豊橋市自然史博物館研報　Sci. Rep. Toyohashi Mus. Nat. Hist., No. 23, 55–63, 2013

# ゾウの仲間は水の中で進化した!?
# ―安定同位体が明らかにした長鼻類の揺籃(ゆりかご)―

甲能直樹*

# The way of elephants from underwater to land!?
# ―A review of their initial 30 million years based on stable isotopes―

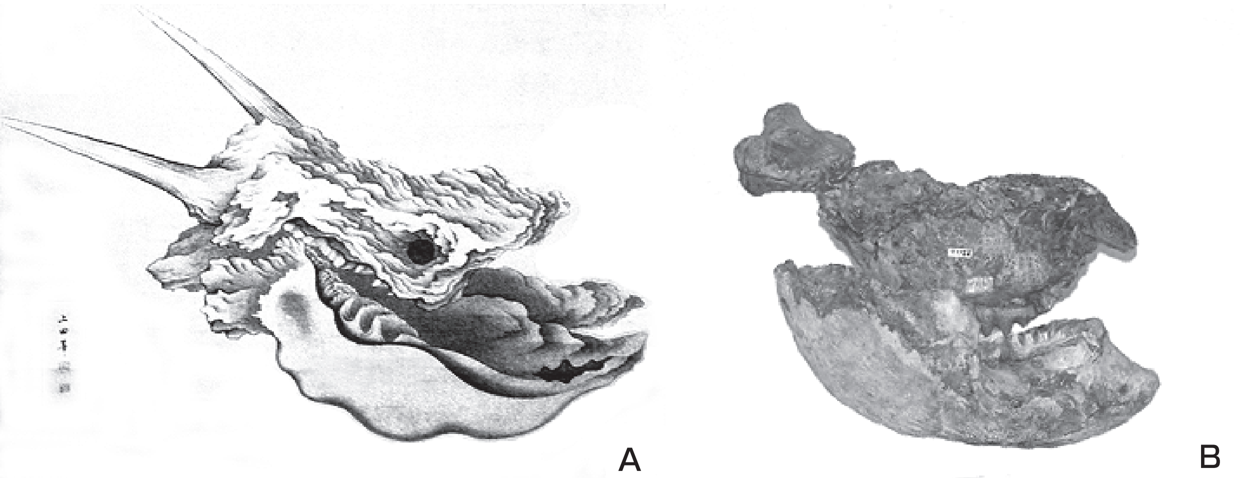
Naoki Kohno*

## はじめに

長鼻類（ゾウの仲間）は，現在の地球上における最大の陸生哺乳類である．実際にアフリカゾウは，体長7～7.5 m，体高3～4 m，その重さは10 tに達する（小原ほか，2000）．また，地質時代には現生のゾウを遥かに凌ぐ巨大なゾウがいくつも知られており，例えば北アメリカのコロンブスマンモス（*Mammuthus columbi*）は，体長8 m，体高5 m，その重さは推定で10数tに達したとされる（第1図）．長鼻類は，現在でこそアフリカの草原～森林にアフリカゾウ（*Loxodonta africana*）とマルミミゾウ（*L. cyclotis*）が，また南アジアの森林にアジアゾウ（*Elephas maximus*）が生息するのみとなってしまっているが，Shoshani et al.（2001）によれば地質時代を通じて8科42属165種もの長鼻類が知られており，現在もなお新たな種の記載が続けられている（例えばSeiffert et al., 2012）．長鼻類は日本列島においても古くからその化石が知られており，中新世のミタケゾウ（*Gomphotherium annectens*），鮮新世のセンダイゾウ（*Sinomastodon sendaicus*）やミエゾウ（*Stegodon miensis*），更新世のアケボノゾウ（*Stegodon aurorae*）やトウヨウゾウ（*Stegodon orientalis*），ムカシマンモス（*Mammuthus protomammonteus*）やナウマンゾウ（*Palaeoloxodon naumanni*）など，その産出は北海道から沖縄まで300ヶ所以上に及んでいる（亀井編著，1991）．こうした長鼻類の化石は，明治以前の本草学の時代には伝説の龍が残した亡骸（龍骨あるいは竜骨）と信じられており，漢方の薬として用いられていたことが知られている．そうした化石の一つが近江国伊香立（現在の滋賀県大津市伊香立）から産出した「竜骨」で，文化2年（1805年）に描かれた「伏竜骨図」はとりわけ有名である（第2図A）．この「竜骨」も，ナウマンゾウにその名を残すE. Naumannによって，絶滅した長鼻類ステゴドン（*Stegodon*）の1種（Naumann,

**第1図．** コロンブスマンモス（学名の*Mammuthus columbi*は，「コロンブスのマンモス」の意で，「コロンビア」の意はない）．国立科学博物館地球館．

* 国立科学博物館．National Museum of Nature and Science, 4-1-1 Amakubo, Tsukuba 305-0005 Japan.
原稿受付　2013年1月8日．Manuscript received Jan. 8, 2013.
原稿受理　2013年1月21日．Manuscript accepted Jan. 21, 2013.
**キーワード：** 長鼻類，暁新世，始新世，初期進化，水生適応，安定同位体．
**Key words：** Proboscidea, Paleocene, Eocene, early evolution, aquatic adaptation, stable isotope.




