

ナウマンゾウの祖先をエチオピアで掘る

三枝春生（兵庫県立大学自然・環境科学研究所 准教授）

約 36 万年前から約 2 万 3 千年前にかけて、ナウマンゾウ（図 1）という絶滅種が、南は九州から北は北海道まで、日本中にいたことが知られています。保存の良いナウマンゾウの骨格化石は、静岡県、長野県、神奈川県、千葉県、北海道、そして東京都中央区日本橋浜町の地下鉄工事現場から発見されています。浜町の化石が発掘されたとき、私はボランティアとして化石の修復作業に参加し、ナウマンゾウ頭骨の修復作業に熱中しすぎて受験勉強に身が入らず、浪人してしまいました。このようにナウマンゾウとの出会いは古いのですが、大学院でゾウの化石を研究することになったときには、浜町の化石の修復作業を一緒にした高橋啓一博士（現滋賀県立琵琶湖博物館館長）らがナウマンゾウを詳しく研究していたので、私はもっと古い時代のナウマンゾウ以外の長鼻類（ゾウの仲間）の化石を研究することにしました。しかし、浜町の化石以来、頭の片隅に残っていた疑問がありました。それは、ナウマンゾウが大陸から日本に渡ってきたときにどのような顔をしていたのかという疑問です。



図 1 東京都中央区日本橋浜町産ナウマンゾウの復元骨格

ナウマンゾウやそれに近縁なユーラシアのゾウはパレオロクソドン (*Palaeoloxodon*) 属（または亜属）に分類されています。パレオロクソドン属はロクソドンタ (*Loxodonta*) 属（アフリカゾウの仲間）、エレファス (*Elephas*) 属（アジアゾウの仲間）、マムーサス (*Mammuthus*) 属（マンモスゾウの仲間）とともにゾウ科に分類され、ユーラシアのパレオロクソドン属の頭骨には、切歯骨という牙のつけ根となっている骨が先端に向けて強く左右に広がり、おでこに前頭頭頂隆起と呼ばれる横長の隆起があるという特徴があります。ナウマンゾウの頭骨は、千葉県成田市猿山から雄のものが（図 2E）、浜町からは雌のもの（図 1）が発見されており、それらにも上記の二つの特徴が見られます。インドから発見されているパレオロクソドンの一種ナルバダゾウ (*Palaeoloxodon namadicus*) にも同じ特徴がありますが、前頭頭頂隆起は骨鼻口という気道につながる孔の上にオーバーハングするほど強烈です（図 2D）。こうした違いがあることから、猿山産のナウマンゾウの頭骨を研究した犬塚則久博士は、大陸からわたってきたナウマンゾウの祖先の前頭頭頂隆起はそれほど強くなかったと推測しました。ところが、中国河北省泥河湾から一つだけ発見されているパレオロクソドンの頭骨化石（図 2C）の前頭頭頂隆起は、ナルバダゾウ並みに強烈に発達しています。日本と中国で見つかっている頭骨になぜこのような差異があるのかについて当時は何の手がかりもなく、高橋さんとの議論の結果は「和風と中華風の違い」という、しょうもないものでした。

