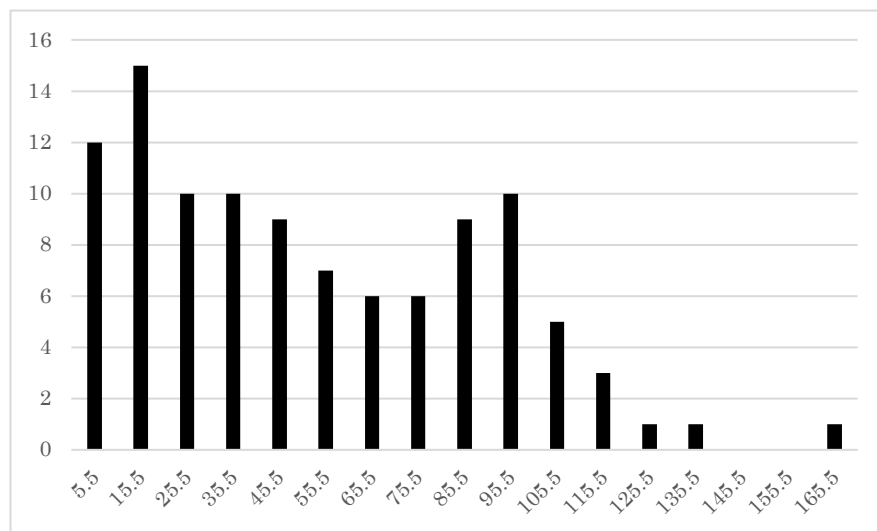


パレオアジア文化史学

－ 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

2018 年度



文部科学省科学研究費補助金（新学術領域研究）2016～2020

目次

研究組織	i
------------	---

研究報告

生態文化的分布拡大モデルにおける集団間文化交流：スキル個体の密度と頻度	若野友一郎	1
文化形質と形質ペアの頻度スペクトルに関する理論研究	小林 豊	7
2次元サイト頻度スペクトラム	高畑 尚之	19
複数の調査単位がある場合の物質文化の0,1-ベクトル表現	青木 健一	29
小集団間文化伝達の粗視化モデル.....	中村 光宏	37
協力する資源の有無に関する情報が他者に伝わる場合の協力行動の進化	黒川 瞬	43
ホモ・サピエンス拡散の理解のための古人骨と少数民族のゲノム解析	太田 博樹	51

活動報告

第6回班会議	57
パレオアジア文化史学現象数理研究会（兼 第7回班会議）	58

研究業績	61
------------	----

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・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

生態文化的分布拡大モデルにおける集団間文化交流： スキル個体の密度と頻度

若野友一郎

明治大学総合数理学部

1. 導入

生態文化的分布拡大モデル（二重波モデル）は、新人と旧人の2つの人類集団を仮定し、各人類集団の個体は「スキル」を持つ個体と持たない個体からなる。連続空間構造を考え、局所的なスキル個体の密度が、対応する人類集団の環境収容力を決定する。各集団は局所安定な平衡個体密度を2状態もち（low-low と high-high）、新人集団において low-low から high-high への遷移がおこり、これが新人の分布拡大の第二波となって最終的に旧人が消滅に至るとというのが、モデルの基本的構造である。本稿では、新人・旧人間の文化移入を新たにモデル化する試みの中で明らかとなったモデルの性質と、考古学的証拠と比較する場合の問題点などを指摘し、今後の発展の方向性を示す。

考察の出発点となるのは、Wakano et al. (2018)で、これを以後基本モデルと呼ぶ。基本モデルは、数学的には次の反応拡散方程式系である。

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

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

2. 新人・旧人間の文化伝達

基本モデルでは、新人・旧人間の文化伝達は考慮されていない。しかしながら、第4回研究大会でA02班の門脇氏との共同研究発表でも指摘したように、たとえばレバントからのIUPの拡散の例と考えられる東ヨーロッパのBohunicianでは、ヨーロッパに独自の石器（両面加工尖頭器）などが見られ、これは在地の旧人文化の移入である可能性がある。また、Châtelperronianが旧人の文化であるならば、これは新人からの文化移入の結果である可能性も指摘されている。新人と旧人間の遺伝的交雑の証拠も明らかになりつつあり、遺伝子の交流があったならば文化の交流もあったと考えるのが自然である。よって、新人・旧人間の相互作用として、生態的なニッチをめぐる競争だけでなく、文化交流をモデル化する必要がある。

生態文化的分布拡大モデルにおいては、文化（すなわちスキル）は

- A) 新生児による社会学習
- B) 個体学習による獲得
- C) 忘却などによる消失

の3つの要因で変化する。新人・旧人間の文化伝達をモデル化するならば、社会学習のステージで起こると仮定するのが自然である。基本モデルでは、現在の密度と環境収容力によって人口増加率が決まり、生まれてきた新生児は所属する集団におけるスキル個体の密度に比例してスキルを学習する。数式では、集団1（旧人）におけるスキル個体の人口増加率の項は

$$r Z_1 \left(1 - \frac{N_1 + b N_2}{M(Z_1)} \right) = \frac{Z_1}{N_1} \times r N_1 \left(1 - \frac{N_1 + b N_2}{M(Z_1)} \right)$$

の形をしている。これは、全体密度 N_1 、スキル個体密度 Z_1 の状態生まれた旧人の新生児は、確率

$$\frac{Z_1}{N_1}$$

で、スキル個体となることを意味している。旧人の新生児が、新人（集団2）のスキル個体から社会学習することをモデル化する方法の一つは、この確率を

$$\frac{Z_1 + \epsilon Z_2}{N_1 + \epsilon N_2}$$

と変更することである。すなわち、旧人は重み1で旧人から学び、重み ϵ (< 1) で新人から学ぶモデルである。同様の変更を新人にも加える。この新モデルは、基本モデルと短期的な時間発展ダイナミクスこそ異なるが、実は中長期的なダイナミクスは基本モデルと完全に一致すると考えられる。その理由を以下に示す。

基本モデルは N_1, Z_1, N_2, Z_2 の4変数系であるが、

$$W_1 = \frac{Z_1}{N_1}, W_2 = \frac{Z_2}{N_2}$$

と変数変換すると、

$$W_1 = W_2 = \frac{\delta}{\gamma + \delta}$$

は、基本モデルの普遍多様体（invariant manifold: 出発点がこの多様体上にあれば、解は永遠にその中に留まる）である。さらに最大値原理から、この普遍多様体は4変数反応拡散系において大域安定であることが示せる。よって、中長期的なダイナミクスは N_1, N_2 の2種系によって記述でき、そのことを用いて基本モデルの数学解析はなされている。

これを文化の言葉でいうと、集団中におけるスキル個体の頻度は、スキルの獲得と忘却がバランスするところで安定となり、その後は時空間的に変化しないということである。例えば、獲得率と忘却率が等しい場合は、集団の状態（とくに、high-high にいるか low-low にいるか）にかかわらず、集団中の半数の個体がスキル個体である。集団間の文化伝達を仮定した新モデルにおいても、このことは変化しない

（同じ多様体が普遍多様体となる）。また、新人集団においても旧人集団においても、スキル個体の頻度は同じであるため、旧人の新生児がある確率で新人から社会学習するとしても、スキルを獲得する確率は変化しない。重み ε (< 1) が十分小さいならば、集団間文化伝達は、初期状態から普遍多様体へと近づく速さにはほとんど影響しないと考えられる。よって、新モデルの中長期的なダイナミクスは、基本モデルと変わらないと想定されるわけである。

新モデルが基本モデルと異なるのは、新人と旧人間の認知同等性が成り立たないときである。この場合には、例えば新人集団においてはスキル個体が頻度 60% で存在する一方、旧人集団では 40% で存在していたりするのであるから、新人から旧人への文化移入は旧人集団の利益となる。しかし認知同等性を崩すと、他にも多くの性質が変わり、そもそも二重波モデルの仮説の前提が崩れるので、ここではこれ以上議論しない。

文化移入の別のモデルとして、個体学習による獲得ステージに新たな項を仮定することもできる。しかし上でみたように、それが頻度に単純に依存する限りは、旧人と新人の認知同等性を仮定する限り、スキル個体の頻度に差が生まれないので、集団間文化移入がモデルの振る舞いを変化させることはない想定される。

この結果は、基本モデルの解析で提示された二重波シナリオが、旧人新人間の文化交流を仮定しても何ら変更されることなく成り立つことを示している。その意味では、二重波シナリオの普遍性を示している。しかし一方で、二重波シナリオが持つ性質を浮き彫りにしており、これをレバントからの新人拡散とそれに伴う石器の文化進化に適用するとき、重要な注意が必要となる。それを次節以降にて説明する。

3. スキルの頻度ダイナミクスと密度ダイナミクスの違い

基本モデルは、スキルを持つ個体が増えることによって環境収容力が増加し、そ

れが新人集団において起きたと仮定することによって、新人が旧人を同化あるいは駆逐するプロセスをモデル化したものであった。しかしながら上でみたように、基本モデルにおける新人集団の分布拡大プロセスにおいて、各時刻各地点におけるスキル個体の頻度は一定である（注意：密度は増加していく）。さらに認知同等性を仮定することから、その頻度の値は、旧人におけるスキル頻度の値と同じである。スキルを小石刃 (bladelet) と考え、スキル個体の密度を小石刃の出土密度と考えると、新人拡大の第二波に伴って小石刃の出土密度は増加することが予測される。しかし一方で、スキル個体の頻度を小石刃の出土頻度と考えると、基本モデルでは、出土する石器における小石刃の頻度は全期間を通じて一定であることを予測する。基本モデルの予測を表にすると以下のようになる。

	新人拡大の第一波	第二波
スキル個体密度（小石刃密度？）	低い	高い
スキル個体頻度（小石刃頻度？）	一定	一定

これまでの研究大会などで、IUP を第一波、EUP を第二波として考察してきた。EUP の特徴は小石刃であり、これは基本モデルの「第二波はスキル個体の増加が引き起こした環境収容力増加に伴う波」という仮説と定性的には一致するものの、頻度と密度に分解して EUP の特徴と基本モデルの予測を比較すると、そこには多少問題がある。EUP、さらにはその後の Epipaleolithic の石器群は、大量に出土する非常に小さい小石刃が特徴的である。一方で、MP や IUP で見られるルヴァロア様式は徐々に頻度を減らしていくと理解している。スキル個体は小石刃を、非スキル個体はルヴァロア石器を作ると仮定すると、基本モデルでは第二波において密度が増加するがスキル個体の頻度は一定のため、小石刃とルヴァロア石器の密度が同じだけ増加することになる。

4. MP から UP への文化進化をいかにモデル化するか

上で見た不一致は、端的には基本モデルが MP から UP への変化を、スキル個体の密度の変化としてモデル化したことに起因する。すなわち基本モデルは、MP と UP の文化の違いを、スキル個体の密度の違いとしてモデル化している。文化が2種類あるとき（たとえば石器製作技法が2種類あるとき）、その構成頻度に差がない（たとえば両技法とも50%の頻度で使われる）のに、個体密度の違いをもって「異なる文化」と定義するのは、やや不自然であったかもしれない。個体密度を遺跡から推定することよりも、石器群に占める小石刃の割合を調べるほうが簡単であるから、環境収容力をスキル個体の頻度の関数として新たなモデルを作成することが、次のステップとして考えられる。UP 的な石器は MP 的な石器よりも優れていたために、次第に UP 的な石器だけが作られるようになったと考察するのは簡単であるが、その文化変化のメカニズムをモデル化するためには、2つの文化要素が異なる文化伝達率を持つことを仮定する必要がある。基本モデルでは単純化のため、2つの文化要

素は同じ文化伝達率（すなわち文化適応度）を持つことを仮定していた。UP のほうがより高い文化伝達率をもつ（学習者にとってより魅力的である）ことを仮定するモデルは作れるが、これだけではなぜ新人集団においてのみ UP 的文化への移行が起きたかを説明できない。基本モデルにおける鍵要素は、文化の変化が引き起こす個体数の増加が、生態的な競争を通じて、新人の拡大と旧人の衰退を引き起こしたという仮説である。文化の変化（文化要素の構成頻度の変化）が、個体密度の変化とどのような関係にあるのか、それに着目して生態文化的分布拡大モデルを発展させていく予定である。

引用文献

Wakano JY, Gilpin W, Kadowaki S, Feldman MW, Aoki K (2018)
Ecocultural range-expansion scenarios for the replacement or assimilation of Neanderthals by modern humans
Theoretical Population Biology 119:3-14

**Problems in eco-cultural range expansion model:
Density and frequency of skilled individuals**

Joe Yuichiro Wakano
Meiji University

Abstract: Eco-cultural range expansion model is a hypothesis on the range-expansion of modern humans through cultural changes and ecological competition. The basic model is extended to include cultural interaction between modern and archaic humans. A mathematical analysis revealed that there would be no essential changes in this extended model. The analysis has revealed the important difference between the density and the frequency of skilled individuals. This provides some insight in regard to how to model cultural changes from MP (Middle Paleolithic) to UP (Upper Paleolithic). The previous model has modelled culture as the difference in the density of skilled individuals, while the difference in the frequency of the UP-type technology (such as bladelets) might be more appropriate to model the UP transition.

文化形質と形質ペアの頻度スペクトル に関する理論研究

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、パレオアジア B02 班が研究を進めている文化進化の 0,1 ベクトルモデルという理論的枠組みについて、詳細な分析を提供する。0,1 ベクトルモデルにおいて現在最も注目されている統計量は、形質頻度スペクトルと呼ばれるものである。スペクトルは、ある特定の頻度で出現する形質がいくつあるかを、全ての頻度についてカウントし羅列した配列である。本研究では、形質の頻度スペクトルに加え、形質のペアの頻度スペクトル、すなわち、ある特定の頻度で出現する形質ペアの数について合わせて考察することで、0,1 ベクトルの性質をより詳細に分析できるだけでなく、データの理解も深まることを示す。この方法を WNAI(West North American Indian)のデータセットに適用し、0,1 ベクトルのシミュレーションの結果と比較を行う。シミュレーションでは、分枝過程という確率過程を使った近似により、スペクトルの性質を詳細に分析する。

1. 序論

パレオアジアデータベースを活用して数理的分析を行い、アジアにおける交替劇の際の文化的変容パターンを見出すことが理論班 B02 の最も重要な役割の一つである。データベースの解析方法としては様々なアプローチが考えられるが、現在我々が注目しているのは、0,1 ベクトルを活用した分析である。0,1 ベクトルモデルでは、文化形質の状態を存在と非存在の二状態に分類し、存在を 1、非存在を 0 でコードすることで、個体の状態を 0 と 1 の配列あるいはベクトルによって表現する。個体の状態がベクトルで表されるため、集団の状態は行列によって表される。たとえば、3 個体、4 形質からなる集団の状態は、次のような行列によって表現される。

$$P = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & 1 & 1 \end{pmatrix} \quad (1)$$

ここで、各行は個体の状態を、各列は、個々の形質の状態を表すベクトルを与える。たとえば、 P の 1 行目は、 $(1,0,0,1)$ であるが、これは、個体 1 が、第 1 と第 4 の形質をもつが、第 2 と第 3 の形質を欠くことを意味する。また、列に注目すれば、例えば第 1 列は $(1,1,0)$ となっているが、これは、第 1 は第 1 と第 2 の個体に所有されているが、第 3 の個体には所有されていないことを表す。 $0,1$ ベクトルの仮定のもとでは、文化伝達とイノベーションにより行列 P の状態は確率的に変化していくため、 P はある確率過程、実際にはマルコフ過程に従う。これがどのようなマルコフ過程になるかは、伝達様式や、イノベーションの起き方に関する仮定に依存する。

一方、形質頻度スペクトルは、次のようなベクトルである。

$$s = (S_1, S_2, S_3, \dots, S_N) \quad (2)$$

ここで、 S_i は、 i 個体に所有されているような形質の数であり、 N は集団サイズである。スペクトルは集団の状態行列 P から簡単な操作により求めることができる。すなわち、まず P の各列の和を計算し各形質の出現回数を与えるベクトルを求める。(1) の行列の場合は、ベクトル

$$(2,2,1,3) \quad (3)$$

が得られる。その後、出現回数ごとに形質を分類し、各出現回数カテゴリーに含まれる形質数を与えるベクトルを求める。(3) の場合ならば、このベクトルは、

$$(1,2,1) \quad (4)$$

となる。式 (4) は、1 個体に所有されているような形質が 1 つあり、2 個体に所有されている形質は 2 つあり、3 個体に所有されている形質は 1 つあることを示している。この (4) が、集団の状態行列 P から計算される形質頻度スペクトルである。

形質頻度スペクトルは、個体がもつ形質数や、集団全体に存在する形質の数、あるいは個体間の多様性など、様々な情報を含む興味深い統計量である。パレオアジアデータベースからこのような統計量が抽出され、モデルとの比較が行われれば、文化変容のパターンに関する理解が進むことが期待される。しかし、ここには主に二つの

大きな課題がある。一つは、石器をどのように 0,1 ベクトルにコードするかということ、もう一つは、考古データベースはサイトや文化相が単位であり、当然ながら個体レベルでのデータは得られないということである。前者に関しては、Shea のモードの存在と非存在を 0,1 にコードする方法でうまくいくかどうか、B02 のメンバーで模索している段階である(Shea, 2016)。後者については、青木、中村、若野らとともにメタ集団の数理モデルを研究中である。

さて、本稿で扱うペアのスペクトルは、集団の状態行列における形質間の連鎖に関する情報を含む要約統計量の一種である。これまでの 0,1 ベクトルの理論は、ほぼ例外なく（特定の 0,1 ベクトルモデルのもとでの）シングレットスペクトル（2）の期待値にフォーカスしているが、シングレットの期待スペクトルには連鎖の情報が含まれていない。一方で、ペアスペクトルにおいては、その期待値にも連鎖の情報が含まれている。既存の 0,1 ベクトルモデルは、形質の独立な伝達を仮定しているため、実際の考古・民族データがこの仮定を満たすかどうかテストすることは、理論のフィッティングとデータの解釈において、最も重要な課題の一つである。この目的を達成するためには、連鎖の情報を含む統計量をデータから計算し、独立な伝達を仮定した null 仮説のもとでの理論的予測と比較することが一つの方法として考えられる。本研究では、この目的を達成するためのファーストステップとして、WNAI のデータからシングレットとペアのスペクトルを計算し、null 仮説のもとでのシミュレーションの結果と比較を行う。なお、下記の解析は筆者が行ったが、ペアのスペクトルに注目するのは中村による発案であることを断っておく。

