

イヌの進化に関する研究
～認知能力の犬種間比較と関連遺伝子の探索～
(The Study of Dog Domestication:
Breed Differences in Dogs' Communication
Abilities with Humans and Associations with
Candidate Genes' Polymorphisms.)

2015年3月

麻布大学大学院 獣医学研究科

動物応用科学専攻 博士後期課程

伴侶動物学

DA1202 外池 亜紀子

目次

要約.....	1
総合諸言	10
第1章 原始的な犬グループのイヌの一般的な飼育下における行動特性.....	13
第1節 諸言.....	13
第2節 方法.....	13
1) 調査方法.....	13
2) 分析方法.....	14
第3節 結果.....	14
1) アンケートの回収率.....	14
2) 因子分析.....	15
3) C-barq 因子得点に対する犬種の影響.....	15
4) C-barq 因子「愛着」の犬種クラスター解析.....	17
5) C-barq 因子得点に対する性別、年齢、体重や飼育環境の影響.....	17
第4節 考察.....	18
第2章 原始的な犬グループのイヌの社会的認知能力の特性.....	34
第1節 諸言.....	34
第2節 材料と方法.....	36
1) 対象動物.....	36
2) 実施場所.....	36
3) 実験器具.....	36
① 解決不可能課題.....	37
② 指差し二者選択課題.....	37
4) 実施手順.....	37
① 解決不可能課題.....	37
② 指差し二者選択課題.....	38
5) 統計解析.....	38
第3節 結果.....	39
1) 犬種グループ間比較.....	39
① 解決不可能課題.....	39
② 指差し二者選択課題.....	39
2) 原始的な犬グループと一般的な犬種グループとの2群比較.....	39
① 解決不可能課題.....	39
② 指差し二者選択課題.....	40

3)	年齢、性別、環境要因の検討	40
①	一般家庭犬での比較	40
②	一般家庭犬と犬舎犬との比較	40
4)	指差し二者選択課題と解決不可能課題の関連性の検討	40
第4節	考察	40
第3章	イヌの認知能力に関連する遺伝子の探索	42
第1節	諸言	42
第2節	材料と方法	44
1)	対象動物	44
2)	DNAの抽出	44
3)	多型の検索及びプライマーの設計	44
4)	PCR及びPCR産物の精製	44
5)	電気泳動	45
6)	シーケンス	45
7)	OT-repeatの長さの判定	45
8)	統計解析	45
第3節	結果	45
1)	多型頻度の比較	45
2)	認知能力と遺伝子型との関連解析	45
①	全体での比較	45
②	犬種グループ内比較	46
第4節	考察	46
第4章	日本犬のβアミラーゼコピー数多型	47
第1節	諸言	47
第2節	材料と方法	48
1)	対象動物	48
2)	DNAの抽出	48
3)	コピー数の測定	49
4)	統計解析	49
第3節	結果	49
第4節	考察	49
総合考察		53
謝辞		55
参考文献		56

要約

イヌの起源は1万5千年から3万3千年前と考えられており、祖先種の一部の集団がヒトの近くで生活するようになってイヌへ進化したと言われている。その後、およそ1万年前に農業の発達と共に小ささや従順さなどによる強い人為的選択が始まったとされている。さらに200年前に、犬種クラブや組織的な繁殖が始まり、多くの犬種が急激に作成された歴史がある。この進化と家畜化の過程において気質・行動や認知能力が選択圧に大きく寄与して、変化したと予測できる。例えばイヌはオオカミに比べて解決不可能な課題が提示された場合にヒトの方を早く振り返ることや、ヒトの指差しにしたがって指し示されたカップを選ぶ確率が高いことが報告されており、イヌはその進化・家畜化の過程で特異的な認知能力を獲得したと考えられる。しかし、その遺伝的背景は未だ明らかとなっていない。

現在、非公認犬種も含め世界には700から800もの犬種が確立されている。最近の遺伝子クラスター解析により、それらの犬種の中には祖先種に近いクラスター（以降原始的な犬グループと呼ぶ）が存在することが明らかとなり、原始的な犬グループには、柴犬や秋田犬等の日本固有の犬種が含まれていた。このことは柴犬や秋田犬等の日本犬が、その他の犬種よりも遺伝的にオオカミに近いことを意味している。

本研究では、イヌの選択圧の中心的役割と考えられる気質・行動や認知能力において、原始的な犬が一般的な犬種とオオカミの間に位置し、その行動は遺伝的に制御されていると仮説を立てた。さらにこの仮説に基づき、イヌの進化・家畜化の過程でオオカミから変化した行動に関与する遺伝子の探索を目指し、以下の第1章から第4章までの研究を行った。

第1章：原始的な犬グループのイヌの一般的な飼育下における行動特性

日本及び米国における一般の飼い主及びブリーダーを対象としたイヌの行動特性に関するアンケート調査を、インターネット媒体を用いて実施した。イヌの行動解析システムは、

C-barq を用いた。質問は、米国 100 問、日本 78 問から成り、様々な場面における犬の行動を 5 段階で評価する内容である。犬種を既に報告されていた遺伝分岐図を元に 8 つのグループに分類し、犬の行動特性の犬種グループ比較に用いた。質問項目について因子分析及び平行分析を行い、各因子の平均値を因子得点として分析に使用した。

アンケート結果を因子分析したところ、11 の因子に分類された（訓練性、活発度、愛着、分離不安、侵入者に対する攻撃性、飼い主に対する攻撃性、見知らぬ人に対する攻撃性、見知らぬ犬に対する攻撃性、非社会的刺激に対する恐怖反応、見知らぬ人に対する恐怖反応、見知らぬ犬に対する恐怖反応）。そのうち、原始的な犬グループのイヌはどの犬種グループよりもヒトへの愛着が低いことが明らかとなった ($p < 0.05$)。原始的な犬の愛着は他のどの犬種グループよりも低く、先行研究で知られている遺伝分岐図と一致した結果である。その他の犬種グループでは、ワーキンググループは、見知らぬ人に対する恐怖反応、見知らぬ犬に対する恐怖反応、非社会的刺激に対する恐怖反応、飼い主に対する攻撃性、活発度が低いことが明らかとなった。また、ハーディンググループは訓練性が高く、トイグループは飼い主に対する攻撃性、見知らぬ人に対する攻撃性、侵入者に対する攻撃性が高かった。

第 2 章：原始的な犬グループのイヌの社会的認知能力の特性

様々な犬種のイヌを用い、イヌの認知能力の犬種差を解決不可能課題及び指差し二者選択課題により評価した。解決不可能課題では、餌を容器で覆い容器を固定した状態で、イヌがヒトを見るまでの時間、ヒトを見ている時間、ヒトを見る回数、交互凝視の回数を測定した。指差し二者選択課題では、2 つのカップのどちらかに餌を隠した上で、ヒントを出すことによりイヌが餌の入っている方のカップを選ぶ回数を測定した。ヒントとしては容器をとんとんとたたく（タッピング）、容器へ視線を向ける（視線）、容器を指差す（指差し）の 3 種類を組み合わせて用いた。

結果については論文投稿を検討中であるため、詳細は後日公開する。解決不可能課題では、

原始的な犬は一般的な犬種よりも有意にヒトを見ない結果が得られた。また、指差し二者選択課題では、原始的な犬の成績は、その他の犬種グループと同等であり、犬種グループによる有意な差は見られなかった。

第3章：イヌの認知能力に関連する遺伝子の探索

コミュニケーション能力に関わるホルモンとして、オキシトシンとコルチゾールに着目し、メラノコルチン2受容体 (MC2R) とオキシトシン、オキシトシン受容体の遺伝子を選択した。さらにゲノムワイド解析によってイヌの進化に関わると報告されている候補遺伝子から WBSR17 を選抜し、これらに関連する遺伝子の多型を調べ、犬種差や行動実験の結果との関連性を調べた。

結果については論文投稿を検討中であるため、詳細は後日公開する。

第4章：日本犬のβアミラーゼコピー数多型

オオカミ、秋田犬、柴犬、原始的な犬グループ以外のイヌ（ラブラドル、スタンダードプードル等の様々な犬種）のアミラーゼコピー数を調査した。柴犬は、一般的にペットとして飼われている柴犬と天然記念物柴犬保存会の厳しい管理の元で交配が行われている縄文柴を用いた。

オオカミのアミラーゼコピー数は先行研究で報告されているとおり、2コピー程度であった。また、オオカミへの遺伝的近さから予想したとおり、秋田犬のコピー数はオオカミよりも多いが一般的な犬種より少なかった ($p < 0.01$)。一方、秋田犬と同じく原始的な犬グループに含まれる柴犬のコピー数は、一般的な犬種と同程度であり、柴犬のオオカミへの遺伝的近さと反した結果となった。縄文柴のコピー数は、柴犬より少なく ($p < 0.01$)、秋田犬より多かった ($p < 0.05$)。

原始的な犬グループのイヌは一般的な犬種と比較してヒトへの愛着が低く、解決不可能課題においてヒトを見ないことが明らかとなった。これは先行研究によって知られている遺伝分岐図の結果と一致する結果であり、イヌの進化・家畜化は気質・行動や認知能力に

よって選択されていることを示唆する内容である。一方で、指差し二者選択課題でヒトからの社会的な指示を読み取る能力では、原始的な犬グループのイヌは一般的な犬種と同程度又はより高いという結果が得られた。解決不可能課題と指差し二者選択課題では関連性が見られず、解決不可能課題においてヒトを見ることや指差し二者選択課題でヒトからの社会的な指示を読み取る能力は、イヌの進化・家畜化において別々に獲得されたものであることを示唆する結果といえた。イヌの認知能力に関連する遺伝子の探索については、後日詳細を公開することとする。

Abstract

The dog (*Canis familiaris*) was the first animal to be domesticated and today hundreds of different breeds are recognized. The researches on ancient canid fossils had revealed that the dog domestication had started around 33000 years ago when humans were hunter-gatherers. About 15000 years ago, as humans established the permanent settlements and began farming, they started to artificially select dogs on their docility and physical smallness. Around 200 years ago, as the Kennel Clubs had been established, the large commercial breeding had dramatically accelerated the creation of new pure breeds. During this series of the dog domestication process, we believe that dogs had been under strong selection for their temperament, behavior, and cognitive abilities. It had been reported that wolves do not look back at humans but dogs do when encountered unsolvable tasks. It had also reported that dogs are skilled at reading human communicative gestures compared to wolves. These findings suggest that dogs had acquired their unique cognitive abilities during domestication, but how they acquired these abilities and genetic basis of these abilities have well not been studied.

With the remarkable improvement of technologies available for genetic analysis, genetic relationships in dog breeds have recently been studied and genetic classifications of dog breeds have been constructed. Cladogram analysis of dog genes showed the separation of several breeds with supposedly ancient origins including Japanese dogs such as Shiba and Akita from a large group of breeds with presumed modern European origins. Modern European breeds are the products of controlled breeding practices since the Victorian era, and because they have originated recently and lack deep histories, the genetic groups have short internodes and low bootstrap

support. On the other hand, ancient breeds are highly divergent and are distinct from modern European breeds. Since the dogs from these ancient breeds are genetically related most closely to wolves, which share the most common recent ancestor, they may be the closest living representatives of the ancestral dog type.

Several studies comparing wolves, dogs, and other canids, suggest that behavioral changes were critical during the early stages of the domestication process. In this study, we looked into the behavioral characteristics of breeds, especially those belonging to the ancient group, to find clues for understanding the domestication of the dog.

Chapter I: The behavioral characteristics of the ancient breeds on daily life.

We used questionnaire evaluations of dog behavior to investigate whether behavioral characteristics of dogs were different among genetically clustered breed groups. A standardized questionnaire, the Canine Behavioral Assessment and Research Questionnaire (C-BARQ), was used, and behavioral evaluations of privately-owned dogs from Japan ($n = 5,377$) and the United States ($n = 14,481$) were obtained. Breed group differences were analyzed and the results indicated that dogs in the ancient and spitz breed group showed low attachment and attention-seeking behavior. This characteristic distinguished the ancient group from any other breed groups with presumed modern European origins, and may therefore, be an ancestral trait.

Chapter II: The characteristics on social cognitive abilities of the ancient breeds.

We investigated the breed differences on social cognitive abilities using the unsolvable task and the two-way object choice task. The privately-owned dogs in

Japan were voluntary recruited and the behavior tests were performed at the owners' houses, dog training schools, dog cafes, or at the test room in the Azabu University. All trials were videotaped and the breed group differences were analyzed. The results indicated that for the unsolvable task, the dogs in the ancient group had low tendency of looking back at humans. For the two-way object choice task, the ancient group showed high correct responses and there were no breed group differences on the ability to read human communicative gestures.

Chapter III: The investigation of the dog genes associated with the social cognition.

We selected oxytocin and cortisol as communication related hormones, and investigated the gene polymorphisms on oxytocin (OT), oxytocin receptor (OTR) and melanocortin 2 receptor (MC2R) genes. We also selected Williams-Beuren syndrome related gene (WBSCR17) for candidate genes of dog domestication since it was reported as a domestication related gene. We investigated the breed group differences of the polymorphisms and the associations between gene polymorphisms and the cognitive abilities for the unsolvable task and the two-way object choice task performed in Chapter II. As a result, we found polymorphisms on WBSCR17, MC2R, OT and OTR whose allele frequency were different among the ancient group and the other breeds. Since we are currently in the process of preparing a paper submission, the detailed results will be released later.

Chapter III: Copy number variations in the amylase gene (AMY2B) in Japanese native dog breeds.

A recent study suggested that increased copy numbers of the AMY2B gene might be a crucial genetic change that occurred during the domestication of dogs. To investigate AMY2B expansion in ancient breeds, we analysed copy numbers in native Japanese dog breeds. Copy numbers in the Akita and Shiba, two ancient breeds in Japan, were higher than those in wolves. However, compared to a group of various modern breeds, Akitas had fewer copy numbers, while Shibas exhibited the same level of expansion as modern breeds. Interestingly, average AMY2B copy numbers in the Jomon-Shiba, a unique line of the Shiba that has been bred to maintain their appearance resembling ancestors of native Japanese dogs and that originated in the same region as the Akita, were lower than those in the Shiba. These differences may have arisen from the earlier introduction of agriculture to the region in which the Shiba originated compared to the region in which the Akita and the Jomon-Shiba originated. The level of AMY2B expansion in Japanese native breeds was equal to or lower than that of modern breeds and this analysis revealed that AMY2B expansion occurred in ancient dogs in Japan.

In conclusion, we discovered that the ancient group have low attachment and attention-seeking and low tendency of looking back at humans at the unsolvable task. These findings coincide with the cladogram analysis of dog genes, and we conclude that dogs were under strong selection for their temperament, behavior, and cognitive abilities during their domestication processes. On the other hand, for the two-way object choice task, the abilities to read human communicative gestures were not different between the ancient group and the other breeds. Since there were no association between the scores of the unsolvable task and the two-way object choice task,

we believe that these abilities were acquired separately during the dog domestication.

We will present the details of our research concerning the domestication and the related gene later.

