

第四紀の気候変動と種多様性: 氷期-間氷期サイクルに対する海生生物の応答

北村晃寿

静岡大学理学部生物地球環境科学科

Quaternary climatic changes and species diversity: responses of marine organisms to glacial- interglacial cycles

Akihisa Kitamura

Department of Biology Geosciences, Shizuoka University, Shizuoka 422-8529 (seakita@ipc.shizuoka.ac.jp)

Abstract. Quaternary climatic changes are characterized by orbitally induced glacial-interglacial cycles with periods of about 23,000, 41,000 and 100,000 years and sea-level oscillations of 70-130 m. These changes influence the biogeography of species through changes in physical and chemical parameters and the formation and destruction of environmental barriers, and create opportunities for increase of species diversity through the insolation of populations. However, the fossil record indicates that rates of speciation and extinction during the Quaternary were not significantly higher than during the pre-Quaternary. It is therefore thought that most evolutionary changes that take place in some populations over thousands of years are likely to be wiped off by recombination of populations with the following climatic change. Species have responded to rapid environmental change by migration without adaptive evolution. In other words, the Quaternary glacial-interglacial cycles strongly affected species diversity at a locality or in a region.

This conclusion is consistent with the history of Pleistocene molluscs in the Sea of Japan. The warm Tsushima Current has come into the Sea of Japan recurrently during each interglacial stage since oxygen isotope stage 59 (ca. 1.7 Ma). After the opening of the Tsushima Strait, the regional species diversity in the sea has varied drastically in response to glacial-interglacial cycles. It is worthy that benthic communities with a very low species diversity of molluscs temporarily appeared at offshore environment during warming associated with inflow of the warm Tsushima Current. This inner- to outer-shelf environment existed with a lateral scale of a few kilometers and a vertical scale of a few tens of meters during at least three transitions from oxygen isotope stages 48 to 47, 44 to 43 and 32 to 31. These deglaciation periods coincided with the three highest peak of summer solar insolation at Northern Hemisphere between oxygen isotope stages 50 and 26. Thus, anomalously high seasonality induced by orbital-insolation cycles may have an important influence on regional species diversity in the early Pleistocene Sea of Japan. On the other hand, the fossil records indicate that there is not significant variance in rates of speciation and extinction through the Quaternary, aside from the extinction of endemic species during the middle to late Pleistocene.

Key words: Quaternary, glacial-interglacial cycles, species diversity, biotic responses, Sea of Japan, molluscs

はじめに

加速器質量分析 (AMS) 法による放射性炭素年代測定, 表面電離型質量分析計 (TIMS) を用いたウラン系列年代測定, Mg/Ca比やSr/Ca比や不飽和アルケノンに基づく古水温計, 氷床コアの気泡中の酸素同位体比測定などの技術革新によって, 氷期-間氷期サイクルとそれに伴う環境変動に関して新たな知見が次々と得られている (Cronin, 1999; 阿部・千喜, 1999; Zacho *et al.*, 2001; Rind, 2002; Lambeck *et al.*, 2002; 福澤ほか, 2003). 例えば, Milankovitch (1941) は氷期-間氷期サイクルの原因を北半球高緯度の夏季日射量の変化としたが, 近年, 低緯度の日射量変化による熱帯域の海洋-大気システムの変化が原因であるという考えが提示されている (Henderson and Slowey, 2000; Kukla *et al.*, 2002). また, 地球気候の変化のタイミングは世界同時で

はなく, トレンドも一様でないことが判明しており, 例えば日本列島の最終氷期以降の温暖化はヨーロッパよりも数百年早く始まったという (Nakagawa *et al.*, 2003). このように第四紀の氷期-間氷期サイクルに関する古気候・古海洋学の進展は著しいが, 2.7Maに顕著となったこと, 0.6Maを境に4.1万年周期 (地軸の傾き) の卓越する小振幅のパターンから, 10万年周期 (離心率) の卓越する大振幅のパターンに移行したこと, 氷河性海水準の変動量は0.6Ma以前は70m前後で, それ以降は最大130mである, といった変動様式の大枠は変わっていない.

