

瑞浪市化石博物館研究報告 第 50 巻, 第 3 号, 43–50, 4 figs.

Bulletin of the Mizunami Fossil Museum, vol. 50, no. 3, 43–50, 4 figs.

©2024, Mizunami Fossil Museum

Manuscript accepted on February 5, 2024; published on March 29, 2024.

瑞浪市釜戸町の下部～中部中新統瑞浪層群宿洞層より産出した パレオパラドキシア類の全身骨格化石の分類上の位置

甲能直樹*

*国立科学博物館 〒305-0005 茨城県つくば市天久保 4-4-1

Identification of a nearly complete skeleton of a paleoparadoxiid (Mammalia: Desmostylia) from the Lower to Middle Miocene Shukunohora Formation, Mizunami Group in Kamado Town, Mizunami City, central Japan

Naoki Kohno*

*National Museum of Nature and Science, 4-4-1 Amakubo, Tsukuba, Ibaraki 305-0005, Japan

< kohno@kahaku.go.jp >

Abstract

A nearly complete paleoparadoxiid skeleton, i.e., MFM 18130, from the Lower to Middle Miocene Shukunohora Formation, Kamado Town, Mizunami City, Gifu Prefecture, Japan, is identified based on the cranial, mandibular and postcranial characters. MFM 18130 has such unique characters as presence of the postzygomatic foramen on the skull, columnar cusps on the molars, paired sterna, strongly twisted tibia and astragalus, and therefore, belongs in the family Paleoparadoxiidae of the Desmostylia. In addition, MFM 18130 has some derived characters that are possessed in the genera *Archaeoparadoxia* and *Neoparadoxia* such as dorsally high supraoccipital process and shortened zygomatic process. On the contrary, the conditions of these characters are opposite in the monospecific *Paleoparadoxia*. In addition, the presence of the hypoconulid on M/3 is different from that of the monospecific *Archaeoparadoxia*, and the body size is much smaller than any species of *Neoparadoxia*. Accordingly, MFM 18130 is provisionally identified as Paleoparadoxiidae genus and species undetermined.

Key words: Paleoparadoxiidae, Desmostylia, Early Miocene, Mizunami Group

1. はじめに

東柱類 (Desmostylia) は、後期漸新世から中期中新世にかけての北太平洋沿岸域に生息していた有蹄類の一系統群で、これまでアフリカ大陸北縁の地中海沿岸地域に起源を持つテチス獣類 (アフリカ獣類) に含まれる海牛類や長鼻類に近縁であると永らく信じられてきた (例えば Marsh, 1888; Osborn, 1902; Domning et al., 1986; Inuzuka, 2005 など). しかしながら、近年の哺乳類全体 (アフリカ獣

類, 北方齧類, 南米獣類) を網羅した系統解析により、古くは井尻・亀井 (1961) が指摘したとおり、東柱類はローラシア獣類の中の奇蹄類との近縁関係 (Cooper et al., 2014; Beatty and Cockburn, 2015; Rose et al., 2020) が主張されるようになり、現在では南アジアの始新統から知られるアントラコブネ科 (Anthracobunidae) と共に単系統群アントラコブネ上目 (Anthracobunia) を形成し、奇蹄目とともに奇蹄形目 (Perissodactylamorpha) に位置づけられている (Rose et al., 2020). 東柱類 (Desmostylia) は、前期中新世になるとデスモスチルス科

(Desmostyliidae) とパレオパラドキシア科 (Paleoparadoxiidae) のそれぞれが北西太平洋 (ロシア～日本) と北東太平洋の両岸 (カナダ～メキシコ) から化石が知られるようになり, 前期中新世には太平洋の両岸で原始的な特徴を保持した種類 (例えばデスモスチルス科の *Ashoroa* 属やパレオパラドキシア科の *Behemotops* 属) から派生的な特徴を発達させた種類 (例えばデスモスチルス科の *Cornwallius* 属やパレオパラドキシア科の *Archaeoparadoxia* 属) へと交代していったらしいことが化石記録から推測されている (Inuzuka, 2000, 2005; Barnes, 2013). この仲間の系統進化と地理的放散は, これまでに発見された化石のこうした時空分布から, 前期中新世の間に急速に進んだと考えられ, したがって前期中新世後期すなわち瑞浪層群の時代の化石はとりわけ重要となる.

