

リュウキュウジカ研究における近年の成果と課題

藤田祐樹, 久保（尾崎）麦野

A review of recent studies of extinct deer in the Ryukyus

Masaki FUJITA, Mugino O. KUBO

沖縄県立博物館・美術館, 博物館紀要 第9号別刷

2016年3月30日

Reprinted from the
Bulletin of the Museum, Okinawa Prefectural Museum and Art Museum, No.9
March, 2016

リュウキュウジカ研究における近年の成果と課題

藤田 祐樹¹⁾, 久保(尾崎) 麦野²⁾

A review of recent studies of extinct deer in the Ryukyus

Masaki FUJITA¹⁾, Mugino O. KUBO²⁾

Abstract

Two species of endemic deer in Okinawa Island became extinct in late Pleistocene. Recent researches are unraveling the mystery on their paleoecology and chronological timing of extinction. Recent excavations at Sakitari Cave and Maehira Fissure 1 indicate that they had become extinct at some time during 27,000-36,000 cal BP. That is probably at the same time or after the human arrival on this island. From the paleoecological point of view, age estimation based on the molar wear indicated that *Cervus astylodon* enjoyed extreme longevity (Kubo et al., 2011). Recent assessment of mesoware analysis and isotope analysis of extinct deer obtained from the Hananda-Gama Cave supported this conclusion by revealing that their food resources have been basically similar to the modern sika deer (*Cervus nippon*) population living in temperate forest area in Japan (Kubo et al., 2015). All these results and morphological feature of small body size with short limbs suggest that extinct deer share many morphological and ecological characteristics with ungulates adapted to the island condition.

はじめに

後期更新世の琉球列島には、数種のシカ類が生息していた。奄美諸島ではリュウキュウジカ1種が、沖縄島と周辺離島からはリュウキュウジカとリュウキュウムカシキョン、宮古諸島からはやや大型のミヤコノロジカ、そして八重山諸島からはリュウキュウジカのみが、それぞれ報告されている(図1)。

リュウキュウジカは、1926年に松本彦七郎が報告して以来、いくつかの分類学的検討を経て、*Cervus astylodon*と位置づけられ、リュウキュウムカシキョンの系統的位置づけは定まっていない(長谷川, 1978)。いずれも琉球列島に固有の絶滅シカであり、復元された模型(長谷川ら, 1983)で計測すると肩高はリュウキュウジカが49cm、リュウキュウムカシキョンが39cmと小型である(図2)。四肢が短く、特にリュウキュウ

ジカは末端部が短い傾向が強く、島嶼適応した哺乳類に一般的とされる形態的特徴が認められる。琉球列島には中期更新世以前から生息しており、後期更新世の終わりに絶滅したと考えられているが、絶滅の要因、ヒトとの関係、古生態など多くの謎が残されていた。

我々は、2006年よりハナダガマの化石調査を試みて以来、化石シカ類の研究を続けてきたが、その中

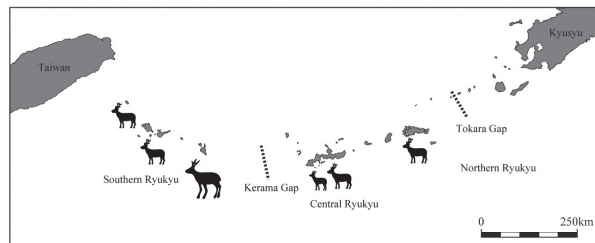


図1: 琉球列島の更新世シカ類の分布模式図

¹⁾ 沖縄県立博物館・美術館 〒900-0006 沖縄県那覇市おもろまち3-1-1

Okinawa Prefectural Museum & Art Museum, 3-1-1, Omoromachi, Naha, Okinawa 900-0006 Japan.

²⁾ 東京大学大学院新領域創成科学研究科自然環境学専攻 〒277-8563 千葉県柏市柏の葉5-1-5

Department of Natural Environmental Studies, The University of Tokyo, 5-1-5 Kashiwa-no-ha, Kashiwa, Chiba 277-8563 Japan.