この氷期-間氷期サイクルに伴う気候・環境変動によって出現した地理的障害 (氷床の出現や陸橋の消滅など) は, 生物多様性を創出する異所的種分化をもたらす. そして, その後の気候・環境変動による地理的障害の消滅は, 種の分布域の拡大を促進し, 二次的種分化の機会を生む. した

がって、氷期—間氷期サイクルに伴う非生物的環境要因は、生物の多様性を生み出す駆動力の一つと考えられ、これまでに多くの研究が行われている。例えば、最終氷期以降の気候・環境変動に伴って分布域の変った樹種の遺伝子解析の結果は、分布の中心や前線では遺伝的変異 (genetic variability) が増加し、“しんがり”の分布境界では低下する傾向が見出されている (Davis and Shaw, 2001)。一方、第四紀の種分化と絶滅の速度はそれ以前の時代と差のないことが指摘されている (Cronin and Ikeya, 1990; Valentine and Jablonski, 1993)。これらのことから、氷期—間氷期サイクルは遺伝的多様性を創出するが、種の多様性への影響としては小さかったと考えられている (Bennett, 1990)。

つまり、氷期—間氷期サイクルに対して種や個体群は、進化よりも移動によって対応したのである。そして、その際の生物群集の挙動は、多くの場合 Gleasonian model に適合する (例えば, Jackson and Overpeck, 2000)。すなわち各種ないし亜種はそれぞれ特有の耐性と移動様式・速度と生活史を持ち、さらに他種との相互作用 (例えば競争や捕食) の程度も関係するので、気候・環境変動に対しての応答は各種・亜種ごとに異なる。したがって、氷期—間氷期サイクルは、ある地域の種多様性の変化には大きな影響を与えた。

この一般論の構築には、化石記録が重要な役割を果たした。そこには生態学の及ぶ時間スケールを超えた生態系の変動の記録が保存されているからである。そして、近年では人類活動に伴う地球温暖化の種多様性への影響を予測する際に、各地の第四系の化石記録の重要度は増している。そこで本論では、まず氷期—間氷期サイクルに伴う種や個体群の変化を化石記録から抽出する方法を紹介する。そして、これまで筆者が研究してきた日本海沿岸に分布する海成第四系の大桑層の化石記録を例にとり、日本海における氷期—間氷期サイクルの種多様性への影響について紹介する。

化石記録の解析方法

浅海動物の進化と生物地理への氷期—間氷期サイクルの影響を検討するためには、第一に化石記録と酸素同位体ステージとを対比する必要がある。それには絶対年代測定、微化石層序学、古地磁気層序学、生態層序学 (ecostratigraphy)、シーケンス層序学などの複数の層序学的手法を用いなくてはならない。

第二に、シーケンス境界やラビンメント面や海退期侵食面 (regressive erosion surfaces of marine erosion) の形成による化石記録の系統的変改・消失を評価・検討しなくてはならない (Roy *et al.*, 1996; 安藤・近藤, 1999)。それには海水準の最低期にも沖浜に深にあった場所の堆積シーケンスとの対比によって、境界面と時間面の層位関係を明らかにすることが最良の方法である。

第三に、年層堆積物を除いた堆積物中の化石記録につい

ては、化石記録の時間平均化を評価しなくてはならない。その方法としては、現世堆積物に関しては過剰 ^{210}Pb 法 (Nittroer *et al.*, 1979)、過去4万年の化石試料に関しては ^{14}C 年代 (Flessa and Kowalewski, 1994) があり、それ以前の化石試料では内生二枚貝の産出姿勢の解析 (Kondo, 1987) が有効である。

第四に、化石記録の信頼性を評価する必要がある。特に、産出頻度の少ない分類群を研究対象とする場合には、その層序学的範囲の信頼区間の算出は重要である (Marshall, 1990)。Kitamura and Ubukata (2003) は、大桑層の化石記録において暖水系貝類の出現順序を検討する際に、Marshall (1990) の提示した手法を適用して各種の出現層準の信頼区間を求めた。

最後に、氷期—間氷期サイクルを通じての環境因子の緯度・高度 (海洋生物では深度) 勾配の変化を考慮する必要がある。特に、気候変動による海水温変化と海水準変動に伴う底水温変化とが相殺関係にある沖合の底生動物の分布変化は複雑なので、海洋表層に生息する分類群 (例えば、浮遊性有孔虫) との比較検討が不可欠である (Kitamura *et al.*, 2000)。

