

[原著]

# 鮮新統上野層（古琵琶湖層群）から産出した サイの月状骨化石の再検討

村上達郎\*・鏝本武久\*\*

Reappraisal of a rhinocerotid lunar from the Pliocene  
Ueno Formation of the Kobiwako Group, central Japan

Tatsuro Murakami\* and Takehisa Tsubamoto\*\*

## Abstract

A right lunar of the Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) from the Pliocene Ueno Formation of the Kobiwako Group, central Japan is reappraised and described. This specimen is large among the lunars of mammals, mushroom-shaped in anterior and proximal view, and triangular in lateral view, indicating that it is assigned to the Rhinocerotidae. It is assigned to the tribe Rhinocerotini in having a third scaphoid facet and a caudal prolongation of the pyramidal facet. It is similar in morphology to that of a Rhinocerotini *Stephanorhinus* in having an ulna facet, an acute distal end of the anterior apophysis, a keel-shaped anterior apophysis, a wide proximal part, and a similar overall shape and size that are indicated by a ratio diagram. However, the generic identification of this specimen is difficult due to the scarcity of the material. This study indicates that the Rhinocerotini existed in the Pliocene of Japan, for the first time.

Key words: Rhinocerotidae, Kobiwako Group, postcranial bone, Pliocene

## 1. はじめに

日本では、新生代後半のサイ科（哺乳綱，奇蹄目）の化石が多く発見され，研究・報告されている（たとえば，Shikama 1967；Shikama et al. 1967；奥村ほか 1977；岡崎 1977, 1980；Zin-Maung-Maung-Thein et al. 2009；Fukuchi and Kawai 2011；Handa 2015など）。ただし，そのほとんどが中新世および更新世のサイ科化石である。日本における鮮新世のサイ科化石は，神奈川県愛甲郡の中津層群から産出した幼獣の手根骨（有鉤骨）（長谷川ほか 1991），大分県宇佐市安心院町の津房川層から産出した下顎類歯（加藤 2001），および三重県伊賀市の古琵琶湖層群産の月状骨（山本 2006）の3例しか報告されていない。さらに，これらの鮮新世のサイ科化石は，属あるいは種の明らかな分類群が不明確であり，日本における中新世から更新世

にかけてのサイ科の変遷を調べる上での障害となっている。

本論文では，山本（2006）が報告した三重県伊賀市（旧阿山郡大山田村）の古琵琶湖層群上野層（図1，2）から産出したサイ科の月状骨の記載と分類の再検討をおこない，同標本のより詳細な分類群を同定する。

## 2. 資料と研究方法

本標本は大阪市立自然史博物館（OMNH）に所蔵されている。本研究では，計測法をGuérin（1980）に，月状骨の用語をHeissig（2012），サイ科の分類をHeissig（1999）に従った。また，近年の議論では，ユーラシアの*Dicerorhinus*の化石種は多くのものが*Stephanorhinus*とする見解が占めており（Fortelius et

2017年10月17日受付，2018年4月10日受理

\*，\*\* 愛媛大学大学院理工学研究科 〒790-8577 愛媛県松山市文京町2-5

\*，\*\* Graduate School of Science and Engineering, Ehime University, 2-5 Bunkyo-cho, Matsuyama 790-8577

Japan

\* E-mail: t-murakami@sci.ehime-u.ac.jp

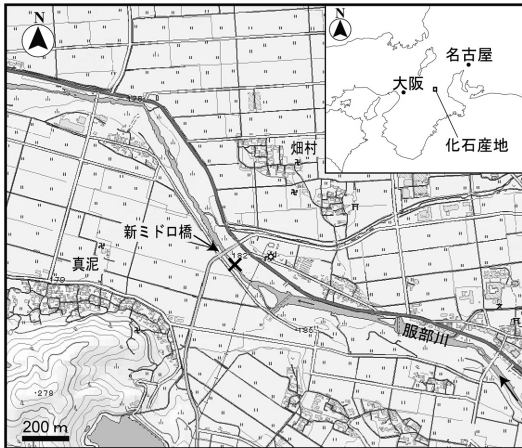


図1. 化石産地の地図 (国土地理院地図電子国土Webを使用). ×, 化石産出地点.

