日本列島の第四紀地史への哺乳動物相のもつ意義¹⁾

亀井 節夫²⁾・樽野 博幸³⁾・河村 善也⁴⁾

Implication of Mammal Fauna for the Quaternary Geohistory of the Japanese Islands¹⁾

Tadao KAMEI²⁾, Hiroyuki TARUNO³⁾ and Yoshinari KAWAMURA⁴⁾

This article discusses some problems on the Quaternary mammal fauna of the Japanese islands which were raised in the course of the Quaternary Map Project of the Japan Association for Quaternary Research. The characteristics of the present Japanese mammal fauna are enumerated as follows : a rich number of species per area, a high degree of endemism, and a large number of indigenous forest dwellers in the fauna. Among the many endemic species, the following are important in holding the key to the origin of fauna : *Glirulus* (Rodentia)—*Urotrichus* and *Dymecodon* (Insectivora) of the Honshu block, and *Pentalagus* (Lagomorpha)—*Diplothrix* and *Tokudaia* (Rodentia)—*Mayailurus* (Carnivora) of the Ryukyu Islands. The origin of the present mammal fauna of the Japanese Islands is assumed to date back to the Late Miocene or Pliocene time. It is also interesting that the Japanese fauna have been consistently composed of humid forest inhabitants since the time of its origin.

Next the formation of the fauna is discussed. The first appearance of the extant species was possibly at the later time of the Middle Pleistocene. Therefore, the formation of the present mammal fauna probably began at the same time, 130—200 thousand years before the present. Subsequently, after the high sea level of the Last Interglacial, most of the pre-existing species were replaced by the extant species (with the exception of some peculiar forms) and disappeared before the advent of the final phase of the Last Glacial. Immigrants from the continent to the Honshu block and the Ryukyu Islands have scarcely been recognized since the early Late Pleistocene. Immigration from the south, which was formerly considered, *viz.* of Siva-Malayan and Sino-Malayan forms, now seems unlikely, because it seems appropriate in some parts in explaining the faunal changes of the Japanese Quaternary mammals to adopt the vicariance hypothesis instead of the dispersal hypothesis.

I. ま え が き

本稿においては、日本列島の第四紀の哺乳動物相について、『第四紀地図』の作製過程で問題となったいくつ

かのうち、主要なものについて述べてみることにする。

それらは、最近の古生物学および地質学の分野での研究成果をもとに、第四紀地史における日本の哺乳動物相の研究の意義という視点から考察したものである。

- 1) 1987年7月14日受付。1986年8月22日、日本第四紀学会シンポジウム「日本第四紀研究の諸問題——第四紀地図の作製過程から」での発表『日本列島の第四紀哺乳動物相』に一部加筆。
- 2) 京都大学理学部地質学鉱物学教室 Department of Geology and Mineralogy, Faculty of Science, Kyoto University, Kyoto 606, Japan.
- 3) 大阪市立自然史博物館 Osaka Museum of Natural History, Osaka 558, Japan.
- 4) 愛知教育大学地学教室 Department of Earth Sciences, Aichi University of Education, Kariya 448, Japan.

日本列島の第四紀の哺乳動物相については、古くは前世紀末に、Edmund NAUMANN (1881) や David A. BRAUNS (1883), Karl MARTIN (1887) によって論じられた。かれらは、当時、日本で発見されていた長鼻類化石の記載をおこなうとともに、日本列島の古地理の変遷についても議論している。長鼻類化石の記載にあたっては、インドのシワリク統の哺乳動物化石を扱った FALCONER, H. & CAUTLEY P. T. の『Fauna Antiqua Sivalensis』(1846-1849) や、LYDEKKER, R. の『Siwalik and Narbada Proboscidea』(1880) が基本的な文献となり、日本のものとインドのものとの類縁関係が述べられた。このように、研究の初期から、哺乳動物化石からの古地理の考察を通じて“南方系のゾウ”という観念が生まれ、“南方からの渡来”ということが固定化したのであろう。こうして、古地理との関係と、南方系の内容ということが、哺乳動物化石から第四紀地史にアプローチする場合の2つの大きな課題となり、後世に引きつがれることとなったのである。

1920年代になると、化石資料とそれを産出する地層についての情報が蓄積され、松本彦七郎は、哺乳動物、とくに長鼻類の化石を中心に日本の第三系・第四系の生層序に関する先駆的研究をおこなった (MATSUMOTO, 1923; 松本, 1924)。その後、古生物学および地質学に関する研究が著しく進展したこととともない、日本の哺乳動物化石に関する総括的な研究報告がつぎつぎにあらわれた。とくに、哺乳動物化石の類似性をもとにして、日本列島と近隣の大륙地域との陸地接続の問題が中心的に論じられるようになった (高井, 1938, 1937; 鹿間, 1943, 1962; 直良, 1944, 1954; TAKAI, 1952; SHIKAMA, 1952)。

このような地質学ならびに古生物学の分野からの研究とは別に、現生哺乳動物を扱っている多くの研究者たちによって、動物分類学、生物地理学の立場からの研究もさかんに進められていた。しかしながら、そのほとんどは WALLACE 流の区系生物地理学にとどまり、日本列島の哺乳動物相の起源や成立の歴史的過程を正面からとりあげようとしたものはほとんどなかった。ただ、種分化論を視点の中心におき、進化学的な生物地理学の立場から日本列島の哺乳動物相をとりあげたものとして、徳田御稔の『日本生物地理』(1941) があげられる。

彼の研究は、ネズミ類を中心とするものであったが、生物相全体を広くとらえ、地史との関係を考えに入れ、種分化論を展開することによって日本列島の地史をも論じたものであり、それまでの生物地理論とは異なった画

期的なものとして高く評価されている。また、哺乳動物にもとづいて生物地理を考察する場合、小型哺乳動物のはたす役割りの重要性を強く認識させたものでもあった。

第四紀の古生物学にあって、今日では小型哺乳動物化石の重要性は十分に認識されているが、これまでは大型のものが中心となっていた。大型のものからは、動物群の移動の経路や時期といった情報が与えられ、小型のものからは生態環境についての適確な情報を知ることができる。したがって、第四紀の環境変化に対応する動物相の変遷の問題をあつかう場合、小型哺乳動物の化石の研究は不可欠のものである。日本の小類哺乳動物相に関しては、古くは鹿間時夫の葛生の石灰岩の裂か堆積物中のものについての研究 (SHIKAMA, 1949) があり、その後の鹿間、長谷川、岡藤の研究がある。また、最近のものとして、長谷川 (1966), RZEBIK-KOWALSKA and HASEGAWA (1976), KOWALSKI & HASEGAWA (1976), KAWAMURA (1977) などの一連の研究が、日本列島の第四紀の哺乳動物相の解析に貢献している。