日本海における氷期—間氷期サイクルの種多様性への影響

第四紀の日本海的环境変動

日本海の深海底は多くのコア試料が掘削されているが、第四紀の堆積層の多くの層準で石灰質化石が溶解していた (Kheradyar, 1992)。そのため、氷期—間氷期サイクルに関連した古生物学的・古海洋学的研究は珪藻群集に関するものに限られている (例えば, Koizumi, 1992; Tada *et al.*, 1992)。一方、陸上に露出する鮮新—下部更新統は石灰質化石を多産するので、古生物学的研究や古環境解析が活発に行われており (北里, 1975; 高山ほか, 1988; Kanazawa, 1990; Ozawa and Kamiya, 2001; Yamada *et al.*, 2002など)、特に北陸堆積盆の化石記録は詳細に解読されている (例えば, Kaseno and Matsuura, 1965; Ogasawara, 1977; Hasegawa, 1979; 高山ほか, 1988; 北村・近藤, 1990; 高田, 2000)。これらの研究と大桑層の浮遊性有孔虫の層位分布の調査から、Kitamura *et al.* (2001) は間氷期ごとに対馬海流が流入するようになったのは同位体ステージ 59 (1.7Ma) からであることを明らかにした (図1)。海洋学的観点から見れば、これは対馬海峡が1.7Ma に出現したことを意味し、その形成過程は2Ma頃にフィリピン海プレートの沈みこみの方向が北から北西に変化したことに伴う沖縄トラフ北部の反時計回りの回転 (Kamata and Kodama, 1999) によると推定される。また浮遊性有孔虫 *Globorotalia inflata* の時空分布から1.3Maまでの対馬海峡は現在よりも深かったと考えられるので、氷期の低海水準期にも日本列島はアジア大陸とは接続しなかった可能性が高い (図1) (Kitamura *et al.*, 2001)。この対馬海峡の出現による隔離は、日本列島の陸上生物の種多様性の増大をもたらしたであろう。

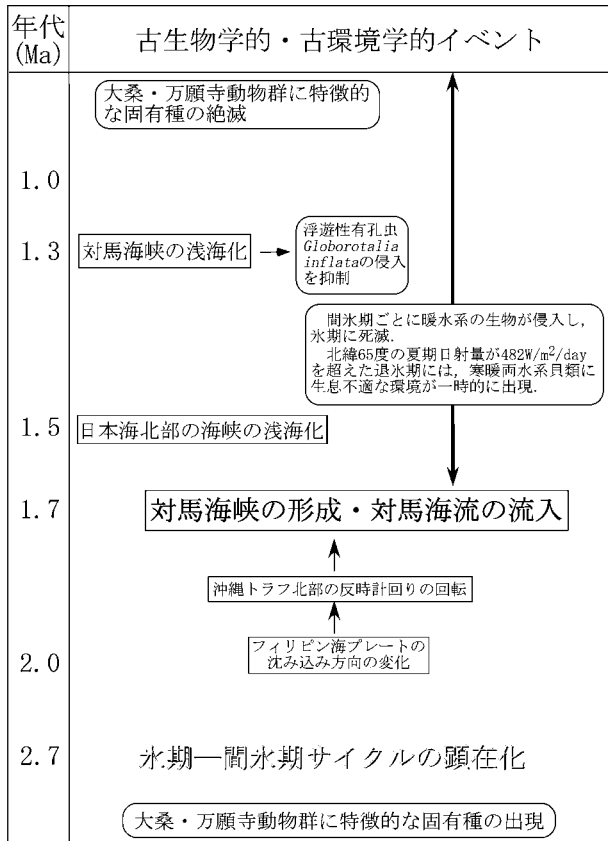


図1. 2.7 Maから1.0 Maまでの日本海に起きた古生物学的・古環境学的イベント. Kitamura *et al.* (2001), 天野 (2001), Kitamura (in press)に基づく.

