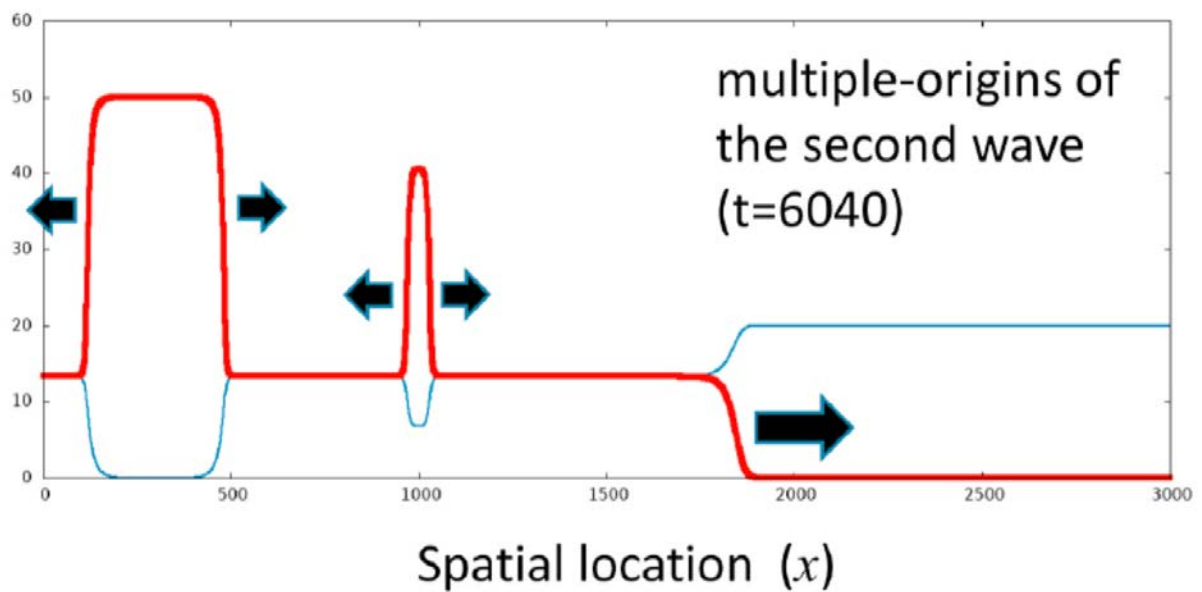


パレオアジア文化史学

－ 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

2020 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

ヨーロッパ初期新石器時代の3集団モデル	青木 健一 1
文化形質の絶滅時間に関する理論研究	小林 豊 9
石器作製技術への古気候の与える影響の統計解析	中村 光宏 17
上部旧石器時代の北ユーラシアの人々に関するゲノム研究	高畑 尚之 27
文化大進化のシミュレーションと統計手法の検証	田村 光平 45
仮想矢尻課題を用いた文化伝達に関する実験的検証	中分 遥 53
生態文化的分布拡大モデル：アジアへの新人分布拡大への応用	若野友一郎 63
古代ゲノム学の未来	太田 博樹 71

活動報告

パレオアジア文化史学現象数理研究会（オンライン）	77
パレオアジア文化史学現象数理研究会（オンライン）	78

研究業績	79
------------	----

研究組織 計画研究 B02

「人類集団の拡散と定着にともなう文化・行動変化の現象数理的モデル構築」

研究代表者

若野友一郎：明治大学 総合数理学部・教授

研究分担者

小林豊：高知工科大学 経済マネジメント学部・准教授

高畑尚之：総合研究大学院大学・名誉教授

研究協力者

井原泰雄：東京大学 大学院理学系研究科・講師

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

中分遥：高知工科大学 経済マネジメント学部・助教（プロジェクト）

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・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

ヨーロッパ初期新石器時代の3集団モデル

青木健一

明治大学研究知財戦略機構

1. 序

パレオアジア文化史学の目標の一つは、領域代表者である西秋良宏氏の言葉を借りるならば「フィールドのデータを理論的に解釈する」ことにある。筆者が近年この目標達成のために共同で行った既発表研究には、Gilpin et al. (2016)、Wakano et al. (2018)、Nakamura et al. (2020) がある。また、パレオアジア文化史学では古代DNA研究の重要性が認識されており、高畑尚之氏と太田博樹氏がこの方面の研究を推進している。本報告では、これらの背景を考慮しながら筆者が行った、西アジア発の初期農耕のヨーロッパへの拡がりに関する理論的研究について述べたい (Aoki 2020)。

Pinhasi et al. (2005) によれば、初期農耕のヨーロッパへの伝来に関する考古学的考察は Childe (1942) に始まり、さらに Childe (1968) は、初期農耕が近東農民の移動・入植によってもたらされたと主張した。先史文化が空間的に拡がる過程は、少なくとも二つ考えられる。つまり、人類集団の大規模移動による場合（すなわち「交替」）と在地集団が転向する場合（すなわち「伝播」）である。Childe (1968) は前者の説に肩入れしたことになる。ちなみに、交替は必ずしも在地集団の消滅を意味するわけではなく、また、伝播には集団間接触を可能にする（小規模）移動が必要である。

定量的なデータとして、まず、Ammerman & Cavalli-Sforza (1971) による放射性炭素年代の時空分布の統計分析が挙げられる。彼らのこの研究により、ヨーロッパの初期農耕が一定速度で拡がったことが示された。とりわけ、レヴァントのエリコを起点とした場合、このスピードが年当たり1キロであると推定された。なお、到着地点によっては年代にかなりのばらつきがあるが、この知見が基本的に正しいことが Pinhasi et al. (2005) によって確認された。この速度一定性が、反応拡散・進行波モデルが適用される所以である。

もう一つのデータが、ヨーロッパの南東から北西の方向に見られる古典的遺伝標識（血液型など）の地理勾配である。Menozzi et al. (1978) は、これが初期農耕の拡がりによって形成された祖先勾配（ancestry gradient）であると解釈した。この解釈がもし正しいならば、在地の狩猟採集民が徐々に農耕へ転向したことを強く示唆する。しかし、統計を駆使したその後の研究でこの解釈が疑問視されるようになり

(Novembre & Stephens 2008)、また、近年の古代DNA研究 (Reich 2018 など参照) によって、ヨーロッパの初期農民が一部のアナトリア新石器時代人と遺伝的にほぼ同一であることが明らかになった。つまり、ヨーロッパの初期農耕伝来の担い手は、アナトリア由来の新石器時代人とその子孫であり、しかも分布拡大の途中で混血がほとんど起こらなかったということになる（下記に詳細）。

2. 1996年のモデル

前世紀末の時点では、古代DNA研究の成果がまだ出ていなかった。初期農耕のヨーロッパへの拡がりについて当時認められていたデータは、Ammerman & Cavalli-Sforza (1971) が示した速度一定性、および Menozzi et al. (1978) がその過程で形成されたと考察した祖先勾配であった。我々は、この二つのデータを同時に説明できる反応拡散・進行波モデルを模索した (Aoki et al. 1996)。それが

$$F_t = DF_{xx} + r_F F[1 - (F + C)/K],$$

$$C_t = DC_{xx} + r_C C[1 - (F + C)/K] + e(F + C)H,$$

$$H_t = DC_{xx} + r_H H(1 - H/L) - e(F + C)H$$

である。

ここに $F(x, t)$ 、 $C(x, t)$ 、および $H(x, t)$ はそれぞれ、地点 x 時間 t における近東系外来農民（以下、外来農民）の密度、農耕へ転向したヨーロッパ先住民（以下、転向農民）の密度、および狩猟採集の生業を維持した先住民（以下、狩猟採集民）の密度である。パラメタ e は狩猟採集民が（外来または転向）農民と接触し、転向する率を表す。 D は拡散（ランダム移動）係数であり、全集団に共通すると仮定した。また、 r_F 、 r_C 、および r_H はそれぞれ、外来農民、転向農民、および狩猟採集民の内的自然増加率である。さらに、 K および L ($L < K$) はそれぞれ、農民と狩猟採集民の環境収容力を表し、外来農民と転向農民のニッチェが完全に一致するため、競争係数が1であると仮定した。農民と狩猟採集民は競争関係にないとしたが、これは次節で紹介するモデルの重要な変更点となる。



図1 $r_F = r_C = r_H$, $eL/r_C = 0.1$, $eK/r_H = 2.1$.

このモデルから四種類の進行波解が得られるが、上述のデータに定性的に最も適合する解は、図1のスナップショットに示すようなものであった。赤、紫、および

青の曲線がそれぞれ地点 x における外来農民、転向農民、および狩猟採集民の基準化された（環境収容力で割り算した）密度を表す。黒い矢印は、侵入する農民と後退する狩猟採集民の前線を示し、これは一定速度で移動する。この進行波解には三つの特徴がある。まず、農耕の拡がりの担い手が転向農民（紫）である。次に、前線の後方では狩猟採集民（青）が絶滅する。さらに、前線後方の黄色い破線で囲った部分において、祖先勾配（左から右に向かって赤が減少し、紫が増加する）が形成されている。なお、このような解が存在するための条件は、 $r_F < r_C + eL$ かつ $r_H < eK$ である。

3. 2020年のモデル

繰り返しになるが、近年の古代DNA研究によって、ヨーロッパの初期農民が一部のアナトリア新石器時代人と遺伝的にほぼ同一であることが明らかになった。例えば、Lazaridis et al. (2016) が行った主成分分析によると、中部および西部ヨーロッパの初期新石器時代人は、アナトリアの農民と同じクラスターに属している。また、Valdiosera et al. (2018) は、スペインの初期新石器時代人への西部ヨーロッパ系狩猟採集民 (WHG) の遺伝的寄与を調べ、混血率が極めて低い（同論文図 2B に物差しを当て目視した限りでは、4%未満）ことを示している。つまり、これらの地域の初期農民は、本報告書でいう外来農民である。しかし、この関連で重要なのは、在地の狩猟採集民が農耕の拡がりに伴って決して絶滅しなかった事実である。実際、Valdiosera et al. (2018) がスペインの中期新石器時代人を調べたところ、混血率が上がっていた（同上、20%超）。

大筋は前段落の通りであるが、その一方で、バルト海沿岸やウクライナなど一部地域の新石器時代人が、在地の狩猟採集民の血筋を（強く）引いていることを忘れてはならない（Jones et al. 2017; Mathieson et al. 2018）。すなわち、転向農民である可能性が高い。

これらの知見を解釈するために、1996年のモデルを改変した（Aoki 2020）。新しいモデルは、

$$F_t = DF_{xx} + r_F F[1 - (F + C)/K - wH/L],$$

$$C_t = DC_{xx} + r_C C[1 - (F + C)/K - pH/L] + e(F + C)H,$$

$$H_t = DC_{xx} + r_H H[1 - H/L - q(F + C)/K] - e(F + C)H$$

である。変更点は、農民と狩猟採集民の間の競争関係を加えたところにある。パラメタ w と p は、狩猟採集民がそれぞれ外来農民と転向農民の増殖に対して及ぼす抑制効果を表す。一方、 q は（外来または転向）農民が狩猟採集民の増殖に与える抑制効果である。

図2に進行波解（スナップショット）の一例を示す。その特徴であるが、第一に、農耕の拡がりの担い手が外来農民（赤）であり、転向農民（紫）がほとんど存在しない。第二に、前線の後方で狩猟採集民（青）が残存する。この二つの特徴

は、古代DNA研究から得られた知見と矛盾しない。第三に、外来農民は環境収容力未満で侵入する。この最後の予測については、今のところデータが存在しない（ただし、Shennan et al. 2013; Silva & Vander Linden 2017 参照）。



図2 $r_F = r_C = r_H$, $eL/r_C = 0.01$, $eK/r_H = 0.15$, $w = 0.5$, $p = 0.9$, $q = 0.1$.

ところで、このような解が得られるための三つの必要条件が $p > w + eL/r_C$ 、 $w < 1$ かつ $q + eK/r_H < 1$ である。とりわけ、第一の条件は、狩猟採集民の存在が外来農民よりも転向農民の増殖を強く抑制しなければならない ($p > w$) ことを意味する。このような条件が成立するためには、どのような状況が考えられるであろうか？最も自然な解釈は、転向農民がもともと在地の狩猟採集民であったことから、転向後の両者の居住地が近接していたためとする考えである。もう一つのやや穿った解釈は、外来農民の表現型（皮膚色、眼の色など）が異なっていた (Olalde et al. 2014; Allentoft et al. 2015) ため、接触を避けたという考えである。

また、第一および第三の条件はともに、転向率 e が小さくならないことを意味する。

4. 展望：速度一定性と祖先勾配

考古学と遺伝学のデータに密着した、ヨーロッパの初期農耕の拡がりに関する理論的研究は、Ammerman & Cavalli-Sforza (1971, 1973) に始まる。その出発点は、炭素年代から推定された農耕の拡がりの速度一定性、および古典的遺伝標識について観察される地理勾配の存在であった。その後の古代DNA研究によって、アナトリア由来の新石器時代人の分布拡大によって初期農耕がもたらされたことが明らかになり、その帰結として、この地理勾配が農耕の伝来に関連する祖先勾配でない可能性が強く示唆された。

ちなみに、近東起源の初期農耕は東方にも拡がり、ここでも速度一定性が近似的に成り立っている (Gangal et al. 2014)。一方、日本の水田稲作の拡がりについては、規則性が認められず、またその担い手の正体が判っていない。

先史文化の拡がりの速度一定性は、伝播の場合（図1）でも交替の場合（図2）

でも実現しうる。前者の場合は、祖先勾配が形成されることもある。パレオアジア文化史学に直結する興味深いデータが、東アジア現生ヒト集団に見られる古代北ユーラシア集団（ANE）由来の祖先勾配（Lazaridis et al. 2016）である。（本報告で紹介したような単純な）反応拡散・進行波モデルを現象に適用するに当たっては、拡がりの速度一定性を、まず何らかの形で検証する必要がある。その上で、この祖先勾配の形成過程について検討したいと思っている。

引用文献

- Allentoft ME, Sikora M, Sjögren K-G, Rasmussen S, et al. (2015) Population genomics of Bronze Age Eurasia. *Nature* 522, 167-172.
- Ammerman AJ, Cavalli-Sforza LL (1971) Measuring the rate of spread of early farming in Europe. *Man* 6, 674-688.
- Ammerman AJ, Cavalli-Sforza LL (1973) A population model for the diffusion of early farming in Europe. In: Renfrew C (Ed.) *The Explanation of Culture Change*, pp. 343-357. Duckworth, London.
- Aoki K (2020) A three-population wave-of-advance model for the European early Neolithic. *PLoS One* 15(5), e0233184.
- Aoki K, Shida M, Shigesada N (1996) Travelling wave solutions for the spread of farming into a region occupied by hunter-gatherers. *Theoretical Population Biology* 50, 1-17.
- Childe VG (1942) *What Happened in History*. Penguin Books.
- Childe VG (1968) *The Dawn of European Civilization*. Routledge and Kegan Paul.
- Gangal K, Sarson GR, Shukurov A (2014) The Near-Eastern roots of the Neolithic in south Asia. *PLoS One* 9(5), e95714.
- 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.
- Jones ER, Zarina G, Moiseyev V, Lightfoot E, et al. (2017) The Neolithic transition in the Baltic was not driven by admixture with early European farmers. *Current Biology* 27, 576-582.
- Lazaridis I, Nadel D, Rollefson G, Merrett DC, et al. (2016) Genomic insights into the origin of farming in the ancient Near East. *Nature* 536, 419-424.
- Mathieson I, Alpaslan-Roodenberg S, Posth C, Szécsényi-Nagy A, et al. (2018) The genomic history of southeastern Europe. *Nature* 555, 197-203.
- Menozzi P, Piazza A, Cavalli-Sforza L (1978) Synthetic maps of human gene frequencies in Europeans. *Science* 201, 786-792.
- Nakamura M, Wakano JY, Aoki K, Kobayashi Y (2020) The popularity spectrum applied to a cross-cultural question. *Theoretical Population Biology* 133, 104-116.
- Novembre J, Stephens M (2008) Interpreting principal component analyses of spatial population genetic variation. *Nature Genetics* 40, 646-649.
- Olalde I, Allentoft ME, Sánchez-Quinto F, Santpere G, et al. (2014) Derived immune and ancestral pigmentation alleles in a 7,000-year-old Mesolithic European. *Nature* 507, 225-228.

- Pinhasi R, Fort J, Ammerman AJ (2005) Tracing the origin and spread of agriculture in Europe. *PLoS Biol* 3(12), e410.
- Reich D (2018) *Who We Are and How We Got Here*. Vintage Books.
- Shennan S, Downey SS, Timpson A, Edinborough K, et al. (2013) Regional population collapse followed initial agriculture booms in mid-Holocene Europe. *Nature Communications* 4, 2486.
- Silva F, Vander Linden F (2017) Amplitude of travelling front as inferred from 14C predicts levels of genetic admixture among European early farmers. *Scientific Reports* 7, 11985.
- Valdiosera C, Günther T, Vera-Rodríguez JC, Ureña I, et al. (2018) Four millennia of Iberian molecular prehistory illustrate the impact of prehistoric migrations at the far end of Eurasia. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 115, 3428-3433.
- Wakano JY, Gilpin W, Kadowaki S, Feldman MW, Aoki K (2018) Ecocultural range expansion scenarios for the replacement or assimilation of Neanderthals by modern humans. *Theoretical Population Biology* 119, 3-14.

A three-population model for the European early Neolithic

Kenichi Aoki
Meiji University

Abstract: Ancient DNA studies have shown that early farming spread through most of Europe by the range expansion of farmers of Anatolian origin rather than by the conversion to farming of the local hunter-gatherers, and have confirmed that these hunter-gatherers continued to coexist with the incoming farmers. I extend a previous three-population wave-of-advance model to accommodate these new findings, and derive the conditions supportive of such a scenario in terms of the relative magnitudes of the parameters. The revised model predicts that the conversion rate must, not surprisingly, be low, but also that the hunter-gatherers must compete more strongly with the converted farmers than with the alien farmers. Moreover, the farmers may spread at well below their carrying capacity. In addition I speculate that a similar approach may prove useful in interpreting the ANE ancestry gradient seen in current East Asian populations.

文化形質の絶滅時間に関する理論研究

小林 豊

高知工科大学経済・マネジメント学群

0. 概要

世代が重複する集団において、Best-of- K 伝達に従う文化形質の期待絶滅時間が理論的に求められた。結果として、期待絶滅時間は、新生児一人あたりのロールモデルの数 K 、文化形質の伝達確率 β 、初期状態において形質を保有する個体の数 i の増加関数であることが確かめられた。一方で、集団サイズの影響は他のパラメータに依存し、比較的複雑な様相を示すことがわかった。最も顕著な結果として、 $K\beta$ が 1 より小さいときと 1 より大きいときでは、系の振る舞いが定性的に異なり、前者では期待絶滅時間は有限の値をとるが、後者では事実上発散してしまうことが明らかになった。この現象は、集団サイズ N が大きいときに近似的に成立する分枝過程の分析により、相転移現象として理解できることが示された。

1. 序論

パレオアジアプロジェクトでは、A01 考古班が中心となってアジア全域の旧石器時代に関連する文献のデータベースの作成を進めてきた。このデータベースでは、Shea(2013)により定義された 22 の石器モードを拡張した「パレオアジアモード」を用いて、各レイヤー（文化層）を特徴づけている。例えば、あるレイヤーがモード A を有する石器の出土が報告されているとき、そのレイヤーの項目 A には 1 が入力され、そのような報告がない場合は 0 が入力されている。したがって、それぞれのレイヤーは 0 と 1 の 2 値からなる多次元ベクトルにより特徴づけられる。最近になって、A01 考古班と B02 現象数理班は共同で、こうした 2 値ベクトルのデータセットを対象に探索的な多変量解析を行っており、その成果の一部は西秋を筆頭に現在投稿中である(Nishiaki et al., submitted)。B02 班は、この他にも、2 値ベクトルで記述される文化データセットを分析するための数理モデルをこれまで詳細に研究してきた。昨年発表された Nakamura et al. (2020)では、2 値ベクトルモデルを文化形質の 2 値データにフィットし、パラメータのベイズ推定を行う手法を提供した。Kobayashi et al., (2018)では、2 値ベクトルモデルにおいて形質の頻度と形質の起源の古さに関

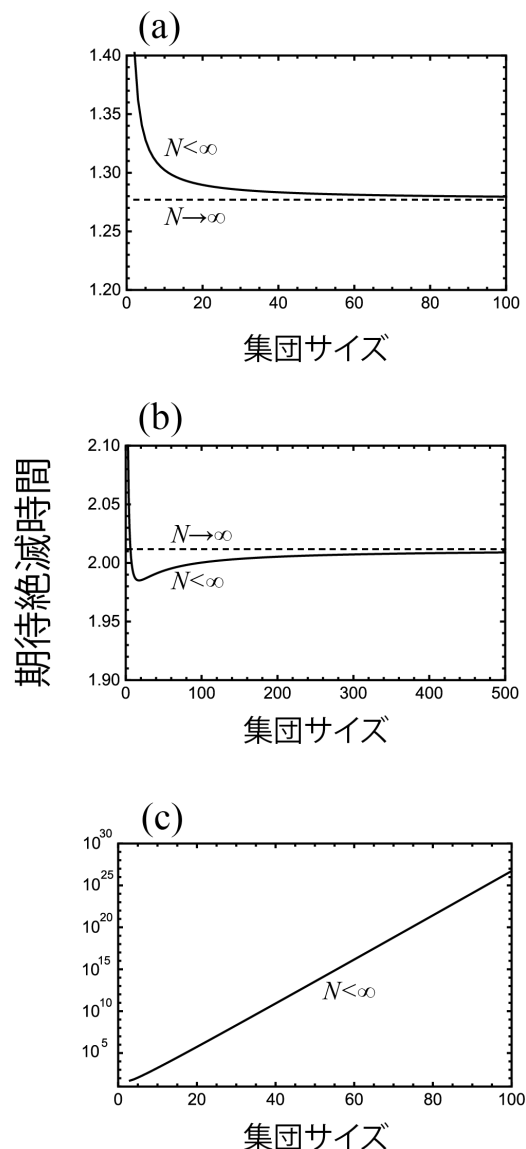


図1: 集団サイズが期待絶滅時間に与える影響。
実線は数値計算、点線は分枝過程の近似による。

係づける理論を提供した。逆に、Kobayashi et al. (2021)においては、2 値ベクトルモデルにおいて、形質の頻度から、形質が絶滅するまでに要する時間の分布と期待時間の計算を行った。これら 3 つの現象数理学的研究 (Kobayashi et al., 2018; Nakamura et al., 2020; Kobayashi et al., 2021)はすべて文化伝達の 2 値モデルを扱っており、多かれ少なかれ文化形質の 2 値データを解釈するために用いることを前提としている。このように、筆者がパレオアジア文化史学プロジェクトの後半期を通じて行ってきた研究はその多くが 2 値ベクトルの数理モデルとその石器データへの応用を見越した研究であり、それらは一定の成果を収めたと言えよう。本報告書では、これまで書面で紹介する機会がなく、今年度に公開された文化形質の絶滅時間に関する理論研究(Kobayashi et al., 2021)の成果を概説する。