東柱類は, これまで頭蓋や歯, 体骨格のいずれもが極めて特異な形質状態を示し, どの系統群と比較しても例外的であった事から, 系統上の位置のみならず基本姿勢や行動様式さらには生息地や食性など, その古生態も永らく論争の中に留め置かれてきた. したがって今回の発見は, 東柱類とりわけパレオパラドキシア類の系統進化と適応放散の過程をより明確にする上で, 重要な転換をもたらすものとなることが期待される. 本報告では, 今回下部～中部中新統宿洞層から発見された全身骨格標本 (MFM 18130) につ

いて, これまでの剖出作業の過程 (安藤ほか, 2024) で明らかとなった形態学的特徴について概略を記すと共に, 現時点での分類上の位置づけについて予察的に述べることにする. なお, 本報告に図示する標本の写真は安藤佑介により撮影された. 当該標本および比較標本の所蔵機関の略号は以下の通りである. LACM: ロサンジェルス郡立自然史博物館 (California, U.S.A.); MFM: 瑞浪市化石博物館 (岐阜県瑞浪市); NMNS: 国立科学博物館筑波研究施設 (茨城県つくば市); UCMP: カリフォルニア大学古生物学博物館 (Berkeley, California, U.S.A.)

2. MFM 18130 の形態学的特徴

2023 年 11 月 15 日時点では個々の部位の剖出作業が継続中のため, 詳細な形態学的記載は剖出の完了を待って行なうこととし, 本報告では現時点までに確認された部位のうち, 分類学的に重要となる形態的特徴についてだけ概要を述べることにする. 本報告の時点では, ほぼ完全な頭蓋と左右の下顎骨, ほぼ完全な脊柱と肋骨及び後肢骨が識別されたが (Figs. 1–4), 前肢については左右共に発見されていない (北川, 2024). MFM 18130 の各骨格要素の骨端は, 縫合線が癒合していることと上下顎の第 3 臼歯がすでに萌出し咬耗していることから, 本個体は成獣であると判断される.

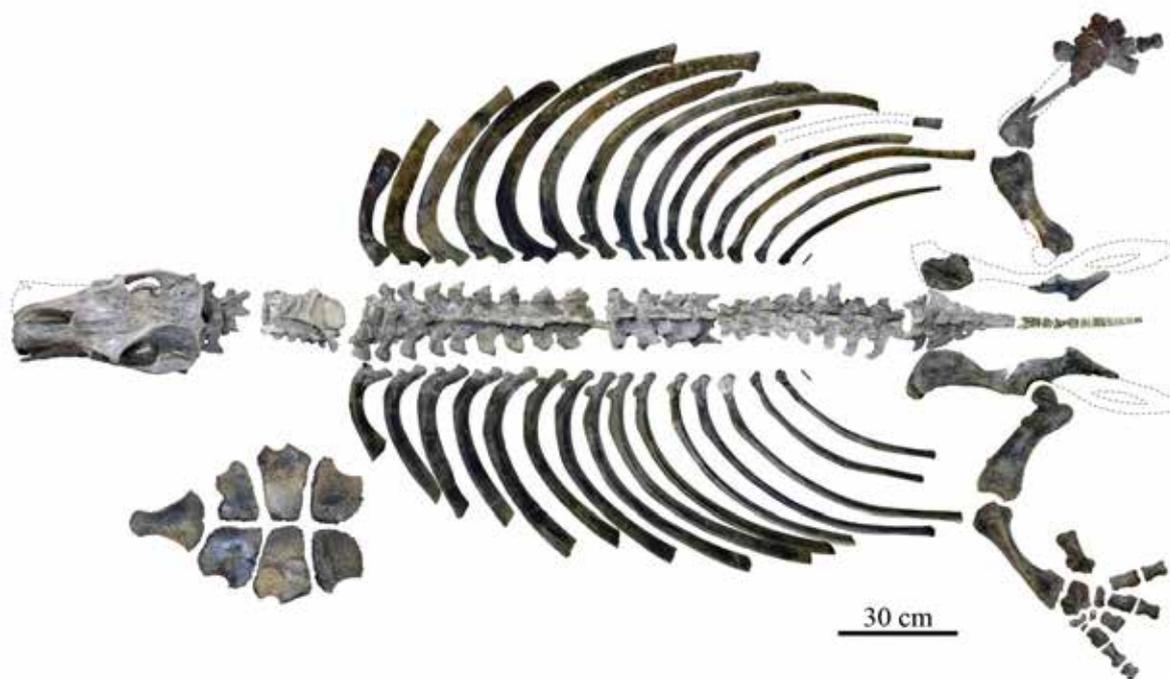


Fig. 1. MFM 18130, *Paleoparadoxiidae* gen. et sp. undet. の全身骨格. 椎体や肋骨の位置は, 本来の位置より若干ずらして図示している. 本来の位置関係を示したものは, 安藤ほか (2024) に図示される.

