

琉球列島の第四紀陸生および淡水生カメ類相と その動物地理学的意義

高橋亮雄*

Quaternary terrestrial and freshwater turtle fauna of the Ryukyu Archipelago, Japan,
and its paleozoogeographic implications

Akio Takahashi*

要旨

琉球列島の上部第四系からは、必ずしも保存状態は良くないものの、多様なカメ類の化石および骨格残骸が豊富に発見されている。これらの分類学的帰属と系統学的位置づけを検討したところ、現生の在来種のイシガメ科3種に加え、リクガメ科の絶滅種1種とイシガメ科の絶滅種5種以上が検出された。このことは、琉球列島にはかつて少なくとも9種のカメ類が分布していたが、その多くが更新世末期に絶滅したことを示している。また、現生種のうち、沖縄諸島に固有分布するリュウキュウヤマガメと八重山諸島と台湾および大陸に分布するセマルハコガメは、かつて現在より広い分布域を持っていたが、局地的な個体群消滅を経て、分布域を縮小させてきたことが明らかになった。こうした絶滅や個体群消滅の要因については、著しい気候変化や人類の影響、もしくはその両方が想定されているが、現在のところ特定には至っていない。ほとんどの絶滅種の分布パターンは、主に現生の非飛翔性陸生動物のデータにもとづき中琉球と周辺地域との著しい分断を想定するこの地域の一般的な古地理仮説とおおむね調和的であった。ただしオオヤマリクガメの分布だけは、現時点で各地から出土している化石の同定結果を見る限り、与那国島（南琉球）から徳之島（中琉球）にかけて同じものがいたことになり、その点で非調和的であった。本種のこのような分布は、陸橋分散に対する漂流分散のような、本種に特異的な分散様式を反映しているのかもしれない。この問題については、オオヤマリクガメと同定されている各地域サンプルの、より詳細な比較などにもとづくさらなる検討が望まれる。

キーワード： イシガメ科、リクガメ科、絶滅、個体群消滅、古地理

1. はじめに

琉球列島（図1）に広く点在する後期更新世以降のフィッシャー充填堆積物や洞穴堆積物、および更新世末期から完新世にかけての貝塚を中心とした遺跡は、多様な陸生脊椎動物の化石や骨格残骸を多く保存していることでよく知られている（たとえば、大城 2001, 2002；大塚 2002）。これらの標本・資料についてのこれまでの研究は、琉球列島にかつて現在よりも多様な陸生脊椎動物相が育まれていたこと、しかしその構成要素の多くが更新世末期以後、絶滅ないし消滅してし

まったことを、強く示唆している（たとえば、大城・野原 1977；沖縄県教育委員会 1985；Takahashi et al. 2003, 2007, 2008, 2015）。こうした化石や骨格残骸は、現生動物を対象とした分子系統学的ないし生化学的アプローチにもとづき推定されたこの列島の古地理仮説（Hikida and Ota 1997；Ota 1998）の検証や補強において、直接的な証拠を提示できる点で重要である（太田 2002）。また、琉球列島における現生陸生脊椎動物の分布記録の中には、本来の分布域ではない島嶼へ人為的に移入されたことが明らかなものと、人為移入で

2017年2月1日受付，2017年4月5日受理

*岡山理科大学理学部動物学科 〒700-0005 岡山市北区理大町1-1

Department of Zoology, Faculty of Science, Okayama University of Science, Okayama 700-0005 Japan

E-mail: takahashi@zool.ous.ac.jp

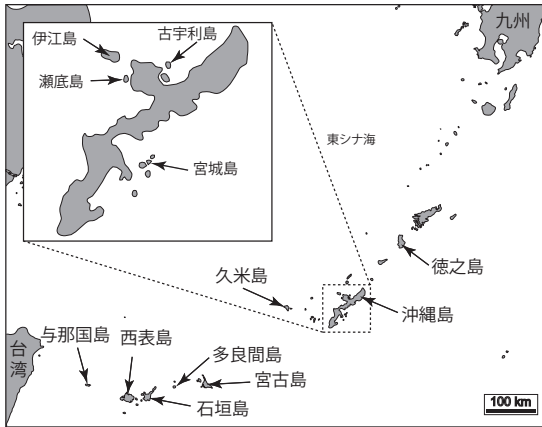


図1. 琉球列島における陸生・淡水生カメ類の化石および遺跡産骨格残骸が記録されている島嶼の位置。

ある可能性が高いと考えられるものが少なからず含まれていることから（たとえば、Ota et al. 2004; 前之園・戸田 2007）、このような化石や遺跡からの出土資料は動物の在来性や外来性を補強・検証する上で実物資料にもとづく情報を提示できる点で有意義といえる（Nakamura et al. 2009; Takahashi and Ota 2014; Takahashi et al. 2015; 高橋 2015）。しかしながらその一方で、これらの多くは、よく知られた分類形質を含む部位を伴う標本の発見例が少なかったことに加え、研究において適切な比較標本の入手が困難であったためか、同定や分類が適切に行われておらず、数十年にわたり属レベルの分類学的帰属さえ不明瞭なまま現在に至るものも少なくない（たとえば沖縄諸島からの“リュウキュウムカシキオン”、宮古島や沖縄島からの長鼻類化石など：詳しくは、大城 2001, 2002; 大塚 2002; Ota 2003 などで述べられている）。このような同定・分類に問題がある化石や骨格残骸のうち、カメ類のものについては近年、研究が大きく進展し、後期更新世以後の琉球列島におけるこの分類群の種の豊富さや動物地理に関する知見が多く蓄積されてきた（Takahashi et al. 2003, 2007, 2008, 2015; Takahashi and Ota 2014）。カメ類は脊柱や肋骨などの内骨格要素と皮骨性要素から構成される頑丈な甲羅を持つため化石として良い状態で保存されやすく、またこれを覆う鱗板のパターンなど分類に有用な形態形質を併せ持ち、さらにこのグループの骨格に認められる形態形質にもとづく系統分類学的研究もほかの脊椎動物に対して比較的よく行われている（たとえば、Hirayama 1985; Gaffney and Meylan 1988; Yasukawa et al. 2001）。こうしたことから、カメ類の化石は、たとえ断片であっても部位によってはその分類学的帰属や系統学的位置づけについての評価が可能

である点で、ほかの分類群にはない長所を持っている（Takahashi et al. 2008）。幸いなことに、カメ類の化石や骨格残骸は、断片的なものも含め琉球列島の多くの島々から豊富に発見されており、ここ数十年の間でそれらについての詳細な研究や再検討がすすめられてきた（たとえば、Takahashi et al. 2003, 2007, 2008, 2015; Takahashi and Ota 2014; 高橋 2015）。その結果、琉球列島には更新世末期まで、イシガメ科の現生3種（リュウキュウヤマガメ、ミナミイシガメおよびセマルハコガメ）のほか、少なくともイシガメ科4種（1未記載種を含む）とリクガメ科1種からなる計5種の絶滅種が分布していたことが明らかとなっている（Takahashi et al. 2008, 2015）。最近、こうしたカメ類のうち、現生種に関する更新世の化石記録と遺跡からの骨格残骸の出土記録が簡潔にまとめられ、現生個体群の在来性が確認されたほか、いくつかの小島嶼における個体群消滅の例が示された（高橋 2015）。本稿では、こうした現生種の後期更新世以後における分布データの詳細とこれまでに琉球列島の上部更新統より報告されてきた絶滅種について概観し、その動物地理学的意義について考察する。

