

[原著]

島嶼固有動物の分布と中期更新世後期以降の1,000mの海水準上昇

柴 正博*

Distribution of island endemic animals and sea level rise of 1,000m
since the late Middle Pleistocene

Masahiro Shiba*

Abstract

It is known that many endemic mammals lived in the islands of the world during Pleistocene to the present. In this paper, the distribution of faunas and their transition in the islands of the world are examined. As a result, it became clear that many of mammals of the islands were converted after the late Middle Pleistocene and became unique. Because animal migration occurs in their habitat environment, it is thought that these animals migrated through the land bridge that was formed in the late Middle Pleistocene, and then an endemic fauna was formed after that was isolated to the island by the sea level rise of 1,000m.

Key words: land bridge, sweepstake dispersal, Pleistocene, insular mammals, sea level rise

1. はじめに

世界の島嶼には、更新世から現在にかけてゾウをはじめシカやカバ、イノシシ、ウシ、ネズミ、キツネ、オオカミなど多くの固有の哺乳類が生息していたことが知られている (Van der Geer et al. 2010)。しかし、それぞれの島嶼へどのように動物が移動したか、そしてそれらの固有種がどのように形成されたかについては十分に明らかにされていない。

世界の島嶼の化石哺乳類の分布とその動物相の変遷についてまとめた Van der Geer et al. (2010) は、各島嶼で更新世に動物相の変換があり、そのいくつかで動物相の変換時期がある程度一致する場合があることや、それらの最後の変換時期の多くが後期更新世またはそれ以前であることを示した。

筆者は、駿河湾や大陸斜面が今から約40万年前の中期更新世の後期以降に地殻の隆起と海水準の1,000mに及ぶ上昇によって形成されたとした (柴 2016, 2017; Shiba 2017)。すなわち、中期更新世後期には、海水準が現在よりも1,000mほど低く、その後の島弧や大陸の大規模隆起とそれと同時に起こった海底の隆

起によって、現在までに海水準が1,000m上昇して現在の陸域と海底の地形が形成されたと考えられる。

中期更新世後期の海岸線が現在の海水準より1,000m低い位置にあったと仮定すれば、大陸と島嶼の多くが連結することになる。本稿では、Van der Geer et al. (2010) がまとめた世界の島嶼の主に哺乳動物相のデータを中心に多くの資料から、島嶼の更新世の哺乳動物相の変遷と、それら動物相の変換時期について整理する。そして、それらの島嶼周辺の水深1,000mより浅い海域が過去のある時期に陸域だったと仮定して、島嶼の固有哺乳動物相の成因を検討する。

なお、Van der Geer et al. (2010) では、更新世の基底を2009年以前の年代表に基づきカラブリアン期の基底としていることから、本稿ではそれをそのまま引用し、本稿での「更新世」も2009年以前の年代表に基づいたもので、その基底の年代値は1.806Maである。また、本稿において、「矮小化」と「ピクミー」という用語は、Van der Geer et al. (2010) に従い、「ピグミー」を特に小さな形で祖先の大きさの半分または

2019年9月27日受付, 2020年4月20日受理

*ふじのくに地球環境史ミュージアム 〒422-8017 静岡市駿河区大谷5762

Museum of Natural and Environmental History, Shizuoka, 5762 Oya, Suruga-ku, Shizuoka 422-8017, Japan

E-mail: shiba@dino.or.jp

それ以下に用い、「矮小化」は60~80%の大きさとし、「小さい」は90%の大きさについて用いた。Van der Geer et al. (2010) から引用した哺乳動物の学名はそのまま掲載し、その和名については川田ほか (2018) の世界哺乳類標準和名目録に掲載されているものがある場合それを使用した。

2. 本州域の動物相の変遷

九州・四国・本州を含む本州域の周辺境界とされる津軽海峡、朝鮮海峡、対馬海峡は、最終氷期に陸化しなかったことから、それ以前の数十万年間にわたって本州域は大陸から孤立していたと考えられる。そして、その意味から、これらの海峡はそれぞれ生物地理区境界線とされている (Fig. 1)。

河村ほか (1989) による小型哺乳類の古生物学的研究によれば、中期更新世 (78万年~12.6万年前) にはシントウトガリネズミ、ヒミズ、ミズラモグラ、アカネズミ、タヌキ、オコジョなど現存する哺乳類の半数ほどが化石として出現していて、この時期にすでに固有種となっていたという。特にヒメヒミズ属、ヒミズ属、ヤマネ属は、属レベルでも固有で、それらは新第三紀の生き残りとして本州域の哺乳類相の根幹をなすものであるとされている (亀井ほか 1988)。

日本列島は、今から約2,000万年前の前期中新世には中国大陸の東の縁辺で、まだ日本海の南部のほとんどは陸地であった。しかし、約1,600万年前の中期中新世になると海水準の上昇とともに日本海が広がり、日本列島も島弧として出現してきた。そして、約1,000万年前の後期中新世には現在の日本列島の脊梁が隆起してその原型ができ上がり、その後の特に更新世における島弧の隆起と海水準上昇により現在の日本列島が形成された (柴 2017)。更新世においては、数度にわたり日本列島は大陸と一時的に陸続きとなり、大陸周辺部に分布していた生物の系統が現在の日本列島に移動したと考えられる。

河村 (2014) は、河村 (1998) や小西・吉川 (1999) の研究をもとに、本州域に約120万年前 (海洋酸素同位体ステージ MIS 36) に中国からトロゴソテリゾウ (*Mammuthus trogontherii*) が、63万年前 (MIS 16) に南から東シナ海を經由してトウヨウゾウ (*Stegodon orientalis*) が、43万年前 (MIS 12) に中国北部から朝鮮半島を經由してナウマンゾウ (*Paleoloxodon naumanni*) が渡来したとし、日本列島がアジア大陸と約120万年前と63万年前、43万年前に接続していた時期があったとした。なお、河村 (2014) は、大陸からのこれら動物群の渡来は大量移入ではなく、陸橋が非常に短期で不安定なものだったために動物群の渡来が限定的であったとした。

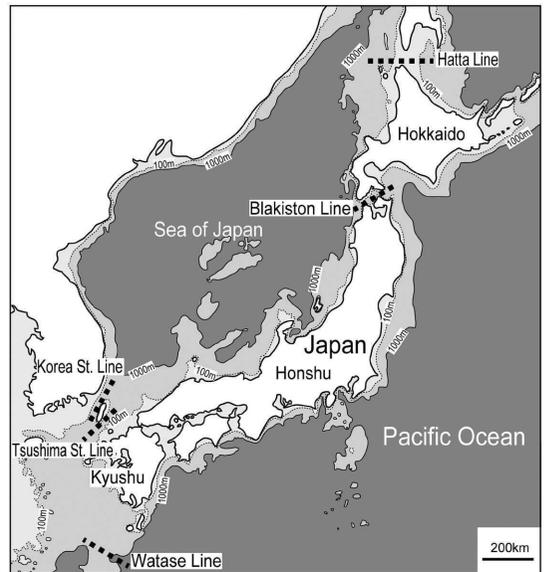


Fig. 1. Bathymetric chart around the Japanese Islands showing the biogeographic boundaries (black thick dotted lines). St.: Strait. Thin dotted line is shown depth of 100m. The seafloor shallower than depth of 1,000m shows the land area in the late Middle Pleistocene. The seafloor topography is based on NOAA bathymetric data.

これらの長鼻類は、それぞれの時期に日本列島に渡来し、その直後に大陸と海で隔てられて日本列島で孤立して生息するうちに固有の種となったと考えられる。特にナウマンゾウは、三枝 (2005) によれば、その頭蓋骨のタイプが中国で発見されているナマディクスゾウ (*Elephas namadicus*) よりも古いアンティクスゾウ (*Elephas antiquus*) のシュトットガルトタイプに近縁で、MIS10 (約35万年前) あるいはその少し前に日本に渡来したシュトットガルトタイプが大陸から孤立して残存して進化したと述べている。

すなわち、日本列島の本州域に現在生息する哺乳類の多くが、後期中新世以降に何度か大陸と接続した時に日本列島に渡来し隔離されて固有化したもので構成されている。そして、その渡来の最後は、ナウマンゾウの祖先が今から43万年前の中期更新世後期に大陸から渡来した時期に当たると考えられる。

3. 琉球列島の更新世の動物相と陸橋

琉球列島は、サンゴ礁の島々が連なり、アマミクロウサギやイリオモテヤマネコなどの哺乳類と、ハブなどの爬虫類の遺存固有種が多く、「東洋のガラパゴス」と呼ばれる。

動物区系地理学的には日本は旧北区と東洋区に大きく分けられ、それぞれが日本列島と琉球列島にほぼ対応する。そして、旧北区と東洋区の境界は渡瀬線であ

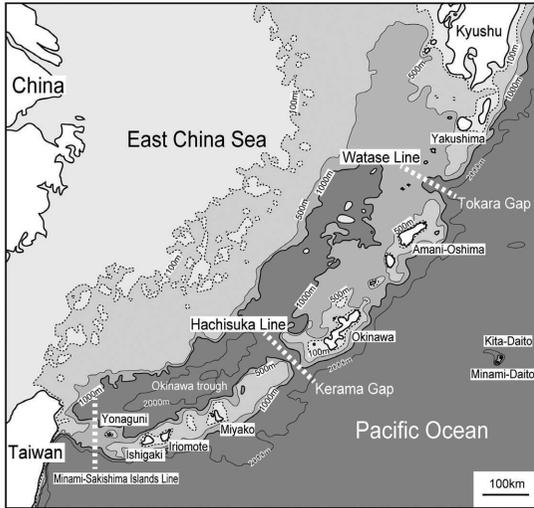


Fig. 2. Bathymetric chart around the Ryukyu Islands showing the biogeographic boundaries (white thick dotted lines). Thin dotted line is shown depth of 100m. The seafloor shallower than depth of 1,000m shows the land area in the late Middle Pleistocene. The seafloor topography is based on NOAA bathymetric data.