**第 2 図．** A，近江国伊香立竜華村（現在の滋賀県大津市伊香立）から産出した竜骨の図「伏竜骨図」（文化 2 年＝ 1805 年）．竜家所蔵．
B，国立科学博物館に所蔵されている伊香立産 *Stegodon orientalis* の上顎骨および下顎骨（NMNS -PV 2211）．角の部分は，共産した鹿類の前頭骨部分（NMNS -PV 858）．

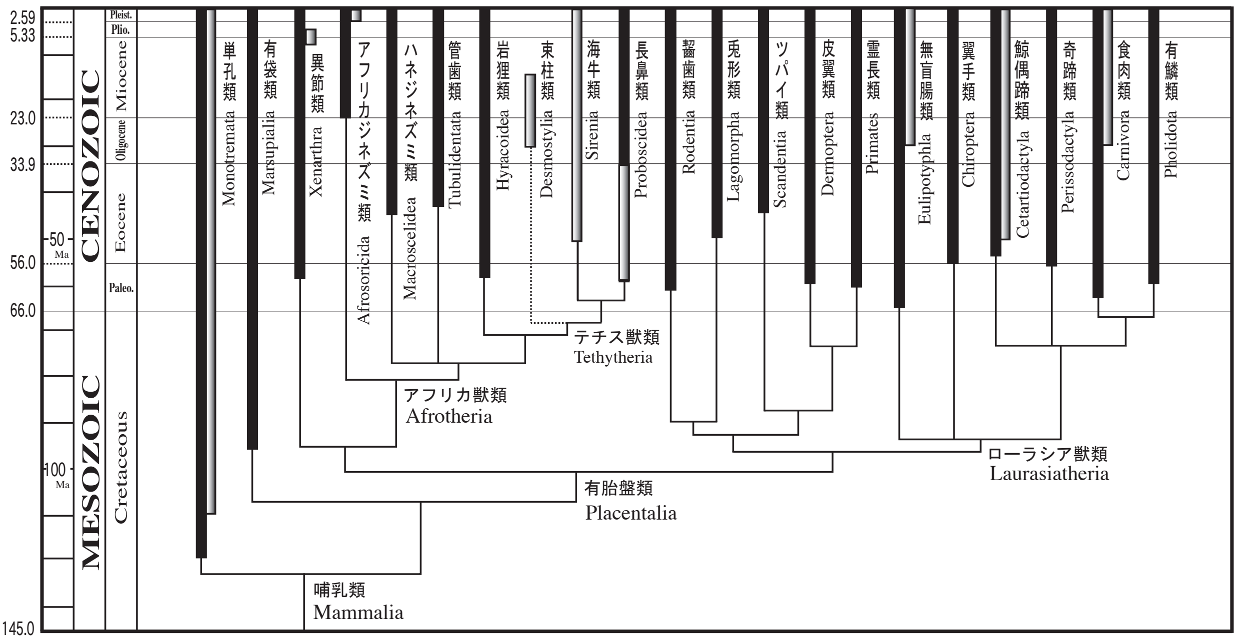
1881）として学術的に記載され，現在ではトウヨウゾウ（*Stegodon orientalis*）の化石（松本，1924）として国立科学博物館（NMNS）にその保管が引き継がれている（第 2 図 B）．しかしながら，長鼻類をよくは知り得なかった江戸時代の日本においても，本草学を引き継いだ近代科学の先駆者らがこれら「竜骨」をすでに有史前のゾウの化石と認知しており，その間の経緯は博物学史的にみても大変興味深いものがある（後閑，1938；今井，1966；亀井編著，1991；磯野，2007）．

近代以降，長鼻類の研究はヨーロッパやアメリカを中心に急速に進み，この仲間の系統進化と古生物地理の概要は，H. F. Osborn による大著 *Proboscidea*（1936, 1942），G. Shoshani と P. Tassy（編著）による *The Proboscidea*（1996），G. Cavarretta ほか（編著）による *The World of Elephants*（2001）などの著作にまとめられているほか，日本においても亀井節夫（編著）による「日本の長鼻類化石」（1991）に，その集大成を見ることができる．近年ではフランスの研究者らを中心とした調査隊によって，モロッコの上部暁新統および下部始新統から長鼻類化石の報告が続々となされており，この仲間の出現からおよそ 3,000 万年間の初期進化の様相が徐々に明らかになりつつある．そして最近になり，初期の長鼻類が河口周辺を生息地として，水生植物を索餌して生活する半水生哺乳類であったことが，安定同位元素の分析に基づいて強く示唆されるようになってきた（Liu et al., 2008）．哺乳類は，新生代を通じて何度も繰り返し水棲生活に適応してきたが，そうした哺乳類は，鯨類（イルカやクジラ）や鰭脚類（アシカやセイウチ，アザラシ），海牛類（ジュゴンやマナティ）や絶滅した束柱類（デスモスチルスやパレオパラドキシア）などに代表される通り，ほとんどが純然たる海生哺乳類として適応進化の道を歩んできている（第 3 図）．したがって，現在では草原あるいは森林でしか見ることのない長鼻類が，初期の進化過程で 3,000 万年間にもわたって半水生の哺乳類だったとすれば，それはまさしく驚愕に値することである．

2012 年 8 月 5 日に豊橋市自然博物館で行なわれたゾウ・シンポジウムⅡ「ゾウの歴史をさぐる」において，筆者は暁新世から始新世にかけての初期の長鼻類が水生あるいは半水生であった可能性が高いことを紹介した．本稿では，シンポジウムでの講演内容を基に，長鼻類の初期進化についての最近の研究を紹介し，とくに安定同位体の分析化学的研究が導き出した驚くべき結果，すなわち長鼻類は初期進化に際して二次的に水生適応して水草を索餌する水棲生活を経た後，さらに「三次的」に陸上へと再適応して草原あるいは森林生活に移行したとする仮説を概観してみることとする．

## 長鼻類の初期進化

長鼻類は，アフリカ大陸に起源を持つアフリカ獣類（Afrotheria）に属し，海牛類（Sirenia）や束柱類（Desmostylia）と共にパラテチス海（古地中海）の南岸地域で進化したとされるテチス獣類（Tethytheria）の一系統群として，暁新世のアフリカ北部に出現した（Sanders et al., 2010）．初期の長鼻類は，ごく一部が前




**第 3 図．**現生哺乳類の系統図（水生適応した系統群を灰色で示す）．
それぞれのタクサ（分類群）の系統関係と分岐年代（細線）は Waddel et al.（1999）に，タクサの化石記録（黒太線は陸生タクサ，灰太線は水生タクサ）は Mckenna and Bell（1998）に従った．束柱類（破線）の系統的位置は，Delmer（2009）に従った．長鼻類の化石記録（生存期間）は，Gheerbrant（2009）に従って修正した．地質年代軸は Gradstein et al.（2012）に従った．

