

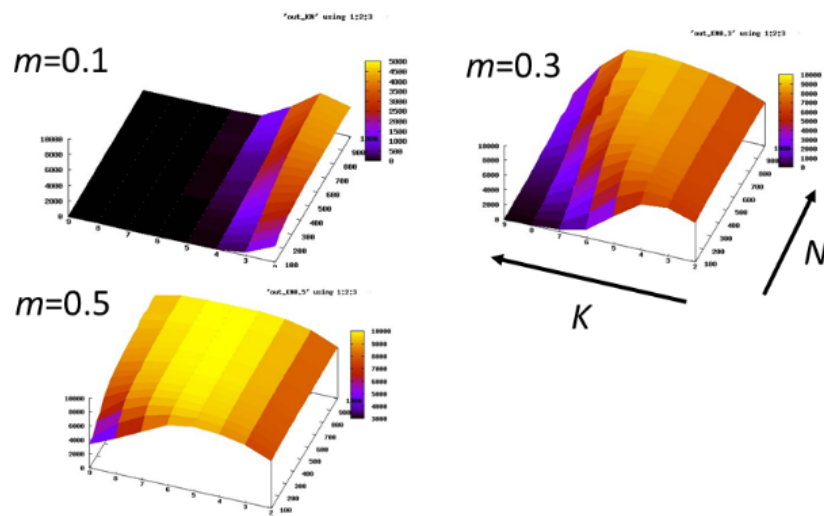
パレオアジア文化史学

－ アジア新人文化形成プロセスの総合的研究 －

計画研究 B02 研究報告書

2017 年度

図6: $r=2$ において K と N が文化進化速度に与える影響



目次

研究組織	ii
研究報告	
生態学的分布拡大モデルと、その考古学的考察	若野友一郎 1
起伏のある適応度地形における文化進化	小林 豊 13
進行中のソフト選択浄化検出法の開発	高畑 尚之 21
文化進化の0,1-ベクトルモデルについて	青木 健一 31
リスク回避的な社会学習による文化進化:第三者罰を一例として	中村 光宏 43
文化の絶滅時間	黒川 瞬 53
ヒトおよびヒト以外のヒト族の古代ゲノム解析 — 最近の研究動向 —	太田 博樹 61
活動報告	
第4回班会議	71
Mini-workshop on mathematical modeling of human migration and range expansion	72
Theoretical Models of Cultural Evolution during Modern Human Dispersals	74
第5回班会議	90
研究業績	91

研究組織 計画研究 B02

「人類集団の拡散と定着にともなう文化・行動変化の現象数理的モデル構築」

研究代表者

若野友一郎：明治大学 総合数理学部・准教授

研究分担者

小林豊：高知工科大学 経済マネジメント学部・准教授

高畑尚之：総合研究大学院大学・名誉教授

連携研究者

井原泰雄：東京大学 大学院理学系研究科・講師

研究協力者

青木健一：明治大学 研究知財戦略機構・客員研究員

中村光宏：明治大学 研究知財戦略機構・博士研究員

田村光平：東北大学 学際科学フロンティア研究所・助教

黒川瞬：高知工科大学 経済マネジメント学部・助教

海外研究協力者

Marcus W. Feldman：米国・スタンフォード大学・教授

Laurent Lehmann：スイス・ローザンヌ大学・教授

Alex Mesoudi：英国・エクセター大学・准教授

Joseph Henrich：米国・ハーヴァード大学・教授

Magnus Enquist：スウェーデン・ストックホルム大学・教授

招待研究者

太田 博樹：北里大学 医学部・准教授

生態学的分布拡大モデルと、その考古学的考察

若野友一郎

明治大学総合数理学部

1. 序

中期旧石器時代以降に見られる急速な文化発展の要因の可能性の一つは、旧人・新人に生得的な学習能力の違いがあったという学習仮説である。しかしながら、これとは異なる仮説として、旧人・新人間には認知能力に差はなく (Zilhão et al. 2010; Villa & Roebroeks 2014 など)、むしろ集団のサイズ (人口) の違いが文化的な違いを生んだという考えが「集団サイズ仮説」(Henrich 2004; Powell et al. 2009 など) である。従来のモデルの多く (Ghirlanda & Enquist 2007; Kobayashi & Aoki 2012; Aoki 2015; Gilpin et al. 2016 など) は、単純化のため空間構造を無視して集団サイズを単一の変数で表している (たとえば個体密度 $N(t)$ など) 一方で、我々は分布拡大の様子をモデル化するために、各地点 x における個体密度を陽に表すモデルを研究してきた (たとえば個体密度 $N(x,t)$ など)。パレオアジア文化学プロジェクトの焦点は文化であって、このモデル化においても、単なる人口学的なダイナミクスだけでなく、文化的なダイナミクスを取り上げた。そこで重要となるのが、具体的にどのような考古遺物のデータが、モデルの人口動態に影響するパラメータなのか、ということである。本稿ではまず、B02 班と A02 班との共同研究で発表した理論研究を概説する。次に、2017 年に若野も参加して行った南ヨルダン・カルハ山の旧石器遺跡の調査の成果の中から、予備的なデータ整理の結果浮かび上がってきた「何のデータを取れば、モデルの検証に繋がるのか」という部分について考察する。

2. 生態学的分布拡大モデル

2.1 モデルの概略

時刻 t 、空間座標 x における旧人密度を $N_1(x,t)$ 、新人密度を $N_2(x,t)$ とし、他方の種がない場合は局所的に Logistic 方程式に従うと仮定する。また、個体の移住を拡散係数 D で表

現されるランダム拡散でモデル化する。我々のモデルは2種間の競争を表す Lotka-Volterra モデルを拡張した、次の方程式系である。

$$\begin{aligned}\frac{\partial}{\partial t} N_1(x,t) &= D \frac{\partial^2}{\partial x^2} N_1 + rN_1 \left[1 - \frac{N_1 + bN_2}{M(Z_1)} \right] \\ \frac{\partial}{\partial t} Z_1(x,t) &= D \frac{\partial^2}{\partial x^2} Z_1 + rZ_1 \left[1 - \frac{N_1 + bN_2}{M(Z_1)} \right] - \gamma Z_1 + \delta(N_1 - Z_1) \\ \frac{\partial}{\partial t} N_2(x,t) &= D \frac{\partial^2}{\partial x^2} N_2 + rN_2 \left[1 - \frac{N_2 + bN_1}{M(Z_2)} \right] \\ \frac{\partial}{\partial t} Z_2(x,t) &= D \frac{\partial^2}{\partial x^2} Z_2 + rZ_2 \left[1 - \frac{N_2 + bN_1}{M(Z_2)} \right] - \gamma Z_2 + \delta(N_2 - Z_2)\end{aligned}$$

ここで M は環境収容力、 Z は「スキル」を持つ個体の密度である。個体数と文化レベルには正の相関関係があり、個体が多いときには文化は発展し、文化が発展すればさらに個体が増え・・・というポジティブフィードバックを仮定する。この仮定をモデル化するため、環境収容力 M が文化の発展度合いによって増えると考え。単純化のため、ここでは1種類の文化要素のみを考え、それを「スキル」と名づける。ある局所集団の中で、スキルを持つ個体が多いほど、その局所集団の環境収容力は増えると仮定しよう。また、スキルを持つ個体も持たない個体も、同じ局所集団の中では等しい出生率と死亡率を持つと仮定する。すなわちスキルを持つ個体は、局所集団には利益を与えるが、局所集団内での競争には影響を与えないと仮定する。進化ゲーム理論のモデルと対比するなら、「スキル」は「コストを伴わない公共財への投資」と似ている。

時刻 t 、空間座標 x における個体密度 $N(x,t)$ の中で、スキルを持つ個体密度を $Z(x,t)$ とする。必然的に、 $Z(x,t) \leq N(x,t)$ である。環境収容力 M は Z の増加関数であり、ここでは単純化のため Step 関数

$$M(Z) = \begin{cases} M_L & (Z < Z^*) \\ M_H & (Z \geq Z^*) \end{cases}$$

を仮定する。 Z^* は臨界スキル個体密度であり、モデルのパラメータである。 $M_L < M_H$ である。新生児はスキルを持たない。スキルを持たない個体がスキルを獲得する方法として、次の2通りを考える。

1. 集団中のスキルを持つ個体から社会学習
2. レート δ で独自に個体学習

また、スキルを持つ個体も、一定の率 γ でそれを失うと仮定する。スキルの消失は、単なる忘却のほか、環境変動などの理由で集団にとって有益なスキルは常に変化しており、それに追従できなかった個体はスキルを失うなどのメカニズムが考えられる。

Lotka-Volterra 競争モデルは、部分的にオーバーラップするニッチを巡って争う2種間の個体数動態を表すモデルで、生態学において基本的な方程式である。パラメータ b は、新人と旧人とのニッチのオーバーラップを表しており、 $b=1$ のとき新人と旧人のニッチは完全に一致しており、 $b=0$ のときは新人と旧人のニッチが完全に異なっている場合に対応する。

以上の仮定から、上述の我々のモデル方程式系をえる。

我々のモデルの重要な特徴の一つは、新人と旧人の間にパラメータ（移住率、出生率、スキル獲得率など）の差を一切仮定していないことである。すなわちモデル上は、新人と旧人は完全に対称であり、優劣はない（モデルが完全に対称であることと、新人と旧人が区別可能であるかどうかは別の問題であり、そのことは2018年現在研究中の混血のモデルを考えるとときに重要となる。）これは認知同等性仮説を反映しているとも言える。このモデルでは新人と旧人は生得的な能力において差がないため、戦いに勝つ方に新人というラベルを貼ることになる。

2.2 モデルの結果の概略

このモデルは、Wakano, Gilpin, Kadowaki, Feldman, Aoki (2018)として論文発表されているので、数理的詳細はそちらを参照していただくこととして、ここでは一部の結果の概略を述べる。

移住拡散がない場合 ($D=0$)、新人も旧人も、低密度低文化平衡状態と高密度高文化平衡状態を持つ。よって組み合わせとして、

(旧人、新人) = (低、低)、(低、高)、(高、低)、(高、高)

の4種類が存在しうる。さらに、一方の種が絶滅する平衡状態も存在する。

空間の異なる場所で異なる平衡状態にある初期分布から出発するとき、移住拡散が存在すれば ($D>0$)、それらを繋ぐ解が存在する。それは、ある状態が別の状態へと変わるダイナミクスであり、それを時空間的に考えると、状態Aがこれまで状態Bであった地域へと分布拡大する波である。

このモデルは多くの結果を含むが、ここではその一つだけに着目する。すなわち、

新人拡散の第一波

(旧人、新人) = (低、0) と (旧人、新人) = (低、低) を繋ぐ波

新人拡散の第二波

(旧人、新人) = (低、低) と (旧人、新人) = (0、高) を繋ぐ波

が組み合わせることができる、新人の分布拡大シナリオである。第一波において、旧人と新人の文化レベルに差はない。新人の分布拡大はもっぱらニッチの違い($b<1$)によって駆動される。第一波は、ほとんどのパラメータで、第二波よりも早いため、まずは第一波が走って、新人と旧人が低文化低密度状態で共存する状態が実現する。第二波は、新人が高い文化レベルによって旧人を絶滅へと追いやる波である。初期条件として、どこかに高文化高密度状態に到達した新人集団があれば、そこを種としてまず新人の中で高文化高密度状態への転換が置き、それが旧人との共存領域まで到達すると、第二波を形成する。新人と旧人のニッチの違いがあまり大きくないとき($b<1$ が小さすぎないとき)には、文化的に高密度を達成した新人によって、旧人は絶滅へ追いやられることが解析的に示せる。

このモデルは、文化として「スキル」を考えたことで、生態学における単純な種間競争モデルでは起こり得ないようなダイナミクスを予測する。すなわち、モデルにおける文化としての「スキル」に対応するような物が、実際の人類集団において存在したのか、したとすればそれは何か、が重要となる。そこから、A02班との共同研究が始まった。

3. 旧石器遺跡データと、モデルが仮定する「スキル」との関係

3.1 南ヨルダン、カルハ山の旧石器遺跡の調査への参加

A02 班代表の門脇氏を中心とする南ヨルダン、カルハ山の旧石器遺跡調査に、2017年9月にB02 班代表として参加した。



中期旧石器遺跡である Tor Faraj の発掘風景（撮影：若野）

本調査の目的の一つは、旧人から新人への移行期のレバントの遺跡として、すでにある程度発掘され、学界の仮説提唱の根拠としてもしばしば引用される同遺跡（群）に対して、さまざまな新しい手法を用いてより正確な編年を決めることである。生態学的分布拡大モデルは、どのような時空間ダイナミクスで、新人の波が旧人の分布域へ拡大するか（あるいはしないか）を理論的に予測する。遺跡の空間情報は極めて高い精度で分かる一方で、時間情報については不確かな部分が多い。よって、我々のモデルを検証するためにも、この時間情報についての正確なデータは重要である。また、我々のモデルは旧人と新人のニッチの違いを仮定するので、旧人遺跡と新人遺跡とで、資源利用などに差が見られるかどうかなどについても、極めて重要な関心事となる。

本調査に若野が参加した背景として、プロジェクト発足前から次のような共通認識があった。すなわち、数学解析やシミュレーションを主たる道具とする理論家も、実証研究の現場に実際に出て、実証研究者がフィールドで体感している「言葉では伝えにくい理解」や「当

たり前すぎて伝える必要がわからない常識」を共有した上でないと、良いモデルは作れないという点である。さらに具体的には、明治大学と名古屋大学との間を若野・門脇・青木で複数回、交互に訪問して、生態学的分布拡大モデルが仮定する「スキル」に具体的に対応する石器は何なのか、についての研究交流を2017年前半に活発に行った。2017年9月の若野の滞在中には、旧人のものと見られる中期旧石器遺跡である Tor Faraj の発掘が行われており、若野も実際に作業を行い100点近い旧石器のサンプルを発掘した。それらは現在、名古屋大学博物館に所蔵されている。またその期間は、A03班の研究分担者である田村氏も、光ルミネセンス法による年代測定のための試料採取のため、調査に参加していた。田村氏との研究討論の結果、遺跡の年代測定値とその誤差について、数理的な観点からそれがどのような意味を持つのか、あるいは持たないのかについて、理解を深めることができた。今後、パレオアジア DB (データベース) のような形で年代についてまとめる際には、その後の統計処理が重要となる。ほとんどの測定法は (私が理解する範囲では)、年代の推定値だけでなく、その分布を求める。なので、年代測定値の一つの値だけに意味があるのではなく、むしろ分布そのものを DB に組み込まなければ、現代的な統計的手法に耐えうる DB にはなりえないことなどを感じた。年代測定は B02 班の守備範囲外であり、このようなフィールド調査でたまたま同行するという機会がなければ、このような交流もなかったであろうと考える。

3.2 石刃/小石刃技法と、モデルが仮定する「スキル」との関係

今回の調査に B02 班から参加した最大の主題は、モデルが仮定する「スキル」に対応する候補として我々が考案した石刃/小石刃技法について、実際にそれらが発掘される現場に参加することで、モデルと遺物との関係について理解を深めることである。また、調査期間中、夜間の試料整理時間などの間をぬって、共同研究をさらに遂行していくことである。

石刃/小石刃とは、1 cm から 10 cm 程度の長さの、比較的薄い石器である。形はどれも似ているが、大きさによって石刃と小石刃に分けられる。これに着目するのは、とりわけ小石刃について、新人の出アフリカ直後から普遍的に見られるようになるからである。もし石刃/小石刃がモデルで仮定する「スキル」に対応するならば、次の性質を持つ。

- 1) 新人の分布拡大の第一波においては、旧人遺跡と新人遺跡とで石刃/小石刃に差はみられない (第一波は文化の違いではなくニッチの違いで起こるため)
- 2) 新人の分布拡大の第二波においては、旧人遺跡と新人遺跡とで石刃/小石刃に差がみら

れる

3) 石刃/小石刃は集団の適応度を高め、個体数を増やす

今回の調査では、特に1)と2)について知見が得られた。カルハ山の遺跡群には、年代の異なる多くの遺跡が存在する。旧人から新人への移行期の遺跡に限定すると、人骨を伴うものはなく、石器の分類によって大きく3種類に分けて考えられている。

MP (Middle Paleolithic) 旧人のものと思われる

IUP (Initial Upper Paleolithic) 移行期の新人のものと思われる

EUP (Early Upper Paleolithic) 新人のものと思われる

モデルとの対応関係でいくと、この3つは次の3状態に対応する。

MP

旧人文化で、新人がいない状態

旧人の「スキル」は低い

IUP

ニッチの違いにより新人が侵入して、新人と旧人が共存している状態

この状態において新人はIUP文化を持ち、旧人はMP文化を持つ

新人・旧人とも「スキル」は低い

EUP

文化の違いによって新人が旧人を駆逐した状態

新人の「スキル」は高い

MP/IUP/EUPは石器の分類であり、多角的な観点から分類されている。具体的な観察データとの対応を行うには、それらが持つ特徴のうちの何かに着目する必要がある。

MP/IUP/EUPのいずれにおいても、石刃/小石刃が存在する。そこで今回の調査結果から、我々はMP/IUP/EUPにおける石刃/小石刃の幅のデータを採取することとした。予備的調査の結果、石刃/小石刃の幅は、MPとIUPにおいて差は見られず、EUPにおいて初めて小型化することが分かった。このことは、上の表の「スキル」の予測と完全に一致している。

MP/IUP/EUP と分類されているにも関わらず、MP から IUP にかけて石刃/小石刃の幅はまったく変化しない（むしろわずかに増加している）ことは、考古学的にも興味深い発見であったようである。IUP が新人の文化であることの確証はないものの、もしそうだとするならば、石刃/小石刃の質において旧人とほとんど変わらない新人集団が、旧人分布域に拡大したこととなる。文化に差がない集団が他の集団に侵入できたとするなら、その原因は文化以外に求めるほかなく、これを新人と旧人のニッチの違い（例えば森林適応 vs 乾燥地帯適応など）と考えれば、我々の提唱したモデルとよく一致することが明らかになった。また、EUP においては石刃/小石刃の幅は約半分に小型化している。EUP の時代には旧人は絶滅していたと考えられるので、新人はまずニッチの違いによって旧人分布域に進出したのち、より優れた文化（小石刃）が広まって個体数が増加した結果、最終的に旧人を絶滅へ追いやったというシナリオと一致する。すなわち、「スキル」に対応する具体的石器として、小石刃を提案することについて、その妥当性が確認できた。

4. あとがき

今回の共同研究では、A02 班の門脇氏と長時間に渡って研究交流ができた。遺跡調査では何から何まで面倒を見ていただき、心から感謝している。共著論文として、理論系の学術専門誌に論文発表できたことは大きな一歩であり、今後もこのような形で新学術領域研究を推進していきたい。

最後に、ヨルダンの遺跡調査に参加しての感想を述べる。アンマンの空港から宿舎へ向かう道は、砂漠のど真ん中を突っ切る高速道路で、見たことのない景色の連続であった。宿舎は都会のアパートであり、以前に参加させて頂いたカメルーンの Baka ピグミーの調査時と比べて、極めて快適であった。調査地（発掘作業する場所）は、朝は快適であったが、日中は 40 度を越え、数日しか滞在しない私にとっては刺激的な体験であったが、あれを業務として続けるのは好きでなければ絶対に無理だと感じた。その酷暑の中、夢中になって発掘を続ける調査隊の姿は、メタな視点から見て大変興味深く、期間の後半はトレンチでかがむと腰が痛くなることもあって、調査地では私は半ばカメラマン状態であった。普通に私の専門分野で研究生活を送っているのは絶対に体験できない経験ができて大変感謝している。プロジェクトに参加した当時は、「自然の石と石器を、どうやって見分けるのか」という素朴な疑

間を持っていたが、実際に発掘をさせて頂いて、少なくともカルハ山の遺跡については、1時間もやれば違いが誰でもわかるようになると感じた。石の材質が、フリントと呼ばれる種類で、明らかに割って刃を作るのに適していそうなのは、石器づくりを一度もやったことのない私にも分かる。滞在中、Tor Faraj 以外の遺跡も訪れた。年代測定試料の採取が主目的であり、門脇氏と田村氏が忙しそうにしている時間などは、私は地表に露出している石器を求めて歩いていた。注意深く見てまわると、地表にも石刃などの石器がよく露出している。「石器をどうやって見分けるのか」という疑問に対する確実な答えは、実際に発掘に参加することもかもしれない。そのときの経験から、その後2017年末に開催された研究大会で中国の石英製石器の写真を見たとき、「これは大変だ」という気持ちが大変よく分かった。共同研究という観点では、それは夕食前後の時間に集中していた。午前中に採取した試料を洗浄し、分類し、小分けにして袋にいれ、データをエクセルに入力する作業中は、「今日取って来た試料を使ってどんな研究をしようか」と考える時間であるに違いない。そこでは、我々の数理モデルに関する質問や、そこから何が言えるか、今日取って来たデータをどう料理するといった研究になるか、など時間をかけて納得いくまで討論できた。また数理解析の立場からは、散布図のような分布の生データの重要性を説明したり、「何を面白いと思うか」という哲学的な部分についても、大いに議論することができた。大変有意義な時間であったので、また何かの機会にこのような場を持てることを期待している。

引用文献

- Aoki K (2015) Modeling abrupt cultural regime shifts during the Palaeolithic and Stone Age. *Theoretical Population Biology* 100, 6-12.
- Ghirlanda S, & Enquist M (2007) Cumulative culture and explosive demographic transitions. *Quality Quantity* 41, 591-600.
- Gilpin W, Feldman MW, Aoki K (2016) An ecocultural model predicts Neanderthal extinction through competition with modern humans. *Proc.Nat.Acad.Sci.USA* 100:6-12.
- Henrich J (2004) Demography and cultural evolution: how adaptive cultural processes can produce

- maladaptive losses—the Tasmanian case. *American Antiquity* 69, 197-214.
- Kobayashi Y, & Aoki K (2012) Innovativeness, population size and cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 82, 38-47.
- Powell A, Shennan S, & Thomas MG (2009) Late Pleistocene demography and the appearance of modern human behavior. *Science* 324, 1298-1301.
- Villa P, & Roebroeks W (2014) Neandertal demise: an archaeological analysis of the modern human superiority complex. *PLoS One* 9(4) e96424.
- Wakano JY, Gilpin W, Feldman MW, Aoki K (in press) Ecocultural range-expansion scenarios for the replacement or assimilation of Neanderthals by modern humans. *Theoretical Population Biology*.
- Zilhão J et al. (2010) Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neanderthals. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 107, 1023-1028.