2. モデル

ここでは本研究で用いる文化的モランモデルを導入する。重複世代をもつサイズ N の無性繁殖する集団において、ある一つの離散的文化形質について考察しよう。本形質において、全ての個体は、状態 0 (形質を

保有しない) もしくは状態 1 (形質を保有する) のどちらかにあるとする。以降、集団のうち i 個体だけが形質を有している状態から始めて、形質が集団から消失するまでに要する時間の期待値について考えよう。なお原著論文(Kobayashi et al., 2021)では期待絶滅時間だけではなく、絶滅時間の分布についても扱っているが、ここでは省略する。

本モデルでは、Best-of- K ($1 \leq K \leq N$) と呼ばれる文化伝達様式のみを考慮する。毎時間ステップごとに、新生児が一個体だけ集団に状態 0 で導入される。新生児は、ランダムに選ばれた K 人の先人を観察し、もし誰か一人でも形質を有していれば、

確率 β にて形質を受け継いで状態1に以降するが、さもなくば状態0に留まる。ここで β は伝達確率を表す。次に、ランダムに選ばれた先住者が死を迎え、空いた場所を新生児が占有する。このモデルにおいて、個体の平均寿命は N であり、 $K=1$ のときは、いわゆるランダム斜行伝達モデルに帰着することに注意されたい。

本モデルは、モランモデルと呼ばれる集団遺伝学で広く用いられている数理モデルの特殊な場合に相当し、平均絶滅時間を解析的に計算することができるが、その表現は大変複雑になる。しかしながら、集団サイズ N が十分大きい場合には分枝過程による近似計算が適用可能であり、初期個体数が N のときの期待絶滅時間は

$$\tau_i \approx \sum_{j=1}^i \sum_{m=j}^{\infty} \frac{1}{m} (K\beta)^{m-j} \quad (1)$$

によって近似的に与えられる。また、 $i=1$ の特別な場合においては、上式(1)は

$$\tau_1 \approx -\frac{1}{K\beta} \log(1 - K\beta) \quad (2)$$

に帰着する。計算の詳細は原著論文に譲ることにして、以下では数値計算の結果と解析的近似の結果を用いて、それぞれのパラメータの影響を論じる。

N の影響：集団サイズの影響は、 $K\beta$ の値によって質的に異なる3つのフェーズが存在する。 $K\beta$ が1に比べて小さいときは、期待絶滅時間は集団サイズが大きくなるほど短くなるが、逆に $K\beta$ が1に比べて

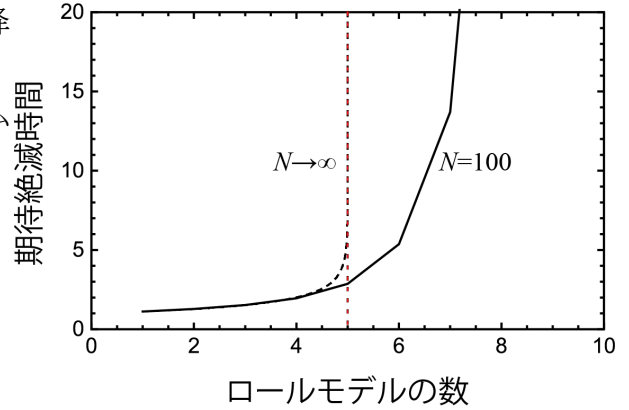


図2: ロールモデルの数が期待絶滅時間に与える影響。実線は数値計算、点線は分枝過程の近似による。赤い点線は分枝過程から予測される相転移閾値。

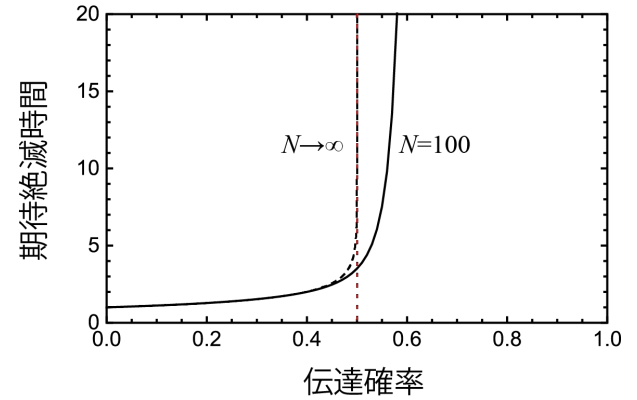


図3: 文化伝達確率が期待絶滅時間に与える影響。実線は数値計算、点線は分枝過程の近似による。赤い点線は分枝過程から予測される相転移閾値。

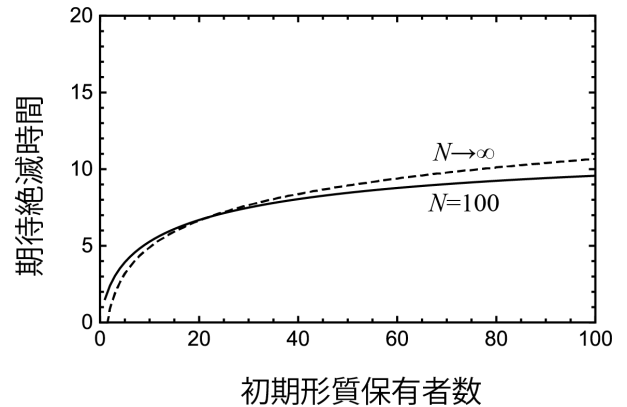


図4: 初期形質保有者数が期待絶滅時間に与える影響。実線は数値計算、点線は分枝過程の近似による。

大きいときは集団サイズの増加関数になる。その中間で、 $K\beta$ が1に近い値をとる場合は、集団サイズの非単調な関数になる（図1）。

K の影響：ロールモデルの数 K が増加するとき、期待絶滅時間は増加する。特に、 $K > 1/\beta$ のときに、急速な増加を示す。このことは、 $K=1/\beta$ において式(2)が発散することにおいても見て取れる（図2）。

β の影響：伝達率 β の影響は K に類似のパターンを示す。すなわち、期待絶滅時間は β とともに増加し、 $\beta > 1/K$ において急激な増加を示す（図3）。

i の影響：期待絶滅時間は形質保持個体の初期数とともに増加するが、その効果は対数的である（図4）。

K, β, i の同時影響： $K\beta$ の値が増加するにつれ期待絶滅時間は長くなり、その値が1を超えると、期待絶滅時間は見かけ上発散する（図5a）。また、 i が期待絶滅時間に与える影響は K や β に比べると、かなり小さい。

$K\beta$ が1をまたぐときの発散現象は、分枝過程の相転移に対応している（Kobayashi et al., 2021）。つまり、 N が大きい時の近似モデルである分枝過程では、 $K\beta$ の値が集団の成長率を与え、 $K\beta < 1$ ではサブクリティカル相をとり期待絶滅時間は有限の値をとるが、 $K\beta = 1$ でクリティカル相をとって期待絶滅時間は発散し、 $K\beta > 1$ ではスーパークリティカル相をとってやはり期待絶滅時間は発散する。実際には N は有限であるため期待絶滅時間は常に有限であるが、 $K\beta > 1$

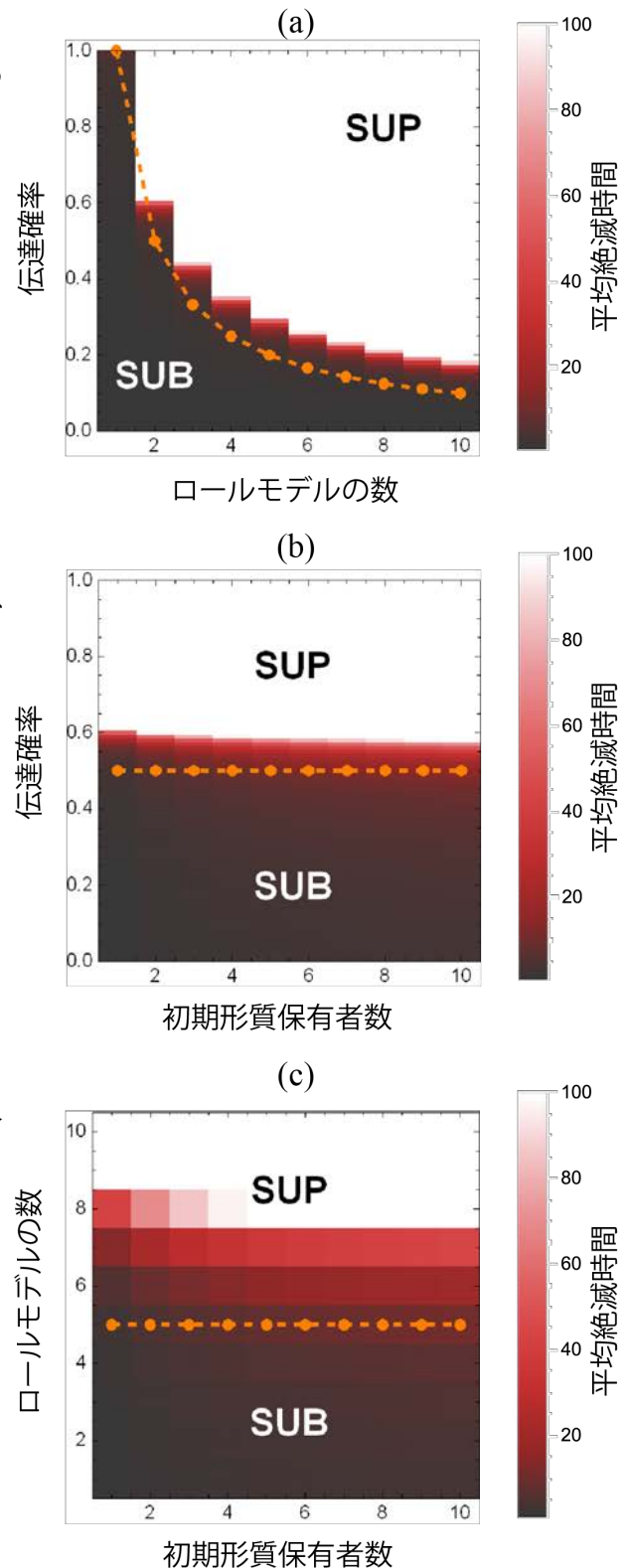


図5: 三つのパラメータ(ロールモデル数、伝達確率、初期形質保有者数)が期待絶滅時間に与える同時的影響。点線は分枝過程近似から導かれる相転移境界。

の際は、あまりにもその値が大きいため、発散して見える。このように、本研究の文化伝達モデルの振舞いは、相転移の現象という観点から理解することができる。

3. 考察

上記の Best-of- K 伝達を仮定した数理モデルの分析を通して、文化形質の存続時間（絶滅時間）を予測する際には、系の相転移に注意すべきであることが示唆された。具体的には、伝達率やロールモデル数が大きい場合、つまりコピーされやすいかもしくは非常に容易に観察されるような形質の場合には、期待絶滅時間が事実上発散してしまう。このような場合、理論的な期待絶滅時間は種の存続時間をすら超えてしまうであろうから、絶滅は環境や集団の密度が変化して伝達率やロールモデル数が変化するような場合しか事実上起き得ないであろう。環境変動は本研究では考慮しなかったため、この結果は、本研究の数理モデルが残念ながらスーパークリティカル相にある文化形質には適用できない可能性が高いということを示している。したがって、より現実的な状況を考えるならば、たとえば個体は複数の形質をもっていて、形質伝達率は保有形質数とともに低減すると考えるのが良いかもしれない。また、パラメータに明示的に時間変動を入れるのも将来の発展としてはありえるだろう。

とはいえ、本研究は、形質保有者数 i や集団サイズ N の影響が、ロールモデル数 K や形質伝達率 β の影響に比べれば相対的に小さいことを示した点で、文化形質の絶滅時間の理解に大いに貢献したと言える。またサブクリティカル相では、期待絶滅時間は理論的にも現実的な値をとるので、既存のデータに適用して具体的な文化形質の絶滅時間について考察することは、さほど無理のあることではないと思われる。しかし、そのためには、まずロールモデル数や伝達率といったパラメータを文化形質データから推定する必要がある。そこで、Nakamura et al. (2020) のようなパラメータ推定を可能にする方法論と組み合わせれば、サブクリティカル相にあることが判明した形質に限っては、妥当な値の期待絶滅時間を推定することが可能だろう。残念ながら Nakamura et al. (2020) と Kobayashi et al. (2021) はかなり異なる過程をおいた数理モデルである。すなわち、前者はメタ集団レベルでの動態を扱っていて、集団内の構造は完全に無視しているのに対して、後者は集団内の動態のみを扱っている。将来的には、Nakamura et al. (2020) と一貫性のあるモデルで絶滅時間の分析を行う価値があるだろう。

パレオアジアのデータベースに適用する際には、各アセンブレッジの正確な年代に関する信頼のおけるデータがほとんどないという問題がある(Nishiaki et al.,

submitted)。考古学における年代測定技術の発展と、推定年代の再評価が今後精力的に行われることを期待する。

引用文献

- Kobayashi, Y., Kurokawa, S., Ishii, T., Wakano, J. Y., 2021. Time to extinction of a cultural trait in an overlapping generation model. *Theoretical Population Biology* 137, 32-45.
- Nakamura, M., Wakano, J. Y., Aoki, K., Kobayashi, Y., 2020. The popularity spectrum applied to a cross-cultural question. *Theoretical Population Biology* 133, 104-116.
- Nishiaki, Y., Tamur, K., Suzuki, M., Nakamura, M., Kato, S., Nakagawa, K., Yamaoka, T., Noguchi, A., Kondo, Y., Kobayashi, Y., Spatiotemporal variability in lithic technology of Middle-to-Upper Paleolithic Asia: A new dataset and its statistical analyses. *Quaternary International*, submitted.
- Shea, 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.

Theoretical exploration of the time to extinction of a cultural trait

Yutaka Kobayashi

School of Economics and Management, Kochi University of Technology

The expected time to extinction of a cultural trait in an overlapping generation model was computed under the assumption of the best-of- K transmission. It is found that the expected extinction time increases with the number of role models per newborn K , the transmission rate of the cultural trait β , and the initial number of individuals carrying the trait i . On the other hand, the effect of population size is non-trivial, dependent on other parameters. Most remarkably, the behavior of the system differs qualitatively between when $K\beta < 1$ and when $K\beta > 1$. In the former case, the expected extinction time is finite, while in the latter case it virtually diverges. It turns out that this apparent divergence can be understood in terms of phase transition theory, analyzing a branching process which approximates the system when population size is large.

石器作製技術への古気候の与える影響の統計解析

中村光宏（明治大学研究知財戦略機構）

1 はじめに

一般に文化がどのように分布するかはさまざまな要因に影響されると考えられるが、気候や生態系といった環境要因は無視できないもののひとつだろう。本稿では石器の作製技術（モード）の分布と古気候との間にあるかもしれない相関構造を、データ解析によって探索的に探った結果を紹介する。

2 データ

2.1 パレオアジア DB

パレオアジアプロジェクトで作成された、中期旧石器時代から後期旧石器時代にかけての石器作製技術（モード）のデータセット（PADB）を用いた (Nishiaki et al., submitted)。このデータセットはさまざまな特徴量を収録しているが、以下では本研究で使った分のみについて説明する。

データは2つのテーブルからなる。まずアジアに分布する466遺跡のテーブルは、各遺跡の経緯度を収録している。次に919文化層のテーブルは、その文化層の所属する遺跡、文化時期（後述）、AからIまで24種のモードそれぞれが含まれているか否かの論理値を収録している。

2.1.1 文化時期

Nishiaki et al. (submitted) で提案された、文化層の特徴の異なる3つの時期区分を使用した。気候の時期と区別するため、文化時期と呼ぶ。Period 1 (ca. 48 ka かより古い文化層)、Period 2 (ca. 48–40 ka)、Period 3 (ca. 40–20 ka) の区分となる。

2.1.2 前処理

以下3点の前処理を施した。

1. 分析の対象として、各文化層に含まれるモードの種数とその中央値以下か否かの論理値（#modes）を追加した。
2. 統計解析の信頼性を担保するため、欠損値が多すぎないし偏りのある文化層は予め除外し

た。具体的には、欠損値が全文化層の 10% 以上となるモード及び情報量が 0.4689956 ビット以下（モードが「含まれる」「含まれない」の論理値のうち少ない方が全文化層の 10% 以下）となるモードを除外した。

3. 遺跡の経緯度に加えて、標高を追加した。Google Cloud Platform の API を利用し各遺跡の経緯度から取得した値を用いた。

最終的に、文化時期別の 24 モード（ないし上記 1）で、上記 2 の基準で除外されなかった 42 変数（ターゲットと呼ぶ）を分析の対象とした。

2.2 古気候シミュレーション

公開されている全球気候シミュレーション結果のデータセットを用いた (Brown et al., 2018)。これらは複数の研究結果をまとめたデータセットで、現代から約 330 万年前まで 12 の時期（文化層の時期と区別するため気候時期と呼ぶ）の各経緯度の気温と降水量に関する特徴量のラスター画像である（表 1）。解像度は全て 10 分（約 20km）のデータを用いた。

表 1: 使用した古気候シミュレーションのデータセット。

気候時期	ラベル	年代	文献
現代	cur	1979–2003	Karger et al. (2017)
後期完新世	LH	4.2–0.3 ka	Fordham et al. (2017)
中期完新世	LH	8.326–4.2 ka	Fordham et al. (2017)
前期完新世	EH	11.7–8.326 ka	Fordham et al. (2017)
新ドリラス垂氷期	YDS	12.9–11.7 ka	Fordham et al. (2017)
Bølling–Allerød 垂間氷期	BA	14.7–12.9 ka	Fordham et al. (2017)
Heinrich 垂氷期 1	HS1	17.0–14.7 ka	Fordham et al. (2017)
最終氷期極大期	LGM	ca. 21 ka	Karger et al. (2017)
最終間氷期	LIG	ca. 130 ka	Otto-Bliesner (2006)
更新世 MIS19	MIS19	ca. 787 ka	Brown et al. (2018)
中期鮮新世温暖期	mPWP	3.205 Ma	Hill (2015)
鮮新世 M2	M2	ca. 3.3 Ma	Dolan et al. (2015)

各気候時期のデータは各経緯度セルにつき 14–19 の「生気候変数 (bioclimatic variables)」を収録している。生気候変数は、その座標の気温と降水量に関するさまざまな統計量である（表 2）。cur から LIG まで 9 気候時期はそれぞれ 19 変数、MIS19 から M2 まで 3 気候時期は 14 変数（bio_2,3,5,6,7 が欠落）を収録するので、合計 213 枚の画像となる。

表 2: 生気候変数の一覧。

生気候変数	内容
bio_1	年間平均気温
bio_2	平均昼夜気温差
bio_3	等温性 (bio_2 / bio_7)
bio_4	気温の季節性 (標準偏差)
bio_5	最温暖月の最大気温
bio_6	最寒冷月の最低気温
bio_7	年間気温差
bio_8	最湿潤四半期の平均気温
bio_9	最乾燥四半期の平均気温
bio_10	最温暖四半期の平均気温
bio_11	最寒冷四半期の平均気温
bio_12	年間降水量
bio_13	最湿潤月の降水量
bio_14	最乾燥月の降水量
bio_15	降水量の季節性 (変動係数)
bio_16	最湿潤四半期の降水量
bio_17	最乾燥四半期の降水量
bio_18	最温暖四半期の降水量
bio_19	最寒冷四半期の降水量

2.2.1 前処理

PADB の 466 遺跡の経緯度に対応するセル（指定された経緯度に最近接する 4 セル）の生気候変数の値から双線型補間 (bilinear interpolation) した値をその遺跡の生気候変数として抽出し、解析に用いた。

3 方法

3.1 ターゲットと生気候変数との関係の計測

42 のターゲットと 12 気候時期それぞれでの生気候変数との関係を計測するため、以下 2 段階の統計解析を行った。

1. 各ターゲットと生気候変数のデータを学習し、ランダムフォレストモデルを作る (Breiman,

2001)。

2. モデルの混合行列の相互情報量 (MI) を計算する。

ランダムフォレストには Wright and Ziegler (2017) の実装を用いた。決定木の本数 (`num.trees`) は 501 本, 最小ノード数 (`min.node.size`) は 1, 分割のルール (`splitrule`) は Gini 分割 (`gini`) に固定し, 分割に使う変数の数 (`mtry`) をグリッド探索してモデルの最適化を行った。最適化の基準には正答率の 3 回繰り返し 10 分割交差検証を用いた。

和が 1 となるように正規化された混合行列 $Q_{T,B}$ の相互情報量 $I(T; B)$ は

$$H[Q_T] + H[Q_B] - H[Q_{T,B}] \quad (1)$$

で与えられる。ただし Q_T は B について周辺化したターゲットの分布, Q_B は T について周辺化した生気候変数による予測結果の分布である。また, 分布 P に対して

$$H[P] = - \sum_i P_i \log_2 P_i$$

である。行列や配列の場合はその全てのインデックスについて和をとる。

相互情報量が 0 に近ければ, ターゲットと生気候変数による予測結果とが相関しない, すなわちターゲットと生気候変数との間に関係がないことを示唆する。相互情報量が 1 に近ければ (最大値は 1), 強い相関があることを示唆する。

比較のため, 生気候変数ではなく位置情報を用いたターゲットの予測も行い相互情報量を計算した。位置情報としては, 経緯度のみを用いる場合と経緯度に加えて標高を用いる場合を用意した。

3.2 経緯度の効果を差し引いた上でのターゲットと生気候変数との関係の計測

生気候変数は経緯度によって大きくばらつく。ターゲットが生気候変数でよく予測できたからといって, ターゲットの分布が気温や降水量に影響されていると考えるのは早計で, 実は単に経緯度が異なるからばらついているのかもしれない。このことを考慮するため, 経緯度による効果を差し引いた上でのターゲットと生気候変数との関係を, 条件付き相互情報量を用いて計算した。

和が 1 となるように正規化された混合「配列」 $Q_{T,B,L}$ に対して, 条件付き相互情報量 $I(T; B | L)$ は

$$-H[Q_L] + H[Q_{T,L}] + H[Q_{B,L}] - H[Q_{T,B,L}] \quad (2)$$

で与えられる。ここで $Q_{T,L}$ は B について周辺化したターゲットと経緯度による予測結果との同時分布, $Q_{B,L}$ は T について周辺化した生気候変数と経緯度それぞれによる予測結果の同時分布, Q_L は T, B について周辺化した経緯度による予測結果の分布である。

