

日本産オオカミとその近縁亜種の下顎第1大臼歯・歯冠長比較

A Note on the Length Variation of Lower Carnassial Tooth in the Japanese Wolves in Comparison with the Related Subspecies

中村一恵¹⁾Kazue NAKAMURA¹⁾

Abstract. It is apparent that there were two forms of wolves in Japan; the larger wolf (*Canis lupus hattai* Kishida, 1931) from Hokkaido and the smaller wolf (*Canis lupus hodophilax* Temminck, 1839) from Honshu, Shikoku and Kyushu from the evidence in comparison with their lower carnassial tooth length and based on the geographical separation between Hokkaido and Honshu. I considered that the Japanese Wolf (*Canis lupus hodophilax*) would be originated from Late Pleistocene large wolves, then has dwarfed in Honshu after post-glacial epoch. However, M_1 size of the holotype, is remarkably smaller than any other wolves from Honshu south, so further research for the origin and taxonomic position is needed.

Key words: carnassial length, Japanese wolves, dwarfing, holotype

1. はじめに

オオカミ (*Canis lupus* L.) はユーラシア大陸から北米大陸まで広範囲に生息し、多数の亜種に分類されている (Nowak, 1995)。これらのうち日本列島に分布していたのはエゾオオカミ (*Canis lupus hattai* Kishida, 1931) とニホンオオカミ (*Canis lupus hodophilax* Temminck, 1839) の2亜種である (日本哺乳類学会, 1977)。前者は北海道に、後者は、頭骨資料 (中村, 2004) から推定して本州、四国、九州に広く分布していたと考えられる。日本では2亜種とも明治期に絶滅した。エゾオオカミと同一の亜種とされる個体群が樺太 (サハリン) と千島列島にも生息していたが、そこでも絶滅している (Heptner & Naumov, 1967)。このため日本産オオカミの資料には限りがあり、未解明の部分が少なくない。

本論では日本を含む東アジア産オオカミの下顎第1大臼歯歯冠長に関する既報の資料をヨーロッパ・西南アジア産の近縁亜種の資料 (Davis & Valla, 1978) と比較し、それらの地理的変異と時代的变化に基づき、ニホンオオカミの分類と起源について考察する。オオカミなどイヌ

類の臼歯の機能は主として歯列の中央にある裂肉歯と呼ばれる一対の大きな歯に集中し、その前後の歯はずっと小さくなっている。上顎では第4小臼歯 (P_4)、下顎では第1大臼歯 M_1 (以下、本文中では M_1 と略記する) が裂肉歯として変化している。 M_1 は下顎のほぼ中央部にあり、力学的に効率よく肉を切り裂くための構造と位置になっていて、食肉類の食生態に重要な役割を果たしている。二つの地域のオオカミの M_1 歯冠長 (単位 mm) を表1にまとめ、図2として描いた。

本論に入る前に和名について簡単に述べておきたい。本来、本州のオオカミの呼称は「ヤマイヌ」であり、北海道産は「オホカミ」であった (岸田, 1925)。それが「ホンドーオウカミ」、「エゾーオウカミ」となり (今泉, 1949)、最終的に「ニホンオオカミ」と「エゾオオカミ」としたのは今泉 (1960) であったらしい。ホンド (本土)、エゾ (北海道) の名称上の対比はブラキストン・ライン (Blakiston, 1883) が意識された命名であったことは明白である。本州、四国、九州に北海道を含めた四地域を本土とするのが近年の一般的な呼称であるが、ここで言う「本土」とは本州、四国、九州に限定する。

2. エゾオオカミとニホンオオカミの違い

エゾオオカミの分類上の地位は大方の研究者間で見解の統一がなされていて問題は少ない。イギリス自然史博

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 499
Curator Emeritus, Kanagawa prefect. Museum of Natural History
499 Iryuda, Odawara, Kanagawa 250-0031, Japan

表 1. 日本産オオカミとその近縁亜種及び近縁種の下顎 M₁ 歯冠長

	n	mean ± s. d.
オオカミ/北ヨーロッパ・西南アジア		
a : ヨーロッパオオカミ (グリーンランドとエルズミア島)	12	29.6 ± 1.46
b : ヨーロッパオオカミ (ロシア・スカンジナビア北部)	4	29.7 ± 1.67
c : ヨーロッパオオカミ (デンマーク)	7	29.3 ± 0.76
d : インドオオカミ (トルコ)	9	27.4 ± 1.05
e : インドオオカミ (イラク)	5	26.6 ± 1.70
f : インドオオカミ (イスラエル)	26	24.6 ± 1.07
f' : 化石オオカミ (レヴァノン/更新世)	4	28.8 ± 1.0
g : アラビアオオカミ (アラビア半島)	7	23.2 ± 0.73
ジャッカル類/北アフリカ・西南アジア		
h : エジプトジャッカル (北アフリカ)	12	21.37 ± 1.19
h' : キンイロジャッカル (イスラエル)	24	18.7 ± 0.88
オオカミ/シベリア・中国・韓国・日本		
i : シベリアオオカミ (北東シベリア・中国東北部/現生)	7	29.50 ± 1.16
j : エゾオオカミ (北海道各地/現生)	5	29.12 ± 1.78
k : チョウセンオオカミ (韓国/現生)	6	26.5 ± 1.05
l : ニホンオオカミ (本州・神奈川県丹沢山地)	6	26.0 ± 1.01
m : ニホンオオカミ (九州各地・石灰岩洞窟)	5	24.52 ± 1.29
n : 「貝塚オオカミ」 (本州各地/縄文中期～晩期)	4	26.1 ± 0.96
o : 「佐川オオカミ」 (本州・高知県佐川洞穴/縄文早期)	4	27.75 ± 0.5
p : 「栃原オオカミ」 (本州・長野県栃原遺跡/縄文早期)	1	29.15
q : 「化石オオカミ」 (本州・石灰岩洞窟/更新世)	10	30.50 ± 2.05
r : 「化石オオカミ」 (中国・周口店第1地点洞穴/更新世)	4	23.60 ± 1.07
T : ニホンオオカミ (本州/ホロタイプ)	-	20.5

