i>)	M3	♂	日本歯科大学新潟歯学部 口腔解剖学教室	カンボジア セイロン	○	頭蓋冠は水平断されている。
B	<i>E. maximus</i> (<i>bengalensis</i>)	M2	♂	東京医科歯科大学歯学部 口腔解剖学教室		○	
C	<i>E. maximus</i> (<i>ceylanicus</i>)	M2	♂	同上		○	切歯骨の下半部破損 頭蓋冠は水平断されている。
D	<i>E. maximus</i> (<i>sumatranus</i>)	M2	♀	大阪自然史博物館		○	
E	<i>E. maximus</i> (<i>bengalensis</i>)	M2	♀	国立科学博物館			
F	<i>E. maximus</i> (<i>ceylanicus</i>)	M3	♀	京都大学理学部 地質学鉱物学教室		○	
G	<i>E. maximus</i> (<i>ceylanicus</i>)	M2	♀	国立科学博物館			骨の表面に $\left(\frac{85}{38}\right)$ と書かれている。
H	<i>E. maximus</i>	M1	♂	同上			全身骨格
I	<i>E. maximus</i>	M1	♀	鳥取科学博物館			全身骨格, 9才
J	<i>E. maximus</i>	M1	♂	国立科学博物館			標本番号 976-0101-01 鼻骨欠損
K	<i>E. maximus</i>	P4	♂	東京医科歯科大学歯学部 口腔解剖学教室			後頭部を一部破損 5才
L	<i>E. maximus</i>	P4	♀	京都大学理学部 地質学鉱物学教室		○	頭蓋冠破断 4才3ヶ月
M	<i>E. maximus</i>	P3	?	国立科学博物館			右側半のみ
N	<i>Loxodonta africana</i> (<i>moçambicus</i>)	M3	♂	同上	象牙海岸	○	1対の切歯を所有 頭蓋底の一部と臼歯を欠損
O	<i>L. africana</i> (<i>angolensis</i>)	M3?	♂	大阪自然史博物館			
P	<i>L. africana</i>	P4	♂	国立科学博物館			

て, *Palaeoloxodon* (HASEGAWA, 1972) と *Elephas* (KAMEI & TARUNO, 1973) の両者が用いられていることを示した。

これまでは比較にたえる頭蓋の化石が得られなかったため, *P. naumanni* の分類は専ら臼歯によってなされてきたが, その特徴は, ロクソントプリカ (*loxodont plica*) を有する点では *Loxodonta africana* に, 歯冠高・咬板頻度・エナメル質の厚さでは *E. maximus* に類似しており, 臼歯だけではいずれとも決めがたかった。

小著では, 頭蓋の形態にもとづいて *P. naumanni* の分類的位置と起源を考察した。この目的のために, 現生長鼻目の頭蓋の形態を比較し, 成長に伴う形態変化・種差・種内差等を明らかにしようと試みた。

この研究は, 京都大学大学院在学中になされたもので, 多くの方々から御指導・御協力をいただいた。井尻正二博士, 京都大学の亀井節夫先生からは示唆にとむ御教示と御校閲をいただき, 国立科学博物館の桑野幸夫博士には御校閲をいただいた。現生標本の比較のために, 国立科学博物館の長谷川善和博士, 東京医科歯科大学の一条 尚教授, 日本大学の小沢幸重氏, 鶴見大学の後藤仁敏氏 (両氏は当時東京医科歯科大学), 大阪自然史博物館の樽野博幸氏, 鳥取大学の赤木三郎教授, 鳥取科学博

物館の山本賢二氏, 日本歯科大学の吉岡敏雄教授・笹川一郎氏, 新潟大学の小林巖雄助教授・仲川隆夫氏, 日本大学の野苅家 宏氏にお世話になった。東京大学医学部解剖学教室・長鼻類団体研究グループ・京都大学古生物グループの方々には, 討論に参加していただいた。以上の方々に厚くお礼申しあげる。

I. 試料と方法

小著で扱った頭蓋の化石は *P. naumanni* の猿山標本1点である。比較した現生種は第1表に示すとおりである。猿山標本は下顎骨をふくまないのて, 下顎骨の化石は第2表に示す *P. naumanni* 11点を用いた。現生種の下顎骨は, *E. maximus* 11点, *L. africana* 3点で, 第1表に示すもの以外は京都大学所蔵の標本である。

頭蓋の比較には, 全体の観察・計測値の比較・断面の形態の比較の3方法を併用した。計測部位は前報 (犬塚, 1977) に掲げたとおりである。頭蓋の断面は OSBORN (1942) の「針金断面法」で調べ, 下顎骨の断面図作成には, 通常考古学分野で使われる竹ヒゴ製の型取り器*を用いた。断面をとった位置は OSBORN に従っている

* この作製にあたり京都大学考古学研究室の都出比呂志氏にご教示いただいた。

第2表 *Palaeoloxodon naumanni* の下顎骨標本

産 地	所 蔵 (標本番号)	歯 種
小豆島釈迦ヶ鼻沖 (高尾コレクション)	国立科学博物館 (14169-1, 14179, 14188)	M3
同 上	同 上 (14191)	M1
静岡県佐浜 (模式標本)	京都大学理学部	M3
鳴門海峡	大阪自然史博物館	M3
東京都原宿	国立科学博物館	M3
茨城県牛堀	茨城県麻生中学校	M2
千葉県上別所	国立科学博物館	M2
千葉県印旛沼	国立科学博物館	M1
岐阜県熊石洞	京都大学理学部	P 3

第1図 頭蓋の断面の位置
(OSBORN, 1942)

(第1図).

II. 比 較

頭蓋の個々の形態的要素を比較するにあたり、年令差・種差・種内差・性差を重視した。これらにもとづい

て、長鼻目、ことにゾウ亜科の頭蓋の形態的諸要素の相關ならびに形態発生の方向性について検討した。

A. 観察結果

頭蓋の計測値は第3表、示数は第4表に示した。示数についてはグラフ(第2~4図)に表示した。また、*E. maximus*, *L. africana* およびそれらの幼獣または若

第3表 頭 蓋 の 計 測 値 (1~24は単位 mm)

	P. n.	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P
1	840+(969)	1022	950	947	807+	776	739	762	626	585	569	552	500	347	1005	870	466
2	486+(615)	538	472	507	358+	309	337	334	266	256	225	231	180	112	604	520	206
3	302	441	458	532	409	420	365	381	347	315	—	307	307	213	338	441	239
4	425	541	526	482	458	451	436	454	400	353	334	337	321	237	407	473	285
5	216	279	359	355	367	348	305	350	295	275	—	275	258	198	338	298	210
6	430	485	527	460	426	418	390	375	352	287	294	286	266	190	432	393	208
7	109	122	165	120	112	108	101	114	84	78	—	73	66	39	120	110	62
8	720*	695	770+	631	584	601+	554	552	465	412	402	383+	345	240*	719	653	325
9	434*	249	335	296	291	289	243	230	262	227	225	212	182	144*	391	407	176
10	636*	590	601	488	505	489	468	413	409	315	318	280	282	184*	668	563	286*
11	488*	457	477	385	390	342	354	311	296	235	239	217	195	128*	561	465	207
12	392*	363	371	314	269	242	209	211	215	174	171	158	150	100*	452	401	146
13	566*(724)	492	431	376	—	291	262	259	213	188+	208	168	153	110*	619	611	177
14	422*	328	380	313	276	263	254	217	228	175	168	162	143	84*	417	323	146
15	792	815	786	712	716	684	624	690	526	484	460	460	414	269	772	635+	354
16	504	472	315	407	339	297	316	379	270	283	224	(198)	175	129	499	—	148
17	546	651	645	596	539	503	531	543	475	447	397	362+	348	260	676	—	368-
18	738+	916	901	823	722+	722	696	707	635	574	562	—	496	350	958	—	525
19	450,467	487	541	440	473	483	399	454	—	392	344	—	315	232	468	—	302
20	44	57	53	60	66	53	53	68	—	49	51	45	44	40*	90	67	45
21	100+	111	118	97	101	77	92	102	—	70	64	46	49	44*	128	—	51
22	242	234	248	221	225	214	231	236	—	162	—	145	140	106	263	254	136
23	236	235	260	248	231	215	205	225	—	214	214	—	189	164*	249	232	195
24	592*	712	772	670*	599	566	576*	577	489	441	418	410	383	264*	798	660	366
25	50°	65°	90°	60°	30°?	87°	75°	55°	53°	55°	55°	75°	75°	55°	38°	40°	55°
26	80°	75°	75°	80°	—	70°	75°	52°	60°	65°	75°	80°	65°	60°	63°	70°	75°
27	15°	15°	40°	28°	25°	45°	43°	20°	32°	23°	30°	50°	45°	40°	20°	30°	47°
28	80°	85°	47°	80°	84°	55°	40°	65°	52°	60°	50°	40°	52°	53°	58°	65°	30°
29	140°	120°	110°	100°	—	130°	110°	110°	—	(100°)	100°	—	100°	60°*	148°	120°	70°

1~29: 計測部位番号 (犬塚, 1977 参照), A~P: 標本記号 P. n.: 猿山標本, 番号 19 の値は左, 右.