期漸新世にアラビア半島まで分布を拡げるが，暁新世から始新世までの間はアフリカ大陸だけに分布が限局されており，後期漸新世にアフリカ大陸がヨーロッパと地続きになるのを待って初めてアフリカ大陸からの拡散が始まり，中新世以降一気にオーストラリアと南極大陸を除く全世界へと分布を拡げる（Seiffert et al., 2012）．果たして，この「脱アフリカ」以前の暁新世～始新世の長鼻類は，いったいどのような古生態を持つ哺乳類だったのであろうか．

アフリカの初期長鼻類の研究は，20 世紀初頭に大英博物館自然史部門の C. W. Andrews が行なったエジプトのファユームでの発掘調査に始まる（Andrews, 1901）．彼はファユームに分布する後期始新世の海岸～河口堆積物から保存のよい哺乳類化石を多数発掘し，長鼻類としてはパレオマストドン（*Palaeomastodon*），メリテリウム（*Moeritherium*），バリテリウム（*Barytherium*）を記載した．Andrews らによるファユームでの発掘調査はこれ以降も継続され，メリテリウムについては保存のよい頭蓋化石の形態的特徴に基づいて，河川のような場所で半水棲生活をしていたであろうと推定された（Andrews, 1906; Osborn, 1909）．その後も 100 年以上にわたる継続的な発掘調査によって，エジプトのみならずアフリカ北部の各地（リビア，アルジェリア，モロッコ，セネガル）から始新世の初期長鼻類の化石が続々と報告され，この地域が長鼻類の初期進化の中心であったことは疑いのないものとなってきた（例えば Schlosser, 1911; Petronievics, 1923; Osborn, 1936, 1942; Simons, 1968, 2005; Mahboubi et al., 1984; Court, 1994a, 1994b, 1995; Gheerbrant et al., 1996, 1998, 2002, 2005; Delmer et al., 2006; Gheerbrant, 2009; Delmer, 2009; Gheerbrant and Tassy, 2009; Seiffert et al., 2012）．とくに，1990 年代以降，フランス国立自然史博物館の E. Gheerbrant や C. Delmer らは，一連の発掘を通じてモロッコの前期始新世の海成層からフォスファテリウム（*Phosphatherium*）やデゥィテリウム（*Dauitherium*）あるいはアルカノテリウム（*Arcanotherium*）などの原始的な特徴を持つ長鼻類化石を次々と報告し，初期の長鼻類はおおよそ体高が 1 m あまりしかない中型哺乳類だったことや，メリテリウムと同様に「長鼻」を持っていなかったことなどを明らかにしていった（Gheerbrant et al., 1996, 2002; Delmer, 2009）．また，Gheerbrant（2009）はモロッコの後期暁新世の海成層から現時点で最古の長鼻類となるエリテリウム（*Eritherium*）を記載し，当時の長鼻類は現代型のゾウ類（ゾウ亜目）からは想像もつかないような，20 kg にも満たないウサギ大の小型哺乳類であったことを明らかにした（第 4 図）．なお，本稿では深く立ち入ることはしないが，これら後期暁新世から前期始新世に

第４図．モロッコの上部暁新統から産出した最古の長鼻類エリテリウム（*Eritherium azzouzorum* Gheerbrant, 2009）の左下顎骨（NMNS-PV 22255）．

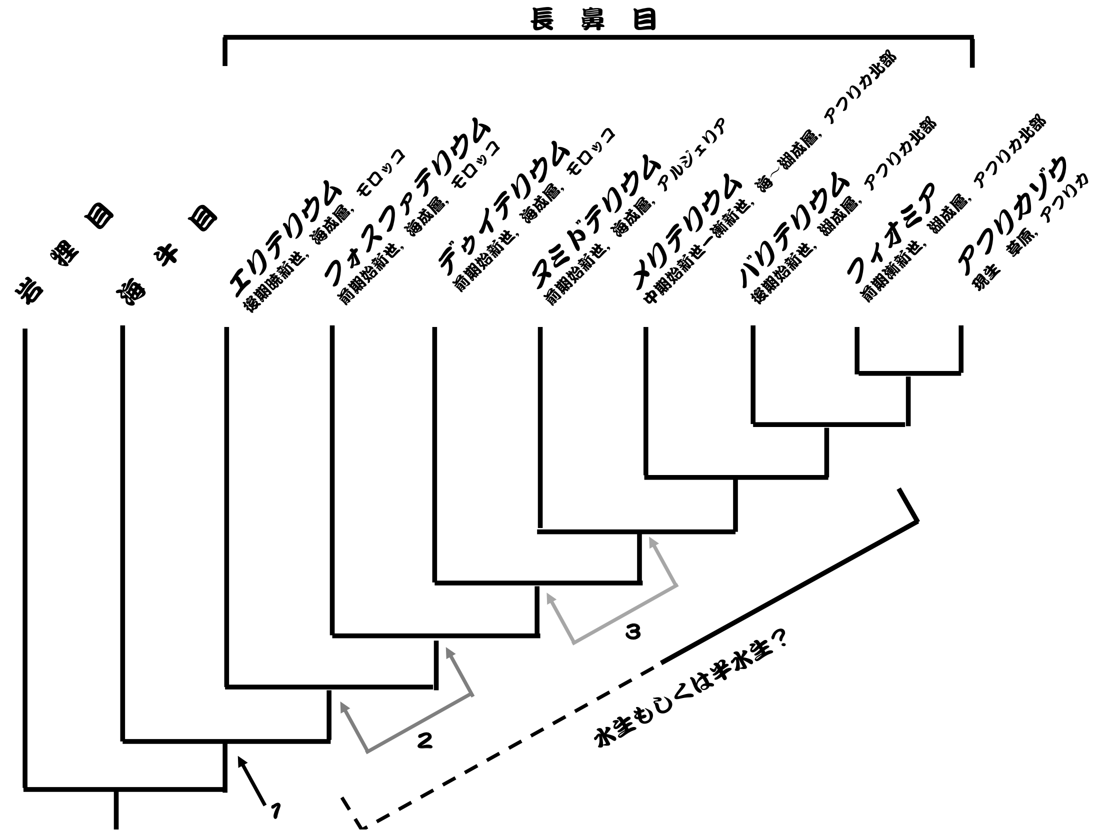
かけての長鼻類がすべて海成層から産出していることは，他のテチス獣類（海牛類と束柱類）が共に海生哺乳類であることや，以下に述べる通り長鼻類が初期進化において半水生哺乳類であったことを考慮すると，今後長鼻類がどのような環境下で出現したのかを明らかにする上で大変興味深い事実であるということだけここで指摘しておきたい（第５図）．

