哺乳類化石の変遷から見た日本列島と大陸間の陸橋の形成時期

樽 野 博 幸*

日本の鮮新・更新統から産出する長鼻類化石各種の出現年代を、最近の知見に基づいて整理し、大陸産の関心の深い種の産出層準と比較することで、日本列島と大陸の間に陸橋が形成された時期を推定した。西方ルート（東シナ海あるいは黄海経由）が形成された時期は、中新世/鮮新世境界付近、120 万年前、63 万年前、43 万年前と考えられる。このルートの陸橋は、鮮新世中頃にも存在した可能性がある。また最終氷期の初期には、北方ルート（大陸—サハリン—北海道）の陸橋が形成されたと考えられる。

キーワード：鮮新世，更新世，陸橋，長鼻類，日本列島

I. はじめに

日本列島のような大陸の縁に位置する島では、隣接する大陸の動物相の内容、ならびにその大陸との間に陸橋が存在するかどうか、そこの動物相の内容に大きな影響を与える。そのため、大陸（中国）と日本それぞれにおける、自力で海を越えて移動することが困難な陸生哺乳類の化石の変遷をもとに、大陸と日本の間にいつ陸橋が存在したかについて議論することは、日本においても早くから行われてきた（たとえば、亀井，1962；鹿間，1962）。

ただし陸生哺乳類に限ると、日本列島で産出化石の種数・個体数が豊富になる時期は中期更新世の中期以降であり、鮮新世から中期更新世の前期までは、長鼻類とシカ類以外の化石の産出は、種数・個体数ともにきわめて少ない（Dobson and Kawamura, 1998；河村，2007 など）。そしてシカ類の化石は、鮮新・更新統の多くの層準から比較的多く産出するが、分類学的研究とくに大陸の種との比較が、鮮新統産のものについては十分ではない。また中国においても、シカ類の生層序学的研究は不十分であり、日本産の種との出現時期の比較は、現状では困難である。

一方、長鼻類化石の分類・系統・変遷についての研究は、日本・中国ともに多く、それに基づいて陸橋の存在が議論されてきたといえる。しかし、これまでの研究では、日本列島での新たな種の出現のみが問題にされるこ

とが多く、中国での分類や生層序に関する研究結果による裏付けは十分とはいえなかったであろう。ここでは、まず最近の知見に基づいて整理した日本の長鼻類化石の変遷について述べる。その後、中国に於ける長鼻類の分類群別の変遷を示し、それらを比較することで、陸橋の形成時期を論ずる。

II. 鮮新—更新世の日本における長鼻類の生層序と動物群の渡来

日本列島、とくに近畿・東海地方の鮮新・更新統からは、比較的多くの長鼻類化石を産出する。さらにこの地域では、鮮新・更新統の層序学的研究も早くから進められたため、池辺ほか（1965）などにより、長鼻類化石の分布と産出層準に関する研究が進んでいた。そして、1966 年から「大阪層群とその相当層に関する総合研究」が行われた結果、近畿・東海地方の鮮新・更新統では、下位から (1) *Stegodon cf. elephantoides* 帯、(2) *St. insignis sugiyamai* 帯、(3) *St. shodoensis akashiensis* 帯、(4) *Elephas shigensis* 帯、(5) *St. orientalis* 帯が区分された（市原・亀井，1970；亀井・瀬戸口，1970）。

その後、これら日本産長鼻類の系統分類学的位置づけが再検討されたことに伴い、樽野・亀井（1993）は、*St. insignis sugiyamai* 帯を廃棄し、*St. orientalis* 帯の上位へ *Palaeoloxodon naumanni* 帯を追加して、帯の名称を下位より、(1) シンシュウゾウ (*Stegodon shinshuensis*) 帯、(2) アケボノゾウ (*Stegodon aurorae*) 帯、(3) シガゾ

2010 年 5 月 12 日受付。2010 年 7 月 24 日受理。

* 大阪市立自然史博物館 〒546-0034 大阪市東住吉区長居公園 1-23. E-mail : taruno@mus-nh.city.osaka.jp

ウ (*Mammuthus shigensis*) 帯, (4) トウヨウゾウ (*Stegodon orientalis*) 帯, (5) ナウマンゾウ (*Palaeoloxodon naumanni*) 帯とすることを提案した。

