

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

2016 年度

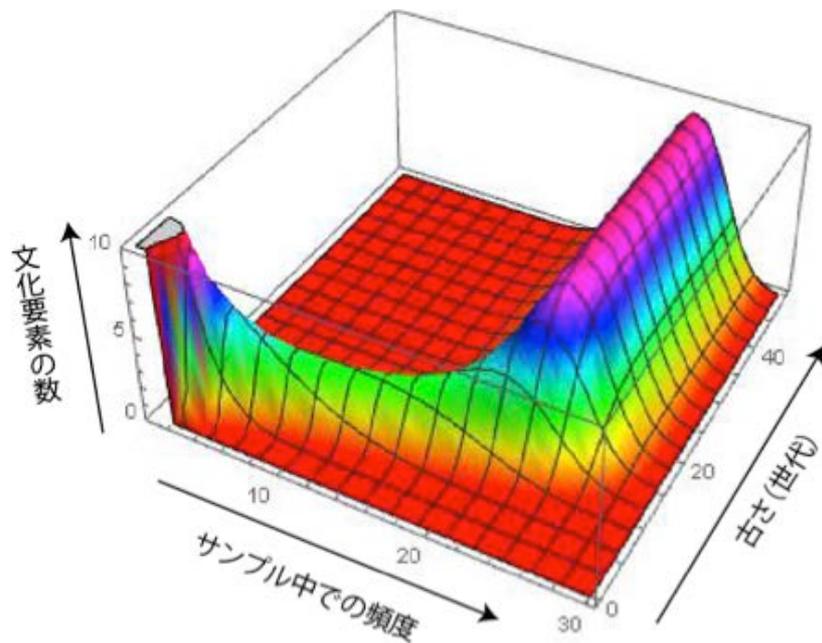


図1a: 齢・頻度スペクトルの一例。パラメータ値は、 $K=3$, $\beta=0.5$, $N=100$, $n=30$ 。

目次

研究組織	iv
研究報告	
文化の侵入伝播の等速進行波解を用いた数理解析	若野友一郎 1
文化形質の頻度と古さの関係についての理論的分析	小林 豊 13
ゲノム情報に基づく人口動態に関する研究の動向	高畑 尚之 23
民族学的狩猟採集民における集団のサイズと 食料獲得用具の種類数の間の無相関について	青木 健一 37
班会議	
第1回	51
第2回	52
第3回	53
研究発表	55

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

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

文化の侵入伝播の等速進行波解を用いた数理解析

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 (より詳しくは、本報告書の青木の論文を参照)。

従来のモデルの多く (Ghirlanda S, & Enquist M 2007; Kobayashi Y, & Aoki K 2012; Aoki K 2015; Gilpin et al. 2016 など) は、単純化のため空間構造を無視し、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)。しかしながら、パレオアジア文化史プロジェクトでも、あるいは人類史の総合的な理解のためにも、新人と新人的文化の拡散は地球規模で起こったイベントであり、その起源はアフリカであり、そこからアジアへ、さらにアメリカ大陸へと拡散した時空間的なダイナミクスである。よって、集団サイズといっても、ヨーロッパのある局所集団の密度と、アジアのある局所集団の密度は、異なる変数で表されるべきものであることが分かる。

本稿では、空間構造を陽に考える集団サイズ仮説のモデルとして、空間を 1 次元連続空間としてモデル化した反応拡散モデルを提唱し、その数理解析を行う。このモデルでは集団サイズは、個体密度 $N(x,t)$ として表現される。特に、無限の未来での状態 (平衡状態) ではなく、新人と新人文化が拡散するテンポラルな様相を捉えるため、等速進行波解に着目する。

反応拡散系における等速進行波解の数理解析は、いくつかの重要な数学的結果がすでに知られているので、それらを駆使しつつ、人間と文化の拡散の様子を数理モデルの観点から解析する。

2. モデル

時刻 t 、空間座標 x における個体密度を $N(x,t)$ とし、局所的には 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と、次の方程式を得る。

$$\frac{\partial}{\partial t} N(x,t) = D \frac{\partial^2}{\partial x^2} N + rN \left[1 - \frac{N}{M} \right] \quad (1)$$

ここで、 M は環境収容力であり、これが時空間的に定数であれば標準的な Fisher 方程式となる。集団サイズ仮説は、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している。この仮定をモデル化するため、(1)式における環境収容力 M が文化の発展度合いによって増えると考え。文化の空間的な拡散の様子にはさまざまなものが考えられるが、ここでは文化は個体が持ち運ぶことによるのみ空間的に移動すると仮定する。例えば、大阪にいる人が「お好み焼き」という文化要素を発明したとすると、それが東京に伝播するのは、大阪の人が東京に移住してくるためと考える。さらに単純化のため、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

$$M(Z) = \begin{cases} M_L & (Z < Z^*) \\ M_H & (Z \geq Z^*) \end{cases} \quad (2a)$$

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。以上の仮定から、我々のモデル方程式は

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} N(x,t) &= D \frac{\partial^2}{\partial x^2} N + rN \left[1 - \frac{N}{M(Z)} \right] \\ \frac{\partial}{\partial t} Z(x,t) &= D \frac{\partial^2}{\partial x^2} Z + rZ \left[1 - \frac{N}{M(Z)} \right] - \gamma Z + \delta(N - Z) \end{aligned} \quad (2b)$$

となる。仮定から、スキル個体の内的自然増加率と環境収容力は、非スキル個体のそれと同じである。社会学習(文化伝達)によってスキル個体が増加することを表す項 $rZ \left[1 - \frac{N}{M(Z)} \right]$

は、垂直伝達（スキル個体の子供は必ずスキル個体）を仮定すると分かりやすいが、斜行伝達（新生児は周囲の個体からランダムに1個体を選び、その個体のスキルの有無を継承する）の場合も同じ式となる。

3. 解析

まずは移住拡散がない場合（ $D=0$ ）を考えよう。このとき、(2)式は単純なODEとなり、（適当なパラメータ値の範囲内で）低密度低文化平衡点

$$Q_L = (N, Z) = (M_L, \theta M_L)$$

と、高密度高文化平衡点

$$Q_H = (N, Z) = (M_H, \theta M_H)$$

が存在する。ここで、パラメータ $\theta = \frac{\delta}{\gamma + \delta}$ は、スキルの消失と生成のレートから計算されるもので、この値が高いほど獲得しやすく消失しにくいスキルを表す。等速進行波解とは、

(2)式の無限領域 $x \in (-\infty, \infty)$ 上の解で

$$N(x, t) = n(x - ct)$$

$$Z(x, t) = z(x - ct)$$

を満たすものを指す。1変数関数 $n(\cdot)$ と $z(\cdot)$ は、等速進行波解のプロファイルと呼ばれ、ある特定の時刻における解の空間分布を表す。等速進行波解は、 $n(\cdot)$ と $z(\cdot)$ が作る波が、その形を保ちながら一定の速度 c で動く（平行移動する）ような、(2)式の特別なタイプの解で

ある。等速進行波解の存在や、その一意性、安定性についてはすでに多くの数学的研究があるが、(2)式のようなシステムの場合（他変数の場合）については、いまだに数学の研究論文が発表されつづけるホットなトピックである。

3.1 解の性質と空き地への侵入

特定の初期分布

$$N(x,0) = N_0(x)$$

$$Z(x,0) = Z_0(x)$$

から出発するときの、(2)式のふるまいを考えよう。まずは、空間座標の左側 ($x < 0$) は人類の起源の地域（例えばアフリカ）であり低密度低文化平衡点の状態にあり、右側 ($x > 0$) は人類がまだ拡散していない地域（例えばアメリカ）と考え $(N, Z) = (0, 0)$ と仮定する。直感的に、起源の地域から人類が増殖しながら拡散し、分布域を拡大すると期待される。その分布拡大の速度はどのように決まるのだろうか？ 最初に低密度低文化平衡点の状態にあるか、高密度高文化平衡点にあるかによって、速度に影響はあるのだろうか？

実は(2)式の解は、(常識的な仮定のもとで) 次のような性質をもつことが示せる。

$$\lim_{t \rightarrow \infty} Z(x,t) = \theta N(x,t) \tag{3}$$

すなわち、反応拡散方程式系の解 $N(x,t)$ と $Z(x,t)$ は、当然時間にも空間にも依存する関数であるが、同じ時刻同じ場所における比は定数へと収束するのである。これは(2)式の解の大域的性質であり、比較定理によって証明可能である。初期値問題の解が等速進行波解に完全に一致するのは、初期分布がそのプロファイルと一致している場合だけであり、ほとんどの初

期分布については、等速進行波解に収束するのみである。人類の分布拡散の速度は、十分な時間経過後の収束先の等速進行波解の速度で近似できると考えられる。上の大域的性質から、等速進行波解を考えるうえでは、 $Z(x,t) = \theta N(x,t)$ と考えてよいことになる。この性質を利用すると

$$\frac{\partial}{\partial t} N(x,t) = D \frac{\partial^2}{\partial x^2} N + rN \left[1 - \frac{N}{M(\theta N)} \right] \quad (4)$$

となり、1変数の反応拡散方程式を得る。低密度低文化状態の人類が空き地へ分布拡大するシナリオは、(4)式において、安定平衡点 $N = M_L$ と不安定平衡点 $N = 0$ をつなぐ等速進行波解に対応する。このような Fisher 型の等速進行波解の速度は、 $N = 0$ 近傍での線形化方程式

$$\frac{\partial}{\partial t} N(x,t) \approx D \frac{\partial^2}{\partial x^2} N + rN$$

の解析から、最小速度 $c_{\min} = 2\sqrt{rD}$ を持ち、一般的な初期分布に対して解はこの最小速度の等速進行波解に収束することが知られている。すなわち、低密度低文化状態の人類が空き地への分布拡大する速度は、 $2\sqrt{rD}$ である。

高密度高文化状態の人類の分布拡大速度はどうだろうか？ この場合も、分布拡大の先端では、人類は高密度ではありえない。Fisher 型の等速進行波では、波の先端の形状が速度を決めている。よってこの場合も、空き地へ分布拡大する先端の速度は、同じ $2\sqrt{rD}$ である。

3.2 高密度高文化状態と低密度低文化状態の競争

つぎに、空間の左側は高密度高文化状態にあり、右側は低密度低文化状態にある場合を考える。すなわち、なんらかの理由で集団サイズと文化レベルのフィードバックループがうまく働き、高密度高文化状態に入った集団が、まだ低密度低文化状態にある地域へと拡散するというシナリオを考える。ここで扱うモデルは、旧人・新人を特に区別していないが、基本的に同じ種の中で、高密度高文化状態を達成した部分集団を新人、それ以外を旧人と呼ぶと考えると、中～後期旧石器時代における革新的文化の拡散のモデルに対応する（ただし、新人と旧人は遺伝子解析から、同一種の集団ではないことが判明しているため、ここで示すモデルは単純化しすぎの可能性はある）。

この場合初期分布は、たとえば

$$N(x,0) = N_0(x) = \begin{cases} M_H & (x < 0) \\ M_L & (x \geq 0) \end{cases}$$

$$Z_0(x) = \theta N_0(x)$$

のようになる。モデルは(2)式のままで変更はないが、今回は2つの安定平衡点

$Q_L = (N, Z) = (M_L, \theta M_L)$ と $Q_H = (N, Z) = (M_H, \theta M_H)$ を繋ぐ等速進行波を考えることになる。

