

**Ancient DNA を用いた先史時代 琉球列島へのイノシシ・家畜ブタ導入に
関する動物考古学的研究**

**Zooarchaeological study of introduction of *Sus scrofa* into the prehistoric
Ryukyu Islands based on ancient DNA analysis**

高橋 遼平

総合研究大学院大学

先導科学研究科 生命共生体進化学専攻

博士論文（理学）

平成 24 年度

(2012)

論文要旨

現在の琉球列島の食文化に家畜ブタは必要不可欠な存在だが、その起源は不明瞭である。文献史実では琉球列島への最古の家畜ブタ導入は14世紀頃とされ、それ以前は琉球列島に固有の野生イノシシであるリュウキュウイノシシが狩猟されていたと考えられてきた。しかし近年では琉球列島や周辺地域を対象とした考古学・動物考古学研究から、12世紀以前の先史時代にイノシシ・もしくは家畜ブタ（以下 *Sus* 属と省略）が外部諸地域から導入されていた可能性が指摘されている。本論文では先史時代の琉球列島へ外部地域から *Sus* 属が導入された時期や地域・経路を解明するため、琉球列島の現生及び先史時代遺跡から出土した *Sus* 属の歯や骨を用いて形態解析と ancient DNA (aDNA) 解析を行った。

本論文は全6章から構成される。

第1章では家畜ブタや様々な家畜動物の起源や拡散に関する動物考古学研究や分子系統学研究を概観した。また本章では琉球列島の形成史や先史時代文化に関する研究も概観した。

第2章には解析に使用した遺跡資料と現生資料、そして解析手法を記載した。琉球列島は地質学・考古学的に北部圏、中部圏、南部圏の3つに区分される。本論文ではこれらのうち中部圏と南部圏の先史時代遺跡から出土した資料を解析した。さらに本論文では現生リュウキュウイノシシの遺伝的変異の程度を確認するため、現生個体の mtDNA D-loop 領域を解析した。

第3章では沖縄本島の野国貝塚群（約7200 - 4400年前）を含む中部圏の遺跡から出土した *Sus* 属の歯や骨を用いて形態・aDNA 解析を行った。野国貝塚群から出土した下顎第三臼歯 (M_3) の計測値を現生リュウキュウイノシシや沖縄諸島の他の遺跡資料（約4800 - 1400年前）と比較した結果、野国貝塚群から出土した *Sus* 属の M_3 のサイズ分布は、現生リュウキュウイノシシや他の遺跡資料とは異なり小さい事が判明した。また野国貝塚群から出土した下顎骨から得られた mtDNA D-loop 領域の塩基配列情報をデータベースから取得した世界の *Sus* 属と比較した結果、野国貝塚群から現生リュウキュウイノシシと遺伝的に異なる系統に属する *Sus* 属の配列タイプを検出した。

第4章では琉球列島南部圏に属する石垣島の大田原遺跡（約4100 - 3800年前）と神田貝塚（約1600 - 900年前）、宮古島のアラフ遺跡（約2800 - 800年前）と長墓遺跡（約1900 - 1400年前）から出土した *Sus* 属の骨を用いて aDNA 解析を実施した。この結果石垣島の遺跡から出土した *Sus* 属は全て現生リュウキュウイノシシと遺伝的に近縁であった。一方宮古島のアラフ遺跡と長墓遺跡からは、現生リュウキュウイノシシと遺伝的に異なる系統に属する個体が検出された。

第5章では現生リュウキュウイノシシの遺伝的変異の程度を検討した。リュウキュウイノシシの生息する全7島のうち6島由来の113個体を用いた mtDNA 解析の結果、これらは全て遺伝的に近縁であり、他のアジアの *Sus* 属系統と近縁な配列タイプは現生集団から検

出されなかった。

第6章では研究結果をまとめ、先史時代の琉球列島を舞台とした *Sus* 属の導入について考察した。琉球列島中部圏では約 7200 - 4400 年前、南部圏でも約 2000 年前に琉球列島の野生イノシシであるリュウキュウイノシシとは形態・遺伝的に異なる特徴を持つ *Sus* 属が存在した事が判明した。この結果から 1) 先史時代の琉球列島には遺伝的に異なる野生イノシシが複数系統存在した、2) 先史時代の琉球列島へ人類が近隣地域から *Sus* 属を導入していた、という 2 仮説が考えられた。

しかし仮説 1 で示すように先史時代の琉球列島に複数の野生イノシシ系統が混在していた場合、a) 現在は生息地域ごとに異なるイノシシ系統が生き残っている可能性が高いが、113 個体の現生リュウキュウイノシシを解析しても遺伝的に異なる系統は確認されなかった。b) また複数のイノシシ系統は、アジア大陸と琉球列島が地続きであった可能性のある約 8 万年前より古い時期に渡来し、遺跡が形成された時期まで多型を維持していた事になる。しかしシミュレーションによる推定の結果、複数のイノシシ系統がどちらか 1 系統に固定する事なく約 7 万 5000 年間維持される確率は低い (1%以下)。従って本研究では琉球列島にかつて複数系統の野生イノシシがいたという仮説 1 は支持されなかった。

以上の結果から本研究では、先史時代の琉球列島やその周辺地域で *Sus* 属を伴う人類の移動が生じていたという仮説 2 が支持された。野国貝塚群が属する琉球列島中部圏とアラフ遺跡や長墓遺跡が属する南部圏の間では物質文化交流が 12 世紀頃まで生じていなかったとされるため、中部圏と南部圏では異なる *Sus* 属の導入経路があったと考えられる。先史時代の琉球列島中部圏は考古学的に九州との交流が指摘されている。しかし野国貝塚群から出土した *Sus* 属は、九州等のニホンイノシシやアジア大陸の野生イノシシよりも小さい M_3 を持つうえ、リュウキュウイノシシよりもさらに小型であるため、これらの地域の野生イノシシが直接導入されたとは考えにくい。野国貝塚群の *Sus* 属は、家畜化の影響を受けて M_3 が矮小化していた可能性も考えられる。アラフ遺跡や長墓遺跡が属する琉球列島南部圏の先史時代文化は、フィリピンやミクロネシア等を含む海外諸地域に影響されていた可能性がある。島嶼部東南アジアやオセアニアでは、約 3300 年前以降に人類が家畜ブタを伴って移動や交流をしていた事が知られているため、琉球列島南部圏の *Sus* 属の導入はこれらの先史時代人類の移動や交流による可能性も考えられる。

本論文では先史時代の琉球列島に複数の *Sus* 属の導入経路が存在した可能性を示した。また本研究成果は先史時代の東アジアや東南アジア、オセアニアにおける *Sus* 属を伴う人類の移動や交流に琉球列島が含まれていた可能性をも示している。

Summary

Although domestic pigs play an important role in traditional food resources in the Ryukyu Islands, southern Japan, the origin of domestic pigs in the Ryukyu Islands is not clear yet. From historical evidence, the oldest date for the introduction of domestic pigs to the Ryukyu Islands was in the 14th century AD. It has been believed that there were no domestic pigs in Ryukyu before this introduction (earlier than 14th century AD), rather people hunted Ryukyu wild boar, one of the subspecies of wild boar that inhabits the Ryukyu Islands. Recent archaeological and zooarchaeological studies in the Ryukyu Islands and surrounding areas, however, suggest that there is a possibility that wild boar or domestic pigs (*Sus*) may have been introduced to the Ryukyu Islands in the prehistoric times, which is earlier than the 12th century AD according to archaeological chronology. In this thesis, I analyzed tooth samples and ancient DNA (aDNA) derived from bone of *Sus* excavated from prehistoric sites in the Ryukyu Islands as well as the modern Ryukyu wild boar samples, and investigated morphologically and molecular phylogenetically whether external introduction of *Sus* into the Ryukyu Islands took place during prehistoric times.

This thesis consists of six chapters.

Chapter one describes previous archaeological and molecular phylogenetic studies concerning the origin and dispersal over the world of various domestic animals including domestic pigs. In this chapter, I also reviewed previous studies on the formation of the Ryukyu Islands as well as prehistoric culture of the Ryukyu.

Chapter two describes archaeological and modern samples, and methods of analyses used in this thesis. Based on geological and archaeological knowledge, the Ryukyu Islands can be divided into three cultural regions, North, Central, and South regions. Of these three cultural regions, for the following analyses, I used archaeological samples from prehistoric sites in Central and South cultural regions. Furthermore, nucleotide sequences of mtDNA D-loop region of modern Ryukyu wild boar were determined to investigate the extent of genetic variation among present population of Ryukyu wild boar.

In Chapter three, I analyzed morphological and molecular phylogenetic characteristics of *Sus* tooth samples and aDNA from bones excavated from the sites in Central region, including Noguni shell middens (ca.7200 - 4400 years ago) on Okinawa main Island. Measurements of lower third molars from Noguni shell middens were compared with those of *Sus* remains from later sites in the Okinawa Islands (ca.4800 - 1400 years ago) as well as modern Ryukyu wild boar. Based on measurements of lower third molars, *Sus* samples from the Noguni shell middens were distinctly smaller than those from modern Ryukyu wild boar and other ancient sites in the Okinawa Islands. In addition to morphological analysis,

nucleotide sequences of ancient mtDNA D-loop region from mandibles of the Noguni shell middens were compared with those of *Sus* in other parts of the world collected from a database. Phylogenetic analysis using aDNA sequence types showed that some sequence types from the Noguni shell middens made a different cluster from modern Ryukyu wild boar, suggesting a presence of the different genetic *Sus* lineage from modern Ryukyu wild boar at that time.

In Chapter four, aDNA analysis was carried out by using *Sus* bone samples excavated from Ohtabaru site (ca.4100 - 3800 years ago) and Kanda shell midden (ca.1600 - 900 years ago) in Ishigaki Island, Arafu site (ca.2800 - 800 years ago) and Nagabaka site (ca.1900 - 1400 years ago) in Miyako Island, which belonged to South cultural region. All aDNA sequence types from prehistoric sites in Ishigaki Island were genetically close or identical to those of modern Ryukyu wild boar. However, sequence types from Arafu site and Nagabaka site were in different lineages from modern Ryukyu wild boar but had rather close relationship to other Asian *Sus* lineages: the similar situation was observed as in Noguni samples.

In Chapter five, I investigated the extent of genetic variation among present population of Ryukyu wild boar to find out whether the different lineage detected from ancient samples still exist among the present populations. Ryukyu wild boar inhabits seven islands in the Ryukyu Islands. Phylogenetic studies based on the mtDNA analysis of 113 Individuals from six of the seven islands show all individuals are genetically close to each other, and no sequence type is either identical or similar to other Asian *Sus* lineages.

Chapter six discusses the possibility of the external introduction of *Sus* into the prehistoric Ryukyu Islands. In the present study, some *Sus* samples from prehistoric sites in the Central (ca.7200 - 800 years ago) and South cultural regions (ca.2000 years ago) had different morphological / genetic characteristics from modern Ryukyu wild boar. Concerning the origin of these *Sus* population from the prehistoric sites in Ryukyu, I propose two possible hypotheses: first, there were at least two genetic lineages of wild boar inhabited the prehistoric Ryukyu Islands; second, introduction of *Sus* to the Ryukyu Islands by human took place during prehistoric times. I distinguish these hypotheses as follows.

In the case of former hypothesis, a) It is very likely that some surviving population has different genetic characteristic from those of other habitats (islands). However, multiple lineages of wild boar were not found in 113 individuals from present populations. b) Furthermore, if multiple lineages of wild boar really existed in the prehistoric Ryukyu Islands, they must have migrated from Asian Continent to Ryukyu at the time when land bridge connected these regions, which is earlier than 80,000 years ago. Based on estimation using simulation, probability for coexistence of multiple *Sus* lineages for the period of 75,000 years

was calculated and it reveals to be lower than 1%. These results indicate that it is unlikely that multiple lineages of wild boar coexisted in the prehistoric Ryukyu Islands.

Thus, the latter hypothesis that prehistoric introduction of *Sus* into the Ryukyu Islands by human was supported by my study. It has been suggested that the South cultural region had no archaeological links with North and Central regions until historic time, ca. 12th century AD. This archaeological evidence infers a possibility of more than one introduction pathways of *Sus* from outside of the Ryukyu directly to the Central or South Cultural regions during prehistoric times. In the case of Noguni shell middens, some cultural factors of prehistoric Central regions were considered to be related to Jomon culture in Kyushu. This archaeological evidence suggests that *Sus* population was introduced from main land Japan or from the Asian Continent via Kyushu region. In this case the transported *Sus* cannot be hunted wild boar because the size of wild boar in both mainland Japan and Asian Continent is much larger than those of Noguni shell middens. There is a possibility that lower third molars of *Sus* from Noguni shell middens were reduced in size as the consequence of domestication. In contrast, prehistoric culture of South cultural region including Arafu and Nagabaka sites were considered to be related to those of Island Southeast Asia such as the Philippines as well as Micronesia. Since it is revealed that prehistoric human dispersal and peopling in Island Southeast Asia and Oceania was accompanied by domestic pigs and other animals, introduction of *Sus* population to South cultural region of Ryukyu might be involved in such prehistoric interaction of humans.

In this thesis I conclude multiple pathways of *Sus* introduction to the Ryukyu Islands existed during prehistoric times. Furthermore, present study indicates the possibility that cultural interaction and movement of prehistoric human took place between the Ryukyu Islands and surrounding areas, accompanied by *Sus*.

目次

図・表・写真リスト

第1章 緒論 -1-

- 第1節 動物考古学と家畜化に関する研究
- 第2節 動物考古学的研究への分子系統学的手法の貢献
- 第3節 家畜ブタの起源に関する先行研究
- 第4節 琉球列島の考古学研究とイノシシ・家畜ブタの起源について
- 第5節 研究目的、研究内容

第2章 資料と方法 -23-

- 第1節 使用した資料
 - 1) 形態解析と aDNA 解析に使用した遺跡資料・現生リュウキュウイノシシ資料
 - 2) DNA 解析に使用した現生資料
- 第2節 形態解析
- 第3節 分子系統学的解析
 - 1) 遺跡資料を用いた aDNA の抽出
 - 2) mtDNA D-loop 領域の増幅と塩基配列の決定
 - 3) 分子系統学的解析
 - 4) 現生リュウキュウイノシシ資料を用いた DNA 解析

第3章 琉球列島中部圏の遺跡資料の解析結果	-30-
第1節 形態解析	
第2節 分子系統学的解析	
第4章 琉球列島南部圏の遺跡資料の aDNA 解析結果	-33-
第5章 現生リュウキュウイノシシ資料の解析結果	-35-
第6章 まとめと考察、及び今後の展望	-37-
参考文献	-51-
謝辞	-68-
図	-70-
表	-99-
写真	-108-
資料（博士論文に関する発表論文等）	-117-

図・表・写真リスト

- 図 1. 琉球列島と 3 つの地質学的区分
- 図 2. リュウキュウイノシシが生息する 7 つの島と渡瀬線
- 図 3. 木崎・大城 (1977) による琉球列島と周辺地域の古地理
- 図 4. 木村 (2002) による琉球列島と周辺地域の古地理
- 図 5. 日本第四紀学会 (1987) による古地理
- 図 6. Ota (1998)、太田 (2002, 2005) による琉球列島を中心とした古地理
- 図 7. Diekmann et al. (2008) による海水準の復元図
- 図 8. 本研究で解析した先史時代琉球列島の遺跡と資料数
- 図 9. 下顎第三臼歯 (M_3) の計測点
- 図 10. 本研究で使用した PCR プライマー
- 図 11. 沖縄諸島の先史時代遺跡から出土した *Sus* 属及び沖縄本島の現生リュウキュウイノシシの M_3 計測値の散布図
- 図 12. Noguni、Gushibaru、RWB の M_3 計測値の平均とその 95%信頼区間
- 図 13. 野国貝塚群資料由来の配列タイプを含む、*Sus* 属の mtDNA D-loop 領域のうち fA を用いた NJ 系統樹
- 図 14. 野国貝塚群資料由来の配列タイプを含む、*Sus* 属の mtDNA D-loop 領域のうち fB を用いた NJ 系統樹
- 図 15. 野国貝塚群資料由来の配列タイプを含む、*Sus* 属の mtDNA D-loop 領域のうち fC を用いた NJ 系統樹
- 図 16. fA を用いた *Sus* 属の MJ ネットワーク図
- 図 17. リュウキュウイノシシと野国貝塚群資料由来の配列タイプを用いた fB に関する NJ 系統樹
- 図 18. リュウキュウイノシシ及び野国貝塚群資料由来の fA と fC を繋いだ塩基配列を使用した NJ 系統樹
- 図 19. 琉球列島南部圏の遺跡資料由来の配列タイプを含む、*Sus* 属の fA から fC を繋いだ塩基配列を使用した NJ 系統樹
- 図 20. 琉球列島南部圏の遺跡資料由来の配列タイプを含む、*Sus* 属の fA から fC を繋いだ塩基配列を使用した MJ ネットワーク図
- 図 21. 本研究で得られた遺跡資料由来の配列タイプを含む、*Sus* 属の fA に関する NJ 系統樹図
- 図 22. 本研究で得られた遺跡資料由来の配列タイプを含む、*Sus* 属の fA に関する MJ ネットワーク図

- 図 23. 現生リュウキュウイノシシの新規配列タイプを加えた、*Sus* 属の mtDNA D-loop 領域 (592bp) の NJ 系統樹
- 図 24. 現生リュウキュウイノシシの新規配列タイプを加えた、*Sus* 属の mtDNA D-loop 領域 (592bp) の MJ ネットワーク図
- 図 25. fA から fC に相当する塩基配列のうち、577bp を用いて作成した *Sus* 属の NJ 系統樹
- 図 26. fA から fC に相当する塩基配列のうち、577bp を用いて作成した *Sus* 属の MJ ネットワーク図
- 図 27. 本研究で得られた全ての fA の配列タイプを用いた *Sus* 属の NJ 系統樹
- 図 28. 本研究で得られた全ての fA の配列タイプを用いた *Sus* 属の MJ ネットワーク図
- 図 29. 遺伝的に異なる 2 つの系統が混在している確率

表 1. 琉球列島の編年

表 2. 形態解析と aDNA 解析に使用した資料数

表 3. 形態解析に使用した資料の一覧と M₃ の計測値

表 4. aDNA 解析に使用した遺跡資料の一覧と DNA 増幅結果

表 5. DNA 解析に使用した現生リュウキュウイノシシ資料の一覧

表 6. NCBI より取得した *Sus* 属の配列タイプ一覧

表 7. M₃ 計測値を用いた統計学的解析結果

表 8. 本研究で確認された配列タイプ間の塩基置換

表 9. 現生リュウキュウイノシシの解析によって得られた配列タイプとその個体数

写真 1. リュウキュウイノシシ

写真 2. 沖縄在来家畜ブタ

写真 3. 宮古島 長墓遺跡

写真 4. 遺跡から出土した骨からの骨粉採取

写真 5. 現生リュウキュウイノシシの骨からの骨粉採取-1

写真 6. 現生リュウキュウイノシシの骨からの骨粉採取-2

写真 7. 野国貝塚群 B 地点から出土した *Sus* 属の M₃

写真 8. 長墓遺跡から出土したイヌの下顎骨

写真 9. 長墓遺跡から出土した貝斧

第1章 緒論

本研究の目的は、先史時代の琉球列島におけるイノシシ・家畜ブタ（どちらも *Sus scrofa*）の導入について明らかにする事である。なお本論文では今後、イノシシと家畜ブタを区別しない際は *Sus* 属という用語を用いる。これは生物分類の観点からは正確ではなく、本来なら *Sus* 属にはヒゲイノシシ (*S. barbatus*) やスンダイボイノシシ (*S. verrucosus*)、コビトイノシシ (*S. salvanius*) 等も含まれる。しかし、家畜ブタとその祖先種であるイノシシ (*Sus scrofa*) のみを示す略称は存在しないため、本論文では便宜的に *Sus* 属という用語を利用する。また本文中で明らかに家畜ブタである、もしくは野生のイノシシである事を示す場合はそれぞれ家畜ブタ、イノシシ（野生イノシシ）と記述する。

本論文では問題の検討のために、琉球列島の先史時代遺跡より出土した *Sus* 属の骨を用いて、ancient DNA (aDNA) 解析を中心とした動物考古学的研究を行った。緒論では研究の背景として 1) 動物考古学と家畜化に関する研究、2) 動物考古学研究への分子系統学的手法 (DNA 解析) の貢献、3) 家畜ブタの起源に関する先行研究、4) 琉球列島における考古学研究の成果と家畜ブタの起源について説明する。そして緒論の最終節で 5) 本研究の目的と内容について述べる。

第1節 動物考古学と家畜化に関する研究

考古学の一分野である動物考古学 (Zooarchaeology) は、遺跡から出土した動物質遺物をもとに過去の人間と動物・環境との関係性を解明する事を目的として発達してきた (e.g. Reitz and Wing, 2008; 松井, 2008)。遺跡から出土する動物質遺物には骨、角、歯、貝殻、鱗、皮革等があり、考古学の分野ではこれらを動物遺存体と総称している (松井, 2008)。動物考古学の研究内容の中でも特に野生動物の家畜化 (家畜動物の利用開始に至る過程) は植物の栽培化問題と共に高い注目を集めている。これは動物の家畜化が現在の我々の食糧生産に深く関わっており、人類の生業の変化に強い影響を与えたと考えられるためである (Diamond, 2002)。

動物遺存体の中でも特に遺跡から頻繁に出土する動物骨や角、歯を用いた分析は、過去の人類の生業を解明するアプローチとして有用である事が指摘されており、19世紀前半から盛んに行われてきた (Rackham, 1994)。Davis (1987) は家畜化現象を検出する指標として①自然分布域外の動物の出土②形態の変化③サイズの変化④遺跡から出土する動物種の構成⑤埋葬等の文化的要素の検出⑥死亡年齢構成の検討を提唱している。特にサイズや形態の変化 (指標②、③) は家畜動物を検出する指標として最も普及した。モルモット (*Cavia porcellus*) や南米のラクダ科動物といった例外も存在するが、一般的に哺乳類は家畜化の初期段階で野生原種に比べ体サイズが小型化する事が指摘されている (e.g. Davis, 1987; Meadow, 1989; Zeder, 2006a)。例えば Peters et al. (1999) は西アジアの遺跡でウシ属 (*Bos*) の骨が約 8500 年前に矮小化している事を示し、家畜ウシ (*Bos Taurus*, *B. indicus*) の野生原種であるオーロックス (*B. primigenius*) の家畜化がシリアの Tell Halula 遺跡等で当時始まっていた可能性を指摘している。そのほかウシやヒツジ (*Ovis aries*)、ヤギ (*Capra*

hircus) といったウシ科動物の角 (Hole et al., 1969; Grigson, 1974, 1975, 1976, 1978; Zeder, 2006b) やイヌ (*Canis lupus familiaris*) の頭蓋骨 (Morey, 1992) 等でも家畜化に伴うサイズや形態の変化が報告されている。自然分布域外の動物が遺跡から出土する事も、家畜動物の利用や家畜化の初期段階にある野生動物の人為的導入を示す証拠となる (指標①)。フランスや南アフリカはヒツジの野生原種と考えられるアジアムフロン (*O. orientalis*) の分布域ではないが、フランス南部では約 8000 - 7000 年前 (Geddes, 1985) に、南アフリカでも約 2000 - 1500 年前の Die Kelders Cave (Klein, 1984) でヒツジの骨が出土している。これらは当時ヒツジが家畜として利用され、人の移動に伴っていた可能性を示している。また遺跡から出土する動物種の構成からも、人間の動物利用を検証する事が可能である (指標④)。Davis (1982) はイスラエルの複数の遺跡 (約 8 万 - 3000 年前) から出土した偶蹄目の種構成を比較しており、約 1 万 - 8000 年前を境にそれまで大多数を占めていたダマジカ (*Dama dama*) とガゼル (マウンテンガゼル: *Gazella gazella*) が激減し、代わりにヤギやウシが急増するという変化を確認した。同様の事例はギリシャの Franchthi cave でも確認されており、約 9000 - 8000 年前を境に野生動物であるアカシカ (*Cervus elaphus*) が激減し、代わりにヤギ・ヒツジが大多数を占めるような動物種構成への変化が認められている (Payne, 1975)。これらの結果は当時の人間の生業の中心が狩猟から家畜利用へ移っている様子を示している。さらに動物が人の手によって意図的に埋葬される事も人間と動物の近い関係性を示す指標となり得る (指標⑤)。例えば日本ではイヌが約 8500 年前 (縄文時代早期) 以降の遺跡から出土するが、埋葬された状態での出土例も多く、猟犬等の目的で飼育されていた可能性が考えられている (e.g. 山田, 1994; 西本, 2008a)。遺跡から出土する動物の死亡年齢構成も人間の動物利用を反映する指標である (指標⑥)。Hesse (1982)、Zeder & Hesse (2000) 及び Zeder (2001, 2006b) は西アジアの遺跡から出土したヤギの死亡年齢構成を分析し、イランの Ganji Dareh 遺跡 (約 1 万年前) ではオスの大半が若い時期に死亡しているのに対し、メスは成熟後もその多くが生存している事を明らかにした。このような死亡年齢構成は、肉の長期利用を目的とした人為的群れ管理が為された際に生じる事が知られており (Payne, 1973)、約 1 万年前に西アジアでヤギの家畜化が始まっていた可能性が指摘されている。

その他にも上述した指標を用いた先行研究は非常に多く、動物考古学研究は家畜化問題に大きな貢献をしてきた。特にこれまでの動物考古学研究は家畜の起源と家畜化の時期の特定に多くの労力を費やしており、西アジアでは「肥沃な三日月地帯」と呼ばれる地域で約 1 万年前から農耕や家畜動物の利用が開始された可能性が強く支持されている。しかし人間の生業の変化は単純・不可逆な出来事ではなく、地域により農耕や牧畜の開始・受容の仕方には様々な差があった事が指摘されている (Bar-Yosef and Meadow, 1995)。このため近年では、広い地域を扱って普遍的仮説を提示するような研究よりも、個々の地域における家畜動物の受容や地域間の繋がり、そして家畜動物の拡散経路といった、地域や時代ごとの詳細な変化を解明する研究が求められている。これらの問題の解明には様々な地域

や時代の遺跡から出土した資料を利用し、地域間を経年的に比較する必要がある。また家畜化を詳細に検討するには上述した指標を複数併用し、家畜化を示唆する傾向を確認する事も重要である。しかし動物骨のサイズや形態変化等を中心とした指標には以下に説明するような欠点や限界が存在し、遺跡の性格や出土した資料の状態によっては解析に使用できる指標が制限される、もしくは解析できない場合がある。従って上述した複数の指標を適用して様々な地域間を経年的に解析する研究は難しく、「家畜化にはどのような地域や野生原種が関連したのか」「それらがどの地域を介して拡散したのか」等の地域内・間での細かい変化を詳細に検討できる新たな解析手法が必要とされていた。

・指標①: 自然分布域外の動物の出土

この指標は過去の野生原種の生息域が把握されていない動物種には使用できない (Zeder, 2006a&b)。例えばウマ (*Equus caballus*) はその野生集団の過去の分布域が解明されていないため、遺跡から出土した個体が外部から導入されたのか、在来の個体であるか判断する事は難しい (Olsen, 2006)。また人間による動物の導入以外に、環境変化によって過去と現在の動物相が変化している可能性もあるため、動物相の変化と人間の活動を結びつける際には注意が必要である。さらに家畜化は人間がその野生原種と接触できる地域、すなわち野生原種の生息地域内で生じると考えられるため、指標①は家畜化の起源地域の特定には直接は結びつかないという根本的な問題も持つ。

・指標②、③: 骨の形態やサイズの変化

家畜化の開始時期からサイズ・形態の変化が生じるまでには時間差がある事を考慮する必要がある。しかし、動物骨や角、歯の変化がどの程度の速度や期間で生じるのかは明らかにされていない。Bökönyi (1976) は現生動物を用いた実験により、家畜化に伴う形態変化が30世代程度で生じると報告している。しかし Zeder (2006b) は家畜化の初期段階では近代的動物管理に認められるような強い選択は生じていなかったうえ、野生集団と再交雑していた可能性も考えられるため、サイズや形態の変化には Bökönyi (1976) が紹介した実験結果よりも長い時間を要すると推察している。また骨や角、歯のサイズや形態の変化は気候変動や栄養状況といった多様な要因でも生じる事が指摘されているため (e.g. Davis, 1981; Ducos and Horwitz, 1997)、各地域の遺跡資料が持つ形態・サイズに関する情報が人間の活動や地域間の交流、家畜動物の受容といった行為に直結するかは慎重に考える必要がある。さらに遺跡から出土する骨はその多くが破損しているため、形態変化を詳細に分析できる資料が少ないという問題も存在する。

・指標④、⑥: 遺跡から出土する動物種の構成や、死亡年齢構成の検討

遺跡から出土した動物骨を利用して当時の動物種構成を検討する際には、出土した動物骨が遺跡に埋没する全ての動物遺存体のうちの一部に過ぎない点を考慮する必要がある。また、死亡年齢構成の分析を行うには年齢が判定できる部位について十分な資料数が必要となる。例えば動物種の構成を検討する方法の1つに、遺跡から出土した各動物種の骨

を部位ごとにカウントし、共通する部位の数から最小個体数 (Minimum Number of Individuals: MNI) を推定する方法がある。Gejvall (1969) は遺跡から出土した動物骨についてMNIを利用した動物種構成や死亡年齢構成を検討する場合、同定可能な資料が分類群ごとに300点は必要であると論じている。この研究から資料数が不足している遺跡では動物種の構成や死亡年齢構成を検討する事は困難であり、不十分な資料数で行った分析では偏った結果が生じる危険性が示されている。また遺跡には人類によって集中的に利用されていた地点だけでなく、遺物がほとんど含まれないような場所も存在する。さらには居住区域や生活残渣の廃棄場所等と、発掘区ごとに人類の生業に関して異なる特徴が検出される事も考えられるうえ、人間によって廃棄された動物骨が野生動物によって移動・破壊される事もある (Payne, 1972)。一般的に発掘調査において対象となる発掘地点は遺跡全体のごく一部に限られるため、動物骨を採取した発掘地点が遺跡全体の性格や人類の生業を反映する場所であるかについては慎重に検討する必要がある (e.g. Payne, 1972; Meadow, 1980)。さらに遺跡から出土する動物種の構成は家畜化の影響だけでなく、ある特定種が集中的に狩猟対象となっていた場合にも変化し得る (Zeder, 2006a)。また動物種を性別ごとに分けて死亡年齢構成の推定を行うにはSus属では犬歯、ウマ等の単胎動物種では骨盤といった性的二型がはっきり認められる部位の資料が必要となる。しかし遺跡から出土する動物骨は破損している事が一般的であり、必要な部位の骨が充分に出土しなかった場合は性別ごとの死亡年齢構成の検討は難しい。

・指標⑤: 埋葬等の文化的要素の検出

動物の飼育や祭祀的利用があった時代を示すには有用であるが、これらの文化的要素の出現と家畜化の開始時期は必ずしも一致しない。

第2節 動物考古学的研究への分子系統学的手法の貢献

前述したような伝統的手法が抱える限界や欠点を補い研究を発展させるツールとして、Polymerase chain reaction (PCR) 法 (Mullis et al., 1986) の開発以降、分子系統学的手法が動物考古学研究に取り入れられるようになり、現生の家畜や野生動物を利用した家畜動物の起源やその拡散についての研究が盛んに行われている。分子系統学的解析では、対象となる動物集団や個体の遺伝情報をダイレクトに把握する事が可能である。従って骨のサイズや形態等を基準とした伝統的動物考古学研究手法よりも客観的にその系統関係や地理的分類を行う事が可能であり、家畜動物の起源を明らかにするには非常に有用な手法である。家畜化問題の検討には塩基の変異が生物の適応度に影響しないような(中立な)遺伝子がDNA マーカーとして主に利用されている。特に細胞小器官であるミトコンドリアに存在するミトコンドリア DNA (mtDNA) を用いた解析は、塩基の変異が核遺伝子に比べて非常に速いほか (Brown et al., 1979)、コピー数が非常に多い (El-Shourbagy et al., 2006)、組み換えを生じないといった実験上あるいは解析上の利点から最も普及している (e.g. Dobney and Larson, 2006)。mtDNA のなかでもタンパク質をコードしない D-loop 領域は変異の蓄積が

非常に速いため (Anderson et al., 1982)、家畜動物の起源を探る研究に特に多用されている。ただし mtDNA は母性遺伝 (Hutchison et al., 1974; Giles et al., 1980) である事から母系起源の検討しか行えないという制限も存在し、常染色体や Y 染色体上のマイクロサテライト領域やタンパクコード・非コード領域を用いた解析も実施されている。

分子系統学的手法の家畜化問題への適用例としては家畜ウシの研究が挙げられる。家畜ウシの野生原種であるオーロックスは 1627 年に絶滅したが、過去にはアジアからヨーロッパ、アフリカ大陸北部と非常に広範囲に分布していたため、家畜ウシの起源地域については長く議論されてきた (Epstein, 1984)。世界の家畜ウシはホルスタイン種や黒毛和種等を含むタウルスタイプ (*B. Taurus*: ヨーロッパ系統) と、肩にコブ (肩峰) を持つゼブタイプ (*B. indicus*: 南アジア系統) に分類される。Epstein (1971) は西アジアでオーロックスから *B. taurus* が作出された後、この *B. taurus* から *B. indicus* が人為淘汰により生じたという単一起源説を唱えている。一方で Zeuner (1963) は、異なる地域に生息する複数の野生集団が独立に家畜化された事で *B. taurus* と *B. indicus* が生じたという複数起源説を提唱している。この対立する 2 仮説を検証するため Loftus et al. (1994) は両系統の mtDNA D-loop 領域を解析し、*B. taurus* と *B. indicus* が遺伝的に異なる 2 系統に区分される事を明らかにした。さらに両系統の分岐年代が家畜化の起源として想定される約 1 万年前よりも古い (20 万年以上前) 事を根拠に、両者は遺伝的に異なる野生集団から独立に家畜化されたと論じている (Loftus et al., 1994)。*B. taurus* と *B. indicus* が異なる起源を持つ家畜ウシであるという同様の見解は、別の研究者による mtDNA D-loop 領域やマイクロサテライト領域を用いた解析でも支持されている (Bradley et al., 1996; MacHugh et al., 1997)。また近年はアフリカ大陸でも現地の野生集団が独自に家畜化された可能性も議論されている (Wendorf and Schild, 1994; Bradley et al., 1996; MacHugh et al., 1997)。これに関して Troy et al. (2001) は現生の *B. taurus* のハプロタイプがヨーロッパ (T3)、中近東 (T2)、アフリカ (T1) と地域特異的に分布する傾向を報告している。特にアフリカに高頻度で認められる T1 ハプロタイプはヨーロッパ集団から検出されず、中近東でも非常に低頻度でしか確認されないため、先行研究と同様にアフリカでも独自にウシが家畜化された可能性が支持されている (Troy et al., 2001)。家畜動物の起源を探る分子系統学的解析はその他の多くの動物種に対しても行われており、そのほとんどは複数地域 (集団) 起源である事が有力視されている。例えば伝統的手法では家畜化の地域や起源の特定が困難であったウマでは mtDNA やマイクロサテライト領域、Y 染色体遺伝子が解析されており、ユーラシア大陸に分布する多数の野生集団が家畜化に関与していた可能性が議論されている (e.g. Vilà et al., 2001, 2006; Jansen et al., 2002)。同様にブタ (Giuffra et al., 2000)、ヤギ (Luikart et al., 2001, 2006)、ヒツジ (Hiendleder et al., 2002; Bruford and Townsend, 2006) でも複数地域に生息する野生集団が家畜化に貢献したと考えられている。哺乳類以外でも分子系統学的解析は実施されており、例えば Liu et al. (2006) はニワトリ (*Gallus gallus domesticus*) とその野生原種とされるセキショクヤケイ (*Gallus gallus*) の mtDNA 解析からその家禽化のプロセスについて議論し

ている。Liu et al. (2006) による約 1000 個体由来の資料を用いた解析の結果、雲南省（中国）やインド、そしてベトナムを含むような東南アジア - 南中国地域にそれぞれ独特なハプロタイプが検出されており、野生原種からの家禽化がアジアの複数地域で生じていた可能性が指摘されている。

近年では現生動物の解析に加えて、遺跡由来の動物骨から抽出した ancient DNA (aDNA) の解析も盛んに行われている。aDNA を用いた研究報告は Higuchi et al. (1984) による 19 世紀後半に絶滅したクアッガ (*Equus quagga quagga*) の剥製から抽出した aDNA 解析が最初である。同時期には Pääbo (1985) による約 2500 年前のエジプトの人のミイラを用いた DNA 解析も行われており、それまで不可能と考えられていた化石や遺跡資料を用いた分子系統学的解析という新たな解析手法が発展するきっかけとなった。しかし生物は死後、生体内で働いていた DNA の修復・維持機能が停止するため DNA に損傷が蓄積していく (Lindahl, 1993)。DNA 損傷は修復機能の停止だけでなく、細菌や菌類等による組織の分解 (Marchiafava et al., 1974; Bell et al., 1996)、堆積土壌中の pH やイオン組成、水分、フリーラジカルや紫外線といった多様な要因に影響されると考えられ、この結果デオキシリボースからアデニンやグアニン (プリン塩基) が失われる脱プリン化 (depurination) 等を経て、DNA 配列の断片化や損失が進む (e.g. Cano, 1996; Pääbo et al., 2004; Pruvost et al., 2007)。従って化石や遺跡出土の動物骨に残っている残存 DNA は僅かであり、aDNA を用いた PCR 増幅の成功率は一般的に低く、増幅できたとしてもその配列長は非常に短い。また 1 細胞に 1 つ (1 対) しか存在しない核 DNA は、細胞中にコピーが多数存在する mtDNA に比べて損傷の影響を強く受けるため解析が難しく、現在の aDNA 解析は mtDNA を用いた母系起源の検討に留まるという制限を持つ。ただし資料中に残存する DNA の保存性には温度が大きく影響すると考えられており (Smith et al., 2001)、寒冷地域では資料から核 DNA の抽出や増幅に成功した例もある。例えば Greenwood et al. (1999) はアラスカの約 1 万 3000 年前の永久凍土層から出土したマンモス資料から核 DNA の PCR 増幅に成功している。mtDNA に関しても寒冷な地域の資料を対象とした研究では高い増幅率が報告されている。例えば Leonard et al. (2000) による永久凍土から出土した 4 万 2000 - 1 万 4000 年前のヒグマ (*Ursus arctos*) の骨を用いた aDNA 解析では 7/9 資料 (約 78%) と高確率で mtDNA の PCR 増幅に成功している。同じく永久凍土由来のヒグマ (6 万年前以降) についても、36 資料のうち半数以上から複数の断片 mtDNA が増幅されている (Barnes et al., 2002)。しかし Storey et al. (2007) による約 2900 - 500 年前のチリの遺跡から出土したニワトリの骨を用いた aDNA 解析では、増幅率が 32% (12/37 資料) と寒冷な地域に比べて低くなっている事が伺える。また Edwards (2004) によるイスラエルやシリア、アフリカといった温暖な地域の遺跡 (約 9000 - 1000 年前) から出土したウシ属の骨を用いた aDNA 解析では、全 101 資料のうち僅か 12 個体でしか mtDNA の増幅が確認されなかった。このように寒冷な地域に埋没する資料に残存する DNA の保存性は温暖な地域由来の資料に比べて高い事が一般的であるが、近年では永久凍土地帯以外にも DNA の保存性を高めるような地域や環境が存在

する事も報告されている。例えば **Poinar et al. (2003)** はアメリカ ネバダ州の洞穴から得られた地上性ナマケモノの糞化石から核 DNA の増幅に成功している。

気温に加え、発掘後の資料の取り扱いによって残存 DNA の状態が大きく変化する事も判明している。フランスの **Pontvallain** にある遺跡では 1947 年と 2004 年に発掘調査が実施され、同一個体由来のオーロックスの骨(約 3200 年前)がこの両方の発掘調査で確認された。**Pruvost et al. (2007)** は出土した資料の取り扱いによって残存する DNA 量に変化が生じるかどうか確認するため、1947 年及び 2004 年の発掘調査で得られた同一個体由来のオーロックスの骨を用いて aDNA の PCR 増幅を行った。この結果、同一個体由来の骨であるにもかかわらず、1947 年に発掘された資料(全 10 点)からは 1 つも DNA の増幅に成功しなかった一方、2007 年に出土した資料(全 9 点)では全ての資料で DNA 増幅が確認され、153 - 201bp の塩基配列を得ている (**Pruvost et al., 2007**)。1947 年に発掘された資料は発掘後ボール紙製の箱に入れられ、気温や湿度の調整を受けることなく長期間保管されていたが、2004 年発掘資料に関しては 1) 資料を周りの堆積物ごと採取する事で大気中に晒さない 2) 手袋を着用した資料採取 3) 資料の水洗いをせずブラシにより泥を落とす 4) 採取後は直ちに -20℃ で保管する、といった従来の発掘調査では行われていないサンプリング手法を採用している。このように化石や遺跡から出土する動物骨中に残存する DNA の保存状態は遺跡周辺の環境だけでなくサンプリング手法も含む様々な要素に影響を受ける。このため分析者は遺跡の発掘調査に携わる考古学者らと協力関係を築きながらサンプリングを行い、それらを適切に管理する必要がある。また解析する DNA 領域を短く区切り、複数のプライマーセットを用いた PCR を実施する事で増幅率を上げるといった、現生動物を対象とした解析では一般的ではない特殊な実験手法も必要となる。

aDNA 解析では増幅率の低さに加えて、資料から増幅された塩基配列情報の信頼性についても慎重に検討する必要がある。例えば上述した DNA の損傷の過程の中で、塩基からアミノ基が失われる反応である脱アミノ化 (**deamination**) が生じると、本来はシトシンであった塩基がウラシルに変化する。このウラシルを持つ DNA 鎖が PCR 法により増幅されると、複製鎖では本来シトシンであった塩基座位がチミンに変異するため、同一資料由来の PCR 産物から複数の配列タイプが検出される事になる (e.g. **Cano, 1996; Greenwood et al., 1999; Pääbo et al., 2004**)。対象種が保有する真の塩基配列情報を把握するには、抽出された DNA を用いて PCR 増幅を独立に複数回実施するほか、PCR 産物のクローニング等を行う事により塩基配列情報の相同性を確認する必要がある。また資料中の残存 DNA が僅かであるため、aDNA 解析を行う場合は外部環境や現生個体由来の DNA、さらには遺跡で資料を採り上げた人間や、その後の管理を行った人間の DNA に起因したコンタミネーションについても厳重に注意する必要がある。**Malmström et al. (2005)** は約 5300 - 4500 年前、及び約 700 - 500 年前の遺跡から出土したイヌの骨から抽出した aDNA を PCR 増幅する際に、イヌに加えてヒトの mtDNA を対象とした PCR プライマーを併用する事でコンタミネーションの有無を確認している。この結果イヌの骨から抽出された aDNA からイヌだけでなく

ヒトの mtDNA も増幅され、ヒト DNA のコンタミネーションが生じている事が示された。Malmström et al. (2005) は増幅された DNA 配列が aDNA 解析に携わった人間由来ではない事も同時に証明しており、発掘従事者といった aDNA 解析以前に資料に触れた人間によるコンタミネーションの可能性を論じている。このようなコンタミネーションのリスクを抑えるためには、サンプリングから解析に関わる分析者を最小限にする等の対策が有効である。また Cooper and Poinar (2000) は aDNA 解析施設を現生資料由来の DNA 解析施設から隔離する事や、同一資料を用いた複数回の PCR による再現性の確認、ネガティブコントロールを DNA の抽出時や PCR 増幅時といった各実験ステップに用意する、同一の資料を他機関でも分析する事でクロスチェックを実現する、といった解析に関する基準を提唱している。しかしこれらの基準をクリアしてもコンタミネーションを完全に防ぐ事は不可能である。例えば Green et al. (2006) と Noonan et al. (2006) は厳密なコンタミネーション対策の下、クロアチアの Vindija 洞穴から出土したネアンデルタール人骨 (3 万 8310±2130 年前, Serre et al., 2004) を用いて aDNA 解析を行っている。この結果、同一資料を用いたにも関わらず Green et al. (2006) では現生人類とネアンデルタール人の間で遺伝子流入(混血)があった可能性が示された一方、Noonan et al. (2006) では混血は否定されており、双方に矛盾が生じている。Wall and Kim (2007) はこれら 2 つの先行研究で得られた配列情報を用いて再解析を行い、Green et al. (2006) によって決定された塩基配列情報にはコンタミネーションによって増幅された現生人類の DNA 配列が多数含まれている事を示している。

