家畜化と集団遺伝学

野 澤 謙

京都大学霊長類研究所, 犬山市 484

Domestication and Population Genetics

Ken NOZAWA

Primate Research Institute, Kyoto University, Inuyama, Aichi 484

I. 家 畜 化

家畜 (domestic animals) の本質を問題にするとき、畜産学書の冒頭に記されている家畜の定義は適切とはいえない。例えば、「家畜とは人に飼われて馴れ、[その保護の下で自由に繁殖し、かつ人の改良に応じ、農業上の生産に役立つ動物である] (畜産学大事典)¹⁾。ここでは飼う、馴れる、保護、自由に、などという語句の意味が曖昧であるし、農業上の意義を強調する余り、対象に不当な限定を加えている。農用動物 (farm animals) だけが家畜ではない。

次に、動物全体を家畜と野生動物とに2分することなどできないことを指摘したい。家畜化 (domestication) という行為(家畜にする)、もしくは現象(家畜になる)は動的に理解されねばならない。家畜化とは一つの過程なのであって、極限まで家畜化された動物から純粹の野生動物まで連続的なスペクトラムが存在する。農用動物の範囲内でも、羊と山羊とでは程度が異なるし (加茂)²⁾、同一種内でも、企業的養鶏の対象と東南アジアの庭先放飼鶏とを同一視することは許されない。

家畜とはその生殖 (reproduction) がヒトの管理 (control) 下にある動物である。家畜の本質はここにあるのであって、SPURWAY³⁾、WOOD-GUSH⁴⁾、HERRE und RÖHRS⁵⁾、MASON⁶⁾などは、これを正しく指摘していると言える。自然の生態環境で生殖を重ねて来た野生動物が、自発的にヒトの生態環境に接近し、入りこみ、あるいはヒトによって強制的に引き抜かれ、ヒトの側は始めは無意識的に、後にはそれによる利益に目覚めて意識的

に、動物の生殖を自己の管理下に置き、管理をより強化してゆく世代を越えた連続的な過程が家畜化である。故に家畜化は一朝にして起こるものではない。家畜史の書物、例えば、ZEUNER⁷⁾、HERRE und RÖHRS⁸⁾、加茂²⁾などには、各家畜の家畜化年代に関する推定が載っている。大体、犬が10,000~12,000年前、羊と山羊が9,000~10,000年前、牛と豚が6,000~8,000年前、馬と鶏が約5,000年前とされている。これらは主として遺跡からの出土遺骨による推定であるが、その年代に家畜化がどの段階に達していたのかが不明であり、したがって、この種の推定値を余り重視するとかえって事柄の本質を見逃すことになり易い。

動物の生殖に対する管理の強さ、つまり家畜化の程度には種々の段階があり、それを筆者の思いつくままに図示したのが第1図である。こうした管理を内から支えるものはヒトの様々な欲求である。その欲求がこれこれの性質をもった動物がほしいというイメージ、より進んだ段階では育種目標となって具体化し、動物の生殖への管理を強化する。これが人為淘汰であって、言葉を換えれば、家畜化とは動物の受ける自然淘汰圧が人為淘汰圧によって徐々に置き換えられてゆく過程に他ならない。

II. 家畜化の要因

家畜化はヒトと動物との相互関係に発するのであるから、これがおくるためには双方の側に要因がなければならない。そして、より基本的には自然的要因があったかも知れない。

1. 自然的要因

第1図 家畜化の種々の段階

主要な農用動物の幾つか、すなわち羊、山羊、牛、豚などは西アジアで家畜化されたと言われているが、この地は小麦、大麦など主要作物の栽培が開始された地域とも一致しており、これは最後の氷河が後退し、現在のサハラ、アラビア地域に乾燥期が訪れたこと、そのために、狩猟採集の獲物が減少し、人と動物とが水場の近くに相接して生活するようになったことが動物家畜化の機縁であると CHILDE⁹⁾ や FORDE¹⁰⁾ は主張する。ヒトと野生動物の間の生物的接近が家畜化の第1歩であるとする見解は REED¹¹⁾ や ZEUNER⁷⁾ も表明している。特に IMANISHI¹²⁾ はこのような接近が遊動生活をする狩猟民と草食獣の群れとの間の共生関係、つまり前者はおだやかなワナがけの様な方法で動物を狩猟し、後者は多少の犠牲をヒトに提供して狼のような食肉獣からの保護を買うという形の共生関係が成立して有蹄類の家畜化がなされたと論じている。この種の共生関係の成立に自然環境の変化が原因となったという可能性は充分にあらう。今西¹³⁾ も述べている通り、アフリカのサバシナ地帯には優れた家畜となり得る草食獣が豊富に生息する。事実近年 eland などの家畜化が試みられてかなりの成功を見ている¹⁴⁻¹⁷⁾。それにもかかわらず、この地で古来長く、一つとして動物の家畜化が見られなかったことは、余りにも

豊富に狩猟動物が生息する場所ではそれを家畜化しようという契機は生まれず、これは動物家畜化への自然的要因の重要性を示すものであるかも知れない。しかし、動物家畜化を不可避とする環境要因があったとすれば、それは気候変化のような純自然的要因よりも、次項で述べるヒトによる環境破壊の方が有力だったとも考えられる。

2. 人の側の要因

狩猟採集を生業としていた旧石器時代から新石器時代の食料生産経済へ移行するまでの人類が、自然環境に対して加えた破壊行為のうち最大のものはおそらく火の使用であろう (SIMMONS¹⁸⁾). LEWIS¹⁹⁾ は西アジアにおいて農耕の発生をもたらしたものはヒトによる火の使用であると考えている。すなわち、火入れされた原野に適応している植物として野生小麦、野生大麦、燕麦などの穀物、動物として羊、山羊など上記の植物を食う反芻類が分布を著しく広げ、これら動物が狩猟採集民の季節移動 (transhumance) 的生態にもよく適応し、ヒトの側は獲物の量の週期的変動に直面して食料資源の安定化を計ったことが家畜化、栽培化の出発点であったと考えている。

