

# 日本のゾウ化石, その起源と移り変わり

高橋啓一\*

Japanese proboscidean fossils, their origins and transition

Keiichi Takahashi\*

## はじめに

本稿では, 2012年8月5日に豊橋市自然史博物館で開催されたゾウ・シンポジウムⅡ「ゾウの歴史をさぐる」で行った標記の講演を基に原稿を作成した。講演は, 国立科学博物館の甲能直樹氏がアフリカを起源とする初期のゾウ類について講演され, 筆者は日本のゾウ化石についての講演を依頼された。講演では, 日本のゾウ化石の説明をする上で, その祖先種についても多少説明を行いながら, 日本産のゾウ化石について講演を行ったが, 日本から産出するすべての種について30分の講演時間の中で説明することは到底できないことから, 主には日本列島に最後に登場するナウマンゾウとマンモスゾウがどのようなゾウなのか, また両種の北海道における気候変動に伴う入れ替わりについて, 筆者が行ってきた研究を中心にして講演した。ここでは, その内容を記述するとともに, 講演では説明できなかった事柄についても補足した。

## 日本列島のゾウ化石

ゾウの祖先はアフリカ北部で生まれた。アフリカ大陸は, 約2,300万年~1,800万年前にユーラシア大陸とつながったことから, この頃に初めてゾウ類は, アフリカからユーラシア大陸へと旅立った。それ以降, 幾度となく様々なゾウの系統がアフリカからの旅立を

繰り返したが, そうしたグループの中でいくつかの種がユーラシア大陸の東縁に位置する日本列島にもたどりついた(第1図)。

最初に日本列島に登場するのは約1,900万年前のことで, アネクテンスゾウ *Gomphoterium annectens* (Matsumoto) と呼ばれる種類である。この種は, 岐阜県可児郡御嵩町中切の瑞浪層群平牧層から発見された上顎骨を基に, 松本彦七郎が1924年に新種として記載した(松本, 1924)。その後, 同じ場所から下顎骨も発見され, 横山次郎が1938年に記載したが(Makiyama, 1938), 1970年代になってこれらの化石が同一個体のものと判明した。近縁なものは, 朝鮮半島, 中国, タイ, ヨーロッパ各地などから発見されている。

アネクテンスゾウよりはやや新しい中新世中期の約1,500万年前になるとシュードラチデンスゾウ *Stegolophodon pseudolatidens* (Yabe) が出現する。松本彦七郎は宮城県塩釜市産の化石を当時ミャンマーから報告されていたラチデンスゾウとして報告したが(松本, 1924), その後, 宮城県柴田町船岡で発見された同種の頭骨化石を研究した矢部長克は, シュードラチデンスゾウ *Eostegodon pseudolatidens* という新種として記載した(Yabe, 1950)。その他にもこの同時代のゾウとしてはミヨコゾウやツダゾウが新種として記載されたが, 現在ではこれらもシュードラチデンスゾウとしてまとめられ, 属名もステゴロフォドン属にされている(Saegusa, 2008)。

\* 滋賀県立琵琶湖博物館. Lake Biwa Museum, Kusatsu, Shiga 525-0001, Japan.

原稿受付 2012年12月9日. Manuscript received Dec. 9, 2012.

原稿受理 2012年12月28日. Manuscript accepted Dec. 28, 2012.

キーワード: ゾウ化石, ナウマンゾウ, マンモスゾウ, 絶滅.

Key words : elephant fossils, Naumann's elephant, mammoth, extinction.

その後、しばらくは日本列島からはゾウの姿は見えなくなるが、鮮新世前期の約 500 万年前になるとセンダイゾウ *Sinomastodon sendaicus* (Matsumoto) が出現する。模式標本は宮城県仙台市青葉区北山から発見された標本である (松本, 1924)。センダイゾウの分類的位置づけについては議論があったが、兵庫県立人と自然の博物館の三枝春生と京都大学名誉教授の亀井節夫によって、中国で発見されているシノマストドン属のゾウであることが報告された (Saegusa, 1997; 亀井, 2000)。

鮮新世のゾウとしてはミエゾウ *Stegodon miensis* Matsumoto も産出している。ミエゾウは松本彦七郎によって三重県津市芸濃町産の標本を模式標本として *St. clifti* の新亜種 *St. clifti miensis* Matsumoto として記載されたものだが (松本, 1941)、同時代から産出するシンシュウゾウ *Stegodon shinshuensis* (Sawamura, Sugiyama, Tanaka, Yoshida et Suzuki) と同種 (樽野, 1991) であると同時に独立した種であるとされ (樽野, 1991; Konishi and Takahashi, 1999)、2000 年に改定された国際動物命名規約第 4 版の規定により、種と亜種はともに種階級群の中で同階級とされていることから、松本の命名したミエゾウ *St. miensis* がシンシュウゾウに代わって使用されるようになった (樽・甲能, 2002)。ミエゾウと近縁な種は中国大陸におり、中国南部で放散したステゴドン類のうち中国北部を経て日本列島に渡来したグループ (ツダンスキーグループ) と考えられている (Saegusa, 1996)。

