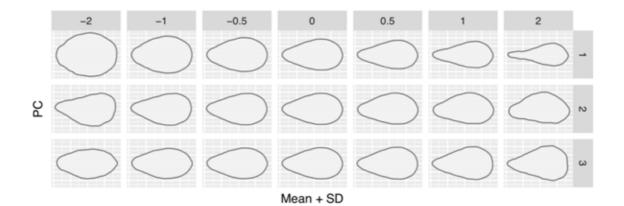
# パレオアジア文化史学

- 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 2019 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	ii
研究報告	
考古学における技術水準の双安定性	1
人気度スペクトルを用いたパラメータ推定における問題点	
民族誌データにおける欠損値代入の方法の一例 中村 光宏 1	
縄文人骨ゲノム解析から見えてきた東ユーラシア大陸へのホモ・サピエンスの拡散 太田 博樹 2	
ゲノム研究からみた現生人類の拡散ルートとその各地点での年代に関する文献一覧と簡単なコメン	·/
ト	30
パレオアジア <b>DB</b> の解析とシミュレーション	)6
上部旧石器の起源地が新人の起源地とは異なる場合の生態文化的分布拡大モデル 若野友一郎 11	3
活動 <del>報告</del>	
パレオアジア文化史学現象数理研究会12	20
B02/A01 合同研究会 12	21
国際ワークショップ「Mathematical modeling and statistical analysis of cultural datasets」 12	21
B02-A01 合同研究会「パレオアジアの現象数理学と集団遺伝学」12	23
<b>研究業績</b>	24

## 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学的モデル構築」

## 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

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:東京大学 理学系研究科・教授

田村光平:東北大学 学際科学フロンティア研究所・助教

## 考古学における技術水準の双安定性

## 青木健一 明治大学研究知財戦略機構

## 1. 序

マルサスによれば、人口は技術を介して資源に見合った規模に落ち着く。一方、ボーズラップは、人口増加によって技術革新が刺激されると考えた。この2つの主張は矛盾するものでなく、人口と技術水準の間に双方向性の因果関係があっても不思議でない。経済学・人口学の分野では、このような認識のもとに以前から研究が行われている。例えば、Lee (1986) は半定量的なモデルに基づき、人口と技術水準が釣り合った平衡状態が2つ存在し、共に安定(双安定)でありうることを示している。3つ以上の安定な平衡状態も存在可能である。

人口と技術水準の間の正のフィードバックの存在を、人類進化・考古学の分野で初めて 論じたのは、Richerson らかも知れない。Richerson and Boyd (2013, p. 291) を引用する と、

"Perhaps toolkit complexity waxed and waned with the demographic fortunes of populations subject to highly variable conditions.... Perhaps ... human populations were bistable. A high population density equilibrium would generate a fancy technology and ... it could maintain high population density. A small population ... would have a simple toolkit and a slow response to variation and hence would remain small."

人が多いほど技術水準が高い――例えば、道具の種類数が多く、その中に高機能なものが含まれる――ことが予測される。その根拠は、人が多いほどアイデアがたくさん生まれる、人が多いほど多様なスキルが共存しうる、人が多いほど知恵が特別に発達した人物が含まれる可能性が高い、等々である。逆に、技術水準が高いほど高い人口が維持できる、という予測も成り立つ。例えば、狩猟効率を上げる道具が発明され普及すれば、より多くの人々を養うだけの食料が、少なくとも一時的に、得られるはずである。Richerson and Boyd(2013)はこのような考察に基づき、人口と技術水準が共に高いか共に低いかのいずれかの状態に、旧石器時代の人類集団があったであろうと推論した。

## 2. 双安定性と体制転換

集団の人口と技術水準の間の正のフィードバックを表現した最も単純なモデルを考える (Aoki 2015, Appendix)。人口Nおよび技術水準Zの時間変化が次の連立微分方程式に従うと仮定しよう。

$$\frac{dZ}{dt} = -\gamma Z + \delta N \tag{1a}$$

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{M}\right)$$
 [1b]

ただし、

$$M = \begin{cases} Z < Z^* & \text{then } M_L \\ Z \ge Z^* & \text{then } M_H \end{cases}$$
 [1c]

図1に示すとおり、複合パラメタ $\delta/\gamma$ の値により技術水準の平衡点 $\hat{Z}$ が1つまたは2つ存在する。2本の右肩上がりの直線のうち、下の直線は低技術水準の平衡点を、上の直線は高技術水準の平衡点を表す。ここに、 $\delta/\gamma < Z^*/M_H$ ならば、低技術水準の平衡点のみが存在(この場合、 $\hat{N} = M_L$ )し、これは大域安定になる。また、 $\delta/\gamma > Z^*/M_L$ ならば、高技術水準の平衡点のみが存在(この場合、 $\hat{N} = M_H$ )し、これも大域安定になる。さらに、 $Z^*/M_H < \delta/\gamma < Z^*/M_L$ ならば、両平衡点が同時に存在し、共に局所安定になる。2つの安定な平衡点が存在する最後の場合を双安定という。繰り返しになるが、技術水準が低い平衡状態にあるときは、人口が低い環境収容力と一致し、逆に技術水準が高い平衡状態にあるときは、人口が高い環境収容力と一致する。

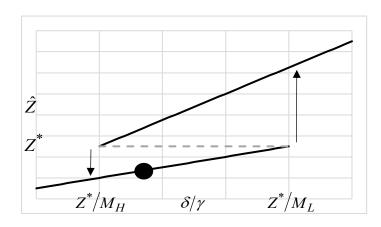


図1. 技術水準の平衡値が複合パラメタ $\delta/\gamma$ に依存する様子を示す分岐図.

さて、この基本モデルは単純ながら、興味深い含みを有する。図1横軸 $\delta/\gamma$ の分子  $\delta$ 

は技術水準の向上率、分母  $\gamma$  はその低下率を表すことから、 $\delta/\gamma$  は認知能力の指標—大きいほど認知能力が高い——といえる。認知能力に自然淘汰がかかれば、 $\delta/\gamma$  が徐々に大きくなることが予想される。ある人類集団で $\delta/\gamma$  の値が初めは  $Z^*/M_H$  未満であったとするならば、この集団は低人口低技術水準の状態にあったことになる。ところが、認知能力を少しだけ向上させる突然変異が長年にわたり繰り返し生じ、その一部が自然淘汰によって固定したならば、 $\delta/\gamma$  の値は徐々に増加する。そして、 $Z^*/M_L$  を超えたときに、[1a] ~ [1c] 式に従って、「突然」高人口高技術水準の状態に遷移するのである(上向き矢印)。これがすなわち体制転換(regime shift)である。

ここで提案したシナリオは、認知能力の向上が各々の効果が小さい、多数の突然変異遺伝子の蓄積に負うと仮定した点において、Klein(2008)の「神経仮説」より現実的と思われる(Aoki 2015)。

## 3. 双安定性を前提とした交替劇モデル

旧人ネアンデルタールが絶滅し、新人サピエンスがこれに取って代わったいわゆる交替劇は、人類進化の大きな謎である。ネアンデルタールの古代DNAと現代人のDNAを比較した研究からは、認知能力のはっきりした違いが今のところ見出されていない。とりあえず、同等な認知能力を有していたと仮定するのが妥当であると思われる。そこで我々は、双安定性の仮定を基礎に、さらに両者間の種間競争や両者の移動を加えるなどして基本モデルを改変し、交替劇が成功するための条件を考察した(Gilpin et al. 2016; Wakano et al. 2018)。結果のやや単純化ではあるが、旧人および新人が最初にそれぞれ低人口低技術水準および高人口高技術水準の状態にあったならば、交替劇が起こりうるという予測が得られた。新人の総人口が旧人の総人口を大きく下回っていても、差し支えない。

では、認知能力の同等性の下で、このような初期条件は如何にして成立しえたのであろうか?この疑問への答えを残る紙面で模索する。その前に、基本モデルの重要な性質を述べて置かなければならない。つまり、認知能力の指標としている複合パラメタ $\delta/\gamma$ が双安定性の範囲内( $Z^*/M_H < \delta/\gamma < Z^*/M_L$ )にある場合、低人口低技術水準の——例えば図1の丸印で示した——状態から、高人口高技術水準の平衡状態への遷移は不可能である。

## 4. 文化的な平衡遷移過程

## 4. 1 改変モデル

基本モデルを次のように改変する。まず、人類集団が一つではなく、ある地域内に複数 n の集団が居住する場合を考える。これらの集団は、移住によって繋がっている――集団 構造は最も簡単な島模型――と仮定する。また、技術水準なる変数の代わりに、技術を持つ個体と持たない個体の数を変数とする(Wakano et al. 2018 参照)。集団が複数あるので 番号を付け、i 番目の集団内の技術所持者数を  $Z_i$ 、不所持者数を  $Y_i$  と置く。よって、i 番目の集団の人口は、 $N_i = Z_i + Y_i$  となる。さらに、時間が離散的で世代を単位として進むとする。

以下に、この改変モデルの漸化式を簡単に記述する。詳細は、Aoki (2019) を参照され

たい。一人当たりの子数は i番目の集団で

$$\lambda(Z_i, Y_i) = \exp\left[r\left(1 - \frac{Z_i + Y_i}{M}\right)\right]$$
 [2a]

であるとする。ここに、M は [1c] 式で与えられる環境収容力であるが、パラメタ  $Z^*$  は 技術水準ではなく、技術所持者の数で決まる閾値を表す。繁殖に続いて技術の伝達・忘却 およびイノヴェーションが起き、i番目の集団内の技術所持者および不所持者の数が

$$Z_{i}' = \left[ (1 - \gamma)Z_{i} + \delta Y_{i} \right] \lambda \left( Z_{i}, Y_{i} \right)$$

$$Y_{i}' = \left[ \gamma Z_{i} + (1 - \delta)Y_{i} \right] \lambda \left( Z_{i}, Y_{i} \right)$$
[2b]

と変化する。最後に、集団間の移住の結果、

$$Z_{i}'' = (1 - m)Z_{i}' + \sum_{j \neq i} \frac{m}{n - 1} Z_{j}'$$

$$Y_{i}'' = (1 - m)Y_{i}' + \sum_{j \neq i} \frac{m}{n - 1} Y_{j}'$$
[2c]

となる。ここに、m は前向き移住率である。

今、 $\theta = \delta/(\gamma + \delta)$ と置いたとき、 $Z^*/M_H < \theta < Z^*/M_L$ かつ0 < r < 2ならば、i番目の集団が孤立した状態(m = 0)では、

$$\hat{Z}_i = \theta M_L, \hat{Y}_i = (1 - \theta) M_L \quad (\hat{N}_i = M_L)$$
 [3a]

および

$$\hat{Z}_i = \theta M_H, \hat{Y}_i = (1 - \theta) M_H \quad (\hat{N}_i = M_H)$$
 [3b]

が2つの局所安定な平衡点になる。それぞれ、低人口低技術水準および高人口高技術水準の平衡点と呼ぶことにする。ただし、ここでいう技術水準は、技術所持者の数に対応すると考える。また、移住がある (m>0) 場合でも、すべての集団で [3a] 式が成立する平衡点、およびすべての集団で [3b] 式が成立する平衡点が、同条件下で存在し、共に安定となる。

## 4. 2 確率モデルのシミュレーション

今までの説明では、技術所持者と不所持者の数の確率的な変動を無視してきた。しかし、人の数は有限なので、必ず偶然による増減が起きる。そこで、上記 [2a] ~ [2c] 式によって記述される決定論的モデルの各ステップ——繁殖、技術の伝達・忘却とイノヴェーション、移住——に確率性を加えることにする。実際の解析は、主にモンテカルロシミ

ュレーションで行った。

このような条件下では、集団遺伝学でいう平衡遷移過程(Wright 1931, 1932)に類似した過程が作動する可能性がある。今、地域内の集団が最初はすべて低人口低技術水準の状態(あるいはその近傍)にあったとする。そこで、次のような3段階からなる過程を考える。つまり、(1)まず、一つの集団で、技術所持者が偶然により少し増えた結果、高人口高技術水準の平衡点の吸引領域に入ったとする。(2)すると、この集団は、決定論的な力に後押しされて、高人口高技術水準の平衡点に収束することができる。(3)さらに、技術所持者を含む人口が増えたこの集団から、地域内の他集団へ人の移住があれば、受け入れ側の集団でも技術所持者が増えて、高人口高技術水準の状態への遷移が促進されうる。このようにして、地域内の集団の多くが、一種の連鎖反応によって高人口高技術水準の状態に次から次へと遷移する仮定——平行遷移過程——が想定できる。

なお、平衡遷移過程が作動するためには、集団間の移住率が重要なパラメタ――低すぎても高すぎてもダメ――といわれている。また、あまり注目されないが、地域内の集団の多くが低人口低技術水準の状態に瓦解する、いわば逆の過程もありうる。図 2 に、集団数n=8、移住率m=0.5 の場合のモンテカルロシミュレーションの結果を示す。この 8 つの集団から無作為に選ばれた 4 つの集団の人口が、同調して増減していることが分かる。矢印のところで平衡遷移過程が起きている。また、図 3 は、人口と技術所持者数が連動する様子を表す。

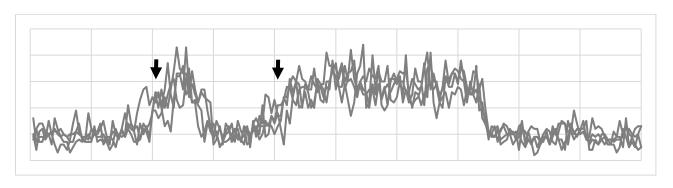


図2. 地域内の各集団の人口が、平衡遷移過程(矢印)およびその逆過程により同調して増減している.

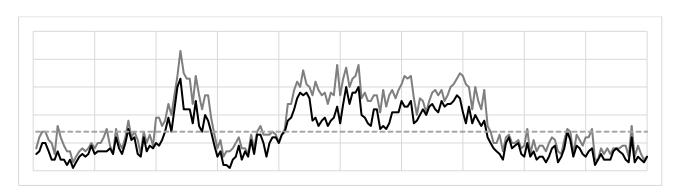


図3.一つの集団で、人口(灰色)と技術所持者数(黒)が連動する様子。

地域内のすべての集団が高人口高技術水準へ遷移するのは稀な事象である。以下、4分の 3以上の集団において技術所持者数が閾値を超えた( $Z_i \ge Z^*$ )場合を「4分の 3高」状態と呼び、平衡遷移過程が作動したとみなすことにする。この条件下で、遷移の頻度は中程度の移住率で極大となり、その一方で4分の 3高状態の持続時間は移住率について単調増加である。

図4は、10,000世代に及ぶシミュレーションにおいて、技術所持者数が閾値を超えた――すなわち、 $Z_i \geq Z^*$ ( $1 \leq i \leq n = 32$ )であった――集団数の分布を示す。灰色棒はm = 0.05 の場合、黒棒はm = 0.5 の場合である。4分の3高状態は、横軸に示す集団数が24以上のときに相当する。移住率mの効果は明白であり、これが高いほど技術所持者数が多くの集団で同時に閾値を超えている。また、図2および図3が示すように、移住率m = 0.5 の場合、ある集団の技術所持者数が閾値を超えると、その集団はすぐに高人口高技術水準の平衡点の近傍に到達する。従って、地域内の集団間の移住率が高いとき、比較的多くの集団で比較的長い時間、高人口高技術水準の状態が近似的に維持されると予測される。

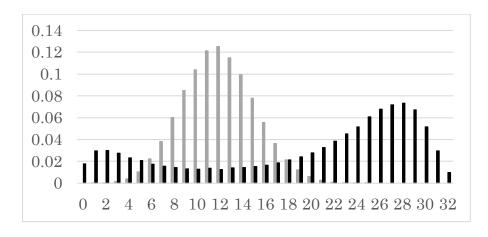


図4. 技術所持者数が閾値を超えた集団数の分布.

#### 4. 3 考察

平衡遷移過程が起こり易い場として、レフュージアを挙げることができるかも知れない。レフュージアとは、グローバルな環境劣化――旧人と新人が進化した中期更新世以降は、氷河期の繰り返しでした――の中で、生物が(辛うじて)生き残ることのできる、比較的条件の良い避難場所を指す。平衡遷移過程が作動するためには、集団間の移住率――低すぎても高すぎてもだめ――が重要なパラメタになる。レフュージアに集団が密集した状況は、あるいは好条件であったかも知れない。ただし、平衡遷移過程には偶然が伴うため、移住率などの条件が整っても、必ず作動するとは限らない。一方、グローバルな環境が改善したとき、レフュージアが分布拡大の起点になりうる。実際にそうであった例として、約2万年前の最終氷期最大期後のヨーロッパへの再入植が考えられる。

ところで、なぜ新人のみでこのような遷移が起きたと考えるのか?この疑問に対して、 答えを持ち合わせていない。あるいは、近親婚の証拠が示唆するように、旧人の集団は孤 立しおり、集団間の移住が極めて限られていたのかも知れない。ただし、このような解釈は、両種が同等な繁殖力や移動力を有していたとする本報告書の基本的な仮定に反する。

## 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 (2019) Cultural bistability and connectedness in a subdivided population. Theoretical Population Biology 129, 103-117.

Gilpin W, Feldman MW, Aoki K (2016) An ecocultural model predicts Neanderthal extinction through competition with modern humans. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 113, 2134-2139.

Klein RG (2008) Out of Africa and the evolution of human behavior. Evolutionary Anthropology 17, 267-281.

Lee R (1986) Malthus and Boserup: a dynamic synthesis. In: Coleman D, Schofield R (Eds.) The State of Population Theory, pp. 96-130. Basil Blackwell.

Richerson PJ, Boyd R (2013) Rethinking paleoanthropology: a world queerer than we supposed. In: Hatfield G, Pittman H (Eds.) Evolution of Mind, Brain, and Culture, pp. 263-302. University of Pennsylvania Press.

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

Wright S (1931) Evolution in Mendelian populations. Genetics 16, 97-159.

Wright S (1932) The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. In: Proceedings 6th International Congress Genetics, Vol. 1, pp. 356-366.

## Bistability of technology level in archaeology

Kenichi Aoki Meiji University

Abstract: I review work we have done on culture evolution theory that takes as its basic tenet a positive feedback between the size and technology level of a Palaeolithic population. Given a few additional assumptions, this entails that such a population will be at either a low-population low-technology-level equilibrium or a high-population high-technology-level equilibrium, both of which are locally stable. In particular, I review a recent stochastic model (Aoki 2019, see reference list above) that shows how transitions between these two equilibria may occur by a shifting-balance-like process.

## 人気度スペクトルを用いた パラメータ推定における問題点

## 小林 豊

高知工科大学経済・マネジメント学群

## 0. 概要

パレオアジアプロジェクト理論班 B02 では、パレオアジアデータベース(DB)への適用を念頭において、0,1 文化データに適用可能な分析手法の研究を進めている。そうした手法の一つとして、文化形質の人気度スペクトルと呼ばれる要約統計量を用いたパラメータ推定法がある(Nakamura et al., 2020)。本稿では、著者の最近の成果に基づき、人気度スペクトルの方法に内在する様々なタイプの問題点、さらにはパレオアジア DB に適用する際に生じる潜在的な問題点について論じる。

## 1. 序論

パレオアジアプロジェクトでは、アジア全域における中期・後期旧石器時代の遺跡情報のデータベース化を進めている。理論班 B02 の任務の一つは、このデータベースの分析を通して石器製作文化のアジアでの拡散の様相を明らかにするとともに、古代人 DNA 研究の最近の知見および古気候学の知見と照らし合わせることで、ヒトの遺伝的拡散との関連を明らかにすることである。パレオアジア DB では、各遺跡の文化層ごとに、A~I の 24 のパレオアジアモード(Shea のモードを拡張したもの; Shea, 2007 参照)の存在・非存在を 1 と 0 で記録している。B02 班では、こうした文化の 0,1 データを取り扱うための手法として、人気度スペクトルを活用した方法の開発を進めており、その最新の成果は近日中に出版される予定である(Nakamura et al., 2020)。Nakamura et al.の方法(以下、著者の頭文字をとって NWAK 法とする)では、Toy Analytical Model(TAM)と呼ばれる単純な数理モデルから予測される文化形質の人気度スペクトルを、データセットから得られる実際のスペクトルにフィッティングすることで、TAM のパラメータの事後分布を推定する。ここで、人気度スペクトルとは、文化形質の人気度(文化形質が現れたグループの数)の分布をヒストグラムにしたもので、横軸は人気度、縦軸は、該当する人気度を持つ文化形質の数で

ある。たとえば、人気度スペクトルが右下がりの場合は、稀な形質が、頻度の高い 形質よりも相対的に多く存在することを表す。

TAM の仮定は次のようなものである。集団は  $\mathbf{D}$  個のグループからなる。毎単位時間、それぞれのグループは確率  $\mathbf{b}$  で分裂し、親グループと娘グループを形成する。娘グループは、ランダムに選ばれた親以外のグループを置き換える。また、娘グループは、親グループが持つ文化形質の各々を確率  $\mathbf{\beta}$  (垂直伝達率と呼ぶ)で受け継ぐ。加えて、各グループは、毎単位時間確率  $\mathbf{h}$  で他のランダムな  $\mathbf{1}$  グループと交流し、交流先のグループが持つ文化形質の各々を確率  $\mathbf{\eta}$  で受け継ぐ。さらに、各グループは、毎単位時間、確率  $\mathbf{\mu}$  で新たな文化形質を一つ創出する。

上記の仮定のもと、平衡状態での人気度スペクトルの期待値は次で与えられる (Nakamura et al., 2020)。

$$\xi_k = \frac{(D-1)\mu}{bk} (\beta + \eta')^{k-1} \prod_{i=1}^k \frac{D - (i-1)}{D - 1 - (i-1)\beta}$$
 (1)

ここで、 $\xi_k$ は、人気度 k をもつ文化形質の数である。NWAK 法では、この期待値を確率化して得られる離散確率分布を考え、各文化形質が独立にこの分布に従うと仮定する。すなわち、ある文化形質 i の人気度を  $P_i$  とするとき、 $P_1$ ,  $P_2$ ,  $P_3$ , …は i.i.d. (独立で等しい分布に従う)な確率変数であり、各々の確率質量関数が、次で与えられると仮定する。

$$Prob[P_i = k] = \frac{\xi_k}{\sum_i \xi_i}$$
 (2)

この仮定を置くことにより、データセットから得られた実際のスペクトルが生じる確率を計算することができるため、パラメータ $\beta$ および $\eta$ 'の尤度関数が得られ、MCMC を用いた標準的なベイズ解析により、それらのパラメータの事後分布を求めることができる。Nakamura et al. (2020)は、この方法で、既存の7つのデータセットに対して、 $\beta$ と $\eta$ 'の推定値を得た。

## 2. 問題点

以下では、NWAK 法に内在する様々な問題点のうち、Nakamura et al. (2020)では余り詳細に触れられていないか、もしくは全く言及されていないものを一つずつ検討し

ていく。こうした問題は、解釈上の微妙な問題から、方法論上の限界まで、極めて 多岐にわたることが示される。

#### 2.1. 推定できないパラメータがある

TAM には、グループ数 D、グループの分裂率 b、イノベーション率  $\mu$ 、垂直伝達率  $\beta$ 、水平伝達の頻度 h、水平伝達における形質の伝達率  $\eta$  といったパラメータが存在 するが、NWAK 法では、これらのうち、垂直伝達率  $\beta$  と、合成パラメータ  $\eta$  '=h  $\eta$  /b の二つのパラメータのみが推定可能である。これは、スペクトルを確率化して式(2) を得る過程においていくつかのパラメータが消失することに加えて、そもそもスペクトルには h と  $\eta$  が個別に現れず、合成パラメータ  $\eta$  'の形でしか現れないことが原因である。

しかしながら、Nakamura et al.(2020)の Discussion でも触れられているように、イノベーション率 $\mu$  に関しては、形質の総数の期待値が、その観測値に一致すると仮定することで、荒っぽい点推定を行うことは可能である。

## 2.2. 全数調査を仮定する必要がある

スペクトルの式(1)は、全てのグループが観察されているという前提のもと導かれたものである。従って、この式をデータセットに当てはめる場合、厳密には、全数調査が行われたと仮定しなくてはならない。このように、NWAK法は、集団の一部のサンプルだけに適用可能な集団遺伝学のコアレセント理論とは、かなり異なったものである。

ここで問題となるのは、「全数」が何を意味するのかということである。TAMの仮定に基づくならば、「全てのグループ」は、互いに文化的な交流があるグループ群を全て含んでおり、かつ他の集団から文化的に隔絶されたグループの集まりでなくてはならない。残念ながら、実際のデータセットでこの条件が満たされているとは考えにくい。

この問題に関しては、将来的に、一部のサンプルのスペクトルを予測する理論を構築すれば状況は改善するかもしれない(Kobayashi et al., 2018 参照)。

## 2.3. サブクリティカル相で垂直伝達と水平伝達を区別できない

NWAK 法には、サブクリティカル相( $\beta + \eta$ '<1)において、垂直伝達と水平伝達 をうまく区別できないという問題がある。D が無限に発散する極限を考えると、 $\beta + \eta$ '<1ならば、式(1)は次の式に一様収束する(Nakamura et al., 2020)。

$$\xi_k = \frac{(D-1)\mu}{bk} (\beta + \eta')^{k-1}$$
 (3)

この式が示すとおり、サブクリティカル相で D 無限の極限では、スペクトルが  $\beta$  +  $\eta$  'には依存するが、 $\beta$  と  $\eta$  'の各々には依存していないことが分かる。従って、ある 実現スペクトルの確率を最大にするような  $\beta$  と  $\eta$  'の値の組み合わせが無限に存在するので、 $\beta$  +  $\eta$  'の最尤推定値が一意に定まる場合でも、 $\beta$  と  $\eta$  'の各々の最尤推定値が一意に定まらず、事後分布も計算できないという問題が生じる。これは、実践上は、MCMC が収束しないという症状となって現れる。

実際には、D の値は大きくても有限であるし、事前分布を工夫すれば MCMC は収束しやすくなるので、一応パラメータの事後分布を計算することは多くの場合可能である。しかしながら、このようにして得られた  $\beta$  や $\eta$  'の事後分布は、裾が大変長くなり、結局、真の値がいくつくらいであるのかについて、有用な情報がほとんど得られないという状況が生じる。また、 $\beta$  +  $\eta$  'の値がかなり小さくなってしまうと、事前分布を工夫しても MCMC は収束しない。このような場合は、 $\beta$  や $\eta$  'の個別の値を推定することは諦めて、 $\beta$  +  $\eta$  'のみを推定するしかない。サブクリティカルのスペクトルには( $\beta$  +  $\eta$  'の値でほぼ形状が確定してしまうので)、そもそも  $\beta$  と  $\eta$  'を識別するために必要な情報がほとんど含まれていないのである。

Crema et al. (2014)が指摘したように、文化データには、複数のモデルを識別するために必要な情報が含まれているとは限らない(equifinality の問題)。とはいえ、サブクリティカル相において垂直伝達と水平伝達を識別するのは一般に困難であると言い切るのは早計である。スペクトル以外の統計量には、これらの識別するための情報が含まれているかもしれない。これは将来の課題である。

#### 2.4. 統計モデルと TAM が別物である

NWAK 法では、TAM から得られたスペクトルの期待値(1)を確率質量関数として再解釈した(2)を統計モデルとして採用しているが、期待値はあくまで期待値であり、確率質量関数ではない。実際には、TAM のスペクトルはそれ自体が独自の確率分布をもった乱数であり、TAM そのものを統計モデルとして活用するならば、そちらの確率分布を用いるべきであるが、残念ながらその分布は解析的には得られない。

上記のことから、TAM と NWAK 法の統計モデル(2)は全く別物であると考えるべきである。これ自体は悪いことではないが、問題は、NWAK 法で得られたパラメータの事後分布があくまで統計モデル(2)のパラメータの事後分布であって、TAM のパラメータの事後分布ではないということである。このように考えると、NWAK 法において、TAM は統計モデルの構築にいくらかのヒントを与えたものの、それ以上の意味を持つものではないと言える。

## 2.5. 文化形質の人気度の確率的独立性を仮定している

TAM において形質がグループ間で伝達するとき、それぞれの形質は、独立に伝達されると仮定している。しかしながら、これは、形質の人気度  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $P_3$ , ...が独立な確率変数であることを意味しない。実際、全ての形質は系図を共有しており、系図は各形質の人気度に影響を与えるので、独立性は成り立たない。しかしながら、NWAK 法の尤度計算は、各文化形質の人気度が i.i.d.な確率変数であるという仮定に依存している。これは一種の近似であり、誤差の見積もりが必要だが、どの程度の誤差が生じるのかについて、定量的なことはほとんど何もわかっていない。

