

兵庫県内出土縄文・弥生・古墳人骨の ミトコンドリア DNA 分析

Mitochondrial DNA Analysis of Jomon, Yayoi, and Kofun
Human Remains Excavated in Hyogo Pref.
KANZAWA Hideaki, KAKUDA Tsuneco,
ADACHI Noboru and SHINODA Ken-ichi

神澤秀明・角田恒雄・安達 登・篠田謙一

I. はじめに

日本人の成立に関しては、形態学的な研究から弥生時代に大陸から朝鮮半島経由で北部九州に渡来した大量の渡来人が在地の縄文系集団と混血して成立したという、いわゆる「二重構造説」が唱えられている [Hanihara 1991]。両系統の集団の混血は弥生時代から古墳時代にかけて急速に進行したと考えられる。一方で、混血の進行は地域や個体によって異なっていることが、最近の古代人のゲノム研究からも示されている。九州地方においては、弥生時代中期後葉～後期の北部九州弥生人および西北九州弥生人ではすでに在来系の縄文系集団と渡来系集団の混血が進んでいるが [篠田他 2019, 2020a]、西北九州弥生人はより縄文的要素が強く、両地域の混血の程度の違いが見て取れる。山陰地方についても、鳥根県出雲市の猪目洞窟遺跡の古墳時代人骨の核ゲノムは、現代日本人と比べて縄文的であるが [神澤他 2021a]、鳥取県の青谷上寺地遺跡の弥生時代後期人骨は、縄文要素の強い個体から弱い個体まで様々に存在しており、遺伝的に多様な集団であった [篠田他 2020b, 神澤他 2021b]。また、四国地方についても、1 体のみであるが、香川県の高松茶白山古墳の出土人骨の核ゲノムから、現代日本人と比べて縄文的であることが示されている [神澤他 2021c]。



図 1 遺跡の位置

また、北陸地方については、Cooke et al. [2021] が石川県金沢市の岩出横穴墓出土の古墳時代終末期人骨 3 体の核ゲノムを解析し、古墳時代人にさらに縄文人や弥生人の遺伝要素を追加しなくとも、現代日本人を説明するのに事足りると報告している。さらに、母系系統のミトコンドリアゲノムの結果であるが、山陽地方である岡山県内古墳出土人骨から検出した 12 系統のうち 4 系統 (33%) が在来の縄文系と考えられるハプログループであり、現代の 10% と比べると多い傾向が認められる [篠田他 2021]。これらの状況は、日本列島における混血の進行を画一的には示せないことを意味し、弥生時代から古墳時代、現代に至る遺伝的変遷と周辺地域との関係を明らかにするためには、それぞれの地域や個体について遺伝学的研究を行うことの重要性を示している。

このような中、今回我々は兵庫県内から出土した縄文時代から古墳時代にかけての人骨の DNA 分析を行う貴重な機会を得た (図 1)。そこで本研究では、兵庫県内の 9 遺跡 13 個体の古人骨 (内訳は、縄文時代および弥生時代の人骨をそれぞれ 1 個体, 7 遺跡 11 個体の古墳時代人骨) について、次世代シーケンサを用いたミトコンドリアゲノム分析を実施した。人骨 DNA の保存状態は良好で、弥生時代人骨の 1 個体を除く全ての個体から結果を得られた。今回、その成果報告を行う。

II. 分析方法

1. 人骨の選定と DNA 抽出

DNA の保存状態が良いとされる歯を分析に選定した (表 1)。白歯のレプリカを作成後、歯冠と歯根の間で切断し、歯冠内部を削り取ることで同量のサンプルを採取した。DNA の抽出は [Adachi et al. 2013] に従って行った。最初に、試料汚染 (コンタミネーション) を防ぐために、白歯の表面

表 1 解析した古墳群出土人骨と分析部位

時代・遺跡名	遺構番号	人骨番号	使用部位
縄文時代			
日笠山貝塚			左上顎第二大臼歯
弥生時代			
大開遺跡			左下顎第二大臼歯
古墳時代			
鳥坂古墳群	2号墳	1号人骨	左上顎第三大白歯
		2号人骨	左下顎第一大臼歯
		3号人骨	左下顎・第二乳臼歯
新宮東山古墳群	2号墳	1号棺	右下顎第三大白歯
白鷺山箱式石棺	1号棺		左下顎第三大白歯
坪井遺跡	2号墓	第1主体2号人骨	左上顎第一大臼歯
	2号墳	第2主体	右下顎第三大白歯
向山古墳群	5号墳	第1主体	右上顎第一大臼歯
	11号墳	第2主体	右上顎第二大臼歯
梅田古墳群	15号墳	SX-01	左下顎第三大白歯
舞子浜遺跡	埴輪棺	8次調査1号	左下顎第二大臼歯

