

アンデスの家畜と祖先種、そしてジャガイモ

大山 修一

京都大学大学院 アジア・アフリカ地域研究研究科

ナス(*Solanum*)属の植物はジャガイモやトマト、タバコ、トウガラシ、ナスをはじめ、種数が 1500 種を数える。そのうち 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いっても、これらのほとんどは野生種であり、栽培種は 7 種にすぎない。このうち、世界各地で栽培されているのは 1 種 (*S. tuberosum*) であり、残り 6 種の栽培はアンデス山脈に限られている。

ジャガイモは南米・アンデス山脈—とくにチチカカ湖の周辺を起源地とするのが一般的であるが、現在では世界中に伝播し、さまざまな地域で食生活に取り入れられている。ジャガイモの畑は緩斜面がよく、種イモを植え付けるまえに、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推奨される。また、窒素やリン酸、カリウムを多く必要とし、収量を上げるためには肥料を多めに投入するのが良いという。ジャガイモは植物の三大元素のなかでも、とくにカリウムを多く吸収することが知られている。このようなジャガイモの特性は、どこから来ているのだろうか。ジャガイモの野生種のひとつ *Solanum acaule* (アカウレ) がどこに生育しているのかを紹介し、ジャガイモの特性の謎を解き明かしていきたい。

発表者は 2002 年にペルー共和国アヤクチュョ県パンパ・ガレーラス国立自然保護区において、ビクーニャ(*Vicugna vicugna*)の生態調査を開始し、2015 年においても現地調査を継続している。パンパ・ガレーラスでは 6 か村がビクーニャを保護・管理し、それぞれの村が政府の許可のもとで年に 1 度、毛を刈り、販売している。そのうちの 1 村 (ワユワ村) の監視小屋(標高 3980m)に住み込み、その周囲において気象観測や植生調査、ビクーニャの生態を調査している。

ビクーニャとアンデスのラクダ科家畜

アンデスには、アルパカとリヤマという 2 種のラクダ科家畜が有名である。アルパカは毛の採取、リヤマは荷駄用に利用される。これらの家畜とともに、ラクダ科の野生動物—ビクーニャとグアナコが生息する。これらアルパカとリヤマ、ビクーニャとグアナコはおたがいに隣接して生息することもある。京都大・霊長類研究所、川本芳の研究によると、ビクーニャとアルパカ、グアナコとリヤマの遺伝子はたがいに近縁性が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 3500~4800m であり、そこはスニとプナと呼ばれる地域である。グアナコは海岸付近から標高 5600m 付近までを移動し、行動範囲が広い。アンデス山脈の西側は乾燥が厳しいが、グアナコは週に 1 度しか水を飲まなくても大丈夫であり、厳しい乾燥に耐え抜くことができる。

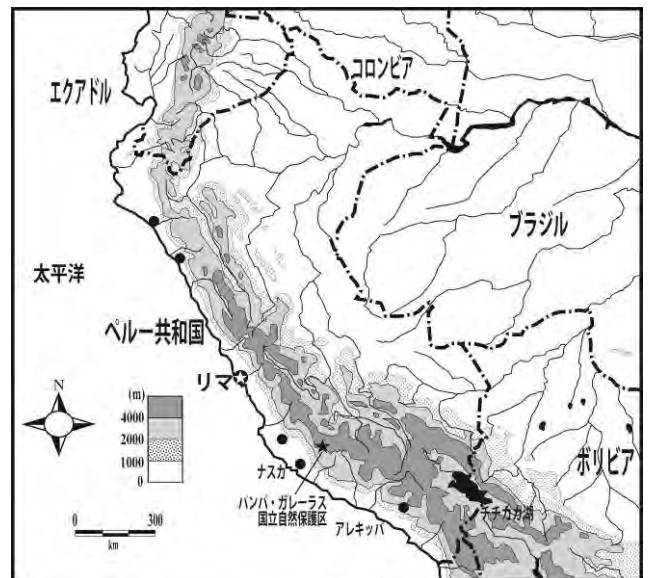


図 1 アンデス山脈と調査地の位置



写真 1 アンデスの家畜—アルパカ

ビクーニャの生態とジャガイモの祖先野生種アカウレ

ビクーニャは群れを形成する。群れには、“*familia*(家族群)”、“*tropilla* (若オス群)”、“*solitario* (はぐれオス)”の3種類がある。家族群は単雄単雌あるいは単雄複雌であり、すべてのメスは家族群に属している。オスは1才までの幼少期を母とともに家族群で過ごし、若オス群に移る。若オス群は10-80頭の集団を形成し、離合集散を繰り返す。若オスは群れに属し、メスとつがいになる機会をうかがい、7-9才までのあいだに家族群を形成する。そしてオスは10-11才になると、家族群から追い出され、はぐれオスとなる。ビクーニャの寿命は13-15才である。ビクーニャは決まった場所に糞を排泄する習性を持ち(写真2)、複数の糞場を囲むように行動圏をもつ。夜間には、糞場のちかくで寝ることが多い。調査域(6.8km²)には3398カ所の糞場があった(図3)。



写真2 排泄行動

ビクーニャは決まった場所に糞尿を排泄し、糞場を形成する。

家族群は糞場を囲むようになわばりをもつが、若オス群は越境して、家族群の糞場で糞を排泄することもある。数頭が続けて、同じ糞場で糞を排泄することも多い。



写真3 ビクーニャの糞場

ラクダ科野生動物ビクーニャの糞場には、ジャガイモの祖先野生種のひとつ *Solanum acaule* が群生する。

現在ではアカウレは「キツネのジャガイモ」と呼ばれ、食用に利用されることはないが、30年以上前、人びとはこのイモを掘り、食用に利用してきた。

パンパ・ガレーラスでは、60種ほどの植物(うち同定種50種)が生育している。ウシノケグサ属、ノガリヤス属、スティパ属などのイネ科草本が優占し、パンパ草原を形成しているが、ビクーニャの糞場周辺には特異な植物群落が見られる(写真3)。この糞場には1m²あたり7.7-28.7kgの糞が4-13cmの厚さで蓄積し、1カ所に200kg以上の糞が蓄積することもある。糞場には窒素やカリウム、マグネシウム、カルシウム、リンなどの土壌養分が大量に集積し、ジャガイモの野生種であるアカウレが群落を形成する。

