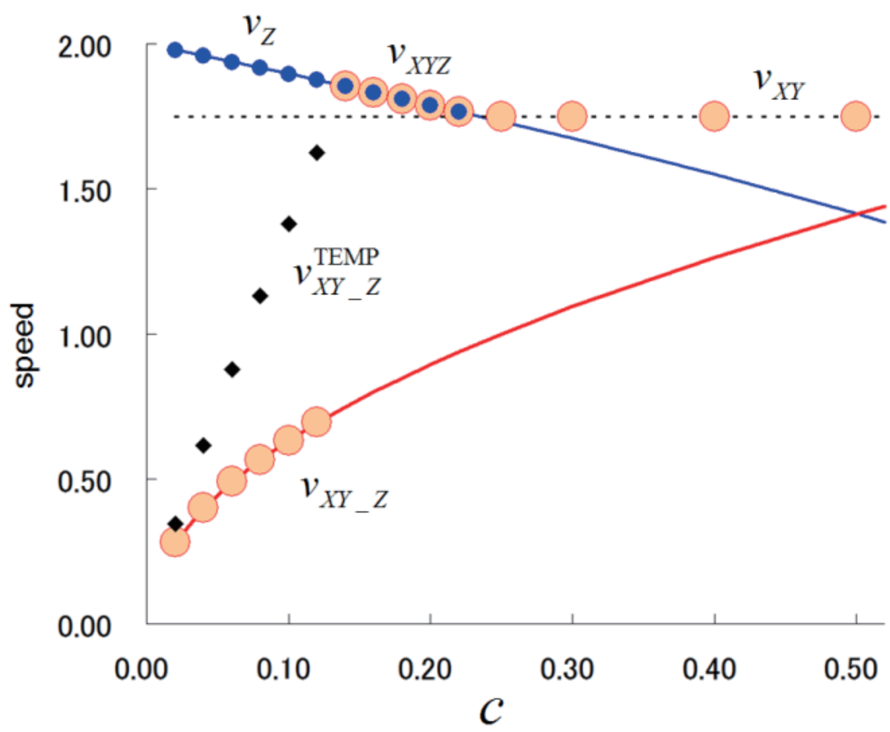
交替劇

B01班 2010年度研究報告書

文部科学省科学研究費補助金（新学術領域研究）2010～2014

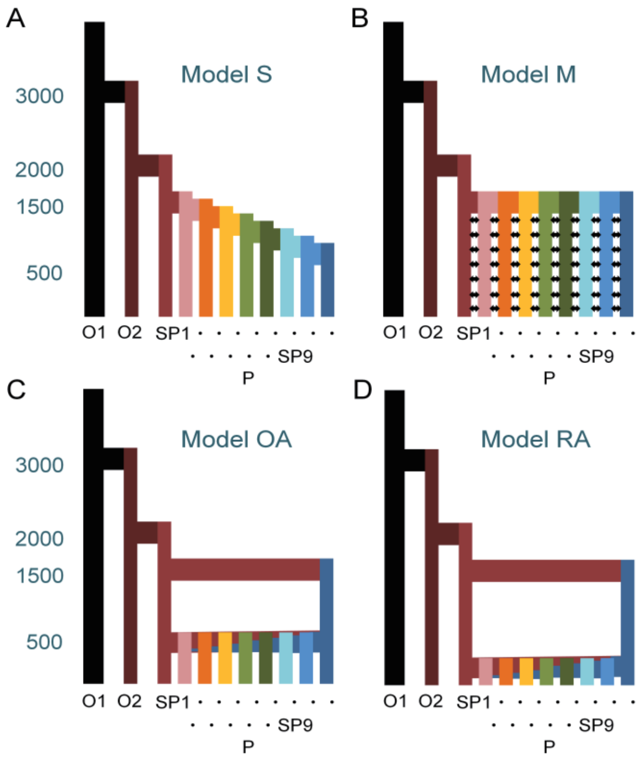
ヒトの学習能力の進化モデルの研究



交替劇

ネアンデルタールとサピエンス交替劇の真相：
学習能力の進化に基づく実証的研究

B01 班 研究報告書
2010 年度



文部科学省科学研究費補助金（新学術領域研究）2010～2014

目次

研究組織　B01 班「ヒトの学習能力の進化モデルの研究」

研究代表者
　青木健一：東京大学・大学院理学系研究科・教授
研究分担者
　川崎廣吉：同志社大学・文化情報学部・教授
　若野友一郎：明治大学・先端数理科学研究科・准教授
　木村亮介：琉球大学・亜熱帯島嶼科学超域研究推進機構・特命准教授
研究協力者
　中橋渉：明治大学・先端数理科学インスティテュート・研究推進員
　小林豊：東京大学・大学院理学系研究科・特任研究員
海外協力者
　Marcus W.Feldman：米国・スタンフォード大学・教授
　Laurent Lehmann：スイス・ヌーシャテル大学・助教

学習戦略進化および文化進化速度

青木健一
東京大学大学院理学系研究科

1. はじめに

進化理論（モデル）の役割は、２つある。生物進化とは、ある形質や行動に関与する突然変異遺伝子が種の中に広がり、この形質や行動がその種の特徴となることをいう。その条件を明らかにすることが、進化理論の第１の役割である。この際、突然変異遺伝子の発生だけをもって生物進化を説明することができないことを申し添えておく。進化理論の第２の役割は、実証的な研究成果に対する過信を戒めることにある。つまり、種の特徴といわれる形質や行動が、理論的に見て進化不能または困難と分かれば、観察の誤りを疑ってみる必要もあろう。以上を踏まえて計画研究 B01 の任務は、ヒトとネアンデルタールの交替劇の原因が両者の生得的な学習能力差に求められるとする「学習仮説」の理論的根拠を明らかにすることにある。

ヒトの文化は高速に進化する。一方、ネアンデルタールの石器伝統は、忠実に継承されたが、変化は緩やかであった。ヒトとネアンデルタールの文化進化速度の違いは、両者の学習戦略の違いに原因があると考えられる。学習とは、環境について情報を収集し、適切な対応を選択する手段である。さらに、この情報の出所によって、個体学習と社会学習に区別される。前者は、試行錯誤、洞察、創造性など、自力で学ぶことを意味する。一方、後者は、刺激増強、模倣、教示など、他者から学ぶことである。文化進化はこれら２種類の学習の組合せによって起きる。具体的には、文化を構成する文化要素が、個体学習によって創出され、社会学習によって伝播する現象と見なせる。

さて、長期的な文化進化の速度に寄与する要因は、集団サイズ、新しい文化要素を創出する個体学習の能力、および文化要素の伝播を左右する社会学習の能力と伝達様式（誰から学ぶか）である。さらに、社会（集団）は色々な役割（性別や年齢による区別、後述の教示者と非教示者の区別）の構成員を含むのが普通であり、この点を考慮する必要もある。今、役割の総数が m、役割 i（i は 1 から m まで変動）の構成員の数が N_i、役割 i の構成員によるイノヴェーション率が u_i、役割 i の構成員によって創出されたイノヴェーションが伝播して社会全体によって共有される確率（固定確率）を π_{1i} としたとき、長期的な文化進化速度 R は、

$$R = \sum_{i=1}^{m} N_i \times u_i \times \pi_{1i} \qquad [1]$$

によって与えられる（Aoki et al. 2011、集団遺伝学の無限座位モデル [Kimura 1969, 1983] に基づく考察により）。つまり、単位時間当たり役割ｉの構成員によって $N_i u_i$ 個の文化要素についてイノヴェーションが創出され、そのうちの割合 π_{1i} が社会全体に広がるのである。本稿ではまず、イノヴェーション率を左右する個体学習能力の進化について述べる。

2. 空間的に異質な環境における学習能力の進化モデル

学習とりわけ個体学習が自然淘汰の上で（本能に対して）有利となるのは、環境が変化する場合である。つまり、環境が時間的に変動し、移住がない（受動的に環境変化を受ける）場合、および環境が空間的に異質であり、移住がある（能動的に環境変化を受ける）場合である。ヒトはアフリカ内の起源の地から、アフリカ内外へ急速に分布拡大（出アフリカ）したことが知られている。この際、様々な異質環境に遭遇したであろうことから、個体学習能力を向上させる自然淘汰を受けた可能性が高い。

そもそも、ヒトとネアンデルタールは約４０万年前の系統分岐時に、すでに高い社会学習能力を共有していたと考えられる。その証拠に、ネアンデルタールの石器伝統が上述のとおり忠実に継承されていたことは、高度な社会学習能力の存在を物語っている。また、ヒトとネアンデルタールで FOXP2 遺伝子の配列の重要部分が一致する（Krause et al. 2007）ことから、同等の言語機能を有していた可能性が否定できない。そこで、社会学習を既存の能力と位置付け、空間的に異質な環境への分布拡大に伴って個体学習能力が新たに進化する条件を検討した。具体的には、出アフリカの経路を線形飛石モデルでシミュレートし、社会学習能力のみを持つ社会学習者と個体学習能力のみを持つ個体学習者が競争するモデルを記述、解析した（Aoki & Nakahashi 2008）。

その結果、種全体が絶滅する場合を除いて、３通りの理論的シナリオがありうることを発見した。１つ目は、分布拡大および個体学習能力の進化（個体学習者の増加）が同時に起きる場合である（シナリオ１）。２つ目は、分布拡大に成功するが個体学習能力が進化しない場合である（シナリオ２）。３つ目は、分布拡大に失敗し、個体学習能力の進化も起きない場合である（シナリオ３）。シナリオ１は、移住率が高いほど、また出生地と移住先の環境の違いが大きいほど、実現し易い。逆に、シナリオ２が成立する条件は、低い移住率と小幅な環境変化である。シナリオ３は、初期集団に個体学習者が存在しない場合に見られる。

学習仮説の下、３つの理論的シナリオはそれぞれ、ヒトによる出アフリカ、ネアンデルタールの祖先による出アフリカ、カフゼやスフールの新人による中途半端な出アフリカに対応していると考えられる。とりわけ、ヒトによる出アフリカに伴って、ヒト特有の個体学習能力が進化したというのが我々の主張である。１７世紀のフランスの哲学者パスカルは、「人

間は考える葦である」という有名な言葉を残している。上記進化理論から得られた知見を考慮すると、「ヒトは創造する雑草である」と言い換えることができるのではないか。つまり、雑草のように広がったから創造性が進化し、逆に創造性が進化したから雑草のように広がることができた。

さて、Aoki & Nakahashi (2008) のこのモデルには、不自然な仮定が幾つか含まれる。中でも、社会学習と個体学習が二者択一的な競合する心理機構であり、同一人がいずれか一方の能力しか持てないと仮定したところに無理がある。ヒトのみならず多くの種で、同一個体が社会学習と個体学習の両方を駆使することが知られている。とりわけ、ヒトの文化の特徴ともいえる蓄積性は、同一人が社会学習と個体学習をこの順番で行い、社会学習により獲得した既存の文化要素に対して個体学習により修正を加えることによって可能となる。この複合学習戦略の進化の研究は、Boyd & Richerson (1985) に始まり、最近 Borenstein et al. (2008) および Aoki (2010) によって厳密なモデルの記述とその解析が進められている。なお、この複合学習戦略は Borenstein et al. (2008) に倣って SE (social-learner-explorer) 戦略と呼ぶことにする。

空間的に異質な環境で、SE 戦略が純粋社会学習や純粋個体学習などの戦略に対して有利となるのは、移住率が高いときである。さらに興味深いことに、SE 戦略が進化するためには、移住のタイミングが重要である（Aoki 2010）。社会学習が終わり、個体学習が始まる前に移住が起こらなければ、蓄積的な文化を支えている SE 戦略が進化できないのである。この結果は、現実を単純化したモデルから導かれた予備的な性質のもの（モデルの妥当性を高め、より普遍的な予測を得るのが次年度の課題の１つである）であるが、ヒトの学習戦略に生活史段階または年齢依存性があることを示唆している。生まれ落ちた社会においてはその文化を社会学習によって吸収しならが育つが、婚姻移住後の社会においてはその文化を余り受け入れず、主に個体学習によって行動を修正しながら生きるというパターンは、ヒトにある程度当てはまるのかも知れない。

3. 文化進化速度とりわけ一対多教示伝達の効果

次に、個体学習によって創出されたイノヴェーションが社会学習によって伝播し、社会全体によって共有される過程を解析する。このために、前述の決定論的なモデル（Aoki & Nakahashi 2008; Borenstein et al. 2008; Aoki 2010）とは異なり、社会（集団）が有限の個体数 N からなるとした上で、集団遺伝学の Moran モデル（Moran 1958）を応用する（Aoki et al. 2011）。まず、社会的な役割が区別されない簡単な場合を考える。ある文化要素（例えば、石製ナイフの寸法）に２つの変異型、タイプ A とタイプ B（例えば、比較的長いもの、短いもの）が存在し、社会の構成員はそれぞれタイプ A またはタイプ B のいずれか一方を採用すると

しよう。（同一人が長短両方のナイフを作成・使用する場合、これらは異なる文化要素と見なす。）「社会の状態」（以後、状態と呼ぶ）は、タイプ A の採用者数 i（このときタイプ B の採用者数は $N-i$ である）によって完全に定義される。

さて、この文化的 Moran モデルでは、まず１個体が誕生し、社会学習によってタイプ A またはタイプ B を習得する。さらにこの直後に、この新生個体以外の１個体が死亡する。誕生、社会学習、死亡を合わせて、出生死亡イヴェントと呼ぶ。出生死亡イヴェントによって社会の構成員の数 N は変わらないが、タイプ A の採用者数については、１人増える（このときタイプ B は１人減る）か、１人減る（このときタイプ B は１人増える）か、または増減がないのである。そこで、この３通りの結果の確率（遷移確率）を求め、最初１個体が有するイノヴェーションが、出生死亡イヴェントに伴う増減の累積によって固定する確率 π_1 を計算する。（社会的役割が区別されないので、固定確率は１つ計算すればよい。）

考古学者達（MacDonald 1998; Lycett & Gowlett 2008）は、社会学習の伝達様式が文化の進化速度や多様性に及ぼす効果について議論している。最も単純な伝達様式は、新生個体が年長者を１人無作為に選んでそのタイプをコピーする、斜行伝達である。この場合、文化要素のタイプが死亡率に影響しなければ、固定確率は

$$\pi_1 = 1/N \qquad [2]$$

である。また、この値を [1] 式に代入すれば、文化進化速度

$$R = u \qquad [3]$$

が得られる。つまり、斜行伝達による文化進化速度は、構成員全員に共通するイノヴェーション率 u に等しい。

Pigeot (1990) による Magdalenian 伝統 Etiolles 遺跡のデビタージ分析は、一対多教示伝達を示唆している。MacDonald (1998) や Lycett & Gowlett (2008) は、直感的な議論に基づいて、一対多教示伝達が斜行伝達に比べて文化の進化速度を大幅に加速させると主張する。Aoki et al. (2011) は、この主張について厳密な理論的検討を加えるため、文化的 Moran モデルに社会的役割を加えて拡張した、一対多教示伝達モデルを記述した。斜行伝達との違いは、教示者と呼ばれる特別な役割を持つ個体が社会の中に１人存在すること、この教示者の存命中はすべての新生個体がこの教示者を模範とすることである。また、一対多教示伝達モデルでは、タイプ A（とタイプ B）の採用者数のみで状態を定義することができない。現在の教示者のタイプも指定する必要がある。従って、状態は例えば iA（タイプ A の採用者数が i 、教示者もタイプ A）とか jB（タイプ A の採用者数が j 、教示者がタイプ B）と表される。図１に可能な状態（その集合を状態空間と呼ぶ）および状態間の可能な遷移を示す。