() は産地, n: 標本数, mean: 平均値 (mm), sd: 標準偏差

a ~ g: Davis & Valla(1978).

f: Kurten(1965).

h: Dayan *et al.* (1992).

h': Davis & Valla(1978).

i: Abe(1930), 齊藤 (1939), 直良 (1965), 地球博標本の統合値.

j: Pocok(1935), 齊藤 (1939), 小原 (1984) の統合値.

k: 齊藤 (1936).

l: 直良 (1965), 中村 (1999) の統合値.

m: 北村ほか (1999), 長谷川ほか (2004) の統合値.

n: 直良 (1965), 金子 (1976), 茂原 (1986) の統合値.

o: 長谷部 (1941).

p: 宮尾ほか (1984).

q: Shikama(1949), Saito(1957), Shikama & Okafuji(1958), 高井 (1962), 直良 (1965), 長谷川ほか (1988), 長谷川 (1998) の統合値.

r: Pei(1934), Zheng *et al.* (1985) の統合値.

T: ホロタイプ (小原, 2002)

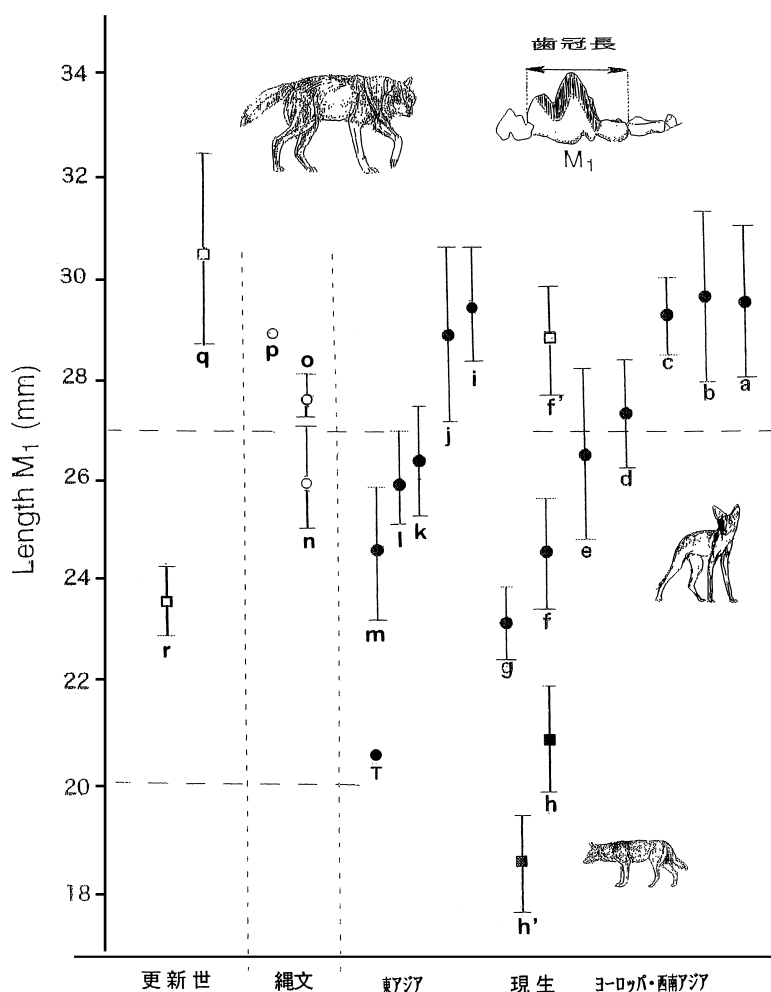


図1. オオカミ類の下顎 M1 歯冠長比較.
表 1. の数値に対応する.

凡例 ●: 現生オオカミ、
■: 現生ジャッカル、
○: 縄文オオカミ、
□: 更新世化石オオカミ、
●T: ニホンオオカミ (ホロタイプ).

博物館の Pocock (1935) により同館所蔵の北海道産頭骨がきわだって大きかったことから、*Canis lupus rex* という新亜種名を与えられたが、Kishida (1931) が北大付属博物館所蔵の剥製標本に基づき、先行して記載していたことで *Canis lupus hattai* のシノニムとなった。本州産については、ライデン国立自然史博物館館長 Temminck (1839) が記載し、*Canis hodophilax* と命名した。ニホンオオカミの分類に関しては独立種とする説 (今泉, 1970) と亜種とする説 (阿部ほか, 2005) に見解が分かれている。

イギリス自然史博標本のエゾオオカミの M₁ は 31.1mm (Pocock, 1935) であり、これを含めたエゾオオカミ 5 個体の平均値は 29.12mm である (表 1. j)。同じ大陸系の北東シベリアや中国東北部の広義のシベリアオオカミ (*Canis lupus ssp.*) では平均値 29.50mm (表 1. i)、ヨーロッパオオカミ (*Canis lupus lupus*) では 29mm 台の計測値 (表 1.a ~ c) が得られている。エゾオオカミの M₁ はシベリアオオカミやヨーロッパオオカミに匹敵する大きさと言える。しかし同じ大陸系であっても、低緯度に分布する韓国産チョウセンオオカミ (*Canis lupus coreanus*) の M₁ は、より高緯度に分布するシベリアオオカミよりも小さい。斎藤 (1936) によって得られるチョウセンオオカミの平均値は 26.5mm である (表 1.k)。

