

## 南米・アンデス山脈における 植物の生育する土壤環境と窒素吸収 —ジャガイモのドメスティケーションとの関連で

大山修一

首都大学東京 都市環境科学研究科 地理学教室

### 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。2007年には世界中で約1933万ヘクタールの農地でジャガイモが栽培され、生産量は3億2000万トンであった<sup>1)</sup>。ジャガイモの生産性と栄養価の高さから世界の飢餓にあえぐ多くの人びとを救済する作物として、高い将来性が期待されている。国連食糧農業機関 (FAO) が発展途上国において生産促進を進めることになり、ジャガイモの生産は脚光を浴びている。

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*) であり、残りの6種 (*S. stenotomum*, *S. ajanhuiri*, *S. chaucha*, *S. phureja*, *S. curutilobum*, *S. juzepczukii*) 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、近縁の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。この近縁種が中央アンデス高地に集中しており、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ている<sup>2-7)</sup>。

山本<sup>7,8)</sup>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、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、リヤ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、植物も食料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料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、のち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」の植物だったからである。

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り、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雑草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植物であり、人間の身近に生育していたと考えられる。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<sup>5,9,10)</sup>、それらは雑草型に区分される。

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。人類が南米に到来する以前には、ジャガイモの近縁野生種はラクダ科野生動物—とくにビクーニャ (*Vicugna vicugna*) の糞場に定着してきたのではないかと考え、ジャガイモ栽培化のプロセスを考察した<sup>11)</sup>。ビクーニャが糞を排泄しつづける糞場には、窒素 (N) をはじめさまざまな物質が多量にふくまれている。窒素は植物の必須元素であり、タンパク質の合成には不可欠である。ビクーニャの糞場に定着してきたのは、多量の物質—とくに窒素に対して適応した、いわゆる好窒素植物だったのではないかと考えられる。

生態系のなかで、窒素と炭素 (C) の両者は密接に関わりをもちながら、循環している。植物体の大部分を占める炭素は、窒素をふくむ光合成の働きによって二酸化炭素から同化される。植物が枯死すると、植物体リターに含まれる窒素が無機化されたり、動物による採食・排泄を通じて、窒素はふたたび土壤に戻り、根を通じて植物に吸収される。館野<sup>12)</sup> は、このような炭素や窒素の相互作用が植物の生態現象に重要な役割を果たし、たとえば植物の繁殖への投資を測定することができる可能性を提示している。

本論文の目的は、3つある。(1)自然草原やビクーニャの糞場、ゴミ捨て場の土壤特性を調査し、植物の生育する土壤環境のバリエーションを明らかにする。(2)それぞれの土壤環境に生育する植物が含有する全炭素と全窒素の量を計測し、土壤状態と関連して植物体に含有される全窒素および全炭素の量を比較する。そして、これらの結果から、(3)好窒素植物と考えられるジャガイモ近縁野生種の生態学的な特徴を明らかにしていきたい。

#### 調査地:パンパ・ガレーラス国立自然保護区 ビクーニャの保護区

パンパ・ガレーラス (14° S, 74° W) はペルー南部高地に位置し、正式にはパンパ・ガレーラス国立自然保護区という (写真1)。この自然保護区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 (写真2) 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年にパンパ・ガレーラスの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。

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年代の後半にはペ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<sup>13,14)</sup>。

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合理的な利用の環境が整備された<sup>15)</sup>。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 (写真3)。各村では軍隊経験をもつ村びとを



写真1 パンパ・ガレーラスの草原:ハネガヤ属 (*Stipa ichu*) やウシノケグサ属 (*Festuca* sp.)、イチゴツナギ属 (*Poa horridula*) などイネ科の草原が広がる。手前に見えるのは、キク科の灌木 (*Parastrephia lepidophylla* (W.) C.)。

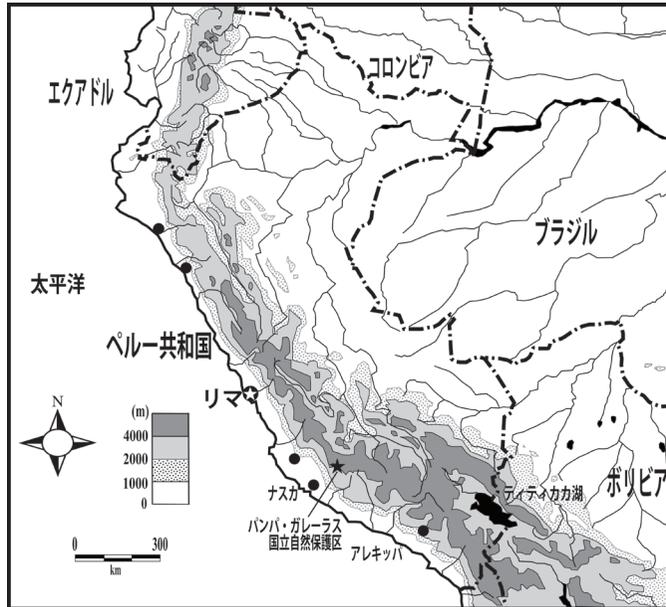


図1 調査地の位置：パンパ・ガレーラス国立自然保護区



写真2 ビクーニャ：毛が繊細で価格が高いため、密猟が絶えず、絶滅の危機が何度もあった。



写真3 ビクーニャの生け捕り猟：チャク。住民によるビクーニャの利用と保護がおこなわれ、ビクーニャの生息頭数は増加している。

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<sup>16,17)</sup>。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<sup>18)</sup>。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、アヤクチョ県全体では1994年には1万8430頭、1997年には3万3377頭、2000年には4万0390頭にまでビクーニャの頭数が増加している。

#### パンパ・ガレーラスの気象条件

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えに気象測器を設置

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<sup>19)</sup>。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-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、気温が氷点下まで低下している。気温が氷点下まで下がる凍結日は、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年の降水量は、401mmである。降水量の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。

### アンデス山脈に生息するラクダ科動物

アンデスのラクダ科野生動物(Camelidae)にはビクーニヤのほか、グアナコ(*Lama guanicoe*)が生息する(写真4)。南米のラクダ科動物にはアルパカ(*Lama pacos*)とリヤマ(*Lama glama*)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、ビクーニヤとアルパカ、グアナコとリヤ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<sup>20,21)</sup>。

