

# *Yaponesian*

## 第3巻 はる号

2021年5月 刊行

目次＋表紙カバーの説明	1頁
領域代表からのメッセージ（斎藤成也）	2頁
リレーインタビュー：西谷 大 博士（国立歴史民俗博物館 館長）	3頁
21-22年度の公募研究紹介	4-9頁
第2回くにうみミーティングの報告：長田直樹	9頁
論文紹介1：斎藤成也（A01班研究代表者）	10-13頁
論文紹介2：安達登（A02班研究分担者）	14頁
論文紹介3：鈴木仁（A03班研究代表者）	15-17頁
論文紹介4：長田直樹（B03班研究代表者）	17-21頁
論文紹介5：小金渕佳江（A04班研究協力者・東京大学 大学院理学系研究科）	21-24頁
論文紹介6：松波雅俊（A01班研究分担者）	24-29頁
論文紹介7：藤尾慎一郎（B01班研究代表者）	30-32頁
論文紹介8：神澤秀明（A02班研究分担者）	32-34頁
研究紹介1：鈴木仁（A03班研究代表者）	34-35頁
研究紹介2：増田隆一（A03班研究分担者）	36-37頁
ソフトウェア紹介9：TreeMixとqpGraph 長田直樹（B03班研究代表者）	37-39頁
遺跡めぐり：岡山県笠岡市 津雲貝塚（山田康弘 B01班研究分担者）	40-41頁
わたしの好きなヤポネシアのうた：横山晶子（東京外国語大学）	42頁
ヤポネシアゲノム関連行事カレンダー	43頁
人名索引・事項索引	44頁

### 表紙カバーの説明

上：Jinam, Kawai, Saitou (2021, Anthropological Science)より＜本号の論文紹介1を参照ください＞

中左：Adachi et al. (2021, Anthropological Science)より＜本号の論文紹介2を参照ください＞

中右：Osada & Kawai (2021, Anthropological Science)より＜本号の論文紹介4を参照ください＞

下：Suzuki (2021, Anthropological Science)より＜本号の論文紹介3を参照ください＞

Yaponesian  
領域代表からのメッセージ

**斎藤成也（国立遺伝学研究所 集団遺伝研究室）**

本新学術領域「ヤポネシアゲノム」の季刊誌Yaponesian第3巻「はる号」をお届けします。今回のリレーインタビューは、国立歴史民俗博物館館長の西谷大先生にお願いしました。また、今年度から2年間おこなわれる公募研究が、A04班16件およびB04班5件が採択されましたので、それらの短い紹介をしました。また、2021年3月2日～3日にオンラインで開催された第2回くにうみミーティングの報告を長田直樹がおこないました。

今回は8編の論文紹介があります。論文紹介1～5は、日本人類学会の機関誌であるAnthropological Scienceに掲載されたヤポネシアゲノム特集号論文の紹介です。それぞれ、斎藤成也（A01班研究代表者；国立遺伝学研究所）、安達登（A02班研究分担者；山梨大学医学部）、鈴木仁（A03班研究代表者；北海道大学大学院地球環境科学研究院）、長田直樹（B03班研究代表者；北海道大学大学院情報科学研究院）、小金渕佳江（A04班研究協力者；東京大学大学院理学系研究科）が担当しました。

論文紹介6はA01班研究分担者の松波雅俊（琉球大学医学部）を筆頭著者として、分子進化学の雑誌Molecular Biology and Evolutionに今年の1月に刊行された宮古島人のゲノム多様性に関する論文についてです。論文紹介7は、B01班研究代表者の藤尾慎一郎（国立歴史民俗博物館）が、第四紀に関する専門誌Quaternaryに今年の1月に刊行した、日本列島における穀類栽培のはじまりに関する論文についてです。論文紹介8は、A02班研究分担者の神澤秀明（国立科学博物館）が共著者となった、Nature誌に発表された東アジアにおける人類集団の形成に関する論文についてです。

それらにつづいて、「ヤポネシアのハツカネズミのお腹はなぜ白い？」と題した研究紹介1を、A03班研究代表者の鈴木仁が、「イエネコとヤマネコ」と題した研究紹介2を、A03班研究分担者の増田隆一（北海道大学大学院理学研究院）が寄稿しました。ソフトウェア紹介9は、B03班研究代表者の長田直樹が、TreeMixとqpGraphというふたつの系統解析ソフトウェアを紹介しました。遺跡めぐりは、B01班研究分担者の山田康弘が、岡山県笠岡市にある縄文時代の津雲貝塚について紹介しました。わたしの好きなヤポネシアのうたは、横山晶子博士（東京外国语大学）に奄美の「あはがり」を紹介していただきました。

このように盛りだくさんのはる号となりましたので、研究室めぐり、ことばめぐり、しまめぐりの3めぐりシリーズおよび動植物のゲノム紹介は、おやすみとさせていただきました。なつ号で復活させます。

この新学術領域研究「ヤポネシアゲノム」も、5年計画のうち3年がすぎ、残り2年弱となりました。これからますます多くの論文や研究成果を発表し、この季刊誌Yaponesianでご紹介してゆきます。ご期待下さい。

*Yaponesian*  
リレーインタビュー

# 考古学から東アジア人類史へ

## 西谷 大 博士 (国立歴史民俗博物館 館長)

今回は、新学術領域研究ヤポネシアゲノムB01班の藤尾慎一郎国立歴史民俗博物館教授とともに、西谷大国立歴史民俗博物館館長にインタビューしました。西谷大先生は熊本大学文学部史学科を卒業されたあと、同大学の大学院に進まれ、さらに中国広州市にある中山大学人類学系の大学院で研究されました。たまたま、斎藤が1987年～1988年におこなわれた中日共同での第二次海南島少数民族調査（日本側の代表は尾本惠市博士；季刊誌*Yaponesian*第1巻はる号を参照ください）に参加し

て、海南島での調査のあと広州に滞在していたときに中山大学にも訪問したことがあります。そのときに西谷先生も同大学におられたことになります。

西谷先生は1989年に国立歴史民俗博物館助手として着任され、助教授(准教授)、教授を歴任後、2020年から館長をされています。その間に、考古学研究から東アジア人類史研究に展開され、雲南地域の少数民族調査もされました。2017年に社会評論社から刊行された『雲のうえの千枚ダム—中国雲南・大霧田地帯』は、このご経験にもとづくものです。

西谷先生が館長をされている国立歴史民俗博物館が属する大学共同利用機関法人・人間文化研究機構には、ほかに国立民族学博物館、国際日本文化研究センター、国立国語研究所、国文学研究資料館、総合地球環境学研究所が属していますが、これまで大学院生を受け入れてこなかった国立国語研究所と総合地球環境学研究所も、総合研究大学院大学に参加することが決まっています。このような今後の動きについていろいろとお話を聞きしました。また人類文明における博物館の重要性や、国立歴史民俗博物館の故佐原真元館長の思い出話をふくむ様々な話題に花が咲きました。



館長室にて（斎藤成也撮影）

Yaponesian  
**21-22年度の公募研究紹介**

**公募研究一覧**

A04班-1. 今西 規（いまにしあだし） 東海大学 医学部 基礎医学系分子生命科学 教授

研究課題：ヤポネシア人ゲノムの地域差に基づく難治性疾患の関連遺伝子解明

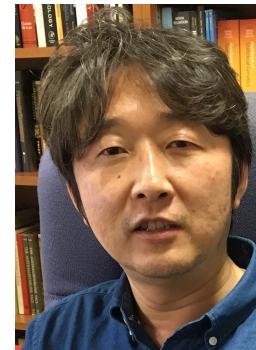
研究計画：われわれはこれまでゲノム解析に基づく日本人の地域差の研究を行い、特にHLA遺伝子群の都道府県単位での遺伝子頻度データや、SNPアレイによる核ゲノム多型についてデータベースを整備してきました。これらのゲノム多型と56種類の指定難病の地理的分布を重ね合わせてみたところ、興味深いことに多数の「相関」する組合せが発見されました。そこで本研究では、HLA対立遺伝子やハプロタイプ、核ゲノムのSNPsの中で難治性疾患との「地理的相関」が認められる関連候補多型を精査し、患者群の遺伝子タイピングによりその関連の検証を行います。新たな疾患関連多型の解明を通して、ヤポネシア人ゲノムの多様性とそこに働く自然淘汰圧を理解することをめざします。



A04班-2. 太田 博樹（おおた ひろき） 東京大学 大学院理学系研究科 生物科学専攻 教授

研究課題：縄文人とデニソヴァ人のゲノム配列を用いたヤポネシア人形成史の研究

研究計画：海外の最近の研究で、東ユーラシアの現生人類のゲノムからシベリア (D0) 型、パプア (D1) 型、東南アジア (D2) 型、の3つのデニソヴァ人系統の配列が検出されています。私達の研究グループは、伊川津貝塚遺跡から出土した女性 (IK002) 全ゲノム・ドラフト配列の詳細な解析の結果から、IK002の祖先が東南アジア集団と東アジア集団の分岐（約2万6千年前）より以前に分岐した非常に古い系統であることを示しました。本研究では複数の縄文人骨の高精度ゲノム解読をおこないます。これらの中にデニソヴァ人由来のゲノム断片を探し出し、縄文人がどのデニソヴァ系統の配列を多く持つかを指標に彼らの祖先がたどった移住ルートを推定します。



A04班-3. 大橋 順（おおはしじゅん） 東京大学 大学院理学系研究科 生物科学専攻 教授

研究課題：核ゲノム配列情報からみた日本列島基層集団の起源

研究計画：最初にアジアに到達したホモ・サピエンス集団（アジア基層集団）から、東アジア人集団の祖先とは独立して分岐したと考えられるメラネシア人（パプアン）と縄文人の全ゲノム変異情報をもとに、多数のアジア人集団を含めた集団ゲノム学的解析とコンピュータミュレーションを行い、アジア基層集団から縄文人・現代日本人に至る日本人集団史モデルの構築を目指します。



A04班-4. 木村 亮介（きむら りょうすけ） 琉球大学 大学院医学研究科 准教授

研究課題：琉球列島集団における遺伝的および言語的近縁性の比較

研究計画：本研究では、これまで蓄積してきた琉球列島集団の全ゲノムデータに加え、さらに奄美諸島および沖縄本島北部の48名分の全ゲノムデータを追加解析し、琉球列島における集団形成史について明らかにします。言語データについては、データベース化された①328語、609集落の基礎語彙、②1061語、115集落の基礎語彙、③1万語以上の語彙を収録した14冊の方言辞典を用いて解析を行います。本研究では、琉球列島においてヒト・モノ・コトのそれぞれが如何にして移動・伝播・拡散してきたのかを明らかにすることを目的とし、ゲノムデータと言語データの双方において集団間の近縁性を明らかにしながら比較・統合解析を行ないます。



## *Yaponesian*

A04班-5. 菅 裕 (すが ひろし) 県立広島大学 生命環境学科 生命科学科 生命システム科学専攻 教授

研究課題：漆の過去 現在 未来

研究計画：縄文時代より日本人の生活に深くかかわってきた漆。漆を生産する植物種としてのウルシをゲノム科学と分子細胞生物学の両面から解析し、①ウルシはいつ、どのようにして日本列島に根付いたのか（過去）、②現代の漆塗り職人がしばしば指摘する、中国産の漆と日本産の漆の性質の違いはゲノム上の差異に帰着するか（現在）、③培養細胞による漆人工生産をめざした、細胞生物的基盤の構築（未来）、の3点の研究を行います。漆は英語でjapanとも呼ばれるほどヤポネシアを象徴する物質であるにもかかわらず、その生産の9割以上を中国からの輸入に頼るという歪な状況に陥っています。比較ゲノム解析によりウルシの過去を知るだけでなく、漆産業が現在抱える問題にも光をあて、その未来に向けた布石を打つ、スケールの大きな研究を志向します。



A04班-6. 竹中 正巳 (たけなか まさみ) 鹿児島女子短期大学 生活科学科 学科長・教授

研究課題：古人骨新資料発見への取組と既出土人骨の資料化による南九州南西諸島域の人類史の解明

研究計画：南九州の古人骨資料の時代的・地域的空白を埋めるために発掘調査を行ない、古人骨新資料の発見を目指します。具体的には、過去2年間行ってきた成川遺跡（鹿児島県指宿市：弥生～古墳時代）の発掘調査を継続します。また新たに、沖永良部島イクサヨー遺跡（先史～近世？）の発掘調査を行います。徳之島や種子島での発掘調査も考えています。鹿児島・宮崎県下の教育委員会には、所属年代がはっきり確定されていない古人骨が保管されています。これらの年代測定と整理を行ない、考古学的情報を確認し、今後の古人骨研究への使用に耐える資料化作業を行います。発掘で得られた人骨と資料化された既出土人骨を対象に人類学的検討（形態・遺伝子・年代）や骨考古学的検討（埋葬）を行ない、南九州南西諸島域の人類史について考えます。



A04班-7. 寺井 洋平 (てらい ようへい) 総合研究大学院大学 先導科学研究科 生命共生体進化学専攻 助教

研究課題：日本列島への人類の渡来に伴って形成された日本犬ゲノムの多重構成

研究計画：前回の公募研究により、日本犬にはニホンオオカミのゲノムが含まれていることが明らかになりました。それとともに日本犬には大陸由来のイヌのゲノムも含まれていました。大陸由来のゲノムは、縄文時代以降にヒトとともに日本列島へ渡來したイヌを起源とすると考えられます。日本列島のイヌの起源は1万年ほど前の縄文時代であり、その後弥生時代が始まるまでは形態的な変化はほとんどありませんでした。その後、形態的に異なる弥生時代のイヌが渡来し、おそらくは交雑により徐々にイヌの形態が変わってきました。このことから、イヌのゲノムには縄文時代から現在までのイヌの歴史が刻まれており、イヌはヒトとともに渡来することからヒトの歴史も反映されていると考えられます。そこで本研究課題では、縄文時代、弥生時代、奈良平安時代、江戸時代、現代の日本のイヌのゲノム配列を決定することにより、ヒトの日本列島への渡来が日本犬のゲノム構成に与えてきた影響を明らかにすることを目的としています。すでに予備的な解析を進めている縄文時代と奈良平安時代のイヌから新しい知見(自分にとっては驚きの)を得ていますので班会議などで紹介したいと思います。



A04班-8. 内藤 健 (ないとう けん) 農業・食品産業技術総合研究機構 遺伝資源研究センター 上級研究員

研究課題：ダイズおよびアズキのヤポネシア栽培起源に関する全ゲノム解析

研究計画：昨年度までの研究で、アズキの起源が日本にあることを明らかにできつつあります。そこで、今年度からはあらためてダイズに取り組むことにしました。現在栽培されている全てのダイズ品種は中国起源であることが明らかですが、縄文～弥生期には日本独自に栽培化されつつあったダイズが存在したことを示す考古学的な試料はあります。本研究では日本各地から採集されたツルマメ（野生ダイズ）の全ゲノム解析を実施し、本当にかつて日本独自のダイズが存在したのかどうかを検証します。



## *Yaponesian*

A04班-9. 新村 毅（しんむら つよし） 東京農工大学 大学院農学研究院 准教授

研究課題：家畜のヤポネシアへの移入と拡散の軌跡の解明

研究計画：研究内容：数千年にもおよぶ家畜化の歴史の中でも、ヤポネシア人とニワトリの関わりは古く、かつ多様であり、長鳴鶏や軍鶏などの世界でも類をみないユニークな形質を持つ品種が、天然記念物として特定の地域で長年閉鎖的に系統維持されてきました。しかしながら、その歴史的背景や鳴き声・闘鶏などの文化的形質の遺伝基盤は明らかにされて来ませんでした。本研究では、ニワトリは、いつ、どのように家畜化され、ヤポネシアに到来し、そして広まったのか？ヤポネシア人が好んだニワトリの形質は、どのような遺伝的基盤により支配されているのか？という問い合わせを明らかにしたいと考えています。



A04班-10. 細道 一善（ほそみち かずよし） 金沢大学 医薬保健研究域 医学系 准教授

研究課題：HLAハプロタイプの多様性にもとづくヤポネシア人進化の解明

研究計画：ヒトの主要組織適合遺伝子複合体（HLA）は、免疫応答の入り口として自己と非自己の認識をなうとともに、ヒトにおける機能的遺伝子としては、もっとも高度な多型をしめします。HLAは、個人識別、人類集団の起源や形成過程を探る遺伝マーカーとしての有用性に加え、自己免疫性疾患や感染症、薬剤副作用と関連する遺伝要因として研究が進んでいます。これらHLA遺伝子の多型に注目し、免疫学的な視点からヤポネシア人の歴史を探ります。具体的には、計画研究A02班と協力して、古代人のHLA遺伝子型を決定し、ヤポネシア集団の起源や形成過程の探索、およびその形成過程で受けた感染症によるHLAハプロタイプの選択圧について考察します。さらに、HLA情報に乏しい他地域集団のHLAハプロタイプの情報を収集し、データベースの整備も進めます。



A04班-11. 松本 悠貴（まつもと ゆうき） アニコム先進医療研究所株式会社 研究開発部 研究員

研究課題：比較ゲノム解析からたどる日本猫の起源

研究計画：イエネコは古くからヒトと強い関わりがある動物ですが、日本の土着のネコ、いわゆる日本猫の祖先がいつ日本へ入ってきたかは諸説があり、未解明な部分が多い状況にあります。本研究では、全国各地の日本猫の全ゲノムデータを用いることで、日本猫の起源と成立過程を明らかにすることを一つの目的として研究を進めています。また、平行して、ネコとの関わりが深いヒトやハツカネズミのゲノム情報を用いた解析により、ネコだけでなく、他種と共通した移動の歴史を明らかにします。



A04班-12. 三浦 史仁（みうら ふみひと） 九州大学 医学研究院 基礎医学部門 生体制御学 准教授

研究課題：高効率1本鎖DNAライゲーション技術の考古学への応用

研究計画：DNAシークエンサーで塩基配列を決定するためには目的DNAの両端に既知の塩基配列を連結するライブラリー調製と呼ばれる操作が必要となる。2本鎖DNAに対してはT4 DNAリガーゼやタグメンテーションなどの高効率な反応を利用することができますが、1本鎖DNAに対して高効率にアダプターを連結することが可能な反応はこれまで存在しませんでした。そこで我々はTdTとRNAリガーゼを組み合わせることで高効率に1本鎖DNAを連結することが可能なTACSライゲーション法を開発し、1本鎖DNAから高効率にライブラリー調製を行うための手法を実現します。本研究では断片化が進行し、その多くが1本鎖となっている古代生物由来のDNAから高効率にライブラリー調製を実現するための技術を開発します。

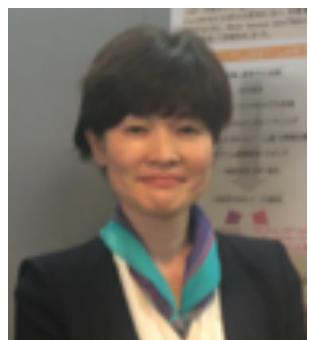


## *Yaponesian*

A04班-13. 水野 文月（みずの ふづき）東邦大学 医学部 法医学 助教

研究課題：日本列島後期更新世、縄文早期ならびに前期古人骨の核ゲノム

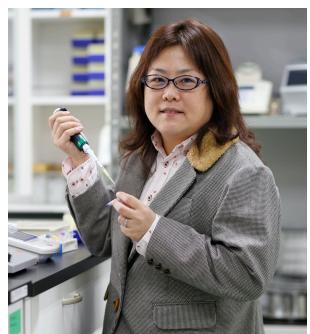
研究計画：日本列島に最初の人類（現代型ホモ・サピエンス）が進出したのは後期旧石器時代とされています。これまでに、旧石器時代人・港川1号人骨のミトコンドリアゲノム塩基配列全長を得ることに成功し、これにより「旧石器時代港川人から縄文時代人への母系遺伝情報の不連続性」が明らかとなりました。これらの結果の追検証ならびに発展を目的として、本公募研究では、旧石器時代人ゲノムをより広範に解読、その後の早期ならびに前期縄文時代人ゲノムを複数解読することを目指します。これにより、旧石器時代人ならびに縄文時代人（1万年におよぶ時代でありながら“縄文人”として1つに括られた縄文時代人の実像に迫ることも含めて）、これらの人々のヤポネシア人形成への関与を明らかにしたいと思います。なお、大規模ランによって得られる膨大な核ゲノムデータの解析は、研究協力者・石谷孔司（産業技術総合研究所・研究員）と連携しておこなっていきます。



A04班-14. 本橋 令子（もとはし れいこ）静岡大学 農学部 応用生命科学科 教授

研究課題：ヤポネシア人とサトイモの來た道

研究計画：人口増加や人の移動の歴史の再構築は“共生”的アプローチを使用して、進められています。人間と密接に関連して生息し、島国などへの分散を人間に依存していた種の研究を通じ、人とともに輸送された種の動きを追求することで、この地域の先史時代の人間の集団の動きの代用となります。サトイモ (*Taro. Colocasia esculenta*)は人類が初めて栽培化した作物のひとつと言われ、稻作が始まる前の重要な食料で、エグ味の少ない系統が選抜されたと考えられます。本研究では連續的に栽培および保管し続けなければならないタロ（サトイモ）の存在を明らかにし、サトイモの渡来経路からヤポネシア人の渡来経路について解き明かします。また、貝塚や遺跡から出土した土器の付着物に含まれるデンプン粒の形態を解析し、遺伝的に近縁な東南アジアまたは南中国、オセアニアなどの地域のサトイモ系統のデンプン粒の形態を解析し比較することにより、サトイモの渡来時期や分布を調べます。さらに、サトイモ・タロイモに関する行事食や日常食、芋名月やすいき祭りに代表される祭事を調査し、渡来起源種との関係を探ります。



A04班-15. 山岡 吉生（やまおか よしお）大分大学 医学部 医学部長・教授

研究課題：ピロリ菌ゲノムからさぐるヤポネシアへの人類移動

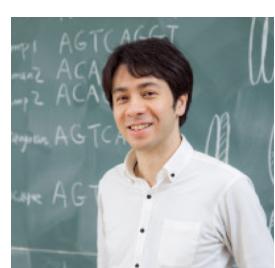
研究計画：ヘルコバクター・ピロリ（ピロリ菌）は、人類の出アフリカ前にヒトの胃への感染を確立し、人類と共に旅をしてきました。我々はアジア各国のピロリ菌ゲノムを解析することで、アジアから日本列島への移動を追っており、アイヌや沖縄に特異的なピロリ菌が存在することを報告してきました。注目すべきことに、沖縄特異的な菌には、分岐年代が旧石器時代（沖縄A）と縄文時代（沖縄B）の2系統が存在します。沖縄Aの分岐年代は旧石器時代ですが、ヒトゲノムの研究では旧石器時代の沖縄人（港川人）の系統は途絶えており、現代には残っていません。すなわち、ピロリ菌DNAのみが過去を探る手掛かりなのです。本研究では、ピロリ菌の全ゲノム解析を通して、ヤポネシアへのピロリ菌の移動、すなわち人類の移動を明らかにしたいと考えています。同時にピロリ菌感染者のヒト側のDNAの検討も、「ヤポネシアゲノム」プロジェクトのメンバーとの共同研究で進めていきたいと考えています。