2. 材料と方法

本稿では琉球列島のうち、トカラ海峡以南の島々の上部更新統から完新統にかけてより報告された淡水生および陸生のカメ類の化石および骨格残骸を検討の対象とした。情報の抽出は、主に樋泉（2011）とTakahashi et al. (2003, 2007, 2008, 2015)、および高橋（2015）にもとづくが、一部の未公表データも用いて、現在までに知られている琉球列島の後期更新世から現在までのカメ類相の把握を試みた。なお沖縄島の遺跡からはスッポン〔厳密にはニホンスッポン種群（*Pelodiscus sinensis* species group, スッポン科）〕の記録もあるが（鶴岡 2003）、近年の再検討によりこの記録の根拠となっていた文献の参照資料には、実際にはスッポン類は含まれていないことが明らかにされている（Takahashi and Ota 2014; 高橋 2015）。さらに、現在、琉球列島に見られるニホンスッポンは、聞き取り調査と生化学的データの解析結果から、すべて人為移入に由来すると考えられている（佐藤ほか 1997; Sato and Ota 1999）。こうしたことから、本稿ではスッポンに関する記録は検討対象から除外した。検討を行ったカメ類の記録には、年代に関する情報を伴わないものも少なからず認められるが、これまでの琉球列島における脊椎動物化石を含むフィッシャー充填堆積物および洞穴堆積物の¹⁴C年代測定値はいずれもおおよそ4万年前から1万年前を示していることから（Ota 2003; Takahashi et al. 2003; 大塚ほか 2008）、

これらの年代を一括して後期更新世とみなした。遺跡から記録されているカメ類の骨格残骸の年代は、一般に考古学における歴史区分で示されており、測定年代値があわせて示されている例は少ない。このため、本稿ではこれらの年代を、樋泉 (2011) に従い先史時代以降の歴史区分で示した。カメの骨および鱗板の名称は、平山 (2007) に従った。

3. 化石および遺跡産骨格残骸の記録

リクガメ科 Testudinidae

1) オオヤマリクガメ *Manouria oyamai* Takahashi, Otsuka and Hirayama, 2003

オオヤマリクガメは沖縄島南部〔南城市 (旧知念村) 上クルクバル〕の後期更新世のフィッシャー充填堆積物から発見された標本をもとに記載されたリクガメ科の絶滅種で、これまでにこの島のほか徳之島、伊江島、宮古島、および与那国島からも記録されている (表1；詳細は Takahashi et al. 2003, 2008)。しかしながら、これらのうち、伊江島産の標本 (リストに示されたのみ: 長谷川 1980) および宮古島産の標本 (天川洞の洞穴堆積物から発見された不完全な右上腕骨; 長谷川ほか 1973) は予察的に報告されて以来、再検討されておらず、また同定の根拠となる分類形質も明示されていない。さらに与那国島産の標本 (近・遠位部を欠いた左大腿骨; Takahashi et al. 2008) も大きさとプロポーシオンよりオオヤマリクガメに同定されたものの、たとえば同じ属に含まれる現生のエミスムツアシガメ *M. emys* (Schlegel and Müller, 1844) およびインプレッサムツアシガメ *M. impressa* (Günther, 1882) の2種との比較はなされておらず、与那国島の化石に代表される集団が種レベルで沖縄島のものと同じかどうかは、実はさだかでない (Takahashi et al.

2008)。最近、これらに加えて、宮古島からの記録については上記の産地 (天川洞) とは異なる場所の上部更新統 (ピンザアブ洞穴) から発見された未報告のリクガメ類の化石についての予察的な検討が行われ、これらもオオヤマリクガメと同種に帰属するという報告があった (高橋ほか 2016)。ピンザアブ洞穴からの標本は量・質ともに充実していることから、近い将来、天川洞の標本も含め宮古島産のリクガメ類化石の種レベルの帰属について詳細な比較に基づく研究の進展が期待される。

琉球列島は生物地理学的な観点から、一般に大きく南琉球、中琉球、北琉球の3エリアに分けられ、現生の陸生脊椎動物相はそれらの間で大きく異なっている (Ota 2000)。加えて形態や分子データの系統地理学的解析結果からは、とりわけ中琉球とそれ以外のエリアとの長期にわたる分断が強調される結果が得られ、対応する古地理学的なシナリオも提示されている (Hikida and Ota 1997; Ota 1998; Okamoto 2017)。ところが現時点での同定が正しいとすると、オオヤマリクガメの徳之島や沖縄島から宮古島や与那国島にかけての中琉球と南琉球にまたがった分布は、上述のようなこの地域における現生陸生脊椎動物系統の大多数の分布パターンとは異質であり、現行の古地理仮説に対する検証の必要性、もしくはオオヤマリクガメに対したとえば漂流のような、特異な分散様式を想定する必要性が考えられる (Takahashi et al. 2008)。実際、リクガメ科の仲間が、比較的広い海域を漂流により分散したことが強く示唆される事例もいくつかあることを考えると、この可能性は否定できない (たとえば、Caccone et al. 1999; Austin et al. 2001; Gerlach et al. 2006; Le et al. 2006; Cheke et al. 2016; Hansen et al. 2016)。

表1. 琉球列島の後期更新世の陸成堆積物から記録されている陸生および淡水生カメ類の記録。記録は Takahashi et al. (2008)、高橋 (2015)、および高橋ほか (2016) にもとづき、+の記号で示してある。分類学的帰属について大きな問題を含む記録には?マークを付した。

	南琉球				中琉球						
	八重山諸島		宮古諸島		沖縄諸島			奄美諸島			
タクサ	与那国島	石垣島	多良間島	宮古島	久米島	沖縄島	伊江島	瀬底島	古宇利島	宮城島	徳之島
オオヤマリクガメ	+			+		+	+				+
セマルハコガメ	+	+									
セマルハコガメ属の一種					+	+	+				+
リュウキュウヤマガメ					?	+	+				
アマミヤマガメ											+
ミヤコイシガメ				+							
ミナミイシガメ	+	?									
イシガメ属の一種			+								
イシガメ科の一種		+		+	+	+	+				

イシガメ科 Geoemydidae

2) セマルハコガメ *Cuora flavomarginata* (Gray, 1863)

本種の化石は石垣島と与那国島の後期更新世のフィッシャー充填堆積物から知られている(表1; Takahashi et al. 2008). 遺跡からの記録としては, 西表島の慶来慶田遺跡(近世)と石垣島の白保竿根田原遺跡の後期更新世末期から無土器期(1,764 yBP; 後期完新世)の層準から本種と考えられる骨格残骸が報告されている(沖縄県教育委員会 1997; 波木 2013; 高橋 2015). 現在, セマルハコガメは八重山諸島の石垣島と西表島, 台湾, および大陸東部に分布しており(Ota et al. 2009), 八重山諸島の個体群は固有亜種(ヤエヤマセマルハコガメ: *C. f. evelynae* Ernst and Lovich, 1990)として台湾や大陸の個体群(基亜種セマルハコガメ: *C. f. flavomarginata*)から形態的に識別されている(Yasukawa and Ota 1999). こうした亜種レベルで認識されている形態的な分化は, 主に後期更新世における八重山諸島の台湾や大陸からの孤立に伴う地理的分断によると一般に考えられている(Ota 1998). 石垣島, 西表島, および与那国島からの本種の化石や骨格残骸の出土は, こうした動物地理学的仮説と調和的で, 石垣島と西表島におけるこのカメの個体群の近代以降の人為移入の可能性を否定し在来性を支持するほか, 比較的最近, おそらく更新世末期に与那国島において局地的な絶滅(個体群消滅)が起こったことを示している.

