

科学研究費助成事業 研究成果報告書

平成 26 年 6 月 12 日現在

機関番号：12601

研究種目：基盤研究(C)

研究期間：2009～2013

課題番号：21570243

研究課題名(和文) 日本各地の縄文系対弥生系人口比率と日本人成立過程；ミトコンドリアDNAによる

研究課題名(英文) Jomon and Yayoi

研究代表者

針原 伸二 (Harihara, Shinji)

東京大学・理学(系)研究科(研究院)・助教

研究者番号：40198932

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,600,000円、(間接経費) 1,080,000円

研究成果の概要(和文)：日本人は先住の縄文人(狩猟採集民)と後入り渡来系弥生人(水田稲作民)の混血により成立した。渡来系弥生人は、今から3千～2千5百年前、大陸から朝鮮半島を経て、北九州近辺に入ってきた。大陸の先進文化(稲作技術や金属器など)を携えていた。やがて彼らは縄文人を圧倒するようになり、更に日本列島上を東に進んで、3世紀末に畿内で大和朝廷を打ち立てた。それでは、縄文人の遺伝子は現代日本人の中にどれほど残っているのだろうか？また、山地や東北地方にはそれが多く残っているのではなかろうか？母方由来で伝わるミトコンドリアDNAの多型を使って、この質問に答えるための基礎理論を開拓し、その答を初めて明らかにした。

研究成果の概要(英文)：It has been considered that Japanese were formed by amalgamation of aboriginal Jomon (hunting-gathering) people and later-emigrating Yayoi (wet-rice-farming) people. The Yayoi people emigrated to areas around northern Kyushu in the Japanese archipelago about 3,000 to 2,500 years ago from the continent through the Korean peninsula. They carried advanced cultures (wet-rice-cropping techniques, metallic equipments and others) of the continent. Before long, they had become overwhelming the Jomon people. Furthermore, advancing east on the archipelago, they erected the Yamato Imperial court in Kinai in the late third century. Then, how much have genes of the Jomon people remained in the present-day Japanese? Have they remained more in mountain areas and north-east parts of the archipelago? Using polymorphisms of the maternally-inherited mitochondrial DNA, we established a basic theory to answer these questions, and disclosed for the first time these answers.

研究分野：生物学

科研費の分科・細目：人類学

キーワード：人類学 ミトコンドリアDNA 縄文人 弥生人 飛騨地方

1. 研究開始当初の背景

(1)日本列島に人が最初に足を踏み入れたのは3～4万年前である。当時は最終氷期のただ中で、北海道と九州は大陸とほぼ陸続きだったので、その回廊を通して北と南から人が入って来たと考えられている。文化的には旧石器の時代である。12,000年ほど前から新石器時代に入り、彼らは縄文土器を使用するようになり、縄文人と言われる日本列島先住の先祖となった。彼らは狩猟採集民だったが、定住水田稲作を生活の糧とする渡来系弥生人が3,000～2,500年ほど前に大陸から朝鮮半島を経て北九州近辺に大挙して入って来た。彼らは大陸の先進文化（弥生土器、金属器、水田稲作技術など）を携えていた。やがて、彼らの直系子孫は先住の縄文人を圧倒するようになり、列島上を東に進出し、3世紀末に畿内において大和朝廷を打ち立てた。

上記の経緯により、現在の日本人は縄文人を先祖に持つ（縄文系の）人と渡来系弥生人を先祖に持つ（弥生系の）人の混合とする二重構造説が広く受け入れられている。遺伝子の解析により、北海道のアイヌと沖縄の住民（琉球人）が本土日本人とは有意に違い、特に、琉球人は（南方系統の）縄文人につながるらしいことが判った。ところが、本土の日本人については縄文系と弥生系の人たちの混合とされるのみで、両者比は地域により違うのではないかと、ということは殆ど問題にされなかった。しかし、日本列島へ最初の人々が北と南の回廊から入って来たことを反映して、縄文人には北方系と南方系があり、東北地方には北方系の縄文人にルーツを持つ人がまだ多く残っているのではないかと考えられる。渡来系弥生人は流入した北九州近辺から次第に畿内に移って行ったが、彼らの流入からまだそれほど時が経ってはいないため、北九州から畿内、更には首都圏に至る回廊に沿っては弥生系の人たちの割合が今なお多いのではないかと考えられる。他方、離島や山勝ちの地域では縄文人にルーツを持つ人たちがまだ多く残っていると考えられる。