現生の本州産に関しては神奈川県丹沢産の頭骨標本に関するデータが最も充実している。直良 (1965) や小原 (1990) による地道な努力のもとに調査されてきた成果であり、これらはほぼ同一地域に集約される個体群

と推定される貴重なデータである。丹沢産 M₁ 平均値は 26.0mm である。九州産では 24.52mm であり、丹沢産よりいくぶん小さかったようである。隣接して分布する「半島型」とも言うべき韓国産オオカミは 26.5mm で、エゾオオカミの 29.12mm より小さい。すなわち島嶼型 (ニホン)、大陸半島型 (チョウセン)、大陸型 (エゾ) の順に大きくなっている (図 1.m ~ j)。本州出土の更新世化石オオカミはさらに大きく、平均値で 30.5mm である (表 1.q)。これらの化石オオカミは北海道や中国東北部・北東シベリア、北ヨーロッパ産オオカミとほぼ同大か、それよりも大型であったと推定される。

これまで指摘されてきたように、津軽海峡を境 (ブラキストン・ライン) としてエゾオオカミとニホンオオカミは地理的に分かれていただけではなく、M₁ サイズから見て両者には体サイズに明瞭な差があったと考えられる。

3. ニホンオオカミのタイプ標本について

ニホンオオカミのシタイプ標本に関しては今泉 (1970) と小原 (2002) により、以下のように整理されている。

- L1. 頭骨 (a) と体骨格, ♂ ad., 日本, Bürger 採集.
- L2. 頭骨 (b), 性不明 ad. 日本, Siebold 採集.
- L3. 頭骨 (c) と本剥製, ♀ old, 日本, Bürger 採集.

これらのうち L3: 頭骨 (c) と付属の本剥製 (図 2-1) が Jentink (1892) によりホロタイプとされた。L1 はイヌ、L2 はオオカミと同定されている (今泉, 1970; 相見, 1999;



図2. 1: 島嶼型オオカミ (ニホンオオカミ/ホロタイプ本剥製). 菊部治紀氏撮影. 夏毛 (小原, 2002による). 2: 大陸型オオカミ (韓国産チョウセンオオカミ). 大阪天王寺動物園飼育固体. 1991年6月 筆者撮影. 冬毛から夏毛への換毛中♀成獣.

小原, 2002)。小原の計測によると、L1 の M_1 は 20.5mm である。

L2 のオオカミ 26.9mm は丹沢個体群 sd 値 (24.99 ~ 27.01mm, 表 1.1) の範囲に入り問題はないが、L3 のホロタイプの M_1 は 20.5mm (図 1. j) であり、丹沢個体群 2sd の範囲 (23.98 ~ 28.02mm) に含まれない。これまで雄とされてきたホロタイプ標本の付属剥製 (図 2. 1) の性別は相見 (1999) や小原 (2002) の再調査によって雌と訂正されている。また「最後のニホンオオカミ」標本として知られるイギリス自然史博所蔵の雄 (奈良県東吉野村産) は若齢個体であっても M_1 は 26.0mm である (Pocock, 1935)。一方、ホロタイプの M_1 は老齢個体 (小原, 2002) であったにもかかわらず、それよりも顕著に小さい (図 1. T)。直良 (1965) によって報告された「丹沢野犬」2 例の M_1 は 20.9、20.2mm であり、ほぼ同大で

ある。

4. 地理的変異と時代的变化

西南アジアから北ヨーロッパ、すなわち、南から北方へ M_1 サイズが大型化する勾配 (図 1. g ~ a) は「ベルグマンの規則」の例証であり (Davis & Valla, 1878)、明瞭な地理的変異と捉えてよいと思う。東アジアにおいても同様に、日本本土 (本州・九州)、韓国、北海道、中国東北部・北東シベリアへと南から北へ大型化する勾配が認められる (図 1. m ~ i)。

エゾオオカミに匹敵する M_1 サイズ 29.15mm をもつ大型オオカミ (以下「栃原オオカミ」) が本州の縄文早期の遺跡 (^{14}C 年代 8,650 ± 180 ~ 7,920 ± 80 BP) から出土している (表 1. p)。丹沢産ニホンオオカミ M_1 平均値 26.0mm と比較すると大きく、その間にギャップがあるが、「佐川オオカミ」として知られる高知県佐川の洞窟出土標本平均値 27.75mm (表 1. o) を挿入すると、変異は連続性を帯びてくる。「佐川オオカミ」の歴史年代は、茂原 (1986) によれば縄文早期である。しかし神奈川県横浜市杉田 (縄文中期~晩期) や岩手県陸前高田 (中期~後期) の貝塚出土のオオカミ M_1 平均値は 26.1mm (表 1. n) であり、「栃原オオカミ」のような早期のオオカミより小さく、現生のニホンオオカミに近い値である。

さらに更新世までたどれば、以下のようにエゾオオカミやシベリアオオカミ等、現生の北方系オオカミを上回るか、同等の大型オオカミが本州地域には生息していた。長谷川 (1998) によれば、青森県尻屋崎の石灰岩洞窟堆積物から発見されたものでは 28.4mm、静岡県古浜名湖北岸のもので 30.5mm、山口県秋吉地方のもので 29.6mm、等である。尻屋崎の化石群集は上部葛生層の動物群に共通するものが多く、オオカミもその構成種であった (長谷川ほか, 1988)。Shikama (1949) の報告によれば、上部葛生層での M_1 サイズは 29.5mm ± である。青森県尻屋崎からは 34.5mm というさらに大きい M_1 を持った化石が発見されている (Saito, 1957)。