図１．一対多教示伝達モデルの状態空間および可能な遷移

図１において、1A および 1B はともにタイプ A の採用者が１人存在する状態を表している。ただし、状態 1A では教示者がタイプ A であり、状態 1B では教示者がタイプ B である。つまり、タイプ A をイノヴェーションと見なしたとき、前者の場合にはイノヴェーションが教示者によって創出され、後者の場合には教示者以外（非教示者）によって創出されたことになる。簡単な計算により、状態 1A または 1B を初期状態としたときのタイプ A の固定（状態 NA に至る）確率はそれぞれ

$$\pi_{1A} = (N+1)/(2N) \qquad [4a]$$

および

$$\pi_{1B} = 1/(2N) \qquad [4b]$$

であることが示せる（Aoki et al. 2011）。

教示者および非教示者によるイノヴェーション率をそれぞれ u_t および u_{nt} として [1] 式を適用すると、一対多教示伝達モデルの文化進化速度は

$$R = u_t\pi_{1A} + (N-1)u_{nt}\pi_{1B}、$$

よって、これに [4a] 式および [4b] 式を代入して

$$R = \{u_t(N+1) + (N-1)u_{nt}\}/(2N) \qquad [5]$$

を得る。個体学習能力を使ってイノヴェーションを創出するのは、教示者であろうか、それとも非教示者であろうか。どちらの方が高い創造性を発揮するかについては、議論の余地が残る。仮に、社会の（老若男女を合わせた）すべての構成員が等しくイノヴェーションに関われば、つまり $u_t = u_{nt} = u$ であるならば、文化進化速度は $R = u$ となり、斜行伝達の

場合と変わらない。一対多教示伝達のもとで文化進化速度が加速されるためには、

$$u_t(N+1)+(N-1)u_{nt}>2Nu \qquad [6]$$

でなければならない。以上の理論的考察から明らかなように、後期旧石器伝統の急速な変化は必ずしも一対多教示伝達にその原因を求めることができない。

4. おわりに

最後に、創造性に関与する候補遺伝子について多少乱暴な推測をする。ネアンデルタール DNA の draft sequence が発表され、ヒトとネアンデルタールの系統分岐後、ヒト系統で正の淘汰を受けた可能性のある遺伝子に NRG3 および CADPS2 が含まれることが判明した（Green et al. 2010）。NRG3 と CADPS2 は現代人において、それぞれ統合失調症と自閉症に関与することが知られている。衆知のとおり、高機能自閉症（アスペルガー）と創造性の関連が盛んに議論されている（例えば Fitzgerald 2004）。また、統合失調症と創造性の関連についても、例えば数学者・ノーベル経済学賞受賞者 John Nash の興味深い事例がある。３０歳で発病した彼が妄想を真に受けた理由は、数学的アイデアと同じように意識に上ったからである、と（Nasar 1998）。

引用文献

Aoki K (2010) Evolution of the social-learner-explorer strategy in an environmentally heterogeneous two-island model. Evolution 64, 2575-2586.
Aoki K, Lehmann L, & Feldman MW (2011) Rates of cultural change and patterns of cultural accumulation in stochastic models of social transmission. Theoretical Population Biology 79, 192-202.
Aoki K & Nakahashi W (2008) Evolution of learning in subdivided populations that occupy environmentally heterogeneous sites. Theoretical Population Biology 74, 356-368.
Borenstein E, Feldman MW, & Aoki K (2008) Evolution of learning in fluctuating environments: when selection favors both social and exploratory individual learning. Evolution 62, 586-602.
Boyd R & Richerson PJ (1985) Culture and the Evolutionary Process. University of Chicago Press.
Fitzgerald M (2004) Autism and Creativity. Brunner-Routledge.
Green RE et al. (2010) A draft sequence of the Neandertal genome. Science 328, 710-722.
Kimura M (1969) The number of heterozygous nucleotide sites maintained in a finite population due to steady flux of mutations. Genetics 61, 893-903.
Kimura M (1983) The Neutral Theory of Molecular Evolution. Cambridge University Press.

Krause J et al. (2007) The derived *FOXP2* variant of modern humans was shared with Neandertals. Current Biology 17, 1908-1912.
Lycett SJ & Gowlett AJ (2008) On questions surrounding the Acheulean tradition. World Archaeology 40, 295-315.
MacDonald DH (1998) Subsistence, sex, and cultural transmission in Folsom culture. Journal of Anthropological Archaeology 17, 217-239.
Moran PAP (1958) Random processes in genetics. Proceedings of the Cambridge Philosophical Society 54, 60-71.
Nasar S (1998) A Beautiful Mind. Touchstone.

Evolution of learning strategies and rates of cultural evolution

Kenichi Aoki
Graduate School of Science, the University of Tokyo

Abstract: This essay summarizes the analysis of three papers, Aoki & Nakahashi (2008), Aoki (2010), and Aoki et al. (2011) (see references). The first two papers deal with the evolution of learning strategies in environmentally heterogeneous subdivided populations. Aoki & Nakahashi (2008) assume two competing strategies, individual learner and social learner, and show that the former can increase in both numbers and frequency as a result of range expansion into environmentally heterogeneous space. Aoki (2010) shows that evolution of the social-learner-explorer strategy, a composite learning strategy in which social learning precedes individual learning, and one of the few plausible strategies supportive of cumulative culture, is constrained by the timing of migration relative to the two phases of learning. The third paper addresses an entirely different question, the cultural evolutionary rates expected under various modes of social transmission. In particular, Aoki et al. (2011) show that one-to-many (teacher to pupil) transmission does not intrinsically accelerate this rate, which contradicts a heuristic prediction made by some archaeologists.

分布拡大時における個体学習者と社会学習者の共存

若野友一郎
明治大学大学院先端数理科学研究科

0. 概要

個体学習能力と社会学習能力は、文化進化を支える基礎的能力である。従来の多くの研究では、これらの能力の進化は、集団サイズが一定であることを仮定し、遺伝子頻度のダイナミクスを調べることによって研究されてきた。しかし、そのような静的なモデルは、現世人類における高度な個体学習能力の進化を理解する上で、限定的な役割しか果たせない可能性がある。なぜなら現世人類は、近い過去に急速な人口増大と、素早い分布拡大「出アフリカ」を経験しているからである。本稿では、個体学習者と社会学習者の時空間ダイナミクスを反応拡散方程式によってモデル化し、解析する。本モデルの特徴は、個体密度が低い場合に社会学習者が社会学習する相手を見つけることに失敗する可能性を考慮する点である。この効果により、社会学習者の分布拡大が抑えられ、さまざまな様式の分布拡大が起こりうる。我々の主な発見は以下の２つである。（１）一様な環境に分布拡大している間は、個体学習者は社会学習者に駆逐されない。（２）個体学習者が分布拡大の波の先端にいるときには、社会学習者の分布拡大を抑制することがある。これらの結果は、「出アフリカ」が、現世人類における高度な個体学習能力の進化の原動力となった可能性を示唆している。

1. 緒言

多くの生物種は、現在あるいは近い過去に分布拡大を経験している（Shigesada & Kawasaki 1997）。人類進化の研究者にとっては、*Homo sapiens* が起源の地であるアフリカを出て全世界に分布拡大した「出アフリカ」が最も興味深い。これは６万年前ごろに始まり（あるいはもっと早く、例えば、Armitage et al. 2011）、オーストラリアには４万５千年前ごろに、西ヨーロッパには３万５千年前ごろ、そしてアメリカには１万２千年前より前に到達した（例えば、Mellars 2006）。

分布拡大中の集団がうける自然選択は、地理的分布が一定の集団がうけるものとは異なる可能性がある。これは例えば、移住によって次々と新しい環境に遭遇したり、分布の先端において個体群密度が低いことにより、社会的相互作用が限定されたりするからである。分布拡大後が終了したあとも、分布拡大時に受けた選択圧の影響がしばらくは残るであろう。ま

た別の例として、突然変異が中立であっても、それが分布拡大の先端で起きた場合は遺伝的浮動によって固定しやすいという現象がある（Edmonds et al. 2004）。これは「波乗り効果（surfing effect）」と呼ばれており（Klopfstein et al. 2006）、現在盛んに研究されている（例えば、Hallatschek & Nelson 2008; Excoffier & Ray 2008）。

空間構造が進化に与える影響は、とくに協力行動の進化の文脈ですでに多くの研究があるが（例えば、Nowak & May 1992; Irwin & Taylor 2001; Wakano et al. 2009）、分布拡大中にかかる選択圧についての研究は、我々の知る限り存在しない。

学習能力が環境変動への適応であり、変動が激しいときは個体学習（試行錯誤などによって正しい行動を学習）が、激しくないときは社会学習（模倣など）が重要となることは、多くの研究によって示されている（Boyd & Richerson 1985, 1988; Rogers 1988; Feldman et al. 1996; Laland et al. 2000; Richerson & Boyd 2000; Alvard 2003; Henrich & McElreath 2003; Aoki et al. 2005; Wakano et al. 2004; Wakano & Aoki 2006, 2007; Borenstein et al. 2008; Aoki 2010)。また Aoki & Nakahashi (2008) は、環境が時間的には一様でも、場所によって異なっていれば、個体学習が進化しうることを示している。

本研究では、分布拡大が学習能力の進化に与える影響を研究する。とくに、個体間の社会的相互作用が分布の先端の低密度領域において抑えられるという新たな仮定を導入する。この仮定により個体学習が有利となるが、そのメカニズムは先行研究で考えられてきたものとは異なっている。また本研究では、反応拡散方程式を用いて、個体学習者と社会学習者の空き地への侵入をモデル化する。Aoki & Nakahashi (2008) は、飛び石モデルを用いた解析をしているので、この点でも先行研究と異なっている。反応拡散方程式を用いる一つの利点は、数理的解析が等速進行波解の "linear-conjecture" とよばれる手法を用いることで可能となる点であるが、本報告書ではその数学的詳細については割愛する。

Homo sapiens の出アフリカのルートは現在も議論が続いている。ヒトのミトコンドリア DNA の系統樹解析では、初期のルートは「南ルート」、すなわちインドの南岸から東南アジアへと続くルートであったことが示唆されている（Forster & Matsumura 2005; Thangaraj et al. 2005; Macaulay et al. 2005; Mellars 2006; Armitage et al. 2011）。ナイル峡谷からレバントへ抜ける「北ルート」にくらべて、「南ルート」では環境の場所による変化は小さかったと考えられる。ここで提唱するモデルは、「南ルート」のような環境の地理的多様性が比較的小さい場合の分布拡大時に、学習能力にかかる自然選択の効果を研究するものである。

2. モデルと解析結果

2.1 モデル

簡単のため、２種類の遺伝的形質を仮定する。すなわち個体学習遺伝子を持つか、社会学習遺伝子を持つか、である。また２種類だけの行動を仮定する。すなわち、環境に適応した

行動（Correct）か、適応していない行動（Wrong）か、である（Feldman et al. 1996; Aoki et al. 2005; Wakano et al. 2004）。本研究の特徴の一つは、時間的にも空間的に変化しない環境を仮定することである。すなわち、適応的行動はいつでもどこでも適応的である。用語を次のように定義する：

SLC：社会学習遺伝子をもち、適応的行動を学習した個体
SLW：社会学習遺伝子をもち、非適応的行動を学習した個体
IL：個体学習遺伝子をもつ個体（常に適応的行動を自力で学習する）

また、それぞれの密度を次のように定義する。

$X(x,t)$：場所 x、時刻 t における SLC の密度
$Y(x,t)$：場所 x、時刻 t における SLW の密度
$Z(x,t)$：場所 x、時刻 t における IL の密度
$N(x,t)$：場所 x、時刻 t における総個体密度 (N=X+Y+Z)

これらの密度の時空間発展を、反応拡散方程式でモデル化したい。反応拡散方程式は

（時間変化量）＝（増殖量）－（死亡量）＋（拡散量） (1)

という形をしている。我々のモデルは、以下の反応拡散方程式である（空間は１次元で考える）。

$$\frac{\partial X}{\partial t} = r(X+Y)\frac{X+Z}{A+N} - mNX + D\frac{\partial^2 X}{\partial x^2} \tag{2.1}$$

$$\frac{\partial Y}{\partial t} = r(X+Y)\frac{A+Y}{A+N} - (s+mN)Y + D\frac{\partial^2 Y}{\partial x^2} \tag{2.2}$$

$$\frac{\partial Z}{\partial t} = rZ - (c+mN)Z + D\frac{\partial^2 Z}{\partial x^2} \tag{2.3}$$

各方程式の最後の項は、拡散項と呼ばれ、個体がランダムに移住を繰り返すことにより、結果として密度が高いところから低いところへと流れるダイナミクスを表現している。右辺の残りの項は反応項と呼ばれ、SLC、SLW、IL のそれぞれが、各場所 x においてどのように増殖・死亡するかを表現している。

死亡プロセスにおいて重要な仮定は、２つである。１つ目は、総個体密度 N が大きくな

りすぎると、それを抑えるように死亡率が増加する（密度効果）。その結果集団は無限には増殖できない。２つ目は、SLW は s だけ死亡率が高く、IL は c だけ死亡率が高い。s は、非適応的行動を取ることのコスト、c は個体学習の（社会学習と比べた）コストである。

増殖プロセスは、やや複雑である。まず当然のこととして、子は親の遺伝子を受け継ぐ。しかし SLC や SLW の子供は社会学習遺伝子をもつが、行動は親からではなく集団から学習する。そのため、SLC や SLW の子供が SLC として大人になる確率を次のように与える。まず、社会学習遺伝子を持つ子供が、実際に社会学習できる確率を $\frac{N}{A+N}$ とする。ここで A を希釈効果（attenuation factor）と呼ぶ。社会学習できなかった場合は、SLW になったものとみなす。社会学習できたとき、適応的行動を学習できる確率は、集団中で適応的行動をしている個体の頻度（密度ではないことに注意）と等しいとする。すると、社会学習遺伝子を持つ子供が SLC になる確率は $\frac{N}{A+N} \times \frac{X+Z}{N} = \frac{X+Z}{A+N}$ であり、SLW になる確率は $\frac{A}{A+N} + \frac{N}{A+N} \times \frac{Y}{N} = \frac{A+Y}{A+N}$ となる。IL の増殖は、このような社会的相互作用がない。

以上の仮定から得られた (2.1) ~ (2.3) 式が、ここで考える数理モデルである。本稿ではこのモデルで、特に $r > s > c$ かつ $A << r/m$ の場合を考える。一つ目の条件は、非適応的行動のコストが個体学習のコストより大きい（そうでなければ IL は常に最悪の戦略となってしまう）という意味であり、２つ目は社会学習に失敗する確率は、集団の総個体密度が平衡状態に達していれば無視できるほど小さいという意味である。すなわち、希釈効果は密度が低い場所においてのみ効果がある。

2.2　モデルの解析結果：拡散がない場合（$D = 0$）

拡散がない場合は、IL は絶滅し、次式で表現される SLC と SLW の共存状態で最終的に安定となる（数学的証明は省略）。

$$\hat{X} = \left(\frac{r}{m} - A\right)\left(1 - \frac{m}{s}A\right), \hat{Y} = \left(\frac{r}{m} - A\right)\frac{m}{s}A, \hat{Z} = 0$$

