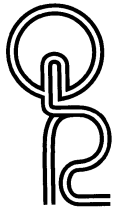


第四紀における日本列島への哺乳類の移動

河 村 善 也*



第四紀における日本列島への哺乳類の移動を本州・四国・九州と北海道、琉球列島という3つの生物地理区に分けて考察した。本州・四国・九州地域では、長鼻類化石の生層序学的研究によって、次の3種のゾウが最初に出現した時期が明らかにされている。すなわち、シガゾウの出現は1.2~1.0 Ma 頃、トウヨウゾウの出現は0.5 Ma 頃、ナウマンゾウの出現は0.3 Ma 頃である。これらのゾウの出現は、それらが近隣の大陸地域から移入してきたことを示し、またそのような移入を可能にする陸橋の形成を示唆する。ナウマンゾウの移入期以後、本州・四国・九州地域は大陸や北海道からずっと隔離されてきたと考えられる。北海道では、化石の記録が本州・四国・九州よりはるかに少ない。北海道の後期更新世の哺乳類は、ナウマンゾウ、プリミゲニウスゾウ、ヤベオオツノジカといった3種の大型草食獣で代表される。そのうち、ナウマンゾウとヤベオオツノジカは、本州・四国・九州地域から0.3 Ma 頃に移入した可能性があり、プリミゲニウスゾウは後期更新世後半にシベリアからサハリン経由で移入したと考えられる。琉球列島では、更新世の化石記録は大部分が後期更新世のものである。琉球列島北部の後期更新世の動物相では固有の要素が卓越しているが、それらはおそらく更新世以前にこの地域に移入したものであろう。琉球列島南部の後期更新世の動物群は、中期あるいは後期更新世に移入した種類と、より早い時期に移入した種類から成り立っている。

キーワード：第四紀，日本列島，哺乳類，化石記録，移動

I. はじめに

現在の日本列島の哺乳動物相は、(1)北海道とその属島、(2)本州・四国・九州とその属島、(3)琉球列島の3つの地域で大きく異なっている。(1)と(2)の境界線は津軽海峡にあり、(2)と(3)の境界は吐噶喇海峡にあって、前者はブラキストン線、後者は渡瀬線と呼ばれている。(1)の地域の動物相には、近隣の大陸と共通する種が多く、それらは大陸のものと同程度の違いしかないという特徴がある。(2)の地域の動物相には、大陸や北海道と共通する種もあるが、この地域にしか見られない固有種が多いという特徴が見られる。(3)の地域の動物相には、島嶼型で内容が貧弱という特徴のほかに、(2)の地域の動物群よりさらに固有度が高く、固有属に属する種が多いという特徴が見られる。このような各地域の動物群は、いずれもが大陸の動物群を母体として形成されてきたと考えられるので、地域による動物相の違いは、母体となる大陸の動物群がいつ頃どのように移入し、どのような

過程を経て現在に至っているのかが、地域によって異なっているということを意味する。日本列島への移入、その後の隔離や種分化、絶滅、再移入など種々の事件がそれぞれの地域で起こったことが予想されるが、そのような過程を十分に復元するにはそれぞれの地域で時代ごとによく整った豊富な化石の記録が必要である。しかし、実際の化石の記録はきわめて不完全なもので、間接的な記録から推定せざるを得ない場合が多い。ここでは、現在までに得られている化石の記録をもとに、日本列島への動物群の移動を上述した(1)、(2)、(3)の地域ごとに考えてみる。また動物群が大陸から移動してくるためには、一般に陸橋の存在が必要となるが、日本列島と大陸の間の陸橋形成に関する問題についても論議する。

