

アルメニアの野生コムギ種と農耕起源

丹野 研一・藤島 文・有村 誠

Wild Wheat in Armenia and the Origin of Wheat Cultivation

Ken-ichi TANNO, Aya FUJISHIMA and Makoto ARIMURA

アルメニアの位置するコーカサス地方または西アジア北部は、コムギの栽培起源地とは言い難いものの、栽培コムギの多様化の主要な部分をはぐくんだ育ての親とも言える地域であることはあまり知られていない。本稿は、2017年9月に行った考古植物調査で明らかになった事実や問題点を整理、指摘した現地報告である。アルメニアの農耕のはじまりを探るための考古植物学的研究はまだ緒についたばかりであるが、当地の過去の農耕の実体を考えるに欠かせない現生植物の情報がそもそも不足している実態が浮き彫りになった。

キーワード：アルメニア、野生コムギ、コムギの進化、栽培化、農耕の起源

Although not widely known, Armenia and other parts of the Caucasus region (Northern West Asia) have played important roles as places of wheat crop evolution. Wheat domestication did not originally occur in these areas but it is here that the major mutations and genetic diversity of wheat developed, and which can be still seen today. This paper reports the details of an archaeobotanical survey conducted in September 2017 in Armenia and indicates the circumstances and problems that could be a barrier for future investigation of the origins of agriculture in this region. Archaeological research for exploring the origin of farming in Armenia has only recently begun, however the survey revealed a lack of information on the distribution of wild relatives of modern plants, which is essential in understanding earlier farming.

Key-words: Armenia, wild wheat, wheat crop evolution, domestication, origin of agriculture

1. はじめに

コムギという作物が今日の世界において重要な価値をもっていることは間違いのないであろう。現在利用されているコムギの栽培種は、西アジアで新石器時代に最初の栽培化が行われて以来、人々が永々と行ってきた育種・品種改良の累積結果といえる。西アジアで野生植物からの栽培化を最初に果たしたコムギ種は、その後の栽培進化の過程で様々な変異を獲得したわけだが、その進化の歴史を目の当たりにできる貴重な地域がアルメニアを含むコーカサス地方である。本報告は、アルメニアにおける野生コムギに関する研究と今日の生育状況について紹介し、当該地域における栽培コムギの起源に関する諸テーマについて考古植物学の立場から問題点を指摘し今後の研究活動の方向性を示す。

2. 多様なコムギ種

西アジアで約11,000年前に始まった農耕は、ムギ類を主体とした農耕であった (Willcox 2013)。当初に栽培化されたムギの種類は、アインコルンコムギ、エンマーコム

ギ、オオムギであった。このうちオオムギについては、野生種が *Hordeum vulgare* subsp. *spontaneum* の一種しかないので、コムギ属の野生種は数が多く、また、種子の形態は連続的に変化しており互いに酷似する (図1)。野生コムギの二倍体種としては *Triticum monococcum* subsp. *aegilopoides* (*T. boeoticum*) と *T. urartu* (ウラルトゥコムギ) がある。前者は栽培アインコルンコムギの祖先野生種である (本稿では野生アインコルンコムギと呼ぶ)。後者は野生エンマーコムギ AABB ゲノムの A ゲノムのドナー種であるが、上記アインコルンコムギとは交雑せず別種の二倍体コムギである。

野生四倍体種としては、栽培エンマーコムギの祖先野生種でパレスチナコムギともいう *T. turgidum* subsp. *dicocoides* (AABB ゲノム、本稿では野生エンマーコムギと呼ぶ) とチモフェービコムギの祖先野生種である *T. timopheevi* subsp. *armeniicum* (AAGG ゲノム、本稿ではアルメニアコムギと呼ぶ) がある。これら二倍体と四倍体の合計四種の野生種は、現代においても西アジアに自生している。

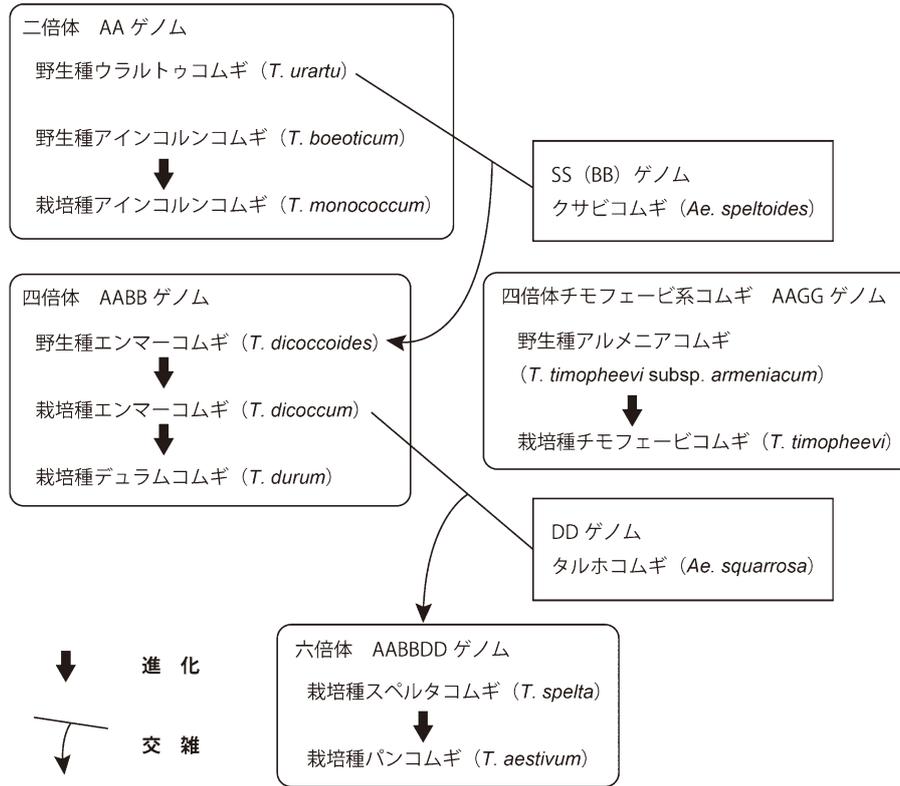


図1 コムギ進化の模式図

多数の野生コムギ種が存在するなか、まずアインコルンコムギとエンマーコムギが新石器時代初頭に栽培化されたというのが通説である(栽培アインコルンコムギと栽培エンマーコムギの出現)。そして、その後の栽培進化により、デュラムコムギ(AABBゲノム、裸性四倍体種)、チモフェービコムギ(AAGGゲノム、皮性四倍体種)、スペルタコムギ(AABBDゲノム、皮性六倍体種)、パンコムギ(AABBDゲノム、裸性六倍体種)といった様々な栽培コムギが生じたとされる。このうち、六倍体種であるパンコムギには直接の野生種は存在しない。六倍体種は農耕開始後に栽培エンマーコムギを母体として、エギロプス属野生種であるタルホコムギ *Aegilops tauschii* (DDゲノム)の花粉が自然交雑したことで生じたとされる(McFadden and Sears 1946)。