(): 推定値, +: 欠損, -: 縫合がゆるんでいる場合の値, *: 右半の値を2倍した値, —: 計測不能

第 4 表 頭 蓋 の 示 数

	P.n.	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P
1	81.7	79.7	82.7	75.2	88.7-	88.1	84.4	90.6	84.0	82.7	80.8	83.3	82.8	77.5	76.8	72.9+	76.0
2	31.2	43.2	48.2	45.6	50.7	54.1	49.4	50.0	55.4	53.8	—	55.6	61.4	61.4	33.8	50.7	51.3
3	69.1	100.6	111.4	95.1	127.9-	146.0	129.4	135.9	150.4	137.9	148.4	145.9	178.3	211.6	67.6	91.0	138.3
4	63.5	52.6	49.7	53.5	44.4+	39.8	45.6	43.8	42.5	43.8	39.5	41.8	36.0	32.3	60.1	59.7	44.2
5	28.5	36.7	21.6	17.8	10.3	17.1	16.4	8.1	15.0	12.7	—	10.4	16.0	7.2	—	33.3	12.1
6	101.2	89.6	100.2	95.4	93.0	92.7	89.4	82.6	88.0	81.3	88.0	84.9	82.9	80.2	105.6	83.1	73.0
7	63.6	57.9	40.0	57.1	47.3	43.4	50.6	54.9	51.3	58.4	48.6	(43.0)	42.2	47.9	64.6	—	41.8
8	145.1	125.2	121.9	119.5	132.8	136.0	117.5	127.1	110.7	108.3	115.9	127.1-	119.0	103.5	118.6	110.0±	96.2+
9	74.2	48.1	45.4	39.7	—	37.5	35.5	34.0	34.0	32.1+	36.3	30.4	30.6	31.7	61.6	70.2	38.0
10	61.1	69.7	81.3	70.7	74.2-	72.9	77.9	75.7	78.1	75.4	73.5	74.3	76.6	76.1	79.4	75.9	78.5
11	143.7	56.5	73.1	68.5	71.1	68.8	66.6	60.4	75.5	72.1	—	69.1	59.3	67.6	115.7	92.3	73.6
12	117.7	91.5	91.3	74.2	—	94.2	77.7	77.5	80.1	73.4	92.4	72.7	85.0	98.2	102.5	117.5	85.9
13	54.1	73.8	86.1	83.5	—	83.2	79.8	81.5	100.9	92.6-	82.2	94.0	98.0	90.9	73.0	65.5	82.5
14	33.6	33.7	32.2-	35.0	38.5	35.6-	41.7	42.8	—	39.3	—	37.9-	40.6	44.2	36.6	38.9	41.8
15	32.8	33.7	34.4	39.3	39.6	35.8	37.0	40.8	—	51.9	53.2	—	54.8	68.3	34.6	35.5	60.0
16	82.2	102.4	100.3-	106.2	102.6	94.2-	104.0	104.5	105.2	107.0	104.0	107.0-	111.0	111.0	111.0	101.1	112.6
17	68.2	42.2	55.7	60.7	57.6	59.1	51.9	55.7	64.1	72.1	70.8	75.7	64.5	78.3	58.5	72.3	61.5
18	76.7	77.5	79.4	78.9	77.2	69.9	75.6	75.3	72.4	74.6	75.2	77.5	69.1	69.6	84.0	82.6	72.4
19	66.4	55.6	63.2	64.1	54.7	53.8	54.3	52.5	55.8	55.6	52.8	57.9	50.7	45.7	62.4	57.4	51.1
20	107.4	82.9	77.8	72.8	84.3	86.4	81.3	71.6	83.6	71.4	76.1	68.3	73.6	69.7	83.7	85.3	78.1
21	75.8	93.7	83.8-	94.5	92.3	83.7-	95.9	98.4	102.2	108.5	98.8	94.4±	100.9	108.3	94.0	87.6±	113.2-
22	25.8	37.2	43.4	38.3	40.6	41.1	39.8	52.5	36.8	44.6	—	45.1	46.2	46.4	28.8	34.1	42.5
23	—	53.2	60.0	53.5	65.5-	66.9	57.3	64.2	—	68.3	61.2	—	63.5	66.3	48.9	—	57.5
24	44.0	51.4	44.9	61.9	65.3	68.8	57.6	66.7	—	70.0	79.7	97.8	89.8	90.9	70.3	—	88.2
25	50°	30°	43°	40°	60°	38°	65°	60°	75°	65°	75°	65°	53°	75°	84°	75°	95°
26	35°	50°	50°	32°	(5°)	42°	32°	35°	21°	32°	25°	25°	30°	15°	18°	10°	8°
27	30°	10°	-15°	20°	—	-17°	0°	-3°	7°	10°	20°	5°	-10°	5°	25°	30°	20°

1~27: 示数番号 (犬塚, 1977 参照), A~P: 標本記号, +: 分子に + のついた計測値の場合,
 -: 分母に + のついた計測値の場合, ±: 分子・分母とも + がつく場合, —: 計算不能.

い個体の外形 (第 5 図) と断面の形態 (第 6~8 図) は, 典型的なものによって違いを示した. 以上の観察結果を一覧表 (第 5~9 表) に列挙してあるが, ここでは以下の論証に直接関連するものについて述べる.

1) 年令差: 骨鼻口 (Apertura nasi ossea) の位置は幼獣では低いが, 成長すると高くなる (第 2 図示数 3). 骨鼻口の腹側縁の形は幼獣 (第 5 図 6~8) では下に凸で, 成獣 (同 1~5) では水平~上に凸へと変化する. 切歯上窩 (intermaxillar median fossa) は幼獣では浅く, 成獣では深くなる. 眼窩下孔 (Foramen infraorbitale) の形は幼獣では丸いが, 成獣では内外に扁平となる (第 5 表).

頭蓋の側面において基準面* の相対的な高さを比較すると, 幼獣では高く, 成獣では低くなる. 顔面の水平面に対する角は幼獣 (第 5 図 7) では緩傾斜であるが, 若い個体 (同 6) ではほぼ成獣なみに急傾斜となる. 頭蓋底 (Basis cranii) の諸孔が分布する正中部の最大頭幅に対する割合は幼獣で大きく, 成獣で小さくなる (第 2

図 示数 15). 頭蓋の下面から観察できる頬骨弓 (Arcus zygomaticus) に囲まれた側頭窩 (Fossa temporalis) の形は, 幼獣で前後に細長い, 成獣では幅広く短くなる (第 5 表).

2) 種差: 前頭 (Sinciput) の水平断面において, *E. maximus* の幼獣 (第 6 図 B 5) および *L. africana* の幼獣 (同 4) では, 前方に凸面をなすのに対し, *E. maximus* の成獣 (同 1~3) では平面~凹面である. 一方, *L. africana* の成獣 (同 4) では前方に凸面である. 前頭の正中断面においては幼獣 (第 7 図 C 4・5) ではいずれも平面であるのに対し, *E. maximus* の成獣 (同 1~3) では凹面を示し, *L. africana* の成獣 (同 4) では平面である.

項平面 (Planum nuchale) の水平断面においては, 幼獣 (第 7 図 E 4・5) ではいずれも後方に凸面であるが, *E. maximus* の成獣 (同 1~3) では多かれ少なかれ後方に凸面であるのに対し, *L. africana* の成獣 (同 4) ではほぼ平面をなす. 切歯骨 (Os incisivum) の幅は幼獣では狭く, *E. maximus* の成獣でも比較的狭いが, *L.*

* 後頭頤 (Condylus occipitalis) の下面を通る水平面.