総合諸言

イヌは最も古くに家畜化された動物であり、その起源は考古学的・遺伝学的知見により、1万5千年前から3万3千年前と言われている^{1,2,3}。また、イヌの祖先の候補としては、形態、行動、生態と考古学的知見より、オオカミ、コヨーテ、ジャッカルが挙げられていたが、最近の遺伝学的知見により、オオカミである可能性が高いことが明らかとなった^{1,3,4}。しかしながら、オオカミからイヌへと家畜化されたプロセスについては、未だ不明な点が多く明らかになっていない。

イヌの家畜化プロセスに関する研究として、イヌ科動物であるアカギツネの家畜化実験が挙げられる^{5,6}。実験では、ヒトへの攻撃性の低い個体が選択的に繁殖されていった。その結果、40世代程度で、イヌに似た行動的特徴を持つキツネの集団が確立された。イヌに似た行動的特徴とは、ヒトとの触れ合いを求める、くんくんと鳴く、尾を振る、ヒトを舐める等である。さらに、キツネの中には、たれ耳、まだらな毛色、まるまったしっぽ等が見られ、形態的にもイヌに似たキツネの集団となった。また、ストレス反応を司る視床下部-下垂体-副腎（HPA）軸の変化や発達速度の変化が見られた。キツネをヒトへの攻撃性の低さを指標に選択的に交配していくことでイヌと似た特徴を持つ集団となったことより、イヌの家畜化でもヒトへの攻撃性による選択圧がかかっていたのではないかと推測された。

また、オオカミとイヌとの行動や認知能力の比較について、様々な研究が行われている。仔オオカミと仔イヌを生後4-6日の早い時期に離乳し、24時間ヒトと一緒に過ごす環境で同じように育て、オオカミとイヌとの比較を行った研究がある⁷。様々な成長段階で行動テストを行ったところ、イヌの方が多く声を発し、ヒトによく近づき、尾をよく振り、ヒトの顔をよく見、ヒトへの攻撃性が低いことが明らかとなった。また、オオカミの方がイヌよりも同種への嗜好性が強く、オオカミで見られる飼い主への嗜好性は愛着とまでは言えないと考察された。さらに、2種類の認知能力テストが行われたところ、指差し等のジェス

チャーの理解力はイヌの方が高く、また、解決不可能な課題が出されたときにイヌの方がヒトの方をよく見ることが明らかとなった。このジェスチャー理解力については、ヒトへの攻撃性で選択的に交配されたキツネの集団の方がももとのキツネの集団よりも高い理解力を示すことが明らかとなっており、イヌの認知能力と家畜化との間には何らかの関連があることが予想される⁸。

現代のイヌはその歴史により、少なくとも2段階の集団遺伝学的ボトルネックを経てきていることが予想される。1つ目はオオカミからイヌへと家畜化されたとき(進化)であり、2つ目が目的に応じた犬種を作成するための人為的にコントロールされた選択的繁殖である。近年、イヌの遺伝学的研究が多く進められており、この2ボトルネックモデルについては、分子遺伝学的にも示唆されている³。2004年には、マイクロサテライト配列を用いた犬種間比較が行われており、イヌをほぼ犬種毎に分類することに成功している⁹。クラスター解析の結果、アジア・スピッツタイプの犬種(シャー・ペイ、柴、秋田、チャウ・チャウ)を含むクラスターが、その他の犬種から大きく分離されていることが明らかとなった。また、2005年には、イヌの全ゲノム配列が解読され¹⁰、より一層に遺伝学的研究が進められることとなった。2010年には、SNPsを用いた犬種間比較が行われており¹¹、クラスター解析の結果、イヌはオオカミとは別のクラスターに分類され、バセンジ、アフガン・ハウンド、サルーキから成る中東の犬種、カナン・ドッグ、ニューギニア・シンギング・ドッグ、ディンゴ、チャウ・チャウ、チャイニーズ・シャーペイ、秋田犬から成るアジアの犬種、アラスカン・マラミュート、シベリアン・ハスキー、アメリカン・エスキモー・ドッグ、サモエドから成る北国の犬種は、その他の犬種とはおおきく分化していて、よりオオカミに近いことが明らかとなった。これらのグループ(以降原始的な犬グループと呼ぶ)のイヌが遺伝的にオオカミに最も近く、古代のイヌに最も近いと考えられる。

また、2005年のイヌの全ゲノム配列の解読以降になると、イヌの家畜化のプロセスにおける選択圧に関する遺伝学的研究が多く進められている¹²⁻¹⁴。その結果、ヒトにおいてウイ

リアムズ症候群に関連しているとされている遺伝子である WBSCR17 の近くや繁殖、消化・代謝、神経系に関する遺伝子に選択圧のシグナルが見られることが明らかとなった。神経系では、神経細胞そのものに関するものからそれらの接続性に関する遺伝子までもが含まれており、イヌの家畜化において、攻撃性等の気質や人間との複雑な相互関係に関連する神経系の遺伝子が重要だったのかもしれない。例えば、神経伝達物質であるセロトニンの輸送に関わる膜タンパク遺伝子の変化が見つかっており、この遺伝子には、攻撃性行動¹⁵、強迫性障害¹⁶、鬱や自閉症^{17, 18}等が関わりと言われている。一方、消化・代謝関連では、でんぷん消化に関連する遺伝子に選択圧がかかっていた。ヒトが農耕を始めるとともにイヌの食糧源も変化し、これらの遺伝子に選択圧がかかったのかもしれない。例えば、でんぷん消化酵素であるβ-アミラーゼ遺伝子のコピー数が、オオカミに比べてイヌでは多くなっていることが明らかとなっている。オオカミよりもイヌの方がでんぷんの消化に長けており、そのことが家畜化において重要だったのかもしれない。ヒトは農業の発達とともにでんぷんを消化する能力を高めていったと言われているが、イヌでも同じことが起こっているとすれば、これは、ヒトとイヌとの平行進化と言っても良いかもしれない。

これまでの研究により、柴犬や秋田犬等の日本犬が、その他の欧米犬種よりも遺伝的にオオカミに近いことが報告されている。本研究では、イヌの行動や認知能力の違いは遺伝的基盤によると考えて、柴犬や秋田犬の行動や認知能力はオオカミに近いのではないかと仮説を立てた。第1章では、原始的な犬グループのイヌの行動特性について調査した。第2章では、オオカミとイヌとで違いが報告されている社会的認知能力について様々な犬種で比較し、原始的な犬グループのイヌの特徴を調査した。第3章では、これら認知能力に関わる遺伝子の探索を行い、第4章では、日本犬のアミラーゼ遺伝子のコピー数について調査を行った。これらの研究により、イヌの家畜化のプロセスについて考えることを目的とした。

第1章 原始的な犬グループのイヌの一般的な飼育下における行動特性

第1節 諸言

現代のイヌは、少なくとも2段階の集団遺伝学的ボトルネックを経てきており、1つ目がオオカミからイヌへと家畜化されたとき（進化）であり、2つ目が犬種を作成するための人為的にコントロールされた選択的繁殖である。イヌの家畜化では気質・行動や能力による選択圧が強く働いたと考えられ、特に家畜化の最初の段階では、ヒトへの警戒心や攻撃性の低さが選択圧となって働いたと考えられるが、その詳細は未だ明らかになっていない。

探索行動や逃避行動、遊び、訓練性能、不安傾向等の幾つかのイヌの行動特性には、犬種間で差が見られ、遺伝することが知られている¹⁹。イヌの気質・行動や能力について犬種間で比較することにより、それらの犬種がどのように作成されていったのかその過程を知ることができる。特に、ゲノムワイド研究によって遺伝的に最もオオカミに近いことが知られている原始的な犬グループのイヌの行動特性は、祖先種に最も近いと考えられ、イヌの家畜化（進化）を考える上で重要となる。そこで、第1章では、原始的な犬グループのイヌの一般的な飼育下における行動特性について調査した。

第2節 方法

1) 調査方法

犬の行動に関する調査は、犬の行動解析システムのひとつである Canine Behavioral Assessment and Research Questionnaire (C-barq)を用いて行った。C-barqはウェブサイト上(米国 <http://www.cbarq.org>、日本 <http://cbarq.inutokurasu.jp/>)で一般公開されており、データは一般の飼い主及びブリーダーを対象にして集められた。期間は、米国2006年4月、日本2010年9月より開始され、日本のウェブサイトは米国のものを日本用にアレンジした

ものとなっている。質問は、米国 100 問、日本 78 問から成り、様々な場面における犬の行動を 5 段階で評価する内容である。また、犬の基本情報として、名前、生年月日、犬種、性別、体重、避妊去勢の実施状況や時期、疾患の有無、入手時期、入手元、飼い主の今までの飼育経験等を登録してもらった。

2) 分析方法

質問項目について因子分析を行い、各因子の平均値を因子得点として分析に使用した。犬種は既に報告されていた vonHoldt (2010)¹¹ による遺伝分岐図 (図 1-1 参照) を元に 8 つのグループに分類して犬の行動特性の犬種グループ比較に用いた。解析には一般化線型モデルを用い、解析は SPSS を用いて行った (SPSS v.19.0, SPSS Japan Inc., IBM company)。また、犬種グループの他にも、犬の行動特性に影響を及ぼすと思われる変数として、国、性別、年齢、避妊去勢の実施状況、体重、入手場所、入手時期、飼い主の今までの飼育経験を解析に含めた。クラスター解析は、SPSS を用いて、ウォード法で行った。

第 3 節 結果

1) アンケートの回収率

日本 5377 頭、米国 14481 頭のアンケート結果が回収された。そのうち、1 歳より若い個体、7 歳より老いた個体、重い疾患や慢性疾患のある個体を除いたところ、日本 3098 頭、米国 10500 頭となった。日本又は米国のいずれかにおいて回答率が 85%より低かった 15 個の質問は解析から除外した。さらに、質問への回答率が 75%より低いアンケート結果は除外し、日本 2951 頭、米国 10389 頭のアンケート結果が解析に用いられた。

2) 因子分析

日本及び米国に共通して見られた 59 犬種を選抜し、性別及び国の影響を除くためにそれぞれの国における犬種頭数と性別とを合わせた。その結果、各国 1252 頭となった（表 1-1 参照）。日本及び米国に共通していた 63 問の質問について因子分析を行った結果、12 の因子に分類された。因子負荷量が 0.4 より小さい項目を除き、再び因子分析を行った結果、再び 12 の因子に分類された。因子負荷量が 0.4 より小さい項目を再び除き、再び因子分析を行った結果、同じく因子得点における共通分散の 55.14% を占める 12 の因子に分類された。そのうち 11 の因子がクロンバックのアルファ値 0.7 以上を示した（表 1-2 参照）。11 の因子は、見知らぬ人に対する攻撃性、見知らぬ人に対する恐れ、訓練性、分離不安、興奮性、非社会的な刺激に対する恐れ、飼い主に対する攻撃性、見知らぬ犬に対する恐れ、見知らぬ犬に対する攻撃性、愛着、侵入者に対する攻撃性であり、11 の因子には総計 50 個の質問項目が含まれた（表 1-2 参照）。

3) C-barq 因子得点に対する犬種の影響

犬種を、既に報告されていた vonHoldt (2010)¹¹ による遺伝分岐図（図 1-1 参照）を基に、①原始的な犬（アンシエント）グループ、②トイグループ、③スパニエル、セントハウンド、プードルから成るスパニエルグループ、④ワーキンググループ、⑤テリアグループ、⑥ハーディングとサイトハウンドから成るハーディンググループ、⑦レトリバーグループ、⑧マスチフグループの 8 つのグループに分類して解析を行った（表 1-3 参照）。柴犬は、vonHoldt (2010) による遺伝分岐図に含まれていないため、Parker (2004)⁹ による遺伝分岐図を基に原始的な犬のグループに分類した。その他の遺伝分岐図に含まれない犬種については、解析から除外した。一般化線型モデルを用いて解析を行った結果、11 の因子全てが犬種グループ及びその他 8 つの変数によって有意に説明された ($p < 0.05$, 表 1-4, 図 1-2 参照)。

見知らぬ人に対する攻撃性：トイグループが最も高かった。トイグループは、ハーディンググループ、レトリバーグループ、マスチフグループよりも有意に攻撃的であった ($p<0.05$)。また、スパニエルグループは、レトリバーグループ及びマスチフグループ、原始的な犬グループはレトリバーグループ、ハーディンググループはレトリバーグループよりも有意に攻撃的であった ($p<0.05$)。

見知らぬ人に対する恐れ：ワーキンググループが最も低く、その他の全ての犬種グループよりも有意に低かった ($p<0.05$)。

訓練性：ハーディンググループが最も高かった。ハーディンググループの訓練性は、ワーキンググループ以外の全ての犬種グループよりも有意に高かった ($p<0.05$)。

分離不安：犬種グループによる違いは見られなかった。

興奮性：ワーキンググループが最も低かった。ワーキンググループの興奮性は、マスチフグループ以外の全ての犬種グループよりも有意に低かった ($p<0.05$)。ハーディンググループが最も高く、スパニエルグループ、ワーキンググループ、マスチフグループよりも有意に高かった ($p<0.05$)。

非社会的な刺激に対する恐れ：ワーキンググループが最も低く、ハーディンググループが最も高かった。ワーキンググループの非社会的な刺激に対する恐れは、マスチフグループ以外の全ての犬種グループよりも有意に低く、ハーディンググループの非社会的な刺激に対する恐れは、スパニエルグループ、ワーキンググループ、マスチフグループよりも有意に高かった ($p<0.05$)。

飼い主に対する攻撃性：ワーキンググループが最も低く、トイグループが最も高かった。ワーキンググループの飼い主に対する攻撃性は、その他の全ての犬種グループよりも低かった ($p<0.05$)。トイグループの飼い主に対する攻撃性は、ワーキンググループ、ハーディンググループ、レトリバーグループよりも有意に高かった ($p<0.05$)。また、スパニエルグループの飼い主に対する攻撃性は、ワーキンググループとハーディンググループよりも有

意に高かった ($p<0.05$)。

見知らぬ犬に対する恐れ：ワーキンググループが最も低かった。ワーキンググループの見知らぬ犬に対する恐れは、その他の全ての犬種グループよりも有意に低かった ($p<0.05$)。

見知らぬ犬に対する攻撃性：レトリバーグループが最も低く、原始的な犬グループ、トイグループ、テリアグループ及びハーディンググループよりも有意に低かった ($p<0.05$)。

愛着：原始的な犬グループが最も低かった。原始的な犬グループの愛着スコアは、その他の全ての犬種グループよりも有意に低かった ($p<0.05$)。

侵入者に対する攻撃性：トイグループが最も高く、トイグループの侵入者に対する攻撃性は、マスチフグループよりも有意に高かった ($p<0.05$)。

4) C-barq 因子「愛着」の犬種クラスター解析

原始的な犬グループとその他の犬種グループとで違いが見られた愛着について、犬種クラスター解析を行った。その結果、犬種は大きく 2 つのクラスターに分類され、原始的な犬グループの 5 犬種全てがクラスター1 に分類された (図 1-3 参照)。原始的な犬グループの犬種以外には、ホワイトテリア、ウィペット、ケアンテリア、ボルゾイ、グレートデーの 5 犬種がクラスター1 に分類され、その他の 36 犬種はクラスター2 に分類された。

5) C-barq 因子得点に対する性別、年齢、体重や飼育環境の影響

幾つかの因子には、性別、避妊去勢の実施状況、年齢や体重による違いが見られた (表 1-4 参照)。

性別：見知らぬ人に対する恐れ、見知らぬ犬に対する恐れについては、雌の方が雄よりも有意に高く ($p<0.05$)、見知らぬ犬に対する攻撃性については、雄の方が雌よりも有意に高かった ($p<0.05$)。

避妊去勢の実施状況：興奮性と非社会的な刺激に対する恐れについては、避妊去勢済み

の犬の方が避妊去勢をしていない犬よりも有意に高く ($p<0.05$)、分離不安については、避妊去勢をしていない犬の方が避妊去勢済みの犬よりも有意に高かった ($p<0.05$)。

年齢：訓練性、見知らぬ犬に対する攻撃性については、年齢が高いほど有意に高く ($p<0.05$)、分離不安と愛着については、年齢が低いほど有意に高かった ($p<0.05$)。

体重：見知らぬ人に対する恐れ、分離不安、興奮性、非社会的な刺激に対する恐れ、見知らぬ犬に対する恐れ、愛着については、体重が軽いほど有意に高かった ($p<0.05$)。

さらに、幾つかの因子には、国、入手先、入手時期、飼い主の今までの飼育経験等の飼育環境の影響が見られた (表 1-4 参照)。

国：見知らぬ人に対する恐れ、訓練性、分離不安、見知らぬ犬に対する恐れ、愛着については、米国の犬の方が日本の犬よりも有意に高く ($p<0.05$)、興奮性、非社会的な刺激に対する恐れについては、日本の犬の方が米国の犬よりも有意に高かった ($p<0.05$)。

入手先：訓練性については、ペットストアから入手した犬は、ブリーダーから入手した犬及びその他の場所から入手した犬よりも有意に低かった ($p<0.05$)。また、見知らぬ人に対する攻撃性については、ブリーダーから入手した犬は、保護施設から入手した犬や知人・親戚から入手した犬よりも有意に低かった ($p<0.05$)。

