

古代 DNA が明らかにした、釧路沿岸のイルカ類の先史時代の集団交代

岸田 拓士[※]

Population turnover of small odontocetes around Kushiro unveiled by the ancient DNA

Takushi KISHIDA[※]

はじめに

後期更新世から完新世にかけて、現生人類(*Homo sapiens*)が世界各地へと分布を広げたことに伴い、ナウマンゾウやオオツノジカ、ホラアナグマ、ケナガマンモスなど、多くのメガファウナ（大型動物）が姿を消している(Stuart 2015)。こうした大型動物の絶滅の原因に関してはまだ議論の余地があるが、当時の気候変動あるいは人類活動が多く事例で絶滅の主要因ではないかと考えられている(Stuart 2015)。

およそ3万年前に絶滅したヨーロッパ直牙ゾウ(*Palaeoloxodon antiquus*)をはじめ、陸上では古くは旧石器時代から多くの大型哺乳類の絶滅が記録されている。しかし、海棲種においては、現生人類の拡散以降で種レベルの絶滅が記録された最古の大型哺乳類は18世紀に絶滅したステラーカイギュウ(*Hydrodamalis gigas*)であり、それよりも古い記録は存在しない。ちなみに、そもそも哺乳類は陸棲種の方が海棲種よりもはるかに多いが、陸棲哺乳類のほとんどはげっ歯類や翼手類など比較的小型の哺乳類であり、メガファウナに限れば陸棲哺乳類と海棲哺乳類の種数は大きくは変わらない。では、海棲メガファウナの先史時代の絶滅記録は、なぜ存在しないのだろうか。二つの仮説が考えられる。一つは、先史時代の気候変動や人類活動の影響を、海洋環境は陸上環境ほど強くは受けなかったために、海棲動物は陸棲動物よりも長期に渡って集団構造などが安定していた可能性。そしてもう一つは、海棲動物の先史時代の変動に関する我々の知識が不足しており、実際に起きた絶滅が見逃されている可能性。

日本列島は四方を海に囲まれた地域であり、海流など海洋環境の変動の影響を強く受ける。このため、この地域の古環境を考える上で、海洋環境の変遷を理解することは欠かせない。本稿では、釧路市内の先史時代捕鯨の重要な遺跡である東釧路貝塚（縄文前期～中期）と幣舞遺跡（縄文晩期～続縄文）を中心とする先史時代の遺跡から出土したイルカ類の古代DNA解析を

行った最近の論文(Kishida et al. 2025)をもとに、釧路沿岸におけるイルカ個体群の集団史を紹介し、上記2つの仮説に関して考察する。なお、解析サンプルなど本稿で呈示するデータは、特に断らない限り、Kishida et al. (2025)に依拠している。

釧路の縄文遺跡から出土する小型イルカ類の種構成と生息年代

東釧路貝塚と幣舞遺跡から出土した鯨類骨の多くは椎骨(図1)であり、椎骨の形態から種を判別することは難しい。このため、骨からDNA抽出を行い、ミトコンドリアD-loop配列の解読を行った。なお、同一個体を重複して解析する可能性を排除するために、同じ発掘区画から出土した骨に関してはどれか一つを無作為に選んで解析を行った。東釧路貝塚から21サンプル、幣舞遺跡から22サンプルのミトコンドリアD-loop配列を解読したところ、東釧路貝塚のサンプルの内訳はカマイルカ(*Lagenorhynchus obliquidens*)4個体とイシイルカ(*Phocoenoides dalli*)17個体、幣舞遺跡のサンプルはカマイルカ12個体、イシイルカ9個体、ネズミイルカ(*Phocoena phocoena*)1個体、という結果を得た。