第2図 示数グラフ (1)

縦軸：標本記号 (第1表参照) P. n. は *P. naumanni* の猿山標本
 横軸：示数
 図中の番号：示数番号 (犬塚, 1977 参照)
 標本 A~G は同じ亜種を線で結んだ。
 P. n. と A の間の線は便宜的なものである。
 ? は欠測を示す。

africana の成獣では非常に幅広い (第2図示数9)。眼窩 (Orbita) 前縁の上部に対する下部の幅は幼獣では狭く, *E. maximus* の成獣でも狭いが, *L. africana* の成獣では幅広い (第3図 示数18)。すなわち, 左右の眼窩前縁は下方に収れんするよりむしろ平行に近い。

3) 種内差: *E. maximus* については, *E. m. bengalensis* (第5図2) や *E. m. ceylanicus* (同3) に比較して, *E. m. sumatranus* (同1) の頭頂隆起 (parietal crest) は前面からみて顕著でなく, 切歯歯槽の開き方は特に強く (第2図 示数13), *L. africana* に匹敵する。

L. africana については, *L. a. moçambicus* (第5図4)

第3図 示数グラフ (2)

第4図 角度グラフ

番号 29 は計測部位番号 (犬塚, 1977 参照)

第5図 現生長鼻目の頭蓋の外形 (縮尺不同)

- 1 *Elephas maximus sumatranus* (標本記号A, 以下同様)
- 2 *E. m. bengalensis* (B)
- 3 *E. m. ceylanicus* (C)
- 4 *Loxodonta africana moçambicus* (N)
- 5 *L. a. angolensis* (O)
- 6 *E. maximus* の若い個体 (L)
- 7 *E. maximus* の幼獣 (M)
- 8 *L. africana* の若い個体 (P)

の頭頂の前面が丸いのに対し, *L. a. angolensis* (同5)では頭頂隆起が前面から観察できる。

B. 論 議

1) 形態的要素の相関: 切歯歯槽の発達した頭蓋では, 骨鼻口の位置が高いだけでなく (第2図示数3), 鼻腔 (Cavum nasi) と切歯歯槽とを境する切歯骨の上面が極めて薄くなり, 切歯の基部の圧迫によって隆起し

たような形態をとる例がある。成獣の頭蓋に認められる眼窩下孔の形態は, 切歯歯槽の拡大による圧迫を受けたように内外に扁平である。頭蓋を構成する形態的諸要素は相互に関連をもって成長するが, その中にはこのように相関の高い要素とそうでないものがある。したがって, 相関の高い諸要素は一括して考察の対象とすることができる。

たとえば, 骨鼻口の位置が高くなること, 骨鼻口の腹側縁の形が上に凸になること, 切歯上窩が深くなること, 眼窩下孔が内外に扁平になることは, 切歯骨とくに切歯歯槽が大きくなること, すなわち切歯が拡大することによって合理的に説明できる形態である。

また, 基準面の相対的な高さは, 主として, それより下方の臼歯歯槽部の成長とそれより上方の項平面の成長によって決まるので, 相対的に基準面が低くなるということは, 項平面が高くなることを示す。頭蓋底正中部の最大頭幅に対する割合が小さくなることは, 含気化する頭蓋冠とくに後面における項平面が幼獣の時より側方に拡大することを意味する。頬骨弓の前後の長さは頭蓋全体の成長に対してほぼ一定の比率で成長するにもかかわらず, 側頭窩の横径が相対的に幅広くなることは, 側頭窩が深くなること, つまり項平面の側方拡大と強く相関していることを示している。

以上のことから, 分類の示標 (形質) を決定するさいに, 個々の形態的要素を単なる記号としてでなく, 他の要素との相関を考慮して用いるのが不合理ではないことがわかる。

2) 形態発生の方向性: 頭蓋の成長過程をみると, 形態発生の方向性ないし法則性を見出すことができる。たとえば, 切歯骨は単に拡大するだけでなく, 頭蓋の上方に向かって移動している, と見なしうる。なぜならば, 眼窩に対する骨鼻口の位置は成長に伴って相対的に上昇

第6図 頭蓋の断面形態 (I) (縮尺一定; 断面の位置は第1図参照)

1 <i>E. m. sumatranus</i>	実線: 雄 (標本記号A, 以下同様) 破線: 雌 (D)
2 <i>E. m. bengalensis</i>	実線: 雄 (B) 破線: 雌 (E)
3 <i>E. m. ceylanicus</i>	実線: 雄 (C) 破線: 雌 (G)
4 <i>L. africana</i>	実線: <i>L. a. moçambicus</i> (N)
	点線: 若い個体 (P)
	破線: <i>L. a. angolensis</i> (O)
5 <i>E. maximus</i> の若い個体	実線 (J) 破線 (K) 点線 (M)
6 <i>P. naumanni</i> (猿山標本)	
- 凡例は第7, 8図と共通

第7図 頭蓋の断面形態 (2) (縮尺一定)

第8図 頭蓋の断面形態 (3) (縮尺一定)

するが (第2図示数6), 側面において, 眼窩の位置が成長に伴って下降していないということは, 頬骨弓の水平面に対する角度からみても明らか (第5図) だからである. また, 水平面に対する顔面の角度が急になる, 後頭顆の位置が下降する, 等の方向性が認められる (第5図).

これらの現生2属に共通して認められる方向性のほか, *E. maximus* には, 前頭の幅が狭くなる, 頭蓋冠が

第5表 長鼻目の頭蓋における幼獣と成獣の差異

	幼 獣	成 獣
頭頂の輪郭 側頭の幅の拡大 前頭頭蓋底の傾斜 骨鼻口の位置 骨鼻口の腹側縁 切歯上窩 側面の概形 頭頂線 側頭線 後頭顆 後鼻孔 口蓋弓 頬骨弓に囲まれる側頭窩の形 眼窩下孔 眼窩から視神経孔にいたる経路	丸い 高い 幅広い 低い 下に凸 小さい 浅い 前後に長く上下に低い 鈍角 不明瞭 緩やか 突出小さく相対的に大きい楕円形 狭い 左右が平行に近い 直線 前後に細長い 丸い 直線	丸いまたは左右が隆起 なしまたはあり 低く, 幅広い~狭い 高い 下に凸~水平または水平~上に凸 大きい 深い 前後に短く上下に高い 鋭角 明瞭 急 突出大きく相対的に小さい垂三角形 幅広い 後方で幅広い 外側に凸湾 幅広く短い 内外方向に扁平 直線または内側に凸湾
鼻骨の先端 前頭の水平断面 頭頂の矢状断面 頭蓋の高さ 後頭窩の正中断面 項平面と頭蓋底のなす角 項平面の水平断面 後頭窩の水平断面	とがる 凸面 前面と後面とが大きい角で交わる 低い 小さい 丸い 浅い	くぼむ 凸面または凹面 より小さい角で交わる 高い 深い 大きい 扁平 深い
2: 前頭の長さ 3: 骨鼻口の位置 4: 切歯歯槽の長さ 6: 眼窩に対する骨鼻口の位置 14: 臼歯歯槽の幅 15: 頭蓋底主要部の幅 19: 骨鼻口の幅 29: 項平面	高い 低い 短い 低い 相対的に幅広い 同上 同狭い 丸い	低い 高い 長い 高い 相対的に狭い 同上 同幅広い 平坦