一方, テフラによる鮮新・更新統の広域対比が進められた(里口ほか, 1999 など)ことで, このような生層序区分は, 日本列島中央部ではほぼ共通であることが明らかにされている(小西・吉川, 1999; 樽野, 1999)。一方, 河村(1998)は上記の長鼻類の種のうち, 大陸のものと関係の深い *M. shigensis*, *S. orientalis*, *P. naumanni* の本州・四国・九州地域での初出層準に注目し, それらの層準がそれぞれの種の渡来期であり, それらの渡来は本州・四国・九州地域と大陸の間に陸橋が形成されたことによって可能になったので, そのような層準が陸橋形成期を表わすと考えた。さらに小西・吉川(1999)は, 本州の更新統の長鼻類化石の産出層準を新しいデータに基づいて整理し, 大阪地域の第四系で明らかになっている深海底堆積物の酸素同位体層序との関連などから, *S. orientalis* ならびに *P. naumanni* の日本列島への渡来期=陸橋形成期を推定した。一方, 樽野(1999)は, やはり本州中央部の鮮新統ならびに中・下部更新統から産出した長鼻類化石の産出層準を, 火山灰層序ならびに古地磁気層序に基づいて整理し, *S. aurorae* の中の下位の層準から産出しているものは, アケボノゾウ類似種 *Stegodon aff. aurorae* として区別されると述べた。そのような生層序や渡来・陸橋形成の問題については, Kawamura and Taruno (2000, 2001) や Yoshikawa *et al.* (2007) にまとめられている。

長鼻類の分類に関しては樽野(1999)以後, 樽・甲能(2002)が, ミエゾウ *Stegodon miensis* と *S. shinshuensis* はシノニムであり, 前者の学名に先取権があることを指摘し, 日本の鮮新統から産出するステゴドンの種名としては, 前者を用いるべきであるとした。しかし, 筆者は *S. shinshuensis* と *S. miensis* の模式標本の産出層準が異なることや, 第3大臼歯の稜数が異なることから, これら2種は別種と考えている。

本稿では, 生層序研究の基礎となる長鼻類化石の分類に関して, 日本の鮮新統および下部更新統から産出する *Stegodon* 属の種を, 第3大臼歯の稜数を基準として分類し, *S. shinshuensis* (8 稜), *S. miensis* (9~10 稜), *S. aff. aurorae* (11 稜), *S. aurorae* (12~13 稜) とした。本稿の投稿後, Aiba *et al.* (2010) により *S. aurorae* と *S. miensis* の中間型の形質を持つステゴドンの種に対し, 新種名 *S. protoaurorae* が提唱された。しかし, *S. protoaurorae* は上顎第2大臼歯を模式標本としており,

第3大臼歯の稜数を分類基準としている本稿での考察に加えることが困難なため, 本稿では *S. aurorae* と *S. miensis* の中間型の種名には *S. aff. aurorae* を用いている。

また, 前期から中期更新世に日本に生息した原始的 *Mammuthus* 属で, かつてムカシマンモス *Mammuthus prototomammonteus* あるいは *M. shigensis* など, 多くの種あるいは亜種に分類されていた標本は, トロゴンテリゾウ *Mammuthus trogontherii* に分類できるという樽野・河村(2007)の考えに従った。このような分類を行った上で, それぞれの種が本州・四国・九州地域の鮮新・更新統で産出しはじめる年代をまとめると, 以下のようになる。

ナウマンゾウ <i>Palaeoloxodon naumanni</i>	0.35 Ma
トウヨウゾウ <i>Stegodon orientalis</i>	0.6 Ma
トロゴンテリゾウ <i>Mammuthus trogontherii</i>	1.2 Ma
アケボノゾウ <i>Stegodon aurorae</i>	1.8 Ma
アケボノゾウ類似種 <i>Stegodon aff. aurorae</i>	2.3 Ma
ミエゾウ <i>Stegodon miensis</i>	4.3 Ma
シンシュウゾウ <i>Stegodon shinshuensis</i>	5.2 Ma

また本稿では, 河村(1998)以来, 一般に受け入れられている陸橋形成についての考え, すなわち大陸のものと関連の深い種の初出層準か, そのすぐ下位の層準の示す年代を陸橋形成期と考え, その時期に比較的短い期間, 陸橋が形成されたという考えに従うことにする。

なお北海道では, 中期または後期更新世に *P. naumanni* が, 後期更新世の後半に, ケナガマンモス *Mammuthus primigenius* が出現する(亀井ほか, 1988; Kawamura, 1991 など)。 *M. primigenius* は, 本州・四国・九州地域では産出していない。

