

中国四川省塩井溝産の *Stegodon orientalis* Owen, 1870 (Stegodontidae, Proboscidea)の頭蓋について(予報)

三 枝 春 生*

兵庫県立人と自然の博物館 地球科学研究部

A Note on Cranial Materials of *Stegodon orientalis* Owen, 1870 (Stegodontidae, Proboscidea) from Yanjingou, Sichuan, China

Haruo SAEGUSA

Division of Earth Sciences, Museum of Nature and Human Activities, Hyogo, Yayoi-ga-oka 6,
Sanda, 669-13 Japan

Abstract

A cursorial description is given of the cranial morphology of *Stegodon orientalis* Owen, 1870, based on materials collected by W. Granger during 1920-1921 from Yanjingou, Sichuan, China. The cranial vault of *S. orientalis* shows enigmatic autapomorphies such as loss of the crista nuchae, a pair of prominent domes on the vertex and a shallow groove on the forehead. Beside these enigmatic characteristics, the cranial morphology, the forehead in particular, closely resembles that of *S. trigonocephalus* and *S. ganesa*, suggesting a sister-group relationship for *S. orientalis* and the *S. trigonocephalus* group (*sensu* Saegusa, in print).

Key words: *Stegodon*, Proboscidea, Pleistocene, China, cranial morphology, systematics

はじめに

Stegodon orientalis Owen, 1870 は東アジアの中期更新世に一般的な長鼻類である。これまで東アジア各地から報告されてきた *Stegodon orientalis* の化石の大部分は類歯であり、頭蓋化石は、中国四川省万県塩井溝からしか産出していない。塩井溝産の頭蓋化石に関してはこれまで、Matthew and Granger (1923) による産出報告中の写真図版、Osborn (1942) 中の幼獣の頭蓋の前面観の図、および Colbert and Hooijer (1953) による側面観の図と頭蓋の成長過程の記述が公表されている。しかし、塩井溝産の頭蓋化石の記載および他の長鼻類との比較はまったく行われておらず、頭蓋にどのような特徴があるのか明かでなかった。

いっぽう、Saegusa (1987) はこれまで頭蓋化石の知られている7種の *Stegodon* に関して頭蓋の形質をもとにした分岐図を作成したが、残念ながら

S. orientalis はその分析に含まれておらず、*S. orientalis* と他の *Stegodon* の系統関係は不明であった。

最近筆者は、アメリカ自然史博物館において、塩井溝産の *S. orientalis* の頭蓋化石を予察的に観察する機会を得た。重要な部分が補修用の石膏に覆われているなどして、今回の観察は予察的な段階にとどまったが、Colbert and Hooijer (1953) などの図からは予期できない特異な形態が発見された。以下ではこの *S. orientalis* の特異な形態とそれが長鼻類の頭蓋の形態学全般に投げかける問題点について述べる。

用語

頭蓋の記載に用いる用語の大部分は長鼻類団研 (1977) および犬塚 (1977a, b) のもので問題がなかったため、これらの著者に従った。しかし、

*兼任: 姫路工業大学自然・環境科学研究所

ここで意図する議論および記載に対していくつかの用語は不適切であったり、用いられていなかったため、ここでそれらを定義しなおし、本文で用いることにした。

項稜 (Crista nuchae) および上項線 (Linea nuchae)

項稜は家畜解剖学用語(日本獣医学会家畜解剖学分科会, 1978)における定義に従って用いる。上項線は、家畜解剖学用語では用いられていないが、下項線と区別するためここでは用いることとする。項稜、上項線ともにヒトの上項線に相当する。犬塚(1977b, p.648)の”人字縫合にそう粗面のある部分”, Hooijer (1955, p.58)の”occipital crest”に相当する。

後頭 (Occiput)

頭蓋表面のうち、後頭骨および鱗状骨を含んだ尾方を向く部分をこう呼ぶことにする。項平面および後頭面が含まれる。

項平面 (Planum nuchale)

項稜または上項線で背側縁を限られる面をこう呼ぶことにする。項平面には頭蓋を支える筋群の筋粗面が分布している。項平面はさらに、下部、上部、正中部の三部に分けることができる。これはSaegusa (1984)の lower, upper および middle occipital surface に対応する。下部および上部項平面の境界はほぼ上後頭骨と外後頭および上後頭骨と鱗状骨間の縫合線に沿っている。項平面正中部は項陵によって前頭面と接する。

後頭平面 (Planum occipitale)

S. orientalis 以外の長鼻類および家畜では、上項線または項稜が後頭の背側縁と一致する。しかし、*S. orientalis* では後頭は上項線より背側に続いている。この上項線から上方へ延びる面を項平面から区別して後頭平面と呼ぶことにする。

ラムダ面 (Planum lambdaidea)