図1. 東釧路貝塚から出土した、およそ5300年前のカマイルカの椎骨。左側の切り欠けは、DNA およびコラーゲン抽出のための小片採取痕。

※ 日本大学生物資源科学部 College of Bioresource Sciences, Nihon University

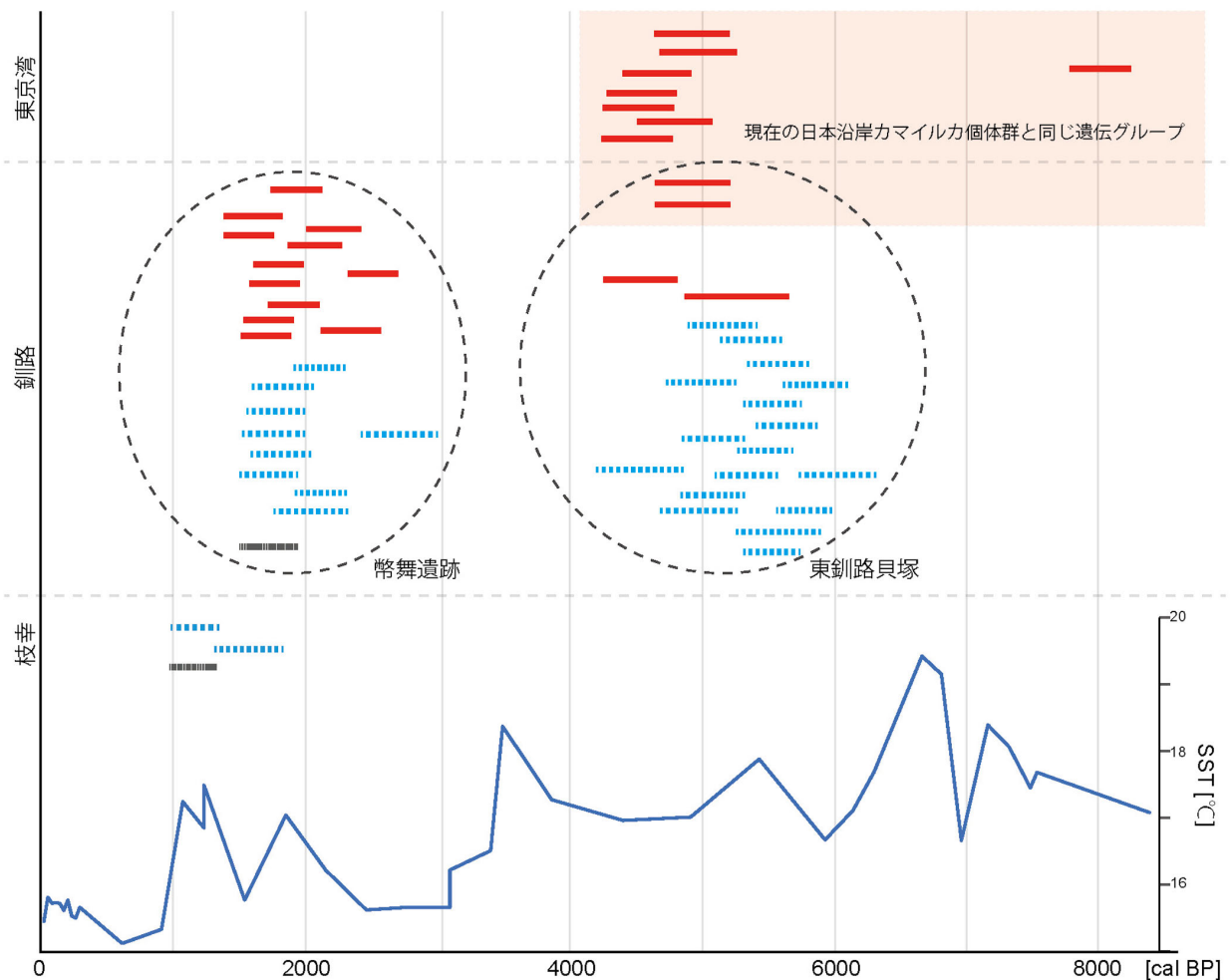


図2. 釧路の2遺跡（東釧路貝塚、幣舞遺跡）に東京湾（野島貝塚、元町貝塚、称名寺貝塚）と枝幸（目梨泊遺跡）の遺跡を加えた、合計3地域6地点の先史時代遺跡から出土したイルカの種構成と生息年代。各線の長さはイルカ各個体の生息年代の2σ信頼区間を、線の色と形状は各個体の種を表す（赤実線:カマイルカ、青破線:イシイルカ、グレー細破線:ネズミイルカ）。Kawahata et al. (2017) による恵山岬（函館市）沖の海底コアのC₃₇ アルケノンから推定した当時の夏季表層水温（SST）を下に併記する。Kishida et al. (2025) を改変。

