

オオカミやヤマイヌと呼ばれたシーボルトが残した ニホンオオカミ標本の謎

石黒直隆^{1),2)†} 松村秀一²⁾ 寺井洋平¹⁾ 本郷一美¹⁾

1) 総合研究大学院大学 (〒240-0193 三浦郡葉山町湘南国際村)

2) 岐阜大学 (〒501-1193 岐阜市柳戸1-1)

The mystery of Japanese Wolves Called Ookami or Yamainu in the Siebold Collection

Naotaka ISHIGURO^{1),2)}, Shuichi MATSUMURA²⁾, Yohey TERAI¹⁾
and Hitomi HONGO¹⁾

1) Graduate University for Advanced Studies, Hayama, 240-0193, Japan

2) Faculty of Applied Biological Sciences, Gifu University, 1-1 Yanagido,
Gifu, 501-1193, Japan

(2020年8月25日受付・2020年11月27日受理)

はじめに

日本には明治の中頃まで、2種類のオオカミが棲息していた。北海道に棲息していたエゾオオカミ (*Canis lupus hattai*, Kishida 1931) と [1], 本州, 九州, 四国に棲息していたニホンオオカミ (*Canis lupus hodophilax*, Temminck 1939) である [2]。エゾオオカミの絶滅は、明治22年頃といわれ、正確なところはわかっていない。明治初期の北海道開拓時代に多くのエゾオオカミが捕獲されたが、現存する剥製標本は、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター植物園の2体のみである。一方、ニホンオオカミの剥製標本は、国内に3カ所 (国立科学博物館, 東京大学農学部, 和歌山県立自然博物館) と海外に1カ所 (オランダ, Naturalis Biodiversity Center in Leiden: 国立自然史博物館) に保管されている。エゾオオカミが大陸のシンリンオオカミに形態的に似ているのに比べ、ニホンオオカミは小型でオオカミらしくない形相を示している。国内の3剥製標本は、発見後作り直しているが、3体とも統一観がなく、大きさや容姿が異なっている。オランダ国立自然史

博物館に保管されている剥製標本は、江戸時代に長崎出島に滞在していたドイツ人医師シーボルト (Philipp Franz von Siebold: 1796~1866年) が蒐集し、オランダに送ったものとされており保存状態はよい。また、毛皮などの仮剥製のニホンオオカミ標本は、国内のほか、海外にも保管されている。有名なのは、明治38 (1905) 年にアメリカの鳥獣標本採集家アンダーソン (Malcolm Playfair Anderson) が奈良県東吉野村鷲家口で猟師から購入し、英国の自然史博物館に送った「最後のニホンオオカミ」である。さらに、ドイツのベルリン自然史博物館 (Museum für Naturkunde in Berlin: フンボルト博物館) にも、保存状態のよい毛皮が保管されている。

ニホンオオカミに関する研究は、頭骨の形態的な計測からなされてきた。戦後、最も多くニホンオオカミの骨標本を観察し、ニホンオオカミの特徴をまとめるとともに、家犬との関係について言及したのが直良信夫 [3] である。また、日本犬研究家の斉藤弘吉 [4] は、早くから海外に保管されているニホンオオカミの頭骨に注目し、ライデン、ドイツ、ロンドンに保管されていたニホ

† 連絡責任者: 石黒直隆 (総合研究大学院大学)

〒240-0193 三浦郡葉山町湘南国際村 ☎ 046-858-1500(代) FAX 046-858-1542

E-mail: ishiguna@gifu-u.ac.jp

† Correspondence to: Naotaka ISHIGURO (Graduate University for Advanced Studies)

Hayama, Miura-gun, 240-0193, Japan

TEL 046-858-1500 FAX 046-858-1542 E-mail: ishiguna@gifu-u.ac.jp

ンオオカミの頭骨の石膏剥製を取り寄せて、日本に残存する頭骨標本と比較検討した。さらに平岩米吉 [5] は、犬やオオカミの生態、行動と歴史を幅広く研究し、海外の標本と比べながらニホンオオカミの特徴について記述した。このように、ニホンオオカミの特徴を記述する上で、絶えず引用されるのが、海外の博物館に保管されているニホンオオカミの標本である。なかでもシーボルトが江戸時代に大阪天王寺で購入し [6]、オランダのライデン博物館の初代館長テミンク (Coenraad Jacob Temminck: 1778~1858年) に送った頭骨標本が、ニホンオオカミのタイプ標本となっている。このタイプ標本の学名やそれにまつわる混乱については本文中で詳しく説明するが、タイプ標本が海外の博物館にあることで、ニホンオオカミの形態や分類に関する国内での研究は遅れた。

