

原著

中山誠二¹: 縄文時代のダイズ種子の形質変化と ドメスティケーション・プロセス

Seiji Nakayama¹: Changes in the seed traits of *Glycine max*
and the domestication process in the Jomon period

要旨 本稿は、縄文時代におけるダイズ種子の形態・形質変化に関するこれまでの研究を整理した上で、山梨県堰口遺跡の検出資料をケーススタディとして、縄文時代前期から中期の種子の大きさと表皮組織を中心とした時間的変化の分析を行った。その結果、縄文時代中期前半には種子の大型化現象が進む一方で、ブルームと呼ばれる表皮構造にはほとんど変化が見られないことが判明した。このことは、栽培化症候群の一現象である種子の大型化に比べ、光沢表現型や表皮構造の変化のタイミングが遅れることを示唆している。これまでの先行研究と今回の分析結果を整理すると、中部高地においてはダイズの種子大型化が約5500～5100年前に顕在化しはじめ、表皮構造の変化が約5100～4900年前以降、種子形態の多様化が約4900～4400年前以降に進行しつつあったと捉えることができる。種子の大型化や形態分化、表皮構造などの複数の形質変化の時間差は、縄文時代におけるダイズ *Glycine max* のドメスティケーションのプロセスを示していると考えられる。

キーワード: 縄文時代のドメスティケーション・プロセス, ダイズ種子の大型化, 形態分化, 種子の表皮構造, 形質変化の時間差

Abstract In this paper, after reviewing previous studies on the morphological and trait changes of *Glycine max* seeds during the Jomon period, I analyzed the temporal changes in seed size and epidermal structure from the Early to Middle Jomon periods, using materials found at the Sekiguchi site, Yamanashi Prefecture, as a case study. The results showed that, during the seed enlargement phase in the first half of the Middle Jomon period, almost no changes in the epidermal structure known as bloom occurred. This observation suggests that the timing of changes in the luster phenotype and epidermal structure was delayed compared to that of seed enlargement, a component of the domestication syndrome. Results of previous studies and this analysis indicated that, in the central highlands of the Japanese archipelago, soybean seeds began to enlarge about 5500–5100 years ago, that their epidermal structure changed since about 5100–4900 years ago, and that their morphology diversified since about 4900–4400 years ago. Temporal difference in the changes of multiple traits of soybeans, i.e., seed size, seed morphology, and epidermal structure, seems to show a process of domestication of soybean (*Glycine max*) in the Jomon period.

Keywords: domestication process in the Jomon period, enlargement of seeds size, morphological differentiation, seed epidermal structure, temporal difference in multiple trait changes

はじめに

日本国内の栽培植物はこれまで、ヒエ属を除いてはほとんどすべてが大陸由来の外来植物と考えられてきた。しかし、2000年代の初めに縄文時代のダイズ属種子の存在が確認されて以来、ササゲ属アズキ亜属を含むマメ科植物が注目を集めている。

マメ科植物が検出された縄文時代の遺跡は、すでに120遺跡を超え、縄文時代草創期から晩期に至るまで地域的な差異はありながらも継続的に利用されていた事実が明らか

にされている(中山, 2020)。それらのマメ科植物試料を時期別に整理してみると、野生植物から栽培植物への変化プロセスを解明できる可能性がでてきた。

本稿では、主に縄文時代のダイズ種子の形態や形質変化を基に、ドメスティケーション・プロセスについて考察を加えたい。なお、本稿で述べるダイズ *Glycine max* は、野生型のツルマメ *Glycine max* ssp. *soja* と栽培型のダイズ *Glycine max* ssp. *max* の両亜種を含む種の名称として使用する。

¹ 〒406-0032 山梨県笛吹市石和町四日市場1566 帝京大学文化財研究所

Research Institute of Cultural Properties, Teikyo University, 1566 Isawacho, Yokkaichiba, Fuefuki-shi, Yamanashi 406-0032, Japan

1. 栽培化症候群と栽培化のプロセス

野生植物と栽培植物の違いは、栽培化症候群 (domestication syndrome) とよばれる形質や遺伝的变化によって説明される (Hammer, 1984; Harlan, 1992)。

イネ科植物などでは、脱粒性の欠如、休眠性の欠如、種子の大型化、多年生から一年生などがあげられる。一方、マメ科植物では、①早生化、②草型への変化と巨大化、③莢の裂開性 (散布能力) と種子休眠性の欠如、④種子の色の多様化などの特徴として現れる (山口, 1994, 2001)。これらの形質変化は、突然変異などの遺伝的な変化や人為的な選択、生育環境の変化などに起因する植物の生態的適応現象と考えられている。

植物考古学的方法論によって野生から栽培植物への馴化プロセスを解明するには、栽培化症候群の中でも大きさや形態、諸部位の構造の変化等が重要な指標となり、最終的にはそれらの遺伝的な形質変化を明らかにする必要がある。

本稿では、まず縄文時代において実体顕微鏡や電子顕微鏡で視認できるサイズの形質変化について確認することとする。

2. 縄文時代のサイズ種子の形質変化に関する既存研究

1) 種子の大きさの変化

縄文時代のサイズ *Glycine max* やアズキ *Vigna angularis* の種子の中には、野生のツルマメやヤブツルアズキよりも明らかに大型の個体が含まれる。このことは、小畑ほか (2007)、小畑 (2011, 2016)、中山 (2009, 2010, 2015a, 2015b, 2020)、那須ほか (2015)、那須 (2018) など、すでに多くの論文で指摘されている。

圧痕分析で確認された縄文時代のサイズの大きさの変化を時期別に概観すると、縄文時代草創期から前期末に至るまで、その大半は現生のツルマメの大きさと同程度の種子が主体である。ところが、縄文時代中期になると様相が一変し、現生ツルマメと極めて近い数値を示す試料もある一方で、ツルマメの体積を大きく凌駕する種子が中期前葉 (約 5400 年前) を境に一挙に増加し、顕在化する傾向を見せる (中山, 2015a)。

九州地方の縄文時代後晩期のサイズは、大野原遺跡で中期同様の大きさの試料がみられる一方、小畑ほか (2007) が「クマダイ」と命名した大型扁平形サイズが存在する。これらの試料は、長さ (L) 9.9 ~ 10.7 mm, 幅 (W) 6.9 ~ 7.8 mm, 厚さ (T) 4.6 ~ 5.0 mm, 各辺の値を積算した簡易体積が 318 ~ 420 mm³ で中期の中部高地に分布するサイズよりさらに大型の試料が存在する。なお、上記の数値は焼成時における土器の収縮率と現生標本の膨潤実験から求めた膨張係数を基に算定した乾燥値を示す (中山,