筆者の一人亀井は、これまで大型哺乳動物とくに長鼻類の化石の研究を主とし、その結果にもとづいて日本列島の第四紀の哺乳動物相の変遷について考察を進めてきた (亀井, 1962, 1963, 1965, 1966a, 1966b, 1969, 1979; 鈴木・亀井, 1969, 1971; 亀井・瀬戸口, 1970; 亀井・那須, 1982; KAMEI & OTSUKA, 1981; KAMEI, 1981, 1984)。本稿においては、同じく大型哺乳動物化石を扱っている樽野、および小型哺乳動物化石の研究を進めている河村とともに、これまでの亀井の見解、さらに長谷川善和が日本第四紀学会編『日本の第四紀研究その発展と現状』(1977) にまとめた、“脊椎動物の変遷と分布”などに、最近の研究結果を参考としながら、検討を加えることとした。その結果、従来の知見とは異なるいくつかの問題点をあきらかにすることができたので、ここに報告し大方の御批判を仰ぎたいと考えている。

II. 日本の哺乳動物相の特徴

第四紀における哺乳動物相の変遷について考える場合、歴史的産物である現生の哺乳動物相の特徴を、まずはじめにあきらかにしておく必要がある。日本列島の哺乳動物相の特徴については、これまでに多くの人びとによっていくつかの点があげられているが、それらの間に共通するいくつかのものをまとめ、主要な特徴としてかかげてみると次のようになる。

1. 種類が豊富で、固有種が多いということ

日本列島の現生の陸生哺乳動物は、そのいずれれが大

陸のものと共通な種または類縁の種にあたり、大陸の哺乳動物群を母体とする移住者であり、地理的隔離によって亜種または別種として区別できるようになったものとみなされている(亀井, 1962)。この考えの当否について検討しようとする場合、まず、次のような2点をあきらかにしておく必要がある。

現在、地球上にいる哺乳動物は、122科、1,017属、4,237種とされる(MORRIS, 1965)。これに対して、日本列島のそれは、陸生のものについてだけでも、16科、52属、82種であり、種数としては全世界のものの2%にすぎず⁵⁾、見かけはきわめて少いように思われる。中国の陸生哺乳動物は、44科、183属、414種とされており(中国科学院自然地理編集委員会, 1981)、日本の種数は中国のものの約20%にあたる。ところが、日本列島の土地の面積は、中国のその約4%にすぎないことを考慮に入れると、日本列島には相対的に多種多様の哺乳動物がすみついていることになる。

このことについて、朝日(1977)は、日本列島が南北に長いこと、海洋性の夏雨性多雨地帯であること、島という孤立した条件にあることを理由としてあげている。

さらに、日本列島の哺乳動物には、固有種が多いことが大きな特徴となっている。82種のうち31種が固有種であり、固有度は著しく高い。亜種のレベルでは、111亜種のうち97亜種が固有のものである。

このように、固有度が高いということの内容については、属レベルで、52属のうち7属が特有であることに注目する必要がある。その7属の内容を示すと、食虫目モグラ科のヒメヒミズ属 *Dymecodon*、ヒミズ属 *Urotrichus*；兎目ウサギ科のアマミノクロウサギ属 *Pentalagus*；齧歯目ではヤマネ科のヤマネ属 *Glirulus*、ネズミ科のアマトゲネズミ属 *Tokudaia* およびケナガネズミ属 *Diplothrix*；食肉目ネコ科のイリオモテヤマネコ属 *Mayailurus* である。

これらのうち、ヒメヒミズ、ヒミズ、ヤマネの各属のものは本州地域にだけ、他は琉球列島にのみ見られるものであり、いずれも系統は古くさかのぼる。

たとえば、ヤマネ科は始新世前期以降のものであり、日本のものと同属のヤマネ属のものがフランスの Vallesian (中新世後期)より知られ、この属は現在は日本列島の本州地域にのみ残存しているものである。ヒミズ属とヒメヒミズ属のものは、ヨーロッパでは Astaracian (中統世中期)に出現し、地中生活に特殊化したものであるとされている(THENIUS, 1969)。また、琉球列島の

科も、始新アマミノクロウサギ属の属するウサギ科ムカシウサギ亜科も、始新世以来のものであり、ウサギ科は漸新世から中新世にかけてユーラシアと北米で発展し、現生属の分化は鮮新世とされている。アマミノクロウサギ属に比較的に近縁なインド北西部のアラゲウサギ属 *Caprolagus* も、鮮新世にユーラシアで分化したもののという(THENIUS, 1969)。

このように、日本列島に特有な属の古生物学的データからは、日本列島の現生哺乳動物相の起源を、中新世後期ないし鮮新世に求めることができよう。

2. 南方系および北方系要素の複合であること

日本列島は、動物地理学の分布区系からは旧北区と東洋区にまたがっている。さらに、哺乳動物の分布から両区の境界は、屋久島と奄美大島の間のトカラ海峡、すなわち渡瀬線におかれる(徳田, 1941)。

したがって、四国・九州を含む本州地域は旧北区の最南部にあたり、この点からいえば、大陸では華北区(中国科学院自然地理編集委員会, 1981)に相当することになる。ところが、本州地域には、イイズナ・オコジョのように、朝鮮半島、ウスリ、アムール、中国東北部にかけてのものと共通の要素がある。本州地域のノウサギは、それらの地域のマンシュウノウサギと同種らしいともされている(今泉, 1960)。このようにして見ると、本州地域の哺乳動物相の内容には、華北区のものばかりでなく、その北の東北区の要素、すなわち北方系の要素が多く含まれていることになる。

他方、本州地域には、ツキノワグマ、カワネズミ、サルによって代表される華中区および華南区との共通要素、すなわち南方系の要素も含まれている。本州のカモシカと同種のものは、台湾にもいるが、これもまた南方系要素といえる。このように、本州地域の哺乳動物相が、南方系と北方系の両要素の複合ということ、また、化石哺乳動物相にも同様の傾向が見られることから、第四紀を通して北方および南方の動物相の要素が、陸橋を経て日本列島に交互に渡来したというパターンが想定されることになった。

3. 森林環境の哺乳動物相であること

日本列島の植生分布については、堀田 満によれば、(1)寒帯植生、(2)亜寒帯植生(落葉針葉樹林、常緑針葉樹林)、(3)温帯植生(冷温帯落葉広葉樹林、中間温帯落葉広葉樹林、温帯針葉樹林の多い森林——ヒバ型、スギ型、モミ・ツガ型、カラマツ型、暖温帯落葉広葉樹林、暖温帯常緑広葉樹林(照葉樹林))、(4)亜熱帯

