
 総 説

ニホンオオカミの分類に関する生物地理学的視点

A Biogeographic Look on the Taxonomy of the Japanese Wolves,
Canis lupus hodophilax Temminck, 1839

中村一恵

神奈川県立生命の星・地球博物館

Kazue Nakamura

Kanagawa Prefectural Museum of Natural History, 499 Iryuda, Odawara, Kanagawa 250-0031, Japan

Abstract. A taxonomical position of the Japanese wolf (*Canis hodophilax* Temminck, 1839) of Hondo Islands (Honshu, Sikoku and Kyushu) is discussed from a biogeographic look. The Japanese wolf is considered to be originated in Pleistocene large fossil wolves which have been known from Hondo Islands. Those large fossil wolves would immigrated to Hondo Islands in the late Pleistocene from northern territories, then isolated there. I suggest that phenotypic response to isolation by climatic change after post-glaciation may account for size reduction and morphological change of skull of the Japanese wolf. Extinct Japanese wolf is considered a distinctive subspecies (*Canis lupus hodophilax* Temminck, 1839) of wolf in the world.

Key Words: climatic change, isolation, dwarfing, the Japanese wolf (*Canis lupus hodophilax*)

I. はじめに

わが国には、本州・四国・九州の本土にニホンオオカミ (*Canis lupus hodophilax* Temminck, 1839) と、北海道にエゾオオカミ (*Canis lupus hattai* Kishida, 1931) の2亜種のオオカミが生息していた (今泉, 1960)。しかし現在までの知見では、明確に記録に留められた最後の捕獲は、本土で1905年 (明治38年)、北海道では1900年 (明治33年) ごろであり、2亜種とも絶滅したものと考えられる (小原, 1972; 阿部ほか, 1994)。

ニホンオオカミは、ライデン自然史博物館館長テミンク (C. J. Temminck) により1839年に *Canis hodophilax* と命名された (田隅, 1991)。テミンクによって記載された標本はシーボルト (Ph. F. von Siebold) によって採集されたものである。シーボルトは1826 (文政9年) 年に江戸参府の途上、大阪の天王寺で1頭の「Okame」と1頭の「Jamainu」を買い取っている (Holthuis & Sakai, 1970)。

シーボルトの標本は、毛皮が剥製にされたほか、頭骨が取り出されて、ともに同博物館に保存された。シーボルトらの『日本動物誌』で「ヤマイヌ」の詳しい記述 (テミンク著) に付けられた彩色図は、この剥製に基づくらしい。シーボルトは、この個体のほかに2体の骨格をオランダへ送った。いずれも現在ライデンにあり、そのうち1体は全身骨格、他の1体は頭骨だけであり、それぞれ「a」、「b」、上記の剥製付属の頭骨は「c」と呼ぶこと

になっている (田隅, 1991)。「Okame」は「オオカミ」、「Jamainu」は「ヤマイヌ」と読めるが、田隅 (1991) によれば、テミンクはこのうちの日本名「ヤマイヌ」に対して命名したのだという。

一方、エゾオオカミは、イギリス自然史博物館 (The Natural History Museum) のPocock (1935) が世界中から集められたオオカミの頭骨標本と比較して、同館所蔵の北海道産オオカミの頭骨標本がきわだって大型 (頭蓋骨全長274.0mm) であったことから、*Canis lupus rex* という新亜種名を与えたが、岸田 (Kishida, 1931) が北海道大学付属博物館に所蔵されていた剥製標本 (雄、札幌郡豊平村、1881年6月捕獲) について記載し、*Canis lupus hattai* と命名していたことにより、*rex* は *hattai* のシノニムとして扱われている。イギリス自然史博物館の頭骨標本はアンダーソン (J. Anderson) により1886年11月に採集されている (Abe, 1930)。

本土産のニホンオオカミは北部で北海道のエゾオオカミと、南西部で朝鮮半島のオオカミ (現地名ヌクテ、Neuktai) と隣接して生息していた。朝鮮半島のオオカミ (以下、チョウセンオオカミと呼ぶ) は、京畿道産の標本をタイプとして阿部 (1923) により新亜種 (*Canis lupus coreanus*) として記載された。記載論文が和文であったことから、その後、阿部 (Abe, 1930) は、イギリス自然史博物館所蔵の頭骨標本と比較して改めて英文で新亜

種について発表し、頭骨の大きさがニホンオオカミやインドオオカミより大きく、また、チョウセンオオカミの吻の形態が「狭長型」であり、別亜種の *C. l. laniger* など中国産オオカミとは異なるとした。しかし、Pocock (1935) によって中国の *Canis lupus laniger* のシノニムとして扱われた。これに対して阿部 (1936) は、チョウセンオオカミは朝鮮半島において亜種化した独自の個体群と主張し、Pocock の見解に反論している。

現在の分類では、*C. l. laniger*、*C. l. coreanus* とも、チュウゴクオオカミ (*Canis lupus chanco* Gray, 1863) に統合されている (Nowak, 1995) が、本論では朝鮮半島の個体群については阿部 (Abe, 1923; 1930) の分類に準拠し、*Canis lupus coreanus* Abe, 1923の学名を用いる。

阿部 (Abe, 1930) は、本土産オオカミについても触れ、ニホンオオカミの頭骨の大きさがチョウセンオオカミより顕著に小さいことのほかに、「頬弓部の張り出しが強く、吻が短い」という特徴が見られ、細長い吻を持つチョウセンオオカミやエゾオオカミとは明瞭に区別されるとした。さらに聴胞 (鼓骨胞) がニホンオオカミでとくに小さいことを指摘し、その後も、阿部 (1936) は「聴胞が妙に押しつぶされた様に小さい」と記述し、その形態に注目している。

種の分化、地理的変異を論ずるうえで必要なのが、移住と隔離という一見矛盾した概念である。ニホンオオカミが、頭骨の大きさやその他の諸形質においてチョウセンオオカミやエゾオオカミと明瞭に区別されるのであれば、また、チョウセンオオカミやエゾオオカミとは、それぞれ対馬海峡と津軽海峡という物理的な障害を介して地理的に分かれて本土 (本州・四国・九州) に生息したのであれば、個体群の移住と、それに続く個体群の隔離の結果が地域集団としての分布に反映され、形態の変異として表現されるだろう。生物地理学的な視点から、ニホンオオカミの分類上の位置づけについて考えてみたいと思う。

II. 資料と調査方法

わが国に残されたニホンオオカミの頭骨標本は、そのほとんどが民間信仰において使用を目的とした個人所蔵品であり、その頭骨標本がもっとも多く残された地域は丹沢山塊とその周辺地域である (斎藤, 1938; 直良, 1965; 小原, 1990)。これらの地域から発見された標本の捕獲地と計測値については、直良 (1965; 1972) と小原 (1990) の努力により詳細な記録が残され、きわめて貴重な資料である。直良 (1965; 1972) や小原 (1990) の以前に、ニホンオオカミの標本を精力的に調査したのは斎藤 (1938; 1954) である。頭骨標本だけでも20個体 (うち1体は全身骨格付) を発見、同定して、国外標本を含めて27個体を調査した。国外標本とは、1886年採集の埼玉県秩父産 (イギリス自然史博物館)、1905年にアンダーソンによって採集された奈良県大和産 (イギリス自然史博物館)、1877年にデーニッツ (Dönitz) によって採集された本州産 (ベルリン自然史博物館) と、1886年に採集された南日本産 (ベルリン自然史博物館)、それにライデン自然史博物館の2個体の6個体である。ライデ

ンの2個体の採集地は不明としている。国内産の採集地 (括弧内は個体数) として津軽 (3) 羽前 (1)、岩代 (1)、武蔵 (3)、相模 (2)、甲斐 (1)、遠江 (1)、信濃 (1)、能登 (1)、三河 (4)、伊勢 (1)、大和 (1)、伊予 (1)、不明 (6、うち国外標本4) を挙げている。標本の捕獲年代は江戸中期以後のものである。これらのうち丹沢地域産と関係するのは、相模産の2個体であるが、うち1個体は斎藤 (1938) の箱根山中産の1個体に該当すると思われる。他の1個体については明らかではないが、直良 (1965; 1972) と小原 (1990) による丹沢地域産標本と重複している可能性はほとんどない。

ここでは、とくに頭蓋骨の諸形質のうち、吻部の形態が大陸産のチョウセンオオカミ (*C. l. coreanus*) と比較して、ニホンオオカミ (*C. l. hodophilax*) では「吻が短い」という阿部 (Abe, 1930) や斎藤 (1938) の指摘に注目した。大陸産のオオカミと比較してニホンオオカミの吻長や形態に確かな相違があるのかどうか、吻部の形態や大きさが著しく相違するならば、ニホンオオカミの食性や行動とも関連してこよう。幸いにも、斎藤 (1938) により、チョウセンオオカミとニホンオオカミの吻長と吻幅長および上顎歯槽縁最大幅長の計測値が残されている。それらの計測値を使用し、ニホンオオカミとチョウセンオオカミの吻長 I と上顎歯槽縁最大幅および吻長 II と吻幅 (斎藤, 1963) の関係について RMA 法を用いて解析し、島嶼本土型 (ニホンオオカミ) と大陸半島型 (チョウセンオオカミ) の2型の頭骨形態を比較した。