II. 本州・四国・九州地域

上に述べた3つの地域のうち、この地域は化石の記録が最も豊富である。この地域の第四紀層から産出する哺乳類化石のうち、第四紀のほとんどすべての時期の堆積

1997年12月1日受付、1998年5月29日受理、1997年度日本第四紀学会大会シンポジウムにおけるコメント。

*愛知教育大学地学教室 〒448-8542 刈谷市井ヶ谷町広沢1。

物から産出するのは長鼻類の化石である。長鼻類以外の哺乳類は、中期更新世前期以前になると化石が極端に少なくなる。近畿・東海地方では、以前から各種の長鼻類の産出層準が詳しく研究され、地質柱状図中で各種類が出現する範囲、すなわち各種類の生息期間が明らかにされ、長鼻類化石による第四系の分帯が行われてきた(池辺, 1959; 池辺ほか, 1965; Ikebe *et al.*, 1966; 亀井・瀬戸口, 1970; Kamei, 1981, 1984 など)。樽野・亀井(1993)は各種類の分類を整理し、新しい産出基準のデータも加えて近畿・東海地方における長鼻類の各種類の産出範囲と分帯を新たに整理している。このような分帯は本州・四国・九州の全域に適用できるものと考えられ(亀井, 1979; Kamei and Otsuka, 1981), 各種類の出現と消滅はこの地域ではどこでもほぼ同じ時期に起こったと考えられる。図1ではおもに樽野・亀井(1993)にもとづいて長鼻類の各種類の生息期間をまとめた。図1からもわかるように、アケボノゾウ *Stegodon aurorae* の生息期は約 2.5 Ma から 0.6 Ma, シガゾウ "*Mammuthus shigensis*" (*M. paramammonites shigensis* と *M. armeniacus proximus* を含む)の生息期は 1.2 ないし 1.0 Ma から 0.5 Ma, トウヨウゾウ *Stegodon orientalis* の生息期は 0.5 Ma から 0.3

Ma, ナウマンゾウ *Palaeoloxodon naumanni* の生息期は 0.3 Ma から 0.016 Ma となる。

ところで、化石の記録をもとに動物群の移動を考えるとき、化石の記録の中でその種類が最初に出現する時期が重要な意味を持つと考えられる。すなわち、その種類の最初の出現はそれの他地域からの移住を示し、そのことはさらにその時期に他地域との間に陸橋が形成された可能性を示している。しかし、その種類の最初の出現と陸橋形成を結びつけるには、次のような問題点も考慮しておく必要がある。哺乳類の中で、移動力の大きい大型種は陸橋がなくても、例えば海峡に「氷の橋」が形成されたとしても移動可能であろうし、狭い海峡なら泳いで渡ることも可能であろう。また逆に、たとえ陸橋があったとしても陸橋部分の気候・植生がその種の生活に適さなければ、その種は渡ってこないであろう。陸橋の向こうに強力な競合種がいれば渡って行けないということもあるであろう。このような問題は1種ではなく、できるだけ多くの種類の豊富な化石記録を参考にして、それぞれの可能性を検討していくことによって少しずつ解決できると考えられる。

本州・四国・九州地域において、上にあげた長鼻類のうち、アケボノゾウはほかの *Stegodon* 属の種と比べて固有度が高く、この地域でシキシウゾウ *S. shinshuensis* を祖先として進化したと考えられている(三枝, 1990)。したがって、本種の出現は陸橋形成を示すのではなく、逆にこの地域が大陸から長期に隔離されたことを示すものであろう。次に出現するシガゾウは、*Mammuthus* 属の古型の種に対応するものであり、小型であることを除くと、ユーラシア大陸の古型の *Mammuthus* 属と形態差が少なく、その出現はユーラシア北部に前・中期更新世に広がった古型の *Mammuthus* の種のこの地域への移入を示すものと考えられる(Kawamura, 1991)。シガゾウの最初の出現は 1.2~1.0 Ma なので、この時期にその移入を可能にする陸橋の存在が示唆される(図1)。ただし、この地域では前期更新世の化石記録が乏しく、陸橋を示すほかの種類へのデータはまだ得られていない。

トウヨウゾウの出現は 0.5 Ma 頃であり、本種が中期更新世の中国南部に広く分布していたことを考えると、その出現は中国南部からの動物群の移入と、それを可能にする陸橋の存在が示される。トウヨウゾウの生息期の本州・四国・九州地域の化石記録は、それ以前の記録よりはるかに多く、動物相の様子も比較的よくわかっている。この時期の本州・四国・九州の動物群には、シナサイ *Rhinoceros sinensis* など当時の中国南部に分布していた種、あるいはそれに近縁な種が見られるので、それらはトウヨウゾウに伴って中国南部から移入したものと考

