

モンゴロイド諸集団の遺伝的近縁関係

齋藤成也

遺伝子頻度と遺伝的浮動

人類がオーストラリア大陸, 南北アメリカ大陸, あるいは太平洋の島々へと地球上に広く進出するようになったのは, 今からおよそ5万年前以降のことである。この移動の大部分を担ったのは, われわれモンゴロイドの祖先であった。彼らの移動していった足跡を, 遺伝子のデータによって論ずるのが, 本稿の目的である。

過去の人間の動きは, 現在地球上に散らばっているさまざまな遺伝子の分布にある程度反映している。これらの遺伝子は, 「遺伝的浮動」というメカニズムによってその子孫遺伝子の個数が増減しながら, 現在まで伝えられてきたものである。このような個数の大小を0から1までの数値を取る, 比率であらわした量を「遺伝子頻度」とよぶ。図1は, 遺伝的浮動をシミュレートした例である。集団のサイズを常に100人と限定しておいた場合, 遺伝子頻度がはじめ0.5であった集団が遺伝子頻度を変化させて行く過程を, コンピュータを用いて模倣したものである。このように集団のサイズが小さい場合, 必ずしも親の世代と同一数の

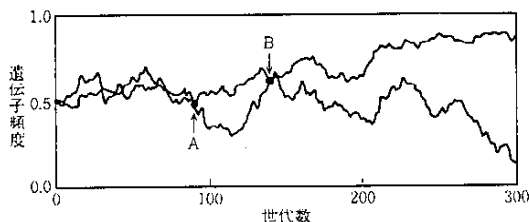


図1 遺伝的浮動をシミュレートした例。

遺伝子が子に伝わるとは限らない。これは, 親から子の世代へ遺伝子が伝えられる際に, 遺伝子の無作為抽出を行なっているからである。この現象を「遺伝的浮動」と呼ぶ。

遺伝的浮動のために, 各人類集団によって遺伝子頻度が異なっており, 一般に遠い関係になるほど違いが大きい。したがって, さまざまな人類集団の遺伝子頻度を調べれば, それらのあいだの遺伝的な近縁関係を推定することができる。

ただし, 人間のなかの違いは一般にきわめて小さい。また, 分岐してから長期間たった2集団でも, 遺伝的浮動のせいでたまたま遺伝子頻度の類似することがある(図1の点AおよびB)。そのため, ひとつの遺伝子だけでなく, なるべく多種類の遺伝子を調べる必要がある。また, 遺伝子の地理的分布を知るには, 面的なデータを多数収集しなければならない。このようなデータから, 集団間の遺伝的違いの程度を表わす指標である, 「遺伝距離」を推定することができる。遺伝距離が求められると, そこから今度は集団間の遺伝的な近縁関係を, 系統樹の形で推定することができる。

一人の研究者があれもこれもといろいろな遺伝子に手を広げるのは, 特に最近の高度なバイオテクノロジーを導入した場合, 金と手間がかかるので, 容易ではない。かといって, 人類集団をつぎつぎに調べてゆく戦略をとれば, そのたびに外国の研究者と密接なコンタクトをとらねばならず, これも一筋縄では行かない。このような困難があるので, 多数の人類集団について多種類の遺伝子が調べられているという理想的な状況からは程遠いが, それでもこれまでにかかなりのデータが蓄積されている。以下では, それらの具体的な知見を

まず紹介する。

血液型・赤血球酵素・血清タンパク・HLA

人間の場合、もっとも安全に、しかもかなりの量のタンパク質を得ることができるのは、なんといっても血液である。血液は、大きく「血球」と「血清」(厳密には血漿)に分けられる。研究者の実験室から遠く離れた地域で集団調査を行なう場合、採血後、まず血液型の検査を現地で行ない、残りの血液を遠心分離機で血清と血球に分離した後、冷凍して実験室まで輸送するという手順がよく用いられる。

ABO血液型は、1900年にラントシュタイナーによって発見された。これまでに多数の人類集団においてその遺伝子頻度が調べられている。ABO血液型のように、複数の遺伝子(正確には「対立遺伝子」)が共存する場合を、「遺伝的多型」と呼ぶ。いくら遺伝子を調べても、世界中の集団がみな南米の一部の集団のようにO型遺伝子だけであ