パレスチナやレヴァノンなど地中海東岸域からも同様な現象が知られている (Kurten, 1965; Davis, 1981; Dayan *et al.*, 1992)。この地域から出土した後期更新世のオオカミは北ヨーロッパ (図 2. a ~ c)、縄文早期の「栃原オオカミ」や北海道のエゾオオカミに匹敵するサイズである。Davis & Valla (1978) が採用した M_1 の 2 例はそれぞれ 29.5mm (Tabun, 4 万 5 千 ~ 4 万年前)、28.6mm (Ein Grev IV, 1 万 4 千 ~ 1 万 3 千年前) である。レヴァノン出土のオオカミの平均値は 28.8mm である (図 1. f')。これらの数値は、

さらに更新世までたどれば、以下のようにエゾオオカミやシベリアオオカミ等、現生の北方系オオカミを上回るか、同等の大型オオカミが本州地域には生息していた。長谷川 (1998) によれば、青森県尻屋崎の石灰岩洞窟堆積物から発見されたものでは 28.4mm、静岡県古浜名湖北岸のもので 30.5mm、山口県秋吉地方のもので 29.6mm、等である。尻屋崎の化石群集は上部葛生層の動物群に共通するものが多く、オオカミもその構成種であった (長谷川ほか, 1988)。Shikama (1949) の報告によれば、上部葛生層での M_1 サイズは 29.5mm ± である。青森県尻屋崎からは 34.5mm というさらに大きい M_1 を持った化石が発見されている (Saito, 1957)。

現生のイスラエル産オオカミ(図1.f)より明らかに大きい。

オオカミばかりでなく、最終氷期の終わりにかけて地中海東岸に棲んでいたさまざまな食肉類には小型化の傾向にあった。クマ(*Ursus*)、ブチハイエナ(*Crocuta*)、ヤマネコ(*Felis*)、ムナジロテン(*Martes*)についても言える(Kurtén, 1971)。しかしながら高緯度に位置する、例えばイギリス諸島のオオカミでは、ウルム氷期～完新世のM₁に小型化は生じていない(Kurtén, 1965)。

5. 「大小2種のオオカミ」の見方

大陸から日本列島への哺乳類の移住経路には三つにルートが想定されている(図3)。

(1) 中期更新世前半、およそ70年から50万年前に中国華南地方の動物群の渡来。万縣動物群と呼ばれる。(2) 中期更新世半ばから後半にかけて、およそ40万年前から20万年前、中国北部の周口店動物群の渡来。海水準が大きく低下した時代であり、朝鮮海峡・対馬海峡(陸橋)を介して日本列島への移住が起きた。(3) 後期更新世後半、およそ5万年前以降、樺太陸橋ルートを通じての、いわゆるマンモス動物群の渡来である(遠藤, 2002)。こうした陸橋も更新世のリス/ウルム間氷期(お

よそ15～10万年前)には本州と北海道の間に津軽海峡が、大陸と本土陸塊には朝鮮海峡がそれぞれ形成されたことで大陸からの移動を断たれたが、宗谷海峡は更新世後期(約1万2千年前)まで陸橋が成立していた(大嶋, 1990)。

ヨーロッパでは中期更新世の終わり頃(リス氷期、およそ25～15万年前)にオオカミは大型化し(Turner, 1995; Rook & Torre, 1996)、ウルム氷期後期にはシベリア各地の中期旧石器時代後期～後期旧石器時代後期の遺跡からオオカミの化石が広く出土し、北緯66度以北に位置するタイムール半島の遺跡からも出土している(木村, 1995)。つまり、大型化したオオカミはヨーロッパから東シベリアや極圏へと分布を拡大させ、さらにベーリング陸橋を越えて北米大陸へと進出していった。東シベリアのオオカミはアラスカのタイプであり(Goldman, 1944)、また近年のmtDNA解析(石黒, 2007)によれば、エゾオオカミは北米産オオカミのDNAに似るといふ。

本土陸塊への北方系オオカミの移住には二つのルートが考えられる。ルート2とルート3である(図3)。前記のように、およそ5万年前以降のウルム氷期には唯一北海道だけが間宮・宗谷海峡の陸橋を通じて東アジア大陸