これは(4)式では、2つの安定平衡点 $N = M_L$ と $N = M_H$ を繋ぐ等速進行波を考えることに等しい。このような等速進行波解については、一般に速度を解析的に表現することはできないが、その向きについては解析的な扱いが可能である。速度の符号は、(4)式の反応項を2つの平衡点の間で定積分した量

$$\int_{M_L}^{M_H} u \left(1 - \frac{u}{M(\theta u)} \right) du$$

の符号と一致することが知られている。今回 $M(\theta u)$ は Step 関数なので、この積分は容易に計算できて

$$\left(\frac{M_H^2 - M_L^2}{6}\right) - \frac{1}{3}\left(\frac{1}{M_L} - \frac{1}{M_H}\right)\left(\frac{Z^*}{\theta}\right)^3$$

を得る。すなわち、等速進行波解の速度 c について

$$\text{sgn}(c) = \text{sgn}\left((M_H^2 - M_L^2) - 2\left(\frac{1}{M_L} - \frac{1}{M_H}\right)\left(\frac{Z^*}{\theta}\right)^3\right)$$

である。仮定より $M_H - M_L > 0$ であるから、右辺第一項は正であるが、同時に

$$\frac{1}{M_L} - \frac{1}{M_H} > 0$$

でもあるので、右辺第二項は負の項である。その大きさは、パラメータ Z^*, θ に依存する。すなわち、やや直感に反する重要な結論として、高密度高文化状態が局所的に達成されても、その状態が空間的に広がっていくかどうかは、パラメータ値によることが分かる。上の式から、高密度高文化状態が低密度低文化状態を駆逐しながら置き換えていくための条件は

$$Z^* < \left(\frac{\delta}{\gamma + \delta}\right) K \left[\frac{\alpha(1 + \alpha)}{2}\right]^{\frac{1}{3}} \quad (5)$$

と書くことができる。ここで、 K は低文化状態の環境収容力、 α は高文化状態になったとき

環境収容力が何倍違うかを表すパラメータで、 $M_H = \alpha M_L = \alpha K$ である。

4. 結論と議論

中～後期旧石器にみられる革新的な文化のユーラシア大陸への伝播のモデルとして、集団サイズ仮説に基づく反応拡散方程式系モデルを提案した。このモデルでは、文化要素として「スキル」を想定し、スキルを持つ個体の密度によって、局所的な環境収容力が変化する人口動態モデルを考え、個体の移住拡散によって文化と人間が同時に広まる。スキル個体の密度と総個体密度にはポジティブフィードバックが存在し、局所的なダイナミクスは高密度高文化状態（ここで高文化とは、スキル個体の密度が高いことを指す）と低密度低文化状態の2つの局所安定平衡点を持つ。数理解析の結果

1. 空き地へと分布拡大する場合には、元となる集団がどちらの状態にあっても、分布拡大速度（分布の先端の移動速度）は同じである
2. 高密度高文化状態と低密度低文化状態が空間的に分かれて存在する場合には、その境界から等速進行波解が生まれ、その向きはパラメータに依存する

ことが明らかとなった。どちらの結果も、高密度高文化状態は低密度低文化状態に比べて必ず有利となるわけではないことを示している。特に、高密度高文化状態が低密度低文化状態に駆逐されることがあるという結果は、興味深い結果である。高密度高文化状態が勝つための条件式(5)は、言葉で書くと

- a. スキル個体が多いときに、環境収容力が大きく増加するとき
- b. スキルを獲得しやすく失いにくいとき
- c. より低いスキル個体密度で、環境収容力がスイッチするとき

となる。

今回のモデルでは、スキルという抽象的な概念を用いた。これは、考古学の例で考えると、(Mousterian に対して) Aurignacian などに対応する。今回の結果が示唆することを、著者なりに考古学的用語に翻訳すると次のようになる。まず、すべての地域の個体は、従来型の石

器伝統 **M** を使っており、これはベースラインとなるもので決して失われまいとまず仮定する。そこに、ある地域において、何らかの新しい石器伝統 **X** が現れたとする。**X** は **M** よりも高度であり、**X** を採用する個体の密度が高くなると、その地域における集団の適応度（例えば生存率や食料採集効率など）が増加し個体密度が増えると仮定する。直感的には、そのような石器伝統 **X** は従来型 **M** を常に駆逐して広がりそうであるが、必ずしもそうとはならない。石器伝統 **X** が空間的に広まるための条件は、**X** が比較的学習しやすい文化であるか（獲得しやすく失いにくい）、あるいは **X** を採用することで集団の適応度が飛躍的に高まるかのいずれかが成り立つことである。**Mousterian** が比較的長期に渡って続き、なかなか新しい石器伝統が生まれなかった理由として、**Mousterian** は、学習のしやすさに対する適応度の上昇率が一種の局所的最適になっており、これより複雑な石器伝統は、適応度は上昇するにしても学習が困難すぎた、という解釈がありえる。新人と旧人の認知同等性を仮定するなら、**Mousterian** の時代にもさまざまな高度な新文化が一時的に現れたが、学習しやすさと適応度上昇率のバランスが悪く、（局所的には高密度高文化状態は安定なのでしばらくは続くが最終的に）消失し、最後に **Aurignacian** という学習しやすさに比べて適応度の上昇率が **Mousterian** を上回る文化が発明されて初めて **Mousterian** を広い地域で置き換えたというシナリオが可能である。また、新人の認知能力が旧人より高いと仮定するなら、**Aurignacian** は旧人にとっては適応度上昇率が学習しにくさに見合わなかったが、より認知能力の高い新人にとっては **Aurignacian** を学習することもそれほど困難ではないため、新人の出現と同時に **Aurignacian** が空間的に広まったというシナリオが可能である。

今回のモデルは、新人と旧人を特に区別しないモデルである。この2種を区別し、各種内で独自に文化伝達が起きると考えると、2変数ではなく4変数の反応拡散モデルが得られ、そこから様々なことが言える（Wakano et al. submitted）が、本稿で述べた結果は定性的には引き続き成り立つ。2変数モデルのままである拡散としては、文化の空間的伝播が個体の移住以外のパターンで起きるといった拡散や、環境収容力関数 $M(Z)$ の一般化、移住拡散が非線形拡散（たとえば密度効果）で表される場合などが考えられるため、今後も引き続き研究を続けていきたい。

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 (submitted) Ecocultural range-expansion scenarios for the replacement or assimilation of Neanderthals by modern humans.
- Zilhão J et al. (2010) Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neandertals. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 107, 1023-1028.

**Mathematical analysis of cultural invasion
using traveling wave solutions**

Joe Yuichiro Wakano

Meiji University

Abstract: We propose a model of reaction-diffusion system to explain relative quickly cultural evolution and its spatial spread observed in the middle Paleolithic. Homo sapiens and Neanderthals are so closely related that the evidence of introgression is found. In this study, we neglect the genetic difference between them. We postulate that the relatively quick replacement is triggered not by genetic but by cultural differences. When a group with high cultural level (e.g., advanced stone-tools) appears, they might increase their population density ("population size hypothesis") and hence the spatial distribution of such high culture groups might spatially spread. Previous studies suggest the existence of positive feedback loop between cultural level and population size. There could exist two locally stable equilibria: "low" equilibrium consisting of low population density and low cultural level and "high" equilibrium consisting of high population density and high cultural level. Since previous models did not explicitly model spatial structure, theoretical predictions were made based on the basins of attractions of these equilibria in ODE systems. In this study, we propose a spatially explicit reaction-diffusion system. We consider a traveling wave solution (TWS) connecting these equilibria, and obtain the condition under which "high" equilibrium expands its spatial distribution. Our results provide possible explanations why some traditional lithic industries (e.g., Mousterian) continued for a long period until it is replaced by more advanced industries (e.g., Aurignacian).

文化形質の頻度と古さの関係に ついての理論的分析

小林豊

高知工科大学経済・マネジメント学群

0. 概要

本研究では、0-1 ベクトルモデルという理論的枠組みを用いて、文化形質の頻度と古さの関係について考察する。我々がここで関心のある量は、大きさ N の集団から、サイズ n のサンプルを抽出したときに、サンプル中のちょうど i 個体によって所有されており、かつちょうど k 世代前に集団に導入されたような形質の数の期待値である。これをここでは齢・頻度スペクトルと呼ぶ。数理モデルの解析より、齢・頻度スペクトルの構造は、2つのパラメータの積 $K\beta$ の値が1より大きいかどうかで定性的に異なることが明らかとなる。ここで、 K は文化形質の世代間伝達において、1個体が観察できるロールモデルの数、 β は、それぞれのロールモデルから特定の文化形質が伝達される確率である。 $K\beta \leq 1$ のときは、サンプル中に観察されるほとんどの形質は、頻度が小さく、かつ新しいものばかりであることが予測される。一方、 $K\beta > 1$ のときは、サンプル中には、頻度の高い形質が多くあらわれ、それらの形質は一定以上の古さを有することが明らかとなった。この結果がパレオアジア文化史学の観点から何を含意するのか論じる。

1. 序論

ヨーロッパにおける旧人・新人の交替とは異なり、アジアにおける交替では、種の交替に

ともなう文化変化の様相に地域間で多様性が見られる(e.g. Kobayashi et al., 2015)。

特に、旧人・新人の交替をまたぐ文化の連続性は、最も興味深い事象である。ここで、文化的な連続性とは、石器伝統（インダストリ）が移行したのにも関わらず特定の道具や石器の加工技術が引き継がれることであり、レヴァント、ザグロス、中央アジア、南シベリアをはじめとして、ユーラシア各地に散見されるが、その連続性の様相は多様である（Kobayashi et al., 2015）。文化の連続性が生じる原因としては、(i)旧人から新人へ種を超えた文化伝達が行われた、(ii)新人が旧人と同じ文化を再発明した、など複数の仮説が有り得る（小林, 2015）。旧人から新人への文化的な伝達が起こるためには、少なくとも両者の間に接触があったことが必要とされるが、これに関しては、年代学的にも遺伝学的にも根拠がある（Kadowaki, 2013; Green et al., 2010; Prüfer et al. 2014）。パレオアジア文化史学における研究計画班 B02 の主要な目的の一つは、数理モデル（コンピューターシミュレーションを含む）の分析を通して、このような種の交替と文化の交替の間に多様な関係（すなわち地域間多様性）が生み出されるメカニズムを明らかにすることである。より詳しく言えば、(1)どのようなメカニズムが有り得るかに関して複数の仮説を提唱するとともに、(2)個々の仮説の理論的な妥当性を検討すること、あるいは、(3)数理モデルを通して何らかの定性的もしくは定量的予測を行うことで、実証研究者に仮説検証のための手段を提供することである。

上記の(2)を実践するためには、考古資料において、種の交替に伴い特定の文化変化のパターンが観察されたとき、諸仮説の蓋然性を数量的に評価する方法があれば望ましい。たとえば、種の交替前後において類似の文化形質が出現する場合、その類似性が種間の伝達によるものか、あるいは再発明によるものであるのかによって、その含意するところが大きく異なり、諸仮説の尤もらしさも変わってくる。交替後の形質が交替前の形質から文化伝達によって受け継がれた可能性を定量化するための一つの方法として、形質の古さを推定することが挙げられるであろう。このように、ある文化形質が「いつ集団に導入されたのか？」という問いはパレオアジア文化史学の観点から大変重要である。本研究では、0-1 ベクトルモデルという理論的枠組みを用いて、文化形質の頻度と文化の古さの関係について考察する。