動物の増殖とヒトの人口増加とが狩猟圧を介してバラ

ンスを保っている間は、ヒトの経済生活も狩猟採集段階にとどまることができようが (PAINÉ²⁰⁾、原因が何であれ、このバランスが一度び破れ、人口増加に動物の増殖が追いつかなくなったとき、種々の試行錯誤のすえに農業革命 (agricultural revolution) が到来する。ヒトは植物栽培、動物家畜化に本腰を入れざるを得なくなり、それは人口増加を更に促すことになって、ここに一つの循環が成立し、食料生産経済は後戻りの利かない形で定着強化されてくる。

地球上のどこかでこの過程が或程度進行し、家畜化という行為の有利な結果が見通せる状態となれば、他地域へも伝播し、対象動物の範囲も拡大する。食料資源の確保という当初の目的が満足され、社会的余剰が生じれば、栽培化、家畜化は食料とは直接関係のない欲求にまでも拡大されてくる。この趨勢は現代に至ってもなお進行中であると言うこともできる。今日、多様な用途をもつ主要農用動物のすべてが、最初は肉畜として家畜化されたという主張 (HERRE und RÖHR^{5,8)}) は以上の推論からも首肯される。祭祀用 (HAHN²¹⁾、愛玩用 (SAUER²²⁾) と言ったような用途を家畜化の第一次的動機と考えることには論理的な困難がある (鉾方³³⁾)。

主要農用動物のうち、犬を家畜化したのが狩猟民であったろうことは恐らく確かであろう。羊と山羊については前述の今西^{12,13)} の理論があり、HERRE und RÖHR^{5,8)} も狩猟民が家畜化した可能性が強いと考えているが、他方では定着農耕民の手で家畜化されたとする論者も少なくない (REED¹¹⁾、HARRIS²⁴⁾、FLANNERY²⁵⁾ など)。牛、豚、鶏などを家畜化したのが農耕民だったことはほぼ間違いない。ただし農耕と言っても、西アジアにおける種子繁殖作物の栽培と、東南アジアにおける栄養繁殖作物の栽培とは条件は異なり、後者の方が土地の生産力は遙かに高く (HARRIS²⁴⁾)、農耕の起源としても後者の方が古いと考えられている (SAUER²²⁾、中尾²⁶⁾)。豚や鶏は東南アジアにおいて家畜化されたとされているが、前節で述べた一応定説となっている動物種別の家畜化の順序も、東南アジア地域での調査研究の進展いかんによって、将来あるいは再検討を迫られる事態が来ないとも限らない。

3. 動物の側の要因

哺乳類と鳥類の中で主要農用動物に数えられる種が十指に満たぬという現象は何を意味するのであろうか。古代エジプトでは種々の野生動物の家畜化が試みられた (SMITH²⁷⁾) が、その大部分が放棄されてしまったという歴史もある。これは動物種間に家畜化され易さについて差異があるためではなからうか。

この問題を考えるに当って作物学における雑草 (weed) という概念が参考になる。雑草とはヒトによって攪乱された環境に適応した、作物 (crop)、以外の植物を言う (HARLAN and DEWET²⁸⁾、HARLAN²⁹⁾、HARLAN *et al.*³⁰⁾)。HARLAN らは作物と雑草とは生態学的類似性が高く、問題の植物がこれらのいずれであるかはヒトのそれに対する姿勢 (attitude) の差のみであると考える。雑草の性格をもった植物がすべて作物になるとは限らないが、この性格をもたぬ植物が作物となることはあり得ないと HAWKS³¹⁾ は主張する。作物にはその近縁種が擬態的狀態で雑草として共存していることが多い (HARLAN²⁹⁾)。そのような場合両者の間に遺伝子交換の機会があり、雑草は作物に対して遺伝子給源として機能する例もある (HARLAN²⁹⁾)。7,000 BC 以来、麦類の栽培種・野生種間にこのような関係が成立した (HARLAN and ZOHARY³³⁾、ZOHARY³⁴⁾)。栽培稲と野生稲の間にも同じ相互関係が観察され (MORISHIMA *et al.*^{35,37)} OKA and CHANG³⁶⁾、CHU and OKA³⁸⁾、MORISHIMA and OKA³⁹⁾、OKA and MORISHIMA⁴⁰⁾)、この事実から OKA and CHANG³⁶⁾ は、栽培稲の生成は過去にただ1回起こった事象ではなく、現在なお進行中であると論じている。また中南米原産のコシウは雑草から作物が生じた例と考えられる (PICKERSGILL⁴¹⁾)。

