

みんなくりポジトリ

国立民族学博物館学術情報リポジトリ National Museum of Ethnology

動物のドメスティケーション：
アンデス高地で利用されるラクダ科家畜の遺伝的特
徴と家畜化をめぐる問題

メタデータ	言語: Japanese 出版者: 公開日: 2010-03-23 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 川本, 芳 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.15021/00001152

アンデス高地で利用されるラクダ科家畜の遺伝的特徴と家畜化をめぐる問題

川本 芳

京都大学霊長類研究所

多様な環境への人間の適応は文化の多様性を基盤にしており、野生生物のドメスティケーションはその文化的多様性を象徴する行為である。本稿では、特に遺伝学研究から家畜化や家畜利用を考え、アンデス高地のラクダ科家畜の特徴を議論した。近年の系統地理研究から、多くの主要家畜の起源が多元的なこと、家畜の可動性（易動性）の影響が強いことが明らかになってきた。また家畜の改良には、品種間交雑だけでなく交雑可能な野生種や再野生化した家畜との交雑も関与している。アンデスでは、多様な栽培植物と対照的にラクダ科動物に特化した家畜化が起り、リヤマとアルパカが生まれた。野生種との関係が遺伝学および考古学から研究され、近年の研究では多系起源説が支持されている。高地における家畜化をチベットのヤクの例と比べると、アンデスでの家畜化は搾乳を伴わない定住的な牧畜、生殖隔離のない野生種たちが同所分布し潜在的に交雑しうる点で特徴づけられる。

- | | |
|--------------------------|------------------------|
| 1 はじめに | 4.2 アンデスとチベットの比較 |
| 2 家畜をめぐる遺伝学研究 | 5 アンデス高地におけるラクダ科動物の家畜化 |
| 2.1 祖先の拡大と家畜化 | 5.1 遺伝的特徴と家畜起源の仮説 |
| 2.2 家畜の系統地理学 | 5.2 アンデス高地における家畜化の特異性 |
| 3 家畜化における交雑の影響 | 5.3 遺伝学研究の展開 |
| 4 アンデス高地での domestication | |
| 4.1 家畜と栽培植物 | |

*キーワード：アンデス，ラクダ科動物，家畜化，遺伝的特徴，系統地理

1 はじめに

霊長類の遺伝的多様性や進化の研究によると、ヒトの遺伝的特徴には他の霊長類と際立った違いがみられる。遺伝子には同じ種でも個体による違いがある。図1はチンパンジー、ゴリラ、オランウータンとヒトの遺伝子の個体（個人）差をくらべた結果である。この図が示すように、ヒトの遺伝子多様性は類人猿よりかなり低い。

現代人 (*Homo sapiens*) は極圏や高地を含む地球のさまざまな環境に進出し生活している。しかし、霊長類としてみたヒトは環境適応に付随する遺伝子変化が乏しいのである。対照的に、人類生誕地のアフリカや、アジアの熱帯林で、絶滅を心配するほど数

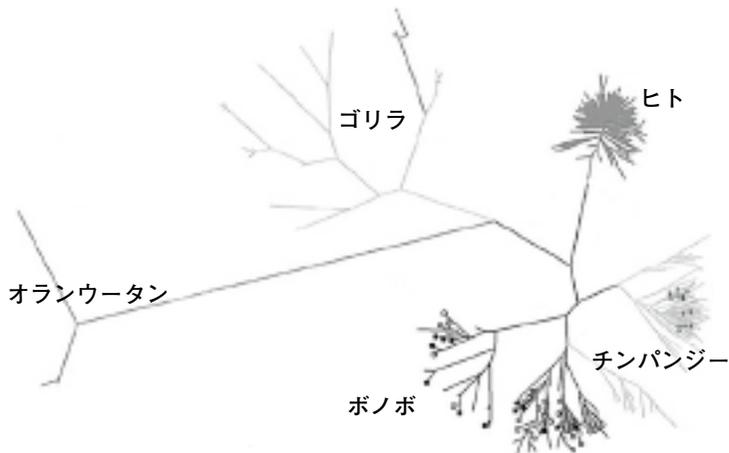


図1 ミトコンドリア DNA 塩基配列の個体変異にみられる多様性について、ヒトと類人猿をくらべた結果 (Gagneux et al. 1999を改変)。世界各地のヒト (811人) の遺伝子多様性は類人猿にくらべて低いため、全体のまとまりが強くなる。

が減っている類人猿たちは、分布が狭いにもかかわらず、個体の遺伝的な違いが大きいのである。このコントラストについて、どちらが自然かといえば、ヒトが霊長類の中で例外的と見るべきだろう。多様な地球環境に拡大した現代人は、適応に相応する遺伝子多様性が少ない形で定着している。このことはヒトが生物として他がなし得なかった進化的適応を遂げていることを意味する。この適応の本質は、環境を自分たちに合わせることであり、そこでは言語発達による非遺伝的伝達としての文化に支えられる適応があることは明らかであろう (川本 2005)。多様な環境へのヒトの適応は、文化の多様性を基盤にしており、家畜や栽培植物を生んだ domestication もその文化的多様性を象徴する行為と考えられる。

現代人は生活環境に見合う衣食住を工夫し実現しつづけている。本稿では、特に遺伝学研究の視点からみた家畜化や家畜利用について論を進め、後半では南米アンデス高地に生じたラクダ科家畜に関する研究を紹介しその特徴について考える。

2 家畜をめぐる遺伝学研究

2.1 祖先の拡大と家畜化

現代人の祖先が地球に拡大した歴史について、近年の研究は次のようなシナリオを描いている。

人類発祥地であるアフリカから祖先は大きく 2 回の拡大を遂げた。第一の拡大で原人や旧人が誕生した。しかしその多くは現代人の直系祖先ではない。10万年前以内に起きたと推定される第二の拡大では、新人と呼ばれる現代人の直系祖先が各地に拡大し、先



図2 草食哺乳類家畜の主要家畜化センターの分布 (Bruford et al. 2003を改変)

住していた原人を駆逐しながらユーラシア大陸の東西に広がり、さらに氷期に陸橋化していたベーリング海峡を渡りアメリカ大陸に達した。

この生存圏拡大の歴史に照らすと、家畜化の歴史はどう整理できるのだろうか。以後の話では、衣食住と深く関わる大型草食哺乳類家畜を中心に話を進める。

Diamond (1997) は民族の歴史の地域差を論じた“Guns, Germs, and Steel” (邦訳『銃・病原菌・鉄』)の中で、20世紀までに家畜化された100ポンド (約45キログラム)以上の体重をもつ草食哺乳類を「メジャーな5種」と「マイナーな9種」に分類した。前者にはヒツジ、ヤギ、ウシ、ブタ、ウマが入り、後者にはヒトコブラクダ、フタコブラクダ、ロバ、トナカイ、スイギュウ、ヤク、バリウシ、ガヤル、リャマ／アルパカを挙げている。これらの家畜の起源は議論中だが、Bruford et al. (2003) を引用し家畜化の主要センターの位置を図2に示した。この図から分かる特徴は、家畜化拠点の位置を大陸別で見ると、Diamond が示した計14の畜種のうち、13種が北アフリカを含むユーラシアに起源し、アフリカのサハラ砂漠以南では皆無ということである。そして、南米大陸のリャマとアルパカだけが例外である。祖先の拡大と定着の中で起きた環境を自分に都合よく改変する家畜化という営みの多くはユーラシアで進み、南米でのラクダ科動物の家畜化は、この営みの中心から外れた場所で拡大の末に起きたことが理解できる。

2.2 家畜の系統地理学

遺伝子を標識にした家畜化の研究は、分子生物学やゲノム科学の進歩により近年大きく発展している。各地に分布する多様な品種や、近縁な野生原種から試料を集め、世界規模でDNA配列などの分子情報をくらべる研究が、いろいろな家畜を対象に進んでき

た。品種の示す遺伝子多様性や分子系統関係から、家畜化の歴史を論ずるだけでなく、遺伝子系統の地理的分布を支配する原因とその過程を問題にする系統地理学 (phylogeography) の研究が行われている。各家畜でこうした研究が進み、祖先の営為としての家畜化の差違を、畜種をくらべて議論する研究も生まれている。Zeder *et al.* (2006) は細胞質にある小器官ミトコンドリアの DNA (mtDNA, mitochondrial DNA) の多様性をくらべ、系統地理上の不連続性 (discontinuity) を基準に、家畜で3つのカテゴリーを分類した。第1は不連続性の強い家畜で、ウシ、スイギュウ、ブタが代表とされている。第2は逆に不連続性の乏しい家畜で、ウマが代表である。第3は中間的な不連続性を示すヒツジ、ヤギ、イヌ、そしてリヤマ/アルパカである。

mtDNA が利用されるのにはいくつかの理由がある。この遺伝子は核の DNA とは別に自己複製し、細胞質中のミトコンドリアにあり、いくつもコピーをもつ。その進化スピード (突然変異の蓄積速度) は大きく、短時間で変化しやすいため進化時間としては短い家畜化の歴史でも関係を議論しやすい。重要な特徴のひとつは母性遺伝することで、母から子にしか遺伝子が伝わらない。従って、家畜の系統地理関係や移動を推定するときは、母系 (メスの家系) の類縁性を考える必要がある。また、メスが動かねば、地理的な類縁性を推論することはできない。