これは直感的には、環境の時間的変動も空間的差異もなければ、すみやかにすべての個体が適応的行動を行うようになり、その結果コストの高い個体学習をする IL 戦略は不利となるからである。この結果は、先行研究で繰り返し指摘されてきたことと一致している（Feldman et al. 1996; Aoki et al. 2005; Wakano et al. 2004)。なお、最終状態で SLW が少し残るのは、SLC から希釈効果によって常に少量の SLW が生み出されるからである。

2.3　モデルの解析結果：拡散がある場合（$D = 1$）

拡散がある場合は、ダイナミクスはかなり複雑になるが、いずれの場合も等速進行波解 (TWS: Traveling Wave Solution) と呼ばれる状態か、あるいは２つの等速進行波解の重ね合わせの状態に収束する。等速進行波解にも複数の種類が存在し、その振る舞いなど数学的に非常に興味深い結果が得られているが、ここではそれらはすべて割愛し、人類進化の観点から、特に重要な結果だけを抜粋して報告する。

まず、空間の左側に IL、SLC、SLW が存在し、右側には空き地が広がる初期状態を想定する。この状態から我々の反応拡散方程式を数値計算すると、やがて一定の速度で右に進む波が観測された。あるパラメータにおける波の様子を図１に示す。この場合は、IL、SLC、SLW は完全に同期した進行波 TWS(XYZ) によって空き地へと侵入している。IL は集団が十分成長した場所（図の左端）ではほぼ絶滅しているが、分布拡大の進行波の先端が右に動きながら存在しつづけることにより、結果として動きながらも個体学習者と社会学習者の共存状態が維持される。パラメータによっては、このような共存が維持されず、図１のような状態から IL が絶滅し、進行波 TWS(XY) が最終状態となる場合もある。

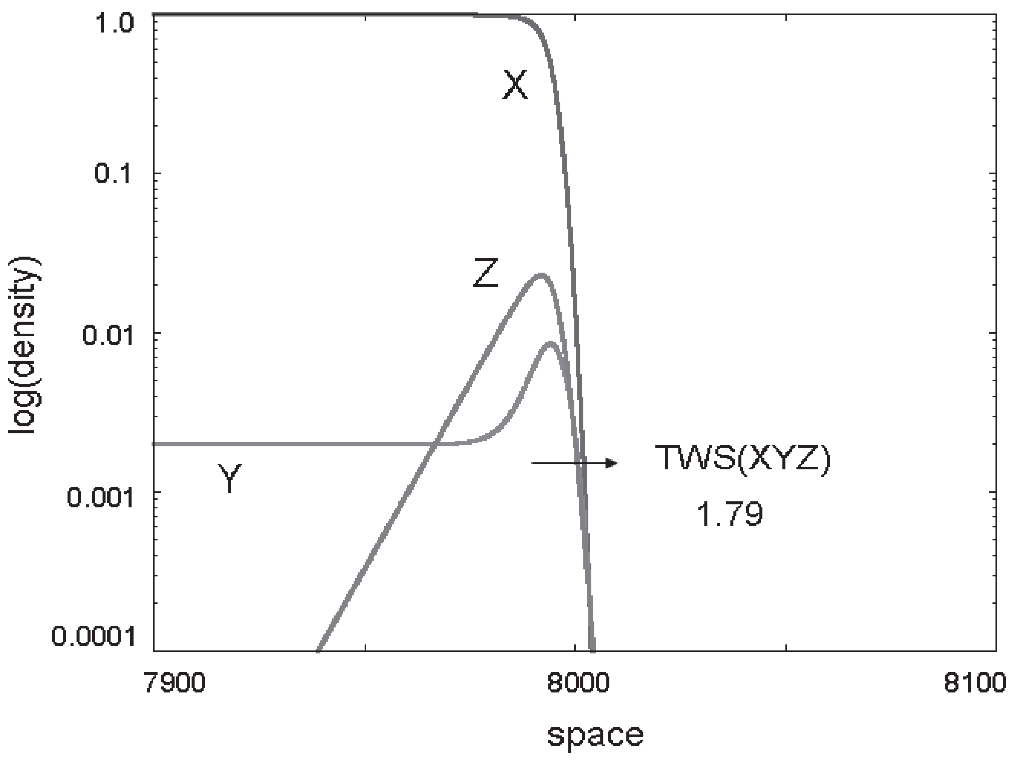


図１．反応拡散方程式の数値計算結果（c=0.2）．SLC，SLW，IL の密度はそれぞれ X，Y，Z である。ある時刻における各戦略の密度分布（波形）と，進行波の速度を示す．$D = r = m = 1$，$A = 0.001$，$s = 0.5$，$c = 0.2$，$t = 4560$.

別のパラメータにおける波の様子を図２に示す。この場合は、IL が空き地に侵入する進行波 TWS(Z) と、SLC と SLW が IL を置き換える進行波 TWS(XY_Z) の、２つの異なる進行波が見られる。興味深いことに、この２つの進行波の速度は異なっている。TWS(Z) のほうが、 TWS(XY_Z) より速いのである。この例では、個体学習者と社会学習者はほぼ独立に（しかし TWS(XY_Z) の先端では社会的相互作用はある）分布拡大をしており、かなり広い空間が個体学習者のみによって占められることとなる。

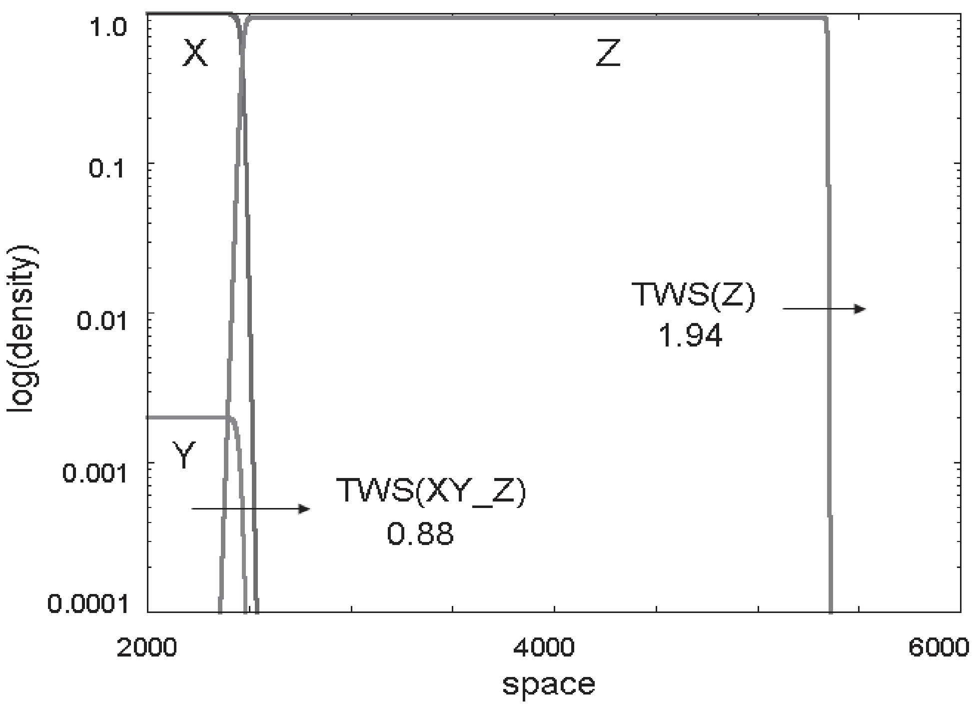


図２：反応拡散方程式の数値計算結果（c=0.06）．SLC，SLW，IL の密度はそれぞれ X，Y，Z である．ある時刻における各戦略の密度分布（波形）と，進行波の速度を示す．$D = r = m = 1$，$A = 0.001$，$s = 0.5$，$c = 0.06$，$t = 2800$.

図２のような、個体学習者が先に分布拡大をする状況は、どのようなときに起こるのであろうか？その結果をまとめたのが、図３である。この図から、個体学習のコストが小さいときに、個体学習者が先行して分布拡大することがわかる。コストが中程度の場合には、個体学習者と社会学習者は同時に空き地に侵入する（図１の状況）。コストが大きすぎる場合には個体学習者は絶滅する（図１から IL を除いたような状況）。個体学習者の先行分布拡大が起きるとき、社会学習者の分布拡大速度は、非常に遅くなることも図３からわかる。これは、個体学習者が「空き地」に素早く侵入できるのに対し、社会学習者は「すでに他者（個体学習者）が居住し、十分に成長した集団」に侵入するために、SLC は IL よりも有利であるにも関わらず、素早くは侵入できないからである。

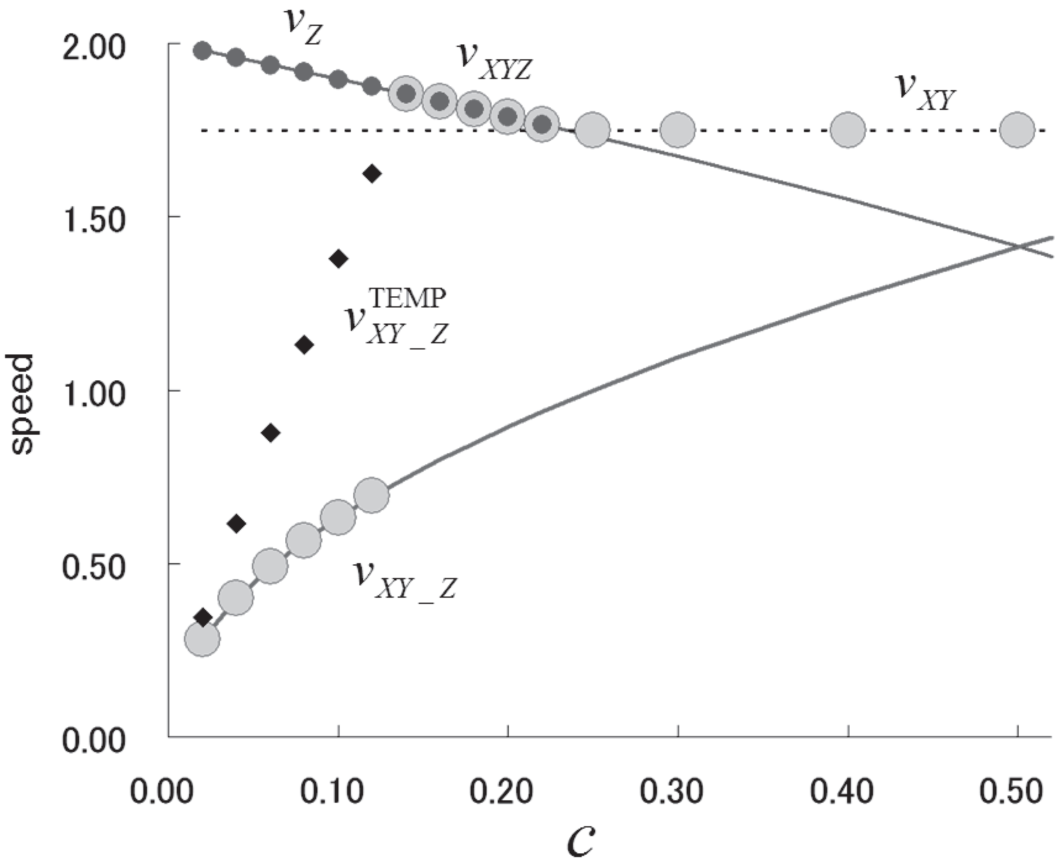


図３：進行波の速度を c を変えてプロットしたグラフ．大きい円と小さい円は，それぞれ SLC (X) と IL (Z) の先端の時刻と場所から計算した速度を示す．菱形は，十分な時間が経過する前の SLC (X) の速度である．上下の曲線はそれぞれ，"linear conjecture" 法を用いて計算した TWS(Z) と TWS(XY_Z) の速度である．TWS(XY) の速度は，c には依存せず，数値計算により $v_{XY}=1.75$ を得た（破線）． c を 0 から増やすにつれて，TWS(XY_Z) と TWS(Z) の２つの波の速度は近づき，$c\approx 0.14$ 付近で合体して一つの進行波 TWS(XYZ) となる．c の値が v_{XYZ} と v_{XY} の値が交差するほどに大きくなると，IL は全滅して TWS(XY) が最終状態となる．$D=r=m=1$，$A=0.001$，$s=0.5$.

また、個体学習のコストが中程度の場合（図１の状況）における侵入速度に着目すると、これは個体学習者が存在しない場合の侵入速度より、わずかに速い（$v_{XYZ}>v_{XY}$）が、個体学習者が単独で空き地に侵入する場合の速度とほとんど同じである（$v_{XYZ}\approx v_Z$）。この結果は、より低コストで適応的行動を獲得しうる社会学習者が存在しても、集団の効率（侵入速度）は個体学習者だけの集団の効率を超えないという意味で、空き地への侵入速度に関する Rogers のパラドックスの再現となっている。

3. 考察

3.1 まとめ

環境が空間的にも時間的にも一様な場合の学習戦略の進化を考察した。モデルとなる反応拡散方程式において拡散項が存在しない場合は、個体学習者は絶滅する。一方で、拡散が存在し、空き地に分布拡大を行っている状況では、適応的行動は変化しないにも関わらず、個体学習者が存続できることが明らかとなった。その理由は、分布拡大の先端では個体密度は必ず低密度であり、その結果社会学習の機会が減って、社会学習者が分布の先端域において不利となるからである。この効果（希釈効果）は、極めて小さい（数値計算では $A = 0.001$）にも関わらず、最終的な結果には大きな影響をもたらす。ただし、常に個体学習者が存続できるわけではなく、また存続するとしても、その様式は図１、図２に示したように複数の様態が存在する。

3.2 人類進化への考察

適応的行動が変化せず、それが社会学習者によってすでに確立されている（図１および図２の左端）にも関わらず、個体学習者が存続できるという結果は、従来の共通認識（例えば、Rogers 1988）を覆すものである。このようなことが起きるのは、分布拡大中という状況だからである。

Homo sapiens の祖先集団は約２０万年前ごろに現れ、出アフリカを始めたのが約６万年前、そして全世界への移住が完了したのはわずか約１万年前である。すなわち、現世人類の進化の歴史のかなりの部分は、分布拡大の歴史である。このような状況と合わせて考察すれば、従来のような一定サイズの集団の中で、異なるタイプの学習遺伝子が頻度を巡って競争しているという「静的」なモデルだけでなく、本研究のような分布拡大時の自然選択を直接扱う「動的」なモデルを解析することは、現世人類の進化を理解する上で重要であると考えられる。

別の観点からも、分布拡大時に働いた自然選択は重要である。それは緒言でも述べた「波乗り効果」（Klopfstein et al. 2006; Hallatschek & Nelson 2008; Excoffier & Ray 2008）である。有限集団では、個体群が急速に増殖するときに有利であった遺伝子は、その後個体群が平衡状態に達したときに、すでに集団に固定している可能性が高い。この立場に立つと、本モデル研究が提唱する作業仮説は、「現世人類の優れた個体学習能力は、近過去に起きた急速な分布拡大時に受けた自然選択の名残りである」となる。

3.3 ネアンデルタールからサピエンスへの交替劇

ヨーロッパにおけるネアンデルタールからサピエンスへの交替劇において、サピエンスの分布拡大は空き地への侵入とは異なっている。よって、本モデルをそのまま適用するにはや

や無理がある。競争者がすでに移住先にいる場合に、移住のダイナミクスがかなり異なるものとなるのは、図２を例にとっても明らかである。しかし、ある仮定が成り立てば、本稿の議論の本質的な部分は、ネアンデルタールからサピエンスへの交替劇にも適用できるかもしれない。その仮定とは、社会学習は同種内に限られるというものである。現在のところ、ネアンデルタールからサピエンスへの文化伝達があったという証拠はない。Châtelperronian や Uluzzian の例は、その逆方向の文化伝達の可能性を示唆している。もしこの仮定が成り立つならば、サピエンスのネアンデルタール居住地への移住は、密度効果を受けたであろうものの、その効果はサピエンス内の個体学習者と社会学習者に同様に働いたはずであり、本稿で示したような個体学習と社会学習の共存メカニズムが、同様に働く可能性がある。

遺伝子＝文化共進化の研究、空間構造が進化に与える影響の研究、空間上の分布侵入拡大の研究、種間相互作用の研究などは、どれもそれぞれ確立した学問分野である。ネアンデルタールからサピエンスへの交替劇を、学習仮説に基づいて理論的に研究するためには、これら複数の分野にまたがる研究を遂行する必要がある。本稿で記述したモデルは、交替劇のモデルとしては不完全ではあるものの、これらの分野をつなぐ視点から成された数少ない研究の一つであり、今後の発展の基礎となるものと期待している。

参考

本研究の詳細は、数学的詳細を含めて、現在投稿中の以下の論文にまとめられている：Joe Y. Wakano, Kohkichi Kawasaki, Nanako Shigesada, and Kenichi Aoki "Coexistence of individual and social learners during range-expansion" 。本稿はこの論文を元に、筆者の独自の見解を加えつつ、なるべく数学的仔細に立ち入らずに日本語で記述した。誤りなどがあれば、それはすべて筆者の責任である。

引用文献

Alvard MS (2003) The adaptive nature of culture. Evolutionary Anthropology 12, 136-149.
Aoki K, Wakano JY, & Feldman MW (2005) The emergence of social learning in a temporally changing environment: a theoretical model. Current Anthropology 46, 334-340.
Aoki K & Nakahashi N (2008) Evolution of learning in subdivided populations that occupy environmentally heterogeneous sites. Theoretical Population Biology 74, 356-368.
Aoki K (2010) Evolution of the social-learner-explorer strategy in an environmentally heterogeneous two-island model. Evolution 64, 2575-2586.
Armitage SJ, Jasim SA, Marks AE, Parker AG, Usik VI, & Uerpmann H-P (2011) The southern route “out of Africa”: evidence for an early expansion of modern humans into Arabia. Science 331, 453-456.