なお、異時点から二つの形質をサンプリングする場合、それらの人気度の間の独立性は、サンプリング時点が互いに離れるほど高くなる。過去の系図の影響は時間の経過とともに薄れていくからである。したがって、例えばシミュレーションなどでi.i.d.近似に起因する誤差の評価を行う場合、保守的な立場に立つならば、独立性が自動的に高くなる異時点からのサンプルではなく、同時点からのサンプリングを用いるべきである。

#### 2.6. 人為的サンプリングバイアスの影響を色濃く受ける

スペクトルの式(1)では、存在する全ての形質が観察されていると仮定している。式(2)のように確率化すれば、形質の総数の影響はなくなるので、全ての形質が観察されている必要はないが、少なくとも、まれな形質と人気のある形質がどちらも同じくらいの確率でデータセットに記載されなくてはならない。しかしながら、実際には様々な人為的バイアスにより、ある形質が記載されるかどうかは、その形質の人気度に複雑な仕方で依存すると考えられる。たとえば、あまりにも稀すぎる形質やありふれている形質は、グループ間の類似度や相違性を特徴づける指標としては有用でないため、中程度の人気度をもった形質よりも記録から漏れやすいかもしれない。また、一つのグループのサイズが大きい場合は、全個体を調査することは難し

く、グループ内の一部の個体だけが代表個体として調査されることになるので、まれな形質は目に留まりにくくなるであろう。

こうした問題は、シーケンサーにより客観的に個体の遺伝子型を特定でき、なおかつ(全数調査ではなく)サンプルの理論であるコアレセント理論が発達した遺伝学の世界ではあまり起きないことであり、文化形質に特有なものである。文化データを分析する手法には、こうした人為的サンプリングバイアスの影響を受けやすいものとそうでないものがあるように思われる。たとえば、最節約系統樹と retention index を用いる方法(Collard et al., 2006)では、人気度を直接用いるのではなく、グループ間における形質の存在・非存在のパターンが、系図の形状に課す制約をもとにして系図を再構築する。そのうえで、再構築された系図から水平伝達の寄与を定量化する。そのため、NWAK 法に比べると、少なくとも上で述べたような意味での人為的サンプリングバイアスの影響を受けにくいと予想される。しかしながら、最節約系統樹と RI を用いる方法が人為的サンプリングバイアスから受ける影響については、定量的分析が全くなされていないので、今後検討していく必要がある。

## 2.7. 異時点サンプリングと Time-averaging の影響を加味していない

スペクトルの式(1)は、全てのグループが同時にサンプリングされるという前提に基づいている。この前提は、パレオアジア DB のような異時点のサンプルからなるデータセットへの適用において問題となる。また、パレオアジア DB だけでなく、考古遺物のデータは、通常一つのデータ点が、ある一定期間の遺物の集積になっているが、式(1)はこうした効果(Time-averaging の問題)を全く考慮していない。Miller-Atkins and Premo (2018)によれば、Time-averaging の存在下では、実際よりも文化形質の人気度が見かけ上高くなるということが知られている。一方、異時点のサンプリングについては、ほとんど何もわかっていない。今後、異時点のサンプルと Time-averaging の効果を共に考慮するような手法を構築していく必要がある。

#### 3. 考察

以上、NWAK 法に内在する様々な問題点について議論を行ってきたが、単にモデルがシンプルすぎて現実から乖離しているといったような自明な問題については取り扱わなかった。上に挙げた問題は、より深いレベルの問題であり、NWAK 法の単純な拡張によって全てを解決することはできないと思われる。将来的には、これらの問題を解決するために、パラメータの尤度関数を解析的に得ることは諦めて、たとえば ABC のような比較的計算負荷の高い方法に頼ることになるだろう。しかし、そ

の前にできることがあるとすれば、(たとえば Time-averaging や人為的サンプリングバイアスのような)推定値に影響を与える要因を取り入れたシミュレーションを行い、NWAK 法による推定値にどのような影響を与えるのかをチェックすることである。

上述した7つの問題点のほかに、NWAK 法をパレオアジア DB に適用するうえで障壁となっている要素が少なくとも三つある。一つは、形質数の問題である。少なくとも目視において滑らかなスペクトルをえるためには、100程度の文化形質が必要であるが、パレオアジア DB には24の形質(モード)しか記録されていない。しかし、これについては、形質数が NWAK 法の結果の信頼性にどれほどの影響をもつのか、定量的な分析は全く行われていない。目視で滑らかでないスペクトルでも、信頼に足る推定結果を得られる可能性はある。

第二の問題は、非中立性の問題である。TAMでは、どの文化形質も等しい垂直伝達率と水平伝達率をもっており、それらの値は空間的にも時間的にも一定である。しかしながら、パレオアジアモードが自然淘汰に中立であるとは考えにくいし、またおそらく文化的選択も働いていたであろう。そして、そうした選択圧は環境条件に依存していたはずである。そのように考えると、垂直伝達率や水平伝達率は、地域や時代によって異なっていただろうし、モードごとに異なっていただろう。さらには、モード間にエピスタシスが存在し、特定のモードの組み合わせが高い確率で伝達されたということもあり得るだろう。

最後に、空間構造の影響という理論的にも興味深い問題が残っている。TAM は空間構造を無視したモデルであるが、Nakamura et al. (2020)によれば、格子モデルから生成された人工データに NWAK 法を適用すると、推定値に解釈困難な偏りが出ることが分かっている。これもまた、非常に広い範囲をカバーしており、従って空間構造の影響が強いであろうパレオアジア DB への適用する場合、無視できない問題である。

このように問題は山積しているので、今後、理論と実証の一層の協働が必要であるう。

## 引用文献

Collard, M., Shennan, S. J., Tehrani, J. J. 2006. Branching, blending, and the evolution of cultural similarities and differences among human populations. Evol. Hum. Behav. 27, 169-184.

Crema, E. R., Kerig, T., Shennan, S. 2014. Culture, space, and metapopulation: a simulation-based study for evaluating signals of blending and branching. J. Archaeol. Sci. 43, 289-298.

Miller-Atkins, G., Premo, L. S. 2018. Time-averaging and the spatial scale of regional cultural differentiation in archaeological assemblages. Sci. Technol. Archaeol. Res. 4, 12-27.

Nakamura, M., Wakano, J. Y., Aoki, K., Kobayashi, Y. 2020. The popularity spectrum applied to a cross-cultural question. Theor. Popul. Biol. in press.

Shea, J. J. 2017. Stone Tools in Human Evolution. Cambridge University Press.

## Problems in the parameter estimation based on the popularity spectrum

Yutaka Kobayashi School of Economics and Management, Kochi University of Technology

Team B02 of the Paleo-Asia project is developing methods to analyze binary cultural datasets with the application to the Paleo-Asia DB in mind. One of the methods exploits a summary statistic called the popularity spectrum of cultural traits to estimate parameter values (Nakamura et al., 2020). In this article, based on my recent results, I discuss various problems inherent in this method and potential problems in its application to the Paleo-Asia DB.

## 民族誌データにおける欠損値代入の方法の一例

中村光宏(明治大学研究知財戦略機構)

## はじめに

一般に、収集されたデータには欠損値が含まれる。特に考古学や民族学で取り扱われるデータにおいてこの傾向は著しい。欠損値は魔物である。処理の仕方ひとつで統計解析の結果を大きく変えてしまうおそれがある。記憶に新しいのは Whitehouse et al. (2019) だろう。内容には触れないが、Whitehouse et al. (2019) では、ある 2 値変数(「道徳に関する神」の文字記録の存在・非存在)についてデータ全体の過半数を占める欠損値に「非存在」を代入する方針に基づいた統計解析を行い、ある結論を得た。しかし Beheim et al. (2019, May 2) によれば、この欠損値を欠損値としたまま解析すると、Whitehouse et al. (2019) とは逆の結論が導かれるという。

バイアスのない統計的推測を行うために、できるだけ誤差の小さな欠損値代入を心がけたい。本稿では、北米先住民(WNAI)のさまざまな文化の側面や取り巻く生態環境について網羅した民族誌データセット (Jorgensen, 1980) を事例とした欠損値代入のひとつの試みを紹介する。

## WNAIデータセットの取得と変数の選択

WNAI データセットは D-PLACE プロジェクトのリポジトリ (https://github.com/D-PLACE/dplace-data/, バージョン v2.0.1) から取得した。当該データセットは 172 社会  $\times$  429 変数で合計 73,788 セルからなる表の形をしている。そのうち 2,788 セルが欠損値(全体の約 3.8%)である。

本稿では欠損値代入のみに焦点を絞るが、一般に欠損値代入は前処理の一過程であり、その後何らかの統計解析を適用することが大抵の場合は主な目的であろう。欠損値の多すぎる変数は、統計解析する上で使用に適さないので、まず 429 変数のうち WNAI200、WNAI201、WNAI205、WNAI206、WNAI209、WNAI210、WNAI218、WNAI224、WNAI227、WNAI230、WNAI231、WNAI234、WNAI237、WNAI238、WNAI240、WNAI241、WNAI244、WNAI246、WNAI276、WNAI300、WNAI329-333、WNAI352-354、WNAI358、WNAI360、WNAI388、WNAI406、WNAI417、WNAI423、WNAI425-428、WNAI432-435 を除外した。これらの変数は全てそれぞれ、172 社会のうち 10% 以上(つまり 18 セル以上)が欠損している。

更に、残りの変数(カテゴリ変数ないし順序変数)のうち取り得る値の数が 1 つ、ないし 172 社会のうち 1 社会だけ逸脱した値を取っている変数 WNAI43、WNAI48、WNAI107、WNAI192、

WNAI214, WNAI219, WNAI225, WNAI235, WNAI239, WNAI247, WNAI293, WNAI429, WNAI430 を除外した。これらの変数はばらつきが全くないないし小さすぎるので,想定している 欠損値代入方法(後述)や,統計解析一般に適さない。

## 言語の分類木

WNAI データセットに含まれる文化に関する変数群には、諸社会の民族的な系統によるものとして説明できる変数が少なからず含まれていると考えられる(たとえばイロコイ族は伝統的にトウモロコシ・豆・カボチャの 3 種栽培を行うなど)。できるだけ精確な欠損値代入を行うため、民族的な系統の情報を含むデータを用いたい。そこで、WNAI 諸社会で用いられている言語の分類データを,言語データベース Glottolog (GitHub リポジトリ https://github.com/clld/glottolog/のリビジョン 4fb5c29faf225fd88c60ad215acc8f3be87b24d1)から取得して用いた。言語はおおよそそれを使用し共有する集団の中で進化していくものなので(外来語等の集団間の伝播の影響も無視できないが),言語の系統分類は民族的な集団の系統分類とある程度相関すると考えられる。したがって言語系統を集団系統のプロクシとして扱う (Mathew & Perreault, 2015)。

Glottolog には WNAI172 社会それぞれの言語の階層的クラス分類の情報が含まれている。たとえば Kato 社会の言語の分類は

Kato → California Athabaskan → Pacific Coast Athabaskan

 $\rightarrow$  Athabaskan  $\rightarrow$  Athabaskan-Eyak  $\rightarrow$  Athabaskan-Eyak-Tlingit

となり、もっとも詳細な分類である Kato 語からもっとも大きな分類である Athabaskan-Eyak-Tlingit (ナ・デネ語族) までの親子関係が得られる。ここでは親子関係を  $\{child\} \rightarrow \{parent\}$  の記法で表現した。各社会のこのような言語の階層分類を Glottolog の Python API (pyglottolog, バージョン 1.5.1) を用いて取得し、以下のように言語系統の木を再構成した。

たとえば A,B,C の 3 社会それぞれについて下記 3 つの階層分類の情報が得られたとする。

$$A \to D \to E,$$
 (1a)

$$B \to D \to E$$
, (1b)

$$C \to E_{\circ}$$
 (1c)

D は A と B に共通する親クラス, E は D と C に共通する親クラスなので、分類の木を描くと図 1 となる。

## ランダムフォレスト法による欠損値代入

選択した WNAI データセットの変数群には 343 個欠損値を含む変数が残っており、その中に 1.4% の欠損セルが含まれている。これらの欠損セルについて、ランダムフォレスト(RF)法による欠損値代入を行った (Breiman, 2001)。

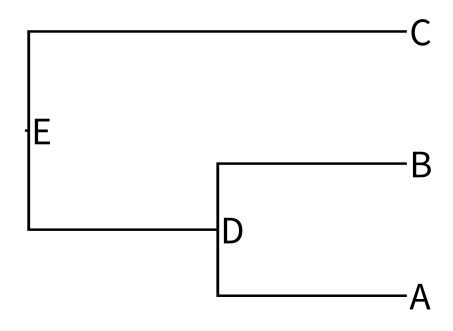


図1:式1の分類木。

RF 法を含む多変量データにおける欠損値代入法では、着目する欠損値を含む変数のうち、非欠損セルの値とその他の変数の値との相関の情報を用いて欠損セルの値を予測し代入する。WNAI データセットに含まれる変数は、生態環境に関する変数と文化に関する変数に大別できるが、そのうち生態環境に関する変数は欠損値を含まない。文化に関する変数それぞれ(着目する変数と呼ぶ)は、

- 1. 集団の系統による近縁社会間での相関,
- 2. 地理的な近隣社会間での相関,
- 3. 同一社会内における着目する変数以外の変数との相関

を持つ可能性が考えられる。これら全ての情報を用いた欠損値の予測を行うために、RF 法で用いるのに適切なデータ構造をとっていない 1,2 それぞれの情報を、適切なデータ構造に変換しておく必要がある。

## 集団の系統による近縁社会との相関による予測

言語の分類木は文字通り木構造なので離散変数に変換する。着目する欠損値を含む変数について 172 社会がそれぞれ欠損値を除いて k 個の値のいずれかを取っているとき,もしこれが集団の系統の分岐に沿って k 個に別れたのなら,欠損値を除いて少なくとも k-1 回の文化的な変異が起こったはずである。与えられた言語の分類木を k-1 ヶ所で切って k 個の部分に分割するクラスタリン

グによって 172 社会をクラス分類し、この分類結果と着目する変数とがもっとも相関するような分割を見つければ、その分割は着目する変数について言語の分類木の持つ情報の上限である。

このような分割を、着目する変数と分割によるクラス分類との相互情報量最大化アルゴリズムによって探索し、結果のクラス分類(離散変数)をRF法の入力変数の一つとした。

## 地理的な近隣社会との相関による予測

WNAI データセットは各社会の地理的な位置情報(緯度・経度)を含む。地理的に近隣にある社会同士の相関の情報を欠損値予測に用いるため,緯度・経度のユークリッド距離を用いた k 近傍法による着目する変数の予測を行い,その結果を RF 法の入力変数の一つとした。k 近傍法は 1 つのハイパーパラメタ k を持つが,これは着目する変数に含まれる非欠損セルの予測の正答率を最大化(非欠損セルの Leave-One-Out 誤り率を最小化)するように最適化し,最適な k のもとでの全てのセル(欠損・非欠損セルを含む)の予測値を用いた。

#### 同一社会内における着目する変数以外の変数との相関

選択した WNAI データセットの変数群は、欠損値を含まない変数であれば RF 法にそのまま入力変数として使用できる。選択した変数のうち、欠損値を含まない 205 変数をそのまま RF 法の入力変数とした。

## 欠損值代入

以上 207 入力変数を用いて着目する変数の RF 法による予測を行った。統計解析ソフトは GNU R (バージョン 3.6.2) を用いた。また RF 法を実装したパッケージ randomForest (バージョン 4.6-14) を用いた。RF 法はいくつかハイパーパラメタを持つが,それらは欠損値代入の Out-Of-Bug (OOB) 誤り率を最小化するように最適化した。最適なハイパーパラメタの元で入力 データおよび教師データ(着目する変数のうち非欠損セル)を森(予測器)に学習させ,学習済みの森による着目する変数の欠損セルの予測値(10 回の独立な予測のうち最瀕値)を欠損値に代入 した。

## 代入結果の評価

選択した変数群のうち、欠損値を含む変数全てについてそれぞれ、RF 法による欠損値代入を 行った。残る問題は、そのような代入が誤っていないかである。各変数で誤って代入したセルの期 待値(期待誤代入数と呼ぶ)を見積もり、期待誤代入数が大きすぎる変数は、その後の統計解析か ら除外するのが適当であろう。

期待誤代入数の推測には OOB 誤り率を用いる。RF 法において OOB 誤り率とは、単位セル当たりの予測の誤り率の平均である。OOB 誤り率に欠損セル数を掛ければ、着目する変数において

欠損セル全てのうち誤って代入したセル数の期待値(すなわち期待誤代入数)の推定値が得られる。図 2 は上記の RF 法による欠損値代入における期待誤代入数の推定値の分布である。

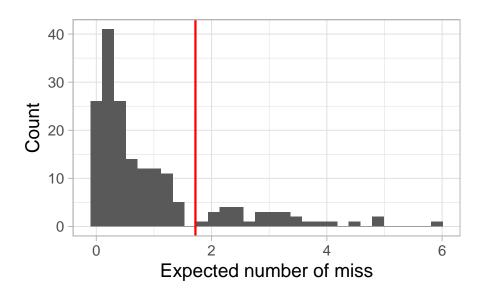


図 2: 期待誤代入数の分布。赤線は172 セルのうち1%の閾値。

343 の代入された変数(すなわち欠損値を含む変数)のうち, WNAI143, WNAI175, WNAI180, WNAI223, WNAI245, WNAI289, WNAI295, WNAI304, WNAI334, WNAI336, WNAI343, WNAI355, WNAI361, WNAI362, WNAI368, WNAI374, WNAI378—381, WNAI385, WNAI387, WNAI392—396, WNAI399, WNAI402, WNAI420, WNAI422 を除外した。これらの変数では期待誤代入数の推定値が172社会のうち1%より大きく(つまり2社会以上で誤って代入)なる。最終的に312変数を除外せず残すことができた。これらの変数は誤代入数の推定値が1セル以下である。

## おわりに

本稿では RF 法を用いた欠損値代入の一例を紹介したが、RF 法は数ある欠損値代入方法の中でも最も基本的な手法の一つであり、RF 法より高精度とされる手法はいくつかある(たとえば勾配ブースティング)。また本稿では WNAI データセットという 1 標本しか検討していない。客観的に欠損値代入手法を評価したければ、さまざまな標本を用いた複数手法の比較が必要だろう。

## 参考文献

Beheim, B., Atkinson, Q., Bulbulia, J., Gervais, W. M., Gray, R., Henrich, J., · · · Norenzayan, A., et al. (2019, May 2). Corrected analyses show that moralizing gods precede complex societies but serious data concerns remain. PsyArXiv. doi:10.31234/osf.io/jwa2n

- Breiman, L. (2001). Random forests. Mach. Learn., 45, 5–32. doi:10.1023/A:1010933404324
- Jorgensen, J. G. (1980). Western indians: Comparative environments, languages and cultures of 172 western american indian tribes. W. H. Freeman.
- Mathew, S., & Perreault, C. (2015). Behavioural variation in 172 small-scale societies indicates that social learning is the main mode of human adaptation. *Proc. R. Soc. B*, 282, 20150061. doi:10.1098/rspb.2015.0061
- Whitehouse, H., François, P., Savage, P. E., Currie, T. E., Feeney, K. C., Cioni, E., · · · Baines, J., et al. (2019). Complex societies precede moralizing gods throughout world history. Nature, 568, 226–229. doi:10.1038/s41586-019-1043-4

## Missing value imputation in a study of ethnographic data analysis

## Mitsuhiro Nakamura Meiji University

Abstract: In general, data may contain missing values. In particular, archaeological or ethnographic datasets contain many. Therefore, missing value imputation techniques are important for the fields. In this article, I introduce a case study of missing value imputation for an ethnographic dataset using random forests with language family classification (vertical) information and geographical neighborhood (horizontal) information in addition to the variables in the dataset. I constructed a language family classification tree of the societies recorded in the dataset by using a language database called Glottolog. The best partitioning of the tree for predicting each variable helps reducing the prediction errors of random forests. I also used k-NN prediction of each variable using distance information between societies (in longitude and latitude). This also contributed to improving accuracy of missing value imputation.

## 縄文人骨ゲノム解析から見えてきた東ユーラシア大陸への ホモ・サピエンスの拡散

太田 博樹

東京大学・大学院理学系研究科・生物科学専攻

#### 1. 序説

出アフリカ後、約6万年の間に、ホモ・サピエンスはユーラシア大陸の広大な地域ほぼ全てに 拡散した1。現在の東アジア人類集団と関係する可能性のある最も古い人骨は、中国東部の田 園洞で見つかった約4万年前の標本2で、ゲノム解析もおこなわれている3。ホモ・サピエンス のユーラシア大陸の東側への拡散ルートについては、ヒマラヤ山脈以北と以南のルートが考え られるが 1,4-6、現代ユーラシア人類集団のゲノム解析の結果は、もっぱらヒマラヤ以南のルー トを示している <sup>7-8</sup>。一方、考古学的データは、北ルートの存在を強く示しており、その一部は 東ユーラシア大陸の端に存在する日本列島にも到達している。日本列島で最も古い後期旧石器 時代の石器は約3万8千年前にさかのぼり、中央シベリア・バイカル湖周辺を起源とすると考 えられる細石刃は、北海道では約2万5千年前、本州では約2万年前のものが見つかっている <sup>9</sup>。この現代人のゲノム情報と考古学データとの矛盾を理解するには、後期旧石器時代の古人骨 のゲノム解析をおこなうことが最も望ましい。しかし、日本列島の後期旧石器時代の遺跡から は、ほとんど古人骨が見つかっていないのが現状である。一方、約1万6千年前から始まる縄 文文化を担った人々(ここでは縄文文化に分類される考古遺物を携えた人々を「縄文人」と呼 ぶ)は、後期旧石器時代から日本列島に住んでいた人々の直接の子孫であり、最終氷期の終焉 とともに、東ユーラシア大陸の人類集団から孤立したと考えられている 9-12。縄文人が後期旧 石器時代人の直接の子孫であるということ自体、検証が必要な仮説であるが、こんにちまでに 数多くの縄文人骨が発掘されている状況のもと、縄文人ゲノム解析は東ユーラシア大陸におけ るホモ・サピエンスの移住史に、重要な情報を与えることが期待できる。

古い人骨など過去の生物遺物から抽出した DNA(ancient DNA)を、次世代方シークエンサ(Next Generation Sequencer: NGS)をもちいて分析する研究分野は「古代ゲノム学 / Paleogenomics」と呼ばれている。私達は 1990 年代、この分野の創成期から日本列島から発掘される古人骨の DNA 分析をおこなってきた <sup>13</sup>。しかし、温暖湿潤な気候の上、火山列島であるがゆえの酸性土壌が災いし、日本の古人骨では DNA 分子の保存性が悪く、古代ゲノム解析が困難であることが知られている。私達の研究グループは、2010 年頃から愛知県の保美貝塚遺跡やその周辺の遺跡から出土した縄文人骨を中心に、DNA 抽出をおこない、汎用 NGS 機種である MiSeq によるプレスクリーニングをおこなってきたが、多くの縄文人骨で Map 率(抽出 DNA 中のヒト内在 DNA の割合)は、0.01~0.10%程度と非常に低いものであった。しかし、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)では、マップ率が2.6%と高い結果を得た。そこで、この人骨、IK002、の側頭骨錐体(残存 DNA 量の割合が高いことが報告されている)から、あらためて DNA 抽出をおこない、上位機種である HiSeq でゲノム解読をおこなったところ、ドラフト配列解読(1.85x カバレッジ)を達成した(1.0x カ

バレッジとは、約30億塩基対のゲノムを平均1回読むデータ量)。この伊川津縄文人ドラフト配列を、コペンハーゲン大学の研究チームと共同で、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解析した結果を発表した14。

今回は、伊川津縄文人 IK002 のドラフト全ゲノム配列を詳細に解析することにより、(1) 縄文人は後期旧石器時代人の直接の子孫か、(2) 縄文人には、北ルートでユーラシア大陸の東端にたどり着いた人々の遺伝的影響が検出されるか、を検証した。

#### 2. 結果

IK002 と現代東ユーラシア人類集団および過去の東ユーラシア人のゲノムデータにもとづく系統樹を構築した。この最尤法系統樹には、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ゲノムデータと、中央シベリア・バイカル湖近くのマルタ遺跡出土人骨(約2万4千年前)のゲノムデータを含んでいる。もし IK002 が北ルートのゲノムを多く引き継ぐ場合、系統樹ではマルタ遺跡出土人骨と近い枝に位置するだろう。反対に IK002 が南ルートのゲノムを多く引き継ぐ場合、系統樹ではホアビニアン人骨と近い枝に位置すると予想される。系統樹を構築した結果は後者だった。マルタ人骨とホアビニアン人骨が分岐した後、ホアビニアン人骨の枝のすぐ内側で田園洞人骨が最初に分岐し、つづいてネパールの少数民族・クスンダが分岐し、その次ぎに IK002 が分岐した。現代の東アジア人、北東アジア人(東シベリア人)、アメリカ先住民は、さらにその内側で分岐した。すなわち、IK002 のみならず現代の東ユーラシア人類集団(東アジア人、北東アジア人)およびアメリカ先住民が、南ルートのゲノムを主に受け継いでおり、東南アジア人類集団と別れた後に分化した集団であることが明らかになった。

つづいて、IK002 と現代東ユーラシア人類集団および過去の東ユーラシア人へのマルタ人骨からの遺伝子流動(混血)の痕跡を D-test と呼ばれる統計解析で確かめた。D-test とは、現生人類のゲノムにネアンデルタール人のゲノムが 1~4%存在する(すなわち過去に両者は混血していた)ことを示した論文 <sup>15</sup>でもちいられた統計量である。その結果、現代北東アジア(東シベリア)人類集団へは、マルタ人骨からの遺伝子流動が有意に示された。しかし、現代東アジア・東南アジア人類集団への、マルタ人骨からの遺伝子流動は有意に検出されず、IK002へも、マルタ人骨からの有意な遺伝子流動は示されなかった。すなわち、北ルートのゲノムの混血の影響は検出されなかった。

これらの解析結果から、東ユーラシア大陸の人類移住史について、なにを、どこまで、言えるのだろうか?まず(1)IK002の祖先はヒマラヤ山脈以南のルートを通ってきた人々であったと言える。しかし、他の縄文人の個体については、調べてみなくてはわからない。ただし、現在までに解析に十分なカバレッジのゲノム配列が報告されているのは、伊川津縄文人の他に船泊縄文人 16 があるが、IK002 は船泊縄文人の2 個体とゲノムが非常に似ていることが分かっている 16 ので、いまのところ、縄文人の間での差違は検出できていない。また(2)IK002にはヒマラヤ山脈以北のルートを通ってきた人々の混血の影響について、北ルートの代表をマルタ人骨とした場合、統計学的に有意には見つからなかったと言える。しかし、この地域のこの時代からは、マルタ人骨しかゲノム解読データが存在しないので、今後、他の個体のゲノム

を解読したら、混血した結果が出てきてもおかしくない。原理的に、現在生きている人々のゲ ノムには、祖先全員のゲノムが残っているわけではない。現在生きている個人の確実に血縁関 係のある祖先の一人でも、現在のその個人に、その祖先のゲノムがまったく伝わらない場合も ある。以上の点に注意してデータ解釈をする必要がある。

#### 3. 結論

IK002 の古人骨ゲノム解析の結果から言えることは、以下の通りである。

- ・IK002 の祖先は、 ヒマラヤ山脈以南のルートを通ってきた人々の子孫であった。
- ・IK002 には、ヒマラヤ山脈以北のルートを通ってきた人々の混血の痕跡は見つからなかった。
- ・しかし、これらの結果は IK002 という個体について言えることで、すべての地域・時代の縄文人については、言えない。今後、より多くの縄文人骨のゲノム解析を進める必要がある。
- ・IKOO2 の祖先の移住ルートは、南ルートと結論づけられたが、この「南ルート」とは、 ヒマラヤ山脈以南の東ユーラシア大陸への移住ルートという意味で、日本列島への移住 ルートを意味するものではない。日本列島への移住ルートについては、今後、列島内の 様々な地域の縄文人骨を分析することによって、明らかにできることが期待される。

#### 4. 参考文献

- <sup>1.</sup> Bae et al., (2017). On the origin of modern humans: Asian perspectives. *Science*. 358. Available at: http://dx.doi.org/10.1126/science.aai9067.
- <sup>2.</sup> Shang et al., (2007). An early modern human from Tianyuan Cave, Zhoukoudian, China. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104, 6573–6578.
- <sup>3.</sup> Fu et al., (2013). DNA analysis of an early modern human from Tianyuan Cave, China. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 110, 2223–2227.
- <sup>4.</sup> Pope and Terrell (2008). Environmental setting of human migrations in the circum-Pacific region. *J. Biogeogr.* 35, 1–21.
- <sup>5.</sup> Kaifu et al., (2015). Modern human dispersal and behavior in Paleolithic Asia. In Emergence and diversity of modern human behavior in Paleolithic Asia (Texas A & M University Press College Station), pp. 535–566.
- <sup>6.</sup> Reyes-Centeno et al., (2015). Testing modern human out-of-Africa dispersal models and implications for modern human origins. *J. Hum. Evol.* 87, 95–106.
- <sup>7.</sup> HUGO Pan-Asian SNP Consortium (2009). Mapping human genetic diversity in Asia. *Science.* 326, 1541–1545.
- 8. Jeong et al., (2016). Long-term genetic stability and a high-altitude East Asian origin for the peoples of the high valleys of the Himalayan arc. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 113, 7485–7490.
- <sup>9.</sup> Kaifu et al., (2015). Emergence and Diversity of Modern Human Behavior in

- Paleolithic Asia (Texas A&M University Press).
- <sup>10.</sup> Habu (2004). Ancient Jomon of Japan (Cambridge University Press).
- <sup>11.</sup> Lambeck et al., (2002). Into and out of the Last Glacial Maximum:sea-level change during Oxygen Isotope Stages 3 and 2. *Quat. Sci. Rev.* 21, 343–360.
- <sup>12.</sup> Nakagawa et al., (2005). Pollen/event stratigraphy of the varved sediment of Lake Suigetsu, central Japan from 15,701 to 10,217 SG vyr BP (Suigetsu varve years before present): description, interpretation, and correlation with other regions. *Quat. Sci. Rev.* 24, 1691–1701.
- <sup>13.</sup> Oota et al., (1995) A genetic study of 2,000-year-old human remains from Japan using mitochondrial DNA sequences. *Am J Phys Anthropol.* 98(2):133-45.
- <sup>14.</sup> McColl et al. (2018) The prehistoric peopling of Southeast Asia. *Science*. 361(6397):88-92.
- <sup>15</sup> Green et al. (2010) A draft sequence of the Neandertal genome. *Science*. 328(5979):710-722.
- <sup>16</sup> Kanzawa-Kiriyama et al. (2019) Late Jomon male and female genome sequences from the Funadomari site in Hokkaido, Japan. *Anthropol. Sci.* 127(2) 86-103.