さらに、ニホンオオカミの呼び名が多様 (オオカミ, オオカメ, オイノ, オカメ, オイス, ヤマイヌなど) であったことも混乱の原因の一つである [7]。ニホンオオカミという呼び名は戦後に定着したものであり、江戸時代は地域によっては、ヤマイヌと呼ぶことが多かった。つまり、オオカミとヤマイヌを明確に区別する基準などは、江戸時代にはなかったのである。シーボルトは大阪天王寺でオオカミとヤマイヌを購入したと記述している。購入したオオカミとヤマイヌは出島で飼った後オランダに送られたが、受け取ったテミンクは、オオカミとしながらも、ヨーロッパのオオカミと形態的に異なることから、タイリクオオカミの亜種 (*Canis lupus hodophylax*) ではなく *Canis hodophylax (hodophilax)* が正しいと命名した [2]。これが原因で日本のオオカミは、長年にわたり日本の固有種として議論されてきた。

ニホンオオカミの学術的な分類について、戦後に本格的に取り組んだのが今泉吉典 [8, 9] である。今泉は、世界のおもなオオカミ及び犬などの動物の頭骨の形態 11 形質を数量分類法にて解析し、ニホンオオカミは固有種であるとし、テミンクの学名を支持した。その後、小原 巖 [10] や中村一恵 [11] も、最終的には今泉の説を支持している。一方、Ishiguro ら [12] は、形態的にニホンオオカミと同定された国内の骨標本からミトコンドリア (mt)DNA を分離し、mtDNA の系統解析からニホンオオカミは、タイリクオオカミの一亜種であることを初めて報告した。その後、mtDNA ゲノム解析からエゾオオカミやニホンオオカミの分岐年代を明らかにし、エゾオオカミは 5,700~13,700 年前にタイリクオオカミから分岐しているのに比べて、ニホンオオカミは、それよりも遙かに古く 92,200~124,700 年前に分岐しているとした [13-15]。










ニホンオオカミを遺伝的に系統分類する上で、絶えず基準として考えなければならないのがライデンのタイプ標本である。しかし、ニホンオオカミは絶滅種であるゆ

えに、タイプ標本の骨から骨粉を採取することは困難である。2017 年 12 月、石黒はニホンオオカミの mtDNA ゲノム分析の結果の報告を兼ねてライデンの国立自然史博物館を訪問した折、偶然にも収蔵庫 (当時は博物館が修復中で一般公開が禁止) に案内され、タイプ標本を見る機会を得た。それを機会に、DNA 分析用として鼻腔にわずかに残る腹鼻甲介の骨片の提供を受けることが可能となった。その後、ベルリン自然史博物館からも、同様にニホンオオカミの 3 標本から腹鼻甲介の資料提供を受けた。本総説では、ライデンとベルリンの両博物館から資料提供を受けたニホンオオカミの標本の mtDNA 分析の結果を中心に、これまで謎とされてきたシーボルトが残したニホンオオカミの標本について、その経緯と混乱の歴史をまとめてみた。

シーボルトが蒐集したオオカミとヤマイヌの標本

シーボルトが残した標本とされる 3 つの頭骨と剥製標本を表 1 の A に示した。Jentink [16] は、3 つの頭骨を Jentink a, b, c と分類している。標本 Jentink a は、形態的な特徴から、その後犬と同定された [8]。ニホンオオカミのタイプ標本とされるのが Jentink c とその剥製標本である。シーボルトは、1826 年に商館長のデ・ステュルレル (Johan Willem de Sturler) とともに江戸参府の帰路の途中、大阪天王寺でオオカミと野生の犬 (ヤマイヌ: Jama-inu) を購入し、出島に持ち帰って飼ったと記述している [6]。その時に持ち帰ったオオカミに由来する頭骨が Jentink b に、ヤマイヌが Jentink c に相当するものと思われる。出島で飼育していたオオカミとヤマイヌの容姿は、シーボルトの絵師ヴィルヌーヴ (Carl Hubert de Villeneuve) がスケッチに残している [17]。ヤマイヌは、左足に腫瘍があったことから、立てなかったといわれており、剥製標本の左足には縫い合わせた痕がみられる (山根一真: 山根一真の動物事件簿 第 14 回, Sinra, 4, 125-131 (1997))。江戸参府の往路の途中でも京都でオオカミを購入したようで、殺して毛皮を取って送ったが、大阪への航海中に船が難破して失ったとシーボルト自身が記録に残している [17]。シーボルトは、飼育していたヤマイヌのことを以下のように記している。「私は数年間ケージの中でそれを飼育したが、犬ほど親密でなく愛着をまったく示さなかった。飼いなれて鎖から解き放たれて走り回るようになるとは決して思えなかった。それは、春の夜のみ時々遠ぼえした (その動物の毛皮は、博物館にある)」。オオカミに関しても以下のように記述している。「小さいオオカミを購入し、1828 年まで出島で飼育した。一般的にそのオオカミは、ヤマイヌに似ていたが、小さくやせていた。それは、絶えず活発に動き、すばやくて、飼いならしにくく、野生的で用心深い。オオカミの頭は、ヤマイ