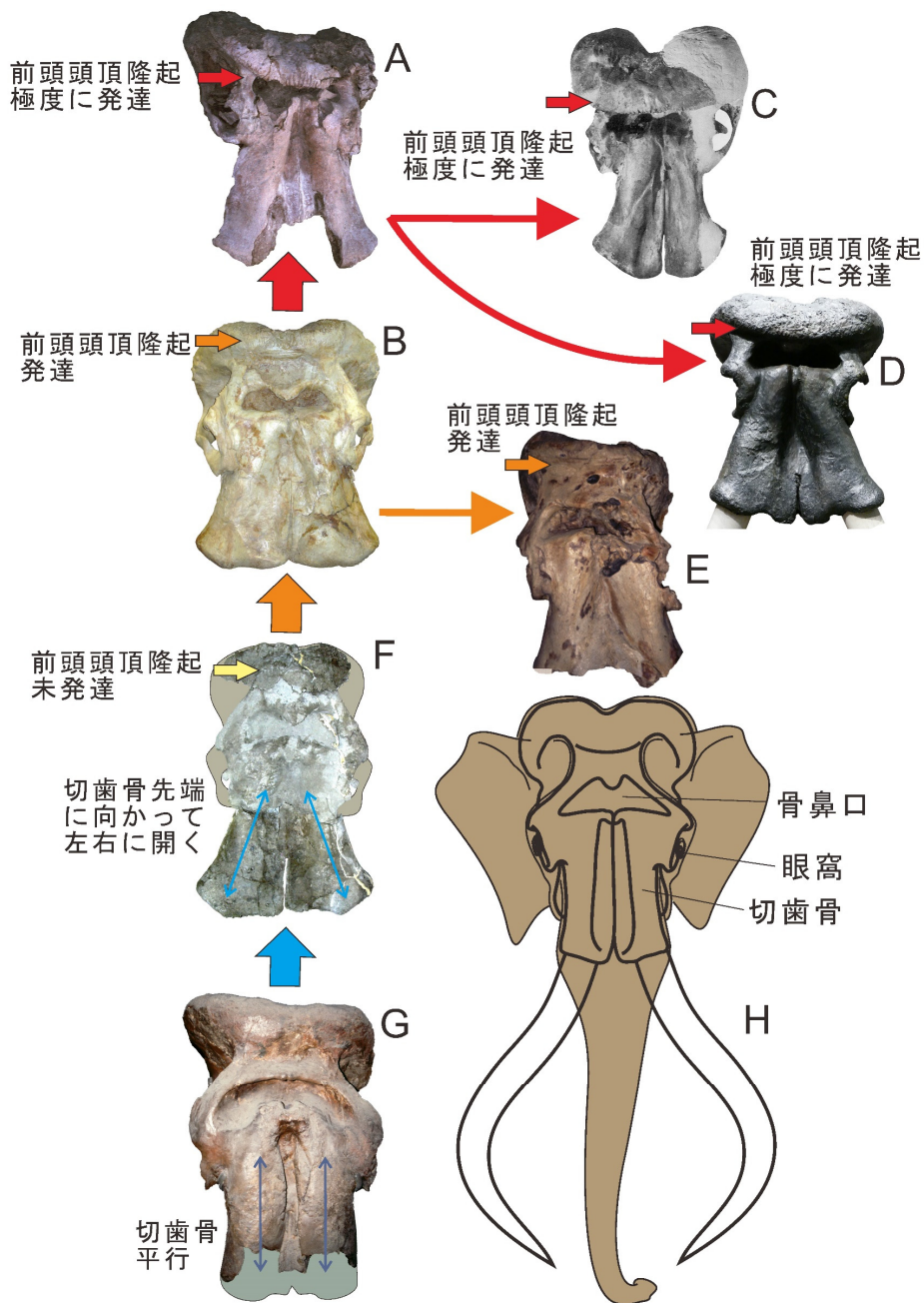


図2 パレオロクソドン属の頭骨の進化 (Saegusa and Gilbert, 2008).
 A, イタリア, La Polledrara di Cekanibbio産頭骨化石; B, ドイツ, シュトゥットガルト近郊Bad Cannstatt産頭骨化石; C, 中国, 河北省泥河湾産頭骨化石; D, インド, マハーラーシュトラ, ナーシク産ナルバダゾウの頭骨化石; E, 千葉県成田市猿山産ナウマンゾウの頭骨化石; F, エチオピア, ミドルアワッシュ, ブリ産レッキゾウの頭骨化石; G, エチオピア, オモ産レッキゾウの頭骨化石; H, ゾウの頭骨と軟体部の関係. Gは衛 (1976) の図版I, DはKritzolina/GC BY-SA (<https://creativecommons.org/licenses/by-sa/4.0>), HはSaegusa and Gilbert (2008) の図9.8をそれぞれ改変.