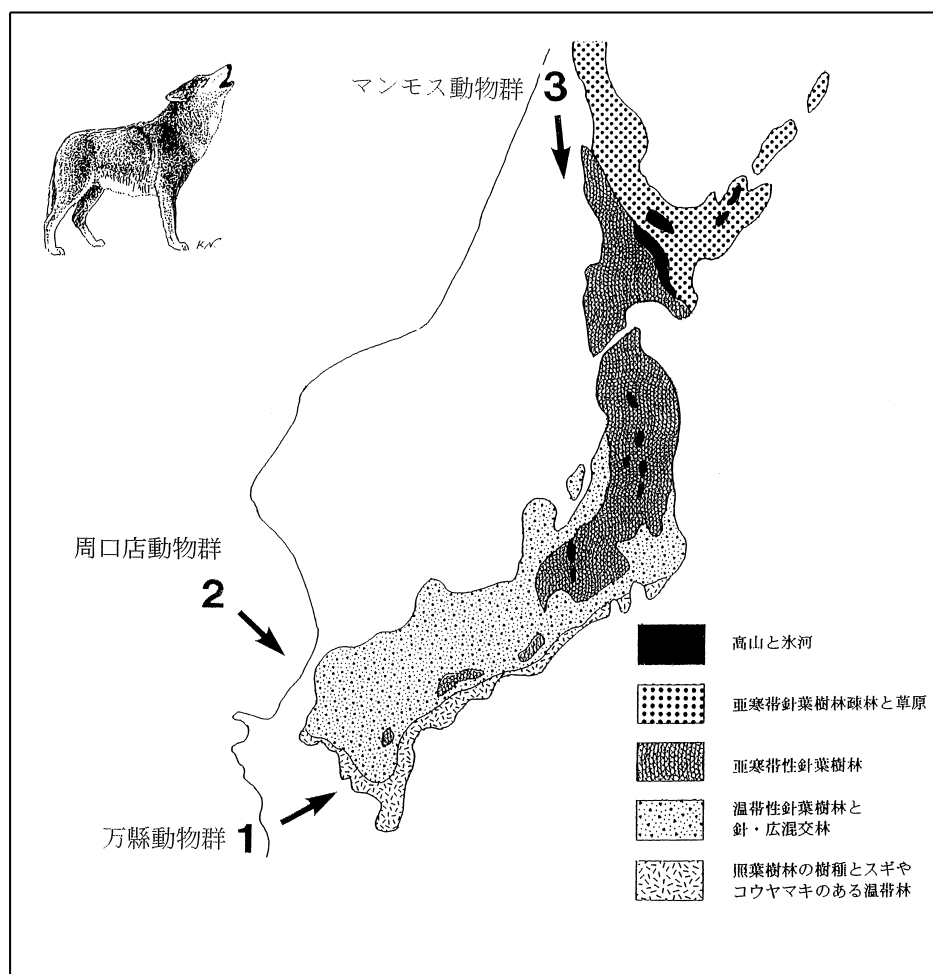


図3. 更新世における日本列島への哺乳類の移住経路と約2万年前の植生。
1: 中期更新世前半の東シナ海からのルート、2: 中期更新世半ばから後半の朝鮮陸橋ルート、3: 後期更新世後半の樺太陸橋ルート。朝鮮海峡と津軽海峡は形成されているが、宗谷海峡と北海道が陸続きであったことに注意。本文中の経路と年代については遠藤(2002)を参照。植生図は辻(1995)を改変(中村(1998)より)。

と陸続きであった。ルート2は、早い時期の朝鮮・対馬海峡の成立により本土への移住は阻害されたが、北方系のオオカミにとって、ルート3経由は本土陸塊に移住する機会を最も遅くまで与えていたはずである。エゾオオカミと同一亜種が樺太にも生息していたことから、シベリアオオカミやエゾオオカミなど北方系の大型オオカミはルート3で北海道に達し、さらに本土陸塊へ波及していったと考えられる。津軽海峡成立後も冬期に形成される氷の橋を伝って (cf. Banfield, 1954)、本土域へ渡る機会はあったであろう。

およそ30～25万年前の中期更新世後半に現われたナウマンゾウ (*Palaeoloxodon naumani*) は後期更新世の末期1万5千年前頃に絶滅した。それと同じ頃、ヘラジカ (*Alces alces*)、ステップバイソン (*Bison priscus*)、オーロックス (*Bos primigenius*) などが絶滅し、それよりやや遅れてヤベオオツノジカ (*Sinomegaceros yabei*) が絶滅した。このようにナウマンゾウの絶滅と前後して多くの大型植食獣が姿を消した。トラ (*Panthera tigris*)、ヒョウ (*Panthera sp.*)、ヒグマ (*Ursus arctos*) などの大型食肉獣も絶滅して本土陸塊の大型哺乳類相を主体とした群集はウルム氷期末期までに崩壊した (河村, 1991; 稲田, 1998)。大型有蹄類の欠落した後の群集で卓越した植食獣は中型のニホンジカ (*Cervus nippon*) とイノシシ (*Sus scrofa*) である。

オオカミのような大型食肉獣は本土のような大陸から隔離された島嶼では、大陸または大陸の環境に比べて、得られる食物の種数や現存量は限定されるだろう。また、トラやヒョウなどの大型の肉食獣が減少、または絶滅したことは、そのぶん競争に曝されることが緩和され、大型の捕食者に対する防衛のために体を大きく維持する必要はなくなるだろう。競争者や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されている (cf. Heaney, 1978; Lister, 1996)。オオカミの重大な天敵はトラである (Heptner & Naumov, 1967)。ロシア極東南部におけるオオカミの急速な増加はトラの生息数の減少、南部ではヒョウの減少と一致している。トラが普通にいるところでは、オオカミは非常に少ない (クチェレンコ, 1988)。

約1万年前はウルム氷期の非常に寒冷な気候が急激に温暖化した時期に当たる。植生配置は大きく変化した。だが、大型肉食獣でありながら、オポチュニストのオオカミは絶滅しなかった。島嶼化により体サイズを変化させ、小型化に伴い M_1 を縮小させた。すなわち、本土のニホンオオカミは更新世の大型オオカミの時系列的変異 (chrono-cline) に基づく矮小化 (図 1. q ~ n) と見るのが筆者 (中村, 1998) のこれまでの基本的な考え方である。

以上のような視点が成立しないならば、本土陸塊にはシベリア系の大型オオカミ (*Canis lupus*) とそれより小型のオオカミ (*Canis hodophilax*)、すなわち分類学が定義するところの、「大小2種」のオオカミが更新世を通じて同処的に生息していたか、またはシベリア系オオカミは更新世後期～完新世初期頃に絶滅し、別種の小型オオカミ (ニホンオオカミ) は温存されてきたということになる。これまでの知見では、一般に小型オオカミの出現は縄文以降である。縄文時代のニホンオオカミの出

土例は45に及んでいるが、その多くは前期以降から後晩期である (西本, 2004)。

では、日本本土の小型オオカミ、すなわちニホンオオカミの起源はどこに求められるのか。

中国の周口店第1地点から出土した標本を基準に *Canis variabilis* という小型の化石オオカミが Pei (1934) によって記載されている。*Canis variabilis* の化石 (以下、「周口店オオカミ」) は日本からは未発見である。Rook & Torre (1996) により「オオカミに似た原始的な種 (primitive wolf-like species)」と表現されている。ヨーロッパにおける「周口店オオカミ」の近縁種は中期更新世の化石種エトラスカスオオカミ (*Canis etruscus*) である。「周口店オオカミ」の M_1 (図 1. r) はニホンオオカミ (図 1.1 ~ m) より概して小さかったようである。

