

解説

ヤポネシア人のゲノム解読

斎藤 成也

Key words : ヤポネシア, ゲノム, 人類進化, 混血, 文理融合研究

現代生物学において本質的に重要な概念である“ゲノム”は、1920年に、ドイツの植物学者 Hans Karl Albert Winkler が提唱した。ある生物の持つ遺伝情報のすべてという意味がある。当時既に、遺伝子が細胞核内の染色体に並んでいることがわかっていた。そこで、遺伝子 (gene) と染色体 (chromosome) のそれぞれ最初の部分と最後の部分をくっつけて、“genome”という単語を考え出したとされている。その後1930年になって、コムギのゲノムを調べた日本の植物遺伝学者、木原均が、ゲノムに「ある生物が生きてゆくのに必要な最小セットの遺伝子の集まり」という定義を与えた。彼は筆者が勤務している国立遺伝学研究所の第二代所長も務めている。その後、遺伝子がDNA (デオキシリボ核酸) という物質からできていることが1940年前後に解明された。1953年には、DNA分子が二重らせん構造をとることが James Dewey Watson と Francis Harry Compton Crick によって提唱された。この構造は、親から子に遺伝情報を伝えるのにとても適したものであり、生命の誕生を説明しやすくなった。なお、2020年はゲノム概念誕生百周年である。そこで国立遺伝学研究所は、沼津のプラザヴェルデにおいて、これを記念した国際シンポジウム (代表: 池尾一穂) を開催する予定である。

2018年度から5年間の予定で、筆者を領域代表とする文部科学省科学研究費補助金新学術領域

研究「ゲノム配列を核としたヤポネシア人の起源と成立の解明」(領域略称名: ヤポネシアゲノム) が始まった。現代人ゲノム, 古代人ゲノム, 動植物ゲノム, 考古学, 言語学, 大規模ゲノム解析の6班から構成され、更に2019年度からは、17件の公募研究が始まった。公募班では、現代人や古代人の研究のほかに、アズキ, ダイコン, アワ, ヒエ, ニホンオオカミなどの動植物ゲノムも研究する予定である。これらのゲノム研究に加えて、土器や住居跡など人間の営みを遺跡や遺物から探る考古学研究と、ヤポネシア内の言語 (アイヌ語, 日本語, 琉球語) とその周辺の言語の多様性を探る言語学研究を進める。本新学術領域の詳細については、領域ホームページ (<http://www.yaponesian.jp>) を参照されたい。

I “ヤポネシア” とは？

ところで、ヤポネシアということばを初めて耳にした方もいるであろう。大昔には、国家は存在していなかった。筆者らの「ヤポネシアゲノム」プロジェクトでは、現在の日本列島に住んでいる人々の祖先を、数万年前までさかのぼって研究する。このため、研究対象となるのは国家などなかった時代が大部分であるため、“日本”を使わずに、日本列島をラテン語で標記したヤポネシア (英語では Yaponesia) を用いている。図1にヤポネシアの地理的範囲を示した。大きく分けて、樺

Genome sequencing of Yaponeseans

Saitou Naruya : 情報・システム研究機構国立遺伝学研究所集団遺伝研究室 (〒411-8540 静岡県三島市谷田1111)

0370-9531/02/¥500/ 論文 / JCOPY



図 1 ヤポネシアの範囲

太・千島列島・北海道から成る北部(主にアイヌ人が居住してきた), 本州・四国・九州とそのまわりの島々から成る中央部(主にヤマト人が居住してきた), および南西諸島から成る南部(主にオキナワ人が居住してきた)に分けられる。なおヤポネシアは, 奄美大島に長く住んだ作家の島尾敏雄(1917-1986)が1960年代に提唱した名称である¹⁾。