り、それは奄美大島と九州の間のトカラ列島南部の悪石島と小宝島の間にある水深1,000mを超える深裂（トカラギャップ）に対応する（Fig. 2）。トカラギャップはその西側で水深1,000mの水深線で屋久島や九州と繋がるが、この地域は鮮新世～更新世の火山堆積物によって埋積されている（相場・関谷 1979）ため浅くなっていて、鮮新世～更新世には海で隔てられていたと考えられる（星野 1983）。

爬虫類相をみると、奄美・沖縄諸島のほとんどの爬虫類は小宝島以南を北限とするハブ属、リュウキュウアオヘビ、アオカナヘビからなり、トカラギャップの北方の爬虫類は日本の普通種であるシマヘビ、アオダイショウなどナメラ属で構成され、それらは属レベルでも奄美・沖縄諸島には分布しない（正田 2002）。

琉球列島から台湾、大陸の間にはさらに3つの分布境界線がある。蜂須賀線が沖縄諸島と宮古諸島の間に、南先島諸島線が八重山諸島と台湾の間に、台湾海峡線が台湾と大陸の間にひかれている。これらの分布境界線のうち、蜂須賀線に対応するものが、水深1,000mを超える最も深い慶良間ギャップである。さらに、台湾と八重山諸島を隔てる水深500mより深い与那国海峡が南先島諸島線に対応する。それに対して、大陸と台湾の間は大陸棚で繋がっている。

木崎・大城（1977）は、鮮新世の島尻海の時代に琉球列島は日本列島から切り離され、これら2つの島弧は別々に大陸と繋がっていたとした。その時代には、琉球列島はいくつかの大きな島からなり、それは現在

の沖縄・奄美諸島と台湾・八重山諸島のあたりだったとされる。更新世に入ると再び隆起し、大陸から台湾を経て、沖縄・奄美とトカラ列島南部までの伸びる陸橋を形成し、中期更新世になってこの陸橋は断層活動によりブロック化し、島々に分かれていったとした。

正田（2002）は、琉球列島の陸生爬虫類相の地域間での比較を行い、沖縄・奄美諸島と八重山・宮古諸島の間では近縁種のほとんどが種レベルで分化しているのに、八重山・宮古諸島と台湾の間では多くは亜種レベルでしか分化していないことから、琉球列島の陸橋は最初、大陸から台湾を経てトカラギャップまで伸びていて、その後に慶良間ギャップで分断され、最後に与那国海峡で分断されたと述べた。すなわち、更新世の陸橋は、台湾から宮古諸島までしか伸びておらず、沖縄・奄美諸島はトカラギャップと慶良間ギャップにより他の地域から隔離していたとした。

4. フラセア区の島々の動物たち

Wallace（1863）は、東南アジアのマレー群島に生息する多くの固有の動物たちに興味をもち、インドネシアのバリ島とロンボク島間のロンボク海峡からスラウェシ島の西側、マカッサル海峡を通りフィリピンのミンダナオ島の南に連続する生物分布境界線（ウォーレス線）をひいて、この東西の地域を区別した。その後、Huxley（1968）はその境界線をスル海に通して、さらにフィリピンの西のミンダナオ海峡を通してボルネオ島とスル島弧の間に伸ばした（Fig. 3）。これら東洋区の東縁にあたる生物分布境界線のうちハックスレー線は、ほぼ大陸棚外縁の東の端にあたり、最終氷期最盛期の東南アジアの東端の海岸線にあたる。

このウォーレス線またはハックスレー線と、オーストラリア区の西端を画するウェーバー線またはライデッカー線との間の地域は、東洋区とオーストラリア区との間の境界地域としてフラセア区（Wallacea）と呼ばれる。このフラセア区の島嶼には、フィリピン諸島やスラウェシ島、フローレス島などが含まれ、それらの島嶼は現在でも固有動物種が多く、更新統からはステゴドンなどの長鼻類やサイ、スイギュウ、イノシシ、シカなどの化石固有種を産出する。

1) ジャワ島

ジャワ島（Java）はウォーレス線の西側の島であるが、フラセア区の島々の動物分布を考える上で重要であるので、その生層序について Van der Geer et al.（2010）に従い概要を記す。

ジャワ島の島弧は後期鮮新世からの火山活動によって隆起が始まり、今から180万年前以降に段階的に隆起してジャワ島の西部と中部が陸化した。前期更新世

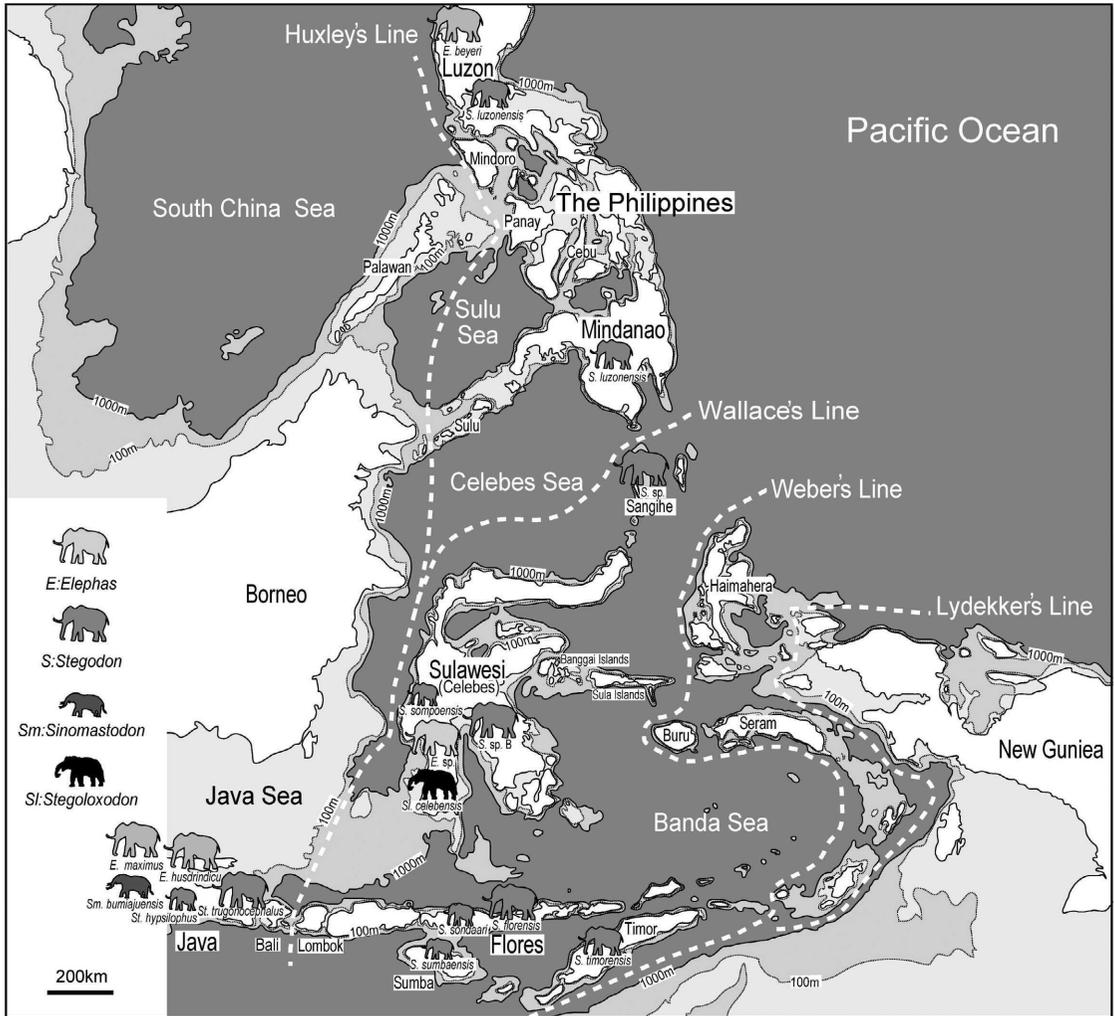


Fig. 3. Bathymetric chart around the Wallacea showing biogeographic boundaries (white thick dotted lines) and the distribution of insular proboscideans. Thin dotted line is shown depth of 100m. The seafloor shallower than depth of 1,000m shows the land area in the late Middle Pleistocene. The seafloor topography is based on NOAA bathymetric data.

にジャワ島に棲む哺乳類は、小さなカバとシカ、小さなマストドンによって特徴づけられるが、中期更新世には東南アジア本土の要素が継続してジャワ島に到着し、この動物相は *Homo erectus* と固有の小さなステゴドンによって特徴づけられる。そして、中期更新世の終わりには東南アジア本土の熱帯雨林要素の動物がインドネシア諸島に渡来した。

ジャワ島からは、7つの連続した動物相が認められている (De Vos et al. 1982; Sondaar 1984) が、Van der Geer et al. (2010) では、これらを大きく4つの時代に区分した。それらは、古い方から (1) 後期鮮新世～前期更新世 (the Satir 動物相), (2) 中期更新世 (the Ci Saat 動物相, the Trinil H. K. 動物相, the Kedung Brubus 動物相, the Ngandong 動物相),

(3) 後期更新世 (the Punung 動物相), (4) 完新世 (the Wajak 動物相) である。それらの概要を Van der Geer et al. (2010) に従い以下に述べる。

(1) 後期鮮新世～前期更新世の動物相は、マストドン (*Sinomastodon burmajaensis*) とコビトカバ (*Hexaprotodon sivajavanicus*), 未同定のシカとおそらくビグミーステゴドン (*Stegodon hypsilophus*) によって代表される。

(2) 中期更新世の動物相は、インドのシワリク動物相と密接な類縁があり、*Homo erectus*, ハイエナ, ジャワステゴドン (*Stegodon trigonocephalus*), ジャワゾウ (*Elephas husudrindicus*), ケンデングサイ (*Rhinoceros unicornis kendengindicus*), アンテロープ (*Duboisia santeng*), ライデッカーシカ (*Cervus*

(*Axis lydekkeri*) によって代表される。

(3) 後期更新世の動物相は、中期更新世の終わりに典型的な東アジア本土の熱帯雨林動物相の新しい要素がインドネシア諸島に渡来して形成された。これらは、アジアゾウ (*Elephas maximus*)、ボルネオオランウータン (*Pongo pygmaeus*)、フクロテナガザル (*Hylobates syndactylus*)、ミナミプタオザル (*Macaca nemestrina*)、スングトラ (*Panthera tigris sondaica*)、スマトラサイ (*Dicerorhinus sumatrensis*)、マレーグマ (*Ursus malayanus*)、カモシカ (*Nemorhaedus sumatraensis*)、スイギュウ (*Bubalus bubalis*)、イノシシ (*Sus scrofa vittatus*) に代表される。

(4) 完新世の動物相は、最近になり現在の種によって置き換えられたものか、または更新世の先住者から進化したものと考えられている。

2) フローレス島

フローレス島 (Flores) は、東ジャワの小スダ諸島 (バリ、ロンボク、スンバ、スンバワ、フローレス、ティモール) のひとつで、スダ大陸棚の上にあるジャワ島やバリ島とは、ロンボク島の西にあるロンボク海峡 (最も狭いところで幅18km、水深250m 以深の等深線で連続する) によって大陸棚では繋がらず、最終氷期最盛期の低海水準でも連続しない。

フローレス島は、前期～中期中新世の約1,500～2,100万年前の間に海面上に出現し (Nishimura et al. 1981)、鮮新世の終わりから隆起しつづけた (Van den Bergh 1999)。南半分は現在活動を終えた鮮新世～更新世の火山からなり、南東端と南西端は若い活動的な火山からなる。