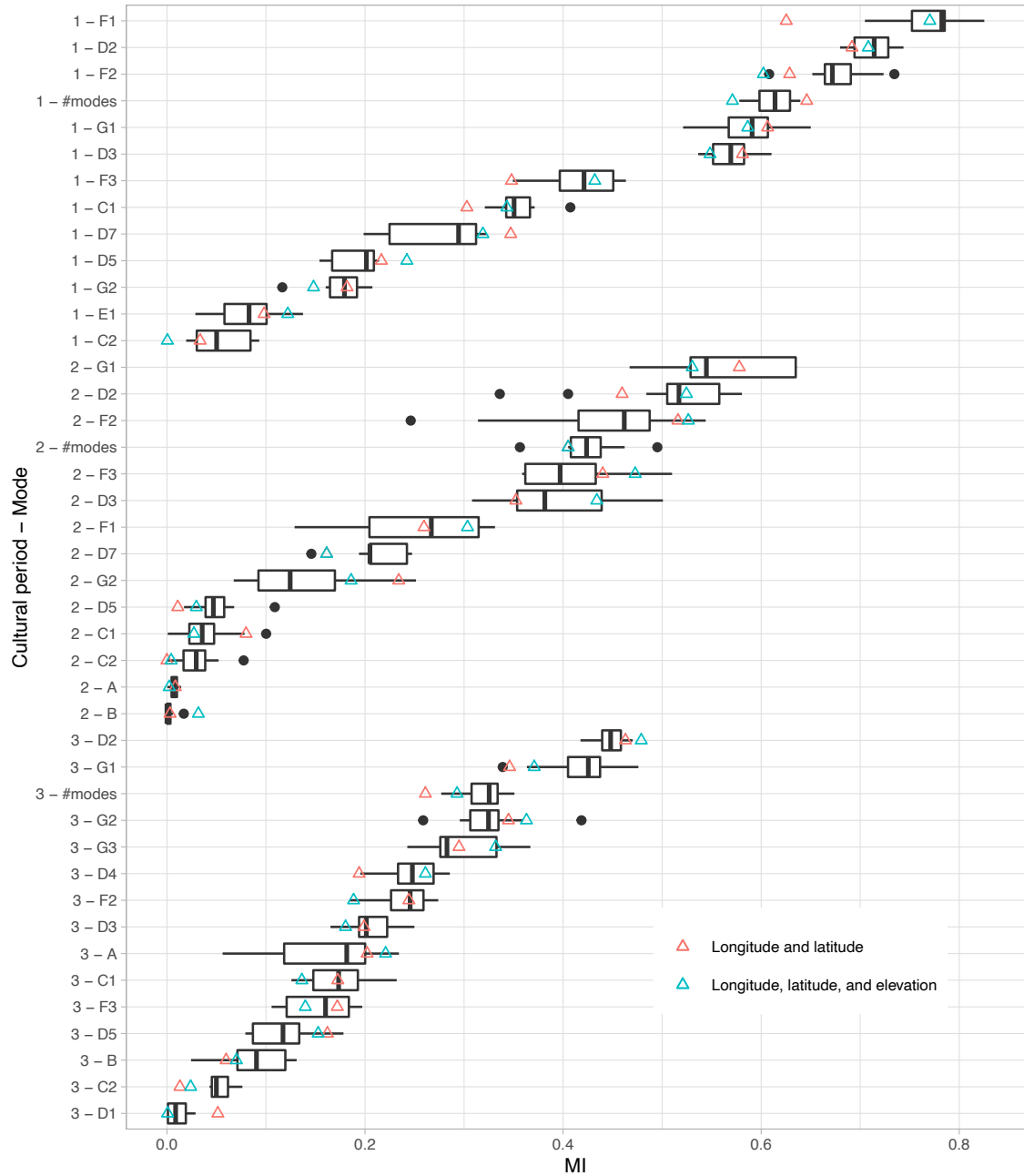


図 1: 生気候変数によるターゲットの予測結果とターゲットとの相互情報量。箱ひげは 12 気候時期の結果の要約, 赤三角は経緯度による結果, 緑三角は経緯度及び標高による結果を示す。

4 結果

4.1 ターゲットと生気候変数との関係

ほとんどのターゲットにおいて、生気候変数との相互情報量と、位置情報（経緯度ないし経緯度及び標高）との相互情報量には有意な差は見られなかった（Period 1 の F1, Period 2 の B, Period 3 の D1 のみ両側 Grubbs 検定で 5% 有意）。このことは、ターゲットへの気候の影響のほとんどは地域的な差で説明できる可能性を示唆する。

Period 1 から 3 にかけて、全体的に相互情報量が減少していくトレンドが観察された（図 1）。時代が進むに連れてモードが多様な気候（すなわち多様な地域）へと拡散していったことを反映していると考えられる。

4.2 経緯度の効果を差し引いた上でのターゲットと生気候変数との関係

経緯度の効果を差し引くと、図 1 に見られた減少のトレンドがなくなり、様子が変わる（図 2）。特に Period 2 の D3, D7, モード数（#modes）で条件付き相互情報量が大きい。つまり、これらのターゲットについては、似たような経緯度でも気候の違いによってその有無が決定される傾向が相対的に大きい。

5 おわりに

モードの分布と気候が相関を持つとしても、その大部分は地域的な違いで説明できることが明らかになった。同時に、そのような地域差の効果を差し引いてもなお残る気候との相関（節 4.2）もまた発見された。Period 2 でなぜそのようなモードと気候との相関が見られるのかは解釈が難しい問題だが、1 つ仮説を提示して本稿を終える。

Period 2 は特に新人が拡散していった時期に当たる (Nishiaki et al., submitted)。このような時期には新人とそれ以外の人類とが近い地域に共存していたと考えられる。新人とは異なる気候に適応した人類と新人とが異なるモードを持って近い地域に同時に存在すれば、上記のような地域的な差で説明されない気候とモードとの相関が見られることだろう。上記の結果はこの可能性を支持するものではないだろうか？

参考文献

Breiman, L. (2001). Random forests. *Machine Learning*, 45(1), 5–32. <https://doi.org/10.1023/a:1010933404324>

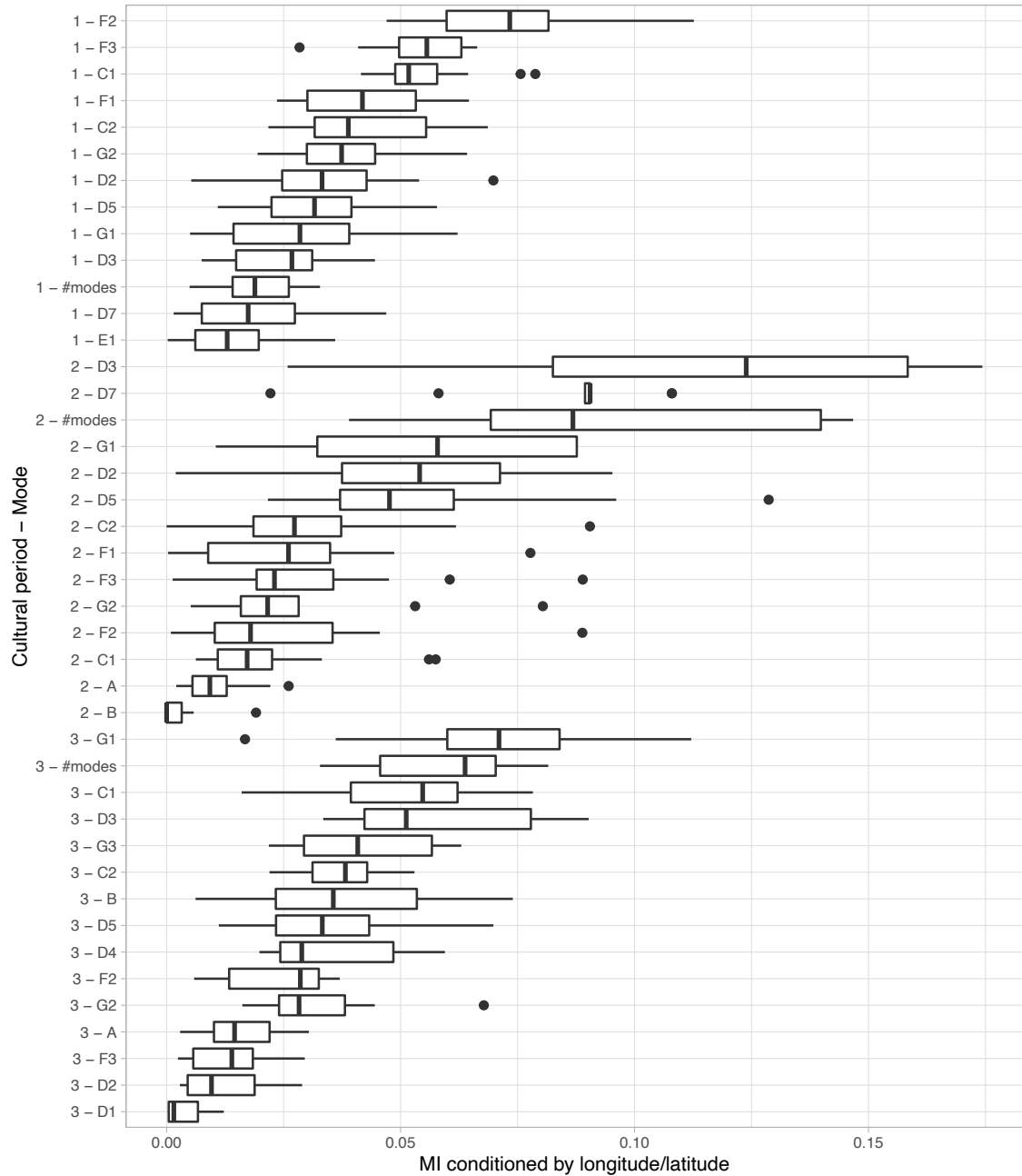


図 2: 経緯度で条件付けされた生気候変数によるターゲットの予測結果とターゲットとの相互情報量。

- Brown, J. L., Hill, D. J., Dolan, A. M., Carnaval, A. C., & Haywood, A. M. (2018). Paleoclim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas. *Scientific Data*, 5(1), 180254. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.254>
- Dolan, A. M., Haywood, A. M., Hunter, S. J., Tindall, J. C., Dowsett, H. J., Hill, D. J., & Pickering, S. J. (2015). Modelling the enigmatic late pliocene glacial event—marine isotope stage m2. *Global and Planetary Change*, 128, 47–60. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2015.02.001>
- Fordham, D. A., Saltr  , F., Haythorne, S., Wigley, T. M. L., Otto-Bliesner, B. L., Chan, K. C., & Brook, B. W. (2017). Paleoview: A tool for generating continuous climate projections spanning the last 21 000 years at regional and global scales. *Ecography*, 40(11), 1348–1358. <https://doi.org/10.1111/ecog.03031>
- Hill, D. J. (2015). The non-analogue nature of pliocene temperature gradients. *Earth and Planetary Science Letters*, 425, 232–241. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2015.05.044>
- Karger, D. N., Conrad, O., B  hner, J., Kawohl, T., Kreft, H., Soria-Auza, R. W., Zimmermann, N. E., Linder, H. P., & Kessler, M. (2017). Climatologies at high resolution for the earth’s land surface areas. *Scientific Data*, 4(1), 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- Nishiaki, Y., Tamura, K., Suzuki, M., Nakamura, M., Kato, S., Nakagawa, K., Takakura, J., Yamaoka, T., Noguchi, A., Kondo, Y., & Kobayashi, Y. (submitted). Spatiotemporal variability in lithic technology of middle-to-upper paleolithic asia: A new dataset and its statistical analyses. *Quaternary International*.
- Otto-Bliesner, B. L. (2006). Simulating arctic climate warmth and icefield retreat in the last interglaciation. *Science*, 311(5768), 1751–1753. <https://doi.org/10.1126/science.1120808>
- Wright, M. N., & Ziegler, A. (2017). Ranger: A fast implementation of random forests for high dimensional data in c++ and r. *Journal of Statistical Software*, 77(1). <https://doi.org/10.18637/jss.v077.i01>

Statistical analysis of the effect of paleoclimate on the distributions of lithic technology

Mitsuhiro Nakamura

Meiji University

Abstract: Distribution of culture would be affected by several factors, in which environmental causes such as climate and ecology are important. I show the results of statistical analysis searching for possible correlation structures between the distributions of paleoclimate and lithic technology during the Middle-to-Upper Paleolithic periods in Asia. Although most correlations between paleoclimate and lithic technology can be explained by regional variation, a few of lithic technology were affected by non-regional variation of paleoclimate.

上部旧石器時代の北ユーラシアの人々に関するゲノム研究

高畑尚之

総合研究大学院大学

現生人類に関する古代ゲノム研究は、大まかにせよ過去の或る時点における或る地域の集団の生物学的特徴（生理学的あるいは形態学的な表現型、移住率や繁殖個体数や交配様式などの人口動態、あるいは祖先の由来つまりアンセストリー/祖先系譜）を明らかにしてきた。こうした生物情報にはグループ内の個体間の近縁度や社会構造（Sikora et al. 2017）、あるいはグループ間の遺伝的な分化や地理的勾配（Lazaridis et al. 2014, 2016; Haak et al. 2015; Jones et al. 2015）など、ヒトの行動や文化と密接に関係した情報が含まれる。さらに、完新世の狩猟採集から農耕牧畜社会への移行に伴う代謝、免疫および髪や皮膚や目の色に関する変異（Olalde et al. 2014; Allentoft et al. 2015; Mathieson et al. 2015）、酪農社会に適応した乳糖耐性に関わる変異（Burger et al. 2020; Satta and Takahata 2020）、あるいはグリーンランドのような寒冷地やチベットのような高地での居住に伴う変異（Racimo et al. 2017; Zhang X. et al. 2020）などもゲノムに刻まれている。しかし、こうした生物情報だけでは現生人類の歴史が語れないのは明らかであり、古代ゲノム研究とは異なる視点からアプローチすることが必要だ（西秋 2020）。言うまでもなくその主分野が考古学であり、古代ゲノム研究とは相補的な関係が期待される。ゲノムでは決してわからない（骨）考古学の力を示すわかりやすい例は、北京に近い田園洞の4万年前の古人骨である（TY: Tianyuan）。TYの足の指骨は短いが、それは日常的に靴かブーツを履いていたためと推測されることだ（デネル 2020）。またデニソワ洞窟から装飾品と共伴した縫針も同様の文化情報である（Jacobs et al. 2019; Douka et al. 2019; Dennell 2019）。ただし古代人の被服に関しては、アタマジラミとコロモジラミの分岐時期を利用したユニークなゲノム研究もある（Toups et al. 2011; Ascunce et al. 2013）。本報告書は以上のような状況を踏まえ、古代ゲノム研究から得られた北ユーラシアの人々に関する知見を整理し、考古学的アプローチとのさらなる協業の幾分かでもの糧としたい。

古代北ユーラシア集団

現生人類は約5万8000年前に第二次出アフリカを行い、レヴァント地域に長期間逗留したときにネアンデルタールと交雑し、その後ユーラシアやサフルに

拡散した。図1はその初期拡散がほぼ完了した4万5000年前のユーラシア大陸における集団の地理的分布を表す。その代表的な集団の一つが古代北ユーラシア集団(ANE: Ancient North Eurasians)である。今日世界人口の半数以上が5%以上の ANE 祖先系譜を受け継ぐ (Reich 2018)。中でも西シベリアのマンシ(Mansi)やハンティ(Khanty)では57%にも達する(Wong et al. 2017)。同様に、シベリア最後の狩猟採集民と呼ばれるエニセイ川流域のケット(Ket)は、27-43% ANE 由来である(Flegontov et al. 2016)。

図1。5万8000年前に第二次出アフリカした現生人類集団と、約4万7000年前におきた東西ユーラシア集団の分裂と拡散に関する想像図。昨年の報告書(高畑 2019)に添えた図にウスチイシム(Ust'Ishim)に至るルートやデニソワとの交雑場所などに若干の修正を加えてある。西アジアから東アジアに至るルートのうち北回りは西ユーラシア集団の拡散ルート、南回りは東ユーラシア集団の拡散ルート。数字は古人骨や遺跡の年代(千年単位)。



もともと ANE はヨーロッパ人とアメリカ先住民の共通祖先として、理論的にその存在が予測された集団であった(Patterson et al. 2012)。そのため当初は仮想のゴースト集団であったが、2年後には古代ゲノムから予想通りの存在が明らかになった(Raghavan et al. 2014)。これがバイカル湖に近いマリタ遺跡から出土した古人骨マリタボーイ(MA-1)である。ところで、現在 MA-1 のゲノムは十分な精度では解読されていない(1x)。その重要性を考えるとさらに高精度の配列データが望ましい。マリタボーイはいまでもエルミタージュ美術館に眠っているので、材料がないわけではない。MA-1 に代表される ANE は、古人骨 Yana1,2(Sikora et al. 2019)とともに中央シベリアから東シベリアにいた古代北ユーラシアの集団を形成する。ANE と Yana1,2 に代表される ANS(Ancient

North Siberians)はクレードを作り、ヨーロッパ集団(EUR)とは4万年前以前に分岐した。Sikora et al. (2019)ではANSの方がANEよりも重要な印象を与えるが、アメリカ先住民の祖集団の形成やヨーロッパ集団への影響などはANEの比ではない。何れにしても、4万5000年前からLGM後までバイカル湖を中心とした地域にはANEが連続的に居住していた。この連続性はエニセイ川流域のAfontovaGora2,3(1万7000年前)に基づくが(Raghavan et al., 2014)、最近ではバイカル地域におけるUst'Kyakhta3などの新石器時代初期の集団でも確認されている(Yu et al. 2020)。

東アジア集団

MA-1は2万4000年前のANE古人骨であるが、東アジア人(EAS)の祖先系譜を17%ほど有する。すでに東アジア人との交雑が起きていたためである。またモンゴルのSalkhitからは3万4000年前の古人骨が出土しているが(mtDNAについてはDeviese et al. 2019)、その祖先系譜の2/3はEASであり残りの1/3はANSまたはANEである(Massilani et al. 2020)。このように東アジアには上部旧石器時代からEASが居住していた。その最古の古人骨が4万年前のTYである。

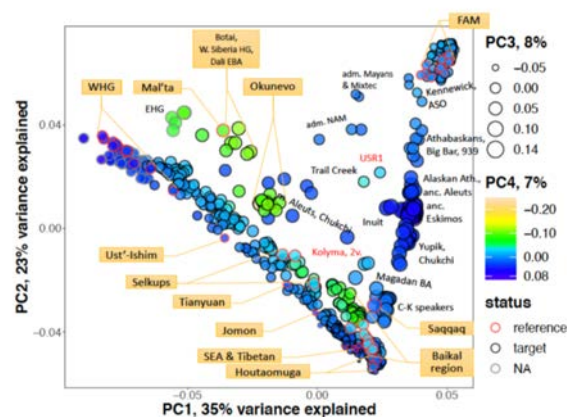
EASのゲノムには、例外なく2種類のデニソワゲノム(D0とD2と略記)のどちらか、あるいは両方が合わせて0.1%以上浸透している。TYには0.13%、Salkhitには0.12%である。ネアンデルタールと同様、デニソワの場合にも交雑が起きた場所が現生人類の拡散ルートを推測する上で有効である。D2はオビ川支流のイルティシ川左岸から出土した4万5000年前の古人骨Ust'Ishim(Fu et al. 2014)を除き、全ての東ユーラシア集団に浸透していることから拡散の早い時期に東南アジア近辺で交雑が起きた可能性が高い。これはEASがいわゆる南回りルートを経て、東南アジアから北上したことを強く示唆する(図1)。一方、D0の浸透が起きた交雑場所は推測しにくい。D0はD2やメラネシア人に特異的に浸透しているD1に比べアルタイ・デニソワ(デニソワ3号)のゲノムにもっとも近いことから、ANEの拡散途中にアルタイ地方で交雑が起きたと想定してきた(高畑 2020)。しかし、MA-1やYana1,2に浸透したデニソワゲノム量がわずか0.04~0.06%であることや、0.2 cM以上の長さをもつデニソワゲノム断片数がTYやSalkhitでは18~20個であるのに対してMA-1やYana1,2では3~6個と少数であることは、交雑が東アジアで起きANEに間接的に伝搬した可能性が高い。事実、内蒙古のチンスタイ洞窟(4万7000年前~4万2000年前)ではムステリアン石器群が出土しており、中国北部にはネアンデルタールまたはデニソワとの交雑集団が居住していた可能性も指摘されている(デネル 2020)。

チベット人の高地適応に関係した*EPAS1*遺伝子はデニソワ由来と考えられる。

しかしこのデニソワは甘粛省チベット夏河県の白石崖洞窟で出土した16万年前の下顎骨(Chen et al. 2019)や土壌から得られた4つのタイプのmtDNA (Zhang D. et al. 2020)とは直接関係がない。チベット人に高頻度で見られる高地適応型 *EPAS1* は中国から移住した農耕民由来であり、D0タイプとの報告がある(Zhang X. et al. 2020)。4万3000年前にデニソワとの交雑が起き低い頻度で維持されていたものが、1万2000年ほど前からチベット人の間で頻度を増したという。それではそもそもどこで交雑が起きたのか？現在でも中国人には *EPAS1* をもつ人がいることや農耕が黄河流域で始まりオルドス地方からチベットへ農耕民の拡散があったことなどから(Bellwood 2005)、中国北部で交雑が起きたかも知れない。何れにしても、D0に関係した交雑場所の他に、TY、Salkhit、MA-1、Yana1,2にD0とD2がどのような割合で浸透しているかが今後の興味ある課題である。

古代の北ユーラシアを語るときに忘れてはならないことは、中国のTYとベルギーの古人骨 Goyet Q116-1 (~3万5000年前)の間ですら遺伝子交流のシグナルがあることだ。不思議である。4万年前以前のユーラシア大陸を横断する交流にはANEやUst'Ishimの集団が何らかの中継的な役割を果たしたのかも知れない。様々な北ユーラシア集団の遺伝的な繋がりに関する主成分分析の結果(図2)では、集団の連続的な分布が見られる。大半の集団は、右下のクラスターとなっている東アジア集団からWHG、Mal'ta/EHG、FAMの3頂点に向かって分布している。