A04班-16. Jeffrey FAWCETT（ジェフリ フォーセット）理化学研究所 数理創造プログラム 上級研究員

研究課題：全ゲノム S N P 解析によるソバの日本への伝播過程の解明

研究計画：ソバは中国雲南省周辺に起原したことが分かっていますが、日本には縄文時代に伝わったとする説もある一方で、確実に栽培されていたと言えるのは平安時代まで待たなければなりません。我々は既にソバのリファレンスゲノムの構築を終え、雲南省



## *Yaponesian*

周辺の栽培種・野生種の集団解析に着手しています。本研究ではこれらに加え、日本および世界各地の在来種のゲノムデータを取得し、集団遺伝学的解析を行います。さらに、考古学的な知見も考慮し、ソバの栽培化から日本への伝播、そして日本における拡散の過程を解明します。

B04班-1. 加藤 哲久 (かとう あきひさ) 東京大学医科学研究所 感染・免疫部門 ウィルス病態制御分野 准教授

研究課題：ヤポネシア人とウイルスの共進化

研究計画：島国に居住するヤポネシア人は、歴史上、何度もヤポネシアに特徴的な変異を有したウイルスとの共進化を経験してきたことが想像されます。しかしながら、ヤポネシア人とウイルスの間で繰り広げられてきた進化的軍拡競走が、ヤポネシアの成立・発展の過程に与えた役割は全く不明です。そこで、本研究では、当該領域研究が蓄積中のヤポネシアを中心とした多地域における核ゲノムデータより、ヘルペスウイルス・ゲノム情報を抽出し、多面的なウイルス学解析に供した後、本領域研究に集結している有識者のコンサルティングのもと、ウイルスがヤポネシアの成立・発展に与えた役割を紐解くことを目標とします。



B04班-2. 中川 奈津子 (なかがわ なつこ) 国立国語研究所 言語変異研究領域 特任助教  
研究課題：日琉語族の語順の変異とその相関変数の解明

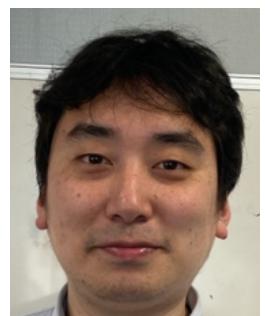
研究計画：近年、語彙の音素配列の対応を用いる以外に、語順などの類型論的特徴から言語どうしの系統関係を明らかにしようというアプローチが試みられてきました。しかし類型論的特徴 (e.g., 目的語・動詞の順序と名詞句・接置詞の順序) はしばしば相関しており、このアプローチは前提に問題があるかもしれません。そもそも日琉語族の中で、どれほど語順の変異が存在するのか、もし存在するなら、何によってその変異が生まれたのか未だ明らかになっていません。本研究では、日琉諸方言コーパスと応募者の持っている談話データから、東北、関東、関西、九州、南琉球の談話サンプルを抜き出し、語順のばらつきがどの程度あるのかを調べ、日琉諸語が分岐したのち千数百年間でどの程度の変異が発生しうるのか、発生しないのかを調べます。



B04班-3. 中澤 光平 (なかざわ こうへい) 東京大学 大学院人文社会系研究科 国語研究室 助教

研究課題：南海道諸方言の歴史言語学的研究と方言形成時期の推定

研究計画：淡路島を含む南海道の諸方言の系統関係と方言の形成時期を言語データから推定します。方言区画論は日本の方言研究初期からのテーマですが、方言区画の多くは東北方言、関東方言など八地方区分と一致しています。八地方区分は古代の行政区画である五畿七道とも重なりますが、南海道は、紀伊と四国という海に隔てられた地域が属していく、他が地理的に連続しているのとは異質です。南海道地域の結びつきが強かつたことの反映だとすれば、南海道諸方言が言語学的に近縁である可能性があります。方言の系統はヤポネシアに入々が広がった初期の軌跡を反映している可能性があり、言語学に基づく研究が、ヤポネシア人の移動の歴史の解明に役立つと思われます。



B04班-4. 西内 巧 (にしうち たくみ) 金沢大学 疾患モデル総合研究センター 研究基盤支援施設 准教授  
研究課題：プロテオミクスで紐解くヤポネシア人の食性復元

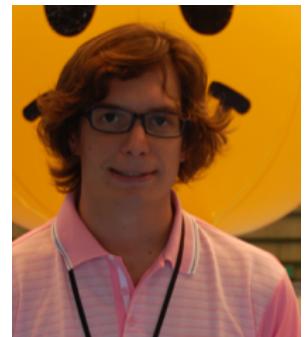
研究計画：前回の公募研究で確立した炭化種子や土器付着物のプロテオミクスの実験系を用いて、日本各地の縄文から弥生時代等の遺跡から出土する土器付着物や加工食品炭化物等に残存するタンパク質の解析を進めます。具体的には、これらの出土試料から抽出・精製したタンパク質を用いてショットガンプロテオミクスを実施し、検出されたペプチドのアミノ酸配列を決定して食材となった生物種を同定することで、ヤポネシア人の食生活の時代による変遷と地域性を明らかにします。また、同じ遺跡で出土した植物遺存体や動物骨についても同様に解析を進めて検証を行います。



B04班-5. Celik KENAN (セリック ケナン) 国立国語研究所 言語変異研究領域 プロジェクト非常勤研究員

研究課題：南琉球諸語を対象とした言語変化モデルの構築と系統樹への応用

研究計画：本研究課題は、沖縄県宮古諸島及び八重山諸島で話される南琉球諸語を対象とし、大規模な語彙データを元に南琉球祖語を再建した上で、祖語から現在の諸方言に至るまでの変化に基づき、言語変化のモデルを構築し、それを南琉球諸語の系統関係の解明に応用することを目的とします。日琉諸語の系統関係を明らかにするに当たり、「共有改新」を手動で特定する伝統的な言語学の手法が有効である一方、ゲノム解析等のために開発された手法が用いられるようになってきています。しかし、ゲノム解析の手法を応用した研究は言語変化的性質を十分に理解しているとは言えません。同時に、伝統的な歴史言語学では、客観的な基準が十分に明確にされておらず、その結果、他分野の研究者から全く評価できないものになっています。従って、客観的な基準を明確化し、学際的に通用しうる言語変化のモデルを提示する必要があります。本研究は南琉球諸語を対象とし、変化モデルを構築した上で、南琉球諸語の系統関係を明らかにします。



## ===== 第2回くにうみミーティングの報告 北海道大学 大学院情報科学研究院 長田直樹

ヤポネシアゲノムくにうみミーティング（以下くにうみミーティング）は、（自称）若手研究者の研究交流を促進するための研究集会です。2019年9月に初回が淡路夢舞台（兵庫県淡路島）で行われ、同様の企画を2020年中に行う予定でしたが、コロナウイルスの流行にともない、いったん2021年3月に延期をしました。3月に夢舞台でオンライン/オフラインのハイブリッド形式で会議を進める準備を進めていましたが、開催直前に兵庫県を含む地域に緊急事態宣言が出され、会場に付随するホテルが休業してしまいました。したがって、やむなく予定を変更し、2021年3月2日、3日にZoomを用いたオンラインで行うことになりました。見通しの甘さで急な予定変更になってしまい、参加者の皆様にはご迷惑をおかけいたしました。

オンラインになったことで気軽に参加できることになったことは良いことのひとつでしょうか。40名の参加登録があり、29名の研究発表がありました。それぞれの発表時間はそれほど長く取れませんでしたが、若手が中心ということでいろいろと突っ込んだ質問もたくさんあり、情報交換と最新の研究結果の共有ができたのではないかと思います。気軽に参加できたことは良かった一方、研究交流という目的ではやはり対面での集まりの良さは捨てきれません。コロナウイルスの影響が収まってきたときにはぜひ対面でポスターを囲んでディスカッションなどができるべきだと考えております。

今回のくにうみミーティングでは特別に、会議2日目の午後にオンライン一般公開講演会「くにうみ一般公開講演会：ゲノム・言語から読み解くヤポネシア（日本列島）人の歴史」を開催しました。くにうみ実行委員である東大藤本明洋さん、科博神澤秀明さん、国語研（現名桜大）麻生さん、琉大松波雅俊さんの4名にご協力を仰いで専門外の方に向けた成果発表をしていただきました。オンラインで参加希望者を募り、関連学会を中心に広報を行いましたが、登録開始早々に100名以上の登録があり、多くの方に聴講していただけたと思います。一般向けのセミナーはオンライン開催と非常に相性が良いのだと感じました。今後、ハイブリッド形式なども検討することにより、より多くの方に研究成果を知ってもらうことができるのではないかと思います。

2021年度にも、くにうみミーティングの第3回を行う予定です。見通しが悪い世の中、詳細については未定ですが、3年目から参加される公募研究班の皆様やその周りの若手研究者の皆様にもぜひ参加いただければと思います。最後に、参加された皆様、実行委員の皆様にはお礼を申し上げます。

*Yaponesian*  
論文紹介 1

斎藤成也 (A01班研究代表者)

ヤポネシア人のうちなる二重構造に着目した現代人のDNA解析

Modern human DNA analyses with special reference to  
the inner dual-structure model of Yaponesian

By Jinam Timothy A., Yosuke Kawai, and Naruya Saitou (Jinam Timothy A., 河合洋介,  
斎藤成也)

発表された雑誌 : Anthropological Science vol. 129, pp. 3-11

斎藤 (2015『日本列島人の歴史』岩波ジュニア新書)はヤポネシアへの三段階渡來說を提唱しました。第三段階の渡来の図では、ヤポネシア中央部に居住するヤマト人にも二重構造がみられる可能性がでてきたので、これを「うちなる二重構造」と呼びました。斎藤 (2017『核DNA解析でたどる日本人の源流』河出書房新社)で提唱したように、九州北部から東京までをつなぐ中央軸とその周辺部分というものが、「うちなる二重構造」です。この論文では、このモデルを検証するために、3種類の現代人ゲノムデータを用いました。一つめは、公開・未公開のものをあわせた日本人1642人の完全ミトコンドリアDNA配列です。二つめは、ジェネシスヘルスケア社から提供を受けた、47都道府県における合計59,105人のミトコンドリアDNAのハプロタイプ頻度データです。三つめは、核DNA中の192,898カ所におけるSNP (単一塩基多型) データで、アイヌ人、オキナワ人、ヤマト人、韓国人、北方と南方の中国人の6集団、および礼文島船泊遺跡出土の縄文時代人のゲノムデータです。

一つ目のデータをもとにして、現代日本人の祖先集団における人口変化を推定しました。その結果、約3000年前以降に急激に人口が増加したというパターンが得られました(図1を参照ください)。これは、ちょうど水田稲作がヤポネシアに導入されて弥生時代がはじまった時代に対応します。

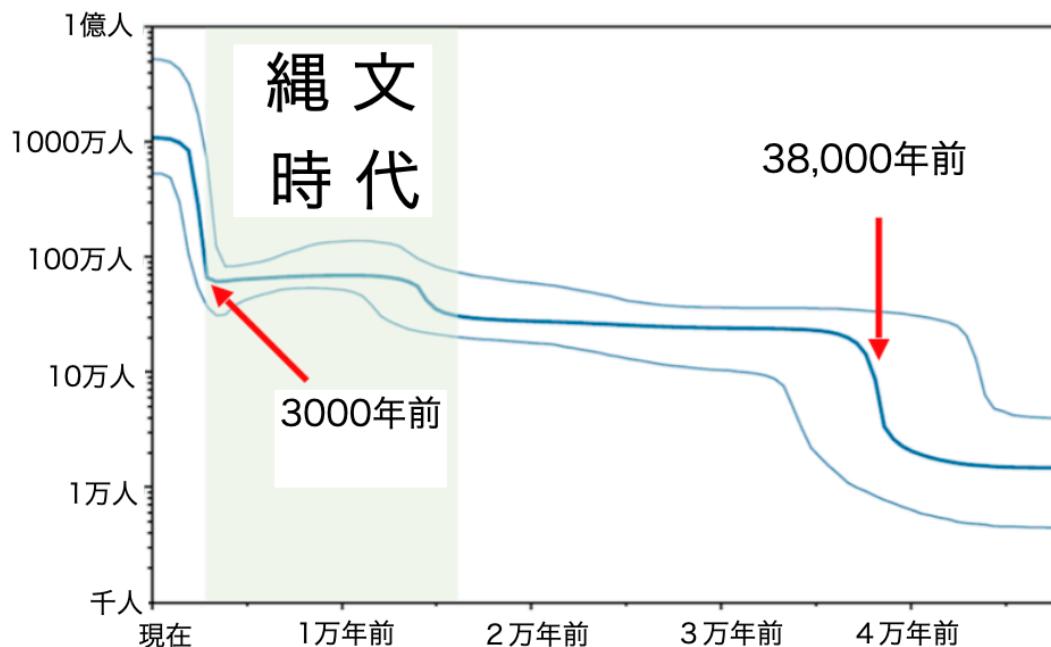


図1：1642人のミトコンドリアDNA配列データに基づく過去の人口変動の推定

次に、二つ目のデータをもとにして、現代日本人の遺伝的地域差を推定しました。まえもって47都道府県を中心軸(図2の赤色で示した20都府県)と周辺部(図2の白色で示した27道県)に分けておきます。

図2：中心軸の20都府県（赤色）と周辺部の27道県（白色；沖縄県と北海道を含む）

47都道府県のミトコンドリアDNAのハプロタイプ頻度データを主成分分析した結果が、図3にしめしてあります。沖縄県 (OKI)が左に大きく他の46都道府県から離れており、佐賀県 (SAG)と熊本県 (KUM)がすこし沖縄県に近く位置しています。

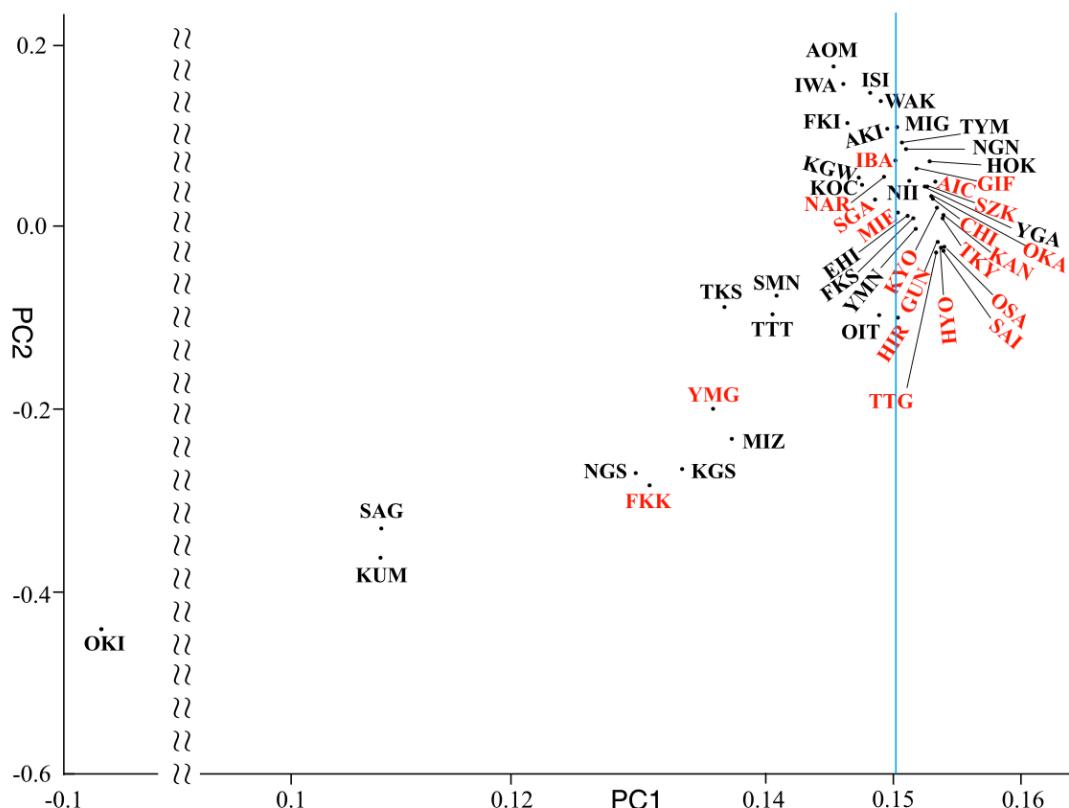
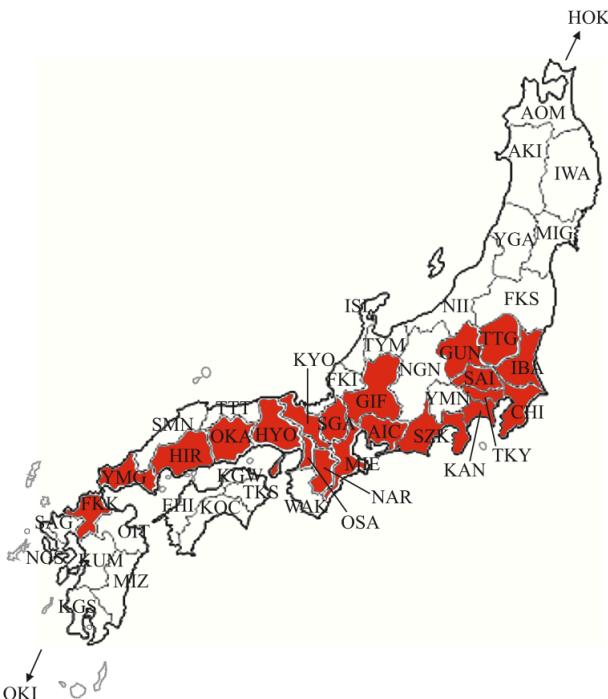


図3：主成分分析の結果

それらに続いて、やはり九州の長崎県 (NGS)、福岡県 (FKK)、鹿児島県 (KGS)、宮崎県 (MIZ) および九州にもっとも近い山口県 (YMG)が沖縄県にすこし近くなっています。

細い青線の左右で比較すると、右には赤でしめした中央軸に属する都府県が14あるのに対して、左には6県のみであり、一方周辺部に属する県は、右に9県、左に18県という分布です。これらのパターンを統計検定すると、ミトコンドリアDNAのデータは明らかに中央軸と周辺部で差のあることがわかります（2%レベルで統計的に有意）。

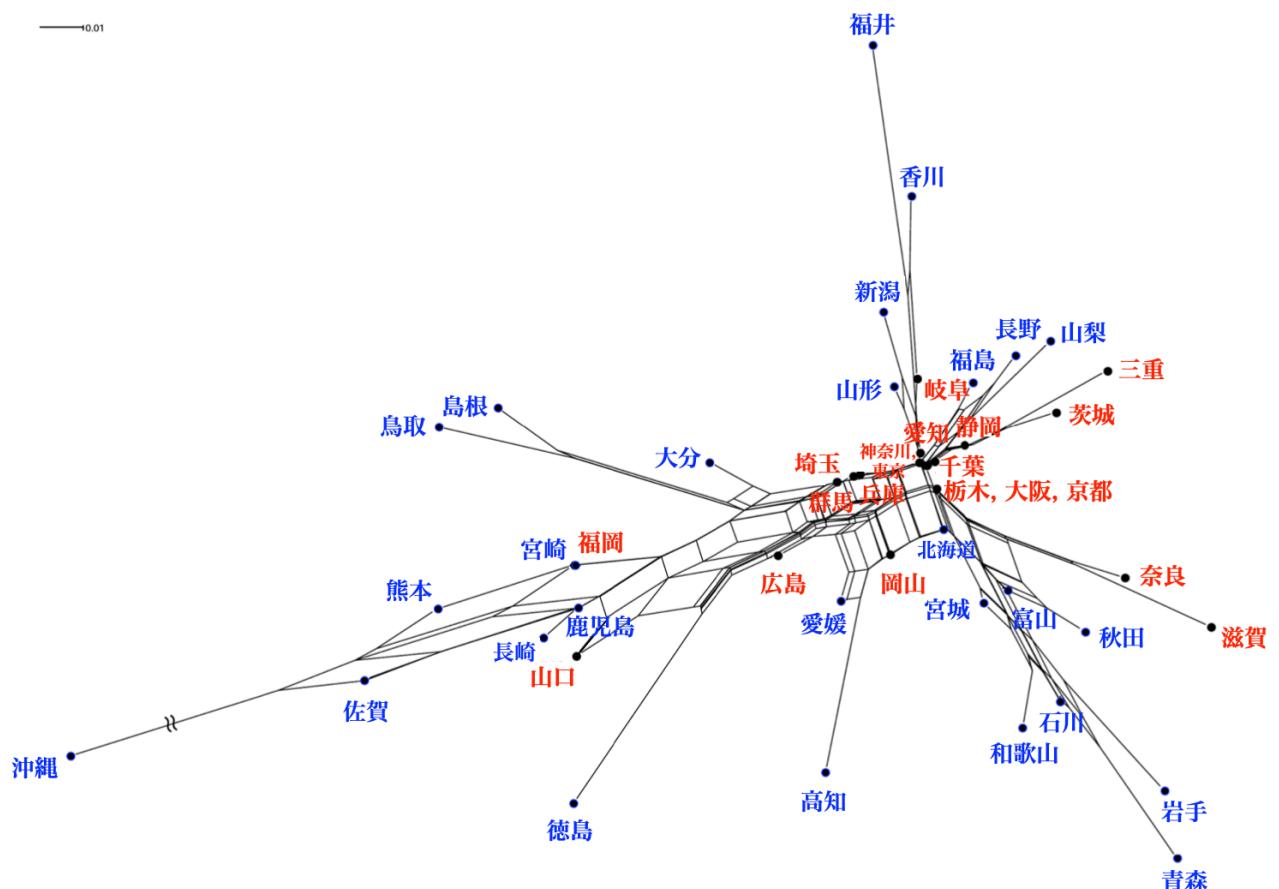


図4：ミトコンドリアDNAハプロタイプ頻度データにもとづく47都道府県の系統ネットワーク

さらに、これらのデータを用いて、都道府県の関係を系統ネットワークで示したのが、図4です。ここでは中心軸の都府県を赤色で、周辺部の同県を青色で示しています。なお、この図4は本号の表紙にも掲載しています。図3の主成分分析と同様に、九州に位置する佐賀県、熊本県、長崎県、宮崎県、鹿児島県、福岡県が沖縄県にすこし近くなっていますが、大分県は山陰の島根・鳥取グループと近くなっています。興味深いのが四国の4県です。愛媛県と高知県はまとまりますが、徳島県は九州グループにすこし近く、香川県にいたっては北陸の福井県ともっとも近くなっています。一方、赤色で示した中心軸の都府県の大部分は、系統ネットワークの中央に位置しています。これは「うちなる二重構造」を示しているといつてもいいでしょう。

三つ目のデータは、Admixtureという、日本語に訳せばばかり混血という意味になるソフトウェアを使って、過去に存在した遺伝的に異なる複数の集団の混血によって現代人のゲノムが形成された様子を推定するソフトウェアを用いて解析しました。図5において、 $k$ は仮定された祖先集団の数を示します。細長い縦線がひとりの人間のゲノムデータです。2個の祖先集団を仮定した $k=2$ の時には、青色とオレンジ色の祖先集団であり、縄文時代人や何人かのアイヌ人は100%青色であるのに対して、北方と南方の中国人（CHBとCHS）はほとんどがオレンジ色です。オキナワ人とヤマト人では、青色の割合はそれぞれ40%程度と20%程度になっています。韓国人（Korean）では、大部分の人で青色の割合が5%未満となっています。