を DNA 除去液 (DNA Away, Molecular Bio Products) で拭き上げた後, DNase/RNase free の滅菌蒸留水で拭き取り, UV リンカーにより, 45 分間の紫外線照射を上下面の双方に対して行った。試料粉末の脱灰は, サンプルに 8 ml の EDTA pH 8.0 の溶液を加え, 56 °C で低速回転させながら一晩かけた。その後, 溶液を 8000 rpm で 1 分間遠心して上清を除去し, 残存したペレットに再度 8 ml の EDTA pH 8.0 の溶液を加え, 56 °C で低速回転させながら, さらに一晩脱灰を行った。脱灰後, 溶液を 8000 rpm で 1 分間遠心して上清を除去し, 残存したペレットに 1000 μ l の Genomic Lyse buffer (Genetic ID) および 50 μ l の 20 mg/ml proteinase K を加えて懸濁し, 低速回転させながら 56 °C で一晩かけてタンパク質を溶解した。溶解後の溶液を 1500 μ l のフェノール・クロロホルム・イソアミルアルコール (25:24:1) および 1500 μ l のクロロホルムで抽出したのち, Fast ID DNA extraction kit (Genetic ID) を用いて DNA 溶液を得た。DNA の溶出には, 65 °C に加温した 130 μ l の Buffer EB (QIAGEN) を用いた。

2. APLP 法および次世代シーケンサーによるミトコンドリア DNA 分析

抽出した DNA 溶液からのミトコンドリア DNA 分析には APLP 法 (Amplified Product-Length Polymorphism method) と次世代シーケンサーを用いたミトコンドリアゲノム全配列の決定の 2 つの方法で実施した。APLP 法は [Kakuda et al. 2016] の方法に従って実行した。ミトコンドリア DNA のマクロハプログループである M および N と, それぞれの下位のハプログループを決定するプライマーセット M および N を用いた 6-plex の PCR を行い, マクロハプログループの M と N の判定, およびその下位のハプログループの推定を行った。得られた APLP-PCR 溶液を電気泳動し, ハプログループの判定を行った。

続いて, 抽出 DNA を次世代シーケンサー (NGS, next generation sequencer) で分析するために, [Rohland et al. 2015] の “partial uracil-DNA-glycosylase treatment” (以下, half-UDG) の方法に一部修正を行い, NGS 分析用ライブラリの作成を行った。ライブラリに含まれるヒトミトコンドリア DNA に由来する DNA 断片を, MYbaits Expert Mito (H. sapiens Representative Global Diversity Panel) (Daicel Arbor Biosciences 社) にて濃縮した。濃縮後のライブラリは MiSeq (Illumina 社) を用い, 150 塩基ペアエンドにてシーケンスした。ヒト DNA 含有率を調べるために, 別途濃縮前の DNA ライブラリについても同様の条件でシーケンスした。得られた DNA 配列データのマッピングおよびデータフィルタリングは, [篠田他 2017] の方法に以下の修正を加えて行った: PCR により生じた重複リードの除去に DeDup (version 0.11.3) (<https://github.com/apeltzer/DeDup/releases/download/v0.11.3/DeDup.jar>) を用いた。

取得したミトコンドリアゲノムデータの信頼性を確認するために, 古代 DNA に見られる DNA 配列のシトシン塩基末端部の脱アミノ化および低断片化の有無を検証した。古代 DNA では, 死後に DNA 配列のシトシン塩基に脱アミノ化が起こる現象が知られている [Briggs et al. 2007]。シトシン塩基の脱アミノ化はリードの末端に高い頻度で起こり, 脱アミノ化によってウラシル塩基となったシトシン塩基は, PCR による増幅を経てチミン塩基に置換される。そのため, リファレンスゲノムのシトシン塩基がマップされたリードでは, チミン塩基として観察される (以下 C/T と記載)。相補鎖のシトシン塩基に脱アミノ化が起きた場合, グアニン塩基がアデニン塩基に置換

される（以下、G/A と記載）。そこで、ソフトウェア MapDamage2.0 [Jónsson et al. 2013] を用いて rCRS にマップされたリードの C/T および G/A の割合を調べて、マップされたリードが古代 DNA に見られる特徴を有しているかどうかを判定した。また、古代 DNA は多くが 100 bp 以下に短く断片化しているといった特徴もある。そこでマップされたリードの断片長の分布も確認した。分布結果は MapDamage2.0 で得られるので、それを参照した。

古代人由来の DNA を含むと判定されたライブラリについては、ミトコンドリア DNA のハプログループを決定するために SNPs（一塩基多型, single nucleotide polymorphisms）の検出を行った。検出された SNPs から PhyloTree-Build 17 [van Oven and Kayser 2009] を参照してハプログループを判定し、また、HaploGrep ソフトウェア (2.1.14) [Weissensteiner et al. 2016] によるハプログループ推定も合わせて行った。最後に、判定されたハプログループの結果を APLP 法で得られた結果と比較した。