フローレス島には中期と後期更新世にピグミーステゴドンと矮小化したステゴドン、巨大なネズミ、コモドラゴン、矮小化した原人 (*Homo floresiensis*) が棲んでいた。フローレス島の動物相は、Van der Geer et al. (2010) によると (1) 前期更新世 (動物相 A) と (2) 中期更新世 (動物相 B)、(3) 後期更新世の3つの動物相が区別される (Fig. 4)。

(1) 前期更新世の動物相 A はピグミーステゴドン (*Stegodon sondaari*) によって代表され、それはジャワ島のステゴドン (*Stegodon trigonocephalus*) の大きさの約半分で、原始的なものと発展した形質の混合を示し、ティモール島から発見されたステゴドン (*Stegodon timorensis*) よりも小さく、同じ祖先から分岐したものとされ、この動物相の化石が発見された地層のフィッシュトラック年代は0.9Ma である (Van der Geer et al. 2010)。

(2) 中期更新世の動物相 B は、ほぼ前期更新世と中期更新世の移行期にフローレス島への哺乳類の移動が起こり、その新しい哺乳類の要素は中型のステゴ

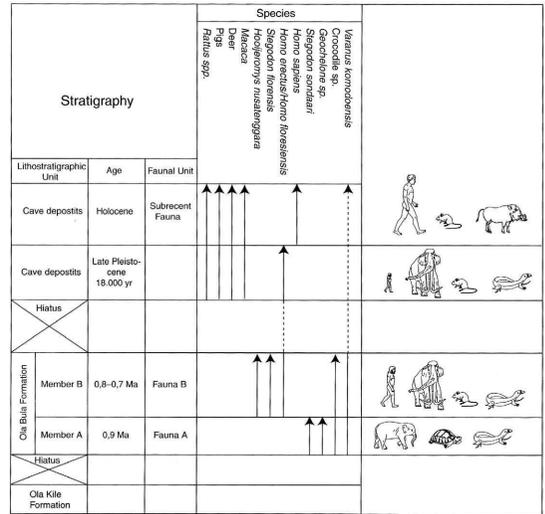


Fig. 4. Stratigraphic scheme, showing the land vertebrate faunal succession of Flores (From Van der Geer et al. 2010).

ドン (*Stegodon florensis*) と中型の洞窟ネズミ (*Hooijeromys nusatenggara*)、矮小化した原人 (*Homo floresiensis*) から構成される (Van der Geer et al. 2010)。Morwood et al. (1998) は、この生物帯から約0.88と0.68Maの火山層の年代値を示している。なお、この時期の地層からは *Homo floresiensis* の人類化石は見発されていないが、彼らの存在を証明する原始的な石器がステゴドンの化石とともに発見されていて、同じ地域でオーストラリアの隕石飛散域に属する80万年前の年代値を示すテクタイトが発見されている (Van der Geer et al. 2010)。

(3) 後期更新世の動物相は、中期更新世の動物相の大きな転換はなく、中期更新世の動物相が変化したもので、矮小化したステゴドン (*Stegodon florensis insularis*) もこの動物相に含まれる (Van der Geer et al. 2010)。また、この動物相は矮小化した原人 (*Homo floresiensis*) によっても特徴づけられる (Brown et al. 2004)。

3) スラウェシ島

スラウェシ島 (Sulawesi)、この島は以前にセレベス島と呼ばれていたが、ボルネオ島の東にあるスダ諸島の最も大きな島である。スラウェシ島とボルネオ島は水深2,000mを超えるマッカーサー海峡で隔てられているが、その南側のジャワ海では水深1,000mの等深線で連続する。

スラウェシ島には、現在、バビルサ (*Babyrousa babyrussa*)、アノア (*Bubalus depressicornis*)、有袋類のクマックス (*Ailurops ursinus*)、クロザル (*Macaca nigra*)、ブトンモンキー (*M. brunscens*)、ヘックモンキー (*M. hecki*)、ゴロンタロモンキー (*M. nigrescens*)、

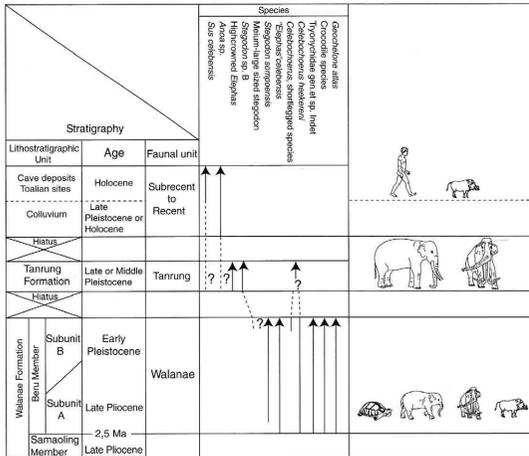


Fig. 5. Stratigraphic scheme, showing the land vertebrate faunal succession of Sulawesi (From Van der Geer et al. 2010).

ダイアンメガネザル (*Tarsius dentatus*), ピグミーメガネザル (*T. pumilus*) など多くの固有種または固有亜種が生息する。

スラウエシ島では, Van den Bergh et al. (2001) と Van der Geer et al. (2010) によって (1) 後期鮮新世～前期更新世の Walanae 動物相と, (2) 中期または後期更新世の Tanrung 動物相, (3) 後期更新世～現世動物相の 3つの動物相が区別されている (Fig. 5).

(1) 後期鮮新世～前期更新世の Walanae 動物相は, 小さなステゴロクソドン (*Stegoloxodon celebensis*) と巨大なブタ (*Celebochoerus heekereni*), 小さなステゴドン (*Stegodon sompoensis*) によって代表され, この動物相の最も古い産出は約250万年前にさかのぼる (Van der Geer et al. 2010).

(2) 中期更新世の Tanrung 動物相は, 大きなエレファス (*Elephas* sp.) と中型のステゴドン (*Stegodon* sp. B), 短足のブタ (*Celebochoerus* sp.) によって代表される (Van der Geer et al. 2010).

(3) 後期更新世～現世動物相は, それ以前の動物相とは長鼻類と巨大なブタが欠けることで明確に区別され, この動物相は中期更新世の Tanrung 動物相の終末に向かって新たにスラウエシ島に渡来したものが徐々に固有種に入れ替わり, 南スラウエシで後期更新世の間に確立されたと考えられている (Van den Bergh et al. 2001). この動物相は Wallace (1863) が注目したように, また長い期間の隔離と進化の効果のもとに固有型になったと考えられる。

4) フィリピン諸島

フィリピン諸島 (The Philippines) は, マレー群島の中のボルネオ島と台湾の間に位置する7,000以上の島々から形成されている。Croft et al. (2006) は,

水深120mの等深線で区切って最終氷期最盛期のフィリピンの古地理を復元し, それらが大ルソン, ミンドロ, 大パラワン, 大ネグロス, パナイ, 大ミンダナオ, 大スルという6つの大きな古島からなることを示した。

フィリピン諸島の北端は, 台湾と2,000m以深の海底によって隔てられている。南西側のボルネオ島とはパラワン島が水深200mの等深線で連続するが, 大パラワンとミンドロ島は水深500mの等深線でなければ連続しない。また, ボルネオ島とミンダナオ島は水深500mの等深線で連続し, ミンダナオ島の南端はスラウエシ島と水深1,500mの等深線でなければ連続しない。

フィリピン諸島には現在, 固有種が非常に多く, その固有の程度はマダガスカルをも上回るとされる。それら固有種のおもなものは, フィリピンサンバー (*Cervus mariannus*), アルフレッドシカ (*Cervus alfredi*), フィリピンメガネザル (*Tarsius syrichta*), フィリピンヒヨケザル (*Cynocephalus volans*), フィリピンカニクイザル (*Macaca fascicularis philippinensis*) と, いくつかのコウモリの種と多くの固有の齧歯類である (Van der Geer et al. 2010)。

フィリピン諸島についての信頼できる生層序は, 化石記録が乏しく, さらにそれぞれの島での層序対比も不明なことが多いために, 現在確立されていない。しかし, Van der Geer et al. (2010) は, (1) 中期～後期更新世と (2) 後期更新世, (3) 更新世末期～完新世の3つの動物相を区別した。

(1) 中期～後期更新世の動物相は, 大ルソン-大ネグロス-パナイ-大ミンダナオに見られ, この動物相にはステゴドン (*Stegodon luzonensis*) と, 大きなエレファス (*Elephas* sp.), サイ (*Rhinoceros philippinensis*), ルソンスイギュウ (*Bubalus* sp.), ミンドロスイギュウ (*Bubalus mindorensis*), セブスイギュウ (*Bubalus cebuensis*), ルソンイノシシ (*Sus* sp.), ルソンとパラワンからのシカ (*Cervus* sp.) が含まれ, ステゴドンの化石は80万年前の年代値を示すテクタイトと石器とともに発見される (Van der Geer et al. 2010)。

(2) 後期更新世の動物相には, マスバテ島 (大ネグロス-パナイ) から小さなシカ (*Cervus* spp.) と巨大なネズミの頭骨 (*Rattus* cf. *everetti*) が含まれる (Van der Geer et al. 2010)。

(3) 更新世末期～完新世の動物相は, 現在の動物相とその祖先にあたり, 更新世の終わりかまたは完新世の初めにそれらが到達し, それらの種は隔離のもとに種分化をした (Van der Geer et al. 2010)。

5) ワラセア区の中期更新世以降の動物相と形成時期
これまで述べてきたワラセア区の各島嶼における,

中期更新世の後期または後期更新世以降の動物相と、それ以前の動物相との変換時期について検討する。

ジャワ島では、完新世を除くと、前期更新世と中期更新世、および後期更新世の動物相により構成される (Van der Geer et al. 2010)。そのうち後期更新世の動物相 (the Punung 動物相) は、それ以前のシワリク動物相と密接な類縁がある中期更新世の動物相に代わって、中期更新世の終わりに典型的な東南アジア本土の熱帯雨林動物相が新しい要素としてインドネシア諸島に移動して形成された (Van der Geer et al. 2010)。

フローレス島では、前期更新世と中期更新世に動物相の変換があり、後期更新世の動物相は中期更新世の動物相が変化したものであるという (Van der Geer et al. 2010)。前期更新世の動物相 A の層準から 0.9Ma の年代値が得られていることと、中期更新世の動物相 B の層準から約 0.88 と 0.68Ma の火山層の年代値やテクトタイトにより 80 万年前の年代値が得られていること (Morwood et al. 1998; Van der Geer et al. 2010) から、前期更新世の動物相 A と中期更新世の動物相 B の変換時期は 90 万年前頃の可能性がある。

スラウェシ島も、前期更新世と中期更新世、および後期更新世に動物相の変換があり、そのうち後期更新世～現世動物相は中期更新世の Tanrung 動物相に新たに渡来したものが徐々に固有種に入れ替わり形成されたと考えられている (Van der Geer et al. 2010)。