図2：復元されたリュウキュウジカ（左）とリュウキュウムカシキョン（右）

で絶滅年代や古生態についていくつかの知見が得られた。本稿では、最近の研究成果を概観したうえで、リュウキュウジカ研究における課題を検討していく。

絶滅年代に関する最近の知見

リュウキュウジカの絶滅年代は、港川フィッシャー遺跡の下部堆積層の年代に基づいて、約2万年前と考えられてきた（長谷川，1980）。ところが、最近の発掘調査事例をみると、リュウキュウジカの絶滅はもっと古いかもしれない。

港川フィッシャー遺跡から1kmほど雄樋川をさかのぼった川沿いに位置するサキタリ洞遺跡の調査区Ⅰでは、近年の調査で良好な更新世の堆積層が発掘されている（山崎ほか，2012）。そこでは、シカ類化石はⅡ層（約2万～2万3千年前）には認められず、Ⅲ層下部（約2万7千～3万6千年前）から出土する（山

崎ほか，2012）。さらに10kmほど南西に位置する糸満市の真栄平鉾山第一裂罅からも上層にイノシシ、中層に鳥類、下層にシカ類を産する堆積層が発見され、イノシシ包含層中の炭で約2万3千年前、シカ包含層最上部のマイマイで約2万年前という結果が得られた（Fujita et al., 2014）。上下の層で年代値の逆転が生じているが、より下層に位置するシカ包含層は、これらの年代より古い時代のものと考えてよい。

このようにリュウキュウジカの絶滅年代が約2万年前よりも古かったとする結果は、一見すると港川フィッシャー下部堆積層の年代観と矛盾する。しかし、港川フィッシャーの下部堆積層には複数の時代の化石が包含されていると考えれば、この矛盾は解消される。Matsu'ura (1982) や Matsu'ura & Kondo (2011) は、港川フィッシャー産化石類のフッ素含量や多元素含量の分析を行い、大半のイノシシ骨と港川Ⅲ号、上部港川Ⅰ号は相対的に新しく、シカ化石と港川Ⅰ号は相対的に古いと指摘している。港川フィッシャーの下部堆積層に含まれる化石類がこのように2時期に分けられるならば、約2万年前という炭の年代測定結果がイノシシ化石や港川Ⅲ号に伴うもので、港川Ⅰ号やシカ化石は2万年前よりも古い時代に属すると考えれば、サキタリ洞や真栄平鉾山第一裂罅の調査成果と整合的になる。