5) 科、属、種、亜種の数は、主として今泉(1960)にもとづいて算定した。

的植生, (5) 草原型植生, と分けられる(亀井・ウルム氷期以降の生物地理総研グループ, 1981)。

このような植生分布は, 日本列島における冬と夏の季節的構造, すなわち降水配合と密接な関係をもっている。(1) の寒帯植生は, 高山帯のコケモモハイマツ群集によって示されるが, 日本の場合, 植生構成種に亜高山針葉樹林のメンバーが入りこみ, 亜高山針葉樹林と同じクラスに位置づけられるものである。また, (4) の亜熱帯植生というものは, 九州・四国南部海岸のビロウとクワズイモの林, 琉球列島でガジュマルやオオバギ, またマングローブ林の構成植物群によって代表されるものである。

(5) の草原的植生というのは, モンゴルから中国東北地方に連続して見られるハネガヤを含む乾燥性草原を意味する。しかし, 日本列島ではそのようなものは認められず, 北海道の一部にあるミズゴケ高層湿原の湿性草原とか, 温帯域の小規模な自然草原のみが強いといえこれにあたるものとして見られるにすぎない。

以上のことから, 日本列島の哺乳動物をめぐる生態環境は, すべて森林環境であり, 動物たちは森林生活者として位置づけられる。このような日本列島の生態環境は, 現在のみならず, 化石資料からは第三紀以降ひきつづいていたものであることがわかる(鈴木・亀井, 1969, 1971; 亀井・那須, 1981)。日本列島では, これまで知られている第四紀の哺乳動物の化石からも, 顕著な草原生活者ないし乾燥地帯の存在を指示するものは知られていない。山口県秋芳町で知られている更新世中期のハムスター *Cricetulus* sp. (KAWAMURA, 1977) は草原環境を好み種類のものであるが, その出現はきわめて限られている。

III. 哺乳動物相の形成史

日本列島の哺乳動物相の変遷については, これまでに多くの研究者によって論じられてきたが, それらの大部分は生層序学の視点からのものであった(MATSUMOTO, 1923; 高井, 1938, 1939; 直良, 1944; TAKAI, 1952; SHIKAMA, 1952; 鹿間, 1962; 亀井, 1962, 1963, 1965, 1966a, 1966b, 1969a, 1969b; 亀井・瀬戸口, 1970; 鈴木・亀井, 1969, 1971; 鹿間・大塚, 1971; 長谷川, 1977; KAMEI, 1981, 1984; KAMEI & OTSUKA, 1981; 亀井・那須, 1982; 河村, 1982)。

しかしながら, 日本列島において産出した哺乳動物の

化石は, 量・質ともに貧弱で, 断片的で不完全な標本によって種が代表されていることが多い。種の同定, とくに現生種との対応について不明確なこともあり, さらに産出層準のあいまいさをともなうことなどから, 情報の精度はかならずしも良好とはいえない。また, 隣接する大陸諸地域の化石哺乳動物相との関係を考察する場合, 正確な同一時間面での比較や内容の分析についての共通の認識について, まだ十分な資料が得られていないといえる。このような状況のもとでは, 日本列島および大陸地域の哺乳動物化石について, 産出層準や産出状態(タフォーミー)の吟味や, 化石種と現生種との関係についての再検討が現在, 必要とされているのである。

哺乳動物化石は, 河成ないし湖成の堆積物, 三角州成ないし潟成の堆積物, 浅海およびチャネル充てん堆積物, 陸上の石灰岩の裂か充てん堆積物や洞くつの堆積物から発見ないし発掘されている。また, わが国にあっては, 大型哺乳動物の化石が, 海底から底曳き網で引き揚げられているものも少くない。これまでの産出報告ではそれらの化石の産出層準について必ずしも明確でないものも多かった。しかしながら, 最近では, 火山灰層序や微化石層序, 古地磁気編年, 各種同位体による放射年代測定, フッ素含有量やラセミ化にもとづく年代測定などによって, 第四紀の編年の時間尺度に対応できる信頼度の高い情報を求めることが可能となり, 産出層準についてより正確に認定できるようになった。

そのような状況のもとに, 主として大阪層群と古琵琶湖層群の層序と産出した哺乳動物化石の産出層準から, 次のような哺乳動物にもとづく生物帯が設けられた(KAMEI, 1984; ITIHARA, YOSHIKAWA & KAMEI, 1984)。また, それらにもとづいて, 日本列島の各地の標準的な第四系の層序を検討し, このような分帯が, 日本列島の第四系の対比, さらに国際対比においても有効であると主張されている(KAMEI, 1981; KAMEI & OTSUKA, 1981; ITIHARA et al., 1986)⁶⁾。

1. Se : *Stegodon* cf. *elephantoides* 鮮新統中部帯
2. Se : *Stegodon insignis sugiyamai* 鮮新統上部帯
3. Se : *Stegodon shodoensis akashiensis* 更新統最下部帯
4. Ms-Mpx : *Mammuthus paramammonteus shigensis*-*M. armenia-*

6) 亀井節夫(1987) 日本の第四紀の哺乳動物化石による分帯。日本地質学会第94年学術大会(大阪)講演要旨, p. 52-53。

cus proximus 帯

5. So : *Stegodon orientalis* 帯 更新統中部の下部
 6. Pn : *Palaeoloxodon naumanni* 帯 更新統中部の上部
 から更新統上部の下部
 7. Mp : *Mammuthus primigenius* 帯 更新統最上部
 8. S-C : *Sus scrofa* and *Cervus* 完新統
 (*Sika*) *nippon* 帯

この分帯とは別に、長谷川 (1977) は、日本列島の第四紀の陸生脊椎動物群を、時代的に次のように6つに区別している。この区分は、基本的には SHIKAMA (1952) ; 鹿間 (1962) ; 鹿間・大塚 (1971) らの考えにもとづいているが、長谷川はそれらを内容的に検討し、整理した。

1. 更新世前期動物群 Villafranchian
 2. 下部葛生階動物群 Günz-Mindelian
 3. 中部葛生階動物群 Mindel-Rissian
 4. 上部葛生階動物群 Riss-Würmian
 5. 花泉階動物群 Würmian
 6. 下町階動物群 完新世, 沖積世

いずれにせよ、これらの哺乳動物相の変遷の考察にあたっては、それを植生や気候の変化、古地理との対応などの見地からとらえることが進められてきた。とりわけ、古地理との関連としては、地域間の現生および化石の哺乳動物の類縁関係から移動の問題が論じられてきた。