最後に、決定したハプログループの信頼性を確認するために、現代人 DNA による汚染率を推定した。推定には rCRS にマップされ、mapq \geq 20 でフィルタリングされたリードを用い、ソフトウェア schmutzi [Renaud et al., 2015] と [Kanzawa-Kiriyama et al. 2017] の手法を用いた。後者はハプログループおよび個体特異的な SNP サイトについて、個体のコンセンサス配列と一致および不一致の塩基を持つリード数をそれぞれカウントした。不一致のリードは汚染によって混入した現代人 DNA と判断し、その割合を現代人 DNA の汚染率とした。

Ⅲ. 結果

1. APLP 分析の結果、および NGS による分析で得られたリードの信頼性

はじめに、人骨 13 個体から採取した臼歯 13 点から抽出した DNA について、APLP 分析を行った。マクロハプログループの M と N を判定するプライマーセットでの分析では、大開遺跡の人骨 1 体を除いて明瞭な PCR 増幅によるバンドが見られたことから、DNA の状態が良好であると言える（図 2）。ミトコンドリアゲノムの全配列に基づいてハプログループを判定するために、NGS を用いたミトコンドリアゲノム分析を実施した。フィルタリング後に得られたミトコンドリアゲノム由来の DNA 断片数は 327 ~ 206,164 リードと個体ごとに幅があり、大開遺跡の人骨 1 体では特に取得されたリード数が限られていた。続いて、それらの個体について、得られたリードが古代人に由来するかを調べるために、リード長およびリード末端の脱アミノ化（C/T, G/A）の置換率を調べた。その結果、リード長のピークは多くが 50 bp 前後で長いものでも 80 bp 程度と非常に短く（表 2, 図 3）、また古代 DNA の特徴である脱アミノ化も観察された（図 4）。ただし、大開遺跡の人骨には、明瞭な脱アミノ化はみられなかった。以上の結果から、大開遺跡の人骨を除く 12 個体から得られた DNA 配列は、これらの個体が本来持っていたものであると判断された。現代人 DNA の混入による汚染率は、概ね 1% 以下と推定され、ミトコンドリア DNA ハプログループ推定への影響は無いと判断できた。