フィリピン諸島では、後期更新世の動物相とそれ以前の中期～後期更新世の動物相の変換は、おそらく中期更新世の後期に起こったと考えられるが、フィリピン諸島の生層序が確立していないことと、諸島の各地域での生物相の特徴が明確でないことから詳細は不明である。なお、更新世の終わりかまたは完新世の始めに新たな動物相の渡来も推定される (Van der Geer et al. 2010)。

ワラセア区のジャワ島、フローレス島、スラウェシ島、フィリピン諸島の多くにおいて、前期更新世と中期更新世、および後期更新世のそれぞれ固有の動物相が認められる。そのうち、中期更新世の動物相から後期更新世の動物相の変換時期は、それぞれの島々における変換時期の具体的な年代値は不明だが、中期更新世の後期に当たると考えられる。

5. 地中海の島々の動物たち

地中海は、北と東をユーラシア大陸、南をアフリカ大陸に囲まれた海であり、西をジブラルタル海峡で大西洋と接し、東はダーダネルス海峡とボスポラス海峡を通じてマルマラ海と黒海に繋がる。地中海にはたくさんの島があり、その西部にはスペインのパレアレス

諸島が、中部のイタリア半島の西側のティレニア海にはサルデーニャ島とコルシカ島が、イタリア半島の南にシチリア島とマルタ島がある。地中海東部のギリシャとトルコ間のエーゲ海にはキクラデス諸島など多くの島々があり、その南のクレタ海にはクレタ島とロドス島など、さらにトルコの南にはキプロス島がある。

これら地中海の島々のほとんどは、最終氷期最盛期に海水準が 100m 低下した時に大陸と陸地で繋がらなかった (Fig. 6)。しかし、これらの島嶼の多くで更新世以降の地層から長鼻類やカバ、シカ、カワウソ、トガリネズミなど多くの種類の固有哺乳類の化石が発見されている。

1) キプロス島

キプロス島 (Cyprus) は、地中海の中で 3 番目に大きい島で、中新世の間に海上に出現して、現在の島を形成した。現在のキプロス島は、トルコ本土との間は最短でも約 80km あり、そこには水深 500m 以深の海底が広がっていて、水深 1,000m の等深線で繋がる。

キプロス島では、(1) (後期?) 更新世と (2) 更新世の終わりかまたは完新世の初めの 2 つの動物相が認められている (Van der Geer et al. 2010)。

(1) (後期?) 更新世の地層からは、ピグミーカバ (*Phanourios minor*) と小さなエレファス (*Elephas cypriotes*) の化石が産出し、そのうちピグミーカバは、これまで知られている島のカバのうちで最も小さく、キプロス島から発見される哺乳類化石の 90% 以上を占める (Van der Geer et al. 2010)。ピグミーカバはこの時代のこの島の環境にとってもよく適応していて、その原因は陸生の捕食者または競争者がいなかったためと推定される (Van der Geer et al. 2010)。また、*Elephas cypriotes* は *E. antiquus* から派生したと考えられ、ピグミーカバも含めてそれらは中期更新世の後期にこの島に渡来して、その後の隔離によりその島の面積に適応して島嶼化、すなわち矮小になり固有化したと考えられる (Van der Geer et al. 2010)。

(2) 更新世の終わりかまたは完新世の初めにかけての地層からは、ジェネット (*Genetta plesictoides*) とハツカネズミ (*Mus* spp.)、エジプトルーセットオオコウモリ (*Roussetus aegyptiacus*) の化石が産出し、キプロス島の完新世の動物のほとんどがトルコ本土の動物の亜種レベルに固有のもので、その多様性は貧困で不均衡である (Van der Geer et al. 2010)。

2) クレタ島

クレタ島 (Crete) はギリシャ最大の島で、ギリシャとトルコ間のクレタ海にあり、水深 1,000m の等深線でギリシャのペロポネソス半島と繋がる。

クレタ島からは更新世の固有の哺乳類相が知られ、

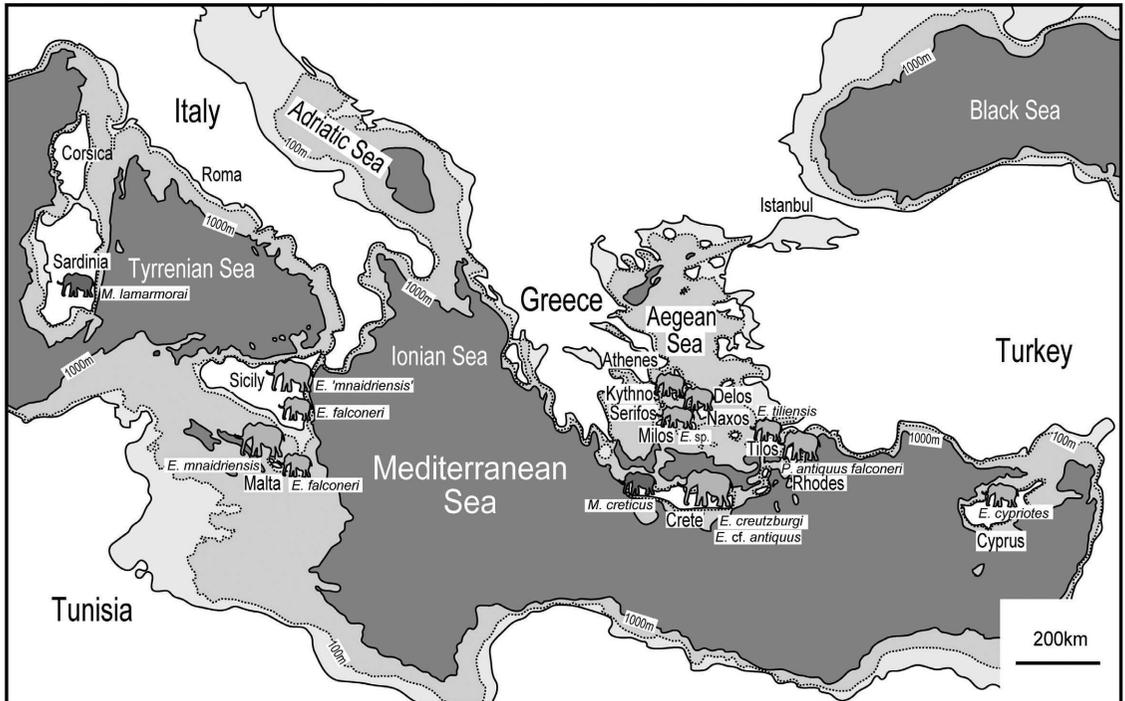


Fig. 6. Bathymetric chart around Mediterranean Sea showing the distribution of insular proboscideans. Thin dotted line is shown depth of 100m. The seafloor shallower than depth of 1,000m shows the land area in the late Middle Pleistocene. The seafloor topography is based on NOAA bathymetric data.

その中には矮小化したシカや、矮小化した長鼻類、矮小化したカバ、大きなネズミが含まれる。更新世以前の哺乳類化石は後期中新世のもので、それは大陸の種類に属するが、更新世の中に2つの異なった主要な生物帯が認識され、その生物帯の境界では動物相の大きな変換が認められる (Sondaar et al. 1986; Dermitzakis and De Vos 1987)。

クレタ島は、後期中新世まで小アジアの本土と繋がっていたが、鮮新世に地中海地域に起こった大規模な海進により沈水し、クレタ島は一時期少なくとも4つの島に分かれ、鮮新世の終わりかまたは前期更新世に現在の地形がほぼ形成された (Van der Geer et al. 2010)。Van der Geer et al. (2010) によると、クレタ島からは後期中新世の生物帯を除くと (1) 前期更新世～中期更新世の前期の *Kritimys* 帯と、(2) 中期更新世の後期～後期更新世の *Mus* 帯の2つの生物帯に区分される (Fig. 7)。

(1) 前期更新世～中期更新世の前期の *Kritimys* 帯は、クレタ島のネズミ (*Kritimys* 属) と、ピグミーマンモス (*Mammuthus creticus*)、小さなカバ (*Hippopotamus creutzburgi*) で代表される (Van der Geer et al. 2010)。Van der Geer et al. (2010) によると、カバの大白歯を試料とした AAR と ESR で得られた絶対

年代値は85万～37万5,000年前までの範囲である。Mol et al. (1996) は、ピグミーマンモスの本土の祖先は南マンモス (*Mammuthus meridionalis*) であろうと推定した。

(2) 中期更新世の後期～後期更新世の *Mus* 帯は、ハツカネズミ (*Mus bateae*, *M. minotaurus*) と、エレファス (*Elephas creutzburgi*, *E. antiquus creutzburgi* または *Elephas cf. antiquus*)、クレタシカ (*Candiacervus* 属の7種)、クレタビロードカワウソ (*Lutrogale cretensis*)、クレタンジネズミ (*Crociodura zimmermanni*) などで代表され、それらは中期更新世の後期以前に渡来して固有化したとされる (Van der Geer et al. 2010)。

3) エーゲ海の島々

後期更新世の間の矮小化した長鼻類の化石は、エーゲ海のティロス島、ロドス島、ナコス島、デロス島などでも発見されている。これらの島々は水深100mの等深線では大陸と連続することはなく、水深500m～1,000mの海底の上の海台上に分布する。

ティロス島では11,000もの長鼻類化石が発見され、それらのサイズの変異は大きく、それらは2つの異なった亜種 (*Palaeoloxodon antiquus falconeri* と *P. a. mnaidriensis*) に同定された (Symeonidis et al. 1973)。また、Theodorou et al. (2007) は、その中から新し

Zones	Subzones	Range-zones	Localities	Deer species		Holocene
			Gerani 2,2 Gerani 5 Gerani 6 Gerani 2,3 Gerani 4 Gerani 2,4 Bate Cave Liko			
Mus	Mus minotaurus	Elephas creutzburgi	Mavro Mouri 4c Zourida Rethymon fissure Kalo Chorafi Simonelli Cave			Holocene
		Elephas antiquus	Charoumbes 3			
			Charoumbes 2 Milatos 2 and 4 Milatos 3 upper Stavros Cave inside			
		Mus bateae	Stravos micro			
Kritimys	Kritimys castrus	Hippopotamus creutzburgi parvus	Milatos 3 lower Stavros Cave outside Kato Zakros			Pleistocene
		Hippopotamus creutzburgi creutzburgi	Katharo			
			Charoumbes A Xeros Milatos 1 Bali 2			
	Kritimys kiridus	Elephas creticus	Cape Meleka 1 Cape Meleka 3			
	K.aff. kiridus		Sitila 1			

Fig. 7. Stratigraphic scheme, showing the land vertebrate faunal succession of Crete (From Van der Geer et al. 2010).