「周口店オオカミ」は中期更新世を中心に長期間にわたって繁栄し、周口店動物群の主要構成種 (Zheng et al., 1985) であったことから、ルート2経由 (図 3-2) で本土陸塊に移住して来なかったのはむしろ不思議なくらいである。「周口店オオカミ」のような小型オオカミの日本列島への渡来が化石発見により確証されて初めて「大小2種のオオカミの存在」を理解できるというものだろう。

「周口店オオカミ」は周口店第1地点出土記録に基づくならば、オオカミ (*Canis lupus*) と同処的に生息していたらしい (Zheng et al., 1985)。イヌ属の近縁種が共存できるには、それなりに体サイズに有意な種間差があることや狩りの方法や獲物の違いなどが要求される。西南アジア (イスラエル、ヨルダン、パレスチナ) にはキンイロジャッカルとインドオオカミ (*Canis lupus pallipes*) が同処的に生息している地域がある。前者の頭胴長は60～90cm、体重5～12kgに対し、後者では80～115cm、14～30kgであり、体サイズの差のほかに行動や食生態に違いがある (Qumsiyeh, 1966)。

「周口店オオカミ」は中国北部の周口店遺跡や藍田遺跡の人類遺跡 (Lower Paleolithic) サイトと結びついており、オオカミからイヌへの変化の途上でそのニッチを占めていた候補種のように考えられると指摘されている (Olsen et al., 1982)。そうしたサイトで「イヌ化したオオカミ」の個体群が増大した場合、分布が広がりニッチが等しい同種の野生個体群 (祖型) はイヌ化個体群との交配によって本来の姿を失い、あるいはハビタットを占有されるなどの競争によって消滅しても不思議はない (今泉, 1980)。イヌの家畜化は東アジアでなされたと考えるのが今では有力である (石黒, 2007)。西南アジアと異り、東アジアには「ジャッカル類的ニッチ」が空位となっている (図 1)。

6. おわりに

小原と長谷川 (2003) は本土産の小型オオカミの頭骨の骨口蓋後縁正中部が湾入し、これは本州、四国および九州の広い範囲から得られた頭骨に共通する形態上の特徴であり、これにより大陸型 (*Canis lupus*) とは容易に識別できることから、単なる島嶼型とは考えにくいとしてニホンオオカミを独立種 (*Canis hodophilax*) としてい

る。しかし直良 (1965, p.214) は韓国産のチョウセンオオカミ (図 2-2) にもこの特徴が出現することに触れているし、また逆に、米田 (1997) によって湾入していない広島県産のニホンオオカミの 1 例が報告されている。

頭骨の計測値に基づく多変量解析 (相見, 1999) によれば、ニホンオオカミの頭骨の特徴はオオカミ (*Canis lupus*) と在来犬 (*Canis familiaris*) の中間的位置にあるという。ニホンオオカミの頭骨の目視できる特徴には、前記の小原と長谷川の指摘の他に、いくつかの特異な点がある。例えば、九州のニホンオオカミでは下顎骨の筋突起が顕著に後方に反る傾向が安定して認められる (長谷川ほか, 2004, fig. 6 参照)。これはイヌやディンゴにも見られる特徴である (Olsen, 1985; Hemmer, 1990)。また、ニホンオオカミの聴胞 (鼓骨胞) が個体によっては小さく扁平であることが指摘されてきた (Abe, 1930; Pocock, 1935; 斎藤, 1938)。Ijiri (1941) によれば、これもイヌの一般的な特徴とされる。しかし大陸型のオオカミの聴胞では大きく凸面体で、ほとんど球体である。エゾオオカミやシベリアオオカミでは膨隆している (相見, 1999)。神奈川県立生命の星・地球博物館所蔵の北朝鮮産 2 標本 (KPM-NF0002302 ♂, 0002913 ♀) では雌雄とも膨隆している。エジプトジャッカルでも聴胞はイヌよりも豊満に膨隆している (Osborn & Helmy, 1980)。

ニホンオオカミのホロタイプ M₁ (20.5mm) をオオカミの最小亜種 (アラビアオオカミ)、ジャッカル類、オーストラリアの野生犬ディンゴ (*Canis familiaris*) 等と比較すると、イスラエル産のキンイロジャッカル基亜種 (*Canis aureus aureus*, 図 1. h) よりは大きい、アラビアオオカミ (*Canis lupus arabs*, 図 1. g) より小さく、平均値でキンイロジャッカルの大型亜種エジプトジャッカル (*Canis aureus lupaster*, 図 1. h) に近い。ディンゴの計測値 20.3 ± 0.8mm (今泉, 1980) とも大差はない。

M₁ サイズに限って言えば、ホロタイプはジャッカル類やイヌ的である。「特異な個体」であったのかもしれない。もとより、種の持つあらゆる特徴を 1 個体で完全に代表させることは本来不可能である。生物種には性差、個体差、年齢に伴う変化、また、ここで述べたような地理的変異や時代的变化があるからだ。ホロタイプの起源と分類学上の地位をさらに追求する必要がある。

謝辞

本論文をまとめるにあたり、故直良信夫博士、小原巖氏をはじめとして多くの研究者の資料を引用させていただいた。神奈川県立生命の星・地球博物館の樽創氏には適切な助言と多大なご協力をいただき、同じく長岡郁生、岡田泰明、木原ゆり子の諸氏には有意義なコメントをいただいた。また神奈川県立生命の星・地球博物館の荻部治紀氏にはライデン国立自然史博物館のホロタイプ剥製標本の写真をご提供いただき、大阪天王寺動物園の長瀬健二郎氏は同館飼育のチョウセンオオカミ写真の掲載許可でご協力下さった。小原巖氏はタイプ標本原記載論文の入手にご尽力下さった。神奈川県立生命の星・地球博物館の広谷浩子博士には標本調査にご便宜いただいた。これらのすべての方々に衷心より御礼申し上げる。