以下では、各畜種の例を取り上げ、系統地理の不連続性に関する違いを簡単に説明する。

【ウシ】 (図3)

ウシの研究では、mtDNA の違いからヨーロッパ系とインド系のウシが明瞭に区別され、系統地理で不連続性が認められている (Troy *et al.* 2001; Bradley and Magee 2006)。さらに、化石に残る DNA の分析では、絶滅した野生原種の候補であるオーロックスとも現生のウシは分化しており、家畜化が独立に進行したと予想されている。さらに、これ以外に異なった家畜化の可能性としてアジアでバンテンからバリウシの家畜化 (Kikkawa *et al.* 2003; Nijman *et al.* 2003) やクーブレーの家畜化 (Hassanin *et al.* 2006) が推定されている。

【スイギュウ】 (図4)

スイギュウには染色体数が異なる河川タイプと沼沢タイプがあり、mtDNA (Tanaka *et al.* 1996; Lau *et al.* 1998; Kumar *et al.* 2007) や他の分子でこれらの2系統は明瞭に区別できる。両タイプのスイギュウの交雑はいくつかの地域で起きているが、東南アジアから東アジアに沼沢タイプが分布し、バングラデシュ以西の地域には河川タイプが分布する (天野 2005)。ウシと同様にスイギュウでも系統地理の不連続性が認められ、その起源は多元的だと考えられている。

【ブタ】 (図5)

Larson *et al.* (2005) は広地域のイノシシとブタの mtDNA を調査し、遺伝子分布の不連続性から少なくとも6回の家畜化がブタの成立に関与したと推定している。ブタで

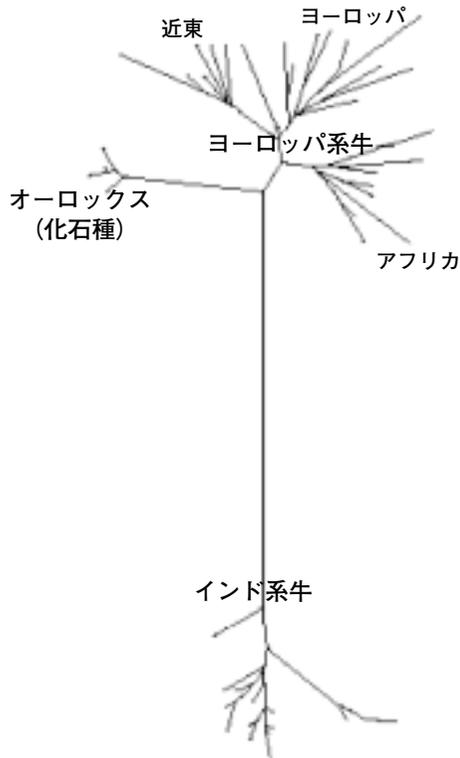


図3 ミトコンドリア DNA 塩基配列（非コード領域の201塩基）の違いから推定されたウシと化石種（オーロックス）の分子系統関係（Troy *et al.* 2001を改変）。ヨーロッパ系とインド系の2系統が区別できる。

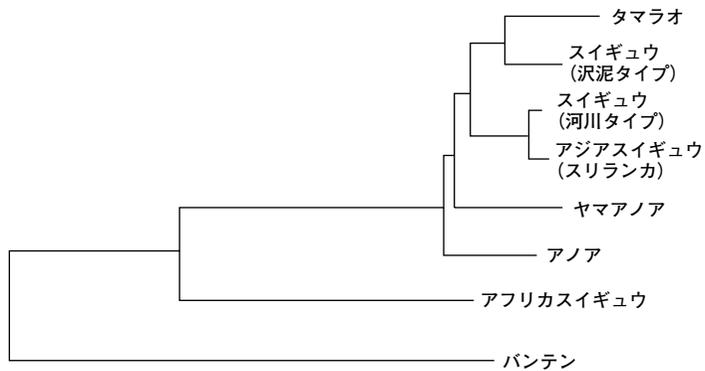


図4 ミトコンドリア DNA 塩基配列（チトクローム b 遺伝子の1,140塩基）の違いから推定されたスイギュウと野生種の分子系統関係（Tanaka *et al.* 1996を改変）。河川タイプと沢泥タイプの2系統が区別でき、近縁野生種に違いが認められる。

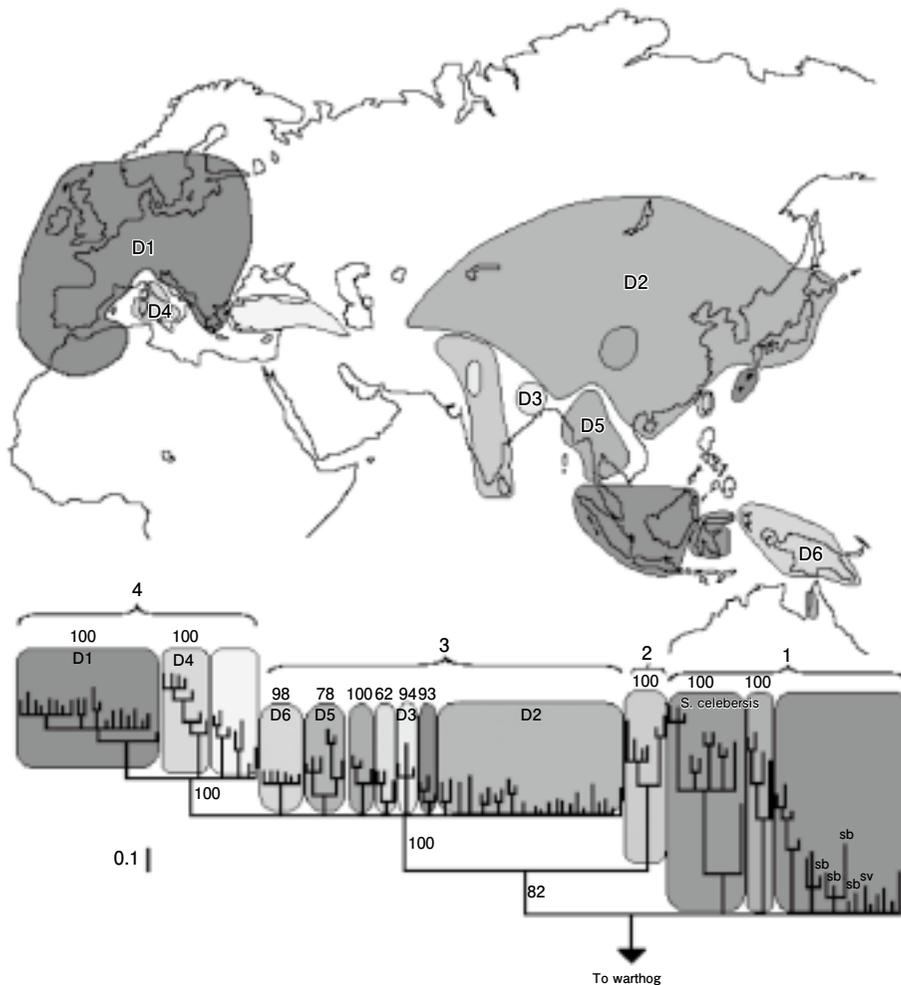


図5 ミトコンドリア DNA 塩基配列 (非コード領域の663塩基) の違いから推定されたブタとイノシシの系統地理 (Larson *et al.* 2005を改変)。ブタには分布地域が異なる少なくとも6つのグループ (D1からD6) が認められる。

は家畜化のあと野生種イノシシとの交雑や再野生化の影響が考えられている。家畜化に関係して複雑な状況が予想される畜種だが、系統地理ではブタも不連続性を示す。

【ウマ】 (図6)

Jansen *et al.* (2002) の結果では、ウマには多様な mtDNA 変異タイプがあるものの、系統地理では明瞭に分節化した構造が認められない。野生種モウコノウマ (プルツェワルスキー馬) のタイプを加えても、こうした関係に変化はなく、この畜種は系統地理の不連続性がないタイプの代表とみなすことができる。

【ヒツジ】(図7)

Hiendleder *et al.* (2002) の結果では、ヒツジと野生原種の関係は単純でない。家畜種の mtDNA には2系統の遺伝子グループが区別できる。野生種ムフロン(ヨーロッパとアジアに分布)の家畜化への関与は明らかで、家畜の起源は多面的であるといえるが、特徴的な遺伝子タイプの地理的分布は不連続性を示すわけではない。家畜化後の野生種との交雑(後述)や交易による移動の影響が予想されている。

【ヤギ】(図8)

Luikart *et al.* (2001) の結果では、家畜種の mtDNA に3系統の遺伝子グループが区別できる。一方、地域間の遺伝的分化は少なく、地域内の多様性が大きい。遺伝子タイプの分布から家畜化は少なくとも2箇所で行われ、その後の交易による移動の影響が予想でき、明瞭ではないが系統地理に不連続性は認められる。

【イヌ】(図9)