後期更新世以降の日本海の環境変動史に関しては、小泉 (1987), Oba *et al.* (1991), Itaki and Ikehara (2003) などの研究がある。そして、最新の対馬海流流入の開始 (暦年代で11,600年前) で、日本海南方海域の表層水温は500年間に5℃も上昇したと推定されている (Ishiwatari *et al.*, 1999)。これは過去2万年間の日本周辺海域で起こった温暖化現象としては最速である。したがって、大桑層の堆積期間にも、このような急速な温暖化現象に伴う貝類相の変遷が10回以上起こった (Kitamura *et al.*, 1994)。

大桑・万願寺動物群の固有種の絶滅過程

現世の日本海浅海には固有種は見られないが、前期更新世の日本海浅海には、*Turritella saishuensis saishuensis*, *Anadara amacula*, *Clinocardium fastosum* などの50種以上の固有種が生息していた。これらの大桑・万願寺動物群に特徴的な固有種の時空分布に関しては、天野が精力的に研究している (Amano, in press など)。そして、固有種は中新世末期の寒冷化に伴う海面低下と東北脊梁山脈の隆起によって閉鎖的になった日本海で北方系要素や温暖種が種分化したものであり、そのほとんどが中新世後期から2.75 Ma (氷期-間氷期サイクルが顕著となる時代に相当) までに出現し、そして多くは1.0 Ma以降に絶滅したことが明らかにされた (天野, 2001)。この絶滅の原因としては、氷期の

表層の汽水化と深層部の強還元環境が考えられている (天野, 2001)。

上記のように1.7 Ma以降の間氷期には対馬海流が流入したので、間氷期の温暖化によって固有種が絶滅したとは考えられない。また、同期間の氷期にも絶滅は起きていない。一方、酸素同位体変動曲線では、1Ma前後の間氷期の値には顕著な差は見られないが氷期の値には差があり、特に0.7 Ma以降では0.3%大きくなる (Ruddiman *et al.*, 1989; Shackleton *et al.*, 1990)。したがって、筆者も固有種の絶滅時期は1 Ma以降のシベリア氷期にあるという考えを支持する。しかし、日本海沿岸では1 Ma以降の海成層の露出は極めて乏しい。したがって、大桑・万願寺動物群の固有種の絶滅過程は推量の域を脱することはできないだろう。しかしながら、2.75 Maから1.0 Maまでの日本海浅海の貝類の変遷パターンは、氷期-間氷期サイクルが種分化を促進しないという一般論を強く支持する。

大桑層の化石記録に基づく日本海における過去の温暖化に対する貝類の応答

石川県金沢市周辺に分布する下部更新統大桑層には氷期-間氷期サイクルに伴う寒暖両水系貝類化石群集の交互出現が見られる。そこで、ここでは氷期から間氷期への温暖化期に見られる寒水系貝類と暖水系貝類の地理境界の変遷様式と暖水系種の移動様式について述べる。

大桑層の化石記録は、氷期から間氷期への温暖化期の貝類相の変遷様式には二つがあることを示す (Kitamura *et al.*, 2000)。第一のタイプは寒水系貝類 (現生種の生息域の中心が冷温帯区) に暖水系貝類 (現生種の生息域の中心が暖温帯区以南) が混在するもので、種数は増大する (図2)。第二のタイプは、寒水系貝類の消滅後、しばらくして暖水系貝類が出現するタイプであり、その間に種の多様性は減少した。前者は対馬海流の流入と平行して、寒暖両水系生物の境界が温暖化に伴って北上したことによって生じたと解釈できる。一方、後者は水温の年格差の増大により寒暖両水系貝類に生息不適な環境が一時的に現れたと考えられ、同位体ステージ 48/47, 44/43, 32/31 の変換期に見られる。これらはいずれも北緯65°の夏期日射量が490W/m²/dayを超える退氷期である (順に495, 493, 500W/m²/dayである) (図2) (Kitamura, in press)。ちなみに、現在の北緯65°の夏期日射量は427W/m²/dayで、過去3万年間の最小値は2.2万年前の418W/m²/dayで、最大値は1万年前の469W/m²/dayである。

Suzuki *et al.* (2001) は石垣島の群体サンゴ化石の酸素同位体比を測定し、最終間氷期の表層海水温の季節性は現在よりも大きかったことを明らかにした。そして最終間氷期の北半球の夏期日射量 (北緯65°では486W/m²/day) が現在よりも (北緯65°では427W/m²/day, 最終氷期以降の最大値は1万年前の469W/m²/day) 高いことから、季節性の増大の原因は日射量の差にあるとした。夏期日射量の増加は風系循環を強化し、それによって亜熱帯循環系 (subtropical gyre) もまた強化される。その結果、黒潮の流量の季節性