第6表 ゾウ亜科3属の模式種の頭蓋の差異

	<i>P. naumanni</i>	<i>E. maximus</i>	<i>L. africana</i>
前頭の概形 前頭の傾斜 骨鼻口の腹側縁 切歯齒槽 頭頂の位置 鼻骨 後眼窩突起の上面 側頭窩前縁 側頭窩の中央隆起 側頭窩後縁 上顎骨頬骨突起の前縁	前頭頭頂隆起あり、幅広い 急に 上に凸 長く基部で幅狭い 臼歯の真上 上下に扁平? より横向き 顔面より後方 中程度に発達 極めて明瞭 臼歯の近心端より後方	狭く高い 急に 水平へ上に凸 比較的短く基部で幅やや狭い 臼歯の真上へより前方 比較的上下に扁平 より前向き 顔面に接する 発達がよい 不明瞭 臼歯の近心端より前方へ真上	幅広く低い 緩やか 下に凸へ水平 長く全体的に幅広い 臼歯の真上 上下に厚い より横向き 顔面より後方 発達が悪い 明瞭 臼歯の近心端より後方
鼻骨 鼻骨の先端 前頭の水平断面 前頭の幅 頭頂の矢状断面 前頭の正中断面 前頭の高さ 項平面の水平断面 後頭窩 後側頭稜 側頭面	— — 凸面 幅広い 平面ではほぼ水平 中央部が凹面 低い ほぼ平面 深い あり 平面で前後縁が明瞭	小さい 平面へ二尖 平面へ凹面 狭い 前面と後面が小さい角で交わる 下部が凹面 高い 後方に凸面 狭い し 凸面へ平面	大きい とがらず左右二分 凸面 幅広い より大きい角で交わる 平面 低い ほぼ平面 幅広い し 凸面
3: 骨鼻口の位置 4: 切歯齒槽の長さ 7: 臼歯齒槽の高さ 8: 頭の高さ (前後長) 9: 切歯骨の幅 10: 頬骨弓の幅 11: 前頭の形 13: 切歯齒槽の開き 16: 顔面頭蓋の側方拡大 18: 眼窩前縁の形 21: 頭の幅 (前後長) 22: 骨鼻口の形 25: 頭頂 27: 頭蓋の前	高い 長い 低い 高い (短い) 幅広い 狭い 極めて幅広く低い 強い 弱い 下方に収れん 幅広い (短い) 上下に扁平 とがる 前に凸面	低い 短い 高い 中程度 狭い 幅広い 幅狭く高い 弱い 強い 下方に収れん 狭い (長い) 上下に厚い とがる 前に凸面へ凹面	高い 長い 低い 低い (長い) 幅広い 幅広い 幅広く低い 中程度 強い 平行 狭い (長い) 上下に扁平 より鈍い 前に凸面

側方に拡大する、側頭窩に対して顔面上部が後方に移動するという方向性が認められ、*L. africana* には、切歯骨が側方に拡大する、後頭顆が前方に移動するという方向性が認められる (第5図)。

これら両属の間で共通でない部位については、一方が幼獣の段階に留まるために生じた差であって、逆の方向に発生が進んで生じたものではないと見なしうる。このことは、各々の成獣の形態を幼獣の形態と比較することにより推察することができる (第5図)。

したがって、実際にその方向に発生が進むか否かは別として、ここに列挙した全ての方向性・法則性には、少なくともゾウ亜科のあらゆる種が従うものと考えられる。

III. 考 察

A. *Elephas* と *Loxodonta* の頭蓋の特徴

Elephas と *Loxodonta* は臼歯の形態によって識別できる。*Palaeoloxodon* の臼歯は独特のものであるが、前述の理由から臼歯のみによる分類は適当でない。*Palaeoloxodon* をもふくめて頭蓋の形態で分類するためには、まず、*Elephas* と *Loxodonta* における分類の示標を見いだす必要がある。

Elephas と *Loxodonta* 両属の先祖が分岐して以来の化石の系列が明らかならば、両属の差がどの形質に最も顕著に現われているかは容易に指摘できるはずである。ところが、化石の系列はそれほど明らかではないので、*E. maximus* と *L. africana* の成長過程 (広義の個体発生) から、両属の先祖が分岐する時に生じた差異を類推する

第7表 *E. maximus* 3 亜種の頭蓋の差異

	<i>E. m. sumatranus</i>	<i>E. m. bengalensis</i>	<i>E. m. ceylanicus</i>
頭頂隆起	弱 い	強 い	中 程 度
頭蓋冠の側方拡大	弱 い	強 い	中 程 度
前頭の幅	狭 い	幅 広 い	中 程 度
側頭線にそう粗面	発 達	未 発 達	発 達
骨鼻口の辺縁	や 明 瞭	不 明 瞭	明 瞭
切歯歯槽	最も発達し左右に開く	幅 広 く 短 い	幅 狭 く 長 い
側面の概形	上下に高い	前後に長い	中 程 度
頬骨弓の位置	高 い	低 い	高 い
臼歯歯槽の高さ	低 い	高 い	低 い
側頭窩の前後長	短 い	長 い	長 い
前頭の幅	狭 い	幅 広 い	中 程 度
頭頂の前傾	弱 い	強 い	中 程 度
頭頂の形	丸 が 傾	丸 が 傾	丸 が 傾
頭蓋底	緩 傾	急 傾	緩 傾
項平面の矢状断面	高 急 傾	低 緩 傾	緩 傾
頭蓋冠の幅	狭 い	幅 広 い	狭 い
項平面の水平断面	平 坦 面	中 程 度	丸 い 面
側頭面	平 坦 面	凸 面 で 前後縁が不明瞭	丸 い 面
後頭窩	狭 い	幅 広 い	幅 広 い
7: 臼歯歯槽の高さ	低 い	高 い	低 い
12: 切歯歯槽の形	幅 広 い	幅 広 い	細 長 い
13: 切歯歯槽の開き	強 い	弱 い	弱 い
16: 顔面頭蓋の側方拡大	中 程 度	弱 い	強 い
21: 頭の幅 (前後長)	狭 い (長い)	幅 広 い (短い)	狭 い (長い)

第8表 *L. africana* 2 亜種の頭蓋の差異

	<i>L. a. moçambicus</i>	<i>L. a. angolensis</i>
頭頂隆起	な し	あ り
頭頂の輪郭	丸 い	四 角 い
前頭の幅	狭 い	幅 広 い
頭骨最大幅を示す位置	低 い	高 い
頬骨弓の側方拡大	強 い	弱 い
鼻 骨	上に凸の半円形	長方形, 正中に溝あり
骨 鼻 口	上下に扁平	上下に厚い
骨鼻口の腹側縁	水 平	下 に 凸
側面における頭頂の輪郭	亜三角形で高い	半円形で低い
側面における前頭の輪郭	平面で急傾斜	凸面で緩傾斜
眼 窩	丸 い	前後に扁平
前頭の水平断面	強 い 凸 面	弱 い 凸 面
頭頂の高さ	高 い	低 い
項平面の高さ	高 い	低 い
後頭窩	深 い	浅 い
2: 前頭の長さ	低 い	高 い
6: 眼窩に対する骨鼻口の位置	高 い	低 い
9: 切歯骨の幅	狭 い	幅 広 い
11: 前頭の形	幅 広 く 低い	狭 く 高い

ほかはない。

成長につれて形成される形態的諸要素の中には, *Elephas* と *Loxodonta* とで異なる古い形質と, *E. maximus* 内または *L. africana* 内で異なる新しい形質とがふくまれている。そこで, 両属の差異を見いだすためには, 種内差との区別が必要となる。諸形質のうちで, 種内変異が両属の差と比べて同程度か, より大きいような形質は

示標として不適当であろう。

OSBORN (1942) によって *Elephas* 属の特徴とされた形質は「比較的 acrocephalic*, hypsicephalic**, 中程度に bathycephalic***」であり, 前頭は軽く凹み, 後頭

* 頭頂が垂直に高い。

** 頭骨と下顎骨が垂直に高い。

*** 頭蓋底・臼歯歯槽・下顎骨が垂直に深い。

第9表 *E. maximus* 雌雄の頭蓋の差異

	♂	♀
頭頂隆起 側頭線にそう粗面 鼻骨の先端 切歯齒槽 切歯上窩 上顎骨による切歯齒槽の裏打ち	強い より不明瞭 太い 太い 深くて明瞭 左右で前に凸	弱い い 顕著 細い 細いまたは骨により充てん 浅くて不明瞭 左右が1平面上にある
鼻骨の幅 鼻骨の形 鼻骨の左右両縁のなす角 前頭の水平断面 前頭と側頭窩との境界 後頭窩の幅 後頭窩の長さ	幅広い 短くて塊状 大 平面～凹面 丸いまたは単なる屈折 相対的に幅広い 長い	狭い 長い 細い 小 凹面 多かれ少なかれ隆起 相対的に狭い 短い
1: 頭の高さ 2: 前頭の長さ 3: 骨鼻口の位置 4: 切歯齒槽の長さ 5: 頭頂隆起 9: 切歯骨の幅 14: 臼歯齒槽の幅 19: 骨鼻口の幅 29: 項平面 *: 眼窩の高さ *: 頬骨弓の長さ (眼窩下孔の位置)	低い 低い 低い 長い 高い 幅広い 狭い 幅広い 丸味が強い 高い 短い (後にある)	高い 高い 高い 短い 低い 狭い 幅広い 狭い より扁平 低い 長い (前にある)

第5～9表では、いずれも上から外部形態・断面形態・示数に認められる特徴を列举してある。示数2・4・14・19は年令差をふくむ可能性が大きい。示数の項の*印は、グラフに示されていないもの。

