

脊椎動物化石とその起源

高橋啓一 = 琵琶湖博物館

古琵琶湖層群の脊椎動物化石

高橋 古琵琶湖層群から産出する脊椎動物化石については、岡崎美彦さんや松岡長一郎さんなどによってまとめられています。それによりますと、古琵琶湖層群からは、ゾウ類化石をはじめ、シカ類、ウシ類、イノシシ類などの偶蹄類化石、ネズミ類の齧歯類化石、それにワニ類やスッポン類などの爬虫類化石、そのほかヘビウといった鳥類化石が出ています。最近ではウサギ類の化石も発見されています。

これらの化石を産出層準別にまとめてみますと表6・1のようになります。古琵琶湖層群の場合、産出する化石は量的にはそれほど多くないのですが、同一地域から時代を追って産出すること、また古琵琶湖層群は層序がよく調べられているので産出する化石の時代が確定できること、こうした点から化石のもつ意味あいもより高いものになっています。

日本列島から産出する鮮新～更新世の脊椎動物化石ではゾウ類が最も多く、産地数でいうと全体の約80%を占めます。次いで多いのがシカ類でこれが約20%ほどです。この中にはゾウ類とともに産出しているものも含まれます。他の種類は数%にすぎません(図6・1)。古琵琶湖層群の場合も同じような傾向で、最も多く出てくるのはゾウ類の化石です。そのゾウ類の化石では、産出するのは臼歯の化石

が圧倒的に多く、切歯(牙)や体の骨の化石はわずかしか出ていません。

古琵琶湖層群の場合、歯や骨の化石以外にも脊椎動物の足跡化石がたくさん出ているのも大きな特徴です。これは、約400万年もの長期にわたって水域や湿地が続き、動物たちが集まったり、足跡が残りやすかった環境があったからですが、ただそれだけでなく、足跡化石を熱心に研究している人々によって滋賀県足跡化石研究会がつけられ、その研究会の活動に負うところが大きいのです。

足跡化石は、古琵琶湖層群の下位から上位まで、礫層あるいは深い湖の環境を示す層準を除けば、どこからでも発見されています。その足跡のほとんどは、ゾウ類および偶蹄類のもので、なかには鳥類やワニ類の足跡も見られます。さらに足跡化石で注目されるのは、ゾウ類や偶蹄類の歯や骨の化石を産出しない場合でも、多くの層準で足跡化石が発見されていることです。

ゾウ化石の分帯

いま述べたように、日本の鮮新～更新世の地層から産出する脊椎動物化石ではゾウ類のものが圧倒的に多く、この時代の化石を実際に知ろうとすると、どの産地にいってもゾウ類の化石にお目にかかります。この時代、日本列島における哺乳類の主人公の座は、まさにゾウ類によって占められていたわけですが、

じつはそれだけに止まらず、日本の場合、非常に特徴的なのは、時代ごとにゾウの種類が入れ代わっていることです。

古琵琶湖層群とその上位の段丘堆積層の時代からは5種類のゾウ化石が産出します。古琵琶湖層群から産出するのは、古い方から順にいいますと、シンシュウゾウ、アケボノゾウ、シガゾウ、トウヨウゾウの4種類、そして新しい段丘堆積層の時代からは、よく知られているようにナウマンゾウが出てきます。しかもそれぞれの種類が、時代ごとに入れ代わりながら出現しています。

出現するゾウの種類が時代ごとに異なることが明らかになれば、今度は逆に、産出したゾウ化石の種類によって、地層や時代を区分できます。これを分帯といっていますが、日本のゾウ化石の分帯は古くから研究が進められていて、1960年代には一定程度のものであがっていました。ただこのときには、全国的にみて時代的なバラツキがあり、ゾウの種類についても問題が残されていました。

それが最近になって、各地で古地磁気調べられ、また広域火山灰の対比が進んで、近畿・新潟・東海・房総の地層が火山灰層によってつながれ、各地の層序が見直されてきました。この間、ゾウの種類についても見直があり、現在では、日本の多くの地域のゾウ化石の産出時代が、その種類ごとに一致してき