ビクーニヤの生息域は標高3,500m～4,800mであり、プルガル・ビダルの分類によると、スニ帯とプナ帯に相当する<sup>22)</sup>。ビクーニヤは毎日、水を飲み<sup>23)</sup>、グアナコほどには乾燥環境には適応していない。ビクーニヤ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ヤ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

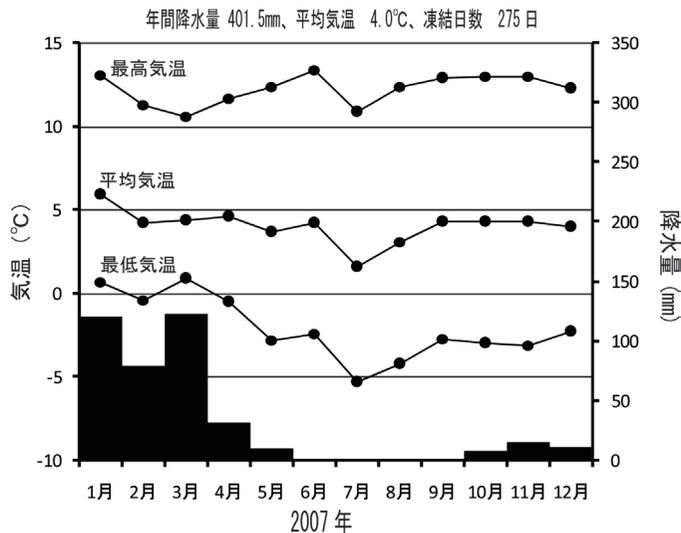


図2 パンパ・ガレーラス国立自然保護区の気温と降水量 (2007年1月～12月)



写真4 グアナコ：パンパ・ガレーラスのなかでもグアナコが生息するのはアンデス山脈の西側斜面に限られる。

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がいになり、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き、糞場を形成することがある（写真5）。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<sup>24)</sup>。

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



写真5 ビクーニャは特定の場所に糞を排泄し、糞場を形成する。

ぎには水場で水を飲んだあと、夕方になると寝床へ戻る。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、つまり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う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6.8km<sup>2</sup>のキコロマ地区において、2004年3月の時点で302頭のビクーニャが生息していた。性別が不明だった14頭をのぞくと、オスとメスの頭数は同じであった（表1）。ビクーニャの糞場を探し、GPSによって位置を計測した。糞場の数は3,398か所であり、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（図3）。

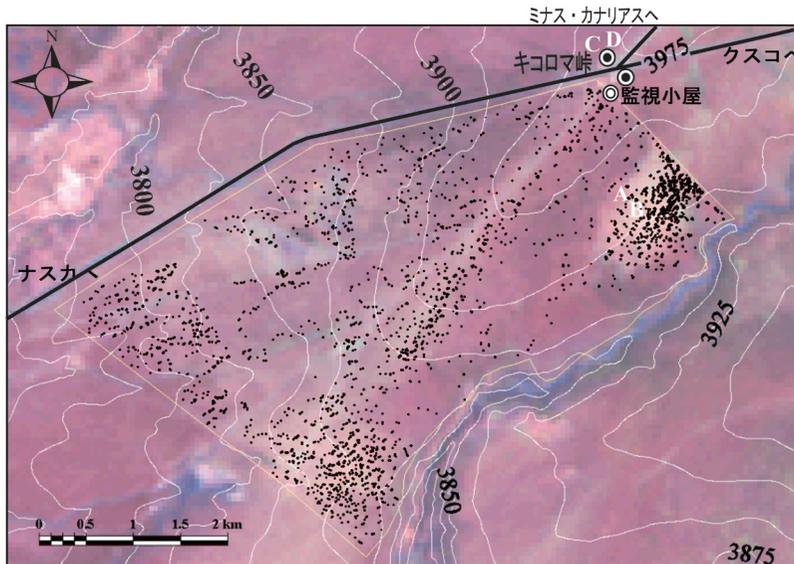
### パンパ・ガレーラスに生育する植物種 植物種

パンパ・ガレーラスで採取した植物から腊葉標本を作成し、44種について現地名を聞き取ったうえで、ペルー・プノアルチプラノ大学に植物同定を依頼した。属までしか判別できなかった標本

表1 キコ・ロマ地区におけるビクーニャの全頭調査 (2004年3月)

推定年齢	オス			メス	不明	合計
	家族群	はぐれオス	若オス群			
1						0
2				43		43
3				18	1	19
4		1		13	3	17
5				28	2	30
6		1		9		10
7	6			15	2	23
8	11			14	5	30
9	16	4		4		24
10	14	3			1	18
11	1	5				6
12		3				3
13		3				3
14						0
15						0
合計	48	20	76	144	14	302

若オス群は頭数が多いため、年齢を調査することはできなかった。



● 定食屋  
 図中のアルファベット (A~D) は土壌サンプルの地点を表す。

図3 キコロマ地区に分布するビクーニャの糞場

もあるが、イネ科8種、カヤツリグサ科1種、オオバコ科1種、マメ科4種、キク科15種、リンドウ科2種、アブラナ科2種、アオイ科1種、バラ科3種、シソ科2種、マオウ科1種、フウロソウ科2種、イラクサ科1種、ナス科1種であった(表2)。

### ジャガイモの近縁野生種アカウレ

これらの植物のなかで、ナス科のアカウレは

ジャガイモの近縁野生種のうち的一种である。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. curttilobum* 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、すぐれて耐寒性と病虫害に強い。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<sup>25)</sup>。そのため、有毒成分を