2. データにおけるペアスペクトルと関連する統計量

2.1. ペアスペクトルの構成と WNAI への適用

形質ペアのスペクトルは通常のスぺクトルと比べると少々ややこしい概念であり、それはやはり次のような形をしている。

$$u = (U_1, U_2, U_3, \dots, U_N) \quad (5)$$

ここで各 U_i は、 i 個体によって所有されているような形質のペアの数である。形質の数が n であるとする、形質のペアの数は $n(n-1)/2$ だけあるので、(5) の要素を全て足し合わせると $n(n-1)/2$ に等しくなくてはならない。このような量を状態行列 P から計算するには多少の工夫が必要である。まず、各々の形質ペアについて、それを表現する次のような列ベクトルを構成する。

$$\begin{pmatrix} 1 \\ 2 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

このベクトルは、「第1の形質と第2の形質のペア」を表すベクトルである。こうしたベクトルは、 n 次元であり、必ず2つの要素だけが1であり、残りは0である。こうしたペアを表現するベクトルを全て横に並べて行列を作る。

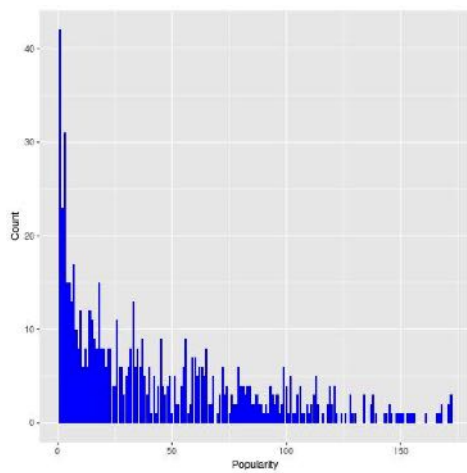
$$\begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 2 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 2 & 0 & 2 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 2 & 0 & 2 & 2 \end{pmatrix} \quad (6)$$

この行列は、 $n \times n(n-1)/2$ 次元になる。この行列を、 P の右からかけてやると、次のような行列が得られる。

$$\begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & 1 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 2 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 2 & 0 & 2 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 2 & 0 & 2 & 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 3 & 0 & 2 & 2 \\ 3 & 1 & 3 & 1 & 3 & 2 \\ 2 & 2 & 2 & 3 & 3 & 3 \end{pmatrix} \quad (7)$$

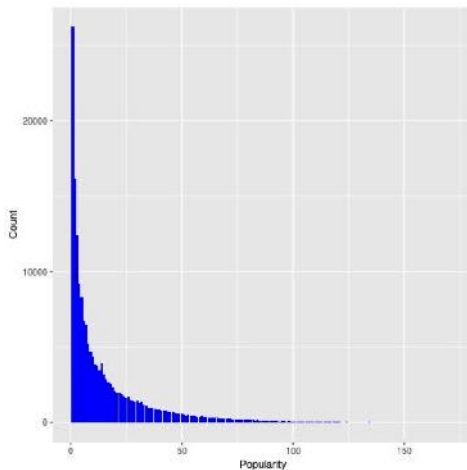
この行列の1あるいは2になっているところは、所与の個体が所与のペアのうち一つだけを所有していることを表し、3になっているところは、所与の個体が所与のペアを構成する形質を両方もっている（すなわちペアをもっている）ことを表す。0になっているところは、当該個体がペアを成す形質のどちらも有していないことを表す。

（なお、同じ変換をトリプレットに対して行う場合は、行列（6）を構成する際に0,1,2,4を使えばよい。理論的には、 n 個組に対して行う場合、0,1,2,2²,2³,2⁴,...,2 ^{$n-1$} を使うとよい）。二つの形質の所有をそれぞれAとBで表すならば、0はneither A nor B、1はA and not B、2はB and not A、3はA and Bの状態を表す。例えば、1行目は、(1,1,3,0,2,2)となっているが、これは、第1の個体が、第1、第2、第5、第6のペアについては、1つの形質しか所有しておらず、第3のペアについては、両方の形質を所有しており、第4のペアについては、どちらの形質も所有していないことを表す。次に、この行列に対して、「3のところは1に、それ以外は0に移す」ような変換を施してやると、



$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 1 \end{pmatrix} \quad (8)$$

この行列は、各ペアが各個体に所有されているかどうかを表している。たとえば、1行目は(0,0,1,0,0,0)となっているが、これは、第1の個体が、第3のペアだけを所有していることを表す。あとの操作はシングレットのときと同様である。すなわち、まず、列ごとの和を求める。



$$(1,0,2,1,2,1) \quad (9)$$

このベクトルは、各ペアがそれぞれ何回集団に出現するかを表す。最後に、出現回数をカテゴリーとみなして集計すれば、ペアのスペクトルが得られる。

$$(3,2,0) \quad (10)$$

ただし、誰にも所有されていないペア(第2ペア)は省いた。このベクトル(ペアスペクトル)は、6つのペアのうち、3つは1個体に、2つは2個体に所有されていることを表す。また、3個体すべてに所有されているようなペアは存在しない。

図1: WNAI データセットから作成された形質シングレット(上)及び形質ペア(下)のスペクトル

上記のようなデータ操作は、全て R や Python のようなスクリプト言語を使えば容易に行うことができる。ただし、形質数や個体数が多いと、行列(6)の要素数が巨大になり計算が著しく遅くなることがあるので、そのような場合は行列(6)のデータ構造に疎行列を活用すれば計算速度が改善される。

さて、図1は、WNAI(West North American Indian)のデータセット(Jorgensen, 1999)から、文化形質のカテゴリーを無視し、上述の方法を用いて作成したシングレット(上)およびペアのスペクトル(下)である。ただし、ここでの個体は部族であり、個人ではない。また、元データは必ずしも 0,1 形式ではないが、Mathew and Perrault(2015)のプロトコルに従い 0,1 ベクトル化を行っている。ただし、Mathew and Perrault が統計解析に用いた加工済みデータでは、出現頻度 10%未満の形質が除去されているため、

そのままではスペクトルの分析に適さない。そこで、彼らの STATA スクリプトを修正し、元データから全形質の 0,1 データを再構築した。これによって、Mathew and Perrault の解析に使われなかった 252 の形質が追加され、合計 709 の形質を得た。さらに、欠測値には一律 0 を代入している（これは多少乱暴な方法であるが、0,1 化された WNAI の欠測率は約 6.7%であるので、1 が 0 よりも有意に高い確率で欠測しない限り少なくとも視覚的には大きな影響を及ぼさないと考えられる）。図が示すように、形質のカテゴリーを無視したにも関わらず、シングレット、ペアのいずれのスペクトルも一定の傾向を有することがわかる。特に、ペアのスペクトルは、シングレットのスペクトルに比べると、かなり滑らかな形状をしていることから、より安定な情報を保持しており、統計解析に適していることが示唆される。WNAI のペアスペクトルにみられるこうした安定性の理由としては、組み換えによって絶えずシングレットよりも多くの生成と消滅が生じるため、浮動の影響が相対的に小さくなるからかもしれない。

2.2. 連鎖不平衡の分布

行列（7）の各列はシングレットとペアの頻度の情報を全て含んでいるので、クロス集計表がもつ情報を全て含んでいる。第 i 列において 0,1,2,3 が現れる回数を #0[i], #1[i], #2[i], #3[i] で表すことにする。すると、ペア i のクロス集計表は次のように与えられる。

	Present	Absent	Sum
Present	#3[i]	#1[i]	#1[i]+#3[i]
Absent	#2[i]	#0[i]	#0[i]+#2[i]
Sum	#2[i]+#3[i]	#0[i]+#1[i]	$N=\#0[i]+\#1[i]+\#2[i]+\#3[i]$

この表を用いれば、形質ペアの共分散、すなわち連鎖不平衡を計算できる。具体的には、 i 列に対応するペアにおける連鎖不平衡は、

$$D[i] = \frac{1}{N} \left(\#3[i] - \frac{(\#1[i]+\#3[i])(\#2[i]+\#3[i])}{N} \right) = \frac{1}{N^2} (\#0[i]\#3[i] - \#1[i]\#2[i]) \quad (11)$$

で与えられる。これを、それぞれの形質の標準偏差を用いて標準化すれば次の四分点相関係数 $\phi[i]$ が得られる。

$$\phi[i] =$$

$$\frac{\#0[i]\#3[i] - \#1[i]\#2[i]}{\sqrt{(\#3[i] + \#1[i])(\#0[i] + \#2[i])} \sqrt{(\#3[i] + \#2[i])(\#0[i] + \#1[i])}}$$

(12)

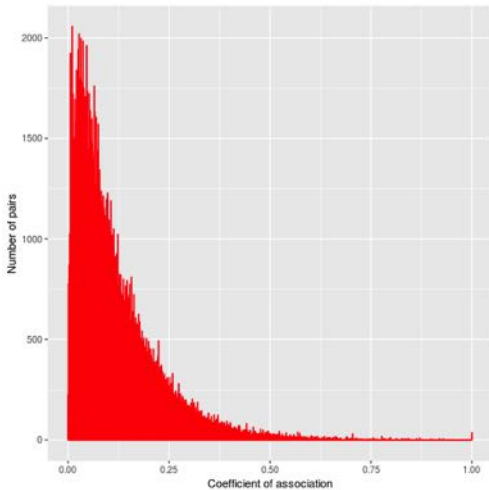
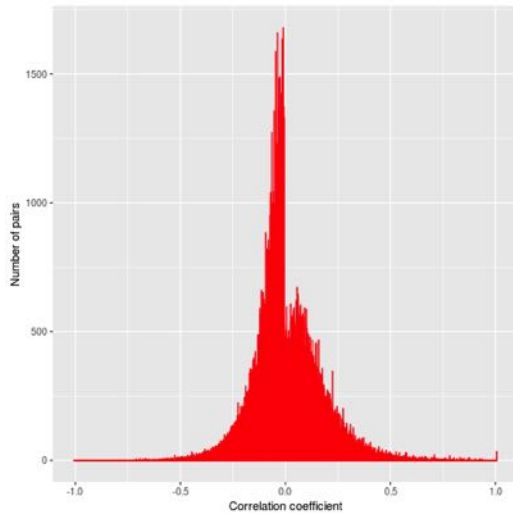


図2 WNAIにおいて多型を持つ形質のペアの相関係数 ϕ (上)と相関係数 $|\phi|$ (下)の分布

なお、 $\phi[i]$ の絶対値 $|\phi[i]|$ はペア*i*のクロス集計表におけるクraméルの連関係数に等しい。図2は、WNAIから作成した多型のある座位間のペアにおける相関係数 ϕ と $|\phi|$ の分布を表している。図に基づけば、WNAIでは、多くのペアでほとんど相関がなく、形質は十分に混ざっているように見える ($|\phi|$ が0.2を上回るペアの割合は11%に留まり、0.5を上回るペアは1%に満たない)。この結果は、WNAIでは形質がよくシャッフルされているがゆえにペアスペクトルが安定であるという上の仮説を支持するものである。

3. 数理モデル

2.1. Best-of-K 伝達の 0,1 ベクトルモデル

本研究では、Best-of-K と呼ばれる伝達様式と重複世代を仮定した 0,1 ベクトルモデルを用いる (Fogarty et al., 2015)。この数理モデルでは、集団は N 個体から成り、世代は重複している。各個体には、個体の文化的レパートリーを表す任意次元の 0,1 ベクトルが割り当てられている。ただし、

シミュレーションの際は、任意次元の扱いは固定長配列による古典的プログラミングの枠組みでは取り扱いが難しいので、十分に大きな n 次元の配列を割り当てることとする。時間は離散であり、毎タイムステップ以下のイベントが所与の順で生起する。

(1) 新生児が一個体現れる。(2) 新生児は、既存の N 個体から重複を許さずランダムな K 個体のロールモデルを抽出する。(3) 各々の形質について、 K 個体のうち 1 個体でも 1 を有する個体があれば、新生児は確率 β でその形質を獲得する。さもなくば個体は当該形質について状態 0 を獲得する。(4) 新生児は確率 μ で新たな形質を獲得し、1 の数を増やす。このとき、発明される形質は、集団中のどの個体にも所

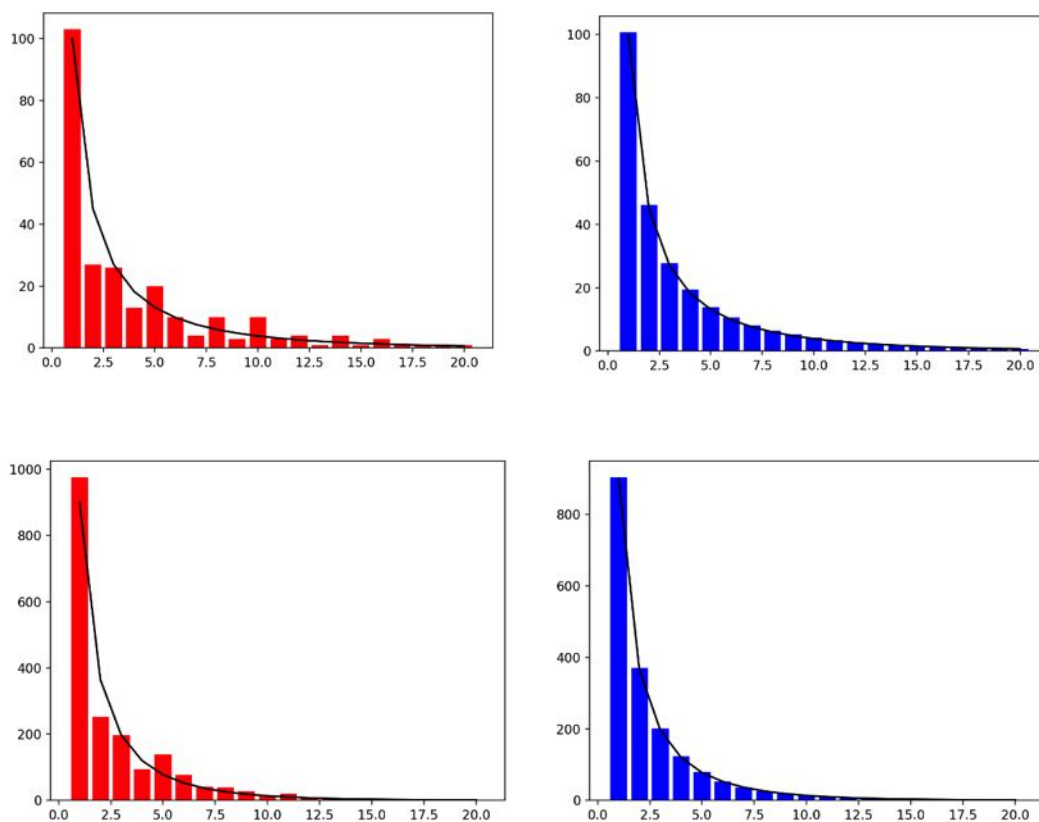


図3：K=1の場合のシングレットスペクトル（上段）およびペアスペクトル（下段）。赤はスナップショットで青は長期平均である。バーグラフはシミュレーションの結果、実線は分枝過程に基づく近似である。

有されていないと仮定する。(5) 新生児以外の1個体が集団から除去され、新生児によって置き換えられる。

上記の仮定のもとシミュレーションを行えば、シングレットおよびペアのスペクトルを数値的に予測することができる。しかしながら、シミュレーションだけでは、バグの検出も難しく、背後のメカニズムも不明瞭であるため、解析的な予測が得られることがより望ましい。そこで本研究では、十分に集団サイズNが大きいという仮定の下、分枝過程による近似を行う。詳細は省くが、Nが大きい時、各形質の頻度ダイナミクスが近似的に分枝過程に従うということが分かっている。この近似を用いて、シングレットおよびペアのスペクトルの期待値が計算できる。

図3は、K=1（ランダム斜行伝達）、 $\beta=0.9$ の場合のシミュレーションの結果と、分枝過程に基づく解析的な近似を表す。個体数はN=100、イノベーション率は $\mu=1$ 、図が示すように、分枝過程近似は、シングレットおよびペアのスペクトルの期待値を良い精度で予測するが、スペクトルのスナップショットは期待値の周辺でかなり変動す

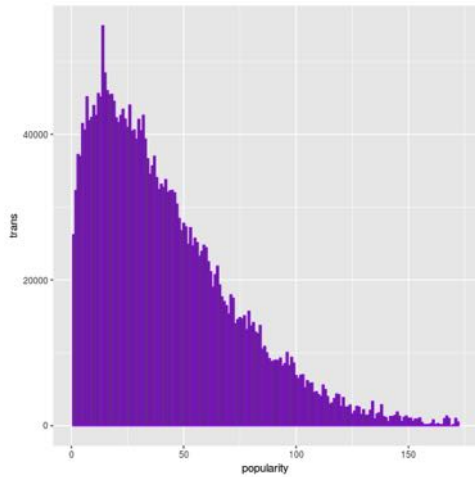


図4 : WNAI のペアスペクトルに横軸の値をかけて変換したもの。スペクトルを S_k とすると、縦軸の値は kS_k を与える。

る。詳細は省略するが、 $K \geq 2$ のときは、 $K\beta$ の値によって系のふるまいが3種類に分かれる。 $K\beta \ll 1$ (サブクリティカル相) においては、スペクトルの様相はランダム斜行伝達とほとんど変わらない。この相の特徴は、スペクトルがかなり小さい値に集中していることである。サブクリティカル相では、分枝過程近似が比較的良い近似を与える。分枝過程の近似より、シングレットおよびペアの期待スペクトルはともに対数級数分布に比例することがわかっている。すなわち、出現頻度 k の形質シングレットの期待度数を S_k とすると、 kS_k は k に対して幾何的に落ちていく。 $K\beta$ が1に近いかもしれないところでは、分枝過程近似はうまくいかない。このような状況でも、形質数に上限がないならばシングレットスペクトルの期待値を解析的に計算することができる(Aoki, 2018)が、結果は複雑になる(本稿では割愛する)。

$K\beta \gg 1$ (スーパークリティカル相) においては、シングレット・ペアのスペクトルが出現頻度の高いところに一つの山をもつ。

さて、WNAI のスペクトルは、スーパークリティカル相 (山の出現) の予測とは全く合わないことは確かであるが、実はサブクリティカル相の予測とも一致していない。

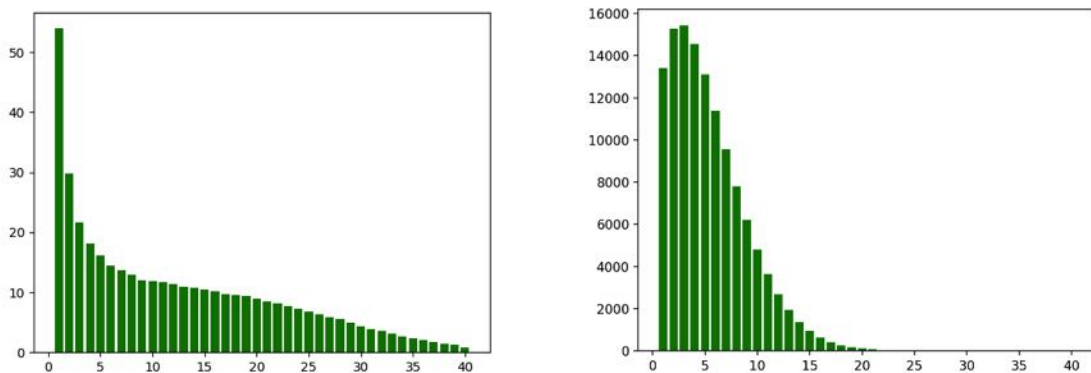


図5 : クリティカル相におけるシミュレーションの振舞い。 $K=2$, $\beta=0.55$ 。左がシングレットスペクトルの長期平均、右がペアスペクトルの長期平均に図4と同じ変換を施したものである。

