

氏 名 XIAYIRE XIAOKAITI

学位(専攻分野) 博士(理学)

学位記番号 総研大甲第 2467 号

学位授与の日付 2023 年 9 月 28 日

学位授与の要件 先導科学研究科 生命共生体進化学専攻
学位規則第6条第1項該当

学位論文題目 Archaeogenetical study of domestic dogs in East Asia

論文審査委員 主 査 寺井 洋平
統合進化科学コース 准教授
本郷 一美
統合進化科学コース 准教授
五條堀 淳
統合進化科学コース 講師
覚張 隆史
金沢大学 古代文明・文化資源学研究所 助教
松村 秀一
岐阜大学 応用生物科学部 教授

Summary of Doctoral Thesis

Name in Full : XIAYIRE XIAOKAITI

Title : Archaeogenetical study of domestic dogs in East Asia

Dogs are thought to have evolved from wolves, are the only animal domesticated by hunter-gatherers before Neolithic Period, and established close relationships with humans. The worldwide spread of dogs followed that of humans, and the close partnership of humans and dogs was likely originally based on human needs for hunting companions or probably as a guard against predators. Although several places have been proposed to be the origins of domestic dogs, such as Europe, Southeast Asia, and South of the Yangtze (ASY) based on mitochondrial DNA diversity and nuclear genome data, the dog's origin still needs to be fully understood.

My research aims to gain insights that would contribute to revealing the origin and early stages of dog evolution by genomic analysis of ancient DNA (aDNA) preserved in dog remains. Analysis of aDNA is a particularly powerful tool in understanding the evolutionary history of the species, as it has been well recognized by the recent Nobel Prize awarded to a pioneer in the field of human aDNA research. Over the years, there have been a considerable number of ancient DNA studies conducted on dog remains. Researchers have analyzed the DNA of ancient dogs from different archaeological sites ranging across different periods and geographic regions including, Europe, the Near East, Siberian, and North America, whereas ancient East Asian dogs have not been extensively studied so far.

Therefore, I am targeting ancient dogs in East Asia, focusing on Japan using a bioarchaeological approach (ancient DNA) to explore the relationship between ancient humans and dogs. Archaeological evidence indicates that dogs appeared in Japan at least 9,300 years ago, during the Jomon period. The Jomon period dogs (Jomon dogs) retained the morphological characteristics of ancient domestic dogs throughout the Jomon period, possibly due to their geographical isolation from the continental dogs. Hence, they are expected to retain the genetic characteristics of the ancient domestic dogs.

With this perspective, I started my research with five dog remains excavated from three archaeological sites of the Jomon period (Odake Shell Mound, 6750~5530 cal BP; Mukaidai Shell Mound, 5500~4400 cal BP), including one of the oldest dogs in Japan

(Kamikuroiwa Rock Shelter, 7400–7200 cal BP), along with seven later period dogs from a single site (Suwada site, late 8th century).

I first analyzed the mitochondrial DNA sequences of these ancient Japanese dogs with 719 mitochondrial genomes of ancient and modern canids. The dog mitochondrial DNA sequences have been grouped into six clades (A to F haplogroup), and clade A comprises six sub-clades (A1 to A6 sub-haplogroups). Classification of the Jomon dog mtDNA haplotype revealed that they belong to a nested A2/A3 sub-haplogroup not shared by other modern or ancient samples. The mtDNA sequences of Jomon dogs form a monophyletic clade which is sister to the A3 sub-clade in the phylogenetic trees. Network analysis showed that the Jomon dogs' mtDNA sub-clade diverged close to the basal of the A2 and A3 haplotype network, an ancient dog from South China (Tianluoshan, Zhejiang) centered. The Jomon dog mtDNAs diverged from A3 (~11,500 years ago) soon after the A2 and A3 divergence (~12,800 years ago), indicating early divergence of the Jomon dogs' sub-clade. These results suggest that the Jomon dogs were possibly introduced into the Japanese archipelago 11,500–9,300 years ago. The mtDNAs of late 8th century dogs were more diverse. They were different haplogroups than that of Jomon dogs, suggesting that other haplogroups replaced the haplogroup of Jomon dogs by introducing dogs that accompanied the migration of people into Japan in later periods.