表2 パンパ・ガレーラスに生育する植物

学名	地方名
<b>【イネ科】</b>	
<i>Aristida</i> sp.	cola de zorro, pistuca
<i>Festuca</i> sp.	fistuca
<i>Festuca dolichophylla</i> P.	ichu, chilligua
<i>Hordeum muticum</i> Pesl.	cola de zorro, cola de raton,
<i>Muhlenbergia angustata</i> (P.) K.	cola de raton
<i>Poa horridula</i> Pilger	soccyca
<i>Stipa brachyphylla</i> H.	sapi pasto
<i>Stipa ichu</i> R. P.	ichu, ichu pejoy
<b>【カヤツリグサ科】</b>	
<i>Carex</i> sp.	jjoña
<b>【オオバコ科】</b>	
<i>Plantago</i> sp.	anis ccora, juyo
<b>【マメ科】</b>	
<i>Astragalus garbacillo</i> Cav.	macha macha, garbancillao, malahierba
<i>Lupinus tomentosus</i>	q'uera, guera grande
<i>Lupinus chlorolepis</i> C.P.Smith	pampa q'uera
<i>Trifolium amabile</i> H.B.K.	trebol, layu
<b>【キク科】</b>	
<i>Bidens andicola</i> H.B.K. Var. <i>Decomposita</i>	maccashi, sunila, misiko
<i>Baccharis</i> sp.	thola (chiko)
<i>Chersodoma jodopappa</i> (S.B.) Cabrera	flor blanco
<i>Chuquiraga rotundifolia</i> Weddell	kiswara, jarisirue
<i>Gnaphalium</i> sp.	villa cran macho
<i>Gnaphalium capitatum</i>	villa cran hembra
<i>Hipochaeris</i> sp.	chicora, pilly
<i>Liabum uniflorum</i> R.P.	kita marayceba, mula pilly
<i>Perezia multiflora</i> (H.B.) L.	escorsonera, chanquruma, iskursunira
<i>Parastrephia lepidophylla</i> (W.) C.	tola grande, t'ant'a thula
<i>Senecio</i> sp.	ahucuratoy
<i>Senecio</i> sp.	wiscataya
<i>Senecio</i> sp.	yahuar zocco
<i>Senecio graveolens</i> W.	remilla
<i>Tagetes multiflora</i> H.B.H.	chikchiupa
<b>【リンドウ科】</b>	
<i>Gentiana</i> sp.	pampa mancharisca
<i>Gentianella</i> sp.	techuayro
<b>【アブラナ科】</b>	
<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.)	chichicara, wulsa wulsa
<i>Lepidium chichicara</i> Desv.	chichicara, quwi wañuchi
<b>【アオイ科】</b>	
<i>Tarasa</i> sp.	rupo
<b>【バラ科】</b>	
<i>Alchemilla pinnata</i> R. P.	pelillo, sillo sillo
<i>Polylepsis incana</i> H.B.K.	gguenua, kiswara, q'ueñua
<i>Margiricarpus pinnatus</i> (L.) K.	canlla, kanlla llant'a
<b>【シソ科】</b>	
<i>Mentha piperita</i>	muña, hierba buena, menta
<i>Lepechinia meyenii</i> (W.) E.	salvia
<b>【マオウ科】</b>	
<i>Ephedra americana</i> H.B.ex Willd.	condorparasan, pinqu pinqu, sanu sanu
<b>【フウロソウ科】</b>	
<i>Geranium sessiliflorum</i> Cav.	cancer ccora
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L.H.A.	aujaaja, riluj riluj, sipin sipin, alphilirillo
<b>【イラクサ科】</b>	
<i>Urtica magellanica</i>	ortiga, nina sanku
<b>【ナス科】</b>	
<i>Solanum acaule</i>	papa de zorro, atuku papa

除去するチューニョという加工技術が必要となる<sup>8,26-28)</sup>。

このアカウレは株立ちすることなく、ロゼッタ状に葉を広げ、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<sup>29)</sup>。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、舗装道路沿いで営業している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。

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の大きさで、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（写真6）。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 zorro*（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<sup>8,29)</sup>



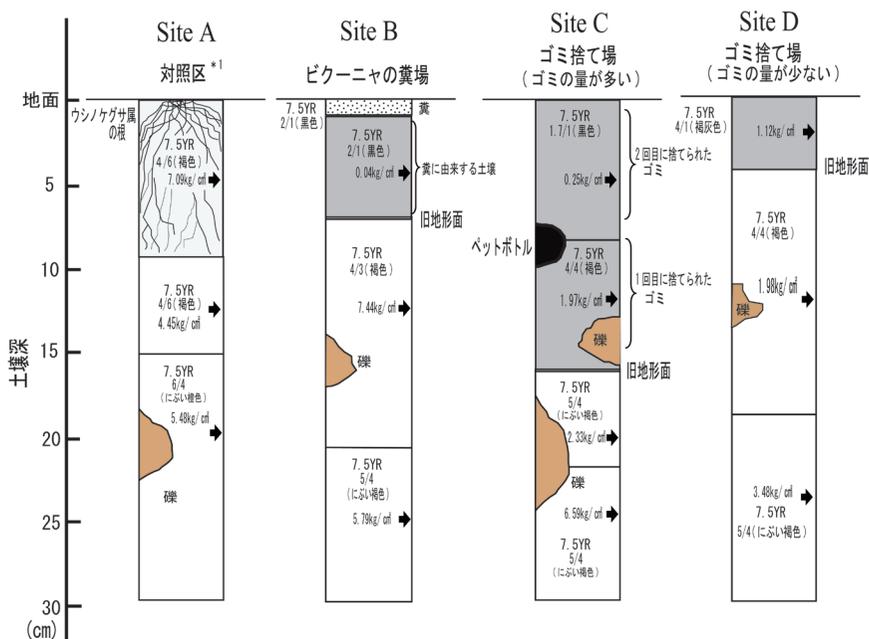
写真6 アカウレのイモ：ジャガイモの栽培種（*Solanum tuberosum*）と比較すると、アカウレは20分の1の大きさしかない。

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。

### 植物が生育する土壤環境 ピクーニャの糞場と周辺の土壤

ピクーニャの糞場（Site B）に深さ30cmの簡易試杭を掘り、土壤断面を観察した（図4）。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7）。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。有機物層は孔隙の多い土壤であり、ミミズが息していた。表層から深さ7cmには旧地形面が存在した。有機物層の下部には厚さ13cmの土壤層が存在し、この土壤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。土壤硬度は7.4kg/cm<sup>2</sup>であった。深さ20cmから下部には、にぶい褐色を呈した土壤層が存在し、土壤硬度は5.8kg/cm<sup>2</sup>であった。