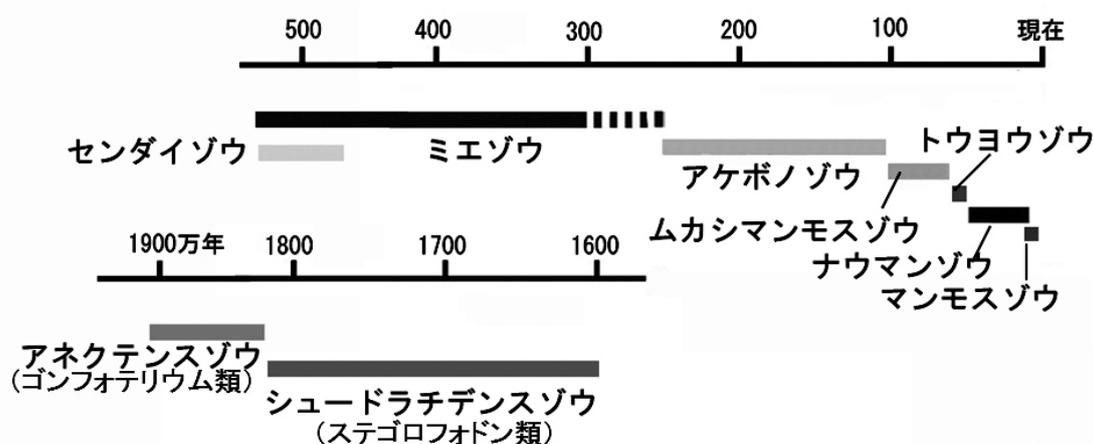
これまでのゾウ類は、大陸に近縁種がおり、日本列島に渡来したものと考えられるが、ミエゾウの次の時代に出現するアケボノゾウ *Stegodon aurorae* Matsumoto は大陸からはまだ近縁種が発見されていない。この

ゾウは松本彦七郎が石川県金沢市室山から発見された標本を基に命名した (Matsumoto, 1918)。岩手県以南の日本各地から産出が報告されており、全身骨格復元も兵庫県神戸市西区伊川谷、滋賀県多賀町四手、埼玉県狭山市笹井などから産出した標本でなされている。産出した時代は約 250 万年前から 100 万年前にかけてである。このうち初期の時代に産出したゾウに対しては、大阪市立自然史博物館の樽野博幸と亀井は *St. sp. cf. aurorae* (樽野・亀井, 1993) と呼び、三枝は *intermediate form* (Saegusa et al., 2005) と呼んでいたが、2010 年に東京都八王子市の河川敷から発見されていた標本に基づいてハチオウジゾウ *Stegodon protoaurorae* Aiba, Baba et Matsukawa として記載され、別種として扱われた (Aiba et al., 2010)。

約 110 万年前から 70 万年前にかけては、ムカシマンモスゾウ *Mammuthus protomammonteus* (Matsumoto) が産出する。ムカシマンモスゾウもその学名が混乱してきた種である。ムカシマンモスゾウと類似の標本は、国内 27 地点から報告されているが、これらの他にも未記載のものがいくつもある。これらは一括して古型マンモス類 (大塚, 1978) とも呼ばれている。

古型マンモス類で最初に報告されたのは、千葉県富津市港町長浜の上総層群から産出したカズサゾウ *Euelephas protomammonteus* で、松本が報告した (松本, 1924)。これ以降 1960 年代にかけていくつもの種ないし亜種が設立され、属名も度々変更された。

1970 年代後半からは、混乱した分類を整理する試みが行われ鹿児島大学の塚裕之は、日本産の古型マンモス類を *Mammuthus* 属に含め、*M. protomammonteus* と *M. paramammonteus* の二つのタイプがあるとした (大塚, 1978)。



第 1 図. 日本のゾウ化石のうつりかわり。

また、亀井らは、古型マンモス類を *M. armeniacus proximus* と *M. paramammonteus shigensis* の2種に区分し、その産出時代が異なるとした(亀井ほか, 1981)。大塚はこれにさらに *M. meridionalis* subsp. を加えて3タイプに区分した。

一方、樽野と亀井は近畿地方のゾウ化石を生層序学的に整理する中で、一旦すべてを *M. shigensis* とした(樽野・亀井, 1993) 後、日本各地の古型マンモスを整理する中でこれらを改めて *M. protomammonteus* と呼び換えた(樽野, 1999)。

三島・間島(1999)も同様な見解をとり、高橋・生津(1998)、Takahashi and Namatsu(2000)も日本産のものを2つに区分することはできないこと、大陸産のものとは形態的に異なることから、香川産の1標本を除きすべてを日本固有種 *M. protomammonteus* とすべきとした。

最近になって、樽野と愛知教育大学の河村善也は、日本産の古型マンモス類はすべて大陸の *M. trogontherii* と同種であるという見解を示した(樽野・河村, 2007)。

古型マンモス類の後に登場するのは、トウヨウゾウ *Stegodon orientalis* Owen である。トウヨウゾウはステゴドン類に属するゾウで、中国の南部、四川省の重慶近くの洞窟から発見された不完全な臼歯片を模式標本とする(Owen, 1870)。日本で産出する年代は、約60万年前から50万年前である。産出時代が短いわりには多くの化石が見つかっていて、北は宮城県から南は宮崎県まで広い範囲に分布する。とくに備讃瀬戸の海底からは多くの臼歯化石が産出している。

三枝の研究によれば、トウヨウゾウはトリゴノセファルスグループに属する。このグループの頭骨の特徴は、幅広い前頭部と眼窩の後ろから下へ延びる眼窩側頭稜の傾斜が強く、この稜の腹側に涙滴状のくぼみをつくることである(三枝, 1991)。また、樽野は、日本産のトウヨウゾウは、中国の万県産のものと比較して、第3乳臼歯および第3大臼歯で稜数が明らかに少ないことを見出し、中国産のものとは別亜種あるいは別種である可能性を指摘している(樽野, 1991)。