Borenstein E, Feldman MW, & Aoki K (2008) Evolution of learning in fluctuating environments: when selection favors both social and exploratory individual learning. Evolution 62, 586-602.
Boyd R & Richerson PJ (1985) Culture and the Evolutionary Process. University of Chicago Press, Chicago.
Boyd R & Richerson PJ (1988) An evolutionary model of social learning: the effect of spatial and temporal variation. In: Zentall T & Galef Jr BG (Eds), Social Learning. Erlbaum, Hillsdale, NJ, pp. 29-48.
Edmonds CA, Lillie AS, & Cavalli-Sforza LL (2004) Mutations arising in the wave front of an expanding population. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 101, 975-979.
Excoffier L & Ray N (2008) Surfing during population expansions promotes genetic revolutions and structuration. Trends in Ecology and Evolution 23, 347-351.
Feldman MW, Aoki K, & Kumm J (1996) Individual versus social learning: evolutionary analysis in a fluctuating environment. Anthropological Science 104, 209-232.
Forster P & Matsumura S (2005) Did early humans go north or south? Science 308, 965-966.
Hallatschek O & Nelson DR (2008) Gene surfing in expanding populations. Theoretical Population Biology 73, 158-170.
Henrich J & McElreath R (2003) The evolution of cultural evolution. Evolutionary Anthropology 12, 123-135.
Irwin AJ &Taylor PD (2001) Evolution of altruism in stepping-stone populations with overlapping generations. Theoretical Population Biology 60, 315-325.
Klopfstein S, Currat M, & Excoffier L (2006) The fate of mutations surfing on the wave of an expanding population. Molecular Biology and Evolution 23, 482-490.
Laland KN, Odling-Smee J, & Feldman MW (2000) Niche construction, biological evolution, and cultural change. Behavioral and Brain Sciences 23, 131-175.
Macaulay V, Hill C, Achilli A., et al. (2005) Single, rapid coastal settlement of Asia revealed by analysis of complete mitochondrial genomes. Science 308, 1034-1036.
Mellars P (2006) Why did modern human populations disperse from Africa *ca.* 60,000 years ago? A new model. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 103, 9381-9386.
Nowak MA & May RM (1992) Evolutionary games and spatial chaos. Nature 359, 826-829
Richerson PJ & Boyd R (2000) Built for speed: Pleistocene climate variation and the origin of human culture. Perspectives in Ethology 13, 1-45.
Rogers AR (1988) Does biology constrain culture? American Anthropologist 90, 819-831.
Shigesada N & Kawasaki K (1997) Biological Invasions: Theory and Practice. Oxford University Press, Oxford.
Thangaraj K, Chaubey G, Kivisild T, et al. (2005) Reconstructing the origin of the Andaman Islanders.

Science 308, 996.
Wakano JY, Aoki K, & Feldman MW (2004) Evolution of social learning: a mathematical analysis. Theoretical Population Biology 66, 249-258.
Wakano JY & Aoki K (2006) A mixed strategy model for the emergence and intensification of social learning in a periodically changing natural environment. Theoretical Population Biology 70, 486-497.
Wakano JY & Aoki K (2007) Do social learning and conformist bias coevolve? Henrich and Boyd revisited. Theoretical Population Biology 72, 504-512.
Wakano JY, Nowak MA, & Hauert C (2009) Spatial dynamics of ecological public goods. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 106, 7910-7914.

Coexistence of individual and social learners during range-expansion

Joe Yuichiro Wakano
Meiji University, Graduate School of Advanced Mathematical Science

Abstract: Individual learning and social learning are two primary abilities supporting cultural evolution. Conditions for their evolution have mostly been studied by investigating gene frequency dynamics, which essentially implies constant population size. Predictions from such "static" models may only be of partial relevance to the evolution of advanced individual learning in modern humans, because modern humans experienced rapid population growth and range expansion during "out-of-Africa." Here we model the spatial population dynamics of individual and social learners by a reaction-diffusion system. One feature of our model is the inclusion of the possibility that social learners may fail to find an exemplar to copy in regions where the population density is low. Due to this attenuation effect, the invasion speed of social learners is diminished, and various kinds of invasion dynamics are observed. Our primary findings are: (1) individual learners can persist indefinitely when invading environmentally homogeneous infinite space; (2) the occurrence of individual learners at the front may inhibit the spread of social learners. These results suggest that "out-of-Africa" may have driven the evolution of advanced individual learning ability in modern humans.

ヒトの移動：ゲノム多様性からの解釈

木村亮介
琉球大学亜熱帯島嶼科学超域研究推進機構

0. 概要

ヒトゲノム多様性データから新人（ホモ・サピエンス）の分布拡大や移住についての知見を得ることを目的として研究を進めている。数万〜数百万カ所にのぼる膨大な多型データから、複数集団にわたる集団構造を解析するために、系統解析、主成分分析やクラスタ分析など多変量解析の手法が用いられている。しかしながら、得られる解析結果は、必ずしも過去の移動や混血を直接反映しているわけではなく、数理解析上の歪みが現れる場合があることが報告されている。本研究では、先ず、複数の移住パターンをコンピュータシミュレーションし、現れ得る数理解析上のアーティファクトについて整理した。その上で、実データを多変量解析した結果に基づいて、ヒトの拡散についてのモデル構築を試みている。

1. 緒言

本研究班において筆者が分担する研究内容は、１）現代人のゲノム多様性を集団遺伝学の手法を用いて解析することにより、新人（ホモ・サピエンス）の集団サイズの変遷や分布拡大のあり方について推定すること、２）チンパンジー、ネアンデルタール人および現代人のゲノムデータを活用して、新人の系統で起こった自然選択を検出し、新人の高度な個体学習能力に関与する遺伝子の候補を絞り込むことである。本年度は、主に前者について研究を進めた。新人の分布拡大様式を知ることは、ネアンデルタール人との交替劇について直接の示唆を与えるだけでなく、学習能力進化の理論研究にも必要な情報を与える。

近年の DNA 解析技術の飛躍的な進歩により、膨大な量のヒトゲノム多様性データが蓄積され、データベースとして公開されている [1]。これらのデータはゲノム研究の基盤情報として重要であり、例えば、ゲノムワイド関連解析によって疾患などの形質に関連する遺伝子が数多く同定されている [2, 3, 4, 5]。集団研究においても、ゲノム多様性データは活用され、これまでにない精度の研究が可能となった。従来の研究では、ミトコンドリア DNA や Y 染色体といった限られた領域だけが解析されることが多かった。しかし、ミトコンドリア DNA は母親をたどる経路、Y 染色体は父親をたどる経路しか観察できないという問題があった。しかしながら、２２本の常染色体と XY の性染色体を含むゲノム全域を解析することで、個

体へと繋がる全ての伝達経路を考慮することができるため、かつてない精度の解析が可能となった。これまでに、多くの人類集団においてゲノム多様性解析が行われ、集団の近縁関係や集団構造などが明らかになっている [6, 7, 8, 9]。これらの研究では、数万～数百万カ所にのぼる膨大な一塩基多型（SNP）データを用いることにより、集団ではなく、個人を単位とした解析が可能となるため、予め集団を定義する必要がなく、解析結果から集団を定義すること、さらに、個人の帰属集団を特定することも可能となった。また、ゲノム多様性情報を用いて、過去の分岐や混血、集団サイズなどを含めた集団形成史を再構築する研究も為されている [10, 11, 12]。しかしながら、多くの集団における複雑な集団形成過程を復元するような試みは未だ少ない。

膨大なゲノム多様性データを用いて、個人あるいは集団の近縁関係や集団構造などを解析するときには、多変量解析が一般的に用いられている。個体間の遺伝距離を算出し、その行列から、系統解析や多次元尺度構成法が行われる [13, 14, 15]。遺伝子型データを直接用いて、主成分分析（PCA）を行うことも可能である [16, 17]。また、祖先集団数を仮定したクラスタ解析（アサインメント法）が使用されることもある [18, 19, 20]。しかしながら、これらの多変量解析の結果を解釈して、集団の形成史を復元することは簡単ではない。というのも、これらの解析の結果は統計学的なアーティファクトによって歪められることがあるからである。例えば、集団同士の混血があった場合、系統解析の結果は歪められ、時にはトポロジーにも影響を与える [21]。PCA においては、各主成分が移住を反映しているとは限らず、特に高次元の主成分に統計学的なアーティファクトが観察されることが報告されている [22,23]。

そこで、本研究では、コンピュータシミュレーションを行い、ゲノム多様性解析で使用される多変量解析について、統計学的なアーティファクトのパターンを浮き彫りにするとともに、統一的な解釈の方法が可能かを検討した。

2. 方法

９つの分集団（SP1-9）からなる集団（P）とアウトグループ２集団（１番外側を O1、次を O2 とする）を仮定し、複数のモデルでソフトウェア msms を用いたコアレッセントシミュレーションを行った [24]。 モデルは、９つの分集団がアウトグループと同様に段階的に分岐する場合（モデル S）、９つの分集団において隣接する分集団とのみ遺伝子流動が有る場合（モデル M）、先ず２つの分集団に分岐し、混血として９つの分集団が形成された場合（モデル A）に分けられる（Fig. 1A）。されに、モデル A は古い、あるいは、より最近の混血として、モデル OA とモデル RA の２通りを行った。ここでは詳細な条件は省略する。シミュレーションでは、各（分）集団から２０ずつ、計２２０のハプロイドを生成させた。１回のシミュレーションに付き頻度が１０％以上の多型を１つだけ抽出し、独立に１００００回の

シミュレーションを行って繋げることで、ハプロイドゲノムを再現した。最終的には、２つのハプロイドからディプロイドを作り、ひとつの個体とした。つまり、１万個×１１０個体のゲノムワイド多型データを得た。

シミュレーション結果に対して、Nei の最小遺伝距離を基にした neighbor-joining（NJ）[14] および neighbor-net（NN）法 [13] による系統解析を、SplitsTree4 を用いて行った [25]。PCA は、Eigensoft 3.0 を用いて行った [16]。クラスタ解析には ADMIXTURE を用いた [18]。

3. 結果と考察

系統解析の結果を Fig. 2 に示す。モデル S においては、NJ 法の樹形は系統関係と同様のトポロジーを維持し、枝の長さも集団サイズや時間を反映する（Fig. 2A）。NN 法でも、網状の部分は細く、NJ 法の系統樹と同様の形をしている（Fig. 2B）。このように、混血がない場合では、系統樹は集団史をそのまま反映した形をとることが分かる。一方、移住や混血が有る場合、系統樹は大きく歪められる（Fig. 2C-H）。NJ 系統樹では、混血した集団ほどルートに近いところに位置し（Fig. 2C, E）、最近の混血（モデル RA）では、さらに個々の集団への枝が短くなる（Fig. 2G）。NN 系統樹をみると、モデル M では、近隣の集団同士が近くなるようなネットが形成される（Fig. 2D）。モデル OA でもネットが形成されるが、そのパターンはモデル M とは異なる（Fig. 2F）。モデル RA では、個々の集団への枝が短くなることに従ってネットの大きさが小さくなる（Fig. 2H）。

PCA は、アウトグループを入れた場合と入れない場合について行った。アウトグループを入れた場合（Fig. 1B）、どのモデルにおいても、O1 と P の違いが PC1（分散の一番大きい方向）として検出された。PC2 と PC3 には、O1 と O2 の違いを説明する方向あるいは P の中での違いを説明する方向が検出されるが、どちらが先に出てくるかは、相対的な分散の大きさに依存する。特筆すべきことは、O1 と P の違い、O1 と O2 の違いを説明する主成分をプロットしたとき、モデル S 以外では P の分集団は 1 点に重なるのに対し、モデル S では O2 に向かってなびくことである。ともすれば、モデル S の結果は、SP1 などの分集団が、頂点にある SP9 などの分集団と O2 との混血として解釈されてしまうかも知れず、注意が必要である。次に、アウトグループを除外した解析では（Fig. 1C）、PC2 以上にそれぞれのモデルに特異的なパターンがみられた。モデル S では、アウトグループとの関係と同様のパターンが繰り返される。つまり、最も外側の分集団を説明する主成分が次々と現れる。モデル M では、PC1 は移住を反映しているが、先行研究で報告されているように [23]、高次の主成分を PC1 とともにプロットすると変極点が現れる。モデル OA においても、PC1 は混血を反映しているが、PC2 以上で特有のパターンのアーティファクトが観察される。より最近の混血（モデル RA）では、PC2 以上で分集団内分散が大きくなる。

ADMIXTURE による解析でも、仮定する祖先集団（K）を大きくするにつれ、アウトグル

ープとの関係や分集団の割り当てのされ方に関して、PCA のときに現れたものに相当するパターンがみられた（Fig. 1D）。K＝3 のとき、どのモデルでも同様の割り当てがみられ、区別することは難しい。K＝4 以上のときは、モデルに応じたパターンが現れる。モデル M とモデル OA の違いとして特筆すべきことは、モデル M では、各成分が連続的であるのに対し、モデル OA では、ある集団に特異的な成分が現れ、他の成分が分断され得ることである（K=4 で S6 に特異的な緑の成分が現れ、青の成分が分断されている）。