表6・1 - 古琵琶湖層群から産出する脊椎動物化石一覧

地質時代	地層区分	ゾウ類	シカ類	ウシ類	イノシシ類	ウサギ類	ネズミ類	トリ類	ワニ類	カメ類
更新世	段丘堆積層	●								
	伊香立累層									
	古琵琶湖									
鮮新世	草津累層	●	●				●			
	琵琶湖	●	●						●	●
鮮新世	湖								●	●
	阿山累層				●					
	伊賀累層	●								
	上野累層	●	●			●		●	●	●

図6・1 - 鮮新～更新統の哺乳動物化石および足跡化石の種類別比率

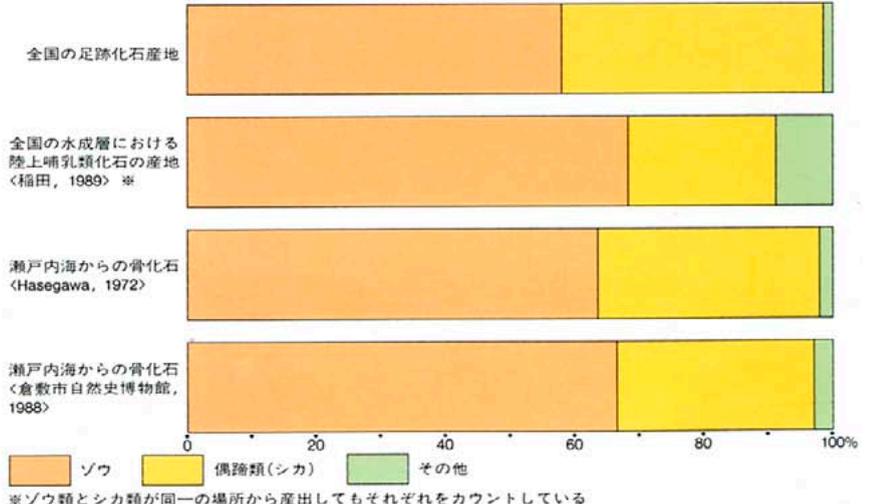


図 6・3 - ステゴドン科の放散経路

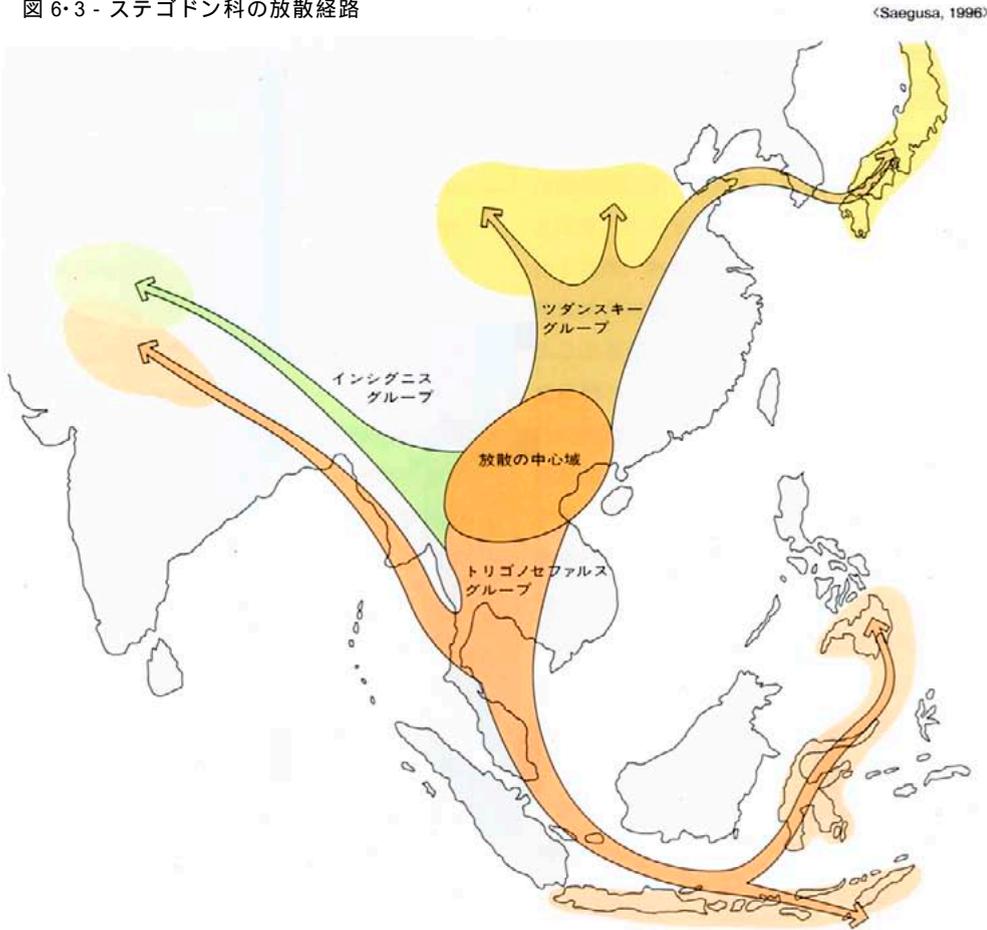
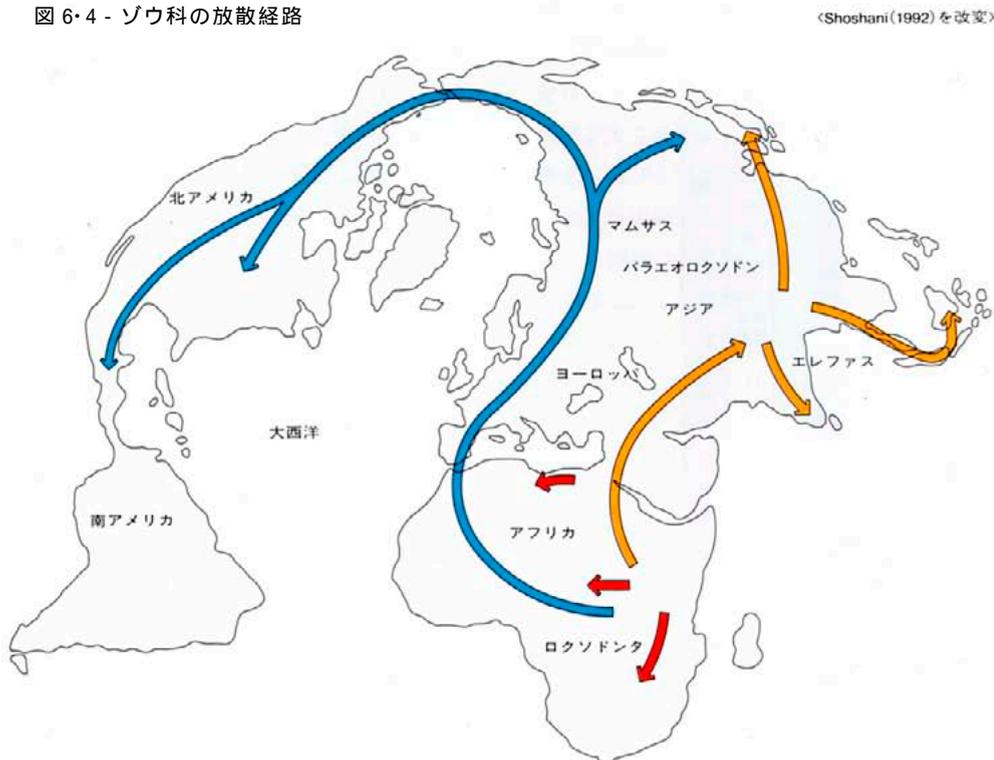


図 6・4 - ゾウ科の放散経路



ました．それを示したのが図 6・2 です．
この図では，大阪層群・古琵琶湖層群・東海層群・魚沼層群・上総層群が，広域火山灰層および古地磁気にもとづいて対比され，ゾウ化石は，その種類ごとに産出層準が示されています．そうしますと，どの地域でも下位から，シンシュウゾウ，アケボノゾウ，シガゾウ，トウヨウゾウ，ナウマンゾウという順で入れ代わっており（北海道ではナウマンゾウの上位にマンモスゾウを産出する），それぞれのゾウ化石を産出する時代も一致しています．もちろん産出時代の一致してない化石もありますが，これは二次堆積あるいは産出した地層の時代決定に問題がある可能性が高いと考えられます．

このように，約400万年という長い期間にわたって規則正しく入れ代わることが分かっている脊椎動物化石は，日本ではゾウ類以外にはありません．さきに吉川さんの示された古琵琶湖層群の層序の中の長鼻類化石の欄は，この図にもとづいております．