また、それぞれの骨からコラーゲンを抽出して放射性炭素年代測定を行った。その結果、東釧路貝塚のサンプルの較正年代はおおよそ6500～4200年前(cal BP)、幣舞遺跡のサンプルのそれはおおよそ3000～1500年前であった(図2)。

カマイルカ

カマイルカは北太平洋の温帯域から亜寒帯域にかけて広く分布しており、Hayano et al. (2004)によると、日本沿岸個体群は太平洋沖合に生息する個体群とは、母系遺伝するミトコンドリアDNAによって遺伝的に区別される。現在道東で見られるカマイルカは本州沿岸から噴火湾などを經由して夏季に季節的に回遊してくると考えられており(Iwahara et al. 2017)、実際道東を含め北海道沿岸に漂着したカマイルカ個体に関して、調べた限り

ほぼ全ての個体が日本沿岸個体に特有のミトコンドリアDNA配列を持っていた。

東釧路貝塚で解析を行った21個体のうち4個体(19%)がカマイルカであり、そのうち半数(2個体)は現在の日本沿岸個体群と同じミトコンドリアDNA配列グループに含まれていた(図2)。また東京湾沿岸の遺跡から出土した約8000～4000年前のカマイルカ8個体を調べた結果、全ての個体が現在の日本沿岸個体群と同じミトコンドリアDNA配列グループに含まれていた(図2)。この結果から、東釧路貝塚の時代も現在と同じく、本州沿岸のカマイルカ個体群が釧路沿岸まで回遊していたことが示唆される。また、釧路市内の遺跡から出土したイルカの放射性炭素年代は歯舞付近の堆積物データ(Kuzmin et al. 2007)に基づいて暦年較正を行っているが、カマイルカの較正年代の平均値(±標準偏

差)は4915 (±312) 年前であり、これは同遺跡から出土したイシイルカの平均値5382 (±374) 年前より約500年も新しい。放射性炭素年代の海洋リザーバー効果は緯度によって異なり、一般に高緯度であるほど暦年較正の際の補正値は大きくなる(Alves et al. 2018)。このため、もし東釧路貝塚のカマイルカの主たる生息地が本州沿岸など低緯度地域であるならば、実際よりも新しい年代が推定されることになる。事実、東京湾の堆積物データ(Shishikura et al. 2007)で暦年較正した場合の東釧路貝塚のカマイルカの較正年代の平均値は5186 (±302) 年前であり、同遺跡のイシイルカの年代とより近い値を示す。この結果もまた、東釧路貝塚時代のカマイルカは現在と同じく本州沿岸など低緯度地域から季節的に回遊していたことを示唆する。

幣舞遺跡で解析を行った22個体のうちカマイルカは12個体(55%)を占める。幣舞遺跡から出土したカマイルカ個体は東釧路貝塚より3倍も多いにもかかわらず、全ての個体が日本沿岸個体のミトコンドリアDNA配列を持たない。つまり、幣舞遺跡期に釧路沿岸に生息していたカマイルカ個体群は、現在の日本沿岸に生息する個体群の母系の祖先ではなく、また東釧路貝塚時代に釧路沿岸に生息していたカマイルカ個体の母系の子孫でもない。幣舞遺跡のカマイルカの歯舞のデータで較正した年代の平均は1929 (±296) 年前であり、これは同遺跡から出土したイシイルカの較正年代(平均1991±315年前)と近い値である。この較正年代データもまた、幣舞遺跡期の釧路沿岸のカマイルカはイシイルカと似た緯度の海域で生涯を過ごしていたことを示唆している。

