

原著論文

ニホンオオカミとアカオオカミの起源と種分化に関する考察

A Consideration on the Origin and Speciation
of the Japanese Wolf *Canis hodophilax* and the Red Wolf *Canis rufus*中村一恵¹⁾Kazue NAKAMURA¹⁾

Abstract. The origin of the Japanese Wolf (*Canis hodophilax*) and Red Wolf (*C. rufus*) is osteologically discussed from the view point of Darwin's principle of divergence, with reference to the glacial history in the Pleistocene epoch. The small population of Late Villafranchian European Wolf Coyote (*Canis etruscus*), may have extended their geographical distribution to new territories, before the Günz Glaciation, and adapted their new habitat in surround area of the Sea of Japan in eastern Asia. Then, they are considered to have been reproductively separated into two isolated groups; the Japanese and the Red. The former had stayed there, but the latter had dispersed to North America via Beringia. The Japanese has usually pronounced cingulum on M1 of the upper jaw like the Red Wolf, and so may be more closer to the Red Wolf than to the Gray wolves (Hokkaido Wolf and Korean Wolf) adjoining in distribution. The result suggests that they may be a survivor originated in early Pleistocene wolves which have retained many characters shown in the ancestral stock of the both wolves and coyotes.

Key words: Japanese Wolf, Red Wolf, origin, speciation

はじめに

オオカミ類は食肉目イヌ科イヌ亜科イヌ属に属し、一般的にはハイイロオオカミ (*Canis lupus*) とアカオオカミ (*Canis rufus*) の2種が現存するとされている。しかし、ハイイロオオカミの一亜種とされるニホンオオカミの歯帯の形状が隣接して分布するハイイロオオカミの亜種 (チョウセンオオカミ *C. l. chanco* とエゾオオカミ *C. l. hattai*) よりも、北米のアカオオカミに似て顕著な帯状であることを見出した。そこで、ダーウィン (1872) の「分岐の原理」および分

布の周縁部での隔離個体群の遺伝的役割を強調した Mayr (1942) の理論を援用してオオカミ類の分類を再考しようとするものである。

ニホンオオカミの分類に関しては、大陸系ハイイロオオカミの一亜種とする見解が大勢を占め、わが国では米田 (2005)、阿部 (2007)、Endo (2009) 等が亜種に分類している。またハイイロオオカミの亜種の分類学的研究が最も進んでいるのは米国であるが、Wozencraft (1993) や Nowak (2003) はニホンオオカミを独立種とは認めてはいない。ただ、米国の博物館・研究所にはニホンオオカミの頭骨標本は皆無であり、調査研究対象になりにくい状況下にある現実を認識しておく必要はあるだろう。

一方、今泉 (1970) は、頭骨等に認められる多

¹⁾ 神奈川県立生命の星・地球博物館名誉館員
〒250-0031 神奈川県小田原市入生田 449
Kanagawa Prefectural Museum of Natural History
499 Iryuda, Odawara, Kanagawa 250-0031, Japan

くの特徴の違いから、また今泉（1998）は頭骨測定値のクラインの違いから、ハイイロオオカミとは異なった独立種（*C. hodophilax*）であると主張した。さらに今泉（1971）は、ニホンオオカミこそシモキオン亜科がイヌ亜科のイヌ属から分かれる、その分岐点に最も近い位置にある古い種ではなかろうか、と示唆した。小原（2004等）は一貫して今泉の独立種説を支持している。

筆者はかつてニホンオオカミをハイイロオオカミの一亜種に分類した（中村, 1998b）が、本論において考察した結果、独立種に分類するのが妥当との見解にいたった。

ニホンオオカミ独立種説が成立するならば、現生オオカミ類はアカオオカミ（*C. rufus*）、ニホンオオカミ（*C. hodophilax*）、ハイイロオオカミ（*C. lupus*）の3種となる。ニホンオオカミとアカオオカミの2種を軸に考察し、オオカミ類の起源と種分化について論じる。

なお、アカオオカミの分類に関してはmtDNA解析にもとづき Wayne & Jenks (1991) が、本来ハイイロオオカミとコヨーテ（*Canis latrans*）とのハイブリッドだと主張し、Wayne *et al.* (1997) はイヌ科の系統図からアカオオカミをはずした。しかし Wayne & Jenks(1991) の研究成果に対しては、ただちに形態分類学者の Nowak (1992a) により、アカオオカミはハイブリッドではないとする反論が発表され、現在は独立種（full species）として認められている（Wozencraft, 1993; Silliro-Zubiri, 2009）。

方 法

ニホンオオカミとハイイロオオカミ両種の歯帯の形態的相違の有無を検証し、その結果をアカオオカミとイヌの歯帯と比較することにより、

ニホンオオカミの系統的地位を明らかにする手がかりを得ることを目的とした。

歯頸近くで歯冠の一部が突出している場合、この部分を歯帯（cingulum）または歯頸帯（cervical band）と言う（後藤, 1986）。歯帯は上顎 M1 と M2 の頬側に現出する。以下、歯帯と書いた場合、上顎 M1 の歯帯を指すこととするが、Goldman (1944) は、ハイイロオオカミ（*C. lupus*）とアカオオカミ（*C. rufus*）を識別するうえで、歯帯が明瞭であるか、不明瞭であるか、この点が両種を分かつ基準の1つとしている。そこで、イヌ、オオカミ類3種、コヨーテの歯帯の形状比較図（Fig. 1）を作成し、その比較を通し、系統が反映されているかどうかを検証した。またイヌとハイイロオオカミのあいだに違いがあるかどうかについても検討した。

さらに、以下に述べるダーウィンの分岐の原理並びにマイアの周縁的種分化説を援用してニホンオオカミ、アカオオカミおよびハイイロオオカミの3種の起源と種分化についての論考を試みた。

1）ダーウィンの分岐の原理

種内の変異が生態的な多様性をもたらし、その結果、複数の新種が生じるという説は、ダーウィン（1872）の自然淘汰説の形成において最も重要な役割を果たした概念である。彼は当時の分類体系にみられた分類群間の分岐体系を説明するために、この「分岐の原理」に基づいて、ある地域で変異が大きい種ほど新種をより多く生むと考えた。この概念ではさらに同一地域内でも種内部での競争による多様化が起こり、それはその地域での種の勢力を増大させるのに有効であることが強調される。「分岐の原理」は、集団の地理的隔離ではなく生殖的隔離（分化）を重視する。「分岐の原理」が作用することにより、集団内の