上述の通り、それぞれのモデルにおいて、それぞれの解析法で検出される特異的なパターンを示した。これらのパターンを１）分岐様パターン、２）移住様パターン、３）混血様パターンと呼ぶこととする。アーティファクトを含めたこれらのパターンを知ることは、実データを解釈する上で非常に有意義なはずである。統計学上の歪みを利用して、移住や混血の有無を推定することも可能かもしれない。さらに集団形成史における分岐年代や移住率、混血の割合、集団サイズなどのパラメータを推定する場合、まず、モデルを構築する必要がある。今後、多変量解析の特徴を理解した上で、特に複数集団のゲノム多様性データから集団形成史のモデルを再構築する方法やパラメータ推定の方法をさらに検討したい。

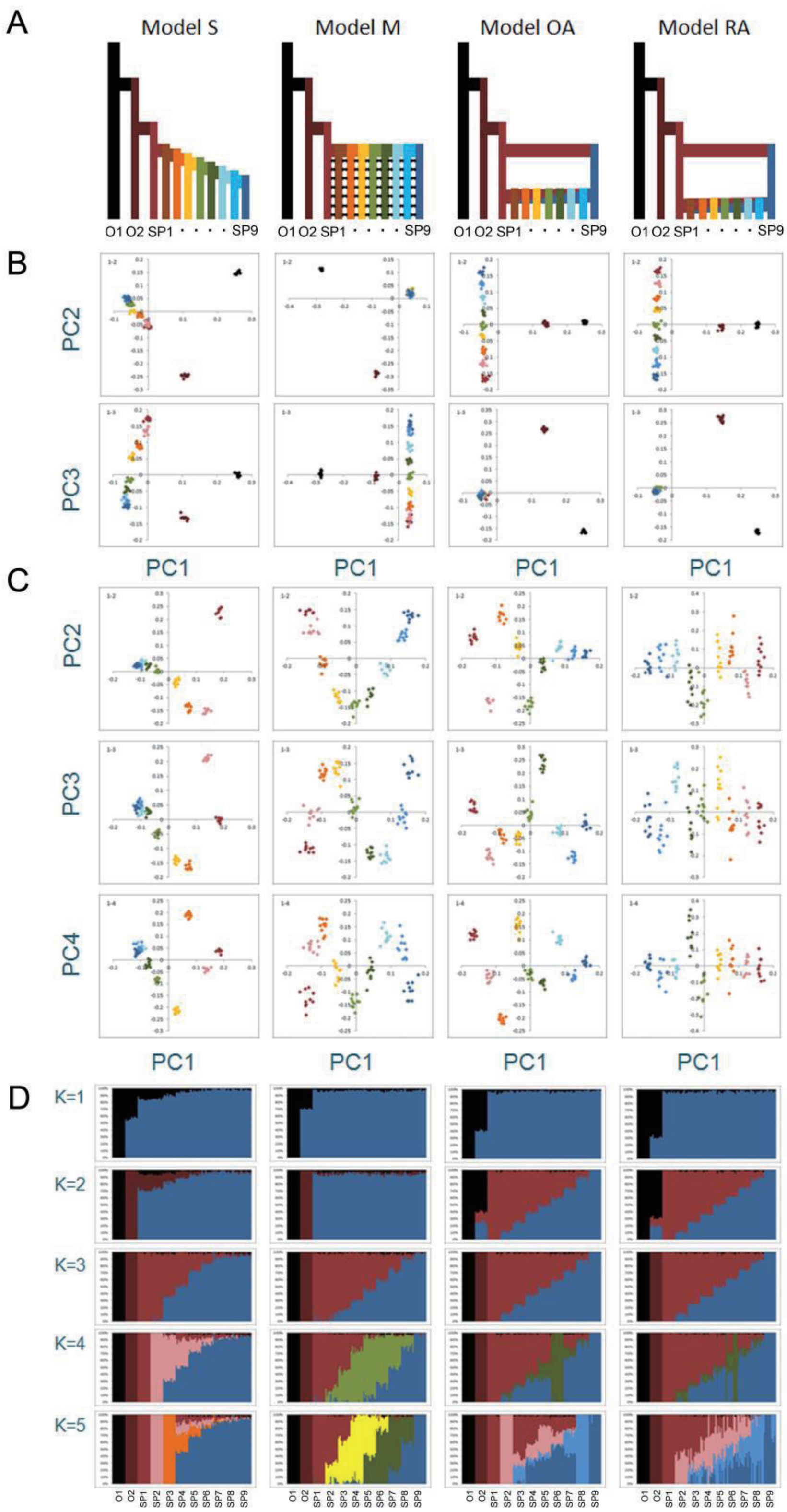


Fig. 1. シミュレーションモデルと多変量解析の結果．（A）シミュレーションモデル．モデル S：段階的な分岐．モデル M：近隣への移住．モデル OA：２集団の混血（５００世代前）．モデル RA：２集団の混血（１００世代前）．（B）アウトグループを含む PCA．プロットは個体であり、由来集団が上のモデルの色と対応している．(C) アウトグループを除外した PCA．(D) ADMIXTURE 解析．（A-D）それぞれのカラムは上のモデルと対応している．

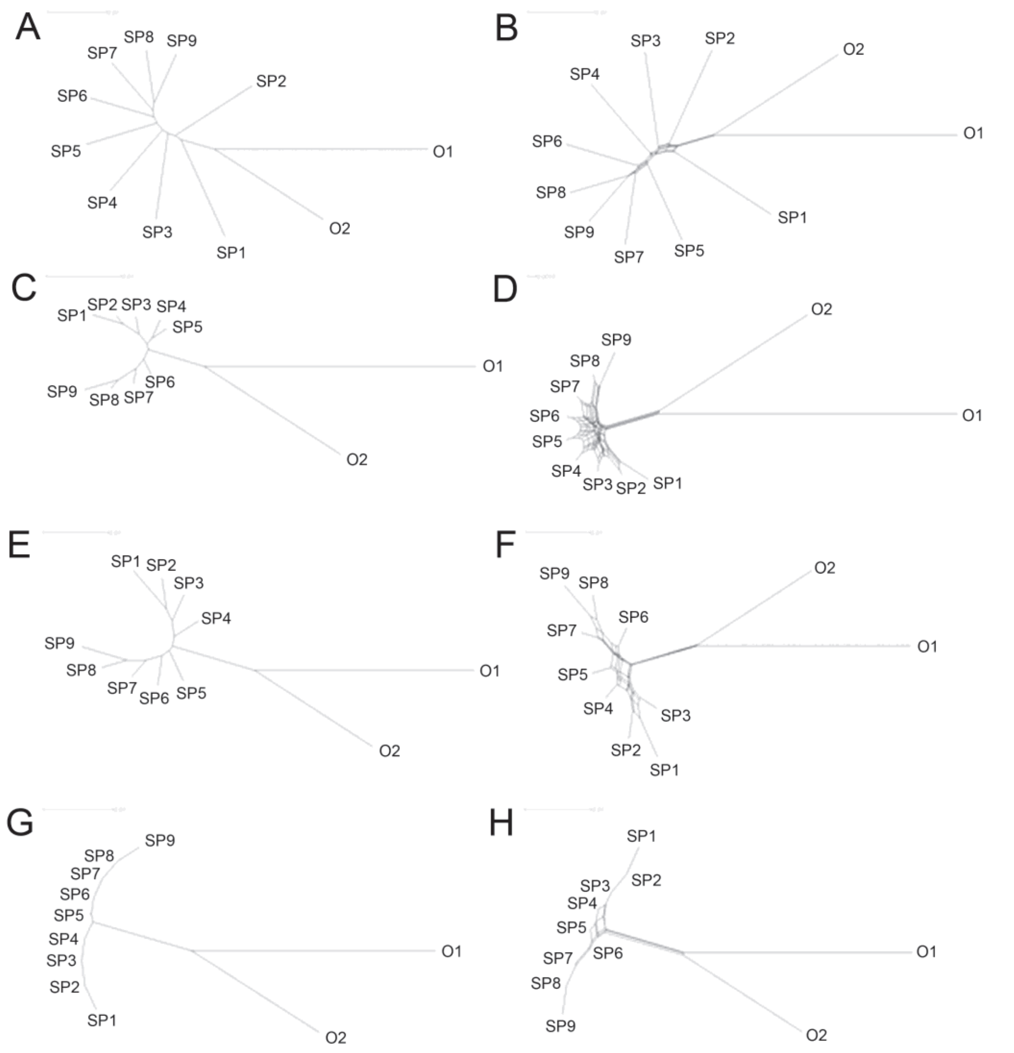


Fig. 2. 系統樹解析：(A, C, E, G) Neighbor−joining 法, (B, D, F, H) Neighbor-net 法, (A, B)モデル S, (C, D)モデル M, (E, F)モデル OA, (G, H)モデル RA.

引用文献

[1] The International HapMap Consortiium (2007) A second generation human haplotype map of over 3.1 million SNPs. Nature 449, 851-861.

[2] Wellcome Trust Case Control Consortium (2007) Genome-wide association study of 14,000 cases of seven common diseases and 3,000 shared controls. Nature 447, 661-678.

[3] Hardy J & Singleton A (2009) Genomewide association studies and human disease. New England

Journal of Medicine 360, 1759-1768.
[4] Hindorff LA, Sethupathy P, Junkins HA, Ramos EM, Mehta JP, et al. (2009) Potential etiologic and functional implications of genome-wide association loci for human diseases and traits. Proceedings of the National Academy of Sciences U S A 106, 9362-9367.
[5] Manolio TA, Collins FS, Cox NJ, Goldstein DB, Hindorff LA, et al. (2009) Finding the missing heritability of complex diseases. Nature 461, 747-753.
[6] HUGO PanAsian SNP Consortium (2009) Mapping human genetic diversity in Asia. Science 326, 1541-1545.
[7] Jakobsson M, Scholz SW, Scheet P, Gibbs JR, VanLiere JM, et al. (2008) Genotype, haplotype and copy-number variation in worldwide human populations. Nature 451, 998-1003.
[8] Li JZ, Absher DM, Tang H, Southwick AM, Casto AM, et al. (2008) Worldwide human relationships inferred from genome-wide patterns of variation. Science 319, 1100-1104.
[9]. Novembre J, Johnson T, Bryc K, Kutalik Z, Boyko AR, et al. (2008) Genes mirror geography within Europe. Nature 456, 98-101.
[10] Gutenkunst RN, Hernandez RD, Williamson SH, & Bustamante CD (2009) Inferring the joint demographic history of multiple populations from multidimensional SNP frequency data. PLoS Genetics 5, e1000695.
[11] Marth GT, Czabarka E, Murvai J, Sherry ST (2004) The allele frequency spectrum in genome-wide human variation data reveals signals of differential demographic history in three large world populations. Genetics 166, 351-372.
[12] Hey J (2005) On the number of New World founders: a population genetic portrait of the peopling of the Americas. PLoS Biology 3, e193.
[13] Bryant D & Moulton V (2004) Neighbor-net: an agglomerative method for the construction of phylogenetic networks. Molecular Biology and Evolution 21, 255-265.
[14] Saitou N & Nei M (1987) The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. Molecular Biology and Evolution 4, 406-425.
[15] Purcell S, Neale B, Todd-Brown K, Thomas L, Ferreira MA, et al. (2007) PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. American Journal of Human Genetics 81, 559-575.
[16] Patterson N, Price AL, & Reich D (2006) Population structure and eigenanalysis. PLoS Genetics 2, e190.
[17] Price AL, Patterson NJ, Plenge RM, Weinblatt ME, Shadick NA, et al. (2006) Principal components analysis corrects for stratification in genome-wide association studies. Nature Genetics 38, 904-909.
[18] Alexander DH, Novembre J, & Lange K (2009) Fast model-based estimation of ancestry in

unrelated individuals. Genome Research 19, 1655-1664.
[19] Pritchard JK, Stephens M, & Donnelly P (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. Genetics 155, 945-959.
[20] Tang H, Peng J, Wang P, & Risch NJ (2005) Estimation of individual admixture: analytical and study design considerations. Genetic Epidemiology 28, 289-301.
[21] Ruiz-Linares A (1994) Analysis of classical and DNA markers for reconstructing human population history. In: Brenner S & Hanihara K (eds) The Origin and Past of Modern Humans as Viewed from DNA. World Scientific, Singapore, pp. 123–148.
[22] Francois O, Currat M, Ray N, Han E, Excoffier L, et al. (2010) Principal component analysis under population genetic models of range expansion and admixture. Molecular Biology and Evolution 27, 1257-1268.
[23] Novembre J & Stephens M (2008) Interpreting principal component analyses of spatial population genetic variation. Nature Genetics 40, 646-649.
[24] Ewing G & Hermisson J (2010) MSMS: a coalescent simulation program including recombination, demographic structure and selection at a single locus. Bioinformatics 26, 2064-2065.
[25] Huson DH & Bryant D (2006) Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. Molecular Biology and Evolution 23, 254-267.

Migrations of modern humans: interpretations from genome diversity

Ryosuke Kimura
Transdisciplinary Research Organization for Subtropical and Island Studies,
University of the Ryukyus

Abstract: The purpose of this research is to obtain the knowledge of human range expansion and migration by using human genome diversity data. To analyze the population structure of multiple populations from huge polymorphism data, we often use multivariate analyses such as phylogenetic analysis, principal component analysis, and cluster analysis. However, it has been reported that the statistical results obtained do not always reflect the past migrations and admixtures, but are sometimes produced as distortion due to the mathematical analysis. In this study, several patterns of migrations were computationally simulated, and possible patterns of mathematical artifacts were sorted out. Referring these patterns, we are constructing a model of human expansion based on multivariate analyses of real data.