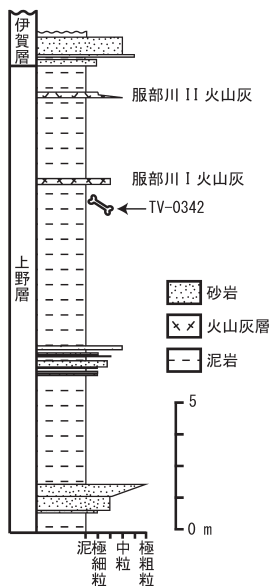


図2. 化石産地付近の古琵琶湖層群上野層の層序 (森・吉田 2014を改変) と、おおよその化石産出層準 (山本 2006).

al. 1993, Pandolfi 2013, Handa and Pandolfi 2016など), 本研究ではそれに従った.

プロポーシオンとサイズ比較において ratio diagram (Simpson 1941) を用いた. ratio diagram は  $A = \log_{10}(a/b) = \log_{10}(a) - \log_{10}(b)$  の式を用いる.  $A$  は基準標本との偏差を示し,  $a$  は比較標本の計測値,  $b$  は基準とする標本の計測値を当てはめ, これらを折れ線グラフに示す. 本研究では OMNH-TV-0342 を基準標本として扱う. 折れ線グラフが一直線に近い種ほど, OMNH-TV-0342 に近い (相似形である) ことを示す.

また, 数値が正であれば OMNH-TV-0342 より大きさが大きく, 負であれば OMNH-TV-0342 より大きさが小さいことを示す. ratio diagram に用いたサイ族の計測値は表 1 に示す.

### 3. 古生物学的記載

サイ科 Family Rhinocerotidae Gill 1872

サイ亜科 Subfamily Rhinocerotinae Dollo 1885

サイ族 Tribe Rhinocerotini Dollo 1885

サイ族属種未定

Rhinocerotini gen. et sp. indeterminate

図 3 - 4

標本: OMNH-TV-0342, 右前足の月状骨.

保管場所: 大阪市立自然史博物館 (大阪市東住吉区長居公園 1 - 23)

産出地点: 三重県伊賀市 (旧阿山郡大山田村) 畑村付近の服部川左岸の川底, 新ミドロ橋の上流約 50m 付近 (北緯  $34^{\circ}46'10''$ , 東経  $136^{\circ}11'56''$  付近) (図 1; 山本 2006).

層準と時代: 古琵琶湖層群上野層中村部層. 上野層は鮮新統であり, シルトと粘土主体で, 十数枚の火山灰層を含み, 貝化石などが多産する湖成堆積物である. 産出層準は上野層中村部層中の上部の服部川 I 火山灰層よりやや下位のシルト層; 鮮新世半ば (約 3.6 Ma) である (図 2; Kawabe 1989; 山本 2006; 森・吉田 2014; 里口 2015).

計測値: 頭尾側長 (L) = 67.2mm, 内外側幅 (W) = 48.8mm, 近遠位高 (H) = 52.5mm, 頭側 (背側) 面の近遠位高 (H ant.) = 54.3mm (図 4, 表 1). 標本が一部破損しているため (図 3), 「内外側幅 (W)」と「近遠位高 (H)」は 1mm ~ 3mm ほど小さい値になっていると推定される.

記載: OMNH-TV-0342 は, 橈骨関節面 (R) の内側端と有頭骨関節面 (M) および有鉤骨関節面 (Un) の表面が損失して海綿質が露出しているが, 変形はなく, 比較的保存状態が良い. 頭側 (背側) (図 3 A, 4 A) または近位側 (図 3 E, 4 E) から見るとキノコ状の形態, 内側 (図 3 C, 4 C) からみると三角形を呈している. 近位部に橈骨関節面 (R) と尺骨関節面 (U), 内側に 3 つの舟状骨関節面 (S1, S2, S3), 外側に 2 つの三角骨関節面 (P1, P2), および遠位部に有鉤骨関節面 (Un) を持つ. 橈骨関節面は, 内外側に伸びて頭側 (背側) 近位部の半分を占め, 近位に湾曲し, 尾側 (掌側) 一内側方向に伸張する. 尺骨関節面は, 狭く半円形で遠位側に傾斜する. 頭側 (背側) 遠位部は, キール状で遠位側にむけて細くなり, その遠位先端は少し尖る. 第 1 舟状骨関節面 (S1) は, 半円形で平坦で, 外側にむかってわずか



図3. サイ族属種未定 *Rhinocerotini* gen. et sp. indeterminate (OMNH-TV-0342), 右前足の月状骨. 三重県伊賀市の鮮新統上野層(古琵琶湖層群)産. A, 頭側(背側)面観. B, 尾側(掌側)面観. C, 内側面観. D, 外側面観. E, 近位面観. F, 遠位面観.