**Eco-cultural range-expansion model
and its archaeological insights**

Joe Yuichiro Wakano
Meiji University

Abstract:

In the year 2017, I conducted a collaborated research with the B02 mathematical modeling group members and Seiji Kadowaki, the leader of the A02 archaeology group. In a theoretical part, we have developed a model of eco-cultural range-expansion model which describes the range-expansion of modern humans in ecological competition with Neanderthals. The model is formulated as reaction-diffusion system, which explicitly deals with the spatial distributions of modern humans and Neanderthals as well as the spatial distributions of ‘skilled’ individuals in each of the two (sub)species. The baseline assumption is demographic/cognitive equivalence between the two (sub)species and also that the local density of ‘skilled’ individuals determines carrying capacity. To promote close collaborations with archaeology, we need to propose concrete example of ‘skill’ in archaeological observations. We postulated blade and bladelet as such, and discuss how known facts in archaeological literature correspond to our model. In order to promote further collaboration, as well as to have better understanding of archaeological empirical researches, I participated in a field excavation in South Jordan in September 2017. The field contains several sites including middle Paleolithic that are presumably made by Neanderthals and initial/early upper Paleolithic that are presumably made by modern humans. Along the line of argument proposed by our eco-cultural range-expansion model, we have performed preliminary survey on the distribution of the widths of blade/bladelets, which turns out to be consistent with the model interpretations.

起伏のある適応度地形における文化進化

—集団の大きさと結合度が文化進化速度に与える影響—

小林 豊

高知工科大学経済・マネジメント学群

0. 概要

パレオアジア文化史学プロジェクトの主題は、交替劇当時における文化進化の様相の地域間多様性を明らかにすることであり、そのために、理論班では、文化進化の人口仮説を精緻化し、発展させることが求められている。本稿では、その一環となる理論研究を紹介する。本研究の数理モデルでは、1次元形質空間上の起伏のある適応度地形 (rugged fitness landscape) の下で生じる文化進化を考える。鍵となるパラメータは、集団の大きさ N 、集団の結合度もしくは1個体が観察できるロールモデルの数 K 、そして形質の突然変異率 m である。モデルを分析した結果、適応度地形に起伏がなく滑らかであるときは、 N と K の増加は等しく文化進化速度に対して正の影響を持つことが明らかになった。一方で、適応度地形に起伏があるときは、 N は変わらず正の効果を持つが、 K は中間的な値において文化進化速度が最大化されることが分かった。この結果は、先行する実験研究の結果と一貫するものである。

1. 序論

パレオアジア文化史学プロジェクトの最大の目的は、旧人新人交替の時代における文化進化の様相の地域間多様性を考古学的に明らかにし、その背後にあるメカニズムに対して文化人類学、古気候学、理論生物学を中心とする学際的な観点から科学的説明を与えることである。文化進化の様相に影響を与える要因として、今最も注目を集めているのは、集団サイズや集団の分断化、分集団間の移住頻度といった人口学的要因である(Henrich, 2004; Powell et al., 2009; Kobayashi and Aoki, 2012; Derex et al., 2013; Kempe and Mesoudi, 2014; Kobayashi et al., 2016)。Henrich(2004)および Powell et al.(2009)によって人口仮説が提唱された当初は、分集団間の移住率などによって計られる集団の結合度は、集団サイズと同様の効果を文化進化速度

に対して与えると暗に陽に想定されていた。つまり、社会ネットワークがより強く結合していると、集団サイズが大きくなる場合と同じように、より高度な文化の発展と複雑化が促進されるというのである。しかしながら、後続の研究は、集団サイズと社会結合度の量的・質的な差異を明らかにしつつある。Kobayashi and Aoki(2012)は、Henrich(2004)の Best-of- N 伝達モデルを改良し、各個体が前世代の一部しかロールモデルとして利用できない Best-of- K モデルを分析した。その結果、集団サイズ N よりも、むしろ一個体が観察できるロールモデルの数 K のほうがより大きな影響をもつことをシミュレーションで示している。この結果は、 N と K が本質的に異なる役割を持っていることへの気づきをもたらした。つまり、 N が大きいと、優れた発明を行う個体の絶対数が多くなるが、 K が大きくなることは、そうした発明が次世代に伝達される確率を高めるのである(Kobayashi et al. 2016)。Henrich(2004)の Best-of- N 伝達モデルでは、 $N=K$ という制約があるため、こうした二つの効果を個別に分析することができない。 $N \neq K$ なるモデルでは、 N と K が量的にだけでなく、質的に異なる効果を文化進化に与える可能性がある。

実際、Derex and Boyd (2016)による実験室での文化進化実験の結果は、起伏のある適応度地形(rugged fitness landscape)の上で起きる文化進化においては、中程度に分断された集団において、文化進化の速度が最も高くなることを示唆している。起伏のある適応度地形上では、局所的な適応度ピークに集団がトラップされてしまうことが、適応度（文化的な水準と同義語として用いている）の継続的向上にとって最大の妨げとなる。余りにも分集団間の結合度が高いと、集団は文化的に均一化し、結果として局所的ピークから抜け出す確率を低下させてしまうのである。一方で、あまりにも結合度が低いと、適応度の高い優れた文化が集団に広がりにくくなってしまうので、これもまた文化進化の速度を減少させることになる。この二つの効果が合わさった結果、中間的な結合度が文化進化速度を最も高めることになるのである。Derex and Boyd(in press)もまた、こうした実験の結果を、数理モデルによって再現している。

Derex and Boyd(2016)は、断片化された集団において分集団間の移住率の影響を調べた実験研究である。本稿では、断片化された集団ではなく、1個体が親世代の一部しか観察できない Best-of- K 伝達の枠組みを元にしたモデルを構築し、集団のサイズと結合度 K が、起伏のある適応度地形上で文化進化速度にどのような影響を与えるのかを分析した筆者による理論研究を紹介する。

2. モデル

抽象的な1次元の離散的形質空間を考える(図1)。集団の大きさは N で固定、世代は離散であるとする。毎世代、それぞれの個体に、確率 m で突然変異が起き、突然変異を経験した個体の形質値は等しい確率で $+1$ もしくは -1 だけ変化する。

この1次元離散形質空間上に、次の式によって定義される適応度地形を考える。

$$F_i = i + rU_{[-0.5,0.5]} \quad (1)$$

ここで、 F_i は形質空間での位置 i における適応度、 r は正の実数、 $U_{[-0.5,0.5]}$ は、区間 $[-0.5,0.5]$ の一様分布から抽出される乱数である。位置 i は非負整数値をとると仮定する。 F_i は時間に依存せず、初期状態において乱数の抽出により適応度地形が決定すると、そのあとは変化しない。 r が1以下のときは、適応度 F_i は位置 i の単調増加関数であり、適応度地形は本質的に滑らかである。一方、 r が1を超えると、適応度は位置の単調増加関数ではなくなり、適応度地形は起伏を持つ。形質空間上で互いに j だけ離れた位置の適応度が「逆転」する確率、すなわち $F_{j+1} < F_j$ となる確率は、 $j < r$ ならば

$$\frac{1}{2} \left(1 - \frac{j}{r}\right)^2$$

であり、 $j \geq r$ ならば0である。 r が大きいほど、離れた位置での適応度の逆転が起きやすくなる。

図2に、 r の値を変えたときの適応度地形の変化を示す。横軸が形質値、縦軸が対応する位置における適応度を表す。 $r=1$ では、適応度の「逆転」は起きず、適応度地形は単調増加である。 $r=2$ では、所々で適応度の逆転が起き、 $r=4, 5$ となると、さらに起伏は大きくなる事が分かる。

図2: 適応度地形の例

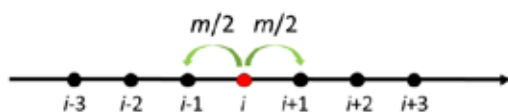
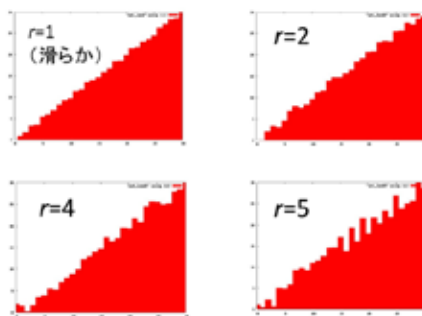
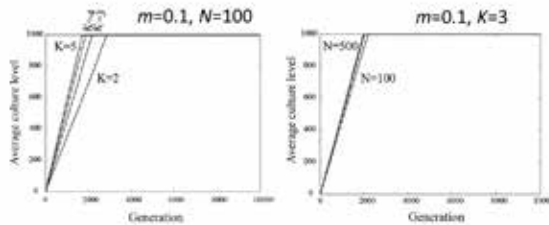


図1: 形質空間と突然変異模型

世代更新においては、各新生児個体に対して、前世代の N 個体から、 K 個体のロールモデルをランダムに選び出される。新生児個体は、 K 個体のロールモデルのうち最も高い適応度を持つ個体の形質値を受け継ぐ。これが毎世代繰り返されることで、時間とともに形質の分布が変化していく。

図3: $r=1$ の場合の累積的文化進化



3. 結果

図3および4に、 $r=1$ の時のシミュレーションの結果を示す。図3は、世代（横軸）に対して、集団の平均適応度がどのように変化していくかを示している。また、図3の左図では、 $m=0.1, N=100$ を仮定しており、 K の値に応じて文化進化の様相がどのように変化するかを示す。右

図では、 $m=0.1, K=3$ とし、集団サイズ N の影響を見ている。両図から分かるように、起伏の無い $r=1$ の場合では、平均適応度は世代とともにほぼ線形に成長していくことが分かる。また、文化進化の速度は、社会的結合度すなわちロールモデルの数 K あるいは集団サイズが大きくなると増加することが分かるが、少なくとも K が小さく N がある

図4: $r=1$ において K と N が文化進化速度に与える影響

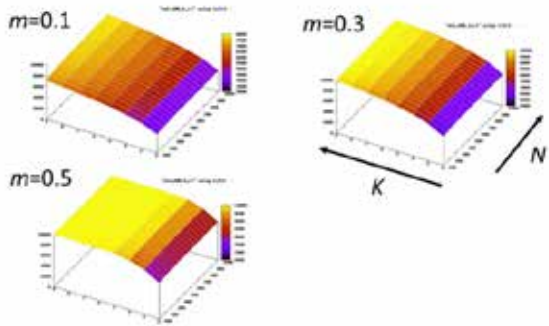
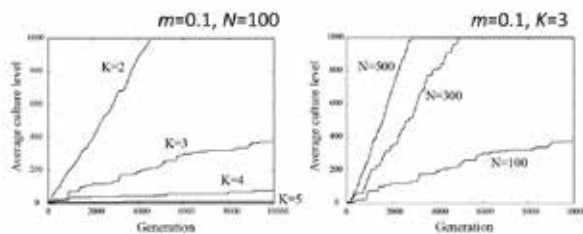
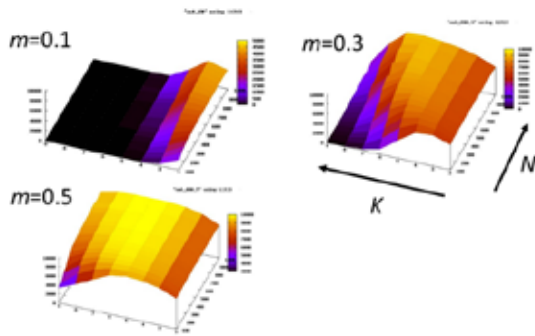


図5: $r=2$ の場合の累積的文化進化



程度の大きさを持つ場合には、文化進化速度は N よりも K に強く反応することが見て取れる。

図の4では、文化進化速度（初期状態で全個体が適応度0をもつとしたときの、1万世代

図6: $r=2$ において K と N が文化進化速度に与える影響

後の平均適応度)が K と N の値に応じてどのように変わるかを示している。この図から分かるように、突然変異率 m の値によらず、 K と N はともに正の影響を持つが、少なくとも N が100以上のところでは、 K の方が相対的に大きな影響を与えることが分かる。

次に、図5と図6は、 $r=2$ のときの結果を表している。これらの図の見方は、

図3, 4と同じである。図5を見るとわかるように、適応度に起伏がある場合は、文化進化速度は K と N 双方から非常に大きな影響を受けることが分かる。注目すべきは、 N と K が相反する影響を持ちえるということである。図5のパラメータ設定では、 $K=2$ よりも $K=3,4$ の方が文化進化速度は遅くなっており、少なくともこのパラメータ領域では K は文化進化速度に負の影響をもつことが分かる。一方で、図5の右図を見ると、 $N=100, 300, 500$ と集団サイズが大きくなるにつれて、文化進化速度は大きく上昇している。

図6を見るとわかるように、集団サイズ N は、常に文化進化速度に対して正の影響を持つが、 K の影響は他のパラメータ値によっては単調ではない場合があることが分かる。一般的に言うと、文化進化速度を最大化するような K の値が存在し、その値は、 N が大きいほど、また突然変異率 m が大きいほど大きくなることが分かる。

4. 考察

本研究より、起伏のある適応度地形上での文化進化では、集団サイズと社会的結合度は必ずしも質的に同じ影響を持つとは限らないということが明らかになった。集団サイズと突然変異の値に依存して、文化進化の速度を最大化するような最適な社会的結合度が存在する。これは、起伏がある適応度地形上において結合度がもつ二つの相反する効果が相互作用する結果である。第一の効果として、結合度が大きいと、より高い適応度を持つロールモデルを抽出する確率が上がるので、短期的な意味での文化進化速度が上昇する。一方、第二の効果として、結合度が大きすぎると、集団が適応度地形の局所的なピークにトラップされ、長期的

な文化進化速度が減少してしまう。この二つの効果があるため、結合度は小さすぎても、大きすぎても、文化進化に負の効果をもたらしてしまうのである。このような結果は、起伏のある適応度地形上では、集団が中程度に分断化されているときに、最も文化進化が速くなるということを発見した先行の実験(Derex and Boyd, 2016)および理論研究(Derex and Boyd, in press)とも一致するものである。

本研究の最も大きな欠点は、適応度地形があまりに抽象的であり、現実の例に当てはめるのが難しいことである。今後は、石器製作文化の適応度地形がどのような形状をしているのかを、実証研究者と共同で明らかにし、今回の報告の内容が果たして石器製作文化の進化に適用できるのかを追求していく必要がある。

引用文献

- Derex, M., Beugin, M.-P., Godelle, B., Raymond, M. 2013. Experimental evidence for the influence of group size on cultural complexity. *Nature* 503, 389-391.
- Derex, M., Boyd, R. 2016. Partial connectivity increases cultural accumulation within groups. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 113, 2982-2987.
- Kempe, M., Mesoudi, A. 2014. An experimental demonstration of the effect of group size on cultural accumulation. *Evol. Hum. Behav.* 35, 285-290.
- Kobayashi, Y., Aoki, K. 2012. Innovativeness, population size, and cumulative cultural evolution. *Theor. Popul. Biol.* 82, 38-47.
- Kobayashi, Y., Ohtsuki, H., Wakano, J. Y. 2016. Population size vs. social connectedness – A gene-culture coevolutionary approach to cumulative cultural evolution. *Theor. Popul. Biol.* 111, 87-95.
- Powell, A., Shennan, S., Thomas, M. G. 2009. Late Pleistocene demography and the appearance of modern human behavior. *Science* 324, 1298-1301.

**Effect of Population Size and Connectedness on the Rate of Cultural Evolution on a Rugged
Fitness Landscape**

Yutaka Kobayashi

School of Economics and Management, Kochi University of Technology

A major goal of the PaleoAsia project is to reveal the regional diversity in the modes of cultural evolution during the replacement of Neanderthals by modern humans, and for this purpose, it is required to refine and extend the population size hypothesis. In this article, one of theoretical studies recently conducted by the author, which contributes to this refinement, is presented. In the model of this study, cultural evolution in a rugged fitness landscape defined on a one-dimensional discrete trait space is considered. Key parameters are population size N , social connectedness or the number of role models observed by one individual, and the mutation rate m . The results show that N and K have similar effects on the rate of cultural evolution when the fitness landscape is smooth. However, when the landscape is rugged, N still has a positive effect on the rate of cultural evolution, whereas the rate is maximized at an intermediate value of K . This result conforms with the result of a previous experimental study.

進行中のソフト選択浄化検出法の開発

高畑尚之

総合研究大学院大学

種の起源や進化の研究において、正の自然選択が作用した（あるいは今でも作用している）変異を探索することは、その生物学的特異性を究明する上で有効な知見を与える。このため、とくにヒトで急速な展開を遂げているゲノム進化学において集中的に探求されてきたテーマとして、正の自然選択がゲノムに残したシグナルの検出があり、その検出を通して対象となった遺伝情報の機能を解明することがある。多数の検出法が開発されてきたがゲノムの集団内多様性を活用する場合は、全ゲノムレベルの相関解析（GWAS）の他に、分集団間に見られる多様性の相違、集団内のアレルの頻度分布、アレル間の連鎖に基づくアプローチの仕方がある（e.g., Fan et al., 2016）。これらのそれぞれに強みと弱みがある。分集団間多様性はローカルな選択を検出するには簡便かつ有効なアプローチであるが、勿論ヒトをヒト足らしめたようなグローバルな変化を検出することは原理的にできない。多型的塩基座位におけるアレルの頻度分布は自然選択の影響を受けやすい有効な情報であるが、同時にデモグラフィックな影響にも敏感であるために両者の識別には注意深い配慮が必要とされる。アレル間の連鎖は塩基座位ごとの多様性とは異なる情報を刻んでいるが、遺伝的組換えによって失われやすく組換えホットスポットの影響が格段に大きい。本研究では、こうした強みと弱みを考慮した複合的なアプローチとして、アレルの頻度分布とアレル間連鎖に基づく検出法を新しく開発する。

1. 原理と検出法の概要

正の自然選択の対象となっている塩基座位（コアサイト）における変異（コア変異）を、進化的にも機能的にも直接同定することは困難なことが多い。このため、通常はコアサイトに強く連鎖して、ただ乗り（ヒッチハイキング）している領域（コア領域）の遺伝的多様性

の程度やパターンを手がかりにする (Maynard Smith and Haigh, 1974)。ただ乗り効果では出発時のドライバーの数 (コア変異のコピー数) が重要である。選択の対象となるコア変異が新しい突然変異によって生じた場合には、ドライバーもヒッチハイカーも単一起源である。唯ひとつのものが、コピー数を増してもその間に差が出るには時間を要する。差が生じるまえにコア変異が固定 (集団中で頻度が 100%になること) すれば、ただ乗りしているコア領域も固定する。このときコア領域では以前に存在していた遺伝的多様性が一掃されるので、この現象を選択浄化 (selective sweep) という。とくに、単一起源の古典的な選択浄化をハード選択浄化 (hard selective sweep) という。これに対して、既存の多型的変異が環境変動等により正の自然選択の対象となるときは、コア変異のコピー数もヒッチハイカーであるコア領域のコピー数も複数であろう。このときコア領域には、はじめから多様性が存在しうし、その結果コア変異が固定してもコア領域は多様性を維持しているかもしれない。この過程は初期状態に強く依存している。いずれにしても、複数のコピー数からなるコア変異が選択の対象となって浄化が始まる場合をソフト選択浄化 (soft selective sweep) という (Hermisson and Pennings, 2005; Schrider and Kern, 2017)。このようにハードとソフトには重要な違いがあるが、明らかにソフト選択浄化は古典的なハード選択浄化を特別な場合として含む。したがって、検出法としてはソフト選択浄化を考えれば十分である。

選択浄化の効果は、コア変異が固定する前の段階でも検出が可能である。固定に至っていないので、部分的 (partial)、未完 (incomplete) あるいは進行中 (ongoing) と形容する。本研究は進行中のソフト選択浄化を検出する方法を考察する (進行中ソフト選択浄化)。この過程ではコア変異もコア領域も集団中で多型的であるので、連鎖しているコア領域の状態をコア変異型とコア祖先型に分けて相互に比較することができる。このときお互いが内部コントロールの役割を果たす。進行中選択浄化の対象となりうるものは、比較的歴史が浅いはずである。ヒトの歴史でいえば、後期旧石器時代における出アフリカとその後に世界へ拡散した時期に相当する。したがって、アフリカとは異なる、地域特有の新しい環境への適応を探索するのに適す。これに対してヒトに普遍的な性質の探索にはもっと歴史を遡る必要がある。これは完全選択浄化 (complete selective sweep) の対象であり、その検出法や時間的な検出限界については別途報告することにした。

進行中ソフト選択浄化を検出するときに用いる原理と方法は簡明である。まずコア変異に強く連鎖したコア領域の有無を確認する。そのような領域がなければ、そもそも選択浄化作