は明瞭な凸面をなす(♂)。頭頂は規則的な凸面で、中程度に隆起する(♀)一方、*Loxodonta* 属は「切歯骨は幅広い。頭頂は丸く、platycephalic～subacrocephalicである。頭蓋の側面では、はるかに原始的で、*Elephantinae** ほど *hypsicephalic* でも *bathycephalic* でもない」。

以上の特徴は典型的な亜種にはあてはまるが、筆者の観察によれば、両属を識別する示標としては適当でないものもふくまれる。ここでは、*Palaeoloxodon* との類似点として用いられる次の形質、1) 頭頂、2) 切歯骨、3) その他の形質をとりあげ、これらが *Elephas* と *Loxodonta* の識別に有効かどうかについて検討する。

1) 頭頂：*E. maximus* の典型である *E. m. ceylanicus* (第5図3)では、後頭骨の左右が隆起し、頭頂隆起を形成するため、前面からみると外側では後頭骨が、内側では頭頂骨が頭頂の輪かくを構成する。*E. m. bengalensis* (同2)では、頭頂隆起がさらに発達する。一方、*E. m. sumatranus* (同1)では、成長しても後頭骨の上方への発達が悪く、前面からはほぼ丸い輪郭に見える。

L. africana の典型である *L. a. moçambicus* (同4)

* 筆者の *Elephas* のこと。

では、頭頂の輪かくは人字縫合にそう粗面のある部分にほぼ相当する。ところが、*L. a. angolensis* (同5)では、やや頭頂隆起が発達して正中部が低くなる。

このように、種内においてさえこれほどの変異を示す頭頂の形態は、後頭骨の発達程度の違いからいずれの型も生じる部分であり、種差、ましてや属差の示標とはならない。

2) 切歯骨：*E. maximus* の典型である *E. m. ceylanicus* は細長い切歯骨をもつ。*E. m. bengalensis* では、より幅広い切歯骨をもち、*E. m. sumatranus* の老令の雄では、さらに切歯骨の発達がよく、左右に開き、とくに末端での幅が広い。一方、*L. africana* の典型である *L. a. moçambicus* では切歯骨は幅広い。*L. a. angolensis* においても同様である。ただし、開きの程度は *E. maximus* とそれほどかわらない(第2図 示数13)。

このように、切歯骨の末端が幅広くなることは、*E. maximus* の雌や幼獣では決して認められず、雄の、しかも太い切歯を発達させる亜種の老獣に限って認められるのである。したがって、この現象は切歯の発達に伴う必然的な結果であると考えられ、この形質もまた、本質的な示標とはいえない。

3) その他の形質：OSBORN が記載した特徴の中で

第 10 表 ゾウ亜科 4 属の模式種の頭蓋の特徴

模 式 種 形 質	<i>L. africana</i>	<i>E. maximus</i>	<i>P. naumanni</i>	<i>M. primigenius</i>
頭頂の前面	丸 い	左右が隆起	左右が隆起	丸 い
頭頂の側方拡大	—	+	+	—
前頭の幅	幅 広 い	せ ま い	幅 広 い	せ ま い
前頭の水平断面	凸 面	凹 ~ 平 面	凸 面	平 面
前頭の高さ	凸 低 い	高 い	凸 低 い	高 い
骨 鼻 口	扁 平	厚 い	扁 平	厚 い
左右の眼窩前縁	平 行	下方に収れん	下方に収れん	下方に収れん
切歯骨の開き	+	—	+	—
切歯上窩	深 い	深 い	浅 い	浅 い
頭頂の側面	低 い 三 角	丸 い	四 角 い	高 い 三 角
前頭頭頂隆起	—	—	+	—
前頭の正中断面	平 ~ 凸 面	上部凸面, 下部凹面	凹 面	凹 面
hypsicephaly	—	+	+	+
acrocephaly	—	+	+	+
bathycephaly	—	+	+	+
brachycephaly	+	—	—	—

は, proportional change* を示標にとった方が, *Elephas* と *Loxodonta* の識別には役立つようである (第 5 図). また, 第 10 表に示す諸形質によっても両属に関する限り, 明確に区別できる.

本節では, *Elephas* と *Loxodonta* を頭蓋の形態にもとづいて識別する必要性を述べ, 両属の特徴とされたものを検討した. その結果, 前面からみた頭頂の形態や切歯骨の幅は両属を識別する示標としては不適當であることを述べた.

B. ゾウ亜科の分類基準

前節でのべたように, *Elephas* と *Loxodonta* の区別に役立つ形質はかなりのあるが, これらの 2 属に *Palaeoloxodon* と *Mammuthus* を加えた 4 属を分類する場合には, いずれの形質を用いるのも適當ではない (第 10 表).

たとえば, 前頭の形態を示標にとれば, *P. naumanni* は *L. africana* に, proportional change を示標にとれば, *E. maximus* に近くなり, 臼歯による分類と同様の混乱が起きることになる. また, 多くの形質を単に組合わせただけでは, BELYAEVA ほか (GROMOVA, ed., 1962) のように, ゾウ亜科に 10 属も乱立させる結果となる (第 11 表).

このように, 形質自体を示標とするかぎり, どの形質も 1 つでは示標として不十分である. 一方, 分類の原理からみれば, 示標は少なくなければならない. この困難は, 個々の形質につぎのような考察を加えて関連づけることにより, 解決することができる.

前述のように, 形態的諸要素の中には相関の高いものがある. そこで, それらの諸要素は, 形態発生の方向性

における 1 特徴として一括される. また, 相互に直接関連のない形質の間においても, その形態発生の方向性の中に何らかの共通点があるならば, その共通点によって一括できる.

こうして筆者は, 以下の考察にもとづき, 「頭蓋の前後短縮とそれに伴う項平面の拡大の方式」をゾウ亜科の分類基準とすべきであると考えている.

1) 現生種の成長過程における頭蓋の前後短縮: 前述のように, 前頭および項平面には *Elephas* と *Loxodonta* の差が強くあらわれている. それらを幼獣の形態と比較すると, *E. maximus* の前頭と *L. africana* の項平面では, 形態発生の方向性を知ることができる. すなわち, *Elephas* の前頭は後方へ, *Loxodonta* の項平面は前方へ移動することにより形成されたものである (第 6 図 B, 第 7 図 E).

この両者は, 頭蓋の中における部位も, 形態発生の向きも異なるにもかかわらず, 頭蓋全体の観点から総合すると, 前後方向の短縮という共通点をもつ (第 9 図).

こうして, 現生のゾウ亜科の頭蓋で, 成長過程におい

第 9 図
頭蓋冠の水平断面概念図
いずれも図の上が前

* acrocephalic, hypsicephalic 等の頭蓋の形態変化.

て特殊な限定された短縮がおきていることが明らかになったが、一般的全体的な前後短縮は、長鼻目の系統発生上に見られる頭蓋の形態発生の事実と一致している。

2) 系統発生における頭蓋の前後短縮：長鼻目の頭蓋の系統発生を概観すると、それは短縮と大型化および垂直に高くなる過程が主であった (OSBORN, 1942). この短縮と垂直に高くなることは、おもに後頭骨の発達によって達成されてきた。つまり、項平面の前上方への発達、顔面の傾斜を強くすることに関連していた、といえる。

この点は、*Elephas* と *Loxodonta* の成長過程に共通して認められることから、系統発生的に古い時期にそなわった属性とみなすことができる。一方、限定的な前後短縮の仕方は両属で異なる (前述) ことから、この属性はゾウ亜科の共通先祖が分岐した際、新たに加わったものと考えられる。

3) 頭蓋の短縮と項平面の拡大の必然性：長鼻目の頭蓋が短縮する原因は、大型の鼻の発達に関係するとされている (GREGORY, 1903). 摂食活動に鼻を使用する方向に適応した長鼻目の場合、体が大型化すると、力学的にみてそれまでの形態は維持できなくなる。これに伴って、摂食に不可欠となった鼻の重さに見あう頭蓋を支える筋が発達し、項平面の拡大が起きたが、このために顔面の傾斜は急になり、頭蓋は前後に短縮したと推定される。そして、このことが頭頸部の運動範囲を制限し、反対に、より可動範囲の広い鼻の需要を高める結果となった。

ゾウ亜科の共通の先祖の場合でも、このような鼻を維持するための負担を免れたはずはなく、頭蓋の前後短縮と背筋^{はいきん}の停止する項平面の拡大は、その必然的な結果であったと考えられる。

結局、ゾウ亜科の各属に差をもたらしたのは、この短縮と拡大という形態発生の方向にそってどのように分岐したかの違いによるもの、と考えられる。すなわち、ゾウ亜科を細分する基準としては、頭蓋のどの部分が前後に短く、項平面がどのように拡大しているか、という点に着目すべきである。