ゾウ上科の頭蓋の外側には、側頭線と項陵に挟まれた背腹に長く前後に狭い面がある。犬塚(1977)はこの面を側頭面と呼んでいる。また

Saegusa (1987) は同じ部位を temporal plane (側頭平面)と呼んでいる。しかし、ヒトや家畜の解剖学用語では、側頭面も側頭平面も側頭筋に接する部位に使われており、犬塚(1977)およびSaegusa (1987)での名称の選び方はこれらと紛らわしく適切でない。側頭線と項陵に挟まれる頭蓋の外側にある狭い面にはラムダ縫合があるので、ここではこの面をラムダ面と呼ぶことにする。ラムダ面はさらに上部と下部に分けられる。これはSaegusa (1984, 1987)の lower および upper temporal plane にそれぞれ相当する。ラムダ面下部は項平面下部と、ラムダ面上部は項平面上部と項陵ないしは上項陵で互いに接する。

眼窩側頭稜 (Crista orbitotemporalis)

家畜解剖学用語における定義に従って用いる。

腹眼窩稜 (Crista orbitalis ventralis)

これは家畜等でのそれとはかならずしも相同ではない。Saegusa (1987)で用いられている定義にここでは従う。

前頭峽部 (Isthmus frontalis)

前頭における左右の側頭線間の最小幅およびその最小幅を示す位置をこう呼ぶことにする。Hooijer (1955, p.49, 51, 56)の temporal contraction に相当する。

外前頭稜 (Crista frontalis externa)

側頭線のうち前頭峽部から、前頭骨頬骨突起までの区間をこう呼ぶことにする。

顔稜 (Crista facialis)

ゾウ上科において、上顎骨頬骨突起の基部にはオーバーハングした部分があり、そこには強い粗面が発達する、この部位を顔稜と呼ぶことにする。

略号

AMNH: American Museum of Natural History

D: 乳白歯

M: 白歯

Class Mammalia Linnaeus, 1758

Order Proboscidea Illiger, 1881

Family Stegodontidae Osborn, 1918

Genus *Stegodon* Falconer and Cautley, 1847*Stegodon orientalis*, Owen 1870.

ここでは複数ある塩井溝産の頭蓋化石の特徴を一括して述べることにする。個々の標本の詳細な記載は、塩井溝産の標本から余分な補修用の石膏をはずすなどの処置が終了した時点にする予定である。

保存

頭蓋化石の特徴を述べる前に、塩井溝産の6個の頭蓋化石の保存状態を述べておく。AMNH 18638, AMNH 18632, およびAMNH 18702はD²およびD³を使用中の幼獣である。AMNH 18638は右側頭骨および頭蓋底の大部分を欠いている。AMNH 18632は後頭の右半分および頭蓋底を欠損し、右頭頂および側頭が圧密により陥没している。AMNH 18702は頭蓋冠を完全に失っている標本である。AMNH 18702は、D³およびD⁴を使用中の若い個体の頭蓋である。左右からの圧密による変形をうけゆがんでいる。AMNH 18630はM¹およびM²を使用中の若い成獣の頭蓋である。頭蓋の右側面は、側方からの強い圧密による変形を受けてはいるが、保存されている。しかし、左の切歯骨の大部分、頬骨弓、側頭、前頭および頭頂は大きく欠損し、その部分は石膏により補修されている。AMNH 18708はM³を使用中の老獣の頭蓋であり、上顎骨および切歯骨を除いた頭蓋の大部分を欠損している。欠損部は石膏によって造形されているが、造形部はステゴドンというよりも現生のアジアゾウに類似している。

頭蓋の前面 (Plate I-2)

保存の良い3つの幼獣の頭蓋には以下の形質が共通してみられる。前面観全体の輪郭は頂点が下を向く鋭角な二等辺三角形に近い。頭頂には背側へ強く突出するドーム状の隆起が左右にある。このドーム状の隆起に挟まれる頭頂の正中部は腹側に凹み、鞍状の曲面を示す。頭頂には粗面が存在しない。前頭の輪郭は逆さになった台形に近く、

頭頂のドーム状の隆起に向かって幅を広げている。前頭の背腹高は左右幅より大きい。前頭の正中部は浅くへこみ、頭頂正中の鞍状の凹みに続いている。前頭骨頬骨突起の外側および前への張り出しは非常に弱く、前頭峽部での前頭の幅は大きい。このため、前頭骨頬骨突起での幅と前頭峽部での前頭幅の差は小さい。外前頭稜は短い。鼻骨の先端部の前および腹側への突出は極めて弱い。骨鼻口は左右に狭く、切歯槽基部の幅と骨鼻口の幅はほぼ等しい。*Stegodon zdanskyi*および*S. aurorae*では骨鼻口腹側外縁から腹側外側に延びる浅い溝があるが、*S. orientalis*にはない。骨鼻口腹側外縁はやや背外側へ上がり、*S. trigonocephalus*、や*S. ganesa*のそれに類似している。切歯骨は左右に狭く、その外側縁間の幅は先端に向かって減小する。切歯槽は小さいが、切歯上窩は深い。