徳田 (1941) は、日本産ネズミ類の分布から考察した日本列島の地史として、(1) 旧沖縄諸島陸塊の成立 (中新世末期あるいは鮮新世前期)、(2) 旧本州陸塊 (四国、九州を含む) の成立 (洪積世前期)、(3) 旧北海道地塊 (南千島の1部を含む)・色丹島の成立 (洪積世中期)、(4) 台湾島、隠岐島、対馬の成立 (洪積世末期)、(5) 樺太島・千島列島の成立、本州・四国・九州の分離とその属島の成立 (完新世) のような順で、各陸塊が成立したと述べた。徳田は、旧本州地塊にいる固有の生物の多くが北方系のものであるので、それらの祖先が気候の寒冷化にともない大陸から本州地域に渡来した時期には、日本列島はまだ大陸と地つづきであったとした。さらに、本州地域には、温帯要素で、しかも陸つづきでなければ渡来できないサルのようなものもいることから、本州陸塊の成立の時期は、先述の寒冷期のあとに南方から温帯性の生物が進入をはじめたころであったとしている。徳田は、その時期を、最初の寒冷期の直後の温暖期とし、当時の地質学の見解にしたがって“洪積世の初期”とした。これを現在の第四紀の区分で読みかえ

てみると、更新世の中期のはじめということになる。

化石資料から哺乳動物相の変遷を見る場合、鮮新世に日本列島にすみついていた“南方系”の温暖性の要素が、寒冷化とともにしだいに“北方系”の寒地性の要素によって置換されたという考えが一般的にとられていた。また、寒冷期と温暖期の交互のサイクルのなかで、北方および南方からの移動ということを強く見つかったために、陸地が接続していた時期を見かけより長く、また、移動の回数も実際以上に多く想定することとなった。1962年に、亀井は、更新世中期の後半には日本列島と大陸との連絡は断たれたとしたが、「現生陸生哺乳動物群の大部分を占める温帯北部・寒帯系の要素は、ウルム氷期になって、再開された朝鮮陸橋を経たり、また北方から渡来したものであろう」と述べた (亀井, 1962)。

また、鹿間らも、朝鮮陸橋は、花泉期 (ウルム) から上部葛生期 (リス・ウルム) にかけての第Ⅰ期、下部葛生期 (ギュンツ・ミンデル) から明石期 (中・後期ビラフランカ) にかけての第Ⅱ期には、“まとまって著しかった”としている (鹿間・大塚, 1971)。

これら2説では、最終氷期の海面低下期に、大陸からの陸生哺乳動物の渡来があったとしている点では共通である。したがって、このことは、日本列島の現生哺乳動物相の形成の時期は更新世後期の最終氷期の時期にあたることを意味する。また、本州地域の最終氷期および完新世初期の堆積物から、日本では絶滅している北方系の哺乳動物のヘラシカ、トナカイ、ヤギウウ、オーロックス、ウマ、オオヤマメコが化石として知られていることは、最終氷期に、北方系のマンモス動物相の要素が、本州にも渡来したためと考えられた (長谷川, 1977 ; 亀井・那須, 1982)。

しかしながら、このような考えは、主として海洋地質からの研究結果とは矛盾するとされた。大嶋 (1976, 1977) によれば、日本近海の高底地形や地質の調査からは、最終氷期の最大海面低下量は、現在とくらべて 80 ± 5 m であったとされる。そのため、津軽海峡や朝鮮海峡は閉じることなかったで、日本列島の大陸との接続、本州と北海道の陸つづきは、“リス氷期”までであったとされた。

これに対して、亀井らは、大陸棚のハイドロ・アイススタティックな沈降量と、報告されている海底堆積物および微化石のデータを参考として、構造運動による海峡域の海底の沈降量を大きく見つけることを主張した。しかし、また、富山湾から山陰沖、山陰沖から対馬海峡への2海域における調査結果をもとに、最終氷期末には朝鮮海峡は閉じることなく、海面低下量は $100 \text{ m} \pm$ であ

ったろうという見解を述べた(亀井・ウルム氷期以降の生物地理総研グループ, 1981)。

この問題について, 哺乳動物化石の研究からの検討には, 前にも述べたように, これまでは材料として移動性の大きい大型の種が扱われていた。しかしながら, 筆者の一人である河村は, 小型哺乳動物化石からの情報の重要性に着目し, 中国地域の化石資料と直接に比較することによって, 日本列島のものの再検討をおこなった⁷⁾。その結果, 小型哺乳動物相から見れば, 日本列島においては, 更新世中期の後期以前と以降とでかなりの変化があることを指摘した。陸橋問題については, 大型のものより, ネズミやモグラのように, 地表にそって移動する小型哺乳動物からの考察がより有効である。

たとえば, 齧歯類のハタネズミ科では, 固有種で現生のハタネズミ, *Microtus montebelli* が, 化石から知る限り, 最初に出現しているのは更新世中期の後期であり, それ以降にそれまでのタイリクハタネズミ *M. epiraticus*⁷⁾ と交代する。後者は, 更新世後期になって絶滅している。それと同じことが, 現生固有種のスミスネズミ *Eothenomys smithi*⁷⁾ の出現の時期と, それがそれまでのタイリクヤチネズミ *Clethrionomys rufocanus*⁷⁾ と交代してゆく過程についてもいえる。また, このことは大型のもの, シカ(ニホンシカ) *Cervus nippon* と絶滅種ニッポムカシジカ *C. praenipponicus* との関係についてもいえるらしい。

このようにすると, 現在の日本列島の哺乳動物相の形成の時期は, ハタネズミ科で現生種の最初の出現の時期, つまり更新世の中期の後期であり, 現在より 13 ないし 20 万年前におくことができる。この時期には, 寒冷期に大陸より渡来者があり, それらがそれ以前からの残存者に加わって, 日本列島の現在の哺乳動物相の基本がつくられた。

更新世中期以後は, 最終間氷期以降の日本列島の地理的隔離と最終氷期の寒冷化により, 古い種の多くは絶滅し, 固有度は高まった。このようにして形成された哺乳動物相のうち, 小型と中型のものの大部分は今日までそのまま存続したが, 中型のあるものおよび大型のナウマンゾウやヤベオオツノシカなどは, 環境変化および人類とのかかわりあいのなかで, 更新世末期から完新世初頭にかけて絶滅した⁸⁾。日本では, それら大型のものの絶滅の時期は, 約 17,000 年前から 7,000 年前にかけて

であるが, それは, 世界的な大型哺乳動物の大絶滅とほぼ一致している(MARTIN & WRIGHT, 1967; MARTIN & KLEIN, 1984; 河村, 1985)。

IV. いわゆる南方系要素について

日本列島, とくに琉球列島地域の哺乳動物相には, 東南アジアと共通の要素が見られることは古くから指摘されている(徳田, 1941, 1969; 阿部, 1955)。また, 本州地域のものについても, 東南アジア系とする考えもある(小原, 1973)。