本節では、ゾウ亜科の分類基準として、「頭蓋の前後短縮と項平面の拡大の方式」を採用することをのべた。その根拠として、現生種の成長段階および系統発生上の事実をあげ、この基準の生物学的意義を考察した。

C. ゾウ亜科の4属の頭蓋

ここでは、以上にのべた考えにもとづき、各属の模式種を中心に、ゾウ亜科が頭蓋に関してどのように分岐し

第 10 図 ゾウ亜科 4 属の頭蓋の側面
(縮尺一定；AZZAROLI, 1966)

たかを述べる (第 10 図)。

1) *Elephas*：模式種 *E. maximus* では、頭蓋の前面上部が短縮し、項平面を構成する後頭骨が上方および側方に発達する。すなわち、相対的に側頭窩が前方に移動し、眼窩もまた前方にせり出し、眼窩の楕円形の長軸は上方が前に傾く。顔面上部の後退の結果、狭い前頭が形成され、このために骨鼻口の上方移動は制限されている。

前頭だけでなく、骨鼻口も两眼窩の前縁を結ぶ線より奥に開口するほど後退しており、後眼窩突起の上面は、比較的前方に面している。また、視神経孔から眼窩にいたる経路は、内側に凸湾する。なお、前頭が矢状方向に凹面なのは、頭頂隆起の発達による前方進出と前頭の後退とのひずみの具体的表われである。

Elephas hysudricus (FALC. & CAUT.) の頭蓋は、*E. maximus* に認められる 2 方向の形態発生すなわち、前頭の後退と後頭骨の上側方への発達を極端におし進めた形態である。本種は、*Palaeoloxodon* にみられる前頭頭頂隆起をそなえる (OSBORN, 1942) といわれるが、本種の前頭にある隆起は *Palaeoloxodon* のものとは全く関係がない。すなわち、*E. hysudricus* では、前頭が幅狭く、上下に高く、眼窩の位置が低いので、「前頭頭頂隆起」は前頭が極端に後退したための見かけの隆起にすぎない。これに対して *Palaeoloxodon* では、後述するように、前頭が幅広く、上下に低い等の形態と相関している。

2) *Loxodonta*：模式種 *L. africana* では、頭蓋の後部が短縮し、項平面をふくめて頭蓋下半部の幅が拡大している。つまり、後頭正中部の前方移動による項平面の平坦化が生じている。

顔面の後退がないので、相対的に側頭窩も前方移動せず、前頭は幅広く、水平断面では前方に凸面のままである。眼窩の形状はどちらかといえば丸い。前頭が幅広いので、骨鼻口の上昇、したがって切歯骨の発達も可能になったであろう。後眼窩突起の上面は、比較的外側に面し、視神経の経路は、斜め前方に直線的である。なお、

切歯骨が基部から幅広く、切歯上窩も幅広いのは、側方拡大に伴う 1 現象である。

3) *Palaeoloxodon*: 模式種 *P. naumanni* では、前面上部の短縮がないので、前頭は幅広く凸面で、骨鼻口の位置の上昇と切歯骨の発達が可能であった。項平面の短縮は *L. africana* と異なるので、*P. naumanni* は *E. maximus* と *L. africana* のどちらかにより近い、とはいえない。

Palaeoloxodon では、頭蓋前面の下部が短縮し、側頭骨鱗部 (Pars squamosa) が垂直に高くなっている。つまり、切歯骨歯槽部の後方移動が生じている。この結果、切歯歯槽と臼歯歯槽間の切歯窩は前後に狭くなり、眼窩の辺縁、とくに下縁は強くはり出している。眼窩の楕円の長軸に傾きが少ないこと、眼窩下孔が前というよりはむしろ下方に面することは、この短縮に関連している。

従来、*Palaeoloxodon* の特徴の 1 つとして、正中部の切歯上窩が浅い点があげられていたが (OSBORN, 1942), これは視点を变えて、両外側の切歯歯槽が *L. africana* などより後退した結果と考えた方が合理的である。

同じく本属の特徴の 1 つとされた切歯骨が左右に開く点は、頭蓋の前後短縮に伴う 1 現象とみなしうる。つまり、平行のままの歯槽が後方に移動すれば、歯槽は下顎骨の先端と衝突して摂食に支障をきたす。切歯骨が開くのはこのような摂食のための適応であると考えられ、その証拠として、次のような下顎結合の形態・眼窩前縁・切歯上窩の形態があげられる。

第 11 図は、現生 2 種と *P. naumanni* について下顎結合の正中断面をとり比較したものである。図で明らかに、*P. naumanni* は全体として前後に短く、上下に高い点の特徴で、前上面 (唇側面) と後上面 (舌側面) の接線のなす角は 70° より小さい。一方、*E. maximus* と *L. africana* は全体として上下に扁平で、その角は 70° 以上である。

また、幼獣の形態 (図中、最小のもの) と比較すると、*P. naumanni* では成長に伴い、前後短縮がおきていることがわかる。したがって、下顎結合の形態は、後方に移動してきた切歯骨と強く相関しているといえる。

左右の眼窩前縁間の幅がその上部より下部で狭い点は、その上下の幅がほぼ等しい。つまり、左右の眼窩前縁がほぼ平行である *L. africana* と異なる。

そのうえ、切歯上窩の上部の幅が狭い点をも考慮すると、元来、切歯歯槽の基部では幅の狭いものが、上記の

第 11 図 下顎結合の正中断面の比較 (縮尺一定)

上図 {実線: *E. maximus*
破線: *L. africana*

下図: *P. naumanni* (第 2 表参照)

いずれも図の左が前。

年令・産地の異なる標本を 1 つに重ねてある。

個々の標本について結合部の後上面が水平面となす角は多少異なるが、比較の便宜上この面で重ねた。

E. maximus の中で種内差・性差は認められない。

理由で下端の方で開くようになった、ということを示している。これは、*L. africana* のように頭蓋の側方拡大の一環としての基部から幅広い切歯歯槽の形態とは根本的に異なる (第 2 図示数 9・13; 第 12 図)。

この点は、骨鼻口腹側縁の形態にも現われている。*L. africana* の成獣では、水平か、時には外側が高いのに対し、*Palaeoloxodon* では、どちらかといえば、正中に近い内側が高くなる。すなわち、見かけのうえで左右がさがる。このことは、基部における左右の切歯の歯槽が互いに接近していることを意味する。

なお、頭頂が平坦で、側面が四角い印象をうけるのは、側頭面が垂直に高くなったためである、といえよ

第 12 図
切歯骨の開き方の差 (模式図)

左: *P. naumanni*

右: *L. africana*

う。このように、*Palaeoloxodon* が *Elephas* と異なるのと同様、*Loxodonta* と異なる系統であることは明らかである。

ちなみに、*P. naumanni* の頭蓋の形態に、*E. maximus* や *L. africana* に似た点があるのは、見かけの類似にすぎない、と思われる。

たとえば、下顎骨が前後に短く、上下に高い点は *E. maximus* に似るが、下顎骨の形態形成に作用した主な因子は、*E. maximus* では、その後部に、*P. naumanni* では、その前部に対する圧縮にある、と考えられる。また、*P. naumanni* の骨鼻口が上下に扁平な点は、より *L. africana* に類似するが、主として、*L. africana* では左右への伸長、*P. naumanni* では上下の圧縮というように、作用の方向が異なるものとみることができる。

4) *Mammuthus* : *M. primigenius* を模式種とする *Mammuthus* のグループでは、頭蓋の最上部で短縮と項平面の拡大が同時に生じたもので、その結果、前面からは丸く、側面からみると三角形のとがった頭蓋が形成された。程度の差はあれ、*Mammuthus meridionalis* (NESTI) や *M. trogontherii* (POHLIG) も同方向の形態発生をした頭蓋をもつので、これらの種をこの属にふくめるのは妥当である。

本節では、前節でのべた基準にもとづいてゾウ亜科を明確に区分した。すなわち、*Elephas* は頭蓋の前上部の短縮と項平面の上側方への拡大、*Loxodonta* は後部の短縮と下半部の拡大、*Palaeoloxodon* は前下部の短縮と外側の上方拡大、*Mammuthus* は最上部での短縮・拡大によって特徴づけられる。