以上の形質のうち幼獣以外で確認されたものを述べる。若い個体であるAMNH 18702および若い成獣の頭蓋AMNH 18630では頭頂および前頭に欠損部が目立つが、石膏によるこの部位の復元はほぼ正確であり、その復元によれば頭頂および前頭の形態は幼獣と基本的に同じである。AMNH 18630にも前頭正中の凹みは存在し、頭頂の左右にあるドーム状の隆起間を走る鞍状の凹みに連続している。前頭の背腹高と左右幅の比は頭蓋AMNH 18630においてほぼ一対一である。前頭骨頬骨突起の前および外側への突出は極めて弱い。AMNH 18630では前頭峽部は幼獣よりも幅広くなっている。したがって、前頭峽部での前頭幅と前頭骨頬骨突起間の距離の差はより小さくなっている。鼻骨先端の突出は弱く、骨鼻口の幅は狭い。切歯骨は、若い個体であるAMNH 18702およびAMNH 18630においても左右に狭く、先端に向かって幅を減ずる。切歯槽から見て切歯は小さいが、切歯上窩は深い。AMNH 18702には小さな切歯が復元されている。

頭蓋の後面および頭頂 (Plate I-3および4)

保存の良い3つの幼獣の頭蓋に共通してみられる形質を述べる。頭蓋後面の輪郭は台形に近く、外耳孔の高さで最大幅を示す。頭頂には前面でも観察された一対のドーム状隆起が観察され、それ

らは外背側へ強く張り出している。このため、後頭外側縁の中程は内側へゆるくへこむ。後頭窩は浅い。頂平面が後頭の腹側から全体の高さの3分の2まで分布し、その背側縁は上項線を形成している。上項線は背側に凸の弧を描き、この弧の上縁は後頭腹側縁からドーム状の隆起の頂点までの距離の中間にある。Saegusa(1984,87)はゾウ上科の頂平面は下、上、正中の3つの部分に分割できるとしたが、この区別は*S. orientalis*では明確でない。上項線の背側には筋粗面を完全に欠いた後頭平面が頭頂まで続いている。頭頂に項稜およびそれにともなう粗面を欠くため、前頭面と後頭平面は頭頂のドーム状の隆起および鞍状の凹みを経て滑らかに連続している。後頭平面の外側および頭頂のドーム上の隆起は他のゾウ上科の頭蓋のラムダ面上部が拡大して形成されたものと思われる。AMNH 18638の後頭骨背側正中には直径1cmほどの穴が開けられており、板間層の状態が観察出来る。長鼻類で一般的な蜂巢状の構造はなく、板間層は哺乳類一般で見られるように海綿質で埋められている。

若い個体であるAMNH 18702および若い成獣の頭蓋AMNH 18630成獣においても確認される形質を述べる。後頭の輪郭は台形に近く、外耳口の高さで最大幅を示す。頭頂にあたるドーム状の隆起および頭頂の正中を走る鞍状の凹みには、粗面がなく、したがって項稜は存在しない。板間層の蜂巢化、後頭窩の深さなどは明かでない。

頭蓋の側面(Plate I-1)

頭蓋は全体に著しく前後短縮している。側頭平面は頭頂のドーム状の隆起の頂上のすぐ下までのび、側頭窩は背腹に極めて高くかつ前後に短い。頬骨は他のゾウ上科のそれに較べかなり前後に短い。以上のような特徴は幼獣よりも成獣の頭蓋で顕著になる。ラムダ面下部は低い。ラムダ面上部は頭頂のドーム状の隆起のため拡大している。幼獣では眼窩および眼窩下孔の位置は低く、眼窩側頭稜および腹眼窩稜の傾斜も緩いが、若い成獣の頭蓋であるAMNH 18630では眼窩および眼窩下孔は高く、眼窩側頭稜および腹眼窩稜の傾斜もきつくなっている。*S. trigonocephalus*, *S. ganesa*の成獣で観察される眼窩内の水滴状の輪郭を示す窩

(Saegusa, 1987)はAMNH 18630でも存在しない。前頭は頭頂のドーム状の隆起の下でやや後ろに向かってくぼむ。上顎骨頬骨突起上の顔稜は幼獣、AMNH 18638, AMNH 18632ではかすかではあるが存在する。しかし、AMNH 18702より老齢な個体では顔稜は完全に退化消失している。