2015a)。

以上のように、縄文時代のサイズは、草創期・早期の野生ツルマメの利用に始まり、中期以降種子の大型化現象が顕在化し、後晩期ではさらに大型化が進行していることを読み取ることができる。その体積を比較するとツルマメと同一程度のものが通時的に存在する一方で、野生種の10倍以上の体積をもつ種子も出現する。那須 (2018) によれば 6000 年前 ~ 4000 年前 (縄文時代前期 ~ 後期前半) になると、圧痕資料だけでなく炭化種子資料でも大型種子が見つかるようになるという。

したがって、サイズ種子が縄文時代の中で大型化している事実は疑うことができない。ただし、一方で野生タイプの大きさの種子も同時に存在していることから、その大きさが多様化し、人間にとっては利用できる選択の幅が広がったとみることもできる。

2) 形態の変化

次に形態的な変化を捉えてみたい。種子形態の差異は、長さ、幅、厚さの比率によって表すことができる。この中で特に注目されるのが、厚さの違いである。酒呑場遺跡の縄文時代中期のサイズや九州地方の縄文時代後晩期のサイズの発見以降、その形態は扁平形タイプを示すものが多く確認されてきたが、わずかではあるが全体的に丸みを帯びた楕円体を示す試料も存在することが明らかになってきた。

扁平形と楕円体の境界は主観的な表現であるが、現生サイズでは、長さ・幅・厚さ比 (長さ・幅・厚の合計値に対する各辺の比率) の内、厚さ比が概ね 25% を超える個体については楕円体、それ以下が扁平形として認識できる。また、長さ・幅・厚さ比がいずれも 30% 代となる黒豆 L105 などは球形に近い形態をもつ。この形態分類を縄文時代のサイズに応用し、厚さ比が 25% 以上の試料を楕円体 (oval type)、それ未満の試料を扁平形 (flat type) として捉えることとした。現生のツルマメ (N=50) の計測では、長さ (L) 3.5 ~ 5.5 mm, 幅 (W) 2.8 ~ 3.8 mm, 厚さ (T) 1.9 ~ 2.9 mm で簡易体積の最大値が概ね 60 mm³ 以下となる。筆者は、この形態的な差異に体積の違いを加味して、同時代のサイズ種子を以下のように 4 種類の型に分類している (中山, 2015a, 2020)。

A 型: 15 ~ 60 mm³ 程度の簡易体積を持ち現生ツルマメと同じ大きさの範囲に収束するタイプで、厚さ比が 25% 未満の扁平形 (A1 型) と 25% を超える楕円形 (A2 型) のものが含まれる。

B 型: ツルマメよりやや大型の 61 ~ 150 mm³ の簡易体積を持つ種子で、厚さ比が 25% 未満のタイプ

C 型: 151 ~ 350 mm³ の簡易体積を持つ大型の種子で、厚さ比が 25% を超えるタイプ

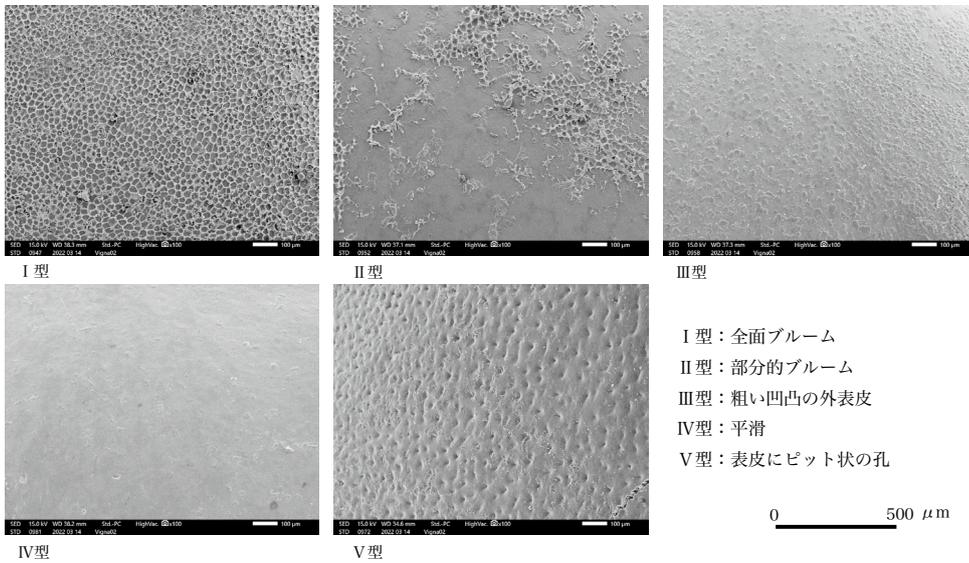


図1 現生ダイズ種子の表皮構造。
Fig. 1 Epidermal structure of the modern soybean seeds.

D型：300～450 mm³の簡易体積を持つ大型の種子で、厚さ比が25%未満のタイプ

以上4タイプの縄文ダイズの種子を年代的に比較すると、A型は縄文時代草創期・早期～後期まで継続的に存在している。B型は縄文時代早期後半に出現し、中期初頭以降の中部地方に多く見られるタイプで、九州地方の後期試料にも同様の形態が存在する。C型は今のところ縄文時代中期の中部高地にのみ認められるが、時期が確実視されるのは中期末葉の曽利式以降のことである。D型は現段階では九州地方の縄文時代後晩期に限定される。このうちA1型、B型、D型は大きさの違いはあるものの相互に相似形を示すのに対し、丸みを帯びた楕円体を示すC型の出現によって、より形態的多様性が増している。つまり、縄文時代の数千年の時間推移の中で形態的な分化が進んでいる状況が看取される(中山, 2015a)。

以上の種子大型化と形態変化に加え、臍部が肥大化する現象(小畑ほか, 2007)や臍の断面形態の変化(中山, 2009, 2020)などに関する研究もなされている。

3) 表皮構造の変化

ダイズ属 *Glycine* 種子は、表面に光沢のある (shiny)、中間的な (intermediate)、ダル (dull)、ブルーム (bloom) などと表現されるいくつかの異なる種子光沢表現型 (seed luster phenotype) が知られている (Gijzen et al., 1999)。この内、ブルームは六角形のハニカム構造を持つ膜状組織、ダルは表面に不定形の凹凸をなす被膜に覆われツヤのないタイプを指し、ブルームの粗密で光沢表現型がさらに細分化されている。なお、以下ではブルーム及びダルを総称して種皮を覆う外皮膜と表現する。

筆者が行った現生ツルマメと栽培ダイズの表面観察では、これらのタイプに加え、表面部分にブルームやダルなどの外被膜を持たず表皮にピット状の小さな孔を持つタイプが存在し、光沢表現型は表皮構造の違いとして認識できる。これらの表皮構造の違いを、I型：表皮全体をブルームが覆うタイプ、II型：部分的にブルームを持つタイプ、III型：不定形の凹凸の外皮膜を持つタイプ、IV型：被膜を持たずに表皮が平滑のタイプ、V型：表皮に外皮膜を持たずにピット状の孔を持つタイプに分類し、縄文時代のダイズと比較することとする(図1)。