3) セマルハコガメ属の一種 *Cuora* sp.

沖縄諸島の沖縄島[本部町備瀬崎(大塚 1980)と南城市上クルクバル(Takahashi 2003; 高橋 未公表データ)], 伊江島[ゴヘズ洞(長谷川ほか 1978)], 久米島[久米島町大原(Takahashi 2003; 高橋 未公表データ)]および奄美諸島の徳之島[伊仙町小島(Takahashi 2003; 高橋 未公表データ)]に分布する上部更新統からは, 上述のセマルハコガメと同属の未記載種が報告されている(表1; Takahashi 2003; Takahashi et al. 2008). 本種は琉球列島では八重山諸島の石垣島と西表島に現生するヤエヤマハコガメとは腸骨の前縁の長さが後縁の長さがほぼ等しく, 腹甲後縁に小さなノッチを持ち, さらに腹甲後部腹面外縁部において広く浅い溝を持つといった点で識別できるとされているが, 形態についての記載はこれまで公表されていない(Takahashi 2003; 高橋ほか 2004; Takahashi et al. 2008). また, 伊江島からの記録は, 当初リュウキュウヤマガメとして報告された標本の一部(右後腹甲骨)であるが, 上述の腹甲後縁のノッチが確認できることから本未記載種に属すると考えられている(Takahashi et al. 2008). 以上のように, 本種

については標本だけでなく, 分類形質や産地が十分明らかにされていないため, こうした情報を包括的に盛り込んでの記載に向けた, 今後の研究の進展が強く望まれる.

4) リュウキュウヤマガメ *Geoemyda japonica* Fan, 1931

リュウキュウヤマガメの最古の化石記録は沖縄島北部に位置する今帰仁村赤木又の一露頭より報告されているが, 分類形質を含め標本の詳細および写真が示されていないため(Takahashi et al. 2003), 適切な比較に基づく分類形質の提示が望まれていた. 最近, 高橋(2015)は, この標本の同定結果について妥当である所見を示したが, これは当該標本(右第3縁板骨)に確認される腋下腹甲柱との縫合部が同島の後期更新世以後の堆積物から知られるイシガメ科2種(リュウキュウヤマガメとセマルハコガメ属の一種)のうち前者のみと共有されること, さらに化石とリュウキュウヤマガメの同部位との形態的相違が全く認められないことによる(Takahashi 2003; 高橋 未公表データ). 後期更新世のリュウキュウヤマガメの化石は久米島の久米島町大原(Takahashi 2003; Takahashi et al. 2003, 2008; Otsuka et al. 2008), 沖縄島中部の普天間宮遺跡(大城 1994), 南部の港川フィッシャー(長谷川 1980; 野原・伊礼 2002), および伊江島の具志原貝塚(当山 1997), ゴヘズ洞(長谷川ほか 1978), ナガラ原西貝塚(長谷川・小野 1979), およびナガラ原東貝塚(当山・平山 2001)から記録されている(表1; Ota 2003; Takahashi et al. 2008; 高橋 2015). ただしこれらのうち, 久米島の記録は, 実際にはセマルハコガメ属の一種に帰属する可能性が高いことが指摘されている(高橋 2015). また, 伊江島のゴヘズ洞からは4点の化石が報告されているが(長谷川ほか 1978), これらのうち少なくとも2点はリュウキュウヤマガメとは異なると考えられており(Takahashi et al. 2008), 残りの2標本についても写真から確実に本種に同定できるものは見うけられない(高橋 未公表データ). したがって, これらの記録については, 今後の詳細な再検討が強く望まれる. 港川フィッシャーからの本種の産出報告のうち, 長谷川(1980)のものは出土した化石の一覧に示されているに過ぎず, また野原・伊礼(2002)は2点の“腹甲骨”の写真を示しているが, これらはいずれも部位の同定が誤っており(実際は頸板骨と左第11縁板骨と考えられる), 再同定が必要である. こうした後期更新世の記録のほか, 完新世の遺跡からも本種とされる骨格残骸が多く発見されており, これらの中には現在, 本種が分布しない沖縄島中・南部や沖縄諸島の他の島々(伊江島,

古宇利島、瀬底島、および宮城島)からのものも含まれている。これらのうち、宮城島の遺跡(シヌグ堂遺跡および高嶺遺跡)からの記録は、一次文献において分類形質の記述および同定結果の検証が可能な写真がいずれも示されていないため(表2)、再同定を要する。同様に沖縄島中・南部の記録のほとんどは、残念ながら同定に用いられた分類形質の記述や写真等が示されていないため同定結果を検証できないものも多いが、リュウキュウヤマガメであることが明らかな標本も少なからず記録されている。このことから、かつて本種は沖縄島に広く分布していたが、後期完新世に入って中・南部の個体群は絶滅したと考えられる。

5) アマミヤマガメ *Geoemyda amamiensis* Takahashi, Kato and Ota, 2007
 アマミヤマガメは、徳之島の後期更新世と考えられ

るフィッシャー充填堆積物から発見された標本をもとに記載されたヤマガメ属の絶滅種で、本属を構成する現生の2種のうち沖縄諸島の固有種リュウキュウヤマガメに非常に近縁と考えられている(表1; Takahashi et al. 2007; もう一種はスペングラーヤマガメ *G. spengleri* (Gmelin, 1789))。徳之島は、層序学的データにもとづけば中期更新世以前にすでに海面から露出していたと考えられているものの、現在、沖縄諸島とは水深500mを超える海で隔てられている(山田ほか 2003; Takahashi et al. 2007)。このため徳之島は、島の周縁部に発達する琉球石灰岩(徳之島層および目手久層)の堆積の開始(約48万年前)以後、沖縄諸島とは最終氷期最盛期でさえも数百メートルにおよぶ深い海で隔てられていたと考えられている(Takahashi et al. 2007)。これらのことから、アマミヤマガメは徳之島が中期更新世以前の地理的分断によ

表2. 沖縄島とその属島(伊江島, 古宇利島, 瀬底島, および宮城島)の上部更新統から完新統より報告されているリュウキュウヤマガメおよび本種と同種の可能性が示唆されたイシガメ科の骨格残骸の出土記録。データは樋泉(2011)によりまとめられたもの(*で示されている)に、5ヶ所の遺跡および化石記録を加えた。これらのうち、一次文献に相当する報告書の写真や図からその分類学的帰属について参照可能なものには所見を付した。形態的な記載はナガラ原東貝塚、荻堂貝塚、および嘉数テラガマ遺跡からの記録を除き、行われていない。