# Dispersal of *Homo sapiens* to the East Eurasian continent as revealed by Jomon genome analysis

Hiroki Oota

Department of Biological Sciences, Graduate School of Science
University of Tokyo

Anatomical modern humans reached Southeast/East Asia by 50,000 ~ 40,000 years ago (kya). However, key questions still remain elusive with regard to the route(s) and the number of wave(s) in the dispersal into East Eurasia. Ancient genomes of the Japanese archipelago, at the edge of East Eurasia, may shed light on the detail picture of peopling to the East Eurasian continent. Here, we analyze the wholegenome sequence of a 2.5 kya individual (IK002) characterized with a typical Jomon culture that started in the Japanese archipelago >16 kya. The phylogenetic analyses support multiple waves of migration, of which the basal lineage of IK002 to the rest of the ancient/present-day East Eurasians examined is likely to represent the lineage of the earliest-wave migrants who went north toward East Asia from Southeast Asia. Furthermore, the D-test has shown no evidence of significant gene flow from Mal'ta into present-day/ancient Southeast/East Asians including IK002. This study highlight the power of ancient genomics with the isolated population to provide new insights into complex history in East Eurasia.

## ゲノム研究からみた現生人類の拡散ルートとその各地点で の年代に関する文献一覧と簡単なコメント

## 高畑尚之 総合研究大学院大学

本報告書は、現生人類の出アフリカとその後に起きた世界拡散に関する古代ゲノムを中心とした研究論文を過去10年間ほどの期間にわたって収集し、一覧できるように取りまとめたものである。全体は151編のゲノム研究と考古学関連の論文からなり、このうち旧人ゲノム関係35編の他は、中東など7つの地域に分類してある。論文は常染色体のゲノム研究が中心で、これまで膨大な蓄積があったミトコンドリア DNA やY染色体に関する研究は少数のレヴュー論文だけを掲載した。また、古代ゲノムと関連した正の選択(例えば、チベット人の高地適応に寄与したデニソワ人由来の遺伝子)に関する論文も多数あるが、このテーマに関するものは少数の例外を除いてここでは対象外とした。

この文献一覧は、もともと低下した短期記憶力を幾分でも緩和するためにメモとして書き始めたもので、発表することを前提としていなかった。とくに、上記の8分類項目のそれぞれでは論文を発表年代順に並べ、かつ重要と思われる論文には若干のコメントを付したが、それはあくまでも自分のためであった。したがって、このようなコメントが他の方にとって有効かどうかは、いまでも定かではない。その上に、きちんとした文章になっていない部分も多い。しかしこれを書き直すには、再度論文を見直すことになりそうなので、このまま修正なしで掲載をお願いすることにした。

論文の内容を最も端的に表わすものは、言うまでもなく著者自身によって書かれた論文題目である。はじめは題目を省いて整理していたが、その重要さと効率の良さに気づき後から追加した経緯がある。これに加えて論文の多くには、元の論文からコピーした図を相当量ペイストした。これも内容をよりよく想起し、確認するためのものである。コピペの仕方にもよると思うが、結果的にこの文献一覧は 600Mb を超えることになった。印刷物ではなくワードで開くと、コピペした説明文も自由に拡大・縮小の上読むことができるし、原図の伸縮も自在である。しかし、印刷物でそうはいかない。小さくて読めない場合には、元の論文を参照していただきたい。

独自に作成したものは、2つの図と1つの表である。図の1と2は、現生人類の初期拡散ルートと東西ユーラシア集団の系統と交雑関係を示す。また表1は、ネアンデルタール人やデニソワ人の旧人古代ゲノムと代表的な現生人類の古代ゲノムを、主な出来事とともに編年史のように作成した。海洋酸素同位体ステージ(MIS)などはゲノムの研究者には

馴染みのないものかもしれないが、ここでは考古学や古気候学との共同作業が不可欠なことからいつでも確認できるようにと思い記載した。MIS は氷河期(偶数)と間氷期(奇数)が繰り返した後期更新世の時代と現生人類の進化を対応づけるのに便利である。とくに、主要な出アフリカ直後の MIS 3 における旧人とのかかわりや世界拡散、あるいは農耕を携えて狩猟採集の小さな社会から大きな社会へ移行した最終氷期(MIS 2)後の大変革など、記憶しやすい。

#### 目次

- 図1 MIS4末の出アフリカと初期世界拡散ルート
- 図2 東西ユーラシア集団史
- 表 1 古代ゲノム研究編年史
- 0. 旧人ゲノム (論文 35 編)

現生人類の出アフリカと交雑の時期(と場所)に関するメルクマール

1. 中東(25編)

出アフリカの出発点としての中東、交雑、基底部ユーラシア、農耕民

- 2. コーカサス、ヨーロッパ、中央アジア(30編) 北回りルートの西終着点としてのヨーロッパ、西ユーラシア集団、完新世のヨーロッパに関するゲノム研究は限定的にリストアップ
- 3. シベリア(13 編)

北回りルートの東終着点としてのシベリヤ、古代北ユーラシア集団、パレオシベリア集団、デニソワ交雑、祖アメリカ先住民、祖エスキモー

4. 南アジア・インド (10編)

南回りルートの中継点、東ユーラシア集団、アンダマン、デニソワ交雑、南北イン ド集団

5. 東アジア (17編)

南回りルートの終着点としての日本、アメリカへの出発点、完新世における揚子江 や黄河流域の農耕民の拡散は含まない

6. 東南アジア (7編)

南回りルートの中継点、ネグリトの起源、ホアビン文化

7. サフル(14編)

南回りルートの終着点としてのオーストラリア、最初のサフル人、デニソワとの 交雑 図1 第二次出アフリカとユーラシア拡散ルート。北回りルート(赤)沿の青丸は古代ゲノムの時期(千年単位)、南回りルート(黒)沿の黒四角は考古遺跡、ネアンデルタール人との交雑は 52 kya で場所はレヴァント、デニソワ人との交雑は東西ユーラシア集団の分離後の東ユーラシア集団の根元(ここでは 46 kya の東南アジアを仮定)、さらにパプアン特異的な交雑や、北回りルート中央南シベリア近辺での交雑の可能性を示唆。ベーリンジア集団は 20-15 kya までに、縄文人は東アジア集団の基底部から 38 kya までに分離、渡来



aDNA
Ust'-Ishim
Oase 1
Tianyuan
Kostenki 14
BuranKaya3A
Goyet Q116-1
Sunghir
Salkhit (mtDNA)
Yana RHS
Vestonice
Ma'lta 1
El Miron
Afontova Gora 3

Northern Route Kara-Bom Tolbor-16 SK mammoth

Southern Route Jebel Faya Jwalapuram Tam Pa Ling Niah Cave Madjebebe 図2 第2次出アフリカ後の集団の分化と交雑。イナズマのマークは旧人との交雑、デニソワ人交雑は非常に異なる3種のゲノム(D0, D1, D2) による。D0 はアルタイ・デニソワ人に近縁、D1 はサフル集団特異的なゲノム、D2 は東ユーラシア集団に広く分布するゲノムであり東アジア、東南アジア、サフル集団が分離する前に浸透した。交雑の場所はモヴィウスラインのあたりを想定。水平の破線は東西のユーラシア集団間のアドミックスチャー(急激な遺伝子流の増加)で、色は遺伝子流の源に一致。シベリア集団と東アジア集団の系統分化と交雑は、リストした Sikora et al. (2019)による。

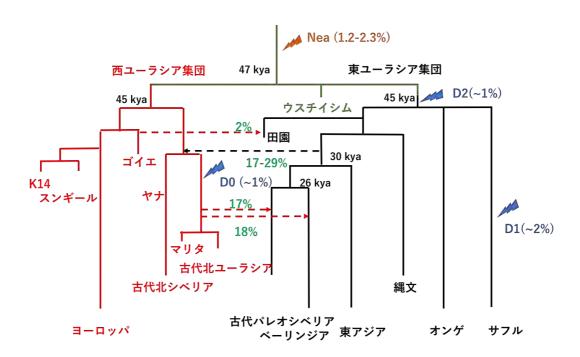


表1 古代ゲノム(旧人+現生人類古人骨ゲノム)編年史(括弧内はおよその推定年代)。核ゲノムの DNA 配列が決定されている古人骨が主。イスラエルのミスリヤ、スフール、カフゼーやモロッコのジェベル・イルードは DNA 抽出不成功。デニソワ洞窟出土のデニソワ3号とデニソワ5号は、それぞれ(アルタイ)デニソワ人とアルタイ・ネアンデルタール人と呼ばれる。

海洋酸素同位体ステ		旧人	現生人類		
ージ (MIS)	出来事	aDNA (kya)	aDNA (kya)		
			モタ (4.5)		
			アイスマン (5.3)		
1(1万 4000 年前)			シュトゥツガルト(7.0)		
			アフォントヴァゴラ(17)		
			エル ミロン (19)		
	最終氷河期		マリタ (24)		
2 (2万 9000 年前)			オストゥーニ (28)		
		後期ネアンデルタール(47-	ヴィエストニッツェ(30)		
		39) :フェルトホーファー1,2、	ヤナ (31)		
		スピ、ゴイエ、レスコテス、メ	スンギール(34)		
		ツマイスカヤ 2、ヴィンディジ	ゴイエ Q116-1 (35)		
	現生人類とデニソワ交雑	+ 33.16, 33.25, 33.26	コステンキ 14 (37)		
	東西ユーラシア集団分裂		田園洞人(40)		
	現生人類とネアン交雑	エルシドロン (49)	オアセ1 (40)		
3 (5万7000年前)			ウスチイシム(45)		
	非アフリカ人ボトルネック	ヴィンディジャ 33.19(65 -50)			
	第二次出アフリカ	メツマイスカヤ 1(70-60)			
		デニソワ 3(76-52)			
4 (7万1000年前)		デニソワ 4 (84-55)			
		デニソワ 11 (118-79)			
	ネアンとデニソワ交雑	デニソワ 5 (130-91)	スフール、カフゼー		
5 (13 万年前)		デニソワ8 (136-106)	(120-90)		
	現生人類とネアン交雑	デニソワ 2 (194-123)			
6 (19.1 万年前)	第一次出アフリカ		ミスリヤ(190-180)		
7 (24.3 万年前)					
8 (30 万年前)	現生人類誕生		ジェベル・イルード (300)		
	ネアンデルタールとデニソ	シマ・デ・ロス・ウエソス			
12(48-42.3 万年前)	ワ分岐	(>430)			

0. 旧人ゲノム:現生人類の出アフリカと交雑の時期(と場所)に関するメルクマール Krings et al. (1997) Neandertal DNA sequences and the origin of modern humans. Cell 90: 19-30

古代ゲノム研究はこの論文あたりから。ネアンタイプ標本(Feldhofer)mtDNA コントール領域の PCR による配列決定。ヒトとの分岐は約 50 万年前。以下では mtDNA 関連論文は限定的にリストアップ

Green et al. (2006) Analysis of one million base pairs of Neanderthal DNA. Nature 444: 330-336

38 kya のヴィンディジャ・ネアンデルタールの 1 Mb 核ゲノム配列(1.3x)。ヒトとの分岐は約 50 万年前と推定

#### Krause et al. (2007) Neanderthals in central Asia and Siberia. Nature 449: 902-904

ウズベキスタン(Teshik-Tash)とアルタイ(Okladnikov)のネアンデルタール mtDNA から、生息領域がヨーロッパから中央アジアに広がっていたことを示す。この広がり時期は、例外的に温暖であった 125 kya 以降(MIS 5 130-71 kya, カスピ海縮小期)との推測



Figure 1 | Geographical range of Neanderthals. The previously known Neanderthal range based on the morphology of fossils is indicated in dark grey; the Neanderthal range based on mtDNA is indicated in light grey. Sites where mtDNA sequences of the Neanderthal type were detected previously are shown as open circles, and the two sites presented in this study are indicated by black dots.

### Green et al. (2010) A draft sequence of the Neandertal genome. Science 328: 710-722

PCR の代わりに初めてハイスループット DNA 配列決定技術を使用。 3 個体のヴィンディジャ(33-16, 33-25, 33-26)の核ゲノム(4 Bb) + エルシドロン、フェルドホーファー、メツマイスカヤ、これらのネアンは現生人類と同程度に類似。 4 集団テスト D(H1, H2; Neanderthal, chimpanzee)の最初の応用例、中東でネアンから祖非アフリカ人集団にゲノム浸透(1-4%)、多くの代謝、認知、骨格発達関連遺伝子領域で適応的

Reich et al. (2010) Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. Nature 468: 1053-1060

デニソワ3ゲノム(1.9x、指骨、2008発見、5-3万年前、この層からルバロアや細石刃)、デニソワ洞窟は28万年前から使用、デニソワはネアンからユーラシア集団への浸透には無関係だが、4-6%のゲノムをメラネシアンに浸透。デニソワ3と同じmtDNA(この時点まで10ネアンの完全、6ネアンの部分mtDNA配列)を持つデニソワ4の歯の形質は、デニソワがネアンとも現生人類とも異なることを示す

Meyer et al. (2012) A high-coverage genome sequence from an archaic Denisovan individual. Science 338: 222-226

Sankararaman et al. (2012) The date of interbreeding between Neandertals and modern humans. PLoS Genet 8: e1002947

LD (Linkage Disequilibrium、連鎖非平衡)を用いてネアンと非アフリカ集団の交雑時期を 65-47 kya と推定。これは、ネアンを含む祖先アフリカ集団の分集団化説よりも、出アフリカ後の交雑説を支持。非混合 LD(共通祖先由来と新人集団のドリフト由来)と混合 LD

Scally and Durbin (2012) Revising the human mutation rate: implications for understanding human evolution. Nat Rev Genet 13: 745-753.

次世代シークエンシングで突然変異率を直接測ると化石から推定した値の約半分になる。期待よりも遅い変異率の人類進化の時間スケールへの関係を議論

新しい突然変異率に基づくいくつかの仮想的な拡散ルート (矢印) と時期、ネアンの 分布 (グリーン)、デニソワの分布 (ブルーグリーン)



Figure 17 (page 18) in the second dissection and dissection of the origin of modern human according to the origin of modern human according to the page 18 (page 18) and page 18

Dabney et al. (2013) Complete mitochondrial genome sequence of a Middle Pleistocene cave bear reconstructed from ultrashort DNA fragments. pnas 110: 15758-15763

これまでは 40 bp 以下の短い DNA フラグメントを増幅、配列決定できなかった。シリコン基板の DNA 抽出法とライブラリー構築法を改良、シマ・デ・ロス・ウエソスの洞窟グマ(>300 kya)の mtDNA 配列決定、この技術改良によって、以後の古代ゲノム研究を加速

Sankararaman et al. (2014) The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans. Nature 507: 354-357

ネアン由来の混合ゲノムの大きさは<100 kb。CRF(conditional random field) 法による 1004 現代人ゲノム中(1000 人ゲノムデータベース)のネアンハプロタイプの同定、適応浸透+病気リスク

Prüfer et al. (2014) The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. Nature 505: 43-49

デニソワ 5 (アルタイ・ネアンデルタール、>50 kya)の完全ゲノム(52x)、両親は半同胞。デニソワ 3 には >0.5%のヨーロッパネアンゲノムの浸透

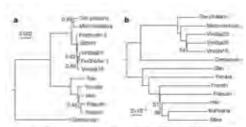
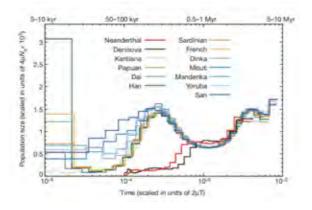


Figure 2 | Phylogenetic relationships of the Altai Neanderthal. a, Bayesintree of mitochondrial sequences of the toe phalans, the Deniaswan finger phalans, six Neanderthals and five pressure-day humans. Posterior probabilities are given for branches whose support is less than one (Supplementary Information section 2b). b, Neighbour-soning tree based on a outsoonal transversion differences among the toe phalans, foor Neanderthals, the Denisswa genome and seven greesent day human indireduals, Bootstrap values are shown in the branches supported by loss than 100% of 1,000 humanap replicates (Supplementary Information section 6).



Vernot and Akey (2014) Resurrecting surviving Neandertal lineages from modern human genomes. Science 343: 1017-1021

379 ヨーロッパ+286 アジアにおけるネアンゲノムは全体で 15 GB(一人当たり 2 3 Mb、ネアン由来セグメントの平均長~57 kb、20%のネアンゲノムに相当(最終的には 35~70%の予想)。ABC モデルを用いて、ネアン交雑は非アフリカ集団の分離の前と後 (アジア集団) に 2 回起きたと結論、しかし時期と場所は未定

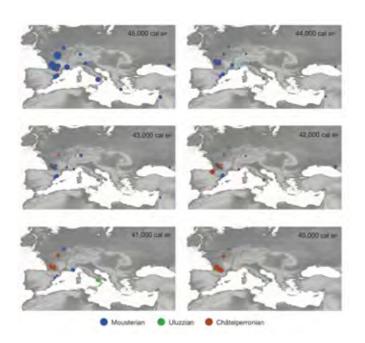
Meyer et al. (2014) A mitochondrial genome sequence of a hominin from Sima de los Huesos. Nature 505: 403-406

シマ・デ・ロス・ウエソス(>430 kya)の 28 体のホミニン (ネアン)、そのうち一体の mtDNA 完全配列はデニソワに近縁

Higham et al. (2014) The timing and spaciotemporal patterning of Neanderthal disappearance. Nature 512: 306-309 (考古)

40 のネアンデルタールとムステリアン遺跡の解析から、ムステリアンは 40kya に終了、またシャテルペロニアンも同時期に終了、ヨーロッパにおける新人の初期遺跡は 2600-5400 年間旧人と重複していることから、遺伝と文化の伝達に十分な時間があっ

た



青と赤:ネアンデルタール、緑:現生人類

Sawyer et al. (2015) Nuclear and mitochondrial DNA sequences from two Denisovan individuals. pnas 112: 15696-15700

デニソワ4 (55 Mb) と8 (265 Mb) の核ゲノムと完全な mtDNA、どちらも大きな特徴ある臼歯、3人のデニソワ集団の多様性は7人のネアンの多様性よりやや高い

Sarkissian et al. (2015) Ancient genomics. Phil Trans R Soc B 370: 20130387 ゲノム革命の技術的基盤と成里概要 および今後の展望 Fske を中心としたスウ

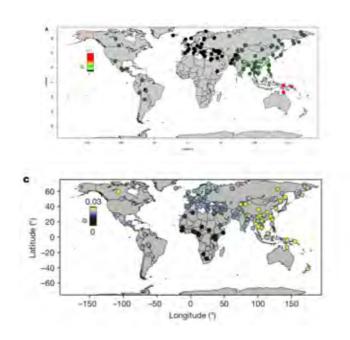
ゲノム革命の技術的基盤と成果概要、および今後の展望。Eske を中心としたスウェーデンのグループが果たしてきた役割は旧人ゲノムに隠れがち

Kuhlwilm et al. (2016) Ancient gene flow from early modern humans into eastern Neandertals. Nature 530: 429-433

第一次出アフリカ(アルタイ特異的新人ゲノム混合、ただしこれはのちの正確なヴィンディジャゲノム Prüfer et al. (2017) によって後期ネアンデルタールにも存在確認)、アルタイと後期ネアンの共通祖先との交雑で、13 kya 以前

Sankararaman et al. (2016) The combined landscape of Denisovan and Neanderthal ancestry in present-day humans. Curr Biol 26: 1241-1247

120 集団 257 人ゲノムにおけるデニソワとネアンゲノム混合率、特に南アジアに注意。デニソワとパプアンとネアンと非アフリカとの交雑時期を 54-44 kya と 60-50 kya と推定、上の図はデニソワ由来ゲノム地図、下の図はネアンデルタール由来ゲノム地図で Mallick et al. (2016)にあるもの



Meyer et al. (2016) Nuclear DNA sequences from the Middle Pleistocene Sima de los Huesos hominins. Nature 531: 504-507

シマ・デ・ロス・ウエソスの核ゲノム、mtDNA と異なり現生人類よりもデニソワとクラスターを作る

Moorjani et al. (2016) A genetic method for dating ancient genomes provides a direct estimate of human generation interval in the last 45,000 years. pnas 113: 5652-5657 組換え時計と世代時間(28 年 in 26-30)、ネアンデルタールの非アフリカ人における共有混合ゲノムセグメントと <sup>14</sup>C 推定年代の相関。例:ウスチイシムではネアン浸透(2回のパルス)は生きていたときより 6.6 kya と 1.3 kya、ヨーロッパ浸透は 47 kya、生きていた時期は 41 kya と 46 kya(<sup>14</sup>C 推定は、43-47 kya)。浸透時期:54-49 kya(図 2 の 44 kya ではないのか? デニソワ混合は 54-44 kya, Sankararaman et al. (2016)も参照)

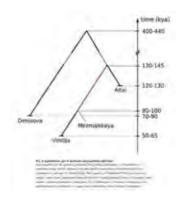
Welker et al. (2016) Paleoproteomic evidence identifies archaic hominins associated with the Chatelperronian at the Grotte du Renne. pnas 113: 11162-11167.

ムステリアンから後期旧石器への移行期であるトナカイ洞窟(Grotte du Renne)のシ

ャテルペロニアン (37 kya) の担い手はネアンデルタールであることを、ZooMS (zooarchaeology by mass spectrometry)、liquid chromatography tandem mass spectrometry (LC-MS/MS), mtDNA、放射性炭素年代測定から示す。現生人類の COL10α1 領域(>146 kb)は旧人ゲノム由来で、特にパプアンで高頻度

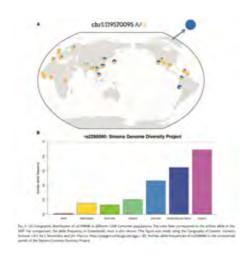
Prüfer et al. (2017) A high-coverage Neanderthal genome from Vindija cave in Croatia. Science 10.1126/science.aa01887

Vindija ネアン (~50 kya、~30x)、アルタイより現生人類に浸透した混合ゲノムにより近い、このため現代人のゲノム探索を行うと 10~20%多くネアンゲノムを同定する。 図の赤の部分から枝分かれした集団が第 2 次出アフリカ後の非アフリカ集団と交雑



Racimo et al. (2017) Archaic adaptive introgression in TBX15/WARS2. Mol Biol Evol. 34: 509-524

Highly pleiotropic (Brown and brite adipocytes、body fat distribution, facial morphology, stature, ear morphology, hair pigmentation, skeletal development)、デニソワ由来、rs2298080、 Simons Genome Diversity Project、HMM-tracts vs. CRF-tracts、デニソワ交雑はアジア( 高頻度;バイカルから Transbaikal を通って移住した北東シベリアの Yakut と Even、および雲南から移住したヒマラヤの Naxi)



### ライヒ(2018) 「交雑する人類」



Enard and Petrov (2018) Evidence that RNA viruses drove adaptive introgression between Neanderthals and modern humans. Cell 175: 360-371.

ネアンデルタールと現生人類は交雑時に、RNA ウイルスを交換したが、ネアンデルータールの浸透ゲノムはこのウイルスに適応していた。この適応はヨーロッパで顕著、ネアンデルタール由来のセグメントは、ウイルスと相互作用するタンパク質で顕著に豊富である、逆にこのようなセグメントから古代の疫病を探ることができる、

下記にあるセグメント化した adaptive introgression を検出する方法は Sankararaman et al. (2014)と同じ

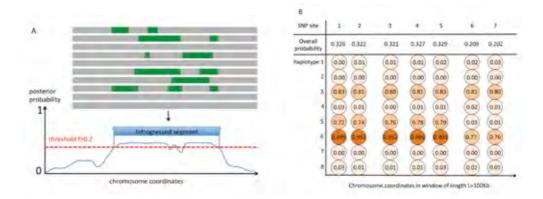


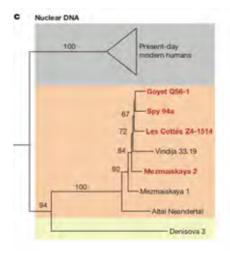
Figure 51, Definition of Introgressed Segments, Related to Figure 1

(A) Green areas depict regions that were inherited from Neanderthals in different individuals from the same population. The population-wide postanor probability of an aftereign inherited from Neanderthals (y axis) is depicted by the blue curve on the graph. The introgressed segment in the figure (blue rectangle) is defined as a genomic region where the posterior probabilities at SNPs exceed the fixed threshold of 0.2. We tolerated that the posterior probability falls translently below the fixed threshold for no more than ten consecutive SNPs (small dent pelow 0.2 in the figure).

(B) Allele-specific estimates of probabilities of Neanderfiel encestry in a genomic window. Light prange. Eaw probability. Owinger moderate probability. Dark orange: high probability. Each round represents a specific eliele and the corresponding probability of Neanderthal encestry estimated by the CRF.