それを確認するために、WNAI のペアスペクトルに出現頻度を掛けたもの、すなわち kS_k をプロットすると、図 4 のようになる。

この変換されたペアスペクトルは、サブクリティカル相の予測する幾何的な単調減少を示さず、低い出現頻度に一つの山を持つ。結論から言うと、このスペクトルの形状は、クリティカル相と呼ばれる $K\beta \approx 1$ での振舞いに類似している。クリティカル相では、スペクトルは単調減少でありながら対数級数分布に比べて裾野が長くなり、かなり出現頻度の高いところにも形質が分布するようになる。図 5 は、シミュレーションでのクリティカル相($K=2$, $\beta=0.55$)におけるシングレットとペアスペクトルの長期平均であるが、ペアスペクトルの方は、比較がしやすいように、 kS_k の形に変換してある。図 5 を図 1 および図 4 と比較すると、その様相がよく似ていることがわかる。これらの類似性より、WNAI はクリティカル相によって特徴づけられることが示唆される。

4. 考察

WNAI のスペクトルの解析、シミュレーション、そして数理解析より、WNAI はクリティカル相で特徴づけられることが示唆された。ただし、以下のように課題は山積みである。(1)WNAI のような共分散の分布が果たしてシミュレーションでも再現されるかを今後確認していく必要がある。(2)なぜ WNAI のペアスペクトルがシングレットのそれに比べて安定しているように見えるのかは、はっきりしたことはまだ分かっておらず、今後数学的に明らかにしていくべき問題である。もしペアスペクトルが一般にシングレットスペクトルより安定であることを明らかにできれば、大変興味深い。(3)シミュレーションでは単一集団のモデルを扱っている一方で、データは集団が単位であるから、生物学的には全くスケールの違う事象を扱っていることになる。この乖離を埋めるために、今後メタ集団の数理モデルを作らなくてはならない。(4)他のデータセットでもペアスペクトルの安定性をチェックし、クリティカル相や他の相で特徴づけができるかどうか確認する必要がある。(5)理想的にはモデルをフィッティングしてその合致度を定量化すべきであるが、そのための理論構築はまだ全くの手つかずである。もし一般にペアスペクトルが安定ならば、パラメータ推定にはシングレットスペクトルだけでなく、ペアスペクトルを要約した何らかの統計量を使うことで推定誤差を小さくできる可能性がある。(6)ペアスペクトルの期待値を予測する解析的な方法を開発する必要がある。シングレットに関しては、スーパークリティカル相でも解析的な式が得られるが(Aoki, 2018)、それに対応するペアのための理論はない。(7)異なる伝達モードのもとでスペクトルがどのような様相を示すのか明らかにする必要がある。(8)欠測値の取り扱いにもっと洗練された方法の活用が望まれる。(8)もちろんであ

るが、パレオアジアのデータベースに適用していく必要がある。ただ、Shea のモードがここで述べた理論を検証するだけの解像度を提供してくれるかは疑問であるため、遺跡を 0,1 にコードするための他の方法を考えるべきかもしれない。プロジェクトの残りの期間でこれらの課題を解決に導けるよう、全力を尽くす。

引用文献

- Aoki, K. 2018. On the absence of a correlation between population size and “toolkit size” in ethnographic hunter-gatherers. *Phil. Trans. R. Soc. B* 373, 20170061.
- Fogarty, L., Wakano, J. Y., Feldman, M. W., Aoki, K. 2015. Factors limiting the number of independent cultural traits that can be maintained in a population. In: A. Mesoudi and K. Aoki (eds.) *Learning strategies and Cultural Evolution during the Palaeolithic*, Replacement of Neanderthals by Modern Humans Series. Springer Japan.
- Jorgensen, J. G. 1999. An empirical procedure for defining and sampling culture bearing units in continuous geographic areas. *World Cult.* 10, 139-143.
- Mathew, S., Perrault, C. 2015. Behavioural variation in 172 small-scale societies indicates that social learning in the main mode of human adaptation. *Proc. R. Soc. B* 282, 20150061.
- Shea, J. J. 2016. *Stone Tools in Human Evolution*. Cambridge University Press.

Analyses on the Frequency Spectra of Cultural Traits and Trait Pairs

Yutaka Kobayashi

School of Economics and Management, Kochi University of Technology

In this study, I conduct detailed analyses on the theoretical framework of 0,1-vector models, which is one of the most important research subjects of Paleo-Asia theory group B02. Previous studies on 0,1-vector models focused on a statistic called the frequency spectrum of cultural traits. The frequency spectrum of cultural traits is an array, and its i -th element gives the number of traits which is observed i times in a focal dataset. In this study, I show that analyses on the frequency spectrum of pairs of cultural traits as well as that of singlets contribute to the understanding of 0,1-vector models and cultural datasets. I apply this approach to the WNAI (West North American Indian) dataset and compare the results to those of simulations. In the simulations, I use an approximation method based branching processes to investigate the nature of the spectra in detail.

2次元サイト頻度スペクトラム

高畑尚之

総合研究大学院大学

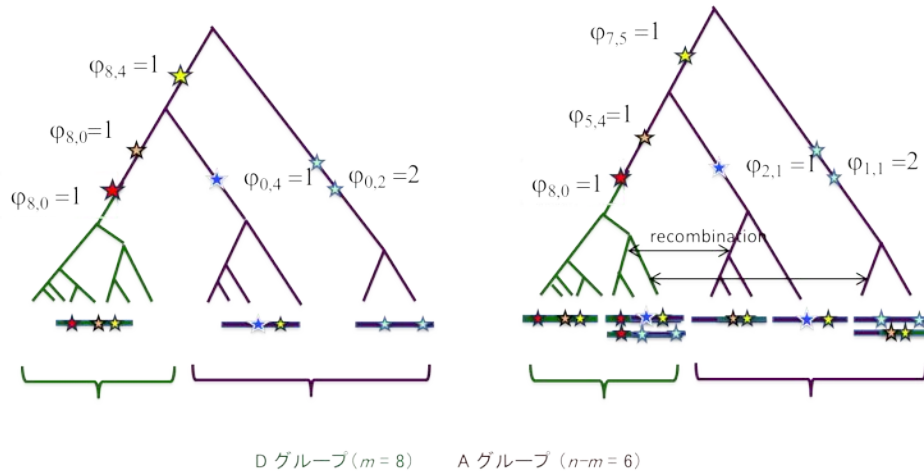
出アフリカ以降の人類集団におけるゲノムは、ユーラシア大陸という新しい外的環境と、自らが生み出した文化という新しい内的環境の影響を受けて変容してきた。最近のゲノム進化学はそのようなシグナルを同定するとともに、逆に原因となった環境要因や文化要因を推し量ることも可能にしている。筆者らはこのようなヒトゲノム研究の発展を踏まえて、自然選択や性選択の作用を高い精度で検出できる方法の開発を行ってきた (Fujito et al., 2018a, b; Satta et al., 2018)。2017年度の未完あるいは部分的選択浄化作用 (incomplete or partial selective sweep) を検出する方法は、選択の対象となった多型的塩基座位 (コアサイト) に強く連鎖した領域 (コア領域) を同定した上で、その領域内の単一塩基多型 (SNP; single nucleotide polymorphism) に刻まれている選択シグナルを集団遺伝学的、統計学的に検定する。2018年度はより強力で頑強な方法の開発を行うことを目的として、2次元サイト頻度スペクトラム (2D SFS; two-dimensional site frequency spectrum) を研究したのでその概要について報告する。なおここで用いる多くの用語については、パレオアジア文化史学計画研究 B02 2017年度報告書 (高畑) を踏襲することにして、改めて定義を述べないものもある。

1. 2次元サイト頻度スペクトラム

ヒト集団の場合、選択作用が完了するまでの時間の目安は、集団の大きさ、世代時間および選択の強さを考慮するとおおよそ10万年である。このことと出アフリカ以降の各地域集団の歴史は10万年以下であることから、地域特異的な選択の作用を受けている変異の多くは固定するまでにはいたっていない過渡的な状態にある。したがってコアサイトには、選択を受けている派生型 (D) と選択上非適応となった祖先型 (A) が共存する。このコアサイトの変異を指標

にして、ある集団からサンプルした n 本の染色体にあるコア領域は m 本 ($1 \leq m \leq n-1$) が D 変異をもつハプロタイプ (D グループ) と $n-m$ 本が A 変異をもつハプロタイプ (A グループ) に 2 分される。D グループのサンプル頻度は $f_r = m/n$ である。この時、コア領域内にある 1 つの SNP サイトの状態をそのサイトにみられる派生的変異の数で表せば、D グループでは i 個 ($0 \leq i \leq m$) と A グループでは j 個 ($0 \leq j \leq n-m$) のようになる。逆に 状態 (i, j) となるコア領域内の SNP サイト数をマトリックスの要素 $\varphi_{i,j}$ とすれば、マトリックスは SNP サイトの遺伝的多様性情報をまとめたものになる。このようなマトリックス $\{\varphi_{i,j}\}$ を、2次元サイト頻度スペクトラム (2D SFS) と呼ぶ。

図 1。遺伝的組換えがないときの樹状コアレセンス家系図と組換えが生じたときの祖先組換えグラフ (Ancestral Recombination Graph)。枝の上にある星印は、その枝で起きた派生的変異を示す。赤色はコアサイトで起きた選択に参与する派生的な D 変異を表す。サンプル数 $n = 12$ 、D グループの頻度 $f_r = 8/12$ 。



2D SFS の最大の特徴は、コア領域内で遺伝的組換えがないとマトリックス内部のすべての点で $\varphi_{i,j} = 0$ となることにある。D 変異は A 祖先型から派生したものであり、D グループは A グループに対して必ず単系統になる (双方が互いに単系統となることもある)。この時、2D SFS は $\varphi_{i,0}$ と $\varphi_{0,j}$ ($\varphi_{m,j}$)

でしか正の値を取りえない。逆にデータから作られたマトリックスをみれば、直ちに組換えの影響を見積もることができる。マトリックス内部で $\varphi_{i,j} > 0$ となることはコアサイトと領域内の SNP サイト間の連鎖が崩れていることを意味する。また崩れ方の程度は $\varphi_{i,j}$ の大きさとして表現されている。この辺りの事情はゲノムの家系図を描くとわかりやすい。組換えがない場合のコア領域の進化は、樹状のコアレセンス家系図にしたがっている (図1左)。 $\varphi_{8,4} = 1$ と記述される変異は、D グループが A グループに対して単系統的であり、組換えがなくても両グループに共有される変異であることを示す。ただし、これは D グループのメンバーすべてに共有されている場合に限る ($i = m$)。例えば $\varphi_{7,4} = 1$ つまりマトリックス内部に位置付けられるような変異は生じえない。これに対して組換えがあると、様々な変異が両グループに共有されうる (図1右)。D グループの直近の祖先枝で起きた変異 (肌色の星) ですら A グループと共有されうるし、A グループだけで共有されていた変異 (水色の星) も D グループと共有されうる。このような共有は樹形としては書き表すことができず、グラフが必要となる。

昨年度提案した D グループ内の遺伝的多様性 (IAV; intra-allelic variability, Slatkin and Rannala, 2000) を測る F_c 統計量は、2 D SFS $\{\varphi_{i,j}\}$ を用いると次のように書き換えることができる。

$$F_c = \frac{\sum i \varphi_{i,j}}{\sum (i+j) \varphi_{i,j}} \quad (1)$$

和はすべての i と j についてとる ($0 \leq i \leq \min(m, k_m)$, $0 \leq j \leq \min(n - m, k_m)$ 、 $1 \leq i+j \leq k_m$ 、ただし Fujito et al. (2018a, b) では $k_m < m$)。SFS は1次元の場合ですら 0 が多い疎らなベクトルであり、2次元となるとその傾向が一層強くなる。このことや上に述べたマトリックスの構造から、次のようなベクトルが有用である。

$$\xi_k = \sum_{i=0}^k \varphi_{i,k-i} \quad (1 \leq k < n) \quad (2a)$$

$$\zeta_i = \sum_{j=0}^{n-m} \varphi_{i,j} = \varphi_{i,0} + \tilde{\zeta}_i \quad (1 \leq i < m) \quad (2b)$$

(2a) を使うと、式 (1) の分母は $\sum_{k=1}^{k_m} k \xi_k$ に他ならないことがわかる。サン

プル全体の多様性を表す量である。これに対して IAV を測るには (2b) を活用する。組換えがないとすべての i に対して $\tilde{\zeta}_i = \sum_{j=1}^{n-m} \varphi_{i,j} = 0$ であるが、組換えがあるとある i に対して $\tilde{\zeta}_i > 0$ となる。一方、 $\varphi_{i,0}$ は組換えにほとんど依存しない量である（「ほとんど」の意味については、ここでは述べない）。特に、 $\varphi_{i,0} > 0$ である最大の i ($i_{\max} < m$) が存在し、IAV の大きさを表す指標となる。例えば、北欧集団の乳糖耐性（離乳以降も乳糖分解酵素ラクターゼの発現が継続する状態）に関与する約 88 kb 長のコアゲノム領域では、 $i_{\max} = 6$ となり大部分の SNP サイトで派生型変異が 1 つ観察されるにすぎない。自然選択に中立な領域ではこれとは異なり、大きな i をもつサイト数が $1/i$ に比例して観察される。

2. 新しい統計量

未完浄化選択作用を検出する目的で、IAV を定量化し高い検出能力 (ROC; Receiver Operating Characteristic) をもつ新しい統計量を開発する。候補となる統計量は多数あるが、ここでは IAV のレベル (多様度) とパターン (多重性) が重要であるので、それらを定量化できる 2 つの基本的な統計量として S と L を考える。 S は コア領域内の SNP サイト数、 L は派生型変異の総数を表わし、 $\varphi_{i,0}$ と $\tilde{\zeta}_i$ に対応して

$$S_{\zeta 0} = \sum_{i=1}^{m-1} \varphi_{i,0}, \quad S_{\zeta 1} = \sum_{i=1}^{m-1} \tilde{\zeta}_i \quad (3a)$$

$$L_{\zeta 0} = \sum_{i=1}^{m-1} i \varphi_{i,0}, \quad L_{\zeta 1} = \sum_{i=1}^{m-1} i \tilde{\zeta}_i \quad (3b)$$

と定義する。これらの量と全体のサンプルにおける派生型変異の総数 $L_{\xi} = \sum_{k=1}^{n-1} k \xi_k$ を用いて、相対的 IAV 多様度を

$$L_{c0} = L_{\zeta 0} / L_{\xi}, \quad L_{c1} = L_{\zeta 1} / L_{\xi} \quad (4)$$

で表現する。 L_{ξ} で相対化した理由は、突然変異の起り方がゲノム領域で異なる可能性があることや、デモグラフィの影響を相殺するためである。この方針は式 (1) の F_c と同じであり、相対的 IAV 多様度が有意に小さければ選択浄化作用を示唆する。一方、IAV 多重性は $i_{\max}$ に加えて

$$G_{c0} = L_{\zeta 0}/S_{\zeta 0}, \quad G_{c1} = L_{\zeta 1}/S_{\zeta 1} \quad (5)$$

を考える。これらは SNP サイトあたりの派生的変異の数を表す。多重性の目安はサイズ n のサンプル全体に関する $G_{\xi} = L_{\xi}/S_{\xi}$ から見積もることができる。一定の繁殖個体数 (N_e) と領域あたり世代あたりの突然変異率 u を仮定する標準的な中立モデルでは、平均的には $L_{\xi} = \theta(n-1)$ と $S_{\xi} = \theta a_n$ となる ($\theta = 4N_e u$ と $a_n = \sum_{i=1}^{n-1} 1/i$)。そのため多重性 G_{ξ} は $(n-1)/a_n$ と近似される。現在、ゲノムデータのサンプル数は $n = 1000$ 程度であるので、標準モデルにおける平均的多重性は $G_{\xi} > 100$ になる。したがって、多重性がこれより有意に小さければ選択浄化作用を示唆する。結論として、多様度の検定には F_c と L_{c0} 、多重性の検定には G_{c0} を用いる。いずれも組換えの影響に頑強であるか、ほとんど全く影響を受けない。ただし、 F_c と L_{c0} には重要な相違があり、その違いから選択浄化作用の進行状況に関する知見をうることができる。しかしこのことについては別の機会に述べることにする。

上に定義した統計量の有意性の検定には、コアレセンス理論に基づくシミュレーションが有効である。シミュレーションを行わなくても判定できることは、 $\xi_i = 0$ (したがって $L_{c1} = 0$ 、 $G_{c1} = 0$) ならば、データには組換えの影響が皆無であることだ。逆に大きな $L_{c1} > 0$ 、 $G_{c1} > 0$ であれば、頻繁な組換えが予想される。しかしこの場合においても、有意性の検定にはシミュレーションが必要となる。

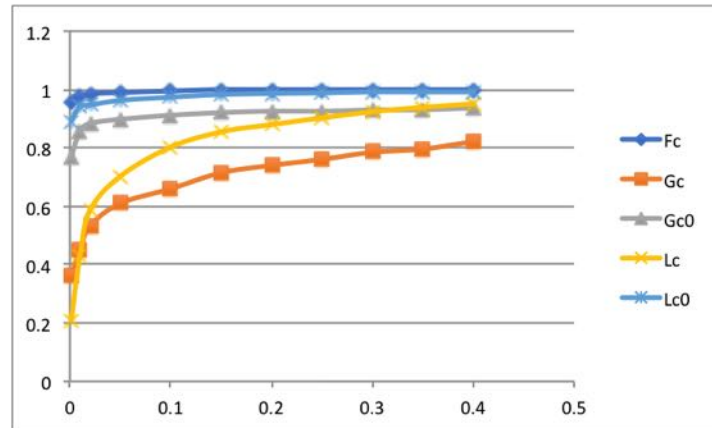
3. 統計的パワー

統計量のパワーを示す1つの方法は、ROC 曲線を描き、曲線下の面積を測定することである。帰無仮説における第一種過誤 (α) と対立仮説のパワー ($1 - \beta$: β は第二種過誤) はトレードオフの関係にあるが、ROC 曲線は α に対する $1 - \beta$ を示すものである。図2ではハード選択浄化 (選択浄化の1つのモード) のもとで比較的高い組換え率 ($\rho = 20$) を仮定しているために、 L_c と G_c にはパワーの低下が見られる。これに対して F_c 、 L_{c0} と G_{c0} は頑強である。もう一つのモードであるソフト選択浄化の場合には、全ての統計量のパワーが低下する。これはソフト選択浄化では、選択作用の始めから複数のハプロタイプが対象となっていることから、IAV の多様度と多重性がそもそもハード選択浄化は