イシイルカ

イシイルカは北太平洋の高緯度海域に広く分布する。日本付近では三陸以北の比較的寒冷な海域に生息しており、日本海から津軽海峡、宗谷海峡を経てオホーツク海まで分布する日本海-オホーツク海個体群、北太平洋の北西部沖合に生息する北太平洋北西個体群、および三陸沖からオホーツク海にかけて生息するリクゼンイルカ個体群、の3つのグループに分けることができる(Hayano et al. 2003)。しかし、これら3個体群はミトコンドリアDNA配列では明瞭には区別できず(Hayano et al. 2003)、カマイルカのように明確な母系の社会構造ではないことが示唆される。東釧路貝塚では全解析個体の81%にあたる17個体が本種である一方、幣舞遺跡においては、本種は全解析個体の41%にあたる9個体であった。本種は東京湾の遺跡からは見つからない(Kishida et al. 2024)。

上述のように、イシイルカはミトコンドリアDNA配列では地域個体群を区別することはできない。実際、東釧路貝塚の個体群と幣舞遺跡の個体群、それに現在の

個体群との間でミトコンドリアDNA配列の比較を行ったが、興味深い遺伝的な違いを見つけることはできなかった(遺伝解析に関する詳細はKishida et al. 2025を参照)。しかし、東釧路貝塚と幣舞遺跡とでは、カマイルカとイシイルカの比率が大きく異なる。無作為に解析したサンプルに関して、東釧路貝塚ではカマイルカ4個体・イシイルカ17個体であったのに対して、幣舞遺跡ではカマイルカ12個体・イシイルカ9個体であった。この違いは統計的にも有意($p=0.0247$, Fisherの正確確率検定)であり、東釧路貝塚期は幣舞遺跡期よりもイシイルカの相対的な捕獲数が有意に多かったと推測される。現在の釧路近海では、目視調査によるとカマイルカよりもイシイルカの方が多く観察されている(Iwahara et al. 2020)。どの程度沖合まで船を出したのかなど当時のイルカ漁の技術が不明であるため、現在の目視調査の結果を遺跡から出土するイルカの種構成と直接比較することは難しいが、イシイルカが多く出土する東釧路貝塚期の方が、現在と似た状況であった可能性が指摘される。

ネズミイルカ

本研究で解析した釧路の遺跡出土のイルカのほとんどはカマイルカかイシイルカであったが、それに加えてネズミイルカ1個体が幣舞遺跡で発見された。この種は東釧路貝塚からは見つからないが、オホーツク海に面した目梨泊遺跡においても1個体が発見されている(図2)。ネズミイルカはカマイルカやイシイルカよりも寒冷な海を好むため、本種の出現は、幣舞遺跡期の方が東釧路貝塚期よりも釧路周辺の海水温が低かった可能性を示唆する。

イルカ類の集団入れ替わりと気候変動

これまで述べてきたように、幣舞遺跡から出土するカマイルカは、東釧路貝塚のカマイルカや現在の北海道周辺個体群とは遺伝的に異なっており、東釧路貝塚期と幣舞遺跡期の間、および幣舞遺跡期と現代との間で大規模な集団の入れ替わりが起きたことが示唆される。東釧路貝塚と幣舞遺跡とではイシイルカとカマイルカの比率が有意に異なっており、このこともまた、上記の仮説を支持する。では、これら2回の大規模な個体群交代の原因は何なのだろうか。

幣舞遺跡期と現代との間では、捕鯨技術の発達や人口の増加が著しいため、人間活動が主要因である可能性を排除することはできない。しかしながら、東釧路貝塚と幣舞遺跡の比較においては、どちらからも尖頭鉾頭や有銚鉾頭などイルカ漁などに用いられたと考えられる漁撈具が出土しているが、これら漁撈具に関して両遺跡間で顕著な発達などは確認されておらず、この時代の個体群交代に関して人為的な原因を仮定することは難しい。近代以前の過剰な狩猟圧が示唆された海棲哺乳