入手時期：興奮性、非社会的な刺激に対する恐れについては、入手時期が早いほど有意に低く ($p<0.05$)、見知らぬ人に対する攻撃性、訓練性、侵入者に対する攻撃性については、入手時期が早いほど有意に高かった ($p<0.05$)。

飼い主の今までの飼育経験：分離不安については、初めて犬を飼った飼い主の犬の方が飼育経験のある飼い主の犬よりも有意に高く ($p<0.05$)、訓練性については、飼育経験のある飼い主の犬の方が初めて犬を飼った飼い主の犬よりも有意に高かった ($p<0.05$)。

第4節 考察

イヌの行動特性は、犬種及び環境要因の両方の影響を受けていた。原始的な犬グループ

の特徴としては、愛着が低いことが挙げられた。原始的な犬グループの愛着は、その他の犬種グループよりも低く、愛着が低いことが原始的な犬グループの大きな特徴であることが明らかとなった。さらには、愛着についての犬種クラスター解析では、原始的な犬グループに含まれる5犬種は全て小さい方のクラスター1に分類された。これは遺伝分岐図と一致する結果であり、愛着がイヌの進化・家畜化に関わっていることを示唆する結果である。イヌの家畜化の第2の段階では、犬種毎に様々な行動や能力、形態による選択圧がかかっていると考えられるが、愛着による選択圧は様々な犬種に広く働いていると考えられる。一方で、原始的な犬グループの犬種以外には、ホワイトテリア、ウィペット、ケアンテリア、ボルゾイ、グレートデーンの5犬種が原始的な犬の5犬種と共にクラスター1に分類された。これらの犬種が原始的な犬であるというわけではなく、サイトハウンドやテリアは獲物を見つけた際に飼い主から離れて行動する必要性があったために愛着が強いと仕事の妨げになる可能性が考えられ、愛着の低さで人為的な選択圧がかかっているのかもしれないと考察している。

イヌの家畜化の第1の段階で選択圧となって働いたと考えられるヒトへの警戒心や攻撃性については、原始的な犬グループのスコアはその他の犬種グループと違いは見られなかった。このことより、原始的な犬グループのイヌにおいてこれらの祖先種の特徴は既に残されていない可能性が考えられる。第1の段階の選択圧を知るためには、祖先種と原始的な犬グループのイヌとの特徴を比較する必要があると思われる。

原始的な犬以外の犬種グループにもそれぞれ特徴が見られた。最も特徴的だったのは、ワーキンググループであり、見知らぬ人に対する恐れ、興奮性、非社会的な刺激に対する恐れ、飼い主に対する攻撃性及び見知らぬ犬に対する恐れが最も低かった。これはおそらく、ワーキンググループのイヌが警察犬や軍用犬等として活用されており、危険な現場でも落ち着いてハンドラーの指示に従うことができるようにこれらの特徴での強い選択圧を受けているからだと考察した。また、ハーディンググループの訓練性が高いことも、訓練

性が高いという特徴による強い選択圧を受けているからだと考えられる。また見知らぬ人に対する攻撃性、飼い主に対する攻撃性、侵入者に対する攻撃性はトイグループが最も高かった。トイグループの攻撃性が高い要因としては、トイグループの犬の身体の大きさが小さく、力が弱いため攻撃性があまり大きな問題に進展しないことが考えられる。この身体の小さいイヌにおいて攻撃性が高いということは、犬種と攻撃性との関連性を調査した先行研究²⁰と一致する結果である。

表 1-1 日本及び米国における犬種の頭数及び性別

a. Japan						
Breed	Male (intact)	Male (castrated)	Female (intact)	Female (spayed)	Total	Cumulative %
Poodle (Toy)	74 (2)	135 (9)	57 (3)	121 (8)	387	13.11
Dachshund (Miniature)	80 (11)	85 (10)	49 (8)	93 (13)	307	23.52
Shiba Inu	58 (16)	49 (16)	35 (6)	98 (26)	240	31.65
Chihuahua	32 (15)	69 (40)	34 (25)	55 (30)	190	38.09
Labrador Retriever	13 (12)	30 (28)	15 (14)	30 (27)	88	41.07
Border Collie	20 (19)	23 (19)	14 (13)	27 (24)	84	43.92
Papillon	12 (4)	23 (8)	13 (3)	36 (9)	84	46.76
Miniature Schnauzer	15 (10)	29 (20)	17 (13)	20 (17)	81	49.51
Pembroke Welsh Corgi	18 (10)	21 (14)	11 (7)	27 (17)	77	52.12
French Bulldog	18 (4)	21 (5)	7 (2)	25 (7)	71	54.52
Jack Russell Terrier	15 (11)	25 (18)	6 (6)	23 (23)	69	56.86
Pomeranian	4 (3)	33 (22)	11 (11)	16 (14)	64	59.03
Yorkshire Terrier	16 (10)	20 (13)	10 (10)	15 (13)	61	61.10
Shetland Sheepdog	12 (12)	14 (13)	16 (11)	16 (14)	58	63.06
Golden Retriever	13 (5)	18 (17)	6 (6)	16 (16)	53	64.86
Pug	13 (13)	10 (10)	7 (7)	18 (16)	48	66.49
Cavalier King Charles Spaniel	6 (6)	13 (12)	4 (2)	23 (16)	46	68.04
Beagle	7 (7)	14 (14)	6 (5)	16 (16)	43	69.50
Maltese	7 (4)	20 (12)	8 (8)	8 (8)	43	70.96
Shih Tzu	8 (8)	13 (12)	8 (7)	14 (13)	43	72.42
Italian Greyhound	8 (1)	16 (8)	3 (2)	11 (7)	38	73.70
Boston Terrier	9 (8)	9 (8)	2 (2)	15 (14)	35	74.89
Miniature Pinscher	8 (7)	9 (6)	4 (3)	10 (10)	31	75.94
Cocker Spaniel (American)	4 (3)	8 (4)	1 (1)	6 (6)	19	76.58
Bernese Mountain Dog	8 (7)	2 (1)	4 (4)	4 (4)	18	77.19
Flat-Coated Retriever	2 (2)	2 (2)	3 (1)	9 (3)	16	77.74
Poodle (Miniature)	4 (2)	4 (4)	3 (2)	5 (4)	16	78.28
German Shepherd	5 (4)	1 (1)	4 (3)	4 (2)	14	78.75
Bichon Frise	1 (1)	5 (4)	1 (1)	5 (4)	12	79.16
Poodle (Standard)	2 (1)	4 (4)	3 (2)	3 (3)	12	79.57
Cocker Spaniel (English)	2 (2)	3 (3)	2 (2)	4 (3)	11	79.94
West Highland White Terrier	2 (1)	4 (4)	2 (2)	3 (3)	11	80.31
Japanese Spitz	2	1	2	5	10	80.65
Kai	4	2	1	3	10	80.99
Pekingese	2 (1)	4 (3)	3 (3)	1 (1)	10	81.33
Akita	3 (2)	2	1 (1)	2 (1)	8	81.60
Australian Shepherd	2 (1)	3 (2)	0	3 (3)	8	81.87
Doberman Pinscher	2	3 (3)	0	3 (3)	8	82.14
Siberian Husky	5 (1)	2	1 (1)	0	8	82.41
Dalmatian	1 (1)	2 (2)	1 (1)	3 (2)	7	82.65
Whippet	2 (2)	2 (1)	0	3 (3)	7	82.89
Miniature Bull Terrier	1	2	0	3	6	83.09
Pointer	1 (1)	3 (1)	1 (1)	1 (1)	6	83.29
Basenji	2 (2)	0	0	3 (2)	5	83.46
Belgian Groenendal	1	3 (1)	0	1 (1)	5	83.63
Boxer	1 (1)	1 (1)	0	3 (2)	5	83.80
Cairn Terrier	1 (1)	1 (1)	1 (1)	2 (1)	5	83.97
Cardigan Welsh Corgi	0	1	2	2	5	84.14
English Setter	1 (1)	3	0	1 (1)	5	84.31
Fox Terrier (Wire/Wire-haired)	2 (1)	0	0	3 (1)	5	84.48
Airedale Terrier	2 (1)	1	0	1 (1)	4	84.62
Border Terrier	1	2 (1)	0	1 (1)	4	84.75
English Springer Spaniel	1 (1)	1 (1)	0	2 (2)	4	84.89
Hokkaido Inu	1	1	0	2	4	85.02
Irish Setter	1	0	1	2	4	85.16
Kishu Inu	0	2	2	0	4	85.29
Koikwehondje	1	3	0	0	4	85.43
Leonberger	2	0	0	2	4	85.56

解析に用いた犬種を太字で示し、解析に用いた頭数は括弧内に示した。

また、各国で上位から 50%までの頭数を占める犬種を網掛けで示した。

Breed	Male (intact)	Male (castrated)	Female (intact)	Female (spayed)	Total	Cumulative %
Norfolk Terrier	0	1	0	3	4	85.70
Samoyed	0	1 (1)	1	2 (1)	4	85.84
White Swiss Shepherd Dog	3	0	1	0	4	85.97
Belgian Tervuren	0	1 (1)	1 (1)	1	3	86.07
Bolognese	0	1	1	1	3	86.17
Borzi	1 (1)	0	1	1 (1)	3	86.28
Brussels Griffon	2 (1)	0	0	1 (1)	3	86.38
Bulldog	1	1 (1)	0	1 (1)	3	86.48
Collie (Rough)	0	0	2	1	3	86.58
Japanese Chin	0	3	0	0	3	86.68
Manchester Terrier (toy)	1 (1)	0	1 (1)	1	3	86.78
Old English Sheepdog	2	1	0	0	3	86.89
Australian Kelpie	0	1 (1)	0	1 (1)	2	86.95
Brittany	0	1 (1)	0	1 (1)	2	87.02
Dachshund	1	1	0	0	2	87.09
Great Dane	0	1 (1)	0	1 (1)	2	87.16
Great Pyrenees	0	0	0	2	2	87.22
Lakeland Terrier	1 (1)	0	1 (1)	0	2	87.29
Norwich Terrier	0	2	0	0	2	87.36
Petit Basset Griffon Vendéen	0	0	0	2	2	87.43
Scottish Terrier	0	0	1	1	2	87.50
Tibetan Spaniel	2	0	0	0	2	87.56
Weimaraner	1	1	0	0	2	87.63
Afghan Hound	0	0	1	0	1	87.67
American Terrier	0	1	0	0	1	87.70
Basset Hound	0	0	0	1	1	87.73
Bearded Collie	0	0	0	1	1	87.77
Belgian Griffon	0	1	0	0	1	87.80
Belgian Malinois	1	0	0	0	1	87.83
Bouvier des Flandres	0	0	0	1	1	87.87
Bull Terrier	1	0	0	0	1	87.90
Chinese Crested	1	0	0	0	1	87.94
Collie (Smooth)	0	0	1	0	1	87.97
Dogo Argentino	0	0	1	0	1	88.00
Fox Terrier	0	0	0	1	1	88.04
German Shorthaired Pointer	0	0	1	0	1	88.07
Havanese	0	0	1	0	1	88.11
Iceland Sheepdog	0	1	0	0	1	88.14
Japanese Terrier	0	0	1	0	1	88.17
Kawakami Inu	0	0	1	0	1	88.21
Labradoodle	0	1	0	0	1	88.24
Lhasa Apso	0	0	1	0	1	88.28
Maremma Sheepdog	0	0	0	1	1	88.31
New Zealand Heading Dog	0	0	0	1	1	88.34
Petit Brabançon	0	0	1	0	1	88.38
Plott Hound	1	0	0	0	1	88.41
Polish Lowland Sheepdog	1	0	0	0	1	88.44
Poodlepointer	0	1	0	0	1	88.48
Rottweiler	0	1	0	0	1	88.51
Saluki	0	1	0	0	1	88.55
Schipperke	0	0	0	1	1	88.58
Shikoku Inu	1	0	0	0	1	88.61
Spanish Water Dog	0	1	0	0	1	88.65
Tibetan Mastiff	1	0	0	0	1	88.68
Toy Fox Terrier	0	1	0	0	1	88.72
Vizsla	0	1	0	0	1	88.75
White Shepherd Dog	0	0	0	1	1	88.78
Mixed Breed/Unknown	48	97	50	136	331	100.00
Total	608 (242)	900 (384)	451 (203)	992 (423)	2951	

b. The United States

Breed	Male (intact)	Male (castrated)	Female (intact)	Female (spayed)	Total	Cumulative %
Labrador Retriever	52 (5)	267 (36)	40 (6)	259 (35)	618	5.95
German Shepherd	69	149 (5)	65	181 (5)	464	10.41
Golden Retriever	42 (5)	132 (17)	39 (8)	120 (14)	333	13.62
Border Collie	34 (6)	105 (31)	31 (8)	99 (29)	269	16.21
Rottweiler	51	85	50	79	265	18.76
Australian Shepherd	27 (1)	109 (2)	26 (1)	96 (2)	258	21.24
Doberman Pinscher	49 (1)	57 (2)	38 (1)	69 (2)	213	23.29
Soft Coated Wheaten Terrier	28	63	30	67	188	25.10
American Pit Bull Terrier	11	87	10	73	181	26.85
Poodle (Standard)	21 (2)	70 (4)	15 (1)	57 (3)	163	28.41
Australian Cattle Dog	13	69	10	69	161	29.96
Collie	35	38	30	32	135	31.26
Mastiff (English)	32	52	24	26	134	32.55
Boxer	11 0	53 (2)	12 (1)	55 (1)	131	33.81
Bernese Mountain Dog	17 (7)	49 (1)	25 (2)	34 (6)	125	35.02
Cocker Spaniel (American)	11 (4)	58 (3)	13 (2)	43 (5)	125	36.22
Jack Russell Terrier	16 (6)	58 (23)	11 (5)	35 (24)	120	37.38
Chihuahua	5 (5)	50 (50)	11 (11)	45 (44)	111	38.44
Akita	27 (1)	34 (1)	15 (1)	31 (1)	107	39.47
Great Dane	9	40 (1)	12	40 (1)	101	40.45
Beagle	6 (4)	45 (17)	6 (5)	41 (16)	98	41.39
Siberian Husky	15 (1)	37	12	28 (1)	92	42.28
Shetland Sheepdog	7 (4)	44 (21)	9 (5)	31 (20)	91	43.15
Havanese	11	35	21	20	87	43.99
Portuguese Water Dog	13	23	24	26	86	44.82
Rhodesian Ridgeback	24	22	22	15	83	45.62
Bichon Frise	3	35 (5)	2	42 (5)	82	46.40
Shiba Inu	12 (7)	38 (25)	10 (10)	22 (22)	82	47.19
Dachshund	7	40	9	19	75	47.92
English Springer Spaniel	13 (1)	29 (1)	10 (1)	22 (1)	74	48.63
Pomeranian	16 (8)	28 (17)	8 (8)	19 (17)	71	49.31
Airedale Terrier	10 (1)	22	8	29 (1)	69	49.98
Belgian Malinois	15	17	14	23	69	50.64
Greyhound	0	31	0	37	68	51.29
Shih Tzu	5 (2)	24 (18)	6 (5)	28 (15)	63	51.90
Maltese	4 (4)	26 (12)	5 (3)	27 (13)	62	52.50
Miniature Schnauzer	4 (3)	28 (27)	5 (5)	25 (25)	62	53.09
Belgian Tervuren	22 (1)	11	17	8 (1)	58	53.65
Cocker Spaniel (English)	18 (3)	10 (2)	18 (2)	12 (3)	58	54.21
Pug	2 (2)	28 (21)	2 (1)	25 (22)	57	54.76
Weimaraner	8	22	9	18	57	55.31
Whippet	11 (1)	20 (2)	9 (1)	15 (2)	55	55.84
Brittany	2	28 (1)	4 (1)	19	53	56.35
Rat Terrier	3	21	10	19	53	56.86
Pembroke Welsh Corgi	4 (3)	24 (21)	2 (2)	22 (22)	52	57.36
Yorkshire Terrier	4 (4)	22 (19)	6 (4)	20 (19)	52	57.86
Pit Bull	5	19	2	25	51	58.35
American Staffordshire Terrier	5	22	2	21	50	58.83
Dalmatian	13 (1)	16 (2)	6 (1)	15 (2)	50	59.31
Chinook	9	7	20	13	49	59.78
Boston Terrier	3	27 (16)	1 (1)	16 (15)	47	60.24
Dachshund (Miniature)	4 (3)	20 (18)	2 (2)	19 (19)	45	60.67
Cavalier King Charles Spaniel	5 (2)	19 (16)	5 (4)	15 (14)	44	61.09
English Setter	13 (1)	11	10 (1)	6	40	61.48
West Highland White Terrier	5 0	20 (5)	1	14 (5)	40	61.86
German Shorthaired Pointer	9	12	2	16	39	62.24
Eurasier	11	5	10	12	38	62.60
Vizsla	9	14	7	8	38	62.97
Papillon	7 (3)	18 (9)	6 (6)	6 (6)	37	63.33
Poodle (Miniature)	2	17 (6)	3 (2)	15 (4)	37	63.68
Basset Hound	3	19	1	12	35	64.02
Bullmastiff	6	9	7	12	34	64.35
Cairn Terrier	0	22 (2)	0	11 (2)	33	64.66
Great Pyrenees	3	19	0	11	33	64.98
American Eskimo Dog	0	19	1	12	32	65.29