文献

- 阿部 永・石井信夫・伊藤徹魯・金子之史・前田喜四雄・三浦慎吾・米田政明, 2005. 日本の哺乳類 [改訂版]. 205pp. 東海大学出版会, 秦野市.
- Abe, Y. 1930. On the Korean and Japanese wolves. J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B, Div. 1: 33-37, 5pls.
- 相見 満, 1999. 絶滅したヤマイヌの研究. I. F. Report, (26): 40-53. 石田財団, 名古屋.
- Banfield, A. W. F., 1954. The role of ice in the distribution of mammals. J. Mammalogy, 35: 104-107.
- Blakston, T. W., 1883. Zoological indications of ancient connection of the Japan Islands with the continent. Trans. Asia Soc. Jap., 2: 126-140.
- Davis, S. J. M. & Valla F. R., 1978. Evidence for domestication of the dog 12,000 years ago in the Natufian of Israel. Nature(276): 608-610.
- Davis, S. J. M., 1981. The effects of temperature change and domestication on the body size of Late Pleistocene to Holocene mammals of Israel. Paleobiology, 7(1): 101-114.
- Dayan, T., D. Simberloff, E. Tchernov, E. & Y. Yom-Tov, 1992. Canine carnassials: character displacement in the wolves, jackals and foxes of Israel. Biological Journal of the Linnean Society, 45: 315-331.
- 遠藤秀紀, 2002. 哺乳類の進化. 383pp. 東京大学出版会.
- Goldman, E. A., 1944. The wolves of North America. Wildlife Instit., pp.389-632. Washington.
- 長谷川善和, 1941. 石器時代遺蹟出土日本産狼二種. 人類学雑誌 56: 590-602.
- 長谷川善和, 1998. 日本のオオカミ化石の変遷. 中村一恵・樽創・大島光春編, 1998. オオカミとその仲間たち—イヌ科動物の世界—. pp. 62-65. 神奈川県立生命の星・地球博物館.
- 長谷川善和・富田幸光・甲野直樹・小野慶一・野刈家 宏・上野輝彌, 1988. 下北半島尻屋崎地域の更新世脊椎動物群集. 国立科博専報, (21): 17-36, 8pls.
- 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遺骸. 群馬県立自然史博物館研究報告, (8): 57-77.
- Heaney, L. R., 1978. Island area and body size of insular mammals: evidence from the tri-colored squirrel (*Calloscirtus prevosti*) of Southeast Asia. Evolution, 32: 29-44.
- Hemmer, H., 1990. Domestication, the decline of environmental appreciation. 208pp. Cambridge Univ. Press.
- Heptner, V. G. & Naumov, 1967 (Eng. Ed. 1998). Mammals of the Soviet Union. Vol II, Part I a. 733pp. Science Publishers Inc., USA.
- Ijiri, N. A., 1941. Wolf-dog genetics. J. Genetics, 42: 359-414, pls 19-29.
- 今泉吉典, 1949. 分類と生態・日本哺乳類図説. 348pp. 洋々書房, 東京.
- 今泉吉典, 1960. 原色日本哺乳類図鑑. 196pp. 保育社, 大阪.
- 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(1): 27-33.
- 今泉吉典, 1980. イヌ科におけるイヌの系統的位. 在来家畜研究会誌, 9: 7-52.
- 稲田孝司, 1998. 絶滅動物と日本列島の旧石器人. 科学, 68: 345-352.
- 石黒直隆, 2007. イヌの分子系統進化. 生物科学, 58: 140-147.
- Jentink, F. A., 1892. Catalogue systématique des mammifères. Muséum D'Histoire Naturelle des Pays-Bas. Tome, p. 86.
- 金子浩昌, 1976. 加曾利南貝塚の動物. 杉原莊助編 加曾利南貝塚, pp.38-49. 中央公論美術出版, 東京.
- 木村英明, 1995. 寒冷地への適応戦略 化石にみる先史モンゴロイド. 米倉伸之編モンゴロイドの地球「4」極北の旅人, pp. 121-170. 東京大学出版会, 東京.
- 岸田久吉, 1925. 哺乳類圖解. 381pp. 日本鳥学会, 東京.
- Kishida, K., 1931. Notes on the Yesso wolf. Lansania, 3: 72-75.
- Kurten, B., 1965. The carnivora of the Palestine caves. Acta Zoologica Fennica, 107: 1-74.