現生標本による上記の分類を踏まえて縄文時代のダイズを観察すると、これらのブルームの痕跡が残されている試料が相当数存在することが明らかになってきた。当初、神奈川県勝坂遺跡や埼玉県越後山遺跡の縄文時代中期のツルマメと考えられる試料(中山・佐野, 2015; 中山ほか, 2016)で確認されたこの膜状組織は、宮崎県王子山遺跡から検出された縄文時代草創期のツルマメ(小畑・真邊, 2012)でも存在することが、筆者のその後の調査で判明した(図2)。

ところが、よく観察してみるとブルームに覆われた試料は、勝坂遺跡ではほぼ全てがツルマメと同様の体積を持つものであるのに対し、越後山遺跡では前項2)でB型としたやや体積が大型の個体群にも認められることが判明した(中山ほか, 2016)。

これらの種子の発見を契機に、筆者らは、再度同時代のダイズの表皮構造に着目したSEM観察を行ってきた。この過程で、ツルマメの体積を大きく上回る種子の中にも、このブルームをもつ個体が一定数存在することが明らかになってきている。

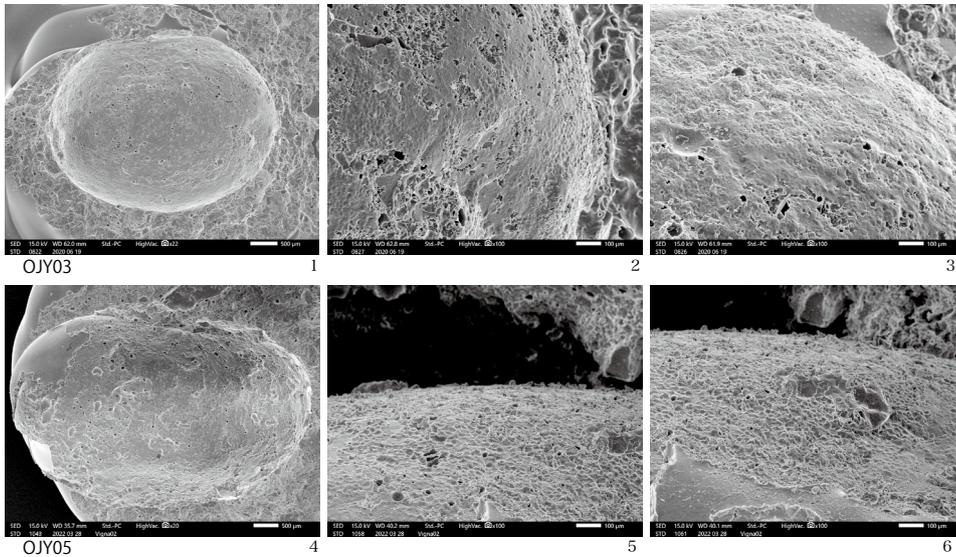


図2 王子山遺跡における縄文時代草創期のダイズ属の表皮組織。
Fig. 2 Epidermal tissue of *Glycine max* seeds from the Oujiyama site in the incipient Jomon period.

1. 種子側面 (×22) 4. 種子側面 (×20) 2・3・5・6. 表皮のブルーム (×100)

3. 堰口遺跡のダイズの形質変化の意味

縄文期におけるダイズの形質変化に関する既存研究の概要を整理し、種子大型化ばかりではなく複数の形質変化が存在することが見えてきた。種子に現れるこの複数の形態・形質変化の時間的推移を同一遺跡内において明らかにするために、山梨県堰口遺跡から出土した縄文時代前期から中期にかけての試料群を基に検証する。

堰口遺跡の概要および分析手法

堰口遺跡は、山梨県北杜市白州町白須地内、南アルプスの一角をなす巨摩山地から釜無川に注ぐ尾白川、田沢川が形成した扇状地の東緩斜面地に存在する。2011～2012年度に行われた発掘調査によって、縄文時代前期前葉から後葉、中期中葉、平安時代を主体とする集落が確認された(北杜市教育委員会, 2020)。

本遺跡では整理作業段階で出土土器の圧痕調査が悉皆的に実施され、3346点にのぼる多くの植物(一部昆虫を含む)の痕跡が確認されている。これらの内、ダイズ属の種子と同定された試料は71点存在する。ある一定の時間幅をもった一遺跡の資料としては国内でも最も良好な試料群であることから、筆者は報告書に掲載されたそれらの種子圧痕を再度、走査型電子顕微鏡を用いて観察してきた。以下では、報告書および圧痕試料再調査から得られた情報を基に、種子の大きさと表皮構造の2つの形質に着目してその変化を明らかにする。

なお、以下で記述する縄文時代の年代については工藤(2012)および小林(2013)を基に、おおよそ前期前葉が6700～6400年前、前期中葉が6400～6100年前、前期

後葉が6100～5600年前、中期中葉が5300～5100年前、中期後葉が5100～4900年前、中期末葉が4900～4400年前の年代幅で捉えておく。

結 果

1. ダイズ種子の種子の大きさの変化

71点の試料の内、長さ、幅、厚さがすべて整った完全なものは数量的に限定されるため、長さ方向の計測値を基に時間的な変化を明らかにしたい(表1)。なお、計測値については種子の水浸による膨張も想定されるが、ここでは相対的な変化をみるために圧痕種子の計測値データを直接用いることとする。

まず縄文時代前期の資料に注目すると、最も古い中越Ⅱ～Ⅲ式期(前期前葉)では4.3 mm～6.9 mm、続く神之木式・黒浜式・有尾式(前期中葉)では3.6 mm～8.8 mm、諸磯式(前期後葉)では3.5～7.3 mmの長さを示す。前期中葉段階の8.8 mmの1事例を除けば、ほとんどが3 mm後半代～7 mm前半代に収まり、現生の野生ツルマメの種子と同様の値を示している。

ところが、縄文時代中期の藤内式期(中期中葉)では4.9 mm～9.8 mm、型式名は不明ながら中期中葉または中期とされる試料では6.4 mm～11.8 mmとなり、最小値の大きさが前期段階よりも相対的に増加するばかりでなく、最大値も大幅に増大し、大きさの範囲が上方に押し上げられていることがわかる(表1, 図3)。なお、本遺跡の中期に比定される試料には、藤内式、中期中葉、中期と記載されるものがあるが、遺構の主体が藤内式期にあり井戸尻式期のものがないことなどを勘案し、ここではこれらを全て

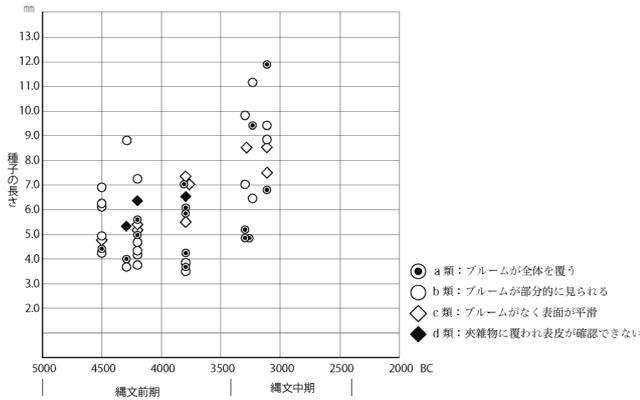


図3 堰口遺跡のダイズ属種子の大きさの変化および表皮構造。

Fig. 3 Changes in the seed length and the epidermal structure of *Glycine max* seeds from the Sekiguchi site.