表1 ライデンとベルリンの博物館に保管されているニホンオオカミの標本

A ライデン・国立自然史博物館に保管されている標本 (シーボルトの標本)				
標本番号	RMNH.MAM.39182	RMNH.MAM.39183	RMNH.MAM.39181	
標本略名	Jentink a Paralectotype	Jentink b Paralectotype	Jentink c Lectotype	
採取者	Bürger 犬	Siebold ニホンオオカミ	Bürger (Siebold ?) ヤマイス	
標本写真				
付属標本	全身骨格			剥製標本
腹鼻甲介				
B ベルリン自然史博物館に保管されている標本				
標本番号	ZMB_Mam_022326	ZMB_Mam_042983	ZMB_Mam_048817	
旧標本番号	An 25546			
提供者	Dönitz より Nehring のタイプ標本	Pryer より	Rex and Co. より	
標本写真				
付属標本		全身骨格		毛皮

ヌのものに比べたら明らかに異なっていた」。シーボルトは、大阪天王寺で購入したオオカミとヤマイスを風貌や行動などから、明らかに異なる動物と認識していた。

ニホンオオカミのタイプ標本と形態的特徴

オランダに送られたとされるオオカミとヤマイスの標本は、シーボルトが有名なシーボルト事件に巻き込まれたことにより、その記録があいまいとなっている。シーボルトが国外永久追放された後も、蒐集品を整理して発送に当たったのがシーボルトの助手をしていたビュルガー (Heinrich Bürger) である。記録上は、ビュルガーが標本 Jentink c を蒐集してオランダに送ったことになっている [10, 17]。オランダに送られたオオカミとヤマイスの標本 (3 種類の頭骨と剥製) は、テミンクにより *Canis hodophilax* と命名された。テミンクは有名な書籍 *Fauna Japonica* (日本動物誌, 1842~1844) に Jentink c の剥製標本を *Canis hodophilax* の学名をつけて記載したことにより、ヨーロッパ中に広く知られることになった [18]。もし、テミンクがシーボルトから送られたオオカミとヤマイスを別な動物と認識していたら、*Canis hodophilax* の単一名にならなかったかもしれないが、テミンクはシーボルトと十分にコミュニケーションをとることなく、頭骨と剥製標本を *Canis hodophilax* (タイリクオオカミ: *Canis lupus* とは異なる

種) と命名した。剥製標本の木の台座の下には「Jamainu: ヤマイヌ」と走り書きされている。つまり、シーボルトが蒐集したオオカミが Jentink b で、ヤマイスが Jentink c であることの区別がテミンクには伝わらなかったのであろう。いずれにしても、日本のオオカミの学名が *Canis hodophilax* となり、今日までニホンオオカミの分類上の混乱をもたらす根源となったのである。

シーボルトの蒐集した Jentink b と Jentink c の標本には、形態的に違いがあることが以前より指摘されていた (表 2)。ニホンオオカミの頭骨の最大頭骨長は、およそ 203~236mm の範囲であるとされる [4]。シーボルトの標本 Jentink c は 186mm で Jentink b やベルリンのニホンオオカミの標本と比べても小さい。Jentink c にはニホンオオカミの形態的特徴とされる口蓋骨後縁正中部の湾入がみられるものの、その他の特徴である前翼孔の二分や鼓室胞の扁平形態などの特徴は見られない (表 2)。つまり、形態的な計測値から、Jentink c をニホンオオカミの範疇に含めてよいのか迷ったのかもしれない。また、シーボルトが指摘しているように、ヤマイスはオオカミとは別の動物と考えるべきなのかもしれないが、骨標本には共通点も存在する。今泉 [9] は、Jentink c をニホンオオカミと考えて、特徴的な形態形質を数量分類法で解析した。その結果、ニホンオオカミはタイリクオオカミや犬とは形態的に異なることを指摘