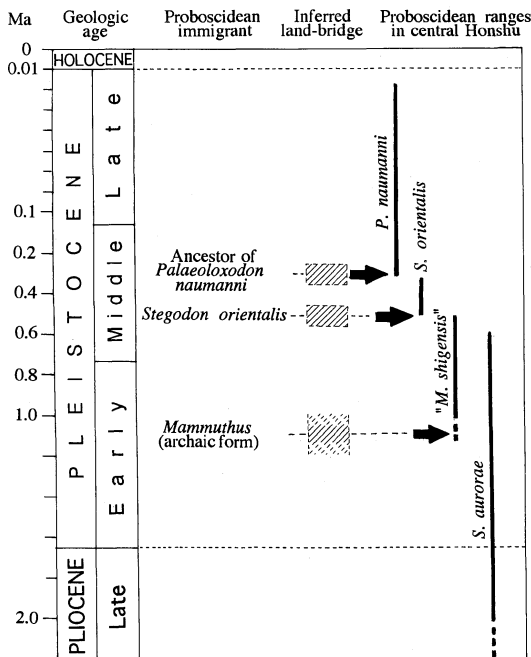


図1 本州中部におけるゾウの層序学的分布とこれらのゾウの出現期から推定される陸橋形成期

Fig. 1 Stratigraphic ranges of proboscidean species in central Honshu and land-bridge formation inferred from their first appearance