藤内式に並行する中期中葉として取り扱うこととする。

長さの平均値を見ても、前期前葉 5.4 mm, 前期中葉 5.2 mm, 前期後葉 5.3 mm とほぼ横ばいであるのに対し、藤内式を含む中期中葉では 8.0 mm となり、前期にはなかった 9 mm 代～11 mm 代の大型種子も出現し、前期段階と比べ種子大型化の様子が見て取れる。このあり方は、体積変化を基にした従来の研究とも整合的であり (中山, 2015a), 一遺跡の時間的な推移の中でも、大型化傾向が裏付けられたことになる。

2. 表皮構造の比較

種子の大型化の中で、表皮構造はどのように変化しているのだろうか。序論でふれた表皮構造の観察を通じて明らかにしてみたい。

縄文土器から得られたダイズの種子圧痕観察では、ハニカム構造を示すブルームが外皮の全体を覆っているもの (a 類), 部分的に観察できるもの (b 類), ブルームがなく表面が平滑なもの (c 類), 夾雑物に覆われ表皮の状態が確認できないもの (d 類) の 4 類に類型化される (図 4)。

このうち、a 類とした全体を覆っているものに関しては、種子が土器胎土中に入ってもブルームの損傷を受けずに保たれたものであり、完熟したマメが水浸や煮沸することなく土器の胎土内に直接混入した状態と判断できる。一方、部分的にブルームが観察される b 類は、もともと完熟段階のマメの表皮に部分的に存在した場合と、水浸や煮沸等の行為によって一部が欠損した場合、表皮の夾雑物などによって一部が観察不能な場合の 3 者の状態が想定される。同様に、c 類としたブルームが未確認試料についても、も

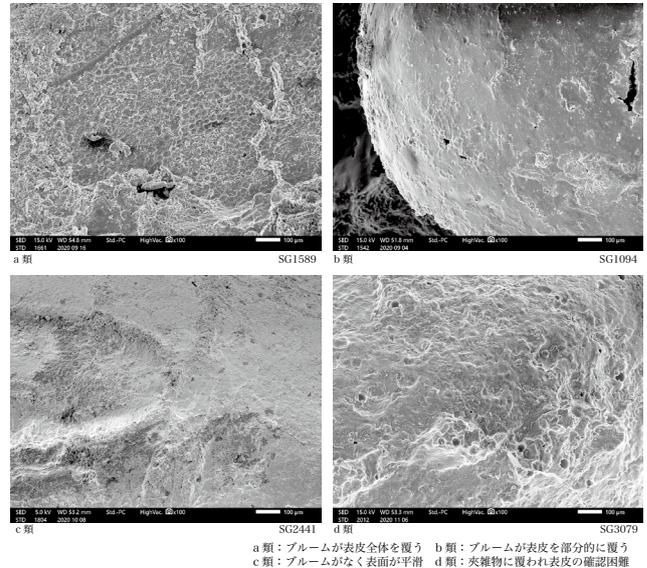


図4 堰口遺跡におけるダイズ属種子の表皮組織の比較。

Fig. 4 Comparison of epidermal tissue of *Glycine max* seeds detected from the Sekiguchi site.

ともとブルームを持たない場合と、煮沸等の人為的加工によって欠損したり、観察が不可能なものなどが混在している。また、現生標本で見られたダルは、夾雑物に覆われた d 類との識別が難しい。したがって、種子圧痕という試料の特性や観察の限界性を考慮すると、c 類や d 類の存在をもって必ずしもブルームやダルなどの外皮膜が本来的に欠如していたとは言えない。しかし逆に、a 類, b 類の表皮にブルームが確実に視認できる事実は、表皮構造の違いを示す重要な形質的特徴とみなすことができる。

堰口遺跡では、縄文時代前期前葉の 10 点の試料の内、a 類が 2 点, b 類が 7 点, c 類が 1 点で、それぞれの割合は 20.0% : 70.0% : 10.0% となる (図 3)。つまり、90% を超える試料が、全体ないしは部分的にブルームに覆われていることになる。前期中葉では 16 点の内、a 類が 4 点 (25.0%), b 類が 8 点 (50.0%), c 類が 2 点 (12.5%), d 類が 2 点 (12.5%) で、表皮構造が確認できる試料 (d 類を除く) の約 85% がブルームを持つものとなる。前期後葉では 16 点中、a 類が 5 点 (31.3%), b 類が 4 点 (25.0%), c 類が 4 点 (25.0%), d 類が 3 点 (18.7%) で、表皮構造が確認できる試料の約 70% がブルームを持つ。したがって、縄文時代前期段階の試料では、約 70～90% の高い比率でブルームが存在することになる。

一方、中期中葉藤内式では 7 点中、a 類が 4 点 (57.1%), b 類が 2 点 (28.6%), c 類が 0 点 (0%), d 類が 1 点 (14.3%), 中期中葉ないし中期と記された試料では 13 点中、a 類が 4