ステゴドン科とゾウ科

以上のように，日本の鮮新～更新統からは5種類のゾウ化石が産出しますが，これらは大別すると，ステゴドン科（Stegodontidae）とゾウ科（Elephantidae）に属するゾウ類です．シンシュウゾウ，アケボノゾウ，トウヨウゾウはステゴドン科に，シガゾウとナウマンゾウはゾウ科に含まれます．

《ステゴドン科の起源とその放散》

ステゴドン科の起源は，最近ではゴンホテリウム類にあって，前期中新世後期の初めに東南アジアで生まれたと考えられています．この科は，ステゴドン属とステゴロフォドン属に分けられます．ステゴドン属はおよそ20種ほどに分けられますが，ごく一部を除き大部分はインド大陸以東のアジアの鮮新～更新統から発見されており，この時代の重要な動物相の一員となっています．その生存年代は，約500万年前頃から完新世の4,000年前までですが，多くの種類は約70万年前までに絶滅してしまいました（三枝，1990）．

ステゴドン属は、鮮新世の初めに中国南部で3つの主要なグループに分かれ、そこから四方に放散していったと考えられています。すなわち西部に向かったインシグニスグループ、西部と南部に向かったトリゴノセファルスグループ、北部に向かったツダンスキーグループです(図6・3)。日本のシンシュウゾウとアケボノゾウはツダンスキーグループに、トウヨウゾウはトリゴノセファルスグループに属します(Saegusa, 1996b)。

《ゾウ科の起源とその放散》

ゾウ科は、アフリカゾウやアジアゾウに代表される現代型のゾウです。以前には、ゾウ科の起源は、臼歯の構造や地理的分布からステゴドンに求められたことがありましたが、アフリカのゾウ化石の研究が進むにつれ、ゾウ科の起源がアフリカのゴンフォテリウム科にあることが確かめられてきました。

ゾウ亜科を代表するロクソドンタ属、エレファス属、パラエオロクソドン属、マムサス属はアフリカで生まれ、そこから各大陸に放散しました(図6・4)。

ロクソドンタ属はアフリカを出ることはなく、アフリカゾウへと進化します。エレファス属は、アジア大陸の南部を經由し、中国大陸を北上するグループと南下して東南アジアに分布するグループとに分かれます。

パラエオロクソドン属も、エレファス属と同様にアジア大陸の南部を經由しますが、ここからは中国大陸を北上するグループと西行してアラビア半島からヨーロッパに分布するグループとに分かれます。日本のナウマンゾウは、パラエオロクソドン属に含まれます。マムサス属は、アフリカ大陸の北部を通過してユーラシア大陸の北部を經由し、ベーリング海峡を渡り北アメリカ大陸に達します。日本のシガゾウはマムサス属に含まれます。

《ステゴドン科とゾウ科の違い》

ステゴドン科とゾウ科の見分け方は、それぞれのグループの典型的なものを比べると比較的容易に識別できます。化石として出てくるのは臼歯が多いのですが、この臼歯には大き

な違いが見られます。

ステゴドンの学名Stegodon(ラテン語)は、ギリシャ語の屋根型の歯という意味に由来しており、その名がしめすように、臼歯の咬合面に発達する稜が屋根型になっているのが特徴です。一方、ゾウ科に属する現生のゾウの臼歯は、咬板と呼ばれる板状のものが前後に合わさった状態で見られます。臼歯の高さは、ステゴドン科に比べゾウ科の方が高いのが一般的です(図6・5)。

頭骨は、どちらの科も新しいタイプほど前後に短縮しているのですが、それと同時に、頭骨が背腹に伸びています。その伸び方が2つの科では違って、ステゴドン科は頬骨弓(頬にある骨)より下側がよく伸びているのですが、ゾウ科は上側がよく伸びています。また切歯(牙)のねじれも、ステゴドン科は先に向かって外側にねじれていきますが、ゾウ科は逆に内側に向かってねじれます。

古琵琶湖層群のゾウ化石

古琵琶湖層群と段丘堆積層の時代からは、前述のように5種類のゾウ化石が産出します。図6・6は、古琵琶湖層群の脊椎動物化石および足跡化石の産出場所を示したもので、赤色の番号は脊椎動物化石、青色の番号は足跡化石が見つかったところです。これらの化石の種類と部位、産出層準などは、表6・2および表6・3(56ページ・表)のリストにまとめてあります。図の番号のうち、①から②までが