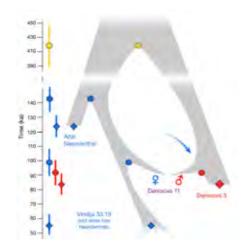
## Hajdinjak et al. (2018) Reconstructing the genetic history of late Neanderthals. Nature 555: 652-656

5 人の後期ネアンデルタールゲノム(les Cottes Z4-1514, Goyet Q56-1, Mezmaiskaya 2, Vindija 87, Spy 94a, 1-2.7x、47-39 kya)



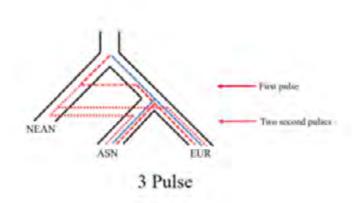
Slon et al. (2018) The genome of the offspring of a Neandertal mother and a Denisovan father. Nature 561: 113-116

デニソワ 11 (父デニソワ+母ネアンデルタール)



Villanea and Schraiber (2019) Multiple episodes of interbreeding between Neanderthals and modern humans. Nat Ecol Evol 3: 39-44

アジア集団はヨーロッパ集団よりも  $12\sim20\%$ ほどネアンデルタール由来のゲノム浸透が多い。単縦な交雑モデル(Green et al. 2010;Prufer et al. 2017)は不整合で、アジアだけでなくヨーロッパも多重交雑(Vernot and Akey 2016; Vernot et al. 2016)の可能性が高い。ウスチイシム(Fu et al. 2014)は 50 kya の交雑、オアセ 1(Fu et al. 2015)は 58-52 kya の交雑を支持(Supervised deep-learning)



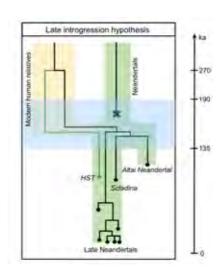
Greenbaum et al. (2019) Disease transmission and introgression can explain the long-lasting contact zone of modern humans and Neanderthals. Nat Comm https://doi.org/10.1038/s41467-019-12862-7

現生人類はユーラシアに拡散する前、中東レヴァント地域で何万年にも渡ってネアンデルタールと安定した接触をしてきた。4.7 万年以後の急速なユーラシア拡散と比べる不思議である。ここでは一つの可能性として、異なる病原菌パッケージとそれに適応的な免疫システムを進化させた両種は、相互に侵入できず安定的な接触領域を維持する。し

かし適応的浸透によって一方(ネアンデルタール)の免疫システムが他方に浸透すると、 この種はドナーとなった種の領域に侵入し、接触領域は不安定化する。数学モデルの解 析

Peyregne et al. (2019) Nuclear DNA from two early Neanderthals reveals 80,000 years of genetic continuity in Europe. Sci Adv 5: eaaw5873

Hohlenstein-Stadel と Sclandia (共に 120 kya) のネアンの核ゲノムは、アルタイよりもヨーロッパの後期ネアンに近く、その連続性を示す。第一次出アフリカおよび現生人類からネアンへの浸透時期は、アルタイと後期ネアンデルターつの共通祖先(>140 kya)で、MIS 6 (190-135 kya、ミスリア洞窟 190-180 kya)に当たる



Rinker et al. (2019) Neanderthal introgression reintroduced functional alleles lost in the human out of Africa bottleneck. BioRxiv

ネアン由来のゲノムには、出アフリカ直後のボトルネックによって消失したアレルを 復活させるものが数十万個ある。このうちネアンで特異的に獲得されたアレル

(NDA) は約10万であるのに対して、ネアンと現生人類の共通祖先集団で多型であり再獲得したアレル (RA) は約20万である。NDAはRAより有害であり、機能も異なる。ゲノムデータを利用した機能解析面でも新機軸がある。

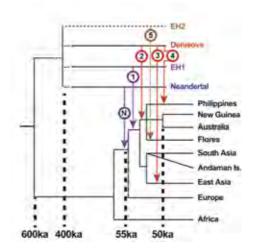


Teixeira and Cooper (2019) Using hominin introgression to trace modern human dispersals. pnas www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1904824116

BIOME4 CO<sub>2</sub> モデル。®は 60-50 kya のネアンとの交雑、①は Mondal et al. (2019) の未知のホミニン (D2) との交雑、③はアルタイデニソワ近縁(D0)との交雑(ただしこれは古代北ユーラシア集団を介しての浸透かもしれない)。第 2 図:②、④、⑤はスンダで起きた交雑。全て 50 kya 以降のことで、マジョドベベやスマトラの Lida Ajer の年代は疑問としている。考古データからデニソワ交雑地域の東端を、スルワシ、フィリピン、フローレスと推測







Cortes-Sanchez et al. (2019) An early Aurignacian arrival in southwestern Europe. Nat Ecol Evol 3: 207-212 (考古)

最西端のヨーロッパ(イベリア半島)はネアンデルタール(ムステリアン)と現生人類(オーリナシアン)の交代時期を決める重要な場所、ジブラルタに近いバホンディージョ洞窟で交代時期を推定すると 45-43 kya であり、現生人類の他の場所での出現と同一時期に当たる

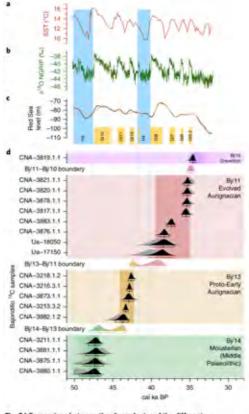
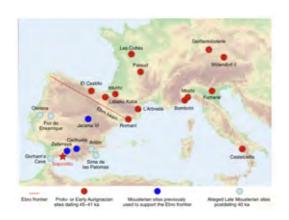


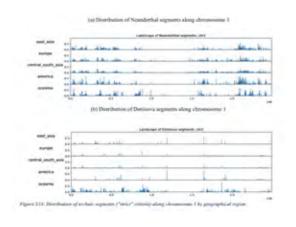
Fig. 3 | Comparison between the chronologies of the different archaeological levels at Bajondillo Cave and a selection of

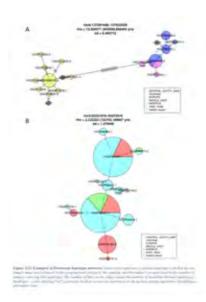
Douka (2019) No hard borders for humans. Nat Ecol Evol 3: 157-158. (考古レヴュー) スペイン、エブロ川以南バホンディージョへの現生人類の移動は遅くとも 43 kya であることを示した Cortes-Sanchez et al. (2019)論文のレヴューであり、東西ユーラシア集団分裂後の急速な拡散を支持。



# Bergstrom et al. (2019) Insights into human genetic variation and population history from 929 diverse genomes. BioRxiv

54 集団からの高精度 929 ゲノム配列。ネアンとデニソワ混合の比較が新鮮、ネアンとの交雑は 1 回、非アフリカ人間のネアンセグメントとの配列の相違( $D_{XY}$ )は非混合領域の相違と同じであり、集団が分化する前に起きた 1 度の交雑の結果を示唆、ただし2 つ以上の複数ネアンハプロタイプがあるのも事実で一個体の交雑の結果ではない。これに反して、デニソワの交雑は複雑、オセアニアは東、南アジアやアメリカ先住民と異なることは、異なるデニソワハプロタイプや $D_{XY}$ から明らか(Figure S21, Table S8が重要)、東アジアはアルタイデニソワに似たセグメントをもつ、カンボジアで見つかったデニソワゲノムは特徴的で 3 つ以上のデニソワ集団の関与が示唆される





Hsieh et al. (2019) Adaptive archaic introgression of copy number variants and the discovery of previously unknown human genes. Science 366: eaax2083

CNVs(copy number variants)もネアンデルタールとデニソワから浸透していることを、系統だって調べた最初の論文、266 SGDP ゲノム配列 + 3 旧人、37 適応的 CNVs のうち、19 は遺伝子浸透、そのうち一つはデニソワからメラネシアへ、もう一つはネアンデルタールから非アフリカ人へ浸透した遺伝子の特性を調べる。メラネシアへの交雑時期を60-170 kya と推定(ネアン浸透は40-120 kya)

デニソワ交雑時期の推定(9 kb) メラネシア重複遺伝子の TMRCA の推定からでは、誤差大? またメラネシアの祖先系は Malaspinas et al. (2016) を仮定

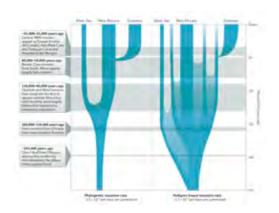


Figure 548. Evidence for supporting Demonstra introgression of the DUP size displication opportungs that in McLanshaus. The McLanshaus-Demonstrat (691.1.2 haptopyrus over based on sammatisms—34 May, where 5-2 Demonstra near over confidently aligned at positions between 864,000 and 927,000 on the assembled Methorisms retained upon Egil SNNy away user called many Fruit-Ryse (4).02 and 127,000 on the assembled Methorisms (and Egil SNNy away user called many fruit-Ryse (4).02 and 12 Binnius short-rend data that vary confidently mapped to the assembled Methorisms (691.2 a cotting DEAGLE (64.4) was used to prince the right SNNy away user in the allette despectation various for the Methorisms Demonstra for the Methorisms for the many first super-s

#### 1. 中東

Armitage et al. (2011) The southern route "out of Africa": Evidence for an early expansion of modern humans into Arabia. Science 331: 453-456 (考古) Jebel Faya (25.119°N55.847°E) に約 125 kya の現生人類による考古遺跡

Veeramah and Hammer (2014) The impact of whole-genome sequencing on the reconstruction of human population history. Nat Rev Genet 15: 155-162E(概説) アフリカのゲノムデータはないが、アフリカ集団に関する記述が多い。ヨーロッパとアメリカ先住民に関するレヴューのみ



右図の網掛けはアフリカ内での集団構造と遺伝子流 最初のヨーロッパ移住(~45 kya)

Pickrell and Reich (2014) Toward a new history and geography of human genes informed by ancient DNA. Trends Genet 30: 377-389

どの地域の集団(例、もはや無交雑の原型を留めた集団としては存在しない古代北ユーラシア集団)の ancestry も単純ではない、ヘテロ接合度とアジスアベベからの距離に負の相関を示すマイクロサテライトデータを serial founder effect とする

Ramachandran et al. (2005) Support from the relationship of genetic and geographic distance in human populations for a serial founder effect originating in Africa, pnas 102: 15942-15947 批判

102.13942-13947 1几十

Ancestry::祖先系譜

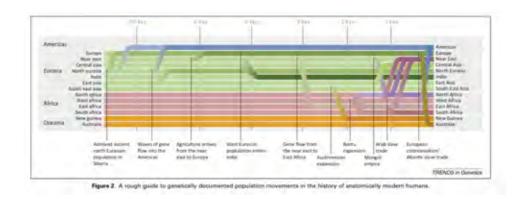
Gene flow: 遺伝子流、the exchange of genes between two populations as a result of

interbreeding

Admixture: アドミックスチャー、a sudden increase in gene flow between two

differentiated populations

Introgression: 異種間浸透、Admixture と明確な区別をつけずに用いられるようになっている。



Kaifu et al. (2015) Summary and Discussion in "Modern human dispersal and behavior in Paleolithoc Asia." Edited by Kaifu, Izuho and Goebel.

東アジアには5万年以前の現生人類に関する確固たる考古学的、古人類学的な証拠は ない

現生人類は 4.5 万年前までに南アジア、東南アジアおよびサフルに拡散 現生人類が東アジアに出現したのは、3.8-4 万年前とやや遅い 南シベリアは東アジアに比べて現代的行動の出現が早く、4.6 万年前に遡る



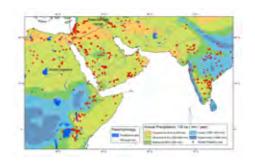
Figure 35.1 Reliable or useful FADs of *H. sapiens* in eastern Asia in calendar years (thousand years ago). Supposed late MIS 3 coastlines are indicated, assuming sea levels 90 m lower than today 1, Site 55 (Dennell et al. 1992). 2, Mehtakheri (Mishra et al. 2013). 3, Fahien-lena, Batadomba-lena (Kennedy and Elgart 1998; Perera et al. 2011). 4, Tam Pá Ling (Demeter et al. 2012). 5, Niah (Reynolds and Barker, chapter 10, this volume). 6, Jerimalai (O'Connor, chapter 15, this volume). 7, Leang Samu (Ono et al., chapter 14,this volume). 8, Nauwalabila, Maraknaniya III OHiscock 2008). Nawarla Gabarnmang (David et al. 2011). 9, Carpenter's Gap, Riwi (Balme 2000; Fifield et al. 2001). 10, Upper Swan, Devil's Lair (Pearce and Barbetti 1981; Turney et al. 2001). 11, Menindee, Lake Mungo (Bowler et al. 2003; Cupper and Duncan 2006). 12, Ivane Valley (Summerhayes et al. 2010). 13, Buang Merabak (Leavesley and Chappell 2004). 14, Kilu (Wickler and Spriggs 1988). 15, Callao (Mijares, chapter 12, this volume). 16, sites of Okinawa (Kaifu et al., chapter 24, this volume). 17, Zhijidong (Wang, chapter 18, this volume). 18, Tianyuandong (Shang et al. 2007). 19, Shuidouggou (Li et al. 2013). 20, sites of South Korea (Bae 2010; Lee, chapter 20, this volume). 21, sites of Kyushu (Izuho and Kaifu, this volume). 24, Tolbor-4 (Giadyshev et al. 2010). 25, Kara-Bom (Goebel, chapter 30, this volume). 26, Kamenka A, Podzvonkaya (Buvit et al., chapter 33, this volume). 27, Yana-RHS (Pittko et al. 2013). FADs in western Asia and Europe are based on (Mellars 2011, Pavlov, et al. 2001); and Global Multi-Resolution Topography synthesis (Ryan et al. 2009).

# Mathieson et al. (2015) Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians. Nature 528: 499-503

主テーマは古代ゲノムを使ってより直接的に自然選択を同定することにあるが、使われた西ユーラシアにはイラン農耕民とヤムナヤ牧畜民との関係、あるいはイラン農耕民の起源に関する部分がある。このイランの寄与は、Broushaki et al. (2016)によって否定されているが、Lazaridis et al. (2016)には引用無し

### Groucutt et al. (2015) Rethinking the dispersal of *Homo sapiens* out of Africa. Evol Anthro 24: 149-164 (考古)

キーとなる出アフリカ最小時期はマジョドベベで >50 kya。UP in Levant from  $\sim$ 47/45 kya。アフリカやアジアの後期旧石器文化以前に、"humans" は東南アジアやオーストラリアに居住し、初期拡散は MP の石器文化と関係。75 kya のトバ噴火を通して南アジアにおけるホミニンの連続性



MP sites の分布(MIS 5)

TABLE 3. Tobulation of the Relative Strength of Fossil and Archeological Evidence of the Presence of Hamo sapiens in Southern Asia and Australia for selected time periods<sup>a</sup>

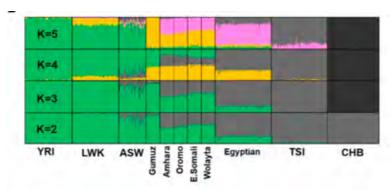
Date (ka)	Levani		Arabia		South Asia		Southeast Asia		Australia	
	Fossil	Arch.	Fossil	Arch.	Fossil	Arch.	Fossil	Arch.	Fossil	Arch
40	+++	1111		1.0		1.448	+++	411	100	++6
50	+	1++		1.4		++	+++	3.5	+	# + +
60	2.2			1.5		1 4 4	0.00			-
76	14.7	111				2.5	100			0.0
100	0.00	10.60		27.4		-1	100		-	-
140		740								-

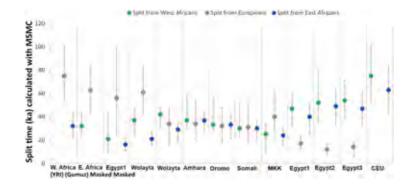
<sup>\*\*\*\*+ =</sup> strong evidence, = r = moderate evidence, + = weak evidence, - = relatively good evidence at absence, gray cell = uncertain/insufficient information to assign to one of these categories. For details see text.

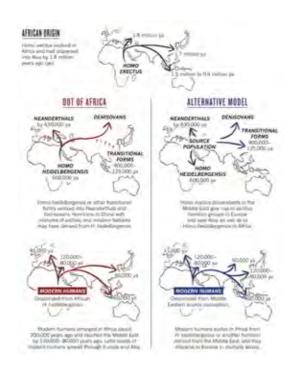
Pagani et al. (2015) Tracing the route of modern humans out of Africa by using 225 human genome sequences from Ethiopians and Egyptians. Am J Hum Genet 96: 986-991

ユニークな論文。第 2 次出アフリカはマンダブ海峡経由(南ルート)かシナイ半島経由 (北ルート) かを判断するために、最近のアフリカへの逆移入領域をマスクした後エチオピアとエジプトのゲノムを非アフリカ人と比較した結果、エジプトの方がエチオピアより 近縁、MSMC によると分岐 (出アフリカ) は 55 kya

LWK と YRI(グリーン)、東アフリカ(黄色)、中東(ピンク)、トスカーナ(灰色) 中国(黒)、ASW(African ancestry in Southwest USA)







Qui (2016) The forgotten continent. Nature 535: 218-220 (考古、概説)

Hofmanova et al. (2016) Early farmers from across Europe directly descended from Neolithic Aegeans. pnas 113: 6886-6891

ヨーロッパ農耕が文化伝達であった仮説への The coup de grace 、エーゲ海両側から 5人 (2-7x, 6-8 kya)、この辺りの人は中石器から新石器にかけて連続性がある、農耕はエーゲ海から地中海沿岸とドナウ沿いに拡散

Broushaki et al. (2016) Early Neolithic genomes from the eastern Fertile Crescent. Science 353: 499-503

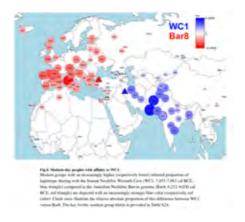
4人のゲノム(7.4 ky BCE, Zagros Wezmeth Cave (WC1), 10x + 10 kya 3人、  $0.6 \sim 1.2x$ )、ザグロス地方(東方拡大の拠点)から 77-46 kya にアナトリア農耕民と分離した集団を発見、パキスタン、アフガニスタン、特にイランの Zoroastrians に近縁、イラン農耕民はネアンデルタール混合ゲノムをもつが、コーカサスの Satsurbliaの 2倍くらい(62%)基底部ユーラシア要素をもつ(残りは古代北ユーラシア要素)、WC1 の直系はイランゾロアスター

イラン農耕民のヤムナヤへの主要な寄与はないとしている (cf. Mathieson et al. 2015)、~8 kya のエーゲ海農耕民がヨーロッパ農耕民の主要な祖先 (Mathieson et al.

### 2015, Hofmanova et al. 2016)



rg, 54 day of Iran with the location of the quoted sites: 1, Hasanhu, 2, Wezmeh cave, 3, Jani, 1, Sarah, 5, Asiah, 6, Ganj Dareh, 7, Sheikhi Abad, 8, Tepe Abdul Hosein, 9, Chogha Golan, 0, Garm, 11, Eart Chiu Sabe, 12, Evilek Asad Morad, 13, Chogha Sefid, 14, Chogha Bonat, 5, Quich Rostan, 16, Tappeh Smap e Chaldrung,

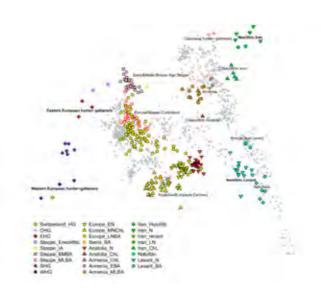


Haplotype sharing: WC1(Iranian Neolithic Wezmeth Cave) vs. Bar8 (Anatolian Neolithic Barcin genome)



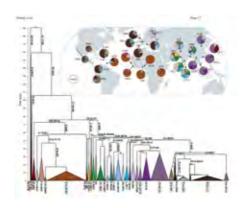
Lazaridis et al. (2016) Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East. Nature 536: 419-424

44 古代中東人ゲノム (12-1.4 BC)、初期中東人のゲノムの 50%は基底部ユーラシア 由来、レヴァントとイラン・ザグロスの農耕民は遺伝的に遠縁で、独自の狩猟採集民 由来、アナトリアの農耕民はヨーロッパへ、レヴァントは東アフリカへ、イランはユーラシステップへ拡散



Poznik et al. (2016) Punctuated bursts in human male demography inferred from 1,244 worldwide Y chromosome sequences. Nat Genetics (2016) 48: 593-599

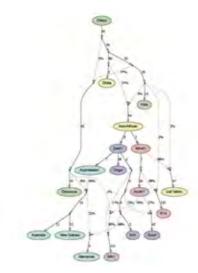
1244 Y 染色体(1000 GP, 4.3x)、60,555 biallelic SNVs、 $0.76 \times 10^{-9}$ /bp/yr、TMRCA of Y =~190 kya、TMRCA of all non-Africans = ~76 kya、第 2 次出アフリカ時の拡大 = 50-55 kya とアフリカ・アジア遺伝子流 = 50-80 kya、ウスチイシムとオアセの Y は NO 型、男性人口爆発は分散増を引き起こしたイノベーションを伴う



Lipson and Reich (2017) A working model of the deep relationships of diverse modern

#### human genetic lineages outside of Africa. MBE 34: 889-902

123K SNPs と Simons データ、13 グループ(Mamanwa フィリピンネグリト、Surui ブラジル、Ami 台湾原住民など)、東西ユーラシア(分離 > 45 kya)、東アジア、オーストラリア、アメリカ先住民、古代西、北ユーラシア、archaic を含む出発点としてのデモグラフィックモデルを提案。マリタは東アジア要素を持つほかに D0 混合がある、(ウスチイシム、K14、古代北ユーラシア)と(東アジア、オンゲ、オーストラリア)はほぼ3分岐で、出アフリカ後のユーラシア集団の急激な放散例。インドの場合は ANI をモデル化するのが困難。サフールへの早期拡散が本当なら、現在のアジアやオーストラリア人が直接の子孫でない可能性、またオーストラリア人が数%の早期新人のゲノム要素を持つ可能性はある

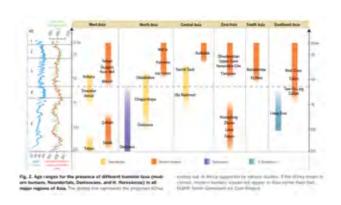


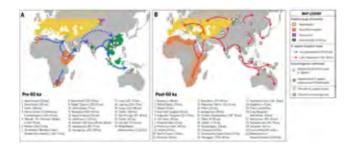
Branch length は f<sub>2</sub> または F<sub>st</sub> で表示 (1000 倍)、混合の割合(点線) は%

Bae, Douka & Petraglia (2017) On the origin of modern humans: Asian perspectives. Science 358: 1269, eaai9067 (考古)

6万年を超える南、東アジアにおける多重拡散およびルート。1. MIS 3 (60 kya) における単一拡散(主として、遺伝データ)、2. MIS 5 における多重拡散(図 a、2%パプアンゲノムは>60 kya の集団より Pagani et al. 2016)、3. MIS 5 における単一拡散(不支持)、4. MIS 3 における多重拡散(> 60 kya データがなければ)。北ルート:シナイ、ネゲフ、レヴァント、南ルート:アフリカの角、Bab al Mandab、イエメンーオーマン、ペルシャ湾、インド洋沿岸、スンダ、サフール;またはシナイ、アラビア、東南アジア。FAD (First Appearance Datum): 44 kya (ヨーロッパ)、60-40 kya (オーストラリア)、40 kya (日本)、50-45kya (シベリア、ウスチイシム)、32 kya (北緯 60 度以北シベリア)、初期の石刃や細石刃技法は東南アジアでは見られない





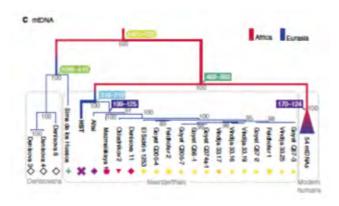


Terhorst et al. (2017) Robust and scalable inference of population history from hundreds of unphased whole genomes. Nat Genetics 49: 303-309 (SMC++) 東西ユーラシア集団の分裂 (47 kya)

Posth et al. (2017) Deeply divergent archaic mitochondrial genome provides lower time boundary for African gene flow into Neanderthals. Nat Commun |DOI:

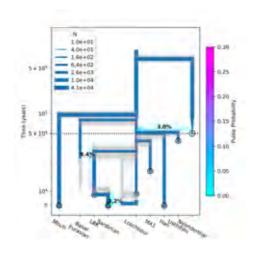
10.1038/ncomms16046|www.nature.com/naturecommunications

ネアンの mtDNA がデニソワよりも現生人類に近縁であることは、10 万年以上前のアフリカ人からネアンへのゲノム浸透であるとされる。Hohlenstein-Stadelの完全 mtDNA を決定したところ、他のネアン mtDNA とは 27 万年前を示すので、交雑はこれ以前



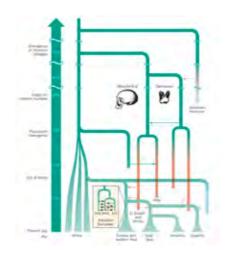
Kamm et al. (2018) Efficiently inferring the demographic history of many populations with allele count data. BioRxiv preprint Mar 23 (multi-population SFS)

基底部ユーラシア集団がヨーロッパ農耕民と交雑した時期(34 kya)と強さ(9.4%) の推定、中国とヨーロッパ分離 = 50 kya、基底部ユーラシアの分離 =  $\sim 80$  kya、ムブチとユーラシア分離 = 96 kya



Neilsen et al. (2017) Tracing the peopling of the world through genomics. Nature 541: 302-310 (概説)

世界拡散とそのルートは主題の一つだが、インド、東南アジア、東アジア、シベリアに 関する項目はない



Groucutt et al. (2018) Homo sapiens in Arabia by 85,000 years ago. Nat Ecol Evol 2: 800-809 (考古)

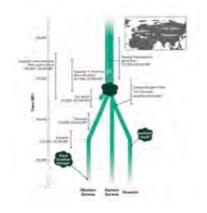
アラビア半島における新人の出現は 95~86 kya (Al Wusta-1)

Hershkovitz et al. (2018) The earliest modern humans outside Africa. Science 359: 456-459 (考古)

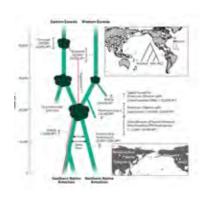
ミスリヤ(194-177 kya)、カフゼーとスフール(120-90 kya、唯一の+++信頼性)、 Manot 洞窟(60-50 kya)、Posth et al. (2017) > 200 kya 出アフリカ

Skoglund and Mathieson (2018) Ancient genomics of modern humans: The first decade. Annu Rev Genome Hum Genet 19: 381-404(概説)

第 2 次出アフリカとユーラシア集団の分離時期に関する確証的データ(突然変異の確定、非アフリカ人分岐はネアン浸透以後+デニソワ浸透以前(44-50 kya)、ウスチイシム+コステンキ+田園、基底部ユーラシア集団)



シベリヤ、アメリカ先住民はマリタよりも 18 kya アファントヴァゴラ 3 に近縁。アメリカ系統(> 14.5 kya)は LGM 後の可能性、アメリカン・サイベリアン分岐=~20 kya?

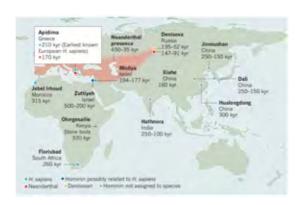


Harvati et al. (2019) Apidima Cave fossils provide earliest evidence of *Homo sapiens* in Eurasia. Nature <a href="https://doi.org/10.1038/s41586-019-1376-z">https://doi.org/10.1038/s41586-019-1376-z</a> (考古)

出アフリカ(>210 kya)、ギリシャ・アピディマ洞窟(> 170 kya ネアンデルタールと 共に)

Delson E. (2019) An early modern human outside Africa. <a href="https://doi.org/10.1038/d41586-019-02075-9">https://doi.org/10.1038/d41586-019-02075-9</a> (考古)

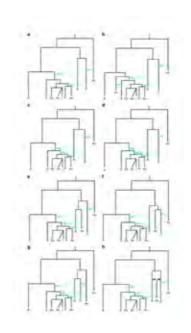
アピディマ1(現生人類) > 210 kya、サイエンスに批判あり

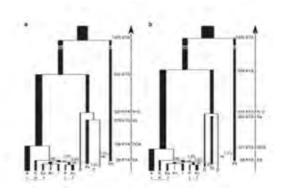


Mondal et al. (2019) Approximate Bayesian computation with deep learning supports a third archaic introgression in Asia and Oceania. Nat Commun 10:246|https://doi.org/10.1038/s41467-018-08089-7

SFS を DL (deep learning) によって圧縮、Summary Statistics (SS)-DL として ABC に用いる。ABC-DL はモデル H を支持。アジアグループへのデニソワ浸透は D2 で

あり、デニソワ3とはネアンほども異なることと一致、サフルへの浸透はD1, Xe を考慮しないモデルの事後確率は $\sim 0$ 





モデル F と H、Xe はデニソワ D 2 に対応、インドやアンダマニーズの位置に注意。東西ユーラシア = 58 kya、アジア vs パシフィック=47kya、Xe 出現は 300 kya (cf. Jacobs et al. (2019)の D 2 分岐推定年代は 365 kya) などは全体的にやや古い

Haber et al. (2019) A rare deep-rooting D0 African Y-chromosomal haplogroup and its implications for the expansion of modern humans out of Africa. Genetics 212: 1421-1428

DE-M145=YAP+系統(アジア起源かアフリカ起源かの論争) $\rightarrow$ D-M174+E-M96、 ナイジェリアから新しい DE\*タイプをアフリカ起源の D0 グループと命名、Y 染色 体ハプログループの地理的分布と整合的な出アフリカモデルを提示。ネアンとの交雑 時期を踏まえた出アフリカ時期は 50-59 kya(Fu et al. 2014)であり、この時までに 分集団化したアフリカ集団が維持した C、D(D0 を含む)、FT のハプログループが 出アフリカ

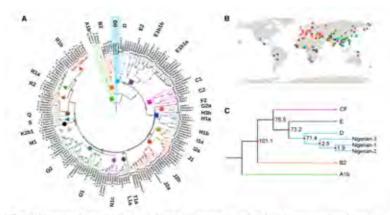


Figure 1.1. Chromosome onlylogeretic tree from workfulder samples. NA A maximum-full-statistical tree of 1.00 Y-chromosome sequences from workfulling productions and support of the production of the production

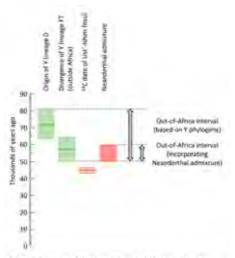
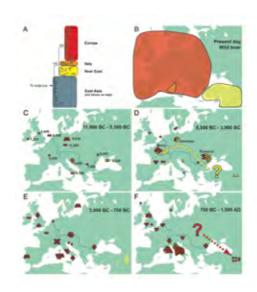


Figure 3. Estimation of the time of the partial-Africa migration incorporating information from Yichsenescenal lineages (green, this work), archaeological dates (brown, Fuler all 2014), and ancient DNA (red, Fuler all 2014).