図2。西ヨーロッパ狩猟採集民(WHG)、古代北ユーラシア集団(Mal'ta・MA-1)と東ヨーロッパ狩猟採集民(EHG)、アメリカ先住民(FAM)に関する主成分1(横軸)と2(縦軸)。Ning et al. (2020)より転載。



アメリカ先住民の祖集団

中国華北からアムール川盆地さらにヤクーツクやコルイマに至るまで、東アジア集団の拡大は初期の拡散以降も引き続き起きたようだ。その中には TY に近縁なグループもいたし、現在はアンダマン諸島に孤立しているオング（東ユーラシア基層集団）に近縁なグループもいた。それらのグループと古代北ユーラシアのグループ間で、3 万年前以前から平均 2 対 1 の割合で交雑が起きた。ただし、先に触れたように Yana1,2 に代表される ANS はこの交雑に直接関与していない（Reich et al. 2012; Sikora et al. 2019）。直接関与したのは ANE である。意外にも交雑集団はかなり多様だった。例えば、古人骨 Kolyma1(9800 年前)や Ust’Kyakhta3（1 万 4000 年前）もこうした交雑の結果できたグループに属するが、ベーリンジアを渡りアメリカ先住民とはならなかった（Sikora et al. 2019; Yu et al. 2020）。これに対して TY やオング由来の交雑グループは他のグループとともに最初のアメリカ人となった（FAM: First Americans）。この集団の特異な祖先系譜は FAM の中でも際立っている。このため彼らを集団 Y と呼ぶが、その祖先系譜はブラジルの先住民であるスルイやカリチアーナに集中している。何れにしても ANE の祖先系譜は南北アメリカ大陸に拡散したので（Posth et al. 2018; Pinotti et al. 2019）、文化の伝搬もあったと考えられる。例えば、ANE の発明と思われる細石刃（microblade）は北米にも伝搬している。ただし、その分布はカナダ以南では稀である。細石刃を使用しなくなったか、そもそも FAM の一部のグループはこの文化をもっていなかった可能性すらある。

ANE と EAS の交雑がいつ、どこで起きたか、そのような集団がどれほどの期間陸橋化したベーリンジアに逗留したか、アメリカ大陸にはいつ入植し、どの移動ルートで拡散したかなど様々な研究が進んでいるが、以下に 3 点を抽出しておく（Raghavan et al. 2015; Llamas et al. 2016; Scheib et al. 2018; Moreno-Mayar et al. 2018a, b）。第 1 に、移動ルートの候補としてカナダのアルバータ州を南北に縦断する無氷廻廊に関する研究がある。かつての無氷回廊の周辺地域にはアサバスカンの人々が居住しているが、1500km に及ぶこの回廊に植生が回復し人の移動が可能になったのは 1 万 2600 年前のことである（Pederson et al. 2016）。この推定年代は 1 万 4000 年前以前に遡るモンテ・ベルデ遺跡やプレ・クロヴィス文化よりはずっと後のことであり過小評価をしている可能性もあるが、FAM のアメリカ大陸での初期拡散（～1 万 6000 年前）は無氷回廊とは別の北西太平洋沿岸と考えられる（Waters 2019）。

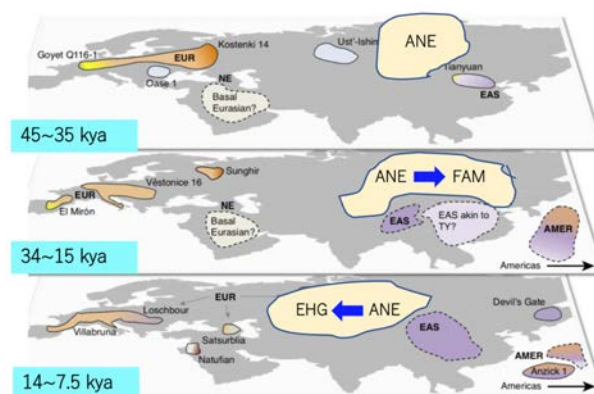
第 2 に、最初のアメリカ人は 1 万 1500 年前のアラスカの古人骨 USR1(Upward Sun River1)ではなく、集団 Y を含む南アメリカ先住民(South Native Americans)であったかもしれない。こうした研究では、レナ川流域やアムール川流域が交雑場所の候補地であり、逗留地も東ベーリンジアではなく、北東シベリアである（Yu et al. 2020; Ning et al. 2020; cf. Scheib et al. 2018）。

第3に ANE の祖先系譜は、1万2000年前の中国吉林省出土の古人骨 Houtaomuga (Ning et al. 2020) や日本人と韓国人とも近縁な 7600 年前の古人骨 Devil's Gate (Siska et al. 2017) には及んでいない。とくに Devil's Gate はアムール川盆地の人とも連続性をもち、目は褐色、シャベル歯、乳糖不耐などの典型的なアジア表現型を示す。にもかかわらず、細石刃は LGM 期にこれらの極東地域で盛行している。文化と生物学的なヒトが乖離する例である。

古代北ユーラシア集団の LGM 後の大移動と拡大

LGM 後になると EAS が西に拡大するにつれて、あるいはヨーロッパの氷河の後退につれて ANE も西シベリヤ (ウラル山脈とエニセイ川の間地域)、さらにはウラルを越えて東ヨーロッパ平原に移動した。青銅器時代以降のユーラシアステップの人々に関する古代ゲノム研究 (Damgaard et al. 2018a) によれば、この ANE が東ヨーロッパ狩猟採集民 (EHG) の直接の祖先である。ロシア出土の古人骨 Sedelkino (1万1250年前) は EHG の直系である。

図3。古代ゲノム研究が明らかにしたユーラシア大陸における現生人類集団の大まかな時空分布。Yang and Fu (2018)を改変。図中で AMER とあるのはここでの FAM のこと、また Basal Eurasian とあるのはネアンデルタールとの交雑を経ていないゴースト集団のことで現在のヨーロッパ集団の形成に寄与。



EHG はコーカサス狩猟採集民 (CHG) と交雑し、青銅器時代になって牧畜民 ヤムナヤ文化を形成する (CHG については Wang et al. 2019 参照)。ヤムナヤ はアナトリアから移住してきた農耕民と在地の狩猟採集民が居住するヨーロッパ大陸に大量に移入・交雑し、現在のヨーロッパを形成する三大祖先系譜の一つとなった (Haak et al. 2015; Laminidis et al. 2018)。その後もヤムナヤの祖先系譜

はユーラシアステップを東に南に移動・拡大し続けた (Narasimhan et al. 2019; Jeong et al. 2020)。ケットの ANE 祖先系譜はこのころのアルタイ地方 (オクニボ文化) で獲得したという (Flegontov et al. 2016)。現在、世界人口の半数以上が 5% 以上の ANE を祖先系譜にもつ (Reich 2018) と言われる所以である。青銅器や鉄器が最初に作られたのも、馬の家畜化が始まりチャリオットが発明されたのもユーラシアステップである。完新世には人類史に絶大な影響を及ぼした多様な集団がこのステップ地域で興亡を繰り返し広がったが、その歴史は上部旧石器時代から居住した北ユーラシアの人々の生物学的・文化的遺産に依拠したものだった (図 3)。

おわりに

今後の古代ゲノム研究ではシベリア、モンゴル、中国北部が焦点になると思われる。ユーラシアステップとツンドラ・タイガーは上部旧石器時代以降における東西ユーラシア集団の分化と融合の地である。集団の移動や置換が激しい地域ほどその時点に近い古代ゲノムを必要とするが、これまでの古代ゲノム研究は数千年前程度の比較的新しいサンプルでも予想外の出来事を明らかにしてきた。そうした生物情報がパレオアジアの文化史を理解する一層の助けになることを期待したい。

サブルメント 1。Y 染色体パリンプセスト

Y 染色体もミトコンドリア DNA(mtDNA)も遺伝的な組換えがない（従って祖先系譜は単一の系統樹で表現できる）ことや突然変異率が高いことで共通している。しかし比較できる領域の大きさが mtDNA では高々16 kb であるのに対して、Y 染色体は現在のデータでは~10Mb と 500 倍以上も長いいため作成する系統樹の精度に大きな差がでる。Y 染色体の系統樹は、現生人類の出アフリカの時期や個体数、あるいはその後の移動と人口爆発などのデモグラフィックな変化に重要な情報を提供する。中でも 1000 人ゲノムプロジェクト (Auton et al. 2015) とシモンズ・ゲノム多様性プロジェクト (SGPD; Mallick et al. 2016) で得られた成果が特筆される。① Y 染色体の系統樹では、非アフリカ集団は C, D, E, F の 4 つのハプログループ (hg) をもった個体 (男性) から成る。この分岐は第二次出アフリカが 5 万~6 万年前に起きたことと整合的である。② その後の 4 つの hg が一斉に分化・拡大する時期と非アフリカ集団のデモグラフィに強い相関がある。③ 本文で述べたアメリカ先住民の形成と係りの深い MA-1 は Q/R (Yana1,2 は上位の hg である PI)、Anzick1 や Kolyma1 も Q である (表 1)。SGDP ではアメリカ先住民の主要な hg は 2 個体 (C3b と R1b1a2a1a) をのぞいて Q1a2a1a1 と Q1a2a1b であり、現在のシベリアに高頻度でみられる。④ アメリカ先住民に低頻度でみられる C3b はユーラシア大陸北東部で発祥し、現存する東アジア集団ではツングース、カザフ、ニヴフ、モンゴルなどに集中している (Pinotti et al. 2019)。また、ヤムナヤに高頻度でみつかると R1b は Q/R に属し、比較的新しく西アジアで発祥した。

図 4。上図：非アフリカ集団における Y 染色体ハプログループの系統樹全容 (Poznik et al. 2016)。データは 1000 人ゲノムプロジェクトの 26 集団 1244 Y 染色体 (4.3x)。縦軸 (時間) は塩基置換速度 = 0.76×10^{-9} /座位/年を仮定。下図：C3-M217 と Q-M242 の部分系統樹 (Pinotti et al. 2019)。薄く塗りつぶしたボックスはアメリカ先住民のハプログループ。

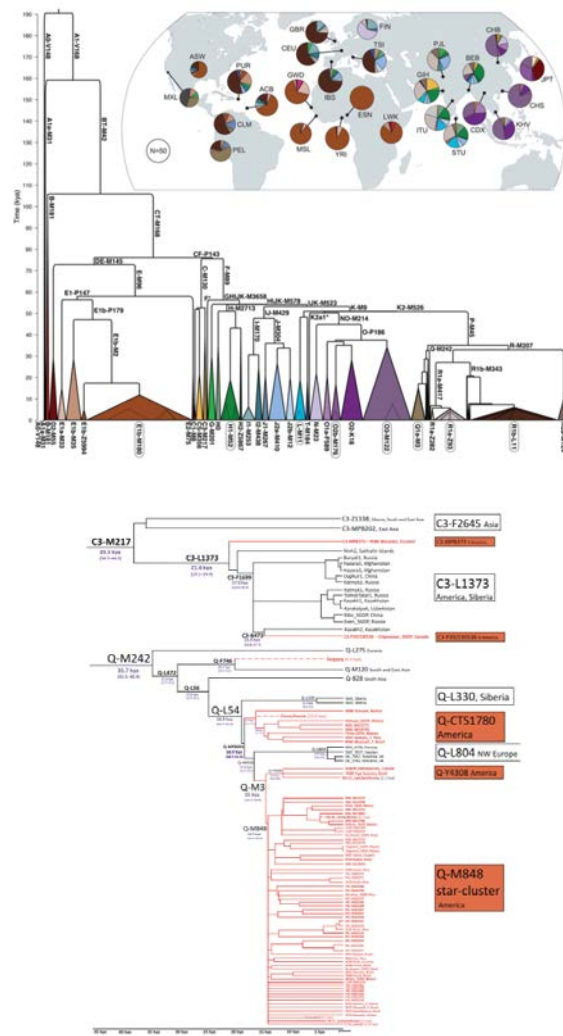


表 1。7000 年前より古い現生人類のゲノム一覧

以下 Fu 16 などとあるのは出典が、引用文献にある Fu et al. (2016)の意味である。右端の mtDNA と Y の 2 列は、それぞれ mtDNA と Y 染色体のハプログループを示す。mtDNA の記載がない古人骨は未確認である一方、Y 染色体の記載がないのは未確認か遺伝的な女性を意味する。注（#）Fu 14 では Usti’Ishim の Y 染色体ハプログループは K(xLT)であるが、Ilumae et al. (2016)や Wong et al. (2017)では新たに見つかった変異のために K のサブハプログループ NO に分類している。2020 年時点での最新の Y 染色体の系統樹は Hallast et al. (2020) にある図 3 だが、K→NO の修正は行われていない。同論文では Pavlov1 も C1a2 ではなく I である。Shamanka の核ゲノムは Damgaard et al. (2018b)、mtDNA と Y 染色体ハプログループは Moussa et al. (2016)。

Sample Code	References	Age BP (years)	Culture	Genetic Cluster	mtDNA	Y
UstiIshim	Fu 14	45,020	Unassigned	Unassigned	R	NO #
Oase1	Fu 15	39,610	Unassigned	Unassigned	N	F
Tianyuan	Yang	39,500	Unassigned	EAS	B	K2b
Kostenki14	Seguin-Orlando	37,470	Kostyonki	Kostenki14	U2	C1b*
BuranKaya3A	Bennett	36,000	Gravettian	Gravettian	N1	CT or C
GoyetQ116-1	Fu 16	34,795	Aurignacian	Unassigned	M	C1a
Salkhit	Massilani	34,425	Unassigned	Unassigned	N	
Sunghir (4)	Sikora 17	34,100	Unassigned	Kostenki14	U	C1a2
Muierii2	Fu 16	33,300	Unassigned	Unassigned	U6	
Paglicci133	Fu 16	32,895	Gravettian	Vestonice	U8c	I
Cioclovina	Fu 16	32,435	Unassigned	Unassigned	U	CT
Kostenki12	Fu 16	32,415	Unassigned	Kostenki14	U2	CT
YanaRHS (2)	Sikora 19	31,600	Unassigned	ANS	U	P1
KremsWA3	Fu 16	30,970	Gravettian	Vestonice	U5	I
Vestonice13	Fu 16	30,870	Gravettian	Vestonice	U8c	CT
Vestonice15	Fu 16	30,870	Gravettian	Vestonice	U5	BT
Vestonice14	Fu 16	30,870	Gravettian	Vestonice	U	
Pavlov1	Fu 16	30,260	Gravettian	Vestonice	U5	C1a2 #
Vestonice43	Fu 16	30,010	Gravettian	Vestonice	U	F
Vestonice16	Fu 16	30,010	Gravettian	Vestonice	U5	C1a2
Ostuni2	Fu 16	28,975	Gravettian	Vestonice	U2	
GoyetQ53-1	Fu 16	27,975	Gravettian	Vestonice	U2	

Paglicci108	Fu 16	27,750	Gravettian	Vestonice	U234789	CT
Ostuni1	Fu 16	27,620	Gravettian	Vestonice	M	
GoyetQ376-19	Fu 16	27,515	Gravettian	Vestonice	U2	
GoyetQ56-16	Fu 16	26,320	Gravettian	Vestonice	U2	
Dzudzuana2,3	Lazaridis 18	25,400	Unassigned	CHG	U6	
Malta1	Raghavan	24,305	Unassigned	ANE	U	Q/R
El Miron	Fu 16	18,720	Magdalenian	El Miron	U5b	
AfontovaGora3	Fu 16	16,710	Unassigned	ANE	R1b	
AfontovaGora2	Raghavan	16,710	Unassigned	ANE		
Rigney1	Fu 16	15,465	Magdalenian	El Miron	U234789	
HohleFels49	Fu 16	15,130	Magdalenian	El Miron	U8a	I
GoyetQ-2	Fu 16	15,005	Magdalenian	El Miron	U8a	HIJK
Brillenhohle	Fu 16	14,780	Magdalenian	El Miron	U8a	
HohleFels79	Fu 16	14,670	Magdalenian	El Miron	U8a	
Burkhardtshohle	Fu 16	14,615	Magdalenian	El Miron	U8a	I
Taforalt	Loosdrecht	14,500	Iberomaurusian	Natufian	U6~M1	M-78
Ust'Kyakhta3	Yu	14,000	Unassigned	APS		C2b1
Villabruna	Fu 16	13,980	Epigravettian	Villabruna	U5b2b	R1b1
Bichon	Jones	13,665	Azilian	Villabruna	U5b1h	I2
ZBC	Feldman	13,50	Unassigned	AHG	K2b	C1a2
Satsurblia	Jones	13,255	Epigravettian	Satsurblia	K3	J2
Rochedane	Fu 16	12,960	Epigravettian	Villabruna	U5b2b	I
Anzick1	Rasmussen 14	12,600	Clovis	SNA	D4h3a	Q-Z780
HoutaomugaM45	Ning	12,000	Early Neolithic	ARB	B4c1a2	N
Natufian	Lazaridis 16	11,840	Epipaleolithic	NHG	N1b	CT
Iboussieres39	Fu 16	11,725	Epigravettian	Villabruna	U5b2b	
USR1, 2	Moreno-Mayar ^a	11,500	Denali complex	AB	C1b, B2	
IronGatesHG(40)	Mathieson	11,500	Unassigned	WHG/EHG	U/K1/H	
Sidelkino	Damgaard ^a	11,250	Unassigned	EHG		
Continenza	Fu 16	10,855	Mesolithic	Villabruna	U5b1	
SpiritCave	Moreno-Mayar ^b	10,700	Western stemmed	SNA	D1	Q-M848
LagoaSanta	Moreno-Mayar ^b	10,400	Unassigned	SNA	D4h3a	Q-M848
ShukaKaa	Lindo	10,300	Maritime tradition	FAM	D4h3a	-
Ranchot88	Fu 16	10,085	Mesolithic	Villabruna	U5b1	
LesCloseaux13	Fu 16	9900	Mesolithic	Villabruna	U5a2	
Kolyma 1	Sikora	9800	Unassigned	APS	G1b	Q1a1b

Kotias	Jones	9720	Mesolithic	Saturblia	H13c	J
Hum2	Gunther	9452	Mesolithic	SHG	U5a1d	I2
Falkenstein	Fu 16	9200	Mesolithic	Villabruna	U5a2c	F
Hotu IIIb	Lazaridis 16	9119	Mesolithic	Iran_N		J
SF12	Gunther	9033	Mesolithic	SHG	U4a1	
Kennewick Man	Rasmussen 15	8400	Unassigned	NNA	X2a	Q-M3
Karelia	Haak	8375	Mesolithic	EHG	C1g	R1a1
Bockstein	Fu 16	8265	Mesolithic	Villabruna	U5b1d1	
Ofnet	Fu 16	8245	Mesolithic	Villabruna	U5b1d1	
Chaudardes1	Fu 16	8205	Mesolithic	Villabruna	U5b1b	I
Hora (2)	Skoglund	8173	Unassigned	Unassigned		
Loschbour	Lazaridis 14	8050	Mesolithic	Villabruna	U5b1a	I2a1b
LaBran1	Olalde	7815	Mesolithic	Villabruna	U5b2c1	C1a2
Hungarian, KO1	Gamba	7660	Neolithic	Villabruna	R3	I2a
Samara	Haak	7640	Neo-Eneolithic	EHG	U5a1d	R1b1
Motala12	Lazaridis 14	7625	Mesolithic	Unassigned	U2e1	I2a1b
Devil's Gate1,2	Siska	7600	Unassigned	ARB	D4/M	
ShamankaEN	Damgaard ^b	7500	Kitoi		A/C/D/G2a	K-M9
BerryAuBac	Fu 16	7245	Mesolithic	Villabruna	U5b1a	I
Stuttgart	Lazaridis 14	7140	Early Neolithic	Unassigned	T2c1d1	

略記号

集団

ANE: Ancient North Eurasians, ANS: Ancient North Siberians, AB: Ancient Beringians, APS: Ancient Paleo-Siberians, ARB: Amur River Basin, EAS: East Asians, FAM: First Americans, SNA: Southern Native Americans, NNA: Northern Native Americans.

狩猟採集民

AHG: Anatolia Hunter-Gatherers, CHG: Caucasus Hunter-Gatherers, EHG: Eastern (European) Hunter-Gatherers, NHG: Natufian Hunter-Gatherers, SHG: Scandinavian Hunter-Gatherers, WHG: Western (European) Hunter-Gatherers.

引用文献

- Allentoft et al. (2015) Population genomics of Bronze Age Eurasia. *Nature* 522: 167-172.
- Auton et al. (2015) A global reference for human genetic variation. *Nature* 526: 68-74.
- Ascunce et al. (2013) Nuclear genetic diversity in human lice (*Pediculus humanus*) reveals continental differences and high inbreeding among worldwide populations. *PLoS ONE* 8: e57619.
- Bellwood P. (2005) *FIRST FARMERS: The origins of the agricultural societies*. Cambridge University Press.
- Bennett et al. (2019) The origin of the Gravettians: genomic evidence from a 36,000-year-old Eastern European. *bioRxiv*.
- Burger et al. (2020) Low prevalence of lactase persistence in Bronze Age Europe indicates ongoing strong selection over the last 3,000 years. *Curr. Biol.* 30: 1-9.
- Chen et al. (2019) A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. *Nature* 569: 409-412.
- Damgaard et al. (2018a) 137 ancient human genomes from across the Eurasian steppes. *Nature* 557: 369-374.
- Damgaard et al. (2018b) The first horse herders and the impact of early Bronze Age steppe expansions into Asia. *Science* 360: eaar7711.
- Dennell (2019) Dating of hominin discoveries at Denisova. *Nature* 565: 571-571.
- デネル R./訳・西秋良宏 (2020) 3章「現生人類はいつ東アジアにやってきたのかー中国での新発見を中心に」(アフリカからアジアへ、西秋良宏編) 朝日選書、朝日新聞出版。
- 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/s41467-018-08018-8>.
- Douka et al. (2019) Age estimates for hominin fossils and the onset of the Upper Palaeolithic at Denisova cave. *Nature* 565: 640-644.
- Feldman et al. (2019) Late Pleistocene human genome suggests a local origin for the first farmers of central Anatolia. *Nat. Commun.* 10:1218 | <https://doi.org/10.1038/s41467-019-09209-7>.
- 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.
- Fu et al. (2014) Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia. *Nature* 514: 445-449.
- Fu et al. (2015) An early modern human from Romania with a recent Neanderthal ancestor. *Nature* 524: 216-219.