(2)人の来し方は遺伝子の中に記録されている。遺伝子の本質がDNAであり、遺伝情報はDNAを構成する4種の塩基の配列として伝えられる。DNAによる人のルーツ探求において大きなブレークスルーだったのは、1980年代におけるPCR法の発明だった。この画期的技術革新により、微量の生体試料から抽出したDNAを塩基配列を読める量にまで大

増幅することが簡単な器械で可能になり、世界各地の人たちについてDNAデータが蓄積された。それらにより、現生人類が数万年前にアフリカを出て世界各地に広がったことが確実となった。

DNAは各細胞に内包されるが、それには2種類ある。細胞内小器官の一つミトコンドリア中のDNA(mtDNA)と核染色体のDNAである。男性の場合、核染色体中の性染色体の一つとしてY染色体を有するが、それは父親のみから受け取る。従って、男性のY染色体DNAは父親のものと同じで、更に父親の父親のものと同じであり、世代を遡る毎にそれをもたらしした先祖を一人に特定出来るので、ルーツ研究に適している。また、mtDNAは息子でも娘でも子供が母親のみから受け取る。従って、男性でも女性でも人のmtDNAは母親のものと同じで、更に母親の母親のものと同じなので、これもルーツ研究に適している。Y染色体DNAは一つの細胞内に1セットしかないのに、mtDNAは同じものが数千セットもある。従って、塩基配列を読むためにPCRにより大増幅する際に、mtDNAの方が効率よく増える。また、mtDNAは男性からも女性からも提供して貰える。それに、mtDNAは長い中立（生体物質構造を伝えない）部分を持っており、Dループ領域と呼ばれ、約1,300塩基対に及ぶ。mtDNAはY染色体DNAよりもほぼ十倍速く変異するので、Dループ領域における塩基配列の変異多型を調べることによって、ほぼ500年のスパンで人の集団の来し方を調べることができる。このような事情により、人のルーツ研究においてはmtDNAがまず調べられた。

2. 研究の目的

(1)現代日本人における縄文系の人と弥生系の人との比率とその地域変異は、明治以降、多くの人たちの関心を集めて来た。従来からは、その比率を遺伝子以外の観点より求めようとする多くの研究が行われて来た。例えば、縄文人と渡来系弥生人の間における頭蓋の著しい違い(前者は長頭・低顔の傾向、後者は短頭・高顔の傾向など)や両者間における歯の形状と大きさの著しい違い(後者の歯は前者に比べて顕著に大きく、シャベル状前歯を持つなど)に基づく判別、あるいは、耳あかが縄文人は湿っているに対して渡来系弥生人は乾いていると考えられていることに基づく判別などである。しかし、頭蓋や歯の形状と大きさなどは常染色体により決まり、両親からの

寄与によるので、両親の一方が縄文系で他方が弥生系である場合、子供の頭蓋や歯の形状と大きさなどがどのようになるかはっきりとは分かっていないため、現代人に対してこれらを縄文系と弥生系の分別に使うには大きな問題がある。耳あかについては、湿っている方が優性遺伝することが分かっているので、両親の一方が湿った耳あかで他方が乾いた耳あかである場合、子供は常に湿った耳あかになってしまう。そのため、現代人において湿った耳あかの人が正しく縄文系と言えるかどうか、大きな疑問が残る。

これらに比べて、遺伝子の内で、ミトコンドリアDNA(以下では mtDNA と略)と Y 染色体 DNA における塩基配列の多型に基づく判別には上記のような問題点がない。なぜなら mtDNA は母系遺伝するので、男性でも女性でも、どの現代日本人の mtDNA 多型も日本列島土着の縄文人または渡来系弥生人の女性に由来することが確実だから、前者の人を縄文系、後者の人を弥生系と呼べば良いからである。また、Y 染色体 DNA に関しては、それが父系遺伝するので、どの現代人男性の Y 染色体 DNA 多型も日本列島土着の縄文人または渡来系弥生人の男性に由来することが確実だから、前者の人を縄文系、後者の人を弥生系と呼べば良いからである。