- Kurten, B., 1971. The age of mammals. 236pp. Weidenfeld & Nicolson. London.
- 河村善也, 1991. ナウマンゾウと共存した動物. 亀井節夫 編著 日本の長鼻類化石, pp. 164-171. 築地書館, 東京.
- クチェレンコ, S. P., 1988 (藤巻裕蔵訳). ロシア極東南部の哺乳類 11. オオカミ. 釧路市立博物館報, (360): 7-9.
- Lister, A.M., 1996. Dwarfing island elephant and deer: processes in relation to time of isolation. in P. J. Miller ed. Miniture vertebrate, the implication of small body size, pp.277-292. Oxford Sci. Pub. London.
- 宮尾嶽雄, 西沢寿晃, 花村肇, 小安和弘, 1984. 早期縄文時代長野県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(2): 40-56.
- 中村一恵, 1998. 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, 1999. 宮ヶ瀬遺跡から出土したニホンオオカミの下顎骨標本について. 神奈川県立博物館研究報告(自然科学), (28): 107-108.
- 中村一恵, 2004. ニホンオオカミの頭骨記録. 神奈川県立博物館研究報告(自然科学), (33): 91-96.
- 直良信夫, 1965. 日本産狼の研究. 290pp. 校倉書房, 東京.
- 日本哺乳類学会編, 1997. レッドデータ 日本の哺乳類. 279pp. 文一総合出版, 東京.
- 西本豊弘, 2004. 縄文時代のニホンオオカミの出土例. 第8回動物考古学研究集会発表要旨集. 1tab, 1 pl.
- Nowak, R. M., 1995. Another look at wolf taxonomy. in Ecology and Conservation of wolves in a changing world eds. Carbyn L.N et al., Canadian Circumpolar Institute Occasional Publication Series, (35): 375-397.
- 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, 1990. 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. 神奈川自然誌資料, (11): 53-65.
- 小原 巖, 2002. ライデン国立自然史博物館所蔵のニホンオオカミ及び日本在来犬標本について. Animate, (3): 17-24.
- 小原 巖・長谷川善和, 2003. 群馬県上野村小倉山堅穴から発見されたニホンオオカミ頭骨. 群馬県立自然史博物館研究報告, (7): 35-39.
- Olsen, S. J., 1985. Origins of the domestic dogs, the fossil record. 118pp. The University of Arizona Press.
- Olsen, S. J., J. W. Olsen & G. Qui, 1982. The position of *Canis lupus variabilis*, from Zhoukoudian, in the ancestral lineage of the domestic dog, *Canis familiaris*. Vertebrate Palasiatica, 20(3): 264-267. (In Chinese with English abstract).
- Osborn, D. J. & I. Helmy, 1980. The contemporary land mammals of Egypt including Sinai. Fieldiana Zool. 5:1-579.
- 大嶋和雄, 1990. 第四紀後期の海峡形成史. 第四紀研究, 29: 193-208.
- Pei, W-C. 1934. On the carnivora from locality 1 of Choukoutien. Pal. Sin., Ser. C. 8:7-166., Fasc. 1, 26plts.
- Pocock, R. I. 1935. The race of *Canis lupus*. Proc.Zool, Soc. London, pp. 647, 686, 2pls.
- Qumsiyeh, M. B., 1996. Mammals of the Holy Land. 389pp. Texas Tect University Press.
- Rook, L. & D. Torre, 1996. The latest Villafranchian-early Galerian small dogs of the Mediterranean area. Aca zool. cracov. 39: 421-434.
- 斎藤 弘, 1936. 石器時代犬の體格とヤマイヌ鑑別私見. 日本犬, 5: 1-30, 1tab.
- 斎藤 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他の同資料に就いて. 博物館研究, 11: 27-31.
- 斎藤 弘, 1939. 満州顧郷屯発掘ノ犬科竝ニ日本ニテ発見セラレル化石に就いて. 第一次満蒙 學術調査研究団報告, 第二部第四編, 1-18, 1pl.
- Saito, H., 1957. The largest tooth of the wolf excavated in Japan. Jour. Mamma Soc. Japan., 1(4): 60-62.
- 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 Totigi Prefecture. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., Ser. 2, 23: 1-201, 32pls.
- Shikama, T. & G. Okafuji, 1958. Quaternary cave and fissure deposits and their fossils in Akiyosi district, Yamaguchi prefecture. Sci. Rep. Yokohama Nat. Univ., Ser.-2, (7): 105-112.
- 高井冬二, 1962. 只木層の脊椎動物化石. 人類学雑誌, 70: 36-40.
- Temminck, C. J., 1839. Over de kennis en de verbreiding der zoogdieren van Japan. Tijdschrift voor Natuurlijke Geschiedenis en Physiologie, pt5, 274-293.
- 辻 誠一郎, 1995. 日本の森の変遷6万年. 植物の世界, 8: 126-128.
- Turner, A., 1995. Evidence for Pleistocene contact between the British Isles and European continent based on distributions of larger carnivores. in Island Britain: a Quaternary perspective ed. R. C. Prece, Geological Society Special Publication, (96): 141-149.
- 米田政明, 1997. ニホンオオカミの頭骨をめぐって. 加計町史地誌編, pp. 183-196. 広島県加計町.
- Zheng, S., W. Weyn & W. Guodao, 1985. Late Cenozoic mammalian faunas of guide and Gonghe basins, Qinghai Province. Vertebrate Paleasiatica, 23(2): 89-134. (In Chinese with English abstract).

摘要

中村一恵, 2008. 日本産オオカミとその近縁亜種の下顎第1大臼歯・歯冠長比較. 神奈川県立博物館研究報告(自然科学), (37): 47-54. (Kazue Nakamura, 2008. A Note on the Length Variation of Lower Carnassial Tooth in the Japanese Wolves in Comparison with the Related Subspecies. Bull Kanagawa prefct. Mus. (Nat.Sci), (37): 47-54.)

既報の資料に基づき、エゾオオカミとニホンオオカミの2亜種の下顎第1大臼歯(M₁)・歯冠長をヨーロッパ・西南アジア地域の近縁亜種及び近縁種と比較した。本州の更新世後期の化石オオカミは現生のエゾオオカミやシベリアオオカミよりも大きく、ニホンオオカミ(島嶼型)のM₁はエゾオオカミやシベリアオオカミなど現生の北方大陸系のオオカミより小さい。ニホンオオカミを更新世起源の大型オオカミの島嶼陸封に起因する矮小型と位置づけた。ニホンオオカミのホロタイプ標本M₁は顕著に小さく、他のニホンオオカミ個体群(丹沢産)とは不連続性を帯びている。

(受付2007年12月11日;受理2008年1月10日)