2. モデル

2.1. 齢・頻度スペクトル

広義の 0-1 ベクトルモデルとは、文化形質が離散的実体であり、各個体はそれぞれの文化形質を持つかまたは持たないかのどちらかの状態にあると仮定するモデリング手法であり、実際にはかなり広範な数理モデルを含むアプローチである (Strimling et al., 2009; Lehmann et al., 2011)。各個体の文化状態は、一つのベクトル (もしくは配列) によって記述される。ベクトルの各要素は、0 (文化形質を持たない) もしくは 1 (文化形質を持つ) の値をとる。たとえば、ある個体の文化状態を表すベクトルが(0,1,1)のような 3次元のベクトルで与えられたとする。この場合、注目する個体は、第一の文化形質を持たないが、第二と第三の形質は持っているとして解釈される。理論上、ベクトルの次元はいくらでも大きくて良い。これまで、0-1 ベクトルモデルを活用して、集団全体に含まれる文化形質の数や個体間の文化状態の多様性が、集団サイズなどの重要なパラメータによってどのような影響を受けるかという議論がなされてきた。しかしながら、実際に閉じた集団全体の完全な文化状態をデータとして得ることは困難である。そこで、本研究では、集団から抽出されたサンプルの文化状態を予測する数理モデルを構築する。特に、サンプル中の文化形質の頻度と古さ (その形質が過去のどの時点で集団に導入されたのかなど) の定量的な関係を予測することを主目的とする。現時点では一つの閉じた集団しか考慮していないが、将来的には複数集団の接触を考慮する。以下では、まず一つの文化形質の動態を考え、そこから全ての文化形質の総体的ふるまいを解析的に予測する方法を考える。

N 個体の有限集団を考えよう。世代は離散とする（ただし、隣接する世代の間には、文化伝達を保証するだけの重複が存在する）。個々の個体は、注目する文化形質を持つ（状態1）もしくは持たない（状態0）の2状態のどちらかにある。各個体は前世代から、 K 個体をロールモデル（見本個体）としてランダムに選択する。当該形質は、それぞれのロールモデルから確率 β で受け継がれる。したがって、仮に K 個体のロールモデルのうち、 l 個体が当該形質を有するならば、注目する学習者に当該形質が受け継がれない確率は、 $(1-\beta)^l$ である。したがって、ある世代において i 個体が当該形質を有するとき、次世代において当該形質を有する個体の数が j になる確率は、

$$f(i) = \sum_{l=0}^K \frac{\binom{i}{l} \binom{N-i}{K-l} (1-\beta)^l}{\binom{N}{K}} \quad (1)$$

として、

$$\pi_{i,j} = \binom{N}{j} (1-f(i))^j (f(i))^{N-j} \quad (2)$$

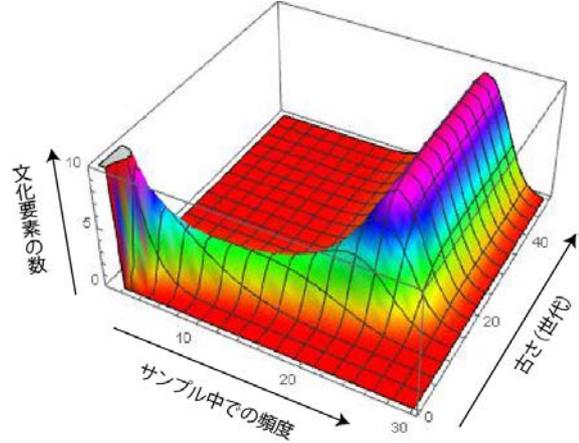


図1a: 齢・頻度スペクトルの一例。パラメータ値は、 $K=3$, $\beta=0.5$, $N=100$, $n=30$ 。

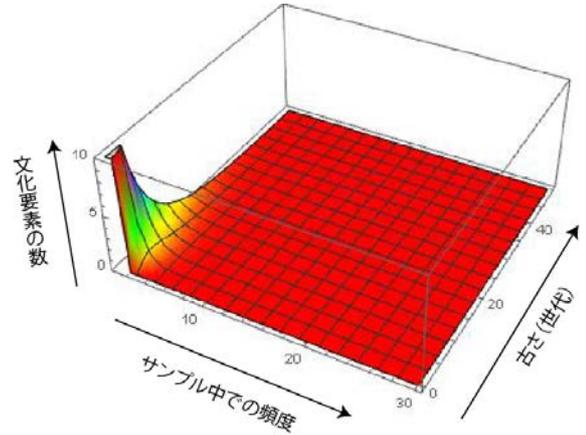


図1b: 齢・頻度スペクトルの一例。パラメータ値は、 $K=3$, $\beta=0.3$, $N=100$, $n=30$ 。

である。ここで、 $f(i)$ は次世代のある一個体が、当該形質を受け継ぐことに失敗する確率である。当該形質を持つ個体の数は、マルコフ過程に従い、その推移確率行列は π_{ij} を第 (i,j) 要素にもつ。

上記は単一の文化形質のダイナミクスである。ここで視点を広げ、複数の独立に伝達される文化形質について考えよう。毎世代、全ての個体は、新たな文化形質を確率 m で発明する（集団外から導入する）と仮定する（正確には、一個体が平均 m 個の新規形質を発明する）。我々がここで関心のある量は、大きさ n （個体）のサンプルをある世代から抽出したときに、サンプル中のちょうど i 個体によって所有されており、かつちょうど k 世代前に集団に導入されたような形質の数の期待値である。これをここでは齢・頻度スペクトルと呼び、 $EC_{ni}^{(k)}$ と書くことにしよう。詳細は省略するが、齢・頻度スペクトルは N 、 m 、 β 、 K の関数として、解析的に計算することができる。そうして計算した結果の一例が図 1 a~c に与えられている。結果は、積 $K\beta$ の値が 1 より大きいかどうかで定性的に異なる。 $K\beta > 1$ なる場合は、図 1a のように、スペクトルは中間に鞍点のある尾根のような構造をもち、ポピュラー（頻度が高い）かつ一定以上の古さをもつ形質が極めて多く存在する一方で、マイナーかつ新しい形質にもピークが存在することが分かる。

ところが、 $K\beta < 1$ なる場合は、図 1b のように、単峰型のスペクトルが得られ、稀でかつ新しい文化のみが多く存在する。誰でも知っているような文化形質は無くなるのである。次節では、このような相転移的なふるまいを、分岐過程理論を用いた近似的な解析を通して理解する。

2.2. 分岐過程理論による近似解析

N が大きいときの系のふるまいは、分岐過程理論を活用した近似が適用できる。(2)式で表される j の確率分布は、次の確率母関数をもつ。

$$g_i(\theta) = \sum_{j=0}^N \pi_{i,j} \theta^j = (1 - (1 - f(i))(1 - \theta))^N \quad (3)$$

証明は省略するが、この確率母関数は $N \rightarrow \infty$ の極限において、次のように収束する。

$$\lim_{N \rightarrow \infty} g_i(\theta) = e^{Ki\beta(\theta-1)} \quad (4)$$

これは、当の確率過程が極限 $N \rightarrow \infty$ において分岐過程に収束し、その分岐過程における各文化形質の子孫の数は平均 $K\beta$ のポアソン分布に従うことを示している (Kimmel and Axelrod, 2010)。この分岐過程における文化形質の究極的絶滅確率 (すなわち有限時間内で絶滅する確率) q は、次の方程式の最も小さい正の根であることが知られている (Kimmel and Axelrod, 2010)。

$$q = e^{K\beta(q-1)} \quad (5)$$

この根は、 $K\beta \leq 1$ ならば $q=1$ であり、 $K\beta > 1$ ならば $q < 1$ である。したがって、分岐過程における粒子間の独立性より、形質コピーの初期数を i としたとき、形質の究極的絶滅確率は q^i で与えられる。このように $K\beta > 1$ のときは、集団中に導入された形質の絶滅確率が 1 を下回り、恒久的に存続する正の確率 $1-q$ が生じる。

したがって、 $K\beta > 1$ (よって $q < 1$) ならば、毎世代集団中に平均 Nm 個導入される形質のうち割合 $1-q$ が集団中に残存するので、世代あたり $Nm(1-q)$ 個のスピードで文化形質は堆積していくことになり、文化形質数の定常分布が無くなって期待文化形質数が発散する。これが、系が $K\beta = 1$ で相転移のような振る舞いをするものの、分岐理論に基づく解釈である。

3. 考察

これらの結果が、実データに対していかなる予測をもたらすか考えてみよう。まず、 $K\beta$

>1 なる場合は、すでに述べたように、スペクトル (図 1 a) は、中間に鞍点をもつ尾根構造をとる。高頻度な形質だけに注目すると (鞍点よりも右側の尾根構造)、ある一定の齢よりも新しい形質はほとんど観察されないが、それ以上古くなると、いくらでも古い形質が観察されることが分かる。言い換えると、形質の頻度を固定したときの形質の古さの分布は、極度に長いテールを持つ分布であり、分散が極めて大きいということである。これは、サンプルにおいて高頻度な形質が観察されたとき、一定以上の古さであることは保証されるものの、具体的にどのくらい古いのがほとんど予測不可能であることを意味する。一方で、低頻度な形質が観察されれば、それはほぼ間違いなく新しい形質であるということが分かる。

一方、 $K\beta \leq 1$ の場合は、スペクトルは、頻度が小さく齢の新しいところに一つの峰をもつだけであるから、そもそも高頻度な形質が観察されることはほとんどありえない。そして観察される形質は全てまれであり、過去数世代以内に導入された新しいものばかりであろう。

さて、パレオアジア文化史学の観点からいうと、旧人・新人交替後に観察された、ある文化形質が交替前から存在し種を越えて社会学習により伝えられたのか、それとも交替後に導入されたのかということが重要になってくる。言い換えると、新人のある文化形質が交替劇よりも古い時代に導入されたものであるかどうかの問題となるということである。その答えに応じて、文化の連続性、すなわち旧人・新人の交替にも関わらず文化が引き継がれて見えるという事象の解釈が大きく変わってくる。

しかしながら、本研究では、現状では一種だけの系を考えており、二種の交替は考慮されていない。旧人・新人の交替における文化の連続性の問題に本数理モデルの枠組みで取り組むためには、今後二種の系に拡張することが必要不可欠である。

引用文献

Green R, Krause J, Briggs A, Maricic T, Stenzel U, Kircher M, Patterson N, Li H, Zhai W, Fritz M, Hansen N, Durand E, Malaspina A-S, Jensen J, Marques-Bonet T, Alkan C, Prüfer K, Meyer M, Burbano H, Good J, Schultz R, Aximu-Petri A, Butthof A, Höber B, Siegemund M, Weihmann A,

- Nusbaum C, Lander E, Russ C, Novod N, Affourtit J, Egholm M, Verna C, Rudan P, Brajkovic D, Kucan Ž, Gušić I, Doronichev V, Golovanova L, Lalueza-Fox C, de la Rasilla M, Fortea J, Rosas A, Schmitz R, Johnson P, Eichler E, Falush D, Birney E, Mullikin J, Slatkin M, Nielsen R, Kelso J, Lachmann M, Reich D, Pääbo S (2010) A Draft Sequence of the Neandertal Genome. *Science* 328: 710-722.
- Lehmann L, Aoki K, Feldman MW (2011) On the number of independent cultural traits carried by individuals. *Theoretical Population Biology* 366: 424-435.
- Kadowaki S (2013) Issues of chronological and geographical distributions of Middle and Upper Palaeolithic cultural variability in the Levant and implications for the learning behavior of Neanderthals and *Homo sapiens*. In: Akazawa T, Nishiaki Y, Aoki K (eds) *Dynamics of Learning in Neanderthals and Modern Humans Vol. 1: Cultural Perspectives*, Springer, New York, pp 59-91.
- 小林豊 (2015) 中期旧石器時代から後期旧石器時代への文化の移行パターンを左右する人口学的要因について. 西秋良宏 (編)「ホモサピエンスと旧人 3—ヒトと文化の交替劇」. Pp. 165-175. 六一書房.
- Kimmel M, Axelrod DE (2010) *Branching processes in Biology*. Springer Verlag, New York.
- Kobayashi Y, Kadowaki S, Naganuma M (2015) A population-genetics based model for explaining apparent cultural continuity from the Middle to Upper Palaeolithic in Eurasia. In: Mesoudi A, Aoki K (eds) *Learning Strategies and Cultural Evolution during the Palaeolithic*. Springer, New York.
- Prüfer K, Racimo F, Patterson N, Jay F, Sankararaman S, Sawyer S, Heinze A, Renaud G, Sudmant P, de Filippo C, Li H, Mallick S, Dannemann M, Fu Q, Kircher M, Kuhlwilm M, Lachmann M, Meyer M, Ongyerth M, Siebauer M, Theunert C, Tandon A, Moorjani P, Pickrell J, Mullikin J, Vohr S, Green R, Hellmann I, Johnson P, Blanche H, Cann H, Kitzman J, Shendure J, Eichler E, Lein E, Bakken T, Golovanova L, Doronichev V, Shunkov M, Derevianko A, Viola B, Slatkin M, Reich D, Kelso J, Pääbo, S (2014) The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature* 505: 43-49.