その23年後に、エチオピアで出会った化石をきっかけにナウマンゾウの祖先の謎をもう一度考える機会を得ました。1999年に、エチオピアで人類化石を研究している諏訪元博士（現東京大学総合研究博物館館長）の紹介で、エチオピアのミドルアワッシュで人類化石を探している調査隊に参加しました。ミドルアワッシュからは580万年前から16万年前のさまざまな時代の人類化石が発見されていますが、私の目的はこれら人類化石と一緒に見つかるゾウの化石です。100万年前の人類化石が発見されたブリという村に行ったとき、調査隊のアメリカ側リーダーのホワイト博士がゾウの頭骨化石があるぞと教えてくれました。地層から半分露出しているその化石を見た瞬間、かつて受験勉強の邪魔をしてくれたナウマンゾウの祖先にピッタリのもが目の前にあることに気づきました。ブリのゾウ化石は東アフリカで人類化石と一緒に発見されることの多いレッキゾウ（*Palaeoloxodon recki*）です。レッキゾウはユーラシアのパレオロクソドンの祖先とされてきましたが、エチオピアやケニアから発見されている約200万年前のレッキゾウの切歯骨は、ユーラシアのパレオロクソドンのように先端に向かって左右に広がっていません。ところが、ブリの100万年前のレッキゾウの切歯骨は先端に向かって広がっており、ユーラシアのパレオロクソドンの特徴の一つが明瞭に現れていました。ユーラシア最古のパレオロクソドンの化石は約80万年前のものなので、ブリの頭骨化石は、その祖先がアフリカからユーラシアに移住する出アフリカ直前の状態を示すものだったのです。

私はこの頭骨化石を掘り出したいとホワイト博士に言いましたが、彼の最初の返答は写真だけ撮影して済ますというものでした。限られた経費と時間の中で成果を出さなければならぬ調査隊には、他の化石なら何十個も積める運搬車を一個で占めてしまう大きなゾウの頭骨化石を持ち帰るなど論外というわけです。しかし、ナウマンゾウの古い知己である私が引き下がるわけには行きません。この頭骨は出アフリカ直前の状態を示すアフリカ唯一の化石であることを力説したところ、ホワイト博士は掘っても良いと言ってくれました。当時院生であったギルバート博士と二人だけで、翌日の午前中に2時間以内で掘り出すという条件付でした。翌日、二人で奮闘して倍の4時間で掘り出しましたが、これはゾウの頭骨化石発掘にかかった時間の最短記録だと思います（図3）。その3年後にブリの他の場所で、もっと巨大なレッキゾウの頭骨を10日間かけて掘り出しました（図4）。ホワイト博士はブリの住民であるアフアー族の若者3人を発掘補助につけてくれましたが、まずいことにラマダンの最中でした。アフアー族は敬虔なイスラム教徒なので、水筒を持ってきていても、ラマダン期間の日中は口の周りを湿らすだけでどんなに暑くとも絶対に水を飲みません。酷暑の中で水も飲まずに労働するのは不可能なので、若者3人が働いてくれるのはせい



図3 エチオピア、ミドルアワッシュ、ブリでの1個目のレッキゾウ頭骨の発掘。中央のギルバート博士の前に見えるのがレッキゾウの頭骨化石。



図4 エチオピア、ミドルアワッシュ、ブリでの2個目のレッキゾウ頭骨の発掘。

ぜい午前 11 時頃までです。それ以降は、岩陰で寝ている彼らを横目に夕方まで私一人で発掘するはめになりました。

2001 年にイタリアのローマで開催されたゾウ化石に関するシンポジウムで、ナウマンゾウの起源に関する別の手がかりに遭遇しました。ローマ近郊の遺跡 La Polledrara di Cecanibbio の見学会があり、そこでは旧石器と共に発掘され大部分が現地保存されたおびただしい数の獣骨化石の中に、保存の良いパレオロクソドンの頭骨化石が二つありました (図 2A)。ヨーロッパで発見されるパレオロクソドンはアンティクスゾウ (*Palaeoloxodon antiquus*) と呼ばれており、インドで発掘されたナルバダゾウとは別種とされています。しかし、目の前にある頭骨はインドのナルバダゾウや、中国産の頭骨に酷似していたのです。これには驚かされました。La Polledrara は海洋酸素同位体ステージの MIS9 (約 30~34 万年前) に対比されます。ドイツ、シュトゥットガルト近郊 Bad Cannstatt の MIS11 (約 37~42 万年前) に対比される地層から発掘されたパレオロクソドンの前頭頭頂隆起はそれほど強くなく、ナウマンゾウ程度です (図 2B)。Bad Cannstatt 産の頭骨の形をシュトゥットガルトタイプ、前頭頭頂隆起が極度に発達した La Polledrara、インドのナルバダゾウ、中国産の頭骨の形をナルバダタイプと呼ぶと、両タイプが種の違いである可能性と同一種内の年齢や性差である可能性の二通りが考えられます。しかし、ドイツとイタリアの両産地の頭骨はほぼ同じ大きさであることから、両タイプの違いは年齢や性差によるのではなく、種の違いではないかと考えました。さらにエチオピアのブリで発掘していたレッキゾウの頭骨の形態とナウマンゾウが日本に渡来したと推定される時期を考え合わせて、以下の仮説をたてました。