アカウレは4倍体のジャガイモで、ペルー、ボリビア、アルゼンチンに自生する。生育域は標高4000-5000mの間で、ビクーニャの生息域とほぼ一致する。アカウレが栽培化された交雑種 *S. juzepczukii* は3倍体で、アカウレと同様にアルカロイド性の有毒成分ソラニンを含む。人びとは *S. juzepczukii* の塊茎を凍結、脱汁、乾燥することで、苦みをとりのぞいている。この加工食品は一般にチューニョと呼ばれる。

アカウレは地上部に茎がなく、葉が地面のうえに広がって、漿果を保護している。塊茎は9-14mm、重さ0.2-2.3gと非常に小さく、この大きさは糞に由来する土壌層の厚さと関係がある。また、アカウレは人間のゴミ捨て場やトイレの近くに自生するばかりではなく、ジャガイモ畑の雑草としても生育する。ジャガイモの野生種はこのような人為的な環境下を生育地としてきたと考えられてきた。

アカウレをはじめ祖先野生種は、一定の場所に糞をするというビクーニャの習性とむすびつき、人間が南米大陸に到来する1万年以前には、ラクダ科動物の糞場を生育場所としていたのではないかと考えられる。ビクーニャの生息域は標高3500m以上のアンデス中央部であり、ジャガイモの祖先野生種の分布域も3500~4600mである。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ベローサ系統

は分布が重複し、ビクーニャの生息域とほぼ一致する。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である。

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、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。アカウレはロゼッタ状に被覆する葉で保護するように、2cm 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 (*Margaritacarpus pinnatus*) も幹に大きな棘をもち、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、ウイルスによる病害から種子を守ることができる効果がある (Sinden et al. 1973)。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ようになる。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。



写真4 ビクーニャの糞場に咲くアカウレの花

野生種のイモが肥大する条件：イモを「掘る」ことの重要性

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。

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)。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づけて、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のだろう (山本, 2004)。

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いだろうか。

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かと思われる。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、チャキタクヤと呼ばれる独特な農具が開発されたのであろう (山本, 2007)。

アンデス山脈におけるジャガイモとラクダ科のドメスティケーション

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、リヤ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, 2007)。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に際し、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。

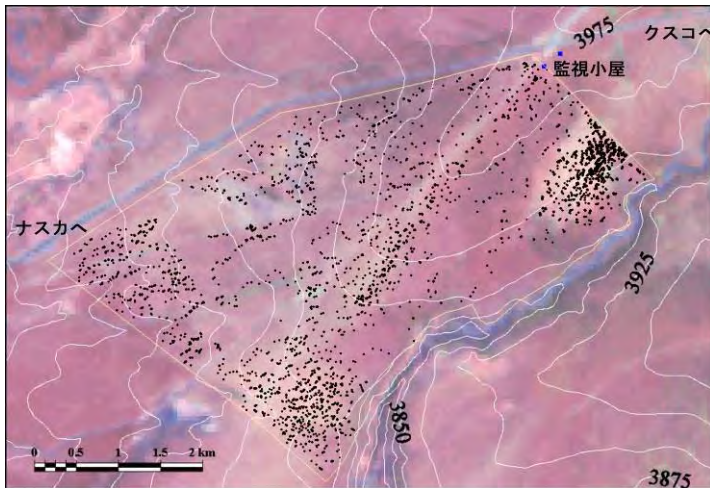


図2 調査域における糞場の分布

背景はランドサット ETM 画像(2003年1月22日撮影:バンド5、4、3)。白色が裸地や岩場、黒く見えるのが植生の被覆があるところを示す。

6.8km²の面積に、3398カ所の糞場が存在した。糞場は、緩やかな斜面上の裸地や岩場に多く分布する。

表1 ビクーニャの糞場とゴミ捨て場、ジャガイモ耕作地の土壌の化学性

	土壌深 cm	pH(H ₂ O)	N (%)	C (%)	C/N	K	Ca (cmol(+)/kg)	Mg	P ppm
ビクーニャの糞場	0-5	9.4	1.9	24.7	13.0	465.6	36.2	16.9	1081
	10-15	5.9	0.2	1.0	6.4	2.0	2.5	0.8	72
	25-30	5.2	0.1	0.5	5.2	0.9	10.0	4.4	133
糞場より1mの地点 (SiteAの上 方)	0-5	5.5	0.3	3.1	10.1	0.5	4.4	1.5	56
	10-15	5.6	0.3	2.9	10.0	0.4	4.7	1.5	52
	25-30	5.9	0.1	1.1	8.4	0.3	5.9	2.1	103
ゴミ捨て場 (ゴミの量が多い)	0-8	7.4	0.3	3.6	12.0	3.9	34.0	6.8	1404
	8-16	6.9	0.2	1.4	7.0	1.2	12.9	4.1	564
耕作地 (ジャガイモ畑)	0-5	5.6	0.3	3.7	12.3	4.2	20.8	4.9	914
	10-15	5.7	0.3	3.7	12.3	4.0	19.1	4.5	973

参考文献

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.

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.

山本紀夫 2007 「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。

山本紀夫・大山修一 2007 「毒抜きから食糧貯蔵へー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, 京都大学学術出版会。