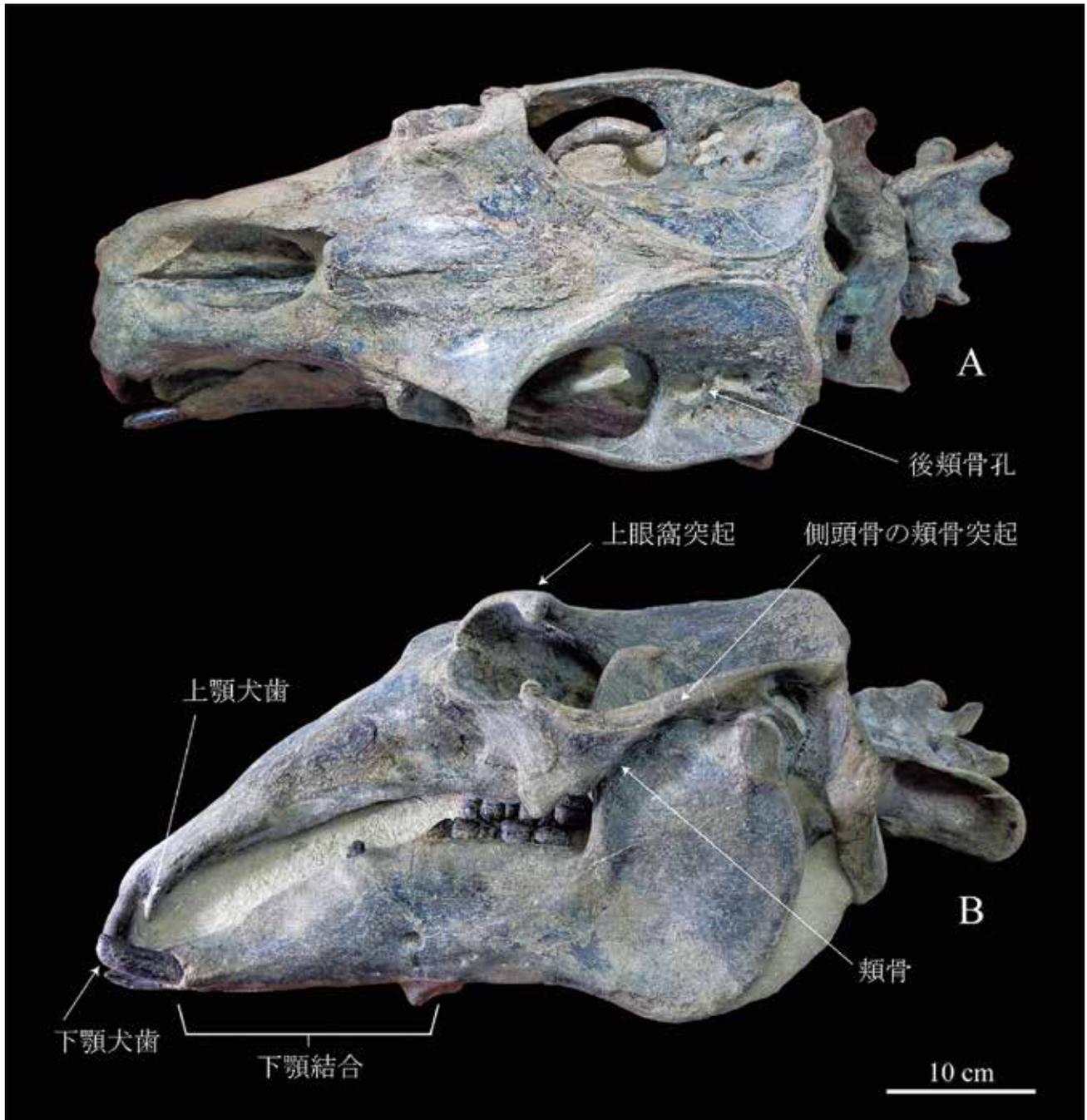


Fig. 2. MFM 18130, Paleoparadoxiidae gen. et sp. undet. A–B, 頭蓋と下顎骨, 頸椎, およびその解剖学的解釈. A, 上面観; B, 左側面観.