このように aDNA 解析には現生動物を対象とするより多くの制限や困難が存在するが、過去から現在の動物の DNA 情報の経年変化をダイレクトに比較する事ができるため、特に 1 万年間の人類の様々な活動を考慮する必要がある動物の家畜化の検討には有力なツールとなる。aDNA 解析は遺跡が利用されていた当時の動物の遺伝的特徴を直接把握する事ができるため、現生集団内に生じた遺伝子流入の影響を排除、もしくは時代ごとに考慮できる有用性も持つ。現生集団に他地域集団の遺伝子が流入した例としては、家畜ブタやイノシシの研究が挙げられる。ヨーロッパ系統の家畜ブタの改良にはアジアの家畜ブタが利用されていた事が知られており、例えばパークシャー種は 17 世紀頃から中国の家畜ブタ品種と交配されてきた (Jones, 1998)。これは Okumura et al. (2001) や Fang and Andersson (2006) による mtDNA 解析でも明らかにされており、ヨーロッパ系統の家畜ブタ集団にアジア系統の家畜ブタ由来の遺伝子流入が確認できる。高橋ほか (2010, 2011) でも、群馬県に生息する野生のニホンイノシシ (*S. s. leucomystax*) からヨーロッパ系統の *Sus* 属の配列タイプが検出されており、現代の家畜ブタの遺伝子が野生集団へ流入している事が証明された。野生集団が現在も生息しており、かつその分布域が家畜集団と重複するイノシシでは上述したような家畜ブタからイノシシへの遺伝子流入に加え、野生イノシシから家畜ブタへの遺伝子流入も過去から現在にかけて何度も生じていると考えられる。そのため現生集団のみを用いて家畜ブタの起源や過去の分布域、拡散経路を探るのは困難である。

このような観点から aDNA 解析は家畜化の起源時期・地域やその拡散過程、そして地域

ごとの家畜動物の受容の様子を詳細に検討する目的で活用されている。例えば家畜ウシは最低でも世界の2ヶ所に由来する事が現生集団のDNA解析によって明らかになったが、現在ヨーロッパで一般的に見られる *B. taurus* の起源地域がヨーロッパ大陸内なのか、それとも別の地域なのかはこれまで解明されていなかった。この問題を検討するため Troy et al. (2001) はイギリスの遺跡から出土したオーロックスの骨から aDNA を抽出し、mtDNA D-loop 領域を現生集団と比較している。この結果主にヨーロッパで飼育されている *B. taurus* は、イギリスの遺跡から出土したオーロックスより中近東の現生家畜ウシと遺伝的に近縁である事が判明した。この結果によってヨーロッパの家畜ウシは同地域のオーロックスから作出されたのではなく、中近東で野生集団から家畜化されたウシが栽培植物やその他の家畜動物と共に新石器文化のパッケージに含まれて中近東からヨーロッパに伝播した可能性が高い事が示された (Troy et al., 2001)。Edwards et al. (2007) は遺跡出土の資料数とその採取地域を増やして同様の解析を行っており、ヨーロッパのオーロックスからは同地域の家畜ウシに一般的なハプロタイプ (T ハプロタイプ) が検出されないという同様の結果を示している。一方約1万年前のシリアの遺跡 (Dja'de el Mughara 遺跡) から出土したオーロックスからはT ハプロタイプが検出されており、ヨーロッパの *B. taurus* の起源が中近東にある可能性はこの研究によっても支持された (Edwards et al., 2007)。その他、北部ドイツの遺跡から出土した家畜ウシとオーロックスには遺伝的類縁関係が認められないという報告も存在し、ヨーロッパ大陸のオーロックスが同地域の家畜ウシの作出に遺伝的に貢献していないという説は有力視されている (Scheu et al., 2008)。

遺跡出土の動物骨から遺伝的特徴をダイレクトに確認できる aDNA 解析は、家畜化起源の検討に加えて人類の拡散や移動経路の解明にも有用である。この1例にオセアニア地域への人類の拡散に関する研究が挙げられる。約3300年前から始まったオーストロネシア人のオセアニアへの移動に関しては、台湾からメラネシアを経由して速いスピードでポリネシアへ人類が移動したという「特急列車仮説」や、ニア・オセアニアに更新世から暮らしていた人類 (サフル人) が航海術を発達させてポリネシアへ進出したという「スローボート仮説」、東南アジア島嶼部から移動してきたオーストロネシア人がサフル人の知識や技術を取り込み新たな文化複合を形成して移動を遂げたという「トリプル I モデル (Voyaging Corridor Triple I)」が議論されている (e.g. Gray and Jordan, 2000; Green, 2003; 印東, 2012)。このオーストロネシア人の拡散には数種の動物が伴っていた事が考古学的に知られており、その1種としてナンヨウネズミ (*Rattus exulans*) が挙げられる。ナンヨウネズミは元々東南アジアに生息する動物であるが、食糧として人類によって東南アジアから意図的に持ち出されていた可能性が考古・民族学的に指摘されており (Roberts, 1991)、現在ではオセアニアでもその生息が確認されている。Matisoo-Smith and Robins (2004) はこのナンヨウネズミの現生・遺跡資料を用いて aDNA 解析を実施し、人類の移動経路を検討している。この結果、ナンヨウネズミのハプロタイプがニア・オセアニアとリモート・オセアニアという地域によって遺伝的に異なる事、両ハプロタイプの起源が東南アジア島嶼部に

求められる事を示している (Matisoo-Smith and Robins, 2004)。この解析によりオセアニアへの人類の拡散には東南アジア島嶼部が重要な役割を果たしており、ニア・オセアニアとリモート・オセアニアへの人類の移動はその時期が異なっていた可能性が考えられている (Matisoo-Smith and Robins, 2004)。Storey et al. (2007, 2010) はオセアニアの人類が先史時代に南米大陸へ移動していた可能性を検討するため、遺跡から出土するニワトリの骨を用いた aDNA 解析を行っている。解析の結果約 600 年前の El Arenal-1 遺跡 (チリ) から出土したニワトリがオセアニアの先史時代遺跡から出土するニワトリと遺伝的に近縁である事が判明し、人類がオセアニアを介して南米へ移動していた可能性が示された (Storey et al., 2007, 2010)。

本研究の対象地域である琉球列島はオセアニアと同様に島嶼環境であるが、先史時代の人類の移動やそれに伴った動物の存在の有無、そしてそれらの拡散経路が未だに解明されていない。本研究では aDNA 解析を用いて、先史時代琉球列島における *Sus* 属の導入を検討する。本研究を通じて琉球列島における *Sus* 属の起源を探ると同時に、琉球列島の先史時代人の移動史の解明にも貢献したい。

第3節 家畜ブタの起源に関する先行研究

イノシシやその近縁種に関する生物学的分類については多くの研究者から様々な分類基準が提唱されている。本論文では Groves (2007) を参考にイノシシやその近縁種の分類関係について記述した。イノシシは偶蹄目イノシシ亜目 (*Suina*) に属し、この大分類群にはイノシシ科 (*Suidae*) とペッカリー科 (*Tayassuidae*) が含まれる。イノシシ科はさらに *Babyrousiniae*、*Phacochoerinae*、*Suinae* の3亜科に分類され、前者2科はそれぞれバビルサ属 (*Babyrousa*) とイボイノシシ属 (*Phacochoerus*) に、*Suinae* はモリイノシシ属 (*Hylochoerus*) とカワイノシシ属 (*Potamochoerus*)、そしてイノシシ属 (*Sus*) の3属に細分される。Groves (2007) によればイノシシ属 (*Sus*) は *S. scrofa* (Wild boar)、*S. salvanius* (Pygmy hog)、*S. verrucosus* (Javan warty pig)、*S. bucculentus* (Indochina warty (?) pig)、*S. celebensis* (Sulawesi warty pig)、*S. barbatus* (Bearded pig)、*S. ahoenobarbus* (Palawan pig)、*S. cebifrons* (Visayan pig)、*S. philippensis* (Philippine pig) の9種で構成される。しかし黒澤 (2001) はイノシシ属の構成種を4種としており、近縁種の分類は研究者により様々である。

家畜ブタはイノシシから家畜化された動物であり、どちらも同じ種 (*S. scrofa*) に属す。イノシシはユーラシア大陸中緯度圏に広く分布し (e.g. 黒澤, 2001; Albarella et al., 2006)、涙骨の形状 (Kelm, 1939) や血液型抗原の分布 (黒澤ほか, 2009) 等の特徴に地理的勾配が確認される事から、地域ごとに様々な亜種分類が行われてきた。Groves (2007) は世界のイノシシを16 - 17亜種に、また Clutton-Brock (1981) は27亜種に分類している。その生息地域の広さからイノシシと人類が接触する機会は古くから多かったと考えられ、さらには雑食性であるため人間の食品残渣や排泄物でも飼育が可能であったと考えられている (e.g. Bökönyi, 1976)。これらに加えて哺乳類の中では比較的小型であるという特徴からもイノシ

シはイヌと同様に家畜化が容易で、かつ人間の移動に伴いやすい存在であったと捉えられている (黒澤, 2001)。

イノシシが家畜化された時期や起源に関しては現在も議論が絶えないが、イノシシと家畜ブタを区別する手法として、遺跡から出土する骨の形態解析が古くから行われてきた。形態解析に関する先駆的研究の1つに Rüttimeyer によるスイスの新石器時代 (4000 年前以前) の湖上住居跡から出土した *Sus* 属の骨の解析例が挙げられる。Rüttimeyer (1862) は遺跡から出土した下顎第三臼歯 (以下 M_3 と省略) を含む様々な部位の骨を計測した結果、異なるサイズ分布を持つ複数の *Sus* 属集団が存在する事を明らかにし、特に M_3 の長さの計測では 40 - 53mm と 33 - 37mm というサイズ分布の異なる *Sus* 属集団を検出した。その後現生の家畜ブタやイノシシとの比較により、Rüttimeyer (1862) が発見したこれらの *Sus* 属のうち小型の集団は家畜ブタであった可能性が指摘されている (Rüttimeyer, 1864)。この研究をきっかけに *Sus* 属を対象とした動物考古学研究では、歯や骨の小型化が家畜化の指標として強く受け入れられた。Flannery (1983) は西アジアの遺跡から出土した *Sus* 属の M_3 を解析し、イラクの Jarmo 遺跡から出土した歯が約 8000 年前を境に小型化している事を根拠に、家畜ブタの利用がこの時期に始まっていた事を指摘している。Peters et al. (2005) もトルコの Gürcütepe 遺跡から出土する *Sus* 属の歯や体サイズが小型化している事から、遺跡が利用されていた約 8500 - 7500 年前 (先土器新石器時代 B 後期-末期) には家畜ブタが存在していた可能性を議論している。同様に Haber et al. (2005) もイスラエルの Hagoshrim 遺跡から出土した *Sus* 属の骨や歯を出土層位ごとに比較し、約 6500 年前を境に *Sus* 属が小型化する事や、1 歳未満の若い個体が急増している事を明らかにした。遺跡から出土する骨のサイズの変化に加え、死亡年齢構成の変化も家畜化の有力な指標である。家畜動物の管理下では肉を効率良く獲得するために成熟前の若い個体を屠殺する事が知られている (Davis, 1987)。また一般的に人間の狩猟を反映するような資料中には獲得可能な肉の量が少ない幼獣の骨が少ない事も報告されている (Rackham, 1994)。これらの結果から Hagoshrim 遺跡近辺でも約 6500 年前には家畜ブタの飼育や利用が始まっていた可能性が考えられている (Haber et al., 2005)。Hongo and Meadow (1998) や Erynck et al. (2001) はトルコの Çayönü Tepesi 遺跡の *Sus* 属の M_3 や体のサイズが 8500 年前頃から徐々に小型化していく事や、若い個体の死亡率が上昇する事、エナメル質減形成 (Linear enamel hypoplasia) と呼ばれる歯に生じる疾患の観察数の上昇を確認しており、家畜ブタの利用が当時始まっていた可能性を論じている。エナメル質減形成は歯冠形成時の生理学的ストレスや栄養障害で生じる事が報告されており、家畜化初期段階では人間によるストレスや栄養状況の変化が生じるため、その観察数が増える可能性も指摘されている (Dobney et al., 2007)。この他にも西アジアでは *Sus* 属の骨や歯を用いた家畜ブタとイノシシを区別する研究が盛んに行われており、現在ユーラシア大陸西部では約 8500 年前には家畜ブタが利用されていたと考えられている。

ユーラシア大陸東部では動物考古学研究が遅れており、前述したような形態解析例は少

ないものの、西アジアと同様に 9000 年前頃にイノシシが家畜化された可能性が指摘されている。Jing and Flad (2002) は中国の Cishan 遺跡から出土した *Sus* 属の M₃ が現在の家畜ブタのサイズ分布と似ている事、遺跡から出土する 60% 近くの *Sus* 属が 0.5 - 1 歳と若い事、埋葬されたと考えられる骨が検出される事から、遺跡が利用されていた約 8000 年前にはイノシシの家畜化が開始されていたと指摘している。また張ほか (1993) では約 9000 年前の中国の遺跡で家畜ブタと考えられる骨の出土が報告されている。Nelson (1998) も、およそ 1 万 - 6000 年前の中国の複数の遺跡で家畜ブタと考えられる骨や、家畜ブタを模したと考えられる土製品が確認されている事を報告している。これらの先行研究から、ユーラシア大陸の西部と東部の少なくとも 2 ヶ所でイノシシの家畜化が生じた可能性が考えられる。

家畜ブタが複数地域のイノシシに由来するという仮説は分子系統学的にも支持されている。Giuffra et al. (2000) は世界の家畜ブタとイノシシを用いて mtDNA の cytochrome *b* (cyt *b*) 領域とコントロール領域について分子系統学的解析を行い、世界の *Sus* 属がヨーロッパ系統とアジア系統の 2 つに大別される事を明らかにした。*Sus* 属がアジアとヨーロッパ系統に区分されるという解析結果は Okumura et al. (2001) や Kim et al. (2002) による mtDNA D-loop 領域の解析によっても支持されている。アジア系統とヨーロッパ系統の *Sus* 属の分岐年代は未だに不明瞭であり、Giuffra et al. (2000) では約 50 万年前、Kim et al. (2002) では約 5 万 8000 年前と幅がある。しかしこれらの分岐年代が家畜化が生じたとされる約 1 万年前を遡る事は一貫しているため、最低でも世界の 2 ヶ所で独立にイノシシの家畜化が生じた事は多くの研究者から支持されている。また Larson et al. (2005, 2007a) は世界の *Sus* 属を分子系統学的に細分し、中国や西アジアだけではなく、インドやイタリア等のさらに多くの地域でイノシシ亜種が家畜化されていた可能性をも示している。近年では世界の *Sus* 属を対象とした aDNA 解析も行われている。Larson et al. (2007b) は mtDNA コントロール領域を用いてユーラシア大陸西部の *Sus* 属を中近東とヨーロッパ、さらにイタリア系統に分類しており、この分類基準をもとに遺跡から出土した *Sus* 属の遺伝的特徴を検討している。この結果、*Sus* 属が西アジアからヨーロッパ大陸に約 8000 - 6000 年前に導入されていた可能性や、約 6000 - 3000 年前にはヨーロッパ大陸に生息するイノシシが独自に家畜化されていた可能性を推察している (Larson et al., 2007b)。Larson et al. (2007c) はオセアニアや東南アジアの *Sus* 属を中心とした aDNA 解析及び現生資料の DNA 解析も実施している。島嶼部東南アジアやオセアニアの先史時代遺跡からは生息地域外であるにも関わらず *Sus* 属の骨が多数出土しており、約 3300 年前以降に生じていたオーストロネシア人のオセアニアへの移動にイヌやネズミ、ニワトリ等と共に家畜ブタが伴っていた事が判明している (e.g. Bay-Petersen, 1983; Allen et al., 2001; Piper et al., 2009)。例えばミクロネシアのフェイス島では約 1800 年前の先史時代遺跡からブタの骨が出土しており、これ以前に家畜ブタを伴う人類の移動が周辺地域で生じていた事が示唆された (Intoh and Shigehara, 2004)。Larson et al. (2007c) による aDNA 解析の結果、オセアニアを舞台とした人類の移動に伴う家畜ブタの導入経路は大きく 2 つ存在する可能性が示されており、その 1 つとして大陸部

東南アジアから島嶼部東南アジアを経由したオセアニアへの導入経路が提唱されている。また Larson et al. (2007c) はこの移動経路とは別に中国等の東アジアから台湾を経由したミクロネシア方向への家畜ブタの導入経路を提唱しているが、解析された遺跡資料数が僅かであるため、この経路についてははっきりとしていない。Piper et al. (2009) はフィリピンルソン島の Nagsabaran 貝塚から家畜ブタと考えられる骨を確認しており、下顎第四前臼歯を用いた炭素 14 年代測定 (^{14}C 年代測定) により約 4000 年前の資料である事が判明している。Piper et al. (2009) はこの家畜ブタの骨と共に出土した遺物が台湾南部から出土する物と類似する事を根拠に、約 4000 年前に台湾を介して物質文化がフィリピンに拡散した可能性を指摘している。

日本では、弥生時代に水田稲作と共に大陸から家畜ブタが持ち込まれたという説が現在では有力視されている。弥生時代の開始時期は土器形式研究等から約 2500 年前と考えられているが、放射性炭素を用いた ^{14}C 年代測定によってさらに 500 年程遡る可能性も指摘されている (藤尾ほか, 2005)。西本 (1991, 1992, 1993, 2008b) は弥生時代の複数の遺跡から出土した *Sus* 属の骨を観察し、後頭部が短頭化により高くなっている個体や歯槽膿漏を持つ個体、歯の小型化等を確認しており、これらを家畜化に伴う変化と捉えている。西本 (1992) は遺跡から出土した骨の観察から、大分県下郡桑苗遺跡や佐賀県菜畑遺跡、吉野ヶ里遺跡、大阪府池上遺跡、亀井遺跡、奈良県唐古遺跡、愛知県朝日遺跡、神奈川県池子遺跡には家畜ブタが含まれている可能性が非常に高いと指摘し、これらを弥生ブタと呼んでいる。これに関連して Morii et al. (2002) と渡部ほか (2003) は日本の縄文時代と弥生時代の遺跡から出土した *Sus* 属の骨を用いて aDNA 解析を行っている。解析の結果、宮下貝塚 (長崎、縄文後期)、宮前川遺跡 (愛媛、弥生後期-古墳前期)、阿方遺跡 (愛媛、縄文後期-弥生前期) から出土した *Sus* 属は、日本の本州や四国、九州に生息するニホンイノシシとは遺伝的に異なりアジア大陸の *Sus* 属と近縁である mtDNA D-loop 領域の配列タイプを持つ事が判明した。この結果をもとに、アジア大陸から当時 *Sus* 属が導入されていた可能性が論じられている (Morii et al., 2002; 渡部ほか, 2003)。これらの *Sus* 属の導入元と考えられる韓半島では弥生時代併行期の資料が少ないため、当時の家畜ブタ飼育については不明瞭であるが (西本, 2008b)、約 2000 年前には米の栽培等と共に中国から韓半島へ家畜ブタが導入されていたと考えられている (Kim et al., 2005)。これに関して金 (2008) は日本の弥生時代にあたる三韓時代の靉島遺跡、金海会峴里貝塚、楽民洞貝塚から家畜ブタの可能性のある骨が出土している事を報告している。また高麗時代 (918 - 1392 年) の文献には祭祀や食用の目的で家畜ブタ飼養が行われていた事が記されており、それ以前には既に韓半島で家畜ブタの利用が開始されていた事が伺える (金, 2011)。このほか、北海道礼文島の香深井 A 遺跡 (5 - 8 世紀) から出土した *Sus* 属の aDNA 解析では、ユーラシア大陸北東部から樺太を経由するような *Sus* 属の導入経路が存在した可能性も指摘されている (Watanobe et al., 2001)。弥生時代以降の家畜ブタ導入に関する研究に加え、ニホンイノシシが自然分布しない北海道や三宅島等の伊豆諸島では縄文時代の遺跡から *Sus* 属の骨が出

土しており、当時ニホンイノシシが本来の生息地である本州からこれらの地域へ人により運ばれていた可能性も考えられる（加藤, 1980; Yamazaki et al., 2005）。また伊豆諸島から出土する *Sus* 属の骨は本州のニホンイノシシより小型である事が Yamazaki et al. (2005) によって報告されており、イノシシが生きのまま伊豆諸島へ持ち込まれ、集団を長期間維持する事により小型化した可能性も考えられる。イノシシが小型化した原因については、本州から持ち込まれたイノシシが伊豆諸島に放たれ、野生状態で集団を維持している間に島嶼化の影響を受けた可能性や、人間による飼育によって小型化した可能性も考えられる。西本 (2003, 2008b) は千葉県下太田貝塚（縄文時代中期・後期）からイノシシが埋葬された状態で出土した事や、縄文時代の遺跡からイノシシ形土製品が多数出土する事から、縄文時代にもイノシシの一時的な飼育があった可能性を指摘している。

このようにイノシシの家畜化やその時期、導入経路についてはユーラシア大陸の西部、東部のどちらでも研究が徐々に進んでいるが、本研究の対象地域となる琉球列島では家畜ブタの起源に関して未だに不明瞭な点が多い。

第4節 琉球列島の考古学研究とイノシシ・家畜ブタの起源について

本研究の対象地域である琉球列島とは、北から鹿児島県の大隅諸島とトカラ列島、奄美群島、沖縄県の沖縄諸島、大東諸島、先島諸島を総称した地域を示す（図1）。琉球列島は地理的に種子島や屋久島を中心とした北琉球、奄美諸島と沖縄諸島からなる中琉球、さらに先島諸島から構成される南琉球に区分される（図1）。琉球列島には約3万年から1万年前の更新世に人類が存在した事が明らかにされており、例えば種子島では3万年を確実に遡るとされる横峯C遺跡が確認されている。また沖縄本島の山下町第一洞穴遺跡では化石人骨が出土しており、人骨が出土した層位から採取した炭化物を用いた¹⁴C年代測定では3万2100±1000年前という測定結果が得られている（Kobayashi et al., 1971）。加えて宮古島のピンザアブ洞穴でも約2万6000年前の化石人骨が確認されている（佐倉, 1985）。近年は石垣島の白帆竿根田原遺跡から出土した化石人骨を直接用いた年代測定によって約2万年前という年代が得られており、更新世の琉球列島に人類が存在した事は確実視されている（Nakagawa et al., 2010）。しかしこれらの人骨には遺構や石器等の遺物が伴って確認されないため、更新世の人類がどのような起源を持つのか、そしてどのように生活していたのかは明らかではない。

約1万2000年前以降の完新世になると遺跡から土器をはじめとした遺物が確認されるようになり、人類の生活様相が少しずつ明らかにされている。完新世以降の琉球列島では北琉球、中琉球、南琉球のそれぞれに文化的な地域性が生じている事が明らかになっている。北琉球と中琉球の縄文時代遺跡では九州より南下したと考えられる土器が断続的に確認されており、九州の縄文時代文化に影響を受けていた事が考古学的に指摘されている。例えば大堂原貝塚（沖縄本島 名護市）、渡具知東原遺跡（読谷村）、伊礼原C遺跡（北谷町）等では、熊本県の曾畑貝塚を標識とし九州一帯で使用されていた曾畑式土器が縄文時代前期の層位から出土している（沖縄県文化振興会, 2003）。その他にも轟式土器（縄文時代前期）

や市来式土器（縄文時代後期）、一湊式土器（縄文時代晩期）等の九州縄文時代文化を源流とする土器が沖縄諸島や奄美諸島で確認されている（伊藤, 1999）。また沖縄では産出されない黒曜石が仲泊遺跡第二貝塚（恩納村）や伊是名貝塚（伊是名村）等の複数の縄文時代遺跡から出土している事からも、中琉球以北の地域が九州縄文文化の影響を受けていた可能性は非常に高い（沖縄県文化振興会, 2003）。これらに加えてヤブチ洞穴遺跡（うるま市）や渡具知東原遺跡、野国貝塚群 B 地点（嘉手納町）、喜子川遺跡（奄美大島 笠利町）等では爪形文土器が出土しており、これらが福岡県の門田遺跡等から出土する土器に類似している事から爪形文土器も九州に由来する可能性がある。ただし九州では爪形文土器は縄文時代草創期（約 1 万 3000 - 9500 年前）に出土するのに対し、琉球列島では約 7000 年前の縄文時代早期から出土しており、出土時期に大きな差がある。また九州の縄文時代草創期の爪形文土器は細石器を伴って出土するのが一般的だが、琉球列島ではこのような遺物の共伴関係は確認されていない。このため、琉球列島における爪形文土器の起源が九州に求められるかどうかは不明瞭である。伊藤 (1999) は野国貝塚群 B 地点で爪形文土器と共伴する刃部磨製石斧、石皿、調整の粗雑な礫石器等の石器器種組成が、琉球列島以南の海外諸地域で展開した中石器-新石器時代初期の石器群と共通性を持つと指摘しており、九州以外に起源があった可能性についても検討する必要性を論じている。また、九州からの影響は地理的に近い北琉球に顕著であり、中琉球では九州縄文文化の影響を受けながらも、北琉球に比べると土着的な独自の文化を発展させていった事も土器研究から指摘されている（e.g. 國分, 1972; 伊藤, 1999）。例えば縄文時代中期の面縄前庭（I-III）式土器はその分布が奄美諸島と沖縄諸島に限定され、北琉球では分布が認められていない。また縄文時代後期の土器である伊波式土器や荻堂式土器も沖縄諸島やその周辺地域のみで出土しており、分布範囲がさらに狭くなっている（沖縄県文化振興会, 2003）。弥生時代に入ると北琉球や中琉球産の貝を巡って九州との間で交易が盛んに行われ、弥生式土器や鉄斧等の鉄製品、青銅製品、ガラス小玉、ヒスイ等が北琉球、中琉球で出土するようになる（沖縄県文化振興会, 2001, 2003）。

中琉球以北の先史時代文化が九州の影響を受けながら成立していった事が指摘される一方、南琉球の先史時代遺跡からは中琉球以北と全く異なる形式の土器や遺物が出土する。このためその文化の成立背景は北琉球や中琉球とは異なると考えられており、特に遺物の類似性や地理的観点から、琉球列島以南の海外諸地域との文化交流の存在が指摘されている（大濱, 1999）。例えば Kidder et al. (1994) は南琉球の先史時代遺跡から出土するシャコガイ製の斧がフィリピンの遺跡から出土する物と類似するため、これらの地域を通過していた黒潮を介して物質文化が拡散した可能性を論じている。Asato (1990) も南琉球から出土する貝斧の特徴がミクロネシアやフィリピンの出土品と共通する点から、南琉球の先史時代文化が東南アジアの影響を受けた可能性を指摘している。また江上 (2003a) は宮古島のアラフ遺跡で検出された焼石集石遺構が調理施設であった可能性を推察しており、ポリネシアやミクロネシアで現在も一般的に行われている石蒸し焼き料理や、木鉢等の容器に焼

石を入れて加熱調理するストーンボイリングといった方法で使用されていた事を検討している。アラフ遺跡と同じ宮古島の先史時代遺跡である長間底遺跡でも、焼けたサンゴ石が大量に出土する事から焼石調理が行われていた可能性が論じられている（沖縄県教育委員会, 1984a）。しかし現在のところ文化交流を裏付けるような考古遺物の共通性ははっきりと確認されていないため、南琉球の先史時代文化の成立背景については明らかになっていない。このような南琉球独特の先史時代文化は、約 11 - 12 世紀の歴史時代（グスク時代）から始まった中琉球との交流・交易によってその地域性を弱め、やがて 1 つの文化圏へと変遷していった（高宮, 2011）。

本研究は約 1 万年前からグスク時代が開始する 11 - 12 世紀頃までの琉球列島先史時代を対象とする。また北琉球・中琉球・南琉球はそれぞれ南島北部圏・中部圏・南部圏と考古学的に呼称されているが（國分, 1972; 大濱, 1999）、「南島」という言葉は日本列島の本州や九州等から見た「南の島」を示す呼称であり、琉球列島においてはこの用語は適当ではない。このため本研究では前述した 3 つの文化圏を考古学的に呼称する際は琉球列島北部圏・中部圏・南部圏と区分する。琉球列島の時代区分については土器形式分類を主体に様々な研究が行われているが、現在も統一された編年は得られていない。例えば琉球列島中部圏に属する沖縄諸島に関しては大きく 2 つの編年が存在する。その 1 つに、約 1 万 - 900 年前（12 世紀頃）までの先史時代を「貝塚時代」と呼称する「現行編年」が挙げられる（表 1）。また沖縄諸島先史時代の縄文時代相当期を「沖縄新石器時代前期」とし、さらにその前期を I - V 期に細分し、縄文時代早期-晩期と対応させた「暫定編年」も高宮（1991）によって提案されている。この暫定編年では弥生-平安時代併行期を沖縄新石器時代後期とし、弥生時代を「沖縄新石器時代後期 I - III 期」、古墳-平安時代を「沖縄新石器時代後期 IV 期」と区分している。本研究では琉球列島をその他の地域と比較する目的から、中部圏の遺跡は暫定編年による時代区分に従い、それぞれを縄文時代早期から晩期に当てはめた（表 1）。また北部圏についても便宜的に暫定編年を適用した。弥生時代以降に関しては Takamiya（2006）に基づき、弥生時代（沖縄新石器時代後期 I - III 期）を「弥生-平安時代併行期前期」、古墳-平安時代（沖縄新石器時代後期 IV 期）を「弥生-平安時代併行期後期」と簡略化した（表 1）。これらの文化による時代区分を年代と対比させる際にはキーリ・武藤（1994）による年代区分を利用した（表 1）。南部圏の先史時代は土器を利用する下田原期（約 4300 - 3500 年前）と、土器文化を持たずシャコガイ等を素材とした貝斧の使用が確認される無土器期（約 2800 - 800 年前）の 2 つに区分され、この 2 つの時代区分の間には未発見の空白期が存在する（表 1）。

このように琉球列島は文化圏ごとにその成立背景が異なっており、特にその差は中部圏と南部圏で顕著である。しかし、食糧として *Sus* 属が人間に利用されていた点ほどの文化圏でも共通している。例えば琉球列島中部圏では沖縄本島の野国貝塚群 B 地点（縄文時代早期）や古我地原貝塚（縄文時代前期）、奄美大島の長浜金久 I 貝塚（縄文時代後期）等、時代を問わず非常に多くの遺跡から *Sus* 属の骨が出土している（樋泉, 2003）。南部圏でも

波照間島の下田原貝塚や石垣島の大田原遺跡といった下田原期の遺跡や、西表島の仲間第一貝塚や石垣島の神田貝塚等の無土器期の遺跡等、幅広い年代の遺跡で *Sus* 属の骨が出土している（金武・島袋, 2008, 2009）。また琉球列島北部圏の一湊松山遺跡（屋久島、縄文時代）や一陣長崎鼻貝塚（種子島、縄文時代）、南部圏に属する与那国島のトゥグル浜遺跡（下田原期）や宮古島のアラフ遺跡（無土器期）等、現在野生イノシシが生息しない島々でも *Sus* 属の骨が出土しており、*Sus* 属が当時食糧として交易や移住等の人間活動に伴っていた可能性や、これらの島々に野生イノシシがかつては生息していた可能性が考えられる（金武・島袋, 2008, 2009; 南九州縄文研究会, 2011）。しかし琉球列島の野生イノシシと家畜ブタの起源や、それらの導入時期やその経路に関しては未だに不明瞭な点が多い。

琉球列島にはイノシシの 1 亜種であり、本州や四国・九州に生息するニホンイノシシよりも小型なリュウキュウイノシシ (*S. s. riukiuanus*) が生息している（写真 1）。かつて直良 (1937) や林田 (1960) はリュウキュウイノシシが琉球列島の貝塚と共に出現したと捉え、先史時代人が琉球列島へ導入した家畜ブタが再野生化したものと指摘している。しかしその後、縄文時代より古い更新世の地層からイノシシ化石が発見され、琉球列島に野生イノシシが生息していた事が証明されたため、リュウキュウイノシシが家畜ブタの再野生化したものであった可能性は否定されている (Oshiro and Nohara, 2000)。今泉 (1973) も頭蓋骨を対象とした形態解析から、リュウキュウイノシシはアジア大陸から渡来した独立種であり、家畜ブタとは異なる起源を持つと論じている。Watanobe et al. (1999) による mtDNA 解析でも、リュウキュウイノシシはニホンイノシシやアジア大陸の家畜ブタとは遺伝的に異なる特徴を持つ事が確認されており、リュウキュウイノシシが現在の家畜ブタと遺伝的に関連性を持たない事が指摘されている。これらの研究から、リュウキュウイノシシが先史時代人の持ち込んだ家畜ブタであった可能性は低い。近年は Hongo et al. (2002) や Ishiguro et al. (2008a,b) によってベトナムの一部のイノシシ集団とリュウキュウイノシシが遺伝的に近縁であるという解析結果も報告されており、リュウキュウイノシシがアジア大陸から渡来した遺存種である可能性が議論されている。

リュウキュウイノシシは西表島、石垣島、沖縄本島、徳之島、奄美大島、加計呂麻島、請島の 7 島で現在生息が確認されており、渡瀬線以北では生息が確認されない（図 2）。渡瀬線はトカラ列島の悪石島と子宝島の間にある生物の分布境界線であり、ルリカケス (*Garrulus lidthi*) やアマミノクロウサギ (*Pentalagus furnessi*)、ワタセジネズミ (*Crocidura watasei*)、キノボリトカゲ (*Japalura polygonata*)、ホンハブ (*Protobothrops flavoviridis*)、トカラハブ (*P. tokarensis*) 等の琉球列島の様々な生物の分布北限である (e.g. 黒田, 1931; 沢井ほか, 1967; 服部ほか, 1990)。渡瀬線以南の生物は琉球列島がアジア大陸と繋がっていた時期に渡来したと考えられており、リュウキュウイノシシも大陸との陸橋によって渡来した遺存種の 1 つと考えられる。

ただしリュウキュウイノシシの渡来時期、すなわち大陸と琉球列島が陸橋化していた時期については未だに解明されていない。氏家・斎藤 (1974) や木崎・大城 (1977) の地質学

的研究によれば、トカラ海峡以南の琉球弧は更新世の初期（前期更新世= 約 260 - 80 万年前）にアジア大陸と繋がっていたが、その後は第 4 紀氷河の消長に合わせて海水準の変動を伴いながら海域が広がる事で陸橋は消失し、現在の島々が成立したとされる（図 3）。一方木村（1996, 2002）は前期更新世に相当する約 100 万年前に海域が広がり琉球列島とアジア大陸間の陸橋が消失した後、約 40 - 2 万年前（木村, 1996）もしくは約 20 - 2 万年前（木村, 2002）以降に再度これらの地域に陸橋が形成された可能性を唱えている（図 4）。この根拠として木村（1996, 2002）はトカラ海峡やケラマ海裂由来の海底堆積物に浅海で形成された可能性のある岩相が検出された事や、ケラマ鞍部の浸食されたと考えられる平坦面からゾウと考えられる大型哺乳類化石が確認された事、約 18 万年前に琉球海嶺が隆起した事等を挙げている。これに関連して長谷川（1980）は琉球列島の更新世-完新世にかけての脊椎動物化石を分析し、約 2 万年前からイノシシ化石の出土量が増加する事を指摘している。長谷川（1980）はこれを根拠に最終氷期（約 8 - 1 万年前: 町田ほか, 2003）の最寒冷期であった約 2 万年前には琉球列島とアジア大陸間に陸橋が存在し、イノシシ等が大陸から渡来したと推察している。これらを受けて、琉球列島で確認される更新世人類である港川人等も後期更新世の陸橋を渡って渡来した集団と考えられてきた（沖縄県教育委員会, 1998）。Oshiro and Nohara (2000) も更新世の陸棲脊椎動物化石の分布調査から、後期更新世にあたる約 13 万 - 1 万 2000 年前の琉球弧とアジア大陸間に陸橋があった事を想定し、化石動物がこの陸橋を渡って来た可能性を指摘している。また Ujiie&Ujiie (1999) は沖縄トラフと呼ばれる琉球弧西部海域の約 4500 - 3300 年前の堆積土から黒潮に存在する浮遊性有孔虫 (*Pulleniatina*) が確認されない事を根拠に、現在台湾の東部を抜けて沖縄トラフに流入している黒潮の流れが何らかの原因で遮断されていたと結論づけ、この原因を琉球弧とアジア大陸間の陸橋の存在に求めている。

一方日本第四紀学会（1987）による地質学や古海洋学等の知見を統合した古地理の復元では、約 13 万年前以降の琉球列島とアジア大陸間での陸橋の存在は支持されておらず、現在の琉球列島とほぼ変わらない様子が示されている（図 5）。これは寒冷化によって海水準が著しく低下し、陸域が最も広がったと考えられている最終氷期の最寒冷期にあたる約 2 万年前でも一貫している（図 5、日本第四紀学会, 1987）。町田ほか（2001）も深度が 1000m をこえるトカラ海峡やケラマ開裂が最近 2 万年間に異常な速さで沈降したとは考えられない事、琉球固有生物種が僅か数万年で成立したとは考えられない事、海嶺が隆起した証拠が直接陸化に繋がるわけではないといった理由から木村（1996）や長谷川（1980）が指摘するような陸橋仮説には否定的な見解をとっている。町田ほか（2003）は日本列島に生息する動物相が北海道とその属島型、本州・四国・九州とその属島型、琉球列島型の 3 つに区分される事を説明し、固有種の多さや大陸地域の生物相との類似度から琉球列島型の生物相は日本の他の地域よりも古くに大陸から隔離されたと推察しており、その時期を鮮新世（約 500 万年前）-中期更新世（約 80 - 13 万年前）としている。また Ota (1998)、太田 (2002, 2005) は琉球列島に現在生息する両生類と爬虫類の地理的分布情報や塩基配列情報、染色

体数やその形状、形態学的特徴等を統合して地域間の類似性を比較する事で琉球列島の形成史を議論している。比較解析の結果、中琉球に生息する爬虫類や両生類集団は南琉球及び九州の集団とは大きく異なり、古くから地理的に隔離されていた可能性が高い事が示された。加えて南琉球に生息する集団が台湾やアジア大陸の集団と近縁である事も同時に明らかとなっており、これらの生物地理学的解析から Ota (1998)、太田 (2002, 2005) は中期更新世(約 80 万 - 13 万年前)のアジア大陸と台湾、南琉球の一部には陸橋が存在した可能性を示唆している(図 6)。しかしこの陸橋は琉球列島全体を繋ぐものではなく、中琉球は北琉球や南琉球からは孤立していたと考えられている。また南琉球に存在した陸橋も後期更新世には失われ島嶼地域になっていた事が指摘されており、木崎・大城 (1977) とおおむね一致する見解が示されている(図 6、Ota, 1998; 太田, 2002, 2005)。さらに宮古諸島に属する伊良部島沖合の水深約 120m の島棚ではサンゴ礁がかつて存在した痕跡が確認されており、Sasaki et al. (2006) による年代測定の結果その存在時期は約 3 - 2 万年前である事が判明している。これは当時の伊良部島周辺が海域であった事を示している。ただし Sasaki et al. (2006) は分析したサンゴ骨格のうち、約 2 万 2000 年前の資料から陸水性続成作用の影響と考えられる低マグネシウム方解石を検出しており、この時代に伊良部島付近の海水準が最低でも 120m 程低下し、サンゴ礁が地表に露出した可能性も推察している。これに関して Diekmann et al. (2008) は沖縄トラフの複数地点から採取した碎屑堆積物(detrital sediment)を用いて黒潮の経路や海水準を復元している。この結果琉球列島は約 2 万 5000 - 1 万 9000 年前には既に島嶼化していた事が示されており、Sasaki et al. (2006) が示唆したような最終氷期の寒冷期の海水準低下による陸域の拡大はあったとしても、それがアジア大陸との間に陸橋を形成した可能性は非常に低い事が示されている(図 7)。また Diekmann et al. (2008) が海水準を復元した約 2 万 5000 - 1 万 9000 年前という時期は、前述の通り最終氷期にあたる約 8 - 1 万年前のうち最も海水準が低いとされる最寒冷期にあたる。このため Diekmann et al. (2008) による海水準推定の結果から、約 8 - 1 万年前の最終氷期を通じて琉球列島とアジア大陸間に陸橋が存在しなかったと捉える事もできる。Ujiié&Ujiié (1999) は沖縄トラフの 4500 - 3300 年前の堆積物から有孔虫が検出されないため、琉球列島とアジア大陸間に陸橋があった事を推察しているが、Jian et al. (2000) は 800m 程ある台湾と琉球列島間の海峡が短時間で水面上に上がるような地質構造の変化は考えられないためこれを否定している。Jian et al. (2000) は有孔虫が激減した理由は琉球列島とアジア大陸間に陸橋が存在したからではなく、約 4500 - 2500 年前に生じた世界的な寒冷化に影響された現象である事を指摘している。このようにアジア大陸と琉球列島の陸橋問題については明確な結論は得られていないものの、リュウキュウイノシシが更新世もしくは鮮新世の陸橋が存在した時期にアジア大陸から渡来した野生イノシシである事はこれまでの研究により強く支持されている。

琉球列島(沖縄諸島)への最古の家畜ブタの導入は文献史実では 14 世紀であり(伊波, 1979; 島袋, 1989)、現在アグー等と呼ばれている沖縄在来家畜ブタの起源となる系統が中

国（明）から導入されていたと考えられている（写真 2）。李朝実録の琉球列島に関する史料の中でも、15 世紀末にブタ（猪）が飼育されていたという記述が確認される（嘉手納, 1981）。また、高田ほか（2008）による分子系統学的解析の結果、沖縄在来家畜ブタはリュウキュウイノシシと遺伝的に異なる特徴を持ち、中国を含むアジア大陸の *Sus* 属と遺伝的に近縁である事が明らかになっており、文献史実で示される沖縄在来家畜ブタの起源が支持された。このように琉球列島における家畜ブタの利用は 14 世紀以前に遡る事はなく、先史時代の琉球列島では野生のリュウキュウイノシシが狩猟されていたと考えられてきた。しかしユーラシア大陸東部でのイノシシの家畜化は前述の通り約 9000 - 6000 年前から始まっている。さらに先史時代の琉球列島は外部地域と文化的交流を行っていた事が考古学的に指摘されている。例えば琉球列島中部圏以北では、出土する土器の研究から九州縄文文化の影響が生じていた事が明らかとなっている（伊藤, 1999; 沖縄県文化振興会, 2003）。また琉球列島南部圏では貝斧や集石遺構等が出土しており、先史時代文化が東南アジアやオセアニアとの交流によって成立した可能性が指摘されている（Asato, 1990; Kidder et al., 1994; 江上, 2003a; 沖縄県教育委員会, 1984a）。特に琉球列島南部圏との文化交流が指摘されている東南アジアやオセアニアでは、約 3300 年前から家畜ブタがイヌやニワトリ、ナンヨウネズミと共に人類の拡散に伴っていた事が判明している（Piper et al., 2009; 印東, 2012）。このような背景に照らすと、琉球列島でも 14 世紀以前に家畜ブタや食料としてのイノシシの導入があった可能性が考えられる。これに関して松井（1997）は沖縄県伊江島の具志原貝塚の弥生時代の層位から現生リュウキュウイノシシより大型の *Sus* 属の骨を確認しており、弥生時代には外部から琉球列島中部圏へ *Sus* 属が導入されていた可能性を指摘している。また Watanobe et al. (2002) は琉球列島中部圏に属する沖縄諸島の遺跡から出土した *Sus* 属の骨を用いて aDNA 解析を行い、伊江島の阿良貝塚等を含む、約 2000 - 200 年前の複数の遺跡からリュウキュウイノシシとは遺伝的に異なる配列タイプを検出した。これらの結果から、琉球列島中部圏に属す沖縄諸島では 14 世紀を大きく遡る約 2000 年前には既に *Sus* 属の外部導入があった可能性が浮上している。

しかし先行研究の対象となった地域は琉球列島中部圏のみであり、遺跡の年代も約 2000 年前までしか遡れていない。このため「さらに古い時代に *Sus* 属の外部導入はあったのか」「文化の成立背景が大きく異なる琉球列島南部圏に *Sus* 属は持ち込まれていたのか」といった疑問は解決されていない。

第 5 節 研究目的、研究内容

本研究では Watanobe et al. (2002) で解析された時代よりも古い時代、そして異なる文化圏でも先史時代に *Sus* 属の外部導入が生じていた可能性を検証するため、琉球列島の複数の先史時代遺跡から出土した *Sus* 属の骨や歯を用いて形態解析と aDNA 解析を実施した。遺跡資料から得られた形態・aDNA 情報を在来の野生イノシシであるリュウキュウイノシシと比較する事で、遺跡由来の個体がリュウキュウイノシシと同一系統か否かを判断し、*Sus* 属の外部導入があった時期や地域を検討した。このため解析する資料は在来のリュウキュウ