港川フィッシャー遺跡の堆積層は詳細な報告がなさ

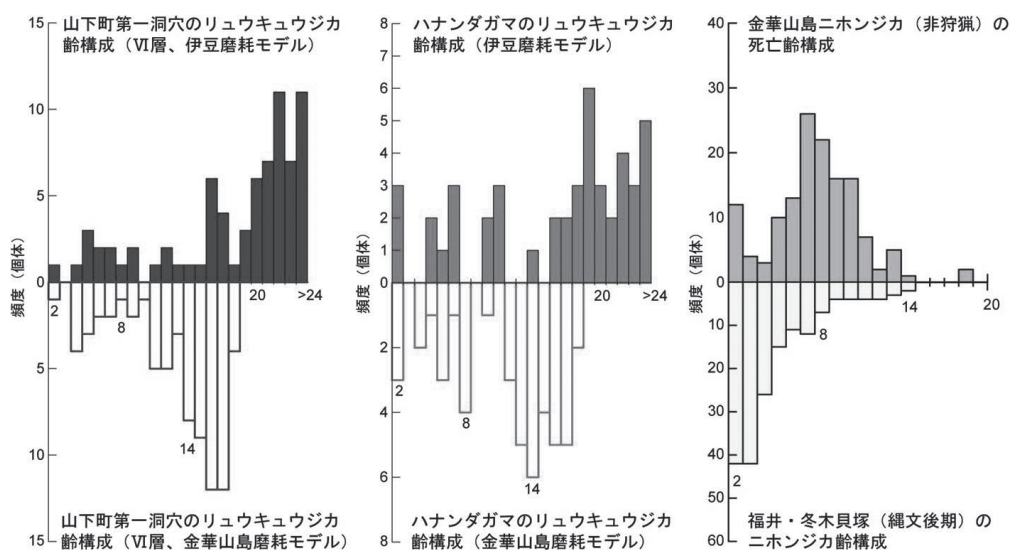


図3：咬耗程度に基づくリュウキュウジカの齢構成推定結果。リュウキュウジカの齢構成は、非狩猟下にある現生ニホンジカの齢構成（右上）や、縄文時代の狩猟されたニホンジカの齢構成（右下）と異なり、高齢個体に偏っている。Kubo et al. (2011) をもとに作図。

れていないため、こうした年代観が正しいかさらに検証を重ねる必要があるが、現状ではシカ類の絶滅は2万7千～3万6千年前と推定するのが妥当である。

古生態復元と島嶼環境適応

絶滅年代だけでなく、古生態についても最近の研究で新たな知見が得られている。Kubo et al. (2011)は、臼歯の咬耗速度からリュウキュウジカの年齢推定を試み、高齢個体に極端に偏った特異な年齢構成をしていたこと(図3)や、野生シカ類としては例外的に長寿であった可能性を見いだした。この研究では、咬耗速度が現生ニホンジカと同程度であることを前提にしているため、その前提が正しいかどうかは課題であった。

そこでKubo et al. (2015)は、沖縄本島南部(南城市)のハナダガマ遺跡より出土した、リュウキュウジカとリュウキュウムカシキョンの臼歯の化石を対象に、歯の磨耗様態の分析ならびに歯のエナメル質の安定同位体分析を行った。草食の偶蹄類では、臼歯の磨耗様態に、その動物が食べている食物の特性がよく反映されることが知られており、イネ科植物をよく食べるほど、臼歯の咬頭は鈍くなり、木本植物の葉をよく食べるほど、咬頭は鋭く尖ることが知られている。そこで、臼歯の咬頭の尖り具合を評価し、食性が明らかな現生種と比較を行うことで、食物中に含まれ

るイネ科植物の割合を推定するメゾウェア解析と呼ばれる方法を適用した。

また、歯のエナメル質の炭素安定同位体比にはその動物が食べたものが反映され、C3植物(大部分の双子葉草本や木本植物)とC4植物(主に熱帯性のイネ科植物)の違いを検出することができる。同様に酸素安定同位体比は、生息地の気温や降水量に影響を受けることが知られており、生息地環境の指標になる。

こうした分析の結果、絶滅シカ類はいずれも大白歯の咬頭は鋭く尖っており、イネ科植物を食べる割合は少なかったと推定された。また炭素安定同位体分析からは、両種ともC3植物を主に食べていたと推定された(図4)。さらに酸素安定同位体比からは、絶滅シカ類の生息地の気候は現在の琉球列島と大きくは異ならなかったと推定された。

以上の分析結果を総合すると、両種とも常緑照葉樹の生育する温暖な環境に生息し、木本植物の葉などを主に食べていたと推定される。両者で食べていたものにはオーバーラップがあるものの違いも見られ、リュウキュウジカは少量ながらイネ科植物(C4植物)も食べていたと考えられる。こうした状況は、現在、房総半島に同所的に生息しているニホンジカとキョンの生態学的な知見とも整合的である。