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

Mathematical Analysis on the Relationship between the Age and Frequency of a Cultural Trait

Yutaka Kobayashi

School of Economics and Management, Kochi University of Technology

In this study, we investigate the relationship between the frequency and age of a cultural trait using the theoretical framework called “0-1 vector models”. Let us assume that we draw a sample of size n from a population of size N . We are interested in the expected number of cultural traits that are possessed by exactly i individuals and were introduced into the population k generations ago. We call this quantity the age-frequency spectrum. Mathematical analyses show that the age-frequency spectrum qualitatively differs depending on whether the value of $K\beta$, where K is the number of role models observed by a single individual and β is the probability that an individual inherits a cultural trait from each of its role models during cultural transmission from one generation to the next. When $K\beta \leq 1$, most traits in a sample have low frequencies and all new. On the other hand, when $K\beta > 1$, a sample has many frequent traits, which are older than a certain age. We argue implications of these results for the Paleo-Asia project.

ゲノム情報に基づく人口動態に関する研究の動向

高畑尚之

総合研究大学院大学

現在急速な展開を遂げているゲノム古人類学において、とくに注目を浴びている研究のひとつに人口動態（デモグラフィ）・個体群ダイナミクスの推定がある。ヒトゲノムは新人（現生人類）の歴史のみならず猿人、原人、旧人の時代に刻まれた、過去数百万年以上に及ぶ人口動態を反映する。こうした個体群ダイナミクスに関する知見は人類史だけでなく、保全生物学や医学的な観点からも不可欠なものである。ここでは人口動態に関する研究方法と重要な成果を概観する。

1. 集団の「有効な大きさ」に関する伝統的な考え方と推定

集団遺伝学における有効な大きさ (N_e) とは大まかにいえば世代あたりの繁殖個体数に相当するものだが、物理学における理想気体のように実際には存在しない仮想的な概念である。しかしそれは数学的な取り扱いを容易にし、遺伝的浮動のような進化圧の作用を定量的に理解するのに役立つ。個体数 N_i が世代毎に変動する場合には、有効な大きさを調和平均で定義する。つまり

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{t} \sum_{i=1}^t \frac{1}{N_i} \quad (1)$$

である (pp. 110 Crow and Kimura 1970)。このような N_e を近似的にせよ、あたかも一定の値として扱おうかどうかは N_i や t の値に依存するであろう。例えば、(1) 式の N_e が

調和平均として意味をもつには N_i にある種の周期性があつて t 内で十分に再帰されることが必要である。逆に t を十分大きく取る必要があつても、生物学的には意味を成さなくなるかもしれない。例えば、中立な変異が存続する期間は約 $4N_e$ 世代であるので、(1) にある t はこの程度の大きさに考えるのが適切であつて、これより 10 倍も 100 倍も長い期間は観察結果と対応がとれない。人類集団ではすぐ後に見るように $N_e = 10^4$ である。したがつて、周期が 10^3 を超えるような緩やかな変動は本質的に非平衡の問題となる。

図 1 は人類集団によく用いられる個体数変動モデルである。空中に浮かんだ町の輪郭に似ているので skyline-plot モデルという人もいる。このモデルでは、 t_1 世代間一定の N_1 個体数であつたものが、次の t_2 世代間一定の N_2 個体数に減少する。その後突然増加に転じ、 t_3 世代間一定の N_3 個体数を維持する。

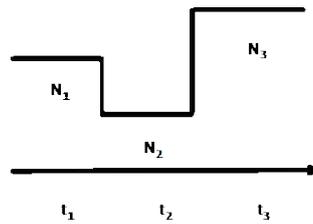


図 1

周期性はなく t_2 はボトルネック相と呼ばれる。それでもあえて式 (1) に従えば $\frac{1}{N_e} =$

$\frac{1}{t} \left(\frac{t_1}{N_1} + \frac{t_2}{N_2} + \frac{t_3}{N_3} \right)$ となる。さらに $\xi_i = t_i/t$ ($\sum_{i=1}^n \xi_i = 1$) とすれば、

$$\frac{1}{N_e} = \sum_{i=1}^n \frac{\xi_i}{N_i} \quad \text{または} \quad N_e = \frac{1}{\sum_{i=1}^n \frac{\xi_i}{N_i}} \quad (2)$$

である。明らかに、割合 ξ_i が大きくその期間の N_i が小さいときが N_e に最大の影響を与える。簡単のために $\xi_2 = \xi$, $N_2 = N_b$ で $\xi_1 = \xi_3 = \frac{1-\xi}{2}$, $N_1 = N_3 = N_a$ とすると $N_e = \frac{1}{(1-\xi)/N_a + \xi/N_b}$ となる。図 2 は $N_b = 10^3$ で $N_a = 10^5$ (赤) と 10^4 (青) のときの N_e を、

相対期間 ξ の関数として \log (底 10) スケールで表している。どちらの場合も ξ が長くなれば、 N_e は N_b に漸近する。

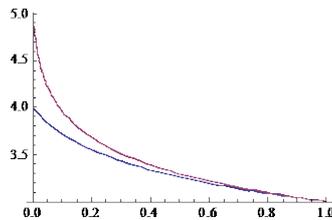


図2 集団の有効な大きさ (縦) とボトルネック期間の相対的割合 (横)

平衡状態では遺伝的多様性と集団の有効な大きさとの間には簡単な関係がある。一般に N_e が大きいほど多様性は高い。とくに自然選択に中立な変異の平衡状態における遺伝的多様度 π と N_e には $\pi = 4N_e\mu$ の関係がある。遺伝的多様度とは集団からランダムにサンプルした2つのゲノム間の塩基配列の相違であり、 μ は世代あたりの中立な突然変異率である。またサイズが n のサンプル中にある変異塩基座位の期待数 s_n は $s_n = 4N_e\mu \sum_{j=1}^{n-1} (1/j)$ となる。(多くの場合で π や s_n は平衡状態にないことが多いが、ここではあえて平衡状態を仮定する。) π や s_n は観察可能な量であるので、 μ を知れば $N_e = \pi/(4\mu)$ と推定できる。人類集団では塩基座位当たりの平均的な π は 10^{-3} であるので、 $\mu = 2.5 \times 10^{-8}$ ならば $N_e = 10^4$ となる (Takahata 1995)。しかしもし人類集団の個体数変動が図1のようであったのなら、 $N_e = 10^4$ は過去4万世代にわたる調和平均を意味するのだろうか? 仮にそうだとすると、同じ N_e を帰結する無数の N_a , N_b と ξ の組み合わせが可能である (図2)。とくに短期間の強いボトルネックなのか長期間の緩やかな個体数の減少なのか、を区別することができない。これは個体群ダイナミクスとしては重要な相違であるが、これまでの集団遺伝学はこのような問いに応えることができなかった。

2. ゲノム時代の変革

人類集団に保有されるゲノムレベルの多様性の研究は、ミトコンドリア DNA (mtDNA) の全配列データの解析から始まった。遺伝的組換えがほとんどない mtDNA は全体が単一の系図に従う。この系図を遡っていくともっとも最近の共通祖先 (MRCA) に到る。この MRCA を mtDNA イブと呼ぶことに問題があるわけではない。ただし聖書と異なる点は、このイブには間違いなく多数の同胞がいたことである。同様に、組換えという点で同じ事情にある Y 染色体の系図も単一であって、かならず (これもそう呼称したければであるが) アダムにたどりつく。ただしこれらのイブとアダムがいた推定時期は、それぞれ 20 万年前と 15 万年前である。ところが常染色体では事情が異なる。遺伝的な組換えによって系図が領域毎に異なるために、それぞれに別々のイブかアダムが存在する。逆にこれがゲノムの歴史情報の豊かさの源である。常染色体ゲノムの MRCA までの平均の待ち時間 ($4N_e$ 世代) は 100 万年 (1 世代 25 年のとき) であり、なかには 200 万年をこえるものも少なからずある。現在こうしたゲノム情報から過去の人類集団のサイズを推定する方法が開発されている。共通していることは、その基礎が中立な進化を仮定した系図理論にあることである。当然批判があり得る。ゲノムのどこかで有利な突然変異が生じ、自然選択の作用によって集団中に固定する過程では、連鎖した領域の系図が変化を受けるからである。例えば Schridder et al. (2016) はこの問題をシミュレーションの結果に基づいて議論している。しかし、ここでは出発点として中立進化を仮定した (a) skyline-plot 法、(b) PSMC と MSMC 法、および (c) Popsicle 法について概観する。

(a) Skyline-plot 法にはさまざまなバリエーション (GENEI、 APE、 BEAST など) があるものの (Heled and Drummond 2008) 原理は共通して単純である。この方法の第一ステップは組換えのない相同領域に注目してサンプル DNA に関する系図 (分岐パターンと分岐年代) を推定する。そしてつぎのステップで系図から集団サイズの履歴を読み取る。これだけである。

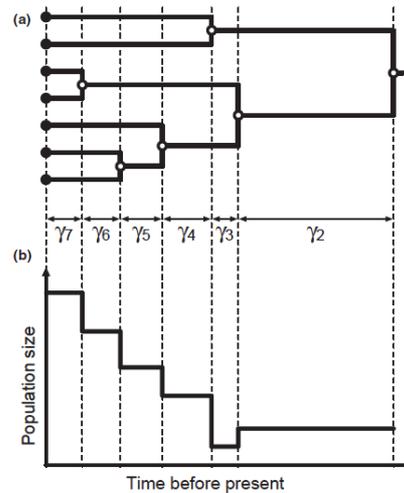


図 3

図 3 はこの原理を説明している Ho and Sapiro (2011) から転用したもので、 γ_i ($i = 2, \dots, 7$) は合祖期間 (coalescent intervals) でありデータから推定される。つまり系図の i 番目のノードの時間と合祖期間 γ_i を推定すると、この時期における集団サイズ N_i (実際には、世代あたりのゲノムの数で常染色体の場合には集団サイズの 2 倍) を系図理論に基づいて $N_i = \gamma_i i(i-1)/2$ と求める、という原理である。このような推定値はノイズが大きい。そのために多数の異なる領域を調べてそれらの平均を取ることも行われるが、それに加えてノイズを小さくする工夫もなされている。