頭蓋の下面

底後頭骨には*S. insignis*で見られる結節(Saegusa, 1987)は無い。口蓋は狭く、左右の歯列間の距離は前に向かって減ずる。

年齢および性差

頭蓋の形質の多くは年齢によって大きく変化し、またそこには方向性がある(犬塚, 1977b)。したがって他の種との比較には同一年齢の個体を用いるのが望ましいが、複数の成長段階の頭蓋が知られている*S. trigonocephalus*, および*S. insignis*でもまんべんなく各年齢の標本が得られているわけではない(*S. trigonocephalus*では、 D^3 と D^4 , D^4 と M^1 , M^2 , M^3 をそれぞれ使用中の個体、*S. insignis*では D^3 と D^4 , D^4 と M^1 , M^2 , M^2 と M^3 , M^3 を使用中の個体の頭蓋がそれぞれ産出している)。そこで、年齢的に前後にあたる他の種の頭蓋と比較し、加齢による変化の程度を見積りながらAMNHの標本に観察される形態が種の形質と言えるか吟味した。また、長鼻類では切歯の大きさに雌雄差が一般的にあり、切歯の大きさが影響する部位があるので、このような部位に関しては雌雄差を考慮して問題となっている形態が種の特徴であるかを考えた。

前頭は加齢にともなって背腹に短縮し、左右に拡幅することが現生の長鼻類で知られている(犬塚, 1977b)。*Stegodon*でもこの傾向は当てはまる(Saegusa, 1987)。前頭の背腹高と左右幅の比は若い成獣であるAMNH 18630においてもほぼ一対一であり、著しい背腹方向の短縮はまだ生じていない。しかし、 D^4 と M^1 を使用中の*S. trigonocephalus*と*S. insignis*の頭蓋の前頭はすでにAMNH 18630よりも上下方向の短縮が進んでおり、前頭の左右の幅は背腹の長さよりも大きい。したがって年齢による変化を加味しても*S. orientalis*の前頭は*S. trigonocephalus*や*S. insignis*よりも

背腹の短縮は進んでいないといえる。前頭骨頬骨突起の外側への張り出しと外前頭稜の矢状面に対する角度は、*S. trigonocephalus*、および *S. insignis* において D^4 および M^1 を使用中の幼獣とそれよりも歳をとった個体とで大きな差はない。したがって、AMNH 18630の前頭骨頬骨突起と外前頭稜の形態は年齢差を考えずに他の種とそのまま比較できると考えられる。AMNH 18630の前頭骨頬骨突起の外側への張り出しは弱く、また前頭峽部はひろい。このため前面から見たとき外前頭稜が矢状面に対して交差する角度は非常に小さい。これは *S. trigonocephalus*、*S. ganesa*、*S. pinjorensis* と共通している。これに対して他の *Stegodon* では外前頭稜と矢状面間の角度は30~45度であり、前頭峽部で側頭線は内側にきつく屈曲する。

切歯歯槽の上昇と骨鼻口は加令とともに上昇するが、その程度は種間で異なる。*S. trigonocephalus* と *S. insignis* の Dp^4 と M^1 を使用中の幼獣では骨鼻口の腹側縁は前頭骨頬骨突起とほぼ同じ高さにある。これに対して M^1 および M^2 を使用中の AMNH 18630では前頭骨頬骨突起は骨鼻口の背側縁とほぼ同じ高さにある。したがって *S. orientalis* における骨鼻口の上昇は *S. trigonocephalus* および *S. insignis* より少ないといえる。

切歯歯槽の上昇は切歯自身の大きさと関連して可能性がある。AMNH 18630は小さな切歯骨をもち、したがって切歯も小さいと推定できる。ただし、この個体が雌であるために切歯が小さく、雄では *S. ganesa* や *S. trigonocephalus* 並みの巨大な切歯を持っていたということも考えられる。*S. trigonocephalus* では大小ふたつのタイプの切歯を伴う成獣の頭蓋化石が知られており、雌雄差であるとされている (Hooijer, 1955; Saegusa, 1987)。白歯化石に伴って産出した未記載の切歯の標本がアメリカ自然史博物館、四川省成都地質学院などにあるので、これらをまとめて調査し、切歯の雌雄差を明らかにする必要がある。このような研究が行われるまではとりあえず、AMNH 18630は雌と考え、少なくとも雌の切歯は小さいとしておくのが良いであろう。

同様に、眼窩内の水滴状の窩の有無も直ちに決めることは出来ない。この形質は、*S. trigonocephalus* において M^3 萌出後に発現する。残念な

ことに比較されるべき AMNH 18708 では眼窩が欠損している。従ってこの形質の有無は不明といえる。

頭頂の左右にあるドーム状の隆起、そのあいだにある鞍状の凹み、後頭の腹側半分に限定された項平面といった特徴は、他のいかなる長鼻類でも知られていない。従ってこれらの形質に関しては、他の長鼻類の成長過程を参考にして年齢による変化を推定することは出来ない。幸い、頭蓋間の破損の著しい AMNH 18630 から幼獣まで、これらの形質が見られたので、頭頂の上記の特異な形態は少なくとも D^3 を使用中の個体より老齢な個体間で共有される種の特徴と考えることが出来る。