	種	亜 種	学 名
1. オオカミ類（化石種）	ヨーロッパウルフコヨーテ		<i>Canis etruscus</i>
	アメリカウルフコヨーテ		<i>Canis priscolatrans</i>
	モスバックオオカミ		<i>Canis mosbachensis</i>
2. オオカミ類（現生種）	アカオオカミ		<i>Canis rufus</i>
	ニホンオオカミ		<i>Canis hodophilax</i>
	ハイイロオオカミ		<i>Canis lupus</i>
		エジプトオオカミ	<i>Canis lupus lupaster</i>
		アラビアオオカミ	<i>Canis lupus arabs</i>
		インドオオカミ	<i>Canis lupus pallipes</i>
		チョウセンオオカミ	<i>Canis lupus chanco</i>
		エゾオオカミ	<i>Canis lupus hattai</i>
		シベリアオオカミ	<i>Canis lupus communis</i>
		アラスカオオカミ	<i>Canis lupus occidentalis</i>
		イヌ	<i>Canis lupus familiaris</i>
3. ムカシコヨーテ類（化石種）	ムカシコヨーテ		<i>Canis arnensis</i>
4. コヨーテ類（現生種）	コヨーテ		<i>Canis latrans</i>

※網かけは歯帯の形状を標本（一部写真）で確認できた種・亜種

形質の差異はしだいに広がる (八杉他, 2007)。

2) マイアの周縁的種分化説

周縁的種分化では創始者個体群が以前の種の範囲の周囲を超えて確立される。このような個体群は、受精した一匹の雌かごくわずかな個体によって創始されるので、親種のごくわずかな遺伝子、あるいはしばしば非常にめずらしい組み合わせの遺伝子を含んでいる。同時にそれはそれまでとは異なる物理的・生物的環境によって、新しい、しばしば厳しい選択圧にさらされることになる。そのような創始者個体群は狭い遺伝的基盤と劇的な遺伝的変化を遂げ、急速に種分化をすることがある。さらにこのような創始者個体群は狭い遺伝的基盤と劇的な遺伝的再構成によって、大進化的変化に導くようなことも含めて、新たな進化的出発をするのにとくに適している (マイア, 1999)。

下記に本論文で扱うオオカミ類とコヨーテ類の和名および学名の一覧を示す。

考 察

1. オオカミ類の歯帯の形状と系統

Fig. 1 にイヌ、オオカミ類 3 種、コヨーテの歯帯の拡大図を示す。Fig. 1-2 はハイイロオオカミ (= 北海道産亜種エゾオオカミ) の歯帯、Fig. 1-4 はアカオオカミの歯帯である。なお、前述したように、Goldman (1944) は、ハイイロオオカミとアカオオカミを識別するうえで、歯帯が明瞭であるかどうかを基準の 1 つであるとしており、以下その部分については正確を期すため英文のままとしてアンダーラインで示し、適宜和文を付記した。Nowak (1979) 等による記載についても、同様の処置とした。

Goldman (1944) は、ハイイロオオカミでは「first upper molar with cingulum on outer side indistinct」と記述し、アカオオカミについては「Perhaps the most reliable distinguishing characters are the more prominent cingulum on the outer side of the upper molar」と記述して、歯帯の形状を重視している。つまり Goldman は、ハイイロオオカミの歯帯よりもアカオオカミの歯帯の方がより明瞭であるとし、ハイイロオオカミの頭蓋骨をアカオオカミのそれを区別する際に歯帯の形状は「おそらく最も確かな識別上の特徴となる」ことを指摘したのである。

北米大陸第四紀のイヌ属の分類に詳しい Nowak (1979) によれば、ハイイロオオカミについては「M1 lacking pronounced buccal cingulum」と記載し、一方、アカオオカミについては「M1 buccal and anterior cingula usually pronounced」と

記載している。ハイイロオオカミでは「歯帯を欠く」が、アカオオカミは「通常、明瞭な歯帯がある」という意味である。Goldman (1944) と Nowak (1979) の記載に大差はない。

そこで、Fig. 2 に長谷川他 (2004) によって報告されたニホンオオカミ (小山, 1999 から拡大)、Fig. 3 にハイイロオオカミ (中村, 1998b から拡大) の歯帯の写真を示した。2 種の歯帯を比較すれば、その形状に明瞭な違いがあることを認めることができよう。直良 (1965) に挿入されている国立科学博物館所蔵の福井県産の頭骨図も、描画をみる限りでは歯帯は顕著と思われ、小原 (1980) によって発見された神奈川県厚木

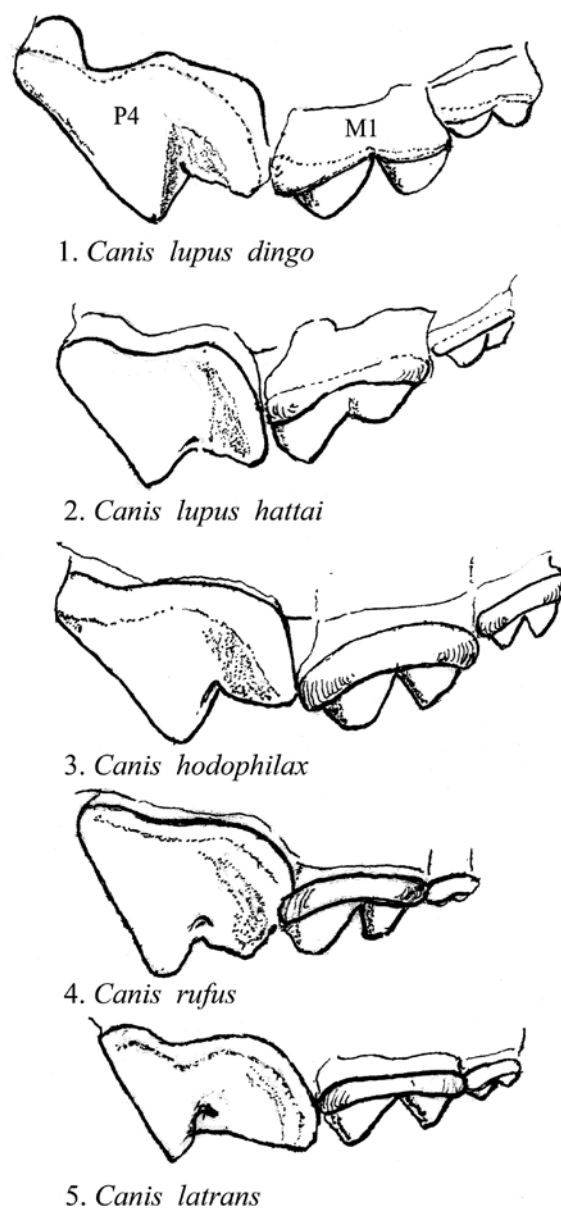


Fig. 1. Cingula of dog, three species of wolves and coyote
1: Australian Dingo (*C. lupus dingo*, a private collection),
2: Hokkaido Wolf (*C. lupus hattai*, HUNMHM23510),
3: Japanese Wolf (*C. hodophilax*, a private collection), 4:
Red Wolf (*C. rufus*, a private collection), 5: Coyote (*C. latrans*, a private collection).