ニホンオオカミは小型であることが、しばしば指摘されてきた。頭骨の大きさが実際にどの程度のものなのかを知るために、国内でとくに資料の残されている神奈川県丹沢とその付近から得られている資料をニホンオオカミの丹沢個体群として位置づけ、直良 (1965; 1972) と小原 (1990) による標本の計測値を整理して頭骨の諸計測値について統計処理を行ない、ニホンオオカミの丹沢個体群としての大きさの変異を求めた。そのうち、とくに頭蓋骨全長についてシタイプス標本と他の地域のオオカミ個体群 (朝鮮半島産、北海道産、アラビア半島南部および東部産、北米産最大亜種の最大個体) の大きさと比較した。丹沢個体群の捕獲地および捕獲年代についても整理した。また、 M_1 (下顎第1大臼歯) の歯冠長の大きさについて更新世の化石オオカミと早期縄文時代出土のオオカミの既報資料と比較した。これについては総合的考察のなかで述べる。

III. 結果

1. 丹沢産ニホンオオカミの頭骨の大きさについて

丹沢個体群の頭骨の変異を表1に示す。頭蓋骨全長は 214 ± 8.30 mm であり、個体群の99%が含まれる範囲は $193.1 \sim 235.9$ mm と推定された。これを他の地域のオオカミ個体群の頭蓋骨全長と比較すると図1のようになる。アラビアオオカミ (*C. l. arabs*) の頭蓋骨全長は 200.8 ± 10.30 mm であり、ニホンオオカミ (*C. l. hodophilax*) より平均上小さい。朝鮮半島 (北緯36度~40度) のチョウセンオオカミ (*C. l. coreanus*) の頭蓋骨全長はエゾオオカミ (*C. l. hattai*) より小さいが、日本本土 (北緯31度~41度)

表1 ニホンオオカミ丹沢個体群の頭骨各部位の大きさの変異 (単位mm)

	N	M	S D	P=95%	P=99%
全長	14	214.5	8.30	198.2~230.8	193.1~235.9
基底全長	14	200.1	8.21	184.0~216.2	178.9~221.3
頬弓間幅長	11	121.1	8.65	104.1~138.1	98.8~143.4
口蓋長	8	100.6	4.39	92.0~109.2	89.3~111.9
P ⁴ (齧冠長)	11	20.7	0.90	18.9~22.5	18.4~23.0
M ₁ (齧冠長)	8	25.4	1.34	22.8~28.0	21.9~28.9

表2 ライデン自然史博物館所蔵「ニホンオオカミ」の頭骨標本の計測値 (単位mm)

No.	標本名	性・令	全長	基底全長	頬弓間幅	P ⁴ (齧冠長)	M ₁ (齧冠長)	計測・報告者
1.	Leiden自然史博 a	♂ad.	(-)	194.0	(-)	(-)	(-)	今泉 (1970a)
2.	Leiden自然史博 b	ad.	210.0	(206.0)*	114.0	23.0	24.0	Nehring (1885)
3.	Leiden自然史博 c	♂ad.	179.5	(174.0)*	103.5	18.5	23.0	斎藤 (1938)

(-) : 記載なし. *: 今泉 (1970a) による.

のニホンオオカミよりは大きく、両者の中間的な大きさである。中国大陸のチュウゴクオオカミ (*C. l. chanco*) の頭蓋骨全長の平均値は248.0mm (n=23, ♂♂) である (Nowak, 1995)。チュウゴクオオカミはエゾオオカミより小さいが、平均上チヨウセンオオカミより大きい。北海道 (北緯42度~45度) のエゾオオカミの頭蓋骨全長の大きさはユーラシア産最大亜種 (*C. l. communis*) のオオカミ (n=20, ♂♂) の平均値270.2mm (Nowak, 1995) に匹敵する。おそらくはイギリス自然史博所蔵の北海道産の雄の頭骨1標本を見てのことであろうが、Nowak (1995) も、Pocock (1935) 同様、それが北米産オオカミの主要な北方群に比較しうる大型個体であることを認めている。エゾオオカミの頭蓋骨全長はニホンオオカミより明らかに大きい。

斎藤 (1954) は、ニホンオオカミの調査標本から若年令個体を除いて、頭蓋骨全長、P⁴ (上顎第4小臼歯) 歯冠長、M₁ (下顎第1大臼歯) 歯冠長などの頭骨各部位を測定し、頭蓋骨全長については203.0~236.0mm (n=15, Mixed 以下同)、平均値216.9mm、P⁴ 歯冠長については20.5~23.3mm (n=23)、平均値21.78mm、M₁ 歯冠長については24.0~28.51mm (n=22)、平均値25.61mm の測定値を残している。青森県から愛媛県まで全国にお

よぶ標本を集合した斎藤 (1938) の諸計測値は、丹沢個体群99%の変異内にほぼ収まる。したがって、丹沢個体群の頭骨の変異はニホンオオカミの標準的な大きさを示すものと考えられる。

次に、ライデン自然史博物館に所蔵されている標本の計測値 (表2) と比較した結果について述べる。

ライデン自然史博の頭骨標本3個体を、ここでは、それぞれL.a, L.b, L.cと書く。田隅 (1991) は、これらの3個体の頭骨と剥製1体 (L.cはその付属) をシタイプス (syntypes) としているが、今泉 (1970a) は、これらのうち、L.cとL.cの付属する剥製標本をシタイプスとし、L.a, L.bについてはシタイプスとみなしていない。

L.aの基底全長と、L.bの頭蓋骨全長と基底全長は、いずれも丹沢個体群の99%の範囲内に含まれるが、L.aは、今泉 (1970a) によれば、イヌ (*Canis familiaris*) であることはほぼ確実である。L.bはニホンオオカミと同定されている (斎藤, 1938; 今泉, 1970a)。その頭蓋骨全長と基底全長は丹沢個体群の99%の範囲内に含まれる。L.cの頭蓋骨全長と基底全長の計測値は小さく、丹沢個体群の99%の範囲内に含まれないが、イヌではなく、ニホンオオカミに同定されている (斎藤, 1938; 今泉, 1970a)。

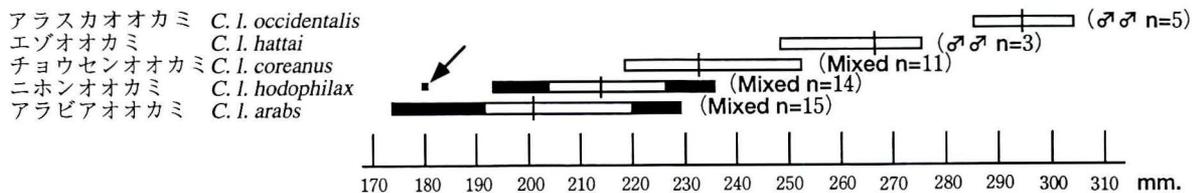


図1. オオカミ (*Canis lupus*) 5 亜種の頭蓋骨全長の変異. 矢印はニホンオオカミのシタイプス標本 (L.c) の位置を示す. アラビアオオカミ (*C.l.arabs*) については Harrison (1973), ニホンオオカミ (*C.l.hodophilax*) については丹沢個体群 (本報告), チョウセンオオカミ (*C.l.coreanus*) については斎藤 (1954), エゾオオカミ (*C.l.hattai*) については Pocock (1935) と小原 (1984), 北米産最大亜種アラスカオオカミ (*C.l.occidentalis*) の最大個体については Gunson & Nowak (1979) の計測値を使用した. 白の部分は測定値の範囲, 縦の垂直線は平均値の位置, 黒の範囲は個体群の99%が含まれる範囲をそれぞれ示す.

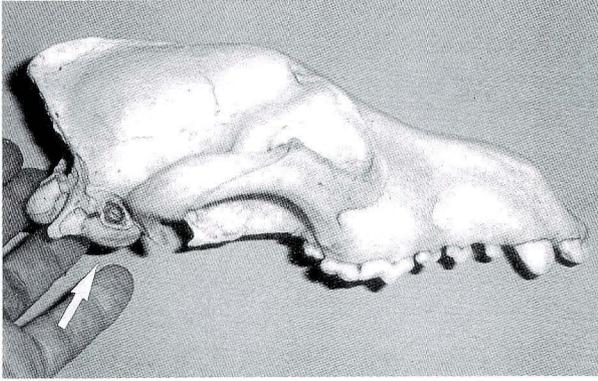


図2. ライデン自然史博物館所蔵のシントタイプス標本L.c (雄, 老獣, 頭蓋骨全長179.5mm), 矢印は聴胞の位置を示す. 荻部治紀氏撮影.