古生物学的な立場からは, 鹿間時夫は, アカシゾウのようなパラステゴドン属 *Parastegodon* やナウマンゾウなどのパレオロクソドン属 *Palaeloxodon* の起源は, インドやジャワのインド・マレー動物相にあるとし, その要素の日本への渡来を鮮新世末から更新世前期にかけての Villafranchian の時期とした(鹿間, 1937, 1943, 1962; SHIKAMA, 1952)。これに対して, 亀井は, アカシゾウなどの動物相には中国の泥河湾動物相の要素が多くともなわれていることから, アカシゾウはそれ以前の鮮新世のインド・マレー動物相の渡来者の残存者であるとした(亀井, 1962; 亀井・瀬戸口, 1970; 鈴木・亀井, 1971; KAMEI, 1981, 1984)。

このように, 現生および化石哺乳動物の資料から, 日本列島の哺乳動物相における南方系要素ということが一般的に是認されてきた。このことは, 日本列島の中新世の哺乳動物相が北ユーラシアおよび北米要素のものであり, 鮮新世のそれは東南アジア要素が含まれるということからも想定されていた(TAKAI, 1952)。

これにもとづいて, 日本列島の哺乳動物相の変遷は, 第四紀を通して, 寒冷化にともなう植生変化のもとに, 以前から存在していた南方系要素が新しく到来した北方系要素によって徐々に交代されてきたと考えられていた。こうして, 寒冷期には北方系要素の南下, 温暖期には南方系要素の北上ということのくりかえしというパターンが図式化され, それによって日本列島の哺乳動物相の南方系要素と北方系要素の複合という特徴を説明しようとしていたのである。

ところで, このような生物地理の説明には, J. G. WILLIS (1922) や W. D. MATHEW (1915) の "Age and Area" 説にもとづく, G. G. SIMPSON (1940, 1943, 1953, 1965, 1980) や P. J. DARLINGTON, Jr. (1957,

7) 詳細については, 河村が別に報告する。これらの種の分類学的な位置について再検討をした結果, 従来とは大きく異なる結論を得ている。

8) 亀井・那須 (1982) の p. 79—94 を参照されたい。

1970)らの Dispersal biogeography の考えがベースにおかれていた。これは、本来的にある限られた地域(分布中心)で生活していた祖先種のなかのいくつかのメンバーが、なんらかの機会にもともとあった障壁(バリア)をこえて拡がり、それぞれの地域で種分化をおこすという仮説にもとづいている。この考えは、WALLACE の学説に忠実な立場に立つといわれている(PATTERSON, 1983)。

最近では、この Dispersal biogeography に対して、Vicariance biogeography (ROSEN, 1976) や Cladistic biogeography (PLATNICK & NELSON, 1978) の立場からの議論が活発に展開されている。後の2者は、Historical biogeography として大きく包括されているが、この方は、はじめ広い地域に一樣に分布していた祖先種がその地域内であとになって生じた障壁によって分割され、それぞれの地域に分かれそこで種分化をする、という考えにもとづいている(NELSON & PLATNICK, 1981; HUMPHRIES & PARENTI, 1986; SCHOCH, 1986)。

両説とも、生物地理学を進めるためには相補的な関係にあると考えられる。これまでは、日本列島の哺乳動物相の形成について、生物地理学的には前者の考えが中心となっていた。しかし、それぞれの事実の認識には、これまでのものとは異なった見解がとられるようになったものも多く、その検証のためには後者の立場からの研究も必要になっている。

たとえば、これまで日本列島の哺乳動物相の南方系インド・マレー要素の論拠とされていた長鼻類化石についての異なった見解があげられる。アカシゾウ *Stegodon akashiensis* は、インドの *St. insignis* やジャワの *St. trigonocephalus* と臼歯の形態などから近縁とされてきた(鹿間, 1937b)。しかし、頭骨の形態をもとにした分岐分類学的研究からは、それらの間に近縁性は認められず、むしろ、アカシゾウと中国のコウガゾウ(黄河象) *St. hunghoensis* との間に強い類縁関係があるとされている(SAEGUSA, 1984, MS)。

また、日本の鮮新世のステゴドン属のもの、*St. cf. elephantoides* や *St. cf. bombifrons* などは、インドやビルマのものと同一と見なされ、インド・マレー動物相を代表するものとされてきた。しかし、それらの臼歯の形態形質は、ビルマ産の模式標本と比較してあきらかに異なるものである⁹⁾。それらは、時代的には中国の楡社統第Ⅱ帯の *St. zdanskyi* に対応するとされていたが(亀井・

瀬戸口, 1970; 鹿間・大塚, 1971)、臼歯の形態形質から見てもそれとの系統的な近似性が予想される。

長鼻類のほか、鮮新世から更新世前期にかけてのシカ類についても、東南アジアからの渡来者といえるものはない。類縁関係を考えられるものもあるが、それらは、むしろ共通の先祖から分化したものといえる。この時期のシカ類についていえば、日本列島のものは、中国あるいはヨーロッパのものとの類縁が強いとされていることは重要である(OTSUKA & SHIKAMA, 1976; 大塚, 1987)。

以上のように、日本列島の新第三紀から第四紀を通しての哺乳動物相には、これまで考えられていたようなインド・マレー動物相からの渡来要素ということ是否定的である。また、更新世中期のトウヨウゾウ *St. orientalis* によって代表される“南方系要素”の渡来ということも検討を要する。現生のものでいえば、サル、ツキノワグマ、カモンカ、ミズラモグラ、カワネズミ、ムササビ、クマネズミなどもそれにあたる。このうち、サルについていえば、ニホンザルと類縁をもつ、あるいは先祖種とも考えられる *Macaca robusta* は、化石として、四川省の歌樂山、陝西省の藍田、北京の周口店第一地点から知られている(河村, 1982)。また、このものは朝鮮半島の数地点でも知られ(孫, 1986)、*Macaca* 属のものが更新世中期から後期にかけて東アジアに広く分布していたことが確かめられている。

このようなことから、かつては広分布していたものが、内部に障壁となるものが生じたため、地域的に分断され不連続分布をとることとなり、それぞれの地域で固有化したといえる¹⁰⁾。したがって、かつて考えられていたような、更新世中期初頭の日本列島へのシナ・マレー動物相または万県動物相からの渡来ということも否定的にならざるを得ない。

KAHLKE (1962) は、東アジアの更新世中期の哺乳動物相を大別して、秦嶺山脈を境に、北部秦嶺複合相(*Equus Euctenoceros/Megaloceros* 複合相またはシナ・シベリア複合相)と南部秦嶺複合相(*Stegodon-Ailuropoda* 複合相またはシナ・マレー複合相)とした。このような2大区分は、更新世中期のみならず、それ以前にもさかのぼることができよう(PEI, 1957; KAHLKE, 1961)。