ど低下していないためである。

以上のような結果から、未完選択浄化作用の特徴およびそれに基づく判定条件を次のように整理した。(1) まず、選択浄化作用の有無を判定するには、多様度の指標である F_c と L_{c0} が統計的に有意に小さいこととする。(2) 次にハードとソフトの選択浄化作用のモード判別には多重性を指標にする。 i_{max} や G_{c0} が小さければハード、有意に小さいが相対的には大きい時にはソフトとする。両者の間にはグレーゾーンがある。その時には IAV 内にある顕著に異なるハプロタイプを直接数える必要が生じることもある。それでも組換えがあると明確な区別が難しくなる。(3) 最後に組換えの効果の大きさは L_{c1} と G_{c1} から見積もる。組換えの効果がない時や小さい時は、これらの統計量はゼロかそれに近い。

図 2。ハード選択浄化があるときの F_c , L_{c0} , G_{c0} , $L_c = (L_{\zeta 0} + L_{\zeta 1})/L_{\xi}$ および $G_c = (L_{\zeta 0} + L_{\zeta 1})/(S_{\zeta 0} + S_{\zeta 1})$ の ROC 曲線。 $f_r = 0.6$ (コア派生型変異の頻度)、 $\theta = 20$ (コア領域あたりの突然変異率 $u \times 4N_e$)、 $a = 500$ (選択の強さ $\times 2N_e$)、 $\rho = 20$ (コア領域あたりの組み換え率 $\times 4N_e$)。X 軸 (α) と Y 軸 ($1-\beta$) のスケールの違いに注意。曲線下の面積は X 軸の全区間 (0,1) でとる。もちろん組換えがなければ、 $L_c = L_{c0}$ と $G_c = G_{c0}$ となっている。



4. 時間の推定

選択浄化が作用してきた時期は、現生人類の世界拡散時期と密接な関係があることからその推定は重要である。図 1 にある緑色の派生型 D グループの高

さ（時間 t_D ）が問題で、それを推定するための簡単で有効な方法がある。 $\varphi_{i,0}$ を利用するが、観察値は突然変異数であるので、コア領域あたりの突然変異率でスケーリングした時間 ut_D を推定する。この推定は分子時計の仮定と L_{ζ_0} の定義から直ちに

$$ut_D = \frac{L_{\zeta_0}}{m} \quad (6a)$$

となる。さらに Hudson (2007) の結果を応用すれば、 ut_D の分散は

$$V_{ut_D} = \frac{L_{\zeta_0}}{m} - \frac{m-1}{m} \frac{\pi_\varphi}{2} \quad (6b)$$

となる。右辺では総ペア当たりの平均的な変異数の違いが必要であるが、それも式 (6a) と同様に D グループ内で測定することが重要である。つまり式 (6b) にある π_φ を

$$\pi_\varphi = \frac{1}{\binom{m}{2}} \sum_{i=1}^{m-1} i(m-i) \varphi_{i,0} \quad (6c)$$

と求める。 $\varphi_{i,0}$ の代わりに式 (1) にある ζ_i を用いた推定を行うと、下の例にあるように ut_D は過大評価されるので注意が必要である。

未完選択浄化作用の代表例は、先に述べた北欧集団の乳糖耐性に関わる変異である。頻度は約 50% ($m = 511, n = 1006$) であり、コアサイトにある派生型変異 T-13910 のゲノム周辺の領域 ($l = 88$ kb) は高度な連鎖非平衡にある。

このコア領域で観察される $\frac{L_{\zeta_0}}{m} = 0.18$ と $\pi_\varphi = 0.36$ から、容易に ut_D と分散をうる。 u は年または世代のどちらでもよいが、 $\hat{t}_D$ はそれに対応した単位となる。ここではサイトあたり年あたりの突然変異率 $\mu = 0.5 \times 10^{-9}$ (Scally and Durbin, 2012) を仮定して、 $\hat{t}_D = 4090 \pm 367$ 年をえた (ζ_i を用いた推定値は 25 万年を超える)。この値は Itan et al. (2009) の値よりもかなり小さいが、Bersaglieri et al. (2004) の大雑把な推定値の範囲内にある。いずれにしても北

欧の酪農の歴史と比較・検討すべき結果である。留意する点は式 (6a) である。この式がこれまでと異なる点は、組換えのない SNP サイトの情報だけを抽出し時間を推定していることである。これを従来のように $L_{\zeta 0}$ の代わりに $L_{\zeta 1}$ 込みで行うと $\hat{t}_D > 250,000$ 年となり、北欧どころの問題ではなくなってしまう。

4. 結論

ここで開発した 2D SFS は、遺伝的組換えの影響を適切に処理することを可能にし、IAV の多様性を的確に見積もることによって未完選択浄化を高精度に検出する。また代表的な選択モードであるハードとソフトの判別も可能である。さらに同じ枠組みの中で選択浄化の時期を推定できることは、ゲノムと外的・内的環境の関わりを論考する上で有益な知見をもたらすと期待できる。選択浄化作用とデモグラフィックな原因（例えば *allelic surfing*）の区別については、別途で報告する。

謝辞

本研究は、総合研究大学院大学の Wanjing Zheng、藤戸尚子、颯田葉子および九州大学の早川敏之の 4 氏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

- Bersaglieri, T., Sabeti, P. C., Patterson, N., Vanderploeg, T., Schaffner, S. F., Drake, J. A., Rhodes, M., Reich, D. E., and Hirschhorn, J. N. (2004) Genetic signatures of strong recent positive selection at the lactase gene. *Am. J. Hum. Genet.* **74**, 1111-1120.
- Fujito, N. T., Satta, Y., Hayakawa, T., and Takahata, N. (2018a) A new inference method for ongoing selective sweep. *Genes Genet. Syst.* **93**, 149-161.
- Fujito, N. T., Satta, Y., Hane, M., Matsui, A., Yashima, K., Kitajima, K., Sato, C., Takahata, N., and Hayakawa, T. (2018b) Positive selection on schizophrenia-associated *ST8SLA2* gene in post-glacial Asia. *PLoS ONE* **13**(7), e0200278.
- Hudson, R. R. (2007) The variance of coalescent time estimates from DNA sequences. *J. Mol. Evol.* **64**, 702-705.
- Itan, Y., Powell, A., Beaumont, M. A., Burger, J., and Tomas, M. G. (2009) The origins of lactase persistence in Europe. *PLoS Comput. Biol.* **5**, e1000491.
- Satta, Y., Fujito, N. T., and Takahata, N. (2018) Nonequilibrium neutral theory for hitchhikers. *Mol. Biol. Evol.* **35**, 1362-1365.
- Scally, A., and Durbin, R. (2012) Revising the human mutation rate: implications for understanding human evolution. *Nat. Rev. Genet.* **13**, 745-753.
- Slatkin, M., and Rannala, B. (2000) Estimating allele age. *Annu. Rev. Genomics Hum. Genet.* **1**, 225-249.

Two-dimensional site frequency spectrum for detecting incomplete selective sweeps

Naoyuki Takahata

The Graduate University for Advanced Studies (Sokendai)

Abstract: Two-dimensional site frequency spectrum (2D SFS) is investigated to describe intra-allelic variability (IAV) maintained within a derived allele group that has undergone an incomplete selective sweep against an ancestral allele group. Although recombination certainly muddles the ancestral relationships of alleles in the two groups, 2D SFS can reveal intriguing signatures concerning the genealogical structure of IAV. We have developed efficient and robust 2D SFS-based statistics to detect an incomplete selective sweep, distinguish between two modes of adaptation: hard and soft selective sweep, and evaluate roles of recombination. We have also proposed an estimator for the time at which positive selection began to operate.

複数の調査単位がある場合の物質文化の 0, 1 –ベクトル表現

青木健一

明治大学研究知財戦略機構

“The purpose of models is not to fit the data but to sharpen the questions”
Samuel Karlin, 11th RA Fisher Memorial Lecture, Royal Society April 1983

1. 導入

先史考古学および民族学では、調査単位（遺跡、村、社会、島、部族など）の系統関係、相互作用（交流など）、環境適応を論じる基礎として、物質文化の0, 1 –ベクトル表現が多用されている（Vanhaeren & d’Errico 2006; Shennan et al. 2015; Rogers et al. 2009; Jordan & O’Neill 2010; Mathew & Perreault 2015; von Cramon-Taubadel & Lycett 2018 など）。0, 1 –ベクトルとは、それぞれの調査単位について、個々の文化要素の有無を、観察される場合には1を、観察されない場合には0を当てて記述した配列である。我々は、複数の調査単位についての0, 1 –ベクトルのデータを加工して、スペクトルを作成している。スペクトルとは、調査単位にわたる個々の文化要素の「人気度」の分布——調査単位の数をもとに横軸にとり、それぞれの数の調査単位で観察される個々の文化要素の数を縦軸に記した棒グラフ——である。以下に、（1）文献から拾ったデータを基に作成したスペクトルを紹介し、（2）（試行的な）Monte Carlo シミュレーションから得られた理論的スペクトルと突合せる。なお、このアプローチの基本構想は、先日開催された PaleoAsia 2018 The International Workshop で紹介済である（Kobayashi et al. 2018）。

2. データに基づくスペクトル

2. 1 Aurignacian beads

Vanhaeren & d’Errico (2006) は Aurignacian 9 8 遺跡における 1 5 7 種類のビーズの分布を集計した（同論文 Table 1 および Figure 5、ただし遺跡名に不一致あり）。このデータを基に作成したスペクトルが図 1 である。このスペクトルは、例えば、6 6 種類のビーズがそれぞれ 1 遺跡のみで観察され、一方、人気度の高い 1 種類が 3 3 遺跡で共通して観察されることを意味している。

Vanhaeren & d’Errico (2006) は、ビーズが民族言語集団のマーカー的な役割を果たしていると考え、またビーズの地理分布がこれを反映していると主張している。一方、Kovacevic et al. (2015) の Approximate Bayesian Computation (ABC) による解析からは、遺跡を形成した小集団の間で排他的相互作用が働いたとする証拠が得られなかった。ちなみに、Kovacevic et al. (2015) の Fig. 8.3 (left) は、我々のいうスペクトルに相当するようだが、私が作成した図 1 と微妙に違う。

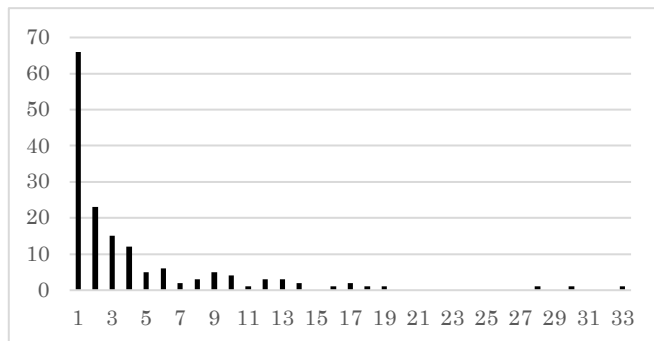


図1．Aurignacian 遺跡におけるビーズのスペクトル

2. 2 Neolithic ornaments and pottery

Shennan et al. (2015) は、ヨーロッパ新石器時代の165遺跡における195種類の装飾品（ビーズなど）および195遺跡における183種類の陶器の分布を集計した。図2に示す装飾品のスペクトルは、図1のビーズのスペクトルに酷似している。陶器については形態的特徴と文様を区別しているらしいが、文面からは判別できない。形態的特徴はおそらく機能的な意味を持つであろうことから、文様とは異なるスペクトルになることが予想されるだけに残念である。

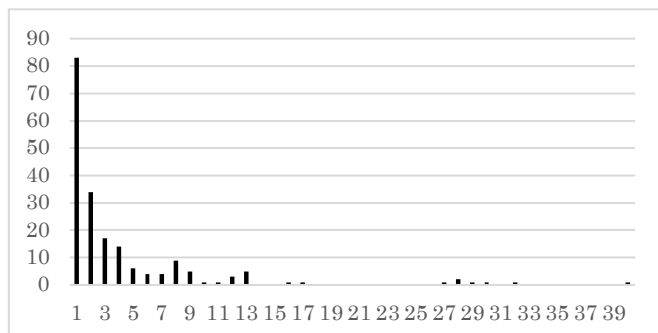


図2．ヨーロッパ新石器時代における装飾品のスペクトル

Shennan et al. (2015) は、遺跡間の0, 1-ベクトルの相違度を Jaccard distance で表した。装飾品の相違度については遺跡間距離の効果が認められるとしているものの、基本的には文化圏の存在を主張している。

2. 3 WNAI dataset technology

Mathew & Perreault (2015) は、北米先住民172部族の WNAI dataset (Jorgensen 1999) に訂正を加え、0, 1-ベクトルに変換して集計した。Mathew & Perreault

(2015) からは10%未満の部族で観察された文化要素が削除されている。そこで、私が著者から完全なデータを取り寄せ、小林豊がこれを復元した。技術に関する81項目（家屋、衣類、容器、狩猟具など）のスペクトルを図3に示す。ただし、横軸の部族数は1～10部族、11～20部族、... 161～172部族ごとにまとめ、その中心値で代表した。

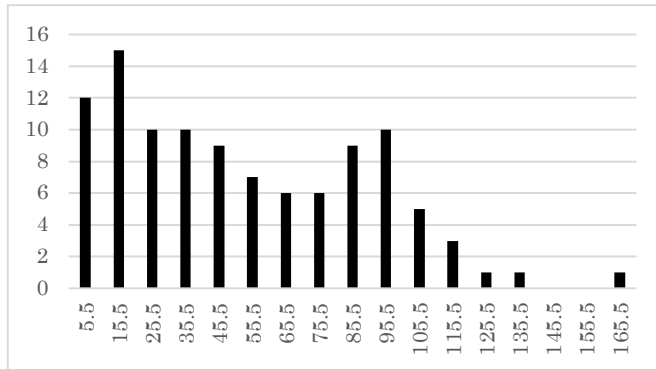


図 3．北米先住民における技術のスペクトル

2. 4 Pacific northwest coast long-house

Jordan & O'Neill (2010) は、太平洋北西海岸の 17 部族における long-house（共同住宅）の特徴 55 項目の分布を集計した。図 4 にスペクトルを示す。

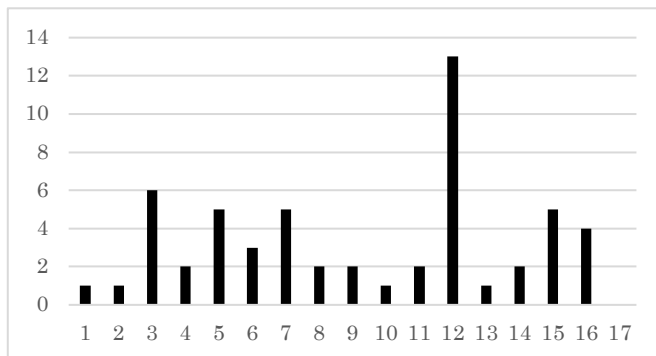


図 4．太平洋北西海岸の long-house の特徴のスペクトル

このほか、カリフォルニア先住民が使用した籠に関するデータもある (Jordan & Shennan 2003)。

2. 5 Fijian and Polynesian canoe design

Rogers et al. (2009) はフィジー島とポリネシア 10 島におけるカヌーの機能的特徴 95 項目および象徴（装飾）的特徴 38 項目の分布を集計した。図 5 に示した両者のスペクトル（黒＝機能的特徴、灰色＝象徴的特徴）が定性的に大きく異なるのが興味深い。

さらに、Rogers & Ehrlich (2008) は、機能的特徴と象徴的特徴の島間 Jaccard distance を比較、前者の方が小さいことを示し、これが不の自然淘汰を反映していると主張している。なお、島々には植民の順番があるので (Rogers et al. 2009)、スペクトルの解釈に注意を要する。

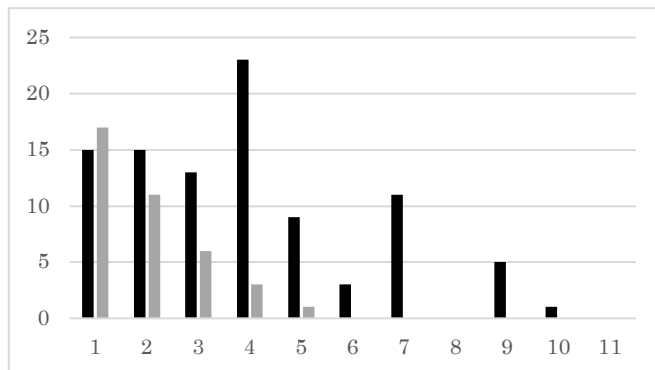


図5．ポリネシアのカヌーの特徴のスペクトル

2. 6 New Guinea north coast material culture

Welsch (1992) は、ニューギニア北海岸地帯の物質文化（土器、籠、弓矢、ネックレス、腰巻など）に関する資料を博物館で発見・収集し、31村落のデータをまとめた。Lycett & von Cramon-Taubadel (2018) は、これからオーストロネシア語族10村落のデータを抽出し、0, 1-ベクトルに変換した。そのスペクトルを図6に示す。

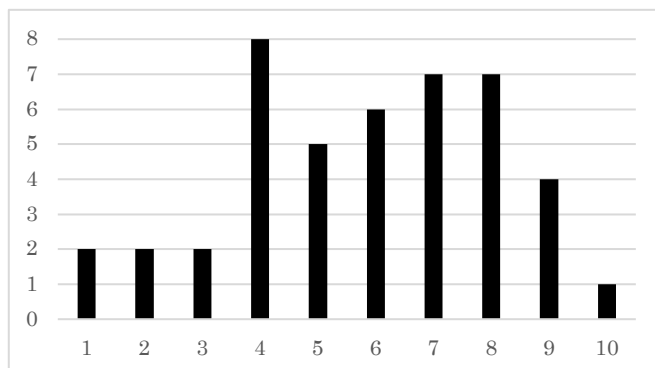


図6．ニューギニアの物質文化のスペクトル

3. 集団構造がある場合の0, 1-ベクトルモデル

Well-mixed な単一集団の場合、多くの伝達様式について平衡状態のスペクトルが解析的に求まる (Aoki 2018)。これを「単一集団モデル」と呼ぶことにする。集団構造が加わった場合、小集団と大集団をそれぞれこの単一集団モデルにおける個体と集団に対応させ、また一つの小集団の分岐と別的小集団の絶滅を birth-death 過程に対応させた「簡易モデル」が考えられる (Kobayashi et al. 2018)。実際、個体ではなく、社会を単位とする文化進化モデルの研究には前例がある (Nunn et al. 2006 など)。一方、小集団が複数個体から構成されることを認めた「本格モデル」も必要である。とりわけ、簡易モデルでは小集団内の頻度依存性の伝達（同調伝達など）を扱えない。本格モデルのスペクトルは、小集団の数を横軸に、それぞれの数の小集団内の少なくとも1個体が所持する個々の文化要素の数（単一集団モデルの C_{pop} に対応）を縦軸に取る。これは、データの表示方法と一致する。