に傾斜する。第2舟状骨関節面(S2)は、平坦で卵型を呈し、遠位に傾斜する。第3舟状骨関節面(S3)は、近遠位方向に伸張し、楕円形を呈して、頭側(背側)に傾斜する。各舟状骨関節面とも、月状骨の骨幹より少し突出しているため、骨幹との境界が

明瞭である。第1三角骨関節面(P1)は、平坦で角がとれた三角形である。第2三角骨関節面(P2)は、頭尾側方向に細長く、中部が欠損する。第1と第2三角骨関節面の間には、頭尾側に走る溝が発達する。有鉤骨関節面は、頭尾側に伸張した三日月形をし

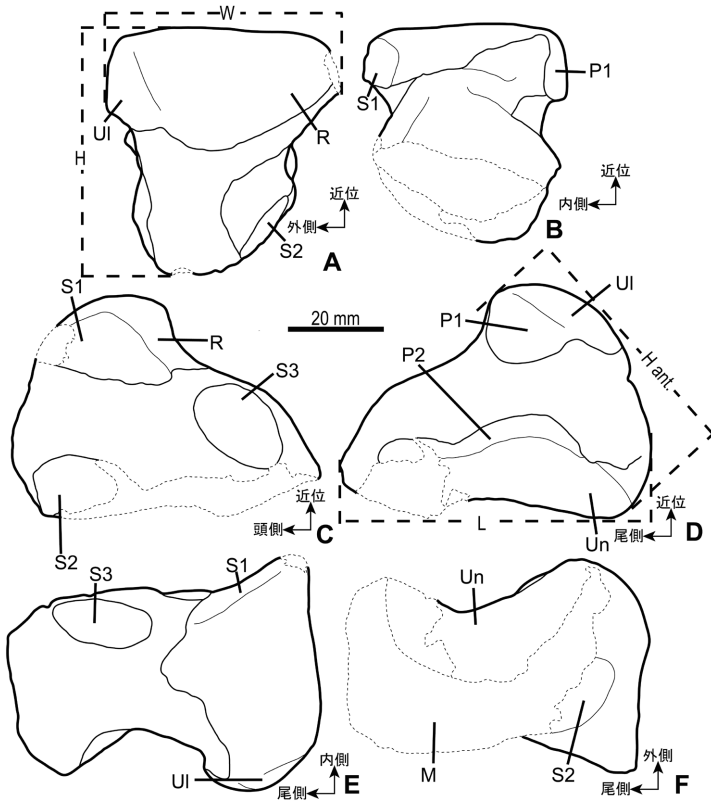


図4. 計測部位と骨の各部名称. A, 頭側(背側)面観. B, 尾側(掌側)面観. C, 内側面観. D, 外側面観. E, 近位面観. F, 遠位面観. 骨の部位に関する略号: M, 有頭骨関節面; P1, 第1三角骨関節面; P2, 第2三角骨関節面; R, 橈骨関節面; S1, 第1舟状骨関節面; S2, 第2舟状骨関節面; S3, 第3舟状骨関節面; UI, 尺骨関節面; Un, 有鈎骨関節面. 計測に関する略号: L, 頭尾側長; H, 近遠位高; H ant., 頭側(背側)面の近遠位高; W, 内外側幅. 破線は破損部分を示す.

表1. サイ族の月状骨の計測値. 計測値は Guérin (1980) に従う. ( ) は個体数を示す.