表2 オランダとドイツの博物館に保管されているニホンオオカミとされる骨標本の計測値と特徴

保管場所	国立自然史博物館 (オランダ・ライデン)			ベルリン自然史博物館 (ドイツ)		
	RMNH.MAM. 39182	RMNH.MAM. 39183	RMNH.MAM. 39181	ZMB_Mam_ 022326	ZMB_Mam_ 042983	ZMB_Mam_ 048817
標本略名	Jentink a	Jentink b	Jentink c (タイプ標本)	旧番号: An 25546		
分類	犬	ニホンオオカミ	ヤマイヌ	ニホンオオカミ	ニホンオオカミ	ニホンオオカミ
骨の主な計測値(mm) ^{a)}						
頭骨 頭蓋最大長	209.5	223	186	214	202	欠損により計測不能
基底最大長	196.2	206	174	192	187	欠損により計測不能
頬骨幅	112.2	126.1	110	123	107	104
上顎第4前臼歯長	18.3	22	18	左:21.4 右:20.5	左:19.9 右:20.1	左:18.5 右:19.1
下顎第1臼歯長	20.5	26	20	左:26.0 右:25.2	左:24.8 右:25.2	左:23.1 右:22.1
骨の特徴						
口蓋骨後縁正中部	わずかに突出	湾入	湾入	湾入	湾入	湾入
前翼孔		左右:2分	左右:2分なし	左右:2分	左右:2分	左右:2分
鼓室胞		扁平	丸み	扁平	扁平	扁平
mtDNA 解析	イヌ型	ニホン オオカミ型	ニホン オオカミ型	ニホン オオカミ型	増幅できず 不明	ニホン オオカミ型
8塩基の 挿入/欠失 ^{b)}		欠失 (グループB)	欠失 (グループB)	挿入 (グループA)	不明	欠失 (グループB)

a) : 宮本典子 (和歌山大学教育学部紀要 自然科学, 51, 23-32, 2001) 及び小原 巖 (Jentink a の計測値) [10] を引用

b) : mtDNA の D ループの 8 塩基の挿入 (グループ A) と欠失 (グループ B) により 2 群に分類 [22]

し、テミンクが命名した *Canis hodohilax* の固有種名を支持した。

海外のニホンオオカミ標本の mtDNA 分析

2017年、ライデンの国立自然史博物館への訪問を期に、私たちは、ライデンの3つの標本 (Jentink a, b, c) の DNA 分析の機会を得た。資料の提供を受けたのは、鼻腔内にわずかに残る腹鼻甲介の骨破片 (表 1A, 矢印) であった。腹鼻甲介は軟骨で薄く、空気にさらされることから、骨の中の DNA の保存状態が悪い。標本 Jentink a で 240bp の mtDNA 配列、Jentink b と Jentink c で幸運にも mtDNA ゲノムまで解析を進めることができた [19]。その結果、Jentink a はイヌ型の配列を示して、犬であることが改めて確認された。一方、Jentink b と c からはニホンオオカミ型の配列が検出された (表 2)。mtDNA は母系遺伝することから、ヤマイヌ Jentink c はニホンオオカミの母系形質を有していることが明らかになった。

ライデンの国立自然史博物館に続き、私たちはニホンオオカミを保管しているベルリン自然史博物館や英国自然史博物館ともニホンオオカミの資料提供に関して交渉を粘り強く続けてきた。その結果、英国自然史博物館からは良好な返事は得られなかったが、ベルリン自然史

博物館からは、ライデンと同様にニホンオオカミの頭骨 3 標本から腹鼻甲介の資料提供を受けた。ベルリン自然史博物館に保管されているニホンオオカミ 3 標本を表 1 の B に示した。標本番号 ZMB_Mam_048817 の後頭部の一部が削除されていることを除いて、3 標本とも保存はよく、一部の標本でその骨格標本や毛皮標本まで保管されていた [20]。特に、標本番号 ZMB_Mam_022326 (旧番号 An25546) は、テミンクがニホンオオカミにつけた学名 *Canis hodohilax* に疑問をもったネーリング (Nehring A) が、新たな学名 *Lupus japonicus* あるいは *Canis lupus var japonica* を提案した基準標本である [21]。提案した学名をみるかぎり、ネーリングはニホンオオカミをタイリクオオカミの一亜種と認識していることが理解できる。ベルリン自然史博物館に保管されていた3つのニホンオオカミの標本は、大きさ及び形態的な特徴ともニホンオオカミであった (表 2)。ベルリン自然史博物館の標本の遺伝子解析の結果を表 2 に示した。残念ながら標本番号 ZMB_Mam_042983 からは mtDNA が増幅できなかったが、標本番号 ZMB_Mam_022326 では 223bp の配列、標本番号 ZMB_Mam_048817 では mtDNA ゲノム解析まで進めることができた [19]。