類の例としては、9世紀のアイスランド入植に伴うセイウチの地域個体群絶滅(Keighley et al. 2019)や、13世紀のポリネシア人のニュージーランド定住に伴うニュージーランドアシカの個体群交代(Collins et al. 2014)が報告されているが、これらの例は全て陸上で狩猟可能な鰭脚類に関するものであり、沖に出なければ捕獲できないイルカに対する当時の狩猟圧が過剰であった可能性は考えにくい。

本研究では釧路の2遺跡から出土したイルカ類43個体全ての放射性炭素年代を測定したが、その結果、東釧路貝塚におけるイルカ漁はおよそ4200年前に終了したこと、その後3000年前に幣舞遺跡でイルカ漁が再開されるまでおよそ1000年に渡るイルカ漁の空白期が存在したことが示唆された(図2)。4200年前は急激な寒冷化が世界各地を襲い、この気候変動が当時繁栄していたエジプト古王国の崩壊やメソポタミアのアッカド帝国滅亡の一因となったと考えられている(4200年前イベント)。日本列島においても、当時国内最大級の集落であった三内丸山遺跡(青森市)の放棄(Kajita et al. 2018)や礼文島の植生の変化(Leipe et al. 2018)がこのイベントと同期することが報告されており、特に北日本において強い影響を受けたことが示唆される。東釧路貝塚におけるイルカ漁の終了もまた、このイベントと同期している。4200年前の寒冷化によって釧路沿岸のイルカ個体群に変動が起こり、この結果、東釧路貝塚ではイルカ漁が行えなくなったのではないだろうか。この推測が正しいのであれば、4200年前の気候変動は陸上環境だけでなく海洋環境にも大きな影響を及ぼしたことになる。

おわりに

本研究では、4200年前イベントの前後2つの時代における大規模な先史時代捕鯨遺跡を有する釧路を舞台に、このイベントの前後でイルカ個体群に大きな変動が起きたことが示唆された。4200年前の寒冷化は北日本だけでなく世界各地に強い影響を及ぼしており、このため、当時の海洋環境変動もまた世界規模であったことが推測される。今回釧路で発見された個体群交代劇と似たような出来事が、4200年前に世界各地の海で起きていたのではないだろうか。

ここで最初の疑問に戻ろう。海棲メガファウナの先史時代の絶滅記録はなぜ存在しないのか。気候変動の影響を海洋環境は陸上環境ほど強くは受けなかったという仮説は本研究からは否定される。人類活動に関しては、イルカなど完全な海棲種の場合は影響が少なかつただろうが、セイウチやニュージーランドアシカの例が示す通り、鰭脚類など半海棲種はかなり強い影響を受けたと考えられる。残されるのは、海棲動物の先史時代の絶滅が見過ごされているという仮説である。

日本は世界最古の先史時代捕鯨サイトの一つであり、古くは縄文早期の貝塚からも様々な種の高橋哺乳類の骨が出土する。人知れず絶滅してしまった高橋メガファウナの骨が、こうした貝塚に埋まっている可能性もゼロではない。東京湾のように温暖多湿な地域の貝塚でも、保存状態さえよければ、8000年も前の骨からでもDNA分子を得ることができる(図2)。寒冷な北海道であれば、もっと古い時代の骨にもDNA分子が残されているはずである。今後は、より多様な時代や地域における高橋メガファウナの古代DNA研究を通して、先史時代の日本沿岸の動物相を復元し、我々が気づかぬうちに失ってしまった(かもしれない)生物多様性の姿を明らかにしたい。