(b) PSMC は Pairwise Sequentially Markovian Coalescent の略である (Li and Durbin 2011)。一対のゲノムを比較するが、連鎖による系図上の相関を近似的にせよ考慮する点に特色がある。ゲノムに沿って空間的に変化する系図 (状態 s) は隠れマルコフ過程として記述される。つまり状態 s から状態 t への遷移確率を

$$p(t|s) = (1 - e^{-\rho s})q(t|s) + e^{-\rho s}\delta(t - s) \quad (3)$$

とし、状態 t での放射確率を 100bp 毎のビンに対して、全体がホモ接合のとき

$e(\text{homol}|t) = e^{-\theta t}$, 少なくとも1つの座位がヘテロ接合のとき $e(\text{hetero}|t) = 1 - e^{-\theta t}$,
 ビンのなかで 90bp 以上が "uncalled" のとき $e(\text{missing}|t) = 1$ と与える。ここで θ はス
 ケール化した突然変異率、 ρ はスケール化した組換え率、 $\delta(\cdot)$ は Dirac のデルタ関数、

$q(t|s) = \frac{1}{\lambda(t)} \int_0^{\min[s,t]} \frac{1}{s} \cdot e^{-\int_u^t \frac{dv}{\lambda(v)}} du$ (ただし $\lambda(t) = N_e(t)/N_0$ は状態 t における相対的な
 集団サイズ) である。

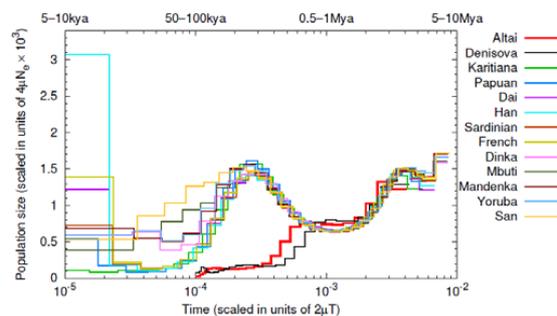


図4 Prüfer et al. (2014) の図4から転用

一対のゲノムがあれば PSMC 法を適用できる。そのもっとも印象的な応用例は、図4にあるアルタイ・ネアンデルタールとデニソワの旧人ゲノムに対するものである。言うまでもないが、一個体の2ゲノムといえども集団の歴史を反映していることは、合祖にいたるまでの時間がゲノム領域によってさまざまであり、多くのイブやアダムから由来しているためである。図4から新人祖先との分岐が60万年前としてこれらの旧人は一度も人口増加を経ることなく絶滅にいたった様子がわかる。これに対して新人にいたる系統では、20万年前後に人口増加のピークがある。その後ボトルネックを経験するが、集団毎に異なる歴史を経て今日にいたっている。ただし2万年前以降の推定が不正確になるのは、PSMCが一対のゲノムしか用いないからである。

MSMC 法は Multiple Sequentially Markovian Coalescent の略であり、PSMC の改良版であることがわかる (Schiffels and Durbin 2013)。しかしこの方法は最初の合祖過程のみを扱い、残りの合祖過程を無視するため遠い過去の推定には向いていない。

MSMC 法を比較的近縁な2つの集団に応用すると、集団間の分岐年代や移住の程度をモデル非依存的に推測することができる。そこでは集団間の合祖率 ($rccr$: relative cross coalescence rate) が重要な量である。集団間の分岐が古いと最初の合祖過程は同じ集団からサンプルしたもの同士で起きる。 $rccr = 0$ である。しかし分岐時間が新しいと最初の合祖といえども集団間のサンプルで起きる可能性が高くなる。分岐時間が0に等しい場合には、集団内の合祖も集団間の合祖も同等に起きる。このような場合に $rccr = 1$ となるように調整しておく。人類集団の分岐では、クリーンなスプリットは稀で長期にわたって分化しつつある集団間の交雑が続く (図5)。MSMC によって、新人の祖先が出アフリカする以前にすでにアフリカ内では分集団化が進行していたこと、出アフリカに寄与したのはその一部の分集団であったこと、アジアとヨーロッパの集団の分岐は2~4万年前であったことなど、多数の新知見が得られている。

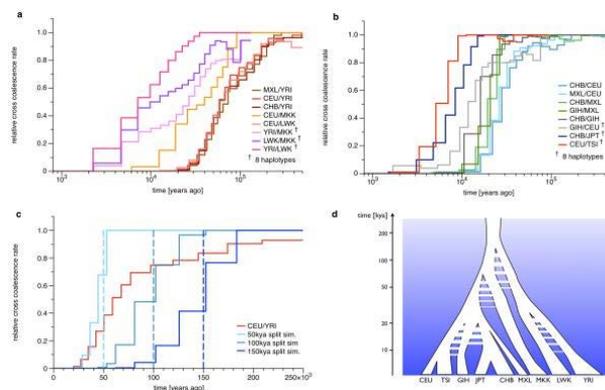


図5 Schiffels and Durbin (2013) から転用

図 a, b は各種人類異集団間の最初の合祖時間 (横軸) に対する $rccr$ (縦軸)。集団毎に傾きが異なる。図 c はクリーンスプリットを仮定した2集団間の $rccr$ をシミュレーションで検証。 $rccr$ 法では分岐時間が階段状に推定されるが、中点をとればほぼ仮定した分岐時間を復元する。図 d は人類集団の分岐と移住を概略したもの。右の3つはアフリカ集団、残り6集団は日本人を含む非アフリカ集団。日本人と中国人の分岐は9千年前と推定されている。

(c) Popsicle は Population Size Coalescent-times-based Estimator の頭文字である (Gattepaille et al. 2016)。合祖時間の推定には古典的な系統樹作成法である UPGMA を用いるが、合祖時間から時間的に変動する集団の大きさを解析的に求める点に特徴がある。また、計算機に対する負荷も少なく多数のサンプルに対応できる。サンプルサイズ n の最初の合祖時間は $n(n-1)/2$ に逆比例することから、原理的には大きなサンプルを取りさえすれば、極めて最近の過去まで人口動態を推定することが可能である。この点は MSMC 法と同じである。

累積合祖時間 V_k を異なる祖先のゲノム数 i が $i-1$ になる合祖時間 T_i の和である $\sum_{i=k}^n T_i$ と定義する。 $V_2 = T_{MRCA}$ はすべてのサンプル n が MRCA に戻るまでの待ち時間である。 V_k の密度関数を π_k と書く。Polanski et al. (2003) によれば $\pi_k(t)$ は次の関数の線形結合で記述できる：

$$q_j(t) = \frac{\binom{j}{2}}{N(t)} \exp\left(-\binom{j}{2} \int_0^t \frac{1}{N(\sigma)} d\sigma\right) \quad (4)$$

($2 \leq j \leq n$) に対して

$$\pi_k(t) = \sum_{j=k}^n A_j^k q_j(t) \quad (5)$$

となる。ここで

$$A_j^k = \frac{\prod_{l=k, l \neq j}^n \binom{l}{2}}{\prod_{l=k, l \neq j}^n \left(\binom{l}{2} - \binom{j}{2}\right)} \quad (k \leq j), \quad (6)$$

$$A_n^n = 1, \quad A_j^k = 0 \quad (k > j).$$

$q_j(t)$ の積分である

$$Q_j(t) = 1 - \exp\left(-\binom{j}{2} \int_0^t \frac{1}{N(\sigma)} d\sigma\right) \quad (7)$$

と $q_j(t)$ から、

$$N(t) = \binom{j}{2} \frac{1 - Q_j(t)}{q_j(t)} \quad (8)$$

なる関係が成立する。したがってもし $\pi_k(t)$ が推定できれば、式 (8) から $N(t)$ をうるこ
とができる。 $\pi_k(t)$ から $q_j(t)$ や $Q_j(t)$ を求めるには

$$q_j(t) = \sum_{k=j}^n B_k^j \pi_k(t)$$

を用いる。ここで

$$B_k^j = \frac{\binom{j}{2}}{\binom{k}{2}} \prod_{l=k+1}^n \left(1 - \frac{\binom{j}{2}}{\binom{l}{2}}\right) \quad (k < n, k \leq j)$$

$$B_k^j = \frac{\binom{j}{2}}{\binom{k}{2}} \quad (k = n)$$

であり、

$$Q_j(t) = \sum_{k=j}^n B_k^j \int_0^t du \pi_k(u) = \sum_{k=j}^n B_k^j \Pi_k(t) \quad (9)$$

である。 B_k^j は A_j^k の逆行列であるが、すべての値が (0,1) に存在することから計算上の制約は無く大きなサンプルにも適用できる有利さがある。ただし用いるゲノム領域内では組換えは無いものとしている。そのような領域は Decode の遺伝マップによると、ヒトゲノム中に 22,321 カ所ある。平均の長さは 48 kb である。これに Popsicle 法を応用して、4 万世代 (100 万年相当) におよぶデモグラフィック史を復元したのが図 6 である。ここにある Popsicle1 と Popsicle5 はサンプルした個体 (diploid) が 1 と 5 の意味であり、Popsicle1 と PSMC また Popsicle5 と MSMC は同じサンプル数での比較がなされている。最近の過去については PSMC の推定が思わしくないこと、MSMC の推定は 5 万年ほどの期間であることが読み取れる。Popsicle では 100 万年前から集団サイズはゆっくりと増加し、20 万年から 50 万年前に頂点に達したのち、急激な減少とそれに続く回復を示す。ただしアフリカ集団 (YRI) と非アフリカ集団 (CEU, CHS, PEL) の分岐年代が、40 万年前にもなることはアフリカ内での集団構造に帰着できるか否かさらに検討が必要であろう。

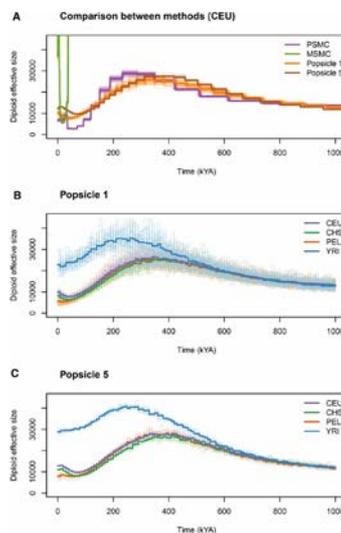


図 6 Gattepaille et al. (2016) の図 7 より転用

YRI (ヨルバ族)、CHS (南中国の漢民族)、PEL (ペルー人)

図4ではわかりにくいですが、図6は更新世後期のボトルネックの影響がYRIでは弱かったことを明確に示している。同様の傾向はサブサハラのコイサン族でさらに顕著にみられる（図4の黄線）ので、独自の研究を行った Kim et al. (2014) はアフリカ大陸における古気候変動との関係を示唆している。

3. 集団の有効な大きさ

ここで述べた集団の有効な大きさ N_e をさらに2つの場合に拡張しておく。ひとつは性比に偏りがある場合である。一般に N_e を求めるには異なる個体からサンプルした2つのゲノムが親世代で合祖する（共通祖先から由来する）確率 P_c を考えると便利である（pp. 216-228 Charlesworth and Charlesworth 2012）。常染色体の場合は $P_c = \frac{1}{2N_e}$ であることから P_c を求めれば N_e が決まる。次のようにする。いま集団には N_f の雌と N_m の雄がいるとすれば、 $P_c = \left(\frac{1}{2}\right)^2 \left(\frac{1}{2N_f} + \frac{1}{2N_m}\right)$ となる。最初の $\left(\frac{1}{2}\right)^2$ は2つのゲノムが親世代の同じ性に由来する確率、 $\frac{1}{2N_f}$ と $\frac{1}{2N_m}$ は同じ性の同一個体の常染色体から由来する確率である。したがって $\frac{1}{N_e} = \frac{1}{4N_f} + \frac{1}{4N_m}$ (Wright 1931) であるが、これは2つのコンパートメント（この場合は性）サイズの調和平均に比例している。