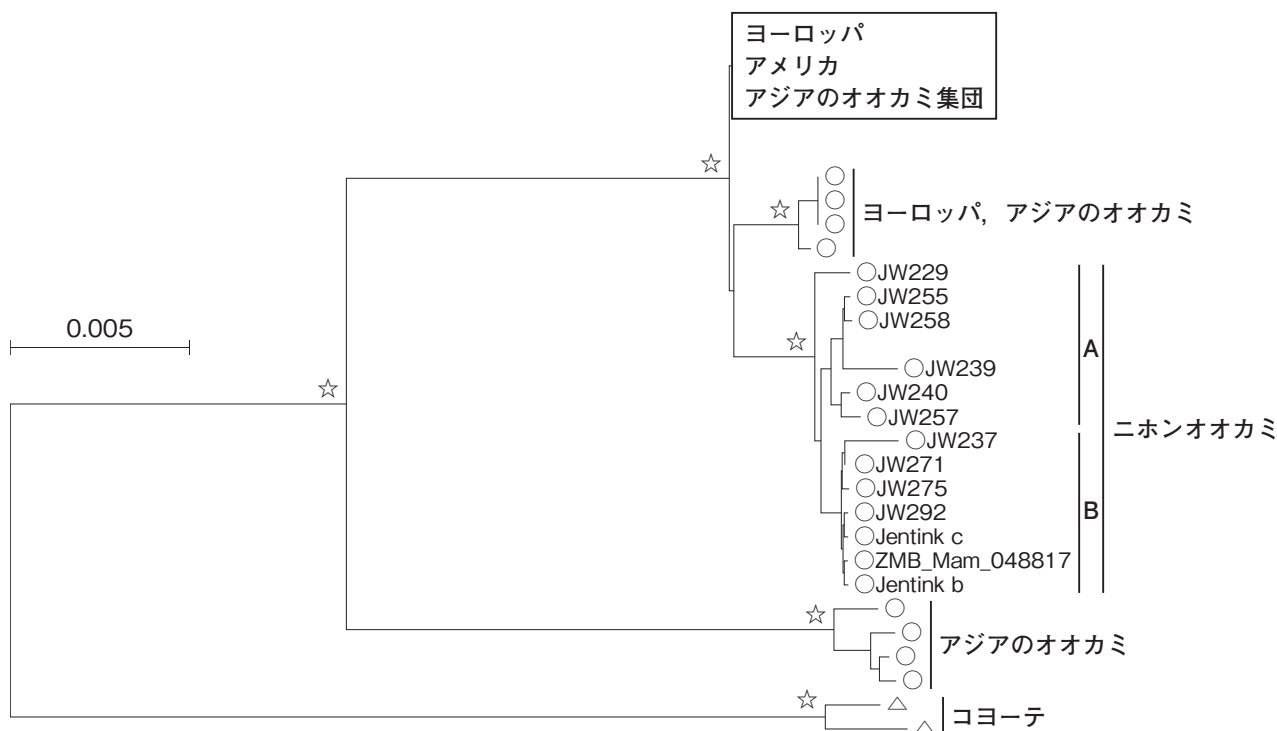


図 オオカミ集団の中でのニホンオオカミの位置づけ
 mtDNA ゲノムの系統樹 (コヨーテ [△] を外群にしたときの近隣結合法) [19]
 系統解析に用いたニホンオオカミの標本
 グループ A: JW229 (高知), JW255 (山梨), JW258 (長野), JW239 (神奈川), JW240 (熊本), JW257 (広島)
 グループ B: JW237 (神奈川), JW271 (岩手), JW275 (島根), JW292 (奈良), Jentink b, Jentink c,
 ZMB_Mam_048817
 ☆: ブートストラップが95%以上を示す.