社会学習戦略の進化

中橋　渉
明治大学先端数理科学インスティテュート

1. はじめに

学習仮説においては、ネアンデルタールの石器伝統の変化が緩やかであったのに対して、ヒト（解剖学的現代人、ホモ・サピエンス）の石器伝統の変化が、特に後期旧石器時代以降、極めて頻繁であったことを根拠として、「忠実に社会学習するネアンデルタール」と「革新的な個体学習をするサピエンス」という構図が描かれている。しかしながら、これらの石器伝統の変化速度の違いは、確かに両者の個体学習能力に差があれば生じうるであろうが、果たしてそれだけで十分説明されるのであろうか。

例えば Tomasello (1999) は、チンパンジーとヒトの間に個体学習能力の本質的な差はなく、両者の差はむしろ社会学習能力にあると主張している。また、新奇行動の出現は、ニホンザルなどの霊長類を始め多くの動物群で観察されている。すなわち、革新性はサピエンス固有の特徴ではなく、程度の違いこそあれ他の種にも見られるものであり、当然ネアンデルタールにおいても存在したであろうと考えられる。

では、もしネアンデルタールとサピエンスの革新性・個体学習能力にそこまで極端な差がなかったとすれば、何が両者の文化進化速度の大きな差を生みだしたのであろうか。MacDonald（1998）や Lycett & Gowlett（2008）は、サピエンスにおいて一対多教示伝達が行われるようになったことで、文化の進化速度が大幅に加速したと主張している。また、Pigeot（1990）による Etiolles 遺跡の研究から、実際にサピエンスにおいて一対多教示伝達が行われていたことが示唆されている。しかし青木らは、詳細な数理的解析により、一対多教示伝達が任意の相手からの斜行伝達に比べて必ずしも文化進化速度を加速しないことを指摘している（Aoki et al. 2011）。その一方で、多対一教示伝達（同調伝達）は文化進化速度を減速させ、新しい物やより良い物を選択的に学習する社会学習戦略は文化進化速度を加速させることを示している。すなわち、個体学習によるイノヴェーション率が同じであっても、社会学習戦略の違いにより文化進化速度の差が生まれうる。

青木らの研究をまとめると、社会学習戦略と文化進化速度の関係は以下の様になる。

社会学習戦略	文化進化速度
任意の相手からの斜行伝達	普通
一対多教示伝達	普通
多対一教示伝達（同調伝達）	遅い
新奇物・良い物選好	速い

上記から、ネアンデルタールが多対一教示伝達（同調伝達）によって社会学習を行う傾向にあったり、あるいはサピエンスが新奇物や良い物を選好して社会学習する傾向にあったりすれば、個体学習によるイノヴェーションの発生頻度に差がなかったとしても両者の文化進化速度に差が生じうることが分かる。本稿では、University of British Columbia の Joseph Henrich 教授と明治大学の若野友一郎特任准教授と共同で行った、社会学習戦略の進化に関する理論研究（Nakahashi et al. 投稿中）をもとにして、どのような環境条件のもとでどのような社会学習戦略が進化するかを見ていく。それによって、もしネアンデルタールとサピエンスで社会学習戦略に違いがあったとすれば、それはそれぞれの集団が経験したどのような環境条件の違いによるものであると考えられるのかを議論する。

2. 社会学習戦略の進化モデル

本モデルでは、以下の 4 つの学習戦略を考える。

IL：個体学習者
UT：親世代の任意の相手から行動を社会学習する社会学習者（斜行伝達）
CT：親世代の頻度の高い行動を社会学習する社会学習者（同調伝達）
PT：親世代の利得の高い行動を社会学習する社会学習者（利得依存伝達）

各個体は、それぞれの持つ遺伝子に従って学習戦略を決定し、行動を学習するが、その学習戦略に応じて相応の努力をする必要があるとする。すなわち、学習戦略によってコスト（危険度）が異なると考える。例えば、個体学習によって最適な行動を学習しようとするならば、様々な行動を自ら試行錯誤する必要があり、その過程で危険なことをしてしまい命を落とすこともあろう。また、任意の相手からでなく多数派から社会学習しようとするならば、どの行動が多数派であるかを確認するために多くの個体の行動を観察・確認してから学習する必要があり、それだけ行動を学習するまでにかかる時間が長くなってしまうだろう。そのため、もし結果的に同じ行動を学習することになるのであれば、任意の相手から社会学習する戦略よりも無駄な時間をかける分だけ不利になるだろう。また利得の高い行動を社会学習しよう

とするならば、多くの個体の行動を観察し、なおかつそれぞれの利得まで知る必要があるため、行動を学習するまでにかかる時間が更に長くなるだろうし、情報収集の過程で観察相手に嫌がられてしまう恐れもあろう。ただそれでも、個体学習によって自ら行動を学習するのに比べれば、他者が確立した行動を学習する方が多少は楽であると考えられる。これらの要素を加味し、各戦略にかかるコストを以下の様に考える。

IL のコスト：c
UT のコスト：0
CT のコスト：d
PT のコスト：g

ただし、$0 < d < g < c$。すなわち、利得を確認してから社会学習する PT の方が個体学習する IL よりは手間が少ないが、頻度情報だけから学習する CT よりは手間がかかる。また、任意の相手から学習する UT にも当然幾ばくかのコストはかかると考えられるが、ここではそのコストを 0 として相対化してある。

さて、ここで獲得される行動には今いる環境に適したものと不適なものがあると考える。環境に不適な行動をとると当然不利になるが、そのコストを s としよう。もし s が個体学習のコスト c よりも小さいならば、個体学習してまで環境に適した行動を獲得しようなどとは誰もしないであろうから、$0 < d < g < c < s$ という関係性が仮定される。

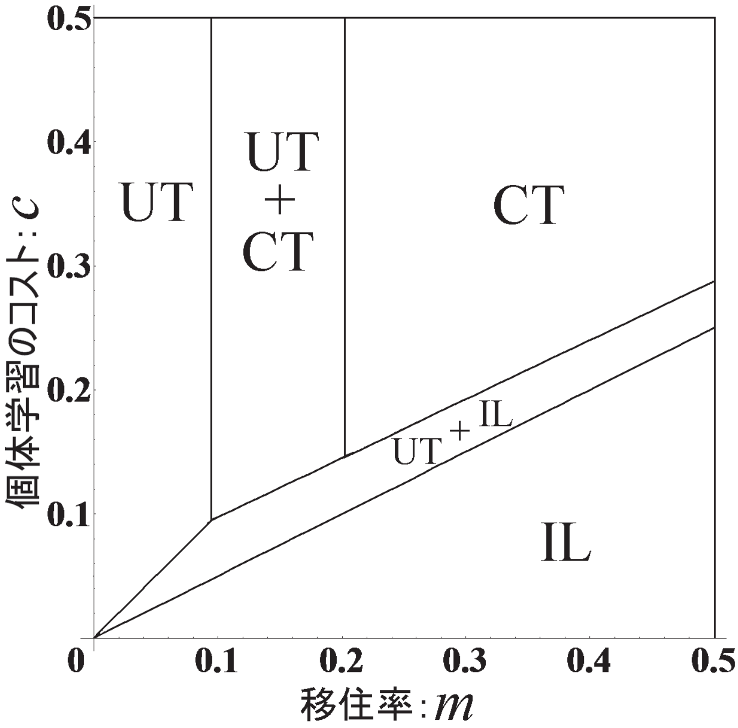
以下では、環境の変化条件がそれぞれ異なるモデルで、どのような社会学習戦略が有利となり進化するかを見ていく。なお、簡単のため、個体学習者 IL は必ず今いる環境に適した行動を学習し、同調伝達者 CT は必ず頻度最大の行動を学習し、利得依存伝達者 PT は必ず利得最大の行動を学習すると仮定して解析している。

2.1. 環境が空間的に異なる場合

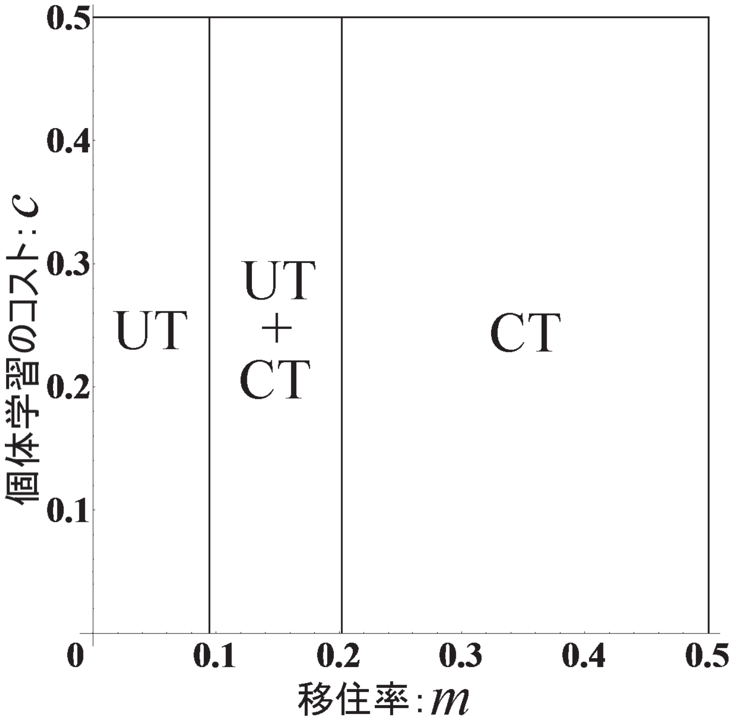
以下の様な状況を考える。空間が同程度の大きさの地域に分断されていて、それぞれ環境が異なるため、各地域の最適な行動は異なる。ただし、各地域の環境と最適な行動は時間的には変化しない。社会学習する場合、その対象は各個体が今いる地域の親世代の個体に限られる。地域間には移住がある。ここで、2 種類の移住タイミングを考える。1 つは社会学習後・個体学習前である。これは、親世代からの社会学習は親世代の個体が死ぬ前の早い時期でないといけないのに対して、個体学習はいつでもできると考えた場合の仮定である。もう 1 つの移住タイミングは、社会学習・個体学習両方の前である。これは、親世代の個体がある程度長生きできると考えた場合の仮定である。さて、以上のような状況下で上記の 4 学習戦略が戦った場合、どの戦略が最も有利であろうか。解析の詳細は Nakahashi et al.（投稿中）

に譲り、以下では結果だけを示す。

社会学習後・個体学習前に移住



社会学習前・個体学習前に移住



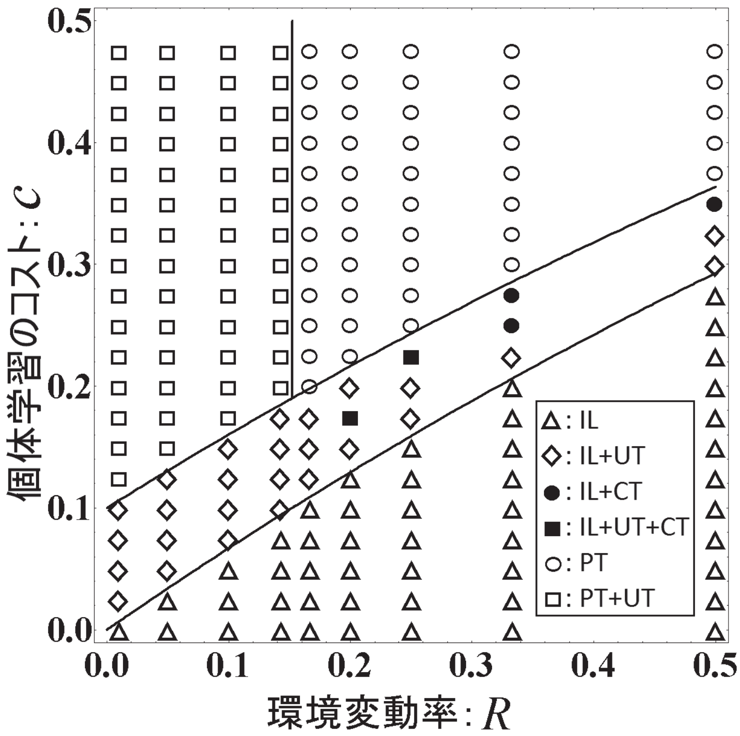
上図は、各条件下で最終的にどのような学習戦略が集団を占めるかを示している。UT+CTの様に2種類以上の戦略が記されている領域では、それらの戦略が共存することを示している。これらの結果から、特に移住率が高い場合、同調伝達CTが進化しやすいことが分かった。また、解析の結果、この条件下では利得依存伝達PTは決して進化しないこと、更に、移住後に社会学習が行われる場合、個体学習ILも決して進化しないことが示された。

これは、このモデルでは環境が時間的には変動しないため、時間が経つと必ず各地域で最適な行動が多数派になり、そのような行動を選択的に学習する同調伝達CTが有利になりやすいからである。利得依存伝達PTでも最適行動を学習できるが、その手間が同調伝達CTよりも大きいため、同調伝達CTに劣り進化できない。また、移住前に社会学習する場合に比べて移住後に社会学習する場合の方が、社会学習した行動が移住によって不適になる可能性が低くすむため、社会学習者が有利になり個体学習者が不利になる。ちなみに、同調伝達CTに余計な手間がかからないならば（d=0）、斜行伝達UTも進化できず、移住前に社会学習する場合はCTとILのみが進化し、移住後に社会学習する場合はCTのみが進化する。

また、上記のモデルでは全ての地域間で最適な行動が異なるとしているが、環境が同じで最適行動も同じとなる地域が複数ある場合でも、ここで述べた結果に本質的な差は生じないことが示されている。

2.2. 環境が時間的に変動する場合

次に、以下の様な状況を考える。全個体が文化的・遺伝的に交流する1つの空間があり、そこの環境が何世代かに一回の割合で変化しているとする。環境が変化すると、最適な行動も変化する。ここでは、環境が変化すると以前の行動はすべて等しく不適になり、新しい最適行動が必要とされると仮定する。社会学習者は、親世代の個体から学習するため、環境が変化すると必ず不適な行動を学習してしまう一方、個体学習者は変化した環境に適した行動を学習できる。さて、以上のような条件下で上記の4学習戦略が戦った場合、どの戦略が最も有利であろうか。ここでも解析の詳細はNakahashi et al.（投稿中）に譲り、以下に結果の概略を示す。なおこのモデルでは、どのような条件下でどの学習戦略が進化するかは一部の条件でしか解析的に示せないため、数値計算によってどの学習戦略が最終的に集団を占めるかを調べている。



ここで横軸 R は環境変動率を示す。例えば、R = 0.5 は、2 世代あたり 1 回という頻繁さで環境が変化するということを意味する。また、PT もしくは PT+UT と記されている点においても、IL が微少量存在する。上図から、環境が時間的に変動する場合には、同調伝達 CT が進化しにくい一方で利得依存伝達 PT が進化しやすいこと、個体学習 IL が必ず存在することが分かる。

これは、このモデルでは環境が時間的に変動するため、環境変化後しばらくは最適行動が少数派になっており、多数派の行動を学習する同調伝達 CT はむしろ不利になる一方、利得依存伝達 PT は最適行動をとる個体の頻度が低くても最適行動を獲得できるので相対的に有利になりやすいからである。また、環境が変化すると必ず新たな最適行動が必要となるという仮定から、集団が新たな行動を見つけ出せない社会学習者だけに占められることは起こりえず、個体学習者が必ず生き残ることができる。

3. まとめと議論

以上の数理モデルから得られた結果を簡潔にまとめると、環境が地域間で異なる場合には同調伝達が進化しやすく、時間的に環境が変動する場合には利得依存伝達が進化しやすい、ということが言える。これは無論、状況を極めて単純化した数理モデルから得られた結果ではあるが、なぜこのような結果が得られたかの直観的説明は広く当てはまると思われる。す

なわち、環境が地域ごとに異なるだけであれば、時間が経てば各地域で最適行動が多数派になり、多数派の行動を選択的に学習する同調伝達が有利になるであろうし、環境が時間的に変動するなら、最適行動が少数派のときでも的確に学習できる利得依存伝達が有利になるだろう。

では上記の結果から、ネアンデルタールとサピエンスの学習戦略の進化に関して何が言えるだろうか。石器の材料となる石材の産地を調べた研究などから、ネアンデルタールはサピエンスに比べて活動範囲が狭いことが示唆されている（Klein 1999）。一方、ミトコンドリア DNA を調べた研究から、ネアンデルタールでも集団間で女性の移動がよくあったことが示唆されている（Lalueza-Fox et al. 2011）。すなわち、ネアンデルタールは居住地域ごとに環境や最適行動が異なる分集団を構成し、その間でそれなりの移住があったと考えることができよう。このような状況で、もし環境の時間変動がほとんど起こらなかったとすれば、同調伝達をする社会学習戦略が有利になり、進化したであろう。実際には、ネアンデルタールも寒冷化などの環境の時間変動を受けてはいるが、寒冷化の時期には南下するなどして対応したため、集団が経験した環境はある程度一定であったと考えられる。すなわち、ネアンデルタールは同調伝達が進化しやすい状態にあった可能性がある。もしネアンデルタールが同調伝達を行っていたならば、ネアンデルタールにおける文化進化速度の緩やかさを説明できる。

一方サピエンスはどうであろうか。サピエンスにおいて特に文化進化速度が上昇した 6〜3 万年前ごろの時期は、ダンスガード・オシュガーサイクル等の急激な気候変動の多かった時期に当たることが知られている。サピエンスがこの頻繁な環境変動の影響を強く受けたとすれば、サピエンスにおいて利得依存伝達をする社会学習が有利になったと考えられる。実際に現生のヒトにおいて、いくつかの候補の中から最も良さそうなものを採用するという学習戦略が行われていることが実験室研究から分かっている（McElreath et al. 2008）。もし交替劇のころからサピエンスが利得依存伝達を行っていたならば、当時のサピエンスにおける文化進化速度の速さを説明できる。