L.c.の頭蓋骨全長が179.5mmであった(図2)ことから、斎藤(1954)は論文の中で「驚くべく小型の頭骨」と書き、上記の測定値に含めなかった。確かに、L.c.の頭蓋骨全長は丹沢個体群の99%の範囲に含まれないが、世界最小のオオカミと思われるアラビア半島先端部南部および東部産の個体群には、L.c.より小さい頭蓋骨全長を持つ個体が含まれている。頭蓋骨の大きさは、最小のアラビアオオカミで推定された最小値170mm台から北米の最大亜種アラスカオオカミの最大個体の300mm台までにおよび、その差はおよそ130mmにも達し、オオカミの種内変異はきわめて大きい(図1)。

2. ニホンオオカミの口蓋部の形態について

ニホンオオカミとチョウセンオオカミの吻長Iと上顎

最大幅、吻長IIと吻幅の関係を図3に示す。

ニホンオオカミとチョウセンオオカミの吻長には、高い正の相関関係があり、両対数図ではほぼ直線的に分散し、アロメトリー関係が成立している。すなわち、成長の傾向は同じである。ニホンオオカミとチョウセンオオカミの頭蓋骨全長の変異は連続的であり(図1)、頭骨の大きさでは変異に断続性は認められないが、2型の吻長と上顎最大幅および吻幅の関係には、大陸半島産(チョウセンオオカミ)と島嶼産(ニホンオオカミ)とでは不連続をもって明瞭な断絶がある。この図からは変異の方向は明らかではないが、日本本土の母集団は朝鮮半島個体群とは別の個体群と認識される。大陸産のチョウセンオオカミと比較して、ニホンオオカミでは吻長に対して上顎最大幅と吻幅が大きく、相対的に短吻化(短頭化)していることが特徴と言える。

チョウセンオオカミより大型のエゾオオカミの口蓋部の形態(図4-3)と比較して見ると、その形態に似て明瞭な相違が観察される。ニホンオオカミ(図4-2)では小白歯部、とくにP¹(第1小白歯)とP²(第2小白歯)間のくびれが顕著で、P³(第3小白歯)の小白歯部から大白歯部にかけての口蓋部の横幅の拡大が目立ち、「とっくり型」をしている。一方、エゾオオカミでは口蓋部の形はほぼ三角形であり(図4-3)、阿部(Abe, 1930)の言うところのチョウセンオオカミと同じ「狭長型」である。

3. 丹沢個体群の捕獲年代と地理的分布について

ニホンオオカミの剥製標本は少ないが、頭骨標本は日

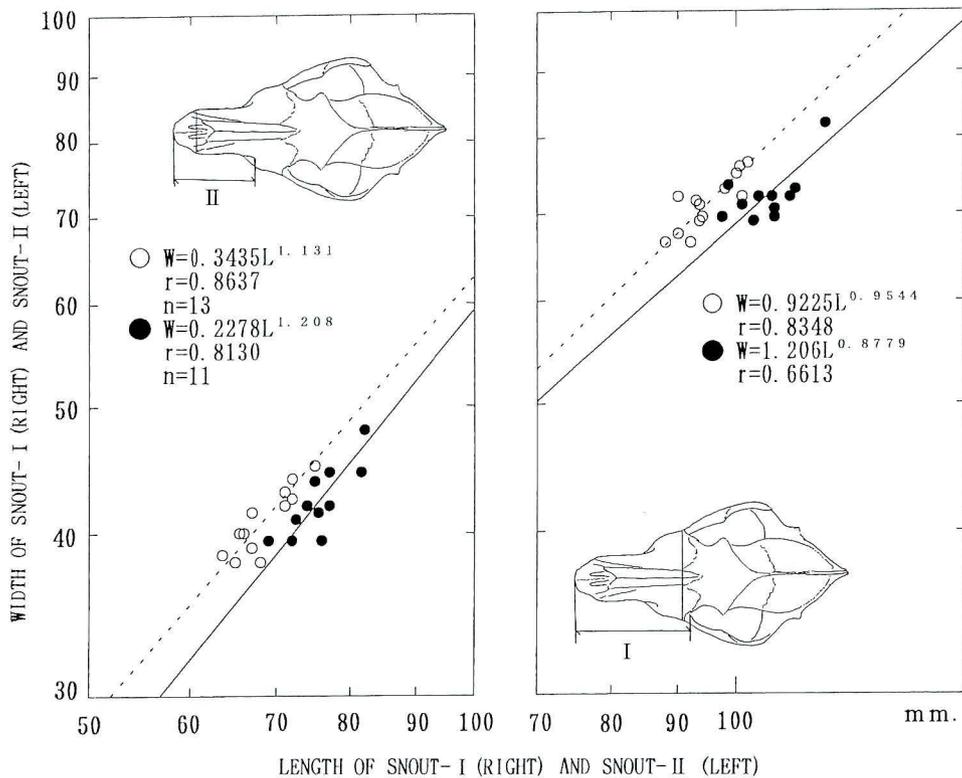


図3. ニホンオオカミ (○=*Canis lupus hodophilax*) とチョウセンオオカミ (●=*Canis lupus coreanus*) の吻長I(右図)と上顎槽縁最大幅(P⁴歯槽外縁間)および吻長II(左図)と吻幅(上顎犬歯槽外縁間)の関係。

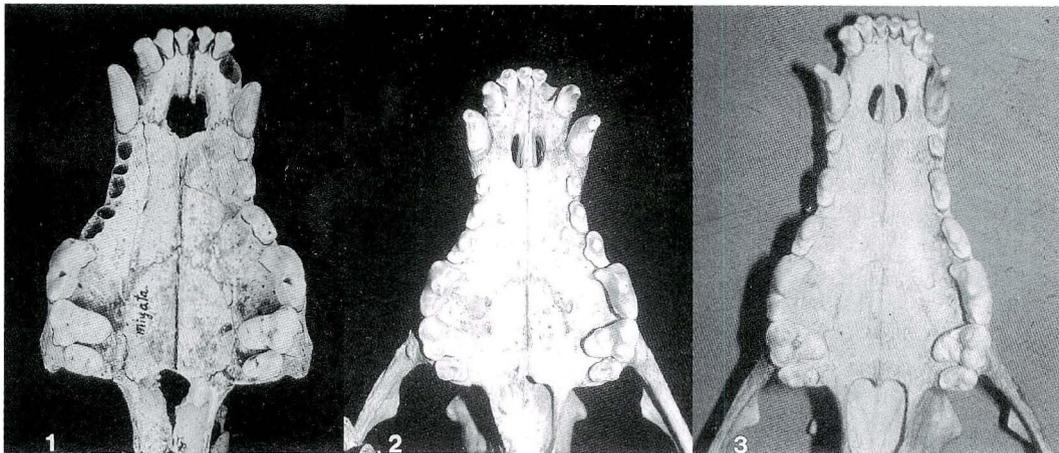


図4. 日本産オオカミの口蓋部の比較. 1: 栃木県葛生産更新世化石オオカミ, 松島義章博士1973年撮影. 2: 丹沢産ニホンオオカミ (*Canis lupus hodophilax*). 成獣, 推定雄, 表3, No. 15の個体, 青木雄司氏撮影. 3: 北海道産エゾオオカミ (*Canis lupus hattai*). 北大標本, 雄, 成獣, 小原巖氏撮影. ほぼ同一縮尺.

表3 江戸時代末期から明治期における丹沢山地とその周辺地域産ニホンオオカミと野犬の遺骸一覧

No.	所蔵者名	捕獲地	捕獲時期	標本内容	判定	報告者
1.	秋山亀吉氏所蔵	伊勢原市日向薬師付近	江戸末期	尾	狼	直良(1965)
2.	佐藤公麿氏所蔵	厚木市唐沢橋付近	天保13年(1842)頃	頭蓋骨	狼	直良(1965)
3.	大矢守三氏所蔵	清川村煤ヶ谷付近	江戸末期	頭蓋骨	狼	直良(1965)
4.	武尚一郎氏所蔵	清川村札掛	嘉永3年(1850)頃	頭蓋/下顎	狼	直良(1965)
5.	栗原弥一郎氏所蔵	秦野市水無川中流域	明治26年(1893)	頭蓋/下顎	狼	直良(1965)
6.	飯田雅義氏所蔵	秦野市水無川流域	嘉永初年頃	頭蓋/下顎	狼	直良(1965)
7.	梅沢英三氏所蔵	秦野市菩提付近	不祥	下顎骨	狼	直良(1965)
8.	梅沢英三氏所蔵	秦野市菩提	江戸末期	下顎骨	狼	直良(1965)
9.	吉岡照子氏所蔵	松田町寄木	江戸末期	頭蓋骨	狼	直良(1965)
10.	大野公麿氏所蔵	山北町大野山	江戸末期	頭蓋/下顎	狼	直良(1965)
11.	岩本藤吉郎氏所蔵	山北町清水	江戸末期	頭蓋骨	狼	直良(1965)
12.	梅沢英三氏所蔵	秦野市	不祥	上顎骨	狼	直良(1972)
13.	小島秀一氏所蔵	秦野市	天保年間(1830-43)	頭蓋/下顎	狼	直良(1972)
14.	湯山泰男氏所蔵	南足柄市関本	江戸末期*	上顎骨	狼	直良(1965)
15.	中村 昭氏所蔵	厚木市七沢	安政2年(1855)	頭蓋/下顎	狼	小原(1990)
16.	鈴木健一氏所蔵	丹沢山地	不祥	頭蓋骨	狼	小原(1990a)
17.	島崎一正氏所蔵	丹沢山地	不祥	頭蓋骨	狼	小原(1990a)
18.	小塩一三氏所蔵	丹沢山地	明治26年(1893)頃	頭蓋骨	狼	小原(1990a)
19.	加藤三郎氏所蔵	丹沢山地	不祥	頭蓋骨	狼	小原(1990a)
20.	岩沢久雄氏所蔵	丹沢山地	不祥	頭蓋骨	狼	小原(1990a)
21.	井上 勉氏所蔵	丹沢山地	不祥	頭蓋骨	狼	小原(1990a)
22.	山口 茂氏所蔵	丹沢山地	不祥	頭蓋骨	狼	小原(1990a)
23.	山田八伍郎氏所蔵	丹沢山地	江戸末期~明治初期	前肢	狼	小原(1990b)
24.	小宮 弘氏所蔵	秦野市大倉尾根	江戸末期	頭蓋/下顎	犬	直良(1965)
25.	和田唯三郎氏所蔵	山北町三保	江戸末期	頭蓋/下顎	犬	直良(1965)
26.	南足柄郷土資料館	箱根明神ヶ岳	江戸末期	頭蓋骨	犬	堀・峠(1992)