考 察

頭蓋冠の特異なデザイン

Colbert and Hooijer (1953) は *S. orientalis* 頭蓋の側面を示し、成長にともなう頭蓋の変形を記述している。彼らは *S. orientalis* の幼獣の頭蓋は進歩的な長鼻類一般と類似するとし、成長の過程で頭蓋の短縮などの特殊化が起きると記述している。しかし、上述のように *S. orientalis* の幼獣の頭蓋冠にはゾウ上科の他の分類群では見られない形態があり、それは成獣にも共通して見られることが今回の予察的な観察で明らかになった。*S. orientalis* の頭蓋冠の特異性は次の3点に要約される。

- (1) 頭頂には項稜がなく、項平面は後頭の下半分に限られる。
- (2) ドーム状の隆起が頭頂の左右にあり、これらに挟まれる頭頂正中部は鞍状に凹む。
- (3) 前頭には背腹に延びる浅い凹みがあり、頭頂正中の鞍状の凹みに続く。

ゾウ上科の頭蓋冠は含気化の程度によって、様々な形態をとるが、*S. orientalis* 以外のいずれに於いても項稜は存在する。たとえば、*Elephas* 属では頭頂隆起(犬塚, 1977)が強く発達し、見かけ上 *S. orientalis* 頭頂のドーム状の隆起にもっとも類似するが、*Elephas* 属の頭頂隆起には筋の停止面が認められ、また項稜に相当する粗面もある。つまり、*Elephas* 属の頭頂隆起は頭蓋を支持する筋群のために停止面を与えている。これに対して

*S. orientalis*の頭頂のドーム状の隆起には筋粗面がなく、項稜も存在しない。つまり、頭蓋を支える筋に対して停止面を与えるという点では頭頂のドームは余計なものなのである。しかし、側面観を見ると、少なくともこのドームは側頭筋に対して起始面を提供するために必要であることがわかる。側頭平面はこのドーム状の隆起部のかなり上部にまで延びており、後頭におけるように筋粗面を欠いた空白部は、外側から見た場合ごく限られている。

*S. orientalis*の独特の頭蓋冠の形態は高くて大きい側頭窩と小さくて低い項平面とのかねあいでは生じたものと解釈できる。側頭筋は背側に増大し、高くて広い側頭面を形成するのに対して、項平面に停止する頭蓋を支える筋群には何らかの理由でそれほど大きな筋の停止面は必要なく、この結果項平面と側頭平面の高さは同じでなくなったのであろう。頭蓋の余分な成長をおさえながら、この不釣り合いな筋粗面の割合を実現するには、頭蓋冠の左右に強いドーム状の隆起を作ることによって側頭平面のスペースを確保する一方、正中をへこませ無駄な成長をおさえればよい。

AMNH 18638の後頭平面正中中部で観察される上述の板間層の状態は、頭頂のデザインから見て、興味深い。板間層の含気化がどの年齢でどの部位にまで進むのかという問題があるが、ひとまず*S. orientalis*の頭頂正中では板間層の含気化はあまり起きていないと考えておいて良いだろう。もしそうだとするならば、これは以上で仮定した頭蓋冠の基本設計と整合的である。

さらに*S. orientalis*の前頭正中中にみられる背腹に長い独特の凹みも以上で想定した頭蓋冠の基本設計によって解釈可能である。*S. orientalis*だけでなく*S. zdanskyi*および*S. aurorae*の前頭にも凹みがあり、これはEpifrontonasal fossaと名付けられた(Saegusa, 1987)。しかし、Epifrontonasal fossaは骨鼻口にむかって馬蹄形に開く窩であり、*S. orientalis*のそれとは異なる。Epifrontonasal fossaは骨鼻口と複合しているが、*S. orientalis*の前頭の凹みは頭頂の鞍上の凹みとつながっている。この凹みは、ドーム上の隆起が頭頂の外側(ラムダ面)が強く含気化してドームを形成されるのに対して取り残され、相対的に正中中部が低くなっ

たために生じたものであり、積極的機能はないとするならば、それと連続する前頭の凹みも同様のものと考えることが出来る。*S. orientalis*の前頭の凹みは、頭頂のドーム状の隆起を支持するためのフレームとして、前頭面の縁が膨らみ、その結果、前頭正中が相対的に奥に引っ込んで出来たと解釈できる。

