

みんなのポジトリ

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

植物のドメスティケーション：ジャガイモの栽培化： ラクダ科動物との関係から考える

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: 大山, 修一, 山本, 紀夫, 近藤, 史 メールアドレス: 所属:
URL	https://doi.org/10.15021/00001146

ジャガイモの栽培化 ——ラクダ科動物との関係から考える——

大山 修一

首都大学東京 都市環境科学研究科

山本 紀夫

国立民族学博物館名誉教授

近藤 史

神戸大学 農学研究科

世界中で栽培されているジャガイモ（ナス属）の起源地はティティカカ湖畔を中心とする中央アンデス高地であり、アンデス高地の住民は古くからジャガイモを重要な食糧源として利用してきた。このジャガイモの近縁野生種は、路傍やゴミ捨て場、耕作地、インカの遺跡といった人為環境のみに生育するため、「雑草型」として記述されてきた。しかし、人類がアンデスに到達したのは今から1万年くらい前のことであり、それ以前にもジャガイモの近縁野生種は生育していたはずである。それでは、ジャガイモの近縁野生種はアンデスにおける人類の出現以前にはどこに生育していたのであろうか。本稿は、このような場所としてラクダ科動物の糞場を想定し、そこに分布する野生近縁野生種のひとつ *Solanum acaule* に着目して、ジャガイモ栽培化のプロセスを考える。

- | | |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <ul style="list-style-type: none">1 はじめに2 調査地：パンパ・ガレーラス国立自然保護区<ul style="list-style-type: none">2.1 ビクーニャの保護区2.2 気象条件3 アンデスのラクダ科野生動物<ul style="list-style-type: none">3.1 ビクーニャの生態3.2 糞場に生育するジャガイモの近縁野生種4 ビクーニャの糞場と野生型アカウレ<ul style="list-style-type: none">4.1 糞場という生育環境4.2 野生型アカウレの形態 | <ul style="list-style-type: none">5 ゴミ捨て場に生育する雑草型アカウレ<ul style="list-style-type: none">5.1 ゴミ捨て場という生育環境5.2 ゴミ捨て場に生育する雑草型アカウレの形態6 耕作地に生育する雑草型アカウレ<ul style="list-style-type: none">6.1 耕作地という生育環境6.2 耕作地に生育する雑草型アカウレの形態7 考察<ul style="list-style-type: none">7.1 野生型から雑草型へ7.2 アカウレの繁殖戦略：栄養繁殖と種子繁殖7.3 野生種のイモが肥大するための条件 |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|

*キーワード：ジャガイモ、近縁野生種、ビクーニャ、ドメスティケーション（家畜化・栽培化）、ラクダ科

1 はじめに

ジャガイモはコムギ、トウモロコシ、イネについて、栽培面積が世界第4位を占める重要な作物である¹⁾。このジャガイモはトマトやタバコ、トウガラシ、ナスなどと同じナス科 (*Solanaceae*) の植物であり、ナス (*Solanum*) 属に属している。ナス属の植物はきわめて多く、1,500種も知られているが、このうちの約150種が塊茎 (イモ) をつける、いわゆるジャガイモの仲間である。しかし、ジャガイモの仲間とはいっても、これらのほとんどが野生種であり、栽培種は7種にすぎない。また、この7種の栽培種のうち世界中で広く栽培されているのは1種 (*Solanum tuberosum*) だけであり、残りの6種 (*S. stenotomum*, *S. ajanhuiri*, *S. chaucha*, *S. phureja*, *S. juzepczukii*, *S. curtilobum*) はアンデス高地のみに分布が限られている。

一方、野生種の分布は広く、北はロッキー山脈から南はアンデス最南端のパタゴニアまでのアメリカ大陸に見られる。また、高度のうえでは海岸地帯から標高4,500mあたりの高地にまでおよぶ。ただし、この野生種には栽培種に近縁のものと遠縁のものがあり、栽培種の形成に関与したと考えられる近縁種はすべてペルーからボリビアにかけての中央アンデス高地に集中している。この近縁種の分布が中央アンデス高地に集中していることから、ティティカカ湖畔を中心とする中央アンデス高地がジャガイモの起源地だとされるのである (Correll 1962; Simmonds 1976; Huaman 1980; Hawkes 1990; 山本 2007a; 2008など)。

山本 (2004; 2008) は、ジャガイモの栽培化がどのように進んだのか、以下のように推察している。現在より1万年ほど前、アンデスに初めて人類が姿をあらわした頃、そこにはジャガイモだけではなく、栽培植物は何もなかった。すべての住民は農耕を知らず、狩猟や採集で暮らしていた。とくに「最初のアンデス人」は、現在では全滅したマストドンやウマ、リャマやアルパカの祖先にあたるラクダ科動物を狩猟の対象にしており、「大型動物のハンター」として知られている。しかし、人びとは動物だけを食糧としていたわけではなく、植物も食糧として積極的に取り入れていったと考えられている。狩猟とともに、植物を採集し、野生植物の種子や果実、さらには根や茎なども食糧にしていた可能性が高いのである。

このような暮らしのなかで、狩猟採集をしていた人びとは、身近にある可食部の比較的大きなイモ類を重要な食糧源として利用するようになったのであろう。人間が採集し、利用していた野生のイモ類はもともと人間の生活圏からあまり離れていない場所に自生していた可能性があり、後に栽培植物となるイモ類は、いわば人臭い人為的な環境だけに生育する「雑草」だったからである。

雑草といえば、一般には邪魔な植物あるいは役に立たない植物というイメージが強いが、ここで言う雑草とはそれとは異なる植物群のことである。すなわち、雑草とは人間



写真1 インカの遺跡（サクサイワマン）の石壁に自生している雑草型の野生ジャガイモ（*Solanum raphanifolium*）

が攪乱した環境のみに適応し、人間に随伴している植物のことである。つまり、雑草は路傍や畑、さらに空閑地などで生育し、自然林や自然草原には侵入しないのである。人間によって利用されるようになったイモ類もこのような雑草型のものであり、人間の身近にあったと考えられる。実際に、ジャガイモの栽培種に関連する祖先野生種の分布を先行文献で調べると、路傍やゴミ捨て場、耕作地、インカの遺跡といった人為環境下となっており（Hawkes 1990; Ugent 1981; Ochoa 1990など）、それらは雑草型とされるのである（写真1）。

このような人為環境として考えられる場所に、アンデス高地では動物の群れを囲い込もうとした動物の囲い場もある。アンデス高地にはリヤマとアルパカのラクダ科家畜がいるが、これらを家畜化する前には、その野生種を人間の管理下におこうとする努力が長いあいだ続けられたにちがいない。たとえば、動物の群を囲い込むような努力もあったと考えられるが、その囲い場には大量の糞尿が残された。これが大きな意味をもつ。人間の排泄物にせよ、動物の糞尿にせよ、そこには大量の窒素をはじめ、様々な物質が含まれている。その結果、糞場には、このような物質、とくに窒素に対して適応した、いわゆる好窒素植物がやがて生まれてくる。好窒素植物とは、窒素を肥料として与えると生育がよくなる植物のことである。一方、野生植物の多くは窒素肥料を与えると生長のバランスを失うことが知られている。

この糞場はこれまでほとんど注目されることはなかったが、私たちの調査によりジャガイモ近縁野生種の生育地としてきわめて重要な役割を果たしていることが明らかになった。さらに、この糞場はジャガイモの栽培化のプロセスを考える上でも大きな意味をもつ可能性がある、と私たちは考えている。そこで、本稿ではこの糞場に焦点をあて、ジャガイモの栽培化について考察しようとするものである。

本稿で明らかにしたい問題点は、主として以下の3点である。

- (1) ジャガイモの栽培化の前段階にあたる雑草化はどのようにおこったのか。
- (2) ジャガイモの栽培化はどのような道筋をたどったのか。
- (3) 栽培化の大きな結果であるイモ（塊茎）の肥大化はどのようにしておこったのか。

2 調査地：パンパ・ガレーラス国立自然保護区

2.1 ビクーニャの保護区

本稿は、主としてペルー南部高地に位置するパンパ・ガレーラスでの観察結果にもとづいて論を進める。したがって、まず同地の概要を述べておこう。パンパ・ガレーラスは、正式にはパンパ・ガレーラス国立自然保護区という。同地（14°S, 74°W）は地上絵で有名なナスカから東へ約80kmの距離に位置し、標高3,800～4,200mのなだらかな高原地帯である（図1）。このパンパ・ガレーラス国立自然保護区の歴史は、ラクダ科野生動物ビクーニャを保護してきた歴史でもある。ペルー政府はビクーニャを密猟から守るため、1967年にアヤクーチョ県のパンパ・ガレーラス6,500haの土地を国立自然保護区に指定した。その当時、パンパ・ガレーラスにおけるビクーニャの頭数は2,650頭にすぎず、密猟によって絶滅の危機に瀕していた²⁾。