農耕開始以前は当然ながら野生種が利用されていたわけだが、利用される候補となった野生種の種数はそもそも多く、さらに農耕開始以後にはこれらに栽培種も加わっていくことになる。特に、初期農耕の段階では、野生種と栽培種が長い間混在していた様子が知られており(Tanno and Willcox 2012)、遺跡から出土する可能性のあるコムギ類は相当数の種類が存在することになる。上述のように新石器時代初頭に栽培化されたのはアインコルンコムギとエンマーコムギであるが、当時利用されていたのは果たしてこ

れら2種類の野生種だけだったのだろうか。これら2種はそれぞれウラルトウコムギやアルメニアコムギといった別種の野生種と草姿も酷似しているのだが、初期農耕者がこれら野生種をきちんと識別していたのであろうか。初期農耕の様相を解明するにあたって、この点はもっと慎重に検討される必要がある。

上記の栽培種コムギのうち、コーカサス地方または西アジア北部(トルコ中央~東北部、イラク北部、イラン北西部を含む)に起源した可能性のある種は、実は意外に多い。というよりも上記デュラムコムギ以降、チモフェービコムギ、スペルタコムギ、パンコムギまでの栽培種すべてが、コーカサス地方または西アジア北部に起源をもつ可能性がある。さらに、現地ではすでに絶滅してしまったが数十年前まで残存していたコムギ変種も、コーカサス地方および西アジア北部には非常に多い。四倍体種のチモフェービコムギ、パレオコルチカム、イスファハニカム、六倍体種のマッハ、ズコプスキーなどがあげられる。これらは20世紀のグローバル化のなかで絶えてしまったが、絶滅前に運良くサンプリングされたものがジーンバンクで維持されており今日でもその存在を知ることができる。おそらく過去にはもっと多くの変種が存在していて、現代までに伝わらずに絶滅した可能性がある。こうした過去のコムギ種の多様性については、現存する種のみを研究対象とする

従来の遺伝学は無力である。コムギの歴史を考えるうえで、考古植物学は欠かすことのできない情報源であり、特にコーカサス地方と西アジア北部はより詳細な検討がなされるべき地域なのである。

3. アルメニアと近隣国における新石器時代の遺跡出土コムギ
コーカサス地方、特にアルメニアにおける新石器文化の起源の問題については、報告者の1人がこれまでも考察してきた (Arimura et al. 2010)。中でも特に解明すべき点は、アルメニアの新石器遺跡から出土するコムギに関する問題である。当時、どのような種類のコムギが栽培されていたのか、そしてそれはアルメニア在地のコムギが独自に栽培化されたものなのか、それとも他地域から持ち込まれた栽培コムギなのか。これらの問題を解決することでアルメニアにおける栽培コムギの起源、ひいては同地の新石器文化の起源について理解することができるだろう。

アルメニア新石器時代の植物利用の実態を知ることができるのは、現在のところアルメニア最古の新石器遺跡であるアラタシェン (Aratashen) とアクナシェン (Aknashen) 出土の植物遺存体の分析結果のみである (Hovsepian and Willcox 2008)。両遺跡から出土したムギには、裸性コムギ (すなわちデュラムコムギまたはパンコムギ)、エンマーコムギ、アインコルンコムギ、裸性と皮性オオムギがある。注目すべきは裸性コムギの存在である。必ずしもエンマーコムギとの区別が可能な資料ばかりではないとされるが (Hovsepian and Willcox 2008: S65)、裸性コムギが前6千年紀のアルメニアの新石器遺跡に存在する可能性が指摘されたことは興味深い。

隣国アゼルバイジャンでは、西部のクラ川流域において前6千年紀初頭のハッジ・エラムハンル・テペ (Hacı Elamxanlı Tepe) が現在のところ最古の農耕遺跡として知られる。そこではエンマーコムギと裸性コムギの出土がオオムギとともに確認されている (Nishiaki et al. 2015a)。ここでは裸性コムギは僅かな数しか検出されていないが、同地で続いて居住されたギョイトペ (Göytepe) では、裸性コムギの比率が増加する (Kadowaki et al. 2015; Nishiaki et al. 2015b)。さらに前6千年紀から前3千年紀すなわち新石器時代から青銅器時代まで続いたメンテシュ (Mentesh) では、居住の最初からエンマーコムギと裸性コムギが大差ない量で検出されており、銅器時代および青銅器時代には裸性コムギのほうがエンマーコムギよりも多く出土するようになる (Decaix et al. 2016)。これらの出土を整理すると、いずれの遺跡でも居住の最初から栽培種とみられる穀類が多出し、その内訳としてはオオムギが終始安定して多く、年代進行とともに皮性であるエンマーコムギから裸性コムギへのシフトがみられる。なお、

ジョージアについては植物調査の報告が乏しい現状であり、今後が期待される。

4. アルメニアにおけるコムギ種

(1) 遺伝資源情報を取り巻く研究環境の現状

アルメニアの栽培コムギの起源を考察する上でまず必要なのは、当時どのようなコムギ類がアルメニアに自生していたのかを知ることである。アルメニア国内には今日でも野生コムギが群生している場所がいくつか知られており、現在のコムギ種の生育状況を知ることは過去を考えるうえで有益な情報源となる。