ここでは、項平面および側頭窩の形態がそれぞれ独立に決定され、両者が頭蓋という一つのユニットに組み込まれるという観点から*S. orientalis*の頭蓋の形態を解釈した。しかし、項平面および側頭窩のそれぞれの形態がどのような機能的な要請にそっているのかについてはなにも言っていない。これは今後の課題である。側頭窩の形態には、そしゃくという機能からの要請があるので、臼歯も含めたそしゃく器官全体の機能解剖学的な研究が、項平面については、頭蓋そのものだけでなく、項平面に停止する筋の起始を与えている体幹の前半部を含めた研究が今後必要である。

個体成長における頭蓋の変化

Colbert and Hooijer (1953)は、強度の前後短縮を中心とした変形によって成獣の頭蓋の形態が出来るとしている。なかでも、個々の臼歯の歯冠高は小さいにも関わらず、上顎骨が深くなることを指摘しているのは興味深い。しかし幼獣の頭蓋はゾウ科などと変わらないとしているのは明らかにまちがいである。上述のように、頭蓋の前面および後面をみると、D²およびD³萌出後という時期において他のゾウ科に見られない特異な形質が頭蓋冠に現れていることがわかる。これは、*S. orientalis*と同様に極めて特異な頭蓋冠をもつ*S. insignis*においても、幼獣の段階からこの種独特の形質が表れていることと一致する。また現生のアフリカゾウやインドゾウの幼獣でも、あきらかに種の特徴が出ている。つまり、D²およびD³萌出以降の頭蓋冠の変形は、既に発現しているその種独特の形態に成長過程で起きる一般的な変化が合わさったものと見ることが出来る。初期条件がこのように異なるので、たとえ成長における変形になんらかの共通したルールがあったとしてもその発現の仕方は分類群間で異なるであろうし、そこにまた新たな分類学的な指標が見いだされる可

能性がある。残念ながら Colbert and Hooijer (1953) の議論には比較が抜けているが、近年様々な化石長鼻類で複数の成長段階にわたった頭蓋が発見されており、個体成長の比較ということが可能となってきた (Tassy, in preparation)。個体成長の仕方に分類群を越えた共通性がどこまであり、逆にどこが違うのかに着目しながら現生および化石長鼻類の頭蓋の成長過程における変化を比較研究するべきであろう。

系統

Cladistic analysis は今回は行わなかった。その理由は、いくつかの重要な形質が補修用の石膏に覆い隠されて明かでなかった、頭蓋の形質を扱う方法論上の問題も未解決であるの2点である。これらの問題点については後でまた触れることとして、今回観察出来た形質から予想される *S. orientalis* の系統的な位置づけをまず予想してみよう。

Saegusa (1987) は *Stegodon* 属を3つのサブグループに分けている。第一の分岐は、*S. zdanskyi* と *S. aurorae* からなるクレード、*S. zdanskyi* グループであり、前頭に epifrontonasal fossa という新形質を共有する。このような固有新形質 (autoapomorphy) を持つ一方、上顎骨歯槽突起は眼窩側頭陵の傾斜からみてまだそれほど高くなっていない、外前頭陵は長く、前頭峡部での前頭の幅は前頭骨頬骨突起でのそれよりもかなり小さいなどの原始的な形質が目立つ。*S. orientalis* には、epifrontonasal fossa がなく、上顎骨歯槽突起および前頭は派生している。従って、明らかに *S. orientalis* は *S. zdanskyi* グループには入らない。

次の分岐は *S. insignis* を代表とする、*S. insignis* グループである。このグループは切歯の小型化、底後頭骨に結節があるなどの固有新形質がある。上顎骨歯槽突起が高くなる、骨鼻口が縮小している、前頭峡部が広いなどの新形質は *S. orientalis* にも共通するが、前頭骨頬骨突起および外前頭陵の形態が異なる。*S. insignis* のように前頭の短縮が起きているより派生したもので、前頭骨頬骨突起の外側への突出は強く、そのため外前頭陵の矢状面に対する角度は45度前後あり原始的である。以上からみて、*S. orientalis* が *S. insignis* グループに入る可能性は低いと思われる。

最後のクレードは *S. trigonocephalus* グループである。このグループは、極端な眼窩側頭陵と腹眼窩陵の上昇により、 M^3 を使用している成獣で、水滴状の輪郭を持つ窩が眼窩内に出来る、前頭骨頬骨突起の突出が弱まり、前頭峡部での前頭の幅は前頭骨頬骨突起での幅とほとんど差がなくなるといった新形質を共有している。 M^3 を使用中の *S. orientalis* の頭蓋化石では眼窩が失われているため、水滴状の輪郭をもつ窩の有無は不明である。しかし、*S. orientalis* の上記の前頭の形態は、頭頂のドームを除けば、*S. trigonocephalus* グループと、外前頭陵が短い、前頭峡部と上顎骨頬骨突起での前頭幅の差が小さい、骨鼻口が小さいなどの多くの新形質を共有する。従って、現在の所、*S. orientalis* は *S. trigonocephalus* グループに入る、ないしその姉妹群になる公算が大きい。なお興味深いことに、塩井溝産の *S. orientalis* の頭蓋における加齢に伴う骨鼻口の上昇と切歯の大きさの増大は、*S. trigonocephalus* のそれにくらべて緩いようである。このため、前者の成獣は后者の幼獣に見かけ上似ている。塩井溝産の標本はいずれも雌で、より強い性差を表しているだけなのか、それとも雌雄を問わず *S. orientalis* の成獣は *S. trigonocephalus* の幼獣に近く、いわゆる幼形成熟をおこなっているのか二つの解釈が有り得る。頭蓋の化石がさらに発見される可能性は低いので、以上の問題に強く関わる切歯化石を詳細に再検討する必要があるだろう。