糞場（Site B）の土壤養分を分析するため、上記の簡易試杭において深さ0～5cm、10～15cm、25～30cmにおいて土壤サンプルを採取した。糞場の土壤養分と比較するため、糞場の中心から斜面上方2m（Site A）においても、深さ0～5cm、10～15cm、25～30cmで土壤サンプルを採取した。この自然草原のSite Aを、ピクーニャや人間などの活動の影響がない対照区とした。Site Aにおいてはイネ科ウシノケグサ（*Festuca*）属の根が土壤深9cmまで伸長し、深さ15cmまでの土壤は褐色を呈していた。これより下層では、ところどころに流紋岩や凝灰岩の礫が埋まっていた。土壤硬度は深さ9cmまでが7.1kg/cm<sup>2</sup>、深さ9cm～15cm



\*1: ビクーニャ糞場 (半径 80cm) より斜面上方 2m の地点

図4 パンパ・ガレーラスにおけるビクーニャの糞場とゴミ捨て場における土壌断面  
図中の数値 (kg/cm²) は、土壌硬度を示している。



写真7 ビクーニャの糞場に分布する植物: 糞場には、フウロソウ科の *Erodium cicutarium*、イラクサ科の *Urtica magellanica*、ナス科の *Solanum acaule* がカーペット状に生育する。

までが 4.5kg/cm² であった。深さ 15cm より下部には、にぶい橙色を呈した土壌層が存在し、土壌硬度は 5.5kg/cm² であった。

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 3)。

#### ゴミ捨て場の土壌状態

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。分岐点は長距離バスの休憩所となっ

ており、4軒の定食屋が道路に面して営業している。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生ゴミのほか、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雑草型の植物が生育している。このようなゴミ捨て場において2地点（Site C、Site D）で簡易試杭を掘って、土壌断面を観察し（図4）、土壌サンプルを採取した。

Site Cは、定食屋より北西に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ており、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までの土壌層が、ゴミに由来する。この土壌層は深さ8cmを境界にして2層に分かれ、少なくとも2度にわたってゴミが捨てられたと推察される。

深さ0～8cmの土壌が黒色で、土壌硬度は0.25kg/cm<sup>2</sup>、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8cm～16cmの土壌は褐色で、土壌硬度は2.0kg/cm<sup>2</sup>、上部のゴミ層よりもやや固結した状態であった。深さ16cmから下部には、にぶい褐色を呈した土壌層が存在し、深さ16cm～22cmの土壌硬度は2.3kg/cm<sup>2</sup>、深さ22cm～30cmの土壌硬度は6.6kg/cm<sup>2</sup>であった。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）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 D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層を観察した（図4）ところ、ゴミ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）。

### 植物種の生育地と窒素吸収 植物種による分布特性

パンパ・ガレーラス国立自然保護区では、イネ科の草本を中心とする自然草原が広がっている。自然草原のなかにはビクーニャが生息し、草本を餌として採食しながら、行動圏のなかに複数の糞場をつくっている。レンジャーが居住する事務所や定食屋の周辺では、局所的に残飯やゴミが捨てられたり、居住者やバスの乗客が糞尿を排泄したりしている。監視小屋やレストランの周辺では、このような「人臭い」環境が存在し、植物の生育環境にバリエーションを与えている。

筆者は2008年2月、パンパ・ガレーラス国立自然保護区のキコロマ地区において植物の分布状

表3 パンパ・ガレーラスにおける土壌の化学性

	土壌深	pH(H <sub>2</sub> O)	N(%)	C(%)	C/N	K (cmol(+) /kg)	Ca (cmol(+) /kg)	Mg (cmol(+) /kg)	P ppm
SiteB 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
SiteC 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
SiteD 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
SiteA 対照区 糞場より2m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

況を種ごとに調査した。種の分布特性におうじて、パンパ・ガレーラスに生育する植物種を6種類—野生A型、野生B型、雑草型、中間A型、中間B型、中間C型に分類した(図5)。

(1) 野生A型

人為影響の少ない自然草原に生育する植物種を野生A型の植物とした。野生A型に分類されたのは、19種であった。野生A型の植物は、野生動物(ビクーニャ、グアナコ)や家畜(ウシ、ヒツジ)による採食の影響はあるものの、ゴミ捨て場やトイレなど人間の攪乱、野生動物の糞の集積による土壌環境への影響が少ないところに生育している。野生A型のカテゴリーとして、イネ科やカヤツリグサ科、リンドウ科の植物、マメ科やキク科の植物の一部、バラ科の灌木が該当した。*Hordeum muticum* や *Muhlenbergia angustata*、*Poa horridula*、*Stipa ichu* をはじめとするイネ科の草本は現地でイチュと総称され、標高3600~4200mのプナ草原を構成する重要な植物群である。キク科の*Senecio* 属や *Parastrephia lepidophylla*、*Baccharis* 属の植物はトーラと呼ばれる灌木植生を形成することで知られている。バラ科の *Margiricarpus pinnatus* の灌木は、乾燥するアンデスの西側斜面では一面に群生している。これらの植物群の多くは南米原産の植物種である<sup>30)</sup>。この野生A型の植物が、パンパ・ガレーラスの基本

的な景観をつくっている。

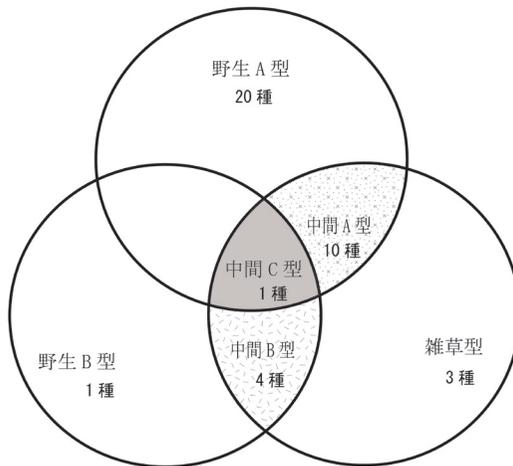
(2) 野生B型

ビクーニャの糞場のみ優占する植物種を野生B型と分類した。野生B型に分類されたのはイラクサ科の *Urtica magellanica* の1種であった。ビクーニャの糞場に定着しているが、人為環境には侵入・生育しない種であり、大量の養分を蓄積するビクーニャの糞場に特異的に適応した種であろう。ビクーニャが糞場へ頻繁にやって来て、糞場の付近で草本を採食する機会が多い。*U. magellanica* は南米原産であり、イラクサ特有の細かく、鋭い棘をもっているのが特徴である。ビクーニャはイラクサを好んで食べることはない。棘は、ビクーニャをはじめ野生動物の食害から植物体を保護していると考えられる。