化石産地もしくは遺跡名	年代・時代	図・写真	所見	一次文献	
沖縄島北部	宇佐浜遺跡*	貝塚時代後期	無	リュウキュウヤマガメ	金子(1989a)
	古我知原貝塚*	貝塚時代早期	有	リュウキュウヤマガメ	金子(1987)
	知場塚原遺跡*	貝塚時代中期	有	おそらくリュウキュウヤマガメ	金子(1988)
	渡喜仁浜原貝塚*	貝塚時代中～後期	無	不明	今帰仁村教育委員会(1977)
	今帰仁城主郭東斜面*	グスク時代	有	リュウキュウヤマガメとイシガメ科の一種	樋泉ほか(2009)
	西長浜原遺跡*	貝塚時代中期	有	リュウキュウヤマガメ	樋泉(2006)
(伊江島)	具志原貝塚*	貝塚時代	有	リュウキュウヤマガメ	当山(1997)
	ゴヘズ洞	後期更新世	有	セマルハコガメ属の一種	長谷川ほか(1978)
	ナガラ原西貝塚*	貝塚時代後期	有	リュウキュウヤマガメとイシガメ科の一種	長谷川・小野(1979)
	ナガラ原東貝塚*	貝塚時代後期	無	リュウキュウヤマガメ?	当山・平山(2001)
(古宇利島)	古宇利原遺跡*	貝塚時代中期	有	リュウキュウヤマガメ	今帰仁村教育委員会(1983)
(瀬底島)	アンチの上貝塚*	貝塚時代後期	有	リュウキュウヤマガメ	盛本(2005)
沖縄島中部	荻堂貝塚	貝塚時代早～中期	有	リュウキュウヤマガメ	Takahashi and Ota(2014)
	嘉数テラガマ遺跡	貝塚時代前～中期	有	リュウキュウヤマガメ	大城(2005)
	勝連城南貝塚*	グスク時代	有	カメ目?	金子(1984)
	地荒原貝塚*	貝塚時代	有	リュウキュウヤマガメとイシガメ科の一種	金子(1986)
	チヂフチャー洞穴遺跡*	貝塚時代中期	無		島袋(1988)
	普天間宮洞穴	後期更新世	有	リュウキュウヤマガメとイシガメ科の一種	大城(1994)
	平敷屋トウバル遺跡*	貝塚時代後期	無		樋泉(2008)
	(宮城島)	シヌグ堂遺跡*	貝塚時代中期	有	イシガメ科属種不明
高嶺遺跡*	貝塚時代中期	無		金子(1989b)	
沖縄島南部	首里城真珠道遺跡*	近世	有	リュウキュウヤマガメを含む	青山(2006)
	斎場御嶽	貝塚時代後期	有	おそらくリュウキュウヤマガメ	金子(1999)
	港川フィッシャー	後期更新世	有	イシガメ科の一種	野原・伊礼(2002)

り沖縄諸島から孤立し続けた結果、リュウキュウヤマガメから形態的に分化したと推定されている (Takahashi et al. 2007). ただし、現在まで、徳之島と沖縄諸島の間に位置する沖永良部島と与論島からは、この仮説を支持するアマミヤマガメないしリュウキュウヤマガメの化石は発見されていない。

6) ミヤコイシガメ *Mauremys oshiroi* Takahashi, Otsuka and Ota, 2015

ミヤコイシガメは宮古島南部の天川洞から発見された2点の断片化石 (頸板骨と腹甲前半部; 長谷川ほか1973) に未報告の縁板骨1点を加え、イシガメ属の絶滅種ミヤコイシガメとして新種記載された (表1; Takahashi et al. 2015). かつては予察的にミナミイシガメ (八重山諸島の石垣島, 西表島, および与那国島に在来分布) として報告されていたが (長谷川ほか1973), 詳細な比較の結果, ミナミイシガメとは大きく異なる一方で, ニホンイシガメ *Mauremys japonica* (Temminck and Schlegel, 1835) (本州, 四国, および九州の現生固有種) やヤベイシガメ *Mauremys yabei* (Shikama, 1949) (本州の中・後期更新世の絶滅種) とのより高い類似性が指摘されている (Takahashi et al. 2015).

7) ミナミイシガメ *Mauremys mutica* (Cantor, 1842)

ミナミイシガメの更新世の確実な化石記録はこれまで知られていない (Takahashi et al. 2008, 2014). 八重山諸島における本種の現生個体群は, 体サイズの性的二型のパターンを含む形態の変異にもとづき別亜種ヤエヤマイシガメ *M. m. kami* Yasukawa, Ota and Iverson, 1996として, 台湾や大陸の基亜種ミナミイシガメ *M. m. mutica* から識別されているが (Yasukawa et al. 1996), かつては遺跡からの記録もなかったことから, 八重山諸島の個体群が最近の人為的移入に起源する可能性も示唆されていた (Takahashi et al. 2008). 最近になって, 与那国島のトゥグル浜遺跡 (後期完新世初期, 約4,000年前) から, 6点に及ぶ, 本種の特徴を示す甲羅の破片が検出された (表1; Takahashi et al. 2014). これらは, 部位の重複がないことと, 相対的なサイズの違いがないことから, おそらく一個体に帰属すると推定されており, また形態的特徴から基亜種ミナミイシガメではなく亜種ヤエヤマイシガメに近いことが示唆されている (Takahashi et al. 2014). これらのことと, いずれの標本にも解体痕が認められていないこと, および食料として利用されていたと考えられるほかの脊椎動物 (イノシシやウミガメ類) が同遺跡から膨大に出土していることを考慮すると, 本種が当時, ヒトにより食料としての積極的

な利用のために, 人為的に与那国島へ移入されたとは考えにくい. こうしたことから, トゥグル浜遺跡からのミナミイシガメの出土記録は, 形態形質の分析結果から示された与那国島を含む八重山諸島の個体群の在来性を支持すると考えられる (Takahashi et al. 2014).

8) イシガメ属の一種 *Mauremys* sp.

宮古諸島の多良間島の上部更新統からは, 近隣の八重山諸島に現生するミナミイシガメや宮古島の上部更新統から知られるミヤコイシガメだけでなく, 本州, 四国, 九州の固有種ニホンイシガメや, 本州の中・上部更新統から知られるヤベイシガメとも異なるカメ化石が, イシガメ属の一種として報告されている (表1; 高橋・太田 2009). この島は地質学的データによれば中期更新世まで海面下にあり (Iryu et al. 2006), その後, 海面上へ露出し島として成立したと考えられている. 今後, この化石について, 詳細な比較にもとづく分類の進展とその起源の解明が望まれる.

9) イシガメ科属種不明 *Geoemydidae* spp.

琉球列島の上部更新統からは, この列島に現生する3種ばかりでなく, 上述の絶滅種5種とも形態的に異なる下記のようなカメ類の化石が, 多く記録されている (表1). 残念ながら, これらの分類学的帰属はほとんどわからず, 今後の新たな化石の発見と詳細な比較研究が望まれる.

伊江島: 当山・平山 (2001) は, ナガラ原東貝塚からリュウキュウヤマガメの骨格残骸を報告した際, 本種とは異なる“バタグループ科” (=イシガメ科) の化石が検出されたことを述べている. 残念ながら, この化石に関する情報はリュウキュウヤマガメとは異なるということのみで, 標本番号も含め詳細は示されていない. 伊江島の具志原貝塚からは上述のように, セマルハコガメ属の一種と考えられる化石も報告されているので, 当山・平山 (2001) の言及した化石はこれと同種なのかもしれない.