図2は農業関係の各国ジーンバンクからダウンロードしてきた情報から作成したアルメニアにおける野生コムギ・エギロプスの分布図である。データベースとして、USDA-GRIN (United States Department of Agriculture, Germplasm Resources Information Network)、KOMUGI (ナショナル・バイオリソース・プロジェクト、国立遺伝学研究所/京都大学、および京都大学カタログ: Kawahara 1997) を閲覧した。なお、作図にあたり他にも PGR database VIR (ヴァヴィロフ研究所、ロシア)、IPK (ゲーターズレーベン、ドイツ)、Mediterranean Germplasm Database (Institute of Biosciences and Bioresources、イタリア)、NARO (農業生物資源研究所、日本) を閲覧した。ロシア VIR データベースは資料数は多いようであるが検索が困難であった。これら以外のジーンバンクはアルメニアのコレクション数は基本的に非常に少ない、もしくは無く、またさらに採集地点が明示されない系統情報が非常に多いことが判明した。遺伝資源探索が行われたという報告があっても系統情報は公開されていないという例も実際にあり、おそらく公開された情報は少ないということが理解される。他方、アルメニアにおける植物遺伝資源研究の中心人物であるネリー・ホブハンシヤン (Nelli Hovhannisyan) 博士 (エレバン大学生物学部生態系・自然保護部門長) から聞くところによると、これまでに行われてきた外国人研究者による遺伝資源調査の成果は、アルメニア国内で一括して情報集積されていないという。ロシア人を筆頭に日本人研究者も含めて (例えば阪本 1996; 辻本 2008) 外国人研究者がこれまでにアルメニア国内で確認し、また新たに発見した野生コムギの自生地に関する情報はかなりの量に上ると考えられる。しかし、こうした情報の多くはアルメニアには残されておらず、また国際的にも共有化されていない¹⁾。アルメニアではホブハンシヤン博士が中心となり、外国調査団がそれぞれの思惑で公表し今では散逸した情報を再度収集整理し、また新たに野生コムギの自生地を少しずつ確認している状況である²⁾。

近年、考古植物学という分野が確立するに伴い、過去の

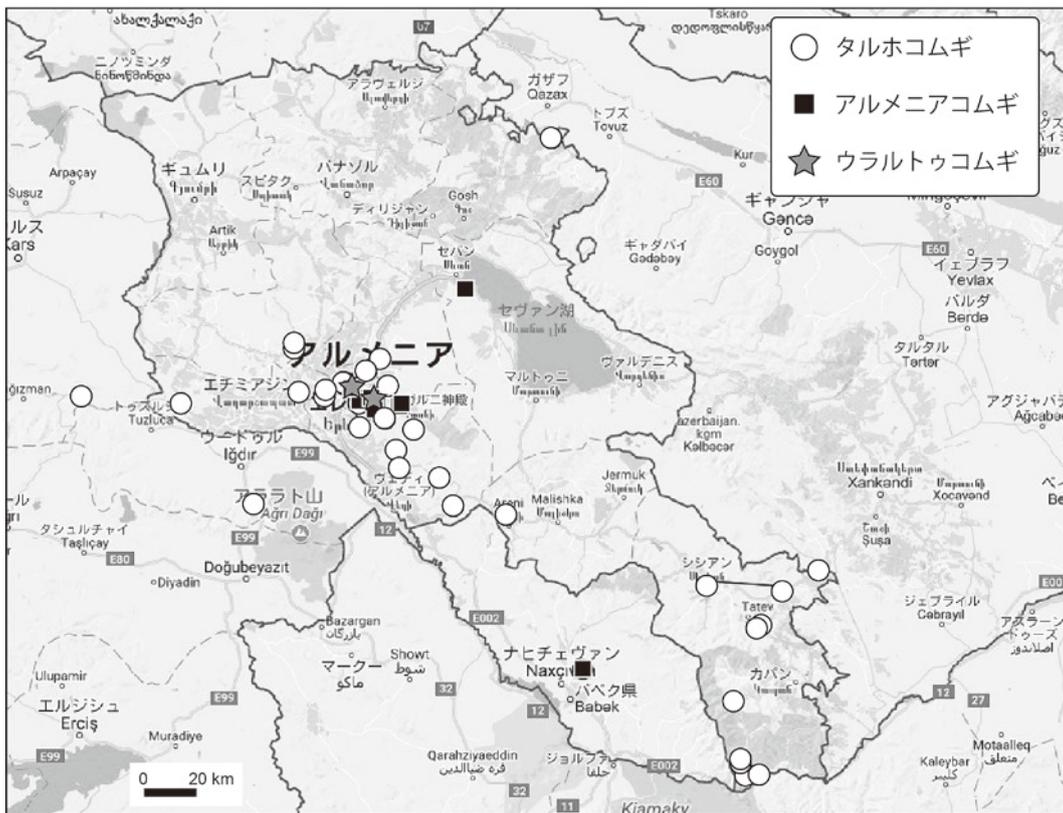


図2 アルメニアにおける主要な野生コムギ・エギロプス属植物の分布。各ジーンバンクの公開する座標もしくは地名情報を1系統ずつ©Google Mapsに入力し作成した。公開されている系統情報が少ないため、地図のプロット数も少ない。地図で空白となっている地域であっても、実際には自生している可能性は十分にある。

食文化や暮らし、環境を理解するための基礎情報として、どのような野生植物が当地に存在するのかという視点から遺伝資源の情報が必要となってきた。しかしこの目的からも、アルメニアには利用可能な整理された情報が少ないことが指摘できる。

(2) エレブニ保全地区における野生コムギ保全の現況

アルメニアには国立自然保全区は5つあるが、エレブニ保全区 (Erebuni State Reserve) は旧ソビエト連邦時代の1981年に他の地区に先駆けて保全区として指定された。現地では「野生コムギのための高地」とよばれるほど、野生のコムギ種が数多くみられる保護区域である (図3)。同保全区は、エレバン中心地から南西約9 kmの標高約1250 mの丘陵部に位置する (北緯40°08'47"、東経44°36'30")。89 haの敷地内に約20種の絶滅危惧種があるが、特筆すべきは先述した世界に4種存在する野生コムギのうちの3種 (アルメニアコムギ、ウラルトゥコムギ、アインコルンコムギ) が群生していることである。当地が保全区として保護されるようになったのは、1930年に遺伝資源の父とよばれるニコライ・ヴァヴィロフ (Nikolai

Ivanovich Vavilov) が当地の野生コムギ大群落を見てここを保全するように書簡を書いたことが発端とされる。

同保全区は基本的に一般には公開されておらず、筆者らはアルメニア科学アカデミー考古学民族学研究所のボリス・ガスパルヤン (Boris Gasparyan) 研究員からの紹介により、2017年9月22日にここを訪問した。エレブニ保全区のある丘陵全体は簡素な柵で覆われており、頂上部には保全・研究の拠点となる施設が1棟ある。

この訪問では野生コムギ・エギロプス属植物が4種自生しているのを確認した。すなわち、チモフェービコムギの祖先野生種であるアルメニアコムギ (図4) と、栽培化されなかったタイプの一粒系コムギであるウラルトゥコムギ、そしてエギロプス属シリンドリカ種およびエギロプス属トリウンシアリス種である。これらの種が保全地区内のいくつも連なる丘に優占種として大草原になって生えていた。その他に *Taeniatherum caput-medusae* や *Hordeum murinum* などのコムギ亜族に属するイネ科植物が生えており、またソビエト連邦時代に植栽されたアーモンドの木があまり成長せずに残存していた。ここには他にも野生のアインコルンコムギすなわち *T. boeoticum* があり、施設からやや