が増大したのである。沖縄海域は対馬海流のいわば源流域にあたるから、その水温の季節性の増大は日本海にも伝播したであろう。ゆえに、北半球の夏期日射量が高い退氷期の対馬海流流入開始期の日本海陸棚では、例外的な水温の季節性が生じて、寒暖両水系の貝類の生息を阻害する環境が一時的かつ局地的に現れたと考えられる。要するに、ストレスによる種多様性の低下が起きたのである。なお大桑層の化石記録から、この環境は水深にして数10 m、距離にして4 kmの広がりをもってたと推定される(Kitamura, in press)。そして、上記の解釈が正しいのならば、今後15万年、480 W/m²/dayをも超えないので日本海陸棚においては寒暖両水系貝類の生息を阻害する環境は現れないと予測される。

おわりに

このように氷期—間氷期サイクルに対する種の多様性に関する研究は、各同位体ステージの固有性にも注目する段階になっている。例えば Kucera and Kennett (2002) は、1Ma 頃に分化した浮遊性有孔虫 *Neogloboquadrina pachyderma* sinistral に関して、ハラミヨイイベント(約1.07-0.99Ma)の同位体ステージ30から27にかけての氷期—間氷期サイクルが低振幅の変動だったので、遺伝的变化が蓄積して分化したのではないかと述べている。こうした研究を行うには化石記録の分解能を向上させることはもとより、現生種の地理分布情報も必要不可欠である。しかし、日本周辺海域で最も温暖化の影響を受けると予測されている日本北方海域においては陸棚の貝類の地理情報すら得られていない。そのため、筆者らは産業技術総合研究(旧地質調査所)が採取した貝類試料から地理分布情報を編纂する作業を開始し、オホーツク海については資料を公表している(Kitamura *et al.*, 2002)。こうした生物地理の情報や第四紀の化石記録解読の高精度化によって、生態学の及ぶ時間スケールを超えた時間スケールの気候変動に対する生物の多様性に関する知見がさらに得られるであろう。