* 田代(1989)によれば明治初期の捕獲

本各地に相当数保存され(斎藤, 1938)、とりわけ神奈川県丹沢山地付近には、頭骨他の多くの遺骸が残されている。とくにイヌ属の頭骨標本は現在までに26例知られている。そのうち23例がオオカミ、3例がイヌと判定されている(表3)。

丹沢山地は主な稜線によって、東西南北の四地域、東丹沢、西丹沢、南丹沢、北丹沢に区分される。北丹沢を除く三地域から遺骸記録が報告され、その分布(図5)を見ると、直良(1965)の指摘にあるように、ニホンオオカミの遺骸は深山というよりはむしろ、人里に近い山麓、もしくは丹沢山地の外周辺から得られている。直良

(1965)が調査した昭和25年(1950)当時の地名で言えば、北秦野村、煤ヶ谷村、玉川村、小鮎村にかけての丹沢の山麓帯であり、ニホンオオカミと判定された遺骸23例のうち、9例がこれらの地域に集中している。小原(1990a; 1990b)の記録は清川村および厚木市からのものである。全体の半数を超える17例が東丹沢から南丹沢にかけての山麓地域から得られている。

これらの遺骸記録の分布が、ニホンオオカミの実際上の地理的な分布を表しているものと見るには資料不足であるが、断片的ではあるにせよ、当時のニホンオオカミの分布の一端を示しているものと思われる。捕獲年代は

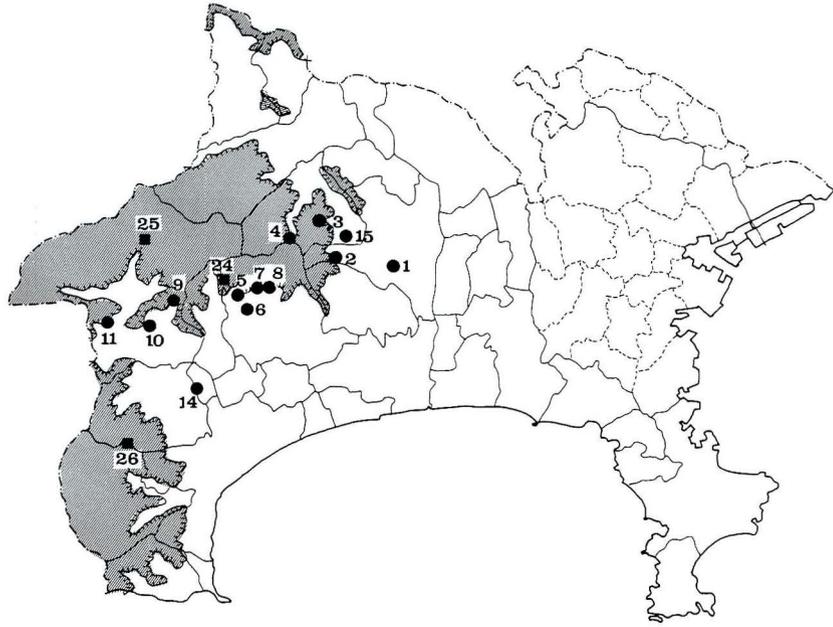


図5. 丹沢山地およびその周辺地域におけるニホンオオカミ (●=*Canis lupus hodophilax*) と野犬 (■=*Canis famirialis*) の分布. 番号は表3に対応する. 網部は標高500m以上の山地帯を示す.

江戸末期から明治初期に集中し、明治26年頃の捕獲例2例(表3, No. 5およびNo. 18)が記録に留められた最後のものである。

IV. 総合的考察

オオカミ (*Canis lupus* L.) は食肉目イヌ科イヌ属 (*Canis*) の動物であり、ヨーロッパ大陸と、日本とアラビア半島を含み、インドシナ半島とインド南部を除くアジア大陸および北緯20度までの北米大陸にかけて広く分布し (Honacki et al., 1982)、そのため多数の地理的亜種が知られている (Nowak, 1995)。

化石の証拠に基づいたオオカミの起源は、以下のよう考えられている (Nowak, 1995)。おそらく、約100万年前の前期更新世には、コヨーテ (*Canis latrans*) の系列から分岐した小型の原始的なオオカミが北米大陸の南部一帯に広く分布していた。このうちの1群が旧世界へ移住し、移住先のユーラシア北部で現生の大型オオカミへと発展したと推定されている。化石資料に基づく見解によれば、オオカミ (*Canis lupus*) として分岐したのは約50万年前と考えられている (Kurtén & Anderson, 1980)。オオカミは後期更新世にはすでに西シベリアから東シベリアを経て極東南部におよぶ、ユーラシア大陸北部の広範囲な地域に生息していた (河村, 1991)。Nowak (1979; 1995) によれば、ユーラシア大陸北部で大型化したオオカミはおよそ30万年前には北米へ移住していたと推定されているから、後期更新世には北米にも広く分布を拡大していたことになる。

ユーラシア北部で大型化したオオカミが、後期更新世にはユーラシア大陸から北米大陸にかけての広範囲な地域に生息していたのであれば、日本列島へも大型オオカミの分布の波及があったと考えるのが自然である。日本

列島はユーラシア大陸の極東南部に位置し、氷期には大陸と陸続きとなり、西側に日本海を囲みながらサハリンを経て南に伸びる「大きな半島」として形成される (図6)。現在の日本の面積は約37.8万km²であるが、海面が約100m低下すれば、およそ20万km²面積が拡大する陸塊となる (濱田, 1989)。

シベリア系オオカミの日本列島への移住がなされたことは、まずは大型のエゾオオカミの存在が、そのことを語っているが、更新世の化石オオカミの本土からの産出を、確かな証拠として挙げるができる (図6)。青森県尻矢崎から静岡県引佐町までの本州中部以北の本土から産出する化石オオカミ (図4-1) のM₁歯冠長の大きさは、最大で35mmに達する、きわめて大型のオオカミであり、頭骨も頑丈である (直良, 1965; 長谷川, 1965)。尻矢崎動物群は栃木県葛生町の上層葛生層から産出する動物群 (Shikama, 1949) と共通する種で多く占められているのが特徴である (長谷川ほか, 1988)。中部以北の本土産の化石オオカミが、現生のエゾオオカミ (後述) より大型であったのは、更新世の日本産食肉獣の一般的な特徴として現生種より一般に大きく、大型種ほどその差は際立っていた (長谷川, 1979) ことに対応する現象であろう。

本土陸塊の化石オオカミはどのような環境に生息していたのか、現在までの知見では復元することは難しいが、北米の北方系オオカミの体の大きさと生息環境との関係が参考になるだろう。

北米産オオカミを含む大型獣の体の大きさは緯度が高くなれば大型化するが、北緯53~65度の範囲で逆転し、それより低緯度と高緯度では体の大きさは小さくなる傾向にある (Geist, 1987)。つまり、ベルクマンの規則 (Bergmann's rule) は、オオカミの体の大きさに見られる

地理的変異のすべてを表現しているのではなく、北米産オオカミの最大亜種アラスカオオカミ (*C. l. occidentalis*) の最大個体 (図1) は、北緯51度30分~55度の亜寒帯林帯 (boreal-alpine forest) から得られている (Gunson & Nowak, 1979)。

カナダ北部の亜寒帯林のオオカミは南部の混交林のそれより大型であり、頭骨が頑丈で、頬骨弓が強大である。頑丈な頭骨と重い体重は、ヘラジカ (*Alces alces*)、カリブー (*Rangifer tarandus*)、ワピチ (*Cervus canadensis*) またはバイソン (*Bison bison*) など大型有蹄類の捕食と関係があるだろう。混交林の中型オオカミは主に中型のオジロジカ (*Odocoileus virginianus*) と小型哺乳類を捕食している (Kolenosky & Stanford, 1975)。アメリカバイソンを捕食しているカナダのウッド・バッファロー (Wood Buffalo) 国立公園に生息するオオカミは北米産のなかでもっとも体重は重く、雄成獣の平均体重は49.5 kg ($n=15$, 40~59kg) ある。この個体群は、バイソンより体の小さいワピチを捕食しているライディング・マウンテン (Riding Mountain) 国立公園のオオカミのそれよりも重い体重を持つ (Carbyn et al., 1993)。