Taxa	L	W	H	H ant.	Reference
Rhinocerotini gen. et sp. indeterminate	67.2	>48.8	>52.5	54.3	this study
<i>Stephanorhinus etruscus</i>	mean 62.29 (n=26) max 68.0 mini 56.0	44.68 (n=26) 52.5 35.0	47.89 (n=23) 51.5 43.5	48.95 (n=6) 52.0 47.1	Alberdi et al.(1997), Ambrosetti(1972), Cerdeño(1989), Garcia-Fernandes et al. (2003), Guérin(1980)
<i>Stephanorhinus kirchbergensis</i>	mean 75.75 (n=8) max 82.0 mini 70.5	54.50 (n=8) 61.0 51.0	57.13 (n=8) 60.5 50.0	58.38 (n=8) 65.0 51.5	Guérin(1980)
<i>Stephanorhinus hemitoechus</i>	mean 69.43 (n=7) max 75.0 mini 65.0	54.49 (n=9) 59.0 48.0	49.86 (n=7) 55.0 46.0	47.17 (n=3) 48.0 45.0	Cerdeño(1990), Guérin(1980)
<i>Stephanorhinus hundsheimensis</i>	mean 66.02 (n=30) max 74.0 mini 60.0	47.48 (n=28) 52.5 42.0	48.53 (n=29) 56.5 43.5	49.46 (n=27) 58.0 43.5	Baryshnikov et al.(1989), Fortelius et al. (1993), Guérin(1980), Mazza et al.(1993)
<i>Stephanorhinus jeanvireti</i>	mean 75.75 (n=6) max 80.0 mini 72.0	53.38 (n=8) 60.0 50.0	56.71 (n=7) 60.0 53.0	57.75 (n=2) 58.5 57.0	Guérin(1980)
<i>Dihoplus megarhinus</i>	mean 74.78 (n=9) max 79.5 mini 70.0	54.91 (n=11) 58.0 50.0	57.32 (n=11) 61.0 50.0	56.10 (n=5) 59.0 52.0	Apostol and Enache(1979), Guérin(1980)
<i>Diceros bicornis</i>	mean 69.86 (n=25) max 77.0 mini 60.0	47.58 (n=25) 56.0 40.5	47.07 (n=22) 54.0 42.0	49.43 (n=22) 56.5 43.0	Guérin(1980)
<i>Ceratotherium simum</i>	mean 76.05 (n=11) max 84.0 mini 71.0	56.45 (n=11) 63.0 53.0	55.95 (n=10) 65.5 51.0	60.00 (n=10) 65.0 55.0	Guérin(1980)
<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	mean 53.81 (n=8) max 58.0 mini 51.5	38.31 (n=8) 40.0 35.0	44.08 (n=6) 45.5 42.0	44.33 (n=3) 45.0 43.0	Guérin(1980)
<i>Rhinoceros unicornis</i>	mean 77.07 (n=7) max 81.0 mini 73.0	59.79 (n=7) 63.5 55.0	57.67 (n=6) 59.5 55.0	63.25 (n=6) 66.0 62.0	Guérin(1980)
<i>Rhinoceros sondaicus</i>	mean 64.79 (n=7) max 67.5 mini 62.0	51.57 (n=7) 54.5 47.0	52.00 (n=5) 54.0 49.5	53.90 (n=5) 55.0 52.0	Guérin(1980)

ており、近位側に湾曲し、尾側（掌側）に伸張するが、表面が破損しているため、大きさは不明である。有頭骨関節面は、平坦な三日月形を呈して、頭尾側に伸張するが、全体的に表面が損失しているため、大きさは不明である。

#### 4. 比較と議論

OMNH-TV-0342は、サイ科の中のサイ族の右月状骨であると同等できる。OMNH-TV-0342は、大型哺乳類の月状骨で、内側から見た外形が三角形、近位または遠位面の外形がきのこ状の形態を呈し、近位尾側端が平坦などの特徴を持つ。これらの特徴は、サイ科の月状骨の特徴と一致する。長鼻目の月状骨は、内側面の外形が長方形、近位または遠位から見た外形が三角形を呈している点で、OMNH-TV-0342とは異なる。キリン、ウシ、カバなどの偶蹄目の月状骨は、内側面が長方形で、近位尾側端と遠位関節面が内側部で鋭角をなすなどの特徴である点で、OMNH-TV-0342とは異なる。ウマ上科やカリコテリウム科、バク科などが含まれる奇蹄目の月状骨は、頭側（背側）遠位部に有頭骨関節面が存在し、始新世のサイ上科の一種である *Hyracodon* とサイ科には存在しない (Holbrook 2001)。さらに、OMNH-TV-0342の頭側（背側）遠位部に有頭骨関節面が見られない。上記のような形態的特徴により、OMNH-TV-0342はサイ科の月状骨と結論できる。さらに、OMNH-TV-0342は、第3舟状骨関節面が存在し、さらに第2三角骨関節面が尾側（掌側）まで伸張する特徴を持つことから、サイ科の中でも、サイ族の月状骨であると考えられる (Heissig 2012)。また、OMNH-TV-0342は、近位面観で、橈骨関節面を上方としてみた場合、外側に三角骨関節面、内側に舟状骨関節面を持っていることから、右側の月状骨と判断できる。