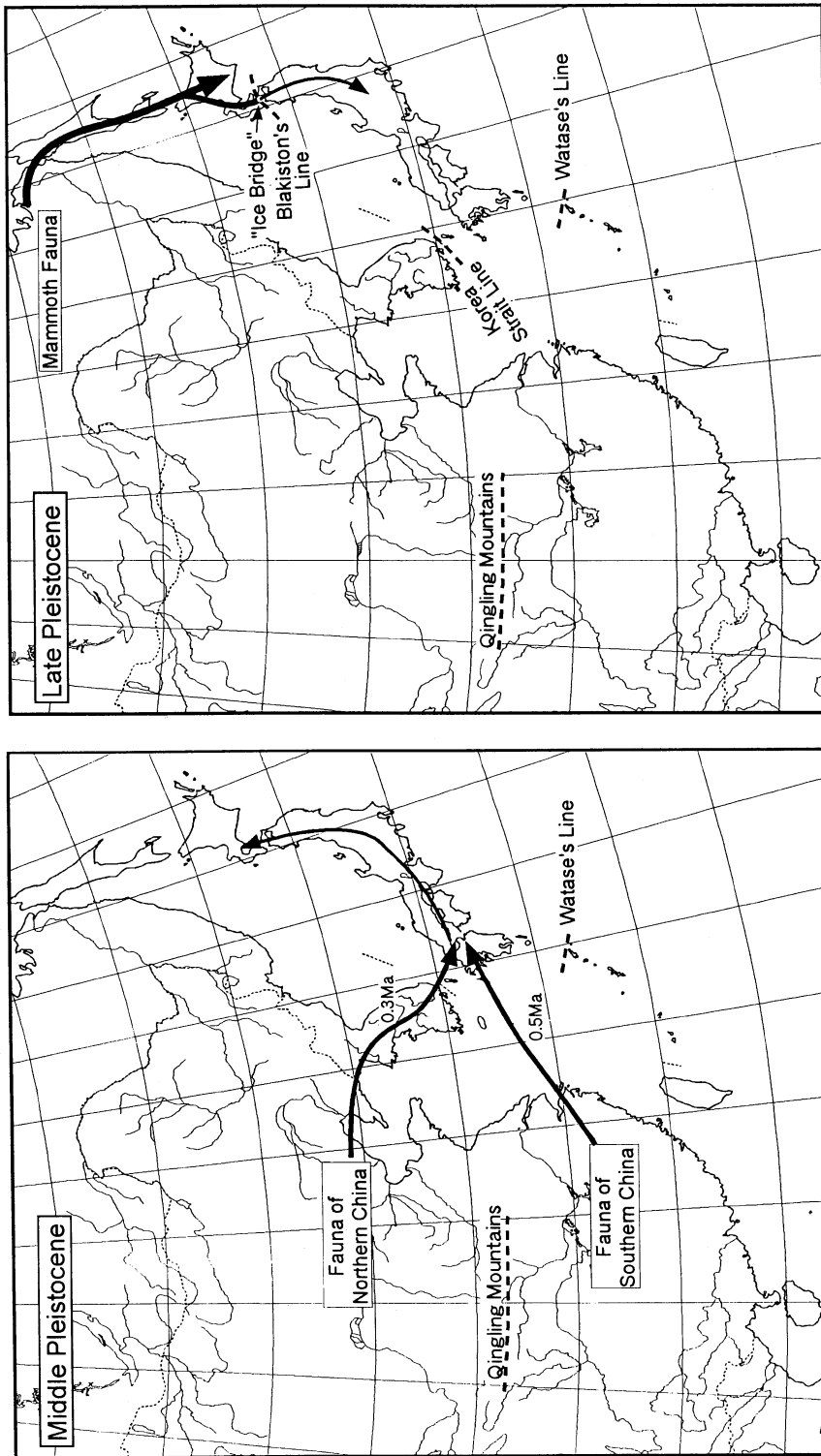


図2 化石の証拠から推定される日本列島への哺乳類の移動

Fig. 2 Immigration of mammals into the Japanese Islands inferred from fossil evidence Modified from the figure of Kawamura (1990a).

られる (図 2)。

ナウマンゾウの出現は 0.3 Ma 頃であり、ナウマンゾウを含む *Palaeoloxodon* 属は当時大陸では中国北部を中心に分布していた。そのため、本種の出現は中国北部からの動物群の移入とそれを可能にする陸橋の存在を示す (図 2)。ハタネズミ *Microtus montebelli* の出現もナウマンゾウと同じ頃であり、本種あるいはその祖先も中国北部や東北部から渡来したと考えられている (Kawamura, 1988)。しかし、河村ほか (1989) や河村 (1990a) も指摘しているように、トウヨウゾウやナウマンゾウを伴う動物群の移入は、以前に考えられていたほど大規模なものではなく、比較的少数の種類にとどまったと考えられている。

ナウマンゾウの出現期以降は、化石記録がトウヨウゾウの生息期よりさらに豊富で、動物相の内容や特徴はかなりよくわかっている (河村ほか, 1989; 河村, 1991, 1992, 1993 など)。この時期に大陸から新たに移入したと考えられる種類は、後期更新世後半に一時的に現れるヘラジカ、ステップバイソン、オーロックスといった少数の大型獣以外には見られない。そのため、ナウマンゾウの出現期以降、本州・四国・九州地域は大陸や北海道から隔離され、それからの動物群の移入は上記の大型獣以外には見られなかったと考えられる (図 1)。上記の大型獣は、後期更新世後半の特に寒冷な時期に、津軽海峡に一時的に形成された「氷の橋」を渡って移入したと考えられている (図 2; Kawamura, 1989, 1994)。

III. 北 海 道

北海道では、更新世の陸棲哺乳類化石の産地は少なく、産出している哺乳類の種類も少数の大型種に限られる。特に、前・中期更新世は化石記録がきわめて乏しい。後期更新世の記録は前・中期更新世よりは多く、ナウマンゾウ、ブリミゲニウスゾウ *Mammuthus primigenius*、ヤベオオツノジカ *Sinomegaceros yabei* がこの地域に分布していたことが知られている (亀井ほか, 1988; Kawamura, 1991, 199; 矢野, 1994 など)。これらのうち、ナウマンゾウを含む *Palaeoloxodon* 属は、中国北部の更新統からも報告されているが、中国東北部や北海道に近接する大陸地域からは知られていないので、北海道のナウマンゾウは本州・四国・九州地域から移入したと考えられる。一方、ヤベオオツノジカは日本の固有種とされ、本州・四国・九州の中・後期更新世の化石産地から比較的多く産出している。ヤベオオツノジカもナウマンゾウと同様、本州・四国・九州地域から渡っていったと考えられる。ナウマンゾウやヤベオオツノジカが北海道へ移入した時期は、北海道での化石記録が少ないために明らかではな