II すべての祖先にたどりつく核ゲノム

遺伝子 DNA は, 親から子に伝わる。時間の向きを逆にすると, 1 人の人間は, 母親と父親から生まれる。このとき, 両親のゲノムがそれぞれ子どもに伝えられる。両親のそれぞれに両親(祖父母)がいるが, 祖父母にも両親(曾祖父母)がいる。このように, 祖先を1世代さかのぼるごとに, 祖先の人数が倍増し, それぞれの祖先が現在の私に寄与するゲノム DNA の量は半減する(図2)。これまで日本人の祖先を探る研究には, 主として母系をたどるといわれるミトコンドリア DNA と, 父系をたどるといわれる Y 染色体が使われてきた。すると, あたかもこれら2種類の DNA を調べれば, 祖先のすべてを知ることができるように聞こえる。ところが, 図2で示したよ

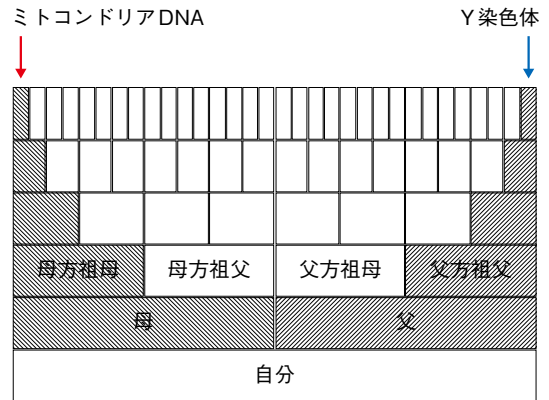


図 2 ミトコンドリア DNA, Y 染色体, 常染色体の伝達の違い(文献2より引用)

うに, 実際にはこれらの DNA を使っただけでは, 多人数が存在するわれわれの祖先のそれぞれ1人だけにしか行きつくことができない。このため現在では, すべての祖先にたどりつくことができる常染色体(男女とも持っている染色体)の全 DNA 塩基配列(いわゆる“核ゲノム”)を調べることが一般的になっている。

III ヤポネシア人の主成分分析

図3は, およそ4000年近く前の礼文島北部に住んでいた縄文人のゲノムと, 東アジアの現代人のゲノム配列を比較して, おたがいの関係を主成分分析法で示したものである。なお, 現代人以外には, 縄文時代人のほかに, 古代沿海州人のゲノムデータも比較に加えられている。

縄文時代人は, 図3の左上に位置している。ここには, 筆者らが2016年に最初に決定して発表した福島県三貫地貝塚縄文人, 2019年に決定して論文を発表した北海道礼文島の船泊縄文人2個体, および太田博樹らが決定した愛知県伊川津貝塚の縄文文化人が含まれている。要するに, 東日本の縄文系ヤポネシア人は, 現在のところよく似かよっていることになる。今後, 西日本の縄文系ヤポネシア人のゲノム配列も発表されれば, 西と東にどれぐらいの違いがあるのかがわかるであろう。一方, われわれヤマト人(大多数の現代ヤポネシア人)は, これら縄文人と, ななめ楕円形に分布している“大多数の東アジア人・東南アジア

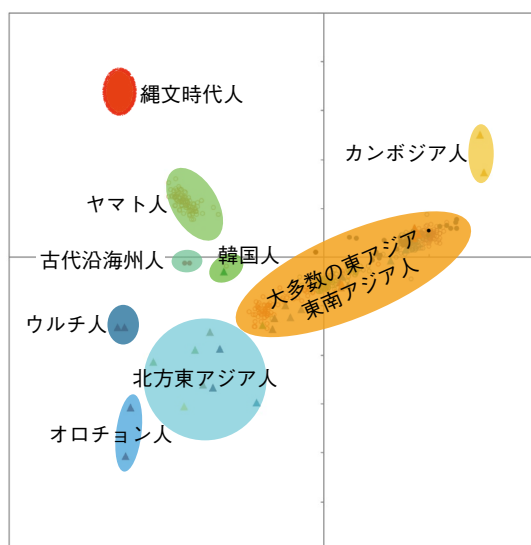


図 3 縄文人、ヤポネシアの現代 3 集団と他の東アジアの集団の DNA データによる主成分分析結果 (文献 3 の図に基づく)