ウイノシシが生息している琉球列島中部圏と南部圏の遺跡から出土したものを対象とした（図2、図8）。

本研究の目的の1つは、Watanobe et al. (2002) で指摘される約2000年前より古い時代に *Sus* 属が琉球列島中部圏に導入されていたかどうか検討する事である。この問題を検討するため、琉球列島中部圏の遺跡資料の解析では野国貝塚群（図8）から出土した *Sus* 属資料に着目した（第3章）。野国貝塚群は沖縄本島に位置する約7200 - 4400年前の遺跡であり、左下顎骨を用いた最小個体数の推定では661個体の *Sus* 属が出土している（盛本, 1984）。また、これらの *Sus* 属の下顎骨の計測値が現生リュウキュウウイノシシよりも小型である事が報告されているが、その原因はこれまで明らかにされてこなかった（川島・村岡, 1984）。*Sus* 属の下顎骨が小型である原因の1つとして、島嶼化現象を含む環境要因による体サイズの小型化が考えられる。この場合は野国貝塚群の *Sus* 属は現生リュウキュウウイノシシと遺伝的に同じ系統であると考えられ、時代と共に *Sus* 属は徐々に大型化し、現在のリュウキュウウイノシシと同様の体サイズになったと推察される。本研究では琉球列島中部圏に属する沖縄諸島の *Sus* 属の体サイズが時代と共に徐々に大型化したかどうか検証するため、野国貝塚群と現生リュウキュウウイノシシの他に、伊江島と久米島の先史時代遺跡から出土した *Sus* 属の下顎第三臼歯 (M_3) の計測値を用いて形態解析を行った（図8）。伊江島や久米島は元来リュウキュウウイノシシの生息地ではないとされ、これらの遺跡から出土する *Sus* 属は地理的に最も近い沖縄本島からのリュウキュウウイノシシの持ち込みに由来すると考えられている（松井, 1997）。これらの資料を用いて沖縄本島産のリュウキュウウイノシシが約7200年前から現在までに大型化していくのかを検討した。また野国貝塚群の *Sus* 属が現生リュウキュウウイノシシよりも小型であった原因として、遺伝的に異なる *Sus* 属系統が野国貝塚群の形成された時期に存在したという可能性もある。この仮説を検討するため、本研究では形態解析に使用した野国貝塚群出土の M_3 と共に出土した下顎骨から aDNA を抽出し、分子系統学的解析を行った。

本研究の2つ目の目的は、文化の成立背景が大きく異なり、東南アジアやオセアニア地域との文化交流が指摘されている琉球列島南部圏へ *Sus* 属が先史時代に導入されていた可能性を検証する事である。この問題を検討するため、本研究ではこれまで解析が行われていなかった琉球列島南部圏の先史時代遺跡から出土した *Sus* 属の骨を用いて aDNA 解析を行った（第4章）。琉球列島南部圏の先史時代は土器を使用する下田原期（約4300 - 3500年前）と土器文化を伴わない無土器期（約2800 - 800年前）という2つの時代に区分される（表1）。本研究では下田原式土器が多数出土している石垣島の大田原遺跡（約4100 - 3800年前、下田原期）、同じく石垣島の無土器期遺跡である神田貝塚（1600 - 900年前）のほか、宮古島の無土器期の遺跡であるアラフ遺跡（約2800 - 800年前）と長墓遺跡（約1900 - 1400年前）の出土資料を解析した。前述の通り琉球列島南部圏は下田原式土器や、無土器期の貝斧や焼石集石遺構等といった遺物の出土から文化の成立背景が中部圏や北部

圏とは異なり、東南アジアやオセアニア地域の影響を受けていた可能性がある（沖縄県文化振興会, 2003）。アジアの大陸部では約 8000 年前に既に家畜ブタが利用されていたほか、オセアニアでは約 3300 年前から家畜ブタが人類に伴って島々へ導入されていた（Jing and Flad, 2002; 印東, 2012）。従って琉球列島南部圏にも南方系文化と共に *Sus* 属が人により導入されていた可能性が考えられる。アラフ遺跡や長墓遺跡では無土器期の代表的な遺物である貝斧が出土しているほか、アラフ遺跡では集石遺構も確認されている。加えてアラフ遺跡では宮古島からは産出しない石材を利用した石器も出土しているため（江上, 2003b）、島外との交流・交易が生じていた可能性は高い。宮古島以外の島由来の石材を用いた石器は、同じく無土器期の遺跡と考えられている長間底遺跡でも確認されており、アラフ遺跡だけでなく、宮古島では無土器期に他島との交流が生じていた可能性が高い（沖縄県教育委員会, 1984a）。本研究では前述した遺跡資料を解析する事で、琉球列島南部圏における *Sus* 属を伴う人類の交易や交流について検討する。

また宮古島ではピンザアブ洞穴等の更新世遺跡や多くの先史時代遺跡から *Sus* 属の骨が多数出土している（沖縄県教育委員会, 1985; ハドソン・種石, 2007; 宮路ほか, 2003）。しかし現在宮古島には野生イノシシは生息せず、先史時代の宮古島のイノシシの遺伝的特徴やその起源、そして絶滅の時期や経緯は明らかでない。本研究は、先史時代の宮古島の *Sus* 属が野生のリウキュウイノシシであったのか、それとも外部から異なる *Sus* 属の導入が生じていたのかという問題の検討にも貢献できる。

本研究の 3 つ目の目的は、現生リウキュウイノシシの起源を解明する事である。論文として既に公表され、本研究に使用可能である mtDNA D-loop 領域の塩基配列情報は僅か 13 個体由来から検出された 5 つの配列タイプのみである（Okumura, 1996; Watanobe, 1999）。また解析されたリウキュウイノシシは奄美大島、加計呂麻島、沖縄本島、西表島の 4 島に由来する資料であり、石垣島や徳之島、請島の個体は解析されていない。このためリウキュウイノシシの遺伝的変異の程度は解明されておらず、遺跡資料との比較を詳細に行うにはデータが不足していた。このような背景から、本研究では遺跡資料に加えて現生リウキュウイノシシの解析地域と資料数を増やした DNA 解析を実施した。

四方を海で囲まれた島という環境では、イノシシをはじめとする陸棲哺乳類が他の島へ自力で泳いで渡る事は島同士の距離が短い場合を除いて難しい。このため先史時代の琉球列島の *Sus* 属が在来のリウキュウイノシシか、それとも遺伝的に異なる起源を持つ *Sus* 属であるかを識別する本研究は、先史時代の琉球列島へ外部から *Sus* 属を持ち込む人の動きがあった時期や地域を解明する事に繋がる。これはすなわち導入者である先史時代の人類の移動経路やその時期の解明に繋がるため、東・東南アジア地域の家畜ブタの起源や、先史時代の人類の移動の解明に貢献する事が可能である。

第2章 資料と方法

第1節 使用した資料

1) 形態解析と aDNA 解析に使用した遺跡資料・現生リュウキュウイノシシ資料

本研究に使用した遺跡の立地を図 8 に示した。形態解析には沖縄諸島の 7 遺跡から出土した下顎第三臼歯 (M_3) の計測値を用いた。遺跡資料の形態解析は Matsui et al. (2005) による計測値と松井 章氏 (京都大学/奈良文化財研究所) による未発表の計測データの提供を受け、計 185 点について実施した。また遺跡資料の比較対象として、姉崎 智子氏 (群馬県立自然史博物館) の計測による沖縄本島産の現生リュウキュウイノシシ 18 個体分の M_3 計測値 (未発表データ) の提供を受けた。aDNA 解析には計 101 点の *Sus* 属の骨を使用した。なお琉球列島中部圏の野国貝塚群でのみ、上述した形態解析に使用した M_3 と共に下顎骨が得られたため (26 点)、これらを aDNA 解析に使用した。琉球列島南部圏を対象とした *Sus* 属の aDNA 解析は本研究が初である。形態解析と aDNA 解析に使用した資料数の内訳を表 2 に示した。また形態解析に使用した資料の情報を計測値と共に表 3 に、aDNA 解析に使用した資料の情報を DNA 増幅結果と共に表 4 に示した。本研究で用いた各遺跡の時代は以下のように決定した。各遺跡の番号は図 8 に対応している。報告書等で測定された ^{14}C 年代は全て未校正の値を掲載した。

<琉球列島中部圏>

- 1&2. 野国貝塚群は沖縄本島嘉手納町に立地し、1955 年に多和田 真淳氏により発見された。1980 年に野国貝塚群 B 地点を含む地区を対象に排水路の改修工事が計画された事を受けて、沖縄県教育委員会を主体として発掘調査が実施された (沖縄県教育委員会, 1984b)。野国貝塚群 B 地点では資料と共に出土した複数の木炭や貝殻を用いて ^{14}C 年代測定 (半減期 5730 年) が行われており、III 層では 4460 ± 65 年前 (木炭)、IV 層では 5950 ± 95 年前 (木炭)、V 層では 6250 ± 150 年前 (木炭)、VII 層では 7130 ± 80 年前 (貝殻) という結果が得られている (古川, 1984)。本研究では沖縄県立埋蔵文化財センター所蔵の 139 点の M_3 から得られた計測値を形態解析に用いた。形態解析に使用した資料の多くは IV-VI 層から出土しているため、野国貝塚群では基本的に約 6000 年前の資料が解析対象の中心となっている。しかし III 層や VII 層の資料のほか、出土層位が無記載の資料も含まれているため、年代を絞り込まず約 7200 - 4400 年前 (縄文時代早期-中期) に属する遺跡として解析を行った。また形態解析に用いた M_3 と共に出土した下顎骨 26 点に、新たにサンプリングを行った下顎骨 2 点を加えた計 28 資料を利用して aDNA 解析を行った (表 2 - 4)。
3. 大原貝塚は沖縄県島尻郡久米島町 (久米島) の大原砂丘に立地し、1955 年に多和田 真淳氏により発見された。1979 年に遺跡の範囲や遺物包含層の有無、遺構の保存状況の確認を目的に、沖縄県教育委員会を主体として発掘調査が実施された (沖縄県教育委員会, 1980a)。形態解析には、本遺跡の A 地点 II 層から出土した資料 2 点 (沖縄県立埋蔵文化財センター所蔵) の計測値を使用した。II 層からは縄文時代後-晩期 (沖縄貝塚時代前-

中期)の土器が共に出土している(当真,1980)。本遺跡では¹⁴C年代測定が行われていないため、キーリ・武藤(1994)の編年に基づき約4100 - 2100年前(縄文時代後期-晩期)の遺跡として資料を解析した。

4. 具志原貝塚は沖縄県国頭郡伊江村(伊江島)に立地し、1957年に多和田 真淳氏により発見された。1963年の友寄 英一郎氏(琉球大学)、1984年の伊江村教育委員会、1985年の沖縄県教育委員会による発掘調査を経て1988年に文化財(史跡)として国指定され、現状のまま保存されていたが、1995年に伊江村川平の県道拡幅工事に伴い緊急発掘調査が実施された(沖縄県教育委員会,1997)。本研究ではI-VIII層と幅広い層位に由来する34資料(沖縄県立埋蔵文化財センター所蔵)の計測値を形態解析に用いた。岸本・當銘(1997)ではI-V層から出土した土器が報告されており、北区では面縄前庭式土器(縄文時代中期)や神野E式土器(縄文時代後期)のほか、アカジャンガー式土器(弥生-平安時代併行期前期)も出土している。出土した土器から遺跡の年代幅は約4800 - 1700年前(縄文時代中期~弥生-平安時代併行期前期)とした。ただし、VI-VIII層については報告が存在しないため年代を決定する事ができなかったが、より古い時代に遡る可能性も考えられる。
5. 阿良貝塚も具志原貝塚と同様に伊江島の遺跡である。島の南海岸に発達する砂丘地で内間 吉成氏が石器を採集した事から「阿良遺物散布地」として知られ、その後沖縄県教育委員会により1979年に遺跡分布調査の一環として試掘調査(第1次調査)が、1981年に発掘調査(第2次調査)が実施された(沖縄県教育委員会,1983)。本研究には北区A IV層から出土した資料3点(沖縄県立埋蔵文化財センター所蔵)の計測値を形態解析に使用した。発掘調査報告書(沖縄県教育委員会,1983)によれば北地区の資料の大半が弥生-平安時代併行期(沖縄貝塚時代後期)に属し、IV層からは山ノロ式土器の系列に属す土器も出土している。この報告から、本遺跡の年代を約2100 - 1700年前(弥生-平安時代併行期前期)とした。
6. ナガラ原西貝塚も伊江島の南海岸砂丘地に分布する遺跡のひとつである。伊江空港建設のための採砂に伴って発見され、1977年には伊江村教育委員会によって試掘調査と緊急発掘調査が実施されている(伊江村教育委員会,1979)。本研究ではV層から出土した3資料、VII層から出土した2資料(沖縄県立埋蔵文化財センター所蔵)を形態解析に使用した。安里・名嘉真(1979)によればV層とVII層は同じ性格の層位である事や、弥生時代(沖縄時代後期前半)の遺跡である事が遺物の分析から指摘されている。また遺跡の最下層にあたるVII層から出土した木炭とシャコ貝を用いて¹⁴C年代測定が行われており、それぞれ2080±80年前、2060±80年前という結果が得られている(安里・名嘉真,1979)。これらの報告から、本遺跡の年代を2100 - 1700年前(弥生-平安時代併行期前期)として扱った。
7. ナガラ原東貝塚も伊江島の南海岸砂丘地に分布する遺跡であり、1977年に伊江村教育委員会による遺跡分布調査で発見された。本遺跡は1977年に伊江村教育委員会によって実施された試掘調査の後、1998年からは熊本大学文学部考古学研究室を主体に発掘調査が

行われている（熊本大学文学部考古学研究室，1999）。本研究ではⅢ層とⅣ層から出土した各 1 資料（沖縄県立埋蔵文化財センター所蔵）の計測値を形態解析に使用した。鍛冶（1999）によればⅣ層からはアカジャンガー式土器（弥生-平安時代併行期前期）と考えられる土器が出土している。またⅣ層から出土した 3 点の木炭を用いて ^{14}C 年代測定が行われており、それぞれ 1570 ± 60 年前、 1490 ± 60 年前、 1620 ± 80 年前という結果が得られ、6 世紀前後の遺跡である事が指摘されている（木下，2003）。これらの報告から、本遺跡を約 1700 - 1400 年前（弥生-平安時代併行期後期）の遺跡として扱った。

<琉球列島南部圏>

8. 大田原遺跡は沖縄県石垣市名蔵（石垣島）の遺跡である。1978 年には県道道路改良工事に伴う緊急発掘調査が沖縄県教育委員会によって実施された（沖縄県教育委員会，1980b）。また 1980 - 1981 年には石垣市教育委員会を主体とした土地改良事業に伴う発掘調査も実施された（石垣市教育委員会，1982）。本研究では 1978 年の発掘調査で得られた資料のうち 5 点（沖縄県立埋蔵文化財センター所蔵）を aDNA 解析に使用した。比嘉（1980a）による報告から、1978 年の発掘調査で得られた *Sus* 属の骨はほとんどがⅢ層から出土した事が明らかとなっている。金武（1980）はⅢ層から出土したシャコ貝 2 点を用いて ^{14}C 年代測定を行っており、それぞれ 3870 ± 65 年前、 3970 ± 95 年前という結果を示している。これらの報告から、Ⅲ層の年代に基づき本遺跡の年代を約 4100 - 3800 年前（下田原期）として扱った。
9. 神田貝塚は大田原遺跡と同じく石垣市名蔵（石垣島）の遺跡であり、大田原遺跡の南下の砂丘に立地する。大田原遺跡と同様に、県道道路改良工事に伴う緊急発掘調査が 1978 年に沖縄県教育委員会を主体として実施された（沖縄県教育委員会，1980b）。本研究では、1978 年に実施された発掘調査で出土した *Sus* 属の骨 12 点（沖縄県立埋蔵文化財センター所蔵）を aDNA 解析に使用した。比嘉（1980b）によりこれらの資料はⅢ層から出土した事が報告されている。また金武（1980）ではⅢ層から出土したシャコ貝と木炭を用いて ^{14}C 年代測定が行われており、 1540 ± 65 年前、 1270 ± 80 年前という結果が得られている。またⅣ層から出土したシャコ貝を用いた ^{14}C 年代測定では 940 ± 65 年前という結果が得られた。これらの報告から、本遺跡の年代を約 1600 - 900 年前（無土器期）として扱った。
10. アラフ遺跡は沖縄県宮古島市（宮古島、旧沖縄県宮古郡城辺町）に位置する無土器期の遺跡である。沖縄県教育委員会による 1981 年の分布調査で発見され、2000 - 2002 年にはアラフ遺跡発掘調査団によって予備調査及び第 1 次-第 5 次調査が実施された（アラフ遺跡発掘調査団，2003）。本研究ではアラフ遺跡発掘調査団による発掘調査によってⅡ層からⅥ層で出土した 20 点（うち 2 点層位不明）の *Sus* 属の骨を aDNA 解析に使用した。名古屋大学年代測定センター（2003）によるⅡ層から出土した土器表面付着の炭化物及び炭化木を用いた ^{14}C 年代測定では 1201 ± 32 年前、 843 ± 30 年前という結果が得られている。またⅤ層から出土した炭化物を用いた ^{14}C 年代測定では 2270 ± 40 年前、 $2320 \pm$

40 年前という結果が、またⅦ層由来の炭化物を用いた ^{14}C 年代測定では 2790 ± 40 年前という結果が得られている (古環境研究所, 2003)。本研究で用いた資料はこの年代幅に含まれると考えられるため、本遺跡の年代を約 2800 - 800 年前として扱った。

11. 長墓遺跡は沖縄県宮古島北部、島尻の石灰岩堤上に立地する。岩陰を利用した近世の風葬墓付近に先史時代の遺物を含む貝溜まりが存在し、2005 - 2007 年には筑波大学先史学・考古学コースによって発掘調査が行われた (ハドソン・種石, 2007) (写真 3)。現在は長墓遺跡調査団によって発掘調査が実施されており、本研究では 2006 年度から 2011 年度の調査で出土した *Sus* 属の骨 36 点について aDNA 解析を行った。長墓遺跡からは人工遺物がほとんど出土していないため層位ごとの年代の判断が非常に難しい。また発掘調査が継続している事から時代がさらに遡る可能性も考えられるが、貝斧等の出土から無土器期に属する遺跡である事が伺える。本研究では貝溜まり I 下層から出土した動物骨 4 点を用いた ^{14}C 年代測定の結果に基づき、本遺跡の年代を約 1900 - 1400 年前という幅で捉えて解析を実施した (ハドソン・種石, 2007)。

2) DNA 解析に使用した現生資料

遺跡資料の解析に加え、本研究ではリュウキュウイノシシの塩基配列情報を充実させ、その遺伝的変異の程度を明らかにするため、フィールドワーク等を通じて採取した現生リュウキュウイノシシの DNA 解析を実施した。採取した資料の由来や採取時期等を表 5 に示した。

第 2 節 形態解析

遺跡から破損した状況で出土する事がほとんどである四肢骨等の部位に比べ、歯は遺跡から完形で出土する事が比較的多い。加えて *Sus* 属の M_3 の小型化は家畜化初期段階の指標として有効である事が多くの先行研究で指摘されている (e.g. Flannery, 1983; Ervynck et al., 2001; Haber et al., 2005; Peters et al., 2005)。また遺跡資料の比較対象となる現生リュウキュウイノシシの資料は主に現地の猟師の協力を得て採取しているが、四肢骨等は碎いて肉と一緒に煮る等と食用価値が高いため完形で収集が難しい。これらの理由から M_3 を形態解析に使用した。遺跡資料の形態解析は Matsui et al. (2005) による計測値と松井章氏による未発表の計測データの提供を受け計 185 点について実施した。また遺跡資料の比較対象として、姉崎智子氏の計測による沖縄本島産の現生リュウキュウイノシシ 18 個体分の M_3 計測値 (未発表データ) の提供を受けた。計測は von den Driess (1976) の方法に基づき行われ、解析には M_3 の最大長 (Length) と最大幅 (Breadth) を使用した (図 9)。まず全ての計測値を用いて散布図を作成し、それぞれの資料群の計測値の分布状況を確認した。続いて M_3 の計測値を用いた統計学的解析を実施した。この際、資料数が充分と考えられる野国貝塚群、具志原貝塚、現生リュウキュウイノシシという 3 群の M_3 計測値を解析に使用した。上述した 3 群の最大長と最大幅の平均値の差を検定するため、ソフトウェア「R」(R Development Core Team, 2005) を用いた多群比較を行った。まず各群の最大長及び最大幅

の計測値がそれぞれ正規分布に従うかを確認するため、Shapiro-Wilk の正規性検定を有意水準 5% で実施した。続いて各群の計測値の分散が均一であるかどうか検定するため、Bartlett 検定を有意水準 5% で行った。Bartlett 検定によって各群の計測値の分散が均一である事が示唆された場合は *t* 検定 (Student の *t* 検定) を、分散が不均一である事が示唆された場合は Welch の検定をどちらも有意水準 5% で実施した。なお、多群比較の際は Bonferroni 補正及び Holm 補正を行った。

第3節 分子系統学的解析

1) 遺跡資料を用いた aDNA の抽出

資料外部環境からのコンタミネーションを防ぐため、骨資料表面を滅菌済みのメスにより除去した。続いて電動ドリルを用いて骨内部から骨粉を 0.5 - 1.0g 程度採取し(写真 4)、以下の手順で脱灰処理を行った。骨粉試料 (0.5 - 1.0g) の入った遠沈管に 0.5M ethylene diamine tetra acetate (以下 EDTA と省略、pH8.0) を 10ml 加え、ローテーターによる振とう処理を一晩行った。次にこの遠沈管を 6000rpm、室温 (RT) で 20 分間遠心し、着色した上清を除去した。沈殿物に新たに EDTA10ml を加え再度攪拌し、同様の操作を上清が無色透明になるまで繰り返した。この脱灰処理に数日を要する。無色透明の上清を除去した脱灰後の沈殿物に EDTA 4.5ml と 10% N-lauryl sarcosine 0.5ml、proteinase K (300µg/ml) を加え、振とう処理を 37°C で一晩行い、試料中のタンパクを分解した。

続いてフェノール・クロロホルム法によるタンパク変性処理を行った。プロテアーゼ処理後の溶液を遠心し上清を新しい遠沈管に移した後、飽和フェノール 5ml を加えタンパクを変性させた。これを 6000rpm (RT) で 5 分間遠心した後フェノール層を除去し、もう一度飽和フェノールを加えて同様の作業を繰り返した。続いてフェノール層を除去した遠沈管にクロロホルム 5ml を加えて転倒混和した後、6000rpm (RT) で 3 分間遠心した。これによりクロロホルム層から DNA を含む水層を分離し、Amicon® Ultra-15 (Millipore, Billerica, MA) を用いて DNA を濃縮した。

2) mtDNA D-loop 領域の増幅と塩基配列の決定

抽出された aDNA を用いて、PCR 法による mtDNA D-loop 領域の増幅を行った。PCR プライマーには A セットとして mitL112 (5'-GCGCACAAACATACAAATATGCG¹¹⁰) と mitH62 (5'-CCTGCCAAGCGGGTTGCTG³⁴²) を、B セットとして mitL119 (5'-CAGTCAACATGCGTATCACC³⁰¹) と mitH124 (5'-ATGGCTGAGTCCAAGCATCC⁵⁶⁷) を、C セットとして mitL104 (5'-TGGACTAGTACTAATCAGCCCAT⁵¹⁷) と mitH106 (5'-ACGTGTACGCACGTGTACGC⁷⁰⁴) を使用しそれぞれ 273、305、229bp を増幅した (Watanobe et al., 2001; Ishiguro et al., 2002)。なお A セットと B セット、B セットと C セットの一部は重複するように設計されている (図 10)。D-loop 上のプライマー配列 3' 末端に示された数字は Okumura et al. (1996) で示された塩基配列と一致する塩基座位番号を示す。また、各プライマー名に記された L は軽鎖 (Light strand) を、H は重鎖 (Heavy strand) を示す。PCR 反応の際の DNA ポリメラ

ーゼにはAmpliTaq Gold[®] 360 Master Mix (Applied biosystems by Life technologies, Carlsbad, CA) を使用した。PCR条件は94°Cで10分間の加熱後に熱変性94°C30秒、アニーリング57°C (プライマーAセットは59°C) 30秒、伸長反応72°C30秒を45サイクル行い、最終伸長反応は72°C5分間とした。サンプル中のDNAが微量であるため1度のPCRでは反応産物が検出できなかった場合は、さらにこの増幅産物を1 μ l利用してセミネステッドPCRを行った。プライマーAセットとしてmitL112とmitH61 (5'-GCTGGTTTCACGCGGCATGG³²⁶) を、BセットとしてmitL120 (5'-ACCACCATTAGATCACGAGC³¹⁸) とmitH124を、CセットにmitL105 (5'-CCATGCTCACACATAACTGAGGTT⁵³⁷) とmitH106を使用し、それぞれ214bp、248bp、166bpを増幅した。PCR条件は前述したものと同様である。一連のPCR作業 (1st PCR及びセミネステッドPCR) を同じDNA試料について独立に2回以上繰り返し、増幅が複数回確認された断片DNAを解析に用いた。また実験環境のコンタミネーションを確認するために、ネガティブコントロールとしてDNA試料を含まない反応溶液を毎回のPCRに用いた。さらに抽出時のコンタミネーションの有無を確認するため骨粉を含まない抽出液も同時に用意しPCRを行った。PCR産物中の過剰プライマーをExoSAP-IT (USB Corporation, Cleveland, Ohio, USA) により除去した後、ダイレクトシーケンス法により塩基配列を決定した。塩基配列の決定にはBigDye Terminator Cycle Sequencing Kit 及び Applied Biosystems 3130 Genetic Analyzer (どちらもApplied biosystems by Life technologies) を使用した。

なお、野国貝塚群出土資料とアラフ遺跡の一部の資料の解析は岐阜大学 応用生物科学部の実験施設を利用して行った。この場合のみDNAポリメラーゼにAmpliTaq Gold (Applied biosystems by Life technologies) を、塩基配列の決定にはABI 310 Genetic Analyzer (Applied biosystems by Life technologies) を使用した。

3) 分子系統学的解析

本研究によって得られた塩基配列情報に、データベース National Center for Biotechnology Information (NCBI) より取得した世界の代表的なイノシシ及び家畜ブタの mtDNA D-loop 領域の塩基配列情報を 42 配列加えて分子系統学的解析を行った (表 6)。解析には Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 4.0 (MEGA 4) (Tamura et al., 2007) を使用し、Clustal W (Thompson et al., 1994) によりアラインメントを行った。なお解析時に比較するサイトは complete deletion により決定し、近隣結合 (Neighbor-Joining: NJ) 法を用いて系統樹を作成した (Saitou and Nei, 1987)。この際塩基置換の補正は行わず p-distance を用いて NJ 系統樹を作成した。また外群にはイボイノシシ (Accession no. AB046876) の塩基配列情報を用い、系統樹クラスターの統計学的有意性の検証は Bootstrap 法 (1000 回繰り返し) により行った。さらに、Network 4.5.1.6 software (Fluxus Technology, Suffolk, England, Fluxus engineering.com.) を用いて同様のデータセットから Median-joining (MJ) ネットワーク図 (Bandelt et al., 1999) を作成した。

4) 現生リュウキュウイノシシ資料を用いた DNA 解析

遺跡資料との比較情報を増やすため、現生リュウキュウイノシシを西表島から 32 個体、石垣島から 28 個体、沖縄本島から 4 個体、徳之島から 5 個体、奄美大島から 27 個体、加計呂麻島から 17 個体の計 113 個体についてサンプリングを行い、DNA を抽出した。現生リュウキュウイノシシの資料は骨と歯、及び肉片を使用した（表 5）。骨と歯は前述した遺跡から出土した骨資料と同様の手法で骨粉を採取した後に脱灰処理を行った。なお、現生資料からの骨粉採取の際は骨格の計測部位を損なわない部位として、後頭顆（写真 5）や下顎角内側（写真 6）をサンプリング部位として採用した。脱灰処理後の骨粉及び肉片試料からの DNA 抽出には DNeasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN, Hilden, Germany) を用いた。

PCR プライマーには mitL112 と mit124out (5'-CCAGCTACAATTGATTTGACTGTGTT⁶⁰³)、mit119out (5'-GTCAAATAACTCCAGTCAACATGC²⁹³) と mitH106 の 2 セットを用い、それぞれ 491bp、410bp を増幅し、これらを繋ぐ事で 592bp の塩基配列情報を得た。ただし、*Sus* 属の mtDNA D-loop 領域には CGTGCGTACA という 10 塩基対の繰り返し配列が存在し、この繰り返し数は個体によって大きく異なり、Ghivizzani et al. (1993) では 14 から 29 という繰り返し数が報告されている。前述したプライマーのうち mitH106 はこの 10 塩基対の繰り返し配列を含む領域に設計されており（図 10）、死亡から 10 年以上が経過し DNA に損傷が生じている資料では、この繰り返し配列が影響して PCR 増幅に成功しない事が頻繁に確認された。従ってこの 10 塩基対の繰り返し配列よりも内側の領域に設計した mit1214 (5'-ACGCACGTTATGTCCCGTA⁶⁸⁹) と mit111 (5'-ACCATTGACTGAATAGCACC⁶⁶⁹) という 2 つのプライマーを、資料の損傷状況に応じて mitH106 の代わりに使用した。なお、mit H106 の代わりに mit1214 を利用した場合は 577bp の、mit111 を利用した場合は 557bp の塩基配列情報が得られた。PCR 条件は 94°C で 10 分間の加熱後に熱変性 94°C 30 秒、アニーリング 58°C 30 秒、伸長反応 72°C 30 秒を 45 サイクル（肉片資料を用いた場合は 30 サイクル）行い、最終伸長反応は 72°C 5 分間とした。決定された塩基配列を前述した遺跡資料を用いた分子系統学的解析に使用する事で、現生リュウキュウイノシシの遺伝的変異の程度を確認した。

第3章 琉球列島中部圏の遺跡資料の解析結果

第1節 形態解析

野国貝塚群や沖縄諸島のその他の先史時代遺跡から出土した *Sus* 属、そして現生リュウキュウイノシシの M_3 の計測値の散布図を図 11 に示した。この散布図から、野国貝塚群から出土した M_3 のサイズ分布がリュウキュウイノシシよりも小型である事が判明し、先行研究（川島・村岡, 1984）と同様の結果が得られた（図 11、写真 7）。また野国貝塚群の資料はその他の沖縄諸島の遺跡資料よりも小型であった。野国貝塚群とその他の沖縄諸島の遺跡資料、及び現生リュウキュウイノシシの M_3 計測値の平均値の差を検討するため、資料数が十分に存在する野国貝塚群（139 点、以下 *Noguni* と省略）、具志原貝塚（34 点、以下 *Gushibaru*）、リュウキュウイノシシ（18 点、以下 *RWB*）の 3 群の計測値を用いて統計学的解析を行った。各群の M_3 の計測値の正規性を Shapiro-Wilk 検定によって検定した結果、全ての群で最大長と最大幅の両方もが正規分布に従っている事が推察された ($P>0.05$)。各群の最大長の平均値と 95%信頼区間は以下の通りである(単位= mm): *Noguni* (22.7, 22.4 - 23.0); *Gushibaru* (27.1, 26.2 - 28.0); *RWB* (26.7, 25.6 - 27.9) (図 12)。また各群の最大幅の平均値と 95%信頼区間は以下の通りである: *Noguni* (11.3, 11.2 - 11.4); *Gushibaru* (12.9, 12.6 - 13.2); *RWB* (12.9, 12.6 - 13.2) (図 12)。続いて各群の計測値の分散が均一であるかどうか検定するため Bartlett 検定を行った。この結果、最大幅に関しては各群とも等分散性が示唆されたが ($P>0.05$)、最大長に関しては等分散性が支持されなかった ($P=8.2\times 10^{-3}$)。このため最大長については Welch の検定、最大幅については *t* 検定を用いて多群比較を行った。なお、多群比較の際は Bonferroni 補正と Holm 補正を行った。Welch の検定の結果、各群の最大長の計測値の平均値は *Noguni-Gushibaru* 間 (Bonferroni 補正、Holm 補正ともに $P<2\times 10^{-16}$) 及び *Noguni-RWB* 間 (Bonferroni 補正, $P=4.1\times 10^{-13}$; Holm 補正, 2.7×10^{-13}) で有意差が認められた。しかし、*Gushibaru-RWB* 間では有意差は認められなかった (Bonferroni 補正、Holm 補正ともに $P>0.05$)。 *t* 検定による最大幅の多群比較でも、*Noguni-Gushibaru* 間 (Bonferroni 補正、Holm 補正ともに $P<2\times 10^{-16}$) 及び *Noguni-RWB* 間 (Bonferroni 補正, $P=4.4\times 10^{-16}$; Holm 補正, 2.9×10^{-16}) では有意差が認められ、*Gushibaru-RWB* 間では有意差は認められなかった (Bonferroni 補正、Holm 補正ともに $P>0.05$)。これらの結果から、野国貝塚群の資料は具志原貝塚や現生リュウキュウイノシシとは異なるサイズ分布を持つ事が判明した。さらに、具志原貝塚の資料と現生リュウキュウイノシシの M_3 のサイズ分布に有意差が見られない事も本解析によって判明した (表 7)。

また計測値の散布図から阿良貝塚、ナガラ原西貝塚、ナガラ原東貝塚の資料のサイズ分布は具志原貝塚の資料と同様である事が予想されたため (図 11)、これら 4 遺跡の出土資料を伊江島産遺跡資料群 (*Ie*) としてまとめ (計 44 資料)、前述した方法を用いて野国貝塚群と現生リュウキュウイノシシ資料と共に統計学的解析を行った。Shapiro-Wilk 検定により、伊江島産遺跡資料群の最大長と最大幅の計測値はそれぞれが正規分布に従っている事が推察された ($P>0.05$)。伊江島産遺跡資料群の最大長の平均値と 95%信頼区間は (27.2, 26.5 -

28.0)、最大幅は (13.0, 12.8 - 13.3) であった。Bartlett 検定を行った結果、最大幅に関しては各群とも等分散性である事が示唆されたが ($P>0.05$)、最大長に関しては等分散性が支持されなかった ($P=1\times 10^{-2}$)。このため具志原貝塚資料を用いた場合と同様に、最大長については Welch の検定、最大幅については t 検定を用いて多群比較を行った。なお、多群比較の際は Bonferroni 補正と Holm 補正を行った。Welch の検定の結果、各群の最大長の計測値の平均値は Noguni-le 間 (Bonferroni 補正、Holm 補正ともに $P<2\times 10^{-16}$) 及び Noguni-RWB 間 (Bonferroni 補正, $P=4\times 10^{-13}$; Holm 補正, 2.6×10^{-13}) で有意差が認められた。しかし、le-RWB 間では有意差は認められなかった (Bonferroni 補正、Holm 補正ともに $P>0.05$)。 t 検定による最大幅の他群比較でも、Noguni-le 間 (Bonferroni 補正、Holm 補正ともに $P<2\times 10^{-16}$) 及び Noguni-RWB 間 (Bonferroni 補正, $P=2.6\times 10^{-16}$; Holm 補正, 2×10^{-16}) では有意差が認められ、le-RWB 間では有意差は認められなかった (Bonferroni 補正、Holm 補正ともに $P>0.05$)。これらの結果から、野国貝塚群の資料は伊江島の資料とは異なる M_3 のサイズ分布を持つ事、伊江島の資料は現生リュウキュウイノシシと同じような M_3 のサイズ分布を持つ事が明らかとなった (表 7)。

これらに加えて大原貝塚から出土した M_3 の計測値は本解析で得られたその他の資料のサイズ分布から離れている可能性があるが (図 11)、資料数が僅か 2 点であるため分布が仮定できず、統計学的解析を行う事はできなかった。

第 2 節 分子系統学的解析

続いて M_3 のサイズ分布が小型であった野国貝塚群の資料のうち、 M_3 と共に出土した下顎骨 26 点に新たにサンプリングした下顎骨 2 点を加えた計 28 点から aDNA を抽出し、PCR 法によって mtDNA D-loop 領域の断片 DNA を増幅した。断片 DNA のサイズは断片 A (fA) が 214bp、断片 B (fB) が 248bp、断片 C (fC) が 166bp であった。ネガティブコントロールはいずれの場合も増幅は確認されなかった。遺跡資料由来の断片 DNA と NCBI 由来の世界のイノシシ・家畜ブタの配列タイプ間での塩基の相違は他の遺跡資料や現生リュウキュウイノシシの解析結果と合わせて表 8 に示した。PCR 増幅の結果、9 資料から断片 DNA を得た (表 4)。aDNA を用いた *Sus* 属に関する先行研究では、これらの 3 つの断片 DNA の塩基配列情報を繋ぎ合計 572bp について解析を行っている (Watanobe et al., 2002)。しかし本解析では 3 つの断片 DNA 全てを増幅できた資料が 1 つも得られなかったため、それぞれの断片 DNA を単独で使用し、NJ 系統樹を作成した。この結果 fA を用いて作成された系統樹は 3 断片全てを用いた場合や、より長い塩基配列長を用いた先行研究 (e.g. Watanobe et al., 1999; Okumura et al., 2001) の解析結果とほぼ同様に、世界の *Sus* 属をアジアとヨーロッパ系統に大別するような系統樹の樹形 (トポロジー) を示した (図 13)。一方 fB と fC を用いた NJ 系統樹はトポロジーに区別がつかず、アジア系統とヨーロッパ系統の *Sus* 属を区分する事ができなかった (図 14、図 15)。

野国貝塚群では 3 資料から fA の増幅に成功し (Noguni564, 569, 570)、NCBI から取得した *Sus* 属の塩基配列情報を加えて作成した NJ 系統樹は、大きくヨーロッパの *Sus* 属、ヨ

一ロツパイノシシ（イタリア産）、東・東南アジアの *Sus* 属、リュウキュウイノシシの 4 クラスターに区分された（図 13）。各クラスターの枝分かれについて統計学的有意性を示すブートストラップ値は低いものの、前述した通りこのトポロジーは先行研究（Watanobe et al., 1999; Okumura et al., 2001）と類似していた。加えて Watanobe et al. (1999) ではリュウキュウイノシシのクラスターについて 93.2%（1000 回繰り返し）という高いブートストラップ値が得られている。従って fA のみを用いてもリュウキュウイノシシとその他の系統を識別する事は可能と考えられる。fA を用いて作成された系統樹では、琉球列島在来のリュウキュウイノシシの配列タイプは 1 つのクラスターを形成し、Noguni 564 はこのクラスターに含まれた（図 13）。なお Noguni564 は Watanobe et al. (2002) で解析されたナガラ原西貝塚の出土資料から得られた配列タイプ（AB050876、配列タイプ 29 番）と同一の塩基配列であった。一方 Noguni569 と Noguni570 はリュウキュウイノシシの配列タイプが形成するクラスターから離れ、その他のアジアの *Sus* 属のクラスターに含まれた。Noguni569 は中国家畜ブタ品種である Laiwu black 種（EU979126、配列タイプ 2 番）や韓国済州島在来ブタ（AY243480、配列タイプ 3 番）と同一の塩基配列であった。

図 16 は NJ 系統樹（図 13）に使用したものと同様のデータセットを用いて fA について作成した MJ ネットワーク図である。ネットワーク図でも全てのリュウキュウイノシシの配列タイプは遺伝的に近縁である事が判明し、Noguni564 もこれらに遺伝的に近縁であった。しかし Noguni569 と Noguni570 はリュウキュウイノシシよりも、ニホンイノシシ（AB015086、配列タイプ 15 番）や中国の *Sus* 属が品種の成立に貢献したと考えられている沖縄在来家畜ブタ（AB473815、配列タイプ 21 番）といったアジアの *Sus* 属と遺伝的に近縁であった。

世界の *Sus* 属との比較に加えて、リュウキュウイノシシと野国貝塚群から出土した *Sus* 属間での遺伝的差異を検討するため、野国貝塚群出土資料とリュウキュウイノシシから得られた配列タイプのみを用いて分子系統学的解析を実施した。fA、fB、fC について NJ 系統樹を作成した結果、これまでの解析結果と同様に野国貝塚群の配列タイプにはリュウキュウイノシシと異なるクラスターに含まれるものが存在した。例えばリュウキュウイノシシの fB に関する配列タイプはその全てが同一の塩基配列であったが、野国貝塚群から出土した資料由来の配列タイプはリュウキュウイノシシとは異なる塩基変異を持つ事が明らかとなった（図 17）。また Noguni570 は fA と fC の増幅に成功したため、これらを繋いだ 380bp についてリュウキュウイノシシの配列タイプと共に NJ 系統樹を作成した（図 18）。この場合も Noguni570 はリュウキュウイノシシの配列タイプが形成するクラスターから離れた。

第4章 琉球列島南部圏の遺跡資料の aDNA 解析結果

石垣島の太田原遺跡から出土した 5 資料、神田貝塚では 12 資料、宮古島のアラフ遺跡では 20 資料を aDNA 解析に使用した。また宮古島の長墓遺跡では 2006 年度から 2011 年度の発掘調査で得られた 36 資料を aDNA 解析に用いた (表 4)。なお長墓遺跡へは 2009 年度から発掘調査に参加しており、コンタミネーションリスクの低減や増幅率の向上を目指したサンプリングや資料の保管を実施している。これらの遺跡では M₃ をサンプリングできなかったため、形態解析は行わず aDNA 解析のみ実施した。

遺跡資料から抽出した aDNA を PCR 増幅した結果、全 73 資料のうちアラフ遺跡の 2 資料 (Arafu6, 10) と神田貝塚から出土した 1 資料 (Kanda14) から fA、fB、fC の 3 断片全てを増幅し、これらを繋ぐ事で 592bp の配列タイプを 3 つ得た (表 4)。これらのうち Arafu6 は NCBI に登録されている家畜ブタ品種「サツマ」(AB015091) と同一の配列タイプであった。さらに Arafu6 は、先行研究 (Watanobe et al., 2002) で琉球列島外部から *Sus* 属が導入された可能性が指摘されている沖縄県伊江島の阿良貝塚から出土した資料由来の配列タイプ (AB050878, AB050879、配列タイプ 25 番) と同一の塩基配列であった (表 4)。リュウキュウイノシシの識別に有効であった fA の増幅には、太田原遺跡で 1 資料、アラフ遺跡で 6 資料、長墓遺跡で 6 資料、計 13 資料で成功した (表 4)。さらに資料の保存状態の悪さから塩基配列長が不完全であるものの、アラフ遺跡から出土した 1 資料から fA のうち 192bp を増幅した。同様に長墓遺跡出土の 1 資料からも fA のうち 197bp を増幅した (表 4、表 8)。残る 55 資料 (太田原遺跡 4 資料、神田貝塚 11 資料、アラフ遺跡 11 資料、長墓遺跡 29 資料) では fA の増幅が確認されなかった。ネガティブコントロールはいずれの場合も増幅されなかった。本研究で増幅が確認された遺跡資料由来の全ての断片 DNA と NCBI 由来の *Sus* 属の配列タイプ間での塩基の相違は、次章で述べる現生リュウキュウイノシシの解析結果と共に表 8 に示した。

まず fA-fC 全ての断片 DNA の増幅に成功したアラフ遺跡出土資料由来の 2 つの配列タイプ (Arafu6, 10) と神田貝塚出土資料由来の配列タイプ (Kanda14) を用いて NJ 系統樹を作成した (図 19)。この結果野国貝塚群の出土資料を用いた解析と同様に、リュウキュウイノシシの配列タイプは 1 つのクラスターを形成し、Arafu10 と Kanda14 はこのクラスターに含まれた。一方アラフ遺跡出土資料由来の配列タイプである Arafu6 は現生リュウキュウイノシシが含まれるクラスターから離れ、他のアジアの *Sus* 属の配列タイプが形成するクラスター内に位置した (図 19)。また NCBI から取得した沖縄諸島の遺跡資料由来の配列タイプの NJ 系統樹上での位置関係は先行研究 (Watanobe et al., 2002) と同様であり、阿良貝塚や北原貝塚等から出土した資料由来の配列タイプはリュウキュウイノシシよりも他のアジアの *Sus* 属と遺伝的に近縁であった。これらの結果は同一のデータセットを用いて作成された MJ ネットワーク図でも支持されており、全てのリュウキュウイノシシの配列タイプはお互いに近縁で、Arafu10 と Kanda14 もこれらと遺伝的に近縁である事が示唆された (図 20)。しかし Arafu6 はネットワーク図中でもリュウキュウイノシシの配列タイプからは大

大きく離れ、他のアジアの *Sus* 属と遺伝的に近縁であった。

続いて琉球列島南部圏の遺跡資料から得られた **fA** の塩基配列に、**Arafu6**、**Arafu10**、**Kanda14** の **fA** 部分、野国貝塚群出土資料から得られた **fA** の塩基配列を加え、NCBI 由来の塩基配列情報と共に **NJ** 系統樹を作成した (図 21)。この結果 **fA-fC** を用いた解析と同様にリュウキュウイノシシの配列タイプは1つのクラスターを作り、大田原遺跡と神田貝塚資料由来の2個体 (**Ohtabaru3**, **Kanda14**) やアラフ遺跡と長墓遺跡資料由来の8資料 (**Arafu8**, **10**, **17**, **Nagabaka4**, **5**, **21**, **27**, **29**) はこのクラスターに含まれた。この一方でアラフ遺跡から出土した5資料 (**Arafu6**, **7**, **11**, **13**, **14**) と長墓遺跡から出土した1資料 (**Nagabaka10**) はリュウキュウイノシシのクラスターから離れ、野国貝塚群出土資料の解析結果と同様に他のアジアの *Sus* 属の配列タイプが形成するクラスター内に位置した (図 21)。同一のデータセットを用いて作成した **MJ** ネットワーク図でもリュウキュウイノシシは互いが遺伝的に近縁であるのに対し、遺跡資料からは他のアジアの *Sus* 属の配列タイプと遺伝的に近縁な配列タイプが検出された (図 22)。また増幅された配列長が短かった **Arafu5** や **Nagabaka30** の塩基置換を他の配列タイプと比較した結果、これらは現生リュウキュウイノシシと遺伝的に近い事が考えられた (表 8)。

