

絶滅した日本のオオカミの遺伝的系統

石黒直隆[†]

岐阜大学応用生物科学部 (〒501-1193 岐阜市柳戸1-1)

Phylogenetic analysis of extinct wolves in Japan

Naotaka ISHIGURO[†]

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

(2011年7月20日受付・2011年8月23日受理)

はじめに

日本には、明治中期まで2種類のオオカミが生息していた。それは、北海道に生息していたエゾオオカミ (*Canis lupus hattai* Kishida, 1931) と、本州、四国、九州に生息していたニホンオオカミ (*Canis lupus hodophilax* Temminck, 1839) である。両種とも今は絶滅して、その雄姿を剥製標本でしかみることができない。エゾオオカミの剥製標本は、現在、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター耕地圏ステーション植物園に2体存在しており、観覧することができる。2体のうち、立っているのが雄で、座っているのが雌といわれており、明治初期に捕獲されて作製されたものである(図1)。エゾオオカミが絶滅した原因として、人の手による狩猟圧と毒殺、さらには数度の大雪によるエゾオオカミの餌であったエゾシカの個体数の激減があげられている [1]。明治初期には、十勝、日高、石狩の各管内に多く生息していたとされるが、北海道開拓が進むにつれて牧畜業が盛んとなり、家畜を襲う厄介者としてエゾオオカミの駆除が開始され、毒物として硝酸ストリキニーネが使われ多くの頭数が毒殺されたことは有名である。また、エゾオオカミの捕獲者には賞金を付与して捕獲を奨励したことにより、急速に生息数を減らした。全道に広く分布し、明治時代に入ってから短期間の内に多く捕獲された割には、現存するエゾオオカミの剥製や骨標本はきわめて少ない。明治20年代初めにエゾオオカミに関する報道が少なくなるにつれて、エゾオオカミに対する関心が薄れ、学術的な研究がほとんどなされないまま

今日にいたっている。

一方、ニホンオオカミに関しては、各地に民話や逸話が多く残されており、古文書等にも記載が多い。ニホンオオカミは、明治38年に奈良県東吉野村鷺家口にて捕獲された若獣を最後にその後の生息は確認されていない。現存するニホンオオカミの剥製標本は、国立科学博物館、東京大学農学部、和歌山県立自然博物館(和歌山大学から寄贈)、ライデン国立自然史博物館に保管されている4体であり、国立科学博物館の剥製標本は、常設展示されていることから、いつでもその姿をみることができる。4体の剥製標本の中でも、ライデン国立自然史博物館に保管されているニホンオオカミの標本は、江戸時代に日本に滞在したシーボルト (P. F. von Siebold : 1796-1866) が大阪の動物商から購入したものとされ、シーボルトコレクションとして大切に保管されている。シーボルトが持ち帰ったニホンオオカミの標本は、当時、ライデン博物館館長であったテミング (C. J. Temminck : 1778-1858) により研究され、「日本動物誌」に発表されて、オオカミの新種として *Canis lupus hodophilax* という学名がつけられて、ニホンオオカミのタイプ標本となった [2, 3]。こうした剥製標本とは別に、全国各地に頭骨やニホンオオカミの骨の一部を加工した民芸品(根付など)が、博物館や個人の所有品として保管されている。ニホンオオカミの頭骨や根付は、古くから魔除けやお守りとして用いられており、特に頭骨は旧家の屋根裏に安置されて魔除けとして用いられてきた。しかし、完全形をとどめる頭骨は少なく、形態的な計測からだけでは、ニホンオオカミの分類学的な位置づ

[†] 連絡責任者：石黒直隆 (岐阜大学応用生物科学部)

〒501-1193 岐阜市柳戸1-1 ☎・FAX 058-293-2864 E-mail : ishiguna@gifu-u.ac.jp

[†] Correspondence to : Naotaka ISHIGURO (Faculty of Applied Biological Sciences, Gifu University)