Breed	Male (intact)	Male (castrated)	Female (intact)	Female (spayed)	Total	Cumulative %
Belgian Sheepdog	7	10	8	6	31	65.59
Irish Setter	18	3	9	1	31	65.89
Miniature Pinscher	4 (3)	14 (10)	4 (4)	9 (9)	31	66.19
Saint Bernard	5	13	4	9	31	66.48
Alaskan Malamute	6	11	0	12	29	66.76
Lhasa Apso	1	12	0	16	29	67.04
Irish Wolfhound	13	9	3	3	28	67.31
Flat-Coated Retriever	3 (2)	7 (2)	8 (3)	9 (1)	27	67.57
Alaskan Husky	6	8	3	9	26	67.82
Chesapeake Bay Retriever	7	6	2	11	26	68.07
Poodle (Toy)	3 (2)	12 (9)	1 (1)	10 (10)	26	68.32
Redbone Coonhound	1	11	1	13	26	68.57
Staffordshire Bull Terrier	2	5	2	17	26	68.82
American Bulldog	3	14	1	7	25	69.06
Border Terrier	5	9 (1)	4	7 (1)	25	69.30
Bouvier des Flandres	7	8	3	7	25	69.54
Nova Scotia Duck Tolling Retriever	6	7	5	6	24	69.78
Chinese Shar-Pei	3	10	1	9	23	70.00
Australian Kelpie	6 (1)	5	1	10 (1)	22	70.21
Borzoï	10 (1)	3	6 (1)	2	21	70.41
Bulldog	3 (1)	4	4 (1)	10	21	70.61
Newfoundland	2	7	4	8	21	70.82
Afghan Hound	6	1	9	3	19	71.00
Fox Terrier (Wire/Wire-haired)	1	10 (1)	2	5 (1)	18	71.17
French Bulldog	0	9 (9)	2 (2)	7 (7)	18	71.34
Italian Greyhound	3 (3)	6 (6)	3 (3)	6 (6)	18	71.52
Treeing Walker Coonhound	1	10	0	7	18	71.69
Black and Tan Coonhound	2	5	3	7	17	71.85
Chinese Crested	3	7	2	5	17	72.02
English Bulldog	2	6	0	9	17	72.18
Norwegian Elkhound	2	5	1	9	17	72.35
Basenji	2 (1)	8 (1)	1 (1)	5 (1)	16	72.50
German Wirehaired Pointer	2	5	3	5	15	72.64
Kuvasz	4	5	5	1	15	72.79
Pekingese	1 (1)	8 (3)	0	6 (4)	15	72.93
Chow Chow	6	2	2	4	14	73.07
Scottish Terrier	4	6	2	2	14	73.20
Anatolian Shepherd	0	8	1	4	13	73.33
Cane Corso	1	2	3	7	13	73.45
Cardigan Welsh Corgi	2	5	2	4	13	73.58
Gordon Setter	5	2	6	0	13	73.70
Husky Mix	1	7	0	5	13	73.83
Parson Russell Terrier	1	7	2	3	13	73.95
Pointer	2	6 (2)	1	4 (2)	13	74.08
Schipperke	2	5	2	4	13	74.20
Bearded Collie	2	6	1	3	12	74.32
Collie (Rough)	2	5	1	4	12	74.43
Giant Schnauzer	2	3	2	5	12	74.55
Samoyed	1	3 (1)	3 (1)	5	12	74.67
Tibetan Terrier	2	3	4	3	12	74.78
Lagotto Romagnolo	5	0	4	2	11	74.89
Old English Sheepdog	0	9	0	2	11	74.99
Plott	0	7	0	4	11	75.10
American Foxhound	0	1	0	9	10	75.19
Fox Terrier (Toy)	0	4	1	5	10	75.29
Ibizan Hound	4	1	2	3	10	75.39
Irish Water Spaniel	5	1	4	0	10	75.48
Keeshond	2	5	0	3	10	75.58
Silky Terrier	0	4	2	4	10	75.68
Welsh Terrier	0	6	2	2	10	75.77
Collie (Smooth)	0	5	1	3	9	75.86
Blue Heeler	1	2	1	4	8	75.94
Bull Terrier	0	5	1	2	8	76.01
Fox Terrier (Smooth)	2	3	0	3	8	76.09
Standard Schnauzer	1	4	0	3	8	76.17

Breed	Male (intact)	Male (castrated)	Female (intact)	Female (spayed)	Total	Cumulative %
Blue Tick Coonhound	0	5	1	1	7	76.23
Brussels Griffon	0	4 (1)	1 (1)	2	7	76.30
Lurcher	1	4	0	2	7	76.37
Black Russian Terrier	2	2	0	2	6	76.43
Irish Terrier	3	1	0	2	6	76.48
Jindo	1	3	0	2	6	76.54
Kerry Blue Terrier	2	2	1	1	6	76.60
Norwich Terrier	0	3	2	1	6	76.66
Spanish Water Dog	2	1	1	2	6	76.72
Sussex Spaniel	1	3	2	0	6	76.77
Welsh Springer Spaniel	2	3	1	0	6	76.83
American Boxer	1	1	0	3	5	76.88
Australian Silky Terrier	0	4	0	1	5	76.93
Australian Terrier	1	3	0	1	5	76.98
Briard	0	1	3	1	5	77.02
Greater Swiss Mountain Dog	0	2	1	2	5	77.07
Irish Red and White Setter	3	0	1	1	5	77.12
Neapolitan Mastiff	0	2	0	3	5	77.17
Polish Lowland Sheepdog	1	4	0	0	5	77.22
Saluki	2	2	1	0	5	77.26
Affenpinscher	0	3	0	1	4	77.30
Clumber Spaniel	1	3	0	0	4	77.34
Eurohound Husky	1	1	2	0	4	77.38
Japanese Chin	0	1	0	3	4	77.42
Manchester Terrier (Toy)	0	1 (1)	0	3 (1)	4	77.46
Pharaoh Hound	1	2	0	1	4	77.50
Belgian Groenendal	1	1 (1)	0	1 (1)	3	77.52
Dogo Argentino	1	1	0	1	3	77.55
Lowchen	1	2	0	0	3	77.58
Manchester Terrier	0	1	0	2	3	77.61
Miniature Bull Terrier	1	0	0	2	3	77.64
Shiloh Shepherd	0	0	0	3	3	77.67
WGSD	0	2	1	0	3	77.70
American Water Spaniel	0	0	1	1	2	77.72
Bedlington Terrier	1	0	1	0	2	77.74
Bracco Italiano	0	0	0	2	2	77.76
Curly-Coated Retriever	2	0	0	0	2	77.77
English Foxhound	0	1	0	1	2	77.79
Field Spaniel	1	0	0	1	2	77.81
King Shepherd	0	2	0	0	2	77.83
Lakeland Terrier	0	1 (1)	1 (1)	0	2	77.85
Mudi	0	0	2	0	2	77.87
Petit Basset Griffon Vendeen	1	1	0	0	2	77.89
Scottish Deerhound	0	0	1	1	2	77.91
Silken Windhound	1	0	1	0	2	77.93
Spinone Italiano	1	1	0	0	2	77.95
Stabyhoun	0	0	2	0	2	77.97
Tibetan Spaniel	0	0	1	1	2	77.99
Wirehaired Pointing Griffon	0	0	0	2	2	78.01
Beauceron	0	0	1	0	1	78.02
Bloodhound	0	0	0	1	1	78.02
English Coonhound	0	0	0	1	1	78.03
German Pinscher	0	0	1	0	1	78.04
Icelandic Sheepdog	0	1	0	0	1	78.05
Komondor	1	0	0	0	1	78.06
Lancashire Heeler	1	0	0	0	1	78.07
Otterhound	1	0	0	0	1	78.08
Peruvian Inca Orchid	0	0	0	1	1	78.09
Portuguese Podengo	1	0	0	0	1	78.10
Puli	0	0	1	0	1	78.11
Sloughi	1	0	0	0	1	78.12
Swiss Mountain Dog	0	0	1	0	1	78.13
Teddy Roosevelt Terriers	0	0	1	0	1	78.14
Tosa	0	1	0	0	1	78.15
Mixed Breed/Unknown	71	1077	55	1067	2270	100.00
Total	1226 (117)	4203 (510)	1084 (136)	3876 (489)	10389	

表 1-2 各因子に含まれる質問と因子得点

Table 1 Factor loading of questionnaire items constituting each factor.

Factors & questionnaire items	Factor loadings	SS loadings	Proportion Var	Cumulative Var	Cronbach's α
Aggression to unfamiliar persons					
When approached directly by an unfamiliar adult while being walked or exercised on a leash	0.836	5.13	0.10	0.10	0.92
When approached directly by an unfamiliar child while being walked or exercised on a leash	0.744				
When an unfamiliar person approaches the owner or a member of the owner's family at home	0.670				
When an unfamiliar person approaches the owner or a member of the owner's family away from home	0.792				
When mailmen or other delivery workers approach the home	0.604				
When an unfamiliar person tries to touch or pet the dog	0.806				
Toward unfamiliar persons visiting the home	0.717				
Fear of unfamiliar persons					
When approached directly by an unfamiliar adult while away from the home	0.823	2.79	0.05	0.15	0.90
When approached directly by an unfamiliar child while away from the home	0.747				
When unfamiliar persons visit the home	0.689				
When an unfamiliar person tries to touch or pet the dog	0.761				
Trainability					
Returns immediately when called while off leash	0.667	2.77	0.05	0.20	0.81
Obeys a sit command immediately	0.676				
Obeys a stay command immediately	0.717				
Seems to attend to or listen closely to everything the owner says or does	0.693				
Not slow to respond to correction or punishment	0.619				
Not easily distracted by interesting sights, sounds, or smell	0.447				
Separation-related anxiety					
Excessive salivation when left or about to be left on its owner	0.497	2.73	0.05	0.25	0.76
Whining when left or about to be left on its owner	0.714				
Barking when left or about to be left on its owner	0.735				
Howling when left or about to be left on its owner	0.608				
Chewing/scratching at doors, floor, windows, curtains, etc.	0.462				
Loss of appetite when left or about to be left on its owner	0.403				
Energy and restless					
Not shaking, shivering, or trembling when left or about to be left on its owner	0.441	2.65	0.05	0.30	0.72
Restlessness, agitation, or pacing when left or about to be left on its owner	0.477				
When a member of the household returns home after a brief absence	0.690				
When visitors arrive at its home	0.480				
Playful, puppyish, boisterous	0.694				
Active, energetic, always on the go	0.493				
Fear of non-social stimuli					
In response to sudden or loud noises	0.665	2.27	0.04	0.34	0.75
In response to strange or unfamiliar objects on or near the sidewalk	0.671				
During thunderstorms	0.422				
When first exposed to unfamiliar situations	0.468				
In response to wind or wind-blown objects	0.699				
Aggression to household members					
When toys, bones, or other objects are taken away by a member of the household	0.577	2.25	0.04	0.38	0.84
When approached directly by a member of the household while it is eating	0.773				
When food is taken away by a member of the household	0.849				
When a member of the household retrieves food or objects stolen by the dog	0.626				
Fear of unfamiliar dogs					
When approached directly by an unfamiliar dog of the same or larger size	0.769	2.21	0.04	0.42	0.88
When approached directly by an unfamiliar dog of a smaller size	0.792				
When barked, growled, or lunged at by unfamiliar dog	0.756				
Aggression to unfamiliar dogs					
When approached directly by an unfamiliar male dog while being walked or exercised on a leash	0.849	2.10	0.04	0.46	0.89
When approached directly by an unfamiliar female dog while being walked or exercised on a leash	0.840				
When barked, growled, or lunged at by unfamiliar dog	0.642				
Attachment and attention-seeking					
Tends to follow a member of household from room to room about the house	0.541	1.78	0.03	0.53	0.70
Tends to sit close to or in contact with a member of the household when that individual is sitting down	0.672				
Tends to nudge, nuzzle, or paw a member of the household for attention when that individual is sitting down	0.701				
Becomes agitated when a member of the household shows affection for another person	0.466				
Aggression to persons passing near the house					
When strangers walk past the home while the dog is in the yard	0.652	1.15	0.02	0.55	0.89
When joggers, cyclists, roller skaters, or skateboarders pass the home while the dog is in the yard	0.607				

表 1-3 それぞれの犬種グループに含まれる犬種と犬種頭数

Breed groups	Breeds
Ancient and spitz breeds (152)	Basenji(JPN4, US4), Shiba Inu(64, 64), Akita(4, 4), Siberian Husky(2, 2), Samoyed(2, 2)
Toy dogs (612)	Shih Tzu(40, 40), Chihuahua(110, 110), Pug(46, 46), Papillon(24, 24), Pomeranian(50, 50), Miniature Pinscher(26, 26), Brussels Griffon(2, 2), Pekingese(8, 8)
Spaniels, scent hounds, and poodles (388)	American Cocker Spaniel(14, 14), English Cocker Spaniel(10, 10), English Springer Spaniel(4, 4), Cavalier King Charles Spaniel(36, 36), Brittany(2, 2), Beagle(42, 42), Bichon Frise(10, 10), Maltese(32, 32), Toy Poodle(22, 22), Miniature Poodle(12, 12), Standard Poodle (10, 10)
Working dogs (32)	Doberman Pinscher(6, 6), German Shepherd(10, 10)
Small Terriers (236)	Cairn Terrier(4, 4), Jack Russell Terrier(58, 58), West Highland White Terrier(10, 10), Yorkshire Terrier(46, 46)
Sight hounds and herding dogs (408)	Italian Greyhound(18, 18), Whippet(6, 6), Borzoi(2, 2), Pembroke Welsh Corgi(48, 48), Australian Shepherd(6, 6), Border Collie(74, 74), Shetland Sheepdog(50, 50)
Retrievers (304)	Labrador Retriever(82, 82), Flat-Coated Retriever(8, 8), Golden Retriever(44, 44), Great Dane(2, 2), Bernese Mountain Dog(16, 16)
Mastiff-like dogs (112)	Boston Terrier(32, 32), Boxer(4, 4), Bulldog(2, 2), French Bulldog(18, 18)

解析に用いた頭数は括弧内に示した。

表 1-4 一般化線型モデルを用いた因子得点の解析結果

	F1: Aggression to unfamiliar persons					F2: Fear of unfamiliar persons				
	χ^2	df	p	Pairwise comparison	B ⁵⁾	χ^2	df	p	Pairwise comparison	B
Breed groups ¹⁾	50.570	7	0.000	1>7, 2>6, 2>7, 2>8, 3>7, 3>8, 5>7, 6>7		126.652	7	0.000	1>4, 2>4, 3>4, 5>4, 6>4, 7>4, 8>4	
Country	1.015	1	0.314			70.010	1	0.000	US>JPN	
Sex	1.683	1	0.195			69.123	1	0.000	F>M	
Neutered status ²⁾	0.658	1	0.417			0.468	1	0.494		
Source where aquired ³⁾	24.100	6	0.001	2>3, 5>3		1.940	6	0.925		
Dog-ownership experience ⁴⁾	1.361	1	0.243			0.006	1	0.939		
Body weight	0.571	1	0.450			14.518	1	0.000		-0.029
Dog's age at evaluation	0.000	1	0.996			0.627	1	0.429		
Dog's age when acquired	14.696	1	0.000		-0.003	3.223	1	0.073		
Breed groups*Country	61.631	15	0.000			139.576	15	0.000		
Breed groups*Sex	63.198	15	0.000			127.814	15	0.000		
Country*Sex	12.030	3	0.007			85.804	3	0.000		
Breed groups*Country*Sex	79.827	31	0.000			141.411	31	0.000		
Omnibus	189.444	42	0.000			145.060	42	0.000		