フジモリ政権下の1990年代になり、国内の治安が回復し、農民によるビクーニャの

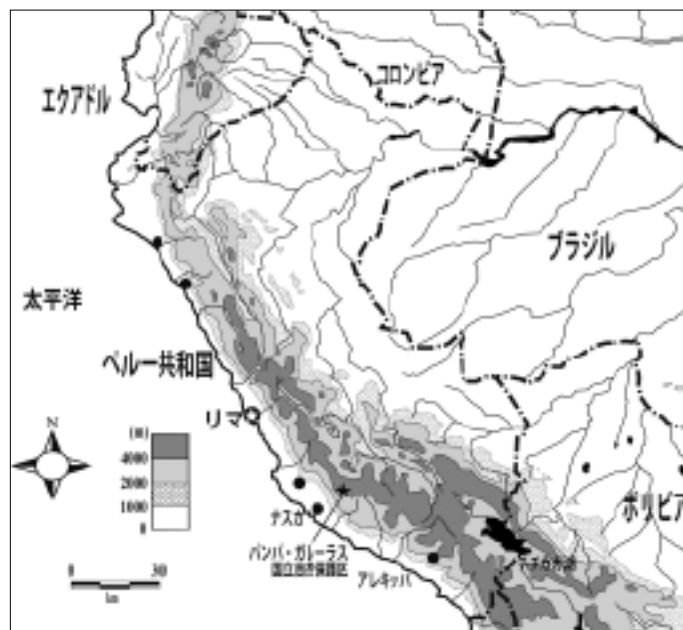


図1 調査地の位置：パンパ・ガレーラス国立自然保護区

合理的利用の環境が整備された（稲村 2007a）。各村が6～9月にかけてビクーニャを生け捕りにし、毛刈りをおこなっている。このような生け捕り猟はチャクと呼ばれる。各村では軍隊経験をもつ村びとを中心にレンジャーの組織化が進められ、訓練が積み重ねられている。また、ビクーニャの集団猟チャクの復活とビクーニャ毛の販売によって、住民主体の保護活動が進められ、ビクーニャの生息頭数が急速に増加している（Oyama 2006; 大山 2007a）。パンパ・ガレーラスにおけるビクーニャの生息頭数は1975年には1万4151頭、1980年には1万8335頭と着実に増加している（Cueto and Ponce 1985）。その後、1980年代の生息頭数については、治安の悪化によって記録が残っていないものの、現在では国立自然保護区の面積は75,000haにまで拡張され、アヤクーチョ県全体では1994年には1万8,430頭、1997年には3万3,377頭、2000年には4万390頭にまでビクーニャの頭数が増加している。

2.2 気象条件

パンパ・ガレーラスの気象条件を調べるために、レンジャーの住む事務所まにに気象測器を設置し、降雨量と気温を1時間間隔で計測した。図2は、2007年の気温と降雨量の月別値を示したものである。南半球のアンデスは日本の季節とは反対となるため、6月から9月までが冬季、12月から3月までが夏季となる。平均気温の最低値は7月の1.6℃、最高値は1月の5.9℃であり、年間を通じた平均気温は4.0℃であった。熱帯高地であるアンデスでは気温の年較差が小さい（Sarmiento 1986）。調査地においても、年較差は4.3℃になり、月ごとの平均気温の変動は小さいといえる。

最寒月（2007年7月）の最低気温は−5.3℃であり、その後、12月まで−4℃から

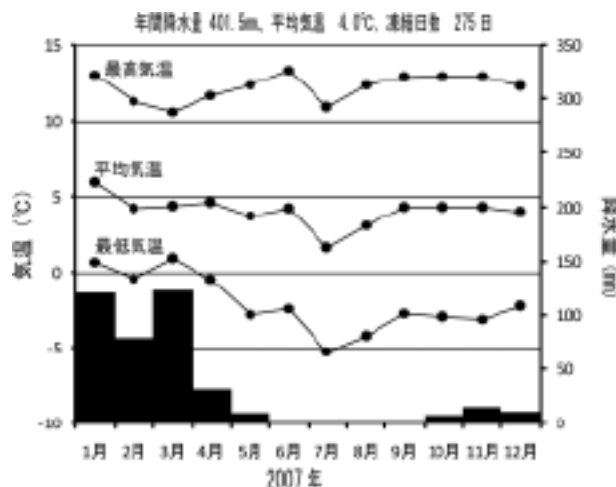


図2 パンパ・ガレーラス国立自然保護区（標高 3,975m）の気温と降水量（2007年1月～12月）

- 2℃くらいまでを推移する。夏季である1月から3月以外には、気温が氷点下にならで低下している。気温が氷点下にならで下がる凍結日は、1年間のうち275日になる。一方、最高気温は月ごとの変動が最低気温よりも小さく、2007年3月には10.6℃、それ以外の月には10～13℃前後を推移していた。

2007年の降雨量は、401mmである。降雨量の8割以上は、12月から3月までに集中する。この期間には草本が繁茂し、緑に覆われる。一方、乾季は長く、5月から10月までつづく。低温と長期にわたる乾燥は、草本の生育と生長量に大きな影響を及ぼすことになる。

3 アンデスのラクダ科野生動物

3.1 ビクーニャの生態

アンデスのラクダ科野生動物にはビクーニャ（写真2）のほか、グアナコ（*Lama guanicoe*）が生息する。南米のラクダ科動物にはアルパカとリャマという家畜が有名である。川本らの遺伝学的研究によると、ビクーニャとアルパカ、グアナコとリャマの遺伝子がたがいに近縁性の高いことが明らかになっている（Kawamoto *et al.* 2005; 川本 2007）。

ビクーニャの生息域は標高3,500m～4,800mであり、プルガル・ビダル（Pulgar Vidal 1996）の分類によると、そこはスニ帯とプナ帯に相当する。ビクーニャは毎日、水を飲み（Koford 1957）、グアナコほどには乾燥環境には適応していない。ビクーニャが採食するのはイネ科やカヤツリグサ科、マメ科、キク科などの草本であり、とくにやわらかい部位や若葉を好む。一方、グアナコは海岸付近から標高5,600m付近までを



写真2 ラクダ科野生動物ビクーニャ（*Vicugna vicugna*）：
写真は若オスの群れ。

移動し、広い行動圏を示す。パンパ・ガレーラスにおいてグアナコはビクーニャの生息域よりも西方の乾燥域に生息する。グアナコはアンデスの西側斜面の乾燥環境に適応し、イネ科やカヤツリグサ科の草本だけではなく、サボテンや棘のあるバラ科の灌木を食べることもできる。アンデス山脈の西側斜面の降水量は少なく、乾燥が厳しいが、グアナコは週に一度ほど水を飲むだけで良く、厳しい乾燥環境に耐えぬくことができる。

ビクーニャとグアナコには、共通の習性がある。その習性には、オスと複数のメスがつかいになり、家族群を形成すること、若オスの群れを作ること、そして糞の排泄場所が決まっており、糞場を形成することがある。とくに行動圏の狭いビクーニャは、特定の場所に糞を排泄しつづけるため、大きな糞場を形成する。糞が排泄される糞場の形は、円形もしくは楕円形を呈している。糞場の長径と短径、そして集積している糞の重さを計測したところ、糞場の直径が大きくなるほど、堆積する糞の量は増加する傾向を示し、216kg もの糞を集積している糞場もあった（大山 2007b）。

ビクーニャが糞場を形成するという習性は、本論文の主題であるジャガイモ野生種の起源地と密接に結びついていると筆者らは考えているため、ビクーニャの排泄行動については少し詳しく述べておきたい。ビクーニャのなかでも、とくに家族群は毎晩、同じ場所に寝るため、寝床のちかくには大きな糞場が数カ所、形成される。観察によると、1頭のビクーニャが寝床ちかくに1カ所の糞場をつくっていることが多い。ビクーニャは日中に遊動する途中で糞を排泄し、糞場を通過する際、腰を少しかがめ、糞とともに少量の尿を排泄する。その時間は2、3秒と短い。ときに家族群、若オス群の2～3頭が続けざまに、排泄行動をとることもある。家族群の1日の行動パターンはおおよそ決まっている。午前中には水場へ向かい、正午すぎには水場で水を飲んだあと、夕方になると寝床ちかくへ戻る。そのため、糞を排泄する糞場は、寝床と水場を往復するルート上に位置している。

そもそもビクーニャには土地とむすびついた排他的な占有空間であるなわばりが存在せず、家族群や若オス群、はぐれオスの行動圏はおたがいに重複しあっている。とくに乾季に限られる水場ちかくでは、多くの家族群や若オス群、はぐれオスが正午すぎに集まってくる。若オス群やはぐれオスは家族群の糞場に糞を排泄することもあり、特定の糞場に糞を排泄するわけではない。すなわち、ビクーニャの糞場は他個体を寄せ付けないなわばりの存在を示しているわけではなく、ひとつの糞場に多くの個体が共同で糞尿を排泄する。