Yanagido 1-1, Gifu, 501-1193, Japan

TEL・FAX 058-293-2864 E-mail : ishiguna@gifu-u.ac.jp

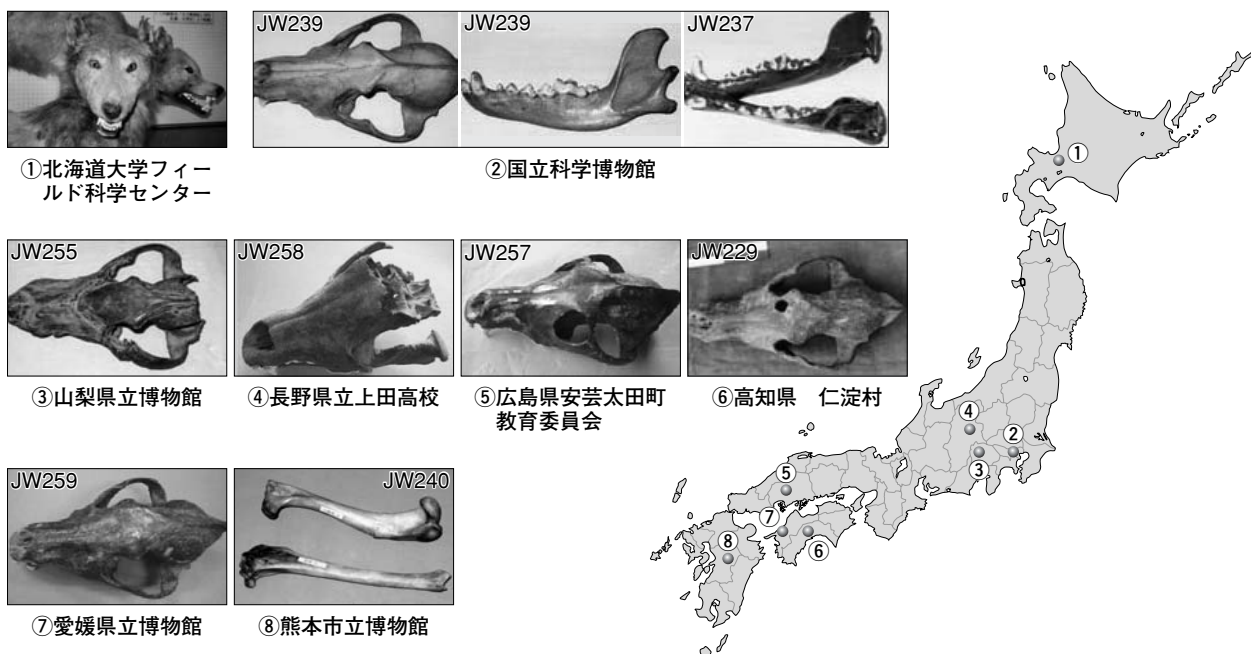


図1 絶滅した日本のオオカミ（エゾオオカミとニホンオオカミの骨）

けを正確に解明するまでにはいたっていない。また、資料によっては、「ヤマヌ」と呼ばれるものもあり、ヤマヌとニホンオオカミがどのように異なるのか混乱を招いていた。地域によっては、ニホンオオカミをヤマヌと呼んでいたのか、当時、ヤマヌとニホンオオカミを意識的に区別していたのか、今となっては不明である。

私のオオカミに関する遺伝学的な解析のきっかけは、約10年前、高知県仁淀村の旧家片岡家の屋根裏から発見された頭骨（図1 JW229）のDNA分析を依頼されたことに始まる。それまで遺跡から出土する古代犬の骨から残存遺伝子を分離し系統解析を行っていた実績から、ニホンオオカミのミトコンドリアDNA (mtDNA) 分析を頼まれた。頭骨は天保8年（1837年）に捕獲されたもので、至近距離から銃で撃たれた弾痕が頭蓋骨に観察されるが、形とサイズとも一級品の試料であった [4]。本試料の分析を通じてニホンオオカミについていろいろと調べるうち、国内のニホンオオカミ骨標本はきわめて少なく、DNA分析がほとんどなされていないばかりか分類学上の位置づけも不明であることが明らかとなった。この分析依頼をきっかけに、全国に散在するオオカミの骨を訪ね歩いては骨粉を採取し、絶滅したオオカミのmtDNA分析を行ってきた。本誌では、これまでの分析結果を基に絶滅した2種類の日本のオオカミの遺伝学的系統についてまとめた。

日本のオオカミの骨資料と形態的特徴

エゾオオカミに関しては、現在、北海道大学に頭骨が八雲産2サンプル、豊平産1サンプル、白石産1サン

ルの計4サンプルが保管されている。剥製標本となった豊平産（雌：9890）と白石産（雄：9889）の頭骨の計測結果を表1に示した。雄の計測値は一般に雌よりは大きく、表1に挙げた東京大学総合研究博物館に保管されている長谷部コレクション（茂原信生：東京大学総合研究資料館所蔵長谷部言人博士収集犬動物資料カタログ、標本資料報告第13号、1986年）のタイリクオオカミ及びチョウセンオオカミと比較すると、タイリクオオカミに近い計測値を示した。表1に示したエゾオオカミの計測値は、平岩氏が記している大英博物館所蔵のエゾオオカミの計測値ときわめて近い [2]。分析すべき頭骨の資料が限られていること、また、これまでに記録されている計測記録が乏しく、北海道内の生息地における個体差については詳述できないが、エゾオオカミは、タイリクオオカミにきわめて近い形態を有していたといえる。