頭蓋 (Figs. 2A, B)

頭蓋はほぼ完全に保存されている。頭蓋は左右の下顎骨とほぼ咬合した状態で埋積しており、口蓋部から頭蓋底にかけての腹側面は未剖出の状態であるが、頭蓋背側面と左右の頬側面については剖出が完了している。

頭蓋の側頭骨背側面には、明瞭な後頬骨孔が認められる。また、側頭骨の頬骨突起は背腹に幅狭く前方に長く伸張する。頭頂骨は前後に短く、前頭骨の上眼窩突起から伸張する稜線が収束し

て短い矢状稜を形成する。上眼窩突起は上方に強く反り返る。頬骨は前後に短く、とくに尾側の後方への伸張が見られず、下顎骨が関節した状態を見た場合、頬骨後端が下顎筋突起の半ばに留まる。上顎骨は比較的短く、脳頭蓋に対して下方に伸長する。外鼻孔は幅広く、吻側に向かって広くなる。

下顎骨 (Fig. 2B)

左右の下顎骨がほぼ本来の位置で上顎と咬合する形で保存されている。下顎枝の筋突起は基部で前

後に広く、背側に向かって比較的細く高い突起をなす。咬筋窩は浅く、筋突起の輪郭は不明瞭である。下顎角の顎二腹筋附着部位の隆起は強い。関節突起は側方に比較狭く、左右共に内側に傾斜している。下顎体は深く、ほぼすべての歯が釘植した状態で保存されている。犬歯と第 1 前臼歯の間には長大な歯隙が発達する。第 1 前臼歯と第 3 前臼歯の間に、第 2 前臼歯の存在は認められず、やや長い歯隙となっている。後者の歯隙の下方には前オトガイ孔が観察される。下顎体上縁は吻端に向かって下方に傾斜する一方、下縁はほぼ並行に伸張する。下顎結合は第 4 前臼歯の直下から起り、下顎体とほぼ並行に伸張して下顎体全体のほぼ前半分を形成し、シャベル状の底面を形成している。

歯 (Fig. 3)

歯は、すでに河川侵蝕により流失してしまった右上下顎の切歯及び犬歯を除いてほぼ全ての歯が保存されており、上顎では左第 1~第 3 切歯、左犬歯、左右第 3~第 4 前臼歯、左右第 1~第 3 臼歯、下顎では左右第 1 切歯、左第 2~第 3 切歯、左犬歯、左右第 1 前臼歯、左右第 3~第 4 前臼歯、左第 1 臼歯、左右第 2~第 3 臼歯が釘植した状態で、また右第 1 臼歯が脱落した状態で保存されている。それぞれの歯は全て咬耗が進んでいる。

上顎第 1~第 2 切歯は唇舌方向に薄く平板化して前下方に萌出しており、全体として下方に向かって緩く湾曲する。第 3 切歯は側方に楕円形の断面を持

つ円柱形で、第 1 及び第 2 切歯より大きく、外側方向に緩く捻れて萌出する。上顎犬歯は歯冠頂が露出するのみで、ほぼ未萌出の状態である。上顎第 3 前臼歯は咬耗により咬頭は失われ単尖頭の円柱をなしている。上顎第 4 前臼歯から第 2 臼歯は左右共にまだ未割出で咬合面は十分に観察できないが、第 1 及び第 2 臼歯については咬耗が進んでおり、それぞれの咬頭を区別することはできない。右上顎第 3 臼歯のみ咬合面が割出されており、咬頭は頰側に未咬耗の前タロン(あるいはパラコニュール)と咬耗の進んだパラコーンとメタコーンが、舌側に咬耗の進んだプロトコニュールとプロトコーンが認められる。ハイポコーンは存在しない。

下顎第 1~第 3 切歯は、上顎第 1~第 2 切歯と同様に平板化して上顎切歯よりもさらに側方に強く圧餅されて吻側に萌出する。下顎犬歯は円錐状をなし、緩く上方に湾曲する。第 1 前臼歯は咬耗が進んで円錐形をなしており、歯冠エナメルは失われている。第 2 前臼歯は欠如して歯隙となる。第 3 前臼歯は咬耗が進んで歯冠エナメルは失われており、遠心に強く傾いた単尖頭となっている。第 4 前臼歯及び第 1~第 3 臼歯は未割出のため咬頭は観察できないが、咬耗が進んで歯冠が失われている第 1 臼歯を除いて、第 2~第 3 臼歯は全体として近遠心に長い。第 3 臼歯はとくに近遠心に長大化しており、おそらくパラコニューリッドが発達する。



Fig. 3. MFM18130, *Paleoparadoxiidae* gen. et sp. undet. 右上下顎頬歯列と咬頭の同定.



Fig. 4. MFM18130, *Paleoparadoxiidae* gen. et sp. undet. **A**, MFM18130 の第3胸椎, 後面観 (CT 撮影: 河部壮一郎). **B**, *Paleoparadoxia tabatai* (SMNH-Vef-33) の第3胸椎 (北川, 2019 から引用), 後面観, 比較用に図示. **C**, MFM18130 の左後肢, 前面観.