祖先集団の個数が3集団 ( $k=3$ )と仮定されると、今度は緑色の祖先集団が出現します。割合が変化するので、それほど簡単ではありませんが、近似的には、 $k = 2$  の時のオレンジ色で示された祖先集団がオレンジ色と緑色に分かれたと考えることができます。緑色の祖先集団はオキナワ人でもっとも多く、80%を越えていますが、アイヌ人ではごく一部しかありません。ヤマト人では緑色の割合が60%を越えており、オキナワ人に近い組成になっています。しかし、オキナワ人にはほとんど見られない黄色の祖先集団が30~40%となっています。韓国人では緑色の割合がさらに低く、大部分の個体で40%程度であり、オレンジ色の割合が60%以上となっています。北方中国人ではこの緑色の割合が人によっては5%ほどになる場合もありますが、南方中国人ではほとんどがオレンジ色で占められています。斎藤 (2015, 2017)の三段階説でこのパターンを解釈すると、青色がもっとも古い第一段階の渡来集団であり、緑色が第二段階、オレンジ色が第三段階と考えるのが妥当でしょう。

さらに祖先集団を4集団 ( $k=4$ )と仮定すると、 $k=3$ のときのオレンジ色がオレンジと赤に分かれたように見えますが、赤色は南方中国人で圧倒的に多く、北方中国人で過半数、韓国人の一部で10%ほどになります。

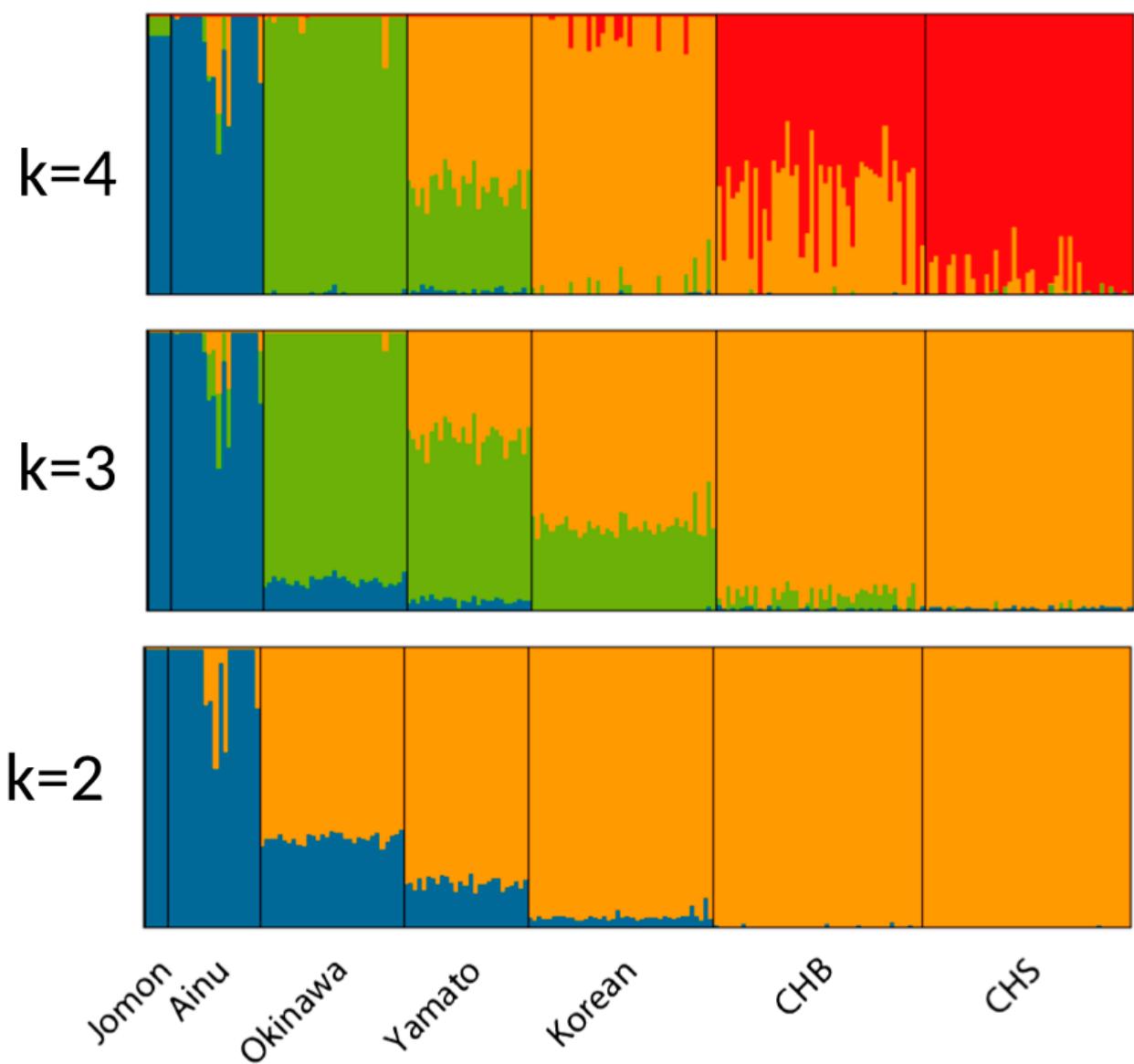


図5: Admixtureソフトウェアを用いた解析結果

この論文で解析したデータ3セットのうち、2種類はミトコンドリアDNAのものですが、核DNAのデータの方がはるかに大きいので、それらの解析もする必要があります。季刊誌Yaponesianのつぎの号（2021年なつ号）で紹介する論文（Jinamら、2021、日本人類遺伝学会の機関誌 Journal of Human Geneticsで刊行）では、私たち自身が集めて決定した出雲市と枕崎市の人々のDNAデータを含めて、そのような核ゲノムのデータ解析をおこない、やはり「うちなる二重構造」があてはまるることを示しました。今後はさらに多くの地域のゲノムデータを比較して、より詳細な検討をしてゆく計画です。ご支援をよろしくお願ひいたします。

## &lt;共著者の紹介&gt;

Timothy A. Jinam: 新学術領域ヤポネシアゲノム計画研究A01班・研究分担者。国立遺伝学研究所集団遺伝研究室・助教

河合洋介：新学術領域ヤポネシアゲノム計画研究B03班・研究分担者。国立国際医療研究センターゲノム医学プロジェクト・副プロジェクト長

Yaponesian  
論文紹介 2

安達登 (A02班研究分担者)

縄文時代早期の古代ゲノム：日本列島の遺伝史への新たな洞察

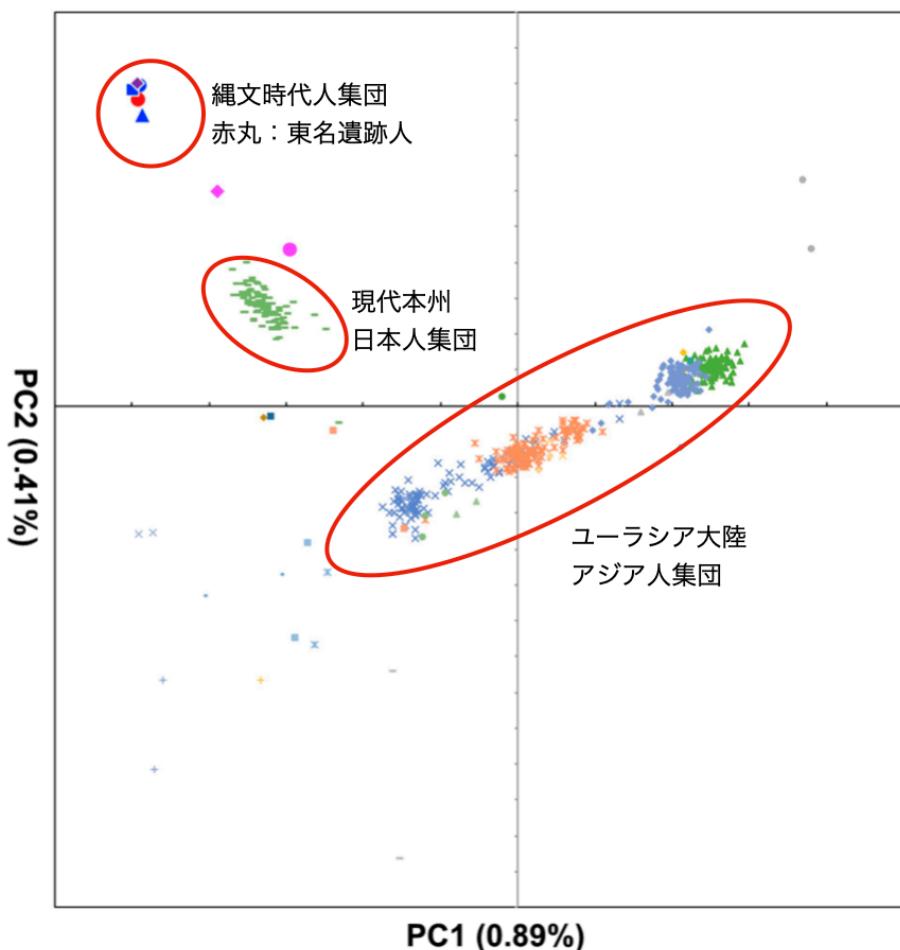
Ancient genomes from the initial Jomon period:  
new insights into the genetic history of the Japanese archipelago

By Adachi N., Kanzawa-Kiriyama H., Nara T., Kakuda T., Nishida I., and Shinoda K.  
(安達登, 神澤秀明, 奈良貴史, 角田恒雄, 西田巖, 篠田謙一)

発表された雑誌：Anthropological Science vol. 129, pp. 13-22

今からおおよそ1万6千年前から2千500年前まで、縄文文化が日本列島に広がっていました。この縄文時代の物質文化や人骨の形態的特徴については、これまで考古学的・人類学的に詳細に研究されてきました。しかし、縄文時代人の遺伝的特徴、特に核ゲノム(核DNAのもつ全遺伝情報)のそれについては、まだほとんど明らかにされていません。この研究では、佐賀県佐賀市の東名遺跡から出土した縄文時代早期人骨(約7800年前)について遺伝子解析をおこない、ミトコンドリアゲノムの全体、および核ゲノムの一部を明らかにしました。これは、九州の縄文早期人のゲノム情報に関する初めての報告で、縄文時代人の遺伝的特徴の時間的変遷や地域差を理解する上で重要なデータとなります。

東名遺跡人骨のミトコンドリアDNAとY染色体のハプログループは、それぞれM7a1aの祖先型およびD1bでした。これらは、これまでに報告されている縄文時代の人々にみられるハプログループと類似していました。さらに、今回の東名人、北海道礼文島船泊遺跡の縄文時代後期人(約3500年前)、および縄文時代最終期～弥生時代最初頭の愛知県田原市伊川津遺跡人(約2500年前)の3つの核ゲノムを比較した結果、日本列島内では縄文時代を通じて人々に遺伝的連続性があり、外来の人々との混血の明確な証拠はありませんでした。このことは、縄文時代の人々の遺伝的分化は、混血ではなく地域化の進行、すな



わち地域間の遺伝的交流が減少したことによって促進されたことを示しています。今後、幅広い地域と年代をカバーする高品質な縄文時代人ゲノムデータを蓄積することで、彼らの遺伝情報の地域的・時間的な差異と、外来の稲作農耕民との混血の歴史の詳細が明らかになることが期待されます。

Yaponesian  
**論文紹介 3**

鈴木仁 (A03班研究代表者・北海道大学地球環境科学研究院)

**日本列島の第四紀末の環境変動に基づく小型哺乳類ミトコンドリアDNAの時間依存的進化速度の推定**

The time-dependent evolutionary rate of mitochondrial DNA in small mammals inferred from biogeographic calibration points with reference to the late Quaternary environmental changes in the Japanese archipelago

By Hitoshi Suzuki (鈴木仁)

発表された雑誌：Anthropological Science vol. 129, pp. 23-34

**概要：**ミトコンドリアDNA(mtDNA)の進化速度の把握は集団史の再構築に必須です。日本列島は、亜寒帯から亜熱帯まで環境の異なる空間を擁し、深海で隔てられた多くの島々で構成されているため、集団の一斉放散や陸橋形成による島嶼間の移動イベントに着目し、第四紀後期の短い時間の中で連続する複数の較正点を設定することが可能です。過去150,000年の地球環境の変化を考慮すると、急激な拡大イベントを起こした時期は、約11,000年前、15,000年前、53,000年前、130,000年前と推定できました。一斉放散によって生じたハプロタイプの比較から得た平均の塩基置換数を用いると進化速度はそれぞれ0.11、0.11、0.047、0.029置換数/サイト/百万年(myr)となり、明らかな時間依存性を示します。一方、10万年ごとの氷期最盛期付近での島嶼間の移動を考慮し較正点を設定すると、10万年前以前では0.03-0.028置換/サイト/myrの進化速度が示唆されます。時間依存性を考慮し、0.11置換/サイト/myrの進化速度を用いて完新世に初期農耕の発展とともに人類に帶同してユーラシア大陸を広域分散したハツカネズミ*M. musculus*の歴史をmtDNAの全ゲノム配列に基づき紐解くと、朝鮮半島には中国北部より5,500年前に移入し、日本列島にはおよそ3,000年前に朝鮮半島と中国南部より別々の亜種系統の移入が示唆されました。これらは既知の考古学的知見ともよく一致するとともに、人類史の理解に向けた重要な知見を提供しています。少なくともネズミ類において、mtDNAの解析により精度の高い進化史の推察が可能となり、今後、他の分類群においても同様の手法で日本列島の集団に着目することで時間依存的進化速度の推定が可能であると思われます。

**背景**

ミトコンドリアDNA (mtDNA) は、種の関係、遺伝的構造、個体群動態を評価するために最もよく用いられる系統的マーカーです。40年以上前に認知されたこのマーカーで、当初その進化速度は哺乳類では0.01～0.02置換数/サイト/100myrと提示ましたが、それ以来、精度は大きく変わっていません。一方、近年、mtDNAの進化速度の時間依存性が報告されています。分岐時間が短い場合は、古い時代に比べて進化速度が顕著に高くなるというものです。例えばヒトでは0.05前後（タンパク質コーディング領域）が提示されていますが、ネズミ類においては0.11（例：Suzuki et al. 2015）から0.4置換数/サイト/myrまで、さまざまです。時間依存的な進化速度の動態把握が急務と考え、近年、我々は地球上の多くの地域が急激な大規模変動にさらされた過去150,000年の歴史的な出来事に注目し、生物地理学的証拠から評価したmtDNAの塩基置換率に基づき進化速度の変動曲線の作出を試みました。

**第四紀の劇的環境変動に基づく進化速度の推定**

野生动物集団のmtDNAの変異の解析を行い、ネットワークを描くと花火型のパターンを多くみることができます。これは進化的時間の中で、長期の寒冷時期が継続し集団サイズが減少し、ボトルネックと呼ばれる現象が生じ、その後、急激な温暖化の到来の際、残ったハプロタイプを祖先型として、多数の派生ハプロタイプが生じた結果と理解できます。花火型を示すそれぞれのハプログループでミスマッチ分布解析を行うと、山形のパターンが観察され、その山のピークの数値は塩基置換数の中央値（モード）（このピークは $\tau$ と呼ばれる）です。一斉放散が最も効果的に生じた時期を反映し、 $\tau$ 値は一斉放散が始まってからの時間に比例した統計的な値です。 $\tau$ 値から、拡大が始まってからの世代数(t)は $t = \tau/2u$ の式で表されます。uはハプロタイ

## Yaponesian

普あたりの世代ごとの塩基置換率です。ここで、 $u = \mu kg$ 、 $\mu$ は進化速度（置換数／サイト／年）、 $k$ はハプロタイプの配列長、 $g$ は世代時間（年）です。拡大してからの年数（ $T$ ）は、 $T = tg = \tau/2\mu k$ の式で推定できます。拡大が始まった時点を $T$ とすると、年単位の進化率（ $\mu$ ）は、 $\mu = d/2T$ （ $d$ は遺伝的距離（ $d = \tau/k$ ））の式で算出できます。

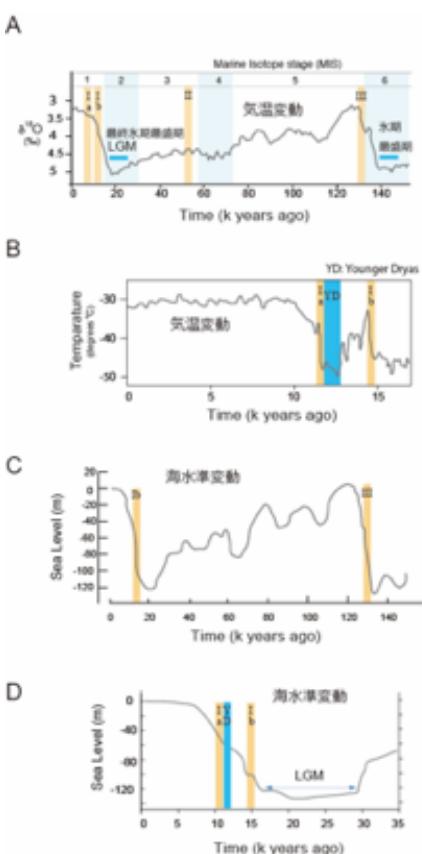


図1 第四紀後期の4つの環境変動点 (Ia, Ib, II, III)

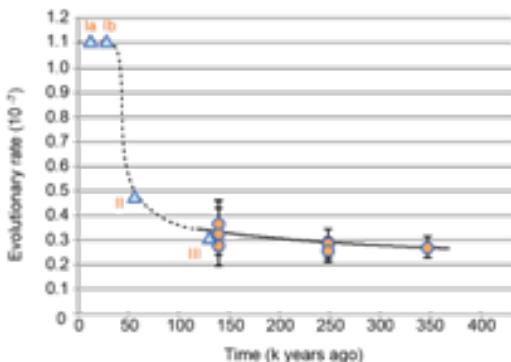


図2 ネズミ類のCytb遺伝子の時間依存性進化速度  
一斉放散（△）および陸橋形成（○）に基づく。  
Ia, Ib, II, IIIは一斉放散を誘起したと推察される時期。

哺乳類の系統解析において最もポピュラーなmtDNAのマークターはチトクロームb遺伝子（Cytb）です。日本列島の小型哺乳類のアカネズミ *Apodemus speciosus*、ヒメネズミ *Apodemus argenteus*、ヤチネズミ類 *Myodes* 属の解析（Cytb, 1140 bp）で観察された一斉放散を示すハプログループを比較すると、その $\tau$ 値は、大きさから3つのグループ（I, II, III）に大別することができました（Cytb, 1140 bp）。グループI、II、IIIは、それぞれ2.6~4.1、5.8~6.3、7.8~8.5です。これらの $\tau$ 値と同様の傾向は、*Myodes rufocanus*のユーラシア大陸の個体群のmtDNA配列データにも見られました（Honda et al. 2019）。グループIの $\tau$ 値はさらに、グループIa ( $\tau = 2.6\sim2.7$ ) と Ib ( $\tau = 3.9\sim4.1$ ) に細分化することができます（Hanazaki et al. 2017）。第四紀後期の寒冷期から温暖期への劇的環境変動点の候補として、海洋同位体ステージ(MIS)2からMIS 1(10,000-15,000年前)、MIS 6からMIS 5(130,000年前)への移行期を挙げられます（図1A）。Hanazaki et al. (2017) は、加えて、最終氷期に気候が大幅に暖かくなった53,000年前頃のMIS 4からMIS 3への移行期（MIS 3初期）が環境変動点の候補であると推察しました。グループIの2つのサブグループのIaとIbはそれぞれ、ヤンガー・ドライアス（YD）の終了時期直後（約11,000年前）とボーリング・アレルード温暖化の開始直後（約15,000年前）が一斉放散開始時期であると推察されます（図1B）。このように連続する4つの環境変動点を一括して考慮することで較正点を客観的に設定できます。さらに、グループIbとIIIは、最終氷期の最盛期と最終氷期の最盛期に近い時期に割り当てられており（図1C）、これらのステージに対応するハプログループには、現在は深海で隔てられている佐渡島や対馬島などの離島に由来するハプロタイプが含まれています。したがって、IbとIIIの拡大イベントには、海面が現在よりも約-120mと低かった時代の陸橋形成が関与した時代であるとする推察結果と合致します（図1C、1D）。さて、4つのハプログループを代表するCytb配列（1140 bp）の $\tau$ 値は、それぞれ2.7、3.9、5.7、8.5です。この数値を基にCytbの進化速度（ $\mu$ ）を算出すると0.11、0.11、0.047、0.029置換数/サイト/myrとなりました（図2）。

### ハツカネズミとハツカネズミの個体群動態

我々は、ハツカネズミ（*Mus musculus*）の自然史を評価するために、上述の時間依存性進化速度を適用し、ユーラシアにおける先史時代の人類の農業の展開とハツカネズミの地理的分散の自然史を詳述することに成功しました（Li et al. 2021）。主にアジアで採集された98匹のハツカネズミの全mtDNAの全ゲノム配列を決定し、系統樹の構築および分岐年代推定を行いました。過去15,000年間の事象ということで、進化速度0.11置換数/サイト/myrを選択しました。*M. musculus*の2つの亜種、*M. m. musculus*（MUS）と*M. m. castaneus*

## Yaponesian

(CAS) の先史時代のヒトに帶同した東方移動の歴史を考えると、MUSの移動は、(1)中国最西端を含むユーラシア北部への初期伝播、(2)中国西部の東側への移動、(3)中国北部への拡大、(4)朝鮮半島への導入、(5)日本への移動の5つのプロセスで説明できました。これらのプロセスは、例えば5,600年前頃に朝鮮半島でアワ・キビ栽培が導入され、3,000年前の弥生時代初期に日本列島に水稻栽培が導入されたとする考古学的知見とも合致します。一方、CAS系統の東進は、8,000年前頃の中国最北端への移動が最初であり、次のCAS分散イベントは、インドからの中国南部への移動（またはその逆の移動）です。次のステップは、中国南部からインドの東海岸、スリランカ、バングラデシュなどの周辺地域への同時多発的な分散です。最後に、中国南部から日本列島、ロシア極東、中国雲南への分散があったようです。オーストロネシア語族は4,000～5,000年前にインドネシアを含む東南アジア島嶼部に歴史的な展開を行っており、これがインドネシアへのハツカネズミの分散の要因になったと考えられます。

以上のように農耕を基盤とする先史時代の人類の段階的な地理的拡散に関する考古学的知見とも良く符合する進化史をハツカネズミにおいて構築できたということで、今回活用した進化速度の信頼性を十分に示すことができたと思います。このネズミ類のmtDNAで認められた時間依存性を示す進化速度パターンは、日本産モグラ類2種 (*Mogera imaizumii*アズマモグラ、*Mogera wogura*コウベモグラ) においても同様に認められました (Nakamoto et al. 2021)。少なくともこれらの小型哺乳類においては、今後化石情報に頼らずとも遺伝的距離（あるいは分歧時間）にあわせ、適切なmtDNAの進化速度を用いて精度の高い進化史の再構築が可能になるものと思われます。今後、他の分類群、そしてmtDNAの他の遺伝子領域においても進化速度の推定を行っていくことが重要であると考えています。

### 引用文献

- Hanazaki K., Tomozawa M., Suzuki Y., Kinoshita G., Yamamoto M., Irino T., Suzuki H. Estimation of evolutionary rates of mitochondrial DNA in two Japanese wood mouse species based on calibrations with Quaternary environmental changes. *Zoological Science*, 2017;34:201–10.
- Honda A., Murakami S., Harada M., Tsuchiya K., Kinoshita G., Suzuki H. Late Pleistocene climate change and population dynamics of Japanese *Myodes* voles inferred from mitochondrial cytochrome *b* sequences. *Journnal of Mammallogy*, 2019;100(4):1156–68.
- Nakamoto A., Harada M., Mitsuhashi R., Tsuchiya K., Kryukov AP., Shinohara A., Suzuki H. Influence of Quaternary environmental changes on mole populations inferred from mitochondrial sequences and evolutionary rate estimation. *Zoological Letters*, 2021;7
- Suzuki Y., Tomozawa M., Koizumi Y., Tsuchiya K., Suzuki H. Estimating the molecular evolutionary rates of mitochondrial genes referring to Quaternary ice age events with inferred population expansions and dispersals in Japanese *Apodemus*. *BMC Evolutionary Biology*, 2015;15:187.