れば、集団間の違いを調べるためには、情報がないので無駄である。したがって、遺伝的多型を示す「遺伝子座」を調べる必要がある。

遺伝的多型を示す代表的な血液型としては、ABO, Diego, Duffy, Kell, Kidd, Lewis, Lutheran, MNS, P, Rh, Xgがある。現在行なわれる集団調査でも、検査が比較的簡単なこともあり、これらの血液型はよく用いられる。ただし、抗原抗体反応による赤血球の凝集反応を調べる必要があるので、血液が新鮮なうちに調べなければならない。

表1左側に、16人類集団におけるABO血液型の遺伝子頻度を示した。広義のモンゴロイド集団では、A2対立遺伝子の頻度がきわめて低いことが多いが、コーカソイド(イギリス人など)やネグロイド(ブッシュマン)では、かなりの頻度となっている。

1960年代になると、遺伝子DNAの直接産物であるタンパク質の違いを、「ゲル電気泳動法」によって容易に調べることが可能になった。これは、デンブンや寒天、あるいは人工的化合物のポリア

表1 広義のモンゴロイド12集団および非モンゴロイド4集団におけるABO血液型遺伝子座、赤血球酵素GPT遺伝子座、および血清タンパクGc遺伝子座の対立遺伝子頻度。

	ABO				GPT		Gc		
	A1	A2	B	O	1	2	1F	1S	
広義のモンゴロイド									
日本人	0.271	—	0.170	0.559	0.623	0.376	0.421	0.301	0.258
韓国人	0.221	—	0.207	0.572	0.606	0.394	0.403	0.307	0.290
中国人	0.208	—	0.213	0.579	0.614	0.386	0.478	0.257	0.261
マレーシア人	0.178	—	0.203	0.619	0.343	0.647	0.795	0.149	0.056
インドネシア人	0.077	0.007	0.213	0.703	0.389	0.611	0.710	0.246	0.044
タイ人	0.137	0.007	0.190	0.666	0.410	0.590	0.405	0.354	0.236
ネパール人	0.211	0.070	0.198	0.521	0.706	0.294	0.245	0.482	0.273
アラスカエスキモー	0.350	0.007	0.090	0.553	0.577	0.423	0.267	0.492	0.189
ドグリップ族(カナダ)	0.177	—	—	0.823	0.342	0.658	0.380	0.551	0.070
アイマラ族(南米)	0.028	—	0.004	0.967	0.412	0.588	0.231	0.637	0.123
オーストラリア原住民	0.121	—	0.014	0.865	0.611	0.389	0.311	0.587	0.034
バブアニューギニア人	0.347	—	0.126	0.527	0.686	0.308	0.244	0.250	0.343
非モンゴロイド									
インド人	0.128	0.025	0.281	0.566	0.529	0.471	0.154	0.531	0.312
イラン人	0.247	0.036	0.173	0.544	0.539	0.461	0.144	0.629	0.227
イギリス人	0.209	0.070	0.061	0.660	0.528	0.471	0.165	0.575	0.260
ブッシュマン	0.239	0.018	0.020	0.684	0.455	0.545	0.629	0.306	0.065

クリルアミドなどで作られた「ゲル」の中に電流を流してタンパク質を移動させると、同一のタンパク質でも多少そのアミノ酸配列の違っている場合には、移動速度に差が生ずることを利用したものである。アミノ酸配列の情報は遺伝子DNAが与えているので、アミノ酸配列が異なれば、遺伝子レベルでも異なっているわけである。

血球の大部分を占める赤血球には多くの酵素があり、これらもタンパク質である。酵素は特定の物質（基質）と特定の反応を起こす。この性質を利用して、ゲル電気泳動法によってアミノ酸のわずかに異なっているタンパク質が離ればなれになった後、それを人間の目で識別できるようにするために、特異染色法が開発された。現在までに百種類以上の赤血球酵素が調べられているが、遺伝的多型を示し、特に多数の集団において調べられているものとして、ACP（酸性フォスファターゼ）、ADA（アデノシンデアミナーゼ）、AK（アデニレートキナーゼ）、ESD（エステラーゼD）、GLO（グリオキシラーゼ）、GPT（グルタミン酸ピルビン酸アミノ基転移酵素）、PGD（グルコース磷酸脱水素酵素）、PGM1（フォスフォグルコムターゼ1）、等がある。この種の研究は、血液型ほど検査が簡単ではないが、DNAを扱うのに比べると費用もかからないので、現在でもさかに行なわれている。