- Fu et al. (2016) The genetic history of Ice Age Europe. *Nature* 534: 200-205.
- Gamba et al. (2014) Genome flux and stasis in a five millennium transect of European prehistory. *Nat. Commun.* 5257|doi:10.1038/ncomms6257.
- Gunther et al. (2018) Population genomics of Mesolithic Scandinavia: Investigating early postglacial migration routes and high-latitude adaptation. *PLoS BIOL* 16(1): e2003703.
- Haak et al. (2015) Massive migration from the steppe was a source for Indo-European languages in Europe. *Nature* 522: 207-211.
- Hallast et al. (2020) A Southeast Asian origin for present-day non-African human Y chromosomes. *Hum. Genet.* <https://doi.org/10.1007/s00439-020-02204-9>.
- Ilumae et al. (2016) Human Y chromosome haplogroup N: A non-trivial time-resolved phylogeny that cuts across language families. *Amer. J. Hum. Genet.* 99: 163-173.
- Jacobs et al. (2019) Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia. *Nature* 565: 594-599.
- Jeong et al. (2020) A dynamic 6000-year genetic history of Eurasia's Eastern Steppe. *bioRxiv*.
- Lindo et al. (2017) Ancient individuals from the North American Northwest coast reveal 10,000 years of regional genetic continuity. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 114: 4093-4098.
- Jones et al. (2015) Upper Palaeolithic genomes reveal deep roots of modern Eurasians. *Nat. Commun.* 6: 8912 | DOI: 10.1038/ncomms9912.
- Laminidis et al. (2018) Ancient Fennoscandian genomes reveal origin and spread of Siberian ancestry in Europe. *Nat. Commun.* 9: 5018 | DOI: 10.1038/s41467-018-07483-5.
- Lazaridis et al. (2014) Ancient human genomes suggest three ancestral populations for present-day Europeans. *Nature* 513: 409-413.
- Lazaridis et al. (2016) Genome insights into the origin of farming in the ancient Near East. *Nature* 536: 419-424.
- Lazaridis et al. (2018) Paleolithic DNA from the Caucasus reveals core of West Eurasian ancestry. *bioRxiv*.
- Llamas et al. (2016) Ancient mitochondrial DNA provides high-resolution time scale of the peopling of the Americas. *Sci. Adv.* 2: e1501385.
- Loosdrecht et al. (2018) Pleistocene North African genomes link Near Eastern and sub-Saharan African human populations. *Science* 360: 548-552.
- Mallick et al. (2016) The Simons Genome Diversity Projects: 300 genomes from 142 diverse populations. *Nature* 538: 201-206.

- Massilani et al. (2020) Denisovan ancestry and population history of early East Asia. *bioRxiv*.
- Mathieson et al. (2015) Genome-wide patterns of selection in 230 ancient Eurasians. *Nature* 528: 499-503.
- Mathieson et al. (2018) The genomic history of southeastern Europe. *Nature* 555: 197-202.
- Moreno-Mayar et al. (2018a) Terminal Pleistocene Alaskan genome reveals first founding population of Native Americans. *Nature* 553: 203-207.
- Moreno-Mayar et al. (2018b) Early human dispersals within Americas. *Science* 362: eaav2621.
- Moussa et al. (2016) Y chromosome DNA analyzed for four prehistoric cemeteries from Cis-Baikal, Siberia. *J. Archaeol. Sci.* <http://dx.doi.org/10.1016/j.jasrep.2016.11.003>.
- Narasimhan et al. (2019) The formation of human populations in South and Central Asia. *Science* 365: 999.
- Ning et al. (2020) The genomic formation of first American ancestries in East and Northeast Asia. *bioRxiv*.
- 西秋良宏 (2020) 7章「アフリカからアジアへー文化の視点」、「おわりに」(アフリカからアジアへ、西秋良宏編) 朝日選書、朝日新聞出版。
- Olalde et al. (2014) Derived immune and ancestral pigmentation alleles in a 7,000-year-old Mesolithic Europeans. *Nature* 507: 225-228.
- Patterson et al. (2012) Ancient Admixture in Human History. *Genetics* 192: 1065-1093.
- Pederson et al. (2016) Postglacial viability and colonization in North America's ice-free corridor. *Nature* 537: 45-49.
- Pinotti et al. (2019) Y chromosome sequences reveal a short Beringian standstill, rapid expansion, and early population structure of Native American founders. *Cell Biol.* 29: 149-157.
- Poznik et al. (2016) Punctuated bursts in human male demography inferred from 1,244 worldwide Y-chromosome sequences. *Nat. Genet.* 48: 593-599.
- Posth et al. (2018) Reconstructing the deep population history of Central and South America. *Cell* 175: 1185-1197.
- Racimo et al. (2017) Archaic adaptive introgression in TBX15/WARS2. *Mol. Biol. Evol.* 34: 509-524.
- Raghavan et al. (2014) Upper Palaeolithic Siberian genome reveals dual ancestry of Native Americans. *Nature* 505: 87-91.
- Raghavan et al. (2015) Genomic evidence for the Pleistocene and recent population history of Native Americans. *Science* 349: aab3884.

- Rasmussen et al. (2014) The genome of a Late Pleistocene human from a Clovis burial site in western Montana. *Nature* 506: 225-229.
- Rasmussen et al. (2015) The ancestry and affiliations of Kennewick Man. *Nature* 523: 455-458.
- Reich et al. (2012) Reconstructing Native American population history. *Nature* 488: 370-374.
- Reich D. (2018) *Who we are and how we got here*. Oxford University Press.
- Rivollat et al. (2020) Ancient genome-wide DNA from France highlights the complexity of interactions between Mesolithic hunter-gatherers and Neolithic farmers. *Sci. Adv.* 6: eaaz5344.
- Satta and Takahata (2020) Population genomics on the origin of lactase persistence in Europe and South Asia. *bioRxiv*.
- Scheib et al. (2018) Ancient human parallel lineages within North America contributed to a coastal expansion. *Science* 360: 1024-1027.
- Seguin-Orlando et al. (2014) Genomic structure in Europeans dating back at least 36,200 years. *Science* 346: 1113-1118.
- Sikora et al. (2017) Ancient genomes show social and reproductive behavior of early Upper Paleolithic foragers. *Science* 10.1126/science.aao1807.
- Sikora et al. (2019) The population history of northeastern Siberia since the Pleistocene. *Nature* 570: 182-188.
- Siska et al. (2017) Genome-wide data from two early Neolithic East Asian individuals dating to 7700 years ago. *Sci. Adv.* 3: e1601877.
- Skoglund et al. (2017) Reconstructing prehistoric African population structure. *Cell* 171: 59-71. e21.
- 高畑尚之 (2019) 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。パレオアジア文化史学計画研究B02、2019 年度計画報告書、頁 30-105。
- 高畑尚之 (2020) 5 章「私たちの祖先と旧人たちとの関わりー古代ゲノム研究最前線」(アフリカからアジアへ、西秋良宏編) 朝日選書、朝日新聞出版。
- Toups et al. (2011) Origin of closing lice indicates early closing use by anatomically modern humans in Africa. *Mol. Biol. Evol.* 28: 29-32.
- Yang et al. (2017) 40,000-year-old individual from Asia provides insight into early population structure in Eurasia. *Curr. Biol.* 27: 3202-3208.
- Yang and Fu (2018) Insights into modern human prehistory using ancient genomes. *Trends in Genetics* 34: 184-196.
- Yu et al. (2020) Paleolithic to Bronze Age Siberians reveal connections with First

- Americans and across Eurasia. Cell 181: 1232-1245. e20
- Wang et al. (2019) Ancient human genome-wide data from a 3000-year interval in the Caucasus corresponds with eco-geographic region. Nat. Commun. 10: 590 | <https://doi.org/10.1038/s41467-018-08220-8>.
- Waters (2019) Late Pleistocene exploration and settlement of the Americas by modern humans. Science 365: eaat5447.
- Wong et al. (2017) Reconstructing genetic history of Siberian and Northeastern European populations. Genome Res. 27: 1-14.
- Zhang D. et al. (2020) Denisovan DNA in Late Pleistocene sediments from Baishiya Karst Cave on the Tibetan Plateau. Science 370: 584-587.
- Zhang X. et al. (2020) The history and evolution of the Denisvan-*EPAS1* haplotype in Tibetans. bioRxiv.

A review about population genomics on Ancient North Eurasians

Naoyuki Takahata

The Graduate University for Advanced Studies

Abstract: As this is the final year of *the Cultural History of PaleoAsia*, it seems appropriate and useful to summarize ancient population genomics carried out about people who lived in Upper Paleolithic North Eurasia. This summary focused on four ancient populations each with prominent migration and/or admixture events: (1) populations of Ancient North Eurasians (ANE), represented by MA-1, Yana1,2 and AfontovaGora2,3, and two interbreeding events with distinct Denisovan groups in southeast Asia and in east Siberia or north China, (2) populations of East Asians (EAS), represented by TY in Tianyuan, China and Salkhit in Mongolia, and admixture with ANE, (3) formation of First Americans (FAM), revealed by USR1 (Upward Sun River1) in Alaska, Kolyma1 in northeast Siberia and Houtaomuga in Jilin, China, together with issues concerning transmission of microblade technology across Beringia and models of Beringian standstill/incubation, and (4) massive migration of ANE ancestry across the Eurasian Steppe after the Last Glacial Maximum. For convenience, I have also listed ancient samples in Table 1 and relevant papers in the references.

文化大進化のシミュレーションと統計手法の検証

田村光平

東北大学学際科学フロンティア研究所

1. はじめに

本プロジェクトでは、パレオアジア DB に記載された、ユーラシア大陸の広域に渡って収集された石器制作技術のデータ解析をおこなっている。石器製作技術は「モード」という基準にしたがってデータ化される。モードは、元々 Graham Clark によって提唱されたものを、John Shea が拡張した (Clark 1969, Shea 2013, Shea 2016)。本プロジェクトで使用しているモードは、そこにさらに項目を追加し、現在 24 項目が設定されている。データベース上では、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 がコードされている。そのため、扱うデータは、01 の配列となっている。

こうしたデータについて、多変量解析を始めとする定量的な手法によって分析をおこなってきた。一方で、考古学データはその性質上、通常の統計手法が想定している仮定を満たしていないことがままある。例えば、パレオアジア DB のような 01 形式のデータを例にとると、観察されていないことを示す「0」が、本当に存在しなかったのか、それとも、発見されていなかったり、報告書に記載されていないだけなのか、区別できない。サンプルは無作為に抽出されたものではなく、空間的・時間的なバイアスがあることが普通である。また、ある文化層は、一回の活動の記録というよりは、ある時間幅での活動がまとめられた結果だと考えられる。こうしたデータの性質は、分析結果に大きな影響を与えるはずだが、いまだ十分に検討されているとは言い難い。そこで本研究では、過去の人間活動のみならず、データが得られる過程も同時にモデル化することで、パレオアジア DB の統計解析に用いた手法が、どのような影響を受けるのかを検討する。

こうしたシミュレーションを用いた分析手法の検討は、文化進化研究と関わりの深い集団遺伝学でも行われている。また、認知考古学者の Steven Mithen も、シミュレーションの役割の一つとして、手法の妥当性の検証を挙げている (Mithen 1994)。

2. ロバストな文化的距離の検討

個体レベルの文化進化を文化小進化、集団レベルの文化進化を文化大進化とよぶ。パレオアジア DB のデータは、文化層を単位とし、集団レベルの活動の結果だと想定される。そのため、文化大進化のモデルを使いシミュレーションをおこなう。文化小進化のモデルに比べ、文化大進化のモデルは少ないが、ここでは Nunn et al. (2010) のモデルを拡張した。空間は格子状に区切られており、各集団は格子上のあるセルを占めている。ひとつのセルには一集団しか存在できず、またどの集団にも占有されていないセルも存在する。

パレオアジア DB のデータを想定しているため、各集団は、0 か 1 のどちらかがコードされた長さ 100 の配列を持つ。確率 ν である集団が 2 つに分裂する（垂直伝達）。確率 μ で配列の 0 の部分が 1 に変化する。集団間の文化伝達である水平伝達は今回は考慮していない。シミュレーションは、100 世代で一試行とした。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 δ 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。

ハミング距離、ジャックカード距離、カイ二乗距離の 3 つについて検討する。どれも、2 つのペアについて計算した。各集団のペアについてハミング距離、ジャックカード距離、カイ二乗距離を計算し、分岐してからの時間との相関を調べ、100 試行の平均を計測した。その結果、ハミング距離よりも、ジャックカード距離やカイ二乗距離のほうが、ノイズに対して脆弱な傾向がみられた。例えば、 $\nu=0.05$ 、 $\mu=0.02$ 、 $\delta=0.01$ でシミュレーションをおこなったところ、分岐時間とハミング距離との相関係数が 0.127、ジャックカード距離との相関係数が 0.063、カイ二乗距離との相関係数が 0.065 であった。文化間の距離を測る場合だけでなく、多変量解析の際にも、こうした距離は基礎となる。今回の検討は、データの欠損がどのように統計解析の結果に影響を及ぼすかの基礎的な検討といえる。

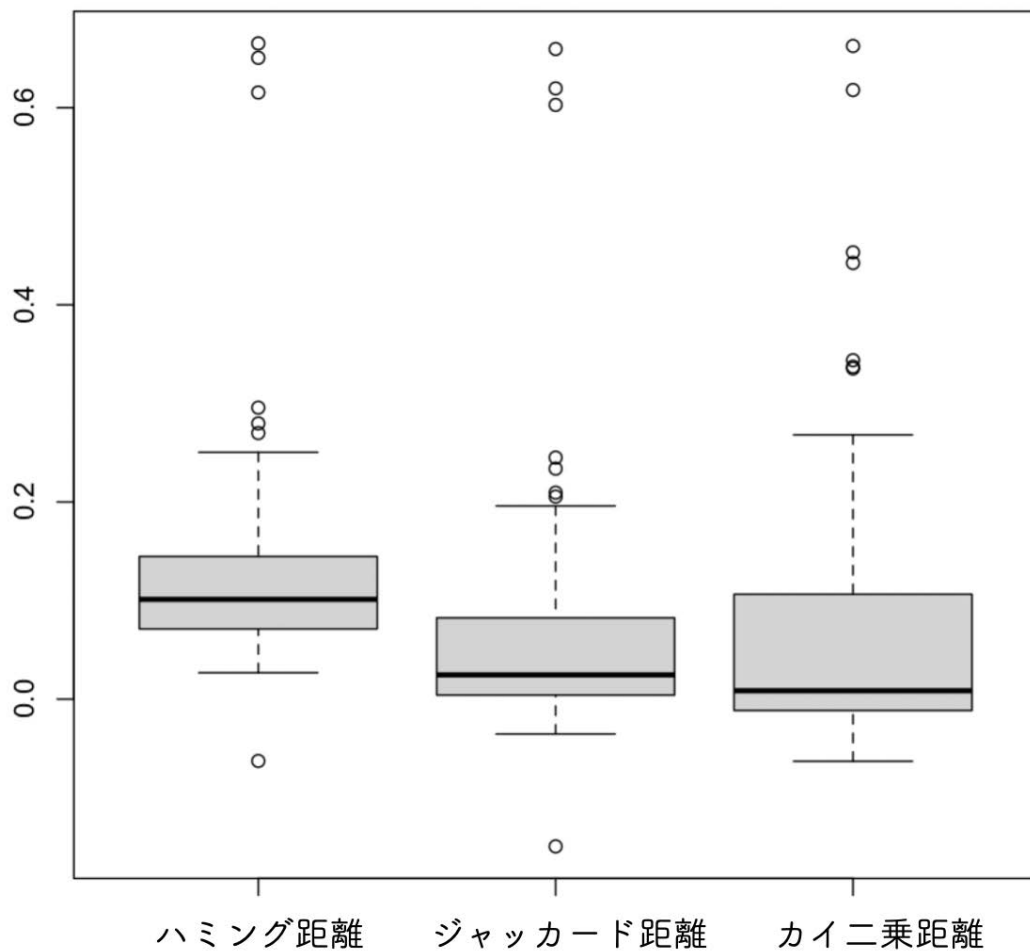


図 1：ハミング距離、ジャカード距離、カイ二乗距離と分岐時間との相関係数の分布。

3. 実際の地理データを用いたシミュレーション

より現実に即した設定の場合も検討している。世界地図を、緯度・経度それぞれ 10 度ずつのメッシュに区分する。メッシュ i の人口を n_i とする。各メッシュは、長さ 24 のモードの配列を持つとする。しかしここでは、モードは 01 ではなく、注目しているメッシュにいる人々のうち、そのモードを持つ個体の頻度で求められる。パレオアジア DB ではモードは文化層単位で記載されているが、現実には、モードは集団というよりも個人に属するものだと考えられるためである。

ライフサイクルは、1. 出生、2. 社会学習、3. 個体学習、4. 移住の順番で行われる。各メッシュの環境収容力を K_i とする。

$$K_i = \frac{K_0 + K_+ e^{\beta p_{i,k}} / (1 + e^{\beta p_{i,k}})}{e^{\gamma z_i}}$$

で与えられる。ここで、 K_0 はベースラインの環境収容力、 K_+ は適応的な文化をもつことによる環境収容力の増分、 $p_{i,k}$ はメッシュ*i*におけるモード*k*を持つ個体の頻度、 β は $p_{i,k}$ が増えるにつれて、どのように環境収容力が増加していくのかを制御するパラメータ、 z_i はメッシュ*i*の標高、 γ は標高がどの程度環境収容力を低下させるかを定めるパラメータである。

個体学習において、各メッシュの各個体は、確率 μ で、0であったモードが1に変わるとする。移住では、各メッシュの人口の半分が、確率 m で、隣接する4つのパッチのいずれかに移住するが、移住先のメッシュの人口が環境収容力以上になっている場合、移住の候補に含めない。以上を1タイムステップとして、300 タイムステップを1 試行とする。過去の人間活動を模したシミュレーションが終了した後、今度は、データが得られる過程を模したシミュレーションをおこなう。堆積の結果、人口のデータは得られず、モードのデータは10 タイムステップ分の平均となるとした。各データ点はパレオアジア DB の文化層と同じメッシュからサンプリングされる。あるモードが1になる確率は、 $(1 - \varepsilon)p_{i,k}$ とした。つまり、 ε の分だけ、過去には存在したモードについてのデータを、現在では、その頻度どおりに得ることができなくなっていると仮定する。こうして得られた架空のデータセットに対して、主成分分析を行った。実際のパレオアジア DB のデータセットと比較するため、第一と経度との相関を調べた。実データでは、経度と第一主成分の相関係数が0.86であったが、架空データの相関係数の絶対値は、0.1~0.3の間に収まった。

今回のシミュレーションは、まだ予備段階であり、旧人・新人の区別や、初期状態の設定、水平伝播など、考慮が必要な要因は多数ある。こうした検討を進めるとともに、近似ベイズ計算などの手法を用いることで、統計手法の妥当性を検討するだけでなく、データからモデルのパラメータ推定をおこなえる可能性がある。

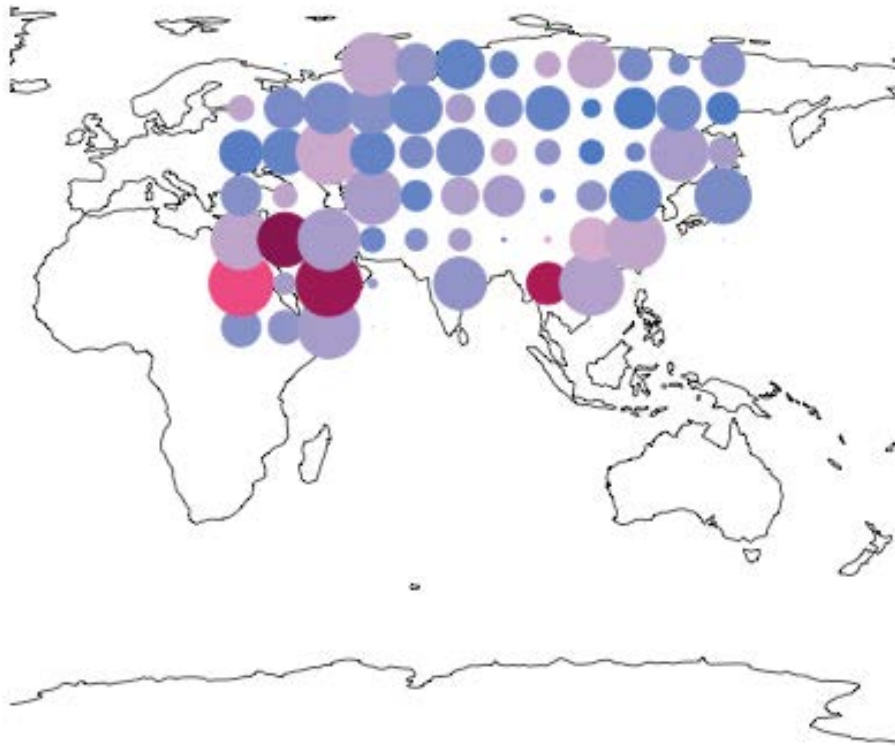


図 2：過去の人間活動のシミュレーションの結果。円の大きさがメッシュに存在する人口に比例している。円の色は、青から赤になるほど、環境収容力を増加させる文化形質（モード）を持つ個体の頻度が多くなっていることを示す。

4. 『文化進化の数理』の出版

森北出版から、『文化進化の数理』と出した書籍を出版した。これは、文化進化研究の基本的な概念から、数理モデル、データ解析の手法までを幅広く扱っている。これまでの文化進化研究には、Cavalli-Sforza と Feldman の『Cultural Transmission and Evolution』や Boyd と Richerson の『Culture and the Evolutionary Process』のような本格的な教科書か、Mesoudi の『文化進化論』、

Henrich の『文化がヒトを進化させた』のような一般向けの書籍しかなかった。本書は、そこをつなぐものとして位置づけることができる。

文献

- Clark, G. (1969) *World Prehistory: A New Synthesis*. Cambridge: Cambridge University Press.
- 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.
- 田村光平 (2020) 『文化進化の数理』 森北出版.

Simulations of Cultural Macro-Evolution to Support the Development of Analytical Procedure

Kohei Tamura

The Frontier Research Institute for Interdisciplinary Sciences, Tohoku
University

The nature of archaeological data, including missing values and biased sampling, can significantly affect the results of quantitative analysis. I developed a series of simulation models of cultural macro-evolution to examine how this nature of archaeological data can affect the results of quantitative analyses. I compared correlation between divergence time and (i) the Hamming distance, (ii) Jaccard distance, and (iii) chi-squared distance of cultural traits. The results suggest that the Hamming distance can be more robust against missing values than other two distances. Further, I developed another simulation model to investigate sampling bias in PaleoAsia DB, in which ecological and cultural dynamics and sampling process by archaeologists are modelled. In addition, I published a textbook entitled “Mathematics of Cultural Evolution”.