シミュレーションにより試行的に研究している本格モデルの概要は次のとおりである。それぞれ N 個体からなる有限数 D の小集団が島模型構造で繋がっているとす。一定世代間隔 S で任意の小集団が分岐し、任意の別の小集団が絶滅する。それぞれの小集団内では、単一集団モデルに従って M 個のサイトでイノベーション（世代当たり個体当たり μ ）、出生、斜行伝達（タイムステップ当たり β ）、および死亡が起きる。さらに、任意小集団間での任意 2 個体の交換（世代当たり移住率 m ）、あるいは任意小集団間の接触（世代当たり c ）と任意 2 個体間の水平伝達（タイムステップ当たり h ）が加わる。後者の場合、当該 2 個体はそれぞれ相手から自分が所持しない文化要素を習得することができるとする。

小集団の分岐・絶滅に移住が加わった場合のスペクトルの一例を図 7 に示す。シミュレーションでは、最初の 2500 世代を捨て（burn-in）、続く 1000 世代 = 5000 タイムステップの結果を 5 タイムステップ毎に出力して平均した。また、初期値として大集団内の全員がいずれの文化要素も所持しない場合と、すべての文化要素を所持する場合を用い、この平均を取った。共通するパラメタは、 $N=5$ 、 $D=10$ 、 $S=2$ 、 $M=500$ 、 $\mu=0.1$ 、 $m=0.1$ である。図 7 において、黒は伝達が効率 $\beta=0.9$ で独立の場合、赤は効率 $\beta=0.99$ で独立の場合、灰色は効率 $\beta=0.9$ で完全連鎖の場合、黄色は効率 $\beta=0.99$ で完全連鎖している場合である。文化要素間の連鎖状態（独立と完全連鎖の比較）はスペクトルの形状にほとんど影響しないが、伝達効率の違いは大きく効いていることが読み取れる（ $\beta=0.9$ の場合は単調減少、 $\beta=0.99$ の場合は下に凸）。

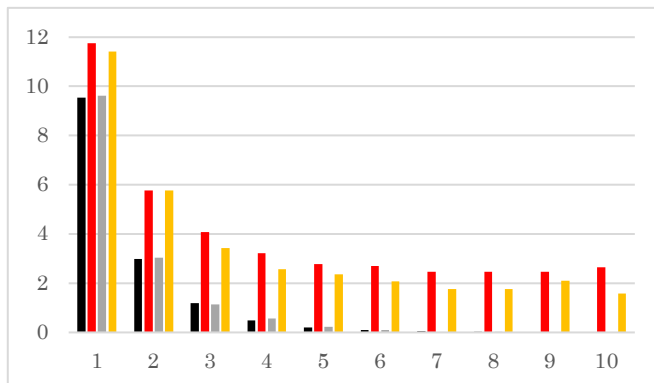


図 7. 小集団間の移住がある場合の理論スペクトル

次に、小集団の分岐・絶滅に小集団間の水平伝達を加わった場合のスペクトルの一例を図 8 に示す。パラメタは、 $N=5$ 、 $D=10$ 、 $S=2$ 、 $M=500$ 、 $\mu=0.1$ 、 $\beta=0.9$ 、 $c=0.2$ 、 $h=0.9$ 、で文化要素の伝達は斜行・水平ともに独立に起きると仮定する。このスペクトルの特徴は、中央（人気度 7～9 の辺り）が盛り上がっているところにある。

図 7、図 8 で示された傾向は、簡易モデルの予測（Kobayashi et al. 2018）と定性的に一致する。

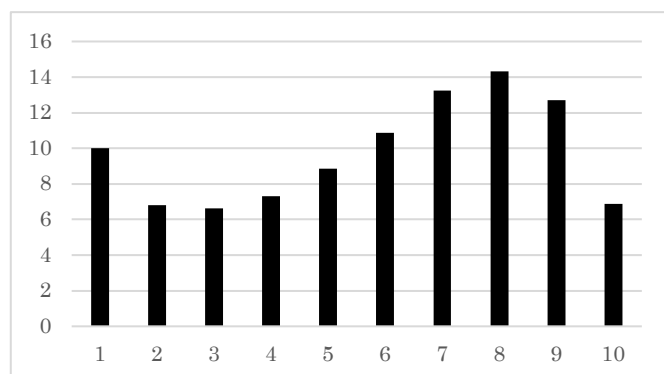


図8．小集団間で水平伝達がある場合のスペクトル

4. 考察

データに基づくスペクトルと限られたシミュレーションから得られた理論的スペクトルを突合せると、次のような作業仮説が示唆される。(データの調査単位が理論の小集団に対応する。) まず、データであるが、機能的な文化要素(道具など)のスペクトルと象徴的な文化要素(装飾品など)のスペクトルの形状は、定性的に異なっていると言えそうである。前者は単調減少であり(図1、2、5灰色)、後者は中央が盛り上がっている(図3、4、5黒、6)。一方、理論的予測であるが、小集団間の水平伝達が無い場合のスペクトルは単調減少か下に凸であり(図7)、逆に有る場合は中央が盛り上がっている(図8)。この違いは、機能的な文化要素に限って、他の小集団からの借用が積極的に行われていると考えれば、説明できる。

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* 373, 20170061.
- 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.
- Jordan P, Shennan S (2003) Cultural transmission, language, and basketry traditions amongst the California Indians. *Journal of Anthropological Archaeology* 22, 42-74.
- Jorgensen JG (1999) An empirical procedure for defining and sampling culture bearing units in continuous geographic areas. *World Cultures* 10, 139-143.
- Kobayashi Y, Nakamura M, Tamura K, Aoki K, Kurokawa S, Wakano JY, Kato S, Suzuki M, Takakura J, Nakagawa K, Noguchi A, Yamaoko T, Nishiaki Y (2018) Analysis of archaeological data based on 0,1-vector models. *PaleoAsia 2018 The International Workshop*, Dec 15-18, Kyoto, Japan.
- Kovacevic M, Shennan S, Vanhaeren M, d’Errico F, Thomas MG (2015) Simulating geographical variation in material culture: were early modern humans in Europe ethnically structured? In Mesoudi A, & Aoki K (eds.) *Learning Strategies and Cultural Evolution during the Palaeolithic*, pp 103-120. Springer, Tokyo.

- Mathew S, Perreault C (2015) Behavioural variation in 172 small-scale societies indicates that social learning is the main mode of human adaptation. *Proceedings of the Royal Society B* 282, 20150061.
- Nunn CL, Borgerhoff Mulder M, Langley S (2006) Comparative methods for studying cultural trait evolution: a simulation study. *Cross-Cultural Research* 40, 1-33.
- Rogers D, Ehrlich P (2008) Natural selection and cultural rates of change. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105, 3416-3420.
- Rogers D, Feldman MW, Ehrlich (2008) Inferring population histories using cultural data. *Proceedings of the Royal Society B* 20091088.
- Shennan SJ, Crema ER, Kerig T (2015) Isolation-by-distance, homophily, and “core” vs. “package” cultural evolution models in Neolithic Europe. *Evolution and Human Behavior* 36, 103-109.
- Vanhaeren M, d’Errico F (2006) Aurignacian ethno-linguistic geography of Europe revealed by personal ornaments. *Journal of Archaeological Science* 33, 1105-1128.
- von Cramon-Taubadel N, Lycett SJ (2018) Assessing the relative impact of historical divergence and inter-group transmission on cultural patterns: a method from evolutionary ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 373, 20170054.
- Welsch RL, Terrell J, Nadolski JA (1992) Language and culture on the north coast of New Guinea. *American Anthropologist* 94, 568-600.

The 0,1-vector representation of material culture with multiple surveyed units

Kenichi Aoki
Meiji University

Abstract: The material culture of a unit of study (e.g., archaeological site, village, society, island, ethno-linguistic unit) is often described quantitatively by a 0,1-vector indicating the presence (= 1) or absence (= 0) of each cultural trait. This representation then forms the basis for the interpretation of the phylogenetic relationships of, interactions among (e.g., borrowing), and environmental adaptations of these units of study—in other words of cultural evolution. The “spectrum” of a class of cultural traits is the distribution of the popularities of the individual cultural traits across the units of study. In this report, I (1) construct spectra for material culture from the raw data available in the archaeological and ethnographic literature, and (2) make qualitative comparisons with theoretical spectra obtained from a limited number of simulations.

小集団間文化伝達の粗視化モデル

中村光宏（明治大学研究知財戦略機構）

はじめに

文化はつきつめれば個体単位で伝達される (Hoppitt & Laland, 2013)。個体単位の伝達を基礎としたモデルを用いるのが、文化伝達を研究するにあたってより精確な方法だろう。しかしながら、民族誌・考古データにおいては「民族 A は文化要素 a,c,d を持つ」「文化層 B は石器 e,g,h,i を含む」など、個体より大きな単位でしか情報が利用可能でないことがしばしばである。個体単位の伝達モデルでは、そのような「粗い」単位のデータに対して複雑すぎる（言い方を変えれば、情報の少ない粗い単位のデータにおいて、より細かい情報を必要とする個体単位の伝達モデルの統計的な妥当性の検証は困難である）かもしれない。そこで、個体単位よりも粗視化した文化伝達のモデルを考えてみる。

小集団間文化伝達の粗視化モデル

N 個の小集団（バンド・村など）からなるメタ集団がある。資源の制約により、メタ集団には N 個より多い小集団は存在できないものとする。各小集団は文化要素をいくつでも持つことができる。初期状態では各小集団は文化要素を 0 個持つ。以後、単位時間あたりに下記のイベントが起こる。

- [発明] 確率 ν で、 N 個の小集団から無作為に選んだ小集団 1 つが新しい（その時点までいづれの小集団も持ったことのない）文化要素を獲得する。
- [交替] N 個の小集団から無作為に選んだ小集団 1 つが消滅する。残った $N - 1$ 個の小集団から無作為に小集団 1 つ（親集団）を選ぶ。親集団の持つ各文化要素をそれぞれ確率 β で継承した子集団がメタ集団に加わり、小集団数は再び N 個になる。
- [伝播] 少なくとも 1 つの小集団が持っている文化要素それぞれについて、 N 個の小集団から無作為に小集団 2 つを選ぶ。片方の小集団を A、もう片方を B とする（無作為に決める）。確率 η で、もし小集団 A が着目している文化要素を持っていれば、小集団 B もその文化要素を獲得する。小集団 B がすでにその文化要素を持っていればなにも起こらない。

このモデルは、親集団から子集団への文化要素の伝達（パラメタ β が大きければその影響が大きい）と、必ずしも親子関係にない小集団間での文化要素の伝達（パラメタ η が大きいほどその影響が大きい）を考慮するが、小集団より細かい個体単位での文化伝達は考慮しない簡易なモデルになっている。

スペクトルの導出

スペクトルは、文化要素の普及の度合い（集団（メタ集団）においてどれくらいの個体（小集団）がその文化要素を持っているか）の分布であり、文化伝達の研究においてしばしば着目される基本的な統計である。粗視化モデルの平衡状態でのスペクトルを、Laplace 変換を用いた方法で導出する (Vallade, 2003)。時刻 0 で発明された文化要素が時刻 t で k 個の小集団に持たれている確率を $P_k(t)$ と書く。その時間発展はマスター方程式

$$\dot{P}_k = b_{k-1}P_{k-1} - (b_k + d_k)P_k + d_{k+1}P_{k+1} \quad (1)$$

($0 \leq k \leq N$) で記述される（形式的に、 $b_{-1} = 0$, $d_{N+1} = 0$ とする）。ただし初期条件は $P_k(0) = \delta_{k,1}$ であり、

$$b_k = \frac{N-k}{N} \frac{k}{N-1} \beta + \frac{k}{N} \frac{N-1-(k-1)}{N-1} \eta = \frac{k(N-k)}{N(N-1)} (\beta + \eta)$$

($0 \leq k \leq N$) は、着目する文化要素が k 個の小集団に持たれた状態から $k+1$ 個の小集団に持たれた状態に遷移するレート、

$$d_k = \frac{k}{N} \left[1 - \frac{k-1}{N-1} \beta \right] = \frac{k[N-k+(k-1)(1-\beta)]}{N(N-1)}$$

($0 \leq k \leq N$) は、着目する文化要素が k 個の小集団に持たれた状態から $k-1$ 個の小集団に持たれた状態に遷移するレートである。

式 (1) は $\mathbf{P} = (P_0(t), P_1(t), \dots, P_N(t))^T$ および

$$\mathbf{T} = \begin{bmatrix} -(b_0 + d_0) & d_1 & & & \\ b_0 & -(b_1 + d_1) & d_2 & & \\ & b_1 & \dots & & \\ & & \dots & d_N & \\ & & & b_{N-1} & -(b_N + d_N) \end{bmatrix}$$

を用いて

$$\dot{\mathbf{P}} = \mathbf{T}\mathbf{P} \quad (2)$$

とも表現される。式 (2) に Laplace 変換 $\mathcal{L}[\mathbf{f}] = \int_0^\infty \mathbf{f}(t)e^{-st}dt$ を適用すると、

$$\mathcal{L}[\dot{\mathbf{P}}] = s\mathcal{L}[\mathbf{P}] - \mathbf{P}(0) = \mathbf{T}\mathcal{L}[\mathbf{P}]$$

なので

$$\mathcal{L}[\mathbf{P}] = \mathbf{U}(s)\mathbf{P}(0) = (U_{0,1}(s), U_{1,1}(s), \dots, U_{N,1}(s))^\top = \mathbf{u}(s) \quad (3)$$

が得られる。ただし $\mathbf{U}(s) = (s\mathbf{E} - \mathbf{T})^{-1}$ 。式 (3) (つまり $(s\mathbf{E} - \mathbf{T})\mathbf{u}(s) = \mathbf{P}(0)$) を $\mathbf{u}(s)$ について解くと

$$U_{k,1}(s) = \frac{1}{b_k} \prod_{i=1}^k \frac{b_i}{d_i + O(s)}$$

($1 \leq k \leq N$) および

$$U_{0,1}(s) = \frac{d_1}{s} U_{1,1}(s)$$

を得る。

$\xi_k(t) = \int_0^t \nu P_k(t - \tau) d\tau = \nu \int_0^t P_k(\tau) d\tau$ は、時刻 t においてちょうど k 個の小集団に持たれている文化要素の数の期待値である ($0 \leq k \leq N$)。 $\boldsymbol{\xi}(t) = (\xi_0(t), \xi_1(t), \dots, \xi_N(t))^\top$ の長時間極限 $\boldsymbol{\xi}^* = \boldsymbol{\xi}(\infty)$ は、最終値の定理から

$$\boldsymbol{\xi}(\infty) = \lim_{s \rightarrow 0} s \mathcal{L}[\boldsymbol{\xi}] = \lim_{s \rightarrow 0} s \cdot \frac{\nu}{s} \mathcal{L}[\mathbf{P}] = \nu \mathbf{u}(0) \quad (4)$$

となる。式 (3) の解から

$$\xi_k^* = \frac{\nu}{b_k} \prod_{i=1}^k \frac{b_i}{d_i} = \frac{\theta_1}{k} \left(1 + \frac{\eta}{\beta}\right)^k \prod_{i=1}^k \frac{N+1-i}{N+\theta_2-i} \quad (5)$$

($1 \leq k \leq N$) であることが分かる。ただし

$$\theta_1 = \frac{\nu}{\beta + \eta} (N - 1)$$

および

$$\theta_2 = \frac{\bar{\beta}}{\beta} (N - 1)$$

である。また $\bar{\beta} = 1 - \beta$ と略記した。

式 (5) は k 回の積を含む形をしており、 k が大きくなると計算コストが大きく不便な場合があるかもしれない。 θ_1 が有限の値となるように注意して十分大きな N 及び十分小さな ν を仮定すると、 $\omega = k/N$ を連続変数 ($0 < \omega < 1$) とみなしてその近似的な密度関数

$$N \xi_k^* \simeq \frac{\theta_1 (1 - \beta \omega)^{\frac{\bar{\beta}}{\beta}} e^{N \lambda(\omega)}}{\omega (1 - \omega)} = \varphi^*(\omega) \quad (6)$$

を得る。ここで

$$\lambda(\omega) = \omega \log(\beta + \eta) - \gamma(2, -\log(1 - \omega)) + \frac{1}{\beta} \gamma(2, -\log(1 - \beta \omega))$$

である。この近似は

$$\begin{aligned}
& \log \left[\left(1 + \frac{\eta}{\beta}\right)^k \prod_{i=1}^k \frac{N+1-i}{N+\theta_2-i} \right] = k \log(\beta + \eta) + \sum \log(N+1-i) - \sum \log[\beta(N+\theta_2-i)] \\
& = k \log(\beta + \eta) + \sum \log \left(1 + \frac{1}{N} - \frac{i}{N}\right) - \sum \log \left[1 - \bar{\beta} \frac{1}{N} - \beta \frac{i}{N}\right] \\
& = k \log(\beta + \eta) + \sum \left[\log \left(1 - \frac{i}{N}\right) + \frac{1}{N} \frac{1}{1-i/N} + O\left(\frac{1}{N^2}\right) \right] \\
& \quad - \sum \left[\log \left(1 - \beta \frac{i}{N}\right) - \bar{\beta} \frac{1}{N} \frac{1}{1-\beta i/N} + O\left(\frac{1}{N^2}\right) \right] \\
& \simeq N\omega \log(\beta + \eta) + N \int_0^\omega \log(1-u) du + \int_0^\omega \frac{du}{1-u} - N \int_0^\omega \log(1-\beta u) du - \bar{\beta} \int_0^\omega \frac{du}{1-\beta u} \\
& = N\omega \log(\beta + \eta) - N \int_0^{-\log(1-\omega)} te^{-t} dt - \log(1-\omega) + N \frac{1}{\beta} \int_0^{-\log(1-\beta\omega)} te^{-t} dt + \frac{\bar{\beta}}{\beta} \log(1-\beta\omega) \\
& = \log \frac{(1-\beta\omega)^{\frac{\bar{\beta}}{\beta}}}{1-\omega} + N\lambda(\omega)
\end{aligned}$$