この結果はまた、Kubo et al. (2011)の現生ニホン

ジカ個体群の咬耗速度に基づくリュウキュウジカ年齢推定の妥当性をも保証する。有蹄類の長寿化は、地中海島嶼域の化石有蹄類で数多く知られ、島嶼環境に適応した極端なK型戦略と解釈されている(例えば久保, 2014)。捕食者のいない島環境では、外的な死亡率は低いものの、それによって個体数が環境収容力の限界近くまで増加しうる。そうした状況下では、密度依存的に繁殖力が抑えられることが知られている(例えば, Kaji et al. 2009)。その場合、産仔数を抑える代わりに子の生存率を高め、生存期間を長くすることで適応度を高めるK型戦略が進化すると考えられる。リュウキュウジカも更新世の長い期間

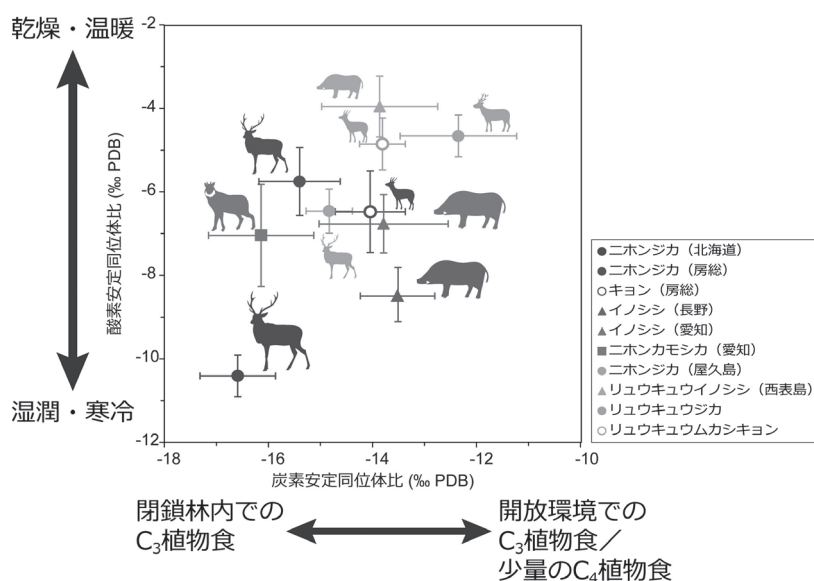


図4：更新世シカ類および現生有蹄類の同位体分析結果。Kubo et al. (2015)をもとに作図。

にわたって島嶼環境に適応する中で、同様に極端な K 型戦略を獲得していったと考えられる。

絶滅要因とヒトの渡来

リュウキュウジカがこのように更新世の長きにわたって琉球列島に生息し、島嶼環境に適応した動物だったとして、彼らはなぜ絶滅したのだろうか。黒田と小澤 (1996) は、伊是名島のボーリングコアにみられる花粉化石の分析に基づいて LGM 期の寒冷化に伴い食性が変化して食糧不足に陥ったシカ類が絶滅した可能性を指摘している。Matsumoto & Otsuka (2000) は、シカ類に複数のモルフォタイプが見られることから、小型化に伴う集団の分断化と種の弱体化を引き起こし、絶滅した可能性を論じている。Takahashi et al.(2008) はオオヤマリクガメとシカ類がほぼ同時期に絶滅していることから、更新世人類がこれらの中・大型動物を捕食することで絶滅した可能性を指摘している。

いずれも論拠は限定的なため、現状ではどの仮説の蓋然性がより高いか判断できない。各仮説を検証するには、今後どのような実証的研究が必要だろうか。

まず、気候との関係を検証するには、花粉分析など古環境データの充実と、詳細なシカ類絶滅年代の特定が必要である。黒田&小澤(1996)は伊是名島のボーリングコアを用いた花粉分析で、LGM 期にマツの花粉が多いことから乾燥・寒冷化に伴って針葉樹が卓越した可能性を議論している。しかし、伊是名島には現在もリュウキュウマツがかなり生育しており、マツ類の卓越をもって寒冷・乾燥化したと言えるのか疑問である。また、Nakamura & Ota (2015) は、沖縄島南部の更新世両生類化石の種構成が現在の沖縄島北部森林に生息する両生類相と異なることを示し、LGM 期にはこの地域に現在の沖縄島北部森林のような温暖湿潤な森林環境があったと論じている。これまで知られている更新世から完新世にかけての大きな動物相の変化はシカ類とオオヤマリクガメのみであることも考えると、LGM 期に沖縄島の植生が劇的に変化したと考えるより、Takahashi et al.(2008) のようにヒトの影響を想定するほうが理解しやすい。