ゾウ化石の産出地点です。これらの図や表を参考にしていただきながら、古琵琶湖層群のゾウ化石について紹介します。

《シンシュウゾウ(*Stegodon shinshuensis*)》
シンシュウゾウはステゴドン科に属します。模式標本は、長野県上水内郡中条村角倉から発見されたもので、下部鮮新統の^{しがらみ}柵累層市ノ瀬砂岩相から産出します。標本は、左右の上顎第3大臼歯のついた頭骨片です。

以前は、古琵琶湖層群の下部から産出する大型のステゴドンは、エレファントイデスゾウとされ、また同じ時代に日本の各地から産出する大型のステゴドン類には、クリフティゾウ、ポンピフロンスゾウ、インシグニスゾウがあるとされていました。近年になって、これらはすべてシンシュウゾウとして一括されることになりました。

これには研究史的な事情がありまして、日本の鮮新世の哺乳類化石の研究が始められた当時は、研究の進んでいたインドやミャンマーの標本に同定するしかなく、そのためにこの地域から産出するいろいろな種と比較されてきたわけです。それが近年になって、ようやく中国のゾウ化石と同定できるようになりました。

その結果、日本の鮮新世から産出する大型のステゴドン類は、中国東部から産出するツダンスキーゾウ(*Stegodon zdanskyi*)あるいはコウガゾウ(*Stegodon huanghoensis*)と

図6・5 - ステゴドン科とゾウ科の臼歯

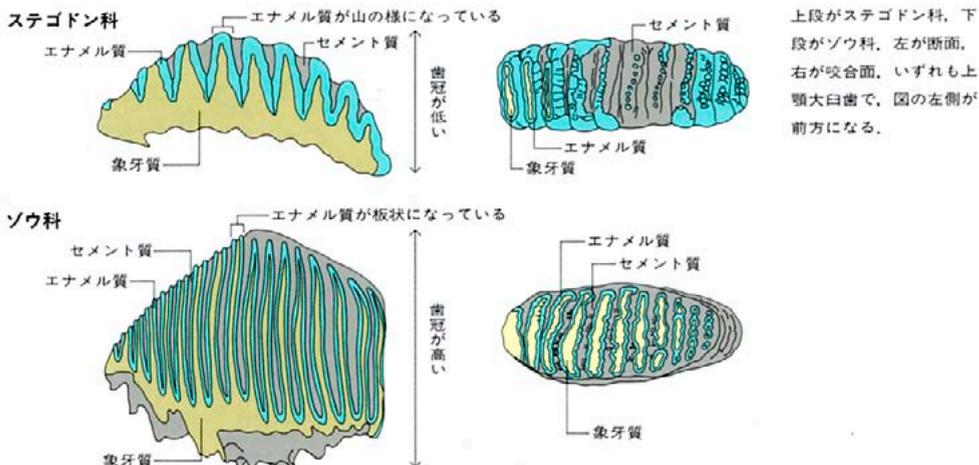
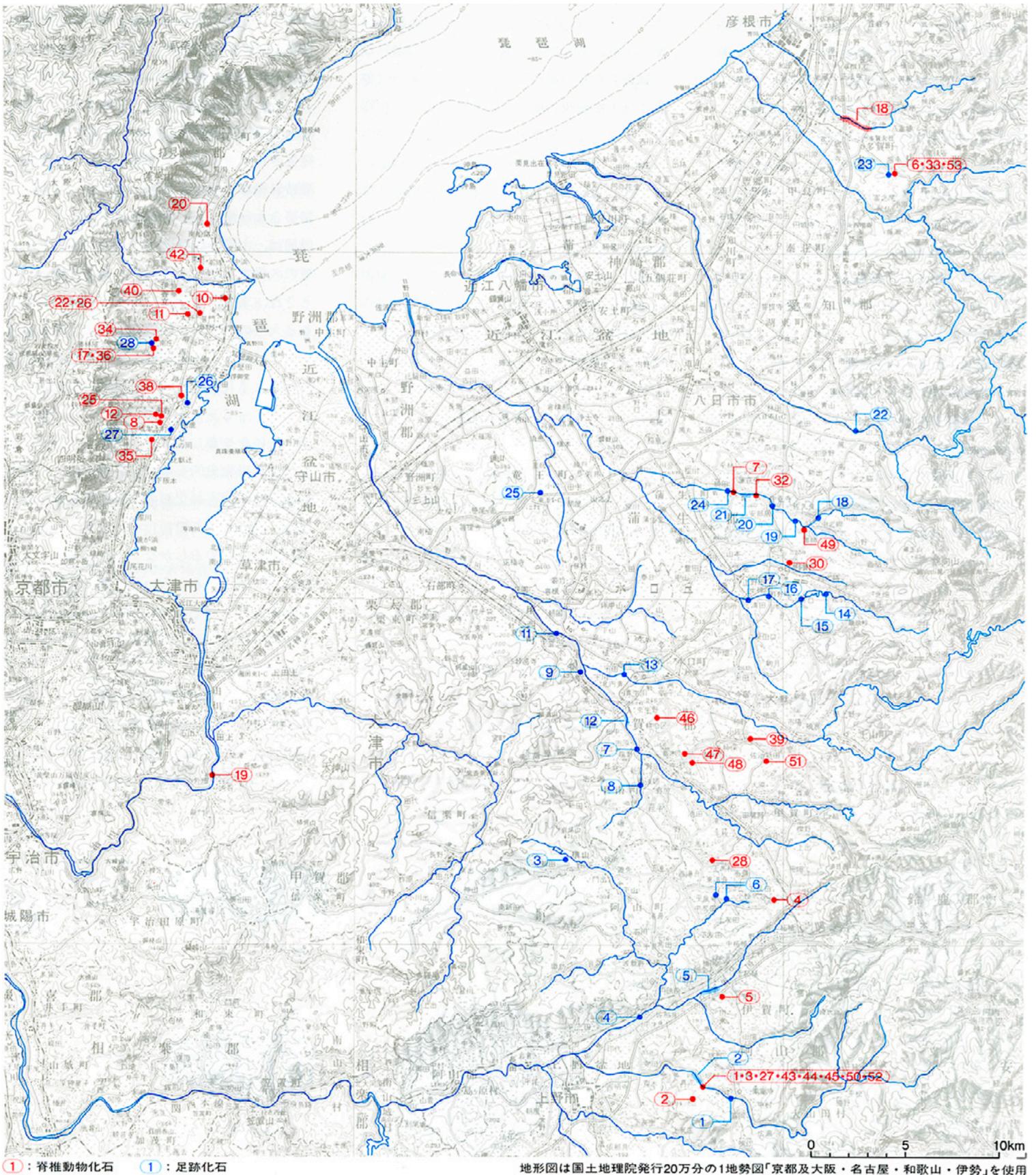