さて、ではネアンデルタールとサピエンスに社会学習戦略の違いがあり、それが両者の文化進化速度の差を生みだしたという仮説はどのようにすれば検証可能であろうか。まず、サピエンスが実際にどのような社会学習戦略をとっているかを確認することが重要である。実験室で現代社会の学生を相手に行われた研究では確かに利得依存伝達が行われていることが示唆されているが、交替劇当時のサピエンスにより近い社会をしていると考えられる現代の狩猟採集民においても同様の社会学習戦略がとられているかどうかは不明である。すなわち、A02 班の研究によって、新しい物やより良い物を選択的に社会学習する傾向が狩猟採集民の子供にも実際に見られるかどうかを明らかにする必要がある。また、B02 班の古気候学的研究から、ネアンデルタールの経験した環境が同調伝達を有利にし、サピエンスの経験した環境が利得依存伝達を有利にするような状況であったかどうかを明らかにできれば、両者の社会学習の形態に差が生じた原因にまで踏み込めるだろう。

そして何よりも重要なのが、実際にネアンデルタールがサピエンスと異なる社会学習の仕方をしていたかどうかである。これはA01班の考古的遺物の研究によって明らかにされることが期待される。ここで両者の社会学習形態に大きな差があることが明らかになれば、両者の文化進化速度の違いは社会学習戦略の違いによって生じたという仮説が支持されることになるだろう。しかしもし逆に両者の社会学習の形態に違いがないということになれば、個体学習によるイノヴェーション率に差があったことで文化進化速度に差が生じたという従来の学習仮説が見直されることになる。

ヒトの文化は蓄積的であるという点に大きな特徴がある。すなわち、文化的革新はそれまでの文化と独立に生じるのではなく、それまでの文化を革新することで生まれる。利得依存伝達は他者の行動を社会学習しつつも、その中でより良い行動を自ら探るという点で個体学習的な様相を併せ持つ。そして、他者から得た情報を鵜呑みにせず良く吟味するという姿勢は、既存の物に手を加えてより良い物にしていくという、ヒト特有の蓄積的文化を生み出す基盤となっているだろう。

引用文献

Aoki K, Lehmann L, & Feldman MW (2011) Rates of cultural change and patterns of cultural accumulation in stochastic models of social transmission. Theoretical Population Biology 79, 192-202.
Klein RG (1999) The Human Career, 2nd Ed. University of Chicago Press.
Lalueza-Fox C, Rosas A, de la Rasilla M, et al. (2011) Genetic evidence for patrilocal mating behavior among Neandertal groups. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 108, 250-253.
Lycett SJ & Gowlett AJ (2008) On questions surrounding the Acheulean tradition. World Archaeology 40, 295-315.
MacDonald DH (1998) Subsistence, sex, and cultural transmission in Folsom culture. Journal of Anthropological Archaeology 17, 217-239.
McElreath R, Bell AV, Efferson C, et al. (2008) Beyond existence and aiming outside the laboratory: Estimating frequency-dependent and payoff-biased social learning strategies. Philosophical Transactions of the Royal Society B, 363, 3515-3528.
Pigeot N (1990) Technical and Social Actors. Flint Knapping Specialists and Apprentices at Magdalenian Etiolles. Archaeological Review from Cambridge 9, 126–141.
Tomasello (1999) The Cultural Origins of Human Cognition. Harvard University Press.

Evolution of social learning strategies

Wataru Nakahashi
Meiji Institute for Advanced Study of Mathematical Sciences, Meiji University

The "learning hypothesis" proposes that "Neanderthals depended on accurate social learning" whereas "modern humans depended on innovative individual learning." These claims are based on the observation that changes of lithic industries in modern humans were far more frequent than in Neanderthals. Although the difference in cultural evolutionary rates can be explained by a difference in innovation rates (individual learning abilities), it can also be explained by a difference in social learning strategies (Aoki et al. 2011). That is, if the social learning strategies used by Neanderthals and modern humans were conformist transmission and payoff-biased transmission, respectively, the cultural evolutionary rate in Neanderthals would be slow, and that of modern humans would be fast. I collaborated with Joseph Henrich (University of British Columbia) and Joe Yuichiro Wakano (Meiji University) to study the evolution of social learning strategies by using mathematical models. We showed that conformist transmission likely evolves when the environment is spatially heterogeneous but does not change temporally, and payoff-biased transmission likely evolves when the environment changes temporally. Since Neanderthals had a smaller home range than modern humans (Klein 1999), we can argue that Neanderthals had a subdivided population structure distributed over environmentally heterogeneous sites. Neanderthals appear to have avoided the full effects of temporal environmental change by moving. On the other hand, cultural evolutionary rate in modern humans accelerated about 60-30 ka. During this period many drastic environmental changes such as Dansgaard-Oeschger cycles occurred, which may have driven the evolution of payoff-biased transmission in modern humans. In fact, modern humans have a tendency of payoff-biased transmission in social learning (McElreath et al. 2008). The difference of environmental effect on Neanderthals and modern humans may have influenced the evolution of different social learning strategies in the two species. Human culture is cumulative, and cultural traits are not innovated independently of others traits. Payoff-biased social learning entails that we examine socially learned cultural traits to find better traits. Such examination process may be the basis of human cumulative culture.

集団の空間構造が学習能力の進化に与える影響

小林　豊
東京大学大学院理学系研究科生物科学専攻

0. 概要

後期旧石器時代の考古学的記録によると、同時代のサピエンスは他の人類種に比べ、極めて広範囲の文化的交流を行っていた。このような特徴が、サピエンスの学習能力の進化に影響を与え、結果としてネアンデルタールとの交代劇を引き起こす一助となった可能性が考えられる。本研究では、集団の空間構造、移住拡散、およびそれに伴う文化的交流が学習能力の進化に与える影響を理論的に明らかにするため、数理モデルを構築して解析を行った。モデルでは、以下のような単純化のための仮定をおいた。(i) 集団は極めて多くの小さな分集団によって構成されており、それらの間に毎世代移住が起こる。(ii) 社会学習者と個体学習者が存在し、学習戦略は遺伝する。(iii) 環境は空間的には等質だが、時間的には、周期的あるいは確率的な変動を繰り返す。モデルの解析を通して、社会学習者と個体学習者が共存する条件を明らかにし、さらに、共存した場合における社会学習者の頻度を求めた。各パラメータの影響を調べたところ、社会学習者が個体学習者に比べ優勢になるのは、(1) 個体学習のコストが大きいとき、(2) 非適応的な行動のコストが小さいとき、(3) 環境が安定なとき、(4) 分集団のサイズが大きいとき、(5) 分集団間の移住率が高いときであることが分かった。結果 (1-3) はすでに過去の研究で明らかになっているが、(4-5) は新しく、集団が高度に構造化されているほど、社会学習者が不利になることを示唆している。

1. 序論

本交代劇プロジェクトの目的は、サピエンスとネアンデルタールの交代劇において両者の学習能力における質的差が重要な役割を演じたという仮説を様々な角度から検証していくことである。この壮大なプロジェクトにおいて、理論担当である B01 班の重要な役割の一つは、数理モデルを用いたアプローチにより、この「学習仮説」に理論的根拠を与えることである。

すでに、異なる学習様式がどのような局面で適応的になるのかということに関し、過去に多くの理論・実証研究が存在する。「学習」は多面的な概念であるが、学習能力に関する文献では伝統的に、「社会学習（模倣による学習）」と「個体学習（独力による学習）」に分類

される。これまでの理論・実証研究によると、環境が不安定で最適な生活様式が頻繁に変わるような状況では個体学習が、逆に環境が安定で最適な生活様式が長く変わらないような状況では社会学習が相対的に有利になるということが知られている（Boyd & Richerson 1985; Feldman et al. 1996; Kameda & Nakanishi 2002; Wakano et al. 2004; Aoki et al. 2005; Wakano & Aoki 2006; Aoki & Nakahashi 2008）。本交代劇プロジェクトの学習仮説によると、ネアンデルタールが有能な社会学習者であった一方で、同時代のサピエンスは有能な個体学習者であったため、後者のみが後期旧石器時代の急激な環境変動を生き抜いたとされる。

「ネアンデルタール＝社会学習者、サピエンス＝個体学習者」という単純な特徴づけは、一見すると分かりやすいが、その意味するところは、社会・個体学習の厳密な定義や、いわゆる創造性と個体学習の関係に関して研究者がとる立場に大きく依存する。この二分法の妥当性はさておき、仮にサピエンスがネアンデルタールに比べ何らかの意味でより当時の環境状態に適した学習様式をもち、それゆえ同時代を有利に生き抜いたのだとすれば、そもそも一体何が両者の学習能力あるいはその進化に差異を生み出したのだろうか。両者は交代劇の時代においてほぼ同じ物理的環境に置かれていたと考えれば、一方だけが必要な適応を成し遂げ、他方がそれを出来なかった理由は、当時の物理的・外的環境以外のところ、すなわち、歴史的あるいは生物的要因にあるはずである。

よく知られているように、遺跡調査から、後期旧石器時代のサピエンスが既に100kmを超える長距離をまたいでフリントや装飾品の交易をおこなっていたことが示唆されている（例えば、Bar-Yosef 2002; Klein 2009）。また中期・後期旧石器時代における基本的社会構造は約数十人のバンドを単位とするものであったが、後期のサピエンスでは一部の肥沃な地域に限り、数百人からなる複雑な社会構造をもった大きな集団単位で生活を営んでいたことが示唆されている（Klein 2009）。このような、サピエンスにおいて初めて実現した集団の構造や交易範囲の大きな変化は、その学習能力に対する淘汰圧を変化させ、ネアンデルタールとの質的差異を生み出す一助となった可能性がある。よって、集団の構造や交易範囲が学習の進化に与える影響をモデルで予測できれば、本プロジェクトの学習仮説にひとつの理論的根拠を与えることができる。

本研究では、交代劇当時のネアンデルタールやサピエンスが小〜中規模（数十〜数百人）の分集団単位で生活していたと仮定し、分集団サイズや分集団間移住率、またそれにともなう文化的形質の移出入の頻度が学習能力の進化に与える影響を単純な数理モデルを用いて理論的に解析する。

2. 方法

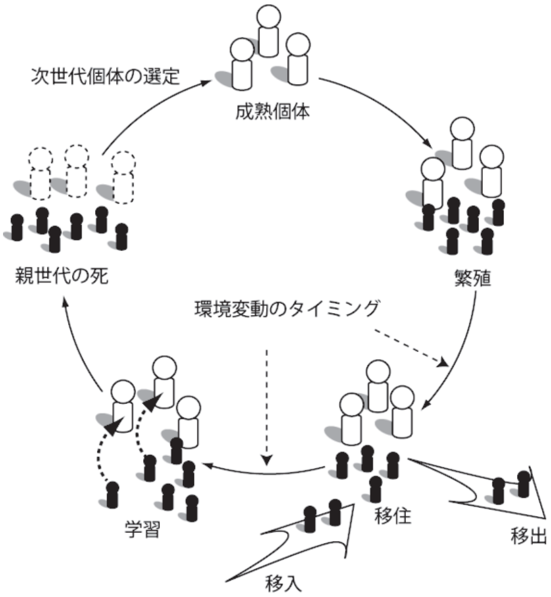


図１：モデルで仮定される分集団の生活史

本研究で用いる数理モデルは、基本的にFeldman et al. (1996) のモデルに空間構造を入れて拡張したものであり、空間構造以外の部分に関する仮定は全て彼らのモデルを踏襲している。このモデルでは、非常にたくさんの分集団から構成されているような単一種の人類集団（サピエンスもしくはネアンデルタール）を考える。それぞれの分集団にはちょうどN個体の成熟個体が生息し、資源的な制約のため、それ以上の成熟個体が繁殖することはできないとする。この分集団は、共同生活・繁殖活動の大まかな単位を表すと同時に、石器の加工技術をはじめとする諸々の文化的技能の世代間伝承が日常的に行われる範囲を表す。一例をあげるならば、これは狩猟採集民におけるいわゆるバンドのようなものと考えて差し支えない。

解析を簡単にするため、しばしば生物の進化モデリングにおいて仮定されるように、遺伝システムは半数体（ハプロイド）、世代は離散的で実質的に重複がないとする。それぞれの分集団では、毎世代、図１に示されたような生活史上のできごとが順番に起こるとする。

まず、成熟個体が繁殖し、それぞれの個体はたくさんの子供を作る。このとき、子供の数は、親個体の遺伝子型（学習戦略）と表現型（生活・行動様式）に依存する。本研究では、社会学習者と個体学習者の二つの遺伝子型があると仮定する。同様に、表現型には、「正しい表現型」と「間違った表現型」の二種類があるとする。ここで、前者は、現在の環境状態に対して適応的な表現型を表し、後者はそれ以外の非適応的な表現型の全てを集合的に表す。個体学習者は、常に独力で正しい表現型を獲得する一方で、社会学習者は、間違った表現型をもつ個体を模倣することで、間違った表現型を獲得してしまう可能性がある。よって、このモデルでは、合計三つの「遺伝表現型」が可能である。すなわち、正しい表現型を有する個体学習者、正しい表現型を有する社会学習者、間違った表現型を有する社会学習者である。これら三タイプの親から生まれる子供の数は、相対的に、それぞれ $1 - c$、1、$1 - s$ で与えられるとする。ここで、c は個体学習のコスト、s は間違った表現型を持つことにより生じるコストを表す。生まれた子供は親の遺伝子型を引き継ぐとする。しかし、表現型に関しては、学習によって後天的に決定されるため、この限りではない。

繁殖シーズンの後には、移住が起こる。このとき、繁殖シーズンで生まれた子供のうち、割合にして m だけが他の分集団にランダムに移住し、残りは生まれた分集団に留まると仮定する。移住の次は、子供が学習を行って表現型を獲得する。個体学習者は、常に正しい表現型を独力で獲得する。一方、社会学習者は、現在自分と同じ分集団にいる親世代の個体を

一個体ランダムに選んで、その表現型をコピーする。ある若い社会学習者が、移住せず、かつたまたま自分の親個体を模倣のターゲットとして選べば（これは確率 (1 - m)/N で起こる)、その個体は、自分の親の表現型を引き継ぐことになる。

学習が終わると、親世代の個体が全て死に、それぞれの分集団において若い個体の中からランダムにN個体が抽出されて、次世代が構成される。そして、上述の生活史が再び繰り返される。

さらに、このモデルでは、環境変動が起こる。環境変動の起こり方に関して、二つのシナリオを仮定する。「周期的シナリオ」においては、T世代ごとに決まって環境の状態が変化する。環境の状態が変化すると、これまでに存在した全ての表現型は、間違った表現型になる。よって、環境変動の直後では、全ての個体学習者は正しい表現型を有する一方で、全ての社会学習者は（前世代の何らかの表現型をコピーするので）間違った表現型を有することになる。環境変動は、もし起こるならば、繁殖シーズンから学習が起こるまでのどこかのタイミングで起こるとする（図１参照)。一方、「確率的シナリオ」においては、毎世代、ある確率 ε で環境の状態が変わると仮定する。それ以外の仮定は全て周期的シナリオと同じである。

ここで関心があるのは、社会学習者と個体学習者の頻度が時間とともにどのように変化し、最終的にどのような値に落ち着くのか、そしてその頻度は、集団の構造パラメータ（分集団サイズNおよび移住率 m）とどのような関係があるのかということである。