謝辞

査読を通して有益な議論をいただいた上越教育大学天野和孝博士と高知大学近藤康生博士に感謝する。

文献

- 阿部彩子・千喜良稔, 1999. 過去1万年の気候はいかに変化したか, 科学, **69**, 697-705.
- 天野和孝, 2001. 日本海側における鮮新世の軟体動物群と古海況. 生物科学, **53**, 178-184.
- Amano, K., in press. Biogeography and the Pleistocene extinction of neogastropods in the Japan Sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- 安藤寿男・近藤康生, 1999. 化石密集層の形成様式と堆積シーケンス—化石密集層は堆積シーケンス内でどのように分布するのか—. 地質学論集, **54**, 7-28.
- Bennett, K. D., 1990. Milankovitch cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time. *Paleobiology*, **16**, 11-21.
- Berger, A., 1992. Orbital Variations and Insolation Database. *IGBP PAGES/World Data Center-A for Paleoclimatology Data Contribution Series # 92-007*. NOAA/NGDC Paleoclimatology Program, Boulder CO, USA. <ftp://ftp.ngdc.noaa.gov/paleo/insolation/orbit91>.
- Cronin, T. M., 1999. *Principles of Paleoclimatology*. 560p., Columbia University Press, New York.
- Cronin, T. M. and Ikeya, N., 1990. Tectonic events and climatic change: opportunities for speciation in Cenozoic marine Ostracoda. In Ross, R. M. and Allmon, W., eds., *Causes of Evolution: A Paleontological Perspective*, 210-248. University of Chicago Press, Chicago.
- Davis, M. B. and Shaw, R. G., 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, **292**, 673-679.
- Flessa, K. W. and Kowalewski, M., 1994. Shell survival and time-averaging in nearshore and shelf environments: estimates from the radiocarbon literature. *Lethaia*, **27**, 153-165.
- 福澤仁之・斎藤耕志・藤原 治, 2003. 日本列島における更新世後期以降の気候変動のトリガーはなにか?—チベット高原と West Pacific Warm Water Poolの役割—. 第四紀研究, **42**, 165-180.
- Hasegawa, S., 1979. Foraminifera of the Himi Group, Hokuriku province, central Japan. *Science Reports of the Tohoku University, Second Series, Geology*, **49**, 89-163.
- Henderson, G. M. and Slowey, N. C., 2000. Evidence from U-Th dating against Northern Hemisphere forcing of the penultimate deglaciation. *Nature*, **404**, 61-66.
- Ishiwatari, R., Yamada, K., Matsumoto, K., Houtatsu, M. and Naraoka, H., 1999. Organic molecular and carbon isotopic records of the Japan Sea over the past 30 kyr. *Paleoceanography*, **14**, 260-270.
- Itaki, T. and Ikehara, K., 2003. Radiolarian biozonation for the upper Quaternary in the Japan Sea. *Journal of the Geological Society of Japan*, **109**, 96-105.
- Jackson, S. T. and Overpeck, J. T., 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. In Erwin, D. H. and Wing, S. L., eds., *Deep Time: Paleobiology's Perspective*, 194-220. The Paleontological Society, Kansas.
- Kamata, H. and Kodama, K., 1999. Volcanic history and tectonics of the Southwest Japan Arc. *Island Arc*, **8**, 393-403.
- Kanazawa, K., 1990. Early Pleistocene glacio- eustatic sea-level fluctuations as deduced from periodic changes in cold- and warm-water molluscan associations in the Shimokita Peninsula, Northeast Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **79**, 263-273.
- Kaseno, Y. and Matsuura, N., 1965. Pliocene shells from the Omma Formation around Kanazawa City, Japan. *The Science Reports of Kanazawa University*, **10**, 27-62.
- Kheradjar, T., 1992. Pleistocene planktonic foraminiferal assemblages and paleotemperature fluctuations in Japan Sea, Site 798. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, **127/128**, 457-470.
- Kitamura, A., in press. Effects of seasonality, forced by orbital-insolation cycles, on offshore molluscan faunal change during rapid warming in the Sea of Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.
- Kitamura, A., Kawakami, I., Okamoto, F., Ikehara, K., Noda, A. and Katayama, H., 2002. Distribution of mollusc shells in the Sea of Okhotsk, off Hokkaido. *Bulletin of the Geological Survey of Japan*, **53**, 483-558.
- Kitamura, A., Kondo, Y., Sakai, H. and Horii, M., 1994. 41,000-year orbital obliquity expressed as cyclic changes in lithofacies and molluscan content, early Pleistocene Omma Formation, central Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **112**, 345-361.
- 北村晃寿・近藤康生, 1990. 前期更新世の氷河性海水準変動による堆積サイクルと貝化石群集の周期的変化—模式地の大桑層中部の例—. 地質学雑誌, **96**, 19-36.
- Kitamura, A., Omote, H. and Oda, M., 2000. Molluscan response to early Pleistocene rapid warming in the Sea of Japan. *Geology*, **28**, 723-726.
- Kitamura, A., Takano, O., Takada, H. and Omote, H., 2001. Late Pliocene-early Pleistocene paleoceanographic evolution of the Sea of Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **172**, 81-98.