面積が6.8km²のキコロマ地区において、ビクーニャの糞場を探し、GPSによって位置を計測した。ビクーニャの生息頭数は300頭ほどであり、糞場の数は3,398カ所であった（図3）。糞場の多くは、傾斜のゆるやかな見通しのよい岩場や裸地に分布していた（大山 2007b）。



図3 キコロマ地区に分布するピクーニャの糞場

3.2 糞場に生育するジャガイモの近縁野生種

パンパ・ガレーラスには、約40種の植物種が生育している（大山 2007b）。このなかで、ピクーニャの糞場に優占する種はフウロソウ科の *Erodium cicutarium*、イラクサ科の *Urtica magellanica*、ナス科の *Solanum acaule*（以下、アカウレという）であった。これらの植物は、糞場の外に生育することはなく、糞場の縁辺部にカーペット状に生育していた。また、糞場の周囲にはバラ科の *Margiricarpus pinnatus* やキク科の *Parastrephia lepidophylla* や *Baccharis* sp. がめだって大きく生長し、茶色に枯れたイネ科草原のなかでは、きわだって濃い緑色を呈していた。

これらの植物のなかで、ナス科のアカウレこそはジャガイモの近縁野生種の一つである。図4にも示したように、アカウレは3倍体の栽培種 *S. juzepczukki* および5倍体の栽培種 *S. curtilobum* の形成に関与していることが知られている。これらの栽培種は、アンデスではルキと呼ばれる。ルキはアカウレの特性を受け継いで、耐寒性にすぐれ、病虫害にも強い。しかし、ルキにはアルカロイドがイモ（生重）100gに11~47mgも含まれ、そのまま食用とするのは不可能である（Osman *et al.* 1978）。そのため、有毒成分を除去するチューニョという加工技術が必要となる（Werge 1979; 山本 1992; 2004; 山本・大山 2007）。

このアカウレは株立ちすることなく、ロゼット状に葉を広げ、ピクーニャの糞場に群生する。葉は、われわれが普段、目にするジャガイモの葉とよく似ており、ひときわめだつ。雨季には、葉の中央に紫色の花が咲いたのち、漿果を形成する。アカウレは4倍

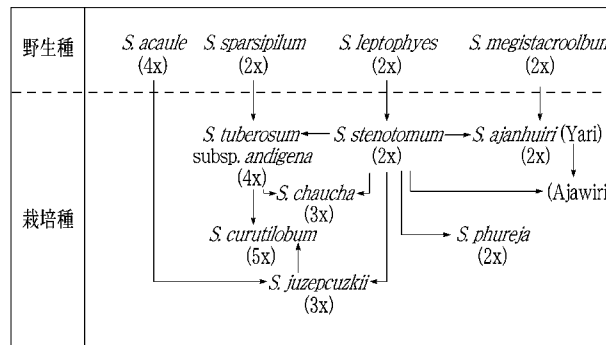


図4 ジャガイモ栽培種の進化および倍数性 (Hawkes 1990)

体で、中央アンデス高地（ペルー、ボリビア、アルゼンチン）に自生しており、零下8℃の低温に耐えることができる。その生育地は3,500～4,600mであり、道路わきやあぜ道、耕作地、家畜囲い、インカ時代の遺跡の石垣などにも見られると報告されている (Ugent 1981; Correl 1962など)³⁾。

アカウレの塊茎（イモ）の大きさは0.7～2.5cmほど、重さは0.2～2.3gほどである。日本で栽培されるメークインや男爵のイモ（*S. tuberosum*）が3～12cmの大きさに、重さが60～150gほどであるから、アカウレのイモは栽培種の20分の1以下しかない。アカウレは、ケチュア語で atuku papa もしくはスペイン語で papa de sorro（キツネのジャガイモ）と呼ばれている。「キツネのジャガイモ」という表現は、先行研究 (Brush *et al.* 1981; 山本 2004など) にもあるように、栽培品種ではなく、人間の食べ物ではないというニュアンスを含んでいる。現在、アンデスの人びとがアカウレを食用に利用することはないが、少なくとも1980年ころまでは救荒食糧として利用されてきた。その後、パンパ・ガレーラスではテロ活動の活発化によって高山域での採集活動が難しくなったこと、小雨傾向が続き、アカウレの生育が悪くなり、小さなイモしか採集できなくなったため、人びとが救荒食糧としてアカウレのイモを利用することはなくなったのだという。

4 ビクーニャの糞場と野生型アカウレ

4.1 糞場という生育環境

ビクーニャの糞場（Site A-1）に深さ30cmの簡易試杭を掘り、土壌断面を観察した（図5）。この糞場は楕円形で、長径は145cm、短径は120cmであった。楕円の中心（長径90cm、短径30cm）を避けるように、アカウレがドーナツ状に群生していた（写真3）。糞が粒の形状を残しているのは表層1cmまでで、糞の色は黒色であった。この層の下部に、糞に由来する有機物層が厚さ6cmで存在し、土色は黒色であった。有機

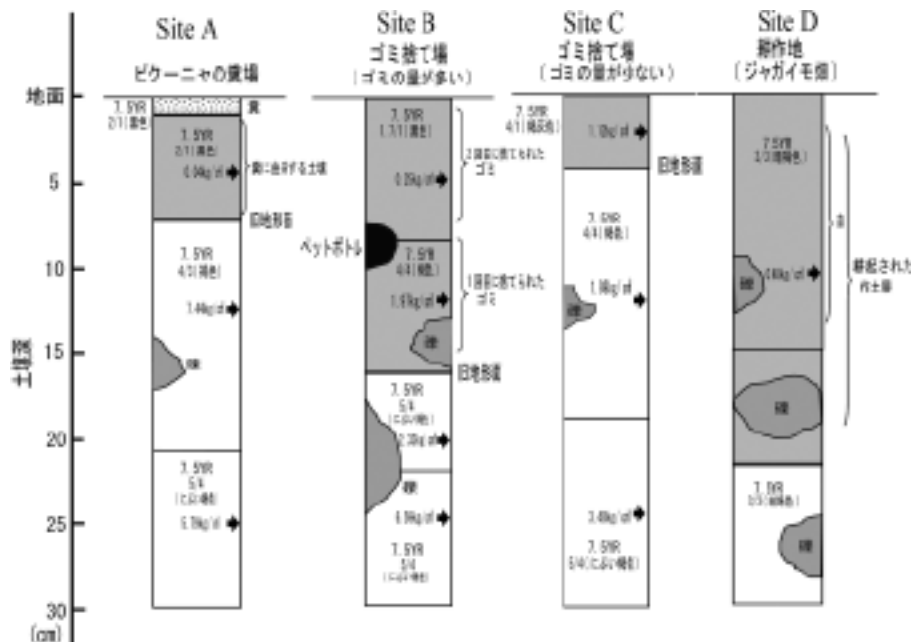


図5 アカウレ (*Solanum acaule*) が生育するピクーニャの糞場とゴミ捨て場、耕作地における土壌断面
図中の数値 (kg/cm²) は、土壌硬度を示している。



写真3 ピクーニャの糞場に成立するアカウレの群落
(撮影日：2005年2月22日)

物層は孔隙の多い土壌であり、ミミズが生息していた。表層から深さ7 cm には旧地形面が存在した。有機物層の下部には厚さ13cm の土壌層が存在し、この土壌は褐色を呈していた。これより下層では、ところどころに、大きさ5～20cm 以上の流紋岩や凝灰岩の礫が埋まっていた。土壌硬度は7.4kg/cm²であった。深さ20cm から下部には、に

表1 ビクーニャの糞場における土壌の化学性

	土壌深	pH(H ₂ O)	N (%)	C (%)	C/N	K (cmol(+)/kg)	Ca (cmol(+)/kg)	Mg (cmol(+)/kg)	P ppm
SiteA-1 ビクーニャの糞場	0- 5cm	9.4	1.9	24.7	13.0	465.6	36.2	16.9	1081
	10-15cm	5.9	0.2	1.0	6.4	2.0	2.5	0.8	72
	25-30cm	5.2	0.1	0.5	5.2	0.9	10.0	4.4	133
SiteA-2 糞場より1mの地点 (SiteAの上方)	0- 5cm	5.5	0.3	3.1	10.1	0.5	4.4	1.5	56
	10-15cm	5.6	0.3	2.9	10.0	0.4	4.7	1.5	52
	25-30cm	5.9	0.1	1.1	8.4	0.3	5.9	2.1	103

ぶい褐色を呈した土壌層が存在し、土壌硬度は5.8kg/cm²であった。

糞場（Site A-1）の土壌養分を分析するため、上記の簡易試杭において深さ0～5 cm、10～15cm、25～30cmにおいて土壌サンプルを採取した⁴⁾。糞場の土壌養分と比較するため、糞場の縁から斜面上方1 mの地点（Site A-2）においても、深さ0～5 cm、10～15cm、25～30cmで土壌サンプルを採取した。このSite A-2を、ビクーニャや人間などの生物活動の影響がない対照区とした。土壌分析の結果、対照区と比較すると、糞場表層のpHは9.4と弱アルカリ性であり、6倍の窒素、900倍のカリウム、8倍のカルシウム、11倍のマグネシウム、19倍のリンが集積していた。（表1）。