い種 (*Elephas tiliensis*) を記載し、この新しいティロス島のエレファスの絶対年代は45,000~3,500年前の範囲であるという。

ナコス島からの化石とデロス島からの化石は、まだ記載されていない矮小化した長鼻類に属し、ナコス島からは長鼻類の上顎が発見され、デロス島から長鼻類の臼歯が発見され、さらにロドス島やロス島とセリフォス島、キノス島からの長鼻類の化石の報告はあるが、種の記載はほとんどなく、資料も追跡できない状態であるという (Van der Geer et al. 2010)。

4) シチリア島

シチリア島 (Sicily) は中央地中海の中で最大の島で、イタリア半島の南西端とは最も幅の狭い箇所です。メッシーナ海峡は水深250m 以上の等深線で半島と連続する。

シチリア島の鮮新世以降の地史と動物相の変遷について、Van der Geer et al. (2010) は以下のように述べている。

シチリア島は前期鮮新世から前期更新世には2つの島からなり、イタリア半島南端部のカラブリア地方南部もシチリア島北部と一連の島となっていた。そして、シチリア島とカラブリア地方の間、すなわちメッシーナ海峡の距離は更新世の間の海水準の変化に変わって変化した。同時にカラブリア地方の北部と南部の間のカタンツァーロの狭窄と呼ばれる低地も陸生動物のシチリア島とマルタ島への移動における重要なフィルター役割を果たした。

シチリア島は、更新世の間、矮小化した長鼻類や矮小化したカバ、巨大なヤマネを含む連続した哺乳類の固有動物相によって特徴づけられる。その後、シチリア島は徐々にその隔離が失われ、島に棲む本土の種類の数が増加した。中期更新世の前期にシチリア島はマルタ島と接続し、同じ固有の動物相を共有したが、この接続は更新世末期までに失われ、両方の島はその後それぞれ固有動物相をもつようになった。

シチリア島の更新世の哺乳動物相は、一般に動物相複合体として知られ、Van der Geer et al. (2010) によれば、それらは完新世の動物相を除いて (1) 前期更新世 (Monte Pellegrino 動物相) と、(2) 中期更新世の前期~中期 (*Elephas falconeri* 動物相)、(3) 中期更新世の後期~後期更新世の前期 (*Elephas 'mnaidriensis'* 動物相)、(4) 更新世末期の Gotta San Teodoro-Contrada Pianetti 動物相の4つの動物相に区分される。

(1) 前期更新世の Monte Pellegrino 動物相は、テン (*Mustelercta arzilla*) やトガリネズミ (*Asoriculus burgioi*)、大きなアカネズミ (*Apodemus maximus*)、2つの大型のヤマネ (*Leithia* sp. と *Maltamys* cf. *gollcheri*)、ネズミ (*Pellegrinia panormensis*)、ウサギ (*Hypolagus peregrinus*) などで代表される (Van der Geer et al. 2010)。トガリネズミは他の地中海の島のアカハトガリネズミと並行して進化し、すべて共通の先祖の群から由来したと考えられ、*Leithia* 属と *Maltamys* 属のヤマネは中新世末期 (メッシニアン

期)のより古い動物相のレリックとみなされている (Van der Geer et al. 2010).

(2) 中期更新世の前期～中期の *Elephas falconeri* 動物相は、高い固有化とその種類が少ないことが特徴であり、ピグミーエレファス (*Elephas falconeri*) を特徴とする (Van der Geer et al. 2010). ピグミーエレファスの化石からアミノ酸のラセミ化を用いて $455,000 \pm 90,000$ 年前という年代値が出されている (Bada et al. 1991). この動物相は、マルタ島のこの時期の動物相とほぼ同じもので、シチリア島とマルタ島が接続してひとつの島となっていたことの根拠となっている。この動物相には、ピグミーエレファス以外に、ジネズミ (*Crocidura esuae*)、巨大なヤマネ (*Leithia melitensis*)、カワウソ (*Lutra trinacriae*) がその要素に含まれ、ピグミーエレファスの生息地は、草でおおわれ疎木の開けた環境からなると考えられている (Van der Geer et al. 2010). Bertoldi et al. (1989) と Suc et al. (1995) による花粉分析によれば、それは現在のアフリカゾウの生息地と類似する。シチリア島とマルタ島のジネズミは、DNAをもとにした Dubey et al. (2007) の研究で、サハラジネズミ (*Crocidura tarfayaensis*) から派生したと推定された。

(3) 中期更新世の後期～後期更新世の前期の *Elephas 'mnaidriensis'* 動物相は、固有種である小さなエレファス (*Elephas 'mnaidriensis'*) と小さなカバ (*Hippopotamus pentlandi*) に、シチリアダマジカ (*Dama carburangelensis*)、オーロックス (*Bos primigenius*)、アカシカ (*Cervus elaphus*)、イノシシ (*Sus scrofa*)、ヒグマ (*Ursus arctos*)、バイソン (*Bison priscus*)、オオカミ (*Canis lupus*)、ライオン (*Panthera leo*)、ブチハイエナ (*Crocuta crocuta*)、ナミハリネズミ (*Erinaceus europaeus*) などの本土からの新たな渡来種によって形成された (Van der Geer et al. 2010). Rhodes (1996) による *Elephas 'mnaidriensis'* と *Hippopotamus pentlandi* の歯のエナメル質の ESR による年代値は、それぞれ $146,800 \pm 28,700$ 年前～ $88,200 \pm 19,500$ 年前の間の範囲とされた。

(4) 更新世末期の Grotta San Teodoro-Contrada Pianetti 動物相は、それ以前の *Elephas 'mnaidriensis'* 動物相の大型哺乳類も含まれるが、ヨーロッパロバ (*Equus hydruntinus*) を含め、小型哺乳類のアカネズミ (*Apodemus silvaticus*)、サヴィマツネズミ (*Microtus savii*)、シシリージネズミ (*Crocidura sicula*) など多くの本土のタクサが島に到着した (Van der Geer et al. 2010).

5) マルタ島

マルタ島 (Malta) はシチリア島の南の小さな島で、シチリア島とは水深100mの等深線では接続しな

いが、200mの等深線では接続する。マルタ島は、中期更新世の前期にシチリア島と繋がっていたが、シチリア島の項ですでに述べたように、更新世末期までに起こった海水準上昇によってマルタ島はシチリア島と海で隔てられマルタ島固有の動物相が形成された。

マルタ島の動物相は、完新世の動物相を除いて (1) 中期更新世の中期と (2) 中期更新世の後期、(3) 後期更新世の3つに分けられる (Van der Geer et al. 2010).

(1) 中期更新世の中期の動物相は、マルタ島がシチリア島とひとつの島となっていたことから、シチリア島のものと同種であるピグミーエレファス (*Elephas falconeri*) と巨大なヤマネ (*Leithia melitensis*)、大きなヤマネ (*Maltamys gollcheri* と *Maltamys wiedincitensis*)、マルタカワウソ (*Lutra euxena*) に代表される (Van der Geer et al. 2010).

(2) 中期更新世の後期の動物相は、新たな渡来者により形成されたと考えられ、それらは小さなカバ (*Hippopotamus melitensis*) と小さなエレファス (*Elephas mnaidriensis*) によって代表される (Van der Geer et al. 2010).

(3) 後期更新世の生物帯は、短い手足のシカ (*Cervus* sp.) とアナホリハタネズミ (*Microtus (Pitimus) melitensis*)、ジネズミ属 (*Crocidura* sp.) などがおり、すべてが新たに移動してきたものであり、マルタ島の後期更新世の動物相は、固有性の程度がシチリア島のそれより大きく、全体としての動物相はシチリア島のそれよりより貧しい (Van der Geer et al. 2010).

6) サルデーニャ島とコルシカ島

サルデーニャ島 (Sardinia) とコルシカ島 (Corsica) は、イタリア半島の西側にある2つの大きな島で、水深100mの等深線で両者は連続する。そのため、完新世の初めまでそれらはひとつの島であり、サルデーニャ島とコルシカ島の動物相は、実質的にほぼ同じである。なお、コルシカ島とイタリア半島との間のコルシカ海峡は、イタリア半島西岸のエルバ島とコルシカ島との間で幅約50km、水深200mより深く、水深500mの等深線で連続する。

サルデーニャ島とコルシカ島は、始新世の間は隣接する大陸と陸続きであり、中新世の初めに大陸から隔離し、後期中新世にはイタリアのトスカナ地方と陸続きになり、中期鮮新世～前期更新世には島として隔離が進み、中期更新世に数度にわたり陸と接続して新たな動物の要素が渡来し、中期更新世の後期を最後にイタリア本土から隔離されたと考えられる (Van der Geer et al. 2010).

サルデーニャ島とコルシカ島の動物相は、Van der Geer et al. (2010) によれば、(1) 前期～中期始新

世と、(2) 前期中新世、(3) 後期中新世、(4) 中期鮮新世～前期更新世、(5) 前期更新世の後期～前期完新世の5つに区分される。ここでは、(4) 中期鮮新世～前期更新世から記載する。

(4) 中期鮮新世～前期更新世の動物相は、ゴーラル様のカブリナ(偶蹄目) (*Nesogoral melonii* と *Nesogoral cenisae*)、小さなブタ (*Sus sondaari*)、サル (*Macaca majori*)、ハイエナ (*Chasmaporthetes melei*)、小さなウシ (*Asoletragus gentry*)、同定できないヤギ、イタチ (*Pannonictis* sp.)、大きなアカネズミ (*Apodemus mannu*) と小さなノネズミ (*Rhagapodemus azzarolii*, *R. minor*)、ヤマネ (*Tyrrhenoglis*)、トガリネズミ (*Asoriculus* aff. *gibberodon*)、ヨーロッパモグラ (*Talpa* sp.)、サルデーニャウサギ (*Prolagus* aff. *P. sorbinii*)、アナウサギ (*Oryctolagus*) などを含むいくつかの小型哺乳類によって特徴づけられ、この動物相は一般的にゴーラル様のカブリナによって *Nesogoral* 動物相と呼ばれ、長い時代の隔離とおそらく中新世末期のメッシニアン期塩分危機の間に存在した陸橋により、移動し増殖した結果形成されたと考えられている (Van der Geer et al. 2010)。

(5) 前期更新世の後期～完新世前期の動物相は、イヌ科 (*Cynotherium* sp.)、ハタネズミ (*Microtus* (*Tyrrhenicola*) *sondaari*)、オオツノジカ (*Megaloceros* sp.)、アカハトガリネズミ (*Asoriculus similis* と *Asoriculus corsicanus*) とヒト (*Homo sapiens*) であり、オオツノジカの化石は45万年前と36.7万年前の地層から得られていて、矮小化したマンモス (*Mammuthus lamarmorae*) の祖先は中期更新世の後期の間にこの島に到着したと考えられる (Van der Geer et al. 2010)。この時代の動物相は、不均衡で強い固有性を持ち、長い時代の隔離を経てこの場所での進化を示したと考えられるが、中期更新世以降からはそれ以前のものとは少し異なった動物相を形成した (Van der Geer et al. 2010)。