人”の下左端 (北京の漢族) のあいだに位置する。以前から“二重構造モデル”などでいわれている、ヤマト人が土着の縄文系と弥生時代以降の渡来系の 2 種類の人々の混血であるという考え方に合う結果である。韓国人は、更にヤマト人と北京の漢族のあいだに位置している。これは彼らが朝鮮半島に居住しているという地理的位置に符号している。

興味深いことに、左右の軸 (第一主成分) だけを見ると、ヤマト人よりも、ウルチ人とオロチョン人のほうが縄文時代人に近い。ただし、彼らは、北海道のオホーツク海沿岸に奈良～平安時代に移住してきたオホーツク文化人の子孫だと考えられており、縄文人ゲノムを高い割合で持つアイヌ人との歴史的な混血の結果、縄文人ゲノムを有するようになった可能性もある。一方、上下の軸 (第二主成分) だけを見ると、ヤマト人よりもカンボジア人が縄文人に近い。これだけでは何とも言えないが、縄文人の出自集団を考えると、やはり東南アジアに目を向けるべきだということになる。

IV ヤポネシア 3 集団の位置関係

32 億塩基のヒトゲノム全部を調べなくても、

個人個人のゲノムには、100 万か所ほど共通に塩基が異なっている場所がある。これらの場所だけを安価に決定することができる技術 (DNA マイクロアレイ) を用いて、ヤポネシアに居住する 3 集団 (アイヌ人、オキナワ人、ヤマト人) と東アジアの他の集団の遺伝的近縁関係を示したのが、図 4 である。線分の長さは DNA の違いに比例しているが、線と線の角度には情報はない。アイヌ人が他の東アジアの人々と大きく異なっている一方、オキナワ人とアイヌ人に何らかの共通性の存在することが、両者を結ぶ線とヤマト人 (本土日本人) をつなげる左右の線で示されている。ここでも、多数の人骨データの統計解析から、北のアイヌ人と南のオキナワ人に、縄文時代人の要素がより大きく残ったことから提唱された、日本人の“二重構造モデル”を支持する結果となっている。また、われわれヤマト人は、アイヌ人・オキナワ人のグループから伸びている水平線と東アジアの他の集団につながる線の上に位置しており、われわれ独自の線がない。韓国人はオキナワ人よりもヤマト人に近いが、彼らも短いながら独自の線がある。このことは、ヤマト人が混血で生じた結果であり、しかもその混血が比較的最近であったことを示唆している。実際に、筆者らは 2015 年に発表した論文において、幾つかの仮定に基づくものではあるが、土着縄文系と弥生以降の渡来系との混血が、古墳時代～飛鳥時代に生じたと推定した。

図 4 の図で興味深いのは、東アジアのなかの集団の位置関係である。まず、朝鮮半島とヤポネシアが 1 つのグループとなっているが、このグループに最も近縁なのは、東アジア東北部の少数民族 (ホジェン、ダウール、オロチョン、モンゴル) である。その次に、地理的には大きく南に位置する東アジア南部の少数民族 (トゥー、ナシ、イ) がわれわれのグループに近い。ヤポネシア人から最も遠いのが、上海の漢族である。北京の漢族は台湾の漢族と弱いながらグループを形成している。これは、第二次世界大戦が、1945 年に終了したのち、蒋介石率いる国民党が共産党との戦いに敗れて台湾に逃げ込んだときに、多数の北方漢族が台湾になだれ込んだ。これら外省人の DNA