以上のゾウに引き続いて日本列島に登場するのがナウマンゾウとマンモスゾウであるが、これらについては項をわけて説明する。

## ナウマンゾウ

ナウマンゾウ *Palaeoloxodon naumanni* (Makiyama) は、

日本から発見されるゾウ化石の中では最も多く発見されている。その産地は200か所以上ある。化石の産出層準の下限は、大阪地域では大阪層群 Ma 10 層下位の砂礫層から Ma 12 層のやや上位、下総層群では藪層から産出しており、その年代は海洋酸素ステージ MIS 10 の約36～34万年前とされている。小西・吉川(1999)は、この時代が低海水準期のピークを過ぎた時期にあることから、ナウマンゾウが日本に渡来したのはそのひとつ前の低海水準期である MIS 12 の43万年前頃の可能性が高いとしている。

ナウマンゾウの属名については、日本では *Palaeoloxodon* が一般的に使用されているが、Maglio(1973)以降、海外では *Elephas* 属として扱われることが多い(Beden, 1983, 1985, 1987; Tassy, 1988; Shoshani and Tassy, 1996)。また、種名についても Maglio(1973)では、ナルバダソウ *E. namadicus* のシノニムとして扱われた。そもそもナウマンゾウの祖先は、アフリカの鮮新-更新統から発見されているレッキゾウ *E. recki* とされているが、三枝は、エチオピアから新たに発見されたレッキゾウの頭蓋骨を基に、ナウマンゾウの祖先種は100万年前以降にアフリカを旅立ったとした(三枝, 2005; Saegusa and Gilbert, 2008)。このことはヨーロッパにおける *Palaeoloxodon* の最も古い記録が93万年前(Aouadi, 2001)であることとも整合的であるとしている。

これまで、ユーラシアではヨーロッパ、イスラエル、トルクメニスタン、インド、中国、日本などから *Palaeoloxodon* のものとされる頭蓋化石が発見されているが、ヨーロッパおよびイスラエルのものは *antiquus* に、トルクメニスタンのものは *turkmenicus* に、インド、中国のものは *namadicus* に、日本のものは *naumanni* とされてきた(Adam, 1986; Palombo and Ferretti, 2005; Goren-Inbar et al., 1994; Dubrovo, 1960; Wei, 1976; 犬塚, 1977; 浜町ナウマンゾウ研究グループ, 1978)。

三枝は、これらの考えとは異なり、ユーラシア大陸全体に、前頭頭頂隆起が平坦な“シュトットガルトタイプ”のものと前頭頭頂隆起が発達した“ナマディクスタイプ”があり、前者は MIS 11 より古く、後者は MIS 9 になって初めて産出することを指摘した。その上で、ナウマンゾウは“シュトットガルトタイプ”に属し、後期更新世の大陸では“ナマディクスタイプ”が分布する中で、日本の中でより古い“シュトットガルトタイプ”の *Palaeoloxodon* が生き残っていたと推測した(三枝, 2005; Saegusa and Gilbert, 2008)。

ナウマンゾウの全身骨格復元は、千葉県印旛沼産、

北海道忠類産、日本橋浜町産、神奈川県藤沢産などの4体の標本で行われている。その形態は、復元ごとに異なるが、肩甲は、約2～2.7 m、雌では牙は短い、雄では長く2 m以上あるものもある。背中は肩と腰が高いなどの形態的特徴を持っていることが分かっている。

ナウマンゾウの生息環境については、ナウマンゾウの発掘現場における花粉化石や大型植物遺体の研究からいくつかの場所で推定されている。それらは、MIS 7では千葉県吉野田（奥田ほか、2006）、静岡県浜松市佐浜（吉川、2003）、MIS 5では神奈川県藤沢市天岳院下（長谷川ほか、1982）、新潟県柏崎市鯨波（柏崎ナウマンゾウ研究会、1989）、北海道中川郡幕別町忠類（五十嵐、2010；山川、2010）、MIS 3では長野県上水内郡野尻湖（野尻湖発掘調査団、2011 など）などがある。これらの結果をまとめると、ナウマンゾウは温帯の落葉広葉樹や針葉樹との混交林に生息していたと考えられる。生息環境は限定されたものではなく、ある程度の環境の幅を持って生息できたと思われるが、先にあげた花粉化石や大型植物遺体の研究からは、常緑の針葉樹のみからなる森には生息していなかったと推定されるし、常緑の広葉樹林にも生息していなかった可能性がある。

近藤（2005）によれば、ナウマンゾウはMIS 5では東日本に分布し、MIS 4ではほとんどみられなくなり、MIS 3では日本全国に再び広がったとしている。MIS 2では分布が狭まりついには絶滅したが、その年代は暦年未較正の年代で約23,000年前（較正年代で約27,500年前）であったと考えられる（Iwase et al., in press）。もちろん、化石が発見されなくなる年代は、本当に絶滅が起こった年代よりも前であると考えるのが一般的なので、実際の絶滅は最も新しい年代を示す化石の年

代よりもやや後の時代であったはずである。しかし、とにかく、寒冷化に伴い、常緑の針葉樹林が拡大し、落葉広葉樹林が減少したとナウマンゾウの絶滅の時期は一致しており、ナウマンゾウが落葉広葉樹林に生息していたことを裏付けるものであるといえる。