仮想矢尻課題を用いた文化伝達に関する実験的検証

中分 遥

高知工科大学 経済・マネジメント学群

0. 概要

ヒトを対象とした行動実験は、文化資料のデータ分析・現象数理モデルとならび文化進化論における主要な研究アプローチの一つである。文化進化に関連する行動実験は成人を対象に実験室で制御した環境で行う実験やフィールドで行う実験、成人と児童の行動傾向を比較する実験等多様な実験手法が存在している。こうした様々な実験の中で本プロジェクトである「パレオアジア文化史学」に特に関連するものは、考古学的仮説を実験室でデモンストレート（再現）する目的で Alex Mesoudi 博士によって開発された仮想矢尻作成課題である。特に、仮想矢尻作成課題は文化伝達に関して、人々はどのように他者から社会的に学習するのか、そうした社会的学習の結果どのような文化的パターンを生み出すのか検証する目的で用いられてきた。本稿では、実験室における実験が考古学および現象数理学（数理生物学）に対して示唆的な知見を与える具体例として、Mesoudi 博士らによる一連の研究について紹介する。そして、著者らが「パレオアジア文化史学」の研究プロジェクトとして行った実験の結果と概要を簡単に報告する。

1. 仮想矢尻作成課題 (Mesoudi & O'Brien, 2008)：文化伝達と矢尻の多様性

現在では仮想矢尻課題は、様々な文化進化理論に関する仮説を検証する実験パラダイムとして用いられているが、この課題が生み出される発端となったのはグレート・ベースン（アメリカ合衆国のカリフォルニア州とネバダ州に跨がる地域）に見られる石器の分布に関する問いである。その問いとは、グレートベースン内に矢尻の多様性が高い地域と低い地域があるのは何故かである。より具体的には、ネバダ州中心部の矢尻には形状間に連続性がみられる（つまり、多様性が低い）のに対して、カリフォルニア州東部の矢尻には連続性が見られない（つまり、多様性が高い）というパターンである (Bettinger & Eerkens, 1999; Mesoudi & O'Brien, 2008)。Bettinger & Eerkens (1999) は、地域間の矢尻の多様性の違いが、地理的ないしは生態学的要因によるものではなく、文化伝達に起因するという仮説を提唱した。この仮説によれば、カリフォルニア州東部において多様性が高いのは、各個人が継承

した矢尻に試行錯誤学習（個人学習）を通じて矢尻の形状に変化を加えた結果であり¹、ネバダ州中心部において多様性が低いのは成功している人物の矢尻を多くの人物が模倣する社会学習の結果であるとされている。では、実際に人々が個人学習を繰り返すと矢尻の形状が多様になり、社会学習を行うと多様性が下がるのであろうか？ Mesoudi & O'Brien (2008) は、仮想矢尻作成課題を用いて現在の人々が（仮想の）矢尻を作成したとしても同じようなパターンが生み出されるのか仮想矢尻課題を用いて検討した。以下では仮想矢尻課題の概要について述べる。

2. 仮想矢尻作成課題 (Mesoudi & O'Brien, 2008)の概要

仮想矢尻作成課題とは、実験参加者がグレート・ベースンのハンターになったという設定で、コンピュータ上で仮想の（ヴァーチャルの）矢尻を作り、仮想の狩りをするという課題である。この課題において実験参加者は、長さ・幅広さ・厚さ・形・色という5つのパラメータを操作することで矢尻をデザインし、そのデザインされた矢尻を用いて狩りを行った。参加者は、そのデザインに応じてフィードバックとして最小1最大1000のポイント（カロリー）を得た²。具体的な実験中の画面に関しては、図1に示した。

¹ なお、Bettinger & Eerkens (1999)は、なぜカリフォルニア東部において社会学習が行われなかったのかについては明らかになっていないとしている。Bettingerらは、これに対する暫定的な仮説としては、カリフォルニアの集団は異なる言語を持っていた可能性があり交流が制限されていたため、個人が試行錯誤を行っていたといった理由を挙げている。また、Bettingerらは、カリフォルニア東部の石器の一部が壊れやすい形状を持つものがあり、これらは試行錯誤の過程によるものと解釈できることを指摘している。

² 矢尻の形状とポイントの関係は適応度地形とよばれる概念によって表現される。ここでは説明を単純化として厚さと幅の1つのみが操作できるとする。そして、その最適な値がそれぞれ厚さとしよう。参加者はこの値を入力した場合において最大のポイントが得られ、その最適な値から離れるにつれて得られるポイントが減るといった設定になっていた。こうしたピークが1つのみ（例：厚さ10のみ）の適応度地形は単峰型適応度地形とよばれ、複数ある場合（例：厚さ10と80）は多峰型適応度地形とよばれている。多峰型適応度地形では一方のピーク（例：厚さ10）がもう一方のピーク（例：厚さ80）よりも適応度が高い場合がある。多峰型適応度地形のイメージとしては、刃物のような薄い形状が最適であり、もう一方で刃物ほど強力ではないが鈍器のような厚い形状を想定いただきたい。こうしたピークが複数あると、一度鈍器のような形を作り始めると最適な刃物のような形状に到達するのが困難となり、課題が複雑となる。適応度地形の形状に関してはここで紹介する Mesoudi & O'Brien (2008)は多峰型適応度地形を用いているが、例えば次に紹介する Mesoudi (2008)は単峰型適応度地形も検討している。



図 1. 仮想矢尻課題の実験画面の例。Mesoudi & O'Brien (2008)をもとに著者らによって日本語に翻訳した上で作成したプログラムの出力を切り取ったものである。パラメータ（長さ・幅広さ等）に応じたポイントがカロリーとしてフィードバックされている場面である。

実験参加者は、こうした狩りを複数回行う中で、できる限り多くのポイントを得ることを目指した。実験の最初に、参加者は実際にグレートベースンのハンター等がそうであったように（架空の）祖先から既にデザインされた矢尻を受け取り、そこをスタート地点として試行錯誤することでより高いポイントが得られる矢尻のデザインを探索した。その結果、Bettinger & Eerkens (1999) が想定したように、個人学習を参加者が行う過程で矢尻の形状の多様性が高まることがデモンストレートされた。

ここまでの、個人学習の説明である。参加者はこうした試行を繰り返し、25 試行目まで単独で探索を行っていた。実験は実験室で単独で行っている場合と複数人（2~6 人）同時に行っている場合があり、複数人で行っている場合には、25 試行目以降は共に実験に参加している別の参加者の矢尻から社会学習する機会が与えられていた。具体的には、別の参加者の名前と累積ポイント（シーズンの総得点）が画面に表示され、選んだ人物の矢尻の値を知る機会が与えられた。一方で単独で起こっている場合は 30 試行目まで別の参加者から矢尻を社会学習する機会が与えられていなかった。実験の結果、社会学習の機会が与えられると、8 割以上の参加者が総得点最のも高い人物の矢尻を参照したことが示された。また、こうした社会学習が可能であった参加者（複数人で行う実験に割り当てられた参加者）は、社会学習が一切行えない参加者（実験室で単独で行う実験に割り当てられた参加者）と比較し、平均値が大きく向上した。さらに、こうした社会学習が可能な条件では、集団の中で最も総得点が高いメンバーの成績を参照するため、集団内の矢尻の多様性が大きく減少した。この実験は、Bettinger & Eerkens (1999)と一貫し、社会学習が可能であると多様性が大きく

減少することを実験室においてもデモンストレートしたものである。

3. 仮想矢尻作成課題のその後の展開

仮想矢尻課題はその後にも様々な文化進化に関する仮説の検証に用いられてきた。Mesoudi (2008)は、複数の点で上述の実験を拡張している。拡張点の一つは社会的学習を行う機会を変化させた点である。社会学習を行う機会を以前の研究では、個人が十分に学習した後で最後に社会的学習を行う機会を設けていた（30 試行のうち最後の 5 試行）が、5 回に 1 回というように周期的に社会学習ができるような場合、あるいはこれまでは社会学習を行うコストが無かったのに対して社会学習を行う際にコストがかかる場合（狩りで得たポイントからコストの分だけ差し引かれる）、またタスクをより単純にした場合などを設定し、これらを拡張することで起こる変化について検討している。

Mesoudi (2011)では、人々がどのように社会的情報を用いるのかという観点について複数の社会的学習戦略を想定し、実験的に検討している。これまで、文化進化理論で用いられてきた現象数理モデルの多くは、人々は集団の中から最も成功した（つまり、適応度の高い文化を持つ）個人から文化的学習を行っているという学習戦略を想定していた。しかし、実際には人々は集団の多数派の持つ矢尻をコピーする社会的学習戦略やランダムにコピーする社会的学習戦略が考えられる。Mesoudi (2011)では、社会的学習が可能であるときに複数の社会的学習戦略を選択肢として用意し、人々がどのような戦略を選択するのか検討した。この実験でお手本となるのは事前に参加した 10 名の集団である。本実験では、参加者に対して、既に参加した集団 10 名の「最も成功している人物の値」「最も人気な値」「平均値」「ランダムで選ばれた人物の値」といった複数の社会的学習戦略を選択肢として提示した。この実験は、他の矢尻を観察して自ら矢尻のパラメータを調整するのではなく、戦略を選択するとその値に応じて自らの矢尻のパラメータがコピーされるという点が異なっている。なお、これまでの実験では社会的学習の機会は限られていたが、この実験においては参加者が望むのであれば、いつでも社会的学習ができるという設定になっていた。

実験の結果、これまでの理論モデルが想定していたのと同じように、実験参加者が社会的学習を行う場合、大半のケースにおいて集団の最も成功した人物から学習することが示された。また、社会的学習を高頻度で行う参加者が全体を通して高頻度の成績をあげることが示された。しかしながら、社会的学習を高頻度で行うのは全体の 12.5%程度の少数派であり、多くの参加者は社会的学習を行うものの主に個人学習によって課題を行っていることが示された。これは社会的学習を多くおこなうことが理論的には最適であることを考慮すると意外な結果である。

Mesoudi et al. (2014)は、上述の Mesoudi (2011)において社会的学習の頻度が低い理由の一

つとして、上述の実験が西洋圏（英国）で実施されていることに着目し文化差に着目した。これまで、西洋圏は東アジア圏と比較し個人学習を行う頻度が高いことが指摘されていた。Mesoudi et al. (2014)は、英国に加え中国で仮想矢尻課題を行うことでこの可能性について検討した。彼らは、英国、英国における中国移民、香港、中国本土の4つの集団に対して実験を行った。その結果、中国本土では社会学習の頻度が他の群と比べて高いことが示された。この実験は、仮想矢尻課題を用いることで社会学習の頻度が文化的要因に影響する可能性を示すものである。

上記のように Mesoudi は仮想矢尻課題を用いることで文化進化論にまつわる様々な仮説を検証してきた。仮想矢尻課題は主に Mesoudi とその共同研究者によってこれまで用いられていた実験パラダイムであるが、近年別の研究グループによっても用いられている。例えば、Thompson & Griffith (2019)は、言語進化の文脈で着目されており、文化を観察し学習する際に生じる「推論バイアス」という概念が技術の文化進化において適用できるのか仮想矢尻課題を用いて検討している(Thompson & Griffith, 2019)。このように仮想矢尻課題は、当初は考古学における仮説をデモンストレートする目的で設計されたが、その後、様々な文化進化理論の前提となる人間の行動傾向や仮説について検証するために用いられている。

4. 実験の概要と報告

最後に、本研究プロジェクト内においても仮想矢尻作成課題を用いた実験を小林豊博士と共同で行っている。なお、実験結果は、現在投稿論文としてまとめているため、実験の方法・結果の詳細については差し控え簡単な結果のみを報告する。本研究が検証したのは、これまでの現象数理モデル・また仮想矢尻課題では、「成功している人物から学習する」ことを焦点に当てているが (Henrich, 2004; Kobayashi & Aoki, 2012)、人々はあまり成功していない他者から学習できるのか？という問題について扱った。

自分ではない誰かが「不要な発言をして周囲の輦蹙を買い反省する」「ある食べ物を食べたあとに嫌悪感情を示す」というように、他者の行動に対してネガティブな結果があたえられるのを観察した後で、自らもそうした行動を控えようと思った経験は誰にしもあるのではないだろうか。こうした他者の行動と結果に基づいた学習は観察学習（ないしは代理強化学習）として知られており、ネガティブな結果に対してもこうした観察学習が行われることが指摘されている。こうした負の観察学習は、仮想矢尻作成課題においても行われる可能性がある。あまり成功していない人物の矢尻の形状を見て、それとは違う形状を作る、その矢尻と異なる矢尻を作成するというように他者の失敗から自らも学ぶことでより有利に課題を進めることが可能となる。実際にこうした失敗した他者を反面教師として学ぶことで学

習が促進されることは現象数理モデルでも示されている (Nakahashi, 2013)³。

そこで本研究では、このように自分よりも成功していない他者の情報から学習できるのか検討した。実験では、自分一人で行う個人学習に加え、成功している人物の矢尻を観察できる正の観察条件（自分よりも稼げるポイントが高い矢尻を観察できる）と成功していない人物の矢尻を観察できる負の観察条件を設定した。その結果、正の観察学習ができる条件に割り当てられた参加者は Mesoudi らの一連の実験結果と合致し成績が大きく向上したが、一方で負の観察学習が可能な条件は学習する機会が増えているにも関わらず個人で学習している場合より成績が高まるという結果は得られなかった（むしろ成績がわずかに下がるという結果であった）。この結果を考慮するのであれば、実際に人々は成功した者の情報から学習することで技術が効率的に改良される場合は多いが、成功していない者から学習することが難しいという可能性を示すものである。

では、こうした実験結果は現象数理研究ないしは現実の文化データの分布についてどのような示唆を与えるのだろうか？例えば、統計的に狩りに失敗した矢尻を集めることで、そこからどのような形質が成功する上で重要か推定することは可能である。しかしながら、実際の人々はこうしたデータを系列的に与えられたとしても統計ソフトウェアのように情報を利用し役立てることは困難であることを示唆するものである。このように論理的な可能性から「仮想的な人間」を想定し理論モデルを構築することは可能であるが、行動実験はこうした研究者が設定した「仮想的な人間」の行動が現実の人間と一貫するものであるか検証する上で役立つものであろう。

ただし、コンピュータ上でおこなう実験は短時間で行われるものであり、長いタイムスパンで実際に石を加工して矢尻を作る過程の中で他者の矢尻を見る場合には、他者情報の記憶の仕方や情報に対する注意深さが異なってくる可能性もある。行動実験は現実の一部を切り取って抽象化したものであることは留意する必要がある。

引用文献

³ なお、本研究で取り扱っている実験状況と Nakahashi (2013)が用いた設定とは異なっている。Nakahashi (2013) は、社会学習のお手本を定めるときに誰が最も成功した人物が分からないという前提を置いており、誰が成功した人物かを見定める際に、文化の適応度（この実験では矢尻が生み出すカロリー）にばらつきがあるほど最も成功した人物を見定めやすいという設定がなされていた。そのため、本実験の結果は Nakahashi (2013)のモデルを実験的に検証するものではない。この状況を実験的に再現するのであれば、「成功している人物のみの集団」と「成功している人物と成功していない人物が含まれる集団」を比較する必要がある。そして前者より後者の方がより成績が向上するのか検討する必要がある。本研究の負の観察条件では「成功していない人物集団」（集団全てのメンバーのポイントが自らよりも低い）から模倣するため上記の仮説を検討するものではない。

- Bettinger, R. L., & Eerkens, J. (1999). Point Typologies, Cultural Transmission, and the Spread of Bow-and-Arrow Technology in the Prehistoric Great Basin. *American Antiquity*, 64(2), 231–242. <https://doi.org/10.2307/2694276>
- Henrich, J. (2004). Demography and Cultural Evolution: How Adaptive Cultural Processes Can Produce Maladaptive Losses—The Tasmanian Case. *American Antiquity*, 69(2), 197–214. <https://doi.org/10.2307/4128416>
- Kobayashi, Y., & Aoki, K. (2012). Innovativeness, population size and cumulative cultural evolution. *Theoretical Population Biology*, 82(1), 38–47. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2012.04.001>
- Mesoudi, A. (2008). An experimental simulation of the “copy-successful-individuals” cultural learning strategy: adaptive landscapes, producer–scrounger dynamics, and informational access costs. *Evolution and Human Behavior*, 29(5), 350–363. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2008.04.005>
- Mesoudi, A. (2011). An experimental comparison of human social learning strategies: Payoff-biased social learning is adaptive but underused. *Evolution and Human Behavior*, 32(5), 334–342. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2010.12.001>
- Mesoudi, A., Chang, L., Murray, K., & Lu, H. J. (2014). Higher frequency of social learning in China than in the West shows cultural variation in the dynamics of cultural evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1798). <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2209>
- Mesoudi, A., & O’Brien, M. J. (2008). The cultural transmission of great basin projectile-point technology I: An experimental simulation. *American Antiquity*, 73(4), 627–644. <https://doi.org/10.1017/S0002731600047338>
- Nakahashi, W. (2013). A Mathematical Model of Cultural Interactions Between Modern and Archaic Humans. In *Dynamics of Learning in Neanderthals and Modern Humans Volume 1* (pp. 255–263). Tokyo: Springer Japan. https://doi.org/10.1007/978-4-431-54511-8_17

Thompson, B., & Griffiths, T. L. (2019). Inductive Biases Constrain Cumulative Cultural Evolution.
Proceedings of the 41st Annual Conference of the Cognitive Science Society.

Experimental investigations on cultural transmission with the virtual arrowhead task

Yo Nakawake

School of Economics and Management, Kochi University of Technology

Behavioural experiments is one of the major approaches in cultural evolution along with mathematical modelling and analyzing cultural materials. The example of experiment ranges from field experiments, laboratory experiments to developmental studies comparing children's and adult's cognition. Among these studies, one of the experimental paradigms especially relevant to the current project of "Cultural History of Paleo Asia" is the virtual arrowhead task developed by Dr Alex Mesoudi. Here, this report briefly reviews a series of experiments adopting the virtual arrowhead task. Furthermore, the report includes a summary of our recent experiment adopting the virtual arrow head task conducted as part of PaleoAsia project.

生態文化的分布拡大モデル： アジアへの新人分布拡大への応用

若野 友一郎

明治大学総合数理学部

1. 序論と背景

パレオアジアプロジェクトでは、B02 現象数理班と A02 考古班との共同研究として、「新人の分布拡大」および「新人旧人の共存とその後起こる旧人の絶滅」を、生態的ニッチを巡る競争を軸とした数理モデルによって解明する研究を行ってきた。Wakano et al. (2018) では、生態文化的分布拡大モデルの数学的解析を中心に発表し、考察として新人のヨーロッパへの分布拡大を取り上げて、考古学的証拠がモデルによって説明可能であることを示した。遺跡も研究論文も豊富なヨーロッパ地域とは異なり、本プロジェクトが対象とするアジア地域では、考古学的証拠は豊富とは言えない。そのため、広大で多様なアジアへの新人分布拡大については、どのような仮説に基づいて考古学的証拠を考察するかの自由度が非常に高い。そこで、生態文化的分布拡大モデルを軸として、アジア地域の遺跡証拠を再検討した。B02 班と A02 班の共著論文 Wakano & Kadowaki (in press) として発表した論文をもとに、本報告書を和文にて記述する。

生態文化的分布拡大モデルでは、環境収容力を増加させる「スキル」という文化要素を仮定する。モデルの構造やパラメータは、新人と旧人に対して完全に同一であるが、新人集団でのみこのスキルを持つ個体の増加が起き（数学的には、これは新人と旧人に異なる境界条件を与えることに対応する）、これが引き金となって新人集団が拡大する進行波が生まれるというのが大まかな結果である。新人の起源（第一波の起源）の場所と、スキル個体が増加して高密度状態になる起源（第二波の起源）の場所は、当初のモデル（Wakano et al. 2018）では同一と仮定されていた。レバントからヨーロッパへの新人拡散を考えると、新人の起源はアフリカ側、すなわちレバント側にあると仮定するのは妥当である。次に、スキル個体の増加によって高密度状態が起こるのはどこかを考えると、これはスキルとして何を仮定するかによる。ヨーロッパでは、EUP (Early Upper Paleolithic)において顕著となる小石刃技術が新人的文化の特徴の一つと考えられている。EUP の前段階である IUP (Initial Upper

Paleolithic) に比べ、EUP の遺跡数は多く、人口密度が EUP において増加したと考えられること、また、旧人の絶滅時期も EUP の出現時期とほぼ同期することなどから、小石刃技術をスキルとして想定すると、IUP から EUP への遷移は、モデルの第二波の特徴とよく一致する。ヨーロッパの EUP である Protoaurignacian の起源の問題は完全には決着していないが、レバントの EUP である Early Ahmarian を起源と考えれば、モデルの第二波の起源もやはりレバント側になる。すなわち、新人の起源の地と、高密度新人集団の初期発生地点は、どちらもレバント側にあるという仮定は妥当である。

一方で、「新人の起源の地」と「高密度新人集団の初期発生地点」は同じか否か、というのは重要な論点である。本モデルにおいて、生態的競争の結果新人が旧人に勝つのは、スキル個体の増加によって高密度新人集団が局所的に形成されるからである。もし同じであれば、新人は生まれながらにして高密度集団に所属する形となる。この場合でも、単一の進行波が旧人を駆逐していくのではなく、第一波と第二波の2段階のプロセスで新人が分布拡大していくのは、すでに示している通りである。しかしこの場合には、新人は、その起源の地において持っていたスキルを用いて全世界へ分布拡大するというシナリオになる。もしそのスキルが小石刃技術であれば、新人の第二波が通過した地にはどこでも、小石刃技術の痕跡が残されるというシナリオになる。

新人のアジアへの拡散ルートの一つは中央アジアである。この地では、小石刃技術が報告されている。レバント起源の文化が広がって、一方ではヨーロッパの小石刃となり、一方では中央アジアの小石刃となったのだろうか。その可能性は完全には否定できないが、ユーラシア大陸のほとんどを覆うような旧石器技術が単一起源であるというのは、一般的に考古学ではあまり支持されない見解である。また、新人の起源の地はアフリカであるが、アフリカの LSA (Late Stone Age) でみられる新人的な石器技術の起源がレバントであるとは考えにくいし、レバントの小石刃技術が在地発生した（つまりアフリカ起源ではない）ということも多くの考古学者によって提唱されている。すなわち、「高密度新人集団の初期発生地点」は「新人の起源の地」とは異なるのが自然であり、またそれは複数地点であるほうが自然である。