用は検出できない。またコア領域の大きさに下限を設けないと意味がない。小さすぎる領域からは十分な歴史情報を抽出できない。ここではコア領域の下限を、統計的に満足できる数の単一塩基多型 (SNP, single nucleotide polymorphism) サイトが含まれるものと定義する。100程度の SNP サイトがあることが望ましいとすれば、塩基数では 10 kb 程度が下限となる。コア領域を特定するには、以下に述べるバーコード表示や連鎖非平衡の情報を用いる。コア領域が決まれば、コア変異型とコア祖先型に連鎖して保有されている SNP サイトの多様性を別々に見積もることができる。コア変異型連鎖グループ内の多様性を内部多様性 (Slatkin and Rannala, 2000) といい、その割合を F_c と定義する。 F_c が小さければ内部多様性は低く、したがってコア変異の歴史は浅いと帰結できる。しかし、歴史が浅いにもかかわらずコア変異の頻度が低くないことがポイントである。中立な場合には、頻度と変異の年齢には正の相関がある (Kimura and Ohta, 1973)。頻度が高いにもかかわらず内部多様性が低く年齢が若いと判断できれば、コア変異は中立ではなく正の自然選択が作用して周辺のコア領域を選択浄化していると結論することになる。

2. バーコード表示と F_c 統計量

ある集団からサンプルした n 本の染色体ゲノムに関して、 S 個の SNP サイトからなるデータを $(0,1)$ マトリックス $\{\chi_{kl}\}$ で表現する。ここで $1 \leq k \leq S$ と $1 \leq l \leq n$ であり、 $\chi_{kl} = 1$ (または 0) は l 番目の染色体の k 番目の SNP サイトが変異型 (または祖先型) であるようにマトリックスの要素を定義してある。したがって、

$$n_k = \sum_{l=1}^n \chi_{kl} \quad (1)$$

は k 番目の SNP サイトにあるサンプル中の変異型の数である。また、

$$n_{rk} = \sum_{l=1}^n \chi_{rl} \chi_{kl} \quad (2)$$

は r 番目と k 番目の SNP サイトが同時に変異型である数である。以下では、SNP サイト r はコアサイトであるとする。このとき (2) は、コア変異とコア領域内の別サイトにおける連

鎖非平衡の程度 (D) に密接に関係し、

$$D = f_{rk} - f_r f_k \quad (3)$$

となる (ここで、 $f_{rk} = n_{rk}/n$ 、 $f_k = n_k/n$ 、 $f_r = n_r/n$)。この D やその関数はバーコード表示とともにコア領域の推定に用いることができる。

本研究における検出法の特徴は、まず (1) の n_k に基づき各 SNP サイトをその変異数に応じて8分類することにある。勿論、 $1 \leq n_k \leq n - 1$ である。 $n_k = 1$ はサンプル中に変異が1個しかないサイト k であり、そのようなサイト (シングルトン) の集まりを単独でクラス1と分類する。次のクラス2は、 $n_k = 2$ (ダブルトン) と $n_k = 3$ (トリプルトン) からなる SNP サイトの集まりである。クラス3のサイトは $4 \leq n_k \leq 9$ を満たす。以下 $n > 503$ のサンプルに対してクラス8まで分類するが、この仕方はもともと各クラスに属する SNP サイト数が、個体数が一定のとき期待される標準中立モデルの理論結果 (ほぼ同数) になるようにグループ化したものだ。これは大きな n_k はデータでは稀にしか実現されないことによる。図1は実例である。ここで $n = 1008$ である。8つのクラスにおける n_{rk} の数を赤バーで、 $n_k - n_{rk}$ の数をグレーバーで表示している (Fujito et al., 2018a, b)。したがって、赤とグレーを足したバーの高さが n_k に対応している。中央の白抜き部分がコア領域であり、コアサイトはその右端から1/3程度に位置する。コア領域は前述した通り連鎖を指標に定義しているので、その領域内の SNP サイトの間には強い連鎖関係がある。このバーコード表示から、コア領域内のクラス3~6では赤バーが乏しいことが読み取れる。これはコア変異に連鎖した変異が少なく内部多様性の低下が顕著であることに対応している。

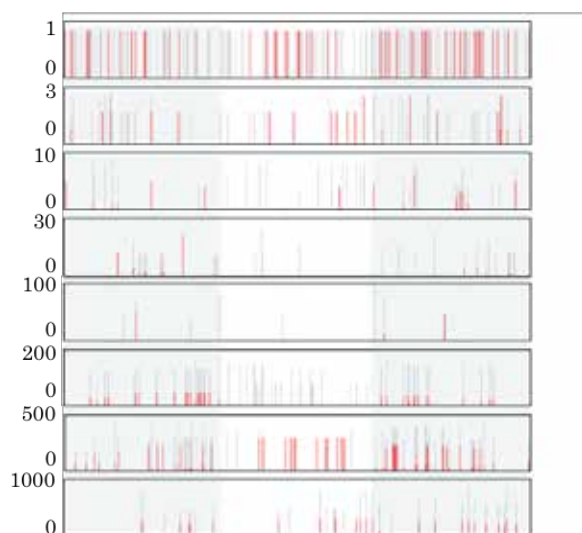
コア領域内の内部多様性を定量化するために、前述の F_c を次のように定義する。

$$F_c = \frac{\sum_{k \in c} n_{rk}}{\sum_{k \in c} n_k} \quad (4)$$

(4) 式で分子と分母にある和は、指定するクラスにあるすべての SNP サイト k についてとる。分子はコア変異型に連鎖したコア領域内の変異の総数であり、分母は単に変異の総数を表す。しかし (4) のクラスがコア変異の属しているクラス自身やそれより上位のクラスの場合、内部多様性を測定することにはならなくなる。コア変異が属するクラスより低位のク

ラスにおける和をとることが肝要である。また、クラス1と2には多数の赤バーがある。これはこれらのクラスの変異は、選択浄化という短い期間にも蓄積していることを示す。あらかじめ(4)から除外することも可能であるが、手続きが煩雑になるためにこの処理は行わないこととしている。実際 SNP サイトにクラス1～3の変異が新たに生じていても、(4)式の分母で考察している変異の総数は桁違いに大きいため除外措置の影響は小さい。逆にこうした低位のクラスにおける変異の存在は、選択浄化が作用してきた期間を示す指標として活用するのが適切である。図1の例ではコア変異（現在のコピー数が349）はクラス7に属するので、 F_c はクラス6以下の変異について推定する。このとき推定 F_c 値はわずか1.5%にしかならない。これは選択浄化がない場合に期待される $F_c = 35\%$ に比して極めて小さい。

図1。SNPデータのバーコード表示（上から下にクラス1から8まで）。各クラスの縦軸のスケールが異なることに注意。中央の白抜き部分（全体の1/3相当）がコア領域で大きさは18 kbに相当する。



3. F_c 統計量の分布

(4) 式で定義した F_c 統計量が従う分布は理論的にはわかっていない。ここではコアレセ
ンス理論を活用したシミュレーションによる検討結果を示す。基準となる中立な場合でも、
ボトルネック期間の人口減少や農業革命以降の人口増大などのデモグラフィックな要因に
鈍感な統計量が好ましいが、その一方では選択浄化に対して敏感であるべきである。図2は
中立な場合の F_c の分布である。個体数が一定のモデルとヒト集団のデータに基づいた個体数
変動のモデル (Schaffner et al., 2005; Terhorst et al., 2017) が比較してある。両者の分布が類似
していることは、個体数変動のようなデモグラフィックな要因の F_c 統計量へ及ぼす影響が小
さいことを示す。また、分布の幅が0から1近くまでに及び、非常に広いことに特徴がある。

これに対して、ソフト選択浄化が作用すると F_c の分布は大きく変化し、小さな分布幅しか
もたなくなる。これは進行中 (現在のコア変異頻度35%) のソフト選択浄化でも内部多様性
が著しく低下していることを示す (図3)。このように F_c 統計量は選択作用に敏感であり、
その検出に適している。

図2。コア変異の現在頻度が35%のときの、中立で個体数一定の標準モデル (グレー) と個
体数変動モデル (スカイブルー) における F_c の分布。標準中立モデルにおいて第一種の過誤
率 α を1%としたときの F_c 閾値は、3.8%でありデータからの推定値 $F_c = 1.5\%$ の2.5倍である。

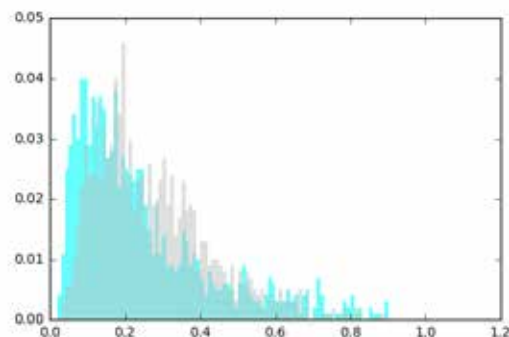
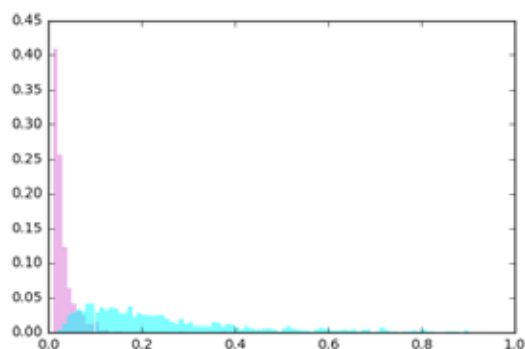


図3。コア変異の初期頻度が0.8%、現在頻度が35%のときのソフト選択浄化における F_c の分布（ピンク）と図2の中立個体数変動モデルでの F_c の分布（スカイブルー）との比較。用いたシミュレーターは Kern and Schrider (2016)の discoal である。



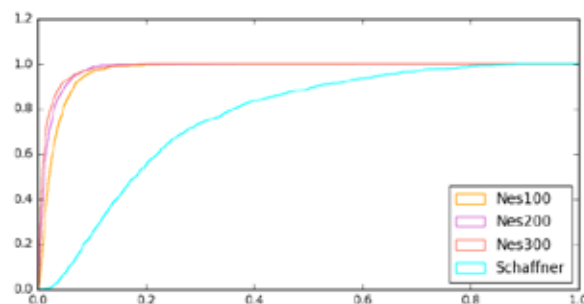
4. 結論と議論

ここで報告した進行中ソフト選択浄化を F_c 統計量で検出する方法は、デモグラフィックな要因に対しては頑強であるが、選択浄化作用には敏感でありその検出パワーは高い(図4)。これらは正の自然選択を検出する方法としては望ましい性質である。しかし、 F_c 統計量はコア変異の初期頻度と現在頻度の両方に強く依存する。とくにソフト選択浄化の場合、初期頻度が高いと F_c 統計量による検出は有効ではなくなる。しかし、この点は検出法の問題というよりは、ソフト選択浄化に係る本質的な課題である。その上実際には、初期頻度自体が推定困難な量である。これはハードとソフトの区別を、SNP データからどのように判断できるかという問題でもある (Schrider and Kern 2017)。また、現在頻度が高いと相対的に大きな F_c 値をとりうるため、 F_c の統計的有意性に係る閾値は一概には設定できない。実際のデータを踏まえてその都度シミュレーションで設定する不便さがあるが、これらは今後の課題として残されている。例えば、ハード選択浄化の典型例である乳糖不耐の原因変異は、ヨーロッパでの現在頻度が51%である。このときの F_c の累積分布や第一種の過誤率 α を1%としたときの閾値は図4の場合と異なる(標準中立モデルでの閾値は7%をこえる)。実際の推定 F_c 値は0.6%しかなく選択の作用を顕著に示しているが、それでもその判定には新たなシミュレー

ションが必要となる。

コア領域に関するシミュレーションでは遺伝的組換えの影響を無視してきた。この仮定は、ハード選択浄化と異なりソフト選択浄化ではその全過程が多型的でありうるためコア変異の初期頻度とともに留意すべき点である。

図4。初期頻度0.8%，現在頻度35%のときのソフト選択浄化における F_c の累積分布（discoalに基づくシミュレーション）。Schaffner et al. (2005)におけるデモグラフィックモデルで中立な場合（スカイブルー）に対して、3本の赤い線はコア変異に対する正の自然選択の強さ(s) \times 集団の大きさ(N_e)を表す。ここでは $N_e s = 100, 200, 300$ 。第一種の誤り率(α)を1%と設定すると、このときの F_c の閾値は中立な場合の分布から3.8%となる。選択浄化を見過ごす過誤を第二種の誤り β とすればパワーは $1 - \beta$ である。 $\alpha = 0.01$ のとき $\beta \leq 0.15$ であることから F_c のパワーは ≥ 0.85 である。選択圧が強ければ強いほど当然検出パワーはあがる。



謝辞

本研究は、総合研究大学院大学の藤戸尚子博士と颯田葉子博士および九州大学の早川敏之博士との共同研究の成果であることを記して謝辞に代える。

引用文献

- Fan, S., Hansen, M. E., Lo, Y., and Tishkoff, S. A. (2016) Going global by adapting local: A review of recent human adaptation. *Science* **354**, 54-59.
- Fujito, N. T., Satta, Y., Hane, M., Matsui, A., Yashima, K., et al. (2018a) A mental adaptation revealed by *ST8SLA2* gene in anatomically modern humans. (in preparation)
- Fujito, N., T., Satta, Y., Hayakawa, T., and Takahata, N. (2018b) A new inference method for ongoing selective sweep. (in preparation)
- Hermisson, J., and Pennings, P. S. (2005) Soft sweeps: molecular population genetics of adaptation from standing genetic variation. *Genetics* **169**, 2335-2352.
- Kern, A. D., and Schrider, D. R. (2016) discoal: flexible coalescent simulations with selection. *Bioinformatics* **32**, 3839-3841.
- Kimura, M., and Ohta, T. (1973) The age of a neutral mutant persisting in a finite population. *Genetics* **75**, 199-212.
- Maynard Smith, J., and Haigh, J. (1974) The hitchhiking effect of a favorable gene. *Genet. Res.* **23**, 23-35.
- Schaffner, S. F., Foo, C., Gabriel, S., Reich, D., Daly, M. J., and Altshuler, D. (2005) Calibrating a coalescent simulation of human genome sequence variation. *Genome Res.* **15**, 1576-1583.
- Schrider, D. R., and Kern, A. D. (2017) Soft sweeps are the dominant mode of adaptation in the human genome. *Mol. Biol. Evol.* **34**, 1863-1877.
- Slatkin, M., and Rannala, B. (2000) Estimating allele age. *Annu. Rev. Genomics Hum. Genet.* **1**, 225-249.
- Terhorst, J., Kamm, J. A., and Song, Y. S. (2017) Robust and scalable inference of population history from hundreds of unphased whole genomes. *Nat. Genet.* **49**, 303-309.

An inference method for ongoing selective sweep

Naoyuki Takahata

The Graduate University for Advanced Studies (Sokendai)

Abstract: A simple method was developed to detect signatures of ongoing selective sweep in single nucleotide polymorphism (SNP) data. Based largely on the traditional site frequency spectrum (SFS), this method additionally incorporates linkage disequilibrium (LD) between pairs of SNP sites and uniquely represents both SFS and LD information as hierarchical “barcodes.” This barcode representation allows the identification of a hitchhiking genomic region surrounding a putative target site of positive selection, or a core site. Sweep signals at linked neutral sites are then measured by the proportion (F_c) of derived alleles within the hitchhiking region or the core region that are linked in the derived allele group defined at the core site. In measuring F_c or intra-allelic variability in an informative way, certain conditions for derived allele frequencies are required. Coalescent simulators with and without positive selection are used to assess the false positive and false negative rates of the F_c statistic. The method is powerful and can be used to identify SNP sites responsible for ongoing selective sweep.

文化進化の 0,1-ベクトルモデルについて

青木健一

明治大学研究知財戦略機構

1. 導入

まず、「文化」を次のように定義する。個体学習（試行錯誤など）によって創出され、社会学習（模倣など）によって伝達される情報、およびこの情報に基づく行動や行動の産物と。

この定義に即した最も一般的な文化進化のモデルが、0,1-ベクトルモデル (Strimling et al. 2009) である。このモデルは、一定の大きさ N の有限集団と無数の相異なる文化要素を仮定する。集団に所属する各人（各個体）の状態は、所持する文化要素については1を、所持しない文化要素については0を要素とするベクトルによって表現される。このモデルは、集団遺伝学の中立無限座位モデル (Kimura 1969) を基礎とし、文化現象に適用するための幾つかの工夫が加えられている。まず、新生児は無知 (naïve) であるため、その状態がすべて0からなるベクトルで表されている。次に、突然変異との類似で（個体学習による）イノベーションが仮定されており、これによって新しい文化要素が供給される。最後に、模範者が所持する文化要素を新生児が習得できない場合を考慮して、不正確な社会学習に伴う伝達効率 β ($0 \leq \beta < 1$) が定義されている。なお、社会学習の間違いなどによって情報が創出される場合もありうるが (Henrich 2004)、0,1-ベクトルモデルではこれらの事態を考慮しない。以下、このモデルに関する最新の解析結果を要約する (Fogarty et al. 2015, 2017; Aoki 2018)。

2. スペクトルによる解析

0,1-ベクトルモデルは、スペクトル P_l ($1 \leq l \leq N$) を変数として解析すると便利である。スペクトル P_l とは、 N 人中 l 人が所持する相異なる文化要素の数である。その期待値を

\bar{P}_l とする。生活史が Moran (1958) の出生死亡連鎖に従い、各文化要素が独立に振る舞うと仮定すれば、1 時歩 (time step) 後の期待値 \bar{P}'_l は

$$\bar{P}'_l = \bar{P}_{l-1}^* b_{l-1} (1 - d_{l-1}) + \bar{P}_l^* [b_l d_l + (1 - b_l)(1 - d_l)] + \bar{P}_{l+1}^* (1 - b_{l+1}) d_{l+1} \quad (1a)$$

なる差分方程式 ($b_0 = 0, \bar{P}_{N+1}^* = 0$) で与えられる (Fogarty et al. 2015, 2017)。ただし、

$$\bar{P}_1^* = \bar{P}_1 + \mu, \bar{P}_l^* = \bar{P}_l \quad (2 \leq l \leq N) \quad (1b)$$

は N 人の年長者によるイノベーションの効果を表す。つまり、 \bar{P}_l^* ($1 \leq l \leq N$) はイノベーション直後のスペクトルの期待値である。

ここに、 μ は時歩当たり N 人当たり、または世代当たり 1 人当たりのイノベーション率である。また、 b_l は l 人が所持するそれぞれの文化要素について、新生児がこれを習得する確率であり、 d_l は l 人が所持するそれぞれの文化要素について、これを所持する年長者が死亡する確率である。本報告では文化要素の所持・不所持によって生存や繁殖に差がない (個体レベルの淘汰がない) と仮定しているので、 $d_l = l/N$ となる。一方、 b_l は文化要素の伝達様式に依存する (下記参照)。

上記条件のもとで、イノベーションによる供給、不正確な伝達による消失、および集団の有限性による浮動が釣り合った平衡状態で

$$\begin{aligned} \hat{\bar{P}}_1 &= \mu \frac{1}{(1-b_1)d_1} - \mu \\ \hat{\bar{P}}_l &= \mu \frac{\prod_{i=1}^{l-1} b_i (1-d_i)}{\prod_{i=1}^l (1-b_i) d_i}, \quad 2 \leq l \leq N \end{aligned} \quad (2)$$

が成り立つ (Aoki 2018)。

3. C_{pop} および C_{ind}

スペクトルに含まれる情報を要約した変数を2つ定義する。まず、集団中に含まれる相異なる文化要素 (少なくとも1人が所持する文化要素) の数は、

$$C_{pop} = \sum_{l=1}^N P_l \quad (3)$$

である。また、1人当たりの平均的な文化要素の数は、

$$C_{ind} = \frac{1}{N} \sum_{l=1}^N lP_l \quad (4)$$

である。(3) 式または (4) 式に (2) 式を代入すれば、それぞれの変数の平衡状態における期待値 \hat{C}_{pop} または \hat{C}_{ind} が求まる。

Oswalt (1976) 掲載の食料獲得用具の種類数は、 C_{pop} に対応すると考えられる。

4. ランダム斜行伝達、垂直伝達

ランダム斜行 (random oblique) 伝達とは、新生児が N 人の年長者の中の1人をランダムに選んで、その模範者が所持する各文化要素をそれぞれ独立に確率 β で習得する様式である。この場合、 N 人の年長者の中の i 人が所持する文化要素について

$$b_i = \beta \frac{i}{N} \quad (5)$$

であり、これと前述の $d_i = i/N$ を (2) 式に代入すると

$$\begin{aligned}\hat{P}_1 &= \mu N \frac{N}{N-\beta} - \mu \\ \hat{P}_l &= \frac{\mu N \beta^{l-1}}{l} \prod_{i=1}^l \frac{N+1-i}{N-\beta i}, \quad 2 \leq l \leq N\end{aligned}\tag{6}$$

を得る。

垂直 (vertical) 伝達とは、生物学的な親が所持する文化要素が新生児に伝達される様式である。新生児が片方の親をランダムに選んで模範者とするならば、ランダム斜行伝達と垂直伝達の効果が区別できない。

ところで、ランダム斜行伝達 (または垂直伝達) の場合、上記とは別の直接的な導出により

$$\hat{C}_{ind} = \mu \left(\frac{1}{1-\beta} - \frac{1}{N} \right)\tag{7}$$

であることが示せる。(7) 式は、集団の大きさ N が余り小さくない限り、 \hat{C}_{ind} が N に依存しないことを示している。一方、(3) 式に (6) 式を代入して求めた \hat{C}_{pop} は、 N と直線的な増加関係にある。

5. 選択性を伴う伝達様式

文化は社会学習による情報伝達で継承される。遺伝子の複製による情報伝達と大きく異なる点は、様々な伝達経路が存在すること、および文化要素の習得に選択性 (bias) が伴うことである。ベストオブ K (best-of- K) とは、新生児が N 人の年長者の中から K 人をランダムに選び、その K 人の年長者の少なくとも 1 人が所持する各文化要素をそれぞれ独立に確率 β で習得する伝達様式である。この場合、 N 人の年長者の中の i 人が所持する文化要素について

$$b_i = \beta \left\{ 1 - \binom{i}{0} \binom{N-i}{K} / \binom{N}{K} \right\} \quad (8)$$