ニホンオオカミの頭蓋骨と下顎骨の計測結果は、これまで数人の研究者によりなされている [宮本典子、牧 岩男：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, 32, 9-16 (1983); 小原 巖：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, 53-56 (1990); 植月 学：甲州周辺における狼信仰—笛吹市御坂町に伝わるニホンオオカミ頭骨をめぐって—, 山梨県立博物館研究紀要, 2, 11-26 (2008)]。ニホンオオカミの形態計測を行う際、注意しなければならない点は、犬との区別である。ニホンオオカミ骨の形態的研究の多くが、犬骨との識別に細心の注意を払っている。エゾオオカミと異なりニホンオオカミは、形態的に小さいことから、幼

表1 犬, タイリクオオカミ, エゾオオカミ, ニホンオオカミの形態的な計測値の比較

形態的計測	測定部位	測定点	長谷部コレクション		エゾオオカミ		ニホンオオカミ								参 照			
			葛生	佐川	Wolf ^a	Wolf ^b	豊平	白石	JW	JW	JW	JW	JW	JW	JW	JW	和歌山県立自然博物館ニホンオオカミ	秋田犬
			(?)	(?)	(雄)	(?)	(雌)	(雄)	(?)	(?)	(?)	(?)	(?)	(?)	(?)	(?)	(?)	(雄)
頭蓋骨																		
頭蓋骨最大長	pr-i		—	—	274	218.3	—	263	235.8	—	228	218.8	—	222	—	—	219.2	201.9
基底全長	pr-		—	—	243.8	200.7	—	244	216.6	—	—	204.6	—	—	—	—	205.2	194
頬骨弓幅	zy-zy		—	—	149.2	111.9	138	147.8	128.5	—	127.8	129.6	126.3	—	—	117.7	123.4	119.3
吻 幅			—	—	50.7	36.3	45.1	49.4	46.7	—	43.6	40.2	—	41	39.8	41.3	40.3	38.2
鼻骨凹陷深			—	—	6.7	4.4	6.9	9.1	7.6	—	4.1	—	—	—	5	—	—	9.5
硬口蓋長	pr-sta		—	—	129	105.8	120.8	125.3	—	—	107.5	103.5	107.9	112	105.8	95.6	108.9	101.4
硬口蓋最大長			—	—	83.7	71.3	77.3	80.6	75.1	—	75.1	70.9	71.1	—	67.3	—	72.2	69
下顎骨																		
下顎骨全長(1)	id-goc		191	164.8	195.5	155.9	187.1	193.3	173.1	169.1	168.3	—	—	161	—	—	—	151.8
下顎骨全長(2)	id-c.mid.		194	162.4	196	156.5	188.3	193.5	171.9	170.4	166.9	—	—	—	159.6	—	160.6	151.5
下顎枝幅	minimum		49.4	40	49.4	35.6	48.3	49.8	39.4	41.3	41.5	—	—	—	33.9	—	—	37.1
下顎体高	M1		34	—	36.7	28.5	31.5	33.2	28.3	29	30.6	—	—	—	27.7	—	—	24.4
下顎体厚	M1		13.9	12.9	15.6	12	13.5	13.9	13.4	11.8	13	—	—	—	11.7	—	—	10.6
咬筋窩深			9.2	9	11.5	7	11.5	10.9	10	9.7	9.8	—	—	—	8.6	—	—	7.5

a: タイリクオオカミ b: チョウセンオオカミ —: 計測できず

獣ともなると日本在来犬との区別がきわめて難しい。これまでの研究で、ニホンオオカミの頭骨の特徴としては、①頭蓋骨最大長は日本の大型犬である秋田犬より大きい、②外矢状稜が良く発達している、③額段(ストップ)が浅い、④比較的吻部は短く幅広い、⑤前翼孔が2個にわかれている、⑥下顎の第一永久歯(M1)が比較的大きい、があげられている[3, 5, 6]。ここにあげた6つの特徴もニホンオオカミ特有のものではなく、犬にも観察されている。生息域によるニホンオオカミの個体差を考慮し、本州、四国、九州で捕獲された頭骨を分析した(表1)。完全体の頭骨はきわめて少なく、部分的に破損していたり、弾丸痕があったり、あるいは、乾燥した肉片が付いていたりにして十分な計測値を得られていない。解析したニホンオオカミの頭骨の中でも、高知産のJW229と国立科学博物館所蔵のJW239は、保存状態もよく、上記ニホンオオカミの形態的特徴をよく維持している。形態的な計測に良く引用される和歌山自然博物館所蔵のオオカミや国立科学博物館所蔵のM100(福島産、雄)[10]の頭蓋骨最大長に比べて、高知産JW229は、最も大きなニホンオオカミであったといえる。ニホンオオカミの頭骨の計測値のすべてが、秋田犬の雄の計測値よりも大きく、タイリクオオカミやエゾオオカミの計測値よりは小さいことがわかる。ニホンオオカミの各部位の計測値は、表1に参考に挙げたチョウセンオオカミWolf 252のものに近いが、容姿や体型は異なっている[12]。