図 6-6 - 古琵琶湖層群の脊椎動物化石および足跡化石の産出場所（化石の種類・部位・産出層準などは56ページ～表に記載）



呼ばれている種に近縁または同一種であると考えられるようになり、それでシンシュウゾウとして一括されるようになったわけです。ただ私自身は、小西省吾さんとの下顎骨に関する共同研究から、シンシュウゾウはツダンスキーゾウと形態的には類似するが別種であると考えています。

日本におけるシンシュウゾウの産出年代は、約400万年前から300万年前までで、産地は宮城県から長崎県までにわたります。産出する化石はほとんどが臼歯で、ややまとまった全身の化石は、東京都多摩郡五日市町産と三重県安芸郡河芸町産のものだけです。このため全身骨格の特徴は、まだ十分に検討されていません。

中国で発見されたコウガゾウは、肩の高さが約3.8mもあります。日本産のシンシュウゾウも、産出する臼歯の大きさや足跡化石の大きさから考えると、コウガゾウと同じ程度の大きさだったろうと思います。中国産コウガゾウの全身骨格は、琵琶湖博物館に展示されています。現在、私は大分県宇佐郡安心院町でシンシュウゾウと考えられる骨格化石の発掘を続けておりますが、この発掘が終了すれば日本では全身の骨格が最もそろった標本となり、全身骨格の研究もより進むだろうと期待しています。

古琵琶湖層群からは、上野累層および伊賀累層から臼歯、切歯、上腕骨の一部などが産出しています。切歯や上腕骨は形態的に同定されたものではなく、産出層準から判断されたものです。臼歯化石は、上顎第3大臼歯と右下顎第3大臼歯の2点あり、どちらも大型の臼歯です。図の ~ がシンシュウゾウを産出した場所です。