イヌの直系祖先はおオカミと推定されている。Vilà *et al.* (1997) の結果では、イヌの mtDNA には少なくとも4系統の遺伝子グループが区別され、複数の地域でおオカ

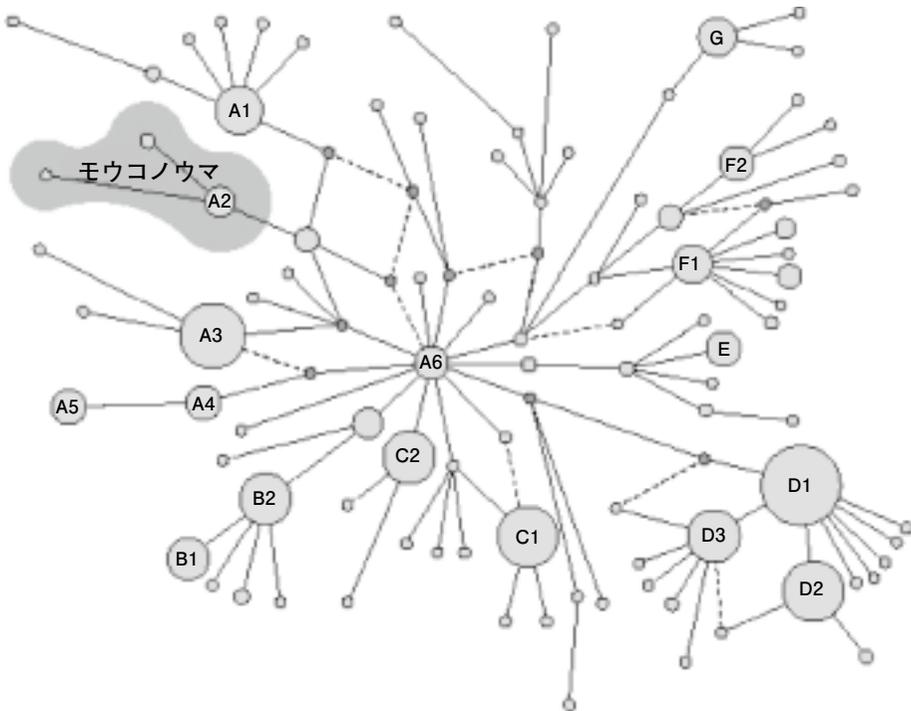


図6 ミトコンドリア DNA 塩基配列(非コード領域の247塩基)の違いから推定されたウマと野生種モウコノウマ(復元種)の分子系統関係(Jansen *et al.* 2002を改変)。ウマでは明瞭に地域特異性のある遺伝子タイプが認められない。

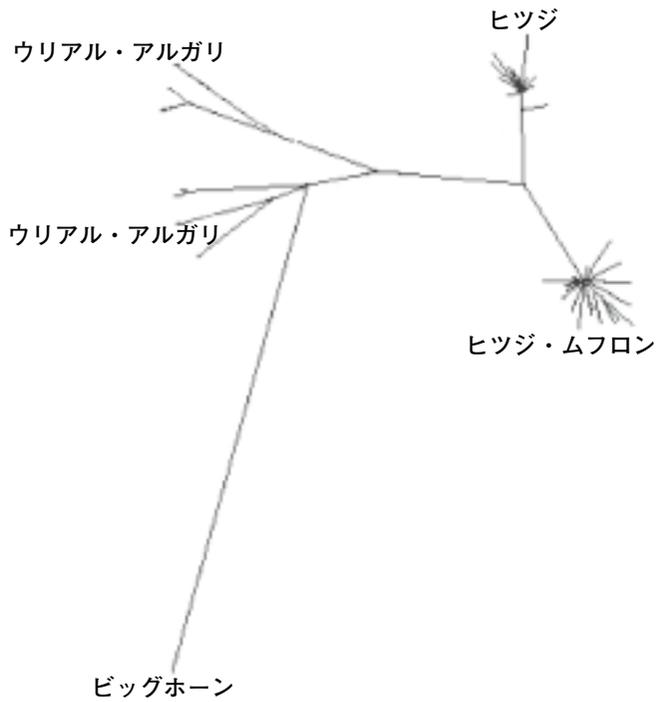


図7 ミトコンドリア DNA 塩基配列（非コード領域の1,045塩基）の違いから推定されたヒツジと野生種の分子系統関係（Hiendleder *et al.* 2002を改変）。ヒツジには2系統が区別でき、一方は野生種ムフロンがもつタイプと同じクラスターに含まれる。

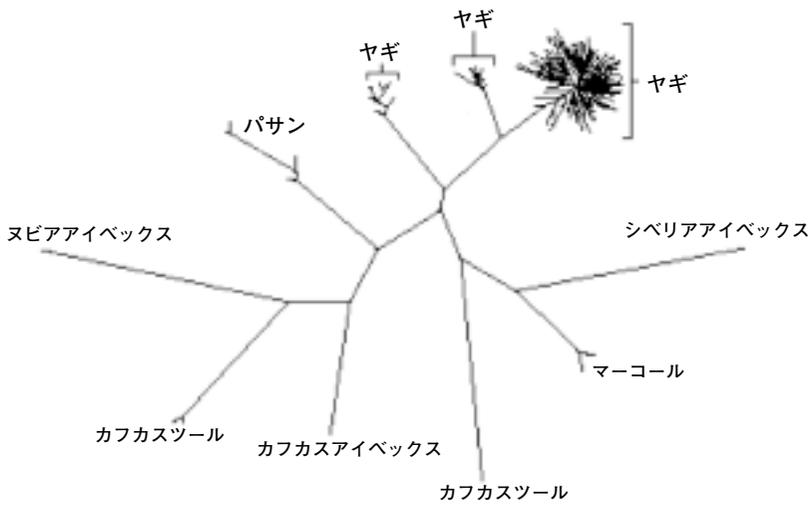


図8 ミトコンドリア DNA 塩基配列（非コード領域の481塩基）の違いから推定されたヤギと野生種の分子系統関係（Luikart *et al.* 2001を改変）。ヤギのタイプから3系統が区別でき、いずれも近縁野生種のタイプから区別できる。

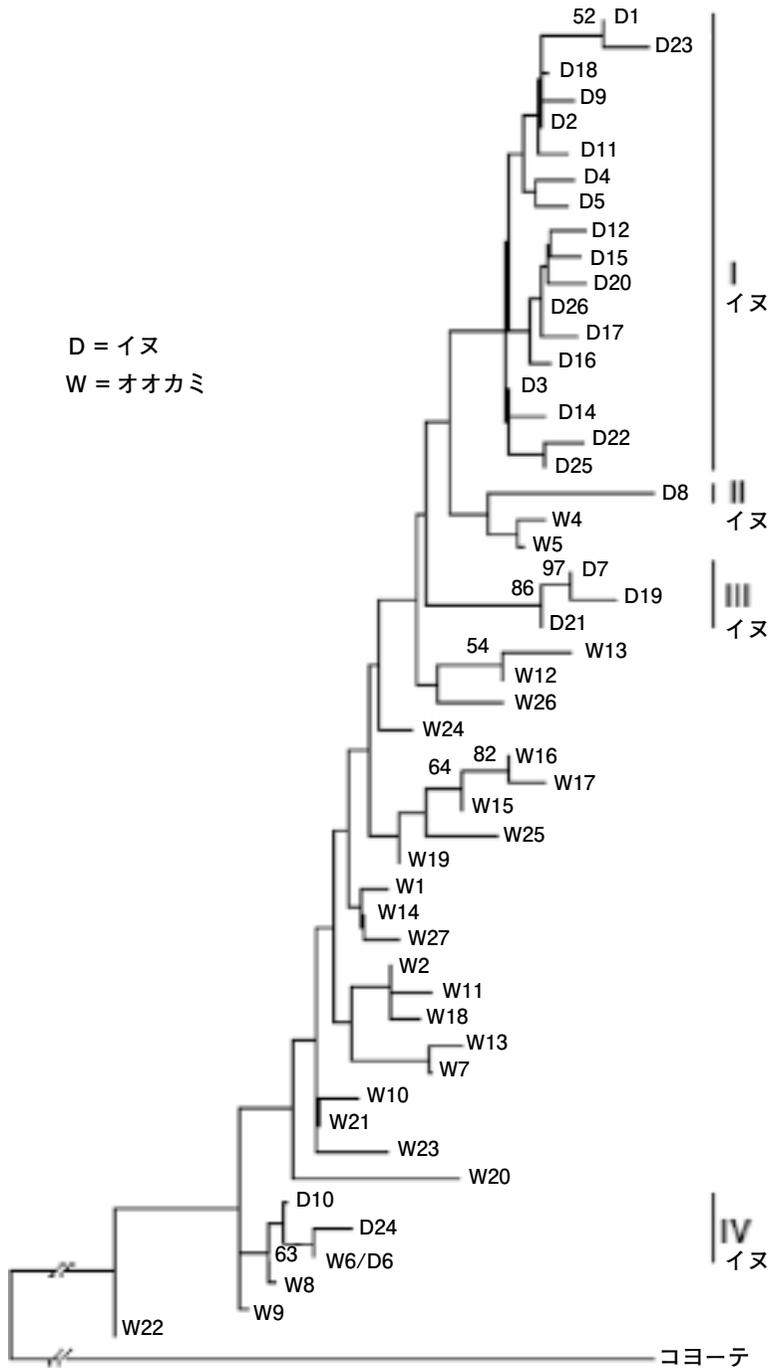


図9 ミトコンドリア DNA 塩基配列（非コード領域の261塩基）の違いから推定されたイヌ、オオカミ、コヨーテの分子系統関係（Vilà et al. 1997を改変）。イヌのタイプから4系統が区別でき、オオカミがもつ多様なタイプと複雑な関わりを示す。