## 安定同位体が示唆する始新世の長鼻類の古生態

ファユームのメリテリウムは，頭蓋に水生適応と見られる特徴（例えば，眼窩と外鼻孔の接近や筒状の脳頭蓋）を持つことや，骨盤の形態が同時代の海牛類に類似して退化的であることなどから，カバよりも水生適応が進んだ半水生哺乳類であったと古くから考えられていた（Andrews, 1906; Osborn, 1909, 1936）．また，イェール大学による 1960 年代の発掘調査によってメリテリウムの全身骨格が知られるようになると，彼らが胴長で四肢が初期の海牛類のように短く退化的であることも水生適応の結果であるとされた（Simons, 1968, 2005）．さらに，Court（1994a）はアルジェリアの上部始新統から産出したヌミドテリウム（*Numidotherium*）の全身骨格化石を記載した際に，四肢骨の特徴が束柱類のデスモスチルス（*Desmostylus*）のそれに類似していることを指摘し，ヌミドテリウムも束柱類と同様に半水生哺乳類であった事を示唆した．したがって，長鼻類が系統進化の初期に半水生種を伴っていたという見解自体は，とりわけ新しいものではない．しかしながら，メリテリウムの頭蓋に指摘された水生適応的な形態は，必ずしも水生適応だけで生じるものではないという意見（Schlosser, 1911; Matsumoto, 1923）や，少なくともメリテリウムの鼓室胞の形態は水生哺乳類のどれよりもむしろ現在のゾウに類似しているという指摘（Court, 1994b）などから，彼らは必ずしも半水生だったとは言えないという見解も存在した．また，メリテリウムに代表される半水生の長鼻類は進化の傍系であり，「直系」が水棲生活をしていたわけではない（Osborn, 1909, 1936）という見解も説得力を持っていたことから，初期長鼻類の適応進化の問題は未解決のままとなっていた．

そうした状況の下で Liu et al.（2008）が行なったのは，ファユームのメリテリウムとバリテリウムの歯のエナメル質を用いた，炭素と酸素の安定同位体比分析である．安定同位元素は食物や飲水を通じて体内に取り込まれ，歯や骨などの硬組織中に固定される．そうした安定同位元素のうち，炭素の安定同位体比は，肉食であったのか植物食であったのか，あるいは植物食哺乳類に対しては草食であったのか葉食であったのか等を反映し，酸素の安定同位体比は，生息地の水環境，例えば淡水であったのか塩水（海水）であったのか，あるいは生息地が湿潤だったのか乾燥していたのか等を反映する（Clementz and Koch, 2001; Clementz et al., 2008）．したがって，体内に取り込まれて固定された同位元素を検出して安定同位体比を知ることができれば，その動物が体内に取り込んだ食物（食性）とそれを取り込んだ場所（生息地）を「直接的」に知ることができる．また，組織の 96% までが無機質からなる歯のエナメル質は，死後の堆積環境や続成過程による歯の組織の変成をほとんど受けないことから，同位体分析には最適な試料となる（Lee-Thorp, 2000）．とりわけ絶滅哺乳類においては，歯のエナメル質から微量な試料を得られさえすれば，必ずしも完全ではない形態情報に依存することなくその動物の生体（生態）情報を得ることができる直接的な方法となることから，現在では絶滅哺乳類の古生態復元において極めて一般的な方法になりつつある（鵜野ほか , 印刷中）．

Liu 等による同位元素分析の結果は，メリテリウムとバリテリウムの酸素同位体比の標準偏差が同一層準から産出した他の哺乳類とは異なっていることを示すと共に，食性を反映する炭素の安定同位体比をも考慮すると，両者は共に水中で水生植物を索餌していた可能性を強く示唆した（第６図）．すでに述べた通り，メリテリウムもバリテリウムも長鼻類の中にあっては時代的にみて最も古い「祖先」ではなく，また形態的にみて最も原始的な長鼻類でもないので，すでに Osborn（1909）が指摘している通り，この結果は長鼻




**第 5 図**．長鼻類の分岐図とそれぞれのタクサの地質時代，堆積環境および分布域（Seiffert, 2007 と Gheerbrant, 2009 に基づいて作成）．
↖ 1，エリテリウムが水生哺乳類であった場合，テチス獣類はその祖先において水生適応していたことを示す．
↖ 2，もしエリテリウムが水生適応していなかった場合，始新世のいずれかのタクサに水生適応が起こったことを示す．
↖ 3，現時点で水生適応の起こった時期が示唆されるタクサ．

類の祖先全体が半水生であったことを意味するわけではない．しかしながら，少なくとも体内に取り込まれた安定同位元素の分析という直接的な方法によって，複数の始新世長鼻類が水中で索餌する半水生哺乳類であったことが確実となったことは極めて重要である．とくに，メリテリウムと共に半水生であることが明らかとなったバリテリウムは，現在のゾウ類（Elephantiformes）と姉妹群をなす系統で，現在のゾウ類はバリテリウムの仲間の中から進化したと考えられているので，化石記録の乏しいバリテリウムの古生態がより詳細に明らかとなれば，その後に引き続くゾウ類に何が起ったのかを知る大きな手掛かりとなる．