考古遺跡の中からもニホンオオカミの頭骨は出土している(直良信夫コレクション目録, 国立歴史民族博物館

資料目録7, 2008年)。長谷部コレクションの中にも縄文時代の遺跡から出土した骨でニホンオオカミと同定されている骨が数体存在する。その中には、現在の計測値基準からしてニホンオオカミから外れるものも存在する。また、旧石器時代の遺跡とされる葛生遺跡(栃木県安蘇郡葛生町)から葛生オオカミと呼ばれる大型の下顎骨が出土している。形態的にはニホンオオカミとは異なり大陸系のオオカミに近い。さらに、縄文早期と思われる佐川洞穴(高知県高岡郡佐川町)からは佐川オオカミとよばれる下顎骨が出土している。佐川オオカミは形態的にもニホンオオカミの計測値に近いことからニホンオオカミではないかと考えられる。つまり、エゾオオカミは形態的な計測から大陸系のオオカミに分類されるのに比べて、ニホンオオカミは、タイリクオオカミと犬との中間に位置している。

日本のオオカミの古mtDNA分析

遺跡から出土した古代骨より残存する遺伝子を増幅・精製して、その遺伝子配列を解析することを可能にしたのは、ポリメラーゼ連鎖反応(PCR)手法の発見のおかげである。日本で最初に古代骨よりmtDNAを増幅して分析したのは、当時、国立遺伝学研究所に所属していた宝来 聡博士である[13]。宝来氏は、縄文時代の人骨(浦和一号)よりmtDNAのコントロール領域(Dループ領域)を増幅し、現生人の塩基配列と比較して古代人の系統や由来を解析した。数年遅れて、われわれのグループは現生犬のmtDNAのデータベースを構築後[14]、縄文時代や弥生時代の遺跡から出土した古代犬の

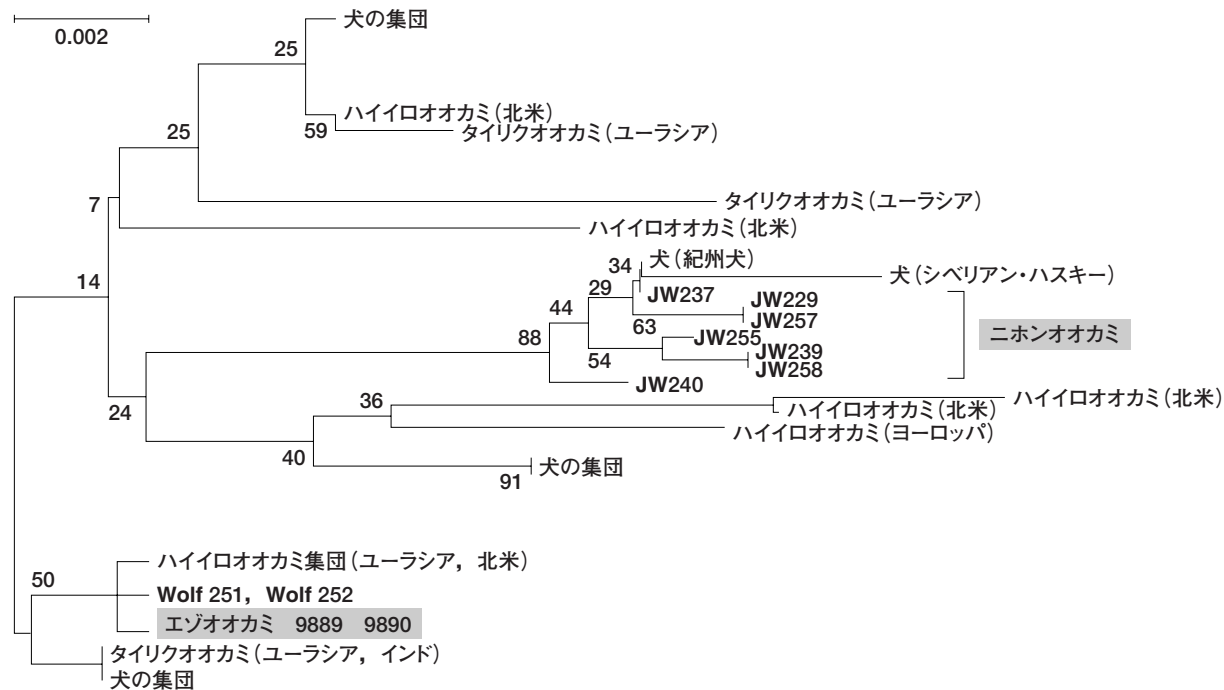


図2 犬とオオカミの遺伝子系統樹
mtDNAD—ループ590-bp～598-bpのNJ系統樹

mtDNA分析を行った [15-17]. また, Vilaら [18] は, 現生のオオカミ162頭と犬140頭のmtDNA分析結果を基に, 犬はオオカミから家畜化された動物であり, 犬とオオカミを明確に区別することは困難であると報告した. その後, Leonardら [19] は, 新大陸(南北アメリカ大陸)に生息していた古代犬は, モンゴロイドが最終氷期にベーリング海を越えた際, 持ち込んだユーラシア大陸由来の犬であり, アメリカ大陸に生息していたハイロオオカミを家畜化したものではないことを, 古代遺跡から出土した犬骨のmtDNA解析から明らかにした.