以上では前頭の形質を重視して *S. orientalis* の系統上の位置づけを考えたが、本来は他の形質と併せて character analysis を行うべきである。これを行うための障害は2つある。

第一は標本の保存の問題である。アメリカ自然史博物館に収蔵されている標本は補修のために石膏によってかなり覆われている部分がある。特に若い成獣および老獣の頭蓋 (AMNH 18630, AMNH 18708) でそれが著しい。本稿で行ったものよりも詳細な記載が必要であるが、そのためには補修用石膏によって覆われている部分を削出しなければならぬ。また変形の度合いの正確な見積りが必要であるが、これも石膏で隠されている部分を露出させるなどの処置を行いながら、再検討する必要がある。

もう一つの問題点はSaegusa (1987)の問題点でもある。Saegusa (1987)は頭蓋をいくつかの部分に分割し、character matrixを作成した。しかしながら、頭蓋のように全体で一つのユニットを作っているものには、そのユニット全体を調節している因子があってもおかしくない。つまり、見かけ上個々のものとして見える部分的な変化も全体的な頭蓋の変形の現れにすぎない可能性がある。本質的に同じものを何回もcharacter matrixに載せないためには、純粋に局所的な変化と頭蓋全体が被っている変化を切り分けなければならない。このように切り分けられたものは機能的な単位または形態形成上の一つのまとまりだろう。これにはColbert and Hooijer (1953)が*S. orientalis*の頭蓋の側面観に対して適用したcoordinate transformationはある程度有効であるが、ランドマークの変位の定量化が出来ない、ランドマーク間の空白を埋めるために無根拠にグリッドを引きかねないなどの問題がある。最近はこのような問題を解決するためにさまざまなshape analysisが開発されつつあるが(Chapman, 1990)、どれも二次元の図形に対するものであり、*S. orientalis*の頭蓋のように丸い形をしたものにはまだ限界があると思われる。今後、安価で携帯性の高い装置によってゾウの頭蓋のように丸く複雑なものから三次元座標データを取る方法も含め、さらにShape analysisの手法の開発が必要であろう。

謝 辞

塩井溝産の標本を見るにあたり、お世話になったアメリカ自然史博物館のRichard H. Tedford, Bryn J. Mader, John Alexanderの三氏に深く謝意を表します。

文 献

Chapman, E. R. (1990) Shape analysis in the study of dinosaur morphology. In Carpenter, K. and

- Currie, P. J. (eds.), *Dinosaur Systematics: approaches and perspectives*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 21-42.
- 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。化石研究会誌特別号, 1-15.
- Colbert, E.H. and Hooijer, D. A. (1953) Pleistocene mammals from the limestone fissures of Szechuan, China. *Bull. Amer. Mus. Nat. His.* **102**, 1-134.
- Hooijer, D.A. (1955) Fossil Proboscidea from the Malay Archipelago and the Punjab. *Zool. Var., Museum Leiden*, **28**, 1-142.
- 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。地質雑報, **84**, 523-536.
- 犬塚則久(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。地質雑報, **84**, 639-655.
- 日本獣医学会家畜解剖学分科会(1978)家畜解剖学用語。(財)日本中央競馬会弘済会, 東京, 355 p.
- Matthew, W.D. and Granger, W.B. (1923) New fossil mammals from the Pliocene of Sze-Chuan, China. *Bull. Amer. Mus. Nat. His.*, **38**, 563-598.
- Osborn, H.F. (1942) *The Proboscidea. A monograph of the discovery, evolution, migration and extinction of the mastodonts and elephants of the world vol. II, Stegodontoidea and Elephantoida*. American Museum Press, New York. 803-1675.
- Saegusa, H. (1984) *Cranial morphology and phylogenetic relationship of some stegodonts*. Master Thesis, Kyoto University, 91p.
- Saegusa, H. (1987) Cranial morphology and phylogeny of the stegodonts. *The Compass*, **64**, 221-243.
- Saegusa, H. (in press) Stegodontidae: evolutionary relationships. In Shoshani J. and Tassy, P. (eds.), *The Proboscidea: Trends in Evolution and Paleocology*, Oxford Univ. Press, Oxford.
- 三枝春生(1991)世界のステゴドン属: その系統と進化。亀井節夫編著, 日本の長鼻類化石, 築地書館, 東京, 99-110.
- Tassy, P. (in press) Growth and sexual dimorphism among Miocene elephantoids: the example of *Gomphotherium angustidens*. In Shoshani J. and Tassy, P. (eds.), *The Proboscidea: Trends in Evolution and Paleocology*, Oxford Univ. Press, Oxford.