D. *Palaeoloxodon* 各種の頭蓋

本属の各種は臼歯の形態では類似するが、頭蓋の形態では変化に富んでいる。これら各種の頭蓋について、同じゾウ亜科の現生種でみられた形態発生の方向性・法則性（前述）に矛盾しないように形態発生の過程を類推すると、2種類の基本的な方向を見出すことができる（第13図）。

すなわち、切歯骨をふくめた顔面の傾斜がさらに急になること、および切歯歯槽をふくめた顔面下半部が切歯の生えている方向にそって高くなることである。このいずれの方向も、大型化する切歯の維持に対する適応という点で共通している。

従来、本属の特徴の1つとされてきた (OSBORN, 1942) 前頭頭頂隆起という形質は、これまで漠然と考えられていたように、後頭骨が異常に発達して前方に突出したのではなく、切歯をいれる切歯骨・眼窩・骨鼻口・前頭・側頭窩をもふくめた顔面、または頭蓋前下半部全体の上昇によって生じた、1 褶曲にほかならない。

このことは、側頭窩の辺縁（側頭線）・頬骨弓の側頭面に対する角度・前頭正中部の山型隆起・鼻骨の形態（犬塚, 1977）からうかがわれる。すなわち、前頭頭頂隆起を有するものでは、側頭線が明確であり、頬骨弓が側頭面の前縁に対して鈍角→直角をなす。つまり、眼窩の位置が上昇する（第14図）。また、*P. naumanni* の頭頂正中にある山型隆起は、*E. maximus* の頭頂骨上の隆起に相当すると考えられ、鼻骨が上下に扁平である点も以上の考えと矛盾しない。

前頭頭頂隆起をこのように解釈すると、*Palaeoloxodon*

第13図 *Palaeoloxodon* における
2方向の形態変化（模式図）
a : *P. antiquus*
t : *P. turkmenicus*
n : *P. namadicus*

第14図 *Palaeoloxodon* 各種の頭蓋（縮尺不同）
1 *P. naumanni* (犬塚, 1977)
2 *P. antiquus* (OSBORN, 1942)
3 *P. turkmenicus* (DUBROVO, 1960)
4 *P. mnaidriensis* (OSBORN, 1942)
5 *P. namadicus* (雄) (同上)
6 *P. namadicus* (雌) (同上)

属の中にこの形質をもつものともたないものが存在する理由や、本属の分類基準の生物学的意義を理解することができる。したがって、*Palaeoloxodon* 属を頭蓋の形態にもとづいて分類するには、顔面の傾斜と前頭頭頂隆起の程度に着目すべきであると考えられる。

ドイツ・イギリス・イタリア・スペインなどヨーロッパ各地の中部～上部更新統から化石が産出している *P. antiquus* (FALCONER) は、これら 2 種類の基本的方向のいずれの形態も特に現われていない種で、本属全体の先祖型に近いものであろう。このような *P. antiquus* から、特殊化の結果各種が生じたものと考えられる (第 14 図)。

ソ連の南西トルクメニアの中部更新統産の *P. turkmenicus* DUBROVO では、切歯骨および顔面の傾斜が極めて急である (DUBROVO, 1960) (第 14 図)。この標本の切歯骨の傾斜は、埋没後の変形によるものとされるかもしれないが、*P. naumanni* の例にもあるように、とくに不自然な形状ではない。

インド・ビルマ・中国 (周・張, 1974)・ボルネオの下部～上部更新統から産する *P. namadicus* (FALC. & CAUT.) と、地中海のマルタ島の更新統から発見された矮小種 *P. mnaidriensis* (ADAMS) では、顔面の傾斜は強くないが、前頭頭頂隆起を有する。この両種を区別するのは顔面上昇の程度の差である。両者とも側頭線が明瞭である点は共通しているが、その形は、*P. namadicus* では切歯の伸長方向に短い菱形で、*P. mnaidriensis* では正方形である。このことは、*P. namadicus* の方が上昇度が強いことを示している (第 14 図)。

最後に、日本産の *P. naumanni* を検討する。この種は、先に述べた 2 方向の基本的形態変化をかねそなえている。このために、それぞれの変化の程度はわずかで、傾斜については *P. turkmenicus* より緩やかであり、前頭頭頂隆起 (顔面上昇) の程度では *P. namadicus* や *P. mnaidriensis* におよばない (第 14 図)。しかしながら、2 種類の形態変化が同時に起きていること、新たに項平面がやや短縮したこと (後側頭稜の獲得) によって、十分に頭蓋を支える条件がそろったものと考えられる。

本節では、*Palaeoloxodon* 属の分類基準として前頭頭頂隆起の程度と顔面の傾斜を採用し、この基準にもとづいて、各種の頭蓋を分類した。

E. ゾウ科の分類と進化

Loxodontinae 亜科は OSBORN によって 1918 年にもうけられ、*Loxodonta*, *Palaeoloxodon*, *Hesperoloxodon* の 3 属に区分された。一方、VAUFREY (1958) による

Loxodontinae には、*Loxodonta* のみがふくまれ、*Palaeoloxodon* は Elephantinae 亜科 *Elephas* 属の 1 グループとされた (第 11 表)。したがって、OSBORN に従えば *Palaeoloxodon* と *Loxodonta* とは近縁となるが、VAUFREY に従えば、*Palaeoloxodon* はむしろ *Elephas* や *Mammuthus* に系統的に近いことになる。

しかし、前述のように、*Palaeoloxodon* は *Loxodonta* とも *Elephas* などとも異なることから、二通りの解釈ができる Loxodontinae を使用することはできない。筆者はこの立場から、優先権のある Elephantinae GILL, 1872 を採用した (第 11 表; 犬塚, 1977)。

筆者は、前述の考察で、ゾウ亜科の 4 属を頭蓋の短縮と項平面の拡大の方式を基準に区分したが、長鼻目全体をとってみれば、このような形態発生の方向は、元来長鼻目の頭蓋に内在していたといえる。同じゾウ科の中で、いわゆる *Stegodon* が各種の形態の頭蓋を有することも、このことを物語っている。ただし、いわゆる *Stegodon* が 1 属にまとめられているのは、その分布が狭く、時代が古いことによって化石の発見が乏しいことによるものと思われる。

ゾウ亜科の中で頭蓋の proportional change や臼歯の形態を比較すると、*L. africana* は原始的で、*M. primigenius* は進化した形態を示している。このため、*Loxodonta* のみを異質のものとしたり (VAUFREY, 1958)、中間的な *Elephas* と *Palaeoloxodon* を同一のグループに所属させたり (MAGLIO, 1973) する分類がおこなわれた (第 11 表)。このような形態の差は、ゾウ亜科の共通先祖が分岐したさい、どの部分が短縮したかのちがいによっても説明することができる。

すなわち、他の 3 属と異なり、頭蓋の後部つまり最も体幹に近い部分で短縮を実現した *Loxodonta* は、頭蓋を支える力学的効率が最もすぐれていたのであろう。そのためにかえって他の部分の改良を必要とせず、現在に至るまで比較的原始的な形態を保存したものと考えられる。一方、顔面の最高部という、そこからは鼻も切歯も起こらないような部位で短縮した *Mammuthus* の先祖は、その効率の悪さのために多様な形態を次から次へと生みだし、ついに最も進化した形態をとるに至った、とも考えられる。

F. *Palaeoloxodon naumanni* の分類上の位置と系統

Palaeoloxodon naumanni は、この属の中で独自の頭蓋をもつ (犬塚, 1977) ことにより、独立の種として認めることができる。また、*Palaeoloxodon* 属は、先述のように *Elephas* とも *Loxodonta* とも異なるので、ゾウ亜