7) 地中海の中期更新世後期の動物相と形成時期

地中海の島々の更新世以降の哺乳類相をみると、それらの多くで中期更新世の前期と後期以降に大きな変換が認められる。その代表的な例がクレタ島で、ここではピグミーマンモスと小さなカバなどで代表される前期更新世～中期更新世の前期 (*Kritimys* 帯) と、エレファスとクレタシカなどで代表される中期更新世の後期～後期更新世 (*Mus* 帯) の2つの生物帯が認められ、*Mus* 帯の哺乳類は中期更新世の後期に渡来して固有化した (Van der Geer et al. 2010)。

キプロス島では(後期?) 更新世の矮小化した動物相があり、それらは中期更新世の後期にこの島に渡来していると考えられる (Van der Geer et al. 2010)。

また、エーゲ海の島々でも、後期更新世の長鼻類化石が発見されていて、Van der Geer et al. (2010) はキクラデス諸島がおそらく後期更新世の間にひとつの大きな島を形成していたと述べている。

シチリア島とマルタ島では、ピグミーエレファスで代表される高い固有化を示す中期更新世の前期～中期の哺乳動物相と中期更新世の後期～後期更新世の前期の哺乳動物相があり、後者は、シチリア島では、両者の年代値から中期更新世の後期の455,000±90,000年前 (Bada et al. 1991) と146,800±28,700年前 (Rhodes 1996) との間にイタリア本土の種の新たな渡来によって形成されと考えられる。

マルタ島はシチリア島と比べて小さな面積であったことと、渡来した種の数にさらに極端に制限されたことにより、シチリア島よりも隔離の程度が高く、マルタ島の動物相の構成はシチリア島の動物相のそれとは同じ時代のもので固有化し異なっていたと考えられる。なお、シチリア島では更新世末期にイタリア半島と接続した可能性がある。

サルデーニャ島とコルシカ島の更新世の動物相は、中期鮮新世～前期更新世の動物相と、前期更新世の後期～前期完新世の動物相からなるが、中期更新世以降からはそれ以前のものとは少し異なった動物相を形成し、中期更新世の後期の間に矮小化したマンモス (*Mammuthus lamarmorae*) の祖先がこの島に到着した (Van der Geer et al. 2010)。

これらのことから、その正確な年代値は得られていないが、地中海の島々の多くで中期更新世の後期のある時期に、各島嶼への新たな動物が渡来して哺乳動物相の大きな転換があったことが推定される。

6. チャネル諸島のキツネとマンモス

北アメリカ大陸の西海岸、ロサンゼルスからサンディエゴの沖合に、サンタバーバラ海峡を隔てて太平洋に浮かぶ、チャネル諸島 (Channel Islands) と呼ばれる8つの島々がある。この諸島の6つの島には、シマハイイロキツネ (*Urocyon littoralis*) というこの諸島だけにしか生息しない灰色の小さなキツネがいる。

チャネル諸島は、北チャネル諸島と南チャネル諸島に分けられ、北チャネル諸島は幅が約20kmで水深約300mのサンタバーバラ海峡で大陸と隔てられ、東西方向に並んだ4つの島からなり、それらは東から西にアナガバ島、サンタクルーズ島、サンタローサ島、サンミゲル島からなる。南チャネル諸島は、北チャネル諸島の南に離れてそれぞれが孤立しており、東からサンタカタリナ島、サンクレメンテ島、サンタバーバラ島、サンニコラス島からなる (Fig. 8)。

北チャネル諸島では、現在観察される動植物のうち

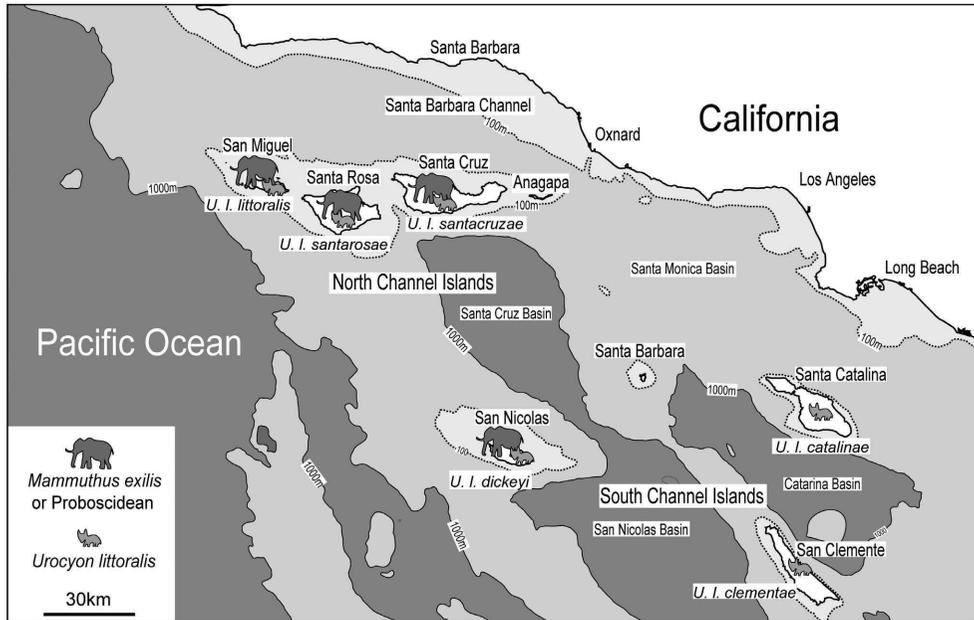


Fig. 8. Bathymetric chart around the Californian Channel Islands showing the distribution of insular fox and mammoth. Thin dotted line is shown depth of 100m. The seafloor shallower than depth of 1,000m shows the land area in the late Middle Pleistocene. The seafloor topography is based on NOAA bathymetric data.

145種が固有種で、サンタローサ島には、100種以上の陸鳥、3種の哺乳類（キツネ、スカンク、ネズミ）、両生類2種、爬虫類3種、そして海鳥やアシカが生息し、この島しか見られない植物の種類は6種ある（Web site of National Park Service Channel Islands）。そして、北チャネル諸島のサンタクルーズ、サンタローサ、サンミゲルの各島では、高さ1.5mほどの矮小化したマンモス（*Mammuthus exilis*）およびコロンビアマンモス（*M. columbi*）の化石が発掘されている（Agenbroad 1998）。

チャネル諸島のシマハイイロギツネは、アメリカ合衆国からコロンビアにかけて分布するハイイロギツネ（*U. cinereoargenteus*）と類似するが別種とされ、生息する6つの島でそれぞれ異なった亜種に分けられている（Animal Diversity Web Univ. Michigan Mus. Zoology）。すなわち、北チャネル諸島のサンタクルーズ島には *U. littoralis santacruzae* が、サンタローサ島には *U. l. santarosae* が、サンミゲル島には *U. l. littoralis* が生息し、南チャネル諸島のサンタカタリナ島には *U. l. catalinae*、サンクレメンテ島には *U. l. clementae*、サンニコラス島には *U. l. dickeyi* が生息する。チャネル諸島の残った2つの島のアナガバ島とサンタバーバラ島には生息しないが、これらの島はシマハイイロギツネが生息する島々に比べてとても小さく、餌などが不足して生息できなかつたと考えられる。

後期更新世～完新世の北部チャネル諸島の化石動物

相は、矮小化したマンモス（*Mammuthus exilis*）、シマハイイロギツネ（*U. littoralis*）、ラッコ（*Enhydra lutris*）、大きなシロアシマウス（*Peromyscus nesodytes*）と小さなシロアシマウス（*Peromyscus anyapahensis*）からなり、矮小化していないコロンビアマンモス（*M. columbi*）も産出していて、南部チャネル諸島のサンニコラス島からは長鼻類の歯の化石が産している（Van der Geer et al. 2010）。

シマハイイロギツネと矮小化したマンモスがどのようにチャネル諸島に生息するようになったかについて、シマハイイロギツネがアメリカ先住民のペットとして輸送されたという説（Collins 1991）やマンモスが遊泳して渡った（Johnson 1978）という説がある。

7. フォークランド諸島のオオカミ

フォークランド諸島（Falkland Islands）はアルゼンチンのパタゴニアから500km離れた南大西洋の海上にあり、東フォークランド島と西フォークランド島の2つの大きな島と776の小さな島からなる（Fig. 9）。フォークランド諸島は寒冷で、ほとんどが不毛な地であるが、東フォークランド島の平坦な土地はイギリス人の植民により羊の牧草地になっている。こんな寒冷な絶海の孤島に、オオカミがいた。

フォークランド諸島のフォークランドオオカミ（*Dusicyon australis*）は、チャールズ・ダーウィンがビーグル号で1834年にこの諸島を訪れたときには生存

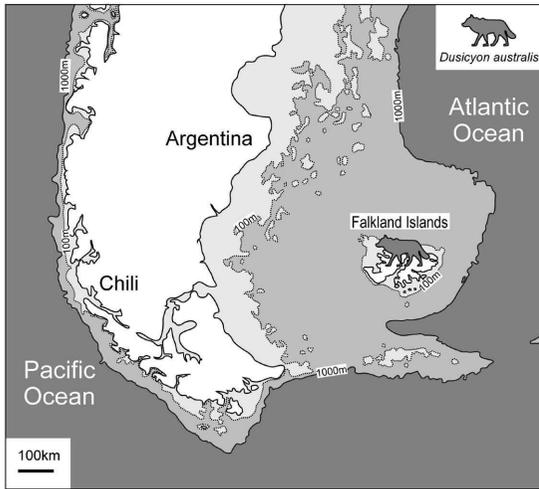


Fig. 9. Bathymetric chart around the Falkland Islands showing the distribution of insular wolf. Thin dotted line is shown depth of 100m. The seafloor shallower than depth of 1,000m shows the land area in the late Middle Pleistocene. The seafloor topography is based on NOAA bathymetric data.