1.(2)で述べたように、Y 染色体 DNA よりも mtDNA の方が取りかかり易い事情があるので、まずは、mtDNA の D ループ領域における塩基配列の多型に基づいて、日本各地における縄文系対弥生系人口比率を求めることを、本研究の第一目標とした。その地域変異は、1.(1)に述べたように、日本人成立過程を反映しているものとなっていると予測される。

3. 研究の方法

(1) mtDNA では、その種々の多型が東アジアのどの国においてもかなりの頻度で共通して見出されることから、縄文人および渡来系弥生人の多型を、互いに遠く離れた分枝に割り振ることはできない。従って、縄文人および渡来系弥生人の mtDNA 多型は、沢山の分枝を共通の地盤として、その上に互いに異なる頻度分布を持つものとして予測されるので、それらを現代日本人における mtDNA 多型より抽出する方法を提示することが必要になった。このことは、2. の「研究の目的」を達成する前に行わなければならなかった。それは可能で、本研究の成果の重要な一つなので、次の、4. 「研究成果」の(1)として述べ

る。

(2) 遺伝子中の DNA は約 30 億の塩基配列により構成され、個人毎に違うけれど、似た配列をまとめてグループ分けできる。それをハプログループという。mtDNA に関しては、その塩基配列のハプログループ系統樹がこの 10 年間に定まって来た。その結果、ハプログループ M7a に分類される塩基配列は日本人にはかなりの割合で見出されるけれども、韓国人にも中国人にも台湾人にも見出されないことから、M7a は日本列島先住の縄文人に特有のハプログループであると考えられている。(実際は、韓国人にも小さい割合ながら見出されるが、縄文人の居住域が朝鮮半島南端にも及んでいた名残であると考えられている。)他方、北九州の弥生遺跡から大量に出土する渡来系弥生人骨および関東以北の縄文遺跡から多く発掘される縄文人骨から得た mtDNA の解析により、ハプログループ N9a は渡来系弥生人骨からはかなりの割合で見出されるが、縄文人骨からは見出されないので、渡来系弥生人を特徴付けるハプログループの代表であることが分かって来た。従って、日本各地においてハプログループ M7a と N9a の出現頻度を調べれば、各地における縄文系対弥生系人口比率が分かると考えられる。

本研究の目的は、ハプログループ M7a と N9a の出現頻度により、日本各地において縄文系対弥生系人口比率を決めるための基礎式を提出すると共に、その比率の地域変異を計算し、それをもって日本人成立過程を考察するための基礎データとすることである。

4. 研究成果

(1) 日本列島上において、或る地域 W を考え、その中では十分な人の交流があって、縄文系集団も弥生系集団もそれぞれの中では mtDNA 多型頻度分布は一様になっているが、両者間の人口比率は W の中で一様ではないとする。本研究が提出した基礎式では、地域 W 中の小地域 P と Q の住民における mtDNA 多型頻度分布を測定すれば、P と Q における縄文系対弥生系人口比率、更に、地域 W 中の縄文系および弥生系集団における mtDNA 多型頻度分布まで求めることが出来るようになっている。

具体的には、地域 W として、本州中部高地とそこから南に延びる東海地方平野部を覆う大地域(ほぼ東海地方全体)を想定し、その中の小地域 P と Q として、それぞれ本州中

部高地中の飛騨高地およびそれが平野に没する濃尾平野北部を想定した。前者は山また山の地で、今なお縄文系の人たちの割合が日本人平均より有意に多いと考えられる。また、濃尾平野北部は畿内から首都圏に続く表日本回廊の中にあるので、渡来系弥生人とその直系子孫が多く進出したことを反映し、今なお弥生系の人たちが多いと考えられる。