	F3: Trainability					F4: Separation-related anxiety				
	χ^2	df	p	Pairwise comparison	B	χ^2	df	p	Pairwise comparison	B
Breed groups ¹⁾	51.531	7	0.000	6>1, 6>2, 6>3, 6>5, 6>7, 6>8		13.498	7	0.061		
Country	14.488	1	0.000	US>JPN		31.078	1	0.000	US>JPN	
Sex	0.749	1	0.387			0.000	1	0.996		
Neutered status ²⁾	3.771	1	0.052			4.368	1	0.037	I>N	
Source where aquired ³⁾	31.588	6	0.000	3>4, 7>4		12.795	6	0.046		
Dog-ownership experience ⁴⁾	15.057	1	0.000	2>1		10.161	1	0.001	1>2	
Body weight	3.725	1	0.054			4.925	1	0.026		-0.012
Dog's age at evaluation	22.534	1	0.000		0.024	5.444	1	0.020		-0.039
Dog's age when acquired	5.055	1	0.025		0.000	1.083	1	0.298		
Breed groups*Country	89.920	15	0.000			96.176	15	0.000		
Breed groups*Sex	59.386	15	0.000			20.717	15	0.146		
Country*Sex	15.663	3	0.001			31.078	3	0.000		
Breed groups*Country*Sex	104.545	31	0.000			106.105	31	0.000		
Omnibus	248.373	42	0.000			237.075	42	0.000		

1, Ancient and spitz breeds: 1, Toy dogs: 2, Spaniels, scent hounds, and poodles: 3, Working dogs: 4, Small terriers: 5, Sight hounds and herding dogs: 6, Retrievers: 7, Mastiff-like dogs: 8

2, neutered: N, intact: I

3, bred by owner: 1, friend of relative: 2, breeder: 3, pet store: 4, shelter: 5, stray: 6, other: 7

4, first ownership: 1, second and more ownership: 2

5, partial regression coefficient

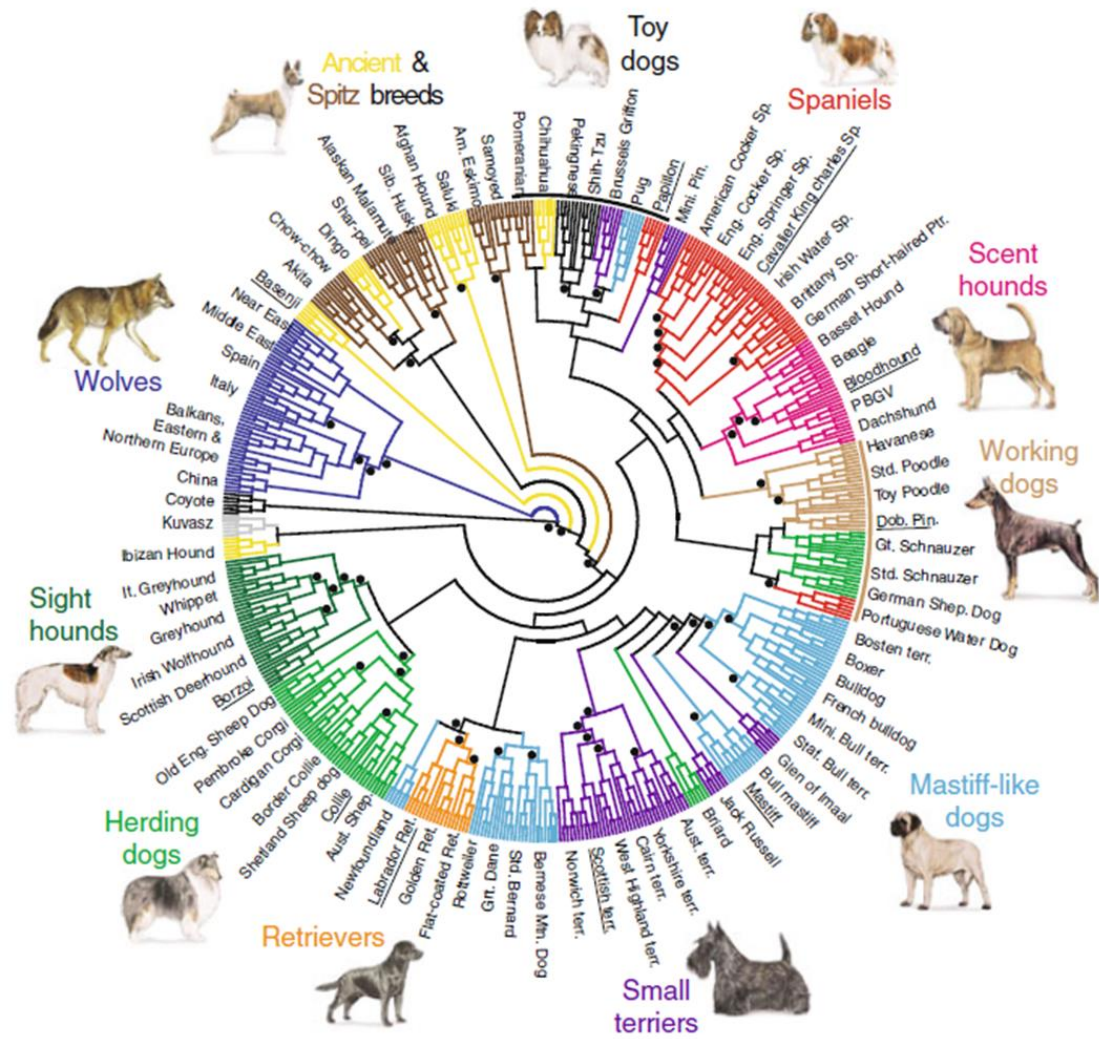
	F5: Energy and restless					F6: Fear of non-social stimuli				
	χ^2	df	p	Pairwise comparison	B	χ^2	df	p	Pairwise comparison	B
Breed groups ¹⁾	44.844	7	0.000	1>4, 2>4, 3>4, 5>4, 6>4, 7>4, 6>3, 6>8		44.844	7	0.000	1>4, 2>4, 3>4, 6>3, 5>4, 6>4, 7>4, 6>8	
Country	5.077	1	0.024	JPN>US		5.077	1	0.024	JPN>US	
Sex	0.161	1	0.688			0.161	1	0.688		
Neutered status ²⁾	5.631	1	0.018	N>I		5.631	1	0.018	N>I	
Source where aquired ³⁾	10.706	6	0.098			10.706	6	0.098		
Dog-ownership experience ⁴⁾	2.130	1	0.144			2.130	1	0.144		
Body weight	7.906	1	0.005		-0.012	7.906	1	0.005		-0.012
Dog's age at evaluation	2.154	1	0.142			2.154	1	0.142		
Dog's age when acquired	4.155	1	0.042		0.001	4.155	1	0.042		0.001
Breed groups*Country	52.434	15	0.000			52.434	15	0.000		
Breed groups*Sex	47.984	15	0.000			47.984	15	0.000		
Country*Sex	5.752	3	0.124			5.752	3	0.124		
Breed groups*Country*Sex	65.671	31	0.000			65.671	31	0.000		
Omnibus	148.076	42	0.000			148.076	42	0.000		

	F7: Aggression to household members					F8: Fear of unfamiliar dogs				
	χ^2	df	p	Pairwise comparison	B	χ^2	df	p	Pairwise comparison	B
Breed groups ¹⁾	84.719	7	0.000	1>4, 2>4, 2>6, 2>7, 3>4, 3>6, 5>4, 6>4, 7>4, 8>4		141.880	7	0.000	1>4, 2>4, 3>4, 5>4, 6>4, 7>4, 8>4	
Country	0.000	1	1.000			80.139	1	0.000	US>JPN	
Sex	0.000	1	1.000			78.662	1	0.000	F>M	
Neutered status ²⁾	0.000	1	1.000			2.798	1	0.094		
Source where aquired ³⁾	0.000	6	1.000			11.911	6	0.064		
Dog-ownership experience ⁴⁾	0.000	1	1.000			1.017	1	0.313		
Body weight	0.023	1	0.881			5.361	1	0.021		-0.017
Dog's age at evaluation	0.000	1	0.986			1.257	1	0.262		
Dog's age when acquired	2.897	1	0.089			0.008	1	0.929		
Breed groups*Country	89.609	14	0.000			153.605	15	0.000		
Breed groups*Sex	85.619	14	0.000			142.858	15	0.000		
Country*Sex	20.113	3	0.000			98.852	3	0.000		
Breed groups*Country*Sex	91.284	29	0.000			155.422	31	0.000		
Omnibus	266.838	42	0.000			111.849	42	0.000		

	F9: Aggression to unfamiliar dogs					F11: Attachment and attention-seeking				
	χ^2	df	p	Pairwise comparison	B	χ^2	df	p	Pairwise comparison	B
Breed groups ¹⁾	26.211	7	0.000	1>7, 2>7, 5>7, 6>7		82.116	7	0.000	2>1, 3>1, 4>1, 5>1, 6>1, 7>1, 8>1	
Country	2.747	1	0.097			136.912	1	0.000	US>JPN	
Sex	5.105	1	0.024	M>F		3.030	1	0.082		
Neutered status ²⁾	0.509	1	0.476			1.019	1	0.313		
Source where aquired ³⁾	11.427	6	0.076			11.958	6	0.063		
Dog-ownership experience ⁴⁾	0.780	1	0.377			0.042	1	0.837		
Body weight	1.718	1	0.190			7.023	1	0.008		-0.005
Dog's age at evaluation	16.415	1	0.000		0.069	11.145	1	0.001		-0.018
Dog's age when acquired	2.756	1	0.097			1.318	1	0.251		
Breed groups*Country	36.747	15	0.001			328.227	15	0.000		
Breed groups*Sex	38.165	15	0.001			86.349	15	0.000		
Country*Sex	9.449	3	0.024			145.751	3	0.000		
Breed groups*Country*Sex	52.726	31	0.009			344.926	31	0.000		
Omnibus	104.112	42	0.000			385.296	42	0.000		

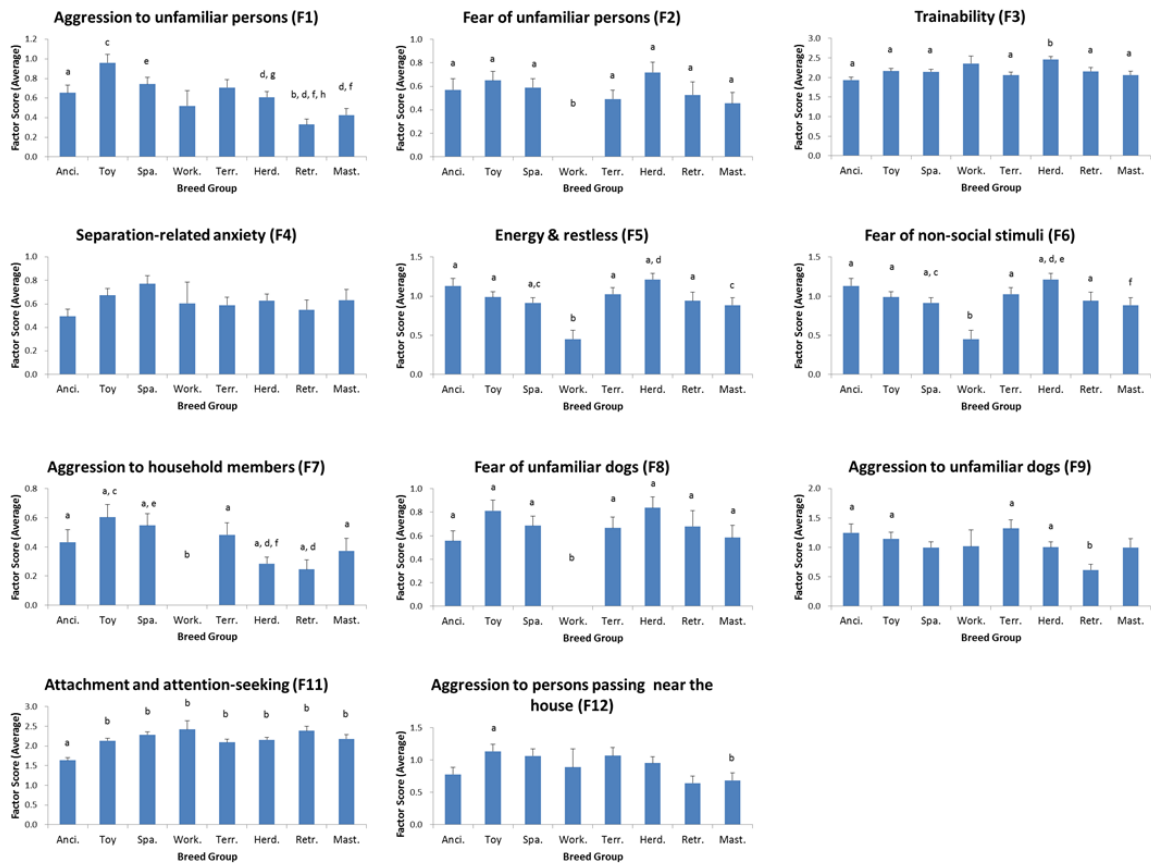
	F12: Aggression to persons passing near the				
	χ^2	df	p	Pairwise comparison	B
Breed groups ¹⁾	19.286	7	0.007	2>8	
Country	3.724	1	0.054		
Sex	0.984	1	0.321		
Neutered status ²⁾	0.543	1	0.461		
Source where aquired ³⁾	8.539	6	0.201		
Dog-ownership experience ⁴⁾	0.335	1	0.563		
Body weight	0.007	1	0.934		
Dog's age at evaluation	0.000	1	0.999		
Dog's age when acquired	8.065	1	0.005		-0.002
Breed groups*Country	29.034	15	0.016		
Breed groups*Sex	26.774	15	0.031		
Country*Sex	7.556	3	0.056		
Breed groups*Country*Sex	47.057	31	0.032		
Omnibus	72.384	42	0.002		

図 1-1 犬種の分類に用いた遺伝分岐図 (vonHoldt 2010)