《アケボノゾウ (*Stegodon aurorae*)

後期鮮新世から前期更新世にかけては、ステゴドン類の1種であるアケボノゾウの化石が産出します。アケボノゾウの臼歯の特徴は、ステゴドン類のなかでは小型で、高い歯冠をもち、第3大臼歯で11~13稜と稜数の多いことです。

こうした特徴をもった臼歯化石は、1930年代までに、ショウドゾウ、カントウゾウ、スギヤマゾウ、アカシゾウ、タキカワゾウなどと呼ばれていましたが、近年、樽野博幸さんにより、これらはショウドゾウとされたものの一部を除き、他はすべて同一種であるとされました。現在では、命名規約上優先権のあるアケボノゾウとしてまとめられています。

アケボノゾウの模式標本は、石川県戸山産といわれている上顎臼歯ですが、正確な産出場所と層準は不明です。ある程度まとまった全身の骨格は、埼玉県狭山市、兵庫県神戸市および明石市などから産出しています。古琵琶湖層群では、図の の地点、滋賀県犬上郡多賀町の蒲生累層からほぼ1個体分の骨格が産出しています。

それらの復元から得られた肩の高さは約1.6~2mで、日本産のゾウの中では最も小型です。ただ切歯は、体の小さいわりには太く長いものをもっていました。アケボノゾウの分布は、岩手県から産出している1例を除くと関東と新潟を結ぶ線より西側に多く、一番西の産地は長崎県になっています。

アケボノゾウと大陸の種との関係は、三枝春生さんの頭骨の形態にもとづく研究から、ツダンスキーゾウとの系統関係が深いと考えられています。ただ系統関係は深いのですが、大陸にはアケボノゾウと同様な種が報告されておりません。これらのことから、アケボノゾウは、日本の中でシンシュウゾウから進化した日本固有のゾウと考えられています。

古琵琶湖層群からは、前述の多賀町のほかでは、日野町の蒲生累層からの上顎臼歯と大津市産の上顎臼歯とが知られています(図の)。大津市産のものは、大津市北部を流れる大正寺川に沿う崖のすそで発見されています。崖をつくっているのは堅田累層栗原互層で、化石は栗原 火山灰の下位14mにあり、地層の堆積年代は約70万年前です。

アケボノゾウの産出年代が約70万年前というのは非常に新しく、さきの図6・2を見ても分かるように、他の産出層準とは飛び離れて

います。このような年代を示す標本は、他の地域でもみられますが、いずれも保存が不良であったり、浅海あるいは河川性の堆積物に含まれているようで、大津市産を含め、これらの化石は二次堆積の可能性が大きいと思われます。したがってアケボノゾウの産出年代は、約250万年前から100万年前とするのが妥当であろうと考えられます。

《シガゾウ (*Mammuthus shigensis*)

シガゾウは、ゾウ科マムサス属に含まれます。ゾウ科の中では、日本に最初に現れたのがこの種類です。この化石を産出する時代は、前期更新世から中期更新世で、年代でいうと約100万年前から50万年前の期間です。

マムサス属のゾウは、日本では大別して新・旧の2つのグループが見られます。新しい方は、北海道で発見されるプリミゲニウスゾウ=マンモスゾウ (*Mammuthus primigenius*) で産出時代は後期更新世です。古い方は、ヨーロッパでいう *M.meridionalis* *M.armeniacus* 系列に属すると思われるグループで、これがシガゾウにあたります。

この後者のグループは、従来、日本では多様な名称が使われていて、著しく混乱していました。その原因としては、研究が進むにつれて属名や種名が変更されてきたこと、臼歯の個体変異を十分に考えずに、わずかな形態の変異によって亜種に分けたことなどがあげられます。ただこのグループは、大きくは2つのタイプに分けられるという点では、共通した考え方が成立していました。

すなわち、一方のタイプは、ムカシマンモスと呼ばれた房総半島産のもので代表される種です。他のタイプは、シガゾウと呼ばれた近畿地方産のもので代表される種です。しかしこれら2種にしても、時代的にも形態的にもはっきりと分けることができません。それで現時点では、同一種としておくのがよいと考え、ここでは、シガゾウの名でまとめています。シガゾウの化石は、北は北海道から南は沖縄県まで広い範囲から産出しています。

古琵琶湖層群からは、シガゾウの完模式標本