4.2 野生型アカウレの形態

群生しているアカウレを1個体ごと丁寧に糞場から掘り起こしていくと、地下では根のようなもので株どうしがつながっていることがある。この根のように見えるものは、ストロンと呼ばれている。ストロンは糞に由来する土壌層のなかを通り、栄養繁殖によって子株が生み出されていた（写真4）。親株も子株もイモをつけ、雨季が終わると、親株と子株を結ぶストロンは自然に切り離される。翌年の雨季にはイモから発芽し、親株としてストロンを通じて子株を形成する。

土壌サンプルを採取したビクーニャの糞場に、60cm四方のコドラート（方形区）を設置した。そのなかに生育する親株の地下茎の長さ【a】、親株のイモの大きさ【b】、最長の葉の長さ【c】を計測し、ストロンでつながっている子株の数【d】を数えた。また、親株と子株がつながれているストロンの長さ【e】を計測した（図6）。親株のイモの大きさ【b】は、地中で埋まっている状態で、地面と垂直方向に計測した。

糞場に設定した60cm四方のコドラートには、13個体のアカウレが生育していた（表2）。これらのアカウレの親株は、No.7のみが2個のイモをつけ、それ以外は1個ずつのイモをつけていた。また、9個体は、子株をつけていなかった。のこり4個体はストロンによって栄養繁殖し、1株から4株の子株をつけていた。親株と子株をむすぶストロンの長さ【e】は、8～33cmであった。子株の数が増えるほど、親株から伸びるストロンは長くなる傾向にあった。ストロンの長さは葉の長さを上回っており、親



写真4 ビクーニャの糞場に生育するアカウレの形態。親株（写真中央）からストロンで子株が形成され、子株がイモをつけていた
（撮影日：2005年2月22日）

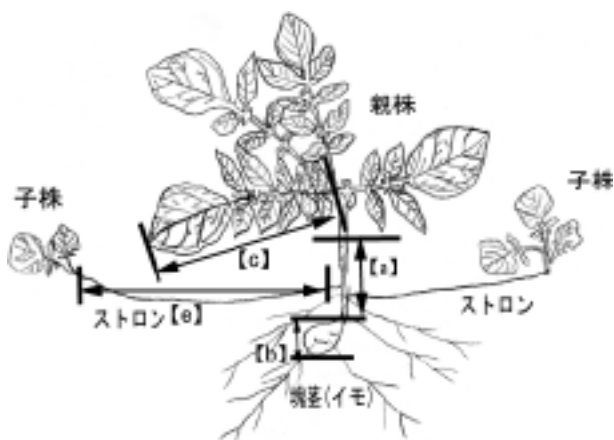


図6 アカウレの計測項目

【a】親株の地下茎の長さ、【b】親株のイモの大きさ（地表面から垂直方向）【c】最長の葉の長さ、【d】ストロンでつながっている子株の数、【e】親株から子株までのストロンの長さ

株と子株の葉がお互いに重なりあい、光をめぐる競争を避けていた。

イモの大きさ【b】は、0.9～2.5cmであった。糞の厚さが1cm、糞に由来する有機物層が6cmであったから、イモの大きさは、糞に由来する有機物層の厚さより肥大することはなかった。また、地下茎の長さ【a】とイモの大きさ【b】の和【a+b】も、最高で6.6cmであり、糞と有機物層の深さの和7cm以上になることはなかった。つまり、アカウレの地下茎は旧地形面より深くに伸びることなく、糞に由来する有機物層の厚さよりもイモが大きくなることはなかった。

表2 ビクーニャの糞場に生育するアカウレの形態 (2005年2月21日調査)

No.	地下茎の長さ[a] [cm]	イモの大きさ[b] [cm]	[a] + [b] [cm]	イモの重さ [g]	葉の長さ 最長[c] [cm]	子株のある ストロンの 数[d]	子株までのストロンの長さ[e] [cm]
1	3.8	2.0	5.8	1.55	4.0	0	—
2	3.3	1.8	5.1	2.44	4.2	0	—
3	3.3	1.3	4.6	2.77	5.0	0	—
4	2.3	1.5	3.8	2.76	5.7	0	—
5	3.6	0.7	4.3	0.54	5.0	0	—
6	3.5	1.5	5.0	2.18	5.7	0	—
7	3.1	0.9	4.0	0.61	2.3	0	—
		1.0	4.1	0.77		0	—
8	2.8	1.5	4.3	2.61	5.0	0	—
9	4.6	2.0	6.6	3.49	6.0	0	—
10	1.5	2.5	4.0	3.15	5.3	2	①29.5, ②19.2
11	2.2	1.3	3.5	1.76	4.2	1	①17.0
12	3.3	1.4	4.7	1.90	3.8	4	①31.2, ②32.5, ③22.3, ④23.5
13	3.4	1.5	4.9	3.20	5.0	3	①13.3, ②24.3, ③11.5

コドラートの大きさは60cm × 60cm。

ストロンの長さに下線のある子株は、調査日の時点でイモをつけていたことを示す。

5 ゴミ捨て場に生育する雑草型アカウレ

5.1 ゴミ捨て場という生育環境

調査地ではナスカとクスコを結ぶ幹線道路が東西に走っており、キコロマ峠にて未舗装道路が分岐している。分岐点では4軒の定食屋が道路に面して営業し、トラックやバス、乗用車が止まり、運転手や乗客が食事をとったり、食料品やタバコなどを購入している。

キコロマ峠の周辺には定食屋から出されるゴミのほか、多数の運転手や乗客がところかまわずトイレをし、ゴミを捨てている。定食屋周辺に散乱するゴミの内容物は雑多である。ゴミの内容物や集積状況は様ではなく、場所によって大きく異なるものの、このような定食屋の周辺にアカウレが群生している。アカウレの生育地において2地点(Site B, Site C)で簡易試杭を掘って、土壌断面を観察し(図5)、土壌サンプルを採取した。

Site Bは、定食屋より北西40mほどの距離にあるゴミ捨て場である。直径4mほどの円形にゴミが捨てられ、地表面にはペットボトルや家畜(ウシ・ブタ)の糞、ジュースの瓶や缶、木材、タバコの吸い殻などが散乱していた。深さ0~16cmまでがゴミに由来する有機物の堆積層(以下、ゴミ層)であり、有機物の一部が塵芥とまじって土壌化している。このゴミ層は深さ8cmを境界にして2層に分かれ、少なくとも2度にわ

表3 ゴミ捨て場と耕作地の土壌の化学性

	土壌深	pH(H ₂ O)	N (%)	C (%)	C/N	K (cmol(+)/kg)	Ca (cmol(+)/kg)	Mg (cmol(+)/kg)	P ppm
SiteB ゴミ捨て場 (ゴミの量が多い)	0- 8cm	7.4	0.3	3.6	12.0	3.9	34.0	6.8	1404
	8-16cm	6.9	0.2	1.4	7.0	1.2	12.9	4.1	564
SiteC ゴミ捨て場 (ゴミの量が少ない)	0- 4cm	9.7	0.2	2.6	13.0	16.4	65.2	15.6	1596
	10-15cm	7.5	0.1	0.9	9.0	4.4	22.2	7.8	288
SiteD 耕作地 (ジャガイモ畑)	0- 5cm	5.6	0.3	3.7	12.3	4.2	20.8	4.9	914
	10-15cm	5.7	0.3	3.7	12.3	4.0	19.1	4.5	973

たつてゴミが捨てられたと推察される⁵⁾。土壌層に応じて0～8cm, 8～16cmの2層で採取した土壌サンプルを分析したところ、対照区 (Site A-2) と比較して、窒素の量には差はなかったが、カリウムやリンは多く集積していた (表3)。

Site C は、定食屋より北西60mほどにあるゴミ捨て場である。直径5mほどの円形にゴミが捨てられており、地表面には新聞紙や灰、ジュースの缶・瓶が散在していた。30cmの簡易試杭により土壌断面を観察した (図5) とところ、人間によって捨てられたゴミの層は地表面から深さ4cmまでで、孔隙の多い状態であり、褐灰色を呈していた。旧地形面より下部の深さ4～17cmまでの土壌は褐色で、凝灰岩が埋まっていた。深さ17～30cmまでの土壌はにぶい褐色であった。深さ0～4cmのゴミ層と10cm～15cmの土壌層で採取した土壌サンプルを分析したところ、ゴミの堆積層は薄いものの、カリウムやリン、カルシウム、マグネシウムが多かった (表3)。