体軸骨格 (Figs. 1, 4A)

MFM 18130 には, 体軸骨格としてほぼ全ての椎骨が関節した状態で保存されている. 頸椎は環椎から第7頸椎, 胸椎は第1~16胸椎, 腰椎は第1~第5腰椎が認められ, 仙骨は第1~第5仙椎からなる (北川, 2024). 椎骨は現時点ではまだ剖出のさなかにあるが, 胸椎の横突起は, 前位では側方に突出し (Fig. 4A), 後位ではやや上外方に突出する. 肋骨は確実なものとして15対が確認でき, それぞれの肋骨において肥厚は認められないものの, 断面は緻密骨が厚い. なお, もう1対部位同定が未定の短い棒状の骨が腰椎付近から産出しており, これは楕円形の断面から16対目の肋骨の可能性が高い.

体肢骨格 (Figs. 1, 4C)

MFM 18130 には, 体肢骨格として左右の寛骨, 大腿骨, 脛骨, 腓骨, 足根骨, 中足骨, 指骨等が保存されている. 本報告では剖出がすでに終わっていてかつ束柱類ないしはパレオパラドキシア科の特徴と見做される形質について簡単に記述する. 寛骨は腸骨と坐骨の一部が保存されており, 全体として華奢で細長い. 腸骨は比較的長く, やや外反する. 寛骨弓はほぼ真横を向く. 坐骨は不完全であるが, 坐骨結節が著しく発達する. 大腿骨は比較的短く, 骨体は前後に扁平である. また, 骨軸は外側に緩く湾曲する. 大腿骨頭は上方を向き, 大転子よりも高い位置にある. 小転子は低い隆起

となって遠位に向かって伸張する。大腿骨の内外側顆(遠位関節)は骨体に対して後方を向く。脛骨は垂三角形の断面をもち、遠位に向かうにしたがって側方に長径を持つ垂長方形となる。骨体は近位から遠位に向かって内側におよそ 40 度の角度で捻れる。また、距腿関節(遠位関節)は外側に向かっておよそ 20 度傾く。足根骨はすべて保存されている。このうち、踵骨を距骨に関節させると、踵骨隆起は内側におよそ 30 度傾く。中足骨は短く矩形をなすが、第 2 から第 5 指に向かって骨体は徐々に伸長する。

3. MFM 18130 の分類上の位置づけ

MFM 18130 は、前述の通り頭蓋の側頭骨に後頬骨孔が存在すること、胸骨が平板状かつ左右の対となること(Fig. 1)、脛骨が近位から遠位に向かって内側に捻れていること、脛骨遠位の距腿関節が外側に向かって傾くこと、踵骨の踵骨隆起が内側に傾く等(Fig. 4)の束柱類だけに見られる特徴を持ち、さらに頬歯(前臼歯と臼歯)の歯根は歯冠よりも 2~3 倍前後に伸張していること(河部ほか, 2024 の Fig. 8)、脛骨の捻れが 40 度に達すること、踵骨隆起の内側への傾斜が 30 度に達することなどから、パレオパラドキシア科の束柱類に分類される。

束柱目パレオパラドキシア科には、現在 *Archaeoparadoxia*(アーケオパラドキシア)属、*Behemotops*(ベヘモトプス)属、*Neoparadoxia*(ネオパラドキシア)属、*Paleoparadoxia*(パレオパラドキシア)属の 4 属が含まれるとされる(Inuzuka, 2005; Barnes, 2013)、一方、漸新世からのみ知られる *Behemotops* 属は、頬歯に原始的な鈍臼歯状の咬頭を保持しており(Inuzuka, 2000)、研究によってはパレオパラドキシア科に含まれないとする見解もある(Beatty and Cockburn, 2015; Matsui and Tsuihiji, 2019)。いずれにしても、MFM 18130 は臼歯が咬柱状をなしており、鈍臼歯状の *Behemotops* 属に含まれる可能性は明確に除外される。

パレオパラドキシア科(*Behemotops* 属を除く)には、下顎骨の下顎結合が前後方向に強く傾斜してほぼ水平をなすこと、臼歯の歯冠が低い柱状咬頭を持つこと、頬歯歯根が歯冠よりも著しく長いこと、脛骨の骨体が近位から遠位に向かって 40 度前後の角度で内側に捻れること、脛骨の遠位関節は 20 度前後の角度で内側に傾斜すること、踵骨の踵骨隆起が 30 度以上の角度で内側に強く傾くことなどの特徴があり、MFM 18130 はこのすべての特徴を有することから、パレオパラドキシア科の *Archaeoparadoxia* 属、*Neoparadoxia* 属、*Paleoparadoxia* 属のいずれか、もしくはパレオパラドキシア科の未知の属に同定される。