日本列島の哺乳動物相は、大局的には前者の北部秦嶺複合相に含まれるものであろうが、この複合相は、さらに細分され、北からツングリ相、河北(ホウベイ)相、渭

9) 樽野博幸の調査による。

10) 鈴木・亀井(1971)のp. 270—274を参照されたい。

河（ウエイホウ）相とされる。日本のものは、その中の河北相および渭河相との関連が強いと見なされる

(CHOW, 1958; 薛, 1985; 亀井, 1985)。さらにまた、南部秦嶺複合相の最北部にあたる楊子江とも内容的に近い。

このようにして見ると、この区分は、生物地理的に見て現在の中国の生物地理区の華北区、華中区、華南区を含めた区系と位置的に大きく異なることはない。したがって、中国北部から朝鮮半島および日本列島を含む大きな生物地理区は、現在の日本の哺乳動物相が起源した鮮新世には成立していたと見ることができよう。

最後に、“南方系要素”とは別に、“北方系要素”のことにもふれておくこととする。

北海道の哺乳動物相は、ウスリーやサハリンと共通な寒帯林地域のものによって特徴づけられている。しかしながら、エゾアカネズミやエゾヒメミズのように、それらの地域との関連性よりも本州地域との関連性を示すものもある。ナウマンゾウの分布からは、更新世後期のはじめまでは、本州と北海道との間に共通の哺乳動物が見られたことはあきらかである。このように、北海道の哺乳動物相は、更新世中期から後期のはじめにかけては今日のものとは大きく異っていたであろう。また、本州地域に多くの北方種とされるものが渡来したのもこの時期であったろう。

おそらく、更新世後期になって、最終氷期の初期にマンモス動物群の渡来があり、それらによって今日の北海道の哺乳動物相が形成されたと考えられる (KAHLKE, 1975; UKRAINTSEVA, 1986; 亀井, 1987)。

本州地域では、更新世末の堆積物から北方系要素のヒグマ、ヘラシカの化石が知られ、また、乾燥条件を示すウマ、ヤギウウ、オーロクスの化石が産出し、産出する堆積物の時代から、それらは最終氷期に南下してきたものとされている。しかし、上述のことを考慮するならば、それは、今後、検討すべき課題であり、それらは、更新世末期の針葉樹林の拡大によって、繁栄の条件を獲得したと考えられる。

V. ま と め

本稿において、『第四紀地図』の作製過程において討論された、日本列島の哺乳動物相に関するいくつかの問題点を紹介した。それらをまとめると、次のようになる。

(1) 日本列島の現生の哺乳動物相は、その内容において、面積に対しての種類の豊かさ、固有度が高いこ

と、“南方系要素”と“北方系要素”の複合であること、すべてが森林生活者であること、が特徴となっている。

(2) 固有種の系統関係や化石資料から見て、日本列島の哺乳動物相の起源は、中新世後期ないし鮮新世にさかのぼる。化石種からは、日本列島の哺乳動物相は、その時期以来、湿潤な森林環境での生活者によって構成されるという性格は一貫していたことがわかる。大規模な乾燥草原環境が存在した証拠はない。

(3) 小型哺乳動物では、本州地域に分布するハタネズミ科の現生種の最初の出現は更新世中期の後期、13ないし20万年前ごろとされ、同位のそれ以前の古い種との交代により古い種は更新世後期末に絶滅した。他の中・大型哺乳動物の化石資料を考慮に入れると、日本列島の哺乳動物相の形成は更新世中期といえる。

(4) これまで考えられていた、鮮新世以降に日本列島の哺乳動物相における南方系要素として、インド・マレー動物相の要素およびシナ・マレー動物相の要素の渡来という見解については否定的である。分布中心からの拡散によって移動があり、種分化がおこるというパターンではなく、広分布のものが内部で分断され不連続分布がおこり、種分化するというパターンで説明され、生物地理学的に検討する必要がある。

(5) 北海道地域と本州地域とは、更新世中期までは共通の哺乳動物相をもっていた。最終間氷期以後、北海道地域から本州地域は隔離され、北海道地域には、北方系のマンモス動物相の要素が渡来し、今日の動物相を形成したと考えられる。

謝 辞

本稿をまとめるにあたっては、次の方がたとえ討論を通して御教示や貴重な意見や資料をいただき、また、御協力を得た。ここに厚く感謝の意を表する。

E. AGUIRRE (スペイン国立自然科学博物館)、鎮西清高 (京都大)、I. A. DUBROVO (ソ連科学アカデミー古生物学研究所)、長鼻類団研のメンバー各氏、長谷川善和 (横浜国立大)、春成秀爾 (国立歴史民俗博)、平山廉 (京都大)、市原 実 (大阪市大)、犬塚則久 (東京大)、H. D. KAHLKE (第四紀古生物学研究所、ワイマール)、神谷英利 (京都大)、北川芳男 (静修短大)、木村方一 (北教大札幌)、久家直之 (京都大)、B. KURTÉN (ヘルシンキ大学)、仲谷英夫 (香川大)、那須孝悌 (大阪自然

史博), 西村 昭 (地質調査所), 西脇二一 (京都大), 野上裕生 (京大霊長研), 岡崎美彦 (北九州市自然史博), 大西郁夫 (島根大), 大嶋和雄 (地質調査所), 大塚裕之 (鹿児島大), 斎藤文紀 (地質調査所), 三枝春生 (京都大), 瀬戸口烈司 (京大霊長研), 鈴木敬治 (福島大), 高橋啓一 (日歯大新潟), 竹村厚司 (京都大), 竹村恵二 (京都大), H. TOBIEN (ヨハネス・グーテンベルグ大学, マインツ), 富田幸光 (国立科博), 渡部真人 (北海道開拓記念館), 薛 祥熙 (西北大学, 西安), 山本嘉一郎 (光華女子短大), 周 明鎮 (中国科学院古脊椎動物与古人類研究所)