ミから家畜化，ないしは家畜化後の交雑を生じた可能性がある (Verardi *et al.* 2006; Wayne and Ostrander 2007)。系統地理に不連続性はあるが，その構造は明瞭でない。また，イヌは早い時期に家畜化されているが，化石 mtDNA の分析を行った Leonard *et al.* (2002) の結果では，北アメリカ大陸で家畜化されたという証拠はない。

【リヤマ／アルパカ】 (図10)

Kadwell *et al.* (2001) の結果では，野生種のグアナコとビクーニャでは mtDNA タイプのグループが野生種特異的に区別できる。しかし，家畜種のリヤマとアルパカでは，両グループに属するタイプが混在し，系統地理的な不連続性が判然としない。家畜化は多元的に起きた可能性があるが，家畜種で区別がつかない原因は家畜化そのもの，ないしはその後に生じた交雑の影響があると考えられている (Wheeler *et al.* 2006)。

個々の畜種により歴史の違いはあるが，系統地理研究の成果は，多くの家畜の成立が多元的な起源をもつこと，家畜では特に人為的な影響としての畜種の可動性 (易動性) が mtDNA などの遺伝子分化の支配要因として重要であること，を示している。

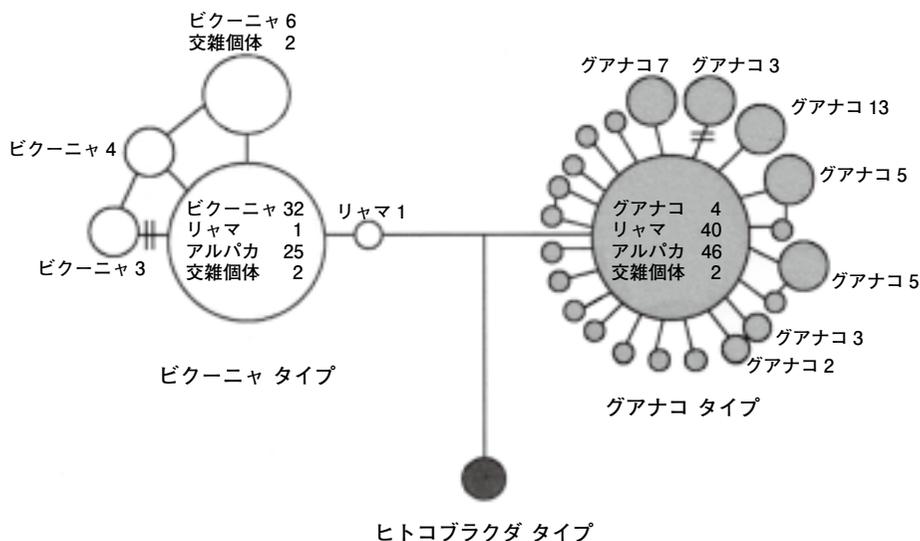


図10 ミトコンドリア DNA 塩基配列 (チトクローム b 遺伝子の158塩基) の違いから推定されたグアナコ，ビクーニャ，リヤマ，アルパカの分子系統関係 (Kadwell *et al.* 2001を改変)。野生種のグアナコとビクーニャはこの遺伝子で区別できる。また，家畜種ではリヤマの多くがグアナコタイプを示し，アルパカが両野生種のタイプを示す。家畜種では交雑の影響が予想されるが，〈グアナコとリヤマ〉，〈ビクーニャとアルパカ〉の近縁性が考えられる。

3 家畜化における交雑の影響

系統地理研究の発展とともに、家畜における遺伝子分布の重要な支配要因と考えられることに交雑の影響がある。家畜そのものが交雑起源の場合もあるが、むしろ家畜化後の野生種との接触が問題にされている。人間が繁殖管理するようになった動物では、異なる特徴をもつ動物を交雑する方法が改良に利用されてきた。こうした改良には、品種間の交雑だけでなく、交雑可能な野生種や再野生化した家畜との交雑も考えられる。改良の視点で考えるなら、野生種の家畜化という初期家畜化だけでなく、その後の改良も家畜化の範疇に含めて考えることも必要である。人間が利用する家畜資源の多様性は、交雑で増やせるものであり、野生種との交雑を介した遺伝的改良が意図的に進められてきた場合が無視できない。

遺伝子に見られる多様性と家畜化に要した時間の関係から、Vilà *et al.* (2005) は主要組織適合性遺伝子 (MHC) で時間から期待される以上に多様性が大きい原因として、家畜では交雑の影響が大きいと推論し、おそらくは原種との戻し交雑が重要だったと考えている。

家畜化における交雑の影響について、Arnold (2004) は、ひとつ以上の遺伝形質で区別できる生物が自然状態でうまく交雑することを「ナチュラルな交雑」と呼び、特にウシ、ヤギ、ヒツジ、スイギュウのように歩く食糧貯蔵庫 (walking larders) の性格が強い家畜や、イヌのように食用でなくても人手で動き交雑する可能性の強い家畜について、交雑の影響を議論している。この中で、feral な (再野生化した) 集団が関与する交雑で以下のふたつの可能性が挙げられている。

- 1) 隔離家畜 → 野生化家畜 → 隔離家畜との「ナチュラルな交雑」 → 隔離家畜のサイクル
 - 2) 隔離家畜と再野生化家畜間の遺伝的接触 (introgression) → 野生型動物の形成
- 1) の例はブタの家畜化、2) の例としてはヒツジとヨーロッパムフロンが類似する理由が想定されている。ただし、ムフロンの起源については異論があり、ここに想定された起源の異なる feral 集団もしくは家畜集団との反復交雑ではなく、ヒツジの再野生化とする考えもある (Hiendleder *et al.* 1998; 2002)。

4 アンデス高地での domestication

4.1 家畜と栽培植物

南米に現代人の祖先が到達した時期は、出アフリカにはじまる地球規模での拡大の一番最期だったと考えられる。その経路はユーラシアからベーリング海峡を渡り北米大陸に達し、その後南下したと推定されている (Martin 1973)。しかし、これ以前に先住

者が新大陸に達していたことがチリ南部の Monte Verde 遺跡の発見で明らかになり、先住者の影響が問題になっている (Meltzer 1997; Dillehay 1999; Fiedel 2000)。人類は遅くとも約 1 万年前には南米大陸南端に達していたと考えられる。一方、ラクダ科動物が南米大陸に達した時期はそれよりずっと古く、約 300 万年前頃に北米大陸から侵入し、現生種のグアナコとビクーニャの祖先は 200 万年前には存在したと考えられる (Martin 1984)。

ベーリング海峡を越えた現代人の祖先は海峡を西から東へ向かったのに対して、ラクダ科動物の祖先は海峡を東から西に渡り、旧世界でヒトコブラクダやフタコブラクダに進化した。一方、北米大陸では侵入した人間の狩猟圧で短い期間に多数の哺乳類が絶滅したと考えられている (Martin 1984)。しかし、なぜか南米に達した人間の手でグアナコやビクーニャは絶やされることなく、他の家畜化センターとは明らかに異なる場所であり、リヤマとアルパカという特異な家畜を生み出したのである。

南米での domestication には家畜と栽培植物の間で際立ったコントラストがある。アンデスは栽培植物の宝庫とも言うべき多種多様な作物の誕生地であり、ジャガイモ、インゲンマメ、ピーナッツ、パパイヤ、ペピーノ、トウガラシ、カボチャ、トマト、タバコ、ワタなど世界各地で栽培される植物だけでなく、キヌア、マカ、ヤコン、チェリモヤなどのローカルだが重要な栽培植物の原産地でもある (山本 2007a)。しかし、家畜ではリヤマとアルパカ以外に目立つものは皆無で、ラクダ科動物以外では食用に利用されるテンジクネズミくらいしかない。大量絶滅を起こすほど狩猟を重ねたアンデス高地民の祖先は、環境に適應する過程で多くの植物を栽培化し、ラクダ科動物に特化する家畜化を達成した。アンデスはそういう場所であり、祖先の生存における環境適應として、高地への適應が重要だったことは疑いようがない。