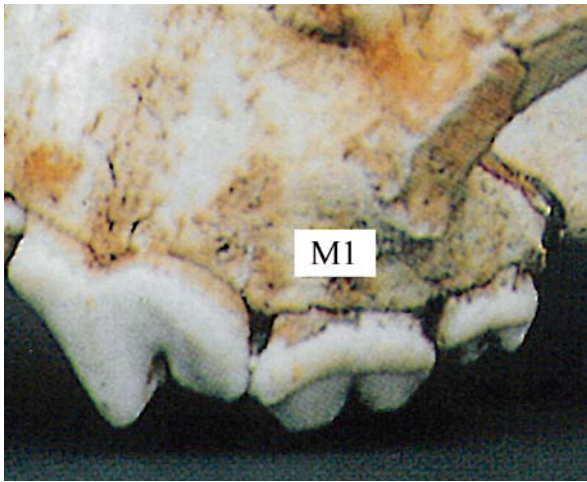


Fig. 2. An enlarged photo of M1 cingulum of the Japanese Wolf (*Canis hodophilax*, KMNH VP 200,007).

市七沢産 (Fig. 1-3) は明らかに明瞭である。ただ、国内で知られる剥製標本3体のうち、和歌山大学所蔵の奈良県産ニホンオオカミ (宮本・牧, 1983) の歯帯は不明瞭であった。

ニホンオオカミについても、アカオオカミ同様、「通常、明瞭な歯帯がある」と評価するのが妥当だが、個体変異はあっても、ニホンオオカミの歯帯は基本的にハイイロオオカミ型 (Fig. 1-2) ではなく、アカオオカミ型 (Fig. 1-4) である。

鮮新世後期に出現し、北米大陸最古のオオカミとして知られているアメリカウルフコヨーテ (*C. priscolatrans*) の歯帯については、Nowak (2003) が「very prominent buccal cingulum」と書いている。本種の歯帯は「際立って顕著である」という意味である。地中海のヴィラフランキアン期最終期の地層からのムカシコヨーテ (*Canis cf. arnensis*) の歯帯は、Rook & Torre (1996) の論文に掲載され写真を見る限りでは、歯帯は「際立って顕著である」と判断される。

北米産イヌ属3種 (ハイイロオオカ、アカオオカミ、コヨーテ) の中で最も原始的な種はコヨーテである (Nowak, 1978)。コヨーテの歯帯 (Fig. 1-5) はアカオオカミより顕著である。古い種ほど歯帯が顕著であるならば、アカオオカミやニホンオオカミは、系統上、ハイイロオオカミよりも原始的な種 (primitive form) と考えられよう。

では、イヌではどのようなになっているのか。Nowak (1979) は「M1 lacking pronounced buccal cingulum」と記載している。「イヌは明瞭な歯帯を欠く」という意味である。Fig. 1-1 はディンゴ (オーストラリア産野生犬) の歯帯である。エゾオオカミ (*Canis lupus hattai*) の歯帯 (Fig. 1-2) と比較すれば、その形状は明らかに類似している。イヌはハイイロオオカミから歴史的に新しく分化したものであり、ハイイロオオカミ

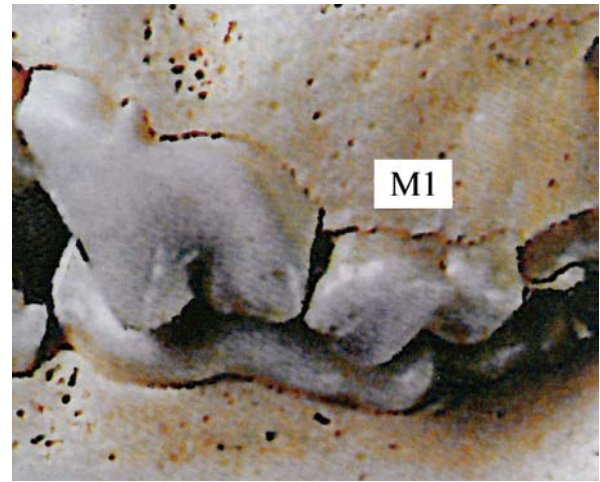


Fig. 3. An enlarged photo of M1 cingulum of the Canadian Gray Wolf (*Canis lupus occidentalis*, KPM-NF 2015).

の一亜種 (*Canis lupus familiaris*) に分類される (Wozencraft, 1993; Wang & Tedford, 2008)。したがってイヌとハイイロオオカミの歯帯が似るのは、同一種であるのだから、当然のことであろう。すなわち歯帯の形状には系統が反映されているものと判断される。

Goldman (1944) や Nowak (1979) による新北区産のハイイロオオカミの研究成果から、当初、新北区と旧北区との2つの地域による変化はあまりないだろうと推考していた。旧北区産ハイイロオオカミの歯帯についても、韓国産亜種チョウセンオオカミ (*C. l. chanco*) やシベリア産亜種シベリアオオカミ (*C. l. communis*) の歯帯が北米カナダ産亜種アラスカオオカミ (*C. l. occidentalis*) 同様に不明瞭であったからである。しかし同じ旧北区産であっても、インドから西南アジアにかけて広く分布するインドオオカミ (*C. l. pallipes*)、サウジアラビアのアラビアオオカミ (*C. l. arabs*)、北アフリカ (リビア・エジプト・シナイ半島) のエジプトオオカミ (*C. l. lupaster*) の3亜種 (Ferguson, 1981; Nowak, 2003) についてみると、インドオオカミを除けば、歯帯は概して顕著である。エジプトオオカミは、本来、キンイロジャッカル (*C. aureus*) に分類されてきた経緯 (ex. Osborn & Helmy, 1980) があり、ジャッカル類であれば、当然、歯帯は顕著である。事実、Osborn & Helmy (1980) には、エジプトのキンイロジャッカル (*C. aureus*) の歯帯について「Cingula on outer borders of m 1, m 2 wide and conspicuous」と記述されている。Ferguson (1981) の論文にはアラビアオオカミの歯帯について「the cingulum was complete」と書かれてあった。「歯帯は完全であった」、つまり顕著であったという意味である。

どのような地理的集団を亜種と見るかについ

ての客観的な基準は存在しないと考える分類学者は少なくない。アラビアオオカミをインドオオカミに含める分類もあり得るから、そうになると、インドオオカミの歯帯は自動的に明瞭という評価になりかねない。重要なのは、歯帯の明瞭なニホンオオカミが歯帯の不明瞭なチョウセンオオカミやエゾオオカミといったハイイロオオカミの亜種と地理的にきわめて近接して分布するにもかかわらず、ニホンオオカミの歯帯が明瞭である点にある。ニホンオオカミがハイイロオオカミの亜種であれば、歯帯が明瞭であるのは不自然である。その不自然さに対して解答を与えるとすれば、ニホンオオカミは2つの亜種とは系統上独立した個体群として捉えることである。同様にインド・西南アジア、アラビア半島、北アフリカのハイイロオオカミについても、歯帯の形状が明瞭という共通点でまとまりのある個体群（インドオオカミ群）として捉えることができようが、しかし現段階では、インドオオカミ群をハイイロオオカミとは系統上独立した個体群と断定するに足る十分な文献資料を見出すことはできなかった。