ただし、 $\binom{x}{y} = \frac{x(x-1)\cdots(x-y+1)}{y(y-1)\cdots 1}$ で、 $l > N-K$ ならば $b_l = \beta$ となる。

次に、同調 (conformist) 伝達とは、多数派が所持する文化要素を選択的に習得する様式である。反同調 (anticonformist) 伝達では逆に、少数派が所持する文化要素に選好性が示される。今、新生児が N 人の年長者の中から K 人をランダムに選ぶとする。 N 人の年長者の中の i 人が所持する文化要素について言うならば、この K 人の中ちょうど j 人がこれを所持する確率は、

$$h(j; K, N, i) = \binom{i}{j} \binom{N-i}{K-j} / \binom{N}{K} \quad (9)$$

なる超幾何分布によって与えられる。ここで、 $K \geq 4$ が偶数ならば

$$b_i = \beta \left\{ \sum_{j=0}^{K/2-1} h(j; K, N, i) j \varepsilon + h(K/2, K, N, i) / 2 + \sum_{j=K/2+1}^K h(j; K, N, i) [1 - (K-j) \varepsilon] \right\} \quad (10a)$$

$K \geq 3$ が奇数ならば

$$b_i = \beta \left\{ \sum_{j=0}^{(K-1)/2} h(j; K, N, i) j \varepsilon + \sum_{j=(K+1)/2}^K h(j; K, N, i) [1 - (K-j) \varepsilon] \right\} \quad (10b)$$

と置く (Aoki et al. 2011)。そうすると、 $\varepsilon = 1/K$ ならば (10) 式はランダム斜行伝達と一致し、

$\varepsilon < 1/K$ の場合が同調伝達、 K が偶数で $1/K < \varepsilon < 2/(K-2)$ または K が奇数で

$1/K < \varepsilon < 2/(K-1)$ の場合が反同調伝達に相当する。

6. 様々な伝達様式のもとでのスペクトルの平衡値

$N = 20, \beta = 0.9, \mu = 0.1$ を仮定し、上記公式を用いて計算したスペクトルの平衡値を下記に棒グラフで示す。ただし、一対多伝達については上記公式 (2) が適用できないため、個体ベースシミュレーションによってスペクトルを求めた。ここに、一対多伝達とは、特別な年長者が1人存在し、この年長者が存命中に生まれた新生児が全員この年長者を模範とする状況を指す。スペクトルが、伝達様式によって質的（棒の配置）にも量的（棒の高さ）にも大きく異なることが図から読み取れる。ちなみに、 $N = 20$ は狩猟採集民の小さなバンドの大きさである。

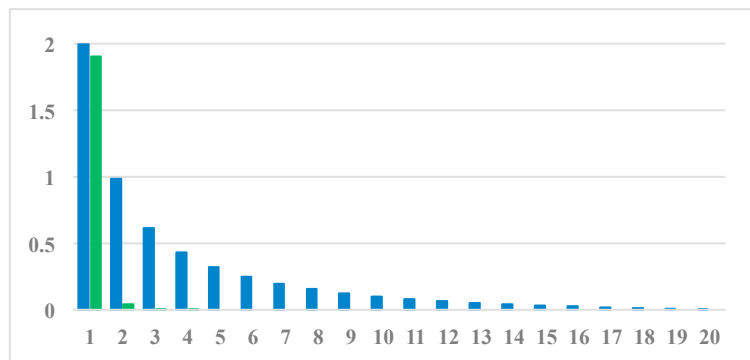


図1. 青：ランダム斜行. 緑：同調 ($K = 5, \varepsilon = 0.01$)

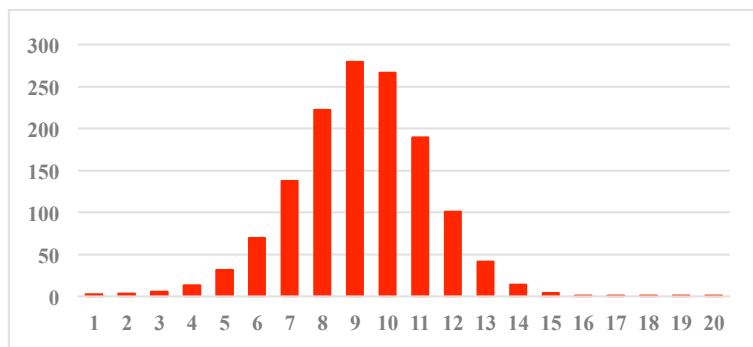


図2. 反同調 ($K=5, \varepsilon=0.49$)

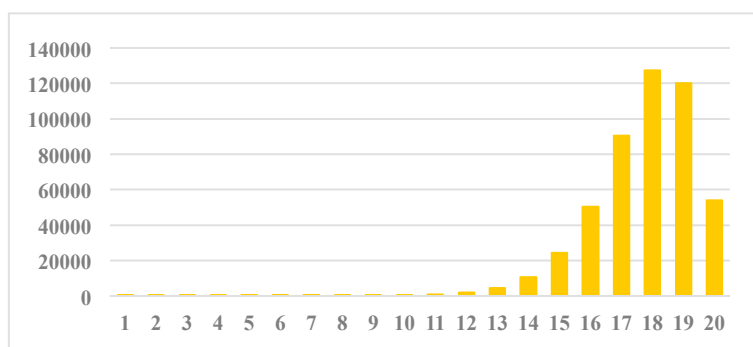


図3. ベストオブK ($K=2$)

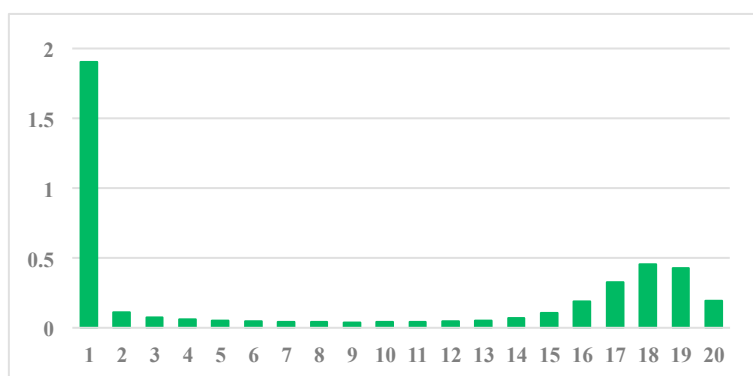


図4. 一対多

7. 人口の増減

スペクトルの期待値に関する差分方程式 (1) を改変することにより、人口が増減する状況

も扱うことができる。年長者の死亡が伴わない時歩の場合、 $d_l = 0$ なので

$$\bar{P}'_l = \bar{P}^*_{l-1} b_{l-1} + \bar{P}^*_l (1 - b_l) \quad (11)$$

を得る。一方、新生児が生まれない時歩においては $b_l = 0$ なので

$$\bar{P}'_l = \bar{P}^*_l (1 - d_l) + \bar{P}^*_{l+1} d_{l+1} \quad (11)$$

となる。なお、 S 時歩ごとに1人増えたり減ったりするならば、世代当たりの人口増加率および減少率は、それぞれ $r = 1/S$ および $r = -1/S$ である。

8. モデルの別解釈と複数集団の系統関係への応用

本稿で紹介したモデルは、一つの集団を構成する各人に、先ほど説明した方法で0, 1-ベクトルを対応させる。一方、複数の集団を比較する実証的な研究で、それぞれの集団の文化的な状態を(有限) 0, 1-ベクトルで表現する手法が、しばしば用いられている(Pagel 2009; Jordan & O'Neill 2010; Mathew & Perreault 2015 など)。たとえば、Pagel (2009) は、Swadesh (1952) の基本語彙一覧を0, 1-ベクトル化し、インドヨーロッパ語族87言語の系統関係を推定している。

また、Mathew & Perreault (2015) は、北西アメリカ先住民の技術、物質文化、婚姻などに関する集団ごとのデータ(Jorgensen 1980)を0, 1-ベクトル化し、これらの集団にわたる文化要素の分布について、文化的系統関係、集団間の地理的距離、および生態条件の影響を調べている。そして、文化的系統関係が最も重要な要因であると結論している。

ところで、本稿モデルの中の垂直伝達(ランダム斜行伝達)の理論は、集団の分岐と消滅の過程に転用できる。つまり、時歩ごとにランダムな親集団から子集団が分派し、親集団に存在した各文化要素がそれぞれ独立に確率 β で子集団に受け継がれると考える。また、一つの集団が分岐するたびに、別の集団が一つランダムに消滅するわけである。(集団数の増

減がある場合は、前節のやり方で扱える)もし、文化的系統関係が重要であり、垂直伝達の理論が適用できるならば、図1の青の棒グラフのようなスペクトルが期待されるはずである。ただし、 N は比較している社会の数(Mathew & Perreault 2015の場合、 $N = 172$)である。実際、中村光宏氏(本計画研究班研究協力者)がMathew & Perreault (2015)に基づいて計算したスペクトルは、図1の青の棒グラフと定性的な整合性が見られた。

引用文献

- Aoki K (2018) On the absence of a correlation between population size and “toolkit size” in ethnographic hunter-gatherers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, in press.
- Aoki K, Lehmann L, & Feldman MW (2011) Rates of cultural change and patterns of cultural accumulation in stochastic models of social transmission. *Theoretical Population Biology* 79, 192-202.
- Fogarty L, Wakano JY, Feldman MW, Aoki K (2015) Factors limiting the number of independent cultural traits that can be maintained in a population. In Mesoudi A, & Aoki K (eds.) *Learning Strategies and Cultural Evolution during the Palaeolithic*, pp 9-21. Springer, Tokyo.
- Fogarty L, Wakano JY, Feldman MW, Aoki K (2017) The driving forces of cultural complexity: Neanderthals, modern humans, and the question of population size. *Human Nature* 28, 39-52.
- Henrich J (2004) Demography and cultural evolution: how adaptive cultural processes can produce maladaptive losses—the Tasmanian case. *American Antiquity* 69, 197-214.
- Jordan P, O'Neill S (2010) Untangling cultural inheritance: language diversity and long-house architecture on the Pacific northwest coast. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365, 3875-3888.
- Jorgensen JG (1980) *Western Indians: Comparative Environments, Languages, and Cultures of 172 Western American Indian Tribes*. WH Freeman, San Francisco.
- Mathew S, & Perreault C (2015) Behavioural variation in 172 small-scale societies indicated that social learning is the main model of human adaptation. *Proceedings of the Royal Society B* 282, 20150061.

Pagel M (2009) Human language as a culturally transmitted replicator. *Nature Reviews Genetics* 10, 405-415.

Strimling P, Sjöstrand J, Enquist M, & Eriksson K (2009) Accumulation of independent cultural traits. *Theoretical Population Biology* 76, 77-83.

Swadesh M (1952) Lexico-statistic dating of prehistoric ethnic contacts: with special reference to North American Indians and Eskimos. *Proceedings of the American Philosophical Society* 96, 453-463.

On the 0,1-vector model of cultural evolution

Kenichi Aoki

Meiji University

Abstract: The 0,1-vector model is the most general model of cultural evolution currently available for independent cultural traits (Strimling et al. 2009; Fogarty et al. 2015, 2017). Here I summarize new analytical results for the frequency spectrum (i.e. the distribution of the numbers of distinct cultural traits of given “popularities”) at equilibrium that are applicable with random oblique, vertical, conformist, anticonformist, or best-of-K transmission (Aoki 2018). The number of distinct cultural traits in the population and the average number of cultural traits carried by an individual can be expressed in terms of this spectrum. I then argue that the results for vertical transmission can also be used in cultural phylogenetic analysis, where the unit is the society rather than the individual.

Aoki K (2018) On the absence of a correlation between population size and “toolkit size” in ethnographic hunter-gatherers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, in press.

Fogarty L, Wakano JY, Feldman MW, Aoki K (2015) Factors limiting the number of independent cultural traits that can be maintained in a population. In Mesoudi A, & Aoki K (eds.) *Learning Strategies and Cultural Evolution during the Palaeolithic*, pp 9-21. Springer, Tokyo.

Fogarty L, Wakano JY, Feldman MW, Aoki K (2017) The driving forces of cultural complexity: Neanderthals, modern humans, and the question of population size. *Human Nature* 28, 39-52.

Strimling P, Sjöstrand J, Enquist M, & Eriksson K (2009) Accumulation of independent cultural traits. *Theoretical Population Biology* 76, 77-83.

リスク回避的な社会学習による文化進化：第三者罰を一例として

中村 光宏

明治大学

1 はじめに

新人が拡散したひとつの重要な要因として、ヒトは協力が得意な種であるという事実が挙げられる。さまざまな生物において協力行動が観察される中、ヒトの協力行動が特徴的なのは、たとえば、社会規範や制度といった社会メカニズム—非協力的な規範逸脱者は集団内の第三者から罰されることによって逸脱することのインセンティブが小さくなる—によって自らに協力を仕向けるような文化を発展させてきた点である (Ostrom, 1990; Boyd & Richerson, 1992; Fehr & Fischbacher, 2004; Henrich *et al.*, 2006)。文化は社会学習によって継承される (Henrich & Richard, 2003; Boyd *et al.*, 2011; Mesoudi, 2011)。社会学習は認知的なプロセスであり、ヒトの認知の持つ制約やバイアスの影響を色濃く受けていると考えられる (Mesoudi, 2011)。本報告では、この点—認知的なバイアスは文化進化にどのような影響を及ぼすか—を、第三者罰を例として理論的に考察してみたい。

罰したり罰されたりすることはリスクを伴う。またリスク回避傾向はヒトを含む動物に広く観察される。したがって、罰の文化進化はリスクに対する認知—リスク感受性—の影響を受けてきたと考えられる。たとえばこれを利用した歴史的な社会制度として、見せしめのために行われる公開処刑がある。盗人が釜茹でにされた様子を見れば、たとえ捕まるリスクが小さかったとしても、とても悪事を働く気にはなれないだろう。リスク感受性は効用関数によって表現できるので、リスク感受性を考慮した文化進化をモデル化するには、効用関数を用いて拡張した進化ゲームダイナミクスを考えればよい。

2 モデル

2.1 効用関数

個体数が無限である集団での社会学習ダイナミクスを考えたい。個体は他個体から戦略を学習するが、このとき、よく仮定される期待利得ではなく、効用の大きな戦略をより模倣しやすいと仮定する。ある戦略の効用は、その戦略を採用したときのリスク—すなわち利得の分散—も反映する。戦略 s を採用しているときの利得が確率変数 R で与えられたとき、その効用を

$$u_s = \frac{1}{\beta} \log \mathbb{E} [e^{\beta R}] \quad (1)$$

と定義する。ここで $\mathbb{E}[\cdot]$ は期待値を表す。式 (1) はよく知られている指数関数型の効用関数であり (Pratt, 1964; Howard & Matheson, 1972; Coraluppi & Marcus, 1999; Mihatsch & Neuneier, 2002), β が小さければ

$$\mathbb{E} [R] + \frac{\beta}{2} \text{Var} [R] + O(\beta^2) \quad (2)$$

のように展開できる。ここで第 1 項は利得の期待値、第 2 項は利得の分散に比例した量 ($\text{Var}[\cdot]$ は分散を表す) である。したがって、もし $\beta = 0$ ならば、効用は正しく期待利得となり、リスク中立的な効用関数である。また、 $\beta < 0$ なら第 2 項によって効用が減るので、このときはリスク回避的、 $\beta > 0$ なら第 2 項によって効用が増えるので、リスク選好的な効用関数である。

2.2 第三者罰を伴う社会的ジレンマゲーム

無条件協力者 (C)、無条件非協力者 (D)、協力者かつ罰行使者 (P) の 3 戦略のゲームを考える。集団のうち C 戦略を採用している個体の割合を x , D の割合を y , P の割合を z とする ($x + y + z = 1$)。時々刻々とランダムに 3 個体が集まって、そのうち 2 個体が弱い囚人のジレンマゲーム

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} C & D \end{array} \\ \begin{array}{c} C \\ D \end{array} & \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ T & 0 \end{bmatrix} \end{array} \quad (3)$$

(ただし $T > 1$) を行う。このゲームにおいて、C と P 戦略の個体は協力 (C) を選び、D 戦略の個体は非協力 (D) を選ぶ。残った 1 個体は傍からこれを観察する。この個体の戦略がもし P なら、D を選んだ個体を、コスト $C (> 0)$ をかけて罰する機会が与えられる。罰された個体の利得は $F (> 0)$ だけ減る。

罰行使者がどのようなルールにしたがって非協力者を罰するかについて、いくつか可能性が考えられる。たとえば D を選んだ個体を全て罰するルール (ALL 型と呼ぶ) だと、罰するコストがかかりすぎるかもしれない。D を選んだ個体から 1 個体だけ罰するルール (ONE 型) も考えられる。これは見せしめとしての働きを持つ。また、ゲームの参加者が相互非協力なら実害がないので罰する必要がなく、協力的な個体に対して一方向的に非協力をを行った個体のみ罰するというルール (ONE-SIDED 型) も考えられる。図 1 はこれら 3 つのルールの模式図である。

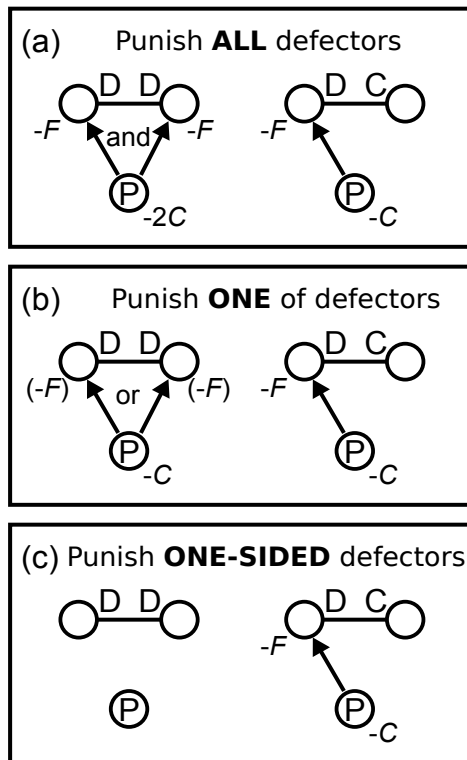


図 1: 第三者罰を行う際の 3 つのルール。空円でゲームの参加者, 中に P と書いた円で罰行使者を表す。(a) ALL 型。(b) ONE 型。(c) ONE-SIDED 型。

2.3 社会学習ダイナミクス

社会学習ダイナミクスはレプリケーター-ミュートータ系を仮定する (Page & Nowak, 2002; Hadeler, 1981; Bomze & Burger, 1995)。戦略 C, D, P の効用をそれぞれ u_C , u_D , u_P とすると,

$$\dot{x} = x f_C (1 - \mu) + y f_D \frac{\mu}{2} + z f_P \frac{\mu}{2} - x \langle f \rangle, \quad (4a)$$

$$\dot{y} = y f_D (1 - \mu) + z f_P \frac{\mu}{2} + x f_C \frac{\mu}{2} - y \langle f \rangle, \quad (4b)$$

及び

$$\dot{z} = zf_P(1 - \mu) + xf_C \frac{\mu}{2} + yf_D \frac{\mu}{2} - z\langle f \rangle \quad (4c)$$

にしたがって、各戦略の頻度が時間発展する。ここで

$$\langle f \rangle = xf_C + yf_D + zf_P \quad (5)$$

は平均「適応度」であり、各戦略の「適応度」は

$$f_s = 1 - w + wu_s \quad (6)$$

で与えられる ($s = C, D$, または P)。式 (4) で、 μ は個体が戦略を効用に基つかずランダムに変化させる確率である。また式 (6) で、 w ($0 \leq w \leq 1$) は選択圧を調整するパラメタである。

3 解析

3.1 各戦略の効用

各ゲームにおいて C 戦略の個体が 3 個体のうち選ばれたとき、この個体は確率 $2/3$ でゲームに参加し利得 1 または 0 を確率 \bar{y} もしくは y で得る (ここで $\bar{\cdot} = 1 - \cdot$)。または確率 $1/3$ で残り 2 個体のゲームを観察し、このときは罰しないので利得は変化しない。したがって式 (1) より、C 戦略の効用は

$$u_C = \frac{1}{\beta} \log \left[\frac{2}{3} (\bar{y}e^{\beta \cdot 1} + ye^{\beta \cdot 0}) + \frac{1}{3} e^{\beta \cdot 0} \right] = \frac{1}{\beta} \log \left[\frac{2}{3} (\bar{y}e^{\beta} + y) + \frac{1}{3} \right] \quad (7)$$

である。D 戦略と P 戦略の効用は、罰し方 (図 1) によって異なる。まず ALL 型の場合、それぞれの効用は

$$u_D = \frac{1}{\beta} \log \left[\frac{2}{3} (\bar{y}ze^{\beta(T-F)} + \bar{y}\bar{z}e^{\beta T} + yze^{-\beta F} + y\bar{z}) + \frac{1}{3} \right] \quad (8a)$$

及び

$$u_P = \frac{1}{\beta} \log \left[\frac{2}{3} (\bar{y}e^{\beta} + y) + \frac{1}{3} (\bar{y}^2 + 2y\bar{y}e^{-\beta C} + y^2e^{-2\beta C}) \right] \quad (8b)$$

となる。ONE 型の場合は

$$u_D = \frac{1}{\beta} \log \left[\frac{2}{3} (\bar{y}ze^{\beta(T-F)} + \bar{y}\bar{z}e^{\beta T} + y\frac{z}{2}e^{-\beta F} + y(1 - \frac{z}{2})) + \frac{1}{3} \right] \quad (8c)$$

及び

$$u_P = \frac{1}{\beta} \log \left[\frac{2}{3} (\bar{y}e^{\beta} + y) + \frac{1}{3} (\bar{y}^2 + (1 - \bar{y}^2)e^{-\beta C}) \right] \quad (8d)$$