#### 2. コーカサス、ヨーロッパ、中央アジア

Larson et al. (2007) Ancient DNA, pig domestication, and the spread of the Neolithic into Europe. pnas 104: 15276-15281

ヨーロッパにおける 323 の現在のブタと 221 の完新世のブタの mtDNA (コントール 領域の 80bp 配列) を用いた動物考古学、中東からの導入はあるものの、ヨーロッパでは地元の野生種を独自に家畜化し、のちに逆伝搬している



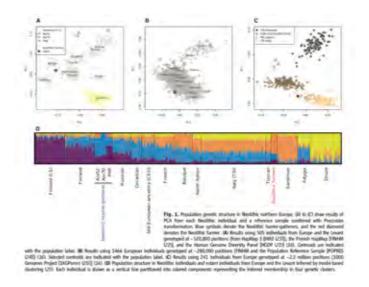
mtDNA ハプロタイプの分布、中東ブタはダニューブ川にそって侵入し、パリ盆地に到しているように見える。

Benazzi et al. (2011) Early dispersal of modern humans in Europe and implications for Neanderthal behaviour. Nature 479: 525-528 (考古)

ヨーロッパ最古の現生人類の歯(イタリア、Grotta del Cavallo)、45-43 kya

Skoglund et al. (2012) Origins and genetic legacy of Neolithic famers and huntergathers in Europe. Science 336: 466-469

5 kya の 3 人のスカンジナビア狩猟採集民(mtDNAV/U)と一人の農耕民(mtDNAH)の 249 million bps、農耕民は現存南ヨーロッパに近縁である一方、狩猟採集民は現存北ヨーロッパ に近縁、北ヨーロッパの農耕は 6 kya からで、1000 年間ほど狩猟採集と共存(接触初期の限定的な gene flow)



Keller et al. (2012) New insights into the Tyrolean iceman's origin and phenotype as inferred by whole-genome sequencing. Nat commun DOI: 10.1038/nocomms1701

アイスマン (海抜 3270m、5,300 kya、46 歳、男、刺青、7.6x、胃と小腸の内容物から最後の食の同定:赤鹿、野生ヤギ、穀物、松、シダ)、褐色の目、O型、乳糖不耐、Yは G2a4-L91 でコルシカやサルデニアに特異的、初期農耕民。完全 mtDNA (Ermini et al. 2008, Curr Biol)は K1ハプログループで、現集団にはないか希。



左腕に注意。胃の位置の特定に難航

Seguin-Orlando et al. (2014) Genomic structure in Europeans dating back at least 36,200 years. Science 346: 1113-1118

37 kya のコステンキ 14、24 kya マリタと同祖的、西ユーラシアと東アジアの分離は 36.2 kya (近すぎない?)

Gamba et al. (2014) Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. Nat Commun :5257|doi:10.1038

8-3 kya の 13 ハンガリアン (2: ~22x, 7:~1x, +4)、内一人はヨーロッパの狩猟採集民

ゲノムであることから、ヨーロッパの最初の農耕民との直接的な接触を示す。鉄器時代にはスッテプの影響、LCT は未選択

Lazaridis et al. (2014) Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. Nature (2014) 513: 409-413

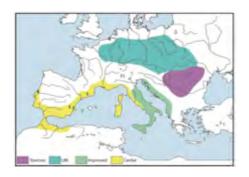
~7 kya ドイツ農耕民(シュトゥッガルト)+8人のルクセンブルグとスエーデンの~8 kya 狩猟採集民+2345 現代人。ヨーロッパは >3 つの祖先集団由来(西ヨーロッパ狩猟最終民+古代北ユーラシア集団+ $\sim$ 44%基底部ユーラシア起源の中東の初期農耕民)

Fu et al. (2014) An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor. Nature 524: 216-291

オアセ1 (42-37 kya) では 6-9% のゲノム (3 つの> 50 cM のセグメント) がネアン 由来であり、4-6 世代前の交雑。子孫集団は絶滅

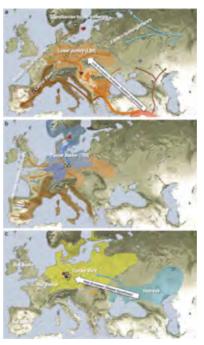
Olalde et al. (2015) A common genetic origin for early farmers from Mediterranean Cardial and Central Europe LBK cultures. MBE 10.1093/molbev/msv181

バルカンからの農耕移入ルートには、地中海沿岸とダニューブ沿 LBK がある。スペインとポルトガルの6古人骨(一人は7.4 kya)から、かなり遺伝的に均一な初期ヨーロッパ農耕民やサルデニアと共通祖先由来



Haak et al. (2015) Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. Nature 522: 207-211

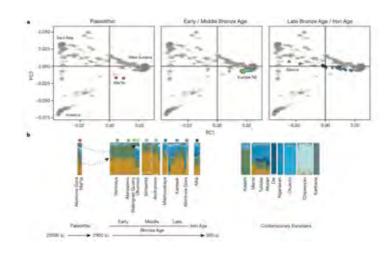
8-3 kya の 69 ヨーロッパ人 40 万 SNPs、(3.8x)+25 発表済みの古代ゲノム+ 2345 現代人、 インド・ヨーロッパ語の起源



a: 初期農耕民の移入 9-7 kya, b: 狩猟採集民の復活 7-5 kya, c:~4.5 kya、白矢印: インド・ヨーロッパ語の移入

# Allentoft et al. (2015) Population genomics of Bronze Age Europe. Nature 522; 167-172

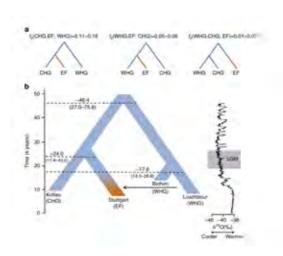
101 古代ゲノム(0.7x、内 19 は 1.1-7.4x)。ユーラシアの青銅器時代(3000-1000 BC)は文化変化の時代、文化伝搬か移住か? インド・ヨーロッパ諸語の拡大、皮膚色変異はすでに高頻度だが、LCT の選択はまだ。ヤムナヤの影響はヨーロッパだけでなく中央アジアにも及ぶ。ヤムナヤは古代北ユーラシア要素をもつ



Jones et al. (2015) Upper Palaeolithic genomes reveal deep roots of modern Eurasians.

#### Nat Commun 6: 8912-8920

LUP (コーカサス 13.3 kya, 14x、スイス 13.7 kya, 9.5x)、Mesolithic (コーカサス 9.7 kya, 15.4x)、コーカサス狩猟採集民(CHG)は西狩猟最終民(WHG)とは 45 kya に分離、また初期農耕民(EF)とは 25 kya に分離。その後青銅器時代にヤムナヤ牧畜民へ寄与。CHG と WHG はそれぞれの地域で 1.3万年にわたって連続。CHG は ANE (古代北ユーラシア)とも異なる第四のヨーロッパ祖集団でもあり、祖北インド集団でもある



Fu et al. (2016) The genetic history of Ice Age Europe. Nature 543: 200-205

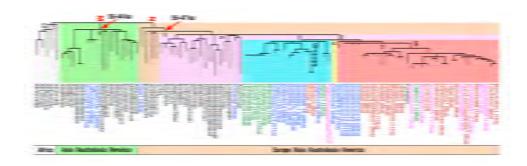
45-7 kya の 51 ユーラシアンゲノム、14 kya  $\rightarrow$  39 kya のヨーロッパにおける 5 大出来事: 5 万年以前の初期拡散、2 万年間に及ぶ最初のヨーロッパ狩猟採集民(オーリニャック文化、> 39 kya)、グラヴェッド文化の拡大(33-22 kya)、マドレーヌ文化の拡大(19-14 kya)、完新世の農耕民の拡散(14 kya)

Mittnik et al. (2016) A molecular approach to the sexing of the triple burial at the Upper Paleolithic site of Dolni Vestonice. PLoS ONE DOI\* 10. 1371/journal.pone.0163019

中央ヨーロッパのグラヴェッド文化の中心、埋葬された3人の性別を X 染色体と常染色体にアラインされた reads 比から推定(これまでは X と Y の比、Skoglund et al. 2013, J Archaeol Sci)、3人(DV13, DV15, DV14)とも男性、しかし reads 数は数万止まりで、集団遺伝学的解析には使えていない

Posth et al. (2016)Pleistocene mitochondrial genomes suggest a single major dispersal of non-Africans and a late glacial population turnover in Europe. Curr Biol 26: 827-833 後期更新世と初期完新世の35 (+20 発表済み)狩猟採集民 mtDNA、現ヨーロッパにはない (現アジアには高頻度である) 主ハプログループ M が LGM 前には見つかる (非

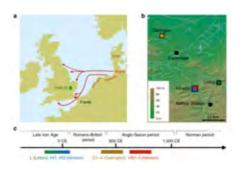
アフリカ集団の 2 大ハプログループは M と N)、LGM~14.5 kya には、M から U ハプログループ集団への入れ替えがあった。>55 kya に単一の出アフリカ、古代 mtDNA の集積としても有用な論文、2.74 x  $10^{-8}$ /site/year



青:LGM 前の狩猟採集民、緑:LGM 後の狩猟採集民、マジェンダ:後期 LGM、 赤:完新世狩猟採集民、、黒:現代人、オアセ1:前 N ハプログループ

Schiffels et al. (2016) Iron age and Anglo-Saxon genomes from East England reveal British migration history. Nat Commun 7: 10408

ケンブリッジ周辺から紀元後 1000 年の 10 古人骨、イギリス東部のゲノムの 38%はアングロ・サクソン由来。古代ゲノムを与えられた系統樹の上に事後確率をつけて位置付ける(rarecoal):www.github.com/stschiff/rarecoal



Hofmanova et al. (2016) Early farmers from across Europe directly descended from Neolithic Aegeans. pnas 113: 6886-6891

ギリシャとトルコの5古人骨(5-9 kya、1.2x-7.1x)、主としてアナトリアとエーゲ周辺の農耕民の移住によるヨーロッパ拡散、アイスマンと祖先共有、初期狩猟採集民との混合は突発的で10%以下だが、中期、後期新石器時代に増加

Haber et al. (2016) Ancient DNA and the rewriting of human history: be sparing with Occam's razor. Genome Biology 17: 1

ヨーロッパの歴史に関するレヴュー

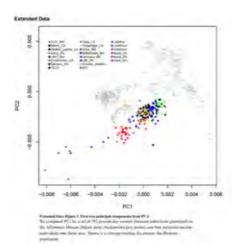
Lazaridis and Reich(2017) Failure to replicate a genetic signal for sex bias in the steppe migration into central Europe. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.170438114 5000 年前以降のステップ牧畜民のヨーロッパへの侵入が、男性に偏っていたとの主張 (Goldberg et al., 2017) に対する反論、すべての常染色体(X 染色体)の SNPs では、ステップ 61 (68)%、アナトリア 31(27)%、狩猟採集民 8(6)%と差はない

Gonzalez-Fortes et al. (2017) Paleogenomic evidence for multi-generational mixing between Neolithic and Mesolithic hunter-gatherers in the lower Danube basin. Curr Biol 1801-1810.

西、中央ヨーロッパでは HG から農耕への移行は、アナトリアからの初期農耕民の移住と共に急激に速やかに起きたが、バルト地域では緩慢で農耕民の遺伝子流は少なかった。ルーマニアの新石器、中石器時代の aDNA から新石器形質の拡散には、demic diffusion の役割よりも、文化伝達が重要な役割を果たした。これは東アジアでも観察される(Siska et al. 2017, Devil Gate)

Lipson et al. (2017) Parallel paleogenomics transects reveal complex genetic history of early European famers. Nature 551: 368-372.

ステップアンセストリーの到着前の 130 ハンガリー、ドイツ、スペイン aDNA を用いたヨーロッパの新石器時代の変革、1.23 million SNPs、demic diffusion はただしいが初期には HG との admixture はあまり起きなかった、その後 local HG ancestry が増加



新石器時代の人は、FEF(First European famers)と WHG(Western hunter-gatherer)の 間のクライン、ALDER 法は未確認

Mathieson et al. (2018) The genomic history of Southeastern Europe. Nature 555: 197-203.

ョーロッパの農業(アナトリアから伝搬、ヨーロッパ南東部で紀元前 6500 年から紀元前 4000 年まで定着、紀元前 5600 年には地中海沿岸からイベリアへ、ダニューブ沿に中央ヨーロッパへ)、225→filtered 216 の南東ヨーロッパ人骨(紀元前 12000~500年、バルカン、ステップ、中部ルーマニア・カルパート盆地、1.24 million SNPs)、 貧富の差大、データ:216 南東部古人骨+274 published aDNA+777 現代人+300 SGDP



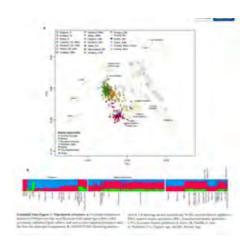
南東ヨーロッパは、ステップ集団が紀元前 2500 年に中央・西ヨーロッパを侵略する まで東西のネクサスとして機能

Genetic ancestry=genetic relatedness to a set of ancestral population ヨーロッパのアンセストリ

中石器時代の EHG+WHG、新石器時代の northwest(NW) アナトリア農耕民、ステップ牧畜民

# Olalde et al. (2018) The Beaker phenomenon and the genomic transformation of northwest Europe. Nature 555: 190-196

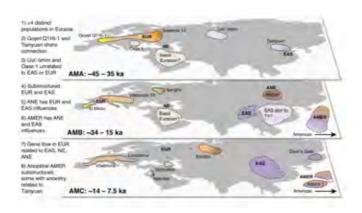
400 (内 226 鐘状ビーカー文化関連)の新石器、銅器、青銅器時代の aDNA(1.23 million SNPs)、紀元前 2750(2500)-2200(1800)の西、中央ヨーロッパ(ドイツ、チェコ;Haak, 2015, Allentoft, 2015, Mathieson 2015)、イギリスではステップ由来の人による拡散だが、イベリヤではそうした関係性はない、Corded Ware Complex (縄目文土器文化)—Early Bronze Age Yamnaya (北中央、北東) vs. Bell Beaker Complex (西、イベリヤ)、目と皮膚の色の変化、乳糖耐性(<3.5 kya)、移住と文化伝播の両方



鐘状ビーカーの3要素:ヨーロッパ中石器 HG (赤)、新石器のレヴァントやアナトリア (青)、ステップに混合した新石器のイラン (緑)

Yang and Fu (2018) Insights into modern human prehistory using ancient genomes. Trends in Genetics 34: 184-196

45-7.5 kya のユーラシア、アメリカ、アフリカで見つかった古人骨の遺伝的研究の概要特に、GoyetQ116-1 (35 kya) と Tianyuan (40 kya) 間の遺伝子交流、ネアンとの交雑 =  $\sim$ 60-50 kya、デニソワとの交雑 = 54-44 kya(オセアニア以外に、フィリピンネグリト、東アジア、アメリカ先住民、南アジア、ヒマラヤで混合ゲノムを確認)



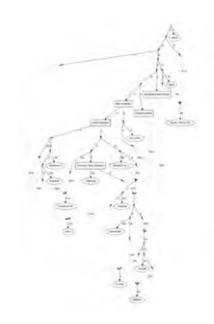
Individues:	Derg	Cincey	Civig	Refu	Major fireta
List - bittiny	47 480-42 580	Plense	42	(0)	Not represented in populations today, used to date Nearderthal admixture.
Owe 1	41 840-37 583	Pominia	0.16	19	Not represented in populations today, Neurodistrial ancestor four to aix generations back.
Timyulo	41 184-39 512	DWI	4.1	(15,12)	Related to Asians, connections to Goyel Q116-1 and some South Americans.
Kossinii 18	38 680-36 260	Plomis	181	(12,12)	Otient indeldust bond to date with class relationship to present- day Europeans.
Goyet Q118-1	25 160-34 631	Debrum	1.05	(13)	Related to Europeans, with convections to Tunyuan from China.
Surger (II)	35 283-29 746	Home	10.75	039	Set of individuals related to Europeans, has connections to both Kalterki 14 and Vestonice 16.
Vietonice 18	30 710-29 310	Cosco Republic	131	100	Related to Europeans, represents widespread population during LGM in Europe
Ostur 1	27 810-27 430	taly	0.24	(13)	Related to Europeans, close relationship to Wetonice 16
Macta I	24 520-24 (90	Flore	1.47	DR.	North European and Asser ancestry. Close reasonable to Native Americans.
El Adiron	16 830-18 610	Spain	1.01	(13)	Related to Europeans, correction to Govel Q116.1, suggesting second European population during LGM.
Atomicva Gene 3	16 930-16 490'	PLIESE.	0.17	(12)	North Euream obsely related to Milita 1. Close relationship to Network Americans.
Vilidruna	11 /10-13 780	law	3.14	100	Related to Europeans, with stronger Nier East connections the older Europeans.
Biczon	15 770-13 560	Switzersond	8.12	(89)	Partitled to Vibinium but also possesses (and Asian connection
Samutala	13.90-13 130	Georgia	1.20	1971	Related to Europeans, but from the Coulomie With Bassi. European ancestry.
Andoli 1	12/707-12 506	is	184	99	Native American institled to present-day Control and South Americans, no extra Transpura connection.
Natiativo (E)	11 640-6760	had	0.62	(M)	Near Easterner with high Basal Eurasian ancestry from the Leward.
Featur	9319-8637	kon	£14	121	Near Easterner with high Bessi Eurasian ancestry and closer to the two Caucissus includuals, Satsurble and Kollan, then Naturans.
Kettes	9890-9555	Dioga	12.2	1801	Related to Europeans, but from the Caucanus with Blassi European ancestry
Karela	M00-7950*	Plumin.	1.05	101	Related to Europeans, but with connection to Maffa 1 and Montana Gonz 3.
Hora (2)	8175-7957	Masei	0.96"	[29]	Related to ancient and present-day Khoe-San in southern Africa
Loschbour	B160-7940	Lisembourg	20	1371	Palatest to Vilabrura but also poweries East Asian connection
La Brane 1	7940-7090	Spain	3.34	(III)	Related to Villabruro Aud also possesses East Assen correction
Kórós 1	7730-7590	Hungary	1.1	(85	Related to Vilabrune but also possesses East Asian connection
Motala 12	7670-7580	Sweden	2.11	1071	Related to Europeans with similar connections as Karelia to Marta 1 and Afontova Gore 3, but weeker.

Lazaridis (2018) The evolutionary history of human populations in Europe. Curr Opinion in Genetics and Development 53: 21-27

ヨーロッパ人類集団史レヴュー

# Lazaridis et al. (2018) Paleolithic DNA from the Caucasus reveals core of West Eurasian ancestry. BioRxiv

コーカサスや中東から LGM 初期に当たる 27-24 kya Dzudzuana (同じ集団の Dzu2 and 3)を配列決定したこと; 186000 SNPs(Dzu2、mtDNA U6)と 91,000 SNPs(Dzu3、mtDNA N)。イタリア Villabruna (~14 kya、ベーリング・アデレート温暖期)、Vestonice 16(~30 kya、グラヴェット文化)、Taforalt (15 kya 7 個体、モロッコ)、Natufian(中東ナトゥーフ)、Dzu は基底部ユーラシア要素を有す



Damgaard et al. (2018) 137 ancient human genomes from across the Eurasian steppes. Nature 557: 369-374

(青銅器時代以降 4000 年の期間にわたる) 137 の aDNAs (1x)、ユーラシア (カザフスタン) ステップ (鉄器時代はスキタイ; 祖先は青銅器時代の牧畜民+ヨーロッパ農耕民+南シベリア狩猟採集民) の集団史、インド・ヨーロッパ語族からテュルク諸語へ

紀元前2世紀の匈奴の最大判図

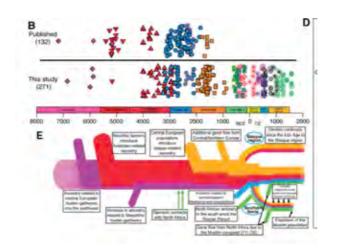


テュルク諸語分布 (北東シベリヤに至る北回りルートではないか?)



Olalde et al. (2019) The genome history of the Iberian Peninsula over the past 8000 years. Science 363: 1230-1234.

271 aDNA (176 <2000 BCE)、~1.2 million SNPs、+1107 古人骨+2862 現代人を合わせて解析、青銅器時代(~2200-900 BCE)にはステップの影響、とくに Y 染色体の置換、バスク(西ヨーロッパで唯一非インドヨーロッパ語を使用、ステップ影響大)、イベリアでは LCT の選択は過去 2000 年



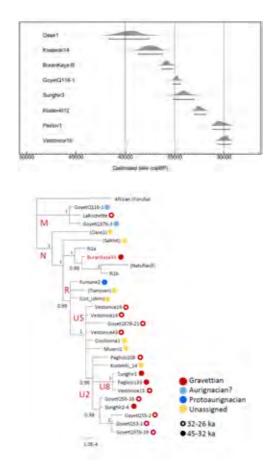
Villalba-Mouco et al. (2019) Survival of Late Pleistocene Hunter-Gatherer Ancestry in the Iberian Peninsula. Curr Biol 29:1169-1177

10人(13-6 kya)、イベリヤの狩猟採集民は、2つの異なるLP集団(イタリアのVillabruna と Magdalenian) 由来レフュジアの交雑による。

オーリナシアン(~34000-26000 年前)→グラヴェティアン(Gravettian、グラヴェット文化)(34000-26000~19000 年前)→マグダレニアン(Magdalenian、マドレーヌ文化)(19000~14000 年前)

Bennet et al. (2019) The origin of the Gravettians: genomic evidence for a 36,000-year-old Eastern European. BioRxiv

クリミヤ半島の Buran-Kaya3A (~36 kya)、グラヴェッド文化の起源と広がり、UP ヨーロッパの集団構造の解明、40 kya 同じ場所にネアンデルタールが居住した考古証拠 (Campanian Ignimbrite 噴火,39 kya)、しかし BuranKaya3A へのゲノム浸透は 3.4%と局所的な交雑を示すものではない。西ユーラシアの祖先系譜は Villabruna(14 kya)に代表されるが、BranKaya3A にはなく AMH のコーカサスを通過した東ヨーロッパ拡散集団の存在、しかし 9000 年後の Dzudzuana は基底部ユーラシアと共通西ユーラシア祖先系譜を有する(最近の東ヨーロッパへの移住?)



mtDNA Bayesian phylogenetic tree



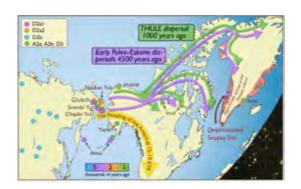
Outgroup f3(BuranKaya3A, test; Mubti)

Sunghir 3, Kostenki 14, Vestonice 16 に近縁で、初期のグラヴェエット文化の担い手

#### 3. シベリア、新世界

Rasmussen et al. (2010) Ancient human genome sequence of an extinct Palaeo-Eskimo. Nature 463: 757-762

古代ゲノム配列決定の最初の例。 $\sim$ 4 kya エスキモー Saqqaq 文化(4.2-3.6 kya  $^{14}$ C、グリーンランド、79% ゲノム、 $20 \times 353,000$  SNPs)、シベリヤから 5.5 kya に移住。 D2a1 mtDNA ハプログループ、Q1a Y ハプロタイプ。東アジア、特にシベリアとベーリング海両端の集団要素。アメリカ先住民やイヌイットとは独立した移動



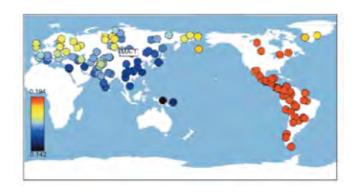
図は Gilbert et al. (2008) Paleo-Eskimo mtDNA genome reveals matrilineal discontinuity in Greenland. Science 320: 1787-1789 より

Reich et al. (2012) Reconstructing Native American population history. Nature 488: 370-374.

52 アメリカ先住民+17 シベリア人+57 の他の集団に関して、36 万 SNPs、アジアから少なくとも 3 波の移動(mtDNA や Y に基づくモデルは 1 波)、アメリカ移住 >15 kya、第一波(First Americans)に加え、第 2 と 3 波はイヌイットとチペワインのアンセストリーに寄与、その後、極東シベリアへ逆移住

Raghavan et al. (2014) Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans. Nature 505: 87-91

First Americans のアンセストリ究明、24 kya マリタ(13x);古代北ユーラシア集団 であり西ユーラシア集団の北東に分布。現西ユーラシア集団とアメリカ先住民と共通 性、アジアとはない、17 kya アファントヴァゴラ(0.1x)はマリタ類似→この地域には LGM を通して居住。ヨーロッパと西シベリアでマリタに対する  $f_3$ でクライン、しかし南一中央シベリアでは共通性がない→LGM 後に東アジアから大量の移住のため

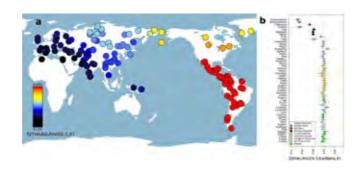


# Raghavan et al. (2014) The genetic prehistory of the New World Arctic. Science 345: 1255832

北アメリカ極地(北アラスカ、カナダ、グリーンランド)は 6 kya から居住、26 人 aDNA、ネオエスキモーはパレオエスキモー (3000BCE- 1300CE、アメリカ先住民と 無関係)と遺伝的、文化的に異なる、イヌイットの祖集団(スーリーThule)でパレオエスキモーを置換(<700 年前絶滅)、スーリーの祖集団としてシベリヤ Birnirk、イヌイットにもデニソワの混合がある

Rasmussen et al. (2014) The genome of a Late Pleistocene human from a Clovis burial site in western Montana. Nature 506: 225-229.

12.6 kya Anzick-1 (男、クロビス、 14.4x、 Y=Q-L54\*(xM3)、 mtDNA=アメリカ先住民特異的 D4h3a)、 マリタと祖先共有、どのユーラシア集団よりもアメリカ先住民と近縁



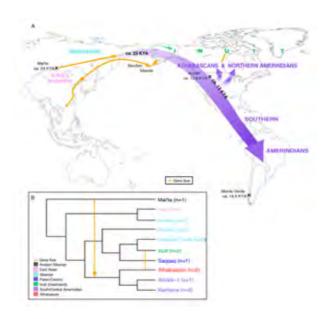
Fu et al. (2014) Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia. Nature doi:10.1038/nature13810

ウスチイシム(45 kya, 42x)、ネアン由来ゲノムは数%だが、セグメントは長くしたがって交雑はこの男性が生きていたより 7000-13000 年前、常染色体、Y 染色体、全mtDNA の突然変異率は 0.4-0.6, 0.7-0.9, 18-32 (単位はいずれも 10-9/site/year)、

全 mtDNA 突然変異率は tip calibration 法を用いた Rieux et al. (2014)(MBE 31: 2780-2792) にある  $21.4 \times 10^{-9}$ /site/year に一致

Raghavan et al. (2015) Genomic evidence for the Pleistocene and recent population history of Native Americans. Science 349: aab3884

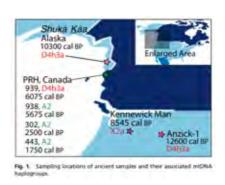
シベリアからの第 1 波 ~ 23 kya、ベーリンジア(シベリヤかアラスカ)滞留 < 8ky、新大陸到着は遅くとも~15 kya、13 kya には二分岐、31 (20x) Americas, Siberia and Oceania+23 aDNA(0.2-6 kya, 0.003x-1.7x)



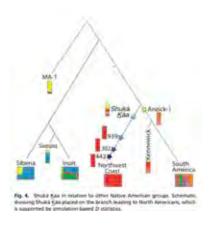
Flegontov et al. (2016) Genomic study of the Ket: a Paleo-Eskimo-related ethnic group with significant ancient North Eurasian ancestry. Sci Rep 6: 20768.