図3 エレブニ保全区。手前から奥に延びる耕耘跡が出火時の延焼を防ぐ防火帯



図4 野生種アルメニアコムギ。写真には写っていないが葉には毛が見られる

離れたところにはタルホコムギが群生する場所もあるという。当地の平均気温は11℃であるが、夏季の最高気温は41℃、冬期の最低気温は-31℃と環境条件としては非常に厳しい (Gabriel 2012)。平年降水量は300~350 mm とのことであるが、今年は雨が多くてアルメニアコムギとウラルトゥコムギの野生コムギ類は例年よりもよく茂ったという。しかしその草丈は40、50 cm ほどであり、これらの種を鉢栽培したときには1 m を越えるのが普通であることを考えると両種のポテンシャルの半分以下で自生していた。

エレブニ保全区の現在の姿を未来に残すという保全にかける彼ら職員の姿勢は真摯であった。職員によると、当地における保全活動では特に次の2点に常に注意を払っているという。まず火事を出さないことが第一だという。保全区の周辺には一般集落に加えて別荘がいくつもあり、バーベキューや墓参りの蠟燭からの出火が常に気がかりだという。特に2017年の夏は暑く乾燥していたこともあり、職員は連日泊まり込みで、周辺からの不意の出火を見張った。また、保全地区内の斜面には方々にトラクターで耕耘帯が切り通されている。これは万一の出火時に、延焼を遅らせて消火するための防火帯だということであった (図3)。保全の第二の要点は、付近の家畜すなわちヒツジ・ヤギ・ウシが保全区内に侵入することを阻止するということであった。我々が訪問した9月は乾季であり枯れ草がはるか奥の丘陵まで広がっていたが、保全区の外では放牧中のウシの群れが見られた。保全区外の丘陵には無数のヒツジ・ヤギの足跡が見られ、道路から見える範囲では春には

生えていたであろう植物がすでに食べ尽くされてまったくなくなっていた。家畜が植生におよぼす影響がきわめて甚大であることが一見してわかる。世界でも高所や高緯度の森林限界地帯を除くと、家畜に荒らされていない草地は非常に少ない。エレブニ保全区の重要性は、家畜に荒らされていない草地であるという以上に、野生コムギが自然の姿で自生しているという点で特記すべきである。こうした農耕牧畜が開始される以前の姿をよくとどめている草原は、西アジアにはごく稀であり、考古学研究に益する大変貴重な植生といえる。

5. アルメニアひいてはコーカサス地方におけるコムギ研究の問題点および今後の展望

以下では、これまでの研究や今回の現地調査を踏まえて、アルメニアにおけるコムギ研究の問題点と今後の展望を提示する。

(1) 現生種における種子による同定の困難

二倍体種のアインコルンコムギとウラルトゥコムギはともにAAゲノムと表記されるが、実際はこれらを交配しても稔性がない、すなわち種子が得られないので別種として扱われる。両種の種子形態も酷似しており、また草姿では乾燥芒の曲がり具合から区別する場合もあるが正確性には問題がある。結局のところ両種を区別するには、検定交配を行って種の識別を行うかDNA鑑定を行うしかない。

また四倍体種であるチモフェービコムギとエンマーコム

ギも、交配したときに染色体が正常に対合しないことから異なるゲノムをもつ別種とみなされており、前者にはAAGG、後者はAABBというゲノム名が与えられている(Lilienfeld and Kihara 1934; Love 1941; Sachs 1953; Wagenaar 1966)。両者の形態も酷似しており、基本的な違いは葉身や葉鞘にAAGG種(チモフェービコムギおよびアルメニアコムギ)では毛じが生えているのに対し、AABB種(栽培および野生エンマーコムギ)にはそれが見られないという程度しかない。栽培種であるチモフェービコムギの穂は一方に反り返る傾向があるが、種子にその形状変化は反映されておらず、またそもそもジョージア西部で発見された栽培地ではすでに絶滅しており(Zhukowski 1924, 1928; Jakubziner 1958)、過去における多様性はまったく不明である。

以上のように、次に述べる遺跡出土の炭化種子の同定問題以前に、現生の種子でも両種を形態上区別することは困難であるということは認識しておかなければならない。

(2) 農耕開始期における出土コムギの同定の困難

西アジアにおいて農耕開始期の新石器遺跡から出土するコムギの栽培種は、基本的にアインコルンコムギとエンマーコムギである。前者は二倍体種であり類縁性の極めて近い2つの野生種(野生アインコルンコムギとウラルトゥコムギ)が存在するにもかかわらず、これまでのところ出土した二倍体種はほぼすべてアインコルンコムギとして同定されており、ウラルトゥコムギが同定された研究例はない。同様に、後者の四倍体種にも類似した野生エンマーコムギとアルメニアコムギがあり、やはり炭化種子からは二種の識別は現在のところ困難である。前項で述べたように、以上の四種はそもそも子実の形状が非常によく似ており、加えて炭化による変形を経るとさらに識別は難しくなる。それでも二倍体種と四倍体種の同定については、腹溝面の幅が細いか厚いかによって、また外穎側上部のカーブする形状によってある程度の判別ができる³⁾。野生種と栽培種の識別は基本的には小穂軸構造によってなされるべきであるが、栽培種は野生種に比べて大きくなりやすい傾向があることから種子のサイズからも区別できる可能性はある。農耕開始の初期では野生種的な形態が多分に混在しており、種子サイズによる野生・栽培の区別は非常に困難であるが、農耕が定着しコムギ類も栽培進化が進んだ時代になると、徐々にコムギ類の種子サイズは増大してゆくことが知られる(Fuller et al. 2014)。もし栽培種とみられる大多数の太い種子に、野生種とみられる細い種子が混じった出土状況が確認できれば、種子サイズによる野生・栽培の同定識別は可能かもしれない。アルメニア最古の新石器集落が年代づけられる前6千年紀は西アジアの他の地域で

は農耕が定着しつつあった時代であり、こうした種子サイズによる判別が遺跡出土の炭化種子に適用可能であるかもしれない。

(3) チモフェービ系コムギの起源研究における問題点と展望

アルメニアにおける野生種アルメニアコムギは、首都エレバンに隣接するエレブニ保全区のようなアルメニア盆地周辺の丘陵地帯では、現在でも無数といえる量で分布しているのが確認できる。おそらく完新世初頭から現在に至るまで、アルメニアコムギがこの地域から姿を消すことはなかったであろう。