2. ニホンオオカミとアカオオカミの起源と種分化

Fig. 4 はニホンオオカミとアカオオカミの種分

化を示す模式図である。図中のソックスのような図形は、ローカルフォーン・サイトの遺物分布 (Azzaroli *et al.*, 1988) にもとづいて復元された2つの哺乳動物群の分布範囲を示したものである。破線で示したのはヴィラフランキアン期後期の動物群 (1.9Ma ~ 0.9Ma) であり、実線で示したのはガレリア期の動物群 (0.8Ma ~ 0.4Ma) である。0.9Ma ~ 0.8Ma は両群の移行期である。古い動物群であるヴィラフランキアン期後期動物群は主としてヨーロッパ南部を中心に成立したが、それよりは新しいガレリア期動物群はイベリア半島、英国からシベリア東部までの広い範囲におよんでいたことが特徴である。

2つの哺乳動物群には、それぞれにオオカミが含まれていた。ヴィラフランキアン期後期動物群にはヨーロッパウルフコヨーテ (*C. etruscus*) が含まれ、ガレリア期動物群にはモスバックオオカミ (*C. mosbachensis*) である。いずれも小型のオオカミであった。モスバックオオカミはガレリア期動物群、つまりマンモステップバイオームの主要なメンバーの1つであり、ユーラシアの中期更新世に最も普通に棲息していたオオカミであった (Azzaroli *et al.*, 1988)。

ヨーロッパウルフコヨーテはコヨーテ類に似る特徴を留めている (Kurtén, 1968)。その一方で、サイズはオオカミ級である。イタリアでヨー

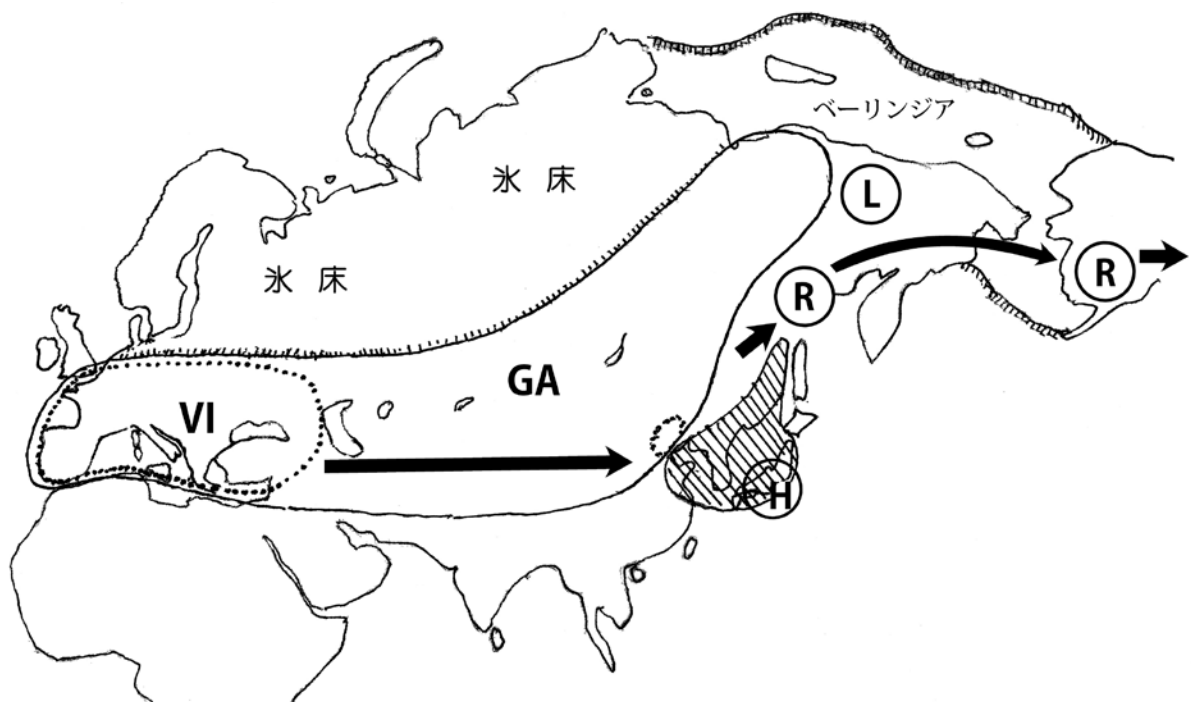


Fig. 4. Schematic distribution of two fossil wolves in Eurasia (Azzaroli *et al.*, 1988).

The former species (VI) is the late Villafranchian small wolf (*Canis etruscus*), and the latter (GA) the Galerian small one (*Canis mosbachensis*). A long arrow shows habitat-pursuit direction of the former species. Small pioneer population of the species would reproductively isolated in the area of the Sea of Japan and then evolved into the two species, the Japanese and the Red Wolves. Northern large-sized wolves (*Canis lupus*) which has originated from the Galerian wolves would born in eastern north Siberia and dispersed western Siberia and Alaska, and then moved south and reached Hokkaido. H: *C. hodophilax*, R: *C. rufus*, L: *C. lupus*.

ロップパウルフコヨーテの完全な頭骨化石が発見されている。その頭骨全長は220mm (Agusti & Anton, 2002)であり、頭骨プロフィールは現生コヨーテに似るが、そのいかなる亜種よりも大きい (cf. Bekoff, 1977)。ヨーロッパパウルフコヨーテは「コヨーテ類の特徴をも合わせもつオオカミ」というのが最も適切な表現となるかもしれない。

ヴィラフランキアン期後期の動物相の半分以上が、ヴィラフランキアン期最終期に子孫を残さずに消滅した (Azzaroli, 1983)。だが、ヨーロッパパウルフコヨーテは子孫を残した。その1つがガレリア期のモスバックオオカミであった。後にハイイロオオカミに結びつく系統となった小型オオカミである (Nowak, 2003)。

ヨーロッパパウルフコヨーテは、Kurtén (1968)によれば、インドオオカミ (*C.l.pallipes*) くらいの森林棲の小型種であった。ドナウ寒冷期に棲息したこの小型オオカミがヨーロッパから棲息場所を追跡できた地域は、寒冷期にも森林が残った東アジアが追跡地としての適地であったろう。なぜなら、ヨーロッパでは第四紀の寒冷気候と大陸氷河の拡大によって、多くの暖〜温帯系植物の要素が第三紀末において絶滅した (堀田, 1974) からである。温帯森林棲のタヌキは、その影響をもろに受けた。