図2に、電気泳動法によってえられる酵素タンパク質の、遺伝子型によるパターンの違いを、エステラーゼDを例として示した。遺伝子型は、左から、1-1型(A)、2-1型(B)、2-2型(C)と判別さ



図2 電気泳動法による赤血球酵素エステラーゼDの遺伝的多型の検出。

れる。ヘテロ接合体である2-1型では、2種類のタンパク質が作られるので、1-1型、2-2型と共通のバンドが出現する。これらのバンドパターンにより、3種類の遺伝子型を明瞭に識別できるのである。

ABO血液型と同一の16集団における、GPT遺伝子座の遺伝子頻度を表1中央に示した。タイ人と南米アイマラ族の遺伝子頻度がよく似ているが、これは前に説明した、遺伝的浮動の偶然がなせる結果であろう。

血清中に含まれるタンパク質を総称して「血清タンパク」と呼ぶが、これも非常に種類が多く、やはり主としてタンパクゲル電気泳動法によって調べられている。それらのうち、遺伝的多型を示し、多数の集団において調べられているものとしては、C3（補体第3成分）、Gc（ビタミンD結合タンパク質）、Gm（免疫グロブリンガンマ成分）、Hp（ハプトグロビン）、Tf（トランスフェリン）、などがある。なおGmは、他の血清タンパクとは異なり、電気泳動法ではなく、血液型の検査と同様の抗原抗体反応を用いて調べられることが多い。

ABO遺伝子座やGPT遺伝子座と同一の集団における、Gc遺伝子座の遺伝子頻度が表1右側に示してある。おもしろいことに、赤血球酵素GPT遺伝子座では遺伝子頻度が酷似していたタイ人と南米アイマラ族が、Gcではその頻度がかなり異なっている。なお、表1において、各遺伝子座の遺伝子頻度の合計が1になっていない集団がいくつかあるが、これは紙面の関係上、まれにしか見つからない対立遺伝子の頻度を省略したためである。

血液中の細胞成分である血球には、赤血球のほかに白血球があり、免疫機能を担当している。人間の白血球の表面には、HLA（ヒト白血球抗原）と呼ばれるタンパク質が突き出ており、免疫現象において、自己・非自己の目印として使われている。HLAタンパク質は、数種類が知られており、しかもおもしろいことに、それらの遺伝子のほとんどは、第6染色体の小さな領域に密集している。この領域を、MHC（主要組織適合性複合体）と呼ぶ。HLAはその独特な機能のために、どの種類でもきわめて対立遺伝子の数が多く、高度な遺伝的

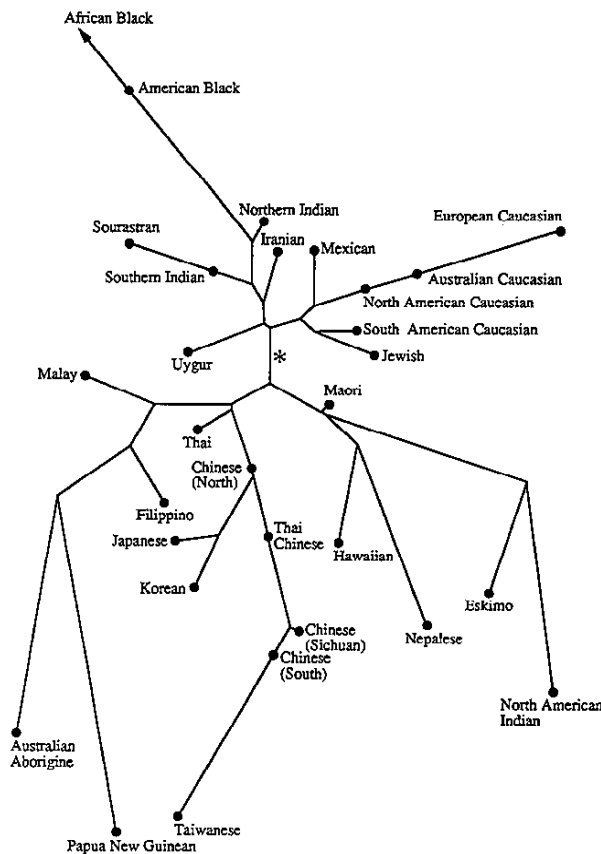


図3 HLA のデータから得られた 30 集団間の遺伝的距離図。

多型現象を示している。これは、人類の系統を調べるためには、大変好都合である。従来は、HLA タンパク質の違いを免疫反応を利用して検出していたが、最近では、PCR 法を利用した DNA タイピングも使われている。