西アジア北東部とアルメニアに多いアルメニアコムギは、すでに述べたように栽培種であるチモフェービコムギの祖先野生種である。両種はAAGGゲノム構成をもつ四倍体種である。チモフェービコムギはコーカサス地方で栽培化された種と考えられるが、いつ頃栽培化されたのかそのプロセスについては分かっていない。

上述のように、アルメニアコムギは、同じく四倍体種で西アジア型農耕において重要な役割をはたしたエンマーコムギ(AABBゲノム)と、草姿、種子形状とも形態が酷似している。西アジアの遺跡から出土する四倍体種は、基本的にはエンマーコムギであることは間違いはない。しかし、考古植物研究の実態として認めなければならないが、エンマーコムギ(AABBゲノム)と形態の酷似したチモフェービ系コムギ種(AAGGゲノム)を炭化種子で同定区別することは困難でありながら、四倍体種らしいやや厚みのある腹溝側の平らな種子は、およそ全てエンマーコムギに類別されてきた。とりわけ、初期農耕時代の栽培種の形態も不安定でかつ野生種の存在も無視できない資料群を対象にした研究ではその傾向が顕著であり、中世以降の遺跡から特殊な形態をした皮性コムギの穂軸が出土するまでは(新苞穎コムギ、次項参照)、チモフェービ系コムギ(AAGGゲノム)の存在に留意した同定はほとんどなされてこなかった。したがって、遺跡出土の同定された植物リストにエンマーコムギと書かれていても、AAGGゲノムをもった他の種類のコムギが含まれている可能性があるのである。

特にアルメニア最古とされる前6千年紀の新石器集落で行われていたコムギ農耕のなかに、アルメニアに自生する野生種アルメニアコムギがどのような形で混在するのかまたはしないのかは、重要な問題である。というのもアルメニアひいてはコーカサスの最古の新石器遺跡群、いわゆるアラタシェン・シュラベリ・シヨムテペ文化において、農耕はコーカサス外地からの導入による結果と考えられているからである(Chataigner et al. 2014)。つまり、アルメニアの新石器集落出土のコムギの中にアルメニア在地のア

ルメニアコムギの存否を確認することは、農耕の伝播拡散における在地要素の取り込みの余地を知るための良好な素材となりうる。もし仮に通説通り、前6千年紀前半というトルコ南東部やシリア北部において農耕が十分に発展した時期のすでに大きく充実した栽培エンマーコムギの種子がアルメニアに持ち込まれたのだとしたら、持ち込まれたコムギを現地で栽培する過程で在地の野生コムギが混入したとしても、両者を形態差によって区別できる可能性がある。つまり、導入された十分に大型の栽培種と異なる細長い種子は、在地の野生種アルメニアコムギのものである可能性があり、AAGG ゲノムの種を遺跡出土の植物遺存体の中から同定するための突破口となりうる。アラタシェンとアクナシェン遺跡のコムギ種子は、栽培エンマーコムギがその構成の中心になっていることはほぼ確かである。また栽培進化したタイプである六条性のオオムギが存在したこともピゼ壁中の痕跡で示されるなど、両遺跡では当時十分に発展した農耕が導入されていたことも事実である。しかし、両遺跡の報告では在来野生種の混在の有無については指摘されておらず、また研究課題として認識されているようでもない。アルメニアコムギ (AAGG ゲノム) の同定といった従来の種同定以上の新しい解釈につながるかは、上記のような問題意識をもって初めて可能となるのである。

(4) 新苞穎コムギ (“New Glume Wheat”) の存在と、チモフェービコムギとの関係の不明性

AAGG ゲノムをもつ栽培種は、チモフェービコムギ (チモフェービ系コムギとも) とよばれる。同種は遺跡からの出土がいまだに不確定な種である。おそらくチモフェービコムギであろうとみられる炭化小穂軸が、中世のギリシャなどバルカン半島を中心とした地域で出土しており (Kohler-Schneider 2003; Boscato et al. 2008; Toulemonde et al. 2015)、以前には知られていなかった形状であることから「New Glume Wheat」と仮称されている (本稿では新苞穎コムギという訳語をあてる) (Jones et al. 2000)。この形状の小穂軸は、今のところ新石器時代の遺跡からの出土例がない。新苞穎コムギがチモフェービコムギであるのか否かは、出土種子そのものを DNA 分析するか、あるいは起源地とみられる西アジア北部やコーカサスにおいて考古遺物から作物進化の過程を追う必要がある。アルメニアコムギも、同定が困難であることもおそらく一因で、遺跡からの出土が確認されていない。図2のように野生エンマーコムギが自生しないコーカサス地方において、アルメニアコムギの出土を探求することで、新苞穎コムギおよびチモフェービコムギ (AAGG ゲノム) の同定の鍵を見出すことが期待される。

(5) パンコムギ成立の謎

コーカサス地方やイラン北部にはパンコムギの D ゲノムのドナーとなったタルホコムギも多数自生している。AABB ゲノム種であるエンマーコムギが栽培されていた畑で、D ゲノムのタルホコムギの花粉がかかって、六倍体 AABBDD ゲノムをもったパンコムギが成立したとされる⁴⁾。

パンコムギの起源地については諸説あるが、育種学や分子遺伝学からはコーカサスまたはカスピ海南西方面とするのが有力説とされている (Dvořák et al. 1998; Yamashita 1980)。分子遺伝学の研究結果は、現代の植物サンプルの DNA から数千年前の過去を推測しており、しばしば考古植物学や古典遺伝学 (すなわち交配遺伝) による結果と矛盾する (詳細な例については丹野 2017 を参照)。分子遺伝学による成果は栽培植物の起源に関してひとつの可能性を指摘するものであり、考古植物すなわち遺跡出土の植物遺存体による検証が必要である。

一方で、近年、コーカサス地方の新石器遺跡の発掘調査からは、前述のようにパンコムギの可能性のある炭化種子の報告が相次いでいる。これは、六倍体コムギの進化に関する通説を大きく変更する可能性がある発見として注目に値する。従来、六倍体コムギ種の成立に関しては、まずエンマーコムギとタルホコムギの交雑によりスペルタコムギ (皮性コムギ) が生じ、その後に裸性 (おそらくデュラムコムギから) を獲得してパンコムギが成立したとみられていた。従って、これらのコーカサス新石器遺跡の事例は、スペルタコムギを経由せずに直接に裸性のパンコムギが生まれた可能性を暗示していることになる。残念ながらこれらの研究では同定規準が明らかでなく、同じ裸性種で四倍体のデュラムコムギとの区別が曖昧である。パンコムギ成立の通説を書き換えることになる重要な発見かもしれないだけに、今後、分析結果を慎重に証明していく必要がある。なお、分子研究からもスペルタコムギを経由せずに直接に裸性のパンコムギが生まれた可能性は近年指摘されている (Dvořák et al. 2012)。