パレオパラドキシア科において、*Neoparadoxia* 属の 2 種(すなわち *N. repenningi* 及び *N. cecilianiana*) は、*Archaeoparadoxia* 属や *Paleoparadoxia* 属と比較して極めて大型で、これまでのところ北米(北東太平洋沿岸)カリフォルニア州の中部中新統からその化石が知られている。MFM 18130 は、*N. repenningi* 及び *N. cecilianiana* それぞれのホロタイプ(UCMP81302 及び LACM150150)と比較してより小型ではあるが、前頭骨の上眼窩突起が背側に強く上向することや頬骨の尾側が短縮していること、上顎第 3 臼歯のハイポコーンが著しく退化(MFM 18130 では欠失)していることなど、いくつかの特徴が類似している。一方で、MFM 18130 には上記の特徴に加えて、頭蓋の大きさに対して頬歯が比較的小さいこと、胸椎の横突起が上外側ではなく側方に突出していること(Fig. 4A)などの点で、北米カリフォルニア州の下部中新統から知られる *Archaeoparadoxia weltoni* のホロタイプ(UCMP114285)との間により多くの類似が認められる。しかしながら、*A. weltoni* の下顎第 3 臼歯は、近心咬頭群のプロトコニッドとメタコニッド及び遠心咬頭群のハイポコニッドとエントコニッドからなる垂正方形で、遠心咬頭群の遠心にハイポコニッドを欠失していることや下顎第 2 前臼歯が存在することなどが特徴として挙げられているのに対して、MFM 18130 の下顎第 3 臼歯は、その外形が近遠心方向に長軸を持つ垂長方形をなしており、*A. weltoni* とは異なってハイポコニッドの存在が推定されることや、第 2 前臼歯が欠失していることなど、*A. weltoni* とは異なる派生的な特徴も有している。また、MFM 18130 に認められるこれらの特徴は、いずれも *Paleoparadoxia tabatai* のネオタイプ(NMNS-PV5601)には認められない。

現時点ではそれぞれの種のタイプ標本との比較しか行なっていないものの、MFM 18130 はやや小型の *Archaeoparadoxia weltoni* と大型の *Naoparadoxia* 属の 2 種(*N. repenningi* 及び *N. cecilianiana*)に類似し、大きさが近い *Paleoparadoxia tabatai* とは多くの点で異なっていると言える。さらに、MFM 18130 では少なくとも右上顎第 3 臼歯にハイポコーンが認められず、これまでに知られるパレオパラドキシア科のどの属種の上顎第 3 臼歯の形質状態(遠心舌側に明瞭なハイポコーンが存在する)とも異なっており、これは固有形質の可能性も考えられる。

以上のように、MFM 18130 は少なくとも属のレベルで形質分布のモザイクを呈しており、また種のレベルでは既知のいずれとも一致しない。また、形質分布のモザイクはこれまでの系統仮説ではその形質進化の過程を説明することが難しく、今後 MFM 18130 がこの仲間の系統仮説に大きく変更を迫る可能性も伺われる。

しかしながら、既に述べた通り MFM 18130 の個々の部位とくに頭蓋と下顎骨の剖出・分離作業が完了していないことから、正式な属種の記載や系統上の位置づけは MFM 18130 の剖出が完了した後に稿を改めて行なうこととし、本報告では MFM 18130 をパレオパラドキシア科に分類される東柱類であることを指摘するに留める。したがって、その分類は現時点では *Paleoparadoxiidae* gen. et sp. undet. (パレオパラドキシア科の属種未定種)となり、下記のように記載される。

MAMMALIA Linnaeus, 1758
DESMOSTYLIA Reinhart, 1953

PALEOPARADOXIIDAE Reinhart, 1959

模式属: *Paleoparadoxia* Reinhart, 1959 (non conceptum Inuzuka, 2000).

包含属: *Archaeoparadoxia* Barnes, 2013; *Behemotops* Domning, Ray and McKenna, 1986; *Paleoparadoxia* Reinhart, 1959; *Neoparadoxia* Barnes, 2013.