3.2Maに最初の大陸氷河が北半球に発達して、ダイナミックな哺乳類の分散と動物相の交代が起き、それは鮮新世の終わり頃まで続いた。鮮新世のほとんどを通してヨーロッパで優勢なイヌ類であったのはオオタヌキ (*Nyctereutes megamastoides*) である。コヨーテ大のオオタヌキはヴィラフランキアン期最終期 (1.0Ma ~ 0.9Ma) にはヨーロッパから姿を消し、二度とヨーロッパに戻ることはなかった。オオタヌキと中国産の大型化石種 (*N. sinensis*) とは同一種かもしれない。その子孫種が小型のタヌキ (*N. procyonoides*) であり (Kurtén, 1968; Agusti & Anton, 2002)、現在では東アジアの固有種となっている。

オオカミ類の行動圏の大きさを考慮に入れるならば、ギュンツ氷期を目前にしてそれをかわすことのできる規模の大きいレフェジア (氷期避難場所) でなければならない。そうした要件を満たす場所として考えられるのが、環日本海センター (詳細は中村 (2013) を参照) である。

では、なぜ環日本海地域にたどりついた化石種をヨーロッパパウルフコヨーテと特定できるのか。気候変動と植生変化は食肉類の分散と絶滅に大きな影響をおよぼすことはタヌキを例にみえてきた。この点を、クマ類 (*Ursus*) でも考えてみる。

最初の真のクマ類と確認できるのはウルス

ス・ミニムス (*Ursus minimus*) である。気候が全般的に温暖であったヨーロッパの鮮新世に棲息したこの種はおそらくはアジアに起源し、鮮新世初期の常緑広葉樹林の拡大にともないアジアからヨーロッパに棲息場所追跡した (Agusti & Anton, 2002)。ウルスス・ミニムスに最も近縁な種はアジアの現生種ツキノワグマ (*Ursus thebetanus*) である (Garshelis, 2009)。だが、ツキノワグマは更新世中期にはヨーロッパから姿を消した (Kurtén, 1968)。すなわちアジア → ヨーロッパ → アジアという棲息場所追跡の展開がそこに認められる。同様なことはヨーロッパパウルフコヨーテにも起きたと考えられる。

多くの種が急激に姿を消し、それに続いて多くの種が急激に出現したとき、それを説明する出来事にははっきりと区別される2種類がある。1つは棲息場所追跡である。古い種の一部は棲息場所の森林が残存していた地域に棲息地を移していくことができたと考えられる。同じように新たに出現した種の一部は新たに形成された棲息場所に、どこからか移動してきたと考えられる。もう1つは、姿を消した種の一部はあきらかに本当に絶滅したように見えるし、また新たに突然に出現した種の一部は新たに進化した種のように見える (エルドリッジ, 1995)。

ヨーロッパパウルフコヨーテは突如としてヨーロッパに現れ、鮮新世終期から更新世初期のいくつかのローカルフォナ・サイトで急速に最も優勢な食肉類となった (Agusti & Anton, 2002)。これをウルフ・イヴェント (Wolf Event) と呼ぶ (Azzaroli *et al.*, 1988)。それは1.8Maに起きた (Wang & Tedford, 2008)。このことは、ヨーロッパパウルフコヨーテが新たに形成された棲息場所に、どこからか移動してきたと考えられ、ヨーロッパパウルフコヨーテがヨーロッパ起源ではないことを示唆している。おそらくはアジア起源であろう。ヨーロッパパウルフコヨーテにも、タヌキやクマ類同様、アジア → ヨーロッパ → アジアという棲息場所追跡の展開があったに相違ない。これが、ヨーロッパパウルフコヨーテが東アジアの環日本海センターに棲息場所追跡したと考えた筆者の提示できる根拠である。環日本海センターは、北半球でも有数のレフェジア (氷期避難場所) であった (西村, 1990)。

創設者効果とは「親集団の遺伝的変異の一部しかもっていない少数の創設者 (=創始者) によって出発した新しい集団の確立」と定義され、初期の小さな集団にあるあいだに経験する遺伝的浮動とその後の自然選択 (淘汰) により、元とは異なった遺伝的環境下で急速に新しい種が進

化すると仮定されている。この場合、創設者にせよ、残存者にせよ、小さい個体群の遺伝子プールは急速に、また多かれ少なかれ劇的に再編され、ふつうは形態的な大きな変化と生態的な変更がもたらされる (Mayr, 1965; マイア, 1988)。

小規模なパイオニア集団は新たに形成された棲息場所に競争種がいなければ、すみやかに個体群を増大させ、種内変異を蓄積することができる。ダーウィンの「分岐の原理」から推論するならば、その後、個体群の増大にともなって2つの生殖的に隔離された集団に分化し、1つはニホンオオカミの母体となり、もう1つはアカオオカミの母体となった。そして時間の経過にともない両者間に形質の差異が生じた。アカオオカミの頭骨を噛み合わせたときに上顎犬歯先端が下顎オトガイ孔に届くが、ニホンオオカミでは達しない。この点で両種の頭骨を容易に区別できる。一方、共有する特徴も認められる。ニホンオオカミ (Fig. 5 上) とアカオオカミ (Fig. 5 下) の犬歯歯槽から眼窩下孔のあいだに明瞭なくぼみが認められる。これはコヨーテにも見られる特徴である。

同じ生態的地位を占める2種は共存できない (ガウゼ, 1934)。したがって種間に競争が起きれば、どちらかが分散せざるをえない。ニホンオオカミは環日本海地域に留まったが、アカオオカミは分散した。東アジアの森林回廊を北上し、シベリア北東部に達し、そしてベーリングアに入る。そこから北米大陸に進出したアカオオカミは西岸部を南下し、最終的には合衆国東南部に到達したのであろう。

ヨーロッパウルフコヨーテの新世界における対応種はアメリカウルフコヨーテである (Nowak, 1979; Kurtén & Anderson, 1980)。アカオオカミが鮮新世後期 - 更新世初期のアメリカウルフコヨーテにごく近縁か、もしくは同一種でさえあること (Nowak, 1979, 1992b) に、もはや弁明の余地はない (Nowak, 2003)。同一種であれば、アカオオカミはアメリカウルフコヨーテの「生き残り」ということを意味するものであり、このように考えることによって、アカオオカミの古い時代からの化石産出記録がほとんどなく (Paradiso & Nowak, 1972)、更新世後期以降 (0.13Ma ~) の新しい時代に限られている (Nowak, 2003) という理由を説明することが可能となる。アカオオカミ (アメリカウルフコヨーテ + 現生アカオオカミ) は、かつては更新世を通じて古くから北米大陸に広く棲息していた (cf. Gipson, 1978) と考えるべきである。筆者の見解と異なり、Nowak (2003) は、アカオオカミはモスバックオオカミから分化したと表明している。