表1 堰口遺跡のダイズ属種子圧痕

Table 1 Seed impressions of *Glycine max* seeds from the Sekiguchi site

試料番号	長さ (mm)	幅 (mm)	厚さ (mm)	ヘソ	長さ (mm)	幅 (mm)	表皮構造	時期	型式等
SG- 1077	4.7	3.2	(2.6)	△			c類		中越Ⅱ～Ⅲ
SG- 1080	エ 4.9	3.7	<2.8>	○	2.3	0.8	b類		中越Ⅱ～Ⅲ
SG- 1080	カ 6.2	3.9	2.6	△			b類		中越Ⅱ～Ⅲ
SG- 1080	キ 4.4	(3.3)	2.8	×			a類		中越Ⅱ～Ⅲ
SG- 1080	ク 4.3	(3.2)	2.7	×			b類	縄文時代前期前葉	中越Ⅱ～Ⅲ
SG- 1080	セ (6.3)	4.6	3.1	△			b類		中越Ⅱ～Ⅲ
SG- 1080	タ 6.9	4.4	(3.0)	△			b類		中越Ⅱ～Ⅲ
SG- 1080	ト (3.8)	(2.6)	(1.7)	△	(1.3)	0.8	b類		中越Ⅱ～Ⅲ
SG- 1080	ネ (4.0)	(3.4)	2.7	×			a類		中越Ⅱ～Ⅲ
SG- 0820	6.1	3.0	—	×			b類		中越Ⅱ～Ⅲ
SG- 0730	3.6	2.5	2.2	○	1.2	0.5	b類		神ノ木
SG- 1102	(4.1)	3.6	(2.5)	×			b類		神ノ木
SG- 1247	5.3	4.1	<3.2>	△	(2.3)	<1.0>	d類		神ノ木
SG- 1787	8.8	5.2	<3.2>	○	3.7	1.1	b類		神ノ木
SG- 2634	(4.5)	4.1	(2.3)	△			a類		神ノ木
SG- 2635	4.0	2.9	<2.2>	○	1.7	0.7	a類		神ノ木
SG- 0003	7.2	4.0	<2.8>	△	2.6	1.0	b類		中越Ⅳ・黒浜併行 (古)
SG- 1198	4.3	2.6	<2.2>	△	(1.5)	0.6	b類	縄文時代前期中葉	中越
SG- 0923	5.6	3.6	(2.4)	△			a類		中越
SG- 2441	5.1	(2.9)	(2.8)	○	2.7	1.0	c類		中越
SG- 2450	II 4.9	3.3	<2.8>	△	2.4	(0.8)	a類		中越
SG- 2846	4.7	3.4	(2.8)	△			b類		中越
SG- 0327	3.7	2.7	(1.8)	×			b類		有尾
SG- 1445	6.4	3.9	(1.9)	△			d類		有尾
SG- 2583	5.4	3.7	(2.6)	△			c類		有尾
SG- 2689	4.2	3.1	(2.3)	△			b類		有尾
SG- 3079	I (5.6)	—	(2.0)	△	2.2	1.0	d類		諸磯 a (古)
SG- 0248	(4.9)	(2.5)	3.3	△	(2.4)	1.1	b類		諸磯
SG- 0284	ab 3.7	2.3	2.0	○	(1.2)	0.7	b類		諸磯
SG- 0654	7.0	4.1	<2.6>	○	3.0	1.0	a類		諸磯
SG- 0660	4.2	3.3	—	×			a類		諸磯
SG- 0768	I 6.5	3.7	(1.8)	△			d類		諸磯
SG- 0889	5.8	3.7	2.9	△			a類		諸磯
SG- 0890	3.7	2.6	(1.9)	△			a類		諸磯
SG- 1094	I 3.5	2.6	<2.2>	○	1.3	0.4	b類	縄文時代前期後葉	諸磯
SG- 1739	(3.7)	3.9	3.3	△			d類		諸磯
SG- 2000	5.5	4.0	(1.7)	△			c類		諸磯
SG- 2199	(4.0)	3.0	2.4	○	1.7	0.6	c類		諸磯
SG- 2705	3.9	(2.6)	<2.2>	○	1.6	0.8	b類		諸磯
SG- 3082	II 6.0	4.5	(3.5)	△	(2.7)	1.0	a類		諸磯
SG- 1092	7.0	4.3	(2.9)	△			c類		諸磯
SG- 2807	7.3	4.2	(3.0)	△			c類		諸磯
SG- 0565	9.8	5.9	(3.3)	△	(2.4)	1.2	b類		藤内
SG- 0567	III 7.0	4.8	(2.8)	○	2.3	0.8	b類		藤内
SG- 1770	4.9	3.0	<2.6>	△			a類		藤内
SG- 1772	4.9	3.5	—	×			a類		藤内
SG- 1773	(5.5)	3.0	2.5	○	1.9	0.7	d類		藤内
SG- 1774	I 5.1	3.3	<2.6>	△	2.0	<0.8>	a類		藤内
SG- 1774	II (4.1)	3.2	—	×			a類		藤内
SG- 0953	11.1	6.4	3.8	△			b類		藤内
SG- 0957	6.4	(2.5)	4.0	×			b類		藤内
SG- 0959	(9.6)	5.3	4.1	△			b類		藤内
SG- 1443	II (7.0)	(4.0)	—	○	3.9	<1.2>	a類	縄文時代中期中葉	藤内
SG- 1885	9.4	(4.8)	—	△			a類		藤内
SG- 0560	6.8	4.8	<3.4>	△			a類		藤内
SG- 0576	9.4	(3.7)	3.6	×			b類		藤内
SG- 1420	VI (7.4)	(4.4)	(2.9)	△			d類		藤内
SG- 1589	ab 11.8	6.1	<3.8>	○	4.2	1.7	a類		藤内
SG- 1590	I 7.5	4.3	<2.4>	△	3.1	(1.2)	c類		藤内
SG- 1597	(6.4)	(4.0)	<3.4>	△	(2.6)	0.8	b類		藤内
SG- 2122	8.5	4.3	<2.8>	○	2.4	0.6	c類		藤内
SG- 3065	I 8.8	4.9	3.2	△	(2.8)	1.3	b類		藤内

() 内の計測値は現存長, < > 内は推定復元長.

○: ヘソが明瞭に確認できるもの, △: 一部確認できるもの, ×: 確認できないもの.

点 (30.8%), b類が6点 (46.2%), c類が2点 (15.4%), d類が1点 (7.6%) と、縄文時代中期になっても依然として高い比率でブルームをもつ種子が認められる (図3)。

注目されるのは、野生ツルマメよりも明らかに大型の試料の中にも、表皮全面または部分的にブルームが覆う個体が複数存在する事実であり、考察においてその意味を考えてみたい。

考 察

1. 種子の大型化と形態の多様化

既存研究および堰口遺跡の分析を通して、縄文時代のダイズ種子は草創期～前期にかけては、一部例外はあるもののほとんどが野生ツルマメ同様の大きさを維持しているのに対し、中期以降に種子の大型化が顕在化することを追認することができた。ただし、中期中葉においても大型化した種子が存在する一方、依然としてツルマメ同様の小粒種子が数多く存在することも事実である。堰口遺跡の場合は、長さ8 mm以下の試料が7点に対し、8 mm後半代～12 mmの試料が7点で、約5割の試料が小粒の個体である (図3)。

こうしたありかたは、中期において大型化した種子が即座に均一化しているのではなく、野生型と同様の小粒種も並行して利用されていることを示している。したがって、この種子大型化への変化は漸移的な変化として捉えることができよう。

一方、序論の「形質変化に関する既存研究」で示したとおり、縄文時代のダイズ種子の変化には、大型化ばかりではなく形態的な分化が生じている事実も観察されている (中山, 2015a)。これらの形態・形質的变化は、利用する人間の側面からみれば多様な種子の選択的利用の機会が増大したとも言い換えることができる。

種子の大型化と形態的分化を、栽培化症候群やそれに付随する形質変化と捉えるとすれば、縄文時代中期のあり方はその特徴が発現・顕在化し、より大型化・多様化に向けた進化プロセスの中で捉えることが可能である。

2. 種子の表皮構造の変化

一方、種子の表皮構造の変化は、どのように評価できるのであろうか。以下では、「休眠性」及び「光沢表現型の変化とブルームの消長」の2つの視点で考察してみたい。

1) 物理的休眠性に関わるのか?