ニホンオオカミの系統解析

著者ら [15] は、以前にエゾオオカミ 2 サンプルとニホンオオカミ 6 サンプルの mtDNA ゲノムを用いてオオカミ集団での系統解析を行った。今回は、海外に保存されていたニホンオオカミなどの 3 サンプル (Jentink b, Jentink c, ZMB_Mam_048817) と国内のサンプルで mtDNA ゲノムまで解析した 10 サンプルを含めて計 13 サンプルについて系統解析を行った [19]。その結果を図に示したが、ニホンオオカミはまとまった単系統を形成しており現生のヨーロッパやアメリカのタイリクオオカミとは少し離れたところに位置する。たとえば、タイリクオオカミとコヨーテとの分岐年代を 100 万年とした場合、ニホンオオカミの分岐年代は約 10 万年となり、前回の論文で報告した 92,200~124,700 年前の範囲内に入る [15, 19]。

著者ら [22] は、先の論文で、ニホンオオカミは、mtDNA の D-ループ上の 8 塩基の挿入/欠失で大きく 2 群 (8 塩基を有するグループ A と 8 塩基を欠失したグループ B) に分かれることを報告した。さらに、8 塩基の挿入/欠失以外にも mtDNA ゲノム上で、両グループ間の 9 カ所において塩基置換が観察されている [19]。

このことは、両グループがかなり古い時代に分岐していることを示唆している (図)。この挿入/欠失等は、ニホンオオカミ特有の変異であり、他のオオカミには観察されないことから、ニホンオオカミが大陸のオオカミから分岐して日本列島内に閉じ込められた後に生じた変異であることが推測される。さらに、ニホンオオカミ間の詳しい系統解析から、グループ A の JW229 が最も古く、それ以外のグループ A とグループ B もかなり古い時代に分岐したことが推察された [19]。しかしながら、両グループ間での地理的な偏りや分布の違いは確認されなかった。

再度オオカミとヤマイヌについて

ヤマイヌについて、以前より 3 つの可能性 (①ニホンオオカミとヤマイヌは同一である、②ニホンオオカミとは別の動物種である、③野生の犬か、あるいはニホンオオカミと犬の交雑種である) がいわれてきた。これまでの私たちの研究や今回明らかになったシーボルトのヤマイヌ Jentink c 標本の mtDNA 解析の結果から、イヌ型やニホンオオカミ型以外の特別な mtDNA 配列を有する個体は見つかっていない。このことは、ヤマイヌという特別な動物種は存在しなかったことを意味している。そ

うすると、残りは上記①と③の可能性である。古くはオオカミやヤマイヌの「呼び名」を区別することなく用いてきたのだとして、オオカミとヤマイヌは動物学的に同一であり、ニホンオオカミは Jentink c の標本も含めて形態や行動にいたるまで変化に富んだ動物種であったと考えるのは少し無理がある。形態的にはニホンオオカミと犬の両方の特徴をもち、母系遺伝する mtDNA がニホンオオカミのものであることから判断すると、Jentink c 標本はニホンオオカミと犬の交雑種である可能性が高い。しかし、mtDNA のみの解析で交雑種と断定するのは難しい。以前に、私たちはヤマイヌと呼ばれる神奈川県下の標本を DNA 分析したことがあるが、mtDNA はイヌ型であった [23]。江戸時代、地域によっては「大犬」や「かせき」といって、ニホンオオカミか犬か区別ができにくい犬科の動物が多く棲息していたことが記録に残されている [7, 24, 25]。つまるところ、江戸時代にニホンオオカミと犬の交雑種が棲息していたことを証明するためには、mtDNA 解析以外に核ゲノムの解析が必要となる。その意味でも、シーボルトの Jentink c は貴重な資料といえる。

おわりに

これまで DNA 分析が難しいと考えられていたライデンのニホンオオカミのタイプ標本に関して、偶然にも DNA 分析を行う機会を得た。また、ネーリングが新たな学名を提案したベルリン自然史博物館に保管されているニホンオオカミの標本についても DNA 分析を行うことができた。絶滅種のタイプ標本の DNA 分析は、標本自体に傷をつけられないなど大きな制約があるが、今回、幸運にも鼻腔内部にわずかに腹鼻甲介が残っていたことから、標本自体に大きな傷をつけることなく試料採集が可能となり、DNA 分析に至った。古い標本をていねいに保管していただいた両博物館に感謝したい。

1826 年にシーボルトが大坂天王寺で購入し、長崎出島で飼った後にオランダに送ったとされるオオカミとヤマイヌは、当時のいろいろな混乱の中、オオカミの頭骨 (Jentink b)、ヤマイヌの頭骨 (Jentink c) とその毛皮のみがオランダに届いたと思われる。残念ながら、オオカミの毛皮は届かなかった。もし、オオカミの毛皮が届いていたら、テミンクの命名にも変化があったかもしれない。テミンクは届いた標本を *Canis hodohilax* と命名した。送られてきた標本を *lupus* と明記しないで、この学名をつけた真意は今となってはわからない。確かに、ヨーロッパのオオカミとは形態的に大きく異なることから、*lupus* と記すのを躊躇したかもしれないが、この学名がその後、ニホンオオカミの分類に大きな混乱をもたらしたことは事実である。シーボルトとテミンクの間には確執があったといわれるが、その真実については不明