## 論文紹介4

長田直樹 (B03班研究代表者・北海道大学 大学院情報科学研究院)

ゲノム規模の遺伝子データを用いた日本列島への人類の移動モデルの探索

Exploring models of human migration to the Japanese archipelago using genome-wide genetic data

By Naoki Osada and Yosuke Kawai (長田直樹, 河合洋介)

発表された雑誌：Anthropological Science vol. 129, pp. 45-58

近年、いわゆる次世代シークエンサーと呼ばれる高性能のゲノム解析機器の利用が普及し、ヒトゲノム解析の速度が飛躍的に増加しています。この技術発展は、わたしたちのゲノム情報を利用した健康・医療促進のために役立つだけではなく、わたしたちの祖先がどのようにアフリカを出発して世界中に広がり、現在生

きているわたしたちの遺伝的な特徴を作り出しているかという歴史を知ることにも役立ちます。ここ数年、縄文人のゲノム解読をはじめとして、これまで不足していたアジアでの古代ゲノム解析が爆発的に進み、わたしたちの知見が大きく広がりました。しかし、これらの膨大なデータを通観し、なにがわかっていて、なにがわかっていないかを明らかにするのは、なかなか大変なことです。この総説論文では、最新の古代ゲノム研究を含めたこれまでの研究を総括し、日本列島にどのように人類がやってきたのか、そしてそれが現在のわたしたちとどのように関わってきたのかについてできるだけ簡潔にまとめてみました。また、多くの研究は同じ参照データセットを用いてゲノム解析を行っているので、解析結果の再現性も問題になってきます。そこで、ヤポネシアゲノムB03班の分担研究者でもある国立国際医療研究センターの河合さんとの共同作業により、これまで解析されてきたアジア人、特に東アジア人に注目して全ゲノム配列を用いた再解析を行いました。

図1に埴原先生の二重構造説を基盤としたヤポネシア人成立のシナリオを示します<sup>1</sup>。現在、二重構造説はヤポネシア人の起源を考えるうえでのもともと基本的な作業仮説となっています。これからヤポネシア人の歴史研究の課題は、今後、どのようにしてこのシナリオを精緻にしていくことになるでしょう。また、日本列島だけを考えるのではなく、アフリカから出発した現生人類の祖先が、ネアンデルタール人やデニソワ人と交わりながら、どのようにして世界中に拡散していったのかという視点からヤポネシア人の歴史を考えることも重要です。

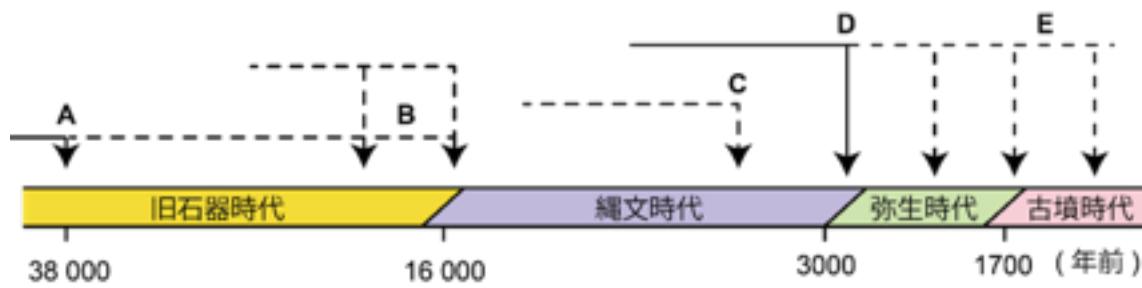


図1 二重構造説を基盤としたヤポネシア人成立のシナリオ。最も単純な二重構造説は、図のAとDの矢印で示されています。このモデルをさらに精緻にするためには、以下の点を明らかにする必要があります。

(A) 旧石器時代人はどこから日本列島にやってきたのか？ (B) 縄文人は旧石器時代人の直接の子孫なのか、それとも別の場所からやってきて置き換わったのか、または混血したのか？ (C) 縄文時代に大陸との遺伝的な交流はあったのか？ (D) 渡来系弥生人はどこからやってきたのか、どのような遺伝的特徴をもっていたのか？ (E) 弥生時代の大陸からの移住は一度だったのか、数度にわたったものだったのか、どのくらい続いたのか？

アジア人およびアメリカ先住民の歴史は、かなり大雑把にまとめると、出アフリカを行った人類集団が、ヒマラヤ山脈の北側を通るルートまたは南側を通るルートを通って、東ユーラシアおよびアメリカ大陸に拡散したことによって説明できます。これらのひとびとは旧石器文化の担い手でした。カスピ海・アルタイ山脈を経由する北回りルートを通ったと考えられているひとびとでゲノム解析が行われたのが、シベリアのヤナ遺跡やバイカル湖周辺のマリタ遺跡などから発掘された、「古代北シベリア人 (Ancient North Siberian)」と呼ばれるひとびとです<sup>2</sup>。他に注目すべき古代人のゲノムとして、中国田園洞から発掘された約4万年前の田園洞人ゲノムがあります。田園洞人のゲノム解析からは、この個体が属していた集団が、東南アジア経由の南ルートを通ってきたひとびとの子孫であり、かつ、現在の多くの東アジア人集団の祖先に近縁だったことが示されています<sup>3</sup>。この系統から枝分かれしてさらに北に進み、古代北シベリア人と合流することによって生まれたのが、古代北シベリア人の遺伝的特徴を多くもつ「古シベリア人 (Ancient Paleo Siberian)」やアメリカ先住民の祖先集団になります。その後、南回りのグループが古シベリア人からの影響を少しだけ受けつつ、新シベリア人と呼ばれるツングース系の祖先となる集団が成立し、その後北東アジア全体に広がっていく過程が明らかにされています。さらに興味深いことに、約3万年前のヤナ遺跡から発掘された古代北シベリア人ゲノムを調べてみると、すでに南ルートを通ってきたアジア人集団とのつながりが見えています。この総説では取り上げられませんでしたが、2021年4月にNatureに発表された論文では、

## Yaponesian

約4万5千年前のブルガリアで発見された古代人のゲノムと中国田園洞人のゲノム（およびほぼすべての東アジア人）に遺伝的なつながりが認められています<sup>4</sup>。これらの結果を単純に解釈することは難しいですが、恐らく、中期旧石器時代に北回り、東回りのグループが東ユーラシアに進出する前にすでに基層となる旧石器時代人が存在しており、ユーラシア大陸東西の遺伝的なつながりをつくる要因になっていたのではないかと推測されます。ユーラシア人の遺伝構造は、ネアンデルタル人およびデニソワ人のゲノムの痕跡があることも加えると、詳しく見れば見るほど多層的に重なり合って構成されているようです。

これまでの縄文人ゲノム解析の結果から、縄文人の遺伝的特徴は南回りルートからやってきたひとびとに近いということが分かっています<sup>5,6</sup>。また、その分岐は他の東アジア人と比べてかなり深いところにあります。縄文人の祖先がどのように南回りの祖先集団から分岐したのかについてはまだ議論が必要ですが、最新のモデルによると、アンダマン諸島のオング族に代表される基層的な集団から派生した集団と、田園洞人との共通祖先から派生しその後北方東アジア人集団と南方東アジア人集団に分かれたふたつの集団のうち、南方東アジア人集団との混合で説明されるというものがあります。

それでは、今からおよそ3千年前に渡來した弥生人はどのような遺伝的特徴をもっていたのでしょうか。この点に関して、最近立て続けに発表された中国での大規模古代ゲノム解析で多くのことが明らかになっていますので、簡単にまとめてみます。東南アジア、東アジア、北東アジアにかけて生きている現代人ゲノムの解析では、図2に示すように、北から南にかけての遺伝的勾配がみられます。ところが、紀元前8000年-6000年ごろの前期新石器時代人のゲノムを調べたところ、黃河流域を中心とする北部、華南地方を中心とする南部の古代人の遺伝的特徴に現在よりも大きな違いがみられました<sup>8</sup>。北部のグループは現在のツングース系の集団に遺伝的に近く、南部のグループは現在の華南地方、台湾島や東南アジアのひとびとに遺伝的に近くなっています。これらは、先の段落で説明した、北方東アジア人集団、南方東アジア人集団にそれぞれ対応します。また、これまで考古学・言語学の研究や他のゲノム解析の結果から示唆されていたように、オーストロネシア語族の言語を話すひとびとがこの南方の古代人と遺伝的に近くなっています。東アジアにおけるこれらの南北の遺伝的な違いは、新石器時代の進行とともに徐々に小さくなっていく傾向が明らかにされています。図2の主成分分析の結果では、北京に住む北京漢民族集団が北から南にかけて広い分布をとるのに対して、福建省漢民族集団は東アジア人の南方的特徴を残していることが分かるかと思います。ご存知の通り、新石器時代の始まりには、黃河流域、長江流域を中心として、アワ・キビ栽培、イネ栽培が始まっています。残念ながら現在のところ長江流域の古代人ゲノムは解析されていませんが、これらふたつの異なる遺伝的なグループがそれぞれ農耕を開始し、新石器時代から歴史時代にかけて次第に融合していった過程が読み取れます。

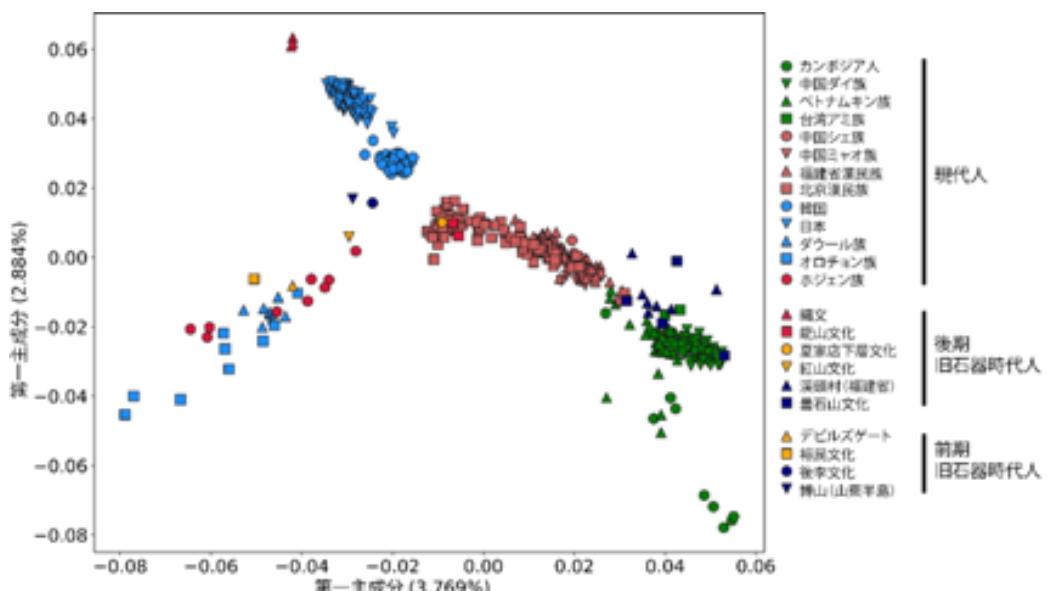


図2 古代東アジア人および現代東南・東・北西アジア人個体を用いた主成分分析図。それぞれの●や▲が個体を示します。主成分は現代人を用いて計算し、古代人の特徴を上に重ねています。

## *Yaponesian*

本論文ではチベット先住民や東南アジア先住民などにも触れつつ、より詳細な紹介をしていますが、紙面の都合上、わたしたちが行った解析の結果についてご紹介したいと思います。わたしたちは、古代北シベリア人と現代東アジア人および船泊縄文人との遺伝的関係を詳しく見てきました。その結果、中国田園洞人と縄文人に、ヤナ遺跡から発掘された古代北シベリア人との関係が、弱くではありますが認められました。現在の北東アジア人およびアメリカ先住民には、ヤナ遺跡よりもマリタ遺跡人の遺伝的特徴の方が強く見られます。これは、細石刃文化をもったひとびとが旧石器時代の終わりごろに北東アジアに広がっていったことに関係しており、マリタ遺跡人またはそこから派生した古シベリア人集団が重要な役割を担っていたことを示しているのでしょうか。それではなぜ、縄文人はマリタ遺跡人ではなくヤナ遺跡人とつながりがあるのでしょうか。ヤナ遺跡人の近縁集団が旧石器時代に南下して日本列島にやってきたというシナリオを考えることもできますが、田園洞人とヤナ遺跡人とのつながりが旧石器時代にまでさかのぼることができることから、縄文人が南回りルートを通じて日本列島に到達する前に大陸で何らかの遺伝的接触があった可能性、またはこの遺伝成分が縄文人の更に基層となる旧石器時代人の名残である可能性が考えられます。今後、東アジアでの旧石器時代人のゲノム解析が進めば、さらに色々なことが明らかになってくると思われます。困難な道のりですが期待せずにいられません。

次にわたしたちは、船泊縄文人（F23）を代表として、ヤマト人のゲノムのなかにどれくらい縄文人由来のゲノム成分があるかどうかを推定しました。ゲノムデータを用いたこのような解析はすでに行われていますが、今回わたしたちは、解析の外群となる集団の選び方に左右されにくい、qpAdmという手法を用いて推定を行いました<sup>9</sup>。この値は、船泊縄文人を最初に解析した論文ではおよそ12%と推定されていましたが<sup>5</sup>、別の解析結果からは40%程度と、非常に異なった推定値が得られています<sup>8</sup>。わたしたちの解析結果では、現代韓国人と船泊縄文人との混合で現代日本人（東京）を説明すると、およそ10%が縄文由来という結果が得されました。この値は船泊縄文人論文の値と近い値となっています。さらにわたしたちは、北東アジア人（ホジエン、オロチョンなど）を祖先集団として加えると、データの当てはまりが有意によくなることを見つけました。結果の解釈は慎重に行う必要がありますが、およそ3000年前に半島経由で渡來した弥生人のゲノムが、現代韓国人よりもやや北方東アジア人の要素を強く持っていたと解釈することができます。黃河流域以北の東アジア人は、新石器時代の経過とともに南方の遺伝的要素が強くなってきたことが中国の古代ゲノム解析の結果から示されていますので、この解釈は十分妥当ではないかと思われます。現代韓国人が渡來系弥生人よりもより南方東アジア人の遺伝的特徴をもっているのは、3000年前の時点ですでに遺伝的な特徴が異なっていたことによるものか、その後の大陸からの影響によるものなのかについては現時点では判別がつきません。朝鮮半島における今後の古代人ゲノム解析に期待しましょう。

また、わたしたちは船泊縄文人と伊川津縄文文化との均質性についても統計解析を行いました。その結果、彼らは日本人・韓国人集団を除くほかの現代人集団から見ると同質の集団としてみなせることが示されました。ただし、この結果の解釈には注意が必要です。他の集団から見て同質ということは、「船泊、伊川津集団のどちらかがより他の集団に近いということがない」、ということを指しています。縄文人が日本列島で成立してから比較的長い時間が経っていることを考えると、日本列島の内部で縄文人集団同士に遺伝的な違いが起こっていたとしても何ら不思議ではありません。この点は、日本列島全体に渡って更なる縄文人ゲノムが解析されることによって明らかにされるでしょう。

さらにわたしたちは、新石器時代前期から後期に渡る古代東アジア人ゲノムと、現代人ゲノムを調べ、現代日本人との関係を探りました。古代人については、とくに、中国東北部の遼河流域で起こった遼河文明に属する紅山文化および夏家店下層文化のひとびと、黄河下流域（山東半島）の前期および後期新石器時代人（後李文化、河南龍山文化）、福建地方の前期旧石器時代人（曇石山文化）に注目して解析を行いました<sup>8,10</sup>。図2の主成分分析図にはこれらの古代人がプロットされています。詳細な解析を行ったところ、現代日本人にもっとも近縁な現代人集団は現代韓国人集団、最も近縁な古代人集団は黄河下流域の前期新石器時代人ということが示されました。長江流域の稻作文化とのつながりを考えて、大陸からの渡來人が長江流域からやってきたという説は民俗学的な視点からも根強い人気がありますが、少なくともゲノムに関しては、南方東アジア人の影響は大きくないことが分かります。また、この結果は、3000年前の渡來人がより北方東アジア的な遺伝的特徴をもっていたという仮説にも一致します。黄河下流域では、新石器時代の進行とともに、北方東アジア人の遺伝的特徴を強く持つ集団が、南方東アジア人の遺伝的影響を受けて均質化していきます。農耕や共同体の発展とともに黄河流域で遺伝的均質化が進んでいくなか、ヤポネシアに稻作を携え

## *Yaponesian*

てやってきた渡来人の祖先は、南北の遺伝的混合の影響が弱かったひとびとではなかつたかということが想像されます。

以上、簡単にではありますが論文の内容を紹介させていただきました。このように、現代人・古代人ゲノムの解析はわたしたちの成立の歴史をより詳細にしめすための強力な手法となっています。しかし、ゲノム解析だけからわたしたちがたどつた歴史を復元することは不可能です。ヤポネシアゲノムで継続されている考古学・言語学との協業により、より詳細な歴史が明らかになることを期待しています。

### 引用文献

1. Hanihara K. (1991) Dual structure model for the population history of Japanese. *Japan Review*, 2: 1–33.
  2. Sikora M. et al. (2019) The population history of northeastern Siberia since the Pleistocene. *Nature*, 570; 182–188.
  3. Fu Q. et al. (2013) DNA analysis of an early modern human from Tianyuan Cave, China. *PNAS* February 5, 110 (6) 2223-2227.
  4. Hajdinjak M. et al. (2021) Initial Upper Palaeolithic humans in Europe had recent Neanderthal ancestry. *Nature*, 592; 253–257.
  5. Kanzawa-Kiriyama H. et al. (2019) Late Jomon male and female genome sequences from the Funadomari site in Hokkaido, Japan. *Anthropological Science*; 127 (2); 1-26
  6. Gakuhari T. et al. (2020) Ancient Jomon genome sequence analysis sheds light on migration patterns of early East Asian populations. *Commun. Biol.*, 3: 1-10.
  7. Wang Z. et al. (2021) mRNA vaccine-elicited antibodies to SARS-CoV-2 and circulating variants. *Nature*, 592: 616-622.
  8. Yang M.A. et al. (2020) Ancient DNA indicates human population shifts and admixture in northern and southern China. *Science*, 1-8.
  9. Haak W. et al. (2015) Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature*, 522: 207-211.
  10. Ning D. et al. (2020) A quantitative framework reveals ecological drivers of grassland microbial community assembly in response to warming. *Nat Commun*, 11: 1-12.
- 

## 論文紹介 5

小金渕佳江 (東京大学 大学院理学研究系研究科)

### 現在の進展と将来の方向に焦点をあてた東アジアとヤポネシアのヒト遺物の 古代ゲノム学

Paleogenomics of human remains in East Asia and Yaponessia focusing on current  
advances and future directions

By Koganebuchi K., and Oota H. (小金渕佳江, 太田博樹)

発表された雑誌 : Anthropological Science vol. 129, pp. 59-69

### 要約

ハイスクープ配列解析技術が古代DNAの配列解析に適用されてから、古代DNA分析は古代ゲノム学と呼ばれるようになりました。東ユーラシアにおける研究は、地理的・環境的条件から、西ユーラシアに比べて遅れをとっていましたが、しかし近年では、古代DNAを濃縮することができるキャプチャーケンス技術が用いられ、古代ゲノム学はさらに発展してきています。そこでこの総説では、古代ゲノム学につながる古代DNA分析の歴史を紹介し、配列解析の3段階（部分的、ドラフト、完全ゲノム）とキャプチャーケンス法の概要を説明し、東ユーラシアの古代ゲノム学には高品質な配列解析が必要であることを論じています。

### 総説の概要

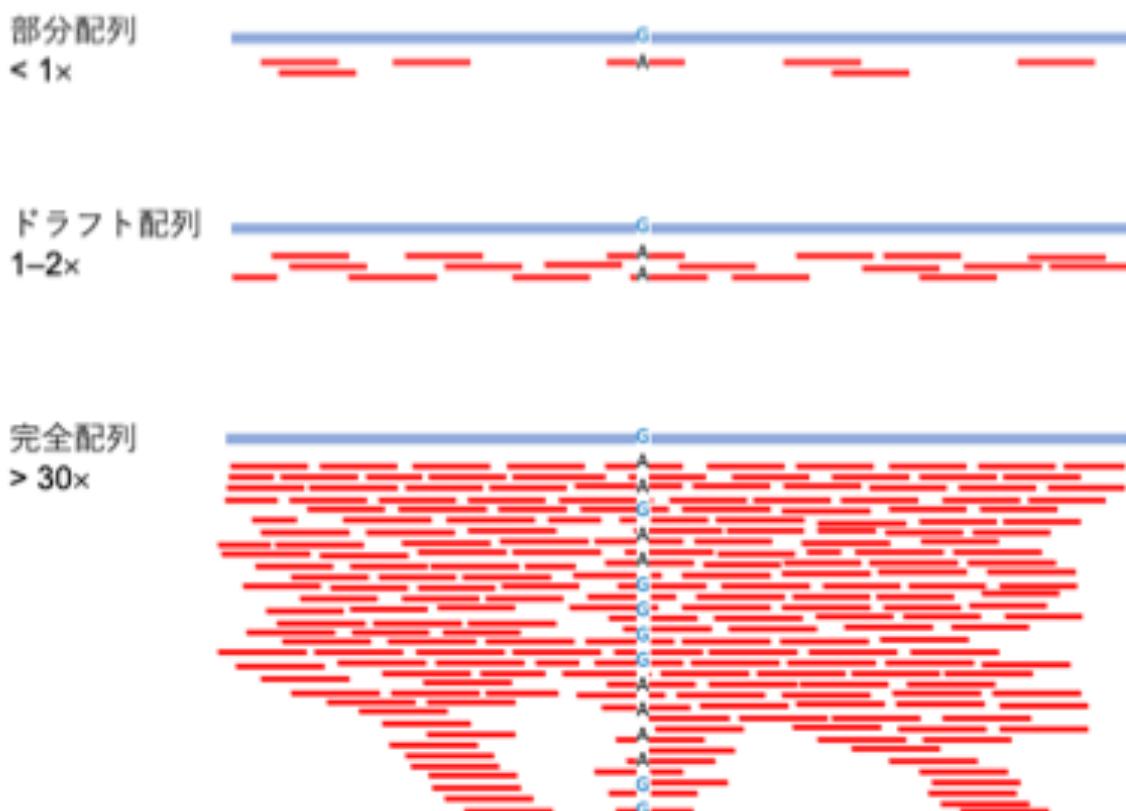
## ■背景

古代DNA分析は1980年代中頃に始まった研究分野です。20世紀終盤には古い人類を含めた様々な絶滅動物のDNA配列が調べられるようになりました。なかでも、ネアンデルタール人のミトコンドリアDNA (mtDNA) 配列の解読は、人類進化学研究に大きな衝撃を与えました。21世紀になって、mtDNAだけでなく核ゲノムも解読が進み、古代DNA分析は古ゲノム学として分析技術の1つから学問分野として大きく発展してきました。