となる。最後に ONE-SIDED 型の場合は

$$u_D = \frac{1}{\beta} \log \left[\frac{2}{3} (\bar{y}ze^{\beta(T-F)} + \bar{y}\bar{z}e^{\beta T} + y) + \frac{1}{3} \right] \quad (8e)$$

及び

$$u_P = \frac{1}{\beta} \log \left[\frac{2}{3} (\bar{y}e^{\beta} + y) + \frac{1}{3} (\bar{y}^2 + y^2 + 2y\bar{y}e^{-\beta C}) \right] \quad (8f)$$

となる。

3.2 社会学習ダイナミクスの数値解析

式 (7) and (8) を用いて式 (4) を数値的に解析した (図 2)。まずベースラインとして、あるパラメタの組 ($T = 2, C = 1, F = 3, w = 0.1, \mu = 0.01$) を選んだ (図 2(g, h, i))。この設定では、リスク中立的な効用関数 (つまり $\beta = 0$) のもとで無条件非協力者の頻度が大きくなる。これを参照点として、リスクに対する感受性 (β) を変化させたときダイナミクスがどう変化するかを観察した。

まず、極端なリスク回避 ($\beta = -10$) の場合、集団はほぼ協力的な状態で安定となる (図 2(a, b, c))。逆に極端なリスク選好 ($\beta = 10$) の場合、集団はほぼ非協力的な状態で安定となる (図 2(m, n, o))。これらの結果は $\lim_{\beta \rightarrow \pm\infty} u_s$ を調べることで理解できる。状態空間の内部 (つまり $x, y, z > 0$) では $\lim_{\beta \rightarrow -\infty} u_C = 0$, $\lim_{\beta \rightarrow -\infty} u_D = -F$, 及び $\lim_{\beta \rightarrow -\infty} u_P = -2C$ または $-C$ (罰し方に依存して決まる) なので、 β が極端に小さければ、C 戦略の効用がもっとも大きい。同様に $\lim_{\beta \rightarrow \infty} u_C = \lim_{\beta \rightarrow \infty} u_P = 1$ 及び $\lim_{\beta \rightarrow \infty} u_D = T$ なので、 β が極端に大きければ、D 戦略の効用がもっとも大きい。

β がそれほど極端でない値をとるリスク回避 ($\beta = -1$) またはリスク選好 ($\beta = 1$) の場合、結果はそれぞれ、極端な値をとる場合とリスク中立の場合の中間的な様子になる (それぞれ図 2(d, e, f) と図 2(j, k, l))。リスク回避の場合、大多数の無条件協力者 (C) と僅かな罰行使者 (P) とによって、集団は協力的な状態に保たれる。これは、それほど厳しく他個体の行動を監視して罰する必要がないことを意味する。罰し方の 3 つのルールそれぞれの結果のあいだには、大きな違いは観察されなかった。強いて挙げれば、ALL 型と ONE 型のもとでは ONE-SIDED 型よりもより絶対値の小さな β の値で協力者の頻度を大きく保つことができる (図 2(d, e, f))。

4 考察

本報告では、ヒトの認知の文化進化に及ぼす影響について考察するため、一例として、リスク感受性の影響を受けた社会学習ダイナミクスのモデルを用いて第三者罰の文化進化の様子を調べた。結

果を要約すると、もし集団の成員がリスク回避的であれば、大多数の無条件協力者と少しの罰行使者とによって協力が維持されるという効率のよい状態が達成される。逆にもし集団の成員がリスク選好的であれば、無条件非協力者ばかりの非協力的な集団となる。罰し方について、ALL型、ONE型、ONE-SIDED型の3つのモデルを調べたが、結果について大きな違いは観察されなかった。

罰にはコストがかかる。したがって罰は2次のフリーライダー問題であり、なんらかのメカニズムなしには促進・維持されないということは、罰の進化ゲーム研究において指摘されてきたことである (Boyd & Richerson, 1992)。本報告の結果では、集団がリスク回避的であるとき協力が維持された。したがって、リスク回避は2次のフリーライダー問題が解消される要因のひとつであると考えられる。

本報告では、全ての個体が一律に等しいリスク感受性に基づく効用関数にしたがって社会学習を行うと仮定した。このような代表的個人モデルは単純化のしすぎで、現実を考えるには不十分かもしれない。人間は多様なパーソナリティを持っており、リスクに対する態度に関しても例外ではないだろう (Filbeck *et al.*, 2005; Tom *et al.*, 2007)。たとえばリスク選好的な個体は規範逸脱者（非協力者）や罰行使者になりやすいかもしれない。リスク回避的な個体は、規範を逸脱したり罰を行使する（ことによって復讐される等の）リスクを嫌い、穏健な協力者となりやすいかもしれない。

別の懸念として、個体が社会学習によって戦略を変化させる一方でリスク感受性は一定である点もある。しかし、リスク回避傾向はさまざまな生物に観察される普遍的な性質である (Hintze *et al.*, 2015)。第三者罰のようなより高次の行動形質と比べて、リスク感受性にかかる選択圧は相対的に十分大きく、一定だと見做してもよいかもしれない。これは第三者罰のみならず、さまざまな文化形質の進化に影響を持つと予想される。石器や民族誌などの実データに対して、本報告で例示したようなバイアスを受けた文化進化モデルを統計モデルとして適用することで、新人文化の拡散について新たな知見を得ることができるともかもしれない。

参考文献

- BOMZE, I. M. & BURGER, R. (1995). Stability by mutation in evolutionary games. *Games Econ. Behav.* **11**, 146–172.
- BOYD, R. & RICHERSON, P. (1992). Punishment allows the evolution of cooperation (or anything else) in sizable groups. *Ethol. Sociobiol.* **13**, 171–195.
- BOYD, R., RICHERSON, P. & HENRICH, J. (2011). The cultural niche: why social learning is essential for human adaptation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **108**, 10918–10925.
- CORALUPPI, S. P. & MARCUS, S. I. (1999). Risk-sensitive, minimax, and mixed risk-neutral/minimax control of markov decision processes. In: *Stochastic Analysis, Control,*

- Optimization and Applications* (McEneaney, W. M., Yin, G. G. & Zhang, Q., eds.). Boston: Birkhäuser, pp. 21–40.
- FEHR, E. & FISCHBACHER, U. (2004). Third-party punishment and social norms. *Evol. Hum. Behav.* **25**, 63–87.
- FILBECK, G., HATFIELD, P. & HORVATH, P. (2005). Risk aversion and personality type. *J. Behav. Finance* **6**, 170–180.
- HADELER, K. P. (1981). Stable polymorphisms in a selection model with mutation. *SIAM J. Appl. Math.* **41**, 1–7.
- HENRICH, J. & RICHARD, M. (2003). The evolution of cultural evolution. *Evol. Anthropol.* **12**, 123–135.
- HENRICH, J., RICHARD, M., BARR, A., ENSMINGER, J., BARRETT, C., BOLYANATZ, A., CARDENAS, J., GURVEN, M., GWAKO, E., HENRICH, N., LESOROGOL, C., MARLOWE, F., TRACER, D. & ZIKER, J. (2006). Costly punishment across human societies. *Science* **312**, 1767–1770.
- HINTZE, A., OLSON, R. S., ADAMI, C. & HERTWIG, R. (2015). Risk sensitivity as an evolutionary adaptation. *Sci. Rep.* **5**, 8242.
- HOWARD, R. A. & MATHESON, J. E. (1972). Risk sensitive markov decision processes. *Manag. Sci.* **18**, 356–369.
- MESOUDI, A. (2011). *Cultural Evolution: How Darwinian Theory Can Explain Human Culture and Synthesize the Social Sciences*. Chicago: University of Chicago Press.
- MIHATSCH, O. & NEUNEIER, R. (2002). Risk-sensitive reinforcement learning. *Mach. Learn.* **49**, 267–290.
- OSTROM, E. (1990). *Governing the Commons: The Evolution of Institutions for Collective Action*. New York: Cambridge University Press.
- PAGE, K. & NOWAK, M. A. (2002). Unifying evolutionary dynamics. *J. Theor. Biol.* **219**, 93–98.
- PRATT, J. W. (1964). Risk aversion in the small and in the large. *Econometrica* **32**, 122–136.
- TOM, S. M., FOX, C. R., TREPEL, C. & POLDRACK, R. A. (2007). The neural basis of loss aversion in decision-making under risk. *Science* **315**, 515–518.

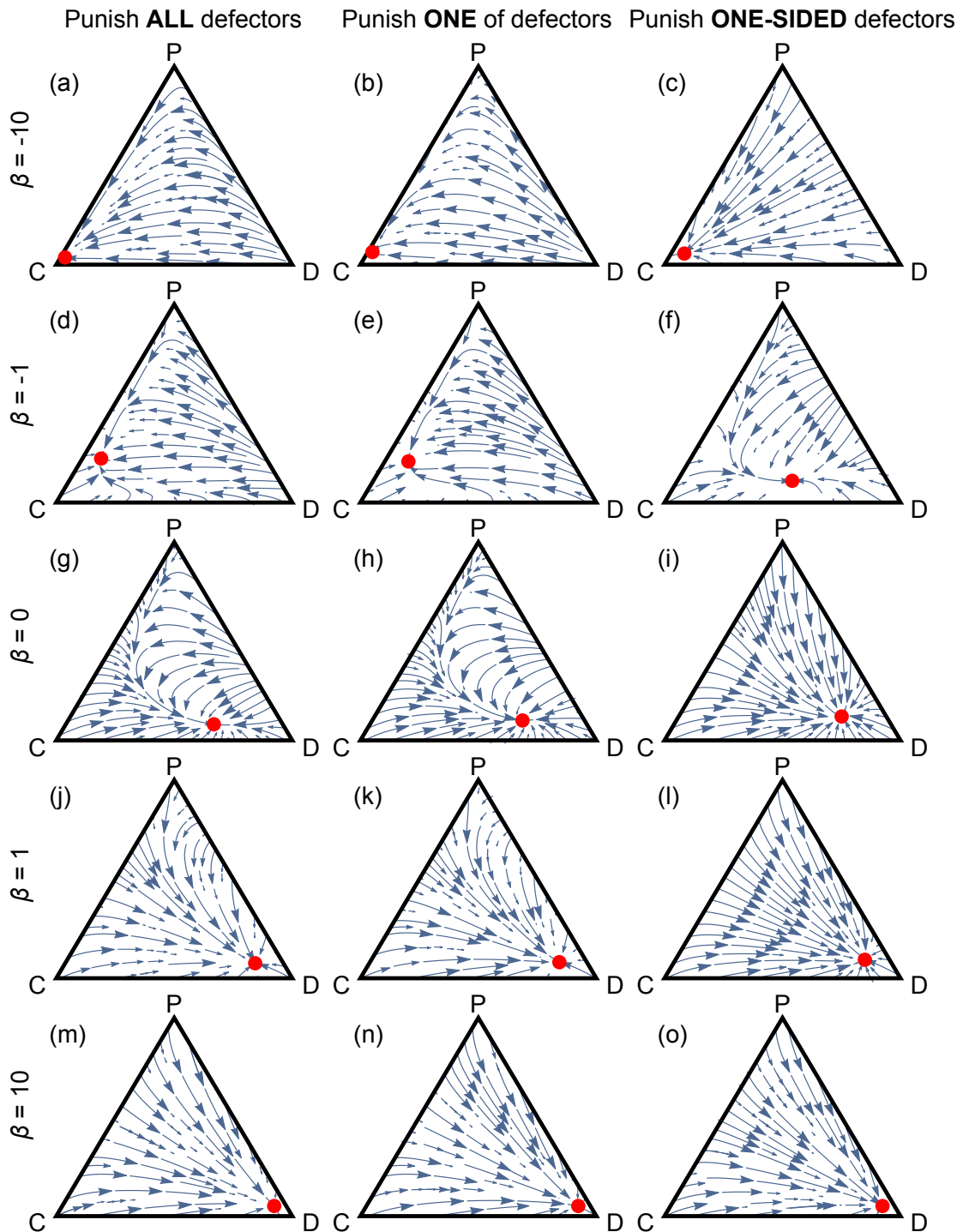


図2: C, D, P 戦略のレプリケータ-ミュートータ系の時間発展。矢印は軌跡を表す。赤点は安定点を表す。(a, d, g, j, m) 型。(b, e, h, k, n) ONE 型。(c, f, i, l, o) ONE-SIDED 型。パラメタは (a-c) $\beta = -10$, (d-f) $\beta = -1$, (g-i) $\beta = 0$, (j-l) $\beta = 1$, (m-o) $\beta = 10$, また全ての場合で $T = 2, F = 3, C = 1, w = 0.1, \mu = 0.01$ とした。

Cultural evolution by risk-sensitive social learning: an example of third-party punishment

Mitsuhiro Nakamura

Meiji University

One reason of the great human expansion should be the fact that humans cooperate. Third-party punishment is a crucial mechanism to promote cooperation in humans, whereas in theory, it is often collapsed by second-order free riders that refrain from punishing at a personal cost. Using the evolutionary game theory, we investigate the effect of risk attitude of individuals on this problem. In our model, individuals select a strategy based on its risk, i.e., the variance of the payoff, as well as its expected payoff. We find that risk-averse individuals achieve stable cooperation with only an occasional punishment or a few of punishers, implying that the gross cost for punishment is significantly low. Because only a few punishers are required to threaten cheaters, the second-order free riding here becomes harmless. On the other hand, risk-prone individuals fail to establish cooperation.

文化の絶滅時間

黒川 瞬

高知工科大学経済・マネジメント学群

1. これまでの先行研究の外観

Moran(1958)は、ランダムな遺伝的浮動のモデルを提案した。戦略は2種類あり、それぞれ戦略 A、B とする。各々のタイムステップで、個体は生まれ、続いて、この新生児以外の個体がランダムに死亡する（出生死滅過程）。

T_j^+ を、戦略 A の個体数が j の時に、次のタイムステップで、戦略 A の個体が 1 個体増える確率とする。同様に、 T_j^- を、戦略 A の個体数が j の時に、次のタイムステップで、戦略 A の個体が 1 個体減る確率とする。A と B の適応度に差がない場合、次の式が成り立つ。

$$T_j^+ = \left(\frac{j}{N}\right) \left(1 - \frac{j}{N}\right) \quad (1)$$

$$T_j^- = \left(1 - \frac{j}{N}\right) \left(\frac{j}{N}\right) \quad (2)$$

この過程に従う場合、固定確率、期待固定時間、期待絶滅時間、期待消失時間の計算がなされた。また、このモデルの発展として、戦略間で適応度に差がある場合(Moran, 1958; Nowak, 2006)、および、ゲームが行われる場合(Nowak, Sasaki, Taylor, & Fudenberg, 2004; Kurokawa & Ihara, 2009, 2013, 2017, Kurokawa, Wakano, & Ihara, 2010; Deng, Li, Kurokawa, & Chu, 2012; Gokhale & Traulsen, 2010)に関する研究がすすめられた。

以下では、 n 個体がゲームを行う場合に関して考えよう。集団サイズ N からランダムに n 個体を選び、これら n 個体がゲームをする。得られる利得は、その個体の戦略が何であるかと、それ以外の $n-1$ 個体の戦略が何であるかに依存して決まる。 a_j は、自分以外の $n-1$ 個体の内、 $n-j$ 個体が戦略である場合の A の利得であり、 b_j は、自分以外の $n-1$ 個体の内、 n

$-j$ 個体が戦略である場合の B の利得である(table 1)。戦略 A と戦略 B の期待利得はそれぞれ、

$$F_i = \sum_{k=1}^n \frac{\binom{i-1}{n-k} \binom{N-i}{k-1}}{\binom{N-1}{n-1}} a_k, \quad (3)$$

$$G_i = \sum_{k=1}^n \frac{\binom{i}{n-k} \binom{N-i-1}{k-1}}{\binom{N-1}{n-1}} b_k, \quad (4)$$

と書き表される。ここで、 i は集団内の戦略 A の個体数を表す ($0 \leq i \leq N$)。 $\binom{s}{t}$ $s \geq t$ の時は 2 項係数を表し、 $s < t$ の時は 0 を表す。集団内の A の個体数が、 i 個である解きの A と B の適応度は、 $f_i = 1 - w + wF_i$ と $g_i = 1 - w + wG_i$ であり、 w はゲームがどれだけ適応度に貢献するかを表す。ここで、 w が十分に小さいことを仮定する ($0 < w \ll 1$)。モラン過程に頻度依存選択を取り込んだダイナミクスを考える。各々のタイムステップでは、適応度に応じた確率で繁殖個体として選ばれ、ランダムに N 個体から 1 個体が選ばれて死亡する (Moran, 1958)。この過程の場合、吸収状態は 2 個ありそれぞれ、 $i = 0$ と $i = N$ である。Nowak, et al. (2004) は、 $i = 1$ からスタートして最終的に $i = N$ となる確率、A の固定確率 ρ_A が、

$$\rho_A = 1 / \left(1 + \sum_{k=1}^{N-1} \prod_{i=1}^k \frac{g_i}{f_i} \right). \quad (5)$$

と与えられることを示した。私は、弱選択の下では一般の n 人ゲームに対して、A の固定確率が近似的に

$$\rho_A \approx \frac{1}{N} \frac{1}{1 - (\alpha N - \beta)w / n(n+1)}, \quad (6)$$

とあらわされることを示した(Kurokawa & Ihara; 2009, 2017)。ここで、

$$\alpha = \sum_{k=1}^n k(a_k - b_k)$$

$$\beta = -n^2 b_n + \sum_{k=1}^{n-1} k b_k + \sum_{k=1}^n (n+1-k)a_k$$

これはさらに以下のように式変形できる (Kurokawa, et al., 2010; Deng, et al., 2012)。

$$\rho_A \approx \frac{1}{N} \frac{1}{1 - \frac{[(N-n)\alpha + (n+1)R]w}{n(n+1)}} \quad (7)$$

ここで

$$R = \sum_{k=1}^{n-1} k(a_{k+1} - b_k)$$

である。

また、(6)は、以下のようにも書き換えられる(Kurokawa & Ihara, 2013)。

$$\rho_A \approx \frac{1}{N} \frac{1}{1 - \frac{(N-1)Sw}{n(n+1)}} \quad (8)$$

ここで

$$S = \sum_{k=1}^n k\alpha_k$$

$$\alpha_k = (a_k - b_k) - \frac{1}{N-1} [(n-k)(a_k - a_{k+1}) + (k-1)(b_{k-1} - b_k)] \quad (9)$$

である。

以上で固定確率を3通りの方法 ((6), (7), (8)) で書き表したが、 $n=2$ を代入するといずれも、Nowak et al. (2004)で得られた2人ゲームの固定確率の式に帰着する。また、集団サイズが十分に大きいとき、

$$\sum_{k=1}^n ka_k < \sum_{k=1}^n kb_k$$

ならば、 $\rho_A < 1/N$ が成り立つことが分かる。これが、戦略Bばかりの集団に戦略Aが1個体侵入したときに、取って代わる確率が中立の場合を下回る条件である。このとき、戦略Bは戦略Aの突然変異の出現に対して確率的に進化的に安定であるといえる。

2. 今後すべきこと

本プロジェクトでは、文化進化に関して研究をする(Cavalli-sforza & Feldman, 1981; Boyd & Richerson, 1985)。文化進化は遺伝進化と異なり、遺伝子で伝えられるものではない(Mesoudi, 2011)。遺伝進化にはなく文化進化にはある特徴として、以下の2つが挙げられる。(i)親から子だけでなく、血縁関係のない個体間同士でも伝達が行われる(例えば、best-of-K伝達様式(Aoki, Lehmann, & Feldman, 2011)、頻度依存バイアス伝達様式(Kendal, Giraldeau, & Laland, 2009))。(ii)文化は遺伝子とは異なり、確実に伝わるものではなく、伝達に失敗する確率がある(Strimling, Sjöstrand, Enquist, & Eriksson, 2009; Lehmann, Aoki, & Feldman, 2011; Fogarty, Wakano, Feldman, & Aoki, 2017)。例えば、文化の例として言語を考えよう。言語は親から子に伝えられるだけでなく、学校の先生から学ぶこともあるだろう((i)に対応)。また、言葉は、一度聞いたらマスターできるものでもないし、聞き間違いなどによる伝達ミスもあるであろう((ii)に対応)。文化進化に関して研究をする際にはこうした側面を捉える必要があるが、こうした側面を捉えて、かつ、確率論的なダイナミクスを扱った研究はなされているもののまれである(例外としては、Aoki, Lehmann, & Feldman (2011)を見よ。)

文化進化を扱った先行研究(Rogers & Ehrlich, 2008; Jordan & O'Neill, 2010; Strimling, Sjöstrand, Enquist, & Eriksson, 2009; Lehmann et al. 2011; Fogarty, Wakano, Feldman, & Aoki, 2017; Aoki, Lehmann, & Feldman, 2011)は、長い世代が経過した後、文化がどのようになるかに関して焦点をあてているが、文化進化にどれだけの時間がかかるかを問うことは自然であると考えられる。いくつかの文化は、長い間、絶滅することなく維持され、いくつかの文化は、短い時間で絶滅する。何がこの2つを分かつのであろうか。偶然であろうか、それとも、何か重要な要素が存在するのであろうか。この問いに対して答えることが求められる。

Table 1. 一般の n 人ゲームの利得行列

戦略	$n-1$ 個体の相手の内の戦略 A の個体数					
	$n-1$	$n-2$	$n-3$...	1	0
A	a_1	a_2	a_3	...	a_{n-1}	a_n
B	b_1	b_2	b_3	...	b_{n-1}	b_n

引用文献

- Aoki, K., Lehmann, L., & Feldman, M. W. (2011). Rates of cultural change and patterns of cultural accumulation in stochastic models of social transmission. *Theoretical Population Biology*, 79, 192–202. (doi: 10.1016/j.tpb.2011.02.001)
- Boyd, R., & Richerson, P. J. (1985). *Culture and the Evolutionary Process*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cavalli-sforza, L. L., & Feldman, M. W. (1981). *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach*. Princeton University Press, Princeton.
- Deng, K., Li, Z., Kurokawa, S., & Chu, T. (2012). Rare but severe concerted punishment that favors cooperation. *Theoretical Population Biology* 81, 284–291. (doi: 10.1016/j.tpb.2012.02.005)
- Fogarty, L., Wakano, J. Y., Feldman, M. W., & Aoki, K. (2017). The Driving Forces of Cultural Complexity Neanderthals, Modern Humans, and the Question of Population Size. *Human Nature*, 28, 1, 39–52. (doi: 10.1007/s12110-016-9275-6)
- Gokhale, C. S., & Traulsen, A. (2010). Evolutionary games in the multiverse. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 5500–5504. (doi: 10.1073/pnas.0912214107)
- Jordan, P., & O’Neill, S. (2010). Untangling cultural inheritance: language diversity and long-house architecture on the Pacific northwest coast. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 365, 3875–3888. (doi: 10.1098/rstb.2010.0092)
- Kendal, J., Giraldeau, L.-A., & Laland, K. (2009). The evolution of social learning rules: Payoff-biased and frequency-dependent biased transmission. *Journal of Theoretical Biology*, 260, 210–219.