引用文献

- 阿部余四男 (1955) 日本産哺乳動物相の由来. 日本生物地理学会報, **16**—**19**, p. 384—388.
- 朝日 稔 (1977) 日本の哺乳動物 (玉川選書). 玉川大学出版部, 東京, 236 p.
- BRAUNS, D. (1883) Ueber Japanische diluviale Säugethiere. *Zeitsch. deutsche geol. Gesel.*, **35**, p. 1—58.
- CHOW, M. M. (1958) Mammalian Faunas and Correlation of Tertiary and Early Pleistocene of South China. *Jour. Palaeont. Soc. India*, **3** (Birbal Sahni Memorial Number), p. 123—130.
- 中国科学院<中国自然地理>編集委員会 (1981) 中国の動物地理, 日中出版, 東京, 366 p.
- DARLINGTON, P. J. (1957) *Zoogeography: The geographical distribution of animal*. John Wiley & Sons, New York, 675 p.
- DARLINGTON, P. J. Jr. (1970) A practical criticism of Hennig-Brundin "Phylogenetic Systematics" and Antarctic biogeography. *Syst. Zool.* **19**, p. 1—18.
- 長谷川善和 (1966) 日本の第四紀小型哺乳動物化石相について. 化石, **11**, p. 31—40.
- 長谷川善和 (1977) 脊椎動物の変遷と分布. 日本第四紀学会編: 日本の第四紀研究 その発展と現状. 東大出版会, 東京, p. 227—243.
- HUMPHRIES, C. J. & L. R. PARENTI (1986) *Cladistic Biogeography*. Clarendon, Oxford, 98p.
- 今泉吉典 (1950) 哺乳類. 今泉・黒田・岡田: 日本の動物 (脊椎動物篇 2), 日本出版社, 大阪, p. 1—162.
- 今泉吉典 (1960) 原色日本哺乳類図鑑. 保育社, 大阪, 196 p.
- ITIHARA, M., S. YOSHIKAWA & T. KAMEI (1984) The Pliocene-Pleistocene Boundary of the Osaka Group, Japan. *Proc. 27th I. G. C. Vol. 3* (Quaternary Geology and Geomorphology), Utrecht, p. 23—34.
- ITIHARA, M. & the Working Group on Subdivision of the Japanese Quaternary and its International Correlation (1986) Subdivision and Correlation of the Quaternary in Japan. *Recent Progress of Natural Sciences in Japan*, **11**, (Quaternary Research), Science Council of Japan, Tokyo, p. 3—16.
- KAHLKE, H. D. (1961) On the Complex of the *Stegodon-Ailuropoda* Fauna of Southern China and the chronological position of *Gigantopithecus Blacki* v. Koenigswald. *Vertebr. Palasiatica*, **2**, p. 83—100.
- KAHLKE, H. D. (1969) Zur relativen Chronologie ostasiatischer mittelpleistozänen Faunen und Hominidea-Funde. G. KURTH (ed.) *Evolution and Hominization*, Gustav Fischer, Stuttgart, p. 91—118.
- KAHLKE, H. D. (1975) Die Südgrenze des spätpleistozänen Europäisch-Sibirischen Faunenblocks in Ostasien. *Quartärpaläontologie*, **1**, p. 243—253.
- 亀井節夫 (1962) 象のきた道 日本の第四紀哺乳動物の変遷についてのいくつかの問題点. 地球科学, **60**・**61**, p. 23—34.
- 亀井節夫 (1963) 第四紀の古生態学 日本列島の第四紀哺乳動物群の変遷を中心として. 植物分類地理, **19**, p. 186—189.
- 亀井節夫 (1965) 動物. 杉原莊介編: 日本の考古学 II 先史時代, 河出書房, 東京, p. 59—70.
- 亀井節夫 (1966a) 哺乳動物の古生物学的研究. 哺乳類科学, **10**, p. 21—33.
- 亀井節夫 (1966b) 哺乳動物より見た第四紀の生物地理. 第四紀研究, **5**, p. 76—77.
- 亀井節夫 (1969) 氷河時代のけものたち, とくにニホンザルのきた道. モンキー, **13**, p. 5—12.
- 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**, p. 1—11.
- 亀井節夫 (1985) 由哺乳動物化石談大阪群与黄土層. 王・笹嶋編: 中国黄土研究の新進展, 陝西人民出版社, 西安, p. 109—114.
- 亀井節夫 (1987) 北海道根室海峡で新たに発見されたマンモスゾウ臼歯化石. 松井愈教授記念論文集, 札幌, p. 1—12.
- 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**, p. 158—163.
- 亀井節夫・ウルム氷期以降の生物地理 総研グループ (1981) 最終氷期における日本列島の動・植物相. 第四紀研究, **20**, p. 191—201.
- 亀井節夫・那須孝悌 (1982) 生物相の変化. 新堀・柴崎編: 第四紀 (第二版), 地球科学講座 11, 共立出版, 東京, p. 64—104.
- KAMEI, T. (1981) Faunal Succession of Pleistocene Mammals in the Japanese Islands: An Aspect. *Quartärpaläontologie*, **4**, p. 165—174.
- KAMEI, T. (1984) Fossil Mammals, Lake Biwa and fossil mammals, faunal changes since the Pliocene time. HORIE, S. (ed.): *Lake Biwa*, Dr. W. Junk, Dordrecht, p. 475—495.
- KAMEI, T. & H. OTSUKA (1981) The Plio-Pleistocene Stratigraphy of Japan in relation to Proboscidean evolution. *Proc. Field Conference N/Q Boundary, India*, Geol. Surv. India, Calcutta, p. 83—88.
- 河村善也 (1982) 日本の第四紀哺乳動物の生物地理. 哺