エゾオオカミに関しては, 北海道大学に保管されている2体の剥製標本の四肢骨から骨粉を採取し, mtDNAコントロール領域751bpを増幅して解析した [12]. 2体とも塩基配列は, 同一であり, ジーンバンクに登録されているオオカミの塩基配列とホモロジー検索をした結果, カナダのユーコン地方のハイロオオカミと塩基配列が完全に一致した. 系統解析を行った結果においても, エゾオオカミは, アジアとアメリカ大陸に生息するハイロオオカミのグループに位置し, 特にアジア大陸のオオカミに近いことが明らかとなった (図2). オオカミは氷河期に氷結したベーリング海を越えてユーラシア大陸とアメリカ大陸を行き来していたことが推測される. エゾオオカミがカナダのユーコン地方のハイロオオカミと遺伝的に同じであることは, 同じような遺伝的背景を有するオオカミが両大陸に生息していることを示している. 当然, 北海道のエゾオオカミはユーラシア大

陸からサハリンを経由して渡来した系統であることは明らかである.

ニホンオオカミに関しては, 形態的にニホンオオカミと同定された8サンプルに関して骨粉を採取して, mtDNAのコントロール領域約600bpを増幅し, これまで報告されている犬及びオオカミの配列と比較した. 高知県産の検体 (JW229) と広島産の検体 (JW257) の配列は同一であったが, その他の検体に関しては少しずつ塩基配列が異なっていた [20]. ジーンバンクに登録されている犬及びオオカミのmtDNA相同性検索では, ニホンオオカミと同じmtDNA配列を示すオオカミ及び犬は検出されなかった. mtDNAの一部を増幅できなかった愛媛産の検体を除いて, 7検体のニホンオオカミのmtDNAと犬 (78サンプル) とオオカミ (27サンプル) を用いて, 系統解析を行った. その結果の略図を図2に示した. この系統図から, ①ニホンオオカミ由来のmtDNAは, 一つにまとまって単系統を形成すること, ②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ないこと, ③遺伝的に近い犬のサンプルとして紀州犬1頭とシベリアン・ハスキー犬1頭のmtDNAが含まれること, が明らかとなった. 紀州犬に近いmtDNA配列を有するニホンオオカミは, 国立科学博物館所蔵の下顎骨 (JW237) であり, mtDNAコントロール領域内に8塩基の特定の欠失部位が存在した [20]. ニホンオオカミと遺伝的相同性を解析した犬のデータベースは600頭を越えるものであり, 相同性を示した紀州犬及びシベリアン・ハスキー犬とも1頭ずつの配列は, 犬とし

ては特異な配列であり、決してこの2種類の犬種がニホンオオカミに遺伝的に近いことを示すものではない。今回の解析で得られたmtDNAの系統解析の結果は、日本に生息していたニホンオオカミが、大陸に生息するタイリクオオカミやアメリカ大陸のハイロオオカミとは離れた存在であり、孤立化した集団であることを示している。本州、四国、九州で捕獲されたニホンオオカミのmtDNA解析を行ったが、捕獲地域によるニホンオオカミの集団間の遺伝的な差異は見られず、かなり均一な集団であったことが、遺伝的な解析から推測される。

形態的にニホンオオカミと同定した8検体とは別に、東京大学総合研究博物館に保管されていた長谷部コレクションの中で、ニホンオオカミと明記された縄文時代の遺跡から出土した古代骨4サンプル（門前貝塚、蜷塚貝塚、大洞貝塚、杉田貝塚）と葛生オオカミ、佐川オオカミについて古mtDNA解析を行った。しかし、mtDNA解析したこれらのサンプルから系統解析に必要な600bpのmtDNA配列を増幅することができなかった。サンプルが出土した年代も古いことから、解析を可能とする残存遺伝子が古代骨に残っていなかった可能性が高い [20]。

ニホンオオカミと日本在来犬との関わり

オオカミから犬への家畜化に関しては、長い間議論されてきた。特に、犬の祖先はどのオオカミに由来するのか、また、そのどのように人為的な育種改良が加えられて今日見られるような多品種の犬へと進化したのか、など疑問となっていた。犬は4亜種のオオカミから由来したのではないかと推測されたこともあった [21]。また、一時はジャッカルも犬の祖先と関係があるのではないかと考えられた。犬の祖先はオオカミであることは、明らかであるものの、オオカミのどの亜種に由来するかはいまだ明らかになっていない。世界各地に生息する現生犬のmtDNAの解析結果から、犬の家畜化は東アジアでなされたのではないかと推察されたが、確定にはいたっていない [22]。犬の家畜化の時期は、遺跡より出土した考古遺物の年代測定から約15,000年前とされているが、家畜化の場所と時期については明らかではない。今日では、犬を分類学上オオカミの種内に位置づけて、*Canis lupus familiaris* (dog) と表記している。