雑草的生態というものは植物に限らず、動物界にも数多く観察される。スズメ、ネズミ類などが正にそれであるし²⁸⁾、遺伝学の研究材料であるショウジョウバエ属には、*obscura* 群のような野生性の種 (wild species) からキイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) のような典型的な人家性の種 (domestic species) まで連続的なスペクトラムを見ることができる (大羽⁴²⁾)。また、医学用実験動物として用途の多い *Macaca* 属のサルのごときは animal weed の性格を多分にもった動物群と言えよう。ニホンザル (*M. fuscata*) は日本国内 30 か所ほどで餌付けられているが、ヒトによって作られた環境への適応力を本来そなえていなかったら、餌付けがこれほど数多く成功することはあり得なかったであろう。しかも、一度餌付けされると急激な個体数の増大が見られるし (MASUI *et al.*⁴³⁾)、animal weed 的性格の一表現として最近の猿害問題を指摘することもできよう。東南アジア産の近縁種、カニクイザル (*M. fascicularis*) は農園に出没して作物に害を与えることがあるし、ブタオザル (*M. nemestrina*) は雄がヒトに馴れて、ココナット収穫用の役畜となっている (MEDWAY⁴⁴⁾)。同属のアカゲザル (*M. mulatta*) についてはインドにおいて SOUTHWICK⁴⁵⁻⁴⁸⁾ らが生態調査をおこなっているが、道路、市場、寺院、農耕地などに多数が集集し採食す

る。森林よりもむしろこちらの方が自然生息地であるかのごとき観を呈すると言う。このような事実は最近ヒマラヤ山麓でアカゲザルの調査をおこなった和田⁴⁹⁾によっても確認されている。

今日、家畜としてゆるぎない地位を確立している動物はすべて雑草的性格を本来そなえていたのではなかろうか。そうした性格の欠如した種は、たとい一時期、家畜化が試みられても、やがては放棄される運命にあったのではなかろうか。犬は中石器時代にヒトとの共同生活に入った最古の家畜と信じられているが、これが豚や鶏とともに共有する掃除夫の生態は雑草的性格そのものである。さきに述べた草食性有蹄類とヒトとの関係についても、動物の側がヒト、あるいはヒトによって作られた環境を忌避するようでは、両者の間に生物的接近が成立するとは考えられない。実験動物のマウスやラットは、ほとんど極限近くまで家畜化された動物と言えるが、これらが穀物倉への侵入寄生という、文字通りの雑草的性格を有していたからこそ現在の地位が得られたのであって、更に興味深いことには、それらネズミ類の捕食者である猫の家畜化という2次の効果をも生んでいる。猫の生殖に対する人為的管理が困難で、この動物が家畜としては低い段階にとどまっているのも、こうした2次の性格に由来すると言えるかも知れない。

III. 動態としての家畜化

ここで、家畜化の動的性格を端的に示す例として、家畜・野生原種間の遺伝的交流と、家畜の再野生化という2つの事象について論じておきたい。

1. 家畜と野生原種との間の遺伝的交流

穀類とそれらに附随する雑草近縁種との間の遺伝子交換については、前節に述べたごとく多くの研究があるが、この種の現象は家畜と野生原種との間にも見られる。

東南アジアにおける村落の養鶏は、以前にはわが国でもごく普通に見られた庭先放飼によっておこなわれている。ただし、日本と異なる点は、この地域の森林地帯が鶏の野生原種である赤色野鶏 (*Gallus gallus*) の自然生息地で、森林に接した農家の庭の家鶏集団に野鶏の雄がしばしば接近して放飼鶏の雌と交尾することである。ここでは放飼鶏の雌は、それ自身が野鶏由来の遺伝子を担った個体であるかも知れず、したがってまた彼女が連れ歩いている雛も野鶏とのいろいろな程度の雑種となる可能性がある。すなわち、家鶏集団に常時、野生原種の集団から遺伝子の流入 (gene flow) があるということになる。西田(1974⁵⁰⁾)はタイ国北部平地の水田地帯から山地

に向う道路に沿って点在する小部落において、羽装、脚色などを支配する数座位の遺伝子頻度を調査し、明瞭な地理的勾配をもって森林地帯に近づくにしたがい、野生型遺伝子の頻度が増加することを見た。野鶏集団からの遺伝子流入が実在することは、飼養民からの聴き取りや野鶏の直接生態観察からも確認される。ただし、そのように綺麗な地理的勾配は常に見られるとは限らず、飼養民の生業形態の差によって隣接した2部落が野鶏への受容性に大差を示す場合もある。また、野鶏狩猟用のオトリとして、意識的に野鶏・家鶏間の雑種作出がおこなわれる例もある。西田は野鶏から家鶏への遺伝子流入ばかりでなく、逆方向の遺伝子流入もまたあり得ると考えている。

野生原種から家畜集団への遺伝子流入は鶏ばかりでなく、東南アジアでは豚にも見ることができる。ここでは、豚舎や囲いは屋間開放され、子連れの母豚が庭、道路あるいはゴム林などを歩き廻っていることが多い。その子豚の何頭かが野生豚、つまり猪の特徴である瓜実模様を表わしている例が東南アジアでしばしば見られる。これは周辺に猪が出没し、その雄が雌豚に種付けするためである。

以上は、家畜と同種の野生原種が飼養地周辺に生息し、両者の間に直接の遺伝的交流が見られる例であるが、主要家畜の或る近縁種が、局地的に家畜化され、両家畜種の間に変雑が成立し、かつ、近縁種側の野生・家畜両集団間に遺伝的交流がある場合には主要家畜種の遺伝子組成が、近縁家畜種の野生原種によって2次の影響をこうむることがある。mithan あるいは gayal と称する牛は gaur (*Bos (Bibos) gaurus*) が低度に家畜化された動物で、インド東北辺境からビルマ西部にかけて居住する山地少数民族によって主に祭祀犠牲用、婚資用として所有されている。この家畜種は、管理が極めて粗放であるため、附近に生息する野生原種と容易に変雑する一方、通常の家畜牛、この場合はゼブ牛ともまた変雑する。種間雑種第1代の雄は不妊となることが多いが、雌は完全な妊性を有する (GRAY⁵¹⁾) から南アジアの牛と gaur との間には、細いながらも遺伝的 channel が通じていることになる (SIMOONS and SIMOONS⁵²⁾)。牛とその近縁諸家畜の染色体構成を比較調査した FISCHER^{53, 54)} はタイ国産牛の雌で $2n=59$ という個体を見出した。これは牛と gayal との雑種であつたらこうなると思われるような構成であり gayal から、つまりは gaur から家畜牛への遺伝子流入の結果かも知れない。