いが、一つの可能性として 0.3 Ma 頃の本州・四国・九州地域の陸橋形成期が考えられる (図 2)。

ブリミゲニウスゾウは後期更新世にユーラシア北部に広がったマンモス動物群の代表種である。後期更新世の時期にはシベリアから中国東北部まで南下し、中国東北部でもよく栄えたことが知られている (金・河村, 1996 参照)。このようなことから考えると、ブリミゲニウスゾウは後期更新世後半にシベリアからサハリン経由で北海道へ移入したと考えてよいであろう (図 2)。小野・五十嵐 (1991) は、その移入期を宗谷海峡が陸化しはじめた約 7 万年前以降と考えている。

IV. 琉 球 列 島

琉球列島の第四紀哺乳類の化石産地は、ほとんどが後期更新世と完新世のものである。この地域の後期更新世の動物相は、完新世や現在のものより豊富な内容を持っている。しかし、本州・四国・九州の動物相と比べるとはるかに貧弱で中・小型の種類のみで構成され、固有度が高いという特徴を持つことから、現在と同様に島嶼型の動物相といえる。化石産地ごとに動物群の内容を見ると、沖縄本島を中心とする北部のものと、宮古島などの南部のものでかなり動物相に違いがあることがわかる (河村ほか, 1989; Kawamura, 1991, 1994)。北部のものにはアマミトゲネズミ *Tokudaia osimensis*、ケナガネズミ *Diplothrix legata*、リュウキュウムカシキョン *Muntiacinae* gen. et. sp. indet.、リュウキュウジカ *Cervus astylodon* などが見られるが (長谷川, 1980; Kawamura, 1989 など)、これらの多くはこの地域の固有種と考えられる。その祖先はかなり古い時期にこの地域に渡来し、この地域に長期間隔離されて生き残った遺存種であろう。渡来の時期は、この地域で後期更新世以前の化石がきわめて乏しいので明らかではない。しかし、これらの固有種が中国や本州・四国・九州の第四紀哺乳動物群の構成要素とはかなり異なっているので、それ以前の渡来が考えられる。渡来時期やそれらの系統を明らかにする手がかりを得るには、中国の鮮新世の哺乳類化石との詳しい比較が必要であろう。

最近、Ujiié *et al.* (1991) や氏家 (1998) は、最終氷期に台湾から奄美大島までを結ぶ「琉球-台湾陸橋」を想定している。台湾海峡の水深から考えて、この時期に台湾は大陸と地続きになったと考えられるので、その考えに従えば大陸から伸び出した細長い半島が奄美大島までのびていたことになる。それなら、どうして沖縄本島の後期更新世の化石産地から、中国南部の同時期の化石産地から産出する哺乳類が産出しないのであろうか。哺乳類の化石記録からは、この時期に沖縄本島など北部の地域

は他地域から隔離されていたと考えるのが自然である。

南部の動物相には、ヨシハタネズミ *Microtus fortis*, ツンドラハタネズミ *Microtus oeconomicus*, ケナガネズミ, ミヤコノロジカ *Capreolus miyakoensis* などが見られる(長谷川, 1980, 1985; 金子, 1985など)。これらのうち, ヨシハタネズミとツンドラハタネズミは大陸の現生種で, 大陸では更新世の化石も知られているが, この地域には現在まったく分布していない。ハタネズミ属の現生種が中期更新世以降に出現することや, この属がユーラシア大陸北部に広く分布するグループであることを考慮すると(河村, 1990b 参照), これらの種は中期更新世か後期更新世のいずれかの寒冷期に, 大陸から台湾を経由してこの地域に渡来したと考えられる。一方, ケナガネズミは北部と共通の固有種であり, ミヤコノロジカはこの地域の固有種であることから, これらはヨシハタネズミやツンドラハタネズミより古くに渡来して固有化した種であろう。

V. ま と め

第四紀のいろいろな時期に大陸から種々の哺乳類が日本列島へ移動してきたと考えられるが, 日本列島を本州・四国・九州と北海道, 琉球列島の3つの地域に分けて, そのような移動の問題を考察した。