第5章 現生リュウキュウイノシシ資料の解析結果

遺跡資料との比較情報を増やすため、現生リュウキュウイノシシを西表島から32個体、石垣島から28個体、沖縄本島から4個体、徳之島から5個体、奄美大島から27個体、加計呂麻島から17個体、計113個体をサンプリングしDNAを抽出した(表5)。このうち32個体からプライマーセットmitL112-mit124outとmit119out-mitH106を用いて592bpの塩基配列情報を増幅した。これらをNCBIに登録されている現生リュウキュウイノシシの塩基配列情報

(1044bp、5配列タイプ、表5)と比較した結果、D42184と同一の塩基配列を1個体から検出した。これに加えて沖縄本島 安波の1個体(Aha4)、徳之島の4個体(M31962)、石垣島の26個体(M32837)からは新規の配列タイプをそれぞれ検出した。また沖縄本島の安波で得られた1個体(Aha2)からはmitH106の代わりにmit1214を用いて577bpを増幅し、これは前述したAha4と同一の塩基配列であった(表8)。さらにmitH106の代わりにmit111を用いた結果、42個体で557bpの塩基配列を増幅する事に成功した。このうち17個体はNCBIに登録されているAB015088(配列タイプ20番)と、15個体はAB015089(配列タイプ19番)と、3個体はAB015087(配列タイプ16番)もしくはD42184(配列タイプ17番)と同じ塩基配列である事が示唆された。さらに西表島の2個体からは2つ(M31804, M31814)、奄美大島の4個体と加計呂麻島の1個体からは1つ(M31678)の新規配列タイプを検出した。これらに加えて西表島の1個体ではプライマーAセットのみ(491bp)の増幅に成功し、M31814という新規の配列タイプが検出された。上述した現生資料用のプライマーセットでDNAが増幅されなかった資料については、aDNA解析用のプライマーセット(fA, fB, fC)を用いてPCR増幅を試みた。この結果、徳之島産の1個体でfAの塩基配列の決定に成功し、これはM31965という新規の配列タイプであった。また石垣島産の2個体(M32836, M32854)ではfAやfB、fCの複数部分を増幅する事に成功し、それぞれがAB015089(配列タイプ19番)、M32837という前述した配列タイプと同一の塩基配列を持つ可能性が高い(表8)。残る34個体ではDNAの増幅が確認されなかった。本研究により検出された現生リュウキュウイノシシの配列タイプとその個体数、そして解析時の配列タイプ番号を表9に示した。

まずfAからfCに相当する592bpについて、増幅が確認された現生リュウキュウイノシシの配列タイプに、遺跡資料由来の配列タイプ(Arafu6, Arafu10, Kanda14)とNCBI由来の配列タイプを加えてNJ系統樹を作成した。この結果全てのリュウキュウイノシシの配列タイプは1つのクラスターに含まれ、これまでの解析と同様の結果が得られた(図23)。またArafu10とKanda14がリュウキュウイノシシの配列タイプで形成されるクラスターに含まれる点や、Arafu6がこれらから離れて他のアジアのSus属のクラスター内に位置する点もこれまでと同様であった(図23)。系統樹と同一のデータセットを用いて作成したMJネットワーク図でも、リュウキュウイノシシはそれぞれが互いに遺伝的に近縁であり、Arafu6のように他のアジアのSus属系統から派生する配列タイプは現生個体からは検出されなかった(図24)。

次に増幅された資料数が最も多かった557bpの塩基配列情報を、これまで使用してきた592bpの塩基配列情報の該当する部分と共に解析に使用し、NJ系統樹やMJネットワーク図

を作成した。557bpを用いた系統樹やネットワーク図でもリュウキュウイノシシは互いに遺伝的に近縁であり、Arafu6がリュウキュウイノシシよりも他のアジアの*Sus*属と近縁であるという結果は一貫していた（図25、図26）。

さらに現生・遺跡資料から得られた全ての塩基配列のうち、fA (214bp) についてNCBI由来の塩基配列情報と共に解析を行った。fAを用いてNJ系統樹を作成した結果、これまでの解析結果とは異なり徳之島の資料由来の2つの配列タイプ（M31962, M31965、配列タイプ44, 45番）がリュウキュウイノシシクラスターから離れた（図27）。しかし同一のデータセットを用いて作成したMJネットワーク図では、上述した徳之島由来の2つの配列タイプはNJ系統樹上で最も近縁であったベトナムのイノシシ（配列タイプ8番）よりも、リュウキュウイノシシの配列タイプ（配列タイプ16・17番）と遺伝的に最も近縁である事が示された（図28）。観察された塩基置換数は、徳之島の2つの配列タイプと配列タイプ8番との比較では3つもしくは4つであり、配列タイプ16・17番と比較すると2つもしくは3つであった。また徳之島由来の2つの配列タイプのうちM31962（配列タイプ44番）は592bpの塩基配列情報の決定に成功しており、この長い配列長を用いた解析では配列タイプ44番と現生リュウキュウイノシシは互いに近縁である事が確認されている（図23、図24）。またfA-fCの塩基配列の比較では、徳之島の配列タイプ（配列タイプ44番）とベトナムのイノシシ（配列タイプ8番）の間には6座位で塩基置換が生じており、MJネットワーク図でもこれらが近縁である可能性は支持されなかった（表8、図24）。以上の結果より徳之島の資料が他のリュウキュウイノシシと異なる系統である可能性は非常に低く、MJネットワーク図で示された遺伝的類縁関係が信頼できると考えられた（図28）。MJネットワーク図では、現生リュウキュウイノシシがお互いに遺伝的に近縁であるという結果や、Noguni570やArafu7、Nagabaka10等がリュウキュウイノシシよりも他のアジアの*Sus*属と遺伝的に近縁であるというこれまでと同一の結果が得られた（図28）。

第6章 まとめと考察、及び今後の展望

本研究では先史時代琉球列島へ *Sus* 属が近隣諸地域から導入されていた時期やその地域を解明するため、琉球列島の先史時代遺跡から出土した *Sus* 属の歯や骨の形態・aDNA 解析を実施した。先史時代琉球列島の *Sus* 属を対象とした aDNA 解析は Watanobe et al. (2002) により実施されており、この結果約 2000 年前の弥生-平安時代併行期には琉球列島中部圏に属する沖縄諸島へ在来の野生イノシシであるリュウキュウイノシシとは遺伝的に異なる *Sus* 属が導入されていた可能性が示された。これは文献上で琉球列島における最古の家畜ブタ導入の記録とされている 14 世紀 (伊波, 1979; 島袋, 1989) を大きく遡り、*Sus* 属を伴う人類の移動が先史時代の琉球列島にも生じていた可能性が浮上した。

しかし前述の通り先行研究は Watanobe et al. (2002) のみであるため、「約 2000 年前よりも古い時代の琉球列島中部圏へ *Sus* 属が導入されていたかどうか」、「文化の成立背景が中部圏以北とは大きく異なる先史時代の南部圏でも *Sus* 属の導入はあったのか」という問題は解明されていなかった。そこで本研究では Watanobe et al. (2002) が対象とした時代より古い時代に属する沖縄本島の野国貝塚群 (約 7200 - 4400 年前) や、これまで aDNA 解析が行われていない琉球列島南部圏に属する石垣島の大田原遺跡 (約 4100 - 3800 年前)、神田貝塚 (約 1600 - 900 年前)、宮古島のアラフ遺跡 (約 2800 - 800 年前)、長墓遺跡 (約 1900 - 1400 年前) から出土した *Sus* 属の歯や骨を用いて形態・aDNA 解析を行った。

まず先行研究 (Watanobe et al., 2002) で指摘されている約 2000 年前より古くに琉球列島中部圏で *Sus* 属の導入が生じていたかどうか検討するため、沖縄本島の野国貝塚群から出土した *Sus* 属の歯や骨を用いて形態・aDNA 解析を実施した。下顎第三臼歯 (M_3) の最大長及び最大幅の計測値を使用した形態解析の結果、野国貝塚群から出土した *Sus* 属は同地域である沖縄本島の現生リュウキュウイノシシよりも小さい M_3 を持つ事が判明し、先行研究 (川島・村岡, 1984) と同様の結果が得られた (図 11)。野国貝塚群の資料と現生リュウキュウイノシシの M_3 のサイズ分布に差がある原因としては、島嶼化や気候変動等の環境要因によってリュウキュウイノシシの体サイズが経年変化した可能性や、遺伝的に異なる *Sus* 属系統が野国貝塚群に存在した可能性が考えられる。そこで本研究では時代ごとに野生イノシシの M_3 サイズが変化していったかどうか検討するため、伊江島や久米島の先史時代遺跡 (約 4800 - 1400 年前) から出土した *Sus* 属の M_3 計測値を形態解析に加えた。伊江島や久米島は元来イノシシが生息しておらず、*Sus* 属が沖縄本島から食糧として人によって持ち込まれていた可能性が指摘されている (松井, 1997)。従ってこれらの遺跡資料を形態解析に加える事で、沖縄本島の *Sus* 属の M_3 のサイズが時代と共に変化していたかどうか検証可能である。久米島と伊江島の遺跡資料から得られた M_3 計測値を加えた解析の結果、野国貝塚群資料はこれらの遺跡資料や現生リュウキュウイノシシよりも小さい M_3 を持つ事が明らかになった一方、現生リュウキュウイノシシと伊江島の遺跡資料のサイズ分布には違いが認められなかった (図 11)。この結果は資料数が十分に得られた野国貝塚群、具志原貝塚 (伊江島)、現生リュウキュウイノシシの M_3 計測値を利用した多群比較においても統計学

的に支持され、野国貝塚群の計測値の平均は最大長と最大幅のどちらにおいても他の2群と有意に異なる事が証明された(図12、表7)。現生リュウキュウイノシシと具志原貝塚出土資料の計測値の平均は、最大長と最大幅のどちらについても有意差が認められず、これらの2群は同一のサイズ分布を持つ事が判明した(図12、表7)。松井(1997)は具志原貝塚から出土した *Sus* 属の骨にリュウキュウイノシシよりも大型の個体が含まれている事を根拠に、九州等を由来とする家畜ブタが沖縄本島を経由して具志原貝塚へ持ち込まれていた可能性を指摘している。しかし本研究に用いた資料ではこの結果は支持されず、具志原貝塚の *Sus* 属と現生リュウキュウイノシシの M_3 計測値の平均値に有意差は認められなかった。この結果から、具志原貝塚で利用されていた *Sus* 属の大部分は沖縄本島由来のリュウキュウイノシシであり、大型の家畜ブタが当時導入されていたとしても、個体数としては僅かであった事が推察された。阿良貝塚やナガラ原西貝塚、ナガラ原東貝塚では資料数が10点以下と少ないため、遺跡ごとに統計学的解析を行う事ができなかった。しかし具志原貝塚と同じ伊江島に立地する事から、これらを伊江島由来の遺跡資料として具志原遺跡の出土資料と共に統合し形態解析を実施した。この再解析でも野国貝塚群の M_3 は伊江島由来遺跡資料や現生リュウキュウイノシシ資料とは異なるサイズ分布を持つ事が示されたと同時に、伊江島の遺跡資料と現生リュウキュウイノシシの計測値の平均値には有意差は認められなかった(表7)。なお久米島の大原貝塚から出土した *Sus* 属も野国貝塚群の *Sus* 属と同様に M_3 のサイズ分布が小さい可能性があるが(図11)、資料数が僅か2点と少ないため計測値の分布が仮定できず、統計学的解析を行う事ができなかった。 M_3 を用いた形態解析では、野国貝塚群が利用されていた7200-4400年前から現在に至るまでに *Sus* 属の M_3 が徐々に大型化するような事象は観察されず、野国貝塚群から出土した *Sus* 属の M_3 が特異的に小さい事が判明した。この結果から野国貝塚群の *Sus* 属が小型である理由を島嶼化等の環境要因に求める事は難しく、野生のリュウキュウイノシシとは遺伝的に異なる *Sus* 属系統が野国貝塚群に存在した可能性が考えられた。

この仮説を検証するため、野国貝塚群B地点から出土した資料のうち、形態解析に使用した M_3 に伴って出土した下顎骨26点と、新たにサンプリングした下顎骨2点の計28点(28個体)からaDNAを抽出し、mtDNA D-loop領域について分子系統学的解析を行った。この結果全28資料のうち9資料で断片DNAの増幅に成功した(表4、表8)。*Sus* 属を対象としたこれまでのaDNA解析では、fA(214bp)、fB(248bp)、fC(166bp)という3つの断片DNAを繋ぎ572bpの塩基配列情報を解析に使用している(Watanobe et al., 2001, 2002)。しかし野国貝塚群では3断片全ての増幅に成功した資料が1つも得られなかったため、それぞれの断片DNAを単独で解析に使用した。この結果fAを用いて作成した系統樹は、3断片全て、あるいはさらに長い塩基配列長を用いて先行研究で作成された系統樹(Watanobe et al., 1999; Okumura et al., 2001)と同様のトポロジーを示した(図13)。fAの増幅に成功した3資料(Noguni564, 569, 570)をNCBIから取得した42の*Sus* 属の塩基配列情報に加えて作成したNJ系統樹は、ヨーロッパの*Sus* 属、ヨーロッパイノシシ(イタリア産)、東・

東南アジアの *Sus* 属、リュウキュウイノシシの 4 クラスターに大別された (図 13)。各クラスターの枝分かれについて統計学的有意性を示すブートストラップ値は低いものの、Watanobe et al. (1999) ではリュウキュウイノシシのクラスターについて 93.2% (1000 回繰り返し) という高い値が得られている。さらにリュウキュウイノシシの生息地域がアジアの近隣地域から海によって隔離された島嶼環境である点からも (図 2)、リュウキュウイノシシの配列タイプが系統樹上で 1 つのクラスターを形成した事が偶然とは考えにくい。これらの理由から、fA のみを用いてもリュウキュウイノシシと他の *Sus* 属系統を識別する事は可能と考えられる。fA を用いた NJ 系統樹上で Noguni 564 は現生リュウキュウイノシシのクラスターに含まれた (図 13)。Noguni564 は Watanobe et al. (2002) で解析されたナガラ原西貝塚の出土資料 (AB050876、配列タイプ 29 番) と同一の塩基配列であり、配列タイプ 29 番は fA よりも長い 572bp を用いた先行研究でもリュウキュウイノシシのクラスターに含まれていた (Watanobe et al., 2002)。従って Noguni564 はリュウキュウイノシシと遺伝的に近縁なイノシシ系統であると考えられる。一方 Noguni570 と Noguni569 はリュウキュウイノシシの配列タイプが形成するクラスターから離れ、その他のアジアの *Sus* 属のクラスター内に位置した。Noguni569 は中国の家畜ブタである Laiwu black 種 (EU979126、配列タイプ 2 番) や韓国の済州島在来ブタ (AY243480、配列タイプ 3 番) と同一の塩基配列である事からも、リュウキュウイノシシとは遺伝的に異なる *Sus* 属系統であった可能性が高い。NJ 系統樹と同一のデータセットを用いて作成した MJ ネットワーク図でもリュウキュウイノシシの配列タイプや Noguni564 は互いが遺伝的に近縁である事が支持された (図 16)。しかし Noguni569 と Noguni570 はリュウキュウイノシシよりも、ニホンイノシシ (AB015086、配列タイプ 15 番) や中国の家畜ブタが起源と考えられている沖縄在来家畜ブタ (AB473815、配列タイプ 21 番) と遺伝的に近縁であった。リュウキュウイノシシと遺伝的に近縁な Noguni564 と、その他のアジアの *Sus* 属と遺伝的に近縁な Noguni570 は共に IV (IVb) 層から出土している (表 4)。この層位では 5950±95 年前という ¹⁴C 年代が得られている事から (古川, 1984)、野国貝塚群では約 6000 年前にリュウキュウイノシシと同一と考えられるイノシシ系統と、その他のアジアの *Sus* 属と遺伝的に近縁な系統が混在していた事が示唆された。なお fA を用いた NJ 系統樹では先行研究と類似したトポロジーが示された一方、fB と fC を用いて作成した系統樹では fA や先行研究 (Watanobe et al., 1999; Okumura et al., 2001) のようにはトポロジーの区別ができず、世界の *Sus* 属を地理的に分類できなかった (図 14、図 15)。これは断片 DNA 間に蓄積されている塩基変異数の違いが一因と考えられる。例えばアジア系統とヨーロッパ系統の家畜ブタ品種である Meishan (AY230827、配列タイプ 1 番) と Landrace (AY463069、配列タイプ 41 番) を比較した場合、fB と fC に蓄積された塩基置換数はそれぞれ 5 個 (約 2%)、2 個 (約 1%) であり、fA (12 個: 約 5%) よりも少なかった (表 8)。多型解析に有効な情報は fB、fC よりも fA に多く含まれていると考えられる。

野国貝塚群の解析に続いて、先史時代文化の成立背景が琉球列島中部圏以北とは大きく

異なり、*Sus* 属の導入に関して不明瞭な点が多い南部圏の遺跡から出土した *Sus* 属資料を解析した。琉球列島南部圏を対象とした *Sus* 属の aDNA 解析は本研究が初である。解析には石垣島の大田原遺跡 (5 資料) と神田貝塚 (12 資料)、宮古島のアラフ遺跡 (20 資料) と長墓遺跡 (36 資料) から出土した *Sus* 属の骨を用いた。琉球列島南部圏の遺跡では M₃ をサンプリングできなかつたため、aDNA 解析のみを実施した。骨粉から aDNA を抽出し PCR 法により DNA を増幅した結果、全 73 資料のうちアラフ遺跡の 2 資料 (Arafu6, 10) と神田貝塚から出土した 1 資料 (Kanda14) から fA、fB、fC の 3 断片全ての増幅に成功し、3 つの配列タイプを得た (表 4、表 8)。この 3 つの配列タイプに NCBI から取得した 42 の塩基配列情報に加え NJ 系統樹を作成した結果、リュウキュウイノシシの配列タイプは 1 つの独立したクラスターを形成し、Arafu10 と Kanda14 はこのクラスターに含まれた (図 19)。一方 Arafu6 は現生リュウキュウイノシシの配列タイプが形成するクラスターから離れ、他のアジアの *Sus* 属のクラスター内に位置した (図 19)。同一のデータセットを用いて作成した MJ ネットワーク図でも全てのリュウキュウイノシシの配列タイプと Arafu10、Kanda14 は遺伝的に近縁であった一方、Arafu6 は他のアジアの *Sus* 属と遺伝的に近縁である事が示された (図 20)。Arafu6 は NCBI に登録されている家畜ブタ品種「サツマ」(AB015091) や阿良貝塚 (沖縄県伊江島) から出土した資料 (AB050878・AB050879、配列タイプ 25 番) と同一の塩基配列であった。Watanobe et al. (2002) によれば阿良貝塚では外部諸地域から *Sus* 属の導入があった可能性が論じられている。これらの結果から、Arafu6 はリュウキュウイノシシと遺伝的に異なる *Sus* 属系統である可能性が高い。

リュウキュウイノシシの識別に有用である事が示された fA に関しては、大田原遺跡で 1 資料、アラフ遺跡で 6 資料、長墓遺跡で 6 資料の計 13 資料について PCR 増幅に成功し、9 つの配列タイプを得た (表 4、表 8)。これら 9 配列タイプに上述同様 NCBI 由来の塩基配列情報や本解析で得られた Arafu6、Arafu10、Kanda14 の fA 領域、前述した野国貝塚群の fA 領域の塩基配列情報に加え NJ 系統樹を作成した。この結果 fA-fC を用いた解析と同様に、リュウキュウイノシシの配列タイプは 1 つのクラスターを作り、石垣島の遺跡資料から得られた配列タイプは全て (Ohtabaru3, Kanda14) このクラスターに含まれた (図 21)。宮古島のアラフ遺跡と長墓遺跡から出土した資料については 8 資料 (Arafu8, 10, 17, Nagabaka4, 5, 21, 27, 29) がリュウキュウイノシシのクラスターに含まれた一方、アラフ遺跡由来の 5 資料 (Arafu6, 7, 11, 13, 14) と長墓遺跡由来の 1 資料 (Nagabaka10) が他のアジアの *Sus* 属の配列タイプが形成するクラスター内に位置した (図 21)。同一のデータセットによって作成された MJ ネットワーク図でもリュウキュウイノシシの配列タイプは互いが遺伝的に近縁であったが、宮古島の先史時代遺跡から出土した *Sus* 属には他のアジアの *Sus* 属と遺伝的に近縁な個体が存在する事が示された (図 22)。なお増幅された断片 DNA の配列長が他の資料よりも短かった Arafu5 や Nagabaka30 を他の配列タイプと比較した結果、これらは現生リュウキュウイノシシと遺伝的に近い事が推察された (表 8)。また本解析では Noguni564 や NCBI 由来の沖縄諸島の遺跡由来の配列タイプ (配列タイプ 27・

31・32・33・34 番) が NJ 系統樹上 (図 21) でリュウキュウイノシシの配列タイプが形成するクラスターから離れたが、どちらもリュウキュウイノシシの配列タイプ (配列タイプ 16・17 番) との間に 1 塩基しか違いがなく、MJ ネットワーク図ではこれらの配列タイプとリュウキュウイノシシは遺伝的に近縁である事が示されている (図 22)。fA-fC を用いた NJ 系統樹でも配列タイプ 27・31・32・33・34 番はリュウキュウイノシシクラスターに含まれている点からも、これらはリュウキュウイノシシと遺伝的に近縁である可能性が高い (図 19)。また Noguni564 と同一の配列タイプであるナガラ原西貝塚資料由来の AB050876 (配列タイプ 29 番) も fA-fC を用いた NJ 系統樹やネットワーク図でリュウキュウイノシシと遺伝的に近縁である事が示されている (図 19、図 20)。

これらの解析結果をまとめると、石垣島では大田原遺跡が形成された下田原期 (約 4100 - 3800 年前) から神田貝塚が形成された無土器期 (約 1600 - 900 年前) にかけて、リュウキュウイノシシと同一あるいは祖先的な *Sus* 属系統が存在した事が判明した。また宮古島のアラフ遺跡と長墓遺跡では前述した野国貝塚群の解析結果と同様に、リュウキュウイノシシと遺伝的に近縁な個体に加え、その他のアジアの *Sus* 属と遺伝的に近縁な個体が混在していた。他のアジアの *Sus* 属と遺伝的に近縁な配列タイプはアラフ遺跡では IV-V 層、長墓遺跡では II 層からの出土資料で確認されている。アラフ遺跡の V 層では 2270±40 年前や 2320±40 年前という ¹⁴C 年代が、また VII 層では 2790±40 年前という ¹⁴C 年代が得られているため、アラフ遺跡では約 2800 - 2200 年前にこの *Sus* 属系統が存在したと考えられる (古環境研究所, 2003)。長墓遺跡の I 下層では約 1900 - 1400 年前という ¹⁴C 年代が得られており、資料が出土した II 層はこれと同時期、あるいはさらに古い時代に属す可能性がある (ハドソン・種石, 2007)。従って長墓遺跡では約 1900 - 1400 年前、あるいはそれよりも古い時代に他のアジアの *Sus* 属と遺伝的に近縁な個体が存在したと考えられる。宮古島には現在リュウキュウイノシシが生息していないが、アラフ遺跡や長墓遺跡の約 1900 - 800 年前にあたる層位からリュウキュウイノシシと遺伝的に近縁な Arafu10 や Nagabaka29 等の配列タイプを持った個体が確認された (Arafu10: II 層=1201±32 年前、843±30 年前; Nagabaka29: I 下層=1900 - 1400 年前) (名古屋大学年代測定センター, 2003; ハドソン・種石, 2007)。

以上の aDNA 解析結果をまとめると、琉球列島中部圏では約 6000 年前に、南部圏では約 2800 - 1400 年前に、リュウキュウイノシシと異なる遺伝的特徴を持つ *Sus* 属が存在した事が判明した。また野国貝塚群の *Sus* 属は歯が小型である事も明らかとなった。これらのリュウキュウイノシシとは遺伝・形態的に異なる特徴を持つ *Sus* 属系統の由来については、1) 先史時代の琉球列島には遺伝的に異なる野生のイノシシが複数系統存在しており、人類がこれを狩猟対象としていた、2) 先史時代の琉球列島へ人類が *Sus* 属を近隣諸地域から導入していた、という 2 仮説が考えられた。

琉球列島に生息するリュウキュウイノシシは、アジア大陸と琉球列島が地続きになっていた時期 (鮮新世もしくは更新世) に大陸から渡来したイノシシの遺存種と考えられてい

る。アジア大陸と琉球列島間の陸橋の存在時期は現在も解明されていないが、どの時期に陸橋が存在したにせよ、仮説 1 で示すようにアジア大陸から複数の野生イノシシ系統が琉球列島へ渡来した場合、現在のイノシシの生息地域では 1 つのイノシシ系統に固定されている、もしくは現在も複数系統が生き残っているという状況が考えられる。リュウキュウイノシシが現在生息している 7 つの島（奄美大島、加計呂麻島、請島、徳之島、沖縄本島、石垣島、西表島）はそれぞれが海によって隔離されており、徳之島以外の奄美群島内の生息地（奄美大島、加計呂麻島、請島）を除きイノシシが島々を自力で泳いで渡る事は不可能である。このため 5 つの生息地域（徳之島を除く奄美群島、徳之島、沖縄本島、石垣島、西表島）のイノシシ集団間には遺伝的交流が生じていないと考えられる。従って、かつて遺伝的に異なる複数の野生イノシシ系統が各生息地域内に混在した場合、現在生き残っているイノシシ系統は島ごとに異なっている可能性が高い。この問題を検討するには全ての生息地域の現生リュウキュウイノシシの塩基配列情報を比較する必要があるが、NCBI に登録されている本研究に利用可能な現生リュウキュウイノシシの塩基配列情報は奄美大島、加計呂麻島、沖縄本島、西表島の 4 島由来に限られている。また先行研究によって 5 つの配列タイプが確認されているが、解析された資料数は僅か 13 個体と少ない。そこで本研究では現生リュウキュウイノシシの資料数及び資料採取地域を増やし、aDNA 解析に使用した fA-fC に相当する mtDNA D-loop 領域を分子系統学的に解析した。西表島（32 個体）、沖縄本島（4 個体）、奄美大島（27 個体）、加計呂麻島（17 個体）のほか、これまでに解析が行われていなかった石垣島（28 個体）や徳之島（5 個体）の資料も含む、計 113 個体から DNA サンプリングに成功した（表 5）。採取したリュウキュウイノシシ資料を用いて PCR 法により DNA を増幅した結果、全 113 個体のうち 32 個体から fA-fC に相当する 592bp、1 個体から 577bp の塩基配列の増幅に成功した。また、プライマーの組み合わせを変えた結果残りの 80 個体のうち 42 個体で 557bp の、1 個体で 491bp の塩基配列を増幅する事に成功した。さらに現生資料用のプライマーによって増幅が確認されなかった 37 個体に aDNA 解析用のプライマーセットを使用する事で、解析に有用な fA (214bp) の塩基配列情報を 1 個体から増幅した。また 2 個体からは fA の一部を増幅する事にも成功した。残る 34 個体では塩基配列を決定する事ができなかった（表 5）。決定された塩基配列を NCBI に登録されているリュウキュウイノシシの mtDNA の塩基配列情報と比較した結果、38 個体は既知の 5 つの配列タイプであったが、残りの 43 個体からは新規の配列タイプを 7 つ検出した（表 9）。本解析によって得られた新規の配列タイプを前述した遺跡資料由来の配列タイプや NCBI から取得した 42 の塩基配列情報と共に、決定された塩基配列長ごとに解析した。この結果 fA-fC に相当する 592bp を用いた場合と 577bp の塩基配列情報を用いた場合の両方で、全てのリュウキュウイノシシが遺伝的に近縁である事が判明し、野国貝塚群やアラフ遺跡、長墓遺跡で確認された他のアジアの *Sus* 属と遺伝的に近縁な配列タイプは検出されなかった（図 23 - 26）。fA (214bp) についても同様に解析を行った結果、徳之島の資料由来の 2 つの配列タイプ（M31962, M31965、配列タイプ 44, 45 番）が NJ 系統樹上で他

のリュウキュウイノシシの配列タイプが形成するクラスターから離れるという現象が確認された (図 27)。しかし同一のデータセットを用いて作成した MJ ネットワーク図では、上述した徳之島由来の 2 つの配列タイプは NJ 系統樹上で最も近縁であったベトナムのイノシシ (配列タイプ 8 番) よりも、リュウキュウイノシシの配列タイプ (配列タイプ 16・17 番) と遺伝的に近縁である事が示された (図 28)。観察された塩基置換数は、徳之島の 2 つの配列タイプと配列タイプ 8 番との比較では 3 つもしくは 4 つであり、配列タイプ 16・17 番と比較すると 2 つもしくは 3 つであった。また徳之島由来の 2 つの配列タイプのうち配列タイプ 44 番は 592bp の塩基配列情報の決定に成功しており、この長い配列長を用いた解析では配列タイプ 44 番がベトナムのイノシシ (配列タイプ 8 番) よりも、現生リュウキュウイノシシ (配列タイプ 43 番) や沖縄諸島の遺跡から出土した資料の配列タイプ (配列タイプ 29・30 番) と近縁である事が示された (図 24)。以上の結果から fA を用いた解析においては MJ ネットワーク図 (図 28) で示された遺伝的類縁関係が信頼できると考えられ、徳之島のイノシシも他の島に生息するリュウキュウイノシシと同一系統に属すると考えられる。fA の系統樹 (図 27) に使用した塩基配列を比較すると、徳之島由来の配列タイプ (配列タイプ 44、45 番) とベトナムのイノシシ (配列タイプ 8 番) は第 215 番塩基座位が共通して C であった (表 8)。一方で他の島のリュウキュウイノシシは第 215 番塩基座位が全て T であった。この塩基置換の相異が NJ 系統樹を作成する際に影響し、徳之島の個体がベトナムのイノシシと近縁となり、アジアの *Sus* 属クラスターに含まれた可能性がある。しかし第 215 番塩基座位が C である個体はベトナムや徳之島のイノシシ以外に、生息地域が地理的に大きく異なるヨーロッパ系統の *Sus* 属でも確認されている (表 8、図 28)。この事実から第 215 番塩基座位で生じた塩基置換は系統分類に関する情報を含むものでなく、むしろこれらの配列で生じた平行置換によるホモプラシー (homoplasy) の結果であると考えられる。

なお平行置換によるホモプラシーの影響は、ベトナムと徳之島のイノシシの間以外にも、イタリアのイノシシについても観察された。本研究で作成した NJ 系統樹ではイタリアのイノシシが他のヨーロッパ系統の *Sus* 属の配列タイプが形成するクラスターから離れ、アジアのイノシシ属のクラスターやリュウキュウイノシシのクラスターに含まれた。しかしこれはイタリアのイノシシとアジアの *Sus* 属やリュウキュウイノシシが遺伝的に近縁である事を示しているとは考えられない。Kijas and Andersson (2001) による世界の *Sus* 属の mtDNA *cyt b* 領域の解析では、イタリアのイノシシが NJ 系統樹上でアジアの家畜ブタや他のヨーロッパのイノシシ・家畜ブタから離れ、独立したクラスターを形成している。この結果について Kijas and Andersson (2001) は、後氷期のイタリアがアルプス山脈によって他地域から地理的に隔離されていた事が原因であると推察している。最終氷期の最寒冷期である約 2 万年前のヨーロッパ大陸はその多くが氷河に覆われていたが、イタリアはその範囲外であったため生物の退避地となっていたとされる (Taberlet et al., 1998)。気候変動によって氷河が後退した後はヨーロッパ大陸の他の地域にも生物が生息するようになったが、

イタリアはアルプス山脈によって他地域と隔離されていたため、この地域に生息する野生動物は他地域の集団とは異なる独自の塩基置換を蓄積してきたとされる。事実、イタリアのイノシシと同様に、ヒグマやトガリネズミ属 (*Sorex*)、クシイモリ属 (*Triturus*) といった複数の生物で他の生息地域の集団とは異なる遺伝的系統がイタリア内に確認されている (Taberlet et al., 1998)。これらを考慮すると、本研究でイタリアのイノシシが他のヨーロッパ系統の *Sus* 属と遺伝的に異なっていた事は先行研究と矛盾していない。イタリアのイノシシは fA-fC 全て、もしくはこのうちの 577bp を用いて NJ 系統樹を作成した場合にリュウキュウイノシシのクラスターに含まれていた (図 19、図 23、図 25)。しかし MJ ネットワーク図ではこれらは遺伝的に大きく離れる事が示されており、平行置換等が影響して NJ 系統樹上でリュウキュウイノシシクラスターに含まれた可能性がある (図 20、図 24、図 26)。

以上をまとめると現生リュウキュウイノシシからは、その資料数や採取地域を増やしても異なる 2 つ以上の遺伝的系統は確認されず、遺跡資料から確認された配列タイプと遺伝的に近縁な個体は存在しなかった。なお本研究ではフィールド調査を通じて請島のリュウキュウイノシシ個体のサンプリングを試みたが、資料を回収する事ができなかった。しかし請島や加計呂麻島ではリュウキュウイノシシが第二次世界大戦以前には生息していなかった可能性が指摘されている (高橋, 2001)。高橋 (2001) の調査によれば、奄美大島-加計呂麻島間の大島海峡や加計呂麻島-請島間の請島水道をイノシシが泳ぐ姿が、戦後に漁船や巡視艇等から頻繁に確認されている。これらの島々で生活する人々も、加計呂麻島や請島のイノシシは戦後に奄美大島や加計呂麻島のイノシシが泳いで渡ってやってきたものと認識している (高橋, 2001)。島の人々による同様の認識は大西ほか (2009) による加計呂麻島の 60 - 80 代の住民を対象に行ったインタビュー調査でも認められ、加計呂麻島のイノシシは戦後、特に昭和 30 - 40 年代 (1955 - 1974 年) に奄美大島から泳いで渡って住みつくようになったという回答も得られている。筆者自身も奄美大島のフィールド調査を通じ、『奄美大島と加計呂麻島の間には 1km 程しか離れていない場所もあり、そこをイノシシが泳いでいる様子が頻繁に目撃されている』『加計呂麻島や請島のイノシシは奄美大島から泳いできた』といった話を瀬戸内町の猟師の方々から耳にした。これらの情報から請島のリュウキュウイノシシは、元々は奄美大島に生息していた集団が近隣の島々へ泳いで渡ったものと考えられ、その遺伝的特徴は奄美大島や加計呂麻島のものと同様である可能性が高い。事実、加計呂麻島の個体から検出された全ての配列タイプは奄美大島の個体でも確認されており、先行研究 (高橋, 2001; 大西ほか, 2009) で指摘された加計呂麻島の個体が奄美大島のリュウキュウイノシシに由来するという可能性が強く支持された。この結果からも、請島のイノシシが奄美大島や加計呂麻島のリュウキュウイノシシと同様の遺伝的特徴を持つ事が推察される。

琉球列島の各生息地域にかつて複数の野生イノシシ系統が生息していた場合、イノシシが自力で泳いで移動できない 5 つの生息地域 (徳之島以外の奄美群島、徳之島、沖縄本島、西表島、石垣島) ではイノシシ系統の絶滅や固定が独立に生じていたと考えられる。この

ため生息地域によっては異なる遺伝的系統が生き残っている可能性が高いが、本研究では全ての生息地域のリュウキュウイノシシが互いに近縁であった。琉球列島に2つのイノシシ系統が存在し、それぞれの頻度が等しかった(0.5)と仮定すると、現在のように5つに大別される生息地域で同一系統のみが独立に生き残る確率は約6%と低い。この確率はかつて琉球列島に存在していたイノシシが2系統より多かった場合はさらに低くなる。

また野国貝塚群やアラフ遺跡、長墓遺跡から検出された複数系統の*Sus*属が全て野生イノシシであった場合、これらのイノシシ系統は琉球列島とアジア大陸間の陸橋が消失してから約6000年前(野国貝塚群)もしくは約2000年前(アラフ遺跡、長墓遺跡)まで琉球列島に生息し続けていた事になる。遺伝的に異なる複数の系統が多型を維持する、あるいはどれか1系統に固定される際にかかる時間は、有効集団サイズと呼ばれる繁殖に関わる個体の総数に影響される。リュウキュウイノシシの生息個体数については調査が少ないため確実な数値は得られていないが、環境省自然環境局生物多様センター(2011)によれば、琉球列島(沖縄地域)では1375km²(5km²を1区画とした55区画の地域)でイノシシの生息が確認されている。本州で行われているイノシシの個体数調査では、2.5頭/km²(愛知県) - 47.6頭/km²(栃木県)という生息密度が推定されている(環境省自然環境局生物多様センター, 2011)。Fonseca et al. (2007)もポーランドの森林地域18か所を対象にイノシシの個体数推定を行い、最大で3.7頭/km²(36.7個体/1000ha)という生息密度を推定している。その他 Hebeisen et al. (2008)はジュネーブ州西部(スイス)で10.6頭/km²、Boitani et al. (1995)はトスカーナ州(イタリア)で約12頭/km²(581/4840ha)というイノシシの推定生息密度を報告している。仮にこれらの生息密度の上限値と下限値を琉球列島のリュウキュウイノシシ分布域(1375km²)に適用すると、琉球列島には最小で3437.5頭、最大で6万5450頭のリュウキュウイノシシが生息していると推定された。また江口(2001)により飼育下のニホンイノシシの性比が1:1である事が報告されている事から、推定された個体数の半数がおおよそそのオスとメスの個体数と考えられる。しかしリュウキュウイノシシの分布が確認された1375km²という区画面積は琉球列島最大の沖縄本島(約1200km²)の総面積よりも広いため、推定された個体数は複数、あるいは全ての生息地域を対象としたものと考えられる。従って島ごとの個体数はさらに少ないと考えられるが、各島のイノシシの分布面積や生息数は報告されていないため、分布面積からの個体数推定は行えなかった。そこで本研究で増幅・決定された現生リュウキュウイノシシのmtDNA D-loop領域の塩基配列情報をもとに、各島の有効集団サイズを算出した。なお、センサスサイズと有効集団サイズは必ずしも一致しないが、本研究のように多型が維持される時間を算出するには有効集団サイズを利用する方が望ましい。ある集団からランダムに選んだ個体の持つ塩基多様度(π : nucleotide diversity)や集団の有効集団サイズ(N_e)、塩基置換速度(μ : /site/year)の関係は、2倍体の遺伝子に関して1世代をg年とすると、 $\pi = 4N_e \mu g$ と表す事ができる(Hartl and Clark, 1997)。本研究で扱うmtDNAは母性遺伝であり組換えを生じない事から、 $\pi = N_e \mu g$ と表される。この式から島ごとに生息するメスの有効集団サイズ(N_f ; $N_e = 2N_f$)を推定する事が可能であ

り、その式は $Nf = \pi / 2 \mu g$ と表される。各島のリュウキュウイノシシ個体から得られたmtDNA D-loop領域の塩基多様度 (π) を算出した所、リュウキュウイノシシは0.0001 (石垣島) から0.0019 (徳之島) という値を持つ事が判明した。塩基置換速度 (μ) にはKim et al. (2002) によってSus属の分岐年代推定にも利用されている、 1.5×10^{-7} /site/yearというウシのmtDNA D-loop領域の塩基置換速度を適用した (Bradley et al., 1996)。Sus属の分岐年代推定に利用された塩基置換速度には、Brown et al. (1979) による哺乳類のmtDNAの解析結果に基づく 1×10^{-8} /site/yearという値も存在する (Giuffra et al., 2000)。しかしBrown et al. (1979) の解析は塩基置換速度の遅い機能遺伝子も含まれるmtDNAのほぼ全長 (16kbp) が利用されている。このため、進化速度がタンパクコード領域よりも10 - 100倍速い事が知られている、本研究で対象としているD-loop領域にはBrown et al. (1979) により推定された塩基置換速度を適用する事はふさわしくない (Ho and Larson, 2006)。仲谷 (2001) や江口 (2003) によれば、イノシシ (ニホンイノシシ) は生後1年半で性成熟し2歳で初産を迎える事が一般的であり、生後1年目 (1歳) の秋に出産する個体もいる事が報告されている。従ってイノシシの世代時間 (g) は2年とした。これらの仮定のもと島ごとに生息するNfを推定した結果、最小で200個体、最大で3200個体という値が推定された。

琉球列島とアジア大陸間の陸橋の存在時期ははっきりしていないが、氏家・斎藤 (1974) や木崎・大城 (1977) の地質学的研究によれば、陸橋は少なくとも中期更新世 (約80 - 13万年前) 以降には失われ、現在の島嶼環境が成立したとされる (図3)。町田ほか (2003) も琉球列島に生息する生物相の固有度の高さから、琉球列島が九州や本州等の地域より早くにアジア大陸から離れて島として確立していた事を指摘しており、その時期は鮮新世 (約500万年前) から中期更新世 (約80 - 13万年前) であったと論じている。Ota (1998)、太田 (2002, 2005) は琉球列島に生息する現生両生類と爬虫類の地理的分布情報や塩基配列情報、染色体数やその形状、形態学的特徴等を統合して地域間の類似性を比較する事で、後期更新世 (約13 - 1万2000年前) 以降のアジア大陸と琉球列島の間には陸橋が存在しなかった事を支持している (図6)。一方で木村 (1996, 2002) は約40万 - 1万5000年前の間に、琉球列島とアジア大陸間に数回に渡って陸橋が再形成された可能性を唱えている (図4)。この根拠としてトカラ海峡やケラマ海裂由来の海底堆積物に浅海で形成された可能性のある岩相が検出された事、ケラマ鞍部で大型哺乳類化石が確認された事、約18万年前に琉球海嶺が隆起した可能性等を挙げている。しかし町田ほか (2001) は深度が1000mをこえるトカラ海峡やケラマ開裂が最近2万年間に異常な速さで沈降した可能性は非常に低い事、琉球列島に固有の生物種が僅か数万年で成立したとは考えられない事、海嶺が隆起した証拠が直接陸化に繋がるわけではない事を指摘した他、木村 (1996) が根拠として挙げた諸点がいずれも不確実である事から40万年前以降の陸橋の存在には否定的な見解をとっている。日本第四紀学会 (1987) による地質学や古海洋学等の知見を統合した古地理の復元によれば、後期更新世 (約13万 - 1万2000年前) 以降には既に琉球列島に現在の島嶼環境が成立している (図5)。これは最終氷期 (約8 - 1万年) の最寒冷期にあたる約2万年前でも一貫しており (日本

第四紀学会, 1987)、この時期に陸橋が存在しなかった可能性はDiekmann et al. (2008) による沖縄トラフの複数地点から採取した碎屑堆積物 (detrital sediment) を用いた海水準復元でも支持されている (図7)。最終氷期の最寒冷期は寒冷化によって海水準が著しく低下し、陸域が最も広がったと考えられているため、これらの研究結果は約8 - 1万年前の最終氷期を通じて琉球列島とアジア大陸間に陸橋が存在しなかった可能性を強く示している。これら様々な研究分野の知見を統合すると、後期更新世 (約13 - 1万2000年前) 以降、特に最終氷期にあたる約8万年前以降には琉球列島とアジア大陸間には陸橋が存在しなかった可能性が高い。

そこで、先史時代の琉球列島に生息していたイノシシの有効集団サイズが現在の集団と変わらないという仮定のもと ($N_f=200 - 3200$ 個体)、野国貝塚群 (約6000年前) で検出された遺伝的に異なる複数系統のイノシシが、大陸と琉球列島が切り離されてイノシシの渡来が不可能になった約8万年前からの 7万4000年間を共存し続ける事ができたかどうかシミュレーションにより推定した。この結果、2系統の初期頻度を多型が維持される時間が最も長い0.5に設定しても、3.4 N_f 世代で集団の95%以上がどちらか一方の系統に固定される事が判明した。また約5 N_f 世代経つと、集団の99%以上がどちらか一系統に固定される事も明らかとなった (図29)。 N_f が3200個体存在し、1世代が2年とされる *Sus* 属集団で考えると、3.4 N_f 世代は2万1760年、5 N_f 世代は3万2000年である。この結果から、遺跡で検出された遺伝的に異なる2系統が7万4000年間多型を維持し続けられる確率は1%よりも遥かに低く、2系統のイノシシが両方とも大陸から自然に渡来した集団であるとは考えにくい。

以上をまとめると、現在琉球列島に生息するリュウキュウイノシシは単一の母集団に由来する野生のイノシシ系統であると考えられ、先史時代に複数系統のイノシシが野生状態で生息していた可能性は低い。従って本研究で得られたリュウキュウイノシシと異なる配列タイプは、先史時代の人類による外部からの *Sus* 属導入に由来する可能性が高く (仮説2)、その導入経路は複数あったと考えられる。

まず琉球列島中部圏に属する野国貝塚群の *Sus* 属は、北方から導入された可能性が考えられる。琉球列島中部圏と南部圏は、12世紀頃まで物質文化交流が確認されていない (國分, 1972)。従って7200 - 4400年前の野国貝塚群に南部圏を介して *Sus* 属が導入された可能性は低い。琉球列島中部圏以北の先史時代文化は九州縄文時代文化の影響を受けながら成立した事が土器研究等によって支持されている。このため、縄文時代相当期の遺跡である野国貝塚群へ *Sus* 属が導入されていた場合、その導入元は九州や韓半島を含む北側の地域にあった可能性が高い。ただし本研究により野国貝塚群の *Sus* 属の M_3 が小型である事が明らかになったが (図11、図12)、日本の本州・九州・四国等に生息するニホンイノシシやアジア大陸の野生イノシシの M_3 はリュウキュウイノシシよりも大きい。例えば西中川ほか (1999) によるニホンイノシシの M_3 (最大長/最大幅) の計測では、福岡県由来のオス ($N=34$) で32.28mm/14.46mm、メス ($N=61$) で30.61mm/14.08mm、鹿児島県由来のオス ($N=3$) で30.22mm/14.28mm、メス ($N=8$) で30.69mm/14.35mm という平均値が得られてい