日本在来犬の由来や成立過程に関しては、田名部氏 [23, 24] により詳しく解析されている。それによると、現存する日本在来犬は、縄文時代に飼育されていた縄文犬と弥生時代になり渡来系弥生人によりもたらされた弥生犬が交雑して基礎が築かれた。また、遺跡から出土する古代犬の形態的な計測から、茂原氏 [25, 26] は、縄文時代の遺跡からの縄文犬と弥生時代の遺跡からの弥生犬とでは体型的に異なり、大型化したことを示してい

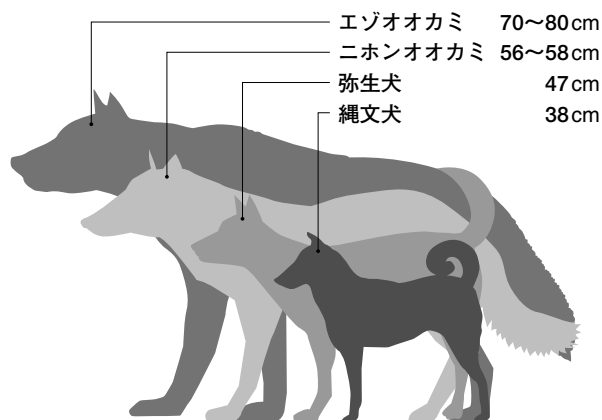


図3 エゾオオカミ、ニホンオオカミ、弥生犬、縄文犬の推測される体型と体高

る。また、遺跡から出土した古代犬のmtDNAを解析した奥村らは、縄文時代から弥生時代の古代犬には、東日本と西日本でmtDNAのハプロタイプに違いがあり、古代犬の地域的な分布に2重構造が存在することを証明している [15, 16]。その後、中世に入り大型犬種が海外から日本に持ち込まれることにより、日本在来犬は体型を徐々に変化させたのではないかと推測している [25]。海外からの他犬種の導入は、明治時代以降に加速化し、今日の在来犬が形成されたものと考えられる。こうした状況の中、日本在来犬とニホンオオカミの間で遺伝的な交雑が起きた可能性は十分に考えられるが、そのことを明確に示すデータや証拠は何も見つかっていない [27]。骨の大きさから予想される縄文犬、弥生犬、ニホンオオカミ、エゾオオカミの体型モデルを図3に示した。予想される体高（肩）についても図3に示した。ニホンオオカミ（体高：56~58cm）は、縄文犬（体高：約38cm）や弥生犬（体高：約47cm）に比べて大きいですが、エゾオオカミ（体高：70~80cm）からみるとはるかに小さい。今日まで解析した犬の中で、ニホンオオカミの単系統の系統樹の中に位置した犬は、上述した紀州犬とシベリアン・ハスキー犬のみである。紀州犬に関しては、8塩基の特異的な欠失がニホンオオカミ（JW237）に観察されたことと、その他の塩基置換がニホンオオカミに共通していたことがあげられる [20, 27]。ニホンオオカミとほぼ同じmtDNAを有した紀州犬が、ニホンオオカミより遺伝的な血を引いた個体であったかどうかは、mtDNAの一部の結果からは到底推測できるものではない。mtDNAは母系遺伝することから、母系を引き継いでいたことも考えられる。昔から、紀州犬はニホンオオカミの血を引いていると地元では伝承されていると聞くが、真実は定かではない。一方、シベリアン・ハスキー犬の中にもニホンオオカミと同じ系統を有する個体が存在したことは、十分に考えられることである。基本的には、ニホンオオカミはタイリクオオカミ由来であり、そ

の血をニホンオオカミと一部のシベリアン・ハスキーが引き継いでいたのかもしれない。絶滅したニホンオオカミに遺伝的に近い犬2頭が検出されたことは、ニホンオオカミと日本在来犬との交配や遺伝的な系譜を考える上で興味深い。

日本のオオカミの渡来時期

日本のオオカミがユーラシア大陸からいつごろ日本に渡ってきたのかを知ることは、興味のある課題である。エゾオオカミに関しては、体型や骨の形態的な特徴及びmtDNA解析から、北海道に渡来したのは、それほど古くないのではないかとと思われる。正確に渡来時期を予測することは遺伝的にも、また生物地理学的にも困難なものがある。カナダのユーコン地方で同じmtDNAを有するハイイロオオカミが見つまっていることを根拠に少し大胆に推測してみると、ベーリング海やユーラシア大陸—サハリン—北海道が氷結して繋がった最終氷期(17,000～22,000年前)が最も妥当な渡来時期かと思われる。サハリンと北海道は最終氷期に氷結して繋がっても、北海道と本州を隔てる津軽海峡は、完全に繋がらなかったと考えられていることから、エゾオオカミの分布は北海道に留まり、本州までには広がらなかったのではないかとと思われる。いずれにしても、人の移動も含めて最終氷期での動物の移動は、きわめて広範囲に起きたことが推測される。