表徴形質: 下顎骨の下顎結合は前後方向に強く傾斜する; 臼歯の歯冠は低い柱状の咬頭からなる; 頬歯歯根は歯冠よりも著しく長い; 脛骨の骨体は近位から遠位に向かって 40 度以上の角度で内側に捻れる; 脛骨の遠位関節は 20 度前後の角度で内側に傾斜する; 踵骨の踵骨隆起は 30 度以上の角度で内側に強く傾く。

***Paleoparadoxiidae* gen. et sp. undet.**

標本: MFM 18130, 前肢の骨格要素を欠くほぼ全身骨格。

分類学的形質 (Characterization): 前頭骨の上眼窩突起は強く上向する; 頬骨の尾側は短縮する; 上顎第 3 臼歯にハイポコーンが存在しない; 下顎第 3 臼歯におそらくハイポコニクリッドが存在する; 胸椎の横突起が側方に突出する。

4. まとめ

瑞浪層群からは、これまでも数多くの海棲哺乳類化石が産出してきた(亀井・岡崎, 1974; Okazaki, 1976; 岡崎, 1977; 岡崎, 1992; Kohno, 1992; 甲能ほか, 2021 など)。その中でも、とりわけ東柱類の化石は 1898 年に発見された *Desmostylus japonicus* のホロタイプ (NMNS-PV5600; Yoshiwara and Iwasaki, 1902; Tokunaga and Iwasaki, 1914) と 1950 年に発見された *Paleoparadoxia tabatai* のネオタイプ (NMNS-PV5601; デスモスチルス研究委員会, 1951; デスモスチルス研究委員会ほか, 1952; 井尻・亀井, 1961; Shikama, 1966) を産出しており、これまで世界における東柱類研究において重要な位置を占めてきた。

そのような中で、新たにほぼ完全な頭蓋や下顎骨、歯など系統分類に極めて重要な部位が保存された全身骨格が追加されることは、今後の東柱類の系統進化学的研究のみならず機能形態学的研究ひいては古生態学的研究に大きな進展をもたらすであろう。

MFM 18130 は、*Archaeoparadoxia* 属と *Neoparadoxia* 属とに類似した特徴を持つ一方で、同じ瑞浪層群から全身骨格(いわゆる泉標本)が知られる *P. tabatai* とは重要な形質で異なる特徴を示しており、今回の発見はこれまでのパレオパラドキシア科の系統仮説を含めて属レベルで形質分布の見直しが必要である事を強く暗示している。したがって、現時点では標本の剖出作業がまだ現在進行形で行われていることも鑑みて、MFM 18130 を東柱目パレオパラドキシア科の属種未定種と分類するに留め、今後全体の剖出が完了したところで改めて慎重な系統解析を行なった上で属種を決定したい。

5. 謝辞

本研究を進めるにあたり、楓 達也氏(瑞浪市)および合田隆久氏(江南市)には、MFM 18130 の特徴に関わる部位を丁寧に剖出していただいた。安藤 梢氏(元国立科学博物館)には Fig. 3 を作成していただいた。北川博道博士(埼玉県立自然の博物館)には、MFM 18130 の産状に関する情報を共有していただき、部位同定にあたって討論していただくとともに、埼玉県秩父市産 *Paleoparadoxia tabatai* の第 3 胸椎の図示を許可していただいた。河部壮一郎博士(福井県立大学)には、MFM 18130 の第 3 胸椎の 3D 画像を使用させていただいた。長谷川善和博士(横浜国立大学名誉教授、群馬県立自然史博物館名誉館長)には、原稿を査読していただき有益なコメントをいただいた。以上の方々に厚く御礼申し上げる。

6. 引用文献

- 安藤佑介・楓 達也・合田隆久・水野利之. 2024. パレオパラドキシア瑞浪釜戸標本の発見・発掘・剖出の記録. 瑞浪市化石博物館研究報告 50(3): 1–12. DOI: 10.50897/bmfm.50.3_1
- Barnes, L. G. 2013. A new genus and species of late Miocene paleoparadoxiid (Mammalia, Desmostylia) from California. *Contributions in Science* 521: 51–114.
- Beatty, B. L., and T. C. Cockburn. 2015. New insights on the most primitive desmostylian from a partial skeleton of *Behemotops* (Desmostylia, Mammalia) from Vancouver Island, British Columbia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 35(5): e979939.