2010年には、ネアンデルタール人のドラフト全ゲノム配列が解読され、非アフリカ現生人類のゲノム中1-4%はネアンデルタール人から受け継いでいることが明らかになりました。同年には、デニソワ人のドラフト全ゲノム配列が発表され大きな話題となりました。その後、高カバレッジのネアンデルタール人とデニソワ人のゲノム配列が発表され、集団サイズの変動や現生人類との遺伝子流動が明らかとなりました。

古代ゲノム学の配列解析技術は、古人類だけでなく古いホモ・サピエンス（解剖学的現代人[Anatomical Modern Human; AMH]）の骨にも適用されています。ですが、配列解析の方針は、ネアンデルタール人やデニソワ人といった古人類のものと比べて若干異なります。古人類では完全な全ゲノム配列決定を目指していましたが、多くの古代AMHでは、ドラフト配列決定が報告された後、完全な配列決定には至らず、部分配列決定と一塩基多型 (SNP) キャプチャに基づく解析が主流となっています。古人類と古代AMHの間で配列解析戦略が異なるのは、AMHの参照ゲノム配列が既に利用可能であり、古代AMHは現代AMHと大きく異なるわけではないからだと考えられます。そのため、最近の古代ゲノム学的研究では、ゲノム配列のカバー率が低い個体を多く用いて研究が行われています。

ゲノム配列は、解読の程度によって、部分配列、ドラフト配列、完全配列の3つの呼び名が使われていますが、それらを区別する厳密な定義は存在しません。そこで本総説では、1倍未満のカバー率を「部分ゲノム配列」、1-2倍のゲノムカバー率のゲノム配列を「ドラフト配列」、30倍以上のカバー率を「全ゲノム配列」と暫定的に呼ぶことにしました（図1）。そして、SNPキャプチャ配列解析を含めたそれぞれの配列解析手法の利点（図2）を述べ、日本列島（ヤポネシア）を含む東ユーラシアの古ゲノム研究において、近い将来、どのような方向性を考えるべきかを考察しました。



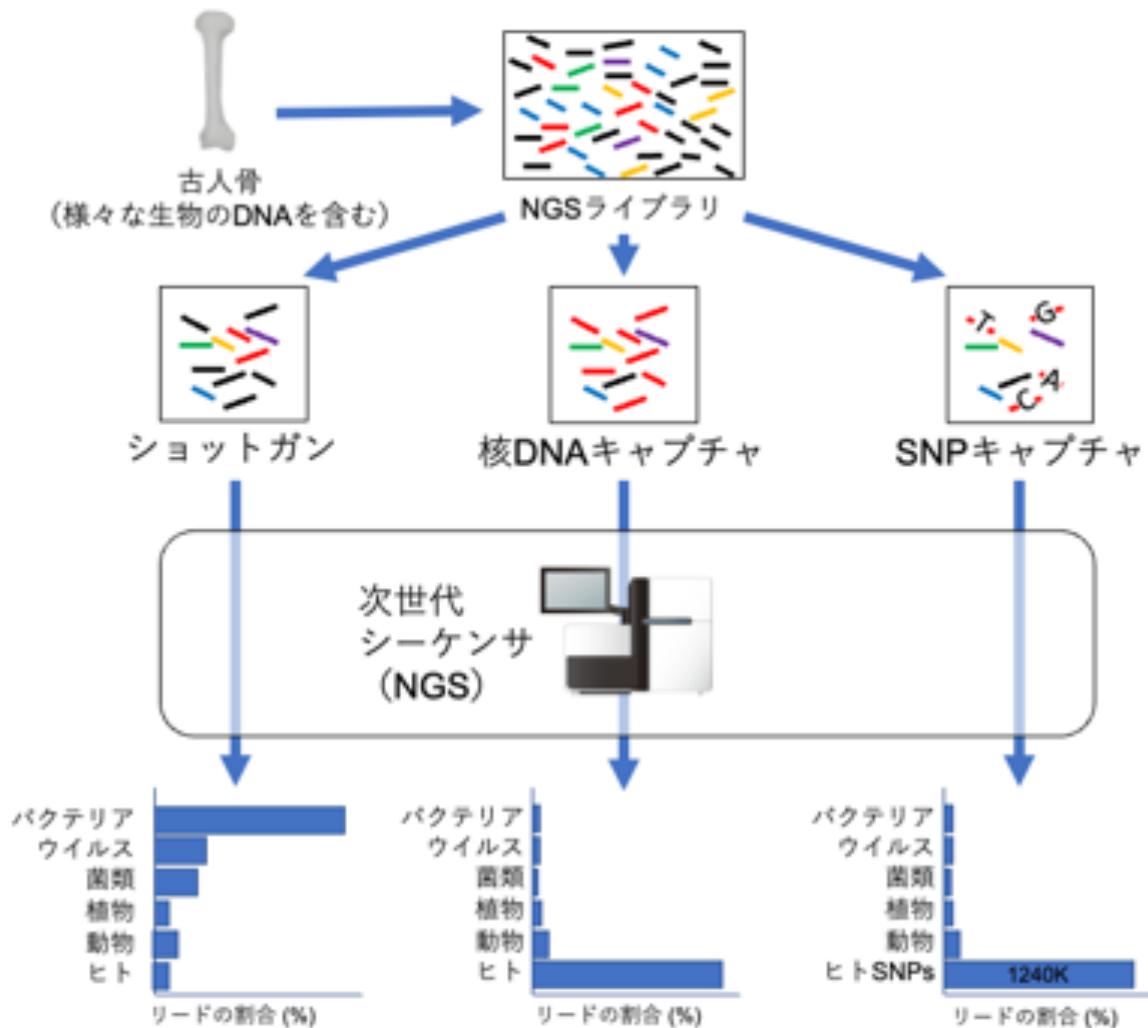


図1 リードを参照配列に貼り付けた時の部分配列、ドラフト配列、完全配列の模式図

図2 ショットガン、核DNAキャプチャ、SNPキャプチャの解析スキーム。骨とNGSのイラストはTogo Picture Gallery (©2016 DBCLS TogoTV; <https://togotv.dbcls.jp/pics.html>)のものを使用した

#### ■古代ゲノム学におけるゲノム配列の信頼性の向上

本総説で定義した3段階の配列解析の定義を図1に示しました。各配列の一番上の線は、ヒト参照配列です。その下の短い線はNGS解析の出力で、それぞれ "リード (read)" と呼ばれています。部分配列では、参照配列にマッピングされたリードはまばらですが、ドラフト配列では、理想的には参照配列全体をカバーしています。したがって、ドラフトシーケンスは、ゲノム配列全体が平均して少なくとも1~2回は読み込まれていることを意味します。一方、“完全な”全ゲノム配列では、参照配列の同じ領域が何度も読み込まれます。読み取った部分が何度も重なるため、これを“深読みした”と呼ばれます。読み取りが深ければ深いほど、配列の正確性が高まります。部分配列で参照配列と異なる遺伝子多型が検出された場合（例えば、GからAへの変化）、NGSの配列検出の過程でエラーとして生じた可能性が捨てきません。ドラフト配列でAである場合、Aは正しく解読できた可能性が高まりますが、ホモ接合なのかそれともヘテロ接合なのかの判断は困難です。一般的には、30回以上読めば多型が見られたサイトがホモ接合なのか、ヘテロ接合の区別がつくと考えられます。

## *Yaponesian*

えられているので、多くの場合、30倍のカバレッジ以上を“完全な”全ゲノムシーケンスとみなしても差し支えないと考えられます。

### ■古代ゲノム学における配列解析手法

古代ゲノム学の解析では、DNAの保存状態や研究者の目的に応じて、主に3種類のシークエンス方法が採用されています（図2）。古代人の骨から抽出されたDNAには、検体のDNAに加えて、死後に土壌から侵入した細菌、ウイルス、真菌、植物、動物などのDNAが含まれています。ショットガンシーケンスは、これらのDNAの配列をすべてNGSで読み取る方法です。核DNAキャプチャーとは、さまざまな生物種（細菌、真菌など）が混ざったDNAから、ヒトの核DNAのみを濃縮する方法です。この方法では、既知のSNPだけでなく、新規のSNPも見つけることができます。一方でSNPキャプチャー技術は、既知のSNPのみを含むリードを濃縮します。

### ■ヤポネシアにおける古代ゲノム解析の難しさ

日本列島（ヤポネシア）の気候は温暖で湿度が高く、火山列島のため土壌は酸性であり、ヨーロッパや寒冷な地域に比べて古代ゲノム解析が困難です。近年では、骨サンプリングや実験手法の改善により、高カバレッジの解読に成功した船泊縄文人や、ドラフト配列が発表された伊川津縄文人といった成果が上がっています。

### ■高カバレッジのゲノム配列解析の重要性

東ユーラシアにおけるAMHの古代ゲノム解析の進展により、いかにAMHがこの地域に拡散をしていったのかが明らかになりつつあります。ですが、報告されている個体のほとんどは低カバレッジです。今後は、当時の人々の表現型や古人類からの遺伝子流入の詳細を明らかにするためにも、高カバレッジの配列解析が求められます。

## 論文紹介 6

松波雅俊 (A01班研究分担者・琉球大学)

### 琉球列島宮古諸島における高精度集団遺伝構造と人口動態

Fine-scale genetic structure and demographic history in the Miyako Islands of the Ryukyu Archipelago

By Masatoshi Matsunami, Kae Koganebuchi, Minako Imamura, Hajime Ishida, Ryosuke Kimura,

Shiro Maeda (松波雅俊, 小金渕佳江, 今村美菜子, 石田肇, 木村亮介, 前田士郎)

発表された雑誌：Molecular Biology and Evolution (2021年1月12日オンライン掲載) 論文URL：<https://doi.org/10.1093/molbev/msab005>

#### <要約>

- ・宮古諸島住民の協力を得て1240名のゲノム解析を行った。
- ・集団遺伝解析により、宮古諸島出身者は、宮古島北東部・宮古島南西部・池間/伊良部島の3つの集団に分類されることがわかった。宮古諸島のような比較的狭い地域の住民が複数の集団に分類される例は世界的にも類を見ない。
- ・池間/伊良部集団は、グスク時代の外部からの移住に由来し、過去に急激な人口の減少を経験している。この減少は明和の大津波による被害を反映している可能性がある。
- ・宮古島北東部および宮古島南西部集団は、外部との遺伝的交流があり、琉球王朝時代前後に沖縄島集団と分化したと推定される。

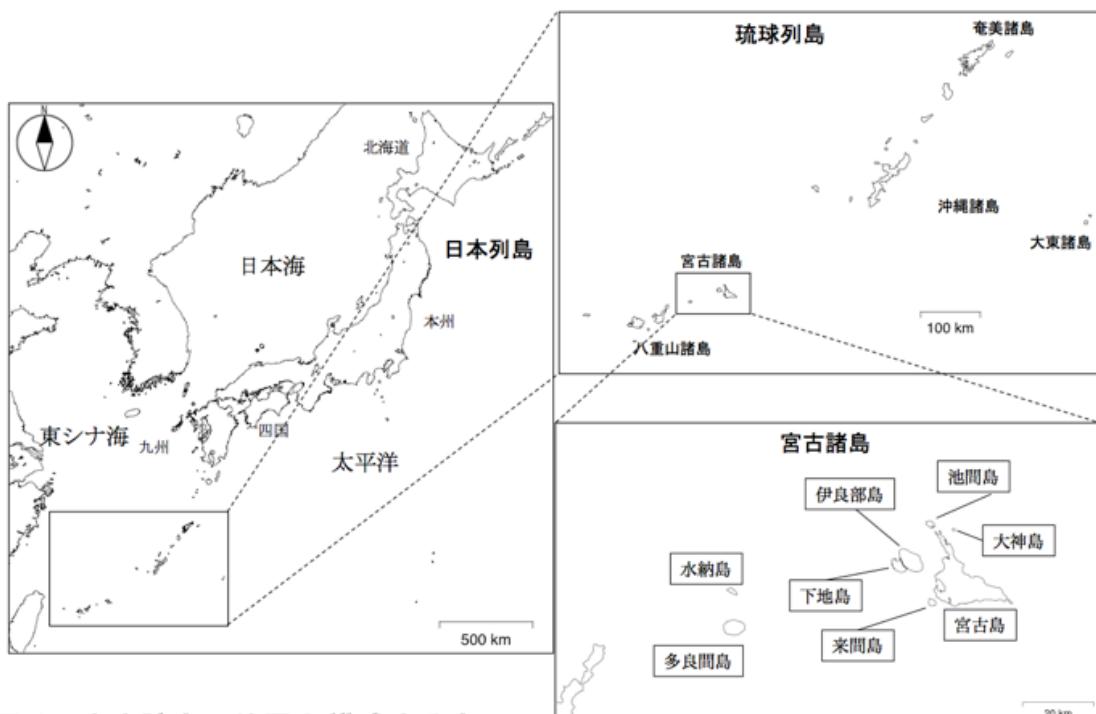


図 1. 宮古諸島の位置と構成する島々

#### <研究の背景>

**琉球列島・宮古諸島の人々の集団史：**琉球列島は、日本の南端に位置し、奄美諸島、沖縄諸島、宮古諸島、八重山諸島などからなります。このうち、宮古諸島は、沖縄諸島と八重山諸島の間に位置し、主に八つの島々（池間島、伊良部島、来間島、水納島、宮古島、大神島、下地島、多良間島）からなります（図1）。宮古島では、ピンザアブ洞人と呼ばれる約26,000年前の人骨が発掘されており、その後、無土器時代（約2500-900年前）、グスク時代（約900-500年前）、琉球王朝時代などを経て現在に至ります。2014年に琉球大学を中心とした研究グループは、琉球列島の沖縄諸島、宮古諸島、八重山諸島出身者の1塩基多型（注2）を解析し、近隣出身者の集団と比較しました。その結果、沖縄・宮古・八重山集団は、互いに祖先を共有する集団であり、隣接する台湾先住民との間には直接の遺伝的繋がりはないこと、現代人に繋がる宮古諸島への人の移住は古くても1万年前以降に起こったと推定しました（Sato et al. 2014; 注3）。したがって、約26,000年前の古代人骨であるピンザアブ洞人は、現在の宮古諸島の人々の祖先ではないと推測され、宮古諸島内に現在居住する人々の由来については不明でした。

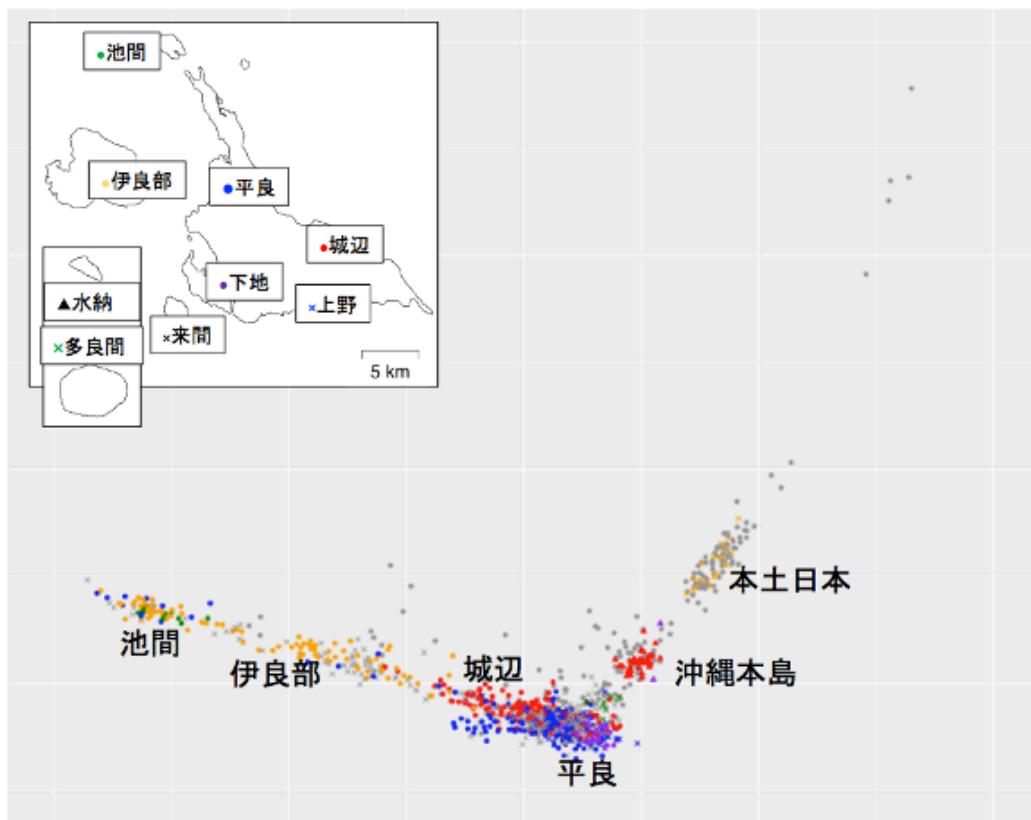
**沖縄バイオインフォメーションバンクプロジェクト：**琉球大学では沖縄県民の健康・長寿増進を目指して、内閣府、文部科学省、沖縄県の支援を受け、2016年に沖縄バイオインフォメーションバンクを立ち上げました。現在、このプロジェクトの一環として、ゲノムDNA（注1）などの生体試料、ゲノム情報、臨床検査情報等の収集・解析を進めています。このバイオバンク（注4）は2万人を目標としてゲノムDNA、血漿、健康診断情報、診療情報を統合した資源の構築を行っており、2020年12月末時点で約18,000人の試料収集が完了しています。

#### <研究の内容>

研究チームは、沖縄バイオインフォメーションバンクプロジェクトで集められた試料のうち、2016-2017年にかけて宮古島で収集した1240名について60万個を超える一塩基多型（SNP）（注2）を解析し、そのなかに刻まれている情報を集団遺伝学的解析により調べました。

**宮古諸島の高精度集団遺伝構造解析：**得られたSNP情報を用いて主成分分析（注5）を行い、どのような集団が見られるかを調べたところ、先行研究と同様に沖縄本島と宮古諸島は遺伝学的に独立の集団を形成することが確認され、さらに宮古諸島内においても地域によって違いがあると推察されました（図2）。このような違いの理由は明らかではありませんが、宮古諸島で過去に課せられていた人頭税（注6）とそれに付随

する移住の制限が諸島内での遺伝的分化を促進したことが、可能性の一つとして考えられます。世界的に見ても、宮古諸島程度の比較的狭い地域の中で複数の遺伝背景の異なる集団が存在する事は例がなく、研究チームにとって大きな驚きでした。



**図2. 宮古諸島で集めた検体を用いた主成分分析。一つ一つの点が個人を表しており、点と点との距離は遺伝学的な違いを反映している。近い点ほど遺伝学的には近縁である。この図では出身地により色分けをして表示している。**

宮古諸島内の多様性について詳しく調べるために、つぎに、SNPsの組み合わせで構成されるハプロタイプ（注7）の情報を用いてさらに詳細な解析を実施しました。その結果、宮古諸島出身者は、宮古島北東部（平良、城辺）・宮古島南西部（下地、上野）・池間/伊良部島の3つの集団に分かれることができました（図3）。しかしながら、不思議な事に池間/伊良部島集団と同じ特徴を持つ集団が宮古島平良の西原地区にも分布していました。この結果が得られた後に史実を調べてみると西原地区は1873年に池間島からの移住による村立て（注8）によって作られた地区であり、本研究より得られた情報は、過去の諸島内の人々の移動を反映していることがわかりました。

**地域集団の人口動態の変化：**現在の宮古諸島出身者のゲノム情報をもとに過去の人口動態を推察する事も可能です。宮古諸島内の3つの集団の人口動態について解析したところ、宮古島の集団は人口がほぼ単調か増加している一方で、池間/伊良部島の集団は、約10-15世代前（250-300年前）に人口の大きな減少を経験していることが推定されました（図4）。このような急激な人口減少の理由として、断定はできませんが1771年に起こった明和の大地震とそれに伴う大津波（注9）が挙げられます。この大津波の後には、頻繁に強制移住がおこなわれていたことが文献に記載されており、これらの出来事がこの急激な人口減少の原因かもしれません。

**宮古諸島外の集団との交流の推定：**宮古諸島内のこのような多様性には、諸島外の人々との交流も関係しているのでしょうか？この疑問を解決するために、SNP情報からパターソンのD統計量（注10）により、遺伝情報の流れ（gene flow）を推定しました。縄文、沖縄島、本土日本、中国の各集団と宮古諸島の集団を比較したところ、起源となる集団は特定できませんでしたが、宮古島の集団は沖縄島などの外部からの遺伝的交流の影響があることがわかりました。一方、池間/伊良部島の集団についてはそのような遺伝的交流については痕跡に乏しく未だ詳細は明らかではありません。

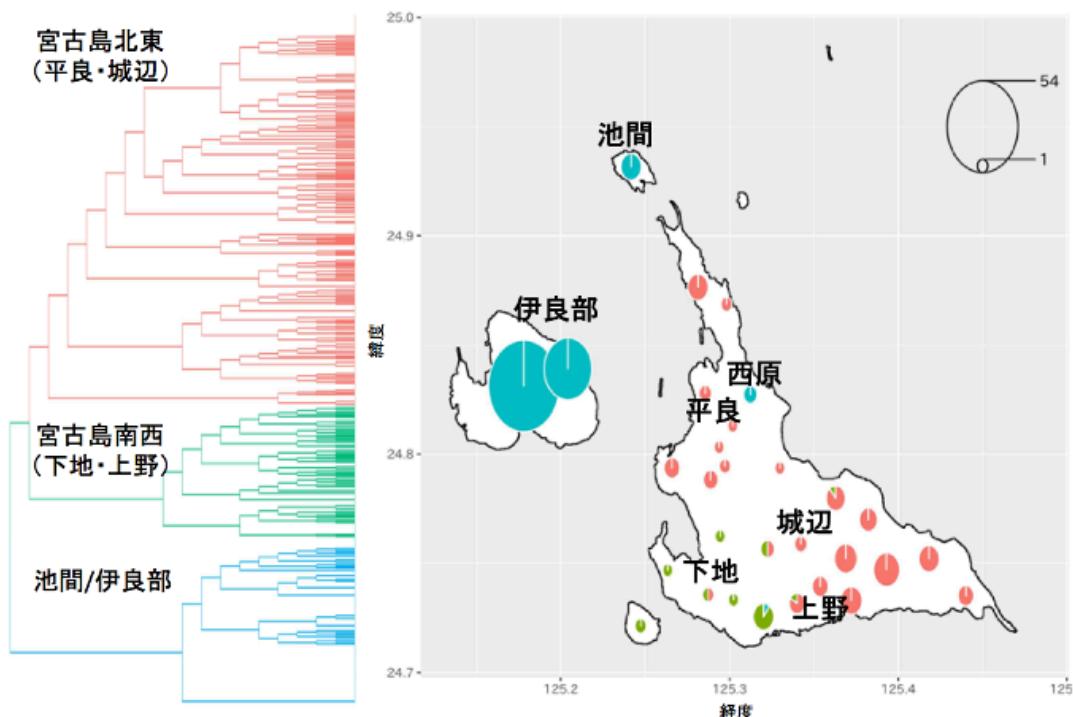


図3. ハプロタイプ情報に基づく解析結果。左図は、個人個人が縦に並べられており、赤色、緑色、青色の3集団に分かれている。右図では、各々の出生地情報を元にそれぞれの地区の出身者がどの集団に属しているかを調べて、その数を構円の大きさで表している。この結果から赤色の集団は宮古島北東、緑色の集団は宮古島南西、青色の集団は池間/伊良部出身者である事がわかる。例外として西原に青色の集団が存在している（本文参照）。