5.2 ゴミ捨て場に生育する雑草型アカウレの形態

土壌サンプルを採取したゴミ捨て場 (Site B, Site C) に、それぞれ60cm四方のコドラートを設置した。Site B に設定した60cm四方のコドラートには、アカウレが一面に群生していたが、そのほとんどがストロンで結ばれており、4個体のアカウレであった (表4)。アカウレの親株は、No.2をのぞき1個ずつのイモをつけていた。うち2個体 (No.1とNo.2) は、子株のあるストロンがなかった。のこり2個体 (No.3とNo.4) はストロンによって栄養繁殖し、10株と17株の子株をつけていた。これらの子株は調査日 (2005年2月22日) の時点ではイモをつけていなかった。親株と子株をむすぶストロンの長さ【e】は、5.0～33.5cmであった。ビクニヤの糞場と同様に、親株と子株の葉が重なり合い、光をめぐって競合しあうことはなかった。イモの大きさ【b】は、0.2～1.0cmであった。地下茎の長さ【a】とイモの大きさ【b】の和【a+b】は3.0～5.8cmであった。ゴミ層の厚さは上部が8cm, 下部が8cmであったから、地下茎の長さといモの大きさの和【a+b】は柔らかい上部のゴミ層の厚さ8cm以上になる

表4 ゴミ捨て場（SiteB）に生育するアカウレの形態（2005年2月22日調査）

No.	地下茎の長さ【a】 [cm]	イモの大きさ【b】 [cm]	【a】+【b】 [cm]	イモの重さ [g]	葉の長さ 最長【c】 [cm]	子株のある ストロンの 数【d】	子株までのストロンの長さ【e】 [cm]
1	4.8	0.2	5.0	0.21	3.5	0	
2	3.0	0	3.0	0	0	0	
3	3.6	0.3	3.9	0.24	5.0	10	①5.0, ②5.0, ③8.7, ④9.8, ⑤13.8, ⑥14.0, ⑦15.0, ⑧15.0, ⑨15.7, ⑩22.0
4	4.8	1.0	5.8	1.20	9.0	17	①6.5, ②6.5, ③7.0, ④11.5, ⑤12.5, ⑥13.0, ⑦15.5, ⑧19.0, ⑨21.5, ⑩22.0, ⑪22.0, ⑫22.4, ⑬22.5, ⑭25.5, ⑮28.5, ⑯30.0, ⑰33.5

コドラートの大きさは60cm × 60cm。

表5 ゴミ捨て場（Site C）に生育するアカウレの形態（2005年2月22日調査）

No.	地下茎の長さ【a】 [cm]	イモの大きさ【b】 [cm]	【a】+【b】 [cm]	イモの重さ [g]	葉の長さ 最長【c】 [cm]	子株のある ストロンの 数【d】	子株までのストロンの長さ【e】 [cm]
1	1.8	0.4	2.2	0.85	3.5	2	①3.5, ②15.0
2	0.8	0.4	1.2	0.58	5.4	3	①5.0, ②13.5, ③21.5
3	1.2	0.7	1.9	1.22	6.5	4	①10.0, ②12.0, ③13.5, ④14.0
4	1.8	1.7	3.5	3.62	5.6	5	①11.5, ②11.5, ③17.0, ④24.5, ⑤25.0
5	1.6	2.2	3.8	3.28	3.5	2	①4.5, ②6.0

コドラートの大きさは60cm × 60cm。

ストロンの長さに下線のある子株は、調査日の時点でイモをつけていたことを示す。

ことはなかった。

Site C には5 個体のアカウレが生育していた（表5）。これらのアカウレは、すべての個体がストロンを伸ばし、2～5 株の子株をつけていた。また、No. 5 をのぞく4 個体では子株がイモをつけていた。すべての親株がイモをつけ、イモの大きさ【b】は0.4～2.2cm であった。地下茎の長さ【a】とイモの大きさ【b】の和は1.2～3.8cm であり、ゴミ層の厚さ4.0cm より長くなることはなかった。つまり、ゴミ捨て場に生育する雑草型アカウレの地下茎は、旧地形面より深くに地下茎を伸ばすことはなく、イモがゴミ層の厚さよりも大きくなることはなかった。

6 耕作地に生育する雑草型アカウレ

6.1 耕作地という生育環境

キコロマ峠で定食屋を営む女主人 A さんはみずからの楽しみのために、家庭菜園 (Site D) を作っている。この家庭菜園は店舗と住居を兼ねている建物に隣接し、一辺が 4 m と 5 m の方形である。A さんは定食屋の仕事のあいまに、ジャガイモやキヌワ、タマネギなどの世話をしている。A さんは家庭菜園の周囲を高さ 80 cm ほどの石垣で囲み、ウシやヒツジなどの家畜が入らないようにするとともに、風が作物に直接、当たらないように配慮している。

2005 年 2 月には、この家庭菜園にはジャガイモ (*S. tuberosum*) が栽培されていた。畝の高さは 15 cm、幅は 40~50 cm であり、畝間は 30~40 cm であった。ジャガイモの栽培種は畝のうえに植え付けられている。例年 11 月中旬に種イモを植え付け、翌年の 5 月下旬には収穫するのだという。A さんは元肥と植え付け 2 ヶ月後の追肥としてビクーニャの糞を投入している。ジャガイモの茎高は 15~45 cm であり、低温障害のため、一部の葉は黄色もしくは茶色に変色し、萎縮していた。この家庭菜園には、アカウレが雑草として畝のうえ、あるいは畝間に生育していた。

高さ 15 cm の畝とその下部 15 cm の土壌断面を観察し (図 5)、0~5 cm と 10~15 cm の深さで土壌のサンプルを採取した。畝の下部 10 cm まで耕起されており、25 cm の深さまで作土層が形成されていた。土壌硬度は 0.48 kg/cm^2 で、一様に孔隙の多い土壌状態であった。大きな礫は取り除かれているものの、5 cm ほどの小さな礫が作土層のなかに埋まっていた。深さ 30 cm までの土壌は一様に、暗褐色であった。対照区 (Site A-2) の土壌と比較して、家庭菜園の土壌にはカリウムやリン、カルシウムの含有量が多かった。耕起による土壌の攪拌によって 0~5 cm と 10~15 cm の土壌養分には大きな差異がなく、均一な土壌状態が形成されていた (表 3)。

6.2 耕作地に生育する雑草型アカウレの形態

土壌サンプルを採取した Site D に設定した 60 cm 四方のコドラートには、23 個体のアカウレが生育していた (表 6)。調査日の時点 (2005 年 2 月 23 日) では、このアカウレにはストロンが伸長し、子株をつけている個体はなかった。アカウレは直根型の地下茎を伸長させ (写真 5)、地下茎の長さ【a】は 0.5~16 cm まで差異が大きかった。この差異はアカウレが生育する場所によるもので、畝の上部もしくは側面に生育しているアカウレの地下茎は 7 cm 以上であったのに対し、踏みしめられた畝間に生育するアカウレの地下茎は 7 cm 以下であった。調査日の時点でイモをつけているのは 4 個体にすぎなかったが、地下茎の長さ【a】とイモの大きさ【b】の和【a+b】は 2.9~16.0 cm であった。この数値は、ビクーニャの糞場やゴミ捨て場のアカウレよりも大きかったが、

表 6 耕作地に生育するアカウレの形態 (2005年 2 月23日調査)

No.	生育場所	地下茎の長さ[a] [cm]	イモの大きさ[b] [cm]	[a] + [b] [cm]	イモの重さ [g]	葉の長さ 最長[c] [cm]	子株のある ストロンの 数[d]	茎高 [f] [cm]	備 考
1	畝	16.0	0	16.0	0	5.5	0	0	
2	畝	12.5	2.5	15.0	4.36	11.0	0	0	
3	畝	13.0	0	13.0	0	2.5	0	0	
4	畝	12.5	0	12.5	0	12.0	0	5.0	花あり
5	畝	12.0	0	12.0	0	6.0	0	5.0	
6	畝	11.5	0	11.5	0	9.5	0	8.5	結実(0.5×0.4cm)
7	畝	11.0	0	11.0	0	7.0	0	9.0	
8	畝	10.5	0	10.5	0	5.0	0	8.5	結実(1.5×0.7cm)
9	畝	10.5	0	10.5	0	6.2	0	3.5	
10	畝	10.5 10.0	0 0.5	10.5 10.5	0 0.87	3.5 4.5	0 0	0 0	分枝あり
11	畝	9.2	0	9.2	0	4.8	0	3.0	
12	畝	9.0	0	9.0	0	6.5	0	2.0	
13	畝	9.0	0	9.0	0	9.5	0	0	
14	畝	9.0	0	9.0	0	4.5	0	2.5	
15	畝	7.8	0	7.8	0	10.0	0	3.0	
16	畝	7.5	0	7.5	0	9.0	0	5.0	
17	畝	7.5	0	7.5	0	4.5	0	0	
18	畝間	7.0	0	7.0	0	6.5	0	0	
19	畝	6.5	0	6.5	0	3.0	0	4.5	
20	畝間	4.5	0.5	5.0	0.58	2.8	0	0	
21	畝間	5.0	0	5.0	0	4.5	0	3.0	
22	畝間	0.5	4.0	4.5	8.35	4.5	0	4.0	
23	畝間	1.5	1.4	2.9	1.63	4.2	0	0	