ニホンオオカミの mtDNA を解析した石黒 (2012) によれば、ニホンオオカミのクラスターには大陸系のオオカミは含まれず、ニホンオオカミ由来の mtDNA は、1 つにまとまった単系統を形成することが明らかにされた。この結果は、ニホンオオカミの歯帯の形状がアカオオカミの形状に類似することにもとづき、ニホンオオカミが隣接して分布する大陸系のハイイロオオカミ (亜種チョウセンオオカミや亜種エゾオオカミ) よりも、北米のアカオオカミに近縁とする

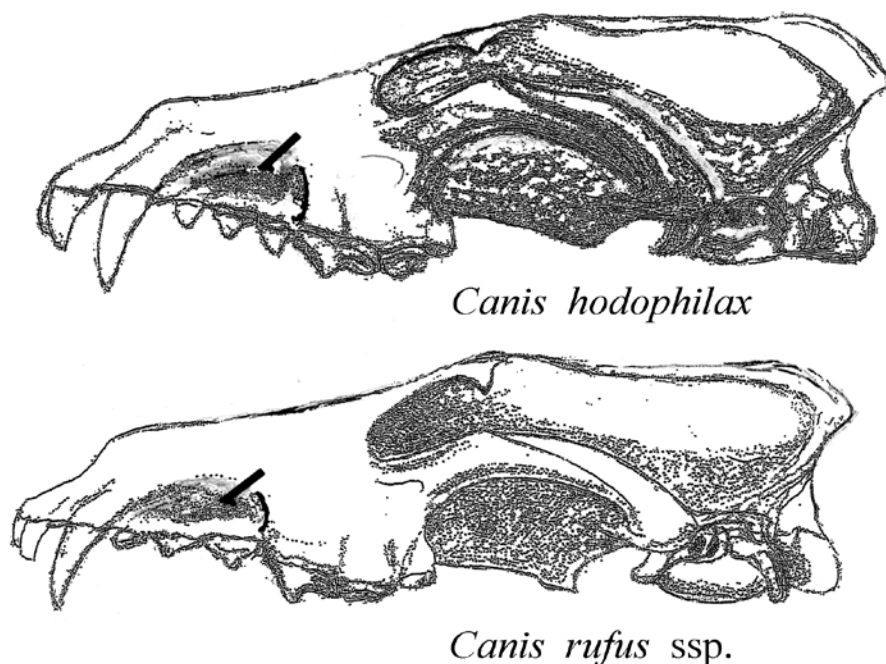


Fig. 5. Comparative profile of skull between the Japanese Wolf (upper) and the Red Wolf (lower). Unlike the Gray Wolf both of the species has lower and flat stop in the skull which seems to be some primitive feature. There is a characteristic hollow between first premolar and third one like coyote in the both species (see arrows).

拙論の結論と矛盾するものではない。

アカオオカミは衰退した。1980年までに野生のものは絶滅し、今では絶滅寸前種 (CR: Critically Endangered) に指定され、少数の純粋個体がノースカロライナ東部の保護区に導入された。コヨーテとの交雑が主要な危機要因である (Sillero-Zubiri, 2009)。

3. ハイイロオオカミの起源と種分化

ユーラシア大陸では、氷期には西はスカンジナビア半島から西シベリアにかけて巨大な氷床が発達し、東部ではベーリング海やオホーツク海に近い山岳地帯に広く氷河が発達した。だが、北緯40度以北の東シベリアからアラスカにかけての平野部一帯は氷河・氷床はなく、周氷河地域を形成していた (斎藤, 1985)。マンモスステップの時代には孤立したタイガの森林や沼沢地といった現在のベーリングアを特徴づける植生はみられず、より乾燥したステップ・ツンドラや環木の茂みが広がっていた。そこにはマンモス (*Mammuthus*)、ウマ (*Equus*)、バイソン (*Bison*) のほか、ジャコウウシ (*Ovibos*)、トナカイ (*Rangifer*)、ムース (*Alces*) などが群れ (小野, 1992)、今では北極海に沈んだ地域に広がっていたステップでは、冬でも枯れたり凍ったりしても、雪に埋もれることのない豊富な草や灌木が動物たちの餌となっていた (斎藤, 1985)。

ここで、再びマイアの周縁的種分化説を援用するならば、Fig. 4のLで示した想定地点、すなわちモスバックオオカミの分布域の縁辺部に隔離された小集団がハイイロオオカミの発祥に貢献したと考えられる。先に述べたように、初期の小さな集団にあるあいだに経験する遺伝的浮動とその後の自然選択 (淘汰) により、元とは異なった遺伝的環境下で急速に新しい種が進化すると仮定されている。この場合、小さい個体群の遺伝子プールは急速に、また多かれ少なかれ劇的に再編され、ふつうは形態的な大きな変化と生態的な変更がもたらされる (Mayr, 1965; マイア, 1988)。

大型のハイイロオオカミはベーリングアを起点として、後氷期には北米とユーラシアの高緯度地域に短期間で急速に分布域を広げることができたであろう。そのための条件がハイイロオオカミには備わっていた。卓越した身体能力による分散能力の大きさ、寒冷な気候下での生活に耐えることができる体サイズの大型化、ムースのような大型獣を捕食できるまでに高度に社会化した行動を進化させたこと等がハイイロオオカミの発展を保障した。旧北区と新北区の広大な地域を占め、広域分布種となることができ

た大きな要因は、これらの点に求められよう。

ベーリングアは、すべての氷期を通じて、常に氷床から解放された無氷回廊であった (小野, 1992)。だからこそ、アカオオカミは東アジアから北米へ移住できたのである。ハイイロオオカミと違って、アカオオカミはベーリングアに滞留することなく足早に通過し、北米大陸に入ったのであろうか、ベーリングアからアカオオカミの化石は発見されていない。ハイイロオオカミの化石とモスバックオオカミに比定される化石は発見されている (Sher, 1986)。

おわりに

オオカミ類の系統とコヨーテ類の系統がはっきりと分岐したのはおよそ1.5Maとされる (Nowak, 2003)。カナダの研究チーム (Wilson *et al.*, 2000) も、オオカミとコヨーテの共通祖先種の分岐年代を2.0Ma～1.0Maとする想定のもとで論議している。彼らの言うオオカミとはユーラシア産オオカミ類を指している。それに該当するオオカミは1.8Ma～1.0Maにヨーロッパに棲息したヨーロッパウルフヨーテ以外には考えられない。分岐年代を別にすれば、アカオオカミがハイイロオオカミの系統とは別個に独立的に種分化したとする Wilson らの見解は、筆者の見解と一致する。Wilson らは、mtDNA の解析からカナダ東部産ハイイロオオカミ (*C. l. lycaon*) をアカオオカミに近縁と考え、独立種カナダアカオオカミ (*C. l. lycaon*) と判定した。