- (doi: 10.1016/j.jtbi.2009.05.029)
- Kurokawa, S., & Ihara, Y. (2009). Emergence of cooperation in public goods games. *Proceedings of the Royal Society B*, 276, 1379–1384. (doi: 10.1098/rspb.2008.1546)
- Kurokawa, S., & Ihara, Y. (2013). Evolution of social behavior in finite populations: A payoff transformation in general n-player games and its implications. *Theoretical Population Biology*, 84, 1–8. (doi: 10.1016/j.tpb.2012.11.004)
- Kurokawa, S., & Ihara, Y. (2017). Evolution of group-wise cooperation: Is direct reciprocity insufficient? *Journal of Theoretical Biology*, 415, 20–31. (doi: 10.1016/j.jtbi.2016.12.002)
- Kurokawa, S., Wakano, J. Y., & Ihara, Y. (2010). Generous cooperators can outperform non-generous cooperators when replacing a population of defectors. *Theoretical Population Biology* 77, 257–262. (doi: 10.1016/j.tpb.2010.03.002)
- Lehmann, L., Aoki, K., & Feldman, M. W. (2011). On the number of independent cultural traits carried by individuals and populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B: Biological Sciences*, 366(1563), 424–435. (doi: 10.1098/rstb.2010.0313)
- Mesoudi, A. (2011). *Cultural Evolution How Darwinian Theory Can Explain Human Culture and Synthesize the Social Sciences*. (doi: 10.7208/chicago/9780226520452.001.0001)
- Moran, P. A. P. (1958) Random processes in genetics. *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 54, 60–67. (doi: 10.1017/S0305004100033193)
- Nowak, M. A. (2006). Five rules for the evolution of cooperation. *Science*, 314, 1560–1563. (doi: 10.1126/science.1133755)
- Nowak, M. A., Sasaki, A., Taylor, C., & Fudenberg, D. (2004). Emergence of cooperation and evolutionary stability in finite populations. *Nature*, 428, 646–650. (doi:10.1038/nature02414)
- Rogers, D. S., & Ehrlich, P. R. (2008). Natural selection and cultural rates of change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 9, 3416–3420. (doi: 10.1073/pnas.0711802105)
- Strimling, P., Sjöstrand, J., Enquist, M., & Eriksson, K. (2009). Accumulation of independent cultural traits. *Theoretical Population Biology*, 76, 77–83. (doi: 10.1016/j.tpb.2009.04.006)

Extinction time of culture

Shun Kurokawa

School of Economics and Management, Kochi University of Technology

A finite population has been studied. One famous study is Moran (1958), and there are many extensions (e.g., the case where fitness depends on a strategy and the case where game contributes to a fitness). However, these previous models do not give biological knowledge to cultural evolution because culture does not always transmit from a parent to a child and additionally cultural transmission sometimes fails, which is different from genetic evolution. Mathematical models which cover cultural evolution is required.

ヒトおよびヒト以外のヒト族の古代ゲノム解析 — 最近の研究動向 —

太田 博樹 (北里大学 医学部)

はじめに

ヒト (*Homo sapiens*) の古い遺物から DNA 抽出が試みられたのは、エジプトのミイラを対象とした分子クローニングが最初で、当時ウプサラ大学の大学院生だったスバンテ・ペーボによって 1985 年に報告された¹。この報告は、のちにペーボ本人によってコンタミネーションであったとして否定されるが、その後ペーボらは、1997 年にはネアンデルタール人のミトコンドリア DNA (mtDNA) の D-loop 領域の塩基配列決定に成功し²、21 世紀になってからは、次世代型シーケンサ (next generation sequencer: NGS) をエレガントに活用した古代ゲノム解析で成果をあげている^{3,4,5,6,7}。本報告書では、過去 10 年あまりで急激に発展しているネアンデルタール人を含む古いタイプのヒト族 (ここでは古代型人類と呼ぶことにする) のゲノム解析について、特にホモ・サピエンスとの交雑に焦点をあてながらレビューし、古アジアにおける基層人類集団形成との関連を考察する。

1. 古代型人類ゲノムの研究小史

ネアンデルタール人骨のゲノム解析に始めて NGS が用いられた報告は、2007 年になされた 454 Life Sciences によるシーケンシングであった³。この機種はパイロ・シーケンシングを基本原理とする NGS で、細胞核に含まれる常染色体ゲノムの 0.04% を読んだというものであった。ただ、データから得られた結論は 1997 年の mtDNA での報告と大差なく、ネアンデルタール人とホモ・サピエンスは別種であり、46.5~56.9 万年前に両者は分岐した推定値を示した。

この状況が一変するのは、2010 年にネアンデルタール人ゲノムのドラフト配列が発表された論文⁴からである。“ゲノムのドラフト配列”とは「一通り解読が済んだ草稿」というような意味で、ヒトゲノム計画においては、2001 年に Nature 誌と Science 誌にほぼ同時に発表された 2 報^{8,9}が、ヒト (現代人) のドラフト配列の発表であった。その後、ヒトゲノム計画は 2003 年に完了し、この段階のヒトの標準配列 (reference sequence) が公表された¹⁰。現在のヒト標準配列がおおよそ 30x カバレッジである。カバレッジとは、簡単に言えば、35 億塩基対のヒト

ゲノムを30回読んだということで、カバレッジの回数が多ければそれだけその配列の信頼度が高くなる。少ない回数で読むことを“浅く読む”といい、多くの回数読むことを“深く読む”という。どれくらい深く読めば信頼できるかは、研究者の主観的判断によるところが大きい。ヒトゲノムの標準配列が30xであるので、およそ20x以上あれば高精度とみなしてよいと私は考えている。

ネアンデルタール人のドラフト配列のカバレッジは、2010年の段階で1.3xと浅いものであったが、それでも前出のパイロ・シーケンシングによる0.04%に比べると格段に精度を増したことになる。このドラフト配列をもちいたホモ・サピエンスとの比較集団ゲノム解析において、非アフリカの人類集団のゲノム中に1~4%ネアンデルタール人由来のゲノムが含まれていたと発表された。すなわち、ネアンデルタール人とホモ・サピエンスは交雑（混血）していたのである。

ちなみに、このネアンデルタールのドラフト配列決定は、454 Life Sciences のパイロ・シーケンシングとは原理的に全くことなりブリッジPCRを介したクラスター形成を基礎としたIllumina社のNGSをもちいたものであった。以後、Illumina社のNGSが古代ゲノム解析のみならず、世界的なゲノム解列決定の中心技術として標準化していくこととなる。

同年（2010年）、南シベリア・デニソヴァ洞窟で発見されたヒト族の指の骨から得られたDNAをもとに、ゲノム解読が浅く（1.9x）なされ、系統的にはネアンデルタール人の姉妹群をなす、しかし当時すでに4個体ほどゲノム解析が進められていたヨーロッパのネアンデルタール人とは、ことなる種であることが示された⁵。その後、保存状態が良かったデニソヴァ人のゲノムは深く読まれ、2012年に高カバレッジ配列が発表された⁶。このカバレッジは30xと高精度なので、つまりデニソヴァ人の標準配列という位置づけになる。この高精度データをもとに、現代人類集団のゲノム情報と比較解析がおこなわれ、現代のパプア・ニューギニアの人々のゲノムには、6%以上のデニソヴァ人由来のゲノムが含まれていることが示された。ネアンデルタール人の標準配列とも呼べる52xカバレッジが発表⁷されたのは2014年で、デニソヴァ人同様、アルタイ山脈から出土した個体であった。ネアンデルタール人とホモ・サピエンスの分岐年代は、55.0~76.5万年前とやや上方修正された。

高精度ゲノム配列が得られることにより、多型のある箇所がホモ接合体かヘテロ接合体かを明確にすることができる。こうした情報は、その個体が属する集団の多様性の程度を推定するのに役立つ。アルタイ・ネアンデルタールのゲノム配列データは、彼らが近親交配を繰

り返していた可能性を示唆するものであった⁷。また、解剖学的現代人と比較して有効集団サイズが小さかったことも推定され、このため5~10万年前には有効集団サイズがゼロになっていた（つまり絶滅した）という推定値が示された⁷。

2. ネアンデルタール人とホモ・サピエンスの混血のタイミング

古代型人類ゲノム解析のめざましい進展と呼応するように、ホモ・サピエンスのゲノム解析も発展した。ペーボのグループは、西シベリアで見つかった4万5千年前の現生人類（男性）の高精度ゲノム配列（45x）を2014年に発表¹¹、この男性はユーラシア大陸の東と西に人類集団が分岐する以前の集団に属しており、現代ユーラシア人と同程度のネアンデルタール人由来のゲノムを総量としてもっていた。しかし、ネアンデルタール由来ゲノム断片は現代人のそれよりも長かった。

2つの種の間で交雑がおこると、次ぎの世代では細胞核内のゲノムは混ざった状態で存在する。たとえば、ネアンデルタールとサピエンスの場合、子供の世代では、ネアンデルタール半分、サピエンス半分をもつ。この子がサピエンスと子供を残すと、ネアンデルタールのゲノムは、さらにその半分になる。このように、子孫の代でサピエンスとのみ交雑がつづく状況だと、ネアンデルタールのゲノムはゲノム全体の中で減って行く。と同時に、生殖細胞ができるとき組換えが起こるので、ネアンデルタール由来ゲノムはホモ・サピエンスのゲノムの中で断片化していく。したがって、ネアンデルタール由来ゲノム断片が長ければ長いほど、ネアンデルタールとの交雑の時期から時間が経っていないことを示し、ネアンデルタール由来ゲノム断片が短ければ短いほど、ネアンデルタールとの交雑の時期から時間が長く経ったことを示す。

こうしたネアンデルタール由来ゲノム断片の長さを根拠に、この男性が生きていた時代よりも7,000-13,000年前にネアンデルタール人からの遺伝子流入があったとこの論文では推定した¹¹。すなわち、ネアンデルタール人と現生人類の混血のタイミングは約5.2~5.8万年前と推定された。

3. なぜネアンデルタール人由来ゲノムは東アジアでヨーロッパよりも高い割合か？

現生人類にネアンデルタール人のゲノム断片が現在も存在していることに異論を唱える研究者はほとんどいないだろう。しかし、ネアンデルタール人のゲノム断片が、ネアンデル

タール人の主な生息域であったヨーロッパや西アジアの現代人よりも、東アジアの現代人のゲノムに多く見つかることに対しては疑問の声もあり、いまだ謎である。ジェフリー・ウォールを筆頭著者としたモンゴメリー・スラトキンのグループは、ネアンデルタール人ゲノムを再解析し、ネアンデルタール人が現代東アジア人により多くの遺伝的貢献していることを確認した¹²。さらに東アジア人とヨーロッパ人の分岐よりも後に混血がおこったとしたら、より複雑なネアンデルタール人と現生人類の混血に関するモデルが必要であることが示された¹²。つまり、スラトキンらの再解析結果が正しいとすると、ネアンデルタールとサピエンスの混血は、現代のヨーロッパ人類集団と東アジア人類集団とが、分岐する以前におこったにもかかわらずネアンデルタール由来ゲノムの割合は、ヨーロッパより東アジアで高いという謎を深めるものだった。

ベンジャミン・ヴェルノとジョシュア・アーケイ (2014) は、やはりネアンデルタール人ゲノムを再解析し、379人のヨーロッパ人および286人の東アジア人に存続するネアンデルタール人系統を同定、全部で15GB (ギガ塩基対) 以上の遺伝子移入した配列を回収した¹³。これはネアンデルタール人ゲノムの20%以上にのぼる。このようにして得られた存続する古代型人類のゲノム領域を解析した結果、混血に関する適合コストが示唆された¹³。つまり、混血による生物学的な生存リスクを伴う可能性である。さらに、ネアンデルタール人ゲノムが、現生人類において皮膚の表現型のような適応的バリエーションのソースになった可能性を示唆された¹³。東アジアの現代人が平均してヨーロッパの現代人よりもネアンデルタール人のゲノムをより高いレベルで持っているのは、(i) 純化淘汰 (purifying selection) の効果が東アジア人とヨーロッパ人では異なっていたか、(ii) 東アジア人には複数回のネアンデルタール人からの遺伝子移入があったか、あるいは (iii) これまで誰も考えたことのないシナリオが他にあるのかわからない。

純化淘汰の効果は、有効集団サイズと関係している。有効集団サイズが十分に大きい時、純化淘汰が有効に働いて、ゲノム中の有害な変異のみならず生存にとって微弱に有害な変異 (弱有害変異/slightly deleterious mutation) を淘汰するが、有効集団サイズが小さい時、純化淘汰が有効に働かず、弱有害変異が中立変異とほぼ同じ挙動をし、ゲノム中に蓄積される。ヨーロッパ人の祖先集団よりも東アジア人の祖先集団の方が、有効集団サイズが小さかったとしたら、ネアンデルタール由来ゲノム断片は、相対的にヨーロッパ人系統より東アジア人系統により多く残る。上記の (i) は、こうしたメカニズムが働いたシナリオを示している。

このシナリオは、デヴィッド・ライクのグループの研究が、ネアンデルタール由来のゲノム部分を減少しているゲノム領域は遺伝子を多く含む領域であったことを示したことで裏付けられる¹⁴。これは、自然選択（この場合は純化淘汰）の結果、ネアンデルタール由来ゲノム断片がホモ・サピエンスのゲノムから排除されてきていることを示唆している。

ヴェルノとアーケイ（2015）は、さらに再解析を進めた。中立進化したゲノム領域に限定した人口動態を推定すると、1回の遺伝子移入のモデルはリジェクトされた¹⁵。つまり、東アジア人とヨーロッパ人の中でのネアンデルタール人ゲノムの割合の違いは、純化淘汰の効果の違いでは説明できないことを示唆した。そこで、新たな2つのモデル、(I) 第2の遺伝子移入が東アジア人の祖先にあったというモデルと、(II) これまで知られていない集団との混血によるヨーロッパ人の祖先ににおけるネアンデルタール人ゲノムの喪失、という2つのモデルを立てたところ、これらはデータにマッチした。

バーナード・キムとキルク・ローミュラー（2015）も異なる手法でシミュレーション解析を行い、ネアンデルタール人の弱有害変異を取り除く純化淘汰が、東アジア人でありあまり有効に働かなかったとするシナリオは現状を説明しないとしている¹⁶。それより、複数回のネアンデルタールとの混血を想定するシナリオが、東アジア人とヨーロッパ人とのネアンデルタール人ゲノムの割合の違いを説明するのに必要だと結論づけた¹⁵。

4. 正の自然選択か？あるいは純化淘汰か？

前出の4つの論文は、2種の混血後、ネアンデルタール由来ゲノム断片が、ホモ・サピエンスのゲノム中で基本的に有害（もしくは弱有害）だったとする仮定に立っている。実際、ゲノム中における突然変異の大半が有害であることは、全ての生物で共通しているので、この仮定は間違っていないが、いくつかの研究はネアンデルタール由来ゲノム断片がホモ・サピエンスのゲノム中で適応的に働いた事例を報告している。

たとえば、フィリップ・カイトビッチのグループは、ネアンデルタール様サイト（NLS）が、非アフリカ人でおよそ一様に存在しているけれど、脂質分解代謝に含まれる遺伝子では、ヨーロッパ系現代人がNLSを3倍以上多く持っていることを報告している¹⁷。これらの遺伝子は、現代ヨーロッパ人において最近の正の選択のシグナルとの関連を示すが、現代東アジア人や現代アフリカ人では示さない。ネアンデルタール人のゲノム中で進化した配列変異は、後に同じ地理的エリアに住むことになった解剖学的現代人には選択的利益を与えたかも知

れないと考察している¹⁷。

しかし、カイトビッチたちが示したようなネアンデルタール由来ゲノム断片がホモ・サピエンスのゲノム中で正の自然選択 (positive selection) を受けたケースはまれだったと考えられる。先述のようにデヴィッド・ライクたちは、もっぱら負の自然選択 (negative selection) すなわち純化淘汰が働いた可能性を指摘している¹⁴。たとえば、約45,000~7,000年前のユーラシア大陸に住んでいた過去の現生人類 (51個体) の骨からゲノム情報を解析した研究では、これらの古代人のゲノム中のネアンデルタール人ゲノムの割合は、時代が近づくにしたがって減少していた (3-6%から2%程度へ) ことが示された。この減少は現生人類の中で生じたネアンデルタール人ゲノムに対する純化淘汰の結果と考えて矛盾しない¹⁸。

5. やはり有効集団サイズの違いか？

これまでの研究を見てきても、多くのネアンデルタール由来アレルが淘汰されずに残存してきた理由はあまり明らかでない。ネアンデルタール由来アレルが有害だったとしたら、ネアンデルタールとサピエンスの交雑が起こった直後の子孫で淘汰されているはずではないだろうか？こうした疑問が生じる。逆に、ネアンデルタール由来アレルが有害だったとしたら、ネアンデルタールとサピエンスの間の生殖隔離が起こりつつあったといことか？つまり分岐してから 50 万年という短い時間で別種になりつつあったということなのか？それとも、ネアンデルタールとサピエンスの間の有効集団サイズの違いが、現生人類のゲノムにおけるネアンデルタール由来ゲノムの構成と割合を形作ったのか？その違いが、東アジアとヨーロッパの現代人類集団におけるネアンデルタール由来ゲノムの割合の違いに影響しているのだろうか？

グラハム・クープのグループは、新しい解析方法をもちいて、ネアンデルタール由来ゲノムに対してかかった純化淘汰の大部分が、多くの弱有害アレルに働いた可能性を示している¹⁹。これらのアレルの大半が、ネアンデルタールにおいては効果としては中立で、しかし、現生人類集団の中に入ると、より大きな有効集団サイズであったため、自然選択が働くようになったというシナリオを提案している。すなわち、1つ1つは効果が小さかったが、これらのアレルは潜在的にヒト-ネアンデルタール雑種の初期の世代においては、重い遺伝的負荷を強いたと考えられ、集団サイズの違いが、遺伝子移入のレベルを形成する際に、以前考えられてきた以上により重要であるかもしれないとクープらは強調している。

6. パレオアジア研究における私たちの計画

メカニズムがどうであれ、ネアンデルタール由来ゲノムが現代東アジア人類集団でヨーロッパ人類集団より多い割合で残存している事実は、古アジアにおける基層人類集団形成において無視することができない。私たちの研究グループは、主にタイ王国に現在住んでいる少数民族に着目したゲノム解析を進めている。目的は、これら少数民族のゲノム中にネアンデルタール由来ゲノムあるいはデニソヴァ由来ゲノムがどの程度あるかという観点も重要であるが、それ以上に、少数民族の集団サイズの規模が小さいため²⁰、2種間の交雑（混血）が起こった当時のネアンデルタールおよびサピエンスのそれと似ていることが想像できるため、混血の結果として起こったゲノムの変化をミミックできるのでは無いかと期待している。今後、そうした解析を進め報告していく予定である。

引用文献

- Pääbo S. Molecular cloning of Ancient Egyptian mummy DNA. *Nature*. 1985 Apr 18-24;314(6012):644-5.
- Krings M, Stone A, Schmitz RW, Krainitzki H, Stoneking M, Pääbo S. Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans. *Cell*. 1997 Jul 11;90(1):19-30.
- Green RE, Krause J, Ptak SE, Briggs AW, Ronan MT, Simons JF, Du L, Egholm M, Rothberg JM, Paunovic M, Pääbo S. Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA. *Nature*. 2006 Nov 16;444(7117):330-6.
- Green RE, Krause J, Briggs AW, et al. A draft sequence of the Neandertal genome. *Science*. 2010 May 7;328(5979):710-722. doi: 10.1126/science.1188021.
- Reich D, Green RE, Kircher M, Krause J, et al. Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. *Nature*. 2010 Dec 23;468(7327):1053-60. doi: 10.1038/nature09710.
- Meyer M, Kircher M, Gansauge MT, et al. A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. *Science*. 2012 Oct 12;338(6104):222-6. doi: 10.1126/science.1224344. Epub 2012 Aug 30.
- Prüfer K, Racimo F, Patterson N, et al. The complete genome sequence of a Neanderthal from the

- Altai Mountains. *Nature*. 2014 Jan 2;505(7481):43-9. doi: 10.1038/nature12886. Epub 2013 Dec 18.
- International Human Genome Sequencing Consortium. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature*. 2001 Feb 15;409(6822):860-921.
- Venter JC, Adams MD, Myers EW, et al. The sequence of the human genome. *Science*. 2001 Feb 16;291(5507):1304-51.
- International Human Genome Sequencing Consortium. Finishing the euchromatic sequence of the human genome. *Nature*. 2004 Oct 21;431(7011):931-45.
- Fu Q, Li H, Moorjani P, et al. Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia. *Nature*. 2014 Oct 23;514(7523):445-9. doi: 10.1038/nature13810.
- Wall JD, Yang MA, Jay F, Kim SK, Durand EY, Stevison LS, Gignoux C, Woerner A, Hammer MF, Slatkin M. Higher levels of neanderthal ancestry in East Asians than in Europeans. *Genetics*. 2013 May;194(1):199-209. doi: 10.1534/genetics.112.148213. Epub 2013 Feb 14.
- Vernot B, Akey JM. Resurrecting surviving Neandertal lineages from modern human genomes. *Science*. 2014 Feb 28;343(6174):1017-21. doi: 10.1126/science.1245938. Epub 2014 Jan 29.
- Sankararaman S, Mallick S, Dannemann M, Prüfer K, Kelso J, Pääbo S, Patterson N, Reich D. The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans. *Nature*. 2014 Mar 20;507(7492):354-7. doi: 10.1038/nature12961. Epub 2014 Jan 29.
- Vernot B, Akey JM. Complex history of admixture between modern humans and Neandertals. *Am J Hum Genet*. 2015 Mar 5;96(3):448-53. doi: 10.1016/j.ajhg.2015.01.006. Epub 2015 Feb 12.
- Kim BY, Lohmueller KE. Selection and reduced population size cannot explain higher amounts of Neandertal ancestry in East Asian than in European human populations. *Am J Hum Genet*. 2015 Mar 5;96(3):454-61. doi: 10.1016/j.ajhg.2014.12.029. Epub 2015 Feb 12.
- Khrameeva EE, Bozek K, He L, et al. Neanderthal ancestry drives evolution of lipid catabolism in contemporary Europeans. *Nat Commun*. 2014 Apr 1;5:3584. doi: 10.1038/ncomms4584.
- Fu Q, Posth C, Hajdinjak M, et al. The genetic history of Ice Age Europe. *Nature*. 2016 Jun 9;534(7606):200-5. doi: 10.1038/nature17993. Epub 2016 May 2.
- Juric I, Aeschbacher S, Coop G. The Strength of Selection against Neanderthal Introgression. *PLoS Genet*. 2016 Nov 8;12(11):e1006340. doi: 10.1371/journal.pgen.1006340. eCollection 2016 Nov.