第 11 表 ゾウ科の分類案

OSBORN, 1942	SIMPSON, 1945	VAUFREY, 1958	BELYAEVA et al. (in GROMOVA, 1962)	ROMER, 1966	MAGLIO, 1973	INUZUKA, 1977
Superfamily Stegodontioidea	Family Elephantidae	Superfamily Elephantoidea	Family Elephantidae	Family Elephantidae	Family Elephantidae	Family Elephantidae
Family Stegodontidae	Subfamily Stegodontinae	Family Stegodontidae	Subfamily Stegodontinae		Subfamily Stegotetrabelodontinae	Subfamily Stegodontinae
Subfamily Stegodontinae		Subfamily Stegodontinae				
<i>Stegolophodon</i>	<i>Stegolophodon</i>		<i>Stegolophodon</i>	<i>Stegolophodon</i>	<i>Stegotetrabelodon</i>	
<i>Stegodon</i>	<i>Stegodon</i>	<i>Stegodon</i>	<i>Stegodon</i>	<i>Stegodon</i>		<i>Stegodon</i>
Superfam. Elephantoidea						
Family Elephantidae	Subfam. Elephantinae	Family Elephantidae	Subfam. Elephantinae		Subfam. Elephantinae	Subfam. Elephantinae
			<i>Protelephas</i>		<i>Primelephas</i>	
Subfam. Loxodontinae		Subfam. Loxodontinae				
<i>Loxodonta</i>	<i>Loxodonta</i>	<i>Loxodonta</i>	<i>Loxodonta</i>	<i>Loxodonta</i>	<i>Loxodonta</i>	<i>Loxodonta</i>
<i>Palaeoloxodon</i>	(<i>Palaeoloxodon</i>)			(<i>Palaeoloxodon</i>)		
<i>Hesperoloxodon</i>	(<i>Hesperoloxodon</i>)		<i>Omoloxodon</i>	(<i>Hesperoloxodon</i>)		
			<i>Phanagoroloxodon</i>	(<i>Omoloxodon</i>)		
				(<i>Phanagoroloxodon</i>)		
Subfam. Elephantinae		Subfam. Elephantinae				
<i>Elephas</i>	<i>Elephas</i>	<i>Elephas</i>	<i>Elephas</i>	<i>Elephas</i>	<i>Elephas</i>	<i>Elephas</i>
<i>Hypselephas</i>	(<i>Hypselephas</i>)	Group Hypselephas	<i>Hypselephas</i>	(<i>Hypselephas</i>)	(<i>Hypselephas</i>)	
<i>Platelephas</i>	(<i>Platelephas</i>)		<i>Platelephas</i>	(<i>Platelephas</i>)	(<i>Platelephas</i>)	
		G. <i>Palaeoloxodon</i>	<i>Palaeoloxodon</i>		(<i>Palaeoloxodon</i>)	<i>Palaeoloxodon</i>
Subfam. Mammontinae						
<i>Mammonteus</i>	<i>Mammuthus</i>	G. <i>Mammuthus</i>	<i>Mammuthus</i>	<i>Mammuthus</i>	<i>Mammuthus</i>	<i>Mammuthus</i>
<i>Archidiskodon</i>	(<i>Archidiskodon</i>)		<i>Archidiskodon</i>	(<i>Archidiskodon</i>)	(<i>Archidiskodon</i>)	
<i>Parelephas</i>	(<i>Parelephas</i>)			(<i>Parelephas</i>)	(<i>Parelephas</i>)	

科の 1 属として扱うべきである。したがって、ナウマンゾウの学名としては *Palaeoloxodon naumanni*(MAKIYAMA) が妥当である。

かつて、*P. naumanni* の先祖とされた *P. namadicus* は強い前頭頭頂隆起をもつが、この隆起は個体の成長の過程で次第に強く隆起するといわれている (OSBORN, 1942)。同じく大陸の種である *P. turkmenicus* は強い顔面の傾斜を示すが、現生長鼻目の頭蓋から類推すると、この傾斜も成長の過程で強くなるものと考えられる。

そこで、もし *P. naumanni* がこれらの種から由来したとするならば、系統発生と成長過程における形態発生の方向性に矛盾が生じることになる。したがって、*P. naumanni* の先祖となりうるのは、前頭頭頂隆起の程度においても顔面の傾斜においても *P. naumanni* より軽微なものでなければならず、現在までに知られた種では、*P. antiquus* が最もふさわしい、と結論される。

以上のような頭蓋の形態のみによる考察にもとづいて描かれた系統樹が第 15 図である。ゾウ科の進化を明らかにするには、他の種々のアプローチが必要であるが、

第 15 図 ゾウ科の系統樹

Palaeoloxodon 以外では種を省略してある。

頭蓋の比較骨学的研究からはどのように考えられるかを示す意味で作成したものである。

む す び

本論では、主に現生長鼻目の形態の比較にもとづいて、*P. naumanni* の分類上の位置および *Palaeoloxodon*

属の系統を考察した。

- 1) 長鼻目の系統発生および個体の成長過程 (広義の個体発生) に伴って認められる頭蓋の前後短縮は、筆者の定義 (第 11 表) によるゾウ亜科の各属にとっても、最も重要な形態変化である。
- 2) ゾウ亜科は頭蓋の短縮する部位と項平面の拡大の仕方基準として、*Elephas*, *Loxodonta*, *Palaeoloxodon*, *Mammuthus* の 4 属に分類できる。
- 3) *Palaeoloxodon* に属する各種は、顔面の傾斜と前頭頭頂隆起の発達程度を基準として、*P. antiquus*, *P. namadicus*, *P. turkmenicus*, *P. mnaidriensis*, *P. naumanni* 等に分類できる。
- 4) したがって、ナウマンゾウの学名としては *Palaeoloxodon naumanni* (MAKIYAMA) が妥当である、と考える。
- 5) *P. naumanni* は、*P. namadicus* ではなく、*P. antiquus* から由来したものである、と結論される。

文 献

- AGUIRRE, E., 1969 : Evolutionary history of the elephant. *Science*, **164**, 1366—1376.
- AZZAROLI, A., 1966 : La valeur des caractères crâniens dans la classification des éléphants. *Eclog. Geol. Helvet.*, **59**, 541—564.
- DUBROVO, I. A., 1960 : The ancient elephant in USSR. *Works Paleont. Inst. Acad. Sci. USSR*, **85**, 35—78. (in Russian)
- GREGORY, W. K., 1903 : Adaptive significance of the shortening of the elephant's skull. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **19**, 387—394.
- GROMOVA, B. I., ed., 1962 : *Fundamentals of Paleontology, Mammalia*. 366—371, Moscow.
- HASEGAWA, Y., 1972 : The Naumann's elephant, *Palaeoloxodon naumanni* (MAKIYAMA) from the late Pleistocene off Shakagahana, Shodoshima Is. in Seto Inland Sea, Japan. *Bull. Nat. Sci. Mus.*, **15**, 513—591.
- 犬塚則久, 1977 : 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。地質雑, **83**, 523—536.
- KAMEI, T. & TARUNO, H., 1973 : Note on the occurrence of the latest Pleistocene mammals from Lake Nojiri (part 1). *Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ.*, [Geol. Min.], **39**, 99—122.
- MAGLIO, V. J., 1973 : Origin and evolution of the Elephantidae. *Trans. Amer. Phil. Soc.*, [new ser.], **63**, 1—126.
- OSBORN, H. F., 1942 : *Proboscidea*. **1, 2**. Amer. Mus. Nat. Hist., New York.
- ROMER, A. S., 1966 : *Vertebrate paleontology*. 3rd ed., 386p., Chicago Univ., Chicago.
- SIMPSON, G. G., 1945 : The Principle of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, **85**, 132—134 ; 243—249.
- 周明鎮・張玉萍, 1974 : 中国的象化石。74p., 科学出版社, 北京。
- VAUFREY, R., 1958 : Proboscidea, étude systématique. In PIVETEAU, ed. : *Traité de paléontologie*, **6**, 203—295. Masson, Paris.

追記 : 前報 (地質雑, **83**, 530—531) の記載に下記を追加する。

(2) 頭蓋の側面 (図版 II)

右外耳孔 (Porus acusticus externus) の長径は 35 mm, 短径は 28 mm である。

(3) 頭蓋の後面および上面 (図版 I-1, III-1)

頭蓋底には茎乳突孔 (Foramen stylomastoideum) ・後破裂孔* (Foramen lacerum posterius) : 頸動脈管 (Canalis caroticus) ・卵円孔 (Foramen ovale) および中破裂孔 (Foramen lacerum medium) ・翼蝶形骨管 (alisphenoid canal) が開口する。

* 頸静脈孔に相当する。

茎乳突孔は大後頭孔の腹側縁から腹側に 40 mm の水準にあり、左右の孔の内側縁間の距離は 236 mm, 内径は左 20×12 mm, 右 15×10 mm である。後破裂孔は同じく腹側に 50 mm の水準にあり、左右の孔の間隔は 126 mm, 内径は左 28×15 mm, 右 25×15 mm である。頸動脈管の開口は同じく 70 mm の位置にあり、左右の間隔は 58 mm, 内径は左 10×20 mm, 右 15×20 mm である。卵円孔・中破裂孔の位置は表面にはないので正確に計測できない。内径は左 20×15 mm, 右 18×15 mm である。翼蝶形骨管の開口は大後頭孔から 130 mm 腹側の位置にあり、左右の間隔は 119 mm で、内径はいずれも 25 mm である。