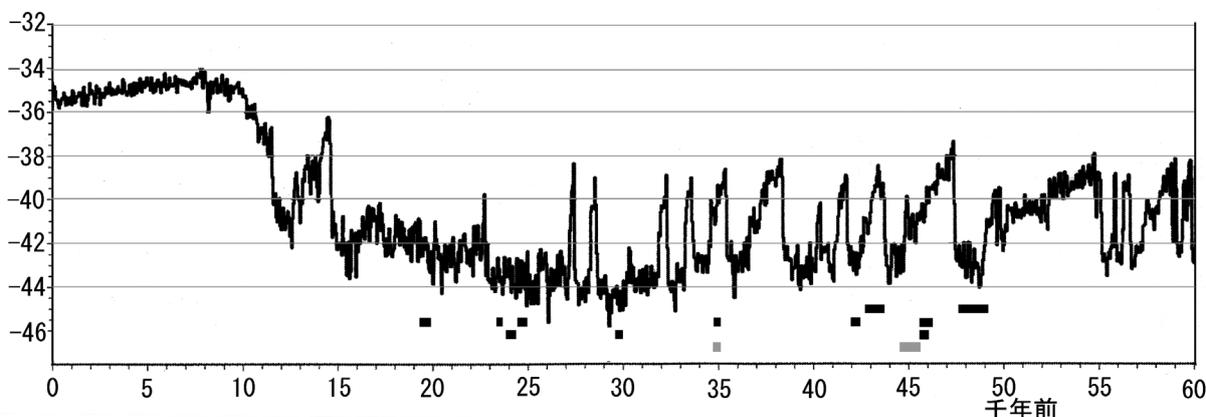
## マンモスゾウ

マンモスゾウ *Mammuthus primigenius* (Blumenbach) の最も古い化石は、東シベリアから発見されている約75万年前の化石であるといわれているが、40万年前には疑いようのないマンモスゾウの化石が発見されている。そして、ヨーロッパには15万年前に、アメリカには10万年前に登場した。

日本からは14個の臼歯化石が発見されている。そのほとんどが北海道からのものであるが、1標本のみ島根県沖の日本海から発見されている。この標本は、この場所で生息していたものではなく、大陸沿岸部から漂着したものと考えられている（亀井、1990）。

日本産のマンモスゾウの年代については、著者らによってまとめられた（Takahashi et al., 2004, 2006；高橋ほか、2005、印刷中；高橋、2007；Iwase et al., in press；Takahashi and Izuhō, 2012）。それによれば、日本産のマンモスゾウの年代は、暦年較正をしていない年代で  $45,110 \pm 480 \sim 16,320 \pm 90$  yr BP の間から産出していた。最も新しい年代を示す標本が本当に国内から発見されたものかどうか疑わしい夕張標本（ $16,320 \pm 90$  yr BP）であることを配慮すれば、約4.5～2万年前（較正年代で約4.5～2.3万年前）の年代が日本産のマンモスゾウの生息年代ということになる（第2図）。

マンモスゾウの生息環境については、マンモス・ス



第2図．北海道におけるゾウ化石の AMS<sup>14</sup>C年代と酸素同位体比曲線（高橋ほか、印刷中）。

黒い線はマンモスゾウ、灰色の線はナウマンゾウ。酸素同位体比曲線は North Greenland Ice Core Project member（2004）より引用。

テップに生息していたことがわかっている。マンモス・ステップは、寒冷で乾燥した草原で、多くのイネ科植物に加えて、スゲ、極地ヤマヨモギ、エンドウやデージー、キンポウゲなどの草本植物が生えていた。このような植生の復元は、マンモスゾウが発見された地層の花粉分析を行うだけでなく、冷凍マンモスの胃の内容物からも調査されている。

日本においても、暦年未校正の年代で約 2.5 ~ 1.6 万年前にかけて北海道北部は、サハリン北部に匹敵するような気候で、寒冷・乾燥化した中で草原とグイマツ、ハイマツを主体とした疎林が発達していたとされており（五十嵐，1993）、マンモスゾウの生息できる環境があったことが伺える。

### 更新世末期のゾウの絶滅

マンモスゾウを含めた更新世末期の大型脊椎動物の絶滅については、これまで過剰殺戮説と環境変動説が議論されてきた。このうち、環境変動説はロシアやアメリカの研究者によって提唱されてきた（Ukaraintseva, 1993；Ukaraintseva et al., 1996）。この議論を進めてきた背景には、ロシア極東地域で発見された冷凍マンモスゾウなどの腸管に残された植物化石や花粉化石から、最終氷期の亜間氷期には森林が拡大して草本植物が減少していることがわかったことがある。また、各地のマンモスゾウ化石の  $^{14}\text{C}$  年代測定結果から、それまで大規模であったマンモスゾウの集団が分断、縮小した過程も推定されるようになった。加えて、近年、各地の深海底堆積物、グリーンランドや南極の氷床コアなどを使った酸素同位体の研究も進み、過去の地球の気候変動のようすが詳細にわかるようになった。そのことで、特に更新世末期の最終氷期最寒冷期とその後の急速な温暖化と調和的に、マンモスゾウをはじめ多くの大型動物が絶滅していったようにみえることが、この説の根拠にある。

一方、更新世末期の動物たちの絶滅説には、過剰殺戮説もある。過剰殺戮説の主唱者は、アリゾナ大学のポール・マーチンである（Martin, 1958, 1967）。マーチンは、当時としては新しい放射性炭素年代という手法で豊富なデータをそろえ、11,500 年前（暦年校正で 13,400 年前）にエドモントンにきた最初の 100 人が、20 年ごとに人口が倍増して、毎年 10 マイル（約 16 km）ずつ進んだと過程すると、前線がメキシコ湾に到達するのにたった 350 年しかかからないと推定した。そして、北アメリカの人口が 50 万人をこえた時