マメ科植物にみられる水を通さない種皮の発達は、しばしば種子硬実性 (hardseededness) とも呼ばれ、物理的休眠に深く関与しているとされる (Smykal et al., 2014)。ダイズ属種子の難吸水性を保つこれらの組織は、温度変化な

どによって種皮の透水性をもたらす休眠解除機構の一つであり、水分摂取を調節することによって発芽のタイミングに一定の役割を果たしていると考えられる。

筆者はかつて、現生のダイズやツルマメを水浸した場合の種子膨潤による変化がどのように推移するかという実験を行った。この際、ツルマメは実験に使用した種子全体のおよそ8割程度が全く水を吸水することなく種子に変化が見られない一方、残りの2割の種子は吸水によって種子が大きくなり膨潤することが確認された。この膨潤試料について表面観察すると、ブルームが剥脱している状況が看取された。これらの実験から筆者は、ブルームなどの外表皮が吸水を阻害している組織と考え、そのことから種子の休眠性に関わる可能性を指摘した (中山, 2009, 2010)。しかし、その後の研究会等で育種学の複数の研究者からブルームには直接休眠性に関わる機能はないのではないかとこの指摘を受けた。

それでは、ブルームやダルといった種子表面を覆う外表皮とはいったい何か。Gijzen et al. (1999)によれば、それらは莢の内側にある膜状の内果皮が剥離し種子表面に沈着し覆うこと (adherence of endocarp to seed surface) によって形成されるという。そして、これらの組織には疎水性タンパク質 (hydrophobic protein; 以下 HPS と呼ぶ) が豊富に含まれ、ダイズの系統間には HPS の含有量にばらつきが見られる。このことが、多様な光沢表現型を生み出す原因となるが、それは HPS 遺伝子構造の多型をはじめいくつかの遺伝子座が関与したとされる。Gijzen et al. (1999)の生化学的な解析では、HPS の含有量はブルームおよび光沢がある表皮よりもむしろダルの状態で最も多く、疎水性表面の接触角 (ぬれ性) が高いことが指摘されている。

しかし、Shao et al. (2007)の実験によれば、これらの外表皮を除去しても種子への水分の透過性には変化が見られず、難吸水性は種子の最も外側にあるクチクラ層に起因していることが明らかにされている。水を透過しにくい硬質種子ではクチクラ層が連続しているのに対し、比較的透過性の高い軟質種子ではクチクラに小さな亀裂が存在していることも明らかにされ、難吸水性あるいは透過性の差異が休眠性に深く影響する。

以上の先行研究を見ると、種子の外表皮には疎水性のタンパク質が含まれ一時的な非透水効果はあるもののその含有量には差異があること、物理的休眠性に直接関わる組織はそれらの組織よりもむしろ種皮に形成されるクチクラ層にあることが理解される。

したがって、縄文時代のダイズで確認される外表皮の有無のみをもって物理的休眠性の変化を捉えることは難しい。ブルームの欠如が休眠性に関わる可能性を指摘した筆者の考え方は、ここで改めて見直しておきたい。

2) 光沢表現型の変化とブルームの消長

ダイズの種子表面を覆うブルーム、ダル、光沢などの表皮組織の状態は、先述したように種子光沢表現型とも呼ばれる。それでは、これらの表現型は何によって制御されているのであろうか。

Gijzen et al. (1999) は、ダル型の種子には疎水性タンパク質が豊富に含まれ、その表現型の発現には HPS 遺伝子が深く関与していることを明らかにした。その一方で、ブルームを持つ品種の中には HPS 量が微量なものがあり、ダイズの種子光沢表現型がいくつかの遺伝子座によって決定される量的形質であることが示唆された (Gijzen et al., 1999)。Gijzen et al. (2003) では、ダル型と HPS は同じ Linkage group E (染色体 15) に座する遺伝子であるのに対し、ブルーム型の発生に関与する B1 遺伝子座は Linkage group F (染色体 13) に位置付けられるとし、ダル表現型とブルーム表現型の発生に関与する複数の遺伝子座を明らかにしている。また、Gijzen et al. (2006) では、HPS タンパク質の量的多型が HPS 遺伝子のコピー数の変異に基づくことも推定されている。

一方、Zhang et al. (2018) は、ブルームの有無は B1 座 (染色体 13) に座する遺伝子によって制御され、ブルーム (bloom) からブルーム無し (no-bloom) への光沢表現型の変化は、栽培化の過程で B1 座にある遺伝子領域に起こった塩基突然変異 (C → T) の人為的選抜によって達成されたとしている。また、この突然変異は表面形質の変化ばかりではなく、ダイズの種子油分の上昇にも寄与していることが指摘されている。

典型的な野生ツルマメの種皮はブルームに覆われており (阿部・島本, 2001)、現生種子の表皮構造で分類した I 型を基本としている。筆者が観察したジーンバンクの現生試料では、栽培型ダイズでも II 型～III 型のタイプが見られるものもあるが、多くの栽培型種子では平滑で光沢をもつ IV 型、表皮に外皮膜を持たずにピット状の孔を持つタイプ V 型が一般的であった (中山, 2010, 2020)。

表皮構造にみられる光沢表現型の違い、特にブルーム表現型の消長が B1 遺伝子座に見られる遺伝的変異に起因するならば、それらの現象は栽培化や品種改良の過程で生じた遺伝的な形質・生理的变化と表裏の関係にある。遺伝学におけるこれらの研究を踏まえた上で、縄文時代のダイズ種子にみられる表皮構造の違いについて再度考えてみたい。

堰口遺跡の縄文時代のダイズ種子の表皮構造の形態を現生標本の類型と比較すると、a 類は現生 I 型、b 類は現生 II 型、c 類は現生 IV 型にほぼ対応する。先述したように b 類、c 類では煮沸や水浸などによるブルームの欠如の可能性もゼロとはいえないが、縄文時代前期～中期中葉までの試料にブルームを持つ割合が多いことは、逆に土器製作段

階において完熟種子が未加工の状態を保ったままダイレクトに胎土に混入された可能性が高いことを示し、圧痕で観察された状態が純粋に混入時の種子表皮構造を反映していることを示唆している。一方で縄文時代の試料には d 類に見られるように表面に土などの夾雑物が付着した試料があり、ダル表現型を示す現生 III 型との違いが判別困難なものも存在する。また、現生 V 型は堰口遺跡の試料からは確認されなかった。