Nuclear genome analysis of ancient Japanese dogs analyzed with the whole genome sequence of 220 ancient and modern canids revealed that Jomon dogs have the highest genetic affinity with the late 8th century dogs (Suwada dogs) in Japan, followed by dingoes (and New Guinea singing dog), and most distantly related to African dogs, suggesting that the Jomon dogs are one of the oldest domestic dog lineages in East Asia. As for the dog-wolf relationship, the extinct Japanese wolf, which is closest to dogs among wolf populations, showed the highest genetic affinity with Jomon dogs than any other modern and ancient dogs, further indicating that Jomon dog lineage represents one of the genetic sources of dogs. The estimated level of genomic introgression from Japanese wolf ancestry to Jomon dogs is around 9-11%, followed by Suwada dogs and dingoes (and New Guinea singing dog) ranging from 4-7%.

Other than the mitochondrial and nuclear genome analysis, I have determined some phenotypical characteristics, including the biological sex, ear shape and size, and starch digestion ability of the ancient Japanese dogs.

This study marks the first whole genome data of ancient Japanese dogs, revealing novel information on the early stage of domestic dog history in East Asia.

博士論文審査結果

Name in Full
氏名 XIAYIRE XIAOKAITI

Title
論文題目 Archaeogenetical study of domestic dogs in East Asia

XIAYIRE XIAOKAITI (出願者) は、博士研究として、日本列島のイヌの起源とその変遷をテーマとして取り上げた。考古遺物より DNA を抽出して配列を決定し、系統学・ミトコンドリアゲノム解析・全ゲノム解析など複数の手法に考古学的考察を加え、このテーマに関する重要な知見を得てきた。

近年、イヌの家畜化の起源を明らかにするためにイヌ/オオカミの古い年代の骨などから抽出した DNA の解析(古代 DNA 解析)が報告されてきた。しかし、それらの研究に用いられた資料はユーラシア大陸の西側に偏っており、最も東側の資料でもシベリアで発掘されたものであった。日本列島の縄文時代のイヌの骨から抽出された DNA も解析されてきたが、非常に短い配列(200 塩基程度)であり、より多くの情報を持つミトコンドリアゲノムや核ゲノムの解析が必要とされていた。このような研究の背景から出願者は日本の考古遺跡から出土した犬骨に含まれる DNA の解析を博士論文のテーマとした。

出願者は縄文時代のイヌ、および奈良時代のイヌの骨から DNA を抽出することに成功し、その配列の決定を行った。出願者がまず注目したのはミトコンドリアゲノムの配列であり、縄文時代のイヌのミトコンドリアゲノムは世界の他のイヌには存在しないグループ(ハプログループ)を形成した。縄文時代のミトコンドリアゲノム配列が他の配列から分岐した年代の推定から、日本列島へのイヌの渡来を 11,500–9,300 年前と推定した。奈良時代のイヌのミトコンドリアゲノムを解析すると縄文時代のイヌのグループとは異なっており、弥生時代から奈良時代までの間にミトコンドリアの系統が入れ代わったことが明らかとなった。

次に縄文時代、奈良時代のイヌの核ゲノムの配列の解析を行い、縄文時代のイヌがこれまで報告されている古代のイヌとは異なる、東ユーラシアの古い系統であることが示された。また、縄文時代のイヌに最も近縁なイヌは奈良時代のイヌであることから、奈良時代のイヌは縄文時代のイヌの直接の子孫であることを示した。さらにこれまでに報告されているイヌでの遺伝子型と表現系の関連の情報から、縄文時代と奈良時代のイヌの表現系の推定を行った。解析から縄文時代のイヌはデンプン質の消化能力の低い狩猟採集の猟犬型の遺伝子型を持ち、奈良時代のイヌはデンプン質の消化能力の高い農耕型の遺伝子型を持つことが明らかになった。

出願者はミトコンドリアゲノムと核ゲノムの結果を合わせて日本列島へのイヌの渡来とその変遷の考察を行った。11,500–9,300 年前に日本列島にヒトと共に渡来したイヌは狩猟採集生活において猟犬としての役割を持っていた。そして縄文犬はデンプンの消化能力が低く、狩猟の際の肉類を主に採餌していたと考えられる。その後、弥生時代から奈良時代の間には農耕を行うヒトと共に渡来したイヌはデンプンの消化能力がより高く、ヒトか

ら与えられたデンプン質の食べ物を採餌していたと考えられる。

これらの結果と考察から、出願者の行った研究は日本列島での人類の変遷とイヌの変遷の関連を示した非常に重要な研究であると言える。

以上の理由により、審査委員会は、本論文が学位の授与に値する と判断した。