- DOI: 10.1080/02724634.2015.979939
- Cooper, L. N., E. R. Seiffert, M. Clementz, S. I. Madar, S. Bajpai, S. T. Hussain, and J. G. M. Thewissen. 2014. Anthracobunids from the middle Eocene of India and Pakistan are stem perissodactyls. *PLoS ONE* 9(10): e109232.
DOI: 10.1371/journal.pone.0109232
- デスモスチルス研究委員会. 1951. 岐阜県より発見された第2の *Desmostylus* 骨格. 地質学雑誌 57: 414.
- デスモスチルス研究委員会・高井冬二・鹿間時夫・井尻正二. 1952. 岐阜県土岐地方におけるデスモスチルスの再発掘と産出層準について. 地質学雑誌 58: 144.
- Domning, D. P., C. E. Ray, and M. C. McKenna. 1986. Two new Oligocene desmostylians and a discussion of tethytherian systematics. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 59: 1–56.
- 井尻正二・亀井節夫. T. 1961. 樺太産の *Desmostylus mirabilis* Nagao と岐阜県産の *Paleoparadoxia tabatai* (Tokunaga) の頭蓋骨の研究. 地球科学 53: 1–27.
- Inuzuka, N. 2000. Primitive late Oligocene desmostylians from Japan and phylogeny of the Desmostylia. *Bulletin of Ashoro Museum of Paleontology* 1: 91–123.
- Inuzuka, N. 2005. The Stanford skeleton of *Paleoparadoxia* (Mammalia: Desmostylia). *Bulletin of Ashoro Museum of Paleontology* 3: 3–110.
- 亀井節夫・岡崎美彦. 1974. 瑞浪層群の哺乳動物化石. 瑞浪市化石博物館研究報告 1: 263–291, pls. 1–12.
- 河部壮一郎・佐野瑞穂・新村龍也. 2024. パレオパラドキシア瑞浪釜戸標本の3Dデジタルデータ化とデジタル骨格復元の制作. 瑞浪市化石博物館研究報告 50(3): 99–108.
DOI: 10.50897/bmfm.50.3_99
- 北川博道. 2019. 秩父地域産出 *Paleoparadoxia tabatai* の骨端閉鎖状態の比較. 埼玉県立自然の博物館研究報告 13: 1–12.
DOI: 10.24715/smnh.13.0_1
- 北川博道. 2024. パレオパラドキシア瑞浪釜戸標本の産状と骨格. 瑞浪市化石博物館研究報告 50(3): 29–42.
DOI: 10.50897/bmfm.50.3_29
- Kohn, N. 1992. An Early Miocene enaliarctine pinniped (Carnivora: Otariidae) from the western North Pacific. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 19: 273–292.
- 甲能直樹・安藤佑介・楓 達也. 2021. 市道戸狩・月吉線工事現場(瑞浪市明世町)の下部中新統瑞浪層群明世層より鰭脚類の頭蓋を含む骨格化石の産出. 瑞浪市化石博物館研究報告 47: 125–135.
DOI: 10.50897/bmfm.47.0_125
- Linnaeus, C. 1758. *Systema nature per regna tria synonymis, locis*. Tomus 1 (10th edition). Laurentius Salvius. Stockholm. 824 pp.
- Marsh, O. C. 1888. Notice of a new fossil sirenian from California. *American Journal of Science* 35: 94–96.
- Matsui K., and T. Tsuihiji. 2019. The phylogeny of desmostylians revisited: proposal of new clades based on robust phylogenetic hypotheses. *PeerJ* 7: e7430.
DOI: 10.7717/peerj.7430
- Okazaki, Y. 1976. Miocene long-snouted porpoises from the Mizunami Group, Central Japan. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 3: 25–39, pls. 9–11.
- 岡崎美彦. 1977. 瑞浪層群の哺乳類化石(その2). 瑞浪市化石博物館研究報告 4: 9–24, pls. 3–11.
- 岡崎美彦. 1992. 中新統瑞浪層群からのマッコウクジラ科鯨類化石の産出. 瑞浪市化石博物館研究報告 19: 295–299, pls. 44–47.
- Osborn, H. F. 1902. Recent zoopaleontology—A remarkable new mammal from Japan, its relationship to the Californian genus *Desmostylus*, Marsh. *Science* n.s. 6(409): 713–714.
- Reinhart, R. H. 1953. Diagnosis of the new mammalian order Desmostylia. *Journal of Geology* 61: 187.
- Reinhart, R. H. 1959. A review of the Sirenia and Desmostylia. *University of California Publications in the Geological Sciences*. 36: 1–146.
- Rose, K. D., L. T. Holbrook, K. Kumar, R. S. Rana, H. E. Ahrens, R. H. Dunn, A. Folie, K. E. Jones, and T. Smith. 2020. Anatomy, relationships, and paleobiology of *Cambaytherium* (Mammalia, Perissodactylamorpha, Anthracobunia) from the lower Eocene of western India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 39: 1–147.
DOI: 10.1080/02724634.2020.1761370
- Shikama, T. 1966. Postcranial skeletons of Japanese Desmostylia. *Palaeontological Society of Japan, Special Papers* 12: 1–176.
- Tokunaga, S., and C. Iwasaki. 1914. Notes on *Desmostylus japonicus*. *Journal of the Geological Society of Japan* 21(250): 33.
- Yoshiwara, S., and J. Iwasaki. 1902. Notes on a new fossil mammal. *Journal of the College of Science, Imperial University, Tokyo, Japan* 16(6): 1–13, pls. 1–3.