(3) 雑草型

ゴミ捨て場やトイレ、路傍など人為影響の強い環境に侵入し、優占する植物種を雑草型とした。雑草型に分類されたのは3種である。ビクーニャは、このような人為環境を行動圏としないが、ウシやヒツジ、ロバなどの家畜が放牧され、採食行動をとることは多い。人為環境に生育する植物種はキク科の *Senecio* 属の一部やアブラナ科のナズナ (*Capsella bursa-pastoris*) であった。ナズナはアジアやヨーロッパ東部をはじめ世界中に分布する雑草種として知られており、この地域では移入

(生物・人間活動の影響の少ない場所に生育；自然草原の景観を構成)



(ビクーニャの糞場に侵入・生育)

(人為影響の多い場所；ゴミ捨て場・トイレなどに侵入・生育)

図5 パンパ・ガレーラスに生育する植物種の分類カテゴリー

種である。

#### (4) 中間 A 型

野生 A 型が生育する自然状態の環境だけではなく、ゴミ捨て場やトイレ、路傍など雑草型の生育環境に侵入し、生育できる植物種を中間 A 型と区分した。中間 A 型に分類されたのは 11 種である。オオバコ科やキク科ハハコグサ属の草本、アオイ科のタラサ属が、この中間 A 型に該当した。

#### (5) 中間 B 型

ビクーニヤの糞場に生育する野生 B 型と、人為環境に生育する雑草型の生育環境どちらにも侵入し、生育できる植物種を中間 B 型とした。中間 B 型に分類されたのは 4 種であった。糞場の土壤環境に適応しながら、ゴミ捨て場やトイレ付近といった人為環境にも順応した種である。アブラナ科の *Lepidium chichicara*、フウロソウ科の *Geranium sessiliflorum*、ナス科のアカウレが、この中間 B 型のカテゴリーに該当した。*L. chichicara* やアカウレは南米原産の種である。

#### (6) 中間 C 型

野生 A 型と野生 B 型、雑草型の生育環境のすべてに侵入し、生育することができる植物種を中間 C 型とした。この中間 C 型に相当するのは、フウロソウ科のオランダフウロ (*Erodium cicutarium*) の 1 種のみであった。オランダフウロはヨーロッパ、西アジア、アフリカに広く分布する種であり、パンパ・ガレーラスにおいても草原やビクーニヤの糞場、ゴミ捨て場や路傍、家畜囲いなど各所に生育していた。

### 生育環境と植物の窒素含有率

パンパ・ガレーラス国立自然保護区のキコロマ地区において、39 種の植物から分析用のサンプルを採取した。採取日は 2008 年 2 月 18 日から 20 日の 3 日間であり、雨季のなかばで、植物の光合成がもっとも活発な時期に相当する。

野生 A 型と野生 B 型の植物については、それぞれ自然草原とビクーニヤの糞場からサンプルを採取した。中間 A 型と中間 B 型、中間 C 型については、人為による攪乱環境もしくはビクーニヤの糞場に生育する植物体からサンプルを採取した。1 年生の植物種については植物体全体、2 年生以上のバラ科、キク科の灌木については、当年生の枝や若葉を採取するように努めた。

採取した植物体は風乾させたのちにミキサーで細かく粉碎し、NC アナライザー (Sumigraph NC22F) によって全窒素と全炭素を計測した。NC アナライザーに分析したサンプルとは別に、48 時間にわたって 70℃ で植物体を絶乾させ、乾燥係数をもとめた。乾燥係数は全窒素と全炭素にかけ合わせ、乾燥重量あたりの含有量をもとめた。全窒素の含有量には、タンパク質換算係数 6.25 をかけ、粗タンパク質の含有率を計算した。

全窒素と全炭素の含有量は、種ごとに大きく変化する。イネ科の *M. Angustata* や *P. horridula*、*S. ichu* の全炭素は 40% と高く、全窒素の量は 1.3% ~ 3.3% であった (表 4)。カヤツリグサ科やオオバコ科の植物の全窒素の量は 2% ほどで、全炭素は 40% 以上と高い。マメ科の植物は、共生する根粒菌によって窒素固定をすることが知られているが、全窒素の含有量は 0.8 ~ 3.2%、全炭素は 9 ~ 40% まで偏差が大きかった。キク科の植物も、全炭素が 13 ~ 53%、全窒素が 0.7 ~ 3.8% までばらつきが大きかった。アブラナ科の *L. chichicara* とイラクサ科の *U. magellanica* の 2 種は窒素の含有量が 5.1% であり、分析したサンプルのなかでもっとも高かった。アカウレの全窒素は 4.0% と高く、全炭素は 34.7% であった。

図 6 は、分布特性による植物種のタイプごとに全炭素と全窒素の含有量を示したものである。自然草原に生育する野生 A 型の植物は全窒素の量に比して、炭素の含有量が多い傾向にあった。自然草原に生育する野生 A 型と比較すると、人為環境にも生育できる中間 A 型の植物は、窒素の含有量が多く、炭素の含有量が低い傾向にあった。ビクーニヤの糞場に生育する野生 B 型や中間 B 型、中間 C 型は、全窒素の含有量が多く、窒素を高い濃度で植物体に蓄積していたのが特徴であった。

### 考察

#### アンデスの土壤環境と植物の窒素吸収

自然草原における植物ごとの窒素と炭素含有量の厳密な比較は、ビクーニヤによる採食の影響も視野に入れて、詳細な調査を今後、必要とするが、本稿では分布特性ごとにおおまかな傾向を検討していくことにしよう。