図3に、HLA の遺伝子頻度データから得られた 30 集団間の遺伝的距離図を示した。ネグロイドが他の集団から遠く離れている一方、広義のモンゴロイドがひとつのクラスターとなっている（*印より下にかたまっている）。アメリンド（エスキモーと北米インディアン）は、やや遺伝的に遠いものの、広義のモンゴロイドのクラスターに含まれていることがわかる。

モンゴロイドの起源と発生年代

これまで、遺伝的多型を示す遺伝子について述

べてきた。では、これらの情報を総合すると、モンゴロイド集団の起源とその発生年代がある程度推定できるだろうか。慎重な見解を取るとすれば、現在のところ、確実なことはなにも言えない、という表現にとどまるだろう。しかし、様々な種類のデータの間整合性のある程度持たせながら、合理的な推定を下すことは、不可能ではない。

図4は、モンゴロイドを中心とする 30 人類集団について、どの集団にも共通する 12 遺伝子座のデータから集団間の遺伝距離を計算し、近隣結合法を用いて遺伝的近縁図を作成したものである。この図の特徴は、(1)ネグロイドが他の集団と遠く離れている、(2)広義のモンゴロイドがひとつのグループとなっている、(3)コーカソイドはネグロイドと広義のモンゴロイドのあいだにはさまっている。(1)の特徴については、これまでに多数の研究が同一の傾向を示している。扱うデータや系統樹作成法の違いにもかかわらず、図4と同一の結果になっているので、ネグロイド集団が他の人類集団と遺伝的に離れていることは、ほぼ間違いのないだろう。

広義のモンゴロイドグループの中については、オーストラロイド集団が、狭義のモンゴロイドの一分派と位置付けられている。興味深いことに、形態的にオーストラロイドと分類されることがあるフィリピンのネグリトが、オーストラロイドにもっとも近縁なアジアの集団となっている。また、サモア人（ポリネシア人）とネパール人の遺伝距離が近くなっているが、これは、図3の HLA のデータから作成した系統樹でも、ハワイ原住民（ポリネシア人）とネパール人が近縁になっている。ポリネシア人の原郷を考える上で示唆を与えるものと言えよう。

南北アメリカの集団は、それぞれ南と北で明確なクラスターを形成している。北アメリカのグループは、さらにふたつに分かれるが、いずれにせよ、これら南北アメリカのアメリンド集団は、全体でさらにひとつのクラスターをなし、他の広

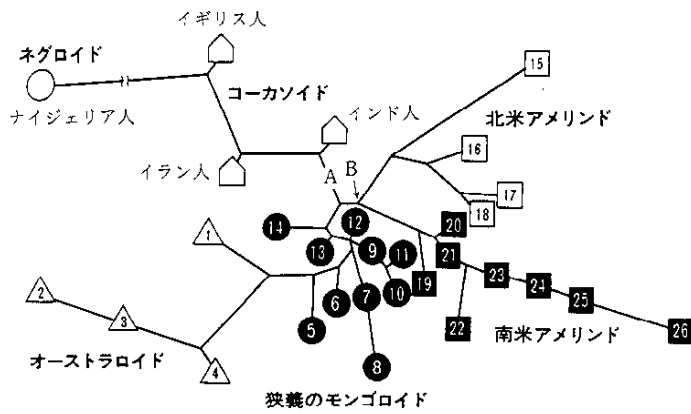


図4 12遺伝子座のデータに基づく30人類集団の遺伝的近縁図。
 1 = アボリジニー(オーストラリア北部), 2 = パプアニューギニア人(北部中央高地), 3 = パプアニューギニア人(東部高地), 4 = ミクロネシア人(東カロリン諸島), 5 = ネグリト(フィリピン), 6 = フィリピン人, 7 = タイ人, 8 = インドネシア人(バリ島), 9 = 日本人, 10 = アイヌ, 11 = 韓国人, 12 = 中国人(中国北部), 13 = ネパール人, 14 = ポリネシア人(サモア), 15 = エスキモー(カナダ), 16 = エスキモー(アラスカ北部), 17 = アサパスカ(アラスカ), 18 = ドグリップ(カナダ), 19 = アイマラ(ボリビア), 20 = マキリタレ(ベネズエラとブラジル), 21 = ワピシャナ(ブラジル), 22 = カヤポ(ブラジル), 23 = バニワ(ブラジル), 24 = マクシ(ブラジル), 25 = テイクナ(ブラジル), 26 = ヤノママ(ブラジル)。