遺跡から出土した裸性種の同定は、まず2、3段以上に連結した小穂軸を確認することから始まる。その後、四倍体種すなわちデュラムコムギの場合は小穂軸が直線的である傾向が強いのに対して、六倍体種では湾曲した小穂軸をもつことから、両種をある程度は区別することができる。ただし遺伝資源のなかには、そのような規則性にそぐわない系統も多数ある。六倍体コムギの起源を明らかにするような重大な研究は、初期の六倍体コムギの姿は不明であるというスタンスで証明が進められるべきであり、現在の考古植物の研究状況は六倍体コムギの起源の解明にはほど遠いといわざるを得ない。ただし、出土植物の DNA 分析に

よってDゲノムの塩基配列がもし検出できれば、それは明確な証明になり得る。

(6) 野生コムギ類の種間交雑の起こりやすさ

以上のような現段階の研究状況を理解した上でアルメニアにおける植物群落を眺めると、パンコムギの成立起源を解釈するためのいくつかの基本項目を描くことができる。まずアルメニアコムギおよびタルホコムギは、この地域にふんだんに自生している。しかし、これら野生種が交雑してAAGGDDゲノムの六倍体種ができることはなかった⁵⁾。アルメニアを含むコーカサス地方にエンマーコムギが栽培種として導入され、その母体つまり雌しべに、タルホコムギの花粉が交雑した(エンマーコムギが母でタルホコムギが父であることは明らかにされている)ことは、偶然とはいえ可能性は高い。カスピ海南西部からコーカサスにかけては、エンマーコムギの本来の自生地ではなく(Civan et al. 2013)、導入された栽培エンマーコムギは相当無理な環境下で生育していたはずである。筆者らがAAGGゲノム種(チモフェービコムギとアルメニアコムギ)とAABBゲノム種(デュラムコムギと野生エンマーコムギ)を日本で露地栽培したときの結果をみると、AAGGゲノム種のほうが出穂・登熟ともにAABBゲノム種よりも遅い傾向がみられた。これは、寒地において遅霜に遭遇する危険性をなるべく遅く出穂することで避けていると解釈できる。出穂開花前、特に穂ばらみ期(稈の一番上につく止め葉の葉鞘部を幼穂が通過する頃)が花粉の減数分裂期であり、その時期に強い寒さに当たると、花粉は成熟できない。雌しべは比較的強いので生存するが、花粉がないと自家受精できないので、穎花を大きく開張させて風に飛んでくる花粉を受けようとする。穎花を開いて花粉を受けるのは風媒花であるイネ科植物全般の基本的生存戦略であり、つまり他家受粉に転じることを意味する。パンコムギでもロシア南東部のサラトフ農業試験場で、1918年に不稔となったパンコムギにライムギの花粉が自然交雑し、ライコムギという新植物の成立へその後繋がった事実がよく知られる(鶴飼 2005)。新しい環境に順化が不十分なまま導入された植物は、往々にして花粉が死滅して、そのことによってかえって新しい遺伝子を在地植物の花粉から取り入れる。同種でおきた場合は正常に種子が形成される。もし交雑したのがゲノムが異なる近縁異種の場合には、雑種第一世代(F1個体)はなんとか生育できるが、F1個体の花で卵と花粉が形成されるときに染色体対合ができず減数分裂は失敗し、正常な花粉ができずに自殖できず枯死する。しかしF1個体の体内で、減多に起きないことだが染色体の倍加がおきると、正常な減数分裂が可能となり正常な花粉ができる。サラトフのライコムギの一部ではそのよ

うな染色体倍加が実際に起きていた。この事実は、畑というエンマーコムギの大群落で、一度に多量の穂において雄しべが全滅に近いほど死滅したときには、周囲の近縁植物(この場合タルホコムギ)の花粉が自然交雑しうること、さらに著しく稔性が落ちたその収穫物の交雑種子を、次の年に播くべく種子がほかにない状況でやむなく播くと、なかには染色体倍加して新植物つまりパンコムギがそれほど高いハードルでなくできうることを意味している。花粉は風によって飛ばされるので、タルホコムギのおよそ5倍もあるエンマーコムギの草丈であっても交雑に困難はない。

現地では、むしろタルホコムギと酷似するシリンドリカ種のほうが、タルホコムギよりも大群落を形成しやすいようである。エレブニ保全区の野生コムギ群落には、タルホコムギでなくシリンドリカ種が群生していた。ではなぜこの種が導入されたエンマーコムギと交雑しなかったのだろうか。シリンドリカ種は、タルホコムギのような二倍体種ではなく、CCDDゲノムをもつ四倍性種である。繰り返すがエンマーコムギはAABBゲノムであり、DDゲノムのタルホコムギとはかろうじて交雑できたものの、ゲノムが2つも異なるシリンドリカ種とはあまりに障壁が高かったということであろう。

また、アルメニアコムギは日本で栽培すると草丈が1mを越えることはふつうであり、エンマーコムギもほぼ同じ大きさに育ちうるが、アルメニア現地のエレブニの野生アルメニアコムギは草丈40~50cmほどでそれでも今年によく生えたほうだという。つまり、タルホコムギとの草丈は、遺伝研究者が鉢で栽培するのにくらべて現地では実ははるかに差がない。コムギが風媒花であることを引き合いに出すまでもなく、交雑自体は容易であったと考えられる。AAGGDDゲノムの植物が得られなかったのは、たとえ交雑が過去に起きていたとしても、野生植物同士の交雑では雑種第1世代の生育が困難なときに栽培植物と違って手厚く管理されないわけで、生存しにくい。またそもそも在地環境に適応している点で、そうではなかったエンマーコムギと異なり、遅霜によって花粉が死んでしまうリスクが低い。タルホコムギは、アルメニアコムギよりもエンマーコムギの栽培種のほうがはるかに交雑が起こりやすいと考えられるわけである。

それではエンマーコムギ(AABBゲノム)は、大群落をつくる在地のアルメニアコムギ(AAGGゲノム)とは交雑できたのではなかろうか。この点は今後の研究での検証が待たれるところであるが、実際にエンマーコムギとAAGGゲノム種つまり野生種アルメニアコムギまたは栽培種チモフェービコムギと交雑による遺伝子の一部交換があったことを示す報告例も存在する(Takenaka and Kawahara 2013)。