パンパ・ガレーラスには、大きく 3 種類の生育環境—自然草原、ビクーニヤの糞場、人為環境が

表4 パンパ・ガレーラスに生育する植物種と全炭素・全窒素の含有量

	植物種	嗜好性 *1	植物種の タイプ*2	C (%)	N (%)	粗タンパク質 (%) *3
【イネ科 Poaceae】						
1	<i>Hordeum muticum</i> Pysl.	+	野生 A 型	26.2	1.3	8.1
2	<i>Muhlenbergia angustata</i> (P.) K.	++	〃	41.9	3.0	18.8
3	<i>Poa horridula</i> Pilger	++	〃	40.2	3.3	20.6
4	<i>Stipa ichu</i> R. P.	+	〃	42.6	1.5	9.4
【カヤツリグサ科 Cyperaceae】						
5	<i>Carex</i> sp.	++	野生 A 型	40.1	1.5	9.4
【オオバコ科 Plantaginaceae】						
6	<i>Plantago</i> sp.	++	中間 A 型	46.9	2.2	13.8
【マメ科 Leguminosae】						
7	<i>Astragalus garbancillo</i> Cav.	-	野生 A 型	40.0	3.2	20.0
8	<i>Lupinus tomentosus</i>	-	〃	45.5	2.4	15.0
9	<i>Lupinus chlorolepis</i> C.P.Smith	++	〃	9.0	0.8	5.0
10	<i>Trifolium amabile</i> H.B.K.	++	中間 A 型	19.3	2.0	12.5
【キク科 Asteraceae】						
11	<i>Baccharis</i> sp.	-	野生 A 型	49.1	1.1	6.9
12	<i>Bidens andicola</i> H.B.K. Var. Decomposita	++	〃	42.7	2.7	16.9
13	<i>Chersodoma jodopappa</i> (S.B.)Cabrera	-	中間 A 型	13.3	0.9	5.6
14	<i>Chuiriraga rotundifolia</i> Weddell	-	野生 A 型	46.0	0.7	4.4
15	<i>Gnaphalium</i> sp.	+	中間 A 型	16.8	1.3	8.1
16	<i>Gnaphalium capitatum</i>	++	〃	28.8	2.4	15.0
17	<i>Hipchoeris</i> sp.	++	〃	29.9	3.2	20.0
18	<i>Liabum uniflorum</i> R.P.	++	〃	25.7	1.6	10.0
19	<i>Parastrephia lepidophylla</i> (W.) C.	-	野生 A 型	53.3	1.0	6.3
20	<i>Perezia multiflora</i> (H.B.) L.	-	中間 B 型	40.9	1.5	9.4
21	<i>Senecio graveolens</i> W.	-	野生 A 型	38.2	3.8	23.8
22	<i>Senecio</i> sp.	-	雑草型	43.7	3.2	20.0
23	<i>Senecio</i> sp.	+	〃	35.8	2.6	16.3
24	<i>Tagetes multiflora</i> H.B.H	-	野生 A 型	19.1	2.0	12.5
【リンドウ科 Gentianaceae】						
25	<i>Gentiana</i> sp.	++	野生 A 型	19.6	0.9	5.6
26	<i>Gentianella</i> sp.	-	〃	37.4	2.6	16.3
【アブラナ科 Brassicaceae】						
27	<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.)	++	雑草型	50.4	2.5	15.8
28	<i>Lepidium chichicara</i> Desv.	++	中間 B 型	37.5	5.1	31.9
【アオイ科 Malvaceae】						
29	<i>Tarasa</i> sp.	++	中間 A 型	21.4	2.5	15.6
【バラ科 Rosaceae】						
30	<i>Alchemilla pinnata</i> R. P.	++	野生 A 型	41.1	1.8	11.3
31	<i>Margiricarpus pinnatus</i> (L.) K.	+	〃	35.9	1.0	6.3
32	<i>Polylepis incana</i> H.B.K.	-	〃	33.9	1.4	8.8
【シソ科 Lamiaceae】						
33	<i>Lepechinia meyenii</i> (W.) E.	-	中間 A 型	27.3	2.4	15.0
34	<i>Mentha piperita</i>	-	〃	44.1	3.4	21.3
【マオウ科 Ephedraceae】						
35	<i>Ephedra americana</i> H.B.ex Willd.	+	中間 A 型	38.4	1.1	6.9
【フクロソウ科 Geraniaceae】						
36	<i>Erodium cicutarium</i> (L.)L.H.A.	++	中間 C 型	36.3	3.8	23.8
37	<i>Geranium sessiliflorum</i> Cav.	++	中間 B 型	41.9	3.3	20.6
【イラクサ科 Urticaceae】						
38	<i>Urtica magellanica</i>	-	野生 B 型	37.4	5.1	31.9
【ナス科 Solanaceae】						
39	<i>Solanum acaule</i>	++	中間 B 型	34.7	4.0	25.0

\*1: ビクーニヤの嗜好性: ++: very favorable, +: favorable, -: unfavorable

\*2: 野生 A 型: 動物や人為影響の少ない場所に生育する植物種、野生 B 型: ビクーニヤの糞場に生育する種、雑草型: ゴヤトイレ付近、路傍など人為影響のある場所に生育する植物種、中間 A 型: 野生 A 型と雑草型の生育環境のどちらに生育している植物種、中間 B 型: 野生 B 型と雑草型の生育環境のどちらにも生育している植物種