サイ族には、現在のところ、11属 (*Ceratotherium* 属, *Coelodonta* 属, *Dicerorhinus* 属, *Diceros* 属, *Dihoplus* 属, *Gaindatherium* 属, *Lartetotherium* 属, *Paradiceros* 属, *Punjabitherium* 属, *Rhinoceros* 属, *Stephanorhinus* 属) が存在する (Heissig 1989, 1999)。このうち、*Gaindatherium* 属, *Paradiceros* 属, *Punjabitherium* 属の3属に関しては月状骨の記載がまだない。したがって、以下では残りの8属の月状骨とOMNH-TV-0342を比較する。

Antoine (2002) は月状骨の形質として、尺骨関節面の存在、頭側（背側）遠位端の形状および、頭側（背側）面の形状の3点を挙げている。*Rhinoceros unicornis* と *Rhinoceros sondanicus* の月状骨は、尺骨関節面が発達せず、頭側（背側）遠位端がV字状に鋭く尖る (Guérin 1980; Antoine 2002; Antoine et al.

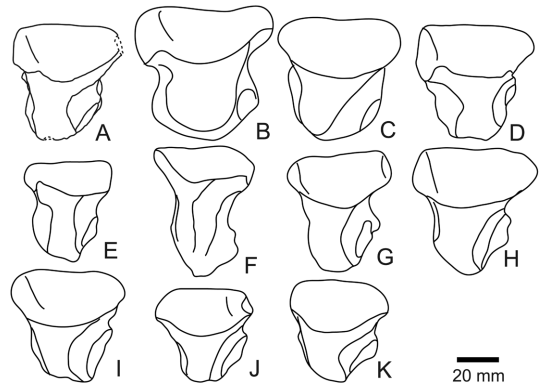


図5. サイ族の月状骨比較。すべて頭側（背側）面観。A, OMNH-TV-0342; B, *Coelodonta antiquitatis* (Borsuk-Bialynicka 1973の Plate XVI, Figure 1 a を改変); C, *Dihoplus megarhinus* (Guérin 1980の Figure 65 A 1 を改変); D, *Diceros bicornis* (神奈川県立生命の星・地球博物館所蔵; NF-1004028); E, *Lartetotherium sansaniense* (Heissig 2012の Figure 109 を改変); F, *Rhinoceros sondanicus* (Guérin 1980の Figure 13C を改変); G, *Stephanorhinus etruscus* (Guérin 1980の Figure 65 D 1 を改変); H, *Stephanorhinus jeanvireti* (Guérin 1980の Figure 65 C 1 を改変); I, *Stephanorhinus kirchbergensis* (Guérin 1980の Figure 93B を改変); J, *Stephanorhinus hundsheimensis* (Guérin 1980の Figure 93A を改変); K, *Stephanorhinus hemitoechus* (Guérin 1980の Figure 93C を改変)。

2010)。 *Coelodonta antiquitatis*, *Coelodonta nihowangensis*, *Ceratotherium simum*, *Diceros bicornis*, *Dihoplus megarhinus* の月状骨は、頭側（背側）部遠位端が丸く平坦になっている (Guérin 1980; Antoine 2002; Tong and Wang 2014)。 *Ceratotherium simum*, *Coelodonta antiquitatis*, *Coelodonta nihowangensis*, *Diceros bicornis*, *Lartetotherium sansaniense* の月状骨は、頭側（背側）面が平滑か、または突出しない (Antoine et al. 2010; Tong and Wang 2014)。これら上記6属の月状骨の特徴は、OMNH-TV-0342の形質と一致しない。一方、OMNH-TV-0342が持つ、尺骨関節面の頭側（背側）遠位端が尖る (*Rhinoceros* 属より尖っていない)、および頭側（背側）面がキール状である、という形質は *Stephanorhinus* 属と *Dicerorhinus* 属の月状骨にみられる。OMNH-TV-0342の頭側（背側）面は、よく内外側に伸張した近位部と近遠位方向に細長い遠位部をもつ。この特徴は Guérin (1980) の *Stephanorhinus jeanvireti* (= *Dicerorhinus jeanvireti*) と *Stephanorhinus etruscus* (= *Dicerorhinus etruscus etruscus*) の頭側（背側）面の形態と非常に類似する (図5)。