問題は Wilson らが、アカオオカミとカナダアカオオカミは0.3Ma～0.15Maという地史的に新しい更新世後期にコヨーテから分岐したと示唆した点にある。このことは、アカオオカミが起源の古い原始的な種とする見解 (Nowak, 1979; Kurtén & Anderson, 1980; Nowak, 2003) とは相入れない。筆者も、アカオオカミを「アメリカウルフコヨーテ+現生アカオオカミ」として捉え、更新世を通して広く北米に棲息していたと考えるべきだと主張し、またニホンオオカミとアカオオカミの両種ともにコヨーテの特徴をも合わせもつ原始的なオオカミと判断した。アカオオカミの起源についてはかなりの議論がある (Nowak, 1979, 1995)。筆者の結論にいたる経緯はその1つにすぎない。

将来的展望としてはニホンオオカミとアカオオカミ両種のDNA比較解析が望まれる。

謝 辞

本論文をとめるにあたり、多くの方々のご協力をいただいた。北群馬渋川郷土博物館館長小

山宏博士は同氏撮影の北九州産ニホンオオカミ頭骨から歯帯を拡大して転載することを許可下さり、小原巖氏は同氏撮影のエゾオオカミの頭骨写真から歯帯を拡大スケッチして使用することを快諾いただいた。イヌ類の頭骨標本およびレプリカ入手にあたっては西尾惣一、中馬洪治、野川昇、上野純治の各氏からご尽力をいただいた。神奈川県立生命の星・地球博物館主任学芸員田口公則氏には標本撮影で、同館ライブラリー司書小林瑞穂氏と新山直子氏には文献収集で多大なご協力をいただいた。以上の方々に対し衷心より御礼申し上げる。

最後に本稿を発表するにあたり、有益なコメントと指摘をいただいた神奈川県立生命の星・地球博物館主任学芸員大島光春氏と査読者、そして編集委員会の皆様に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 阿部 永, 2007. 日本産哺乳類頭骨図説 (増補版). 290pp. 北海道大学出版会, 札幌市.
- Agusti, J. & M. Anton, 2002. Mammoths, saberthooths, and hominids in Europe, 65 million years mammalian evolution in Europe. 313pp. Columbia University Press, New York.
- Azzoroli, A., 1983. Quaternary mammalian and end-Villafranchians dispersal event- a turnover point in the history of Eurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **44**:117-139.
- Azzoroli, A., C. DE. Giuli, G. Ficcarelli & D. Torre, 1988. Late Pliocene to early mid- Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **66**:77-100.
- Bekoff, M. 1977. *Canis latrans*. *Mammalian Species*, (79): 1-9.
- ダーウィン, C. (Darwin, C.), 1872. Origin of species. 6th ed. 堀 伸夫・堀 大才訳, 1988. 種の起源 (原書第六版), 483pp. 槇書房, 東京.
- エルドリッジ, N. (Eldredge, N.), 1995. Reinventing Darwin - great debate at the high tables of evolutionary theory. 新妻昭夫訳, 1998. ウルトラダーウィニストたちへ - 古生物から見た進化論. 304pp. シュプリンガー・フェアラーク東京. 東京.
- Endo, H., 2009. *Canis lupus* Linnaeus, 1758. In The wild mammals of Japan edited by Ochiai, S. D., Y. Ishibasi, M. A. Iwasa & T. Saitho, pp. 218-219. Shokadoh Book Sellers, Kyoto.
- Ferguson, W. W., 1981. The systematic position of *Canis aureus lupaster* (Carnivora: Canidae) and occurrence of *Canis lupus* in the North Africa, Egypt and Synai. *Mammalia*, **45**: 459-465.
- Garshelis, D. L., 2009. Family Ursidae (Bears). In Handbook of the mammals of the world. vol. 1. Carnivores edited by Wilson, D. E. & R. A. Mittermeier, pp. 352-446. Lynx Edicions, Barcelona.
- Gipson, P. S., 1978. Coyotes and related *Canis* in southeastern United States with a comment on Mexican and central American *Canis*. In Coyotes biology, behavior and management edited by M. Bekoff, pp. 191-208. Academic Press, New York.
- Goldman, E. A., 1944. The wolves of North America, part II, pp. 389-636. Dover Publication, New York.
- 後藤仁敏, 1986. 緒論. 後藤仁敏・大森司紀之編「歯の比較解剖学」, pp.1-30. 医歯薬出版株式会社, 東京.
- ガウゼ, G. F. (Gause, G. F), 1934. The struggle for existence, A classic mathematical biology and ecology. 吉田敏治訳, 1981. 生存競争. 204pp. 思索社.
- 長谷川善和・小原 巖・曾塚 孝, 2004. 石灰岩洞窟内で発見された九州産ニホンオオカミの遺骸. 群馬県立自然史博物館研究報告, (8): 57-77.
- 堀田 満, 1974. 植物の分布と分化. 400pp. 三省堂, 東京.
- 今泉吉典, 1970. ニホンオオカミの系統的地位について. 1. ニホンオオカミの標本. 哺乳動物学雑誌, **5**: 27-32.
- 今泉吉典, 1971. 日本のオオカミ. 朝日ラールス 週刊世界動物百科 No36, 27-28.
- 今泉吉典, 1998. 哺乳類進化論 - 哺乳類の種分化. 341pp. ニュートンプレス, 東京.
- 石黒直隆, 2012. 絶滅した日本のオオカミの遺伝的系統. 日獣誌, **65**: 225-231.
- 小山 宏, 1999. 日本産オオカミの骨格・歯牙. 北群馬渋川郷土館ポスター. 群馬県吉岡町.
- Kurtén, B., 1968. Pleistocene mammals of Europe. 317pp. Weidenfeld & Nicolson, London.
- Kurtén, B. & E. Anderson, 1980. Pleistocene mammals of North America, 442pp. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E., 1942. Systematics and the origin of species. 334pp. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E., 1965. Animal species and evolution. 797pp. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- マイア, E. (Mayr, E.), 1988. Toward a new philosophy of biology. 八杉貞夫・新妻昭夫訳, 1994. 進化論と生物哲学. 545pp. 化学同人社, 東京.
- マイア, E. (Mayr, E.), 1999. This is biology, the science of the living world. 八杉貞夫・松田 学訳, 1999. これが生物学だ, マイアから 21 世紀の生物学者へ. 324pp. シュプリンガー・フェアラーク東京. 東京.
- 宮本典子・牧 岩男, 1983. ニホンオオカミ剥製標本の改作と新しくとり出された頭骨について. 和歌山大学教育学部紀要 自然科学, 第 32 集, 9-16.
- 中村一恵, 1998a. ニホンオオカミの分類に関する生物地理学的視点. 神奈川県立博物館研究報告 (自然科学), (27): 49-60.
- 中村一恵, 1998b. オオカミからイヌへ - 第 4 の適応放散 -. 中村一恵・樽 創・大島光春編「オオカミとその仲間たち」特別展示図録, pp.88-92. 神奈川県立生命の星・地球博物館, 小田原市.
- 中村一恵, 2013. 日本列島におけるセキレイ属近縁 2