\*3: タンパク質換算係数: 6.25

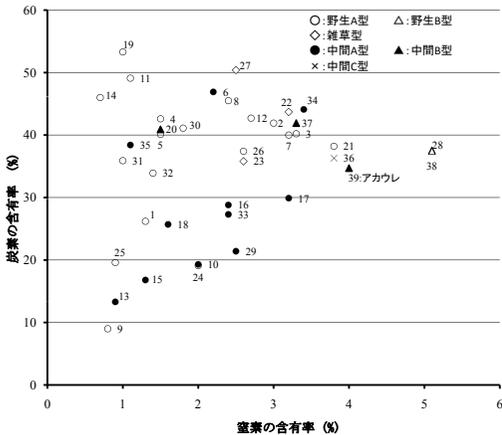


図6 パンパ・ガレーラスに生育する植物種の分布特性と全窒素・全炭素の含有量

存在する。人為環境には、攪乱のさまざまな種類や大きさ、頻度があるが、本論文では植物の分布に強く関係するゴミ捨て場を取り上げた。

自然草原 (Site A) には窒素やカリウム、リン、カルシウム、マグネシウムといった土壌養分に乏しかった。ゴミ捨て場 (Site C, D) には、捨てられるゴミの量や古さ、頻度によって土壌の様態が大きく変化するが、リンやカリウム、カルシウム、マグネシウムが多かった。とくにリンの量が多かったが、窒素の量は自然草原 (Site A) と大きな差異はなかった。ビクーニヤの糞場 (Site B) には、窒素やカリウム、リン、カルシウム、マグネシウムが多く集積していた。このような環境に生育する植物を、野生 A 型、野生 B 型、雑草型、中間 A 型、中間 B 型、中間 C 型の 6 種類に分類した。

野生 A 型の植物はプナ草原の景観を代表する植物であり、Site A のような土壌環境に生育していた。これらの植物では、窒素にくらべて炭素の含有量が多く、高い C:N 比を示した。少ない窒素で、多くの炭素を同化している点で、窒素利用率の高いグループだといえるだろう。高い C:N 比をもつ植物体はリグニンやセルロースをはじめ難分解性の物質を多く含んでおり、植物が枯死したリターから窒素が無機化しにくく、土壌に還元されにくい性質をもつ<sup>31,32)</sup>。ビクーニヤは、野生 A 型のカテゴリーに含まれるイネ科の草本を好んで食べるが、若葉や草丈 1cm 前後の若い草本を選

択的に採食している。これは、野生 A 型の植物は C:N 比が高く、難分解性の物質が多く含まれることと関連していると推察される。

雑草型や中間 A 型の植物はゴミ捨て場 (Site C, D) のような人為環境に生育している。これらの植物群は、野生 A 型に比べると、土壌から窒素を多く取り込み、C:N 比の数値が若干、低かった。そして、ビクーニヤの糞場 (Site B) に定着できる野生 B 型、中間 B 型、中間 C 型は体内に窒素を高濃度で保持し、低い C:N 比を示すというのが特徴であった。このような植物群は、窒素を大量に取り込むことで、光合成が飽和する可能性があり、窒素利用率の低いグループだといえるのかもしれない。

窒素の濃度が異なる土壌環境に植物を植栽すると、生理的な最適域であれば、肥沃な土壌に植えられた個体は活発に光合成をおこない、生長が良く、かつ植物体の窒素濃度が高くなる<sup>33)</sup>。植物の光合成量と純生産量は、植物種ごとの生理・生態的な特性、生育条件 (光・土壌養分・気温・水分) のちがいが、個体どうしの競争関係による差異などが影響するものの、葉にふくまれる窒素の量とゆるやかな正の相関がある<sup>34,35)</sup>。このような研究が提示するように、パンパ・ガレーラスの植物種も生育する土壌環境の特性におうじて、窒素を体内に集積する傾向があった。

#### ジャガイモ近縁種アカウレの繁殖様式と窒素吸収

窒素は植物の生育に必須の元素であり、タンパク質の合成には不可欠である。窒素の濃度はタンパク質の含有量と関係しており、野生動物にとって窒素濃度の高い植物種はタンパク質の多い種であると考えられる。しかし、タンパク質の含有量が多く、栄養価が高いからといって、ビクーニヤの嗜好性がかならずしも高いというわけではない (表 4)。

糞場に定着する植物種は、ビクーニヤの食害に遭う危険性が高い。野生動物の糞場に定着する南米の固有種は、ビクーニヤによる採食から自分の身を守っていることが多い。イラクサは無数の鋭い棘を葉や茎にもっているし、アカウレは有毒成分のアルカロイドを葉や茎、漿果などに多量に蓄えることによって食害から身を守っていると考えられる。

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。これは、ナス属の植物の若い葉に大量に含まれているアルカロイドが、葉の老化にしたがって減少するのとの関係があるようだ<sup>36)</sup>。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を消化せず、種子はそのまま排泄される。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、定着するのである。アカウレはその後、栄養繁殖によって群落を形成する。

アカウレは、花を咲かせ漿果を形成する種子繁殖をおこなうと同時に、ストロンを通じ、塊茎を形成する栄養繁殖をおこなっている。栽培種のジャガイモでは、イモの肥大には、茎葉からイモへの光合成産物—炭水化物やタンパク質 (窒素) の転流が重要であり、窒素肥料の施用によってイモの窒素含有量は増加する<sup>37,38)</sup>。

繁殖に対する光合成産物の大きな投資は、植物体における窒素の保持時間を短くすることによって、窒素利用効率の低下をもたらす。そのため、繁殖への投資は窒素をめぐる競争において、アカウレは不利になる可能性がたかい。地下部における窒素をはじめとする栄養塩類をめぐる競争は、地上部による光をめぐる競争より激しいと言われるほどである<sup>39)</sup>。アカウレは、窒素をはじめとする土壌養分が豊富な糞場に定着し、植物体内に窒素分を多く集積させることによって、種子繁殖と栄養繁殖に光合成産物を投資し、低い窒素利用効率と栄養塩類をめぐる競争の不利を補ってきたのではないかと考えられるのである。われわれが食生活に利用しているジャガイモの近縁野生種には、豊富な土壌養分に依存し、イモを肥大させるという生態的な特徴があり、この特徴はジャガイモの近縁野生種がラクダ科動物—ビクーニャの糞場に定着してきたことと関係しているように思われる。