沖縄島: 沖縄島南部の港川フィッシャー遺跡から記録された脊椎動物化石のリストには, ニホンイシガメ (高井・長谷川 1971) ないしイシガメ属 (長谷川 1980) の記録が含まれている. これらの形態的特徴については, これまで具体的な記述, 写真, 図等は示されていないため, その分類学的帰属は不明である (高橋 2015). しかしながら, 長谷川 (1980) のリストでは, 当該カメ化石はオオヤマリクガメとは区別されており, また, 琉球列島には在来のスッポン科は分布しないことから (佐藤ほか 1997; Sato and Ota 1999; Takahashi and Ota 2014), イシガメ科に帰属

するものと考えられる。現状では属レベルの位置づけに有用な形態情報が示されていないため、ここではイシガメ科の属種不明化石としておく。

久米島：久米島の上部更新統からは、琉球列島に現生する3種のイシガメ類とも沖縄諸島から知られるセマルハコガメ属とも異なるとされるカメ類の縁板骨が一点、報告されている (Takahashi et al. 2008; 図2)。この化石は筆者によって2006年9月に久米島のヤジャーガマ洞穴入り口の南側に位置するくぼ地に露出した石灰質の堆積層から発見された背甲の左後方を構成する縁板骨 (おそらく左第9縁板骨：長さ23.3mm, 幅18.4mm) で、琉球大学風樹館に保存されている (RUMF-GF-5016)。この化石はほぼ完全な状態で保存されており、縁鱗板の内側の鱗溝 (最大幅：1.0mm) の位置は非常に高く、肋板骨との縫合線付近にまで達し、非常に薄い (最厚部は後方内側で3.6mm)。また上方へ強く反っており、これらの点で琉球列島の第四紀から知られる淡水生および陸生カメ類の中でも独特である。この化石を含む堆積層の層序学的位置づけや年代は未だ解明されていないが、産状から後期更新世とみなして差し支えないと考えられる。今後この化石の、より詳しい分類学的位置づけを明らかにするために、新たな関連標本の発見が強く望まれる。

宮古島：宮古島からは上述のように、暫定的にオオヤマリクガメとされるリクガメ類とミヤコイシガメの2種の絶滅種が天川洞から報告されているが (長谷川ほか 1973; Takahashi et al. 2003, 2015)、このほかピンザアブ洞穴からも現生種ミナミイシガメに近いとされる化石 [*Clemmys* (= *Mauremys*) sp.] が報告されて

いる (沖縄県教育委員会, 1985)。このカメ化石は内側部を欠いた右下腹甲骨1点のみであるが、標本の写真をもとに比較してみると、背面縁部のリップ (鱗板で覆われる肥厚帯) が幅広く、腹面において腹鱗板と股鱗板の間の鱗溝が内側後方へ大きく湾入しており、さらに側後方縁部が内側へ向かい浅く湾入している点でミナミイシガメとは異なる。ミヤコイシガメについては、当該部位が発見されていないため、この化石と比較することができない。最近、ピンザアブ洞穴から発見された脊椎動物化石の中から、新たにこの化石とは異なる部位からなるイシガメ科の化石が検出されたが、これらにはミヤコイシガメともミナミイシガメとも異なる形質が認められた (高橋ほか 2016)。これらの化石は後期更新世の宮古島に、少なくとも2種のイシガメ類が分布していたことを示唆している。今後、こうしたイシガメ類の化石の分類学的帰属を明らかにするために、新たな標本の発見と詳細な比較検討が強く望まれる。

石垣島：石垣島南部の石城山に局所的に発達するフィッシャー充填堆積物からは、予察的にミナミイシガメとして報告された1点の上腕骨の化石が知られている (長谷川・野原 1978)。しかしながら、化石の同定に用いられた形質は明示されておらず、写真に示された上腕骨化石の内側突起はミナミイシガメの現地産亜種であるヤエヤマイシガメのものと比較すると、未発達であるように見受けられる。このことから、今後、八重山諸島にほぼ同所的に分布するセマルハコガメ (亜種ヤエヤマセマルハコガメ) との比較が望まれる。石城山のフィッシャー堆積物の年代は更新世末期と考えられているが (長谷川・野原 1978)、放射年代



図2. 久米島の沖地に分布する石灰質に富む堆積物から発見されたイシガメ科の一種の左第9縁板 (RUMF-GF-5016)。A, 前方観; B, 背面観; C, 腹面観; D, 後方観。スケールバーは1 cmを示す。

測定にもとづくものではなく、最近に示された琉球列島におけるフィッシャーや洞穴の含化石堆積物の放射年代（おおよそ1万年から4万年前の範囲；大塚ほか2008）を参照したものにすぎず、正確な年代に関する検討が必要である。

4. 考察

以上のレビューにより、琉球列島の上部更新統からはこれまでに5種（リクガメ科1種とイシガメ科4種）のカメ類の絶滅種が記録されていること、加えて既知種とは異なる特徴を示すイシガメ属らしい1種が多良間島から、さらにイシガメ科であることは確からしいものの詳細な分類学的帰属が不明のものが沖縄諸島、宮古諸島、および八重山諸島から知られていること（Takahashi et al. 2008, 2015；高橋ほか2016；表1）が、示された。以上の結果は、現生の在来種が3種しかいない琉球列島に、かつては加えて6種以上のカメ類が分布していたこと、後者のすべてが更新世末期以降の短期間のうちに絶滅したことを示している。さらには現生3種についても、たとえばリュウキュウヤマガメは少なくとも伊江島、古宇利島、瀬底島の3島と沖縄島の中・南部から、セマルハコガメも少なくとも与那国島から、後期更新世以降に個体群が消滅してしまい、分布域が縮小してきていることが明らかになった。こうした絶滅および個体群消滅の要因については未だ明らかとなっていないが、更新世末の最終氷期以降に想定される著しい気候の変化や、その少し前に琉球に到達したとされる人類（高宮ほか1975；Matu'ura 1982；浜田1985；Nakagawa et al. 2010）の影響下での生息環境の悪化、あるいは人類による直接的な捕食、あるいはこれらの両方が、原因ではないかとされている（Takahashi et al. 2003, 2008）。

琉球列島の上部更新統と完新統からこれまでに記録されているカメ類のうち、オオヤマリクガメとミヤコイシガメを除くすべての種の産地が、おおよそ上で述べたような現生の非飛翔性陸生脊椎動物の分布パターンに沿っており、現在、一般に受け入れられている中琉球の前期更新世もしくはそれ以前（後期中新世から鮮新世）における北琉球および南琉球からの孤立を想定する古地理仮説（Hikida and Ota 1997；Ota 1998）と調和的である。一方、オオヤマリクガメだけは、化石の産地が中琉球と南琉球の境界であるケラマギャップをまたいでその両側にあり（Takahashi et al. 2008）、現行の古地理仮説と非調和的である。ただし上述のように、宮古島と与那国島の標本は形態形質についての検討が不十分であるため、その分類学的帰属については検証を要する。とくに宮古島は、島のほとんどが琉球石灰岩で覆われており、その成立史は中期更新世を

遡らないと考えられている（Iryu et al. 2006；河名2002）。こうしたことから、宮古島産の化石の同定結果が正しいのであれば、本種は中期更新世以降に宮古島へ、海流を介して分散した可能性が考えられる。

宮古島のミヤコイシガメは、イシガメ属の中で地理的に近い八重山諸島に在来分布するミナミイシガメとは大きく異なる一方、本州、四国、および九州の固有種ニホンイシガメや、本州の中・後期更新世から知られるヤベイシガメとの類似性が指摘されている（Takahashi et al. 2015）。宮古諸島の現生陸生生物相は、多くが八重山諸島との共通種で構成されているものの、この地域固有の種や系統も少なからず知られている（たとえばミヤコヒメヘビやミヤコトカゲ；Ota 1998）。さらに同島のミヤコイシガメと同じ層準の上部更新統からは、“ミヤコノロジカ”や“ミヤコムカシネズミ”〔ただし、これらの分類学的な位置づけについては再検討が必要である；詳細はOta（2003）およびTakahashi et al.（2015）を参照〕といった宮古諸島固有の絶滅種が少なからず発見されている（長谷川ほか1973；沖縄県教育委員会1985；Kawaguchi et al. 2009）。ミヤコイシガメの発見は、こうした絶滅系統も含め宮古島の動物相の独自性をさらに強調する結果となっている。