である。テミンクは *Fauna Japonica* の中でヤマイヌの剥製を掲載しており、オオカミとの関係についてはあいまいになっている。後にシーボルトは、このことを強く批判している。シーボルトは本草学 (小野蘭山「本草綱目啓蒙」に代表される中国の薬物学：そこでは「狼」オオカミと「豺」ヤマイヌを区別していた) の影響を受けたことから、オオカミとヤマイヌを別の動物としていたが、テミンクは、意図してか？ 意図しないのか？ オオカミとヤマイヌをあいまいに扱った。テミンクの残した記述をみるかぎり、ヤマイヌとオオカミを混同したのか？ あるいは意図的にあいまいにしたのか？ 読み取れない。書籍 *Fauna Japonica* は、当時としてはとても高価で訂正の効かない出版物であり、数年にわたって出版されたことから、シーボルト自身もそこまで注意が行き届かなかったのではないかと考えられる [17]。いずれにしても、シーボルトの残したニホンオオカミの標本とその学名は、シーボルトとテミンクの間を知る上で興味深い事例であるが、後世のわれわれにとっては厄介な謎となった。また、日本においても形態形質の数量分析から、ニホンオオカミは固有種とされ *Canis hodohilax* の学名が一部で支持されてきた。確かにニホンオオカミは現生のタイリクオオカミにはみられない形態的特徴を多く有している。しかし、mtDNA の系統解析からはタイリクオオカミの一亜種である。ニホンオオカミの系統解析のところでも記したが、ニホンオオカミは約 10 万年前に分岐し日本列島に閉じ込められたオオカミであることから、大陸のオオカミの影響を受けることなく古いオオカミの特徴を色濃く残したのかもしれない。

海外には今回解析した標本以外に、英国の自然史博物館にニホンオオカミの標本が 2 体ある。一つは「アンダーソンのオオカミ」といわれる奈良県東吉野村産の最後のニホンオオカミであり、もう一つは秩父産のニホンオオカミの頭骨である。私たちは、英国の標本の DNA 分析には至らなかったが、ヨーロッパの研究グループが現在分析中と聞いている。奈良県産のニホンオオカミとして、私たちは岸田日出男が保有していた標本 (JW292: 奈良県大淀町教育委員会蔵) を分析した。標本 JW292 は「アンダーソンのオオカミ」と捕獲地が近いことから、mtDNA 配列は近いのではないかと推測している。いずれにしろ、「アンダーソンのオオカミ」の mtDNA 配列の公表が待たれる。

本総説においても、シーボルトのヤマイヌ Jentink c は、形態的な特徴と mtDNA 配列の結果から、ニホンオオカミと犬の交雑の可能性を指摘した。この疑問に答えるためには核ゲノムの解析が必要である。現在、私たちはニホンオオカミと犬 (日本犬) の核ゲノム解析を進めている。標本 Jentink c からわずかに抽出できた核ゲノムのデータは、本来のニホンオオカミの核ゲノムとは少

し異なっていることが示されている。今後、ニホンオオカミとヤマイヌの核ゲノムの解析結果が明らかになることにより、交雑の可能性が明らかにできるものと考えている。さらに、日本在来犬である秋田犬や柴犬は、以前より遺伝学的にオオカミに近い犬種といわれてきた[26]。現に、私たちは[12, 13]、25年ほど前に採取した犬の血液サンプル中にニホンオオカミのmtDNA配列を有する個体を検出している。秋田犬や柴犬などの日本在来犬に、どの程度ニホンオオカミの血が混ざっているのか興味深い。ニホンオオカミの核ゲノム解析は、これまでわからなかった日本犬の成り立ちの謎を解き明かしてくれるかもしれない。

ニホンオオカミの資料を提供していただいたライデンの国立自然史博物館の学芸員のMr. Pepijn Kammingaとベルリン自然史博物館のMr. Steffen Bockに深謝する。また、私の友人で私たちの研究を絶えず支えてくれた日本動物研究家のDr. Holger Funkに感謝する。