最後に一対のゲノムから推定した N_e を、集団全体の有効な大きさと考え、妥当性について付記しておく。集団には地理的な構造がなく全体が無作為交配をしても、一対のゲノムは決して前世代に合祖することはできない。性生殖のために、それらは必ず異なる親から由来しているからである。しかしまさにこのために、一世代遡ればそれらは必ず異なる個体に存在していたことから、この時点で異なる個体からサンプルした一対のゲノムの合祖確率と等しくなる。したがってこの一世代分を無視すれば、 $P_c = \frac{1}{2N_e}$ なのである。つまり、単一の集団から一対のゲノムをサンプルしたとき、それが同じ個体に由来しているか、異なる個体に由来しているかは合祖確率にほとんど影響を与えない。

ない。

しかし集団が分集団に別れている場合は、同じ分集団からのサンプルか異なる分集団からのサンプルかで、合祖確率に差が生じる。条件によってこの差は極めて大きくなる。いま簡単のために各分集団の大きさを N として、全体で L 個の分集団があったとする。分集団間の移住率が高くて地理的な構造が無いに等しい場合には、 $N_e = NL$ となるはずである。実はこの結果は移住率に関わらず、同じ分集団からサンプルした一対のゲノムに関して成り立つことが示されている (Slatkin 1991)。つまり一対のゲノムから推定した有効な大きさとは、その個体が属する集団全体に該当する量である。

Prüfer et al. (2014) のネアンデルタール人やデニソワ人のゲノムから推定した図4の人口動態は、まさにこれらの集団全体の有効な大きさを示しているのである。そうだとすれば、わずかに数千の繁殖個体数からなる小集団が広大なユーラシア大陸に分布していた様子も思い浮かべることができるだろう。

引用文献

Charlesworth B, Charlesworth D. (2012) Elements of Evolutionary Genetics. Roberts and Company Publishers.

Crow JF, Kimura M. (1970) An introduction to population genetics theory. Harper & Row, New York, Evanston, and London

Gattepaille L, Gunther T, Jakobsson M. (2016) Inferring past effective population size from distributions of coalescent times. *Genetics* 204: 1191-1206

Heled J, Drummond AJ. (2008) Bayesian inference of population size history from multiple loci. *BMC Evolutionary Biology* 8: 289

Ho SYW, Shapiro B. (2011) Skyline-plot methods for estimating demographic history from nucleotide sequences. *Molecular Ecology Resources* 11: 423-434

- Kim HL, Ratan A, Perry GH, Montenegro A, Miller W, Schuster SC. (2014) Khoisan hunter-gatherers have been the largest population throughout most of modern-human demographic history. *Nature Com* DOI:10.1038/ncomms6692.
- Li H, Durbin R. (2011) Inference of human population history from individual whole-genome sequences. *Nature* 475: 493-496
- Polanski A, Bobrowski A, Kimmel M. (2003) A note on distributions of times to coalescence, under time-dependent population size. *Theor Popul Biol* 63: 333-40
- Prüfer K, Racimo F, Patterson N, Jay F, Sankararaman S, et al. (2014) The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature* 505: 43-49
- Schiffels S, Durbin R. (2013) Inferring human population size and separation history from multiple genome sequences. *Nat Genet* 46: 919-925
- Schrider DR, Shanku AG, Kern AD. (2016) Effects of linked selective sweeps on demographic inference and model selection. *Genetics* 204: 1207-1223
- Slatkin M. (1991) Inbreeding coefficients and coalescence times. *Genet Res* 5: 167-175
- Takahata N (1995) A genetic perspective on the origin and history of humans. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 343-372
- Wright S. (1931) Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159

Inferring human population sizes from genomic DNA sequences

Naoyuki Takahata

Professor emeritus, The Graduate University for Advanced Studies

Abstract: Genomic DNA sequence data for samples taken from present-day as well as archaic humans have stimulated to develop various methods that allow us to infer effective population sizes (N_e) over time. The commonly used underlying theory is the neutral coalescent that is suited to describe the genealogical process in a population when the N_e changes from time to time. The coalescent theory is used directly in some inference methods such as Skyline-plot or indirectly in some hidden Markov methods such as PSMC (Pairwise Sequentially Markovian Coalescent) and MSMC (Multiple Sequentially Markovian Coalescent). For autosomal DNA sequences, it is also essential to take proper account of recombination along a chromosome. The recent development of N_e estimation methods is inevitably related to this problem and uses such an approximation as SMC or SMC' rather than generating an exact ancestral recombination graph. Here I review those methods and their applications and demonstrate that our understanding of human evolution has been deepened enormously.

民族学的狩猟採集民における集団のサイズと 食料獲得用具の種類数の間の無相関について

青木健一

明治大学研究知財戦略機構

1. 序

中期旧石器時代以降の物質文化の発展を牽引・後押しした要因について、様々な仮説が提唱されている。本プロジェクト「パレオアジア文化史学」に先行する「交替劇」では、生得的な学習能力（戦略）が重要な要因であったとする作業仮説のもと、これが相対的に勝る新人はいわゆる「現代人的行動」を示し、学習能力も物質文化も劣る旧人との種間競争に勝利したと主張した。この「学習仮説」は、Klein（2008）の「神経仮説」を厳密化・肉付けしたものと見える。しかし、交替劇推進当時あるいはそれ以前から、認知的な説明は相当数の先史考古学者から疑問視されるようになって（Zilhão et al. 2010; Villa & Roebroeks 2014 など）、むしろ集団のサイズ（人口）が物質文化の盛衰を大きく左右するとする「集団サイズ仮説」（Henrich 2004; Powell et al. 2009 など）が影響力を持つようになっていた。

この集団サイズ仮説も、先史考古学者の間で以前から賛否両論があった（Clark 2011; Klein & Steele 2013 など）が、最近になって、新しい方面から過激な批判を浴びている。Collard 達は、Collard et al.（2005）に始まる一連の論文で、現生（民族学的記述のある）狩猟採集民では、それぞれの集団のサイズ（人口）と集団が保有する食料獲得用具の種類数（Oswalt 1976）の間に相関（全相関および偏相関）が見られないことを示している。Collard et al.（2016）および Vaesen et al.（2016）は、この実証研究の結果を最大の根拠に、集団サイズ仮説とりわけ Henrich（2004）や Powell et al.（2009）のモデル中の文化伝達様式に関する仮定を徹底攻撃

している。

さて、旧石器時代の物質文化の発達度がどう評価されるべきものなのかは、考古学の門外漢である筆者に判らないが、本報告では Collard 達のように道具の種類数が近似的にその指標になるものと考えことにする。その上で、Henrich (2004) や Powell et al. (2009) のモデルに対する Collard 達の批判が的外れであることを示す。そもそも厳密な意味で、これらのモデルからは集団のサイズと道具種類数間の明確な関係が導かれない。また、これら以外の適切なモデル (Strimling et al. 2009; Aoki 2015; Fogarty et al. 2015, 2017 など) を用いれば、集団のサイズと道具種類数間の相関が、条件によっては予測されるが、条件を変えれば予測されないことを示す。

2. Henrich (2004) のモデル

一定の大きさ N の有限集団があるとする。各個体の技能 (skill) をスカラー Z 、その集団平均 (厳密には期待値) を \bar{Z} 、また集団最大値を z_{\max} で表す。世代は離散的であり、新生児 N 人はそれぞれ独立に親世代における z_{\max} を模倣しようとする。ところが、実際に習得される技能 Z は

$$f(z) = \beta^{-1} e^{-(z-z_{\max}+\alpha)/\beta} \exp\left\{-e^{-(z-z_{\max}+\alpha)/\beta}\right\} \quad (1)$$

なる Gumbel 分布に従い、平均においては z_{\max} より低い、確率

$$\phi = 1 - \exp\left(-e^{-\alpha/\beta}\right) \quad (2)$$

でこれを超える (Kobayashi & Aoki 2012)。ここに、 α, β は正のパラメータであり、とりわ

け α は社会学習の不正確さによる技能 Z の劣化幅を表す（厳密にいうと、(1) 式の Gumbel 分布の最頻値が $z_{\max} - \alpha$ である）。

これらの仮定のもとで、第 t 世代と第 $t-1$ 世代の集団平均の差（世代当たりの変化量）が

$$\bar{z}_t - \bar{z}_{t-1} = -\alpha + \beta(\varepsilon + \ln N) \quad (3)$$

であることが導かれ、よって第0世代（初期）の集団平均が \bar{z}_0 であるならば、その t 世代後には

$$\bar{z}_t = \bar{z}_0 + t[-\alpha + \beta(\varepsilon + \ln N)] \quad (4)$$

となることが判る。ただし $\varepsilon \approx 0.577$ 。(4) 式の \bar{z}_t は、観察時点における技能の集団平均と解釈できる。

さて、Collard 達に従って、Henrich (2004) のモデルにおける \bar{z}_t が、食料獲得用具の種類数に対応すると仮定しよう。(4) 式はこの \bar{z}_t が、集団サイズ N のみならず、集団平均の初期値 \bar{z}_0 や経過世代数 t にも依存することを示している。よって、(α, β が比較されるすべての集団で同値であったとしても) \bar{z}_t と N の間に必ずしも相関が予測されない。つまり、Collard 達による Henrich (2004) のモデルの批判は的外れである。（ \bar{z}_0 と t も決定できるならば、偏相関が検出される可能性は残る。）

この曖昧さは、集団平均が大きいほど劣化幅も大きい、例えば劣化幅が $\alpha\bar{z}$ であると仮定すれば解消できる。このとき、(3) 式に代わって

$$\bar{z}_t - \bar{z}_{t-1} = -\alpha\bar{z}_{t-1} + \beta(\varepsilon + \ln N) \quad (5)$$

が成り立ち (Mesoudi 2011)、平衡状態における集団平均が

$$\hat{z} = \frac{\beta}{\alpha}(\varepsilon + \ln N) \quad (6)$$

となる。(6) 式は明らかに \hat{z} と N の間の相関を予測している。

3. Oswalt (1976) *An Anthropological Analysis of Food-Getting Technology*

この著書には、現生の狩猟採集民における食料獲得用具 (subsistant) やその技術単位 (technounit) の種類数が収録されている。データは、19世紀から20世紀前半の民族誌から引用されている。残念ながら、このデータの収集方法の説明が本書にはない。また、引用されている原著論文・図書はすべて古過ぎて、少なくともネット上では入手不能である。察するに、各食料獲得用具は対象集団で一例以上観察された場合にカウントされたのではないか (技術単位についても同様)。

以下は、この仮定のもとで議論を進める。そうすると、Henrich (2004) のモデルの \bar{z}_t が、観察量と対応しない不適切な変数であることになる。なぜならば、 \bar{z}_t は各個体が所持する食料獲得用具の種類数の平均を表していると考えたほうが自然だからである。従って、Collard 達による Henrich (2004) のモデルの批判は、二重に的を外れであると言わざるを得ない。