北米産オオカミの体の大きさと餌動物との関係には、捕食者の体の大きさが、彼らの食べることの出来る食物

の大きさとタイプを決定する要因の1つであることが示されている。

最終氷期の最寒冷期の植生図を見ると、大きくは本州中部付近を境にして南北に亜寒帯針葉樹林と温帯性の針・広混交林が対峙する植生配置となっている (図7)。前記の北米産オオカミの緯度と体の大きさの関係から推定して、中部以北から産出している大型のオオカミは東日本の亜寒帯林を中心に生息したと考えられるが、その地理的な広がり、更新世の化石の産出記録によれば、九州まで達していた (図6)。

山口県秋吉台の洞窟から大小2型の化石オオカミが報告されている。1つはM₁歯冠長の大きさ29.5mm、1つはM₁歯冠長の大きさ27.0mmを測る標本であり、主として歯の大きさに基づいて、前者はシベリア系の大型オオカミ (*Canis lupus* subsp. indet.)、後者はニホンオオカミ (*Canis lupus hodophilax*) と分類されている (Shikama & Okafuji, 1958)。丹沢個体群のM₁歯冠長の変異は21.9~28.9mmであり、変異の幅は7mmに達している (表1)。後者の大きさは、確かにニホンオオカミの丹沢個体群の99%に含まれるが、前者の大きさも丹沢個体群で推定された最大値28.9mmに接近した大きさである。したがって、歯の大きさだけで、シベリア系と本土系という大小2型

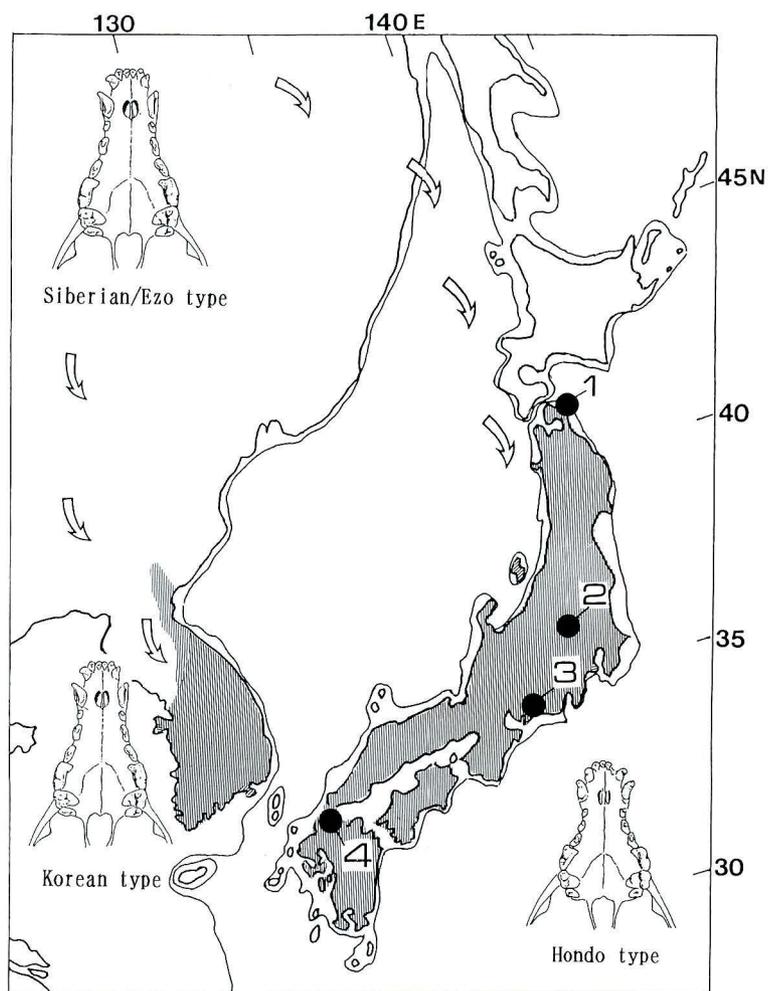


図6. 極東南部におけるオオカミ (*Canis lupus*) の移住と隔離 (概念図)。

シベリア系オオカミが本土陸塊と朝鮮半島へ移住し、個体群が隔離されたことでそれぞれ固有化したことを示す。大陸型 (Siberian/Ezo type)、半島型 (Korean type)、島嶼型 (Hondo type) の順に小型化している。黒丸は本土における更新世産化石オオカミ (*Canis lupus*) の主な産出地点 (Hasegawa, 1972による) を示す。1: 青森県尻矢崎, 2: 栃木県葛生町, 3: 静岡県三ヶ日町, 4: 福岡県北九州市松ヶ枝町。細実線は最終氷期最寒冷期の海岸線 (小野, 1990による) を示す。

のオオカミが更新世に生息したと見るには、現在のところ、地史的な根拠に乏しい。もし化石の産出時代が同時期とすると、上記分類に基づけば、2亜種が同所的に生息したことになり、生物学上の亜種の定義にそぐわない。それよりはむしろ、性的2型の存在か、あるいはカナダ産のオオカミで知られているような南北での気候の勾配に対応したクラインの形成 (Kolensky & Stanfield, 1975)、すなわち、本土陸塊の南西部には中部以北の亜寒帯針葉林の大型個体群よりはやや小型の、針・広混交林に生息したオオカミ個体群の存在を想定する必要があるのではないだろうか。

古脊椎動物学者は、オオカミはオオヤマネコ (*Lynx*) やヘラジカ (*Alces*) などと共に後期更新世に北方、すなわち沿海州以北の大陸北部から日本へ移住したと見るのがもっとも妥当と考えている (亀井, 1978; 長谷川, 1979)。本州地域では更新世末の堆積物から北方要素のヒグマ (*Ursus*)、ヘラジカ (*Alces*) の化石が知られ、また、乾燥条件を示すウマ (*Equus*)、ステップバイソン (*Bison*)、オーロックス (*Bos*) の化石が産出し、それらは最終氷期に南下してきたものとされる (亀井・樽野・河村, 1988)。ヘラジカの南限は中部日本にあり、東日本の動物相を特徴づける種である (亀井・河村・樽野, 1987)。本州へ南下したこれらのマンモス動物群要素の草食獣は、いずれも大型種に限定されているのが特徴である (河村, 1991)。

日本列島は後期更新世のリス/ヴェルム間氷期には大

陸と切り離され、最終氷期の北海道はアジア大陸の半島になっていたが、本州~九州は島として存在した (小野, 1993)。小野 (1993) によれば、対馬海峡は130~140mの水深を持ち、最終氷期の海面最低期にも陸橋は成立していなかったと推定されている (図6)。この時期には、対馬海峡がほとんど閉ざされていたことで対馬暖流が日本海に流入せず、水分の蒸発量が少ないため冬季の降雪量は現在よりずっと少なく、夏季においても寒帯気団の強い勢力が、熱帯気団との間に形成される前線の北上をおさえていたから雨量が少なく、したがって森林の生育条件は完新世よりずっと悪かったと考えられる。おそらく日本の広い地域に針葉樹、落葉樹の疎林と草原が入り混じった景観が広がっていたのであろう (今村, 1987)。そうだとすれば、オープンランドに適応したシベリア系オオカミと大型草食獣の生息にとって非常に良好な条件を提供していたと考えられる。

一方、北海道は本土とは異なり、氷期と間氷期の繰り返しの中なかでは、アジア大陸の一部になっていた期間の方がむしろ長く、島となっていた期間の方が短い (小野, 1990)。オオカミの側に立ってこれを見れば、氷期にはいつでもシベリア系のオオカミには南下できる条件が備わっていたことになる。

北方系オオカミの移動と分散能力は大きい。道路、小道、凍結した湖や河川、深い積雪のない開けた地形を移動するオオカミ (北米産) の平均速度は8.7km/hと推定されている (Mech, 1994)。1つの群れ (pack) がおよ