III. 鮮新・更新世における中国産長鼻類の生層序と日本の種との比較

1. *Stegodon* 属

宗(1995)は中国産 *Stegodon* 属の分類について再検討し, それらの産出年代を以下のようにまとめた。

<i>Stegodon orientalis</i>	前期更新世—完新世
<i>Stegodon elephantoides</i>	後期鮮新世—中期更新世
<i>Stegodon zdanskyi</i>	中新世後期—更新世初期

分類は, 第3大臼歯の稜数などに基づいている。産出年代の根拠は明示されていないが, 大部分は火山灰層序や古地磁気層序に基づくものではないと思われる。

S. shinshuensis の第3大臼歯の稜数=8 稜は, *S. zdanskyi* のそれの変異=7~8 稜に含まれ, 化石の地理的分

布からも両者はきわめて近縁と考えてよいであろう。さらに、これらは同種である可能性もある。つまり *S. shinshuensis* は、中新世末あるいは鮮新世初期に日本と大陸の間に存在した陸橋を経て渡来した *S. zdanskyi* に由来することは、ほぼ確実であろう。

S. elephantoides は第3大臼歯の稜数において、日本で *S. miensis* とされたものに対応する。しかしその出現年代を比べると、*S. miensis* の方が *S. elephantoides* より古いので、*S. miensis* が *S. elephantoides* に由来したとは考えられない。*S. miensis* は、大陸の *S. zdanskyi* に由来し、すでに日本に分布していた *S. shinshuensis* を祖先として、日本で進化したのであろう。逆に、大陸の *S. elephantoides* が、日本から移動した *S. miensis* に由来した可能性は否定できない。なお上記のように、*S. zdanskyi* と *S. shinshuensis*、*S. elephantoides* と *S. miensis* は、それぞれきわめて近縁であり、種名については今後の検討が必要であるが、本稿ではこの点については触れず、それぞれ別種として扱っておく。

続いて日本に現れた *S. aff. aurorae* ならびに *S. aurorae* は、大陸では類似のものは知られておらず、列島内で *S. miensis* から *S. aff. aurorae* へ、さらに *S. aurorae* へと、順次進化したものと考えられる。このように日本列島に隔離されたことによって、新しい種が出現したと考ええると、ジェラシアン全期間を含む前期更新世のかなりの期間にわたって、大陸と日本の間の陸橋は存在しなかったことになる。しかし、上で述べたように、日本から大陸へという逆方向の拡散の可能性は否定できないので、少なくとも鮮新世の中頃には陸橋が存在した可能性は残されるであろう(図1)。

S. orientalis は、日本と大陸で同じ種が発見されており、大陸での出現年代は日本より早い。小西・吉川(1999)は、*S. orientalis* の日本での出現時期の直前の63万年前に著しい寒冷期(MIS 16)があったことなどから、この時期に陸橋が形成されたと述べている。

日本と中国から産出する *Stegodon* 属各種のレンジと移動そして種分化の関係を図1に示す。

2. *Mammuthus* 属

Wei *et al.* (2006) は、それまで混乱していた中国産エレファス科の分類を再検討し、おもに古地磁気層序を根拠として、それらの年代を整理した。その結果、以下のように中国北部の鮮新統一下部更新統からは、3種の *Mammuthus* 属が産出することが明らかとなった。

トロゴンテリゾウ *Mammuthus trogontherii*

1.1~1.66 Ma

図1 日本および中国産 *Stegodon* 属の産出層準の比較と推定される陸橋形成期

中国産の種のレンジは宗(1995)による。

メリディオナリスゾウ *Mammuthus meridionalis*

1.9~2.6 Ma

ルマヌスゾウ *Mammuthus rumanus*

2.8~3.4 Ma

なお、ここに示した *M. meridionalis* と *M. rumanus* の産出層準の年代の範囲は、それぞれの種の生存期間ではなく、産出層準の年代がこの間であることを示している。

これら3種のうち、下位から産出する *M. rumanus* と *M. meridionalis* の2種は、日本から産出していないことから、鮮新世中頃から前期更新世の前半(ジェラシア

図 2 日本および中国産 *Mammuthus* 属 (ただし *M. primigenius* をのぞく) の産出層準の比較と推定される陸橋形成期
中国産の種のレンジは Wei *et al.* (2006) による。

ン)には、大陸と日本の間の陸橋は存在していなかったと推定できる。そして最後に現れる *M. trogontherii* が、中国での産出が途絶える少し前の 1.2 Ma に日本に出現していることから、この時期に大陸と日本の間に陸橋が形成されたと考えられる (図 2)。