以上をまとめると、導入されたエンマーコムギ (AABB ゲノム) はアルメニアコムギ (AAGG ゲノム) とは交雑していたかもしれず、タルホコムギ (DD ゲノム) とは明らかに交雑して六倍体パンコムギまたはスベルタコムギ (AABBDD ゲノム) を生じ、シリンドリカ種 (CCDD ゲノム) とは交雑不可能だったと考えられる。AAGG ゲノム種はエンマーコムギにくらべて出穂・登熟期が遅く、北方適応している⁵⁾。一方で、そのような性質を持っていないエンマーコムギをコーカサス地方に導入していたら、花粉が運搬で死んで、雌しべは強いので生き残り、交雑の起こる可能性は飛躍的に高まる。つまりこれらのことから、コーカサス地方において異種交雑はごく当たり前に起きていたと考えるほうが理にかなっているのである。

(7) アルメニアにおける遺伝資源の保全と調査の現状

これまでアルメニアには、各国のジーンバンク関係者が多数入り、それぞれが遺伝資源の収集を相当数行ってきた。しかしながら、農学関係部局により行われてきたそうした採集調査の結果は、アルメニア本国にはあまり還元されていない。アルメニアに原産した可能性のある作物種には、他に候補地があるものも含めてチモフェービ系コムギ、パンコムギ、ブドウ、リンゴ、西洋ナシなど多くがある。前述のネリー・ホブハンシヤン博士によると、自生地情報の明確になっている遺伝資源植物はまだなく、最も整備されてきた野生コムギ類でさえもデータベース化に至っていないということである。また、外国の遺伝資源探索隊から採取した植物の情報や標本が提供される場合も勿論あるが、総じてそれは不完全であり、結局自力でプロットを増やしていく努力をしているという。ホブハンシヤン博士は各国ジーンバンクなどと話をして、遺伝資源の自生地情報や保存システムをアルメニアにも返すように働きかけているようではあるが、個人の努力によって行われており、著者らからみると道のりは遠いという印象である。これは、アルメニアというコムギ種の進化テーマにおいて世界中の研究者が注目し植物採集調査を行ってきた地における驚くべき研究環境の実態といえる。今後、各国のジーンバンクが情報開示することが望まれ、また、だれでもアクセス可能なアルメニアの遺伝資源植物に関するデータベースの構築を手助けする義務が外国人調査者にはあるように思われる。

6. おわりに

アルメニアにおける新石器時代研究は 21 世紀に入って開拓された分野である。旧ソビエト連邦時代にポスト新石器時代と考えられていた物質文化が、年代測定の進展や周辺地域との比較研究の中で、アルメニアにおける新石器文化段階に位置づけられて理解されるようになった。現在の

ところ前 7 千年紀の新石器文化に位置づけられる遺跡は、アラタシェン、アクナシェン、マシス・ブルール (Masís Blur)、ツァフクンク (Tsaghkunk) の 4 遺跡であり、その他にも旧ソビエト連邦時代に発掘された遺跡の中で新石器文化層をもつ可能性がある遺跡がいくつかある。しかし、上述のように、植物遺存体の分析結果が公表されたのはアラタシェンとアクナシェン遺跡のみであり、アルメニアの新石器遺跡における植物利用の実態解明はこれからである。一方で、両遺跡や他のコーカサス地方の新石器遺跡で報告が相次ぐ裸性コムギ種の存在については、本稿で論じたように従来のコムギ進化の定説を変更する可能性もあり、その同定基準も含めて慎重に吟味しなければならない。コーカサス地方の新石器時代における裸性コムギ種の成立が確かなものであるならば、今後の研究によって同種の成立過程を追求することが可能かもしれない。仮に紀元前 7 千年紀にコーカサス地方に栽培種エンマーコムギが導入されたのであれば、この種と在地の野生種、すなわちアルメニアコムギ、ウラルトゥコムギ、アインコルンコムギとは粒幅によって区別がつく可能性が高い。これらの野生種は少なくとも現在はジョージアやアゼルバイジャンに多くなく、また南東アナトリアでは野生エンマーコムギも存在しており識別は著しく難しくなることから、アルメニアで研究が展開されるべきテーマといえる。

註

- 1) 資源採集調査を行った外国人研究者はおそらくそれぞれのアルメニア側カウンターパートに成果報告はしているのであろうが、それだけではアルメニア国内で研究者が自由に利用できるように情報集積されることは困難である。
- 2) 2012 年にエレバン南西約 7 km のムシャカン遺跡 (Mushakan) を発掘調査していたアルメニア隊は、遺跡の周辺に野生コムギの群落を新たに発見した (Fujii and Arimura 2013)。本稿で触れるエレブニ保全地区の北側に位置する。
- 3) ただし形態はオーバーラップするので両種が混在する場合は完全な区別は困難である。
- 4) より正確にはスベルタコムギタイプの皮性六倍体コムギであるということが通説になっている。これは第二次大戦中に日本の木原均と米国の E. R. シアーズ (Sears) と E. S. マックファーデン (McFadden) が同時に発見したものである。
- 5) おそらくは過去に自然交雑していたが、自然界では生き残らなかった可能性がある。

参考文献

- Arimura, M., R. Badalyan, B. Gasparyan and C. Chataigner 2010 Current Neolithic Research in Armenia. *Neo-Lithics* 1/10: 77-85.
- Boscato, P., C. Carioni, A. Brandolini, L. Sadori and M. Rottoli 2008 Molecular Markers for the Discrimination of *Triticum turgidum* L. subsp. *dicoccum* (Schrank ex Schübl.) Thell. and *Triticum timopheevii* (Zhuk.) Zhuk. subsp. *timopheevii*. *Journal of Archaeological Science* 35: 239-246.