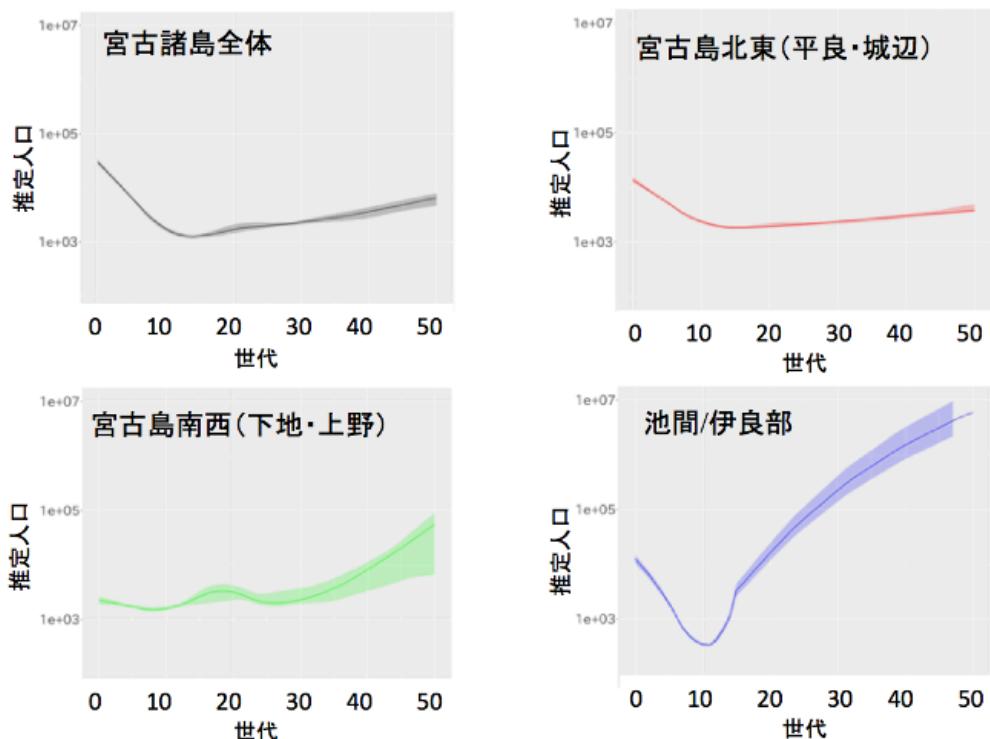


図4. ハプロタイプ情報に基づく集団ごとの人口動態の推定。縦軸が推定人口を表し、横軸が現在から遡った世代を表している。1世代を25-30年と仮定すると池間/伊良部集団では250-300年前に大きな人口の減少が起こっている。

シミュレーションによる集団史の推定：これらの結果を総合して仮定した進化モデルを用いてシミュレーション解析を実施し、過去の集団サイズの変遷や各集団の分岐年代、集団間の移住率を推定しました（図5）。解析の結果、池間/伊良部集団と宮古島南西部集団がそれぞれ約57-38世代前（約1710-950年前）、約27-10世代前（約810-250年前）に祖先琉球集団から分岐し、宮古島北東部集団と沖縄島の集団は、約18-2世代前（約540-60年前）に分化したと推定されました。したがって、宮古諸島への移住には2つの大きな波があり、池間/伊良部集団は、おそらくグスク時代の外部からの移住に由来し、宮古島集団は外部からの遺伝的影響が大きく、琉球王朝時代前後に沖縄島集団と分化したと考えられます。この結果は、1630年に宮古諸島への移住が薩摩藩によって制限されたという歴史的記録と一致しています。

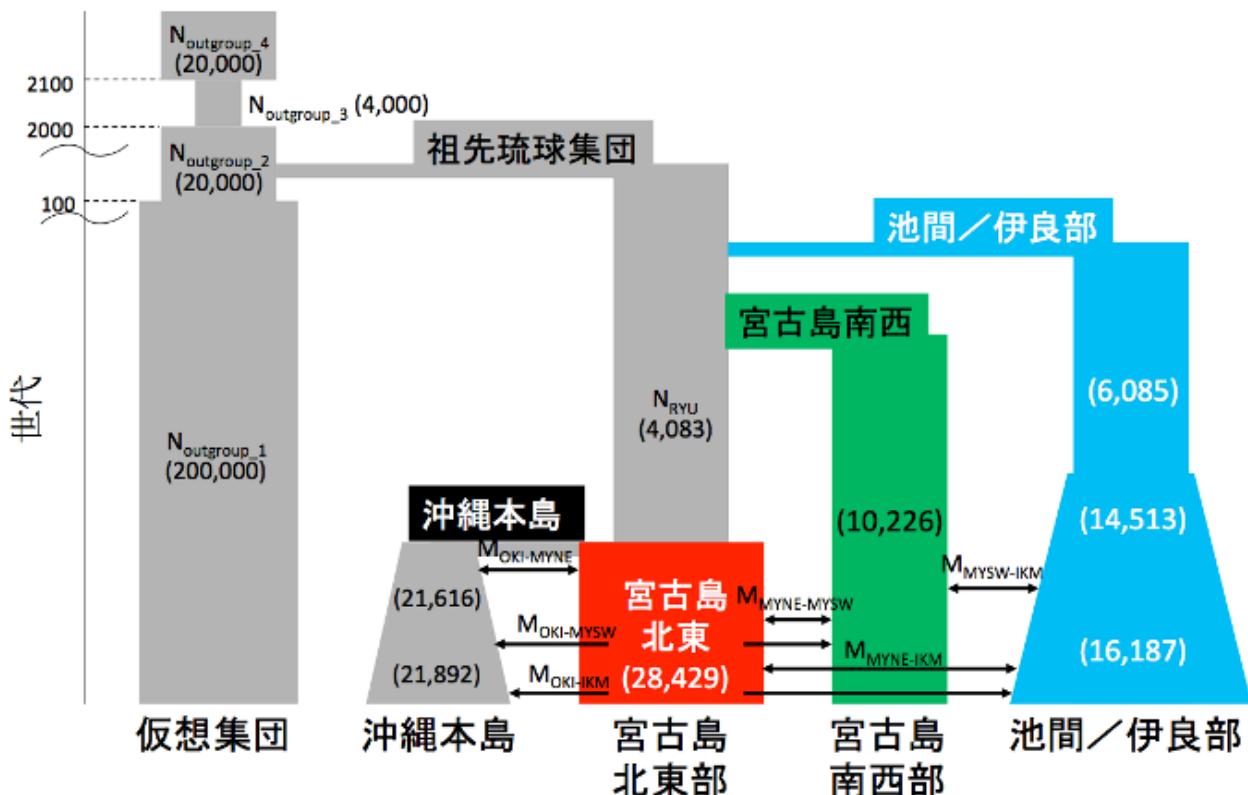


図5. シミュレーション結果。カッコ内は推定された集団サイズを表す。祖先琉球集団から、池間/伊良部集団、宮古島南西部集団の分岐はそれぞれ約38-57、約10-27世代前と推定され、宮古島北東部集団と沖縄本島の集団は、約2-18世代前に分化したと推定されました。

#### <今後の方針>

本研究で、ゲノム情報に刻まれた宮古諸島人の過去の歴史を明らかにしました。得られた成果は、琉球列島人の由来や過去の歴史を考える上で重要であり、遺伝学のみならず、琉球列島における言語学・考古学研究にも大きな波及効果をもたらすと期待されます。しかし、未解決な点もあり、さらに解析の精度を上げるにはすべての遺伝子多型を網羅的に解析することができる全ゲノム配列の情報が不可欠です。一方、ゲノム情報は個人の体質に合わせた個別化医療に役立つ事がわかっています。欧米人や本土日本人では実用化が現実味を帯びていますが、遺伝背景が異なる集団では独自の情報が必要です。したがって沖縄県民の個別化医療の実現のためには沖縄県出身者の特徴を明らかにする必要があります。さらに沖縄県出身者のような比較的小さい独特の特徴を持つ集団では他の集団では知る事のできない疾患の原因となるゲノム情報が得られる可能性があります。今後、臨床情報とゲノム情報を統合的に解析することで、琉球列島人のゲノムに潜んでいる疾患に関連するゲノム領域が同定され、沖縄県出身者のみならず、世界中の同じ疾患で苦しむ患者さんにとって役立つ成果となる事が期待されます。

## &lt;用語解説&gt;

(注1) ゲノムDNA：ゲノムとは一つの生命体を形成し維持するのに必要な情報であり、別名生命の設計図とも呼ばれる。ヒトのゲノムは細胞の中に含まれるデオキシリボ核酸(DNA)のことであり、細胞の核にある染色体に主に含まれており、30～32億文字からなる。この情報すべてをヒトゲノムと呼ぶ。

(注2) Single nucleotide polymorphism(1塩基多型)：英語の頭文字をとってSNP(スニップ)とも呼ぶ。30～32億のヒトゲノムの並び(配列)は全人類で99.5%以上は同じであるが、わずかな個人差も存在している。様々な個人差の中で、1文字の違いのあるところをスニップという。ヒトゲノム上には1000万カ所以上のスニップがある事がわかっている。

(注3) 琉球大学 平成26年9月16日プレスリリース：「ゲノム多様性データから明らかになった先史琉球列島人の移動」<http://w3.u-ryukyu.ac.jp/anatomy1/press2014091602.pdf>

(注4) バイオバンク：ヒト生体試料(組織、細胞、血液、ゲノムDNAなど)を医療情報とともに保存し提供する機関。

(注5) 主成分分析：集団遺伝学で用いられる手法の一つ。本研究の主成分分析は大量のSNP情報から個人間の遺伝学的な違い(距離)を視覚可能な次元に落とし込んでいる。

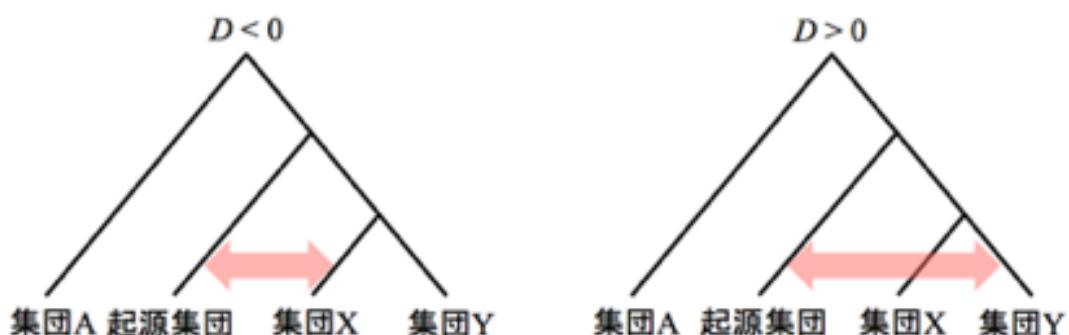
(注6) 人頭税：税制の一種で、住民全てに対して一定額の税を徴収する制度。宮古島では、琉球王朝が薩摩藩に征服された1611年から15-50歳の成人に対して導入され、1903年まで施行されていた。

(注7) ハプロタイプ：ゲノムDNAの中の近傍に位置する複数のスニップ等の個人差の組み合わせ(一つながらの遺伝的バリエーション)を言う。親から子へ遺伝情報が伝わる際には、一塊のハプロタイプ情報が受け継がれる。ハプロタイプが個人間で共有されている場合、その起原を祖先に遡ることができ、それを元に最近の集団史を推定することができる。

(注8) 村立て：先島諸島では、災害や人口増加のために移住して新たな集落を作ることが頻繁におこなわれており、村立てと呼ばれた。

(注9) 明和の大地震：1771年に八重山列島沖で起こったマグニチュード7.4-8.7の大地震。地震後には、大津波が先島諸島に押し寄せた。宮古諸島では、これらの災害で2548名が死亡したと文献に記載されている。

(注10) パターソンのD統計量：ABBA-BABAテストとも呼ばれる。4集団間のゲノム情報を比較して、集団間の関係性を調べる手法。集団間の遺伝情報の流れ(gene flow)を検出することができる(下図)。



集団Xと集団Yと起源集団との関係を調べる。D統計量が負の場合は起源集団から集団Xへ、正の場合は集団Yへの遺伝情報の流れがあると判断する。

*Yaponesian*  
**論文紹介 7**

藤尾慎一郎 (B01班研究代表者)

**日本列島における穀物栽培の始まりとその開始過程**

**Early Grain Cultivation and Starting Processes in the Japanese Archipelago**

By Shin'Ichiro Fujio (藤尾慎一郎)

発表された雑誌 : Quaternary 2021, vol. 4, issue 3, pp.1-15

論文ウェブサイト : <https://doi.org/10.3390/quat4010003>

今回ご紹介する論文は、2016年に京都で行われた世界考古学会議 (WAC: World Archaeological Conference) で発表した内容を論文化したものです。この論文の特色は2つあります。1点目は紀元前10世紀に水田稲作が始まり弥生時代が約1,200年間つづいたという前提 (弥生長期編年) に基づいて、日本の穀物栽培のはじまりと水田稲作が東に広がっていく過程を前何世紀という数値年代ではじめて示したことです。これまでには紀元前5~前4世紀に水田稲作が始まり弥生時代が約700年間続いたという前提 (弥生短期編年) に基づいて、前期後半とか中期はじめといった相対年代で示していましたので大きな変更です。

2点目は、水田稲作が始まつてから農耕社会が成立するまでの時間が、東に広がっていくにつれて短くなっていくことを、炭素14年代測定を使って200年とか、50年とか数値で示したことです。

私の勤める国立歴史民俗博物館（以下、歴博）が、日本の水田稲作のはじまりが紀元前10世紀までさかのぼるという説を発表したのは2003年のことでした。この仮説は2004年に韓国のテジョンで開かれた国際学会において英語で発表したことはありましたが、その後、英語で論文化したことはありませんでしたので、理系の研究者にはさぞかし信じられることでしょう。そのため、水田稲作が500年も早く始まっていたはずはないと考える研究者が英語で発表する論文によって、日本の稲作開始年代に関する誤った情報が世界に流されていたというわけです。

では論文の内容について説明しましょう。日本の先史時代の土器や住居がいつごろのものなののかということを説明するときは、相対年代といわれる土器型式名で示すことがほとんどです。弥生早期は夜臼式、弥生前期は板付I式といった具合です。しかし相対年代は現れる順番が早いか遅いかを示すだけで、完全に時期差なのか、継続した年数が長いのか短いのかといった存続期間まではわかりません。したがって、日本考古学では、すべての土器型式の存続期間はすべて同じ、つまり均等と仮定して社会の変化を説明してきました。弥生時代でいうと、すべての土器型式は約30~50年ぐらいの存続期間をもつといった具合です。

しかし歴博が縄文土器と弥生土器の土器型式ごとに、いつ頃あらわれれるのかを炭素14年代を測定して調べてみたところ、土器型式に数値年代を与えることができただけでなく、土器に伴つて見つかる石器等の他の遺物の年代や住居跡や墓の年代まで数値年代で示せるようになりました。さらにすべての土器型式の存続期間がバラバラであることもわかりました。九州北部の弥生開始期の土器型式の場合、30年しか続かなかつた前期末もあれば、170年も続いた前期後半もあるなど、なんとその差は6倍以上に及んでいます。

私たちはこれまで、前期後半の住居跡も前期末の住居跡も同じ年数だけ建っていたと仮定して当時のむらの景観を復元してきました。しかし、前期後半の土器が見つかった住居跡が170年も建っていたはずはありません。大体20年もたつと柱の根元が腐りますから立て替えなければならないからです。このことは何を意味しているのかというと、土器型式の存続期間が50年以上もある場合は、同じ土器型式が見つかった住居跡だからといって、同時に建っていたとは言えなくなってしまったのです。これは当時のむらの景観を復元する場合には困ったことになります。私たちは同じ土器型式の土器が見つかった住居跡は同時に建っていた、同時併存していたと仮定して当時のむらの景観を復元してきたからです。このように、同時に建っていた住居の数が違つくると、当時のむらの人口も変わってきます。以上のことから、炭素14年代にもとづく数値年代がもたらす影響は限りなく大きいことがお分かりなると思います。

次は、各地において水田稲作が始まつてから農耕社会が成立したことを示す環濠集落が現れるまでにかかる年数は、東に行くにつれて短くなるという事実を示します。農耕社会とは、水田稲作を主な生業として成

## Yaponesian

り立っている社会のことをいいます。生産手段だけではなく、豊穣を祈るまつりなど、祭祀面まで及びます。では私たちは見つかった遺跡が農耕社会だったのかどうかをどのようにして判断しているのかというと、環壕集落や戦いの痕跡があれば農耕社会が成立していたと判断しています。

環壕集落とは、複数の住居や倉庫が建っている敷地を取り囲むように、平面形が円形、もしくは橜円形に深い壕を掘って巡らした集落のことです。日本最古の環壕集落である福岡市那珂遺跡は、長径が約150mのほぼ平面が円形の二重の壕を巡らしていました。壕は断面がV字形の外壕と、断面が逆台形の内壕からなり、その深さは10m以上にも達することもあります。壕の内側には、壕を掘ったときに出た土砂で土壘を築き、土壘の上に柵列（ガードレールのようなイメージ）を作りますから、その堅牢さといつたら外敵から彼らを守るには十分な備えをしており、戦いに備えた施設と考えられています。

日本の戦いは弥生時代から始まります。縄文時代には人を殺せる道具（棍棒など）はありますが、人を殺めることを目的に作られた専用の道具、つまり武器はありません。武器も、戦いで物事の決着をつけるという政治的な手段も、水田稲作と一緒に韓半島南部から入ってきたものです。

日本で最初に水田稲作が始まった九州北部玄界灘沿岸地域では、こうした環壕集落が成立したり戦いが始またりするのは、水田稲作が始まってから100年ぐらいたってからです。祖父の代に水田稲作を始めたとしたら、孫の代になって農耕社会が成立したことになります。

この年数が、東に行くにしたがって異なることを炭素14年代測定によって明らかにしたというわけです。近畿では約150年とかなりの年数がかかっていましたし、本州でもっとも遅れて水田稲作が始まる関東南部では、逆に水田稲作が始まるのとほぼ同時に環壕集落が出現していることが明らかとなりました。

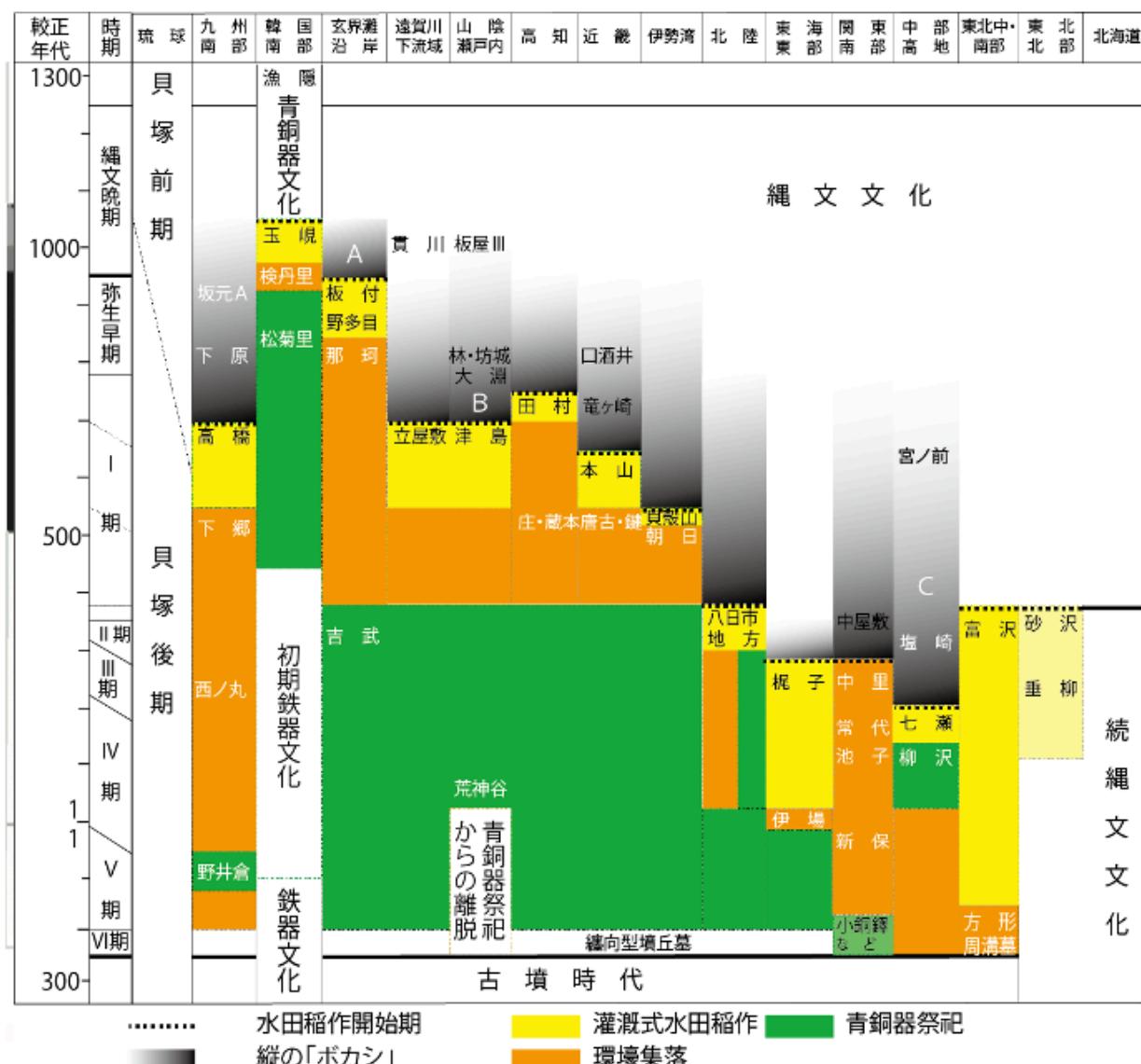


図 日本列島における地域ごとの文化の変遷（前13世紀～後3世紀）

## *Yaponesian*

九州北部や近畿ではかなりの年数がかったのに対して、関東南部では最初から環壕集落が造られていたという調査結果は何を意味しているのでしょうか。今のところ、次のように考えています。

九州北部や近畿では、もともとその地に住んでいた人びとが一から水田稻作を始めて、安定した生活を送ることができるようになるまで時間がかかったのに対して、関東南部では、瀬戸内東部や伊勢湾沿岸地域の農耕社会に暮らしていた人びとが、移住してきたがために、最初から環壕集落を造ることができたのではないかと。

図は、縦軸に時間（上が古い）、横軸に韓半島南部と琉球から北海道までの地域をとったものです。紀元前10世紀後半に九州北部の玄界灘沿岸地域で始まった灌漑式水田稻作（黄色）は、前8世紀末になってようやく九州北部を出て本州西部に広がり、前7世紀に大阪湾沿岸、前6世紀なかごろに伊勢湾沿岸地域、そして前4世紀前葉には日本海側を北上して東北北部まで広がります。その一部は、東北北部の太平洋側を南下して仙台や福島まで達します。

一方、伊勢湾岸地域から東へ向かう太平洋ルートは、前3世紀中ごろに関東南部に到達して、ようやく本州全体に水田稻作が広がったことを示しています。

ちなみに黄色の前にグレーゾーンがありますが、これは水田稻作を始める前にアワやキビが栽培されていた可能性があることを示しています。タテのボカシと書いてあるのは、研究者によって、グレーゾーンが繩文文化なのか、弥生文化なのか、意見が異なっていることを示しています。

次に環壕集落が出現するまでに要した時間をオレンジ色で示しています。九州から関東南部、日本海側は新潟までは環壕集落が見られますが、栃木・茨城以北の関東と東北地方には、そもそも環壕集落が成立した証拠は得られていません。

緑で表わしたのは、青銅器文化があるところを指しています。関東南部より西には辛うじて青銅器文化をへて古墳時代へと移行することがみてとれます。しかし関東南部ではほぼ最初から環壕集落が成立していること、利根川を越えた東北中・南部は環壕集落や青銅器文化をへることなく古墳を造り始めることができます。さらに東北北部だけは紀元前4世紀に水田稻作が始まりますが、紀元前1世紀前葉に起こった大雨傾向と寒冷化に伴う大洪水によって水田が地中深くに埋没することで稻作自体を放棄し、北海道から南下した続繩文文化に移行したことがわかります。

これらの調査結果は、水田稻作がいろいろなかたちで広がったことと水田稻作を始めたからといって、必ず農耕社会が成立して古墳時代へと移行したわけではなかったことを示しています。この背景にDNAを異にする人びとがどのように関わっているのか、興味は尽きません。

## 論文紹介8

神澤秀明 (A02班研究分担者)

### 東アジア人集団の形成に関するゲノムからの知見

Genomic insights into the formation of human populations in East Asia

Wang C.C., Yeh H.Y., Popov A.N., Zhang H.Q., Matsumura H. et al.