して、ダーウィンのビーグル号航海記（ダーウィン 1956）にもこのオオカミの記述がある。

フォークランドオオカミは、島に棲むガチョウやペンギンのような鳥とアザラシなどの海獣を餌にしていた。フォークランドオオカミは、系統学的には南アメリカの化石種である *D. avus* と密接な類縁関係にある（Van der Geer et al. 2010）。

8. 島嶼固有動物の分布と中期更新世後期の陸橋

本稿では、特に更新世以降の世界の島嶼の哺乳動物相の分布とその変遷について見てきたが、日本列島も含めて後期更新世以降に世界の島嶼に生息していた哺乳動物は、それぞれの島嶼で固有化して生息していた。Fig. 10 に日本列島を含めて世界の各島嶼ごとの哺乳動物相の層序学的分布を示した。

1) 日本列島本州域

日本列島の本州域では、小西・吉川（1999）や河村（2014）により長鼻類の化石から、43万年前に中国北部から朝鮮半島を経由してナウマンゾウ（*Paleoloxodon naumanni*）が渡来したことが明らかにされている。このことから、現在に繋がる最も新しい動物相の渡来は、中期更新世の後期にナウマンゾウの祖先が渡来した今から43万年前に起こったと考えられる。この43万年前の海水準が、柴（2016, 2017）が述べた現在より1,000m 低い位置にあったとすれば、大陸と日本列島の間を繋ぐ陸橋は Fig. 1 の水深1,000m の等深線で表したようになると考えられる。中期更新世後期の陸橋は、その後海水準が段階的に上昇して沈水し、本州

域は大陸と海で隔てられて閉じ込められて、動物たちが固有種へと進化したと考えられる。

2) 琉球列島

琉球列島では、正田（2002）による陸生爬虫類相の地域間での比較により、琉球列島の陸橋は最初、大陸から台湾を経てトカラギャップまで伸びていたが、その後の更新世には慶良間ギャップで分断されて、沖縄・奄美諸島は本州域と八重山・宮古諸島とは繋がっていなかったことが明らかになっている。琉球列島では、水深1,000m の水深線をたどると沖縄・奄美諸島と台湾・八重山諸島は慶良間ギャップで分断され、正田（2002）が示した更新世の台湾・八重山諸島陸橋と沖縄・奄美諸島の古陸の存在がよく説明できる。

3) ワラセア区

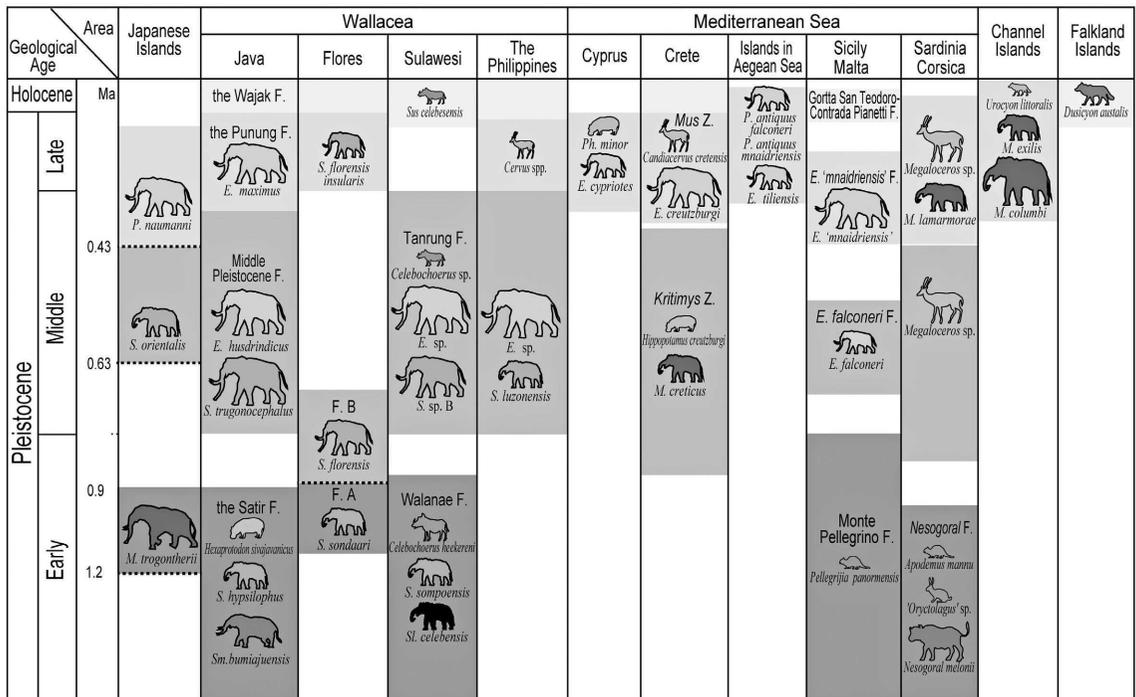
ワラセア区のジャワ島やフローレス島、スラウェシ島、フィリピン諸島において、前期更新世と中期更新世および後期更新世のそれぞれ固有の動物相が認められる。それらの動物相の変換時期のうち最後の動物相の変換は、中期更新世の後期であると考えられる。

Audley-Charles（1981）は、スラウェシ島の周辺のバンガイ諸島とスラ諸島、セーラム島、ブル島は後期更新世かまたはそれ以前に広大な陸域（Stegoland）として露出していて、スラウェシ島の西部は部分的に露出したマカッサル海峡を通してボルネオ島に断続的に連結していたとした。それに対して Van der Geer et al.（2010）は、スラウェシ島の周辺の海は1,000m の深さの海峡になっていて、そのような海水準低下が考えられなかったとした。しかし、水深1,000m 以浅の深さの海底がかつての陸地であったとすると、スラウェシ島からバンガイ諸島とスラ諸島はボルネオ島と陸続きになる。さらに、フローレス島やフィリピン諸島も大陸から陸続きになり、それらの島々の固有の陸生動物の分布が説明できる（Fig. 3 参照）。

4) 地中海

地中海の島嶼、すなわちキプロス島、クレタ島、エーゲ海の島々、シチリア島とマルタ島、サルデーニャ島とコルシカ島では、中期更新世後期～後期更新世の動物相があり、その動物相の形成やそれ以前の動物相からの変換は、中期更新世後期と考えられる。Fig. 6 は、地中海の水深1,000m 以深を海域にそれ以浅を陸域に表した図であり、ここで述べた島嶼はすべてこの図の陸域に含まれる。中期更新世後期に現在の水深1,000m より浅い地域が大陸から続く陸域だったと仮定すると、これらの島々には大陸から新しい動物相が移動してきて、その後また大陸とは隔離されて島嶼となり、固有の生物相を形成したと考えられる。

なお、イタリア半島とアフリカのチュニジアを結ぶ海底は水深1,000m 以浅であり、地中海を東と西に分



E: Elephas, M: Mammuthus, P: Paleoloxodon, S: Stegodon, Sl: Stegoloxodon, Sm: Sinomastodon, Z: Zone, F: Fauna

Fig. 10. Stratigraphic distribution of the insular mammal fauna on each island in the world.

けるように南北に伸びた地形をしている。この海底がかつて陸地であったならば、シチリア島の更新世の動物相にみられるアフリカ大陸の動物相との類縁関係 (Dubey et al. 2007) も説明できる。

5) チャネル諸島

チャネル諸島では、アメリカ西海岸のカリフォルニアからチャネル諸島の水深1,000mの等深線をたどると、チャネル諸島の8つの島はすべてカリフォルニアから続く陸域となる。現在の水深1,000mより浅い海域がかつて陸上だったとすると、現在のカリフォルニアの沿岸地域に相当に広い陸域が存在したことになる (Fig. 8 参照)。その過去のある時期、おそらく中期更新世の後期に現在のカリフォルニアに棲んでいるハイロギツネとシマハイロギツネの共通祖先は、今よりも広大なアメリカ大陸西海岸の自然環境の中で生息していたと思われる。

6) フォークランド諸島

フォークランド諸島は、水深1,000mの等深線で区切ると南アメリカから連続した陸域となる (Fig. 9 参照)。すなわち、過去のある時期に海水準が現在よりも1,000m低かったと仮定すれば、この島は南アメリカ大陸の一部であり、その後の海水準上昇により隔離されたために、フォークランドオオカミは島嶼の固有種として海獣を餌にして生き残ったと考えられる。

7) 中期更新世後期の陸橋と動物の移動

本稿で述べた日本列島本州域、ワラセア区の島嶼、地中海の島嶼、チャネル諸島で、中期更新世後期～後期更新世の動物相があり、その動物相の形成やそれ以前の動物相からの変換時期は、中期更新世後期と考えられる。このことは、中期更新世後期に起こった陸域の拡大による島嶼と大陸との接続により、本土の動物が移動したと考えられる。そして、その時期は、日本列島本州域で中期更新世後期以降の動物相が形成されたと同じ時期であった可能性もある。そして、その時期に現在の水深1,000mの水深線の位置に海岸線があったと仮定すると、本稿で述べた島嶼はすべて近接する大陸の一部となる。すなわち、中期更新世後期の海水準は現在より1,000m低いところに位置し、その後の海水準上昇により大陸とは海で隔てられた島嶼に中期更新世後期以降の固有の動物相が形成されたと考えられる。

島嶼への動物の移動については、Van der Geer et al. (2010) はじめ多くの研究者がゾウやシカの遊泳能力と自然の筏 (Natural rafts; Matthew, 1918) による Sweepstake (競馬や宝くじなどの賭事) 分散 (Simpson 1965) によってそれを説明している。Sweepstake については、亀井 (1990) が“一獲千金”と訳していて、それは海を越す危険をとまぬ成

功の機会が少ないが、うまく行けば大成功をするという意味 (Simpson 1983) としている。

しかし、島嶼の固有種にはゾウとシカ以外にも草原性のネズミや樹上性のサルなど多くの種類が認められ、動物の移動は大陸から島嶼への一方通行に限られる。また、これまで世界の島嶼の動物相の層序学的な分布で見えてきたように、多くの島嶼の動物相でほぼ中期更新世後期以降に新しい動物相が形成されることが認められる。これらのことから、島嶼への動物の移動は、主にその生息環境の拡大にもなって行われるものであり、島嶼の動物相の形成または変換は、偶然に海を越えて動物が移動したものでないと考えられる。

Sweepstake 分散のように、数匹のゾウやシカが遊泳などの確率の少ない偶然によって島に渡ったとしても、それらがその島で繁殖して生息し続けることはできないと考えられる。また、そのような偶然的な出来事が頻繁に起こり、島と大陸の間で動物の交流ができるのであれば島嶼の固有種は形成されないと考える。

Van der Geer et al. (2010) は、島嶼の動物相が不均衡と貧困を特徴としており、その特徴から島への渡来については強いフィルター作用があったとしている。しかし、それは島に渡来できる陸橋が形成された時間が短かったり、その陸橋の自然環境が限られたものであったことと、さらに島嶼に隔離された後にその面積が縮小する間に自然環境の変化に適応できた種類が限られ、新たなニッチの構成によりその中で固有種が形成されたことが原因と考えられる。

すなわち、島嶼の固有種の祖先は、それらの遊泳能力や筏に乗れて、宝くじに当たるような稀有な確率で偶然に移動できたわけではなく、かつて陸続きであった大陸と島との同一の生息環境の中を移動してきたものとする。

中期更新世後期以降に海水準がほぼ1,000m 上昇したということは、一般的に信じがたいことかもしれない。しかし、柴 (2016, 2017) で述べたが、駿河湾周辺の更新統の形成には陸域だけでなく海底の隆起と海水準の上昇があり、駿河湾の形成や大陸斜面の形成 (井内ほか 1978) もその時期に起こっている。なお、更新世における1,000m に及ぶ海水準上昇については、すでに星野 (1975, 1983) によって海水準が1,000m 低かった時期を長沼不整合期 (Villafranchian 期) として、その後の屏風ヶ浦海進 (Sicilian 海進) によって海水準が1,000m 上昇したという先駆的な研究がある。