る。また沖縄本島より北に位置する奄美大島のリュウキュウイノシシについては、オス (N= 13) で 27.17mm/12.46mm、メス (N= 4) で 26.76mm/12.93mm という計測値が報告されている (西中川ほか, 1999)。加えてアジア大陸に存在する *Sus* 属も一般的にリュウキュウイノシシよりも大型である事が知られており、Hongo et al. (2002) ではベトナムのイノシシについてオス (N= 3) で 43.1mm/18.8mm、メス (N= 4) で 38.6mm/18.6mm という M₃ の計測値が報告されている。また本州や九州の先史時代の遺跡から出土した *Sus* 属の M₃ サイズ分布は西本 (1993) により報告されており、日本本州の縄文時代の *Sus* 属は 31.1 - 44.3mm/14.8-19.3mm というサイズ分布を持つ事が報告されている。弥生時代の遺跡から出土した *Sus* 属の M₃ サイズ分布も野国貝塚群の *Sus* 属より大型であり、大分県下郡桑苗遺跡 (N= 2) では 34.3mm/15.1mm、佐賀県の菜畑遺跡 (N= 30) では 33.9mm/15.6mm、同じく佐賀県の吉野ヶ里遺跡 (N= 3) では 35.2mm/15.5mm という計測値の平均が確認されている。日本本土やアジア大陸の野生イノシシが野国貝塚群へ直接導入されていた場合は野国貝塚群からも大型の M₃ を持つ *Sus* 属が検出されるはずであるが、本研究では大型の M₃ を持つ個体は確認されなかった。従って九州やアジア大陸の野生イノシシが直接野国貝塚群に導入されたとは考えにくい。イノシシはその家畜化の初期段階に、M₃ を含む体サイズが矮小化する事が知られている (e.g. Flannery, 1983; Ervynck et al., 2001)。近年 Hongo et al. (2002) はベトナムに小型の家畜ブタが存在する事を確認しており、これらの現生個体の M₃ はオス (N= 9) で 24.7mm/12.8mm、メス (N= 7) で 26.3mm/13.4mm とアジア大陸の野生イノシシよりも明らかに小さい。日本本土やアジア大陸に野国貝塚群の *Sus* 属と同じ M₃ サイズ分布を持つ野生集団が確認されない事を考慮すると、野国貝塚群の *Sus* 属が家畜ブタであった可能性も検討する必要がある。これに関して Minagawa et al. (2005) は野国貝塚群から出土した *Sus* 属の骨を用いて安定同位体分析を行っている。生物がある同一地域に生息し、それらが同様の食性を持つ場合はその窒素同位体比には斉一性が確認されるはずであるが、野国貝塚群の *Sus* 属は一定の窒素同位体比を示さず、個体ごとに大きく異なった値を示す事が明らかになった。この結果の解釈として Minagawa et al. (2005) はアジア大陸や韓半島から家畜ブタが生きた状態で持ち込まれた後、個体によっては数カ月から数年間生存し続けていたため、窒素同位体比が一定の値を示さなかった可能性を論じている。ただし野国貝塚群の *Sus* 属の導入経路となり得る九州では、家畜ブタの出土は弥生時代が最古である (西本, 1991, 1992, 1993, 2008b)。野国貝塚群から出土した小型の *Sus* 属が本当に家畜ブタであった場合、九州を介した導入経路は現状では考古学的に考えられない。今後はアジア大陸や他地域から沖縄本島へ直接 *Sus* 属を導入するような経路の存在も検討する必要がある。野国貝塚群 B 地点からは爪形文土器と呼ばれる土器が多数出土しており、九州縄文時代の遺跡からも爪形文土器は出土している。しかしその出土時期には九州で縄文時代草創期 (約 1 万 3000 - 9500 年前)、琉球列島では縄文時代前期 (6100 - 4700 年前) と大きな差があるため、琉球列島の爪形文土器が九州以外の地域に由来する可能性も議論されている (沖縄県文化振興会, 2003)。伊藤 (1999) は、野国貝塚群 B 地点において爪形

土器と共伴する刃部磨製石斧、石皿、調整の粗雑な礫石器等の石器器種組成が、琉球列島以南の海外諸地域で展開した中石器-新石器時代初期の石器群と共通性を持つ事を指摘しており、九州以外にも野国貝塚群の先史文化の起源が求められる可能性がある。従って野国貝塚群の *Sus* 属の導入経路についても、このような文化と共に導入された可能性を検討する必要がある。

また琉球列島南部圏の無土器期に生じていた *Sus* 属の導入経路に関しては、前述の通り琉球列島南部圏と中部圏での物質文化交流が 11 - 12 世紀頃まで確認されないという考古学的知見から (國分, 1972)、より南方の地域に求められる。特に本研究でリュウキュウイノシシと遺伝的に異なる *Sus* 属系統の配列タイプが検出された宮古島の無土器期遺跡からは、貝斧やサメ歯製品、貝製品等の遺物が多数出土している。琉球列島南部圏の無土器期の遺跡から出土した貝斧については Asato (1990) や Kidder et al. (1994) によってフィリピンやマイクロネシアといった地域との共通性が指摘されており、黒潮を介した物質文化交流の存在が議論されている。またアラフ遺跡では調理施設と考えられる集石遺構が確認されており、江上 (2003a) はこの使用方法がポリネシアやマイクロネシアで現在も行われている石蒸し焼き料理やストーンボイリングと同様であった可能性を論じている。またアラフ遺跡では貝斧や集石遺構に加えて、宮古島からは産出されない石材を用いた石器が出土しているため、島外との交流があった可能性は非常に高い (江上, 2003b)。長墓遺跡でも貝斧の出土に加えて宮古島には元来生息しないイヌの骨も出土している事から、アラフ遺跡と同様に島外との交流が生じていた可能性が考えられている (ハドソン・種石, 2007) (写真 8、写真 9)。島嶼部東南アジアやオセアニアでは、約 3300 年前以降に先史時代人 (オーストロネシア人) が家畜ブタやイヌ、ニワトリ、ネズミを伴って移動や交流・交易をしていた事が知られている (印東, 2012)。これらの考古学的知見から、東南アジアやオセアニアを含む先史時代人類の移動に伴い、琉球列島南部圏にも *Sus* 属が導入されていた可能性が考えられた。また本解析では、宮古島の無土器期の遺跡から、リュウキュウイノシシと遺伝的に近縁な配列タイプも複数検出した。現在宮古島にはリュウキュウイノシシが生息しないが、後期更新世の地層からはイノシシ化石が出土している事から (沖縄県教育委員会, 1985)、宮古島では少なくとも無土器期までリュウキュウイノシシが野生状態で生息しており、現在までに何らかの理由で絶滅してしまったという可能性が考えられる。一方で無土器の宮古島には既にリュウキュウイノシシは生息しておらず、付近の生息地域である石垣島や西表島からこれらが食糧として人により持ち込まれていた可能性も考えられる。

本研究では、先行研究 (Watanobe et al., 2002) で示された 2000 年前より古い時代に、外部諸地域から琉球列島中部圏への *Sus* 属の導入が生じていた可能性を明らかにした。さらに、これまで行われていなかった琉球列島南部圏の *Sus* 属の骨を用いた aDNA 解析から、先史時代の琉球列島には複数の *Sus* 属の導入経路が存在した可能性も示した。四方を海に囲まれる島という環境において、イノシシが自力で長距離を泳いで渡る事は難しい。この

ため本研究は、先史時代の琉球列島やその近隣諸地域を舞台に、人類が **Sus** 属を伴って移動を行っていた可能性を示している。ただし、同時期の近隣諸地域の遺跡資料を用いた形態・aDNA 解析情報は非常に少ないため、本研究で示唆された **Sus** 属の導入が、起源地域からどのような経路を経て琉球列島へ到達したのかは不明である。今後は **Sus** 属の導入経路が「どこから」生じているのかを分子系統学的により細かく把握するため、琉球列島北部圏や九州、韓半島の先史時代資料や、フィリピンやオセアニア等の近隣諸地域の **Sus** 属資料の形態・DNA 情報の蓄積が必要不可欠となる。このような海外諸地域の遺跡資料との比較を行うために、筆者はこれまでに韓国の勒島遺跡と金海会峴里貝塚から出土した **Sus** 属の骨を用いた aDNA 解析を実施した (石黒・高橋, 2009)。今後も東・東南アジア、オセアニア諸地域の現生・遺跡出土資料情報の蓄積を進めていく。琉球列島北部圏の種子島や屋久島には現在イノシシが生息していないが、先史時代の遺跡からは **Sus** 属の骨の出土が確認されている (南九州縄文研究会, 2011)。琉球列島北部圏の資料の解析を行う事により、九州に生息するニホンイノシシやアジア大陸由来の **Sus** 属が人類の移動に伴ってこれらの地域に持ち込まれた可能性を検討する事が可能となる。また琉球列島北部圏は現在のリュウキュウイノシシの生息分布北限よりも北側に位置する。このため、琉球列島北部圏の遺跡由来の **Sus** 属からリュウキュウイノシシの配列タイプが検出されるかどうかを確認する事で、リュウキュウイノシシを伴うような琉球列島から北方向への人類の移動が存在した可能性も検討でき、先史時代日本列島の人類の交流史の解明に貢献する事が可能となる。また東南アジアやオセアニアの先史時代遺跡資料を解析する事により、「東南アジアからオセアニアへの先史時代の人類の移動は琉球列島まで届いていたのか」、「**Sus** 属の導入経路、すなわち先史時代の人類の移動経路は複数あるのか」といった問題を検証する事が可能となり、太平洋地域の広範囲を対象とした先史時代の人類の移動経路を繋ぐ研究が実現される。ただし、現在解析対象としている mtDNA D-loop 領域は、リュウキュウイノシシと他の **Sus** 属系統を識別するには有用であるが、その他のアジアの **Sus** 属を地理的に細分する事は難しい。このため、現在の手法では外部から導入された **Sus** 属がアジアのどの地域を起源とするのか、すなわち先史時代人がどこから **Sus** 属を持ち運んで来たのかを検討する事は難しい。どの地域の **Sus** 属を人類が持ち込んだのか、先史時代人の移動経路やその起源や時期を探るためには、アジアの **Sus** 属を地理的により細かく分類できる解析手法や DNA マーカーの開発、現在よりも長い配列長を用いた aDNA 解析の実施、さらには考古・民族・言語学といった幅広い研究分野の知見を統合した研究が必要である。

参考文献

- Albarella, U., Dobney, K. and Rowley-Conwy, P. (2006) The Domestication of the Pig (*Sus scrofa*) New Challenges and Approaches. In: Zeder, M. A., Bradley, D. G., Emshwiller, E. and Smith, B. D. (eds.) *Documenting Domestication*. University of California Press, California, pp. 209-227.
- Allen, M. S., Matisoo-Smith, E. and Horsburgh, A. (2001) Pacific 'Babes': Issues in the Origins and Dispersal of Pacific Pigs and the Potential of Mitochondrial DNA analysis. *International Journal of Osteoarchaeology*, 11: 4-13.
- Anderson, S., de Bruijn, M. H. L., Coulson, A. R., Eperon, I. C., Sanger, F. and Young, I. G. (1982) Complete Sequence of Bovine Mitochondrial DNA Conserved Features of the Mammalian Mitochondrial Genome. *Journal of Molecular Biology*, 156: 683-717.
- アラフ遺跡発掘調査団 (2003) アラフ遺跡調査研究 I -沖縄県宮古島アラフ遺跡発掘調査報告-. 六一書房, 東京.
- Asato, S. (1990) The distribution of shell adzes in the south Ryukyu Islands. In: Gusukube town Board of Education (ed.) *The Urasoko Site: A Sketch of the Excavation in Photographs*. Gusukube town Board of Education, Gusukube, pp. 29-39.
- 安里 嗣淳, 名嘉真 武夫 (1979) 「伊江島ナガラ原西貝塚緊急発掘調査報告書 既報篇」 伊江村教育委員会編 『伊江島ナガラ原西貝塚緊急発掘調査報告書 (伊江村文化財調査報告書第8集)』 伊江村教育委員会, 伊江村, pp. 1-117.
- Bandelt, H. -J., Forster, P. and Röhl, A. (1999) Median-joining Networks for Inferring Intraspecific Phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 16: 37-48.
- Barnes, I., Matheus, P., Shapiro, B., Jensen, D. and Cooper, A. (2002) Dynamics of Pleistocene Population Extinctions in Beringian Brown Bears. *Science*, 295: 2267-2270.
- Bar-Yosef, O. and Meadow, R. H. (1995) The origins of agriculture in the Near East. In: Price, T. D. and Gebauer, A. B. (eds.) *Last Hunters-First Farmers*. School of American Research Press, New Mexico, pp. 39-94.
- Bay-Petersen, J. (1983) Competition for resources: the role of pig and dog in the Polynesian agricultural economy. *Journal de la Société des océanistes*, 77: 121-129.
- Bell, L. S., Skinner, M. F. and Jones, S. J. (1996) The speed of post mortem change to the human skeleton and its taphonomic significance. *Forensic Science International*, 82: 129-140.
- Boitani, L., Trapanese, P. and Mattei, L. (1995) Methods of Population Estimates of a Hunted wild boar (*Sus scrofa* L.) Population in Tuscany (Italy). *IBEX Journal of Mountain Ecology*, 3: 204-208.
- Bökönyi, S. (1976) Development of early stock rearing in the Near East. *Nature*, 264: 19-23.
- Bradley, D. G., MacHugh, D. E., Cunningham, P. and Loftus, R. T. (1996) Mitochondrial

- diversity and the origins of African and European cattle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93: 5131-5135.
- Brown, W. M., George, M. Jr. and Wilson, A. C. (1979) Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 76: 1967-1971.
- Bruford, M. W. and Townsend, S. J. (2006) Mitochondrial DNA Diversity in Modern Sheep - Implications for Domestication-. In: Zeder, M.A., Bradley, D. G., Emshwiller, E. and Smith, B. D. (eds.) *Documenting Domestication*. University of California Press, California, pp. 306-316.
- Cano, R. J. (1996) Analysing ancient DNA. *Endeavour*, 20: 162-167.
- Clutton-Brock, J. (1981) *Domesticated Animals from Early Times*. University of Texas Press, Austin, Texas.
- Cooper, A. and Poinar, H. N. (2000) Ancient DNA: Do It Right or Not at All. *Science*, 289: 1139.
- Davis, S. J. M. (1981) The Effects of Temperature Change and Domestication on the Body Size of Last Pleistocene to Holocene Mammals of Israel. *Paleobiology*, 7: 101-114.
- Davis, S. J. M. (1982) Climatic Change and the Advent of Domestication: The Succession of Ruminant Artiodactyls in the Late Pleistocene-Holocene in the Israel Region. *Paléorient*, 8: 5-15.
- Davis, S. J. M. (1987) *The Archaeology of Animals*. Yale University Press, London.
- Diamond, J. (2002) Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*, 418: 700-707.
- Diekmann, B., Hofmann, J., Henrich, R., Fütterer, D. K., Röhl, U. and Wei, K. -Y. (2008) Detrital sediment supply in the southern Okinawa Trough and its relation to sea-level and Kuroshio dynamics during the late Quaternary. *Marine Geology*, 255: 83-95.
- Dobney, K. and Larson, G. (2006) Genetics and animal domestication: new windows on an elusive process. *Journal of Zoology*, 269: 261-271.
- Dobney, K., Ervynck, A., Albarella, U. and Rowley-Conwy, P. (2007) The transition from wild boar to domestic pig in Eurasia, illustrated by a tooth developmental defect and biometrical data. In: Albarella, U., Dobney, K., Ervynck, A. and Rowley-Conwy, P. (eds.) *Pigs and Humans*. Oxford University Press, Oxford, pp. 57-82.
- Ducos, P. and Horwitz, L. R. K. (1997) The Influence of Climate on Artiodactyl Size during the Late Pleistocene-Early Holocene of the Southern Levant. *Paléorient*, 23: 229-247.
- Edwards, C. J., MacHugh, D. E., Dobney, K. M., Martin, L., Russell, N., Horwitz, K., McIntosh, S. K., MacDonald, K. C., Helmer, D., Tresset, A., Vigne, J. -D. and Bradley, D. G. (2004) Ancient DNA analysis of 101 cattle remains: limits and prospects. *Journal of*

- Archaeological Science, 31: 695-710.
- Edwards, C. J., Bollongino, R., Scheu, A., Chamberlain, A., Tresset, A., Vigne, J. -D. Baird, J. F., Larson, G., Ho, S. Y. W., Heupink, T. H., Shapiro, B., Freeman, A. R., Thomas, M. G., Arbogast, R. -M., Arndt, B., Bartosiewicz, L., Benecke, N., Budja, M., Chaix, L., Choyke, A. M., Coqueugniot, E., Döhle, H. -J., Göldmer, H., Hartz, S., Helmer, D., Herzig, B., Hongo, H., Mashkour, M., Özdoğan, M., Pucher, E., Roth, G., Schade-Lindig, S., Schmölcke, U., Schulting, R. J., Stephan, E., Uerpmann, H. -P., Vörös, I., Voytek, B., Bradley, D. G. and Burger, J. (2007) Mitochondrial DNA analysis shows a Near Eastern Neolithic origin for domestic cattle and no indication of domestication of European aurochs. *Proceedings of the royal society of London, Series B*, 274: 1377-1385.
- 江上 幹幸 (2003a) 「第五章 まとめ」 アラフ遺跡発掘調査団編 『アラフ遺跡調査研究 I - 沖縄県宮古島アラフ遺跡発掘調査報告-.』 六一書房, 東京, pp. 72-74
- 江上 幹幸 (2003b) 「第 4 節 出土遺物」 アラフ遺跡発掘調査団編 『アラフ遺跡調査研究 I -沖縄県宮古島アラフ遺跡発掘調査報告-.』 六一書房, 東京, pp. 66-71
- 江口 祐輔 (2001) 「イノシシの行動と能力を知る-現代の攻防最前線-」 高橋春成編 『イノシシと人間』 古今書院, 東京, pp. 171-199.
- 江口 祐輔 (2003) イノシシから田畑を守る. 農山漁村文化協会, 東京.
- El-Shourbagy, H. S., Spikings, E. C., Freitas, M. and John, J. C. S. (2006) Mitochondria directly influence fertilization outcome in the pig. *Reproduction*, 131: 233-245.
- Epstein, H. (1971) *The origin of the domestic animals of Africa* (Volume I). Africana publishing corporation, New York, London and Munich.
- Epstein, H. (1984) Cattle. In: Mason, I.L. (ed.) *Evolution of domesticated animals*, Longman, London, pp. 6-27.
- Ervynck, K., Dobney, K., Hongo, H. and Meadow, R. (2001) Bone Free? New Evidence for the Status of *Sus Scrofa* at Neolithic Çayönü Tepesi (Southeastern Anatolia, Turrkey). *Paléorient*, 27: 47-73.
- Fang, M. and Andersson, L. (2006) Mitochondrial diversity in European and Chinese pigs is consistent with population expansions that occurred prior to domestication. *Proceedings of the royal society of London, Series B*, 273: 1803-1810.
- Flannery, K. V. (1983) Early pig domestication in the Fertile Crescent: A retrospective look. In: Young, T. C. Jr., Smith, P.E.L. and Mortensen, P. (eds.) *The Hilly Flanks and Beyond : Essays on the Prehistory of Southwestern Asia. Studies in Ancient Oriental Civilization*, 36. The Oriental Institute of the University of Chicago, Chicago, pp. 163-188.
- Fluxus engineering.com. URL <http://www.fluxus-engineering.com/index.htm>
- Fonseca, C., Kolecki, M., Merta, D. and Bobek, B. (2007) Use of Line intercept track index and plot sampling for estimating wild boar, *Sus scrofa* (Suidae), densities in Poland. *Folia*

Zoologica, 56: 389-398.

藤尾 慎一郎, 今村 峯雄, 西本 豊弘 (2005) 弥生時代の開始年代-AMS-炭素 14 年代測定による高精度年代体系の構築-. 総研大文化科学研究, 1: 69-96.

古川 博恭 (1984) 「野国貝塚群 B 地点及びその周辺の地史」 沖縄県教育庁文化課編 『野国貝塚群 B 地点発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第 57 集)』 沖縄県教育委員会, 那覇, pp. 3-16.

Geddes, D. S. (1985) Mesolithic Domestic Sheep in West Mediterranean Europe. *Journal of Archaeological Science*, 12: 25-48.

Gejvall, N. -G. (1969) *Lerna - Volume 1 - The Fauna*. American School of Classical Studies at Athens, New Jersey.

Ghivizzani, S. C., Mackay, S. L. D., Madsen, C. S., Laipis, P. J. and Hauswirth, W. W. (1993) Transcribed Heteroplasmic Repeated Sequences in the Porcine Mitochondrial DNA D-loop Region. *Journal of Molecular Evolution*, 37: 36-47.

Giles, R. E., Blanc, H., Cann, H. M. and Wallace, D. C. (1980) Maternal inheritance of human mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 77: 6715-6719.

Giuffra, E., Kijas, J. M. H., Amarger, V., Carlborg, Ö., Jeon, J. -T. and Andersson, L. (2000) The Origin of the Domestic Pig: Independent Domestication and Subsequent Introgression. *Genetics*, 154: 1785-1791.

Gray, R. D. and Jordan, F. M. (2000) Language trees support the express-train sequence of Austronesian expansion. *Nature*, 405: 1052-1055.

Green, R. C. (2003) The Lapita horizon and traditions -Signature for one set of oceanic migrations- In: Sand, C. (ed.) *Pacific archaeology: assessments and anniversary of the first Lapita excavation (July 1953). Volume 15*. New Caledonia, France: Le Cahiers de l'Archeologie en Nouvelle-Caledonie, pp. 95-120.

Green, R. E., Krause, J., Ptak, S. E., Briggs, A. W., Ronan, M. T., Simons, J. F., Du, L., Egholm, M., Rothberg, J. M., Paunovic, M. and Pääbo, S. (2006) Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA. *Nature*, 444: 330-336.

Greenwood, A. D., Capelli, C., Possnert, G. and Pääbo, S. (1999) Nuclear DNA Sequences from Late Pleistocene Megafauna. *Molecular Biology and Evolution*, 16: 1466-1473.

Grigson, C. (1974) The Craniology and Relationships of Four Species of *Bos*. 1. Basic Craniology: *Bos taurus* L. and its Absolute Size. *Journal of Archaeological Science*, 1: 353-379.

Grigson, C. (1975) The Craniology and Relationships of Four Species of *Bos*. II. Basic Craniology: *Bos taurus* L. Proportions and Angles. *Journal of Archaeological Science*, 2: 109-128.

- Grigson, C. (1976) The Craniology and Relationships of Four Species of *Bos*. 3. Basic Craniology: *Bos taurus* L. Sagittal Profiles and other Non-measurable Characters. *Journal of Archaeological Science*, 3: 115-136.
- Grigson, C. (1978) The Craniology and Relationships of Four Species of *Bos*. 4. The relationship between *Bos primigenius* Boj. And *B. taurus* L. and its implications for the Phylogeny of the Domestic Breeds. *Journal of Archaeological Science*, 5: 123-152.
- Groves, C. (2007) Current views on taxonomy and zoogeography of the genus *Sus*. In: Albarella, U., Dobney, K., Eryvnc, A. and Rowley-Conwy, P. (eds.) *Pigs and Humans*. Oxford University Press, Oxford, pp. 15-41.
- Haber, A., Dayan, T. and Getzo, N. (2005) Pig exploitation at Hagoshrim: a prehistoric site in the Southern Levant. In: Vigne, J. -D., Peters, J. and Helmer, D. (eds.) *The First Steps of Animal Domestication*. Oxbow Books, Oxford, pp. 80-85.
- Hartl, D. L. and Clark, A. G (1997) *Principles of Population Genetics* (Third Edition). Sinauer Associates, Massachusetts.
- 長谷川 善和 (1980) 琉球列島の後期更新世~完新世の脊椎動物. 第四紀研究, 18: 263-267.
- 服部 正策, 吉行 瑞子, 浅木 裕志, 昇 善久 (1990) 奄美諸島におけるワタセジネズミの地理的ならびに生態的分布と形態的変異の検討. 国立科学博物館専報, 23: 167-172.
- 林田 重幸 (1960) 奄美大島郡貝塚出土の猪と犬について. 人類学雑, 68: 96-115.
- Hebeisen, C., Fattebert, J., Baubet, E. and Fischer, C. (2008) Estimating wild boar (*Sus scrofa*) abundance and density using capture-resights in Canton of Geneva, Switzerland. *European Journal of Wildlife Research*, 54: 391-401.
- Hesse, B. (1982) Slaughter Patterns and Domestication: The Beginnings of Pastoralism in Western Iran. *Man*, 17: 403-417.
- Hiendleder, S., Kaupe, B., Wassmuth, R. and Janke, A. (2002) Molecular analysis of wild and domestic sheep questions current nomenclature and provides evidence for domestication from two different subspecies. *Proceedings of the royal society of London, Series B*, 269: 893-904.
- 比嘉 春美 (1980a) 「(1) 食料残渣」 金武正紀編 『石垣島県道改良工事に伴う発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第30集)』 沖縄県教育委員会, 那覇, pp. 8-10.
- 比嘉 春美 (1980b) 「(1) 食料残渣」 金武正紀編 『石垣島県道改良工事に伴う発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第30集)』 沖縄県教育委員会, 那覇, pp. 45-55.
- Higuchi, R., Bowman, B., Freiburger, M., Ryder, O. A. and Wilson, A. C. (1984) DNA sequences from the quagga, an extinct member of the horse family. *Nature*, 312: 282-284.
- Ho, S. Y. W. and Larson, G. (2006) Molecular clocks: when times are a-changin'. *TRENDS in Genetics*, 22: 79-83.

- Hole, F., Flannery, K. V. and Neely, J. A. (1969) *Prehistory and Human Ecology of the Deh Luran Plain, an Early Village Sequence from Khuzistan, Iran (Memoirs of the Museum of Anthropology University of Michigan No.1)*. Museum of Anthropology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan.
- Hongo, H. and Meadow, R. H. (1998) Pig exploitation at Neolithic Çayönü Tepesi (Southeastern Anatolia). In: Nelson, S. M. (ed.) *Ancestors for the Pigs: Pigs in Prehistory (MASCA Research Papers in Science and Archaeology Vol. 15)*. MASCA, University of Pennsylvania Museum of Archaeology and Anthropology, Philadelphia, pp. 77- 98.
- Hongo, H., Ishiguro, N., Watanabe, T., Shigehara, N., Anezaki, T., Long, V. T., Binh, D.V., Tien, N. T. and Nam, N.H. (2002) Variation in Mitochondrial DNA of Vietnamese pigs: Relationships with Asian Domestic Pigs and Ryukyu wild Boars. *Zoological Science*, 19: 1329–1335.
- ハドソン マーク, 種石 悠 (2007) 「宮古島市島尻所在長墓遺跡の 2006 年度調査概報」 筑波大学人文社会科学研究所編 『筑波大学 先史学・考古学研究第 18 号』 筑波大学人文社会科学研究所 歴史・人類学専攻, つくば市, pp. 31-52.
- Hutchison, C. A., Newbold, J. E., Potter, S. S. and Hall Edgell, M. (1974) Maternal inheritance of mammalian mitochondrial DNA. *Nature*, 251: 536-538.
- 伊江村教育委員会 (1979) 伊江島ナガラ原西貝塚緊急発掘調査報告書 (伊江村文化財調査報告書第 8 集). 伊江村教育委員会, 伊江村.
- 伊波 盛誠 (1979) 琉球動物史. ひるぎ書房, 那覇.
- 今泉 吉典 (1973) 琉球列島産イノシシの分類学的考察. 国立科学博物館専報, 6: 113-129.
- 印東 道子 (2012) 人類大移動 アフリカからイースター島へ. 朝日新聞出版, 東京.
- Intoh, M. and Shigehara, N. (2004) Prehistoric pig and dog remains from Fais Island, Micronesia. *Anthropological Science*, 112: 257-264.
- 石垣市 (2009) 有土器から無土器へ -先島諸島先史時代無土器期のくらし- (石垣市史考古ビジュアル版 第 3 巻). 石垣市.
- 石垣市教育委員会 (1982) 沖縄県石垣市名蔵・大田原遺跡発掘調査報告書 (石垣市文化財調査報告書第四号). 石垣市教育委員会, 石垣市.
- 石黒 直隆, 高橋 遼平 (2009) 「金海會峴里貝塚出土試料を用いた古 DNA 分析」 (財)三江文化財研究院編 『金海會峴里貝塚Ⅱ』 (財)三江文化財研究院, 慶南, pp. 317-323(韓国語).
- Ishiguro, N., Naya, Y., Horiuchi, M. and Shinagawa, M. (2002): A Genetic Method to Distinguish Crossbred Inobuta from Japanese Wild Boars. *Zoological Science*, 19: 1313-1319.
- Ishiguro, N., Sasaki, M., Iwasa, M., Shigehara, N., Hongo, H., Anezaki, T., Long, V. T., Hao, P. X., Trach, H. X., Nam, N. H. and Thanh, V. N. (2008a) Morphological and genetic analysis of Vietnamese *Sus scrofa* bones for evidence of pig domestication. *Animal*

- Science Journal, 79: 655-664.
- Ishiguro, N., Sasaki, M., Iwasa, M., Shigehara, N., Hongo, H., Anezaki, T., Long, V. T., Lan, D. T. B. and Long, P. T. (2008b) mtDNA variation in Vietnamese pigs, with particular emphasis on the genetic relationship between wild boars from Vietnam and the Ryukyu Islands. *Mammal Study*, 33: 51-58.
- 伊藤 慎二 (1999) 『琉球縄文文化の基礎的研究』 国学院大学大学院, 東京.
- Jansen, T., Forster, P., Levine, M. A., Oelke, H., Hurles, M., Renfrew, C., Weber, J. and Olek, K. (2002) Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99: 10905-10910.
- Jian, Z., Wang, P., Saito, Y., Wang, J., Pflaumann, U., Oba, T. and Cheng, X. (2000) Holocene variability of the Kuroshio Current in the Okinawa Trough, northwestern Pacific Ocean. *Earth and Planetary Science Letters*, 184: 305-319.
- Jing, Y. and Flad, R. K. (2002) Pig domestication in ancient China. *Antiquity*, 76: 724-732.
- Jones, G. F. (1998) Genetic Aspects of Domestication, Common Breeds and their Origin. In: Rothschild, M. F. and Ruvinsky, A. (eds.) *The genetics of the pig*. CAB International, Wellingford, pp. 17-50.
- 嘉手納 宗徳 (1981) 「李朝実録抄(琉球関係史料)」 谷川健一編 『日本庶民生活史料集成 第27巻 三国交流誌』 厚徳社, 東京, pp. 563-595.
- 鍛冶 真理子 (1999) 「出土遺物-土器-」 熊本大学文学部考古学研究室編 『考古学研究室報告 第34集』 熊本大学文学部考古学研究室編, 熊本, pp.11-15.
- 環境省自然環境局 生物多様性センター (2011) 平成22年度自然環境保全基礎調査 特定哺乳類生息状況調査及び調査体制構築検討業務報告書. 環境省自然環境局 生物多様性センター.
- 加藤 晋平 (1980) 縄文人の動物飼育-特にイノシシの問題について-. *歴史公論*, 6: 45-50.
- 川島 由次, 村岡 誠 (1984) 「野国貝塚群 B 地点出土の獣骨について」 沖縄県教育庁文化課編 『野国貝塚群 B 地点発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第57集)』 沖縄県教育委員会, 那覇, pp. 181-188.
- キーリ C. T., 武藤 康弘 (1994) 「縄文時代の年代」 加藤 晋平, 小林 達雄, 藤本 強編 『縄文文化の研究 -1. 縄文人とその環境-(第2版)』 雄山閣出版株式会社, 東京, pp. 246-275.
- Kelm, H. (1939) Zur Systematik der Wildschweine. *Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie*, 43: 362-369.
- Kidder, J. E. Jr., Wilson, R. L., Koyama, S., Oda, S., Keally, C. T., Nakatsu, Y., Kobiki, H., Kobiki, N., Hayashi, T. and Sugawara, T. (1994) *Material Culture along the Black Current*. International Christian University Archaeology Research Center, Tokyo.
- Kijas, J. M. H. and Andersson, L. (2001) A Phylogenetic Study of the Origin of the Domestic Pig Estimated from the Near-Complete mtDNA Genome. *Journal of Molecular Evolution*,

52: 302-308.

- 金 健洙 (2011) 高麗時代の食生活-動物遺体を中心に-. 動物考古学, 28: 35-44.
- 金 憲奭 (2008) 動物資源からみた韓国先史時代の生業-韓国の南海岸と日本の対馬海峡の周りを中心として-. 動物考古学, 25: 63-87.
- Kim, K. -I., Lee, J. -H., Li, K., Zhang, Y. -P., Lee, S. -S., Gongora, J. and Moran, C. (2002) Phylogenetic relationships of Asian and European pig breeds determined by mitochondrial DNA D-loop sequence polymorphism. *Animal Genetics*, 33: 19-25.
- Kim, T. H., Kim, K. S., Choi, B. H., Yoon, D. H., Jang, G. W., Lee, K. T., Chung, H. Y., Lee, H. Y., Park, H. S. and Lee, J. W. (2005) Genetic structure of pig breeds from Korea and China using microsatellite loci analysis. *Journal of Animal Science*, 83: 2255-2263.
- 木村 政昭 (1996) 琉球弧の第四紀古地理. 地学雑誌, 105: 259-285.
- 木村 政昭 (2002) 琉球弧の成立と生物の渡来. 沖縄タイムス社, 那覇.
- 金武 正紀 (1980) 「5 総括」 金武正紀編 『石垣島県道改良工事に伴う発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第 30 集)』 沖縄県教育委員会, 那覇, pp. 40-42.
- 金武 正紀, 島袋 綾野 (2008) 「下田原期の研究」 石垣市総務部市史編集課編 『石垣市史考古ビジュアル版第 2 巻 下田原期の暮らし -八重山諸島最古の土器文化-』 石垣市, pp. 38-67.
- 金武 正紀, 島袋 綾野 (2009) 「無土器期に関する研究」 石垣市総務部市史編集課編 『石垣市史考古ビジュアル版第 3 巻 有土器から無土器へ -先島諸島先史時代無土器期の暮らし-』 石垣市, pp. 40-80.
- 木下 尚子 (2003) 「ナガラ原東貝塚の概要」 木下尚子編 『先史琉球の生業と交易-奄美・沖縄の発掘調査から-改訂版』 熊本大学文学部, pp. 7-10.
- 岸本 義彦, 當銘 由嗣 (1997) 「出土遺物 -4. 土器-」 沖縄県教育庁文化課編 『伊江島具志原貝塚発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第 130 集)』 沖縄県教育委員会, 那覇, pp. 55-120.
- 木崎 甲子郎, 大城 逸郎 (1977) 琉球列島の古地理. 海洋科学, 9: 542-549.
- Klein, R. G. and Cruz-Urbe, K. (1984) *The Analysis of Animal Bones from Archeological Sites*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Kobayashi, H., Matsui, Y. and Suzuki, H. (1971) University of Tokyo Radiocarbon Measurements IV. *Radiocarbon*, 13: 97-102.
- 古環境研究所 (2003) 「アラフ遺跡における放射性炭素年代測定」 アラフ遺跡発掘調査団編 『アラフ遺跡調査研究 I -沖縄県宮古島アラフ遺跡発掘調査報告-.』 六一書房, 東京, pp. 90-91
- 國分 直一 (1972) 『南島先史時代の研究』 慶友社, 東京.
- 熊本大学文学部考古学研究室 (1999) 考古学研究室報告 第 34 集. 熊本大学文学部考古学研究室, 熊本.

- 黒田 長禮 (1931) 脊椎動物の分布上より見たる渡瀬線. 動物学雑誌, 43: 172-175.
- 黒澤 弥悦 (2001) 「イノシシとブタ-人とのかかわりを通して-」 高橋春成編 『イノシシと人間』 古今書院, 東京, pp. 2-44.
- 黒澤 弥悦, 田中 和明, 田中一栄 (2009) 「ブタ -多源的家畜化と系統・地域分化-」 在来家畜研究会編 『アジアの在来家畜』 名古屋大学出版会, 名古屋, pp. 215-251.
- Larson, G., Dobney, K., Albarella, U., Fang, M. Matisoo-Smith, E., Robins, J., Lowden, S., Finlayson, H., Brand, T., Willerslev, E., Rowley-Conwy, P., Andersson, L. and Cooper, A. (2005) Worldwide Phylogeography of Wild Boar Reveals Multiple Centers of Pig Domestication. *Science*, 307: 1618-1621.
- Larson, G., Albarella, U., Dobney, K. and Rowley-Conwy, P. (2007a) Current views on *Sus* phylogeography and pig domestication as seen through modern mtDNA studies. In: Albarella, U., Dobney, K., Eryvynck, A. and Rowley-Conwy, P. (eds.) *Pigs and Humans*. Oxford University Press, Oxford, pp. 30-41
- Larson, G., Albarella, U., Dobney, K., Rowley-Conwy, P., Schibler, J., Tresset, A., Vigne, J. -D., Edwards, C. J., Schlumbaum, A., Dinu, A., Bălăçescu, A., Dolman, G., Tagliacozzo, A., Manaseryan, N., Miracle, P., Wijngaarden-Bakker, L. V., Masseti, M., Bradley, D. G. and Cooper, A. (2007b) Ancient DNA, pig domestication, and the spread of the Neolithic into Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 15276-15281.
- Larson, G., Cucchi, T., Fujita, M., Matisoo-Smith, E., Robins, J., Anderson, A., Rolett, B., Spriggs, M., Dolman, G., Kim, T. H., Thuy, N. T. D., Randi, E., Doherty, M., Due, R. A., Bollt, R., Djubiantono, T., Griffin, B., Intoh, M., Keane, E., Kirch, P., Li, K. T., Morwood, M., Pedrina, L. M., Piper, P. J., Rabett, R. J., Shooter, P., Bergh, G. Van den., West, E., Wickler, S., Yuan, J., Cooper, A. and Dobney, K. (2007c) Phylogeny and ancient DNA of *Sus* provides insights into Neolithic expansion in Island Southeast Asia and Oceania. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 4834-4839.
- Leonard, J. A., Wayne, R. K. and Cooper, A. (2000) Population genetics of Ice Age brown bears. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 97: 1651-1654.
- Lindahl, T. (1993) Instability and decay of the primary structure of DNA. *Nature*, 362: 709-715.
- Liu, Y. -P., Wu, G. -S., Yao, Y. -G., Miao, Y. -W., Luikart, G., Baig, M., Beja-Pereira, A., Ding, Z. -L., Palanichamy, M. G. and Zhang, Y. -P. (2006) Multiple maternal origins of chickens: Out of the Asian jungles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38: 12-19.
- Loftus, R. T., Machugh, D. E., Bradley, D. G., Sharp, P. M. and Cunningham, P. (1994)

- Evidence for two independent domestication of cattle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91: 2757-2761.
- Luikart, G., Gielly, L., Excoffier, L., Vigne, J. -D., Bouvet, J. and Taberlet, P. (2001) Multiple maternal origins and weak phylogeographic structure in domestic goats. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98: 5927-5932.
- Luikart, G., Fernández, H., Mashkour, M., England, P. R. and Taberlet, P. (2006) Origins and Diffusion of Domestic Goats Inferred from DNA Markers. -Example Analyses of mtDNA, Y Chromosome, and Microsatellites-. In: Zeder, M.A., Bradley, D. G., Emshwiller, E. and Smith B. D. (eds.) *Documenting Domestication*. University of California Press, California, pp. 294-305.
- 町田 洋, 太田 陽子, 河名 俊男, 森脇 広, 長岡 信治 (2001) 日本の地形 7-九州.南西諸島- 東京大学出版会, 東京.
- 町田 洋, 大場 忠道, 小野 昭, 山崎 晴雄, 河村 善也, 百原 新 (2003) 第四紀学. 朝倉書店, 東京.
- MacHugh, D. E., Shriver, M. D. Loftus, R. T., Cunningham, P. and Bradlely, D. G. (1997) Microsatellite DNA Variation and the Evolution, Domestication and Phylogeography of Taurine and Zebu cattle (*Bos taurus and Bos indicus*). *Genetics*, 146: 1071-1086.
- Malmström, H., Storå, J., Dalén, L., Holmlund, G. and Götherström, A. (2005) Extensive Human DNA Contamination in Extracts from Ancient Dog Bones and Teeth. *Molecular Biology and Evolution*, 22: 2040-2047.
- Marchiafava, V., Bonucci, E. and Ascenzi, A. (1974) Fungal Osteoclasia: a Model of Dead Bone Resorption. *Calcified Tissue International*, 14: 195-210.
- Matisoo-Smith, E. and Robins, J. H. (2004) Origins and dispersals of Pacific peoples: Evidence from mtDNA phylogenies of the Pacific rat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101: 9167-9172.
- 松井 章 (1997) 「具志原貝塚出土の動物遺存体」 沖縄県教育庁文化課編 『伊江島具志原貝塚発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書第 130 集)』 沖縄県教育委員会, 那覇, pp. 159-188.
- 松井 章 (2008) 動物考古学. 京都大学出版会, 京都.
- Matsui, A., Ishiguro, N., Hongo, H. and Minagawa, M. (2005) Wild pig? or domesticated boar? An archaeological view on the domestication of *Sus scrofa* in Japan. In: Vigne, J.-D., Peters, J. and Helmer, D. (eds) *First steps of animal domestication, New archaeozoological approaches*. Oxbow books limited, Oxford, pp.148-159.
- Meadow, R. H. (1980) Animal Bones: Problems for the Archaeologist together with some possible solutions. *Paléorient*, 6: 65-77.
- Meadow, R. H. (1989) Osteological evidence for the process of animal domestication. In:

- Clutton-Brock, J (ed.) *The Walking Larder*. Unwin Hyman, London, pp. 80-90.
- Minagawa, M., Matsui, A. and Ishiguro, N. (2005) Patterns of prehistoric boar *Sus scrofa* domestication, and inter – islands pig trading across the East China Sea, as determined by carbon and nitrogen isotope analysis. *Chemical Geology*, 218: 91-102.
- 南九州縄文研究会（西中川駿先生古希記念論集刊行会）(2011) 『遺跡から出土する動物たち』 南九州縄文研究会, 鹿児島.
- 宮路 淳子, 丸山 真央, 松井 章 (2003) 「アラフ遺跡出土の動物遺存体(1)」 『アラフ遺跡調査研究 I -沖縄県宮古島アラフ遺跡発掘調査報告-.』 アラフ遺跡発掘調査団, pp. 93-100.
- Morey, D. F. (1992) Size, Shape and Development in the Evolution of the Domestic Dog. *Journal of Archaeological Science*, 19: 181-204.
- Morii, Y., Ishiguro, N., Watanobe, T., Nakano, M., Hongo, H., Matsui, A. and Nishimoto, T. (2002) Ancient DNA Reveals Genetic Lineage of *Sus scrofa* among Archaeological Sites in Japan. *Anthropological Science*, 110: 313-328.
- 盛本 勲 (1984) 「第 2 節 遺物」 沖縄県教育庁文化課編 『野国貝塚群 B 地点発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第 57 集)』 沖縄県教育委員会, 那覇, pp. 23-68.
- Mullis, K., Faloona, F., Scharf, S., Saiki, R., Horn, G. and Erlich, H. (1986) Specific Enzymatic Amplification of DNA In Vitro: The Polymerase Chain Reaction. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 51: 263-273.
- 名古屋大学年代測定センター (2003) 「アラフ遺跡の第 II 層から出土した土器片及び炭化木片の 14C 年代測定結果」 アラフ遺跡発掘調査団編 『アラフ遺跡調査研究 I -沖縄県宮古島アラフ遺跡発掘調査報告-.』 六一書房, 東京, p.89.
- 名島 弥生, 安斎 英介, 宮城 弘樹 (2008) 琉球列島における考古学的時期区分と放射性炭素年代. *南島考古*, 27: 23-48.
- Nakagawa, R., Doi, H., Nishioka, Y., Nunami, S., Yamaguchi, H., Fujita, M., Yamazaki, S., Yamamoto, M., Katagiri, C., Mukai, H., Matsuzaki, H., Gakuhari, T., Takigami, M. and Yoneda, M. (2010) Pleistocene human remains from Shiraho-Saonetabaru Cave on Ishigaki Island, Okinawa, Japan, and their radiocarbon dating. *Anthropological Science*, 118: 173-183.
- 仲谷 淳 (2001) 「知られざるイノシシの生態と社会」 高橋春成編 『イノシシと人間』 古今書院, 東京, pp. 200-220.
- 直良 信夫 (1937) 日本史前時代に於ける豚の問題. *人類学雑誌*. 52: 286-296.
- Nelson, S. M. (1998) Pigs in the Hongshan culture. In: Nelson, S. M. (ed.) *Ancestors for the Pigs: Pigs in Prehistory (MASCA Research Papers in Science and Archaeology Vol. 15)*. MASCA, University of Pennsylvania Museum of Archaeology and Anthropology, Philadelphia, pp. 99-107.