発表雑誌：Nature, vol. 591, pp. 413-419 (Feb. 2021)

論文ウェブサイト：<https://www.nature.com/articles/s41586-021-03336-2>

この研究では、紀元前6000年～紀元後1000年の古代東アジア人166人および現代人の46集団のゲノムワイドデータの解析を行なっています。計画研究A02班、通称「古代ゲノム班」からは代表者の篠田と分担者の私が共著となっています。私なりに理解する、この論文の重要な点は2点あり、ひとつは後期更新世のヒトの拡散過程とのちの新石器時代の拡散による混血を詳細に描き出したこと、もうひとつは新石器時代のヒトの拡散と混血の過程を、言語の伝播と絡めて網羅的に検証していることです。全体の日本語要約は、

## Yaponesian

Natureのホームページに見られますので、ここではヤポネシアゲノムと特に関係の深い結果に注目して紹介します。

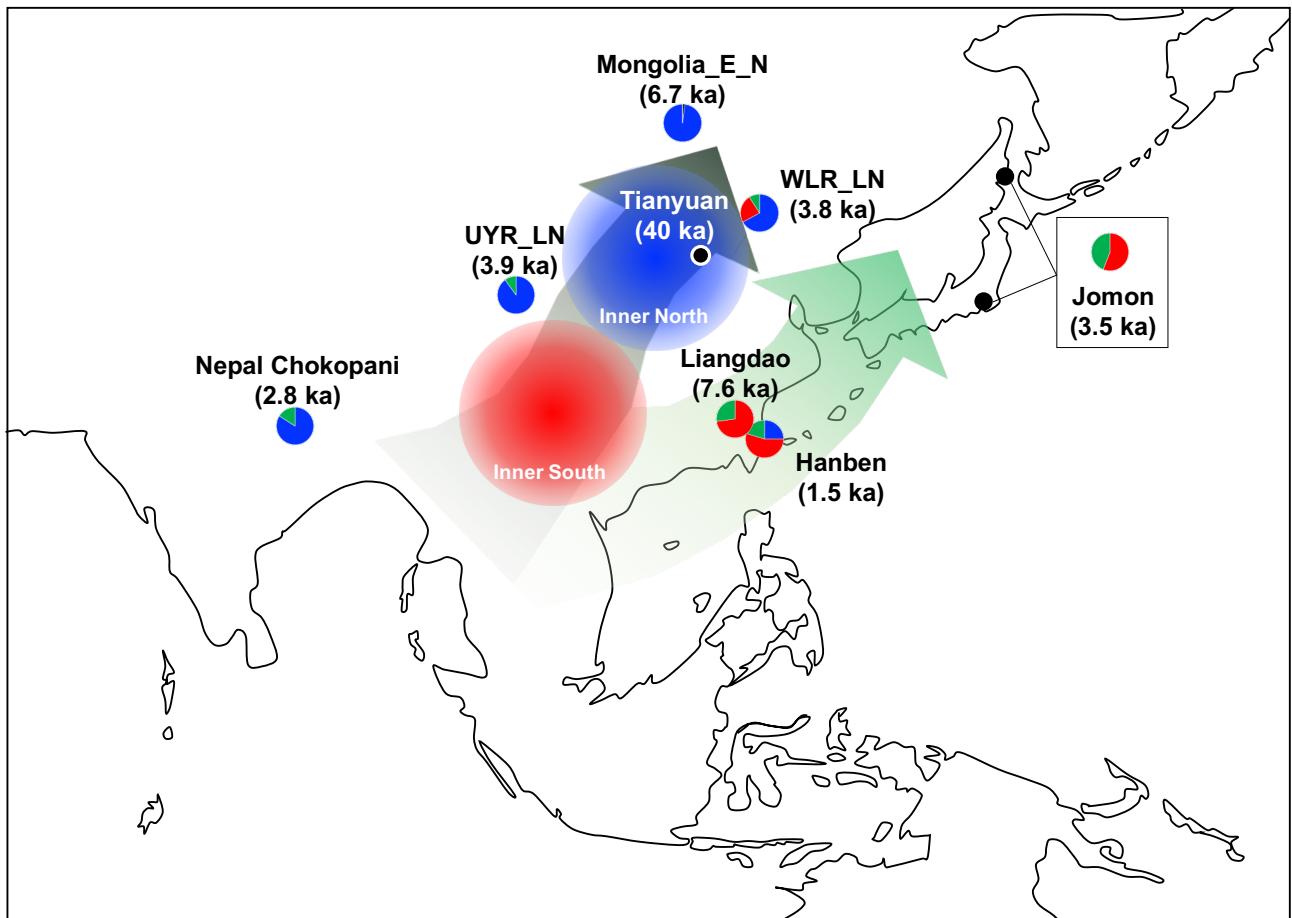


図1：ゲノムから想定される後期更新世のヒトの拡散および各古代集団の遺伝構成

後期更新世の拡散は沿岸域（緑）と内陸部（濃緑）にわかれ、後者はさらにInner NorthとInner Southに分かれる。古代の各集団に、どのように伝播したかは不明な点が多い。WLR\_LN: West Liao River, late Neolithic; UYR\_LN: Upper Yellow River, late Neolithic; Mongolia\_E\_N: Mongolia East, Neolithic.

まず後期更新世のヒトの拡散ですが、4つの地域集団（縄文人、アムール川流域の狩猟採集民、新石器および鉄器時代の台湾人、チベット高原の集団）が古くに分岐した系統でつながっており、これらの人々が後期更新世にユーラシア沿岸に沿って移住してきたことを示しています（図1）。私も、2019年の船泊縄文人ゲノムの論文で、韓国人や台湾先住民といった東アジア沿岸域の現代人と縄文人との間の遺伝的親和性を明らかにしましたが（Kanzawa-Kiriyama et al., 2019）、古代人でみられるつながりを現代人でみていたということでしょう。また、縄文人はCoastalとInterior Southの2つの系統の混成であり、これは北と南の縄文人の形態的な違いと関連する可能性を本論文では指摘しています。それぞれの系統が独立に日本列島に流入したのか、大陸部沿岸域で混合後に流入したのかは依然として不明ですが、これまで縄文人の系統を单一のものとしてしか捉えられていなかったので、大変重要な成果です。論文紹介2では安達が、縄文時代早期から縄文後晩期まで遺伝的にかなり似通った集団が日本列島に居住していたことを紹介していますが、この混成が、各地域の縄文人でどのような比率であるか、大変興味が湧きます。

新石器時代のヒトの拡散については、4つの地域で生じた集団の拡散について、言語の伝播と絡めて検証しています。そのうちの西遼河流域とアムール川流域およびモンゴル東部の関係に着目しますが、今回の解析ではモンゴル東部とアムール川流域の狩猟採集民は、現在のモンゴルおよびツングースの諸語の話者と祖先を共有する一方、西遼河流域の農耕民（紀元前3000年頃）とは共有していないことが明らかとなりました。このことから本論文では、西遼河地域の農耕民の拡散がモンゴルおよびツングースの祖語を伝播したとする仮説を否定しています。ちなみに西遼河流域については、Ning et al. (2020) が新石器時代中期、新石

## Yaponesian

器時代後期、青銅器時代の大きく3つの時期の人骨のゲノムワイドデータを解析し、新石器時代中期にはアムール川流域からの影響があると指摘しているので、逆の流れは存在したようです。Ning et al.はさらに、新石器時代後期の夏家店下層文化期には、黃河流域の集団の遺伝的影響が強くなり、アムール川流域の北からの影響は弱くなるとしています。この弱まったアムール川流域の影響は、青銅器時代の夏家店上層文化期に乾燥化と寒冷化に伴って牧畜を主体とした集団が南下することで、再びもたらされます。この、日本の縄文時代から弥生時代への移行期に、西遼河流域の遺伝的構成に変化が生じていることは、日本への渡来人の遺伝的背景を解明する上でも考慮すべき点です。本論文では、現代日本人の遺伝構成が、西遼河流域の青銅器時代人92%と縄文人8%の混成で説明でき、黃河流域からの影響は無視できるほどだとしています。よって、ゲノムの結果を踏まえての私見ですが、西遼河流域周辺の雜穀農耕を主体とした集団に、生業として水稲農耕がもたらされ、それが朝鮮半島を経由して日本列島に弥生時代早期にもたらされたとする解釈が妥当のように思います。

### 引用文献

- Kanzawa-Kiryama H., Jinam T.A., Kawai Y., Sato T., Hosomichi K. et al. (2019) Late Jomon male and female genome sequences from the Funadomari site in Hokkaido, Japan. *Anthropological Science*, 190415.
- Ning C., Li T., Wang K., Zhang F., Li T. et al. (2020) Ancient genomes from northern China suggest links between subsistence changes and human migration. *Nature communications*, 11(1), 1-9.

## 研究紹介1

### ヤボネシアのハツカネズミのお腹はなぜ白い？

(鈴木仁 A03班研究代表者 北海道大学大学院地球環境科学研究院)

ハツカネズミ(*Mus musculus*)は日本列島においては人家近くに生息し、北は北海道から南は琉球列島までくまなく分布します。毛色については、特に腹部の色は、白色型（写真）と暗色型があり、前者が標準的で、後者のタイプは詳細は不明であるが、北海道や北陸など一部の地域に限られます。日本産のものは、亜種グループとしては北ユーラシアに広く分布する*Mus musculus musculus* (以下MUSと表記)に属するが、ロシア、ヨーロッパ東部は一般的に腹は暗灰色です。一方、日本列島、韓半島、そして中国北部に分布するハツカネズミの腹は白い。これはどのような歴史的背景があるのかについては長らく謎でした（今まで誰も気にしていなかったというほうが正確）。

今回、ユーラシアのハツカネズミ98匹のゲノムデータを用いてこの謎に挑戦することができたので、速報として紹介したい。まず、ミトコンドリアDNAゲノム16 kb配列データを用いてMUSの時空間動態を解析すると、日本列島へ移入したMUS系統の源流は中国西部であることが示されました。時代は最終氷期後の脱氷期に遡る。その地域はタクマラカン砂漠やゴビ砂漠を擁する乾燥地帯です。一般的に、降水量の少ない地域では毛色は薄くなる傾向があることが知られています。もともとはカスピ海南部のあたりに分布していたMUSは、北ユーラシア西部に一斉に展開し、そのうちの一部が中国西部に侵入し、環境の異なる地域において、厳しい環境変動を体験し、環境適応した結果生き延びたグループがその後の農業の展開とともに、段階的に東方移動を行い、8000年前には中国北部、5600年前には韓半島、そして2700年前ころに日本列島に移入した可能性が示されました。

一方、腹部の毛色は、色素生産に携わるメラノサイトと呼ばれる色素生産細胞の膜上に存在するMc1rという受容体を介して黒色メラニンを生産する経路をブロックする役割を持つアーゲーチと呼ばれるシグナル因子を生産するAsip遺伝子によって制御されていることが知られています。そこで今回、Asip遺伝子約150 kb (タンパクコード領域上流に機能の異なる複数のプロモーター領域をもつため長い遺伝子領域を持つ) 配列を活用し、系統地理学的関係を解析しました。その結果、腹部の毛色の明度と系統樹で示されるクラスターとの強い関連性が認められました。日本列島のハツカネズミの持つAsip配列は、中国西部のハツカネズミが

## *Yaponesian*

持つAsip 配列と同じクラスターに属することが明らかになりました。これは、先に記したミトコンドリアDNAゲノム解析をから構築した空間動態シナリオの確からしさを示すものです。

以上のように、ヤポネシアのハツカネズミが白い腹部をもつ歴史的経緯についてある程度満足のいく解答案を得ることができました。今回強調したいことは、腹部毛色という目に見える表現型で、中国西部における進化的プロセスと移動に関する動態について核ゲノム解析の結果とともに説得力のある形で示すことができたという点です。医学生物学上のモデル生物として位置付けられているハツカネズミにおいて、その遺伝子変異の進化的位置づけに関する網羅的研究のスタートラインに立てたことは意義深いことです。今後、B03班の長田チームの主導で核ゲノム情報に基づく機能的進化の経緯がゲノム全体で鮮明なものになっていくことを強く期待しているところです。

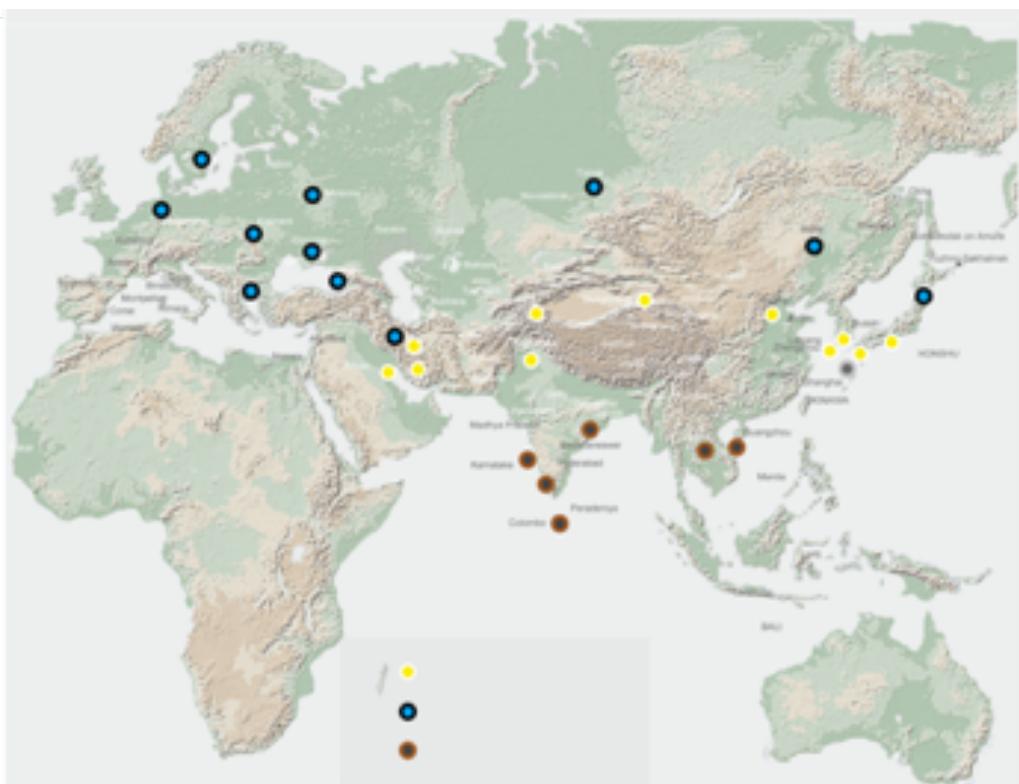
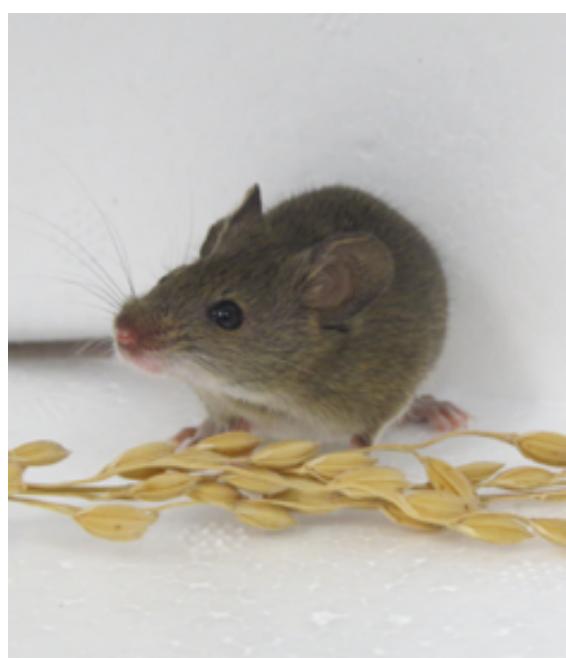


Fig. 1 (Takeishi et al.)



## Yaponesian 研究紹介 2

### イエネコとヤマネコ

増田隆一 (A03班研究分担者 北海道大学大学院理学研究院)

イエネコ (*Felis silvestris catus*) はイヌと並んで、人と長い歴史をもつ伴侶動物です。イエネコは、古代エジプトにおいて穀物を荒らすネズミを駆除するため、リビアヤマネコ (*Felis silvestris lybica* : アフリカから中東にかけて分布) を飼いならしたものと考えられています。その後、人の移動とともに世界に分散しました。ヨーロッパには、別の亜種であるヨーロッパヤマネコ (*Felis silvestris silvestris*) が生息し、野外におけるイエネコとの交雑が懸念されています。これまでの遺伝学的研究により、上記3者が極めて近縁であることが明らかとなっています：例えば、ミトコンドリアDNA分子系統（文献1）。*Felis silvestris* の広い分布域において、古代DNA分析を含め、ミトコンドリアDNAと毛色遺伝子データに基づき、イエネコの家畜化の歴史について報告されています（文献2）。

では、イエネコはいつ日本列島にもたらされたのでしょうか？文献上では、平安時代初期に記された『日本靈異記』に初めてネコの記載が出てきます。考古学的には、長崎県壱岐のカラカミ遺跡からネコのものと考えられる骨が出土しており、年代測定の結果、弥生時代と報告されています（文献3）。これがイエネコのものであることが確定すれば、弥生時代にイエネコが渡来していたことになります。縄文遺跡からイエネコの遺物は出土していません。

もともと日本列島の外から入ってきたのですが、「日本猫」とよばれる日本の伝統的なイエネコの遺伝的特徴とは何でしょうか？最近では、海外から種々なネコ品種が日本に持ち込まれ、その交配が起こっていると考えられます。よって、現在のイエネコのゲノム解析から、古来の日本猫の特徴を明らかにするのは難しいと思われます。しかし、海外品種が入ってくる以前の時代のネコ出土骨のゲノム情報から、その遺伝的特徴や大陸からの起源をたどることができるかもしれません。

一方、日本列島には、ツシマヤマネコとイリオモテヤマネコが、各々、対馬と西表島に自然分布しています（文献4）。これらは、アジア大陸に生息するベンガルヤマネコ (*Prionailulus bengarensis*) の日本固有集団ですが、ベンガルヤマネコの系統はイエネコの系統とはまったく異なります（文献1）。両ヤマネコ集団の個体数は各々100頭前後と推定され、その保全を進める上で遺伝的特徴の理解が重要です。そこで、主要組織適合遺伝子複合体

(MHC) クラスII *DRB* 遺伝子の対立遺伝子を分析したところ、ツシマヤマネコ集団およびイリオモテヤマネコ集団から各々10種および4種の*DRB* 対立遺伝子が単離されました（文献5）。分子進化学的解析により、両ヤマネコの*DRB* 対立遺伝子が他のネコ科の対立遺伝子の系統グループと密接に関連しており、平衡選択による”trans-species polymorphism (種を超えた多型性の維持)”が示されました。さらに、MHC近傍のマイクロサテライト遺伝子座の解析から、両島のイエネコ集団と比較して多様性が低下していることが明らかとなりました。特に、イリオモテヤマネコ集団において著しい均一化がみられました。MHC多様性の低下は、島での長期にわたる地理的隔離による近交化、または、集団内の遺伝的浮動によって引き起こされたものと考えられ、急激な環境変動や新規の病原体に対する抵抗性が両ヤマネコでは低下している可能性が懸念されます。日本のイエネコに加え、ヤマネコ2集団のゲノム研究も、その歴史や種の保全を考えるうえで重要な情報を与えてくれるものと考えます。



(写真提供 由良木郁夫氏)

## 引用文献

1. Masuda R., Lopez J.V., Pecon Slattery J., Yuhki N. O'Brien SJ (1996) Molecular phylogeny of mitochondrial cytochrome *b* and 12S rRNA sequences in the Felidae: Ocelot and domestic cat lineages. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 6: 351-365.
  2. Ottoni C. and 28 other authors (2017) The palaeogenetics of cat dispersal in the ancient world. *Nature Ecology & Evolution* 1: 0139.
  3. 宮本一夫 編 (2011) 壱岐カラカミ遺跡III カラカミ遺跡第1地点の発掘調査 (2005~2008年), 九州大学大学院人文科学研究院考古学研究室。
  4. 伊澤雅子・中西希 (2018) イリオモテヤマネコとツシマヤマネコ：島嶼個体群（増田隆一 編：日本の食肉類 生態系の頂点に立つ哺乳類），東京大学出版会, pp. 246-265.
  5. Saka T., Nishita Y., Masuda R. (2018) Low genetic variation in the MHC class II *DRB* gene and MHC-linked microsatellites in endangered island populations of the leopard cat (*Prionailurus bengalensis*) in Japan. *Immunogenetics* 70: 115-124.
- 

## ソフトウェア紹介9：TreeMixとqpGraph

長田直樹 (B03班研究代表者; 北海道大学 大学院情報科学研究院)

ソフトウェア紹介も今回で9回目になりました。これまでの記事では、次世代シークエンサーから得られたデータから主成分分析にかけるまでの流れに沿って、それぞれの工程に必要なソフトウェアの紹介を行ってきました。ここからは、集団解析に役立つさまざまなソフトウェアをアラカルト的に紹介していきたいと思います。