には、そこにいた大型の獲物はほとんど殺されていたと考えた。このアメリカ大陸にやってきた人々は、クロヴィス石器を携えていた。

しかし、実際にクロヴィスの槍先がゾウの骨と共存する遺跡は北アメリカには数えるほどしかない。明らかな遺跡は、アリゾナ州ナコ遺跡だけであるといわれている。ナコのマンモス化石にはクロヴィスの槍先が 8 本も骨に打ち込まれていた（Haurly, 1953）。

過剰殺戮説は、今では否定されてしまったといつてよい。否定された理由のひとつはマーチンの使用した年代の問題である。ワシントン大学のドナルド・グレイソンらは、過剰殺戮説の根拠となっていた年代測定値には 1960 ~ 70 年代に測定されたものを多く含んでいることを指摘し、それらのデータを再検討した結果、多くの種は人類がアメリカ大陸に到達する以前の 12,000 年より前に絶滅していたということを明らかにした。そして、絶滅は、マーチンがいうように急激に起きたものでもなく、長い時間をかけて起こったとした。さらにはマンモスを絶滅させるには、過剰殺戮は必要ではなく、自然死のレベルをほんのちょっと人間が上げるだけの「普通殺戮」で十分であったろうとしている（Grayson, 1991, 2001；Grayson and Meltzer, 2002, 2003）。

そもそも旧石器人がマンモスの狩りをしていたという“マンモスハンター”のイメージは、ウクライナのメジリクなどで発見されているマンモスゾウの骨を大量に使った住居跡などによって作られていった。メジリク遺跡にある約 15,000 年前の 5 つの住居跡のうち、最も大型の番号 1 の住居では 25 個のマンモスの頭骨、20 個の骨盤、10 個の足の骨が地面に埋め込まれていたほか、12 個の頭骨、30 個の肩甲骨、20 個の大腿骨、15 個の骨盤、7 個の椎骨が積み重ねられていた。さらに上部には 35 本の牙が突きだし、屋根の役目をする毛皮をつるす役目をはたしていたとされている。

同じく、ウクライナのメジン遺跡から発見されたひとつの住居に使われた骨を炭素年代測定法で測ったところ、22,000 年から 14,000 年前までの開きが認められた。多くの骨には肉食動物の歯形がしるされていた。この他の遺跡でも、マンモスゾウの化石は狩猟によって遺跡内に持ち込まれたものではなく、むしろ遺跡周辺にあった化石床から持ち込まれたものであるという考え方（搬入仮説）が出されるようになった（Klein, 1973；Soffer, 1985）。このあたりの話は、加藤（2005）や出穂（2005）にまとめられている。

近年になって、マンモスゾウの絶滅の原因として、

隕石や彗星などの地球外の天体の衝突あるいは空中での爆発が注目されている。

ローレンス・バークレイ国立研究所のチームは、41,000年前の超新星爆発によって、13,000年前に北アメリカのマンモスが絶滅した可能性を指摘した (Berkeley Lab Research News, 2005)。超新星の爆発によって吹き飛ばされた塵が固まりとなって、太陽系に隕石の雨を降らせたが、そのひとつが北アメリカを直撃したというものだ。隕石の直径は10 kmと見積もられ、地球外からの物質とされるのは、13,000年前の北アメリカの遺跡9か所から発見された磁性を帯びた小さな金属球である。

また、同チームは、彗星衝突あるいは彗星の空中での爆発によって北アメリカの氷床の不安定化が起こり、それがヤンガードリアス期と呼ばれる寒冷化の引き金となり、13,200年前から12,900年前の大型動物相の絶滅とクロヴィスの人々の適応性の変化を引き起こしたと2007年にも発表した (Firestone et al., 2007)。

この説を支持する論文は、オレゴン大学のダグラス・ケネットらによって出された。かれらは、数個の隕石の衝突によって生じたと考えられる多量のダイヤモンドの粉末を12,900年前の土壌から発見したとした (Kennett et al., 2009)。

これらに対して、南イリノイ大学の地質学者のニコラス・ピンターは、隕石衝突説に対する異論を唱えた (Pinter, 2009; Pinter et al., 2011)。2007年の報告で木炭とされた黒い物質は、古代の湿地帯で形成された黒色の土壌であり、微量の炭素も猛火によってできたものとは必ずしもいえないとした。ただし磁性粒子は地球外からやってきたものとして間違いないが、その起源はFirestone et al. (2007)で指摘されたような彗星ではなく、地球に毎年30,000 tも落下する小隕石がもたらした可能性が高いとした。

結局のところ更新世末期の大型脊椎動物の絶滅の原因については、確かな答えはまだ見つかっていないといえる。

日本における更新世末期のゾウ類の絶滅時期については、Akazawa (2005), Kawamura (1991, 1994, 2007), Takahashi et al. (2004, 2006), 高橋 (2007), 北川ほか (2009), Norton et al. (2010), Iwase et al. (in press) などによって3万年前から1万年前の年代が推定されている。Iwase et al. (in press) は、ナウマンゾウとマンモスゾウのAMS<sup>14</sup>C年代測定の結果をまとめ、ナウマンゾウは最終氷期最寒冷期 (LMG) 以前に絶滅し、マンモスゾウはLMGになっても生息していたが、LMG