さらに、古環境のデータとともに、シカ類がどのような植物を利用したかも重要である。Kubo et al. (2015) の食性分析では、化石シカ類が乾燥植生を利

用したとは考えられない。ハナダガマの化石は年代が不確定であるものの、仮に寒冷・乾燥化したことが絶滅要因であるならば、寒冷・乾燥地に適したイネ科草本などの植物を利用した証拠が得られそうなものである。例えば絶滅時期と推測されるサキタリ洞のシカ化石を対象に同様の分析を試みることで、絶滅期のシカ類の食性が明らかにできるかもしれない。

次に、集団の分断化は、複数のモルフォタイプが、それぞれ別の繁殖集団に属することを示す必要がある。古代 DNA 研究は、近年の人類学研究において世界的に目覚ましい成果をあげているので、こうした技術で沖縄の絶滅シカに適用すれば検証の可能性はある。ただし、骨有機質の保存が乏しい沖縄の化石動物で古代 DNA 研究が実施できるかは不透明である。そこで、より堅実な研究手続きとして、異なるモルフォタイプが同一遺跡から出土する場合の産状等を堆積学的な視点から分析する必要がある。同一遺跡の同一堆積物から異なるモルフォタイプが得られるならば同一集団を想定すべきであり、異なる堆積間でモルフォタイプが認識されるのなら、異なる集団がそれぞれ異なる時代・経路で同一遺跡内に堆積した可能性が考えられるだろう。これまでの琉球列島の化石研究では、層序等の検討が不十分であったことは課題の一つであるので、今後の調査では留意すべきだろう。

最後に、ヒトの捕食の可能性を検証するには、ヒト渡来とシカ絶滅の先後関係の解明と、カットマークや焼けた骨といった直接的な捕食の証拠の発見が不可欠である。本稿で述べたとおりシカ絶滅が 2 万 7 千～3 万 6 千年前とすると、ヒト渡来とはほぼ同時期か、直後の可能性が高い。琉球列島最古のヒトの証拠は、山下町第一洞穴遺跡の人骨があり、人骨出土層の直上にある炭層の年代値で 3 万 6 千年前(較正年代)という結果が得られている(高宮ほか, 1975)。琉球列島全体を見ると、奄美大島の土浜ヤーヤ遺跡や徳之島のガラ竿遺跡で AT 火山灰層より下層から石器が得られている。したがって、琉球列島には少なくとも 3 万年前までにはヒトは渡来していたと考えてよい。

さらに年代の確度を高める必要があるが、ヒト渡来時にシカ類が生息していたならば、陸上動物資源の限られた島環境において、旧石器人の貴重な食糧資源となったことだろう。捕食者のいない島で何十年も暮らしていた小型のシカ類は、警戒心も弱かった

かもしれない。さらに、島嶼環境への適応で成長も繁殖サイクルもゆっくりだったとすれば、捕食圧によって急激に個体群が減少してしまうプロセスは容易に想像できる。

最後に、ここまで概説した環境変化、集団分断化、ヒトによる捕食の影響は、シカ絶滅に関する要因として互いに排他的ではなく、それぞれが複合的に関与した可能性もある。したがって、ヒトがシカ類を捕食した直接的な証拠（カットマークや焼けたシカ骨）や、絶滅年代のより詳細なデータが今後の調査で得られることを期待すると同時に、シカ類の古生態の解明も絶滅プロセスを推測するうえで不可欠である。我々の研究グループでは、現在、成長速度に関する研究に着手したところである。新たな発掘調査とともに、新手法による実証的研究で、沖縄の化石シカ類の生態や絶滅要因解明に引き続き取り組んでいきたい。