したがって，バリテリウムが水中で水生植物を索餌していたという Liu 等の結果は，現在の長鼻類が全体として一連の進化過程において半水棲生活から草原〜森林生活へとその生息環境を大きく変化させたことを初めて明確に示したことになり，少なからず驚きを以って迎えられた（例えば Cressey, 2008）．さらに興味深いことに，その後 Hutchinson et al.（2011）が，長鼻類の大型化に伴って四肢の構造が軽量型歩行獣のそれ（蹠行性）から重量型歩行獣のそれ（亜蹄行性）へと変化した時期が後期始新世以降であることを指摘したことから，「水辺」に生息していた始新世の初期長鼻類が，後期始新世以降に草原〜森林に生息する現代型のゾウ類へと進化したことの持つ意味について，今後地球規模の古環境変動を背景としたダイナミックな議論へと発展する可能性が出てきた．

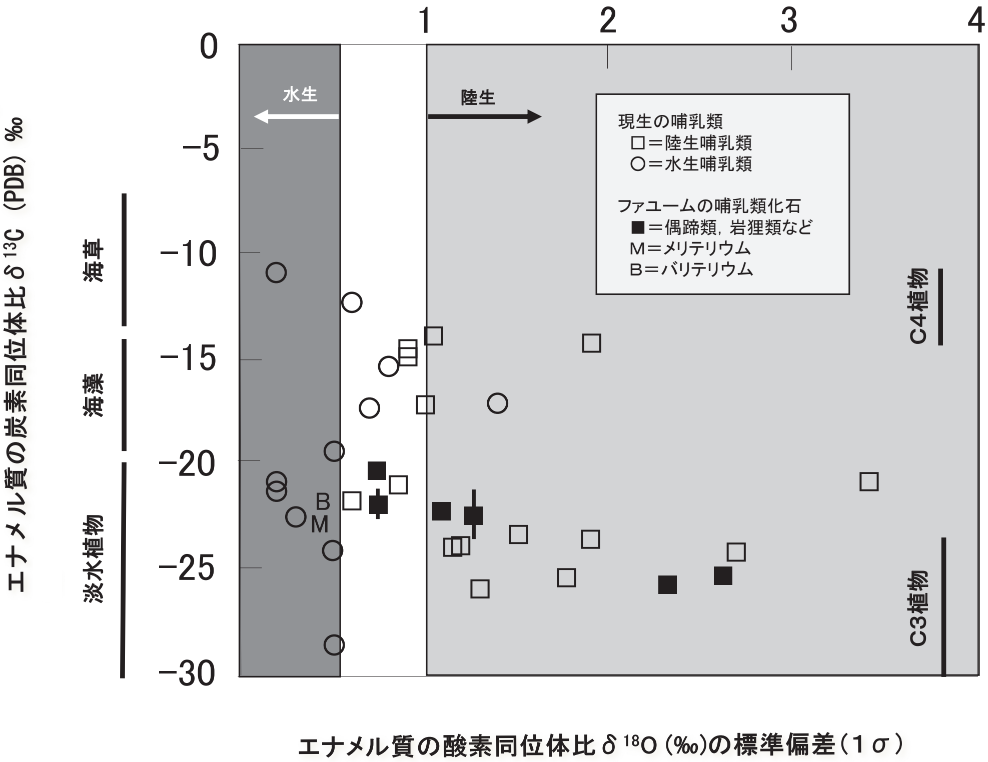
長鼻類の大型化と生息地の移行が起こった時期は，「温室地球」（greenhouse earth）の終焉から「氷室地球」（icehouse earth）の幕開けへと古環境が大きく変動した始新世終末事件（Terminal Eocene Event=TEE）の時期（Wolfe, 1978; Plimer, 2003）と相前後しているようにみえる（第 7 図）．この時期には，多くの水生哺乳類が海生適応を大きく前進させて汎世界的な分布を確立するので，長鼻類が他の水生哺乳類とは異なって適応進化を半水生から陸生へと逆に進めたのだとしたら，哺乳類の進化過程における環境への適応の偶然と必然をより詳しく理解する上で極めて興味深い事例となろう．既に述べた通り，後期暁新世から前期始新世にかけての初期長鼻類の化石は，これまでのところすべて

海成層から産出している．また，長鼻類以外のテチス獣類（海牛類と束柱類）が共に海生哺乳類であることを考慮すると，今後はエリテリウムのようなより古い時代の祖先的な長鼻類に対しても上記と同様の同位体分析が必要であり，長鼻類の出現という出来事そのものを直接的な証拠によって明確に描き出すことがこれまで以上に強く望まれよう．

## 長い鼻は水棲生活におけるシュノーケルだったのか?

最後に，古生物学では通常扱い得ない，軟組織の形態から見た長鼻類の水生適応に関する興味深い議論を紹介しておきたい．長鼻類の内臓には，陰嚢が腹腔内にあることや腎臓の発生初期に水生四肢動物と同様の構造が見られること，肋膜や横隔膜などに呼吸に関連する特異な構造が見られるなど，水生適応の結果と考えられる特徴がいくつか指摘されている（Gaeth et al., 1999; West, 2001, 2002; West et al., 2003）．とくにWestは一連の研究において，肋膜と胸郭の間が結合組織によって隙間なく埋められていることや横隔膜が厚く発達することは，長鼻類が水中の高い水圧下で長い鼻をシュノーケルのように用いて呼吸することを可能にする適応的構造と考えて，長鼻類の長い鼻は祖先の水棲生活に呼応して進化した器官であると主張した．この見解は，ヌミドテリウムやメリテリウムなど始新世の初期長鼻類が長い鼻を持っていなかったことから，あまり支持は得られなかった（Monastersky, 1999）．しかしながら，Westらの研究の重要な点は，長い鼻が水生適応の結果進化したとする解釈にあるのではなく，肺周辺の構造が体躯にかかる水圧に耐えて「水中」での呼吸を可能にしているという指摘にある．というのは，長鼻類が水中から陸上へと生活の場を移す過程で，体躯の大型化と頭蓋の短縮化に伴って，地面に届かなくなる口吻に代えて地面に届いて索餌飲水にも利用できる長い鼻を進化させたのだとしたら，肋膜と胸郭の間を充填する結合組織と厚い横隔膜による強力な呼吸能力と呼気制御能力が，長鼻類に文字通りの長い鼻を進化させる上での前適応（exaptation）の役割を果たしたと考えることができるかもしれないからである．