引用文献

- [1] Kishida K : Notes on the Yesso wolf, *Lansania*, 3, 72-75 (1931)
- [2] Temminck CJ : Over de kennis en de verbreiding der zoogdieren van Japan, *Tijdschrift voor natuurlijke geschiedenis en physiologie*, 5, 273-293 (1839)
- [3] 直良信夫 : 日本産狼の研究, 10-205, 校倉書房, 東京 (1965)
- [4] 斉藤弘吉 : 日本狼総論, 日本の犬と狼, 217-228, 雪華社, 東京 (1964)
- [5] 平岩米吉 : 狼—その生態と歴史—, 84-283, 築地書館, 東京 (1992)
- [6] シーボルト : 江戸参府紀行, 斉藤 信訳, 東洋文庫, 87, 240-242, 平凡社, 東京 (1967)
- [7] 菱川晶子 : 名称から辿る狼観, 狼の民俗学 人獣交渉史の研究, 199-229, 東京大学出版会, 東京 (2009)
- [8] 今泉吉典 : 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 (1970)
- [9] 今泉吉典 : ニホンオオカミの系統的地位について 2. イヌ属内での頭骨における類似関係, *哺乳動物学雑誌*, 5, 62-66 (1970)
- [10] 小原 巖 : 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 (2002)
- [11] 中村一恵 : 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 (2014)
- [12] Ishiguro N, Inoshima Y, Shigehara N : Mitochondrial DNA analysis of the Japanese wolf (*Canis lupus hodophilax* Temminck, 1839) and comparison with representative wolf and domestic dog haplotypes, *Zool Sci*, 26, 765-770 (2009)
- [13] 石黒直隆 : 絶滅した日本のオオカミの遺伝的系統, *日獣会誌*, 65, 225-231 (2012)
- [14] Ishiguro N, Inoshima Y, Shigehara N, Ichikawa H, Kato M : Osteological and genetic analysis of the extinct Ezo wolf (*Canis lupus hattai*) from Hokkaido Island, Japan, *Zool Sci*, 27, 320-324 (2010)
- [15] Matsumura S, Inoshima Y, Ishiguro N : Reconstructing the colonization history of lost wolf lineages by the analysis of the mitochondrial genome, *Mol Phylogenet Evol*, 80, 105-112 (2014)
- [16] Jentink FA : Catalogue ostéologique des Mammifères (Singes, Carnivores, Ruminants, Pachydermes, Sirènes et Cétacés), *Muséum d'histoire naturelle des Pays-Bas*, 9, 71-73, Leiden (1887)
- [17] Funk H : A re-examination of C.J. Temminck's sources for his descriptions of the extinct Japanese wolf, *Arch Nat hist*, 42, 51-65 (2015)
- [18] von Siebold PF (editor), Temminck CJ, Schlegel H, de Haan W : *Fauna Japonica*, 38 (1842-44)
- [19] Matsumura S, Terai Y, Hongo H, Ishiguro N : Analysis of the mitochondrial genome of Japanese wolf specimens in the Siebold collection, Leiden, *Zool Sci* (2020) in press
- [20] 八木 博, 井上百合子, 大場列夫, 森田正純 : ベルリン自然史博物館に所属するニホンオオカミ3個体標本 : 頭骨, 全身骨格, 毛皮について, *Animate*, 13, 76-81 (2016)
- [21] Nehring A : Ueber dachs, wolf, hirsch und wildschwein Japan's, *Sitzungs-Berichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin Jahrgang 1885*, 137-143 (1885)
- [22] Ishiguro N, Inoshima Y, Yanai T, Sasaki M, Matsui A, Kikuchi H, Maruyama M, Hongo H, Vostretsov YE, Gasilin V, Kosintsev PA, Quanxia C, Chunxue W : Japanese wolves are genetically divided into two groups based on an 8-nucleotide insertion/deletion within the mtDNA control region, *Zool Sci*, 33, 44-49 (2016)
- [23] 小原 巖, 中村一恵 : 南足柄市郷土試料館所蔵の, いわゆるヤマイヌ頭骨について, 神奈川県立博物館研究報告 (自然科学), 21, 105-110 (1992)
- [24] 遠藤公男 : 売り物になった狼, ニホンオオカミの最後狼酒・狼狩り・狼祭りの発見, 127-136, 山と溪谷社, 東京 (2018)
- [25] 千葉徳爾 : 狼犬混血のもう一つの結果? オオカミはなぜ消えたか 日本人と獣の話, 193-194, 新人物往来社, 東京 (1995)
- [26] Parker HG, Kim LV, Sutter NB, Carlson S, Lorentzen TD, Malek TB, Johnson GS, DeFrance HB, Ostrander EA, Kruglyak L : Genetic structure of the purebred domestic dog, *Science* 304, 1160-1164 (2004)