本州以南の任意の地域においてハプログループ M7a および N9a の出現頻度をそれぞれ X と Y とする。またこの地域において、縄文系および弥生系の人たちだけにおけるハプログループ M7a および N9a の出現頻度をそれぞれ R(M7a) と R(N9a) とする。X/R(M7a) および Y/R(N9a) はこの地域におけるそれぞれ縄文系と弥生系人の割合だから、2重構造説に立脚し、両者の和は 1 でなければならない。即ち、

$$X/R(M7a) + Y/R(N9a) = 1 \quad (1)$$

渡来系弥生人が北九州近辺から日本列島上に広がって行ってからまだ 2,500 年ほどにしかないので、第一近似として、R(N9a) は日本各地で一樣とみなすことが出来る。R(M7a) は各地で異なる値をとるけれど、P(濃尾平野北部) と Q(飛騨高地)の間では一樣として良いことを上に述べた。P と Q における X と Y の観測値をそれぞれ X(M) と X(H), Y(M) と Y(H) とすると、以下の 2 式が成立する。

$$X(M)/R(M7a) + Y(M)/R(N9a) = 1,$$

$$X(H)/R(M7a) + Y(H)/R(N9a) = 1 \quad (2)$$

これを連立して解けば R(M7a) と R(N9a) が求まる。R(M7a) は P と Q の間における共通の値である。

上に求まった R(N9a) は第一近似として全国共通に使えると考えると、(1) 式が 3. 「研究の方法」で述べた全国各地における縄文系対弥生系人口比率を決めるための基礎式となる。従って、任意の地域で X と Y を観測すれば、(1) 式によりその地域における縄文系および弥生系人口の割合それぞれ X/R(M7a) と Y/R(N9a)、およびその地域の縄文系人だけにおけるハプログループ M7a の出現頻度 R(M7a) が求まる。R(M7a) はその地域の縄文系人を特徴付ける指標となる。

この基礎式の提示は、本研究の重要な成果の一つであり、住 斉、針原伸二ら;日本物理学会誌、第 64 巻、第 12 号、頁 901-909、2009 年として発表された。

(2) Q として選んだ濃尾平野北部においては、その中心都市岐阜と多治見の住民 1,614 人に

おける mtDNA 多型頻度分布が既に発表されている(N.Fuku et al.; Am. J. Hum. Gen., 80, 407-415, 2007)ので、それを援用できた。従って、必要なことは、P の飛騨高地の十分多くの住民における当該分布を測定することだった。その中心都市高山は現在全国有数の観光地で、外から飛騨に入って来て住み着く住民がかなり見られる。そこで、mtDNA 多型を調べるための生体試料提供者は、本人または母親または母方の祖母が明治大正期における飛騨生まれに限った。なぜなら、明治大正期では、飛騨を貫き岐阜と富山を結ぶ鉄道はまだなく、周りを高山に囲まれ、山また山の飛騨はほぼ陸の孤島で、飛騨に入って来て住み着く人は非常に少なかったからである。

(3) この科学研究費補助金に支えられた研究によって、P として選んだ飛騨高地に住む人々 823 人から提供された検体中の mtDNA 多型をハプログループ分けし、M7a および N9a の出現頻度、それぞれ X と Y を求めた。Q として選んだ濃尾平野北部における当該頻度は前述の Fuku らの論文から得られた。それらを(2)の連立方程式に代入して、R(M7a) と R(N9a) を求めた。

ここで求められた、弥生系の人たちのみの集団におけるハプログループ N9a の出現頻度

$$R(N9a) = 8.8 \% \quad (3)$$

は、日本各地でほぼ一樣であると言う第一近似を適用する。すると、(3) 式を(1)式に適用することができ、任意の地域において、ハプログループ M7a および N9a の出現頻度、それぞれ X と Y が分かっているならば、その地域における縄文系対弥生系人口比率

$$X/R(M7a) \text{ 対 } Y/R(N9a)$$

およびその地域の縄文系の人たちのみの集団におけるハプログループ M7a の出現頻度

$$R(M7a)$$

求めることができる。

(4) 日本各地で測定され、発表されている mtDNA ハプログループ出現頻度のデータを援用して、日本各地における縄文系対弥生系比率を求めることができた。4.(1)で述べたように、P として選んだ飛騨高地における値は本州中部高地全体における値であると考え。また、Q として選んだ濃尾平野北部における値は東海地方平野部全体における値であると考え。すると、結果は以下ようになった。