サイ族の月状骨の Ratio Diagram (図6; Simpson 1941) では、*Dicerorhinus sumatrensis* は全体的に小さ

く、OMNH-TV-0342よりも比較的近遠位方向に長い形態である。*Stephanorhinus hemitoechus* は本標本よりも頭尾側長や内外側幅が広いが、近遠位高が低いことから、本標本とは異なると考えられる。*Stephanorhinus hundsheimensis* は頭尾側長や内外側幅がOMNH-TV-0342とほぼ変わらないが、近遠位高が低い。図6から、サイズは異なるが、*Stephanorhinus jeanvireti*, *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Stephanorhinus etruscus* のグラフパターンはほぼ直線的であり、これはOMNH-TV-0342と形態的に類似することを示唆する。

上記の結果により、OMNH-TV-0342は鮮新世～前期更新世のヨーロッパでよく知られている *S. jeanvireti* や *S. etruscus*, または、中期～後期更新世のユーラシア全体で知られている *S. kirchbergensis* に類似した種類の月状骨である可能性が高い。しかし、月状骨の形態的特徴において、属や種を決定づける形質がないことや、サイ族の中でも月状骨の比較ができない属種があるため、本研究では、OMNH-TV-0342をサイ族属種未定 (*Rhinocerotini* gen. et sp. indeterminate) とするにとどめた。

日本における鮮新世のサイ化石はOMNH-TV-0342を含めて3例しかなく、いずれも、分類はサイ科までしか明らかでない(長谷川ほか 1991; 加藤 2001; 山本 2006)。本研究で、少なくとも日本の鮮新世にサイ族がいることが判明した。日本の更新統からは、サイ族が発見されており、*Rhinoceros* aff. *sinensis* や

*Stephanorhinus kirchbergensis* (ニッポンサイ) などが報告されている(Shikama 1967; Shikama et al. 1967; Handa and Pandolfi 2016)。一方、古琵琶湖層群上野層からは長鼻類化石の *Stegodon miensis* (ミエゾウ) も発見されている。樽野(2010)は、*Stegodon miensis* は中新世末あるいは鮮新世初期に日本と大陸の間に存在した陸橋を経て移入した *Stegodon zdanskyi* に由来し、日本で進化したものであると述べている。このため、鮮新世の日本のサイ族も、長鼻類と同時期に同じようなルートをたどって移入してきた可能性がある。しかしながら、日本の鮮新世のサイ科の進化を明らかにするためには、さらなる追加標本が必要である。

### 謝辞

本論文で再記載した標本の借用にあたり、大阪市立自然史博物館の皆様、元大阪市立自然史博物館(現岡山理科大学)の林 昭次博士、および愛媛大学理工学研究科の楠橋 直博士に大変お世話になりました。神奈川県立生命の星・地球博物館の樽 創博士に比較標本として *Diceros bicornis* 標本を観察させていただいた。記して感謝の意を表します。

### 文献

- Alberdi M, Cerdeño E, López Martínez, Morales J, Soria M (1997) La fauna villafranquiense del Rincón-1. *Estudios Geológicos* 53 (1-2), 60-93: in Spanish  
 Ambrosetti P (1972) Lo scheletro di *Dicerorhinus etruscus*