本州・四国・九州では, 1.2~1.0 Ma にシガゾウが出現し, 0.5 Ma にはトウヨウゾウが, 0.3 Ma にはナウマンゾウが出現する。それらの出現は, それらが大陸からこの地域に移入してきたことを示し, さらにそれぞれの時期にそれらの移入を可能にした陸橋の存在を示唆する(図1, 図2)。トウヨウゾウやナウマンゾウの移入に伴ってほかの哺乳類も移入してきたが, そのような移入はかつて考えられていたほど大規模なものではなかった。ナウマンゾウの出現期以降, 大陸から新たに移入したと考えられる種類は, 後期更新世後半に一時的に現れる数種類の大型獣以外には見られない。そのため, この時期には本州・四国・九州は大陸や北海道から隔離されていたと考えられる。後期更新世後半に現れる大型獣は, 後期更新世後半に津軽海峡に形成された「氷の橋」を渡って渡来したのである(図2)。

北海道では, 後期更新世の化石産地からナウマンゾウやヤベオオツノジカが産出しているが, これらは本州・四国・九州から移入したと見られる。その移入期は0.3 Ma 頃が一つの可能性として考えられる。一方, 同じ時代の化石産地から知られるプリミゲニウスゾウは後期更新世後半にシベリアからサハリン経由で北海道に移入したと考えられる(図2)。

琉球列島では, 化石記録のほとんどが後期更新世以降

のものである。後期更新世の動物相には, 沖縄本島など北部のものと宮古島など南部のものに違いが見られる。北部の動物相は固有の要素が多く, それらは第四紀以前の古い時期の渡来が考えられる。南部の動物相には, 固有の要素と大陸と共通の要素が見られる。後者は中・後期更新世のいずれかの寒冷期に渡来し, 前者はそれ以前に渡来したものであろう。

謝辞 本稿をまとめるにあたり, 大阪市立自然史博物館の樽野博幸氏には有益なご意見や情報を提供していただいた。大阪市立大学大学院の藤田正勝氏には資料の整理や原稿の作成に協力していただいた。また, 本研究の経費の一部には, 平成9年度文部省科学研究費補助金重点領域研究(1)(研究代表者:北海道大学小泉 格教授, 課題番号09208101)を使用させていただいた。

引用文献

- 長谷川善和(1980) 琉球半島の後期更新世~完新世の脊椎動物。第四紀研究, 18: 263-267
- 長谷川善和(1985) 結語。沖縄県教育委員会編「沖縄県文化財調査報告書 第68集 ピンザアブ: ピンザアブ洞穴発掘調査報告」: 181-184
- 池辺展生(1959) 近畿地方における旧象化石の分布。第四紀研究, 1: 109-118
- 池辺展生・石田志朗・千地万造(1965) 近畿における旧象化石の分布と層準。化石, 9: 1-12
- Ikebe, N., Chiji, M. and Ishida, S.(1966) Catalogue of the Late Cenozoic Proboscidea in the Kinki District, Japan. *Jour. Geosci. Osaka City Univ.*, 9: 47-87
- 亀井節夫(1979) 日本列島の新生代哺乳動物について。哺乳類科学, 38: 1-11
- Kamei, T.(1981) Faunal succession of Pleistocene mammals in the Japanese Islands: An aspect. *Quaternary palaeontology*, 4: 165-174
- Kamei, T.(1984) Fossil mammals, Lake Biwa and fossil mammals, faunal changes since the Pliocene time. S. Horie(ed.): *Lake Biwa*: 475-495, Dr. W. Junk
- 亀井節夫・瀬戸口烈司(1970) 前期洪積世の哺乳動物。第四紀研究, 9: 158-163
- Kamei, T. and Otsuka, H.(1981) The Plio-Pleistocene stratigraphy of Japan in relation to proboscidean evolution. *Proc. Neogene/Quaternary Boundary Field Conference, India*, 1979: 83-88
- 亀井節夫・河村善也・樽野博幸(1988) 日本の第四系の哺乳動物化石による分帯。地質学論集, 30: 181-204
- 金子之史(1985) 宮古島産出のハタネズミ亜科臼歯化石。