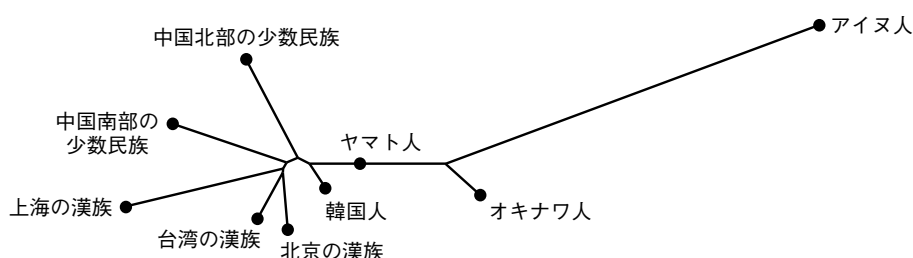


図 4 DNA マイクロアレイのデータを用いて、ヤポネシア 3 集団と東アジアの他の集団の関係を示したもの（文献 4 の図に基づく）

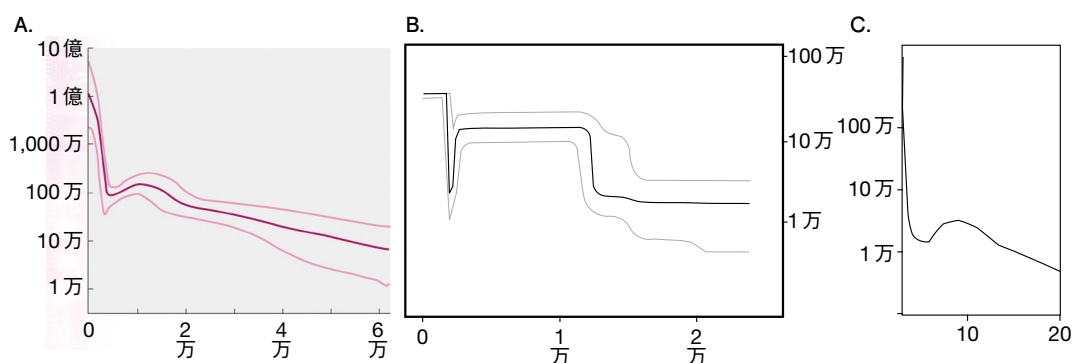


図 5 ミトコンドリア DNA (A), Y 染色体 (B), 常染色体 (C) それぞれのデータに基づく過去の人口変動推定結果の比較

が“台湾の漢族”にかなり含まれているとすれば、この結果は妥当であろう。一方で、上海は位置的に北京よりかなり南方である。漢族といっても、世代をさかのぼるとかつては百越とも呼ばれた多数の非漢族がこの地域に居住しており、彼らが若干現在の東アジア南部の少数民族と遺伝的共通性があるために、このような関係になったのではないだろうか。

V ヤポネシア人の人口変動推定

DNA データは、合祖理論を応用することにより、過去の人口変動をある程度推定することができる。筆者らは、田中雅嗣らが決定した日本人 672 名のミトコンドリア DNA 全ゲノムデータ⁵⁾を中心とした 1,057 名のデータを用いて、現代ヤポネシア人の祖先集団の人口変動を推定した¹⁾。その結果が図 5A に示してある。横軸は時間（年）であり、縦軸は人口が対数表記で示されている。6 万年前ごろから 2 万年前ごろまで人口が少しずつ増加している。この時代は旧石器時代であり、

ヤポネシアで最も古い旧石器時代の遺跡は、3 万 8000 年前のものである。一方、ヤポネシアで最も古い縄文式土器は 1 万 6000 年ほど前に発見されたものであるため、現在のところ縄文時代の開始時期はそのころとされている。興味深いことに、その時期に人口の増加率が增大している。もっとも、現代日本人は縄文人のゲノムを 10% ほどしか受け継いでいないため、ミトコンドリア DNA でも同じ割合だとすれば、この増大はヤポネシアで生じたというよりも、われわれの残り 90% のゲノムが受け継いだ東アジアの大陸部で当時生きていた人々の人口変化をみていることになる。まだ採集狩猟段階であったが、ヤポネシアよりも少し早く土器作製が始まったため、既に定住生活が始まっており、人口の増大も始まっていたのであろうか。