こうした「可能性」は，これまでのところまだまだ




**第６図．** Liu et al.（2008）が行なった現生の陸生と水生哺乳類およびファユーム産の始新世哺乳類の炭素と酸素の同位体比分析の結果（Liu et al. , 2008に基づいて作成）.
同位体比は，δ記号を用いてδ＝{(Rsample/Rstandard)-1} × 1000 (‰ ) で表される． RsampleとRstandardはそれぞれ試料と標準試料の同位体の比を表すので，炭素の場合はそれぞれサンプルと標準試料の炭素12と炭素13の比（$^{13}C/^{12}C$）を表し，酸素の場合は酸素16と酸素18の比（$^{18}O/^{16}O$）を表す．炭素と酸素の標準試料は，通常サウスカロライナ州の白亜系Pee Dee層から産出するBelemnite化石の値（PDB）が用いられる．C3植物はイネ科やヒユ科以外の草本類や木本類，C4植物はイネ科やヒユ科の草本類.

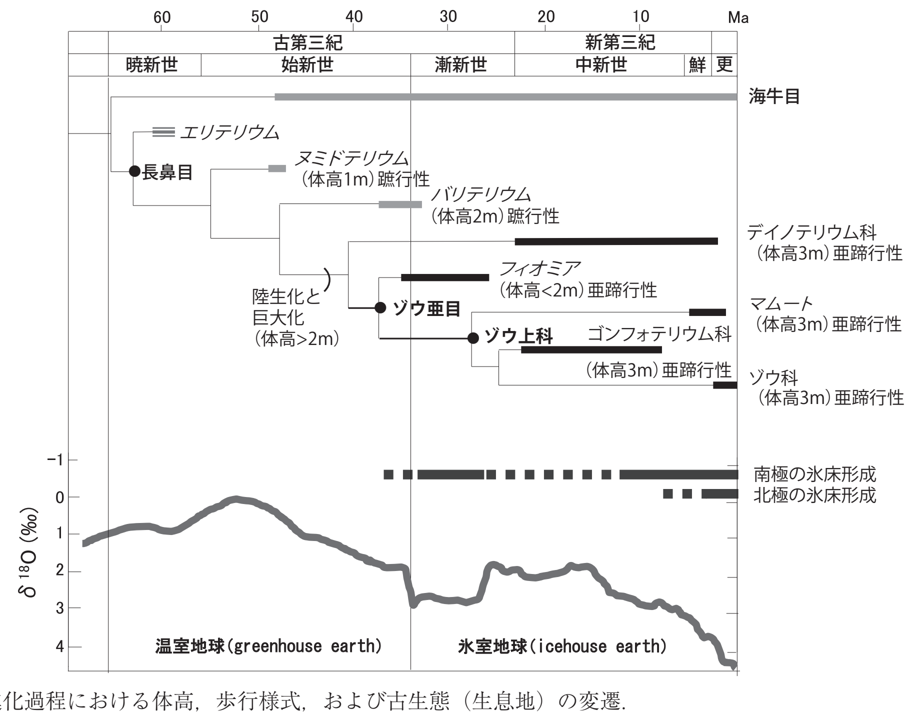
様々な証拠に照らして検証されるべき一作業仮説に過ぎないが，今後こうした軟組織の比較形態学的研究や形態発生学的研究が蓄積すれば，例えば本稿で紹介した安定同位元素の分析化学的な研究が初期長鼻類の古生態解明に光を当てたように，いずれ古生物学的事象に新たな解釈を与える傍証となっていくであろう．その意味で，長鼻類の系統進化と適応進化の研究は，古生物学を遥かに超えて現代の複合科学に最良の素材を提供していると言えるかも知れない．

## まとめ

長鼻類は，現在の地球上においては草原～森林棲の陸生哺乳類である．一方，エジプトのファユームから知られる中～後期始新世の初期長鼻類の一種メリテリウムは，歯のエナメル質から得られた炭素と酸素の安定同位体分析の結果，水中で水生植物を索餌する半水生哺乳類だったことが明らかとなった．また，現代型のゾウ類との橋渡しをする系統的位置にある同時代のバリテリウムも，同位体分析により同様に半水生であったことが明らかとなった．これらのことから，長鼻類は進化の初期過程においてその生活（索餌）空間が水中にあり，始新世～漸新世のある時期に彼らは草原～森林へと生活の場を移行させたらしいことが高い信頼性で示唆された．現時点では，長鼻類がその起源において水生あるいは半水生であったかどうか明確な証拠が得られていないが，少なくとも彼らは進化の過程で二次的に半水棲生活に適応した後，始新世末の寒冷化（TEE）の時期を境として，索餌の場を再び水中から陸上へと変化させ，その生態を「三次的」に陸生適応させた．言い換えれば，長鼻類は哺乳類の進化史上極めて例外的な「再上陸」による陸生哺乳類だったことが明らかにされた．今後，より古い時代の祖先的な種類と共に，より新しい時代の派生的な種類に対しても同様の同位体分析が行なわれることにより，彼らの半水棲生活がいつどこで始まったのか，また陸棲生活への移行がどのように起こったのかの解明が待たれる．