エニセイ川盆地(シベリア中央部)のケットはシベリア最後の狩猟採集民(2000 人未満)、固有のケット語(チュルク諸語からの借用も多)、マリタ・アンセストリー(古代北ユーラシア集団の末裔)、アメリカ先住民との同系性、北西シベリア(ウラル)の民族 Selkups と近縁

Lindo et al. (2017) Ancient individuals from the North American Northwest Coast reveal 10,000 years of regional continuity. pnas 114: 4093-4098

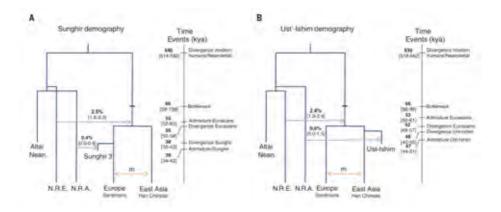


Shuka Kaa の古代北ユーラシア要素またイヌイットは異なる系統に注意



Sikora et al. (2017) Ancient genomes show social and reproductive behavior of early Upper Paleolithic foragers. Science 358: 659-662

34 kya HG、 9 名中 4 名は完全な人骨、男性 4 人スンギール 51-53, 56 (1.11x、-10.75x) の配列、 $N_e = \sim 200$ ,グラヴェット文化と近い。ネアン多重浸透:ウスチイシム、スンギール 3 のそれぞれで。族外結婚 exogamy、近親婚を回避。社会構造が協調や情報伝達の発達に影響

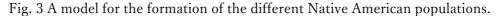


Moreno-Mayar et al. (2018) Terminal Pleistocene Alaskan genome reveals first founding population of Native Americans. Nature 553: 203-207

アラスカ Upward Sun River 古人骨(USR1、11.5 kya、17x)、USR1 は古代ベーリンジアン集団(AB)を代表し、東アジアからは 36 kya に分離。古代北ユーラシア集団からアメリカ先住民への遺伝子流は 25-20 kya (Beringian standstill model)、Ancient Beringian (AB)、northern Native Americans (NNA)、southern Native Americans (SNA)。USR1 は AB に属す



Fig. 2. Possible geographic locations of the USR1 and NNA-SNA splits



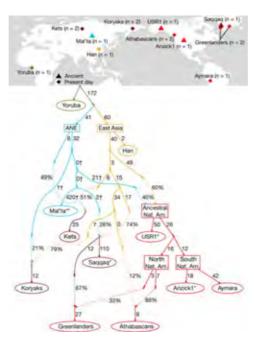
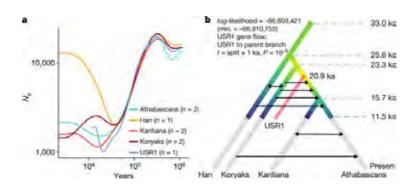
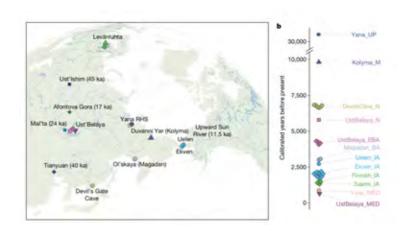


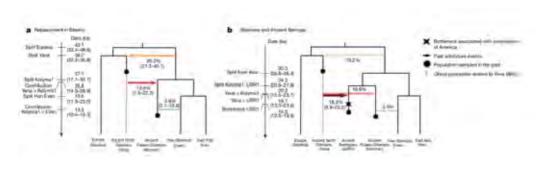
Fig. 4 USR1 demographic history in the context of East Asians, Siberians and other Native Americans.

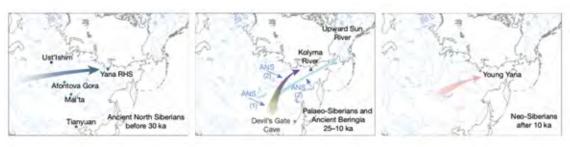


Sikora et al. (2019) The population history of northeastern Siberia since the Pleistocene. Nature 570: 182-188

タイミル半島~太平洋、34 古代ゲノム(31000-600 years ago)。古代北シベリア集団(ANS)、東アジア集団(古代パレオシベリア集団 APS、祖アメリア先住民)、ネオシベリア集団(完新世)、Yana RHS(UP、31.6 kya - LGM までには細石刃)。 Yana RHS(Yana1、Yana 2; 25x, 7x):西ユーラシアから 43 kya に分離、39 kya に 29%東アジア由来の遺伝子流、マリタ(24 kya)は ANS の共通子孫、2% ネアンゲノム、Sunghir(ヨーロッパ UP、34 kya)と類似(広範囲交配ネットワーク)、mtDNA U、Y は Q と R の祖型 P1。Ne = 500、その後 LGM(20 kya)まで考古的空白地帯となるが、この間に祖アメリカ先住民の出現。Kolyma 1(9.8 kya, 14x): 25% ASN と 75%東アジアの混合、Yana よりマリタに近縁、アメリカ先住民に最近縁、APS は東アジアから 30 kya に分離、古代ベーリンジアン(AB、20 kya)。Devil's Gate cave(7.6 kya、6 個体):東アジア由来、バイカル(6.5 kya、0.6 kya、6 個体):古代北ユーラシア → APS、ネオ・サイベリアンによる APS の置換。アメリカ先住民の大半の遺伝的由来は、南中央シベリヤよりも北東シベリア。mtDNA も Y もこのことを示す

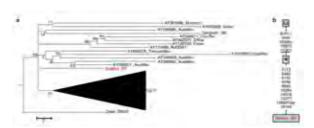






DeViese et al. (2019) Compound-specific radiocarbon dating and mitochondrial DNA analysis of the Pleistocene hominin from Salkhit Mongolia. Nat Commun 10:274|https://doi.org/10.1038/s41467-01808018-8

考古学的にはモンゴルは南シベリアに類似、そのため本論文は東アジアよりもシベリアの項目に位置付ける。Salkhit(サルキート)頭蓋は35-34 kya で、mtDNA はユーラシアン・ ハプログループ N に属す。ただしこの系統は現代人には見られないため、オアセ系統と同様、絶滅したと考えられる。Fu et al. (2013) を比較参照



ルートはアルタイ・ネアンデルタール mtDNA

### 4. 南アジア・インド

Petraglia et al. (2007) Middle Paleolithic assemblages from the Indian subcontinent before and after the Toba super-eruption. Science 317: 114-116 (考古)

74000 年前のトバの大噴火、インドの Jwalapuram 遺跡に見られる MP の連続性から、 当時のホミニンは存続した可能性

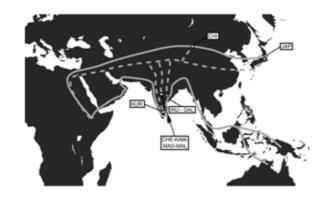
Reich et al. (2009) Reconstructing Indian population history. Nature 461: 489-494 インド人は、祖型北インド集団 (ANI, 西ユーラシア集団系:中東、中央アジア、ヨーロッパ)と祖型南インド集団 (ASI, 古代東アジア集団系、アンダマン) の混合、アンダマンは混合以前に分岐

The HUGO Pan-Asia SNP Consortium (2009). Mapping human genetic diversity in Asia. Science 326: 1541-1545.

~5K SNPs

Ghirotto et al. (2011) Genomic evidence for an African expansion of anatomically modern humans by a southern route. Hum Biol 83: 477-489

111,197 SNPs (50748 genic SNPs vs. 60449 intergenic SNPs)、インド (Kurumba, Chenchu, Kamsali, Madiga, Mala, Irula, Dalit) + Chinese+ Japanese; (データは、Reich et al. 2009 と Xing et al. 2019 から)、9 集団 86 個体、単一または多重拡散を検討、後者を支持。南回りではネアンとの交雑無しにメラネシアまで到達。Genetic distance と geographic distance (個人間と集団間両方)の相関、別のルートもあり得るので、あまり決定的な結論をうるのは困難。例えば東アジアにある論文で単一拡散ルートをとると、明らかに異なる相関をうるはず



Moorjani et al. (2013) Genetic evidence for recent population mixture in India. Am J

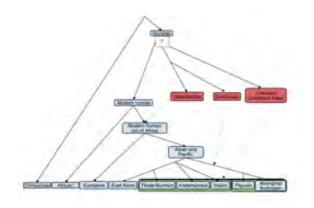
#### Hum Genet 93: 422-438

インドは古代北インド(西ユーラシア集団と関係する ANI)と古代南インド(アンダマンと関係する ASI)集団の時期不明の混合、インド亜大陸の 73 集団からゲノムワイドのデータを LD 解析、混合時期を 1900-4200 年前と推定。西ユーラシアとの移住の可能性は、40-30 kya、農耕の拡大期 9-8 kya からインダス文明(4600 年前)にかけて、4-3 kya のインド・ヨーロッパ語の導入期、の 3 期間

リグ・ヴェーダ賛歌(中央アジア遊牧民インド・アーリア人がインド侵入した紀元前 1700 年頃まで遡る)

Mondal et al. (2016) Genomic analysis of Andamanese provides insights into ancient human migration into Asia and adaptation. Nat Genetics doi: 10.1038/ng.3621

10人のアンダマン+60人のインド人ゲノム解析、アンダマンを含む南アジア、東アジア、東南アジア、サフルの人は第2次出アフリカ単一起源、南と東南アジア集団には未知のホミニンのゲノム浸透一Reichのグループから再現できないとの反論があったが、Mondal et al.が正しい。浸透した未知のホミニンゲノムとは D2 のこと



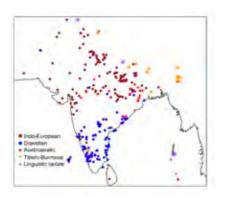
Lazaridis et al. (2016) Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East. Nature 536: 419-424

44 古代中東人 (~12 000- 1400BC)、初期の中東集団は 50%が基底部ユーラシア集団 由来。中東農耕民の南アジア (インド) への影響は、イランの初期農耕民とユーラシア ステップ牧畜民の東方への拡散による

Nakatsuka et al. (2017) The promise of disease gene discovery in South Asia. Nat Genet 49: 1403-1407

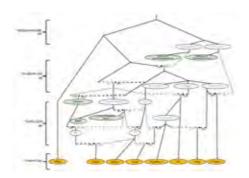
南アジアは 5000 の族内婚グループの集合体、多くが創始者効果を経験、劣性遺伝病の同定のため新たに 230 グループ 1663 サンプルに対して SNP 解析(genotype data)、

IBD=100 世代、IBD スコア=創始者効果の強さ( $3-20\,\mathrm{cM}$  にある IBD セグメントの平均長、サンプルサイズで規格化)



Narasimhan et al. (2019) The formation of human populations in South and Central Asia. Science 365: eaat7487

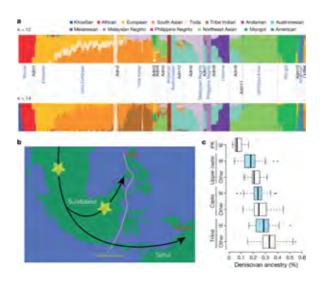
523 古人骨 DNAs、南アジアの主要な祖先系譜は、イランと東南アジアの HG、インダス文明後は南インドの子孫をもつ東南アジア祖集団と交雑、同時に 4000 年前以降は中央アジアに広がったステップの牧畜民とも交雑



BMAC: Bactria Margiana Archaeological Complex in the Bronze Age, AASI: Ancestral
Ancient South Asians

GenomeAsia100K Consortium (2019) The GenomeAsia100K Project enables genetic discoveries across Asia. Nature 576: 106-112

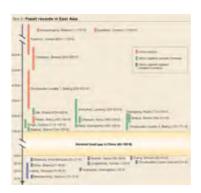
著者には、Jeff Wall, Hie Lim Kim, K. Tokunaga, M. Hammer, Parth Majumder を含む、1739 個体、219 集団、64 国からのサンプルの全ゲノム解析パイロット研究、韓国、日本、中国に加えて、アジア各国のレファレンスゲノムデータセットを作成する目的、



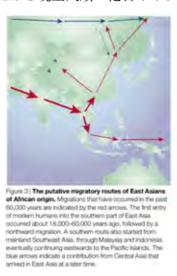
### 5. 東アジア

Li and Su (2000) Natives or immigrants: modern human origin in East Asia. Nat Rev Genetics 1: 126-133 (解説)

特に Y 染色体の解析から、東アジア人のアフリカ起源、東南アジアの多様性は北集団より高く、東アジアの現生人類の最初の(18-60 kya)居留地、北への拡散は LGM 後 (田園と不整合)の可能性。さらにアメリカへも(M130 突然変異共有)、YAP(チベット 43%、日本人 28%、南中国 Yao-Jinxiu 50 %)



中国における archaic と現生人類の化石ギャップ (40-100 kya)

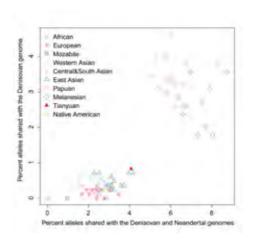


Skoglund and Jakobsson (2011) Archaic human ancestry in East Asia. pnas 108: 18301-18306

Serial founder models の検証と同時に、デニソワと東アジア(特に東南アジア)での 交雑を検出

Fu et al. (2013) DNA analysis of an early modern human from Tianyuan cave, China. pnas 110: 2223-2227.

Tianyuan の mtDNA + 21 染色体( $\sim$ 30 Mb) + 3000 SNPs. Tianyuan はアジアとアメリカ先住民の祖、東西ユーラシア分裂後。 旧人ゲノムを有す。今日まで集団の連続性がある。ネアンのゲノム混合は明白である一方、デニソワは不確かとの結果だが、東アジアにデニソワ混合があれば(Browning and Browning, 2013, Am J Hum Genet)、Tianyuan にもあるはず。ただしこのデニソワゲノムは D2 か D2 と D0 の両方かはわからない



Chen et al. (2015) Agriculture facilitated permanent human occupation of the Tibetan Plateau after 3600 BP. Science347:248-250 (考古)

チベット高原に人が住みはじめたのは 11 kya、農耕による定住は 3.6 kya。EPAS1 の頻度上昇はこの時期以降(デニソワとの交雑はもっと前?・・ライヒ)

Qin and Stoneking (2015) Denisovan ancestry in East Eurasian and Native American populations. MBE 32: 2665-2674

東アジアとアメリカ先住民を含むデニソワ混合集団の道程、2493 個体 221 集団

Jinam et al. (2015) Unique characteristics of the Ainu population in Northern Japan. J Hum Genet 60: 565-571

アイヌを縄文の子孫と仮定すると、日本人は 18%狩猟採集民 (縄文) と 82%農耕民 (弥生) 由来、混合時期は 1600 年前。この時期は最初の農耕民渡来よりかなり後で、社会的な障壁があったことを示唆。

Jeong et al. (2016) Deep history of East Asian populations revealed through genetic analysis of the Ainu. Genetics 202: 261-272

アイヌはすべての東アジア農耕民より基底部、チベットとも無関係、中央シベリアよ

### りも北東シベリア (オーホーツク海沿岸) 集団と関係する

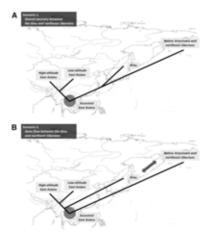


Figure 5 A summary of competing scenarios for the observed exces affinity of the Airu with northeast Siberians. (A) "Scenario 1" propose a shared ancestry between the Airu and northeast Siberians. (B) "Scenario 2" proposes a later gene flow between the Airu and northeas Siberians.

Jeong et al. (2016) Long-term genetic stability and a high-altitude East Asian origin for the peoples of the high valleys of the Himalayan arc. pnas 113: 7485-7490

ACA(Annapurna Conservation Area) の8人 (3.2-1.3 kya) のゲノム (0.04x-7.25x) と mtDNA(D4)と Y 染色体 (O-M117 と D)。文化の変遷は大きいが、遺伝的には東アジア由来で、長期にわたって連続性がある、ACA はシェルパとチベット人に近い。 EPAS1(rs12097901)と EGLN1(rs186996510)。チベットは>15 kya に居住、ACA には 北から移動



Fig. 1. Map of the ACA and sampling locations. The ACA (stark gray), located in the Upper Mustaing of north-central Nepal and bordering Tibet (sheet), is situated between the Annapurna and Deutlagrin Meeds of the main Herilaliyam mountain range, The ACA includes 14 mountains in euges of 6,000 max), and it contains a single major drainage, the Kall Gandaki River, which originates on the Tilestain change. The Ace and CO.

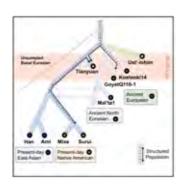
Jeong et al. (2017) A longitudinal cline characterizes the genetic structure of human populations in the Tibetan plateau. PLoS one| https://doi.org/10.1371

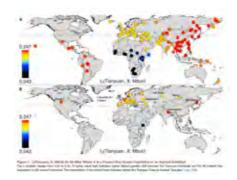
チベット高原(東西 2500km、南北 1000km、米国の 1/4)、338 チベッタンズ、シェルパ(Sherpa, 東の人)、69,000 SNPs (3780 人)、低地の東アジア人とだけ近縁関係

(isolation by distance)、Sherpa と CHG の分岐推定は 2.8 kya と 20 kya と極端な相違

# Yang et al. (2017) 40,000-year-old individual from Asia provides insight into early population structure in Eurasia. Curr Biol 27: 3202-3208

40 kya Tianyuan (TY) 核ゲノム(男子、2.98x、> 2 million SNPs)の解析、TY は現ヨーロッパ人よりも現アジア人に近い、とくに、 $f_3(TY,X;Mbuti)$ を基底部ユーラシアの寄与のない K14, GoyetQ116-1, Vestonice16 と比較しても、TY は東アジアと東南アジアとアメリカ先住民に近縁、ヨーロッパとアジアの分岐は>40 kya、TY は K14 や Vestonice16 よりも GoyetQ116-1 に近いことは、東西ユーラシア集団の分離が他系統的であったこと及びそれ以後にもシベリアを介して遺伝子の交流があったことを示す TY は UP のユーラシア人と同程度( $\sim$ 4-5%)のネアンデルタールゲノムを有する、デニソワゲノムはオセアニレベルの検出はできなかったが、交雑の可能性は否定できない、そのほかの交雑の可能性もある、アメリカ先住民の近縁関係は $\sim$ 5-ロであり、少なくとも 2 集団が移動に寄与

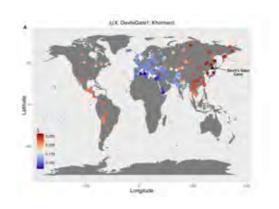




Siska et al. (2017) Genome-wide data from two early Neolithic East Asian individuals dating to 7700 years ago. Sci Adv 3: e1601877

完新世の東アジア、 5 人デヴィルゲイト狩猟採集民(0.059x with mtDNA D4 東アジアや縄文と共有、 0.023x、< 0.001x)、最古の織物。ヨーロッパと異なり、アムール盆地の人と 7000 年の連続性がある。ウスチイシムやマリタは、デヴィルゲイト 1

(女性、EDAR、brown eye rs12913832 on HERC2、シャベル歯、no LCT 変異、rs671 ALDH2 アルコール赤面)とはアジアと同じくらい異なる、デヴィルゲイトは日本人や韓国人とも近縁



Kanzawa-Kiriyama et al. (2017) A partial nuclear genome of the Jomons who lived 3000 year ago in Fukushima, Japan. J Hum Genet 62: 213-221

縄文時代(16-2.5 kya)、三貫地貝塚男女  $115 \times 10^6$  bp( $1 \times$ )、mtDNA N9b、東アジア集団が分集団化する以前に分離(アメリカ先住民の分岐よりもまえの 23 kya 頃)、本土人は <20%縄文由来(この数値は議論あり)、allele sharing では東南アジアの方が東アジアよりもやや高い。ネアンとデニソワの混合はある

Zhang, X. L., Ha, B. B., Wang, S. J., Chen, Z. J., Ge, J. Y., Long, H., ··· Gao, X. (2018). The earliest human occupation of the high-altitude Tibetan Plateau 40 thousand to 30 thousand years ago. Science, 362: 1049–1051. (考古)

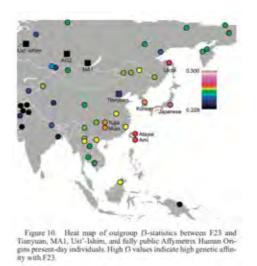
40-30 kya (MIS 3)、海抜 4600m の旧石器遺跡, EPAS 1 のすでに獲得と推定。また、シベリアの石刃と類似性があることから、40-30 kya にはチベットとシベリアに交流があった可能性を示唆、デニソワとの交雑はシベリアで、その子孫の一系統がチベットに移動したと推測

Skoglund and Mathieson (2018) Ancient genomics of modern humans: The first decade. Annu Rev Genom Hum Genet 19: 381-404 (概説)

東アジアの古代ゲノムは 40 kya 田園、8 チベット人(1-3 kya)、2 デヴィルゲイト(7.7 yra)、2 縄文のみ(3 kya)。チベットとデヴィルゲイトは長期集団連続性を示す。縄文と 弥生の混合パターンは、ヨーロッパの農耕民の混合パターンに類似

Kanzawa-Kiriyama et al. (2019) Late Jomon male and female genome sequences from the Funadomari site in Hokkaido, Japan. Anthro Sci doi:10.1537/ase.190415

縄文人 Funadomari F23(女性、3.5-3.8 kya、48x)の東ユーラシア集団からの分岐は、アメリカ先住民の分岐(> 25 kya)より前、田園(40 kya)より後。F23 は中国(Han Chinese)よりも日本人、ウルチ、韓国、台湾先住民、フィリピン集団に近縁。ネアンデルタール(IBD は 1.5 cM)とデニソワ(IBD は 0.12cM)ゲノム混合あり(supplementary Tables 29-32)。完新世における極東集団には地域連続性があるが、遺伝的には多様な集団が存在。日本人の F23 要素 = 13%(f4-ratio)、 15.7%(TreeMix)、9%(qpGraph);琉球の F23 要素 = 27%;アイヌの F23 要素 = 66%



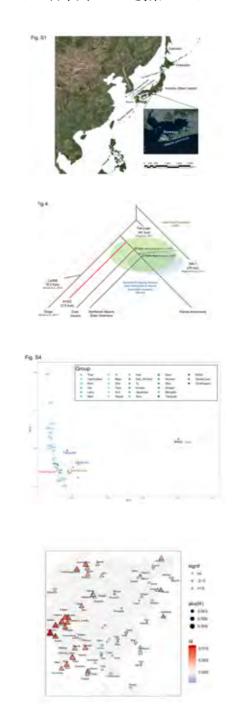
Watanabe et al. (2019) Analysis of whole Y-chromosome sequences reveals the Japanese population history in the Jomon period. Sci Rep doi.org/10.1038/s41598-0919-44473-z

345 日本人男性の Y 染色体の 35%はいわゆる YAP であり、(チベットを除けば) 東アジアで日本特異的である。YAP は縄文人では 80%であることから現代日本人の YAP は縄文との admixture の結果と結論。しかしこのことから縄文男性は南方(チ ベット)系とは言わないでしょう?

Gakuhari et al. (2019) Jomon genomes sheds light on East Asian population history. http://dx.doi.org/10.1101/579177

IK002 (> 2.5 kya, 1.85x)、mtDNA は N9b1、東アジアの基底部系統で、南回りルート(東南アジア)から北上、台湾アボリジンと関係があることから、北上は海岸線に沿って起きた可能性、縄文人は UP 人(> 38 kya 以降)の直接的な子孫、MA-1は IK002、Devil's Gate (8 kya)、Chokhopani (古代チベット、3-2.4 kya)などと無関係なことから、東アジア集団は北回りルート集団とは独立に生じた。東アジアとアメリカ先住民との分岐=26 kya < 縄文系統 < 40 kya、アイヌは縄文人の PCA ク

ラスター(Fig. S4)と ADMIXTURE(Fig 1B)から旧石器人=>縄文=>アイヌ、アイヌの船泊 F23 要素=79%;日本人の F23 要素=9.8%



縄文は、日本人、台湾アボリジン、ウルチやニヴフと  $f_4$ (Mbuti,IK002; X, Chokhopani)<0 を示し、現在のいくつかの集団の基底部となっている

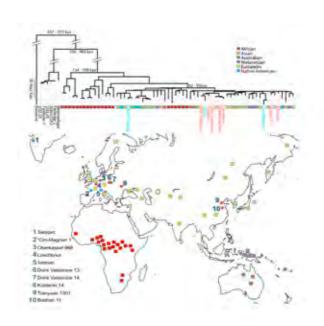
### 6. 東南アジア

Reich et al. (2011) Denisova admixture and the first modern human dispersals into Southeast Asia and Oceania. Am J Hum Genet 89: 516-528.

東アジア、西インドネシア、Jehai and Onge はデニソワゲノム混合なし(この結論は、browning et al. (2018)や Jacobs at el. (2019)と矛盾)。Mamanwa (フィリピン・ネグリト)、オーストラリア・アボリジン、ニューギニアンは混合あり。交雑は東南アジア (D2 混合はアジア)

Fu et al. (2013) A revised timescale for human evolution based on ancient mitochondrial genomes. Curr Biol 23: 553-559

古代 mtDNA を持ちいた進化速度の推定、東南アジア諸島 (ISEA) の M+N タイプ=93~61 kya、TMRCA=157 kya、African – non-African split = 78 kya、 オーストラリア 入植=42 kya



Jinam et al. (2013) Discerning the origins of the Negritos, first Sundaland people: deep divergence and archaic admixture. Genome Biol Evol 9: 2013-2022

1 million SNPs (Aeta, Agta, Batak, Mamanwa) ネグリトと非ネグリト (Tagalog, Visaya, Manobo)、フィリピン、アンダマン、マレーシアのネグリト (最初のスンダランド人)、フィリピンネグリトの SNP data、ネグリトは東アジアや東南アジアの基層集団で >38 kya に西ユーラシア集団から分離、分岐時間:ヨーロッパとネグリト~38-30 kya、マレーシアネグリトとフィリピンネグリト = 15-13 kya。 デニソワゲノム:Aeta 1.4%, Andamese and Malaysian Negritos < 1%

Wastaway et al. (2016) An early modern human presence in Sumatra. Nature 548: 322-325 (考古)

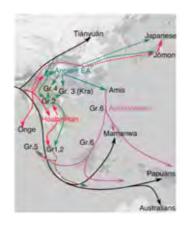
東南アジア(スマトラ)における新人出現 73~63 kya

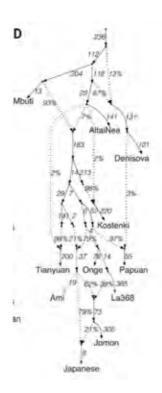
McColl et al. (2018) Ancient genomics reveals four prehistoric migration waves into Southeast Asia. http://dx.doi.org/10.1101/278374

東南アジアにおける最初の現生人類の出現は>70 kya。 4 波の移動:ホアビニアン (Group 1)、オーストラロアジア人様、オーストラロネシアン、東アジア人。二層モデル:東南アジアへの二派の移動でそのうち一波は 4 kya オーストラロアジア人様農耕民の移動、置換(ただしアンダマン、台湾、マレー、フィリピンの孤立集団を除く)、ネグリトはホアビン狩猟採集民(ラオス Pha Faen、7.9 kya,マレーシア Gua Cha、4.3 kya)由来、新石器時代の農耕民は東アジア集団由来。25 古代ゲノム。サイエンス論文の早期公開版だが、伊川津(IK002)は含まれていない



McColl et al. (2018) The prehistoric peopling of Southeast Asia. Science 361: 88-92. 伊川津を含む 26 古代ゲノム、ホアビン(ベトナム)狩猟採集民 (~44-4 kya)、古代ホアビニアンは田園洞人よりもアンダマンに近い

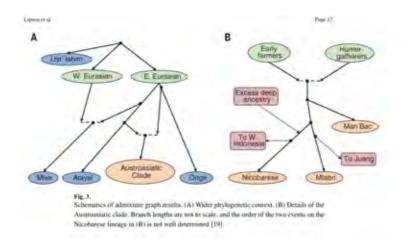




縄文人(IK002)はホアビン HG(La368)と東アジアの祖先系譜を併せ持つ

Lipson et al. (2018) Ancient genomes document multiple waves of migration in Southeast Asian prehistory. Science 361: 92-95.