- 日本第四紀学会 (1987) 日本第四紀地図. 東京大学出版会, 東京
- 西本 豊弘 (1991) 弥生時代のブタについて. 国立歴史民俗博物館研究報告, 36: 175-194.
- 西本 豊弘 (1992) 「下郡桑苗遺跡出土の動物遺体」 大分県教育委員会編 『大分県文化財調査報告書 第 89 輯 下郡桑苗遺跡Ⅱ』 大分県教育委員会, 大分市, pp. 92-110
- 西本 豊弘 (1993) 弥生時代のブタの形質について. 国立歴史民俗博物館研究報告, 50: 49-70.
- 西本 豊弘 (2003) 縄文時代のブタ飼育について. 国立歴史民俗博物館研究報告, 108: 1-15.
- 西本 豊弘 (2008a) 「イヌと日本人」 西本豊弘編 『人と動物の日本史』 吉川弘文館, 東京, pp. 180-191.
- 西本 豊弘 (2008b) 「ブタと日本人」 西本豊弘編 『人と動物の日本史』 吉川弘文館, 東京, pp. 215-225.
- 西中川 駿, 松本 光春, 藤原 達生, 松本 充史 (1999) 「地域別現生イノシシの頭蓋骨の比較形態計測学的観察」 西中川 駿編 『古代遺跡出土骨からみたわが国のイノシシとブタの起源ならびに飼育に関する研究』 鹿児島大学農学部獣医学科, 鹿児島, pp. 48-67.
- Noonan, J. P., Coop, G., Kudaravalli, S., Smith, D., Krause, J., Alessi, J., Chen, F., Platt, D., Pääbo, S., Pritchard, J. K. and Rubin, E. M. (2006) Sequencing and Analysis of Neanderthal Genomic DNA. *Science*, 314: 1113-1118.
- 大濱 永亘 (1999) 八重山の考古学. 先島文化研究所, 石垣市.
- 大西 秀之, 角南 聡一郎, 石村 智 (2009) 奄美・加計呂麻島の環境認識に関する第一次調査概報. 現代社会フォーラム, 5: 90-101.
- 沖縄県文化振興会 (2001) 沖縄県史ビジュアル版 貝の道-先史琉球列島の貝交易-. 沖縄県教育委員会, 那覇.
- 沖縄県文化振興会 (2003) 沖縄県史 各論編 第二巻 考古. 沖縄県教育委員会, 那覇.
- 沖縄県教育委員会 (1980a) 久米島大原貝塚群発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第 32 集). 沖縄県教育委員会, 那覇.
- 沖縄県教育委員会 (1980b) 石垣島県道改良工事に伴う発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第 30 集). 沖縄県教育委員会, 那覇.
- 沖縄県教育委員会 (1983) 伊江島阿良貝塚発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第 48 集). 沖縄県教育委員会, 那覇.
- 沖縄県教育委員会 (1984a) 宮古城辺町 長間底遺跡発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第 56 集). 沖縄県教育委員会, 那覇.
- 沖縄県教育委員会 (1984b) 野国貝塚群 B 地点発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第 57 集). 沖縄県教育委員会, 那覇.
- 沖縄県教育委員会 (1985) ピンザアブ洞穴発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第 68 集), 沖縄県教育委員会, 那覇.
- 沖縄県教育委員会 (1997) 伊江島具志原貝塚発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第

- 130集), 沖縄県教育委員会, 那覇.
- 沖縄県教育委員会 (1998) 港川人と旧石器時代の沖縄. 沖縄県教育委員会, 那覇.
- Okumura, N., Ishiguro, N., Nakano, M., Hirai, K., Matsui, A. and Sahara, M. (1996) Geographic population structure and sequence divergence in the mitochondrial DNA control region of the Japanese wild boar (*Sus scrofa leucomystax*), with reference to those of domestic pigs. *Biochemical Genetics*, 34: 179-189.
- Okumura, N., Kurosawa, Y., Kobayashi, E., Watanobe, T., Ishiguro, N., Yasue, H., Mitsuhashi, T. (2001) Genetic relationship amongst the major non-coding regions of mitochondrial DNAs in wild boars and several breeds of domesticated pigs. *Animal Genetics*, 32: 139-147.
- Olsen, S. L. (2006) Early Horse Domestication on the Eurasian Steppe. In: Zeder, M.A., Bradley, D. G., Emshwiller, E. and Smith, B. D. (eds.) *Documenting Domestication*. University of California Press, California, pp. 245-269.
- Oshiro, I. and Nohara, T. (2000) Distribution of Pleistocene Terrestrial Vertebrates and their Migration to the Ryukyus. *Tropics*, 10: 41-50.
- Ota, H. (1998) Geographic Patterns of Endemism and Speciation in Amphibians and Reptiles of the Ryukyu Archipelago, Japan, with Special Reference to their Paleogeographical Implications. *Researches on Population Ecology*, 40: 189-204.
- 太田 英利 (2002) 「古地理の再構築への現生生物学にもとづくアプローチの強みと弱点: 特に琉球の爬虫・両生類を例として」 木村 政昭編 『琉球弧の成立と生物の渡来』 沖縄タイムス社, 那覇, pp. 175-186.
- 太田 英利 (2005) 「琉球列島および周辺離島における爬虫類の生物地理」 増田 隆一、阿部 永編 『動物地理の自然史--分布と多様性の進化学』 北海道大学図書刊行会, 札幌, pp. 78-93.
- Pääbo, S. (1985) Molecular cloning of Ancient Egyptian mummy DNA. *Nature*, 314: 644-645.
- Pääbo, S., Poinar, H., Serre, D., Jaenicke-Després, V., Hebler, J., Rohland, N., Kuch, M., Krause, J., Vigilant, L. and Hofreiter, M. (2004) Genetic Analyses from Ancient DNA. *Annual Review of Genetics*, 38: 645-679.
- Payne, S. (1972) On the Interpretation of Bone Samples from Archaeological Sites. In: Higgs, E.S. (ed.) *Papers in Economic Prehistory: Studies by Members and Associates of the British Academy Major Research Project in the Early History of Agriculture*. Cambridge University Press, New York, pp. 65-81.
- Payne, S. (1973) Kill-off Patterns in Sheep and Goats: The Mandibles from Aşvan Kale. *Anatolian Studies*, 23: 281-303.
- Payne, S. (1975) Faunal change at Franchthi Cave from 20,000 B.C. to 3,000 B.C. In:

- Clason, A.T. (ed.) *Archaeological studies*. North Holland Publishing Company, Amsterdam, pp.120-131.
- Peters, J., Helmer, D., von den Driesch, A. and Sana Segui, M. (1999) Early Animal Husbandry in the Northern Levant. *Paléorient*, 25: 27-48.
- Peters, J., von den Driesch, A. and Helmer, D. (2005) The upper Euphrates-Tigris basin: cradle of agro-pastoralism? In: Vigne, J. -D., Peters, J., and Helmer, D. (eds.) *The First Steps of Animal Domestication*. Oxbow Books, Oxford, pp. 96-124.
- Piper, P. J., Hung, H. -C., Campos, F. Z., Bellwood, P. and Santiago, R. (2009) A 4000 year-old introduction of domestic pigs into the Pijilippine Archipelago: implications for understanding routes of human migration through Island Southeast Asia and Wallacea. *Antiquity*, 83: 687-695.
- Poinar, H., Kuch, M., McDonald, G., Martin, P. and Pääbo, S. (2003) Nuclear Gene Sequences from a Late Pleistocene Sloth Coprolite. *Current Biology*, 13: 1150-1152.
- Pruvost, M., Schwarz, R., Correia, V. B., Champlot, S., Braguier, S., Morel, N., Fernandez-Jalvo, Y., Grange, T. and Geigl, E. -M. (2007) Freshly excavated fossil bones are best for amplification of ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 739-744.
- R development core team (2005) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rackham, J. (1994) *Animal Bones*. British Museum Press, London.
- Reitz, E. J. and Wing, E. S. (2008) *Zooarchaeology* (Second Edition). Cambridge university press, New York.
- Roberts, M. (1991) Origin, Dispersal Routes, and Geographic Distribution of *Rattus exulans*, with Special Reference to New Zealand. *Pacific Science*, 45: 123-130.
- Rütimyer, L. (1862). *Die Fauna der Pfahlbauten der Schweiz*. (Neue Denkschriften der Allgemeinen Schweizerischen Gesellschaft für die Gesamten Naturwissenschaften, vol19). Bürkli, Zürich.
- Rütimyer, L. (1864). Neue Beiträge zur Kenntnis des Torfscheins. In: *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel*, 4, 139-186.
- Saitou, N. and Nei, M. (1987) The Neighbor - joining Method: A New Method for Reconstructing Phylogenetic Trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4: 406–425.
- 佐倉 朔 (1985) 「ピンザアブ出土人骨化石」 沖縄県教育庁文化課編 『ピンザアブ洞穴発掘調査報告- (沖縄県文化財調査報告書第 68 集)』 沖縄県教育委員会, 那覇, pp.161-176
- Sasaki, K., Omura, A., Miwa, T., Tsuji, Y., Matsuda, H., Nakamori, T., Iryu, Y., Yamada, T., Sato, Y. and Nakagawa, H. (2006) $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$ and ^{14}C dating of a lowstand coral reef

- beneath the insular shelf off Irabu Island, Ryukyus, southwestern Japan. *Island Arc*, 15: 455-467.
- 沢井 芳男, 河村 善治, 福山 民生, 清水 敏夫, 林 貽恵, 小比木 丘 (1967) トカラハブ (*Trimeresurus tokarensis*) 毒およびその咬症について. *日本細菌学雑誌*, 22: 21-24.
- Scheu, A., Hartz, S., Schmölcke, U., Tresset, A., Burger, J. and Bollongino, R. (2008) Ancient DNA provides no evidence for independent domestication of cattle in Mesolithic Rosenhof, Northern Germany. *Journal of Archaeological Science*, 35: 1257-1264.
- Serre, D., Langaney, A., Chech, M., Teschler-Nicola, M., Paunovic, M., Mennecier, P., Hofreiter, M., Possnert, G. and Pääbo, S. (2004) No evidence of Neandertal mtDNA Contribution to Early Modern Humans. *PLoS Biology*, 2: 313-317.
- 島袋 正敏 (1989) 『沖縄の豚と山羊』 ひるぎ社, 那覇.
- Smith, C. I., Chamberlain, A. T., Riley, M. S., Cooper, A., Stringer, C. B. and Collins, M. J. (2001) Neanderthal DNA – Not just old but old and cold?-. *Nature*, 410: 771-772.
- Storey, A. A., Miguel Ramirez, J., Quiroz, D., Burley, D. V., Addison, D. J., Walter, R., Anderson, A. J., Hunt, T. L., Stephen Athens, J., Huynen, L. and Matisoo-Smith, E. A. (2007) Radiocarbon and DNA evidence for a pre-Columbian introduction of Polynesian chickens to Chile. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 10335-10339.
- Storey, A. A., Spriggs, M., Bedford, S., Hawkins, S. C., Robins, J. H., Huynen, L. and Matisoo-Smith, E. (2010) Mitochondrial DNA from 3000-year old chickens at the Teouma site, Vanuatu. *Journal of Archaeological Science*, 37: 2459-2468.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A. -G. and Cosson, J. -F. (1998) Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7: 453-464.
- 高田 勝, 岡 孝夫, 高橋 遼平, 野村 こう, 花田 博文, 天野 卓, 秋篠宮 文仁 (2008) ミトコンドリア DNA 情報にもとづく沖縄, 奄美在来豚の系統遺伝学的研究, *日本養豚学会誌*, 45: 187-192.
- 高橋 春成 (2001) 「第 8 章 海を泳ぐイノシシ」 高橋 春成編 『イノシシと人間』 古今書院, 東京, pp. 221-243.
- 高橋 遼平, 石黒 直隆, 姉崎 智子, 本郷 一美 (2010) 群馬県に生息するニホンイノシシの mtDNA D-loop 領域および *GPIP* 遺伝子の多型解析. *群馬県立自然史博物館研究報告*, 14: 37-44.
- 高橋 遼平, 石黒 直隆, 姉崎 智子, 本郷 一美 (2011) 群馬県に生息するニホンイノシシの DNA 解析. *群馬県立自然史博物館研究報告*, 15: 129-136.
- 高宮 廣衛 (1991) 南島考古雑録(1). *南島考古*, 11: 21-36.
- Takamiya, H. (2006) An Unusual Case? Hunter-Gatherer Adaptations to an Island

- Environment; A Case Study from Okinawa, Japan. *Journal of Island and Coastal Archaeology*, 1: 49-66.
- 高宮 広土 (2011) 「琉球列島の考古学-新たな風の中で-」 高宮 広土, 伊藤 慎二編 『先史・原始時代の琉球列島』 六一書房, 東京, pp. 11-22.
- Tamura, K., Dudley, J., Nei, M. and Kumar, S. (2007) MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution*, 24: 1596-1599.
- Thompson, J. D., Higgins, D. G. and Gibson, T. J. (1994) CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position - specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*, 22: 4673-4680.
- 樋泉 岳二 (2003) 「脊椎動物遺体からみた奄美・沖縄の環境と生業」 木下尚子編 「先史琉球の生業と交易-奄美・沖縄の発掘調査から-改訂版」 熊本大学文学部, 熊本, pp. 47-66.
- 当真 嗣一 (1980) 「出土遺物について-土器-」 沖縄県教育庁文化課編 『久米島大原貝塚群発掘調査報告 (沖縄県文化財調査報告書 第 32 集)』 沖縄県教育委員会, 那覇, pp. 27-46.
- Troy, C. S., MacHugh, D. E., Balley, J. F., Magee, D. A., Loftus, R. T., Cunningham, P., Chamberlain, A. T., Sykes, B. C. and Bradley, D. G. (2001) Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle. *Nature*, 410: 1088-1091.
- 氏家 宏, 斎藤 靖二 (1974) 琉球諸島の新生代地史と生物地理. *自然科学と博物館*, 41: 131-139.
- Ujiie, H. and Ujiie, Y. (1999) Late Quaternary course changes of the Kuroshio Current in the Ryukyu Arc region, northwestern Pacific Ocean. *Marine Micropaleontology*, 37: 23-40.
- Vilà, C., Leonard, J. A., Götherström, A., Marklund, S., Sandberg, K., Lidén, K., Wayne, R. K. and Ellegren, H. (2001) Widespread Origins of Domestic Horse Lineages. *Science*, 291: 474-477.
- Vilà, C., Leonard, J. A. and Beja-Pereira, A. (2006) Genetic Documentation of Horse and Donkey Domestication. In: Zeder, M. A., Bradley, D. G., Emshwiller, E. and Smith B. D. (eds.) *Documenting Domestication*. University of California Press, California, pp. 342-353.
- von den Driesch, A. (1976) *A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites*. Peabody Museum Press, Massachusetts.
- Wall, J. D. and Kim, S. K. (2007) Inconsistencies in Neanderthal Genomic DNA Sequences. *PLoS Genetics*, 3: 1862-1866.
- Watanobe, T., Okumura, N., Ishiguro, N., Nakano, M., Matsui, A., Sahara, M., and Komatsu, M. (1999) Genetic relationship and distribution of the Japanese wild boar (*Sus scrofa*

- leucomystax*) and Ryukyu wild boar (*Sus scrofa riukiuanus*) analysed by mitochondrial DNA. *Molecular Ecology*, 8: 1509–1512.
- Watanobe, T., Ishiguro, N., Okumura, N., Nakano, M., Matsui, A., Hongo, H., and Ushiro, H. (2001) Ancient mitochondrial DNA reveals the origin of *Sus scrofa* from Rebun Island, Japan. *Journal of Molecular Evolution*, 52: 281-289.
- Watanobe, T., Ishiguro, N., Nakano, M., Takamiya, H., Matsui, A. and Hongo, H. (2002) Prehistoric Introduction of Domestic Pigs onto the Okinawa Islands: Ancient Mitochondrial DNA evidence. *Journal of Molecular Evolution*, 55: 222-231.
- 渡部 琢磨, 石黒 直隆, 森井 泰子, 中野 益男, 松井 章, 本郷 一美, 西本 豊弘 (2003) 弥生時代の遺跡から出土したイノシシの遺伝的解析, *動物考古学*, 20: 1-14.
- Wendorf, F. and Schild, R. (1994) Are the Early Holocene Cattle in the Eastern Sahara Domestic or Wild? *Evolutionary Anthropology*, 3: 118-128.
- 山田 康弘 (1994) 縄文時代のイヌ-その役割を中心に-. *比較民俗研究*, 9: 181-188.
- Yamazaki, K., Takahashi, O., Sugawara, H., Ishiguro, N. and Endo, H. (2005) Wild boar remains from the Neolithic (Jomon Period) sites on the Izu Islands and in Hokkaido Islands, Japan. In: Vigne, J. -D., Peters, J., and Helmer, D. (eds.) *The First Steps of Animal Domestication*. Oxbow Books, Oxford, pp. 160-176.
- Zeder, M. A. and Hesse, B. (2000) The Initial Domestication of Goats (*Capra hircus*) in the Zagros Mountains 10,000 Years Ago. *Science*, 287: 2254-2257.
- Zeder, M. A. (2001) A Metrical Analysis of a Collection of Modern Goats (*Capra hircus aegargus* and *C. h. hircus*) from Iran and Iraq: Implications for the Study of Caprine Domestication. *Journal of Archaeological Science*, 28: 61-79.
- Zeder, M. A. (2006a) Archaeological Approaches to Documenting Animal Domestication. In: Zeder, M. A., Bradley, D. G., Emshwiller, E. and Smith B. D. (eds.) *Documenting Domestication*. University of California Press, California, pp. 171-180.
- Zeder, M. A. (2006b) A Critical Assesement of Markers of Initial Domestication in Goats (*Capra hircus*). In: Zeder, M. A., Bradley, D. G., Emshwiller, E. and Smith B. D. (eds.) *Documenting Domestication*. University of California Press, California, pp. 181-208.
- Zeuner F. E. (1963) *A History of Domesticated Animals*. Harper and Row, publishers, New York and Evanston.
- 張 仲葛, 李 錦鈺, 張 曉嵐 (1993) 中国豚の優秀な品種特性とその世界の養豚業への貢献. *日本養豚学会誌*, 30: 1-10.

謝辞

本研究を進めるにあたりご指導いただいた本郷 一美准教授（総合研究大学院大学 先導科学研究科）と那須 浩郎助教（総合研究大学院大学 先導科学研究科）に深く感謝申し上げます。また aDNA 解析手法についてご指導いただいた石黒 直隆教授（岐阜大学 応用生物科学部）にも深く感謝の意を表します。くわえて、本論文を審査していただいた颯田 葉子教授（総合研究大学院大学 先導科学研究科）、太田 博樹准教授（北里大学 医学部）、本郷 一美准教授（総合研究大学院大学 先導科学研究科）、田辺 秀之准教授（総合研究大学院大学 先導科学研究科）、そして先導科学研究科 生命共生体進化学専攻のプログレスレポートにおいて様々なご指摘を頂いた諸先生方に深く感謝申し上げます。

本研究の実施にあたり、野国貝塚群を含む琉球列島中部圏の遺跡資料の形態解析・aDNA 解析の際は岸本 義彦氏（元沖縄県立埋蔵文化財センター）にご協力いただきました。また現生リュウキュウイノシシ資料の形態・DNA 解析の際は黒澤 弥悦博士（東京農業大学）、川田 伸一郎博士（国立科学博物館）にご指導・ご協力をいただきました。特に松井 章教授（京都大学/奈良文化財研究所）と姉崎 智子博士（群馬県立自然史博物館）には形態解析の際に多大なるご協力をいただき、多くの資料から得られた M_3 計測値を利用させていただきました。

石垣島の大田原遺跡と神田貝塚の資料の解析やデータ使用に関しては片桐 千亜紀博士（沖縄県立埋蔵文化財センター）にご協力いただき、これらの資料のサンプリングの際は山口 徹教授（慶應義塾大学）による「サンゴ礁-人間共生系の景観史（文部科学省科学研究費補助金（新学術領域研究）」から旅費の支援をいただきました。また山口 徹教授には資料サンプリングに加え、石垣島と西表島の遺跡・景観調査への参加も許可していただき、貴重な経験をさせていただきました。サンプリングを行う資料の選定と骨粉採取部位の決定時には佐藤 孝雄教授（慶應義塾大学）にご指導いただきました。

宮古島のアラフ遺跡から出土した資料の aDNA 解析の際は江上 幹幸教授（沖縄国際大学）にご協力をいただきました。西九州大学の Mark Hudson 教授には、2009 年度から宮古島の長墓遺跡での発掘調査への参加を許可していただき、aDNA 解析や年代測定に使用する資料の利用に関するご協力や、発掘調査の手法に関してご指導いただきました。

本研究では現生リュウキュウイノシシの資料数増加と採取地域拡大を目的に、研究者や行政関係者、イノシシ猟師、そして住民の方々に多大なるご協力をいただきフィールド調査を実施いたしました。沖縄本島でのフィールド調査時には赤嶺 信哉氏（国頭村教育委員会）、當山 光宗氏（イノシシ猟師）、安波区公民館の皆様、奥民具資料館の方々、宮城 調福氏（ちょうじんぬ畑猪牧場）、宮城 久美子氏（大宜見村産業振興課）、高田 勝氏（沖縄こどもの国）等の方々にご協力をいただき、これまでに約 600 個体分のリュウキュウイノシシ資料を採取する事ができました。さらに井川 武助教（広島大学）のご協力を得て、奄美大島でもリュウキュウイノシシに関するフィールド調査を実施させていただきました。

この調査では大海 昌平氏（奄美市）や泉 正男氏・四本 龍太郎氏（鹿児島県猟友会大島支部）、中田 博也氏（瀬戸内町農林課）をはじめとした多くの方々にご協力をいただき、100 個体近い奄美大島・徳之島由来のリュウキュウイノシシ資料を採取する事ができました。大海 昌平氏にはイノシシのサンプリングに加え、奄美大島のカエルの個体数調査への参加も許可していただき、フィールド調査の手法に関してご指導いただきました。

本研究は「日本列島におけるブタ飼育開始過程およびウマ飼育に関する動物考古学的研究: 18300305（研究代表者 本郷 一美）」や「インドネシアが分子進化上の起源地と推測される東アジアのイノシシ属の遺伝子調査: 18405034（研究代表者 石黒 直隆）」の一環として実施し、多くの支援をいただきました。また札幌大学の高宮広土教授には「琉球列島先史・原史時代における環境と文化の変遷に関する実証的研究: 21101005」から旅費を支援していただいた事に加え、琉球列島を対象とする様々な分野の研究者との情報収集・交換の場を提供していただきました。くわえて総合研究大学院大学 学融合推進センターからも研究費の支援をいただきました。山田 昌久教授（首都大学東京）には 2008 年度より長野県南佐久郡のノンコ岩 1 岩陰遺跡と天狗岩岩陰遺跡の発掘調査への参加を許可していただき、発掘調査に必要な知識や技術の習得に関してご指導いただきました。また朱 有田博士（国立台湾大学）には台湾の遺跡・現生 *Sus* 属資料に関して、様々な情報を提供していただきました。

上記の方々をはじめとし、多くの方々にご協力いただき研究を実施できた事を、ここにも記して謝意を表します。また貴重な現生リュウキュウイノシシ資料の多くは今回の解析に使用する事ができませんでしたが、これからの研究に活用させていただきます。

最後に、本論文の完成に至るまで様々な面においてご支援いただいた友人、そして家族に深く感謝いたします。

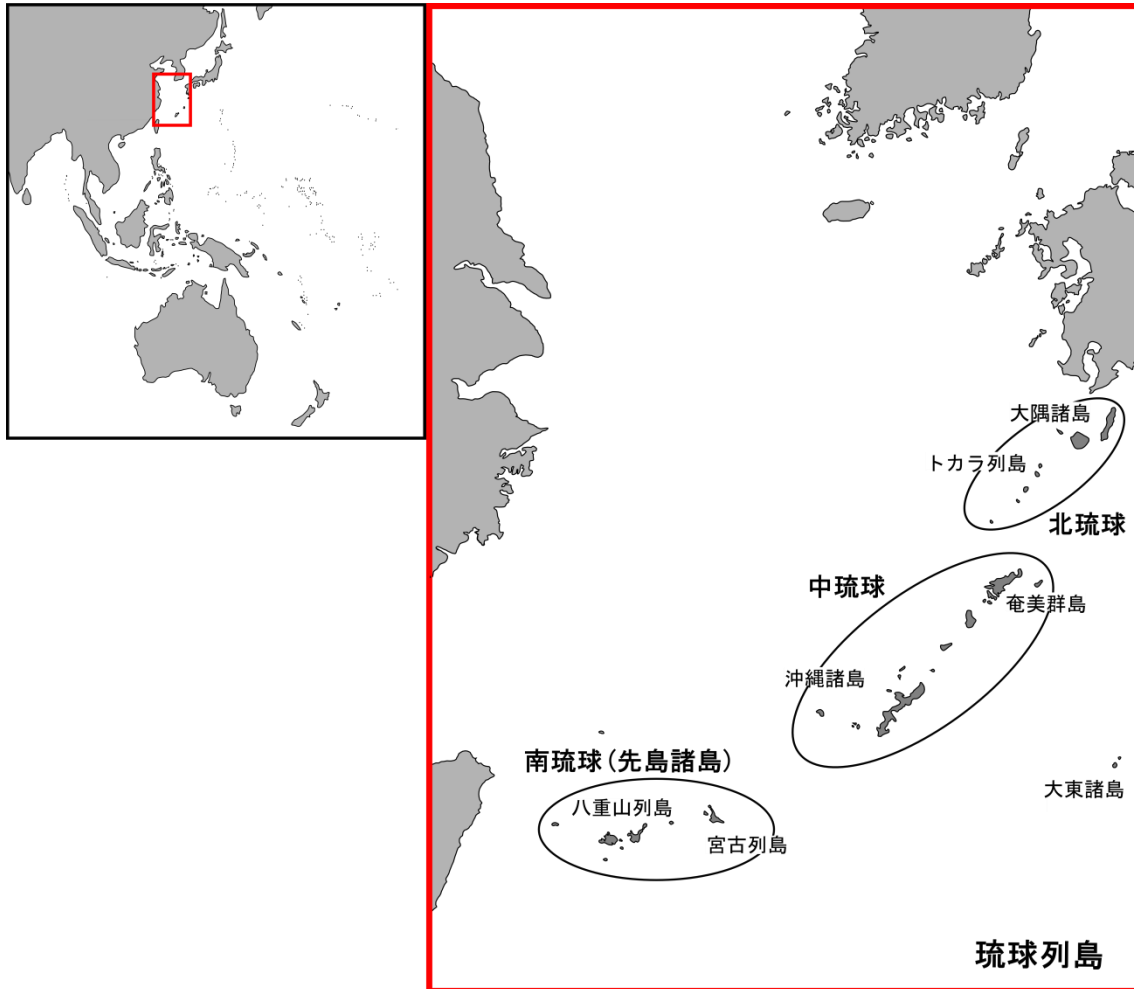


図 1. 琉球列島と 3 つの地質学的区分

本研究では北琉球、中琉球、南琉球をそれぞれ琉球列島北部圏、中部圏、南部圏と呼ぶ。

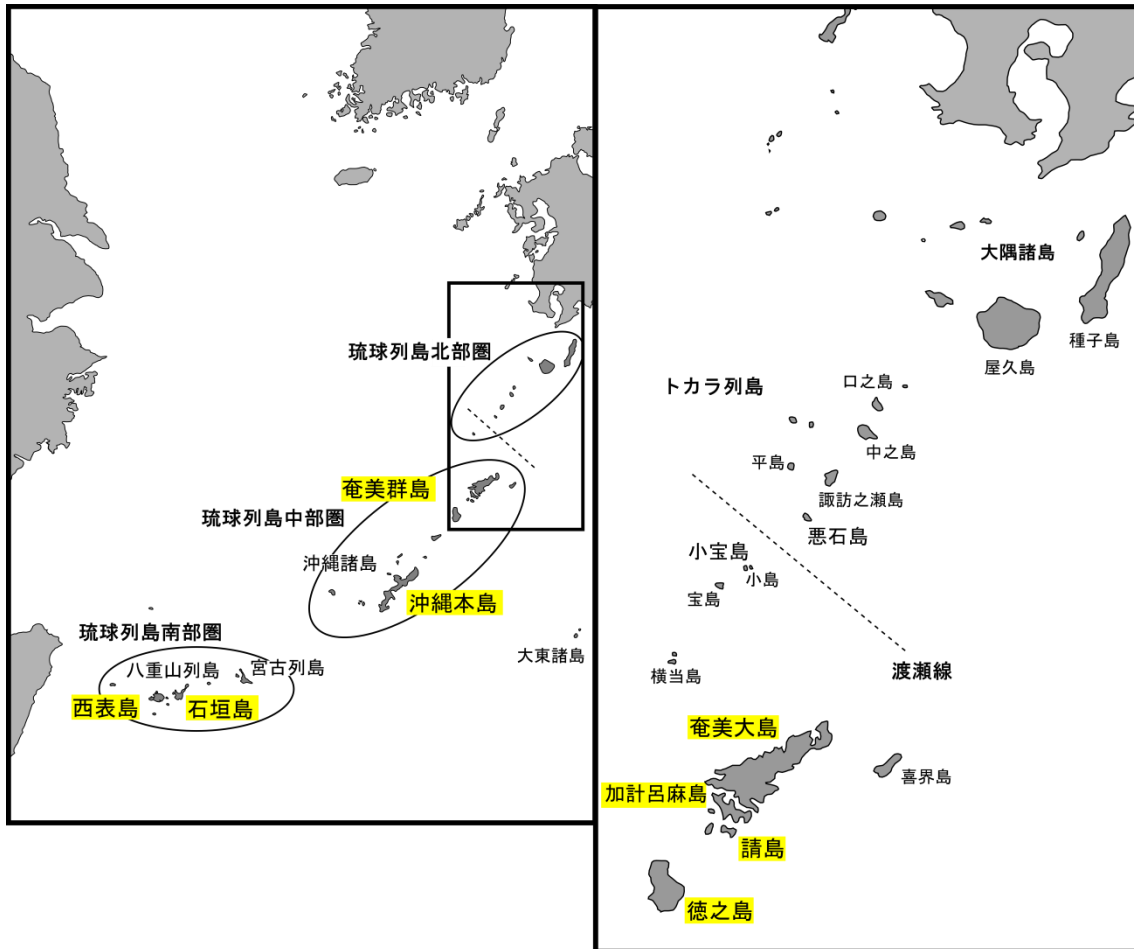


図 2. リュウキュウイノシシが生息する 7 つの島と渡瀬線

リュウキュウイノシシの生息地域名を黄色で塗りつぶした。なお奄美群島内の生息地域は右図に拡大して示した。渡瀬線はトカラ列島の悪石島と小宝島の間を通る。

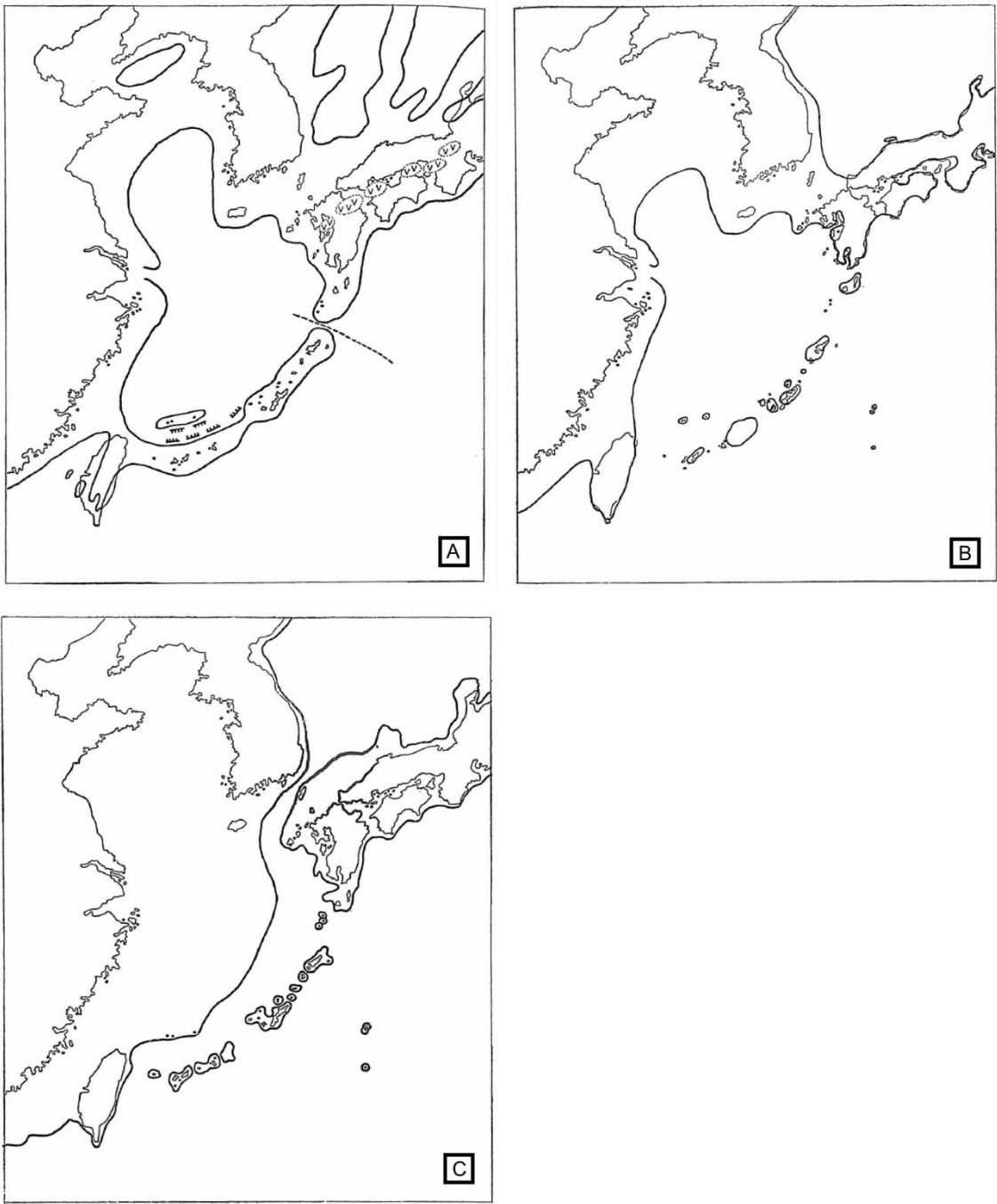


図 3. 木崎・大城 (1977) による琉球列島と周辺地域の古地理

木崎・大城 (1977) を改変. 実線は当時の海岸線を示す. 図中 A-C の時代区分は以下の通りである; A. 更新世初期 (前期更新世=約 260-80 万年前) ; B. 中期更新世 (約 80-13 万年前) ; C. 更新世最末期 (後期更新世=約 13-1 万 2000 年前).

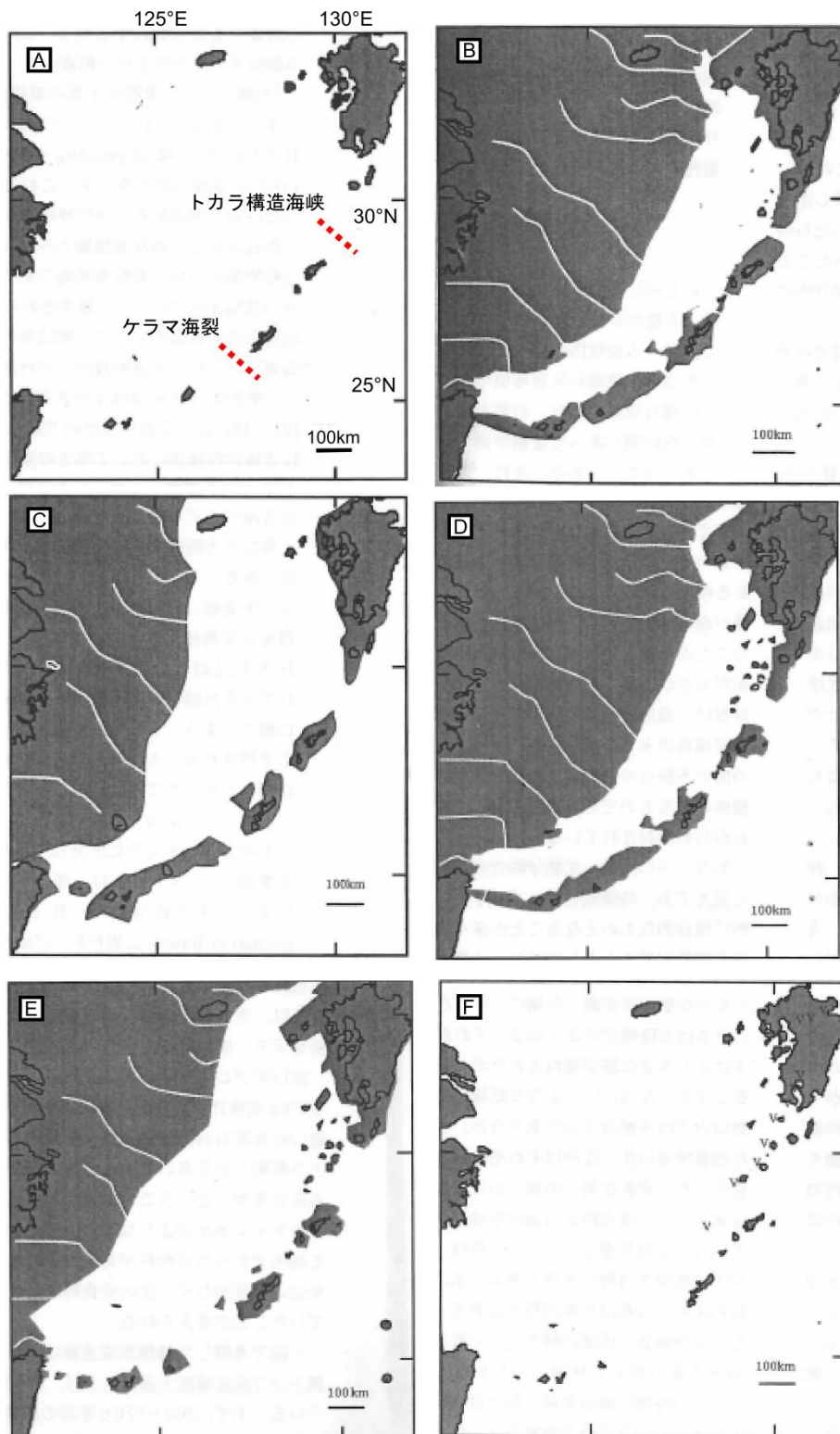


図 4. 木村 (2002) による琉球列島と周辺地域の古地理

木村 (2002) を改変. A-F の時代区分は以下の通りである; A. 130-20 万年前: B. 20-4 万年前: C. 4-2.5 万年前: D. 2.5-1.5 万年前: E. 1.5-1 万年前: F. 1 万年前-現在.

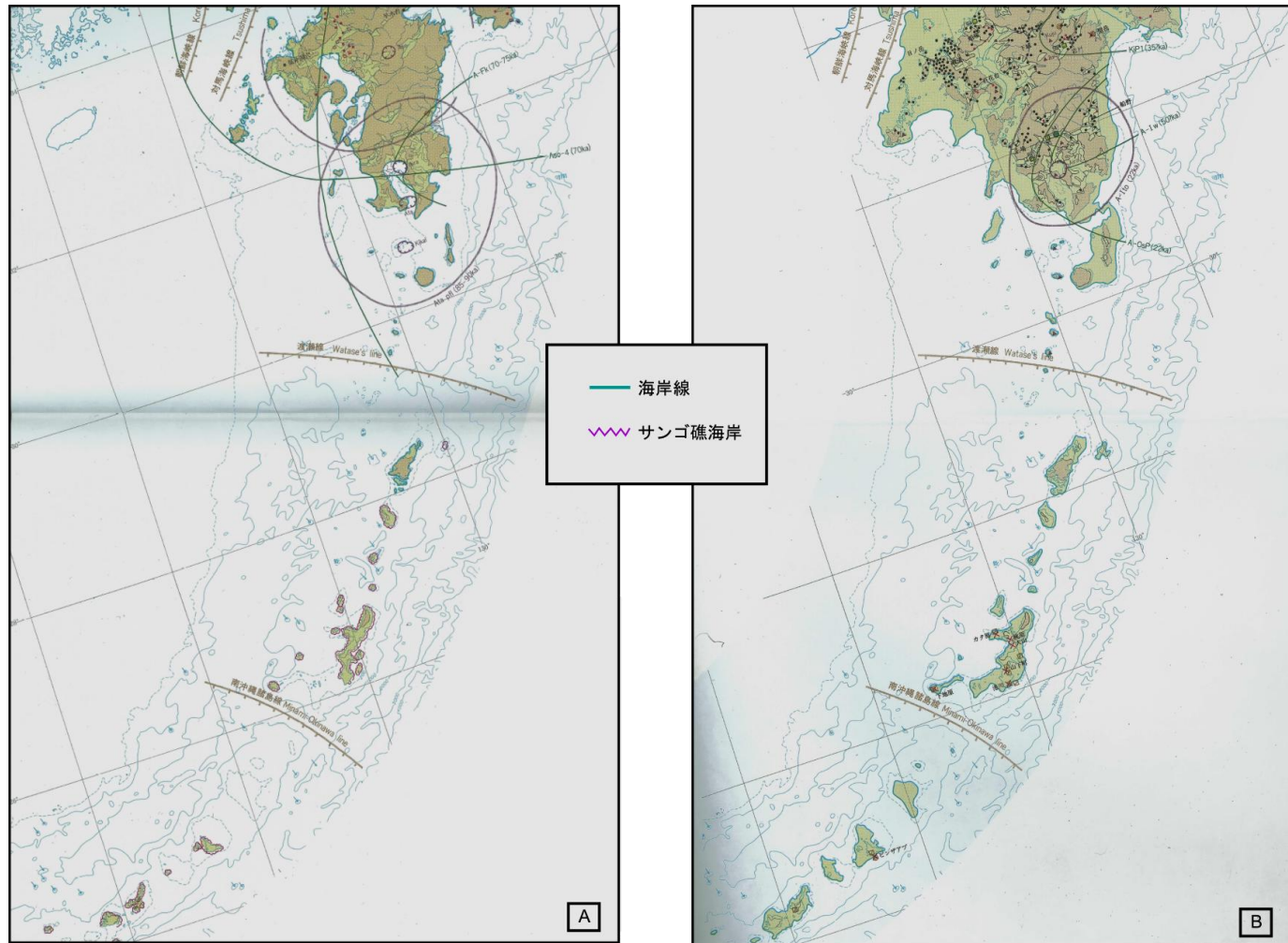


図 5. 日本第四紀学会 (1987) による古地理

日本第四紀学会 (1987) を改変. 図中 A は約 13 - 6 万年前を、B は約 6 - 1 万年前をそれぞれ示す.

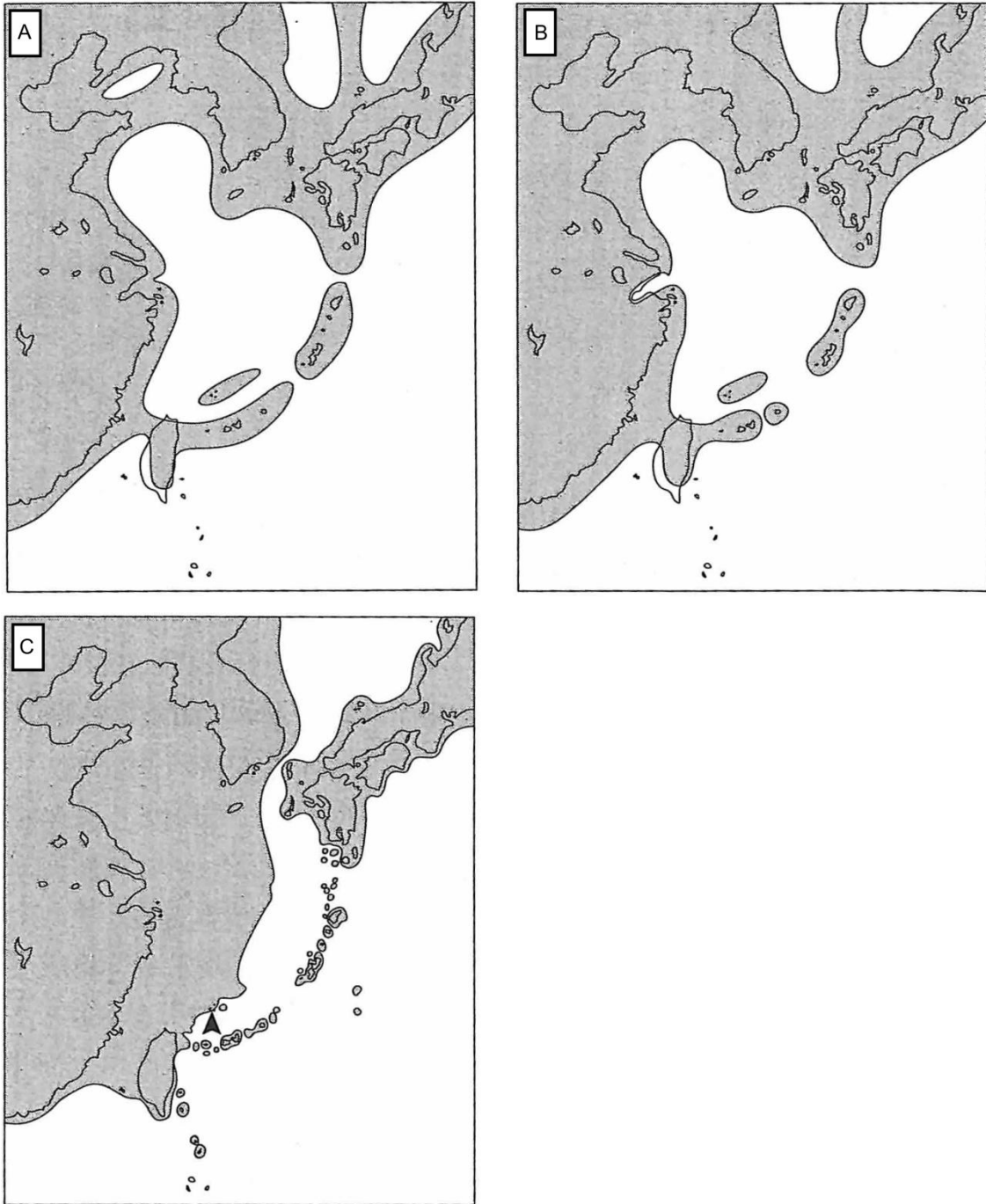


図 6. Ota (1998)、太田 (2002, 2005) による琉球列島を中心とした古地理
 太田 (2005) を改変. 陸地は灰色で示されている. 図中 A-C の時代区分は以下の通りである; A. 前期更新世 (約 260-80 万年前) : B. 中期更新世 (約 80-13 万年前) : C. 後期更新世 (約 13-1 万 2000 年前) .