アフリカ起源のパレオロクソドンは約 200 万年前までにこの属の特徴の一つである箱型の頭頂部を進化させ (図 2G)、約 100 万年前までに先端が左右に広がった切歯骨が進化します (図 2F)。100 万年前後にパレオロクソドンは出アフリカを果たし、レバントまで分布を広げます。この時期に、ユーラシアの中緯度地域には約 350 万年前に出アフリカを果たしていたマンモスの仲間が分布していました。その後、彼らはより高緯度の寒冷な気候帯に分布するようになり、置き換わるようにパレオロクソドンはユーラシアの中緯度地域へ分布を広げます。約 100 万年前以降、氷期と間氷期の気候の差が強まり、氷期にはマンモスがスペインやイタリアまで南下し、間氷期にはパレオロクソドンがポーランドからロシア南部まで北上することが繰り返されるようになります。約 80 万年前から MIS11 までの期間にシュトゥットガルトタイプの頭骨 (図 2B) を持つパレオロクソドンが進化し分布を広げた後、MIS9 までにナルバダタイプのパレオロクソドンが進化し、シュトゥットガルトタイプと置き換わっていきます。イタリアの La Polledrara (図 2A)、インド (図 2D)、中国 (図 2C) で見つかっているものは、こうしたナルバダタイプです。一方、東アジアまで分布を広げたシュトゥットガルトタイプの頭骨を持ったパレオロクソドンは、MIS12 (約 42~48 万年前) に対馬海峡が海面低下に伴い陸化した際に日本に渡来し、ナウマンゾウの祖先となります。その後は日本列島が大陸から孤立し続けてナルバダタイプが日本へ侵入できず、シュトゥットガルトタイプの頭骨という古い特徴がナウマンゾウに引き継がれました (図 2E)。

この仮説を 2008 年に論文として公表しましたが、2006 年に兵庫県丹波市の篠山層群 (約 1 億 1 千万年前) から恐竜の化石が見つかったため、ゾウの研究からはしばらく離れていました。2017 年に台湾で開催された国際マンモス学会では、旧知の間柄のイタリア人研究者が、口頭発表で 2008 年の論文を絶賛してくれました。しかし、彼はその後スペイン、イタリア、英国の研究者と共同で再検討を進め、2020 年に私の仮説を否定する論文を公表しま

した。ナルバダタイプの頭骨形態は第三大白歯が生える老齢個体の特徴であるのに対して、シュトゥットガルトタイプのそれはそれよりも若い個体の特徴であるというのです。ゾウは一生に計 24 個の歯が生え変わります。それは、すでに生えている歯がすり減り小さくなるのに伴い、次の歯が後ろから前の歯を押し出すように生えてきて、前に生えていた歯と置き換わるという独特のものです。第二大臼歯が完全にすり減り、第三大白歯と置き換わるのは大体 40 歳くらいとなります。こうした年齢による頭骨のタイプの違いは MIS11 と MIS9 で共通しているので、ヨーロッパのパレオロクソドンはすべて同種のアンティクスゾウであり、インドのナルバダゾウと中国のパレオロクソドンの頭骨と四肢骨にはそれぞれ別種と見られる特徴があるということでした。