北九州： 5 1 対 4 9

首都圏： 5 0 対 5 0

首都圏への交通網の集中を考えると、首都圏における値は日本人平均に近いと考えられる。その値が北九州でもほぼ同じになっていることは、北九州から畿内と東海地方平野部を経て首都圏に至る回廊において、縄文系対弥生系人口比率はほぼ平均化されており、その値がほぼ半々であることが分かる。

東海地方平野部では、

東海地方平野部： 45対55

となった。次々と王朝が建てられて来た畿内に隣接しているために、日本人平均よりは弥生系が少し多くなっているのである。

この回廊を離れるにつれて、縄文系の人たちが多くなる。実際、南に行くと、

宮崎： 66対34

沖縄： 97対3

となった。北に行くと、

北関東： 59対41

東北地方： 76対24

となった。山勝ちの地域に入っても縄文系の人たちが多くなると予測されるが、実際、

本州中部高地： 67対33

となり、これも予測通りだった。

日本各地の縄文系の人たちのみにおけるハプログループ M7a の出現頻度 R(M7a) は以下となる。まず、九州から沖縄に渡って、R(M7a) の値はほぼ同じで、

沖縄： 24%、宮崎： 22%、北九州： 22% だった。これは、九州から沖縄に渡って住んでいた南方系縄文人を特徴付けるもので、彼らにはハプログループ M7a に属する人が多く、2割以上だったことを表すと考えられる。

東北地方に行くと R(M7a) の値は

東北地方： 9%

となり、ハプログループ M7a に属する人は大きく減る。これは、東北地方にいた縄文人は北方系であり、南方系縄文人とは遺伝的に異なることを表すと考えられる。

東海地方では、縄文人は本州中部高地に多く住んでいたと考えられるが、そこでは

本州中部高地： 16%

となった。この値は、九州・沖縄における値と東北地方における値の丁度中間なので、本州中部高地には、南方系縄文人も北方系縄文人も同じ程度に住んでおり、ここが分布の入れ替わる所だったことを表すと考えられる。

首都圏と北関東では

首都圏： 17%、北関東： 19%

となるが、ここでは、人の移動の影響が大きいので、余りはっきりしたことは言えない。

(5) P (飛騨高地) と Q (濃尾平野北部) を覆う大地域 W (ほぼ東海地方全体) において、縄文系の人たちも弥生系の人たちもそれぞれの中でほぼ一様と近似したので、それぞれの中だけにおける mtDNA ハプログループ出現頻度分布は W の中で一様である。P と Q における mtDNA ハプログループ出現頻度分布を P と Q における縄文系対弥生系人口比率で分けることにより、大地域 W における縄文系の人たちのみおよび弥生系の人たちのみにおけるハプログループ出現頻度分布を抽出することができた。それらは、それぞれ、大地域 W の中で主に本州中部高地にいた縄文人と東海地方平野部にいた渡来系弥生人におけるハプログループ出現頻度分布を反映していると考えられる。それらは互いに大きく異なることが判った。縄文人と渡来系弥生人は互いに異なる人種であることを反映している。

上で求めた渡来系弥生人におけるハプログループ出現頻度分布は、第一近似で日本各地に適用出来ると考えると、それを、各地で測定されているハプログループ出現頻度分布からそこにおける弥生系人の比率でさっ引くことにより、その地における縄文系の人たちのみにおけるハプログループ出現頻度分布も求めることができた。

(6) ソウルで測定された韓国人におけるハプログループ出現頻度分布には、上で求められた、弥生系日本人におけるハプログループ出現頻度分布を特徴付ける成分を多く含むことが分かった。これより、韓国人の半分以上の人たちは、弥生系日本人と同じ mtDNA ハプログループ出現頻度分布を持つ人たちであることが判った。

5. 主な発表論文等

[雑誌論文] (計10件)

住 斉; 太政官令「飛騨の工は言葉も顔付も他国と違う」を裏打ちする飛騨びと形成過程の解明、斐太紀、査読無、第十号、2014、46-66

Harihara S., Nakamura K., Takubo K., Takeuchi F.; Spontaneous event of mitochondrial DNA mutation, A3243G, found in a family of identical twins, Mitochondrial DNA, 査読有、Vol.24, 2013, 158-162, DOI: 10.3109/19401736.2012.731402