一方、中国東北部からは、多数の *M. primigenius* の化石が知られている。これらの標本について、 ^{14}C 法、ウランシリーズ法そして熱ルミネッセンス法で測定された年代は、いずれも後期更新世後半を示している (金・河村, 1996)。先に述べた日本産の同種の産出年代と化石の分布から、最終氷期の早い時期に、シベリアからサハリンを経由して北海道に通ずる陸橋が、同種の移入経路になったと考えられる (Kawamura, 2007; 樽野・河村, 2007)。

3. *Palaeoloxodon* 属

張・宗 (1983) は、中国の *Palaeoloxodon* 属として 7 種を記載し、その年代は後期鮮新世から後期更新世におよぶとした。また、中国北部の中・上部更新統からは、日本と共通のナウマンゾウ *P. naumanni* を報告した。しかし、張・宗 (1983) が *Palaeoloxodon* 属であるとし

た標本のうち、年代が鮮新世から前期更新世であることが確かなものは、Wei *et al.* (2006) により、すべて *Mammuthus* 属に移されている。*Palaeoloxodon* 属であることが確かで、年代が明らかなものは、すべて中期更新世末から後期更新世のものであり、その多くは淮河ゾウ *Palaeoloxodon huaihoensis* に同定されるであろう。*P. huaihoensis* は *P. naumanni* よりかなり大型で、第 3 大臼歯の咬板数は *P. naumanni* よりやや多い 21~23 である。比較的保存の良い頭骨が発見されているが、それらは上部更新統から産出しており (卫, 1976; 贾・卫, 1980), *P. naumanni* と比較すると、より派生的な形質を持っている。これらのことから、*P. huaihoensis* は *P. naumanni* の祖先ではなく、*P. naumanni* の祖先と考えられる化石は、中国では未発見であると言わざるを得ない。しかし、中期更新世中期以前に、*P. naumanni* の祖先にあたるものが日本から発見されていないことから、*P. naumanni* の祖先が大陸から日本に渡来したことは、確実であろう。小西・吉川 (1999) は、日本のナウマンゾウ化石の最古のものの年代よりやや古い 43 万年前に寒冷期 (MIS 12) があり、この時期に陸橋が形成されたと述べている。

また、中国で *P. naumanni* とされるものについては、その実態が明らかでなく、日本の *P. naumanni* との関係は不明である。

IV. 陸橋形成時期についてのまとめ

以上をまとめると、日本と大陸の間に存在した陸橋のうち、西方ルート (東シナ海あるいは黄海経由) が形成された時期は、中新世/鮮新世境界付近、120 万年前、63 万年前、43 万年前と考えられる。また、陸橋は鮮新世中頃にも存在した可能性は否定できない。新たに第四紀に編入されたジェラシアンには、日本と大陸の間に陸橋は存在せず、この前後の時期を含めた鮮新世後期から 1.2 Ma 頃までは、日本列島は大陸から孤立し、現在見られるような固有度の高い哺乳動物相を形成する始まりとなったと思われる。