堰口遺跡の事例からは、ブルームが表皮全体を覆う a 類が多く認められ、これらの特性は中期の大型種子にも存在する。このことは、縄文時代中期中葉の大型化した種子においても、依然としてブルームに覆われ、ツルマメと同様の外表皮を維持していたものがあることを意味する。Zhang et al. (2018) の研究を援用すれば、B1 座にある遺伝子領域の突然変異はこの時点では発生していないことになる。つまり、種子の大型化に比べ、種子光沢表現型の違い、表皮構造に関わる遺伝的変異が時間的に遅れて発現した可能性を示している。

一方で、筆者がこれまで行った酒呑場遺跡 (中山ほか, 2008)、隠岐殿遺跡 (中山, 2011)、女夫石遺跡 (中山・閻間, 2009)、竹宇 1 遺跡 (中山, 2014)、山崎第 4 遺跡 (中山, 2014)、石之坪遺跡 (中山, 2014) などの分析では、縄文時代の中期末葉 (井戸尻式) ～中期末葉 (曾利式) の試料の中にブルームが部分的に存在する b 類やブルームを持たずに表面が平滑な c 類の試料も比較的多く認められ、表皮構造の変化した個体数が増加傾向にあることが判明している。中期末葉～末葉の遺跡でのこれらの分析結果は、中期中葉にはまだ見られない種子表皮構造上の変化が、中期後葉以降に生じている可能性を示唆するものである。その時期特定については今後、縄文時代後期～晩期の試料を視野に入れた分析によって明らかにしていく必要がある。

いずれにしろ、縄文時代のダイズにおいて、種子の大型化の現象よりも表皮構造の形質変化が遅れる現象は、栽培化症候群やそれに付随すると思われる形質変化のタイミングに時間的なズレが生じていることを示唆している。このことは、マメ科植物の栽培化プロセスにもかかわる重要な問題でもある。

ま と め

以上、縄文時代のダイズ種子の電子顕微鏡レベルの観察を通して、その特徴の変化を紹介してきたが、最後にその形態・形質変化の評価とドメスティケーションをめぐる課題についてまとめたいと思う。

縄文時代のダイズには種子の大型化や形態分化が顕在化し、いわゆる栽培化症候群と呼ばれる現象に合致する特徴も確認することができる。筆者はこれらの複数の形態的変

化を踏まえて、同時代においてダイズのドメスティケーションが進行し、栽培型ダイズが出現したと評価してきた(中山, 2015a, 2015b)。研究者の中には、大型化という単一現象のみで栽培化と断定するにはいまだに慎重な意見もあるが、筆者は栽培化に係る複数の形質変化がすでに生じていると考えている。

さらに、今回の堰口遺跡の圧痕試料の分析からは、ダイズの大きさの変化とブルームの痕跡の時間的位置づけを明らかにすることができた。その結果、ブルームで表皮が覆われた種子特性が種子の大型化する時期以降も維持されていたこと、言い換えれば種子光沢表現型ないしは表皮構造の形質変化が、その大型化よりも遅れて発現することが明らかになった。これまでの先行研究と今回の分析結果を整理すると、中部高地においてはダイズの種子大型化が縄文時代中期前葉～中葉(約 5500～5100 年前)に顕在化し始め、中期後葉(約 5100～4900 年前)以降に表皮構造の変化、中期末葉(約 4900～4400 年前)以降に種子形態の多様化が進行しつつあることを捉えることができる。

このことは野生植物から栽培植物への栽培化症候群の形質変化が、すべて同時ではなく個別の形質や特性ごとに進んだ可能性を示唆しており、栽培化過程のあり方を知る上では極めて重要であると考えられる。ハーラン(1984)は、「馴化は一つの過程であって、一つの出来事ではない」としているが、今回の分析結果は考古学的な試料から複数の形質変化の実質的な時間差を示したことになり、現生試料の遺伝的な解析だけでは得られない情報を提示したといえる。

したがって、縄文時代のダイズでは、種子の大型化はドメスティケーション・プロセスの初期段階におこり、続いて表皮構造の多様化や形態分化が進行したとみられる。栽培化症候群の内、草性への変化や莢の開裂性の欠如についてはこれまでの植物考古学的手法からは明らかにすることができないが、過去の植物遺存体から抽出した遺伝子の解析などによって、そのプロセス全体を解明できると考えられ、今後の課題としたい。

一方、縄文時代のマメ科植物のドメスティケーションが野生集団の中で自然発生的に起こるのか(ラディンスキー, 2000)、植物干渉(那須, 2018)、関生(重田, 2009; 工藤, 2018)、種子の選抜や交換(那須, 2018; 中山, 2020)、栽培(小畑ほか, 2007; 小畑, 2016; 中山, 2009, 2010)、植物群落の管理(中山, 2020)などの人為的な要因によるものかは、研究者によって意見や評価の分かれるところである。

さらにこれらのマメ科植物の栽培化が、日本列島を含む東アジアのどの地域で進行するのか、単一起源であるのか多起源であるのかなど、栽培化の発生地域と時代をめぐる問題はまだまだ不明な点が多く残されている。しかし、ダイズ

種子の形質的な変化が縄文時代の日本列島において進行していたことは、栽培化起源地の議論でも大きな意味を持つことになる。

縄文時代のマメ科植物は、大きさ、形態、表皮構造などいくつかの形質において、野生型と栽培型の両者あるいはその中間的な特徴を見出すことができ、それらが混在している状況を認めることができる。しかし、種子に認められるこれらの形質多様性の顕在化こそがドメスティケーション・プロセスの時間的推移を示す指標であると筆者は考える。

謝 辞

本稿は、2021年度の日本植生史学会公開シンポジウム「縄文時代のマメ科植物のドメスティケーション」の発表に、新たな試料分析を加えて考察を行ったものである。一連の調査研究を通して、北杜市埋蔵文化財センター、都城市教育委員会には圧痕試料の採取に便宜を図っていただいた。また、那須浩郎氏、桑畑光博氏、佐野隆氏、保阪太一氏には多くのご教示、ご助言をいただいた。記して感謝したい。

なおこの研究は、JSPS 科研費基盤研究(B)「考古学と遺伝学から探るダイズとアズキの栽培種誕生プロセスの解明」(代表者: 那須浩郎; JP21H00615)、帝京大学文化財研究所国内研究「富士川流域遺跡群の環境・資源・技術の研究統合」に伴う研究成果の一部である。