- Chataigner, C., R. Badalyan and M. Arimura 2014 The Neolithic of the Caucasus. *Oxford Handbooks Online*. DOI: 10.1093/oxfordhb/9780199935413.013.13.
- Civan, P., Z. Ivanicova and T. A. Brown 2013 Reticulated Origin of Domesticated Emmer Wheat Supports a Dynamic Model for the Emergence of Agriculture in the Fertile Crescent. *PLOS ONE* 8: e81955.
- Decaix, A., E. Messenger, M. Tengberg, R. Neef, B. Lyonnet and F. Guliyev 2016 Vegetation and Plant Exploitation at Mentesh Tepe (Azerbaijan), 6th-3rd Millennium BC Initial Results of the Archaeobotanical Study. *Quaternary International* 395: 19-30.
- Dvořák, J., K. R. Deal, M. C. Luo, F. M. You, K. von Borstel and H. Dehghani 2012 The Origin of Spelt and Free-Threshing Hexaploid Wheat. *Journal of Heredity* 103: 426-441.
- Dvořák, J., M. C. Luo, Z. L. Yang and H. B. Zhang 1998 The Structure of *Aegilops tauschii* Genepool and the Evolution of Hexaploid Wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 97: 657-670.
- Fujii, S. and M. Arimura 2013 *Multi-Ethnic Cultural Resource Studies on Multi-Ethnic Countries: Prehistoric Archaeology as Cultural Resource in the Caucasus*. Cultural Resource Studies 11. Kanazawa, Center for Cultural Resource Studies, Kanazawa University.
- Fuller, D. Q., T. Denham, M. Arroyo-Kalina, L. Lucasa, C. J. Stevensa, L. Qinc, R. G. Allabyd and M. D. Purugganan 2014 Convergent Evolution and Parallelism in Plant Domestication Revealed by an Expanding Archaeological Record. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111 (17): 6147-6152.
- Gabriel, M. 2012 Erebuni State Reserve Armenia: Conceptual Framework towards an Implementation of a Visitor Management and Informational System. http://biodivers-southcaucasus.org/wp-content/uploads/2015/02/Concept_Erebuni-V2.pdf. (2018年1月10日閲覧).
- Hovsepyan, R. and G. Willcox 2008 The Earliest Finds of Cultivated Plants in Armenia: Evidence from Charred Remains and Crop Processing Residues in Pisé from the Neolithic Settlements of Aratashen and Aknashen. *Vegetation History and Archaeobotany* 17/1: S63-S71.
- Jakubziner, M. M. 1958 New Wheat Species. In B. C. Jenkins (ed.), *Proceeding 1st International Wheat Genetics Symposium*, 207-220. Winnipeg, University of Manitoba.
- Jones, G., S. Valamoti and M. Charles 2000 Early Crop Diversity: A "New" Glume Wheat from Northern Greece. *Vegetation History and Archaeobotany* 9: 133-146.
- Kadowaki, S., L. Maher, M. Portillo, R. M. Albert, C. Akashi, F. Guliyev and Y. Nishiaki 2015 Geoarchaeological and Palaeobotanical Evidence for Prehistoric Cereal Storage in the Southern Caucasus: the Neolithic Settlement of Göytepe (Mid 8th Millennium BP). *Journal of Archaeological Science* 53: 408-425.
- Kawahara, T 1997 *Catalogue of Aegilops-Triticum Germ-plasm Preserved in Kyoto University 2*. Laboratory of Crop Evolution. Kyoto, Kyoto University.
- Kohler-Schneider, M. 2003 Contents of a Storage Pit from Late Bronze Age Stillfried, Austria: Another Record of the "New" Glume Wheat. *Vegetation History and Archaeobotany* 12 (2): 105-111.
- Lilienfeld, F. and H. Kihara 1934 Genomanalyse bei Triticum und Aegilops V *Triticum timopheevi* Zhuk. *Cytologia* 6: 87-122.
- Love, R. M. 1941 Chromosome Behavior in *F 1* Wheat Hybrids. I. Pentaploids. *Canadian Journal of Research* 19: 351-369.
- McFadden, E. S. and E. R. Sears 1946 The Origin of *Triticum spelta* and Its Free-threshing Hexaploid Relatives. *Journal of Heredity* 37: 81-89, 107-116.
- Nishiaki, Y., F. Guliyev, S. Kadowaki, V. Alakbarov, T. Miki, S. Salimbayov, C. Akashi and S. Arai 2015a Investigating Cultural and Socioeconomic Change at the Beginning of the Pottery Neolithic in the Southern Caucasus: The 2013 Excavations at Hacı Elamxanlı Tepe, Azerbaijan. *Bulletin of the American Schools of Oriental Research* 374: 1-28.
- Nishiaki, Y., F. Guliyev and S. Kadowaki 2015b The Origins of Food Production in the Southern Caucasus: Excavations at Hacı Elamxanlı Tepe, Azerbaijan. *Antiquity* 89 (348): Project Gallery.
- Sachs, L. 1953 Chromosome Behaviour in Species Hybrids with *Triticum timopheevi*. *Heredity* 7: 49-58.
- Takenaka, S. and T. Kawahara 2013 Evolution of Tetraploid Wheat Based on Variations in 5'UTR Regions of *Ppd-A1*: Evidence of Gene Flow between Emmer and Timopheevi Wheat. *Genetic Resources and Crop Evolution* 60: 2143-2155.
- Tanno, K. and G. Willcox 2012 Distinguishing Wild and Domestic Wheat and Barley Spikelets from Early Holocene Sites in the Near East. *Vegetation History and Archaeobotany* 21 (2): 107-115.
- Toulemonde, F., F. Durand, L. Berrio, E. Bonnaire, G. Daoulas and J. Wiethold 2015 Records of "New" Glume Wheat in France: A Review. *Vegetation History Archaeobotany* 24: 197-206.
- Wagenaar, E. B. 1966 Studies on the Genome Constitution of *Triticum timopheevi* ZHUK. II. The *T. timopheevi* Complex and Its Origin. *Evolution* 20: 150-164.
- Willcox, G. 2013 The Roots of Cultivation in Southwestern Asia. *Science* 341 (6141): 39-40.
- Yamashita, K. 1980 Origin and Dispersion of Wheats with Special Reference to Peripheral Diversity. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* 84: 122-132.
- Zhukowski, P. M. 1924 *Triticum dicoccum* Schrank *dicocoides* Körn in Georgia. *Scientific Paper of the applied Sections of the Tiflis Botanical Garden* 3: 1-3.
- Zhukowski, P. M. 1928 A New Species of Wheat. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding* 19: 59-66.
- 鶴飼保雄 2005 『植物改良への挑戦—メンデルの法則から遺伝子組換えまで』培風館。
- 阪本寧男 1996 『ムギの民族植物誌—フィールド調査から』学会出版センター。
- 丹野研一 2017 「西アジアにおける農耕起源とムギ類の栽培化」アジア考古学四学会(編)『農耕の起源と拡散』161-185頁 高志書院。
- 辻本 壽 2008 「アルメニア(アゼルバイジャンとアルメニアのムギ類遺伝資源調査)」『BioResource Newsletter』4 (9)。

丹野 研一

山口大学農学部

Ken-ichi TANNO

Faculty of Agriculture, Yamaguchi University

藤島 文

山口大学農学部学生

Aya FUJISHIMA

Faculty of Agriculture, Yamaguchi University

有村 誠

東海大学文学部

Makoto ARIMURA

Faculty of Letters, Tokai University