2006 年 6 月に報じられたペルー中部のチャンカイ谷シクラス遺跡の神殿とみられる石造建築の遺構発見や、同国の都市遺構カラル遺跡の標高は約 360 メートルと低い。シクラスでの放射性炭素による出土物の年代測定結果は約 4800~4100 年前で、旧世界の古代文明に匹敵する文明の存在が話題になっている。ペルー中部のフニン高原で標高 4420 メートルのテラルマチャイ遺跡から発掘された骨の研究により、この地でのリヤマやアルパカの家畜化は 6000~5500 年前と推定されており (Wheeler 1995)、シクラスやカラルの都市遺構の時期より古い。都市と高地文明の関係はこれからの研究を待つしかないが、アンデスの高地文明における植物と動物の domestication は、結果的に旧世界の例とは違い、多様な栽培植物に反して乏しい家畜という特徴をもつ。

4.2 アンデスとチベットの比較

旧世界で高地の野生動物の家畜化が進んだ場所にチベットがある。低緯度の高地でアンデスと同様に特異な野生動物の家畜化が進んだチベット周辺では、ウシ科のヤク (*Bos*

grunniens) が家畜化され使役や搾乳などに利用されている。ヤクの家畜化については不明なことが多いが、Guo *et al.* (2006) は mtDNA の研究から、チベットや青海省の家畜ヤクは野生ヤクからこの地域で単系的に家畜化されたと推定している。

高地で誕生した文明の代表であるアンデス文明やチベット文明のいずれの場合も特異な家畜化を伴うことは、人類の環境改変による地球規模の拡大を語る上で象徴的である。いずれの地域でも、これらの家畜は高地生活に不可欠の存在となり、高地で生まれた文明を支えたことは疑いがない。しかし、アンデスとチベットの人々の環境利用には違いがある。山本・稲村 (2007) は中央アンデス、中部ヒマラヤ、チベット高原の生態条件の違いが、農業や牧畜の形態の違いに与えた影響を論じている。この中で、中央アンデスは〈高度差を利用した農耕—高地での定住的な放牧 (定牧)〉、中部ヒマラヤは〈多民族が分担する高度差を利用した農耕—標高差のある草地を季節移動する放牧 (移牧: トランスヒューマンズ)〉、チベット高原は〈谷部を利用する農耕—移牧と遊牧〉が特徴だとしている。

高地の文明に付随する特異な家畜の domestication という点に共通性はあるが、チベットはアンデスのような栽培植物の domestication 中心地ではない。チベット高原の主要作物であるソバやオオムギ (チンコー) は、もともとこの地で栽培化され広がった栽培植物ではない。また、中部ヒマラヤに多いジャガイモやトウモロコシといった主要作物の原産地は新大陸である。家畜利用では、アンデスの〈定住性—搾乳なし〉、チベットの〈放牧—搾乳あり〉、ネパール・ヒマラヤの〈移牧—搾乳あり〉、のコントラストが現れている。ネパール・ヒマラヤではシェルパ族を中心にヤクとウシの伝統的な交雑利用がある (稲村・本江 2000)。雑種強勢を利用するこうした家畜利用は、チベットとその周辺地域に特徴的なものである。動物と植物の domestication の複合から考えると、高地で家畜化された動物の農耕への関与も問題となる。アンデスについて山本 (2007b) は、ジャガイモ、オカ、オユコ、マシュアなど中央アンデス高地で発達した根栽農耕文化がリャマやアルパカの多い地域と重なること、糞の施肥など家畜飼育と根栽の関係が深いこと、を指摘している。

さらに興味深いことに、高地に適応した人間自身の体でも、アンデスとチベットには違いのあることがわかってきた。チベットでは低酸素の高地順応で、動脈血酸素飽和度に遺伝支配の関与があるが、アンデスでは認められない。チベットでは高地適応の際に人体の遺伝的改変を起こすような自然選択圧がかかったと考えられている (Beall 2007a; 2007b)。

5 アンデス高地におけるラクダ科動物の家畜化

5.1 遺伝的特徴と家畜起源の仮説

アンデスにはラクダ科の野生種と家畜種が2種類ずつ生息する。野生種はグアナコ (*Lama guanicoe*) とビクーニャ (*Vicugna vicugna*) で、家畜種はリヤマ (*Lama glama*) とアルパカ (*Lama pacos*) である。表1のように、種によって形態や分布に違いがある (Goñalons and Yacobaccio 2006; 川本 2007)。しかし、4種は互いに交雑可能で交雑個体には妊性もあり、種間に生殖隔離がないことが特徴である。

これらの動物の遺伝的特徴について、近年は mtDNA や核遺伝子を調べ、系統関係や遺伝子多様性に関する比較研究が報告されている。また、これらの研究からアンデスにおけるラクダ科家畜の起源、特に家畜化に関係した野生種の評価が変化してきた。Stanley *et al.* (1994) や Kadwell *et al.* (2001) の研究から、グアナコをリヤマ、アルパカの祖先と考える旧来の単系説に対立する多系説が提唱された。この説では、〈グアナコからリヤマ〉、〈ビクーニャからアルパカ〉の家畜化という二元説ないしは〈グアナコからリヤマ〉、〈リヤマとビクーニャの交雑からアルパカ〉の家畜化という交雑説、を考えている。グアナコとリヤマ、ビクーニャとアルパカの遺伝的近縁性は核遺伝子であるマイクロサテライト DNA (Kadwell *et al.* 2001) や血液タンパク質遺伝子 (Kawamoto *et al.* 2004; 2005) でも支持されている。また、遺伝子にみられる多様性の比較から、リヤマやアルパカでは交雑の影響で野生種に特徴的な遺伝子が複雑に混合した状況が推定されている (Kadwell *et al.* 2001; Kawamoto *et al.* 2005)。

表1 南米ラクダ科動物4種の特徴

形質	グアナコ	ビクーニャ	リヤマ	アルパカ
体高 (cm)	100-120	70-90	109-119	94-104
成体体重 (kg)	96-130	40-55	130-150	59.4±7.3
門歯形状				
乳歯				
歯根	あり	あり	あり	あり
形態	スプーン状	矩形状	スプーン状	矩形状
エナメル	歯冠全体	唇側上部	歯冠全体	上唇側
永久歯				
歯根	あり	なし	あり	あり
形態	へら状	矩形状	へら状	矩形状
エナメル	歯冠全体	唇側全体	歯冠全体	唇側上部
毛質	並	良	並	良
毛色	均一	均一	多様	多様
生息地	広域	高原のみ	広域	高原のみ
採食地嗜好性	乾燥高原	高地湿原	乾燥高原	高地湿原

5.2 アンデス高地における家畜化の特異性

地球の他地域で起きた家畜化に照らすと、アンデス高地におけるラクダ科動物の家畜化には特徴が二つある。第一は搾乳文化がなくユーラシアの高地にある放牧や移牧といった牧畜形態がないこと、第二は生殖隔離のない関係種が高地で同所的に分布し自然ないは人為的に交雑しうること、である。

家畜利用で肉、毛皮、糞（施肥）、使役（運搬）、に関しては世界の他地域と違いがない。アンデス高地の衣食住で特にラクダ科動物の魅力を想像すると、輸送では海岸から高原の高低差を移動する能力があり体の大きいグアナコが魅力的だったと想像できる。防寒では、ラクダ科野生種（特にビクーニャ）がもつ緻密で良質な毛の利用は家畜化の動機として考えられる。一方、タンパク質資源としての価値については、アンデス高地に特異な事情が考えられる。南米のラクダ科動物で乳の質が低いことはなく、脂肪、タンパク質、糖分の含有率では他の有蹄類家畜に劣らない（図11）。搾乳がない理由として、乳量の低さ、搾乳行為を嫌う動物の習性、人間の乳糖消化能力の低さ、などが挙げられるが、いずれも決定的な理由とはいえない（Gade 1999）。別の理由として、単純に必要ながなく知らなかったことが考えられる。実際、16世紀のスペイン統治以降にヨーロッパから導入された乳牛の生乳や乳製品の利用は南米で現在定着しており、少なくとも乳糖消化能力といった生理的原因是は考えにくい。

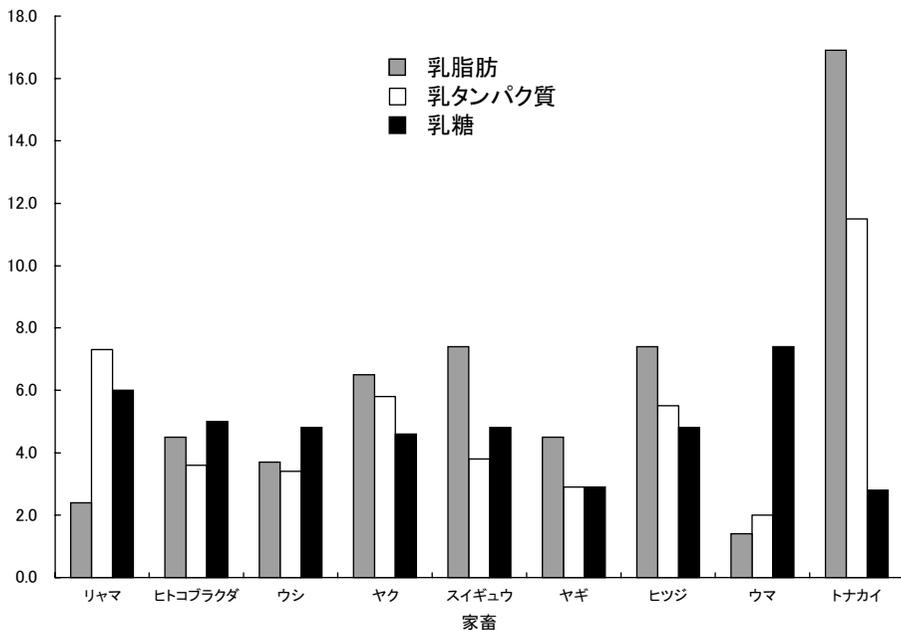


図11 搾乳に利用される家畜とリヤマの乳成分の比較。乳脂肪、乳タンパク質、乳糖の成分比率でくらべると、家畜化で搾乳の対象にならなかったリヤマの乳成分が他より劣ることはない（Gade 1999）