作土層の厚さを越えなかった。

ビクーニャの糞場やゴミ捨て場と比較して、家庭菜園に生育するアカウレの特徴は地上部にも見られた。ビクーニャの糞場やゴミ捨て場に生育するアカウレの葉は地面にへばりつくように、ロゼット状に伸びていたが、耕作地に生育するアカウレの茎高【f】は3～9 cmの高さで株立ちしていた。これは、家庭菜園を取り囲む石垣による防風もしくは低温防止の効果があったことを予想させる。調査日の時点でビクーニャの糞場やゴミ捨て場のアカウレには花を咲かせている個体はなかったが、家庭菜園のアカウレには1個体が花を咲かせ、2個体がすでに漿果を形成していた。

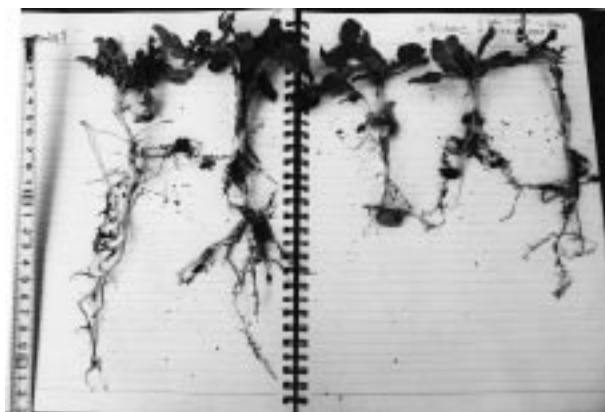


写真 5 耕作地に生育するアカウレ。作土層のなかに直根型の地下茎を伸長し、ストロンを通じて子株をつけている個体はなかった
(撮影日：2005年2月23日)

7 考察

7.1 野生型から雑草型へ

これまではアカウレに焦点をしばって述べてきたが、ジャガイモの栽培種の形成に関与した近縁野生種はアカウレだけでなく他にもある（図4参照）。これらに共通する性質は、近縁野生種がいずれも人為的な環境にのみ生育し、雑草型（weedy type）とされていることである。本論集の阪本氏の論考によれば、栽培植物は野生型から雑草型を経て、栽培型に変化したとされるが、ジャガイモの場合もまさしくこの道筋をたどって栽培化されたと考えられる。

さて、それではジャガイモの場合、この野生型から雑草型への変化はどのようにしておこったのだろうか。冒頭で、アンデス高地ではラクダ科動物が家畜化する前に人間の管理下におくために動物を囲い込む努力があり、これが近縁野生種の雑草化を促進したと述べたが、はたしてこの考え方は正しかったのだろうか。アカウレの生態を見る限り、この考え方は修正の必要性がありそうである。それというのも、雑草型植物が人為的な環境下でのみ生育可能であるとすれば、1万年前以上前のアンデス高地には人間が到来しておらず、人為的環境は存在しなかったからである。

アカウレの生育地を調査したところ、土壌養分が集積し、孔隙の多い「やわらかな」土壌状態をアカウレは生育地として選んでいるが、このような状態は人間による攪乱のみでなく、動物などによっても生み出される。その第一候補として挙げられるのがラクダ科動物の糞場である。3,500m以上の標高では、現生する野生動物ではラクダ科の野生動物ビクーニャとグアナコだけが決まった場所に糞を排泄している⁶⁾。調査地では、ビクーニャとグアナコはお互いの糞場に糞を排泄することもある。

ビクーニャとグアナコの祖先種が北米大陸から南米大陸に侵入したのは現在から200万年以上も前のことだと考えられている (Martin 1984)。現在のペルー中部の山岳域ではグアナコの糞場にアカウレが生育するのを見つけることは難しい。それは、グアナコの生息域がアンデス高地のなかでも乾燥した西側斜面に偏っているためである。パンパ・ガレーラスの近隣においては、グアナコの行動圏は乾燥した場所が多く、アカウレがグアナコの糞場に定着するのは難しいようである。しかし、かつてはアンデス高地においてグアナコが広く生息し、グアナコの糞場も多く存在していたにちがいない。過去の気候変動やグアナコの生息状況の変遷などを今後、慎重に検討しなければならないが、ジャガイモの野生種はグアナコの糞場にも定着していたと判断できるだろう。

ビクーニャの生息域は標高3,500m以上のアンデス中央部である (図7)。また、ジャガイモの祖先野生種の分布域も、アンデス中央部の標高3,500~4,600mである (図8)。このようにアカウレを含むアカウリア系統と代表的な栽培種 (*S. tuberosum*) の祖先野生種であるトゥペローサ系統は分布が重複する。しかも、ジャガイモ祖先野生種の分布域は、ビクーニャの生息域とほぼ一致する。これは偶然ではなく、ジャガイモ祖先野生種とビクーニャの密接な関係を物語るものにほかならないだろう。

ジャガイモの祖先野生種がビクーニャをはじめとするラクダ科動物の糞場に定着してきたことを考えると、ジャガイモのもっている特性が理解しやすくなる。ジャガイモの芽や皮に有毒成分が多いのは、生育に重要な芽やイモを動物による食害から守ることだと考えられるし、ビクーニャの糞場は傾斜角の緩やかな斜面に多く、栽培種が緩斜面を好むのと符号する。栽培種のジャガイモが透水性や通気性のよい土壌を好み、カリウム



図7 1532年以前のラクダ科野生動物ビクーニャの分布 (Novoa and Wheeler 1984: 122を改変)



図8 南米大陸におけるジャガイモ野生種の分布 (Hawkes 1990: 6を改変)

やリンといった養分を多く必要とするのも、ビクーニャの糞場の土壌環境と一致するのである（大山 2007b）⁷⁾。

このようにして見てくると、アンデス高地におけるジャガイモ近縁野生種の雑草化は、人間が到来するよりもはるか以前から生じていたと考えられる。そして、人間による環境の攪乱は、ラクダ科動物の糞場に類似した環境を提供することになり、ジャガイモ近縁野生種の雑草化をいよいよ促進したのであろう。こうしてジャガイモ近縁野生種の雑草型が成立し、この近縁野生種のなかには人間の居住域にまで侵入してくるものも生まれる。その結果、人間とジャガイモ近縁野生種との関係はいよいよ密接となり、そこから栽培化への第一歩が踏み出されたのであろう。

7.2 アカウレの繁殖戦略：栄養繁殖と種子繁殖

ビクーニャの糞場でストロンを通じて栄養繁殖を繰り返すアカウレが、新たな糞場にどのように定着したのだろうか。それは、先述のとおりアカウレが花を咲かせ、漿果を形成することと関係がある。すなわち、アカウレは栄養繁殖だけではなく、花を咲かせ、種子繁殖もおこなうのである。アカウレはロゼット状に被覆する葉で保護するように、1～2 cm ほどの小さなプチ・トマトのような漿果を形成する。漿果のなかには、多数の種子が存在する。

糞場に優占する植物は、ビクーニャによる食草から自分の身を守っていることが多い。イラクサ科の植物（*Urtica magellanica*）は無数の鋭い棘をもち、人間が不用意に葉や茎をさわると、無数の小さな棘が指にささり、2、3日のあいだ非常に痛い思いをしなければならない。バラ科（*Margaricarpus pinnatus*）も幹に大きな棘をもっており、ビクーニャが好んで、その葉を食べることは少ない。このような植物は鋭い棘をもち、物理的にビクーニャの食害から身を守っているのである。

アカウレも、ビクーニャによる食草から身を守っている。それは植物体内に有毒成分のアルカロイドを大量に蓄えることだと考えられる。ナス属の植物はアルカロイドをもつことによって、カビや菌類による腐植、ウィルスによる病害から種子を守ることがでる効果がある（Sinden *et al.* 1973; Cipollini and Levey 1997a）。アカウレは棘をもたない代わりに、アルカロイドを葉や茎、イモ、漿果にもつことによって、ビクーニャに食べられないよう、身を守っていたのである。イネ科やカヤツリグサ科、キク科、マメ科の草本が豊富な雨季に、ビクーニャがアカウレを好んで食べることはない。しかし、乾季になって、これらの草本が減少すると、アカウレの葉や漿果を食べるようになる。

乾季に、ビクーニャの糞場にアカウレの枯れた植物体を探すのは難しい。ビクーニャが枯れたアカウレを食べるようになるのは、若い葉や漿果に大量に含まれているアルカロイドが、葉の老化や漿果の成熟にしたがって減少するのに関係があるようだ。アカウレではないが、ナス属の二種（*S. americanum*, *S. carolinense*）で研究した結果では、