が終了すると日本からは消えていったことを示した。これは、従来いわれている大型獣の絶滅要因のうち、環境変動説を支持する結果である。

地球規模で起こる気候の寒暖は、温帯の動物も寒冷な地域の動物も絶滅へと追いやる。その過程にはヒトの影響もあったのかもしれないが、現在までのところ、その事に関する確かな証拠は多くない。いずれにしても、日本におけるナウマンゾウやマンモスゾウの絶滅は、ただ一度の衝撃的な出来事で起こったものではなく、何度も訪れる気候変動による生息地の減少や分断を経ながら更新世末期の最終的な絶滅へと至ったのであろう。

## 引用文献

- Adam, K. D., 1986. Fossilfunde aus den canstatter sauerwasserkalken. *Fundberichte aus Baden-Wurtemberg*, 11: 25–61.
- Aiba, H., Baba, K. and Matsukawa, M., 2010. A new species of *Stegodon* (Mammalia, Proboscidea) from the Kazusa Group (lower Pleistocene), Hachioji City, Tokyo, Japan and its evolutionary morphodynamics. *Palaeontology*, 53: 471–490.
- Akazawa, T., 2005. Pleistocene peoples of Japan and the peopling of the Americas. In Bonnichsen, R. and Turnmire, L. L. eds., *Ice Age peoples of North America: Environments, Origins, and Adaptations of the First Americans*, second ed., Texas A & M University Press, Texas, 95–103.
- Aouadi, N., 2001. New data on the diversity of elephants (Mammalia, Proboscidea) in the Early and early Middle Pleistocene of France. In Cavaretta, G., Gioia, P., Mussi, M. and Palambo, M. R. eds., *The world of Elephants. Proceeding of the First International Congress. Rome*, Pubbl. CNR, Roma, 81–84.
- Beden, M., 1983. Family Elephantidae. In J. M. Harris ed., *Koobi Fora Research Project. 2*: Clarendon Press, Oxford. 40–129.
- Beden, M., 1985. Les proboscidiens des grands gisements à hominidés Plio-Pléistocène d'Afrique Orientale. *L'Environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène*. Colloque international, Fondation Singer-Polignac, 21–44.
- Beden, M., 1987. Les Eléphantides (Mammalia, Proboscidea): Les faunes Plio-Pléistocène de la basse vallée de l'Omo (Ethiopie). *Cahiers de Paléontologie, Travaux de Paléontologie Est-Africaine*. Edition Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 1–162.
- Berkeley Lab Research News, 2005. Supernova explosion may have caused mammoth extinction. *Berkeley Lab Research news*, September 23.
- Dubrovo, I. A., 1960. The ancient elephant in USSR. *Trudy*