宮古島の上部更新統から報告されたイシガメ科の一種は、ミヤコイシガメだけでなく、これまでに琉球列島より知られているイシガメ科の他種とも異なっている（高橋ほか2016；高橋 未公表データ）。また、多良間島の上部更新統からも、種レベルの位置づけは未だ不明であるもののイシガメ属の化石が報告されている。これらはごく最近の発見であるが、それ以前の研究結果とあわせると、在来のカメ類は全く生息していない宮古諸島に、少なくとも後期更新世までには3種ないし4種のカメ類（オオヤマリクガメ、ミヤコイシガメ、イシガメ属の一種、およびイシガメ科の一種）が分布していたことになり、興味深い。宮古島の上部更新統からは、上述の“ミヤコノロジカ”や“ミヤコムカシネズミ”だけでなく、ヤマネコ属とされるネコ科の一種やハタネズミ属、ハブ属など現在この島には全く見られない陸生動物の化石が豊富に発見されている（沖縄県教育委員会1985；Ota 2003）。カメ類をはじめとするこうした動物化石は、かつてこの島を含む宮古諸島が地質学的な尺度で見ればほんのつい最近まで、陸生動物相の独自性だけでなく種の豊富さ（species richness）においても豊かな場所であったとする説（太田・高橋2008）を補強している。しかしながら、以上に挙げたもののうち、分類学的帰属と系統学的位置づけが明確になっているものは、残念ながらほとんどなく、今後、この問題を解消するための

さらなる研究の推進が、強く期待される。

謝辞

太田英利氏（兵庫県立大学／兵庫県立人と自然の博物館）、平山 廉氏（早稲田大学）、大塚裕之氏（鹿児島大学）、長谷川善和氏（群馬県立自然史博物館）、安川雄一郎氏（高田爬虫類研究所沖縄支所）、大城逸朗氏（おきなわ石の会）、仲座久宣氏（沖縄県立埋蔵文化センター）には、本稿で取り上げたカメの化石の研究および骨格残骸に関する再検討を進めていく上でご指導とご助言をいただいた。真謝喜一氏（宜野湾市）、大西 拓氏、藤井 亮氏（琉球大学）、加藤敬史氏（倉敷芸術科学大学）、池田忠広氏（兵庫県立人と自然の博物館）には化石採集において指導と支援をいただいた。佐藤寛之氏（宜野湾市）、藤井 亮氏（琉球大学）、石神安弘氏（宜野湾市）には、現生比較標本の採集および入手にご協力いただいた。平山 廉氏には、2016年の化石研究会総会にて琉球列島のカメ化石および骨格残骸に関する研究成果を発表し、さらにその一部をまとめ本稿として公表する機会をいただいた。太田英利氏と中島保寿氏（東京大学）には、本稿を査読していただき、内容を大幅に改善することができた。これらの方々に深くお礼申し上げます。なお、本研究における調査の一部は、琉球大学21世紀COEプログラム「サンゴ礁島嶼系の生物多様性の総合解析：アジア太平洋域における研究教育拠点形成」およびJSPS 科研費 JP15K07202の助成を受けて行われた。

文献

- 青山奈緒（2006）脊椎動物遺存体。沖縄県立埋蔵文化財センター編、真珠道跡－首里城跡真珠道地区発掘調査報告書（I）－。沖縄県埋蔵文化センター発掘調査報告書 32, 97-100, 図版50-54
- Austin JJ, Arnold EN (2001) Ancient mitochondrial DNA and morphology elucidate an extinct island radioteon of Indian ocean giant tortoises (*Cylindraspis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 268, 2515-2523
- Caccone A, Gibbs JP, Ketmaier V, Suatoni E, Powell JR (1999) Origin and evolutionary relationship of giant Galápagos tortoises. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96, 13223-13228
- Cheke A, Pedrono M, Bour R, Anderson, A, Griffiths C, Iverson JB, Hume JP, Walsh M (2016) Giant tortoises spread to western Indian Ocean islands by sea drift in pre-Holocene times, not by later human agency-response to Wilmé et al. (2016a). *Journal of Biogeography* 2016, doi: 10.1111/jbi.12882
- Gaffney ES, Meylan PA (1988) A phylogeny of turtles. In: Benton MJ (ed) *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Volume 1: Amphibians, Reptiles, Birds*, Oxford University Press, New York, 157-219
- Gerlach J, Muir C, Richmond MD (2006) The first substantiated case of trans-oceanic tortoise dispersal. *Journal of Natural History* 40, 2403-2408
- 浜田 隆 (1985) ^{14}C 年代測定。岸本義彦編、ピンザアブーピンザアブ洞穴発掘調査報告。沖縄県教育委員会、那覇、180
- Hansen DM, Austin JJ, Baxter RH, de Boer EJ, Falcón W, Norder SJ, Rijdsdijk KF, Thébaud C, Bunbury NJ, Warren BH (2016) Origins of endemic island tortoises in the western Indian Ocean: a critique of the human-translocation hypothesis. *Journal of Biogeography* 2016, 1-6, doi:10.1111/jbi.12893
- 長谷川善和（1980）琉球列島の後期更新世～完新世の脊椎動物。第四紀研究 18, 263-267
- 長谷川善和・野原朝秀（1978）石垣市石城山動物遺骸群集の概要。沖縄県教育庁文化課編、石城山－緊急発掘調査概報－。沖縄県文化財調査報告書 15, 49-78
- 長谷川善和・野原朝秀・野荻家宏・小野慶一（1978）ゴヘズ洞の獣類遺骸群集。伊江村教育委員会編、沖縄県伊江島ゴヘズ洞の調査－第2次概報－。伊江村文化財調査報告書 5, 8-50
- 長谷川善和・小野慶一（1979）ナガラ原西貝塚のカメ類遺骸。伊江村教育委員会編、伊江島ナガラ原西貝塚－緊急調査報告書 8, 自然遺物編, 231-254
- 長谷川善和・大塚裕之・野原朝秀（1973）宮古島の古脊椎動物について（琉球諸島の古脊椎動物相－そのI）。国立科学博物館専報 6, 39-52, 2 pls
- Hikida T, Ota H (1997) Biogeography of reptiles in the subtropical East Asian islands. In: Lue KY, Chen T-H (eds) *Proceedings of the symposium on the phylogeny, biogeography and conservation of fauna and flora of East Asian region*, National Science Council, Taipei, 11-28
- Hirayama R (1985) Cladistic analysis of batagurine turtles (Batagurinae: Emydidae: Testudinoidea); a preliminary result. *Studia Geologica Salmanticensia vol esp 1 (Studia Palaeocheloniologica I)*, 141-157
- 平山 廉（2007）カメのきた道－甲羅に秘められた2億年の生命進化。NHK ブックス、東京、205p
- Iryu Y, Matsuda H, Machiyama H, Piller WE, Quinn TM, Mutti M (2006) Introductory perspective on the COREF project. *Island Arc* 15, 393-406