ヒマラヤ山脈の高地で家畜化されているヤクは野生ヤク (*Bos (Poëphagus) mutus*) と家畜牛の間の遺伝的

channel の仲介者となっているし、更に興味深い例はバリ牛である。これは現在のインドネシアとインドとの間の海上交易路がひらかれた後に、恐らくは牛を模倣して、当時その地域に広く分布していた *banteng* (*Bos (Bibos) banteng*) を家畜化したものと考えられる。ここでは牛がインド亜大陸からの輸入品であったため、現存の在来牛集団へのバリ牛つまりは *banteng* の寄与は大きなものとなったらしい。並河⁶⁵⁾によると、東南アジア地域の家畜牛の遺伝子プールの中には、*banteng* から由来したと考えられる遺伝子が高頻度に存在し、家畜牛の遺伝子給源 (gene center) として欧州牛、ゼブ牛のほかに少なくとも東南アジア地域の牛に関しては、第3の給源として *banteng*、あるいはその家畜化されたバリ牛を想定すべきであると考えられるに至っている。

以上のような状況は、比喩的に言えば、家畜を囲う柵の強度が、ここでは西アジアから欧州に至る地域に比べて、著しく弱いと表現することもできよう。家畜化ということに、野生原種との間の性的隔離 (sexual isolation) の完成を前提としなければならぬとすれば、東南アジアでは家畜化はいまだ未完の状態にとどまると言わざるを得ない。家畜と野生動物とを白と黒のごとく2分する立場はここでは成立不可能と考えた方がより合理的である。

2. 家畜の再野生化

一度家畜となった動物群がヒトの管理から離れて再び野生化するという例 (feral animals) は世界各地で見られる。HERRE und RÖHRS^{9,5)} はその実例を集めて考察を加えているが、種名を挙げれば、兎、ヌートリア、マウス、ラット、犬、猫、ミンク、馬、驢、豚、牛、羊、山羊、鶏、鳩など、我々が家畜として頭に描く動物のほとんどすべてにわたっている。但し再野生化の起こり易さを支配する条件は幾つかあり、例えば、野生原種が生息している場所では再野生化は起こりにくいし、起こっても原種に吸収されてしまう。環境条件が野生原種の要求するそれと大きく異なっていたら再野生化は起こりにくいし、以前に原種が生息していた、今は絶滅している地域では起こり易い。また、その地に天敵が生息せず、土着の野生動物に対し優位に立てるような土地、例えば犬に対してオーストラリアのような土地は再野生化には好適であるけれども、馬、牛、羊、山羊などに対してアフリカの草原のごとく草食の哺乳動物相が高度に発達している土地では再野生化がおこることは稀である。家畜の種間でも、再野生化傾向には強弱があり、羊と山羊とを比較すると、羊が再野生化することはむしろ珍しい現象と言てよいが、山羊となるとこの傾向は全動物界で

一二を争うほど甚だしい。

再野生化動物の例としてスコットランド沖の St. Kilda 島に野生する Soay 羊が著名であるが、これは新石器時代羊や mouflon の形質をよく保存し、考古学的時代に島に導入された家畜羊の子孫として学術的に重視されている (BOYD *et al.*,⁶⁷⁾ GRUBB and JEWELL⁶⁸⁾). Galapagos 諸島においては 16 世紀に山羊と豚とが陸あげされた時から再野生化が始まり、その後、犬やラットが加わった。天敵がないためにこれらは大増殖し、島の自然を破壊している (HERRE⁶⁹⁾). ハワイ群島の再野生化山羊は、これまた悪名高い自然破壊者であるが (野澤⁶⁰⁾), TOMICH の著書⁶¹⁾によると山羊のみならず、馬、牛、豚、羊、等々ほとんどすべての家畜でヒトの管理から離脱し野生生活をしている例がハワイでは見られると言う。山羊の再野生化は小笠原諸島にも見られるし (野澤⁶²⁾; NOZAWA⁶³⁾), 最近無人島となった鹿児島県トカラ群島中の一二の島嶼にもこれが始まっていると言う。

家畜の再野生化が動物分布学に問題を投げかける場合もある。南太平洋諸島には野鶏が生息すると言われる。1920 年代の Whitney South Sea Expedition における野鶏の収集品を BALL が詳細に調べており⁶⁴⁾、筆者自身もハワイの Bishop 博物館でこの収集品の一部を観察したが羽装の多様性は驚くべきもので、家鶏から流入したとしか考えられない遺伝変異を大量に含んでいる。今から 3,000 年ほど前にマレー地域から太平洋諸島にヒトの移動が起こった際、原産地から純粋の野鶏と共にかなりの程度家畜化された鶏が持ち込まれ、各島々で再野生化したものの子孫がその地の野鶏であろうと BALL は論じているし、BEEBE⁶⁵⁾ はインドネシアやフィリピンの野鶏もまた同様の来歴をもつものであると考えている。つまり、これらの島嶼に分布する野鶏は、生態学的には野鶏に違いないが、遺伝学的には家鶏由来の遺伝質を多分に含んだ個体群と考えられる。なお、沖縄諸島に分布する猪は、ヒトの手から逃れて再野生化した豚に由来するとする主張⁶⁶⁾がなされている。