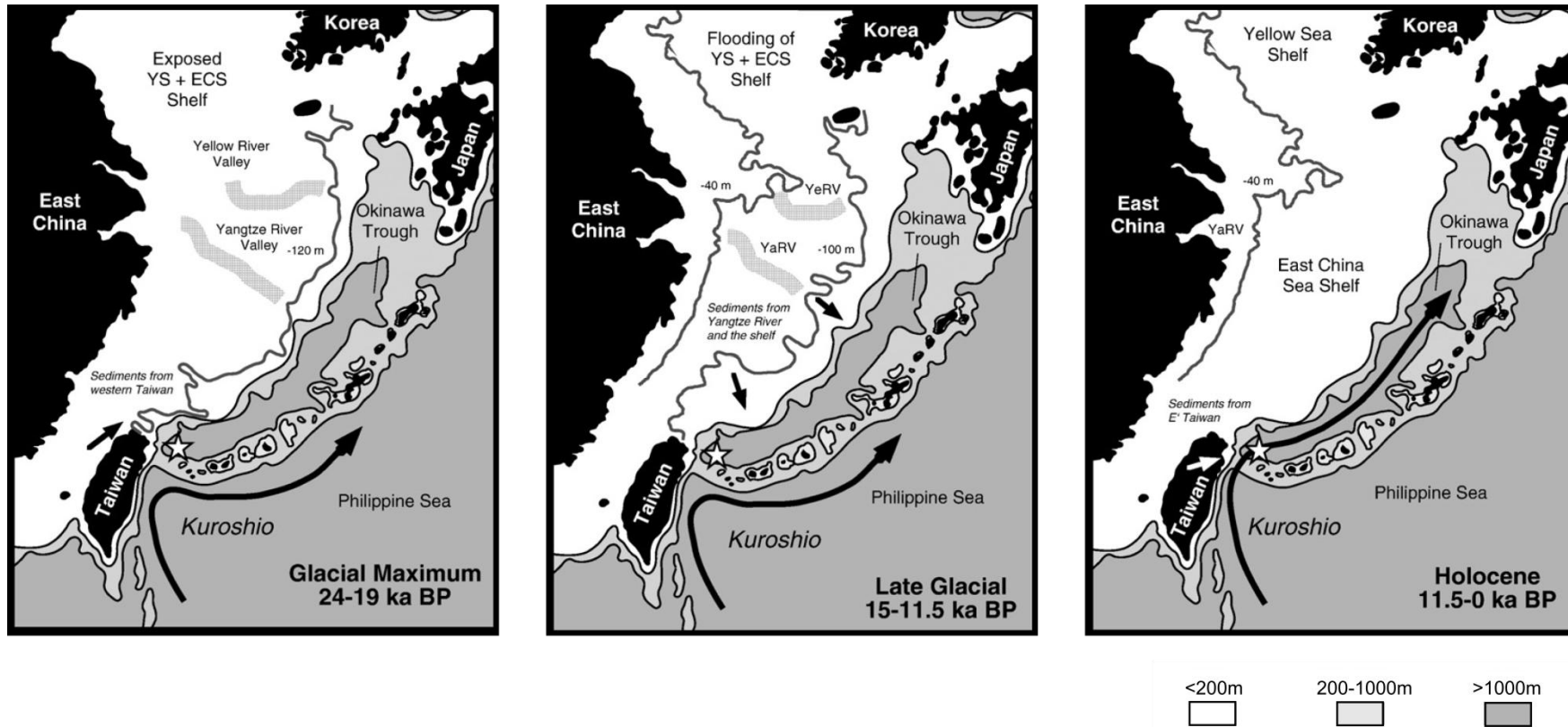


図 7. Diekmann et al. (2008) による海水準の復元図

Diekmann et al. (2008) を改変. 陸域は黒で塗りつぶされている. 灰色及び白色の塗りつぶしは水深の違いを示す. なお、1ka BP は 1000 年前 (kilo annum BP) を意味する.

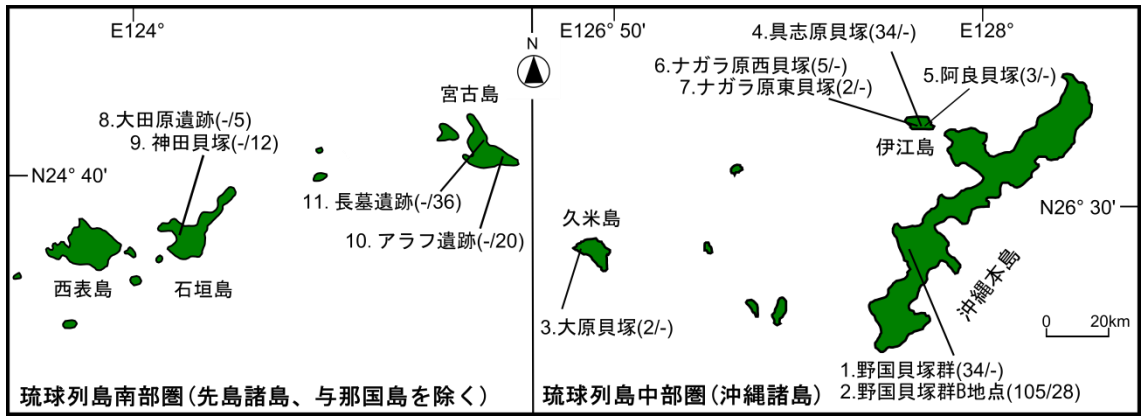


図 8. 本研究で解析した先史時代琉球列島の遺跡と資料数

括弧内の数字は解析に使用した資料数を示す (形態解析/aDNA 解析) .

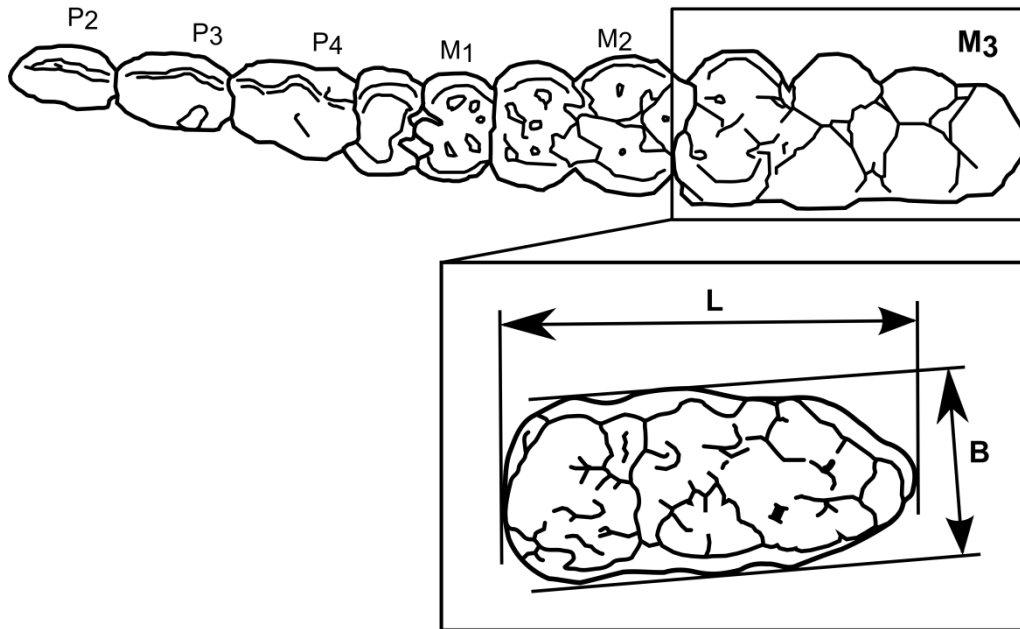


図 9. 下顎第三臼歯 (M_3) の計測点

$P_2 - P_4$ はそれぞれ下顎第二 - 第四前臼歯を、 $M_1 - M_3$ はそれぞれ下顎第一 - 第三臼歯を示す。 M_3 の最大長 (L: Length) と最大幅 (B: Breadth) について、歯冠基部近くを計測した。

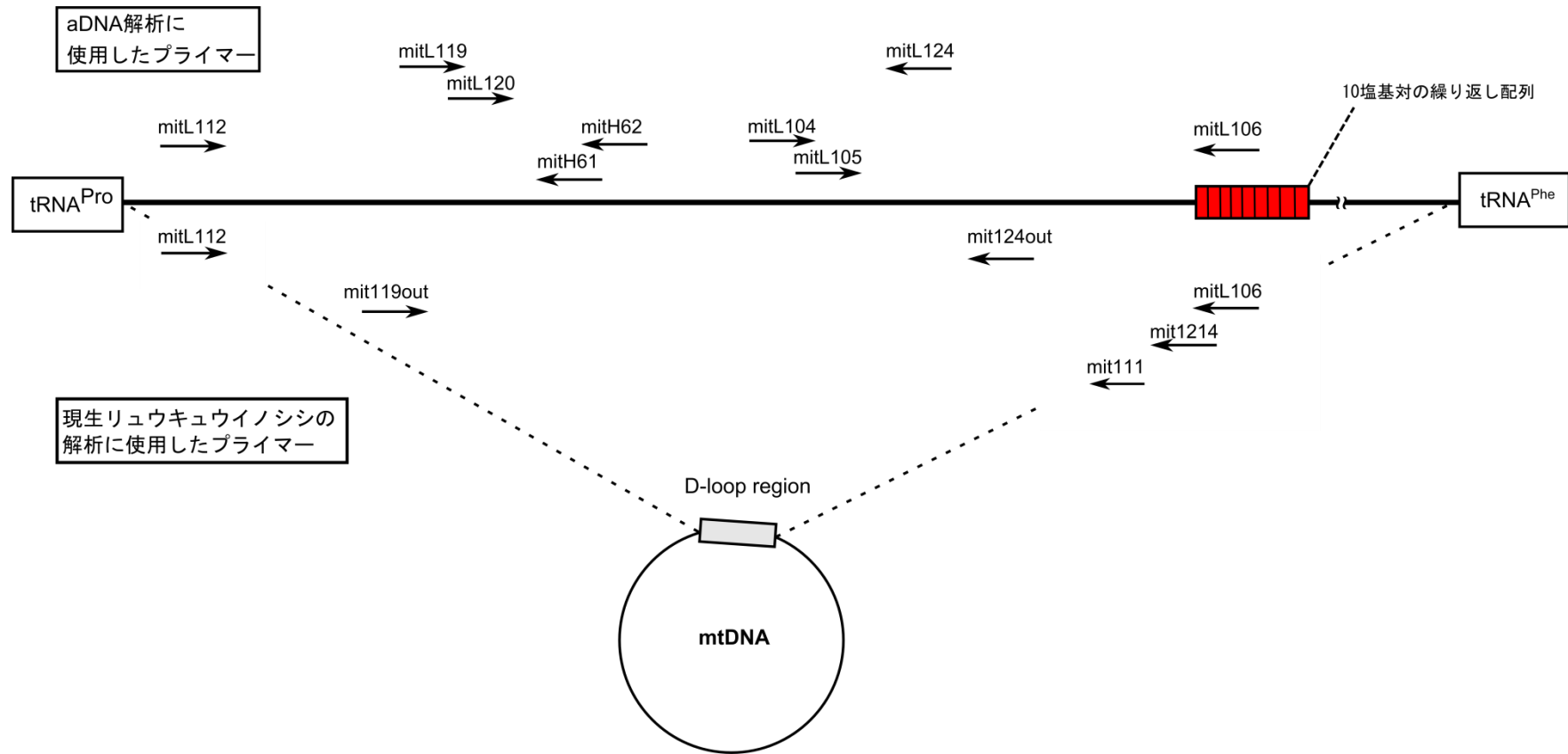


図 10. 本研究で使用した PCR プライマー

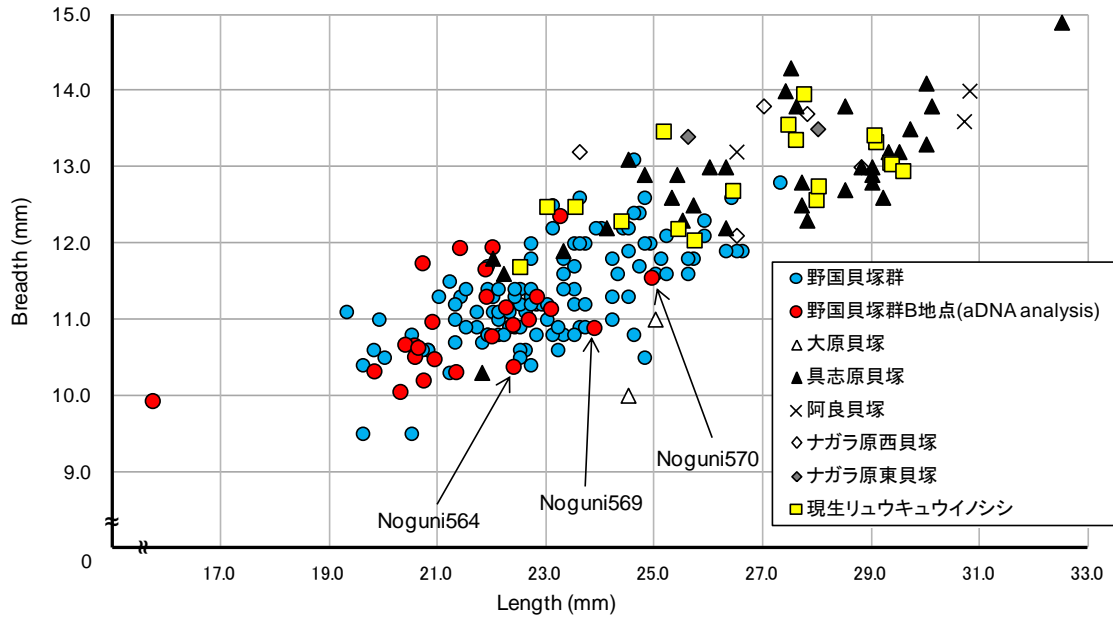


図 11. 沖縄諸島の先史時代遺跡から出土した *Sus* 属及び沖縄本島の現生リュウキュウイノシシの M_3 計測値の散布図

横軸は最大長 (Length) を、縦軸は最大幅 (Breadth) を表す。野国貝塚群資料のうち aDNA 解析に使用した下顎骨と共に出土した M_3 の計測値は赤で塗りつぶした。また aDNA 解析に成功した 3 資料 (Noguni564, 569, 570) の計測値を矢印で示した。遺跡資料の計測値は Matsui et al. (2005) 及び松井章氏による未発表の計測データの提供を受けた。沖縄本島産の現生リュウキュウイノシシの計測値は姉崎智子氏による未発表の計測値データの提供を受けた。

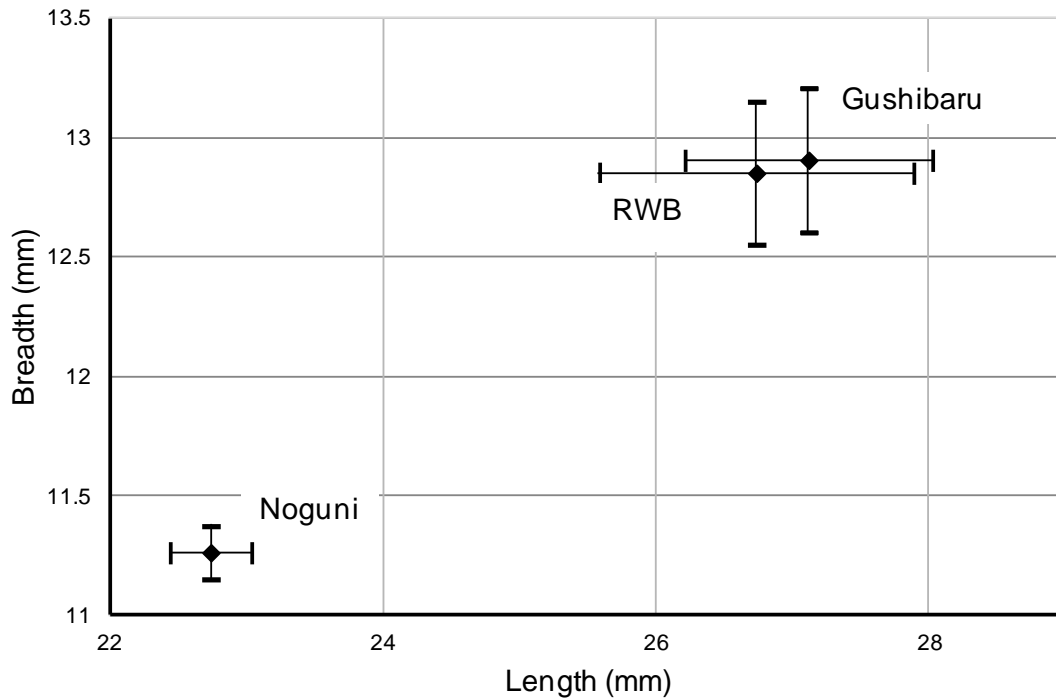


図 12. Noguni、Gushibaru、RWB の M_3 計測値の平均とその 95%信頼区間
 横軸に最大長 (Length) の、縦軸に最大幅 (Breadth) の 95%信頼区間を示した。各群の中心点 (◆) は計測値の平均を示す。なお本文中では最大幅の平均について小数第一位までを表示しているため、Gushibaru と RWB は同一の値 (12.9) が示されている。しかし小数第五位までの表示では Gushibaru は 12.90588、RWB は 12.85167 と異なっている。

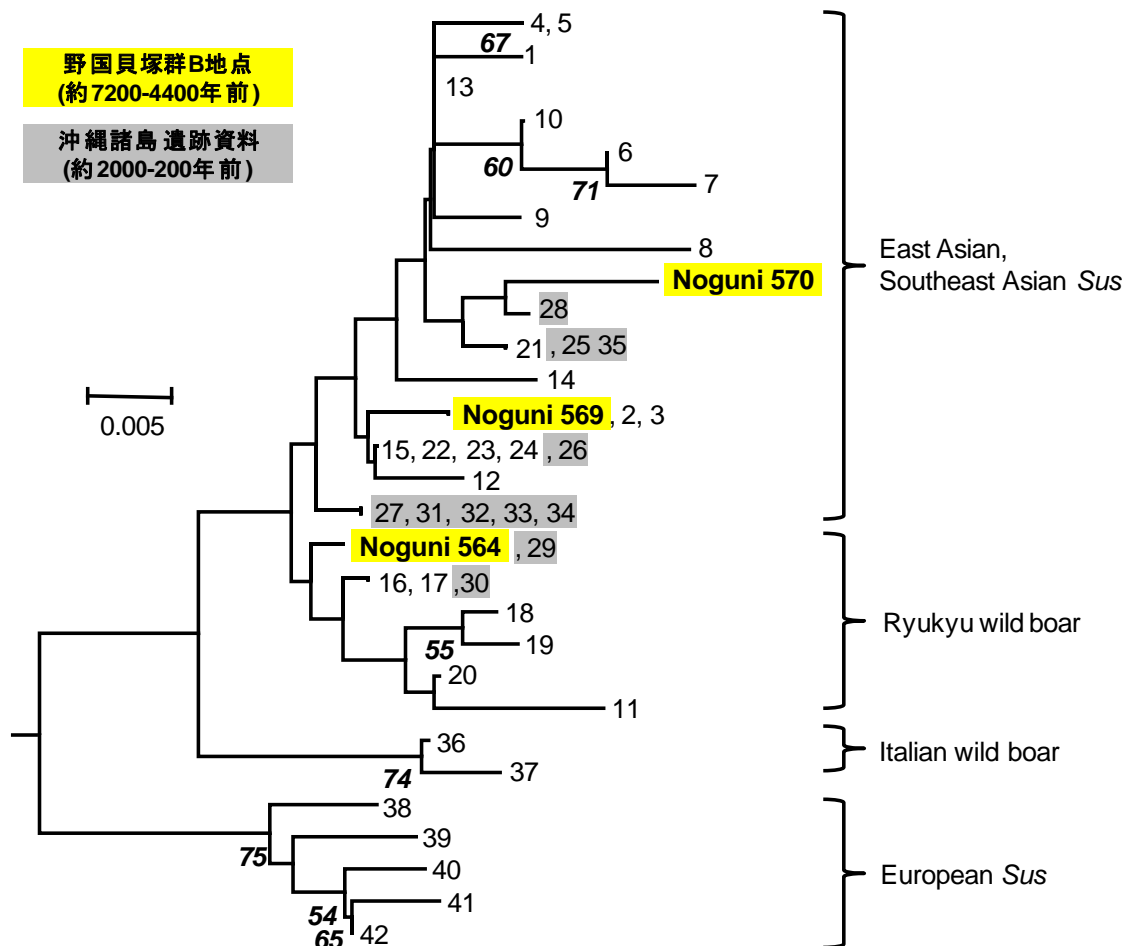


図 13. 野国貝塚群資料由来の配列タイプを含む、*Sus* 属の mtDNA D-loop 領域のうち fA を用いた NJ 系統樹

各配列タイプの由来と番号は表 6 に示した。野国貝塚群から出土した資料由来の配列タイプを黄色で塗りつぶした。Watanobe et al. (2002) による、沖縄諸島の遺跡資料由来の配列タイプは灰色で塗りつぶした。枝上もしくは枝下に記したイタリック体 (太字) の数字はブートストラップ値 (1000 回繰り返し、50% 以上を表示) を示す。NJ 系統樹作成時のアウトグループにはイボイノシシ (AB046876) の塩基配列を使用した。

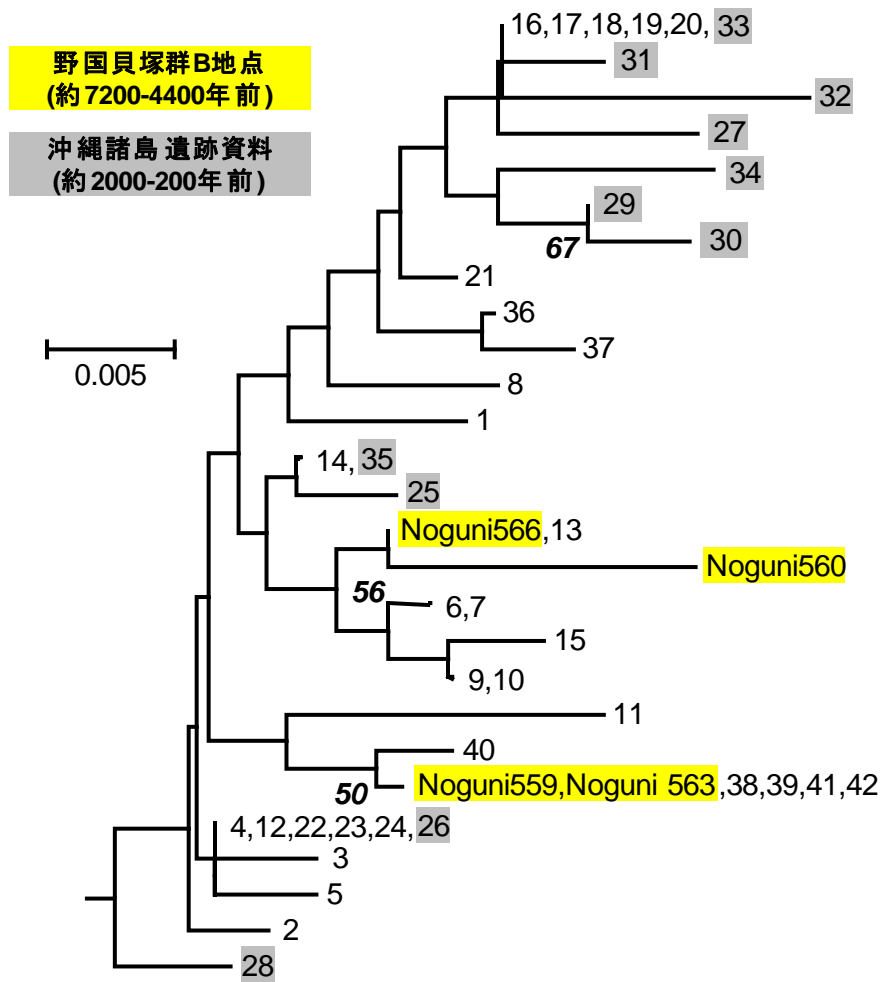


図 14. 野国貝塚群資料由来の配列タイプを含む、*Sus* 属の mtDNA D-loop 領域のうち fB を用いた NJ 系統樹
系統樹の表示方法は図 13 に準ずる。

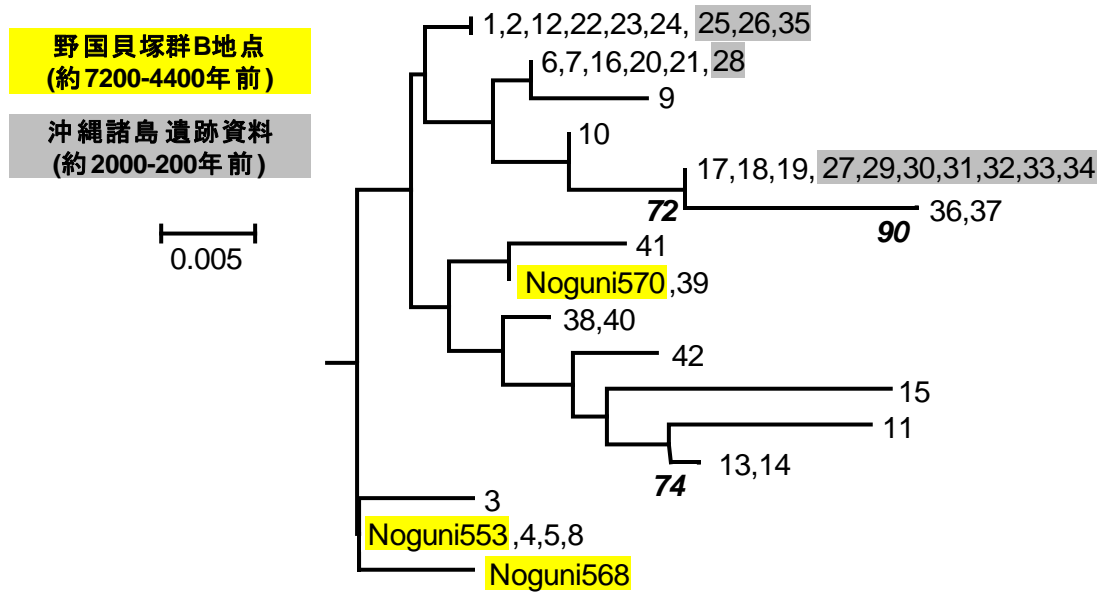


図 15. 野国貝塚群資料由来の配列タイプを含む、*Sus* 属の mtDNA D-loop 領域のうち fC を用いた NJ 系統樹
系統樹の表示方法は図 13 に準ずる。

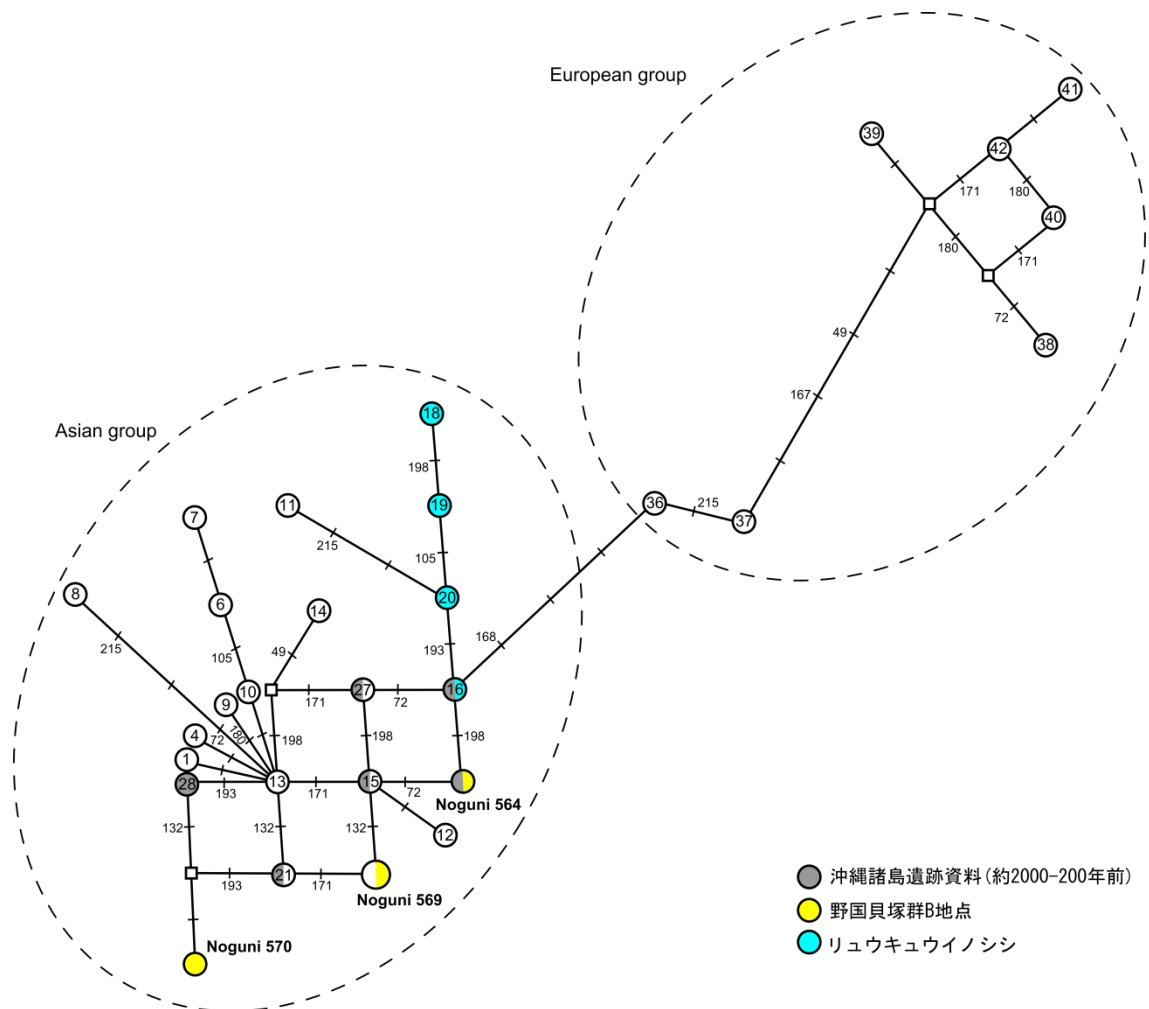


図 16. fA を用いた *Sus* 属の MJ ネットワーク図

円は配列タイプを、円内の数字は表 6 で示した配列タイプ番号を示す。同一配列タイプは最も若い番号のみを表示した (図 13 参照)。配列タイプ間を繋ぐ線上に垂直に置かれた短い枝は塩基置換を示す。平行置換が生じている塩基座位の番号のみ図中に示した。白塗りの四角 (□) は仮想の配列タイプである。野国貝塚群資料由来の配列タイプを黄色で、Watanobe et al. (2002) による沖縄諸島の遺跡資料由来の配列タイプは灰色で、現生リュウキュウイノシシの配列タイプは水色で示した。

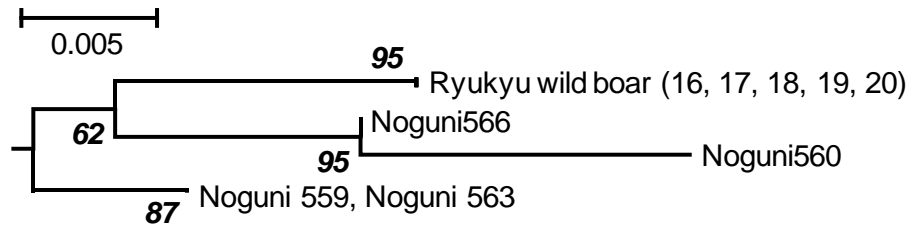


図 17. リュウキュウイノシシと野国貝塚群資料由来の配列タイプを用いた **fB** に関する **NJ** 系統樹

系統樹の表示方法は図 13 に準ずる。

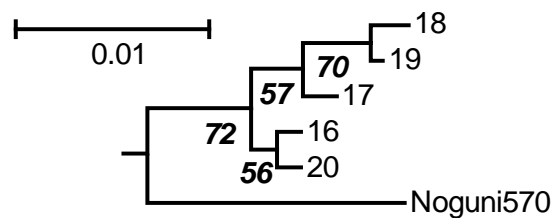


図 18. リュウキュウイノシシ及び野国貝塚群資料由来の fA と fC を繋いだ塩基配列を使用した NJ 系統樹
 系統樹の表示方法は図 13 に準ずる.

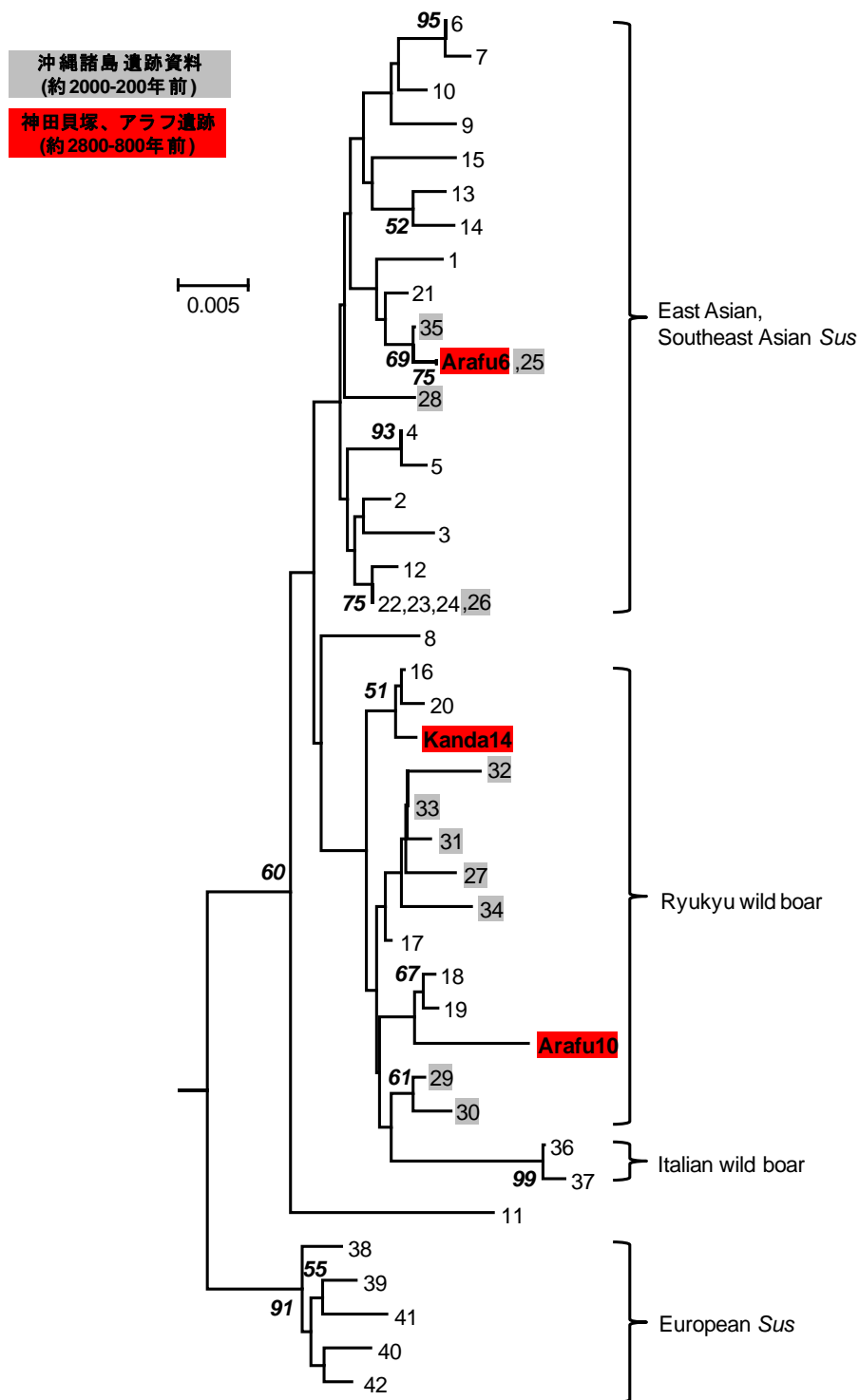


図 19. 琉球列島南部圏の遺跡資料由来の配列タイプを含む、*Sus* 属の fA から fC を繋いだ塩基配列を使用した NJ 系統樹

神田貝塚とアラフ遺跡から出土した資料由来の配列タイプを赤で、Watanobe et al. (2002) による沖縄諸島の遺跡資料由来の配列タイプを灰色で示した。その他の表示方法は図 13 に準ずる。

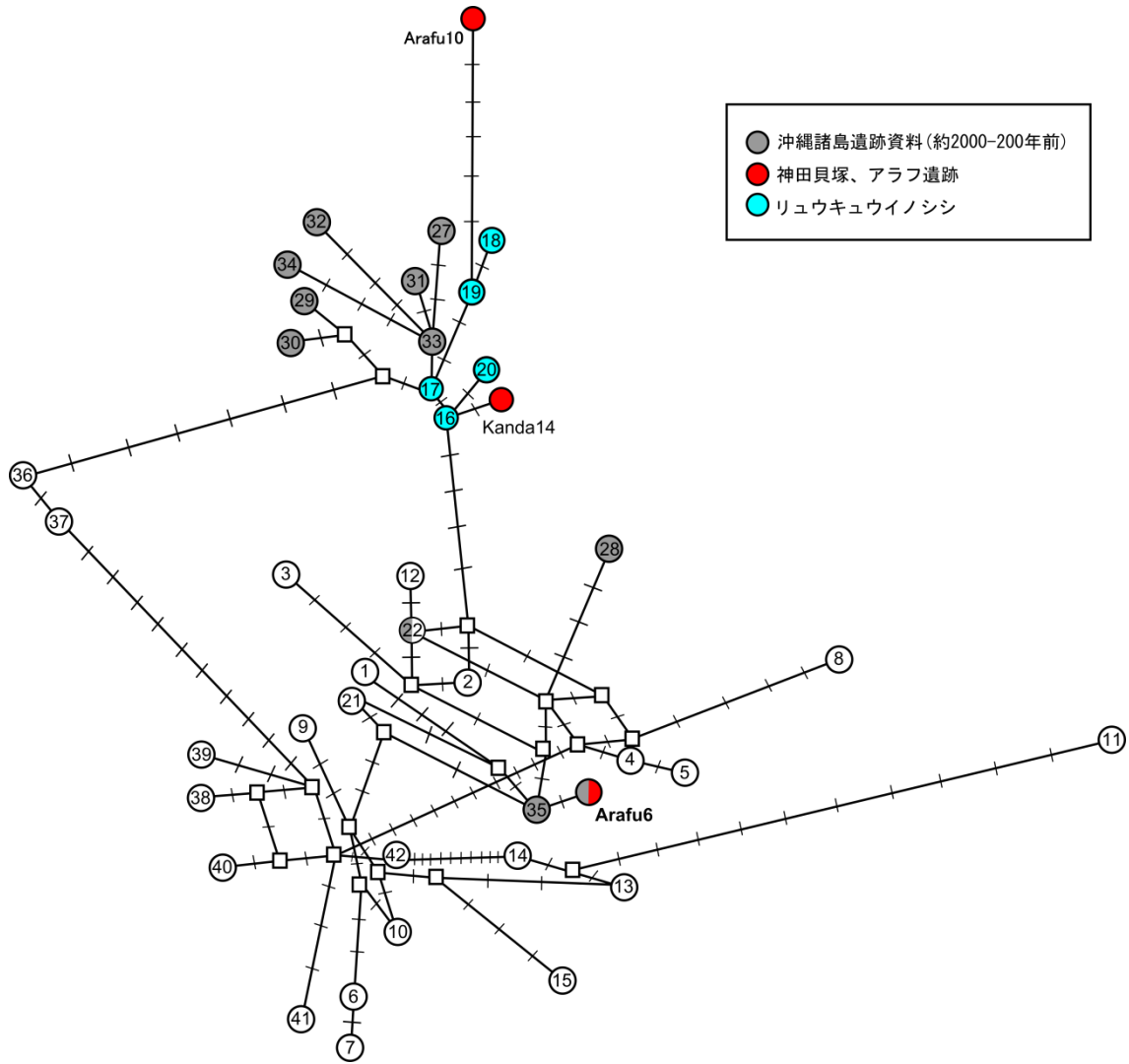


図 20. 琉球列島南部圏の遺跡資料由来の配列タイプを含む、*Sus* 属の fA から fC を繋いだ塩基配列を使用した MJ ネットワーク図

神田貝塚とアラフ遺跡から出土した資料由来の配列タイプを赤で、Watanobe et al. (2002) による沖縄諸島の遺跡資料由来の配列タイプを灰色で、現生リュウキュウイノシシの配列タイプを水色で示した。その他のネットワーク図の表示方法は図 16 に準ずる。ただし平行置換が生じている塩基座位を本図では示していない。

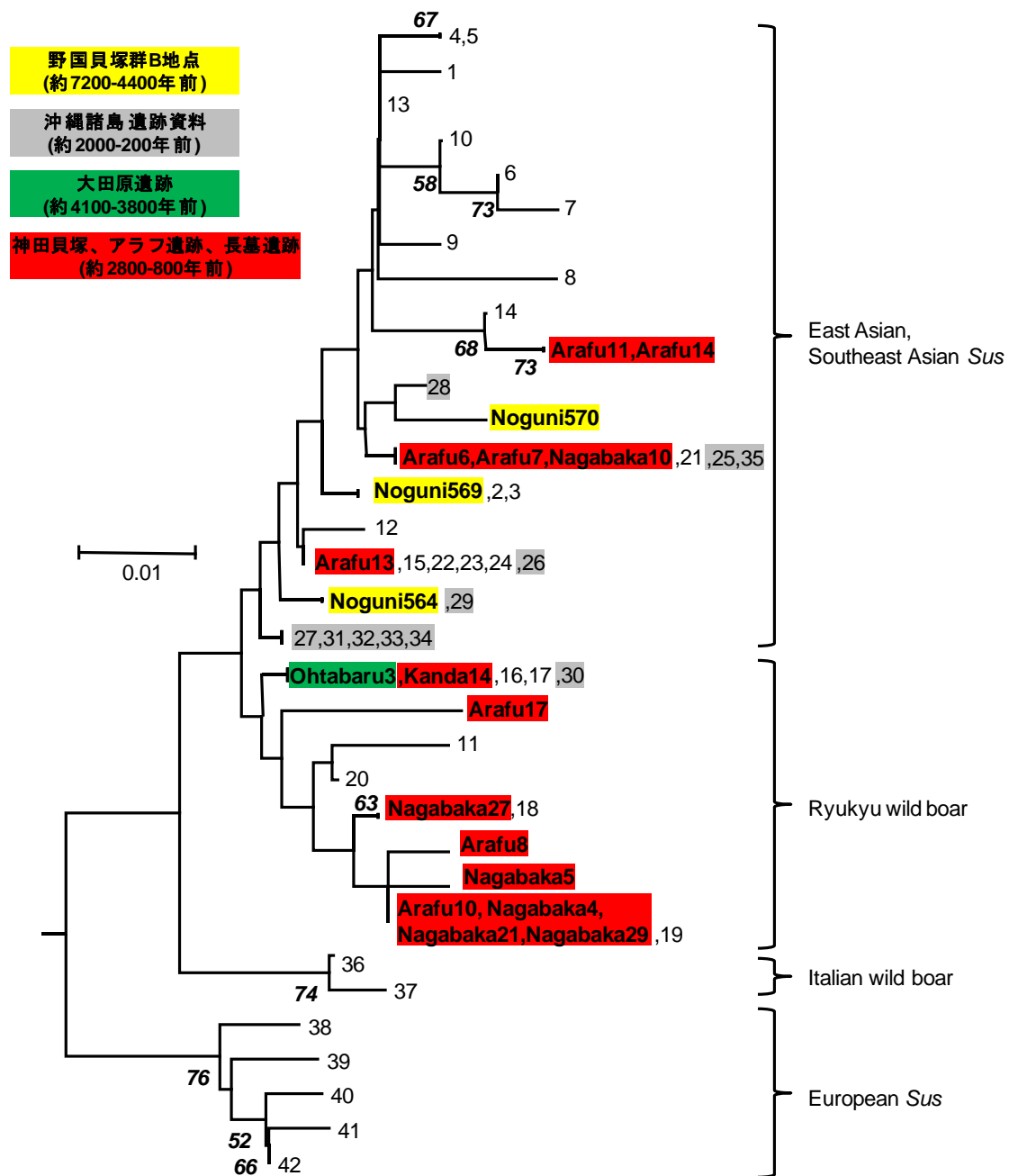


図 21. 本研究で得られた遺跡資料由来の配列タイプを含む、*Sus* 属の fA に関する NJ 系統樹

神田貝塚、アラフ遺跡、長墓遺跡から出土した資料由来の配列タイプを赤で、大田原遺跡から出土した資料由来の配列タイプを緑で塗りつぶした。その他の系統樹の表示方法は図 13 に準ずる。