## 参考文献

- 1) FAO (Food and Agriculture Organization of United Nations) 2008. FAOSTAT Prodstat May2008. 8 September 2008 <http://faostat.fao.org/>
- 2) Correll, D. S. 1962. *The potato and its wild relatives: section tuberarium of the genus Solanum*. Renner: Texas Research Foundation.
- 3) 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.
- 4) Huaman, Z., Hawkes, J. G. and Rowe, P. R. 1980. *Solanum ajanhuiri*: An important Diploid Potato Cultivated in the Andean Altiplano. *Economic Botany* 34(4): 335-343.
- 5) Hawkes, J. G. 1990. *The potato: evolution, biodiversity and genetic resources*. London: Belhaven Press.
- 6) 山本紀夫2007.「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.
- 7) 山本紀夫2008.『ジャガイモのきた道』東京: 岩波新書.
- 8) 山本紀夫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.
- 9) Ugent, D. 1981. Biogeography and origin of *Solanum acaule* Bitter. *Phytologia* 48: 85-95.
- 10) Ochoa, C. M. 1990. *The potatoes of South America: Bolivia*, translated by D. Ugent and F. Frey. Cambridge: Cambridge University Press.
- 11) 大山修一・山本紀夫・近藤史 2009.「ジャガイモの栽培化—ラクダ科動物との関係から考える」『国立民族学博物館研究報告』(印刷中)
- 12) 館野正樹 1997.「炭素と窒素の相互作用と陸上生態系の動態」『日本生態学会誌』47: 315-319.
- 13) Wheeler, J. C. and D. R. Hoces 1997. Community participation, suitable use and vicuña conservation in Peru. *Mountain Research and Development* 17: 283-287.
- 14) 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—文化人類学と遺伝学の共同」『国立民族学博物館調査報告』55: 119-174.
- 15) 稲村哲也 2007.「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.
- 16) Oyama, S. 2006. Ecology and wildlife conservation of vicuña in Peruvian Andes. *Geographical Reports of Tokyo Metropolitan University* 41: 27-44.
  - 17) 大山修一 2007 「ラクダ科野生動物ビクーニャの生態と保護」山本紀夫編著『アンデス高地』pp.335-359, 京都 : 京都大学学術出版会.
  - 18) Cueto, L. J. and Ponce, C. F. 1985. *Management of vicuña: its contribution to rural development in the high Andes of Peru*. Rome: FAO.
  - 19) Sarmiento, G. 1986. Ecological 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.
  - 20) 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.
  - 21) Kawamoto, Y., Hongo, A., Toukura, Y., Kariya, Y. Torii, E., Inamura, T. and Yamamoto, N. 2005. Genetic differentiation among Andean camelid populations measured by blood protein markers. *Report of the Society for Researches on Native Livestock* 22:41-51.
  - 22) Pulgar Vidal, J. 1996. *Geografía del Perú*. Lima: Promoción Editorial Inca S. A.
  - 23) Koford, C. R. 1957. The vicuña and the puna. *Ecological Monographs* 27: 153-219.
  - 24) 大山修一 2007. 「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.
  - 25) Osman, S. F., Herb, S. F., Fitzpatrick, T. J. and Schmidhe, P. 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.
  - 26) Werge, R. W. 1979 Potato processing in the central highlands of Peru. *Ecology of Food and Nutrition* 7: 229-234.
  - 27) 山本紀夫 1992 『インカの末裔たち』東京: NHK ブックス.
  - 28) 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.
  - 29) Brush, S. B., Carney, H. J. and Huanman, Z. 1981 Dynamics of Andean potato agriculture. *Economic Botany* 35(1): 70-88.
  - 30) 世界における植物種の分布については、イギリス・キュー王立植物園のウェブ・サイト GrassBase - The Online World Grass Flora. W.D. Clayton, K.T. Harman & H. Williamson <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>. [accessed 08 November 2006; 15:30 GMT] を参照した。
  - 31) Allison, F. E. 1973 *Soil organic matter and its role in crop production*. Amsterdam: Elsevier.
  - 32) Vitousek, P. 1982 Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist* 119(4): 553-572.
  - 33) Field, C. and Mooney, H. A. 1986 The photosynthesis- nitrogen relationship in wild plants. In T. Givnish (ed.) *The economy of plant form and function*. pp. 22-55. Cambridge: Cambridge University Press.
  - 34) Evans, J. R. 1989 Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia* 78: 9-19.
  - 35) Field, C. and Mooney, H. A. 1983 Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub. *Oecologia* 56: 348-355.
  - 36) Cipollini, M. and Levey, D. 1997. Antifungal activity of *Solanum* fruit glycoalkaloids: implications for frugivory and seed dispersal. *Ecology* 78: 799-809.
  - 37) 井上晴喜・田中明 1984. 「バレイシヨの生育にともなう炭水化物・タンパク質の茎葉・塊茎における集積・転流」『日本土壤肥科学雑誌』55(1): 43-49.
  - 38) 大崎満・相良和彦・田中明 1992. 「バレイシヨの各器官の生長におよぼす窒素施与の影響」『日本土壤肥科学雑誌』63: 46-52.
  - 39) Wilson, J. B. 1988. Shoot competition and root competition. *Journal of Applied Ecology* 25: 279-296.

## Summary

### Soil Nutrients and Nitrogen Absorption of Plants in Andean Mountains: Relating with Domestication of Wild Potato Species

Shuichi Oyama

Department of Geography, Tokyo Metropolitan University

The central origin of the potato (*Solanum tuberosum*) is Lake Titicaca of the central Andean highlands. People living in the Andean mountains utilize potato for staple food from ancient times. According to the previous studies, the distribution of the wild species related with the cultivars is human-induced environment such as roadside, cultivated fields, Inca ruins and garbage dumps. However, the mankind marched to the Andean mountains before approximately 10 thousand years. Before mankind's arrivals, the wild species of potato grew in the Andean mountains. We focus on the dung piles of vicuña (*Vicugna vicugna*) of Camelidae animal for the gene cradles for *Solanum* species. One of the wild species, *Solanum acaule*, establishes the colonies at the dung piles of vicuña. They absorb the nitrogen from the abundant soil nutrients of the dung piles for both vegetative and seed reproduction. The tuber growth of the *Solanum* cultivar is related with the rich nutrition use of the wild species growing in the dung piles of Camelidae animals.

Key words: *Solanum acaule*, potato, domestication, Andes, nitrogen absorption, Vicuña, Camelidae