3. 解析結果

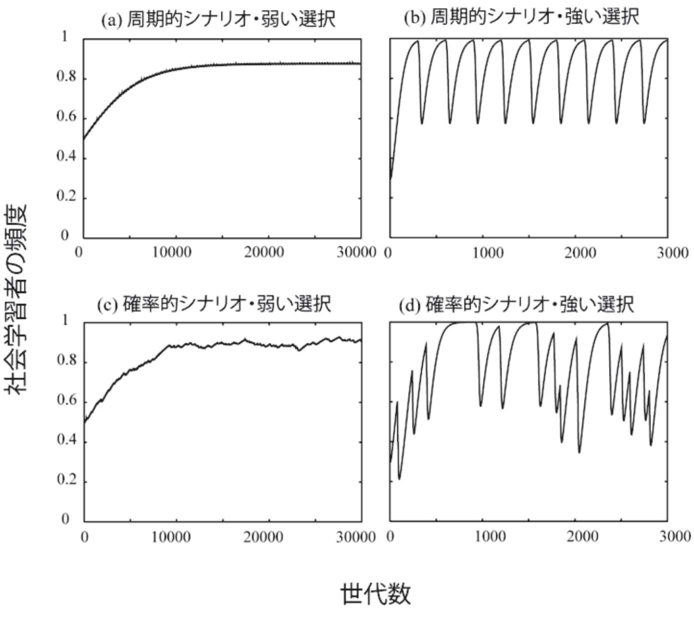


図２：社会学習者の頻度ダイナミクス

このモデルを詳細に解析すると、環境変動のシナリオによらず、パラメータがある条件を満たせば、社会学習者と個体学習者は、安定に共存するという結果が得られる。図２に、共存が実現する場合の頻度ダイナミクスの一例を示す。この図では、初期状態において社会学習者と個体学習者は一対一の頻度で存在すると仮定している。選択係数は、(a) および (c) では $s = 0.01$、$c = 0.001$、(b) および (d) では $s = 0.5$、$c = 0.05$ とした。その他のパラメータ値は、$N = 5$、$m = 0.05$、$T = 1/\varepsilon = 300$ とした。図が示す

ように、環境変動が周期的シナリオに従う場合は、共存状態の社会学習者の頻度も周期的に変動する。一方、環境変動が確率的シナリオに従う場合は、社会学習者の頻度は、より予測しがたい挙動を示す。しかしながら、どちらの場合も、自然選択が十分弱ければ（$1 >> c, s$）、変動の幅は無視できるほど小さいということが分かる。自然選択が強い場合は若干話がややこしいので、以下では、自然選択が弱い場合に限って論じることにする。

自然選択が弱い場合は、モデルをかなり詳細に解析することができる。それによると、平衡状態での社会学習者の頻度は、各パラメータから、表１のような影響を受けることが示される（解析の数学的詳細は本質的でないため割愛する）。この表に与えられた結果のうち、選択係数（c および s）、それに環境変動の強さ（1/T および ε）の影響については、空間のない Feldman et al. (1996) のモデルですでに同じ結果が知られており、特筆すべきことはない。新しいのは、構造パラメータ N（分集団サイズ）と m（移住率）の影響である。表によると、分集団サイズが大きいほど、また、移住率が大きいほど、社会学習者の頻度が高くなる。分集団サイズが小さく、移住率も小さいほど、集団はより構造化されていると考えられるので、解析の結果は、**集団の強い構造化は、社会学習者にとって不利に働く**ことを示している。

パラメータ	社会学習者の頻度に対する影響
個体学習のコスト c	＋
間違った表現型のコスト s	−
環境変動の強さ 1/T、 ε	−
分集団サイズ N	＋
移住率 m	＋

表１：各パラメータ値を増加させたときに社会学習者の平衡頻度が受ける影響

4. 考察

集団の構造化が進むほど、社会学習者に対して不利に働くことの理由は以下のように説明できる。集団が細分化されて移住率も低いと、同じ分集団の中にいる個体の間に、高い遺伝的相関が生じる。言いかえれば、ある社会学習者が、他の社会学習者に出会う確率は、社会学習者の集団全体における頻度から期待されるよりも高くなる（同様のことが個体学習者についても言える）。加えて、社会学習は、同じ分集団の中にいる個体同士の間でのみ起こる。よって、高度に構造化された状況では、社会学習者はもっぱら他の社会学習者を模倣することになる。従って、個体学習者によって集団にとりいれられた適応的な表現型が、社会学習者の集団に十分浸透していくまでに、構造化されていない場合よりもはるかに長い時間がかかってしまうのである。これは明らかに社会学習者にとって不利な状況であると言える。

この結果は、人類進化についてどのような示唆をもたらすだろうか。序論で述べたように、サピエンスは、ネアンデルタールよりも広い文化交流を行っており、また平均すると、より大きな分集団単位で生活していたのではないかと推測される。モデルの結果と照らし合わせると、サピエンスでは、ネアンデルタールよりも社会学習が有利になりやすいはずだという結論が導かれる。この結果は、一見すると、「ネアンデルタールは高度な社会学習を進化させ、サピエンスは高度な個体学習を進化させた」とする本交代劇プロジェクトの基本主張と矛盾する。しかしながら、これは、モデルあるいは学習仮説のどちらか一方が間違っているということを意味しない。実際には、この不一致は、空間構造の影響が多面的であり、単純化したモデリングをしているかぎり、その限られた側面しかとらえられないということを示しているにすぎない。

実際、先行研究の数理モデルには、本モデルと反対の予測、すなわち、「空間構造が強い集団のほうが、個体学習者にとって有利である」という予測を導くものがある。例えば、Rendell et al. (2010) は、二次元格子モデル上での学習進化を解析し、空間構造の生み出す集団の遺伝的・文化的構造が社会学習者に有利に働くことを発見した。彼らのモデルは、空間構造以外の点では、本稿のモデルと類似した仮定を採用しているので、この結果の差は、純粋に空間構造の種類の違いによるものと思われる。また、異なる分集団が異なる環境状態にある場合には、移住が強いほど、個体学習が有利になることも知られている（Boyd & Richerson 1985; Aoki & Nakahashi 2008）。本稿のモデルでは、全ての分集団が同じ環境状態にあるという仮定を置いているので、空間の不均一性を新たにモデルに組み込んだ場合に、モデルの予測がどのように変化するか興味深いところである。このような遺伝的・文化的相関と環境の空間的不均一性を両方含む拡張モデルの構築と解析は、学習仮説の理論的根拠を確立する上で重要であり、今後の研究テーマとして有望である。

また、どのように空間構造をモデリングするかということだけでなく、社会学習と個体学習を排他的能力として扱うモデリング手法にも疑問が残る。実際には、我々は個体学習と社会学習を組み合わせて行っていることは明白である。むしろ、サピエンスとネアンデルタールの命運を分けたのは、個体学習と社会学習への投資比の差ではなく、個体学習と社会学習の組み合わせ方の相違であったのかもしれない。この場合、「ネアンデルタール＝社会学習者、サピエンス＝個体学習者」という二分法は、多かれ少なかれ短絡的にすぎるということになる。個体学習と社会学習をさまざまな仕方で組み合わせた複合型戦略の適応的意義を考察する理論研究がここ数年で急速に増えている（Enquist et al. 2007; Borenstein et al. 2008; Aoki 2010）。これらの新しい枠組みと空間構造を合わせて考察することは、大変野心的な試みと言え、将来取り組むべきテーマとして重要である。

引用文献

Aoki K (2010) Evolution of the social-learner-explorer strategy in an environmentally heterogeneous two-island model. Evolution 64, 2575-2586.
Aoki K & Nakahashi W (2008) Evolution of learning in subdivided populations that occupy environmentally heterogeneous sites. Theoretical Population Biology 74, 356-368.
Aoki K, Wakano J Y, & Feldman MW (2005) The emergence of social learning in a temporally changing environment: A theoretical model. Current Anthropology 4, 334-340.
Bar-Yosef O (2002) The Upper Paleolithic revolution. Annual Review of Anthropology 31, 363-93.
Borenstein E, Feldman MW, & Aoki K (2008) Evolution of learning in fluctuating environments: when selection favors both social and exploratory individual learning. Evolution 62, 586-602.
Boyd R & Richerson PJ (1985) Culture and the Evolutionary Process. University Chicago Press, Chicago.
Enquist M, Eriksson K, & Ghirlanda S (2007) Critical social learning: A solution to Rogers' paradox of nonadaptive culture. American Anthropologist 109, 727-734.
Feldman MW, Aoki K, & Kumm J (1996) Individual versus social learning: evolutionary analysis in a fluctuating environment. Anthropological Science 104, 209-232.
Kameda T & Nakanishi D (2003) Does social/cultural learning increase human adaptability? Rogers question revisited. Evolution and Human Behavior 24, 242-260.
Klein RG (2009) The Human Career 3rd Ed. University of Chicago Press, Chicago.
Wakano JY, Aoki K, & Feldman MW (2004) Evolution of social learning: a mathematical analysis. Theoretical Population Biology 66, 249-258.
Wakano JY & Aoki K (2006) A mixed strategy model for the emergence and intensification of social learning in a periodically changing natural environment. Theoretical Population Biology 70, 486-497.

Evolution of learning in a spatially subdivided population

Yutaka Kobayashi
Graduate School of Science, the University of Tokyo

Abstract: Archaeological records from the Upper Paleolithic age suggest that one of the most prominent characteristics of modern humans among hominids was an extremely broad range of between-population cultural exchange. This feature may have affected the evolution of their learning abilities and, as a result, played an important role when they replaced Neanderthals. To understand the

effect of spatial structure, migration, and associated cultural exchange on the evolution of learning, a mathematical model has been constructed and analyzed. In the model, the following assumptions are posited for simplicity: (i) the population is composed of a large number of small subpopulations connected by migration, (ii) each individual is a social or individual learner, and the learning strategy is genetically inherited to offspring, and (iii) the environment is spatially homogeneous but varies temporally in a periodic or stochastic fashion. Through the analysis of the model, it has been found that social learners are favored when (1) the cost of individual learning is large, (2) the cost of maladaptive behavior is small, (3) the environment is stable, (4) subpopulation size is large, and (5) migration rate between subpopulations is high. While results (1-3) are not new, results (4-5) together suggest that spatial subdivision disfavors social learners.

B01 班 2010 年度班会議プログラム

第 1 回班会議
日程：平成 22 年 8 月 5 日(木)－6 日(金)

第 1 日：平成 22 年 8 月 5 日(木)
場所：琉球大学医学部
09：00－09：10　青木健一　「開会の挨拶」
09：10－10：00　川崎廣吉
「学習進化の反応拡散方程式モデル――不均一環境の効果――」
10：00－10：50　若野友一郎　「変動環境下における学習戦略の進化モデル」
10：50－11：20　討論
13：00－13：50　木村亮介　「ゲノム多様性解析から分かるヒトの拡散と適応」
13：50－14：40　山口今日子　「人類の皮膚色の進化と多様性」
14：40－15：10　討論
15：40－16：30　中橋渉　「学習能力と学習戦略の進化」
16：30－17：20　青木健一　「学習戦略進化と文化進化速度に関する 3 つの結果」
17：20－18：20　総合討論

第 2 日：平成 22 年 8 月 6 日(金)
場所：ナハテラス内ロビーラウンジ「マロード」
09：30－11：00　事務連絡

第 2 回班会議
日程：平成 22 年 11 月 29 日(月)－30 日(火)
場所：同志社大学　寒梅館 2 階　「会議室 2C」

第 1 日：平成 22 年 11 月 29 日(月)
15：00－16：30　招待講演
三村 真紀子（九州大学 大学院理学研究院生物科学部門）
「植物の分布拡大およびそれに伴う遺伝的適応」
16：30－18：00　木村 亮介
「ゲノム多様性データから推定するヒトの分布拡大のパラメタ」

第 2 日：平成 22 年 11 月 30 日(火)
09：30－10：00　事務連絡
10：00－12：00　若野友一郎
「均質環境における学習能力進化の反応拡散モデル」

第 3 回班会議
日程：平成 23 年 2 月 2 日(水)－3 日(木)
場所：東京大学　山上会館 地下 1　「会議室 001」

第 1 日：平成 23 年 2 月 2 日（水）
13：30－15：00　山口今日子
「出アフリカアジア移住ルートとヒト皮膚色遺伝子の進化」
15：00－16：30　川崎 廣吉
「異質環境下におけるヒトの分布拡大の反応拡散モデル」
16：30－17：00　総合討論

第 2 日：平成 23 年 2 月 3 日（木）
09：30－10：00　事務連絡
10：00－11：30　中橋 渉　「学習戦略の進化に対する空間的多様性の影響」
13：00－14：30　小林 豊　「学習戦略の進化：理論のレビューと研究計画」
14：30－16：00　青木 健一，若野 友一郎，Laurent Lehmann
「最適学習スケジュール」
16：00－17：00　総合討論

研究発表

雑誌論文

Aoki K 2010. Evolution of the social-learner-explorer strategy in an environmentally heterogeneous two-island model. Evolution 64, 2575-2586.

Lehmann L, Aoki K, and Feldman MW 2011. On the number of independent cultural traits carried by individuals and populations. Philosophical Transactions of the Royal Society B 366, 424-435.

Aoki K, Lehmann L, and Feldman MW 2011. Rates of cultural change and patterns of cultural accumulation in stochastic models of social transmission. Theoretical Population Biology, in press.

Kinezaki N, Kawasaki H, Shigesada N 2010. The effect of the spatial configuration of habitat fragmentation on invasive spread. Theoretical Population Biology 78, 298-308.

Wakano JY 2011. Spatiotemporal dynamics of cooperation and spite behavior by conformist transmission. Communications on Pure and Applied Analysis, in press.

Wakano JY, Ikeda K, Miki K, Mimura M 2011. Effective dispersal rate is a function of habitat size and corridor shape: mechanistic formulation of a two-patch compartment model for spatially continuous systems. Oikos, in press.

学会発表

青木健一　2010「ヒトと学習能力の進化モデルの研究」『日本人類学会』北海道伊達市・だて歴史の杜カルチャーセンター. 2010.10.2.

若野友一郎　2010「学習能力の進化」『日本人類学会』北海道伊達市・だて歴史の杜カルチャーセンター. 2010.10.3.

木村亮介　2010「日本人の歯形態に関連する遺伝子多型の同定」『日本人類学会』北海道伊達市・だて歴史の杜カルチャーセンター. 2010.10.1.

木村亮介　2010「最新技術で探る"ウチナンチュ"」『日本動物行動学会』沖縄県・男女共同参画センター「てぃるる」. 2010.11.20.

木村亮介　2010「ヒトゲノムにおける地域特異的な自然選択の探索と形質関連遺伝子の同定」『種生物学会』京都大学. 2010.12.12.

文部科学省科学研究費補助金（新学術領域研究）2010～2014
「交替劇」（ネアンデルタールとサピエンス交替劇の真相：学習能力の進化に基づく実証的研究）
（領域番号　1201）
B01 班「ヒトの学習能力の進化モデルの研究」
2010 年度研究報告書

2011 年 6 月 30 日発行

［編集・発行］
B01 班研究代表者　青木健一
〒113－0033 東京都文京区本郷 7－3－1
東京大学大学院 理学系研究科生物科学専攻
Tel. （03） 5841－4485

［印刷・製本］
株式会社ブレイズ・ネットワーク
〒162－0801 東京都新宿区山吹町 337
Tel. （03） 3267－8711