義のモンゴロイド集団と結び付いている。対する狭義のモンゴロイドについては、アメリカ大陸に近いシベリアの集団は比較されていない。したがって、明確なことはわからないが、それでも、アメリンド集団は、ネパール人、日本人、韓国人といった、どちらかという北方アジアのモンゴロイド集団と遺伝距離が小さいようである。

現在の集団から血液その他の資料を得て調べる遺伝子のデータは、現在の集団間の関係しかわからない。それは、過去の様々な現象、すなわち集団の分岐、集団間の移住、集団人口の変動、などが重ねあわさって生み出されたものである。オーストラロイドやアメリンドでは、集団間の遺伝距離が大きいが、これからただちに、集団が分岐して長時間たったと結論することは、必ずしもできない。集団人口が小さいと、遺伝的浮動の効果が大きいので、遺伝子頻度の変動が大きくなり、集団人口が大きい場合よりも、遺伝距離が大きくなる。また、オーストラリア、ニューギニア、南北アメリカといった新天地へ広がっていった集団は、おたがいにあまり接触が少なく、移住も小さ

かったが、アジアに残った諸集団は、長期間にわたって相互に移住を繰り返した可能性がある。その場合、たとえば集団の分岐が大昔に起こったとしても、集団間の遺伝子頻度は似通ったままに保たれる。そのため、遺伝距離が小さくなる。

これらの要因があるために、図4のような遺伝的近縁図を読み取ることを困難にさせている。では、モンゴロイドの起源と発生年代について、どの程度のことがいえるのであろうか。陸続きであったベーリンジアを渡って、はるかかなたのアメリカ大陸へ移動していったアメリンドの祖先集団は、ユーラシアに残った集団と比べれば、確かに集団の人口が小さかっただろう。それに、広い大陸の中でうすく広がれば、集団間のいききはそれほど高くはなかったかもしれない。

南北アメリンドがひとつのグループとなっている点(図4の点B)を、仮にこれらの共通祖先集団の位置とすると、上記のことを考慮に入れても、その祖先集団が存在していた年代は、数万年前になるのではないかと予想される。これは、考古学のほうで確立している、人類が新大陸に存在する最古の年代であるおよそ1万2千年前を大幅に遡るものである。もしも、考古学的な年代がおおよそ正しいと仮定すれば、新大陸へは、複数回の移住が過去にあり、現在南アメリカと北アメリカに分布する集団の祖先は、別々にベーリンジアを渡ったことになる。問題は、その祖先集団がユーラシアのどこにいて、現在のどの集団と近縁かということであるが、図4の点Bがかなり点Aに近接しているので、まだモンゴロイドとコーカソイドに明瞭に分かれていなかったころまで、祖先集団の出自が遡る可能性もある。

参考文献

- 1) Cavalli-Sforza, L.L. et al.: Reconstruction of human evolution: Bringing together genetic, archaeological, and linguistic data. *Proceedings of National Academy of Sciences, USA*, Vol. 85, pp. 6002-6006 (1989).

- 2) 根井正利：遺伝子から見た現代人の起源。科学, 60 卷, pp. 69-78 (1990).
- 3) 根井正利著, 五條堀孝・斎藤成也共訳：分子進化遺伝学。培風館 (1990).
- 4) Roychoudhury, A. and Nei, M.: *Human Polymorphic Genes: World Distribution*. Oxford University Press, Oxford (1988).
- 5) 斎藤成也：モンゴロイドの道 4 「人類遺伝子の系図」。科学朝日, 4 月号, 48-52 頁 (1992).
- 6) 斎藤成也：新大陸への人類の移動と拡散。アメリカの自然誌第 2 卷「最初のアメリカ人」, 岩波書店, 57-103 頁 (1992).
- 7) Saitou, N. and Nei, M.: Neighbor-joining method: a new method for constructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, Vol. 4, pp. 406-425 (1987).
- 8) Saitou, N., Tokunaga, K., and Omoto, K.: Genetic affinities of human populations. In Roberts, D.L., Fujiki, N., and Torizuka, K. (eds.), *Monograph SSB Series # 30: Isolation and Migration*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 118-128 (1992).

斎藤成也 (さいとう・なるや, 1957 年生)
国立遺伝学研究所 助教授。東京大学理学部卒。
Ph. D.
研究課題：人類進化学 / 分子系統学。