引用文献

- 長谷川善和 . 1978. リュキュウジカの名称について . 琉球列島の地質学的研究 3: 157-161.
- 長谷川善和 . 1980. 琉球列島の後期更新世一完新世の脊椎動物 . 第四紀研究 18: 263-267.
- 長谷川善和 , 大城逸朗 , 野原朝秀 . 1983. 琉球列島の鹿類とキョン類化石の復元 (琉球列島の古脊椎動物相—その VIII) . 沖縄県立博物館紀要 9: 23-30.
- Kaji, K., Takahashi, H., Okada, H., Kohira, M., Yamanaka, M., 2009. Irruptive behavior of sika deer, in: McCullough, D.R., Takatsuki, S., Kaji, K. (Eds.), Sika Deer: Biology and Management of Native and Introduced Populations. Springer, Tokyo, pp. 421-435.
- Kubo MO, Yamada E, Fujita M, Oshiro I. 2015. Paleoecological reconstruction of Late Pleistocene deer from the Ryukyu Islands, Japan: combined evidence of mesowear and stable isotope analyses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 435: 159-166.
- 久保麦野 . 2014. 島嶼環境下での偶蹄類の形態進化パターン . 生物科学 66: 30-41.
- Kubo MO, Fujita M, Matsu'ura S, Kondo M, Suwa G. 2011. Mortality profiles of Late Pleistocene deer remains of Okinawa Island; evidence from the Hananda-Gama Cave and Yamashita-cho Cave I sites. *Anthropological Science* 119: 183-201.
- 黒田登美雄 , 小澤智生 . 1996. 花粉分析からみた琉球列島の植生変遷と古気候 . 地学雑誌 105: 328-342.
- Fujita M, Yamasaki S, Sugawara H, Eda M. 2014. Body size reduction in wild boar (*Sus scrofa*) from the late Pleistocene Maehira Fissure Site in Okinawajima Island, Japan, with relevance to human arrival. *Quaternary International* 339-340: 289-299.
- 藤田祐樹 . 2014. 更新世の琉球列島における動物とヒトの関わり . 高宮広土 (編) 「琉球列島先史・原史時代の環境と文化の変遷」, 六一書房, 東京, 2014年3月26日刊行, pp. 29-40.
- Matsu'ura, S., Kondo, M. 2011. Relative chronology of the Minatogawa and the Upper Minatogawa series of human remains from Okinawa Island, Japan. *Anthropological Science* 119: 173-182.
- Matsu'ura S. 1982. Relative dating of the Minatogawa man by fluorine analysis, University Museum, University of Tokyo, Bulletin, 19: 205-208.
- Nakamura Y., Ota H. 2015. Late Pleistocene-Holocene amphibians from Okinawajima Island in the Ryukyu Archipelago, Japan: Reconfirmed faunal endemism and the Holocene range collapse of forest-dwelling species. *Palaeontologia Electronica* 18.1.1A: 1-26.
- 高宮広衛 , 金武正紀 , 鈴木正男 . 1975. 那覇市山下町洞穴発掘経過報告 . 人類学雑誌 83: 125-130.
- Takahashi, A., Otsuka, H., Ota, H. 2008. Systematic review of Late Pleistocene Turtles (Reptilia: Chelonii) from the Ryukyu Archipelago, Japan, with special reference to Paleogeographical implications. *Pacific Science* 62: 395-402.
- 山崎真治 , 藤田祐樹 , 片桐千亜紀 , 國木田大 , 松浦秀治 , 諏訪元 , 大城逸朗 . 2012. 沖縄県南城市サキタリ洞遺跡の発掘調査 (2009 ~ 2011 年) — 沖縄諸島における新たな更新世人類遺跡 — . *Anthropological Science*. 120: 121-134