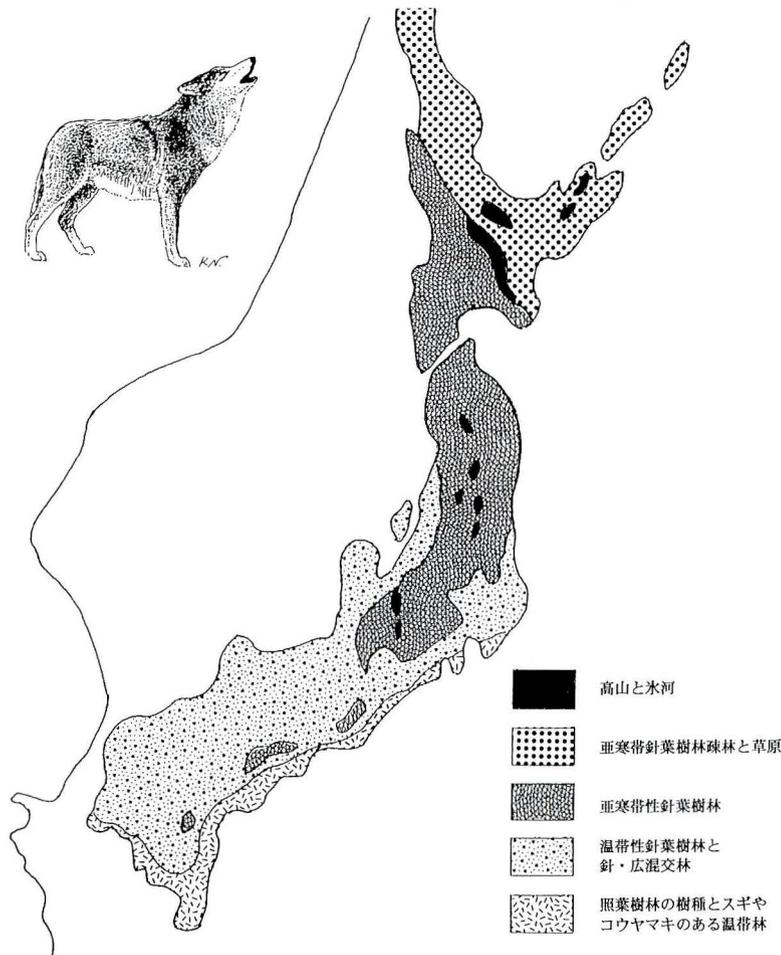


図7. 約2万年前の日本列島の植生 (辻, 1995を改変)。

そ1ヵ月で443kmを踏破し (Mech, 1966)、別の1つの群れでは1日で48km移動していることが報告されている (Mech, 1991)。単独のオオカミの分散距離は、雄雌とも直線距離で800~900kmに達している (Fritts, 1983; Ream et al., 1991)。

北海道と本州の間を隔てる津軽海峡の最短部は2ヵ所ある。1つは汐首岬と大間岬の間で、もう1つは白神岬と龍飛岬の間であり、この2ヵ所はともに直線距離で20km内外である。最終氷期にも津軽海峡は陸化しなかったが、海水準が現在のそれより100m下がったときの海峡の幅は10kmたらずになってしまう (小野・五十嵐, 1991, 図9)。海峡が狭まれば、陸棲動物にとって移動はより容易となるし、冬期間に形成される氷橋は移動を助ける通路となる。とくに、ヘラジカ (*Alces*)、オオヤマネコ (*Lynx*)、ヒグマ (*Ursus*) など移動能力の大きい動物にとっては、冬期間に形成される氷橋は移動の経路となったであろう。ヒグマは冬眠するが、春の残雪期に行動を開始する (近藤, 1982) から、氷橋を利用するか、泳いで本州へ移動することが可能であったろう。これらの大型哺乳動物同様に、オオカミも氷橋を渡るか、狭まった海峡を泳いで移住することができたにちがいない。

シベリア系オオカミも、このようにして本州へ達することができたのであろうが、北方系オオカミの移動と分散能力は大きいだけに個体群の地理的な隔離が生じやすい。とくに、後氷期に津軽海峡が大きく開いたことでシベリア系の大型個体群の本州への移住は困難となって遺伝的な交流が断たれ、後氷期以降、本土産個体群の孤立化は進行したと考えられる。個体群間の遺伝的な交流が断たれただけでなく、島嶼化による物理的な隔離は個体群にさまざまな影響を与える。とりわけ餌条件の変化は、種の存続に関わる問題である。

1.5万年前から1万年前にかけて気候は急激に温暖化し、そのため植生に顕著な変化が起こる。辻 (1995) によれば、約1万1000年前、針葉樹の優占する植生は劇的な終焉を迎える。日本の哺乳動物相におけるもっとも大きな変化がこの時期に訪れる。後期更新世末期から完新世にかけての大型哺乳類の絶滅である。大型有蹄類は比較的短期間のうちに絶滅したとみられ (河村・亀井・樽野, 1989)、そのほとんどが2万年から1万年前の間に絶滅する (Kawamura, 1991)。完新世まで生き延びた大型有蹄類はヤベオオツノジカ (*Sinomegaceros yabei*) だけであり、この大型のシカも、7000年前頃には絶滅してしまう (河村, 1985)。

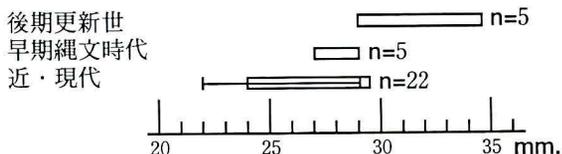


図8. 本土陸産化石オオカミ (*Canis lupus* subsp.indet.), 早期縄文時代のオオカミ (*Canis lupus* subsp.indet.), 現生オオカミ (*Canis lupus hodophilax*) のM₁歯冠長の分散範囲。a: 後期更新世産の化石オオカミ, b: 早期縄文時代のオオカミ, c: 近・現代産のオオカミ。近・現代産ニホンオオカミの分散範囲に引いた横実線は丹沢個体群99%の範囲を示す。

後期更新世末から完新世にかけての大型哺乳類、とくに大型有蹄類の絶滅後の本州・四国・九州の草食哺乳動物群集は、基本的に森林棲のイノシシ (*Sus scrofa*) やニホンジカ (*Cervus nippon*) などの中・小型種で構成されるものとなり、後期更新世の群集と比較して著しく貧弱化した。オオオカミのような捕食者の側から見れば、食物源となる動物の種数が限られて動物相に偏りが生じ、その絶対量も限定されたことになる。このような条件下では、大型捕食者は食物供給の限界に達しやすく、その結果、栄養不良や幼獣の発育不全が起こり、個体群を維持するために必要な最低限の個体数以下に個体数を減じ、絶滅への道をたどる (宮尾, 1970) か、または餌動物の利用頻度がより小型の方へ偏る場合、捕食者は小型化の方向へ淘汰が進むであろう (宮尾ら, 1984)。

限定された採餌域での食物の絶対量の低下と、捕食者を欠くか、捕食者がいたとしても種数が少ないことが矮小化 (dwarfing) の適応的進化と解釈する点で、多くの研究者の一致を見ている (Lister, 1996)。捕食者の少ないことと関連して老齢な個体でも島では生存でき、生態寿命が延長される (宮尾, 1970)。ライデン自然史博物館のLc標本 (表2) のような、小型で老齢な個体の存在は、捕食者の欠如や食物条件の視点で捉え直す必要がある。

後期更新世産と推定される化石オオカミ (中部以北産) のM₁歯冠長の大きさは29.3~34.5mm (Shikama, 1949; 直良, 1965; 長谷川, 1965による測定値を統合)、早期縄文時代のオオカミのM₁歯冠長の大きさは26.8~29.15mm (直良, 1965; 宮尾ら, 1984; 茂原, 1986による測定値を統合)、近・現代産オオカミでは24.00~28.51mm (斎藤, 1938) の範囲にそれぞれ分散している。本土産オオカミのM₁歯冠長の大きさは、後期更新世から近・現代まで連続的であり、時系列的な小型化の傾向が認められる。早期縄文時代のオオカミは近・現代のオオカミの変異内に含まれ、全体を通しての変異にギャップを認めるとすれば、M₁歯冠長の大きさ29~30mmの範囲、すなわち、更新世から完新世の移行期に求められよう (図8)。

エゾオオカミのM₁歯冠長の大きさは25.8~31.0mm (Pocock, 1935; 小原, 1984) の範囲に分散し、早期縄文時代のオオカミとほぼ同大であるが、更新世の中部以北の化石オオカミよりは小さい (図8)。更新世の本産土陸塊に生息したような大型オオカミの化石は北海道からは発見されていない (直良, 1965)。したがって、現在のところ、本土産の化石オオカミとエゾオオカミとの関係は明らかではないが、本州では絶滅したヒグマ (*Ursus arctos*) が北海道に生き残った事実を重視するならば、中部以北の本州に生息したシベリア系オオカミも北海道に生き残ったとする見方は十分に成立する。

エゾオオカミが本土産オオカミほど小型化しなかった理由はいくつか考えられる。Guist (1987) によって指摘されたように、オオカミに認められる体の大きさの地理的変異のすべてについてベルクマンの規則を当てはめることはできないが、ユーラシアや北米の現生のオオカミの体の大きさは、一般的にはベルクマンの規則に従う

地理的変異を示している (Nowak, 1995)。エゾオオカミが大型であるのも、北海道が高緯度に位置し、その環境が東シベリアから極東南部にかけての環境条件に類似した亜寒帯的な気候下にあったこと、もう1つには餌動物の体の大きさが本州のものより大きいことによると考えられる。エゾジカ (*Cervus nippon yesoensis*) はホンシュウジカ (*C. n. centralis*) やキュウシュウジカ (*C. n. nippon*) より明らかに大型である (大泰司, 1986)。大型のシカ、エゾジカがエゾオオカミの主要な餌動物であったろう。北海道の環境は主として大型のアカシカ (*Cervus elaphus*) の生息環境に相当するものであり、大型のエゾジカがそのニッチを占めている (大泰司, 1986)。さらには、北海道のオオカミが完新世以降も、以北の個体群との遺伝的な交流が恒常的になされていた可能性が考えられことである。オホーツク海は“凍る海”として北半球でもっとも南にある海である。オホーツク海は毎年冬になると流水によっておおわれる (小野・五十嵐, 1991)。流水を伝ってシベリア系オオカミが移住して来ることは、その分散能力から推定してありえないことではない。