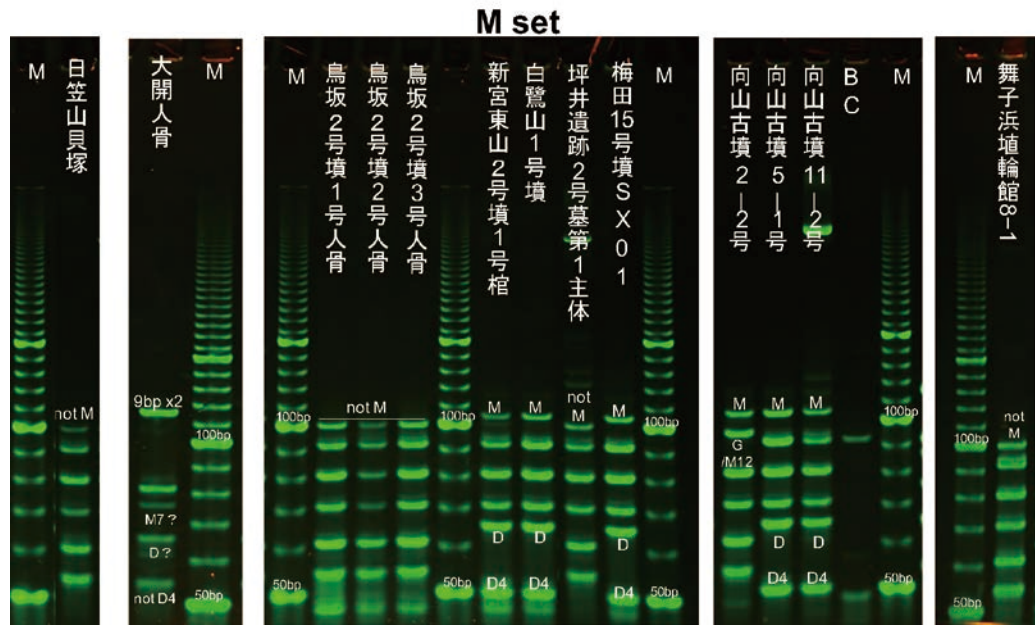


図 2a APLP 分析のプライマーセット M の結果 a) M セット
図の M はラダーマーカー, BC はネガティブコントロール

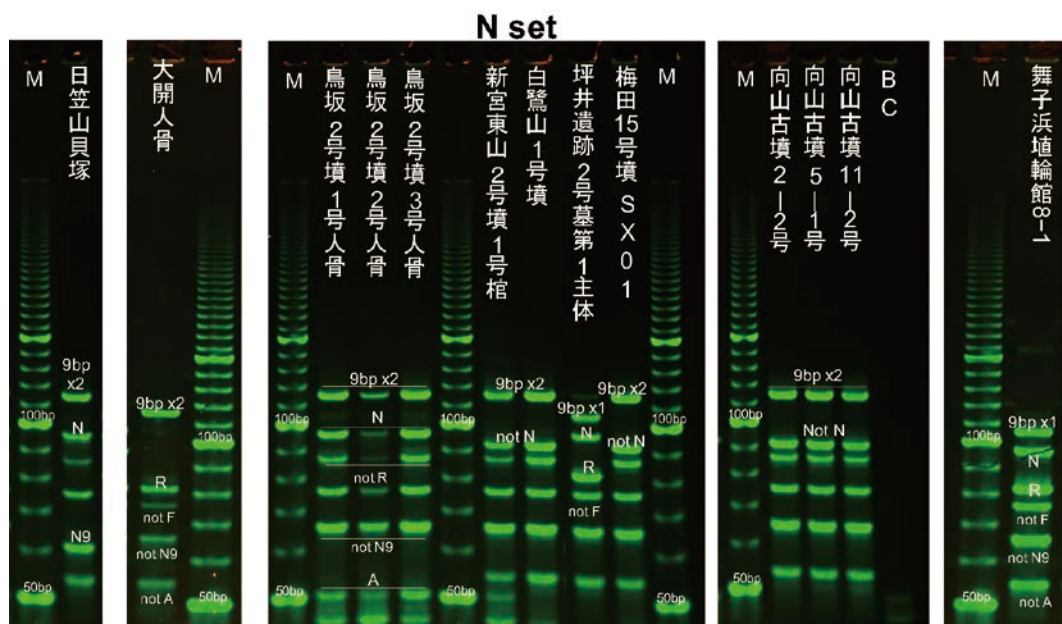


図 2b APLP 分析のプライマーセット N の結果 b) N セット
図の M はラダーマーカー, BC はネガティブコントロール

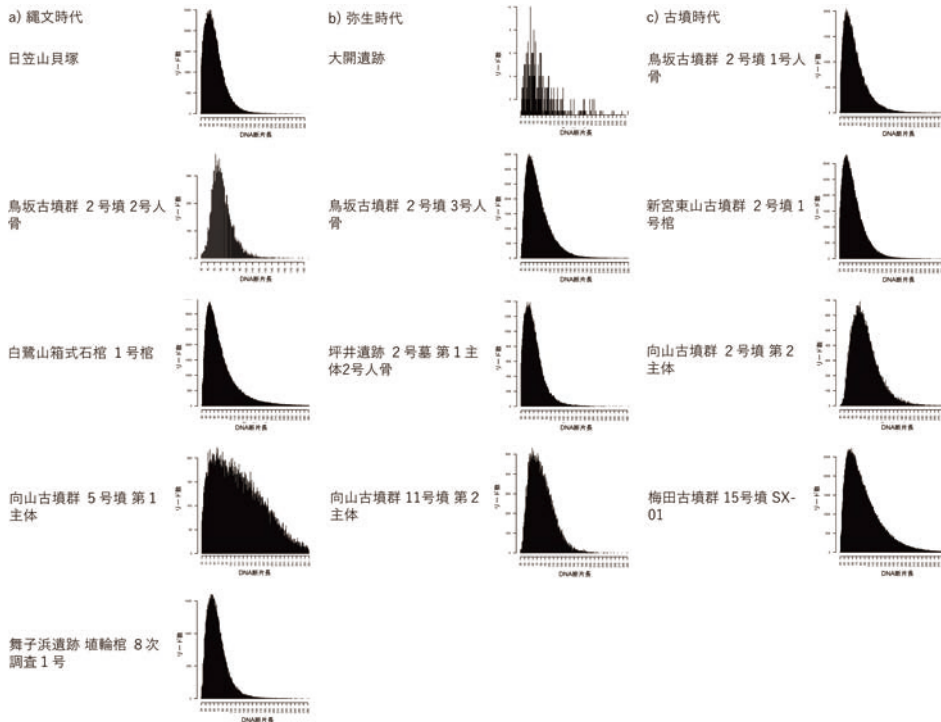


図3 DNA断片長の分布 (横軸はDNA断片長, 縦軸は各断片長でのリード数)