- 金子浩昌 (1984) 勝連城跡出土の脊椎動物遺体. 勝連町教育委員会編, 勝連城跡-南貝塚および二の丸北地点の発掘調査. 勝連町の文化財 6, 195-259
- 金子浩昌 (1985) 脊椎動物遺骸. 沖縄県教育委員会編, シスグ堂遺跡-第1・2・3次発掘調査報告-. 沖縄県文化財調査報告書 67, 183-198, 図版, PL55-PL71
- 金子浩昌 (1986) 脊椎動物遺存体. 具志川市教育委員会編, 具志川市地荒原貝塚-個人住宅建築工事に係る発掘調査報告-, 103-113, 170 (図版56)
- 金子浩昌 (1987) 節足・脊椎動物遺存体. 沖縄県教育委員会編, 石川市古我地原貝塚-沖縄自動車道(石川~那覇間)建設工事に伴う緊急発掘調査報告書(6)-, 沖縄県文化財調査報告書 84, 本文編: 363-362, 図版編: 184-194
- 金子浩昌 (1988) 知場塚原遺跡出土の脊椎動物遺存体. 本部町教育委員会編, 知場塚原遺跡-発掘調査報告-. 本部町文化財調査報告書 5, 117-143
- 金子浩昌 (1989a) 宇佐浜B貝塚出土の脊椎動物遺存体. 沖縄県教育委員会編, 宇佐浜遺跡発掘調査報告. 沖縄県文化財調査報告書 93, 118-127
- 金子浩昌 (1989b) 高嶺遺跡出土の脊椎動物遺存体. 沖縄県教育委員会編, 宮城島遺跡分布調査報告, 2. 高嶺遺跡. 沖縄県文化財調査報告書 92, 191-216, 図版: PL58-PL61
- 金子浩昌 (1999) 斎場御嶽出土の動物遺存体. 知念村教育委員会編, 国指定遺跡-斎場御嶽-整備事業報告書(発掘調査・資料編), 知念村文化財調査報告書 8, 23-29, 図版9-13
- Kawaguchi S, Kaneko Y, Hasegawa Y (2009) A new species of the fossil murine rodent from the Pinza-Abu Cave, the Miyako Island of the Ryukyu Archipelago, Japan. *Bulletin of Gunma Museum of Natural History* 13, 15-28
- 河名俊男 (2002) 琉球弧のネオテクトニクス. 木村政昭編, 琉球弧の成立と生物の渡来. 沖縄タイムス社, 那覇, 59-83
- Le M, Raxworthy CJ, McCord WP, Mertz L (2006) A molecular phylogeny of tortoises (Testudines: Testudinidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40, 517-531
- 前之園唯史・戸田 守 (2007) 琉球列島における両生類及び陸生爬虫類の分布. *Akamata* 18, 28-46
- Matsu'ura S (1982) Relative dating of the Minatogawa Man by fluorine analysis. Suzuki H, Hanihara K (eds) *The Minatogawa Man-the Upper Pleistocene Man from the Island of Okinawa*, The University Museum, The University of Tokyo, Bulletin 19, 205-208
- 盛本 勲 (2005) 動物遺体. 瀬底島・アンチの上貝塚発掘調査報告書. 本部町教育委員会編, 本部町文化財調査報告書 8, 170-184
- Nakagawa R, Doi N, Nishioka Y, Nunami S, Yamauchi H, Fujita M, Yamazaki S, Yamamoto M, Katagiri C, Mukai H, Matsuzaki H, Gakuhari T, Takigami M, Yoneda M (2010) Pleistocene human remains from Shiraho-Saonetabaru Cave on Ishigakijima Island, Okinawa, Japan, and their radiocarbon dating. *Anthropological Science* 118, 173-183
- Nakamura Y, Takahashi A, Ota H (2009) Recent cryptic extinction of squamate reptiles on Yoronjima Island of the Ryukyu Archipelago, Japan, inferred from garbage dump remains. *Acta Herpetologica* 8, 19-34
- 今帰仁村教育委員会 (1977) 渡喜仁浜原貝塚調査報告書 [I]. 今帰仁村文化財調査報告書第1集, 今帰仁村教育委員会, 今帰仁, 150p
- 今帰仁村教育委員会 (1983) 古宇利原遺跡発掘調査報告書. 今帰仁村文化財調査報告書第8集, 今帰仁村教育委員会, 今帰仁, 149p
- 波木基真 (2013) 動物遺体. 仲座久宜編, 白保竿根田原洞穴遺跡-新石垣空港建設工事に伴う緊急発掘調査報告書-. 沖縄県立埋蔵文化財センター調査報告書 65, 129-145
- 野原朝秀・伊礼信也 (2002) 港川フィッシャー遺跡の動物遺骸. 新里尚美・岸本義彦編, 港川フィッシャー遺跡-重要遺跡確認調査報告. 具志頭村文化財調査報告書 5, 29-87
- Okamoto M (2017) Historical biogeography of the terrestrial reptiles of Japan: a comparative analysis of geographic ranges and molecular phylogenies. Motokawa, M, Kajihara H (eds) *Species Diversity of Animals in Japan*, Springer Japan, 135-163
- 沖縄県教育委員会 (1985) ピンザアブーピンザアブ洞穴発掘調査報告. 沖縄県文化財調査報告書第68集, 沖縄県教育委員会, 那覇, 184p
- 沖縄県教育委員会 (1997) 西表島慶来慶田城遺跡-重要遺跡確認調査. 沖縄県文化財調査報告書第131集, 沖縄県教育委員会, 那覇, 208p
- 大城逸朗 (1994) 沖縄県普天間宮遺跡における陸生脊椎動物遺骸群. *地学雑誌* 103, 49-63
- 大城逸朗 (2001) 琉球列島産第四紀陸生脊椎動物遺骸の地質学的研究. 野原朝秀教授退官記念論文集, 37-136
- 大城逸朗 (2002) 琉球列島の第四紀地史と動物の渡来. 木村政昭編, 琉球弧の成立と生物の渡来. 沖縄タイムス社, 那覇, 129-140