黒い点は、ブートストラップ値 95%以上を示す。

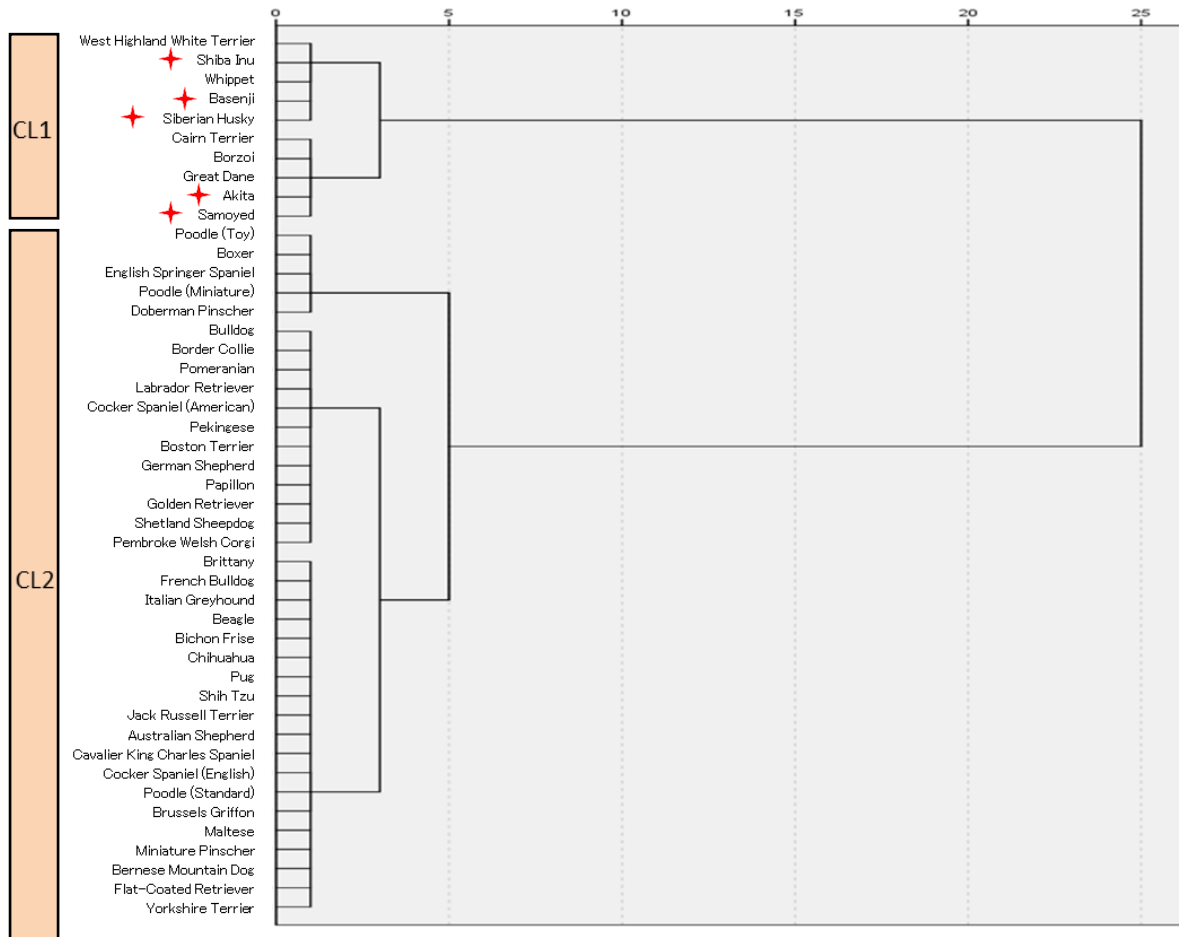
図 1-2 犬種グループにおける因子得点の平均スコア



a vs b, $p < 0.05$; c vs d, $p < 0.05$; e vs f, $p < 0.05$; g vs h, $p < 0.05$

Ancient and spitz breeds: Anci., Toy dogs: Toy, Spaniels, scent hounds, and poodles: Spa., Working dogs: Work., Small terriers: Terr., Sight hounds and herding dogs: Herd., Retrievers: Retr., Mastiff-like dogs: Mast.

図 1-3 愛着の犬種クラスター解析樹形図



★ 原始的な犬グループの犬種

第2章 原始的な犬グループのイヌの社会的認知能力の特性

第1節 諸言

オオカミと比較してイヌはヒトの指差し理解力が高いこと及び解決不可能な課題を与えられたときにヒトを参照することが知られている。また、指差し理解力については、キツネの家畜化実験において、家畜化されたキツネとされていないキツネの間でも違いが見られている。これらのことより、これらの認知能力（指差し理解力、解決不可能な課題でヒトを参照すること）はイヌが進化・家畜化の過程で獲得したものだと考えられるが、イヌの進化・家畜化においてどのようにして獲得されたものなのかは明らかになっていない。

これらの認知能力については、様々な動物種及び犬種で調査されてきている。イヌでは、ヒトの指差し等のジェスチャーを読み取る能力がオオカミやチンパンジーよりも優れていることが報告されている²¹。また、解決不可能な課題でヒトを参照する能力についても、イヌはオオカミよりも優れている²²。家畜化動物であるウマやヤギ等と比較しても、イヌの指差し理解力は高いことが明らかとなっている^{23, 24}。

犬種によるこれら認知能力の違いについても多くの調査が行われている。指差し理解力については、ニューギニア・シンギング・ドッグはその他の犬種（使役犬や愛玩犬の犬種が取り混ぜられた犬種グループ）よりも低いことが報告されている²⁵。また、シェパードとシベリアン・ハスキーの指差し理解力は、トイプードルとバセンジーよりも低いことが報告されている²⁵。さらに、牧羊犬やレトリバーから成る犬種グループ（協力系グループ）は、テリアやハウンドから成る犬種グループ（独立系グループ）よりも指差し理解力が高いこと、ブルドッグやバグ等の短頭犬種から成る犬種グループは、ダックス、コリー、テリア等の短頭系ではない犬種よりも理解力が高いことが報告されている²⁶。解決不可能課題では、レトリバーはシェパードとプードルよりもヒトをよく見ることが報告されている²⁷。また、ボーダーコリーやレトリバー等から成る牧羊/牧畜系の犬種グループは、秋田犬やシベリア

ン・ハスキー等から成る原始的な犬の犬種グループとボクサーやジャーマンシェパード等から成るマスチフ系の犬種グループと比較して、ヒトをよく見ることが報告されている²⁸。

指差し理解力については、4ヶ月齢で既にイヌの方がオオカミよりも高いと報告されている⁷。また、9-12週齢、13-16週齢、17-24週齢のイヌのグループで比較したところ、理解力は変わらないと報告されており²¹、イヌの指差し理解力はおそらく9-12週齢のあたりで表出され、その後は年齢の影響はないと考えられる。生活環境については、ヒトとあまり関わらず（ヒトとの接触は1日2-3分程度）に犬舎にてイヌの中で育ってきたイヌ群と生後8週齢までにヒトにもらわれてヒトと一緒に生活してきたイヌ群とでも指差し理解力は変わらないと報告されており²¹、イヌの指差し理解力はヒトとの接触の程度にはあまり影響されないと考えられる。一方、オオカミも指差し理解力のテストを繰り返し経験を積むことにより指差し理解力がイヌと同程度まで高くなることが報告されている⁷。イヌは生得的に指差し理解力が高いのに対して、オオカミは経験を積むことにより指差し理解力を得ることができると考えられる。解決不可能課題については指差し理解力に比べて年齢や生活環境の影響に関する報告が少ないが、4.5ヶ月齢と成犬とで比較されており、4.5ヶ月齢に比べて、成犬ではヒトを参照する能力が高いことが報告されている²⁸。

イヌの指差し理解力や解決不可能な場面でヒトを参照する能力は遺伝的基盤によると考えられ、これらの認知能力について犬種間で比較することにより、それらの犬種がどのように作成されていったのかその過程を知ることができる。特に、ゲノムワイド研究によって遺伝的に最もオオカミに近いことが知られている原始的な犬グループのイヌの行動特性は、祖先種に最も近いと考えられ、イヌの家畜化（進化）を考える上で重要となるが、犬種の遺伝分岐図におけるオオカミからの近縁度と指差し理解力や解決不可能課題における社会的認知能力との関連性の研究はこれまでに行われてきていない。第2章では、犬種を vonHoldt(2010)の遺伝分岐図を基に8つの犬種グループ（①原始的な犬グループ、②トイグループ、③スパニエル、セントハウンド、プードルから成るスパニエルグループ、④ワ

ーキンググループ、⑤テリアグループ、⑥ハーディングとサイトハウンドから成るハーディンググループ、⑦レトリバーグループ、⑧マスチフグループ)に分類し、社会的認知能力について、原始的な犬グループの特徴を調査することを目的とした。

第2節 材料と方法

1) 対象動物

一般家庭で飼育されているイヌ587頭を対象として行動テストを行った。イヌの募集は、公園、動物病院、しつけ教室、ドッグカフェなどでチラシを配布又は掲示して行い、飼い主様同意の上でテストに参加していただいた。

一般家庭で飼育されているイヌと犬舎で飼育されているイヌとの比較では、動物専門学校で飼育されているイヌ75頭を対象として行動テストを行った。トレーニング科のイヌは週に2-3回トレーニングを受けており、トリミング科のイヌは週に1-2回トリミングを受けている。犬舎で飼われており、数頭ずつ広い運動場に放されて適切な運動の機会を与えられている。入手先はほぼブリーダーであり、自家繁殖のイヌとペットショップからのイヌが数頭含まれている。

2) 実施場所

麻布大学7号館306教室、麻布大学内の実習施設(コンパニオン・ドッグ・ラボラトリ)、飼い主様のご自宅、公園、ドッグカフェ、動物病院、しつけ教室などで行った。動物専門学校のイヌは、動物専門学校の施設内で行った。

3) 実験器具

① 解決不可能課題

板（24x45x2cm）の上に、半透明のプラスチックの容器（7x7x5cm）を被せて、中に餌を入れた。餌はイヌ用のフード又はおやつを用いた。食べ物アレルギーがある場合には、飼い主様が餌を準備した。イヌの行動をビデオカメラで撮影した。

② 指差し二者選択課題

発砲スチロールのブロック（19x19x10cm）を台として、その上に白い木の板（長さ 90cm）を置いた。台の高さは、イヌの大きさに応じて、発砲スチロールのブロックを積み重ねることにより調整した。不透明な容器（直径 10cm）を 2 つ準備し、匂いの手がかりをなくすために、両方の容器の裏に餌を張り付けた。イヌの視界を妨げるための遮蔽板として衝立（30x21x8.5cm）を用いた。餌はイヌ用のフード又はおやつを用いた。食べ物アレルギーがある場合には、飼い主様が餌を準備した。イヌの行動をビデオカメラで撮影した。

4) 実施手順

① 解決不可能課題

ウォーミングアップ試行：餌を板の上に置き、餌を容器で覆った状態で、板をイヌの前に置いた。イヌが自分で容器をどけて中の餌を食べるまで待った。これを 6 回繰り返し、容器をどけて中の餌を食べることをイヌに覚えさせた。

テスト試行：餌を板の上に置き、餌を容器で覆い、今度はイヌが容器を自分でどけられないように、容器を板に固定した。板をイヌの前に置き、イヌの行動を 2 分間観察した。イヌの行動をビデオカメラで撮影し、後でビデオ解析を行い、イヌが最初にヒトを見るまでの時間、ヒトを見ている時間、ヒトを見た回数、容器とヒトとの交互凝視の回数を計測した（図 2-1 参照）。

② 指差し二者選択課題

Hare ら(2002)²¹の手順を参考に行った。

ウォーミングアップ試行：イヌを板の真ん中で、板から 1m の距離に実験者と対面するように座らせた。イヌが見ている前で餌を 2 つの容器のどちらか一方に入れた。イヌに開放の合図を出し、容器を選ばせた。イヌが餌の入っている方の容器に最初に触れた場合には、容器を持ち上げてイヌに餌を食べさせた。イヌが餌の入っていない方の容器に最初に触れた場合には、容器を持ち上げて、容器の中に何も入っていないこと確認させた。さらに、餌の入っている方の容器を持ち上げて、餌が入っていることをイヌに確認させた。ウォーミングアップ試行は、イヌが連続して 3 回、餌が入っている方のカップを選ぶまで続けられた。10 分間経ってもウォーミングアップ試行を通過できなかった場合には、テストは終了とし、そのイヌは除外された。

テスト試行：イヌを板の真ん中で、板から 1m の距離に実験者と対面するように座らせた。イヌの名前を呼び、餌を見せた後に、衝立の裏でイヌから見えないように餌を 2 つの容器のどちらか一方に入れた。餌を隠す容器は、あらかじめ無作為に決められた。容器を板の両端にスライドさせた後に、衝立をどけた。イヌの名前を呼び注目させてから、指差し等のヒントを出した。ヒントは、容器をとんとんとたたく（タッピング）、容器を指差す（指差し）、容器へ視線を向ける（視線）、の三種類を組み合わせで用いた。ヒントの組み合わせは 4 パターン行い、視線＋指差し＋タッピング(GPT)課題、視線＋指差し(GP)課題、指差し(P)課題、コントロール(C、ヒントなし)の順番で行った。各パターンを 18 回ずつ行い、計 72 回の試行を行った（図 2-1 参照）。

5) 統計解析

まずは、犬種を既に報告されていた遺伝分岐図を元に 8 つのグループに分類し、イヌの

社会的認知能力の犬種グループ間比較に用いた。なお、ワーキング、テリア、マスティフのグループについては、例数が少なかったため、分析からは除外し、5つのグループで比較した。次に、原始的な犬グループ以外の7つのグループのイヌを一般的な犬種グループとしてまとめて、原始的な犬グループと一般的な犬種グループとの2群比較を行った。統計処理はSPSS statistic 17.0 (SPSS Japan Inc.) を用い、有意水準は5%とした。Kruskal-Wallis test 及び Mann Whitney U test (Bonferroni 補正) を行った。指差し二者選択課題と解決不可能課題の関連性の検討の統計処理はSPSS statistic 17.0 (SPSS Japan Inc.) を用い、有意水準は5%とし、相関解析を行った。

第3節 結果

1) 犬種グループ間比較

① 解決不可能課題

要約参照、詳細は後日公開

② 指差し二者選択課題

要約参照、詳細は後日公開

2) 原始的な犬グループと一般的な犬種グループとの2群比較

① 解決不可能課題

要約参照、詳細は後日公開

② 指差し二者選択課題

要約参照、詳細は後日公開

3) 年齢、性別、環境要因の検討

① 一般家庭犬での比較

後日公開

② 一般家庭犬と犬舎犬との比較

後日公開

4) 指差し二者選択課題と解決不可能課題の関連性の検討

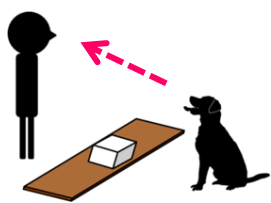
後日公開

第4節 考察

ゲノムワイド研究によって遺伝的に最もオオカミに近いことが知られている原始的な犬グループのイヌの社会的認知能力が祖先種に最も近いと考えて、様々な犬種で比較したところ、解決不可能課題でヒトを参照する能力について原始的な犬グループのイヌは一般的な犬種に比べて祖先種に近いことが明らかとなった。一方、指差し二者選択課題の正答数については、犬種グループ間での違いは見られなかった。詳細は後日公開することとする。

図 2-1 解決不可能課題と指差し二者選択課題の実験風景の模式図

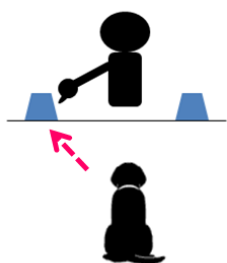
解決不可能課題



測定項目

- 最初にヒトを見るまでの時間
- ヒトを見ている時間
- ヒトを見る回数
- 交互凝視の回数

指差し二者選択課題



ヒントは3種類

【タッピング(T), 視線(Gaze: G), 指差し(Pointing: P)】



GPT



GP



P



Control(ヒント無し)

× 18回ずつ

第3章 イヌの認知能力に関連する遺伝子の探索

第1節 諸言

探索行動や逃避行動、遊び、訓練性能、不安傾向等の幾つかのイヌの行動特性には、犬種間で差が見られ、遺伝することが知られている¹⁹。第2章で調査したイヌの認知能力の違いも遺伝的基盤によると考えて、これら認知能力に関連する遺伝子の探索を行った。

2005年にイヌの全ゲノム配列が公表された¹⁰。解読されたのはメスのボクサー「ターシャ」のゲノムである。その後、この「ターシャ」のゲノム解読結果（被覆度 7.5 倍）、2003年に報告されていたスタンダードプードルのゲノム解読結果（被覆度 1.5 倍）²⁹及び、9犬種（被覆度 0.02 倍）、オオカミやコヨーテから成る5種類のイヌ科動物（被覆度 0.04 倍）の塩基配列を決定した結果を比較することにより、250万個以上の1塩基多型（SNPs）が同定された¹⁰。イヌの家畜化のプロセスには何らかの表現型による強い選択圧がかかっており、選択圧のシグナルがゲノム上に残されていると思われる。そのシグナルを探るために、2010年にゲノムワイドな SNP ジェノタイピングアレイを用いた解析が報告された¹⁴。その結果、ヒトにおいて肉体的・精神的に発達の遅れを示す発達障害であるウィリアムズ症候群に関連しているとされている遺伝子である WBSR17³⁰の近くに選択圧のシグナルが見られることが明らかとなった。ウィリアムズ症候群の人々は、反り返った鼻と小さな顎を持つ妖精のような顔つきをもち、肉体的にも精神的にも発達の遅れを示す。脳容積が小さく、知能低下が見られる。視覚空間認知の働きの著しい障害を持つ一方で、言語能力には問題がなく、多弁で、人を恐れず社交的な性格を持つ³¹。脳容積が小さいことや、多弁であること、人を恐れず社交的な性格等は、イヌにも共通して見られる特徴であり、WBSR17遺伝子はイヌの家畜化（進化）と関連しているかもしれないと考え、本遺伝子を社会的認知能力に関連する遺伝子の第1候補とした。