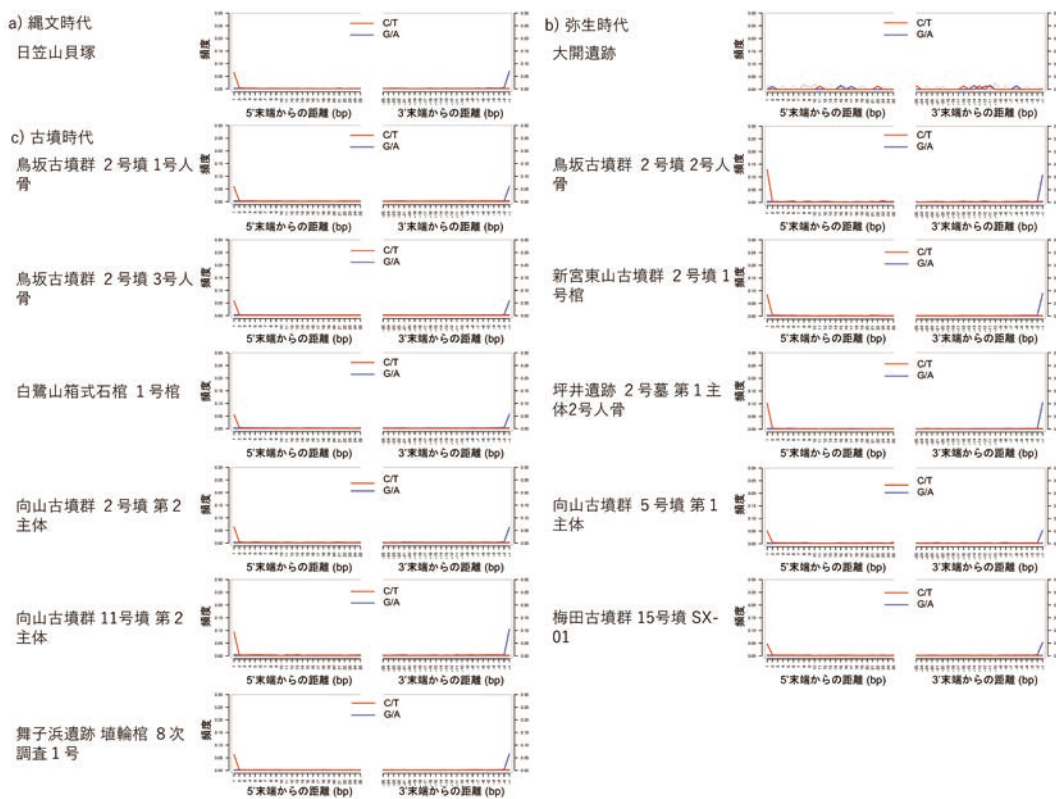


図4 DNA断片の末端のダメージ

キャプチャ後、ミトコンドリアゲノムにマッピングされたリードの末端の置換率を示す。横軸は末端からの距離、縦軸は角距離での置換率。リファレンスでシトシン (C)、古代DNAでチミン (T) となる塩基置換の頻度を、末端からの距離ごとに示す。3'末端からの場合は、リファレンスでグアニン (G)、古代DNAでアデニン (A) となる。

表 2 ミトコンドリア DNA 分析の結果

時代・遺跡名	遺構番号	人骨番号	総ペアリード数 [n]	フィルタリング後の MtDNA 断片数 [n]	ピークリード長 [bp]	平均深度 [x]	ミトコンドリアゲノムのカバレッジ	5' 末端 C/T 置換率	ハプログループ推定				
									APLP	Haplogrep2.0 [quality]	[1]	ハプログループ	
縄文時代													
日笠山貝塚			529,752	120,569	53	458.53	1,000	0.065	N9	N9b1a (0.9700)	N9b1a	N9b1a	
弥生時代													
大開遺跡			460,382	327	56	1.73	0.828	0.000	D4?	D (0.6909)	判定不可	判定不可	
古墳時代													
鳥坂古墳群	2号墳	1号人骨	537,067	97,899	45	393.77	1,000	0.059	A	A5a1a1a (0.9722)	A5a1a1a	A5a1a1a	
		2号人骨	386,707	11,168	52	42.12	1,000	0.129	A	A5a1a1a (0.9722)	A5a1a1a	A5a1a1a	
		3号人骨	627,760	185,241	49	798.47	1,000	0.058	A	A5a1a1a (0.9722)	A5a1a1a	A5a1a1a	
新宮東山古墳群	2号墳	1号棺	769,160	152,471	45	573.11	1,000	0.084	D4	D4e2 (0.9854)	D4e2	D4e2	
白鷺山箱式石棺	1号棺		789,820	189,578	49	877.75	1,000	0.056	D4	D4a1a1 (1.0000)	D4a1a1	D4a1a1	
坪井遺跡	2号墓	第1主体 2号人骨	454,271	61,134	45	221.20	1,000	0.102	B	B4b1a1b (0.9163)	B4b1a1b	B4b1a1b	
向山古墳群	2号墳	第2主体	273,016	45,451	78	250.86	1,000	0.063	G/M12	G1a1a (1.0000)	G1a1a	G1a1a	
		5号墳	第1主体	217,408	29,903	68	220.22	1,000	0.051	D4	D4g1c (0.9923)	D4g1c	D4g1c
		11号墳	第2主体	295,743	33,593	59	164.75	1,000	0.094	D4	D4b2b1 (0.9973)	D4b2b1	D4b2b1
梅田古墳群	15号墳	SX-01	489,240	206,164	58	1098.00	1,000	0.047	D4	D4i1 (1.0000)	D4i1	D4i1	
舞子浜遺跡	埴輪棺	8次調査 1号	446,947	76,366	52	306.39	1,000	0.062	B	B4b1a1 (0.8890)	B4b1a1	B4b1a1	