それでは、なぜ乳が必要なかったのだろうか。食物資源として欠けたのには、他の食物で需要が満たされたことが考えられる。高地における食問題を domestication に重ねると、アンデスでは豊富な栽培植物からの栄養摂取が可能であっただろう。つまり、アンデス高地民の食品リストに乳がないのは、栄養価のある作物摂取ができたからという考えである。実際に何を食べていたかについては、考古学やミイラの同位体分析の研究成果を待つ必要がある（関・米田 2004; 米田 2007）。

家畜の肉などの利用があるにもかかわらず、牧畜技術としての搾乳が発達しなかったことを、旧世界のステップ遊牧民における家畜化を狩猟起源とする考えに照らすなら、仔を隔離し搾乳するのは違う家畜化のプロセスが想像できる。南米の家畜化センターと予想される中央アンデスにみられる牧畜は定住性が強く、農耕と強く結びつき、高度差のある空間で多様な作物の生産を背景に成立している。こうした牧畜の成立要因の違いは、旧世界の牧畜と異質のアンデス高地文明の特徴といえるだろう（稲村 2007）。従って、定牧移農的な農牧複合としてラクダ科野生動物の家畜化が多様な栽培植物の domestication に補完される条件を考えると、両者が同時的ないしは前後する形で成立したことが想像できる。

高地環境への適応で、輸送と防寒は家畜が必要な重要な理由だったと考えられる。文字をもたないインカ文明では広大な領土を統一するために地域を結ぶ物流や情報伝達の手段にリヤマが不可欠だった（オチョア・マックァリー 1994）。交通網が発達した現代以前は、荷駄用家畜としてリヤマは牧民と農民の緊密な経済関係の維持に役立っていた（稲村 1995）。広域の運搬や移動で家畜に求められた資質には、単に持久性やスピードだけでなく、起伏があり酸素条件が違う範囲の移動能力が求められたと考えられる。この条件を満たす野生種はグアナコであり、この制約だけを考えると輸送に利用されたリヤマがグアナコを祖先に家畜化されたプロセスが考えやすい。高地でしか生存できない野生種ビクーニャが、二元論で同じく高地でしか生存できない家畜種アルパカの作出に関わったと考えることもうなずける。

高地への機能的順応に遺伝的改変が伴うかという問題では、アンデスとチベットの高地民の比較研究が進んでいる（Beall 2007）。高地適応形質で有意な遺伝率がみられるチベットでは、ヒトへの自然選択圧が予想されている。また、具体的な支配因子候補には HIF1（hypoxia-inducible factor 1：酸素恒常性のマスターレギュレーター）が挙げられ、この遺伝子では低地民とチベット高地民の DNA 配列の反復回数の違いが報告されている（Suzuki *et al.* 2003）。一方ヤクについても、この遺伝子産物のひとつ（HIF-1 α ）の発現が青海—チベット高原の家畜ヤクの脳、肺、腎臓で特異的に高いことが最近報告されている（Wang *et al.* 2006）。アンデス高地民では、チベットのような自然選択の証拠は認められないが、南米のラクダ科家畜ではどうなのか、分布に違いのある動物種で異なるか、は不明である。家畜の起源や酸欠回避への人為選択の有無を知る

手がかりになるかもしれない、今後の研究が望まれる。

高地では酸素以外にも寒冷への適応が求められる。衣料としての毛や皮は、高地や高緯度の寒冷地以外の場所では狩猟で得る肉の副次的な産物であったと考えられる（西村 2003）。マンモスハンターの末裔である南米の高地民が、再生利用できる毛を求めなければ、おそらくラクダ科動物は北米だけでなく南米でも絶滅していただろう。狩猟による肉と毛皮の利用は続いたが、結果的に狩猟圧で絶滅は起きなかった。出土する織物で、ペルー海岸部の場合には約3000年前の遺跡から獣毛が出土する（鳥居 2007）。南米の場合、低地では綿が織物の主材料だが、高地では獣毛がこれに代わる。良質な被毛の再生利用は、リヤマやアルパカが登場したのちも、野生種（ビクーニャ）の追い込み、毛刈りという形でインカ時代の「チャク」に残った（稲村・川本 2005）。追い込みによる捕獲は、標高4000メートル以上のプナと呼ばれる高原を舞台に行われる。人垣で追い込まれる動物は、自然状態で群れ（家族群、若オス群、はぐれオスの3型がある）を作り、強いナワバリをもつ（大山 2007）。グアナコはビクーニャより行動圏が広いが、基本的に同様の習性をもつ。これらの野生種は生け捕りが可能であり、高地に同所ないしは接所的に生存する状況があるため、後述する交雑も起きる。おそらくは、定住した高地民の祖先は、日常これらの野生動物に接し、家畜化を含む生活への利用を図ったと考えられる。

家畜飼養は作物栽培と関わりがある。アンデス高地ではジャガイモ栽培などに家畜の糞尿が肥料に利用される（山本 2007b）。また、家畜の糞は土と混ぜて小屋の建築材にも利用される（Alvigni 1979）。おそらく、これらの排泄物の利用は、家畜化のあと二次的に生じたもので、家畜化の直接的原因ではなかったと想像する。しかし、派生的とはいえ糞利用は作物増産にとってプラスになり、高地での生活を向上させたと考えられる。

アンデス高地におけるラクダ科動物の家畜化の第二の特徴に挙げた生殖隔離がないことに議論を移そう。野生原種と家畜の遺伝的交流は他地域の家畜や家禽で起きておりアンデス高地に限った話ではない（野澤・西田 1981）。アンデスの特徴は、野生種であるグアナコやビクーニャがプナ（高原）環境で互いに共存し、その空間を家畜種であるリヤマやアルパカも利用している点である。しかも、生殖的隔離なしに共存する状態が家畜化のあとも広く、長く続いていることは、旧大陸の家畜では類例のないことといえる。しかし、野生種と家畜種の遺伝的交流が頻繁に起きてきたとは考えられない状況もある。その証拠のひとつは毛色における野生種と家畜種の違いである。リヤマとアルパカには顕著な毛色の個体変異が観察され、こうした家畜化に伴う毛色多型の発生は、他地域の家畜化と変わらず普遍的に起こる現象と考えられる（Hammer 1990; 野澤 1995）。毛色多型には遺伝子突然変異が関係しており、色素発現の主要遺伝子群は哺乳類で共通している（Searle 1968）。リヤマやアルパカでは色、紋様、毛長などに目立

った変異がある。しかし、グアナコやビクーニャは毛色が一律のパターンで、茶色の非アグチタイプ（一本の毛の中に2種類のメラニンが層状に分布しないタイプ）の毛色で腹部付近の色が白い。定量的な観察記録はないが、家畜種の遺伝子の影響が野生種で毛色変異として現れることはあったとしても多くないようである。一方、野生種から家畜種への遺伝子の流入については、野生種に特徴的な腹部と背部の毛色の違いがあるので、識別が可能かもしれない。しかし、家畜に多様な毛色遺伝子があり、組み合わせでどのような表現型になるかが不明なため、判定は容易でないように思う。

リヤマとアルパカの遺伝的交流はワリ（wari）と称される交雑個体がいることから明らかである。またパコビクーニャ（pacovicuña）と称される動物はアルパカとビクーニャの交雑個体を意味する。ペルーのプノ（Puno）県ではアルパカ毛の生産量を増やすために、リヤマとアルパカの交雑が行われている（稲村・川本 2005）。さらに、インカ時代の種畜の長距離輸送（オチョア・マックァリー 1994）や政府機関や民間団体による品種導入の奨励（稲村・川本 2005）により、家畜の遺伝子プールの人為改変が続いていることは間違いない。家畜化後の改変の影響があることを考えると、遺伝標識を利用して家畜の起源を現生の動物だけから解明することは容易でないと考えられる。人為改変の影響を避けるには、調査地や対象動物を選ぶことが重要になろう（Kawamoto *et al.* 2005）。

アルパカの起源に関する二元論にはふたつの仮説がある。そもそもビクーニャだけが関与したのか、ビクーニャとリヤマの交雑によるのか、は遺伝子研究で検証できていない。実在する動物の形態や生態にみられる形質と mtDNA 遺伝子等の既知の特性から考えると、Arnold（2004）が提案した再野生化した集団の関与の証拠は今のところはなく、ブタやヒツジで想定された野生的家畜の存在はアンデス高地で考えにくいように思う。