2019 年になって、大橋順らが日本人の Y 染色体のうち、縄文時代人から受け継がれたと考えられている D ハプログループのみを用いて、それらの祖先集団の人口変動を推定した⁶⁾（図 5B）。ミ

トコンドリア DNA の場合とは異なり、縄文時代・旧石器時代を通じて、ヤポネシアに居住していた人々の人口を推定していることが期待される。興味深いことに、1 万 2500 年前ごろに急に人口増加が生じている。既に縄文時代に入っているが、このころ何らかの技術革新があった可能性がある。もっとも、人口推定値の 95% 信頼限界を含めて考えると、ミトコンドリア DNA の場合と同様に、縄文時代が始まった 1 万 6000 年前ごろに人口増加が始まった可能性がある。また、弥生時代に入っているが、いまから 2500-2000 年前の約 500 年間に急に人口が減少したあと、ふたたび大きく人口が増加している。この時期は、九州北部に水田稲作が導入されてから数百年が経過しているが、現代人のデータを用いた筆者らの研究によれば、古墳時代～飛鳥時代に、おそらく東北地方において、縄文系の人々と、ヤポネシアを北上してきた渡来系の人々の混血が生じている。このことと、この人口減少そして増加は関連しているとも考えられる。

岡田随象ら⁷⁾は、膨大な全ゲノムデータを用いて、現代日本人の過去の人口変動を推定した。3 種類のデータセットが使われているが、最もデータの多いデータセット 1 の結果を図 5C に示した。今度は、1 万 4000 年ほど前に人口増加率が少し高まっている。その後、8000 年ほど前に縄文時代の人口がピークを迎え、6000 年ほど前までの 2000 年間に人口減少が起こっている。この最低時の人口が 2 万人程度と推定されている。その後少しずつ人口が増え、弥生時代が始まった 3000 年前以降は、急速に人口増加が生じている。この急速な増加は、ミトコンドリア DNA (図 5A) でも Y 染色体 (図 5B) でも観測されている。人

口減少が生じた時期は縄文時代であるが、ミトコンドリア DNA の場合と同じく、祖先の DNA の大部分は、この時期にはヤポネシアではなく、まだ大陸のあちこちにちらばっていたであろう。当時、揚子江下流域では水田稲作が始まっていた。6000 年前以降の人口増加は、したがって大陸での人口増加を反映している可能性がある。

おわりに

以上、DNA データから過去の人口変動を推定した結果について紹介したが、実際には誤差が大きく、また年代については突然変異率の推定も影響する。今後は、ヤポネシアだけでなく、東アジアの他の地域の人々のゲノムデータを用いた推定結果と比較してゆく必要があろう。筆者は 2015 年¹⁾に発表した三段階渡来説を更に補強するデータを 2017 年に出版した書籍⁸⁾で紹介し、またそれらの渡来時期についても論じた。今後、更にゲノムデータが増えることによって、これらの時期も明らかになってゆくことが期待される。

●文 献

- 1) 斎藤成也：日本列島人の歴史，岩波書店，東京，2015
- 2) Saitou N：Introduction to Evolutionary Genomics, Springer, London, 2018
- 3) Kanzawa-Kiriyama H, Jinam TA, Kawai Y et al： *Anthropological Science*. 127：83-108, 2019
- 4) Jinam TA, Nishida N, Hirai M et al： *Journal of Human Genetics*. 57：787-795, 2012
- 5) Tanaka M, Cabrera VM, González AM et al： *Genome Res*. 14：1832-1850, 2004
- 6) Watanabe Y, Naka I, Khor SS et al： *Sci Rep*. 9：8556, 2019
- 7) Okada Y, Momozawa Y, Sakaue S et al： *Nat Commun*. 9：1631, 2018
- 8) 斎藤成也：核 DNA 解析でたどる日本人の源流，河出書房新社，東京，2017