- Paleontologicheskogo Instituta. Akademii Nauk SSSR*, **85**: 35–78.
- Firestone, R. B., West, A., Kennett, J. P., Becker, L., Bunch, T. E., Revay, Z. S., Schultz, P. H., Belgia, T., Kennett, D. J., Erlandson, J. M., Dickenson, O. J., Goodyear, A. C., Harris, R. S., Howard, G. A., Kloosterman, J. B., Lechler, P., Mayewski, P. A., Montgomery, J., Poreda, R., Darrach, T., Hee, S. S., Smith, A. R., Stich, A., Topping, W., Wittke, J. H., Wolbach, W. S., 2007. Evidence for an extraterrestrial impact 12,900 years ago that contributed to the megafaunal extinctions and the Younger Dryas cooling. *Proceedings of National Academy of Science*, **104**: 16016–16021.
- Goren-Inbar, N., Lister, A., Werker, E. and Chech, M. A., 1994. A butchered elephant skull and associated artifacts from the Acheulian site of Gesher Benot Ya' aqov, Israel. *Paléorient*, **20**: 99–112.
- Grayson, D. K., 1991. Late Pleistocene extinctions in North America: taxonomy, chronology, and explanations. *Journal of World Prehistory*, **5**: 193–232.
- Grayson, D. K., 2001. The archaeological record of human impacts on animal populations. *Journal of World Prehistory*, **15**: 1–68.
- Grayson, D. K. and Meltzer, D. J., 2002. Clovis hunting and large mammal extinction: a critical review of the evidence. *Journal of World Prehistory*, **16**: 313–359.
- Grayson, D. K. and Meltzer, D. J., 2003. A requiem for North American overkill. *Journal of World Prehistory*, **30**: 585–593.
- 浜町ナウマンゾウ研究グループ, 1978. 東京日本橋浜町におけるナウマンゾウ化石の発掘について. 地球科学, **32**: 83–85.
- 長谷川善和・松島義章・尾崎公彦, 1982. 藤沢天岳院下産の象化石と古環境. 横浜国立大学(教)特研論集, **2**: 19–41.
- Haury, E. W., 1953. Artifacts with mammoth remains, Naco, Arizona: discovery of the Naco mammoth and the associated projectile points. *American Antiquity*, **19**: 1–14.
- 五十嵐八枝子, 1993. 花粉分析からみた北海道の環境変遷史. 東 正剛・安部 永・辻井達一(編), 生態学からみた北海道, 北海道大学図書刊行会, 札幌, 3–21.
- 五十嵐八枝子, 2010. 忠類ナウマンゾウ化石産地露頭の花化石から見た十勝地域の古環境変遷. 化石研究会会誌, 特別号, (4): 53–59.
- 犬塚則久, 1977. ナウマンゾウ (*Palaeloxodon naumanni*) の起源について. 地質学雑誌, **83**: 639–655.
- Iwase, A., Hashizume, J., Izuho, M., Takahashi, K. and Sato, H., in press. Timing of megafaunal extinction in the late Late Pleistocene on the Japanese Archipelago. *Quaternary International*, doi:10.1016/j.quaint.2011.03.029.
- 出穂雅実, 2005. マンモスハンター論総説(1). 論集忍路子, **1**: 13–27.
- 亀井節夫, 1990. 日本海と象. 第四紀研究, **29**: 163–172.
- 亀井節夫, 2000. 「日本の長鼻類化石」とそれ以降. 地球科学, **54**: 211–230.
- 亀井節夫・大塚裕之・木村方一, 1981. 日本の更新世前・中期の *Mammuthus* 属について. 日本地質学会第88年学術大会講演要旨, 284.
- 柏崎ナウマンゾウ研究会, 1989. 柏崎市鯨波におけるナウマンゾウ化石の発掘・研究報告書, 柏崎教育委員会, 179p.
- 加藤晋平, 2005. 後期旧石器時代のマンモス狩猟に関する若干の問題. 論集忍路子, **1**: 1–12.
- Kawamura, Y. 1991. Quaternary mammalian faunas in the Japanese Islands. *The Quaternary Research*, **30**: 213–220.
- Kawamura, Y. 1994. Late Pleistocene to Holocene mammalian faunal succession in the Japanese Islands: with comments on the Late Quaternary extinctions. *Archaeozoologia*, **6**: 7–22.
- Kawamura, Y. 2007. Last Glacial and Holocene land mammals of the Japanese Islands: their fauna, extinction and immigration. *The Quaternary Research*, **46**: 171–177.
- Kennett, D. J., Kennett, J. P., West, A., Mercer, C., Que Hee, S. S., Bement, L., Bunch, T. E., Sellers, M. and Wolbach, W. S., 2009. Nanodiamonds in the Younger Dryas boundary sediment layer. *Science*, **323**: 94.
- 北川博道・瀬戸浩二・高橋啓一・配川武彦・藤川将之・山口勇人・清水則雄・阿部勇次・渡辺克典・安井謙介・楠橋 直・松岡廣繁, 2009. ナウマンゾウ化石の <sup>14</sup>C年代とその課題. 日本古生物学会2009年年会予稿集, 25.
- Klein, R. G., 1973. *Ice Age Hunters of the Ukraine*. University of Chicago Press, Chicago and London, 140p.
- 近藤洋一, 2005. ナウマンゾウ研究と課題. 化石研究会会誌, **38**: 110–115.
- 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.
- Konishi, S. and Takahashi, K., 1999. Mandibular morphology of stegodonts from Japan, *Stegodon aurorae* and *Stegodon shinshuensis* (Proboscidea, Mammalia). *Earth Science*, **53**: 3–18.
- Maglio, V. J., 1973. *Origin and evolution of the Elephantidae*. American Philosophical Society, Philadelphia, 149p.
- Makiyama, J., 1938. Japonic Proboscidea. *Memo. Coll. Sci. Kyoto Univ. Ser. B*, **14**: 1–59.
- Martin, P. S., 1958. Pleistocene ecology and biogeography of North America. In Hubbs, C. L. ed., *Zoogeography*. American Association for the Advancement of Science Publication, **51**: 375–420.
- Martin, P. S., 1967. Prehistoric overkill. In Martin, P. S. and Wrihit Jr., H. E. eds., *Pleistocene extinctions: the search for a cause*, Yale University Press, New Haven, Connecticut, 75–120.