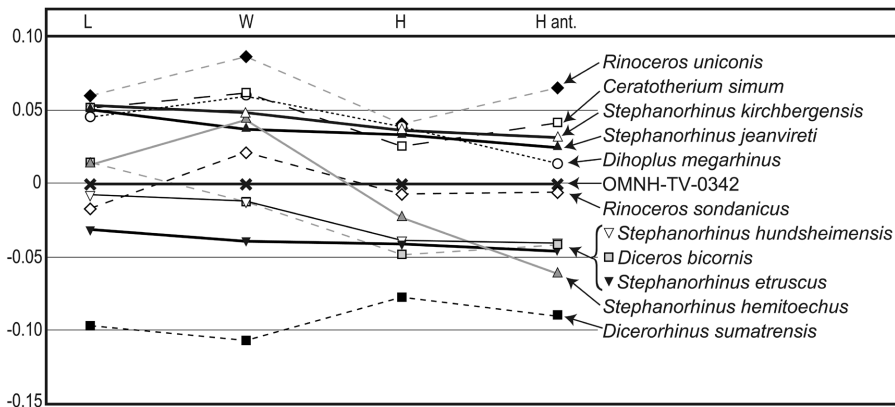


図6. Ratio Diagram (Simpson 1941) を用いた、サイ族の月状骨の比較。それぞれの種の計測値は、以下の論文による平均値を使用した: *Stephanorhinus etruscus*; Alberdi et al. (1997), Ambrosetti (1972), Cerdeño (1989), Garcia-Fernandes et al. (2003), Guérin (1980), *Stephanorhinus hemitoechus*; Cerdeño (1990), Guérin (1980), *Stephanorhinus hundsheimensis*; Baryshnikov et al. (1989), Fortelius et al. (1993), Guérin (1980), Mazza et al. (1993), *Dihoplus megarhinus*; Apostol and Enache (1979), Guérin (1980), *Stephanorhinus kirchbergensis*, *Stephanorhinus jeanvireti*, *Diceros bicornis*, *Ceratotherium simum*, *Dicerorhinus sumatrensis*, *Rhinoceros unicornis*, and *Rhinoceros sondaicus*; Guérin (1980)。略号: L, 頭尾側長; H, 近遠位高; H ant., 頭側(背側)面の近遠位高; W, 内外側幅。

- (*Falc.*) di Capitore (Umbria meridionale). *Geologica Romana*, Roma XI, 177-198: in Italian
- Antoine PO (2002) Phylogenie et evolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). *Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle*, Paris 188, 1-353: in French
- Antoine PO, Downing KF, Crochet JY, Duranthon F, Flynn LJ, Marivaux L, Metais G, Rajpar AR, Roohi G (2010) A revision of *Aceratherium blanfordi* Lydekker, 1884 (Mammalia: Rhinocerotidae) from the Early Miocene of Pakistan: postcranials as a key. *Zoological Journal of the Linnean Society* 160, 139-194
- Apostol L, Enache C (1979) Étude de l'espèce *Dicerorhinus megarhinus* (de Christol) du bassin carbonifère de Motru (Roumanie) [Romanian summ.]. *Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, Bsucuresti XX, 533-540: in Spanish
- Baryshnikov GF, Guérin C, Mezhlumyan SK (1989) Nosorog *Dicerorhinus etruscus brachycephalus* iz Erevanskoy must'erskoy stoyanki [*Dicerorhinus etruscus brachycephalus* from the Erevan Mousterian site]: in Baryshnikov GF, Kuz'mina IE (eds) *Materialy po Mamontovoy Faune Severnoy Evrazii*, Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR, Izd-vo AN SSSR, Moskva/Leningrad 198, 103-110: in Russian with English abstract
- Borsuk-Bialynicka M (1973) Studies on the pleistocene rhinoceros *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach). *Palaeotologia Polonica* 29, 1-148
- Cerdeño E (1989) Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) de la cuenca de Guadix-Baza. *Trabajos sobre el Neogeno-Cuatemario* 11, 273-286: in Spanish with English abstract
- Cerdeño E (1990) *Stephanorhinus hemitoechus* (*Falc.*) (Rhinocerotidae, Mammalia) del Pleistoceno medio y superior de Espana. *Estudios Geologicos*, Madrid 46 (5-6), 465-479: in Spanish with English abstract
- Dollo L (1885) Rhinoceros vivants et fossiles. *Revue des Questions Scientifiques* 17, 293-299: in French
- Fortelius M, Mazza P, Sala B (1993) *Stephanorhinus* (Mammalia: Rhinocerotidae) of the Western European Pleistocene, with a revision of *S. etruscus* (Falconer, 1868). *Palaeontographia Italica*, Pisa 80, 63-155
- Fukuchi A, Kawai K (2011) Revision of fossil rhinoceroses from the Miocene Mizunami Group, Japan. *Paleontological Research* 15, 247-257
- García-Fernández D, Galobart À, Ros X, Cerdeño E (2003) *Stephanorhinus etruscus* (Rhinocerotidae) en el Villafranchiense de Crespà (Girona, NE de la Península Ibérica). *Paleontologia i Evolució*, Sabadell 34, 279-296: in Spanish with English abstract
- Gill T (1872) Arrangement of the families of mammals with analytic tables. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 11 (230), 1-98
- Guérin C (1980) Les rhinoceros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocene terminal au Pleistocene superieur en Europe occidentale : comparaison avec les especes actuelles. *Documents du Laboratoire de Geologie de la Faculte des Sciences de Lyon* 79, 3-1183: in French
- Handa N (2015) A Pleistocene Rhinocerotid (Mammalia, Perissodactyla) from Yage, Shizuoka Prefecture, central Japan. *Paleontological Research* 19, 139-142
- Handa N, Pandolfi L (2016) Reassessment of the Middle Pleistocene Japanese rhinoceroses (Mammalia, Rhinocerotidae) and paleobiogeographic implications. *Paleontological Research* 20 (3), 247-260
- 長谷川善和・小泉明裕・松島義章・今永 勇・平田大二 (1991) 鮮新統中津層の古生物. 神奈川県立博物館調査研究報告 (自然科学) 6, 1-98
- Heissig K (1989) The Rhinocerotidae. In: Prothero DR, Schoch RM (eds) *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, New York, 399-417
- Heissig K (1999) Family Rhinocerotidae. In: Rossner GE, Heissig K (eds) *The Miocene Land Mammals of Europe*, Pfeil, Munich, 175-188
- Heissig K (2012) Les Rhinocerotidae (Perissodactyla) de Sansan (in Peigné S. & Sen S., eds: *Mammifères de Sansan*). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris 203, 317-485: in French
- Holbrook LT (2001) Comparative osteology of early tertiary tapiromorphs (Mammalia, Perissodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society* 131, 1-54
- 加藤敬史 (2001) 鮮新世津房川層からサイ科 (Rhinocerotidae, Perissodactyla) 化石の発見. 琵琶湖博物館研究報告 18, 164-168
- Kawabe, T (1989) Stratigraphy of lower part of the Kobiwako Group around Ueno basin, Kinki district, Japan. *Journal of Geosciences*, Osaka City University 32, 39-90
- 国土地理院地図電子国土Web. <http://mapps.gsi.go.jp/>
- Mazza P, Sala B, Fortelius M (1993) A small latest Villafranchian (late Early Pleistocene) rhinoceros from Pietrafitta (Perugia, Umbria, Central Italy), with notes on the Pirro and Westerhoven rhinoceroses. *Palaeontographia Italica*, Pisa 80, 25-50
- 森 沙織・吉田孝紀 (2014) 三重県伊賀市大山田地域