であることから導かれる。

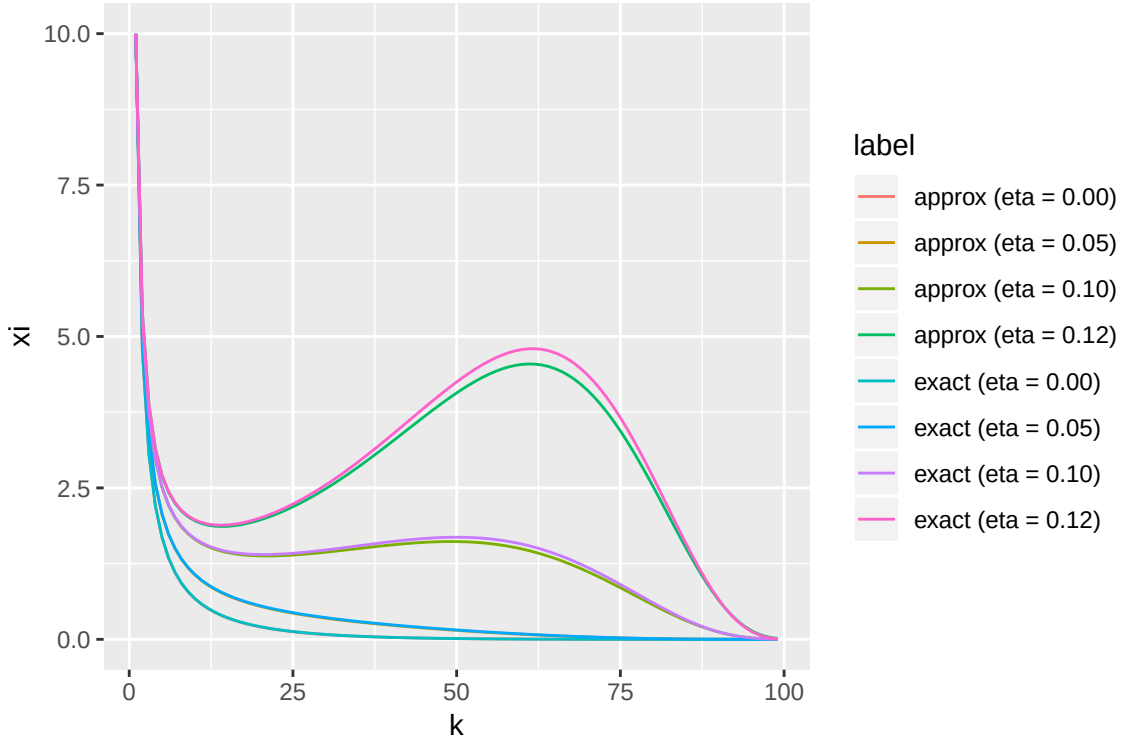


図 1: スペクトルの厳密解（式 (5), ラベルは “exact”）とその近似（式 (6) を用いて $\varphi^*(k/N)/N$, ラベルは “approx”）との比較。横軸は k , 縦軸は対応する ξ_k^* を表す。パラメタ: $N = 100, \nu = 0.1, \beta = 0.95$, および η を 0, 0.05, 0.1, 0.12 と変化させた。

スペクトルの厳密解（式 (5)）とその近似解（式 (6)）を用いて $\varphi^*(k/N)/N$ を比較する（図 1）と、 η が小さければ（ $\eta = 0, 0.05$ ）概ねよい近似となっている。しかし η が大きいと（ $\eta = 0, 1, 0.12$ ），近似解は k が大きい領域にある山の高さを過小評価してしまうようである。

もし $\omega \ll 1$ （つまり $k \ll N$ ）なら，式 (6) を用いた Taylor 展開

$$\log \omega \varphi^*(\omega) = \log \theta_1 + \omega N \log(\beta + \eta) + O(\omega^2)$$

から

$$\xi_k^* \simeq \frac{\varphi^*(k/N)}{N} \simeq \frac{\theta_1}{k} (\beta + \eta)^k \quad (7)$$

を得る。

おわりに

本報告では，文化伝達の疎視化モデルにおけるスペクトルを導出した。特に伝播イベントの頻度（パラメタ η ）に依存して，スペクトルは形状を大きく変えることが示された。今後，実データに対して疎視化モデルを適用し，データの示すスペクトルがどのように，どれくらいこの単純なモデルからズレるのかを検討することで，実際の集団間文化伝達に対する理解がより進展することが期待される。また，個体単位での同様のモデルに対して疎視化モデルが適切な近似になっているのか検証することも重要だろう。

参考文献

- Hoppitt, W., & Laland, K. N. (2013). *Social learning: An introduction to mechanisms, methods, and models*. Princeton Univ. Pr.
- Vallade, H. M. (2003). Analytical solution of a new model of biodiversity. *Phys. Rev. E*, 68, 061902. doi:10.1103/PhysRevE.68.061902

A coarse-grained model of cultural transmission among local populations

Mitsuhiro Nakamura
Meiji University

Although cultural evolution is fundamentally based on individual-level cultural transmission, practical ethnographic and archaeological data often contain only tribe-level or cultural-layer-level records. Because models of individual-level cultural transmission are too microscopic to apply them to those more macroscopic data, models of more macroscopic cultural transmission would be convenient. To this end, I propose a coarse-grained model of cultural transmission among local populations (e.g., bands or villages). This model considers random events of innovation, cultural inheritance from parent local population to its offspring local population, and cultural propagation from a local population to another. I derive the exact and approximate frequency spectra of cultural traits.

協力する資源の有無に関する情報が他者に伝わる場合の 協力行動の進化

黒川 瞬

高知工科大学経済・マネジメント学群

1. 概要

ヒトの持つ性質の一つとして、協力行動（自分にとって損であり、相手にとって得であるような行動）をしばしばすることがあげられる。協力行動の存在は自然選択の考え方に照らし合わせた場合不思議であり、説明を要する。協力者が、相手が協力をしなかった場合は協力を差し控え、相手が協力をした場合にのみ協力をする場合、協力は進化しうる。これは互惠性と呼ばれているメカニズムであり、協力行動の進化を説明しうる主要な仮説である。時間、石器などの、協力する資源はしばしばなく、時間の欠如、石器の非存在などの理由から「協力をする意図があるときはいつでも協力できる」というわけでは、実際はない。さらに、協力する資源の有無に関する情報はしばしば相手に伝わると考えることは尤もであろう。ここで、相手は協力をしなかったけれども、相手には協力する資源が存在しなかったことが分かっているという状況を考えよう。この際に協力することを選択する行動の方が進化しやすいのであろうか？それとも協力しないことを選択する行動の方が進化しやすいのであろうか？ざっくりばらんに言うと情状酌量の余地はあるのか、という問いである。私はこの問いに対して繰り返し囚人のジレンマの数理的解析をすることで取り組んだ。1つ目のモデルでは、自分が前回のラウンドで何をしたのかに関する情報を使わない場合である。この場合は、対戦相手に協力する資源がなく、協力をしなかった際、協力をしてもしなくても条件付き協力行動の進化の条件は影響を受けないことが分かった。2つ目のモデルでは、自分が前回ラウンドで何をしたのかに関する情報を使う場合である。この場合は、相手に協力する資源がなく、協力をしなかった際、自分の前回の行動をまねる行動、すなわち、「自分が前回協力をしたのであれば、今回も協力する、自分が前回非協力をしたのであれば、今回も非協力をする」行動が進化しやすいことが分かった。このように、このモデルは石器などの協力する資源がないこともあり、その情報が相手に伝わる状況下では、寛容さは協力行動の進化を促進しない一方で頑固さは協力行動の進化を促進することを示す。

2. 序論

パレオアジア文化史学はヒトを理解することを目指すプロジェクトであるが、ヒトの持つ性質の一つとして、自分にとって損であり、相手にとって得であるような行動をしばしばすることがあげられる。ヒトはこのように、協力行動をするが、自然選択の観点から考えた場合、ヒトの協力行動は謎であると言える (Hamilton, 1964)。協力行動がどのようにして進化しえたのかに関して、これまで進化生物学者が取り組み、数々のメカニズムを提唱してきた。そのうちの一つとして互惠性があげられる (Trivers, 1971)。互惠性とは、相手が協力をした場合は協力で応じるのに対して相手が協力をしなかった場合は協力を差し控えることで罰するメカニズムのことである。こうした条件付きの行動を協力者がとった場合、協力者は将来このような条件付き協力者から協力を引き出せるのに対して、非協力者はこのような条件付き協力者から協力を引き出せない。このように、協力することが行為者にとって得な行動になりえ、互惠性は協力行動の進化の一つのメカニズムであるといえる。互惠性のメカニズムは、相手が協力したら協力し、相手が協力をしなかったら協力をしないということなので、相手の行動をベースとして自分の行動を決めるメカニズムであると言えよう。

いま、協力をするためには、協力するための資源（時間、石器など）が必要である。また、時間の欠如、石器の非存在などの理由から「協力をする意図があるときはいつでも協力できる」というわけでは、実際はない (Fishman, 2003, 2006) ことに着目しよう。そして、協力するための資源が存在しない場合、相手にその情報が伝わる場合もあるだろう。相手は協力をしなかったが相手に協力する資源がなく、その情報を入手した場合、どのように振る舞うことが最適であろうか？一つの考え方は協力をしたほうがいいというものである。「相手は実は協力者であり、今回はただ協力をする資源がなかったから協力をしなかっただけで、今回協力をすれば相手が次回は協力をしてくれる可能性がある」と考えればそのような考え方になる。もう一つの考え方は協力をしないほうがいいというものである。「相手は協力する資源がなくて協力をしなかったわけであるが、協力する資源があろうがなかろうが協力する気はそもそもなく、自分が今回協力しようが将来相手は協力しないかもしれない」と考えればそのような考え方になる。このように協力をした方がいいのか協力をしない方がいいのかは明らかではない。本報告書ではこの問題に関して取り扱い Ecological Complexity に掲載された Kurokawa (2018)の内容を、かいつまんで紹介する。

3. モデルと結果

繰り返し囚人のジレンマのモデルを考える。初回ラウンドは必ず行われる。 $m(\geq 1)$ 回目のラウンドがあった前提で $m+1$ 回目のラウンドが行われる確率は、 m によらず w ($0 < w < 1$) であるとする。各ラウンドで各 player の選択肢は 2 つあり、協力と非協力であるとする。協力をすれば、コスト c を払い、対戦相手にベネフィット b を与える。ここで、 $b > c > 0$ である。協力をしなければコストも払わず、ベネフィットも与えない。協力をするための資源がある確率は各ラウンド独立で r ($0 < r < 1$) であり、協力をするための資源がない場合は協力する意図があっても協力はできない。相手が協力するための資源を有していたかに関しては、確率 1 で手に入るものとする。集団は無限に大きく、ランダムに出会った 2 個体で上記で説明をした繰り返し囚人のジレンマのゲームを行うものとする。

3.1. 自分の前回ラウンドにおける行動に関する情報を使わない場合

条件付き協力行動の戦略として、以下の戦略を考える。

(1) 初回は確率 1 で協力をしようとする（協力する資源がなければ協力できなく、協力しない）。

(2) 二回目以降のラウンド

(i) 相手が前回ラウンドで協力をしていれば確率 1 で協力をしようとする（協力する資源がなければ協力できなく、協力しない）。

(ii) 相手が前回ラウンドで協力をしておらず、相手に協力する資源がなかった場合は確率 a ($0 \leq a \leq 1$) で協力をしようとする（協力する資源がなければ協力できなく、協力しない）。

(iii) 相手が前回ラウンドで協力をしておらず、相手に協力する資源があった場合は確率 1 で非協力をする。

この戦略を R_a と名付ける。

もう一つの戦略としてラウンドによらずまた対戦相手のふるまいによらず非協力をする戦略を考え、ALLD と名付ける。 R_a が ALLD の侵入に対して進化的に安定 (ESS) であるための条件は、以下のように書き下せる：

$$\frac{c}{b} < w(1 - r). \quad (1)$$

式 (1) は確率 a を含まない。この結果は、寛容さは進化のしやすさに影響を与えな

いことを意味する。

3.2. 自分の前回ラウンドにおける行動に関する情報を使う場合

条件付き協力行動の戦略として、以下の戦略を考える。

(1) 初回は確率 1 で協力をしようとする（協力する資源がなければ協力できなく、協力しない）。

(2) 二回目以降のラウンド

(i) 相手が前回ラウンドで協力をしていれば確率 1 で協力をしようとする（協力する資源がなければ協力できなく、協力しない）。

(ii) 相手が前回ラウンドで協力をしておらず、相手に協力する資源がなかった場合は、自分が前回のラウンドで何をしていたかに基づいて行動を決める。もし自分が前回ラウンドで協力をしていたら確率 e_1 で協力をしようとする（協力する資源がなければ協力できなく、協力しない）（ $0 \leq e_1 \leq 1$ ）。もし自分が前回ラウンドで非協力をしていたら確率 e_2 で協力をしようとする（協力する資源がなければ協力できなく、協力しない）（ $0 \leq e_2 \leq 1$ ）。

(iii) 相手が前回ラウンドで協力をしておらず、相手に協力する資源があった場合は確率 1 で非協力をする。

この戦略を $S_{el,e2}$ と名付ける。 $e_1 = e_2 = a$ のとき、 $S_{el,e2}$ は R_a と一致するため、 $S_{el,e2}$ は、 R_a の拡張であると言える。また、 $e_1 - e_2$ が大きければ大きいほど、前回の自分のふるまいと似た振る舞いをすることになるため、 $e_1 - e_2$ を頑固さの指標とみなすことができる。

もう一つの戦略として ALLD を考える。 $S_{el,e2}$ が ALLD の侵入に対して進化的に安定 (ESS) であるための条件は、以下のように書き下せる：

$$\frac{c}{b} < \sum_{t=1}^{\infty} w^t (1-r) [r(1-r)(e_1 - e_2)]^{t-1}. \quad (2)$$

式 (2) は $e_1 = e_2 = a$ のとき、式 (1) ともちろん一致する。そしてこの式の右辺は $e_1 - e_2$ が大きければ大きいほど大きくなる。これは、頑固であればあるほど協力行動の進化が起こりやすくなることを意味する。式 (2) の説明を単純にするため、特に $e_1 = 1$ かつ、 $e_2 = 0$ を満たす特殊な場合を考えよう。このとき (2) は以下の式になる。

$$\frac{c}{b} < \sum_{t=1}^{\infty} w^t (1-r) [r(1-r)]^{t-1}. \quad (3)$$

この式はあるラウンドで協力をするのが t ラウンド後での相手からの協力を、 $(1-r)[r(1-r)]^{t-1}$ の確率で引き出すことを意味する。1 ラウンド後の相手の協力を引き出す確率は、相手が協力する資源を1 ラウンド後に有している確率であり、それは $(1-r)$ である。続いて、2 ラウンド後の相手の協力を引き出す確率は、その条件のもとで、1 ラウンド後に自分に協力する資源がなく、2 ラウンド後に相手に協力する資源がある確率であり、それは、 $(1-r)r(1-r)$ である。3 ラウンド後も同様にして計算できる。このようにして (3) 式を理解することができる。そして、これが、頑固さが互惠性の進化を促進する仕組みである。

4. 考察

本理論研究では、自分が過去に協力をしていれば協力をし、過去に協力をしていなければ協力をしないという性質が、協力するための資源がしばしばなく、それに関する情報が相手に伝わる場合に進化しやすいことを明らかにした。その一方で、別の理論研究は、基本的には相手の非協力に対して協力から非協力に転じることで罰するものの、自分自身の非協力に先導された非協力に対しては例外的に罰しない「共感する」性質が進化しやすいことを明らかにした(Fishman, 2006)。協力を行っていた時代において、実際には本理論研究が示唆するような「頑固な」性質をヒトが有していたのか、それとも、Fishman(2006)が示唆するような「共感」する性質をヒトが有していたのか、それともそれらの性質は両方ともなかったのか。この話題に関して興味深い。

また、今回は互惠性の進化に関して調べたが、協力者が非協力者との関係を打ち切る場合でも協力行動が進化しうるということが先行研究により指摘されている (Zhang et al., 2016)。相手に協力する資源がなく、そして相手が非協力をした場合、すなわち情状酌量の余地がある場合、関係を打ち切る行動が進化しやすいであろうか、それとも関係をキープする行動が進化しやすいであろうか？この問いは興味深い問いであると言えるであろう。

引用文献

- Fishman, M. A. (2003). Indirect reciprocity among imperfect individuals. *J. Theor. Biol.*, 225, 285–292.
- Fishman, M. A. (2006). Involuntary defection and the evolutionary origins of empathy. *J. Theor. Biol.*, 242, 873–879.
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour I, II. *J. Theor. Biol.*, 7, 1–52.
- Kurokawa, S. (2018). The occasional absence of resources for cooperation and its role in the evolution of direct reciprocity. *Ecological Complexity*, 36, 196–205.
- Trivers, R. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.*, 46, 35–57.
- Zhang, B-Y., Fan, S-J., Li, C., Zheng, X-D., Bao, J-Z., Cressman, R., & Tao, Y. (2016) Opting out against defection leads to stable coexistence with cooperation, *Sci. Rep.* 6:35902

Evolution of cooperation in the case where information upon whether the opponent had a resource for cooperation or not is accessible

Shun Kurokawa

School of Economics and Management, Kochi University of Technology

Humans often cooperate, which is one character that humans have. Existence of cooperation is mysterious through the evolutionary lens, and it demands explanation. The evolution of cooperation is possible if cooperators cooperate with cooperators while cooperators withhold cooperation against defectors. This is a mechanism called reciprocity, and reciprocity is a major hypothesis which may explain the evolution of cooperation. It is natural to consider that resources for cooperation (e.g., time, stone tools) are sometimes absent and because of lack of resources for cooperation (e.g., lack of time and the absence of stone tools), humans cannot cooperate whenever they intend to cooperate, actually. And it is also natural to consider that the information upon whether the resources for cooperation are present or absent is accessible to the opponent player. Here, we especially consider the situation where a player knows that the opponent player did not cooperate and knows that the opponent player did not have resources for cooperation. When is the evolution of cooperation more likely, when a cooperator cooperates in such a case or when a cooperator defects in such a case? Roughly speaking, this question asks whether there are extenuating circumstances for the have-nots or not. We tackled on this question by analyzing the iterated prisoner's dilemma mathematically. In the first model, a player does not use information upon what the player did in the previous round. In it, we revealed that the likelihood of the evolution of cooperation is not influenced by whether a player cooperates or defects when the opponent player did not have resources for cooperation and defected in the previous round. In the second model, a player uses information upon what the player did in the previous round. In it, we revealed that a behavior which repeats what the player did in the previous round when the opponent player had no resources for cooperation and defected is favored by natural selection. Thus, this model shows that when resources for cooperation (e.g., time, stone tools) are sometimes absent and the information on whether they are present or absent is conveyed to an opponent player, persistence encourages the evolution of cooperation while forgiveness does not facilitate the evolution of cooperation.