漿果の成熟とともにアルカロイドの含有量が減少するという報告がなされている (Cipollini and Levey 1997a; 1997b)。ビクーニャは、アカウレの老化した葉や成熟した漿果を食べ、体内に取り込むと、漿果の内部にある種子の一部は糞とともに糞場に排泄される。排泄されたアカウレの種子は、ビクーニャの糞場に新たに発芽し、定着する。アカウレはその後、栄養繁殖によって、糞場に群落を形成するのである。

家庭菜園に生育しているアカウレについては、耕作者がビクーニャの糞場より糞を運んできて、元肥・追肥として耕作地に投入することによって、種子が持ち込まれている可能性が高い。また、ゴミ捨て場に生育しているアカウレについては、人間がウシやビクーニャの糞を燃料に利用するなかで、糞が燃やされず、動物の糞とともにアカウレの種子がゴミ捨て場に廃棄された結果、雨季になって発芽し、栄養繁殖によって群落を形成したと考えられる。

ビクーニャの糞場だけではなく、ゴミ捨て場や家庭菜園においても、種子の運搬には家畜の糞が関与している。ジャガイモのドメスティケーションの中心地がティティカカ湖の周辺域だという説の背景には、ティティカカ湖が野生動物に飲み水を提供し、周辺域の草本が豊かに生育することによって、ビクーニャやグアナコなどが高い密度で生息していたことと関連があるように考えられる。ラクダ科野生動物の行動圏はおたがいに重なり合い、家族群や若オス群、はぐれオスを含む複数のビクーニャがひとつの糞場に糞尿を排泄している。糞場には多くの種子が糞とともに排泄され、雨季になると発芽し、花を咲かせ、昆虫を媒介として受粉し、結実する。

アカウレをはじめジャガイモの野生種は、おたがいに多くの種との自然交配が可能である。アカウレは、アンデスの野生種である *S. infundibuliforme*, *S. megistacrolobum*, *S. spagazzinii* との自然交配が確認されており、*S. brucheri* はアカウレと *S. infundibuliforme* との自然交配によって生まれた種だと報告されている (Correll 1962)。また、ヨーロッパ、ロシア、アメリカの人工的な生育環境下において、アカウレと栽培種 (*S. tuberosum*, *S. phureja*, *S. stenotomum*)、アンデスの野生種 (*S. canasense*, *S. brevicaulis*, *S. microdontum*, *S. multidissectum*, *S. sparsipilum* など) だけではなく、メキシコの野生種 (*S. bulbocastanum*, *S. cardiophyllum*, *S. demissum*, *S. pinnatissectum*) との交配が可能なのも報告されている (Ochoa 1990)。Johns and Keen (1986) は、ボリビアで栽培されている *S. ajanhuiri* の花には3種の蜂がおとずれ、野生種との交雑を進めていることを明らかにしている。異なる種どうしが隣接して生育することによって、人間の関与がなくても、種間交雑による種の分化が起こる可能性は十分に秘めていたと判断できる。このようにビクーニャの糞場は、ジャガイモ祖先野生種の遺伝子の交流を可能とする遺伝子バンクを形成してきたと考えられる。

7.3 野生種のイモが肥大するための条件

ビクーニャの糞場に生育するアカウレの地下茎は、糞や糞に由来する土壌層の厚さ以上に伸長することはなかった。また、ゴミ捨て場に生育するアカウレの地下茎も、ゴミ層よりも伸長することはなかった。耕作地で生育するアカウレの地下茎は、ビクーニャの糞場やゴミ捨て場のアカウレの地下茎よりも長かったが、作土層の厚さより長く伸長することはなかった。すなわち、糞や糞に由来する土壌、ゴミの堆積層、耕作地の作土層の厚さは、地下茎の長さやイモの大きさを制限する要因となっていたのである。現在のジャガイモ栽培の管理においても、堆肥や厩肥を入れて土をやわらかくし、やや深めに耕し、丁寧に土のかたまりを砕き、透水性と通気性の良い土壌にするのが良いとされる。ストロンの伸長やイモの形成がおこなわれる地下茎の長さは覆土の厚さと同じになるため、適切な培土が重視されている（田中 2008）。

野生型あるいは雑草型の小さなアカウレのイモであっても、つい最近までアンデスの人びとによって食用に利用されてきた（山本・大山 2007）。山本（2004）が指摘するように、狩猟採集時代には人びとはビクーニャの糞場に生育するジャガイモ野生種のイモを採集しつつ、アンデスに人類が定着するようになると、野生ジャガイモは人間のつくった踏み跡やキャンプのまわり、ゴミ捨て場、そして家畜囲いといった人為環境にも分布域を広げたにちがいない。

ジャガイモの栽培種はおおよそ4～15cmの大きさがある。ジャガイモのドメスティケーションを考えるうえで、イモが肥大するためには、地下茎が伸長できるよう厚さ15cm以上のやわらかな土壌層が形成され、リンやカリウムなどの栄養分を多く含んでいる必要がある。このような肥沃な土壌状態がまず、成立したのは動物の囲い場だったのではなかろうか。

稲村（2007b）は、アンデスの家畜化のシナリオとして、定着的なテリトリーをもつビクーニャの習性を利用し、自然の地形条件を巧みに利用して複数の家族群を追い込み、囲いのなかで繁殖させて世代交代を繰り返すという道筋を想定している。このようなラクダ科動物の囲い込みによって、囲いのなかには大量の糞尿が集積したことが予想される。現在でも、長年にわたって使われているアルパカ・リャマの家畜囲いには30cm以上の糞が蓄積していることも珍しくない。ビクーニャをはじめとする動物の囲い込みによって、囲い場のなかには大量の糞尿が堆積するとともに、広い地域から集められたビクーニャの糞にふくまれるナス属の種子が発芽し、花を咲かせ、種子繁殖を繰り返す。ときに、遠方から連れ込まれたビクーニャやグアナコが囲い場に入れられた結果、ほかの地域からナス属の種子が持ち込まれ、生育する。グアナコの行動圏は大きいため、地理的に隔離されたナス属の種子も持ち込まれた可能性がある。このような種子繁殖を繰り返すなかで種間交雑や種の分化が引き起こされ、ときに突然変異が促進されたことも予想される。

人間は動物の囲い場において積極的に雑草型の小さなイモを採集し、食生活に取り込む一方で、次第に囲い場やその周辺にイモを植え付けたり、漿果に含まれる種子を採集し、種子を播いたりすることをはじめたのではないと思われる。また、狩猟採集時代の人びとは野生のジャガイモを掘り起こす実体験から、やわらかな土壌状態で地下茎が伸長することを観察した結果、土壌を丁寧に耕起する努力も払われたのではなかろうか。このような努力のなかで、のちに、中央アンデスの高地部では踏み鋤という独特な農具が開発されたのであろう。踏み鋤はチャキタクヤやタクヤと呼ばれ、1本の木の棒に足をのせるための横木と鋤を操作するための握り、先端部に鉄製の刃先をつけた農具である。当初は、鉄製の刃先はついていなかったが、踏み鋤の横木に足をかけ、体重をかけることによって、固結した休耕地の土壌を深く耕起することができたのである（山本 2007c）。

ジャガイモをはじめとする寒冷高地に適したイモ類の栽培化は人間の安定的な食糧源の確保に大きな役割を果たす一方で、リャマやアルパカの家畜化も食糧や衣類、燃料や肥料を供給する点で大きな役割を果たしてきた。しかし、イモ類を中心とする生活ではタンパク質が欠乏するし、乳を利用しないラクダ科家畜の牧畜だけでは十分な栄養を摂取することは難しいため、イモ類の栽培とラクダ科家畜の飼育とは相互に密接な関係をもって発達し、農牧複合を形成してきたと考えられている（山本 2007b）。とくに、それはジャガイモ栽培にラクダ科家畜の糞が肥料として不可欠であることにもよく示されている（Winterhalder *et al.* 1974; 山本 1988; 写真6）。

ジャガイモの野生種とアルパカの祖先種と考えられるビクーニャの生態、イモ類とラクダ科家畜の栄養特性を検討するかぎり、ジャガイモの栽培化とラクダ科野生動物の家畜化との関係は密接に結びつき、ともに進展してきたと考えてよいだろう。



写真6 畑に肥料として与えられたラクダ科家畜の糞。ふつう種イモ1に対して肥料としての糞が10の比率で与えられる

付 記

本稿は文部科学省の科学研究費による「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—ヒマラヤ・チベットとの比較研究」(基礎研究 (A), 課題番号13371010, 2001年～2004年度, 代表者山本紀夫)の成果の一部である。