5.3 遺伝学研究的展開

遺伝子変異の調査から、家畜起源については一元論に代わり二元論が、さらに野生種と家畜種の遺伝子多様性のちがいから家畜での交雑の影響が議論されるようになった（Kadwell *et al.* 2001; Kawamoto *et al.* 2005; Wheeler *et al.* 2006）。しかし、こうした議論のもとになる各種動物の比較データは不十分で、推論の根拠になったペルーを中心とした地域以外の遺伝子変異について、断片的だが新しい知見が近年報告されている。

野生の2種については、ペルー以外の地域に生息する動物の特徴が報告されてきた。Maté *et al.*（2004）は mtDNA を分析し、アルゼンチン由来のグアナコとビクーニャでは、ペルーの例のようにタイプが二分できず、重複することを発見した。家畜種のリヤマとアルパカではペルーと同様に共通のタイプをもつ傾向が観察されている。また、

アルゼンチンのパタゴニアに分布するグアナコの研究では、調べた4地域間で遺伝的な分化は弱く（全体分化の5.6%）、分断隔離の影響はあまり強くない（Maté *et al.* 2005）。また、Marin *et al.* (2007) はビクーニャの mtDNA につきペルー、チリ、アルゼンチンの29地域で詳細な比較を行い、異なった2系統を発見し、現在の分布に至る過程で、最終氷期（12000–14000年前）以降に祖先の分布地域が拡大したと推定している。mtDNA や核のマイクロサテライト DNA の地域変異や分化に関する調査結果は、チリのフェゴ島などのグアナコ（Sarno *et al.* 2000; 2001）、チリやボリビアのビクーニャ（Sarno *et al.* 2004）、アルゼンチンのグアナコとリヤマ（Bustamante *et al.* 2002; 2003）でも報告されている。分析する遺伝子の違いや、発見した遺伝子タイプの比較同定が進んでいないため、包括的な種差や地域差の把握はできていない。今後の研究が進み、野生種や家畜種がもつ遺伝子の自然分布、多様性、系統地理が明らかになれば、さらに家畜の起源に関する仮説や家畜種の交雑状況が検討できるだろう。

謝 辞

本稿をまとめるにあたり、国立民族学博物館共同研究会「ドメスティケーションの民族生物学的研究」（代表者：山本紀夫）で助言と意見をいただいた参加者にお礼申し上げます。ウシとスイギュウに関する系統研究については、麻布大学獣医学部の田中和明先生にご教示いただきました。

本研究で紹介したアンデス高地のラクダ科動物の遺伝学的研究は文部科学省科学研究費補助金による研究「アンデス高地における環境利用の特質に関する文化人類学的研究」（平成13–16年度 基盤研究(A) (1)13371010代表者 山本紀夫）および「高地環境における家畜と近縁野生種の生態と遺伝学的関係に関する学際的研究 —中央アンデスを中心に—」（平成17–19年度 基盤研究(B) 17401038 代表者 稲村哲也）の成果を含みます。

文 献

Alvigini, Pier Giuseppe

1979 *The Fibres Nearest To The Sky*. Tokyo: Light Printing.

天野 卓

2005 「水牛の起源と系譜」『在来家畜研究会報告』22: 53–64.

Arnold, Michael L.

2004 Natural hybridization and the evolution of domesticated, pest and disease organisms. *Molecular Ecology* 13: 997–1007.

Beall, Cynthia M.

2007a Detecting natural selection in high-altitude human populations. *Respiratory Physiology & Neurobiology* 158: 161–171.

2007b Two routes to functional adaptation: Tibetan and Andean high-altitude natives.

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 8655–8660.
- Bradley, Daniel G. and David A. Magee
 2006 Genetics and the origins of domestic cattle. In Melinda A. Zeder, Daniel G. Bradley, Eve Emshwiller and Bruce D. Smith (eds.) *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, pp. 317–328. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.
- Bruford, Michael W., Daniel G. Bradley and Gordon Luikart
 2003 DNA markers reveal the complexity of livestock domestication. *Nature Reviews* 4: 900–910.
- Bustamante, A. V., A. Zambelli, D. A. De Lamo, J. von Thungen and L. Vidal-Rioja
 2002 Genetic variability of guanaco and llama populations in Argentina. *Small Ruminant Research* 44: 97–101.
- Bustamante, A. V., M. L. Maté, A. Zambelli and L. Vidal-Rioja
 2003 Isolation and characterization of 10 polymorphic dinucleotide microsatellite markers for llama and guanaco. *Molecular Ecology Notes* 3: 68–69.
- Diamond, Jared
 1997 *Guns, Germs and Steel: The Fates of Human Societies*. New York: W. W. Norton & Company. (邦訳: 『銃・病原菌・鉄』㊦㊧ (2000), 倉骨彰訳, 東京: 草思社)。
- Dillehay, Tom D.
 1999 The late Pleistocene cultures of South America. *Evolutionary Anthropology* 7: 206–216.
- Fiedel, Stuart J.
 2000 The peopling of the New World: present evidence, new theories, and future directions. *Journal of Archaeological Research* 8: 39–103.
- Gade, Daniel W.
 1999 *Nature and Culture in the Andes*. Madison: The University of Wisconsin Press, Madison.
- Gagneux, Pascal, Christopher Wills, Ulrike Gerloff, Diethard Tautz, Phillip A. Morin, Christophe Boesch, Barbara Fruth, Gottfried Hohmann, Oliver A. Ryder and David S. Woodruff
 1999 Mitochondrial sequences show diverse evolutionary histories of African hominoids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96: 5077–5082.
- Goñalons, Guillermo L. Mengoni and Hugo D. Yacobaccio
 2006 The domestication of South American camelids: A view from the South-central Andes. In Melinda A. Zeder, Daniel G. Bradley, Eve Emshwiller and Bruce D. Smith (eds.) *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, pp. 228–244. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.
- Guo, Songchang, Peter Savolainen, Jianping Su, Qian Zhang, Delin Qi, Jie Zhou, Yang Zhong, Xinquan Zhao and Jianquan Liu
 2006 Origin of mitochondrial DNA diversity of domestic yaks. *BMC Evolutionary*

Biology 6: 73.

Hammer, Helmut

1990 *Domestication: The Decline of Environmental Appreciation*. Cambridge: Cambridge University Press.

Hassanin, Alexandre, Anne Ropiquet, Raphaël Cornette, Michel Tranier, Pierre Pfeffer, Philippe Candegabe and Michèle Lemaire

2006 Has the kouprey (*Bos sauveli* Urbain, 1937) been domesticated in Cambodia? *Comptes Rendus Biologies* 329: 124-135.

Hiendleder, S, K. Mainz, Y. Plante and H. Lewalski

1998 Analysis of mitochondrial DNA indicates that domestic sheep are derived from two different ancestral maternal sources: no evidence for contributions from urial and argali sheep. *Journal of Heredity* 89: 113-120.

Hiendleder, Stefan, Bernhard Kaup, Rudolf Wassmuth and Axel Janke

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.

稲村哲也

1995 『リャマとアルパカーアンデスの先住民社会と牧畜文化』東京：花伝社。

2007 「旧大陸の常識をくつがえすアンデス牧畜の特色」山本紀夫編『アンデス高地』pp. 259-277, 京都：京都大学学術出版会。

稲村哲也・本江昭夫

2000 「多様な家畜と交配のシステム」山本紀夫・稲村哲也編『ヒマラヤの環境誌—山岳地域の自然とシェルパの世界』pp. 171-181, 東京：八坂書房。

稲村哲也・川本 芳

2005 「アンデスのラクダ科動物とその利用に関する学際的研究—文化人類学と遺伝の共同」関雄二・木村秀雄編『歴史の山脈—日本人によるアンデス研究の回顧と展望』（国立民族学博物館調査報告 55）pp. 119-174, 大阪：国立民族学博物館。

Jansen, Thomas, Peter Forster, Marsha A. Levine, Hardy Oelke, Matthew Hurles, Colin Renfrew, Jürgen Weber and Klaus Olek

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.

Kadwell, Miranda, Matilde Fernandez, Helen F. Stanley, Ricardo Baldi, Jane C. Wheeler, Raul Rosadio and Michael W. Bruford

2001 Genetic analysis reveals the wild ancestors of the llama and the alpaca. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 268: 2575-2584.