[1] Kanzawa-Kiriyama et al. [2017]

2. NGSによるミトコンドリア DNA ハプログループ推定

縄文時代の人骨は、分析した日笠山貝塚の1個体からハプログループ推定に必要なだけの DNA の断片配列が得られた。決定されたハプログループは縄文人的遺伝子型である N9b のサブハプログループである N9b1a となった（表 2）。弥生時代の人骨は、大開遺跡の1個体を分析したが、古人骨に由来する DNA を取得することはできず、ハプログループ推定は判定不可となった。古墳時代の人骨は、分析した11個体全てからハプログループが決定された。そのうち、鳥坂古墳群2号墳の同一埋葬墓内から出土した1号人骨、2号人骨、3号人骨はミトコンドリア全配列が一致し、母系系統で血縁関係をもつ可能性が示された。古墳人骨11個体から計9系統が検出され、うち縄文人的遺伝子型の M7a や N9b は検出されず、全ての系統が D4 や B4, G, A といった弥生時代以降の渡来人によってもたらされたと考えられる大陸由来の系統であった。

3. 古代人由来の DNA 含有率

NGS を用いたミトコンドリア DNA 分析で十分な量のデータが得られた個体については、将来的に核ゲノム分析を対象として分析できる可能性がある。そこで、NGS によるミトコンドリアゲノム解析の段階で核ゲノムに由来する DNA リードが一定基準以上検出された個体を中心に、ヒト

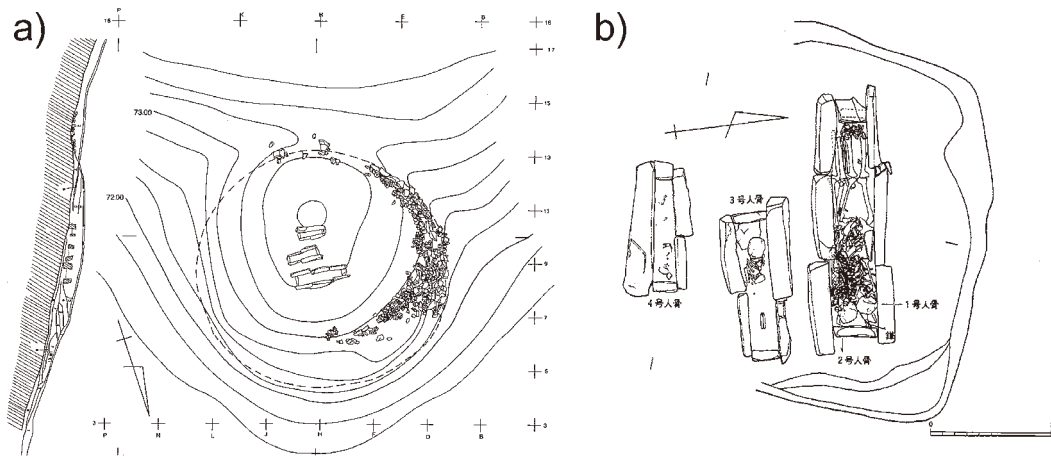


図5 鳥坂古墳群 2号墳 a) 2号墳墳丘測量図, b) 2号墳主体部
(兵庫県龍野市教育委員会 1984の図を抜粋)

表3 ヒトDNA含有率

時代・遺跡名	遺構番号	人骨番号	ヒトDNA含有率 (%)
縄文時代			
日笠山貝塚			5.09
弥生時代			
大開遺跡			-
古墳時代			
鳥坂古墳群	2号墳	1号人骨	0.81
		2号人骨	0.03
		3号人骨	0.04
新宮東山古墳群	2号墳	1号棺	-
白鷺山箱式石棺	1号棺		21.64
坪井遺跡	2号墓	第1主体 2号人骨	1.05
向山古墳群	2号墳	第2主体	9.99
	5号墳	第1主体	24.81
	11号墳	第2主体	1.95
梅田古墳群	15号墳	SX-01	-
舞子浜遺跡	埴輪棺	8次調査1号	1.44

DNA含有率を確認した。鳥坂古墳群の3個体は基準以下であったが、母系系統で血縁関係にある可能性が高く、重要性が高いことから同様にヒトDNA含有率を確認した。1%を超える個体は、良好な核ゲノムデータが取得できる可能性が高い。分析の結果、多くの個体で核ゲノム分析に適している可能性が示された(表3)。鳥坂古墳群では、2号人骨と3号人骨で含有率が低かった。