Oota H, Pakendorf B, Weiss G, von Haeseler A, Pookajorn S, Settheetham-Ishida W, Tiwawech D, Ishida T, Stoneking M. Recent origin and cultural reversion of a hunter-gatherer group. PLoS Biol. 2005 Mar;3(3):e71. Epub 2005 Feb 22.

Paleogenomics of human and non-human Hominini

– Recent studies and trends –

Hiroki Oota

Kitasato University School of Medicine

In 1985, Svante Paabo presented a DNA cloning of Egyptian mummy in Nature. This is the first report of ancient DNA analysis for human remains and contamination published¹. But, the sequencing of mitochondrial D-loop region from the Neanderthal bone by Paabo's group was breakthrough of the ancient DNA analysis². More recently, genome sequencing of archaic Hominini using next generation sequencer (NGS) give new sights of human evolution^{3, 4, 5, 6, 7}, as well as establishing the standard sequence of modern human^{8, 9, 10}.

One of the hottest topics of archaic Hominini genome is that 1 ~ 4% of non-African genome is inherited from Neanderthal⁴ and ~ 6% of Papuan genome is inherited from Denisovan⁶. These represent a plausible hybridization happened between *Homo sapiens* and archaic Hominini, which is estimated to be 52,000 ~ 58,000 years ago¹¹. The puzzle is that modern East Asian populations have more Neanderthal genome than modern European populations do^{7, 12}. There are four possible explanations. First, purifying selection eliminating slightly deleterious mutations derived from Neanderthal has been not effectively occurred in East Asia than in Europe¹³, in the basis of the idea that Neanderthal genome is substantially incompatible in human genome¹⁴. Second, Neanderthal genome has been more advantageous in the East Asian than in the European populations¹³. Third, the number of hybridization events has been more frequent in East Asians than in Europeans^{12, 13, 15}. Fourth, by another hybridization between European ancestors and unknown population(s), Neanderthal genome has been lost in the modern European genome¹⁵. While a couple of studies have rejected the first explanation^{15, 16}, a study has reported that a Neanderthal-like sequence (NLS) shows a signal of positive selection in the modern European populations¹⁷. Ancient genome analyses of the anatomical modern humans (45,000 ~ 7,000 years ago) has indicated Neanderthal genome has reduced in more recent populations, suggesting purifying selection contributes this reduction¹⁸. Meanwhile, a more recent study suggests that the difference of effective population size in ancestral populations is the key to understand the difference of Neanderthal genome ration between modern Europeans and East Asians¹⁹.

We will test these hypothetical explanations using genome data from modern hunters-gatherers and minorities with shifting cultivation in Southeast Asia, because our previous data show they have different effective population sizes, which are much smaller than modern populations sampled in megalopolis²⁰. We expect that we can mimic what happened between *Homo sapiens* and archaic Hominini.

研究計画 B02 2017 年度活動報告

第 4 回班会議

日程：平成 29 年 6 月 19 日

場所：明治大学中野キャンパス 高層棟 6 階 セミナー室 601

09:30 開会の挨拶

09:40 中村光宏

みんなく民族誌データを用いた B01 班との共同研究について

10:30 太田博樹

A trend in recent ancient genome research

11:20 高畑尚之

Application of the first-step analysis to structured coalescent

13:10 小林豊

累積的文化と垂直伝達率の進化（数理モデルの詳細）

14:00 青木健一

Surfing of a Neanderthal-derived allele

14:50 若野友一郎

Reaction diffusion model of introgression between modern and archaic humans

15:50 プロジェクト打ち合わせ

17:00 閉会

17:30 ごろ 懇親会

Mini-workshop on mathematical modeling of human migration and range expansion

Schedule: 2017.10.18-19

Venue: Meiji University Nakano Campus Room 603

Tentative program

◆October 18

09:00-09:15

Kenichi Aoki

“Opening remarks”

09:15-10:45

Masayasu Mimura, Musashino University/Meiji University

“A stay-or-migrate model of spreading of farmers into hunter-gatherer region”

11:00-13:30

Lunch

13:30-15:00

Mathias Currat, University of Geneva

(with Laurent Excoffier, University of Bern)

“A spatially-explicit modeling framework to simulate genetic diversity in interacting populations”

15:00-15:30

Break

15:30-17:00

Joe Yuichiro Wakano, Meiji University

(with William Gilpin, Stanford University; Seiji Kadowaki, Nagoya University; Marcus W. Feldman, Stanford University; Kenichi Aoki, Meiji University)

“Ecocultural range-expansion scenarios for the replacement or assimilation of Neanderthals by modern humans”

17:30-

Party

◆October 19

13:30-15:00

Naruya Saitou, National Institute of Genetics

“Three migration wave model for explaining formation of Japanese, people living on Japanese Archipelago”

15:00-15:30

Break

15:30-17:00

Kenichi Aoki, Meiji University

“Some topics in human range expansion”

Theoretical Models of Cultural Evolution during Modern Human Dispersals

<https://b02ws2017.wordpress.com>

Organizers: Joe Yuichiro Wakano (Meiji University, Japan)
Yutaka Kobayashi (Kochi University of Technology, Japan)
Naoyuki Takahata (SOKENDAI, Japan)
Yasuo Ihara (University of Tokyo, Japan)
Mitsuhiro Nakamura (Meiji University, Japan)

Speakers: Mark Collard (Simon Fraser University, Canada)
Maxime Derex (Arizona State University, USA)
Marcus W. Feldman (Stanford University, USA)
Joaquim Fort (University of Girona, Spain)
Jeff Wall (University of California, San Francisco, USA)
Yoshihiro Nishiaki (University of Tokyo, Japan)
Seiji Kadowaki (Nagoya University, Japan)
Naoyuki Takahata (SOKENDAI, Japan)
Mitsuhiro Nakamura (Meiji University, Japan)
Hiroki Oota (Kitasato University, Japan)
Yutaka Kobayashi (Kochi University of Technology, Japan)
Kenichi Aoki (Meiji University, Japan)
Joe Yuichiro Wakano (Meiji University, Japan)

Date : November 27th–29th, 2017

Venue : Meiji University Nakano Campus, 6F seminar room #603

Workshop objective:

The goal of Mathematical modelling group (B02) of PaleoAsia project is to facilitate our understandings of cultural evolution during range-expansion of modern humans from Africa to the whole Eurasia continent. The ultimate goal is to clarify the cause of the replacement (or assimilation) of archaic humans by modern humans, with special focus on cultural changes. Close cooperation is important between theoretical researches and empirical studies on **archaeology** (from Middle Paleolithic to Upper Paleolithic), **cultural anthropology** (cultural changes caused by the contact of several populations), **behavioral science** (innovation and transmission of culture and technology), **environmental sciences** (environmental changes), and **population genetics** (genome biology of ancient and modern humans). The aim of the workshop is to invite several researchers in these fields and to discuss how mathematical modelling (including theoretical methods in population genetics) can contribute to the ultimate goal of the PaleoAsia project.

See project webpages for more details;

http://paleoasia.jp/en/research_overview/

http://paleoasia.jp/en/research_projects/b02/

Program

Day 1 (Monday, November 27th)

10:00–10:20 Opening Remark

10:20–10:40 Yoshihiro Nishiaki

PaleoAsia project overview

10:40–11:30 Seiji Kadowaki

Space-time distributions and behavioral changes of Neanderthals and modern humans in west Asia: archaeological records on the Middle-to-Upper Palaeolithic transition

11:30–12:20 Mark Collard

What can patterns in historical hunter-gatherer technology tell us about likely cultural changes during the period of modern human dispersal?

12:20–14:00 Lunch break (100 min.)

14:00–14:50 Kenichi Aoki

On the absence of a correlation between population size and "toolkit size" in ethnographic hunter-gatherers

14:50–15:40 Maxime Derex

The effects of population structure on cultural complexity

15:40–16:30 Open discussion

Day 2 (Tuesday, November 28th)

09:00–09:50 Joaquim Fort

Demic-cultural models, archaeology and genetics of Neolithic spread

09:50–10:40 Mitsuhiro Nakamura, Atsushi Nobayashi

Detecting correlations between cultural factors in Paleoasian populations

10:40–11:30 Hiroki Oota

Is it sex-biased migration/admixture or social selection for contribution to population genetic structure in East Asians?

11:30–12:00 Document work for overseas speakers (30 min.)

12:00–18:00 Free afternoon

18:00–20:00 Conference Dinner

Japanese Fish Food Restaurant: 陸蒸気 (Oka-jouki)

*) 3 min walk from Nakano Station North Exit

Meeting point: Entrance floor (1F) of Nakano Sunplaza Hotel at 17:50

Day 3 (Wednesday, November 29th)

10:00–10:50 Marcus Feldman

Genetic model for the evolution of culture

10:50–11:40 Naoyuki Takahata

Soft selective sweep in PaleoAsia

11:40–12:30 Jeff Wall

Inference of human demographic history from the GenomeAsia 100K project

12:30–14:10 Lunch break (100 min.)

14:10–15:00 Yutaka Kobayashi

Genealogies, ages, and frequencies of cultural traits

15:00–15:50 Joe Yuichiro Wakano

Ecocultural range-expansion models for the replacement or assimilation of Neanderthals by modern humans

15:50–16:00 Closing remark

Space-time distributions and behavioral changes of Neanderthals and modern humans in west Asia: archaeological records on the Middle-to-Upper Palaeolithic transition

Seiji Kadowaki (Nagoya University)

The PaleoAaia project investigates the processes of geographic expansion of *Homo sapiens* into Asia during the late Pleistocene and concomitant changes in material cultures and human behaviors. From this perspective, west Asia is a key region where the initial processes of *Homo sapiens*' colonization in Asia took place. In fact, the oldest remains of *Homo sapiens* in Eurasia have been recovered from the middle phase of the Middle Palaeolithic (MP) (ca. 130–75 kya) at Qafzeh Cave and Skhul Cave in the Levant. However, these occupations were not ultimate colonization of west Asia by *Homo sapiens*. Fossil remains in the late phase of the MP (ca. 75–50/45 kya) indicate that Neanderthals subsequently occupied the Levant (e.g., Amud Cave, Kebara Cave, and Dederiyeh Cave) and the Zagros region (e.g., Shanidar Cave). Recently, a *Homo sapiens* skull from Manot cave was dated to ca. 55ka. If this is the case, it means a co-existence of *Homo sapiens* and Neanderthals in the Levant around this time. As for the following Initial Upper Paleolithic (IUP) period, hominin remains from Üçağızlı Cave and Ksar Akil Level XXV have been suggested to show morphological characteristics of *Homo sapiens* although detailed analyses have not been published. Only *Homo sapiens* remains are known from the periods since the Early Ahmarian in the Upper Palaeolithic (UP).

The presentation also examines archaeological records relevant to human behavioral changes from the MP to UP. The examination will focus on several key behavioral aspects, including tool production, hunting/gathering activities, the use of long-distance resources, and personal ornaments. For this examination, I mainly use archaeological records from the Jebel Qalkha, southern Jordan, where I conducted fieldwork and obtained archaeological records covering the time periods of the late Middle Palaeolithic (Tor Faraj), the Initial Upper Palaeolithic (Wadi Aghar, Tor Fawaz), the Early Upper Palaeolithic/Early Ahmarian (Tor Hamar Layer G), and the early Epipalaeolithic (Tor Hamar Layer F). I will show how temporal changes in human behaviors correspond with human fossil records in order to discuss the process of modern human range expansion in the Levant.

Rethinking demography's role in shaping the Palaeolithic archaeological record

Mark Collard

Canada Research Chair and Professor, Department of Archaeology, Simon Fraser University, Canada, and Professor, Department of Archaeology, University of Aberdeen, UK.

Recently it has become commonplace to interpret instances of change and periods of stability in the Palaeolithic archaeological record in terms of population size. Increases in cultural complexity are claimed to result from increases in population size; decreases in cultural complexity are suggested to be due to decreases in population size; and periods of no change are attributed to low numbers or frequent extirpation. In the first part of this paper, I offer a critique of this “demographic turn.” I show that it is problematic from an epistemological perspective and also not supported by the evidence pertaining to recent hunter-gatherers. In the second part of the paper, I outline an alternative hypothesis and discuss the evidence that supports it. This hypothesis contends that cultural complexity in small-scale societies is affected by both population size and environmental risk, and that which of them dominates depends on the amount of niche construction the members of a society engage in. When niche construction is limited, environmental risk dominates, whereas when niche construction is extensive, population size dominates. In the final part of the paper, I discuss some results that seem to be inconsistent with both the population size hypothesis and the niche construction hypothesis, and therefore suggest that we have yet to identify at least one important influence on cultural complexity.

On the absence of a correlation between population size and “toolkit size” in ethnographic hunter-gatherers

Kenichi Aoki
Meiji University

In apparent contradiction to the theoretically predicted effect of population size on the quality/quantity of material culture, statistical analyses on ethnographic hunter-gatherers have shown an absence of correlation between population size and toolkit size. This has sparked a heated, if sometimes tangential, debate as to the usefulness of the theoretical models and as to what modes of cultural transmission humans are capable of and hunter-gatherers rely on. I review the directly relevant theoretical literature and argue that much of the confusion is caused by a mismatch between the theoretical variable and the empirical observable. I then confirm that a model incorporating the appropriate variable does predict a positive association between population size and toolkit size for random oblique, vertical, best-of- K , conformist, anticonformist, success bias, and one-to-many cultural transmission, with the caveat that for all populations sampled, the population size has remained constant and toolkit size has reached the equilibrium for this population size. Finally, I suggest three theoretical scenarios, two of them involving variable population size, that would attenuate or eliminate this association and hence help to explain the empirical absence of correlation.

Keywords: theoretical variable, ethnographic observable, mode of cultural transmission, variable population size

The effects of population structure on cultural complexity

Maxime Derex
University of Exeter

In the past few years, demography has been increasingly put forward to explain periods of sudden cultural accumulation in the archeological record. A widely held view is that large and well-connected social networks facilitate cumulative cultural evolution because they promote the spread of useful cultural traits and prevent the loss of cultural knowledge through factors such as drift. In this talk, I will present a series of lab experiments that investigate the effects of population size and structure on cultural complexity. These experiments indicate that fragmented, partially connected populations can produce more complex cultural traits than fully-connected populations. These results suggest that population structure needs to be taken into account when investigating the relationship between demography and cumulative culture.

Demic-cultural models, archaeology and genetics of Neolithic spread

Joaquim Fort

The PaleoAsia project is devoted to cultural changes during modern-human dispersal at scales of the whole Eurasian continent. This implies modelling the spread of a human group, as well as the demographic, cultural and genetic processes when it contacts another group. For this purpose, it may be useful to review some work on more recent (but rather similar) processes, namely Neolithic transitions. Especially in the case of Europe, there are many archaeological and genetic data to compare to the mathematical models. Such comparisons could show the interest of applying similar approaches to the data of the PaleoAsia project.

In the first part of this talk we will review theory, i.e. several mathematical models of population spread and cultural interactions that have been developed during the last two decades. In the second part we will deal with observations, i.e. the conclusions obtained by comparing such models to archaeological and genetic data.

We will first compare two descriptions of human mobility: ordinary diffusion (i.e., a Laplacian in the space-time equations) versus a dispersal kernel (i.e., a set of probabilities as a function of distance). Then we will compare the usual, non-cohabitation models (in which the effects of dispersal and reproduction are additive) to cohabitation models (which avoid the possibility of parents leaving their children alone). Next we will introduce cultural transmission models based on the work by Cavalli-Sforza and Feldman, and combine them with dispersal-reproduction models.

In the second part of this talk, we will apply the models introduced in the first part to observed data for Neolithic transitions. There are two main models of Neolithic transitions. The first model is usually called demic diffusion. It assumes that the spread of farming (and/or herding) was due to the dispersal of populations of farmers. The second model is called cultural diffusion. It assumes that hunter-gatherers mated with farmers and/or learnt agricultural techniques from them (without substantial movement of farming populations). The equations presented in the first part of this talk are more general because they combine both models. They can thus be used to estimate the relative importance of demic and cultural diffusion. For the spread of the Neolithic in Europe, we will see that archaeological data can be used to conclude that demic diffusion was more important than cultural diffusion (Fort, *PNAS* 2012). Genetic data make it possible to refine this estimation substantially, and conclude that demic diffusion was overwhelmingly more important than cultural diffusion (Isern, Fort and de Rioja, *Sci. Rep.* 2017). For the Neolithic transition in eastern and southeastern Asia (which can be analyzed by using archaeological information on the spread of domesticated rice), we find again that demic diffusion was more important than cultural diffusion. Note that in both cases, the final state of the transition was farming. In contrast, for the spread of the Neolithic transition in southern Africa (Jerardino et al., *PLoS One* 2014) the final state was herding and the spread was much faster (according to the archaeological data). This implies (by comparing to the mathematical models) that cultural diffusion was more important than demic diffusion for this third case study (the spread of herding across southern Africa).

Perhaps similar methods could be applied to analyze the roles of population dispersal and indigenous adoption in the spread of cultures by modern humans interacting with Neanderthals in Eurasia.

Detecting correlations between cultural factors in PaleoAsian populations

Mitsuhiro Nakamura⁽¹⁾ and Atsushi Nobayashi⁽²⁾⁽³⁾

(1) Organization for the Strategic Coordination of Research and Intellectual Properties, Meiji University

(2) National Museum of Ethnology

(3) School of Cultural and Social Studies, The Graduate University for Advanced Studies

Cultures are complex phenomena that involve many factors depending on each other. An established cultural factor may promote or suppress another cultural factor; e.g., replacement of working animals drawing plows to tractors raised demand for chemical fertilizer due to the resulting loss of manure produced by the animals. To investigate correlation structures underlying cultural phenomena shall help understanding cumulative cultural evolution. To this end, we performed an information-theoretic analysis of an ethnographic data set of cultures in Southeast Asia and Oceania [1]. Using the data set, we estimated mutual information between various cultural factors. A problem in the analysis was that we had a non-negligible number of missing values in the data set: it could produce a systematic bias in the estimation of mutual information. In this talk, we discuss possible methods to overcome this problem. It would be common that ethnographic or archaeological data have a non-negligible number of missing values. The problem in our study is a universal concern.

Reference

[1] Obayashi, T., Sugita, S., Akimichi, T., 1990. APPENDICES : Matrix. *Bulletin of the National Museum of Ethnology, Special Issue* 11, 370–514.

Is it sex-biased migration/admixture or social selection in population genetic structure in East Asians?

Hiroki Oota

Department of Anatomy, Kitasato University School of Medicine

Mitochondrial DNA (mtDNA) and Y chromosome can give us an important insight about sex-biased migration, which concerns human-specific reproduction network such as a mating system (Oota et al. 2001). A correlation between genetic distances and geographic distances is shown in mtDNA, but not in Y chromosome, which could be explained by strong patriarchal societies in East Asian populations (Oota et al. 2002). Another Y chromosome study, however, shows that a particular haplotype and its descendants are found at high frequencies widely in East and Central Asia: the authors interpret it as “Social Selection” that a particular male lineage of tribe (plausibly including the family of Genghis Khan) has expanded into vast geographical regions (Zerjal et al. 2003). A more recent study comparing between mtDNA and Y chromosome sequence data from fine global populations shows that the effective population size (N_e) of mtDNA keeps increasing from 50,000 years ago to now, while the N_e of Y chromosome stops increasing around 10,000 years ago and has decreased once 8,000 – 5,000 years ago. Because the extreme decrease of N_e has preceded in West Asia than in Europe, and the timing corresponds to the period of Neolithic revolution, the authors explain that social and cultural changes accompanying practices of agriculture and pastoralism have promoted disproportion of males’ reproduction chances (Karmin et al. 2015). In this talk, I’ll discuss if sex-biased migration/admixture or social selection have more effectively contributed to population genetic structure of human populations in East Asia.