18 古代ゲノム(ベトナム Man Bac、4.1-3.6 kya; ベトナム Nui Nap、2.1-1.9 kya; ミャンマーOakaie, 3.2-2.7 kya、タイ Ban Chiang, 3.5-2.4 kya、 カンボジア Vat Komnou、1.9-1.7 kya)、最初の旧人類は 1.6 Mya、最初の現生人類は 50 kya、最初のコメ作は南中国からのオーストラロアジア様移住者 4.4-4 kya による



#### 7. サフル

Kimura et al. (2008) Gene flow and natural selection in Oceanic human populations inferred from genome-wide SNP typing. MBE 25: 1750-1761

2段階仮説(50 kya と 4 kya)、メラネシアン(Gidra) とポリネシアン (Tongan) の  $\sim 0.5$  million SNPs. (((メラネシアン、アジア)、ヨーロッパ)、アフリカ)、トンガは 70% アジアと 30% メラネシアンの混合(slow train model)

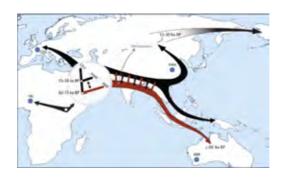
Wollstein et al. (2010) Demographic history of Oceania inferred from genome-wide data. Curr Biol 20: 1983-1992

~1 million SNPs オセアニアの起源、ABC によるパラメータ推定では、出アフリカ後オセアニアとユーラシア(ヨーロッパ+アジア)の分岐をサポート(デニソワの影響!?)、時期は 27 kya(考古学的推定移住時期 = 40~35 kya)、東アジア(87%)とニア・オセアニア(17%)の混合は 3 kya(リモート・オセアニア=ポリネシア、フィジー)、混合率の推定には D や  $f_4$  はまだ使われておらず、PCA や Admixture Frappe with K=2 で推定。

2 段階仮説:早期出アフリカ (40 kya までに移動) と最新移住仮説 (5.5 kya 台湾 → フィリピン → ビスマルク) slow boat model

Rasmussen et al. (2011) An aboriginal Australian genome reveals separate human dispersals into Asia. Science 334: 94-98

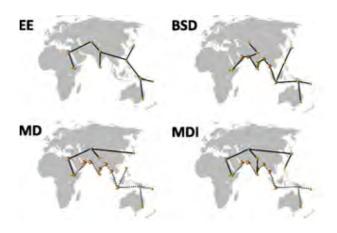
100 年前のアボリジンの髪の毛。アボリジンは 75-62 kya に東アジアに拡散した新人の子孫でその分岐は 38-25 kya



Reyes-Centeno et al. (2014) Genomic and cranial phenotype data support multiple modern human dispersals from Africa and a southern route into Asia. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1323666111

新人の単一拡散(EE 東方拡大、 $\sim$ 50-75 kya)vs. 多重拡散(MD、 $\sim$ 130 kya 以降)、MD では初期の拡散の名残として、アボリジン、メラネシアン、パプアン、ドラヴィ

ディアン、ネグリト。 2 つの MDI(isolation)モデルでは、南回りルートは~65-75 kya または~130 kya(MP)、第 2 波は~25-38 または(LP)?さらにビーチコマー拡散 モデル(BSD)を加えた 4 モデルを地理的、遺伝的、頭蓋骨形質的に検証した結果(アフリカからの距離との相関)は MDI-MP がベスト。ただし、初期拡散の名残はデータにはない、と結論。この統計的検証の妥当性は理解できないので、ここでは 4 つのモデルの紹介に止める。(Weaver 2014, 111: 7170-7171 for commentary。サフルの人にもネアン由来ゲノムの存在があることを MDI ではどう説明するか?ネアンの地理的限界はザグロス、南回りルートでは出会えない)



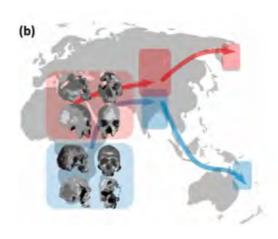
Malaspinas et al. (2014) Two ancient human genomes reveal Polynesian ancestry among the indigenous Botocudos of brazil. Curr Biol 24: R1035-R1037

35 Botocudo 個体のうち、2 個体の Bot15 (1.2x、15-17 世紀)、Bot17(15 世紀、1.5x)は共にポリネシアン由来、アメリカ先住民要素なし

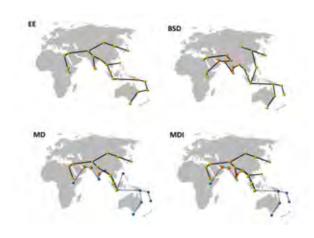


Reyes-Centeno et al. (2015) Testing modern human out-of-Africa dispersal models and implications for modern human origins. J Hum Evol 87: 95-106 (考古)

オーストラロ・メラネシアンは初期(第一次)出アフリカの子孫集団である一方、他 の集団は全て後期(第2次)出アフリカの子孫集団



中・後期更新世の現生人類は初期の南回りルートの子孫と関係、後期更新世の現生人 類は第2次拡散の子孫と関係



MDI (Multiple Dispersals with Isolation)を支持

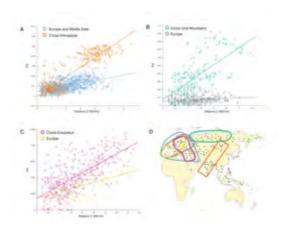
Skoglund et al. (2016) Genomic insights into the peopling of the Southwest Pacific. Nature 538: 510-513

3000 年前のラピタ文化と関連した南太平洋地域の人とパプアンの関係を、 4人(-3100-2700 ya Vanuatu と $\sim$ 2700 - 2300ya Tonga)の古代ゲノムを 778 人の東アジアとオセアニア人と比較。> 25 % がパプアン由来だが、古代ラピタ人はほとんど混合がなかった

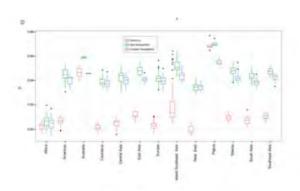
Pagani et al. (2016) Genome analyses inform on migration events during the peopling of Eurasia. Nature 538: 238-242

148 集団から 483 ゲノム (EGDP, Estonian Biocentre Human Genome Diversity Panel)。 ~75 kya の第二次出アフリカ以前にすでに中東へ、パプアニューギニアの 2% ゲノム

は~120 kya の第1 次出アフリカを反映(なのか、未知のホミニン(デニソワ D1) の混合なのか不明)



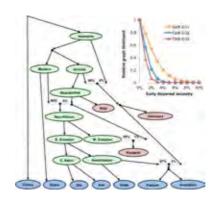
ヨーロッパ(Dの青、黄色、灰色)を基準にした Fst による isolation by distance ヒマラヤ、ウラル、コーカサスはいずれも遺伝的勾配を増加



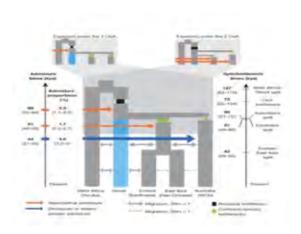
D分布、デニソワ(赤)、アルタイ(緑)、ヴィンディジャ(青)
: オセアニアのアルタイ D はデニソワ D と近い値を示す。オセニアには
アルタイに浸透したゲノムが > 2% 存在

Mallick et al. (2016) The Simons Genome Diversity Projects: 300 genomes from 142 diverse populations. Nature 538: 201-206

Simons genome diversity project: 142 集団から 300 ゲノム。単一拡散、第 2 次出アフリカ後直ちに東西ユーラシアに分離、サフルは東アジアから分離。今日まで初期の出アフリカ人の遺伝的寄与がないか少ないが、多重拡散の可能性を残す



Malaspinas et al. (2016) A genome history of aboriginal Australia. Nature 538: 207-214 83 アボリジン、25 パプアンゲノム。単一拡散、直ちにオーストラリアとユーラシアに分離、初期の出アフリカ人の遺伝的寄与がないか少ないが、多重拡散の可能性。オーストラリア・アボリジンには未知のホミニンのゲノム混合示唆



Wall (2017) Inferring human demographic histories of non-African populations from patterns of allele sharing. Am J Hum Genet 100: 766-772

上3つの Nature 論文では、サフルの系統的位置が異なる。デニソワゲノムの影響などを考慮した簡単なテストは東アジア人とメラネシアンは姉妹集団であることを示す。だが不思議なことに、Wall は Malaspinas et al. (2016) と Pagani et al. (2016)の共著者であり、ここの結論は共著者でない Mallick et al. (2016)のトポロジーを支持

O'Connell et al. (2018) When did Homo sapiens first reach Southeast Asia and Sahul? pnas 115: 8482-8490 (考古)

マジェドベベ > 50 kya は有り得ない

Browning et al. (2018) Analysis of human sequence data reveals two pulses of archaic

#### Denisovan admixture. Cell173: 53-61

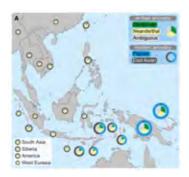
Archaic ゲノムを同定する Reference-free method の開発 (類似のものとして Wall の S \*) と応用 (1000 GD, SGDP, UK10K)。東、南アジア、パプアンはデニソワ(D2)混合 を示す一方、東アジアは D0 混合も示すため 2 回のデニソワ浸透を主張。ネアンデルタール浸透が 2 回以上の証拠は得られなかった。Jacobs et al. (2019)と整合的だが、インド集団も D2 を有することは重要

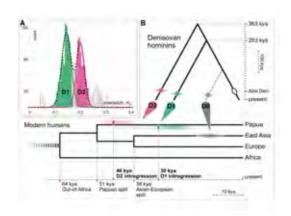
# Jacobs et al. (2019) Multiple deeply divergent Denisovan ancestries in Papuans. Cell 177: 1-12

161人の東南アジアとニューギニアゲノム(30x)解析。D0(東アジア、シベリア、アメリカ先住民特異的)、D1(パプアン特異的)、D2(アジア+オセアニア)の3デニソワ型を発見。D0はアルタイデニソワゲノムに近縁であることから、交雑はアルタイに近い集団で起きたと推定。

Malaspinas et al (2016)をモデルにして、出アフリカを 64 (72) kya とするとパプアン 分岐は 51(58) kya、D2 浸透は 46 kya (block length からの推定、95% CI 31.9-60.7)、アジアとヨーロッパ分岐は 38 (42) kya, D1 浸透は 30 kya (block length からの推定、95% CI 14.4-50.4) となる。これらは Malaspinas et al (2016)にあるカッコ内の値とは 異なる。もし同じにすると D2 浸透は 52 kya、D1 浸透は 34 kya となる。D1 デニソワはニューギニアか東インドネシアにいたと推定

(A) Mismatch distributions between Denisovan blocks in Papuans and Altai-Denisovan genomes. トポロジーは誤りの可能性が高いとともに、D2はアジアやオセアニアで浸透していることがあらわされていない。浸透時期は参考になる。D2浸透時期 = 46 kya は東西ユーラシア分岐(Terhorst et al. では 47 kya)直後、パプアン分岐は 30 kya 以前(cf.考古学的推定居住時期 = 40~35 kya)。D2は Mondal et al. の未知のホミニンに対応





Siberian samples in the SGDP for 300 genomes from 142 populations (Mallick et al. 2016) were used to identify Denisovan D0.

Aleut (2) CentralAsiaSiberia Russia アリューシャン列島

Altaian CentralAsiaSiberia Russia アルタイ

Chukchi CentralAsiaSiberia Russia チュクチ (チュクト) 半島

Eskimo\_Chaplin CentralAsiaSiberia Russia
Eskimo\_Naukan (2) CentralAsiaSiberia Russia
Eskimo\_Sireniki (2) CentralAsiaSiberia Russia

Even (3) CentralAsiaSiberia Russia マガダン

Itelman CentralAsiaSiberia Russia カムチャッカ

Kyrgyz (2) CentralAsiaSiberia Kyrgyzystan

Mansi (2) CentralAsiaSiberia Russia シベリアのハンティ・マンシ自治管区区

Mongola (2) CentralAsiaSiberia China

Tlingit (2) CentralAsiaSiberia Russia アラスカ、カナダ?

Tubalar (2) トラファル CentralAsiaSiberia Russia バイカル沿岸

Ulchi (2) CentralAsiaSiberia Russia 沿海プリモルスキー

Yakut (2) CentralAsiaSiberia Russia ヤナ地域

#### A report on publications regarding dispersal, differentiation and admixture of modern human populations using ancient and present-day genomes

#### Naoyuki Takahata

The Graduate University for Advanced Studies (Sokendai)

Here I present a list of about 150 papers, most of which have been published during the past decade to study dispersal, differentiation and admixture of modern human populations using ancient genomes from archaic hominins as well as ancient and present-day genomes from modern humans. The list is restricted to those papers that used autosomal DNA sequences (except a few review articles using Y chromosomes and mitochondrial DNAs) and the list also excludes most papers that are concerned only with European populations. For easy access to individual papers, they are arranged in the chronological order in each of the following eight categories: (0) archaic hominins, (1) Near East, (2) Caucasus, Europe and Central Asia, (3) Siberia, (4) South Asia, (5) East Asia, (6) Southeast Asia and (7) Sahul. Any paper generally follows a brief comment and at most a few figures or tables taken from the original if they are thought to be helpful to capture the essence. For further convenience, one original table and two original figures are prepared for this report: the table shows the chronology of ancient genomes used in the papers while the two figures show possible dispersal routes after the out-of-Africa some 58,000 year ago and a very simplified version of admixture graph among Neanderthals, Denisovans and modern humans, respectively.

## パレオアジア DB の解析とシミュレーション 田村光平

東北大学学際科学フロンティア研究所

#### 1. パレオアジア DB の解析

中期・後期旧石器時代のアジアの文化動態に関する知見を得るために、パレオアジア DB のモードの解析を行っている。Grahame Clark によって、モード  $1\sim 5$  の 5 つが提唱された(Clark 1969)。モードはもともと、パレオアジア DB で使用されているモードは、John Shea によって  $A\sim I$  の 17 個に拡張されたモードに、さらに項目を追加したものである(Shea 2013, Shea 2016)。モードは、石器の製作技術を表し、現在 24 項目が設定されている。パレオアジア DB では、各文化層について、各モードの技術を使用した石器が確認できれば 1 を、できなければ 0 をコードし、01 の配列として記載されている。

モードの多様性に、東西で大きな違いがみられた。西アジア(レヴァント)の遺跡は、一文化層あたりのモード数が多い傾向がみられた。一方で、異なる遺跡の文化層であっても、同一のモードの構成を持つ傾向があった。言い換えると、異なる遺跡であっても、多くでの文化層でモードを表す 01 の配列が同一であった。他方、東アジアの遺跡は、個々の遺跡が持つモードの数自体は少ない傾向があった。しかし、遺跡間で、モードの構成は異なっていた。つまり、モードを表す 01 の配列が、東アジアでは多様であった。

くわえて、文化層を単位として主成分分析をおこなった。第一主成分は、東西で違いのある石器製作技術と関連していると解釈できた。この傾向は、MP・UPともに変わりない。第二主成分は、UPの西アジアおよび北アジアとそれ以外で違いのある石器製作技術と関連していると解釈できた。一方で、東西あるは南北で明瞭なクラスタができるわけではなく、中間的な文化層も存在している。

こうした結果について、パレオアジア文化史学第7回研究大会、第8回研究大会およびB02に関連する班会議で発表をおこなった。

#### 2. 幾何学的形態測定学の石器への援用

幾何学的形態測定学は、もともと生物の形態を定量的に分析するために発展してきた手法(群)だが、近年では、考古遺物の形態の分析にも援用されつつある(田村ほか 2017、田村・松木 2017、Ioviţă 2010, 2011)。幾何学的形態測定学の中でも、楕円フーリエ解析は、輪郭形状の解析手法である。

本稿では、デモンストレーションとして、シリアのラタムネ遺跡と、エチオピアのコンソ遺跡出土のハンドアックスに対して、楕円フーリエ解析をおこなった結果を紹介する。両方の遺跡から10個体ずつ、ハンドアックスの画像を選び、解析をおこなった。ハンドアックスの画像として、大沼(2009)とBeyene (2013)に掲載されているものをもちいた。

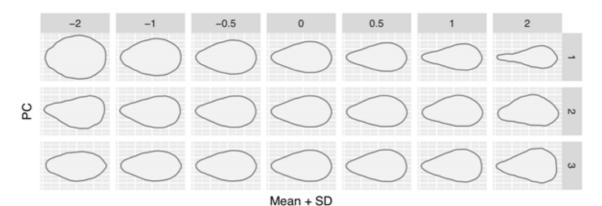


図 1:主成分と対応する形態の変化。上から第一主成分、第二主成分、第三主成分。

図1は、主成分に対応する形態の変化を示している。

● 第一主成分:円形としずく形

● 第二主成分:左右の非対称

● 第三主成分:尖り具合

として解釈できる。

図2は、楕円フーリエ解析の結果を示している。コンソ遺跡のハンドアックスと、ラタムネ遺跡のハンドアックスは、それぞれクラスタをつくる傾向がみられた。第二主成分は、左右の非対称性と関連しているため、第三主成分についても検討した(図3)。

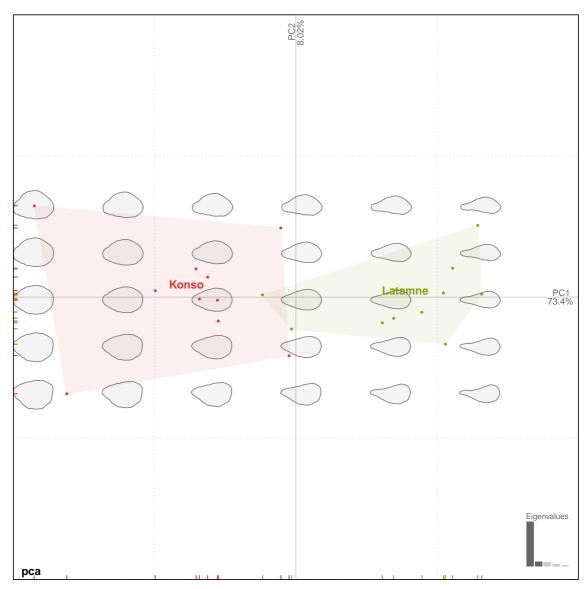


図 2: 楕円フーリエ解析の結果。横軸第一主成分、縦軸第二主成分。各点がハンドアックスー個体を表す。赤: コンソ遺跡、黄土色: ラタムネ遺跡。

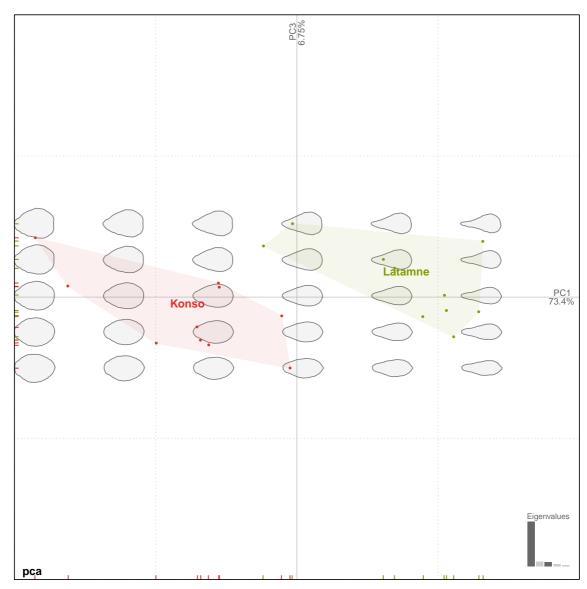


図 3: 楕円フーリエ解析の結果。横軸第一主成分、縦軸第三主成分。各点がハンドアックス 一個体を表す。赤: コンソ遺跡、黄土色: ラタムネ遺跡。

コンソ遺跡とラタムネ遺跡は地域・時期ともに異なり、今回の解析はあくまでもデモンストレーションとしての意味しか持たないが、楕円フーリエ解析が石器の形態的多様性の定量化・可視化に有効である可能性を示した。形態の定量的な解析は、石器の製作技術に関する情報であるモードの定量的解析と、相補的な役割を果たしうる。幾何学的形態測定学に関連して、人類学および考古学への形態測定学の応用に関する国際会議である Morph2019 を東北大学で開催した。

#### 3. データ生成過程のシミュレーション

考古学データは、埋没時や、発掘やデータ化に際して、過去の人間行動それ

自体以外のさまざまな影響も受ける。また、過去に制作された石器のすべてが現在まで残るわけではない。そのため、どのようなデータ解析が過去の人間行動を復元するために適切かを議論するためにも、シミュレーションによってデータが得られる過程そのものをモデル化することが必要である。このようなモデル化のひとつとして、シミュレーションをおこなった。Nunn et al. (2010)のモデルを拡張した。単位は集団であり、各集団はある長さの 01 の配列を持つ。確率  $\nu$  で分岐し、確率  $\mu$  で配列の 0 の部分が 1 に変化する。シミュレーションをある回数だけ繰り返す。その後、得られた各集団の 01 の配列のうち、1 の箇所は、確率  $\delta$  で 0 に変わるとした。これは、元々は存在していた文化形質が、なんらかの要因によって記録されなかったことと対応する。各集団のペアについてハミング距離とジャッカード距離を計算し、分岐してからの時間との相関を調べた。その結果、ハミング距離よりも、ジャッカード距離のほうがノイズに対して脆弱な傾向がみられた。

Mithen は考古学におけるシミュレーションの役割として、仮説の検証、理論構築の補助、手法の妥当性の検証の3つを挙げている(Mithen 1994)。パレオアジア DB のデータ解析においても、これらの3つを有機的に連携させる必要がある。

#### 猫文

大沼克彦(2009)『文部科学省科学研究費補助金特定領域研究「セム系部族社会の形成」平成19年度報告書』

http://homepage.kokushikan.ac.jp/kaonuma/tokuteiryouiki/doc/h19.pdf

- 田村光平・有松唯・山口雄治・松本直子(2017)「遠賀川式土器の楕円フーリエ解析」松木武彦・三中信宏・中尾央(編)『文化進化の考古学』pp. 35-62. 勁草書房.
- 田村光平・松木武彦(2017)「幾何学的形態測定学による前方後円墳の墳丘形態の定量的解析」松木武彦・三中信宏・中尾央(編)『文化進化の考古学』pp. 63-88. 勁草書房.
- Beyene, Y., Katoh, S., WoldeGabriel, G., Hart, W. K., Uto, K., Sudo, M., ... & Asfaw, B. (2013) The characteristics and chronology of the earliest Acheulean at Konso, Ethiopia. Proceedings of the National Academy of Sciences of the

- USA, 110(5), 1584-1591.
- Clark, G. (1969) World Prehistory: A New Synthesis. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ioviţă, R. (2010) Comparing stone tool resharpening trajectories with the aid of elliptical Fourier analysis. In: New Perspectives on Old Stones (pp. 235-253). Springer, New York, NY.
- Ioviţă, R. (2011) Shape variation in Aterian tanged tools and the origins of projectile technology: a morphometric perspective on stone tool function. PloS ONE, 6(12), e29029.
- Mithen, S. (1994) Simulating prehistoric hunter-gatherer societies. In Nigel Gilbert and Jim Doran, editors, Simulating societies: the computer simulation of social phenomena, pp. 165–193.
- Nunn, C. L., Mulder, M. B., & Langley, S. (2006) Comparative methods for studying cultural trait evolution: A simulation study. Cross-Cultural Research, 40(2), 177-209.
- Shea, J. J. (2013) Lithic Modes A–I: A new framework for describing global-scale variation in stone tool technology illustrated with evidence from the East Mediterranean Levant. Journal of Archaeological Method and Theory, 20(1), 151-186.
- Shea, J. J. (2016) Stone Tools in Human Evolution: Behavioral Differences among Technological Primates. Cambridge: Cambridge University Press.

# A Quantitative Analysis of PaleoAsiaDB and Simulations of Cultural Macro-evolution

The Frontier Research Institute for Interdisciplinary Sciences, Tohoku
University

Kohei Tamura

Activities in this year are threefold: quantitative analysis of PaleoAsiaDB, geometric morphometrics, and stochastic simulations of cultural macro-evolution. PaleoAsiaDB contains information on technological "modes" of lithic assemblages. The different nature of cultural diversity in lithic technologies was observed between West and East Asia: the number of modes tended to be higher in West Asia than in East Asia whereas the numbers of mode combinations tended to be lower in West Asia than in East Asia. I also carried out a principal component analysis. The results suggest that geographically nearby sites tended to form clusters. In addition, I demonstrated the applicability of geometric morphometrics to lithic artifacts using data on hand axes as an example. Further, to examine the validity of statistical analyses, I carried out stochastic simulations of cultural transmission at the population-level.