チョウセンオオカミがエゾオオカミよりもいくぶん小型であるのも、ニホンオオカミの小型化と同様に、朝鮮半島という島嶼的な環境に個体群が移住し、隔離された結果と見ることができよう。阿部 (1936) は、チョウセンオオカミは北東アジアから南下して朝鮮半島に成立した個体群であり、亜種として分類されるものと主張したことは前記した。大陸型個体群 (エゾ)、半島型個体群 (チョウセン)、島嶼型個体群 (ニホン) の順に小型化する傾向が認められる (図1) ことから、北東アジアからの南下とする阿部の見解は的を得たものと思う。

これまで考察してきたように、本土陸塊のオオカミの起源を北方からの単一起源と見るならば、宮尾ら (1984) が示唆した、後期更新世の大型オオカミが後氷期の環境の変化と結びついて小型化 (以下、「矮小化」と表現する) した。すなわち、時系列的な変異 (chrono-cline) と見るのが妥当と考えられる。

本土産オオカミの矮小化の原因は基本的には宮尾ら (1984) の見解と同じである。後氷期の気候変動による個体群の孤立化、大型草食獣の絶滅にともなう群集構造の貧弱化に求められる。温暖化と雨量の増加による森林の繁茂はオープンランドに適応した大型草食獣には不適當な条件をもたらしたと考えられる。

本土産オオカミの矮小化については、もう1つの問題があると思う。われわれが見ることのできているニホンオオカミの頭骨の諸形質は、江戸時代末期から明治にかけての衰退期から絶滅期の個体群 (図5) に基づいている。この時期のニホンオオカミの衰退または絶滅傾向は全国におよんでいた (川合, 1990) と考えられる。したがって、島嶼化によって大型哺乳動物の個体群が孤立し、それによって起きる、一般的で急激な矮小化 (see Lister, 1989; 1996; Vartanyan et al., 1993) のほかに、ヒトとの関係において各個体群の行動圏が縮小され、個体群サイズが小さくなったことで低質個体群化が進行し、頭骨の形態に変化が生じたとも考えられる。

ニホンオオカミの頭骨形態に家犬的な特徴が見られる

ことは、早くから斎藤 (1938) が指摘しているが、直良 (1965) も同様な見解を持ち、家犬との交雑を強く示唆している。上顎の歯についても、先史時代のオオカミの歯と比較して、近世のニホンオオカミでは小型化し、家犬的であることが指摘されている。小型化の程度は、 M^1 (第1大臼歯) より P^4 (第4小臼歯)、 P^4 (第4小臼歯) より P^3 (第3小臼歯) において著しく、この現象は、イヌの家畜化にともなう顎および歯の縮小のプロセスと並行的である (宮尾ら, 1984)。短吻化したニホンオオカミの口蓋部の形態 (図4-2) は、一見、紀州犬や柴犬といった在来の現代日本犬に類似する。

ニホンオオカミの聴胞 (鼓骨胞) が「妙に押しつぶされた様に小さい」と阿部 (Abe, 1936) が述べたことは前記した。Pocock (1935) も、イギリス自然史博物館の秩父産ニホンオオカミの頭骨 (1886年採集, Abe (1930) による) の聴胞の位置が低く、膨隆の程度が大きくないことを記述している。斎藤 (1938) は、チョウセンオオカミとニホンオオカミの聴胞の大きさと膨隆の程度を詳細に比較し、後者で顕著に縮小していることを指摘した。

ニホンオオカミが家犬的であることは、アラビアオオカミ (*C. l. arabs*) と大型パリア犬の頭骨を比較した Harrison (1973) の報告からも理解される。オオカミとイヌの両者で顕著に異なる形質は、歯の大きさよりはむしろ聴胞の最大幅長であり、聴胞が大きいことと聴胞が膨隆していることは、アラビアオオカミより大型の、アラビア半島北部・ペルシア・小アジア産の別亜種 (*C. l. pallipes*、インドオオカミ) においても同様な傾向が認められ、また、永久歯の崩出していない非常に若いアラビアオオカミにも認められるという。Iljin (1941) も、イヌと区別される形質の1つとして、聴胞の形と大きさを挙げている。オオカミの聴胞は大きく、凸面体でほとんど球状であるが、イヌでは、その大きさは中程度か非常に小さく、わずかに凸面体であり、その形は球状ではなく、扁平であるとしている。

田隅 (1991) によれば、調査した5個体のニホンオオカミのうち、洞窟内で発見された3個体で聴胞は丸く膨大した形をしていたという。洞窟産ニホンオオカミ (田隅は「化石頭骨」と表現している) がいつの時代のものかが問題となる。ニホンオオカミの聴胞の形態や大きさの変異に関する調査がさらに必要である。

V. おわりに

これまで、オオカミ (*Canis lupus*) の地理的亜種は主として頭骨の大きさの変異に基づいて分類されてきたが、それらの変異の実際上の違いは、食物のタイプ、気候条件、地理的な広がりのような、それぞれの個体群の生活条件に関連したものと認識される (Wayne, Brewster and Fritts, 1995) ようになっている。現生の本土産オオカミの頭骨が顕著に小さいことや、短吻化 (短頭化) の傾向など形態上の特徴についても、更新世から完新世にいたる気候変動と、それにとともなう島嶼化によって短期間のうちに生じた、急激な矮小化による変異の表現型と捉えることもできよう。ニホンオオカミの頭骨が家犬的であるのは、それらの形質を幼形進化的な特徴と見ること

で説明できるのではあるまいか。

ニホンオオカミを独立種とする説(今泉, 1970b)もあるが、筆者の見解では、本土産のオオカミは後期更新世のシベリア系オオカミに起源し、個体群の移住と、気候変動に関連した個体群の隔離により成立した、特異な矮小化個体群と考えられ、オオカミ(*Canis lupus*)の地理的な1亜種(*Canis lupus hodophilax*)として分類するのが妥当と思われる。

VI. 謝辞

松島義章博士、高桑正敏氏、岡田泰明氏、樽創氏、大島光春氏、佐藤武宏氏の各氏には拙文に目を通していただき、数々のご教示とご指摘をいただいた。佐藤武宏氏には資料の統計学上の処理と作図、樽創氏には作図で多大なご援助をいただいた。小原巖氏、井上百合子氏、中村昭氏、土屋定夫氏の各氏には資料の調査や文献収集でご協力をいただいた。青木雄司氏、苅部治紀氏、松島義章博士、小原巖氏(abc順)から貴重な写真のご提供をいただいた。また、本稿をまとめることができたのも、長年にわたってニホンオオカミの調査と研究に努められた故阿部余四男教授、今泉吉典博士、故直良信夫博士、小原巖氏、故斎藤弘(斎藤弘吉)氏(abc順)らの先達の業績に負うところが大きい。以上の皆様すべてに対して衷心より御礼申し上げる。