Oota et al. (2001) Human mtDNA and Y-chromosome variation is correlated with matrilineal versus patrilineal residence. *Nat Genet* 29(1):20-1.

Oota et al. (2002) Extreme mtDNA homogeneity in continental Asian populations. *Am J Phys Anthropol* 118(2):146-53.

Zerjal et al. (2003) The genetic legacy of the Mongols. *Am J Hum Genet* 72(3):717-21.

Karmin et al. (2015) A recent bottleneck of Y chromosome diversity coincides with a global change in culture. *Genome Res* 25(4):459-66.

Cultural Hitchhiking and the Mid-Holocene Y-Chromosome Bottleneck in the Old World

Tian Chen Zeng, Alan J. Aw, and Marcus W. Feldman

In human populations, changes in genetic variation are driven not only by genetic processes, but can also arise from cultural or social changes. An abrupt population bottleneck specific to human males has been inferred across several Old World (Africa, Europe, Asia) populations at 5000–7000 ybp. Bringing together anthropological theory, recent population genomic studies, and mathematical models, we propose a sociocultural hypothesis, involving the formation of patrilineal kinship groups and intergroup competition among these groups, which can explain the inference of a population bottleneck. We show how our hypothesis is consistent with current findings from the archaeology and archaeogenetics of Old World Eurasia.

Inference of human demographic history from the GenomeAsia 100K project

Jeff Wall

Institute for Human Genetics, UCSF

The GenomeAsia 100K project seeks to generate 100,000 high-coverage genomes from Asian samples to enable future genetic discoveries across the continent. Here I present some results of a pilot project that includes 1,739 genomes from 200 distinct populations and 64 countries of origin. The population sampling includes Negrito groups from India, Malaysia and the Philippines. Our genetic analyses show that these groups are not closely related to one another. This suggests that despite their similarities in physical appearance, they are unlikely to share a recent common ancestor. We also estimated the relative amounts of Neanderthal and Denisovan admixture into all non-African genomes. We find that Denisovan ancestry proportions correlate with both caste status and language family in South Asia, with lower-caste (and non-Indo-European language speaking) groups having higher levels of Denisovan ancestry. We also present evidence for a separate Denisovan admixture event into the ancestors of the Aeta, a Negrito group from the Philippines. Admixture patterns across Southeast Asia are consistent with Denisovan admixture occurring in or near Sundaland during the last glacial maximum.

Soft selective sweep in PaleoAsia

Naoko T. Fujito⁽¹⁾, Yoko Satta⁽¹⁾, Toshiyuki Hayakawa⁽²⁾ and Naoyuki Takahata⁽¹⁾

⁽¹⁾ School of Advanced Sciences, SOKENDAI (The Graduate University for Advanced Studies) ⁽²⁾ Faculty of Arts and Science, Kyushu University

Asia in the Upper Paleolithic era and after was a place of drastic changes in social environments (e.g., intragroup organization and intergroup interaction) owing to mass migration and admixture of culturally different people. As radically changing social environments likely gave rise to psychosocial stress or acculturative stress – a major environmental risk factor in the development of mental diseases, any genetic change that could confer tolerance for such stress must have been favored by natural selection.

This possibility was tested for four promoter variants of the *ST8Sia2* (or *STX*) gene encoding a sialyltransferase that synthesizes polysialic acids in the brain. Of these variants, one is constantly identified in all populations as a non-risk type of schizophrenia – an influential mental disease with serious impairment of sociality. It is shown that the variant exhibits a lowered promoter activity, emerged uniquely in the lineage leading to anatomically modern humans in Africa > 100 kya, and has rapidly increased the frequency in Asia during the past 20 – 30 ky. Although the molecular mechanism for the tolerance is still unrevealed, our new inference method convincingly supports that the variant has been driven by positive selection in PaleoAsia.

The inference method was developed to detect incomplete selective sweep at linked neutral sites; it combines the site frequency spectrum (SFS) and linkage disequilibrium (LD). The combined information on single nucleotide polymorphisms (SNPs) is represented as hierarchical “barcodes.” Intra-allelic variability of an allele group undergoing putative positive selection is measured by the fraction (F_c) of derived alleles linked in that group to the whole. Simulation is performed to evaluate the statistical significance of F_c under a null hypothesis of neutrality (false positive rates) as well as under an alternative hypothesis of positive selection (false negative rates). Overall, the method is powerful, is robust to demographic changes, and can be used to pinpoint core SNP sites that have been inscribing signatures of ongoing selective sweeps.

Genealogies, ages, and frequencies of cultural traits

Yutaka Kobayashi

School of Economics and Management, Kochi University of Technology

An ultimate goal of theoretical research on cultural evolution is to interpret cultural patterns in present populations in terms of past dynamic processes. In other words, we would like to infer what happened in the past by inspecting currently available data. One interesting question to ask is whether we can infer the age structure of cultural traits from their current distributions. For this purpose, we need a theory to relate static distributions of traits to their ages. A major purpose of the present study is to infer the age-frequency spectrum of a sample of a given size, using a genealogical approach. The age-frequency spectrum is a two-dimensional array (or a matrix), in which the (i,j) element is the number of cultural traits carried by i individuals and introduced j generations ago. The expected age-frequency spectrum tells us how ages of cultural traits are related to their frequencies, and therefore may allow us to infer the ages of cultural traits from their frequencies.

So far, we have been investigating the effects of parameters on the age-frequency spectrum of a sample under the assumption that each individual learns each trait with probability β from each of K role models. We have found that the results largely depend on whether the expected number of cultural offspring per parent $K\beta$ is larger than one or not. When $K\beta < 1$, a sample is expected to have many young and rare traits; on the other hand, when $K\beta > 1$, a sample is expected to have not only young, rare traits but also numerous old, common traits. Such structure of the age-frequency spectrum has several interesting implications for data interpretation, which will be argued in the presentation.

Ecocultural range-expansion models for the replacement or assimilation of Neanderthals by modern humans

Joe Yuichiro Wakano⁽¹⁾, William Gilpin⁽²⁾, Seiji Kadowaki⁽³⁾, Marcus Feldman⁽⁴⁾, and Kenichi Aoki⁽⁵⁾

(1) School of Interdisciplinary Mathematical Sciences, Meiji University (2) Department of Applied Physics, Stanford University (3) Nagoya University Museum, Nagoya University (4) Department of Biology, Stanford University (5) Organization for the Strategic Coordination of Research and Intellectual Properties, Meiji University

Recent genetic and archaeological studies on the range expansion of modern humans and the demise of Neanderthals suggest 1) their interbreeding, that must have resulted from their co-existence, and 2) a diversity of cultures/behaviors in associations with the spread of modern humans. It was not a simple spread of homogeneous “modern human behaviors”. Although these observations have gained increasing consensus among researchers, there is no clear explanation regarding how the two phenomena were related with other. This study aims to explain a possible relationship between the two aspects (i.e., demographic changes and cultural dynamics) through eco-cultural modeling.

The ecocultural framework for the competition between hominid species allows their carrying capacities to depend on some measure of the levels of culture they possess. In the present study both population densities and the densities of skilled individuals in Neanderthals and in modern humans are spatially distributed and subject to change by spatial diffusion, ecological competition, and cultural transmission within each species. Our model is formulated by reaction-diffusion equations. We analyze the resulting range expansions in terms of the demographic, ecological and cultural parameters that determine how the carrying capacities relate to the local densities of skilled individuals in each species. Of special interest is the case of cognitive and intrinsic-demographic equivalence of the two species.

The range expansion dynamics consist of multiple wave fronts of different speeds. Properties of these wave fronts are mathematically derived. Depending on the parameters, these traveling waves can result in replacement of Neanderthals by modern humans, or assimilation of the former by the latter. In both the replacement and assimilation scenarios, the first wave of intrusive modern humans is characterized by a low population density and a low density of skilled individuals, with implications for archaeological visibility. The first invasion is due to weak interspecific competition (i.e., niche difference). A second wave of invasion may be induced by cultural differences between moderns and Neanderthals. Spatially and temporally extended coexistence of the two species, which would have facilitated the transfer of genes from Neanderthal into modern humans and vice versa, is observed in the traveling waves, except when niche overlap between the two species is extremely high. Our study proposes a complicated process of modern human range-expansion due to ecological and cultural factors.

Wakano JY, Gilpin W, Kadowaki S, Feldman MW (in press). Ecocultural range-expansion models for the replacement or assimilation of Neanderthals by modern humans. *Theoretical Population Biology*

第5回班会議

日程：平成30年2月21-22日（水—木）

場所：明治大学中野キャンパス 高層棟6階 セミナー室1（601）

2月21日

10:00 開会の挨拶

10:10 青木健一

「島模型における文化進化および Still Bay、Howiesons Poort の問題」

11:00 中村光宏

「民族誌データに観察されるベキ則について」

11:50 黒川瞬

「文化の絶滅時間」

13:50 高畑尚之

「正のダーウイン的選択」

14:40 太田博樹

「古代ゲノム解析～その後の展開」

15:30 プロジェクト打ち合わせ

18:00 ごろ 懇親会（中野駅周辺を予定）

2月22日

10:00 小林豊

「文化進化モデルにおける分岐過程近似」

10:50 若野友一郎

「生態学的分布拡大モデルと、その考古学的解釈」

11:40 総合討論

12:30 閉会の挨拶

研究業績

雑誌論文 Journal articles

- Aoki, K. (in press) On the absence of a correlation between population size and “toolkit size” in ethnographic hunter-gatherers. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*
- Fogarty, L., J. Y. Wakano, M. W. Feldman, and K. Aoki (2017) The driving forces of cultural complexity: Neanderthals, modern humans, and the question of population size. *Human Nature* 28: 39–52. DOI: 10.1007/s12110-016-9275-6
- Ohtsuki, H., J. Y. Wakano, and Y. Kobayashi (2017) Inclusive fitness analysis of cumulative cultural evolution in an island-structured population. *Theoretical Population Biology* 115: 13–23. DOI: 10.1016/j.tpb.2017.03.001
- Parvinen, K., H. Ohtsuki, and J. Y. Wakano (2017) The effect of fecundity derivatives on the condition of evolutionary branching in spatial models. *Journal of Theoretical Biology* 416: 129–143. DOI: 10.1016/j.jtbi.2016.12.019
- Saijo, T., J. Feng, and Y. Kobayashi (in press) Common-pool resources are intrinsically unstable. *International Journal of the Commons*.
- 高畑尚之 (2017) 「進化と人間」『現代思想』45(12): 66–78。
- Wakano, J. Y., W. Gilpin, S. Kadowaki, M. W. Feldman, and K. Aoki (in press) Ecocultural range-expansion scenarios for the replacement or assimilation of Neanderthals by modern humans. *Theoretical Population Biology*
- Wakano, J. Y., T. Funaki, and S. Yokoyama (2017) Derivation of replicator-mutator equations from a model In population genetics. *Japan Journal of Industrial and Applied Mathematics* 34: 473–488. DOI: 10.1007/s13160-017-0249-9

書籍掲載論文 Book chapters

- 井原泰雄 (2017) 「現代的な文化進化の理論」『文化進化の考古学』中尾 央・松木武彦・三中信宏編：1–32、勁草書房。
- 野下浩司・田村光平 (2017) 「幾何学的形態測定学と R を使った解析例」『文化進化の考古学』中尾 央・松木武彦・三中信宏編：218–179、勁草書房。

田村光平・有松 唯・山口雄治・松本直子 (2017) 「遠賀川式土器の楕円フーリエ解析」『文化進化の考古学』中尾 央・松木武彦・三中信宏編：35–62、勁草書房。

田村光平・松木武彦 (2017) 「幾何学的形態測定学による前方後円墳の墳丘形態の定量的解析」『文化進化の考古学』中尾 央・松木武彦・三中信宏編：63–88、勁草書房。

主宰 Organized conferences

田村光平・井原泰雄・中尾 央 (2017) 『成果シンポジウム：先史文化進化の展望：考古学から行動実験まで/Symposium: Perspectives on Prehistoric Cultural Evolution: From Archaeology to Behavioral Experiment』AP 品川、2017 年 8 月 7–8 日。

講演・学会発表等 Oral and poster presentations

青木健一 (2017) 「狩猟採集民における集団サイズと文化水準の無相関について」『文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究 2016–2020：パレオアジア文化史学第 2 回研究大会』名古屋大学、2017 年 2 月 10–12 日 (予稿集 70 頁)。

藤戸尚子・颯田葉子・早川敏之・高畑尚之 (2017) 「歴史的にモザイクなヒトゲノム：正の自然選択の影響とその検出」『文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究 2016–2020：パレオアジア文化史学第 2 回研究大会』名古屋大学、名古屋市、愛知県、2017 年 2 月 10–12 日 (予稿集 75 頁)。

Fujito, N., Y. Satta, M. Hane, A. Matsui, K. Yashima, K. Kitajima, C. Sato, N. Takahata, and T. Hayakawa (2017) Adaptive evolution of mental activity-related STX gene in the out-of-Africa migration. *The biology of genomes*, Cold Spring Harbor Laboratory, Cold Spring Harbor, USA, May 9–13, 2017. poster

Fujito, N., Y. Satta, M. Hane, A. Matsui, K. Yashima, K. Kitajima, C. Sato, N. Takahata, and T. Hayakawa (2017) Adaptive evolution of mental activity-related STX gene in the out-of-Africa migration. 2017 *Society for Molecular Biology and Evolution Meeting*, Austin, USA, July 2–6, 2017. poster

- 早川敏之 (2017) 「現生人類での精神活動関連遺伝子の進化：シアル酸転移酵素 STX の低活性化による東アジア集団での適応」『日本進化学会第 19 回大会』京都大学吉田キャンパス、2017 年 8 月 24–26 日。
- Ihara, Y. (2017) An introduction to mathematical modeling in evolutionary archaeology. *Perspectives on Prehistoric Cultural Evolution: From Archaeology to Behavioral Experiment*, AP Shinagawa, Tokyo, 7 Aug 2017.
- 小林 豊 (2017) 「文化形質の頻度と古さの関係に関する理論研究」『文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究 2016–2020：パレオアジア文化史学第 2 回研究大会』名古屋大学、2017 年 2 月 10–12 日 (予稿集 72–73 頁)。
- 小林 豊・L. レーマン (2017) 「累積的文化進化と垂直伝達」『文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究 2016–2020：パレオアジア文化史学第 3 回研究大会』国立民族学博物館、2017 年 5 月 13–14 日 (予稿集 102 頁)。
- 太田博樹・石田貴文 (2017) 「タイ少数民族と古人骨を対象とした生業形態とゲノム多様性に関する研究」『文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究 2016–2020：パレオアジア文化史学 第 3 回研究大会』国立民族学博物館、2017 年 5 月 13–14 日 (予稿集 106–108 頁)。
- 颯田葉子・高畑尚之 (2017) 「ゲノム配列に基づく遠縁種間の分岐年代と共通祖先集団のサイズの推定」『日本遺伝学会第 89 回大会』岡山大学津島キャンパス、2017 年 9 月 13–15 日。
- 高畑尚之 (2017) 「南拡散ルート、遺伝的多様性そして地域適応」『文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究 2016–2020：パレオアジア文化史学第 3 回研究大会』国立民族学博物館、2017 年 5 月 13–14 日 (予稿集 96–97 頁)。
- 高畑尚之 (2017) 「集団遺伝学 I」および「中立説」『木村資生記念進化学セミナー』国立遺伝学研究所、2017 年 8 月 2–5 日。(https://kimuraseminar.wordpress.com)
- Tamura, K. (2017) Elliptic Fourier analysis of the Ongagawa pottery. *Perspectives on Prehistoric Cultural Evolution: From Archaeology to Behavioral Experiment*, AP Shinagawa, Tokyo, August 7–8, 2017.

- Tamura, K. and Matsugi, T. (2017) Geometric morphometrics of keyhole-shaped mounds. *Perspectives on Prehistoric Cultural Evolution: From Archaeology to Behavioral Experiment*, AP Shinagawa, Tokyo, August 7–8, 2017.
- Tamura, K. (2017) Violence in Prehistoric Japan. *University of St Andrews CBD seminar*, University of St. Andrews, UK, August 29, 2017.
- Tamura, K. (2017) Quantifying cultural macroevolution: a case-study of hinoeuma fertility drop. University of Exeter, UK, September 7, 2017.
- Tamura, K. and Y. Ihara (2017) Quantifying cultural macroevolution: a case-study of hinoeuma fertility drop. *Inaugural Cultural Evolution Society Conference*, Jena, Germany, September 13–15, 2017.
- 若野友一郎・W. Gilpin・M. W. フェルトマン (2017) 「新人によるネアンデルタールの交替または吸収に関する生態的文化的な分布拡大シナリオ」『文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究 2016–2020 : パレオアジア文化史学第 2 回研究大会』名古屋大学、2017 年 2 月 10–12 日 (予稿集 12 頁)。
- 若野友一郎・青木健一 (2017) 「生態文化的文化拡大モデルにおける遺伝的交雑と非一様環境のモデリング」『文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究 2016–2020 : パレオアジア文化史学第 3 回研究大会』国立民族学博物館、2017 年 5 月 13–14 日 (予稿集 100 頁)。
- J. Y. Wakano (2017) Derivation of replicator-mutator equation as a limit of individual-based models 『日本数理生物学会』北海道大学、2017 年 10 月 6–8 日。
- Fujito, N., Y. Satta, M. Hane, A. Matsui, K. Yashima, K. Kitajima, C. Sato, N. Takahata, and T. Hayakawa. “Adaptive evolution of mental activity-related STX gene in the out-of-Africa migration.” *International Symposium on Evolutionary Genomics and Bioinformatics*, TzuChi University, Hualien, Taiwan, November 5-6, 2017. (The Best Oral Presentation Award)
- Takahata, N. (2017) Soft selective sweep in PaleoAsia. “Cultural History of PaleoAsia” International workshop (organized by B02), *International Workshop on Theoretical Models of Cultural Evolution during Modern Human Dispersals*. Meiji University Nakano Campus, November 27—29, 2017.

- 藤戸尚子、颯田葉子、早川敏之、高畑尚之 (2017) 「自然選択検出法の開発とその応用」『文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究 2016–2020 : パレオアジア文化史学第 4 回研究大会』東京大学、東京都、2017 年 12 月 9–10 日 (予稿集 54 頁)。
- 田村光平 (2017) 「考古学における文化進化：いかにして過去を復元するか」第 27 回日本数理生物学会大会 企画シンポジウム「文化進化研究の各現場から」北海道大学、2017 年 10 月 6 日。
- 田村光平 (2017) 「進化史と文化史の交点：文化進化学の構築と展開と発展的解消」第 10 回日本人間行動進化学会 HBES-J 設立 10 周年記念特別企画「人間行動進化学どこへ行く」、名古屋工業大学、2017 年 12 月 9 日。
- 田村光平 (2017) 「文化進化研究のための考古遺物統合解析環境の構築に向けて」第 10 回日本人間行動進化学会、名古屋工業大学、2017 年 12 月 10 日。
- 田村光平 (2017) 「文化進化研究の展開：文化多様性の定量化と形成プロセスの復元」滋賀大学リスク研究センター招聘セミナー、滋賀大学、2017 年 12 月 14 日。
- Kobayashi, Y., Lehmann, L. (2017) Genealogies, frequencies, and ages of cultural traits: an application of the theory of duality. *The 27th annual meeting of the Japanese society of mathematical biology*, Hokkaido University, Sapporo, Japan, October 6-8, 2017.
- 井原 泰雄 (2017) 「言語進化の生態学的側面」第 47 回ホミニゼーション研究会、京都大学霊長類研究所大会議室、2017 年 12 月 19 日。
- Ihara Y (2017) Evolution of physical weakness by social selection through choice of collaborative partners. *Kyoto Conference on Evolinguistics*, 京都大学吉田南キャンパス人間・環境学研究科棟 地下大講義室、2017 年 11 月 11 日。
- Oota, H. (2017) “Is it sex-biased migration/admixture or social selection in population genetic structure in East Asians?” “Cultural History of PaleoAsia” International workshop (organized by B02) Theoretical Models of Cultural Evolution during Modern Human Dispersals. November 27–29, 2017.
- 太田博樹・石田貴文 (2017) 「タイ少数民族と古人骨を対象とした生業形態とゲノム多様性に関する研究」『文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究 2016–2020 : パレオアジア文化史学 第 3 回研究大会』国立民族学博物館、2017 年 5 月 13–14 日 (予稿集 106–108 頁)。

Oota, H. (2017) “A trend in recent ancient genome research” Meiji University, Nakano, Japan. June 19, 2017.

野林厚志・中村光宏（2017）「民族誌の定量的分析の方法論的課題と解釈上の課題」『文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究 2016–2020：パレオアジア文化史学第4回研究大会』東京大学、2017年12月9–10日（予稿集8頁）。

野口淳・鈴木美保・中村光宏・近藤康久・西秋良宏（2017）「南アジア後期旧石器時代幾何学細石器群の起源」『文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究 2016–2020：パレオアジア文化史学第4回研究大会』東京大学、2017年12月9–10日（予稿集4頁）。

文部科学省科学研究費補助金（新学術領域研究）2016～2020

「パレオアジア」（パレオアジア文化史学 -アジア新人文化形成プロセスの総合的研究-）

（領域番号 1802）

研究計画 B02 「人類集団の拡散と定着にともなう文化・行動変化の現象数理的モデル構築」

2017 年度研究報告書（ISBN 978-4-909148-13-1）

2018 年 2 月 28 日発行

[編集・発行]

B02 班研究代表者 若野友一郎

〒164-8525 東京都中野区中野 4-21-1

明治大学 総合数理学部 現象数理学科

Tel. (03) 5343-8351

[印刷・製本]

株式会社ブレインズ・ネットワーク

〒162-0801 東京都新宿区山吹町 347 番地 藤和江戸川橋ビル 3 階・4 階

Tel. (03) 3267-8711