最終氷期の初期には、北方ルート (大陸—サハリン—北海道) の陸橋が形成されたと考えられる。

謝辞 本稿は愛知教育大学の河村善也教授の査読により、大きく改善された。厚く感謝する次第である。

引用文献

Aiba, H., Baba, K. and Matsukawa, M. (2010) A new

- species of *Stegodon* (Mammalia, Proboscidea) from the Kazusa Group (Lower Pleistocene), Hachioji City, Tokyo, Japan and its evolutionary morphodynamics. *Palaeontology*, 53, 471-490.
- Dobson, M. and Kawamura, Y. (1998) Origin of the Japanese land mammal fauna: Allocation of extinct species to historically-based categories. *The Quaternary Research (Daiyonki-Kenkyu)*, 37, 385-395.
- 市原 実・亀井節夫 (1970) 大阪層群. *科学*, 40, 282-291.
- 池辺展生・石田志朗・千地万造 (1965) 近畿における旧ゾウ化石の分布と層準. *化石*, no. 9, 1-12.
- 贾兰坡 (Jia, L.P.)・卫奇 (Wei, Q.) (1980) 桑干河阳原县丁家堡水库全新统中的动物化石. *古脊椎动物与古人类*, 18, 327-333.
- 金 昌柱 (Jin, C.Z.)・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.
- 亀井節夫 (1962) 象の来た道—日本の第四紀哺乳動物群の変遷についてのいくつかの問題点—. *地球科学*, 60・61, 23-34.
- 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.
- 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. 市原 実・亀井節夫・熊井久雄・楡井 久・吉川周作編「日本の第四紀の層序区分とその国際対比」, *地質学論集*, no. 30, 181-204.
- Kawamura, Y. (1991) Quaternary mammalian faunas in the Japanese Islands. *The Quaternary Research (Daiyonki-Kenkyu)*, 30, 213-220.
- 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.
- Kawamura, Y. (2007) Last glacial and Holocene land mammals of Japanese Island: Their fauna, extinction and immigration. *The Quaternary Research (Daiyonki-Kenkyu)*, 46, 171-177.
- 河村善也 (2007) 日本の第四紀哺乳類化石研究の最近の進展. *哺乳類科学*, 47, 107-114.
- Kawamura, Y. and Taruno, H. (2000) Immigration of mammals into Japan during the Quaternary, with comments on land or ice bridge formation enabled human immigration. *Acta Anthropologia Sinica, Supplement to 19*, 264-269.
- Kawamura, Y. and Taruno, H. (2001) Late Neogene and Quaternary terrestrial mammal biostratigraphy in Japan: A revision based on recent data. "Program and late abstracts" International symposium on the assembly and breakup of Rodinia and Gondwana, and growth of Asia, 28-30.
- 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.
- 里口保文・長橋良隆・黒川勝己・吉川周作 (1999) 本州中央部に分布する鮮新—更新統の火山灰層序. *地球科学*, 53, 275-290.
- 鹿間時夫 (1962) 化石哺乳類等よりみた日本列島と大陸の陸地接続. *第四紀研究*, 2, 146-153.
- 樽 創・甲能直樹 (2002) 東京都あきる野市産 *Stegodon* 臼歯化石の再検討と日本の鮮新統産大型 *Stegodon* の種名について. *国立科学博物館専報*, no. 38, 33-41.
- 樽野博幸 (1999) 日本列島の鮮新統および中・下部更新統産長鼻類化石の産出層準. *地球科学*, 53, 258-264.
- 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「大阪層群」: 216-231, 創元社.
- 樽野博幸・河村善也 (2007) 東アジアのマンモス類—その分類, 時空分布, 進化および日本への移入についての再検討—. 亀井節夫先生傘寿記念事業会編「亀井節夫先生傘寿記念論文集」: 59-78, 亀井節夫先生傘寿記念事業会.
- Wei, G.B., Taruno, H., Kawamura, Y. and Jin, C.Z. (2006) Pliocene and Early Pleistocene primitive mammoths of northern China: Their revised taxonomy, biostratigraphy and evolution. *Journal of Geoscience, Osaka City University*, 49, 59-101, pls. 1-8.
- 卫奇 (Wei, Q.) (1976) 在泥河湾层中发现象头骨化石. *古脊椎动物与古人类*, 14, 53-57.
- Yoshikawa, S., Kawamura, Y. and Taruno, H. (2007) Land bridge formation and proboscidean immigration into the Japanese Islands during the Quaternary. *Journal of Geosciences, Osaka City University*, 50, 1-6.
- 张玉萍 (Zhang, Y.P.)・宗冠福 (Zong, G.F.) (1983) 中国的古菱齿象属. *古脊椎动物与古人类*, 21, 301-312.
- 宗冠福 (Zong, G.F.) (1995) 中国的剑齿象化石新材料及剑齿象系统分类的回顾. *古脊椎动物学报*, 33, 216-230.

The stages of land bridge formation between the Japanese Islands and the continent on the basis of faunal succession

Hiroyuki Taruno*

The stages of the land bridges between the Japanese Islands and the adjacent continent during the Pliocene and Pleistocene are estimated based on the revised first appearance of several Japanese proboscidean forms and on the comparison with the stratigraphic ranges of the related continental forms. The stages of the land bridges of the western route, by way

of the Yellow Sea and/or the East China Sea, are assigned to around the Miocene/Pliocene boundary, 1.2 Ma, 0.63 Ma, and 0.43 Ma. It is possible that the land bridge of the same route was also formed in the middle Pliocene. At the early stage of the Late Pleistocene, the northern land bridge was formed from Eurasia to Hokkaido via Sakhalin.

Keywords : Pliocene, Pleistocene, land bridge, proboscidea, Japanese Islands

* Osaka Museum of Natural History. 1-23 Nagai-koen, Higashi-sumiyoshi-ku, Osaka, 546-0034, Japan. E-mail : taruno@mus-nh.city.osaka.jp