さらに、同じくゲノムワイドな SNP ジェノタイピングアレイを用いた Chase らの研究成

果では、家畜化関連遺伝子として MC2R (メラノコルチン 2 受容体) が挙げられている³²。Chase らの研究において、ハーディング関連遺伝子として挙げられている MC2R は、副腎にある ACTH 受容体でコルチゾールの産生に関与することが知られている。キツネの家畜化実験において人への攻撃性によって選択的に繁殖していくことにより、HPA 軸の活性が低下することや血漿中コルチゾール量が低下することが報告されている³³。また、in vitro の実験において、グルココルチコイドは細胞の分裂増殖の時間を調節し、細胞の分化を誘導することが報告されており³⁴、コルチゾールは発達速度・割合の調整に関与する可能性がある。イヌの家畜化(進化)において、人への攻撃性や恐怖心による選択圧が働き、その結果、発達速度や割合に変化が現れ現在の様々な犬種が作成されたとも考えられる。MC2R 遺伝子はイヌの家畜化(進化)と関連しているかもしれないと考え、本遺伝子を認知能力関連遺伝子の第 2 の候補とした。

また、ヒトで愛情や絆の形成に関与していると言われているホルモンとしてオキシトシンがあげられる。オキシトシンは様々な動物において、親和行動や母子関係、つがい形成などの行動に関わっていることが報告されている。また、マウスにおいて、個体弁別や社会的合図を認識する能力(社会的認知能力)にオキシトシンが関与することが示唆されている³⁵⁻³⁷。ヒトではオキシトシンを投与することによって他人への信頼が増加することが知られている³⁸。これは、脳の活動部位測定により、オキシトシンがこれから先に起こることへの不安や恐怖を増加させない効果があるからだと考えられている³⁹。他にも、オキシトシンが目への注視を増強することも示唆されている⁴⁰。恐怖心の低下、目への注視の増加、信用の増加等は、イヌの家畜化において重要な性質だと考えられ、オキシトシンの関連遺伝子である、オキシトシン遺伝子(OT)及びオキシトシン受容体遺伝子(OTR)を第 3 と第 4 の候補遺伝子とした。

これらの候補遺伝子について、多型の検索を行い、第 2 章で得られた認知能力との関連解析を行った。

第2節 材料と方法

1) 対象動物

イヌ 443 頭及びオオカミ 12 頭の血液、口内粘膜又は肝臓の組織片から DNA を抽出して遺伝子解析を行った。血液の抗凝固剤は、エチレンジアミンテトラ酢酸 (EDTA) を用いた。口内粘膜の採取には、Endo Cervex ブラシ (アズワン) を用いた。肝臓の組織片は、動物病院にて検体されたものを郵送いただいた。サンプルは全て -20°C にて冷凍保存した。

2) DNA の抽出

血液及び口内粘膜からの DNA の抽出には QIAamp® DNA Mini Kit (QIAGEN) を用いた。抽出方法はメーカーのプロトコルに従った。肝臓の組織片からの DNA の抽出は、DNAzol (Invitrogen) を用いて行った。細胞の破碎には、ビーズ方式の高速細胞破碎システムである Precellys24 (Bertin Technologies) を用いた (5000rpm, 20sec \times 2)。DNA の抽出方法は、メーカーのプロトコルに従った。

3) 多型の検索及びプライマーの設計

Ensembl 及び National Center for Biotechnology Information (NCBI) のインターネットデータベースを用いて多型を検索し、ターゲットを増幅するようにプライマーを設計した。プライマーの配列や多型についての詳細は後日公開することとする。

4) PCR 及び PCR 産物の精製

後日公開

5) 電気泳動

後日公開

6) シークエンス

7) 後日公開 OT-repeat の長さの判定

後日公開

8) 統計解析

原始的な犬と一般的な犬種とで多型頻度を比較した。多型頻度の比較は、エクセル統計 (Square Test) を用いて行った。また、遺伝子型と第 2 章の社会認知能力との関連解析を行った。関連解析には、SPSS statistic 17.0 (SPSS Japan Inc.) を用いて、Mann Whitney U test を行った。有意水準は 5%とした。

第 3 節 結果

1) 多型頻度の比較

WBSCR17、MC2R、OTR、OT において原始的な犬と一般的な犬種とで有意な差がある多型が見られた。

詳細は後日公開することとする。

2) 認知能力と遺伝子型との関連解析

① 全体での比較

要約参照、詳細は後日公開

② 犬種グループ内比較

要約参照、詳細は後日公開

第4節 考察

本調査により、イヌの進化・家畜化に関わっている可能性のある遺伝子が示された。詳細は後日公開することとする。

第4章 日本犬のβアミラーゼコピー数多型

第1節 諸言

2005年のイヌの全ゲノム配列の解読以降、イヌの家畜化に関するゲノムワイドな研究が活発に行われた。それらの研究成果によりあげられたイヌの家畜化の過程で選択圧がかかったと思われる遺伝子の候補には、消化・代謝関連に関わるものが多く見られた¹²⁻¹⁴。特に、でんぷん消化酵素であるβアミラーゼ遺伝子のコピー数が、オオカミに比べてイヌでは多くなっていることが明らかとなり、イヌの家畜化にはでんぷん消化能力の変化が大きく影響しているのではないかと推測された。

一方で、オオカミからイヌへと家畜化された「進化」(第1の段階)の選択圧としてでんぷん消化能力の変化が働いたのか、又は、ヒトが農耕を始めるとともにイヌの食糧源も変化しこれらの遺伝子に選択圧がかかったのかは明らかになっていない。本研究では第1章から第3章までの結果により、イヌの家畜化(進化)には気質が関連していたと推測しており、本章では、でんぷん消化能力がイヌの家畜化(進化)(第1の段階)の選択圧として働いたのかどうかを調査することとした。

柴犬や秋田犬等の日本犬は、ゲノムワイド研究によって遺伝的に最もオオカミに近いことが知られている原始的な犬グループに含まれることが明らかとなっている^{9, 11}。でんぷん消化能力が、イヌの家畜化(進化)(第1の段階)の選択圧として働いた場合には、柴犬や秋田犬のアミラーゼコピー数は一般的な犬種と比較すると同程度であることが予想される。一方で、ヒトが農耕を始めるとともにイヌの食糧源も変化しでんぷん消化に関連する遺伝子に選択圧がかかった場合には、柴犬や秋田犬のアミラーゼコピー数は一般的な犬種よりも少ないことが予想される。

日本における最古のイヌの骨は、縄文時代早期の遺跡である夏島貝塚から見つかっている^{46, 47}。イヌの骨は、夏島貝塚以外にも上黒岩岩陰遺跡^{48, 49}、東名遺跡⁵⁰等の縄文時代の

遺跡から多く見つかっており、日本では農耕が発達する前の縄文時代からイヌが存在していたことが示唆されている。日本では、弥生時代以降には農耕が盛んに行われてきた歴史を持ち、農耕との関わりの違いによって、柴犬や秋田犬のアミラーゼコピー数に影響を与えている可能性も考えられる。実際に、農耕と関わりの深い地域原産の犬種は、遊牧式狩猟採取生活を送っていた人々と深くかかわってきた犬種よりも、アミラーゼコピー数が多いという報告もある³。イヌの家畜化とでんぷん消化能力の変化との関連性を明らかにすることを目的として、本章では、柴犬及び秋田犬のアミラーゼコピー数を調査した。

第2節 材料と方法

1) 対象動物

オオカミ 12 頭、秋田犬 14 頭、柴犬 34 頭の血液又は肝臓の組織片より DNA を抽出した。血液の抗凝固剤は、エチレンジアミンテトラ酢酸 (EDTA) を用いた。肝臓の組織片は、動物病院にて検体されたものを郵送いただいた。サンプルは全て-20℃にて冷凍保存した。柴犬は、一般的にペットとして飼われている柴犬 17 頭と天然記念物柴犬保存会の厳しい管理のもとで交配が行われている縄文柴 17 頭を用いた。天然記念物柴犬保存会は古代のイヌの形態をめざして柴犬の交配を行っており、その結果、縄文柴は一般的な柴犬と比べて、浅い額段、三角形の鋭い目、大きく鋭い歯等の縄文時代の遺跡から発掘されたイヌと近い形態を持つ。また原始的な犬グループ以外のイヌの代表として、ラブラドル、スタンダードプードル等の様々な犬種のイヌ 25 頭を用いた。

2) DNA の抽出

血液又は肝臓の組織片からの DNA 抽出は第 3 章と同様の手順で行った。

3) コピー数の測定

コピー数の測定には、TaqMan Genotyping Master Mix (Applied Biosystems)を用いた TaqMan Copy Number Assay 又は SYBR® Premix Ex Taq™ II (TaKaRa) を用いた qPCR を行った。プライマーやプローブの設計は Axelsson らの論文¹⁰に従い、方法はメーカーの プロトコルに従った。内部標準には、イヌゲノム上で 2 コピーで存在することが知られている *C7orf28B* を使い、サンプルは 1 個体 3 回ずつ測定した。TaqMan 法と qPCR 法との 互換性を、同じサンプルを測ることにより確認した。

4) 統計解析

統計処理は SPSS statistic 17.0 (SPSS Japan Inc.) を使い、有意水準は 5%とした。Kruskal-Wallis test 及び Mann Whitney U test (Bonferroni 補正) を行った。オオカミのうち 1 つのサンプルは、外れ値として除外した。

第 3 節 結果

オオカミのアミラーゼコピー数は先行研究で報告されているとおり、2 コピー程度であった。また、オオカミへの遺伝的近さから予想したとおり、秋田犬のコピー数はオオカミよりも多いが一般的な犬種より少なかった。一方、秋田犬と同じく原始的な犬グループに含まれる柴犬のコピー数は、一般的な犬種と同程度であり、柴犬のオオカミへの遺伝的近さと反した結果となった。縄文柴のコピー数は、柴犬や一般的な犬種より少なく、秋田犬より多かった (表 4-1, 図 4-1 参照)。

第 4 節 考察

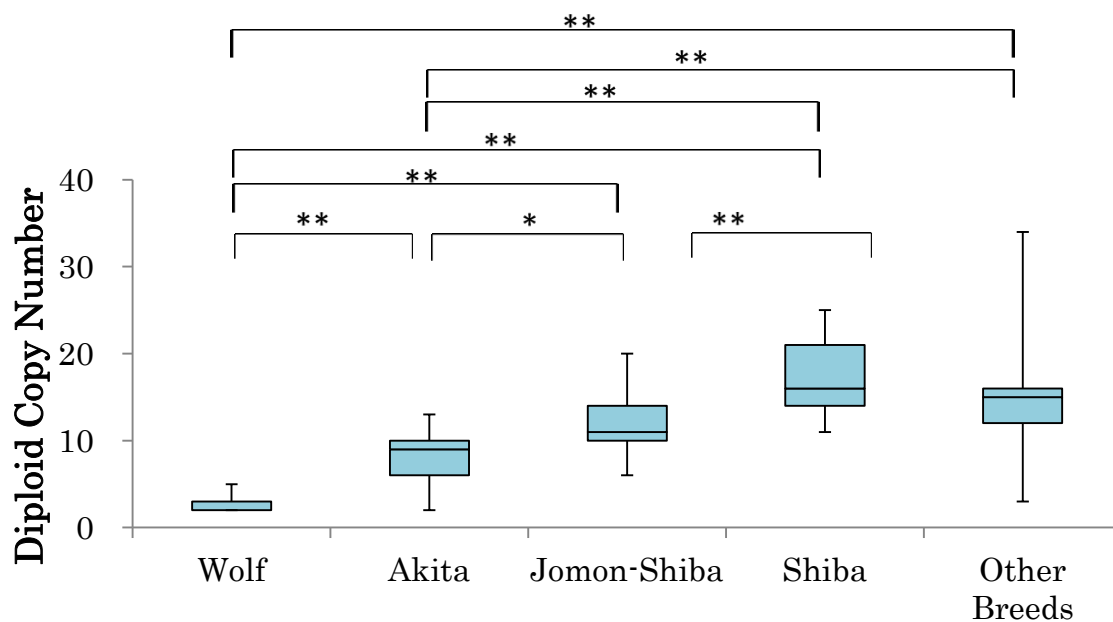
秋田犬のコピー数が一般的な犬種よりも少なかったこと、先行研究により秋田犬と同じく原始的な犬グループに含まれるサモエドのコピー数が秋田犬と同程度である⁵¹ことより、

原始的な犬グループの犬ではアミラーゼコピー数の増大の程度が一般的な犬種よりも少ないと考えられる。しかし、秋田犬と同じく原始的な犬グループに含まれる柴犬のコピー数は一般的な犬種と同程度であった。柴犬でアミラーゼコピー数の増大が多く起こっている原因としては、柴犬の原産が島根県や長野県等であり、地理的に農業と古い関わりがあった地域であることが考えられる。農業は朝鮮半島からの人々の渡来とともに日本に入ってきたと言われ、その後日本全国に徐々に広まっていった⁵²。また、朝鮮半島から農業とともに入ってきた渡来人は、実はイヌも連れてきたとも言われており、現代の日本犬はもともと古くから日本列島にいたイヌと朝鮮半島から新しく入ってきたイヌとのハイブリッドであると言われている⁵³。これらのことより、柴犬の原産地である島根県や長野県は朝鮮半島に近いこと、柴犬は朝鮮半島から農業とともに日本列島に入ってきたイヌの血を濃く受け継いでいて、そのためにアミラーゼコピー数が多くなっていると考察した。一方秋田犬の原産地である秋田県は朝鮮半島から遠いため、新しく入ってきたイヌの血の影響をあまり受けておらず、アミラーゼコピー数が少ないままだと考察した。また、興味深いことに縄文柴の原産地は秋田犬と同じ秋田県である。縄文柴のアミラーゼコピー数が柴犬よりも少ない理由としては、原産地が朝鮮半島から遠いというその地理的な問題が考えられるが、また同時に、縄文時代のイヌの形態をめざして交配されてきたためにアミラーゼコピー数の増大があまり起こらなかったとも考えられる。本調査により、縄文時代から古く日本列島にいたイヌのアミラーゼコピー数は少なかったことが予想される。イヌは人々が狩猟採取生活を送っていたころからイヌとして存在していた、つまり、オオカミよりもイヌの方がでんぷんの消化に長けており、そのことが家畜化において重要だったのではなく、ヒトが農耕を始めるとともにイヌの食糧源も変化し、これらの遺伝子に選択圧がかかったという説が支持された。

表 4-1 調査したイヌとオオカミのアミラーゼコピー数の一覧

Wolves/Dogs	Diploid Copy Number	Wolves/Dogs	Diploid Copy Number	Wolves/Dogs	Diploid Copy Number
wolf1	3	Jomon-Shiba4	11	Shiba16	14
wolf2	3	Jomon-Shiba5	9	Shiba17	16
wolf3	5	Jomon-Shiba6	14	Labrador1	16
wolf4	3	Jomon-Shiba7	12	Labrador2	34
wolf5	3	Jomon-Shiba8	20	Labrador3	29
wolf6	2	Jomon-Shiba9	11	Labrador4	10
wolf7	2	Jomon-Shiba10	10	Labrador5	12
wolf8	3	Jomon-Shiba11	15	Labrador6	7
wolf9	2	Jomon-Shiba12	9	Labrador7	12
wolf10	2	Jomon-Shiba13	6	Labrador8	15
wolf11	2	Jomon-Shiba14	13	Labrador9	15
wolf12	10	Jomon-Shiba15	8	Labrador10	10
Akita1	13	Jomon-Shiba16	10	Labrador11	17
Akita2	8	Jomon-Shiba17	11	Labrador12	8
Akita3	10	Shiba1	21	Labrador13	15
Akita4	9	Shiba2	21	Labrador14	15
Akita5	9	Shiba3	15	Labrador15	9
Akita6	6	Shiba4	22	Standard Poodle1	14
Akita7	4	Shiba5	12	Standard Poodle2	12
Akita8	10	Shiba6	13	Miniature Dachshund1	20
Akita9	12	Shiba7	15	Shih Tzu1	15
Akita10	11	Shiba8	19	Bolognese1	24
Akita11	9	Shiba9	17	Beagle1	3
Akita12	6	Shiba10	25	Miniature Dachshund x Toy Poodle1	14
Akita13	5	Shiba11	19	Miniature Dachshund x Toy Poodle2	20
Akita14	2	Shiba12	15	Mongrel1	14
Jomon-Shiba1	18	Shiba13	23	Mongrel2	16
Jomon-Shiba2	15	Shiba14	11		
Jomon-Shiba3	11	Shiba15	13		

図 4-1 アミラーゼコピー数の犬種間ならびにオオカミとの比較



オオカミ (n=11), 秋田犬 (n=14), 縄文柴 (n=17), 柴犬 (n=17), 一般的な犬種 (n=25).