ニホンオオカミはエゾオオカミに比べて、形態的な特徴からして日本への渡来時期は古いのではないかとと思われる。ニホンオオカミもユーラシア大陸由来のタイリクオオカミから派生した地方集団と考えると、島に閉じ込められて体型が小型化した島嶼化集団と推測するとわかりやすい(図3)。また、ニホンオオカミの分布域が、本州、四国、九州であり、各地で捕獲された個体において遺伝的な変異も小さいことから、日本に渡来したニホンオオカミの集団は小規模であったか、あるいは集団の渡来回数は、限られたものであった可能性が高い。つまり、ニホンオオカミの遺伝的な多様性の欠如は、渡来集団の規模の小ささを反映していると思われる。したがって、ニホンオオカミの日本への渡来時期は古く、朝鮮半島と日本が陸続きであった時代や氷結により渡来可能な時期であったことを考慮すると約13万年前位までさかのぼるのではないかとと思われる。そのころは、瀬戸内海は陸地であり、九州、四国、本州を自由に往来できたのかもしれない。また、一方で、ニホンオオカミの祖先をタイリクオオカミの一集団と考えた場合、ニホンオオカミと同じ配列のタイリクオオカミがユーラシア大陸に生存していても不思議ではないが、残念ながら、ニホンオオカミの単系統のクラスターに入るタイリクオオカミは見つからない。今後、朝鮮半島や台湾などユーラシ

ア大陸の島嶼部で、ニホンオオカミと同じ系統を示すタイリクオオカミの依存種がないか調査してみたいものである。絶滅したエゾオオカミ及びニホンオオカミのmtDNAの全領域配列について、私達はすでに解析を終えており、mtDNA全体からみた日本のオオカミの分子系統に関して明らかにできるのもそう遠くないと考えている。

おわりに

絶滅した日本の2種類のオオカミに関して、形態的な特徴と遺伝的な系統についてこれまで得られている成績をもとに記述してきた。ニホンオオカミの遺伝的解析は、唯一、毛皮からアメロジェニン遺伝子の増幅に成功した報告があるのみで、絶滅した動物からの遺伝子解析は、きわめて難しいことを示している[28]。絶滅した動物の骨に残る遺伝子解析は、当時の個体を直接的に解析できる点で有効である。本誌で紹介した日本の絶滅したオオカミの古DNA解析は、母系遺伝するmtDNAの解析のみであり、核遺伝子については、今後の課題である。絶滅したオオカミをできるだけ詳しく復元して、その遺伝的な背景を知りたいものと思ひ解析を開始したが、いまだ全体像を復元するまでにはいたっていない。2種類の絶滅したオオカミの解析中、絶えず感じたことは、「惜しい動物を失ったな!」という後悔の念であった。

絶滅したオオカミの遺伝的な解析を始めて、全国の動物愛好家や一般の市民の方から、DNA分析の依頼を受けることが多くなった。その中には、ニホンオオカミが今でもどこかに生息しているのではないかと野山や深山を散策し、採取した骨や毛根を送られてこられる収集家や民間の研究者の方も多くおられる。そうした要望に対してできるだけ科学的に答えるようにしているが、解析させていただいた資料のほとんどは、犬のケースが多い。依頼した方は、さぞかしがっかりされているのではないかと推察している。ニホンオオカミに関しては、数年おきにマスコミ等で取り上げられて、ニホンオオカミの生存を目撃した情報が話題となるが、明治38年以降、ニホンオオカミの生体は今日まで確認されていない。

平岩氏は名著「狼—その生態と歴史—」の中で、「日本狼の正しい記録の整理こそ、日本人の手に課せられた重大な責務である」と述べられている[2]。100年あまりの間、私達は失った動物たちの分類学上の位置や遺伝的背景を明らかにしないまま放置してきた。分析手法の進歩に伴い、これまで解析できなかったことが解明され、不明であったことが明らかになりつつある。歴史的な事実を絶えず正確に認識し、絶滅した動物の想いを次世代に繋げたいものである。