注

- 1) 2007年には世界中で約1,933万ヘクタールの農地でジャガイモが栽培され、生産量は3億2,000万トンであった (FAO 2008)。
- 2) 1972年からはドイツが保護区の整備や武装警備員による監視システムなどのための援助を開始した。しかし、保護区から周辺住民の家畜を強制的に排除しようとしたため、住民と政府の関係は悪化し、ドイツ政府の援助は1981年に援助を停止した。さらに、1983年と1989年には極左テロ集団「センドロ・ルミノソ」が保護区を襲撃し、保護区の管理は完全に放棄された。1980年代の後半にはブルー山岳地帯に勢力を広げ、その資金源の一部はビクーニャの密猟によるものとされている。一般の密猟も盛んになり、ビクーニャの頭数は減少したと言われている (Wheeler and Hoces 1997; 稲村・川本 2005)。
- 3) 先行研究のとおり、パンパ・ガレーラスにおいても、アカウレは人為環境に多く生育する。とくにレンジャーが寝泊まりする監視小屋の周辺、舗装道路沿いで経営している小さな定食屋の周辺に散在するゴミ捨て場、定食屋の経営者が耕作する家庭菜園、そして道路わきといった人為環境にはアカウレが群生している。
- 4) 表層については、粒状の形態を残した糞をとりのぞき、糞に由来する土壌のみを採取した。
- 5) 深さ0～8 cmの土壌が黒色で、土壌硬度は 0.25kg/cm^2 、孔隙の多い状態であり、ビール瓶のかけらや木材片、ペットボトルが混在していた。深さ8 cm～16 cmの土壌は褐色で、土壌硬度は 2.0kg/cm^2 、上部のゴミ層よりもやや固結した状態であった。深さ16 cmから下部には、にぶい褐色を呈した土壌層が存在し、深さ16 cm～22 cmの土壌硬度は 2.3kg/cm^2 、深さ22 cm～30 cmの土壌硬度は 6.6kg/cm^2 であった。
- 6) 中央アンデスに現生する哺乳動物にはシカ科の *Hippocamelus antisensis*、シカ *Odocoileus virginianus*、肉食のアンデス・ギツネ (*Pseudalopex culpaeus*) やアンデス・プーマ (*Puma concolor*) などが生息するが、これらの野生動物は、特定の場所に糞を排泄せず、大きな糞場をつくることはない。
- 7) 先行研究 (Correll 1962; Ugent 1981; Hawkes 1990; Ochoa 1990など) が、ジャガイモの祖先野生種の生育地として道路沿いやゴミ捨て場、耕作地、家畜囲い、遺跡といった人為環境に着目し、ラクダ科野生動物の糞場に言及していないのは、これらの研究の実施時期が、ビクーニャが絶滅に瀕し、生息頭数が激減していた時期と重なるためであろう。Correll (1962) は1958年2月14日に現在のパンパ・ガレーラスを踏査し、アカウレを見つけているが、ビクーニャをはじめとするラクダ科動物に関連する報告はしていない。

文 献

- Brush, S. B., H. J. Carney and Z. Huanman,
1981 Dynamics of Andean potato agriculture. *Economic Botany* 35(1): 70-88.
- Cipollini, M. and D. Levey
1997a Antifungal activity of *Solanum* fruit glycoalkaloids: implications for frugivory and seed dispersal. *Ecology* 78(3): 799-809.
1997b Why are some fruits toxic? Glycoalkaloids in *Solanum* and fruit choice by vertebrates. *Ecology* 78(3): 782-798.
- Correll, D. S.
1962 *The Potato and its Wild Relatives: Section Tuberarium of the Genus Solanum*. Renner: Texas Research Foundation.
- Cueto, L. J. and C. F. Ponce
1985 *Management of vicuña: its contribution to rural development in the high Andes of Peru*. Rome: FAO.
- FAO (Food and Agriculture Organization of United Nations)
2008 FAOSTAT Prodstat May 2008. <<http://faostat.fao.org/>> 8 September 2008
- Hawkes, J. G.
1990 *The potato: Evolution, Biodiversity and Genetic Resources*. London: Belhaven Press.
- Huaman, Z., J. G., Hawkes and P. R. Rowe
1980 *Solanum ajanhuiri*: An important Diploid Potato Cultivated in the Andean Altiplano. *Economic Botany* 34(4): 335-343.
- 稲村哲也
2007a 「野生動物ビクーニャの捕獲と毛刈り—インカの追い込み猟『チャク』とその復活」山本紀夫編著『アンデス高地』pp. 279-296, 京都：京都大学学術出版会。
2007b 「アンデス発の牧畜起源論」山本紀夫編著『アンデス高地』pp. 297-310, 京都：京都大学学術出版会。
- 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。
- Johns, T.
1989 A chemical-ecological model of root and tuber domestication in the Andes. In D. R. Harris and G. C. Hillman (eds.) *Foraging and Farming: The Evolution of Plant Exploitation*, pp. 504-519. London: Unwin Hyman.
- Johns, T. and S. L. Keen
1986 Ongoing evolution of the potato on the Altiplano of western Bolivia. *Economic Botany* 40(4): 409-424.
- 川本 芳
2007 「家畜の起源に関する遺伝学からのアプローチ」山本紀夫編著『アンデス高地』pp. 361-385, 京都：京都大学学術出版会。

- Kawamoto, Y., A. Hongo, Y. Toukura, Y. Kariya, E. Torii, T. Inamura, and N. 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.
- Koford, C. R.
1957 The vicuña and the puna. *Ecological Monographs* 27(2): 153–219.
- Martin, P. S.
1984 Prehistoric overkill: The global model. In P. S. Martin and R. G. Klein (eds.) *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*, pp. 354–403. Tucson: The University of Arizona Press.
- Novoa, C. and J. C. Wheeler
1984 Llama and alpaca. In I. L. Mason (ed.) *Evolution of Domesticated Animals*, pp. 116–128. London and New York: Longman.
- Ochoa, C. M.
1990 *The Potatoes of South America: Bolivia*, translated by D. Ugent and F. Frey. Cambridge: Cambridge University Press.
- Osman, S. F., S. F. Herb, T. J. Fitzpatrick, and P. Schmidiche
1978 Glycoalkaloid composition of wild and cultivated tuber-bearing *Solanum* species of potential value in potato breeding programs. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 26: 1246–1248.
- Oyama, S.
2006 Ecology and wildlife conservation of vicuña in Peruvian Andes. *Geographical Reports of Tokyo Metropolitan University* 41: 27–44.
- 大山修一
2007a 「ラクダ科野生動物ビクーニャの生態と保護」 山本紀夫編著『アンデス高地』 pp. 335–359, 京都: 京都大学学術出版会。
2007b 「ジャガイモと糞との不思議な関係」 山本紀夫編著『アンデス高地』 pp. 135–154, 京都: 京都大学学術出版会。
- Pulgar Vidal, J.
1996 *Geografía del Perú*. Lima: Promoción Editorial Inca S. A.
- Sarmiento, G.
1986 Ecologic features of climate in high tropical mountains. In F. Vulleumier and M. Monasterio (eds.) *High Altitude Tropical Biogeography*, pp. 11–45. Oxford: Oxford University Press.
- Simmonds, N. W.
1976 Potatoes: *Solanum tuberosum* (Solanaceae). In N. W. Simmonds (ed.) *Evolution of Crop Plants*, pp. 279–283. Essex: Longman Science and Technical.
- Sinden, S. L., R. W. Goth and J. J. O'Brien
1973 Effect of potato alkaloids on the growth of *Alternaria solani* and their possible role as resistance factors in potatoes. *Phytopathology* 63: 303.
- 田中 智
2008 「収量設計から歩みだす4t取りへの道」『ジャガイモ専門誌 ポテカル』 42: 28–30。

Ugent, D.

1981 Biogeography and origin of *Solanum acaule* Bitter. *Phytologia* 48: 85-95.

Werge, R. W.

1979 Potato processing in the central highlands of Peru. *Ecology of Food and Nutrition* 7: 229-234.

Wheeler, J. C. and D. R. Hoces

1997 Community participation, suitable use and vicuña conservation in Peru. *Mountain Research and Development* 17(3): 283-287.

Winterhalder, B., R. Larsen, and R. B. Thomas

1974 Dung as an essential resource in a highland Peruvian Community. *Human Ecology* 2(2): 89-104.

山本紀夫

1988 「中央アンデスにおけるジャガイモ栽培と休閒」『農耕の技術』11: 64-100。

1992 『インカの末裔たち』東京：日本放送出版協会（NHK ブックス）。

2004 『ジャガイモとインカ帝国—文明を生んだ植物』東京：東京大学出版会。

2007a 「栽培植物の故郷」山本紀夫編著『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」山本紀夫編著『アンデス高地』pp. 207-228, 京都：京都大学学術出版会。

2007c 「現代に生きるインカの農具—踏み鋤をめぐって」山本紀夫編著『アンデス高地』pp. 183-206, 京都：京都大学学術出版会。

2008 『ジャガイモのきた道』東京：岩波書店（岩波新書）。

山本紀夫・大山修一

2007 「毒抜きから食糧貯蔵へ—中央アンデス高地の食品加工技術」山本紀夫編著『アンデス高地』pp. 117-134, 京都：京都大学学術出版会。