引用文献

- 阿部 純・島本義也. 2001. ダイズの進化: ツルマメの果たしてきた役割. 「栽培植物の自然史—野生植物と人類の共進化」(山口裕文・島本義也編), 77-95. 北海道大学図書館行会, 北海道.
- Gijzen, M., Miller, S., Kuflu, K., Buzzell, R. & Miki, B. 1999. Hydrophobic protein synthesized in the pod endocarp adheres to the seed surface. *Plant Physiology* 120: 951-959. <https://doi.org/10.1104/pp.120.4.951>
- Gijzen, M., Weng, C., Kuflu, K., Woodrow, L., Yu, K. & Poysa, V. 2003. Soybean seed lustre phenotype and surface protein cosegregate and map to linkage group E. *Genome* 46: 659-664. <https://doi.org/10.1139/g03-047>
- Gijzen, M., Kuflu, K. & Moy, P. 2006. Gene amplification of the *Hps* locus in *Glycine max*. *BMC Plant Biology* 6, Article number: 6. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-6-6>
- Hammer, K. 1984. Das Domestikationssyndrom. *Kulturpflanzen* 11: 11-34. <https://doi.org/10.1007/BF02098682>
- Harlan, J. R. 1992. Origins and processes of domestication. "Grass Evolution and Domestication" (Chapman, G. P., ed.), 59-175. Cambridge University Press.
- ハーラン, J. R. 1984. 作物の進化と農業・食糧. (熊田恭一・前田英三訳), 210 pp. 学術出版センター, 東京.

- 北杜市教育委員会. 2020. 山梨県北杜市堰口遺跡. 北杜市埋蔵文化財調査報告 43. 1158 pp. 北杜市教育委員会, 山梨.
- 小林謙一. 2013. 山梨県における縄文時代中期の年代測定研究. 山梨県考古学協会誌 No. 22: 123-139.
- 工藤雄一郎. 2012. 旧石器・縄文時代の環境文化史. 373 pp. 新泉社, 東京.
- 工藤雄一郎. 2018. 動植物・資源. 「日本考古学・最前線」(日本考古学協会編), 239-253. 雄山閣, 東京.
- 中山誠二. 2009. 縄文時代のダイズ属の利用と栽培に関する植物考古学的研究. 古代文化 61(3): 40-59.
- 中山誠二. 2010. 植物考古学と日本の農耕の起源. 302 pp. 同成社, 東京.
- 中山誠二. 2011. 山梨県隠岐殿遺跡の植物圧痕の同定. 「隠岐殿遺跡II」, 81-92. 韮崎市教育委員会, 山梨.
- 中山誠二, 編. 2014. 日韓における穀物農耕の起源. 402 pp. 山梨県立博物館, 山梨.
- 中山誠二. 2015a. 縄文時代のダイズの栽培化と種子の形態分化. 植生史研究 23: 33-4. https://doi.org/10.34596/hisbot.23.2_33
- 中山誠二. 2015b. 中部日本における縄文時代の栽培植物と二次植生の利用. 第四紀研究 54: 285-298. <https://doi.org/10.4116/jaqua.54.285>
- 中山誠二. 2020. マメと縄文人. 191 pp. 同成社, 東京.
- 中山誠二・閏間俊二. 2009. 山梨県女夫石遺跡の縄文時代中期のマメ圧痕. 山梨考古学論集 VI: 1-20. 山梨県考古学協会, 山梨.
- 中山誠二・佐野 隆. 2015. ツルマメを混入した縄文土器—相模原市勝坂遺跡等の種子圧痕. 山梨県立博物館研究紀要 No. 9: 1-24.
- 中山誠二・金子直行・佐野 隆. 2016. 越後山遺跡のダイズ属の種子圧痕. 山梨県考古学協会誌 No. 24: 15-30.
- 中山誠二・長沢宏昌・保坂康夫・野代幸和・櫛原功一・佐野 隆. 2008. レプリカ・セム法による圧痕土器の分析 2—山梨県上ノ原遺跡, 酒呑場遺跡, 中谷遺跡一. 山梨県立博物館研究紀要 No. 2: 1-10.
- 那須浩郎. 2018. 縄文時代のドメスティケーション. 第四紀研究 57: 109-126. <https://doi.org/10.4116/jaqua.57.109>
- 那須浩郎・会田 進・佐々木由香・中沢道彦・山田武文・興石 甫. 2015. 炭化種実資料からみた長野県諏訪地域における縄文時代中期のマメの利用. 資源環境と人類 No. 5: 37-52.
- 小畑弘己. 2011. 東北アジア古民族植物学と縄文農耕. 309 pp. 同成社, 東京.
- 小畑弘己. 2016. タネをまく縄文人: 最新科学が覆す農耕の起源. 217 pp. 吉川弘文館, 東京.
- 小畑弘己・真邊 彩. 2012. 王子山遺跡のレプリカ法による土器圧痕分析. 「王子山遺跡」都城市文化財調査報告 107, 92. 都城市教育委員会, 宮崎.
- 小畑弘己・佐々木由香・仙波靖子. 2007. 土器圧痕からみた縄文時代後・晩期における九州のダイズ栽培. 植生史研究 15: 97-114. https://doi.org/10.34596/hisbot.15.2_97
- ラディンスキー, G. 2000. 栽培植物の進化—自然と人間がつくる生物多様性. (藤巻 宏訳). 298 pp. 農文協, 東京.
- 重田眞義. 2009. ヒト—植物関係としてのドメスティケーション. 「ドメスティケーション—その民族生物学的研究」国立民族博物館調査報告 No. 84: 71-96.
- Shao, S., Meyer, C. J., Ma, F., Peterson, C. A. & Bernards, M. A. 2007. The outermost cuticle of soybean seeds: chemical composition and function during imbibition. *Journal of Experimental Botany* 58: 1071-1082. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl268>
- Smykal, P., Vernoud, V., Blair, M. W., Soukup, A. & Thompson, R. D. 2014. The role of the testa during development and in establishment of dormancy of the legume seed. *Frontiers in Plant Science* 5, Article number: 351. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00351>
- 山口裕文. 1994. アズキの栽培化—ドメスティケーションの生態学. 「植物の自然史—多様性の進化学」(岡田 博・植田邦彦・角野康郎編), 129-145. 北海道大学図書刊行会, 北海道.
- 山口裕文. 2001. 栽培植物の分類と栽培化症候. 「栽培植物の自然史—野生植物と人類の共進化」(山口裕文・島本義也編), 3-15. 北海道大学図書刊行会, 北海道.
- Zhang, D., Sun, L., Li, S., Wang, W., Ding, Y., Swarm, S., Li, L., Wang, X., Tang, X., Zhang, Z., Tian, Z., Brown, P., Cai, C., Nelson, R. & Ma, J. 2018. Elevation of soybean seed oil content through selection for seed coat shininess. *Nature Plants* 4: 30-35. <https://doi.org/10.1038/s41477-017-0084-7>

(2022年7月7日受理)