- 乳類科学, **43**・**44**, p. 99—130.
- 河村善也 (1985) 最終氷期以降の日本の哺乳動物相の変遷. 月刊地球, **7**, (6), 349—353.
- KAWAMURA, Y. (1977) The First Discovery of Fossil Hamster in Japan. *Jour. Speol. Soc. Japan*, **2**, p. 13—18.
- KOWALSKI, K. & Y. HASEGAWA, (1976) Quaternary rodents from Japan. *Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo*, ser. C, **2**, p. 31—66.
- MARTIN, K. (1887) Fossile Säugethierreste von Java und Japan. *Beitr. Geol. Ost Asiens u. Australiens IV* (Sam. Reichs-Museum in Leiden, Ser. 1, Bd. 4), p. 25—69.
- MARTIN, P. S. & H. E. WRIGHT JR. (ed.) (1967) *Pleistocene Extinction*. Yale U. P., New Haven, 453 p.
- MARTIN, P. S. & R. G. KLEIN (ed.) (1984) *Quaternary Extinction*. Univ. Arizona P., Arizona, 892 p.
- MATHEW, W. D. (1915) Climate and Evolution. *Ann. New York Acad. Sci.*, **24**, p. 171—318.
- MATSUMOTO, H. (1923) Mammalian Horizons of the Japanese Tertiary revised stratigraphically, and the Interrelation of the Terrestrial and Marine Deposits. *Proc. Pan-Pacific Sci. Congress, Australia*, **1**, p. 887—896.
- 松本彦七郎 (1924) 日本産化石象の種類 (略報) 地質学雑誌, **31**, p. 255—272.
- MORRIS, D. (1965) *The Mammals, a guide to the living species*. Harper & Row, New York, 448 p.
- 直良信夫 (1944) 日本哺乳動物史. 養徳社, 265 p.
- 直良信夫 (1954) 日本旧石器時代の研究. 寧楽書房, 東京, 298 p.
- NAUMANN, E. (1881) Ueber japanische Elephanten der Vorzeit. *Palaeontographica*, **28**, S. 1—40.
- NELSON, G. & N. PLATNICK (1981) *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia U. P., New York, 567 p.
- 小原秀雄 (1973) 山と森の動物. ライフ・ネーチュアライブラリー: 日本の生物, タイム・ライフ・ブックス, 東京, p. 93—104.
- 大嶋和雄 (1976—1977) 海峡形成史 (I) — (VIII), 地質ニュース, **266**: p. 10—21, **267**: p. 30—39, **270**: p. 16—26, **272**: p. 24—29, **273**: p. 14—24; **274**: p. 35—43.
- 大塚裕之 (1987) 日本列島における更新世中・後期の哺乳動物化石群, 西八木層の哺乳動物化石に関連して. 国立歴史民族博物館研究報告, 第13集 (明石市西八木海岸の発掘調査), p. 275—287.
- OTSUKA, H. & T. SHIKAMA (1977) Studies on Fossil Deer of the Takao Collection (Pleistocene Deer Fauna in the Seto Inland Sea, West Japan; part 1, *Bull. Natn. Sci. Mus.* ser. C, **3**, p. 9—40.
- PATTERSON, C. (1983) Aims and methods in biogeography. *Syst. Assoc. Spec.* **23**, (SIMS, R-W., PRICE, J. H. & P. E. S. WHALLEY (ed.): *Evolution, Time and Space: The Emergence of the Biosphere*, Academic Press, London)p. 1—28.
- PEI, W. C. (1957) The zoogeographical divisions of Quaternary mammalian fauna in China. *Vartabr. Palasiatica*, **1**, p. 9—24.
- PLATNICK, N. I. & G. NELSON (1978) A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.*, **27**, p. 1—16.
- REZEBIK—KOWALSKA, B. R. & Y. HASEGAWA (1976) New materials to the knowledge of the genus *Shikamiosorex* HASEGAWA 1957 (Insectivora, Mammalia). *Acta Zool. Cracov*, **21**, p. 341—357.
- ROSEN, D. E. (1976) A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst. Zool.*, **24**, p. 431—464.
- SAEGUSA, H. (1984) Cranial Morphology and Phylogenetic Relationship of some Stegodonts. 京都大学修士論文 (MS) 83 p.
- SCHOCH, R. M. (1986) *Phylogenetic Reconstruction in Paleontology*. Van Nostrand Reinhold, New York, 351 p.
- 鹿間時夫 (1937a) 化石象産地としての日本列島. 科学, **7**, p. 216—217.
- 鹿間時夫 (1937b) アカシゾウ (*Parastegodon akashiensis* TAKAI) の頭骨の研究, 植物及動物, **5**, p. 1491—1502.
- 鹿間時夫 (1943) 哺乳動物から観たる東亜の洪積世について (1). 満州帝国国立中央博物館論叢, **6**, p. 9—110.
- 鹿間時夫 (1962) 化石哺乳等類よりみた日本列島と大陸との陸地接続. 第四紀研究, **2**, p. 146—153.
- 鹿間時夫・大塚裕之 (1971) 東支那海の陸橋. 九州周辺海域の地質学的諸問題 (日本地質学会 1971 年総会シンポジウム資料), p. 131—139.
- SHIKAMA, T. (1949) The Kuzuu Ossuaries: Geological and Palaeontological studies of the limestone fissure deposits, in Kuzuu, Totigi Prefecture. *Sci. Rep. Tohoku Univ.*, ser. geol. **22**, p. 1—201.
- SHIKAMA, T. (1952) The Japanese Quaternary, its Outline and Historical Review. *Sci. Rep. Yokohama Natl. Univ.* sec. II, **1**, p. 29—73.
- SIMPSON, G. G. (1940) Mammals and land bridge. *Jour. Washington Acad. Sci.*, **30**, p. 137—163.
- SIMPSON, G. G. (1943) Mammals and the Nature of Continents. *Amer. Jour. Sci.*, **241**, p. 1—31.
- SIMPSON, G. G. (1953) *Evolution and Geography*. Condon Lectures, Oregon State System of Higher Education, Eugene.
- SIMPSON, G. G. (1965) *The Geography of Evolution*. Chilton Books, Philadelphia and New York.
- SIMPSON, G. G. (1980) *Why and How: Some Problems and Methods in Historical Biology*. Pergamon Press, Oxford, England.
- 孫宝基 (SOHN Pokce) (金子・中山訳) (1986) 韓国の中世および上部更新統の古環境. 旧石器考古学, **32**, p. 69—88.

- 鈴木敬治・亀井節夫 (1969) 森林の変遷と生物の移動.
科学, **39**, p. 19—27.
- 鈴木敬治・亀井節夫 (1971) 第四紀の生物地理. 羽鳥・
柴崎編: 第四紀 地球科学講座 11, 共立出版, p.
269—303.
- 高井冬二 (1938) 本邦に於ける新生代哺乳動物 (予報).
地質学雑誌, **44**, p. 745—763.
- 高井冬二 (1939) 本邦新生界産哺乳動物の或るものに就
て (其の一). 地質学雑誌, **46**, p. 481—489.
- TAKAI, F. (1952) The historical development of the
Mammalian Fauna of Eastern Asia and the inter-
relationships of Continent since the Mesozoic. *Jap.*
Jour. Geol. Geogr., **22**, p. 169—201.
- THENIUS, E. (1969) *Phylogenie des Mammalia*. Water de
Gruyter, Berlin, 722 p.
- 徳田御稔 (1941) 日本生物地理 東亜鼠類の進化学的研究
より見たる日本列島の地史及び生物相の発達史. 古
今書院, 201 p.
- 徳田御稔 (1969) 生物地理学. 築地書館, 東京, 199 p.
- UKRAINTSEVA, V. V. (1986) On the Composition of the
Forage of the Large Herbivorous Mammals of the
Mammoth Epoch : Significance for Palaeontological
and Palaeogeographical Reconstruction. *Quartär-
paläontologic*, **6**, p. 231—238.
- WILLIS, J. C. (1922) *Age and Area : A study of geographical
distribution and origin of species*. Cambridge U. P.,
Cambridge, England, 259p.
- 薛 祥煦 (XUE Xiangxu) (1985) 中国黄土分布区第四
紀哺乳動物化石. 正・笹嶋編: 中国黄土研究の新進展,
陝西人民出版社, 西安, p. 115—146.