この新説でもナウマンゾウは古い形質を残した種で、その祖先種は第三臼歯が生えている老齢個体でも前頭頂隆起があまり強くないシュトゥットガルトタイプの頭骨を持つものだろうとしており、私の説と共通しています。しかし、第三大白歯が生える年齢でナルバダタイプの頭骨を持つ種が進化した時期には言及していません。ナウマンゾウの祖先が大陸から分断された時期との兼ね合いから、少なくとも東アジアでは、その時期は MIS12 よりも前になります。しかし、イタリアの MIS13 (約 48~53 万年前) の地層から第三大白歯が生えているナルバダタイプの頭骨の報告があり、パレオロクソドンの頭骨の進化には地域差があった可能性があります。ただし、この頭骨は現地保存されており、地層中に埋まったままで、おでこの形を類推したにすぎません。現地保存されているため頭骨の形を正確に観察できていない例は、これだけではありません。私の仮説の着想のきっかけとなった La Polledrara の頭骨も、現地保存されて臼歯は地層中に埋もれており、頭骨に何番目の臼歯が生えているか不明です。シュトゥットガルト近郊で産出したシュトゥットガルトタイプの頭骨には第二大臼歯が生えています。もし La Polledrara の頭骨に第二大臼歯が生えていれば、ほぼ同年代の頭骨にシュトゥットガルトタイプとナルバダタイプの両方が見られ、後者は年代が若いということになります。つまり La Polledrara の頭骨が現地保存されている限り、私の説が復活する可能性は残されているのです。

このようにゾウの頭骨化石は、発見されたとしても、適切に地層中から取り出され、その特徴が十分に観察される状態まで処理されるとは限りません。ブリと同年代のレッキゾウの頭骨化石はジブチとスーダンで発見されていますが、ジブチの化石は詳しく研究される前に劣悪な収蔵状態のために崩壊し、スーダンの化石は発掘されずに現地に放置されています。ブリの頭骨化石も、発掘の 8 年前に調査隊が発見しており、私がミドルアワッシュの調査に参加していなかったら今でも現地に残されたままで、ユーラシアのパレオロクソドンの進化も再検討されなかったかもしれません。頭骨の発掘が可能となったのは、浜町のナウマンゾウ化石の修復作業に熱中した私の経験と、先入観に囚われずに重要性を見抜くホワイト博士の判断力がそろった結果ではないかと思えます。

発見されたにもかかわらず十分な処置が行われていない頭骨化石は、世界各地にあります。ナウマンゾウの起源問題の解決には、中途半端に放置されている頭骨化石が適切に処置される必要があり、日本にもそういう残念な化石が一つあります。それは冒頭で話した浜町産ナウマンゾウの頭骨化石です。浜町産ナウマンゾウは、当時高尾にあった東京都高尾自然科学博物館に収蔵され、この博物館が 2004 年に閉鎖された後は八王子市に移管されました。しかし、この化石は廃校を利用した収蔵施設に保管されており、内情を知っているごく一部の人以上はアクセスできない状態になっています。ゾウの頭骨化石は世界的に見ても産出例は少なく、しかも浜町産ナウマンゾウ化石は骨組織の保存状態が抜群に良いため、DNA

が抽出される可能性さえあります。DNA が抽出されたら、そのデータをもとにナウマンゾウの起源が解明されるかもしれません。国内外の研究者が収蔵標本にアクセスしやすい施設へ浜町産ナウマンゾウ化石が移管されることを、願わざるを得ません。

参考文献

- Aureli D, Contardi A, Giaccio B, Jicha B, Lemorini C, Madonna S, et al. (2015) *Palaeoloxodon* and Human Interaction: Depositional Setting, Chronology and Archaeology at the Middle Pleistocene Ficoncella Site (Tarquinia, Italy). PLoS ONE 10 (4): e0124498. doi:10.1371/journal.pone.0124498.
- 犬塚則久 (1977) ナウマンゾウ (*Palaeoloxodon naumanni*) の起源について. 地質学雑誌, 83 : 639–655
- Kawamura, Y. (2007) Last Glacial and Holocene land mammals of the Japanese Islands: their fauna, extinction and immigration. The Quaternary Research, 46: 171–177.
- Larramendi, A., Zhang, H.-W., Palombo, M.R., Marco P. Ferretti, M.P. (2020) The evolution of *Palaeoloxodon* skull structure: Disentangling phylogenetic, sexually dimorphic, ontogenetic, and allometric morphological signals. Quaternary Science Reviews 229 (2020) 106090.
- 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. and Gilbert, W. H. (2008) Chapter 9 *Elephantidae*. In Henry, W., Gilbert 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.
- 高橋啓一 (2013) 日本のゾウ化石, その起源と移り変わり. 豊橋市自然史博物館研報, No. 23, 65–73.
- 衛奇 (1976) 在泥河湾層中發現納瑪象頭骨化石. 古脊椎動物与古人類, 14 : 53–58.