## 謝　辞

本稿は，2012 年 8 月 5 日に行なわれた豊橋市自然史博物館で行なわれたゾウ・シンポジウムⅡ「ゾウの歴史をさぐる」における講演「ゾウは水の中で進化した！」の内容を少しく改変してまとめたものである．松岡敬二館長には，このシンポジウムで発表する機会を与えていただき，安井謙介学芸員をはじめとする職員の方々には，講演に際してひとかたならぬお世話を




**第 7 図．** 長鼻類の進化過程における体高，歩行様式，および古生態（生息地）の変遷．
長鼻類の系統関係と化石記録（生存期間）は Delmer（2009）および Gheerbrant（2009）に，各分類群の肩高と歩行様式は Hutchinson et al.（2011）に従った．酸素同位体比に基づく古環境変動と両極の氷床形成期は Zachos et al.（2001）に基づく．各タクサの黒太線は陸生，灰太線は水生であることを示す．エリテリウムの灰破線は，古生態が不明であることを示す．

いただいた．国立科学博物館の安藤　梢氏には，第 6，7 図を作成していただいた．茨城県自然博物館の国府田良樹博士には，最近の初期長鼻類研究の現況について多くのご教示をいただいた．農業環境技術研究所の鵜野　光博士には，近年の同位体地球化学による哺乳類の古生態解析に関してさまざまなご教示をいただいた．甲能純子博士には，本稿を読んでいただき有益なコメントをいただいた．また，シンポジウムにおける活発な討論は，本稿をまとめるにあたって大いに刺激となった．これらすべての方々にここで改めて深くお礼申し上げる．

## 引用文献

Andrews, C.W., 1901. Preliminary note on some recently discovered extinct vertebrates from Egypt. (Part I.) *Geol. Mag.* (IV), **8**: 400–409.

Andrews, C. W., 1906. *A descriptive catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt, based on the collection of the Egyptian Government in the Geological Museum, Cairo, and on the collection in the British Museum (Natural History)*. Trustees of the British Museum (Natural History), London, 324p.+26pls.

Cavarretta, G., Gioia, P., Mussi, M. and Palombo, M. R. eds., 2001. *The World of Elephants*. Proceedings of the 1st International Congress, Rome, 739p.

Clementz, M. T. and Koch, P. L., 2001. Differentiating aquatic mammal habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel. *Oecologia*, **129**: 461–472.

Clementz, M. T., Holroyd, P. A. and Koch, P. L., 2008. Identifying aquatic habits of herbivorous mammals through stable isotope analysis. *Palaios*, **23**: 574–585.

Court, N., 1994a. Limb posture and gait in *Numidotherium koholense*, a primitive proboscidean from the Eocene of Algeria. *Zool. Jour. Linn. Soc.*, **111**: 297–338.

Court, N., 1994b. The periotic of *Moeritherium* (Mammalia, Proboscidea): Homology or homoplasy in the ear region of Tethytheria McKenna, 1975? *Jour. Zool. Linn. Soc.*, **112**: 13–28.

Court, N., 1995. A new species of *Numidotherium* (Mammalia: Proboscidea) from the Eocene of Libya and the early phylogeny of the Proboscidea. *Jour. Vert. Paleont.*, **15**: 650–671.

Cressey, D., 2008. Elephants' aquatic ancestor. Nature newsblog, http://blogs.nature.com/news/2008/04/elephants_aquatic_ancestor.html.

Delmer, C., 2009. Reassessment of the generic attribution of *Numidotherium savagei* and the homologies of lower incisors in proboscideans. *Acta. Palaeont. Pol.*, **54**(4) : 561–580.

Delmer, C., Mahboubi, M., Tabuce, R. and Tassy, P., 2006. A new species of *Moeritherium* (Proboscidea, Mammalia) from the Eocene of Algeria: New perspectives on the ancestral morphotype of the genus. *Palaeontology*, **49**(2) : 421–434.

Gaeth, A. P., Short, R. V. and Renfree, M. B., 1999. The developing renal, reproductive, and respiratory systems of the African elephant suggest an aquatic ancestry. *PNAS.*, **96**: 5555–5558.

Gheerbrant, E., 2009. Paleocene emergence of elephant relatives and the rapid radiation of African ungulates. *PNAS.*, **106** (26) : 10717–10721.

Gheerbrant, E., Sudre, J. and Cappetta, H., 1996. A Palaeocene proboscidean from Morocco. *Nature*, **383**: 68–71.

Gheerbrant, E., Sudre, J., Cappetta, H. and Bignot, G., 1998. *Phosphatherium escuilliei* du Thanétien du basin des Ouled Abdoun (Maroc), plus ancien proboscidien (Mammalia) d' Afrique. *Geobios*, **30**: 247–269.

Gheerbrant, E., Sudre, J., Cappetta, H., Iarochene, M., Amaghzaz, M. and Bouya, B., 2002. A new large mammal from the Ypresian of Morocco: Evidence of surprising diversity of early proboscideans. *Acta Palaeont. Pol.*, **47** (3) : 493–506.

Gheerbrant, E., Sudre, J., Tassy, P., Amaghzaz, M., Bouya, B. and Iarochene, M., 2005. Nouvelles donnees sur *Phosphatherium escuilliei* (Mammalia, Proboscidea) de l' Eocene inferieur du Maroc, apports a la phylogenie des Proboscidea et des ongules lohodontes. *Geodiversitas*, **27** (2) : 239–333.

Gheerbrant, E. and Tassy, P., 2009. L' origine et l' évolution des elephants. *C. R. Paleovol*, **8**: 281–294.

Gradstein, F. M., Ogg, J. G., Schmitz, M. and Ogg, G., 2012. *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier, Oxford, 1176p.

後閑文之助，1938．江戸時代に於ける竜骨論争の史的研究．地質学雑誌，**46**：773–776.

Hutchinson, J. R., Delmer, C., Miller, C. E., Hildebrandt, T., Pitsillides, A. A. and Boyde, A., 2011. From flat foot to fat foot: Structure, ontogeny, function, and evolution of elephant "sixth toes." *Science*, **334**: 1699–1703.