- 種の分布変遷と種分化. 神奈川県立博物館研究報告 (自然科学), (42): 71-90.
- 直良信夫, 1965. 日本産狼の研究. 290pp. 校食書房. 東京.
- 西村三郎, 1990. 日本海の成立, 生物地理学からのアプローチ (改訂版). 230pp. 築地書館, 東京.
- Nowak, R. M., 1978. Evolution and taxonomy of Coyotes and related *Canis*. In Coyotes biology, behavior and management edited by M. Bekoff. pp. 1-16. Academic Press, New York.
- Nowak, R. M., 1979. North American Quaternary *Canis*. Monograph of museum of natural history, University of Kansas, (6): 1-154.
- Nowak, R. M., 1992a. The red wolf is not a hybrid. *Conservation Biology*, 6: 593-595.
- Nowak, R. M., 1992b. Wolves: The great travelers of evolution. *Int. Wolf*, 2 (4): 3-7.
- Nowak, R. M., 1995. Another look at wolf taxonomy. In Ecology and conservation in a Changing world. Proceedings of the Second North American Symposium on Wolves edited by L. N. Carbyn, S. H. Fritts, and D. R. Seip. Canadian Circumpolar Institute, University of Alberta, Edmonton. pp. 375-398.
- Nowak, R. M., 2003. Wolf evolution. In Wolves behavior, ecology, and conservation edited by L. D. Meech and L. Boitani, pp. 239-271. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- 小原 巖, 1980. 神奈川県厚木市および清川村の民家に保存されているニホンオオカミの頭骨. 神奈川自然誌資料, (11). 53-65.
- 小原 巖, 2004. ニホンオオカミの分類と変異. 狼 - 伝承と科学 -, pp.32-36. NPO 法人野外調査研究所.
- 小野有五, 1992. 氷期のアメリカ大陸. 赤澤 威・坂口 豊・富田幸光編アメリカ大陸の自然誌 2, pp.1-32. 岩波書店, 東京.
- Osborn, O. J. & I. Helmy, 1980. The contemporary land mammals of Egypt including Sinai. *Fieldiana Zool.*, 5: 1-579.
- Paradiso, J. L. & R. N. Nowak, 1972. *Canis rufus*. *Mammalian Species*, (22): 1-4.
- Rook, L. & Torre, D., 1996. The latest Villafranchian and early Garelion of small dogs of the Mediterranean area. *Acta. zool. crecova*. 39: 427-434.
- 斎藤 晨, 1985. ツンドラとタイガの世界. 217pp. 地人書館, 京都.
- Sher, A. V., 1986. On the history of mammals fauna of Beringia. *Quärtärpaläontologie*, 6: 185-193.
- Sillero-Zubiri, C., 2009. Family Canidae(Dogs). In Handbook of the mammals of the world. vol. 1. Carnivores edited by Wilson, D. E. & R. A. Mittermeier, pp. 352-446. Lynx Edicions, Barcelona.
- Wang, X. & R. T. Tedford, 2008. Dogs, their relatives & evolutionary history. 219pp. Columbia University Press, New York.
- Wayne, R. K. & S. M. Jenks, 1991. Mitochondrial DNA analysis supports extensive hybridization of the endangered red wolf, *Canis rufus*. *Nature*, 351: 565-568.
- Wayne, R. K., E. Geffen, D. J. Girman, K. P. Koepfli, L. M. Lau & C. R. Marshall, 1997. Molecular systematics of the Canidae. *Syst. Biol.*, 46: 622-653.
- Wilson, P. J., S. Grewal, I. D. Lawford, Heal, Jennifer N. M. Heal, A. G. Granacki, D. Pennock, J. B. Theberge, M. T. Thberge, D. R. Voigt, W. Waddell, R. E. Chambers, P. C. Paquet, G. Goulet, D. Cluff, and B. N. White, 2000. DNA profiles of the eastern Canadian wolf and red wolf provide evidence for a common evolutionary history independent of the grey wolf. *Can. J. Zool.*, 78: 2156-2116.
- Wozencraft, W. C., 1993. Carnivora. In Mammal species of the world, a taxonomic and geographical reference. 2nd. ed. edited by Wilson, D. E. and D. M. Reeder, pp. 279-348. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- 八杉龍一・小関治男・古谷雅樹・日高敏隆編, 2007. 形質の分岐. 岩波生物学辞典第4版, p. 381. 岩波書店, 東京.
- 米田政明, 2005. 食肉目イヌ科. 阿部 永 (監修). 日本の哺乳類 [改訂版], pp. 73-76. 東海大学出版会, 秦野市.

摘 要

中村一恵, 2014. ニホンオオカミとアカオオカミの起源と種分化に関する考察. 神奈川県立博物館研究報告 (自然科学), (43): 23-32. (Nakamura, K., 2014. A Consideration on the Origin and Speciation of the Japanese Wolf *Canis hodophilax* and the Red Wolf *Canis rufus*. *Bull. Kanagawa prefect. Mus. (Nat. Hist.)*, (43): 23-32.)

ニホンオオカミ (*C. hodophilax*) とアカオオカミ (*C. rufus*) の起源に主眼を置き、ダーウィンの「分岐の原理」を援用して2種の分化を以下のように推理した。ヴィラフランキアン期後期のヨーロッパウルフコヨーテ (*Canis etruscus*) の小集団はギュンツ氷期を目前にして、ヨーロッパから東アジアの環日本海地域へ棲息場所追跡した。その地域で個体群を増大させ、生殖的に隔離された2つの個体群に分化し、1つはニホンオオカミ、他の1つはアカオオカミに進化した。ニホンオオカミはその地に定着したが、アカオオカミは東アジアの森林回廊を北上しベーリンギアに達し、そこから北米大陸に入った。ニホンオオカミの歯帯はハイイロオオカミとは異なり、通常、アカオオカミのように明瞭であることから、隣接する大陸系ハイイロオオカミ (エゾオオカミやチョウセンオオカミ) より北米東南部のアカオオカミにより近縁な関係にあると推論した。ニホンオオカミ、アカオオカミともに、コヨーテとオオカミの特徴を合わせもつ原始的な更新世初期の祖先種に由来した古い種族と考えられ、ニホンオオカミを独立種と判定した。

(受付 2013 年 10 月 5 日 ; 受理 2014 年 1 月 7 日)