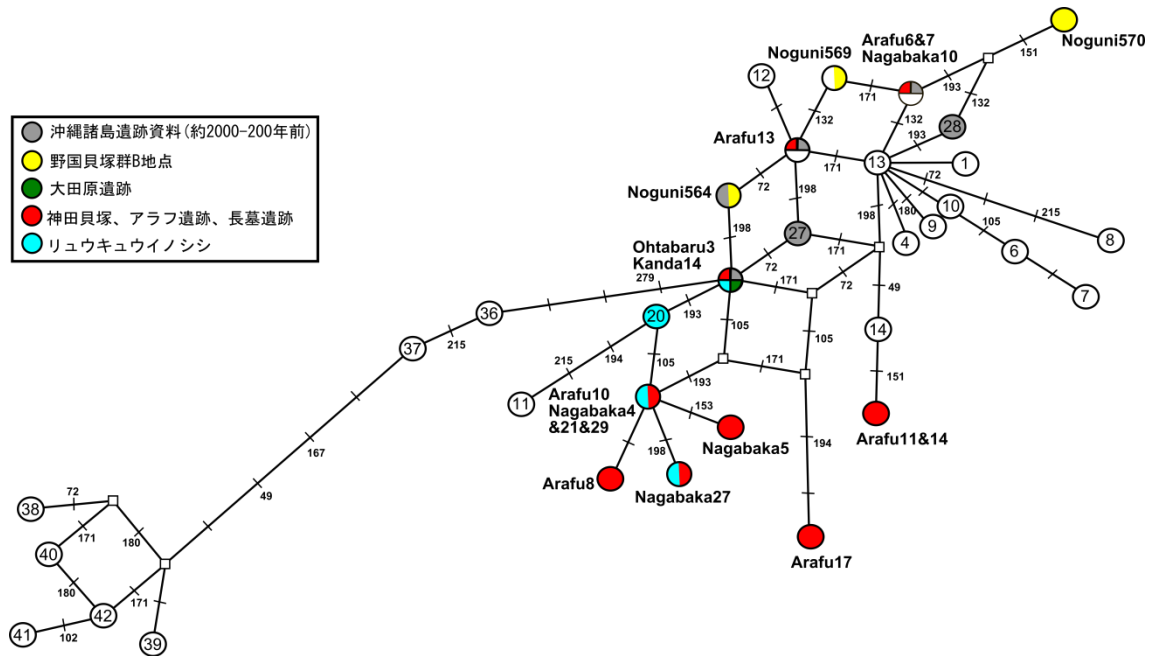


図 22. 本研究で得られた遺跡資料由来の配列タイプを含む、*Sus* 属の fA に関する MJ ネットワーク図

神田貝塚、アラフ遺跡、長墓遺跡から出土した資料由来の配列タイプを赤で、大田原遺跡から出土した資料由来の配列タイプを緑で塗りつぶした。その他の表示方法は図 16 に準ずる。

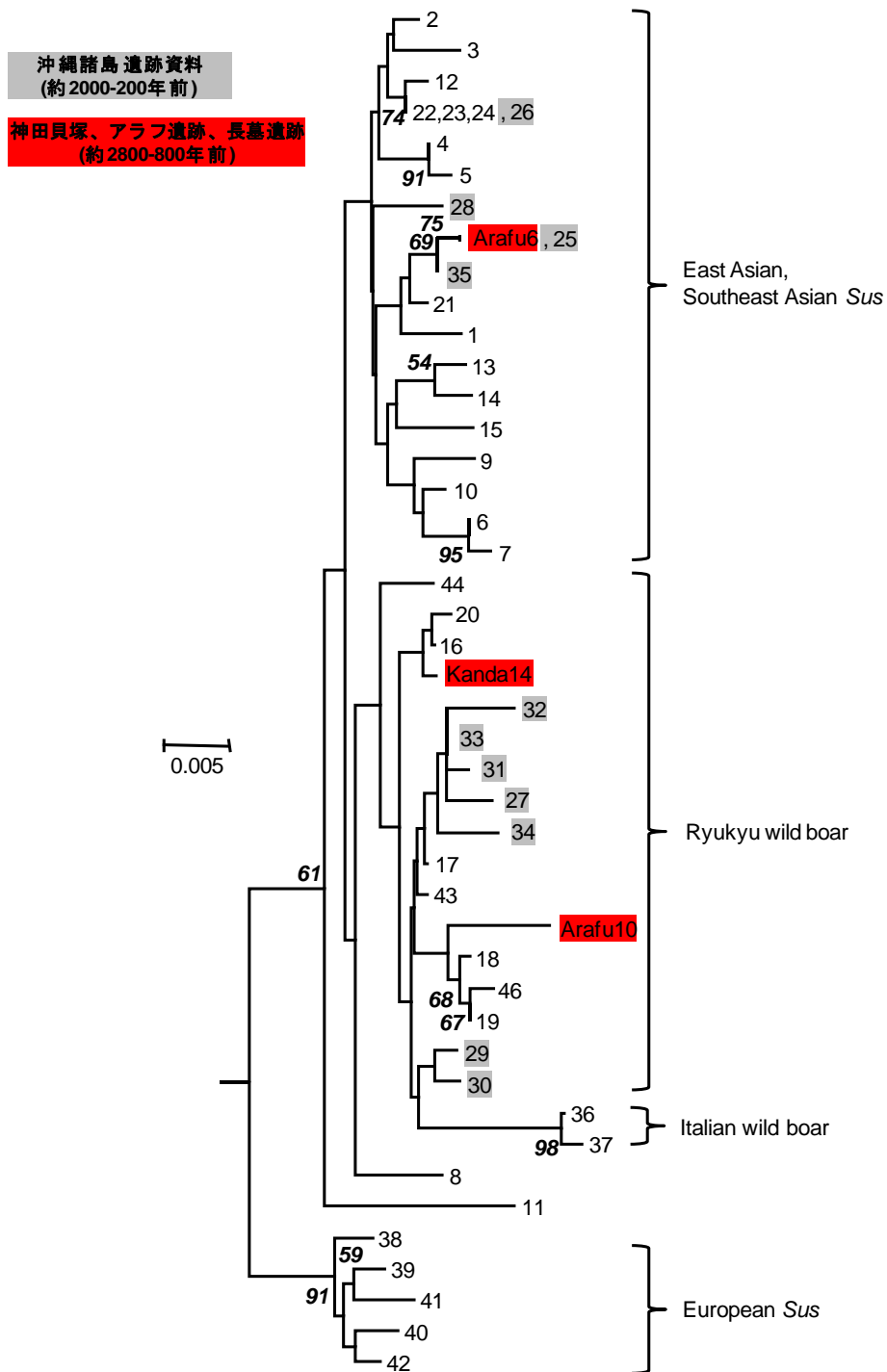


図 23. 現生リュウキュウイノシシの新規配列タイプを加えた、*Sus* 属の mtDNA D-loop 領域 (592bp) の NJ 系統樹

琉球列島南部圏の遺跡資料由来の配列タイプを赤で、Watanobe et al. (2002) による沖縄諸島の遺跡資料由来の配列タイプを灰色で示した。その他の表示方法は図 13 に準ずる。現生リュウキュウイノシシの新規配列タイプの由来と番号は表 9 に示した。

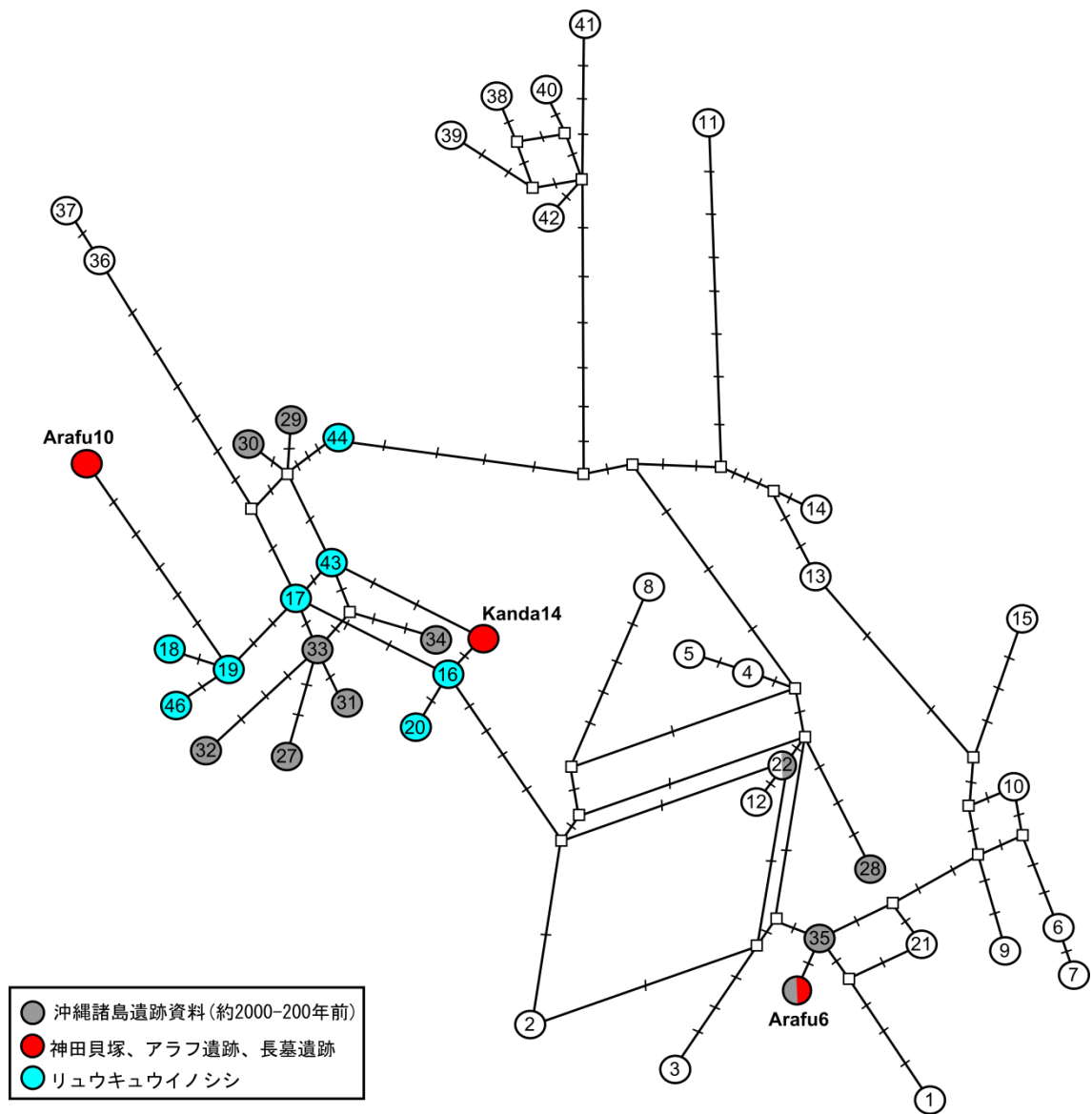


図 24. 現生リュウキュウイノシシの新規配列タイプを加えた、*Sus* 属の mtDNA D-loop 領域 (592bp) の MJ ネットワーク図

琉球列島南部圏の遺跡資料由来の配列タイプを赤で、Watanobe et al. (2002) による沖縄諸島の遺跡資料由来の配列タイプを灰色で示した。その他の表示方法は図 16 と図 20 に準ずる。現生リュウキュウイノシシの新規配列タイプの由来と番号は表 9 に示した。

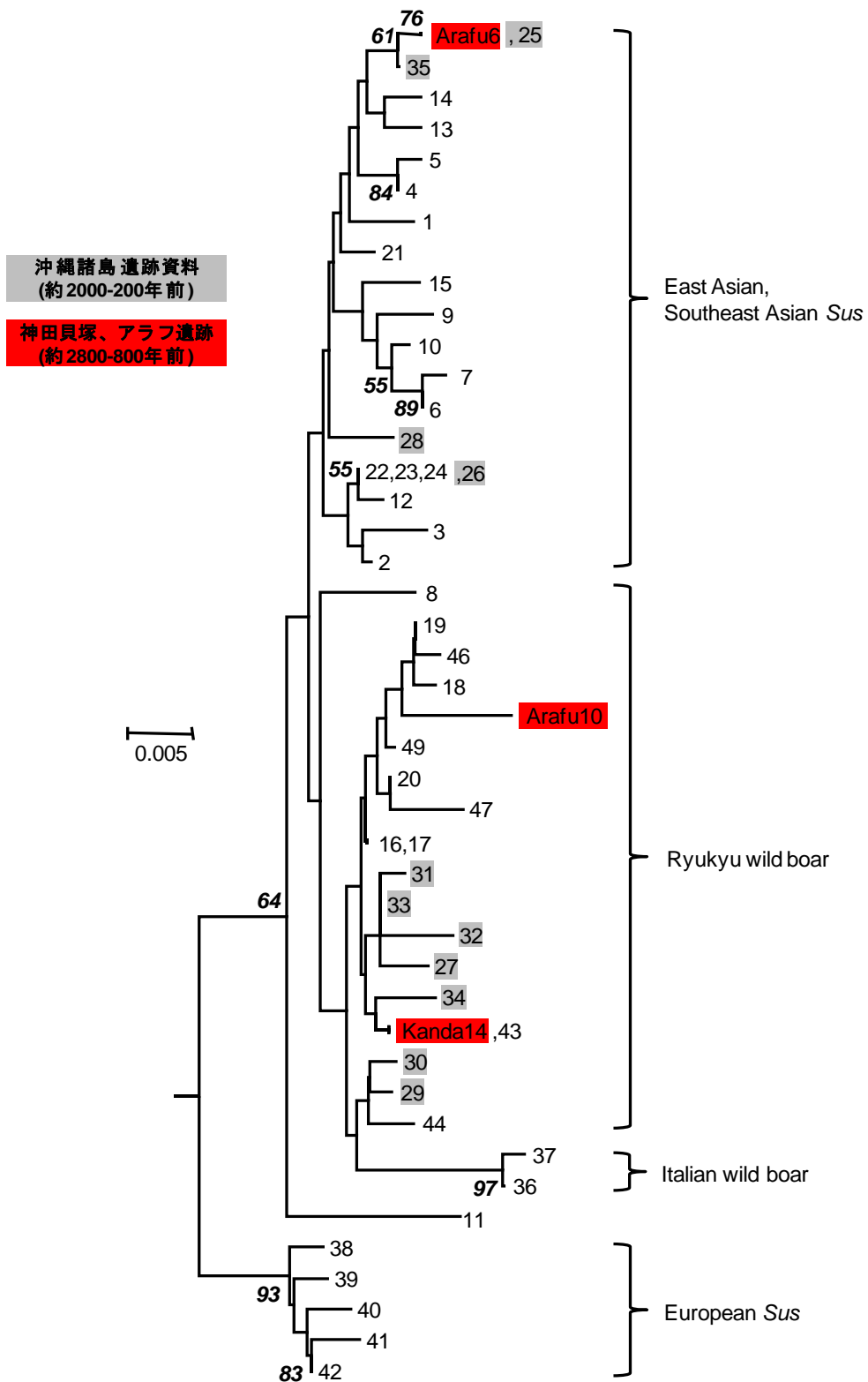


図 25. fA から fC に相当する塩基配列のうち、577bp を用いて作成した *Sus* 属の NJ 系統樹

系統樹の表示方法は図 13 と図 23 に準ずる。

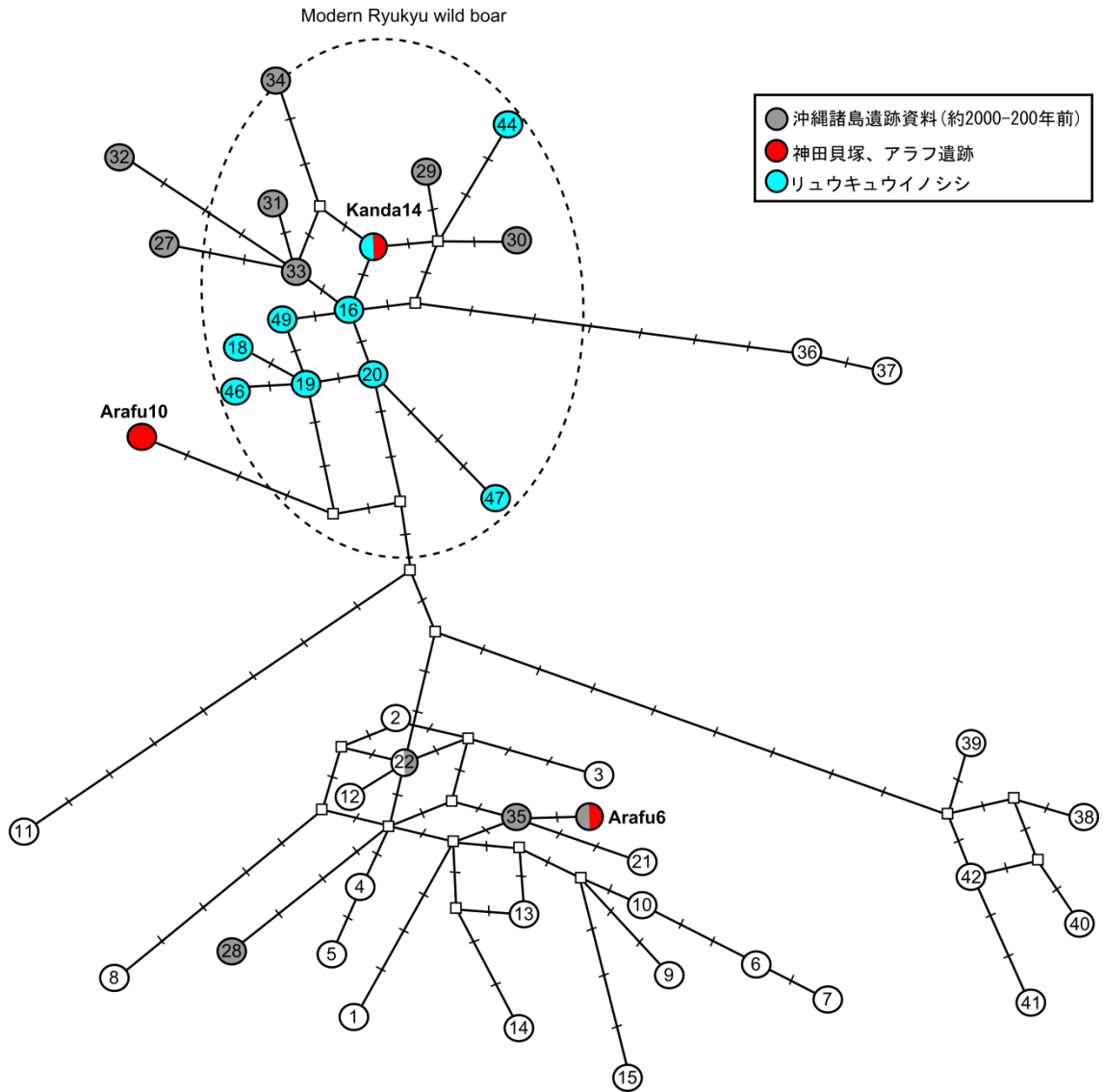


図 26. fA から fC に相当する塩基配列のうち、577bp を用いて作成した *Sus* 属の MJ ネットワーク図

表示方法は図 16 と図 20 に準ずる。現生リュウキュウイノシシの新規配列タイプの由来と番号は表 9 に示した。

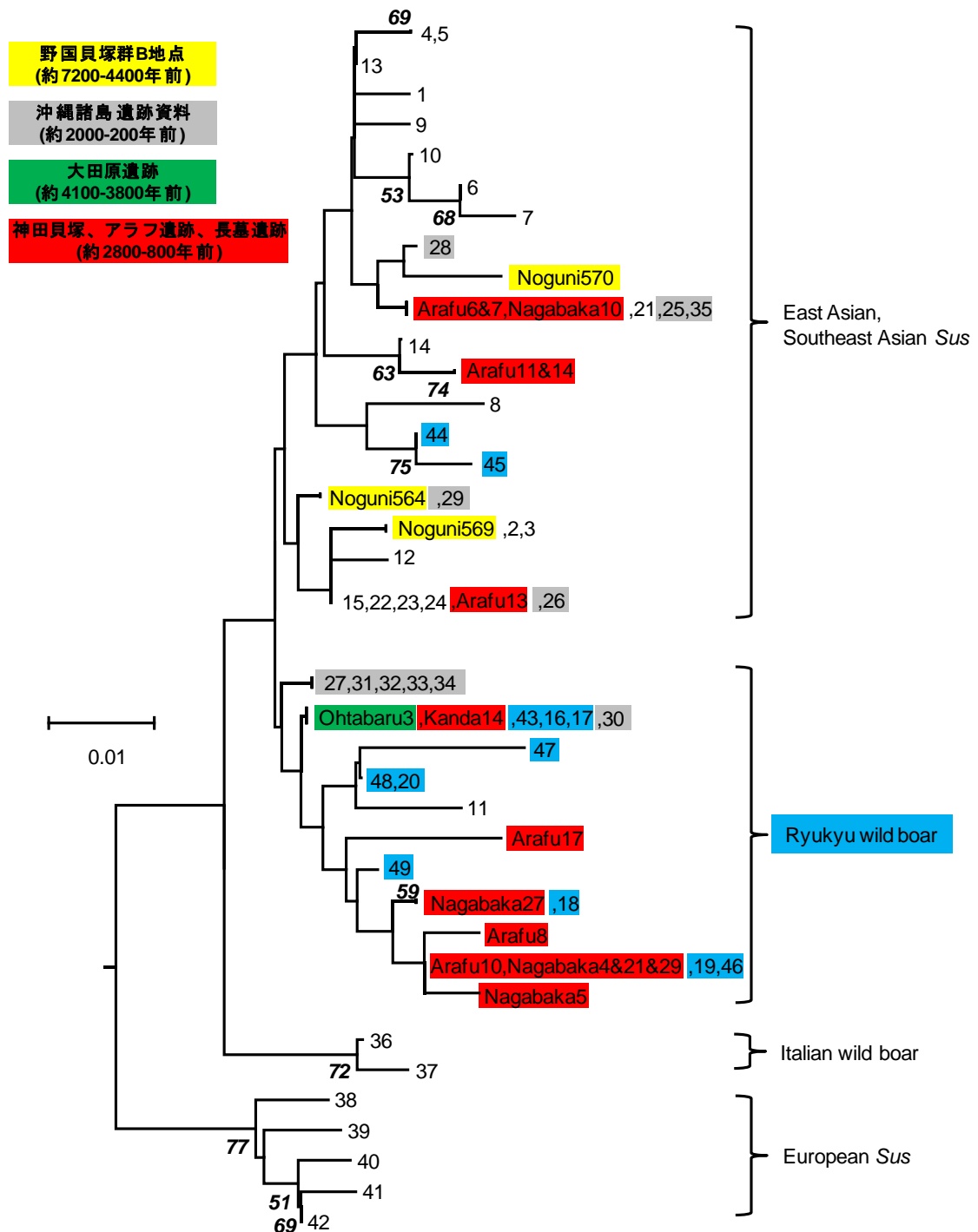


図 27. 本研究で得られた全ての fA の配列タイプを用いた *Sus* 属の NJ 系統樹
 現生リュウキュウイノシシの配列タイプを水色で塗りつぶした. その他の表示方法は図 13 と図 21 に準ずる. 現生リュウキュウイノシシの新規配列タイプの由来と番号は表 9 に示した.

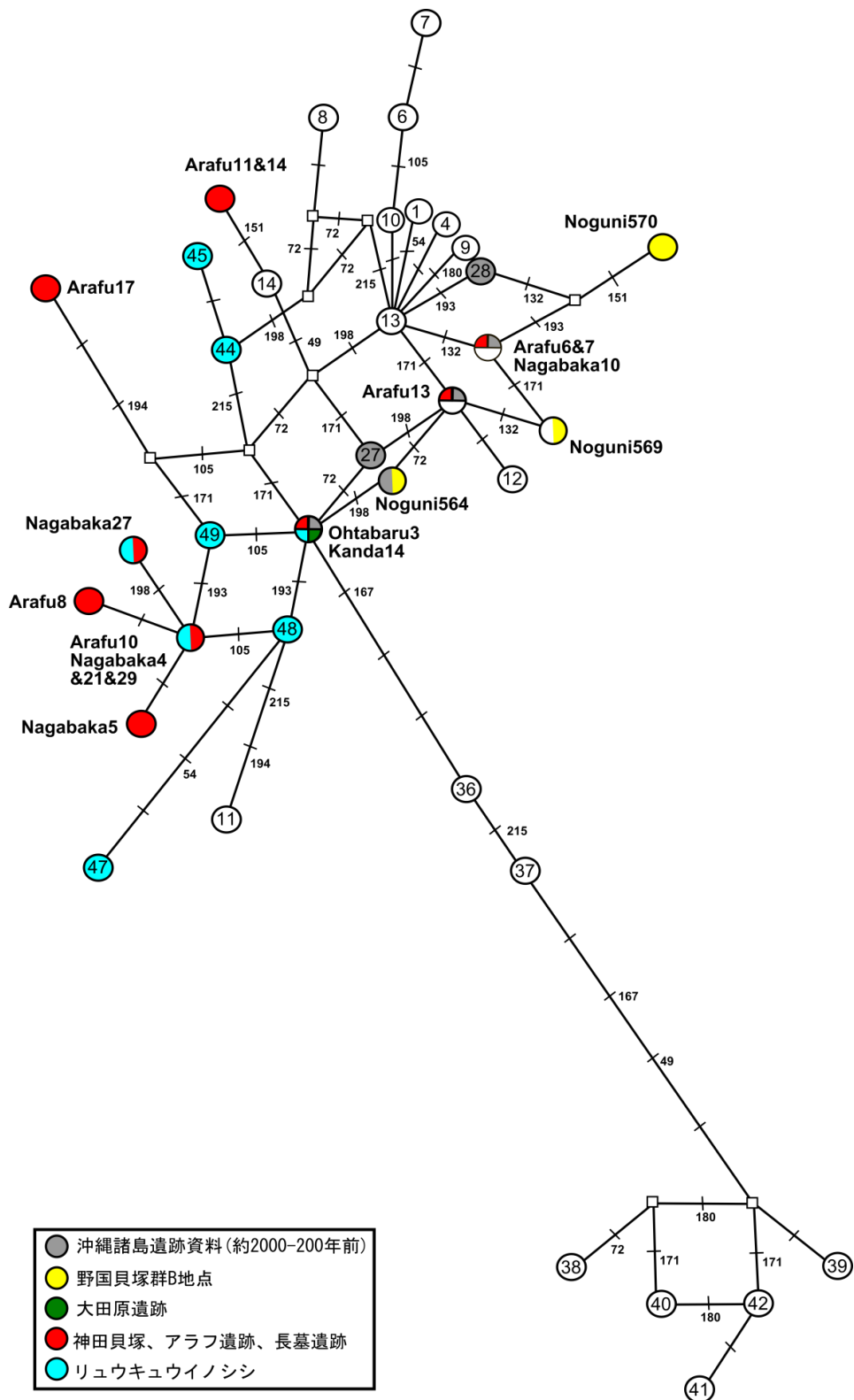


図 28. 本研究で得られた全ての fA の配列タイプを用いた *Sus* 属の MJ ネットワーク図

表示方法は図 16 と図 22 に準ずる。

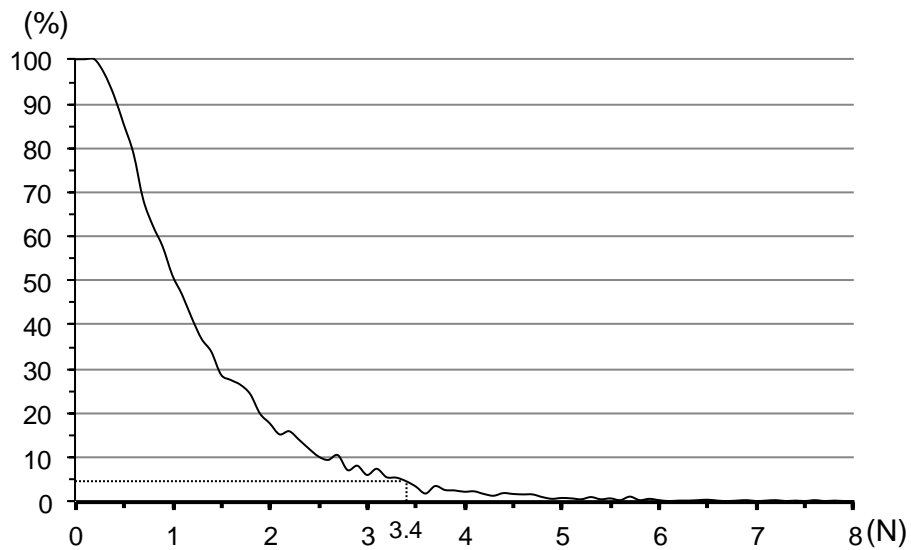


図 29. 遺伝的に異なる 2 つの系統が混在している確率

縦軸に 2 つの異なる系統が混在 (多型を維持) している確率を、横軸に時間 (N 世代) を示した. 各系統の初期頻度は 50% (0.5) に設定し、毎世代ランダムサンプリングを行う事を 1000 回繰り返した.

表1. 琉球列島の編年

日本(関東) ¹⁾	暫定編年 (沖縄)	現行編年	土器形式 (沖縄)	九州諸島発見の 九州系土器	その他の編年資料	先島	編年資料	
					山下町第一洞穴 人骨 (32100±1000BP) ⁴⁾ 白保竿根田原洞穴 人骨 (18752±100BP) ⁵⁾		宮古島 ビンザアブ洞穴 人骨 (25800±900、 26800±1300BP) ⁶⁾	
縄文時代	草創期 (130000-9500BP)	-	-					
	早期 (9500-6100BP)	新石器時代前期 I	↑ ↑ 野国第4群 ヤブチ式土器 東原式土器	} 爪形文土器	ヤブチ式 6670±140BP 東原式 6450±140BP			
	前期 (6100-4700BP)	II			糸痕文土器 室川下層式土器 曾畑式土器 神野A式土器 神野B式土器	糸痕文土器 曾畑式土器	曾畑式土器 (渡具知東原) 4880±130BP	
	中期 (4800-4050BP)	III	面縄前庭I式土器 面縄前庭II式土器 面縄前庭III式土器 面縄前庭IV式土器 面縄前庭V式土器	旧具志川A式 旧具志川B式 旧具志川C式 旧神野C式 旧面縄前庭式				
	後期 (4050-3050BP)	IV	前期	神野D式土器 神野E式土器 伊波式土器 萩堂式土器 大山式土器 室川式土器		伊波式(熱田原) 3370±80BP 伊波式(室川) 3600±90BP	先島先史時代前期 (下田原期) (4300-3500BP)	ビュウツタ遺跡(石垣) 4230±50BP ⁷⁾ 下田原貝塚(波照間) 3630±80BP ⁷⁾ 下田原式土器、石器等
	晩期 (3050-2100BP)	V	中期	室川上層式土器 宇佐浜式土器 仲原式土器		入佐式並行 黒川式土器	未発見の空白期	
弥生時代	前期 ²⁾	後期 I	後期前半	真茶里貝塚 亀ノ甲類似土器	板付II式土器 亀ノ甲類似土器			
	中期 ²⁾	II		具志原式土器	山ノ口式土器			
	後期 (-1700BP) ²⁾	III		アカジャンガー式	免田式土器			
古墳時代-平安時代 ³⁾ (-800BP)	IV	後期後半	フェンサ下層式土器				先史時代後期 (無土器時代) (2800-800BP)	アラフ遺跡 第3文化層(宮古島) (2760±40BP) ⁸⁾ 網取遺跡VIII層(西表) (CalAD980) ⁹⁾ 貝斧、石斧、サメ歯製品等
鎌倉時代-	-	グスク時代 (-16世紀)				歴(原)史時代 新里村期 (800-700BP)	新里村式土器(竹富) ピロースク式土器(石垣)	
						歴(原)史時代 中森期 (700-400BP)	中森式土器 中国陶磁器	

本研究の対象外となる時代は灰色で塗りつぶした。中部圏以北の編年は伊藤(1999)に基づく。

¹⁾ 縄文時代の年代はキーン・武藤(1994)に基づく。

²⁾ 弥生時代を「弥生-平安時代併行期前期」とする。

³⁾ 古墳時代-平安時代を「弥生-平安時代併行期後期」とする。

⁴⁾ Kobayashi et al. (1971) より。炭化物を用いた年代測定。

⁵⁾ Nakagawa et al. (2010) より。人骨を用いた年代測定。

⁶⁾ 沖縄県教育委員会 (1985) より。人骨を含む粘土層の炭片を用いた年代測定。

⁷⁾ 名島ほか (2008) より。

⁸⁾ 古環境研究所 (2003) より。

⁹⁾ 石垣市 (2009) より。

表2. 形態解析とaDNA解析に使用した資料数

採取地域、遺跡名	資料数			
	遊離M ₃ (形態解析)	M ₃ と下顎骨 (形態解析とaDNA解析)	骨資料 (aDNA解析)	
琉球列島 中部圏	野国貝塚群	34	-	-
	野国貝塚群B地点	79	26	2
	大原貝塚	2	-	-
	具志原貝塚	34	-	-
	阿良貝塚	3	-	-
	ナガラ原西貝塚	5	-	-
	ナガラ原東貝塚	2	-	-
南部圏	大田原遺跡	-	-	5
	神田貝塚	-	-	12
	アラフ遺跡	-	-	20
	長墓遺跡	-	-	36
沖縄本島 現生リュウキュウイノシシ	18	-	-	
	177	26*	75	
total=304 (26資料重複*)	形態解析 177+26=203資料	aDNA解析 26+75=101資料		

* 同一個体からM₃と下顎骨を採取した。

表6. NCBIより取得した*Sus*属の配列タイプ一覧

<i>Sus</i> specimens ^{*1}	Accession no.	Sequence type no. ^{*3}
Meishan	AY230827	1
Laiwu black	EU979126	2
Jeju native pig	AY243480	3
Korean wild boar	DQ191212	4
	DQ191214	5
Thai indigenous pig	FM244473	6
	FM244469	7
Vietnamese wild boar	AB306901	8
<i>Sus scrofa taiwanensis</i>	EF606873	9
	EU008087	10
Lanyu pig	DQ518915	11
Taoyuan	DQ534707	12
Japanese wild boar	D42173	13
	D42178	14
	AB015086	15
Ryukyu wild boar	AB015087	16
	D42184	17
	AB015090	18
	AB015089	19
	AB015088	20
Ryukyu indigenous pig	AB473815	21
	AB473816	22
	AB015092	23
	AB473814	24
Ara shell midden^{*2}	AB050878/	25
	AB050879	
Kitahara shell midden^{*2}	AB050869	26
	AB050871	27
Kiyuna site^{*2}	AB050882	28
Nagarabaru West shell midden^{*2}	AB050876	29
	AB050877	30
Shimizu shell midden^{*2}	AB050870	31
	AB050872	32
	AB050873	33
	AB050875	34
Wakuta kiln site^{*2}	AB050880	35
Italian wild boar	AB015094	36
	AB015095	37
Duroc	AY232880	38
Large white	AY463070	39
Spanish wild boar	AY232869	40
Landrace	AY463069	41
Hampshire	AY429460	42

^{*1} NCBIに登録されている系統名や品種名に準じて記載した。

^{*2} 先行研究 (Watanobe et al., 2002) によって得られた沖縄諸島遺跡資料由来の配列タイプを太字で示した。

^{*3} 各配列タイプに付けた番号 (1 - 42) はNJ系統樹やMJネットワーク図に使用した。

表7. M₃計測値を用いた統計学的解析結果

	最大長 (Welchの検定)		最大幅 (t検定)	
	Bonferroni補正	Holm補正	Bonferroni補正	Holm補正
野国貝塚群-リュウキュウイノシシ	$P=4.1 \times 10^{-13}$ (4×10^{-13}) [*]	$P=2.7 \times 10^{-13}$ (2.6×10^{-13}) [*]	$P=4.4 \times 10^{-16}$ (2.6×10^{-16}) [*]	$P=2.9 \times 10^{-16}$ (2×10^{-16}) [*]
野国貝塚群-具志原貝塚	$P < 2 \times 10^{-16}$		$P < 2 \times 10^{-16}$	
野国貝塚群-伊江島遺跡資料	$P < 2 \times 10^{-16}$		$P < 2 \times 10^{-16}$	
具志原貝塚-リュウキュウイノシシ	$P > 0.05$		$P > 0.05$	
伊江島遺跡資料-リュウキュウイノシシ	$P > 0.05$		$P > 0.05$	

*野国貝塚群-リュウキュウイノシシ-伊江島遺跡資料の3群で比較を行った際の p 値を()内に記した.

表9. 現生リュウキュウイノシシの解析によって得られた配列タイプとその個体数

配列タイプ ¹	本研究による個体数	先行研究 ⁵ による個体数	地域 (個体数)	配列タイプ番号 ⁶	計
AB015087	-	3	奄美大島 (1)、加計呂麻島 (2)	16	3
AB015088	17	1	西表島 (9)、加計呂麻島 (1)、奄美大島 (8)	20	18
AB015089	16 ³	7	西表島 (22)、石垣島 (1) ³	19	23
AB015090	1	1	西表島 (2)	18	2
D42184	1	1	沖縄本島 (2)	17	2
AB015087/D42184 ²	3	-	沖縄本島 (1)、奄美大島 (2)	-	3
Aha4 (Aha2)	2	-	沖縄本島 (2)	43	2
M31962	4	-	徳之島 (4)	44	4
M31965	1	-	徳之島 (1)	45	1
M32837	27 ⁴	-	石垣島 (27) ⁴	46	27
M31804	1	-	西表島 (1)	47	1
M31814	1	-	西表島 (1)	48	1
M31678	5	-	加計呂麻島 (1)、奄美大島 (4)	49	5
増幅不能	34	-	-	-	34
増幅成功数/全体	79/113	13/13	-	-	92/126

¹ 点線より下に新規の配列タイプを表示した。

² 解析配列長が短かったため、2つの配列タイプのどちらに属するか区別ができなかった。

³ 石垣島由来の1個体 (M32836) は断片的に増幅されたため、断定はできない。

⁴ 1個体 (M32854) は断片的に増幅されたため、断定はできない。

⁵ Okumura et al. (1996), Watanobe et al. (1999).

⁶ NJ系統樹やMJネットワーク図に新規の配列タイプを使用した際は表中の配列タイプ番号を利用した。



写真 1. リュウキュウイノシシ

2010年2月11日、沖縄県東村ちょうじんぬ畑猪牧場



写真 2. 沖縄在来家畜ブタ

2010年2月14日、沖縄県沖縄市 沖縄こどもの国



写真 3. 宮古島 長墓遺跡

2009 年度発掘調査. 先史時代の遺物を含む貝溜まりが岩陰を利用した近世以降の風葬墓（写真右側）に隣接して存在する.



写真 4. 遺跡から出土した骨からの骨粉採取
電動ドリルを用いて 1cm 以下の孔を穿ち、骨内部から骨粉を採取した.

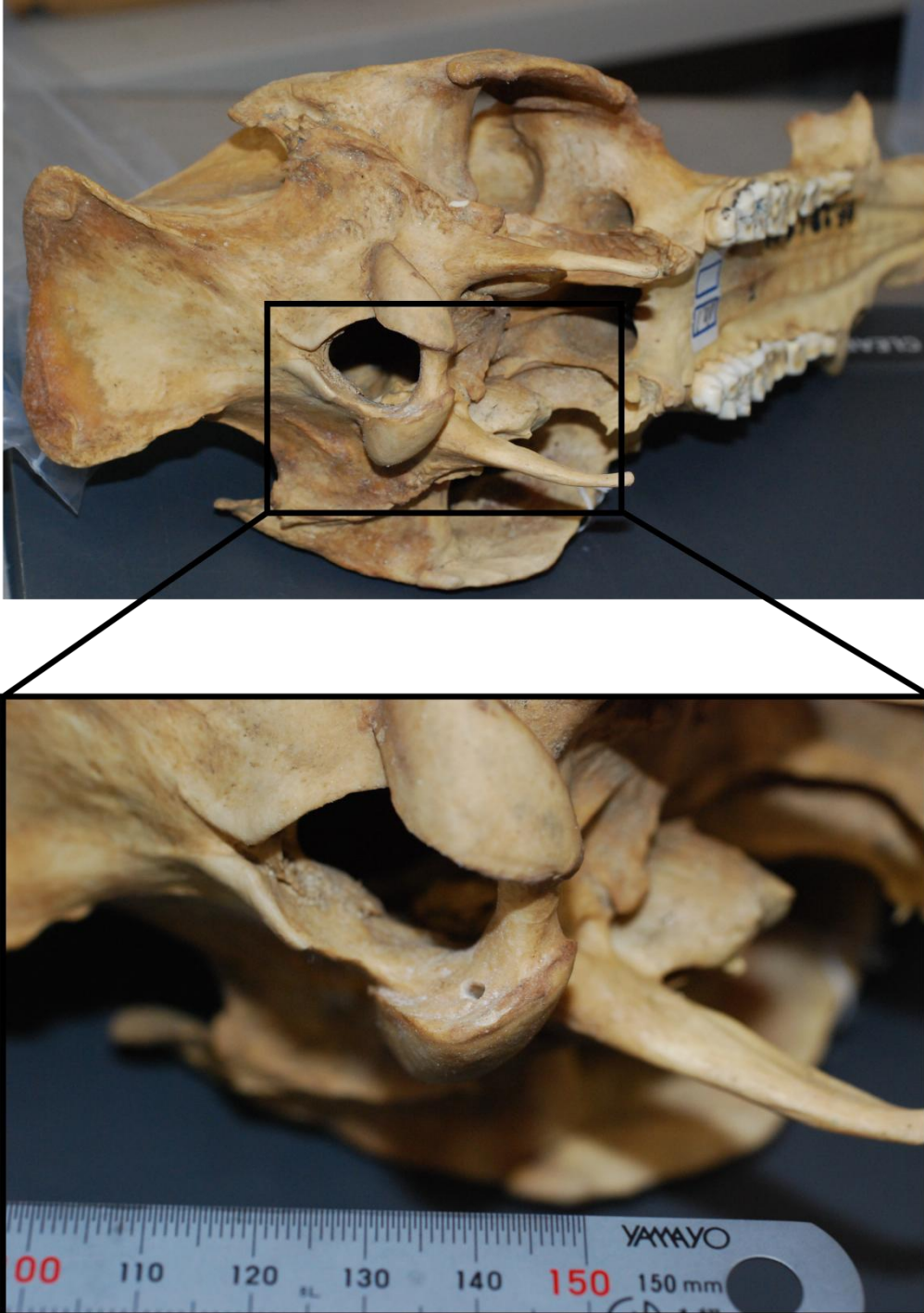


写真5. 現生リュウキュウイノシシの骨からの骨粉採取-1
頭蓋骨を利用する場合は後頭顆にドリルで穴を穿ち、骨粉を採取した。



写真 6. 現生リュウキュウイノシシの骨からの骨粉採取-2
下顎骨を利用する場合は、下顎角内側から骨粉を採取した。



写真7. 野国貝塚群B地点から出土した *Sus* 属の M₃
20mm 前後の小さい M₃ が複数の個体で観察された.



写真 8. 長墓遺跡から出土したイヌの下顎骨
2009 年度発掘調査で出土.



写真 9. 長墓遺跡から出土した貝斧
2009 年度発掘調査で出土.