- Kitamura, A. and Ubukata, T., 2003. The sequence of local recolonization of warm-water marine molluscan species during a deglacial warming climate phase: a case study from the early Pleistocene of the Sea of Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **199**, 83-94.
- 北里 洋, 1975. 男鹿半島上部新生界の地質および年代. 東北大学理学部地質学古生物学教室研究邦文報告, **75**, 17-49.
- 小泉 格, 1987. 完新世における対馬暖流の脈動. 第四紀研究, **26**, 13-25.
- Koizumi, I., 1992. Biostratigraphy and paleoceanography of the Japan Sea based on diatoms: ODP Leg 127. In Tsuchi, R. and Ingle, Jr. J. C., eds., *Pacific Neogene: Environment, Evolution and Events*, 15-24. University of Tokyo Press, Tokyo.
- Kondo, Y., 1987. Burrowing depth of infaunal bivalves - observation of living species and its relation to shell morphology. *Transactions and Proceedings of the Palaeontological Society of Japan, New Series*, (148), 306-323.
- Kucera, M. and Kennett, J. P., 2002. Causes and consequences of a middle Pleistocene origin of the modern planktonic foraminifer *Neogloboquadrina pachyderma sinistral*. *Geology*, **30**, 539-542.
- Kukla, G. J., Clement, A. C., Cane, M. A., Gavin, J. E. and Zebiak, S. E., 2002. Last interglacial and early glacial ENSO. *Quaternary Research*, **58**, 27-31.
- Lambeck, K., Esat, T. M. and Potter, E.-K., 2002. Links between climate and sea levels for the past three million years. *Nature*, **419**, 199-206.
- Marshall, C. R., 1990. Confidence intervals on stratigraphic ranges. *Paleobiology*, **16**, 1-10.
- Milankovitch, M. K., 1941. Kanon der Erdbestrahlung und seine Anwendung auf das Eiszeitenproblem. *Royal Serbian Academy Special Publication*, **133**, 1-633. Israel Program for Scientific Translation, U. S. Department of Commerce.
- Nakagawa, T., Kitagawa, H., Yasuda, Y., Tarasov, P. E., Nishida, K., Gotanda, K., Sawai, Y. and Yangtze River Civilization Program Members, 2003. Asynchronous climate changes in the N. Atlantic and Japan during the Last Termination. *Science*, **299**, 688-691.
- Nittrouer, C. A., Sternberg, R. W., Carpenter, R. C. and Bennett, J. T., 1979. The use of Pb-210 geochronology as a sedimentological tool: application to the Washington continental shelf. *Marine Geology*, **31**, 297-316.
- Oba, T., Kato, M., Kitazato, H., Koizumi, I., Omura, A., Sakai, T. and Takayama, T., 1991. Paleoenvironmental changes in the Japan Sea during the last 85,000 years. *Paleoceanography*, **6**, 499-518.
- Ogasawara, K., 1977. Paleontological analysis of Omma Fauna from Toyama-Ishikawa area, Hokuriku Province, Japan. *Science Reports of the Tohoku University, Second Series, Geology*, **47**, 43-156.
- Ozawa, H. and Kamiya, T., 2001. Palaeoceanographic records related to glacio-eustatic fluctuations in the Pleistocene Japan Sea coast based on ostracods from the Omma Formation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **170**, 27-48.
- Rind, D., 2002. The sun's role in climate variations. *Science*, **296**, 673-677.
- Roy, K., Valentine, J. W., Jablonski, D. and Kidwell, S. M., 1996. Scales of climatic variability and time averaging in Pleistocene biotas: implications for ecology and evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 458-463.
- Ruddiman, W. F., Raymo, M. E., Martinson, D. G., Clement, B. M. and Backman, J., 1989. Pleistocene evolution: Northern Hemisphere ice sheets and North Atlantic Ocean. *Paleoceanography*, **4**, 353-412.
- Shackleton, N. J., Bergeret, A. and Peltier, W. R., 1990. An alternative astronomical calibration of the lower Pleistocene timescale based on ODP Site 677. *The Transactions of the Royal Society of Edinburgh-Earth Sciences*, **81**, 251-261.
- Suzuki, A., Gagan, M. K., Deckker, P. D., Omura, A., Yukino, I. and Kawahata, H., 2001. Last interglacial coral record of enhanced insolation seasonality and seawater ¹⁸O enrichment in the Ryukyu Islands, northwest Pacific. *Geophysical Research Letters*, **28**, 3685-3688.
- Tada, R., Koizumi, I., Cramp, A. and Rahman, A., 1992. Correlation of dark and light layers, and the origin of their cyclicity in the Quaternary sediments from the Japan Sea. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, **127/128**, 577-601.
- 高田裕行, 2000. 有孔虫化石群集解析にもとづく富山県小矢部市周辺の大桑層堆積時(後期鮮新世~前期更新世)の古環境変遷. 化石, (67), 1-18.
- 高山俊明・加藤道雄・工藤哲朗・佐藤時幸・亀尾浩司, 1988. 日本海側に発達する最上部新生界の石灰質微化石層序, その2, 北陸堆積盆地. 石油技術協会誌, **53**, 9-27.
- Valentine, J. W. and Jablonski, D., 1993. Fossil communities: compositional variation at many time scales. In Ricklefs, R. E. and Schluter, D., eds., *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, 341-349. University of Chicago Press, Chicago.
- Yamada, K., Irizuki, T. and Tanaka, Y., 2002. Cyclic sea-level changes based on fossil ostracode faunas from the Upper Pliocene Sasaoka Formation, Akita Prefecture, northeast Japan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **185**, 115-132.
- Zacho, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. and Billup, K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, **292**, 686-692.

(2003年9月25日受付, 2003年12月2日受理)