このような背景をもとに、単一起源モデル (Wakano et al. 2018) を複数起源モデルに拡張した。

2. モデル

複数起源モデル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。

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

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

ドメインは $0 < x < L$ であり、反射境界条件を用いる。初期条件として、全域において旧人が環境収容力 M_L に到達しており、また「新人の起源の地」として、

$$N_2(x, 0) = 1 \quad Z_2(x, 0) = 0 \quad (0 < x < L/100)$$

とする。「高密度新人集団の初期発生地点」として、空間領域 R_i を考える。数値計算では $i=1, 2$ とした。また、初期発生の時刻として t_i を考える。時刻 t_i において新人の密度を（時間不連続に）別の大きな値に増加させる。新人密度の局所的な増加によって、新人スキル個体密度も増加し、それらの結果として高密度高文化状態へ向かう力が生まれる。

3. モデルの結果

図1に示した数値計算結果は、 R_1 と R_2 がともにある程度大きく、また $t_1 < t_2$ の場合である。この時、2つの「高密度新人集団の初期発生地点」はともに第二波を構成し、それぞれ分布拡大した。最終的には、2つの第二波は合体し、一つの第二波となった。

図2に示した数値計算結果は、 R_1 と R_2 の大きさが異なり、また（比較のために） $t_1 = t_2$ とした場合である。この時、新人密度は局所的に、共存状態の平衡値（約12）から30へ増加し、その結果として新人スキル個体密度（図には示されていない）も局所的に増加する。しかしながら、高密度新人集団の初期発生領域が小さい場合は、周囲への拡散によってこの状態は消失し、第二波を作ることなく消滅する。

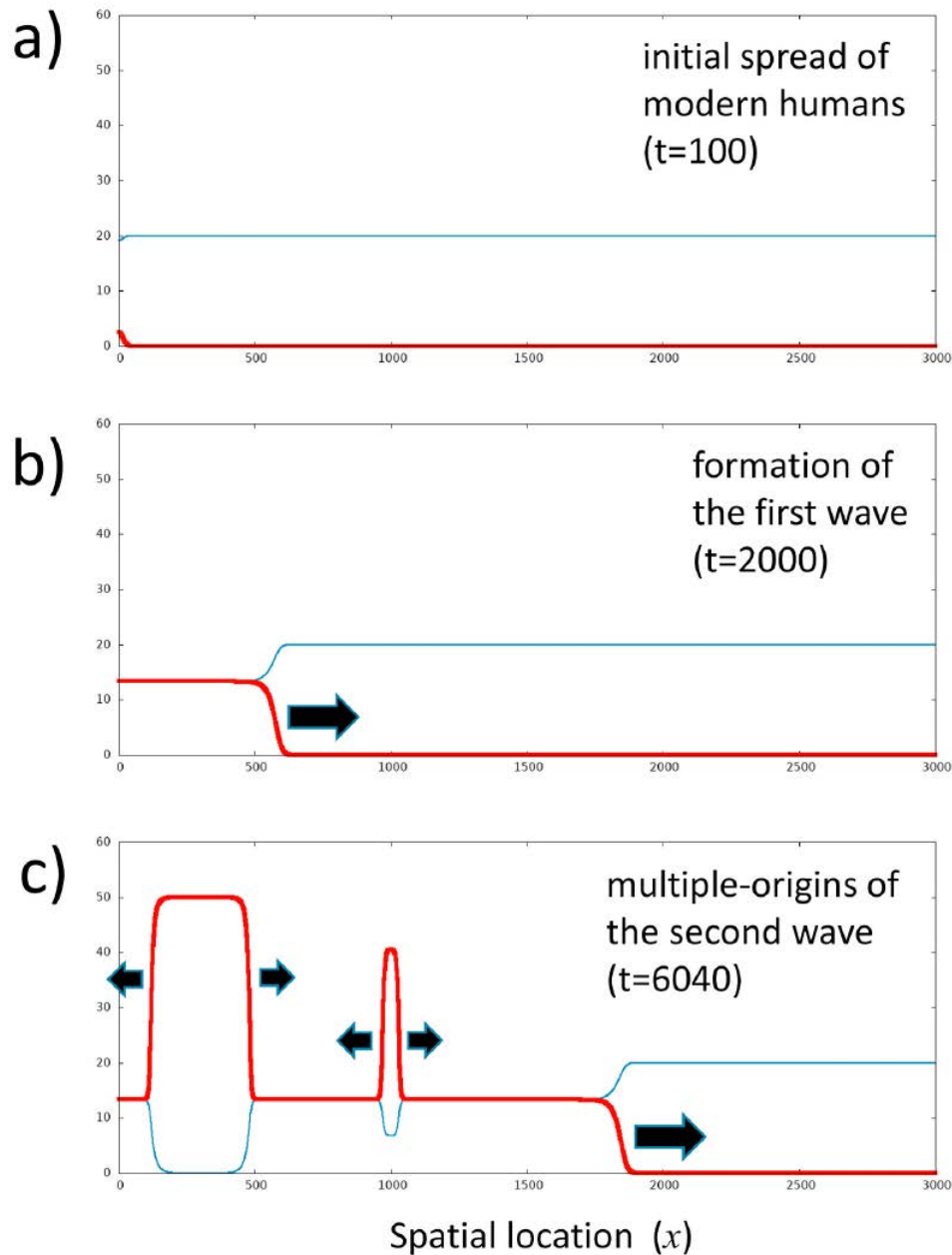


図1 新人（赤）と旧人（青）の密度の空間分布の時間発展。「新人の起源の地」が左端で、その時刻が $t=0$ 。「高密度新人集団の初期発生地点」が2つの領域から構成され、どちらも大きい（サイズ 60）場合。空間軸の左をアフリカ側、右をアジア側と考えると、c)の左側にある第二波は、レバントで発生した Early Ahmarian を、中央に付近にある第二波は、中央アジアで在地に発生した IUP/EUP に対応する。

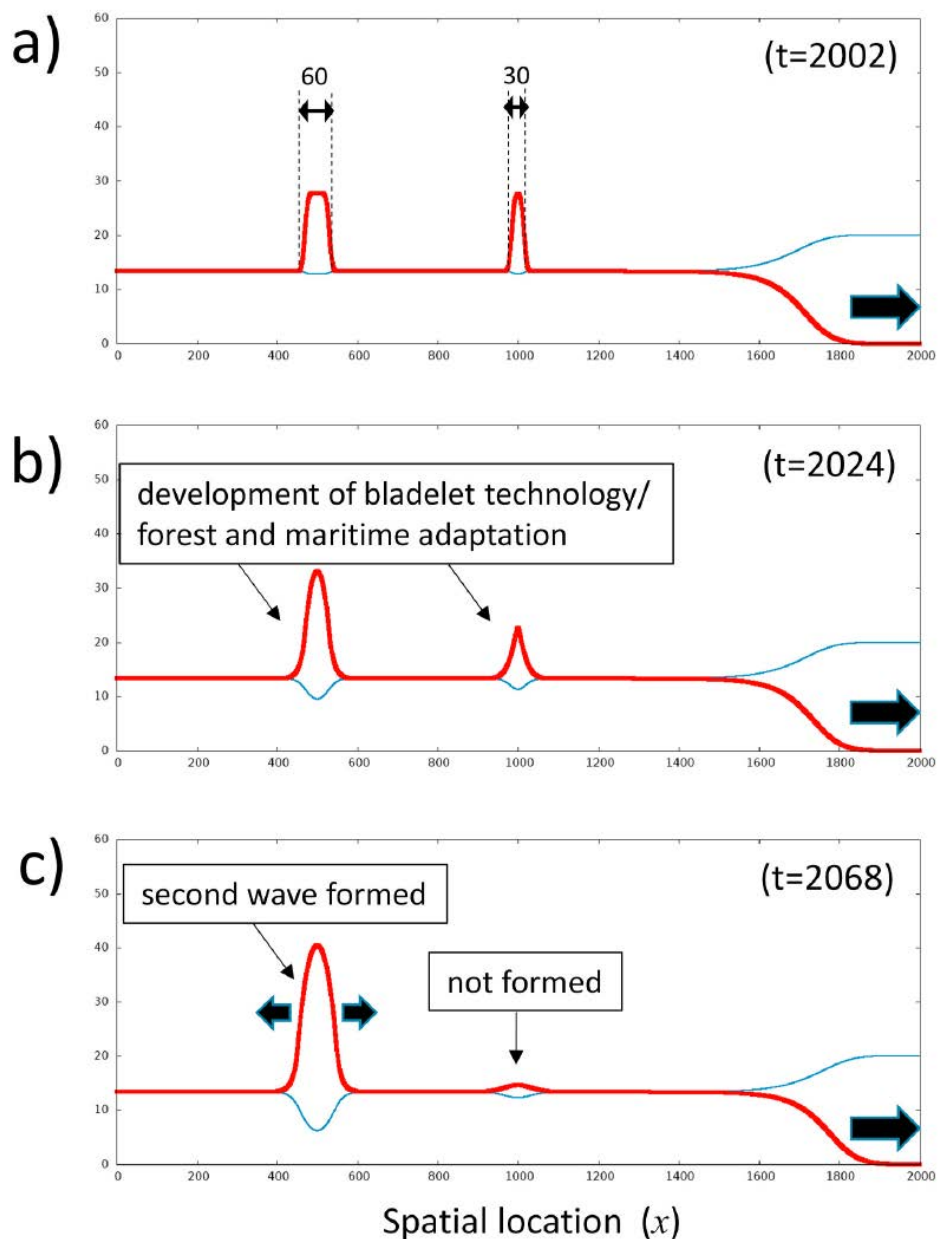


図2 新人（赤）と旧人（青）の密度の空間分布の時間発展。「新人の起源の地」が左端で、その時刻が $t=0$ 。「高密度新人集団の初期発地点」が2つあるが、その大きさが異なる場合。

4. 考察

アジアへの新人拡散を、生態文化的分布拡大モデルを複数起源へと拡張した系によってモデル化した。図1が提示するシナリオは、アフリカで生まれた新人が、旧人とのニッチの違いによって分布拡大し（第一波）、その過程で各地に旧人と共存する

ようになった新人が、複数の地点で異なる時刻に局所的に高密度状態となり、高文化高密度状態の新人が旧人を駆逐していく過程（第二波）の複合的なシナリオである。従来のモデルに比べて、このシナリオの場合は、世界中への広まった新人が、同一のスキルによって旧人に対する優位性を獲得することを要求しないので、より考古記録と整合的である。

中央アジアへの拡散に関して言えば、中央アジアではレバントやヨーロッパの小石刃（に近い）技術がみられているが、一方でレバントやヨーロッパのような IUP と EUP の明確な区別がまだはっきりとは分かっていない。本モデルでは、IUP は第一波に、EUP は第二波に対応している。EUP の起源がレバントと中央アジアでほぼ同時期だとすると、レバントでは第一波通過後しばらくしてから第二波が、中央アジアでは第一波通過後すぐに第二波が、それぞれ生まれることになる。このことが、中央アジアでは IUP と EUP の違いがレバントほど明確でない理由かもしれない。

東南アジア・オセアニアへの拡散に関しては、まず考古記録が非常に乏しい。しかし、小石刃技術はこの地域ではあまり見られないので、モデルのスキルとして何か別のものを仮定する必要がある。この地域では、考古学的に熱帯雨林や海洋への適応が指摘されている。小石刃ほど具体的な考古証拠ではないが、概念としては熱帯雨林や海洋への適応に役立つ何らかの技術をスキルとして想定することで、上述のシナリオをこの地域へも適用することが可能である。この場合、何が第一波で何が第二波かということが問題となる。熱帯雨林や海洋への適応が見られ始めるのはおおむね5万年前ごろからなので、5万年前を基準に、2つの仮説がありえる。

仮説1は、新人は5万年前より後に初めてこの地域に入ってきた、というシナリオである。すなわち、第一波も第二波も5万年前より後という仮説である。この仮説の下では、第一波の特徴である新人と旧人の共存もまた5万年前より後なので、混血は5万年以上前には（この地域では）起こらないことになる。

仮説2は、新人は5万年前より前にこの地域に入ってきた、というシナリオである。すなわち、第一波は5万年前より前にこの地域に到達し、その後、熱帯雨林や海洋への適応をスキルとする第二波がこの地域で生まれたという仮説である。この仮説は、5万年よりも古い年代の新人の痕跡がオーストラリアで見られるという最近の考古研究と整合的である。しかし一方で、5万年前よりも古い集団からの遺伝的痕跡は、現代の非アフリカ人には見られないという遺伝学的な主張とは矛盾する。

本研究では、対立する仮説1と仮説2のどちらを支持するわけでもなく、むしろ本モデルによって東南アジア・オセアニアへの拡散に関して、考古学および遺伝

学的な証拠を解釈するための作業仮説を提示したことを主たる成果として主張したい。

引用文献

Wakano JY, Kadowaki S (in press) Application of the ecocultural range expansion model to modern human dispersals in Asia. *Quaternary International*... DOI 10.1016/j.quaint.2020.12.019

Wakano JY, Gilpin W, Kadowaki S, Feldman MW, Aoki K (2018) Ecocultural range-expansion scenarios for the replacement or assimilation of Neanderthals by modern humans. *Theoretical Population Biology* 119:3-14... DOI 10.1016/j.tpb.2017.09.004

Application of the ecocultural range expansion model to modern human dispersals in Asia

Joe Yuichiro Wakano

School of Interdisciplinary Mathematical Sciences, Meiji University

Modern human dispersal to Asia is drawing more researchers' attention as more Asian records become available in archaeology, paleoanthropology and genetics. The ecocultural range expansion model, based on ecological competition between archaic and modern humans and on a population-culture feedback loop, predicts two types of modern human range expansion, namely the first wave and the second wave. This 'two-wave model' has been applied to dispersal from the Levant to Europe. Here, in order to apply this model to dispersal in Asia, we modify the model to allow multiple origins of 'high culture', which is defined as something that increases carrying capacity and corresponds to the Early Upper Paleolithic in context of Europe. Comparing with empirical records, we suggest that the multiple-origin model explains dispersal to North Asia better than the single-origin model. As for dispersal to South-Southeast Asia and Wallacea, we propose forest or maritime adaptations as 'skills' of the model. We will discuss how empirical records can be interpreted, including pre- and post-50 ka dispersal hypotheses, if we adopt the ecocultural model.

古代ゲノム学の未来

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

次世代シーケンサー（NGS）の登場以来、最近 10 年あまりで、古代ゲノム解析は人類進化研究にとって重要な位置を占めるようになった。周知の通り、ネアンデルタール人のゲノム解析は、現生人類（ヒト）とネアンデルタール人の交雑の証拠を示し¹、アルタイ山脈の洞窟で見つかった小指の骨からのゲノム情報は、現生人類でもネアンデルタール人でもないデニソワ人の存在を示した^{2,3}。古代型人類のゲノム解析だけでなく、現生人類の古い骨からゲノム情報が得られ、出アフリカ以降のヒトの移住や交雑の集団史が詳細に議論されている^{4,5}。本稿では、本邦での古代ゲノム解析の成果について概説した上で、古代ゲノム解析の発展型を示し、古代ゲノム学の未来について展望する。

2. 縄文人ゲノム解読

日本列島は温暖湿潤で、しかも酸性土壌のため、死後、土中の人骨に DNA が残りにくい。こうした自然の悪条件もあり、本邦の古代ゲノム学は残念ながら欧米に大きく遅れをとった。しかし、2017 年には神澤らにより初の縄文人ゲノム部分配列（約 0.03x カバレッジ）が発表され⁶、2018 年には私達の研究グループが、伊川津縄文人（IK002）のドラフト全ゲノム配列（1.85x カバレッジ）を発表した⁷。続いて 2019 年には神澤らが船泊縄文人の高精度ゲノム配列（48x カバレッジ）を報告した⁸。私達の研究グループは、さらに IK002 を主役とした解析を進め、縄文人の系統が東アジア人の祖先が東南アジア人の祖先と分岐した直後に東アジア人系統で分岐した非常に古い系統であり、ヒマラヤ山脈以北を通して東ユーラシアにやって来た系統の遺伝子流動の影響はほとんど無かったことを示した⁹。

3. 古代メチローム解析

古い DNA は固有の化学修飾を受けており、それらはシーケンスの際、エラーとして検出される。これを逆手にとって、過去のゲノム中で DNA メチル化されていた領域の推定が試みられた^{10,11,12}。そしてヒト表現型オントロジー（HPO）などデータベースを駆使したメチル化とヒトの表現型の詳細な解析から、デニソヴァ人の骨格形態の推定がなされた¹³。この研究は、この年の **Science** 誌における Breakthrough of the Year の 1 つに選ばれた¹⁴。

DNA メチル化は、遺伝子発現制御と深い関係がある。遺伝子発現制御領域の DNA がメチル化されている時、遺伝子発現は抑えられると考えられている。古代 DNA のメチル化領域を明らかにすることにより、その領域の近傍にある遺伝子の発現が、抑制されていたか否かを推定することが可能だ。ヒトの全ゲノムに関してメチル化の個人差が既に明らかになっており、どのようなメチル化パターンの場合、どのような表現型を示すか、概略的に明らかになっている。骨格形態に関する形成異常と、その患者のメチル化の有無は、ヒト表現型オントロジー

(HPO) などデータベースで参照可能である。ネアンデルタールの骨格標本は世界中でたくさんあり、既にその形態的特徴はよく調べられている。こうした現生人類でのデータが整っている上で、ネアンデルタール人の DNA メチル化も、ゲノム網羅的に既に調べられている。ネアンデルタールのメチル化パターンと、ヒトのメチル化パターンの違い、および骨格形態の差違にもとづき、デニソヴァ人のメチル化パターンから、個々の形態的特徴が、ネアンデルタールに近い、ヒトの近いかを推定し、デニソヴァ人の骨格形態を推定したのである。

古代メチローム解析は、骨格形態に限らず、様々な表現型について応用が期待される。もっとも、組織ごとに DNA メチル化パターンは異なる可能性があるため、古人骨から得られた DNA のメチル化が、骨以外の組織でも同じかは不明である。しかし、そうした課題も含めた研究を進めることにより、過去に生きていた人々の表現型をより正確に推定する手立てとなり得るだろう。

4. 古代メタゲノム解析

古代ゲノム学の分析対象は骨ばかりではない。歯石あるいは糞石（糞便の化石）なども過去の環境や栄養・健康・衛生状態に関する豊富な情報を含んでいる。ネアンデルタールの歯石のゲノム解析から、摂食物や細菌叢が分析された。その分析結果から、彼らは葉になる植物を摂取していたことが示唆され、口腔内フローラは現代の狩猟採集民のそれと近かった¹⁵。このように“古代メタゲノム解析”にも展開している。

本邦では、澤藤ら（2020）が、江戸時代の人骨の歯牙に付着した歯石のゲノム解析をおこない、食性分析に成功している¹⁶。私達の研究グループは、吹上貝塚遺跡（茨城県）および鳥浜貝塚遺跡（福井県）から出土した合計 11 個の糞石から DNA を抽出し NGS を用いた DNA メタバーコーディング法により植物性摂食物の「種」レベルの同定に成功した¹⁷。私達の研究グループは、さらに葉緑体ゲノム上の複数の遺伝子領域を濃縮するベイトを作成し、DNA メタバーコーディング法よりも高い精度な摂食物同定を行う技術改良を進めている。

歯石ゲノム解析および糞石ゲノム解析は、本邦では、はじまったばかりの技術である。しかし、こうした技術を確立することにより、過去に生きていた人々の栄養状態、健康状態、衛生環境を推定するのに、極めて有用な情報を与えると期待できる。

5. 古代環境 DNA および古代プロテオーム解析

環境中には、様々な DNA が存在する。海洋や池の水、空気中に漂う DNA、土壌に含まれる DNA のゲノム解析から生態系の状態を分析する研究が広く進められている。古代の人類活動に関する有名なものとしては氷床に含まれる古代 DNA を分析対象とした研究がある^{18,19}。

チベットで発見された古代型人類と思われる骨には DNA が残存していなかった。しかし、プロテオーム解析を行い、アミノ酸配列から DNA 配列を逆算し、その DNA 配列を比べることにより、この古代型人類が、ネアンデルタールよりも現生人類よりもデニソヴァ人に近いことを示した²⁰。

さらに、この標本が発見された洞窟の土壌に含まれる古代 DNA を分析し、デニソヴァ人の mtDNA が、複数の地層から検出され、この洞窟には、比較的長い年月、デニソヴァ人の系統

が住んでいたことが明らかになった²¹。古代環境 DNA は、糞石ゲノム解析とほとんど同じ技術で分析できる。人骨が残りにくい酸性土壌の日本列島では、古代土壌ゲノム解析は非常に強い武器になる可能性がある。私達の研究グループも古代土壌ゲノム解析の技術改良を進めている。

6. 複数系統デニソヴァ人ゲノムの発見

ネアンデルタール人およびデニソヴァ人は、それぞれ 52 x および 30 x のカバレッジをもつ、高精度参照配列（リファレンス）を持っている^{22,23}。日本では、船泊縄文人（F23）のゲノム配列が、最大 48 x カバレッジをもち⁸、縄文人のリファレンス配列としての役割を担っている。こうした高精度リファレンスが存在することにより、現生人類のゲノム中に存在する古代人のゲノムを正確に検出できる。

ところが、参照配列無し（リファレンス・フリー）で現生人類のゲノム配列情報から、古代型人類のゲノム配列を検出する方法が提案されている^{24,25}。現生人類は、出アフリカの後、約 7~6 万年しか経っていない。このため、出アフリカ後に生じた変異は、多くの場合、ゲノム中でランダムな位置に存在する。しかし、古代型人類と出アフリカ後に交雑すると、古代型人類が特異的にもつ変異は、位置的には比較的近傍にまとまって（ハプロタイプとして）存在するはずである。つまり、アフリカの現生人類集団では見つからない変異には、二種類あって、出アフリカ後に生じたものか、アフリカの外で古代型人類との交雑によってゲノム中に入り込んだものの二種類である。これらは、それらアフリカの現生人類集団では見つからない変異が、アフリカの外の人類集団のゲノム中でランダムに位置するか、ハプロタイプとして位置するかによって区別可能である。

こうしたリファレンス・フリーの方法で、現生人類のゲノム中に存在するネアンデルタール人およびデニソヴァ人のゲノム断片（パプロタイプ）を探し出す研究が行われている。発見されたゲノム断片の配列は、実際のネアンデルタール人やデニソヴァ人のリファレンス配列と比較できる。その結果、東ユーラシアからオセアニアにかけて 2~3 系統のデニソヴァ人のゲノム断片が見つかることが、複数の論文で示されている^{26,27,28}。

私達の研究グループは、こうしたリファレンス・フリーで検出される古代型人類のゲノム断片が、現生人類集団の形成史を調べる際のマーカーとして使うことができるのではないかと考え、現代日本人や縄文人のゲノム解析を進めている。

7. 古代ゲノムを持つ iPS 細胞からのオルガノイド構築

最近では、COVID-19 に感染した際の症状の個人差と関連するゲノム領域が、ネアンデルタール由来であることが示され、議論を呼んでいる^{29,30}。さらに注目すべきは、古代ゲノム情報が細胞生物学や医学研究に活用されつつある点だ。サピエンスのゲノムの中に残る古代型人類ゲノム断片を利用し、ヒト細胞バンクからネアンデルタール由来のゲノム領域をもつ細胞株を同定し、iPS 細胞から分化誘導することにより脳オルガノイド（人工疑似脳）が作成された³¹。すなわち、脳オルガノイドによるネアンデルタール人と現生人類との違いを分析する実験系の構築である。

私達の研究グループは、バイオインフォマティクスにより縄文人ゲノム断片（縄文人ハプロタイプ）を持つ現代日本人を見つけ出し、その培養細胞を使った実験系の構築に取り組んでいる。こうした培養細胞は、通常のプロトコルで iPS 細胞化できる。縄文人ハプロタイプが、現代日本人の遺伝子で、どのような作用をもたらしているか、経時的かつ網羅的な分析を目指している。

このように、古い生物遺物からのゲノム情報は希少遺伝資源としての側面をもち学術的重要性を増している。この分野に携わる研究者として、今後、こうした幅広い研究を縦横無尽にこなす若い人材を育てていくことが重要課題であると考えている。

8. 参考文献

- ¹ Green et al. (2010) A draft sequence of the Neandertal genome. **Science**. 328(5979):710-722.
- ² Krause et al. (2010) The complete mitochondrial DNA genome of an unknown hominin from southern Siberia. **Nature**. 464: 894-897.
- ³ Reich et al. (2010) Genetic history of an archaic hominin group from Denisova Cave in Siberia. **Nature**. 468: 1053-1060.
- ⁴ Yang & Fu (2018) Insights into Modern Human Prehistory Using Ancient Genomes. **Trends Genet.** 34: 184-196.
- ⁵ Bergström et al. (2020) Origins of modern human ancestry. **Nature**. 590: 229-237.
- ⁶ Kanzawa-Kiriyama et al. (2017) A partial nuclear genome of the Jomons who lived 3000 years ago in Fukushima, Japan. **J Hum Genet.** 62(2):213-221.
- ⁷ McColl et al. (2018) The prehistoric peopling of Southeast Asia. **Science**. 361(6397):88-92.
- ⁸ 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.
- ⁹ Gakuhari & Nakagome et al. (2020) Ancient Jomon genome sequence analysis sheds light on migration patterns of early East Asian populations. **Commun Biol.** 3(1):437.
- ¹⁰ Seguin-Orlando et al. (2015) Pros and cons of methylation-based enrichment methods for ancient DNA. **Scientific Reports**. 5:11826.
- ¹¹ Pedersen et al. (2014) Genome-wide nucleosome map and cytosine methylation levels of an ancient human genome. **Genome Research**. 24(3):454-66.
- ¹² Gokhman et al. (2014) Reconstructing the DNA Methylation Maps of the Neandertal and the Denisovan. **Science**. 344(6183):523-7.
- ¹³ Gokhman et al. (2019) Reconstructing Denisovan Anatomy Using DNA Methylation Maps **Cell**. 179(1):180-192.