IV. 考察

今回、縄文時代と古墳時代の複数の古人骨のミトコンドリア DNA ハプログループを決定することができ、母系系統での遺伝的変遷が明らかとなってきた。縄文時代には、日本列島の他の地域と同様に、縄文人的遺伝子型である N9b が検出された。サブハプログループは N9b1a と細分され、現代日本人にも見られるが、これまでに報告されている日本列島の古代人では 1 体も検出されていない。同じく縄文時代である熊本県宇城市三隅町戸馳島の浜ノ洲貝塚で検出された N9b の 2 系統は、いずれも既知のサブハプログループに分類されず、N9b の祖型段階から分岐した新規の系統であったことから、ハプログループ N9b でも地域的な特徴が存在する可能性がある [神澤他 2022a]。兵庫県の縄文人において検出された N9b サブハプログループが現代日本人にも見られるということは、兵庫県を含む西日本の縄文人の遺伝要素が現代日本人に受け継がれている可能性を示唆する。日笠山貝塚の人骨から抽出した DNA には、核ゲノム解析に十分な量のヒト DNA が残存していることから、将来的に核ゲノム解析から西日本縄文人の遺伝的寄与について検討する必要がある。

古墳時代になると、渡来系集団に由来するハプログループのみが検出されるようになり、縄文時代から遺伝の様相が大きく変化している可能性が今回の研究で示された。実に多くのハプログループが検出され、遺伝的に多様な集団であったことが窺える。一方で、これらのハプログループは地理的に近傍である鳥取県の弥生時代後期から古墳時代にかけての遺跡 [篠田他 2020b, 神澤他 2022b] や岡山県の古墳時代人 [篠田他 2021] とサブハプログループのレベルで共有しており、弥生時代以降の山陰地方や山陽地方の集団形成を検討する上で興味深い。しかし、岡山県内古墳出土人骨では縄文系の系統が 12 系統のうち 4 系統 (33%) で検出されており、兵庫県内古墳の状況と異なる。縄文要素が山陽地域の古代人にどの程度残されていたのかを検証するには、より膨大な情報である核ゲノムに基づく検証が必要であろう。幸い、縄文時代と古墳時代の人骨はいずれも核ゲノム解析が可能な人骨を含んでいることが今回確認されている。今後の核ゲノム解析に期待したい。

古墳時代は国家成立途上、あるいは国家初期段階と理解され、古墳群内の親族構造を明らかにすることは、国家成立史の観点からの重要な課題である。今回、母系系統で血縁関係にある可能性が示された鳥坂古墳群 2 号墳の人骨 3 体は、第 1 主体部と第 2 主体部と分かれて出土している [兵庫県龍野市教育委員会 1984] (図 5)。人骨の年代は同時期であることから、血縁関係にあるという DNA 分析の結果と矛盾しない [清家他 2023]。家系図上の互いの関係について、1 号人骨と 2 号人骨は成人の男性であることから、お互いは親子関係ではなく、兄弟である可能性が高い。3 号人骨も 1, 2 号人骨と兄弟である可能性はあるが、年齢が 5～6 歳とだいぶ離れており、解釈が難しい。これらの 3 個体はヒト DNA 含有率が低いが、互いの血縁関係をより明確にするためには核ゲノム配列の情報を取得し、より詳細に血縁関係を検証する必要がある。

今回の研究によって、これまで DNA 情報が欠落していた兵庫県内の縄文時代と古墳時代にかけての人骨からミトコンドリア DNA のハプログループの結果を、まとめて得ることができた。一方で、ミトコンドリア DNA は母系系統に遺伝することから、男系系統の情報が欠落する。混血の程度や血縁関係などの課題について今後、より膨大な遺伝情報を含む核ゲノムを対象とした分析をすることで、新たな情報を提供していきたい。

謝辞

今回分析に用いた人骨サンプルを提供いただいた池田征弘氏・岸本道昭氏・清水一文氏・中村大介氏・山田侑生氏・たつの市立埋蔵文化財センター・兵庫県立考古博物館・神戸市埋蔵文化財センターに感謝いたします。また、人骨の考古学的・年代学的情報をいただきました岡山大学の清家章教授、国立歴史民俗博物館の坂本稔教授、国立科学博物館の瀧上舞博士に感謝いたします。なお、本研究は新学術領域(研究領域提案型)「古代人ゲノム配列解析にもとづくヤポネシア人進化の解明」(代表 篠田謙一、課題番号 18H05507)を用いて実行した。