### 上部旧石器の起源地が 新人の起源地とは異なる場合の 生態文化的分布拡大モデル

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(個体密度とスキル個体密度がともに低い状態と、共に高い状態:以下それぞれ low-low と high-high と呼ぶ)、旧人は low-low 状態、新人は high-high 状態にあると仮定し、high-high の新人集団が旧人居住域への親友拡大し(第二波)、最終的に旧人が消滅に至るというのが、モデルの基本的構造である。従来のモデル(Wakano et al. 2018)では、初期状態において全ての新人は high-high 状態にあることを仮定していたが、上部旧石器をともなわない新人集団がいたこと、上部旧石器の起源地は必ずしも一つとは限らないことなどが問題点であった。そこで本稿では、様々な初期条件におけるこのモデルの振る舞いを予備的に調査した結果を報告する。

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。添え字1は旧人、2は新人を表し、Nは密度を、ZはNのうちスキルを持つ個体密度を表す。

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

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

#### 2. 従来の初期条件とその結果

基本モデルでは、空間の左側に high-high の新人のみを、右側に low-low の旧人のみを配置した初期条件(図 1)

$$N_1(x,0) = 0$$
 ,  $Z_1(x,0) = 0$ ,  $0 < x < L/5$   
 $N_1(x,0) = M_L$ ,  $Z_1(x,0) = \theta M_L$ ,  $L/5 < x < L$ 

$$N_2(x,0) = M_H, Z_2(x,0) = \theta M_H, \quad 0 < x < L/5$$
  
 $N_2(x,0) = 0 , Z_2(x,0) = 0, \quad L/5 < x < L$ 

を研究した。なお、Lは空間サイズであり、反射境界条件を採用している。

$$\theta = \frac{\delta}{\delta + \gamma}$$

は  $\delta$  (スキル獲得率) を  $\delta+\gamma$  (スキル獲得率+スキル忘却率) で割ったものであり、相対的なスキルの獲得されやすさを意味する。 $\theta M_L$ ,  $\theta M_H$  はそれぞれ、low-low と high-high の平衡状態におけるスキル個体密度である。

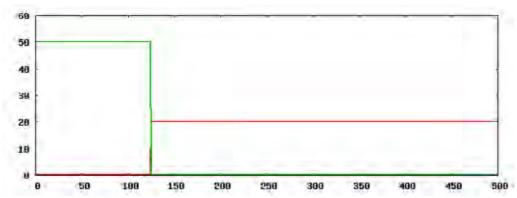


図1 緑が新人の個体密度、赤が旧人の個体密度。t=0

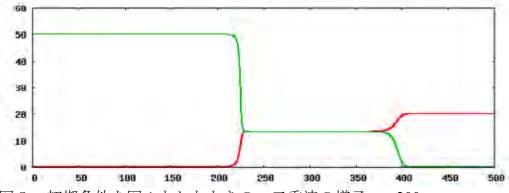


図2 初期条件を図1としたときの、二重波の様子。t=200

この初期条件からは、適切なパラメタ値のもとで、第一波と第二波が生まれ、第一波のほうが速いために、図2に示すようなダイナミクスが生まれる。このようなダイナミクスを示すためのパラメタ値の範囲は、Wakano et al. (2018) を参照。本稿のシミュレーションはすべて

$$D = r = 1, L = 500, M_L = 20, M_H = 50, b = 0.5, Z *= 12, \gamma = \delta = 0.2$$

を用いている。

#### 3. 新しい初期条件とその結果

次に初期条件として、

$$N_1(x,0) = M_L, Z_1(x,0) = \theta M_L, \qquad 0 < x < L$$
 
$$N_2(x,0) = 1/10 , Z_2(x,0) = \theta/10, \qquad 0 < x < L/100$$
 
$$N_2(x,0) = 0 , Z_2(x,0) = 0, \qquad L/100 < x < L$$

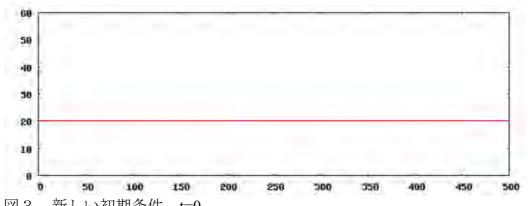
を研究した。すなわち、空間全域にて旧人は low-low 状態にあり、左側のごく小さい領域において極少数の新人が存在している(図 3)。この場合、新人絶滅平衡点が不安定であることから、まず旧人集団への新人の侵入が起こる。新人絶滅平衡点と共存平衡点を結ぶ等速進行波が観察された(図 4)。これは基本モデルにおける第一波に対応する。このままでは高密度への遷移は起きないので、ある時刻 T において新人集団に人為的に次の操作を加えた。

$$Z_2(x,T+) = N_2(x,T), \quad x_1 < x < x_1 + u_1$$

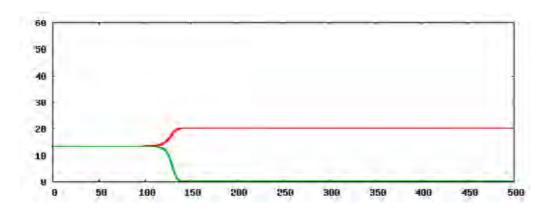
ここで、T+ は数値計算上の次のタイムステップを表す。また、 $N_1,Z_1,N_2$ については何も操作しない。すでに第一波が通過して、 $N_2=M_L$ となっているような領域 $x_1< x< x_1+u_1$ と時刻 T を選んだ。これは、ある狭い地域において、スキルを持たない新人が一瞬で全員スキルを保有するように操作することに対応する。その結果図 1 に示すダイナミクスが得られた。操作によってスキル個体密度が1 に示すが、1 となった局所新人集団は、1 と1 となった。操作によってスキル個体密度が1 となり、個体密度 1 は1 から 1 から 1 と増え始める。その後は1 変数の力学系の振る舞いとなり、さらには拡散が存在するので、振る舞いを解析的に予測するのは困難であるが、数値計算によると、

- ① 局所新人集団は速やかに high-high 状態へと遷移し、同じ場所にいた旧人集団を 絶滅させる
- ② この高密度新人集団は、周囲の低密度共存状態へと侵入する(第二波に対応)

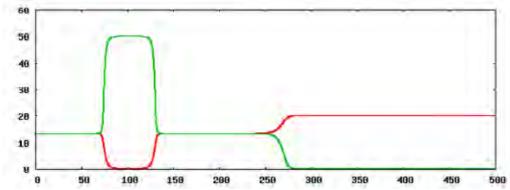
ことが確認された。



新しい初期条件。t=0 図3



新人の侵入。t=100 図4



高密度状態への操作(T = 149, $x_1$  = 100, $u_1$  = 5)ののち、高密度状態が拡大 する様子。t=200。

#### 4. 考察

本稿の数値計算結果から、必ずしも新人が最初から高密度高スキル状態になくとも、どこかしらのタイミングと場所で高密度高スキル状態に遷移できれば、そのような状態は空間的に広がって、旧人を絶滅させる可能性があることが示唆された。これは、新人の遺伝的起源と、上部旧石器の文化的起源が一致しない場合の二重波モデルに対応する。その振る舞いは、基本モデルから自然と推測される通りであった。旧人の絶滅地域の時空間分布に着目すれば、それは新人の初期の分布拡大(第一波)とは無関係であり、むしろ上部旧石器の文化的起源の時刻と位置に依存する形となる。

基本モデルとの数学的な違いの一つは、新人が high-high 状態となる領域が非常に狭い(今回は全領域の 1%とした)ことである。 1 次元の双安定な 1 変数の反応拡散系においては、たとえ high-high と low-low をつなぐ等速進行波解が high-high を増やす方向に広がるとしても、初期における high-high の領域サイズが小さすぎる場合は、high-high が広がれないことが証明されている。今回のモデルは 4 変数の反応拡散系であり、この証明を直接は適用できないものの、わずか 1%の領域から全域に広がることができたことは、興味深い。ただし、あまりにも小さすぎる場合は、high-high は広がることができないのではないかと推測される。

本研究の最大の問題点は、新人集団の一部を、人為的操作によって高密度高スキ ル状態に遷移させたことである。基本モデルもそうであったが、これらのモデルは 「ひとたび局所的に高密度高スキル状態が実現すれば」それがどう広がるかを主眼 としてきた。現実においてどのようにして高密度高スキル状態、すなわち中部旧石 器から上部旧石器への遷移が起きたかについては、現状ではこのモデルは何も説明 していない。本モデルが仮定する人口と技術の双安定モデルは、Aoki (2015), Gilpin et al. (2016)などが出発点となっているが、2つの局所安定状態間の遷移について Aoki (2019)ならびに本報告書の青木分では、確率的な揺らぎによる遷移が研究され ている。現実の個体数は有限であるので、それに伴う drift は説得力があるが、新人 旧人間の認知同等性を仮定すると、新人側でも旧人側でも同程度に遷移が起きるこ とになり、現実を説明するためには何らかの別のメカニズムが必要となる。Tryon & Faith (2016)は、上部旧石器への遷移のメカニズムとして、"These data suggest that the MSA-LSA transition is part of a long-term pattern of changes in residential mobility and technology that reflect human responses to increased population density, with dispersals potentially marking a complementary response to larger populations"と述べており、人口 増加を遷移の結果ではなく原因として挙げている点で興味深い。しかしながら、な ぜ新人においてだけ上部旧石器への遷移が起きたのか、あるいは旧人にも起きたが 広がらなかったのかは依然として謎である。本研究で人為的操作をせざるを得なか ったことで、従来のモデルが持つ弱点が明らかとなった。「上部旧石器文化はどのよ うに生まれたのか」は「上部旧石器文化はどのように広がったのか」とは別の設問 とはいえ、密接に関連していることは明らかである。このような視点から、今後も 二重波モデルの改良や発展を行っていきたい。

#### 引用文献

- Aoki K (2015) Modeling abrupt cultural regime shifts during the Palaeolithic and Stone Age. Theoretical Population Biology 100, 6-12.
- Aoki K (2019) Cultural bistability and connectedness in a subdivided population. Theoretical Population Biology 129, 103-117.
- Gilpin W, Feldman MW, Aoki K (2016) An ecocultural model predicts Neanderthal extinction through competition with modern humans. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 113, 2134-2139.
- Tryon CA, Faith JT (2016) A demographic perspective on the Middle to Later Stone Age transition from Nasera rockshelter, Tanzania. Philosophical transactions of the Royal Society B 371:20150238.
- Wakano JY, Gilpin W, Kadowaki S, Feldman MW, Aoki K (2018) Ecocultural range-expansion scenarios for the replacement or assimilation of Neandertals by modern humans. Theoretical Population Biology 119, 3-14.

#### Eco-cultural range expansion model: When the origin of Upper Paleolithic is different from the origin of modern humans

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. A new initial condition was set and analyzed by numerical calculations. The aim of the study is to observe the dynamics when the origin of Upper Paleolithic is different in time (i.e., newer) and space (i.e., away from Africa) from the origin of modern humans (i.e., older and in Africa). By somewhat artificial treatment in numerical calculations, we confirmed that the dynamics behave as intuitively expected. When all individuals in a local modern human population in a very narrow region are changed to the skilled state, we find that 1) the local population quickly transition to the high-high state and drive the local archaic human population to extinct and 2) the high density modern human population will spatially invade the surrounding coexistence region.

#### 研究計画 B02 2019 年度活動報告

#### パレオアジア文化史学現象数理研究会

日程:2019年7月8,9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)

#### 7月8日

- 12:30 開会の挨拶
- 12:40 高橋拓也「マルコフ連鎖を用いた文化の空間的な拡散・分布の解析」
- 13:10 澤藤りかい「古代ゲノム研究からみたパレオアジア」
- 13:50 高畑尚之「自然選択と統合失調症」
- 14:30 太田博樹「東ユーラシア少数民族の集団ゲノム解析」
- 15:10 休憩
- 15:30 青木健一「新人の到着より遅れて出現する現代人的な石器:中国北部と二重波モデル」
- 16:10 小林豊「0.1ベクトルモデルを活用したグループ間水平伝達の検出」

#### 7月9日

- 10:00 研究代表・分担者会議(非公開)
- 10:30 B02 班会議
- 11:00 中村光宏「言語系統と生態環境の情報を考慮した民族誌データの解析」
- 11:40 黒川瞬「文化要素の絶滅時間の結果に対する解釈・考察~Nowak et al.(2004)の3分の1則との関連性等~」
- 12:20 昼食休憩
- 14:30 洪惠媛「旧石器時代研究における石刃の意味」
- 15:10 田村光平「パレオアジア DB の定量的解析 2」
- 16:00 若野友一郎「2重波モデル:遺伝と考古の両データをいかに取り入れるか」

16:40 総合討論

17:30 閉会の挨拶

#### B02/A01 合同研究会

日程:2019年10月3日

場所:東京大学総合研究博物館 3階第1演習室

13:00 西秋良宏「Mode とは何か」

13:30 鈴木美保「Mode 解説 (レプリカ資料を用いて)」

14:45 休憩

15:00 B02 班からの応答と討論(今後の進め方を含む)

# 国際ワークショップ「Mathematical modeling and statistical analysis of cultural datasets」

日程: 2020年1月8,9日

場所:明治大学中野キャンパス 高層棟6階 セミナー室3 (603)

#### 招待講演者:

Luke Premo (Washington State Univ., Anthropology)

Enrico Crema (Univ. of Cambridge, Archaeology)

#### 目的:

Mathematical modeling and statistical analysis of empirical datasets are receiving more and more attention in related fields. Such theoretical studies shall provide generalized understanding of cultural origin and its diversity in Asia during Paleolithic, which is also the goal of the PaleoAsia project. Participants as well as speakers are expected to communicate with each other in a mini-workshop style through active discussion.

#### 1月8日

- 13:00 Opening
- 13:10 Plenary talk 1: Enrico Crema (Univ. of Cambridge, Archaeology)

  "Confessions of an Archaeologist: Inferential Challenges in Reconstructing

  Transmission Processes from Object"
- 14:10 Kohei Tamura (Tohoku Univ) "A Quantitative Analysis of PaleoAsiaDB"
- 14:50 Break
- 15:20 General discussion 1: How we deal with noisy dataset (e.g., coding error, missing data)? How we deal with data not at equilibrium?

#### 1月9日

- 10:00 Plenary talk 2: Luke Premo (Washington State Univ., Anthropology)

  "Investigating how time-averaging affects assemblage-level variation in continuous and discrete cultural traits"
- 12:00 Mitsuhiro Nakamura (Meiji Univ) "An information-theoretic approach to cultural variation"
- 12:40 Lunch break
- 14:20 Joe Yuichiro Wakano (Meiji Univ., Integrated Mathematical Sciences)
  "Diffusion approximation of cultural popularity spectrum"
- 15:00 Kenichi Aoki (Meiji Univ) "A three-population wave-of-advance model for the European early Neolithic: revising the Aoki et al. (1996) model to be qualitatively consistent with the ancient DNA data"
- 15:40 Break
- 16:00 General discussion 2: Difference between snapshot data and time-averaged data. How we detect/deal with correlated cultural elements?
- 17:00 Closing

#### B02-A01 合同研究集会「パレオアジアの現象数理学と集団遺伝学」

日程: 2020年2月29日,3月1日

場所:沖縄県立博物館・県民ギャラリースタジオ

#### 2月29日

- 10:00 開会の挨拶
- 10:10 高畑尚之 (B02) 「パレオアジアのデニソワ人」
- 11:30 昼食休憩
- 13:00 太田博樹 (B02) 「古代ゲノム解析の新展開」
- 13:50 小金渕佳江 (A01) 「全ゲノム配列情報から紐解く琉球諸島のヒト集団史」
- 14:40 松波雅俊(A01)「SNPアレイを用いた琉球列島人の集団ゲノム解析」
- 15:30 若野友一郎 (B02) 「2重波モデル:遺伝と考古の両データをいかに 取り入れるか」
- 16:20 総合討論

#### 3月1日

- 11:00 青木健一 (B02) 「ヨーロッパ初期農耕の拡がり:古代 DNA 研究との整合性を目指した進行波モデル」
- 11:40 中分遥(B02)「行動実験による文化伝達様式の検討可能性」
- 12:20 昼食休憩
- 14:00 田村光平(B02) 「パレオアジア DB とシミュレーション」
- 14:40 小林豊 (B02) 「パレオアジア DB の空間構造について」
- 15:20 中村光宏 (B02) 「古環境データによるパレオアジアモードの予測」
- 16:00 西秋良宏(A01)「(考古学サイドから)」
- 16:20 総合討論
- 17:00 閉会の挨拶

#### 研究業績

#### 雑誌論文 Journal articles

- Aoki, K. (2019) Cultural bistability and connectedness in a subdivided population.

  Theoretical Population biology. *Theoretical Population Biology*, **129**, 103–117.

  DOI: 10.1016/j.tpb.2019.03.009
- Kadowaki, S., Tamura, T., Sano, K., Kurozumi, T., Maher, L. A., Wakano, J. Y., Omori, T., Kida, R., Hirose, M., Massadeh, S., Henry, D. O. (2019) Lithic technology, chronology, and marine shells from Wadi Aghar, southern Jordan, and Initial Upper Paleolithic behaviors in the southern inland Levant. *Journal of Human Evolution*, 135, 102646. DOI: 10.1016/j.jhevol.2019.102646
- Kobayashi, Y., Wakano, J. Y., Ohtsuki, H. (2019) Evolution of cumulative culture for niche construction. *Journal of Theoretical Biology*, **472**, 67–76. DOI: 10.1016/j.jtbi.2019.04.13
- Kurokawa, S. (2019) The role of generosity on the evolution of cooperation. *Ecological Complexity*, **40**, 100778. DOI: 10.1016/j.ecocom.2019.100778
- Kurokawa, S. (2019) Three-player repeated games with an opt-out option. *Journal of Theoretical Biology*, **480**, 13–22. DOI: 10.1016/j.jtbi.2019.07.012
- 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
- Nakamura, M., Wakano, J. Y., Aoki, K., Kobayashi, Y. (in press) The popularity spectrum applied to a cross-cultural question. *Theoretical Population Biology*. DOI: 10.1016/j.tpb.2019.10.003
- Satta, Y., Fujito, N. T., Takahata, T. (2018) Nonequilibrium Neutral Theory for Hitchhikers. *Molecular Biology and Evolution*, **35**, 1362–1365. DOI: 10.1093/molbev/msy093

- Satta, Y., Zheng, W., Nishiyama, K. V., Iwasaki, R. L., Hayakawa, T., Fujito, N. T., Takahata, N. (2020) Two-dimensional site frequency spectrum for detecting, classifying and dating incomplete selective sweeps. *Genes & Genetic Systems*, **94**, 283–300. DOI: 10.1266/ggs.19-00012
- 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
- 中川朋美,中尾央,田村光平,山口雄治,松本直子,松木武彦 (2019)「弥生時代中期における戦争:人骨と人口動態の関係から」情報考古学, **24**, 10-29.

#### 書籍掲載論文 Book chapters

- 青木健一(2020)「新人の到着より遅れて出現する現代人的な石器―新人分布拡大の二重波 モデル」西秋良宏編『アフリカからアジアへ―現生人類の起源と拡散』朝日選書,朝 日新聞,第6章.
- 高畑尚之(2020)「私たちの祖先と旧人たちとの関わり―古代ゲノム研究最前線」西秋良宏編『アフリカからアジアへ―現生人類の起源と拡散』朝日選書,朝日新聞,第5章.

#### 主宰 Organized conferences

- 宇野喜三郎, 高畑尚之 (2019)「第8回教育自然学研究集会 自然の不思議第2回」鎌倉婦 人子ども会館, 2019 年10月20日.
- 高畑尚之,池村淑道,長谷川正美 (2019) 「第 3 回木村資生記念進化学セミナー」御殿場時之栖, 2019 年 8 月 3 -4 日,国立遺伝学研究所,2019 年 8 月 5 日.
- 若野友一郎(2020)International Workshop: Mathematical modeling and statistical analysis of cultural datasets, Meiji University, Jan 8–9, 2020.

#### 講演・学会発表等 Oral and poster presentations

- Gakuhari, T., Sikora, M., Rasmussen, S., Allentoft, M., Sato, T., Kornrliussen, 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, Juy. 8–12, 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. How does the occasional absence of resources for cooperation affect the evolution of direct reciprocity? *European Society of Evolutionary Biology*, Turku, Finland, August 19–24, 2019.
- Kurokawa, S. How the occasional absence of resources for cooperation affects the evolution of reciprocity. 第 29 回日本数理生物学会大会,東京工業大学, 2019 年 9 月 14–16 日.
- Kurokawa, S. The evolution of persistence—Analysis in the case where resources for cooperation are occasionally absent—. 日本進化学会年会, 北海道大学, 2019 年 8 月 7–10 日.
- Oota, H. Adaptation to cultural environments found in human genome diversity.

  \*UTokyo Symposium 2019 "Crossing Boundaries: Migration, Mediation, Morality",

  Tokyo, Japan, June 8–10, 2019.
- Oota, H. The Jomon genome and migration of anatomical modern humans to East Asia in the joint session "The expansion of anatomical modern humans and the spread of Japonic language family." *Transeurasian millets and beans, language and genes*, Jena, Germany, January 8–11, 2019.
- Satta, Y., Zheng, W., Nishiyama, K., Fujito, N. T., Hayakawa, T., Takahata, N. (2019)

  Detecting incomplete selective sweeps during modern human evolution. *The 2019 Annual Conference of the Society of Molecular Biology and Evolution*

- (SMBE2019), Manchester, UK, July 23.
- Satta, Y., Zheng, W., Nishiyama, K., Iwasaki, R., Fujito, N. T., Hayakawa, T., Takahata, N. (2019) A new method for detecting an incomplete selective sweep. 遺伝学会 91 回大会、福井大学、2019 年 9 月 13 日.
- Schmidt, R.W., Fernandes, D., Karsten, J., Harper, T., Madden, G., Ledogar, S., Sokhatsky, M., Oota, H., Pinhasi, R. The transition to farming in Neolithic (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. A quantitative analysis of PaleoAsiaDB. Mini Workshop on Cultural Evolution, Meiji University, Jan 8, 2020.
- Tamura, K., Matsugi, T. Quantifying the morphological trend of keyhole-shaped mounds of the Kofun period in Japan. MORPH2019 Sendai, Tohoku University, Sep 15, 2019.
- Tamura, K., Nakao, H., Takada, K., Hashimoto, T., Matsugi, T. Quantifying morphological variation of bronze and iron arrowheads of the Kofun period in Japan. MORPH2019 Sendai, Tohoku University, Sep 15, 2019.
- Tamura, K., Nakao, H., Yamaguchi, Y., Matsumoto, N. Elliptic Fourier analysis of the Ongagawa pottery in prehistoric Japan. MORPH2019 Sendai, Tohoku University, Sep 15, 2019.
- Wakano, J. Y. Ecocultural range expansion of modern humans in Paleolithic. *European Society of Evolutionary Biology*, Turku, Finland. August 19–24, 2019.
- Wakano, J. Y., Kobayashi, Y. On the diffusion limit of a model of cultural evolution. 第 29 回日本数理生物学会大会, 東京工業大学, 2019 年 9 月 14–16 日.
- Wakano, J. Y., Kobayashi, Y. On the diffusion limit of a model of cultural evolution. "ReaDiNet 2019, Mathematical analysis for biology and ecology", University of Lorraine, Nancy, France, September 23–25, 2019.

- Yamagiwa, K., Tamura, K. Relationship between Ancient Shell and Stone Adze
  Artifacts in the Southern Ryukyu Islands: A Morphological Analysis Using
  Elliptic Fourier Analysis. MORPH2019 Sendai, Tohoku University, Sep 15, 2019.
- 太田博樹. 古代ゲノムから見た東ユーラシア基層集団~アイヌ民族の位置を展望する~. シンポジウム「考古学・人類学とアイヌ民族」,東京,2019年1月27日.
- 太田博樹. 縄文人ゲノム解読への道のり. 東北メディカル・メガバンク 第 18 回ゲノム・オミックス連携推進セミナー, 仙台, 2019 年 2 月 21 日.
- 太田博樹. 古代ゲノム解析からみた東アジア人類集団史/ Ancient genome analyses show peopling history of East Asians. 日本人類遺伝学会第 64 回大会シンポジウム「現代日本人の遺伝的多様性」,長崎,2019 年 11 月 8 日.
- 太田博樹. 遺伝学からの応答 Response from genetics ~ A genome study of population diversity in Mlabri. 一般公開シンポジウム「森の民ムラブリのいま・むかし」, 早稲田, 2019 年 12 月 21 日.
- 太田博樹「狩猟採集から農耕への移行と集団多様性の変化に関するゲノム研究」『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7回研究大会』名古屋大学, 2019 年5月11-12日.(予稿集35頁)
- 太田博樹「東・東南アジア以東におけるヒトの遺伝的多様性について〜古人骨ゲノム解析を中心として」『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8回研究大会』国立民族学博物館,2019年12月14-15日.(予稿集12-13頁)
- 黒川瞬「農耕民と狩猟採集民の分布拡散モデル」『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7回研究大会』名古屋大学, 2019年 5月11-12日. (予稿集83頁)
- 小林豊,野林厚志,中村光宏「0,1 ベクトルモデルはデータと比較可能か?」『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7回研究 大会』名古屋大学, 2019 年5月11-12日. (予稿集24頁)

- 小林豊, 中村光宏, 若野友一郎, 青木健一「popularity spectrum の理論と文化の 0,1 データへの応用について」『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 8 回研究大会』国立民族学博物館, 2019 年 12 月 14-15 日. (予稿集 46 頁)
- 澤藤りかい,若林賢,覚張隆史,勝村啓史,小川元之,内藤裕一,木村亮介,石田肇,西秋良宏,太田博樹「アゼルバイジャンの古人骨ゲノム解析(予報)」『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7回研究大会』名古屋大学,2019年5月11-12日.(予稿集56頁)
- 高畑尚之「古代ゲノム研究からみた現生人類と旧人の関わり」『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7回研究大会』名古屋大学、2019年5月11-12日. (予稿集44頁)
- 高畑尚之, 澤藤りかい, 太田博樹「ゲノムからみた現生人類集団の移動と分化と交雑」『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8回研究大会』国立民族学博物館, 2019年12月14-15日. (予稿集18頁)
- 田村光平「文化大進化のシミュレーションと文化多様性の尺度」『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8回研究大会』国立 民族学博物館, 2019 年12月14-15日. (予稿集32頁)
- 田村光平, 洪惠媛「パレオアジア DB データ時空間動態の可視化と文化多様性形成プロセスの推定」『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7回研究大会』名古屋大学, 2019年5月11-12日. (予稿集36頁)
- 田村光平「文化の「進化」(Culture Evolves)」第 10 回 FRIS Hub Meeting, 東北大学, 2020年1月23日.
- 田村光平「古墳時代鉄鏃・銅鏃の楕円フーリエ解析」シンポジウム「人工(遺)物の三次 元計測と幾何学的形態測定の理論と実践」九州大学, 2020年1月25日.
- 田村光平, 中尾央, 松木武彦, 松本直子「考古学における幾何学的形態測定学」出ユーラシアの統合的人類史学: 文明創出メカニズムの解明 第2回全体会議, 南山大学, 2020年1月11日.

- 田村光平「社会進化のモデリング: 弥生時代の戦争と人口」早稲田大学産業経営研究所研究会, 早稲田大学, 2019 年 12 月 23 日.
- 田村光平「助教からみた「大学教員」という職業」人類学談話会, 東京大学, 2019年11月29日.
- 田村光平「データベース構築にむけてのコメント」「文明的人間の起源」神話研究ワーキンググループ研究会,東北大学,2019年11月9日.
- 田村光平「考古学データの解析」パレオアジア文化史学・共創言語進化学 越境班会議,明 治大学,2019年10月21日.
- 田村光平「文化進化の理論と実証」文理融合研究セミナー、琉球大学、2019年8月28日.
- 田村光平「考古学における文化進化:過去の文化ダイナミクスの復元をめざして」第27 回 産研アカデミックフォーラム「文化を科学する:進化論で社会を理解する」,早 稲田大学,2019年7月27日.
- 田村光平「パレオアジア DB の定量的解析 2」パレオアジア文化史学現象数理研究会,明 治大学, 2019 年 7 月 9 日.
- 寺原匡弘,藤戸尚子,手島康介,高畑尚之,颯田葉子,早川敏之. 現生人類における統合失調症への適応. 第 91 回日本遺伝学会大会,福井大学,2019 年 9 月 13 日.
- 中尾央,金田明大,田村光平,野下浩司「土器の3次元計測とその数理的解析」出ユーラシアの統合的人類史学:文明創出メカニズムの解明 第2回全体会議,南山大学,2020年1月12日.
- 中尾央,中川朋美,田村光平,山口雄治「弥生時代中期北部九州における戦争」日本進化学会第21回大会,北海道大学,2019年8月7日.
- 中村光宏. 文化の多様性に占める言語系統と生態環境の影響―情報理論を用いた北米先住 民民族誌の解析. 第 29 回日本数理生物学会大会,東京工業大学,2019 年 9 月 14-16 日.
- 中村光宏、北米先住民の文化の多様性に対する文化環境の影響の多変量相互情報量解析、

- 第12回日本人間行動進化学会,明治学院大学,2019年12月7-8日.
- 中村光宏「系統と環境は文化をどれくらい規定するか: WNAI 民族誌データの再解析」 『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7回研究大会』名古屋大学, 2019 年5月11-12日. (予稿集81頁)
- 中分遥, 佐藤浩輔「民話による文化情報伝達:素朴動物学的知識に関する計量分析」『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8回研究大会』国立民族学博物館, 2019 年 12 月 14-15 日. (予稿集 87-88 頁)
- 松永拓己,寺原匡弘,手島康介,高畑尚之,颯田葉子,早川敏之. 現生人類における双極性 障害関連遺伝子の適応的側面. 第 91 回日本遺伝学会大会,福井大学,2019 年 9 月 13 日.
- 山中由里子,田村光平「合成獣イメージの構成要素コード化に関する試験的研究」『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7回研究大会』名古屋大学,2019年5月11-12日.(予稿集79頁)
- 山中由里子,田村光平「合成獣イメージの複雑性:その地理的分布」『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8回研究大会』国 立民族学博物館、2019 年12月14-15日.(予稿集85頁)
- 若野友一郎, 門脇誠二, 青木健一「上部旧石器の起源地が新人の起源地とは異なる場合の生態文化的分布拡大モデル」『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7回研究大会』名古屋大学, 2019年5月11-12日. (予稿集13頁)
- 和久大介, 覚張隆史, Guido M. Valverde, 長岡朋人, 平田和明, 豊田敦, 米田穣, 高橋龍三郎, 太田博樹. 千葉県・西広および祇園原貝塚出土縄文人骨の集団ゲノム解析(第一報). 第73回日本人類学会大会, 佐賀, 2019年10月12-14日.
- 渡辺裕介,太田博樹,徳永勝士,覚張隆史,西田奈央,人見祐基,澤井浩美,Khor Seik Soon. 縄文人の HLA 型推定. 第 28 回日本組織適合性学会,名 古屋,2019 年 9 月 21–23 日.

#### 公開講座·教育講演等 Public and Educational lectures

- 太田博樹「ゲノム人類学の冒険」栄中日文化センター, 2019 年 7 月 26 日, 8 月 30 日, 9 月 27 日, 11 月 1 日, 22 日, 12 月 27 日.
- 太田博樹「縄文ゲノムからみた日本人」新潟県立歴史博物館特別展「国民の文化財 あ、コレ知ってる!はにわ、どぐう、かえんどきの昭和平成」記念講演会,新潟県立歴史博物館,2019年9月22日.
- 太田博樹「縄文人のゲノム解析で何がわかるのか?」『縄文 再発見』新知見による研究 の展開, NHK カルチャー名古屋, 2019 年 11 月 24 日.
- 高畑尚之「ゲノムからみた現生人類の由来」国立遺伝学研究所創立 70 周年記念公開講演会, 学術総合センター, 2019 年 7 月 12 日.

#### ニュースレター Newsletters

田村光平 (2019)「システムの中の育休」TUMUG ニュースレター, 15.

田村光平 (2019)「南の島からの刺客」FRIS ニュース, 8.

#### 受賞 Prizes

Kobayashi Y., Wakano J. Y., Ohtsuki, H. (2020) The 2020 Feldman Prize. DOI: 10.1016/j.tpb.2019.12.002

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」 2019 年度研究報告書(ISBN 978-4-909148-28-5)

2020年3月1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