謝辞

本稿の基となった原著論文(Kishida et al. 2025)の共著者全員に感謝する。

引用文献

- Alves, E. Q., Macario, K., Ascough, P. and Bronk Ramsey, C. 2018. The worldwide marine radiocarbon reservoir effect: definitions, mechanisms, and prospects. *Reviews of Geophysics*, 56, 278-305.
- Collins, C. J., Rawlence, N. J., Prost, S., Anderson, C. N. K., Knapp, M., Scofield, R. P., Robertson, B. C., Smith, I., Matisoo-Smith, E. A., Chilvers, B. L. and Waters, J. M. 2014. Extinction and recolonization of coastal megafauna following human arrival in New Zealand. *Proceedings of the Royal Society B*, 281, 20140097.
- Hayano, A., Amano, M. and Miyazaki, N. 2003. Phylogeography and population structure of the Dall's porpoise, *Phocoenoides dalli*, in Japanese waters revealed by mitochondrial DNA. *Genes and Genetic Systems*, 78, 81-91.
- Hayano, A., Yoshioka, M., Tanaka, M. and Amano, M. 2004. Population differentiation in the Pacific white-sided dolphin *Lagenorhynchus obliquidens* inferred from mitochondrial DNA and microsatellite analyses. *Zoological Science*, 21, 989-999.
- Iwahara, Y., Mitani, Y. and Miyashita, K. 2017. Estimation of environmental factors that influence migration timing and distribution of Pacific white-sided dolphins around Hokkaido, Japan. *Pacific Science*, 71, 303-318.
- Iwahara, Y., Shirakawa, H., Miyashita, K. and Mitani, Y. 2020. Spatial niche partitioning among three small cetaceans in the eastern coastal area of Hokkaido, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 637, 209-223.
- Kajita, H., Kawahata, H., Wang, K., Zheng, H., Yang, S., Ohkouchi, N., Utsunomiya, M., Zhou, B. and Zheng, B. 2018. Extraordinary cold episodes during the mid-

- Holocene in the Yangtze delta: Interruption of the earliest rice cultivating civilization. *Quaternary Science Reviews*, 201, 418-428.
- Kawahata, H., Ishizaki, Y., Kuroyanagi, A., Suzuki, A. and Ohkushi, K. 2017. Quantitative reconstruction of temperature at a Jōmon site in the Incipient Jōmon Period in northern Japan and its implications for the production of early pottery and stone arrowheads. *Quaternary Science Reviews*, 157, 66-79.
- Kishida, T., Namigata, S., Nakanishi, T., Niiyama, Y. and Kitagawa, H. 2024. Dolphins from a prehistoric midden imply long-term philopatry of delphinids around Tokyo Bay. *Biological Journal of the Linnean Society*, 143, blad159.
- Kishida, T., Sawada, K., Namigata, S., Takabatake, T., Suzuki, M., Takezoe, N., Yamamoto, T., Nakanishi, T. and Kitagawa, H. 2025. Hidden population turnover of small odontocetes in the northwestern North Pacific during the Holocene. *Biology Letters*, 21, 20240525.
- Keighley, X., Pálsson, S., Einarsson, B. F., Petersen, A., Fernández-Coll, M., Jordan, P., Olsen, M. T. and Malmquist, H. J. 2019. Disappearance of Icelandic walruses coincided with Norse settlement. *Molecular Biology and Evolution*, 36, 2656-2667.
- Kuzmin, Y. V., Burr, G. S., Gorbunov, S. V., Rakov, V. A. and Razjigaeva, N. G. 2007. A tale of two seas: Reservoir age correction values (R , ΔR) for the Sakhalin Island (Sea of Japan and Okhotsk Sea). *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B*, 259, 460-462.
- Leipe, C., Müller, S., Hille, K., Kato, H., Kobe, F., Schmidt, M., Seyffert, K., Spengler, R., Wagner, M., Weber, A. W. and Tarasov, P. E. 2018. Vegetation change and human impacts on Rebun Island (Northwest Pacific) over the last 6000 years. *Quaternary Science Reviews*, 193, 129-144.
- Shishikura, M., Echigo, T. and Kaneda, H. 2007. Marine reservoir correction for the Pacific coast of central Japan using ^{14}C ages of marine mollusks uplifted during historical earthquakes. *Quaternary Research*, 67, 286-291.
- Stuart, A. J. 2015. Late Quaternary megafaunal extinctions on the continents: a short review. *Geological Journal*, 50, 338-363.