参考文献

- Adachi N., Sawada J., Yoneda M., et al. 2013: Mitochondrial DNA Analysis of the Human Skeleton of the Initial Jomon Phase Excavated at the Yugura Cave Site, Nagano, Japan. *Anthropological Science* 121(2): pp.137-143.
- Briggs A.W., Stenzel U., Johnson P.L., Green R.E., Kelso J. et al. 2007: Patterns of damage in genomic DNA sequences from a Neandertal. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: pp.14616-14621.
- Cooke N.P., Mattiangeli V., Cassidy L.M., Okazaki K., Stokes C.A. et al. 2021: Ancient genomics reveals tripartite origins of Japanese populations. *Science advances* 7(38): eabh2419.
- Hanihara K. 1991: Dual structure model for the population history of the Japanese. *Japan Review*, 2: pp.1-33.
- 兵庫県龍野市教育委員会 1984: 『龍野市文化財調査報告書 V: 鳥坂古墳群』, 龍野市教育委員会.
- Jónsson H., Ginolhac A., Schubert M., Johnson P.L., and Orlando L. 2013: mapDamage2.0: fast approximate Bayesian estimates of ancient DNA damage parameters. *Bioinformatics*, 29: pp.1682-1684.
- Kakuda T., Shoji H., Tanaka M., et al. 2016: Multiplex APLP System for High-Resolution Haplogrouping of Extremely Degraded East-Asian Mitochondrial DNAs. *PLoS ONE* 11(6): e0158463. doi:10.1371/journal.pone.0158463.
- Kanzawa-Kiriyama H., Kryukov K., Jinam T.A., Hosomichi K., Saso A., et al. 2017: A partial nuclear genome of the Jomons who lived 3000 years ago in Fukushima, Japan. *Journal of Human Genetics* 62: pp.213-221.
- 神澤秀明, 角田恒雄, 安達登, 篠田謙一, 斎藤成也 2021a: 「鳥根県出雲市猪目洞窟遺跡出土人骨の核 DNA 分析」『国立歴史民俗博物館研究報告』第 228 集, pp.329-340.
- 神澤秀明, 角田恒雄, 安達登, 篠田謙一 2021b: 「鳥取県鳥取市青谷上寺地遺跡出土弥生後期人骨の核 DNA 分析」『国立歴史民俗博物館研究報告』第 228 集, pp.295-308.
- 神澤秀明, 角田恒雄, 安達登, 篠田謙一 2021c: 「香川県高松市高松茶白山古墳出土古墳前期人骨の核 DNA 分析」『国立歴史民俗博物館研究報告』第 228 集, pp.369-374.
- 神澤秀明, 角田恒雄, 安達登, 篠田謙一 2022a: 「熊本大学医学部所蔵人骨のミトコンドリア DNA 分析」『国立歴史民俗博物館研究報告』第 237 集, 国立歴史民俗博物館, pp.141-156.
- 神澤秀明, 角田恒雄, 安達登, 篠田謙一, 濱田竜彦 2022b: 「鳥取県内古墳群出土人骨のミトコンドリア DNA 分析」『国立歴史民俗博物館研究報告』第 237 集, 国立歴史民俗博物館, pp.107-124.
- Renaud G., Slon V., Duggan A.T. and Kelso J. 2015: Schmutzi: estimation of contamination and endogenous mitochondrial consensus calling for ancient DNA. *Genome Biology* 16:224. <https://doi.org/10.1186/s13059-015-0776-0>
- Rohland N., Harney E., Mallick S., et al. 2015: Partial uracil-DNA-glycosylase treatment for screening of ancient DNA. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370(1660): 20130624.
- 清家章, 坂本稔, 瀧上舞 2023: 「兵庫県内縄文・古墳時代人骨の年代学的調査」『国立歴史民俗博物館研究報告』第 242 集, 国立歴史民俗博物館, pp.83-101.
- 篠田謙一, 神澤秀明, 角田恒雄, 安達登. 2017: 佐世保市岩下洞穴および下本山岩陰遺跡出土人骨のミトコンドリア DNA 分析. *Anthropological Science (Japanese Series)*, 125(1): pp.49-63.
- 篠田謙一, 神澤秀明, 角田恒雄, 安達登 2019: 西北九州弥生人の遺伝的な特徴. *Anthropological Science (Japanese Series)*, 127(1): pp.25-43.
- 篠田謙一, 神澤秀明, 角田恒雄, 安達登 2020a: 「福岡県那珂川市安徳台遺跡出土弥生中期人骨の DNA 分析」『国

-
- 立歴史民俗博物館研究報告』第 219 集，国立歴史民俗博物館，pp.199-210.
- 篠田謙一，神澤秀明，角田恒雄，安達 登 2020b：「鳥取県青谷上寺地遺跡出土弥生後期人骨の DNA 分析」国立歴史民俗博物館研究報告第 219 集，国立歴史民俗博物館，pp.163-178.
- 篠田謙一，神澤秀明，角田恒雄，安達 登，清家 章 2021：「岡山県内古墳出土人骨のミトコンドリア DNA 分析」国立歴史民俗博物館研究報告第 229 集，国立歴史民俗博物館，pp.145-152.
- van Oven M. and Kayser M. 2009: Updated comprehensive phylogenetic tree of global human mitochondrial DNA variation. *Hum Mutat* 30:E386-394.
- Weissensteiner H., Pacher D., Kloss-Brandstatter A., Forer L., Specht G., et al. 2016: HaploGrep 2: mitochondrial haplogroup classification in the era of high-throughput sequencing. *Nucleic Acids Res* 44:W58-63.

神澤秀明 (国立科学博物館人類研究部)
角田恒雄 (山梨大学医学部法医学講座)
安達 登 (山梨大学医学部法医学講座)
篠田謙一 (国立科学博物館)

(2022 年 11 月 21 日受付, 2023 年 3 月 31 日審査終了)