さて、家畜化を一つの経過として動的に捉えねばならぬとすれば、その逆行過程である再野生化もまた同様に理解すべきであろう。むしろ再野生化という現象は、家畜化が一方向的動きではなく、停滞も、後戻りもあり得ることを示すものであろう。どの段階まで家畜化された後、ヒトの手から離れたかによって、再野生化がどこまで進行するかもある程度決まるであろうし、更には、「ヒトの手を離れた」と言う表現が不適切で、「ヒトの管理が弱化した」と言う方が正確であろう。

IV. 家畜化による遺伝学的変化

家畜化により集団の遺伝子構成にどのような変化がおこるかを考察したい。

1. 集団の分割

ヒトは一つの動物種の全個体を家畜化するのではない。種を構成する個体群の一部を切り取って、その生殖を自己の管理下に置くのである。もちろん、少なくとも初期には家畜集団と野生集団との間の生殖的隔離は不完全なのが常で、両者の間に遺伝的交流の可能性が多に残されているに違いない。しかし、ここに一つの隔離機構が働き出すことは明らかである。つまり、その種にとっては、ここに一つの島集団が生じるのである。

このようにして島が発生したとき、もとの野生集団の遺伝子構成を完全に再現するわけではなく、島集団が小さい程、野生集団と遺伝的な差異が生じる可能性は大となり、かつ島集団内の遺伝的変異性は減少し、これの回復には長期間を要する。この現象を *founder effect* (MAYR⁶⁷⁾)、または瓶の首効果 (*bottle-neck effect*) と呼ぶ。この現象は野生動物にあっても、主たる分布地域からとび離れ、孤立的に棲んでいるショウジョウバエの集団 (MAYHEW *et al.*,⁶⁸) PRAKASH *et al.*,⁶⁹) CARSON⁷⁰) などでよく調べられており、また元来B型が多い *Mongoloid* に属するアメリカ・インディアンにO型の頻度が著しく高い (MOURANT *et al.*⁷¹) という事実もこの効果から説明される。家畜化の初期段階においても、同じ現象が起こっているはずである。

これがはっきりとわかるのは形態的な変異個体が生じた場合であろう。家畜集団として隔離された部分が小さければ小さいほど、また隔離が強ければ強いほど、かかる変異出現の確率は大となる。それは、野生集団の中に、もともとその種の遺伝子が存在したにも拘らず、自然淘汰の圧力で低頻度に抑えられており、またかような突然変異遺伝子が野生型遺伝子に対して劣性であることが多いため、ヘテロ接合体の形でしか存在し得なかったのが、隔離小集団の中にたまたま含まれていた場合には全く機会的にホモ接合体が生じ、顕在化するという過程にほかならない。色変りや斑紋などの毛色変異、矮小型、短脚、曲尾、無角のごとき骨格変異の出現など、家畜特有の変異として (HERRE⁷²), HAWKS⁷³), ZEUNER⁷⁴) 家畜であることの判定基準に使われる形態的形質の出現の理由もここにあるのであって、家畜化による突然変異率の増大などをことさら仮定する必要はない (HERRE⁷⁴)。

野生集団から一部を隔離するという行為は、家畜化の

初期段階においては、回数を重ね、何か所かで繰返しながらたであろう。そうすると一つの母集団から多数の小集団が切り取られることとなり、そのおのおのの中で上記の確率的過程が独立に進行するから、これら小集団間の遺伝的変異性は大きくなる。家畜化による変異性の増大ということがしばしば主張されるが (HERRE und RÖHRS^{5,8}), これは種内集団間 (*between populations*) の変異性を言っているのであって、集団内 (*within population*) の変異性は低下することはあっても、増大することはあり得ない (HERRE⁷⁴)。

2. 人為淘汰

動物をヒトの管理下に置いたときに生じる構造的、機能的および習性的変化に関する研究例は多い(例えば、RICHTER⁷⁵), EPSTEIN⁷⁶), HERRE⁷⁴), BERRY⁷⁷), SCHLEIFENBAUM^{78,79}) など)。このような変化には、遺伝的变化のみならず、異なった環境に置かれたことによる直接の生理的反応もまた含まれている。しかし当初の変化は後者に過ぎなかったとしても、遺伝的同化 (WADDINGTON⁸⁰) の過程を経て2次的に遺伝的变化として固定することもある (SPURWAY⁸¹)。ここでは、無意識的な人為淘汰が働くのである。

ヒトはその管理下にある動物のある形質に着目し、意識的に淘汰をおこなうことによって多くの特徴ある家畜品種を作出したが、前項で述べた機会的な遺伝変異の顕在化がその出発点となっている。自然淘汰圧の人為淘汰圧による置き換えの過程は以後、本格的に進行する。ただし、この人為淘汰圧も、長年月にわたって一方向に固定されているとは限らない。体の大きさのごとき形質については、家畜化の当初は取扱いやすさが重視されて、小型化の方向に圧力がかかり、後に肉量の増大や役畜としての体力が望まれるに至って、改めて大型化の方向に圧力の転換が起こる場合もある (HERRE⁷²), JEWELL⁸¹)。実験動物化が計られる場合など、逆に小型化への淘汰も有効であり (例えば DETTMERS⁸²)、総じて体の大きさのような多因子形質に関しては、大量の遺伝的変異が保持されており、大小いずれの方向の人為淘汰も比較的簡単に成功するものである。家畜化の初期段階において意識的な人為淘汰がなされる際、まず屠殺、次いで去勢技術が開発されて種雄が成立したことは家畜化過程の進行を大いに加速したに違いない。これによって集団の有効サイズは著しく縮小して (WRIGHT⁸³), NOZAWA⁸⁴)、潜在遺伝的変異を顕在化し、更にそれに人為淘汰が作用するからである。