- 沖縄県教育委員会編「沖縄県文化財調査報告書 第68集 ピンザアブ：ピンザアブ洞穴発掘調査報告」：93-113
- Kawamura, Y. (1988) Quaternary rodent faunas in the Japanese Islands (Part 1). *Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ., Ser. Geol. Min.*, 53: 31-348
- Kawamura, Y. (1989) Quaternary rodent faunas in the Japanese Islands (Part 2). *Mem. Fac. Sci. Kyoto Univ., Ser. Geol. Min.*, 54: 1-235
- 河村善也 (1990a) 日本列島の哺乳動物相の生いたち—大陸の動物相との関係。モンゴロイド, 5: 24-27
- 河村善也 (1990b) ハタネズミ類の臼歯とその進化。哺乳類科学, 30: 59-74
- Kawamura, Y. (1991) Quaternary mammalian faunas in the Japanese Islands. *The Quaternary Research*, 30: 213-220
- 河村善也 (1991) ナウマンゾウと共存した哺乳類。亀井節夫編著「日本の長鼻類化石」：164-171, 築地書館
- 河村善也 (1992) 哺乳動物相の移り変わり。科学, 62: 240-244
- 河村善也 (1993) 東アジアの後期更新世以降の哺乳動物相。学術月報, 46: 52-56
- 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
- 河村善也・亀井節夫・樽野博幸 (1989) 日本の中・後期更新世の哺乳動物相。第四紀研究, 28: 317-326
- 金昌柱・河村善也 (1996) 中国東北部の後期更新世哺乳動物群—マンモス・ケサイと旧石器を伴う動物群—。地球科学, 50: 315-330
- 小野有五・五十嵐八重子 (1991) 北海道の自然史：氷期の森林を旅する。219p, 北海道大学図書刊行会
- 三枝春生 (1990) 日本のステゴドンをめぐる。採集と飼育, 52: 14-18
- 樽野博幸・亀井節夫 (1993) 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」：216-231, 創元社
- 氏家 宏 (1998) 陸橋と黒潮変動：沖縄トラフからの発信。第四紀研究, 37: 243-249
- Ujiié, H., Tanaka, T. and Ono, T. (1991) Late Quaternary paleoceanographic record from the middle Ryukyu Trench slope, northwest Pacific. *Marine Micropaleontology*, 18: 115-128
- 矢野牧夫 (1991) 石狩低地帯東縁部から大型哺乳動物化石の産出。北海道開拓記念館研究年報, 19: 9-21

Immigration of Mammals into the Japanese Islands during the Quaternary

Yoshinari Kawamura*

Immigration of mammals during the Quaternary is considered separately in three biogeographic regions of the Japanese Islands: Honshu-Shikoku-Kyushu; Hokkaido; and the Ryukyu Islands. In Honshu-Shikoku-Kyushu, biostratigraphic studies of elephant fossils have revealed the earliest appearances of three elephant species in Quaternary sequences, namely around 1.2–1.0 Ma for *Mammuthus shigensis*, around 0.5 Ma for *Stegodon orientalis*, and around 0.3 Ma for *Palaeoloxodon naumanni*. These appearances indicate their immigration from the adjacent continent, and also suggest the formation of a land bridge which enabled the immigration. Since the immigration stage of *P. naumanni*, Honshu-Shikoku-Kyushu has been isolated from the Asian continent as well as from Hokkaido.

In Hokkaido, fossil records are much scarcer

than in Honshu-Shikoku-Kyushu. Late Pleistocene mammals of Hokkaido are represented by only three large herbivores: *P. naumanni*, *Mammuthus primigenius*, and *Sinomegaceros yabei*. Of these, *P. naumanni* and *S. yabei* immigrated from Honshu-Shikoku-Kyushu, possibly around 0.3 Ma, while *M. primigenius* moved into Hokkaido from Siberia via Sakhalin during the late Late Pleistocene.

In the Ryukyu Islands, Pleistocene fossil records are mostly restricted to those of the Late Pleistocene. The Late Pleistocene fauna in the northern part is dominated by endemic elements which immigrated from the continent possibly in the pre-Pleistocene period. The fauna in the southern part is composed of Late or Middle Pleistocene immigrants as well as much earlier immigrants.

* Department of Earth Sciences, Aichi University of Education. Hirosawa 1, Igaya-cho, Kariya, 448-8542.