- Matsumoto, H., 1918. On a new archetypal fossil elephant from Mt. Tomuro, Kaga. *Science reports of the Tohoku Imperial University. 2nd series, Geology*, **3**: 51–56, pl. 20.
- 松本彦七郎, 1924. 日本産マストドンの種類 (略報). *地質学雑誌*, **31**: 395–414.
- 松本彦七郎, 1941. 陸中国磐井郡松川村及其他本邦産ステゴドン及びパラステゴドンに就いて. *動物学雑誌*, **53**: 385–396.
- 三島弘幸・間島信雄, 1999. 千葉県富津市産ムカシマンモス臼歯化石 (*Mammuthus protomammonteus*) の一例. 埼玉県立自然史博物館研報, (17): 5–12.
- 野尻湖発掘調査団, 2011. 野尻湖人をもとめて 野尻湖発掘 50 年記念誌. 野尻湖ナウマンゾウ博物館, 長野, 80p.
- North Greenland Ice Core Project member, 2004. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature*, **431**: 147–151.
- Norton, C. J., Kondo, U., Ono, A., Zhang, Y. and Diab, M. C., 2010. The nature of megafaunal extinctions during the MIS 3-2 transition in Japan. *Quaternary international*, **211**: 113–122.
- 奥田昌明・百原 新・平山 廉・岡崎浩子・兼子尚知, 2006. 下総層群清川層の大型植物化石群とそれにもとづく古気候復元. *第四紀研究*, **45**: 211–216.
- 大塚裕之, 1978. 東支那海から採集された旧象化石について. *琉球列島の地質学研究*, (3): 149–156.
- Owen, R., 1870. On fossil remains of mammals found in China. *Quarterly Journal of the Geological Society*, **26**: 417–434, pls. 27–29.
- Palombo, M. R. and Ferretti, M. P., 2005. Elephant fossil record from Italy: knowledge, problems, and perspectives. *Quaternary International*, **126-128**: 107–136.
- Pinter, N., 2009. Extraterrestrial and terrestrial signatures at the onset of the Younger Dryas. *Geological Society of America Abstracts with Programs*, **41(7)**: 595
- Pinter, N., Scott, A. C., Daulton, T. L., Podoll, A., Koeberl, C., Anderson, E. S. and Ishman, S. E., 2011. The Younger Dryas impact hypothesis: A requiem. *Earth-Science Reviews*, **106**: 247–264.
- 三枝春生, 1991. 4. 世界のステゴドン属: その分類と系統進化. 亀井節夫 (編著), 日本の長鼻類化石, 築地書館, 東京, 99–110.
- Saegusa, H., 1996. Stegodontidae: evolutionary relationships. In Shoshani, P. and Tassy, P. eds., *The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press, Oxford, 178–190.
- Saegusa, H., 1997. Phylogenetic relationships of *Stegodon* and *Shinomastodon* (Proboscidea, Mammalia) of East Asia. *Odontology*, **1**: 42–45.
- 三枝春生, 2005. 日本産化石長鼻類の系統分類の現状と課題. *化石研究会会誌*, **38**: 78–89.
- Saegusa, H., 2008. Dwarf *Stegolophodon* from the Miocene of Japan: Passengers on sinking boats. *Quaternary International*, **182**: 49–62.
- Saegusa, H., Thasod, Y. and Ratanasthien, B., 2005. Note on Asian stegodontids. *Quaternary International*, **126-128**: 31–48.
- Saegusa, H. and Gilbert, W. H., 2008. Chapter 9 Elephantidae. In Henry, W., Gilbert, W. H. and Asfaw, B. eds., *Homo erectus in Africa, Pleistocene Evidence from the Middle Awash*, University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California, 193–226.
- Shoshani, J. and Tassy, P., eds., 1996. *The Proboscidea-Evolution and palaeoecology of elephants and their relatives*. Oxford University Press, New York., 7 and 352.
- Soffer, O. A., 1985. *The Upper Palaeolithic of the Central Russian Plain*. Academic Press, New York, 539p.
- 高橋啓一, 2007. 日本列島の鮮新 - 更新世における陸上哺乳動物相の形成過程. *旧石器研究*, **3**: 5–14.
- 高橋啓一・生津恵子, 1998. 日本のマンモスゾウ類とその課題. 日本地質学会第 105 年学術大会講演要旨, 278.
- Takahashi, K. and Namatsu, K., 2000. Origin of the Japanese Proboscidea in the Plio-Pleistocene. *Earth Science*, **54**: 257–267.
- 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 Research*, **43**: 169–180.
- 高橋啓一・出穂雅実・添田雄二・張 鈞翔, 2005. 日本産マンモスゾウ化石の年代測定結果からわかったその生息年代といくつかの新知見. *化石研究会会誌*, **38**: 116–125.
- Takahashi K., Soeda, Y., Izuho, M., Yamada, G. Akamatsu, M. and Chun-Hsiang Chang, 2006. The chronological record of the woolly mammoth (*Mammuthus primigenius*) in Japan, and its temporary replacement by *Palaeoloxodon naumanni* during MIS 3 in Hokkaido (northern Japan). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **233**: 1–10.
- Takahashi, K. and Izuho, M., 2012. Formative history of terrestrial fauna of the Japanese Islands during the Plio-Pleistocene. *British Archaeological Reports International Series*, **2352**: 73–86.
- 高橋啓一・添田雄二・出穂雅実・小田寛貴・大石 徹, 印刷中. 北海道のゾウ化石とその研究の到達点. *化石研究会会誌*.
- 樽 創・甲能直樹, 2002. 東京都あきる野市産 *Stegodon* 臼歯化石の再検討と日本の鮮新統産大型 *Stegodon* の種名について. *国立科博専報*, (38): 33–41.
- 樽野博幸, 1991, 3. 日本産ステゴドン科化石. 亀井節夫 (編著), 日本の長鼻類化石. 築地書館, 東京, 82–99.

- 樽野博幸, 1999. 日本列島の鮮新統および中・下部更新統産長鼻類化石の産出層準. 地球科学, **53**: 258-264.
- 樽野博幸・亀井節夫, 1993. 16 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. 創元社, 大阪. 216-231.
- 樽野博幸・河村善也, 2007. 東アジアのマンモス類 - その分類, 時空分布, 進化および日本への移入についての再検討. 亀井節夫先生傘寿記念論文集, 59-78.
- Tassy, P., 1988. The classification of Proboscidea: how many cladistics classifications? *Cladistics*, **4**: 43-57.
- Ukaraintseva, V. V., 1993. Vegetation cover and environment of the "Mammoth Epoch" in Siberia. In Agenbroad, L., Mead, J. I. and Hevly, R. H. eds., *The Hot Springs Mammoth Site*, 12-13.
- Ukaraintseva, V. V., Agenbroad, L. D. and Mead, J. I., 1996. A palaeoenvironmental reconstruction of the "Mammoth epoch" of Siberia. American Beginings, University of Chicago Press, Cikago and London, 129-146.
- Wei, Q., 1976. Recent find of fossil *Palaeoloxodon namadicus* from Nihewan Beds, NW Hebei. *Vertebrata PalAsiatica*, **14**: 51-58.
- Yabe, H., 1950. Three alleged occurrences of *Stegodon latidens* (Clift) in Japan. *Proceedings of the Japan Academy*, **26**: 361-385.
- 山川千代美, 2010. 北海道忠類晩成のナウマンゾウ化石産地から産出した大型植物化石. 化石研究会会誌, 特別号, (4): 60-65.
- 吉川博章, 2003. 静岡県浜松市佐浜のナウマンゾウ発掘地から産出した大型植物化石. 静岡地学, **87**, 33-39.