このような人為淘汰圧の増大と平行して、集団に含まれる有害遺伝子、すなわち遺伝的負荷の排除が漸次おこ

なわれてゆく。単に小集団の隔離だけでも、集団間の自然淘汰によってこの過程は進行するが、人為淘汰圧が強化されれば繁殖障害やヒトに何の利益ももたらさない奇型のような形質を支配する無条件の有害遺伝子は急速に除かれてゆく。PISANI and KERR⁸⁵⁾, CONNEALLY *et al.*,⁸⁶⁾ SHOTAKE とその協力者^{87,88)} などの研究はこの推測をある程度裏付けており、特に家畜化の歴史が浅いと考えられるウズラにおいて遺伝的負荷が大で、したがって近交退化も著しいという SITTMANN *et al.*,⁸⁹⁾ SAKAI⁹⁰⁾, 新城ら^{91,92)}などの観察結果はこの意味で興味深い。但し、これら各研究者も述べている通り、ここでは有害遺伝子の保有機構そのものが重大な意味を有しており、超優性機構によって保有されている遺伝子にあっては、自然、人為いづれにせよ、淘汰圧によって排除は不可能であるから、この種の有害遺伝子ばかりがほとんど永久的に集団中に保持されることもあり得よう。なお、動物の適応度を無条件的に害するような遺伝子の排除にあたっては、集団内淘汰と共に集団間淘汰が重要な役割を担っている。

さて、自然淘汰圧の人為淘汰圧による置き換えの過程は、時代と地域のいかんにかかわらず、一定の速度で直線的に進行するとは限らない。特に重要で、かつ明瞭なのは地域的な差である。近代以後の西欧諸国においては、家畜育種はその目標を限局し、ある一定の用途のみに極度に適合した家畜群の造成に努力が集中された結果、純度が高く能力も高いレベルで一定した数多くの品種が作り出されて来ている。それに対して、東アジア地域の諸家畜は、品種の名にも値しない、強いて言えばすべてが兼用種とでも言うべき性格のもので、これら両地域の対照は著しい。第Ⅲ節で述べたように、野生原種とすら遺伝的交流をおこなっているような家畜では、西欧的な品種分化が起こるはずはない。ただ、筆者はこの事実を単にアジアの後進性に帰し、克服を要すべき課題だとして述べているのでは必ずしもない。育種学および技術の第1段にすえられるべき育種素材の探索保存を問題とする際には、強度の人為淘汰と近交とが重ねられて特殊化の甚しい西欧諸品種の中よりは、アジアの在来諸家畜の方に望ましい遺伝子が発見される公算は高いのであって、グローバルな視点から眺めれば、これら双方の状態でそれぞれ一定の意義を認めるべきであろう。

3. 中立突然変異による遺伝的変異性

形態学的形質を支配する遺伝子も、遺伝的負荷を意味するような有害遺伝子も、共に自然淘汰または人為淘汰の標的になり得る性格を有している。淘汰に対し中立な遺伝子であつたらどうであろうか。家畜化の遺伝学的意

味は、野生集団から小集団のいくつかが隔離され、その生殖がヒトの管理下に置かれる過程である。ここには淘汰圧の変化と共に集団の繁殖構造の変化もまた含意されており、この歴史とか、あるいは各種家畜の系統論のような問題の解明には淘汰に対し中立な遺伝子が標識としてはもっとも適格であろう。

電気泳動術の進展はここに明るい見通しをもたらすことになった。この方法によって発見される遺伝的変異の多くが淘汰によってではなく、集団中にランダムに発生する中立突然変異の遺伝的浮動に支配されて消長するという理論 (KIMURA⁹³⁾, KING and JUKES⁹⁴⁾) が一方にあり、またこの理論が個々の遺伝変異について厳密には正しくなかったとしても、十分に多くの遺伝子座を同時に検索し、遺伝子構成全体としての集団内および集団間変異を解析すれば問題の解決に手懸りが得られると考えられるからである。

集団内の遺伝的変異性に注目しよう。1960年代後半より、繁殖集団内にどの程度の遺伝的変異が保持されているかについて、いろいろの分類学的位置を占める動物が調べられてきた。それによると、多型遺伝子座の割合は20~40%、ヘテロ性の期待確率は5~15%となることが多い (SELANDER *et al.*⁹⁵⁾)。この種の定量的調査を家畜の集団についておこなうことも可能である。家畜化の初期段階に野生集団から小集団が隔離され、そのまま現在の諸品種、諸地域集団が成立しているのだとしたら、これらの中の遺伝的変異性は野生動物に比し格段に低い値となるべきであろう。ところが、野澤ら⁹⁶⁾の馬の調査結果を見ると、変異性が低いとは認められず、多くの研究者のデータを通覧しても、現存の家畜集団が野生動物に比べて低変異であると言う印象はほとんど受けない。

これは何を意味するのであろうか。家畜化の初期段階に上述のような小集団の隔離が起こったにしても、その後、飼養民の移動や交易、さらには意識的な交雑が活潑におこなわれ、現存の家畜諸品種あるいは諸地域集団の基礎集団の構成は、例外なく多源的だというのが実相ではなからうか。西欧諸国においてさえ、品種造成の開始はたかだか今から数100年前であり、家畜化が開始されて以来、その頃までの長年月にわたって遺伝質の混合攪拌が絶え間なく続けられてきたのではなからうか。この経過の進化史的解明は、家畜系統論の主題であり、この分野では淘汰に対して中立に近い生化学的遺伝変異の分析が大きな役割を果たすものと考えられる。