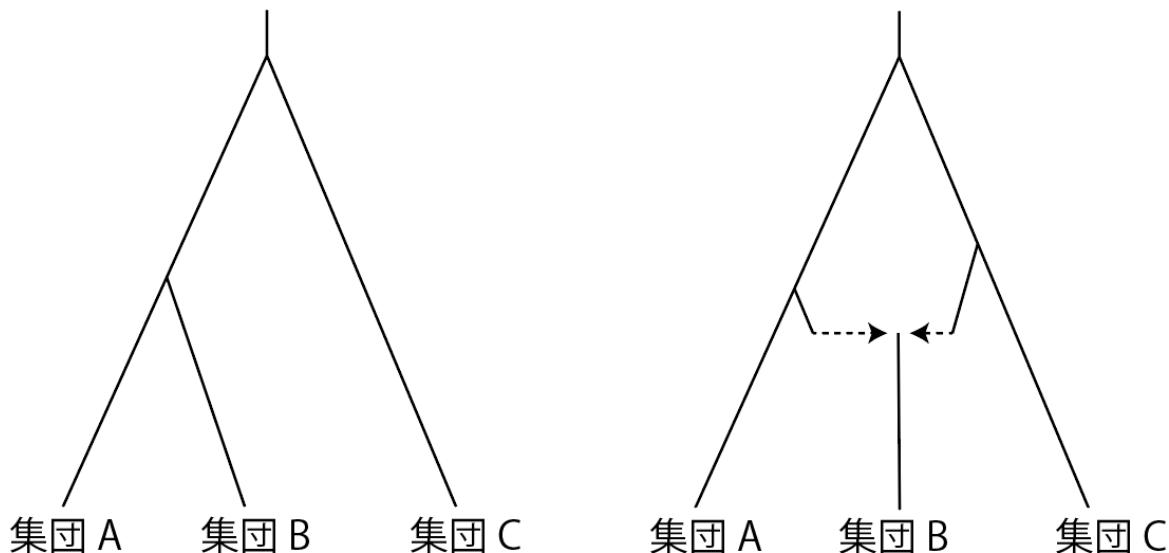


図1 集団の関係性。3個の小集団の例を考える。左) 集団がいくつかの大集団に分岐し、その後は互いに隔離されているモデル。このように枝分かれだけで表現できる構造をツリー構造と呼ぶ。右) 集団Aから派生した集団と集団Cから派生した集団とが混合して集団Bが成立したモデル。集団間の遺伝的なつながりは、辺で囲まれた領域のあるグラフ構造を用いなければ表すことができない。

## Yaponesian

生物の集団はいくつかの遺伝的な分集団に分かれることができます、それらの間には歴史的な関係性があります。例えば、アジア人集団に属する民族集団はヨーロッパ人集団に属するものよりも互いに近縁である可能性が高いと考えることができます。また、同種の分集団間の遺伝的な関係性は、枝分かれだけのツリー構造ではなく、わかれみちのあるグラフ構造によってあらわした方が良いときもあります（図1）。しかし、同じ種に属する生物の分集団が完全に孤立している場合は少ないでしょうし、生物集団のかたちはある程度の期間でダイナミックに変遷しますから、このような単純化が現実的であるかどうかについては議論があるでしょう。ひとつ注意していただきたいのは、一般的に生物の歴史を表現するうえで使われる「系統樹（phylogenetic tree）」は、一般的にひとつの生物種が単位となっていることです。集団の樹形図と種の系統樹は見た目こそ似ていますが、その解釈の仕方は異なっているので区別が必要です。例えば、種を単位とした分子系統樹では、中立進化を仮定すると、系統樹の枝の長さは種の分岐年代に相当します。しかし、集団の関係を表した樹形図では、枝の長さは集団のボトルネックや近親交配によって大きく変化する可能性があるので、枝の長さが集団の分岐時間を表すとは限りません。その解釈には注意が必要でしょう。

それでは、このような集団の系統関係はどのように構築するのでしょうか。一般的な分子系統樹では、DNAの塩基配列やタンパク質のアミノ酸配列などの違いをもとに系統樹が構築されます。集団の系統関係は、一般的には、集団内のアレル頻度をもとに計算されます。現在ではゲノムの塩基配列のひとつがアデニンであるか、グアニンであるか、といった一塩基多型（SNP）が用いられることがほとんどです。集団が分岐して時間があまりたっていなければ、集団間のアレル頻度は同じような値になりますが、集団が分岐した後に時間が経つほど、遺伝的浮動によって集団間のアレル頻度の違いが大きくなっていくので、その違いにもとづいて集団の間の距離を数値化します。数十万、数百万のSNPを同時に比較することにより、かなりの正確さで集団の遺伝的構成がどれくらい違うかについて知ることができます。このようにして、集団間の遺伝的距離を推定し、それをもとにグラフ構造を用いて集団の関係性を表現していきます。

TreeMix<sup>1</sup>は集団の関係性を探索的に推定することのできるソフトウェアです。縄文人ゲノムの解析を含め<sup>2</sup>、最近のゲノム解析論文では頻繁にその結果を目にすることができます。TreeMixの特徴的なところはふたつあります。ひとつめは、一般的な種の系統樹とは異なり、現在・過去に起こった集団間の遺伝子流動（または混合）を推定し、混合グラフを作成してくれることです。ふたつめは、樹形図についての事前情報がなくても探索的に最適解を探してくれることです。ただし、仮定する混合イベントの数については、あらかじめ与えてあげる必要があります。似たようなソフトウェアにはMixMapper<sup>3</sup>などがあり、3個の集団が混合するモデルも推定することが可能なようです。これらのソフトウェアは、グラフ作成までの過程がある程度自動化されているので非常に使いやすいものとなっています。解析した集団の関係をまず知りたい場合には、これらの方法を試してみると良いでしょう。

上記の探索的な方法の弱点は、集団の混合イベントの数が増えると途端に役に立たなくなることです。2集団の混合イベントをグラフ上で表すには、樹形図からふたつの枝を選んできてその間をつなげなければなりません。したがって、ある程度の数の集団を扱った場合、爆発的にその組み合わせが増えしていくことになります。とくに、古代人ゲノムの解析のように複雑に絡み合った歴史をもっている集団同士には、多くの混合イベントを想定しなければいけないことがあります。そのような問題を解決するために、qpGraph<sup>4</sup>と呼ばれる手法が使われることがあります。qpGraphでは、あらかじめ利用者に与えられた混合モデルにしたがって、枝の長さや混合比率を推定していきます。与えられたモデルがグラフ構造として矛盾していないかどうかを、 $f_4$ 統計量という統計量を用いて判断できるのが特徴です。 $f_4$ 統計量が有意に逸脱していた場合は、現在のグラフが間違っているか、またはさらなる混合イベントをグラフに書き足さなければいけないのか、ふたつの可能性が考えられます。図1に示すのは、実際のデータから作成された混合グラフです。qpGraphは、TreeMixと違って自分で試行錯誤しながらグラフを組み立てていかなければいけないので、扱いがより難しいですが、TreeMixよりも複雑なモデルを表現できることから、古代人ゲノム解析においてとくによく用いられています。ただし、qpGraphで示すグラフは必ずしも真の歴史に近いものだとは言えず、「このようなモデルを考えるとデータとは矛盾がなくて、その仮定の下ではこのような値が推定された」という解釈しかできないことを念頭に置いておきましょう。こういった回りくどい解釈は、統計的に何かを推定する際に常

## Yaponesian

に必要な考え方なのですが、この場合は特に注意が必要です。非常に癖のあるソフトウェアですが、RパッケージであるADMIXTOOLS2<sup>5</sup>上で動くバージョンもあるので、R言語に慣れている方は、計算速度も速いこちらの方が使いやすいでしょう。

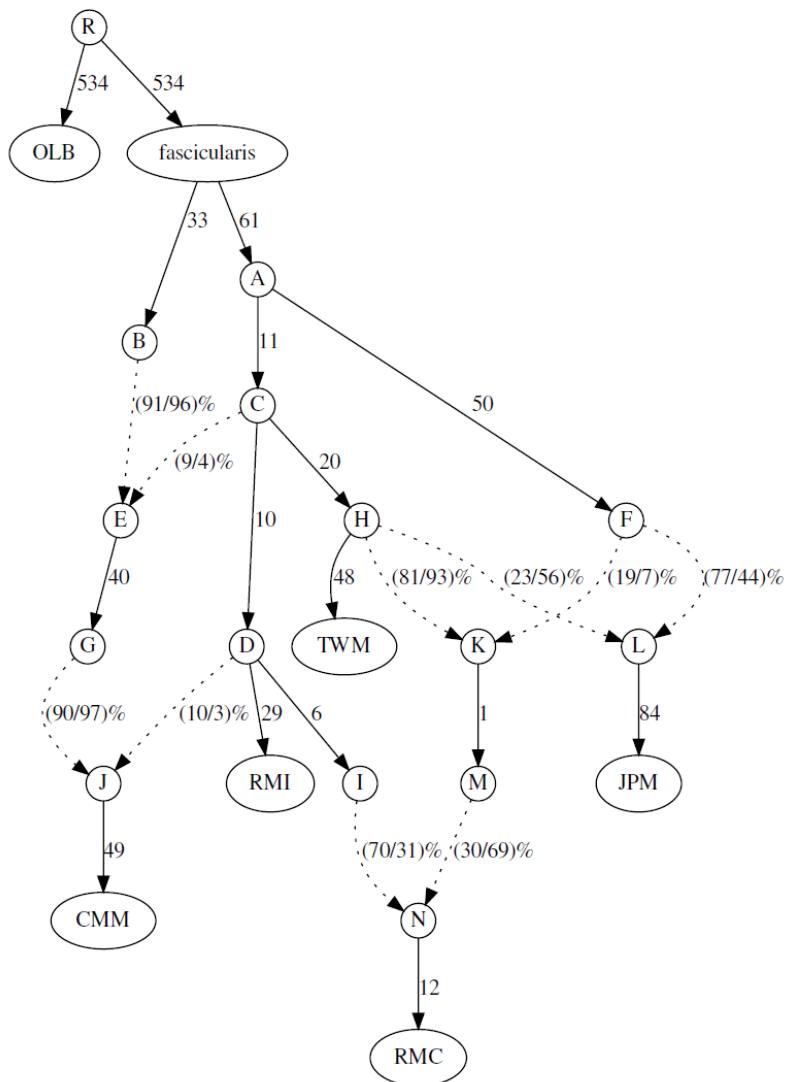


図2

**マカク属サル5種について、qpGraphを用いて作成された混合グラフ6.** 一般的に別種とみなされる種間であっても、この例のように複雑な混合過程を形成されていることがあります。CMM：カニクイザル、RMI：インド産アカゲザル、RMC：中国産カニクイザル、JPM：ニホンザル。混合を示す点線矢印の値は、左が常染色体、右がX染色体の混合比率を示しています。

## 引用文献

- Pickrell J.K. et al. (2012) Inference of Population Splits and Mixtures from Genome-Wide Allele Frequency Data. *PLOS Genetics*, 15.
- Kanzawa-Kiriyama H. et al. (2019) Late Jomon male and female genome sequences from the Funadomari site in Hokkaido, Japan. *Anthropological Science*, 127(2): 83–108.
- Lipson M. et al. (2014) Reconstructing Austronesian population history in Island Southeast Asia. *Nature Communications*, 5: Article number: 4689
- Patterson N. et al. (2012) Ancient Admixture in Human History. *Genetics*, 192(3): 1065-1093.
- ADMIXTOOLS2: <https://uqrmaie1.github.io/admixtools/index.html>
- Osada N. et al. (2021) Testing Sex-Biased Admixture Origin of Macaque Species Using Autosomal and X-Chromosomal Genomic Sequences. *Genome Biology and Evolution*, 13(1): 1-14.

*Yaponesian*

## 遺跡めぐり：岡山県笠岡市 津雲貝塚

山田康弘（B01班研究分担者 東京都立大学・人文社会学部）

津雲貝塚は、岡山県笠岡市西大島に所在する縄文時代後～晩期を中心とした貝塚です。1915年の鳥居龍蔵による発掘調査以後、多くの発掘調査が行われ、170体以上の人骨が出土したことで有名です。とくに、1919年から翌年にかけて行われた京都帝国大学考古学研究室の発掘調査における出土資料は、報告書が刊行されたこともありいまって、考古学・人類学における多くの研究論文に引用され、縄文時代の葬墓制や社会論を論じる上での基礎的資料となっています。

2006年以降、史跡整備とともに笠岡市教育委員会により確認調査が行われるとともに過去の調査における出土資料の再検討が行われました。その結果、出土土器は縄文時代中期前葉から晩期初頭にかけてのものが多いこと、遺物包含層の範囲は比較的狭く、大型集落の存在は見込めないことが判明しました。また、出土人骨の年代測定も行われ、多くの人骨は後期末から晩期前葉の3300～2900cal BPという年代が測定されました。

これまで津雲貝塚は、出土人骨数から中国地方縄文時代晩期の拠点的集落と考えられることが多かったですが、近年の考古学・人類学による共同研究によって新たな展開を見せている遺跡です。



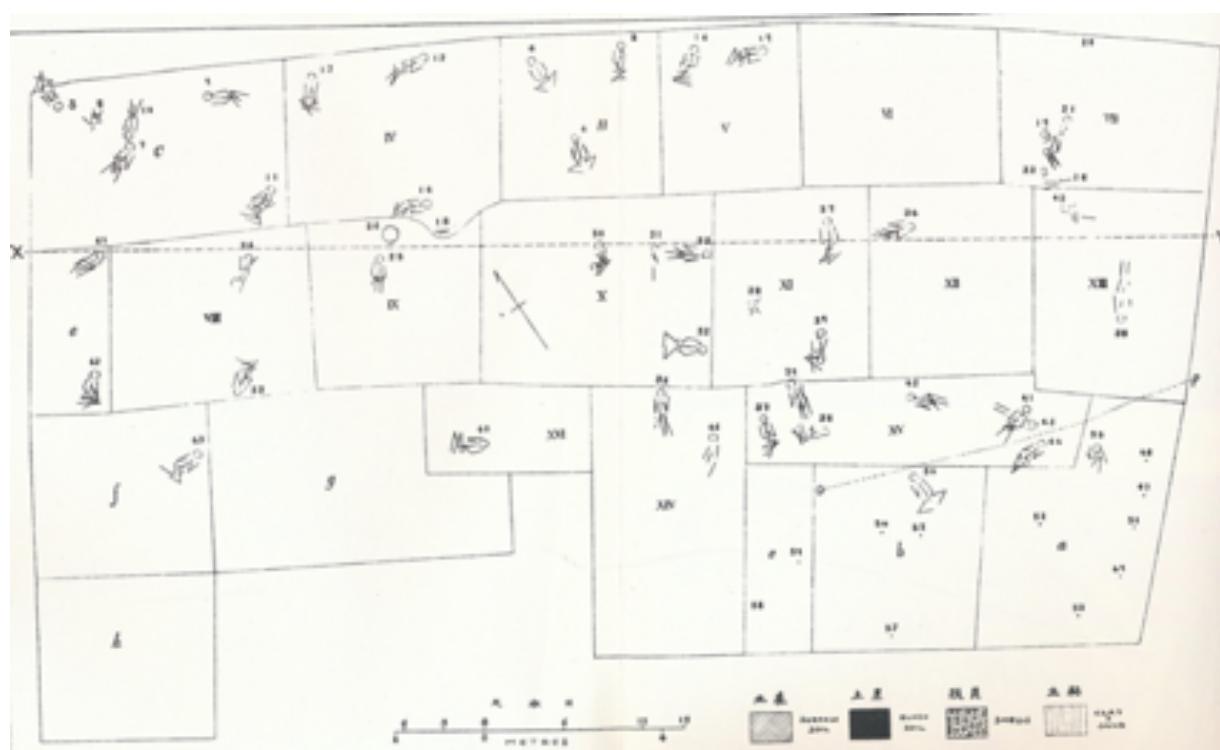
津雲貝塚の現況

奥の民家の石垣から手前の車が止まっている民家にかけてが大正時代の発掘調査対象地点

Yaponesian  
京都帝国大学の発掘調査区の位置



京都帝国大学の調査時における人骨出土位置



## 私の好きなヤポネシアのうた あはがり：この世は仮の世

横山（徳永）晶子（東京外国語大学）

20年前、元ちとせの「ワダツミの木」が大ヒットとなり、奄美の唄者が持つ、独特の節回しが多くの人を魅了しました。

琉球諸島の中でも、奄美北部（喜界島・奄美大島・徳之島）と、沖永良部島以南の奄美・沖縄諸島では、シマ唄に用いる音階が異なります。前者は本土と同じ五音音階の律音階(レ・ミ・ソ・ラ・シの五音階)であり、後者は琉球音階(ド・ミ・ファ・ソ・シの五音階)です。そして奄美北部には、裏声で「こぶし」を入れるという、独特的歌い方があります。

2011年にNHKの「新日本風土記」で、テーマソングの朝崎郁恵の「あはがり」が流れた時、都会の背景に響く裏声のこぶしが、不思議な哀愁を誘って胸を打されました。

「あはがり」は、奄美大島の言葉で（暗がりの反対の）「明がり、光」という意味。「徳之島節」として知られる楽曲をアレンジし、奄美・加計呂麻島出身の朝崎郁恵が歌詞をつけて唄ったものです。〈この世は神様からいただいた仮の世〉という、奄美の信仰世界が見えます。

【あはがり 朝崎郁恵】

浮き世に...仮島に 何時がでいむ 居らりゅむい

(この世は神様からいただいた仮の世 いつまでとどまつて居られましようか)

情けあれいよ 仮那 くぬ世ば うさむいれいがでい

(命を敬い生きていきなさい この世の生をなし終えるまで)

節や水車めぐりあわそ

(時はめぐる 水車のように だからまためぐり会える)

ていきぬ あはがりし たましや うどうてい

(月のあかりの下で 人々は喜び魂が踊り明かす)

いきしゃん くとうあていむ 天と大地や

(どのようなことがあろうとも 天と大地の間)

ていきぬ あはがり たましや うどうてい

(月のあかりの下で 人々は喜び魂が踊り明かす)



今井権現祭

引用元：「のんびり奄美大島」<https://www.amami-tourism.org/photo-amami/?pages=3>

*Yaponesian*  
**ヤポネシアゲノム関連行事カレンダー**

★2021年度(第4年度)

2021年6月 総括班会議・全体会議(北海道大学) B03班研究代表者の長田直樹が主催

2021年秋 増原和郎の日本人二重構造モデル論文発表30周年記念公開シンポジウム(国際日本文化研究センター)新学術領域ヤポネシアゲノム総括班主催

2022年冬 総括班会議・全体会議(沖縄県内) A04班研究代表者の木村亮介とA01班研究分担者の松波雅俊らが主催

★2022年度(第5年度;最終年度)

2022年春 公開講演会(都内)

2022年夏 日本進化学会年会(沼津)でヤポネシアゲノム関連の国際シンポジウムを開催

2022年夏 総括班会議・全体会議(北海道内) A03班研究代表者の鈴木仁が主催

2023年冬 総括班会議・全体会議(国立遺伝学研究所) A01班研究代表者・領域代表者の斎藤成也が主催

=====  
領域事務局:水口昌子・濱砂貴代

大学共同利用機関法人情報・システム研究機構 国立遺伝学研究所 ゲノム・進化研究系 集団遺伝研究室

〒411-8540 静岡県三島市谷田1111

電話/FAX 055-981-6790/6789

メール [yaponesia\\_genome@nig.ac.jp](mailto:yaponesia_genome@nig.ac.jp)

領域HP: <http://www.yaponesian.jp>

季刊誌 *Yaponesian*

編集長: 斎藤成也(領域代表・A01班研究代表者・総括班研究代表者)

編集委員: 篠田謙一(A02班研究代表者\*)、鈴木仁(A03班研究代表者\*)、藤尾慎一郎(B01班研究代表者\*)、木下尚子(B01班研究分担者)、遠藤光暉(B02班研究代表者\*)、木部暢子(B02班研究分担者\*)、長田直樹(B03班研究代表者\*) \*総括班研究分担者

発行元: 新学術領域研究ヤポネシアゲノム 領域事務局(上記参照)

ISSN(印刷版) 2434-2947 ISSN(オンライン版) 2434-2955

第3巻はる号

発行: 2021年5月20日 印刷: 2021年5月31日

## Yaponesian

### 人名索引

安達 登	2,14,33
今西 規	4
遠藤 光暁	43
太田 博樹	4,21
大橋 順	4
長田 直樹	2,9,17,35,37,43
加藤 哲久	8
河合 洋介	10,13,17,18
神澤 秀明	2,9,14,32
木下 尚子	43
木部 暢子	43
木村 亮介	4,24,43
ケナン、セリック	9
小金渕 佳江	2,21,24
斎藤 成也	2,3,10,12,43
佐原 真	3
ジナム、ティモシー	10,13,34
篠田 謙一	14,32,43
新村 豪	6
菅 裕	5
鈴木 仁	2,15,34,43
竹中 正巳	5
寺井 洋平	5
内藤 健	5
中川 奈津子	8
中澤 光平	8
西内 巧	8
西谷 大	2,3
埴原 和郎	18,43
フォーセット、ジェフリー	7
藤尾慎一郎	2,3,30,43
藤本 明洋	9
細道 一善	6
増田 隆一	2,36,37
松波 雅俊	2,9,24,43
松本 悠貴	6
三浦 史仁	6
水野 文月	7
本橋 令子	7
山岡 吉生	7
山田 康弘	2,40
横山 晶子	2,42
Jeffrey FAWCETT	7
Timothy A. JINAM	10,13,34
Celik KENAN	9

### 事項索引

アズキ	5
あはがり	2,42
奄美・沖縄諸島	42
アワ・キビ栽培	17,19
淡路島	8,9,19
イエネコ	2,6,36
伊川津貝塚遺跡	4
伊川津遺跡	14
伊川津縄文文化人	20
一斉放散	15,16
ウイルス	8,9,24
うちなる二重構造	10,12,13

ウルシ	5
F4統計量	38
オーストロネシア語族	19
沖永良部島	5,42
沖縄バイオインフォメーションバンク	25
沖縄本島	4,26
解剖学的現代人	22
海洋同位体ステージ1	6
核DNA解析でたどる日本人の源流	10
笠岡市	1,2,40
環壕集落	30-32
旧石器時代人	7,18-20
共有改新	9
グスク時代	24,25,28
ぐにうみミーティング	1,2,9
系統ネットワーク	12
系統樹	16,34,38
言語データ	4,8
現代韓国人	20
後期更新世	32,33
小型哺乳類	15-17
国立歴史民俗博物館	1-3,30
古シベリア人	18,20
古代北シベリア人	18,20
古代DNA分析	21,22,36
サトイモ	7
ジェネシスヘルスケア社	10
時間依存的進化速度	15
周辺部	10-12
主成分分析	11,12,19, 20,26,29,37
縄文人	4,7,18-20, 24,33,34,38
縄文時代	2,5,7,10,12, 14,18,31,33,34,40
新シベリア人	18
新石器時代	19,20,32-34
人頭税	26,29
水稻栽培	17
青銅器文化	32
西遼河流域	33,34
世界考古学会議	30
船泊遺跡	10,14
船泊縄文人	20,24,33,
相対年代	30
ソバ	7
ダイズ	5
第二次海南島少數民族調査	3
第四紀	2,15,16,
炭化種子	8
炭素14年代測定	31
中心軸	10-12
津雲貝塚	40
田園洞人	18-20
デニソヴァ人	4
土器付着物	8
ドラフト配列	4,22-24
鳥居龍藏	40
中山大学人類学系	3
成川遺跡	5

新学術領域ヤポネシアゲノム  
季刊誌  
第3巻はる号  
2021年5月発行