- 大城逸朗 (2005) 嘉数テラガマ洞穴遺跡の動物遺骸. 森田直哉編, 嘉数テラガマ洞穴遺跡-都市計画街路3-4-66号線建設工事に係る埋蔵文化財緊急発掘調査報告書. 宜野湾市文化財調査報告書 35, 103-122
- 大城逸朗・野原朝秀 (1977) 琉球列島における鹿化石産出地について. 沖縄県立博物館紀要 3, 1-11
- Ota H (1998) Geographic patterns of endemism and speciation in amphibians and reptiles of the Ryukyu Archipelago, Japan, with special reference to their paleogeographical implications. *Researches on Population Ecology* 40, 189-204
- Ota H (2000) The current geographic faunal pattern of reptiles and amphibians of the Ryukyu archipelago and adjacent regions. *Tropics* 10, 51-62
- 太田英利 (2002) 古地理の再構築への現生生物学にもとづくアプローチの強みと弱点: 特に琉球の爬虫両生類を例にして. 木村政昭編, 琉球弧の成立と生物の渡来. 沖縄タイムス社, 那覇, 175-193
- Ota H (2003) Toward a synthesis of paleontological and neontological information on the terrestrial vertebrates of the Ryukyu Archipelago. I. Systematic and biogeographic review. *Journal of Fossil Research* 36, 43-59
- 太田英利・高橋亮雄 (2008) 宮古諸島の不思議な動物相. 宮古の自然と文化を考える会編, 宮古の自然と文化-ミラクルに輝く八つの島々. ボーダーインク, 那覇, 24-44
- Ota H, Yasukawa Y, Fu J, Chen T-H (2009) *Cuora flavomarginata* (Gray 1863). In: Rhodin AGJ, Prichard PCH, van Dijk PP, Saumure RA, Buhlmann KA, Iverson JB (eds) *Conservation Biology of Freshwater Turtles and Tortoises: A Compilation Project of the IUCN/SSC Tortoise and Freshwater Turtle Specialist Group*. *Chelonian Research Monographs* 5, 035.1-035.10, doi:10.3854/crm.5.035.flavomarginata.v1.2009
- Ota H, Toda M, Masunaga G, Kikukawa A, Toda, M (2004) Feral populations of amphibians and reptiles in the Ryukyu Archipelago, Japan. *Global Environmental Research* 8, 133-143
- 大塚裕之 (1980) 琉球列島の脊椎動物化石群. 遺伝 34, 46-55
- 大塚裕之 (2002) 琉球列島の古脊椎動物相とその起源. 木村政昭編, 琉球弧の成立と生物の渡来. 沖縄タイムス社, 那覇, 111-127
- 大塚裕之・中村俊夫・太田友子 (2008) 琉球列島における脊椎動物化石包含層の¹⁴C年代. 名古屋大学加速器質量分析計業績報告 XIX, 135-153
- Sato H, Ota H (1999) False biogeographical pattern derived from artificial animal transportation: a case of the soft-shelled turtle, *Pelodiscus sinensis*, in the Ryukyu Archipelago, Japan. In: Ota H (ed) *Tropical Island Herpetofauna: Origin, Current Diversity, and Conservation*, Elsevier, Amsterdam, 317-334
- 佐藤寛之・吉野哲夫・太田英利 (1997) 沖縄県内の島嶼におけるスッポン (*Pelodiscus sinensis*) (爬虫綱, カメ目) の起源と分布の現状について. *The biological magazine Okinawa* 35, 19-26
- 島袋春美 (1988) 自然遺物. 松川章編, チダフチャー洞穴遺跡-範囲確認調査報告書. 浦添市文化財調査報告書 12, 39-54, 80-85
- Takahashi A (2003). Systematic and Paleozoogeographic Studies on the Fossil Tortoise and Terrestrial Turtles from the Ryukyu Islands, Japan. Division of Nature System Sciences, Graduate School of Science and Engineering, Kagoshima University, Ph.D. thesis, 73p
- 高橋亮雄 (2015) 化石および遺跡産骨格残骸からみた日本の現生淡水生カメ類の歴史. 爬虫両棲類学会報 2015, 133-143
- 高橋亮雄・太田英利 (2009) 多良間島の更新統より発見されたイシガメ科化石の分類学的位置づけについて. 日本古生物学会第158回例会予稿集 16
- Takahashi A, Ota H (2014) Notes on the chelonian bones included in an old collection of vertebrate remains from the Ogido shell mound on Okinawajima Island, Japan, with special reference to the soft-shell turtle *Pelodiscus sinensis* reported for that collection. *Current Herpetology* 33, 154-160
- 高橋亮雄・大塚裕之・平山 廉 (2004) 沖縄島の後期更新世裂罅堆積物から産出したハコガメ類化石について. 日本古生物学会153回例会予稿集 25
- Takahashi A, Otsuka H, Hirayama R (2003) A new species of the genus *Manouria* (Testudines: Testudinidae) from the Upper Pleistocene of the Ryukyu Islands, Japan. *Paleontological Research* 7, 195-217
- Takahashi A, Kato T, Ota H (2007) A new species of the genus *Geoemyda* (Chelonii: Geoemydidae) from the Upper Pleistocene of Tokunoshima Island of the central Ryukyus, Japan. *Current Herpetology* 26, 1-11
- Takahashi A, Otsuka H, Ota H (2008) Systematic review on the late Pleistocene turtles of the Ryukyu Archipelago, Japan, with special reference to paleogeographical implications. *Pacific Science* 62, 395-402

- Takahashi A, Otsuka H, Ota H (2015) A new species of the genus *Mauremys* (Testudines: Geoemydidae) from the Upper Pleistocene of Miyakojima Island, Ryukyus Archipelago, Japan. *Current Herpetology* 34, 149-163
- Takahashi A, Fujii R, Nakachi A, Ota H (2014) The first prehistoric record of *Mauremys mutica* (Testudines: Geoemydidae) from the Yaeyama Islands, southern Ryukyus, Japan. *Current Herpetology* 33, 1-7
- 高橋亮雄・大山盛弘・大城逸朗・長谷川善和・太田英利 (2016) 宮古島ピンザアブ洞窟から発見されたカメ類の化石の分類学的位置づけについて. 日本爬虫両棲類学会第55回大会プログラム 15
- 高井冬二・長谷川善和 (1971) 琉球列島の脊椎動物化石について. 九州周辺海域の地質学的諸問題: 資料集, 日本地質学会, 107-109
- 高宮広衛・金武正紀・鈴木正男 (1975) 那覇市山下町洞穴発掘経過報告. 人類学雑誌 83, 125-130
- 樋泉岳二 (2006) 西長浜原遺跡の脊椎動物遺体. 瀬戸哲也編, 西長浜原遺跡-範囲確認調査報告書-, 沖縄県立埋蔵文化財センター調査報告書 39, 190-210
- 樋泉岳二 (2008) 平敷屋トウバル遺跡で採集された脊椎動物遺体群について. 照屋孝・赤嶺新哉・喜納政英・高野裕二・天久朝海編, 平敷屋トウバル遺跡-ホワイトビーチ地区内機材倉庫建設に伴う埋蔵文化財発掘調査報告書-. うるま市教育委員会・株式会社イーエーシー, 88-101
- 樋泉岳二 (2011) 琉球先史時代人と動物資源利用-脊椎動物遺体を中心に-. 高宮広士・伊藤慎二編, 先史・原史時代の琉球列島〜ヒトと景観〜. 六一書房, 東京, 109-131
- 樋泉岳二・名島弥生・菅原広史 (2009) 今帰仁城主郭東斜面から出土した脊椎動物遺体. 今帰仁村教育委員会編, 今帰仁城跡発掘調査報告書IV. 今帰仁村文化財調査報告書 26, 179-238
- 当山昌直 (1997) 具志原貝塚から出土したリュウキュウヤマガメについて. 沖縄県教育庁文化課編, 伊江島具志原貝塚発掘調査報告書. 沖縄県文化財調査報告書 130, 189-194
- 当山昌直・平山 廉 (2001) ナガラ原東貝塚から出土したカメ類について. 新里亮人編, ナガラ原東貝塚 3. 考古学研究室報告 (熊本大学文学部考古学研究室) 36, 47-49
- 鶴岡英一 (2003) 関東地方におけるスッポンの利用-その開始時期と普及の要因をめぐって. 市原市文化財センター研究紀要 IV, 11-25
- 山田 努・藤田慶太・井龍康文 (2003) 鹿児島県徳之島の琉球層群 (第四系サンゴ礁複合体堆積物). 地質学雑誌 109, 495-517
- Yasukawa Y, Hirayama R, Hikida T (2001) Phylogenetic relationships of Geoemydine turtles (Reptilia: Bataguridae). *Current Herpetology* 20, 105-133
- Yasukawa Y, Ota H (1999) Geographic variation and biogeography of the geoemydine turtles (Testudines: Bataguridae) of the Ryukyu Archipelago, Japan. In: Ota H (ed) *Tropical Island Herpetofauna: Origin, Current Diversity, and Conservation*, Elsevier Science, Amsterdam, 271-297
- Yasukawa Y, Ota H, Iverson JB (1996) Geographic variation and sexual size dimorphism in *Mauremys mutica* (Reptilia: Bataguridae), with description of a new subspecies from the Southern Ryukyus, Japan. *Zoological Science* 13, 303-317