ホモ・サピエンス拡散の理解のための古人骨と少数民族のゲノム解析

太田 博樹

北里大学 医学部 解剖学

1. 序説

一般に行動や文化までヒトはゲノムに規定されていると考えられがちだが、先行研究ではむしろ生業形態や文化・行動様式がヒト集団のゲノム構造に影響を与えるケースが多く報告されている。現生人類（新人＝ヒト）は約 15 万年前にアフリカで誕生し、7～5 万年前にアフリカを出てユーラシア大陸に拡散し現在に至っている。現代人のゲノム構造はこうした極めて短い期間で形成されたものであり、アフリカとは異なる環境へ急速に適応した痕跡がゲノムに刻まれていると考えられるが、それは生業形態や文化・行動様式の変化に伴って形成されてきたと考えられる。ヨーロッパとアフリカの牧畜民でラクトース分解酵素遺伝子の発現領域で変異が独立におこったのは、まさに生業形態が集団のゲノム構造に及ぼした影響の好例である¹。

文化・行動様式がヒト集団のゲノム構造に影響を与えた例として、婚姻システムを介した一方の性に偏った（sex-biased）ゲノム構造の形成が挙げられる。スタンフォード大学のキャヴァリ・ス・フォルザのグループは、ヨーロッパの複数の人類集団についてミトコンドリア DNA（mtDNA）と Y 染色体を調査し、集団間の地理的距離が遠くなるに従って、Y 染色体にもとづく遺伝距離は大きくなるのに対し mtDNA にもとづく遺伝距離はほとんど変化しないことを明らかにした²。彼らはこの現象を男女の移動度の違い（sex-biased migration）で説明できるとし、特に男性の家に女性が嫁入りする「夫方居住（patrilocality）」がその主因であると仮説を立てた。

太田博樹らはこの仮説を検証する目的で、タイ北部の狭い地域に住んでいる山岳民族（Hill tribes）のうち夫方居住の集団と「妻方居住（matrilocality）」の集団を調査した。mtDNA と Y 染色体の遺伝距離の違いが sex-biased migration に起因するのであれば、妻方居住では夫方居住と逆のパターンが示されるはずである。結果、集団内多様性および集団間距離は両方で逆転していた³。つまり、これらの遺伝的データの示す違いは婚姻システムの違いが生み出す一方の性に偏った移動の結果であることを強く支持した。以来、sex-biased migration（あるいは admixture）の研究は様々な地域集団および大陸規模の集団で調べられ 1 つの分野を形成している^{4,5}。最近のゲノム網羅的研究では、スタンフォード大学のノア・ローゼンバーグとポール・ベルデュらは、特に集団サイズが小さい場合、sex-biased admixture が mtDNA や性染色体だけでなく常染色体の多様性にも痕跡を残す可能性を数理学的モデルで示している⁶。

ヒトの場合、集団サイズは生業形態で規定されることが予測される。上述のタイ北部山岳民族は焼き畑農耕民であるが、この地域には狩猟採集民であるムラブリ（Mlabri）も住んでいる。太田らは、生業形態と遺伝的多様性の関係を探る目的でムラブリ 54 検体の mtDNA と Y 染色体の調査をおこなった。その結果、mtDNA が 1 つの配列タイプしか見つからず、Y 染色

体については4つのハプロタイプしか見つからなかった⁷。彼らは全人口が300人程度のきわめて規模の小さい集団であるが、遺伝的多様性が周囲の焼き畑農耕民よりも著しく低かったことから、極度な近交集団であり、それは地理的環境によるものでなく生業形態に依拠するものであると推定された⁷。

旧人（ネアンデルタール人やデニソヴァ人）の骨試料をもちいたゲノム解析は、新人の出アフリカの直後、旧人と新人の間で混血が起こっていた痕跡が、非アフリカ現代人のゲノムから数%見つかることを報告している^{8,9}。東アジア人ではヨーロッパ人よりもネアンデルタール人からの高い遺伝子流入があったとされているが⁹、最近カリフォルニア大学のグラハム・クープのグループは、ネアンデルタール人のゲノム情報を再解析し、X染色体の流入レベルは少なかったことを報告している¹⁰。これは非アフリカ現代人のゲノム中に見つかるネアンデルタール人由来のゲノムは、女性由来よりも男性由来であることがより多いことを暗示するが、それをクープらは文化・行動様式（いまの場合はsex-biased migration）の問題ではなく、より生物学的な理由（自然淘汰の影響）として説明している。ゲノム解析の結果から旧人が新人に比べて集団サイズがかなり小さい近交系であったと推定される^{8,9}が、クープらは、近交系のネアンデルタール人のゲノム環境の中では中立変異のように振る舞っていた弱有害変異が、集団サイズのより大きい現生人類のゲノムの一部になることにより純化淘汰を受けた結果であるとの仮説を提唱している¹⁰。

こうした国内外の研究動向をふまえ、本研究では文化・行動様式がヒトのゲノム構造に与える影響を理解することを大きな目的とする。具体的には東南アジアおよび東アジアを中心にユーラシア大陸全体を分析対象とし、古人骨と現在の狩猟採集民および農耕民についてゲノム解析をおこなう。それらから得られたデータをもちいて、まず（1）狩猟採集民と農耕民の遺伝的系統関係を明らかにする。そして（2）sex-biased admixtureが常染色体に及ぼす影響や、あるいは（2）生業形態（焼き畑農耕と狩猟採集）と人口動態の関係、さらに（3）焼き畑農耕民と狩猟採集民の過去の混血による相互の遺伝子流入の痕跡を探查する。

2. 伊川津・縄文人ゲノム解析

保美貝塚遺跡およびその周辺に位置する遺跡から出土した縄文人骨からDNA抽出し、次世代方シークエンサー（Next Generation Sequencer: NGS）による予備解析をおこなった。その結果、伊川津貝塚遺跡から出土した約2.5千年前の縄文人骨（IK002）で残存内在DNAが良好であった（マップ率：2.6%）。この人骨の側頭骨錐体からあらためてDNA抽出をおこない、全ゲノム解析（1.85x カバレッジ）を達成した。これはネアンデルタール人ゲノムのドラフト解読とほぼ同等の精度に相当する。コペンハーゲン大学のエスケ・ヴィラースレウを中心とした国際チームとしてデータ分析をおこない、ホアビニアン文化をもつ狩猟採集民の古人骨（約8.0千年前）など東南アジアの古人骨ゲノムと比較した。

現在、東南アジアで狩猟採集をして生活している人々は、一般にホアビニアン文化を持った狩猟採集民の子孫であると考えられている。一方、現在の東南アジアの農耕民は、ホアビニアン文化狩猟採集民の直接の子孫が農耕を受け入れたとする説と、ホアビニアン文化狩猟採集民とは別に、他の地域（東アジア）から農耕文化をもった人々が移住し、置き換わったとする

説の2つの仮説がある。本研究の結果は、約8.0千年前のホアビニアン文化をもつ狩猟採集民の古人骨が、その後の農耕文化が始まる新石器時代以降の古人骨とは異なる歴史を持つことを示し、しかも従来の2つの仮説のように単純ではなく、農耕文化を持った集団による複数の大きな移住の波が少なくとも4回あり、移住者たちは混血を繰り返し、現代の東南アジア集団が形成されてきたことを示した。

さらに興味深い結果とし、この約8.0千年前の狩猟採集民との遺伝距離は、現代のいかなる東南アジアおよび東アジアの人々より、IK002が近かった。すなわち、伊川津縄文人の祖先が、ホアビニアン狩猟採集民の祖先と遺伝的に非常に近かったことを示した。これらの分析結果は1つにまとめて *Science* 誌に論文を発表した¹³。また、上記の結果は、南回りルートで東アジアまでたどり着いた可能性が高いことを示唆する。このテーマに絞り IK002 を主役とした論文を現在準備中である。

尚、準備中の論文については下記メンバーとの共同研究で進められた：

覚張隆史, 中込滋樹, Simon Rasmussen, Morten Allentoft, Takehiro Sato, Thorfinn Korneliussen, Blánaid Ní Chuinneagáin, 松前ひろみ, 小金淵佳江, Ryan Schmidt, 水嶋崇一郎, 近藤修, 茂原信生, 米田穰, 木村亮介, 石田肇, 増山禎之, 山田康弘, 田嶋敦, 柴田弘紀, 豊田敦, 弦本敏行, 分部哲秋, 設楽博己, 埴原恒彦, Eske Willerslev, Martin Sikora

3. アゼルバイジャン・ゲノム解析

2つの人骨試料、4BI-97 および 4BI-32、から DNA 抽出を行った。4BI-97 から抽出した 4BI-97-1-2nd と、4BI-32 から抽出した 4BI-32-1-1st と 4BI-32-1-2nd の DNA 濃度を Qubit で測定し、それぞれ 5.60 ng/ul、0.43 ng/ul、1.13 ng/ul であった。これらを用いて、ライブラリを作成し、汎用 NGS 機種である MiSeq にかけたところ、ヒトゲノム標準配列へのマップ率は、それぞれ 0.02%、0.12%、0.20% であった。このマップ率は、古人骨から得られた DNA の場合、日本列島では標準的な結果であり、このままでは上位 NGS 機種である HiSeq で分析する価値がない。そこで全ゲノム・キャプチャーを行った。その結果、マップ率は、それぞれ 0.44%、0.46%、7.33% であった。すなわち、もともとの低いマップ率の抽出物（4BI-97-1-2nd および 4BI-32-1-1st）では、キャプチャーによる濃縮は 4~20 倍であったが、他の2つよりややマップ率が高かった抽出物（4BI-32-1-2nd）では、36 倍であった。ただし、この重複率は 87.1% と高かった。そこで、さらにデータの解析をすすめ、今後、HiSeq で分析する価値があるか検討中である。

尚、この研究は下記メンバーとの共同研究で進められている：

若林賢, 覚張隆史, 勝村啓史, 小川元之, 澤藤りかい, 木村亮介, 石田肇, 西秋良宏

4. タイ少数民族のゲノム網羅的 SNP データにもとづく集団構造解析

先行研究⁴で分析対象としたタイ北部で焼畑農耕を行っている山岳民族 5 民族 6 集団 [アカ族、リス族（メイホンソン県）、リス族（チェンライ県）（以上、夫方居住）；カヤー族（赤カ

レン)、カレン族(白カレン)、ラフ族(以上、妻方居住)]に加え、もう1つの先行研究⁷で分析対象としたタイ王国の領内で狩猟採集を行っている2つの民族(ムラブリ、マニ)の計7民族8集団192人について、白血球由来のDNAを用い、Infinium Global Screening Array (Illumina 社)によって、約60万SNPのタイピングを行い、集団遺伝学的解析を行った。

クオリティチェックにより、血縁者を除いた135人の常染色体SNP、575,395座位のデータが得られた。比較のために、Human Genome Diversity Project、1000人ゲノムプロジェクト3および、東南アジアの周辺地域を対象とした先行研究^{14,15,16}のデータと結合した結果、43集団、1,279人、74,305座位のデータが得られ、以後の解析に用いた。

主成分分析およびADMIXTURE解析⁷の結果、ムラブリおよびマニは集団サイズが小さいために遺伝的浮動が強く働き、周辺の集団とは異なる遺伝的多様性を持つことが強く示唆された。一方、山岳民族については、5民族がそれぞれクラスターを形成し、現在、近接して住んでいるにもかかわらず、遺伝的構成がいくぶん異なることが示唆された。民族集団間の相対的な遺伝的近縁性を明らかにするために、f3統計量⁸について検定を行ったが、対象とした集団への外部からの遺伝子流動の証拠は得られなかった。現在、他の方法により、混血の検証を試みている他、周辺の集団についても更に追加し、解析を進める予定である。上記の解析に加えて、集団間の系統樹から、今回対象とした地域の民族間の言語学的類似性と、遺伝的類似性には関係が見られないことが明らかとなり、タイの様々な地域における複雑な民族史の存在が明らかとなった。

さらに、96検体(新たにシャン、タイ(バンコク)、タイ(コンケン)を含む)を追加して、全288検体、QC後220検体分のデータセットを新たに構築した。現在、これらを他の集団とマージし、151集団3482人59,944SNPと30集団1896人268,608SNPの2つのデータセットで、上記の解析を繰り返し行っている。

尚、この研究は下記メンバーとの共同研究で進められている：

松平一成, 石田貴文, Wannapa Settheetham-Ishida, Phaiboon Duangchan, Surin Pookajorn, Danai Tiwawech, 西田奈央, Paul Verdu

5. 参考文献

- ¹ Tishkoff et al. (2007) Convergent adaptation of human lactase persistence in Africa and Europe. **Nat Genet.** 39(1):31-40.
- ² Seielstad et al. (1998) Genetic evidence for a higher female migration rate in humans. **Nat Genet.** 20(3):278-80.
- ³ Oota et al. (2001) Human mtDNA and Y-chromosome variation is correlated with matrilineal versus patrilineal residence. **Nat Genet.** 29(1):20-1.
- ⁴ Oota et al. (2002) Extreme mtDNA homogeneity in continental Asian populations. **Am J Phys Anthropol.** 118(2):146-53.
- ⁵ Wilkins & Marlowe (2006) Sex-biased migration in humans: what should we expect from genetic data? **Bioessays.** 28(3):290-300.

- ⁶Goldberg et al. (2014) Autosomal admixture levels are informative about sex bias in admixed population. **Genetics**. 198(1):1209-29.
- ⁷Oota et al. (2005) Recent origin and cultural reversion of a hunter-gatherer group. **PLoS Biol.** 3(3):e71.
- ⁸Prüfer et al. (2014) The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. **Nature**. 2;505(7481):43-9.
- ⁹Meyer et al. (2012) A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. **Science**. 12;338(6104):222-6.
- ¹⁰Juric et al. (2015) The strength of selection against Neanderthal introgression. **bioRxiv** 2015.
- ¹¹Verdu & Rosenberg (2011) A general mechanistic model for admixture histories of hybrid populations. **Genetics**. 189(4):1413-26.
- ¹²Goldberg & Rosenberg (2015) Beyond 2/3 and 1/3: The complex signatures of sex-biased admixture on the X chromosome. **Genetics**. 201(1):263-79.
- ¹³McColl et al. (2018) The prehistoric peopling of Southeast Asia. **Science**. 361(6397):88-92.
- ¹⁴Chaubey et al. (2011) Population genetic structure in Indian Austroasiatic speakers: The role of landscape barriers and sex-specific admixture. **Mol. Biol. Evol.** 28:1013-1024.
- ¹⁵Metspalu et al. (2011) Shared and unique components of human population structure and genome-wide signals of positive selection in South Asia. **Am. J. Hum. Genet.** 89:731-744.
- ¹⁶Mörseburg et al. (2016) Multi-layered population structure in island Southeast Asians. **Eur. J. Hum. Genet.** 24:1605-1611.

研究計画 B02 2018 年度活動報告

第 6 回班会議

日程：平成 30 年 5 月 15-16 日

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)

5 月 15 日

10:00 開会の挨拶

10:10 田村光平

パレオアジア DB の定量的解析

11:00 中村光宏

文化を圧縮する

11:50 若野友一郎

石器刃部獲得効率の解析：モデルとデータ

14:00 青木健一

「双安定仮説」と Still Bay, Howiesons Poort の謎

14:40 黒川瞬

オーバーラッピング世代モデルの文化要素の絶滅時間

15:20 小林豊

0,1 ベクトルモデルと形質頻度スペクトル：近似計算の詳細

16:00 プロジェクト打ち合わせ

18:00 ごろ 懇親会

5 月 16 日

10:00 高畑尚之

人類集団における正のダーウイン的選択と個体数変動の推定

10:40 太田博樹

ホモ・サピエンスの東アジアへの拡散に関する南北2経路モデルの検証

11:20 総合討論

12:00 閉会の挨拶

パレオアジア文化史学現象数理研究会（兼 第7回班会議）

日程：平成31年3月4-5日

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）

3月4日

10:00 開会の挨拶

10:10 小林豊

0,1化されたWNAIデータセットの形質頻度スペクトルと形質間相関について

11:00 青木健一

複数の調査単位がある場合の物質文化の0,1-ベクトル表現

11:50 中村光宏

リサンプリングによる文化要素間の相関の検出

14:30 若野友一郎

生態文化的分布拡大モデルの問題点と今後の発展について

15:10 黒川瞬

認識能力の進化と協力行動の進化

15:50 プロジェクト打ち合わせ

18:00 ごろ 懇親会

3月5日

10:00 高畑尚之

2次元サイト頻度スペクトラム —進行中の選択浄化とサイト間の組換え—

10:40 太田博樹

古代ゲノム解析～最近の話題

11:20 総合討論

12:00 閉会の挨拶

研究業績

雑誌論文 **Journal articles**

- Aoki, K. (in press) Cultural bistability and connectedness in a subdivided population. *Theoretical Population Biology*.
- 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*, 373, 20170061. DOI: 10.1098/rstb.2017.0061.
- Fujito, N. T., Satta, Y., Hane, M., Matsui, A., Yashima, K., Kitajima, K., Sato, C., Takahata, N., Hayakawa, T. (2018) Positive selection on schizophrenia-associated *ST8SIA2* gene in post-glacial Asia. *PLOS ONE*, 13, e0200278. DOI: 10.1371/journal.pone.0200278.
- Fujito, N. T., Satta, Y., Hayakawa, T., Takahata, N. (2018) A new inference method for detecting an ongoing selective sweep. *Genes & Genetic Systems*, 93, 149–161. DOI: 10.1266/ggs.18-00008.
- Fukutomi, M., Kurokawa, S. (2018). How much cost should reciprocators pay in order to distinguish the opponent’s cooperation from the opponent’s defection? *Applied Mathematics and Computation*, 336, 301–314. DOI: 10.1016/j.amc.2018.05.010.
- Katsumura, T., Oda, S., Mitani, H., Oota, H. (2018) Medaka population genome structure and demographic history described via genotyping-by-sequencing. *G3: GENES, GENOMES, GENETICS*, 9, 217–228. DOI: 10.1534/g3.118.200779.
- Kobayashi, Y., Wakano, J. Y., Ohtsuki, H. (2018) Genealogies and ages of cultural traits: An application of the theory of duality to the research on cultural evolution. *Theoretical Population Biology*, 123, 18–27. DOI:10.1016/j.tpb.2018.04.007.
- Koganebuchi, K., Gakuhari, H., Takeshima, H., Sato, K., Fujii, K., Kumabe, T., Kasagi, S., Sato, T., Tajima, A., Shibata, H., Ogawa, M., Oota, H. (2018) A new targeted capture method using bacterial artificial chromosome (BAC)

- libraries as baits for sequencing relatively large genes. *PLOS ONE*, 13, e0200170. DOI: 10.1371/journal.pone.0200170.
- Kurokawa, S. (2019) How memory cost, switching cost, and payoff non-linearity affect the evolution of persistence. *Applied Mathematics and Computation*, 341, 174–192. DOI: 10.1016/j.amc.2018.08.050.
- Kurokawa, S., Zheng, X.-D., Tao, Y. (2019) Cooperation evolves more when players keep the interaction with unknown players. *Applied Mathematics and Computation*, 350, 209–216. DOI: 10.1016/j.amc.2018.12.043.
- Kurokawa, S. (2018). The occasional absence of resources for cooperation and its role in the evolution of direct reciprocity. *Ecological Complexity*, 36, 196–205. DOI: 10.1016/j.ecocom.2018.08.007.
- Kurokawa, S., Wakano, J. Y., & Ihara, Y. (2018). Evolution of groupwise cooperation: generosity, paradoxical behavior, and non-Linear payoff functions. *Games*, 9, 100. DOI: 10.3390/g9040100.
- McColl, H., Racimo, F., Vinner, L., Demeter, F., Gakuhari, T., Mayar, J. V. M., van Driem, G., Wilken, U. G., Seguin-Orlando, A., dela F. Castro, C., Wasef, S., Shoocongdej, R., Souksavatdy, V., Sayavongkhamdy, T., Saidin, M. M., Allentoft, M. E., Sato, T., Komeliussen, T., Prohaska, A., Margaryan, A., de B. Damgaard, P., Kaewsutthi, S., Lertrit, P., Nguyen, T. M. H., Hung, H. C., Tran. T. M., Truong, H. N., Nguyen, G. H., Shahidan, S., Wiradnyana, K., Mathumae, H., Shigehara, N., Yoneda, M., Ishida, H., Masuyama, T., Yamada, Y., Tajima, A., Shibata, H., Toyoda, A., Hanihara, T., Nakagome, S., Deviese, T., Bacon, A.-M., Düringer, P., Ponche, J.-L., Shackelford, L., P.-Edoumba, E., Nguyen, A. T., B.-Pryce, B., Galipaud, J.-C., Kinaston, R., Buckley, H., Pottier, C., Rasmussen, S., Higham, T., Foley, R. A., Lahr, M. M., Orlando, L., Sikora, M., Oota, H., Higham, C., Lambert, D. M., Willerslev, E. (2018) The prehistoric peopling of Southeast Asia. *Science*, 361, 88–92. DOI: 10.1126/science.aat3628.
- Nakamura, M. (2019) Rare third-party punishment promotes cooperation in risk-sensitive social learning dynamics. *Frontiers in Physics*, 6, 156. DOI: 10.3389/fphy.2018.00156.