43万年の間に海水準が1,000m 上昇すると、その海水準の平均上昇量は2.33mm/year となる。海水準がそのような値で上昇すると、1,000年で2.33m も上昇することになるが、陸域も同量かそれ以上に上昇してい

ると考える。海水準の上昇は、大洋底や海嶺、海膨などの海底の隆起または海底での火山活動によって海底が上昇してその上の海水を押し上げることにより起こり、その原因は星野 (1991, 1992) と Hoshino (1998, 2014) で述べられている上部マントルからのソーレイト質玄武岩マグマの上昇と地殻内への併入による地殻の大規模な隆起運動と考えられる。そのような地殻の隆起は海底にとどまらず陸域ではより顕著であり、陸域では海底の隆起よりもより大きく隆起しているために陸域は陸域であり続けた。

ある地域での隆起・沈降は、その地域での地殻隆起量から海水準上昇量を引いたものとなり、それが正であれば海水準に対して隆起となり、負となれば沈降となる。すなわち、中期更新世後期以降の固有種を有する島嶼は、海水準が1,000m 上昇した期間に陸域ほど隆起しなかったために相対的に沈降して島嶼となった地域である。そして、そこに生息した動物たちはその孤立した島嶼に適応しながら進化し、生き残ることができた貴重な遺存動物たちであると同時に、生物の進化と地球の歴史を伝える重要な存在と考えられる。

謝辞

本稿をまとめるにあたり、海水準上昇と生物分布の関係について先駆的な研究を行ってこられた星野通平氏には、筆者の生物地理学への興味と研究を導いていただいた。三島弘幸氏には、本稿を化石研究会誌に投稿することを勧めていただいた。なお、2名の査読者には適切なご指摘をしていただき、本稿は大きく改善された。これらの方々に感謝を述べる。

引用文献

- Agenbroad LD (1998) Pygmy (Dwarf) Mammoths of the Channel Islands of California. Mammoth Site of Hot Spring, SD, Inc., Hot Spring, SD, 27p
- 相場淳一・関谷英一 (1979) 南西諸島周辺海域の堆積盆地の分布と性格. 石油技術協会誌 44, 90-103
- Animal Diversity Web University of Michigan Museum of Zoology http://animaldiversity.org/accounts/Urocyon_littoralis/
- Audley-Charles MG (1981) Geological history of the region of Wallace's line. In: Whitmore TC (ed) Wallace's Line and Plate Tectonics. Gloucestershire: Claredon Press, 24-35
- Bada JL, Beloluomini G, Bonfigglio L, Branca M, Burgio E, Delitala L (1991) Isoleucine epimerization ages of Quaternary Mammals of Sicily. II Quaternario 4, 5-11
- Bertoldi R, Rio D, Thunell R (1989) Pliocene-Pleistocene

- vegetational and climatic evolution of the southern-central Mediterranean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 72, 263-275
- Brown P, Sutikna T, Morwood MJ, Soejono RP, Saptomo EW, Awe DR (2004) A new small-bodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia. *Nature* 431, 1055-1061
- Collins PW (1991) Interaction between island foxes (*Urocyon littoralis*) and native Americans on islands off the coast of southern California: II. Ethnographic, Archeological, and Historical Evidence. *Ethnobiol* 11, 205-229
- Croft DA, Heaney LR, Flynn JJ, Bautista A (2006) Fossil remains of a new, diminutive *Bubalus* (Artiodactyla: Bovidae: Bovini) from Cebu Island, Philippines. *Journal of Mammology* 87, 1037-1051
- ダーウィン C (1956) ビーグル号航海記. 内山賢次訳, 上巻, 新潮社, 東京, 363p
- Dermitzakis MD, De Vos J (1987) Faunal succession and the evolution of mammals in Crete during the Pleistocene. *Neues Jahrbuch Geologische und Paläontologische Abhandlungen* 173, 377-408
- De Vos J, Sartono S, Hardja-Sasmita HS, Sondaar PY (1982) The fauna from Trinil, type locality of *Homo erectus*; a reinterpretation. *Geologie en mijnbouw* 61, 207-211
- Dubey S, Koyassua K, Parapanoca R, Ribic M, Hutterere R, Vogela P (2007) Molecular phylogenetic reveals Messinian Pliocene, and Pleistocene colonizations of islands by North Africa shrews. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47, 877-882
- 疋田 努 (2002) 爬虫類の進化. 東京大学出版会, 東京, 234p
- 星野通平 (1975) 第四紀造山期の3つの海進. *地球科学*, 29, 92-99
- 星野通平 (1983) 海洋地質学. 地学団体研究会, 東京, 373p
- 星野通平 (1991) 玄武岩時代. 東海大学出版会, 東京, 456p
- 星野通平 (1992) 毒蛇の来た道. 東海大学出版会, 東京, 150p
- Hoshino M (1998) *The Expanding Earth, Evidence, Causes and Effects*. E. G. Service Press, Sapporo, 295p
- Hoshino M (2014) *The History of Micro-Expanding Earth -History of the Earth from viewpoint of Sea Level Rise-*. E. G. Service Press, Sapporo, 234p
- Huxley T (1868) On the classification and distribution of the Allectormorphae and Heteromorphae. *Proc. Zool. Society London* 294-319
- 井内美郎・奥田義久・吉田史郎 (1978) 紀伊水道南方の上部大陸斜面成立時期. *地質学雑誌* 84, 91-93
- Johnson DL (1978) The origin of Island mammoths and the quaternary land bridge history of the Northern Channel Islands, California. *Quaternary Research* 10, 204-225
- 亀井節夫 (1990) 日本海と象. *第四紀研究* 29, 163-172
- 亀井節夫・樽野博幸・河村善幸 (1988) 日本の中・後期更新世の哺乳類相. *第四紀研究* 26, 293-303
- 河村善也 (1998) 第四紀における日本列島への哺乳類の移動. *第四紀研究* 37, 251-257
- 河村善也 (2014) 日本とその周辺東アジアにおける第四紀哺乳動物相の研究—これまでの研究を振り返って—. *第四紀研究* 53, 119-142
- 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
- 川田伸一郎・岩佐真宏・福井 大・新宅勇太・天野雅男・下稲葉さやか・樽 創・姉崎智子・横畑泰志 (2018) 世界哺乳類標準和名目録. *哺乳類科学* 58 (別冊), 1-53
- 木崎甲子郎・大城逸郎 (1977) 琉球列島の古地理. *海洋科学* 9, 38-45
- 小西省吾・吉川周作 (1999) トウヨウゾウ・ナウマンゾウの日本列島への移入時期と陸橋形成. *地球科学* 53, 125-134
- Matthews WD (1918) Affinities and origin of the Antillean mammals. *Bulletin of the Geological Society of America* 29, 657-666
- Mol D, De Vos J, Van den Bergh GD, Sondaar PY (1996) The taxonomy and ancestry of the fossil elephants of Crete. Faunal turnover and comparison with Proboscidean faunas of Indonesian islands. In: Reese DS (ed) *Pleistocene and Holocene Fauna of Crete and its First Settlers*. Monographs in World Archaeology, 28, Prehistory Press, Madison, Wisconsin, 1-32
- Morwood MJ, O'Sullivan PB, Aziz F. and Raza A (1998) Fission-Track ages of stone tools on the east Indonesian Island of Flores. *Nature* 392, 173-176
- Nishimura S, Otofujii Y, Ikeda T, Abe E, Yokoyama T, Kobayashi Y, Hadiwisatra S, Sopohaluwaken J, Hehuwat F (1981) Physical geology of the Sumba, Sumbawa and Flores Islands. In: Barber AJ and Wiriyosujono S (eds) *The Geology and Tectonics of Eastern Indonesia*. Geological Research Development Center Bandung, Special Publication 2, 105-113

- NOAA の海底地形データ <https://maps.ngdc.noaa.gov/viewers/bathymetry/>
- Rhodes EJ (1996) ESR dating of tooth enamel. In: Basile B and Chilardi S (eds) *Le ossa dei Giganti. Lo scavo paleontologico di Contrada Fusco, Arnaldo Lombardi, Siracusa*, 39-44
- 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
- 柴 正博 (2016) 駿河湾はどうやってできたか? *化石研究会誌* 49, 3-12
- 柴 正博 (2017) 駿河湾の形成 島弧の大規模隆起と海水準上昇. 東海大学出版部, 平塚, 406p
- Shiba M (2017) Geology of the island arcs in the northwestern margin of the Pacific Ocean and their formation by a large-scale uplift and sea level rise - the formation of Suruga Bay. *New Concepts in Global Tectonics Journal* 5, 532-548
- Simpson GG (1965) *The Geography of Evolution*. Capricorn Book, New York, 249p
- Simpson GG (1983) *Fossils and the History of Life*. Scientific American Books Inc., 239p
- Sondaar PY (1984) Faunal evolution and the mammalian biostratigraphy of Java. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 69, 210-235
- Sondaar PY, De Vos J, Dermitzakis MD (1986) Late Cenozoic faunal evolution and Palaeogeography of the South Aegean Island arc. *Modern Geology* 10, 249-259
- Suc JP, Bertini A, Combourieau-Nebout N, Diniz F, Russo-Ermolli E, Zeheng Z, Bessais E and Ferrier J (1995) Structure of West Mediterranean vegetation and climate since 5.3 Ma. *Acta Zoologica Cracoviensia* 38, 3-16
- Symeonidis N, Bachmeyer E, Zapfe H (1973) Entdeckung von Zwergelafanten auf der Insel Rhodos (Ausgrabungen 1973). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 78, 193-202
- Theodorou GE, Roussiakis SI, Athanassiou A, Giaourtsakis ZI and panayides I. (2007) A Late Pleistocene endemic genet (Carnivora, Viverrifae) from Aghia Napa, Cyprus. *Proceedings of the 11th International Congress, Athens, May, 2007*. *Bulletin of the Geological Society of Greece* 40, 201-208
- Van den Bergh GD (1999) The Late Neogene elephantoid-bearing faunas of Indonesia and their palaeozoogeographic implications; a Java, including evidence for early hominid dispersal east of Wallace's line. *Scripta Geologica* 117, 1-419
- Van den Bergh GD, De Vos J, Sondaar PY (2001) The late quaternary palaeogeography of mammal evolution in Indonesian Archipelago. *Palaeontology, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 171, 385-408
- Van der Geer A, Lyras G, De Vos J, Dermitzakis M (2010) *Evolutional Island Mammals. Adaptation and Extinction of Placental Mammals on Islands*. Wiley-Blackwell, West Sussex, 479p
- Wallace AR (1863) On the physical geography of the Malay Archipelago. *Journal of the Royal Geographical Society* 33, 217-234
- Web site of National Park Service Channel Islands <https://www.nps.gov/chis/index.htm>