(1993年3月4日受理)

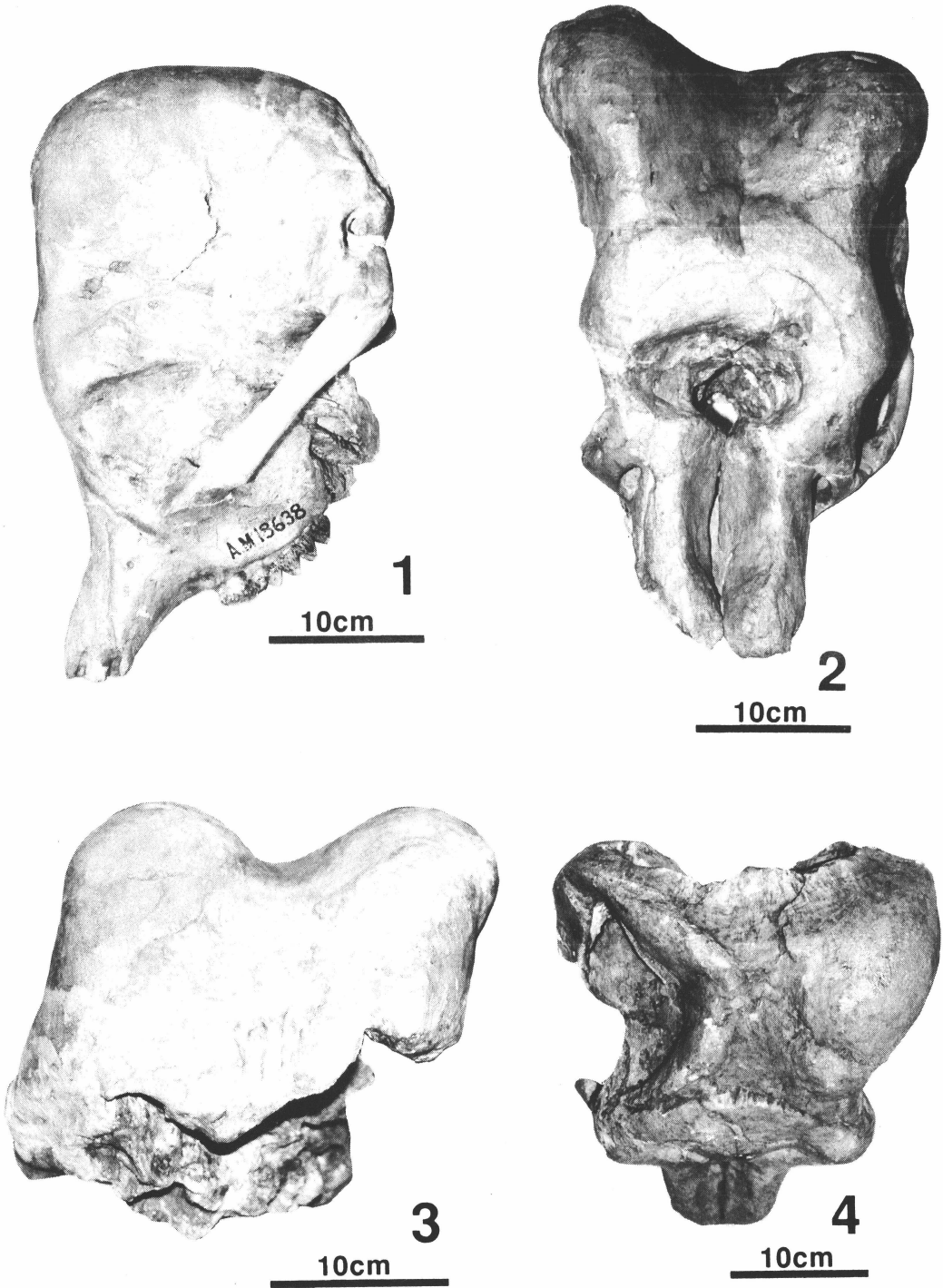


Plate I. Juvenile skulls of *S. orientalis*

- | | |
|-------------------------------|------------------------------|
| 1 Lateral view of AMNH18638 | 2 Anterior view of AMNH18638 |
| 3 Posterior view of AMNH18638 | 4 Vertex of AMNH18632 |