4. 文化進化の0,1-ベクトルモデル

物質文化の発達度を表現するに最も相応しい現存のモデルは、Strimling et al. (2009) が提唱した0,1-ベクトルモデルであると思われる。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。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) を基礎に、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、突然変異のアナロジーとしてイノベーションが仮定されている。最後に、最も重要な修正点として、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よる伝達効率 β ($0 \leq \beta \leq 1$) が定義されている。

以下は、Strimling et al. (2009) のモデルを拡張・一般化した Fogarty et al. (2015) に従って説明する。今、 N 人中 i 人が所持する文化要素の期待数を P_i ($1 \leq i \leq N$) とおく。Moran (1958) のモデル (出生死亡連鎖) を用いると

$$P_i' = P_{i-1}^* b_{i-1} (1 - d_{i-1}) + P_i^* [b_i d_i + (1 - b_i)(1 - d_i)] + P_{i+1}^* (1 - b_{i+1}) d_{i+1} \quad (7)$$

なる差分方程式が導かれる。ただし、

$$P_1^* = P_1 + \mu, P_i^* = P_i \quad (i \neq 1) \quad (8)$$

は N 人の年長者によるイノベーションの効果を表す (μ は、タイムステップ当たり 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)。また、それぞれの文化要素について、 b_i は新生児がこれを習得する確率、 d_i はこれを所持する年長者が死亡する確率である (Fogarty et al. 2015)。さらに、平衡状態では

$$\hat{P}_i^* = \mu \frac{\prod_{j=1}^{i-1} b_j (1-d_j)}{\prod_{j=1}^i (1-b_j) d_j} \quad (1 \leq i \leq N) \quad (9)$$

が成り立つ（未発表）。

文化要素の所持・不所持は生存率に影響しないと仮定しているので、

$$d_i = \frac{i}{N} \quad (10)$$

である。一方、 b_i は、文化要素の伝達様式に依存する。最も簡単なランダム斜行伝達 (random oblique、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確率 β で独立に習得する) の場合、

$$b_i = \beta \frac{i}{N} \quad (11)$$

である。(10) 式および (11) 式を (9) 式に代入すると

$$\hat{P}_i^* = \frac{\mu N \beta^{i-1}}{i} \prod_{j=1}^i \frac{N+1-j}{N-\beta j} \quad (12)$$

を得る。(12) 式は、Strimling et al. (2009) のモデルが死亡出生連鎖として記述されていることを考慮すると、その結果と一致する。さらに、 $\beta=1$ ならば $\hat{P}_i^* = N\mu/i$ ($1 \leq i \leq N-1$) となり、一倍体遺伝モデルの結果と一致することも申し添えておく。

さて、集団で一例以上観察される文化要素の平衡状態の期待数は (N 人の年長者によるイノベーションの直前において)、

$$\hat{C}_{pop} = \sum_{i=1}^N \hat{P}_i \quad (13)$$

によって与えられる。図1にランダム斜行伝達の場合の一例を示す。青い実線は、(12) 式を(13) 式に代入した解析値を図示したものであるが、 \hat{C}_{pop} と N の関係がほぼ直線的であることが読み取れる。つまり、文化要素数（食料獲得用具の種類数など）と集団サイズの間に強い相関が予測される。

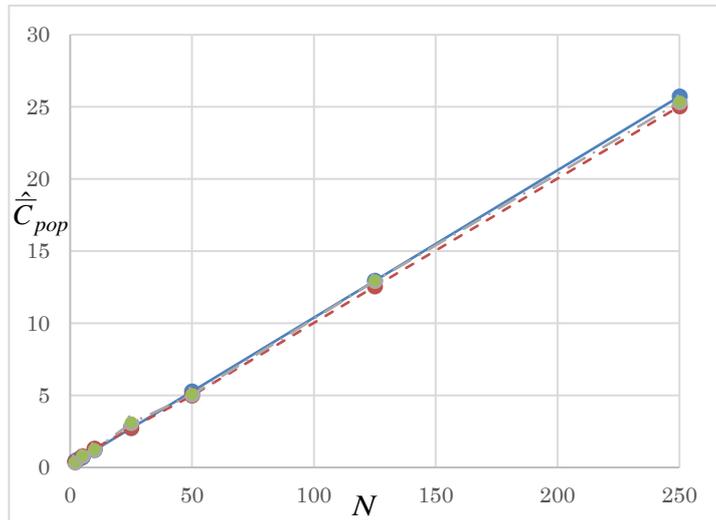


図1. ランダム斜行伝達. 青い実線は解析値を表す. 茶色と灰色の破線は文化要素数の上限 $M = 500$ とし, それぞれ無限座位イノベーションと再帰的イノベーションを仮定した個体ベースシミュレーションの結果を表す. $\beta = 0.9, \mu = 0.04$.

ちなみに、(6) 式に対応する変数として、各個体が所持する文化要素数の期待値も求めることができる。ランダム斜行伝達の仮定のもとで、これは

$$\hat{C}_{ind} = \mu \left(\frac{1}{1-\beta} - \frac{1}{N} \right) \quad (14)$$

である。(14) 式は、 N が余程小さくない限りほとんど定数 $\frac{\mu}{1-\beta}$ に等しく、相関が予測され

ない。従って、食料獲得用具の種類数の理論値として (6) 式や (14) 式を用いるならば——前節で述べたとおり、その妥当性は疑わしい——Collard et al. (2016) や Vaesen et al. (2016) が指摘するように、相関が予測されるか否かは、伝達様式に依存する。

次に、ベストオブ K (best-of- K 、新生児が N 人の年長者の中の K 人をランダムに選んで、その K 人の模範者の少なくとも 1 人が所持する各文化要素をそれぞれ確率 β で独立に習得する) と呼ばれる伝達様式 (Aoki et al. 2011) の場合

$$b_i = \beta \left\{ 1 - \frac{\binom{i}{0} \binom{N-i}{K}}{\binom{N}{K}} \right\} \quad (15)$$

である。ただし、 $\binom{x}{y} = \frac{x(x-1)\cdots(x-y+1)}{y(y-1)\cdots 1}$ で、 $i > N - K$ ならば $b_i = \beta$ 。ベストオブ K 伝

達では、パラメータ β と μ の値によっては、上記ランダム斜行伝達同様、 \hat{C}_{pop} と N の間に近似的な直線関係が認められる。

5. 文化進化の 0, 1-ベクトルモデルで相関が予測されない場合

一方、図 2 に示すベストオブ K 伝達の一例では、 \hat{C}_{pop} の解析値が N の発散関数であることが判る。ところが、文化要素数が有限であると仮定して行った個体ベースシミュレーショ

ンでは、その上限 $M = 500$ で飽和している。つまり、想像できる文化要素に限りがあるならば、 \hat{c}_{pop} と N の間に相関が予測されない。

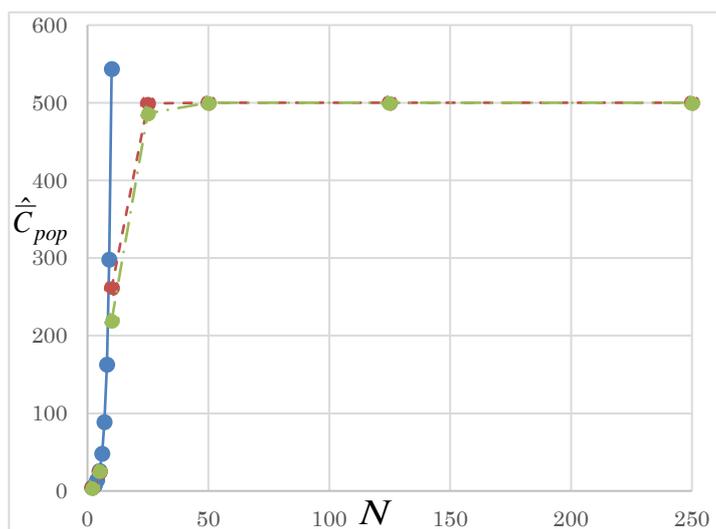


図2. ベストオブ K 伝達. 青い実線は解析値を表す. 茶色と灰色の破線は文化要素数の上限 $M = 500$ とし, それぞれ無限座位イノベーションと再帰的イノベーションを仮定した個体ベースシミュレーションの結果を表す. $\beta = 0.9, \mu = 0.04$.

次に、集団サイズが外的要因の影響で周期的に変動する場合を考える。この状況は、(7) 式を少し修正した漸化式を用いることによって解析的に表現できる (Fogarty et al. 2017)。この漸化式を数値的に繰り返し適用すると、 \hat{c}_{pop} が N の周期関数に収束することが判る。また、面白いことに、人口増加期と減少期では、同じ N の値に対応する \hat{c}_{pop} の値が大きく異なる (未発表)。つまり、集団サイズの変動は、 \hat{c}_{pop} と N の間の相関を弱める効果があるといえる。

6. 集団サイズと文化水準の相互作用

上記 \hat{c}_{pop} をやや抽象化した変数として集団の文化水準 x を考え、これが

$$\frac{dx}{dt} = -\gamma x + \delta N \quad (16)$$

なるダイナミクスに従うと仮定する (Ghirlanda & Enquist 2007)。ここで、 γ と δ は単位時間当たりの、それぞれ劣化率とイノベーション率である。(16) 式の特徴は、集団の総イノベーション率がそのサイズ N に比例することである。次に、集団サイズ N のダイナミクスがロジスティック方程式に従い、環境収容力が文化水準の「S 字」関数であると仮定する (Aoki 2015)。具体的には、

$$\frac{dN}{dt} = rN \left(1 - \frac{N}{M(x)} \right) \quad (17a)$$

ただし、環境収容力が

$$M(x) = \begin{cases} K & \text{if } x \leq x^* \\ K + D \frac{x - x^*}{x^{**} - x^*} & \text{if } x^* \leq x \leq x^{**} \\ K + D & \text{if } x^{**} \leq x \end{cases} \quad (17b)$$

であるとする ($K > 0, D > 0$)。

これらの仮定のもとで、さらに

$$\frac{K}{x^*} < \frac{\gamma}{\delta} < \frac{K+D}{x^{**}} < \frac{D}{x^{**}-x^*} \quad (18)$$

ならば、2つの局所安定平衡点が存在する（双安定である）ことが示せる。図3の青い直線と赤い折れ線は、それぞれ(16)式と(17)式のヌルクラインであり、外側の2つの交点が2つの安定平衡点に対応する。そのうちの1つは、文化水準 x と集団サイズ N が共に高く（high equilibrium）、もう1つは共に低い（low equilibrium）。

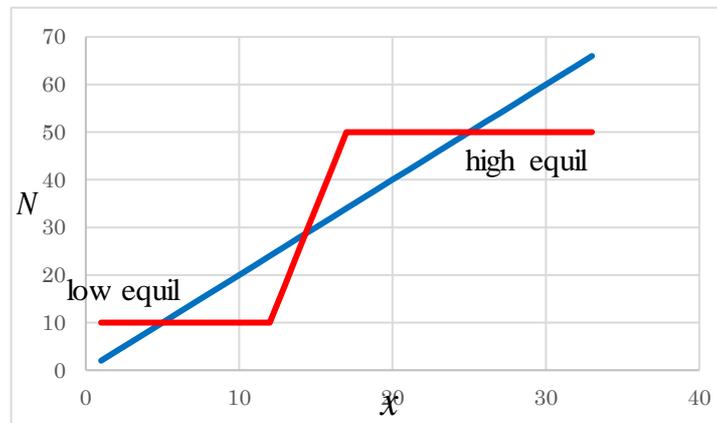


図3. (18)式が成り立てば、(16)式と(17)式によって記述される常微分方程式系には2つの局所安定平衡点と1つの不安定平衡点が存在する。

さて、このモデルが妥当ならば、現実の各集団の状態 (x, N) は、いずれか一方の安定平衡点の近くの点で表されると考えられる。調査対象の集団の一部が高い平衡点の周りに分布し、残り一部が低い平衡点の周りに分布している場合、2つの異質なサンプルをプールしたときと同様に、相関が見られるはずである。逆に、すべての集団がいずれか一方の平衡点の周りにランダムに分布しているならば、相関が検出されないはずである。