Mann Whitney U-tests with Bonferroni correction **, p<0.01 *, p<0.05

$\chi^2=48.3$, df=4, p<0.01

総合考察

第 1 章の「原始的な犬グループのイヌの一般的な飼育下における行動特性」の調査により、原始的な犬グループのイヌは一般的な犬種よりも、愛着が低いことが明らかとなった。原始的な犬グループの愛着は、その他のどの犬種グループよりも低く、愛着が低いことが、原始的な犬グループの最も大きな特徴であることが示された。第 2 章の「原始的な犬グループのイヌの社会的認知能力の特性」の調査により、原始的な犬グループのイヌは、解決不可能課題でヒトを参照する能力は一般的な犬種と比較して祖先種に近いが、指差し二者選択課題でヒトからの社会的な指示を読み取る能力では一般的な犬種と同程度又はより遠いという結果が得られた。第 3 章の「イヌの認知能力に関連する遺伝子の探索」については後日公開する。最後に、第 4 章の「日本犬の β アミラーゼコピー数」の調査により、日本犬の中にも犬種によって β アミラーゼコピー数のばらつきが見られることが明らかとなり、でんぷんの消化能力が家畜化に必須だったのではなく、ヒトが農耕を始めるとともにイヌの食糧源も変化しでんぷん消化能力に関する遺伝子に選択圧がかかった可能性が高いことが示された。

これら一連の調査により、原始的な犬グループのイヌの特徴には、一般的な犬種と比べて祖先種に近いものもあれば、そうではないものもあることが明らかとなった。本結果に関する考察は後日公開することとする。

イヌの家畜化における重要な考え方として「イヌネオテニー説」がある。ネオテニーとは一般的に、幼体の性質を残したまま性的に成熟することを意味する。ネオテニーの例としては、メキシコサラマンダー（通称ウーパールーパー）が有名であるが、両生類の他にも昆虫でも多く散見される現象である。さらには「ヒトネオテニー説」と言って、チンパンジーの幼形がヒトと似ている点が多いために、ヒトはチンパンジーのネオテニーだという説もある。「イヌネオテニー説」とは、イヌがオオカミのネオテニーだという説である。

イヌはオオカミと比べて、身体が小さい、頭蓋骨が丸い、マズルが短い、耳が垂れている等といったオオカミの幼形に似た身体的特徴や生涯遊び好き、好奇心が強い等といったオオカミの幼形で見られる行動的特徴を多く持っていることから、イヌはオオカミのネオテニーだと言われている。ヒトが幼形の性質を好み選択的に繁殖していったことにより、イヌのネオテニー化は加速した。ネオテニーは発達や割合に関連しており、その変化により、現在の様々な犬種はこんなにも多種多様な形態を持っているのだと考えられる。本調査で見られた「愛着」や解決不可能な課題が提示されたときにヒトを参照する能力（困ったときにヒトを頼る程度とも考えられる）も、ネオテニーの一端なのかもしれない。今後、遊び好きや好奇心の強さ等のネオテニーの程度や発達や速度を、オオカミ、原始的な犬グループのイヌ、一般的な犬種とで比較していくこともイヌの進化・家畜化について考える上でおもしろいかもしれない。

本調査により、イヌの進化・家畜化に関わっている可能性のある遺伝子が示された。しかし、これらの遺伝子の多型の機能を含め、イヌの進化・家畜化の理解にはまだまだほど遠い。イヌの進化・家畜化にはこの他にもたくさんの遺伝子が関わっていると考えられ、それらが今後少しずつ解明されていることを期待している。

謝辞

本研究を遂行するにあたり、多くの方々からご指導とご協力を賜りました。

菊水健史教授、茂木一孝准教授ならびに自治医科大学の永澤美保先生には研究全般にわたりご指導いただくとともに、貴重なご助言を頂きました。この場をお借りして厚く御礼申し上げます。

本研究に参加して頂きました多くの飼い主様、参加者の募集にご協力頂きました動物病院、しつけ教室、ドッグカフェ、トリミング店、公園管理者、動物専門学校の皆様ならびに採血にご協力頂きました獣医師の皆様に深く感謝致します。

研究において多くのご助言・ご協力を頂きました麻布大学伴侶動物学研究室の皆様、犬チームの皆様に心から感謝致します。

最後に、学生生活において心身ともに支えてくれた家族に心から感謝致します。

平成 27 年 3 月 22 日

外池 亜紀子

参考文献

1. F.E.ゾイナー著; 国分直一, 木村伸義訳. 家畜の歴史. (法政大学出版局, 1983)
2. Ovodov ND, Crockford SJ, Kuzmin YV, Higham TFG, Hodgins GWL, et al. (2011) A 33,000-Year-Old Incipient Dog from the Altai Mountains of Siberia: Evidence of the Earliest Domestication Disrupted by the Last Glacial Maximum. *PLoS ONE* 6: e22821.
3. Freedman, A. H. *et al.* Genome sequencing highlights the dynamic early history of dogs. *PLoS genet.* **10**, e1004016 (2014).
4. Vila, C. *et al.* Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* **276**, 1687-1689 (1997).
5. Trut, L., Plyusnina, I. & Oskina, I. An experiment on fox domestication and debatable issues of evolution of the dog. *Russ. J. Genet.* **40**, 644-655 (2004).
6. Trut, L., Oskina, I. & Kharlamova, A. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *Bioessays* **31**, 349-360 (2009).
7. Kubinyi, E., Virányi, Z. & Miklósi, Á. Comparative social cognition: from wolf and dog to humans. *Comp. Cogn. Behav. Rev.* **2**, 26-46 (2007).
8. Hare, B. *et al.* Social cognitive evolution in captive foxes is a correlated by-product of experimental domestication. *Curr. Biol.* **15**, 226-230 (2005).
9. Parker, H. G. *et al.* Genetic structure of the purebred domestic dog. *Science* **304**, 1160-1164 (2004).
10. Lindblad-Toh, K. *et al.* Genome sequence, comparative analysis and haplotype structure of the domestic dog. *Nature* **438**, 803-819 (2005).

11. Pollinger, J. P. *et al.* Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature* **464**, 898-902 (2010).
12. Axelsson, E. *et al.* The genomic signature of dog domestication reveals adaptation to a starch-rich diet. *Nature* **495**, 360-364 (2013).
13. Wang, G. *et al.* The genomics of selection in dogs and the parallel evolution between dogs and humans. *Nat. Commun.* **4**, 1860 (2013).
14. Pollinger, J. P. *et al.* Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature* **464**, 898-902 (2010).
15. Patkar, A. A. *et al.* Serotonin transporter polymorphisms and measures of impulsivity, aggression, and sensation seeking among African-American cocaine-dependent individuals. *Psychiat. Res.* **110**, 103–115 (2002).
16. Di Bella, D., Erzegovesi, S., Cavallini, M. C. & Bellodi, L. Obsessive-compulsive disorder, 5-HTTLPR polymorphism and treatment response. *Pharmacogenomics J.* **2**, 176–181 (2002).
17. Brune, C. W. *et al.* 5-HTTLPR genotype-specific phenotype in children and adolescents with autism. *Am. J. Psychiat.* **163**, 2148–2156 (2006).
18. Bligh-Glover, W. *et al.* The serotonin transporter in the midbrain of suicide victims with major depression. *Biol. Psychiat.* **47**, 1015–1024 (2000).
19. Scott, J. P. & Fuller, J. L. *Dog behavior* (University Press, 1974).
20. Duffy, D. L., Hsu, Y. & Serpell, J. A. Breed differences in canine aggression. *Appl. Anim. Behav. Sci.* **114**, 441-460 (2008).
21. Hare, B., Brown, M., Williamson, C. & Tomasello, M. The domestication of social cognition in dogs. *Science* **298**, 1634-1636 (2002).

22. Miklósi, Á. *et al.* A simple reason for a big difference: wolves do not look back at humans, but dogs do. *Curr. Biol.* **13**, 763-766 (2003).
23. Kaminski, J., Riedel, J., Call, J. & Tomasello, M. Domestic goats, *Capra hircus*, follow gaze direction and use social cues in an object choice task. *Anim. Behav.* **69**, 11-18 (2005).
24. McKinley, J. & Sambrook, T. D. Use of human-given cues by domestic dogs (*Canis familiaris*) and horses (*Equus caballus*). *Anim. Cogn.* **3**, 13-22 (2000).
25. Wobber, V., Hare, B., Koler-Matznick, J., Wrangham, R. & Tomasello, M. Breed differences in domestic dogs' (*Canis familiaris*) comprehension of human communicative signals. *Interact. Stud.* **10**, 206-224 (2009).
26. Gacsi, M., McGreevy, P., Kara, E. & Miklosi, A. Effects of selection for cooperation and attention in dogs. *Behav. Brain Funct.* **5**, 31-9081-5-31 (2009).
27. Jakovcevic, A., Elgier, A. M., Mustaca, A. E. & Bentosela, M. Breed differences in dogs' (*Canis familiaris*) gaze to the human face. *Behav. Process.* **84**, 602-607 (2010).
28. Passalacqua, C. *et al.* Human-directed gazing behaviour in puppies and adult dogs, *Canis lupus familiaris*. *Anim. Behav.* **82**, 1043-1050 (2011).
29. Kirkness, E. F. *et al.* The dog genome: survey sequencing and comparative analysis. *Science* **301**, 1898-1903 (2003).
30. Merla, G., Ucla, C., Guipponi, M. & Reymond, A. Identification of additional transcripts in the Williams-Beuren syndrome critical region. *Hum. Genet.* **110**, 429-438 (2002).
31. Doyle, T. F., Bellugi, U., Korenberg, J. R. & Graham, J. "Everybody in the world is my friend" hypersociability in young children with Williams syndrome. *Am. J. Med. Genet. A* **124**, 263-273 (2004).

32. Chase, K., Jones, P., Martin, A., Ostrander, E. A. & Lark, K. G. Genetic mapping of fixed phenotypes: disease frequency as a breed characteristic. *J. Hered.* **100** Suppl 1, S37-41 (2009).
33. Trut, L., Plyusnina, I. & Oskina, I. An experiment on fox domestication and debatable issues of evolution of the dog. *Russ. J. Genet.* **40**, 644-655 (2004).
34. Shalhoub, V. *et al.* Glucocorticoids promote development of the osteoblast phenotype by selectively modulating expression of cell growth and differentiation associated genes. *J. Cell. Biochem.* **50**, 425-440 (1992).
35. Takayanagi, Y. *et al.* Pervasive social deficits, but normal parturition, in oxytocin receptor-deficient mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **102**, 16096-16101 (2005).
36. Ferguson, J. N. *et al.* Social amnesia in mice lacking the oxytocin gene. *Nat. Genet.* **25**, 284-288 (2000).
37. Winslow, J. T. & Insel, T. R. The social deficits of the oxytocin knockout mouse. *Neuropeptides* **36**, 221-229 (2002).
38. Kosfeld, M., Heinrichs, M., Zak, P. J., Fischbacher, U. & Fehr, E. Oxytocin increases trust in humans. *Nature* **435**, 673-676 (2005).
39. Baumgartner, T., Heinrichs, M., Vonlanthen, A., Fischbacher, U. & Fehr, E. Oxytocin shapes the neural circuitry of trust and trust adaptation in humans. *Neuron* **58**, 639-650 (2008).
40. Guastella, A. J., Mitchell, P. B. & Dadds, M. R. Oxytocin increases gaze to the eye region of human faces. *Biol. Psychiat.* **63**, 3-5 (2008).
41. Don, A. J., Schellenberg, G. E. & Rourke, B. P. Music and language skills of children with Williams syndrome. *Child Neuropsychol.* **5**, 154-170 (1999).

42. Levitin, D. J. *et al.* Neural correlates of auditory perception in Williams syndrome: an fMRI study. *Neuroimage* **18**, 74-82 (2003).
43. Nakayama, Y. *et al.* A putative polypeptide N-acetylgalactosaminyltransferase/Williams-Beuren syndrome chromosome region 17 (WBSCR17) regulates lamellipodium formation and macropinocytosis. *J. Biol. Chem.* **287**, 32222-32235 (2012).
44. Hirsch, A. *et al.* Loss of the C terminus of melanocortin receptor 2 (MC2R) results in impaired cell surface expression and ACTH insensitivity. *J. Clin. Endocr. Metab.* **96**, E65-E72 (2011).
45. Kis, A. *et al.* Oxytocin receptor gene polymorphisms are associated with human directed social behavior in dogs (*Canis familiaris*). *PloS one* **9**, e83993 (2014).
46. 大塚眞弘. 夏島貝塚の古さ. (神奈川新聞社, 2000) .
47. 杉原 荘介. 夏島貝塚. (中央公論美術出版, 1964) .
48. 小林謙一. 縄文時代のはじまり-愛媛県上黒岩遺跡の研究成果-. (六一書房, 2008) .
49. 慶応義塾大学・愛媛県久万高原町. 国内最古の埋葬犬骨 (国指定遺跡・愛媛県久万高原町上黒岩岩陰遺跡出土) について調査・研究成果を発表. (プレスリリース, 2012) .
50. 佐賀市役所教育委員会・社会教育部文化振興課. 東名遺跡出土の犬骨調査結果. ひがしみょう通信, 第 8 号(2013) .
51. Arendt, M., Fall, T., Lindblad - Toh, K. & Axelsson, E. Amylase activity is associated with AMY2B copy numbers in dog: implications for dog domestication, diet and diabetes. *Anim. Genet.* **45**, 716-722 (2014).
52. Hudson, M. *Ruins of identity: ethnogenesis in the Japanese Islands* (University of Hawaii Press, 1999).

53. Tanabe, Y. The origin of Japanese dogs and their association with Japanese people.

Zool. Sci. **8**, 639-651 (1991).

本論文の一部は、以下に公表した。

1. Akiko Tonoike, Miho Nagasawa, Kazutaka Mogi, James A. Serpell, Hisashi Ohtsuki, Takefumi Kikusui. Comparison of owner-reported behavioral characteristics among genetically clustered breeds of dog (*Canis familiaris*). *Scientific Reports* **5**, 17710 (2015)
2. Akiko Tonoike, Go Terauchi, Miho Inoue-Murayama, Miho Nagasawa, Kazutaka Mogi, Takefumi Kikusui: The Frequency Variations of the Oxytocin Receptor Gene Polymorphisms among Dog Breeds. *麻布大学雑誌* 第 27 巻, 11-18 (2016)
3. A. Tonoike, Y. Hori, M. Inoue-Murayama, A. Konno, K. Fujita, M. Miyado, M. Fukami, M. Nagasawa, K. Mogi, and T. Kikusui. Copy number variations in the amylase gene (*AMY2B*) in Japanese native dog breeds. *Anim. Genet.* **46**, 580-583 (2015).