- Parvinen, K., Ohtsuki, H., Wakano, J. Y. (2018) Spatial heterogeneity and evolution of fecundity-affecting traits. *Journal of Theoretical Biology*, 454, 190–204. DOI: 10.1016/j.jtbi.2018.06.005.
- Saijo, T., Feng, J., Kobayashi, Y. (2017) Common-pool resources are intrinsically unstable. *International Journal of the Commons*, 11, 597–620. DOI: 10.18352/ijc.692.
- Satta, Y., Fujito, N. T., Takahata, N. (2018) Nonequilibrium neutral theory for hitchhikers. *Mol. Biol. Evol.* 35, 1362–1365. DOI: 10.1093/molbev/msy093.
- Tamura, K., Takikawa, H. (2019) Modelling the emergence of an egalitarian society in the n-player game framework. *Journal of Theoretical Biology*, 461, 1–7. DOI: 10.1016/j.jtbi.2018.10.037.
- Wakano, J. Y., Gilpin, W., Kadowaki, S., Feldman, M. W., Aoki, K. (2018) Ecocultural range-expansion scenarios for the replacement or assimilation of Neanderthals by modern humans. *Theoretical Population Biology*, 119, 314. DOI: 10.1016/j.tpb.2017.09.004.
- 田村光平 (2018) データベース・進化考古学・幾何学的形態測定学. 考古学ジャーナル, 717, 32–35.

書籍 Books

- 太田博樹 (2018) 遺伝人類学入門—チンギス・ハンの DNA は何を語るか. ちくま新書, 筑摩書房. ISBN: 978-4-480-07138-5.

主宰 Organized conferences

- 高畑尚之, 池村淑道, 長谷川正美. 第2回木村資生記念進化学セミナー, 八王子セミナーハウス, 2018年9月1–3日.

講演・学会発表等 Oral and poster presentations

- Fujito, T. N., Satta, Y., Hayakawa, T., Takahata, N. A new inference method for ongoing selective sweep. *The 2018 Annual Conference of the Society of Molecular Biology and Evolution (SMBE2018)*, Yokohama, Japan, July 3–7, 2018.

- Fujito, T. N., Satta, Y., Hayakawa, T., Takahata, N. Speculating PaleoAsian culture from genomic signatures of selective sweeps. *PaleoAsia2018 The International Workshop*, Kyoto, Japan, December 15–18. 予稿集 4104–4105 頁.
- Gakuhari, T., Sikora, M., Rasmussen, S., Allentoft, M., Sato, T., Kornliussen, T., Yonda, M., Ishida, H., Yamada, Y., Shibata, H., Nakagome, S., Willerslev, E., Oota, H. Whole genome analysis of the Jomon remain reveals deep lineage of East Eurasian populations. *The Society for Molecular Biology and Evolution, Annual Meeting*, Yokohama, Japan, July 8–12, 2018.
- Kobayashi, Y., Nakamura, M., Tamura, K., Aoki, K., Kurokawa, S., Wakano, J. Y., Kato, S., Suzuki, M., Takakura, J., Nakagawa, K., Noguchi, A., Yamaoka, T., Nishiaki, Y. Analysis of archaeological data based on 0,1-vector models. *PaleoAsia2018 The International Workshop*, Kyoto, Japan, December 15–18. 予稿集 39–40 頁.
- Kobayashi, Y., Ohtsuki, H., Wakano, J. Y. Effects of population and social connectedness on cumulative cultural evolution: a gene-culture coevolutionary model. *2018 annual meeting of the Society for Mathematical Biology and the Japanese Society for Mathematical Biology*, Sydney University, Australia, July 9, 2018.
- Koganebuchi, K., Gakuhari, T., Takeshima, H., Kasagi, S., Sato, T., Tajima, A., Shibata, H., Ogawa, M., Oota, H. A new targeted-capture method using bacteria artificial chromosome (BAC) as baits exclusively developed for sequencing relatively large loci of ancient DNA. *The Society for Molecular Biology and Evolution, Annual Meeting*, Yokohama, Japan, July 8–12, 2018.
- Kurokawa, S., Kobayashi, Y., Ishii, T., Wakano, J. Y. Time to extinction of a cultural trait. *PaleoAsia2018 The International Workshop*, Kyoto, Japan, December 15–18. 予稿集 106–107 頁.
- Kurokawa, S. The extended reciprocity. *The 1st AsiaEvo Conference*, Sheraton Dameisha Resort, April 19, 2018.

- Kurokawa, S. Evolution of cooperation in the case where the information upon the opponent player's behavior is imperfect. マクロ生物学百花繚乱 ～アジアの生物多様性～Symposium of Integrative Biology: Biodiversity in Asia, 京都大学, 2019 年 2 月 21 日.
- Matsudaira, K., Ishida, T., Settheetham-Ishida, W., Duangchan, P., Pookajorn, S., Tiwawech, D., Nishida, N., Verdu, P., Oota, H. Genome-wide SNP analyses of ethnic groups in Thailand. *PaleoAsia2018 The International Workshop*, Kyoto, Japan, December 15–18, 2018. 予稿集 110 頁.
- Matsumae, H., Savage, P. E., Bickel, B., Currie, T. E., Sato, T., Tajima, A., Stoneking, M., Shimizu, K. K., Gillan, M., Brown, S., Oota, H. Complex human histories of Northeast Asia revealed by correlations between genes, language, and music. *The Society for Molecular Biology and Evolution, Annual Meeting*, Yokohama, Japan, July 8–12, 2018.
- Nakamura, M., Tamura, K., Aoki, K., Kobayashi, Y., Kurokawa, S., Wakano, J.Y., Kato, S., Suzuki, M., Takakura, J., Nakagawa, K., Noguchi, A., Yamaoka, T., Nishiaki, Y. Statistical Analyses of archaeological cultures based on 0,1-vector models. *PaleoAsia2018 The International Workshop*, Kyoto, Japan, December 15–18, 2018. 予稿集 108–109 頁.
- Oota, H. The Jomon genome and migration of anatomical modern humans to East. *Transeurasian millets and beans, language, and genes*, Jena, Germany, January 8–11, 2018.
- Sato, T., Adachi, N., Kimura, R., Yoneda, M., Oota, H., Tajima, A., Toyoda, A., Matsumae, H., Koganebuchi, K., Shimizu, K. K., Hanihara, T., Weber, A., Kato, H., Ishida, H. Human population history in the southwestern coastal region of Sea of Okhotsk, inferred from ancient genome analysis. *The Society for Molecular Biology and Evolution, Annual Meeting*, Yokohama, Japan, July 8–12, 2018.

- Sawafuji, R., Kimura, R., Oota, H., Ishida, H. Human genetic diversity and peopling history in East and Southeast Asia. *PaleoAsia2018 The International Workshop*, Kyoto, Japan, December 15–18, 2018. 予稿集 71 頁.
- Schmidt, R. W., Fernandes, D., Karsten, J., Harper, T., Madden, G., Ledogar, S., Sokhatsky, M., Oota, H., Pinhasi, R. The transition to farming in Eneolithic (Copper Age) Ukraine was largely driven by population replacement. *The Society for Molecular Biology and Evolution, Annual Meeting*, Yokohama, Japan, July 8–12, 2018.
- Tamura, K., Matsugi, T. Geometric Morphometrics of Keyhole-Shaped Mounds. *Cultural Evolution Society 2018*, Tempe, USA, October 24, 2018.
- Tamura, K. Tracking human migration and information flow in the Prehistoric Japanese archipelago using geometric morphometrics of Archaeological artifacts. *SMALL-GROUP WORKSHOP OF ENSEMBLE PROJECT FOR YOUNG RESEARCHERS IN TOHOKU UNIVERSITY: THINKING A NEW INTERDISCIPLINARY APPROACH IN AREA STUDIES "Transboundary Comparative Study on Mobility, Fluidity and Infrastructure"*, SOAS University of London, UK, September 17, 2018.
- Tamura, K. Modeling Sociocultural Evolution. 14th JGFoS meeting, 京都ブリトンホテル, September 8, 2018.
- Tamura, K. Evolutionary morphometrics of archaeological artifacts. *The 1st AsiaEvo Conference*, Sheraton Dameisha Resort, Shenzhen, China, April 20, 2018.
- Wakabayashi, K., Uno, M., Kumagai, M., Sawafuji, R., Gakuhari, R., Inada, K., Ajimoto, M., Umezaki, M., Yoneda, M., Ogawa, M., Oota, H. A technical study of DNA extraction and analysis from feces and coprolites. 第 72 回日本人類学会大会, 三島, 2018 年 10 月 19–22 日.
- Wakano, J.Y., Gilpin, W., Kadowaki, S., Feldman, M.W., Aoki, K. Ecocultural range-expansion of modern humans with ecological competition with

- Neanderthals. *PaleoAsia2018 The International Workshop*, Kyoto, Japan, December 15–18, 2018. 予稿集 44–45 頁.
- Wakano, J. Y., Gilpin, W., Kadowaki, S., Feldman, M. W., Aoki, K. (2018) Ecocultural range-expansion of modern humans in Paleolithic. *European Conference of Theoretical and Mathematical Biology*, Lisbon, Portugal, July 23–27, 2018.
- 青木健一. 文化と環境の定量化：理論的考察. 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 5 回研究大会, 名古屋大学, 2018 年 5 月 12–13 日. 予稿集 20–21 頁.
- 青木健一. 島模型における文化的双安定性：スティールベイとハウィソンスブルトを考える. 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 6 回研究大会, 東京大学, 2018 年 11 月 17–18 日. 予稿集 46–47 頁.
- 太田博樹. ホモ・サピエンスの東アジアへの拡散～古代ゲノム解析からの眺望. 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 5 回研究大会, 名古屋大学, 2018 年 5 月 12–13 日. 予稿集 48–49 頁.
- 太田博樹. 遺伝人類学からみた東アジア・日本列島への人類の拡散. 日本旧石器学会第 16 回大会シンポジウム「日本列島への人類拡散と後期旧石器時代の成立を考える」, 東京, 2018 年 6 月 24 日.
- 太田博樹. 古代ゲノムが解き明かすホモ・サピエンスの拡散. 日本人類遺伝学会第 63 回大会, 横浜, 2018 年 5 月 15–16 日.
- 太田博樹. ゲノム情報にもとづく人類学と文系科目. 第 72 回日本人類学会大会, 三島, 2018 年 10 月 19–22 日.
- 大槻久, 小林豊, 若野友一郎. 血縁淘汰は学習への投資を増大させるか?. 日本人間行動進化学会第 11 回大会, 高知工科大学永国寺キャンパス, 2018 年 12 月 1 日.
- 覚張隆史, 中込繁樹, Martin Sikora, Simon Rasmussen, Morten Allentoft, 佐藤丈寛, Thorfinn Korneliussen, Blánaid Ní Chuinneagáin, 松前ひろみ, 小金渕

佳江, Ryan Schmidt, 重原信生, 米田穰, 木村亮介, 石田肇, 増山禎之, 山田康弘, 田島敦, 柴田弘紀, 豊田敦, 埴原恒彦, Eske Willerslev, 太田博樹. 井川津・縄文人ゲノムからみた東アジア人類集団の形成史. 第 72 回 日本人類学会大会, 三島, 2018 年 10 月 19-22 日.

加藤真二, 田村光平, 山岡拓也. 東アジアの旧石器石器群の類型化と編年. 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 6 回研究大会, 東京大学, 2018 年 11 月 17-18 日. 予稿集 18-19 頁.

門脇誠二, 若野友一郎. 上部旧石器のはじまりと石器刃部獲得効率の関係. 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 5 回研究大会, 名古屋大学, 2018 年 5 月 12-13 日. 予稿集 4-5 頁.

黒川瞬, 小林豊, 石井拓也, 若野友一郎. 文化要素の絶滅時間. 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 5 回研究大会, 名古屋大学, 2018 年 5 月 12-13 日. 予稿集 22-23 頁.

黒川瞬, 小林豊, 石井拓也, 若野友一郎. オーバーラッピングジェネレーションモデルにおける文化形質の絶滅までの時間. 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 6 回研究大会, 東京大学, 2018 年 11 月 17-18 日. 予稿集 94-95 頁.

黒川瞬. 頑固さは協力行動の進化を促進する—相手の行動に関する情報が不完全な場合の数理的解析—. 日本進化学会, 東京大学駒場キャンパス, 2018 年 8 月 22 日.

小金洵佳江, 佐藤公俊, 藤井清隆, 隈部俊宏, 間野修平, 小川元之, 太田博樹. 東アジア特異的もやもや病リスク変異 RNF213R4810K の拡散史の推定. 第 72 回日本人類学会大会, 三島, 2018 年 10 月 19-22 日.

小林豊, 上峰篤史. 石器製作を題材とした実験室実験の可能性について. 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 5 回研究大会, 名古屋大学, 2018 年 5 月 12-13 日. 予稿集 8-9 頁.

- 小林豊，若野友一郎，大槻久．累積的文化とニッチ構築の進化モデル．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 6 回研究大会，東京大学，2018 年 11 月 17–18 日．予稿集 92–93 頁．
- 近藤康久，野口淳，田村光平，中村光宏，北川浩之．PaleoAsia DB ハッカソン．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 6 回研究大会，東京大学，2018 年 11 月 17–18 日．予稿集 8–9 頁．
- 颯田葉子，藤戸尚子，高畑尚之．自然選択検出法の開発と応用（2）「ヒッチハイカーの非平衡中立理論」．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 5 回研究大会，名古屋大学，2018 年 5 月 12–13 日．予稿集 46–47 頁．
- 澤藤りかい，木村亮介，太田博樹，石田肇．東アジア・東南アジアのヒトの遺伝的多様性とその形成過程．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 6 回研究大会，東京大学，2018 年 11 月 17–18 日．予稿集 54–55 頁．
- 高畑尚之．人類進化の不思議．第 7 回教育自然学研究集会：自然の不思議，鎌倉婦人子供会館，2018 年 10 月 21 日．
- 高畑尚之．文化による自然選択・性選択．第 72 回日本人類学会大会公開シンポジウム 2：DNA からみたヒトの進化，国立遺伝学研究所，2018 年 10 月 22 日．
- 田村光平，加藤真二，山岡拓也，西秋良宏．東アジア中・後期旧石器石器群類型化の試み（第 2 報）．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 5 回研究大会，名古屋大学，2018 年 5 月 12–13 日．予稿集 2–3 頁．
- 田村光平，加藤真二，鈴木美保，高倉純，中川和哉，野口淳，山岡拓也，西秋良宏．パレオアジア DB 石器データ時空間動態の可視化．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 6 回研究大会，東京大学，2018 年 11 月 17–18 日．予稿集 14–15 頁．
- 田村光平．楢円フーリエ記述子に基づく考古遺物の輪郭形状解析．考古形態測定学ワークショップ#01 「かたちを測る・分ける・読み解くー考古学

- における形態の測定と理解とは何かー」, 横浜市歴史博物館, 2019 年 1 月 12 日.
- 田村光平. 考古学における文化進化. 第 7 回水戸 MI セミナー, 茨城大学水戸キャンパス, 2018 年 7 月 6 日.
- 中村光宏, 野林厚志. 東南アジア大陸・島嶼・ウォーレス線境界と文化項目の相関の定量的検証. 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 5 回研究大会. 名古屋大学, 2018 年 5 月 12-13 日. 予稿集 6-7 頁.
- 中村光宏, 加藤真二, 鈴木美保, 中川和哉, 野口淳, 山岡拓也, 西秋良宏. 石器データの統計的性質から推測される文化の拡散メカニズム. 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 6 回研究大会, 東京大学, 2018 年 11 月 17-18 日. 予稿集 16-17 頁.
- 中村光宏, 野林厚志. 新人文化の鍵となる文化要素とその伝達様式: 東南アジア・データベースの分析を中心に. 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 6 回研究大会, 東京大学, 2018 年 11 月 17-18 日. 予稿集 22-23 頁.
- 早川敏之, 藤戸尚子, 颯田葉子, 高畑尚之. ヒトゲノムからパレオアジアの文化を探る～統合失調症関連遺伝子を事例として～. 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 6 回研究大会, 東京大学, 2018 年 11 月 17-18 日. 予稿集 48-49 頁.
- 松平一成, 石田貴文, Wannapa Settheetham-Ishida, Phaiboon Duangchan, Surin Pookajorn, Danai Tiwawech, 西田奈央, Paul Verdu, 太田博. タイの少数民族のゲノム網羅的 SNP データ解析. 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 6 回研究大会, 東京大学, 2018 年 11 月 17-18. 予稿集 96-97 頁.

公開講座・教育講演等 Public and Educational lectures

- 太田博樹. 農耕社会の人びとと DNA 研究. 第 62 回考古学ゼミナール DNA からさぐる古代の日本列島, 明治大学, 2018 年 6 月 29 日.

太田博樹．高校教育と人類学．平成 30 年度高等学校教育研究会理科（生物）研究会，新潟県立高田高等学校セミナーハウス「第一義館」，2018 年 11 月 20 日．

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学的モデル構築」

2018 年度研究報告書（ISBN 978-4-909148-21-6）

2019 年 4 月 25 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