文 献

- 1) 佐々木清綱(監修), 畜産学大事典 養賢堂, 東京. 1966.
- 2) 加茂儀一, 家畜文化史 法政大学出版局, 東京. 1973.
- 3) SPURWAY, H., *Jour Genet* **53**: 325-362. 1955.
- 4) WOOD-GUSH, D.G.M., *A New Dictionary der Birds* 215-218. McGraw-Hill. New York. 1961.
- 5) HERRE, W., und M. RÖHRS, *Die Evolution der Organismen* II/2: 29-174. Gustav Fischer. Stuttgart. 1971.
- 6) MASON, I. L., *Z. Tierzücht Zuchtgsbiol* **90**: 229-244. 1973.
- 7) ZEUNER, F. E., *A History of Domesticated Animals* Hutchinson London. 1963.
- 8) HERRE, W., und M. RÖHRS, *Haustiere-zoologisch gesehen* Gustav Fischer. Stuttgart. 1973.
- 9) CHILDE, V. G., *Man Makes Himself* 1936. (ねずまさし訳 文明の起源 岩波書店, 東京. 1951.)
- 10) FORDE, C. D., *Habitat, Economy and Society* Dutton. New York. 1963.
- 11) REED, C. A., *Science* **180**: 1629-1639. 1959.
- 12) IMANISHI, K., *Silver Jubilee Vol. Zinbun-Kagaku-Kenkyusho Kyoto Univ.*, 466-479. 1954.
- 13) 今西錦司, 人類の誕生 河出書房新社, 東京. 1968.
- 14) BIGALKE, R. C., *New Scientist* **21**: 141-146. 1964.
- 15) SKINNER, J. D., *Anim Breed Abstr* **35**: 177-186. 1967.
- 16) JEWELL, P. A., *The Domestication and Exploitation of Plants and Animals* 101-109. Gerald Duckworth. London. 1969.
- 17) ROTH, H. H., M. A. KERR, and J. POSSELT, *Z Tierzücht Zuchtgsbiol* **89**: 69-83. 1972.
- 18) SIMMONS, I. G., *The Domestication and Exploitation of Plants and Animals* 111-119. Gerald Duckworth. London. 1969.
- 19) LEWIS, H. T., *Man* **7**: 195-222. 1972.
- 20) PAINE, R., *Anthropological Quarterly* **44**: 157-172. 1971.
- 21) HAHN, E., *Die Haustiere und ihre Beziehungen zur Wirtschaft des Menschen* Duncker und Humblot Leipzig. 1896. ((SIMMONS, F. G., and E. S. SIMMONS, 1968. より引用)
- 22) SAUER, C. O., *Agricultural origins and dispersals* Amer Geogr Soc New York. 1952. (竹内常行: 斎藤晃吉訳 農業の起源 古今書院, 東京. 1960.)
- 23) 鑄方貞亮, 日本古代家畜史 河出書房, 東京. 1945.
- 24) HARRIS, D. R., *The Domestication and Exploitation of Plants and Animals* 3-15. Gerald Duckworth. London. 1969.
- 25) FLANNERY, K. V., *The Domestication and Exploitation of Plants and Animals* 73-100. Gerald Duckworth. London. 1969.
- 26) 中尾佐助, 栽培植物と農耕の起源 岩波書店, 東京. 1966.
- 27) SMITH, H. S., *The Domestication and Exploitation of Plants and Animals* 307-314. Gerald Duckworth. London. 1969.
- 28) HARLAN, J. R., and J. M. J. DE WET, *Econ Bot* **19**: 16-24. 1965.
- 29) HARLAN, J. R., *Euphytica* **14**: 173-176. 1965.
- 30) HARLAN, J. R., J. M. J. DE WET, and E. G. PRICE, *Evolution* **27**: 311-325. 1973.
- 31) HAWKS, J. G., *The Domestication and Exploitation of Plants and Animals* 17-29. Gerald Duckworth. London. 1969.
- 32) HARLAN, J. R., *Jap Jour Genet* **44** (Suppl. 1): 337-343. 1969.
- 33) HARLAN, J. R., and D. ZOHARY, *Science* **153**: 1074-1080. 1966.
- 34) ZOHARY, D., *The Domestication and Exploitation of Plants and Animals* 47-66. Gerald Duckworth. London. 1969.
- 35) MORISHIMA, H., H. I. OKA, and W. CHANG, *Evolution* **15**: 326-339. 1961.
- 36) OKA, H. I., and W. CHANG, *Evolution* **15**: 418-430. 1961.
- 37) MORISHIMA, H., K. HINATA, and H. I. OKA, *Evolution* **17**: 170-181. 1963.
- 38) CHU, Y. E., and H. I. OKA, *Evolution* **24**: 344-355. 1970.
- 39) MORISHIMA, H., and H. I. OKA, *Jap Jour Genet* **45**: 371-385. 1970.
- 40) OKA, H. I., and H. MORISHIMA, *Evolution* **25**: 356-364. 1971.
- 41) PICKERSGILL, B., *Evolution* **25**: 683-691. 1971.
- 42) 大羽 滋, *科学* **24**: 128-134. 1954.
- 43) MASUI, K., A. NHISHIMURA, H. OHSAWA, and Y. SUGIYAMA, *Jour Anthropol Soc Nippon* **81**: 236-248. 1973.
- 44) MEDWAY, L., *Old World Monkeys* 513-553. Academic Press. New York and London. 1970.
- 45) SOUTHWICK, C. H., M. A. BEG, and M. R. SIDDIQI, *Ecology* **42**: 538-547. 1961.
- 46) SOUTHWICK, C. H., M. A. BEG, and M. R. SIDDIQI, *Ecology* **42**: 698-710. 1961.
- 47) SOUTHWICK, C. H., M. A. BEG, and M. R. SIDDIQI, *Primate Behavior: Field Studies of Monkeys and Apes* 111-159. Holt, Reinhart and Winston. New York. 1965.
- 48) SOUTHWICK, C. H., and M. R. SIDDIQI, *Primates* **7**: 303-314. 1966.
- 49) 和田一雄, *モンキー* **131・132**: 6-31. 1973.
- 50) 西田隆雄, *化学と生物* **12**: 319-328. 1974.
- 51) GRAY, A. P., *Hammalian Hybrids* Commonwealth Agric Bureau Edinburgh. 1954.
- 52) SIMMONS, E. J., and E. S. SIMMONS, *A Ceremonial Ox of India* Univ. of Wisconsin Press. Madi-