Terashima H., Terauchi T., Ihara K., Nishioka N., Kojima S., Homma M.;

Mutation in the a-subunit of F(1)F(O)-ATPase causes an increased motility phenotype through the sodium-driven flagella of *Vibrio*, *J. Biochemistry*, 査読有、Vol.154,2013,177-188
DOI: 10.1093/jb/mvt042

住 斉、佐藤 陽一；飛騨びとの両面性：母方ルーツは土着縄文人、父方ルーツは渡来系弥生人—DNA 解析による、*斐太紀*、査読無、第九号、2013、71-88

Yuasa I., Jin F., Harihara S., Matsusue A., Fujihara J., Takeshita H., Akane A., Umetsu K., Saitou N., Chattopadhyay PK.; A hypervariable STR polymorphism in the CFI gene: southern origin of East Asian-specific group H alleles, *Leg. Med. (Tokyo)*, 査読有、Vol.15, 2013, 239-423
DOI: 10.1016/j.legalmed.2013.04.001

Tsunoda K., Harihara S., Tanabe Y., Dashnyam B.; Polymorphism of the apolipoprotein B gene and association with plasma lipid and lipoprotein levels in the Mongolian Buryat, *Biochem. Genet.*, 査読有、Vol.50, 2012, 249-268
DOI: 10.1007/s10528-011-9468-y

Aoki R., Takeda T., Omata T., Ihara K., Fujita Y.; MarR-type transcriptional regulator ChlR activates expression of tetrapyrrole biosynthesis genes in response to low-oxygen conditions in cyanobacteria, *J. Biol. Chem.*, 査読有、Vol.287, 2012, 13500-13507
DOI: 10.1074/jbc.M112.346205

住 斉；君個人が縄文系である確率、弥生系である確率、*斐太紀*、査読無、第五号、2011、145-152

Sudo Y., Ihara K., Kobayashi S., Suzuki D., Irieda H., Kikukawa T., Kandori H., Homma M.; A microbial rhodopsin with a unique retinal composition shows both sensory rhodopsin II and bacteriorhodopsin-like properties, *J. Biol. Chem.*, 査読有、Vol.286, 2011, 5967-5976

住 斉、宇津巻竜也、伊藤 繁、石浦正寛、針原伸二；日本各地の縄文系対弥生系人口

比率と日本人成立過程、*日本物理学会誌*、査読有、第 64 巻、2009, 901-909

[学会発表] (計 3 件)

Sumi H., Sato Y., Harihara S.; Genetic Analysis of Hida Population in Central Japan—From the Viewpoint of Polymorphisms of Mitochondrial DNA and Y chromosome, *International Symposium on Mitochondria 2013*, November 6-7, 2013, Tokyo, Japan

Harihara S., Onogi Y., Louthrenoo W., Takeuchi F.; Haplotype Analysis of WRN Gene, *The 20th IAGG World Congress of Gerontology and Geriatrics*, June 23-27, 2013, Seoul, Korea

Sumi H., Harihara S., Tanaka M., Yamada Y., Itoh S., Ishiura M.; Frequency distribution of mitochondrial DNA haplogroups in Hida and Mino districts of Gifu prefecture – The distribution can be separated into contributions from Jomon and Yayoi types –, *International Symposium on Mitochondria*, September 6-7, 2011 Kagoshima, Japan

[図書] (計 3 件)

富田 守、真家和生、針原伸二；ベレ出版、*学んでみると自然人類学はおもしろい*、2012, 126-202

針原伸二、他；同成社、*古病理学事典* (藤田 尚編)、2012, 136-144

針原伸二；ベレ出版、*学んでみると遺伝学はおもしろい*、2014, 全 224 ページ

6. 研究組織

(1) 研究代表者

針原 伸二 (HARIHARA, Shinji)
東京大学・大学院理学系研究科・助教
研究者番号：40198932

(2) 分担研究者

住 斉 (SUMI, Hitoshi)
筑波大学・名誉教授・名誉教授
研究者番号：10134206

井原 邦夫 (IHARA, Kunio)
名古屋大学・遺伝子実験施設・准教授
研究者番号：90223297