引用文献

- Aoki K (2015) Modeling abrupt cultural regime shifts during the Palaeolithic and Stone Age. *Theoretical Population Biology* 100, 6-12.
- 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.
- Clark JL (2011) The evolution of human culture during the later Pleistocene: using fauna to test models on the emergence and nature of “modern” human behavior. *Journal of Anthropological Archaeology* 30, 273-291.
- Collard M, Kemery M, & Banks S (2005) Causes of toolkit variation among hunter-gatherers: a test of four competing hypotheses. *Canadian Journal of Archaeology* 29, 1-19.
- Collard M, Vaesen K, Cosgrove R, & Roebroeks W (2016) The empirical case against the ‘demographic turn’ in Palaeolithic archaeology. *Philosophical Transactions Royal Society B* 371, 20150242.
- 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*, in press.
- Ghirlanda S, & Enquist M (2007) Cumulative culture and explosive demographic transitions. *Quality Quantity* 41, 591-600.
- Henrich J (2004) Demography and cultural evolution: how adaptive cultural processes can produce maladaptive losses—the Tasmanian case. *American Antiquity* 69, 197-214.
- Kimura M (1969) The number of heterozygous nucleotide sites maintained in a finite population due to steady flux of mutation. *Genetics* 61, 893-903.

- Klein RG (2008) Out of Africa and the evolution of human behavior. *Evolutionary Anthropology* 17, 267-281.
- Klein RG, & Steele TE (2013) Archaeological shellfish size and later human evolution in Africa. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 110, 10910-10915.
- Kobayashi Y, & Aoki K (2012) Innovativeness, population size and cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology* 82, 38-47.
- Mesoudi A (2011) Variable cultural acquisition costs constrain cumulative cultural evolution. *PLoS One* 6(3) e18239.
- Moran PAP (1958) Random processes in genetics. *Proceedings Cambridge Philosophical Society* 54, 60-71.
- Oswalt WH (1976) *An Anthropological Analysis of Food-Getting Technology*. John Wiley & Sons, New York.
- Powell A, Shennan S, & Thomas MG (2009) Late Pleistocene demography and the appearance of modern human behavior. *Science* 324, 1298-1301.
- Strimling P, Sjöstrand J, Enquist M, & Eriksson K (2009) Accumulation of independent cultural traits. *Theoretical Population Biology* 76, 77-83.
- Vaesen K, Collard M, Cosgrove R, & Roebroeks W (2016) Population size does not explain past changes in cultural complexity. *Proceedings National Academy of Sciences USA* E2241-2247.
- Villa P, & Roebroeks W (2014) Neandertal demise: an archaeological analysis of the modern human superiority complex. *PLoS One* 9(4) e96424.
- Zilhão J et al. (2010) Symbolic use of marine shells and mineral pigments by Iberian Neandertals. *Proceedings National Academy of Sciences USA* 107, 1023-1028.

**On the absence of correlation between population size and food-getting toolkit size
in ethnographic hunter-gatherers**

Kenichi Aoki

Meiji University

Abstract: The absence of correlation between population size and food-getting toolkit size in ethnographic hunter-gatherers has been demonstrated in a series of papers beginning with Collard et al. (2005). Based primarily on this finding, Collard et al. (2016) and Vaesen et al. (2016) severely criticize Henrich (2004), whose model they purport predicts such a correlation (also Powell et al. 2009). First, I argue that their attack is misdirected. Then, I show that models that are more relevant to the phenomenon at hand (Aoki 2015; Fogarty et al. 2015, 2017) do not necessarily predict a correlation between population size and toolkit size, even when a (unidirectional or bidirectional) causal relation exists between the two. This indeterminacy occurs because these models allow for toolkit saturation, periodic fluctuations of population size, or bistable equilibria.

研究計画 B02 2016 年度班会議プログラム

第 1 回班会議

日程：平成 28 年 8 月 23 日～8 月 24 日

場所：明治大学中野キャンパス 6 階セミナー室 602

8 月 23 日（火）

13:00 集合

13:00 プロジェクト紹介（調書の内容など）（若野）

13:30 研究計画発表（小林）

14:00 研究計画発表（高畑）

15:00 プロジェクト打ち合わせ

- ・ 9 月合同班会議@名古屋に向けて、他班との連携で何ができるか
- ・ B01-B02 合同班会議@大阪
- ・ 次回以降の班会議スケジュールおよび場所決め
- ・ 予算計画とポスドク雇用
- ・ B02 班ホームページについて
- ・ 各学会などでのシンポジウムなど（数理生物学会、人類学会、進化学会 etc）
- ・ 各メンバーの海外渡航予定
- ・ B02 班主催国際会議（2017 秋冬 or 2018 春）

8 月 24 日（水）

10:00 研究計画発表（若野）

10:30 研究計画発表（青木）

11:00 プロジェクト打ち合わせ

- ・ 高知文化進化実験ミーティング（仮 3/1-3）
- ・ Alex Mesoudi および William Gilpin の渡日

13:30 頃 解散

第2回班会議

日程：平成28年10月31日～11月1日

場所：国立民族学博物館 第3演習室（本館4F）

10月31日（金）（B01班と合同開催）

10:00 参加者自己紹介

10:10 若野友一郎・青木健一

「新人の拡散と定着：個体群・文化の複合ダイナミクスモデル」

10:40 野林厚志 他1名（15+5分）

「生態資源獲得の道具と技巧の人類学的研究」

11:00 小林豊

「種間文化伝達および文化多様性に関する理論研究」

11:30 化野燐（15+5分）

「奇」のデータベース —例外的現象をどう整理するか—

13:00 上羽陽子他2名

「南アジアにおける糸素材および織機の技術民族誌的研究」

13:30 青木健一

「集団サイズと文化水準の無相関について」

14:00 藤本透子

「中央アジアにおける遊牧民の定住化—カザフの居住形態の変化を中心に」

14:30 高畑尚之

「ゲノムに基づく種間又は種内集団間の分岐年代と繁殖個体数の推定に関する研究の動向」

15:00 大西秀之

「北東アジア地域における多文化集団の接触・交流状況」

15:30 総合討論：今後の連携について

11月1日(土)

09:00 前日の内容に基づき、数理解析の詳細などを検討

10:30 研究打ち合わせ(2017国際会議、予算計画、アウトリーチ活動など)

第3回班会議

日程:平成29年3月2日~3月3日

場所:高知工科大学 永国寺キャンパス教育研究棟1階 A108

Day 1 (Thursday, March 2)

09:30 - 09:40 Joe Yuichiro Wakano

Opening Remark

09:40 - 10:20 Joe Yuichiro Wakano

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

10:20 - 11:00 Kenichi Aoki

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

11:00 - 11:40 Yutaka Kobayashi

Cumulative culture and the rate of vertical transmission

11:40 - 12:20 Naoyuki Takahata

Methods for inferring population sizes from genome sequences

13:20 - 14:20 Alex Mesoudi

Migration, acculturation, and the cultural evolution of cross-cultural variation in cognition and behaviour

14:20 - 15:20 Kohei Tamura

Cultural Evolution and Geometric Morphometrics in Archaeology

15:40 - 16:20 Yasuo Ihara

A cultural evolutionary analysis on the diffusion of the hinoeuma superstition

16:20 – 17:00 Naoko Fujito

Approaches for detecting natural selection and their application

17:30 Dinner party

Day 2 (Friday, March 3)

09:30 研究討論

特に集団遺伝学における infinite sites model などの数理的知見の、文化進化モデルへの応用について

11:00-12:00 プロジェクト打ち合わせ

- B02班主催国際会議（2017年11月@明治大中野）
- B02班担当の全体会議（2017年12月@東大2号館講堂）
- Maxime Derex, Mark Collardら、国際会議前後に滞在する研究者との交流
- 次回以降の班会議・合同班会議のやり方
- 次回以降の班会議スケジュールおよび場所決め
- 予算計画とポストク雇用
- B02班ホームページ・動画について
- 各学会などでのシンポジウムなど（数理生物学会、人類学会、進化学会etc）
- 各メンバーの海外渡航予定
- 高知文化進化実験

研究発表

雑誌論文

Fogarty, L., J.Y. Wakano, M.W. Feldman, and K. Aoki (in press) The driving forces of cultural complexity : Neanderthals, Modern Humans, and the question of population size. *Human Nature*.

Kobayashi, Y., H. Ohtsuki, and J.Y. Wakano (2016) Population size vs. social connectedness — A gene-culture coevolutionary approach to cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology*. 111: 87–95.

書籍掲載論文

Aoki, K., J.Y. Wakano, and M.W. Feldman (2016) Gene-culture models for the evolution of altruistic teaching. In: *On Human Nature: Biology, Psychology, Ethics, Policy, and Religion*, edited by M. Tibayrenc M and F.J. Ayala, pp. 279–296. Amsterdam: Elsevier.

講演・学会発表等

Aoki, K. (2016) Cognitive equivalence and bistability. *New Perspectives in Cultural Evolution Workshop*, Stanford, July 21–22, 2016.

Fujito, N., T. Hayakawa, N. Takahata, and Y. Satta (2016) “Risk conversion” hypothesis in human evolution. *International symposium on Evolutionary Genomics and Bioinformatics*, 高雄 (台湾)、2016年11月24-25日 (要旨集51頁)。

藤戸尚子・颯田葉子・羽根正弥・松井 淳・八島健太・北島 健・佐藤ちひろ・高畑尚之・早川敏之 (2016) 「出アフリカと精神疾患：シアル酸転移酵素STXの低活性化による適応」『第88回日本遺伝学会』三島、2016年9月7-9日 (要旨集122頁)。

小林 豊 (2016) 「種間文化伝達および文化多様性に関する理論的研究」『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1回研究大会』東京大学小柴ホール、2016年11月5-6日 (予稿集98頁)。

颯田葉子・藤戸尚子・高畑尚之・早川敏之 (2016) 「現生人類の世界拡散に伴う特異的な環境適応と疾病へのリスク転換」第88回日本遺伝学会シンポジウム『遺伝学から眺める将来の医学・医療』三島、2016年9月7-9日 (要旨集95頁)、招待講演。

高畑尚之 (2016) 「自然と人との共生 (その2) 一人類の誕生から農業革命まで」 『教育自然学研究会第5回研究集会』 鎌倉婦人子供会館、2016年10月30日、会長講話。

高畑尚之 (2016) 「ゲノムに基づく種間又は種内集団間の分岐年代と繁殖個体数の推定に関する研究の動向」 『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1回研究大会』 東京大学小柴ホール、2016年11月5-6日 (予稿集100頁)。

Wakano, J.Y. (2016) “Traveling waves of cultural invasion” *Japanese Society for Mathematical Biology*, Kyushu University, September 7-9, 2016.

若野友一郎・青木健一 (2016) 「新人の拡散と定着：個体群・文化の複合ダイナミクスモデル」 『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1回研究大会』 東京大学小柴ホール、2016年11月5-6日 (予稿集96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」

2016年度研究報告書（ISBN 978-4-909148-02-5）

2017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

Tel. (03) 3267-8711