VII. 引用文献

- 阿部永・石井信夫・金子之史・前田喜四雄・三浦慎悟・米田政明, 1994. 日本の哺乳類. 195pp. 東海大出版会, 東京.
- 阿部余四男, 1923. ヌクテーに就て. 動雑誌, 35:380-386.
- Abe, Y., 1930. On the Korean and Japanese wolves. J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B., Div. 1, 1:34-37, 4pls.
- 阿部余四男, 1936. 日本領内の狼に就いてポコック氏に與ふ. 動雑誌, 48:639-644.
- Carbyn, L. N., S. M. Oosenberg and D. M. Anions, 1993. Wolves, Bison and the dynamics related to the Peace-Athabasca Delta in Canadian's Wood Buffalo National Park. Circumpolar Res. Ser. (4):1-270. Canadian Circumpolar Inst. Univ. of Alberta.
- Geist, V., 1987. Bergmann's rule is invalid. Can. J. Zool., 65:1035-1038.
- Gunson, J. R. and R. M. Nowak, 1979. Larger gray wolf skulls found in Alberta. Canad. Field-Naturalist, 93:308-309.
- Fritts, S. H., 1983. Record dispersal by a wolf from Minnesota. J. Mammal., 64:166-167.
- 濱田隆士(監修), 1989. 日本列島3億年のタイムトラベル. ニュートン, 9:64-95.
- Harrison, D. L., 1973. Some comparative features of the skulls of wolves (*Canis lupus* Linn.) and Pariah dogs (*Canis familiaris*) from the Arabian Peninsula and neighbouring lands. Bonn zool. Beitr., 3:183-191.
- 長谷川善和, 1965. 日本の化石狼. 国立科学博物館催物ニュース.
- Hasegawa, Y., 1972. The Naumann's Elephant, *Palaeoloxodon naumanni* (Makiyama) from the late Pleistocene off Shakagahana, Shodoshima Is. in Seto Inland Sea, Japan. Bull. Natn. Sci. Mus., 15:513-591, pls. 1-22.
- 長谷川善和, 1979. 日本産食肉獣の概要. 哺乳類科学, (38): 23-28.
- 長谷川善和・富田幸光・甲能直樹・小野慶一・野苺家宏・上野輝弥, 1988. 下北半島尻矢崎地域の更新世脊椎動物群集. 国立科博専報, (21):17-36, 8pls.
- Holthuis, L. B. and T. Sakai, 1970. Ph. F. Von Siebold and Fauna Japonica-A history of early Japanese zoology-. 323pp. Academic Press of Japan, Tokyo.
- Honacki, J. H., K. E. Kinman and J. W. Koepl, 1982., Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference. 694 pp. The Association of Systematics Collection, USA..
- 今泉吉典, 1960. 原色日本哺乳類図鑑. 169pp. 保育社, 大阪.
- 今泉吉典, 1970a. ニホンオオカミの系統地位について1. ニホンオオカミの標本. 哺乳動雑誌, 5:27-32.
- 今泉吉典, 1970b. ニホンオオカミの系統地位について2. イヌ属内での頭骨における類似関係. 哺乳動雑誌, 5:62-66.
- Ijijn, N. A., 1941. Wolf-dog genetics. J. Genet., 42:359-414, pls. 19-29.
- 今村啓爾, 1987. 狩人の系譜, 大林太良編日本の古代10, 山人の生業, pp. 73-118. 中央公論社, 東京.
- 亀井節夫, 1978. 象のきた道-日本の第四紀哺乳動物群の変遷についてのいくつかの問題点-. 地球科学. 60/61:23-34.
- 亀井節夫・河村善也・樽博幸, 1987. 哺乳動物相. 日本第四紀学会編, 日本第四紀解説, pp. 86-89. 東京大学出版会.
- 川合禎次, 1990. ニホンオオカミ. 奈良県史編集委員会編, 奈良県史第二巻, 動物・植物, pp.31-36, 名著出版, 東京.
- 河村善也, 1985. 最終氷期以降の日本の哺乳動物相の変遷. 月刊地球, 7:349-353.
- 河村善也, 1991. シベリアの第四紀後半の哺乳動物相. モンゴロイド, (10):32-36.
- 河村善也・亀井節夫・樽博幸, 1989. 日本の中・後期更新世の哺乳類相. 第四紀研究, 28:317-326.
- Kawamura, Y. 1991. Quaternary mammalian faunas in the Japanese Islands. The Quat. Res., 30:213-220.
- Kishida, K., 1931. Note on the Yesso wolf. Lansania, 3:72-75.
- 近藤憲久, 1982. 日本の哺乳類相一種の生態, 古環境および津軽海峡の影響について-. 哺乳類科学, 43/44:131-144.
- Kolenosky, G. B. and R. O. S. Stanfield, 1975. Morphological and ecological variations among gray wolves (*Canis lupus*) of Ontario, Canada. In M. W. Fox (ed.), The Wild Canids, pp. 62-72. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- Kurtén, B. and E. Anderson, 1980. Pleistocene mammals of North America. 422pp. Columbia Univ. Press, New York.
- Lister, A. M., 1989. Rapid dwarfing of red deer on Jersey in the last interglacial. Nature, 342:539-542.
- Lister, A. M., 1996. Dwarfing in island elephants and deer: processes in relation to time of isolation. In P. J. Miller (ed.), Miniture vertebrates, the implications of small body size, pp. 277-292. Oxford Sci. Pub. London.
- Mech, L. D., 1966. The wolves of Isle Royale. National Parks Fauna Series, U.S. Govern. Printing Office, 7:1-210.
- Mech, L. D., 1991. The way of the wolf. 120 pp. Voyageur Press, Stillwater, Minnesota.
- Mech, L. D., 1994. Regular and homeward travel speeds of arctic wolves. J. Mammal., 75:741-742.
- 宮尾嶽雄, 1970. 動物生態学入門. 205pp. 地域文化研究所, 船橋.
- 宮尾嶽雄・西沢寿晃・花村肇・子安和弘, 1984. 早期縄文時代長野県枋原岩遺跡出土の哺乳動物, 第7報オオカミの骨と歯. 成長, 23:40-56.
- 直良信夫, 1965. 日本産狼の研究. 290pp. 校倉書房, 東京.
- 直良信夫, 1972. 古代遺跡発掘の脊椎動物遺体. 198pp. 校倉書房, 東京.

- Nowak, R. M., 1979. North American Quaternary *Canis*. Monog. Mus. Nat. Hist. Univ. of Kansas, (6): 1-154.
- Nowak, R. M., 1995. Another look at wolf taxonomy. In L. N. Carbyn, Fritts, S. H. and Sei, D. R. (eds), Ecology and conservation of wolves in a changing world. Canadian Circumpolar Inst. Occ. Publ., (35): 375-395.
- 小原秀雄, 1972. 日本野生動物記. 182pp. 中央公論社, 東京.
- 小原巖, 1984. 絶滅した日本のオオカミ. 動物と自然, 14(11): 2-6.
- 小原巖, 1990a. 神奈川県厚木市および愛甲郡清川村の民家に保存されているニホンオオカミの頭骨について. 神奈川自然誌資料, (11): 53-65.
- 小原巖, 1990b. 神奈川県愛甲郡清川村に保存されているニホンオオカミの前肢. 神奈川自然誌資料, (11): 67-69.
- 小原巖・中村一恵, 1992. 南足柄市郷土資料館所蔵の、いわゆるヤマイヌ頭骨について. 神奈川博研報(自然科学), (21): 105-110.
- 小野有五, 1990. 北の陸橋. 第四紀研究, 29: 183-192.
- 小野有五, 1993. 最終氷期の東アジアの古環境. 学術月報, 46: 463-467.
- 小野有五・五十嵐八枝子, 1991. 北海道の自然史. 219pp. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- 大泰司紀之, 1986. ニホンジカにおける分類・分布・地理的変異の概要. 哺乳類科学, (53): 13-17.
- Pocock, R. I., 1935. The races of *Canis lupus*. Proc. Zool. Soc. London, pp. 647-686, 2 pls.
- Ream, R. P., M. W. Fairchild, D. K. Boyd and D. H. Pletscher, 1991. Population dynamics and home range changes in a colonizing wolf population. pp. 439-366, In R.B. Keiter and M.S. Boyce (eds.), The Greater Yellowstone ecosystem: redefining American's wilderness heritage. Yale Univ. Press, New Haven, Conn.
- 齋藤弘, 1938. 東京科学博物館倉庫内に発見せられたるヤマイヌの全身骨格並に其他の同資料に就いて. 博物館研究, 11: 27-32.
- 齋藤弘吉(齋藤弘), 1954. 日本狼総論. 齋藤弘吉(1961), 日本の犬と狼, pp. 217-228, 雪華社, 東京.
- 齋藤弘吉(齋藤弘), 1963. 犬科動物骨格計測法. 138pp. 著者刊, 東京.
- 茂原信生, 1986. 東京大学総合研究資料館所蔵長谷部言人博士収集犬科動物資料カタログ. 東京大学総合研究資料館標本資料報告, (13): 1-187.
- Shikama, T., 1949. The Kuzu ossuaries. Geological and palaeontological studies of the limestone fissure deposits, in Kuzu, Tochigi Prefecture. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., Ser. 2, 23: 1-201, 32pls.
- Shikama, T. and G. Okafuji, 1958. Quaternary cave and fissure deposits and their fossils in Akiyosi district, Yamaguchi prefecture. Sci. Rep. Yokohama Nat. Univ., Sec. - 2, (7): 105-112.
- 田代道彌, 1989. 動物. 南足柄市史1, 資料編, pp. 191-242. 南足柄市.
- 田隅本生, 1991. “ニホンオオカミ”の実体を頭骨から探る. The Bone, 5(2): 119-128.
- 辻誠一郎, 1995. 日本の森の変遷, 6万年. 植物の世界, 8: 126-128.
- Vartanyan, S. L., V. E. Garutt and A. V. Sher, 1993. Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian arctic. Nature, 362: 377-340.
- Wayne, R. K., B. Brewster and S. H. Fritts, 1995. Taxonomy and genetics of the gray wolf in western North America: A review. In L. N. Carbyn, S. H. Fritts and D. R. Sei (eds), Ecology and conservation of wolves in a changing world. Canadian Circumpolar Inst. Occ. Publ., (35): 353-373.

摘要

中村一恵, 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. (K. Nakamura, A Biogeographic Look on the Taxonomy of the Japanese Wolves, *Canis lupus hodophilax* Temminck, 1839. Bull. Kanagawa prefect. Mus. (Nat. Sci.), 27: 49-60.)

本論は、個体群の移住と隔離という生物地理学的な視点からニホンオオカミ (*Canis hodophilax* Temminck, 1839) の分類について論議し、ユーラシア大陸の広範囲な地域に生息するオオカミ (*Canis lupus*) の個体群の移住と隔離がニホンオオカミという地域集団の分布に反映されているという考え方にに基づき、その系統に関する生物地理学的なアプローチを試みたものである。本土産オオカミは後期更新世のシベリア系オオカミに起源し、個体群の本土陸塊への移住と後氷期の島嶼化によって個体群が隔離されたことで成立した特異な矮小化個体群と考えられる。ニホンオオカミは亜種 (*Canis lupus hodophilax* Temminck, 1839) として分類するのが妥当と考えられた。

(受付：1997年11月30日，受理：1997年12月11日)