- son, Milwaukee, and London. 1968.
- 53) FISCHER, H., Z Tierzücht Züchtgsbiol 86: 52-57. 1969.
- 54) FISCHER, H., Z Tierzücht Züchtgsbiol 88: 215-221. 1971.
- 55) 並河鷹夫, 日畜会報 46 (Suppl.): 103. 1975.
- 56) HERRE, W., und M. RÖHRS, Milu Leipzig 3: 131-160. 1970.
- 57) BOYD, J.M., J.M. DONEY, R.G. GUNN, and P. A. JEWELL, Proc Zool Soc London 142: 129-163. 1964.
- 58) GRUBB, P., and P.A. JEWELL, Symp Zool Soc London 18: 179-210. 1966
- 59) HERRE, W., Z Kölner Zoo 15: 17-25. 1972.
- 60) 野澤 謙, 在来家畜調査団報告 2: 25-31. 1967.
- 61) TOMICH, P.Q., Mammals in Hawaii Bishop Mus. Press Honolulu. 1969.
- 62) 野澤 謙, 在来家畜調査団報告 5: 41-47. 1972.
- 63) NOZAWA, K., World Rev Anim Prod 8 (4): 18-26. 1972.
- 64) BALL, S. C., Bishop Museum Bull No. 108. 1933.
- 65) Beebe, W., Peasant: Their Lives and Homes Doubleday, Doran & Co. New York. 1931.
- 66) 直良信夫, 日本哺乳動物史 さ・え・ら書房. 東京 1944.
- 67) MAYR E., Animal Species and Evolution Belknap Press. Cambridge. 1963.
- 68) MAYHEW, S.H., S.K. KATO, F.M. BALL, and C. EPLING, Evolution 20: 646-662. 1966.
- 69) PRAKASH, S., R. C. LEWONTIN, and J. L. HUBBY, Genetics 61: 841-858. 1969.
- 70) CARSON, H. L., Genetic Structure of Populations 274-280. Univ. of Hawaii Press. Honolulu. 1973.
- 71) MOURANT, A.E., A.C. KOPEC, and K. DOMANIEWSKA-SOBCZAK, The ABO Blood Groups Blackwell Sci Publ. Oxford. 1958.
- 72) HERRE, W., Handbuch der Tierzüchtung I: 1-58. Paul Parey. Humburg und Berlin. 1958.
- 73) HAWKS, J.G., Prehistory New Amer. Library. New York and Toronto. 1963.
- 74) HERRE, W., Züchtungskunde 37: 361-374. 1965.
- 75) RICHTER, C. P., Amer Psychol 14: 18-28. 1959.
- 76) EPSTEIN, H., Agric History 29: 137-146. 1955.
- 77) BERRY, R.J., The Domestication and Exploitation of Plants and Animals 207-217. Gerald Duckworth. London. 1969.
- 78) SCHLEIFENBAUM, L., Z Tierzücht Züchtgsbiol 89: 58-68. 1972.
- 79) SCHLEIFENBAUM, L., Z Tierzücht Züchtgsbiol 89: 141-158. 1972.
- 80) WADDINGTON, C.H., Evolution 7: 118-126. 1953.
- 81) JEWELL, P.A., Z Tierzücht Züchtgsbiol 77: 159-167. 1962.
- 82) DETTMERS, A.E., R.E. REMPEL and R.E. COMSTOCK, Jour Anim Sci 24: 216-220. 1965.
- 83) WRIGHT, S., Science 87: 430-431. 1938.
- 84) NOZAWA, K., Proc Japan Acad 33: 217-220. 1957.
- 85) PISANI, J.F. and W.E. KERR. Genetics 46: 773-786. 1961.
- 86) CONNEALLY, P.M., W.H. STONE, W.J. TYLER, L.E. CASIDA, and N. E. MORTON, Jour Dairy Sci 46: 232-236. 1963.
- 87) SHOTAKE, T., and K. NOZAWA, Jap Jour Zootech Sci 39: 180-187. 1968.
- 88) SHOTAKE, T. Jap Jour Zootech Sci 42: 409-416. 1971.
- 89) SAKAI, K. SABRAO Newsletter 1: 61-68. 1969.
- 90) 新城明久・水間 豊・西田周作, 家禽学誌 8: 231-236. 1971.
- 91) 新城明久・水間 豊・西田周作, 家禽学誌 9: 254-260. 1972.
- 92) KAWAHARA, T., Exp. Anim 22 (Suppl.): 139-150. 1973.
- 93) KIMURA, M., Nature 217: 624-626. 1968.
- 94) KING, J.L., and T.H. JUKES, Science 164: 788-798. 1969.
- 95) SELANDER, R.K., S.Y. YANG, R.C. LEWONTIN, and W. E. JOHNSON, Evolution 24: 402-414. 1970.
- 96) 野澤 謙・庄武孝義・大倉よし子, 日畜会報 46 (Suppl.): 100. 1975.