今井　功，1966．江戸時代の竜骨論争．地質ニュース，（142）：34–38.

磯野直秀，2007．明治前動物渡来年表．慶応義塾大学日吉紀要，自然科学，（41）：35–66.

亀井節夫（編著），1991．日本の長鼻類化石．築地書館，東京，273p.

Lee-Thorp, J.A., 2000. Preservation of biogenic carbon isotopic signals in Plio-Pleistocene bone and tooth mineral. *In* Stanley H. Ambrose and M. Anne Katzenberg eds., *Biochemical Approaches to Paleodietary Analysis*. Kluwer academic/Plenum publishers, New York, 89–115.

Liu, A. G. S. C., Seiffert, E. R. and Simons, E. L., 2008. Stable isotope evidence for an amphibious phase in early proboscidean evolution. *PNAS*., **105**(15): 5786–5791.

Mahboubi, M., Ameur, R., Crochet, J.-Y. and Jaeger, J.-J., 1984. Earliest known proboscidean from early Eocene of north-west Africa. *Nature*, **308**: 543–544.

Matsumoto, H., 1923. A contribution to the knowledge of *Moeritherium. Bull. Am. Mus. Nat. Hist*., 48: 97–139.

松本彦七郎，1924．日本産ステゴドンの種類（略報）．地質雑．，**31**：323–340.

McKenna, M. C. and Bell, S. K., 1998. *Classification of Mammals above the Species Level*. Columbia University Press, New York, 631p.

Monastersky, R., 1999. Elephants may have started out all wet. *Sci. News*, **155**: 324.

Naumann, E., 1881. Uber Japanische Elephanten der Vorzeit. *Palaeontogr*., **28**: 1–39.

小原秀雄・太田英利・浦本昌紀・松井正文，2000．動物世界遺産レッド･データ･アニマルズ（6）アフリカ．講談社，東京，239p.

Osborn, H. F., 1909. The feeding habits of *Moeritherium* and *Palaeomastodon. Nature*, **81**: 139–140.

Osborn, H. F., 1936. *Proboscidea: A Monograph of Discovery, Evolution, Migraton and Extinction of the Mastodonts and Elephants of the World. Vol. 1, Moeritherioidea, Deinotherioidea, Mastodontoidea*. American Museum Press, New York, 802p.

Osborn, H. F., 1942. *Proboscidea: A Monograph of Discovery, Evolution, Migraton and Extinction of the Mastodonts and Elephants of the World. Vol. 2, Stegodontoidea, Elephantoidea.* American Museum Press, New York, 1675p.

Petronievics, B., 1923. Remarks on the skulls of *Moeritherium* and *Palaeomastodon. Ann. Mag. Nat. Hist*., **9**: 55–61.

Plimer, I., 2003. The Past is the key to the Present: Greenhouse and icehouse over time. *Inst. Publ. Aff. Rev*., **55**: 9–13.

Sanders, W. J., Gheerbrant, E., Hariss, J. M., Saegusa, H. and Delmer, C., 2010. Proboscidea. *In* Werdelin, L. and Sanders, W. J. eds., *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley, 161–251.

Schlosser, M., 1911. Beiträge zur Kenntnis der oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum, Ägypten. *Beitr. zur. Pal. u. Geol. Oest.-Ung*., **24**: 1–167.

Seiffert, E. R., 2007. A new estimate of afrotherian phylogeny based on simultaneous analysis of genomic, morphological, and fossil evidence. *BMC Evol. Biol*., **7**: 1–13.

Seiffert, E. R., Nasir, S., Al-Harthy, A., Groenke, J. R., Kraatz, B. P., Stevens, N. J. and Al-Sayigh, A. R., 2012. Diversity in the later Paleogene proboscidean radiation: a small barytheriid from the Oligocene of Dhofar Governorate, Sultanate of Oman. *NAWI*., **99**: 133–141.

Shoshani, J. and Tassy, P. eds., 1996. *The Proboscidea: Evolution and paleoecology of elephants and their relatives*. Oxford Science Publications, Oxford University Press, New York, 502p.

Shoshani, J., Sanders, W. J. and Tassy, P., 2001. Elephants and other proboscideans: A summary of recent findings and new taxonomic suggestions. *The World of Elephants*. Proceedings of the 1st International Congress, Rome, 676–679.

Simons, E. L., 1968. Early Cenozoic mammalian faunas, Fayum Province, Egypt. Part 1. African Oligocene mammals: Introduction, history of study, and faunal succession. *Bull. Peabody Mus. Nat. Hist*., **28**: 1–21.

Simons, E. L., 2005. Eocene and Oligocene mammals of the Fayum, Egypt. *Proceedings of the 1st International Conference of the Geology of the Tethys, Cairo University*, **2**: 439–450.

鵜野　光・米田　穣・樽　創・甲能直樹，印刷中．エナメル質アパタイトを用いた炭素および酸素安定同位体比分析：化石哺乳類の生態復元にむけて．化石，(93)．

Waddel, P. J., Cao, Y., Hauf, J. and Hasegawa, M., 1999. Using novel phylogenetic methods to evaluate mammalian mtDNA including amino acid-invariant sites-LogDet plus site stripping, to detect internal conflicts in the data, with special reference to the positions of hedgehog, armadillo, and elephant. *Syst. Biol.*, **48**: 31–53.

West, J. B., 2001. Snorkel breathing in the elephant explains the unique anatomy of its pleura. *Resp. Physiol*., **126**: 1–8.

West, J. B., 2002. Why doesn't the elephant have a pleural space? *Pysiol. Sci. News*, **17**: 47–50.

West, J. B., Fu, Z., Gaeth, A. P. and Short, R. V., 2003. Fetal lung development in the elephant reflects the adaptations required for snorkeling in adult life. *Respir. Physiol. Neurobiol*., **138**: 325–333.

Wolfe, J. A., 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *Am. Sci*., **66**: 694–702.

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. and Billups, K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to Present. *Science*, **292**: 686–693.