- における古琵琶湖層群の鮮新統上野層—伊賀層の堆積環境. 信州大学環境科学年報 36, 83-87
- 岡崎美彦 (1977) 瑞浪層群の哺乳動物化石 (その2). 瑞浪市化石博物館報 4, 9-24
- 岡崎美彦 (1980) 可児地方産の哺乳動物四肢骨化石. 岐阜県博物館調査研究報告 1, 1-12
- 奥村 潔・岡崎美彦・吉田新二・長谷川善和 (1977) 可児町産の哺乳動物化石. 平牧の地層と化石: 可児ニュータウン化石調査報告書, 岐阜県可児町教育委員会, 21-45
- Pandolfi L (2013) Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) from the Middle Pleistocene site of Ponte Milvio, central Italy. Bollettino della Società Paleontologica Italiana 52 (3), 219-229
- 里口保文 (2015) 古琵琶湖層群下部層序の再検討. 地質学雑誌 121, 125-139
- Shikama T (1967) Note on the occurrence of the fossil rhinoceros from Kagoshima Prefecture, southern Japan. In: Committee for the Commemoration of Prof. Ichiro Hayasaka's 76th Birthday (eds) Contributions to Celebrate Prof. Ichiro Hayasaka's 76th Birthday, Hashimotokabundo, Kanazawa, 117-119
- Shikama T, Hasegawa Y, Okafuji G (1967) On a rhinocerotid skull from Isa (Yamaguchi Prefecture, Japan). Bulletin of the National Science Museum, Tokyo 10, 455-462
- Simpson GG (1941) Large Pleistocene felines of North America. American Museum Novitates 1136, 1-27
- 樽野博幸 (2010) 哺乳類化石の変遷から見た日本列島と大陸間の陸橋の形成時期. 第四紀研究 49, 309-314
- Tong H, Wang X (2014) Juvenile skulls and other postcranial bones of *Coelodonta nihowanensis* from Shanshenmiaozui, Nihewan Basin, China. Journal of Vertebrate Paleontology 34, 710-724
- 山本勝吉 (2006) 古琵琶湖層群上野累層から産出したサイ化石. 痕跡 29, 19-21
- Zin-Maung-Maung-Thein, Taru H, Takai M, Fukuchi A (2009) A rhinocerotid (Mammalia, Perissodactyla) from the late Miocene Oiso Formation, Kanagawa Prefecture, Japan. Paleontological Research 13, 207-210