- ¹⁴ Stokstad et al. (2019) *Science*. 366: 1442-1443.
- ¹⁵ Weyrich et al. (2017) Neanderthal behaviour, diet, and disease inferred from ancient DNA in dental calculus. *Nature*. 544(7650):357-361.
- ¹⁶ Sawafuji et al. (2020) Ancient DNA analysis of food remains in human dental calculus from the Edo period, Japan. *PLOS ONE*. 15(3): e0226654.
- ¹⁷ 谷野ら (2020)「糞石ゲノム解析による植物性摂食物同定法の検討～予備実験報告～」第74回日本人類学会大会 (WEB) 2020年10月31日-11月1日 (一般口演)
- ¹⁸ Willerslev et al. (2007) Ancient Biomolecules from Deep Ice Cores Reveal a Forested Southern Greenland. *Science*. 317: 111-114.
- ¹⁹ Pedersen et al. (2016) Postglacial viability and colonization in North America's ice-free corridor. *Nature*. 537: 45-51.
- ²⁰ Chen et al. (2019) A late Middle Pleistocene Denisovan mandible from the Tibetan Plateau. *Nature*. 409-412.
- ²¹ Zhang et al. (2020) Denisovan DNA in Late Pleistocene sediments from Baishiya Karst Cave on the Tibetan Plateau. *Science*. 370: 584-587.
- ²² Prufer et al. (2014) The complete genome sequence of a Neanderthal from the Altai Mountains. *Nature*. 505: 43-49.
- ²³ Mayer et al. (2012) A High-Coverage Genome Sequence from an Archaic Denisovan Individual. *Science*. 338: 222-226.
- ²⁴ Plagnol & Wall (2006) Possible Ancestral Structure in Human Populations. *PLoS Genetics*. 2(7)e105.
- ²⁵ Wall et al. (2009) Detecting Ancient Admixture and Estimating Demographic Parameters in Multiple Human Populations. *Mol. Biol. Evol.* 26(8):1823-1827.
- ²⁶ Qin & Stoneking (2015) Denisovan Ancestry in East Eurasian and Native American Populations. *Mol. Biol. Evol.* 32(10):2665-2674
- ²⁷ Browning et al. (2018) Analysis of Human Sequence Data Reveals Two Pulses of Archaic Denisovan Admixture. *Cell*. 173: 53-61.
- ²⁸ Jacobs et al. (2019) Multiple Deeply Divergent Denisovan Ancestries in Papuans. *Cell*. 177: 1010-1021.
- ²⁹ Zeberg & Paabo (2020) The major genetic risk factor for severe COVID-19 is inherited from Neanderthals. *Nature*. 587: 610-612.
- ³⁰ Zeberg & Paabo (2021) A genomic region associated with protection against severe COVID-19 is inherited from Neandertals. *Proc Natl Acad Sci USA*. 118(9):e2026309118.
- ³¹ Dannemann et al. (2020) Human Stem Cell Resources Are an Inroad to Neandertal DNA Functions. *Stem Cell Reports*. 15: 214-225.

The future of Paleogenomics

Hiroki Oota

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

Since the technology of next generation sequencer (NGS) has emerged, paleogenomics has made big changes on human evolution studies. As is well known, Neanderthal genome analysis shows evidence of hybridization between modern humans (*Homo sapiens*) and Neanderthals. Genomic information from a tiny finger bone found in the Denisova cave in the Altai Mountains is also found in modern humans and Neanderthals shows the existence of unknown hominin, Denisovans. In addition to the genome analyses of archaic hominins, genomes have been obtained from the old bones of *Homo sapiens*, which gave opportunities for discussing in detail about the population history of modern human migration and hybridization since the departure of Africa. This paper outlines the results of ancient genome analysis in Japan, presents advanced versions of ancient genome analysis, and looks at the future of paleogenomics.

研究計画 B02 2020 年度活動報告

パレオアジア文化史学現象数理研究会（オンライン）

日程：2020 年 9 月 15-16 日

9 月 15 日

10:00 開会の挨拶

10:30 小林豊（B02）「パレオアジア DB の統計解析」

11:30 中村光宏（B02）「気候はモードを説明するか？ 気候 DB と組み合わせたパレオアジア DB の統計解析」

12:30 昼食休憩

13:30 鈴木美保（A01）「石材データ付きのパレオアジア DB について」

14:30 田村光平（B02）「石材データ付きのパレオアジア DB の予備的統計解析」

15:30 休憩

16:00 総合討論「パレオアジア DB をどう活かしていくか」

17:30 オンライン懇談会

9 月 16 日

10:00 B02 研究代表者・分担者会議（非公開）

10:30 B02 班会議

11:00 中分遥（B02）「文化伝達実験」

12:00 閉会の挨拶

パレオアジア文化史学現象数理研究会（オンライン）

日程：2021 年 3 月 15 日

13:00 開会の挨拶

13:05 中村光宏（B02）「文化の分布への気候の与える影響の統計解析」

14:45 休憩

15:00 総合討論「パレオアジア DB、ならびに他の各種 DB の数理統計解析手法について」

16:00 閉会の挨拶

研究業績

雑誌論文 Journal articles

Aoki, K. (2020) A three-population wave-of-advance model for the European early Neolithic. *PLoS ONE* 15: e0233184. DOI: 10.1371/journal.pone.0233184

Gakuhari, T., S. Nakagome, S. Rasmussen, M.E. Allentoft, T. Sato, T. Korneliussen, B.N. Chuinneagáin, H. Matsumae, K. Koganebuchi, R. Schmidt, S. Mizushima, O. Kondo, N. Shigehara, M. Yoneda, R. Kimura, H. Ishida, T. Masuyama, Y. Yamada, A. Tajima, H. Shibata, A. Toyoda, T. Tsurumoto, T. Wakebe, H. Shitara, T. Hanihara, E. Willerslev, M. Sikora, H. Oota (2020) Ancient Jomon genome sequence analysis sheds light on migration patterns of early East Asian populations. *Communications Biology* 3: 437. DOI: 10.1038/s42003-020-01162-2

Ihara, Y., K. Ikeya, A. Nobayashi, Y. Kaifu (2020) A demographic test of accidental versus intentional island colonization by Pleistocene humans. *Journal of Human Evolution* 145: 102839. DOI: 10.1016/j.jhevol.2020.102839

Kobayashi, Y., S. Kurokawa, T. Ishii, J.Y. Wakano (2021) Time to extinction of a cultural trait in an overlapping generation model. *Theoretical Population Biology* 137: 32–45. DOI: 10.1016/j.tpb.2021.01.002

Koganebuchi, K., H. Oota (in press) Paleogenomics of human remains in East Asia and Yaponesia focusing on current advances and future directions. *Anthropological Science*

Mawaribuchi, S., K. Nakasako, K. Tamura, M. Matsuda, T. Katsumura, H. Oota, G. Watanabe, S. Yoneda, N. Takamatsu, M. Ito (2020) Parallel evolution of the two dmrt1-derived genes dmy and dm-W for vertebrate sex determination. *iSCIENCE* 23: 100757. DOI: 10.1016/j.isci.2019.100757

Nakamura, M., J.Y. Wakano, K. Aoki, Y. Kobayashi (2020) The popularity spectrum applied to a cross-cultural question. *Theoretical Population Biology* 133: 104–116. DOI: 10.1016/j.tpb.2019.10.003

Ohtsuki, H., C. Rueffler, J.Y. Wakano, K. Parvinen, L. Lehmann (2020) The components

of directional and disruptive selection in heterogeneous group-structured populations. *Journal of Theoretical Biology* 507: 110449. DOI: 10.1016/j.jtbi.2020.110449

Parvinen, K., H. Ohtsuki, J.Y. Wakano (2020) Evolution of dispersal in a spatially heterogeneous population with finite patch sizes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 117: 7290–7295. DOI: 10.1073/pnas.1915881117

Satta, Y., W. Zheng, K. V. Nishiyama, R. L. Iwasaki, T. Hayakawa, N. T. Fujito, N. Takahata (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

Satta, Y., N. Takahata (2020) Population genomics on the origin of lactase persistence in Europe and South Asia. *Archivio per l'Antropologia e la Ethnologia* Vol CL: 99–117.

Schmidt, R., K. Wakabayashi, D. Waku, T. Gakuhari, K. Koganebuchi, M. Ogawa, J. Karsten, M. Sokhatsky, H. Oota (2020) Analysis of ancient human mitochondrial DNA from Verteba Cave, Ukraine: insights into the origins and expansions of the Late Neolithic-Chalcolithic Cututene-Tripolye Culture. *Anthropological Science* 128:1–10. DOI: 10.1537/ase.200205

Takahashi, T., Y. Ihara (2020) Quantifying the spatial pattern of dialect words spreading from a central population. *Journal of the Royal Society Interface* 17: 20200335. DOI:10.1098/rsif.2020.0335

Wakano, J.Y., S. Kadowaki (in press) Application of the ecocultural range expansion model to modern human dispersals in Asia. *Quaternary International*. DOI: 10.1016/j.quaint.2020.12.019

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」『アフリカからアジアへ—現生人類の起源と拡散』西秋良宏編：199–220、朝日新聞出版。

高畑尚之 (2020) 「私たちの祖先と旧人たちとの関わりー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ー現生人類の起源と拡散』西秋良宏編：151–197、朝日新聞出版。

太田博樹 (2020) 「ペーボ博士が人類進化研究に与えた影響」 現代化学 2020.年 5 月号 No.590 《特集》古代ゲノムの創始者スバンテ・ペーボ 雑誌コード 03487-5 (インタビュー記事)

中分遥 (印刷中) 「信じる」『進化でわかる人間行動の事典』小田亮・橋彌和秀・大坪庸介・平石界編、朝倉出版

書籍 Books

田村光平 (2020) 『文化進化の数理』森北出版

主宰 Organized conferences

Wakano, J. Y. (2020) International Workshop: Mathematical Modeling and Statistical Analysis of Cultural Datasets. Meiji University, January 8–9, 2020.

講演・学会発表等 Oral and poster presentations

青木健一 (2020) 「生業技術が異なる集団間の接触と祖先勾配の形成」『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 10 回研究大会』オンライン開催、2020 年 12 月 20 日 (予稿集 64 頁)。Aoki, K. (2020) Interaction between groups with different subsistence technologies and the formation of an ancestry gradient *The 10th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, Dec 20, 2020 (Proceedings, p. 65).

出穂雅実・門脇誠二・太田博樹 (2020) 「北東アジアにおける現生人類拡散プロセスのいくつかの問題：最初のアメリカ人に関する研究の進展から」『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 9 回研究大会』オンライン開催、2020 年 5 月 16 日 (予稿集 8 頁)。Izuho, M., S. Kadowaki, and H. Oota (2020) Modern human

dispersals in northeast Asia: A perspective from the study of the first Americans. *The 9th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, May 16, 2020 (Proceedings, p. 9).

井原泰雄, 池谷和信, 野林厚志, 海部陽介 (2020)「更新世人類による島への移住に関する人口学的分析」第 74 回日本人類学会大会, 山梨大学 (オンライン開催), 2020 年 10 月 31 日～11 月 1 日.

Oota, H. (2021) “Genome of Jomon people and peopling history of East Eurasians” in Genome Concept Centennial Conference (online using zoom, invited lecture), Feb. 15–17, 2021.

太田博樹 (2020)「古代ゲノム解析の発展的研究」『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 10 回研究大会』オンライン開催、2020 年 12 月 19 日 (予稿集 82 頁)。Oota, H. (2020) Next studies of Paleogenomics *The 10th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, Dec 19, 2020 (Proceedings, p. 82).

門脇誠二・若野友一郎 (2020)「生態文化モデルをアジアへの新人拡散に適用する見通しと問題点」『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 10 回研究大会』オンライン開催、2020 年 12 月 18 日(予稿集 8 頁)。Kadowaki, S. and J. Y. Wakano (2020) Perspectives and issues in the application of the ecocultural model to modern human dispersals to Asia *The 10th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, Dec 18, 2020 (Proceedings, p. 9).

小林 豊・田村光平・鈴木美保・中村光宏・西秋良宏 (2020)「パレオアジアデータベースを用いた探索的分析の概略」『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 9 回研究大会』オンライン開催、2020 年 5 月 16 日 (予稿集 14 頁)。Kobayashi, Y., K. Tamura, M. Suzuki, M. Nakamura, and Y. Nishiaki (2020) An overview of exploratory analyses using the Paleo-Asia database. *The 9th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, May 16, 2020 (Proceedings, p. 15).

小林 豊 (2020)「パレオアジア DB の統計解析」『B02:現象数理研究会』オンライン開催、2020 年 9 月 15–16 日。

小林 豊・田村光平・鈴木美保・中村光宏・加藤真二・中川和哉・高倉 純・山岡拓也・野口 淳・近藤康久・西秋良宏 (2020)「パレオアジアモード存在・非存在データの探索的統計解析」『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 10 回研究大会』オンライン開催、2020 年 12 月 18 日(予稿集 4 頁)。

Kobayashi, Y., K. Tamura, M. Suzuki, M. Nakamura, S. Kato, K. Nakagawa, J. Takakura, T. Yamaoka, A. Noguchi, Y. Kondo, and Y. Nishiaki (2020) Exploratory statistical analyses of the Paleo-Asia Mode presence/absence data *The 10th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, Dec 18, 2020 (Proceedings, p. 5).

高畑尚之 (2020)「ゲノムからみた現生人類の初期拡散ルート(集団の構造と社会の大きさ)」『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 9 回研究大会』オンライン開催、2020 年 5 月 16 日(予稿集 2 頁)。Takahata, N. (2020) Initial dispersal routes of anatomically modern humans revealed by population genomics – population structure and size. *The 9th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, May 16, 2020 (Proceedings, p. 3).

高畑尚之 (2020)「古代北ユーラシアのゲノム研究の動向」『文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究 2016–2020：パレオアジア文化史学第 10 回研究大会』オンライン開催、2020 年 12 月 18 日(予稿集 22 頁)。Takahata, N. (2020) Trends in population genomics on ancient North Eurasians *The 10th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, Dec 18, 2020 (Proceedings, p. 23).

Tamura, K. (2020) A quantitative analysis of PaleoAsiaDB. International Workshop: Mathematical Modeling and Statistical Analysis of Cultural Datasets, Meiji University, January 8, 2020.

田村光平 (2020)「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 (2020)「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 (2020)「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・洪 惠媛 (2020)「モード形式へのデータ化過程で生じるバイアスの検討」『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 9 回研究大会』オンライン開催、2020 年 5 月 16 日(予稿集 38 頁)。Tamura, K. and H. Hong (2020)

A theoretical investigation on biases in mode classification. *The 9th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, May 16, 2020 (Proceedings, p. 39).

田村光平 (2020) 「石材データ付きのパレオアジア DB の予備的統計解析」『B02:現象数理研究会』オンライン開催、2020 年 9 月 15-16 日。

田村光平 (2020) 「パレオアジア DB のデータとシミュレーション」『文部科学省科学研究費補助金・新学術領域研究 2016–2020 : パレオアジア文化史学第 10 回研究大会』オンライン開催、2020 年 12 月 19 日 (予稿集 80 頁)。Tamura, K. (2020) Linking agent-based simulations to PaleoAsiaDB *The 10th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, Dec 19, 2020 (Proceedings, p. 81).

中尾 央・金田明大・田村光平・野下浩司 (2019) 「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。

中村光宏 (2020) 「古気候データによるパレオアジアモードの予測」『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 9 回研究大会』オンライン開催、2020 年 5 月 16 日 (予稿集 44 頁)。Makamura, M. (2020) Predicting PaleoAsia modes using paleoclimate data. *The 9th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, May 16, 2020 (Proceedings, p. 45).

中村光宏 (2020) 「気候はモードを説明するか? 気候 DB と組み合わせたパレオアジア DB の統計解析」『B02:現象数理研究会』オンライン開催、2020 年 9 月 15–16 日。

中村光宏 (2020) 「パレオアジアモードへの古気候の与える影響の統計解析」『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 10 回研究大会』オンライン開催、2020 年 12 月 20 日 (予稿集 62 頁)。Nakamura, M. (2020) Statistical analysis of PaleoAsian modes and paleoclimate *The 10th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, Dec 20, 2020 (Proceedings, p. 63).

中分 遥・小林 豊 (2020) 「仮想矢尻作成課題による文化伝達様式の実験的検討」『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 9 回研究大会』オンライン開催、2020 年 5 月 16 日 (予稿集 34 頁)。Nakawake, Y. and Y. Kobayashi (2020) An experimental investigation of cultural modes with the virtual arrowhead task. *The 9th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, May 16, 2020 (Proceedings,

p. 35).

中分 遥 (2020) 「文化伝達実験」『B02:現象数理研究会』オンライン開催、2020 年 9 月 15–16 日。

中分 遥・小林 豊 (2020) 「適応度の異なる文化を持つ集団の交流が道具作成において果たす役割：実験的検討」『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 10 回研究大会』オンライン開催、2020 年 12 月 20 日（予稿集 54 頁）。Nakawake, Y and Y. Kobayashi (2020) The role of interaction among groups possessing cultural traits with a different level of fitness in tool making: an experimental investigation *The 10th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, Dec 20, 2020 (Proceedings, p. 55).

中分遥 「WEB サービスを活用したデータ収集と、分析のためのコーディング」『第 1 回オンライン研究スキルアップ講座』島根大学、2020 年 10 月 3 日。

中分遥 「テキストを対象とした認知人類学・宗教研究の実例」『テキストを対象とした認知人類学・宗教学研究』同志社大学、2020 年 12 月 28 日。

中分遥・佐藤浩輔 「物語の系統解析に向けた自動コード化の試み：Semantic Folding を用いて」『第 13 回日本人間行動進化学会』西南大学、2020 年 12 月 12 日・13 日。

野林厚志・中村光宏 (2020) 「新旧技術が並存するためのニッチ条件の民族学的、数理的解釈」『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 9 回研究大会』オンライン開催、2020 年 5 月 16 日（予稿集 18 頁）。Nobayashi, A. and M. Mistuhiko (2020) Ethnological and mathematical interpretations of niche conditions for the coexistence of new and old technologies. *The 9th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, May 16, 2020 (Proceedings, p. 19).

谷野彰勇、若林賢、鵜野愛美、熊谷真彦、稲田健一、鯨本眞友美、和久大介、覚張隆史、小金淵佳江、勝村啓史、小川元之、太田博樹 (2020) 「糞石ゲノム解析による植物性摂食物同定法の検討～予備実験報告～」第 74 回日本人類学会大会（WEB）2020 年 10 月 31 日・11 月 1 日（一般口演）

若野友一郎 (2020) 「ワークショップ趣旨説明：新人と新人的文化の拡散ルート：遺伝学からの示唆と考古学からの示唆」『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 9 回研究大会』オンライン開催、2020 年 5 月 16 日。(2020) Introduction for Workshop: “Dispersal of modern humans and modern human like

culture: Implications from genetics and archaeology. *The 9th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, May 16, 2020.

若野友一郎・青木健一（2020）「北ルートと南ルートを含む生態文化的分布拡大モデルの開発」『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9回研究大会』オンライン開催、2020年5月16日（予稿集16頁）。Wakano, J. Y. and K. Aoki (2020) Development of an eco-cultural range expansion model including northern and southern routes. *The 9th Conference on Cultural History of PaleoAsia*, online, May 16, 2020 (Proceedings, p. 17).

翻訳書 Translations

Kimura, M. (2020) *My Thoughts on Biological Evolution*. Springer, Tokyo. Translated by Tateno Y and Aoki K. 原著書：木村資生（1988）「生物進化を考える」、岩波新書。

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」

2020 年度研究報告書（ISBN 978-4-909148）

2021 年 4 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