引用文献

- [1] 犬飼哲夫：北方動物誌，全集日本動物誌5，10-15 (1982)
- [2] 平岩米吉：狼 —その生態と歴史—，築地書店 (1992)
- [3] 田隅本生：“ニホンオオカミ”の実体を頭骨から探る，*The Bone*, 5, 119-128 (1991)
- [4] 安部みき子：ニホンオオカミとモンゴルオオカミの頭骨について，*フォレストコール*, 8, 22-26 (2001)
- [5] 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)
- [6] 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)
- [7] Endo H, Obara I, Yoshida T, Kurohmaru M, Hayashi Y, Suzuki N : Osteometrical and CT examination of the Japanese wolf skull, *J Vet Med Sci*, 59, 531-538 (1997)
- [8] Endo H, Taru H, Nakamura K, Koie H, Yamaya Y, Kimura J : MRI examination of the masticatory muscles in the gray wolf (*Canis lupus*), with special reference to the M temporalis, *J Vet Med Sci*, 61, 581-586 (1999)
- [9] 北村直司, 小原 巖, 南 雅代, 中村俊夫：熊本県八代郡京村京丈山洞穴より産出したニホンオオカミ全身骨格，*熊本博物館報*, 11, 35-69 (1999)
- [10] 遠藤秀紀, 酒井健夫, 伊藤琢也, 鯉江 洋, 木村順平：山梨県の民家で発見されたニホンオオカミ頭蓋の骨学のおよび画像解析学的検討，*野生動物医学雑誌*, 9, 109-114 (2004)
- [11] Endo H, Sakai T, Itou T, Koie H, Kimura J : Osteological examination and image analysis of a cranium of the Japanese wolf found at private house in Yamanashi Prefecture, *Jpn J Zoo Wildl Med*, 9, 109-114 (2004)
- [12] 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, *Zoolog Sci*, 27, 320-324 (2010)
- [13] Horai S, Hayasaki K, Murayama K, Wate N, Koike H, Nakai N : DNA amplification from ancient human skeletal remains and their sequence analysis, *Proc Japan Acad*, 65, Ser. B, 229-233 (1989)
- [14] Okumura N, Ishiguro N, Nakano M, Matsui A, Sahara M : Intra- and interbreed genetic variations of mitochondrial DNA major non-coding regions in Japanese native dog breeds (*Canis familiaris*), *Anim Genet*, 27, 397-405 (1996)
- [15] Okumura N, Ishiguro N, Nakano M, Matsui A, Shigehara N, Nishimoto T, Sahara M : Variations in mitochondrial DNA of dogs isolated from archaeological sites in Japan and neighbouring islands, *Anthrop Sci*, 107, 213-228 (1999)
- [16] Ishiguro N, Okumura N, Matsui A, Shigehara N : Molecular genetic analysis of ancient Japanese dog. The dogs through time : An Archaeological Perspective, *British Archaeological Reports (Bar) International Series*, Chapter 27, Archaeopress, London (2000)
- [17] 石黒直隆：古DNA分析で探る縄文犬の系統，*考古学ジャーナル*, 501, 11-15 (2003)
- [18] Vilà C, Savolainen P, Maldonado JE, Amorim IR, Rice JE, Honeycutt RL, Crandall KA, Lundeberg J, Wayne RK : Multiple and ancient origins of the domestic dog, *Science*, 276, 1687-1689 (1997)
- [19] Leonard JA, Wayne RK, Wheeler J, Valadez R, Guillén S, Vilà C : Ancient DNA evidence for old world origin of new world dogs, *Science*, 298, 1613-1616 (2002)
- [20] 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., *Zoolog Sci*, 26, 765-770 (2009)
- [21] Clutton-Brock J : Dog, In *Evolution of domesticated animals*, ed. I. L. Mason, 198-211 (1984)
- [22] Savolainen P, Zhang YP, Luo J, Lundeberg J, Leitner T : Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs, *Science*, 298, 1610-1613 (2002)
- [23] Tanabe Y : The origin of Japanese dogs and their association with Japanese people, *Zoolog Sci*, 8, 639-651 (1991)
- [24] 田名部雄一：日本犬の起源とその系統，*日獣会誌*, 49, 221-226 (1996)
- [25] Shigehara N : Morphological changes in Japanese ancient dogs, *Archaeozoologia* VI/2, 79-94 (1994)
- [26] 茂原信生：古代犬の形態と現在の日本犬，*生物の科学 遺伝*, 61, 62-65 (2007)
- [27] 石黒直隆：古DNA分析からみた日本在来犬の系統とニホンオオカミとの関係，*生物の科学 遺伝*, 61, 70-76 (2007)
- [28] Tachi C, Enomoto T, Matsubara Y, Ueda A, Hasegawa T, Matsuyama J, Tsuchiya M, Ohta M, Tanabe Y, Suzuki T, Endo E, Yamada TK, Kurohmaru M, Hayashi Y, Asano Y, Yamanouchi K, Tojo H : Successful molecular cloning and nucleotide sequence determination of partial amelogenin (AMELX) exon DNA fragment recovered from a mounted taxidermic pelt specimen tentatively identified as an extinct wolf species, *Canis lupus hodophilax* Temminck, the Japanese wolf, and stocked at School of Agriculture and Life Sciences, The University of Tokyo, *J Rep Develop*, 48, 633-638 (2002)