川本 芳

2005 「遺伝子からみた多様性と人間の特徴」日高敏隆編『生物多様性はなぜ大切か?』pp. 73-96, 京都：昭和堂。

2007 「家畜の起源に関する遺伝学からのアプローチ」山本紀夫編『アンデス高地』pp. 361-385, 京都：京都大学学術出版会。

- Kawamoto, Yoshi, Akio Hongo, Yuji Toukura, Tetsuya Inamura, Norio Yamamoto, Yuichi Sendai and Emiko Torii
- 2004 A preliminary study on blood protein variations of wild and domestic camelids in Peru. *Report of the Society for Researches on Native Livestock* 21: 297-304.
- Kawamoto, Yoshi, Akio Hongo, Yuji Toukura, Yoshihiko Kariya, Emiko Torii, Tetsuya Inamura and Norio Yamamoto
- 2005 Genetic differentiation among Andean camelid populations measured by blood protein markers. *Report of the Society for Researches on Native Livestock* 22: 41-51.
- Kikkawa, Y., T. Takada, Sutopo, K. Nomura, T. Namikawa, H. Yonekawa and T. Amano
- 2003 Phylogenies using mtDNA and *SRY* provide evidence for male-mediated introgression in Asian domestic cattle. *Animal Genetics* 34: 96-101.
- Kumar, S., M. Nagarajan, J. S. Sandhu, N. Kumar, V. Behl and G. Nishanth
- 2007 Mitochondrial DNA analyses of Indian water buffalo support a distinct genetic origin of river and swamp buffalo. *Animal Genetics* 38: 227-232.
- Larson, Greger, Keith Dobney, Umberto Albarella, Meiying Fang, Elizabeth Matisoo-Smith, Judith Robins, Stewart Lowden, Heather Finlayson, Tina Brand, Eske Willerslev, Peter Rowley-Conwy, Leif Andersson and Alan Cooper
- 2005 Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication. *Science* 307: 1618-1621.
- Lau, C. H., R. D. Drinkwater, K. Yusoff, S. G. Tan, D. J. S. Hetzel and J. S. F. Barker
- 1998 Genetic diversity of Asian water buffalo (*Bubalus bubalis*): mitochondrial DNA D-loop and cytochrome b sequence variation. *Animal Genetics* 29: 253-264.
- Leonard, Jennifer A., Robert K. Wayne, Jane Wheeler, Raúl Valadez, Sonia Guillén and Carles Vilà
- 2002 Ancient DNA evidence for Old World origin of New World dogs. *Science* 298: 1613-1616.
- Luikart, Gordon, Ludovic Gielly, Laurent Excoffier, Jean-Denis Vigne, Jean Bouvet and Pierre Taberlet
- 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.
- Marín, J. C., C. S. Casey, M. Kadwell, K. Yaya, D. Hoces, J. Olazabal, R. Rosadio, J. Rodriguez, A. Spotorno, M. W. Bruford and J. C. Wheeler
- 2007 Mitochondrial phylogeography and demographic history of the vicuña: implications for conservation. *Heredity* 99: 70-80.
- Maté, M. L., A. Bustamante, G. Giovambattista, D. de Lamo, J. von Thüngen, A. Zambelli and L. Vidal-Rioja
- 2005 Genetic diversity and differentiation of guanaco populations from Argentina inferred from microsatellite data. *Animal Genetics* 36: 316-321.
- Meltzer, David J.
- 1997 Monte Verde and the Pleistocene peopling of the Americas. *Science* 276: 754-755.

- Nijman, I. J., M. Otsen, E. L. C. Verkaar, C. de Ruiter, E. Hanekamp, J. W. Ochieng, S. Shamsad, J. E. O. Rege, O. Hanotte, M. W. Barwegen, T. Sulawati and J. A. Lenstra
2003 Hybridization of banteng (*Bos javanicus*) and zebu (*Bos indicus*) revealed by mitochondrial DNA, satellite DNA, AFLP and microsatellites. *Heredity* 90: 10-16.
- 西村三郎
2003 『毛皮と人間の歴史』東京：紀伊國屋書店。
- 野澤 謙
1995 「家畜化と毛色多型」福井勝義編『講座 地球に生きる4 自然と人間の共生—遺伝と文化の共進化』pp. 113-142, 東京：雄山閣。
- 野澤 謙・西田隆雄
1981 『家畜と人間』東京：出光書店。
- オチョア JF・マックァリー K
1994 「ラクダ科の動物と人間をめぐる歴史」オチョア JF, マックァリー K, ボルトゥス J 著『アンデスの宝—その貴き動物たち—第1巻』pp. 36-286, Madrid: Francis O. Patthey and sons.
- 大山修一
2007 「ラクダ科野生動物ビクーニャの生態と保護」山本紀夫編『アンデス高地』pp. 335-359, 京都：京都大学学術出版会。
- Sarno, Ronald J., Lilian Villalba, Cristian Bonacic, Benito Gonzalez, Beatriz Zapata, David W. Mac Donald, Stephen J. O'Brien and Warren E. Johnson
2004 Phylogeography and subspecies assessment of vicuñas in Chile and Bolivia utilizing mtDNA and microsatellite markers: implications for vicuña conservation and management. *Conservation Genetics* 5: 89-102.
- Sarno, Ronald J, Victor A. David, William L. Franklin, Stephen J. O'Brien and Warren E. Johnson
2000 Development of microsatellite markers in the guanaco, *Lama guanicoe*: utility for South American camelids. *Molecular Ecology* 9: 1922-1924.
- Sarno, Ronald J., William L. Franklin, Stephen J. O'Brien and Warren E. Johnson
2001 Patterns of mtDNA and microsatellite variation in an island and mainland population of guanacos in southern Chile. *Animal Conservation* 4: 93-101.
- Searle, A. G.
1968 *Comparative Genetics of Coat Colour in Mammals*. London: Logos Press.
- 関 雄二・米田 穰
2004 「ペルー北高地の形成期における食性の復元—炭素・窒素同位体分析による考察」『国立民族学博物館研究報告』28: 515-537。
- Stanley, Helen F., Miranda Kadwell and Jane C. Wheeler
1994 Molecular evolution of the family Camelidae: A mitochondrial DNA study. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 256: 1-6.
- Suzuki, K., T. Kizaki, Y. Hitomi, M. Nukita, K. Kimoto, N. Miyazawa, K. Kobayashi, Y. Ohnuki and H. Ohno
2003 Genetic variation in hypoxia-inducible factor 1 α and its possible association with high altitude adaptation in Sherpas. *Medical Hypotheses* 61: 385-389.

- Tanaka, Kazuaki, Chester D. Solis, Joseph S. Masangkay, Kei-ichiro Maeda, Yoshi Kawamoto and Takao Namikawa
 1996 Phylogenetic relationship among all living species of the genus *Bubalus* based on DNA sequences of the cytochrome *b* gene. *Biochemical Genetics* 34: 443-452.
- 鳥居恵美子
 2007 「ラクダ科動物の毛を利用した染織文化」山本紀夫編『アンデス高地』pp. 387-405, 京都：京都大学学術出版会。
- Troy, Christopher S., David E. MacHugh, Jillian F. Bailey, David A. Magee, Ronan T. Loftus, Patrick Cunningham, Andrew T. Chamberlain, Bryan C. Sykes and Daniel G. Bradley
 2001 Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle. *Nature* 410: 1088-1091.
- Verardi, A., V. Lucchini and E. Randi
 2006 Detecting introgressive hybridization between free-ranging domestic dogs and wild wolves (*Canis lupus*) by admixture linkage disequilibrium analysis. *Molecular Ecology* 15: 2845-2855.
- Vilà, Carles, Jennifer Seddon and Hans Ellegren
 2005 Genes of domestic mammals augmented by backcrossing with wild ancestors. *Trends in Genetics* 21: 214-218.
- Vilà, Carles, Peter Savolainen, Jesús E. Maldonado, Isabel R. Amorim, John E. Rice, Rodney L. Honeycutt, Keith A. Crandall, Joakim Lundeberg and Robert K. Wayne
 1997 Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* 276: 1687-1689.
- Wang, D. P., H. G. Li, Y. J. Li, S. C. Guo, J. Yang, D. L. Qi, C. Jin and X. Q. Zhao
 2006 Hypoxia-inducible factor 1 α cDNA cloning and its mRNA and protein tissue specific expression in domestic yak (*Bos grunniens*) from Qinghai-Tibetan plateau. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 348: 310-319.
- Wayne, Robert K. and Elaine A. Ostrander
 2007 Lessons learned from the dog genome. *Trends in Genetics* 23: 557-567.
- Wheeler, Jane C.
 1995 Evolution and present situation of the South American Camelidae. *Biological Journal of the Linnean Society* 54: 271-295.
- Wheeler, Jane C., Lounès Chikhi and Michael W. Bruford
 2006 Genetic analysis of the origins of domestic South American camelids. In Melinda A. Zeder, Daniel G. Bradley, Eve Emshwiller and Bruce D. Smith (eds.) *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*, pp. 329-341. Berkeley and Los Angeles: University of California Press.
- 山本紀夫
 2007a 「栽培植物の故郷」山本紀夫編『アンデス高地』pp. 97-116, 京都：京都大学学術出版会。
 2007b 「中央アンデス根栽農耕文化論」山本紀夫編『アンデス高地』pp. 207-228, 京都：京都大学学術出版会。
- 山本紀夫・稲村哲也
 2007 「アンデスにおける高地文明の生態史観—ヒマラヤ・チベットとの比較」山本紀夫編『ア

ンデス高地』 pp. 529-555, 京都：京都大学学術出版会。

米田 謙

2007 「ミイラの同位体から食生活を読み解く」松本亮三・馬場悠男・篠田謙一監修『インカ・マヤ・アステカ展』カタログ pp. 220-222。

Zeder, Melinda A, Eve Emshwiller, Bruce D. Smith and Daniel G. Bradley

2006 Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology. *Trends in Genetics* 22: 139-155.

